

不自然な音の長期的暴露による音の聽こえやすさの変化と注意欠陥状態への影響 —神経活動にもとづく望ましくない音環境要因の推定—

野田 貴大

(東京大学先端科学技術研究センター)

〈要 旨〉

注意を逸らしやすい音の種類として、中程度の音圧でも、自然界では発生しにくい時間・周波数構造を持つ、不自然な音が考えられる。本研究の目的は、不自然な音の曝露が大脳皮質聴覚野の神経活動に及ぼす影響を、動物モデルを用いて明らかにすることである。6種類の音響特徴を用いて、自然音群と、それから最も離れた不自然音群を、それぞれ用意した。不自然音群は、音の周波数とともに単調にパワーを減少させる自然音群と異なり、5-12 kHzで相対的に大きなパワーを示した。異なるラットに自然音群、不自然音群をそれぞれ1週間以上曝露し、対照条件として無音条件下のラットを用いて、トーンバースト音や自然音・不自然音に対する、聴覚野の神経集団の活動を比較した。その結果、曝露条件群に対する、小さな音圧の音に対する神経集団の誘発反応は、曝露音の周波数帯域を含む音に選択性的な計測点で相対的に小さかった。また、音の選択性は、自然音、不自然音でそれぞれ支配的な周波数帯域に依存して高くなり、自然音曝露個体では低い周波数、不自然音曝露個体では高い周波数に選択性的な計測点で、それぞれ高かった。自然音・不自然音そのものに対する神経活動は、不自然音曝露個体では、自然音に比べ不自然音に対して、高い音に選択性的な計測点で異常に大きく応答した。他の条件群ではこの傾向は見られなかった。以上より、曝露音の周波数帯域における神経活動の抑圧、周波数選択性の上昇だけでなく、不自然音における、自然界の音の出現確率とは異なる音響特徴が、その音に選択性的な神経集団で異常に高い感度をもたらしたことを示唆する。

【キーワード】ラット、聴覚野、局所電場電位、自然音、スペクトルの歪度

【はじめに】

騒音における中程度以下の音圧の影響：われわれが日常生活において、騒音、望ましくない音に晒されている場合、耐え難いほどの大きな音圧の音よりもむしろ、音圧はそれほど大きくないが、注意を逸らしやすい、もしくは音響特性として不快な音である場合のほうが多い[1]。騒音や望ましくない音は、聞き手の状態、周囲の音環境、音の文脈によっても異なるが、中程度の音圧下 (< 70 dB) で、音響特性自体の変化だけで、音がどの程度注意を逸らしやすく、不快な、騒音となり得るのかは、明らかにされていない。また、そのような音響特性と脳の聴覚系への影響も不明点が多い。

中程度の音圧下の長期的曝露でも、聴覚神経

系に影響することは知られており、末梢や脳幹の機能は変化しない一方で、皮質では、曝露音の周波数に選択性的な神経集団と非選択性的な神経集団で、異なる影響を示す[2]。

自然音のような実世界の音環境評価の重要性：これまで、純音、トーンバースト音系列、白色雑音といった音の曝露による、神経科学的な影響は数多く調べられてきた。しかし、自然環境下の聴覚刺激は豊かで高度に構造化されている。神経細胞は、そのような刺激の時間・周波数特性に依存する[3]。音曝露による聴覚系の可塑性の変化も、音情報の持つ複雑さや構造性に大きく影響されるため、実験環境下の単純な純音刺激による曝露が、どれほど正常な可塑性

の理解に適用できるかは疑問である[3]。特に自然音は音環境の中でも、ストレス改善に寄与すると考えられており[4]、騒音の候補となる音の音響特性を自然音との関係で評価することは不可欠である。実在する音環境のうち、自然音から音響的に解離した、自然界に存在しにくい、“不自然”な音が、具体的にどのように音響特性で、どの程度、注意を逸らされやすい、望ましくない音となり得るのか。これら両者の関係を調べることが重要となる。

音響構造の異なる音に対する神経活動評価：騒音としての定量的な度合を評価するためにも、不自然音の生体、聴覚神経系への影響を精査することが必要である。これまで、動物モデルの研究で、聴覚野は、中程度音圧下で、自然音、一部の工場ノイズを曝露した先行研究では、基本的に応答は抑圧されることが知られている[2]。また、自分の種の声に対しては強い神経応答、よりよい知覚感度を示す[5,6]。さらに、曝露音と同じ音系列には似たように応答、その音系列中で決して生じなかった音に対してはより顕著に応答する[7]。このように、中程度の音圧で自然音や複雑な音を曝露し続けた際に、特徴的な神経活動が観察される。しかし、不自然音と自然音を定量化し、それらを別々に曝露した際の神経活動への影響の相違について

てはほとんど評価されていない。

本研究の目的は、不自然な音を曝露し続けた際の、聴覚皮質の神経活動への影響と、影響に寄与した音響構造を、動物モデルを用いて調べることである。神経集団の小さな音入力に対する反応性、音の選択性に着目し、曝露音の周波数帯域に対する神経応答の抑圧だけでなく、不自然音を曝露した個体における、不自然音に特異的な、応答の増大について報告する。

