Sound Change Integration Error: An Explanatory Model of Tinnitus

- 1 Kazuhiro Noda 1*, Tadashi Kitahara 2, Katsumi Doi 3
- ¹ Noda Otolaryngology Clinic, Osaka, Osaka, Japan
- 3 ² Department of Otorhinolaryngology, Head and Neck Surgery, Nara Medical University, Kashihara,
- 4 Nara, Japan
- 5 ³ Department of Otolaryngology, Faculty of Medicine, Kindai University, Osaka-Sayama, Osaka,
- 6 Japan

7

14

15

16 17

18

19

20

21 22

23

24

25

26

27

28 29

30

31 32

- **8** * Correspondence:
- 9 Dr. Kazuhiro Noda
- 10 ygdxx670@ybb.ne.jp
- 11 Keywords: Tinnitus, model, residual inhibition, auditory N1, sensory memory, differential
- 12 PCM, perception-update model, predictive coding, free energy.
- 13 Abstract

A growing body of research is focused on identifying and understanding the neurophysiological mechanisms that underlie tinnitus. Unfortunately, however, most current models cannot adequately explain the majority of tinnitus features. For instance, although tinnitus generally appears within minutes after entering a silent environment, most models postulate that tinnitus emerges over a much larger timescale (days). Similarly, there is a limited understanding of how the severity of tinnitus can differ in patients with a similar degree of hearing loss. To address this critical knowledge gap, we have formulated a novel explanatory model of tinnitus, the perception-update (PU) model, which rests on a theory of information processing and can explain several key characteristics of tinnitus onset. The PU model posits that the brain continuously updates the information received from the inner ear by comparing it to the received information immediately before. That is, the auditory system processes the relative change in sensory input, as opposed to the absolute value of the auditory input. This is analogous to the functioning of data compression technology used for music and images called differential pulse code modulation (differential PCM). The PU model proposes that the inner ear transmits sound change to the auditory cortex via an auditory N1 response, an event-related potential component that constitutes is a prime signaler of auditory input change. In cases of hearing impairment, the PU model posits that the auditory system finds itself in a state of uncertainty where perception has to be predicted based on previous stimulation parameters, which can lead to the emergence of tinnitus.

33

34

35

36

37

耳鳴の根底にある神経生理学的メカニズムの特定と理解に焦点を当てた研究が増えています。しかし残念なことに、ほとんどの現在のモデルは耳鳴の特徴の大部分を十分には説明できません。例えば、耳鳴は一般に静かな環境に入った後数分以内に現れるま

すが、ほとんどのモデルは耳鳴がはるかに長い時間スケール(日数)にわたって出現す ると仮定している。同様に、同程度の難聴を有する患者では、耳鳴の重症度がどのよう に異なり得るかについての充分に説明できません。この重大な知識のギャップに対処す るために、我々は、耳鳴の新しい説明モデルである知覚 - 更新 (PU) モデルを考案し ました。これは、情報処理の理論に基づいており、耳鳴発症のいくつかの重要な特徴を 説明できます。 PUモデルは、脳が内耳から受信した情報を直前に受信した情報と比較 することによって継続的に更新すると仮定しています。すなわち、聴覚システムは、聴 覚入力の絶対値とは対照的に、感覚入力の相対的な変化を処理します。これは、差分パ ルス符号変調(差分 PCM)と呼ばれる音楽や画像に使用されるデータ圧縮技術の機能に 似ています。 PUモデルは、内耳が聴覚N1応答を介して聴覚皮質に音の変化を伝達す ることを提案します。聴覚 N1 は構成するイベント関連の潜在的な構成要素であり、聴 覚入力の変化の主要な信号です。聴覚障害の場合、PU モデルにおいて、以前の刺激パラ メータに基づいて予測されるべき知覚が不確定な状態にあると聴覚システムが判断し、 それが耳鳴の発生につながる可能性があります。

1 Introduction

- Tinnitus is the perception of a sound in the absence of a corresponding external acoustic stimulus. Most individuals experience a transient and punctual form of tinnitus, whereas chronic tinnitus affects approximately 10%–15% of the population (Langguth et al., 2013). Although many explanatory models of tinnitus have been proposed to date, few adequately explain the ensemble of features that characterize the phantom percept (Sedley et al., 2016). Almost all models hypothesize that a change in neural activity or an auditory cortex structural abnormality is the main driver of tinnitus (Henry et al., 2014). However, the neural changes proposed by these models would develop over several days (Henry et al., 2014), which is in stark contrast with some of the temporal features of tinnitus:
- 1. Tinnitus can suddenly occur within a few minutes after a person is placed in a completely silent environment, only to subside as soon as the person returns to a normal environment (Heller and Bergman, 1953; Tucker et al., 2005; Del Bo et al., 2008).
- 2. Tinnitus is almost immediately attenuated (generally within one minute) by the presentation of a masker sound; when the masker sound is removed, the tinnitus percept returns to pre-masker levels within a few minutes (Roberts et al., 2006; Adjamian et al., 2012; Schaette and McAlpine, 2011; Weisz et al., 2006).

耳鳴は、対応する外部音響刺激がない場合の音の知覚です。ほとんどの人は一過性の耳鳴を経験しますが、慢性的な耳鳴は人口のおよそ 10%から 15%に起こります(Langguth et al。、2013)。今日までに多くの耳鳴モデルが提案されてきましたが、幻覚の特徴を適切に説明するものはほとんどありません(Sedley et al。、2016)。ほとんどすべてのモデルが、神経活動の変化または聴覚皮質構造の異常が耳鳴の主な要因であるとしています(Henry et al。、2014)。しかしながら、これらのモデルによって提案された神経の変化は数日を要し(Henry et al。、2014)、それは耳鳴の時間的な特徴のいくつかと全く対照的です:

781. 人が完全な静寂環境に置かれた後、数分以内に耳鳴が突然発症しえますが、通常の79環境に戻るとすぐに治まります (Heller and Bergman、1953; Tucker et al。、2005; Del

80 Bo)。ら、2008年)。

2.耳鳴はマスカー音の提示によってほとんどすぐに(一般的に 1 分以内に)減衰します。マスカー音が取り除かれると、耳鳴知覚は数分以内にマスカー前のレベルに戻ります(Roberts et al。、2006; Adjamian et al。、2012; Schaette and McAlpine、2011; Weisz et al。、2006)。

Here, we present a novel mechanistic model of tinnitus, the perception-update (PU) model. The model is an information-processing model based on a data compression technology commonly used for compressing music and image files, called differential pulse code modulation (differential PCM; Cutler, 1950), and posits that tinnitus results from a data compression error. The model further postulates that the auditory cortex recognizes sound inputs by comparing it to the input of the previous instant, and thus acts as a detector of input changes. In this model, the auditory N1, a prominent electromagnetic response of the auditory cortex that is elicited approximately 100ms after the onset and offset of a discrete tone or after an alteration of a continuous tone (Zhang et al., 2016), serves as a marker of this change detection process within auditory cortex. Indeed, recent studies have revealed that the auditory N1 detects change by comparing the information of a preceding stimulus with that of a subsequent stimulus (Inui et al., 2010).

The PU model will be described in greater detail below, and illustrations of how it successfully explains tinnitus features will be provided. First, the following section will present current models of tinnitus.

我々は耳鳴の新しいメカニズムモデル、perception-update (PU) モデルを紹介します。 このモデルは、差分パルス符号変調 (Differential PCM; Cutler、1950) と呼ばれる音楽 ファイルや画像ファイルの圧縮に一般的に使用されているデータ圧縮技術に基づく情 報処理モデルであり、データ圧縮エラーが原因で耳鳴が生じると仮定しています。モ デルはさらに、聴覚皮質が前の瞬間の入力と比較することによって音入力を認識し、 したがって入力変化の検出器として機能すると仮定しています。このモデルでは、聴 覚皮質の顕著な電磁気的応答である聴覚N1 (それは断続音の開始および終了後、ま たは連続音の変化後約100msで誘発される(Zhangら、2016))が、聴 覚皮質内の変化検出プロセスのマーカーであるとしています。実際、最近の研究では、 聴覚 N1 が先行刺激の情報と後続刺激の情報を比較することによって変化を検出するこ とが明らかにされています(Inui et al。、2010)。

112 PUモデルは、以下により詳細に説明され、いかにして耳鳴の特徴をうまく説明する
 113 かの図解が提供されます。まず、次のセクションでは既存の耳鳴のモデルを紹介しま
 114 す。

115 2 Article types

116 A Hypothesis and Theory article within the specialty of Auditory Cognitive Neuroscience.

3 Current models of tinnitus

- Many different models have been proposed to explain how tinnitus develops. Although many
- have shown promise, they, for the most part, do not adequately account for the majority of
- observed tinnitus features.
- For instance, the peripheral model (Mulders and Robertson, 2009) proposes that plastic
- processes within the auditory system following damage to the peripheral nerves contribute to the
- emergence of tinnitus. The prevailing view nowadays is rather that tinnitus originates mainly in
- the central auditory system (CAS) (Jastreboff, 1990; Penner and Bilger, 1995; Lockwood et al.,
- 125 1998), in part because tinnitus was shown to increase following auditory nerve excision (House
- 126 and Brackmann, 1981).
- 127 The Tonotopic Reorganization Model (Rauschecker, 1999) proposes that the cause of tinnitus
- lies in the expansion of the tonotopic map at the edge of the hearing loss. Recent research,
- however, has indicated that macroscopic tonotopic reorganization of the auditory cortex is not
- necessary for the emergence of tinnitus (Yang et al., 2011), and the model has difficulty
- accounting for tinnitus that has broadband pitch characteristics (Henry et al. 2014). Both the
- central gain model, which hypothesizes that tinnitus emerges following an increase in gain (or
- 132 central gain model, which hypothesizes that thinitus emerges following an increase in gain (of
- sensitivity) within the CAS (Jastreboff, 1990; Schaette and Kempter, 2006; Noreña, 2011), and
- the neural synchrony model (Noreña and Eggermont, 2003; Seki and Eggermont, 2003),
- stipulate that tinnitus is the result of excessive local neuronal firing synchrony. However,
- 136 computational studies demonstrate that phase locked (synchronous) activity among auditory
- neurons is more likely to depolarize postsynaptic targets than temporally incoherent inputs to the
- same neurons (Stevens and Zador, 1998; Singer, 1999; Niebur et al., 2002). The filling-in model
- (De Ridder et al., 2015; Roberts et al., 2013; De Ridder et al., 2014a), which proposes that
- deafferented parts of the auditory cortex receive inputs from adjacent normally functioning
- cortex, assumes that spontaneous subcortical input is reduced in hearing loss. However, recent
- evidence has shown that it is, in fact, increased (Sedley et al., 2016). Many human and animal
- studies comparing hearing-impaired tinnitus subjects to normal hearing controls indicate that
- spontaneous neural activity patterns in the auditory pathway are altered (Weisz et al., 2007;
- Adjamian et al., 2012; Brozoski et al., 2002; Noreña and Eggermont, 2003; Weisz et al., 2005).
- Tagannan et al., 2012, Brozoski et al., 2002, Troteila and Eggermont, 2003, Weisz et al., 2003)
- However, these neural changes are presumably due to the hearing loss rather than to tinnitus
- itself, and there is little evidence supporting a correlation between tinnitus and these neuronal
- 148 changes (Adjamian et al., 2012; Sedley et al., 2016). On the other hand, the recently published
- predictive coding model, which posits that the brain predicts perception based on previous
- stimulation states, can also explain the majority of observed tinnitus features (Sedley et al.,
- 151 2016). Both the similarities and differences between this model and the PU model will be
- discussed below.
- 153 耳鳴がどのように生じるかを説明するために、多くの異なるモデルが提案されていま
- 154 す。多くは有望であるものの、一般的に耳鳴の臨床特徴を説明することに失敗してい
- 155 ます。
- 156 例えば末梢モデル (Mulders and Robertson, 2009)では、末梢神経への損傷後の聴覚系内の
- 157 塑性プロセスが耳鳴の発生に寄与することが提案されています。しかし、聴覚神経切
- 158 除後に耳鳴が増加することが示されたことも部分的な理由となり、今日では、耳鳴の
- 159 起源が中央聴覚システム (CAS) (Jastreboff、1990; Penner and Bilger、1995;
- 160 Lockwood et al。、1998) (House and Brackmann、1981) にあるという意見が支配
- 161 的です。

