

トド *Eumetopias jubatus* の音響行動生態に関する研究

学位論文内容の要旨

【目的】

北海道沿岸に來遊するトドは、オホーツク海周辺の繁殖場から北海道沿岸までの長距離回遊において、数頭から数十頭の群れを構成して、移動するものと考えられる。この時、彼らが群れを維持しながら長距離回遊をするためには、少なくとも個体間の相互信号体系が形成されている必要があり、その中でもトドの鳴音は極めて重要な役割を担当していることが推測される。これまで動物の音響生態学的研究としては、クジラ類のエコーロケーションに関する研究、コウモリの反響定位行動に関する研究、陸上哺乳動物の鳴音行動に関する研究、鳥類や昆虫類の鳴音の地理的変移に関する研究などが数多く行なわれ、多くの新しい知見が得られている。しかしながら、鰭脚類の音響生態学的研究はアシカやアザラシに関するものがほとんどであり、トドの鳴音を対象にした研究は少なく、特にその鳴音の周波数分析、波形分析、音長分析等の研究事例は見当たらない。

本研究は、トドが発生する鳴音の音響学特徴を明らかにすると同時に、トドの鳴音が回遊行動や群れの維持にどのような役割を担っているかを把握するため、水族館で飼育されているトドと北海道西海岸に越冬する野生トドが生成する鳴音と行動を観察して、行動生態学的見地からトドの鳴音を分析したものである。

【方法】

飼育トドの鳴音と行動の観察は、室蘭市立水族館、小樽水族館、龍仁水族館、ソウル水族館において、飼育されているトドを対象に行った。トド行動の観察および鳴音の録音は、飼育プール全体が見渡せる産室の上に、マイクロフォンが内蔵されたビデオカメラを設置し、トドの行動と鳴音を昼夜連続観察した。実験は、トドに刺激を与えないようにビデオデッキとビデオモニターを設置して、トドの行動を24時間連続的にモニターしながら行動の録画および鳴音の録音を行った。

一方、野生トドの鳴音の収集は、雄冬岬において、越冬中の野生個体約 42~66 頭を対象に行った。トドの行動および鳴音の観察は、トドが上陸場としている岩礁にビデオカメラとマイクロフォンを設置して行った。野性トドの行動と鳴音の収録は、トド島から約 300 メートル離れた高台にビデオデッキとモニターを設置して、トドの行動をモニターしながら行った。同時に観測地点には望遠レンズつきのビデオカメラを設置してトドの行動を 30 分間隔で 5 分間の録画を 5 日間連続して行った。飼育トドおよび野生トドの鳴音と行動を記録したビデオカメラテープは後日再生し、音声信号はオシロスコープ、FFT アナライザーおよびデジタルソナグラフで解析した。

まず、トドの発生する様々な鳴音の特徴を抽出するため、ソナグラフを用いて飼育下の個体と越冬中の野生個体の鳴音のフォルマント周波数 F_1 、基本周波数 F_0 、音長 T 、パルス密度 PRR を定量化し、ピッチパターンをその形状から 6 大分類、21 小分類に分類した。

次に、トドの鳴音が群れの維持と意志伝達において、どのような役割を担っているかを明らかにするため、飼育個体と野性個体の鳴音とそれに伴う行動を同時に観察し、音響パラメータとピッチパターン分類を用いて、鳴音の行動学的意味について考察した。

次に、トドの鳴音が個体間および個体群間で共通性や変異性を持つかどうかを明らかにするため、環境の異なる水族館で飼育されている 4ヶ所の飼育個体、および北海道西海岸の野生個体の鳴音の特徴を標的パラメータと用いて比較分析し、トドの鳴音の個体間およびグループ間の変異性について分析した。

最後に、トドの鳴音の個体間およびグループ間での変異性が先天的な形質によるものか、後天的に形成されるのかを明らかにするため、水族館で生まれた新生獣や幼獣の鳴音と行動を長期間継続して観察することにより、学習による幼獣の鳴音の形成過程について検討した。

【結果】

飼育トドと野生トドの鳴音と行動を分析した結果以下のことが明らかとなった。

1. トドの鳴音は、フォルマント周波数 F_1 、基本周波数 F_0 、音長 T 、パルス密度 PRR の 4 つの音響パラメータと 6 分類 21 種類のソナグラムピッチパターンで特徴付けることができる。
2. トドの鳴音は雌雄、年齢で異なり、音響パラメータ F_1 、 F_0 、 PRR は成熟オス、成熟メ

