

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

歯鯨類頭骨の左右非相称性に関する研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2018-06-15 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 廣瀬, 亜由美 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1561

博士学位論文

齒鯨類頭骨の左右非相称性に関する研究

平成 29 年度
(2018 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

廣瀬 亜由美

博士学位論文

齒鯨類頭骨の左右非相称性に関する研究

平成 29 年度
(2018 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

廣瀬 亜由美

内容

緒言

I. 研究背景.....	1
II. 本研究の目的と概要.....	5

第1章 鯨類の頭骨頭頂部における左右非相称性

1 背景.....	6
第1節 ハクジラ亜目の頭骨計測	
2 材料.....	8
3 方法	
3.1 骨鼻孔周辺の左右非相称性の計測.....	9
3.2 計測結果の統計解析.....	10
4 結果	
4.1 骨鼻孔周辺の各部位の計測結果.....	11
4.2 左右非相称性の統計学的検証.....	14
5 考察	
5.1 頭骨の左右非相称性の種間変異.....	19
第2節 ヒゲクジラ亜目の頭骨計測	
6 材料.....	23
7 方法	
7.1 骨鼻孔周辺の骨格における左右相称／非相称性の計測.....	23
7.2 計測結果の統計解析.....	26
8 結果	
8.1 骨鼻孔周辺骨格の各部位の計測結果.....	26
8.2 左右相称／非相称性の統計学的検証.....	27
9 考察	
9.1 左右相称な顔面頭蓋.....	29
第3節 ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の頭骨形態の比較.....	31

第2章 ハクジラ亜目の鼻骨周辺の解剖

1 背景.....	34
2 材料.....	35
3 方法.....	36

4	結果	
4.1	スジイルカの鼻骨周辺の観察	37
4.2	スナメリの鼻骨周辺の観察	42
5	考察	
5.1	鼻骨と鼻囊の位置関係	46
5.2	鼻骨と軟組織の左右非相称性	46
第3章	ヒゲクジラ亜目の嗅覚器	
1.	背景	49
第1節	外鼻孔形態の計測	
2.	材料	53
3.	方法	
3.1	噴気孔周辺の左右相称／非相称性の計測	53
3.2	計測結果の統計解析	56
3.3	骨格形態と外部形態の比較解析	57
4.	結果	
4.1	噴気孔周辺形態の計測結果	57
4.2	噴気孔周辺の左右相称／非相称性の統計学的検証	58
4.3	骨格形態と外部形態の位置関係の検証	59
5.	考察	
5.1	左右相称な外部形態と骨格形態	61
第2節	鼻道内壁の上皮組織観察	
6.	材料	62
7.	方法	
7.1	採集手順	62
7.2	染色実験手順	63
8.	結果	
8.1	憩室後壁の上皮組織	66
8.2	篩骨甲介部の上皮組織	66
8.3	腹鼻道の上皮組織	66
9.	考察	
9.1	嗅上皮に類似する厚い偽重層円柱上皮	69
9.2	薄い円柱上皮の吸気調節機能	69
9.3	皮膚を保護する重層扁平上皮	70
第3節	ミンククジラの鼻の機能	71

第4章 下顎骨	
1 背景.....	74
2 材料.....	75
3 方法	
3.1 観察.....	76
3.2 計測と統計検定.....	76
4 結果	
4.1 観察結果.....	78
4.2 計測結果.....	81
4.3 ミンククジラとハクジラ亜目3種の計測値の違い.....	85
5 考察	
5.1 各グループの下顎骨の形状.....	85
5.2 左右非相称性.....	89
第5章 総合考察	
I. 鯨類2亜目の分化.....	90
II. ハクジラ亜目の適応戦略.....	90
III. ヒゲクジラ亜目の適応戦略.....	92
IV. 左右非相称である理由.....	93
V. まとめ.....	103
謝辞.....	106
引用文献.....	108

緒言

I. 研究背景

鯨類の進化

現在哺乳綱に分類されるすべての動物種は、祖先となる少数の種から進化したと考えられ (O'Leary *et al.*, 2013), 生存環境に適合した形態を持ち, 摂餌や繁殖をより効率的に行うための行動様式を発達させている. もちろん, 哺乳類もその例外ではない. このような環境適応は, Darwin (1859) の『種の起源』にも述べられているように, 生物が長い時間をかけて自然淘汰にさらされることで達成されたと考えられている. 現在の生物相が出来上がるまでには, 一度成立した種からさらに多様な種が分化し, その中で環境適応に成功した種が残り, 再び種分化が起きるといった繰り返しがあったと推測されている (Zimmer and Emlen, 2015).

哺乳類は進化の過程で多様な種に分化したが, その中でも, 水圏環境への再適応を果たした鯨類は多様性と環境適応の特殊な例であろう. 鯨類は, 哺乳類としての基本的なボディプランを持つ一方で, その外部形態は陸棲の哺乳類とは異なっている. 鯨類は, 流線型の体をしているとともに胸鰭や尾鰭などの遊泳器官を持ち, 体表を覆う体毛を欠き後肢は完全に消失している (Thewissen *et al.*, 2006; 一島, 2008; 加藤・中村, 2012). 体長 30 m 以上に達するシロナガスクジラ (*Balaenoptera musculus*) をはじめとして, 長大に成長する種を含むことも鯨類の特徴である (Martin and Reeves, 2002). このように他の哺乳類と異なった形態は, 魚類との共通点も多く, 海洋あるいは河川という水圏環境に適応した収斂進化の結果獲得されたと考えられる. しかし, 四肢動物であった時代に水圏環境に進出した理由や, これらの特殊な形態の変化がどのように生じたのかなど, 鯨類が水棲適応を果たした進化の過程には未解明の点が多い (Heyning and Lento, 2002; 一島, 2008).

現生鯨類は 2017 年現在で 89 種存在し, そのうち 14 種がヒゲクジラ亜目を, 75 種がハクジラ亜目を構成している (The Society for Marine Mammalogy, <https://www.marinemammalscience.org/species-information/list-marine-mammal-species-subspecies/>). この 2 亜目は鯨類としての特徴を共有しているものの, 形態にも生活史にも相違点が多い (Fig. 1). 鯨類の祖先は始新世の初め, 約 5000 万年前に出現したムカシクジラ類であり (Heyning and Lento, 2002), 始新世の後半には完全に水棲適応したと考えられている (一島, 2008). その後, 約 3700 万年前から約 3300 万年前の間にヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目に分化し (McGowen *et al.*, 2009; Xiong *et al.*, 2009; Zhou *et*

al., 2011; Hassanin *et al.*, 2012), それぞれの特徴的な形態を獲得したと考えられている (Heyning and Lento, 2002).

ヒゲクジラ亜目は、口腔内にクジラヒゲと呼ばれる構造物を持つ (Martin and Reeves, 2002). ケラチン質を主成分とするクジラヒゲは、ヒゲクジラ亜目が歯牙の代わりに獲得した摂餌器官であり、小型甲殻類や集群性小型魚類等の大量摂餌を可能にしている (加藤・中村, 2012). ヒゲクジラ亜目は季節性の回遊をすることで知られ、より水の抵抗を受けにくい体型を獲得し、長距離を移動する遊泳能力に長けている (Martin and Reeves, 2002).

ハクジラ亜目は口腔内に歯牙を持つ鯨類で、非常に多様性に富む種が知られている (加藤・中村, 2012). ハクジラ亜目には 10 科があり、体長 2 m に満たない小型のネズミイルカ科や、成体雄で 16 m を超す大型のマッコウクジラ科や、河川に生息するカワイルカ類 4 科などが確認されている。マイルカ科は最大となる 37 種から構成されており (The Society for Marine Mammalogy), 科の中でも種間で体長や分布域等に違いがある (Martin and Reeves, 2002). ハクジラ亜目の中には大きな群れをなす種も存在し (中原, 2008b), シャチ (*Orcinus orca*) やマッコウクジラ (*Physeter macrocephalus*) などは複雑な社会性を持つことで知られている (加藤・中村, 2012). このハクジラ亜目の特徴として、ほぼすべての種がエコーロケーションと呼ばれる音響による定位能力を持つと考えられている (Au, 2000; Morisaka, 2012).

ハクジラ亜目の用いるエコーロケーション能力は、高周波パルス鳴音を利用したソナー能力である (赤松, 1998). ハクジラ亜目の鯨類はクリックと呼ばれる高周波鳴音を発し、その反響音を聴くことで周囲の状況を把握しており、どちらの方向のどの距離に、どのような物体が存在するのかを感知できると考えられている (Au, 2000). エコーロケーションに用いられる鳴音の周波数や継続時間などの特性は、ハクジラ亜目内でも種によって異なり、すべての種が同様のソナー信号処理を行っているかどうかは定かではない (中原, 2000a). これに対してヒゲクジラ亜目鯨類は低周波音を使用している。ホッキョククジラ (*Balaena mysticetus*) では低周波鳴音の反響から氷塊の有無を検出しているという説も提唱されているが (Tyack and Clark, 2000), ハクジラ亜目のような高周波鳴音を用いた精度の高いエコーロケーション能力はヒゲクジラ亜目には報告されていない (赤松, 1996). 鳴音の利用にも両亜目の適応戦略の違いがあるものと推察できる.

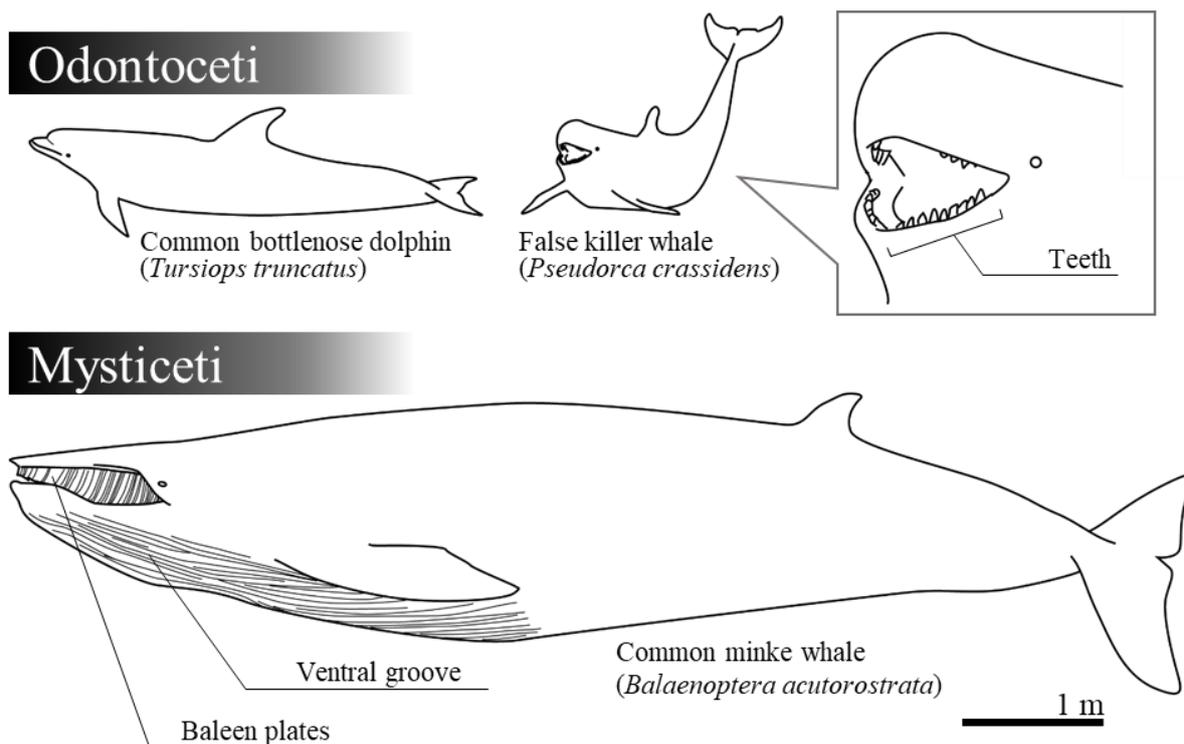


Fig. 1 Schematic illustration of whales belonging to two suborders, Odontoceti and Mysticeti. Two examples of the former and one example of the latter are shown. Pigmentation is not regarded.

鯨類 2 亜目の鼻道周辺形態の違い

水の中で暮らす鯨類の鼻の構造は、息継ぎの効率化のため、陸上生活時代から変化している。鯨類は鼻の穴を吻端から頭頂部へと移動させており、この変化はテレスコーピングと呼ばれる頭骨形態の変化と関連している。テレスコーピングは頭骨の前方を構成する骨が前後方向に伸長して重なり合い、後方の骨が前-背方向に拡大している鯨類の特徴的な形態を指す言葉である (Miller, 1923; Rommel *et al.*, 2009)。また、気道への水の流入を防ぐために噴気孔は通常固く閉ざされており、骨鼻孔は鼻栓と呼ばれる軟組織で閉じられている (Carte and Macalister, 1868; Berta *et al.*, 2014; Buono *et al.*, 2015)。このように、陸棲哺乳類とは異なった形態を持つ鯨類の鼻は、水棲適応を示す重要な部位だと言える。

ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目では、この鼻の形態が大きく異なっている。まず、ヒゲクジラ亜目では噴気孔は 2 箇所での字型に開口している。2 つの噴気孔からはそれぞれ空気の通り道が奥に伸びている。この鼻道はほぼ一本道で、骨鼻道内に嗅覚器と見られる部位に続く分岐があるのみである (Godfrey *et al.*, 2013)。この構造は「陸棲哺乳類と同様」と表現できる。これがハクジラ亜目では非常に複雑になり、噴気孔と頭蓋骨の間の鼻道からは複数の袋が派生している (Mead, 1975)。頭頂部に 1 つだけ開いた鼻の穴から鼻道はほぼ垂直に下降していくが、その途中には左右に 3 個か

ら5個程度の袋があり、鼻道全体を見るとまるで蟻の巣のような形状を呈している。この形状は、陸棲哺乳類と同様の鼻道形態を持つヒゲクジラ亜目とは異なっている。

ハクジラ亜目がこのような複雑な鼻道を持つ理由として、鼻道を通る空気の流れを利用して鳴音を発生していることが挙げられる (Cranford *et al.*, 1996; Cranford, 2000)。ハクジラ亜目の鼻腔には、鼻道が前後から内部に突出した部分があり、ここを空気が通過する際に振動が生じて鳴音になるという仮説が支持されている (Cranford *et al.*, 1996; Cranford, 2000; Cranford *et al.*, 2011; 植草・小寺, 2017)。ハクジラ亜目では、喉頭の代わりに鼻道の周辺を鳴音発生源にしていることが多くの研究から示されており、鼻道から派生した袋状の構造も、空気の貯蔵や音の反射など、鳴音発生において何らかの役割を果たすものと予想されている (Aroyan *et al.*, 1992; Aroyan *et al.*, 2000; Cranford, 2000)。ヒゲクジラ亜目の場合は鼻道にこのような構造は無く、鳴音も喉頭にある声帯を用いて発しているようである (Reidenberg and Laitman, 2007; Adam *et al.*, 2013)。鳴音発生はエコーロケーション能力に影響するため、鼻道の形態は呼吸だけではなく、水中の探索能力にも関わると言える。

両亜目の鼻道形態の違いは頭骨形態にも影響を及ぼしており、ハクジラ亜目の特徴である頭骨の左右非相称性も、この鼻道の軟組織の構造に関係すると考えられている (Ness, 1967; Mead, 1975; Yurick and Gaskin, 1988; Heyning and Lento, 2002; Berta *et al.*, 2014)。ハクジラ亜目では、ほぼすべての種において頭骨の右半分が左半分に比べて不釣り合いに発達しており、特にマッコウクジラでこの左右非相称性が顕著である (Ness, 1967; Hirose *et al.*, 2015; Huggenberger *et al.*, 2017)。さらに、頭骨のみならず、鳴音発生を担う鼻道等の軟組織にも同様の左右非相称性が確認されているため (Mead, 1975; Heyning, 1989)、骨格および軟組織の左右非相称性が鳴音発生に関連すると予想されている (Yurick and Gaskin, 1988; Aroyan *et al.*, 1992; Cranford *et al.*, 1996; Cranford, 2000)。また、この左右非相称性がヒゲクジラ亜目では確認されない (Fahlke and Hampe, 2015; Hirose *et al.*, 2015) ことから、ハクジラ亜目に共通の特徴であるエコーロケーション能力と頭骨の左右非相称性が関連すると推測されている。

左右非相称な頭部形状は、ハクジラ亜目の鳴音発生上何らかの役割を果たすと予想されているが、左右非相称な形態が鳴音発生に関与する機序について十分な説明はされておらず、これが進化の過程でどのように獲得されたのかについても明らかになっていない。これまでに、右と左で大きさの異なる鳴音発生器官がそれぞれ異なった周波数の音を出す役割を持つという説や (Nakamura and Akamatsu, 2004; Morisaka and Connor, 2007)、左右非相称な形状が聴覚に役立つという説 (Fahlke *et al.*, 2011) などが議論されてきた。化石種の分析においては頭骨の左右非相称性の出現を

エコーロケーションの獲得のキーとして用いることもある (Cranford, 2000; Geisler *et al.*, 2014). しかし, これらの説についてはいずれもまだ立証されていない.

ハクジラ亜目鯨類の頭骨に左右非相称性が存在する理由を明らかにするためには, 形態学的な知見の拡充が必要である. 鯨類の多くの種は飼育が困難であることや, 水中で使用できる実験機器に制限があることから, 生体を用いた実験の不足を補う意味でも, 形態学が有効な手法であると考えられる. 特に, 多様性に富むハクジラ亜目の各鯨種に関して, 左右非相称な頭骨形態の種間変異を記録する必要がある. 現生鯨類の頭骨を用いて行った分析は化石種にも応用できる可能性が高く, 鼻道周辺の形態と機能に関してハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目で比較分析を行うことは, 今後鯨類を研究する上での基礎的知見になると期待される.

II. 本研究の目的と概要

研究の目的

本研究は, 鯨類の頭骨の左右非相称性がなぜハクジラ亜目だけに見られるのかを明らかにするため, 骨鼻孔周辺および鼻道の構造を比較形態学的に解析することが目的である. 鼻道周辺の形態の違いは両亜目の適応戦略上重要な機能に影響を及ぼしていると予想され, これらの骨格形態がどのような役割を持つのかが明らかになれば, 現生しない化石種についてもその生態を推定できるであろう. 今でこそ明瞭に2亜目に分類されているハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目だが, 両者が分化してきた過程については不明な点も多く, 両亜目の鼻の形態と機能を詳細に調べていくことは, 鯨類全体の進化適応戦略を理解する上で重要であると考えられる.

論文の構成

第1章で両亜目の頭骨の左右非相称性を計測に基づいて比較する. この結果を受け, 第2章においてハクジラ亜目の鼻骨と軟組織の配置を肉眼解剖によって調べる. 第3章では, ヒゲクジラ亜目が嗅覚を持ちうるかを明らかにするため, 噴気孔形態の計測と鼻粘膜の顕微鏡下での観察を行う. 第4章では, 下顎骨の形態について両亜目を比較し, それぞれの亜目で重要であった適応戦略を調査するとともに, 下顎骨における左右非相称性の有無を計測により確かめる. これらの結果をもとに, 両亜目の鯨類の鼻道の機能と適応戦略の違いを確認し, 頭骨の左右非相称性がハクジラ亜目だけに存在する理由を分析する.

第1章 鯨類の頭骨頭頂部における左右非相称性

1 背景

現生鯨類はハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目から構成されており、両者においては形態、行動共に異なる点が多く存在する。そのうちの1つが、ハクジラ亜目だけに見られる頭部の左右非相称性である(加藤・中村, 2012)。ヒゲクジラ亜目を含む多くの哺乳類では、頭部は正中軸を中心とした左右相称な構造になっている(Fahlke and Hampe, 2015)。しかし、ハクジラ亜目では頭頂部においてこの相称性は成り立たない。頭骨に関して言えば、右側が左側に比べて大きく発達し、本来左右相称の軸であるはずの正中軸を超えて左側に張り出している。このため、ハクジラ亜目の左右鼻骨は、正中軸よりも左側で隣り合う(Ness, 1967)。

ハクジラ亜目の頭部の骨格および軟組織についてはこれまで数多くの研究がなされている。外部形態からは噴気孔の位置が左に寄っていることが確認でき(Solntseva and Rodionov, 2012)、頭骨と軟組織にも左右非相称性が数多くの種で報告されている(Ness, 1967; Mead, 1975; Yurick and Gaskin, 1988; Cranford *et al.*, 1996; Huggenberger *et al.*, 2009)。その左右非相称性は食性との関連も指摘されている(MacLeod *et al.*, 2007)。一方、鳴音発生との関連も多くの研究で支持されている(Ness, 1967; Mead, 1975; Cranford *et al.*, 1996)。

ハクジラ亜目の鳴音の発生には、他の哺乳類とは異なる仕組みがあることが知られている。哺乳類の多くが喉頭の声帯を鳴音発生に用いるが、鯨類のこの部位の形状は陸棲哺乳類とは異なっており、ハクジラ亜目では頭頂部の鼻道に付属する弁膜組織(Monkey Lips)と脂肪囊(Dorsal Bursae)からなるMLDB複合体が鳴音発生源であるということが最近の研究により明らかになりつつある(Cranford *et al.*, 1996; Cranford *et al.*, 2011)。ハクジラ亜目の頭骨の背面は前方に傾くように窪んでおり、そこに鳴音発生に必要な器官が配置されている(Mead, 1975)。頭頂部の噴気孔から頭蓋骨の骨鼻孔までの間に鼻道は枝分かれしており、様々な大きさの鼻囊が存在している(Cranford *et al.*, 1996)。比較的大きい鼻囊では、噴気孔に近い方から前庭囊、鼻額骨囊、前上顎骨囊といった鼻囊があり、例外や種間差はあるものの基本的には左右に1つずつ対になる形で存在している(Mead, 1975)。

鼻囊とMLDB複合体は左右に存在するが、これらの組織の右側と左側では形状や大きさに違いがある(Mead, 1975; Cranford *et al.*, 1996)。哺乳類の体に見られる左右非

相称性は、一般的には心臓の位置や肺の大きさに認められるが、ハクジラ亜目の場合は鳴音発生を担う鼻周辺の部位で特に顕著である (Ness, 1967; Mead, 1975; Yurick and Gaskin, 1988; Cranford *et al.*, 1996; Huggenberger *et al.*, 2009). この軟組織と骨格の左右非相称性は鳴音発生に関して何らかの音響的役割を持つと予想されており、ハクジラ亜目の特殊な鼻の形状については様々な音響調節機能が推測されているが、まだ結論には至っていない (Aroyan *et al.*, 1992; Aroyan *et al.*, 2000; Cranford, 2000; Huggenberger *et al.*, 2009; Berta *et al.*, 2014).

ヒゲクジラ亜目の頭骨については左右相称であると言われているものの、それを数値的に示した研究は乏しい。この理由には、ヒゲクジラ亜目の標本を入手することの困難さが挙げられる。Fahlke and Hampe (2015) は、始新世、漸新世、中新世、現在の各時代のヒゲクジラ亜目の頭骨を比較し、どの時代でも頭骨が左右相称であると報告した。しかし、この研究では扱った個体数が少なく、現生ヒゲクジラ亜目では1種当たり多くても4個体の標本にとどまっている。ヒゲクジラ亜目の形態学的なデータは、鯨類2亜目の頭骨形態の相称性について比較するには不十分である。

本研究は、頭骨の左右非相称性がなぜハクジラ亜目だけに存在するのかを明らかにするため、鯨類の頭骨標本を計測し、2亜目を形態学的に比較した。まず第1節でハクジラ亜目の頭骨形態を種横断的に調査し、続いて第2節でヒゲクジラ亜目の頭骨形態について、ナガスクジラ科に属するミンククジラを用いて計測を行った。ヒゲクジラ亜目の頭骨形状については基礎的なデータも不十分であるため、ハクジラ亜目の計測部位に対応する部位に加え可能な限り多くの部位を計測した。左右非相称性については、Ness (1967) がマイルカ科、アカボウクジラ科、イッカク科など複数の科にわたるハクジラ亜目317個体について左右非相称性を計測し、鼻骨において頭骨の左右非相称性が最も顕著になると述べている。この報告を参考に、本研究は鼻骨周辺を中心に調査を行い、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の頭骨を比較し、左右非相称性を詳細に分析し、その原因を分析した。

一般に、形態上の差異は生活史や行動の差異を反映していることから (Mead, 1975; Gutstein *et al.*, 2014), ハクジラ亜目頭部の左右非相称性とヒゲクジラ亜目頭部の左右相称性という形態的特徴の違いは、両亜目の適応戦略の違いに関係していると予想できる。本研究の結果は、同じ鯨類に属するヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目が異なる頭骨形態を獲得した進化過程を解明する上で、重要な知見になると期待される。

第 1 節 ハクジラ亜目の頭骨計測

2 材料

ハクジラ亜目の頭骨の左右相称／非相称性を検討するために 6 科 27 種 (総標本数 172 個体) を用いた。使用個体の内訳は、東京海洋大学マリンサイエンスミュージアム所蔵の鳥羽山鯨類コレクションから 101 個体、太地町立くじらの博物館から 33 個体、名護市教育委員会名護博物館から 20 個体、一般財団法人沖縄美ら島財団より 15 個体、神戸市立須磨海浜水族園から 2 個体、東京海洋大学中村玄博士所蔵の 1 個体である (Table 1)。マリンサイエンスミュージアム所蔵のシャチ (MTUM-0072) については、頭骨長を加藤ら (2014) から引用した。

Table 1 List of specimens used for estimating their asymmetric features.^a

species		source					
		TUMSAT Museum of Marine Science	Taiji Whale Museum	Nago Museum	Okinawa Churasima Foundation	Suma Aqualife Park	In possession of Nakamura
total		101	33	20	15	2	1
Kogiidae	Dwarf sperm whale	0	2	0	0	0	1
	Pygmy sperm whale	1	1	0	0	0	0
Ziphiidae	Baird's beaked whale	2	1	0	0	0	0
	Cuvier's beaked whale	1	1	1	1	0	0
	Ginkgo-toothed beaked whale	0	0	0	1	0	0
	Hubbs' beaked whale	1	0	0	0	0	0
	Blainville's beaked whale	0	0	0	3	0	0
Iniidae	Amazon river dolphin	1	0	0	0	0	0
Monodontidae	White whale	2	0	0	0	0	0
Phocoenidae	Narrow-ridged finless porpoise	2	1	0	0	2	0
	Dall's porpoise	3	1	0	0	0	0
	Harbor porpoise	2	0	0	0	0	0
Delphinidae	Killer whale	3	3	0	0	0	0
	Northern right-whale dolphin	3	2	0	0	0	0
	Pacific white-sided dolphin	37	3	0	0	0	0
	Rough-toothed dolphin	3	2	2	0	0	0
	Risso's dolphin	2	4	3	1	0	0
	False killer whale	3	3	1	1	0	0
	Pygmy killer whale	0	0	0	1	0	0
	Melon-headed whale	1	3	0	1	0	0
	Short-finned pilot whale	0	3	8	1	0	0
	Pantropical spotted dolphin	3	0	2	0	0	0
	Fraser's dolphin	1	2	0	0	0	0
	Common dolphin	4	0	0	0	0	0
	Striped dolphin	7	1	0	0	0	0
	Indo-Pacific bottlenose dolphin	3	0	0	5	0	0
	Common bottlenose dolphin	16	0	3	0	0	0

^a Specimens are ordered in accordance with their phylogenetic relationships reported by McGowen *et al.* (2009).

3 方法

3.1 骨鼻孔周辺の左右非相称性の計測

計測は 6 部位について行った (Table 2). 頭骨の大きさを頭骨長 (SL) と頭骨幅 (SW) として計測し, その後, Fig. 2 に示す鼻骨位置の正中性を, 頭骨幅を鼻骨前端で左右に分けた値 (NAS) の計測から求めた. さらに, 左右鼻骨の幅 (WN) および前上顎骨の幅 (WPM) を計測した. また, 計測の基点としている左右の眼窩後端が左右相称な位置関係にあるのかを評価するため, 大孔から眼窩後端までの距離 (MO) を計測した. NAS の計測にはジョウが 3 つあるノギスを用い, 両端のジョウを左右前頭骨の眼窩後端に当て, 中央のジョウを左右鼻骨の境界に当てて鼻骨の位置を計測した. これを除く部位は株式会社中村製作所のノギスの PITA20, PITA30, PITA40 を用いて計測した. すべての計測は 1 mm 単位で行い, 損傷等があった部位の計測値は解析に用いなかった.

Table 2 Definition of the skull segments measured in this study. ^a

Abbreviation	Description
SL	skull length
SW	skull width
NAS	position the nasal bones
WN	width of the nasal bones
WPM	width of the premaxilla
MO	distance from the foramen magnum to the orbit

^aThe position and extent of the each segmental length are illustrated in Fig. 2.

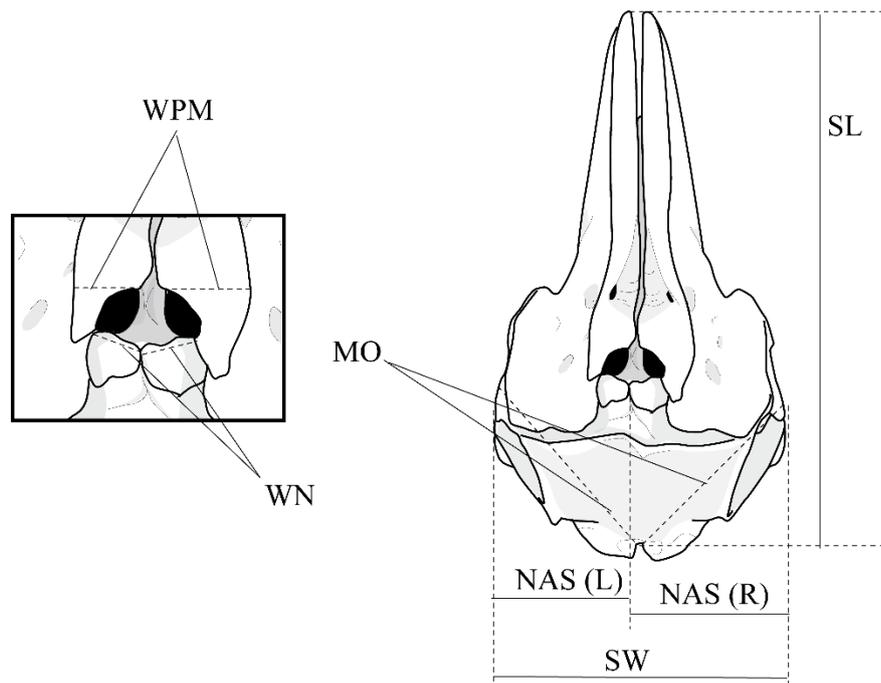


Fig. 2 Dorsal view of the skull of common bottlenose dolphin. The lengths of skull segments listed in Table 2 were measured as described in the methods.

3.2 計測結果の統計解析

統計解析はオープンソースプログラミング言語である「R」(Ver. 3.1.0)で行った。左右非相称性を数値化するために、左側の大きさを示す数値 (L) を右側の大きさを示す数値 (R) で割ることで左右比 (L/R) として算出した。この L/R が頭骨長に依存していないことを確かめるため、頭骨長に対する L/R の散布図の回帰直線の傾きが 0 と有意に異なるかを *t*-test によって検証した。この統計検定にはサンプルサイズが 10 個体以上あるカマイルカ (*Lagenorhynchus obliquidens*), ハナゴンドウ (*Grampus griseus*), コビレゴンドウ (*Globicephala macrorhynchus*) およびハンドウイルカ (*Tursiops truncatus*) の 4 種を用いた。さらに、オス 16 個体メス 9 個体の標本が得られたカマイルカについて、ウィルコクソンの順位和検定により雌雄で L/R の平均値に差がないことを確認した。その上で、算出された左右比の平均値が 1 に等しいと判定できるかどうかを *t*-test によって検証した。

4 結果

4.1 骨鼻孔周辺の各部位の計測結果

左右の平均値の差が種全体として大きかったのは、鼻骨における左右頭骨幅 (NAS) であった (Table 3). 特に差が大きかったのはツチクジラ (*Berardius bairdii*) とコビレゴンドウである. ツチクジラでは左 (341.0 ± 6.08) に比べて右 (401.0 ± 14.93) の計測値が 60.0 mm 大きく、コビレゴンドウの NAS は左 (207.2 ± 19.37) に比べて右 (260.1 ± 26.68) の計測値が 52.9 mm 大きかった. 前上顎骨の幅 (WPM) では、アカボウクジラ (*Ziphius cavirostris*) で左右の差が 44.0 mm (左, 70.3 ± 20.01 mm; 右, 114.3 ± 10.69 mm) で右側が大きかった. コマッコウ科のコマッコウ (*Kogia breviceps*; 左, 32 mm; 右, 27 mm) とオガワコマッコウ (*Kogia sima*; 左, 29 mm; 右, 28 mm) では、他の種と異なり左の前上顎骨の方が右の前上顎骨よりも幅が大きかった.