164165

166

167

168

169

170

171172

173

174

175

176

177

178179

180

181 182

183

184

185

186 187

188

189

190

191

192

193

194 195

196

197

198 199

200

201

202203

204

205

Tonotopic Reorganization Model (Rauschecker、1999) は、耳鳴の原因が聴力損失の 端で周波数地図の拡張にあることを提案しています。しかし、最近の研究は、聴覚皮 質の巨視的な周波数地図の再構成が耳鳴の出現に必要ではないことを示しており (Yang et al。、2011)、また、このモデルは広帯域ピッチ特性を有する耳鳴を説明す ることが難しい (Henry ら、 2014) 。中央利得モデルは CAS (Jastreboff、1990; Schaette and Kempter、2006;Noreña、2011) において利得(または感受性) が増加す ることで耳鳴が出現すると仮定し、神経同期モデル(Noreña and Eggermont, 2003; Seki and Eggermont, 2003) は、耳鳴が過剰な局所ニューロンリング同期の結果であること を規定しています。しかし、計算上の研究は、聴覚ニューロン間の位相同期(同期) 活動が、同じニューロンへの時間的に混沌とした入力よりもシナプス後標的を脱分極 させる可能性が高いことを実証しています (Stevens and Zador、1998; Singer、1999; Niebur et al。。聴覚野の障害部位が隣接する正常に機能する皮質からの入力を受け取 ることを提案する充填モデル (De Ridder et al。、2015; Roberts et al。、2013; De Ridder et al。、2014a) は、聴力障害において皮質下の自発入力は低下すると仮定して います。しかし、最近の証拠によると、それは実際には増加しています(Sedley et al。、2016)。聴覚障害耳の被験者と正常な聴覚の対照を比較した多くのヒトおよび 動物の研究は、聴覚経路の自発的な神経活動パターンが変化していることを示してい ます (Weisz ら、2007; Adjamian ら、2012; Brozoski ら、2002; Noreña and Eggermont、 **2003**: Weisz et al。、**2005**) 。しかし、これらの神経の変化はおそらく耳鳴そのもので はなく聴力損失によるものであり、耳鳴とこれらのニューロンの変化との相関を支持 する証拠はほとんどありません(Adjamian et al。、2012; Sedley et al。、2016)。

一方で、近年に発表された、予想符号化モデルは、脳が知覚を推論するもので、耳鳴パラドックスの全てを説明しえます。このモデルとPUモデルとの間の類似点と相違点の両方を後で論じます。

Most current tinnitus models posit underlying neurophysiological changes to explain its emergence. It is difficult to reconcile this hypothesis with the rapid onset and offset of the tinnitus percept (Henry et al., 2014). Spontaneous hyperactivity in the cochlear takes approximately seven days after sound exposure to occur (Salvi et al., 1978). Similarly, changes in the spontaneous firing rates of auditory neurons typically take longer to develop in subcortical (Kaltenbach et al., 2004) and cortical (Noreña and Eggermont, 2003) auditory regions. Auditory cortex map expansion typically takes place over days or even weeks (Rajan et al., 1993; Willott et al., 1993). The network model (De Ridder et al., 2014b) does not specify the neural origin of tinnitus, but rather proposes that a wide network of brain areas is implicated to explain several of its features, such as its conscious perception and associated distress and autonomic reactions (Schlee et al., 2008; Schlee et al., 2009; Rauschecker et al., 2010). Even in people not chronically affected by tinnitus, a tinnitus percept can easily emerge after inserting earplugs (Schaette et al., 2012) or after entering an anechoic chamber (Del Bo et al., 2008). Similarly, the tinnitus percept is found to quickly dissipate when returned to normal hearing conditions. Finally, when presented with a masker stimulus, the tinnitus percept decreases for the majority of chronic tinnitus patients, a phenomenon known as residual inhibition (Roberts et al., 2008; Adjamian et al., 2012).

多くの耳鳴モデルは、神経生理学的変化によって耳鳴が出現すると説明しています。 これら理論を耳鳴の急速な発生や停止と符号させることは困難です(Henry et al。、 2014)。蝸牛における自発活動の亢進は、音の暴露が発生してから約7日を要します(Salvi et al。、1978)。同様に、聴覚ニューロンの自発発火率は、皮質下(Kaltenbach et al。、2004)および皮質(Noreñaand Eggermont、2003)の聴覚領域で増大するためには典型的には時間がかかる。聴覚皮質マップの拡張は、通常、数日または数週間にわたって行われる(Rajan et al。、1993; Willott et al。、1993)。ネットワークモデル(De Ridder et al。、2014b)は、耳鳴の神経起源を特定するのではなく、広範囲の脳領域のネットワークが、その意識的知覚および関連苦痛や自律神経反応(Schlee ら、2008; Schlee ら、2009; Rauschecker ら、2010)などのいくつかの特徴を説明することを示唆している。慢性的に耳鳴のない人でも、耳栓(Schaette et al。、2012)を挿入した後、または無響室に入った後に耳鳴知覚が容易に現れることがある(Del Bo ら、2008)。同様に、耳鳴知覚は、正常な音環境に戻ったときに迅速になくなることが見出される。最後に、マスカー刺激を提示すると、慢性耳鳴患者の大部分の耳鳴知覚が低下し、これは残留阻害として知られている現象である(Roberts et al。、2008; Adjamian et al。、2012)。

4 The PU model: tinnitus as an error of sound change integration

4.1 Auditory N1 as a change detector

224 変化検出器としての聴覚 N1

As stated above, the auditory N1 is a prominent cortical electroencephalographic response to both the onset (On-response; On-N1) and offset (Off-response; Off-N1) of an auditory stimulus (Zhang et al., 2016). An auditory N1 can also be elicited by infrequent changes in pitch or timbre of a continuous complex tone (Vaz Pato and Jones, 1999; Change-N1). The amplitude of Change-N1 components has been shown to increase as a function of the magnitude of pitch/timbre change (Arlinger et al., 1982; Jerger and Jerger, 1970; Kohn et al., 1978; Lavikainen et al., 1995; McCandless and Rose, 1970; Spoor et al., 1969; Yingling and Nethercut, 1983). Multiple types of continuous natural stimuli with changing pitch patterns have been known to produce Change-N1s, such as fricative to vowel transitions (Ostroff et al., 1998) and vowel to vowel transitions (Martin and Boothroyd, 2000), both of which are important for phoneme perception.

247 な刺激が Change-N1 を生成することが知られていますが、これらは共に音素知覚にと 248 って重要です。

The MMN (mismatch negativity) (Näätänen and Winkler, 1999; Näätänen et al., 2005; Näätänen et al., 2007; Picton et al., 2000; Kujala et al., 2007) is an electroencephalographic response that is elicited between 150 and 200 ms following the onset of a change in any regular aspect of auditory stimulation. An MMN is commonly obtained under a so-called oddball paradigm (Inui et al., 2010)—a stimulus sequence where a deviant tone irregularly appears among a series of identical tones (Näätänen and Picton, 1987). Both the MMN and the Change-N1 have been used to investigate the mechanisms of change-detection in the auditory system and their relation to sensory memory (Jones et al., 2000; Hung et al., 2001; Vaz Pato et al., 2002; Jacobsen et al, 2003; Noda et al., 1999). Sensory memory has been defined as the shortest memory in the multi-store memory model (Atkinson and Shiffrin, 1968), and is believed to last in the range of 10 (Sams, 1993) to 15 seconds (Winkler and Cowan, 2005). Furthermore, sensory memory is attention-independent, modality-specific (Nishihara et al., 2014).

MMN(ミスマッチ陰性)(Näätänenand Winkler、1999年;Näätänenら、2005年;Näätänenら、2007年; Pictonら、2000年; Kujalaら、2007年)は音響の通常状態の変化の始まりから150から200msの間に誘発される脳電磁場反応です。 MMNは、いわゆるオッドボールパラダイム(Inuiら、2010年) - 逸脱トーンが一連の同一のトーンの間で不規則に現れる刺激シーケンスーの下で一般に得られる(Naatanensty Picton)、1987)。 MMNおよび Change - N1の両方は、聴覚系における変化検出のメカニズムおよびそれらと感覚記憶との関係を調査するために使用されてきた(Jonesら、2000年; Hungら、2001年; Vaz Patoら、2004年)。2002; Jacobsenら、2003; Nodaら、1999)。 感覚記憶はマルチストアモデルにおける最短記憶として定義されており(Atkinson and Shiffrin、1968)、10秒(Sams、1993)から15秒の範囲で持続すると考えられている(Winkler and Cowan、2005)。さらに、感覚記憶は注意に依存せず、モダリティに特異的である(Nishihara et al。、2014)

In contrast to Change-N1, ON-N1 has been described as an "obligatory" cortical response to sound input (May and Tiitinen, 2010), as opposed to a response to a change in input. Both ON-N1 and OFF-N1 responses are often believed to represent similar automatic cortical responses owing to their similar properties in latency, topography, and source localization (Pantev et al., 1996; Hari et al., 1987; Yamashiro et al., 2009; Nishihara et al., 2011; Noda et al., 1998). Nishihara et al investigated the similarity between the ON-N1 with the Change-N1 and their relationship with sensory memory (Nishihara et al., 2011). They concluded that ON-N1 and Change-N1 are both generated by the same neural mechanism and are part of the change detection system that is based on sensory memory. Furthermore, they showed that whereas a Change-N1 response is elicited by any change in acoustic stimulation, ON-N1 is a response elicited by a change from preceding silence. Finally, Yamashiro et al (Yamashiro et al., 2009) reported that, similar to ON-N1, OFF-N1 is also a response based on sensory memory systems, and that both ON-N1 and OFF-N1 can be considered as subtypes of Change-N1. In light of these findings, ON-N1 and OFF-N1 are now also considered responses that signal a detected change in auditory stimulation.

