



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
Author(s)	黒田, 実加
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
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k13303
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/83778
Type	doctoral thesis
File Information	Mika_Kuroda.pdf



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
Acoustical examination on the clicks pathway and frequency band
determination process in the head of small toothed whales

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Graduate School of Fisheries Sciences

Division of Marine Bioresource and Environmental Science

黒田実加

Mika Kuroda

平成30年(2018)

第1章	緒言	
第1節	ハクジラ類のクリックスとその音響学的特性	1
第2節	クリックスの放射過程と周波数帯域の決定過程	4
第3節	消音器仮説の提案	11
第4節	本研究の目的	16
第2章	発音器官におけるクリックス伝搬経路の音響学的検証	
第1節	背景と目的	26
第2節	材料と方法	28
第3節	結果	31
第4節	考察	33
第3章	解剖所見から推定した周波数帯域の決定に関わる部位	
第1節	背景と目的	42
第2節	材料と方法	44
第3節	結果	45
第4節	考察	50
第4章	NBHF種およびWB種の頭部標本を用いた周波数応答の測定	
第1節	背景と目的	58
第2節	材料と方法	60

第3節 結果.....	63
第4節 考察.....	64
第5章 総合考察	
第1節 消音器仮説の検討.....	74
第2節 VSS をもたない NBHF 種における NBHF 波の生成機構.....	78
第3節 NBHF 波の生成機構の多様性と小型ハクジラ類の生態.....	82
摘要.....	89
謝辞.....	94
参考文献.....	95

第1章 緒言

第1節 ハクジラ類のクリックスとその音響学的特性

古代ギリシャの哲学者アリストテレス (B.C. 384-322) は、イルカが水中で音を用いたコミュニケーションを行うことを、個体の観察により明らかにした (*Historia Animalium*)。1912年のタイタニック号の沈没事故をきっかけとして、水中障害物探知システムの開発に対する機運が高まり、生物の環境認知システムが注目されるようになった (Au, 1993)。その後、陸上動物ではコウモリが人間の可聴域よりもはるかに高い周波数の音を出し、その反響を利用した環境認知を行うことが、録音実験によって実証された (Maxim, 1912)。そこから着想を得た McBride (1956) は、ハンドウイルカ *Tursiops truncatus* がコウモリと同様に、超音波 (クリックス) を利用して餌の探索や障害物の回避などの環境認知を行っていることを、録音実験によって明らかにした。今日では、すべてのハクジラ類がこのような超音波による環境認知 (エコーロケーション) を行い、聴覚に依存して活動していることが明らかになっている (Au, 1993)。

アリストテレスが記載したイルカのコミュニケーション音は、今日ではホイッスルと呼ばれる。ハンドウイルカのホイッスルは約 1-21kHz と人間の可聴域内にあり、笛のような音色に聴こえる (Au, 1993) 一方、クリックスは 50kHz 以上の高周波で観測され、通常人間には聴こえない (Au et al., 1999)。

図1は、ネズミイルカ *Phocoena phocoena* とタイセイヨウマダライルカ *Stenella frontalis* のクリックスについて、周波数スペクトルを詳細に比較したものである (Au et al., 1999; Au and Herzing, 2003)。ハクジラ類のクリックスは、ネズミイルカのような 130kHz 周辺に鋭いピークを持つ高周波狭帯域クリックスと、ハンドウイルカのように 30-100kHz にかけて緩やかなピークをもつ広帯域クリックスの2種類に大別される。以降、本論文では、高周波狭帯域クリックスを NBHF 波 (narrow band and high frequency clicks)、広帯域クリックスを WB 波 (wide band clicks) と呼称する。

一般に、エコーロケーションにおける音響信号では、放射波の周波数が高くなるほど距離分解能や方位分解能が向上する (Masters and Harley, 2004)。そのため、NBHF 波は WB 波に比べ、対象物の形状や種類をより正確に識別することができる。一方、周波数の高さは距離減衰の大きさに比例することから、周波数が高くなるほど伝搬距離は短くなる。これらのことから、NBHF 波は、同じ信号強度の WB 波に比べて分解能に優れているという利点がある一方で、探知可能距離が短いという欠点があるといえる。

現在までに確認されているハクジラ類のうち、NBHF 波を用いることが確認されている科を中心に 37 種を抜粋し、表 1 に示した。NBHF 波を用いるのはハクジラ亜目 10 科 34 属 72 種の 2 割ほどであり、ホイッスルを出さないという点

でも共通している (Morisaka and Connor, 2007)。内訳は、ネズミイルカ科 6 種、マイルカ科セツパリイルカ属 4 種およびカマイルカ属 2 種、コマッコウ科コマッコウ属 2 種、そしてラプラタカワイルカ科 1 種の計 15 種である。以降、本論文ではこれらの種を NBHF 種と呼ぶ。

この他のハクジラ類であるマッコウクジラ科、アカボウクジラ科、インドカワイルカ科、ヨウスコウカワイルカ科、アマゾンカワイルカ科、イッカク科および大部分のマイルカ科は、すべて WB 波とホイッスルの両方を用いる (Morisaka and Connor, 2007)。

第2節 クリックスの放射過程と周波数帯域の決定過程

イルカがクリックスを生産・放射するための器官は、噴気孔より前側の前頭部に集約されている。本論文では、このクリックス放射に関与する小器官及び頭部組織を総称して、発音器官と呼ぶ。

発音器官構造の研究は、エコーロケーションの存在が明らかになる以前から行われてきた。19世紀に、Karl-Ernst von Baerによって、ネズミイルカの頭頂部にある噴気孔が呼吸を行うための鼻孔であることが実証されたことをきっかけに、イルカが複雑な形状の気嚢や鼻道、鼻栓といった特有の鼻部構造を持つことが明らかにされてきた (Sibson., 1848; Boenninghaus., 1903)。

1950年代に、イルカがクリックスを用いたエコーロケーションを行うことが発見され (第1章第1節)、クリックスを出している最中のイルカの鼻栓が振動していることが観測によって明らかになると (Norris, 1969)、クリックスの音源は鼻栓の周辺にあると予想されるようになった。Cranford et al. (1996) は、クリックスを出しているネズミイルカの鼻栓を内視鏡で観察し、クリックスの放射と鼻道の内壁にある唇状の構造 monkey lips の振動が一致していることを確認した。さらに、monkey lips の内部の左側・右側それぞれに前後1対ずつ埋在する、楕円形の脂肪体 dorsal bursae (DB) を確認した (図2)。Cranford は、monkey lips と dorsal bursae を MLDB 複合組織と命名し、これをクリックスの音源であると

結論付けた。monkey lips は、現在では phonic lips と呼ばれており (Cranford et al., 1996; Cranford, 2000; Cranford and Amundin, 2004), 本論文でも以降は phonic lips と呼称する。この構造は他のハクジラ類でも確認され (Aroyan et al., 2000; Au et al., 2006; Cranford et al., 2008), 現在ではすべてのハクジラ類が MLDB 複合組織によるクリックスの生産を行うとされている。

その後の研究 (Cranford et al., 1996) から、MLDB 組織を動かすメカニズムが以下のように明らかになった。まず、圧搾された空気が肺から鼻道へと送られ、phonic lips の間を通過することで dorsal bursae を振動させる。鼻道内を上昇した空気はいったん、噴気孔から枝分かれした最も大きな気嚢である前庭嚢 (vestibular sacs, VS) に溜められ、再び phonic lips を通って肺へ戻る。これにより、噴気孔を開閉して空気を新たに取り込むことなく連続的にクリックスを生産することが可能になる。

dorsal bursae で生じた振動は、周囲をコラーゲン状の線維組織に覆われた紡錘形の脂肪体であるメロンへと入射する (図 2)。メロンは、音を中心に集めビーム状に集約する、音響レンズの役割を果たしていると考えられている (Harper et al., 2008; McKenna et al., 2012)。頭部の前面には、メロンが線維組織に覆われることなく露出した楕円形の面があることが確認されており、本研究ではここをクリックス放射面 (Emitting Surface, ES) とよぶ (Kuroda et al., 2016)。クリック

スは、この放射面から海中に放射されると推察されている（Norris and Hervey, 1974）。

コマッコウ科の放射過程（Clarke, 2003; Thornton et al., 2015）は、上記の一般的なイルカの放射過程（図2）とは大きく異なる。クッションとよばれるスポンジ状の線維組織に包まれた phonic lips をもち、直角に湾曲した脳油器官（ジャンク）をもつ（図3）。ジャンクには内外の2層に分かれたメロンが接続している。メロンは、内側を液質に、外側を線維質に富む脂肪組織で構成されており、内側のメロンを特にコアとよぶ。クリックス放射の際には、phonic lips の振動をクッションが受け止め、頭の右側へ拡散した音を反射する。これにより、クリックスは音源からジャンクを経てコアへと伝わり、メロン前面から海中へ放射されると考えられている。

このように、現在提唱されているクリックス放射過程および各小器官のもつ機能は、主に解剖学的所見のみに基づいて推察されてきた。しかし、イルカの発音器官は、音波の生成および伝搬という、視認できない機能をもつ特殊な器官である。解剖学的手法では、その形態から発音器官を構成する組織および小器官の動きを推察することは可能であるが、推察された発音機構が音響学的にも妥当であるかどうかを検証することはできない。そのため、発音器官を構成する軟組織がクリックスの周波数特性に及ぼす影響、すなわち、ハクジラ類の発音器官内

ていることが強く示唆されてきた (Norris and Harvey, 1974) が, 実際に音響インピーダンス整合が生じていることを確認するための検証は行われてこなかった (Kuroda et al., 2016)。

媒質中の音速 (C) は, 軟組織の密度 (ρ) と, ヤング率 (E) を用いて, 以下の (2) 式のように表せる。

$$C = \sqrt{\frac{E}{\rho}} \dots \dots \dots (2)$$

前述の (1) 式と (2) 式から (3) 式が導かれ, ヤング率 (E) と密度 (ρ) を用いて音響インピーダンス (Z) を求めることができる。

$$Z = \sqrt{\rho E} \dots \dots \dots (3)$$

また, ある 2 点間の音響インピーダンスがそれぞれ Z_1 , Z_2 であるとき, 組織間の反射率 (R) は, 以下の (4) 式から算出され (Ziomek, 1995),

$$R = \frac{Z_2 - Z_1}{Z_2 + Z_1} \dots \dots \dots (4)$$

音圧透過率 (T) は以下の (5) 式から算出される (Ziomek, 1995)。

$$T = 1 - R \dots \dots \dots (5)$$

ただし, 音源から放射面までの伝搬を, 近似的に平面波伝搬と仮定する。

すなわち, 音響インピーダンスが発音器官の内部でどのように分布しているのかを明らかにすることで組織間の音の透過率 (T) が明らかになり, Cranford et

al (1996) や Clarke (2003), Thornton et al (2015) が述べてきた、発音器官におけるクリックスの伝搬経路を検証できると考えられる。

周波数帯域の決定過程においてもっとも音響学的に興味深い問題は、NBHF 波と WB 波の生成メカニズムの違いである。NBHF 種と WB 種は多様な分類群から構成されていることが明らかになっており、マイルカ科のように、同科の中でも NBHF 種と WB 種の両方が存在する分類群も観察されている (Au, 1993)。この事実に注目した Morisaka and Connor (2007) は、当時明らかになっていたすべての NBHF 種について、生態学的特徴と系統関係を精査し、異なる科のイルカが同じ周波数特性をもつ NBHF 波を用いるようになった理由について考察した。その結果、NBHF 波がイルカの天敵であるシャチの最大可聴周波数よりもはるかに高く、シャチには聴こえないこと、NBHF 種は比較的小型で、単独および少数の群れでの行動を好むため、シャチからの逃避能力が弱いという共通点をもつことを明らかにした。また、NBHF 種のほとんどは、現生の WB 種と共通の、WB 種と推測される祖先から分岐したことが示唆された。

これらのことから、Morisaka and Connor (2007) では、NBHF 波がシャチの捕食を逃れるための戦略として進化してきたのではないかという説を提案した。この説から、もとは WB 種であった異なる分類群の種が、シャチの捕食を回避する際に有利である NBHF 波を生成するための発音器官構造を独自に進化させ

てきたことが予想され、その生成メカニズムは音響学的にも大変興味深い。しかしながら、この論文の発表当時には、生態学的特徴から NBHF 種ではないかと疑われた数種のイルカについて、クリックスの周波数特性が明らかにされていなかった。そのため、クリックス周波数特性と生態学的特徴および系統関係について、すべての NBHF 種を対象とした議論は行われていない。

これまでの研究から、クリックスの音響学的性質は発音器官を形成する軟組織の形態に影響されている可能性が示唆されてきた (Cranford et al., 1996; Aroyan et al., 2000)。しかしながら、これまでに行われてきた研究は、NBHF 種と WB 種の間における頭部の形態学的特徴の比較のみにとどまってきた。WB 種が左右非対称形の、NBHF 種は左右対称形の頭蓋骨をもつとする知見 (Huggenberger et al., 2017) や、WB 種のメロン後端部は dorsal bursae と接続し枝状に伸びるが、NBHF 種にはその特徴がないという知見 (McKenna et al., 2012)、NBHF 種であるネズミイルカ科の線維組織がメロン後端部を覆う独特な形状を示す (porpoise capsule) という知見 (Huggenberger et al., 2009) が報告されている。しかし、このような発音器官の形態学的特徴の違いがクリックスの周波数帯域を決定づける過程について、これまで音響学的に妥当な検証が行われた例はない。

第3節 消音器仮説の提案

クリックス周波数帯域の決定過程を検討するためには、現時点で報告されているすべての NBHF 種の解剖所見を精査した上で周波数帯域に影響を与えうる小器官や組織を絞り込み、周波数帯域の決定に至るメカニズムを推察した上で、その音響学的な妥当性を、頭部組織の音響インピーダンスを明らかにすることで検証する必要がある。

NBHF 波の放射方法は、音源で NBHF 波を生成してそのまま放射するか、あるいは音源で WB 波をつくり、伝搬過程で NBHF 波に変えて放射するかの2通りである (図 4)。イルカが生成するクリックスの、音源における周波数帯域を検討するには、その生成機構に着目する必要がある。

イルカのクリックスは、肺から上昇する空気の力で phonic lips を震わせ、その振動を軟組織に伝えるというきわめて原始的な機構によって生成される (第 2 節)。その振動子が dorsal bursae であることを考慮すると、ヒトの手拍子やリップロールとほぼ同じ、軟組織同士を打ち鳴らして振動させる機構であるといえる。この機構では、軟組織を打ち鳴らす現象は数マイクロ秒というきわめて短い時間のうちに終わる (Au, 1993) ため、組織を駆動する波形はパルス波となる。理想的なパルス波 (インパルスと呼ばれる) の定義は時間幅が無限小かつ振幅が無限大であり、このような波形は、時間 t のデルタ関数であると解釈される。デ

ルタ関数はラプラス変換により、1 という定数の値を示すことが知られている (Ziomek, 1995)。つまり、インパルスを入力することによって、出力されるすべての周波数の振幅は 1 となる。つまり、インパルスを入力すると出力される音は必然的に広帯域音となる。このことから、イルカの音源である dorsal bursae が生み出す振動は、NBHF 波ではなく WB 波であるといえる。このため、イルカのクリックス周波数帯域は、音源ではなく発音器官内の伝搬経路上で決定されることが予想される。

いま、ネズミイルカのクリックスのピーク周波数を 130kHz とし、dorsal bursae に内包される油脂 (Cranford et al., 1996) の音速 (Soldevilla et al., 2005) を、計算の簡便化のため 1300m/s と仮定する。このとき、共鳴が起こる物体の長さは 1cm と計算されるが、ネズミイルカの dorsal bursae の脂質領域は 2mm 程度しかなく、共鳴を起こせるとは考え難い。このことから、dorsal bursae そのものが共鳴を起こし、NBHF 波を生成している可能性も低いと考えられた。

残るのは、ハイパスフィルタの可能性である。ハイパスフィルタとは通常、ある一定の値以上の周波数を通過させ、ほかの周波数を遮断する電気回路の一種を指すが、イルカの発音器官がこのような回路機構を有するとは考えにくい。

生体内にも存在しうる単純な形状のハイパスフィルタ様構造として考えられるのが、干渉型消音器の一種であるサイドブランチ型消音器である。サイドブラ

Huggenberger et al. 2009) ことから、音源で生成されたクリックスは、メロンに入射する前に前庭囊の下を通過すると予想される。ひだ状構造は前庭囊の腹側面にのみ存在し、ひだ同士の隙間は結合組織によって満たされている (Curry, 1992) ことから、この隙間を満たす結合組織が消音器におけるブランチの役割を果たすのではないかと考えられた。一般的に、サイドブランチ型消音器では、高い消音効果が確認できるのはブランチの長さの 4 倍の波長をもつ音響信号に限られるため、1 本のブランチのみではきわめて狭帯域の消音にとどまる。しかし、前庭囊のひだ状構造の背-腹方向の深さはすべて均一でなく、左右の前庭囊でも異なることが明らかになっている (中村, 1999)。また、それぞれのひだも途中で枝分かれが起こることにより、多様な深さをもつことが報告されている (中村, 1999; Curry, 1992)。この構造から、多様な深さを示すひだ状構造の集合が、通常の消音器では成立することのない広帯域消音を行っている可能性が示唆された。

筆者の所有するネズミイルカ頭部標本の前庭囊のひだ状構造について、背-腹方向の最大深さを計測し、中村 (1999) における報告と併せて、(6) 式から、ひだ状構造が消音できうる周波数を算出した (図 7)。ひだ構造の隙間には液状の結合組織が満たされていることから、ブランチ部の音速 (c) は血液の音速である 1570m/s (村林, 2011) とした。前庭囊のひだ状構造で消音することが可能である周波数は、主に 100kHz を上限とした範囲にある (図 7)。

以上のことから、ネズミイルカの前庭囊のひだ状構造には、100kHz 以下の周波数成分を消音する効果があるのではないかという着想に至った。以降、本論文ではこの仮説を「消音器仮説」と呼ぶ。

第4節 本研究の目的

本研究は、NBHF種がクリックス周波数帯域を狭くするために、前庭囊のひだ状構造によって低周波成分を除去しているという消音器仮説を提言し、本仮説について音響学的にも妥当な検討を行うことを目的とした。そのために、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種のみが消音器構造を有し、3) 音源である dorsal bursae で人為的に WB 波を発生させた場合、放射面に NBHF 波が生成されることを確認する。

第2章では、複数種のイルカの頭部組織における音響インピーダンス分布を明らかにすることでクリックス音の伝搬経路を推定し、前庭囊のひだ状構造が経路上にあるか確かめた。第3章では、NBHF種に属する種およびその発音器官構造について文献およびCTデータと解剖所見の精査を行うことで、NBHF種の発音器官構造に共通する形態学的特徴を明らかにした。第4章では、NBHF種とWB種の頭部標本を用いて周波数応答測定実験を行い、NBHF種の頭部がWB波をNBHF波に変える能力をもつことを確かめた。第5章では、第2-4章で得られた知見を総合し、消音器仮説の妥当性について検討した。

表1 代表的なハクジラ亜目 37 種。本研究において言及される分類群および種は、すべて本図に記載した。灰色は NBHF 種を示しており、イラストは相対的な体長の差を反映している。本研究で言及されない分類群は、代表 1 種のみを記載した。

科	属	種 (学名)	標準和名	
マッコウクジラ科	マッコウクジラ属	<i>Physeter macrocephalus</i>	マッコウクジラ	
コマッコウ科	コマッコウ属	<i>Kogia breviceps</i>	コマッコウ	
	コマッコウ属	<i>Kogia sima</i>	オガワコマッコウ	
アカボウクジラ科	アカボウクジラ属	<i>Ziphius cavirostris</i>	アカボウクジラ	
ガンジスカワイルカ科	ガンジスカワイルカ属	<i>Platanista gangatica</i>	ガンジスカワイルカ	
ヨウスコウカワイルカ科	ヨウスコウカワイルカ属	<i>Lipotes vexilifer</i>	ヨウスコウカワイルカ	
ラプラタカワイルカ科	ラプラタカワイルカ属	<i>Pontoporia blainvillei</i>	ラプラタカワイルカ	
アマゾンカワイルカ科	アマゾンカワイルカ属	<i>Inia geoffrensis</i>	アマゾンカワイルカ	
イッカク科	イッカク属	<i>Monodon monoceros</i>	イッカク	
ネズミイルカ科	ネズミイルカ属	<i>Phocoena phocoena</i>	ネズミイルカ	
	ネズミイルカ属	<i>Phocoena sinus</i>	コガシラネズミイルカ	
	ネズミイルカ属	<i>Phocoena spinipinnis</i>	コハリイルカ	
	メガネイルカ属	<i>Phocoena dioptrica</i>	メガネイルカ	
	スナメリ属	<i>Neophocoena phocaenoides</i>	スナメリ	
	イシイルカ属	<i>Phocoenoides dalli</i>	イシイルカ	

