

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 6 日現在

機関番号：13501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25350999

研究課題名(和文)人工音および自然音に対する高次聴覚野単一ニューロンの応答様式

研究課題名(英文) Response patterns of single neurons in higher auditory cortex to artificial and natural sounds

研究代表者

地本 宗平 (CHIMOTO, Sohei)

山梨大学・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) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：多くの音響環境において音声や楽音の波形は時間的に非対称であり、音包絡がこのような音の知覚に重要な役割を果たしている。しかし非対称音刺激中の聴覚野の神経活動はほとんど知られていない。知覚の非対称性に関連した神経機構を調べるため、覚醒動物の聴覚野細胞のランブ音とダンプ音刺激に対するスパイク応答パターンを調べた。一次聴覚野には急速な音圧上昇と減衰に感受性を示すエッジ細胞と緩徐な音圧上昇と減衰に感受性を示すスロー細胞が存在した。エッジ細胞はダンプ音よりもランブ音の終了後に興奮を長く維持した。このことはランブ音がダンプ音よりも長く知覚されるという心理学的研究報告を生理学的に支持する。

研究成果の概要(英文)：In many acoustic circumstances, waveform of speech and musical sound are asymmetric in time. The sound envelopes play an important role in such sound perceptions. However, little is known about the neural activities in auditory cortex during asymmetrical stimuli. To examine neural mechanisms related to the perceptual asymmetry, we examined response patterns of the auditory cortex neurons during ramped and damped stimuli in awake animals. We found two types of neurons in the primary auditory cortex (A1): edge cells sensitive to the quick attack and quick decay, while slope cells sensitive to the slow attack and slow decay. The majority of A1 neurons are tuned to the velocity (slow or quick). Persistence of excitation after ramped sounds is longer than that after damped sounds caused mainly from edge cells. This physiologically supports psychological reports that persistence of perception is longer after ramped sounds than damped sounds.

研究分野：神経生理

キーワード：純音 ランブ音 ダンプ音 大脳聴覚野 単一細胞記録 非対称知覚

### 1. 研究開始当初の背景

聴覚系のうち大脳聴覚野は音声情報処理に重要な部位と考えられ、これまで純音刺激に対する特徴周波数の部位局在、いわゆるトノトピックマップについて詳細な研究が多く存在していた。しかし、その他の人工音や自然音の音響パラメータが大脳聴覚野でどのように処理されているかについてはよく調べられていなかった。またこれまで多くの大脳聴覚野の神経生理学的研究では麻酔下動物から得られたデータを基に音の処理機構が議論されており、必ずしも正常聴覚機能を反映できていなかった。そこで研究代表者は先行研究において覚醒動物の一次聴覚野から単一細胞活動を記録し、純音刺激に対するスパイク発射応答の時間経過を解析し、刺激の開始と終了時にバースト発射を示す一過性応答細胞、刺激期間中に巨り有意に反応増加を示す持続性応答細胞、一過性応答細胞と持続性応答細胞の両者の特性を示す一過性・持続性応答細胞が存在することを明らかにした。これらの細胞について刺激の立ち上がり速度や複雑音のスペクトラム構造を系統的に変化させた時の応答を解析した結果、一過性応答細胞が比較的短い時間幅における音圧変化の時間情報を、持続性応答を示す細胞はその興奮性および抑制性の周波数応答帯域の配置パターンに従って反応を変化させることで、複雑音の異なる周波数情報をコードしていることが明らかになった。