Change-N1 とは対照的に、ON-N1 は、入力の変化に対する反応ではなく、音声入力に対する「必須」の皮質反応として記述されてきました(May and Tiitinen、2010)。 O

N - N 1 応答とOFF - N 1 応答の両方は、潜時、音域分布、および信号源分布におけるそれらの類似の特性のために類似の自動皮質反応を表すとしばしば考えられている(Pantevら、1996; Hariら、1987; Yamashiroら、1986)。 、2009年;西原ら、2011年; Nodaら、1998年)。 Nishihara らは、ON-N1 と Change-N1 との類似性、および感覚記憶とのそれらの関係を調査した(Nishihara et al。、2011)。彼らは、ON-N1 と Change-N1 はどちらも同じ神経メカニズムによって生成され、感覚記憶に基づく変化検出システムの一部であると結論付けました。さらに、彼らは、Change-N1 反応は音響刺激の何らかの変化によって誘発される反応であることを示した。最後に、Yamashiro et al(Yamashiro et al。、2009)は、ON-N1 と同様に、OFF-N1 も感覚記憶システムに基づく反応であり、ON-N1 と OFF-N1 の両方が Change-N1 のサブタイプとして考えられることを報告しました。これらの知見に照らして、ON - N 1 およびOFF - N 1 もまた、聴覚刺激の検出された変化を知らせる応答と見なされている

4.2 Sound perception is achieved by integrating sound change

音の知覚は、音の変化を積分することで得られる

To illustrate how the integration of sound input change leads to sound perception, Figure 1 presents the example of a discrete tone burst (e.g. 6000 Hz) arriving in the auditory system. A marked change in neuronal firing in the auditory cortex takes place at the onset and offset of the stimulus. If the brain derives sound intensity (volume) based on a change in the auditory input, it is necessary to integrate the actual value of change. The driving hypothesis behind the PU model is that sound perception is continuously updated within the auditory system by determining at any given moment the relative change in input from the immediately preceding moment, rather than being obtained by determining the absolute sound parameters.

For example, let us examine the situation where an auditory stimulus is initially at 30 dB, then increases to 80 dB at time point I, is then further increased to 100 dB at time point II, only to finally decrease to 50 dB at time point III. The auditory cortex receives new information—that is distinct from previously received information—from the inner ear at time-points I, II, and, III; at each of these time points, an auditory N1 is elicited by the sound change. The PU model proposes that the auditory N1 signals the magnitude of change (+50, +20, and -50), as opposed to the absolute magnitude (e.g. sound level) of the stimulus. Consequently, the auditory system achieves perception by integrating the relative values provided by the auditory N1.

音声入力変化の積分がどのようにして音声認識につながるかを説明するために、図 1 は、聴覚システムに到着する断続音トーンバースト (例えば、6000Hz) の例を示す。

聴覚野におけるニューロン発火の顕著な変化は、刺激の開始および停止時に起こる。

脳が聴覚入力の変化に基づいて音量(音量)を導出するならば、実際の変化量を積分

する必要がある。我々のモデルの背後にある運動仮説は、聴覚システムでは、絶対的

な音量を計測するのではなく、直前の瞬間に測定されたレベルからの相対的な変化を

比較することによって、継続的に音認識が更新されるということです。

332 例えば、実際の音量が最初は 30dB であり、時点 I で 80dB に増加し、時点 II で 100dB

にさらに増加し、最終的に時点 Ⅲ で 50dB に減少する状況を調べる(図 1B)。聴覚野

334 は、I、II、および III の時点 I で内耳から以前に受信した情報とは異なる新しい情報を受信する。これらの時点のそれぞれにおいて、聴覚 N1 が音の変化によって引き出される。 我々のモデルは、聴覚 N1 が刺激の絶対的な大きさとは対照的に変化の大きさ(a、b、c)を信号化することを提案し、聴覚系は聴覚 N1 によって提供される相対値を積分することによって認識を達成する。

- The PU model is analogous to a data compression/decompression technology called differential pulse code modulation (differential PCM) (Cutler, 1950). Differential PCM is used for processing data that is correlated with adjacent data, such as for the processing of voice and image files. Figure 2 illustrates how differential PCM works using an example of a climber walking along a mountain ridge. To measure the height of the ridge (relative to sea level), we can: (1) directly measure the height at each point, or (2) measure the ridge height at point (a) only, and then calculate the difference in elevation at each adjacent point (relative to the previous point).
- 348 PU モデルは、差分パルスコード変調(差分 PCM) (Cutler、1950) と呼ばれるデータ圧縮/圧縮解除技術に類似しています。差分 PCM は、音声および画像ファイルの処理など、隣接するデータと相関のあるデータを処理するために使用されます。図 2 は、登山者が山頂に沿って歩行する例を介して、差動 PCM がどのように動作するかを示しています。
 - If we want to measure the height at very short intervals (e.g. every 10 m), it becomes a more tedious task because of the many measurement points. At very short intervals, the difference in height between adjacent points also decreases, reducing the size of the relative height difference. This is precisely how data compression methods would treat the data to reduce the information by using fewer bits than the original representation, which is essential for processing large amounts of continuous information at very fine intervals. We propose here that the auditory system processes sound information in a similar manner. In practice, data compression and decompression calculations are achieved with mathematical integration and differential equations to deal with continuously changing values. However, for simplicity, we will consider here that these stepwise changes can be assessed by simple addition and subtraction to better illustrate the model.
 - 非常に短い間隔 (例えば、10m) で高さを測定したい場合、多くの測定点があるためにより面倒な作業になる。非常に短い間隔では、隣接する点間の高さの差もまた減少し、相対的な高さの差のサイズが減少する。これは、データ圧縮技術が、どのように元の情報よりも小さなビット数で処理するかを正確に示しており、非常に細かい間隔で連続する大量の情報を処理するための本質であります。ここでは、聴覚システムが同様の方法で音声情報を処理することを提案する。実際に連続的に変化する値に対処するためには、積分および微分を用いてデータ圧縮および解凍処理が行われる。しかし、簡単のために、階段状変化の単純な加算減算によってモデルをよりよく表現することができます。

4.3 Arbitrariness of sound perception results from uncertainty within the auditory system

聴覚システム内の不確実性から生じる音知覚の任意性

375

376

377

378

379

380

381

382 383

384

385 386

387 388

389

390

391

392

393

394

395

396

397

398

399

400

401

402

403

404

405

406

407

408 409

410

411 412

413

414

415

The PU model posits that the auditory system constantly updates its perception state based on changes in the acoustic signal, and that perception is updated when an auditory N1 is evoked. In the absence of an N1 response, the PU model proposes that perception can be maintained for the duration of sensory memory. Given the existence of multiple short-term storage systems in the brain, it may be possible for the auditory system to maintain perception for a short duration without requiring an update in the sensory input. Such systems include sensory memory and echoic memory, which are believed to last between 10 (Sams et al., 1993) and 15 seconds (Winkler and Cowan, 2005), although some authors have argued that these storage systems may preserve the sensory trace for even longer periods (Sams et al., 1993; Crowder and Morton, 1969; Watkins and Todres, 1980). However, if inner damage inhibits the ability of the auditory system to perceive a specific sound frequency, it may not be able to properly detect the volume of sounds presented at that same frequency. Figure 3 (panels A and B) illustrates this situation, where the auditory system cannot reliably detect sound changes that produce maximal volumes under 30dB. In the case of tinnitus (panel C), the PU model proposes that once the acoustic stimulation drops below the lower limit of hearing capability for a given frequency for a duration period longer than the length of sensory memory, perception cannot be maintained and becomes uncertain. Since sensory memory gradually decreases following the offset of a stimulus, and lasts approximately 10 seconds (Sams et al., 1993), its influence on sensory perception also gradually decreases and ends approximately after 10 seconds. In such cases, perception becomes arbitrary as it can take various different values, including those that produce phantom auditory percepts.

PUモデルは、聴覚システムが音響信号の変化に基づいてその知覚状態を絶えず更新 し、その知覚が聴覚N1が誘発されたときに更新されることを仮定する。 N1反応が ない場合、PUモデルは、知覚が感覚記憶の持続期間の間は維持され得ることを提案 する。脳内に複数の短期記憶システムが存在することを考えると、聴覚システムが感 覚入力の更新を必要とせずに短期間の間は知覚を維持することが可能である。そのよ うなシステムは感覚記憶およびエコー記憶を含み、それらは 10 秒 (Sams et al。、 1993) から 15 秒 (Winkler and Cowan、2005) の間続くと信じられている。さらに長 い期間、持続する記憶についても論じられている。 (Sams et al。、1993; Crowder and Morton、1969; Watkins and Todres、1980)。 しかしながら、内耳損傷により特定 の周波数の音を知覚する聴覚システムの能力が妨げられると、その周波数で提示され る音の音量を正しく検出することができないかもしれません。図3(パネルAおよびB) は、この状況を示しています。ここで、聴覚システムは、30dB 未満の音量の音の変化 を確実に検出できません。耳鳴の場合(パネルC)、PUモデルは、所定の周波数の 音刺激が、感覚記憶よりも長時間にわたって聴覚能力の下限を下回ると、知覚を維持 することができず不確定になると提案する。 感覚記憶は刺激の停止に伴って徐々に減 少し、約 10 秒間続くので(Sams ら、1993)、感覚知覚に対するその影響もまた徐々 に減少し、約10秒後に終了する。このような場合、知覚は様々な値をとることができ ることで任意になり、幻覚の聴覚知覚を生み出しうる。

- Tinnitus perception predicted by predictive coding and the free energy principle
- 416 予測符号化と自由エネルギー原理により予測される耳鳴知覚

The PU model posits that, when there is no change in auditory input, perception becomes uncertain and the auditory system then infers perception. The PU model is built upon the predictive coding framework (Friston and Kiebel, 2009), which permits inferred perceptions. The model assumes that the sensory system is hierarchically organized: the higher-level areas generate predictions and communicates them to the lower level states, whereas the lower level areas communicate the difference between the actual input and the prediction (i.e prediction error) to the higher-level areas. The auditory system is thus updated by these bi-directional feedback loops, which helps improve the accuracy of subsequent predictions. Both the prediction error and the prediction compete with one another to influence the final percept.

PUモデルは、聴覚入力に変化がないとき、知覚は不確実になり、そして聴覚システムは知覚を推測すると仮定する。 PUモデルは、予測された知覚を可能にする予測コーディングフレームワーク(Friston and Kiebel、2009)に基づいて構築されている。 このモデルは、感覚系が階層的に構成されていると仮定しています。高レベル領域は予測を生成し、それらを低レベル状態に伝達する一方、低レベル領域は実際の入力と予測との間の差(すなわち予測誤差)を高レベル領域に伝達する。したがって、聴覚系はこれらの双方向フィードバックループによって更新され、それはその後の予測の精度を向上させるのに役立つ。 予測誤差と予測の両方が、最終的な知覚に影響を与えるために互いに競合します

Figure 4 illustrates how differential PCM applies to the predictive coding model. The differential PCM system is built into the lowest sensory input level. Remarkably, the origin of predictive coding can be traced back to early differential PCM studies (e.g. O'Neal, 1966). "Prediction" and "prediction error" in the predictive coding model roughly correspond to what we termed "current data" and "difference" in differential PCM (see Figure 2). Thus, differential PCM and predictive coding model share the common idea that the overall flow of the system is calculated by the difference between two adjacent data. The model illustrated in Figure 4 depicts a prediction loop where "the predicted value (dB)" and "the perceptual value (dB)" are applied in parallel for all frequencies. Perception is achieved at the highest level of the hierarchical loop. All levels, including the perception level, generate their own set of predictions and communicate them to the lower levels. To determine the "predicted value", we can select one of the higher levels close to the perception level and view it as a "representative higher level". The predicted value generated at this level is defined as the "predicted value". Unless there is a large prediction error (due to an irregular external stimulus), the predicted values tend to be stable (Rao and Ballard, 1999). When the prediction error is small, the "predicted value" is approximately equal to the value observed at the other higher levels and at the highest level. It is also approximately equal to the actual perceptual value. When the external stimulus can be predicted perfectly, the prediction error becomes zero, and the perceptual value equals the predicted value. In actual experiments, if the stimulus is constant, the prediction error is zero and the percept is accurately reflected by the prediction (Rao and Ballard, 1999).