表1の続き。

科	属	種 (学名)	標準和名	
	カワゴンドウ属	<i>Orcaella brevirostris</i>	カワゴンドウ	
	シャチ属	<i>Orcinus orca</i>	シャチ	
	オキゴンドウ属	<i>Pseudorca crassidens</i>	オキゴンドウ	
	ユメゴンドウ属	<i>Feresa attenuate</i>	ユメゴンドウ	
	カズハゴンドウ属	<i>Peponocephala electra</i>	カズハゴンドウ	
	ハナゴンドウ属	<i>Grampus griseus</i>	ハナゴンドウ	
	コビトイルカ属	<i>Sotalia fluviatilis</i>	コビトイルカ	
	スジイルカ属	<i>Stenella attenuate</i>	マダライルカ	
	スジイルカ属	<i>Stenella frontalis</i>	タイセイヨウマダライルカ	
	スジイルカ属	<i>Stenella coeruleoalba</i>	スジイルカ	
マイルカ科	ハンドウイルカ属	<i>Tursiops truncates</i>	ハンドウイルカ	
	マイルカ属	<i>Delphinus delphis</i>	マイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	カマイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	タイセイヨウカマイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	ハナジロカマイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	ハラジロカマイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus australis</i>	ミナミカマイルカ	
	カマイルカ属	<i>Lagenorhynchus cruciger</i>	ダンダラカマイルカ	
	セツパリイルカ属	<i>Cephalorhynchus hectori</i>	セツパリイルカ	
	セツパリイルカ属	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	イロワケイルカ	
セツパリイルカ属	<i>Cephalorhynchus heavisidii</i>	コシャチイルカ		
セツパリイルカ属	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>	ハラジロイルカ		

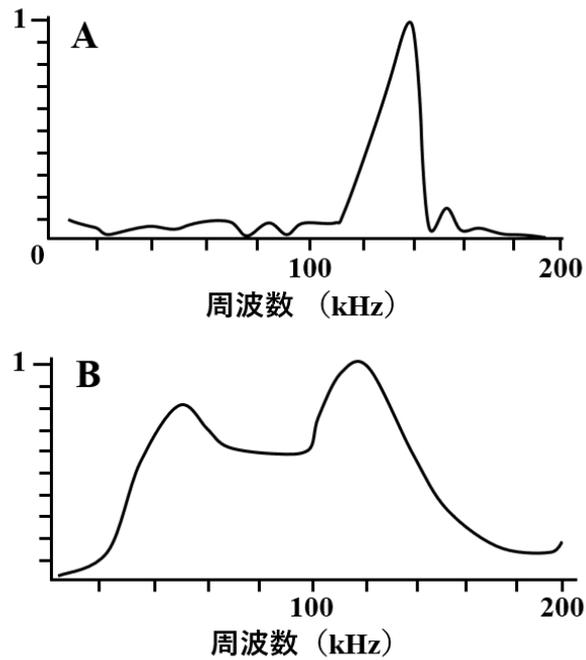


図1 A：NBHF 波の周波数スペクトルの例。Au (1993) に示されたネズミイルカのクリックス周波数スペクトルを参照し再描画した。B：WB 波の周波数スペクトルの例。Au and Herzing (2003) に示されたタイセイヨウマダライルカの周波数スペクトルを参照し再描画した。

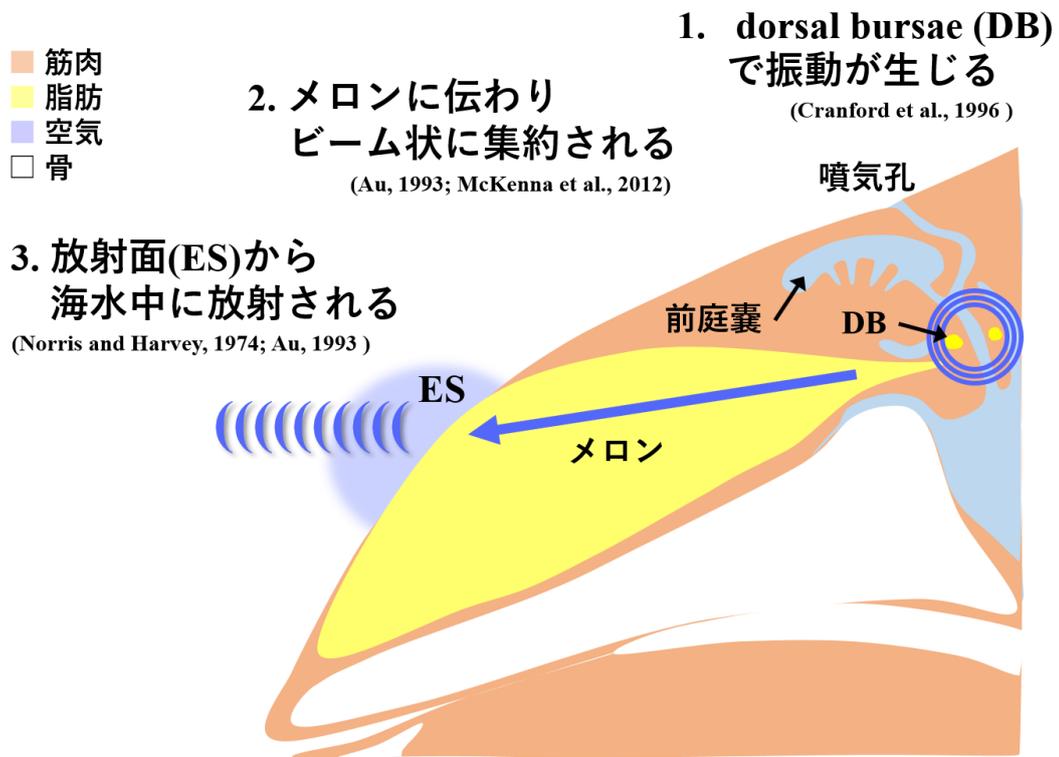


図2 これまでに解剖学的手法により明らかにされてきた、ネズミイルカの発音器官内におけるクリックスの伝搬経路 (Cranford et al., 1996; Au, 1993; McKenna et al., 2012; Norris and Harvey, 1974)。図は Huggenberger et al. (2009) を参照し再描画した。

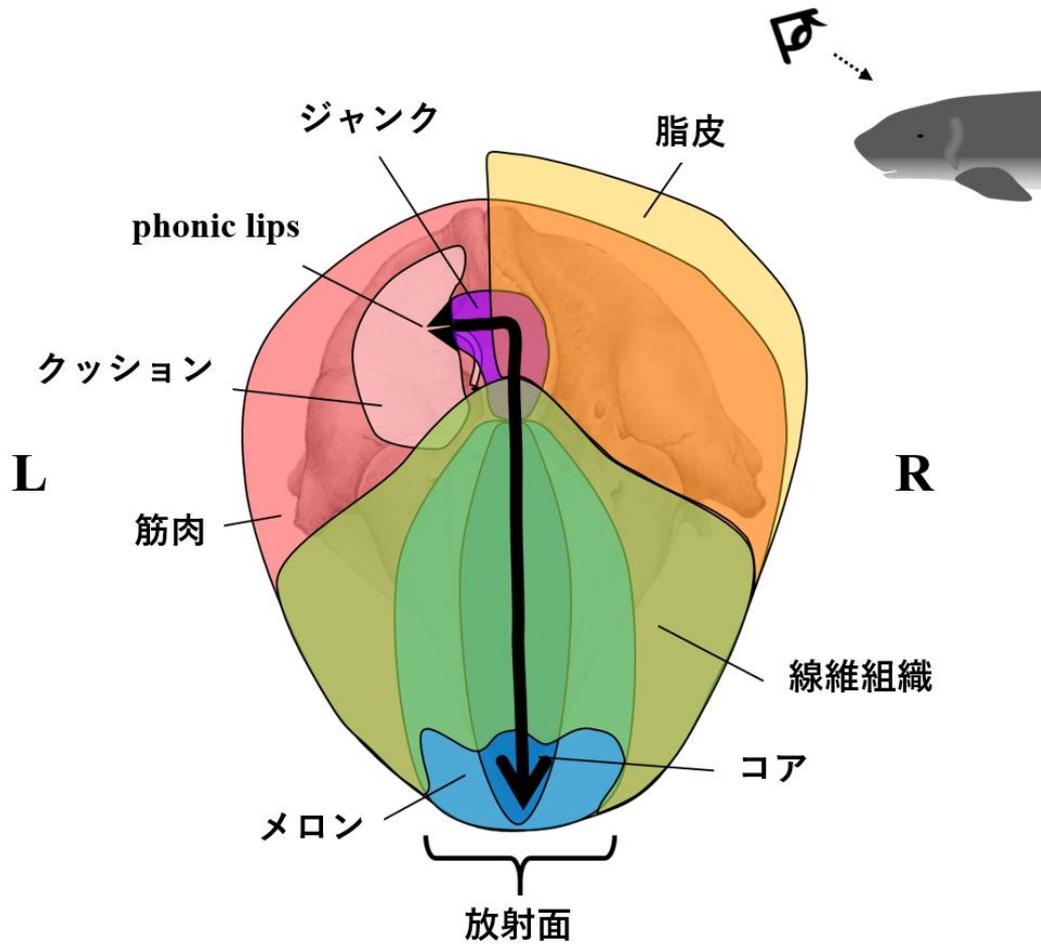


図3 正面から見たコマッコウの頭部に、Clarke (2003) で示されたクリックスの伝搬経路を示した。クリックスの伝搬は黒矢印で、視点は右上のイラストで表されている。

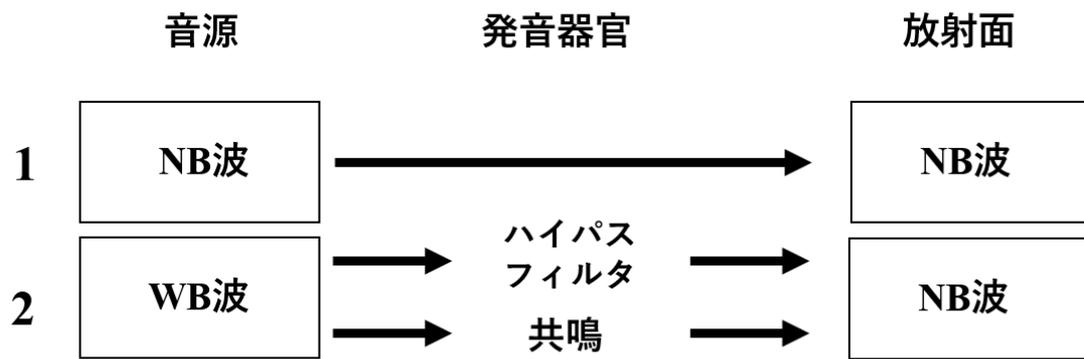


図 4 NBHF 波の生成過程として考えられる 2 種類のパターン。

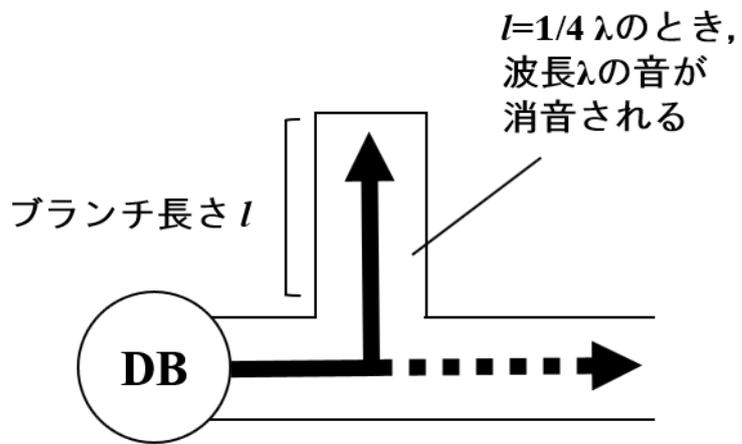


図5 一般的なサイドブランチ型消音器の構造。DB は、クリックスの音源である dorsal bursae を示す。

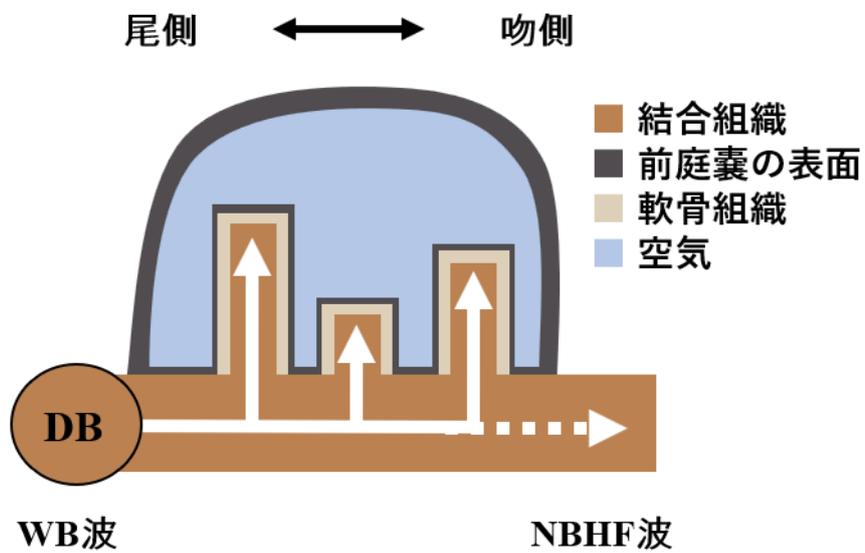


図 6 前庭囊のひだ状構造が消音器として機能する際に予想される消音メカニズム。DB は、クリックスの音源である dorsal bursae を示す。

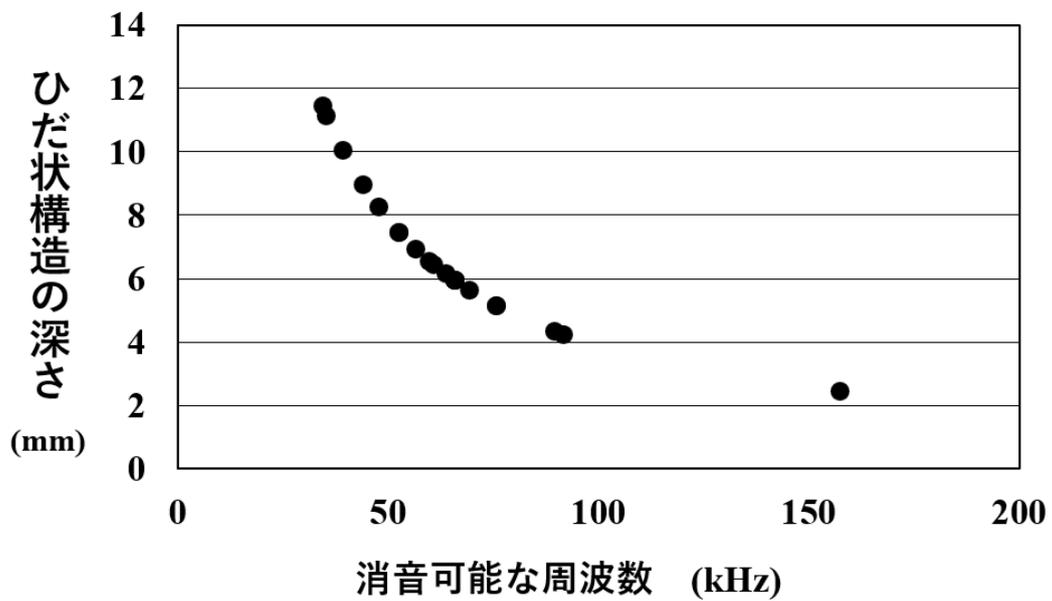


図7 ネズミイルカの前庭囊のひだ状構造の深さと、消音可能であると推察された周波数の関係。前庭囊の深さは、中村（1999，博士論文）のデータおよび、本研究に供試された標本番号 SNH17004（表1）のデータ（本研究）を用いた。

第2章 クリックス伝搬経路の音響学的検証

第1節 背景と目的

第1章第3節から、ネズミイルカが厚いひだ状構造を備えた前庭囊をもつことが報告されており、この構造は音源で生成したWB波の100kHz以下の成分を消音するサイドブランチ型消音器として機能するのではないかと予想された(消音器仮説)。しかしながら、たとえ消音器様の構造が確認されても、そこに音源からの音が伝わらなければ、消音器仮説は成立しない。

第1章第2節で述べられたように、組織中の音の伝搬は音響インピーダンスによって決まる。そのため、音源からの音が消音器構造を経てメロンへ入射し、放射されるかどうかを音響学的に検証するためにも、発音器官内における音響インピーダンスの分布を調べることは重要である。これにより、発音器官中におけるクリックスの伝搬経路の音響学的検証を可能にし、前庭囊が消音器として機能しうるかどうかを検証することにもつながる。

これまでの研究で、イルカの頭部組織における音響インピーダンスを、ヤング率と密度から測定した例はなかった(Kuroda et al., 2016)。先行研究(Wei et al., 2014)では、頭部から放射された後の音波の挙動を明らかにすることを目的として頭部の音響インピーダンス分布が着目されたが、音響インピーダンスを密度に比例すると仮定し、既知の音響インピーダンスと密度の値を利用した回帰分

析を行うことで音響インピーダンス分布を推定した。しかしながら、第1章第2節の(3)式が示すように、音響インピーダンスは密度とヤング率の積の平方根に比例する。ヤング率は縦弾性係数とも呼ばれ、応力-ひずみ線図の傾きと定義される(第1章第2節)ことから、密度とは独立した値である。軟組織のヤング率は、メロンや筋肉といった組織の種類ごとに異なることが報告されている(Soldevilla et al., 2005)が、先行研究(Wei et al., 2014)で示されてきた音響インピーダンス分布にはヤング率が考慮されていないことから、組織ごとのヤング率の違いは音響インピーダンス分布に反映されていないと考えられる。

本章では、第1章第2節に示された計算手法にしたがって、ヤング率と密度から発音器官を構成する軟組織の音響インピーダンス分布を明らかにした。これまで解剖学的所見を元に推察されてきた小型ハクジラ類のクリックス放射過程の音響学的検証を行うとともに、前庭囊のひだ状構造がクリックスの伝搬経路上にあることを確認した。なお、本章で用いられた手法および結果の一部は、Kuroda et al. (2016)としてすでに発表された。

第2節 材料と方法

標本として、NBHF種とWB種から5種の小型ハクジラ類を供試した。ネズミイルカ科ネズミイルカ属ネズミイルカ (NBHF種)、ネズミイルカ科イシイルカ属イシイルカ (イシイルカ型) *Phocoenoides dalli* (NBHF種)、マイルカ科スジイルカ属スジイルカ *Stenella coeruleoalba* (WB種)、マイルカ科ゴンドウクジラ亜科カズハゴンドウ属カズハゴンドウ *Peponocephala electra* (WB種)、コマッコウ科コマッコウ属コマッコウ (NBHF種) である。すべての標本は、腐敗や損傷の少ない新鮮な漂着個体および混獲個体から供試され、測定時以外は -20°C で凍結保存された。それぞれの標本の詳細な情報については、表2に記した。

ヤング率の測定

凍結した頭部標本を、食肉解体用電動鋸 (阪神交易, ウェルソー404-16型) を用いて2cm以下の厚さに横断し、頭部のスライスを作成した。それぞれのスライスについて、断面に観察された軟組織を肉眼で5種類 (メロン, 筋肉, 線維組織, 前庭嚢, 脂皮) に区別した (図8)。ヤング率の測定および算出は、第1章第2節に示された方法 (Kuroda et al., 2016) にしたがった。なお、本研究ではクリックスの伝搬を平面波と仮定しているため、軟組織は等方性を有すると仮定された。