ス、幼獣の順に高くなった。これは成長とともに発声器官も大きくなり、声帯の振動周波数が低下するためと考えられた。

3. トドの鳴音は野生環境と飼育環境で異なり、 F_1 と F_0 は飼育個体が野生個体より高く、PRR は飼育個体が野生個体より小さかった。音長 T は飼育個体が野生個体より大きかった。鳴音のピッチパターンは飼育個体では複雑な F 型や D 型を多用し、野生個体では単純な A 型、B 型、C 型を多用していた。
4. トドの鳴音はそれと付随する行動によって、「交信音」、「威嚇音」、「哀願音」、「認知音」の 4 種類に分類された。威嚇音は単純な形状で音長の短い A 型が多く、認知音は飼育個体のみが使用し、B 型が多かった。これらのピッチパターンの出現頻度を配列グラフにプロットしたところ直線上に分布し、鳴音が無意味に発せられたのではなく各ピッチパターンが情報を持っていると考えられる。そしてこれらの鳴音種は、摂餌行動や、喧嘩や威嚇、個体識別などに使い分けられていると考えられた。
5. トドの鳴音の発生頻度は、日中に増加し、夜間に減少するという日周期性が認められ、その日周期性は生理的な体内リズムのほか摂餌行動や対人行動と深く関わっていると考えられた。
6. トドの鳴音の個体間変異を調べたところ、雄と雌ではフォルマント周波数 F_1 が異なり、雌雄の識別は鳴音周波数で容易に行なえることがわかった。また、野生個体では音長 T が小さく、ピッチパターンの単純な形状が多いのに対し、飼育個体は T が長く、ピッチパターンは複雑な形状が多かった。生息密度の高い野生トドは、主に音長 T を用いて個体を識別し、個体識別の必要がない飼育個体は、複雑な鳴音を意思伝達のために用いていると解釈された。
7. 5 ヶ所のトド集団のグループ間変異を調べたところ、 F_1 と T の関係において、これらのグループは、 F_1 、 T とも分散の少ない龍仁グループと F_1 の分散が大きく T の分散が小さい小樽グループ、および F_1 の分散が小さく T の分散が大きい雄冬の野生グループ、ソウルグループに分類された。ピッチパターンを用いて調べたところ、5 グループ共通に使われたピッチパターンと、そのグループだけに使われた鳴音があることが分かった。トドの鳴音には、本来備わった共通の鳴音とグループ固有の鳴音が存在することを示すものと考えられた。
8. 水族館において、新生獣、1 歳獣、2 歳獣の鳴音を継続的に観察した結果、新生獣の

鳴音は生後、フォルマント周波数 F_1 が急激に低下し、加齢とともに低く安定した鳴音を発するようになった。また、生後3ヶ月の新生獣は2つの周波数成分を持つ特殊な鳴音を発し、その後、変声期を経て正常の鳴音を獲得するようになることが分かった。

9. 水族館における親仔の鳴音をピッチパターンで分析した結果、幼獣の発する鳴音は両親あるいはそのいずれかの親から受け継がれたものであった。幼獣は親や家族、グループ内の他個体から学習し、加齢とともに多種類の鳴音を獲得するようになると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 飯 田 浩 二
副 査 教 授 桜 井 泰 憲
副 査 助 教 授 向 井 徹

学 位 論 文 題 名

トド *Eumetopias jubatus* の音響行動生態に関する研究

北海道沿岸に來遊するトドは、オホーツク海周辺の繁殖場から北海道沿岸までの長距離回遊において、数頭から数十頭の群れを構成して、移動するものと考えられる。この時彼らが群れを維持しながら長距離航海をするためには、少なくとも個体間の相互信号体系が形成されている必要があり、その中でもトドの鳴音は極めて重要な役割を担当していることが推測される。しかしながら、鰭脚類の音響生態学的研究はアシカやアザラシに関するものがほとんどであり、トドの鳴音を対象にした研究は少なく、特にその周波数分析、波形分析、音長分析等を行った研究は見当たらない。

本研究は、トドが発生する鳴音の音響学特徴を明らかにすると同時に、トドの鳴音が回遊航海や群れ維持にいかなる役割を担っているかを把握するため、水族館で飼育されているトドと北海道西海岸に越冬する野生トドが生成する鳴音と行動を観察して、行動生態学的見地からトドの鳴音を分析したものである。