図 4 は、差分 PCM がどのように予測符号化モデルに適用されるかを示しています。差分 PCM システムは最低の感覚入力レベルに組み込まれています。注目すべきことに、予測符号化の起源は初期の差分 P C M 研究にまでさかのぼることができる(例えば、O'Neal、1966)。予測符号化モデルの「予測」と「予測誤差」は、差分 P C M で「現在のデータ」と「差」と呼んだものにほぼ対応します(図 P を参照)。したがって、差分 P C M および予測符号化モデルは、システムの全体の流れが P 2 つの隣接データ間の

差によって計算されるという共通の考えを共有する。図4に示すモデルは、「予測値(dB)」および「知覚値(dB)」がすべての周波数に対して並行して適用される予測ループを示す。知覚は階層的ループの最高レベルで達成される。知覚レベルを含むすべてのレベルは、独自の予測セットを生成し、それらを下位レベルに伝達します。「予測値」を決定するために、知覚レベルに近いより高いレベルのうちの1つを選択し、それを「代表的なより高いレベル」として見ることができる。このレベルで生成された予測値を「予測値」と定義します。 (不規則な外部刺激による) 大きな予測誤差がない限り、予測値は安定する傾向があります (Rao and Ballard、1999)。予測誤差が小さい場合、「予測値」は他のより高いレベルおよび最も高いレベルで観察される値にほぼ等しい。それはまた実際の知覚値にほぼ等しい。外的刺激が完全に予測され得るとき、予測誤差はゼロになり、知覚値は予測値に等しい。実際の実験では、刺激が一定の場合、予測誤差はゼロになり、知覚は予測によって正確に反映されます (Rao and Ballard、1999)。

In the lowest level, the bottom-up communication consists of the "prediction error" (i.e. change in sound input), whereas the top-down information coming from the top level consists of the "predicted value" (i.e. the current intensity of the sound input). It has been proposed that the predictive coding is achieved in the brain in a manner that follows the free energy principle (Friston and Kiebel, 2009), which applies statistical physics to perceptual processes. The free energy principle stipulates that "precision" of each input stimulus is important, because weighting the precision for each input stimulus leads to more accurate prediction. "Precision" and "uncertainty" share a reciprocal relationship in this model. Uncertainty is expressed by the variance of the probability distribution of inputs. For instance, a percept that can take any value means that its uncertainty is infinite and its reciprocal precision is zero. When the change of sensory input (prediction error) is uncertain, the precision is null and the prediction error is not weighted at all, and it cannot be reflected in perceptual reasoning.

最下位レベルでは、ボトムアップ通信は「予測誤差」(すなわち、音声入力の変化)から成りますが、トップレベルから来るトップダウン情報は「予測値」(すなわち、音の現在の音量)から成ります。予測的符号化は、知覚過程に統計物理学を適用する自由エネルギー原理(Friston and Kiebel、2009)に従う方法で脳内で達成されることが提案されている。自由エネルギーの原則では、各入力刺激の精度を重み付けするとより正確な予測が得られるため、各入力刺激の「精度」が重要であると規定されています。「精度」と「不確実性」はこのモデルでは逆数関係を共有しています。不確定性は、入力の確率分布の分散によって表されます。たとえば、任意の値をとることができることは、その不確定性が無限大であり、その逆数精度がゼロであることを意味します。感覚入力の変化(予測誤差)が不確定である場合、精度はゼロであり、予測誤差は全く重み付けされておらず、それは知覚的推論に反映され得ない

Even in such instances, the communication between each level is maintained and the perceptual value and "the predicted value" are sufficiently in line with one another. In a person with normal hearing, sensory inputs from the outside world are constantly received at the lowest level, where the difference between the prediction received from the upper levels and the sensory input is calculated. However, if the prediction error becomes uncertain and its contribution disappears, there is no interference from the outside world. As a result, the perceptual value and the predicted value may drift from the actual sensory input value while maintaining similar

values. Such a drifting is probably caused by the gradual amplification of the error in information exchange between the different hierarchical levels. The magnitude of the drift may be fairly constant within an individual, but it may vary between individuals. A phantom sound will be perceived when there is a large drift, that is, when the "predicted value" substantially deviates from the value of environmental sound.

そのような場合でも、各レベル間のコミュニケーションは維持され、知覚値と「予測値」は互いに十分に一致している。正常な聴覚を有する人では、外界からの知覚入力は常に最低レベルで受信され、ここで高レベルから受信された予測と知覚入力との間の差が計算される。ただし、予測誤差が不確定になり、その寄与が消えると、外界からの干渉はありません。その結果、知覚値および予測値は、類似の値を維持しながら実際の感覚入力値からドリフトする可能性がある。そのような漂流は、おそらく、異なる階層レベル間の情報交換におけるエラーの段階的な拡大によって引き起こされる。ドリフトの大きさは個人内ではある程度一定であるかもしれませんが、それは個人間で異なるかもしれません。大きなドリフトがあるとき、すなわち「予測値」が環境音の値から実質的に外れるとき、幻覚音は知覚されるだろう

4.4 Time scale of the predicted value

- In the previous section, we saw that the predicted value reflects the perceptual value (the sound intensity at a specific frequency) during a certain period of time. The principle of free energy states that three different time scales are important, the first is one with a rapid time scale of a few milliseconds, the second is one with a time scale of a few seconds, whereas the last operates on a much slower timescale (Friston et al., 2006).
- The dynamics of high-level representations unfold more slowly than the dynamics of lower level representations (Friston and Kiebel, 2009). This is because the state of a higher level prescribes a system that guides the flow of lower states. Based on these principles, the processing time scale at the sensory level (lowest level) of the PU model is on the order of a few milliseconds, which is in good agreement with the processing time required to detect sound changes. The predicted value processed at the highest level (perception) is on a time scale of a few seconds or more.
- Here, among the possible predicted values, the one corresponding to the frequency of tinnitus is defined as TL. In other words, the emergence of tinnitus corresponds to the perception of the TL, which is an erroneous predicted value.
- 534 .4 予測値のタイムスケール
- 前のセクションでは、予測値が一定期間の知覚値(特定の周波数での音の強さ)を反
 映していることを確認しました。自由エネルギーの原則は、3 つの異なる時間スケール
 が重要であると述べています。1 つ目は、数ミリ秒の速いタイムスケールを持つもの、
- 538 2 つ目は、数秒のタイムスケールを持つものです。 (Friston et al. 、2006)。
- 539 高レベルの表現のダイナミクスは、低レベルの表現のダイナミクスよりもゆっくりと 540 展開します(Friston and Kiebel、2009)。 これは、より高いレベルの状態が、より低
- 541 い状態の流れを導くシステムを規定しているためです。 これらの原理に基づいて、P

545546

547

548

577578

579

580 581

582 583 ここでは、可能な予測値のうち、耳鳴の周波数に対応するものをTLと定義する。言い換えれば、耳鳴の出現は、誤った予測値であるTLの知覚に対応しています

4.5 Acute and chronic phases of tinnitus

- When the perceptual value drifts owing to lack of sound change input in a person with either normal hearing or early acute tinnitus, tinnitus may not emerge because the value is within the usual range of environmental noise. However, when the perceptual value reaches a magnitude superior to that of the environment, tinnitus can emerge.
- 553 The basic assumption of the PU model is that tinnitus is a perception of an erroneous predictive 554 value, TL. In a quiet environment, the perceptual value is equal to TL (=tinnitus loudness) for 555 individuals with tinnitus. When an external sound input is present, the perceptual value is equal 556 to the loudness of the external input added to TL. This concept is illustrated in Figure 5: when a sound change input arrives at time point I, by definition of the PU model the next perceptual 557 558 value is calculated by adding the change input to the current perceptual value (TL). Subsequent 559 calculations of perceptual value are continued based on the current value from baseline added to the TL. That is, the TL behaves like an integral constant in a mathematical integration. 560 Therefore, external input is perceived in addition to the tinnitus percept at the corresponding 561 562 frequency band (e.g.4000 Hz).
- 563 4.5 耳鳴の急性期および慢性期
- 564 正常聴力または早期急性耳鳴を有する人において、音変化入力の欠如のために知覚値 565 がドリフトすると、その値は、通常の環境騒音の範囲内であるために耳鳴が現れない 566 ことがある。しかしながら、知覚値が環境より大きな値に達すると、耳鳴が出現する 可能性があります。
- PUモデルの基本的な仮定は、耳鳴が誤った予測値TLの知覚であるということであ 568 る。静かな環境では、知覚値は耳鳴のある人にとっては TL(=耳鳴の大きさ)に等しい。 569 外部音声入力が存在する場合、知覚的な値は TL に追加された外部入力の音量に等しく 570 なります。この概念は図5に示されている。音変化入力が時点Iに到着すると、PU 571 モデルの定義により、次の知覚値は、変化入力を現在の知覚値(TL)に加えること 572 によって計算される。その後の知覚値の計算は、TL に追加されたベースラインからの 573 574 現在値に基づいて続けられます。つまり、TL は数学的積分における積分定数のように 振る舞います。したがって、対応する周波数帯(例えば4000Hz)で耳鳴知覚に 575 加えて外部入力が知覚される 576
 - Further, we consider the case where external input continues afterward. When there is sufficient external input, TL is not necessarily fixed with the wrong value all the time. Rather, the wrong TL may be corrected to ensure an internal consistency (Figure 5, b). Friston et al. (Friston et al., 2006) explain that in the theory of free energy, the brain uses generalized coordinates to optimize predictive coding. Generalized coordinates are common concepts in physics, typically used for assessing object position and momentum. For example, when viewing a landscape from a moving train, it is recognized that the position of the landscape is fixed though the viewpoint

changes. The impression that the viewpoint changes according to the movement is what the brain learned about the causal structure of the world. We believe that the concept of moving coordinates also applies to the perception of sound volume. This is because modifying the integral constant TL is analogous to moving coordinates. For differential PCM, errors due to such integration constants are likely to occur frequently, and there should be a way to deal with it.

また、その後も外部入力が続く場合を考える。十分な外部入力がある場合、TL は常に間違った値に固定されるとは限りません。そうではなく、間違った TL が内部の一貫性を保証するために修正されるかもしれません(図 5、b)。 Friston 等。 (Friston et al。、2006) は、自由エネルギーの理論では、脳は一般化座標を使って予測符号化を最適化することを説明している。一般化座標は、物理学における一般的な概念であり、通常、オブジェクトの位置と運動量を評価するために使用されます。例えば、移動中の列車から風景を見ている場合、視点は変わっても風景の位置は固定されていると認識される。動きによって視点が変わるという印象は、脳が世界の因果構造について学んだものです。移動座標の概念は音量の知覚にも当てはまると考えます。これは、積分定数 TL を修正することが移動座標に似ているためです。差分 PCM では、このような積分定数による誤差が頻繁に発生する可能性があり、それを処理する方法があるはずです

Individuals with normal hearing can perceive sounds of low amplitude. Even if the TL is initially inaccurate, the brain can still correct the TL to an appropriate value by calculating the occurrence probability of such low-volume sounds in the normal environment. By correcting the TL value to a value of zero, the tinnitus perception thus becomes zero. This precise situation corresponds to a state of acute tinnitus.

On the other hand, once the perceptual value has shifted for a long time, it is difficult to correct the TL any more, even with sufficient external input. Since the perception of fantasy had been the basis of daily life, clues to the normal world have been lost. Hearing impaired lack information to obtain accurate recognition. In that case, TL is not corrected and remains wrong. The sound change inputs are calculated in a state shifted upward by TL (as if TL is an integral constant), and external sounds are perceived accompanied by tinnitus (Figure 5, a). Afterward, if there is no more change in the external sound input, the predicted value and the perceptual value will again drift toward the TL. The value of this chronic tinnitus patient gets a tendency towards TL when drifting. As such we have defined TL.

