

聴皮質における音の価値の情報表現 Representation of Emotional Value of Sound in the Auditory Cortex

大坪紀子

指導教員 高橋宏知 講師

Noriko OTSUBO

(Lecturer Hirokazu TAKAHASHI)

Keywords : Brain, Neural Activity, Micro Electrode Array, Auditory Cortex, Emotion

1. 序論

音情報は、聴皮質を経由して脳の高次領域に伝達される。聴皮質は、特定の神経細胞が特定の周波数の音情報を処理する周波数局在構造を持ち、この機能構造は音の学習によって可塑的に変化する [1]。一方、学習した音情報に付随する喜びや恐怖などの情動に関わる情報は、扁桃核、大脳基底核、視床下部などで処理される。このような高次領域の情動の情報処理には、神経活動の同期が関与していることが報告されている。例えば、報酬を連想させる音を提示すると、扁桃核基底外側核と線条体における局所電場電位 (Local Field Potential; LFP) が γ 帯域 (30 – 80 Hz) で強く同期する [2]。また、痛みを連想させる刺激は、脳波 θ 帯域 (4 – 8 Hz) の位相関連同期と α 帯域 (8 – 14 Hz) の位相関連脱同期を誘発する [3]。大脳皮質における音情報の入り口である聴皮質は、音の周波数情報だけでなく、音の情動情報を処理し、高次領域における神経活動の同期性を変化させていると考えられるが、その機構は明らかにされていない。

本研究では、聴皮質における情動情報の処理機構を調べるために、異なる情動を喚起する複数の音に誘発される聴皮質の時空間的神経活動の同期性を調べた。具体的には、ラットに 2 種類の純音と報酬、恐怖を学習させた後、聴皮質の神経活動を計測し、活動電位 (スパイク) と LFP の同期性の変化を解析した。

2. 方法

2.1 行動実験

条件刺激 (Conditioned Stimulus; CS) として 2 つの純音を用いた古典的条件付けを実施した (図 1)。報酬の条件刺激 (Appetitive CS; ApCS) の提示後には、スクロース錠剤、恐怖の条件刺激 (Aversive CS; AvCS) の提示後には、下肢への電気ショックを与えた。純音は、グループ 1 では ApCS が 50 kHz、AvCS が 20 kHz、グループ 2 では ApCS が 20 kHz、AvCS が 50 kHz (全て 70 dB SPL) とした。条件付け後、各 CS を 60 sec 提示し、ラットの行動を計測した。音提示中にラットが餌受けに口を入れた時間と、ラットが体を硬直させた時間を、それぞれ、ApCS と AvCS を学習した指標とした。

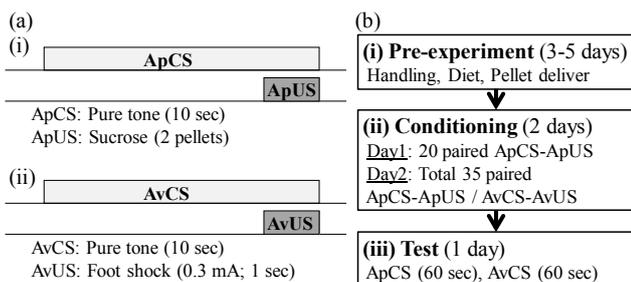


Fig. 1 Protocol of conditioning.

(a) Time schedule of appetitive (i) and aversive (ii) classical conditioning. (b) General protocol.

2.2 神経活動の計測、解析

麻酔下で、ラットの聴皮質に 96 点の微小電極アレイを刺入し、スパイクと LFP を同時計測した。計測時の音刺激として、条件付けに用いた 2 つの純音 (50 kHz, 20 kHz; 70 dB SPL) と、条件付けに用いていない純音 (32 kHz; 70 dB SPL) を、無音状態 30 sec をはさんで 30 sec ずつ提示した。

スパイクと LFP の同期度の指標として、各計測点の Spike Field Coherence (SFC) を求めた [4]。SFC は、スパイク発火前後 128 msec の LFP を抜き出し、加算平均してから 256 点の高速フーリエ変換 (Fast Fourier Transform; FFT) をかけて求めた各周波数成分を、256 点の FFT をかけてから加算平均して求めた各周波数成分で割った、周波数の関数である。スパイクと LFP が完全に同期している状態では SFC は 1、全く同期していない状態では 0 となる (図 2)。各周波数で、音提示中の SFC と無音状態の SFC の差分 (Δ SFC) が正になる計測点と負になる計測点を分けて、同期度の増減を調べた。条件付け群の ApCS、AvCS 提示中、コントロール群の 50、20 kHz 提示中の Δ SFC を比較した。なお、解析には、特徴周波数 (最も低い音圧で発火する純音の周波数) が 20 kHz から 50 kHz の計測点を用いた。

