コウモリのエコーロケーションと脳内信号処理

同志社大学 力丸 裕¹

Signal Processing Systems for Echolocation in the Bat's Brain

HIROSHI RIQUIMAROUX
Doshisha University

Abstract The neural base of the bat's biosonar system is discussed here. The bat emits complex biosonar sounds (pulses) and listens to echoes for orientation and hunting flying insects. Different types of biosonar information are carried by different parameters characterizing pulse-echo pairs. For example, distance information is conveyed by echo delay, while velocity information is carried by Doppler shift. In the auditory cortex of the bat, not only frequency but also other information bearing parameters such as echo delay and Doppler shift are systematically mapped as subareas. These computational maps greatly depend on subcortical signal processing. The subcortical auditory nuclei create delay lines and multipliers (or AND gates) for processing distance (echo delay) information, and also create level-tolerant frequency tuning and multipliers (or AND gates) for processing velocity (Doppler shift) information. These multipliers are called FM-FM and CF / CF combination sensitive neurons, respectively. The neurophysiological investigations of the bat's biosonar system provide an excellent database for neural computational models and sonar systems. Application of an agonist of inhibitory neurotransmitter to DSCF or FM-FM area behaviorally revealed the functions of these auditory subareas. Findings made by an on-board telemetry microphone from flying bats confirmed Doppler-shift compensation.

1. はじめに

1.1 コウモリの生物ソナーについて

地球上には、約800種の小翼手類(小コウモリ)が存在するが、その殆ど全種がこだま定位(echolocation)と呼ばれる「生物ソナー」を使って生活している。小コウモリは定位音と呼ばれる超音波(パルス)を発し、ターゲットから戻ってくるこだま(エコー)と聴き比べてターゲットに対する情報を得ている。

1.2 CF-FM コウモリと FM コウモリ

生物ソナーを行うコウモリは、2種類に分類されている。FM コウモリと CF-FM コウモリである。

FM コウモリは、単純な FM 音を発し、CF-FM コウモリは、複雑な CF-FM 音をソナーに用いる。CF-FM 音は、周波数定常(constant frequency, CF)な部分の後に下降 FM(frequency modulated, FM)音が続くタイプである(Figure 1, 力丸, 1994)。FM コウモリは、背景に何も無い空中で採餌し、CF-FM コウモリは、茂みの中など音響背景が複雑な環境で採餌する。背景に何も無い空中では、反射して戻ってくるエコーは、コウモリにとって何らかのターゲット情報と考えられるが、茂みの中では、背景に木の葉などの雑音成分があり、これらを昆虫などのターゲット情報と区別する必要から CF-FM 音が用いられるようになったと考えられている。本稿では、CF-FM コウモリの生物ソナー機構について論ずる。

1.3 生物ソナー音

1 連絡先 e-mail : hrikimar@mail.doshisha.ac.jp
〒610-0321 京田辺市多々羅都谷1-3
同志社大学知識工学科

Figure 1. Functional map in the auditory cortex of mustached bat and a schematic sonogram of its biosonar sound. (A) Auditory area of the left cerebral cortex. a: Doppler-shifted constant frequency (DSCF) area. b: FM-FM area. c: CF/CF area. d: dorsal fringe (DF) area. e: ventroanterior (VA) area. f: ventral fringe (VF) area. g: dorsomedial (DM) area. Primary auditory area is surrounded by a broken line. (B) Schematic representation of biosonar sound. Abscissa indicates time, while ordinates, frequency. Thickness of lines illustrates intensity. Solid lines represent pulse, broken lines indicate echo. CF: constant frequency components. FM: frequency modulated components. DS: Doppler shift. Delay: Echo delay. (C) Enlarged auditory cortex. Functions of each sub-area are summarized. (from Riquimaroux & Suga, 1990)

標的から戻ってくるエコーには多くの情報が含まれている。エコーが戻ってくるまでの時間は標的までの距離、その周波数のドップラー・シフトは標的との相対速度、その周波数のフラッターは羽ばたく昆虫の存在、その強さは標的の大きさと距離、両耳間に到達するエコーの時間差と強度差は標的の水平方向の角度、外耳での反射によるエコーの干渉パターンは標的の垂直方向の角度を表すと考えられる。ヒゲコウモリの発するパルスとエコーの関係および周波数特性の時間変化を模式的に Figure 1B のサウンドスペクトログラム (sound spectrogram) に示した。パルスは倍音構造 (H1 - H4) をしており、各倍音は周波数が一定で継続時間の比較的長い CF (constant frequency) 成分とそれに続く周波数が時間的に変化する継続時間の短い FM (frequency modulated)

成分から構成される。その結果、エコーもパルスと同様に倍音構造 (H1 - H4) で、CF - FM 構造となるが、ドップラー・シフトによって周波数はパルスよりも通常高くなる。CF 成分は低周波側から CF1, CF2, CF3, CF4, FM 成分は FM1, FM2, FM3, FM4 と呼ばれる。発声されるパルスの成分中、第二倍音 (H2) が最も強く、基本成分 (H1) は極端に弱い (力丸・菅, 1990)。声道中においては、H1 が最強である (Hartley & Suthers, 1990)。すなわち、基本周波数成分は、自分自身では聞こえるが、外にはでないで、他の個体には聞こえない。CF 部分は標的の検出や速度測定に適し、FM 部分は標的との距離測定や方位測定に適している。このようにエコーの異なった成分が標的に関する異なった情報を担っているのである。発射されるパルスの長さや発射頻

