

## ハクジラ類の下顎骨の形態とストランディングとの比較による音の受容機構の推定

栗原 望<sup>\*1</sup>, 小井土 隆, 竹村 暘

### Presumption on the Mechanism of Sound Reception Comparing with Shapes of Mandible and Stranding for the Toothed Whales

Nozomi KURIHARA<sup>\*1</sup>, Takashi KOIDO and Akira TAKEMURA

Some species of the toothed whales have been happened to strand in a group. It is considered that their failure in echolocation is one of the reasons why they strand. As it has been considered that the lower jaw is a route of sound to ear, the shapes of mandibles on 16 species were investigated in relation to their stranding records and characteristics of sonar signals. In result, the shapes of mandible were not related clearly with characteristics of sonar signal. The number and position of foramen mentales, the number and interval of tooth and the angle made by right and left mandible were not also related with stranding. While, the species stranded often tend to have the later half of mandibles which the relative growth is larger than that of the species which have not been stranded. If the stranding is led from the failure in echolocation, the higher later half of mandible might be an inconvenient for conducting the sound to ear.

**Key Words:** 下顎 Mandible, 形態 Morphology, ストランディング Stranding, ハクジラ類 Toothed Whales, エコロケーション Echolocation

ハクジラ類には、しばしばストランディングを起こす種がいる。ストランディングの原因については、病気あるいは傷付いた個体に群全体が付き添うという社会的な行動<sup>1)</sup>や、過度の資源量増加による自殺行為<sup>2)</sup>などによるという様々な説がある。また、底質が砂や泥で遠浅という環境が海底からのエコーを微弱にするという説<sup>3)</sup>、中耳腔に入り込んだ寄生虫が引き起こす聴覚障害によって起こるとの説<sup>4)</sup>、強風による海水攪拌で生じた音がエコーをかき消すという説<sup>5)</sup>など、何らかの原因でエコロケーションに失敗するという説が多くある。ただし、ハクジラ類はどの種でもエコロケーションを行っているにもかかわらず、ストランディングを起こす種は限られている。もしエコロケーションに失敗してストランディングをするならば、それを起こす種と起こさない種とで音の受容機構に何らかの差がある可能性が考えられる。

ハクジラ類は、音に対する行動実験<sup>6)</sup>や超音波による刺激実験<sup>7)</sup>から、耳に音を伝えるのに下顎を使っていると考えられている。ただし、その経路については様々な説があり、下顎先端の顎孔から下顎孔内の脂肪組織を通して内耳に至る構造が音を伝えている<sup>8)</sup>や、歯1本1本がセンサーの役割を果たして音を増幅している<sup>9)</sup>など、これまで多くの説がある。それらの中で有力なものの一つに、音は下顎骨を通して中耳に伝わるという説<sup>10)</sup>がある。したがって、下顎の大部分を構

成する下顎骨の形態も音の受容に重要な役割を果たしている可能性が考えられる。

そこで、ハクジラ類の下顎骨の形態学的特徴から分類される種とストランディングの有無との比較から、音の受容機構の推定を試みた。また、それらとハクジラ類の各種が用いるソナーシグナルの特性との比較も合わせて試みた。

#### 資料および方法

本研究では、国立科学博物館によって収集、保管されていたハクジラ類の下顎骨のうち、4個体以上の標本が得られ、かつ相対成長を検討できた16種、すなわちマイルカ科12種(マダライルカ *Stenella attenuata*, スジイルカ *Stenella coeruleoalba*, ハシナギイルカ *Stenella longirostris*, カマイルカ *Lagenorhynchus obliquidens*, マイルカ *Delphinus delphis*, シワハイルカ *Steno bredanensis*, ハンドウイルカ *Tursiops truncatus*, セミイルカ *Lissodelphis borealis*, カズハゴンドウ *Peponocephala electra*, コビレゴンドウ *Globicephala macrorhynchus*, ハナゴンドウ *Grampus griseus*, オキゴンドウ *Pseudorca crassidens*), ネズミイルカ科2種(ネズミイルカ *Phocoena phocoena*, スナメリ *Neophocaena phocaenoides*), ガンジスカウイルカ科1種