### 2. 研究の目的

先行研究の結果は一次聴覚野が基本的音響パラメータの処理機構として機能していることを示唆しているが、共に音知覚の心理学的研究で使用されている時間的にゆっくりと音圧が変化する振幅変調音や同じスペクトル情報をもつが位相情報が異なる調波複合音に対する神経応答については詳しく調べられていない。また一次聴覚野細胞が示す異なる人工音と自然音に対する様々な応答パターンが個々の細胞がもつ時間応答特性の違いによるものなのか、或いは、特定の音刺激に対してのみ反応を示す細胞群が聴覚野内に複数存在することによるものなのかは不明である。さらに一次聴覚野以外の大脳皮質聴覚野の情報処理機構については断片的な知識が知られているだけであり、不明な部分が多い。本研究では、(1)非対称音知覚に重要な役割を果たしている音の包絡の中核処理機構、(2)調波複合音の位相変化が神経応答に与える影響、および(3)純音刺激応答で見られる一過性ならびに持続性興奮応答と様々な人工音と自然音に対する多様な応答パターンの関係について、一次および高次聴覚野の単一細胞レベルで明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

適切な麻酔下で動物に固定用ブロックと細

胞記録用のチェンバーを取りつける手術を行い、十分回復した後、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を大脳皮質聴覚野に刺入し、単一細胞のスパイク活動を長時間安定した状態で細胞外記録した。マルチスパイクで記録された場合はスパイク波形の主成分分析をコンピュータ上で行い、単一神経活動に分離した。刺激音はコンピュータ上で作成した音信号を DA コンバータ、フィルター、パワーアンプを介し、記録側と反対側に設置したスピーカーから出力した。単一細胞を同定した後、純音刺激(刺激持続時間 500 ms, 音圧 30, 50, 70 dB SPL, 周波数 128 Hz-16 kHz)を行い、周波数応答野を調べた後に以下の3つの実験をおこなった。

(1)音圧が緩やかに上昇し、その後急激に下降する音(ramp音)と音圧が急激に上昇し、その後緩やかに下降する音(damp音)刺激中の一次聴覚野および高次聴覚野の神経応答を解析した。

(2)スペクトルと基本周波数情報は等しい調波複合音の位相スペクトルを時間的なパワー分散が最小となる最小位相から最大となるシュレーダー位相に系統的に変化させて刺激を行ない、一次聴覚野細胞の応答を比較した。

(3)一次聴覚野の同一細胞の純音に対する時間経過応答とその他人工音(クリック、AM音、FM音)と自然音(鳴き声、ヒト母音、環境音)に対する応答パターンを調べ、その対応関係について解析した。

### 4. 研究成果

(1)ramp音とdamp音刺激中の一次聴覚野細胞の反応特性を調べ、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。刺激音の長さを系統的に変化させた時の最大応答を調べた結果、前者は最大反応を生じるために2.5ms以下の短い刺激期間が必要で、後者は20msの長い期間が必要であることが分かった。これは細胞タイプ間にある異なる感受性の基礎に処理機構のタイムスケールの違いがあることを示唆する。つまり、短い統合時間はedge細胞が時間的境界の正確な時間を信号化するのに適しており、長い統合時間はslope細胞が音の包絡の正確なゆっくりした傾斜を計算する(時間あたりの振幅変化を積分する)のに適していると考えられる。次に一次聴覚野細胞全体の平均反応期間をramp音とdamp音で比較すると、ramp音中の長さはdamp音中のそれより1.4倍長くなった。一方、slope細胞のみの平均では反応時間の長さに非対称性を示さなかった。従って、この反応時間の非対称性は主にedge細胞の反応の非対称性(ramp音の急な減衰に感受性をしめし、damp音のゆっく

りとした減衰には感受性をしめさない)に起源をもつことが明らかになった(図1)

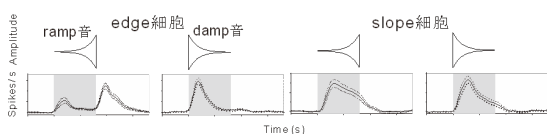


図1

この ramp 音終了後の神経興奮の持続は damp 音のそれより大幅に長く、ramp 音は damp 音より主観的長さが 1.5 - 2.0 倍長くなるというヒトでの心理学的な非対称な音知覚の持続とよく一致していた。一方、一次聴覚野では、音刺激の立ち上がりの方に感受性をしめず細胞や減衰のみに感受性をしめず細胞は発見されなかった。したがって、一次聴覚野の大多数の細胞は速度(緩急)に同調しており、振幅変化の方向(立ち上がりか減衰か)には同調していないことが分かった。次に高次聴覚野である二次聴覚野と後部聴覚野の非対称音に対する応答を調べた結果、音圧増加または減少時に一致して応答を増加させる細胞、つまり音圧変化方向に感受性を示す細胞が存在することを発見した(図2)

