

解説

脳の聴覚情報処理†

谷口郁雄†† 福西宏有†††



1. はじめに

われわれは人間や動物の声の特徴を抽出したいと思うときには、ソナグラフを用いて、その声の中の周波数と強さの時間的変化を観察する。生体の聴覚系で行われている音の情報処理も、このソナグラフとアナログとみなして、研究を進めることができるであろう。事実、これまでの多くの聴覚生理学の研究はこのアイデアから出発し、聴覚系ニューロンの機能的な特徴について記載してきた。ここでは、それらの研究をまず紹介する。

また、聴覚生理学の研究の目的が究極的には音声認識のメカニズムを明らかにすることにあると思うので、それに関係する研究や、聴覚を行動の面から迫ったニューロエソロジー的研究についても紹介したい。

2. 聴覚伝導路の解剖学的特徴

鼓膜の振動として感知される音のエネルギーは、中耳内の力学的なエネルギー変換の働きによって内耳における蝸牛に伝えられ、この内側に位置する基底膜を振動させる。基底膜は先端部が低周波、基部が高周波の振動に应答する。基底膜上に分布する受容細胞である有毛細胞によって、基底膜の機械的振動は、対応する有毛細胞を支配する求心性神経線維にスパイク放電を発生させる。

聴覚伝導路の特徴は両側の内耳にある蝸牛から出た求心性神経線維が、多くのシナプスと蝸牛神経核、上オリブ、下丘、内側膝状体などのいろいろなレベルでの交叉を経て大脳皮質に達することである(図-1)。視覚系の場合、網膜を出た視神経は外側膝状体で一度、ニューロンを変えるだけで皮質に到達する。聴覚系のこのように複雑な伝導路は時系列である音信号の

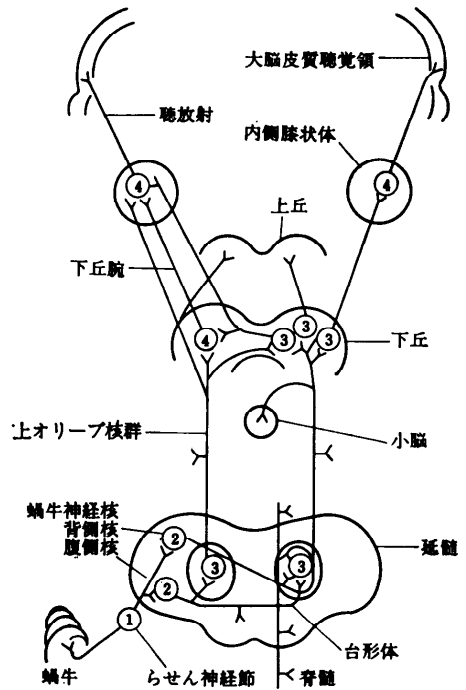


図-1 聴覚伝導路†

処理に適応した生物学的機構として進化してきたのであろう。

3. 聴覚下位レベルでの情報処理

ここで、聴ニューロンの応答特性を表現する際に一般的に用いられている方法について、あらかじめ述べておく。いわゆるスパイク放電(活動電位)を単一ニューロンから微小電極で記録し、音刺激に対するスペクトル頻度の時間経過を表したものが PST (Post-Stimulus Time) ヒストグラムである。下位から上位ニューロンにわたってみられる典型的な PST ヒストグラムの形を図-2 に模式的に示した。

さらに聴ニューロンの周波数特異性を周波数-閾値曲線(同調曲線)の形で表現することが多い。同調曲線の典型的なタイプはV型になり、もっとも低い閾値

† Auditory Information Processing in the Brain by Ikuo TANIGUCHI (Medical Research Institute, Tokyo Medical and Dental University) and Kohyu FUKUNISHI (Advanced Research Laboratory, Hitachi, Ltd.).