【方法】

曝露用の音刺激の設計：不自然音群と、その対照群の1つとして自然音群をそれぞれ設計した。まず、自然音群として、自然界の音を用いた聴覚生理学の先行研究で例示されている音群（風、木々の音、海・波の音、雨、各種動物の鳴き声など）をもとに30種類用いた。次に、不自然な音刺激として、自然音として定義された音群以外で、特に人工音を中心として、実際に頻繁に環境中に存在する音群（自動車、電車、バイク、飛行機、工事現場の音、電話、ビープ音など）を30種類用いた。音源は、インターネット上に研究・教育用として公開されている自然音源集（British Library Sounds, <http://sounds.bl.uk/>）や、動画共有サイト（Youtube, <https://www.youtube.com/>），その他公開されて

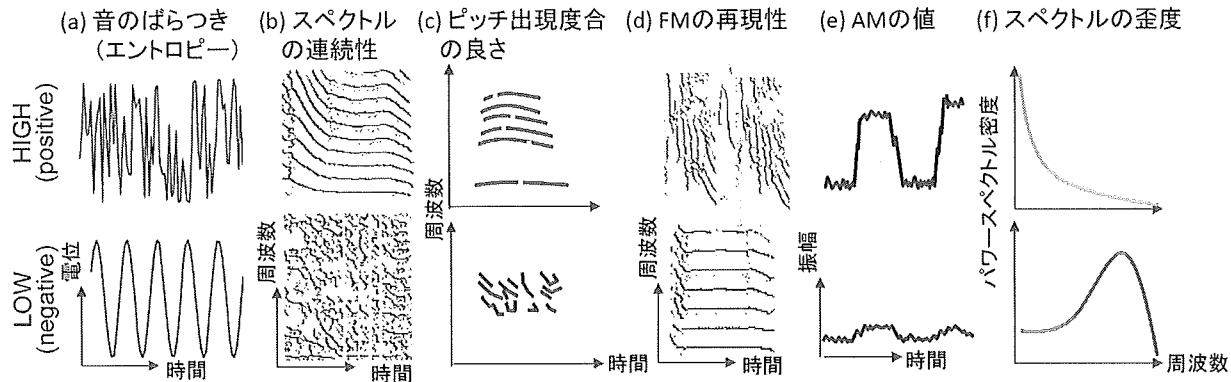


図1. 自然音と不自然音を分離する、6種類の音響特徴量

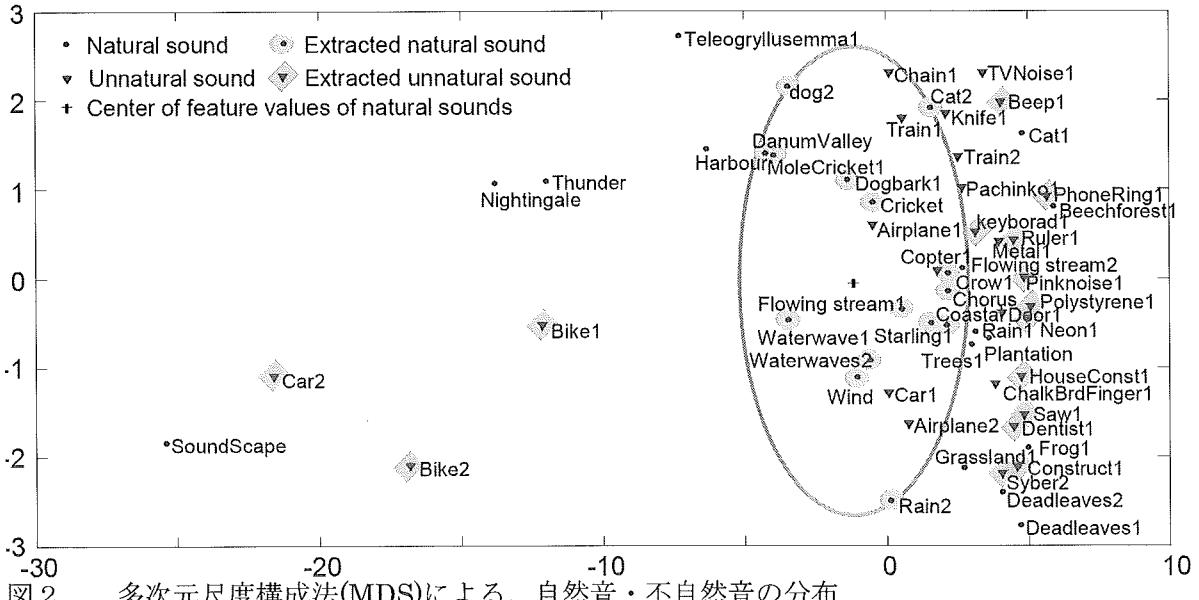


図2. 多次元尺度構成法(MDS)による、自然音・不自然音の分布

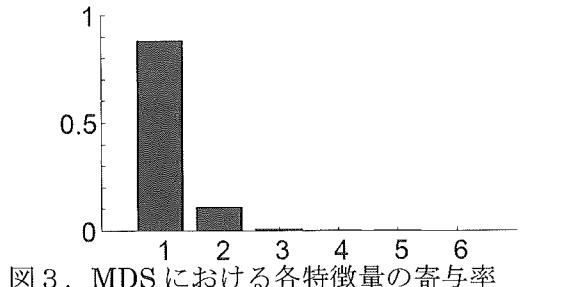


図3. MDSにおける各特徴量の寄与率

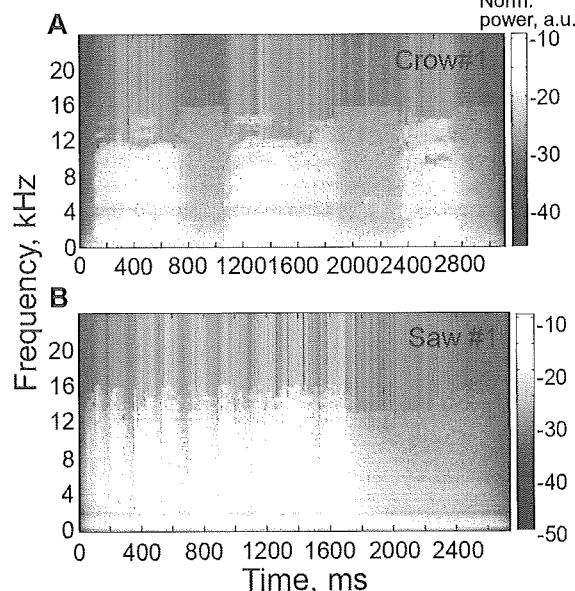


図4. 自然音、不自然音のスペクトログラムの一例

A 自然音 (Crow1). B 不自然音 (Saw1)

いるインターネット上の音素材集から抽出した。音の周波数範囲や音圧はパラメータとならない様に、各音で、数百 0 Hz-20 kHz の範囲、最大音圧が 60-65 dB SPL の範囲に収まるよう

にそれぞれ調整した。各音のサンプルは、500 ms のフェードイン・フェードアウトを含み、3-5 秒の持続時間を持つ音刺激とした。

自然音の音響特徴として、図1のような 6 個の指標に着目した。自然音の先行研究と同様、音のばらつき（エントロピー）、スペクトルの連続性、ピッチ出現度合の良さ、FM の再現性に着目した[8,9]。さらに、自然音・不自然音間で、振幅の時間変化や、周波数分布の違いにも着目するため、AM の値、スペクトルの歪度（Skewness）も加えた。

