

■研究のねらい

本研究の目的は時間情報が脳内でどのように処理されているかを探ることにより、音楽知覚とりわけメロディー知覚の基本となる音の高さ（ピッチ）知覚と音の時間的シーケンスに関する知覚機構の解明をめざすことである。聴覚系においては、音刺激は時系列的に呈示され実時間で処理され、知覚として置き換えられる。このような、時系列的な音刺激の好例としては、音楽と音声あげられる。本研究においては、その第一歩として、音楽知覚に関連の深い、音の高さ（ピッチ）知覚と音のシーケンス知覚の脳内メカニズムを探求する。

■研究の成果

1. ピッチ知覚の生成機構

(1) これまでに判っていること

音叉の「ラ(A)」音や NHK の時報の「ポポポピー」の「ポポポ」のピッチは 440 Hz である。即ち、ピッチは周波数を用いて表すことができる。しかし、ピッチは必ずしも周波数と一致しない。19 世紀半ばに、Seebeck は穴をあけた円盤に空気の吹きつけ、そのときに発生する音のピッチを調べた。その結果、エネルギーが多い周波数ではなく、非常に

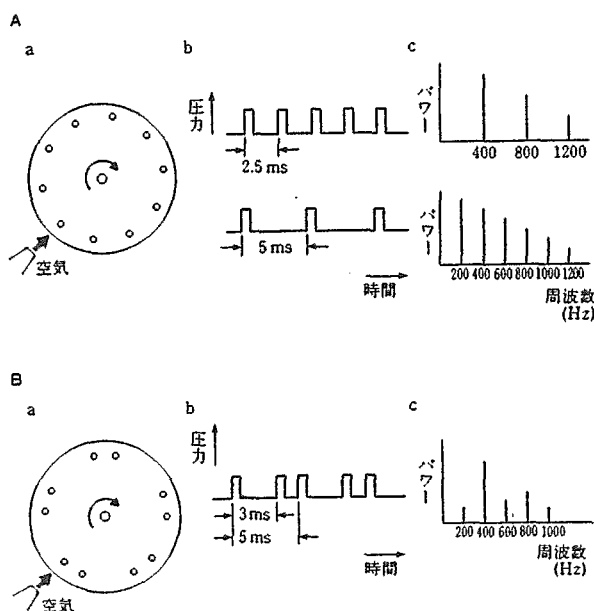


図 1 Seebeck (1841) が行った実験の模式的説明

A: 等速で回転する円盤に円周に沿って等間隔に穴をあけ、ノズルから空気を吹きつけると(a)、周期的な圧力変化が生じ(b)、周期に対応したパワースペクトルが得られる(c)。すなわち、周期が 2.5 ms のときには 400 Hz を基本周波数とする倍音構造をもつパワースペクトルとなり、400 Hz のピッチを生じ、周期が 5 ms のときには 200 Hz を基本周波数とする倍音構造をもつパワースペクトルとなり、200 Hz のピッチが生まれる。B: 円盤上の穴の位置を 1 つおきにずらし、A と同様の測定を行うと、5 ms の周期性をもち、パワースペクトルでは 200 Hz ではなく 400 Hz が主ピークとなる。この場合の殆どエネルギーのない 200 Hz のピッチが生ずるといふ。

少ない周波数成分に対応するピッチが生まれることを示した(図 1)。後に、このようなピッチは周波数情報ではなく、時間情報を使って脳が創りだすピッチであると考えられるようになった。音叉のような周波数依存のピッチを「スペクトルピッチ」とか「場所ピッチ」（蝸牛基底膜をはじめ聴覚系中枢の主要な神経核ではトノトピーと呼ばれる周波数の場所的な表示があるため）と呼ぶのに対して、時間情報を使って脳が創