†† 東京医科歯科大学難治疾患研究所

††† 日立製作所基礎研究所

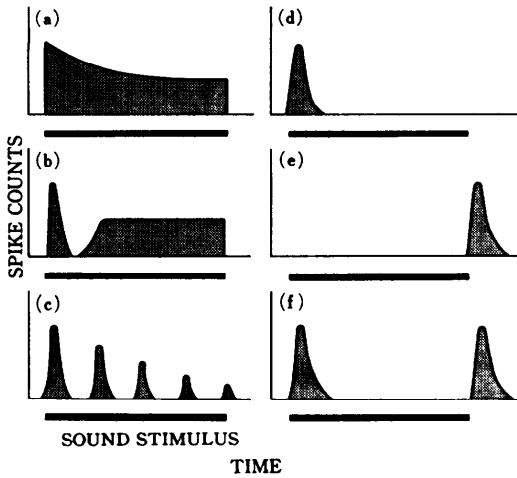


図-2 聴覚系ニューロンの応答パターン

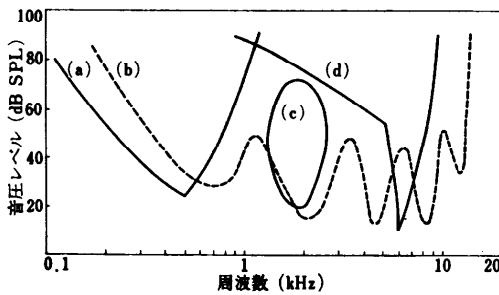


図-3 いろいろな同調曲線

の周波数である最適周波数 (BF) を決定する。同調曲線の鋭さを表すには、フィルタの Q 値にならって、

$$Q_{10} = \frac{BF}{\text{最低閾値より } 10 \text{ dB 上で応じうる周波数幅}}$$

の式から求めた Q_{10} の値を指標とする²⁾。 Q_{10} は周波数が高いほど大きい値をとり、ネコやモルモットの 1 次ニューロンでは 1~10 ぐらいである。コウモリの中には数百ぐらいになるものもある。これは蝸牛の中の特殊な構造によるもので、彼らが使う定位音の特定の周波数に対して蝸牛基底膜が共振するからである。

聴覚伝導路の下位から上位の各段階における聴ニューロンにみられる同調曲線の例を図-3 に示した。上位に行くに従ってさまざまなパターンがみられる。

蝸牛からの一次聴ニューロンの性質は他の上位ニューロンの性質を表す際に比較の対照とされることが多い。つぎのような一次(聴)ニューロンの性質²⁾があげられる。

(1) 音刺激に対して持続的なスパイク放電を示す

(図-2(a)参照)。

(2) 同調曲線は図-3 の(a), (d)の形となる。

(3) 5 kHz 以下の正弦波刺激に対しては、音の位相に同期してスパイク放電が起こる。

(4) BF の音の他に、背景音を加えると、BF に対する応答が抑えられる(二音抑圧)。

蝸牛神経核 (CN) の前腹側核ニューロンは一次ニューロンに似た応答特性をもっているが、背側核ニューロンは一次ニューロンの入力のほかに、CN 腹側核からも強い抑制性入力を受けるために、その応答特性は複雑となる。上オリーブ (SO) は単一の神経核ではなく、数個の神経核で構成されている。この SO には両側性の聴入力をはじめて収束し、両耳干渉が起こる第一段階であるから(図-4 参照)、音源定位の最下位の中枢とみなされている。音源定位に関与する両耳性ニューロンには、同側の音刺激で興奮(E)し、対側の音刺激で抑制(I)される EI ニューロン、その逆の IE ニューロン、さらに EE ニューロンなどもみつかっている。

このような両耳性ニューロンは SO から大脳皮質に至るまでのいろいろな上位中枢で見出される。

下丘 (IC) までくると、ニューロンの応答特性は下位のそれに比べて、音の立ち上がりや立ち下りに対して過渡的な応答を示すものが多くなる(図-2(d), (e), (f) 参照)。IC ニューロンの半数はこのような過渡的な応答を示す。聴覚伝導路の上位ニューロンの特徴の一つはこのような過渡的な応答特性を示すことである。

IC は解剖学的に三つの領域に分けられる。中心核、外核、中心周囲核である。中心核のニューロンは IC の断面でみると、層状構造の配列をしている。それぞれの層は同じ BF のニューロンで構成され、BF は表層で低く、深層に行くに従って高くなる(周波数局在)³⁾。

IC ニューロンが音に対して特殊化する傾向があることは周波数変調 (FM) 音に特異的に応じるニューロンが存在することからもうかがえる。IC で FM ニューロンが占める割合は約 80% であり、聴覚伝導路の上位に行くに従ってこの割合が増えてくる。

内側膝状体 (MG) は細胞構築学的に主部と大細胞部に分けられ、主部はさらに腹側核と背側核に分けることができる。腹側部には玉ネギ状の層状構造が認められ、ここには周波数局在が認められた IC 中心核からの入力が存在しているので、同様に周波数局在が保存される⁴⁾。