これら異なる 6 種類の音響特徴において、自然音に対する、自然音・不自然音の類似度を各々評価し、自然音らしい自然音、自然音らしくない不自然音を選出した。具体的には、これら 6 次元の特徴空間を多次元尺度構成法 (MDS) により次元圧縮し、自然音群の重心から最短距離にある音群を 15 種類、自然音群の重心から最も離れた距離にある不自然な音群を 15 種類、それぞれ抽出し、自然音・不自然音のサンプルとした（表 1）。図2に、MDS 空間上の、自然音・不自然音の分布と、それらの内抽出された音群をそれぞれ示す。

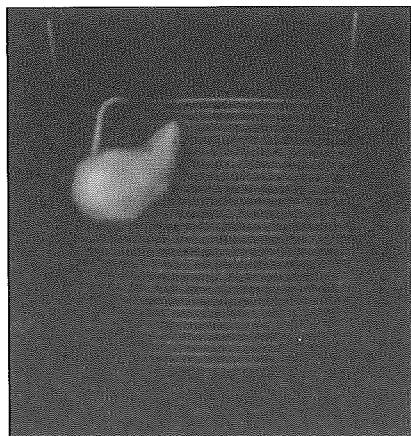


図5. 防音の行動装置を用いた、ラットへの自然音（不自然音）の曝露

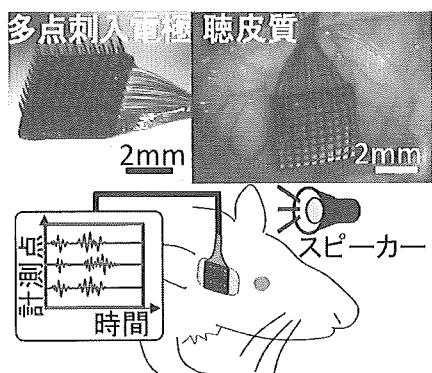


図6. 生理実験系の概要

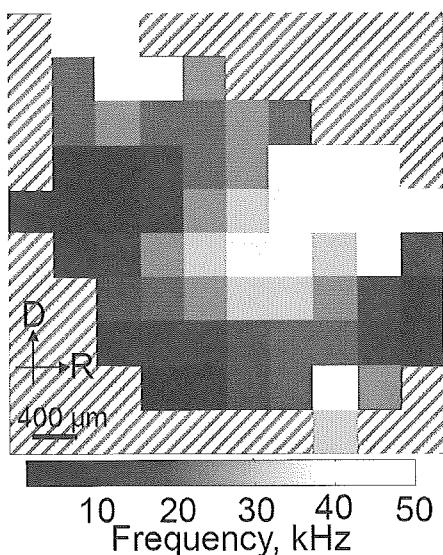


図7. 推定した周波数局在地図（不自然音）

MDS に最も寄与した第一・第二因子と、音響特徴との関係を調べるために、それら第一因子と音響特徴との相関をそれぞれ計算した。その結果、最も相関が大きかったのは、第一因子に対してはスペクトルの歪度 (-1.00)、第二因子に対しては音のばらつき (-0.98) だった（図3）。図4に、自然音・不自然音のスペクトログラム例をそれぞれ示す。

音刺激の曝露： 成獣の雄ラットを用い、自然音条件、不自然音条件、無音条件ごとに個体を分けた。自然音条件、不自然音条件では、防音箱の中の行動装置内で、ラットに前述の音刺激を曝露した（図5）。各音条件では、15種類の音刺激の内、無作為な順に5種類ずつ抽出して1セットとし、セット間を10秒の時間間隔を置いて提示した。1回のセッションを一日2時間として、合計8セッションを繰り返した。音刺激曝露中のラットの行動は、CCDカメラで観察し、自然音・不自然音に対する忌避行動、嫌悪行動を示さないことを確認した。