CT データを用いた密度の算出

組織の密度は、標本の CT データから推定された。ヤング率測定を行う前に、それぞれの標本について CT 撮影を行った。撮影はマルチスライス CT スキャナ (TOSHIBA, Asteion™ Super 4 Edition) を用いて行われ、スライス厚は 1.0mm であった。得られた CT データは、3D 医用画像処理ワークステーション (ZioTerm™ 2009, Ziocube; Ziosoft, Tokyo, Japan) を用いて分析された。あらかじめ撮影されたスライス写真に記録されたヤング率測定点を参照しながら、ワークステーション上のスライス CT 画像にヤング率測定点を記録し、CT 画像の画像濃度値として表される CT 値 (U) を得た。生体組織の密度 (ρ , 単位: kg/m^3) と CT 値 (U) の関係は、CT の管電圧が 130keV のもとで (7) 式のように表せる (Hubbel and Seltzer, 1995)。

$$\rho = U \times 1000 + 1 \dots \dots \dots (7)$$

(7) 式によって求められた密度と、測定によって得られたヤング率から、第 1 章第 2 節の (3) 式に基づいて組織ごとの音響インピーダンスを算出し、その分布を明らかにした。

第3節 結果

音響インピーダンス

すべての種について、放射面上の組織の音響インピーダンスは海水の値 1540 Pa・s/m (National Astronomical Observatory of Japan, 2012) に近い値を示した (図 11a, 11b)。メロンと海水の間における音の透過率 (T) が最大となる点を (4) 式および (5) 式を用いて調べたところ、ネズミイルカでは吻端から 40.6mm, カズハゴンドウでは吻端から 42.2mm の点で透過率 (T) が 1 を示した。イシイルカでは吻端から 31.9mm の点で 0.97, スジイルカでは 95mm の点で 0.98, コマッコウは 157.5mm の点で 0.96 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。コマッコウに関しては, メロン内のコア部分ではインピーダンス勾配が観測されず, クリックスの伝搬経路であるとされてきたジャンク, コアおよびメロンの音響インピーダンスは一定であった。また, 放射面では, 線維組織と海水の間でインピーダンス整合が生じていた。これに対して, イシイルカ, スジイルカ, カズハゴンドウでは, 線維組織の音響インピーダンスはすべての組織で最も高い値を示し, 海水とのインピーダンス整合は観測されなかった。ネズミイルカでは, 最も高いインピーダンスを示したのはメロンであった。

また、すべての種について、音源である dorsal bursae 周辺のメロンと筋肉の間で透過率 (T) は 80%以上の高い値を示した (表 3)。

密度とヤング率

各組織の密度は、概ね種ごとに異なる分布を示した。ネズミイルカ、イシイルカ (図 11a)、スジイルカ (図 11b) は、カズハゴンドウ (図 11b) およびコマッコウ (図 11a) に比べて、組織内での変動が少なかった。

各組織のヤング率は、コマッコウを除く 4 種では、吻側に近くなるほど大きくなっていった。密度、ヤング率、音響インピーダンスのグラフを比較すると、音響インピーダンスの分布は、密度よりもヤング率に近い分布を示していた。

コマッコウの物性分布は他の 4 種と異なり、吻端からの距離と物性との間に規則性はみられなかった。また、筋肉のヤング率は他の 4 種と比較して高く、メロンのヤング率はほかの 4 種に比べて低いという特徴があり、組織間の物性値の差が 5 種の中では少なかった。

図 11a は NBHF 種、図 11b は WB 種の結果が示されているが、音響インピーダンスの結果と同じく、NBHF 種と WB 種の間では密度とヤング率は異ならなかった。

第4節 考察

本研究では、測定を行った5種すべてのイルカにおいて、クリックス放射面に位置する組織と海水の間の透過率(T)が0.96以上であることが明らかになり、クリックス放射時に音響インピーダンス整合を行っていることが示された。この結果は、放射面と海水との境界で音響インピーダンス整合が生じているとする先行研究(Norris and Harvey, 1974)の知見を支持する結果となった。また、コマッコウを除く4種のメロンでは、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加しており、メロン内をクリックスが伝搬する際の減衰を少なくし、効率的なクリックスの放射に貢献していると推測された。

コマッコウでは、先行研究から、音源である phonic lips の振動がジャンクに伝わり、ジャンクに接続するメロンを経て水中に放射されると推察されていた(図3)。また、表3より、メロン(コア)の間での音波の透過率(T)は0.99であった。これらのことから、ジャンクとコアの境界で音はきわめて効率よく伝搬することが明らかになり、先行研究において提言されてきたクリックス放射過程(図3の黒矢印)は、音響学的にも妥当であると考えられた。

メロンと線維組織の関係に着目すると、特にネズミイルカ、イシイルカ、カズハゴンドウでは、線維組織とメロンの音響インピーダンスに大きな差がみられた。このように、メロンとそれを覆う線維組織の音響インピーダンスに大きな差

があると、メロンと線維組織の間で、第1章第2節の(4)式で示された反射率(R)が大きくなり、メロン中を伝わるクリックスは線維組織へと伝搬しない。この構造は、線維組織を管壁とするパイプに例えることができ、メロン内のクリックスをビーム状に集約する事が可能になると考えられた。この機能は、既往の知見(McKenna et al., 2012)でも示唆されており(図2)、本研究ではその効果の存在が音響学的にも支持される結果となった。

また、本研究に供試された全ての種で、音源である dorsal bursae 付近におけるメロンと、それに接する組織である筋肉の間の透過率(T)が、全種について80%以上の値を示した(表3)ことから、前庭嚢周辺では、メロンと筋肉の間でクリックスが伝搬することが強く示唆された。このことから、音源で生成した音波は、メロンに入射するまでの間に前庭嚢のひだ状構造に伝搬しうる可能性が十分にあり、ひだ状構造はクリックスの伝搬経路上にあるといえる。

表2 本研究で用いられた全ての標本情報の一覧。「漂着」と記された個体はすべて生存漂着である。

標準和名	学名(省略形)	クリックス	標本番号	性別	体長(cm)	状態	発見日	発見場所	用いた章
コマッコウ	<i>K.bleviceps</i>	NBHF	SNH14045	M	245.2	漂着	2014年8月26日	北海道豊頃町	2・3
ネズミイルカ	<i>P. phocoena</i>	NBHF	SNH12009-1	F	129.0	混獲	2012年4月19日	北海道函館市	2・3
ネズミイルカ	<i>P. phocoena</i>	NBHF	SNH17004	M	127.0	混獲	2017年3月12日	北海道小樽市	1・4
イシイルカ	<i>P. dalli</i>	NBHF	SNH14026-2	M	219.5	混獲	2014年6月25日	北海道目梨郡羅臼町	2・3
スジイルカ	<i>S. coeruleoalba</i>	WB	NSMTM42137	F	227.3	漂着	2013年4月26日	鹿児島県笠沙町	2・3
カズハゴンドウ	<i>P. electra</i>	WB	EW05720	F	248.6	漂着	2015年4月10日	茨城県銚田市	2・3
カズハゴンドウ	<i>P. electra</i>	WB	EW05722	M	218.6	漂着	2015年4月10日	茨城県銚田市	4

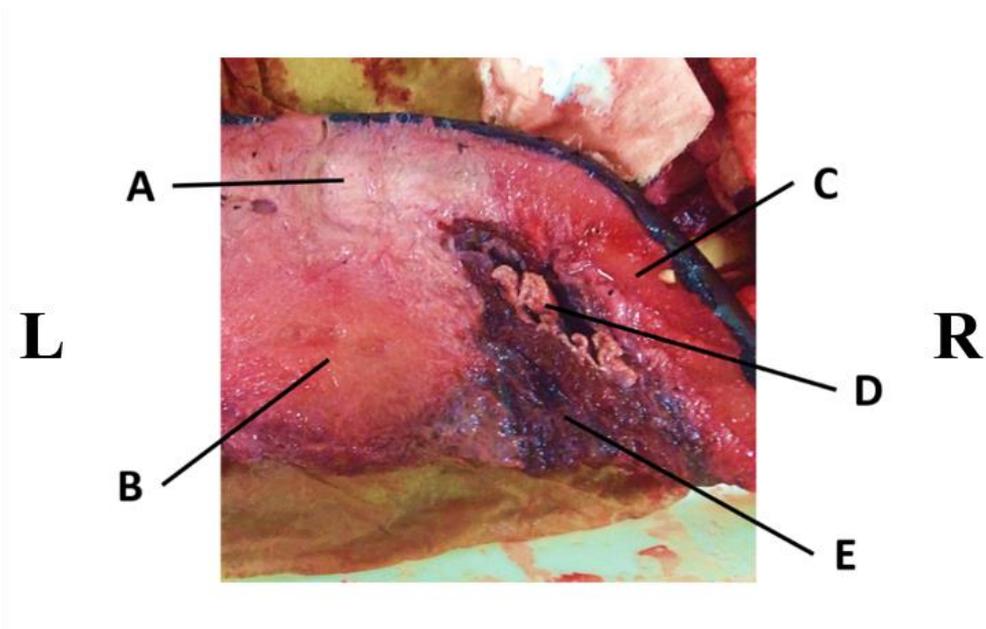


図8 冠状面でスライスされたイシイルカの頭部を尾側からみた図。A：コラーゲン性線維組織，B：メロン，C：脂皮，D：前庭嚢，E：筋肉。

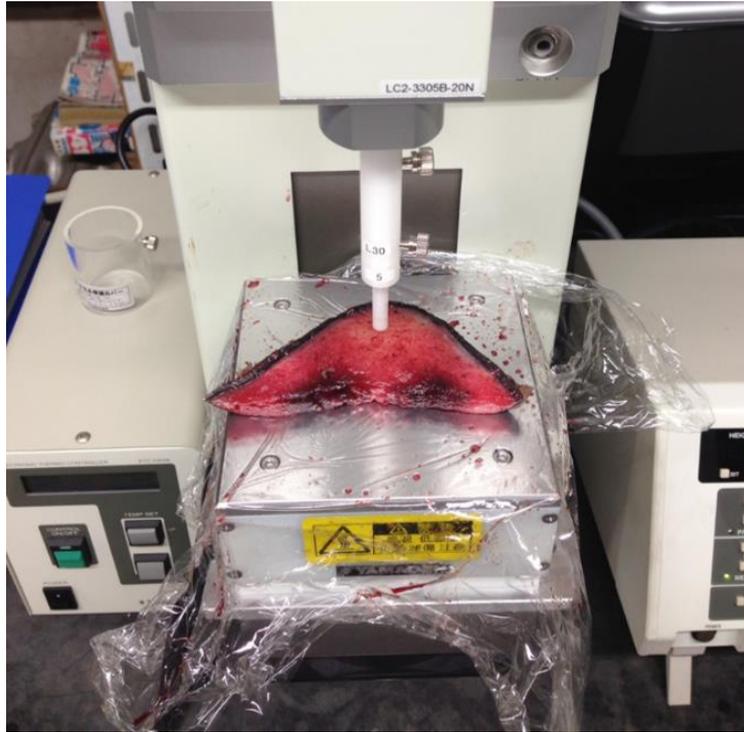


図9 クリープメータを用いたヤング率測定の様子。

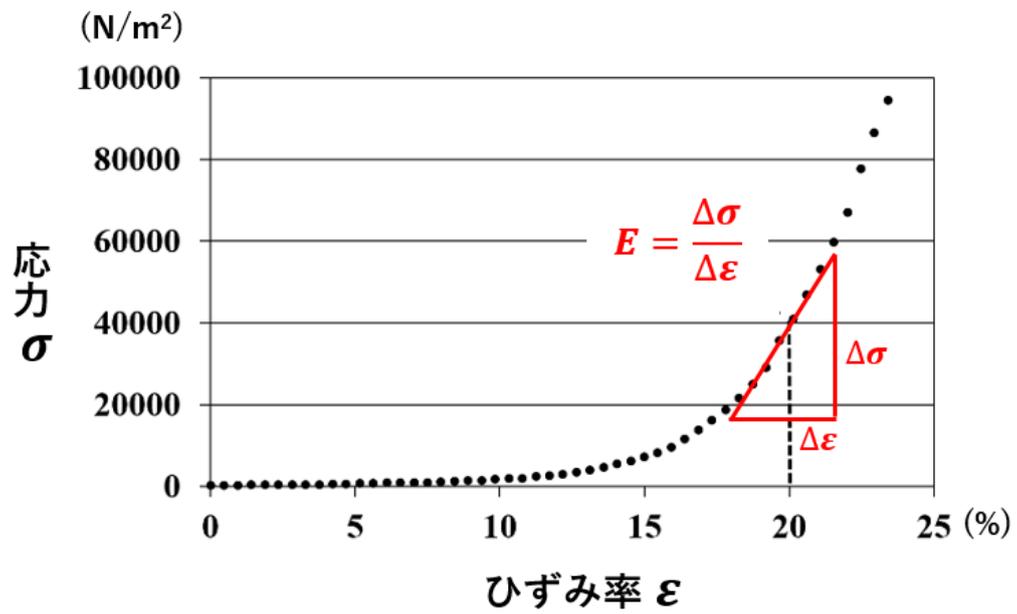


図10 イシイルカの水melonにおける応力-ひずみ線図の一例。

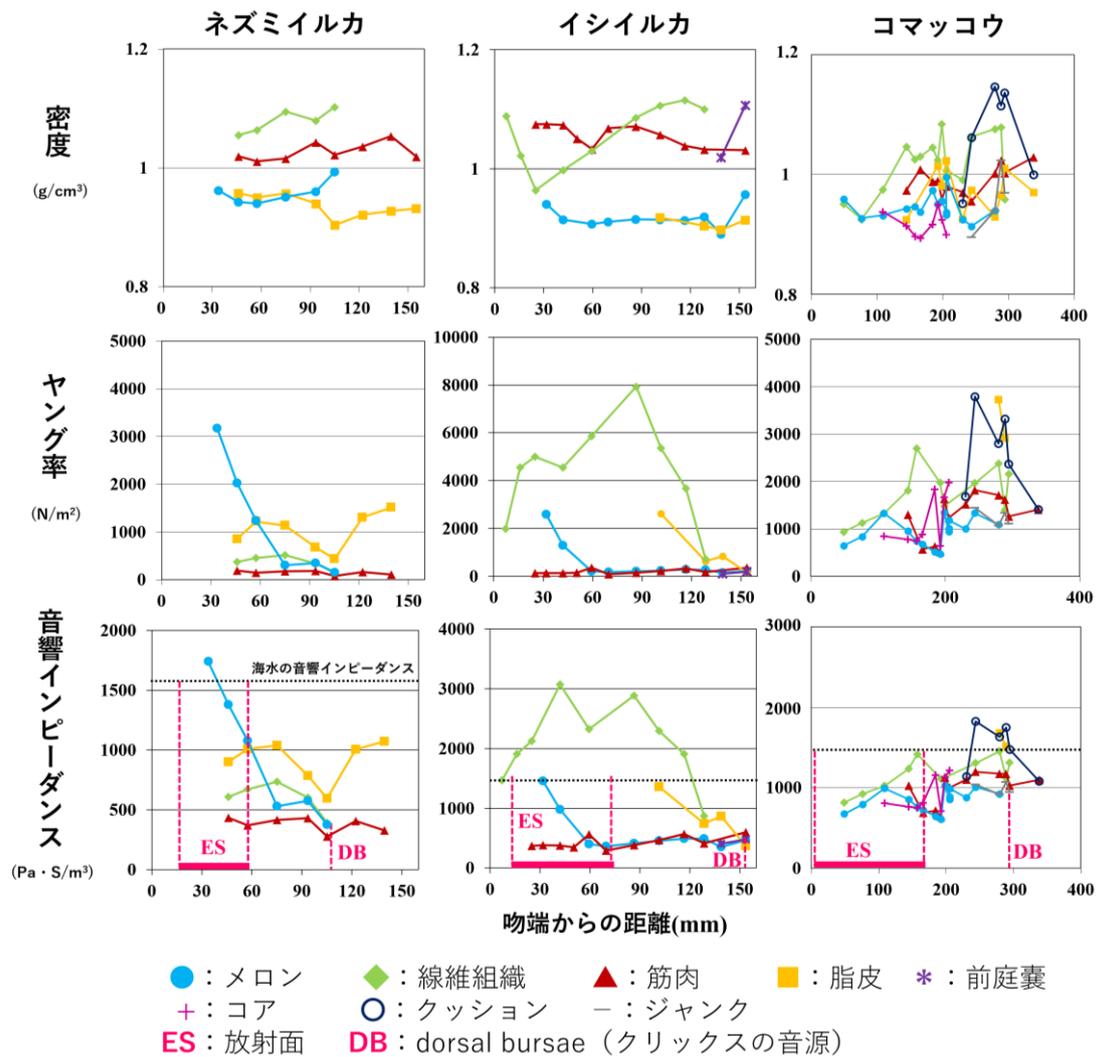


図 11a NBHF 種であるネズミイルカ、イシイルカ、コマッコウの発音器官における密度、ヤング率、音響インピーダンスの分布。音響インピーダンスのグラフには、点線で海水の音響インピーダンス ($1540\text{Pa} \cdot \text{S}/\text{m}^3$) を示した。

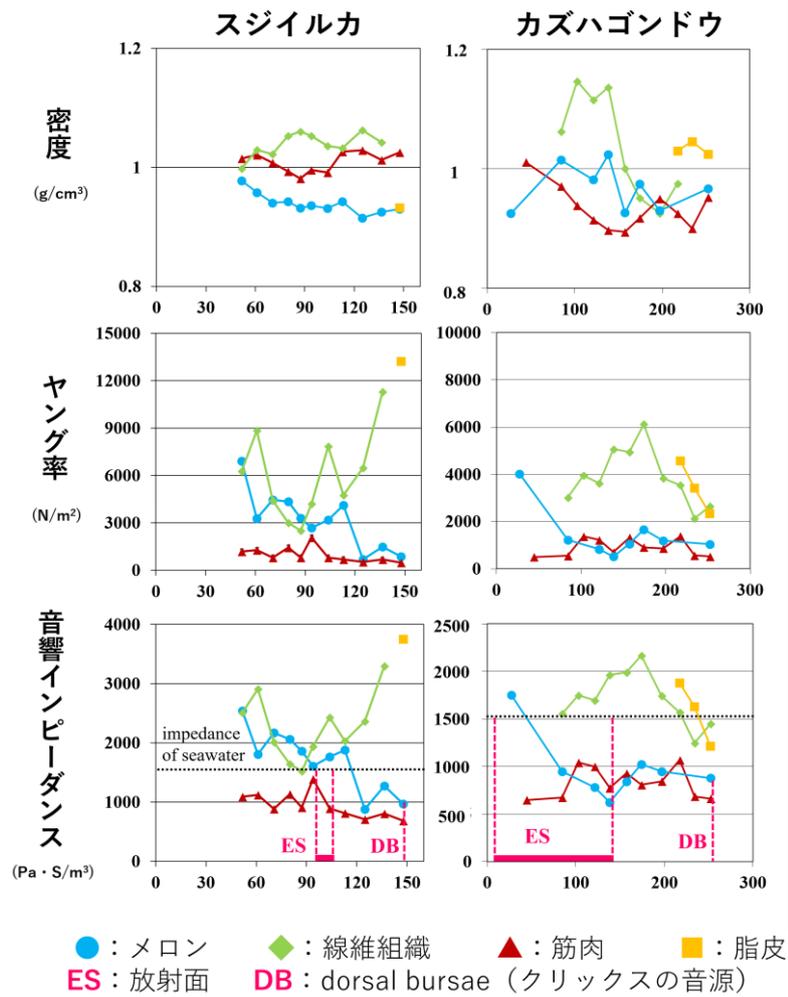


図 11b WB 種であるスジイルカ，カズハゴンドウの発音器官における密度，ヤング率，音響インピーダンスの分布。音響インピーダンスのグラフには，点線で海水の音響インピーダンス ($1540\text{Pa} \cdot \text{S/m}^3$) を示した。

表3 各種のイルカのクリック放射面 (ES) におけるメロンと海水の間の透過率 (T) および, 音源である dorsal bursae (DB) における DB と筋肉の間の透過率 (T)。コマッコウでは, ジャンクとコア (図3) の境界 (J to C) における透過率も算出された。