正常聴覚を持つ人は、小さな音を知覚することができます。たとえTLが最初は不正確であっても、脳は、通常の環境におけるそのような小さい音量の音の発生確率を計算することによって依然としてTLを適切な値に補正することができる。 TL値をゼロの値に補正することによって、耳鳴知覚はゼロになる。この正確な状況は急性耳鳴の状態に対応します。

一方、知覚値が長時間シフトすると、十分な外部入力があっても TL をこれ以上補正することは困難です。幻想の認識が日常生活の基礎であったので、通常の世界への手がかりは失われました。聴覚障害者には正確な認識を得るための情報が欠けています。その場合、TL は修正されず、間違ったままになります。音の変化の入力は(TL が整数定数であるかのように)TL だけ上にシフトした状態で計算され、外部の音は耳鳴を伴

625 626 627	って知覚されます(図 5、a)。その後、外部音声入力にそれ以上変化がない場合、予測値と知覚値は再び TL に向かってドリフトします。この慢性耳鳴患者の価値は漂流時に TL に向かう傾向があります。そのように、TL を定義しました
628 629 630 631 632 633 634	This TL concept is similar to the predictive value of tinnitus in Sedley model (Sedley et al., 2016). Both theories argue that tinnitus is of the result of incorrect predictions within the framework of predictive coding. In the PU model, predicted values are defined for each frequency, where the perception is expressed as a sum of the TL and the value of the external sound for a given frequency. On the other hand, in Sedley model, the predicted value of the tinnitus percept is defined separately. However, both models can still adequately account for the emergence of tinnitus.
635 636 637 638 639 640	この TL の概念は、Sedley のモデルにおける耳鳴の予測値に似ています(Sedley et al。、2016)。 両方の理論は、耳鳴が予測符号化の枠組み内の誤った予測の結果であると主張している。 P U モデルでは、予測値は周波数ごとに定義され、知覚は、所与の周波数についての T L と外部音の値との合計として表される。 一方、Sedley のモデルでは、耳鳴知覚の予測値は別に定義されています。 しかしながら、両モデルとも依然として耳鳴の出現を十分に説明することができる。
641	Small summary
642 643	1. The predicted value represents a perceived sound volume averaged over several seconds for a given frequency. Each frequency has its own corresponding predicted value.
644	2. TL is one of the predicted values, especially for the tinnitus frequency band.
645	3. Tinnitus leads to a perception of an erroneous predictive value TL.
646 647 648 649 650	 Typical Situation tinnitus loudness = TL. [No external sound: silence]: the perceptual value = TL (=tinnitus loudness). : Only tinnitus can be heard
651 652 653 654 655	 [With external sound]: the perceptual value= TL (=tinnitus loudness) + external sound volume. : external sound and tinnitus can be heard. ② In cases of Residual inhibition
656	tinnitus loudness < TL.: described later.
657	4. Acute tinnitus: TL is variable and can be corrected to 0.
658	5. Chronic tinnitus:
659	① TL is nearly constant and cannot be corrected to 0
660 661	② The perceptual value is calculated by changes of external sound with TL being the reference value (integral constant).

662	(3) When the perceptual value drifts, it heads toward the TL.
663	小まとめ
664 665	1. 予測値は、所定の周波数について数秒間の平均された知覚音量を表す。 各周波数はそれぞれに対応の予測値を有する。
666	2. TL は、特に耳鳴周波数帯の予測値の 1 つです。
667	3. 耳鳴は誤った予測値TLの知覚である。
668	①典型的な状況
669	耳鳴の大きさ = TL 。
670	[外部音なし:静寂]:
671	知覚値= TL (=耳鳴の大きさ)。
672	: 耳鳴のみが聴こえる
673 674	[外部音声あり]:
675	知覚値= TL(=耳鳴の大きさ)+外部音量
676	: 外部音と耳鳴が聞こえる。
677	②残存抑制の場合
678	耳鳴の大きさ <tl:後述する。< th=""></tl:後述する。<>
679	3. 急性耳鳴: TL は可変であり、0 に補正できる。
680	4. 慢性耳鳴:
681	①TL がほぼ一定で、0 に補正できない
682 683	②知覚値は、TL を基準値(整数定数)として、外部音の変化から算出します。 ③知覚値がドリフトすると、TL に向かいます
684	4.6 The perception-update model and the auditory pathway
685 686 687 688 689 690	Figure 4 shows the auditory path of information flow beginning in the inner ear and leading up to perception. Based on the information to the inner ear, auditory N1 components are generated to represent the change in auditory input. The sensory system is updated by modifying (integrating) the information change. This process consists of the application of the differential PCM procedure to the incoming information, as it is a necessary step to process acoustic information with a large number of parameters that can change quickly over short time intervals.

- The difference represented by the auditory N1 can be viewed as the "prediction error" of the free energy principle (Friston and Kiebel, 2009).
- 693 図 4 は、内耳から始まり知覚に至るまでの情報の流れの聴覚経路を示す。 内耳への情報に基づいて、聴覚入力の変化を表現するために聴覚N 1 成分が生成される。 感覚システムは、情報の変更を修正(積分)することによって更新されます。 このプロセスは、短い時間間隔で急速に変化する可能性がある多数のパラメータを用いて音響情報を処理するために必要なステップであるため、入力情報への差分 P C M の適用からなる。 聴覚N 1 によって表される差異は、自由エネルギー原理 (F r i s t o n a n d K i e b e 1、2009)の「予測誤差」と見なすことができる。

 The basic functioning of the PU model is consistent with the findings from electrophysiological studies. For instance, intracellular potentials recorded from inner hair cells accurately reflect the waveform of the original tone burst (Palmer and Russel, 1986). In the auditory nerve, strong activity is seen at the onset of the tone (Sumner and Palmer, 2012), and in the brainstem, ON-responses are observed, but no OFF response is observed. On the other hand, both ON- and OFF-responses are observed in the P1 waveform, which is a positive peak preceding the auditory N1, believed to originate in the auditory cortex (Nishihara et al., 2014). In the auditory cortex, both ON-response (ON-N1) and OFF-response (OFF-N1) are induced by the onset and offset of the tone burst, respectively (Abeles and Goldstein, 1972).

- PUモデルの基本的機能は、電気生理学的研究からの知見と一致している。 例えば、内有毛細胞から記録された細胞内電位は、元のトーンバーストの波形を正確に反映している(Palmer and Russel、1986)。 聴覚神経では、緊張の開始時に強い活動が見られ(Sumner and Palmer、2012)、脳幹では ON 反応が観察されるが、OFF 反応は観察されない。 一方、聴覚皮質に由来すると考えられている聴覚 N1 に先行する正のピークである P1 波形では、ON 応答と OFF 応答の両方が観察されます(Nishihara et al。、2014)。 聴覚皮質では、ON 反応(ON-N1)と OFF 反応(OFF-N1)の両方が、それぞれトーンバーストの開始とオフセットによって誘発される(Abeles and Goldstein、1972)。
- The change detection system based on sensory memory is established in the region after P1 where both ON and OFF responses are observed (Nishihara et al., 2014). Of course, additional information not directly related to the ON- and OFF responses can also be transmitted to the auditory cortex (Nourski, 2014). However, the auditory system has sufficient resolution to distinguish these inputs.
- 723 感覚記憶に基づく変化検出システムは、P1 とそれ以降のオンとオフの両方の反応が観察される領域に確立されている(Nishihara et al。、2014)。 もちろん、ON および OFF 応答に直接関係しない追加の情報も聴覚皮質に伝達することができます(Nourski、2014)。 しかし、聴覚システムはこれらの入力を区別するのに十分な解像度を持って います。

4.7 Clinical features of tinnitus explained by the perception-update model

1. Numerous experiments have shown that tinnitus can transiently appear, in otherwise unaffected individuals, when they experience sudden situations of auditory deprivation. Studies have shown that between 64% and 94% of unaffected individuals will experience tinnitus within five minutes after entering an anechoic chamber (Heller and Bergman,

1953; Tucker et al., 2005; Del Bo et al., 2008). Schaette et al. reported that 14 of 18 subjects who used earplugs consecutively for 7 days experienced tinnitus, which immediately subsided when the earplugs were removed (Schaette et al., 2012). The PU model explains this phenomenon by stipulating that such short-term episodes of auditory deprivation mimic hearing impairments given that normally ambient sounds are no longer being detected.

If the external sound input is significantly reduced, as when in a soundproof room, perception will rapidly become uncertain for a wide frequency band and the auditory system becomes ready for acute tinnitus. In such instances, as shown in Figure 4, "the predicted value" will gradually increase as TL. Although the growth rate of TL varies from person to person, TL can be perceived as tinnitus within a few minutes because the "predicted value" is processed in seconds. Since earplugs produce weaker sound insulation than a soundproof room does, TL is less likely to arise, and, if it does, it will occur for a more limited frequency band and likely require more time prior to being perceived.

4.7知覚更新モデルによって説明される耳鳴の臨床的特徴

多くの実験は、耳鳴のない人においても突然の聴覚刺激がない状況下で、耳鳴が一時的に現れうることを示した。研究によると、耳鳴のない人の64%~94%が無響室に入ってから5分以内に耳鳴を経験することが示されています(Heller and Bergman、1953; Tucker et al。、2005; Del Bo et al。、2008)。 Schaette等。耳栓を7日間連続して使用した18人の被験者のうち14人が耳鳴を経験し、耳栓が外されるとすぐに治まると報告した(Schaette et al。、2012)。 PUモデルは、そのような短期間の無音状態が、聴覚障害によって通常の周囲の音が検出されない状況を模倣すると規定することによってこの現象を説明する。

防音室の場合のように、外部の音声入力が著しく減少すると、知覚は広い周波数帯域に対して急速に不確定になり、そして聴覚システムは急性耳鳴に備えることができるようになる。このような場合、図4に示すように、「予測値」はTLとして徐々に増加します。 TLの増加率は人によって異なりますが、「予測値」は数秒で処理されるため、TLは数分以内に耳鳴として認識される可能性があります。耳栓は防音室よりも遮音性が弱いため、TLが発生する可能性は低く、発生してもより限られた周波数帯域で発生し、知覚されるまでに時間がかかる可能性があります

2. The vast majority of patients with tinnitus have some degree of hearing loss (Axelsson and Ringdahl, 1989; Henry and Wilson, 2001). Furthermore, even in cases where the audiological assessment reveals no hearing impairments, there may still be undetected damage to the auditory system, particularly in the cochlea (Weisz et al., 2006; Roberts, 2011), which can manifest itself as a slight hearing threshold elevation in the tinnitus frequency range (Roberts et al., 2008).

The PU model explains that for tinnitus to become chronic, it is necessary that there is no sound input of a specific frequency. In individuals with normal hearing, there is little probability that an absence of sound input will continue for extended periods of time.