\*1 名古屋大学大学院環境学研究科 (〒464-8601 名古屋市千種区不老町)

Table 1. Number of specimens used in this study

Family	Species	No.
Delphinidae	<i>Stenella attenuata</i>	8
	<i>Stenella coeruleoalba</i>	7
	<i>Stenella longirostris</i>	12
	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	7
	<i>Delphinus delphis</i>	12
	<i>Steno bredanensis</i>	4
	<i>Tursiops truncatus</i>	8
	<i>Lissodelphis borealis</i>	9
	<i>Peponocephala electra</i>	11
	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	14
	<i>Grampus griseus</i>	4
	<i>Pseudorca crassidens</i>	4
	Phocoenidae	<i>Phocoena phocoena</i>
	<i>Neophocaena phocaenoides</i>	10
Platanistidae	<i>Platanista gangetica</i>	10
Pontopliidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>	12
<b>Total</b>		<b>136</b>

(ガンジスカワイルカ *Platanista gangetica*) およびラブラタカワイルカ科 1 種 (ラブラタカワイルカ *Pontoporia blainvillei*) のものを用いた (Table 1)。

#### 下顎骨の計測部位

計測は、下顎骨で音の受容に関係していると考えられる 5 つの部分について行った (Fig. 1)。第 1 は、下顎骨が音に耳に伝えているという説<sup>10)</sup>に基づき、下顎骨全体の形態について、下顎骨長、下顎骨前端から 1/4、1/2 および 3/4 の点における各高さ、並びに下顎骨の最大の高さを計測した。

第 2 は、下顎孔内の脂肪組織が音を伝えるという説<sup>9)</sup>から、下顎孔の形態について、下顎骨前端から下顎孔前端までの長さとして下顎孔の高さを計測した。そして、下顎骨長と下顎骨前端から下顎孔前端までの長さより下顎孔の長さを求めた。

第 3 は、両下顎の角度が方向定位に重要であるという説<sup>9)</sup>から、両下顎の背断面での形態および左下顎骨と正中線の成す角度について、下顎の幅、下顎の長さ、下顎骨先端部分の幅、下顎結合の長さ、および変曲点がある場合には下顎の後端から下顎骨の変曲点までの距離と変曲点から中央線までの距離を測定した。左下顎骨と正中線の成す角度は、それらの計測部位から、以下の式より計算した。

下顎骨に変曲点がない場合、

$$= \arctan \left[ \frac{W_1/2 - W_2}{LL} \right]$$

より求めた。ここで、 $W_1$  が下顎の幅、 $W_2$  が下顎骨先端の幅、 $LL$  が下顎の長さである。

下顎骨に変曲点がある場合、

$$= \arctan \left[ \frac{W_3 - W_2}{LL - L_1} \right]$$

より求めた。ここで、 $W_3$  が下顎骨の変曲点から中央線まで

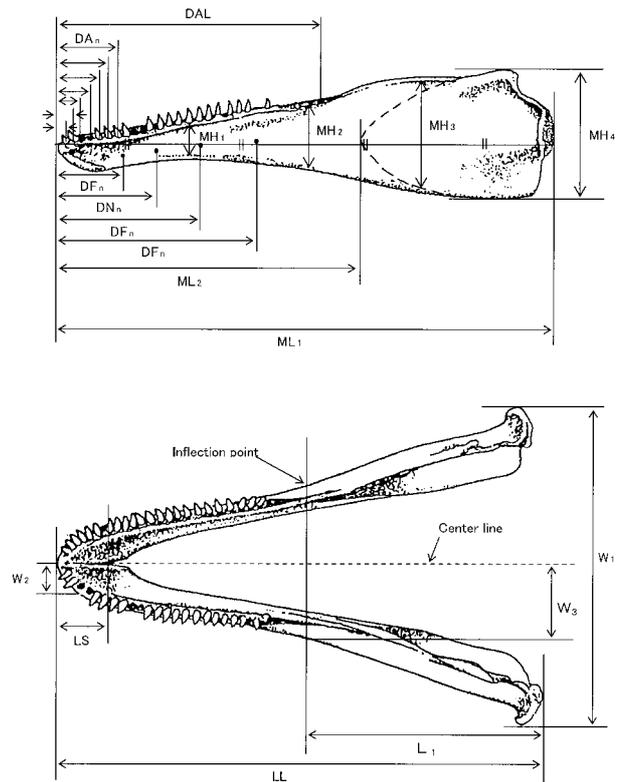


Fig. 1 Measured regions.