度に関しては、従来の報告がある (Neuweiler, 1983)。獲物を探査中は、継続時間の長いパルスを発し、獲物を発見すると獲物との距離が短くなるにつれて、パルスを短縮し発射頻度が高くなる。獲物を獲得すると再びもとの長いパルスに戻していく (Figure 2)。

Figure 2. Temporal change in pulse characteristics emitted by a bat capturing a target insect. After finding a target, pulse duration, pulse emission rate and inter-pulse interval change drastically. (from Neuweiler, 1983)

1.4 ドップラー・シフト補償

CF-FM コウモリは、エコーの CF2 周波数が一定となるように、発射するパルスの CF2 周波数を変化させる。例えば、ヒゲコウモリではドップラー・シフトしたエコーの CF2 周波数が 61kHz になるように、発声するパルスの CF2 周波数を調節する。即ち、エコーの CF2 周波数が 61kHz よりも高ければパルスの CF2 周波数を低くし、エコーの CF2 周波数が 61kHz よりも低ければパルスの CF2 周波数を高くして、エコーの CF2 周波数が 61kHz になるようにするわけで

ある。これを「ドップラー・シフト補償」(Doppler-shift compensation) と呼ぶ。Figure 3 にその例を示す。コウモリを乗せた振り子を静止した壁に向かって振ると、振り子の速度は正弦波状に変化する。従って、壁から戻ってくるエコーの CF2 周波数は振り子の速度に応じてドップラー・シフトするので、正弦波状に変化する。コウモリはこのエコーの CF2 周波数の変化を検知し、エコーの CF2 周波数が常に 61kHz となるようにパルスの CF2 周波数を調節する (Gainoni, Riquimaroux, & Suga, 1990; Metzner, 1989; Riquimaroux & Watanabe, 2000)。実際に飛行中のコウモリのエコーの周波数が一定になっているかどうかは、頭上にマイクを取り付けて測定しなければわからない。これについては、後述する。

Figure 3. Doppler-shift compensation shown by a bat on a pendulum. Pulse CF2 frequencies before and after pendulum swing are illustrated by dots. Five trials are superimposed. The bat showed Doppler-shift compensation for forward swing but did not respond to backward swing. (from Gainoni, et al., 1990)

2. 生物ソナーの脳内処理機構

2.1 ヒゲコウモリの聴覚野と生物ソナー音

CF-FM コウモリの代表であるヒゲコウモリの聴覚野には、神経生理学的実験により機能局在を表示するマップが報告されている。ヒゲコウモリでは大脳皮質内に聴覚野の占める割合が大きく、聴覚野は機能の異なる多くの小領域からなる (Figure 1AC)。図中の点で囲まれた部分は一次聴覚野 (AI) と呼ばれ、内耳で形成された周波数軸が前後方向に走っている。AI 内には、ほぼ円形をした DSCF (Doppler-shifted CF) 野と呼ばれる特殊な領域があり、放射状の周波数軸とこれに直交する円形の振幅軸がある。この領域のニューロンはエコーの CF2 周波数に非常に鋭く同調する。Figure 1C 中 "FM1-FMn" (n = 2, 3, 4) と表示された領域は「組み合わせ感受

性ニューロン」から成り、標的距離情報を示す時間軸（エコー遅延軸）が存在する（Suga, O'Neill, Kujirai, & Manabe, 1983）。“CF1/CFn”（ $n = 2, 3$ ）と表示された小域も組み合わせ感受性ニューロンからなり、周波数対周波数軸があり、標的速度的情報を示している（Suga, et. al., 1983）。

2.2 DSCF 野

DSCF 野（Figure 1Aa）には61kHz 近辺のエコーのCF2周波数に非常に鋭く同調したニューロンが集まっており（Suga, 1984）、エコーのCF2周波数の微細な違い（例えば、61.00kHzと61.05kHz、 $\Delta f/f = 0.08\%$ ）を弁別する機能がある（Riquimaroux, Gaioni, & Suga, 1991, 1992）。DSCF 野の神経活動をブロックしても、粗大な周波数弁別（例えば、61kHzと63kHz、 $\Delta f/f = 3\%$ ）は、影響を受けない。また、DSCF 野の物理的削除を実施してもドップラー・シフト補償は、消失しない。これらの事実から、粗大な周波数弁別や、基本的なドップラー・シフト補償は、DSCF 野よりも下位で行なわれていると考えてよい。ただし、その場合には補償精度が悪くなる（Riquimaroux et al., 1989, 1992）。ヒゲコウモリでは末梢においても61kHzに反応するニューロンの数が非常に多く、同調曲線も他の哺乳動物に比べ相当鋭いが、刺激のレベルを上げると反応する周波数の範囲が広がる（Suga & Manabe, 1982）。これに対して、DSCF 野のニューロンは末梢のニューロンに比べて格段に鋭い同調曲線を持ち、刺激のレベルを上げても鋭さが全く鈍らない（Figure 4）。この鋭敏な同調曲線は聴覚中枢において抑制性神経伝達物質GABA（ γ -aminobutyric acid）が関与した抑制機構によって創り上げられるものと考えられる（Yang, Pollak, & Resler, 1992）。