耳鳴のある患者の大多数は、ある程度の難聴を持っています (Axelsson and Ringdahl、1989; Henry and Wilson、2001)。 さらに、聴覚学的評価で聴覚障害

がないことが明らかになった場合でも、特に蝸牛では聴覚系にまだ検出されていない損傷があるかもしれず(Weisz et al。、2006; Roberts、2011)、それは耳鳴周波数範囲のわずかな聴覚閾値上昇として現れる可能性があります(Roberts et al。、2008)。PUモデルは、耳鳴が慢性になるためには、特定の周波数の音声入力がないことが必要であると説明している。 聴覚が正常な個人では、音声入力がないことが長期間続く可能性はほとんどありません

3. Even in patients with a similar level of hearing loss, the magnitude (i.e. loudness) of the tinnitus percept tends to vary (Roberts et al., 2006; Adjamian et al., 2012; Schaette and McAlpine, 2011; Weisz et al., 2006). When there is an absence of external input, the TL can take various different values. In individuals with normal hearing, there is generally little drift of the predictive value (Figure 4), so it rarely reaches a loudness greater than that of the background noise of the environment. As the duration of a period without external input increases, the probability that the perceptual value and the predicted value will drift also increases. In instances where this is repeated often, the drift may stabilize and become fixed. However, the magnitude of the drift depends on various intrinsic factors. For example, it is suggested that increased attention to sensory input improves "precision" and affects perception (Feldman and Friston, 2010), and that brain plasticity facilitates the influence that learning and repetitive stimulation can have on perception (Friston et al., 2006). These individual differences explain why some individuals with similar levels of hearing loss will develop moderate tinnitus while others will develop severe tinnitus, and will have direct repercussions on the chosen treatment approach.

同様のレベルの聴力損失を有する患者においてさえ、耳鳴知覚の大きさ(すなわちラウドネス)は様々である(Roberts ら、2006 年; Adjamian ら、2012 年; Schaette and McAlpine、2011 年; Weisz ら、2005 年)。 2006)。外部入力がない場合、TL はさまざまな値を取ります。聴覚が正常な人では、一般に予測値のドリフトはほとんどないため(図 4)、環境のバックグラウンドノイズよりも大きな音量に達することはめったにありません。外部入力なしの期間の長さが増すにつれて、知覚値と予測値がドリフトする可能性も高まります。これが頻繁に繰り返される場合は、ドリフトが安定して固定されることがあります。ただし、ドリフトの大きさはさまざまな固有の要因によって異なります。例えば、知覚入力への注目が高まると「精度」が向上し、知覚に影響を与えることが示唆され(Feldman and Friston、2010)、脳の可塑性が学習と反復刺激が知覚に及ぼす影響を促進することが示唆されている(Friston et al。、2006))これらの個人差は、同様のレベルの難聴を持つ何人かの人が中等度の耳鳴を発症する一方で他の人が重度の耳鳴を発症し、そして選択された治療法に直接影響を与える理由を説明する

4.8 Perception-update model and residual inhibition

Residual inhibition (RI) refers to the phenomenon where the tinnitus percept remains suppressed following the offset of an appropriate masking stimulus and typically lasts for a period on the order of tens of seconds (Terry et al., 1983; Vernon and Meikle, 2003). RI is optimally induced by a masking sound with an intensity greater than the minimum intensity required to mask the tinnitus (Roberts et al., 2008).

Model of tinnitus by signal processing theory

- Galazyuk et al (Galazyuk et al., 2017), using in vivo extracellular recording in awake mice,
- found that about 40 % of spontaneously active inferior colliculus neurons exhibited forward
- suppression after sound offset. They showed the duration of this suppression increased with
- sound duration and lasted about 40 s following a 30-s stimulus offset and concluded that
- these characteristics are similar to the psychoacoustic properties of RI. We show that the RI
- phenomenon can also be explained by the PU model. Consequently, we believe that both
- theories are not mutually exclusive and can coexist.
- 827 4.8 知覚更新モデルと残留抑制
- 828 残留抑制 (RI) とは、適切なマスキング刺激の停止後も耳鳴知覚が抑制されたままであ
- 829 り、典型的には数十秒程度の期間持続する現象を指す(Terry et al。、1983; Vernon
- 830 and Meikle、2003)。 RIは、耳鳴をマスキングするのに必要とされる最小強度より
- 831 も大きい強度を有するマスキング音によって最適に誘発される(Robertsら、
- 832 2 0 0 8) 。
- 833 Galazyuk ら (Galazyuk ら、2017) は、覚醒マウスにおける in vivo 細胞外記録を用い
- 834 て、下丘神経細胞の自発活動の約 40%が音の停止後に前方抑制を示すことを見出した。
- 835 彼らは、この抑制の持続時間が音の持続時間と共に増加し、30 秒の刺激オフセット後
- 836 に約 40 秒続いたことを示し、これらの特性は RI の音響心理学的特性に類似している
- 837 と結論付けた。 RI 現象は PU モデルによっても説明できることを示す。その結果、
- 838 我々は両方の理論が相互に排他的ではなく共存できると信じる
- 839 Figure 6 illustrates how the RI of a chronic patient is explained by the PU model. In this specific 840 example, a 4000Hz masker is presented. Note that, although this example is specific to a sound of 4000 Hz, this phenomenon is thought to occur simultaneously in parallel for all 841 842 frequencies. Prior to time point I, the perceptual value is equal to the TL in the usual state and is 843 equal to the predicted value (TL) of this chronic patient. At time point I, the masker loudness 844 (ML) is added resulting in the perceptual value equal to TL+ML. The model stipulates that when 845 the masker is presented for a longer duration than that of sensory memory, the perceptual value 846 (TL+ML) cannot be maintained. As previously highlighted, when the perceptual value becomes 847 uncertain and drifts, it gravitates towards the TL. However, because perception is updated owing 848 to the fluctuation of the masker sound, it limits the perceptual drift and consequently the
- perceptual value does not reach TL.
- 850 図 6 は、慢性患者の RI が PU モデルによってどのように説明されるかを示しています。
- 851 この特定の例では、4000Hz のマスカーが提示されています。 この例は 4000 Hz の音
- 852 に特有のものですが、この現象はすべての周波数に対して同時に並行して発生すると
- 853 考えられることに注意してください。 時点 I より前では、知覚値は通常状態における
- 854 TLに等しく、この慢性患者の予測値(TL)に等しい。 時点 I において、マスカー
- 855 ラウドネス (ML) が加えられ、知覚的値がTL + MLに等しくなる。 モデルは、マ
- 856 スカーが感覚記憶の持続時間よりも長い期間提示されると、知覚的価値 (TL + ML)
- 857 を維持することができないと規定している。 前述のように、知覚的価値が不確実にな
- 858 りドリフトすると、それは TL に引き寄せられます。 しかしながら、知覚はマスカー音
- 859 の変動により更新されるので、知覚ドリフトを制限し、その結果知覚値はTLに達し
- 860 ない。

When the masker sound stops, the change (subtraction) in input decreases the perceptual volume (RL) and causes a temporary inhibition of the tinnitus percept. However, when the unchanged state lasts longer than the limit of sensory memory (time IV), it becomes impossible to maintain perception. The perceptual value then shifts from the RL to the TL.

The validity of the PU model can be verified by examining the relationship between the tinnitus loudness (TL), the masker loudness (ML), the masker duration (time I-time III: masker tone presentation time), the RI depth (TL-RL: the rate of decrease in the tinnitus loudness after the cessation of the masker), and the RI duration (time I - time V). The results of previous studies, as described later in this section, are in close agreement with this hypothesis.

マスカー音が止まると、入力の変化(減算)は知覚量(RL)を減少させ、耳鳴知覚の一時的な抑制を引き起こします。 しかし、変化しない状態が感覚記憶の限界より長く続くと(時間 IV)、知覚を維持することが不可能になる。 知覚的価値はそれから RLから TLにシフトする。 PUモデルの妥当性は、耳鳴の大きさ(TL)、マスカーの大きさ(ML)、マスカーの持続時間(時間 I ~時間 I I I:マスカートーンの提示時間)、RIの深さ(TL)の間の関係を調べることによって検証できる。 RL:マスカーの停止後の耳鳴音の大きさの減少率、および RI持続時間(時間 I~時間 V)。このセクションで後述するように、以前の研究の結果はこの仮説とよく一致しています

For RI to occur, the masker loudness must exceed the tinnitus loudness, and the masker duration should preferably last 10 seconds or more. As the masker duration increases, the RI duration is increased as a (logarithmic) function of the masker duration, approaches an asymptote after approximately one minute, and then reaches a plateau (Terry et al., 1983). This relationship between masker loudness, duration, and RI duration is also in good agreement with the predictions made by the PU: once the masker duration exceeds the duration of 10 seconds, which correspond to the duration of sensory memory, the perceived sound intensity gradually decreases. The longer the masker duration (time point I to time point III), the longer the period from time point III to time point III, and thus the greater the decrease in perceived sound intensity before time point III. This results in a greater RI depth and a longer RI duration. The RI duration is limited by the maximal RI depth, which implies that increasing the masker duration beyond a certain point will not have an additional effect on RI. The RI duration is typically approximately a few tens of seconds, but it is not uncommon for the RI to last more than a few minutes (Vernon and Meikle, 2003).

てもRIにさらなる影響を及ぼさないことを意味する。 RI の持続時間は通常およそ数 十秒ですが、RIが数分以上続くことは珍しくありません(Vernon and Meikle、2003)。

 This can be explained as follows. Even in a very quiet environment, several sounds can still be heard (e.g. breathing, rubbing of clothes). Depending on the hearing ability of each individual, these low magnitude inputs may or may not lead to perceptual updates within the auditory system. If these sounds remain below the hearing threshold of an individual, without perceptual updates, the perceptual value will drift smoothly toward the TL. Conversely, if the sounds are heard, the perceptual drift toward the TL is delayed. In other words, when individuals with better hearing are in noisier environments, the reappearance of tinnitus is delayed.

これは次のように説明できる。 非常に静かな環境でも、いくつかの音が聞こえることがあります (例:呼吸、衣服の摩擦)。 各個人の聴力に応じて、これらの小さな入力は聴覚システム内の知覚的更新につながる場合もあれば、そうでない場合もあります。知覚的な更新なしに、これらの音が個人の聴覚閾値を下回ったままであれば、知覚的価値は TL に向かって滑らかにドリフトするでしょう。 逆に、音が聞こえれば、TL への知覚的なドリフトは遅れる。 言い換えれば、より良い聴覚を持つ個人が騒々しい環境にいるとき、耳鳴の再現は遅れる

Both Roberts et al. and Terry et al. indicated that RI depth is proportional to the masker loudness provided the tinnitus is completely masked (Roberts et al., 2008; Terry et al., 1983). It was also shown that RI depth depends on the center frequency of the masking sound (Roberts et al., 2008). Furthermore, the best RI depth is obtained when using the masking sound with the frequency region where hearing impairment present (Roberts, 2006). These studies indicated that tinnitus and its RI suppression depend on processes that span the frequency region of the hearing impairment and not on mechanisms that enhance cortical representations for sound frequencies at the edge of the hearing impairment area (audiometric edge). Based on these facts, the authors suggested that the neuron synchronization model may be able to explain the RI mechanisms more adequately than the Tonotopic Reorganization Model (Roberts et al., 2008). The PU model can also explain the fact that the RI depth is theoretically maximized by a masker that matches the frequency of the hearing impairment. This is derived by combining the relationship between the tinnitus and the hearing impairment (see Figure 3) and the relationship between the tinnitus and the masking sound (see Figure 6) at each frequency. Finally, the PU model can be further validated by examining the relationship between RI depth and duration in tinnitus patients by parametrically manipulating the presented masker loudness and frequency.