Table 3 Mean values of the segmental lengths measured with odontocete whale skulls.^a

	Dwarf sperm whale			Pygmy sperm whale			Baird's beaked whale			Cuvier's beaked whale		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	291.3	23.35	3	283.5	58.69	2	1390.7	48.22	3	890.3	43.94	3
SW	236.7	19.04	3	245.0	32.53	2	742.0	19.08	3	504.5	29.27	4
NAS_L	102.0	9.17	3	105.0	8.49	2	341.0	6.08	3	231.3	10.79	3
NAS_R	134.7	10.02	3	140.0	24.04	2	401.0	14.93	3	285.0	19.29	3
WN_L	-	-	0	-	-	0	52.5	4.95	2	50.5	12.02	2
WN_R	-	-	0	-	-	0	63.0	4.24	2	61.0	1.41	2
WPM_L	29	-	1	32	-	1	83.7	7.02	3	70.3	20.01	3
WPM_R	28	-	1	27	-	1	101.7	0.58	3	114.3	10.69	3
MO_L	144.3	13.05	3	144.5	14.85	2	508.3	10.50	3	334.3	27.79	3
MO_R	144.3	12.06	3	142.0	16.97	2	507.0	15.39	3	338.3	30.62	3

	Ginkgo-toothed beaked whale			Hubbs' beaked whale			Blainville's beaked Whale			Amazon river dolphin		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	730	-	1	763	-	1	762.0	15.56	2	517	-	1
SW	376	-	1	379	-	1	310.3	64.01	3	195	-	1
NAS_L	183	-	1	169	-	1	140.7	25.32	3	88	-	1
NAS_R	193	-	1	210	-	1	169.7	38.80	3	107	-	1
WN_L	19	-	1	34	-	1	20.5	7.78	2	18	-	1
WN_R	22	-	1	43	-	1	23.3	7.09	3	18	-	1
WPM_L	46	-	1	41	-	1	37.3	1.53	3	-	-	0
WPM_R	60	-	1	51	-	1	50.3	4.16	3	-	-	0
MO_L	242	-	1	250	-	1	214.3	29.96	3	100	-	1
MO_R	244	-	1	252	-	1	229.5	13.44	2	100	-	1

	White whale			Narrow-ridged finless porpoise			Dall's porpoise			Harbor porpoise		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	515.0	14.14	2	233.6	16.10	5	310.5	15.76	4	303	-	1
SW	290.0	1.41	2	151.0	8.60	5	180.0	10.68	4	162	-	1
NAS_L	122	-	1	72.8	5.50	5	85.5	8.89	4	79	-	1
NAS_R	167	-	1	78.2	3.19	5	94.5	3.51	4	83	-	1
WN_L	29.5	4.95	2	12.6	2.07	5	9.3	1.71	4	15	-	1
WN_R	30.5	3.54	2	12.2	2.17	5	11.3	2.75	4	15	-	1
WPM_L	42.5	7.78	2	19.8	2.28	5	22.0	2.58	4	12.5	0.71	2
WPM_R	51.0	4.24	2	22.4	2.41	5	24.8	2.63	4	13.5	0.71	2
MO_L	245.0	7.07	2	117.4	7.83	5	134.0	6.93	4	132	-	1
MO_R	245.0	7.07	2	119.2	7.95	5	134.0	6.38	4	132	-	1

^a Skull segments illustrated in Fig. 2, i.e. SL, SW, NAS, WN, WPM, and MO, were measured for 27 odontocete species indicated and their mean values (*mean*) in millimeter along with standard deviations (*sd*) and number of specimens (*n*) measured are shown. “_L” and “_R” indicate the left and right side value of each item, respectively.

(continued)

Table 3, continued.

	Killer whale			Northern right-whale dolphin			Pacific white-sided dolphin			Rough-toothed dolphin		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	950.8	75.16	6	443.0	7.21	3	380.1	22.67	40	483.5	51.81	6
SW	577.0	69.85	6	192.0	15.38	4	193.5	8.73	37	204.1	18.33	7
NAS_L	273.7	30.85	6	87.3	5.85	4	89.9	4.50	34	91.7	8.60	7
NAS_R	303.3	40.29	6	104.8	10.05	4	102.9	5.22	34	112.4	10.31	7
WN_L	71.5	17.10	4	25.5	2.38	4	30.8	4.23	37	32.7	3.20	7
WN_R	78.0	14.14	2	32.0	8.08	4	33.5	4.16	37	38.7	5.02	7
WPM_L	76.4	8.79	5	20.4	5.32	5	29.7	2.51	39	18.1	4.10	7
WPM_R	94.2	11.82	5	37.8	3.56	5	37.0	2.90	39	34.3	2.87	7
MO_L	473.8	87.17	5	140.0	8.00	5	138.4	6.67	38	159.7	18.45	7
MO_R	478.4	87.97	5	142.3	9.00	4	139.6	5.85	37	159.6	17.46	7
	Risso's dolphin			False killer whale			Pygmy killer whale			Melon-headed whale		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	464.3	22.45	10	582.5	21.68	8	360	-	1	439.4	13.39	5
SW	311.4	11.80	10	340.6	16.56	8	228	-	1	264.8	11.76	5
NAS_L	137.1	6.42	10	155.0	8.43	8	105	-	1	117.0	7.81	5
NAS_R	174.3	6.82	10	185.6	10.85	8	123	-	1	147.8	10.38	5
WN_L	33.6	3.75	9	49.3	8.74	3	-	-	0	36.6	3.29	5
WN_R	40.6	4.93	9	55.3	9.29	3	-	-	0	43.0	4.00	5
WPM_L	37.7	2.74	9	41.3	4.59	8	27	-	1	25.5	3.70	4
WPM_R	52.9	3.28	10	62.4	5.07	8	38	-	1	39.0	2.83	2
MO_L	206.9	10.61	10	261.4	13.87	7	163	-	1	173.5	4.65	4
MO_R	205.9	10.31	10	260.9	12.86	7	162	-	1	175.4	3.78	5
	Short-finned pilot whale			Pantropical spotted dolphin			Fraser's dolphin			Common dolphin		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL	614.9	42.14	12	409.5	20.98	4	412.3	11.59	3	412.5	46.74	4
SW	460.6	48.06	12	177.0	5.24	5	232.3	12.50	3	182.8	9.00	4
NAS_L	207.2	19.37	12	80.0	2.24	5	105.3	6.66	3	84.0	4.55	4
NAS_R	260.1	26.68	12	97.0	3.32	5	127.0	6.24	3	98.8	5.32	4
WN_L	53.2	10.21	12	22.2	1.79	5	19.5	12.02	2	23.0	2.00	3
WN_R	61.7	11.65	11	23.2	1.79	5	24.5	13.44	2	26.3	1.15	3
WPM_L	58.8	6.79	12	23.2	1.64	5	20.7	1.53	3	23.5	1.29	4
WPM_R	77.8	6.59	12	35.6	3.05	5	36.0	1.00	3	34.8	2.75	4
MO_L	297.5	22.60	10	121.0	3.39	5	150.3	2.52	3	122.8	7.27	4
MO_R	297.8	22.05	10	121.0	3.39	5	150.3	2.89	3	123.0	5.16	4
	Striped dolphin			Indo-Pacific bottlenose dolphin			Common bottlenose dolphin					
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>			
SL	437.6	23.75	8	471.9	18.83	8	494.2	22.25	19			
SW	214.4	16.71	7	229.6	10.27	8	261.8	15.74	19			
NAS_L	97.6	7.14	7	105.5	3.93	8	121.9	7.56	18			
NAS_R	116.9	10.06	7	124.1	6.71	8	139.9	9.32	18			
WN_L	23.5	4.51	6	26.1	2.54	7	32.2	3.60	18			
WN_R	26.4	4.50	8	28.6	1.81	7	32.7	4.16	18			
WPM_L	23.6	3.15	7	32.8	2.92	8	29.9	3.73	19			
WPM_R	43.3	2.50	7	41.3	3.77	8	44.1	3.65	19			
MO_L	138.6	9.52	8	158.8	4.92	8	173.3	10.45	18			
MO_R	139.5	10.11	8	159.1	4.49	8	172.9	10.53	17			

4.2 左右非相称性の統計学的検証

これらの計測値をもとに各個体の頭骨の各部位における L/R の値を算出し、回帰直線を用いて L/R が頭骨長の影響を受けるかどうかを 4 鯨種について調べた (Table 4). カマイルカ, ハナゴンドウ, コビレゴンドウ, ハンドウイルカのいずれの種においても, L/R が頭骨長と有意な相関を持たないことが示された (t -test, $p > 0.05$). さらに, カマイルカの計測結果を用いて, 雌雄差の有無を調べたところ有意な差は確認されなかった (ウィルコクソンの順位和検定, $p > 0.05$). これらのことから, L/R は頭骨長にも雌雄にも無関係であると判断した.

Table 4 Statistical analysis of the relationship between the lengths of skull segments and values indicating L/R asymmetry.

Segments	Pacific white-sided dolphin			Risso's dolphin			Short-finned pilot whale			Common bottlenose dolphin		
	slope	p -value	n	slope	p -value	n	slope	p -value	n	slope	p -value	n
NAS	-0.008	0.81	34	-0.023	0.64	10	-0.021	0.39	12	-0.033	0.35	18
WN	-0.078	0.07	37	0.071	0.75	9	0.050	0.44	11	-0.059	0.09	18
WPM	-0.053	0.26	39	0.009	0.84	9	0.031	0.55	12	0.099	0.15	19
MO	-0.003	0.72	36	-0.010	0.67	10	0.012	0.36	10	0.001	0.98	17

調査したハクジラ亜目 27 種各鯨種について L/R の部位ごとの平均値を算出した (Table 5). さらに, この種ごとの平均値を基に平均値全体としてまとめた平均値を求めると, NAS は 0.84 ± 0.05 (27 種), WN は 0.89 ± 0.07 (24 種), WPM は 0.75 ± 0.15 (26 種), および MO は 1.00 ± 0.01 (27 種) であった.

3 個体以上の個体数があった調査種 20 種のうち, イシイルカ (*Phocoenoides dalli*) を除くすべての種について NAS は 1 と有意に異なるという検定結果を得た (t -test, $p > 0.05$). また, NAS は計測を行ったすべての標本で L/R が 1 以下だった (Table 5; Fig. 3). 中でも, ネズミイルカ科 3 種の NAS が左右相称に近い値をとっており, 先行研究の結果と矛盾しなかった (Ness, 1967; Morisaka and Connor, 2007; Huggenberger *et al.*, 2017). WN の L/R はスナメリ (*Neophocaena asiaeorientalis*) で平均値が 1 を超え, わずかながら左側が右側よりも大きかった. コマッコウ科 2 鯨種では鼻骨の輪郭線が不明瞭であったため WN の計測はできなかった. WPM はコマッコウ科で L/R が 1 を超えていた. また, WPM の L/R の平均値が最も小さかったのはシワハイルカ (*Steno bredanensis*) の 0.53 ± 0.08 で, 同種の前上顎骨は極端に右側の幅が大きかった (Table 6 and Fig. 3, SB). WPM は L/R が最も小さかったシワハイルカから, 1 を超えたコマッコウ科までの種間差が 0.66 と最も大きかった.

MO は分布が 1 付近に集中していた (Fig. 3). MO は $n=5$ のスナメリについてだけ L/R が 1 と有意に異なっていたが (Table 5; Table 6 and Fig. 3, NA), サンプルサイズの大きい他の種で有意差が検出されなかったため, ハクジラ亜目全体について眼窩後端は計測の基点として適切であると判断した. 今回はスナメリに関しても解析を行ったが, 本種の頭骨の左右非相称性を計測するための基点の設定については今後の課題とした.

Table 5 Statistical analysis of the L/R mean values of skull segments of odontocete whale.^a

Dwarf sperm whale				Pygmy sperm whale				Baird's beaked whale				Cuvier's beaked whale				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>
SL	291.3	23.35		3	283.5	58.69		2	1390.7	48.22		3	890.3	43.94		3
SW	236.7	19.04		3	245.0	32.53		2	742.0	19.08		3	504.5	29.27		4
NAS	0.76	0.02	**	3	0.76	0.07	-	2	0.85	0.03	**	3	0.81	0.02	**	3
WN	-	-	-	0	-	-	-	0	0.83	0.02	-	2	0.83	0.18	-	2
WPM	1.04	-	-	1	1.19	-	-	1	0.82	0.07	*	3	0.61	0.13	*	3
MO	1.00	0.02	0.98	3	1.02	0.02	-	2	1.00	0.01	0.72	3	0.99	0.02	0.37	3
Ginko-toothed beaked whale				Hubbs' beaked whale				Blainville's beaked whale				Amazon river dolphin				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>
SL	730	-		1	763	-		1	762.0	15.56		2	517	-		1
SW	376	-		1	379	-		1	277.0	121.51		3	195	-		1
NAS	0.95	-	-	1	0.80	-	-	1	0.84	0.05	*	3	0.82	-	-	1
WN	0.86	-	-	1	0.79	-	-	1	0.86	0.03	-	2	1.00	-	-	1
WPM	0.77	-	-	1	0.80	-	-	1	0.74	0.04	**	3	-	-	-	0
MO	0.99	-	-	1	0.99	-	-	1	1.01	0.01	-	2	1.00	-	-	1
White whale				Narrow-ridged finless porpoise				Dall's porpoise				Harbor porpoise				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>
SL	515.0	14.14		2	233.6	16.10		5	310.5	15.76		4	303	-		1
SW	290.0	1.41		2	151.0	8.60		5	180.0	10.68		4	162	-		1
NAS	0.73	-	-	1	0.93	0.03	*	5	0.90	0.09	0.11	4	0.95	-	-	1
WN	0.96	0.05	-	2	1.04	0.15	0.55	5	0.83	0.06	*	4	1.00	-	-	1
WPM	0.83	0.08	-	2	0.88	0.05	**	5	0.89	0.08	0.08	4	0.93	0.00	-	2
MO	1.00	0.00	-	2	0.98	0.01	*	5	1.00	0.01	0.97	4	1.00	-	-	1
Killer whale				Northern right-whale dolphin				Pacific white-sided dolphin				Rough-toothed dolphin				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>
SL	950.8	75.16		6	443.0	7.21		3	380.1	22.67		40	483.5	51.81		6
SW	577.0	69.85		6	192.0	15.38		4	193.5	8.73		37	204.1	18.33		7
NAS	0.90	0.04	**	6	0.84	0.04	**	4	0.88	0.04	**	34	0.82	0.04	**	7
WN	0.83	0.11	-	2	0.82	0.12	0.06	4	0.92	0.06	**	37	0.85	0.07	**	7
WPM	0.81	0.07	**	5	0.54	0.12	**	5	0.81	0.06	**	39	0.53	0.08	**	7
MO	0.99	0.01	0.19	5	0.99	0.01	0.15	4	1.00	0.01	0.13	36	1.00	0.01	0.93	7

^a Segmental lengths of the skull illustrated in Fig. 2 were measured for 27 odontocete species and the results are presented as in Table 3. When statistically appropriate, *p*-values are given. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$.

(continued)

Table 5, continued.

Risso's dolphin				False killer whale				Pygmy killer whale				Melon-headed whale				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>
SL	464.3	22.45		10	582.5	21.68		8	360	-		1	439.4	13.39		5
SW	311.4	11.80		10	340.6	16.56		8	228	-		1	264.8	11.76		5
NAS	0.79	0.03	**	10	0.84	0.05	**	8	0.85	-	-	1	0.80	0.09	**	5
WN	0.83	0.09	**	9	0.87	0.09	-	2	-	-	-	0	0.85	0.07	**	5
WPM	0.71	0.03	**	9	0.66	0.08	**	8	0.71	-	-	1	0.62	0.05	-	2
MO	1.00	0.01	0.29	10	1.00	0.01	0.46	7	1.01	-	-	1	0.99	0.01	0.29	4
Short-finned pilot whale				Pantropical spotted dolphin				Fraser's dolphin				Common dolphin				
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>
SL	614.9	42.14		12	409.5	20.98		4	412.3	11.59		3	412.5	46.74		4
SW	460.6	48.06		12	177.0	5.24		5	232.3	12.50		3	182.8	9.00		4
NAS	0.80	0.03	**	12	0.82	0.02	**	5	0.83	0.03	**	3	0.85	0.04	**	4
WN	0.86	0.08	**	11	0.96	0.04	0.09	5	0.78	0.06	-	2	0.87	0.08	0.12	3
WPM	0.76	0.07	**	12	0.65	0.02	**	5	0.57	0.03	**	3	0.68	0.07	**	4
MO	1.00	0.02	0.84	10	1.00	0.01	0.98	5	1.00	0.01	0.99	3	1.00	0.02	0.83	4
Striped dolphin				Indo-Pacific bottlenose dolphin				Common bottlenose dolphin								
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>
SL	437.6	23.75		8	471.9	18.83		8	494.2	22.25		19				
SW	214.4	16.71		7	229.6	10.27		8	261.8	15.74		19				
NAS	0.84	0.03	**	7	0.85	0.03	**	8	0.87	0.03	**	18				
WN	0.88	0.09	*	6	0.91	0.06	**	7	0.99	0.03	0.07	18				
WPM	0.54	0.06	**	7	0.80	0.08	**	8	0.68	0.06	**	19				
MO	0.99	0.01	0.21	8	1.00	0.00	0.08	8	1.00	0.02	0.65	17				

Table 6 Abbreviations for the names of odontocete species analyzed.

FA	Pygmy killer whale	OO	Killer whale
LO	Pacific white-sided dolphin	IG	Amazon river dolphin
SA	Pantropical spotted dolphin	KB	Pygmy sperm whale
LH	Fraser's dolphin	KS	Dwarf sperm whale
DD	Common dolphin	DL	White whale
SC	Striped dolphin	NA	Narrow-ridged finless porpoise
PE	Melon-headed whale	PP	Harbor porpoise
LB	Northern right-whale dolphin	PD	Dall's porpoise
GG	Risso's dolphin	MG	Ginkgo-toothed beaked whale
TA	Indo-Pacific bottlenose dolphin	MD	Blainville's beaked whale
SB	Rough-toothed dolphin	MC	Hubbs' beaked whale
TT	Common bottlenose dolphin	ZC	Cuvier's beaked whale
PC	False killer whale	BB	Baird's beaked whale
GM	Short-finned pilot whale		

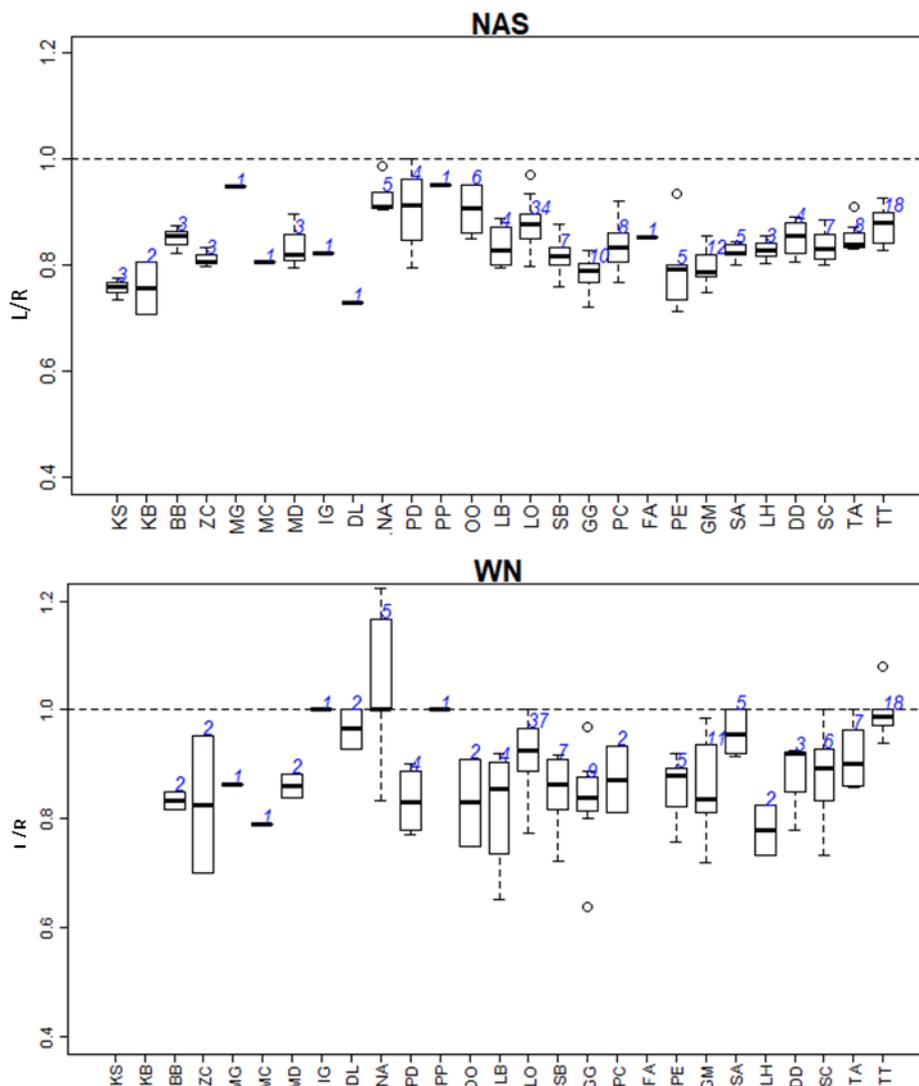
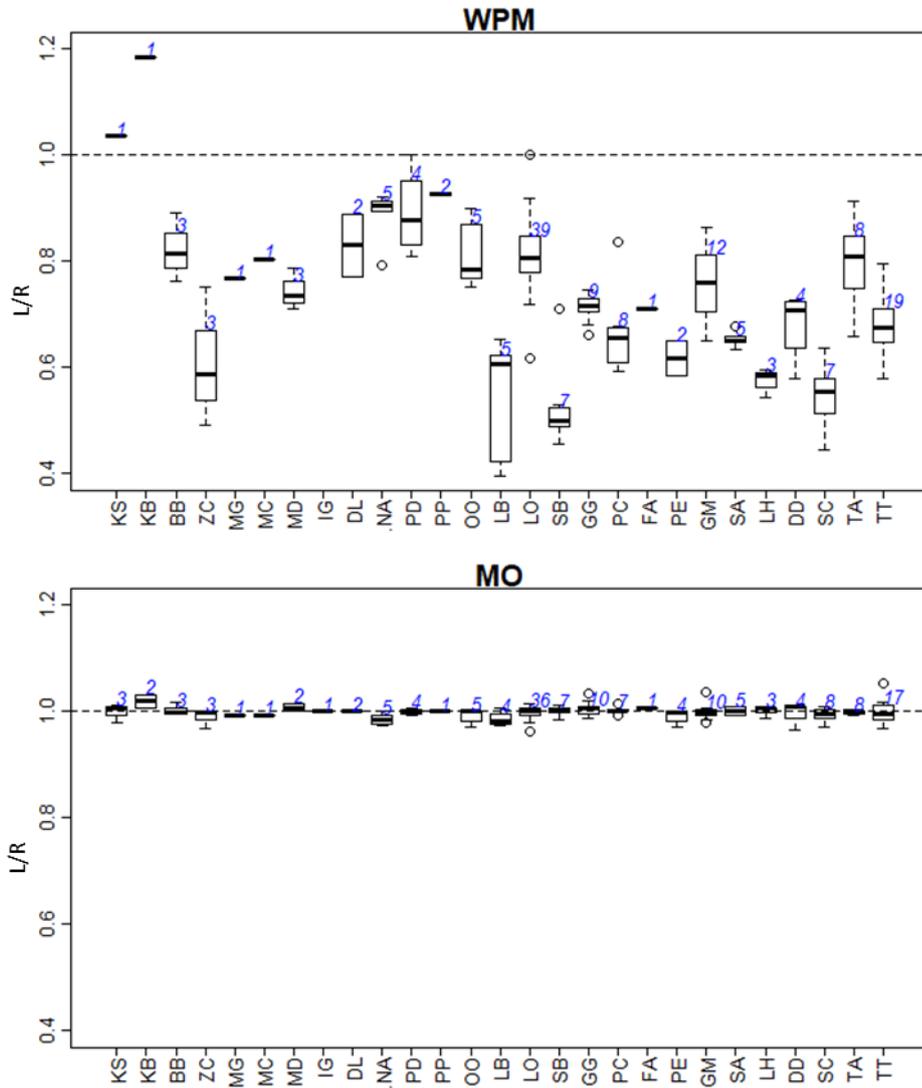


Fig. 3 L/R ratios of skull segments of 27 whale species. The four skull segments illustrated in Fig. 2 were measured with the specimens listed in Table 2. The whisker length in the boxplot shows minimum and maximum values. The box length shows the interquartile values. The bold line inside the box shows median values. Numbers in blue represent the numbers of specimens measured. Species are ordered in accordance with the phylogenetic relationships reported by McGowen *et al.* (2009). Abbreviations of species names are listed in Table 6.

(continued)

Fig. 3, continued.



5 考察

5.1 頭骨の左右非相称性の種間変異

頭骨の幅における鼻骨の位置 (NAS) は、調査したハクジラ亜目 6 科 160 個体すべてについて L/R が 1 以下であり、鼻骨周辺の頭骨の右側が大きくなる左右非相称性が共通な性質であったことを示した。この性質は指向的左右非相称性 (directional asymmetry; Schell *et al.*, 1985) と呼べるだろう。

L/R を解析した結果を示す Fig. 3 は、一番左のオガワコマッコウから右に行くにつれて種の分岐年代が新しくなるように種を並べている (McGowen *et al.*, 2009)。NAS について、ネズミイルカ科からマイルカ科の出現までは左右非相称性が増加していく傾向だと思われたが、ハナゴンドウ (*Grampus griseus*) の出現の前後からは左右非相称性が増大傾向にあるとは言い難い。また、NAS では比較的近縁と思われる隣り合う種が類似した L/R の分布を示す結果が多かったが、WN と WPM では系統関係とは無関係に種間変異が見られ、頭骨に見られる左右非相称性が分岐年代だけから決定されるわけではないと考えられた。

各科が左右非相称性について同様の傾向を持つのかどうかを調べるため、NAS, WN, WPM の 3 つの L/R 値に欠損のない鯨種を用いて、これらの種ごとの平均値によって主成分分析を行った。Table 7 に示す因子負荷量をもとに、4 科 23 種の主成分スコアをプロットしたものが Fig. 4 である。PC1 は 3 つの計測値の左右非相称性がほぼ均等に得点化されており、PC1 を示す x 軸を見るとネズミイルカ科の 2 種でこの得点が高かった。PC2 の得点が高くなるのは、WN で L/R が大きく、逆に NAS で L/R が小さい場合であった。Fig. 4 からは、NAS, WN, WPM の各 L/R が科によって顕著な傾向を示しているとは言い難い。PC1 について見てみると、マイルカ科では左右相称に近いシャチから、左右非相称性が顕著なサラワクイルカ (*Lagenodelphis hosei*) まで多様である。PC2 の得点が大きかったのはシロイルカ (*Delphinapterus leucas*) で、本種の WN = 0.96 ± 0.05 という計測値が 2.15 という PC2 の得点に影響したと考えられた。アカボウクジラ科では PC2 が解析した 5 種すべてで 1 を下回っていた。これは、アカボウクジラ科の鯨種において、WN の L/R が全種平均の 0.84 を下回ったことが影響したと考えられた。シャチは左右相称性が高い種であると言われているが、全体的な左右相称性を占める PC1 の得点はネズミイルカ (*Phocoena phocoena*) およびスナメリに比べ低かった。以上のように、マイルカ科以外の 4 科については科間の相違が見られたが、マイルカ科ではプロットが拡散しており他の科との違いは明確に示されず、マイルカ科における左右非相称性の多様性が示唆された。

Table 7 Loadings of the first two principal component analysis for L/R of NAS, WN, and WPM.

	PC1 ^a	PC2 ^b
NAS	0.57	-0.61
WN	0.54	0.78
WPM	0.61	-0.13

^a PC1: principal component one,

^b PC2: principal component two.

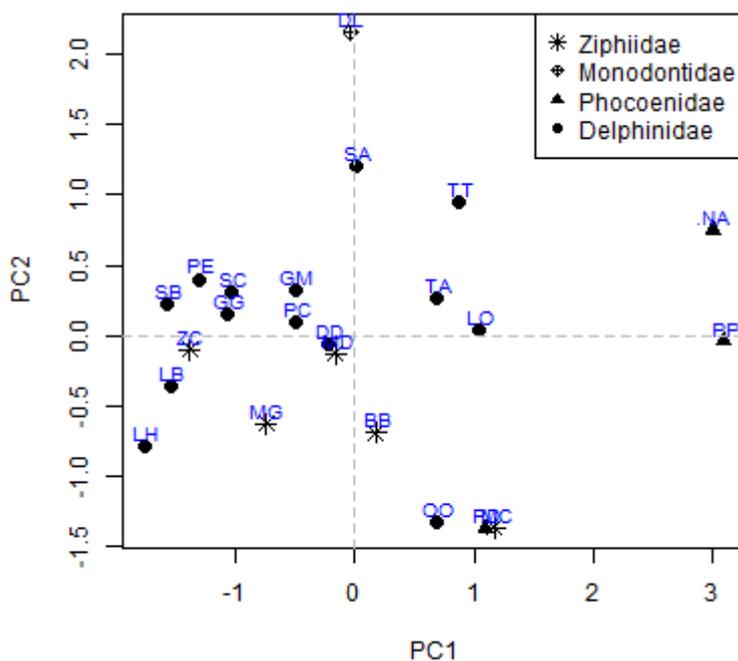


Fig. 4 Principal component analysis of L/R ratios including NAS, WN, and WPM. The abbreviated whale names shown in Table 6 are indicated in blue.

次に、体の大きさに頭骨の左右非相称性が比例関係を持つ可能性を調べた。L/Rの結果を今回計測した頭骨長の大きい順に並べ替えたものが Fig. 5 である。計測に用いた全個体を母集団として、NAS, WN, WPM の各 L/R が頭骨長と相関を持つかどうかスピアマンの順位相関検定で調べたところ、いずれも頭骨長との相関は確認されなかった ($p > 0.05$)。マイルカ科に限定して頭骨長と左右非相称性の分布についての検定を行った場合にも NAS, WN, WPM の L/R は頭骨長との相関は認められなかった (スピアマンの順位相関検定, $p > 0.05$)。

頭蓋骨を構成する他の骨の左右の大きさの違いに合わせて、結果的に鼻骨の位置で大きな左右非相称性が生じている可能性も考えられた。そのため、各種の平均値をもとに、NAS と WN, WPM の L/R の大きさが互いに相関をもつのかスピアマンの順位相関検定を行ったところ、この3つの部位の L/R の大きさには有意な相関は確認されなかった ($p > 0.05$)。前上顎骨の幅の左右非相称性の程度が大きいからといって、必ずしも鼻骨の幅や位置の左右非相称性が大きいわけでもなく、また、鼻骨の幅の左右非相称性が大きくても、鼻骨の位置の左右非相称性が同様に大きいとも限らないことが示唆された。

今回計測したハクジラ亜目の NAS, WN, WPM の L/R について、分岐年代や、頭骨長との相関、および各部位の L/R の大きさととの相関は検出されなかった。また、同じ科の中でも、左右非相称性の程度には種間差が確認された。左右非相称性は、ハクジラ亜目に共通の特徴であることが示唆された反面、その発生要因については機能面から考えていく必要があると考えられた。また、今回の骨格計測からはハクジラ亜目の各科による左右非相称性の違いを明確にすることはできなかったが、頭骨形態そのものが科によって大きく異なることを加味した解析が必要である。例えば、ネズミイルカ科では鼻骨が正面を向いて位置しており、コマッコウ科では鼻骨は周囲の骨から独立した骨として区別することはできなかった。このように頭骨の形状が科によって大きく異なっていることを踏まえつつ、計測部位を選定し、左右非相称性の科による差異を詳しく調査することを今後の課題とした。

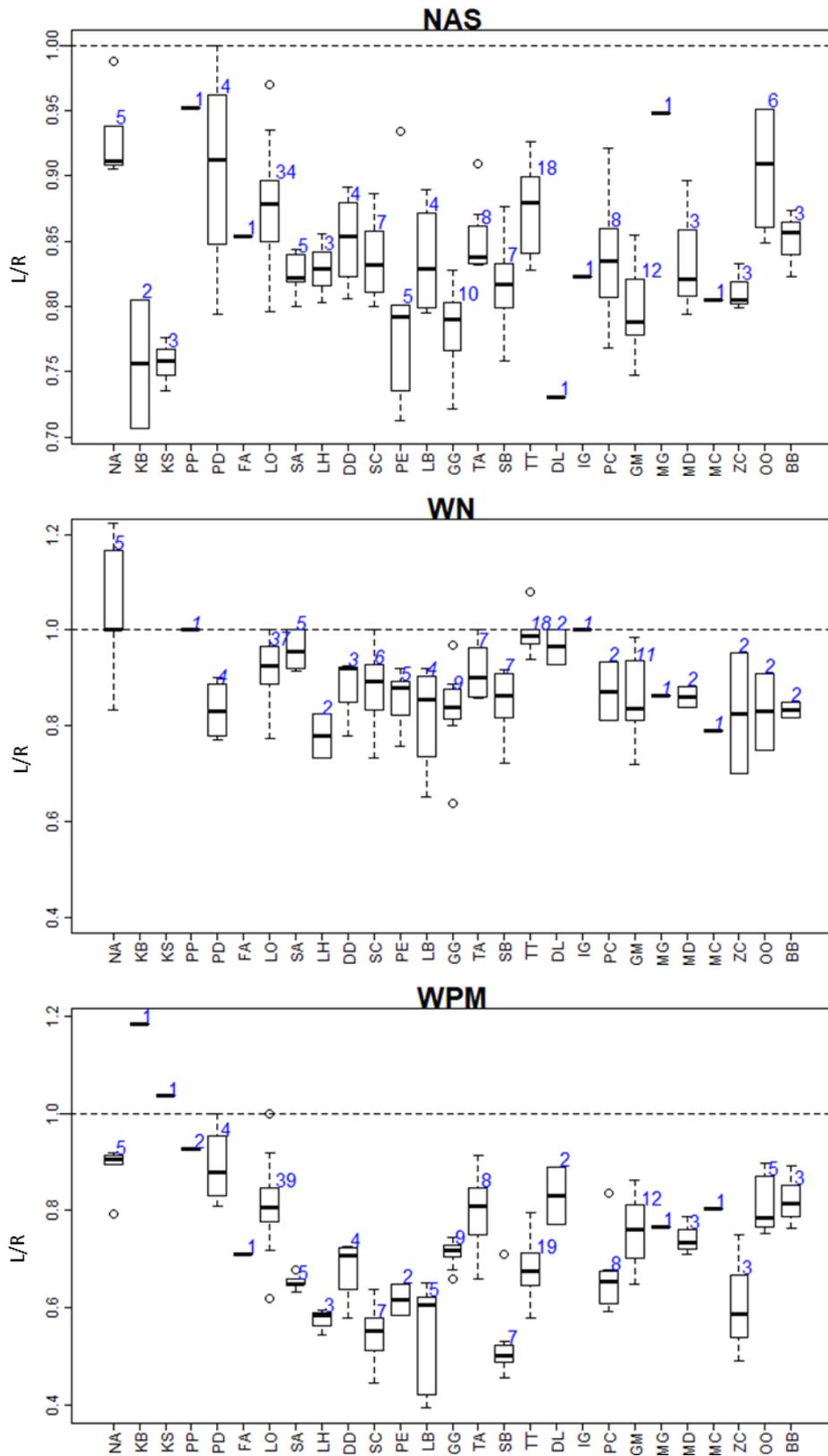


Fig. 5 L/R ratios of the lengths of skull segments of 27 species aligned to skull length. The data shown in Fig. 3 were aligned in the order of skull length.