（Riquimaroux et al., 1989, 1992）。ヒゲコウモリでは末梢においても61kHzに反応するニューロンの数が非常に多く、同調曲線も他の哺乳動物に比べ相当鋭いが、刺激のレベルを上げると反応する周波数の範囲が広がる（Suga & Manabe, 1982）。これに対して、DSCF 野のニューロンは末梢のニューロンに比べて格段に鋭い同調曲線を持ち、刺激のレベルを上げても鋭さが全く鈍らない（Figure 4）。この鋭敏な同調曲線は聴覚中枢において抑制性神経伝達物質GABA（ γ -aminobutyric acid）が関与した抑制機構によって創り上げられるものと考えられる（Yang, Pollak, & Resler, 1992）。

2.3 FM - FM 野

2.3.1 FM - FM ニューロン

末梢の蝸牛神経はパルスにもエコーにも反応するので、パルスとエコー各々に対する反応の時間間隔がエコー遅延に相当する。即ち、標的距離情報は末梢では反応の時間差によって表される。ところが、聴覚野内のFM - FM 野（Figure 1Ab）にはパルスだけでもエコーだけでも反応せず、パルスとエコーを特定の時間間隔で対にすると強烈な反応を示す組み合わせ感受性ニューロンが存在する（Suga, 1984）。FM - FM 野の代表的ニューロンの反応を発火率を表すグラフを用いて Figure 5 に示した。この例では、パルスのFM1とエコーのFM2を特定の時間遅れで組み合わせることがニューロン興奮のための不可欠要素である。このようなニューロンは「FM - FM ニュー

Figure 4. Tuning curves of neurons in DSCF area and cochlear nerve. a-d: DSCF area neurons. e, f: Cochlear nerve fibers. Neurons in DSCF area keep their sharpness even for high stimulus level. (from Suga and Manabe, 1982)

ロン」と呼ばれている。FM - FM 野には腹側からFM1 - FM2 域、FM1 - FM4 域、FM1 - FM3 域と呼ばれる三つの領域があり（Figure 1C）、その各々がパルスのFM1とエコーのFM2、FM4、FM3の対に反応するFM - FM ニューロンの集合である。さらに興味深いことに、これらのFM - FM ニューロンは、特定のエコー遅延に選択的に同調している（Suga, 1984）。パルスのFM1とエコーのFM2の対に反応するFM - FM ニューロンの例を Figure 6 に示した。ここではパルスはCF1とFM1、エコーはCF2とFM2からなる。パルス（PH1）やエコー（EH2）が単独で呈示されても何の反応もなく、パルスとエコーがエコー遅延なし（0 msec）やエコー遅延が2 - 3 msecで呈示されても反応はない。ところが、エコー遅延が4 msecになると突然強烈な反応が現われ、5 msecのときに反応が最大となる。このような、最大反応を誘発するエコー遅延を「最適遅延」と呼ぶ。エコー遅延を次第に延長して8 msecにすると反応は消滅する。このように、FM - FM ニューロンは特定のエコー遅延にのみ反応する。

2.3.2 FM - FM の機能と構造

FM - FM 野では、エコー遅延のマップが存在する。

Figure 5. An example of FM-FM neuron in FM-FM area. Essential components of this neuron are PFM1 and EFM2. Abscissa represents time. (from Riquimaroux & Suga, 1990)

Figure 6. Tuning characteristics of an FM-FM neuron to echo delay. This neuron fires only when the echo delay was between 4 and 7 msec. (from Suga, 1984; Riquimaroux & Suga, 1990)

すなわち、記録電極をFM-FM野に前後方向に刺入し最適遅延を測定すると電極が後方に移動するにつれて最適遅延が長くなる (Suga & Manabe, 1982)

(Figure 7AB)。これはFM-FM野に最適遅延の異なるFM-FMニューロンがきちんと配列されており、遅延軸が存在することを示している。この遅延軸、即ち距離軸は、FM-FM野の三領域 (FM1-FM2, FM1-FM4, FM1-FM3) 各々に存在し、最適遅延の範囲は最小で0.4msec、最大値は約18msecである。これは、7-310cmの距離に相当する。コウモリは昆虫に向かって飛行するとき、最初はパルス持続時間を幾分長くし、昆虫との距離が近づくにつれて短くしていく。一方、パルス発射頻度は距離が近づくにつれて高くなる。要するに、パルス持続時間を短くし、パルス発射頻度を高くしやすくするのであろう。パルス持続時間とパルス発射頻度に見られる変化は、通常標的からの距離が3-4mになった時点で始まる。これは、3m以内での距離情報処理が特に重要となることを示唆しているようである。FM-FM野に表現されている最適遅延の範囲は前述のごと

く7-310cmの距離に相当するので、この距離と一致する。FM-FM野のニューロンの活動を一時的に阻害する方法により、FM-FM野は20msecよりも短い遅延の弁別を行っていることが判った。それよりも長い遅延時間の弁別は大脳皮質よりも下位の脳で行われていると考えられる (Riquimaroux et al., 1991)。FM-FM野の機能を薬品で一次的に阻害すると、飛んでいるコウモリは、うまく止まれなくなることを筆者は何度も目撃している。これらの実験的な事実により、FM-FM野は単に最適遅延・最適距離を表現しているだけではなく、実際に距離測定に関与していると考えられる。

