

## 特集 ■ 超五感

## ヒトからコウモリに至る超聴覚：超低速高効率知覚機構



力丸 裕

同志社大学

RIQUIMAROUX HIROSHI

## 1. 超聴覚 – 聴覚の得意技

ヒトを含み、動物は高精度のリアルタイム計測を音を用いて行っている。例えば、ヒトは、左右の耳への約 20 マイクロ秒の到達時間差情報を利用して空間における僅か 2° の水平方向の音源のずれを検知できる。しかし、ヒトが 20 マイクロ秒の時間差を計測できる精度のストップウォッチを備えているわけではない。では、どのように 20 マイクロ秒の差を検知するのであろう。実は、たかだか 1 ミリ秒程度の精度のストップウォッチしか備えていないのである。精度の高い計測と聞くと、高いサンプリングレートで高速演算する計測システムを考えてしまいが、低いサンプリングレートで低速演算する計測システムである。これ、すなわち超聴覚なのである。雑音を音声の強弱パターンで変化させると、聴覚系中枢が雑音を音声に変換して音声知覚が創成されることも分かっている。これも超聴覚と呼べよう。コウモリは、自ら発射する超音波パルスが反射して戻ってくるエコーを聴くことによって環境を効率よく測定する生物ソナー（こだま定位）という仕組みを持っている。彼らの計測精度も非常に高く、2 マイクロンの凹凸が判別できると言われている。以上に代表される超聴覚は、どのように創られるのであろうか。聴こえの仕組みを理解することが、すなわち超聴覚を理解することに繋がる。上に挙げた例を用いて、聴覚機構の得意技、すなわち超聴覚を論ずる。

## 2. 超聴覚の原点 – 聴覚系末梢の高解像度

聴覚系末梢（内耳の蝸牛）は、周波数を機械的に高精度に分解し、機械的に微弱な音を増幅して検知する非線形な仕組みを備えている。これは、外有毛細胞の能動的自己振動による基底膜の振動増幅機構があり、強い者に対する感度は増幅せず、微弱音に対する感度だけが増幅されるためと考えられている。この自己振動は、外有毛細胞に存在するプレスティン（prestin）という電位感受性タンパクがカリウムイオン流入による膜電位の変化に伴って超音波帯

域にも追従する高速変形することによって生成される [1]。すなわち、タンパク質でできた分子パルスモーターが外有毛細胞の壁に内蔵されており、音にあわせて外有毛細胞自身が伸び縮みして能動的に基底膜の振動を増幅して、微弱音に対する感度を上げているのである。この仕組みは、機械式の能動的超高感度振動センサーと呼べる。

## 3. 早い者勝ちの原理 – 音による高精度空間知覚

ヒトを含み、多くの脊椎動物では、同様の原理を用いて水平方向の音源定位を高精度に実現している。音源定位は、視覚を用いて補助する場合もあるが、闇夜やジャングルの中では、音に頼った音源定位が必要である。音に頼って、音源判定をする場合、周囲からのエコーが存在すると、音源を一意に決定する妨害となる。聴覚系においては、エコーを聴こえなくする仕組みが働いている。すなわち、最初の音が聴こえると、後続のエコーは神経ネットワークによって消去される。例を用いて、これを説明しよう。コカコーラの空き瓶を鉛筆で叩くと、カンカンという音がする。この音を録音し、逆再生すると、聴こえなかったエコーの部分が最初に再生されて、シューッシューッと聴こえる。エコーは消されていたのである。次に、二つのスピーカを 2 メートル程度の間隔で正面左右に置く。左右のスピーカに同時に同じ信号を送る。ただし、左のスピーカは、鳴り始めて 100 ミリ秒後にすぐ鳴り止む。一方、右のスピーカは 100 ミリ秒かけて大きくなり 100 ミリ秒以降も鳴り続ける。数 10 秒後に、どちらのスピーカから音が出ているかと尋ねると、ほぼ全員が「左のスピーカから」と答える。勿論、左のスピーカは、最初に瞬間的に音を出すだけで、鳴り続けているのは右のスピーカである。このような状況が発生することは、まず考えられないので、実際には問題は起らない。反対に、緊急時の警告音として、避難方向をエコーに妨害されずに正確に示す優れたシステムであろう。聴覚系ではこのような「早いもの勝ちの原理」が働き、