第2節 ヒゲクジラ亜目の頭骨計測

6 材料

ヒゲクジラ亜目の頭骨の左右相称／非相称性を検討するために、第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPANII) で2014年から2016年に捕獲されたナガスクジラ科ミンククジラから76個体を計測に用いた (Table 8). その内訳は2014年三陸沖調査から28個体, 2015年三陸沖調査から17個体, 同年釧路沖調査から23個体, 2016年三陸沖調査から8個体である. 使用個体の体長と性別のデータ, および2014年三陸沖調査における頭骨長のデータは各調査での鯨体調査野帳に基づいた.

Table 8 The number of specimens analyzed to quantify asymmetric features of their skulls. ^a

Year	Location of collection	Total	Male		Female			
		<i>n</i>	<i>n</i>	Min. BL (m)	Max. BL (m)	<i>n</i>	Min. BL (m)	Max. BL (m)
2014	Ishinomaki, Miyagi Pref.	28	15	4.10	7.65	14	4.15	8.09
2015	Ishinomaki, Miyagi Pref.	17	9	4.22	6.56	9	4.10	8.05
2015	Kushiro, Hokkaido	23	15	4.55	8.00	10	4.94	8.17
2016	Ishinomaki, Miyagi Pref.	8	3	5.08	5.31	5	4.38	6.89

^a BL indicates the body length in meter (m) and *n* indicates the number of specimens.

7 方法

7.1 骨鼻孔周辺の骨格における左右相称／非相称性の計測

ミンククジラ76個体の頭部をナイフ等で除肉し, 計測ポイントとなる鼻骨周辺の骨を露出させ, 10部位について計測を行った (Table 9). まず, 頭骨の大きさを頭骨長 (SL) と頭骨幅 (SW) として計測し, その後, Fig. 6 に示す鼻骨位置の左右相称性と各骨の大きさを計測した. 鼻骨位置の左右相称性を示す部位として, 鼻骨位置の左右非相称性 (NAS) を測り, 各骨の大きさとして, 鼻骨長 (LN), 鼻骨幅 (WN), 前上顎骨幅 (WPM), 前上顎骨長 (LPM), 上顎骨幅 (WMX) の5部位を計測した. WPMは前上顎骨が湾曲した正中面にある眼窩下孔の位置で幅を計測した. WPMは計測基点の選定に時間がかかり, 標本数が20個体と他の部位よりも小さくなったが, ハク

ジラ亜目との比較に用いるため解析に加えた。LPM と WMX の 2 部位はハクジラ亜目では計測していない部位である。また、NAS についてもその前端 (NASa) と後端 (NASp) を基点として 2 通りに計測した。鼻骨の位置 (NAS) の計測にはジョウが 3 つあるノギスを用い、両端のジョウを左右前頭骨の眼窩後端に当て、中央のジョウを左右鼻骨の接線の前端および後端に当てて目盛を読んだ。また、計測の基点としている眼窩後端が左右相称な位置関係にあるのかを評価するために、吻端から眼窩後端までの距離 (TO) を大型ノギスで計測した。標本の除肉作業に当てられる時間が限られていたため、後頭骨の除肉は行わず、ハクジラ亜目で計測した大孔から眼窩までの長さ (MO) に相当するものとして TO を計測した。LN, WN, LPM, および WMX は株式会社中村製作所の PITA20 あるいは PITA40 のノギスで計測した。計測はすべて 1 mm 単位で行った。

Table 9 Definition of the skull segments of common minke whale.^a

Abbreviation	Description
SL	skull length
SW	skull width
NASa	position of the anterior end of nasal bones
NASp	position of the posterior end of nasal bones
LN	length of the nasal bones
WN	width of the nasal bones
LPM	length of the premaxilla
WPM	width of the premaxilla
WMX	width of the maxilla
TO	distance from the tip of the premaxilla to the orbit

^a Individual skull segments measured are illustrated in Fig. 6.

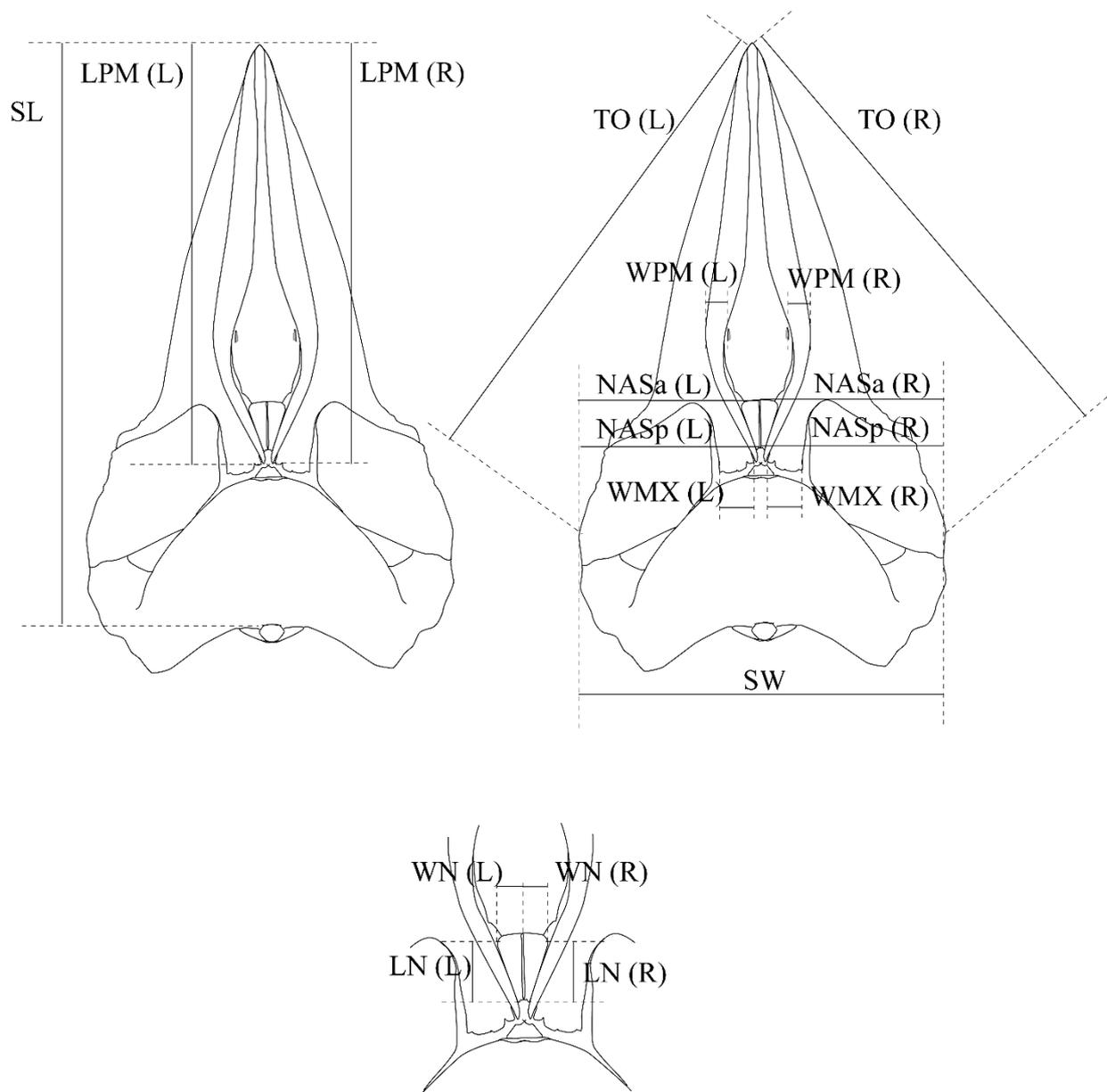


Fig. 6 Dorsal view of the skull of common minke whale. The length of each skull segment listed in Table 9 was measured as described in the methods.

7.2 計測結果の統計解析

統計解析は第1節同様に「R」(Ver. 3.1.0)で行った。左右非相称性は、左側の大きさを示す数値 (L) を右側の大きさを示す数値 (R) で割った値を左右比 (L/R) として算出した。この左右比 L/R が頭骨長に依存していないことを確かめるため、頭骨長と各部位の L/R の散布図の回帰直線の傾きが 0 になることを *t*-test によって確認した。さらに、使用した個体をオスとメスに分け、各計測結果にウィルコクソンの順位和検定を行い、雌雄で L/R の平均値に差がないことを確認してから以下の解析に移った。

ヒゲクジラ亜目の頭部形態については左右相称な値、つまり $L/R=1$ となると予想された。そのため、算出された左右比の平均値を求めこれが 1 と等しいと言えるかどうかを *t*-test ($p=0.05$) によって検証した。

8 結果

8.1 骨鼻孔周辺骨格の各部位の計測結果

各計測値の平均値を算出したところ、左右の差が最も大きかったのは鼻骨の前端における頭骨幅 (NASa) で、左 (333.8 ± 64.09) に比べて右 (329.1 ± 62.29) の計測値が 4.7 mm 小さかった (Table 10)。左の平均値の方が大きい部位は鼻骨の前端および後端における頭骨幅 (NASa, NASp), 鼻骨幅 (WN), 前上顎骨の長さ (LPM) の 4 箇所、右の平均値が大きい部位は鼻骨長 (LN), 前上顎骨幅 (WPM), 上顎骨幅 (WMX), 上顎先端から眼窩後端 (TO) の 4 箇所であった。

Table 10 Mean values of the length of skull segments of common minke whale.^a

				Left			Right			
	mean (mm)	sd	n	mean (mm)	sd	n	mean (mm)	sd	n	
SL	1279.5	213.77	74	NASa	333.8	64.09	71	329.1	62.29	71
SW	663.2	125.35	73	NASp	333.1	62.77	71	329.7	63.24	71
				LN	104.5	20.99	68	104.6	20.76	68
				WN	37.9	7.23	67	37.8	7.13	67
				LPM	909.7	173.85	43	906.5	166.54	42
				WPM	49.5	12.71	20	50.3	12.81	20
				WMX	46.4	11.74	46	49.8	12.76	46
				TO	1067.5	205.48	42	1068.3	207.42	43

^a The skull segments illustrated in Fig. 6, i.e. SL, SW, NASa, NASp, LN and WN, were measured with 76 common minke whale specimens and the results are presented as in Table 3.

8.2 左右相称／非相称性の統計学的検証

頭骨長を横軸に、L/R を縦軸に取った散布図の回帰直線の傾きが0と等しくなるのかどうか *t*-test を行った結果、*p* 値はいずれの計測部位も 0.05 以上であり、頭骨長の影響を受けていないことが示された (*t*-test, $p > 0.05$; Table 11). さらに、これらの計測結果からは L/R に雌雄差も確認されなかった (ウィルコクソンの順位和検定, $p > 0.05$).

8 箇所計測から求めた左右比全体の平均は $L/R = 0.99$ となった。計測では、上顎骨後端幅 (WMX) を除き、すべての部位の L/R で 1 との有意差は認められなかった。個体で見たとときにはわずかながら左右非相称な部分もあるものの、集団として左もしくは右に一様な発達が見られるわけではないと結論した (Fig. 7).

上顎骨の後端幅の解析には 46 個体を用いており、左の計測値の平均が 46.4 ± 11.74 mm, 右が 49.8 ± 12.76 mm, L/R は 0.94 ± 0.08 であった。この計測結果を *t*-test で解析したところ $p < 0.01$ となり、上顎骨の後端幅は有意に右側の幅が大きかった。一般にヒゲクジラ亜目の頭部は左右相称だと考えられたが、上顎骨の後端幅はこの例外であった。

Table 11 Significance analysis of L/R mean values of common minke whale.

	L/R ^a		<i>p</i> -value	<i>n</i>	Relationships to SL ^b		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>			<i>slope</i>	<i>p</i> -value	<i>n</i>
NASa	1.00	0.07	0.70	71	0.002	0.61	71
NASp	1.00	0.06	0.93	71	-0.001	0.82	71
LN	1.00	0.05	0.99	68	-0.001	0.83	68
WN	1.01	0.07	0.53	67	-0.001	0.73	67
LPM	1.00	0.01	0.55	41	0.000	0.89	41
WPM	0.99	0.04	0.08	20	-0.001	0.87	20
WMX	0.94	0.08	**	46	-0.002	0.72	46
TO	1.00	0.02	0.24	42	-0.002	0.15	42

^a Measured values of the skull segments showing asymmetry were subjected to *t*-test analysis to see if the L/R values were 1 or not. For abbreviations of individual skull segments, see Table 9. **: $p < 0.01$.

^b The slope of regression line between skull length and L/R ratios was examined whether it differs from 0 by *t*-test.

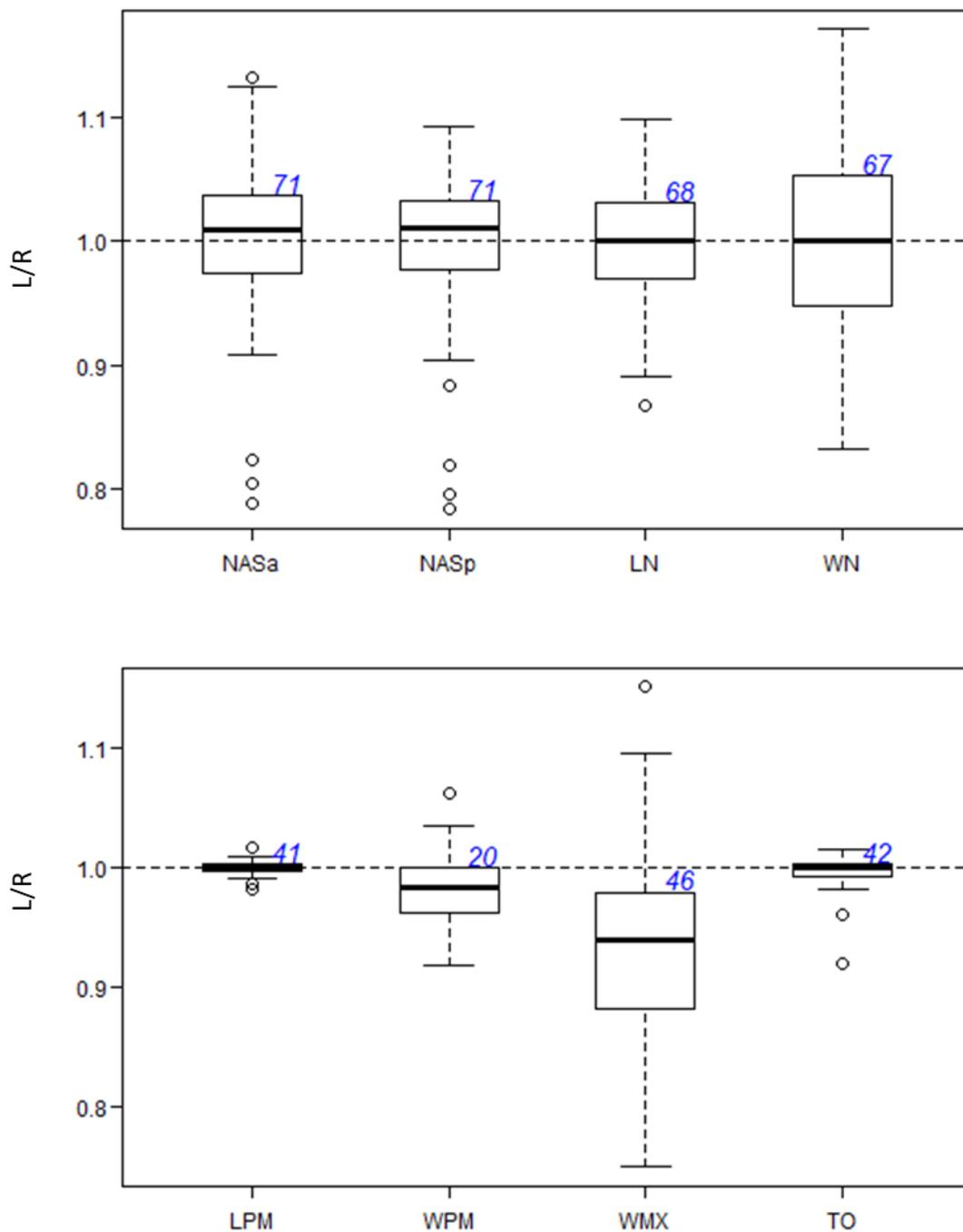


Fig. 7 L/R ratios of the lengths of skull segments of common minke whale. Summary of L/R ratio for each skull segment is shown in boxplot as described in the legend to Fig. 3. Numbers in blue represent the numbers of specimens analyzed.

9 考察

9.1 左右相称な顔面頭蓋

本研究では骨鼻孔周辺の計測の基点として眼窩後端を用いたが、上顎骨先端から左右眼窩後端までの長さ (TO) の計測結果から、左右の眼窩後端が正中軸を挟んで対象に位置していることが確認できた。TO の L/R は 1.00 ± 0.02 であり、この平均値は 1 と等しかった (t -test, $p > 0.05$)。鼻骨前端の位置 (NASa) はハクジラ亜目の全種で $L/R < 1$ となった部位であるが、ミンククジラでは NASa の L/R は 1.00 ± 0.07 で、1 との有意差は検出されなかった (t -test, $p > 0.05$)。同様に、鼻骨後端で鼻骨の位置を測った NASp でも L/R は 1 と等しく (t -test, $p > 0.05$)、ハクジラ亜目鯨類の結果と異なった。ハクジラ亜目で左右非相称性が示された鼻骨幅 (WN) と前上顎骨幅 (WPM) も、ミンククジラでは有意な左右非相称性は検出されず (t -test, $p > 0.05$)、WN は $L/R = 1.01 \pm 0.07$ 、WPM は $L/R = 0.99 \pm 0.04$ あった。

ミンククジラの計測部位のうち上顎骨幅 (WMX) 以外では、ハクジラ亜目の鼻骨や前上顎骨に見られる左右非相称性を確認することはできず (Fig. 7)、ミンククジラの個体それぞれに認められたわずかな左右非相称性は、自然界で多く観察される浮動的左右非相称性 (fluctuating asymmetry; Kowner, 1996) だと推定した。統計検定の結果、有意に左右非相称だと示された部位は上顎骨の後端の幅 (WMX) だけであった ($L/R = 0.94 \pm 0.01$, $p < 0.01$)。WMX について $L/R = 1$ であった個体は 46 個体中 5 個体、 $L/R > 1$ の個体は 6 個体であった。この計測結果は、ミンククジラの上顎骨後端幅が右側の骨で大きいことを示し、目視の印象とも一致した。

しかし、この上顎骨後端幅 (WMX) の左右非相称性は、ハクジラ亜目の前上顎骨幅に見られた左右非相称性が 26 種平均で 0.75 ± 0.15 であったのに比べると小さかった。ハクジラ亜目の NAS は計測したすべての個体で $L/R < 1$ を示し、全種平均が 0.81 ± 0.16 であったことと比較しても、ヒゲクジラ亜目の WMX の L/R は顕著ではなく、胸鰭に関する左右非相称性に近いと考えた (Galatius, 2005; Del Castillo *et al.*, 2014)。また、右の上顎骨幅が大きいとは言え、左右鼻骨の中心が正中軸よりも左に寄っていることもなく、この左右非相称性は局所的なものであった。ヒゲクジラ亜目では上顎骨の後端は鋸歯状になっており (Fig. 8)、除肉過程での観察からこの骨には筋もしくは腱が付着すると考えられる。ヒゲクジラ亜目の顔面筋に関して、ミナミセミクジラ (*Eubalaena australis*) の上顎骨には噴気孔を開く役割を持つ深鼻孔散大筋 (*musculus dilator naris profundus*) が付着していると報告されている (Buono *et al.*, 2015)。ミンククジラにも同様の筋があるとしても、頭骨幅が約 663 mm ある中で、およそ 3 mm の

左右の上顎骨幅の違いが噴気孔の開閉に大きな影響をもたらすとは考えにくい。この部位の左右非相称性については今後さらに調べて結論を出す必要があるが、ヒゲクジラ亜目の頭骨形態はハクジラ亜目に比べて顕著な左右相称性を示していると判断した。

将来取り組むべき課題として、ミンククジラの上顎骨の左右非相称性がなぜ生じているのか、形態学に加え発生学的な観点からも調べる必要があると考えられる。これに加えて、ヒゲクジラ亜目には頭骨形態にも食性にも種間差があり (Marshall, 2009; Cranford *et al.*, 2015), 掘り起こし型の摂餌を行うコククジラ (*Eschrichtius robustus*) には体の右側を下にして摂餌をする行動の左右性が報告されている (Woodward and Winn, 2006) ため、ミンククジラ以外のヒゲクジラ亜目の鯨種についても頭骨形態を調べ、データを蓄積していくことが今後の課題である。

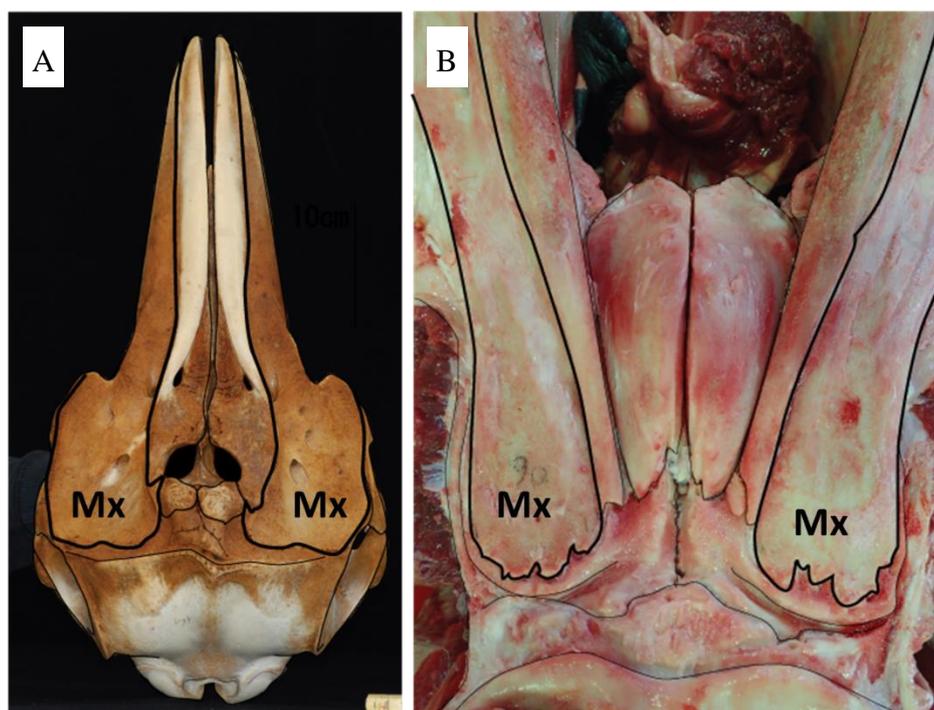


Fig. 8 Dorsal view of skulls indicating morphological differences in the maxilla. (A) The common bottlenose dolphin (MTUM-0006). (B) The common minke whale (16NPCS-M005). The scale is not identical.

第3節 ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の頭骨形態の比較

左右非相称なハクジラ亜目頭部の鳴音発生機能

本研究で調査したハクジラ亜目 6 科は鼻骨周辺における左右非相称な特徴を共有していると確認された。頭骨がハクジラ亜目の中でも比較的左右相称だと言われているシャチやネズミイルカ科の鯨類でも、鼻骨における頭骨幅 (NAS) については種平均で $0.91 < L/R < 0.95$ の左右非相称性を示した。一方で、ミンククジラの頭骨は上顎骨の後端幅を除き左右相称な形状を呈した。同種の頭骨は、ハクジラ亜目のように必ずしも右側が大きく発達するわけではなく、鼻骨の位置や形状が陸棲哺乳類と同様に正中性を保った形態をしており、指向的左右非相称性の有無はヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目の相違点であった。このような違いが生じたことについては、第一にハクジラ亜目が左右非相称な頭骨を必要とした理由、第二にヒゲクジラ亜目が左右相称な頭骨のまま進化した理由についての説明が必要である。

ハクジラ亜目が左右非相称性を必要とした理由としてエコーロケーション鳴音の発生があげられるが、その相関を説明するには、頭骨形状だけを調べているのでは不十分である。なぜなら、鳴音発生を直接担う部位は軟組織であり、頭骨の左右非相称性は軟組織の左右非相称性に付随して発生したと言われているためである (Mead, 1975)。本章で頭骨の計測を行った鼻骨と前上顎骨には統計的に有意な左右非相称性が確認された。解剖学的研究から、前上顎骨には前上顎骨囊および鼻栓筋が付着することがわかっている (Mead, 1975; Mead and Fordyce, 2009)。鼻骨については、骨鼻孔の後側方を覆う膜状部に伸びる筋が付着すると言われているが (Mead, 1975; Solntseva and Rodionov, 2012)、詳細な解剖学的知見は十分ではない。加えて、鼻骨と鼻道後壁の骨格形態はハクジラ亜目内でも科によって大きく異なる。例えば、鼻骨が頭頂部にないネズミイルカ科のスナメリでは、5 個体中 1 個体で右の鼻骨幅が大きく、2 個体で左が大きく、残り 2 個体は左右相称という計測結果であり、他のハクジラ亜目とは異なっていた。このような科による頭骨形状の差異にも、軟組織の形態が関係していることが十分に予想される。

ハクジラ亜目の前頭部に存在する軟組織は、頭骨とともにエコーロケーションの音波の発生に役立っており (Mead, 1975; Aroyan *et al.*, 1992; Cranford *et al.*, 1996)、頭骨のどの部位がどの軟組織に対応しているのかを明らかにすることは左右非相称性が生じた理由を考える上で重要である。また、科によって頭骨の形状に変異があるハクジラ亜目では、各鯨種の骨格と軟組織の位置関係について、種間変異を踏まえて明らかにすることが、左右非相称性を分析する上で不可欠である。この解剖学的な結果

に基づいて、頭骨の計測部位を検討し、また、計測結果を分析していく必要がある。本研究ではハクジラ亜目 2 科 2 種の頭部軟組織を肉眼解剖によって観察し、特に鼻骨周辺について軟組織と骨格がどのような位置関係を持つのかを第2章で論じた。

ハクジラ亜目では、陸棲哺乳類の場合には音響に深く関わらない器官を鳴音発生および聴覚に役立てており、この部位は特殊な形態を示す。その第一が声帯の代わりに音を発する器官の鼻道であり、第二が外耳の代わりに音を集める下顎である (Norris, 1964; Norris and Harvey, 1974)。計測結果からは、NAS の L/R がほぼすべての種において有意に 1 と異なり、鳴音発生部位にはすべての種で何らかの左右非相称性が存在すると考えられた。一方で、ハクジラ亜目の下顎の形態については、左右非相称性が検討された例は非常に少ない (Barroso *et al.*, 2012)。下顎骨は後方に下顎窩と呼ばれる非常に薄い膜状の骨があり、この部分に蓄えられた脂肪が外界の音を内耳に伝導する経路となっている (Ketten, 2000)。そこで、この部位について本研究では第4章で左右非相称性を検証し、頭頂部の鼻骨周辺に見られる左右非相称性との関連を調べた。

左右相称なヒゲクジラ亜目の頭骨と嗅覚

ハクジラ亜目の頭骨が左右非相称性を示した一方で、ヒゲクジラ亜目のミンククジラにはそのような特徴は見られず、ミンククジラの頭骨形態はハクジラ亜目の形態とは異なることが示された。ミンククジラの骨鼻孔周辺の骨には、呼吸に関与し、噴気孔の開閉に関わる筋肉が付着していると考えられる (Carte and Macalister, 1868; Buono *et al.*, 2015)。一方、ハクジラ亜目の鼻道を囲む組織は複雑な構造になっており、鼻骨周辺の筋肉は単に呼吸に関与するだけではなく、鼻道から派生した鼻嚢に付着し鳴音発生にも寄与していると推測されている (Cranford, 2000)。ヒゲクジラ亜目の鳴音発生に関して解剖学的機序は良く分かっていないが、鳴音発生方法はハクジラ亜目とは異なると考えられており、喉頭にある声帯が鳴音の発生源であると予測されている (Reidenberg and Laitman, 2007; Adam *et al.*, 2013)。このことから、ヒゲクジラ亜目の鼻道は鳴音発生に直接寄与してはおらず、両亜目の鼻道の機能的な違いが指向的左右非相称性の決定に密接に関わっていると予想された。

本研究により、ヒゲクジラ亜目のミンククジラでは、上顎骨にだけ統計的に有意な左右非相称が確認されたが、これは L/R が 0.8 を下回るような顕著なものではなかった。加えて、左が大きい個体も散見されたことから、上顎骨に確認された左右非相称性が指向的左右非相称性であり、かつ、生存に決定的な役割を担っているとは考え難い。この部位に左右非相称性が見られた理由には、発生や遺伝的要因の可能性もあるが、ヒゲクジラ亜目のこの部位には噴気孔の開閉に関する筋肉が付着することから

(Carte and Macalister, 1868; Buono *et al.*, 2015), 呼吸時に右側をより強くあるいは頻繁に使用するなどの後天的な要因が右側の骨をより大きく発達させた可能性も十分に考えられた。この上顎骨後端幅の左右非相称性がなぜ生じたのかを明らかにするため、基礎的な解剖学的知見が必要だと思われた。

ヒゲクジラ亜目の鼻が左右相称なまま進化した理由として、嗅覚器としての役割が考えられる (Sleptsov, 1939)。Kishida *et al.* (2007) や Thewissen *et al.* (2011), Kishida and Thewissen (2012) はヒゲクジラ亜目鯨類が索餌に嗅覚を用いている可能性を示唆しており、その例として、オキアミ類の群が発するジメチルサルファイドを匂いとして感知している可能性を挙げている。また、左右2つの鼻道で匂いの発生源を定位する能力については、陸棲哺乳類において先行研究がある (Kikuta *et al.*, 2010)。これらの報告から、ヒゲクジラ亜目特有の左右一対存在している噴気孔が匂いの発生源の定位に役立つと考えられ、左右の嗅覚機能を保持するために鼻道周辺の非相称化が起きなかったとも考えられる。

水棲適応を果たしている鯨類にとって、空気中の匂いを嗅ぐ機会は限られている。その一方で、骨格形態 (Godfrey, 2013) や遺伝子 (Kishida *et al.*, 2007), 脳の組織観察 (Thewissen *et al.*, 2011; Kishida *et al.*, 2015b) などから、ヒゲクジラ亜目が退化的ではあるにせよ嗅覚を持っているのではないかという見解も近年発表されている。ハクジラ亜目鯨類が嗅覚を持たないことは、解剖学的研究 (Oelschläger *et al.*, 2010) や遺伝学的研究 (Springer and Gatesy, 2017) から支持されており、嗅覚器の痕跡的形態についてもハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の間には違いがある。ハクジラ亜目がエコーロケーション鳴音を発するのと同じ部位を、エコーロケーションを獲得しなかったヒゲクジラ亜目が嗅覚器として保持しているなら、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の進化適応戦略を議論する際の重要な論点になるであろう。

ヒゲクジラ亜目鯨類の頭部について、マクロ/ミクロ、骨格/軟組織のいずれをとっても、ハクジラ亜目よりも形態学的研究が遅れているのが現状である。ハクジラ亜目のように、頭骨の左右非相称性が軟組織の左右非相称性に続いて起きるならば、ヒゲクジラ亜目の左右相称性を議論するには頭骨の形態観察だけでは材料が不十分である。そこで本研究では、ヒゲクジラ亜目の鼻道周辺に関して軟組織の形態と機能を分析することを重要な課題と位置付けた。そのために、第3章で外部形態の計測により噴気孔の左右相称性を調べた。その後、鼻道の粘膜を染色し、細胞形態を顕微鏡下で観察することで嗅細胞の有無を検証した。

第2章 ハクジラ亜目の鼻骨周辺の解剖

1 背景

ハクジラ亜目の頭骨には、右側が左側に比べて大きく発達する左右非相称性が存在する。左右非相称性の程度は、種によって異なり鼻骨周辺で特に顕著である (Ness, 1967)。外鼻孔から喉頭に至る鼻道は、骨格に囲まれている骨鼻道と、それよりも外鼻孔側に存在し、軟骨を含む軟組織で外壁が囲まれている上鼻道に分けられる。この上鼻道に、ハクジラ亜目では他の生物にはない特殊な軟組織構造があることが知られている (Murie, 1870a, 1870b; Heyning and Mead, 1990)。これらの構造には、鼻道から分枝する複数の鼻嚢や、前頭部のメロンと呼ばれる大きな脂肪の塊が挙げられる (Fig. 9)。さらに鼻道には弁膜組織 (Monkey Lips) と脂肪嚢 (Dorsal Bursae) からなる MLDB 複合体が付属している (Cranford, 2000)。鼻道を通る空気の流れによって MLDB 複合体に振動が生じ、この振動は空気を含む鼻嚢や骨格で反射もしくは共鳴の作用を受け、最終的にメロンを伝って水中に音として発せられると考えられている (Cranford *et al.*, 1996; Cranford, 2000)。以上のことから、頭骨上面を覆う軟組織は水中で上鼻道から音波を発する過程に重要な役割を持つと考えられており、これらの軟組織にも左右非相称性があることが報告されている (Mead, 1975; Heyning, 1989)。

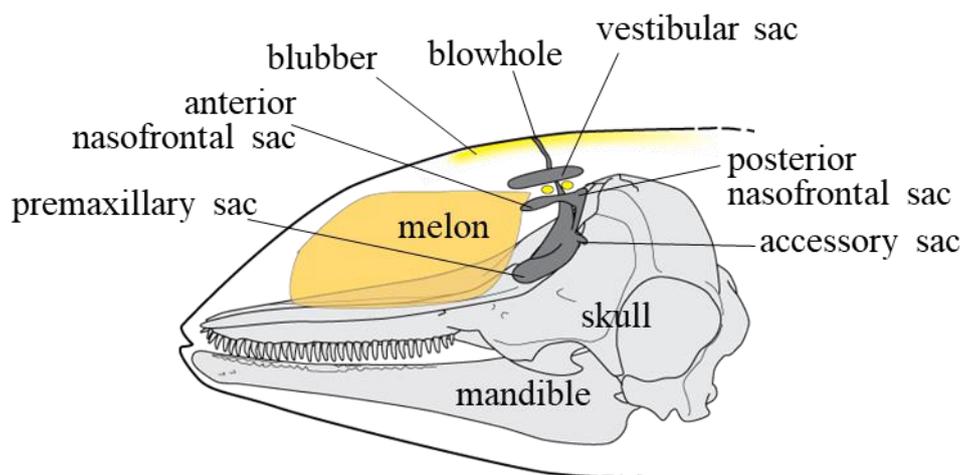


Fig. 9 Schematic illustration of the head of Pacific white-sided dolphin. A lateral view showing the general structure of delphinid species according to Cranford *et al.* (1996) and Cozzi *et al.* (2016) is depicted to indicate various structures, including the left side nasal sacs. Two yellow circles under the vestibular sac indicate monkey lips and dorsal bursae (MLDB) complex. The size and shape of each component are not precisely drawn.