2.3.3 FM-FMニューロンの起源

FM-FMニューロンの起源については、従来の定説が変更され始めている。聴覚情報は蝸牛、脳幹、中脳の下丘、視床の内側膝状体 (MGB) を経て大脳皮質聴覚野へ達する。従来は、下丘や下丘からMGBへ情報を伝える下丘にはFM-FMニューロンは存在しないのでFM-FMニューロンはMGBで初めてできると考えられていたが (Olsen & Suga, 1991)、下丘中心核に既にFM-FMニューロンが存在することが最近になって報告されている (Mittmann & Wenstrup, 1995)。下丘にあるFM-FMニューロンは外側毛帯や上オリブ複合体からの投射により形成されるものと考えられるが、その生成機構はまだ明らかではない。一方、MGBのFM-FMニューロンは、下丘で異なった周波数に反応し別々の場所にある二つのニューロンがMGB内の同一ニューロンに信号を送り、そこで二つのFM信号の組み合わせに選択的に反応するFM-FMニューロンが生みだされていると考えられている。解剖学データは電気生理学データと良い一致を示している。Figure 8は聴覚野表面 (a) とMGB (b, c) および下丘 (d, e) の前頭断面を示している。HRP (horse-radish peroxidase) と呼ばれるトレーサをMGB内の組み合わせ刺激ではなく単一周波数刺激に反応する腹側核 (bのVm, チェック印) に注入すると、この部分は下丘背後部 (dのDP, 黒点部) と一次聴覚野内の単一周波数に反応する部分 (aのDSCF, チェック印) と連絡を持つことがわかる。一方、MGB内のFM-FMニューロンの存在する背側核 (cのD, 斜線部) にHRPを注入すると、この部分は下丘内の異なった周波数に反応する二つの亜核 (eのALとM, 黒点部) とFM-FM野 (aのFM-FM, 斜線部) と連絡を持つことがわかる。即ち、下丘内の異なった周波数に同調した二つのニューロンのグループがMGB内の同一部分に信号を送り、そこでFM-FMニューロンが創出され、このFM-FMニューロンがFM-

Figure 7. Place representation of target distance in FM-FM area. (A) There are independent echo delay axes (distance axes) in FM1-FM2, FM1-FM4 and FM1-FM3 areas. (B) Relationships between a place coordinate (anteroposterior direction) and the best delay or the best distance. The location representing the best delay of 5 msec was used for the standard. (from Suga, 1984; Riquimaroux & Suga, 1990)

Figure 8. Neural network between the medial geniculate body, the inferior colliculus and the auditory cortex. a: Surface of the auditory cortex. b,c: Frontal section of the medial geniculate body. d, e: Frontal section of the inferior colliculus. Neurons in AL and M are tuned to different frequency components of harmonics in biosonar sound. Neurons in D and FM-FM area show facilitatory responses to FM sound and combination of FM sounds. (from Riquimaroux & Suga, 1990)

FM 野へと投射しているのである (力丸・菅, 1990)。

2.3.4 遅延線の起源

FM-FM 野と異なり、MGB 内の FM-FM ニューロンは FM1 だけに対しても、FMn ($n = 2, 3, 4$) だけに対しても、弱い反応を示す。ただし、FM1 に対する潜時は長く (例えば、10msec, Figure 9a), FMn に対する潜時は短い (例えば、6 msec, Figure 9b)。この例では FM1 と FMn に対する潜時差は 4 msec であるので、FM1 と FMn を 4 msec の遅延で組むと、各々の FM 音によって誘発される弱い反応が重なり大きな反応が得られる (Figure 9c)。一般

Figure 9. A model to create FM-FM neurons in the medial geniculate body. Latencies for pulse FM1 (PFM1) are long (a), while those for echo FMn (EFMn) are short (b). Setting the echo delay at the difference between latencies for pulse (PFM1) and echo (EFMn), a large response can be obtained (c). In this example, the latency for PFM1 is 10 msec, while that for EFMn is 6 msec, making the difference between the two being 4 msec. (Riquimaroux and Suga, 1990)

的に最適遅延は反応潜時の差に等しくなることを、Figure 10A は原点近傍を通る傾き 1 の直線によって裏付けている。また、FM1 だけに対する反応潜時は最適遅延と線形関係を持ち長短幅広く分布しているが、FMn だけに対する反応潜時は短く最適遅延に関わりなくほぼ一定である (Figure 10B)。これは最適遅延の異なる多数の FM-FM ニューロンを用いて距離測定を行なうときに必要な遅延線 (delay line) は FMn ではなく FM1 に同調したニューロンによって創られることを示している。蝸牛から下丘に達した聴覚情報は下丘腕を経て MGB に送られるが、下丘腕では FM1 に対する反応潜時は長く、潜時の分布は広い。一方、FMn に対する反応潜時は短く、潜時の分布は狭い。従って、MGB 以前に既に遅延線は存在している。ところが、下丘への入力が通過する外側毛帯の背側端では、反応潜時は FM1 に同調しているか FMn に同調しているかにはよらず、ほぼ一定で短い。即ち、遅延線の起源は下丘内にあると考えられる。下丘は巨大な神経核で 4-12msec の潜時軸が存

Figure 10. Relationships between the best delay and latency in the medial geniculate body. (A) Relationship between the best delay and the latency difference (latencies for PFM₁ and EFM_n). (B) Relationships between the best delay, PFM₁ and EFM_n. (from Riquimaroux and Suga, 1990)

