

博士学位論文審査要旨

2022年6月22日

論文題目：A study of bat echolocation behavior based on reconstruction of echoes using acoustic simulation

(音響シミュレーションを使用したエコー復元によるコウモリのエコーロケーション行動の検討)

学位申請者： 手嶋 優風

審査委員：

主査： 生命医科学研究科 教授 飛龍 志津子

副査： 生命医科学研究科 教授 小林 耕太

副査： 公益財団法人 笹川平和財団海洋政策研究所 海洋政策研究部
部長 上席研究員 赤松 友成

要 旨：

コウモリがエコーロケーションによって知覚する空間は、周囲からコウモリに届くエコー情報に基づいている。本論文では、行動計測と音響シミュレーションを組み合わせることで、コウモリが空間知覚に利用するエコーを高精度に算出する手法を提案し、エコー情報に基づいたコウモリのエコーロケーション行動の検討を行った。

まず本手法を、障害物空間を飛行するコウモリの行動分析に適応した結果、飛行中のコウモリに届くエコーを数値解析的に算出し、コウモリが知覚する空間を可視化することに成功した。また学習によって、飛行により重要となる地点だけでコウモリの知覚空間が構成されていることが明らかとなった。これによって、コウモリがエコーロケーションを通じて把握する障害物空間は、我々ヒトが主に視覚で知覚する空間とは異なる可能性が見出された。

またキクガシラコウモリは、エコーの周波数を自身の聴覚感度の高い周波数帯域に合致するよう、放射する超音波の周波数を調整する（ドップラーシフト補償行動）。そこで本手法を移動音源・受信点を実装した音響シミュレーションへと拡張し、旋回飛行中にコウモリに届くエコー周波数を算出することで、コウモリが対象とするエコー源を調べた。その結果、コウモリは自らの進行方向の先にある障害壁を注意対象とし、さらにその注意方向は旋回方向を先読みするように推移していることがわかった。またコウモリにとっての耳は、エコー情報を取得する重要な器官である。そこで、コウモリの頭部モデルを音響シミュレーション空間内に導入した結果、コウモリがエコーロケーション中に聴取するエコーを、より高度に算出することが可能となった。また2種類のコウモリ種を対象に耳介の動きや耳珠がエコーに与える影響を比較したところ、種によって異なる音響的手がかりを垂直方向の音源定位に用いている可能性が示唆された。

上記の成果により、コウモリのエコーロケーション行動の理解に欠かせないエコー情報を音響シミュレーションによって高度に再現できたことで、動物が知覚する空間や注意方向を可視化し、コウモリの高度なナビゲーション機構に関する重要な行動学的発見を見出すことができた。またこれらの発見は工学的にも資する知見として、センシング技術を基盤とする新たな情報・工学分野への展開も期待できる。よって、本論文は、博士（工学）（同志社大学）の学位を授与するにふさわしいものであると認められる。

総合試験結果の要旨

2022年6月22日

論文題目：A study of bat echolocation behavior based on reconstruction of echoes using acoustic simulation

(音響シミュレーションを使用したエコー復元によるコウモリのエコーロケーション行動の検討)

学位申請者： 手嶋 優風

審査委員：

主査： 生命医科学研究科 教授 飛龍 志津子

副査： 生命医科学研究科 教授 小林 耕太

副査： 公益財団法人 笹川平和財団海洋政策研究所 海洋政策研究部
部長 上席研究員 赤松 友成

要 旨：

本論文提出者は、本学大学院生命医科学研究科医工学・医情報学専攻医情報学コース後期課程の学生として、精力的な研究活動を展開してきた。また、本研究科修了に必要な所定の単位を修得するとともに、英語の語学試験にも合格し、学位取得について十分な能力があると認定されている。

本論文の主要部分は、BMC Biology 誌を含むいずれも本論文提出者を筆頭著者とする 3 報の英語原著論文として報告済みである。その他にも共著者として論文 4 報を発表している。本論文提出者の研究活動は、これらの論文や学会での発表を通じて学会等から高く評価されており、発表のうちの 4 件において学生優秀発表賞なども受賞している。2022 年 6 月 22 日 15 時 00 分から約 1 時間にわたり提出論文に関する学術講演会（博士論文公聴会）が開かれ、種々の質疑応答が行われたが、提出者の説明によりいずれも十分な理解が得られた。

さらに公聴会終了後、論文に関係した諸問題について、審査委員による口頭試験を実施した結果、提出者の十分な学力を確認することができた。よって、総合試験の結果は合格であると認める。

博士学位論文要旨

論文題目：A study of bat echolocation behavior based on reconstruction of echoes using acoustic simulation

(音響シミュレーションを使用したエコー復元によるコウモリのエコーロケーション行動の検討)

