

小特集—生物音響学の最近の動向：発声、聴取機構における種の多様性—

コウモリのエコーロケーション

——弱いエコーを聴き取る極意——*

力 丸 裕 (同志社大学)**

43.80.Ka, Lb

エコーロケーションを行うコウモリ（小コウモリ）は、放射する超音波音声（パルス）によって2種類に大別される。周波数定常部分（constant frequency component, CF）の後に短い下降周波数変調部分（frequency modulated component, FM）を備えたパルスを用いる CF-FM コウモリと下降周波数変調音をパルスとして用いる FM コウモリである（図-1）。コウモリのパルスは、ヒトと同様に声帯振動により生成され、周波数の構造は倍音（調波）構造をしている。CF-FM コウモリのパルスは、音源では基本周波数が最強で高次倍音になるにつれてパワーが盛衰するが、放射されるパルスにおいては、第2倍音が最強である（図-2）[1]。この特徴は、一般的に CF-FM コウモリに共通である。FM コウモリでは、放射されるパルスは、音源と同様に基本周波数が最強である。

CF-FM コウモリのエコーロケーションの神経機構に関する基礎的な解説は誌面の関係で割愛するので、拙著を参考にさせていただきたい[2]。CF-FM コウモリを代表する種のヒゲコウモリ（*Pteronotus parnellii parnellii*）では、聴覚野の機能局在地図が神経生理学的手法により早くから作成されていたが[3]、行動学的手法による機能局在の確認はなかった。機能局在地図に関する行動学的確認は、オペラント条件付けしたヒゲコウモリの聴覚野に抑制性神経伝達物質 GABA-A のアゴニスト muscimol を局所投与する弁別実験で初めてなされた[4, 5]。

1. テレマイクの必要性

小コウモリは、飛行中に超音波パルスを放射し、戻って来るエコーを聴き、獲物や障害物について

の情報を得る。コウモリのパルスやエコーの計測は、地上のマイクロホンによって行われていたため、飛行中のコウモリがどのような音を聴いているのかを知ることはできなかった。飛行中のコウモリが聴いている音を知るには、コウモリにマイクロホンを搭載しなければならない。Henson のグループ(1987)[6]は、ヘテロダイン方式を採用したワイヤレス小型マイクロホンをヒゲコウモリに搭載して、パルスとエコーを計測した。私のグループは、1990年代の末にコウモリに搭載可能な小型軽量ワイヤレスの超音波マイクロホン（Telemike, テレマイク）を開発し、コウモリから放射されるエコーロケーション用パルスと戻って来るエコーのデジタル記録を開始した[7]。開発当初のテレマイクは約3gであったため、比較的大型で体重が50~60gのテラソカグラコウモリ（*Hipposideros terasensis*）に搭載した。その後の軽量化で重量が1g未満となり、体重5g程度のアブラコウモリ（*Pipistrellus abramus*）にも搭載可能となった（図-3）。テレマイクの採用で、それまで不明であったエコーロケーション行動が明らかになってきた。

2. ドップラ・シフト補償とエコー振幅補償

CF-FM コウモリであるヒゲコウモリ、キクガシラコウモリ（*Rhinolophus ferrumequinum nippon*）、テラソカグラコウモリは放射パルスは倍音構造をなしており、声道特性により第2倍音が最強である。もちろん、音源に近い声道内で計測すると基本周波数が最強である（図-2）。CF-FM コウモリでは、ドップラ・シフト補償（Doppler-shift compensation）という行動が知られている。彼らは、大きな反射物から戻って来るエコーの第2倍音の周波数が一定となるように、相対速度に応じて放射するパルスの周波数を変化させるのである。エコーの周波数は飛行速度によってドップラ・シフトするのであるが、パルスの周波数を調節して

* Echolocation system in bats: Mysterious way to comprehend weak echoes.

