

令和 2 年 6 月 18 日現在

機関番号：13501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K01960

研究課題名(和文) 音色知覚の基礎となる大脳皮質処理機構

研究課題名(英文) Cortical mechanisms underlying perception of timbre

研究代表者

地本 宗平 (CHIMOTO, Sohei)

山梨大学・大学院総合研究部・助教

研究者番号：80324185

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：時間と共に音圧が減少する振幅変調音(damp音)と時間軸上で反転させた音(ramp音)を聞くと異なる音知覚が生じる。一次聴覚野(A1)細胞の内、急速な音圧変化に感受性を示すedge細胞は応答の振幅と持続時間が両刺激で異なっていたが、知覚の非対称性をすべて説明することはできなかった。高次聴覚野でこの非対称音に対する応答を調べた結果、A1同様の速度感受性を示す細胞群と、音圧下降あるいは音圧上昇スロープで発射頻度を増加させ、音圧変化の方向感受性を示す細胞群が存在することを初めて発見した。これらのニューロン群が、A1のedge細胞と共に音圧変化の非対称知覚の神経基盤を形成する可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで多くの聴覚野研究が麻酔下で行われてきた。しかし覚醒中では麻酔下と異なり、ニューロン反応の時間的応答の多様化があることが知られている。本研究ではこれまで不明であった正常に活動中の覚醒動物において時間的に非対称な音刺激に対する高次聴覚野の単一ニューロンレベルを明らかにした。また振幅包絡変化の符号化というヒトや動物が音声コミュニケーションを行なう上で、最も重要な機能が脳一次聴覚野を経て異なる高次聴覚野の特定の細胞群において遂行されていくことを示した。本研究によって解明された高次聴覚野による音色処理機構は音刺激から認知に至る今後の大脳高次聴覚野機能研究の礎の一つとなると考える。

研究成果の概要(英文)：The sound with a quick attack followed by a slow decay is called damped sound, while the time-reversed sound is called ramped sound. Psychophysical experiments have shown that this asymmetry influence sound perception. Previously, we found the longer perception in ramped sounds caused mainly from edge cells in the primary auditory cortex (A1). However, the coding mechanism for temporally asymmetric sounds may not be accomplished at the level of A1. In the present study we recorded single unit activities from higher auditory cortices such as the secondary auditory cortex (A2) and posterior auditory fields (PAF) and examined response patterns during damped and ramped sounds. We found that most of neurons in A2 and PAF responded to ramped or/and damped sound and about 40% of the neurons showed the sensitivities to direction of the amplitude change. These neurons might play an important role in the perception of temporally asymmetric sounds.

研究分野：神経生理学

キーワード：非対称音 音知覚 高次聴覚野 単一細胞記録

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

外部の環境にある音情報を知覚して識別することはヒトや動物にとって必要不可欠な生理機能であり、その機序の解明は聴覚研究者にとって最も重要なテーマである。大脳一次聴覚野(A1)が聴覚系の中でも基本的な音声パラメータの処理機構として機能することが覚醒動物による研究により明らかになってきた。A1には純音刺激の開始や終了時に活動を増やす一過性応答細胞と、音刺激中に持続的に活動を増やす持続性応答細胞があり、後者は純音の周波数情報を符号化し、周波数応答の興奮帯と抑制野の位置関係が異なる細胞タイプに分類される。帯域雑音刺激のパラメータを系統的に変化させ応答を解析する研究により、上記の特定の細胞タイプが周波数構造(音色)に関係した周波数スペクトル感受性を持つことが明らかになっている。