Roberts らは、耳鳴が完全にマスキングされている限り、RI の深さはマスカーの音量に比例することを示した(Roberts et al。、2008; Terry et al。、1983)。また、RI の深さはマスキング音の中心周波数に依存することも示されました(Roberts et al。、2008)。さらに、聴覚障害が存在する周波数領域でマスキング音を使用すると、最良のRI 深度が得られます(Roberts、2006)。これらの研究は、耳鳴およびそのR I 抑制が聴覚障害の周波数領域にわたるプロセスに依存し、聴覚障害領域の端部(聴力測定エッジ)における音響周波数の皮質表現を強化するメカニズムには依存しないことを示した。これらの事実に基づいて、著者らは、ニューロン同期モデルがトノトピック再編成モデルよりも適切に RI メカニズムを説明できる可能性があると示唆した(Roberts et al。、2008)。 P U モデルはまた、聴覚障害の頻度に一致するマスカーによってR I 深度が理論的に最大化されるという事実を説明することができる。これは、各周波数における耳鳴と聴覚障害との関係(図 3 を参照)と耳鳴とマスキング音

948 との関係(図 6 を参照)を組み合わせることによって得られます。最後に、PUモデ 949 ルは、提示されたマスカーのラウドネスおよび周波数をパラメトリックに操作することによって、耳鳴患者におけるRI深度と持続時間との間の関係を調べることによっ 751 てさらに検証され得る。

5 Validation of the perception-update model

5.1 Regular perceptual updates reduce the likelihood of potential perceptual drifts

The PU model assumes that perceptual drifts will occur if there is no change in sound input. We can verify that the perceptual drift is delayed by promoting perception updates several times during the RI period. Specifically, we can experimentally confirm whether the RI effect will be limited by making changes within the period of no change.

知覚更新モデルの検証

5.1 定期的な知覚的更新は、潜在的な知覚的ドリフトの可能性を減らす PUモデルは、音声入力に変化がない場合、知覚的ドリフトが発生すると仮定している。 知覚のドリフトが知覚の更新を RI 期間中に数回促進することによって遅れること を検証することができます。 具体的には、変化なしの期間内に変化を作ることで、RI 効果が制限されるかどうかを実験的に確認することができます

5.1.1 Experiment 1: After masker presentation (time III to time V)

The perceptual value after a masker presentation corresponds to RL, which is the value of the tinnitus reduced by the RI. During the silent period after the masker presentation, there is no change in input and, consequently, perception is not updated. This leads to perceptual uncertainty and creates a perceptual drift. If a slight change in input is produced during this period, it should promote a perceptual update and reduce the drift. This could be achieved by presenting short click sounds in the same frequency band as the tinnitus after the masker presentation to investigate the time required for the tinnitus loudness to return to TL. This should prove to be effective at reducing tinnitus because the rapid changes in volume will produce perceptual updating, which will in turn cause further delay in the tinnitus recovery time, even for a small number of presentations at a low volume. The influence of stable sound and noise on delay of tinnitus recovery time will be smaller than click sound of shorter duration. At the beginning of the experiment, it will be necessary to identify the optimal conditions (type of masker sound, masker loudness, masker presentation time) for a soundproof room that produces the best RI for each patient with chronic tinnitus. Masker presentation is repeated under the same conditions in the following measurements.

5. 1. 1 実験 1:マスカープレゼンテーションの後(時間 I I I から時間 V)

マスカー提示後の知覚値はRLに相当し、これはRIによって減少された耳鳴の値である。マスカー提示後の無音期間中は、入力に変化はなく、その結果、知覚は更新されません。これは知覚的不確定性をもたらし、知覚的ドリフトを引き起こす。この間に入力にわずかな変化が生じた場合は、知覚的な更新を促進し、ドリフトを減らす。これは、耳鳴の大きさがTLに戻るのに必要な時間を調査するためにマスカーの提示

の後に耳鳴と同じ周波数帯域で短いクリック音を提示することによって達成され得る。 音量が急激に変化すると知覚更新を促進し、小音量で低頻度の提示でも耳鳴の回復時 間がさらに遅れることにより、耳鳴の軽減に効果的であることが証明されます。安定 した音や雑音が、耳鳴回復時間の遅延に及ぼす影響は、より持続時間の短いクリック 音よりも小さくなります。実験の開始時に、慢性耳鳴を有する各患者に対して防音室 が最良のRIを生じる最適条件(マスカー音の種類、マスカー音の大きさ、マスカー 提示時間)を同定することが必要であろう。以下の測定において、マスカー提示は同 じ条件下で繰り返される

In a control condition, during the silence after the masker presentation, we propose to first investigate the shape of the recovery curve from RL to TL in silence. The RL is measured immediately after the presentation (0 minutes) using an inspector (standard apparatus used for determining the tinnitus loudness by presenting sounds with various volumes so that the patient can select the one with the volume closest to that of the tinnitus). For each measurement, the time from the end of the masker presentation to the measurement varies from 1 minute to 10 minutes in 1-minute step, and RL is measured at each time. It should be noted that repeating the masker presentation itself produces a reduction of the tinnitus, so the number of measurement in a day is limited. This procedure allows for the time pattern of the tinnitus volume recovery (e.g. logarithmic, linear, or exponential) after the masker presentation to be ascertained. We hypothesize that this time curve will correspond to the perceptual drift from RL to TL as it is a composite measure of the decay speed of sensory memory and the speed of drift.

対照条件として、マスカー提示後の静寂の間に、我々は予め静寂におけるRLからTLへの回復曲線の形状を調査することを提案する。検査後(耳鳴の音量に最も近い音量のものを選択することができるように様々な音量の音を提示することによって耳鳴の大きさを決定するために使用される標準的な装置)を用いて提示直後(0分)にRLを測定する。各測定は、マスカーの提示の終了から測定までの時間は、1分ステップで1分から10分まで変化し、RLはその都度測定される。マスカーの提示自体を繰り返すことは耳鳴の減少をもたらすので、一日の測定数は限られていることに注意すべきである。この手順は、マスカー表示の後の耳鳴音量回復の時間パターン(例えば、対数、線形、または指数関数)を確認することを可能にする。我々はこの時間曲線は、感覚記憶の減少速度とドリフト速度の複合尺度であるため、RLからTLへの知覚的ドリフトに対応すると仮定します

5.1.2 Experiment 2: During masker presentation (time I-time III)

For this experiment, if sound inputs are provided during the presentation of the masker, perceptual updating takes place in the auditory system causing the drift to slow down and decreasing the RI effect. This could be achieved by adapting the masker sound so that it pulses rapidly with increasing and decreasing sound volume changes of 10 dB (Figure 7B). Even if a second pulsating masker is presented with an opposite polarity (increasing when the other is decreasing and vice-versa), resulting in the same total amount of masker volume, the RI will still decrease because of perceptual updating.

For the control condition, we propose to use a regular usual masker sound and to derive the time curve of the perceptual drift of the overall loudness (Masker + tinnitus)(Figure 7A). The tinnitus loudness can be estimated before masker presentation by using an inspector. In each

measurement the masker sound presentation time differs by 1-second step from 1 second to 10 seconds or more, and RL is measured immediately after the end of the masker presentation. This time sequence of the RL obtained for different masker presentation times is thought to parallel the time sequence of the perceptual drift of the overall loudness (Masker + tinnitus percept). This allows us to infer the drift curve of the perceptual value during masker presentation. We hypothesize that it is a composite of the decay speed of sensory memory and the speed of drift.

5.1.2 実験 2:マスカー発表中(時間 Ⅰ~時間Ⅲ)

この実験では、マスカーの提示中に音声入力が行われると、聴覚系で知覚更新が行われ、ドリフトが遅くなり、RI 効果が低下します。これは、マスカー音を 10 dB の音量の増減に応じて急速にパルスするように調整することで実現できます(図 7B)。第2の拍動マスカーが反対の極性(他方が減少しているときは増加し、逆もまた同様)で提示されて同じ総量のマスカー量をもたらしていても、知覚更新のためにRIは依然として減少する。

対照条件として、通常のマスカー音を使用し、全体的なラウドネスの知覚的ドリフトの時間曲線(マスカー+耳鳴)を導出することを提案します(図 7A)。耳鳴の大きさは、検査器を使用することによってマスカーを提示する前に推定することができる。各測定において、マスカー音の提示時間は1秒から10秒以上まで1秒ステップで異なり、RLはマスカーの提示の終了直後に測定される。異なるマスカー呈示時間について得られたRLのこの時系列は、全体的なラウドネスの知覚的ドリフト(マスカー+耳鳴知覚)の時系列と平行すると考えられる。これにより、マスカー表示中の知覚値のドリフトカーブを推測することができます。我々はそれが感覚記憶の減衰速度とドリフトの速度の複合であると仮定します

6 Conclusion

The present paper describes the PU model, an explanatory model of the emergence of tinnitus. It is based on concepts taken from signal processing theory and proposes that the auditory system is essentially a change detector, one that operates with similar principles to those used for differential PCM. The basis of this model is that perception becomes uncertain in instances where there are no longer changes in sound input. The model is also in good alignment with the theory of predictive coding where the brain predicts perception. The model also adequately accounts for several aspects of the acute phase of tinnitus that had been difficult to explain before. It is also in good agreement a number of other tinnitus features, such as the time course of masker-induced RI, the relationship between tinnitus frequency and hearing loss frequency, and the diversity of tinnitus magnitude that exists for cases with similar hearing loss.

1065 結論

本稿では耳鳴の出現の説明モデルである PU モデルについて述べている。 それは信号 処理理論から取られた概念に基づいていて、そして聴覚システムが本質的に変化検出 器であると提案します。それは差分 PCM のために使われるそれらに類似した原理で作動します。 このモデルの基本は、音入力に変化がなくなった場合に知覚が不確定になることです。 このモデルは、脳が知覚を予測する予測符号化の理論ともよく一致しています。 このモデルはまた、以前は説明が困難だった耳鳴の急性期のいくつかの側面を適切に説明しています。 それはまた、マスカー誘導性RIの時間経過、耳鳴周波数

- 1073 と聴力障害周波数との間の関係、および同程度の聴力損失を有する症例に存在する耳 1074 鳴の大きさの多様性のような他の多くの耳鳴の特徴にもよく一致する。
- 1075 **7 Figure Legends**
- 1076 FIGURE 1. Sound perception achieved by integrating sound change
- 1077 The magnitude of the N1 response is proportional to the value of acoustic change. In order for the 1078 auditory system to derive the magnitude of the acoustic signal, it must integrate the change in acoustic signal relative to its value prior to the change. In this example, the volume of the acoustic 1079 1080 signal changes from 30 dB to 80 dB, then rises to 100 dB, to finally fall to 50dB. During this 1081 process, an auditory N1 is evoked at time points I, II, and III. Each N1 is proportional to the actual 1082 change in acoustic signal (a (50dB), b (20dB), c (-50dB)), and not to the actual absolute intensity of 1083 the signal (e.g. 80dB, 100dB, 50dB). Thus, the auditory system achieves perception by comparing 1084 the relative values of the acoustic signal across time.
- 1085 図 1.音の変化を積分することによって実現される音知覚
- N1応答の大きさは音変化の値に比例する。 聴覚システムが音信号の大きさを導き出す 1086 ためには、音信号の変化を変化前のその値に対して積分しなければならない。 この例で 1087 は、音響信号の音量は30 dB から80 dB に変化してから100 dB に上昇し、最終的に50 1088 dB に低下します。 この過程の間、聴覚N1が時点I、II、およびIIIで誘発される。 1089 各N1は音響信号の実際の変化 (a (50dB)、b (20dB)、c (-50dB)) 1090 に比例し、信号の実際の絶対強度(例えば80dB、100dB、50dB)には比例し 1091 ない。したがって、聴覚システムは、経時的な音響信号の相対値を比較することによっ 1092 1093 て知覚を達成する。

FIGURE 2. Differential PCM illustrated with an example of ridge height measurement

In panels A and B, it can be seen that as the measurement interval decreases, the height difference between each interval point decreases. When the number of required measurements increases, it is advantageous to measure the height of each point relative to neighboring points, as opposed to having to measure to the absolute height from sea level (0m) for each measurement. Panel C illustrates this approach, where the next data point (Data [n+1]) is derived by adding the change in attitude (difference [n]) relative to the current data point (Data [n]). This constitutes an example of differential PCM, a concept that also applies to the example depicted in Figure 1.