** Hiroshi Riquimaroux (Faculty of Life and Medical Sciences, Doshisha University, Kyotanabe, 610-0321) e-mail: hrikimar@mail.doshisha.ac.jp

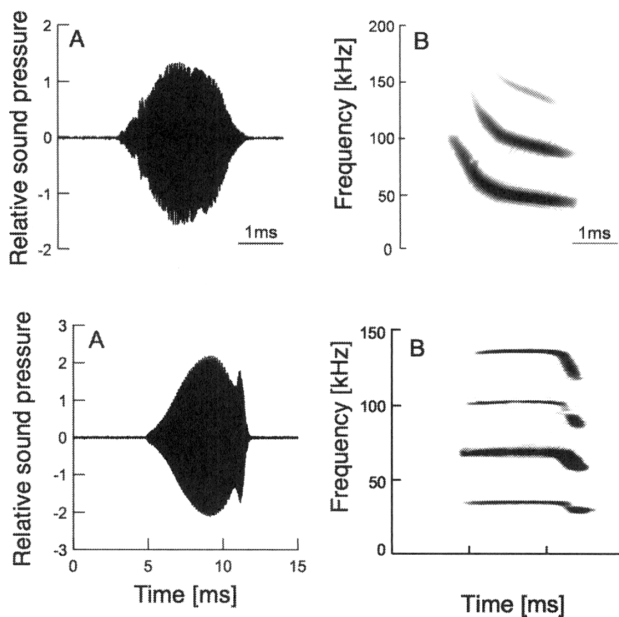


図-1 コウモリのエコーロケーション用パルス
上段：FM コウモリ（アブラコウモリ）。下段：CF-FM
コウモリ（テラソカグラコウモリ）。A：振幅の時間変化。
B：周波数構造の時間変化。

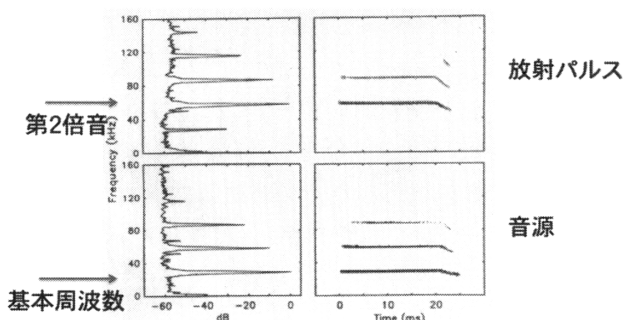


図-2 CF-FM パルス（ヒゲコウモリ）の放射後（上）と
音源（下）での周波数構造の比較
左：CF 部分の相対的パワースペクトル。右：周波数構
造の時間変化（サウンドスペクトログラム）。放射パルス
では第 2 倍音が最強であるが、音源では基本周波数成分
が最強である（Hartley と Suthers, 1990 [1] を改変）。

速度による周波数のシフトをなくし、常にエコーの周波数を一定に保つのである。これまでは、テレマイクがなかったので、研究には大きなブランコがよく使われた。ブランコ上でもコウモリはパルスを放射する。コウモリを乗せたブランコを揺らすと、ブランコの手は正弦波状に変化するの、正面の壁からのエコーの周波数はドップラ・シフトして正弦波状に変化する。このドップラ・シフトをキャンセルするように、コウモリは放射パルスの周波数を変化させるのである（図-4）[8]。ただし、ブランコがターゲットから遠ざかり、後方に振れるときには、周波数補償は行わない。壁

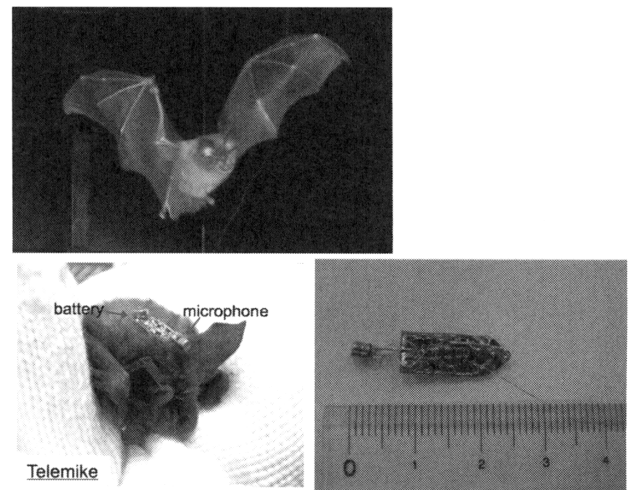


図-3 キクガシラコウモリとテレマイク
A：実験室内を飛行中のキクガシラコウモリ。B：テレマイクを搭載したキクガシラコウモリ。バッテリーとアンテナ込みで約 0.5 g。C：テレマイク。20 kHz から 100 kHz までの周波数特性はほぼ平坦である。