在する。換言すると、最長 8 msec の遅延線が形成されう。MGB で計測された最長の最適遅延は 23 msec であるので、FM₁ に反応するニューロンが創出する遅延線の最大長も 23 msec でなければならない。8 msec よりも長い遅延線の生成過程は不明であるが MGB 内で抑制によって形成される可能性も考えられる。

2.3.5 相互相関モデル

FM - FM 野よりも下位の神経核で得られた資料に基づく距離情報処理の模式的な神経回路を Figure 11 に表した。この回路からは長い遅延線を創出すると考えられる抑制による遅延形成系は省略してある。中央部丸印の横列は MGB の FM - FM ニューロン列を表し、右に行くほど最適遅延は長くなる。エコーの FM_n (EFM_n) からの入力は同時に各 FM - FM ニューロンに到達するが、パルスの FM₁ (PFM₁) からの入力はシナプス数や軸索の長さによって FM - FM ニューロンに到達する時間が異なる。PFM₁ と EFM_n からの入力が同時に到着した FM - FM ニューロンが発火する。従って、個々の FM - FM ニュー

Figure 11. A model to explain distance information processing by cross-correlation analysis. A row of white circles represents FM-FM neurons in the medial geniculate body. The righter pathways the signal goes along, the longer becomes the best delay.

ンは「遅延選択性の乗算装置」(AND ゲート) として機能し、特定の標的距離(エコー遅延)は FM - FM ニューロン列内の特定のニューロンの出力によって表される。即ち、ここでは FM - FM ニューロン列が距離情報を相互相関分析を用いて処理している。

2.4 CF / CF 野

2.4.1 CF / CF ニューロン

標的の速度によってエコーの周波数がドップラー・シフトする量は決まるが、ヒゲコウモリの聴覚野にはエコーの周波数がどれだけドップラー・シフトしたかを測定するニューロンが存在する。この機能を持つニューロンが集まっているのは FM - FM 野の腹側にある CF / CF 野 (Figure 1Ac) である。これらは「CF / CF ニューロン」と呼ばれ、パルスの CF₁ とエコーの CF₂ または CF₃ の対に反応する組み合わせ感受性ニューロンである。CF / CF 野内の背側はパルスの CF₁ とエコーの CF₂ に反応する CF₁ / CF₂ 域、腹側はパルスの CF₁ とエコーの CF₃ に反応する CF₁ / CF₃ 域と呼ばれる。典型的な CF / CF ニューロンの例を Figure 12 に示す。パルス (P) やエコー (E) が単独で呈示されても、このニューロンはほとんど反応をしないが、パルスとエコーを組む (P - E) と強い促進反応を示す。このニューロンを興奮させる必要不可欠成分を調べると、パルスの CF₁ とエコーの CF₃ の組み合わせが必須であることがわかった。CF / CF ニューロンにはエコー遅延はあまり重要ではなく、0 - 10 msec の遅延に対して同様な反応が得

Figure 12. An example to show CF / CF neurons in CF / CF area. This neuron shows the largest response when ECF3 is Doppler-shifted by 4.38 kHz ($29.05 \times 3 + 4.38 = 91.53$ kHz) from three time of PCF1 frequency (29.05 kHz). (from Suga, et al, 1983)

られている (Suga, 1984)。

2.4.2 CF / CF 野の機能と構造

CF / CF 野の脳表に垂直に記録電極を刺入すると、各々のニューロンがパルスの CF1 とエコーの CF2, 3 の周波数の同一の対に反応するので、CF / CF 野も柱状構造を形成していることがわかる。また、記録電極を CF / CF 野の脳表に沿って刺入すると、CF1 / CF2, CF1 / CF3 それぞれの領域でパルスの CF1 周波数は前から後ろに向かって徐々に増加し、エコーの CF2 周波数と CF3 周波数は背側から腹側に向かって増加する (Figure 13A)。従って、CF / CF 野には、ドップラー・シフトのない CF1 周波数とドップラー・シフトした CF2, 3 周波数からなる座標が存在するわけである。ドップラー・シフトした量を相対速度に置き換えると、CF / CF 野には後ろから前に向かって、 -2 m/sec から 9 m/sec の「速度軸」があることがわかる (Figure 13B)。速度軸のうち $0 - 4 \text{ m/sec}$ の範囲が肥大しているが、これはこの範囲の速度がコウモリが着陸したり、昆虫をまさに捕えるときの速度に相当するために測定精度をあげるためであろう (Suga, 1984)。

3. 正確な情報処理のための雑音対策

A : Tonotopic representation in the CF₁/CF₃ area

B : Iso-velocity and iso-CF₁ frequency contour lines

Figure13. Functional structure of CF / CF area. A: Equal best frequency contours for CF1 (broken lines) and CF3 (solid lines). B: Relationships between CF1(broken line) and equal velocity contours (solid lines). Arrow shows an axis of Doppler-shift. Velocity axis runs posteroanteriorly. (from Suga, 1984)