種名	ネズミイルカ		イシイルカ		コマッコウ			スジイルカ		カズハゴンドウ	
部位	ES	DB	ES	DB	ES	DB	J to C	ES	DB	ES	DB
透過率(T)	1	0.85	0.97	0.87	0.96	0.96	0.99	0.98	0.83	1	0.86

第3章 解剖所見から推定した周波数帯域の決定に関わる部位

第1節 背景と目的

Morisaka and Connor (2007) は、NBHF 種は体サイズが小さく、単独性あるいは比較的少数の個体からなる群れで移動するため、シャチに発見された場合に捕食されるリスクが高いと考えた。そして、NBHF 波の周波数がシャチの最大可聴周波数よりもはるかに高いことから、NBHF 波にはシャチに発見されにくいという利点があるのではないかと推察した。しかし、Morisaka and Connor (2007) の発表当時は、一部の種について、体サイズや群れサイズなどの生態学的情報から NBHF 種であることが疑われたものの、クリックスの周波数特性が明らかにされていなかったため、NBHF/WB 種を判別することができなかったことから、クリックス周波数特性に関してさらなる知見の蓄積が求められていた (Morisaka et al., 2007)。Morisaka and Connor (2007) の発表以降、ハクジラ類のクリックス周波数特性に関する知見を網羅的に集積し、NBHF 種または WB 種に分類した研究はない。

NBHF 種のみに通ずる構造体の特定は、周波数帯域の決定過程に寄与するメカニズムの予測に直結するため、NBHF 種に通ずる形態学的特徴を正しく判断することはきわめて重要である。

クリックスの周波数特性の種間差を、発音器官の形態学的特徴と関連づけた研究は、これまでに複数例が存在する。特に、頭蓋骨の左右対称性について言及した研究が多く、NBHF 種に左右対称形の頭蓋骨をもつ種が多いことが報告されている (Huggenberger et al., 2017)。頭蓋骨の形状のみから推察が可能になるため、化石ハクジラ類のクリックス周波数帯域も主にこの知見に基づいて判断されてきた (Marx et al., 2016)。他に、WB 種のメロン後端部は枝状に伸長し、音源である dorsal bursae と接続するが、NBHF 種にはその特徴がないという知見 (McKenna et al., 2012)、NBHF 種であるネズミイルカの線維組織がメロン後端部を覆う独特な形状を示す (porpoise capsule) という知見 (Huggenberger et al., 2009) が報告されている。しかし、これらの形態学的知見を比較し、すべての NBHF 種に共通する発音器官構造を明らかにした研究は未だ行われていない。

本章では、解剖所見および CT データの収集を行い、発音器官の構造に関する知見を可能な限り収集、精査することで、NBHF 種の発音器官に共通する形態学的特徴を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料と方法

既往の研究から、クリックスの周波数特性を明らかにし、NBHF 種または WB 種と判定した知見を、可能な限りすべてのハクジラ類について収集した。

また、発音器官構造の種間比較を行った既往の研究のうち、NBHF 波の生成への関与を示唆した知見を可能な限りすべてのハクジラ類について収集した。それぞれの知見の中で未調査の種があった場合は、第2章で行われた CT 撮影により得られたデータに加え、各国の大学及び研究機関が公開している CT 画像データベース（Computerized Scanning and Imaging Facility, Woods Hole Oceanographic Institution, 2018; University of Texas at Austin, 2018）を活用し、当該構造の種間比較を筆者自身が可能な限り行った。

第3節 結果

クリックスの周波数特性の種間差

32 種のハクジラ類について、クリックスの周波数特性を記載した (表 4)。

Morisaka and Connor (2007) の発表時には明らかにされていなかった 12 種の情報が、新たに追加された。また、既往の知見で NBHF 種/WB 種の判断がなされていた種について、新たな知見によりその判断が覆ることはなかった。

新たな知見としては、カワイルカ上科 *Platanistoidea*, アマゾンカワイルカ上科 *Inioidea*, ヨウスコウカワイルカ上科 *Lipotoidea* から構成されるカワイルカ類のうち、唯一の海洋性種であるアマゾンカワイルカ上科のラプラタカワイルカ *Pontoporia blainvillei* のみが NBHF 種であることが判明した (表 4)。また、マイルカ科カマイルカ属 *Lagenorhynchus* のうち、ミナミカマイルカ *Lagenorhynchus australis* とダンダラカマイルカ *Lagenorhynchus cruciger* は NBHF 種であることが明らかになった (表 4)。カマイルカ属は現在 6 種が確認されているが (表 1), NBHF 種は上記の 2 種のみである (Kyhn et al., 2010)。

発音器官の解剖学的特徴の種間差

文献調査および CT データから得られたクリックス周波数特性および解剖学的所見を、表 4 にまとめた。ネズマイルカ科ネズマイルカ属のネズマイルカ、同

科イシイルカ属のイシイルカ、スナメリ属のスナメリは、Curry (1992), Huggenberger et al. (2009) において、厚く発達した前庭嚢をもち、腹側面に複雑に折りたたまれたひだ状構造を多数有することが報告されている。筆者が所持するネズミイルカおよびイシイルカの CT 画像データおよび頭部標本でも、同様の構造が確認された (表 4)。頭部の解剖所見が報告されていない他のネズミイルカ属 (コガシラネズミイルカ *Phocoena sinus*, コハリイルカ *Phocoena spinipinnis*) ではその有無を確認することができなかった。

一方、マイルカ科に属する NBHF 種のセツパリイルカ属セツパリイルカ *Cephalorhyncus hectori* とイロワケイルカ *Cephalorhyncus commersonii* では、この厚くひだ状に発達した前庭嚢は存在せず、全体的な頭部構造は他の WB 種マイルカ科と同じ構造を示すことが報告されていた (Dawson et al., 2017)。

カワイルカ類では、唯一の海洋性である NBHF 種のラプラタカワイルカが、きわめて左右非対称性の強い前庭嚢をもつことが報告された (Huggenberger et al., 2010; Frainer et al., 2015)。本種は、左右にある dorsal bursae のうち右側のみをクリックス生成に用いると考えられており、右の前庭嚢が頭部の約半分の体積を占めるほど大きく、前庭嚢内部は隔壁状の構造によって区切られていることが報告されていた (Huggenberger et al., 2010; Frainer et al., 2015)。

コマッコウ属のコマッコウおよびオガワコマッコウ *Kogia sima* は NBHF 種であるものの、発音器官の構造およびクリックスの伝搬経路が多くの他のイルカと大きく異なることは第 1 章第 2 節で述べた。本属のクリックスの伝搬経路 (図 3 の黒矢印) 上にある小器官に関する解剖所見を参照したところ、クリックスの音源である phonic lips を覆うような位置にあるクッションが、複数の層からなる網目状構造をもつことが報告されていた (Clarke, 2003)。この網目状構造は、系統分類学的に近縁であり、類似した発音機構を持つマッコウクジラ *Physeter macrocephalus* にはない (Møhl, 2001)。

NBHF 種カマイルカ属であるミナミカマイルカとダンダラカマイルカの解剖所見および CT データは、本研究における調査の限りでは発見できなかった。しかし、この 2 種は、前庭嚢にひだ状構造をもたない他の WB 種カマイルカ属であるカマイルカおよびハナジロカマイルカ (表 4) と似た頭部構造を持つとする記述が存在したことから (Castillo et al., 2017)、NBHF 種カマイルカ属は前庭嚢にひだ状構造をもたないことが示唆された。WB 種カマイルカ属であるカマイルカは、他の多くの WB 種マイルカ科と同じく、薄い膜状の小さな前庭嚢をもっていた (Hashimoto et al., 2015)。

カマイルカ属のうち、解剖所見が報告されていたカマイルカとハナジロカマイルカのメロンについて、他の属には観察されなかった独特の特徴がみられた

(表 4)。カマイルカ属のメロンは、音源である dorsal bursae とメロンの接続部分が分断されており、落花生様の形状を示す (McKenna et al., 2012)。この特徴は、ハンドウイルカに代表される多くの他のマイルカ科のメロンにはない (表 4)。

放射面および porpoise capsule の形状の種間差

図 12 は、第 2 章で撮影されたネズミイルカ、イシイルカ、カズハゴンドウ、スジイルカ、コマッコウの三次元 CT 画像である。ネズミイルカ、イシイルカ、カズハゴンドウでは前頭部の広い範囲が放射面となっていたが、この中でカズハゴンドウのみが、中央部分に円形の線維組織が走行するドーナツ様の放射面を有していた。コマッコウは、円柱状の頭部前面のほぼすべての範囲が放射面となっていた。スジイルカは、頭頂部に近い噴気孔の前方部に小さな楕円形の放射面をもつのみであり、他の 4 種とは大きく異なっていた。

図 13 は、5 種のイルカ頭部のメロン後端付近における冠状面の二次元 CT 画像である。ネズミイルカ科である NBHF 種のネズミイルカとイシイルカには、NBHF 波の生成に関わっているのではないかと推測されている“porpoise capsule” (Huggenberger et al., 2009) がはっきりと確認された。この構造は、図 13 で併記された他科 (マイルカ科スジイルカ、マイルカ科カズハゴンドウ、コマッコウ科

コマッコウ)にはみられない特徴であり、既往の研究にも、ネズミイルカ以外で porpoise capsule を有する種が報告された例はなかった (表 4)。また、porpoise capsule が NBHF 波の生成に関与する過程については言及されていない。

第4節 考察

現在明らかになっている NBHF 種 15 種のうち 6 種が、音源である dorsal bursae とメロンを結ぶクリックスの伝搬経路上に、ひだ状の前庭囊および網目状構造を有していることが確認された (表 4)。以降、本論文では、この構造を前庭囊およびそれに準ずる構造 (Vestibular sacs and similar structures), VSS と呼ぶ。

VSS は、NBHF 種であるネズミイルカ科では 3 属 (表 1) すべてに確認された。ネズミイルカ属のうち、コハリイルカとコガシラネズミイルカでは解剖所見が報告されていないため、VSS を持つとは断言できない。しかしながら、(表 4) から、発音器官を構成する組織や小器官は、属より下位の分類群では大きな差がみられないことが示唆され、既往の形態学的研究の知見 (Curry, 1992; Cranford et al., 1996; McKenna et al., 2012) を支持した。よって、ネズミイルカ属の 5 種は、すべて VSS を有する可能性が高いと考えられる。

一方で、NBHF 種であるマイルカ科セツパリイルカ属の 4 種には VSS がない (表 4)。また、同じくマイルカ科であり、NBHF 種カマイルカ属のミナミカマイルカも、WB 種他種カマイルカ属と同じ頭部構造を有すると記述されている (Castillo et al. 2017) ことから、マイルカ科の NBHF 種はすべて VSS をもたないことが示唆された。このことから、VSS はすべての NBHF 種に共通する特徴であるとはいえないと考えられた。

しかし、現在頭部構造が明らかになっている WB 種の中に、VSS をもつ種はいない (表 4)。加えて、VSS の存在が確認および強く示唆される種は、NBHF 種全体の過半数である 3 科 8 種からなり、VSS として機能すると考えられる器官がコマッコウ属ではクッション (Clarke, 2003)、ラプラタカワイルカ科では右側前庭囊 (Huggenberger et al., 2010; Frainer et al., 2015)、ネズミイルカ科では両方の前庭囊 (Curry, 1992) と科ごとに異なっている。このことから、系統学的に近縁であるとはいえない 3 科 (Fordyce, 2017) がそれぞれ異なる形態の VSS を発達させ、消音器として利用している可能性が十分に考えられる。

VSS 以外に種間で違いがみられた構造 CT 画像データベースと本研究に供試された標本から、ハンドウイルカやスジイルカのように突出した吻をもつ外洋性マイルカ科では放射面が頭頂部付近に形成され、ネズミイルカやシロイルカ、カズハゴンドウなど吻のない丸い頭部を持つ種では、前頭部前面に大きな放射面を有していた (図 12)。この結果は、放射面の形状の多様性が前頭部の形状および吻の有無によって決まることを示唆しており、周波数帯域の決定に関わる直接的な要因ではないと考えられた。また、ネズミイルカとイシイルカの頭部に認められた porpoise capsule (図 13) は他科の NBHF 種には認められないことに加え、porpoise capsule を用いた NBHF 波の生成メカニズムがこれまで提案されていないことから、porpoise capsule が NBHF 波の生成に明確に関与してい

るとは考えにくい。これらのことから、放射面の大きさおよび porpoise capsule が NBHF 波の生成に関与している可能性は、現時点では低いと判断された。

属内の全種が NBHF 種であるセツパイルカ属は、外洋性マイルカ科に似た発音器官構造を有することが報告されている (Dawson et al., 2017)。そのため、本属はネズマイルカ科、ラプラタカワイルカ科、コマッコウ科のような VSS をもたず、カマイルカ属のような特殊な形態のメロンももたないことが明らかになった。

NBHF 種と WB 種が混在するカマイルカ属では、WB 種であるカマイルカとハナジロカマイルカの少なくとも 2 種が、特異的な落花生様の形状のメロンを有していた。NBHF 種のカマイルカ属であるミナミカマイルカとダンダラカマイルカの解剖所見が明らかになっていないため、現時点では NBHF 種と WB 種の発音器官構造を比較することはできないが、このメロンが NBHF 波の生成に関与している可能性も予想できる。

前側のメロンと後側のメロンの長さを測定することで、2つのメロンの共鳴周波数を算出することができる。もし仮に、カマイルカ属の NBHF 種と WB 種の間で前後のメロンの長さが異なる場合、この共鳴周波数の違いが放射されるクリックスの周波数帯域に影響するかもしれない。この予想について音響学的に妥当な検証を行うためには、メロンの分断された部分とその周囲を覆う筋肉

(McKenna et al., 2012) の音響インピーダンスを明らかにし、2つのメロンと筋肉の間におけるクリックスの伝搬過程を明らかにする必要がある。

本章の結果を総合すると、肉眼で確認できる範囲に限り、全 NBHF 種に共通して存在し、かつ、全 WB 種に存在しなかった小器官は確認されなかった。そのため、NBHF 波の生成過程は単一の消音器構造の寄与のみでは説明されないことが示唆され、消音器仮説は単純には支持されないことが明らかとなった。

しかしながら、VSS はネズミイルカ科、ラプラタカワイルカ科、コマッコウ科の3科が有しており、VSS をもたなかったのはマイルカ科に属する NBHF 種のみであることがわかる。また、コマッコウとマッコウクジラあるいはラプラタカワイルカと他のカワイルカ類のように、系統学的に近縁でありながら NBHF 種と WB 種が混在するグループ (Fordyce, 2017) の中では、NBHF 種のみが VSS を有していた (表 4)。このことは、VSS が NBHF 波の生成に関与している可能性を形態学的観点からも強く示唆するものであり、同時に、マイルカ科の NBHF 種とそれ以外の分類群では NBHF 波の生成方法が異なっている可能性も示唆される。

表4 ハクジラ類のクリックス周波数特性と頭部解剖所見。灰色の領域はNBHF種。参考文献の¹⁾は周波数特性,²⁾は解剖所見。³⁾の*は本研究, それ以外はデータベースを参照した。LPF/HPF/CF:低ピーク/高ピーク/中心周波数, SL:左右対称形の頭蓋骨, LES/SES:大/小ES(図12ネズミイルカ/スジイルカ), PM:落花生様メロン, () :未確認だが存在を示唆。

科	属	学名	標準和名	クリックス ¹⁾			解剖 ²⁾		その他 ³⁾	参考文献
				LPF	HPF	CF	VSS	SL		
マッコウクジラ科	マッコウクジラ属	<i>P. macrocephalus</i>	マッコウクジラ			15	×	×	¹⁾ Madsen et al. (2002) ²⁾ Huggenberger et al. (2016)	
コマッコウ科	コマッコウ属	<i>K. breviceps</i>	コマッコウ	130	129		○	×	LES ¹⁾ Madsen et al. (2005) ²⁾ Clarke (2003)	
	コマッコウ属	<i>K. sima</i>	オガワコマッコウ	126			○	×	LES ¹⁾ Merkens et al. (2016) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
アカボウクジラ科	アカボウクジラ属	<i>Z. cavirostris</i>	アカボウクジラ	40	42		×	×	¹⁾ Zimmer et al. (2005) ²⁾ Cranford et al. (2008)	
ガンジスカワイルカ科	ガンジスカワイルカ属	<i>P. gangatica</i>	ガンジスカワイルカ	58.8	61.4		×	×	¹⁾ Jensen et al. (2013) ²⁾ Purves and Pilleri (1973)	
ヨウスコウカワイルカ科	ヨウスコウカワイルカ属	<i>L. vexilifer</i>	ヨウスコウカワイルカ	71	112.1	78.9	×	×	¹⁾ 中村 (1999) ²⁾ Zhou (2009)	
ラブラタカワイルカ科	ラブラタカワイルカ属	<i>P. blainvillei</i>	ラブラタカワイルカ	130			○	○	¹⁾ Von Fersen et al. (2000) ²⁾ Frainer et al. (2015)	
アマゾンカワイルカ科	アマゾンカワイルカ属	<i>I. geoffrensis</i>	アマゾンカワイルカ			94.4	×	×	¹⁾ Yamamoto et al. (2015) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
イッカク科	イッカク属	<i>M. monoceros</i>	イッカク			53	×	×	¹⁾ Miller et al. (1995) ²⁾ Nweeia et al. (2012)	
ネズミイルカ科	ネズミイルカ属	<i>P. phocoena</i>	ネズミイルカ	123.9			○	○	PC, *LES ¹⁾ Au et al. (1999) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	ネズミイルカ属	<i>P. sinus</i>	コガシラネズミイルカ	132.9			(○)	(○)	¹⁾ Silber (1991) ²⁾ Racicot and Colbert (2013)	
	ネズミイルカ属	<i>P. spinipinnis</i>	コハリイルカ	120			(○)	(○)	¹⁾ Reyes Reyes et al. (2018) ²⁾ Racicot and Colbert (2013)	
	スナメリ属	<i>N. phocaenoides</i>	スナメリ	125			○	○	PC, LES ¹⁾ Kamminga et al. (1986) ²⁾ Curry (1992)	
	イシイルカ属	<i>P. dalli</i>	イシイルカ	133			○	○	PC, *LES ¹⁾ Kamminga et al. (1996) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	

表4のつづき。凡例は前頁にしたがう。

科	属	学名	標準和名	クリックス ¹⁾			解剖 ²⁾		その他 ³⁾	参考文献
				LPF	HPF	CF	VSS	SL		
マイルカ科	カワゴンドウ属	<i>O. brevisrostris</i>	カワゴンドウ			94.6	×	×	¹⁾ Jensen et al. (2013) ²⁾ Stacey & Arnold (1999)	
	シャチ属	<i>O. orca</i>	シャチ	20-30	40-60	50	×	×	¹⁾ Au et al. (2004) ²⁾ Cozzi et al. (2017)	
	オキゴンドウ属	<i>P. crassidens</i>	オキゴンドウ	45.7	110	62.3	×	×	¹⁾ Au et al. (1995) ²⁾ Cozzi et al. (2017)	
	ユメゴンドウ属	<i>F. attenuate</i>	ユメゴンドウ	40	100	70-85	×	×	¹⁾ Madsen et al. (2004a) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	カズハゴンドウ属	<i>P. electra</i>	カズハゴンドウ			21.7	×	×	LES ¹⁾ Baumann-Pickering et al. (2015) ²⁾ LeDuc (2009)	
	ハナゴンドウ属	<i>G. griseus</i>	ハナゴンドウ	30-50	80-100	47.9	×	×	¹⁾ Philips et al. (2003) ²⁾ Cozzi et al. (2017)	
	コビトイルカ属	<i>S. fluviatilis</i>	コビトイルカ			99.2	×	×	¹⁾ Yamamoto et al. (2015) ²⁾ Fettuccia et al. (2009)	
	スジイルカ属	<i>S. attenuate</i>	マダライルカ	40-60	120-140	69.4	×	×	¹⁾ Schotten et al. (2004) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	ハンドウイルカ属	<i>T. truncatus</i>	ハンドウイルカ	67.3	114.3	94.1	×	×	SES ¹⁾ 中村 (1999) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	マイルカ属	<i>D. delphis</i>	マイルカ	81.4	114.8	112.1	×	×	SES ¹⁾ 中村 (1999) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	カマイルカ属	<i>L. Obliquidens</i>	カマイルカ	22	39		×	×	PM ¹⁾ Soldevilla et al. (2008) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	
	カマイルカ属	<i>L. albirostris</i>	ハナジロカマイルカ	115	250	82	×	○	PM ¹⁾ Rasmussen & Miller (2002) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	
	カマイルカ属	<i>L. australis</i>	ミナミカマイルカ		126	129	(×)	○	(PM) ¹⁾ Kyhn et al. (2010) ²⁾ Castillo et al. (2017)	
	カマイルカ属	<i>L. cruciger</i>	ダンダラカマイルカ		125		(×)	×	¹⁾ Kyhn et al. (2009) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	
	セツパリイルカ属	<i>C. hectori</i>	セツパリイルカ		125		×	×	LES ¹⁾ Dawson & Thorpe (1990) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	
	セツパリイルカ属	<i>C. commersonii</i>	イロワケイルカ		125.4		×	○	LES ¹⁾ 中村 (1999) ²⁾ Huggenberger et al. (2017)	
	セツパリイルカ属	<i>C. heavisidii</i>	コシャチイルカ		122-130		(×)	○	¹⁾ Morisaka et al. (2011) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	
	セツパリイルカ属	<i>C. eutropia</i>	ハラジロイルカ		126		(×)	○	¹⁾ Götz et al. (2010) ²⁾ Galatius & Goodall (2016)	