ハクジラ亜目の頭骨および軟組織の左右非相称性は鳴音発生との関連が指摘されており (Cranford *et al.*, 1996; Nakamura and Akamatsu, 2004; Morisaka and Connor, 2007), これまでに多くの研究がなされてきた (Yurick and Gaskin, 1988; Huggenberger *et al.*, 2009; Fahlke *et al.*, 2011; Geisler *et al.*, 2014; Murakami *et al.*, 2014; Fahlke and Hampe, 2015; Hirose *et al.*, 2015). しかし, これらの研究では鳴音発生を担う軟組織と頭骨形態とを別々に論じることが多く, 頭骨骨格形態と軟組織の相対的な位置関係については部分的にしか明らかにされていない (Mead and Fordyce, 2009). 鼻道周辺の左右非相称性がなぜ生じるのか, また進化過程で頭部の左右非相称性はどのように獲得されたのか, 鳴音発生になぜ左右非相称性が必要なのかといった基礎的な問題はいまだ解決されていない. その主要な理由の1つとして, ハクジラ亜目の鳴音発生器官周辺について頭骨と軟組織を合わせた形態学的解析の報告が少ないことが挙げられる.

Ness (1967) はマイルカ科, アカボウクジラ科, そしてネズミイルカ科など複数の科にわたるハクジラ亜目頭骨について左右非相称性を計測し, 鼻骨において頭骨の左右非相称性が最も顕著になることを明らかにしたが, このハクジラ亜目の鼻骨がどのような役割を持つのかはよくわかっていない. ハクジラ亜目の鼻骨の形状は陸棲哺乳類とは大きく異なっており (Berta *et al.*, 2014), ハクジラ亜目内でも科によって形態が異なる. 例えばマイルカ科では鼻骨は前頭骨などとともに頭頂部を形成しており, アカボウクジラ科では単独で頭頂部の盛り上がりを形成している. ネズミイルカ科では鼻骨は頭頂部の形成には寄与せず, 上鼻道の後方を支える壁面の一部になっている. このような科による鼻骨の位置の違いは, 軟組織の形状と関わりと予想されるが, これについても明確に示されていない.

ハクジラ亜目の頭骨形態と軟組織の位置関係に関する情報は, この亜目の持つ2つの大きな特徴, 左右非相称な頭部形態とエコーロケーション能力とを総合して議論する上で不可欠である. 中でも, 左右の違いが最も顕著になる鼻骨がどのような軟組織を支持している骨であるのかは重要な課題である. 本研究では, マイルカ科のスジイルカ1個体, ネズミイルカ科のスナメリ2個体を対象に肉眼解剖を実施し, 鼻骨の形態が異なる2科においてどのように頭骨と軟組織が対応しているのかを分析した.

2 材料

本研究ではオスのスジイルカ1個体およびメスのスナメリ2個体を用いた (Table 12). スジイルカは2016年太地町イルカ漁業追い込み網漁業で捕獲された個体であ

る。この個体は頭部を冷凍で保存し、標本として実験室に輸送した。スナメリ 2 個体は神戸市立須磨海浜水族園が採集し冷凍保存していた個体で、屋外で解凍し全身計測と剖検作業を行ったのち、頭部だけを再度冷凍し、解剖に用いた。JF'001 は混獲のため、JF'002 は漂着のため神戸市立須磨海浜水族園に搬入された個体であった。JF'002 は頭部右目周辺の損傷が確認されたが、鼻囊等の深部の観察には影響しないと判断した。

Table 12 List of samples characterized for the present analysis.

Species	Specimen #	Sex	Body length (cm)	Notes
Striped dolphin	16UK457	Male	201	Whaling, preserved in frozen temperature and processed as 10% formalin immersion specimen
Narrow-ridged finless porpoise	JF'001	Female	123	Bycatch, frozen specimen
	JF'002	Female	164	Stranded, frozen specimen

3 方法

スジイルカの標本は、解凍と並行して皮下脂肪組織である脂皮 (Fig. 9) と下顎の除去を行い、鼻道内部まで解凍されたことを翼状骨周辺の状態から確認してから、10%ホルマリンの液浸標本にした。その後保存液を希釈したエタノールに変え、メス、ピンセット、眼科鉗を用いて肉眼解剖を行った。解剖の際確認された上顎鼻唇筋の各部位の名称は Mead (1975) および植草・小寺 (2017) を参考に、主だった大きな扇型の筋群を中間部 (im)、後浅部 (pe)、前浅部 (ae)、後深部 (pi)、前深部 (ai) に分類し記録した (Table 13)。また、解剖中に確認された鼻骨に付着していた 2 種類の軟組織は色みと硬さが異なり、赤く柔らかい組織を RNT (Red Nasal Tissue)、白く硬い組織を WNT (White Nasal Tissue) と略記した (Table 13)。

スナメリの JF'001 は夜間を含む 12 時間、JF'002 は日中に 4 時間室温にさらし十分に解凍してから、それぞれ 2 日間かけて肉眼解剖を実施した。解剖にはメス、ピンセットおよび眼科鉗を用いた。標本の状態は良好であったが、一部の筋組織は筋線維の走行が不明瞭になっていた。このため、観察に当たっては Huggenberger *et al.* (2009) を参考に鼻道とそれに付属する鼻囊に重点を置いて、鼻骨との対応を観察した。筋肉の名称の表記はスジイルカと同様の略記を用いた。

いずれの種も、頭頂部の噴気孔周辺から解剖を行った。第1章で行った骨格形態の観察結果から、頭骨で最も高さのある頭頂部の骨格は噴気孔の後ろにあるものと予想し、まず初めに頭頂部を剖出した。メスで噴気孔周辺の脂皮を取り除いた後、手で標本を触り特に固い部分が噴気孔の後方にあったため、この位置に頭頂部の骨格があると考え、付近を重点的に解剖した。体表の近くに位置する前庭囊の背面が剖出された時点から、その周辺の組織の状態を記録した。さらに、軟組織を骨面から離して、どの位置に鼻骨が存在しているのかを記録し、鼻骨に接する組織および骨鼻孔を確認した時点で観察を終了した。

Table 13 The soft tissues analyzed in the present study.

The musculature maxillonasolabialis ^a		Soft tissues attached to nasal bones	
Abbreviation	Description	Abbreviation	Description
im	<i>pars intermedius</i>	RNT	Red Nasal Tissue
pe	<i>pars posteroexternus</i>	WNT	White Nasal Tissue
ae	<i>pars anteroexternus</i>		
pi	<i>pars posterointernus</i>		
ai	<i>pars anterointernus</i>		

^aThe abbreviations follow those in Mead (1975).

4 結果

4.1 スジイルカの鼻骨周辺の観察

標本番号 16UK457 の個体では、噴気孔の後方の脂皮の下は弾力のある白い結合組織であった。その下には Mead (1975) の記した pe と見られる筋が左右に広がっており、その下の ae 筋が前庭囊の背面と側面を挟み込んでいた。この筋肉の走行は、前庭囊を中心にして放射状に伸びて上顎骨に付着していた。前庭囊は噴気孔の後側方に広がっていた。この前庭囊をノギス (株式会社中村製作所, PITA20) で計測したところ、左が 41 mm、右が 49 mm と右の方が大きかった。

前庭囊の腹面には鼻道につながる入り口があった。この鼻道の入り口よりも前方では、約 10 mm の厚さで弾力がある結合組織が前庭囊の腹側に存在し、ae 筋の前方部の停止部になっていた。この柔らかな結合組織の下には左右に走行を持つ繊維状の組織があり、この繊維の束に囲まれるように前部鼻額骨囊が確認された。鼻道の後方には前後方向の走行を持つ筋が 2 層確認された。浅層の筋は前庭囊の下部の鼻道

につながる狭窄部の後一側方から放射状に走行を持つ筋であったため、ae 筋の後方部分と同定した。深層の筋は pi 筋と見られ、この筋は前庭囊と鼻道の境界部に停止しており、停止部の後方約 15 mm では筋線維が密集し筋膜のように固く白色を呈していた (Fig. 10)。これらの筋は主に上顎骨に起始するようであり、後方部分では鋭く立ち上がった冠状縫合に筋層が収まっていた。また、停止部は直接鼻囊に付くのではなく、鼻囊の後方を左右に走る繊維状の組織に付着していた。この繊維状の組織は固有筋 (intrinsic muscle; Mead, 1975) と考えられた。

これらの筋を鼻道から離すと、鼻道の後壁に隣接して脂肪と見られる薄黄色の組織が確認された。これは MLDB 複合体の一部と考えられたが、解剖中に破損したため全体を確認することはできなかった。この脂肪の後方には硬く平たい、左右に走る帯状の組織を挟んで後部鼻額骨囊があった (Fig. 11)。この帯状の組織は後部鼻額骨囊の前面から腹面までを覆い、そのまま噴気孔靭帯と連続していた。後部鼻額骨囊の後ろには、左右一前後方向に走行を持ち、鼻骨の背面からその側面を覆うような扇形の筋があった。Mead (1975) に示された位置関係から、この筋は、骨鼻孔の側後方を覆う膜状部に伸びる対角膜筋 (diagonal membrane muscle; Mead, 1975) と考えられたが、筋の停止は固有筋付近であり、骨鼻孔に向けての背腹の走行は確認できなかった。

対角膜筋の後部正中側をメスで切断して外したところ、下部には赤く柔らかな組織があった。本研究ではこの組織を RNT と呼ぶ。RNT は水っぽい組織で、赤みのある色味から筋組織とも思われたが走行を確認することはできなかった。対角膜筋はこの RNT の後方で骨面に接着していた。そのため、冠状縫合の前縁でこの筋にメスで切れ目を入れて、後方より筋と骨格を分けた。その結果、鼻骨背面の体側と後方では白みがかった硬い結合組織が付着していることが観察された。この組織を WNT と呼ぶ。WNT は硬く、眼窩周辺に観察されるような繊維質が入り組んだ結合組織であった。これは骨膜の肥大化した組織あるいは軟骨の一種である可能性も考えられたが、現時点では判断できなかった。WNT は正中に近い部分で窪み、その上に RNT が収まっていた (Fig. 12)。この 2 種類の結合組織の背面観からの境界は肉眼では明確に判断することはできなかった。

鼻骨の骨面を剖出するため、矢状面に平行になるようにして WNT の 2 箇所メスで切れ込みを入れると、WNT の上に載っていた RNT だけがきれいに外れた (Fig. 13, A)。WNT と RNT からなる部分の高さを折尺で計測したところ、骨面から約 10-15 mm であった。RNT を取り除くと、後部鼻額骨囊の後面が確認できたため (Fig. 13, B)、これら 2 種類の組織は後部鼻額骨囊を後方から支えていると思われた。残った WNT は厚さ 5 mm 程度で、力を入れてこの硬い結合組織を骨面から離すと鼻骨背面

が剖出された。WNTは鼻骨よりも体側に広がっており，前上顎骨の上行突起にも付着していた (Fig. 13, C). この体側への広がり，左よりも右側で大きく広がっているように見え，左右とも WNT の体側への張り出しが，後部鼻額骨囊の大きさに対応している可能性があった。

鼻骨の前面は軟骨で覆われており，後部鼻額骨囊から腹側に伸びていく管の後方に位置していた (Fig. 13, B). 軟骨の付着部とそうでない部分は前背稜によって分けられていた。左右鼻骨の接する位置で軟骨は前方に突き出し，軟骨性鼻中隔が形成されていた。鼻中隔の体側には白くて弾力に富む組織の層が付着していた。鼻骨の前面の下縁より下部は，骨鼻孔の空間の後壁になっていると思われた。

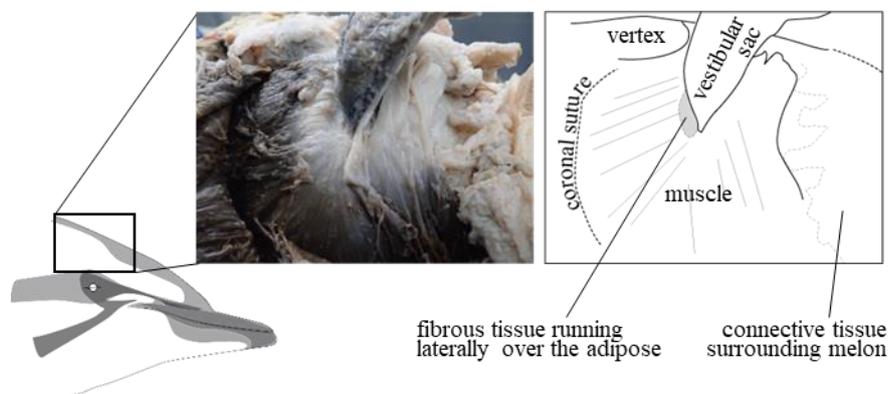


Fig. 10 Lateral view of the right side of head. A portion of the right side of head shown at left is dissected as shown in picture (middle) and in schematic illustration (right). Vestibular sac has been pulled off.

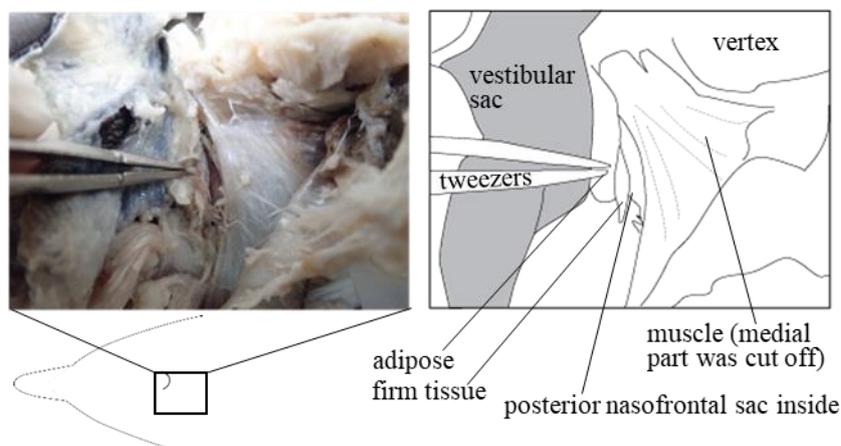


Fig. 11 Dorsal view of the left side of head. A portion of left side of head shown at the bottom is dissected as shown in picture (left) and in schematic illustration (right). Posterior nasofrontal sac was covered with connective tissue, and, therefore, its original dark pigmentation is not visible in this picture.

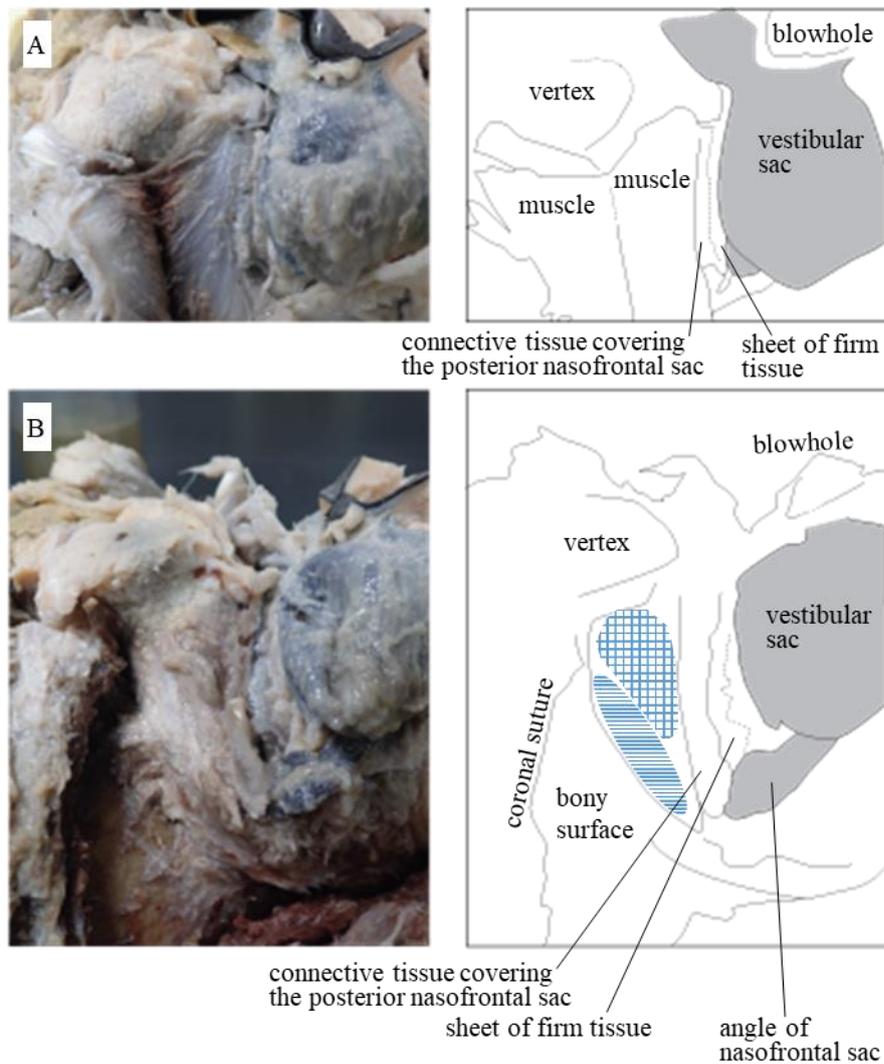


Fig. 12 Lateral view of the right side of head showing RNT and WNT. (A) The ‘red nasal tissue’ (RNT) and ‘white nasal tissue’ (WNT) are present under the muscle layers. The muscles consist of two layers, i.e. surface layer and deeper layer. The surface layer has been peeled off in the picture. (B) Upon removal of the deeper muscle layer, RNT (slightly reddish color) and WNT (of white appearance) are exposed. RNT is indicated by lattices and WNT by stripes in the illustration at right.

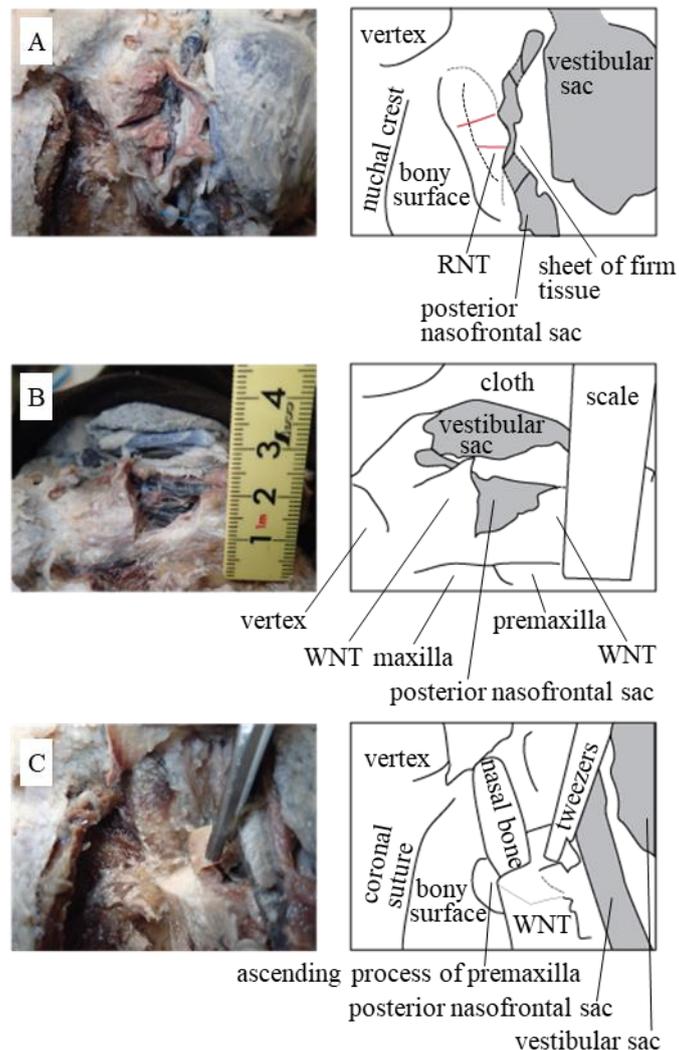


Fig. 13 Close-up views of RNT and WNT. (A) Dorso-lateral view of red nasal tissue (RNT). Two cutting lines are indicated by red lines on RNT at right. RNT was observed to be adjacent to the posterior nasofrontal sac. (B) Caudal view of the white nasal tissue (WNT). The figure shows that posterior wall of the posterior nasofrontal sac is located anterior to the WNT. (C) Dorso-lateral view around the nasal bone, after WNT was removed. The nasal bone is just under WNT. Ascending process of premaxilla is lateral to the nasal bone, and its rough surface also supports WNT. The bony surface is composed of maxillary and frontal bones, although their border was not clear.

4.2 スナメリの鼻骨周辺の観察

スナメリの噴気孔後方の表皮および脂皮をメス等で剥がしていったところ、脂皮の下に前後方向の走行を持つ筋が確認できた。これは、スナメリと同じネズミイルカ科に属するネズミイルカについて解剖を行った Huggenberger *et al.* (2009) の報告から、im 筋および ae 筋であると考えられた。この筋肉を冠状縫合側から取り除き背面から観察すると、左右に長い楕円形の膨らみがあった (Fig. 14)。この膨らみの後方には im 筋や ae 筋、ai 筋と見られる体側の筋層が連続していた。そのさらに後方には厚みのある膜状の結合組織を介して骨面があった。この膨張部は後方嚢 (caudal sac; Huggenberger *et al.*, 2009) を内包していた。左右の膨張部は結合組織を介して互いに固く付着していた。

左右の膨張部の背面が剖出された後、この軟組織の後方を支えている骨格の様子を確認するため、膨張部と骨格の間にある軟組織を取り除いた。膨張部の後面にあった筋は上顎骨の上行突起に起始しており、ai 筋と考えられたが筋線維の走行が不明瞭で、筋層の分離も十分確認できなかつたため、同定はできなかつた。この筋は膨張部とその後ろ側の膜状の結合組織との間を埋めるように位置しており、腹側で薄くなっていた。膜状の結合組織は骨面から容易に剥がすことができたが、前頭骨と鼻骨の間では噛みこまれていた。JF'001 では体側からの目視から (Fig. 15)、JF'002 では膨張部の上縁にあたる結合組織にマチ針を刺した観察から (Fig. 16)、膨張部の位置が左右それぞれの鼻骨の上縁に相当することを確認した。

鼻骨の背側方には緩やかに盛り上がった粗面があり (Fig. 17, B)、ここでは膜状の結合組織が固く骨面に付着していることを JF'002 の解剖中に確認した。JF'001 については解剖中にこの部分を確認することはできなかつたが、骨格の該当部位に粗面があったため、JF'002 と同じ構造であったと予想された。この粗面以外では鼻骨の表面は滑らかであった。また、スジイルカで観察された鼻骨前面に付着する軟骨はスナメリでは観察されず、軟骨性の鼻中隔も鼻骨には付着していなかつた。骨面から剥がした膜状の結合組織には鼻骨の輪郭に一致する盛り上がりを確認でき (Fig. 17, B)、鼻骨と他の骨の接線でこの結合組織が固定されていたことを裏付けた。

鼻骨の下縁にあたる部分は、骨鼻孔の上縁に相当していた。左右の鼻道の体側に切れ込みを入れて、鼻道内部を確認したところ、膨張部に内包されていた構造が明らかになり、後部の鼻骨に接する面には前後に押しつぶされたような形状の後方嚢が存在していた。膨張部には背面から腹側に向かって厚みのある襞が伸びており、後方嚢はこの襞の後面に密着していた。この襞の前には後部鼻額骨嚢が確認でき、膨張部内のこれらの構造は Heyning (1989) による記述と一致していた。

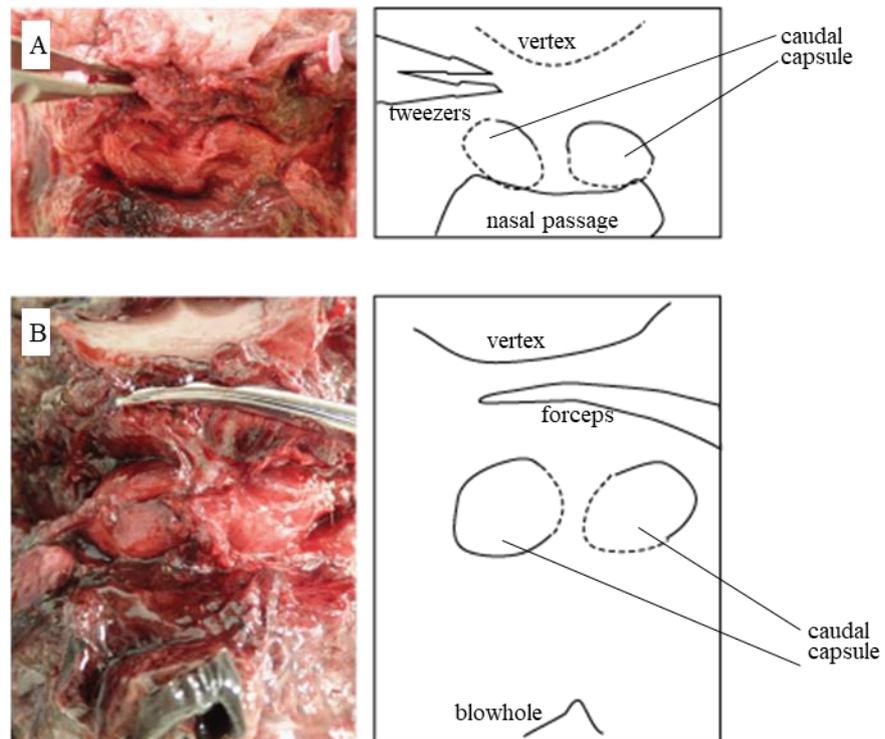


Fig. 14 Dorsal view of the heads of narrow-ridged finless porpoise. The rostrum is located below the figures. (A) JF'001. (B) JF'002.

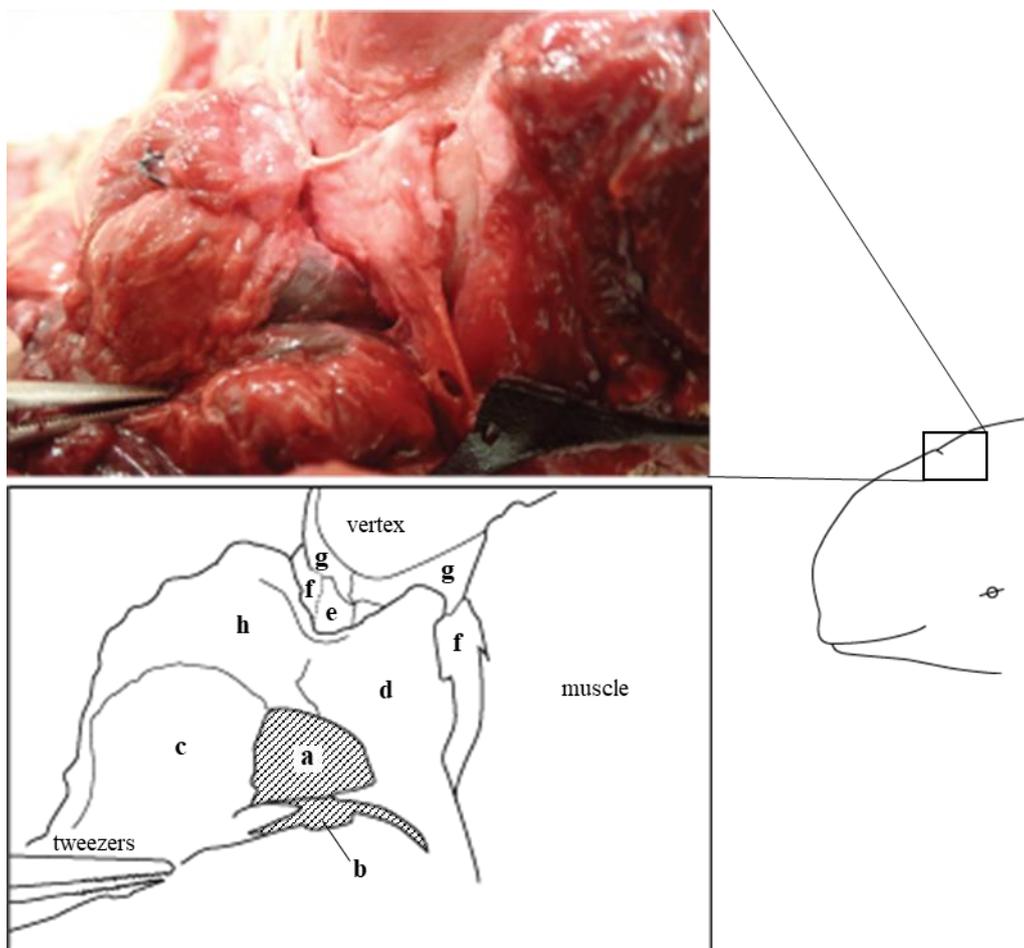


Fig. 15 Antero-lateral view of the head of narrow-ridged finless porpoise (JF'001). A portion of head shown at right is dissected to indicate the left side of caudal sac with its dorso-medial part covered with the membrane of the caudal capsule (a), part of the posterior nasofrontal sac (b), caudal capsule (c)*, a sheet of connective tissue cut off from the lateral muscle (d), the right nasal bone (e)**, maxillary bone (f), frontal bone (g), and muscle behind the caudal capsule (h). The muscle was put aside before taking this picture and, therefore, it is not at the original position. [* the capsule was pushed forward by tweezers; ** the left nasal bone was mostly covered with a sheet of connective tissue.]

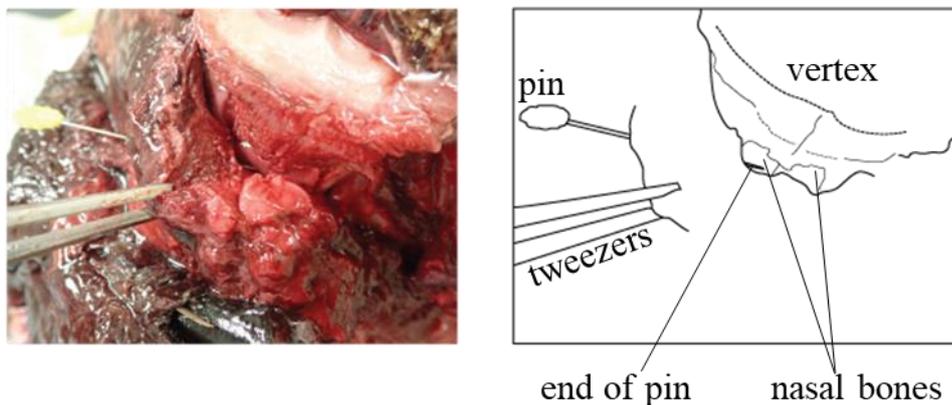


Fig. 16 Positions of nasal bones and caudal capsule (JF'002). By placing a pin piercing through the connective tissues at the point corresponding to the caudal capsule, positions of the nasal bones were identified as illustrated at right.

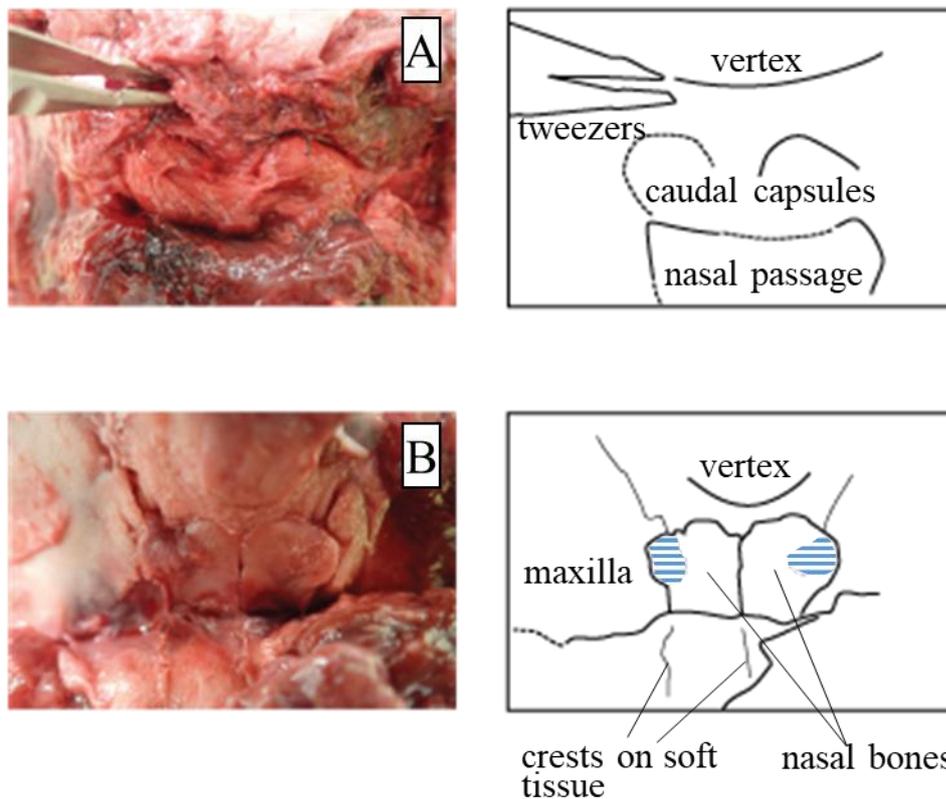


Fig. 17 Antero-dorsal views of vertex (JF'001). Before removing the soft tissues that covered the nasal bones (A) and after the exposure of nasal bones (B). The mass of soft tissues at the bottom of the figure was peeled off the bony surface of nasal bones to show the crest lines on it. The crest lines correspond to the contours of nasal bones. The rough surface is indicated by blue stripes at right.