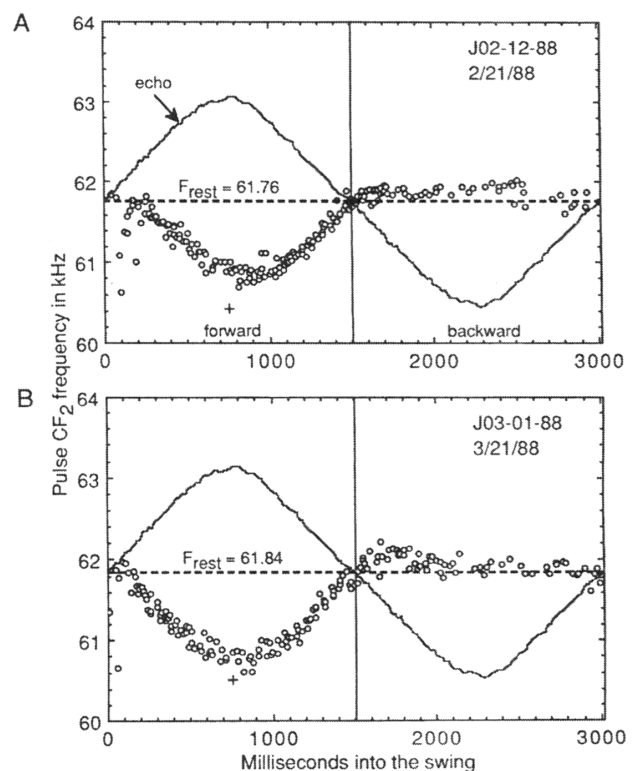


図-4 ブランコ上のヒゲコウモリで記録されたエコーの第 2 倍音（CF2）周波数のドップラ・シフト補償
左半分：前方振。右半分：後方振。前方に振れるときには、放射するパルスの周波数を変化させて、エコーのドップラ・シフトを打ち消している。後方に振れるときには、ドップラ・シフト補償は行わない。異なった個体（A, B）による複数回の試行の重ね書きプロット。白丸はパルス、実線はエコーの第 2 倍音周波数、Frest は静止状態でのパルスの第 2 倍音周波数を示す（Gaioni *et al.*, 1990 [8] より）。