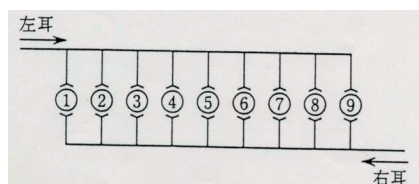


図1 一致検出のネットワーク

はじめ、ジェフレスによって左右耳からの信号が衝突して時間遅れを検出するこのような理論的モデルが提唱された。上オリーブに実際にこのようなアレー構造の神経核が存在することが確認されている [2]。

最初の音源が登録されてしまう [2]。これによって、あちらこちらから来る、エコーによる音源定位の妨害や残響などによる音声コミュニケーションへの妨害を防いでいる。では、左右耳へのわずかな、数100マイクロ秒の差をどのように検知するのであろうか。左耳からの信号と右耳からの信号が最初に出会うのは、脳幹の上オリーブという部位である。上オリーブには、アレー構造のネットワークが存在し（図1）、遅延線を利用した一致検出方式により到着時間差を検知し、時間差をアレー中の場所の違いにコード化し直すと考えられている。左右耳からの信号が出会う最初の段階で場所情報にコード化することによって、これ以後の誤差の発生を防ぐことができる。

時間的な精度は、神経系の一般的原则に従うので、不応期やシナプス遅延の問題を避けることはできず、せいぜい1ミリ秒である。ところが、両耳を用いた水平方向の音源定位では、わずか2°の違いを検知できる。これは、両耳への音の到着時間差に換算すると、約18マイクロ秒の差である。左右の耳にそれぞれ、1ミリ秒の精度のストップウォッチを設置し、音の到着時間差を計測しても1ミリ秒よりも小さな差は、計測できない。18マイクロ秒の差は、とうてい計測不可能である。そこで、使用されていると考えられている方法が一致検出（coincidence detection）である。この方法は、少しずつ異なった遅延線（delay line）を経由して両耳からの信号が入力されるニューロンのアレーを想定している。このネットワークを使用すると、両耳に到達した音を別々に知覚することは不可能であるが、音源の異なる一つの音として聴き取ることができる。数10マイクロ秒の時間のずれを場所の違いとしてコード化し直すのである。

メンブクロウは、水平方向のみではなく、垂直方向の音源定位も組み合わせた見事なネットワークを用いて、空間の音源定位を用いて闇夜でも正確に獲物を捕獲している。彼らは、垂直方向の音源定位には、両耳間の音圧レベル差を用いる。左右の耳介が上下非対称な方向に向いているためである [2]。

#### 4. 低分解能で高精度測定 – 一致検出機構

この一致検出機構は、聴覚系の神経機構においては、

頻繁に用いられている神経ネットワークである。二つの入力チャンネルを持つニューロンで、2チャンネル同時に信号が届くと、このニューロンが発火し、信号が出力される。一致検出機構には通常二つのタイプがある。第一のタイプは、前述のように遅延線を用い、一定の時間間隔を持つシーケンスをコード化するものである。この例としては、両耳間時間差を用いた水平方向の音源定位やメロディー知覚、コウモリのエコー遅延を利用した距離測定などが考えられる。第二のタイプは、同時に発生する複数の事象の組み合わせをコード化するものである。例えば、それぞれの周波数には殆ど反応せず、いくつかの周波数を組み合わせると反応するピッチ知覚やコウモリがエコーの周波数のドップラー・シフト量で計測する相対速度などである。このようなニューロンは「組み合わせ感受性ニューロン」と呼ばれている [2]。

#### 5. 雑音を音声に変換してしまう聴覚中枢

音声知覚は、ヒトのコミュニケーションに欠くことができない重要な機能である。音声知覚には、声道形態をあらわすフォルマント周波数や音源振動をあらわす基本周波数 (F0) に代表される周波数情報が重要な手がかりであると以前から報告されてきた。ところが、フォルマントや基本周波数のような周波数情報が欠落した条件下でも、振幅包絡情報を利用することにより音声知覚が十分に可能であることが分かってきた。雑音の振幅を音声の強弱変化を用いて変化させる劣化雑音音声 (Noise-vocoded speech sounds, NVSS) である [3]。劣化雑音音声とは、音声信号の振幅包絡を保存し、信号成分をいくつかの周波数帯域の雑音に置き換えたものである（図2）。初め