5 考察

5.1 鼻骨と鼻囊の位置関係

マイルカ科のスジイルカとネズミイルカ科のスナメリでは頭骨の基本的な骨格が異なり、鼻骨はスジイルカでは頭頂部に、スナメリでは鼻道の後壁に位置している。しかし、今回調査を行った個体では、両種とも鼻骨は鼻囊と対応していた。スナメリを含むネズミイルカ科では、後部鼻額骨囊が前後に分断されている形態が確認されており (Heyning, 1989)、後方囊は前後に分かれた後部鼻額骨囊のうちの後方の部分として捉えることもできる。このように考えると、鼻骨の位置は異なるものの、両種とも鼻骨が後部鼻額骨囊に接しているという共通点が確認できた。

スジイルカでは、鼻骨と後部鼻額骨囊の間に柔らかな結合組織 (RNT) があつた。鼻骨の背面には、硬くて白い結合組織 (WNT) があつた。この WNT が柔らかく赤みがある組織 (RNT) を上に載せていた。後部鼻額骨囊は鼻骨よりも背側に位置していたが、鼻骨の上に積みあがった WNT と RNT はこれと同じ高さに達しており、RNT は後部鼻額骨囊から腹方に伸びていく管を後方から支えていた。また、鼻骨の正中側では軟骨が鼻骨前面を覆い、そこから軟骨性の鼻中隔が連続していた。

スナメリでは鼻骨と鼻囊との間に、スジイルカで見られたような厚みのある結合組織や軟骨は存在しなかつた。鼻骨は結合組織のシートを介して膨張部の外層と接していた。後方囊の後壁と膨張部の外層の間は極めて薄く、鼻骨の前面には後方囊が対応していた。スナメリでは鼻骨の大半の部分は凹凸の無い滑らかな骨面であつたが、鼻骨の背側方の一部が粗面になっており (Fig. 17, B)、この部分に結合組織のシートが固く付着していたことから、後方囊は鼻骨の真正面に確実に固定されていると予想された。

5.2 鼻骨と軟組織の左右非相称性

ハクジラ亜目マイルカ科の鼻囊は背側から腹側まで 3 つの高さに分けて考えることができる (Mead, 1975; Cranford, 2000; 植草・小寺, 2017)。最も背側、噴気孔のすぐ下にあるのが前庭囊である (Fig. 9)。その腹側には前部および後部鼻額骨囊という前後一対の鼻囊がある。そして、最も腹側の骨面に近い部分には前上額骨囊がある。一番上の前庭囊と一番下の前上顎骨囊は、噴気孔から骨鼻孔をほぼ垂直に貫く鼻道でつながれているが、前部／後部鼻額骨囊はこれとは別に骨鼻孔から伸びる下前庭から派生している。下前庭は鼻道の後方から篩骨および鼻骨の前面に沿って背側に伸びていき、前庭囊の少し下の位置で後部鼻額骨囊となり、そこから鼻道を体側に迂回

し、前部鼻額骨嚢で行き止まりになる。これら鼻嚢の構造には種間差がある (Mead, 1975)。

今回の解剖では、スジイルカとスナメリの前庭嚢と後部鼻額骨嚢を観察した。スジイルカでは後部鼻額骨嚢の大きさに左右で顕著な差が見られ、幅が左で 27 mm, 右で 58 mm であった。第 1 章と同様にこれを L/R として計算すると、0.47 という値が得られた。スナメリでは 2 個体とも、膨張部の左右の大きさに顕著な差は確認されず、膨張部背面の幅は左が 27 mm, 右が 29 mm で、 $L/R = 0.93$ であった。後部鼻額骨嚢幅と鼻骨幅の L/R がスジイルカでそれぞれ 0.47 および 0.88, スナメリで 0.93 および 1.04 となり、スナメリの膨張部の左右非相称性は、第 1 章で計測した鼻骨幅の左右非相称性に比較的近かったが、スジイルカでは値が大きく異なっていた。スジイルカの右側の後部鼻額骨嚢は鼻骨よりも体側に幅を持ち、前上顎骨の上行突起にも重なっていたため、鼻骨の計測結果では左右非相称性がより小さく、L/R が大きく算出されたと考えられた。このように、軟組織の左右非相称性と骨格の左右非相称性は数値的に正確な対応ではなかった。

また、スジイルカでは左右鼻骨の接線から軟骨性の鼻中隔が前方に伸びていた。スナメリでは左右を構成する軟組織の各要素はおよそ鼻骨の正中部で接しているようだったが、スジイルカのように硬い鼻中隔が鼻骨前面に直接付着する様子は観察できなかった。この観察結果から言えることは 2 つある。第一に左右鼻骨の接線は軟組織においても解剖学的な左右の構成の中心に相当しているということで、第 1 章で計測した鼻骨の位置の左右非相称性 (NAS) というのは、骨格に軟組織を加えた左右の構造の幅であったと言える。第二に鼻中隔と骨格の対応は、スジイルカとスナメリにおいて異なりこれがマイルカ科とネズミイルカ科の鼻骨の形態の違いにもつながっているという点である。今回の解剖は鼻骨周辺の観察に限られていたため、今後の課題として鼻道全体の構造の詳細な観察、および 2 つの科における鼻道周辺軟組織の形態学的変異を確認することが挙げられる。

スナメリはハクジラ亜目の中でも鼻骨の位置や大きさが左右相称に近い種であることが分かっている (Hirose *et al.*, 2015; Huggenberger *et al.*, 2017)。本研究の第 1 章における頭骨骨格計測でも、本章で確認した後部鼻額骨嚢の大きさでも、スナメリは左右相称に近い結果であった。しかし前庭嚢に関して、今回解剖に用いたスナメリ 2 個体では左右非相称性に個体差があった。JF'001 の前庭嚢は最大幅が左では 43 mm 右で 44 mm とほぼ同じ大きさであったが、JF'002 では左で 42 mm, 右で 60 mm と左右で約 1.5 倍の違いがあった。今回用いた個体は両方ともメスであったことから性別は前庭嚢の大きさに関係しないと思われた。ネズミイルカ科鯨類の左右の前庭嚢の大

きさに個体差があることは *Huggenberger et al. (2009)* でもネズミイルカで報告されており、これによると年齢との相関は確認されていない。

前庭囊と後部鼻額骨囊の左右非相称性を比べてみると、スジイルカでは前庭囊の L/R が 0.84、後部鼻額骨囊は 0.47 であった。スナメリの JF'001 では前庭囊が 0.98、後方囊と後部鼻額骨囊を含む膨張部の L/R が 0.93、JF'002 では前庭囊が 0.70、膨張部が 0.93 であった。本研究では標本数が少なく計測結果にどの程度個体差が含まれているのかは判断できないが、前庭囊と後部鼻額骨囊で L/R が同程度であるとは言い難かった。今回、前上顎骨囊を観察することはできなかったが、この部位に対応すると思われる WPM の計測値を第 1 章の結果から引用すると、スジイルカで 0.55、スナメリで 0.89 であった。これらの値から、同一個体の軟組織が常に一定の左右比を示すとは言えず、それぞれの鼻囊が異なった要因によって左右非相称な形態を持つと考えられた。

陸棲哺乳類では、鼻骨は鼻道の背側を覆う役割を持っている。ヒゲクジラ亜目では骨格の形状からその役割がまだ残っていると考えられるが (*Berta et al., 2014*)、ハクジラ亜目のマイルカ科では鼻骨は頭頂部の一部を占める紡錘体に近い形状の骨であり、ネズミイルカ科では鼻道の後方の骨面の一部を占める平面的な骨である。ハクジラ亜目の鼻骨が鼻道に対してどのような支持機能を持ち、鼻骨がなぜ現在の位置に左右とも残っているのかは、これまで明らかにされてこなかった。しかし、今回の観察から、鼻骨の形状の異なる 2 種において、鼻骨には後部鼻額骨囊もしくはそれに付属する後方囊を支える役割があると推察された。同時に、左右鼻骨の中心は左右で対になる軟組織の中心軸を示す部位であった。第 1 章の計測結果はこれらの解剖学的な知見に基づいて解釈される必要がある。

第3章 ヒゲクジラ亜目の嗅覚器

1. 背景

外鼻孔とそこから奥に続く鼻道は、陸棲哺乳類にとって呼吸器および嗅覚器である。これらの機能は鼻道が空気の通り道となっている解剖学的な構造に基づいている。海に生息場所を移した鯨類も、定期的に水面に浮上し噴気孔から呼気を放出していることから、噴気孔および鼻道は呼吸器として働いていると見て間違いはない (Cozzi *et al.*, 2016; Fig. 18)。一方、嗅覚機能については鯨類では著しく退化していると考えられ、特にハクジラ亜目は匂いを感知することがほぼ不可能であると指摘されている (Glezer, 2002; Oelschläger and Oelschläger, 2009; Cozzi *et al.*, 2016; Springer and Gatesy, 2017)。生物の嗅覚系には主嗅覚系と副嗅覚系が存在する。前者は一般的に言うところの嗅覚であり、鼻道内の嗅細胞から脳の主嗅球に伝えられる化学物質の刺激である。後者は副嗅球を経て視床下部に到達する神経路を持ち、鋤鼻器と呼ばれる受容器により化学物質を受容しているため鋤鼻系とも呼ばれる (市川, 2015)。この鋤鼻系器官については、一般的に受容器が鼻道に位置していないこと、およびハクジラ亜目でもヒゲクジラ亜目でも成体においては形態学的に受容器および神経系の発現が認められないことから (Buhl and Oelschläger, 1986; Oelschläger, 1989; Oelschläger and Oelschläger, 2009; Cozzi *et al.*, 2016)、本論では嗅覚器として鼻腔で感知される主嗅覚系のみについて議論する。

ハクジラ亜目は左右非相称で複雑な形状の鼻道を持ち、この入り組んだ鼻道を通る空気の流れを利用して、エコーロケーションのための超音波を発生させている (Cranford *et al.*, 1996; Cranford, 2000; Cranford *et al.*, 2011)。この特殊な鼻道の形態のためハクジラ亜目は嗅覚器を失ったとも考えられている (Cozzi *et al.*, 2016)。ハクジラ亜目が嗅覚を持たないことは、嗅覚受容体遺伝子の非同義置換率や (Freitag *et al.*, 1998; Kishida and Thewissen, 2012; Kishida *et al.*, 2015a; Springer and Gatesy, 2017)、嗅神経系が極端に退化した成体の形態から推測されている (Glezer, 2002; Oelschläger *et al.*, 2010)。

一方で、ヒゲクジラ亜目には高周波を用いたエコーロケーション能力はなく (赤松, 1996)、ハクジラ亜目よりも嗅覚が保存されている可能性が高いと言われ、ヒゲクジラ亜目の脳には嗅球があることも確認されている (Kishida *et al.*, 2015b)。ヒゲクジラ亜目の鼻道は骨鼻道において分枝しており、鼻腔の大半を占め、噴気孔からまっすぐ

喉頭に向かって伸びる腹鼻道と、脳のある後方に向かって腹鼻道から枝分かれする狭い背鼻道がある (Godfrey *et al.*, 2013; Fig. 19). このような構造が陸棲哺乳類と類似していることから、形態学的にもヒゲクジラ亜目における嗅覚の存在が支持されている (伊藤, 2008; Cozzi *et al.*, 2016). ヒゲクジラ亜目の嗅覚能力は、嗅覚受容体遺伝子の解析から、陸棲哺乳類よりも退化的ではあるが、機能している可能性が指摘されている (Kishida and Thewissen, 2012).

ハクジラ亜目の左右非相称な頭骨に対して、ヒゲクジラ亜目の頭骨形態は左右相称であり陸棲哺乳類との類似点が多い. この形態の類似性により、ヒゲクジラ亜目の鼻道にはどの程度嗅覚機能が保持されているのかという疑問が生じる. 鯨類は進化過程において外鼻孔が頭頂部に移動しており、マズルに相当する外部形態を失っている. また、一般的な陸棲哺乳類の外鼻孔が常に開口状態であるのに対し、鯨類では水の侵入を防ぐために、呼吸時を除き噴気孔は硬く閉じられていることも水棲適応の結果の1つである. 骨鼻孔から2本の鼻道が背側に伸びている構造は、ヒゲクジラ亜目もハクジラ亜目も同様であるが、外部形態として現れる開口部には亜目間で形や数の違いがある (Berta *et al.*, 2014; Fig. 20). ヒゲクジラ亜目では陸棲哺乳類同様に噴気孔は2箇所でも開口しているのに対し、ハクジラ亜目では1箇所しか開口しない. 加えて、ハクジラ亜目では、鼻骨周辺の骨格や鼻道に見られる左右非相称性同様に、外鼻孔も頭部のやや左に開口している (Martin and Reeves, 2002; 伊藤, 2008; Solntseva and Rodionov, 2012). このような形態の多様性の理由は、解剖学、進化学、発生学、および分子生物学のいずれの観点からも十分に明らかにされていない.

ヒゲクジラ亜目ミンククジラの噴気孔の外部形態は、湾曲した線のようなスリットで、2つのスリットの中央には溝がある (Carte and Macalister, 1868; Fig. 20, right). 噴気孔の形状はヒゲクジラ亜目の嗅覚能力を考えていく上で重要であるが、ヒゲクジラ亜目の外部形態についての報告は非常に少なく (Bando *et al.*, 2017)、左右相称／非相称性についても定量的な報告はない. また、解剖学的な研究も不足しているため、外部形態と骨格形態との対応についても十分確認されていない. 特に第1章で確認された上顎骨後端幅の左右非相称性が噴気孔周辺の軟組織に与える影響を分析する上で、噴気孔の形態学的なデータは欠かせない. 加えて、比較形態学の見地からは、この情報がハクジラ亜目に存在する噴気孔の左右非相称性を考える上でも必要となる. そこで本章第1節ではこのヒゲクジラ亜目の噴気孔の形態について、ミンククジラを対象に計測を行う. これにより、噴気孔に見られる左右相称性を明らかにし、さらに、外部形態と骨格形態の計測値を比較することで、噴気孔と鼻骨がどのような位置関係になっているのかを分析した.



Fig. 18 Dorso-caudal view of the blowholes of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). The photo was taken by the author in 2016 at a coastal area of Hachijo Island, Tokyo.

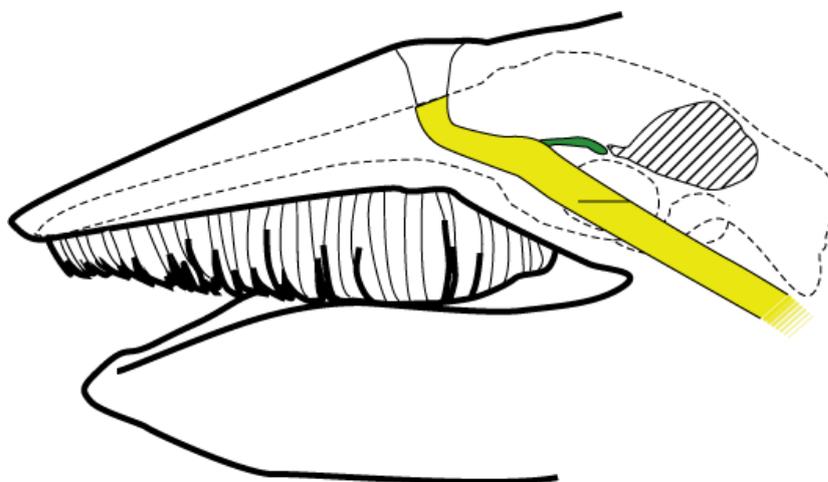


Fig. 19 Schematic illustration of the nasal passage of common minke whale. Lateral view of the head showing the structure of ventral nasal meatus (yellow) and dorsal meatus (green). The brain case is indicated by stripes.

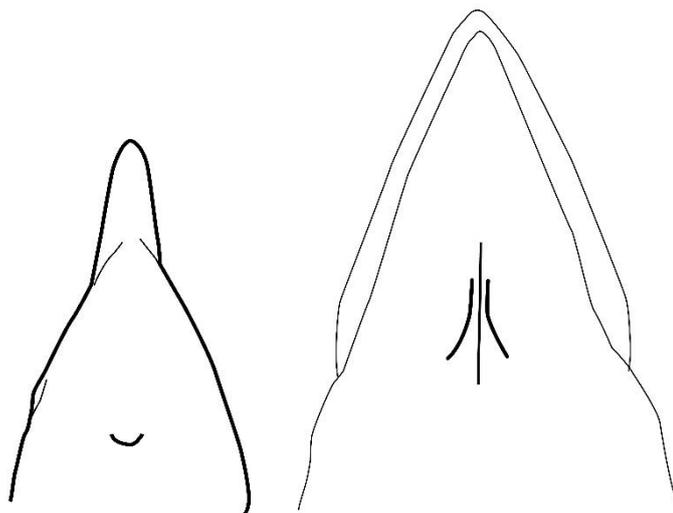


Fig. 20 Schematic illustration of the head of two whales of cetacean suborders. Schematic dorsal view of the striped dolphin (left) and that of common minke whale (right).

第2節ではヒゲクジラ亜目の嗅覚機能について、鼻道の組織を顕微鏡下で観察することによって調べた。鼻道の内壁は、その形態および機能によって大きく3つに区分される(加藤・山内, 2003)。第一に重層扁平上皮からなる前庭部である。前庭部は外鼻孔の付近に位置し、体表の皮膚が連続している。第二に呼吸部である。呼吸部は鼻腔の大半を占め、上皮組織は偽重層円柱上皮である。この固有層は血管分布に富み、杯細胞が多く分布しており、取り込んだ空気の温度や湿度の調整に役立っている。第三に嗅部であり、これを覆うのが嗅上皮である。

嗅上皮は3種類の細胞、基底細胞、支持細胞、嗅細胞からなる偽重層円柱上皮である。嗅細胞は鼻腔に嗅線毛を突出させ、ここで化学物質と反応して、その刺激を脳の嗅球に伝え匂いが感知される(Wheater *et al.*, 1979)。嗅部は篩板の近くに限定的に分布し、その分布域は種によって異なる(加藤・山内, 2003; Chamanza and Wright, 2015)。上皮の下にはボウマン腺という漿液腺があり、この導管は嗅上皮を貫き鼻腔に開口する。嗅上皮の固有層には嗅神経の束があることも特徴である。ヒゲクジラ亜目の嗅覚を議論する上では、上皮組織の形態がこのような特徴を持つかどうかを確認することが非常に重要である。

鯨類はヒトと活動圏が異なり、大型の種類が多く標本の収集に費用が掛かるため標本が非常に得にくい。特にヒゲクジラ亜目に関して先行研究は少なく、骨格以上に軟組織の形態学的研究が少ない。ヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目の鼻道周辺形態を比較するにあたって、ヒゲクジラ亜目の鼻を構成する軟組織についての基礎的データは不足していると考えられたため、本章においてこれらの拡充を図った。

第1節 外鼻孔形態の計測

2. 材料

本節ではヒゲクジラ亜目ナガスクジラ科ミンククジラを対象種として、ヒゲクジラ亜目の頭部の左右相称性を検討した。材料として2014年から2016年に実施された第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPNII) で捕獲された個体を用いた。使用した77個体の内訳は2014年三陸沖調査から30個体、2015年三陸沖調査から18個体、2015年釧路沖調査から29個体である (Table 14)。使用個体の体長と性別のデータ、および2014年三陸沖調査における頭骨長のデータは各調査での鯨体調査野帳に基づく。加えて2015年釧路沖調査において頭部外部形態を計測した個体で、頭骨の詳細計測が実施できなかった個体については、JARPNIIの鯨体調査野帳から頭骨長と頭骨幅のデータを借用した。外部形態と骨格形態両方を計測した個体は68個体であり、それ以外の個体は外部形態だけの計測である。

Table 14 List of the common minke whale specimens analyzed in the present study.^a

Year	Location of collection	Total	Male		Female			
		<i>n</i>	<i>n</i>	Min. BL (m)	Max. BL (m)	<i>n</i>	Min. BL (m)	Max. BL (m)
2014	Ishinomaki, Miyagi Pref.	30	16	4.10	7.65	14	4.15	8.09
2015	Ishinomaki, Miyagi Pref.	18	9	4.22	6.56	9	4.10	8.05
2015	Kushiro, Hokkaido	29	19	4.55	8.00	10	4.94	8.17

^aThe skull segments of specimens listed at the left most column were measured as defined in Figs. 21 and 22. Abbreviations used: ‘*n*’, number of specimens analysed; ‘Min. BL’ and ‘Max. BL’ indicate the minimal and maximum body length, respectively.

3. 方法

3.1 噴気孔周辺の左右相称／非相称性の計測

鯨体の頭部外部形態を背面から観察すると、左右の噴気孔の間には溝がある。この溝を本研究では正中溝と呼ぶ。ジョウが3つある大型のノギスで、左右の脛を結ぶ直線を軸としたときの脛から正中溝の前端までの距離 (SGa)、後端までの距離 (SGp) を計測した (Table 15; Fig. 21)。ノギスはPITA30 (株式会社中村製作所) を用いて噴

気孔長 (LBH) を計測し、メジャーを用いて脛の中心から正中溝の前端および後端までの距離 (ESGa, ESGp) と、脛の中心から噴気孔の前端および後端までの位置 (EBHa, EBHp) を計測した。これに加えて、噴気孔が鼻骨の位置とどのように対応しているのかを調べるために、上顎先端から正中溝前までの距離 (TSGa) および正中溝後端までの距離 (TSGp) を SGa および SGp と同様に大型ノギスで計測した。計測はすべて 1 mm 単位で行った。

骨格形態については、第1章と同様に個体の除肉をした後で、上顎骨の先端から鼻骨まで (TN) と、鼻骨接線長 (LNC) を大型ノギスと PITA30 を用い 1 mm 単位で計測した (Fig. 22)。骨格形態のデータのうち、鼻骨における頭骨幅の左右差 (NASa, NASp) と頭骨長 (SL) と頭骨幅 (SW) の3つのデータは、本章で用いた個体についてのデータを、第1章の結果から引用した。

Table 15 The skull segments and their definitions.^a

Abbreviation	Description
BL	body length
SL	skull length
SW	skull width
NASa	position of the anterior end of nasal bones
NASp	position of the posterior end of nasal bones
TN	distance from the tip of premaxilla to the anterior border of nasal bones
LNC	length of the tangent of nasal bones
TSGa	distance from the tip of premaxilla to the anterior end of sagittal groove
TSGp	distance from the tip of premaxilla to the posterior end of sagittal groove
SGa	distance from eye to the anterior end of sagittal groove
SGp	distance from eye to the posterior end of sagittal groove
ESGa	length along the curve from eye to the anterior end of sagittal groove
ESGp	length along the curve from eye to the posterior end of sagittal groove
LBH	length of the blowhole
EBHa	length along the curve from eye to the anterior end of blowhole
EBHp	length along the curve from eye to the posterior end of blowhole

^a The skull segments of common minke whale listed in Table 14 were defined and measured as illustrated in Fig. 21 and Fig. 22.

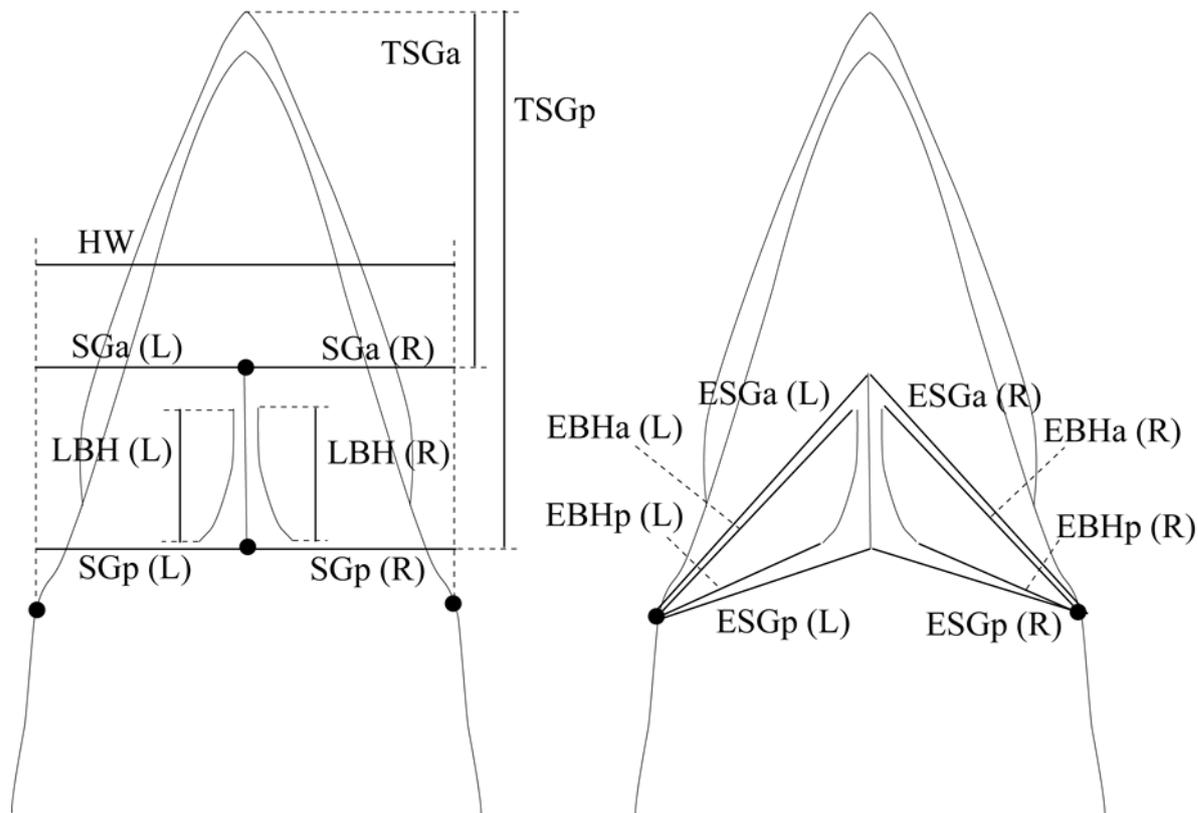


Fig. 21 Dorsal view of the head of common minke whale, defining the segments measured. The skull segments measured are listed in Table 15.

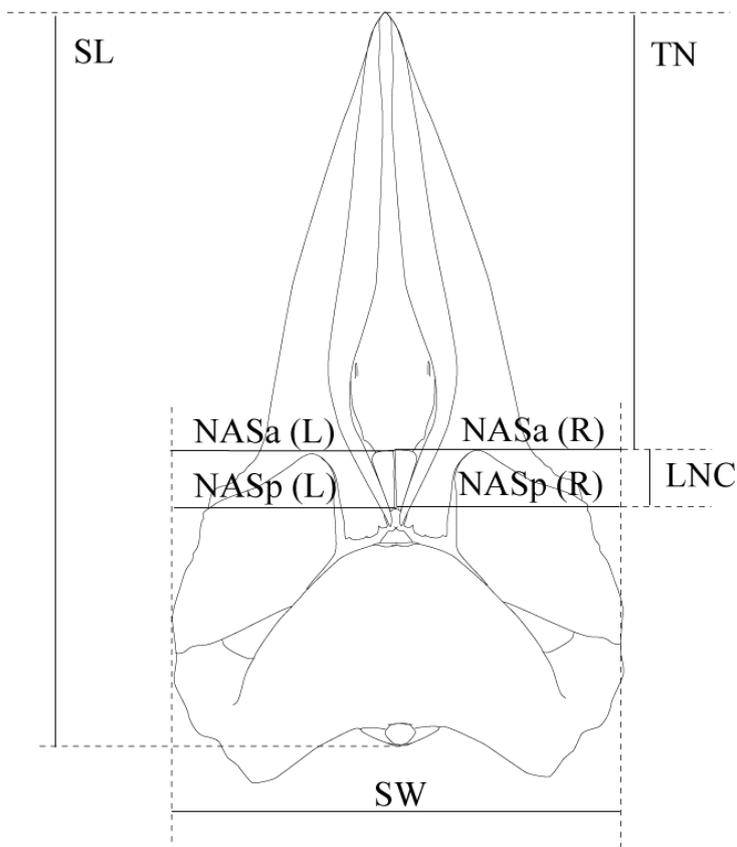


Fig. 22 Dorsal view of the skull of common minke whale. The skull segments measured are defined as shown.

3.2 計測結果の統計解析

TSGa と TSGp を除いた外部形態を計測した7部位について、左右の計測値から左右非相称性を示す値を算出した。左側の計測値 (L) を右側の計測値 (R) で割り、左右比 (L/R) と定義した。計測結果を基に、実測値と L/R について平均値を求めた。さらに、L/R が頭骨長の影響を受けていないことを確かめるため、回帰直線の傾きが0となるかを *t*-test によって検証した。左右比の雌雄差の有無もウィルコクソンの順位和検定で調べた。頭骨の計測部位 NASa, NASp についても、同様に L/R を求め頭骨長および雌雄の影響を受けているかを確認した。解析にはオープンソースプログラミング言語である「R」(Ver. 3.1.0) を用いた。

ヒゲクジラ亜目の頭部形状については左右相称、つまり $L/R=1$ と予想された。そのため、算出された左右比の平均値が1と等しいと言えるかどうかを *t*-test ($p=0.05$) によって検証した。

3.3 骨格形態と外部形態の比較解析

背面からの投影図で考えたときに、噴気孔および正中の溝の位置が骨格でどの位置に当たるのかを計測値から求めた。これには、外部形態から計測した TSGa と TSGp と、頭骨から計測した TN, TN+LNC を比較することで、外部形態における上顎先端から正中の溝までの距離と骨格形態における上顎骨先端から鼻骨までの長さの対応を調べた。続いて、外部形態から求めた噴気孔位置の左右非相称性と骨格形態から求めた鼻骨位置の左右非相称性に相関があるのかを調べた。検定に用いたパラメータはノギスで測った SGa, SGp の L/R と、NAS の L/R とし、体長 5.0 m 以上の個体の計測値を用いた。シャピロ・ウィルクの検定で NAS の L/R に正規性が認められなかったため ($p > 0.05$)、相関の検定にはスピアマンの順位相関検定 ($p = 0.05$) を用いた。

4. 結果

4.1 噴気孔周辺形態の計測結果

外部形態および骨格形態の計測結果を Table 16 に示した。このうち左右非相称性を分析するための 9 部位については頭骨長と L/R の相関を回帰直線の傾きから確かめた。SGa と SGp 以外の 5 部位には、計測した全個体を用いても頭骨長との有意な相関が見られなかったため、すべての個体を用いて解析を行った。SGa と SGp は体長 5.0 m 以上の個体を用いて以下の解析を行った。また、外部形態と骨格形態のすべての計測部位について、雌雄差をウィルコクソンの順位和検定で調べた結果、いずれの計測部位でも雌雄における平均値の有意な差は確認されなかった。

Table 16 Length of skull segments of common minke whale.^a

				Left			Right			
	mean (m)	sd	n	mean (mm)	sd	n	mean (mm)	sd	n	
BL	6.05	1.20	78	NASa	336.8	65.20	64	332.4	63.30	64
				NASp	336.2	63.66	64	333.0	64.43	64
	mean (mm)	sd	n							
SL	1283.9	219.35	68	SGa	396.1	72.36	56	398.0	66.30	56
SW	669.4	127.31	66	SGp	395.9	71.18	55	398.1	68.18	55
TN	817.2	165.26	65	ESGa	574.2	108.26	77	573.2	108.30	77
LNC	93.1	23.60	66	ESGp	510.6	102.59	76	509.7	101.06	76
TSGa	679.2	141.49	76	LBH	169.8	30.19	74	172.3	31.55	78
TSGp	878.1	187.28	47	EBHa	559.2	112.65	48	558.6	111.91	48
				EBHp	466.8	96.35	50	470.4	97.65	54

^a All data of skull segments measured are expressed in mm and body length (BL) data in m, with their mean values (*mean*), standard deviation (*sd*) and number of specimens (*n*) as indicated.

4.2 噴気孔周辺の左右相称／非相称性の統計学的検証

噴気孔周辺の計測から、左右の噴気孔の大きさおよび位置が左右相称であることが確認された。噴気孔周辺の外部形態 7 部位すべてについて、左右比 L/R の平均値は 0.99 から 1.00 の範囲に収まっており、*t*-test でも各部位が L/R = 1 だとみなせることが確かめられた ($p > 0.05$; Table 17)。個体で見たときには左右非相称な部分もあるものの、集団として左もしくは右に特定の指向性が認められたわけではなかった (Fig. 23)。

Table 17 The statistical significance of L/R ratios of common minke whale.

	L/R ^a				Relationships to SL ^b		
	<i>mean</i>	<i>sd</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>	<i>slope</i>	<i>p-value</i>	<i>n</i>
NASa	1.02	0.07	0.10	64	0.000	0.98	62
NASp	1.01	0.07	0.13	64	0.000	0.39	62
SGa	0.99	0.07	0.25	55	0.000	0.91	49
SGp	0.99	0.06	0.28	54	0.000	0.37	48
ESGa	1.00	0.02	0.36	77	0.000	0.70	67
ESGp	1.00	0.02	0.59	76	0.000	0.20	66
LBH	0.99	0.04	0.11	74	0.000	0.28	65
EBHa	1.00	0.02	0.72	48	0.000	0.30	40
EBHp	1.00	0.02	0.55	50	0.000	0.57	43

^a The measured values of skull segments showing asymmetry were subjected to *t*-test analysis to see if L/R ratios were 1 or not. For abbreviations of individual skull segments, see Table 15.