に向かって飛行中の CF-FM コウモリの頭上テレマイクでパルスとエコーの周波数を計測するとブランコ上と同じようにエコーの第 2 倍音の周波数

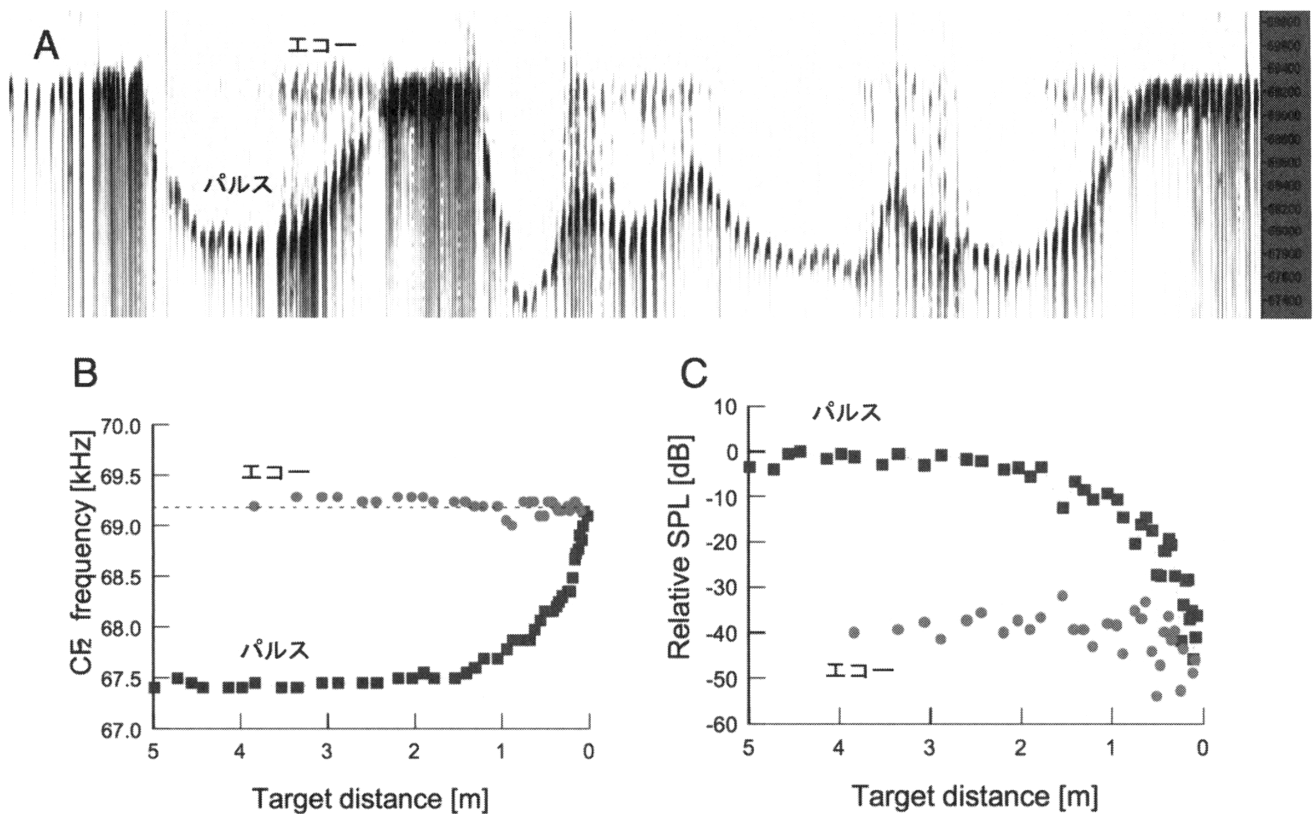


図-5 テレマイク搭載の飛行中のキクガシラコウモリで確認されたドップラ・シフト補償 (A, B) とエコー振幅補償 (C)
エコーの周波数 (B) と振幅 (C) は、ほぼ一定に保たれている。図 B 内破線は静止状態でのパルス第 2 倍音周波数 (Frest) を示す (Hiryu *et al.*, 2008 [9] より)。

が一定になるようにパルスの周波数を上下させることが分かった (図-5) [9]。

私が 1990 年代にテレマイク使用を決意した理由の一つは、ドップラ・シフト補償の目的を明らかにすることであった。以前は、ドップラ・シフト補償は飛行中の昆虫などに対して行われ、獲物との相対速度を計測する手段と考えられていた。しかし、テレマイクを用いた研究で搬送波の周波数を安定させるために大きな壁のような物体からの強いエコーに対してドップラ・シフト補償を行い、飛行中の昆虫に対してはドップラ・シフト補償を実行しないことが判明した (図-6) [10]。コウモリの獲物となる昆虫のサイズは小さいので、獲物からのエコーは四方に散乱し、コウモリに到達するエコーの振幅は極めて小さくなり、遠方の昆虫からの信頼性のある信号にはなり難い。一方、周波数の固定された持続時間の長い強烈な CF パルスは、遠方の大きな反射物体から聴き取り可能なエコーとして戻って来ると考えられる。ドップラ・シフト補償を用いると、大きな壁や地面から周波数が定常で振幅の大きい安定したエコーがコウモ