- ML<sub>1</sub> : Mandibular length
- ML<sub>2</sub> : Length from tip of mandible to anterior edge of foramina mentale
- MH<sub>1</sub> : Mandibular height at quarter point from tip of mandible
- MH<sub>2</sub> : Mandibular height at half point from tip of mandible
- MH<sub>3</sub> : Mandibular height at three fourth point from tip of mandible
- MH<sub>4</sub> : Mandibular maximum height
- DF<sub>n</sub> : Distance from tip of mandible to each foramen mentale
- DA<sub>n</sub> : Distance from tip of mandible to each center point of alveolus
- DAL : Dental arch length
- LL : Length of lower jaw
- L<sub>1</sub> : Distance from posterior edge of lower jaw to inflection point of mandible
- LS : Length of symphysis mandibulae
- W<sub>1</sub> : Width of lower jaw
- W<sub>2</sub> : Width of tip of mandible
- W<sub>3</sub> : Distance from inflection point of mandible to center line

の幅、 $W_1$  が下顎骨先端の幅、 $LL$  が下顎の長さ、 $L_1$  が下顎骨の変曲点から下顎の後端までの距離である。

第 4 は、歯 1 本 1 本がセンサーの役割を果たし、それらの間隔が使用周波数に対応して音を増幅しているという説<sup>9)</sup>から、歯の間隔について、下顎骨前端から各歯槽の中心までの距離と歯の数を計測した。それらから歯の間隔を求め、代表値として下顎先端部分を除いた歯の間隔がほぼ一定になる範囲の各間隔の平均値を用いた。

第 5 は、下顎骨への音の入り口は頤孔であるという説<sup>8)</sup>から、下顎骨前端から各頤孔間までの距離と数を計測した。それらから頤孔の間隔も求めた。

なお、全ての計測は 0.05mm まで行い、解析には 0.1mm までの値を用いた。



**Table 3.** Morphological groupage by regression coefficient test ( $p < 0.05$ ) for height of the latter half of mandible

		Relative growth velocity of mandibular width to length				
		Larger			Smaller	
Relative growth velocity of Mandibular height to mandibular length	Mandibular maximum height	(0.2216~)	<i>P. electra</i> <i>G. macrorhynchus</i> <i>G. griseus</i> <i>P. phocoena</i> <i>N. phocaenoides</i>	<i>T. truncatus</i>	<i>L. obliquidens</i>	
		(0.1585~0.2215)	<i>P. crassidens</i>	<i>S. attenuata</i> <i>S. coeruleoalba</i>	<i>S. bredanensis</i>	
		(0.1075~0.1584)		<i>D. delphis</i>	<i>S. longirostris</i>	<i>L. borealis</i> <i>P. gangetica</i>
		(~0.1074)				<i>P. blainvillei</i>
			1	2	4	7
			3	5	8	11
			6	9	12	14
			10	13	15	16

Numbers in parentheses were regression coefficients.

**Table 4.** Morphological groupage by regression coefficient test ( $p < 0.05$ ) for the mandible

		Relative growth velocity of mandibular height to mandibular length						
		Larger					Smaller	
Relative growth velocity of mandibular height to mandibular length	Height of the latter half of mandible	1	<i>P. electra*</i> <i>G. macrorhynchus*</i> <i>G. griseus*</i> <i>P. phocoena</i> <i>N. phocaenoides</i>					
		2	<i>T. truncatus*</i>					
		3	<i>P. crassidens*</i>					
		4	<i>L. obliquidens*</i>					
		5		<i>S. attenuata</i> <i>S. coeruleoalba*</i>				
		7						
		8				<i>S. bredanensis</i>		
		9				<i>D. delphis</i>		
		10						
		11						
		12				<i>S. longirostris</i>		
		13						
		14				<i>L. borealis</i> <i>P. gangetica</i>		
		15						
		16						<i>P. blainvillei</i>

Numbers were given by Table 2, 3.