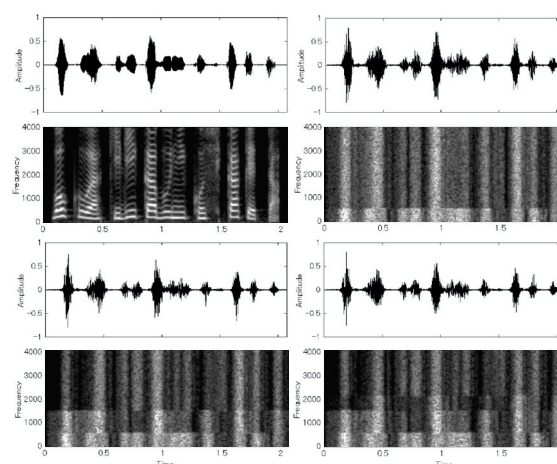


図2 劣化雑音音声 (NVSS) の振幅と周波数構造の時間的特徴  
\* 口絵にカラー版掲載

上左：原音声「僕は切り株に腰掛けた」。上左：2帯域 NVSS。下左：3帯域 NVSS。下右：4帯域 NVSS。周波数構造は異なるが、振幅包絡は四つに共通している [3]。

て劣化雑音音を聞いた場合、了解度はほとんどないのが普通である。ところが、短期間の簡単な訓練によって、了解度は著しく向上し、とりわけ周波数帯域数が三つ以上では 80%を越える了解度となる。すなわち、音声知覚の方式は、周波数に頼っても可能であるが、振幅包絡に頼っても可能と言えそうである。さらに興味深いことに、NVSS には F0 が存在しないにも関わらず、単語のアクセントの知覚（ピッチ変化）が可能であることもわかった。日本語アクセントの知覚は、F0 の変化によって表現されるから多くの場合、F0 の変化は振幅包絡の変化を伴っている。したがって、F0 の変化で知覚される日本語のアクセントが、F0 の存在しない NVSS でも知覚されるのは、振幅包絡の変化を脳神経回路が F0 変化に置換しているためと考えられる。雑音置換を施さない音声の場合には、F0 の変化と振幅包絡の変化を人為的に矛盾させても、アクセント知覚は F0 の変化に基き振幅包絡の変化にはよらない。雑音置換を実施して、初めて振幅包絡によってアクセントが脳内で創設され、知覚されるのであろう。すなわち、F0 情報が得られない場合には、アクセント知覚にも振幅包絡情報が大きな役割を果たすことを示している [3]。少数ではあるが、訓練なしに劣化雑音音を了解してしまう被験者も存在するので、彼らは振幅情報に頼った音声の知覚方式を学習しているのであろう。機能的磁気共鳴画像 (fMRI) を用いた計測の結果、通常の音声知覚とは全く異なる領域が活動して、雑音を音声に変換していることが分かっている [4]。この音声知覚方式は、通常の周波数情報に頼った音声知覚機構に障害がある場合に、脳の可塑性によるバイパス神経回路を創成して音声知覚を可能にする「脳を部品とする補聴器」となる可能性がある。いいかげんな情報から都合良く音声信号を創り上げる優れた仕組みである。

## 6. コウモリの超音波を用いた計測機構

### 6.1 コウモリと生物ソナー音とエコーロケーション機能

多くのコウモリは、超音波パルスを発し、目標物から戻ってくるこだま（エコー）と聴き比べて目標物に対する様々な情報を得る「生物ソナー」を使って生活している [5]。一般的に、生物ソナーを使うコウモリは、使用するソナー音の種類によって CF-FM コウモリと FM コウモリに大別される。CF-FM コウモリは周波数定常 (constant frequency, CF) な部分と後続する下降周波数変調 (FM) 音からなる CF-FM 音を用い (図 3A), FM コウモリは単純な下降 FM 音を用いる (図 3B)。

