

動物モデルによる音脈生成の行動学的評価と聴皮質の生理学的基盤

Ethological evaluation and physiological basis in auditory cortex of auditory stream with animal model

野田 貴大

指導教員 高橋 宏知 講師

Takahiro Noda

(Lecturer Hirokazu TAKAHASHI)

Keywords: rat, discrimination task, local field potential, microelectrode array

1. はじめに

ヒトや動物は、カクテルパーティー効果に見られるように、複数の音入力から必要な情報だけを再構成できる。また、音源位置によらず、時間-周波数情報のみから特定の音のまとまりを抽出できる。このような音の知覚的なまとまりは音脈 (Auditory Stream) と呼ばれる[1]。音脈を形成する脳の情報処理機構の解明は、理学・工学において重要である。本研究は、音刺激と音脈の形成を対応付けるために、音識別課題のための行動実験系を構築した。また、音脈の形成に関わる生理学的基盤を明らかにするために、ラットの聴皮質をモデルとして、音脈を誘導する刺激提示時の時空間的神経活動を調べた。

2. 行動実験系の構築

本研究で音脈誘導に用いた音系列は、図1に示すように、周波数の異なる A・B 音の交替音で、かつ3連音符 (Gallop tone) の繰り返しからなる。ヒトの心理物理実験で、A-B の周波数差 (ΔF) とその提示時間間隔 (Inter Tone Interval; ITI) により、ABA-ABA-... () という音の交替としての知覚と、

A-A-A-A- (Isochronous Sequence A) もしくは B--B-- (Isochronous Sequence B) のみの音の知覚に分かれる (音脈分凝) ことが指摘されている [2]。本実験は、まず、音のパラメータ ($\Delta F \cdot ITI$) によるラットの行動変化を調べる前段階として、周波数を固定し、音 AAA-AAA- (Gallop rhythm) と音 A-A-A-A- (Isochronous rhythm) のリズムの識別について検証した。

2.1 実験装置

図2に行動実験系の概念図を示す。条件付け装置の1側面に、左右対称に2つ、床から高さ4cmの位置にレバーを設置した。レバーは、必要ときだけ被験体の前に提示できるように、前後にモータ駆動する。両レバーの間に餌受けを、レバー提示の反対側の側面中央に鼻を入れる行動 (nose-poke) のための装置を、それぞれ設置した。

2.2 訓練課題

予備訓練として、80-90%に体重統制したラットを、レバー押しと報酬 (スクロース錠剤)、nose-poke と報酬について、それぞれ2-3日ずつ条件付けした。その後2-3日間、nose-poke 直後に提示するレバーと報酬の条件付けを行った。予備訓練の正答率が95%以上達成したことを確認した後、音のリズムの識別訓練を開始した。Gallop rhythm と Isochronous rhythm をそれぞれ右・左レバーに対応させ、正解のレバー押し選択には報酬を、間違いの場合は、同一の刺激条件で正解するまで試行を繰り返した。各構成音は100msのトーンバースト音 (立ち上り;10ms・プラトー;80ms・立ち下り;10ms) から成り、周波数は20kHz、ITIは200msで固定した。1日の訓練は80試行の正解からなり、各被験体に対し8日間行った。

2.3 結果

表1に、訓練した2個体における、条件付け初日と8日目の識別訓練の正答率をそれぞれ示す。どの被験体においても正答率はほとんど上昇せず、音のリズムの識別は成立しなかった。

3. 音脈形成に関わる聴皮質の特徴的な神経活動

3.1 局所電場電位の計測

イソフルランで吸入麻酔したラット聴皮質に表面電極を設置し、音刺激で誘発される電場電位 (Local Field Potential; LFP) を計測した。音刺激は行動実験と同様に、テスト刺激として Gallop Sequence を、コントロール刺激として Isochronous Sequence A・Bを用いた。各刺激系列は、表2のように、A音の周波数20kHzと、変化するB音の周波数により構成される、6通りの ΔF と、3種類のITIの計18通りからなり、音圧は全て70dB SPLとした。各刺激条件につき20回与えた。