ヒゲコウモリはパルスの H1 とエコーの H2-4 を聴き比べる。最強成分であるパルスとエコーの H2 を聴き比べずに、倍音構造の中で最も弱い H1 をレファレンスにするのには理由が考えられている。声道内で測定すると倍音成分中、H1 が最強で H2, H3, H4 の順に弱くなる (Figure 14; Hartley & Suthers, 1990)。従って、H1 は自分自身では良く聞こえ、他のコウモリには聞こえないのである。こうすると、他のコウモリのパルスを誤って使うことはない。コウモリは集団で行動することが多いので、他のコウモリの発したパルスによる妨害を避けるためにこれは非常に都合がよい。空中には仲間のコウモリの発した多くの H2-4 があるが、H1 が欠如しているので FM-FM ニューロンや CF / CF ニューロンは興奮しないわけである。また、DSCF 野のニューロンはエコーの CF2 周波数 (61kHz) にのみ大変鋭く同調しているので、獲物との距離が近づきパルスとエコーとが重なった場合でもパルスの CF2 周波数には反応せず、自分自身のパルスの CF2 に妨害されることはない。エコーの CF2 周波数はドップラー・シフトによりパルスの CF2 周波数とは少し異なるからである。さらに、他のコウモリのエコーとの混信を避けるた

Figure 14. Acoustic characteristics of biosonar pulse emitted by a bat. The fundamental frequency component is the strongest within the vocal tract close to sound source (upper panel), while the second harmonic is the most intense in the uttered pulse where the fundamental frequency is suppressed (lower panel). (from Hartley and Suthers, 1990)

めに、コウモリは微妙に参照周波数を移動している可能性も考えられる。アイゲンマニアという電気魚は正弦波に近い電気信号を用いてコミュニケーションを行っているという。彼らは、近くに同種の仲間がいる場合使用する周波数をシフトすることによって、混信をさける (Hillegren, 1991)。コウモリにもこのような混信回避行動が備わっているか否かは、まだ知られていない。

4. 神経生理学的機能図と神経行動学的データ

ヒゲコウモリをはじめとして、コウモリの生物ソナー機構に関しては、脳内からの神経生理学的データが多い。ある刺激を与えると、その刺激に対して脳内の特定領域のニューロンが反応するのである。これは、脳内の特定領域が特定の機能を表現しているようである。ただし、特定機能の表現は、その領域がその特定機能をコントロールしているとは限らない。その領域の神経活動を停止して、表示されている機能が行動学的に阻害されて、初めてその領域の機能の局在が特定されるのである。さらに、次のような例もある。哺乳類の前頭葉にある CgA 領域は発声に関係があると考えられている (Jurgens & Pratt, 1979)。微小電極でヒゲコウモリの CgA 領域を電気刺激すると、刺激する場所によって異なった周波数の CF2 周波数を発するという (Gooler & O'Neill, 1987)。すなわち、ドップラー・シフト補償に関連した運動

地図が存在する。ところが、この領域を削除してもドップラー・シフト補償はなくなる (Riquimaroux et al, 1989)。この事実、は地図の存在と表現された行動の完全支配とは必ずしも一致しないことを意味している。例えば、皮質下に基本的な制御機構がある可能性を示唆しているわけである。前述の、エコー CF2 周波数が表示されている DSCF 野やエコー遅延が表示されている FM-FM 野では、薬物で神経活動を奪っても基本的機能が消去されるわけではないが、微細な弁別能が障害を受けることがわかっている (Riquimaroux et al, 1991, 1992)。神経生理学的データは、機能局在を表現しているが、これは必ずしも「機能」を意味するものではない。すなわち、情報が単に通過しているだけかもしれないのである。その領域の機能を確認するには、行動学的方法が必要となる。特定の領域の神経活動をブロックすることにより、特定の行動が阻害されるかどうかをみるのである。

5. 局所的可逆的神経活動ブロック

聴覚野の生物ソナー機能図の存在する領域の神経活動を局所的にブロックすることができるであろうか。抑制性神経伝達物質 GABA-A のアゴニストの Muscimol の局所的投与により、聴覚野の特定の部位の神経活動を一時的に止めることが可能であることがわかった (Riquimaroux et al., 1991)。すなわち、Muscimol を DSCF 領域に投与するとエコーの CF2 周波数の微細な弁別能 (例えば、61.00kHz vs. 61.05kHz ; 0.08%) は阻害されるが、粗大な周波数弁別 (例えば、61.0kHz vs. 63.0kHz ; 3%) には、影響を与えないことが判った (Figure 15)。ところが、Muscimol を DSCF 領域に投与しても、エコー遅延時間の弁別能にはまったく影響を与えないことも判明した。一方、Muscimol を隣接する FM-FM 領域に投与すると、エコー遅延時間の微細な弁別 (例えば、4 ms vs. 5 ms) は不能になり、粗大なエコー遅延時間の弁別能 (例えば、4 ms vs. 40ms) には影響をしないことも判明した。FM-FM 領域への Muscimol 投与は、周波数弁別能には、まったく影響を与えないことも判った。このような行動学的実験により、聴覚野の特定の領域が特定の機能をもっていることが証明されたのである。

6. 参照周波数の恒常性

CF-FM コウモリは、ドップラー・シフト補償を行う。そのためには、エコーの参照周波数が必要となる。静止時のパルスの CF2 周波数が、エコーの参照周波数に近いと従来から考えられてきた。さらには、聴覚系全体が、この参照周波数に対して非常に