生理実験： 電気生理計測時の音刺激として、50 ms の純音バースト音を、異なる周波数・音圧条件で、無作為に提示した。次に、白色雑音下で、4種類の周波数と5種類の音圧の純音バースト音を無作為に提示した。さらに、曝露実験で用いた音刺激と全く同じ、自然音群、不自然音群の音刺激を、各々20回ずつ提示した。

手術・記録： イソフルランで吸入麻酔下のラットの右側聴皮質を露出した。神経活動の計測

表1. 抽出した自然音群サンプルと不自然音群サンプル

Natural sound				
Waterwaves2	Wind	Cricket	Dogbark1	Flowing stream1
Waterwave1	Starling1	Rain2	MoleCricket1	Dog2
Crow1	Coastal	Chorus	Cat2	DanumValley
Unnatural sound				
Car2	Bike2	Bike1	PhoneRing1	Polystyrene1
Saw1	Construct1	Neon1	HouseConst1	Pinknoise1
Dentist1	Syber2	Ruler1	Beep1	Keyborad1

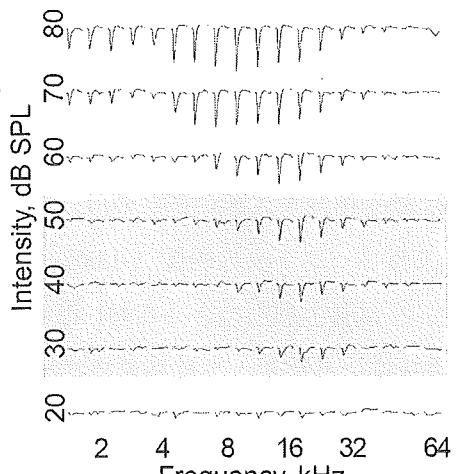


図8. LFPを用いた周波数同調曲線

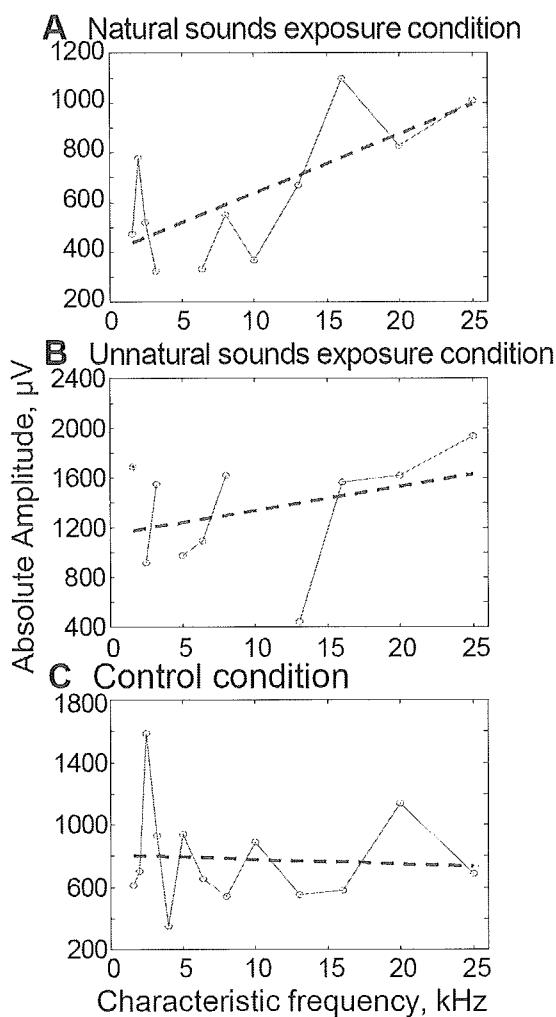


図9. 小さい音圧下における各CFの計測点の応答強度

A 自然音曝露条件, B 不自然音曝露条件, C 無音の対照条件

は全て、防音室内で行った。なお、本動物実験は、「東京大学動物実験マニュアル」に則った。神経活動の計測に用いた微小電極アレイ

(Blackrock Microsystems Inc, ICS-96 Array) は、 $400\text{ }\mu\text{m}$ 間隔で 96 点の計測点をもつ(図6)。クリック音で誘発される反応の空間分布から、聴覚野の位置を同定した。同電極を、約 $700\text{ }\mu\text{m}$ の深さに刺入し、各計測点から局所電場電位(LFP)とマルチユニット活動(MUA)を計測した。LFPとMUAは、それぞれ 0.3-500 Hz, 0.25-7.5 kHz の帯域通過フィルタを通した後、共に 1000 倍に差動増幅し、1 kHz, 30 kHz のサンプリング周波数でそれぞれ記録した。聴覚野の周波数局在地図(Tonotopy)を同定するため、トーンバースト音に対する神経活動から、各計測点の周波数選択性を調べた。トーンバースト音の音長は 30 ms、立ち上がり・立下り時間は 5 ms とし、周波数と音圧を刺激パラメータとした。周波数は 1.6-64 kHz まで 1/3 オクターブ間隔ごとに 18 種類、音圧は 20-80 dB SPL まで 10 dB 間隔ごとに 7 種類とした。これら合計 126 種類の刺激音を無作為な順序で、600 ms の間隔で提示した。各純音に対する MUA の分布から、周波数選択性として、最低音圧で神経細胞を発火させられる周波数、すなわち特徴周波数 (Characteristic frequency; CF) を計測点ごとに調べた。周波数選択性の異なる様々な神経集団に対し、その LFP とマルチユニット活動の音誘発反応を、自然音条件・不自然音条件間や、曝露条件と無音条件間で比較評価した。さらに、各計測点の周波数応答領域の特性を、条件間で比較した。