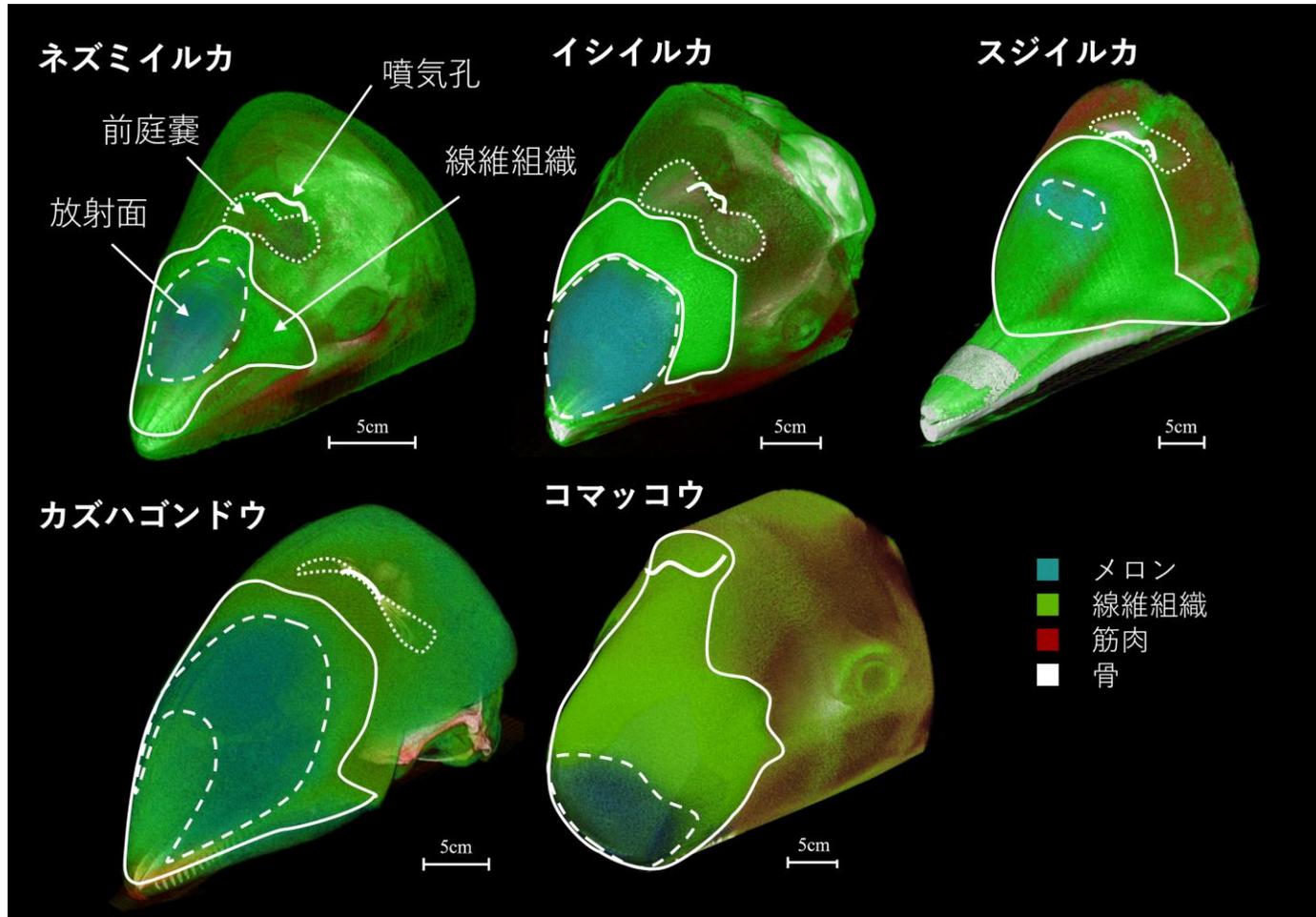


図 12 5種のイルカの頭部の三次元 CT 画像。ネズミイルカ（左上）に噴気孔，前庭囊（点線），線維組織（実線），放射面（破線）を示した。

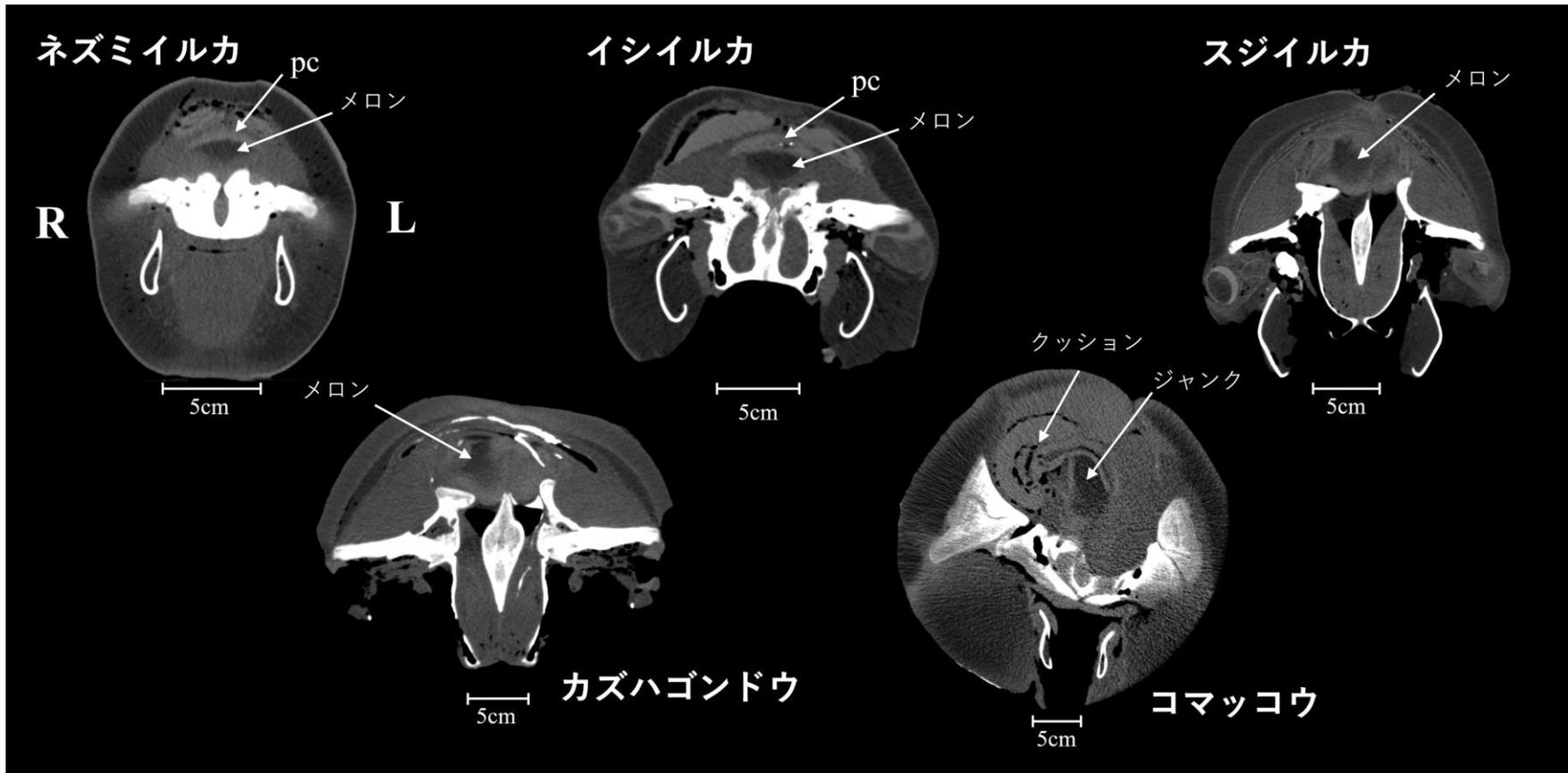


図 13 5種のイルカの頭部の二次元 CT 画像。画像はすべて、メロンの最後端部分でスライスされた冠状面図を吻側から見たものである。porpoise capsule をもつ種に関しては、図中に pc として示した。

第4章 NBHF種およびWB種の頭部標本を用いた周波数応答の測定

第1節 背景と目的

NBHF種の頭部が実際にNBHF波を生成する能力をもつことを検証によって示す際はその音源の扱いに注意する必要がある、必ずしも生きたイルカを用いることが検証に適しているとはいえない。クリックスは phonic lips の振動によって発生するため、正確に音源の音響学的特性を明らかにするには生きたイルカの噴気孔内壁の振動を調べなければならず、実現はきわめて不可能に近い。また、種ごとの音源の音響学的特性が必ずしも同じであるとは限らず、鼻道内の空気の振動と区別することも難しい。このことから、検証には遺骸の頭部標本を用いることが適切であると考えられる。ただし、消音器の機能を有すると考えられるVSS周辺のみを切り出してしまうと、筋肉などの軟組織で覆われたVSSは支持を失ってつぶれてしまう。このとき、空気空間の喪失や本来起こらない位置での軟組織同士の接触が起こることが予想され、音波の伝搬過程を正しく再現できない可能性がある。以上の理由から、本章では、NB種とWB種のイルカの非破壊状態の頭部標本が用いられた。

図14は、ハイパスフィルタの存在と周波数応答測定結果の組合せを示したものである。もし、NBHF種の頭部に低周波帯域を消音するハイパスフィルタが存在するならば、NBHF種の頭部はパターン1を、WB種の頭部はパターン2を示

すはずである。

本研究では、噴気孔内部にある音源の dorsal bursae (図 2) を様々な周波数の音で加振し、その加振に用いた音の音圧レベル (dB) と放射面から放射された音の音圧レベル (dB) を記録することで、音源から放射面の間における減衰量の周波数特性を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料と方法

NBHF種であるネズミイルカと、WB種であるカズハゴンドウの頭部標本を各1個体分ずつ用いて、周波数応答の比較を行った(表2)。カズハゴンドウは、多くの外洋性マイルカ科に共通する形態学的特徴である長い吻を持たず、頭部の外形がネズミイルカに似ている。そのため、今回用いられた対象種の中では、ネズミイルカと比較する上で最も適当であると考えられた。

標本は各種1個体が用いられた。これは、発音器官の同部位における軟組織の伝搬特性の個体差について、本研究では考慮する必要はないと考えたためである。第2章の結果(図11a)より、ネズミイルカの頭部組織の音響インピーダンスの差が組織間で最も小さくなるのは音源付近の線維組織とメロンの間($x=105.17\text{mm}$)であり、その差は4%である。つまり、ネズミイルカの頭部において音響インピーダンスが少なくとも4%異なれば、軟組織の材質が変わりうることを意味している。同種のイルカの異なる個体間において、同じ部位における軟組織に材質が異なるほどの音響インピーダンス差があるとは考えにくい。そのため本研究では、伝搬特性の個体差について考慮する必要はないと判断した。

実験を行う前に両種の頭部標本をよく洗浄し、気嚢や鼻道をはじめとする空気空間に溜まった砂や皮膚片などを取り除いた。洗浄後は水をよく切り、空気空間が水で満たされることのないよう注意した。両種のさらなる詳細な標本情報

については、2章の表2に記載した。本実験に供されたネズミイルカとカズハゴンドウの頭部標本はそれぞれ1個体分ずつであったが、イルカの発音器官構造には大きな個体差および成長段階における構造的差異はない(Huggenberger et al., 2009)。そのため、本結果をそれぞれ、ネズミイルカおよびカズハゴンドウの頭部の周波数応答の代表値とみなしても差し支えないと考えられた。

ファンクションジェネレータ(アズワン, AWG1005)から発振された信号は、本研究のために制作された真空管アンプ(図15)を経て、イルカ頭部の音源付近に挿入されたトランスデューサ1(ブリュエル&ケアー, TYPE 8103:以降T1とする)に伝搬し、dorsal bursae周囲の組織を加振した(図16)。この一連のシステムを、以降は「発信系」と称する。音響信号は、ネズミイルカとカズハゴンドウのクリックス周波数帯域(表4)を含む10-180kHzにおいて、対数軸上で等間隔となるように9種類の周波数(22.6, 29.2, 37.9, 49.1, 63.7, 82.6, 107.1, 138.8, 180.0 kHz)を設定し、正弦波で出力した。

頭部のクリックス放射面の中央部分にはトランスデューサ2(T2)を挿入し、T1から発信され発音器官内を伝搬した音を受信した(図16)。トランスデューサ3(T3)はT2と同じく受信用であるが、発信系のT1と最近距離で6.2mm離して挿入することで、消音器様構造にあたる音源とメロンの間の領域を伝搬する前の音を記録した(図16)。T2とT3で受信された信号は、チャージアンプ

(ブリュエル&ケアー, NEXUS Charge Amplifier, Types 2692-C), A/D コンバータ (Avisoft Bioacoustics, UltraSoundgate116) を経て, 記録用ソフト (Avisoft Bioacoustics, Avisoft-RECORDER) を用いて記録された (サンプリング周波数: 384kHz, 8-bit)。以降, 放射面に伝搬した音響信号を受信し, 記録する一連のシステムを「受信系」と呼ぶ。

各トランスデューサは, メスを用いて音源周囲組織および放射面中央部を深さ 2.5cm 程度の十字スリット状に切開したのち, スリット部分への空気の侵入を防ぐ目的で, 超音波検査用ゲル (WiSM, ソニック HS) を満たし, 挿入した。各トランスデューサの指向性及び感受性は, 図 17, 図 18, 図 19 に示し, 挿入箇所の詳細な位置およびマイク同士の位置関係は, 図 20 に示した。

記録された音響信号は, フリーソフトウェア (Wavespectra, V1.50) を用いてスペクトル表示を行い, マイクごと, 周波数ごとの音圧レベルを記録し T3 と T2 の音圧レベル差 (SPL_{T3-T2}) を求めた。以上の操作を, ネズミイルカとカズハゴンドウの両種に対してそれぞれ 10 回ずつ行い, 平均の SPL_{T3-T2} を求めた。

第3節 結果

図 21 は、10 回の周波数応答測定の結果である。測定エラーを除く、37.9-180.0kHz の 7 種類の周波数における音圧レベル (dB) を示した。ネズミイルカとカズハゴンドウの結果を比較すると、特にカズハゴンドウでは、測定値のばらつきがきわめて小さかった。

図 22 は、図 21 の結果から算出された SPL_{T3-T2} の平均値を示している。NBHF 種のネズミイルカでは、37.9-107.1kHz における減衰量が少なくとも 36dB 以上であったのに対し、138.8-180.0kHz での減衰量は 22.8dB 以下であった。WS 種であるカズハゴンドウの周波数応答はネズミイルカと大きく異なり、減衰量が 30dB よりも大きくなったのは 37.9kHz のみであり、その他の周波数帯域においては、21dB 以上の減衰は認められなかった。

第4節 考察

本研究では、ネズミイルカとカズハゴンドウの頭部について、7種類の周波数における減衰量が明らかにされた。図 21 および図 22 から、ネズミイルカの頭部そのものに、107.1kHz 以下の周波数の音を、少なくとも 35dB 以上減衰させる能力があることが明らかになった。カズハゴンドウの頭部における減衰は、ネズミイルカほど強い周波数依存性をもたなかった。

本研究の結果および図 14 から、ネズミイルカはパターン 1 に、カズハゴンドウはパターン 2 に相当すると考えられる。すなわち、ネズミイルカの頭部は、WB 波の約 100kHz 以下の成分を大幅に減衰させ NBHF 波に変えるハイパスフィルタの効果をもっていると考えられ、カズハゴンドウの頭部はそのような効果をもたないと考えられた。これは、ネズミイルカの音源から放射面の間伝搬経路上にハイパスフィルタが存在することを示唆しており、本研究で提言されている消音器仮説を支持する結果となった。