Figure 15. Functions of DSCF area and FM-FM area in mustached bat. Focal application of Muscimol, an agonist of inhibitory neurotransmitter GABA, to DSCF area temporarily disrupts fine frequency discrimination (D) but time discrimination is not affected (C). On the contrary, when Muscimol is applied to FM-FM area, fine time discrimination is temporarily impaired (A), while nothing happens to frequency discrimination (B). However, coarse frequency discrimination (61.7 vs. 63.7 kHz, $\Delta f/f \geq 1\%$) is not altered (D). The shaded area indicates chance level. (from Riquimaroux et al., 1991)

感度が高くなっている（フォビアを形成）。このパルスのCF2周波数は、それぞれのコウモリ固有のIDのようなもので、安定しており、変動しにくいと考えられてきた (Suga, 1984)。すなわち、参照周波数は、ハードウェアとして設定されており、DSCF領域での先鋭な同調特性は、ハードウェア的に創られていると考えられてきた。我々は、静止時パルスのCF2周波数が一定に保たれているか否かを確認するために、静止時パルスのCF2周波数の測定を長期間にわたって実施した。その結果、静止時パルスのCF2周波数は、大きく変動することが判明した (Figure 16)。また、仲間のコウモリの影響により静止時パルスのCF2周波数が変化する傾向があることも判った (Figure 17)。したがって、CF2周波数が各個体のIDとして固定しているとは考えにくい。コウモリの生物ソナー機構は、従来考えられてきたよりも格段に柔軟性があるらしい (力丸・渡辺・林, 2002)。

7. 飛行中の生物ソナー信号の測定

7.1 テレマイクの必要性和その搭載

ドップラー・シフト補償を実際に飛行しているコウモリから記録するには、軽量小型マイクロフォンを頭部に搭載し、パルスのCF2周波数のみならず、エコーのCF2周波数を記録する必要がある。さらには、コウモリが自由に飛ぶために、無線送信することも必要となる。通常の超音波周波数領域を測定するマイクロフォンは、コンデンサー型で、200ないし300ボルトの電圧をかけなければならない。ところが、このように高圧にするには、電池が巨大になり、コウモリに搭載することはできない。コウモリの生物ソナー音の無線送信実験は、Henson グループが1980年代に行っている (Henson et al., 1987)。当時は、現在のようなデジタル記録ではなく、アナログ方式であった。パルスのCF2周波数の変化のみをヘテ

Figure 16. Annual change in pulse CF2 frequency at rest. Data from plural individuals are shown. The pulse CF2 frequency recorded from the identical individual changes large amount over months. (from Riquimaroux et al., 2002)

Figure 17. Abrupt change in pulse CF2 frequency at rest. An example to show abrupt change in CF2 frequency of one bat influenced by other individuals. Pulse CF2 frequency of SS which had been decreasing suddenly started increasing after four individuals (S1 ~ S4) were added (top). The pulse CF2 frequency of S5 increased by 1.62 kHz in one day (bottom). (from Riquimaroux et al., 2002)

ロダイン方式で抽出し、電圧に変換して観測したので、倍音構造を観ることはできなかった。我々のグループは、小型軽量のコンデンサーマイクロフォンをボタン電池で駆動し、デジタル・オーディオ・テープ (DAT) に約400kHzのサンプリング周波数でデジタル録音するシステム (テレマイク) を開発した。このマイクと送信機を組み合わせたユニットは約3g

の重量があり、体重が10数gしかないキクガシラコウモリやヒゲコウモリへの搭載には適さない。テラソカグラコウモリは約60gの体重があり、テレマイクを搭載しても充分飛行可能である。

7.2 テレマイクを用いた測定

テレマイクを用いた飛行中の測定は、広さ8m×

Figure 18. Doppler-shift compensation of a flying bat confirmed by a telemetry microphone system. Recordings of pulse CF2 frequency (triangles) and echo CF2 frequency (crosses) made by a telemike on the head are shown together with pulse CF2 frequency recorded by a fixed microphone at a wall toward which the bat was flying (squares). (from Riquimaroux et al., 2001)

Figure 19. Relationships between Doppler-shift compensation and flight pattern. a: Landed at the wall. b: U-turned without landing at the wall. When landed at the wall, we can well that the bat's flying velocity increased and then decreased. At the same time pulse emission rate got very high just before the wall. On the contrary, one can know that the bat did not decrease velocity much when it U-turned. Pulse emission rate did not rise at close distance from the wall. (from Riquimaroux and Watanabe, 2000)

3 m × 2 m で鉄製の測定室内で実施した。その結果、飛行中においても、ブランコに乗せて計測したのと同様にドップラー・シフト補償をテレマイクによって確認することができた (Figure 18, Riquimaroux et al., 2001)。また、壁にとまる間際には、パルス発射頻度が増加し、パルス長が短縮するが (Figure 19a)、壁にとまらず U ターンする際には、パルス発射頻度の増加やパルス長の短縮は顕著にはみられないことも確認された (Figure 19b; Riquimaroux & Watanabe, 2000)。壁にとまらず U ターンする際には、速度低下がないことが、壁際でのドップラー・シフト量でわかる (Figure 19b)。さらには、飛行中の翼の動きを高速度ビデオカメラで撮影し、パルス発射と翼運動の関係を解析した結果、翼を下から上に動かす位相にパルスを連続的に発射し、翼を上から下に動かす位相においては息継ぎをしていることも判明した (中村ら, 2001)。