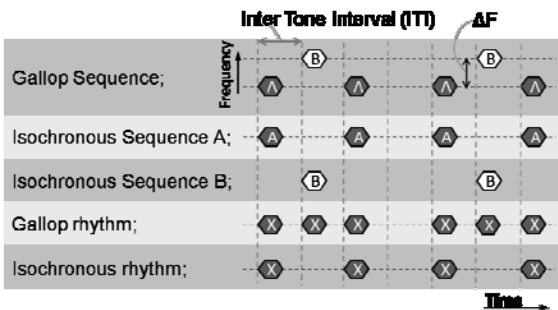


Fig. 1. Sequential tone stimulus.

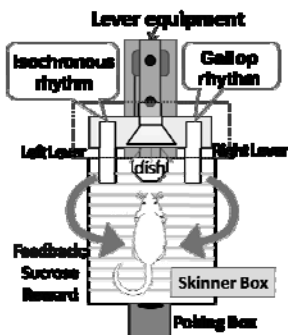


Fig. 2. Schema of discrimination task.

Table.1. Performance of discrimination training.

	Day of Conditioning	
	day 1	day 8
rat#1	54.9%	59.6%
rat#2	56.3%	52.3%

Table. 2. Condition of tone stimulus.

A-tone Frequency (kHz)	20.0
B-tone Frequency (kHz)	20.0, 23.0, 26.4, 30.3, 34.8, 40.0
ΔF (%)	0, 15, 32, 52, 74, 100
ITI (ms)	100, 200, 400

3.2 LFP の解析

純音刺激開始から最初に誘発される陽性反応(P1)の振幅を応答の指標として、各純音刺激に対し各計測点の最良周波数(BF)を求めた。BFは、一定音圧でその神経集団が他の位置の神経集団に比べ、強く応答する純音の周波数と定義した。聴皮質の時間-周波数フィルタとしての特性を把握するため、まず、テスト刺激をBFにもつ計測点の、 $\Delta F \cdot ITI$ によるP1の抑制的な応答変化を調べた。次に、A・B音をそれぞれBFにもつ計測点の応答を比較し、相対的な変化を調べた。さらに、BF, non-BFそれぞれの計測点における、応答の大きさや時間的なばらつきを、それぞれ変動係数と分散を指標として評価した。

3.3 結果

図4に、A・B音をBFにもつ計測点での、 $\Delta F \cdot ITI$ に依存した応答を示す。いずれの音反応においてもITIとともに応答が抑制され、はじめのA音(A-first), B音, 2番目のA音(A-second)でそれぞれ最大36%, 17%, 21%にまで減少した。Fに関しては、B音, A-second音で最大61%, 66%まで減少したのに対し、A-firstのみ100%と減少しなかった。

図5に、各刺激のBF反応に対する、他方の音をBFとする計測点の反応の比を、テスト音刺激に対する反応(赤)と、コントロール刺激の単純加算反応(青)についてそれぞれ示す。全刺激条件で、テスト音刺激に対する反応比が、コントロール刺激の単純加算反応の比より小さい傾向にあった。特にA-second音の $\Delta F = 100\%$ で有意に反応比が小さかった(Mann-Whitney U test; $p < 0.05$)。

図6に、BF計測点における $\Delta F \cdot ITI$ 空間のP1振幅の変動係数分布を、図7に同計測点でのP1潜時の分散分布を、それぞれ示す。両分布で、 $\Delta F \cdot ITI$ が小さくなるほど、変動係数・分散が単調に増大する傾向にあった。

4. 考察

行動実験の音識別課題で、音とレバー位置との関連づけが成立しなかった原因として、予備実験における条件付け方法が挙げられる。nose-pokeとレバー押し以外の条件に注意がいらず、それらがCSとなり得ないような条件付けが成立した可能性がある。