りだすピッチを「時間ピッチ」と呼ぶ。時間ピッチの具体例を示す。200 Hz を基本周波

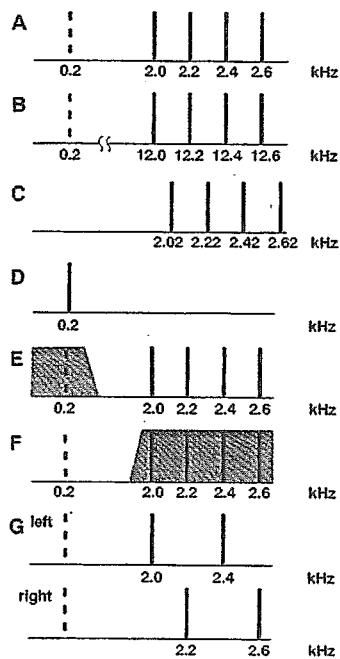


図2 合成音のパワースペクトルの模式図

A: 2.0、2.2、2.4、2.6 kHz を加えたもの。200 Hz のピッチが知覚される。B: 12.0、12.2、12.4、12.6 kHz を加えたもの。200 Hz のピッチは生まれない。C: 2.02、2.22、2.42、2.62 kHz を加えたもの。200 Hz のピッチは生まれない。D: 200 Hz の純音。E: 200 Hz をマスクするために A に低域通過雑音を加えたもの。200 Hz のピッチはマスクされず知覚される。F: 2.0、2.2、2.4、2.6 kHz をマスクするために A に高域通過雑音を加えたもの。200 Hz のピッチは生まれない。G: 両耳分離方式で 200 Hz の左右耳に与える。偶数倍音は左耳、奇数倍音は右耳。ミッシングファンダメンタルは破線で表示してある。

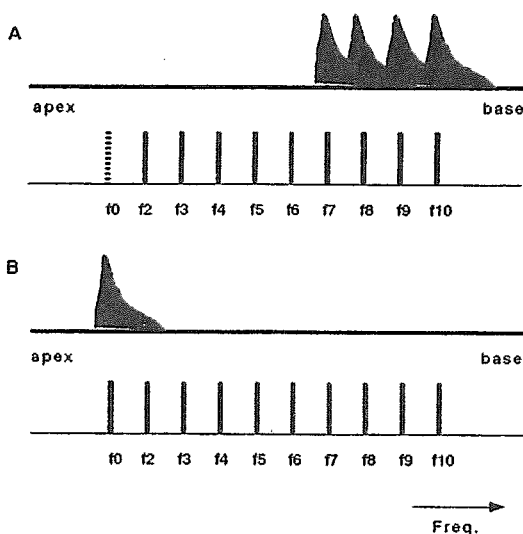


図3 蝸牛基底膜の興奮パターンと倍音構造

A: 第 7、8、9、10 倍音を組み合わせた場合の基底膜の興奮パターン。基本周波数(f_0)に反応する先端部分は興奮しない。B: 基本周波数に対する基底膜の興奮パターン。

数とした場合の連続倍音である 2000、2200、2400、2600 Hz を加えた音は、ミッシングファンダメンタル(missing fundamental)という基本周波数(200 Hz)の時間ピッチを有する(図 2A)。この音には 200 Hz の周波数成分(図 2D)は存在しない。ミッシングファンダメンタルは物理的歪みによって発生する差音から生ずるのではないことが心理物理学実験で判っている。蝸牛の構造を考慮すると、このような高周波の倍音が低周波の基本周波数に応答する部分を興奮させることは考え難い(図 3)。Helmholtz は各周波数成分の間隔が 200 Hz なので、振幅包絡線の周期が 5 ms となり 200 Hz が聴こえると考えたが、この説は正しくない。というのは、各周波数成分を 20 Hz ずつずらして、2020、2220、2420、2620 Hz とすると、周波数成分の間隔が 200 Hz であるので振幅包絡線の周期は 5 ms のままだが、ピッチは 200 Hz ではなくなる(図 2C)。また、200 Hz の高次倍音である 12.0、12.2、12.4、12.6 kHz の和の振幅包絡の周期は当然 5 ms だが、200 Hz のピッチは知覚されないからである(図 2B)。ミッシングファンダメンタルを知覚するには図 4 のような条件を満たさねばならないという。例えば、100 Hz のミッシングファンダメンタルが聴こえるためには、連続倍音の最低周波数成分が 500 Hz と 2 kHz の間にある必要がある。即ち、常に振幅包絡(パワースペクトルの倍音周波数成分間隔)がピッチを決定するわけではない。時間パターンを詳細に見ると、両者は異なっていることから、

