HOKKAIDO UNIVERSITY

| | |
|---|---|
| Title | 飼育下におけるネズミイルカの威嚇鳴音 |
| Author(s) | 中村, 耕司; 赤松, 友成; 島崎, 健二 |
| Citation | 北海道大學水産學部研究彙報, 49(3), 91-105 |
| Issue Date | 1998-12 |
| Doc URL | http://hdl.handle.net/2115/24172 |
| Type | bulletin (article) |
| File Information | 49(3)_P91-105.pdf |

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北 大 水 産 彙 報
49(3), 91-105, 1998.

# 飼育下におけるネズミイルカの威嚇鳴音

中村　耕司[1)]・赤松　友成[2)]・島崎　健二[1)]

# Threat Clicks of Captive Harbor Porpoises, *Phocoena phocoena*

Koji NAKAMURA[1)], Tomonari AKAMATSU[2)] and Kenji SHIMAZAKI[1)]

## Abstract

Harbor porpoises, *Phocoena phocoena*, have a simple vocal repertoire consisting almost entirely of ultrasonic clicks. In this study, behavior of captive harbor porpoises and recorded their vocalizations. Interindividual behavior and individual behavior were classified into 14 and 8 categories, respectively. Ten of the 22 activities were associated with clicks. Half of the clicks recorded were produced during "snouting" behavior, in which the click-producing porpoise turned its snout toward the face of another porpoise. Click intervals during "snouting" were 3.7 ms ($SD=1.7$), which is significantly shorter than those during the other behavior categories. Porpoises who heared these short click-interval clicks always swam away from the click producer, suggesting that these short click-interval clicks may be used to threaten other individuals.

**Key words**: Harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, Clicks, Threat signal

## 緒　　言

一般に，イルカ類の鳴音は大きく二つに分類することができる。一つはホイッスル (whistle) と呼ばれる挟帯域連続鳴音であり，人の可聴域である 20 kHz 以下に主な成分をもっている。もう一つはクリックス (clicks) と呼ばれる広帯域パルス鳴音が集合した鳴き声であり，超音波領域に主な成分をもっている。イルカ類は，クリックスのみを発する種と，クリックスとホイッスルの両方を発する種に分けることができる (Caldwell and Caldwell, 1971 ; Sjare and Smith, 1986)。ホイッスルを発する種は，複雑な社会構造をもった数十頭からなる群れをつくり，沿岸から外洋までの広い範囲に分布している。これに該当する種としては，ハンドウイルカ *Tursiops truncatus*，マイルカ *Delphinus delphis*，カマイルカ *Lagenorhynchus obliquidens*，マダライルカ *Stenella attenuata*，そしてハシナガイルカ *Stenella longirostris* などがあげられる。それに対し，クリックスのみを発する種は，単独か小さな群れをつくり主に沿岸域に生息している (Herman and Tavolga, 1980)。この種に該当するのは，ネズミイルカ *Phocoena phocoena*，スナメリ *Neophocaena phocaenoides*，セッパリイルカ *Cephalorhynchus hectori*，イロワケイルカ *Cephalorhynchus commersonni* などである。イシイルカ *Phocoenoides dalli* はクリックスのみを発する種であるが，外洋域

1) 北海道大学水産学部北洋水産研究施設海洋生態学部門
(*Division of Marine Ecology, Res. Inst. of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)
2) 水産庁水産工学研究所
(*National Research Institute of Fisheries Enginnering*)

にまで生息している。

この二種類の音の機能については，様々な説がある。Caldwell and Caldwell (1965) は，ハンドウイルカを用いた水槽実験で，それぞれの個体が発するホイッスルの 90% 近くが各個体特有のホイッスルであることを発見した。そのため，彼らはこのホイッスルをシグニチャーホイッスル (個体識別用ホイッスル) と呼んだ。また，Tyack (1986) は，二頭のハンドウイルカを用いた水槽実験で，各個体が相手のシグニチャーホイッスルをまねていることを明らかにし，これらのシグニチャーホイッスルが個体間の親密な関係を確立し，それを維持するために用いていると考えた。このように，ホイッスルには社会性を維持するための機能があると考えられている。クリックスには，エコーロケーションとしての機能がある (Au, 1993)。エコーロケーションとは自らが発した音の反響を利用し，標的の位置や大きさ，材質などの情報を得る能力，あるいはその行動のことをいう。ハクジラ類は，エコーロケーションにより視覚の利きにくい水中でも，餌を探知し捕獲することができる。コウモリもイルカと同様にこのエコーロケーションの機能のあるソナー音を発する (Neuweiler, 1984)。また，コウモリではこれらの音をエコーロケーションのためだけでなく，群れを維持するための個体識別音として用いていることが知られている (Mohres, 1967; Master et al., 1995)。また，数百分の 1 秒程度の差で同期的に発せられる鳴音はコウモリの母獣による仔の認識に何らかの役割を果たしていることが示唆されている (松村, 1989)。そのため，イルカ類においてもコウモリと同様，個体識別音としての機能や，特定の行動と関連のあるコミュニケーション音としての機能がクリックスにあるのではないかと考えられてきた (Lang and Smith, 1965; Watkins, 1980; Herman and Tavolga, 1980)。

Dawson (1991) は，ニュージーランド沿岸に生息するセッパリイルカのクリックスの物理的特性と，そのクリックスが発された時の行動との関係を調べ，複雑な波形構造をもったクリックスは小さな群れより大きな群れに多く，パルス間隔の短いクリックスは空中へジャンプしたり活発に泳いでいるときに多く観察されることを報告している。ネズミイルカに関しては，ヨーロッパ沿岸に生息する個体群を用いた断片的記載があるだけである (Amundin, 1991)。

本研究では，複数頭のネズミイルカを同時に飼育し，個体間での行動のやりとりを明らかにするとともに，クリックスの音響特性とクリックスが発されたときのイルカの行動との関係を調べ，鳴音の機能抽出を試みた。