局所電場電位計測で、図4の、A・B音をBFに持つ計測点で、周波数差・時間間隔が大きくなるほど、応答の抑制が除去されたことは、それぞれの音刺激を明確に知覚していることを示唆する。また、Gallop Sequenceの反応と、Isochronous Sequence A・Bの反応の単純加算との比較から、直前の刺激のBFでの反応が現在のBFの反応を相対的に強めた(図5)。聴皮質は、このような時間-周波数フィルタ特性により、周波数差が大きくなるほど、A・Bそれぞれの音の反応を分離する機能を持つと考えられる。図6・図7の結果は、このような静的なフィルタとしてだけでなく、周波数差・時間間隔の増大とともにばらつきの小さい応答をすることで音の知覚の安定性を実現していることを示唆する。時間間隔が小さいほどIsochronous Sequence A・Bの知覚の順序関係の崩壊が心理物理学的に指摘されている。本実験結果は、P1応答が時間的にばらつくことを示し、神

経集団レベルで、交替音の時間的な知覚を不安定にしていることを裏付けた。

5. おわりに

本研究は、音脈誘発刺激に対すると知覚の変化を定量化するために、音識別課題のための行動実験系の構築を試みた。また、音脈の形成に関わる生理学的基盤を明らかにするために、ラットの聴皮質をモデルとして、音脈誘導刺激時の時空間的神経活動を調べた。その結果、音識別課題のためのレバー押しの条件付けに成功した。局所電場電位計測から、聴皮質の神経集団の持つ時間-周波数フィルタが、音系列に対し、明確に反応していることを示唆した。また、音刺激の周波数差・時間間隔が小さくなるにつれ、神経集団応答の大きさや時間がばらついたことで、音脈の分離に関わる安定性の変化が示唆された。

参考文献

- [1] Bregman, A.S. "Auditory scene analysis: The perceptual organization of sound.", MIT Press, 1990
- [2] Van Noorden, L. P.A.S. "Temporal coherence in the perception of tone sequences.", Unpublished doctoral dissertation, Eindhoven University of Technology. 1975

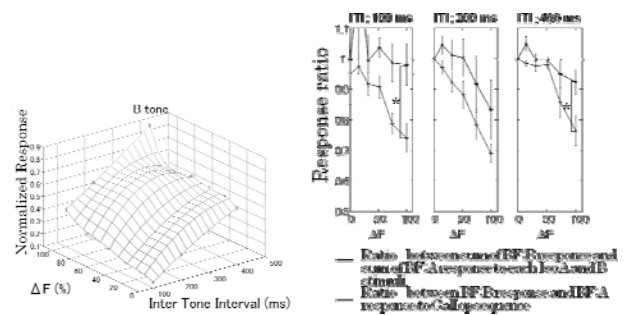
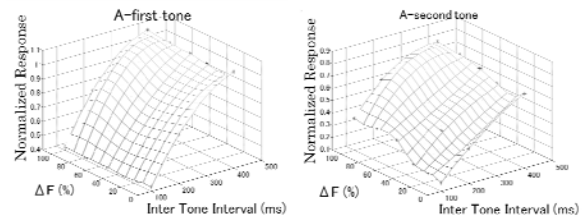


Fig. 4. Normalized BF response as a function of ΔF and ITI.

Fig. 5. Ratio between BF:B response and BF:A response

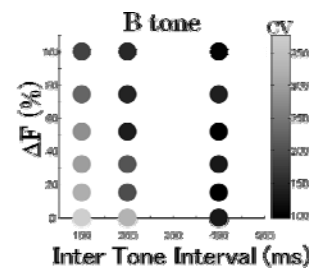


Fig. 6. CV of response at BF:B position as a function of ΔF and ITI.

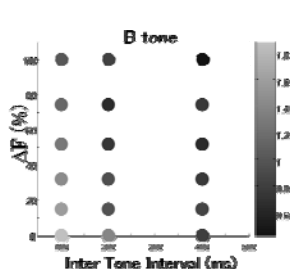


Fig. 7. Normalized variance of Latency at BF:B position as a function of ΔF and ITI.