りに戻って来る。従って、大きな壁や地面とコウモリの間には獲物が存在すれば、エコーの周波数や振幅が獲物の羽ばたきによって変化する。距離の離れた獲物からの直接エコーは聴き取ることができなくても、安定した搬送波としてのエコーを利用すれば、獲物の羽ばたき情報 (平均周期 26.5 ms) を得ることが可能になる。獲物の羽ばたき情報の載ったエコーから搬送波の周波数を取り除けば、獲物の羽ばたき情報だけが残る。これが、コウモリがドップラ・シフト補償を用いる理由と考えている。実は、私がテレマイクを実験に導入した最大の理由の一つはこの仮説を確認するためであった。

更に、ドップラ・シフト補償は時分割処理で実行されていることも分かってきた。すなわち、複数の壁が存在するときには、前方と側方の壁に対して、時分割で交互にドップラ・シフト補償を実行しているのである。正面の壁に対する速度成分は大きいので、ドップラ・シフト補償量も大きく、側方の壁に対する速度成分は比較的小さいので、ドップラ・シフト補償量も小さい。この結果、パルスの周波数はジグザグになるのである。

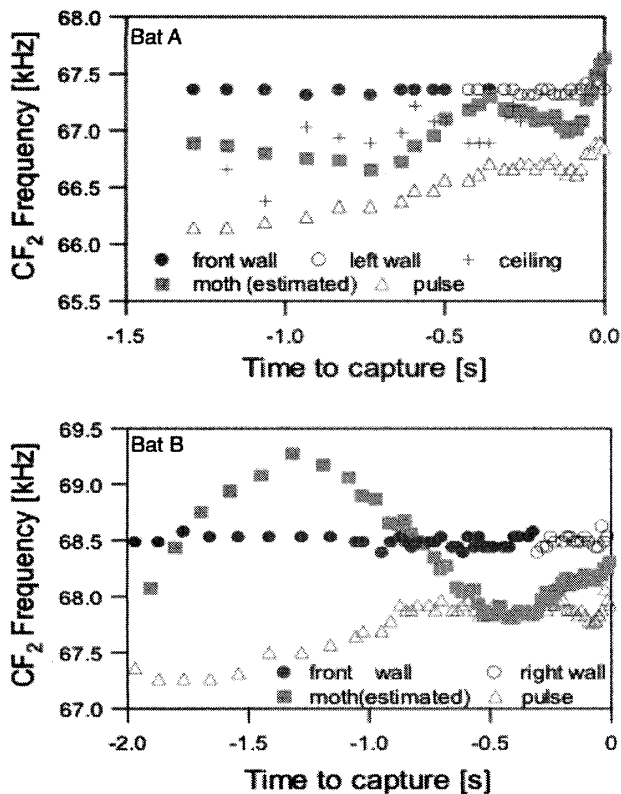


図-6 飛行中のガを捕獲する際に記録されたキクガシラコウモリのパルスとエコーの特徴

上段：最初は正面の壁に向かい、途中で左旋回したコウモリ A。下段：最初は正面の壁に向かい、途中で右旋回したコウモリ B。飛行方向に存在する壁に対して、ドップラ・シフト補償を実施し、ガに対してはドップラ・シフト補償を行わない (Mantani *et al.*, 2012 [10] より)。

大きな壁に近づくとエコーの音圧レベルが上昇する。コウモリは壁から戻るエコーの音圧レベルが一定になるように放射パルスの音圧レベルを変化させる。これをエコー振幅補償と呼んでいる。ドップラ・シフト補償とエコー振幅補償を組み合わせると、戻って来るエコーの周波数も振幅も一定となり、エコーに含まれる信号成分を抽出するのが、非常に簡単になると考えられる。神経系の演算速度は極めて遅いので、リアルタイム処理をする仕事の負荷を軽減する必要がある。この目的のために、ドップラ・シフト補償とエコー振幅補償は有効であろう。

3. 複数同時飛行での混信対策

混信には2種類ある。樹木の密度の高い樹林などで複数の反射物から戻って来る自分自身のエコー同志が重なる場合と同時に飛行している仲間のパルスやエコーが自分のエコーと重なる場合である。前者の場合、FM コウモリの実験結果では、エコー