## 材 料 と 方 法

### 材料

本研究は北海道大学水産学部付属臼尻水産実験所において行った。実験材料として，1993 年 4 月 3 日から同 21 日までの間，北海道の渡島半島の太平洋岸に面した南茅部町臼尻と大船沖の定置網に混獲されたネズミイルカ (*Phocoena phocoena*) を用いた。用いたネズミイルカは雄 1 頭，雌 4 頭の計 5 頭である。各個体の識別のために雄は個体番号 No. 1 (体長 152.0 cm)，雌は体長の大きいものから No. 2 (体長 170.0 cm), No. 3 (体長 151.0 cm), No. 4 (体長 148.0 cm), No. 5 (体長 128.0 cm) とした。ネズミイルカの飼育には，実験所の野外に設営した直径 6 m，水深 1.5 m の円形水槽を用いた。なお，行動観察は，上記 5 頭全てをこの水槽内で同時に飼育した状態で行った。午前 8 時と午後 5 時の二回，各個体が飽食するまで餌としてホッケ *Pleurogrammus azonus* を与えた。なお，ビデオによる個体識別を行うため，背鰭の前部付近に白色の塗料で印を付けた。

### 観察システム

ネズミイルカの発するクリックスは，持続時間が約 100 $\mu$s，主なエネルギーが 110-150 kHz の

周波数範囲にあるクリックからなる (Møhl and Andersen, 1973)。このような高い周波数の音は，通常の録音装置では記録ができない。そこで，クリックに波形変換を施して，音圧とクリックの間隔の情報を通常のビデオテープの音声トラックに収録するシステムを開発した。クリックスの録音と同時に，8 mm ビデオカメラによるイルカの行動の録画も同時に行った。8 mm カメラは水槽を見渡すことができる実験所の屋上に設置した。また，夜間でも行動の観察が行なえるよう，60 W の白熱灯を水槽に向けて照射した。

観察装置のブロックダイアグラムを Fig. 1 に示した。図の右側にはクリックスの信号処理状況を示した。高周波対応水中マイクロホン (B & K 8103) と 2 kHz の高周波濾過フィルターを用いて，高周波成分のみの抽出を行った。個々のクリックは Click detector と呼ぶ信号変換回路で矩形波に変換した後，別に用意した発振器 (NF 回路設計ブロック製) の 6 kHz の正弦波を，矩形波で振幅変調して VTR の音声入力 (左チャンネル) に録音した。この信号変換によって，クリックの音圧と受信時刻の情報が記録された。

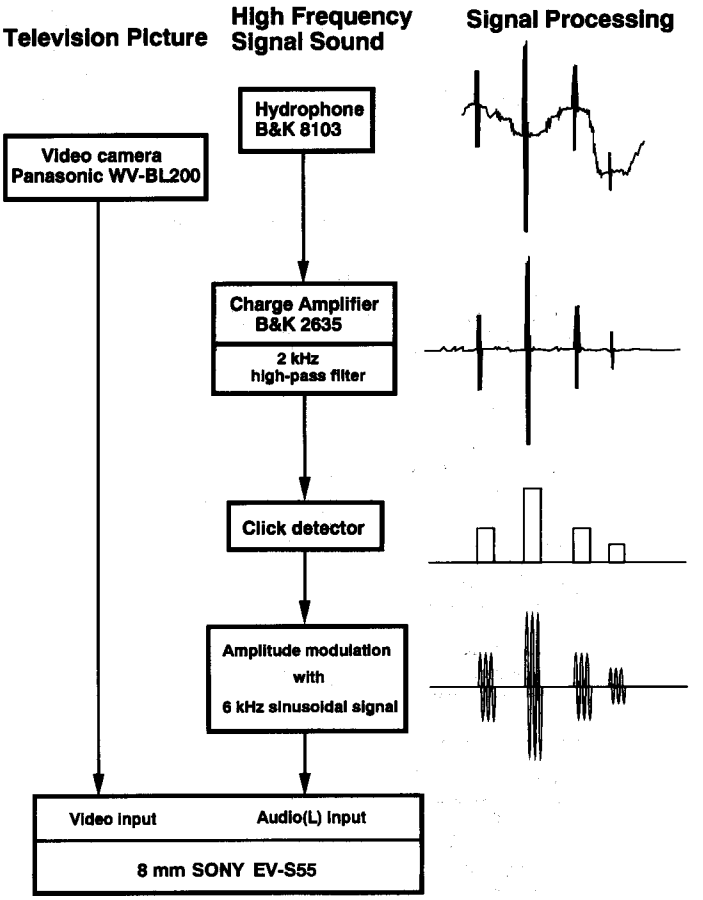


Fig. 1. The block diagram of recording system.

### 解析システム

各クリックの音圧と受信時刻が自動取得されるシステムを用いた (Fig. 2)。4 kHz～8 kHz のバンドパスフィルター (NF FV-606T) を用いて，記録されているクリック以外の雑音を低減させた。その後，信号変換器で矩形波に変換し，A/D 変換器で振幅と受信時刻の数値情報を取得した。

クリックとクリックの間隔 (クリック間隔) が数ミリ秒から数百ミリ秒の範囲で変化するクリックの一連の集団のことをクリックスあるいはクリック列 (click train) という (Fig. 3)。本研究でのクリック列の定義を，サンプリング間隔 128 ms 内に 5 つ以上のクリックがあるものを一つのクリック列として，クリック列内でのクリック間隔および，音圧レベルの平均値を求めた。

なお，観察システム，解析システムの詳細については，赤松 (1997) を参照されたい。

### 行動観察の方法

行動の観察は飼育水槽を上から見ることができる実験所の二階から行った。行動の観察と記録は二人一組で行い，一人が行動の観察を，もう一人が観察者のコメントを記録する形式をとった。記録者は行動の種類とその行動のあった時刻 (分単位)，そしてその行動を行っている個体名 (ある個体から他個体への行動の場合，その行動を受ける側の個体名も併記した) を記録した。