^b The relationship between skull length and L/R ratios were subjected to *t*-test to confirm that the slope of regression line was 0.

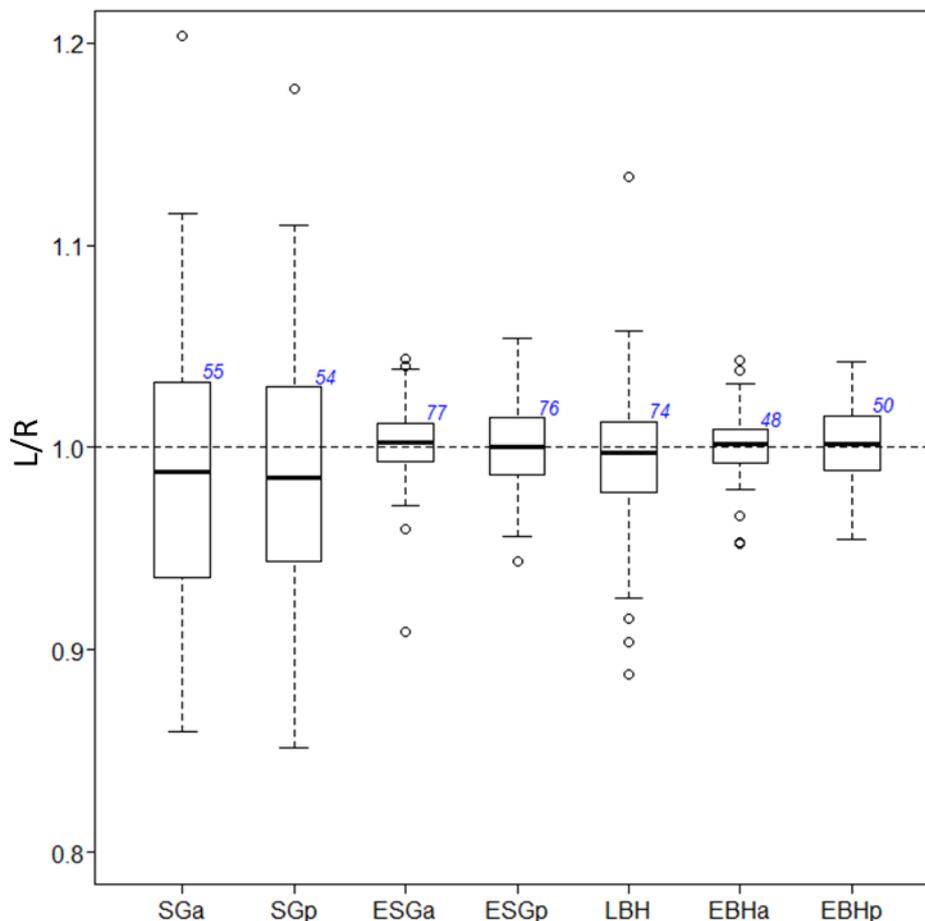


Fig. 23 L/R ratios of the seven segments measured. The degree of deviation in the L/R ratios of seven segments listed in Table 15 are shown by boxplots as described in the legend to Fig. 3. The numbers of specimens analyzed are indicated in blue at the top right of each box.

4.3 骨格形態と外部形態の位置関係の検証

前上顎骨の先端から鼻骨の前端までの距離を表す TN から、鼻骨の後端までを表す TN+LNC の間に、正中溝の後端があることが計測結果より示された (Fig. 24). 続いて、噴気孔位置の左右非相称性と鼻骨位置の左右非相称性に相関があるのかをスピアマンの順位相関検定 ($p = 0.05$) で検証した (Table 18). 外部形態の計測部位同士の組み合わせおよび骨格形態の計測部位同士の組み合わせでは、統計的に有意な強い相関が確認されたが ($p < 0.01$), 正中溝の位置と鼻骨の位置の L/R には有意な相関は検出されなかった ($p > 0.05$).

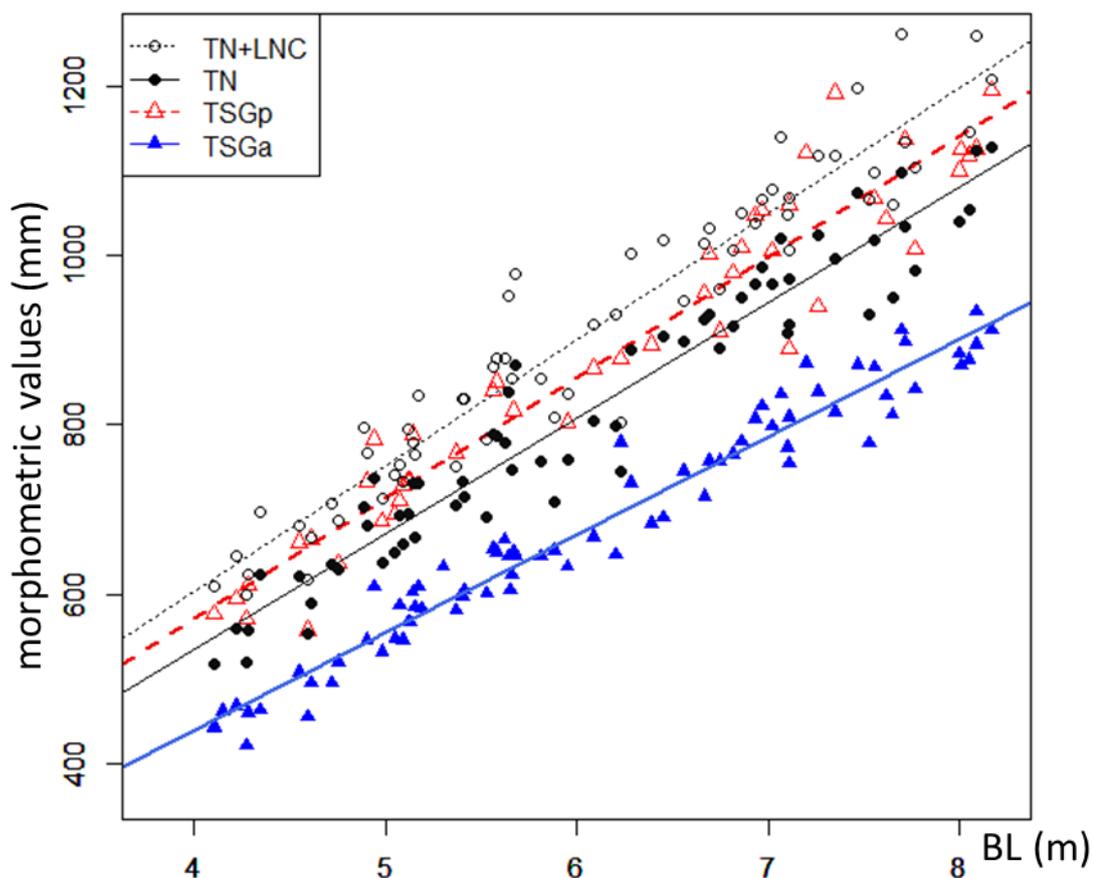


Fig. 24 Correlation between blowhole and bony nares. The measured values of four segments, TSGa, TSGp, TN, and TN+LNC, defined in Table 15 are plotted against body length (BL). Symbols for individual values and their regression lines are indicated in the top left insert.

Table 18 Statistical relationship between L/R ratios of sagittal groove and L/R ratios of the nasal bone deviation.^a

	Location of sagittal groove						Location of nasal bones					
	SGa			SGp			NASa			NASp		
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>
SGa	-	-	-	0.77	**	54	-0.17	0.28	45	-0.14	0.37	45
SGp	-	-	-	-	-	-	-0.05	0.73	44	-0.09	0.54	44
NASa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.66	**	64
NASp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

^aThe blowhole and skull segments listed at the left most column were subjected to the Spearman's rank correlation test with the same segments listed at the second rows. Abbreviations used: '*r*', correlation coefficient, '*p*', *p*-value, and '*n*', number of specimens analyzed.

5. 考察

5.1 左右相称な外部形態と骨格形態

ミンククジラの噴気孔は左右相称な形状であり、第1章の計測で確認された上顎骨の左右非相称性も外部形態には影響していないと判断した。また、骨格と外部形態を比較したところ、各個体の噴気孔のわずかな左右非相称性は、鼻骨の位置の左右非相称性とは相関を持たなかった（スピアマンの順位相関検定, $p > 0.05$ ）。これにより、噴気孔の位置の左右非相称性も、内部にある鼻骨の位置の左右非相称性の影響を受けていないことが示唆された。

本節の結果によりミンククジラの噴気孔と鼻骨の位置関係を数値的に示すことができた。ミンククジラの一対の噴気孔は後方に広がるハの字型をしており、この広がった後端付近が鼻骨の背面に重なると考えられた。除肉により上顎先端の結合組織が除去されていることを加味すると、Fig. 24 に示された結果から、正中溝の後端が鼻骨の前端とほぼ同じ位置にあると考えられた。これは、骨鼻孔の開口部の上に噴気孔のスリットの後端が位置することを示し、噴気孔から骨鼻孔までの空気の流れが短く直線的になるように鼻道があると推測された。鼻骨より後方で噴気孔が開口していた場合、鼻道は骨鼻孔に達するまでに一度大きく湾曲する形態になることを考えると、この形態は瞬時に呼吸を行うことに適していると考えられた。

本研究では骨格と外部形態を調べたが、その間にある鼻道の軟組織についても詳細な調査が必要である。ヒゲクジラ亜目では、噴気孔および鼻骨の周辺に指向的左右非相称性がなく、鼻囊等の鳴音発生器官も持たないことから、ハクジラ亜目に比べると陸棲哺乳類に近い鼻道形態が予想される。しかし、これを明確にするためには噴気孔から骨鼻孔までの軟組織の形態の調査が必要である。Carte and Macalister (1868) の報告を参考にすると、上顎骨の後端には外鼻孔収縮筋 (*musculus constrictor naris*) が起始していると考えられるが、Buono *et al.* (2015) はこれまで報告のなかった深鼻道散大筋 (*musculus dilator naris profundus*) をミナミセミクジラの上顎骨の後部に発見している。この点を踏まえ、複数の骨が近接している鼻骨周辺について、より詳細に解剖し、軟組織を含めた構造を確認する必要がある。また、コクジラには摂餌様式の左右性が報告されている (Woodward and Winn, 2006) など、ヒゲクジラ亜目鯨類であっても多様な生態があるため、ヒゲクジラ亜目のミンククジラ以外の鯨種についても形態を調査する必要がある。頭部解剖の指針となる本研究の知見をもとに、ヒゲクジラ亜目の鼻骨周辺形態の比較解剖学的な解分析が進められることを望む。

第2節 鼻道内壁の上皮組織観察

6. 材料

本節では体長7.68mのメスのミンククジラ1個体を観察に用いた。この個体は2016年第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPNII) で捕獲されたミンククジラである。本個体は卵巣の状態から性成熟に達していると考えられた。

7. 方法

7.1 採集手順

死後約4時間半の個体からサンプリングを行った。嗅上皮があると考えられる部位は、骨鼻道の内部にあるため、チェーンソーを用いて頭骨を正中軸に沿って切断した (Fig. 25, cut line 1)。断面に現れた左右の背鼻道を確認し、背鼻道の始点から後端まで含むように前後 (Fig. 25, cut lines 2 and 3) および体側を切断し、立方体状に右の背鼻道を切り出した。そこからハンドソーを用いて標本を高さ約10 cm、幅約5 cm、深さ約20 cmに切断し、10%ホルマリンで1晩固定し、70%エタノールで保存した。

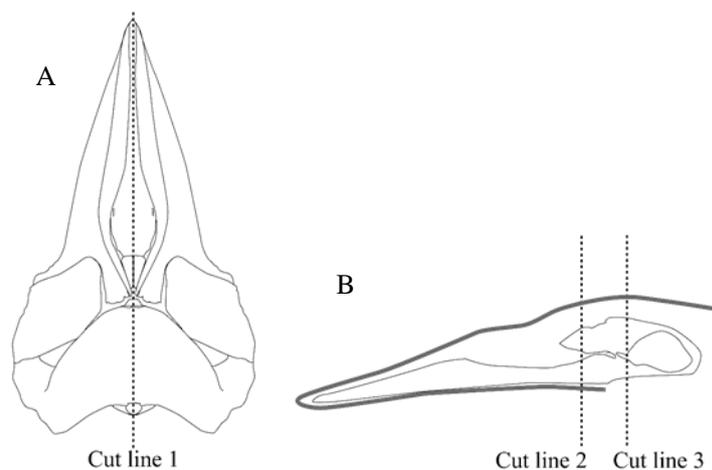


Fig. 25 The skull of common minke whale indicating the cut lines. (A) Dorsal view of the skull indicating cut line 1. (B) Lateral view of the skull after the skull was cut along cut line 1. Bold line indicates the contour of soft tissues.

7.2 染色実験手順

メスを用いて、保管してある標本の上皮組織を5 mm角の大きさで下部組織ごと2-3 mm厚で採集した。正中断面 (Fig. 25, B) には、背鼻道の後端部に円形に膨らんだ骨面の盛り上がりがあったが (Fig. 26, 6), ヒゲクジラ垂目のこの部位には適切な系統解剖学用語が記載されていないため, Godfrey *et al.* (2013) を参考に本論では篩骨甲介 (ethmoturbinates) と呼ぶ。この用語については今後の検討課題とする。

標本からは, Fig. 26 に示す9箇所を採集した。まず, コントロールとして用いるために, 腹鼻道から2箇所 (R-control 1 and R-control 2) の表皮組織を採集した。R-control 1 と R-control 2 は腹鼻道から背鼻道が分岐している部分の表皮組織を採集した (Fig. 26, 7)。この採集の後, 直方体状のサンプルを正中面に平行に切断し, 篩骨甲介を含む正中の塊と体側の塊に分けた。正中と体側の塊の切断面からは, 背鼻道の突き当りにある憩室の後壁背側の2箇所 (R-PD 1 and R-PD 2; Fig. 26, 1 and 2) を切り出し, このうち R-PD 1 は篩骨ごと切り出した。体側の塊からは憩室後壁の腹側から1箇所 (R-PV; Fig. 26, 3) を篩骨ごと切り出した。さらに, 正中の塊からは篩骨甲介の柄部体側面を1箇所 (R-CL), 柄部正中面を1箇所 (R-CM), そして篩骨甲介の正中面を1箇所 (R-CS) を採集し, 憩室内の粘膜の形状を調べた (Fig. 26, 4-6)。これにより, 鼻道内での各部位における上皮組織の形態の違いを観察した。

標本は一般的なヘマトキシリン-エオシン染色法によって染色した。実験プロトコルの詳細は Table 19 に記した。標本は段階的に濃度を高くしたエタノールに順次浸し脱水処理をし, キシレンを用いて中間剤処理を行った。パラフィン浸透処理および包埋をした後, 回転式マイクロトームで厚さ4-6 μm に薄切した。パラフィンは和光純薬工業株式会社のヒストプレップ 568 (融点56-58°C) を使用した。作製した切片は湯水盤で伸展させ, スライドガラスに選取し, 55°C のインキュベータで一晩以上乾燥させた。染色過程では, 脱パラフィン溶液, 親水処理溶剤, 染色液に順次標本を浸し, ビオライト (応研商事株式会社) を用いて封入した。出来上がったプレパラートは光学顕微鏡で上皮細胞の観察をした。特に上皮細胞が嗅上皮と同じ偽重層円柱上皮であるか否かを確認し, その上皮細胞の厚みと固有層の様子を観察した。切片の撮影には NIS-Elements ソフトウェア (株式会社ニコンインステック) を用いた。

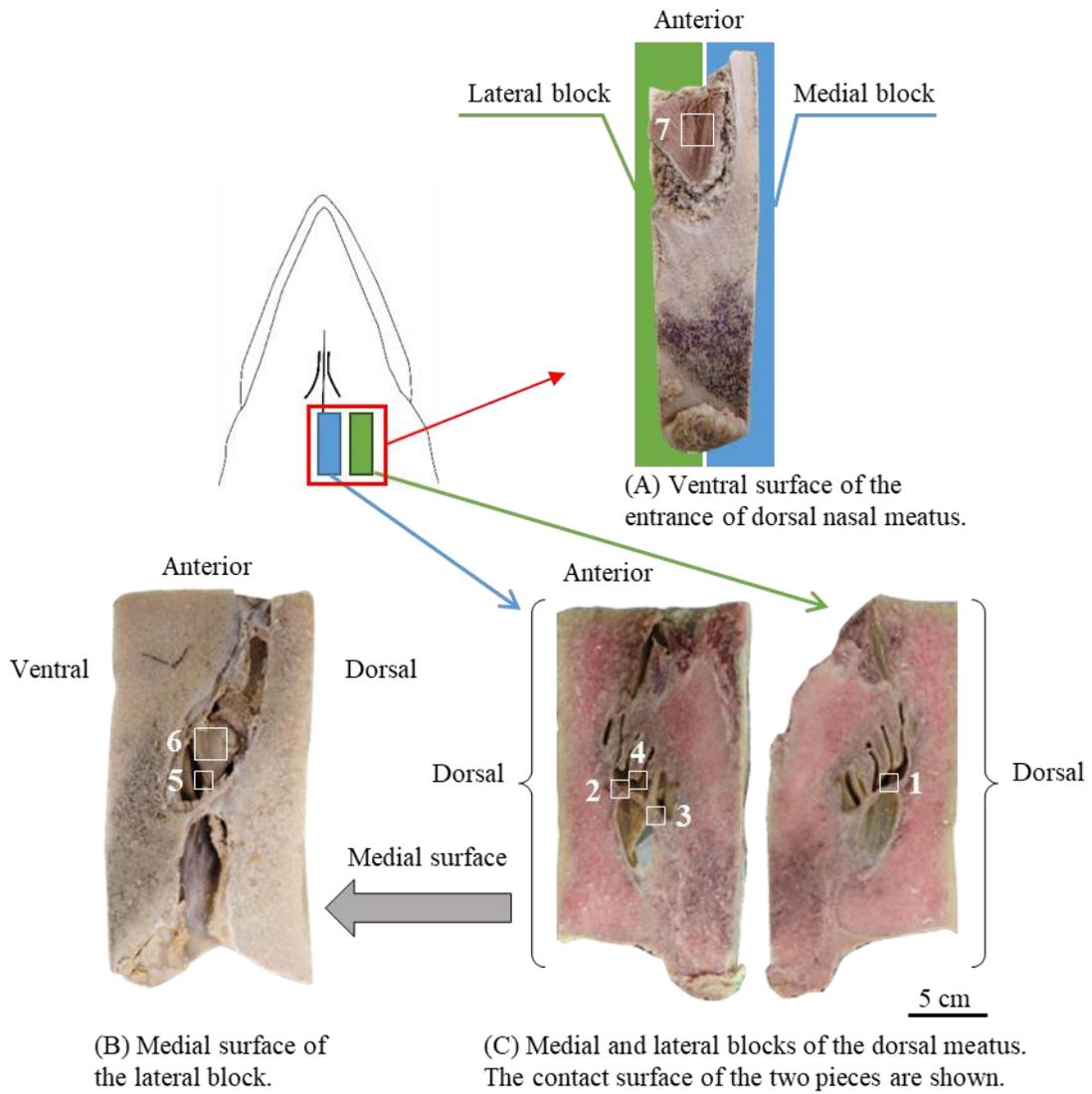


Fig. 26 The positions of epithelium sampling. Epithelium termed (1) R-PD 1, (2) R-PD 2, (3) R-PV, (4) R-CL, (5) R-CM, (6) R-CS 1 and R-CS 2, (7) R-control 1 and R-control 2 were sampled at the positions shown.

Table 19 Solutions used for histological analysis.^a

Processes	#	Solutions	Time
Dehydration	1	70% EtOH	1 h
	2	80% EtOH	1 h
	3	90% EtOH	1 h
	4	95% EtOH	1 h
	5	95% EtOH	1 h
	6	99.5% EtOH	1 h
	7	abs. EtOH	1 h
Clearing	1	xylene	1 h
	2	xylene	Overnight
Infiltration	1	paraffin wax (approx. 70°C)	1 h
	2	paraffin wax (approx. 70°C)	1 h
	3	paraffin wax (approx. 75°C)	2 h
(Embedding)			
(Sectioning)			
Deparaffinization	1	xylene	10 min
	2	xylene	10 min
	3	abs. EtOH	5 min
Hydration	1	95% EtOH	3 min
	2	80% EtOH	3 min
	3	70% EtOH	3 min
	4	50% EtOH	3 min
	5	water	3 min
Staining	1	Mayer's hematoxylin (Wako Pure Chemical Industries, Ltd., Osaka, Japan)	15 min
	2	running water	15 min
	3	eosin	1 min
	4	water	a few dips
Dehydration	1	70% EtOH	a few dips
	2	80% EtOH	a few dips
	3	90% EtOH	a few dips
	4	95% EtOH	a few dips
	5	99.5% EtOH	a few dips
	6	abs. EtOH	3 min
	7	abs. EtOH	3 min
	8	xylene	3 min
	9	xylene	3 min
Mounting		Bioleit (Okenshoji Co., Ltd., Tokyo, Japan)	

^aThe solutions used at each step of histological analysis are shown. EtOH, diluted ethanol with percentages indicated; abs. EtOH, absolute ethanol.

8. 結果

8.1 憩室後壁の上皮組織

憩室後壁を構成する粘膜のうち、背側にあたる R-PD 1 と R-PD 2 の上皮組織は偽重層円柱上皮であった (Fig. 27a). 上皮細胞の厚さは 70-80 μm であった. R-PV でも偽重層上皮と見られる上皮組織が確認された. ただし、この部位では背腹で厚みが変わり、背側では厚く 80 μm を超えたが、腹側では薄く 50 μm 程度であった. 3 箇所の上皮組織のいずれにおいても固有層において末梢神経の束と見られる組織の分布と、漿液腺の分布が確認された. R-PD 2 では漿液腺の導管が鼻腔に開口する様子も確認された.

8.2 篩骨甲介部の上皮組織

篩骨甲介の柄部体側面 (R-CL) においても、憩室後壁と同様の細胞形態が確認された (Fig. 27a). 厚さ約 90-100 μm 前後の偽重層円柱上皮が広がり、その下層には漿液腺が発達し、一部は粘液との混合腺になっているように観察された. 漿液腺の導管は鼻腔に開口していた. 柄部正中面 (R-CM) では厚さ約 70-90 μm の偽重層円柱上皮が観察された (Fig. 27b). 篩骨甲介正中表面 (R-CS) でも円柱上皮が確認されたが、厚さは 40-60 μm 前後で他の部位に比べると薄く、上皮細胞の層構造については今回の染色結果からは判断できなかった. R-CS では漿液腺が固有層に多数存在していたが、漿液腺の鼻腔への開口部は確認できなかった. 基底膜から約 50 μm には間隙が観察され血管であると思われた. R-CM と R-CS, および R-CL でも固有層に血管が分布していた.

8.3 腹鼻道の上皮組織

腹鼻道から採取した上皮組織は、背鼻道の上皮組織とは形態が大きく異なっていた. R-control 1 と R-control 2 は、重層扁平上皮であった (Fig. 27b). 最表層の一部はわずかに角質化しており、この上皮組織に真皮乳頭が突き出していた. 基底膜より下の層はほぼ一様に疎性結合組織が占めており、憩室後壁および篩骨甲介部と異なっていた. 漿液腺や血管も固有層中に確認されたが、背鼻道から採集した組織のような密集した分布ではなかった. 観察した範囲において神経叢は確認されなかった.

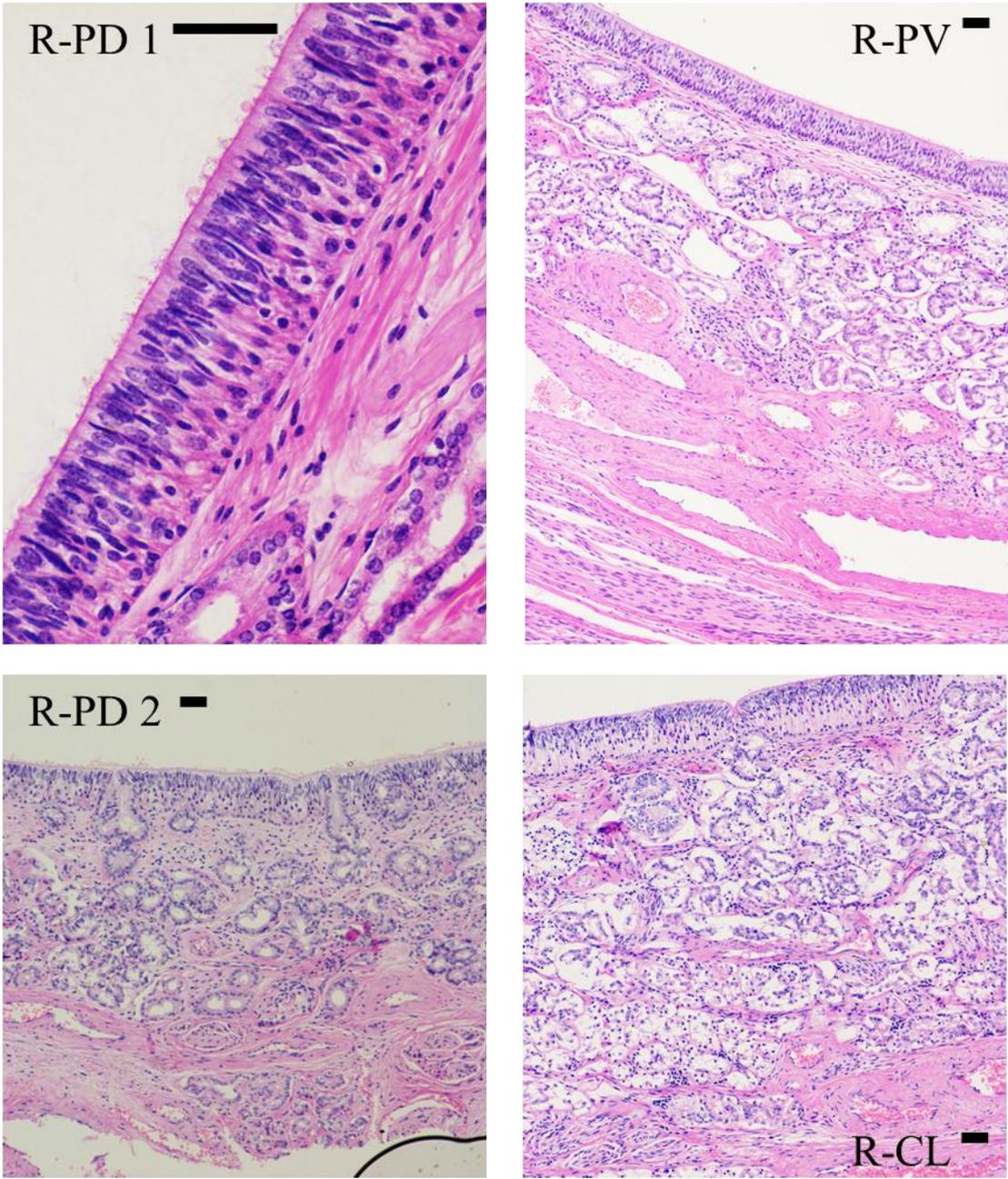


Fig. 27a Sections showing each of the epithelium samples. Sections of epithelium samples harvested at the positions shown in Fig. 26 were processed and stained with HE. Scale bars = 50 μ m.

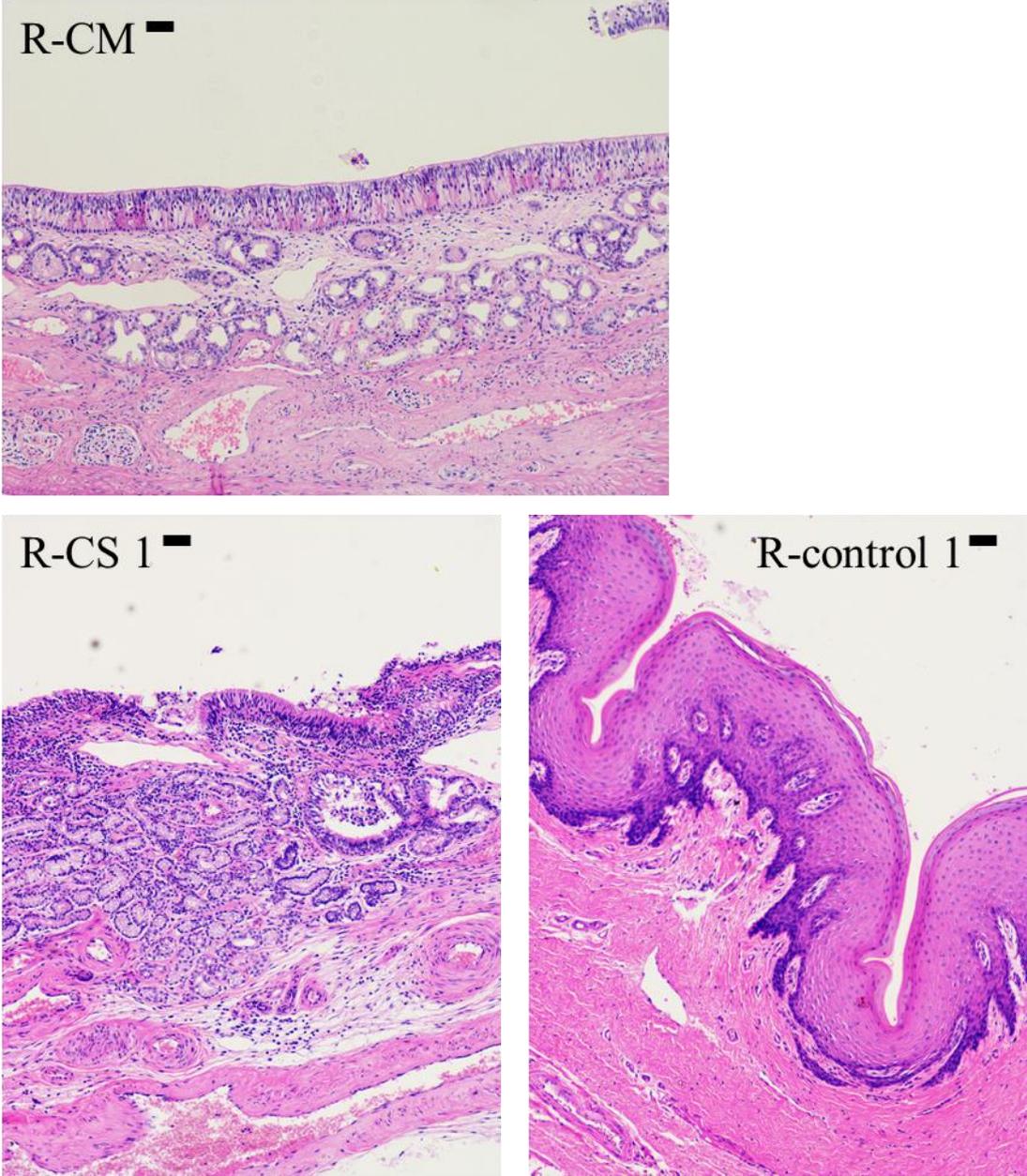


Fig. 27b Sections showing each of the epithelium samples. Sections of epithelium samples harvested at the positions shown in Fig. 26 were processed and stained with HE. Scale bars = 50 μ m.

