

齧歯類におけるビート知覚の神経基盤

伊藤 圭基、高橋 宏知

Rats, Beat perception, Tempo, Auditory cortex, Short-term adaptation

1. 序論

人は、音楽の拍（ビート）を知覚し、ビートに同期した運動をする。先行研究では、人が最も運動同期しやすい音楽のテンポは 120 Beat per minute (BPM) 付近であることが調べられている[1]。この同期運動には身体運動と聴覚情報処理が関わるが、ビートに同期しやすいテンポは、(i) ヒト固有の身体運動に依存した時間スケールに基づくのか、(ii) 哺乳類の脳に共通した、神経活動の時間スケールに基づくのかはわかっていない。この問いを調べるためには、ヒトより身体が小さく、運動の時間スケールが十分に早いラットを用いて、(i) ラットがビートに強く運動同期する音楽のテンポと、(ii) ラットの脳でビート表現が強まる音楽のテンポとをそれぞれ調べる必要があると考えた。

脳のビート表現の一つとしては、ラット聴覚野におけるビート強調がこれまで調べられてきた。これは、ビートのタイミングで提示される音、すなわちビート音に対する神経応答が増大する現象であり、神経活動の短期間順応との関わりが指摘されている[2,3]。このため、(iii) 聴覚野神経細胞における短期間順応の特性から、ビート強調とテンポとの関係を説明できるのではないかと考えた。

こうしたことから本研究では、ビート同期運動が身体運動と神経活動、どちらの時間スケールに依存するかを明らかにすることを目的とする。そのため、(i) ラットが最も強く運動同期する音楽のテンポと、(ii) ラット聴覚野で最も強いビート強調が生じる音楽のテンポを調べる。さらに、(iii) 短期間順応の数理モデルを用いて、聴覚野神経細胞の短期間順応の時間特性と、ビート強調が起こりやすいテンポとの関係を調べる。

2. 手法

2.1 行動実験

加加速度センサーで自由行動下のラットの頭部運動を計測し、提示した音楽のビート音に対する同期の強さを調べた。提示音楽として、モーツァルトのピアノソナタ (K.448) の一部を、4つの速度 (75% (99 BPM), 100% (132 BPM), 200% (264 BPM), 400% (528 BPM)) でそれぞれ 60 秒、ランダムに計 6 回ずつ再生した。

2.2 生理実験

96 点の計測点を有する微小電極アレイ[4]で、ウレタン麻酔下のラットの聴覚野第 4 層から、活動電位 (Multi-unit activity, MUA) を計測した。音刺激として、行動実験で用いた 4 つのテンポと、300% (396 BPM) の同曲を提示した。また、聴覚野の短期間順応の特性を調べるため、クリック音を用いたリズム音列 (後述) を、4 つのテンポ (60, 120, 240, 480 BPM) で 15 秒ずつ提示した。

2.3 短期間順応モデル

先行研究[5]で提案された短期間順応の標準的な数理モデルは、以下の式で表される。

$$MUA(t) = \min(M, \alpha(s(t) - I(t))) \quad (1)$$

$$I(t) = \int_0^t K(t-t', \beta) \cdot MUA(t') dt' \quad (2)$$

ただし、 M は最頻刺激に対する MUA, α は最大 MUA, $s(t)$ は刺激の時刻を表す二値数, $I(t)$ は短期間順応度, K は短期間順応度を示すカーネル関数, β および後述の γ, δ はカーネル関数のパラメータである。先行研究[5]におけるカーネル関数は、以下である。