行動とクリックスの関連を見るには，これらの行動が行われた正確な時刻の確認が必要になる。そこで，上記のデータを参考に，8 mm ビデオの映像から行動発生時刻を秒単位まで記録し直す作業を行った。このビデオによる確認解析作業の際上記で記録した行動情報の確認も同時に行った。

録音観察の開始日は，全個体が餌のホッケを摂餌するようになった 4 月 25 日から三日間行っ

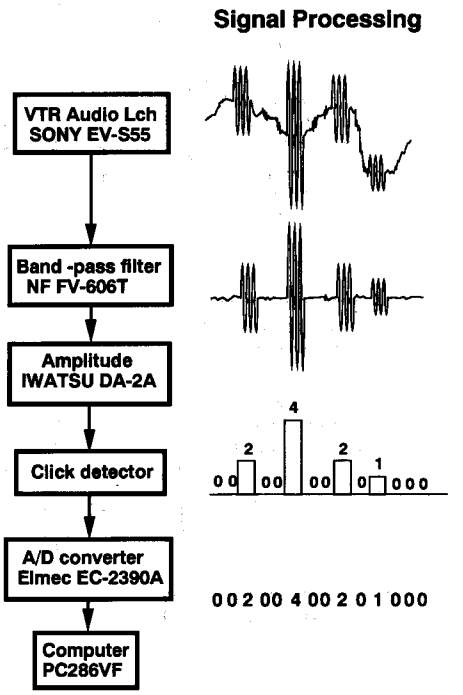


Fig. 2. The block diagram of analysis system.

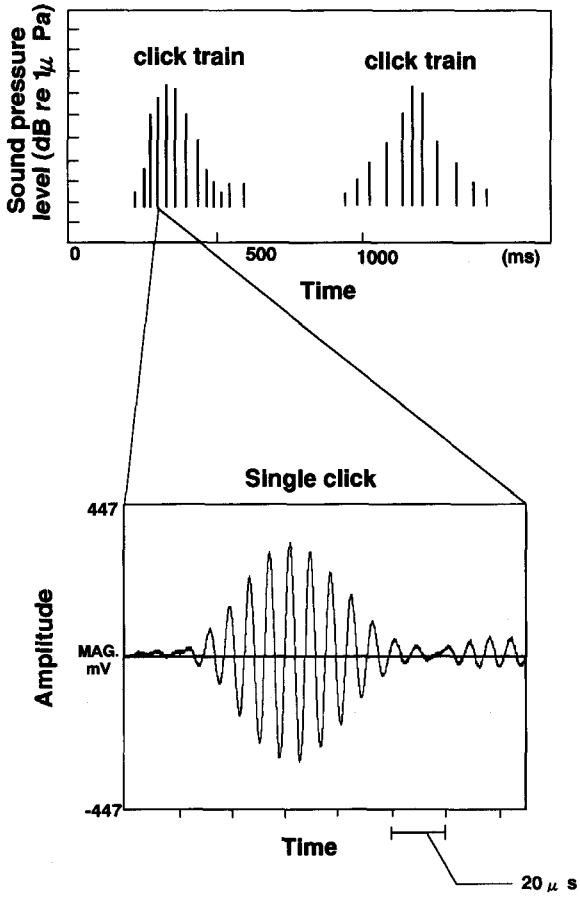


Fig. 3. Structure of click train and single click (Akamatsu et al., 1994).

た。録音観察実験は二時間を1セッションとして行った。4月25日は09:33-11:14, 15:19-17:17, 20:59-22:58の3セッション，4月26日は03:06-05:06, 09:24-11:20, 11:35-13:34, 15:01-17:00, 21:06-23:01の5セッション，4月27日は03:03-05:02, 09:28-11:28, 15:00-17:00の3セッションで，計1,286分の録音観察実験を行った。

### クリックスを伴う行動の定義

イルカ類のクリックスの発音は噴気孔下の鼻部組織内で行われている (Diercks et al., 1971; Dormer, 1979; Cranford et al., 1996)。そのため，鳥類や陸棲哺乳類で見られる発音時の開口のような発音動作を外見から確認することができない。そこで，本研究ではクリックスを伴う行動として，次のような定義を行った。すなわち，クリックスをともなう行動とは，その行動の持続時間内にクリックスが観察され，かつその間に複数以上の行動が行われていないことを条件とした。複数の行動が同時に混在する時間帯のクリックスは，発音個体不明として処理した。

クリックスをともなう行動の確認作業は，上記の音響解析システムで処理を行ったクリックスの発音時刻のデータを参考に，8 mm ビデオの画像データとつき合わせる形で行った。

## 結　　果

### 1. 飼育下のネズミイルカの行動

**行動の分類**

ネズミイルカの行動の分類は，ハンドウイルカ (Tavolga and Essapian, 1957) およびネズミイルカ (Andersen and Dziedzic, 1964) の既往の行動の分類に基づいて，14 の個体間行動と 8 の単独行動に分類した。ここで個体間行動とは，ある個体が他個体に対して行う行動のことを，単独行動とは一個体の動作や状態を表わす行動のことを言う。