8. 今後の方向性

今後の方向性として考えられるのは、人工的なニセエコーをパルス発射にタイミングを合わせて呈示し、それに対して彼らがパルスのパラメータをどのように変化させるか、またどのように飛行軌跡を変化させるかを測定することである。さらには、ニセエコーを用いた、コウモリナビゲーションのコントロール (ロボット計画, Robot = Robot + bat) が考えられる。

引用文献

- Gaioni, S. J., Riquimaroux, H. & Suga, N. 1990 Biosonar behavior of mustached bats swung on a pendulum prior to cortical ablation. *Journal of Neurophysiology*, **64**, 1801-1817.
- Gooler, D. M. & O'Neill, W. E. 1987 Topographic representation of vocal frequency demonstrated by microstimulation of anterior cingulate cortex in the echolocating bat, *Pteronotus parnellii parnellii*. *Journal of Comparative Physiology, A* **161**, 283-294.
- Hartley, D. J. & Suthers, R. A. 1990 Sonar pulse radiation and filtering in the mustached bat, *Pteronotus parnellii rubiginosus*. *Journal of Acoustical Society of America*, **87**, 2756-2772.
- Henson, O. W., Jr., Bishop, A., Keating, A., Kobler, J., Henson, M., Wilson, B. & Hansen, R. 1987 Biosonar imaging of insects by *Pteronotus p. parnellii*, the Mustached

- bat. *National Geographic Research*, **3**, 82-101.
- Hillegrenberg, W. F. 1991 Neural Nets in Electric Fish. MIT Press, Cambridge.
- Jurgens, U. & Pratt, R. 1979 The cingular vocalization pathway in the squirrel monkey. *Experimental Brain Research*, **34**, 499-510.
- Metzner, W. 1989 A possible neuronal basis for Doppler-shift compensation in echolocating horseshoe bats. *Nature* **341**, 529-532.
- Mittmann, D. H. & Wenstrup, J. J. 1995 Combination-sensitive neurons in the inferior colliculus. *Hearing Research*, **90**, 185-191.
- 中村賢司, 山住賢司, 力丸裕, 渡辺好章, Lin, L.-K. 2001 カグラコウモリの超音波パルス放射と飛行運動の多角的観測 日本音響学会聴覚研究会資料, **31**, 257-262.
- Neuweiler, G. 1983 Echolocation. In W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl & H. Ziegler (Eds.), *Biophysics*. Berlin: Springer-Verlag. Pp.683-697.
- Olsen, J. F. & Suga, N. 1991 Combination-sensitive neurons in the medial geniculate body of the mustached bat: Encoding of target range information. *Journal of Neurophysiology*, **65**, 1275-1296.
- 力丸裕 1994 音響・聴覚系の生理学, 岩波講座認知科学第3巻「視覚と聴覚」, Pp.129-179.
- Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. & Suga, N. 1989 Effects of bilateral ablation of auditory and/or cingulate cortices on bat echolocation behavior. *Association for Research in Otolaryngology*, **12**, 28.
- Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. & Suga, N. 1990 Muscimol disrupts temporal discrimination by the FM-FM area of the mustached bat's auditory cortex. *Society for Neuroscience Abstract*, **16**, 795.
- Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. & Suga, N. 1991 Cortical computational maps control auditory perception. *Science*, **251**, 565-568.
- Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. & Suga, N. 1992 Inactivation of the DSCF area of the auditory cortex with muscimol disrupts frequency discrimination in the mustached bat. *Journal of Neurophysiology*, **68**, 1613-1623.
- 力丸裕, 菅乃武男 1990 コウモリの生物ソナーの神経機構 科学, **60**, 802-811.
- Riquimaroux, H. & Watanabe, Y. 2000 Characteristics of bat sonar sounds recorded by a telemetry system and a fixed ground microphone. *Proceedings for WESTPRACVII*. Pp.233-238.
- Riquimaroux, H., Yamasumi, K., Watanabe, Y. & Lin, L.-K. 2001 Consistency of echolocation signals of CF-FM bat measured by a telemetry system. *Journal of Acoustical Society of America*, **109**(Part 2), 2332.
- 力丸裕, 渡辺好章, 林良恭 2002 テラソカグラコウモリの生物ソナー音のテレメータを用いた測定一周波数の一貫性について— 日本音響学会聴覚研究会資料, **32**, 271-276.
- Suga, N. 1984 The extent to which biosonar information is represented in the bat auditory cortex. In G. M. Edelman, W. E. Gall & W. E. Cowan, (Eds.), *Dynamic aspect of neocortical function*. New York: John Wiley & Sons. Pp.315-373.
- Suga, N. & Manabe, T. 1982 Neural basis of amplitude-spectrum representation in auditory cortex of the mustached bat. *Journal of Neurophysiology*, **47**, 225-255.
- Suga, N., O'Neill, W. E., Kujirai, K. & Manabe, T. 1983 Specificity of combination-sensitive neurons for processing of complex biosonar signals in auditory cortex of the mustached bat. *Journal of Neurophysiology*, **49**, 1573-1626.
- Yang, L., Pollak, G. D. & Resler, C. 1992 GABAergic circuits sharpen tuning curves and modify response properties in the mustache bat inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, **68**, 1760-1774.

(2002.12.19 受稿, 2003.2.18 受理)