氏名：手嶋 優風

要旨：

コウモリは、自ら発した超音波（パルス）に対するエコーを分析し、周囲環境を把握するエコーロケーションを行う。コウモリが普段ねぐらにしている洞窟内や、餌場である木々が生い茂っている環境においては、自身のパルスに対する周囲からのエコーは複雑に混信し返ってくる。そのような場面においてもコウモリは、瞬時に障害物との衝突を回避できる高度なセンシング能力を持つことが知られている。コウモリの高度なセンシングを可能としている、エコーからの情報抽出・行動決定に関わる工夫や機構の解明は、コウモリの実態を明らかにすることのみならず、センシング技術を基盤とした情報・工学分野にも展開が期待できる。これまで、コウモリの障害物回避行動などの行動計測では、主にパルス・飛行軌跡を計測し、検討されてきた。一方、近年、表面の滑らかな壁に対して衝突する行動や、大きさが等しく材質が異なる物体を、大きさの異なる物体と誤って知覚する行動などが報告されている。これらの発見は、コウモリがエコーを通して知覚している空間が、私たちヒトが主に視覚で知覚する空間とは異なっていることを示唆している。そのため、コウモリのセンシング戦略の解明のためには、エコーに基づいたコウモリの知覚空間や情報を理解し、表象される行動を解釈することが必要である。しかし、現時点において、飛行中のコウモリの両耳に届く微弱なエコーを計測する技術は存在せず、これまでコウモリが聴取するエコーやそこから得られる情報に基づいたセンシング戦略の検討はされてこなかった。

本博士学位論文では、上記問題を解決するために、行動計測実験と音響シミュレーションを組み合わせることで、エコーを高精度に算出をする手法の提案と、手法の障害物回避行動への適応を行い、エコー源から構成される知覚空間が実際の障害物空間と異なることを明らかにした（第二章）。そして、コウモリが実際に聴取しているエコーにより近づけるために、コウモリの耳を含めた頭部を X 線 CT 撮影により 3 次元デジタルモデルとすることで音響シミュレーション空間内に導入した（第三章）。また飛行によるドップラー効果の影響を考慮するために、音響シミュレーション内の音源及び受信点を移動音源・受信点とする数値計算法を実装した（第四章）。そして最後に強化学習を基盤としたコウモリのセンシング戦略のモデル化を試みる手法の提案及び今後の展望（第五章）を述べた。

第一章では、本論文の研究背景として、コウモリの生態に加え、これまで明らかになっているコウモリのエコーロケーション行動を述べる。エコーロケーション行動が最も高度に、またユニークに発揮される場面は、獲物を捕食する採餌行動、衝突を避けるための障害物回避行動、仲間のコウモリが出す超音波に惑わされないようにするための混信回避行動時である。これらそれぞれの場面におけるコウモリのエコーロケーション行動に関する知見をまとめた。そして、これまでのエコーロケーション研究の課題点をあげ、本研究の目的を述べる。

第二章では、これまで技術的な問題からエコー計測が困難であった問題に対し、パルス・飛行軌跡を計測する行動実験と、音響シミュレーションを組み合わせることで、飛行中のコウモリの両耳に届くエコー列を算出する方法を提案する。具体的には、行動実験で計測したコウモリのパルス放射位置とパルス放射方向を、音響シミュレーションに導入し、コウモリの両耳の位置に受

信点を設定することで、周囲からのエコーを算出する。本手法を、3枚の板で構成された障害物空間をコウモリがS字に飛行する際の行動を計測し、未知空間（初回飛行）と既知空間（12回目の飛行）におけるそれぞれのデータに適応した。その結果、両耳のエコーから算出したエコー源が構成している障害物空間は、実際の障害物空間とは異なり回避行動をする上で、重要な箇所のみで構成されていることが明らかとなった。また空間を習熟している12回目の飛行時では、初回飛行時に比べて、エコー源が障害物である板の内側のエッジ部分に集中している結果となり、障害物回避に必要な情報のみで空間が構成されている可能性が示唆された。また、これまでパルス放射方向と旋回角速度の間に相関があることは明らかであったが、エコーの到来方向が、コウモリの旋回角速度と相関があることが、本研究で初めて明らかとなった。