\* ; species of mass stranding

**Table 5.** Morphological groupage by regression coefficient test ( $p < 0.05$ ) for foramina mandibulae

		Relative growth velocity of length of foramina mandibulae to mandibular length				
		Larger			Smaller	
Relative growth velocity of height of foramina mandibulae to mandibular length	Height of foramina mandibulae	(0.2216~)	<i>P. electra*</i> <i>G. macrorhynchus*</i> <i>G. griseus*</i> <i>P. phocoena</i> <i>N. phocaenoides</i>	<i>T. truncatus*</i>	<i>L. obliquidens*</i>	
		(0.1585~0.2215)	<i>P. crassidens*</i>	<i>S. attenuata</i> <i>S. coeruleoalba*</i>	<i>S. bredanensis</i>	
		(0.1075~0.1584)		<i>L. borealis</i>	<i>S. longirostris</i> <i>D. delphis</i>	<i>P. gangetica</i>
		(~0.1074)			<i>P. blainvillei</i>	

Numbers in parentheses were regression coefficients.

\* ; species of mass stranding

**Table 6.** Groupage by regression coefficient test ( $p < 0.05$ ) for morphology of mandibles at coronal aspect

Relative growth velocity of width to length of lower jaw			
Larger		Smaller	
Width of lower jaw			
(0.6711~)	(0.3230~0.6710)	(0.2623~0.3229)	(~0.2622)
<i>G. macrorhynchus</i> *	<i>S. attenuata</i>	<i>S. coeruleoalba</i> *	<i>P. blainvillei</i>
<i>G. griseus</i> *	<i>S. longirostris</i>	<i>D. delphis</i>	
<i>P. crassidens</i> *	<i>L. obliquidens</i> *	<i>S. bredanensis</i>	
<i>P. phocoena</i>	<i>T. truncatus</i> *	<i>P. gangetica</i>	
	<i>L. borealis</i>		
	<i>P. electra</i> *		
	<i>N. phocaenoides</i>		

Numbers in parentheses were regression coefficients.  
\* ; species of mass stranding

両下顎骨の背断面の形態について、下顎の長さに対するその幅の回帰係数の差を種間で検定したところ、4グループに分類された (Table 6)。下顎の長さに対する幅の相対成長が最も大きかったグループは、コビレゴンドウ、ハナゴンドウ、オキゴンドウおよびネズミイルカであった。次いで、マイルカ科6種 (カズハゴンドウ、ハンドウイルカなど) およびスナメリのグループ、マイルカ科3種 (スジイルカ、マイルカ、シウハイルカ) およびガンジスカウイルカのグループ、そしてラブラタカウイルカの順で相対成長が小さくなっていった。

また、その相対成長が最も小さかったラブラタカウイルカは下顎骨に変曲点があり、左下顎骨と正中線の成す角度が0度であった (Fig. 2)。同じように下顎骨に変曲点があったシウハイルカとガンジスカウイルカも、その角度が共に5度未満と非常に小さかった。その角度について、下顎骨に変曲点の無かった他の種では、14度を境に大きく2グループに分けられ、14度以下が5種 (マダライルカ、スジイルカ、ハシナギイルカ、マイルカ、セミイルカ)、14度以上が8種 (カマイルカ、ハンドウイルカ、カズハゴンドウ、コビレゴンドウ、ハナゴンドウ、オキゴンドウ、ネズミイルカ、スナメリ)