時間パターンの詳細な部分がピッチ生成に関与しているという説もある。図 2E のように

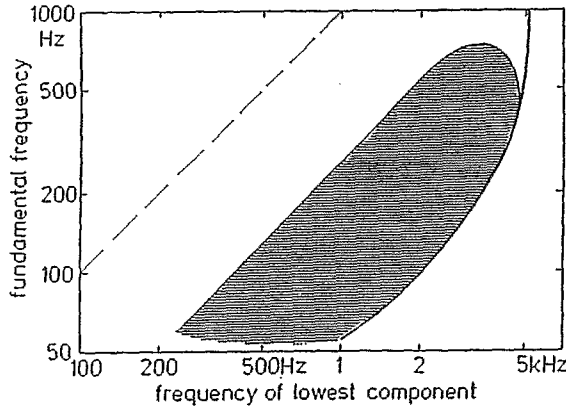


図 4 ミッシングファンダメンタルのピッチが存在する領域

縦軸は知覚されるミッシングファンダメンタル周波数、横軸は最低の高次連続倍音成分。影の部分：ミッシングファンダメンタルが存在する領域。破線：基本周波数。(Zwicker and Fastl, 1990 より)

低域雑音で基本周波数の部分をマスクしてもミッシングファンダメンタルのピッチは消失しない。だが、基本周波数のトーン (図 2D) にこの低域雑音を加えると、当然のことながら基本周波数のピッチは消滅する。更には、片方の耳に偶数倍音、別の耳に奇数倍音を呈示すると、左右耳からの音が脳内で統合されてミッシングファンダメンタルのピッチが聴こえる (図 2G)。以上より、ミッシングファンダメンタルは両耳の情報が交差する脳幹部よりも上位の聴覚系中枢で創られ、最終的に場所ピッチと統合されると推測される。一次聴覚野 (AI) 近辺に障害をもつ患者は、純音聴力は正常域内であるのにミッ

シングファンダメンタルが聴き取れないという。とりわけ、右側障害の場合にこれが顕著になる。これは、純音聴力で判断できる場所ピッチは AI までに一応完成し、時間ピッチ知覚には AI 辺りの聴覚機構が深く関与していることを示唆している。脳磁図を用いたヒト AI の研究によると、基本周波数に対する興奮部位とミッシングファンダメンタルに対する興奮部位は同様の場所であったが、ミッシングファンダメンタルを生み出す個々の周波数成分に対しての興奮部位は全く異なっていたという。この結果は AI の同一の部位が基本周波数の場所ピッチとミッシングファンダメンタルの時間ピッチの両方に関与しているが、ミッシングファンダメンタルを生み出す個々の周波数成分に対しては関わりをもっていないことを示唆している。だが、脳磁図による測定では同一の AI ニューロンが同じ周波数の場所ピッチと時間ピッチの両方に関与しているかどうかを決定することはできない。ミッシングファンダメンタルの知覚を持っているのはヒトだけではない。ネコやサルにもミッシングファンダメンタルの知覚があることはわかっている。そこで、本研究ではヒトに近いサルを用いた。

(2) 本研究で判ったこと

本研究ではニホンザルの一次聴覚野 (AI) の単一ニューロンを用いて、基本周波数やミッシングファンダメンタルの条件での応答を調べた (図 5)。その結果、次のようなことが判った。基本周波数によく反応する AI ニューロンは高次連続倍音の和にも同様の発火パターンでよく反応したが、高次倍音それ自身に対しては反応しなかった (図 6AB)。また、周波数が非常に高い場合には、高次連続倍音の和 (10.0+10.2+10.4+10.6 kHz) にもあまり反応しなかった (図 6B)。この結果は、心理学的データと一致し、AI ニューロンの反応形態