Aitkin ら (1966) は MG ニューロンをその応答特性から三つに分類した。興奮型、抑制型、反響型である。このうち MG に多いのは反響型のニューロンであるという。これらの三つのタイプの PST ヒストグラムは図-2 の (d), (e), (c) にそれぞれ対応する。

MG の機能としてもっとも注目すべきことは、MG が音声認識に先立つ前処理過程としてもっとも高いレベルにあるということである。MG の段階で、音声情報処理の特徴抽出は、ほとんど完了しているという見解もある。

4. 大脳皮質聴覚領における情報処理

4.1 聴覚領の機能局在とニューロンの応答様式

皮質聴覚領 (聴覚野) の機能的な構造に関する研究は 1940 年代の初めから始まった。古典的な Woolsey のネコ聴覚領の地図は蝸牛基底膜の一部を電気刺激したときに皮質に発する誘発電位の記録に基づいて作られた⁶⁾。彼は周波数局在が認められた 4 つの聴領、一次聴領 (A I)、二次聴領 (A II)、posterior ectosylvian (EP) area, suprasylvian fringe (SF) area を同定した。その後、三次聴領 (A III) を含め、さらにいくつかの聴領の存在が認められた (図-4)。

ネコの A I の周波数局在は尾側から吻側方向に向かって最適周波数 (BF) が高くなる。同じ BF は内側から外側に向かって走る等高線上に分布する。A II の周波数局在は A I ほどには、はっきりしない。ほぼ同じ場所に高い BF と低い BF のニューロンが混在することがある。これらは A II が A I よりも複雑な情報処理をしていることを示唆する。

聴覚領は皮質下の神経核と多くの経路を通じて投射を受け、皮質内でも各聴領間に密な連絡がある。これは電気生理学的手法とオートラジオグラフィを併用することで明らかにされた。皮質ニューロンの BF を同定した後、そこに ³H でラベルしたアミノ酸やペ

ロオキダーゼ (HRP) のような酵素を注入して、連絡部位を追跡すると、特殊なシステムが存在することが分かった⁶⁾。聴領には蝸牛の周波数軸が再現され、同じ BF のニューロン同士は互いに接近し、異なる BF のニューロンは離れて分布する。さらに、皮質下からの投射はきわめて広範に拡散しながら、高度の収束も認められた。

聴覚領ニューロンの応答特性に関する報告の多くは一次聴領に関するものである。その他の高次の聴領のニューロンについては、それを興奮させることができる最適な刺激パラメータがなかなか見出せないために研究が進展していない。A I ニューロンにも、いろいろな場所から興奮性および抑制性の入力収束しているから、その同調曲線は多様性に富んでいる。しかし、多くの A I ニューロンは一次ニューロンと同じような V 型ではあるがもっと鋭い形の同調曲線をもっている。このほかに幅広い応答野をもつニューロンや、図-3(b) のような多数の谷をもって、複数の周波数に鋭く同調するニューロンも存在する。さらに興味あることには、図-3(c) のように同調曲線が閉じて輪状になるものが皮質ニューロンのなかにはあるということである。このようなニューロンは音の周波数のほかに音圧レベルに関する特徴抽出も行うのであろう。

4.2 並列的な階層構造

大脳皮質聴覚領の並列的な階層構造に関する研究は視覚領ほどには進んでいない。しかし、これまでに紹介した基礎的な研究から、音のパラメータの情報処理が聴覚領の別々の領域で行われるであろうことは容易に推察できるであろう。さらに、聴覚領に至るまでの各中継核には解剖学的に異なる領域があって、それぞれへの入力も異なることから、機能的に異なる領域で処理された情報が別々の経路で皮質の各領域に達することも想像できる。このような聴覚領の並列的な階層構造に関する研究の中ではコウモリの聴覚領における情報処理の研究がもっとも進んでいるので、それについて紹介する。コウモリが音波を出し、標的からの反射音から標的の特徴を知覚する行動はエコーロケーションと呼ばれる。

Suga のグループはパナマ産のヒゲコウモリを使って、大脳皮質聴覚領の機能的な地図を作った。このコウモリがエコーロケーションに使う定位音 (パルス) はソナグラフで分析すると、第 1~4 倍音で構成され、それぞれが一定周波数 (CF) 成分と FM 成分からなっている。CF の第 1 倍音 (CF₁) は約 30.5 kHz