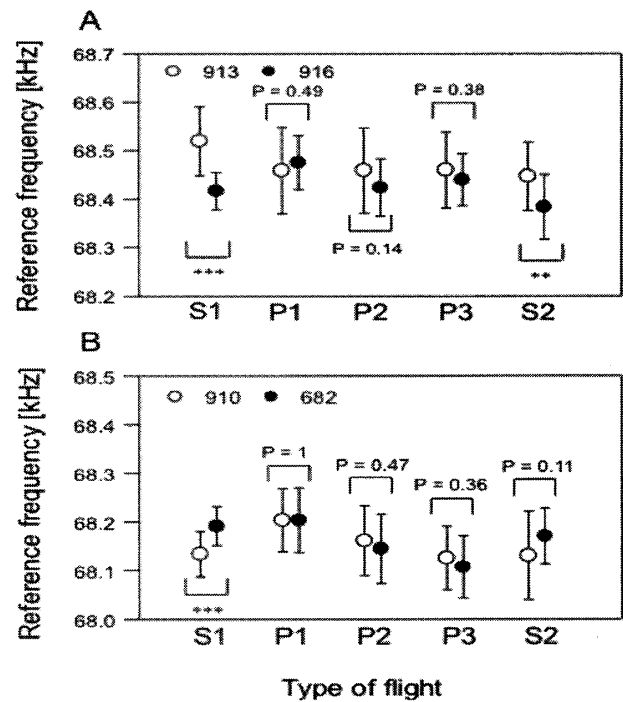


図-7 単独飛行時と2匹同時飛行時に記録されたエコーのCF2周波数の比較

A：コウモリ#913と#916との組。B：コウモリ#910と#682との組。はじめに単独飛行し (S1)、次に2匹同時飛行を3回繰り返し (P1, P2, P3)、最後に単独飛行を行った (S2)。2匹同時飛行時には、エコーのCF2周波数を接近させる傾向がある。 $**P < 0.01$, $***P < 0.001$ (Furusawa *et al.*, 2012 [12] より)。

が重ならないようにパルスの終端周波数をずらす行動が報告されている [11]。複数のCF-FM コウモリが洞窟内のように狭い空間を同時に飛行する場合、他のコウモリのパルスやエコーが時間的にも周波数的にも重なってしまう。このような混信状況下でも、彼らは壁に衝突することもなく、他個体との衝突もなく、スムーズに飛行する。自分のエコーだけを抽出するにはどのような手段を用いるのであろうか。常識的に推測すると、自分のエコーと他のコウモリのパルスやエコーが重ならないように自分のパルスの周波数をシフトする手法が考えられる。テレマイクを搭載した2頭のコウモリを同時に飛行させると、興味深い行動をとることが分かった。彼らは、相手の周波数と自分の周波数の間隔を広げるのではなく、逆に周波数の接近させるのである。相手が周波数を下げると、自分も下げるのである (図-7) [12]。この逆説的行動により、どのようにエコー情報を抽出するかを解明するのは、大変興味深い研究対象である。ヒトの心理物理 (心理音響) 分野では、マスクする音の振幅を共変調すると信号が検知し易くなる

共変調マスク解除 (comodulation masking release) という現象が知られている [13]。複数の CF-FM コウモリのパルスやエコーの周波数が接近すると振幅変調現象を生じ、共変調マスク解除となるのであろうか。ヒトの心理音響学の研究成果がコウモリのエコーロケーションの処理機構に役立つと考えると胸が躍る。