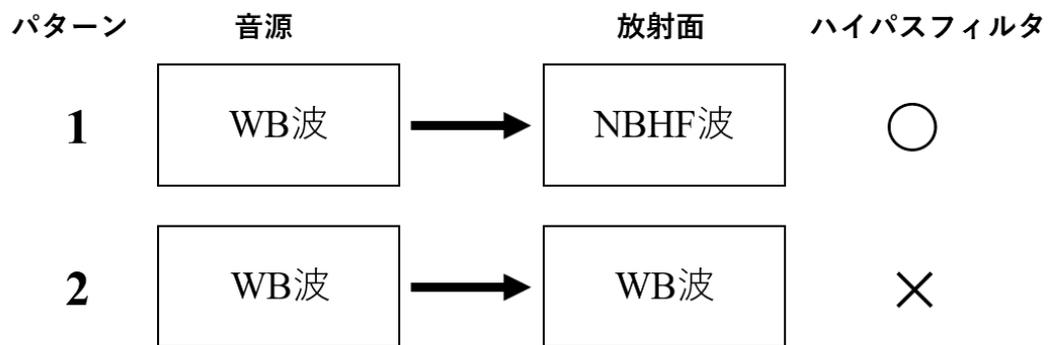


図 14 音源を WB 波で加振した場合に放射面で観測されるクリックと、発音器官内のハイパスフィルタの有無の関係。

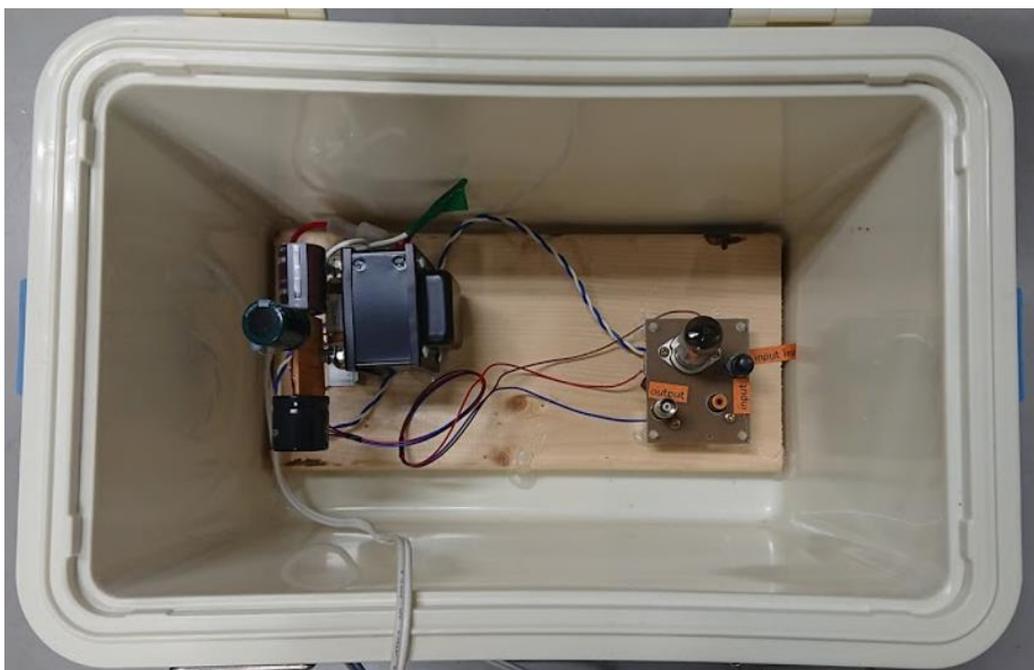


図 15 発信系で用いられた真空管アンプ。

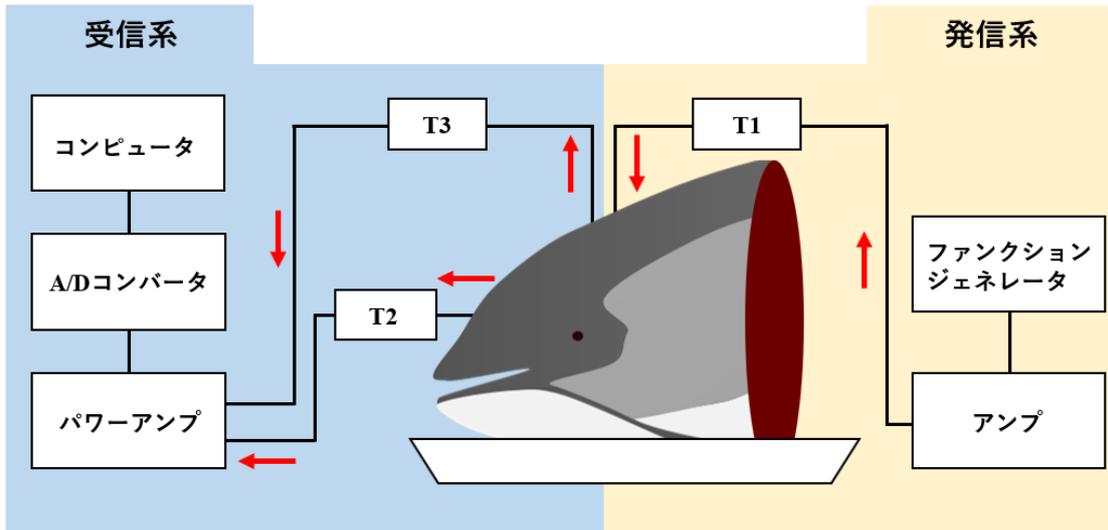


図 16 周波数応答測定実験に用いられた機器の設定図。T1 および T3 は噴気孔に，T2 は放射面に挿入されている。赤矢印は音の進行方向を示している。

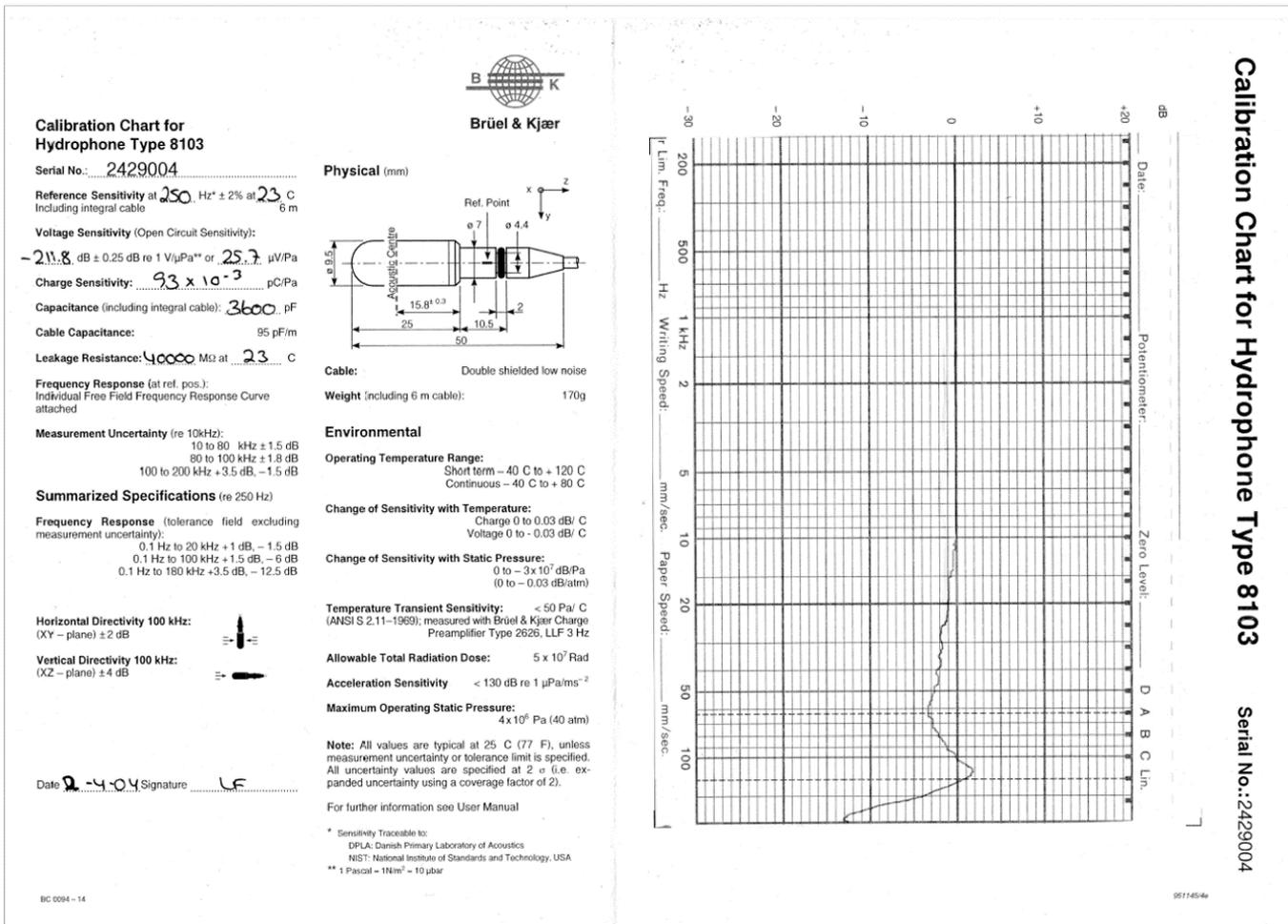


図 17 T1 の指向性及び感受性。

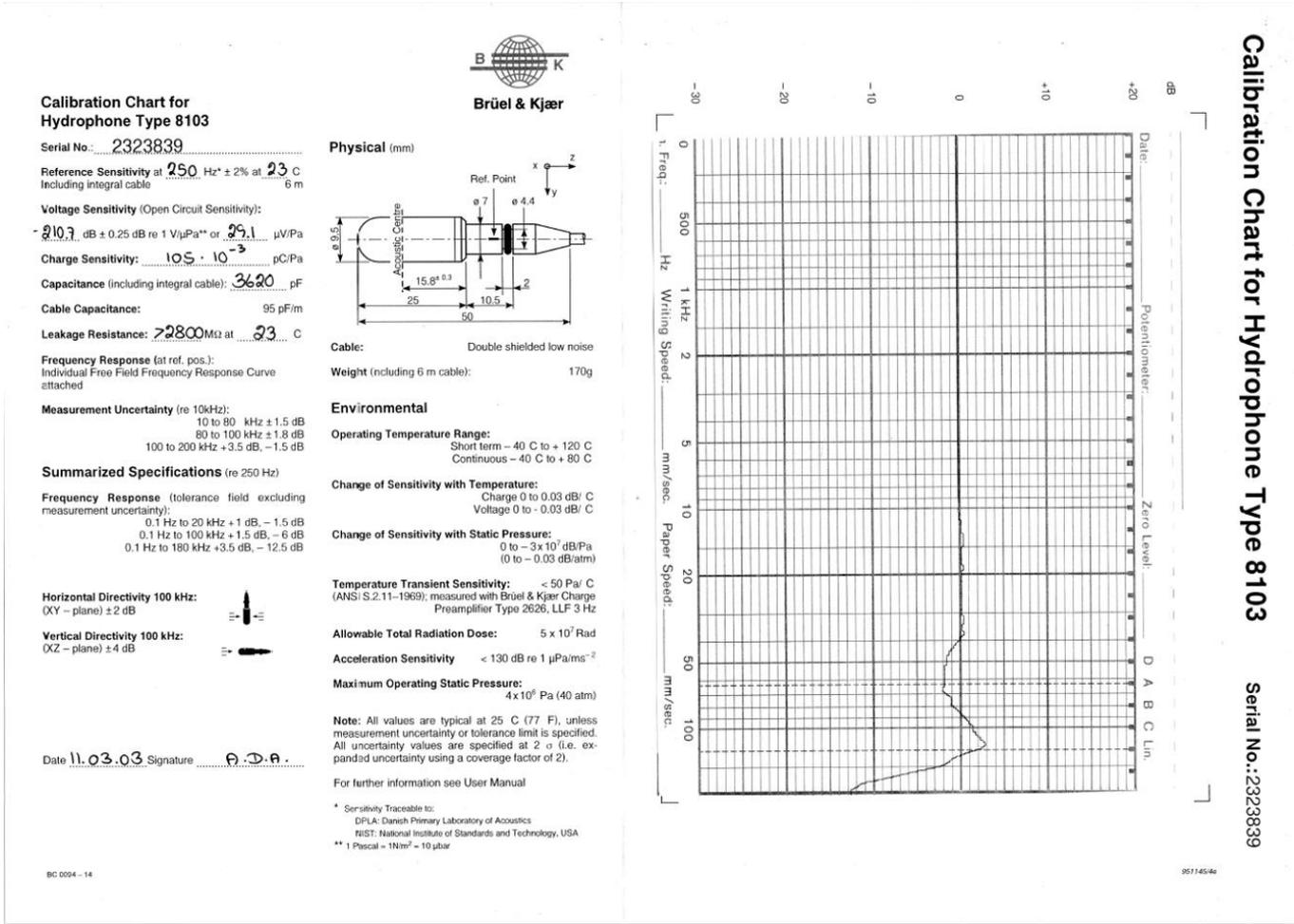


図 18 T2 の指向性及び感受性。

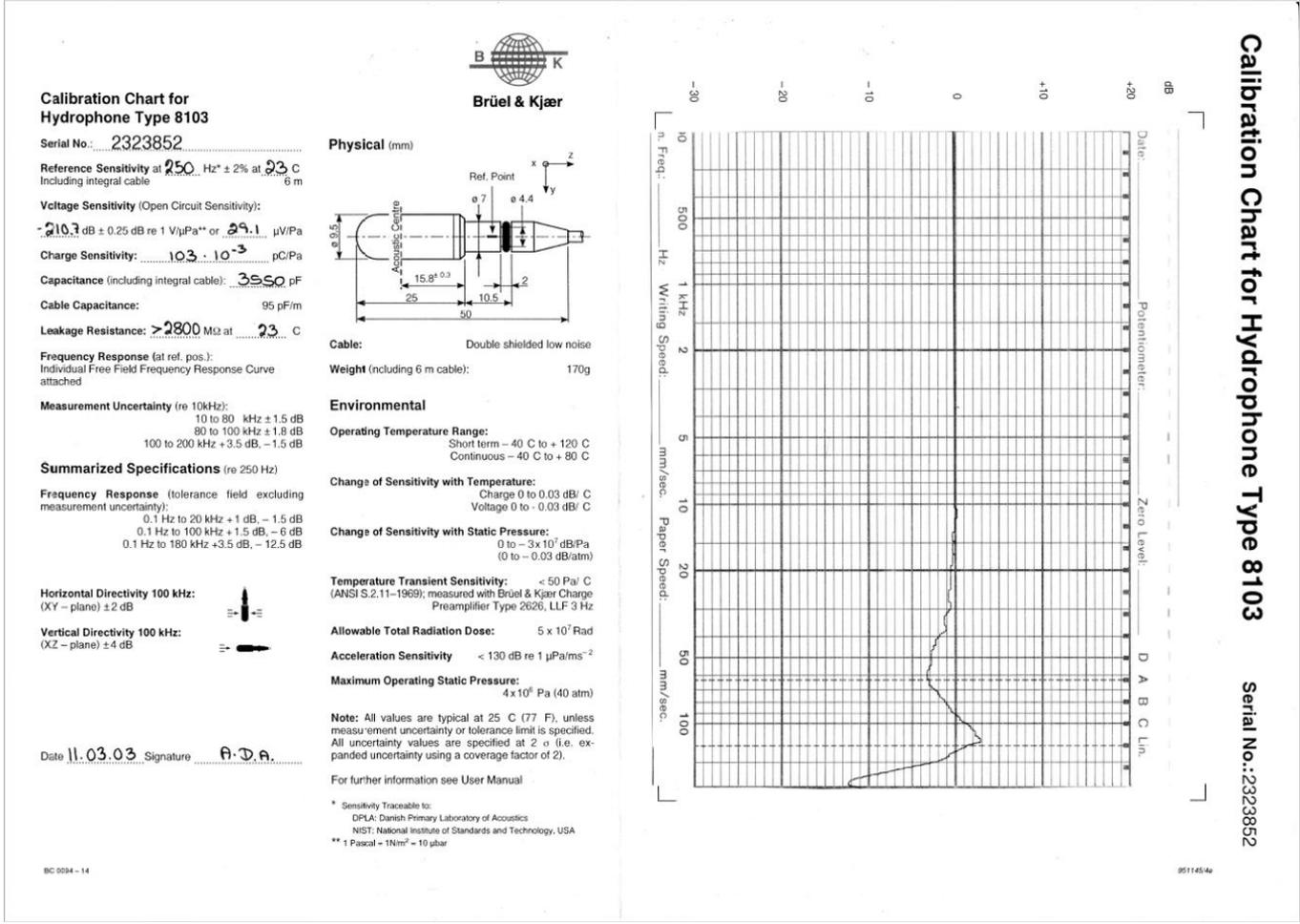


図 19 T3 の指向性及び感受性。

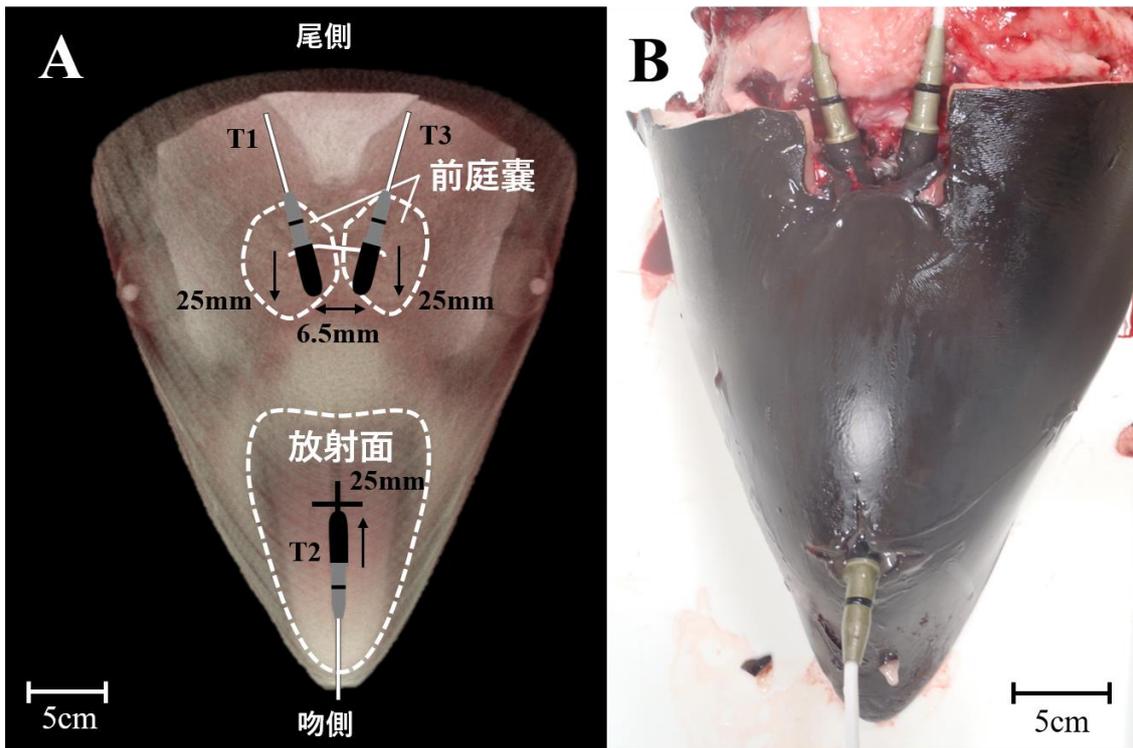


図 20 A:各トランスデューサの挿入位置および位置関係を、ネズミイルカの頭部の三次元 CT 画像上に示したもの。B:実際にトランスデューサを挿入したネズミイルカの頭部の写真。

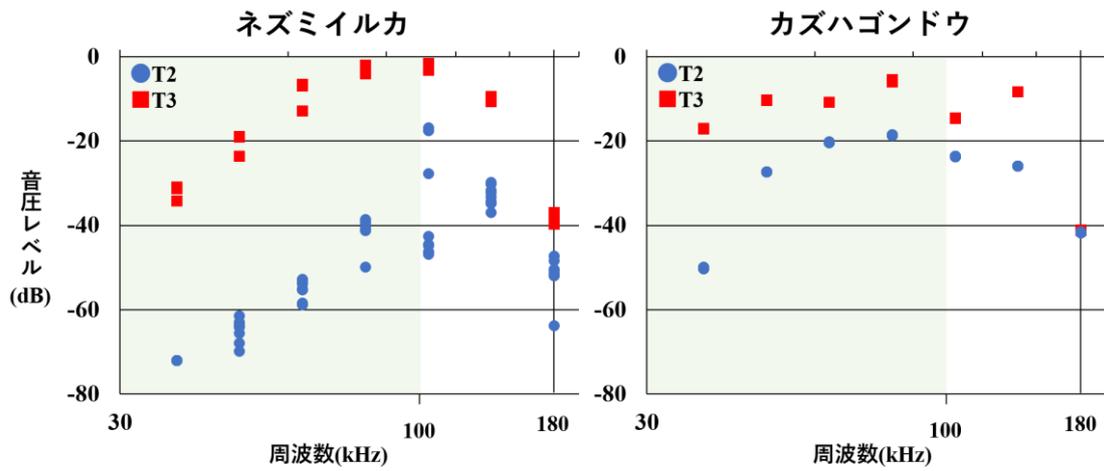


図 21 10 回分の周波数応答測定実験の結果をトランスデューサごとの音圧レベルで表した。緑色の領域は、周波数が 100kHz 以下であることを示している。

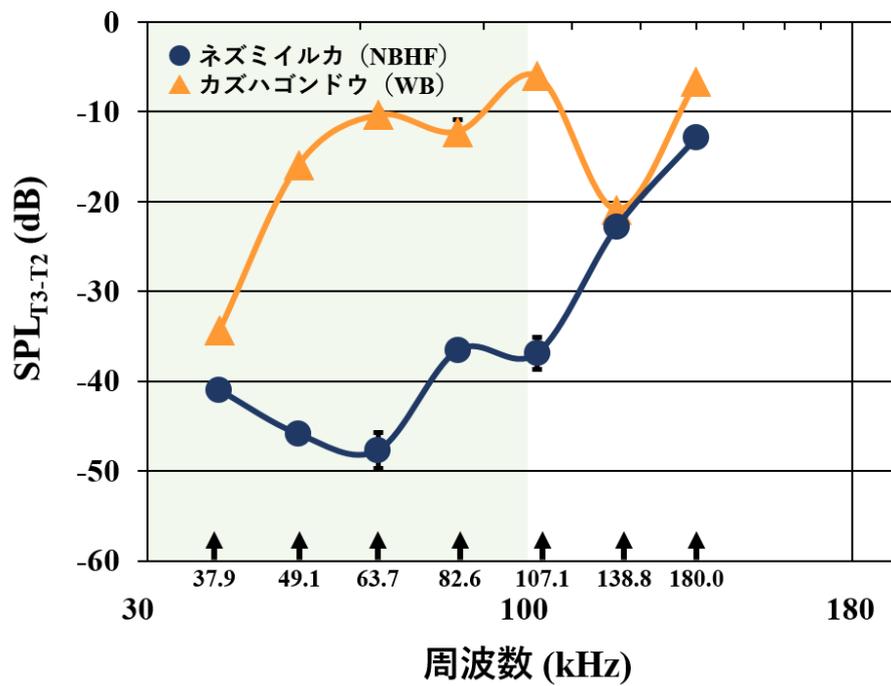


図 22 周波数応答の測定結果。SPL_{T3-T2}10 回の測定の平均値と標準誤差を示した。図中の数字は、周波数を表す。緑色の領域は、周波数が 100kHz 以下であることを示している。