一方、周波数スペクトル以外に、時間波形の特性が音色の知覚に大きく寄与することも知られている。スペクトルは同じであるが、時間と共に刺激音圧が指数関数的に減少する振幅変調音(damp音)とそれを時間軸上で反転させた音(ramp音)を用意して心理物理的実験をおこなうと異なる音色知覚が生じる。その知覚には聴覚系フィルターの生理学的信号処理における時間的な非対称性が関わっていることを指摘されていたが、その実体は不明であった。研究代表者はこれらの音刺激中のA1ニューロンの反応特性を調べ、音包絡の特定の特徴に同調する2つの細胞タイプを発見した。edge細胞は急な立ち上がりや減衰など、時間的な境界に感受性を示し、slope細胞はゆっくりとした立ち上がりや減衰に感受性を示した。edge細胞の応答パターンの違いによって、この2音の長さ知覚の差は説明できた。しかしA1細胞の大多数は振幅変化の速度に同調し、振幅変化の方向には選択性を示さなかった。従ってA1の応答パターンのみでは知覚の非対称性をすべて説明することはできない。この音色識別を達成するための脳部位として高次聴覚野の可能性が考えられる。

これまでの研究により高次聴覚野ではトノトピー地図がA1ほど整然としていないこと、周波数同調特性がブロードであること、種特異的な音声に反応する領域があること、行動目的がある時に活動が増加すること等、多様な音声情報の統合と取舍選択が行われていることが分かっている。しかし、単一ニューロンレベルでの音響特徴選択性の詳細についてはよくわかっていない。特に音色識別に重要な音圧の振幅変化に対する反応は調べられていない。

2. 研究の目的

音固有の心理的性質には大きさ、高さ、音色があるが、このうち音色は、その音の同定や状態の理解といった識別的情報を持っており、多くの音響的特徴によって決定される。ヒトや動物が環境音から情報を得たり、言語や種特異的な音声を使ってコミュニケーションを取ったりするためには、この音色を知覚する能力が基礎となっており、その重要性が指摘されている。しかし、その神経基盤、特に大脳皮質での音色の神経表現はよくわかっていない。本研究の目的は音色を決定する音響因子のうち、特に振幅包絡の時間変化パターンが覚醒動物の高次聴覚野によってどのように表現されているかを単一ニューロンレベルで解明することである。

3. 研究の方法

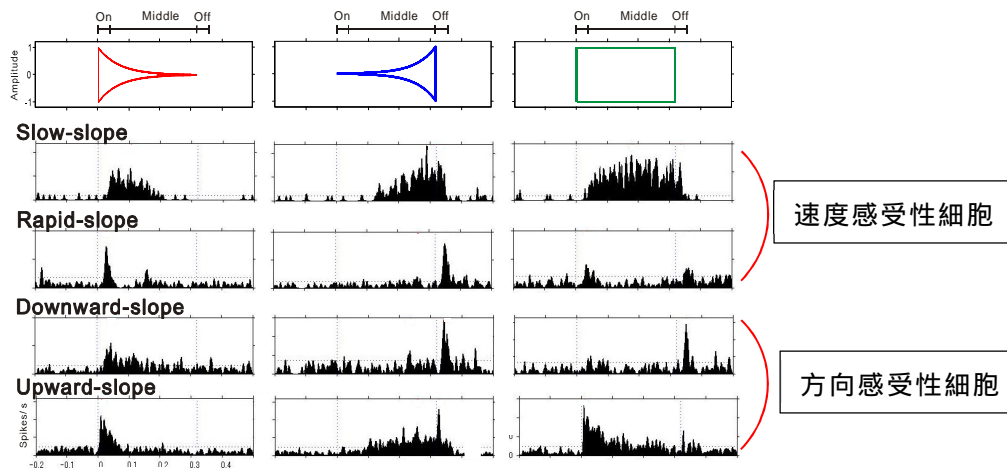
覚醒下動物の高次聴覚野から単一ニューロン活動を記録し、周波数帯域、バンド幅、定常音圧を系統的に変化させ、スペクトルおよび定常音圧の最適条件を同定した。同定した最適条件のもとでdamp音とramp音刺激に対する反応を記録し、振幅変化に対する特性を調べる。高次聴覚野(A2, PAF)内をマッピングすることにより音圧振幅変化の方向に選択的に反応する細胞の分布を明らかにした。