**個体間行動**

潜りこみ行動 (Diving under another porpoise)：他個体の下側に潜りこみ，体の接触なく通過していく行動。

押し上げ行動 (Pushing up)：水面に浮いたままでいる個体の下に潜りこみ，浮いていた個体の体を頭部で水面上に押し上げる行動。

こすりつけ行動 (Rubbing)：背面，腹面を他個体にこすりつける行動。

つつき行動 (Pecking)：吻で他個体の体の一部をつつく行動。

尾鰭たたき行動 (Stroking)：他個体の前に泳いでいって，ゆっくりと尾鰭で相手の頭を打つ行動。

横切り行動 (Cross-swimming)：他個体の進路を横切る行動。

腹見せ行動 (Belly-exposure)：突然遊泳速度を上げて他個体の前に進み，体を反転させて腹部 (生殖器付近) を見せる行動。

のぞき見行動 (Looking into the belly)：他個体の腹部 (生殖器付近) をのぞき見る行動。

追いかけ行動 (Chasing)：泳いでいる個体を後から追いかける行動。

接近行動 (Approaching)：水面に浮いたまま静止している個体へ接近する行動。

並泳行動 (Close swimming)：泳いでいる個体に近づき，その個体と並んで泳ぐ行動。

寄り添い行動 (Close floating)：浮いている個体に近づき，その個体の傍に並んで浮く行動。

噛みつき行動 (Biting)：他個体の体の一部を噛む行動。

スノーティング (Snouting)：吻を相手の顔面付近に向ける行動。

なお，今回の観察では交尾行動は観察されなかった。

**単独行動**

単独での行動は 8 つに分類することができた。

休息行動 (Floating)：水面に浮いたまま動かない行動。

スラッピング (Slapping)：尾鰭で水面を打つ行動。

ブロー (Blowing)：噴気孔から強く息をする行動。

加速遊泳 (Accelerating)：突然速度を上げて泳ぐ行動。

ティルティング (Tilting)：体を斜めに傾けたままの状態で泳ぐ行動。

方向転換 (Turning forward)：前転してそのままの姿勢で方向転換する行動。

ボトムタッチ (Touching the bottom)：頭を底にこすりつける行動。

サドゥンスイム (Sundden swimming)：浮いている個体が突然泳ぎだす行動。

### 2. 個体間における行動

日本沿岸のネズミイルカの成熟体長は，雄が約 150 cm，雌が約 170 cm と報告されている (Miyazaki et al., 1987; Gaskin et al., 1993)。実験に用いた飼育個体内で No. 1 と No. 2 がこの成熟体長に達していた。なお，No. 2 は捕獲時に妊娠しており，飼育期間中の 4 月 29 日に水槽内で

出産した（死産）。これらの個体間で見られた行動を，雄から雌，雌から雄，雌から雌の関係ごとで，行動の頻度を調べた。

No. 1 の各雌（No. 2〜No. 5）に対する行動の頻度を Fig. 4 に示した。No. 1 の各雌に対する行動の中で，No. 2 に対する行動がもっとも多く，各行動は，「潜りこみ行動」，「押し上げ行動」，「こすりつけ行動」，「つつき行動」，「並泳行動」および「寄り添い行動」であった。一方，No. 3 に対しては「こすりつけ行動」と「追いかけ行動」および「スノーティング」が多く行われていた。No. 1 から No. 2 へ多く行われていた「こすりつけ行動」と「つつき行動」は，ハンドウイルカを用いた観察において交尾前に雌雄間で行われていた行動と一致する（Tavolga and Essapian, 1957）ことから，これらの行動は求愛行動であると考えられた。また，「押し上げ行動」は，一般に援助行動（epimeletic behavior）と呼ばれる種類の行動で，ネズミイルカにおいても傷ついた個体や病気の個体を水面に押し上げる行動が報告されている（Caldwell and Caldwell, 1965；Andersen and Dziedzic, 1964）。No. 2 は妊娠していてほとんどの時間を水面で浮いたまま過ごしていたことか

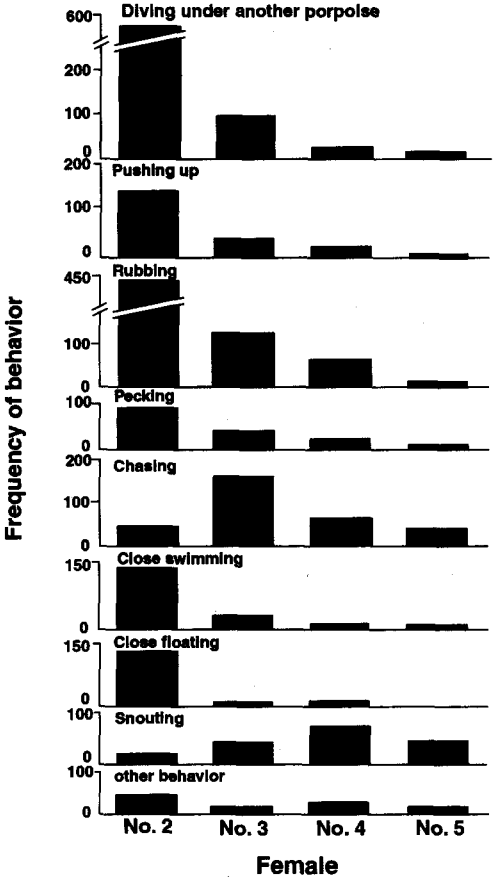


Fig. 4. Frequency of behavior categories performed by a male (No. 1) with each female (No. 2-No. 5).
The "other behavior" category included Stroking, Cross-swimming, Belly-exposure, Looking into the belly, Approaching, and Biting.

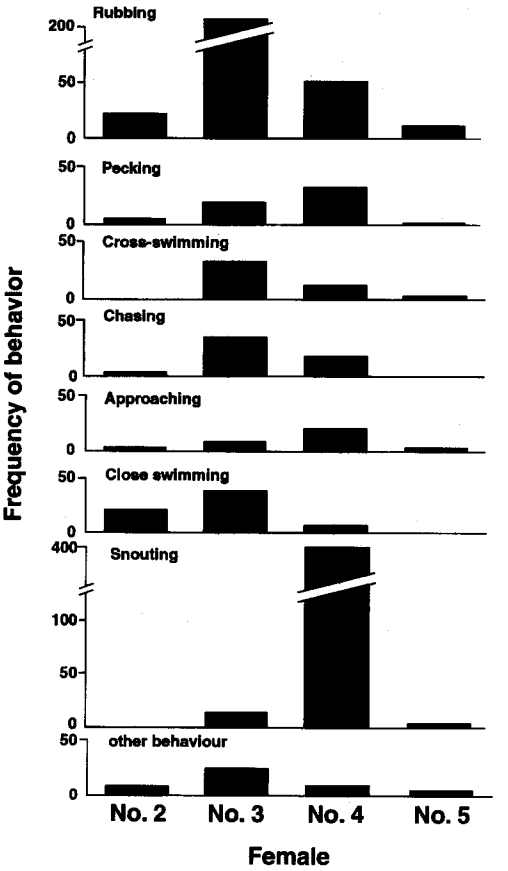


Fig. 5. Frequency of behavior categories performed by each female (No. 2-No. 5) with a male. The "other behavior" category included Diving, Pushing up, Stroking, Belly-exposure, Looking into the belly, Close floating, and Biting.