【結果】

各曝露条件・無音条件で、計測点の CF を推定し、聴覚野の周波数局在構造を推定した。図7に、不自然音条件の個体の周波数局在地図の例

を示す。また、MUA と同様に、様々な周波数・音圧の純音バースト音に対する応答強度、すなわち、周波数選択性を、LFP の誘発反応のピーク (P1) でも調べた (図 8)。

中程度の音圧をもつ曝露音の違いによって、周波数選択性や純音バースト音の反応性が異なる場合、それは音圧の大きい条件よりもむしろ、音圧の小さい条件で生じる可能性がある。そこで、異なる CF を持つ計測点間の応答を、小さい音圧 (Weak Input) 条件で比較した。まず、図 9 C に示すように、無音条件では、低い CF (2-4 kHz)・高い CF (8-16 kHz) をもつそれぞれの計測点間で、統計的な応答の違いは見られなかった (ピアソン相関係数 $R = 7.0E-2$, $p = 0.82$)。一方、自然音条件、不自然音条件では、それぞれ図 9 A, B に示すように、低い CF の計測点に比べて高い CF の計測点の方が、Weak Input に対する応答が大きい傾向にあり、特に自然音条件では有意に大きかった (自然音条件、ピアソン相関係数 $R = 0.70$, $p = 0.016$; 不自然音条件、 $R = 0.34$, $p = 0.33$)。これは、音圧が中程度の強度でも複雑な音環境下に曝すと、聴覚野では、高い音に選択性的集団で、反応の感度が上昇傾向にあることを示唆する。

次に、周波数選択性の先鋭度として、図 10 に示すように、各計測点の周波数応答領域の帯域幅 (BW10, BW20) を評価した。無音条件では、図 11 C より、低い CF の計測点と高い CF の計測点で、帯域幅は同等の傾向を示した ($BW10$, $R = -0.30$, $p = 0.32$; $BW20$, $R = -0.09$, $p = 0.76$)。一方、自然条件では、図 11 A のように、低い CF の計測点の方が、高い CF の計測点に比べ、帯域幅が狭い ($BW10$, $R = 0.56$, $p = 0.07$) か同程度の傾向 ($BW20$, $R = 0.30$, $p =$

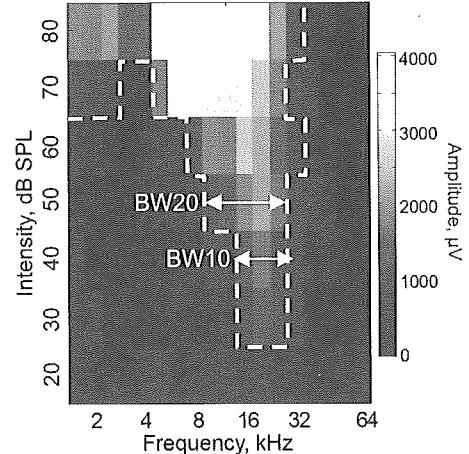


図 10. 周波数同調曲線の帯域幅の抽出

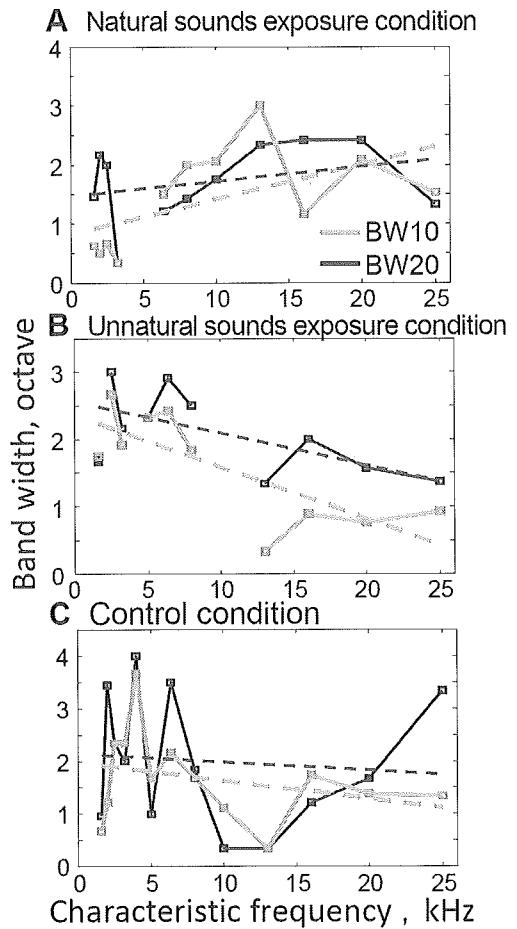


図 11. 各 CF の計測点における周波数同調曲線の帯域幅

A 自然音曝露条件. B 不自然音曝露条件. C 無音の対照条件. 灰色線, BW10; 黒線, BW20.