コウモリは、目標物から戻ってくるエコーから目標物に関する情報を得る。エコーが戻ってくるまでの時間は目標物までの距離、その周波数のドップラー・シフトは目標物との相対速度、その周波数の時間変動は羽ば

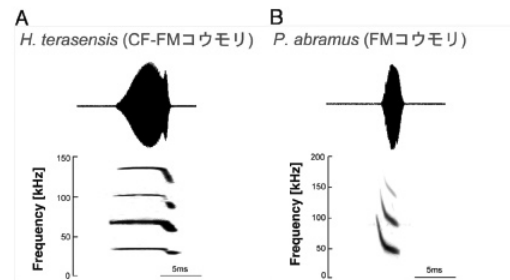


図 3 コウモリの代表的な生物ソナー音

A: テラソカグラコウモリ (CF-FM コウモリ)。周波数定常部分 (CF) と周波数変調部分 (FM) が組み合わせてある。第 2 倍音成分が最も強い [16]。B: アブラコウモリ (FM コウモリ)。周波数変調音 (FM) からなる。基本周波数成分が最も強い [8]。

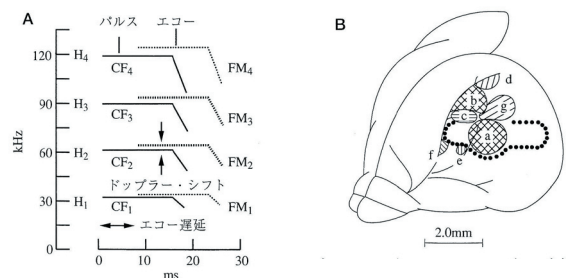


図 4 ヒゲコウモリ (CF-FM コウモリ) の生物ソナー音の模式図と大脳皮質聴覚野の機能構成図

A: 模式化したソナグラム。実線がパルス、破線がエコー、線の太さが音成分の強弱を表す。CF: 周波数定常成分。FM: 周波数変調成分。DS: ドップラーシフト。Delay: エコー遅延。B: 左半球の聴覚野。機能的小領域が示されている。a: DSCF 野。b: FM-FM 野。c: CF/CF 野。d: DF 野。e: VA 野。f: VF 野。g: DM 野。太い点線で囲まれた領域: 1 次聴覚野 [2]。

たく昆虫の存在、その強さは目標物の大きさと距離、両耳間に到達するエコーの時間差と強度差は目標物の水平方向の角度、耳介での反射によるエコーの干渉パターンは目標物の垂直方向の角度を表現していると考えられる。CF-FM 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示すと、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 (図 4A)。その結果、エコーも倍音構造 (H1-H4) で、CF-FM 構造であるが、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。発声源付近ではパルスの成分中基本周波数成分 (H1) が最強であるが、空中に発射されるパルスでは第 2 倍音 (H2) が最も強く、H1 は非常に弱い [2]。すなわち、H1 成分は、自分自身ではよく聞こえるが、空中では非常に弱いので、他のコウモリには聞こえない。CF 部分は目標物の検出や速度測定に適し、FM 部分は目標物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目標物に関する異なった情報を



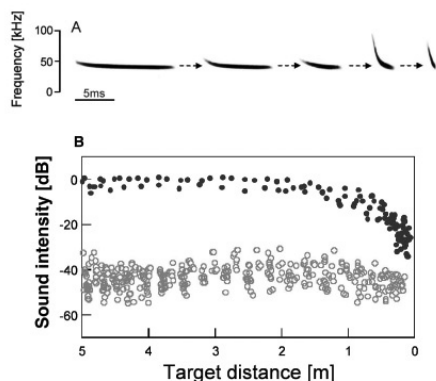


図5 目標物との距離に応じたFMパルスの変化

A: 目標物からの距離とFMパルスの形状の関係。左から右にいくにつれて、目標物との距離が短くなる (Hiryu et al., 2008 文献7より)。  
B: 目標物からの距離とFMパルス(黒丸)とエコー(白丸)の強さの関係。エコーの強さは、-40 から -50dB のあたりにほぼ一定に保たれている [8]。