- 1103 図 2.尾根の高さ測定の例で示された差分 PCM
- 1104 パネルAおよびBでは、測定間隔が減少するにつれて、各間隔点間の高さの差が減少する 1105 ことが分かる。 必要な測定の数が増えると、各測定について海面からの絶対的な高さ $(0\,\mathrm{m})$ まで測定しなければならないのとは対照的に、隣接する点に対する各点の高さを 1107 測定することが有利である。 パネルCはこのアプローチを例示しており、次のデータポ イント(Data [n+1])は現在のデータポイント(Data [n])に対する高 度変化(差 [n])を加えることによって導き出される。 これは、差分 PCM の例であり、 図 1 に示した例にも適用される概念です。

1111

1094

1096

1097

1098

1099

1100

1101

FIGURE 3. Process of tinnitus generation in patients

- Panel A illustrates the situation where sound changes cannot be detected below a certain threshold
- in the event of inner ear damage. Panel B illustrates the absence of N1 responses for sub-threshold
- acoustic changes (time points V, V1, VII). Panel C illustrates how tinnitus emerges in the
- perception-update model; in situations where the acoustic stimulation drops below the hearing
- threshold for a specific frequency, a gradual perceptual drift will take place throughout the duration
- of sensory memory. Once the sensory memory can no longer exert influence on perception, it
- becomes uncertain and can lead to a phantom auditory percept.
- 1120 図 3.患者の耳鳴の発生過程
- 1121 パネル A は、内耳が損傷した場合に音の変化が特定の域値を下回ると検出できない状況
- 1122 を示しています。 パネルBは、閾値以下の音変化に対するN1応答の欠如を示す(時点
- 1123 V、V1、V1 I1)。 パネル C は、どのようにして耳鳴が知覚更新モデルに現れるのか
- 1124 を示しています。 音刺激が特定の周波数で聴覚閾値を下回る状況では、感覚的記憶の持
- 1125 続期間を通して徐々に知覚的なドリフトが起こります。 いったん感覚記憶が知覚に影響
- 1126 を及ぼさなくなると、それは不確定になり、幻覚の聴覚知覚につながる可能性がありま
- 1127 す

1128

1129

1112

FIGURE 4. Conceptual diagram of the PU model

- When perception becomes uncertain, the auditory system infers the perception. In the PU model, a
- differential PCM system is built within the sensory input level of the predictive coding model. In
- the predictive coding model, the sensory system is hierarchically organized. Each level receives
- prediction errors (black arrows) from the lower levels and predictions (white arrows) from the
- higher levels. Competition between prediction and prediction error eventually leads to counscious
- perception. The differential PCM system is built into the lowest sensory input level, sends an
- auditory N1 as the prediction error, and receives prediction data from above. One of the higher
- levels within the auditory system is "the representative higher level", where "the predicted value"
- generated here is taken as the value that is representative of the higher levels. As long as a
- prediction error is not too large, the surrounding higher levels will have nearly the same predicted
- production error is not too large, the surrounding ingher levels will have hearly the same producted
- values. However, when there is no change input, the precision of the prediction error of the lowest
- level becomes zero, and the prediction error is not reflected in the perceptual process. In this
- situation, the perceptual value and "the predicted value" are nearly identical, whereas in situations
- where the error is amplified both values may become large.
- 1144 図 4. PU モデルの概念図
- 1145 知覚が不確定になると、聴覚システムは知覚を推測します。 PUモデルでは、差分PCM
- 1146 システムが予測符号化モデルの感覚入力レベル内に構築される。予測符号化モデルでは、
- 1147 感覚系は階層的に体系化されています。各レベルは、下位レベルから予測エラー(黒い矢
- 1148 印)を受け取り、上位レベルから予測(白い矢印)を受け取ります。予測と予測誤差の間
- 1149 の競合は、最終的には意識的知覚につながります。差動PCMシステムは、最低の感覚入
- 1150 カレベルに組み込まれており、予測誤差として聴覚N1を送り、上から予測データを受け
- 1151 取る。聴覚系内のより高いレベルの1つは「代表的なより高いレベル」であり、ここで生

Model of tinnitus by signal processing theory

- 1152 成される「予測値」はより高いレベルを代表する値とみなされる。予測誤差が大きすぎな
- 1153 い限り、周囲のより高いレベルはほぼ同じ予測値を持つことになります。しかし、変化入
- 1154 力がない場合、最下位レベルの予測誤差の精度はゼロとなり、予測誤差は知覚過程に反映
- 1155 されない。この状況では、知覚値と「予測値」はほぼ同じですが、誤差が増幅される状況
- 1156 では両方の値が大きくなる可能性があります

1157 FIGURE 5. Acute and chronic phases of tinnitus and TL.

- In a quiet environment, tinnitus is initially perceived with a perceptual value of TL. When an external
- sound is presented at time point I, its value will be added to the TL value. However, when sufficient
- external sounds are present (time point II), two alternatives are possible. In the case of acute tinnitus
- 1161 (b), the brain corrects the TL to zero for consistency, whereas in the case of chronic tinnitus (a), the
- TL is not corrected and remains the reference value for all incoming sounds.
- 1163 図 5.耳鳴と TL の急性期と慢性期。
- 1164 静寂環境では、耳鳴は当初知覚値 TL として知覚されます。 時点 I で外部音が提示されると、
- 1165 その値が TL 値に加算されます。 しかしながら、十分な外部音が存在するとき (時点 II)、
- 1166 2つの案が可能である。 急性耳鳴 (b) の場合、脳は一貫性のためにTLをゼロに補正す
- 1167 るが、慢性耳鳴(a)の場合には、TLは補正されず、全ての到来する音に対する基準値
- 1168 のままである

1169

FIGURE 6. Process of residual inhibition in a tinnitus patient

- Panel A illustrates the actual volume of the acoustic signal. It increases with the addition of the
- masker volume (ML) at time point I and then decreases back to baseline levels at the offset of the
- masker sound at time point III. Panel B illustrates that ON-N1 responses will be evoked by the
- onset of the masker sound and that OFF-N1 responses will be evoked by the offset of the masker
- sound.-Panel C illustrates the perceptual volume. Tinnitus is suppressed during the presentation of
- the masker sound and reemerges once it is turned off. Prior to time point I, the perceptual volume
- corresponds to the tinnitus loudness (TL). (Note that in chronic tinnitus, TL is a fixed value.) At
- 1170 corresponds to the tilinitus foundess (12). (Note that in enfolice tilinitus, 12 is a fixed value.) All
- 1177 time point I, the masker loudness (ML) is added resulting in a perceptual volume equal to
- 1178 TL+ML. If the masker lasts longer than the length of sensory memory, perception then becomes
- uncertain and the perceptual volume drops to a smaller value in this acoustic environment. Once the
- masker is removed, the change in intensity (ML) is integrated (subtracted from) to produce the
- perceptual lower intensity volume (RL), which is lower than the initial volume of the tinnitus.
- Although there is no longer any masker sound at time point III, the tinnitus attenuation continues
- for a short period. However, once the unchanged state lasts longer than the upper limit of sensory
- memory (time point IV), perception becomes uncertain again and the perceptual volume becomes
- equal to the tinnitus intensity (TL).
- 1186 図 6.耳鳴患者における残留抑制のプロセス
- 1187 パネルAは音響信号の実際の音量を示す。時点Iでマスカーボリューム (ML) の追加に
- 1188 より増加し、時点 I I I でマスカー音の停止でベースラインレベルに戻る。パネルBは、
- 1189 マスカー音の開始によってON-N1応答が、マスカー音の停止によってOFF-N1応
- 1190 答が引き起こされることを示す。パネル C は知覚音量を示しています。耳鳴はマスカー
- 1191 音の提示中に抑制され、一旦それがオフにされると再出現する。時点 I 以前では、知覚音

Model of tinnitus by signal processing theory

- 1192 量は耳鳴の大きさ (TL) に相当している。 (慢性耳鳴では、TLは固定値であること
- 1193 に留意されたい。) 時点 I において、マスカーラウドネス (ML) が加えられ、その結果、
- 1194 知覚音量はTL + MLに等しい。マスカーが感覚記憶の長さよりも長く続くと、知覚は
- 1195 不確定になり、この音響環境では知覚音量はより小さな値に低下する。一旦マスカーが取
- 1196 り除かれると、強度の変化(ML)は積分され(差し引かれ)、より低い知覚音量(RL)
- 1197 を生成し、これは耳鳴の初期の音量よりも低い。時点 Ⅲ ではもはやマスカー音はありま
- 1198 せんが、耳鳴の減衰は短期間続きます。しかしながら、変化しない状態が感覚記憶の上限
- 1199 より長く続くと(時点 IV)、知覚は再び不確定になり、知覚音量は耳鳴強度(TL)に
- 1200 等しくなる

1201

FIGURE 7. Experiment 2: During masker presentation

- Panel A illustrates an experiment designed to derive the time curve of the perceptual drift as a
- 1203 control. For each measurement, the masker presentation time differs by 1-second steps from 1 to 10
- seconds or more, and the RL is measured immediately after the end of the masker presentation.
- This time sequence of the RL (gray curve) for different masker presentation times is thought to be
- parallel to the time curve of the perceptual drift of the overall loudness (Masker + tinnitus) (black
- curve). Various perceptual drifting curves can be estimated based on this curve.
- Panel B illustrates a comparative experiment in which the masker sound pulses rapidly with
- increasing and decreasing sound volume changes of 10 dB. The upper figure shows the time course
- of the perceptual values induced by a standard masker with constant volume (black line) and by a
- pulsating masker (grey line). Both are approximate curves estimated based the on perceptual drift
- curves obtained during the control experiment. The perceptual value by pulsating maskers decreases
- late because of perceptual updating, resulting in a difference between the two RLs.
- 1214 図 7.実験 2:マスカープレゼンテーション中
- 1215 パネルAは、知覚ドリフトの時間曲線を対照として導出するように設計された実験を示す。
- 1216 各測定について、マスカー提示時間は1秒から10秒以上まで1秒ステップで異なり、R
- 1217 Lはマスカー提示の終了直後に測定される。異なるマスカー呈示時間に対するRL(灰色
- 1218 曲線)のこの時間系列は、全体的なラウドネスの知覚的ドリフト(マスカー+耳鳴)の時
- 1219 間曲線(黒い曲線)と平行であると考えられる。この曲線に基づいて様々な知覚的ドリフ
- 1220 ト曲線を推定することができる。
- 1221 パネルBは、マスカ音が10dBの音量変化の増減に伴って急速にパルスする比較実験を
- 1222 示す。上の図は、一定の体積を持つ標準マスカー(黒い線)と拍動マスカー(灰色の線)
- 1223 によって引き起こされる知覚的な値の時間経過を示しています。両方とも、対照実験中に
- 1224 得られた知覚的ドリフト曲線に基づいて推定された近似曲線である。拍動マスカーによる
- 1225 知覚値は、知覚更新のために遅く減少し、その結果、2つのRLの間に差が生じる