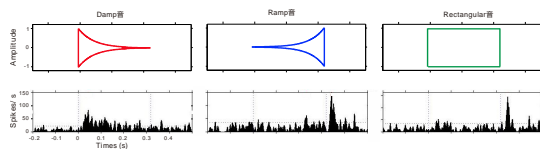


図2

これらの音圧変化の方向に対する感受性を示す細胞群が非対称知覚の神経基盤の一部を形成する可能性が示唆される。

(2) パワースペクトルと基本周波数は等しく、位相スペクトルの異なる音刺激に対する一次聴覚野細胞の応答を比較した結果、時間的なパワーの分散が最小となる最小位相または時間的なパワーの分散が最大となるシュレーダー位相をもつ調波複合音に強く反応する細胞が存在することを発見した。次に、位相を最小位相からシュレーダー位相へ系統的にモーフィングさせると同時に、基本周波数を系統的に変化させた調波複合音を作成し、各組合せの音刺激に対する一次聴覚野細胞の応答を記録し、位相スペクトルと基本周波数に対する感度の関係を調べた。その結果、位相に対する応答の大きさは音刺激の基本周波数に依存し、基本周波数が低いほど大きな値を取る傾向があることを発見した。この結果は基本周波数が低いほど位相の識別成績が向上するというヒトでの心理学的研究結果とよく一致していた。

(3) 純音応答と様々な人工音と自然音に対する応答パターンの対応関係について調べた結果、一過性応答細胞はクリック音に対し

て強い同期性を示し、AM音とFM音と自然音では音の開始と終了時に強く応答するパターンを示した。一方、持続的応答細胞はクリック音に対して非同期的反応を示し、AM音とFM音と自然音では音刺激中に持続的に応答するパターンを示した。このことは純音応答の2つの時間経過特性によって人工音と自然音に対する多様な反応を説明できることを示しており、特定の音刺激にのみ応答する細胞群が一次聴覚野に多数存在するのではないことが明らかになった。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 1件)

Wang, J., Qin, L., Chimoto, S., Tazunoki, S. and Sato, Y.: Response characteristics of primary auditory cortex neurons underlying perceptual asymmetry of ramped and damped sounds. *Neuroscience*, 256, 309-321, 2014

[学会発表](計 5件)

Chimoto, S., Akiho, T., and Sato, Y.: Response patterns of higher auditory cortex neurons during ramped and damped sounds *The Journal of Physiological Sciences*, Vol.67 suppl.1 93, 2017

Chimoto, S., Morise, M., Okubo, K., Sato, Y., and Ozawa, K: Effect of different phase spectra on neuronal activities in the primary auditory cortex. *The Journal of Physiological Sciences*, Vol.66 suppl.1 131, 2016

Chimoto, S.: Sound coding in auditory cortex; studies from single unit activities in the primary auditory cortex (A1) of awake animals. *The Journal of Physiological Sciences*, Vol.65 suppl.1 52, 2015

Chimoto, S., Wang, J., Qin, L., Tazunoki, S., and Sato, Y.: Response patterns of auditory cortex neurons related to asymmetrical perception of ramped and damped sounds. *The 38th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society* 1P193, 165, 2015

Chimoto, S., Wang, J., Qin, L., Tazunoki, S., and Sato, Y.: Spectral and temporal sensitivity of sustained and phasic neurons investigated for multiple sounds in the primary auditory cortex of awake cats. *Journal of Physiological Sciences* Vol.64 suppl.1, 191-191, 2014

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者

地本 宗平

(CHIMOTO, Sohei)

山梨大学・総合研究部・助教

研究者番号：80324185