担っている。一方、FM コウモリの発するパルスも倍音構造をしているが、CF-FM コウモリの場合とは異なり、基本周波数成分が最強である (図 3B)。FM コウモリにおいても、獲物を探索中は継続時間の長い CF 状パルスを発し、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を高くすることが分かった [6][7] (図 5A)。

飛行中のコウモリのパルスやエコーの音響特性をコウモリが聴いているまに測定するには、コウモリの頭上にマイクロフォンを搭載して測定する必要がある。とりわけ、エコーに関する特性を測定するには頭上での測定が不可欠ある。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 年代に行っているが、倍音構造など音響信号の詳細を観ることはできなかった [10]。

我々のグループは、小型軽量のコンデンサマイクロフォンをボタン電池で駆動し、約 400 kHz 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 [11]。初期のテレマイクは約 3 g 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小型の FM コウモリへの搭載には適さなかった。現在は、エレクトレット式の超小型マイクを使用してテレマイクの軽量化が進み、0.6g 程度となった。このため、キクガシラコウモリや体重 5 ~ 6g の FM コウモリにも充分搭載可能となった。

テレマイクを用いた結果、頭上でのエコー計測が可能となり、飛行中の CF-FM コウモリで、ドップラー・シフト補償を確認することができた [12][9] (図 6)。ドップラー・シフト補償とは、発するパルスの周波数を変化させることによってドップラー・シフトして戻ってくるエコーの周波数 (第 2 倍音) を一定に保つことである。CF-FM コウモリでは、エコーの第 2 倍音の周波数に対する鋭い感度を利用して微細な周波数弁別を行い、パルス周波数を正

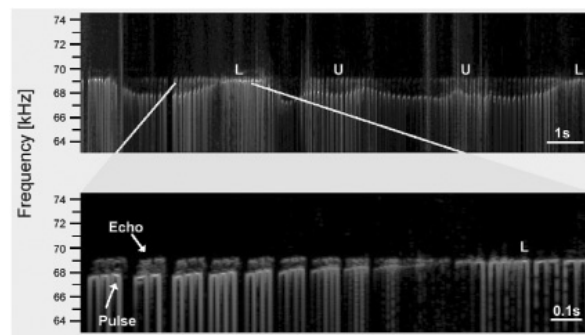


図6 テレマイクによる飛行中コウモリの CF2 周波数のドップラーシフト補償の確認 \*口絵にカラー版掲載

飛行速度に応じて、パルスの周波数は大きく変化するが、エコーの周波数は一定 (69 kHz 付近) になっていることがわかる。下段は、上段の部分的拡大図 [9]。

確にコントロールする機構を備えている [13]。

目標物に接近し、距離が 2 ~ 3m となると、エコーの音圧レベルがほぼ一定になるように、パルスの音圧レベルを下げることも頭上のテレマイクによる測定で分かった (図 5B)。この傾向は、FM コウモリにおいても [8]、CF-FM コウモリにおいても共通している [9]。パルスの音圧レベルは探索時に比べて約 30 dB も低くなるので、音圧を約 30 分の 1 に減衰していることが分かる。エコーはパルスより 40 ~ 50dB 低いので、音圧はパルスの 100 ~ 300 分の 1 に減衰している。送信信号を変化させ、受信信号を一定に保つことで、信号処理の効率化を図っているであろう。

## 6.2 コウモリ・ソナーの神経機構研究がもたらしたもの

コウモリ・ソナーの神経機構の研究は、神経系中枢に局在する機能マップの存在を明らかにしただけではなく (図 4B)、他に先駆けた多くの成果を音声コミュニケーションの神経科学にもたらしている。その代表的なものがヒゲコウモリの聴覚野で確認された FM-FM ニューロンや CF/CF ニューロンと呼ばれる「組み合わせ感受性ニューロン」である [5][2]。FM-FM ニューロン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し、目標物までの距離測定の機能を持つ (図 4B-b)。また、CF/CF ニューロンはパルスだけでもエコーだけでも反応せず、パルスの基本周波数成分と特定の周波数だけドップラー・シフトしたエコーの周波数の組み合わせに強烈な反応を示し、目標物との相対速度測定の機能を持つと考えられている (図 4B-c)。前述したように、これらの組み合わせ感受性ニューロンは、特定の時間シーケンス (時間のズレ) を検知するタイプと同時に発生する複数事象の特定の組み合わせを検知するタイプがあり、一致検出機構による信号抽出