$$K_{org}(t, \beta) = \frac{\beta}{\beta + t} \quad (3)$$

この関数は高頻度刺激に対する神経応答を十分に説明できないため[5]、本研究では補正項を加えた新たな関数 (後述の式(5)) を提案し、併せて検討する。

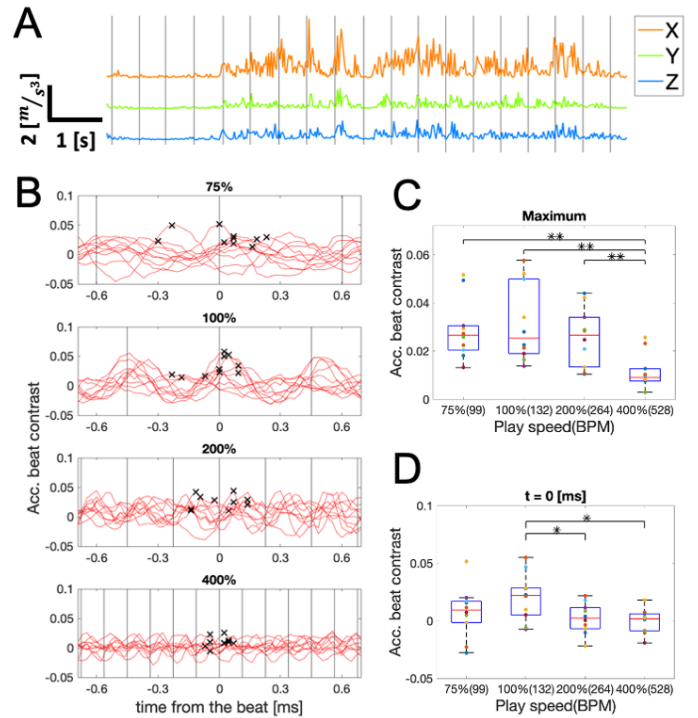


Fig.1: Beat synchronous behavior of rats. **A.** Synchronization between head movement and musical beat at 100% playback speed. The absolute value of jerk vector of a representative data is plotted by each dimension. The beat timings are also plotted with black vertical lines. **B.** The beat contrast of jerk data. The squared norm of jerk vector is averaged around on beat (40%) and the other (60%), and the contrast between them is calculated by eq. (4). This manipulation is done by shifting the window of the pseudo on beat timing. The black vertical lines indicate the correct on beat timing. The cross marks indicate the maximum beat contrast in a cycle. **C.** The maximum beat contrast and **D.** the beat contrast at on beat ($t=0\text{ms}$) in each playback speed. Each dot indicates each tested animal. (*; $p<0.05$, **; $p<0.01$)

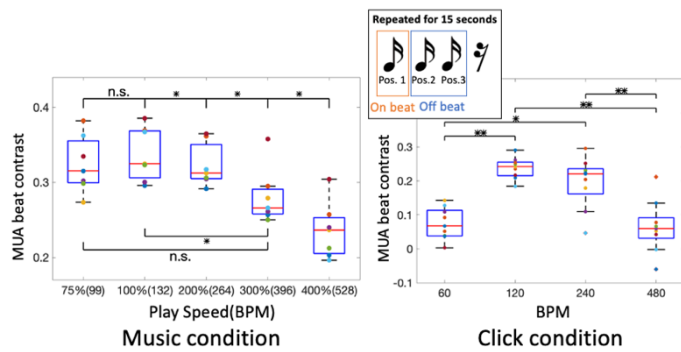


Fig.2: The mean beat contrast of all MUAs with auditory response is calculated by each animal. In both Music condition (Left) and Click condition (Right), the peak is around 120 BPM. The click sequences are indicated in a small box. (*; $p < 0.05$, **; $p < 0.01$)

3. 結果

3.1 行動実験

原曲速度の音楽に対するラット頭部の加加速度（加速度ベクトルの微分値）の例を Fig.1A に示す。頭部運動の加加速度はビート音近辺で大きくなった。ビート音に対する頭部運動の同期度を、ビート音付近のオンビート時間（全体の 40%）と、それ以外のオフビート時間における平均加加速度(X)のビートコントラストとして定量化した。

$$\text{Beat contrast [a.u.]} = \frac{X_{\text{On beat}} - X_{\text{Off beat}}}{X_{\text{On beat}} + X_{\text{Off beat}}} \quad (4)$$

個体ごとに、オンビート時間とみなす窓をずらしながら同期度を計算した結果を Fig.1B に示す。原曲の再生速度（100%）では、多くの個体がビート音付近で最大の同期度（×印）を示した。再生速度ごとに、同期度の最大値（Fig.1C）と、実際のビート音（Fig.1B, 0 ms）に対する同期度（Fig.1D）を比較したところ、どちらも原曲の再生速度で同期度が高かった。

3.2 生理実験

音楽とリズム音列(Fig.2 右)に対する聴覚野のビート強調を調べるため、ビート音 (on beat) と非ビート音 (off beat) に対する MUA から、式(4)と同様に MUA のビートコントラストを定量化した。その結果、聴覚野のビート強調は、音楽 (Fig.2 左) とリズム音列 (Fig.2 右) の両方で、120 BPM 付近が最も強かった。