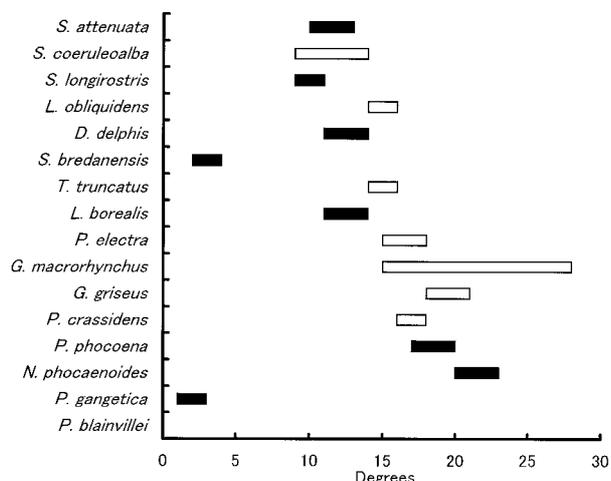
であった。これらと下顎の長さに対する幅の相対成長による分類グループとを比較すると、相対成長の最も大きなグループが全て14度以上、次に相対成長の大きなグループが14度以上と以下の両方、そして3番目に相対成長の大きなグループは全て14度以下であった。

歯の数は、16種共に下顎骨長との間に相関関係が認められなかった。一方、歯の間隔は、検討した全ての種において下顎骨長との間に1次の相対成長が認められた。

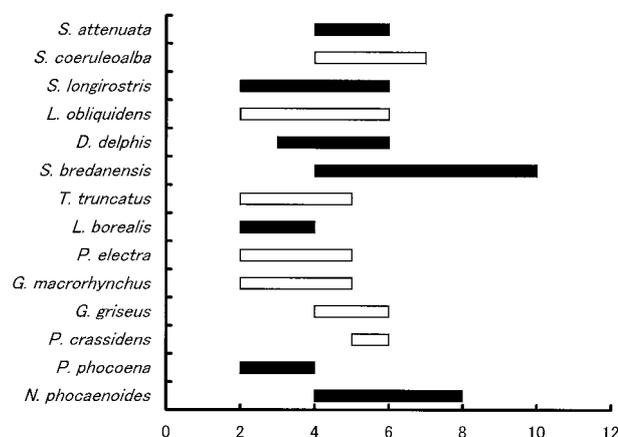
頤孔は、ガンジスカウイルカとラブラタカウイルカで認められなかった。他の14種では、頤孔の数、それらの位置および間隔が、同一個体の左右の下顎骨で異なっていた。また、いずれの種においても、頤孔の数とその間隔との間に関連は認められなかった。さらに、頤孔の数は種間での相違が特に認められなかった (Fig. 3)。その間隔についても同様であった。

ストランディング

本研究で対象とした16種のうち、ストランディングが多かったのは、スジイルカ、カマイルカ、ハンドウイルカ、カズハ



**Fig. 2** Angle of each species forming by center line and left mandible. Open bars denoted the species of mass stranding.



**Fig. 3** Number of foramen mentales by species. Open bars denoted the species of mass stranding.

ゴンドウ, コピレゴンドウ, ハナゴンドウ, オキゴンドウおよびスナメリの計8種であった。ただし, スナメリについては, 種の判定に疑問があると記載されていたので, 以下の検討からは除外した。

16種が下顎骨の形態学的分類で複数のグループに分類できた項目について, スランディングとの関連を検討した。下顎骨全体の形態をみると, スランディングの多い種は, 下顎骨の高さの相対成長が全体的に大きいグループだけで見られた (Table 4)。下顎孔の形態との比較でも, スランディングが多い種は, 下顎孔の大きさが比較的大きくなるグループに含まれていた (Table 5)。

両下顎の背断面の形態と比較すると, スランディングをよく起こす種は, 下顎の幅がより広くなるグループに6種(カマイルカ, ハンドウイルカ, カズハゴンドウ, コピレゴンドウ, ハナゴンドウ, オキゴンドウ) 見られた (Table 6)。またそれら6種は, 左下顎骨と正中線の成す角度が14度以上のグループであった (Fig. 2)。しかし, スジイルカだけは, 下顎の幅の相対成長がより小さなグループで (Table 6), かつ左下顎骨と正中線の成す角度が14度以下のグループであった (Fig. 2)。