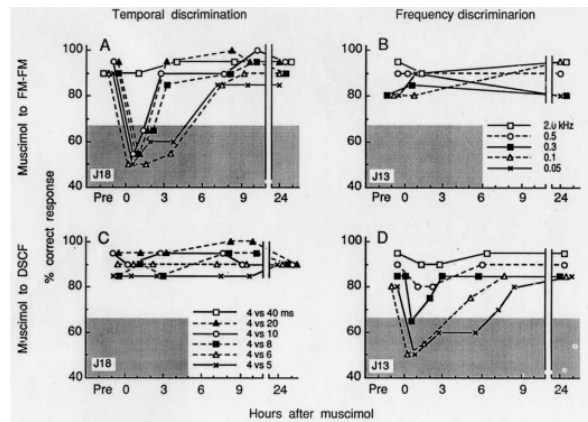


図7 MuscimolによるヒゲコウモリのDSCF野とFM-FM野の機能測定

A, B: FM-FM野への投与。エコー遅延の微細な弁別ができなくなるが、粗大な弁別には影響を受けない。C, D: DSCF野への投与。周波数の微細な弁別ができなくなるが、粗大な弁別には影響を受けない。また、エコー遅延の弁別には、全く影響を受けない。A, C: 時間弁別。B, D: 周波数弁別 [13]。

をしている。組み合わせ感受性ニューロンは、サルの聴覚野にも存在し、FM-FMニューロンと同様に音のシーケンズに反応するニューロンやCF/CFニューロンと同様に周波数の組み合わせに反応するピッチ抽出ニューロンが報告されている [2]。さらに、組み合わせ感受性ニューロンは、大脳皮質だけではなく、種々の動物の脳内各所に存在する。すなわち、一致検出機構は、聴覚系では、きわめて一般的な信号処理機構と考えて良い。この仕組みも手抜きで精度をあげる一手法なのであろう。

### 6.3 神経系中枢による生物ソナーの制御

神経生理学的機能マップは、特定機能の表示をしているが、必ずしも、特定領域がその機能を司っていることを示すものではない。脳内のある領域の神経活動をブロックした結果、そこに表示されている特定機能が行動学的に阻害されれば、特定機能が特定領域に局在していることが裏付けられる [14][13]。抑制性神経伝達物質GABA-Aの働薬 (agonist) である Muscimol の局所投与により、聴覚野の特定部位の神経活動を一時的に止めることが可能である [13]。すなわち、Muscimol を DSCF 領域と呼ばれる部位に投与するとエコーのCF2周波数の微細な弁別能 (例えば, 61.00 kHz vs. 61.05 kHz ; 0.08%) は阻害されるが、粗大な周波数弁別 (例えば, 61.0 kHz vs. 63.0 kHz; 3%) には影響を与えない (図7)。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。一方、Muscimol を隣接するFM-FM領域と呼ばれる部位に投与すると、エコー遅延時間の微細な弁別 (例えば, 4 ms vs. 5 ms) は不能になるが、粗大なエコー遅延時間の弁別能 (例えば, 4 ms vs. 40 ms) には影響を与えない。さらに、FM-FM領域への

Muscimol 投与は、周波数弁別能にはまったく影響しない。

このように、行動学的実験により、聴覚野の特定領域が特定機能をもっていることが証明されたのである。さらに最近では、Muscimol のような薬物ではなく、近赤外レーザー照射による局所的可逆的神経活動不活化法が開発されている [15]。この方法では、薬物投与のような拡散がなく、ビーム径を調節することで不活化する範囲を狭くも広くも限定することができる。さらに照射を中断すると、機能が速やかに復元する。行動学的実験と近赤外レーザー照射の組み合わせは、超聴覚研究に多に貢献する。

### 6.4 超低速実時間時分割並列処理と今後の課題

コウモリやヒトが、たかだか 1kHz という超低速演算で実時間時分割処理を実施しているとは、現在のパソコン利用者からは、信じられない事実である。しかも、実際には、飛行中のコウモリは、複数の目標物に対する距離計測や速度計測を時分割方式に実行していることがテレマイクを用いた測定により判明している [16]。コウモリは、時分割方式で一度にいくつの目標物の情報を処理できるのであろうか。この疑問には、今後の実験結果が解を出してくれそうである。