9. 考察

9.1 嗅上皮に類似する厚い偽重層円柱上皮

顕微鏡下で行った鼻道内壁の観察によって、ミンククジラ鼻道内の上皮組織の多様性が明らかになった。今回観察した鼻道内の上皮組織は大きく3つに区分された。第一は憩室で見られた厚い偽重層円柱上皮、第二は篩骨甲介で見られた薄い円柱上皮、最後に腹鼻道で見られた重層扁平上皮である。厚い偽重層円柱上皮はR-PD 1とR-PD 2, R-PV, R-CL, R-CMに確認された。これらの上皮組織の一部では厚みが100 μm を超える部位もあったが、全域においてこの厚みがあるわけではなかった。哺乳類の嗅上皮は厚み約100-120 μm の偽重層円柱上皮であるとの報告もあるが(加藤・山内, 2003), 本研究で確認された厚い偽重層円柱上皮はこれに準ずる厚さを持ち、一般哺乳類の嗅上皮に類似していたと言えた。

この厚い偽重層円柱上皮の粘膜固有層には漿液腺が多く分布していた。R-PD 2とR-CLでは漿液腺が鼻腔に開口している様子も見られた。この漿液腺はボウマン腺と推定されたが、同定するためにはさらに詳細な観察が必要である。血管も多数確認され、取り込んだ空気を温める役割があると考えられた。固有層中の血管の周囲には末梢神経線維の束も分布していた。これらの固有層の形態も、先行研究で図示されている哺乳類における嗅粘膜の形態に類似していた(加藤・山内, 2003; Harkema *et al.*, 2006; Chamanza and Wright, 2015)。

偽重層円柱上皮が確認されたR-PD 1, R-PD 2, R-PV, R-CL, およびR-CMは、嗅球の近くに位置していた。頭骨断面の肉眼的観察からは、憩室に向かって前方に脳函が突出していることが確認できた。この部位は嗅球が収まっている空間だと報告されており、鼻道と脳函との間の骨は篩骨であると考えられた(Thewissen *et al.*, 2011; Godfrey *et al.*, 2013)。脳函の前方への突出部に接する篩骨付近において、一般の哺乳類の嗅細胞に類似する上皮組織の様子が観察されたことは、ミンククジラの嗅覚が機能している可能性を示唆する結果であった。

9.2 薄い円柱上皮の吸気調節機能

薄い円柱上皮は篩骨甲介の正中面(R-CS)と憩室後壁の腹側(R-PV)の一部で観察され、上皮の厚みが50 μm 前後と比較的薄かったため、嗅上皮ではないと考えられた。嗅球を囲む脳函の突出部は篩骨甲介の体側に位置しており、嗅神経が篩骨甲介正中側まで回り込んできているとは考えにくい。特にR-CSの上皮には血管が多く分布していることから、鼻腔内に入ってきた空気の温度を上げる役割があると思われる。

る。この篩骨甲介の正中側の上皮は嗅細胞を含まず、嗅覚能力に直結しているとは言い難いが、背鼻道の中に入り組んだ構造を作っており、空気を調整することで嗅覚器の機能の最大化に貢献していると考えられた。次の段落で言及するが、吸気は背鼻道に分岐するまでの鼻道を短い時間で通過すると推測することができ、腹鼻道において空気の状態を呼吸器および嗅覚器に負担にならない程度まで調整できるとは考えにくい。そのため、吸気の通過速度が小さくなると計算されている背鼻道で (Godfrey *et al.*, 2013), 嗅上皮に至る空気を調整しているという考えることができる。また、通常鼻道の呼吸部の上皮細胞に多く確認される杯細胞も、ミンククジラでは観察することができなかつたため、背鼻道内の篩骨甲介は呼吸部から嗅部への移行部だと推測された。

9.3 皮膚を保護する重層扁平上皮

腹鼻道では、表皮は重層扁平上皮で覆われていた。この部位はわずかに角質化していた。重層扁平上皮は一般に強い物理的な力が加わる部位に見られ、内部組織を保護する役割がある (Wheater *et al.*, 1979)。ミンククジラの腹鼻道において、この重層扁平上皮は呼吸の際の空気と皮膚の摩擦に適応していると考えられた。重層扁平上皮はハクジラ亜目を含めた他の哺乳類の鼻道内でも確認されている (Chamanza and Wright, 2015; Cozzi *et al.*, 2016; 植草・小寺, 2017)。ミンククジラに見られた上皮細胞の形態は、他の陸棲哺乳類と似ていたが、真皮乳頭が入り組んでいる点および表皮層が厚い点で、特にハクジラ亜目の鼻道内上皮組織と共通していると考えられた (Cozzi *et al.*, 2016)。腹鼻道から背鼻道への入り口がある部位は肉眼でも顕微鏡下の観察結果でも皺が確認されているが、これが生体にも存在するものなのか採集の過程で変形したものなのかは明らかではない (Fig. 27b)。今回 R-control 1 および R-control 2 を採集した場所である腹鼻道から背鼻道への分岐部は、表層の前庭部から杯細胞を持つ呼吸部への移行部に相当すると考えられた。鼻道の大まかな内部構造は哺乳類では基本的には同一とされるが、種間では細部に多くの差異があり (Chamanza and Wright, 2015), 骨鼻道の内部に観察された重層扁平上皮は、鯨類の呼吸の特性と深く関わる形態であると考えた。この点については、本章の結果と先行研究の知見を合わせて、次節でさらに詳しく言及する。

第3節 ミンククジラの鼻の機能

ミンククジラの嗅覚器としての鼻

本章での組織学的な解析の結果は、ミンククジラの鼻が嗅覚器としての機能を残していることを示唆した。実験動物4種、ハツカネズミ (*Mus musculus*), ラット (*Rattus norvegicus*), カニクイザル (*Macaca fascicularis*), イヌ (*Canis lupus familiaris*) の鼻道については左右相称な形状であるという報告がある (Chamanza and Wright, 2015)。今回の計測では、ミンククジラについて、噴気孔と骨鼻孔周辺のほぼすべての部位が左右相称であることを確認した。これは陸棲哺乳類と同様の形質である。しかし、本研究では噴気孔から骨鼻孔までの筋肉等の軟組織についての調査はしておらず、ミクロ構造は右の鼻道からしか観察をしていないため、ミンククジラの鼻道が左右相称であるかどうかを今後検証していく必要がある。

今回の形態学的な調査結果から、ミンククジラが鼻道において空気中の匂い物質を感知する仕組みを次のように3つの段階に分けて考えることができる：

1) 匂い物質が体内に取り込まれる。

定期的に海面に浮上し呼吸を行う際、通常は閉じている噴気孔の前縁が立ち上がり、背面に向けて大きく開口する (Fig. 18)。ここから外気が取り込まれ、左右それぞれの鼻道へと入っていく。この時、空気中に匂い物質が存在した場合、これを含む空気がミンククジラの体内に取り込まれることになる。左右の噴気孔は等しい大きさであることが本章で明らかになっており、第1章において骨鼻孔の一部となる鼻骨の前幅 (WN) と前上顎骨の幅 (WPM) も左右相称であると認められたことから、左右の鼻道に非相称性はないと考えられる。

2) 吸気が背鼻道にも流入する。

背鼻道は腹鼻道に比べて狭く細い空気の通り道で、内側には襞状の構造物があり粘膜に覆われていた。鯨類は呼吸の機会が限られているため、一度に大量の空気を交換する。吸気の一部は背鼻道へ流入し、残りは腹鼻道を通り気管へと流れていくと考えられる。吸気は鼻道から気管へ高速で入るが、背鼻道では、空気の流れが速度を十分に落とす構造になっている (Godfrey *et al.*, 2013)。この部位のサンプル (R-CS) には、上皮細胞の固有層に血管があり、噴気孔から入ってきた外界と同じ状態の空気を加温していると思われた。上皮組織の採集時に肉眼で観察された、入り組んだ襞状の背鼻道の壁面も (Fig. 26, C), 粘膜の表面積を広げ、空気の温度調整の効率向上や背鼻道に流入してきた空気を滞留させることに役立っていると考えられた。

3) 匂い物質が嗅細胞と反応する.

噴気孔から背鼻道に流れ込んできた空気は、最終的に背鼻道の後端に至る. この背鼻道の突き当たりの部位には、上皮組織の顕微鏡下での観察の結果より嗅細胞に酷似する細胞の分布が見られた. ミンククジラが吸い込んだ空気に匂い物質が含まれていた場合、匂い物質はボウマン腺から分泌された漿液に溶解込み、嗅細胞によって感知される. 刺激が伝達される経路が哺乳類一般と同じであれば、その刺激は嗅細胞を伝って憩室の後壁をなす篩骨を通り抜け、篩骨の後背面に接する嗅球に達する. ミンククジラでは、鼻道が完全に左と右で分離されていることから、この反応は左右の背鼻道で別々に生じると考えられた. 左右にある聴覚器で音源の定位が可能なように、嗅覚にも、左右の嗅覚器から感知された匂い物質の濃度の差によってどの方向から匂いがやってきたのかを判別する仕組みがあるので (Kikuta *et al.*, 2010), ミンククジラの鼻道が嗅覚器として機能する上で、2つの噴気孔があること、および左右の鼻道に形態的な差がないことは重要であると考えられる.

第2節で観察されたミンククジラの上皮は、微細構造からも、篩骨の前面に位置したことから、嗅上皮である可能性が非常に高いと判断できる. しかし、観察した細胞が嗅細胞であると断定するには情報が不十分であり、ヒゲクジラ亜目が嗅覚を持つかどうかは複数の観点から検証されなければいけない. 飼育可能な動物であれば匂い物質を用いた行動付けを実験によって確かめることができるが、大型鯨類にそれは不可能であり、代わりに様々な解剖学的見地から嗅覚が存在するか否かを証明していく必要がある. 例えば、憩室の後壁の粘膜固有層で確認された末梢神経線維の束が嗅神経であることは、免疫染色の抗体反応を見れば確かめることができる. また、ホッキョククジラでは嗅球の存在が確認されておりその組織観察も行われたが (Kishida *et al.*, 2015b), ミンククジラの中樞神経系についても同様の知見が必要である. また、ヒゲクジラ亜目が嗅覚を備えていたとしても、その嗅覚能力が他の陸棲哺乳類に比べて優れているとは考えにくく (Kishida *et al.*, 2015a), 将来的にはどの程度の種類および濃度の嗅覚物質を検出する能力を持つのか、また、何のために嗅覚が使われているのかを明らかにしなければならない.

ミンククジラの呼吸器としての鼻

骨格と噴気孔の計測結果から、ミンククジラでは呼吸時に骨鼻孔の真上にあたる部位で噴気孔が開き立ち上がると考えられる. 上鼻道は骨鼻孔まで、体表面からほぼ直角に伸びていくことになり、空気が肺に達するまでの距離を短縮し、効率的な呼吸に貢献していると予想される.

鯨類の鼻道には、イヌなど他の陸棲哺乳類が持つような、鼻中隔に近接して篩骨甲介が張り出し複雑に入り組む構造は失われている (Godfrey *et al.*, 2013; Chamanza and Wright, 2015). ミンククジラには背鼻道の分岐や、背鼻道内部の襞状構造は存在するが、吸気の大半はここを経過せずに喉頭に達すると考えられた。鼻腔が単純な空間になり、鼻甲介のような空気の流れを妨げる構造物が無くなったことで、吸気が鯨類の鼻道を短い時間で通過し、限られた呼吸の機会ですら十分に肺の空気を入れ換えられる構造になっていると考えられる (Berta *et al.*, 2014). 本章では、空気の強い流れにさらされると予想される腹鼻道で、機械的な刺激に強い重層扁平上皮組織が観察されており、呼吸により鼻道に生じる強い摩擦に鯨類の形態が適応した結果だと考えられた。

鼻道には、単に空気を奥の呼吸器に送るだけではなく、取り入れた空気の湿度や温度を調節し、異物を除去する役割がある。しかし、重層扁平上皮だけではこの役割を果たすことは不可能である。そのため鼻道内のどこか空気の流れの勢いが弱まった部位で、これらの調整が行われると予想される。その調節を行う部位が鼻道内なのか、それより奥の呼吸器なのかも鯨類ではまだ明らかになっていない。水棲適応によって特殊化した鯨類の呼吸の仕組みについても、解剖学的な課題は多く残されており今後調査される必要がある。

第4章 下顎骨

1 背景

視界の悪い水中で暮らす鯨類にとっては、音から得られる情報が重要なものとなる (Morisaka and Connor, 2007; Tyack and Miller, 2002). このような水圏環境への適応のため、現生ハクジラ亜目は水中で超音波を出し、この反響音を感知することで周囲を探索している. この能力は一般にはエコーロケーションと呼ばれる. 超音波は頭頂部の鼻道から発せられ (Cranford *et al.*, 1996; Cranford *et al.*, 2011), 反響した音波は外耳ではなく下顎で集められ内耳に伝達される (Norris, 1964; Norris and Harvey, 1974; Brill *et al.*, 1988; Ketten, 1997; Mooney *et al.*, 2008). しかし、鯨類の鳴音発生および音響受容システムについては十分には解明されておらず、特にヒゲクジラ亜目では聴覚についての情報が生態的にも形態的にも非常に不足している (Mooney *et al.*, 2012).

ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目には行動、形態共に異なる点が多く存在する. 高周波音を用いたエコーロケーションはハクジラ亜目だけが使用し、その関連器官である下顎骨は音波集約のため特殊な形状をしている. 下顎窩と呼ばれる下顎骨後部は薄く、内側には窪みがあり、ここに特殊な音響脂肪を蓄えている (Norris, 1968; Norris and Harvey, 1974; Koopman *et al.*, 2006; Mooney *et al.*, 2012). 鯨類は陸棲哺乳類のような耳殻を持たず、外耳道もふさがれている. そのため音を聴く際には外耳から中耳への経路を使わず、この下顎の音響脂肪組織を通してエコーロケーションに用いる音波を内耳に伝達していると考えられている. ヒゲクジラ亜目では下顎骨が聴覚に関わるかどうかは明らかではない (Mooney *et al.*, 2012). ヒゲクジラ亜目の鼓室骨と耳周骨およびその周辺組織の形態の分析から、音の内耳への伝導には骨伝導が用いられているという説もあり (Ketten, 2000; Cranford and Krysl, 2015), ハクジラ亜目とは別の音の伝導システムがあると推測されている.

この聴覚の仕組みの違いは、両亜目の下顎骨の形態に影響していると考えられる. ハクジラ亜目の下顎窩は、ヒゲクジラ亜目に比べて非常に薄くなっていると言われるが、これが数値的に比較された例は少なく、比較形態学的な議論は十分になされていない. 生活する環境と使用する鳴音の違いがその骨の形状の違いにつながる (Gutstein *et al.*, 2014) ならば、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の下顎骨形状にも違いがあり、その形態的な差異は両者の鳴音と関わりと予想できる.

ハクジラ亜目の鼻道周辺では鳴音発生と左右非相称性の関連が指摘されているため、本章では同様に音に関わる下顎骨の形態を調べた。たとえヒゲクジラ亜目の下顎骨が聴覚に関与していないとしても、摂餌器官として生態に重要な影響を及ぼす下顎骨は2亜目間で異なった形態を示しており (Rommel *et al.*, 2009; 中村, 2012), それぞれの適応戦略を強く反映する重要な部位だと考えられる。Barroso *et al.* (2012) はハクジラ亜目の下顎骨形態について調べ、歯槽のある前方部分は摂餌の役割を持つ一方、後方は聴覚を補佐する役割を持っていると考えた。しかし、ヒゲクジラ亜目の下顎骨の形状、特に聴覚上重要な下顎骨後部については詳細な計測が行われていない。ヒゲクジラ亜目の聴覚システムの解明のためには、形態学的なデータを集めることが必要不可欠である (Mooney *et al.*, 2008)。そのため本研究では、鯨目の2亜目について下顎骨の形状を観察および計測によって明らかにし、比較することで、それぞれの下顎骨の摂餌/聴覚機能を分析した。これによって、下顎骨の形状がどのように変化して現在のハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の形態に至るのかという進化過程の解明につながるものと考えられる。さらに、下顎骨に頭頂部と同様な左右非相称性があるのか否かを計測によって明らかにした。

2 材料

本研究では、鯨類4種の下顎骨の骨格標本および、陸棲哺乳類2種の骨格標本を用いた。標本からは写真データと計測データを得た。

東京海洋大学マリンサイエンスミュージアムが所蔵する標本のうち、カマイルカ (*Lagenorhynchus obliquidens*) 27 個体 (オス 14 個体; メス 6 個体; 不明 8 個体), スジイルカ 6 個体 (メス 1 個体; 不明 5 個体), ハンドウイルカ 12 個体 (オス 3 個体; メス 5 個体; 不明 4 個体) をハクジラ亜目の鯨種として調査の対象とした。これら3種はすべてマイルカ科に属する。下顎計測に用いた個体のうち、カマイルカ 25 個体, スジイルカ 6 個体, ハンドウイルカ 11 個体については、上顎を含む頭骨標本も用いて頭骨長を計測した。

ヒゲクジラ亜目ではナガスクジラ科ミンククジラの下顎骨標本を用いた。この下顎骨標本は第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPNII) 2016 年釧路沖調査で捕獲された 10 個体 (オス 3 個体; メス 7 個体) のものである。左右の下顎骨はメスやカッター等を用い軟組織を取り除き、計測部位を露出させた。頭骨長 (SL) は調査中に計測

されたデータを使用した。このデータは、ミンククジラの前上顎骨先端から後頭顆までの長さを大型木製ノギスによって5 mm 単位で計測したものである。

陸棲哺乳類としてはブタ (*Sus scrofa domesticus*) とニホンジカ (*Cervus nippon*) の頭骨および下顎骨標本を1 個体ずつ使用した。ブタの頭部標本は芝浦臓器株式会社から購入し、骨格標本処理を行った。ニホンジカの頭骨は宮城県石巻市の牡鹿半島の山中で採取した。これらの標本について、性別および年齢を判断するデータはなかった。すべての標本に関して、計測には左右の下顎骨が両方とも計測可能である標本を選び、明らかな欠損や補修によって、本来の形状を表していないと判断される部位は解析に用いなかった。上記の種を比較するにあたり、本研究では雌雄差と成長変化については解析に影響を及ぼさないものとした。本研究の目的はヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目、陸棲哺乳類との形態的な比較に焦点を当てているため、用いた個体が新生児でなければ3 つのグループの違いを検出する上で問題はないと考え、性別不明個体も含めすべての標本を解析に用いた。

3 方法

3.1 観察

計測結果を補助するために、標本の詳細な観察を行った。下顎骨の中でも、特に音響と関連が深い下顎孔から後端までを中心に肉眼観察した。各部位を示す解剖用語は加藤・山内 (2003)、Mead and Fordyce (2009) を参考に記録した。

3.2 計測と統計検定

標本は写真撮影をしたのち計測した。上顎を含む頭骨について、頭骨長 (SL) を計測した。ハクジラ亜目の頭骨長については頭骨の左右非相称性に配慮し、大孔の上縁を後端として計測した。下顎骨を用いた計測は7 部位について行った (Table 20)。まず、下顎窩の厚みを計測した。ハクジラ亜目と陸棲哺乳類の下顎窩の厚みの計測にはマルチン氏型人体計測器セットの触角計を用いた。触角計の目盛は1 mm 単位であったが、計測値が1-3 mm の範囲に集中しており、分散傾向をより明確にするため、目測により1/2 mm 単位で目盛を読んだ。ミンククジラの下顎窩の厚みの計測には、大型鯨頭骨計測のために作成したアルミ製の大型ノギスを用い、1 mm 単位で計測した。続いて、下顎骨体の長さ (LM) と高さ (HM)、下顎骨先端から下顎窩前端までの長さ (TF)、下顎骨先端から筋突起までの長さ (TC)、下顎窩の長さ (LMF) と高さ (HMF)

を計測した (Fig. 28). これらの計測には株式会社中村製作所の PITA15 と PITA30 および PITA40 を使い, それよりも大きい部位の計測にはアルミ製の大型ノギスを用いた.

下顎骨の形態を比較するために, 計測した数値は頭骨長比および下顎骨長比として表した. 下顎窩の厚みはその実測値から鳴音との関係が指摘されているため, 頭骨長比に加えて実測値でも比較解析を行った. 下顎骨長は頭骨長比で表し, その他の計測値は下顎骨長比に計算し, それぞれの比の平均値を種ごとに算出した. 計算は統計解析ソフト「R」(Ver. 3.1.0) で行い, 少数第二位まで算出した.

算出した平均値に左右差があるのかどうかを 2 標本についての *t*-test で調べた. さらに, ハクジラ亜目の 3 種とミンククジラの間で各部位の平均値が有意差を持つかどうかを統計検定によって調べた. 計測値群は分布の正規性をシャピロ・ウィルクの検定によって調べ, 正規性が認められた ($p \geq 0.05$) 計測値群の検証にはウェルチの *t*-test を用いた. 正規性が認められなかった計測部位については, ウィルコクソンの順位和検定により, ハクジラ亜目 3 種とミンククジラの比較を行った ($p = 0.05$).

Table 20 Definitions of mandibular segments measured.

Abbreviation	Description
SL	skull length
T	thickness of the mandibular fossa
LM	length of the mandible
HM	height of the mandible
TF	distance from the mandibular tip to the anterior end of the mandibular foramen
TC	distance from the mandibular tip to the coronoid process
LMF	length of the mandibular foramen
HMF	height of the mandibular foramen

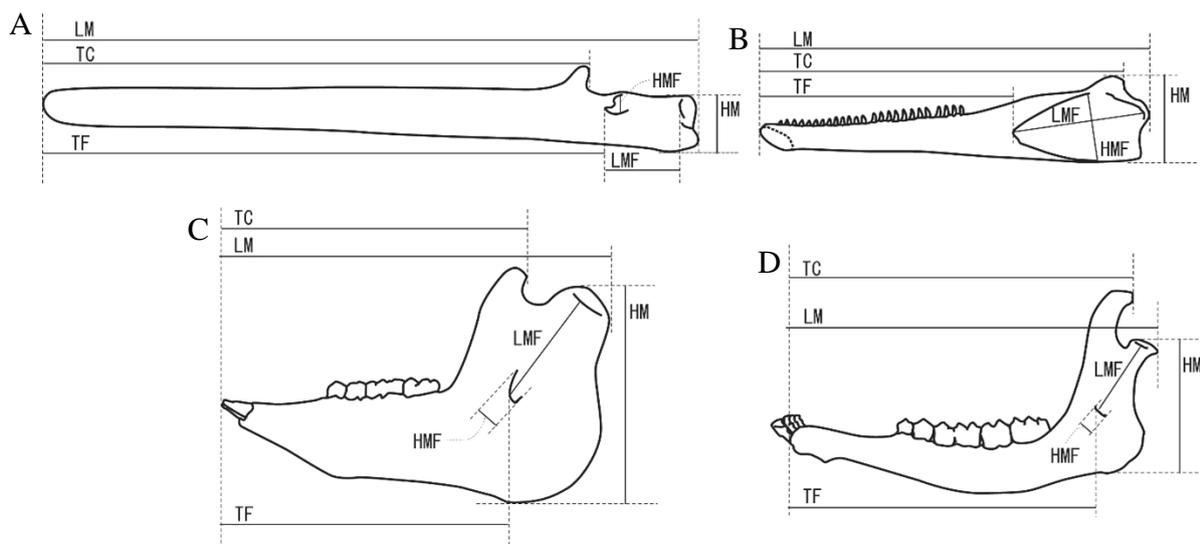


Fig. 28 Segments of the mandible analyzed. Medial view of the right mandible of (A) common minke whale (Mysticeti), (B) Pacific white-sided dolphin (Odontoceti), (C) domestic pig (*Sus scrofa domestica*), and (D) sika deer (*Cervus nippon*).

4 結果

4.1 観察結果

下顎骨全体

陸棲哺乳類の下顎骨は側面から見ると下顎角が直角な形状を示していた。これに対し、鯨類では下顎角は不明瞭で、体側観では下顎骨の先端から後端までが前後方向にほぼ一直線であった。ハクジラ亜目鯨類とミンククジラを比較するとハクジラ亜目では左右下顎骨がそれぞれ左右方向に薄い形状をしていたが、ヒゲクジラ亜目のミンククジラでは下顎骨の前頭面断面は背腹方向を長軸とする楕円形を呈していた。また、ハクジラ亜目の下顎骨は背面観では前後方向に直線的であったのに対し、ミンククジラでは外側に丸くたわんだ形をしていた (Fig. 29)。今回計測したミンククジラは10個体で体長は最大 8.85 m であったが、すべての個体で左右下顎骨の癒合は確認されなかった。

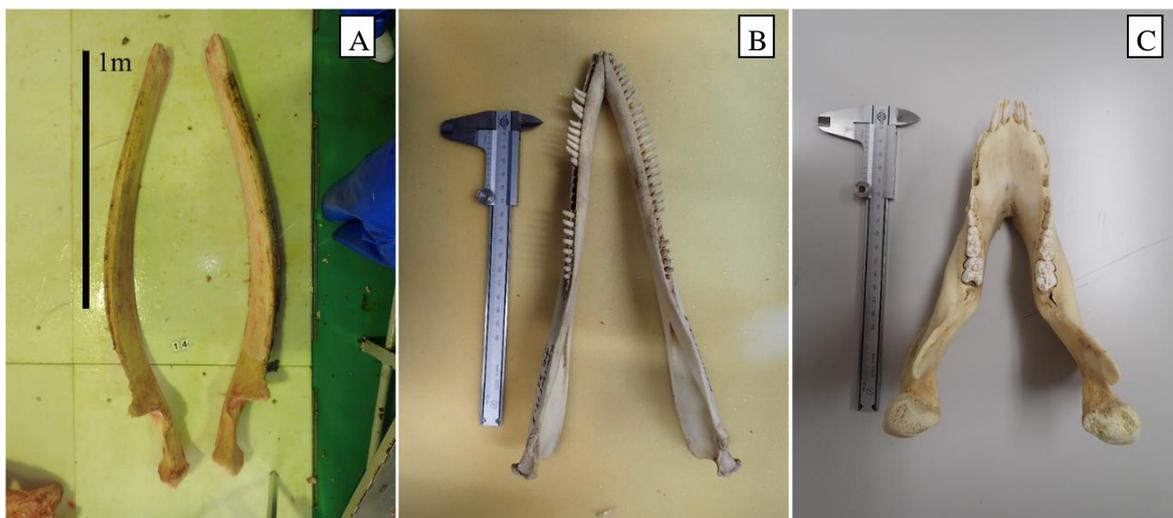


Fig. 29 Dorsal view of the mandibular bones of whales and terrestrial mammals. The mandibular bones of (A) common minke whale (16NPCK-M014), (B) Pacific white-sided dolphin, and (C) domestic pig for comparison are shown. A vernier caliper (PITA15 of Nakamura Mfg. Co., Ltd.) is placed next to specimen in (B) and (C) as a size indicator.

下顎窩

陸棲哺乳類 2 種の下顎孔の後部には、下顎窩というべき凹部はなく堅強であった。ハクジラ亜目 3 種では、下顎窩の形状に特徴があった (Fig. 30)。下顎孔から後部に骨の薄い面が広がる形状が確認でき、この骨の薄い部分には内側下顎壁 (the medial bony wall or lamina; Cranford *et al.*, 2008) が存在しなかった。

ミンククジラの下顎窩は前の 2 グループの中間のような形であった。下顎孔の後方にはわずかながら内側下顎壁のない部分があった。この部分はハクジラ亜目ほど顕著ではないものの窪んだ形をしており、骨面は緻密でなめらかであった (Fig. 31)。下顎孔の縁は前方に頂点があり、後方にいくに従って上縁と下縁が開いていく形状になっていた。下顎窩の上縁は、前方の頂点から後方に進んだ後、90 度近く曲がり、下顎骨体の後背面に向かって伸びていた。下顎窩の縁の頂点から角度が変わる地点までの長さは、左下顎骨で 18.9 ± 5.41 mm ($n = 8$), 右下顎骨で 17.6 ± 5.40 mm ($n = 10$) であった。

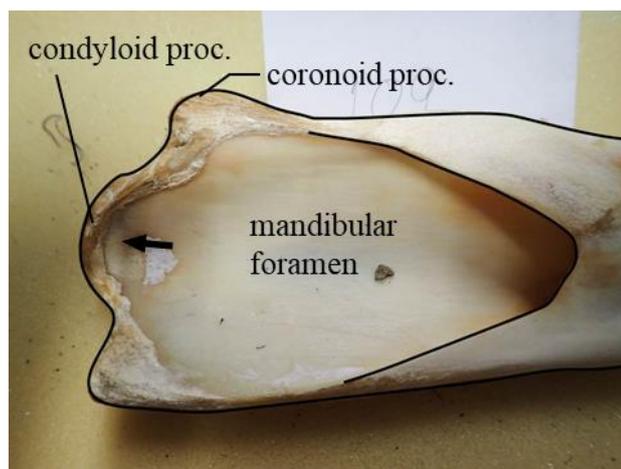


Fig. 30 Medial view of the left mandibular bone of Pacific white-sided dolphin (MTUM-0109). Arrow indicates mandibular fossa's extension inside the condyloid process. Mandibular foramen is combined with mandibular fossa.

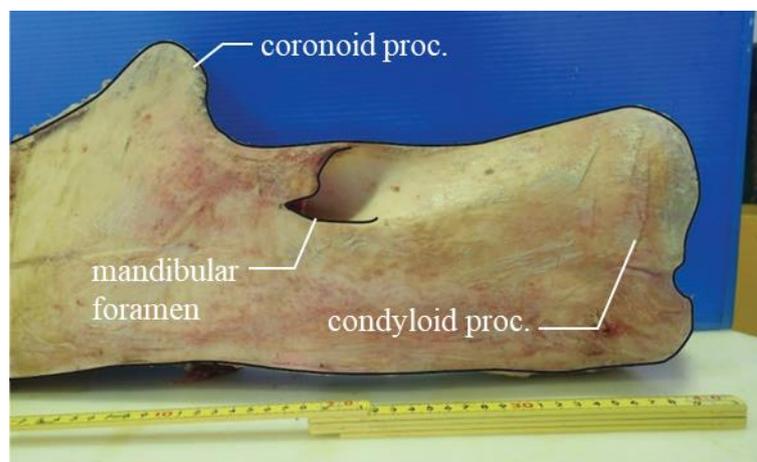


Fig. 31 Medial view of right mandibular bone of common minke whale (16NPCK-M014). Smooth bony surface of the mandibular fossa can be observed.

筋突起と関節突起

この部位はハクジラ亜目 3 種、ミンククジラ、そして陸棲哺乳類 2 種の 3 つのグループの間の差異が顕著に見られた部分であった。ブタとニホンジカでは後端の筋突起と関節突起がそれぞれ独立した形状であった。関節突起は背面に向いて伸び、これにより下顎角が大きく突出していた。ハクジラ亜目では、筋突起も関節突起もなだらかな下顎骨後背縁の一部となっていた。ミンククジラでは、筋突起が下顎孔のやや前に位置しており、他の種と異なっていた。

ミンククジラの関節突起は下顎骨後端高さとはほぼ等しかった。ハクジラ亜目の関節突起は、下顎骨後端の中央にあった (Fig. 30)。これらのことから、鯨類 4 種では関節突起は「突起」と呼べるほど顕著に下顎骨体から突き出した形状では無かった。ハ

クジラ亜目では関節突起の正中側も窪み、滑らかな下顎窩の面の一部となっていたが、ミンククジラではこのような形状は確認されなかった (Figs. 30 and 31).

4.2 計測結果

計測結果の左右差

計測したすべての部位について、左右の平均値が等しいかどうかを *t*-test で検証したところ、ミンククジラ、カマイルカ、スジイルカ、ハンドウイルカのすべてで $p > 0.05$ となり、有意な左右の違いは検出されなかった。ブタに関しては、下顎骨先端から筋突起までの長さ (TC) に、ニホンジカに関しては下顎骨先端から下顎窩までの長さ (TF) および筋突起までの長さ (TC)、下顎窩高さ (HMF) に、左右の値の違いが見られたが、いずれもその差は 0.01 であった (Table 21)。これらのことから解析上影響するような大きな左右の大きさの違いはないものと考え、左の値を代表値として箱ひげ図に表した (Fig. 32)。

下顎骨の厚み

ミンククジラの下顎窩における下顎骨の厚みは左右とも平均で 34 mm を超えており、ハクジラ亜目 3 種や陸棲哺乳類と比較すると非常に厚かった。しかし、頭骨長比で下顎窩の厚みを考えた時、ミンククジラの下顎窩の厚みはブタと同程度であった。また、下顎の厚みの頭骨長比 (小数第三位まで) は、カマイルカとスジイルカで 0.001、ハンドウイルカで 0.002、ニホンジカで 0.007 であったことから、ハクジラ亜目の下顎窩が非常に薄いことが示された。

Table 21 L/R ratios of the mandible segments of three odontocete species, common minke whale and two terrestrial species. ^a

		Odontoceti														
		Pacific white-sided dolphin					Striped dolphin					Common bottlenose dolphin				
		<i>mean</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>
SL (mm)		383.0	355	427	17.44	25	449.7	440	461	7.58	6	502.3	473	531	16.15	12
T (mm)	left	1.29	2.0	0.5	0.55	26	1.08	2.0	0.5	0.49	6	2.45	3.0	1.0	0.82	11
	right	1.33	2.0	0.5	0.52	24	1.00	2.0	0.5	0.55	6	2.27	3.0	1.0	0.79	11
T/SL	left	0.00	0.00	0.01	0.00	24	0.00	0.00	0.00	0.00	6	0.00	0.00	0.01	0.00	11
	right	0.00	0.00	0.01	0.00	22	0.00	0.00	0.00	0.00	6	0.00	0.00	0.01	0.00	11
LM	left	0.85	0.81	0.88	0.02	25	0.87	0.78	0.91	0.05	6	0.88	0.86	0.89	0.01	12
	right	0.85	0.82	0.88	0.02	25	0.87	0.77	0.91	0.05	6	0.88	0.85	0.89	0.01	12
HM	left	0.21	0.19	0.23	0.01	27	0.18	0.17	0.19	0.01	6	0.21	0.19	0.23	0.01	12
	right	0.21	0.19	0.23	0.01	27	0.18	0.17	0.19	0.01	6	0.21	0.20	0.22	0.01	12
TF	left	0.66	0.61	0.68	0.02	27	0.66	0.65	0.67	0.01	5	0.66	0.64	0.68	0.01	12
	right	0.66	0.61	0.69	0.01	27	0.66	0.65	0.68	0.02	6	0.66	0.64	0.69	0.01	12
TC	left	0.93	0.92	0.95	0.01	27	0.96	0.94	0.98	0.01	6	0.94	0.93	0.96	0.01	11
	right	0.93	0.91	0.95	0.01	27	0.95	0.94	0.97	0.01	6	0.94	0.93	0.96	0.01	11
LMF	left	0.34	0.32	0.40	0.02	27	0.34	0.32	0.35	0.01	6	0.33	0.31	0.36	0.01	12
	right	0.34	0.32	0.39	0.01	27	0.34	0.32	0.36	0.02	6	0.33	0.31	0.36	0.01	12
HMF	left	0.16	0.14	0.18	0.01	27	0.15	0.14	0.16	0.01	6	0.18	0.15	0.19	0.01	12
	right	0.16	0.15	0.18	0.01	26	0.15	0.14	0.16	0.01	6	0.18	0.16	0.20	0.01	12

		Mysticeti					Terrestrial mammals			
		Common minke whale					Domestic pig		Sika deer	
		<i>mean</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>n</i>	<i>mean</i>	<i>n</i>
SL (mm)		1486.5	1290	1770	161.86	10	247	1	297	1
T (mm)	left	34.6	26	47	6.09	8	6.0	1	2.0	1
	right	34.3	27	45	5.99	8	6.0	1	2.0	1
T/SL	left	0.02	0.00	0.03	0.02	8	0.02	1	0.01	1
	right	0.02	0.00	0.03	0.02	8	0.02	1	0.01	1
LM	left	0.97	0.94	0.99	0.02	10	0.85	1	0.82	1
	right	0.97	0.94	1.00	0.02	10	0.85	1	0.82	1
HM	left	0.10	0.09	0.10	0.00	10	0.48	1	0.37	1
	right	0.10	0.09	0.11	0.00	10	0.48	1	0.37	1
TF	left	0.82	0.83	0.85	0.02	10	0.76	1	0.85	1
	right	0.82	0.83	0.85	0.02	10	0.76	1	0.84	1
TC	left	0.80	0.82	0.84	0.02	10	0.85	1	1.03	1
	right	0.81	0.82	0.84	0.02	10	0.86	1	1.04	1
LMF	left	0.12	0.11	0.13	0.01	10	0.22	1	0.21	1
	right	0.12	0.11	0.13	0.01	10	0.22	1	0.21	1
HMF	left	0.03	0.03	0.04	0.01	9	0.07	1	0.04	1

^a Skull length (SL) and mandibular thickness (T) are actual measured value. The values shown for T/SL and length of mandible bone (LM) are shown relative to SL. Other values (HM, TF, TC, LMF, and HMF) are shown relative to LM. Abbreviations: *max*, maximum; *min*, minimum; *sd*, standard deviation; *n*, number of specimens measured.