#### ソナーシグナル

ソナーシグナルでも, 16種が下顎骨の形態学的分類で複数のグループに分類できた項目について検討した。使用周波数の高い種は, ハンドウイルカ, オキゴンドウ, ネズミイルカおよびスナメリであった。また, 使用周波数の低い種は, カマイルカ, マイルカ, シワハイルカ, ハナゴンドウおよびガンジスカワイルカの5種であった。上述以外の7種(マダライルカ, スジイルカ, ハシナガイルカ, セミイルカ, カズハゴンドウ, コピレゴンドウおよびラプラタカワイルカ)は, ピーク周波数が不明であったため, 以下の検討を行わなかった。下顎骨全体の形態と比較すると, 使用周波数の高い種は, 下顎骨の高さの相対成長が前・後半部共に大きなグループだけで見られた (Table 4)。一方, 使用周波数の低い種は, 下顎骨の高さの相対成長が最も大きなグループ (ハナゴンドウ), 比較的大きなグループ(カマイルカ), 非常に小さなグループ(ガンジスカワイルカ)およびそれらの中間のグループ(マイルカ, シワハイルカ)でそれぞれ見られた。

下顎孔の形態と比較すると, 使用周波数の高い種は, 下顎孔の大きさが比較的大きくなるグループのみで見られた (Table 5)。逆に, 使用周波数の低い種のうち4種(カマイルカ, マイルカ, シワハイルカ, ガンジスカワイルカ)は, 下顎孔の相対成長が比較的小さなグループで見られた。しかし, 使用周波数の低いハナゴンドウは, 相対成長が最も大きなグループであった。

両下顎の背断面の形態についてみると, 使用周波数の高い種は, 下顎の幅の相対成長が最大かまたはその次のグループに属していた (Table 6)。またそれら4種は, 左下顎骨と正中線の成す角度が14度以上のグループであった (Fig. 2)。しかし, 使用周波数の低い種は, 下顎の幅の相対成長が大きなグループから小さなグループまで全てについて見られた。

それら5種は, 左下顎骨と正中線の成す角度についても, 4度未満, 14度以下および14度以上のいずれのグループでもみられた。

#### 考 察

ハクジラ類の1種であるハンドウイルカの音の受容機構として, Goodson and Klinowska<sup>9)</sup>は歯の間隔と周波数が対応して音を増幅していると述べている。ハクジラ類で使用するソナーシグナルの周波数は, 成長に伴って変化するとはいされていないことから, 歯の間隔と使用周波数が対応しているならば, 歯の間隔は成長に伴って変化しないはずである。しかし, 本研究で検討したハンドウイルカを含む16種のハクジラ類全てにおいて, 歯は下顎骨長に対してそれらの間隔が全て1次の相対成長を示したが, それらの数では相関関係がみられなかった。すなわち, 歯は成長に伴ってそれらの数が増えることはなく, それらの間隔が長くなっていった。したがって, 歯は音の受容部ではないと考えられる。

また, Goodson and Klinowska<sup>9)</sup>は, 左右の下顎骨の角度によって生じる知覚範囲の重なる領域でより精密な方向定位ができるとしている。16種のハクジラ類のうち, 下顎骨に変曲点があったシワハイルカとガンジスカワイルカは, 下顎骨の先端部で左下顎骨と正中線の成す角度は5度未満と非常に小さかった。同じように下顎骨に変曲点があったラプラタカワイルカは, その角度が0度であった。これら3種は, Goodson and Klinowska<sup>9)</sup>の述べている左右の下顎骨の角度が下顎骨先端部であるとすると, 精密な方向定位能力が他のハクジラ類より劣ることになるが, そのような報告はない。また, 透明度の低い水中で摂餌をするカワイルカ類は, 高度な方向定位能力を必要とすると考えられる。したがって, これら3種は, 下顎の先端部から音を受容しているとは考えにくい。ハクジラ類は, 種によって音の受容機構が異なるとはされていないことから, 下顎の先端部が音の受容部ではないと考えられる。

