HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	小型ハクジラ類の頭部発音器官におけるクリックスの伝搬経路と周波数帯域決定過程の音響学的検討［全文の要約］
Author(s)	黒田, 実加
Description	この博士論文全文の閲覧方法については、以下のサイトをご参照ください。 https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第13303号
Issue Date	2018-09-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/71929
Type	doctoral thesis
File Information	Mika_Kuroda_summary.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

主論文の要約

博士の専攻分野の名称：博士（水産科学）　　氏名：　黒田　実加

学位論文題目

小型ハクジラ類の頭部発音器官における
クリックスの伝搬経路と周波数帯域決定過程の音響学的検討

【背景・目的】

小型ハクジラ類（イルカ）が索餌や環境認知に用いる超音波（クリックス）は，30-100kHz の範囲に緩やかなピークを持つ広帯域音（WB 波）と，130kHz 周辺のみに鋭いピークをもつ高周波狭帯域音（NBHF 波）に大別される。クリックスは，噴気孔内部の phonic lips の振動により発生し，紡錘形の脂肪体であるメロンを通じて放射されると考えられてきた。

NBHF 種はハクジラ亜目全体の 2 割程度であり，複数の異なる科からなる。体サイズが小型で，単独または少数の群れで行動するという共通点をもつ。NBHF 波の周波数はイルカの天敵であるシャチの可聴域（～100kHz）よりもはるかに高いため，シャチに発見されにくいというメリットがあると推察されている（シャチ回避仮説）。一方で，NBHF 波は WB 波に比べて伝搬距離が短いというデメリットがある。その生成メカニズムは長らく議論されてきたが，解剖学的手法を用いた NBHF 種に共通する形態学的特徴の比較にとどまり，音響学的な検証は行われていなかった。音響学的妥当性を検証するには，まず，軟組織の密度とヤング率から算出される音響インピーダンスの分布を明らかにし，軟組織の伝搬特性を定量的に評価する必要がある。

phonic lips の構造から，NBHF 波は，音源で生成した WB 波を伝搬経路上で狭帯域化することで生成していると考えられた。生体内で実現可能な狭帯域化機構として，本研究は，消音器による低周波帯域の消音という着想に至った。一部の NBHF 種は，多数のひだ状構造を備えた前庭嚢（VS）をもち，このひだ状構造は 100kHz 以下の周波数帯域を消音する能力を持ちうると考えられたことから，本研究ではこの仮説を「消音器仮説」とした。

消音器仮説の検討を行うためには，1）消音器構造が発音器官内におけるクリックスの伝搬経路上に存在し，2）NBHF 種のみが何らかの消音器様構造を有し，3）NBHF 種の音源を様々な周波数の音で振動させた場合，放射面からは 100kHz 以下の成分が著しく減少した音が放射されることが必要条件となる。本研究では，これら 3 つの条件について検証を行い，クリックスの伝搬経路と周波数帯域決定過程に関する音響学的検討を行うことを目的とした。

【材料・方法】

1) 発音器官におけるクリックス伝搬経路の音響学的検証

NBHF 種のネズミイルカ *Phocoena phocoena*，イシイルカ *Phocoenoides dalli*，コマッコウ *Kogia breviceps* および WB 種のスジイルカ *Stenella coeruleoalba*，カズハゴンドウ *Peponocephala electra* について，頭部組織の密度とヤング率から音響インピーダンスの分布を明らかにした。

2) 解剖所見に基づいた周波数帯域の決定に関わる部位の推定

クリックスの音響学的特性を明らかにした知見を精査し，現時点におけるすべての NBHF 種を明らかにした。また，申請者が所持するイルカの CT データや発音器官の液浸標本および先行研究の知見から，NBHF 種の発音器官に共通する構造の有無を調べた。

3) NBHF 種と WB 種の頭部を用いた周波数応答の測定

NBHF 種のイルカの音源を 7 種類の周波数（37.9, 49.1, 63.7, 82.6, 107.1, 138.8, 180.0 kHz）で振動させたときの，放射面における音の減衰量を明らかにした。ひだ状の前庭嚢をもつ NBHF 種のネズ

ミイルカと，もたない WB 種のカズハゴンドウについて，放射面と音源にそれぞれ挿入したトランスデューサ T2，T3 の音圧レベル差 SPLT3-T2(dB)を発音器官における減衰特性として記録し，頭部の周波数応答を明らかにした。

【結果】

1) 発音器官におけるクリックス伝搬経路の音響学的検証

測定を行った多くの種で放射面の音響インピーダンスが海水（1540 Pa•s/m3）に近い値を示し，透過率は 80%以上であった。ネズミイルカ，イシイルカ，スジイルカ，カズハゴンドウでは，メロンの音源から放射面にかけて音響インピーダンスが徐々に増大していく傾向がみられた。コマッコウでは，メロンでのインピーダンス勾配は観測されず，音源に接続している脳油器官であるジャンクと，メロンの内層部分であるコアの音響インピーダンスが 99%の透過率を示した。

2) 解剖所見に基づいた周波数帯域の決定に関わる部位の推定

NBHF 種であることが判明したのは，ネズミイルカ科 5 種，マイルカ科セッパリイルカ属 4 種，同科カマイルカ属 2 種，コマッコウ科コマッコウ属 2 種，ラプラタカワイルカ科ラプラタカワイルカ属 1 種の計 14 種であった。ネズミイルカ科とラプラタカワイルカでは，全種がひだ状構造を備えた前庭嚢をもつことが強く示唆され，コマッコウ属にも音源周辺のクッションと呼ばれる小器官に網目状構造が確認された。これらの前庭嚢及びそれに準ずる消音器様構造（VSS）は，マイルカ科の NBHF 種 6 種にはみられなかった。カマイルカ属は，前後に分断された特有の形状のメロンを有することが明らかになったが，セッパリイルカ属は同科の WB 種と酷似した頭部構造をもち，特有の構造はもたなかった。

3) NBHF 種および WB 種の頭部標本を用いた周波数応答の測定

ネズミイルカとカズハゴンドウでは，周波数応答に大きな違いがみられた。ネズミイルカでは，37.9-107.1kHz において少なくとも 36dB の減衰量を示し，138.8-180.0kHz での減衰量は 22.8dB 以下であった。カズハゴンドウでは，30dB 以上の減衰が認められたのは 37.9kHz のみであり，その他の周波数帯域において 21dB 以上の減衰は認められなかった。

【考察】

コマッコウ科，ラプラタカワイルカ科およびネズミイルカ科の計 9 種について，消音器として機能しうる VSS の存在が確認および強く示唆された。VSS をもたないマイルカ科のうち，カマイルカ属では独特の形状を持つメロンが，セッパリイルカ属は音源そのものが NBHF 波の生成に関与している可能性が示唆された。現生の WB 種は形態の似た発音器官構造を有し，NBHF 種は VSS をはじめとする多様な形態の発音器官構造を有していたことから，現生の NBHF 種は WB 種と共通の祖先から新たに分岐したとする説が支持された。古生物学的観点からは，化石鯨類における NBHF 種/WB 種の判断は頭蓋骨の左右対称性に基づいて判断することが通説であり，この通説に基づいてハクジラ類の祖先は WB 種であると推察されてきた。本研究では頭蓋骨の左右対称性とクリックスの周波数帯域に直接の関連性はないことが示唆されたが，発音器官構造の形態から推察された NBHF 波生成メカニズムの音響学的妥当性という観点から，ハクジラ類の祖先は WB 種であり，現生の NBHF 種はシャチの捕食に対する適応の結果であるとするシャチ回避説を支持するに至った。