第5章 総合考察

第1節 消音器仮説の検討

本研究では、NBHF 種がもつ前庭囊およびそれに準ずる器官 (VSS) に、100kHz 以下の周波数成分を消音する効果があるとする「消音器仮説」を提案し、その妥当性を検討した。

クリックスの伝搬経路上に存在すると予想された消音器構造が機能するメカニズムを明らかにするために、まず、音響学的に正しいクリックスの伝搬経路を明らかにすることを目的として、頭部の発音器官を構成する各組織の音響インピーダンスの分布を明らかにし、音の透過率 (T) の高い経路を明らかにした。

その結果、これまでに提唱されてきたクリックスの伝搬経路を支持するとともに、前庭囊のひだ状構造同士の間隙にクリックスが十分伝わりうることが明らかになった (第2章)。以上のことから、消音器構造は、発音器官内におけるクリックスの伝搬経路上に存在すると考えられ、第1章第4節に提言された条件1)を満たすと考えられた。

また、現時点において NBHF 種であることが判明しているすべての種の発音器官の形態学的特徴について既往の知見を精査し、NBHF 種に共通する発音器官構造を明らかにした (第3章) ところ、現時点で報告されている 15 種の NBHF 種の中で解剖所見が報告されている 8 種のうち、6 種 (ネズミイルカ属ネズミイ

ルカ、イシイルカ属イシイルカ、スナメリ属スナメリ、コマッコウ科コマッコウ属コマッコウ、オガワコマッコウ、ラプラタカワイルカ科ラプラタカワイルカ属ラプラタカワイルカ)が、発音器官内に前庭嚢およびそれに準ずる VSS を有することが確認された(第3章)。また、解剖所見の報告されていない7種のうち、ネズミイルカ科ネズミイルカ属の3種(コハリイルカ、メガネイルカ、コガシラネズミイルカ)については、ネズミイルカ属、イシイルカ属およびスナメリ属の3属が酷似した発音器官構造を持つ(表4)ことから、発音器官の構造は属間およびそれより下位の分類群間では異なる可能性が高いことが示唆され(第3章)、VSS を有する可能性が高いと判断された。また、すべての WB 種について、VSS をもつ種はいなかった。このことから、現在判明している NBHF 種全15種のうち、3科5属9種が VSS をもつことが確認および強く示唆され、消音器構造を有するのは NBHF 種のみであることが確認されたため、第1章第4節に提言された条件2)を部分的に満たすと考えられた。

そして、NBHF 種であり VSS をもつネズミイルカと、WB 種であり VSS をもたないカズハゴンドウの頭部について周波数応答の測定を行ったところ、ネズミイルカの頭部のみに、100kHz 以下の周波数の音を大きく減衰させる効果があることが確認された(第4章)。このことから、人為的に WB 波を発生させた場合、放射面に NBHF 波が生成されると判断され、第1章第4節に提言された条

件 3)を満たすと考えられた。

以上のことから、本研究は、VSS が発音器官の中で消音器として機能しうる可能性が十分にあることを音響学的見地からも支持し、4科7属15種のNBHF種のうち3科5属9種がこの消音器様構造を用いている可能性を示唆した。しかし、残る1科2属6種は消音器様構造をもたないことが確認および強く示唆され、これらの種は別のメカニズムを用いてNBHF波を生成していると考えられた。そのため、本研究では、VSSを持つNBHF種についてのみ消音器仮説が成立すると考えた。

既往の知見では、NBHF種とWB種の間における頭部の形態学的特徴の比較が行われており、NBHF波の生成過程についていくつかの提言がなされてきた(第1章)。3章の(表4)から、これらの提言について考察した。

WB種が左右非対称形の、NBHF種は左右対称形の頭蓋骨をもつとする知見(Huggenberger et al., 2017)については、(表4)に示された各種のイルカの頭蓋骨の左右対称性より、WB種であるカマイルカは左右対称形の頭蓋骨を、NBHF種であるコマッコウ属は左右非対称形の頭蓋骨をもつことが明らかになったため、本研究では支持されないと判断した。

WB種のメロン後端部はdorsal bursaeと接続し枝状に伸びるが、NBHF種にはその特徴がないという知見(McKenna et al., 2012)は、カマイルカ属とセツパリ

イルカ属の NBHF 種が、同属（科）の WB 種と似た頭部構造をもつことが既往の知見によって示唆されていた（第 3 章）ため、本研究では支持されないと判断した。

NBHF 種であるネズミイルカ科の線維組織がメロン後端部を覆う独特な形状を示す (porpoise capsule) という知見 (Huggenberger et al., 2009) について, porpoise capsule を有すると確認されたのはネズミイルカ科の 3 種 (ネズミイルカ, スナメリ, イシイルカ) のみであった。VSS が複数の科に存在することが確認された一方で porpoise capsule は, ネズミイルカ科のみに共通する特徴であることが示唆されており, NBHF 波を生成するメカニズムの記述がこれまでなされていないことから, 本研究では, porpoise capsule は NBHF 波の生成に関与する知見を現段階では支持しないと判断した。

第2節 VSSをもたないNBHF種におけるNBHF波の生成機構

第3章から、NBHF種のうち、VSSをもつことが確認あるいは示唆された9種を除いた6種はすべてマイルカ科であることが明らかになった。その内訳は、カマイルカ属2種（ミナミカマイルカ、ダンドラカマイルカ）とセツパリイルカ属4種（イロワケイルカ、セツパリイルカ、コシャチイルカ、ハラジロイルカ）であった。

発音器官の構造は属およびそれより下位の分類群では異なる可能性が高いことが示唆された（第3章）ことから、カマイルカ属はNBHF種・WB種に関わらず、カマイルカ属独特の形状のメロンをもつ発音器官構造を有することが示唆された。これは、セツパリイルカ属についても同じことがいえる。また、セツパリイルカ属については、マイルカ科の他のWB種と酷似した頭部構造を有していることが報告されていた（第3章）。このことから、セツパリイルカ属は、大部分のWB種マイルカ科と同じ発音器官構造を有する可能性が高いことが示唆された。

消音器以外によるNBHF波の生成方法として、音源である dorsal bursae そのものの振動がNBHF波である可能性、および dorsal bursae 自身が共鳴することでNBHF波を生成している可能性はきわめて低いことは第1章で述べた。このことから、VSSをもたないカマイルカ属とセツパリイルカ属について、まずは

クリックスの伝搬経路上のどこかで共鳴が生じていると考えるのが妥当である。

カマイルカ属のメロンは、特徴的な落花生様の形状を示し、音源側の小メロンと吻側の大メロンに分かれ、2つのメロンは筋組織と線維組織で分断されほぼ独立する (McKenna et al., 2012; Hashimoto et al., 2015)。この構造は一般的な WB 種マイルカ科には存在せず、前後に分断されたメロンそれぞれの共鳴周波数の違いが NBHF 波の生成に関与している可能性が示唆された (第 3 章)。この推論に関しては、今後カマイルカ属の NBHF 種と WB 種両方で標本を収集し、頭部組織の音響インピーダンスを測定することで、検証が可能になると考えられる。

一方、マイルカ科セツパリイルカ属は、他の NB 種マイルカ科と酷似した頭部構造を示すことが分かっており、本属の発音器官の内部におけるクリックス伝搬経路上には、周波数帯域を決定する消音部位になりえる小器官が発見されなかった (第 3 章)。そのため、本属の NBHF 波は音源で生成していると予想せざるを得ない。しかし、NBHF 波を音源で生成することが不可能であると考えられる理由は、すでに第 1 章第 1 節で述べられた。

近年の研究で、セツパリイルカ属セツパリイルカのクリックスは、ネズミイルカのクリック스에代表される NBHF 波とは異なり、上限が 250kHz に及ぶ独特な周波数特性を示すことが明らかになった (図 23)。また、同属のイロワケイルカ飼育個体は、コミュニケーションをとる対象に応じて複数パターンのクリック

ス周波数スペクトルを示すことが報告されており、能動的にクリックスの周波数を変えることができるのではないかと考えられている (Reyes Reyes et al., 2016)。このことから、イロワケイルカのクリックス周波数スペクトルは、ネズミイルカのように 100kHz 以上の高周波数成分からなるものの、その帯域幅はハンドウイルカに似て比較的広いことが明らかになった。そのため、イロワケイルカは、音源そのものの振動数を能動的に変化させ、クリックスの下限周波数を 100kHz 以上に引き上げる、いわば「高周波広帯域クリックス、WBHF 波」を生成していることが考えられた。

このセツパリイルカ属に独特な WBHF 波は Morisaka and Connor (2007) では明言されておらず、イロワケイルカとネズミイルカのクリックスの帯域幅が異なるという知見はこれまで報告されてこなかった。これはおそらく、Morisaka and Connor (2007) で引用された、イロワケイルカのクリックス周波数特性を明らかにした研究 (中村, 1999) が行われた当時には、200kHz 以上の高帯域音を損失なく記録する技術が発達していなかったためであろうと考えられる。

第 1 章第 1 節に述べられた通り、音源でパルス波として生成した直後のクリックスが狭帯域となることは現実的でない。しかし、WBHF 波のように高周波数ではあるが広帯域の音であれば、音源で生成できる可能性は考えられる。

これらのことから、本研究では、セツパリイルカ属のクリックスはネズミイル

カの NBHF 波とは異なる機構で生成すると考えた。単位時間あたりの音源の振動数を増加させることで、100kHz を下回らない広帯域音である WBHF 波を生成している可能性があるかと推察した。

第3節 NBHF 波の生成機構の多様性と小型ハクジラ類の生態

Morisaka and Connor (2007) は、沿岸性で群れをつくらない一部の小型ハクジラ類がシャチの捕食圧にさらされた結果、シャチが聴き取ることのできる WB 波ではなく、NBHF 波を用いる個体が選択され、今日の NBHF 種になったと推察した。以降、この考察を本章では「シャチ回避説」と称する。

シャチ回避説は、NBHF 種が系統学的に必ずしも近縁でない様々な分類群から構成されており、現生 WB 種と共通の祖先から比較的新しく分岐したと考えられることが、その根拠となっている (Morisaka and Connor, 2007)。しかしながら、NBHF 種の存在が疑われていたカマイルカ属およびカワイルカ属についてクリックスの周波数特性が明らかになっていなかったため、正確な NBHF 種の全体数を把握することや、NBHF 種に共通する生態学的特徴を追究し、シャチ回避説の信頼性を向上させることは困難であった。

本研究第3章において、NBHF 種のクリックス周波数特性に関する新たな情報が加わった。カワイルカ類の中では、ガンジスカワイルカ (Jensen et al., 2013) およびアマゾンカワイルカ (Yamamoto et al., 2015) の周波数スペクトルが明らかにされ、WB 種であることが明らかにされたため、唯一の海洋性種であるラブラタカワイルカ (Von Fersen et al., 2000) のみが NBHF 種であることが明らかになった。加えて、河口域に生息するマイルカ科のカワゴンドウ (Jensen et al., 2013)

も WB 種であることが判明したため、河川への適応は NBHF 波が適応するに至った直接の理由ではないと考えられた。

また、第 3 章では、発音器官の構造とクリックスの周波数特性との関連性も明らかになった (表 4)。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、消音器として機能する可能性が強く示唆される (第 2 章、第 4 章) VSS の存在が示された。上記の 3 科は、図 24 から、決して近い系統関係にあるとはいえない。このことは、系統学的に遠い関係にある 3 科 (Fordyce, 2017) がそれぞれ異なる形態の VSS を発達させ、消音器として利用している可能性を強く示唆するものである。

カマイルカ属は、同属内に 2 種の NBHF 種 (ミナミカマイルカとダンダラカマイルカ) と 4 種の WB 種 (カマイルカ、タイセイヨウカマイルカ、ハナジロカマイルカ、ハラジロカマイルカ) を含む (表 4)。NBHF 種である 2 種の体サイズは属内でも比較的小型であり、群れサイズも小さい (Cipriano, 2018)。さらに、カマイルカ属は、落花生状に前後に分断された、本属に特有の形態のメロンを有している (表 4)。この分断されたそれぞれのメロンの大きさが、もし NBHF 種カマイルカ属と WB 種カマイルカ属の間で異なるとすると、メロンの共鳴周波数が種間で異なり、NBHF の生成に関与しうる可能性が考えられた。また、カマイルカ属と同じくマイルカ科に属するセツパリイルカ属 (図 24) は、本章第

3 節で 100kHz 以下の低周波音を出さない広帯域クリックス「WBHF クリックス」を用いていると推察され、音源である dorsal bursae で WBHF 波を生成している可能性が示唆された。これらの知見から、NBHF 種と WB 種は、同科内のみならず同属内でも混在することがあり、さらに、一つのクレード内でも複数の NBHF 波生成機構をもつ可能性が考えられた。

ハクジラ類の NBHF 波の進化過程を推察するために、Morisaka et al, (2007) では、化石鯨類の頭骨に関する古生物学的研究より得られた知見が多く参照されている。化石鯨類のエコーロケーションの進化過程に関して形態学的な研究を行うには、発掘された頭蓋骨の化石標本に頼らざるを得ない。そのため、化石鯨類のクリックスの周波数帯域の推定は、頭骨の左右対称性を根拠として行われてきた。これまでに発見されている化石 NBHF 種の頭蓋骨は、現生種とは異なり左右非対称性を示す (Ichishima and Kimura, 2005) ことが知られており、エコーロケーションを行うハクジラ類の祖先は WB 波を用いていたと考えるのが、古生物学的観点における通説である。Morisaka et al. (2007) も、こうした知見を根拠としてシャチ回避説を提言した。すなわち、エコーロケーション能力が備わった最古のハクジラ類は、左右非対称形の頭蓋骨を有しているため WB 波を用いており、進化の過程で、一部の分類群において NBHF 波を用いる個体の適応

度が高くなり、左右対称形の頭蓋骨を有する現生の NBHF 種になったとする理論である。

本研究の第 3 章の結果から、頭蓋骨の左右対称性とクリックスの周波数帯域に関連性はないと考えられた。Goodall (2016) においても、カマイルカ属、セツパリイルカ属、ネズミイルカ科、カワイルカ類の頭蓋骨の左右対称性が比較されており、その結果から、頭蓋骨の左右対称性が NBHF 波の生成に関与しない可能性を示唆している。

しかしながら、本研究は、ハクジラ類の祖先が WB 種であるとする説およびシャチ回避説を別の観点から支持する。

第 2-4 章で得られた知見から、コマッコウ科、ラプラタカワイルカ科、ネズミイルカ科という、ハクジラ類の中でも遠い系統関係にある 3 科 (図 24) が、消音器として働きうる VSS を有していることが確認された。加えて、VSS の形態は 3 科で異なっており、コマッコウ科では網目状構造を持つクッション、ラプラタカワイルカ科では右側の前庭囊の隔壁、そしてネズミイルカ科では左右の前庭囊のひだ状構造が VSS の機能を有すると考えられた (第 3 章)。また、同じく NBHF 種であるマイルカ科のセツパリイルカ属および一部のカマイルカ属は VSS をもたず (表 4)、VSS をもつ種とは異なるメカニズムで NBHF 波を生成している可能性が示唆された (第 3 章)。

もし、仮に、ハクジラ類の祖先が NBHF 種であったならば、現生の NBHF 種はすべて同じ形態の発音器官構造を有し、同じメカニズムで NBHF 波を生成していたはずである。そして WB 種は、元来 NBHF 波を生成するのに適していた発音器官構造で WB 波を生成するために、種間で異なる発音器官構造をもつようになるはずである。

しかし、前述のとおり、現生種では NBHF 種の発音器官構造が分類群間で異なっており、WB 種の発音器官の形態が概ね共通している（第 3 章）。このことから本研究では、ハクジラ類の祖先は NBHF 種でなく、WB 種であるとする知見については支持した。つまり、消音器としての VSS は、コマッコウ科、ラブラタカワイルカ科、そしてネズミイルカ科の 3 科が、いったんそれぞれのクレードに分岐した後の適応によるものであると考えた。これらの知見および図 24 の系統関係から、本研究は、VSS による消音メカニズムが中新世後期以降に発現したという可能性を提言する。

以上の知見から、本研究は、頭骨の左右対称性を論拠とする観点からではなく、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に基づいて、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。

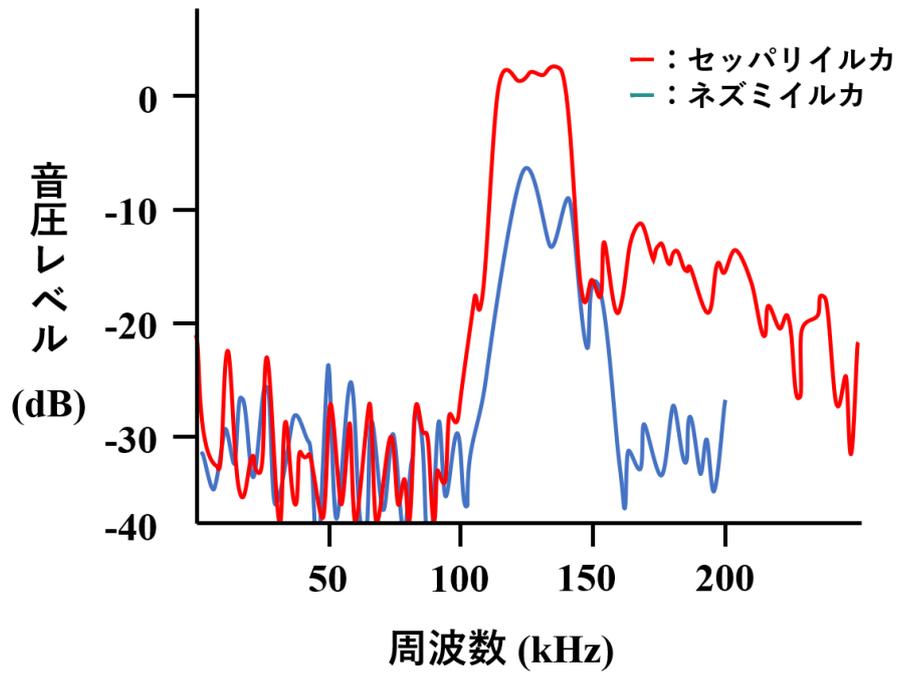


図 23 セツパリイルカとネズミイルカののクリックス周波数スペクトル。セツパリイルカは Tougaad et al. (2010), ネズミイルカは Miller et al. (2013) を参照し, 再描画した。