0.36) となり、周波数選択性の鋭さは、低い CF で相対的にやや鋭い選択性を示した。それに対し、不自然音条件では図 11 B のように、高い CF の計測点の方が、低い CF の計測点に

比べ、帯域幅が狭かった (BW10, $R = -0.77, p = 8.6\text{E-}3$; BW20, $R = -0.63, p = 5.1\text{E-}2$)。このことは、自然音条件では、周波数に反比例して基本的にパワーが減衰する自然音刺激の性質に従って、パワーや出現頻度の高い、低周波数成分への選択性を鋭敏にさせた可能性が考えられる。それに対し、不自然音条件では、無音条件に比べ、低い CF の計測点よりも高い CF の計測点で、帯域幅が狭い傾向が顕著となった。すなわち、不自然音条件では、高い周波数に対する選択性が、相対的にさらに鋭くなった可能性を示す。

曝露実験で用いた音と同一の自然音・不自然音を提示したときの LFP の誘発反応を調べた。図 1 2 に、不自然音曝露個体における、一計測点の誘発反応の代表例を示す。LFP の自発的な振動活動と、複雑な音響特徴に対する誘発反応が重畠し、細かく時間変化している。LFP の複雑な時系列反応を、wavelet 変換を用いて時間・周波数解析し、各周波数成分の特徴的な反応を調べた。さらに、音刺激のオンセット時刻の 400 ms 前からオンセット後 100 ms までの LFP を基準とし、その平均・標準偏差を用いて、自然音・不自然音に対する反応を z-score で評価した。図 1 3 に、不自然音曝露個体における、一計測点の z-score による時間・周波数分布を例示する。様々な周波数帯域で、少数個の極大反応が離散的に点在することがわかる。

そこで、反応の局所的な極大値を検出し、それら極大値の分布が、自然音と不自然音間でどう異なるのか、また、無音、自然音、不自然音曝露条件間でどう異なるのかを調べた。図 1 4 に、全ての自然音に対する z-score の極大値を含めたヒストグラム、全ての不自然音に対する

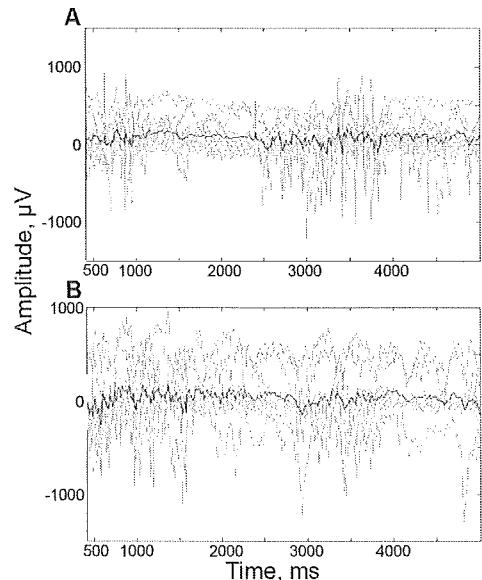


図 1 2. 自然音・不自然音に対する、1 計測点の LFP の反応例

A 自然音 (Waterwave2) に対する LFP 波形、B 不自然音 (HouseConst1) に対する LFP。灰色線、各試行の波形； 黒線、加算平均波形

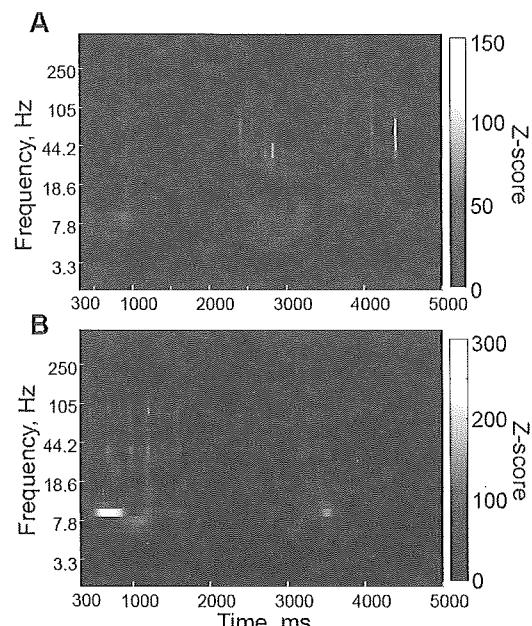


図 1 3. 自然音・不自然音に対する一計測点の LFP のスペクトログラム

A 自然音 (Waterwave2) に対する、B 不自然音 (HouseConst1) に対する、z-score による各スペクトログラム。

ヒストグラムを、無音条件・自然音曝露条件・不自然音曝露条件ごとにそれぞれ示す。各 CF で、LFP で有意に音反応性を示す全ての計測点を対象とした。不自然音曝露個体では、自然音のヒストグラムに比べ、不自然音に対するヒス

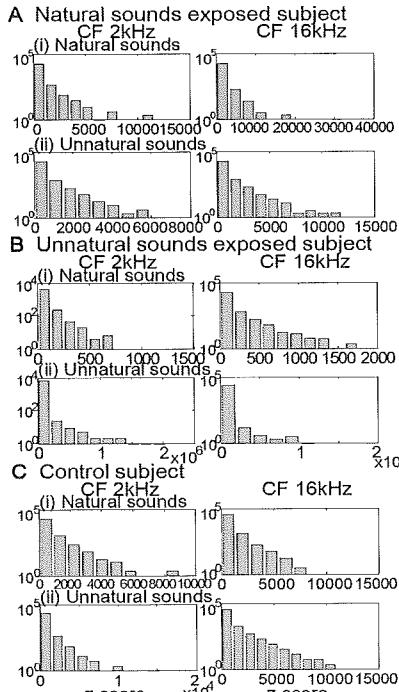


図 14. 自然音・不自然音刺激に対する、局所極大反応した全計測点の zscore のヒストグラム
A 自然音曝露条件, B 不自然音曝露条件, C 無音条件. (i)自然音, (ii)不自然音に対するヒストグラム. 左段, 右段は、それぞれ 2kHz, 16kHz 付近に CF を持つ計測点