4. FM コウモリの疑似 CF パルス

FM コウモリは、どのようにして獲物を検知するのであろうか。CF-FM コウモリは、CF 成分を使って昆虫の羽ばたきを検知可能である。実は、FM コウモリも、遠方の昆虫を探しているときには、周波数がほぼ一定で継続時間が 10 ms 程度の比較的長いパルス (疑似 CF パルス) を放射することが知られている [14]。アブラコウモリの聴覚系中脳における最大の神経核である下丘では、終端基本周波数である 40 kHz 付近の周波数に同調したニューロンが全体の約半数を占めている [14]。北米棲息のオオクビワコウモリ (*Eptesicus fuscus*) の用いる FM パルスの終端周波数は 20 kHz である。オオクビワコウモリでも同様に 20 kHz 付近の周波数に同調したニューロンが下丘では多数を占めることが知られている [15]。この事実は、FM コウモリでは、ほぼ一定の終端基本周波数である疑似 CF パルスに対する周波数解像度を上げて、昆虫の羽ばたきを検知している可能性を示唆している。FM コウモリがドップラ・シフト補償を行うという報告はないが、CF-FM コウモリと同様に、遠方の壁や地面などの大きな反射物と自分自身の間に存在する飛行中の昆虫の羽ばたき検知に疑似 CF パルスを搬送波として利用しているのではないかと考えられる。残念なことに、野外ではテレマイクによる計測ができないため、FM コウモリが疑似 CF パルスに対するどのようなエコーを聴いているのは、現時点では未解明である。

5. FM コウモリの聴力

FM コウモリの聴力については、行動学的手法と神経生理学的手法によって、探究されている。FM コウモリの聴力曲線では、CF-FM コウモリで特徴的に見られる、鋭いノッチはない [16]。聴性脳幹反応を用いたアブラコウモリの聴力曲線によると、40 kHz 付近の周波数に対する閾値が最も低い

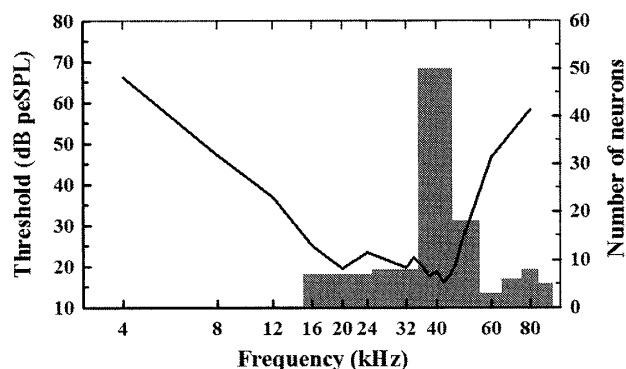


図-8 聴性脳幹反応を用いた聴力曲線 (実線, 左縦軸) と下丘ニューロンの最適周波数分布 (棒グラフ, 右縦軸) の比較

下丘では、35 kHz から 45 kHz の周波数範囲に同調したニューロン数がこれ以外の周波数範囲に同調したニューロンよりも多い (Goto *et al.*, 2010 [14] と Boku *et al.*, 2015 [17] より)。

が、CF-FM コウモリで見られる鋭いノッチはない (図-8) [17]。従って、アブラコウモリやオオクビワコウモリに代表される FM コウモリでは、疑似 CF パルスの周波数に対する閾値が低く、かつ周波数分解能も高い傾向にあると言えよう。アブラコウモリの疑似 CF 周波数は、約 40 kHz であるが、聴力曲線では、20 kHz 付近の閾値も低い。この原因は定かではないが、音声コミュニケーションに使われる周波数が 20 から 25 kHz 付近に集中しているので、このために閾値が低いという解釈も一つの候補であろう。

6. ま と め

本論文で述べた事柄をまとめると次の項目となる。

- CF-FM コウモリは壁のように強く安定したエコーが生成される対象物に対してドップラ・シフト補償とエコー振幅補償を実行し、獲物の昆虫情報を獲得するが、昆虫に対しては直接ドップラ・シフト補償を実行しない。
- CF-FM コウモリは複数飛行時にエコーの重畳を避けるために互いの参照周波数の間隔を広げず、反対に参照周波数を接近させる。
- FM コウモリは、昆虫の羽ばたき情報を疑似 CF のエコー振幅補償された搬送波に加わった振幅変調によって検知するらしい。
- FM コウモリでは、疑似 CF エコーの終端基本周波数付近に対する閾値が低く、周波数分解能も高いと考えられる。

コウモリがドップラ・シフト補償やエコー振幅補償を巧みに利用する方法, また参照周波数をあえて接近させる方法は興味深い。更に, 遠距離の信号を採取するために周波数を固定した搬送波を使うのも匠の技である。ヒトの心理物理学の研究成果がコウモリのエコーロケーション機構解明に役立ちそうであるのも面白い。

