

学 位 論 文 題 名

イルカ類のクリックスの物理的特性と
発声部の構造に関する機能形態学的研究

学位論文内容の要旨

海棲の高次捕食者であるイルカ類は、自ら発した超音波音のエコーから、周辺環境の認知や餌生物の検出を行うことができる。このような能力のことをエコーロケーションと言い、その際、発される超音波音のことをクリックスと呼ぶ。このクリックスの物理的特性は種によって異なることが知られている。しかし、この種間で見られるクリックスの物理的特性の違いを、発声部の構造との関係で比較考察を行った研究はほとんどない。その理由として、イルカ類のクリックスの発声部および発声メカニズムの仮説が、近年まで複数が混在する状況にあり、学問的に混乱した状況にあったことが上げられる。しかし、近年、アメリカのTed Cranfordらによって提唱されたMLDB仮説が、生きた発声中の個体の頭部鼻部の挙動観察結果から最も有力視されるに至り、この課題について研究可能になってきた。本論文では、こうした背景のもとに、イルカ類のクリックス、および発声部の構造の詳細な比較研究を行い、イルカ類のクリックスの種間変異と発声部の構造との関係について考察した。

イルカ類のクリックスの物理的特性と発声部の構造との関係を明らかにするためには、まず最初に、クリックスの個体内変異をイルカ類のできるだけ多くの種で明らかにする必要がある。そこで、本研究ではイルカ類の5科9種17個体について、個体識別されたクリックスを録音し、パルス幅（ μsec ）とピーク周波数（kHz）の情報について比較解析を行った。解析の結果、これら5科9種のク

クリックは次の二つのタイプに分類されることが明かとなった。すなわち、波形特性については、パルス幅が40 μ sec以下で最初に振幅サイクルの最大がくる origocyclic波発声群（ハンドウイルカ、カマイルカ、マイルカ、オキゴンドウ、バイジー、ベルーガ）と、パルス幅が30-40 μ sec以上で最初の5-6サイクルまで振幅が徐々に増大し、その後ほぼ同数の減衰サイクルが続く polycyclic波発声群（ネズミイルカ、スナメリ、イロワケイルカ）に分かれた。また、これらの種のクリックの個体内変異については、origocyclic波発声群と polycyclic波発声群間で、ピーク周波数の局在性に差異が認められた。origocyclic波発声群では、100 kHzを境に低周波側と高周波側に局在性が見られるのに対し、polycyclic波発声群では120-140 kHzの範囲にのみ局在していた。

このピーク周波数に見られる局在性は、Cranford *et al.* (1996) が音源部として提唱した dorsal bursae（噴気孔を入れてすぐのところにある楕円形の小さな脂肪組織）の左右での非対称性の程度を反映していた。すなわち、ピーク周波数に二極分化が見られるグループでは、右の dorsal bursaeの方が、左の dorsal bursaeよりも大きい左右非対称の構造を示すのに対し、ピーク周波数が一極に集中している種では、左右の dorsal bursaeがほぼ同じ大きさからなっていた。マッコウクジラ科を除く全てのハクジラ類は、鼻道内の左右にこの dorsal bursaeのペアを二つ有している。この dorsal bursaeペアの左右非対称性の程度とクリックのピーク周波数の局在性の一致は鼻道内に二つの dorsal bursaeペアを有する全てのハクジラ類で共通に見られる傾向であろう。

メロン後端部と dorsal bursaeの接続状況は origocyclic波発声群と polycyclic波発声群で異なる傾向を示した。origocyclic波発声群では、メロン後端部は dorsal bursaeに直接接していたのに対し、polycyclic波発声群ではメロン後端部と dorsal bursaeは直接接しておらず、鼻額骨囊の下方、鼻栓の辺りで終息していた。このことから、ネズミイルカ科で見られるパルス幅の伸長はマッコウクジラと

同じメカニズム、つまり頭部内にある空気層での反射によるものであると推察された。

ネズミイルカ科の鼻囊構造の最も特徴的な特性の一つに、前庭囊の底にあるひだ構造が上げられる。Goodson (1995) は、このひだ構造に着目し、そのひだとひだとの間にある空気空間で、音源で発生した振動の反射・吸収が起こり、polycyclic波が形成されると考えた。しかし、そのひだ構造の大きさに関する詳細な計測は行われておらず、ネズミイルカとイシイルカについて前庭囊全体の横幅、前後方向の幅に関する記載があるのみである。