コウモリの聴覚中枢では、伝達時間を要する化学的シナプスではなく、ギャップジャンクションが使用されているのではないかと、との問いが最近出されている。ニューロン特有ギャップジャンクション蛋白 Connexin 36 がコウモリの延髄にある蝸牛神経核に、高密度で存在するのに対して、同じく超音波動物であるマウスの蝸牛神経核には、存在しないという報告がなされた [17]。これは、蝸牛からの最初の入力を受ける蝸牛神経核へのシナプスをギャップジャンクションとしてシナプス遅延を最小限にし、エコー遅延などの時間情報の計測精度を増しているのではないかと推測ができてよう。

自分自身のパルス周波数や発射タイミングはコントロールできるが、エコー周波数やエコー遅延は、発声する個体がコントロールすることはできない。他の個体の発するパルスやエコーは、勿論コントロールできないので、これらとの混信に対処するための何らかの仕組みが存在するはずである。また、同一パルスに対応するエコーは、時系列的に複数存在するために、必要なエコーを選択して使用する機構があると考えられる。混信問題やエコー選択方法などについての今後の研究が待たれる。

FM コウモリを用いた行動学的実験で距離弁別閾値を測定した結果、10 ナノ秒のエコー遅延 (約 2  $\mu$ m の距離に相当) の弁別が可能と報告されている [18]。どのような仕組みで弁別するのであろうか。神経系にこのような精度を創りだす仕組みは、何であろうか。気温や風による測定誤差は、どのように回避するのであろうか。2  $\mu$ m の

弁別とは、ゆで卵の表面よりも微細な凹凸の弁別である。このような精度をコウモリは何に使うのであろうか。このような疑問に対する有意義な解答が今後の研究から産出されることが待たれる。

## 7. おわりに

超低速高効率信号処理は神経系に共通した原理であるが、聴覚系で取り扱う音は時間的変化が速く一瞬で消えてしまうため、他の感覚系に比べて工夫が施されているようである。本稿では、手抜きで高精度を実現する聴覚系の一部を超聴覚として簡単に紹介した。その秘密は、音を脳内で創り直すことにある。すなわち、我々が聴く音すべてが空耳、バーチャル音と考えることもできる。これは、ヒトからコウモリまでに共通の原理であろう。コウモリの高効率ソナー機構も実は手抜き処理の「空耳」式なのであろうか。バーチャルが脳内では現実という、音の知覚機構を垣間みる手助けができれば本望である。本稿で取り扱ったテーマを視覚障害者の聴覚支援、聴覚障害者の支援へと発展させたいものである。