3.3 短期間順応モデル

聴覚野の短期間順応の性質とビート強調との関係を調べるため、生理実験で得られたリズム音列に対する MUA は、短期間順応の標準的な数理モデル[5]で説明できるか検証した。先行研究モデルでは高頻度刺激への適用精度が低いことが確認されているため、独自に補正したカーネル関数も併せて検証した。

$$K_{\text{sug}}(t, \beta, \gamma) = \frac{\beta}{\beta + t} \quad \text{if } t \geq \gamma, \delta \leq t \quad (5)$$

$$= \frac{(\gamma - t)K_{\text{org}}(\delta) + (t - \delta)K_{\text{sug}}(\gamma)}{\gamma - \delta} \quad \text{else}$$

本提案モデルは、先行研究モデルに比べ、刺激間隔が δ から γ [ms] の音刺激に対する短期間順応度を上げている。高頻度刺激に対する補正をするため、 δ はモデルで扱う最小時間間隔（31 ms）に固定した（Fig.3A）。リズム音列データに対し α, β, γ をそれぞれのカーネル関数で最適化した結果を Fig.3B に示す。先行研究モデルでは 120 BPM 付近のビート強調の極大を説明できないのに対して、提案モデルでは実験結果に概形が近づいた。また、提案モデルにおいて最適化した γ は 250 [ms] だったことから（Fig.3A）、聴覚野神

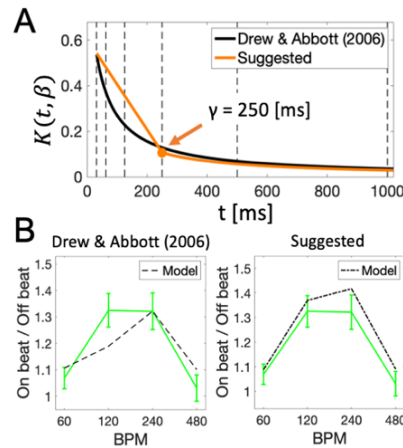


Fig.3: Comparison of model performance. **A.** The kernel function used in the fitting. The black line is the original model, and the orange line is the suggested model. **B.** The result of the original model(left), and suggested model (right). The green line is the MUA response ratio of on beat and off beat in the experimental data, while the dot line is the model result.

経細胞は先行研究モデルに比べて 250 ms 以内の間隔の音刺激に対する短期間順応度が高い特性が示唆される。このような聴覚野神経細胞の特徴が、120 BPM 付近のテンポの音楽に対する強いビート強調を生んでいる可能性がある。

4. 考察・結論

本研究は、音楽のビートに対する同期運動のしやすさは、身体運動と神経活動のどちらの時間スケールに依存するかを調べることを目的として、運動の時間スケールがヒトと異なるラットを対象に実験を行った。その結果、ラットにおいても、音楽に対する (i) 頭部運動のビート同期と、(ii) 聴覚野神経活動におけるビート強調との両方が、120 BPM 付近で最も強かった。この結果は、ビートに対する同期運動のしやすさは神経活動の時間スケールに強く依存する可能性を示す。

また、120 BPM 付近で強まる聴覚野のビート強調は、250 ms 以内の刺激間隔の音に対する短期間順応を強めた数理モデルでよく説明できた。このことから、(iii) 神経活動における 120 BPM のビート強調は、聴覚野神経細胞の短期間順応の特性によって生み出されていると考えられる。

これらから、ヒトのビート知覚の時間スケールは、哺乳類に共通する、聴覚野神経細胞の短期間順応の特性に依存している可能性が高いと結論付けた。

参考文献

- [1] Noorden, L. V. & Moelants, D., “Resonance in the Perception of Musical Pulse”, *Journal of New Music Res.*, 28(1), (1999), pp.43-66.
- [2] Rajendran, V. G., Harper, N. S., Garcia-Lazaro, J. A., Lesica, N. A. & Schnupp, J. W. H., “Midbrain adaptation may set the stage for the perception of musical beat”, *Proc. R. Soc. B*, 284, (2017), 20171455.
- [3] Rajendran, V. G., Harper, N.S. & Schnupp, J. W. H., “Auditory Cortical Representation of Music Favours the Perceived Beat”, *R. Soc. Open Sci.*, 7, (2020), 191194.
- [4] Wake, N., Shiramatsu, T. I. & Takahashi, H., “Tone Frequency Representation beyond the Tonotopic Map: Cross-Correlation between Ongoing Activity in the Rat Auditory Cortex”, *Neuroscience*, 409(15), (2019), pp.35-42.
- [5] Drew, P. J. & Abbott, L. F., “Models and Properties of Power-Low Adaptation in Neural Systems”, *J. Neurophysiol.*, 96, (2006), pp. 826-833.