3. 結果

3.1 行動実験結果

図 3 に行動計測結果を示す。ApCS 提示中にラットが餌受けへ口を入れる時間は、無音環境下より長い傾向にあり ($p=0.12$, Wilcoxon's signed rank test), AvCS 提示中より有意に長かった (図 3 (a))。また、コントロール群に同じ音を提示した時と比べて長い傾向にあった (グループ 1 : $p=0.18$, グループ 2 : $p=0.07$, Wilcoxon's rank sum test, 以下同じ)。AvCS 提示中のラットの硬直時間は、無音環境下、ApCS 提示中と比較して有意に長く (図 3 (b)), コントロール群に同じ音を提示した時と比べて有意に長かった (グループ 1 : $p<0.001$, グループ 2 : $p<0.01$)。以上の結果は、異なる情動を喚起する 2 種類の音をラットが学習したことを示す。

3.2 神経活動解析結果

図 4 (a, b) は、ApCS、AvCS 提示中に Δ SFC >0 となった計測点の中央値と四分位範囲を表わす。ApCS 提示中は、high γ 帯域 (60 - 80Hz) の各周波数で Δ SFC がコントロール群と比べて高かったが、AvCS 提示中は同様の性質は見られなかった。図 4 (c, d) は、 Δ SFC <0 となった計測点の中央値と四分位範囲を表わす。ApCS 提示中は、low γ 帯域 (30 - 50 Hz) でコントロール群より Δ SFC が低くなった。一方、AvCS 提示中は、 $\theta - \alpha$ 帯域 (4 - 14 Hz) で Δ SFC が低くなった。以上の結果は、ApCS と AvCS は別々の帯域における神経活動の同期性に関わっていることを示唆する。

4. 考察

4.1 行動実験

行動実験の結果、ラットが2種類の音を異なる価値を持つ音として区別して学習したことが示された。ラットにApCS, AvCSを提示した時と、コントロール群に同じ音を提示した時の行動を比較すると、ApCSについてはグループ2 (20 kHz) が、AvCSについてはグループ1 (20 kHz) がより差があった。このことから、報酬、恐怖どちらも、20 kHzの音を用いた条件付けがより成立しやすい可能性がある。

4.2 神経活動の解析

学習後、ApCSとAvCSの提示により別々の周波数帯域でスパイクとLFPの同期性が変化した。学習による神経回路の同期度の減少は、少ない神経細胞で効率良く情報をコーディングするようになったために起こると考えられる [5]。一方、同期度の増加は、多くの神経細胞が連携して、頑強な処理を行うようになったために起こると考えられる。聴皮質の神経細胞は、以上の2つの処理機構を使い分けて、音の情動情報に応じて帯域ごとの同期性を変化させることで、高次領域の情動の情報処理を誘発していると考えられる。

5. 結論

本研究では、ラットに報酬と恐怖を連想させる2種類の音を学習させ、聴皮質の神経活動の同期性の変化を調べた。音提示中のスパイクとLFPの同期性が高い計測点では、報酬を連想させる音の提示により high γ 帯域でさらに同期性が上がった。一方、同期性が低い計測点では、報酬を連想させる音の提示により low γ 帯域で同期性が下がった。また、恐怖を連想させる音の提示により $\theta-\alpha$ 帯域で同期性が下がった。これらの結果は、学習した音の情動的意味に応じて、聴皮質の神経活動の同期性が特定の帯域で変化することを示す。以上より、音を持つ物理的な情報だけでなく、音を持つ価値も、聴皮質で表現されていると考えられる。

参考文献

- [1] R. G. Rutkowski, and N. M. Weinberger: "Encoding of learned importance of sound by magnitude of representation area in primary auditory cortex", *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, vol.102, pp.13664-13669, 2005.
- [2] A. T. Popescu, D. Popa, and D. Pare: "Coherent gamma oscillations couple the amygdala and striatum during learning", *Nature Neuroscience*, vol.12, pp.801-807, 2009.
- [3] Y. Mu, Y. Fan, L. Mao, and S. Han: "Event-related theta and alpha oscillations mediate empathy for pain", *Brain Research*, vol.1234, pp.128-136, 2008.
- [4] P. Fries, J. H. Reynolds, A. E. Rorie, and R. Desimone: "Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention", *Science*, vol.291, pp.1560-1563, 2001.
- [5] M. Goard, and Y. Dan: "Basal forebrain activation enhances cortical coding of natural scenes", *Nature Neuroscience*, vol.12, pp.1444-1449, 2009.