が心理学的なピッチ感覚をよく表現していることが判る。

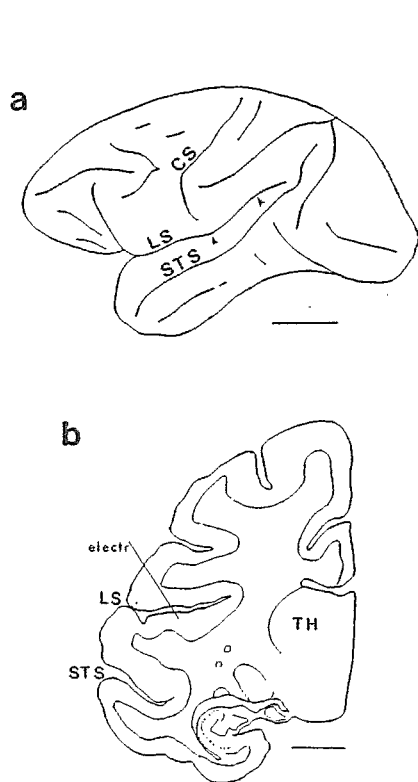


図5 ニホンザル脳内の記録部位

a: 左側大脳皮質一次聴覚野(AI)は外側溝(LS)内部の2つの矢印間に位置する。バー = 1 cm。
b: 電極の刺入トラックが左脳前額断面中に示してある。バー = 5 mm。CS: 中心溝。STS: 上側頭溝。TH: 視床。electr.: 電極トラック

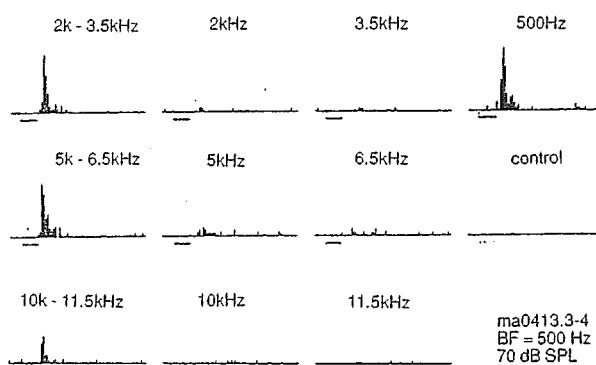
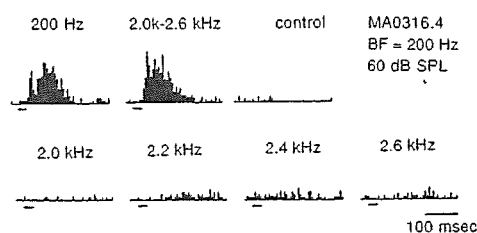


図6 基本周波数と基本周波数の高次連続倍音に対する一次聴覚野ニューロンの反応 (PST ヒストグラム)

横軸は時間、縦軸は発火頻度。A: 上段、左から 200 Hz、2.0 + 2.2 + 2.4 + 2.6 kHz に対する反応、コントロール。下段、左から 2.0、2.2、2.4、2.6 kHz それぞれに対する反応。B: 上段、左から 2.0 + 2.5 + 3.0 + 3.5 kHz、2.0 kHz、3.5 kHz、500 Hz、に対する反応。中段、左から 5.0 + 5.5 + 6.0 + 6.5 kHz、5.0 kHz、6.5 kHz に対する反応、コントロール。下段、左から 10.0 + 10.5 + 11.0 + 11.5 kHz、10.0 kHz、11.5 kHz に対する反応。周波数が非常に高いと基本周波数の連続倍音の和であってもあまり反応しない。各ヒストグラムとも時間窓は 350 ms、ピンは 5 ms、ヒストグラムの下バーは刺激の呈示区間を示す

さらに、同一の AI ニューロンが場所ピッチと時間ピッチの両方を表現するという事は、AI ニューロンがこれらの統合に関係していることを示唆している。また、高次連続倍音の各周波数成分を同じ周波数ずらす(図 2C)と AI ニューロンは良い反応を示さなかった(図 7)、AI ニューロンは単に振幅包絡の周期性や差音に反応しているのではないこともわかる。この事実も心理学的なデータと一致する。低域雑音で基本周波数の帯域をマスクすると(図 2D)、基本周波数に対する反応はマスキングのレベルに応じて AI ニューロンの発火頻度は減少した(図 8)。ところが、高次連続倍音によるミッシングファンダメンタルの条件下においても低域雑音によるマスキングで(図 2E)AI ニューロンの反応は基本周波数の場合と同様に減少した(図 8)。これは心理学的な事実と一致していない。したがって、