そこで、本研究ではネズミイルカ、イシイルカのひだ構造の詳細な計測を行い、ひだの間隔がどちらの種ともクリックスのピーク周波数の半波長と一致することを確認した。この結果と上記のMRIの観察結果を考慮し、次のようなpolycyclic波形成メカニズムの仮説を提唱する。まず、dorsal bursaeで発生した振動は、一部はそのまま前方に、また他の一部は後方へ進み、先に述べた後部隔膜と頭蓋骨の間の空気層で反射が起こり、再び前方へ伝播する。dorsal bursaeとメロン後端部の間にある空間には、これら複数の経路から来た振動波が重なり、多重反射波が形成される。そして、それらの振動波は、ひだ構造のある前庭囊の下を通過する際、それまでの伝播媒体であった体組織（ひだ）と、空気空間（ひだとひだの間にある空気空間）を交互に通過することにより、周波数がほぼ一定に整えられたpolycyclic波が形成されるのだろう。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 島 崎 健 二
副 査 教 授 小 城 春 雄
副 査 教 授 飯 田 浩 二
副 査 助 教 授 桜 井 泰 憲

学 位 論 文 題 名

イルカ類のクリックスの物理的特性と 発声部の構造に関する機能形態学的研究

海棲の高次捕食者であるイルカ類は、自ら発した超音波音のエコーから、周辺環境の認知や餌生物の検出を行うことができる。このような能力のことをエコーロケーションと言い、その際、発される超音波音のことをクリックスと呼ぶ。このクリックスの物理的特性は、種によって異なることが知られているが、そのクリックスの種間差を、発声部の構造との関係で比較考察した研究はほとんどない。本研究は、イルカ類のクリックスの種間変異と発声部の構造との関係を明らかにすることを目的とし、イルカ類のクリックス、および発声部の構造の詳細な比較研究を行い、以下の知見を得た。

(1) イルカ類のクリックスの物理的特性と発声部の構造との関係を明らかにするためには、まず、クリックスの個体内変異をできるだけ多くの種で明らかにする必要がある。そこで、本研究ではイルカ類5科9種17個体について、個体識別したクリックスを録音し、パルス幅 (μsec) とピーク周波数 (kHz) の情報について比較解析を行った。解析の結果、これら5科9種のクリックスは次の二つのタイプに分類することができた。すなわち、波形特性については、パルス幅が $40\mu\text{sec}$ 以下で最初に振幅サイクルの最大がくるorigocyclic波発声群と、パルス幅が $30\text{--}40\mu\text{sec}$ 以上で最初の5-6サイクルまで振幅が徐々に増大し、その後ほぼ同数の減衰サイクルが続くpolycyclic波発声群に分かれた。また、これらの種のクリックスの個体内変異については、origocyclic波発声群とpolycyclic波発声群間で、ピーク周波数

の局在に差異が認められた。origocyclic波発声群では、100 kHzを境に低周波側と高周波側に局在性が見られるのに対し、polycyclic波発声群では120-140 kHzの範囲にのみ局在していた。

(2) MRI（核磁気共鳴断層装置）によるイルカ類の頭部鼻部の観察の結果、メロン後端部とdorsal bursaeの接続状況は、origocyclic波発声群とpolycyclic波発声群で異なる傾向を示した。origocyclic波発声群では、メロン後端部はdorsal bursaeに直接接していたのに対し、polycyclic波発声群ではメロン後端部とdorsal bursaeは直接接しておらず、鼻額骨囊の下方、鼻栓の辺りで終息していた。接続が断たれているグループでは、dorsal bursaeでの振動が直接はメロンへ伝わらず、一度全方向へ拡散伝播したものが周辺組織、特に空気空間で反射され、それが波形の物理的特性を決定していると予測される。このメロン後部とdorsal bursaeの接続状況は、発されるクリックスがorigocyclic波かpolycyclic波かを定める重要な構造形質であると推察された。

(3) polycyclic波発声群に属するネズミイルカ科3種について、MRIを用いdorsal bursae周辺の詳細な観察を行った。その結果、dorsal bursaeの後方、後部隔膜と頭骸骨との間に空気の層があることを確認した。この空気の層は、dorsal bursaeを放射状に取り囲むようにある。dorsal bursaeとの相対的位置関係は、マッコウクジラの前部囊に似ていた。マッコウクジラのクリックスは、頭部内での反射が原因と見られる一定時間間隔を隔てた二つのパルスから構成されている。これらのことから、ネズミイルカ科で見られるパルス幅の伸長はマッコウクジラと同じメカニズム、つまり頭部内にある空気層での反射によるものであると推察された。

(4) ネズミイルカ科のネズミイルカ、イシイルカについて、前庭囊の底にあるひだ構造を詳細に計測した。その結果、ひだの間隔が両種ともクリックスのピーク周波数の半波長と一致することを確認した。このひだ構造のある前庭囊の下をdorsal bursaeで発した振動波が通過する際、周波数がほぼ一定に整えられたpolycyclic波が形成されると推察された。

以上の研究結果は、イルカ類各種のクリックスの物理的特性を明らかにしたにとどまらず、これまで不明であった発声部の構造との関係を解明した重要な研究と評価される。さらに、これらの結果は、ハクジラ類の自然下における反響定位行動に関する研究を進めるにあたり、重要な知見を提供したのものとして高く評価され、本論文が博士（水産学）の学位請求論文として相当の業績であると認定した。