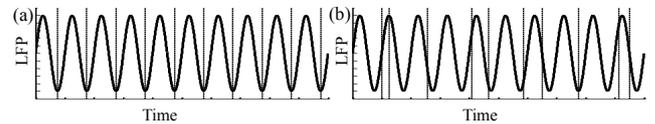


Fig. 2 Concept of spike-LFP synchronization.

Vertical lines mark hypothetical spike times.

(a) Exactly locked (SFC=1). (b) No relation (SFC=0).

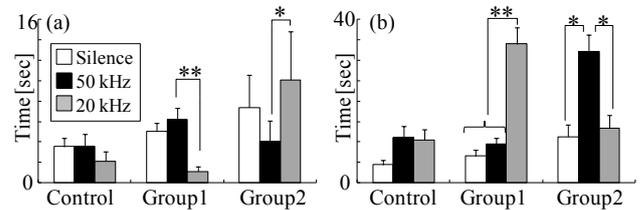


Fig. 3 Result of behavioral measurement (mean±S.E.M.).

(a) Time spent in the food cup. (b) Time of freezing.

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (Wilcoxon's signed rank test).

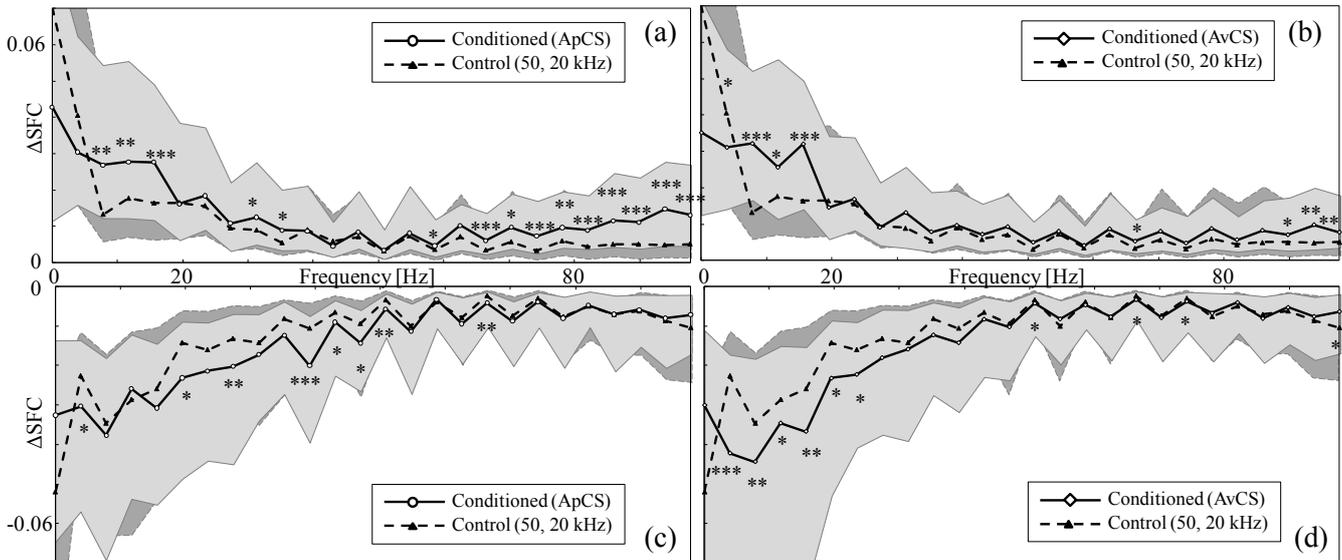


Fig. 4 ΔSFC of conditioned rats (solid lines) under ApCS (a, c) or AvCS (b, d), and control rats (dashed lines) under 50 and 20 kHz.

Bold lines represent median and thin lines represent interquartile range of points which have positive (a, b) and negative (c, d) ΔSFC .

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (Wilcoxon's rank sum test). $n = 8$ each for Group1, Group2, and Control. Group1 and 2 are combined.