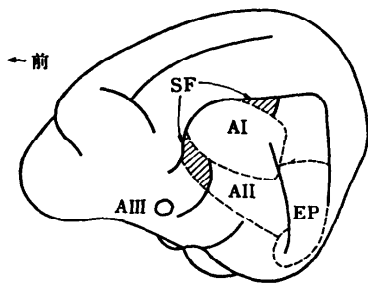


図-4 ネコの皮質聴覚領⁶⁾

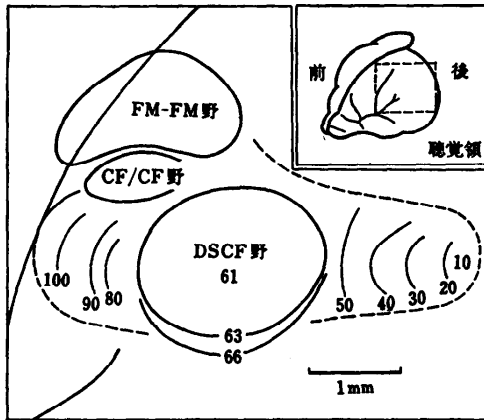


図-5 ヒゲコウモリの皮質聴覚領

である。コウモリが飛行中にパルスを発射すると、標的に当たって返ってくるエコーの周波数はドプラ効果によってパルスの周波数よりも少し高くなる。エコーもパルス同様にCFとFM成分からなり、それぞれ第1~4倍音を含むから、コウモリは合計16成分を聞くことになる。Sugaら(1981)⁷⁾はこれらの成分が大脳皮質聴覚領の特別な領域で別々に処理されるというアイデアに基づいて実験をし、図-5のような脳地図を発表した。

DSCF (Doppler-Shifted Constant Frequency) 野のニューロンはエコーの61~63 kHzのCF (CF₂) に対して応じ、ここには標的の相対速度に依存してドプラ変換される周波数の軸が存在する。DSCF野は他の動物の一次聴覚領に相当し、周波数局在が一部年輪状になっている点がユニークな特徴である。

DSCF野の背側にあるCF/CF野のニューロンはパルスのCFとエコーのCF_n (n=2, 3 または 4) との組合せに対して強い反応を示す。このニューロンは標的の速度の情報処理に関係すると考えられている。

さらにCF/CF野の背側にあるFM-FM野のニューロンは特に興味深い。このニューロンはパルスのFM₁とエコーのFM_n (n=2, 3 または 4) との組合せに対して強い応答を示す。しかし、単独のFMには応じない。このニューロンに強い反応を起こさせるのに必要な条件はエコーをパルスよりも遅らせて与えることである。各ニューロンはエコーの最適遅延時間をもって、0.4~18 ms (距離にして7cm~3m) の範囲のニューロンがきちんと吻一尾方向の軸上に分布している。このような事実から、FM-FMニューロン

は標的までの距離を測定する機構に関係すると考えられる。

FM-FMニューロンが興奮するためにはパルスとエコーに関する神経信号が同期的に入力することが必要である⁸⁾。パルスはエコーよりも早く内耳を刺激させるから、その神経信号は皮質に達するまでの間で遅れなければならない。そのような遅延回路が皮質下のどのレベルに存在するのであろうか。Kuwabara and Suga (1987) はこの問題について電気生理学的に検討した。

皮質のFM-FMニューロンと似た性質のニューロンは内側膝状体 (MG) にもみつかると。そこで、MGに入力する下丘腕の神経線維のFM₁に対する応答が現れるまでの潜時を測定したところ、その潜時は4.3~17.3 msで、MGのFM-FMニューロンの最適エコー遅延時間と一致した。一方、FM_nに対する潜時は3.8~6.6 msの狭い範囲にあった。これらの結果は遅延回路がMGよりも下位のレベルに既に存在していることを示す。このような階層構造によって標的までの距離の情報が処理されるのであろう。

DSCF野やCF/CF野の階層構造に関してはこのような電気生理学的な報告はないが、おそらく、それぞれの領域が階層構造をもって、並列的な情報処理が行われていると考えるのが妥当であろう。

4.3 機能的な柱状構造

大脳皮質の機能的に異なる領域の形成が遺伝的に決定されるのに対して、各領域の中の機能的な微小構造は、動物のおかれた環境、いかえれば学習に強く依存して形成される。

ニューロンレベルでの大脳皮質の機能的な微小構造が、もっともよく分かっているのは視覚系である。すでに何種類かの機能的なコラムが電気生理学的にも形態学的にもみつかっている。これらのコラムは皮質表面から深さ方向にほぼ垂直に立った小さな柱で、一つ一つのコラムは多数のニューロンで構成された機能単位であり、そのサイズは機能によって異なっている。