トグラムは大きい z-score に多く分布した（図 14 B）。このような傾向は、自然音曝露条件や無音条件では見られず、自然音と不自然音に対するヒストグラムは類似した。

最後に、z-score のヒストグラムの平均値を全計測点について求め、自然音と不自然音に対する反応の違いを定量化した（図 15）。不自然音曝露条件では、LFP 振動の theta 帯域(4-8 Hz)から high gamma 帯域(70-110 Hz)にわたる、広範囲の周波数帯域にわたり、z-score の極大値の分布は、自然音に比べ不自然音に対して 10E+3 程度も平均値が異なった。特に、8 kHz 周辺に選択的な計測点群で、大きな極大応答を示した。alpha 帯域(8-12 Hz)に限っては、選択周波数が高いほど、すなわち 16 kHz 周辺に選択的な計測点群で、最も極大応答が大きかった。

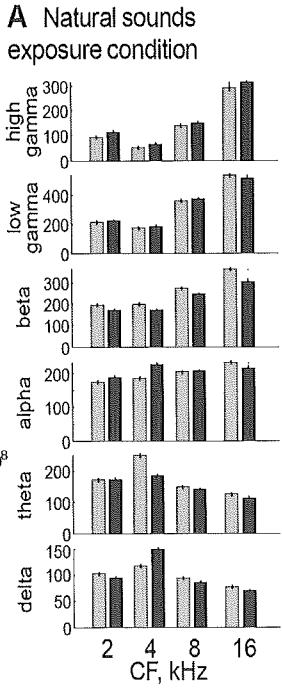


図 15. 自然音・不自然音に対する、CF ごとの局所極大反応の平均

A 自然音曝露条件, B 不自然音曝露条件, C 無音条件. 灰色の棒グラフ群、黒色の棒グラフ群、それぞれ、自然音、不自然音に対する局所極大反応の zscore 平均. 横軸、それぞれ 2, 4, 8, 16 kHz 付近に CF をもつ計測点群.

【考察】

自然音の周波数に反比例したパワー分布

本研究で用いた自然音は、環境音のうち、人造の機械によって生成されない音、という定義に従った[10]。自然音の多くは基本的に、周波数 f の増大とともにパワーを単調に減少させる、 $1/f$ の分布に従う[11]。本研究で用いた自然音サンプル群においても、パワーは周波数の増大に従って単調に減少した（図 16）。一方、本研究で用いた不自然音のサンプル群はすべて、人造の構造物や機械音に由来する音である。不自然音群を自然音群から音響的に分離した最も支配的な特徴は、スペクトルの歪度であった。実際、不自然音の平均パワースペクトルは、自然音のように単調な $1/f$ 分布に従わず、5-12 kHz で相対的に大きなパワーをもつ。

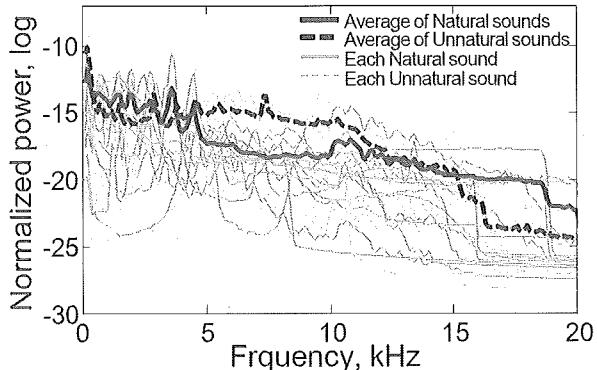


図16. 自然音・不自然音のパワースペクトルの相違

実線, 自然音; 破線, 不自然音. 太線, 平均値, 薄線, 各音サンプルのパワースペクトル

小さな音圧入力での暴露音の周波数への抑圧

図9のように, 音の Weak Input に対する反応は, 自然音・不自然音の両曝露群で, 高 CF の計測点ほど大きかった。特に, 大きい反応を示した周波数帯域は, 提示した音刺激の周波数帯域よりも上の領域が主だった。また, 曝露音の周波数の上限である 16-25 kHz の範囲においても, 同様だった。しかし, これらの周波数範囲における音圧は, 低い周波数に比べ相対的に小さく, 曝露による影響が小さかつた可能性がある。よって, 音の曝露により, 高い CF の計測点で特異的に反応性を上昇させることではなく, 単純に曝露音の周波数帯域に依存した応答の減少と考える方が自然である。曝露帯域で相対的に応答性が下がり, 曝露音の上限周波数付近とそれより高い帯域で, 相対的に応答性が上昇したことは, 先行研究における, 自然音や複雑音の長期曝露による, 曝露音の周波数帯域の応答の減少と一致する[2,3]。曝露音の帯域における神経活動の抑圧と, それらの神経集団による近隣の神経集団への側抑制の消失により, 曝露音よりも高い周波数を CF にもつ神経集団で, 相対的に反応が増大した可能性がある[2]。