文 献

- [1] D.J. Hartley and R.A. Suthers, "Sonar pulse radiation and filtering in the mustached bat, *Pteronotus parnellii rubiginosus*," *J. Acoust. Soc. Am.*, **87**, 2756–2772 (1990).
- [2] 力丸 裕, 菅乃武男, "コウモリの生物ソナーの神経機構," *科学*, **60**, 802–811 (1990).
- [3] N. Suga, "The extent to which bisonar information is represented in the bat auditory cortex," in *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, G.M. Edelman, W.E. Gall and W.E. Cowan, Eds. (John Wiley & Sons, New York, 1984), pp. 315–373.
- [4] H. Riquimaroux, S.J. Gaioni and N. Suga, "Cortical computational maps control auditory perception," *Science*, **251**, 565–568 (1991).
- [5] H. Riquimaroux, S.J. Gaioni and N. Suga, "Inactivation of the DSCF area of the auditory cortex with muscimol disrupts frequency discrimination in the mustached bat," *J. Neurophysiol.*, **68**, 1613–1623 (1992).
- [6] D.W. Henson, Jr., A.L. Bishop, A.W. Keating, J.B. Kobler, M.M. Henson, B.S. Wilson and R. Hansen, "Biosonar imaging of insects by *Pteronotus p. parnellii*, the mustached bat," *Natl. Geogr. Res.*, **3**, 82–101 (1987).
- [7] H. Riquimaroux and Y. Watanabe, "Characteristics of bat sonar sounds recorded by a telemetry system and a fixed ground microphone," *Proc. WEST-PRAC VII*, pp. 233–238 (2000).
- [8] S.J. Gaioni, H. Riquimaroux and N. Suga, "Biosonar behavior of mustached bats swung on a pendulum prior to cortical ablation," *J. Neurophysiol.*, **64**, 1801–1817 (1990).
- [9] S. Hiryu, Y. Shiori, T. Hosokawa, H. Riquimaroux and Y. Watanabe, "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**, 841–851 (2008).
- [10] S. Mantani, S. Hiryu, E. Fujioka, N. Matsuta, H. Riquimaroux and Y. Watanabe, "Echolocation behavior of the Japanese horseshoe bat in pursuit of fluttering prey," *J. Comp. Physiol. A*, **198**, 741–751 (2012).
- [11] S. Hiryu, M. Bates, J. Simmons and H. Riquimaroux, "FM echolocating bats shift frequencies to avoid broadcast-echo ambiguity in clutter," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 7048–7053 (2010).
- [12] Y. Furusawa, S. Hiryu, K. Kobayasi and H. Riquimaroux, "Convergence of reference frequencies by multiple CF-FM bats (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*) during paired flights evaluated with onboard microphones," *J. Comp. Physiol. A*, **198**, 683–693 (2012).
- [13] 力丸 裕 "視覚と聴覚," 音響・聴覚系の生理学, 岩波講座「認知科学」第3巻, 伊藤正男 (編) (岩波書店, 東京, 1994), pp. 129–179.
- [14] K. Goto, S. Hiryu and H. Riquimaroux, "Frequency tuning and latency organization of responses in the inferior colliculus of Japanese house bat, *Pipistrellus abramus*," *J. Acoust. Soc. Am.*, **128**, 1452–1459 (2010).
- [15] P.W. Poon, X. Sun, T. Kamada and P.H. Jen, "Frequency and space representation in the inferior colliculus of the FM bat, *Eptesicus fuscus*," *Exp. Brain Res.*, **79**, 83–91 (1990).
- [16] G. Koay, H.E. Heffner and R.S. Heffner, "Audio-gram of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*)," *Hear. Res.*, **105**, 202–210 (1997).
- [17] S. Boku, H. Riquimaroux, A.M. Simmons and J.A. Simmons, "Auditory brainstem response of the Japanese house bat (*Pipistrellus abramus*)," *J. Acoust. Soc. Am.*, **137**, 1063–1068 (2015).