## 参考文献

- [1] Dallos, P., Wu, X., Cheatham, M. A., Gao, J., Zheng, J., Anderson, C. T., Jia, S., Wang, X., Cheng, W. H. Y., Sengupta, S., He, D. Z. Z. and Zuo, J.: Prestin-based outer hair cell motility is necessary for mammalian cochlear amplification. *Neuron* 58, pp.333-339 (2008)
- [2] 力丸 裕：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」，伊藤正男（編），岩波書店，東京，pp. 129-179 (1994)
- [3] 力丸 裕：劣化雑音音声の聞こえ，日本音響学会誌 Vol.61, No.5, pp.273-278 (2005)
- [4] 橋 亮輔，力丸 裕：劣化雑音音声知覚に関する脳内活動：functional MRI による研究，日本音響学会聴覚研究会資料 Vol.35, pp.67-72 (2005)
- [5] Suga, N.: The extent to which biosonar information is represented in the bat auditory cortex. *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, Edelman, G. M., Gall, W. E. and Cowan, W. E. (eds.), John Wiley & Sons, New York, pp.315-373 (1984)
- [6] Surlykke, A. and Moss, C. F.: Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. *J. Acoust. Soc. Am.* 108, pp.2419-2429 (2000)
- [7] Hiryu, S., Hagino, T., Fujioka, E., Riquimaroux, H. and Watanabe, Y.: Adaptive echolocation sounds of insectivorous bats, *Pipistrellus abramus*, during foraging flights in the field. *J. Acoust. Soc. Am.* 124, EL pp.51-55 (2008)
- [8] Hiryu, S., Hagino, T., Riquimaroux, H., and Watanabe, Y.: Echo-intensity compensation in echolocating bats (*Pipistrellus abramus*) during flight measured by a telemetry microphone. *J. Acoust. Soc. Am.* 121, pp.1749-1757 (2007)
- [9] Hiryu, S., Shiori, Y., Hosokawa, T., Riquimaroux, H. and Watanabe, Y.: On-board telemetry of emitted sounds from free-flying bats: compensation for velocity and distance stabilizes echo frequency and amplitude. *J. Comp. Physiol. A* 194, pp.841-851 (2008)
- [10] Henson, O. W., Jr., Bishop, A., Keating, A., Kobler, J., Henson, M., Wilson, B. and Hansen, R.: Biosonar imaging of insects by *Pteronotus p. parnellii*, the Mustached bat. *Nat. Geograph. Res.* 3, pp.82-101 (1987)
- [11] Riquimaroux, H. and Watanabe, Y.: Characteristics of bat sonar sounds recorded by a telemetry system and a fixed ground microphone. *Proc. WESTPRAC VII*, pp.233-238 (2000)
- [12] 力丸 裕：コウモリのエコーロケーションと脳内信号処理，動物心理学研究 Vol.53, pp.23-36 (2003)
- [13] Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. and Suga, N.: Cortical computational maps control the auditory perception. *Science*, Vol.251, pp.565-568 (1991)
- [14] Riquimaroux, H., Gaioni, S. J. and Suga, N.: Effects of bilateral ablation of auditory and/or cingulate cortices on bat echolocation behavior. *Assoc. Res. Otolaryngol.*, 12, 28 (1989)
- [15] Riquimaroux, H. and Kataoka, Y.: Plasticity of the central auditory system and processing of complex acoustic signals, Syka, J. and Merzenich, M. M. (eds.), Springer-Verlag, New York, pp.167-172 (2005)
- [16] Hiryu, S., Katsura, K., Lin, L.-K., Riquimaroux, H. and Watanabe, Y.: Doppler-shift compensation in the Taiwanese leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) recorded with a telemetry microphone system during flight. *J. Acoust. Soc. Am.* 118, pp. 3927-3933 (2005)
- [17] Horowitz, S. S., Stamper, S. A. and Simmons, J. A.: Neuronal connexin expression in the cochlear nucleus of big brown bats. *Brain Res.* 1197, pp.76-84 (2008)
- [18] Simmons, J. A., Feragamo, M., Moss, C. F., Stevenson, S. B. and Altes, R. A.: Discrimination of jittered sonar echoes by the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*: The shape of target images in echolocation. *J. Comp. Physiol. A* 167, pp.589-616 (1990)

## 【略歴】

力丸 裕 (RIQUIMAROUX Hiroshi)

同志社大学 生命医科学部 教授

福岡県生まれ。京都大学工学部卒。米国 Northwestern 大学 (Evanston, IL) にて Communication Science and Disorders の分野で PhD 取得。Washington 大学 (St. Louis, MO) にてコウモリ生物ソナーの神経機構解明の研究に従事。1991 年から理化学研究所フロンティア研究システム (現理化学研究所脳科学総合研究センター) にてサル聴覚中枢研究を開始。1994 年に科学技術庁「さががけ 21」研究員に採用。1995 年より、同志社大学工学部知識工学科教授。2006 年より同志社大学バイオ・ナビゲーション研究センター長。2008 年より現職。ヒト、サル、砂ネズミ、コウモリを用いて心理学的、行動学的、神経生理学的手法により、音声知覚、音楽知覚、音源定位、生物ソナーの機構解明、さらには、これらの原理を応用した福祉機器などのモノ作りに取り組んでいる。Acoustical Society of America Fellow. 日本音響学会評議員。主な所属学会は、Society for Neuroscience, Association for Research in Otolaryngology, Acoustical Society of America, 日本音響学会, 日本神経科学学会。