飼育トドの鳴音と行動の観察は、室蘭市立水族館、小樽水族館、龍仁水族館、ソウル水族館において、ビデオカメラを用いて、トドの行動を 24 時間連続的に録音、録画した。野生トドの鳴音の収集は、雄冬岬において、越冬トドが上陸場としている岩礁にビデオカメラとマイクロフォンを設置して行なった。得られたデータは、ソナグラフを用いて飼育下の個体と越冬中の野生個体の鳴音のフォルマント周波数 F_1 、基本周波数 F_0 、音長 T 、パルス密度 PRR を定量化し、ピッチパターンをその形状から 6 大分類、21 小分類に分類し、解析に用いた。解析の結果以下のことが明らかとなった。

1. トドの鳴音は基本周波数 F_0 、フォルマント周波数 F_1 、パルス密度 PRR 、音長 T の 4 つの音響パラメータと 6 分類 21 種類のソナグラムピッチパターンで特徴付けることができる。
2. トドの鳴音は雌雄、年齢で異なり、音響パラメータ F_0 、 F_1 、 PRR は成熟オス、成熟メス、仔獣の順に高くなった。これは成長とともに発声器官も大きくなり、声帯の振動周波数が低下するためと考えられた。
3. トドの鳴音は野生環境と飼育環境で異なり、 F_1 と F_0 は飼育個体が野生個体より高く、 PRR は飼育個体が野生個体より小さかった。音長 T は飼育個体が野生個体より大きかった。鳴音のピッチパターンは飼育個体では複雑な F 型や D 型を多用し、野生個体では単純な A 型、B 型、C 型を多用していた。
4. トドの鳴音はそれと付随する行動によって「交信音」、「威嚇音」、「哀願音」、「認知音」の 4 種類に分類された。威嚇音は単純な形状で音長の短い A 型が多く、認知音は飼育個体のみが使用し、B 型が多かった。これらの鳴音種は、摂餌行動や、喧嘩や威嚇、個体識別などに使い分けられていると考えられた。

5. トドの鳴音の発生頻度は、日中に増加し、夜間に減少するという日周期性が認められ、その日周期性は生理的な体内リズムのほか摂餌行動や対人行動と深く関わっていると考えられた。
6. トドの鳴音の個体間変異を調べたところ、雄と雌ではフォルマント周波数 F_1 が異なり、雌雄の識別は鳴音周波数で容易に行なえることがわかった。また野生個体では音長 T が小さく、ピッチパターンは単純な形状が多いのに対し、飼育個体は T が長く、ピッチパターンは複雑な形状が多かった。生息密度の高い野生トドは、主に音長を用いて個体を識別し、個体識別の必要がない飼育個体は、複雑な鳴音を意思伝達のために用いていると解釈された。
7. 5ヵ所のトド集団のグループ間変異を調べたところ、 F_1 と T の関係において、これらのグループは F_1 、 T とも分散の少ない龍仁グループと F_1 の分散が大きく T の分散が小さい小樽グループ、および F_1 の分散が小さく T の分散が大きい野性、ソウルグループに分類された。ピッチパターンを用いて調べたところ、5グループ共通に使われたピッチパターンとそのグループだけに使われた鳴音があることが分かった。トドの鳴音には本来備わった共通の鳴音とグループ固有の鳴音が存在することを示すものと考えられた。
8. 水族館において新生獣、1歳獣、2歳獣の鳴音を継続的に観察した結果、新生獣の鳴音は生後フォルマント周波数 F_1 が急激に低下し、加齢とともに低く安定した鳴音を発するようになった。また生後3ヶ月は2つの周波数成分を持つ特殊な鳴音を発し、その後、変声期を経て正常の鳴音を獲得するようになることが分かった。
9. 水族館における、親子の鳴音をピッチパターンで分析した結果、仔獣の発する鳴音は両親あるいはそのいずれかの親から受け継がれたものであった。仔獣は生後、親や家族、グループ内の他個体から学習し、加齢とともに多種類の鳴音を獲得するようになると考えられた。

これらの知見は、トドの生態研究において極めて有益であり、また音を用いたトドの行動制御の可能性を示すものと高く評価される。よって審査員一同は申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。