Noriss<sup>8)</sup>は, 頤孔が下顎への音の受容部であるとしている。しかし, 本研究で検討したガンジスカワイルカとラプラタカワイルカは, 視覚の利用に限られる濁った水中で生活するためにもエコロケーションが非常に重要であると考えられるが, 頤孔が認められなかった。また, 他の14種では頤孔が確認されたが, 同一個体の左右の下顎骨で見られた頤孔の数, 位置および間隔が全て異なっていた。これらの種で, もし頤孔が音の受容部であるならば, 左右下顎骨で耳までの音の伝達距離が異なるために, 音源や音の反射物に対する方向定位が困難なことになる。したがって, 頤孔が音の受容部であるとは考えにくい。

上述のように, ハクジラ類において音の受容部が歯, 頤孔および下顎骨の先端部分であるとは考えられなかった。したがって, 下顎骨前半部は音の伝達経路ではないことが示唆される。

一方, 下顎骨の形態とストランディングとの間には, 下顎骨長に対するその高さの相対成長が大きく, また下顎孔の大

きさが比較的大きくなる種でストランディングを起こしやすいという関連性が窺われた。両下顎の背断面の形態でも、ストランディングのみられた種は、下顎の幅がより広くなるグループに多かった。ストランディングがエコロケーションの失敗により起こるとするならば、ハクジラ類の下顎骨後半部がエコロケーション能力に関連していると考えられる。したがって、ハクジラ類は下顎が耳に音を伝えるのに使われていると考えられていることから、下顎骨後半の高さが低いほどストランディング防止のためのエコロケーションには有利に作用していることが考えられる。

ソナーシグナルと下顎骨の形態との比較では、100kHz以上の高い周波数を用いる種が、下顎骨長に対するその高さの相対成長が大きく、また下顎孔の大きさが比較的大きくなるグループのみでみられた。それらは、両下顎の背断面の形態でも、下顎の幅の相対成長が大きく、左下顎骨と正中線の成す角度が14度以上の大きなグループにみられた。一方、それらより使用周波数の低い種は、下顎骨の形態による種の分類との間に特定の関連はみられなかった。したがって、使用周波数と下顎の形態とは関連が無いとも考えられるが、100kHz以上の高い周波数を使用するには特定の形態が必要である可能性も挙げられ、今後さらに検討する必要がある。

#### 謝 辞

資料収集の際、国立科学博物館動物研究部動物第一研究室室長の山田格博士をはじめ研究室の方々には多大なご助言並びに協力を賜った。ここに深く感謝申し上げる。

#### 参考文献

- 1) Wynne-Edwards, V. C.: Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver and Boyd, Edinburgh (1962).
- 2) Sergeant, D. E.: Sci. Rep. Whales Res. Inst., Tokyo, 34, 1-47 (1982).
- 3) Fraser, F. C.: Scottish Naturalist, July-Aug., 303-306 (1936).
- 4) 森満 保 : 科学, 61, 303-306 (1991).
- 5) Birkby, C.: Illustr. London news, 187, 1124 (1935).
- 6) Brill, R. L., Sevenich, M. L., Sullivoan, T. J., Sustman, J. D.: MARINE MAMMAL SCIENCE, 4, 223-230 (1988).
- 7) McCormick, J. G., Wever, E. G., Ridgway, S. H., Palin, J.: Animal Sonar Systems, Plenum Publishing Corp., New York, 1980, pp.449-467.
- 8) Norris, K. S.: Marine bioacoustics, Pergamon Press, New York, 1980, pp.317-336.
- 9) Goodson, A. D., Klinowska, M.: Sensory Abilities of Cetaceans, Plenum press, New York, 1990, pp.255-267.
- 10) McCormick, J. G.: J. Acoust. Soc. Amer. Vol.48,

6(2), 1418-1428 (1970).

- 11) 石川 創:日本沿岸のストランディングレコード, 鯨研叢書No.6, 日本鯨類研究所, 1994, pp.94.
- 12) 国立科学博物館ストランディング・データベース: 国立科学博物館ホームページ ストランディング・データベース
- 13) Au, W. W. L.: The sonar of dolphins, Springer-Verlag, New York, 1993, pp.115-139.