聴覚領では皮質表面に広がる周波数局在が同じ最適周波数 (BF) のニューロンのコラムで作られていることが電気生理学的に証明されている。微小電極を皮質表面に対して垂直に刺入してゆくと、同じBFのニューロンに次々に出会うことから、コラムの存在が推定された。

これまで聴覚領のコラムはサイズが小さすぎて形態学的には観察できないといわれていたが、機能的な

オートラジオグラフであるデオキシグルコース法を用いればコラムは画像化できる。その詳細は「聴覚と行動」の項で述べる。

5. 音声情報の処理機構

二つの正弦波で合成した複合音に対する蝸牛基底膜からの一次聴ニューロンの応答は、もっと複雑な音声に対する応答を推察するのに役立つ。複合音の二つの周波数が近い場合には一つの正弦波のときと同様にスパイク放電は位相によく同期する。その PST ヒストグラムは刺激波形を半波整流した形となる。この結果はその一次ニューロンが存在する場所での蝸牛の基底膜の振動パターンを反映していると考えられている。

それでは音声に対して、最初の神経過程である一次ニューロンはどのような応答を示すであろうか。日本語母音に対する応答をネコを用いて記録したのが図-6である⁹⁾。動物にヒトの音声を聞かせることに多少抵抗を感じるが、末梢での情報処理は中枢とは違い、種による差は特殊な動物を除けば問題にならない。一次ニューロンの純音に対する応答特性と母音の周波数スペクトルとの間には比較的単純な関係が認められる。一次ニューロンは最適周波数 (BF) が母音のホルマン

トと一致するときに強い応答を示すのである。このニューロンの場合、BF は 6.6 kHz でこの周波数を含む /a/, /e/, /o/ には強い応答を示しているが、/i/, /u/ には 6.6 kHz の成分がないために応じていない。

図-6 の PST ヒストグラムにみられる鋭い、周期的なスパイク放電の峰は母音のピッチ周期に同期している。母音に含まれる周波数と音圧レベルの情報はこのようにピッチに同期して中枢側に送られるのである。

蝸牛神経の束の中の 1 本 1 本のニューロン (一次聴ニューロン) は特定の BF をもっているから、全体としてみると蝸牛神経は音の物理的パラメータをソナグラフのように分析して、その情報を中枢側に送っていることが分かる。蝸牛神経核から皮質聴覚領に至るまでの聴覚伝導路の神経核において周波数局在が存在しているから、少なくとも周波数情報は「場所」に変換されている。

音声に対する応答が、純音に対する応答様式からとくに予測できなくなるのは下丘 (IC) のレベルからである。音声の中に BF が含まれているニューロンでも応じないものがある。しかし、そのような場合、特定の周波数成分を音声の中から除去すると、応答するニューロンが報告されている¹⁰⁾。このことは、IC で二