AI の段階ではピッチ知覚機構はまだ完成していないと言えよう。

2. 音のシーケンスの知覚機構

聴覚情景分析と呼ばれる分野では音の時間的シーケンスに伴う音の心理量の変化を描写しているが、音のシーケンスが脳内でどのように取り扱われ、メロディー知覚やテンポ・リズム知覚が形成されるかと探った研究は著者の目には触れていない。本研究においては、メロディー知覚やテンポ・リズム知覚の形成基盤と考えられる音のシーケンス情報の脳内処理メカニズムを AI ニューロンからの単一ユニット記録で探求した。まず、異なった周波数に対して異なった時間パターンで反応する AI ニューロンが数多く存在する

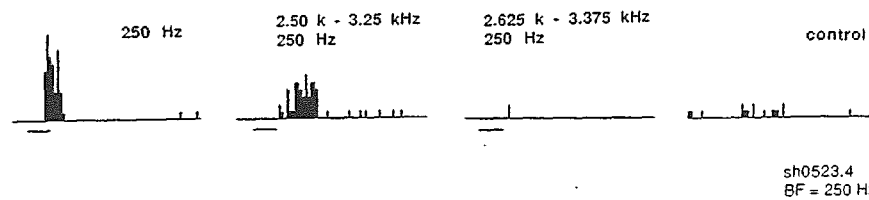


図 7 基本周波数(250 Hz)と基本周波数の高次連続倍音の和(2.5 + 2.75 + 3.0 + 3.25 kHz)と基本周波数の高次連続倍音を周波数間隔を保ってシフトしたものの和(2.625 + 2.875 + 3.125 + 3.375 kHz)に対する AI ニューロンの反応の比較
2 種のコンプレックス・トーンの周波数間隔は 250 Hz で等しいが、非倍音構造の場合には反応しない。

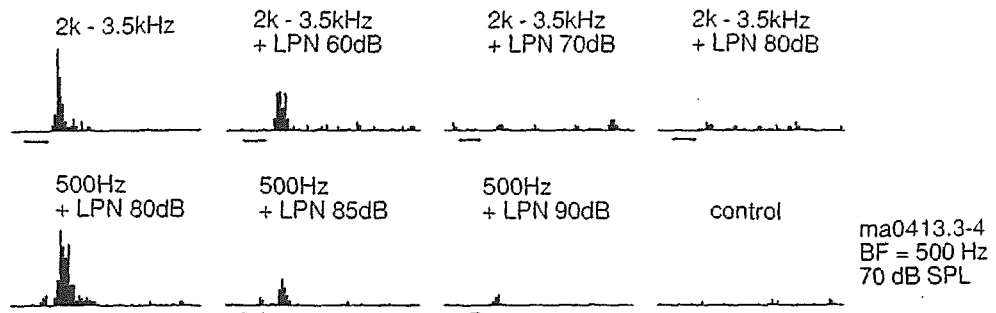


図 8 AI ニューロンの反応に対するマスキングの影響

マスキャーとしては、遮断周波数が 500 Hz の低域通過雑音(LP_N)を使用した。上段、2.0 + 2.5 + 3.0 + 3.5 kHz のコンプレックス・トーンに対する反応。左からそれぞれ、マスキングなし、マスキャーのレベルが 60 dB SPL、70 dB SPL、80 dB SPL。下段、基本周波数 500 Hz に対する反応。左からそれぞれ、マスキャーのレベルが 80 dB SPL、85 dB SPL、90 dB SPL、コントロール。コンプレックス・トーン、基本周波数共にマスキャーレベルが上昇すると、ニューロンの発火頻度が低下する。

ことが判った(図 9)。その結果、単一の AI ニューロンが音のシーケンスに対して反応する可能性があることが示唆された。しかも、同一のニューロンが全く別の周波数の組み合わせシーケンスに対しても反応することも示唆された。さらには、同一の周波数を用いた場合には、刺激頻度やリズムパターンに応答する可能性も示された。そこで、ある時間間隔を有する 2 音連続刺激による EPSP の加算を考慮したニューロンの興奮を仮定し(図 10)、2 音の組み合わせに対する反応を調べた。その結果、単一の AI ニューロンが音のシーケンスに対して反応する可能性があることが確認された(図 11)。さらには、同一のニューロンが別の周波数の組み合わせシーケンスに対しても異なった時間パターンで反応することも確認された(図 11)。従って、3 音以上のシーケンスを用いた場合にも同様の結果が期待される。