実験はシールドされた防音室内で、頭部を脳定位装置に固定し、タングステン微小電極(直径10-20 μ m)を大脳皮質の高次聴覚野に刺入し行った。スパイク活動を細胞外記録し、主成分分析を用いたスパイクソーティングプログラムを使用して単一ニューロン活動として分離し、データ解析用に保存した。実験中、油圧式マニピュレータで電極を垂直方向に移動させ、神経細胞活動の波形が変化しないように調節を行うことで長時間安定した記録を行った。聴覚刺激用の音信号はソフトウェアプログラムを用い、コンピュータ上で自作した。作成した音信号は16ビットのDAコンバータ、フィルター、アッテネータを介し、パワーアンプに出力し、細胞記録側と反対側の耳介から一定距離(20mm)に設置した耳開放型スピーカーから行った。

刺激中0.5秒間における平均発火頻度から刺激前0.5秒間の自発発火頻度を引いた値を誘発反応とし、その反応の大きさを比較することにより最適な刺激条件を同定した。次に、同定した最適刺激条件を基に、純音またはバンドノイズをキャリアに持つ音刺激の最大音圧と周波数帯域を設定し、音圧を時間経過とともに指数関数的に減少(damp音)または増加(ramp音)させた音を作成した。また音圧変化方向が音刺激の開始と終わりのみで急激におこるrectangular刺激をニューロンの音圧変化方向選択性を判断するコントロール刺激として使用した。

4. 研究成果

二次聴覚野と後部聴覚野から同様に単一細胞を記録し、非対称音に対する反応を調べた。その結果、A1同様、ramp音とdamp音の緩徐あるいは急速な音圧変化に発射頻度を増加させる振幅変化の速度感受性を示すニューロン群(それぞれ34.3%、13.4%)と、音圧下降スロープあるいは音圧上昇スロープで発射頻度を増加させ、音圧変化の方向感受性を示すニューロン群(それぞれ28.4%、11.9%)が存在することを初めて発見した(図)。



これらのニューロン群が、A1 の edge 細胞と共に音圧変化の非対称知覚の神経基盤の一部を形成する可能性が強く示唆された。また二次聴覚野と後部聴覚野の各ニューロンについて ramp 音と damp 音の両刺激音に対するピーク応答を比較した結果、半数以上（52.5%）がどちらかの音刺激に対して特異性を示し、その特異性の大きさを示す指標は A1 の細胞群と比較して有意に大きく、音圧変化の情報処理が高次聴覚野において特殊化されていることが明らかになった。以上の結果は非対称性知覚の符号化の機構が A2 と PAF のレベルで達成される可能性を示唆する。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Sano Kazuyuki, Ozawa Kenji, Morise Masanori, Sato Yu, Chimoto Sohei	4. 巻 41
2. 論文標題 Evaluation of a GPU-based auditory functional model with physiological data	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Acoustical Science and Technology	6. 最初と最後の頁 373 ~ 375
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1250/ast.41.373	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 0件／うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Sohei Chimoto
2. 発表標題 Response properties to amplitude changes of sound envelope in the neurons of the anterior auditory fields
3. 学会等名 第97回日本生理学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Sohei Chimoto
2. 発表標題 Response preference to artificial and environmental natural sounds in higher auditory cortices
3. 学会等名 the 9th Federation of the Asian and Oceanian Physiological Societies Congress (FAOPS2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sohei Chimoto
2. 発表標題 Neural responses to artificial and natural sounds in higher auditory cortices
3. 学会等名 The 41st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 地本宗平
2. 発表標題 ramp音およびdamp音刺激中の高次聴覚野ニューロンの応答パターン
3. 学会等名 第94回日本生理学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 地本宗平
2. 発表標題 時間的に非対称な音の知覚に關与する高次聴覚野ニューロンの応答パターン
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 地本宗平
2. 発表標題 音圧変化の方向に感受性を示す高次聴覚野ニューロン
3. 学会等名 第64回中部生理学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 地本宗平
2. 発表標題 一次聴覚野と高次聴覚野における音圧変化情報の符号化
3. 学会等名 「脳情報動態を規定する多領域連関と並列処理」第一回領域会議
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 生物音響学会	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464
3. 書名 生き物と音の事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----