ら，No. 1 が No. 2 に対して行っていた「押し上げ行動」は妊娠している No. 2 の呼吸を助けるためのものであると考えられた。この援助行動とあわせて，低年齢個体や弱っている個体に付き添う行動が報告されている (Caldwell and Caldwell, 1965 ; Andersen and Dziedzic, 1964)。今回の観察においても No. 1 が No. 2 に対して，「並泳行動」，「寄り添い行動」を頻繁に行っていたが，これらの行動もその付き添い行動であると考えられた。No. 1 が No. 3, No. 4 に高い頻度で行っていた「追いかけ行動」と「スノーティング」は，それを受けた個体が雄から逃避したことから，威嚇の行動であると考えられた。

各雌 (No. 2～No. 5) の No. 1 に対する行動の頻度を Fig. 5 に示した。雌個体の中で，No. 3 と No. 4 の行動の頻度がもっとも高く，No. 3 は「こすりつけ行動」，「横切り行動」，「追いかけ行動」，「並泳行動」を，No. 4 は「つつき行動」，「スノーティング」をそれぞれ多く行っていた。No. 2 はほとんどの時間を水面で浮いていたが，No. 1 からの「こすりつけ行動」や「つつき行動」に対して，何度か「こすりつけ行動」や「並泳行動」で応えるのが観察された。No. 3 が No. 1 に対して多く行っていた「こすりつけ行動」，「横切り行動」は，No. 1 が No. 2 に対して行っていたのと同

Table 1. Number of times each female performed each behavior category with another female.

| Behavior Category | No. 2 | | | No. 3 | | | No. 4 | | | No. 5 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | No. 3 | No. 4 | No. 5 | No. 2 | No. 4 | No. 5 | No. 2 | No. 3 | No. 5 | No. 2 | No. 3 | No. 4 |
| Diving | 1 | 0 | 0 | 107 | 11 | 0 | 7 | 12 | 1 | 9 | 1 | 4 |
| Pushing up | 5 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 3 | 5 | 3 | 0 | 0 | 2 |
| Rubbing | 20 | 5 | 3 | 23 | 8 | 5 | 17 | 32 | 90 | 5 | 3 | 83 |
| Pecking | 13 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 3 | 11 | 9 | 1 | 1 | 6 |
| Stroking | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cross-swimming | 0 | 1 | 0 | 6 | 1 | 0 | 4 | 8 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Belly-expesure | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Looking into the belly | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Chasing | 7 | 0 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 15 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Approaching | 1 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 4 | 4 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| Close swimming | 4 | 1 | 0 | 8 | 12 | 7 | 3 | 39 | 226 | 0 | 3 | 148 |
| Close floating | 6 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Biting | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Snouting | 16 | 1 | 1 | 1 | 5 | 2 | 53 | 45 | 34 | 1 | 1 | 6 |
| Total | 73 | 12 | 6 | 167 | 41 | 18 | 97 | 175 | 367 | 18 | 9 | 251 |

じ種類の行動であると考えられた。また，No. 3 の「追いかけ行動」は，「こすりつけ行動」や「横切り行動」の直前によく観察されたことから，No. 3 から逃避しようとする No. 1 に接近するためのものであると考えられた。また，No. 1 は No. 3 の「こすりつけ行動」や「横切り行動」に対して，同様の行動で応えることもあったが，それとは反対に拮抗的な行動（「追いかけ行動」や「スノーティング」）をとることもあった。No. 4 が No. 1 に対して多く行っていた「つつき行動」は，「スノーティング」を行った直後によくみられた。この「つつき行動」は，吻を相手の方に向ける「スノーティング」の動作が大きくなり，No. 1 に接触したものと考えられる。

雌間での行動の頻度を Table. 1 に示した。この表では，左から順に No. 2～5 の 4 個体が他個体に行った行動の頻度を表わしている。No. 2 と No. 3 の間，No. 4 と No. 5 の間の行動頻度が高く，No. 4 から No. 3 も高い値を示した。No. 3 が No. 2 に対して多く行っていた「潜りこみ行動」，「こすりつけ行動」，「寄り添い行動」は，No. 1 が No. 2 に対して行っていた援助行動と同じものであると考えられた。また，No. 2 の No. 3 に対する「スノーティング」は，No. 3 が No. 1 に対して「こすりつけ行動」や「並泳行動」を行っているときに何度か観察された (Fig. 6；♂：No. 1, ♀1：No. 3, ♀2：No. 2)。このことから，No. 2 は，No. 1 と接触を持とうとする No. 3 を威嚇していたと考えられた。No. 4 は No. 3 に対して「スノーティング」を多く行っていた。この「スノーティング」行動は，No. 3 が No. 1 に対して「こすりつけ行動」を行った後によく観察された (Fig. 6；♂：No. 1, ♀1：No. 3, ♀2：No. 4)。この No. 4 の No. 3 に対する「スノーティング」も，No. 1 と接触を持とうとする No. 3 を威嚇するためのものであると考えられた。No. 4 と No. 5 の間では頻繁に「こすりつけ行動」，「並泳行動」が行われていた。No. 5 は体長が 128 cm で未成熟個体であると考えられ，これらの行動は低年齢の個体を擁護するための付き添い行動であると考えられた。