第三章では、コウモリのエコーをより高度に算出するため、コウモリの頭部モデルを音響シミュレーション空間内に導入し、耳介の動きや、耳珠の有無によるエコーへの影響について調査した。コウモリの頭部をX線CTで撮影し、3次元デジタルモデルとして取得することにより、頭部形状を、シミュレーション空間において自在に変形が可能となる。初めに、3Dプリンターによって出力したコウモリの実頭モデルに対して頭部伝達関数を実測し、3次元デジタルモデルに対する音響シミュレーションで算出した頭部伝達関数と比較することで音響シミュレーションの有用性を確認した。その後、キクガシラコウモリの耳介の動きを高速度ビデオカメラで計測し、左右の耳介が交互に上下に動いていることを確認した。そして、実測に基づき左右の耳介が並行に揃う位置と左右それぞれの耳介が上下に位置している3次元デジタルモデルをそれぞれ作成し、音響シミュレーションを用いて3次元聴覚指向性を算出した。その結果、耳介の規則的な動きによって両耳間のエコー音圧の差が生じること、耳珠を持たないキクガシラコウモリでは耳介の動きによって仰角方向の音源定位を行っている可能性が示唆された。一方、耳珠をもつユビナガコウモリに対しても同様に3次元デジタルモデルを作成し、耳珠の有無によるエコーへの影響を調査した。その結果、耳珠を削除していないモデルでは、ユビナガコウモリの広帯域パルスの周波数帯において、仰角に応じてエコーの音圧が著しく減少する周波数（ノッチ）がシフトすることが確認できたが、耳珠を削除したモデルでは顕著に現れなかった。これより、ユビナガコウモリが仰角方向の音源定位において耳珠により生じるこれらの手がかりを参照している可能性が示唆された。コウモリの頭部形状を音響シミュレーションに導入することで、各コウモリ種依存のエコー算出が可能となった。

第四章では、第三章と同様に、コウモリのエコーをより高度に算出するため、飛行により発生するドップラー効果を音響シミュレーションに導入した。コウモリは飛行しながらパルスを放射し、エコーを聴取するため、エコーはドップラー効果の影響を受け周波数が変化する。そのため、音響シミュレーションの音源・受信点を移動音源・移動受信点として実装し、ドップラー効果の影響を受けたエコーの算出が必要となる。本手法を、ドップラーシフト補償行動を行うキクガシラコウモリの行動データに適応し、シミュレーションの有用性を確認した。ドップラーシフト補償行動は、聴覚感度の高い周波数帯域にエコーの周波数を合わせるために、パルスの周波数を調整する行動である。そのため、聴覚感度の高い周波数帯のエコーが反射した対象物が明らかとなれば、コウモリはその対象物に注意を向けていることが判明する。まず、飛行室内の壁に向かって直線飛行する際のコウモリの背中に設置したテレメトリマイクロホンで、パルスを計測した。そのパルスを音響シミュレーションの音源とし、コウモリの飛行軌跡で音源を移動させた際のエコーを算出する。エコーが反射する天井、床、前方の壁それぞれのみからエコーが反射するように設定し、それぞれ独立にエコーを算出した。テレメトリマイクロホンで計測できた前方からのエコーの周波数と、音響シミュレーションで算出した前方の壁からのエコーの周波数は一致し、本シミュレーションの有用性が確認された。そこで次に4つの壁に囲まれた空間を、コウモリが旋回飛行する行動データを計測し、各壁からのエコーを算出した。その結果、各コウモリの聴覚感度の高い帯域には同時に複数のエコーが入ることはなく、旋回先を先読みしながらスムーズな

注意対象の推移が見られた。

第五章では、コウモリのセンシング戦略の工学応用を目指し、モデル化を行うための環境構築と今後の展望を述べる。第二章から第四章までにおいて、コウモリへの入力情報であるエコーを高度に算出することが可能となり、コウモリの行動出力であるパルス・飛行軌跡と同時取得が可能となった。コウモリに対する入出力関係をモデル化することにより、コウモリの行動決定の工学応用を目指す。本章では、強化学習の仕組みをベースとしたモデル化の環境を構築し、有用性の確認を行った。2次元空間に障害物を配置し、コウモリを模倣したエージェントは自由に移動できるように設定した。強化学習モデルでは、エージェントは報酬が高くなるような行動を学習する。コウモリを模倣したエージェントの報酬関数の設定は、先行研究のコウモリの空間を学習した後の行動データをもとにし、設計した。その結果、コウモリの飛行が一定に定まった際の飛行軌跡とエージェントの行動軌跡は共に楕円形となり、構築した強化学習ベースの学習環境の有用性を示した。今後、実際のコウモリの飛行データから、モデルを学習し、構築した環境においてエージェントを行動させることで、コウモリの行動決定のモデル化を達成する。

本研究では、提案手法により、コウモリのエコー取得を可能とし、エコーを含めたコウモリのエコーロケーション行動の検証を初めて可能とした。そして、従来の行動計測から発展し、コウモリがエコーから周囲情報を取得し、その結果表象される行動データから、コウモリの行動決定のモデル化にまで迫るという、エコーロケーション研究において新たな研究手法を示した。