周波数同調曲線の周波数帯域幅の先鋭性

自然音曝露個体では低い CF で, 不自然音曝露個体では高い CF で, 周波数同調曲線の帯域幅が相対的に狭かった。一方, 無音個体では無相関, 帯域幅と CF には相関がみられなかった。これらの結果は, 単純に曝露音の音響特性の違い, すなわち, 自然音では低い周波数で, 不自然音では高い周波数で, 相対的に強いパワーをもつことが, 異なる CF 間における曝露音の影響の強さの違いに現れた可能性がある。曝露音のうち, 支配的な周波数の音ほど, その音に選択的な神経集団の応答の周波数帯域幅が狭くなつたことが示唆される。実際, 複雑な純音ベースト系列を長期曝露した個体で, 曝露音の周波数帯域に CF を持つユニットの帯域幅が狭くなることが知られている[2]。音の曝露により, 曝露される周波数帯域では, 抑圧による興奮性応答の減少, 興奮性の側方入力も弱くなり, 帯域幅の減少を招いたことが考えられる。

不自然音曝露個体で不自然音への大きな応答性

本研究では, LFP の局所的な極大反応のヒストограмを対象に, 自然音・不自然音に対する反応強度を調べた。その結果, 不自然音曝露個体では, 不自然音に対する異常に大きな応答性を示した。一方で, 自然音曝露個体では, そのような顕著な傾向は見られなかった(図15)。先行研究で, ジャングルの音, つまり自然音の曝露によって, 応答する総ユニット数は減少するが, 単位ユニットあたりの応答強度が増大する[3]。不自然音曝露条件では, 自然界の音の出現確率に反する音響特徴を持つ, いわば顕著性の大きな音の曝露が, 過渡な応答性の増大を反映した可能性がある。逆に, 自然音曝露条件では, 自然界の音の出現確率に従った音響特徴

の曝露であるため、各音の顕著性は相対的に低く、応答の増大に至らなかつた可能性がある。

【おわりに】

本研究は、中程度の音圧でも、自然界では発生しにくい音響構造を持つ不自然な音の曝露により、大脳皮質聴覚野の神経活動が受ける影響を、動物モデルを用いて明らかにすることを目的とした。6種類の音響特徴から、自然音群の平均値から最も離れた人工的な音群を、代表的な不自然音サンプルとして抽出した。不自然音群は、音の周波数とともに単調にパワーを減少させる自然音群と異なり、5-12 kHzで相対的に大きなパワーを示した。異なるラットに自然音、不自然音をそれぞれ1週間以上曝露し、トーンバースト音や自然音・不自然音に対する、聴覚野の神経集団の活動を比較した。その結果、1) 曝露条件群に対する、小さな音圧の音に対するLFPの誘発反応は、曝露音の周波数帯域を含む音に選択的な計測点で相対的に小さかった。2) 周波数同調曲線の帯域幅、すなわち音の選択性は、自然音、不自然音でそれぞれ支配的な周波数帯域に依存して高くなり、自然音曝露個体では低い周波数、不自然音曝露個体では高い周波数に選択的な計測点で高かった。3) 自然音・不自然音そのものに対する神経活動は、無音条件や、自然音曝露個体と異なり、不自然音曝露個体で、不自然音の支配的な周波数帯域(8-16 kHz周辺)に選択的な計測点で、不自然音に異常に大きく応答した。このように、曝露音の周波数帯域における、神経活動の抑圧、周波数選択性の尖鋭化だけでなく、不自然音の持つ自然界の音の出現確率に反する音響特徴が、その音に選択的な神経集団で異常に高い感度

をもたらしたことを示唆する。本研究の結果は、注意を逸らしやすい音に対する、聴覚野の特徴的な神経応答特性の理解に貢献すると考える。

【参考文献】

1. Leather P, Beale D, Sullivan L (2003) Noise, psychosocial stress and their interaction in the workplace. *Journal of Environmental Psychology* 23: 213-222.
2. Pienkowski M, Munguia R, Eggermont JJ (2013) Effects of passive, moderate-level sound exposure on the mature auditory cortex: spectral edges, spectrotemporal density, and real-world noise. *Hear Res* 296: 121-130.
3. Bao S, Chang EF, Teng CL, Heiser MA, Merzenich MM (2013) Emergent categorical representation of natural, complex sounds resulting from the early post-natal sound environment. *Neuroscience* 248C: 30-42.
4. Alvarsson JJ, Wiens S, Nilsson ME (2010) Stress recovery during exposure to nature sound and environmental noise. *Int J Environ Res Public Health* 7: 1036-1046.
5. Doupe AJ, Konishi M (1991) Song-Selective Auditory Circuits in the Vocal Control-System of the Zebra Finch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88: 11339-11343.
6. Esser K, Condon C, Suga N, Kanwal J (1997) Syntax processing by auditory cortical neurons in the FM-FM area of the mustached bat *Pteronotus parnellii*. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 14019-14024.
7. Kover H, Bao SW (2010) Cortical Plasticity as a Mechanism for Storing Bayesian Priors in Sensory Perception. *Plos One* 5.
8. Schwartz O, Simoncelli EP (2000) Natural sound statistics and divisive normalization in the auditory system. *Advances in Neural Information Processing Systems* 13: 1-7.
9. Wu W, Thompson JA, Bertram R, Johnson F (2008) A statistical method for quantifying songbird phonology and syntax. *J Neurosci Methods* 174: 147-154.
10. Theunissen FE, Elie JE (2014) Neural processing of natural sounds. *Nat Rev Neurosci* 15: 355-366.
11. Attias H, Schreiner CE (1997) Advances in Neural Information Processing Systems Mozer MC, Jordan MI, Petsche T, editors. MIT Press.