### 3. 行動と鳴音の関係

1,286 分の録音を行い，3,633 個のクリックスを得た。クリック間隔の平均値は 8.1 ms ($SD$=

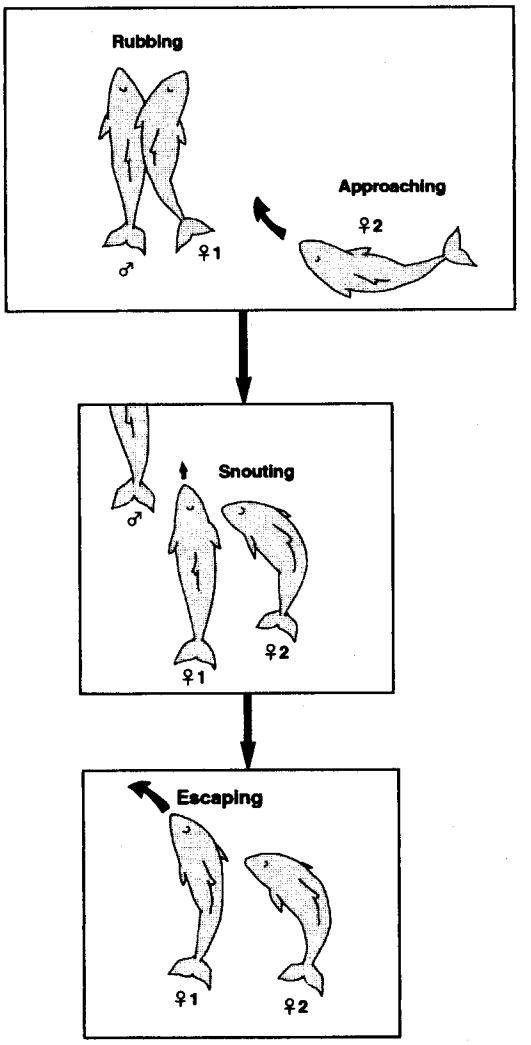


Fig. 6. ♀ 2 approaches ♀ 1, which is rubbing ♂ (No. 1), and ♀ 2 continuously turns its snout toward the face of ♀ 1.

5.7), 音圧の平均値は 125.7 dB *re* 1 $\mu$Pa ($SD$=4.1) であった。

本研究で分類した計 22 種類の行動のうち，10 種類の行動でクリックスを確認した。すなわち，個体間行動では「潜りこみ行動」,「追いかけ行動」,「接近行動」および「スノーティング」であり，単独の行動では「加速遊泳」,「ティルティング」,「方向転換」,「ボトムタッチ」および「サドゥンスイム」である。

これらの行動にともなって観察されたクリック列の数 (N)，平均クリック間隔，平均受信音圧を Table 2 に示した。解析に用いた 3,633 例のクリック列のうち，行動時に確認できたクリック列は 2,166 例であった。残りの 1,467 例については，クリックス発音時に複数個体の行動が重なっていたため，どの行動にともなうクリックスか判断できなかった。「スノーティング」時のクリック

Table 2. Acoustic characteristics of clicks produced during different behavior categories.

| Behavior category | N(%) | Click-interval (ms) | Sound Pressure Level (dB re 1 μPa) |
|---|---|---|---|
| | | Mean (SD) | Mean (SD) |
| Diving | 34(0.9) | 16.2(4.5) | 123.8(3.0) |
| Rubbing | 2(0.1) | 16.5(1.1) | 124.0(2.6) |
| Chasing | 18(0.5) | 14.2(5.1) | 124.8(2.9) |
| Approaching | 2(0.1) | 15.6(2.2) | 125.9(4.0) |
| Snouting | 1,833(50.5) | 3.7(1.7) | 127.9(4.3) |
| Accelerating | 123(3.4) | 15.2(4.8) | 126.0(3.2) |
| Tilting | 93(2.6) | 15.6(4.6) | 125.5(2.5) |
| Turning forward | 7 (0.2) | 13.5(4.5) | 125.4(2.4) |
| Touching the bottom | 19(0.5) | 15.9(3.5) | 122.9(2.6) |
| Sudden swimming | 35(0.9) | 17.8(3.1) | 126.7(3.5) |
| Unknown | 1,467(40.3) | 8.2(5.6) | 126.7(3.4) |

スが最も多く (1,833 例；50.5%)，次いで「加速遊泳」(123 例；3.4%)，「ティルティング」(93 例；2.6%) の順であった。

個体間行動のうち，「潜りこみ行動」，「こすりつけ行動」，「追いかけ行動」および「接近行動」のクリック間隔の平均値は 14.2-16.5 ms の範囲にあるのに対し，「スノーティング」時のクリック間隔の平均値は 3.7 ms ($SD=1.7$) と非常に低い値であった。音圧の平均値は 123.8-127.9 dB *re* 1 μPa の範囲にあった。

単独行動時のクリック間隔の平均値は 13.5-17.8 ms，音圧の平均値は 122.9-126.7 dB *re* 1 μPa の範囲にあった。

## 考　　察

イルカ類における威嚇行動は，「口を開け誇示」(Wallace, 1979) や「顎の打ち鳴らし」(Morgan, 1979) などが知られている。ネズミイルカの場合には，脅かす個体へ吻が向くまで体を曲げて，その後直ぐに立ち去る行動が報告されている (Amundin and Amundin, 1971)。今回の観察では，この「スノーティング」を最も多く行っていたのは No. 4 であった。No. 4 の行う「スノーティング」は，普通の個体が行うものと異なり，前方から接近してくる個体に対して擦れ違う直前に「スノーティング」するのが何度か観察された (Fig. 7)。No. 4 の泳ぎは他の個体とは少し異なり，細かい横ゆれをしながら泳いでいた。実験終了後これらの個体を放流する際に気付いたが，No. 4 は右の胸鰭部分を負傷していた。No. 4 はこのことが原因で，素早い方向転換が行なえず，自分の遊泳進路上に現れる他個体に対して「スノーティング」を行っていたと考えられる。今回の飼育観察は，直径 6 m という限られた空間内に 5 頭を同時に飼育して行ったものである。そのため，No. 4 で見られたような「スノーティング」の使用が他の個体でもあったことが予測される。しかし，No. 1 を介して行われていた雌間での「スノーティング」(Fig. 6；No. 2 から No. 3, No. 4 から No. 3) は，No. 1 に接近する個体に対し急接近して，「スノーティング」を行っており，それを受けた個体も逃避していたことから，この時の「スノーティング」は威嚇行動であると考えられた。