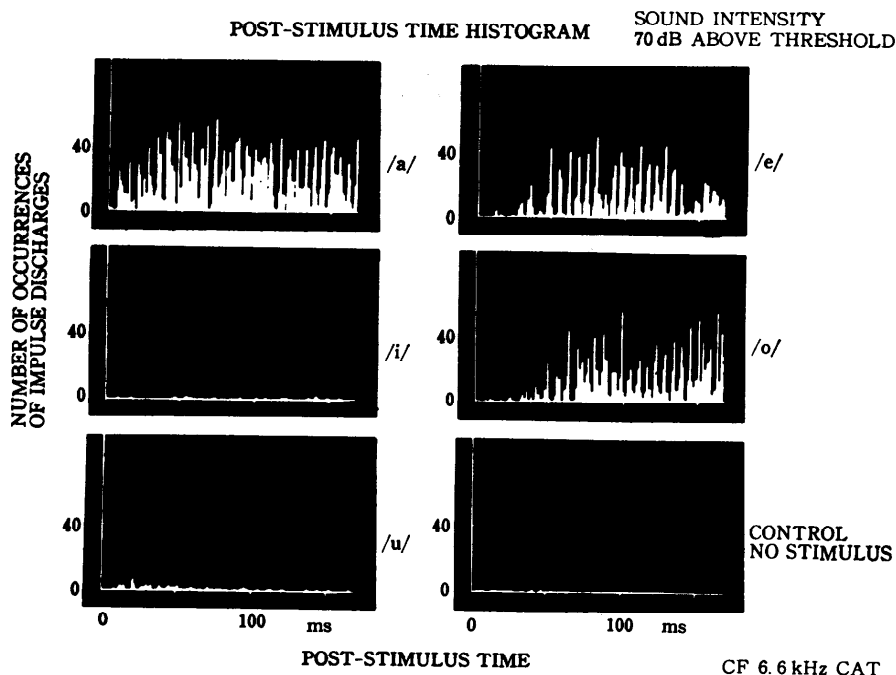


図-6 ネコ一次聴ニューロンの日本語母音に対する応答⁹⁾
このニューロンは /a/, /e/, /o/ には応じたが、/i/, /u/ には応じなかった。

音抑圧が重要な働きをしていることを示している。

Tanaka and Taniguchi (1987)¹¹⁾はモルモットに種固有の鳴き声を聞かせて、内側膝状体 (MG) ニューロンの応答を記録した。MG ニューロンのほとんどは純音に対して応答したが、音声には70%が応答した。純音に対する応答特性から、音声に対する応答様式を予測できたものは30%に過ぎなかった。さらに音声の種類に対し選択的な応答を示すニューロンも観察された (図-7)。おもしろいことにニューロン U-95 はどのような周波数の純音にも応じないのに音声IIにはよく応じている。これらの事実はMG レベルですでに種固有の音声に対して特異的な検知ニューロンが存在することを示唆している。

しかし、Symmes ら (1980)¹²⁾や Allon ら (1981)¹³⁾はリスザルのMG ニューロンは種固有の音声に対する選択性が低いことを報告している。このような違いは動物の種によって音声の情報処理機構が進化と関連して異なっていることを示している。

これまでに紹介した上位ニューロンの特殊化という観点に対して、批判的な見解もある。Creutzfeldt ら¹⁴⁾はモルモットのMG ニューロンと、それにシナプス結合をしている皮質聴覚領ニューロンの複合音に対する応答を比較した。皮質ニューロンはMG ニューロンに比べて複合音のごく一部分に対して過渡的な応答を示す傾向が強く、複合音の検出は周波数局在をもった聴覚領のいろいろな場所で生じる過渡的応答の総和として行われると結論している。

6. 聴覚と行動

聴覚を行動の面からアプローチするニューロエソジックな研究方法が広く用いられるようになった。なかでも生物学的に意味のある音を用いて行動を起こさせ、ニューロンの応答を解析する手掛りとする方法が利用されるようになり、聴覚の研究も新しい進展をみせた。

(1) フクロウの音源定位

Knudsen and Konishi¹⁵⁾はフクロウを用いて音源定位の神経機構の解明に大きな手掛りをもたらす研究を行った。フクロウは暗闇の中でもネズミのような小動物が音をたてるとその方向に顔を向ける習性をもっている。この行動を利用して、頭に誘導コイルを付け、音源に対して顔が上下左右の空間座標のどこに定位するかを測定した。この行動学的実験と電気生理学の実験を結びつけて、フクロウの中脳にあるMLDと呼ばれる神経核 (下丘に相当) のニューロンが音源に関して空間的に狭い応答野をもつことを発見した。