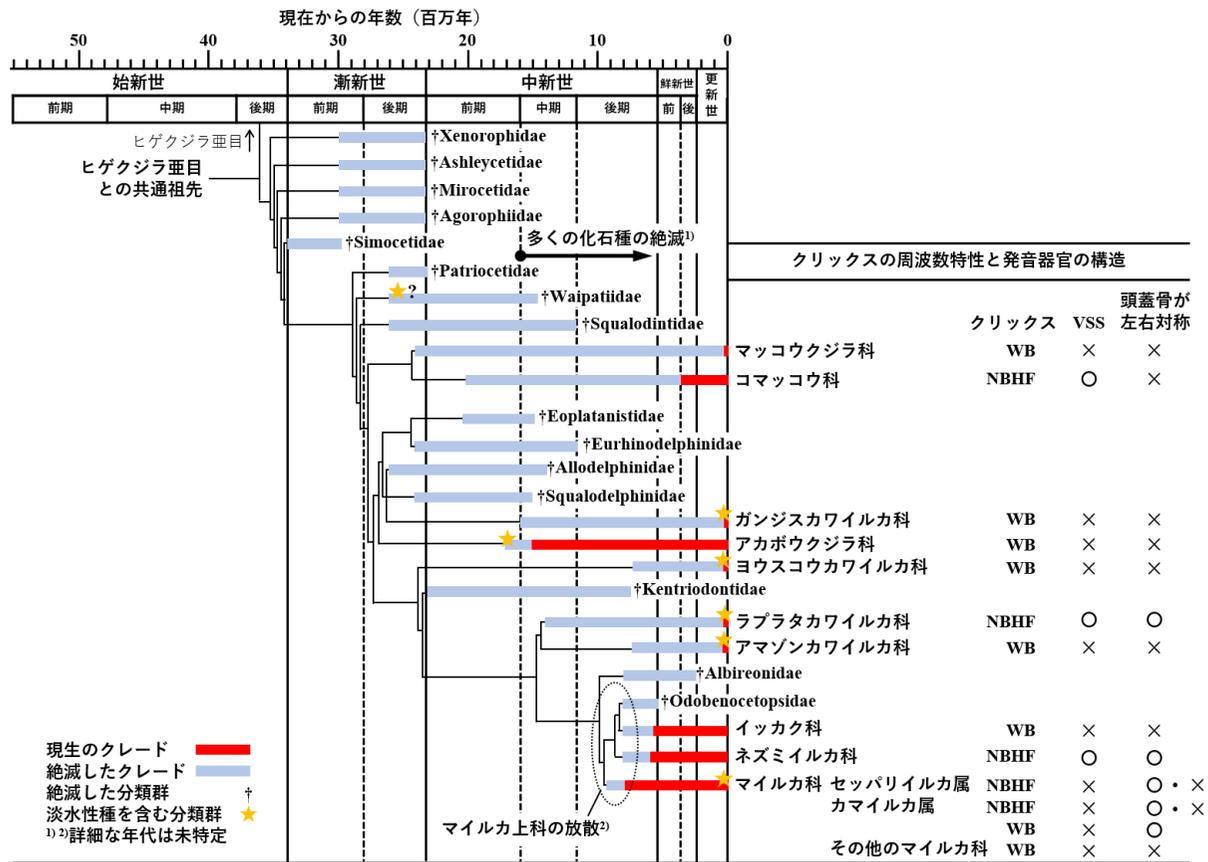


図 24 ハクジラ亜目の系統発生と発音器官構造の関係。現生種のみを日本語で示した。系統発生図は、Uhen(2010)と Churchill et al. (2016) を元に Fordyce (2017) で描画されたものを編集したものである。クリックスの周波数特性と発音器官の構造については、第 3 章の表 4 に記載された情報のうち、VSS の有無と頭蓋骨の左右対称性を記した。

摘要

【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大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 $SPL_{T3-T2}(dB)$ 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 ($1540 \text{ Pa}\cdot\text{s}/\text{m}^3$) 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、マイルカ科セツパリイルカ属 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、セツ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，セツパリエ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。

謝辞

本論文を構成する研究を行うにあたり、数多くの方々にご指導およびご協力をいただいた。北海道大学大学院水産科学研究院の綿貫豊教授、向井徹教授、松石隆教授には、本論文の執筆にあたり数々のご指導およびご助言を頂いた。公立はこだて未来大学の三木信弘名誉教授には、音響学分野に関する専門的なご助言を頂いた。本研究を遂行するにあたり、帯広畜産大学の佐々木基樹教授、麻布大学の山田一孝教授、鶴見大学の植草康浩講師には、解剖学分野における有益なご助言を頂いた。研究に必要不可欠である標本の入手に関しては、国立科学博物館の山田格博士、田島木綿子博士、長崎大学水産学部の天野雅男教授、東京農業大学生物産業学部の小林万里教授、愛媛大学沿岸環境科学研究センターの国末達也教授、ストランディングネットワーク北海道の会員の皆様、北海道大学鯨類研究会会員の皆様をはじめとする方々に多大なるご尽力を頂いた。本研究に用いた標本の解剖調査に携わられたすべての方々に、厚く御礼申し上げる。北海道大学大学院水産科学院の松田純佳博士、松井菜月氏、前田彩貴氏をはじめとする研究室の諸氏には日頃より様々な形で研究に協力いただき、父・黒田茂宏と母・黒田純子には、9年半の長きにわたって研究生活を支えて頂いた。これらすべての方々の協力なしには、本研究の完成はなしえなかった。本論文の作成に関わった全ての方々に、この場をお借りして深く御礼申し上げる。

参考文献

- Au WWL, Herzing DL., (2003). Echolocation signals of wild Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*). *J. Acoust. Soc. Am.* 113: 598.
- Au WWL. (1993). *Sonar of Dolphins*. Springer. p. 104.
- Au WWL., Ford JKB., Horne JK., Newman-Allman KA., (2004). Echolocation signals of free-ranging killer whales (*Orcinus orca*) and modelling of foraging for Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J. Acoust. Soc. Am.* 115: 901–909.
- Au WWL., Kastelein RA, Rippe T., Schooneman, NM., (1999). Transmission beam pattern and echolocation signals of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). *J. Acoust. Soc. Am.* 106: 3699–3705.
- Au WWL., Kastelein RA., Benoit-Bird KJ., Cranford TW., McKenna MF., (2006). Acoustic radiation from the head of echolocating harbor porpoises (*Phocoena phocoena*), *J. Exp. Biol.* 209: 2726–2733.
- Au WWL., Pawloski JL., Nachtigall, PE., Blonz M., Gisner RC., (1995). Echolocation signals and transmission beam pattern of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). *J. Acoust. Soc. Am.* 98: 51–59.
- Au WWL., Würsig B. (2004). Echolocation signals of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) in Kaikoura, New Zealand. *J. Acoust. Soc. Am.* 115: 2307–2313.
- Au, WWL., Kastelein, RA., Rippe, T., Schooneman, NM., (1999). Transmission beam pattern and echolocation signals of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). *J. Acoust. Soc. Am.* 106: 3699–3705.
- Baumann-Pickering S., Roch MA., Wiggins SM., Schnitzler HU., Hildebrand JA., (2015). Acoustic behavior of melon-headed whales varies on a diel cycle. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69(9): 1553–1563.

- Castillo DL., Flores DA., Cappozzo HL., (2017). Skull ontogeny and modularity in two species of *Lagenorhynchus*: Morphological and ecological implications *J. Morph.* 278: 203–214.
- Cipriano F., (2018). *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Academic Press. pp. 480–701.
- Clarke, MR., (2003). Production and control of sound by the small sperm whales, *Kogia breviceps* and *K. sima* and their implications for other Cetacea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 83: 241–263.
- Computerized Scanning and Imaging Facility of Woods Hole Oceanographic Institution. <http://csi.whoi.edu/>, Accessed 20 May 2018.
- Cozzi B., Huggenberger S., Oelschläger HA., (2016). *Anatomy of dolphins: insights into body structure and function*. Academic Press. pp. 33–49.
- Cranford TW., (2000). *Hearing by whales and dolphins*. Springer. pp. 109–155.
- Cranford TW., Amundin M., (2004). *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago Press. pp. 26–59.
- Cranford TW., Krysl P., Hildebrand JA., (2008). Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier’s beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Bioinspiration & Biomimetics*. 3(1): 016001.
- 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.
- Curry BE., (1992). Facial anatomy and potential function of facial structures for sound production in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall’s porpoise (*Phocoenoides dalli*). *Canadian Journal of Zoology*. 70: 2103–2114.

- Dawson SM, Thorpe W., (1990). A quantitative analysis of the sounds of Hector's dolphin. *Ethology* 86: 131–145.
- Dawson SM., R. Ewan., Fordyce ER., Ridgway SH., Thomas E., Brough TE., Slooten E., (2017). Observations of a New Zealand dolphin (*Cephalorhynchus hectori*) breathing via its mouth. *Mar. Mamm. Sci.* 33(1): 350–355.
- Tougaard J., Kyhn LA., (2010). Echolocation sounds of hourglass dolphins (*Lagenorhynchus cruciger*) are similar to the narrow band high-frequency echolocation sounds of the dolphin genus *Cephalorhynchus*. *Mar. Mamm. Sci.* 26(1): 239–245.
- Fettuccia DC., Da Silva VMF., Simões-Lopes PC., (2009). Non-metric characters in two species of *Sotalia* (Gray, 1866) (Cetacea, Delphinidae). *Brazilian Journal of Biology.* 69(3): 907–917.
- Fordyce RE., (2017). *Encyclopedia of marine mammals (Third Edition)*. Academic Press. pp. 180–185.
- Frainer G., Huggenberger S., Moreno IB., (2015). Postnatal development of franciscana's (*Pontoporia blainvillei*) biosonar relevant structures with potential implications for function, life history, and bycatch. *Mar. Mam. Sci.* 31(3): 1193–1212.
- Galatius A., Goodall RNP., (2016). Skull shapes of the *Lissodelphininae*: radiation, adaptation and asymmetry. *J. Morphol.* 277(6): 776–785.
- Götz T., Antunes R., Heinrich S., (2010). Echolocation clicks of free-ranging Chilean dolphins (*Cephalorhynchus eutropia*). *J. Acoust. Am.* 128: 563.
- Harper CJ., McLellan WA., Rommel SA., Gay DM., Dillaman RM., Pabst DA., (2008). Morphology of the melon and its tendinous connections to the facial muscles in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), *J. Morphol.* 269: 820–839.
- Hashimoto O., Ohtsuki H., Kakizaki T., Amou K., Sato R., Doi S., et al. (2015). Brown

- Adipose Tissue in Cetacean Blubber. *PLoS one*. 10(2): e0116734.
- Hubbell JH., Seltzer SM., (1995). *Tables of X-ray mass attenuation coefficients and mass energy-absorption coefficients 1 keV to 20 MeV for elements Z= 1 to 92 and 48 additional substances of dosimetric interest*. National Inst. of Standards and Technology-PL.
- Huggenberger S., André M., Oelschläger HH., (2016). The nose of the sperm whale: overviews of functional design, structural homologies and evolution. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 96(4): 783–806.
- Huggenberger S., Leidenberger S., Oelschläger HHA., (2017). Asymmetry of the nasofacial skull in toothed whales (Odontoceti). *Journal of Zoology*. 302: 15–23.
- Huggenberger S., Rauschmann MA, Vogl TJ., Oelschläger HH., (2009). Functional morphology of the nasal complex in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena L.*). *Anat. Rec.* 292: 902–920.
- Huggenberger S., Vogl TJ., Helmut HA., Oelschläger HH., (2010). Epicranial complex of the La Plata dolphin (*Pontoporia blainvillei*): Topographical and functional implications *Mar. Mamm. Sci.* 26(2): 471–481.
- Ichishima H., Kimura M., (2005). *Haborophocoena toyoshimai*, a new early Pliocene porpoise (Cetacea; Phocoenidae) from Hokkaido, Japan. *J. Vert. Palent.* 25: 655–664.
- Jensen H., Rocco A., Mansur RM., Smith BD., Janik VM., Madsen PT., (2013). Clicking in Shallow Rivers: Short-Range Echolocation of Irrawaddy and Ganges River Dolphins in a Shallow, Acoustically Complex Habitat. *PloS one*. 8(4), e59284.
- Kamminga C., Cohen S., Silber GK., (1996). Investigations on cetacean sonar XI: Intrinsic comparison of the wave shapes of some members of the Phocoenidae family. *Aquat. Mamm.* 22: 45–55.

- Kamma C., Kataoka T., Engelsma F.J., (1986). Investigations on Cetacean Sonar VII: underwater sounds of *Neophocaena phocaenoides* of the Japanese coastal population. *Aquat. Mamm.* 12: 52–60.
- Kuroda M., Sasaki M., Yamada K., Miki N., Matsuishi T., (2016). Tissue physical property of the harbor porpoise *Phocoena phocoena* for investigation of the sound emission process. *J. Acoust. Soc. Am.* 138: 1451–1456.
- Kyhn L.A., Jensen F.H., Beedholm K., Tougaard J., Hansen M., Madsen P.T., (2010). Echolocation in sympatric Peale's dolphins (*Lagenorhynchus australis*) and Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) producing narrow-band high-frequency clicks. *J. Exp. Biol.* 213: 1940–1949.
- Kyhn L.A., Tougaard J., Jensen F.H., Wahlberg M., Stone G., Yoshinaga A., Beedholm K., Madsen P.T., (2009). Feeding at a high pitch: Source parameters of narrow band, high-frequency clicks from echolocating off-shore hourglass dolphins and coastal Hector's dolphins. *J. Acoust. Soc. Am.* 125: 1783.
- LeDuc R., (2009). *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Academic Press. pp. 298–302.
- Madsen P.T., Carder D.A., Beedholm K., Ridgway S.H., (2005a). Porpoise clicks from a sperm whale nose – convergent evolution of 130 kHz pulses in toothed whale sonars? *Bioacoust* 15: 195–206.
- Madsen P.T., Kerr I., Payne R., (2004a). Source parameter estimates of echolocation clicks from wild pygmy killer whales (*Feresa attenuata*) (L). *J. Acoust. Soc. Am.* 116: 1909–1912.
- Madsen P.T., Wahlberg M., Møhl B., (2002). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication.

Behav. Ecol. Sociobiol. 53: 31–41.

Marx FG., Lambert O., Uhen MD., (2016). *Cetacean paleobiology*. John Wiley & Sons. pp. 174–175.

Masters WM., Harley HE., (2004). *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago Press. p. 249.

Maxim, H., (1912). The sixth sense of the bat. Sir Hiram's contention. The possible prevention of sea collisions. *Sci. Amer.* 7:148–150.

McBride AF., (1956). Evidence for echolocation by cetaceans. *Deep-Sea Research.* 3: 153–154.

McKenna MF., Cranford TW., Berta A., Pyenson ND., (2012). Morphology of the odontocete melon and its implications for acoustic function. *Mar. Mamm. Sci.* 28: 690–713.

Merkens K., Barkley Y., Hill M., Oleson E., (2016). Dwarf sperm whale (*Kogia sima*) echolocation clicks from Guam (Western North Pacific Ocean). *J. Acoust. Soc. Am.* 140: 3415.

Miller LA., Pristed J., Møhl B., Surlykke A., (1995). The clicksounds of Narwhals (*Monodon monoceros*) in Inglefield Bay, Northwest Greenland. *Mar. Mamm. Sci.* 11: 491–502.

Miller LA., Wahlberg M., (2013). Echolocation by the harbor porpoise: life in coastal waters. *Frontiers in physiology.* 4: 52.

Morisaka T., Connor RC., (2007) Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *J. Evol. Biol.* 20:1439–1458.

Morisaka T., Karczmarski L, Akamatsu T., Sakai M., Dawson S., Thornton M., (2010).

- Echolocation signals of Heaviside's dolphins (*Cephalorhynchus heavisidii*). *J. Acoust. Soc. Am.* 129(1): 449–457.
- Murakami M., Shimada C., Hikida Y., and Hirano H., (2015). New fossil remains from the Pliocene Koetoi Formation of northern Japan provide insights into growth rates and the vertebral evolution of porpoises. *Acta Palaeontologica Polonica* 60 (1): 97–111.
- 村林俊, (2012). 臨床工学技士のための生体物性. コロナ社, 東京.
- Møhl B., (2001). Sound transmission in the nose of the sperm whale *Physeter catodon*. A post mortem study. *J. Comp. Physiol. A.* 187: 335.
- 中村耕司, (1999). 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 (博士論文). 北海道大学.
- National Astronomical Observatory of Japan., (2012). *Chronological Scientific Tables 2013*. Maruzen publishing Co. Ltd. p. 430.
- Norris KS., (1969). *The Biology of Marine Mammals*. Academic Press. pp. 391–423.
- Norris KS., Harvey GW., (1974). Sound transmission in the porpoise head. *J. Acoust. Soc. Am.* 56: 659–664.
- Nweeia MT., Eichmiller FC., Hauschka PV., Tyler E., Mead JG., Potter CW., Black SR., (2012). Vestigial tooth anatomy and tusk nomenclature for *Monodon monoceros*. *Anat. Rec.* 295(6): 1006–1016.
- Philips JD., Nachtigall PE., Au WWL., Pawloski JL., Roitblat HL., (2003). Echolocation in the Risso's dolphin, *Grampus griseus*. *J. Acoust. Soc. Am.* 113: 605–616.
- Frainer G., Huggenberger S., Moreno IB., (2015). Postnatal development of franciscana's (*Pontoporia blainvillei*) biosonar relevant structures with potential implications for function, life history, and bycatch. *Mar. Mamm. Sci.* 31(3): 1193–1212.

- Purves PE., Pilleri GE., (1983). *Echolocation in Whales and Dolphins*. Academic Press.
- Racicot RA., Colbert MW., (2013). Morphology and variation in porpoise (Cetacea: Phocoenidae) cranial endocasts. *Anat. Rec.* 296(6): 979–992.
- Rasmussen MH., Miller LA., (2002). Whistles and clicks from white-beaked dolphins, *Lagenorhynchus albirostris*, recorded in Faxaflo’i Bay, Iceland. *Aquat. Mamm.* 28: 78–89.
- Reyes Reyes MV., Marino A., Dellabianca NA., Hevia M., Raya Rey MTA., Melcón ML., (2018). Clicks of wild Burmeister’s porpoises (*Phocoena spinipinnis*) in Tierradel Fuego, Argentin. *Mar. Mamm. Sci.* 2018.
- Reyes Reyes MV., Tossenberger VP., Iñiguez MA., Hildebrand JA., Melcón ML., (2016). Communication sounds of Commerson’s dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) and contextual use of vocalizations. *Mar. Mamm. Sci.* 32(4): 1219–1233.
- Schotten M., Au WWL., Lammers MO., Aubauer R., (2004). *Echolocation in Bats and Dolphins*. The University of Chicago Press. pp. 393–400.
- Sibson F., (1848). On the blowhole of the porpoise. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 138:117–123.
- Silber GK., (1991). Acoustic signals of the Vaquita (*Phocoena sinus*). *Aquat. Mamm.* 17: 130–133.
- Soldevilla MS., Henderson EE., Campbell GS., Wiggins SM., Hildebrand JA., Roch MA., (2008). Classification of Risso’s and Pacific white-sided dolphins using spectral properties of echolocation clicks. *J. Acoust. Soc. Am.* 124(1): 609–624.
- Soldevilla MS., McKenna MF., Wiggins SM., Shadwick RE., Cranford TW., Hildebrand JA., (2005). Cuvier’s beaked whale (*Ziphius cavirostris*) head tissues: Physical properties and CT imaging. *J. Exp. Biol.* 208: 2319–2332.

- Stacey PJ., Arnold PW., (1999). *Orcaella brevirostris*. *Mammalian Species*, 616: 1–8.
- Thornton SW., Mclellan WA., Rommel SA., Dillaman RM., Nowacek DP., Koopman HN., Ann Pabst D., (2015). Morphology of the nasal apparatus in pygmy (*Kogia Breviceps*) and dwarf (*K. sima*) sperm whales. *Anat. Rec.* 298(7): 1301–1326.
- University of Texas at Austin. <http://www.digimorph.org/>, accessed 19 May, 2018.
- Von Fersen L., Kamminga LC., Seidl A., (2000). Estudios preliminares sobre el comportamiento de un ejemplar de Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en Mundo Marino, Argentina. *Report of the Third Workshop for Coordinated Research and Conservation of the Franciscana Dolphin (Pontoporia blainvillei) in the Southwestern Atlantic*, pp. 30–33. (in Spanish).
- Wei C., Zhang Y., Au WWL., (2014). Simulation of ultrasound beam formation of baiji (*Lipotes vexillifer*) with a finite element model. *J. Acoust. Soc. Am.* 136: 423–429.
- Yamamoto Y., Akamatsu T., Silva VMF., Yoshida Y., and Kohshima S., (2015). Acoustic characteristics of biosonar sounds of free-ranging botos (*Inia geoffrensis*) and tucuxis (*Sotalia fluviatilis*) in the Negro River, Amazon, Brazil. *J. Acoust. Soc. Am.* 138(2), 687–693.
- Zhou K., (2009). Baiji: *Lipotes vexillifer*. *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Academic Press. pp. 71–76.
- Zimmer WMX., Johnson MP., Madsen PT., Tyack PL., (2005). Echolocation clicks of free-ranging Cuvier’s beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *J. Acoust. Soc. Am.* 117: 3919–3927.
- Ziomek LJ., (1995). Fundamentals of Acoustic Field Theory and Space-Time Signal Processing. *Google Scholar*. 619–621.