「スノーティング」時に観察されたクリック間隔の短いクリックスは，それを受けた個体が必ず逃避したことから威嚇 (衝突警戒を含む) の信号であると考えられた。このクリックスの物理的特性として，短いクリック間隔が上げられる。これは短時間に強い音エネルギーが放出されることから考えても，威嚇のための信号に適している。また，クリックは非常に指向性の強いパルス

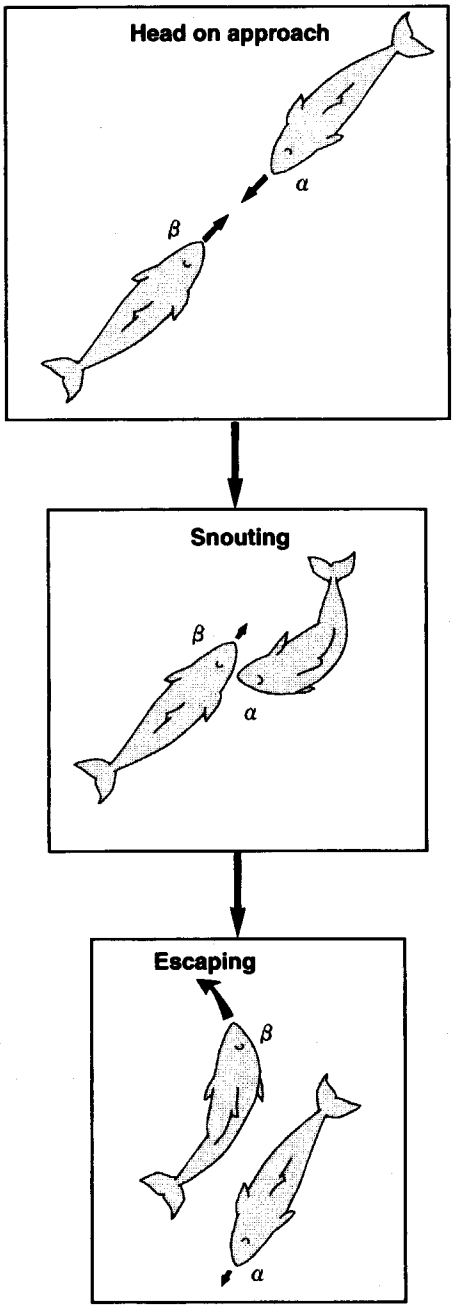


Fig. 7. $\alpha$ and $\beta$ approach each other, $\alpha$ turns its snout toward the face of $\beta$, and both swim away.

波であり，そのビームはイルカの頭部から直線上に照射される (Au et al., 1974, 1978 ; Au, 1980)。そのため，そのビームの主軸から標的が少しでも離れると，相手に到達するクリックスの音圧は減少する。飼育下のネズミイルカが，相手の顔面近くまで吻を接近させてこのクリック間隔の短いクリックスを発していたのは，クリックスのもつ指向性によるところが大きいと考えられる。一方，その他のクリックスをともなった行動は，いずれも遊泳時の体勢が傾いていたり，遊泳速度が急に変化していたことから，急変する環境を即時に認知するためのエコーロケーション用のクリックスであると考えられた。

マイルカ科の低周波ホイッスルは無指向性に近いため，周りにいる複数個体に同時に信号を送ることが可能であるのに対し，クリックスは鋭い指向性を持つため，同時に多くの個体に情報を伝えることができない。クリックスのみを発する種がホイッスルを発する種に比べ，比較的小さな群れで生活しているのは，このような音響特性を反映している可能性がある。

今回観察されたクリック間隔の短い威嚇用のクリックスは，雄個体をめぐる雌間の闘争にも用いられていた。本研究の観察では雌雄間での個体間行動は観察されたものの，交尾に至までの一連の行動は観察されなかった。しかし，低周波のホイッスルを持たない本種が，この指向性の強いクリックスを雌雄間での繁殖行動中に用いている可能性は十分に考えられる。この繁殖に関わるクリックスの使用については今後の研究課題である。

## 謝　　辞

本研究を行うにあたり，御指導頂いた北海道大学水産学部水産海洋科学科生物海洋学講座　小城春雄教授，並びに同海洋生物生産科学科資源生態学講座　桜井泰憲助教授に感謝致します。ネズミイルカの飼育実験にあたり，多大な御協力を頂いた北海道大学水産学部付属臼尻水産実験所の宗原弘幸助手，嵐田洋悦技官，野村　潔技官，早川洋一博士 (現，東京大学海洋研究所資源生物部門)，成松庸二氏および永尾次郎氏に感謝致します。また，イルカの移送にあたり，御協力頂いた臼尻漁業協同組合・野村水産の関係者，英文の添削をして頂いた北海道大学水産学部北洋水産研究施設海洋生態学部門の John R. Bower 博士に慎んで感謝の意を表わします。

## 要　　約

ネズミイルカ *Phocoena phocoena* は，高周波のクリックスのみを発する小型ハクジラ類である。本研究では，飼育下のネズミイルカを用い，その個体間行動とクリックスの音響特性の関連について調べた。個体間行動が 14 種類，単独行動が 8 種類観察され，そのうち，10 種類の行動でクリックスの発音を確認した。特に，相手の顔面付近に吻を向ける行動，すなわち「スノーティング」において，全クリックスの 50.5% が発せられ，そのクリック間隔は 3.7 ms と平均値より低い値であった。また，鳴音を放射された個体が逃避したことから，このクリック間隔の短いクリックスは威嚇の信号であると考えられた。

## 文　　献

Akamatsu, T., Hatakeyama, Y., Kojima, T. and Soeda, H. (1994). Echolocation rates of two harbor porpoises (*Phocoena phocoena*). *Marine Mammal Science*, **10**, 401-411.