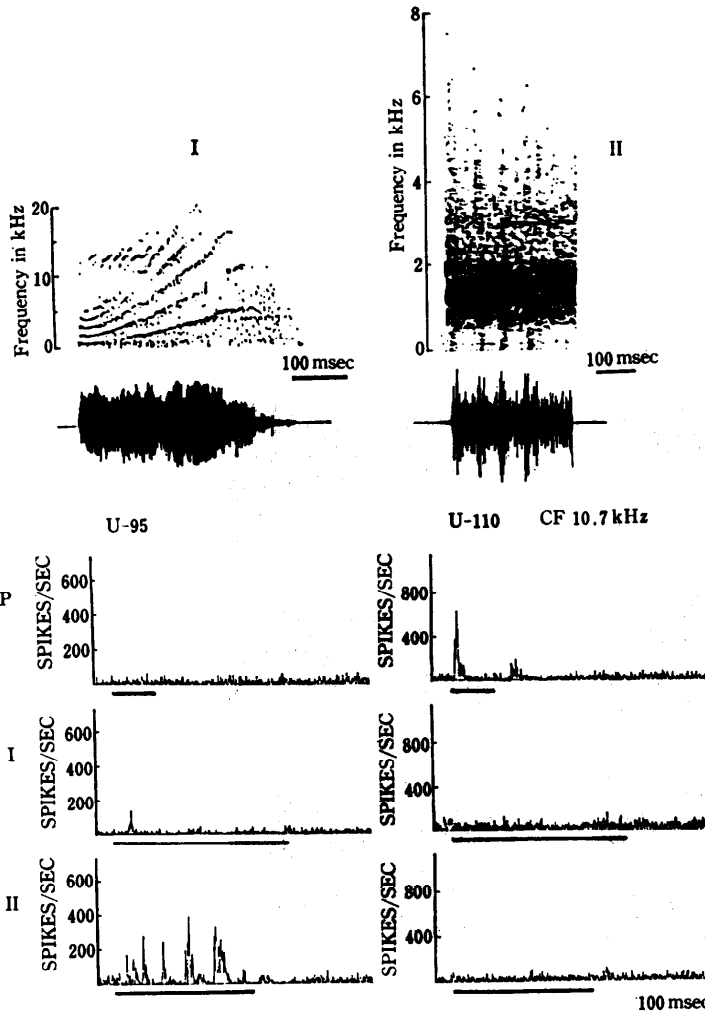


図-7 モルモットの内側膝状体ニューロンのモルモットの鳴き声 (I と II) に対する応答 (下段)

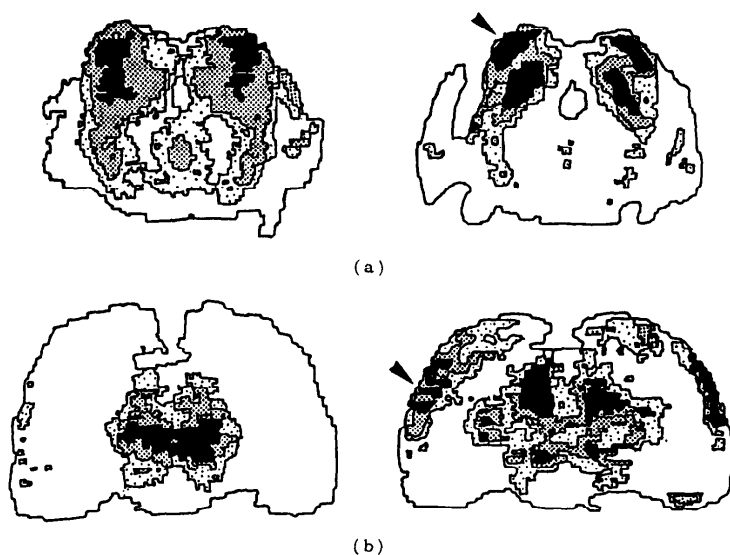


図-8 エコーロケーションによって出現するコウモリ聴覚中枢の機能的構造⁽¹⁶⁾
(a)下丘, (b)皮質聴覚領. 右側がエコーロケーション時, 左側が静止時の脳.

これらの MLD ニューロンは規則正しい配列をしていて、それぞれ音の二次元空間での位置を分担する。このような神経機構によって、フクロウの頭のまわりの空間は MLD に「地図」として投影されるのである。

(2) コウモリのエコーロケーション

Suga らのコウモリの研究もニューロエソロジーの範疇に入るが、ここでは ^{14}C deoxyglucose (DG) によるオートラジオグラフィ法とエコーロケーション行動を結びつけたわれわれの研究⁽¹⁶⁾を紹介する。

DG 法の原理は DG が脳のエネルギー源であるブドウ糖と同じように活動した神経細胞に取り込まれるが、ブドウ糖と違って、分解されず細胞内にとどまる性質を利用する。 ^{14}C DG を動物に注射し適当刺激を与えた後、脳の凍結切片を作る。それをフィルムに重ねて感光させ、現像すると、活動した部位が黒くみえる。

キクガシラコウモリは約 65.5 kHz の一定周波数 (CF) とその後続く FM からなるパルスを発射する。一方、聴覚系のほうもその最適周波数 (BF) は約 66 kHz である。この 66 kHz の音をコウモリの発するパルスをまねて聞かせると、キクガシラコウモリはそれをエコーとまちがえて、エコーロケーションを始める。この習性と DG 法を結びつけたのである。

図-8 はこのようにして得た聴覚中枢のオートラジオ

グラフィである。エコーロケーション時の下丘には層状構造がはっきり現れている (a)。活動性の高い帯のうち下側のものは CF 近傍の周波数を BF とするニューロン群で構成されている。さらに皮質聴覚領にも数本のコラムが出現した (b)。

ここに画像化された機能的構造は神経解剖学で一般に用いられる染色法では観察しにくい。これは脳が必要に応じてニューロン間の結合を行い、機能的なモジュールをつくることを示唆する。キクガシラコウモリの脳は 1g もないが、いろいろな点で最新のレーダよりも優れたパターン認識を行うことができる。そのおかげで 5 千万年もの