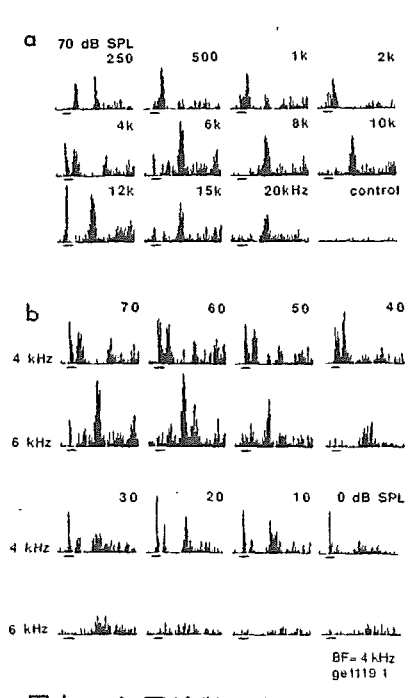


図 9 異なった周波数に対する一次聴覚野ニューロンの時間発火パターン (PST ヒストグラム)
 周波数 = 0.25 - 20 kHz。刺激レベル = 70 dB SPL。刺激持続時間 = 40 ms (横バーで表示)。計測窓時間 = 350 ms。音刺激は計測開始後 30 ms の時点で呈示。加算回数 = 20 回。このニューロンの最適周波数は 4 kHz である (4 kHz に対して最も閾値が低い) が、総ての周波数に反応しており、その時間発火パターンが異なっていることが判る。

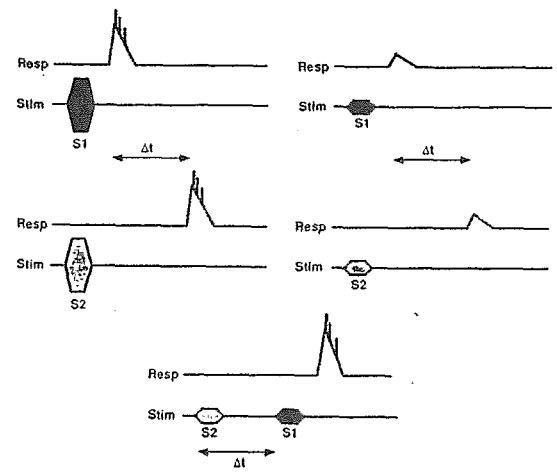


図 10 時間的に組み合わせた低刺激レベルのトーンバーストが、ニューロンの発火を生み出す模式図
 S1、S2 それぞれの刺激レベルがある程度高いときには、単独刺激でも EPSP が充分大きく、ニューロンを発火させることができるが、刺激レベルが低いときには、単独刺激では EPSP が閾値を越えず、ニューロンを発火させることができない。しかし、S1 と S2 が特定の時間間隔 (δt) で呈示されると、小さな EPSP が加算されてニューロンの発火する閾値を越える EPSP となる。