赤松友成 (1997). 小型鯨類 (*Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus*) のエコーロケーション信号連続観測システムの開発とその応用に関する研究. 水産工学研究所研究報告, **18**, 155-206.

Andersen, S. and A. Dziedzic. (1964). Behaviour patterns of the captive harbour porpoise, *Phocoena phocoena*. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco.*, **63**, 1-20.

Amundin, B. and Amundin, M. (1971). Nagra etologiska iakttagelser over tumlaren, *Phocoena phocoena* (L.), i fangenskap, *Zool. Revy*, **33**, 51-59.

Amundin, M. (1991). *Click repetition rate patterns in communicative sounds from Harbour porpoise, Phocoena phocoena*. Ph. D. dissertation. University of Stockholm, Sweden.

Au, W.W.L., Floyd, R.W., Penner, R.H. and Murchison, A.E. (1974). Measurement of echolocation signals of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montagu, in open waters. *J. Acoust. Soc. Am.*, **56**, 1280-1290.

Au, W.W.L., Floyd, R.W. and Haun, J.E. (1978). Propagation of Atlantic bottlenose dolphin echolocation signals. *J. Acoust. Soc. Am.*, **64**, 411-422.

Au, W.W.L. (1980). Echolocation signals of Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters. p. 251-282, Busnel, R.G. and Fish, J.F. (eds.). *Animal Sonar Systems*. Pleum Press, New York.

Au, W.W.L. (1993). *The sonar of dolphins*. Springer-Verlag, New York.

Caldwell, M.C. and Caldwell, D.K. (1965). Individualized whistle contours in bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature*, **207**, 434-435.

Caldwell, M.C. and Caldwell, D.K. (1971). Statistical evidence for individual signature whistles of Atlantic bottlenose dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*. *Cetology*, **3**, 1-9.

Cranford, T.W., Amundin, M. and Norris, K.S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *J. Morph.*, **228**, 223-285.

Dawson, S.M. (1991). Clicks and communication: The behavioral and social contexts of Hector's dolphin vocalizations. *Ethology*, **88**, 265-276.

Diercks, K.T., Trochta, R.T., Greenlaw, C.F. and Evans, W.E. (1971). Recording and analysis of dolphin echolocation signals. *J. Acoust. Soc. Am.*, **49**, 1729-1732.

Dormer, K.J. (1979). Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: Cineradiographic evidence. *J. Acoust. Soc. Am.*, **65**, 229-239.

Gaskin, D.E., Yamamoto, S. and Kawamura, A. (1993). Harbor porpoise, *Phocoena phocoena* (L.), in the coastal waters of northern Japan. *Fishery Bulletin*, **91**, 440-454.

Herman, L.M. and Tavolga, W.N. (1980). The communication systems of cetaceans. p. 149-209, Herman, L.M. (eds.). *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*. Wiley-Interscience, New York.

Lang, T.G. and Smith, H.A.P. (1965). Communication between dolphins in separate tanks by way of an acoustic link. *Science*, **150**, 1839-1844.

Master, W.M., Raver, K.A.S. and Kazial, K.A. (1995). Sonar signals of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, contain information about individual identity, age and family affiliation. *Anim. Behav.*, **50**, 1243-1260.

松村澄子 (1989). コウモリの超音波通信ー生物学的アプローチー. 生物物理, **29**, 25-28.

Miyazaki, N., Amano, M. and Fujise, Y. (1987). Growth and skull morphology of the harbor porpoises in the Japanese waters. *Mem. Natl. Sci. Mus. (Tokyo)*, **20**, 137-146.

Møhl, B. and Andersen, S. (1973). Echolocation high frequency components in the click of the Harbor porpoise (*Phocoena ph. L.*). *J. Acoust. Soc. Am.*, **54**, 1368-1372.

Mohres, F.P. (1967). Communicative characters of sonar signals in bats. p. 939-945, Busnel, R.G. (eds.). *Animal Sonar System: Biology and Bionics*. Jouy-en-Josas, INRA-CNRS.

Morgan, D.W. (1979). The vocal and behavioral reactions of the beluga, *Delphinapterus leucas*, to playback of its sounds. p. 311-343, Winn, H.E. and Olla, B.L. (eds.). *Behavior of Marine Animals-Current Perspectives in Research. Vol. 3: Cetacean, New York, Plenum Press.*

Neuweiler, G. (1984). Foraging, Echolocation and Audition in Bats. *Die Naturwissenschaften* **71**. 446-455.

Sjare, B.L. and Smith, T.G. (1986). The vocal repertoire of white whale, *Delphinapterus leucas*, summering in Cunningham Inlet, Northwest Territories. *Can. J. Zool.*, **64**, 407-415.

Tavolga, M.C. and Essapian, F.S. (1957). The behavior of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior. *Zoologica*, **42**, 11-31.

Tyack, P. (1986). Whistle repertoires of two bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 251-257.

Wallace, R.A. (1979). *Animal Behavior-Its Development, Ecology, and Evolution.* Goodyear Publishing Company, Santa Monica.

Watkins, W.A. (1980). Acoustics and behavior of sperm whales. p. 283-290, Busnel, R.G. and Fish, J.F. (eds.). *Animal Sonar Systems.* Plenum Press, New York.