永い間、種が生存できたのである。この小さな脳は数少ないニューロンを自己組織化という方法でダイナミックに結合させ、数量による制約を克服しているであろう。

最後に、古典的な微小電極法に代わって新しい技術が開発されつつある。たとえば脳の活動を光学的なイメージとして観測する技術である。われわれも電圧感受性色素を用いて聴覚領のダイナミックな活動パターンをリアルタイムでとらえることを現在試みている。

参 考 文 献

- 1) Davis, H.: Psychophysiology of Hearing and Deafness. In: Handbook of Experimental Psychology, Stevens, S.S. ed., Wiley, pp. 1116-1142 (1951).
- 2) Kiang, N. Y.-S., Watanabe, T., Thomas, W. C. and Clark, L. F.: Discharge Patterns of Single Fibers in the Cat's Auditory Nerve, M. I. T. Press (1965).
- 3) Merzenich, M. M. and Reid, M. D.: Representation of the Cochlea within the Inferior Colliculus of the Cat, Brain Res., 77: pp. 397-415 (1974).
- 4) Aitkin, L. M. and Webster, W. R.: Medial Geniculate Body of the Cat: Organization and Responses to Tonal Stimuli of Neurons in Ventral Division, J. Neurophysiol., pp. 35: 365-380 (1972).

- 5) Woolsey, C.N.: Organization of Auditory Cortical System: A Review and Synthesis. In: *Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems*, Rasmussen, G.L. and Windle, W.F. eds., Thomas, pp. 165-180 (1969).
- 6) Brugge, J.F. and Reale, R.A.: Auditory Cortex. In: *Cerebral Cortex, Vol. 4: Association and Auditory Cortices*, Peters, A. and Jones, E.G. eds., Plenum, pp. 229-271 (1985).
- 7) Suga, N., Kuzirai, K. and O'Neill, W.E.: How Biosonar Information is Represented in the Bat Cerebral Cortex. In: *Neuronal Mechanisms of Hearing*, Syka, J. and Aitkin, L.M. eds., Plenum, pp. 197-219 (1981).
- 8) Taniguchi, I., Niwa, H., Wong, D. and Suga, N.: Response Properties of FM-FM Combination-Sensitive Neurons in the Auditory Cortex of the Mustached Bat, *J. Comp. Physiol.*, 159: pp. 331-337 (1986).
- 9) Hashimoto, T., Katayama, Y., Murata, K. and Taniguchi, I.: Pitch-Synchronous Response of Cat Cochlear Nerve Fibers to Speech Sounds, *Jap. J. Physiol.*, 25: pp. 633-644 (1975).
- 10) Watanabe, T. and Katsuki, Y.: Response Patterns of Single Auditory Neurons of the Cat to Species-Specific Vocalization, *Jap. J. Physiol.*, 24: pp. 135-155 (1974).
- 11) Tanaka, H. and Taniguchi, I.: Response Properties of Neurons in the Medial Geniculate Body of Unanesthetized Guinea Pigs to the Species-Specific Vocalized Sound, *Proc. Japan Acad.*, 63: pp. 348-351 (1987).
- 12) Symmes, D., Alexandar, G.E. and Newman, J.D.: Neural Processing of Vocalizations and Artificial Stimuli in the Medial Geniculate Body of Squirrel Monkey, *Hearing Res.*, 3: pp. 133-146 (1980).
- 13) Allon, N., Yeshurun, Y. and Wollberg, Z.: Response of Single Cells in the Medial Geniculate Body of Awake Squirrel Monkey, *Exp. Brain Res.*, 41: pp. 222-233 (1981).
- 14) Creutzfeldt, O., Hellweg, F.-C. and Schreiner, C.: Thalamocortical Transformation of Responses to Complex Auditory Stimuli, *Exp. Brain Res.*, 39: pp. 87-104 (1980).
- 15) Knudsen, E.I. and Konishi, M.: Space and Frequency Are Represented Separately in Auditory Midbrain of the Owl, *J. Neurophysiol.*, 41: pp. 870-884 (1978).
- 16) Taniguchi, I., Arai, O. and Saito, N.: Functional Laminar and Columnar Organization of the Auditory Centers in Echolocating Japanese Greater Horseshoe Bats, *Neurosci. Lett.*, 88: pp. 17-20 (1988).

(昭和 63 年 10 月 31 日受付)