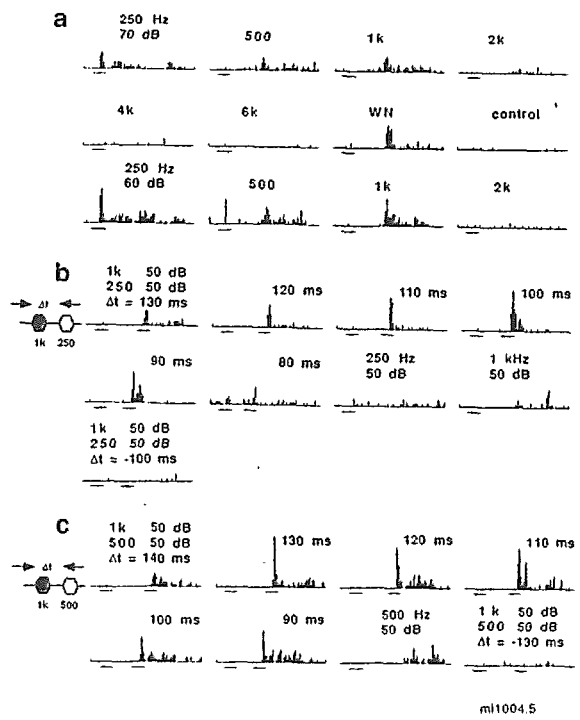


図 11 異なった周波数と周波数の時間対に対する一次聴覚野ニューロンの時間発火パターン (PST ヒストグラム)
 その他図 5 を参照。a: 250 Hz - 6 kHz の周波数と白色雑音に対する反応。刺激レベルは 60 (下段)、70 dB SPL (上中段)。b: 1 kHz (50 dB SPL) と 250 Hz (50 dB SPL) の組に対する反応パターン。時間間隔 (δt) = 80 - 130 ms。 $\delta t = 100$ ms のとき反応が最大になるが、このときに順序を逆にするとう反応はない ($\delta t = -100$ ms)。250 Hz や 1k Hz 単独では反応はほとんどない。c: 1 kHz (50 dB SPL) と 500 Hz (50 dB SPL) の組に対する反応パターン。時間間隔 (δt) = 90 - 140 ms。 $\delta t = 130$ ms のとき反応が最大になるが、このときに順序を逆にするとう反応はない ($\delta t = -130$ ms)。500 Hz 単独に対する反応は弱い。同じニューロンであるが周波数の組み合わせ方によって、最大反応となる δt の値が異なることが判る。

■今後の展開

本研究の結果から、AI がピッチ知覚に関与していることが判ったが、ピッチ知覚が AI において完成しているとは言えない事実も判明した。また、音のシーケンスに対して反応することが判った。しかも、同一のニューロンが全く別の周波数の組み合わせに対して反応することも確認された。今後の研究として実行すべこととして、以下のような事項があげられる。ピッチ知覚のメカニズム探求では、

1) ダイコティック刺激により、ピッチ知覚が聴覚中枢において創造されることの確認。2) 低周波数領域をマスクしても、ミッシングファンダメンタルが健在するメカニズムの神経生理学的確認など。音のシーケンス知覚の処理機構を更なる探求では、1) 3つ以上の周波数を並べる場合の反応。2) シーケンスにより興奮だけではなく、抑制が起こることを示すこと。3) 同一の周波数を並べた場合には、繰り返し頻度やリズムパターンによる興奮状態の誘発を示すことなどであろう。

■発表論文リスト

- ・力丸 裕 (1996): 大脳皮質と時間コード. 生体の科学 47(1): 54-60.
- ・ Riquimaroux, H. (1996): Processing of sound sequence in the auditory cortex. in: Proc. of the ESCA Workshop on the Auditory Basis of Speech Perception, Ainsworth, W. and Greenberg, S. (eds.), Keele Univ., Keele, U.K., pp57-60 .
- ・力丸 裕 (1996): 周波数分析と語音弁別. 「図説耳鼻咽喉科 NEW APPROACH」メジカルビュー社, 東京, pp54-73.
- ・力丸 裕 (1996): 音楽知覚の聴覚生理学のアプローチ. 音声言語医学 37(4): 455-461.
- ・ Riquimaroux, H. (1996): How temporal sequence of sound is represented in the primary auditory cortex. in: Proc. of Acoust. Soc. Am. and Acoust. Soc. Jpn. Third Joint Meeting, Sheraton-Waikiki Hotel, Hawaii, pp139-144.
- ・力丸 裕 (1996): 音感覚を動物に学ぶ. JAS Journal 36: 23-26.
- ・力丸 裕 (1997): 聴覚の謎: 音は耳で聴くのではなく脳内で聴く. 「頭脳学のみかた」AERA Mook, 朝日新聞社, 東京, pp63-66.
- ・力丸 裕 (1997): コウモリのバイオソーナー機構. 日本海洋音響学会バイオソーナー部会報告書 (in print).
- ・力丸 裕 (1997): 聴こえの脳内構造: 音楽と音声. 同志社工学会報 39: (in print).
- ・力丸 裕 (1997): 聴覚系における情報処理の構造. 数理科学 (in print).
- ・力丸 裕 (1997): 聴覚認知. 「脳科学ハンドブック」朝倉書店, 東京, (in print). 図の説明