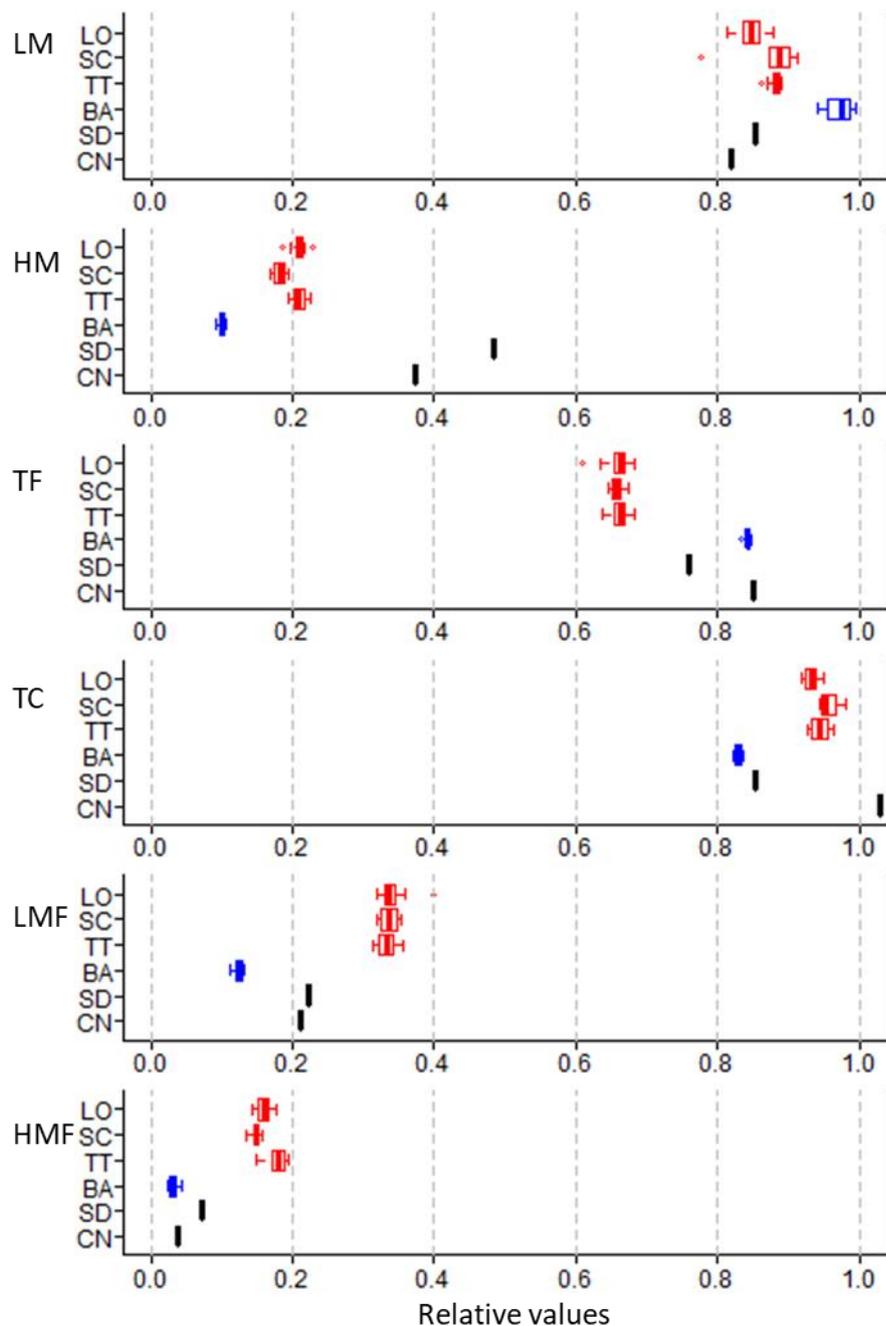


Fig. 32 Measured data of six segments of six species. Six left mandibular segments are expressed as the proportional rate to other segments, i.e. LM is expressed as the ratio to SL; HM, TF, TC, LMF and HML are to LM. Those values were measured with four whales and two terrestrial mammals. Boxplots in red represents three odontocete whales (LO, Pacific white-sided dolphin; SC, striped dolphin; TT, common bottlenose dolphin), those in blue common minke whale (BA), and those in black two terrestrial mammals (SD, domestic pig; CN, sika deer).

下顎骨全体の形を示す計測値

続いて下顎骨全体の大きさについて、種ごとに下顎骨先端から関節突起まで (LM) と下顎骨高さ (HM) の平均値を求め種間比較を行った。LM はミンククジラで最も大きく左右とも 0.97 ± 0.02 となり、頭骨長とほぼ同じ大きさであった。ハクジラ亜目 3 種では平均は 0.85 から 0.88 で、陸棲哺乳類の値 0.82 から 0.85 と比較的近い値を示した。HM は陸棲哺乳類で大きく、ブタで 0.48、ニホンジカで 0.37 であった。ハクジラ亜目 3 種は 0.18 から 0.21、ミンククジラは 0.10 で、陸棲哺乳類に比べ最大で 0.38 ポイントも小さくなっていた。ミンククジラでは下顎骨そのものが頭骨長比 0.97 (LM) と大きいため、この値との比で示した下顎骨の高さ HM が小さく算出されたことが考えられる。

摂餌器官を示す計測値

下顎骨先端から下顎窩までの長さ (TF) の平均値はミンククジラが最大値 (0.82 ± 0.02) を示し、次いでニホンジカ (左, 0.85; 右, 0.84), ブタ (左右, 0.70) であった。カマイルカ, スジイルカ, ハンドウイルカではこの値の平均が 0.66 と下顎骨長の 3 分の 2 程度の大きさになっていた。歯牙を持つという点でハクジラ亜目は陸棲哺乳類と共通点を持つが、計測した TF の値に違いがあった。ハクジラ亜目の TF の値からは、陸棲哺乳類に比べて下顎窩が前に位置している傾向が認められた。ミンククジラでは TC は左が 0.80 ± 0.02 , 右が 0.81 ± 0.02 であり、TF (左, 0.82 ± 0.02 ; 右, 0.82 ± 0.02) と値が近い特徴があった。ハクジラ亜目の TC は 0.93-0.96 の範囲であり、筋突起はミンククジラより後方に位置していた。陸棲哺乳類ではニホンジカの TC が左 1.03, 右 1.04 で、ブタの TC (左, 0.85; 右, 0.86) と異なっていた。ニホンジカでは筋突起が背側に大きく突き出ているため、値が大きくなったものと考えられる。鯨類と陸棲哺乳類では筋突起の形態が大きく異なるため、今回の計測値を用いて単純に比較することは難しいと考えられた。そのため、TC については主に鯨類 4 種間の比較解析を行った。

音響器官を示す計測値

下顎窩の長さ (LMF) はミンククジラで最も小さく左右とも 0.12 ± 0.01 であった。続いてニホンジカで 0.17, ブタで 0.19 であった。一方、カマイルカ, スジイルカ, ハンドウイルカは LMF の平均が 0.33 から 0.34 の範囲であった。下顎窩の高さ (HMF) はミンククジラ (左, 0.03 ± 0.01 ; 右, 0.03 ± 0.00) とニホンジカ (0.03) が最も小さく、次いでブタで 0.07 であった。ハクジラ亜目の 3 種ではそれぞれ左右の平均値および分散が等しく、カマイルカでは 0.16 ± 0.01 , スジイルカでは 0.15 ± 0.01 , ハンドウイルカでは 0.18 ± 0.01 となった。ハンドウイルカではミンククジラの約 6 倍の値であった。

4.3 ミンククジラとハクジラ亜目 3種の計測値の違い

6つの計測部位 (LM, HM, TF, TC, LMF, HMF) についてシャピロ・ウィルクの検定 ($p = 0.05$) によりそれぞれの分布の正規性を調べた。ミンククジラについては下顎骨の計測値 16 部位すべてについて正規性が確認された。ハクジラ亜目については Table 22 の通りであった。ミンククジラの同じ部位の平均値と有意な差があるかどうかを検定した結果、ハクジラ亜目 3 種のすべての部位で平均値がミンククジラとは有意に異なることが示された ($p < 0.05$; Table 22)。

Table 22 Statistical analysis of significant differences between the segments of mandible bone of common minke whale and those of odontocete species.

Segment	Pacific white-sided dolphin			Striped dolphin			Common bottlenose dolphin			
	Shapiro-Wilk ^a	Test ^b	<i>p</i> -value ^c	Shapiro-Wilk ^a	Test ^b	<i>p</i> -value ^c	Shapiro-Wilk ^a	Test ^b	<i>p</i> -value ^c	
T _{AM}	left	**	W	**	*	W	**	**	W	**
	right	**	W	**	0.08	T	**	**	W	**
T _{SL}	left	**	W	**	*	W	**	**	W	**
	right	**	W	**	0.11	T	**	*	W	**
LM	left	0.76	T	**	*	W	**	0.07	T	**
	right	0.73	T	**	**	W	**	*	W	**
HM	left	0.34	T	**	0.87	T	**	0.99	T	**
	right	*	W	**	0.25	T	**	0.26	T	**
TF	left	**	W	**	0.98	T	**	0.90	T	**
	right	**	W	**	0.45	T	**	1.00	T	**
TC	left	0.70	T	**	0.54	T	**	0.29	T	**
	right	0.52	T	**	0.72	T	**	0.05	T	**
LMF	left	**	W	**	0.85	T	**	0.83	T	**
	right	**	W	**	0.48	T	**	0.64	T	**
HMF	left	0.52	T	**	0.93	T	**	0.40	T	**
	right	0.93	T	**	0.83	T	**	0.88	T	**

^a *P*-values of the Shapiro-Wilk test evaluating whether distribution of the segments in the ‘Segment’ column are normal distribution or not. * indicates <0.05 , and ** <0.01 .

^b The statistical test to examine the similarity of the segments shown in the ‘Segment’ column for odontocete species and common minke whale. ‘W’ indicates Wilcoxon rank sum test and ‘T’ *t*-test.

^c *P*-values calculated by the statistical test shown in the ‘Test’ column. All values were <0.01 and indicated by **.

5 考察

5.1 各グループの下顎骨の形状

筋附着部を重視した陸上哺乳類の下顎

陸棲哺乳類の下顎骨面には、下顎窩と言える窪みはなく、神経および血管のための孔があるのみであった。陸棲哺乳類では関節突起と筋突起が背面に突き出し、下顎角が大きく発達し、下顎高さ (HM) も鯨類より大きかった。これらの形状は側頭筋と

咬筋の付着面積を増大させている。陸棲哺乳類の関節突起は背面で側頭骨と関節するが、鯨目 2 亜目では下顎骨の関節突起が後方を向いていた。これは、シャチ等の例外を除き、咀嚼を必要としない鯨類の下顎の動きと関係があると考えられた。つまり、陸棲哺乳類は下顎の全体が咀嚼機能に特化していた。この形をもとに、ヒゲクジラ亜目、ハクジラ亜目の下顎骨の形状について分析した。

音響脂肪を備えるためのハクジラ亜目の下顎

ハクジラ亜目の下顎骨では下顎窩が大きな面積を占めていた。下顎窩の高さ (HMF) の平均値はカマイルカで 0.16 ± 0.01 、スジイルカで 0.15 ± 0.01 、ハンドウイルカで 0.18 ± 0.01 であり、これは下顎骨高さ (HM, 0.18-0.21) の 76-85%にあたる大きな割合を占めていた。反対に、エコーロケーションを行わない 2 つのグループでは HMF は HM の 30%以下の値であった。また、ハクジラ亜目では、下顎窩の始点までの長さ (TF) が 3 種とも 0.66 であり、これはミンククジラよりも有意に小さい値であった。これらの計測結果から、ハクジラ亜目では下顎骨後方の約 3 割を下顎窩が占めているという特徴があり、他の種より大きな部分を音響のために用いていると考えられる。

また、陸棲哺乳類では筋突起は下顎骨体から顕著に突出していたが、ハクジラ亜目では筋突起と関節突起の間を骨がつないでいた (Fig. 30)。このことも下顎窩の面積の増大につながっていると考えられた。筋突起に付くべき側頭筋が不要だからこのような形態になったのか、このような形態になったために側頭筋を減らさざるを得なかったのかは現段階では言及できないが、この筋突起の形状はハクジラ亜目の摂餌様式に関しても影響を与えていることが予想された。

調査した 3 種の下顎骨は、実測値ではニホンジカと同程度の厚みであったが、頭骨長比で考えると非常に薄く、ハクジラ亜目の下顎骨の特徴であった。Nummela *et al.* (2007) はムカシクジラ類のパキセタス科、アンブロケタス科、レミントノセタス科、プロトセタス科、バシロサウルス科、およびドルドン科の 8 種の鯨類の下顎窩の厚みを計測し、その結果が 1.45 mm から 3.76 mm であったと報告している。本研究で得られたハクジラ亜目の下顎窩の厚みは 1.00 mm から 2.45 mm であり、ムカシクジラ類との顕著な差は認められず、鯨類はハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の分岐以前から下顎窩に近い形態を持っていたと推測された。

同時に、ハクジラ亜目では下顎窩の大きさによって筋付着部が限定されていた。下顎骨の 3 分の 1 を占める下顎窩は音響脂肪を蓄える部位で、ここに直接筋が付着することはない (Mead and Fordyce, 2009)。ハクジラ亜目では、下顎骨に付着する筋肉量や下顎骨そのものの強度も制限されている。この形態的な制約が、ハクジラ亜目の

一部の種が吸引摂餌を採用した理由の1つとして考えられた。下顎窩の聴覚機能については、ヒゲクジラ亜目とハクジラ亜目が分岐する前から持っていた原始的な能力だと考えられるが、ハクジラ亜目では聴覚機能が重要視され下顎窩が大きく薄い骨になっていったのに対し、ヒゲクジラ亜目では摂餌機能をより優先するようになり現在の頑健な形状になったのではないかと推察された。

下顎窩の厚みは、頭骨長の大きいスジイルカで左が 1.08 ± 0.49 mm、右が 1.00 ± 0.55 mm であったが、スジイルカよりも頭骨長の小さなカマイルカでは下顎窩の厚みが大きく、左が 1.29 ± 0.55 mm、右が 1.33 ± 0.52 mm であった。また、前者では左の方が下顎窩は厚く、後者では右の方が厚かった。これらのことが使用鳴音の特性と関係があるのかどうかを明らかにするためには、より多くの種の下顎骨を調べる必要がある。また、内耳に音を伝える機能の主な役割を務めるのは骨格ではなく音響脂肪であることに留意し、軟組織を踏まえた分析も必要だと考えられた。今回調査に用いたハクジラ亜目下顎骨の骨格標本にも、下顎窩を骨折したと思われる癒合跡が存在する個体や、小石が下顎窩に埋め込まれたまま癒合している個体が確認された。このことは、下顎窩を負傷し骨に変形が起きても、個体に致死的な影響がないことを示唆する。聴覚において下顎骨がどういった働きを持つのが明らかにされれば、形態に見られる種間差の意味付けも明確になるだろう。

水の抵抗に耐えるミンククジラの下顎

下顎骨の形態に関するすべての計測値で、ミンククジラの計測値の分布はハクジラ亜目とは重複しなかった (Fig. 32)。このような形態的な差異は、両亜目の摂餌および聴覚機構の違いに由来していると考えられ、ヒゲクジラ亜目の下顎骨は非常に頑丈であり、摂餌の際の水の抵抗や運動といった力学的な力に耐えられる骨体であると予想された。

ミンククジラでは下顎骨そのものが長く、頭骨長比で 0.97 であったことと、左右の下顎とも体側に向けて膨らむように湾曲していたことから、口腔を大きくすることが飲み込み摂餌様式に重要であると考えられた。筋突起の位置について、TC の計測値を基にハクジラ亜目と比較すると、ミンククジラで下顎骨の先端から約 80% の位置に筋突起があったのに対し、ハクジラ亜目では約 95% の地点に位置していた。この違いは、この原理に基づいて顎の開閉に関連するものと考えられた。ミンククジラを含むナガスクジラ科鯨類は飲み込み式摂餌を行い、下顎は体軸に対してほぼ直角にまで開く (Croll *et al.*, 2009)。このような運動様式は骨格形態と密接に関わると予想されるため、下顎形態の物理学的な解析が必要である。

ミンククジラの下顎は可動域が大きく、それに応じて水の抵抗もかかるため、物理的に頑丈な骨でなければならない。下顎骨体そのものにかかる水の付加に加え、下顎骨の関節を支える靭帯等と結束するための強度が必要である。今回の結果から、ミンククジラでは下顎窩がハクジラ亜目に比べ小さくなっており、下顎骨の中でも強度の弱い部分を減らす形態であったと言える。ミンククジラの下顎窩の高さ (HMF) は下顎骨長比で、左が 0.03 ± 0.01 、右が 0.03 ± 0.00 であり、下顎骨高さ (HM = 0.10 ± 0.00) の3割であった。下顎窩の大きさを示す LMF および HMF はハクジラ亜目3種と有意に異なり、値は陸棲哺乳類に近かった。ハクジラ亜目の下顎窩は非常に薄かったが、ミンククジラの下顎窩は約 34 mm の厚みを維持していた。これらのことから、ミンククジラの下顎骨には極端に薄い部分は無く、前端から後端まで一定以上の厚さがあった。大きな顎関節の運動とそれにかかる圧力に耐えるため、物理的な強度を備えることがミンククジラの下顎骨の設計上重要だったと推測された。

このようにミンククジラの下顎窩はハクジラ亜目のように大きくはなかったが、形態的に類似している点も存在した。その位置が陸棲哺乳類のように下顎骨内面の中央部にあるのではなく、背側であった点である。これは Yamato *et al.* (2012) が報告した耳周脂肪 (ear fat) の方向に向いていると考えられ、下顎窩が特殊な脂肪とつながりを持つハクジラ亜目と類似していた。ハクジラ亜目では音響脂肪が下顎窩に収まっているが、ヒゲクジラ亜目では下顎枝後方において、下顎骨と鱗状骨の間に脂肪の塊が存在すると報告されており (Yamato *et al.*, 2012)、この下顎枝は筋突起付近を指すと思われる。ムカシクジラ類にも下顎窩に脂肪が蓄えられていた可能性が高く (Nummela *et al.* 2007)、ミンククジラの下顎骨で観察された下顎窩相当のわずかな凹みは、この痕跡であることが示唆された。この音響に関わると予想されている脂肪の分布と下顎窩の形状の違いは、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の聴覚の仕組みと摂餌様式の違いを反映していることが示唆された。

Nummela *et al.* (2007) は、ムカシクジラ類6科8種の下顎窩の厚みを計測しており、この中ではプロトケタス科 *Babiactetus* の 3.76 mm が最大であった。この値は、体長の違いを考慮しても今回のミンククジラの計測結果に比べて薄かった。このため、ヒゲクジラ亜目の下顎窩の厚みは、進化の過程でハクジラ亜目との分岐の後に独自に獲得されたものと推測された。ヒゲクジラ亜目が濾過食様式を獲得し、水の圧力に抵抗して口の開閉を行う必要性が生じた時期、さらに左右の下顎骨の回旋運動を獲得した時期 (Fitzgerald, 2012) と下顎骨が厚くなった時期が一致すると考えられた。この形態的な進化は、ヒゲクジラ亜目の下顎がハクジラ亜目と同様の音響機能を発揮することを不可能にしたとも言える。下顎骨の脂肪を音波伝導に用いる仕組みは、ヒ

ゲクジラ亜目の低周波音には不必要なのか、あるいは鯨などのハクジラ亜目にはない別の器官が担っているのかは今後検討すべきである。

5.2 左右非相称性

本研究の計測値をもとに左右の下顎骨の形状に違いがあるのかどうかを調べたが、有意な差は検出されなかった。ハクジラ亜目の頭骨の骨鼻孔周辺には顕著な左右非相称性が報告されている (Ness, 1967; Yurick and Gaskin, 1988; Hirose *et al.*, 2015)。この鼻骨周辺における骨格の左右非相称性はエコーロケーション音波の形成に何らかの音響的役割を持つとされているが (Aroyan *et al.*, 1992)、聴覚に関わる下顎骨にはこのような顕著な左右非相称性はなかった。

メンフクロウ (*Tyto alba*) などでは、左右の耳の形状をわざと違えることでそれぞれの耳への音の伝達に差を生じさせ、聞こえた音がどこからやってきたのかを捕捉しやすくする仕組みがある (藤田, 1992)。しかし、今回の計測ではハクジラ亜目の下顎骨にはこのような仕組みは確認されなかった。下顎骨の計測結果からは、わずかな左右非相称性しか確認されず、有意な差も検出されなかった。マイルカ (*Delphinus delphis*) を用いて行った聴覚のシミュレーションでは、左右の音の伝導に差が確認されている (Aroyan, 2001)。加えて、第1章で左右非相称性が確認された頭頂部は聴覚にはあまり寄与しないと考えられるため (Mooney *et al.*, 2008)、音の伝導における左右非相称性は主に下顎骨周辺の軟組織によって引き起こされていると考えられる。この仮説は、Aroyan (2001) で示された音の伝導の左右非相称性が、頭骨と鼻囊だけをモデルに組み込んだシミュレーションではほとんど見られず、その他の軟組織を含めたモデルによって顕著になったこととも整合している。これらのことから、頭頂部鳴音発生部位と音波受容部位とでは、左右非相称性を持つかどうかという点で骨格に形態的な差異があると予想された。

ミンククジラの下顎骨の計測値からも、左右の違いは検出されなかった。これは中村 (2012) がナガスクジラ科ミンククジラ約 100 個体を用い、下顎骨長など 13 部位について左右相称性を確認した結果と矛盾しなかった。ヒゲクジラ亜目では、摂餌の際に右を下にして飲み込むか、左を下にして飲み込むか、という行動の偏りが報告されている (Clapham *et al.*, 1995; Woodward and Winn, 2006)。このような運動の右利き、左利きはその骨格の大きさに左右非相称性をもたらすが (Plochocki, 2004; Galatius, 2005; Del Castillo *et al.*, 2014)、今回の調査では下顎骨の大きさを示す LM、摂餌に関わる TC に有意な左右差が認められず、ミンククジラという種が一貫して摂餌にどちらか片側を有意に使用しているとは言い難い結果であった。

第5章 総合考察

I. 鯨類 2 亜目の分化

ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の分岐は始新世の後期に始まったと考えられている (McGowen *et al.*, 2009; Xiong *et al.*, 2009; Zhou *et al.*, 2011; Hassanin *et al.*, 2012). その後ハクジラ亜目はエコーロケーションを用いた摂餌に適応し、ヒゲクジラ亜目は飲み込み式摂餌に適応したと考えられている。ムカシクジラ類の下顎骨の厚さはハクジラ亜目と同程度かやや厚く、例えば、始新世中期の地層から見つかるレミントノセタス科では大きな下顎窩が確認されており、現生ハクジラ亜目と同様に音響脂肪を蓄えていたと考えられる (Geisler *et al.*, 2005; Nummela *et al.*, 2007). 本研究第4章の結果から、ムカシクジラ類から分岐した後にヒゲクジラ亜目では下顎窩が非常に厚く変化したと考えられる。ハクジラ亜目がエコーロケーション能力を獲得した時期についてはまだ議論がなされているところであるが (Geisler *et al.*, 2014), 漸新世から現在に至るまでの間にハクジラ亜目は鳴音を複雑化させつつ、行動を多様化させ適応放散していったと考えられる。その過程で、ハクジラ亜目には頭骨の左右非相称性が生じ (Murakami *et al.*, 2014; Fahlke and Hampe, 2015), 嗅覚能力が一層退縮するとともに (Kishida *et al.*, 2015a; Springer and Gatesy, 2017), 音響の利用に特化したと考えられる。一方、初期のヒゲクジラ亜目には歯牙が確認されており (Heyning and Lento, 2002), 分岐後にクジラヒゲによる飲み込み式摂餌様式を獲得したと考えられる。この適応のために下顎骨は先端での癒合が失われて厚みを増し (Fitzgerald, 2012), 左右の鼻道は嗅覚器としての機能を維持するとともに、2つの噴気孔も癒合せずに残ったと考えられる。

II. ハクジラ亜目の適応戦略

ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の分岐後に出現したと思われる中新世のハクジラ亜目の化石では、テレスコーピングが現生種ほど進んでおらず、さらに篩板や篩骨甲介などの嗅覚器と考えられる特徴が確認されている (Godfrey, 2013). そのため、ハクジラ亜目の嗅覚器の退化は漸新世以降、音響を利用する能力が高度化していく過程で鼻道の変形とともに進んだと考えられる。

ハクジラ亜目の頭部が鳴音の利用に有効な形態であることは、第1章と第2章、および第4章の結果を通じて判断できる。しかし、この鳴音はエコーロケーションのみに利用されているわけではない。陸棲哺乳類を参考に分類すると、生物が音を利用する目的は大きく4つに分類される。天敵の接近を察知するため、餌となる生物を探す

ため、周囲の環境を知るため、および同種の生物個体との情報交換のためである (Tyack and Clark, 2000). ハクジラ亜目の使用する主な鳴音は2種類あり、主としてエコーロケーションに用いられる高周波パルス音のクリックスと、コミュニケーションに使用されるホイッスルが存在する (Tyack and Miller, 2002). 音響学的研究から、マッコウクジラ科、コマッコウ科、ネズミイルカ科、ラプラタカワイルカ科とマイルカ科の一部の種はホイッスルを用いず、ハクジラ亜目がホイッスルを獲得する前に種分化したか、あるいは進化過程で二次的にホイッスルが失われたと考えられている (Morisaka, 2012). ホイッスルを持たない他の種類のハクジラ亜目鯨類でも音響を用いたコミュニケーションが行われていると考えられ、例えばマッコウクジラではクリックスのパルス間隔が群れの中での個体識別や情報交換の役割を果たしているようである (André and Kamminga, 2000).

ハクジラ亜目の場合は、ヒゲクジラ亜目に比べて密集した群で過ごす時間が長い (中原, 2008b; 加藤・中村, 2012), 音響がより重要な役割を果たすようになったのであろうと推測できる. 親子のつながり確かめる方法として、陸上の生物では匂いと鳴き声が必要な役割を果たしている (Tyack and Clark, 2000). しかし、鯨類の場合、嗅覚で親子がお互いを確認することは、情報の発信/受信のどちらもそれぞれが息継ぎのために浮上したときのみに限られ、断片的なやりとりになってしまうことになる. さらに、群れの密度が高ければ空気中で複数個体の呼気が混ざり合ってしまうので、探している個体の匂いを空気中で確認したとしても、その匂いの持ち主が水中のどの個体から発せられたものかを同定するのは難しい. このように考えると、ハクジラ亜目の個体間のコミュニケーションに関しては、嗅覚よりも音響を用いる方が優れていると考えられる. ハクジラ亜目の鯨類が鳴音によって個体識別をしていることは、ハンドウイルカやマイルカにシグネチャーホイッスルが存在することからも示されている (Tyack and Miller, 2002; Nakahara and Miyazaki, 2011). 個体に特有の鳴音があれば、親子の確認も互いに鳴き交わすことで済む. 群れでコミュニケーションを維持するためには複雑な情報をやり取りする必要があり、そのためには音響を用いた情報交換を高度化する必要があったと考えられる. 濾過食者であるヒゲクジラ亜目と異なり、視界の悪い水中または夜間に単体の餌生物を狙って狩りをするハクジラ亜目にとって、エコーロケーションによる探索は優れた方法であったと考えられる. しかし、ハクジラ亜目にとっては、エコーロケーションのためだけではなく、群れを構成するためにも音響の利用が重要であったと推測された.

III. ヒゲクジラ亜目の適応戦略

ヒゲクジラ亜目は、摂餌のため、パッチ状に分布する生物生産の高い海域を何キロメートルも離れた地点から探索する必要がある (Bowen *et al.*, 2009). 餌生物が豊富な場所を示す目印の1つが、空気中の匂い物質である. ジメチルサルファイドは植物プランクトンが動物プランクトンに捕食されるときに生じる匂い物質で、生物生産の高い海域の上空に特に高濃度に分布する (Dacey and Wakeham, 1986). ミズナギドリ目の海鳥やゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) がジメチルサルファイドを嗅ぎ分ける能力を持つことが実験によって確かめられており、これらの海棲生物が餌生物の探索に嗅覚を用いていることが指摘されている (Nevitt, 2000; Nevitt *et al.*, 2004; Kowalewsky *et al.*, 2006). ヒゲクジラ亜目の鯨類は群生する動物プランクトン、もしくは小魚を餌生物としていることに加え (Kasamatsu and Tanaka, 1992; Tamura and Fujise, 2002), これら鯨類の発見は湧昇流が発生し一次生産量が豊富な海域に集中していることから (Munger *et al.*, 2009; Prieto *et al.*, 2017), ヒゲクジラ亜目の鯨類が空気中の匂い物質を頼りに摂餌海域へ移動していると考えても不思議はない (Thewissen *et al.*, 2011).

反対に、ヒゲクジラ亜目の索餌行動にエコーロケーションは適さないと考えられる. ヒゲクジラ亜目の過半数を占めるナガスクジラ科鯨類とセミクジラ科鯨類は、集群性の小型の甲殻類や魚類を主要な餌生物としているが (加藤・中村, 2012), このような小さな餌生物をエコーロケーションで感知するためには検出精度の高い音波が必要である. そのためには高周波を発生させなければならず、海水中の音速を 1500 m/s とすると、魚の持つ約 1 cm の浮袋を検出するためには、約 150 kHz の高周波が必要だと計算される (Tyack and Clark, 2000). 一般的に周波数が大きくなるほど減衰が大きくなるため、エコーロケーションは遠くから小さな獲物を探知するには適していない. Tyack and Clark (2000) によると、ハクジラ亜目を使用する高周波エコーロケーションの探索可能範囲は 100 m 程度が限界である. したがって、ヒゲクジラ亜目の持つ長距離移動能力を活かすためには、エコーロケーションは有用ではないと言える.

減衰の大きな高周波は、個体間交流の観点からもヒゲクジラ亜目の生態には適切ではない. ヒゲクジラ亜目は繁殖時期と摂餌時期で活動する海域を変えるため、長距離の回遊を行う鯨類である (加藤・中村, 2012). ヒゲクジラ亜目は長距離を移動することのできる高い遊泳能力を持ち、同種の個体群は通常疎に生活している. 個体が疎であることは、摂餌の際に餌の取り合いになると個体群全体を支えるだけの餌量が確保できないからだと考えられている.

このように点在するヒゲクジラ亜目の個体群も、繁殖期には集合する必要があり、低周波鳴音を発し個体間で何らかのコミュニケーションをとっていると考えられている。例えば、繁殖期のザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) はソングと呼ばれる低周波鳴音を発することが知られている (Tyack and Clark, 2000)。ソングの役割はまだ十分に解明されていないが、繁殖期のオスだけに確認されていることから、オスの間の闘争など繁殖行動に深く関わっていると考えられている。この時、吸気から周辺に同種個体が存在することを確認できれば、ソング行動を開始するきっかけとして利用することができる。ソングは同種の個体に聴かせることを前提とした行動であるから、鳴音の到達する範囲に同種個体が存在するかどうかを嗅覚で確認できれば、鳴音発生エネルギーを無駄にせず済むと考えられる。この観点からも、ヒゲクジラ亜目が嗅覚を持つことに有用性があると推察することができる。

ムカシクジラ類にも嗅覚はあったと予想される (Godfrey, 2013)。遺伝子の分析結果によると、ムカシクジラ類および漸新世以降のハクジラ亜目で嗅覚が退縮傾向にあったのに対し、ヒゲクジラ亜目では嗅覚が保存される傾向があった (Kishida *et al.*, 2015a)。この説に基づいて考えると、ヒゲクジラ亜目が漸新世以降に濾過食の適応戦略を取ったことで嗅覚の重要性が増し、嗅覚は退縮傾向から保存される傾向に変化したという進化過程が推測できる。

本研究でミンククジラの鼻道に嗅上皮に似た形態が確認されたことは、ヒゲクジラ亜目で嗅覚器が保存されている形態学的な研究結果 (Godfrey *et al.*, 2013; Kishida *et al.*, 2015b) を支持する結果であったが、ヒゲクジラ亜目に嗅覚があることを決定づけるためには、さらに詳細な分析が必要である。まず、嗅上皮と見られる上皮に嗅神経の分布があるのかを免疫抗体染色によって確かめ、当該部位で嗅覚受容体遺伝子が発現していることを確認する必要がある。さらに、摂餌方法の異なるコククジラの鼻道周辺の形態についての分析や、近縁種間でのゲノムの比較解析を進めることも有用であろう。

IV. 左右非相称である理由

鳴音特性と左右非相称性の関連

本論文を通してハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目を比較し、ハクジラ亜目が音響に特化して環境に適応したことを確認した。この結果に基づき、ハクジラ亜目の頭骨の左右非相称性の要因について、総合考察では特に鳴音との関連を分析した。

ハクジラ亜目がエコーロケーション能力を獲得したことと頭骨の左右非相称性とは関連が指摘されているが (Geisler *et al.*, 2014)、エコーロケーション音波を外鼻孔か

ら放出するキクガシラコウモリ (*Rhinolophus hildebrandtii*) やテラソカグラコウモリ (*Hipposideros terasensis*) などの種類のコウモリには、鳴音発生に関わる部位の左右非相称性は報告されていない。海中と空気中との違いはあるが、エコーロケーションのためのパルス音の発生器官が必ずしも左右非相称である必要はないと推察され、単なるエコーロケーション能力の有無よりも、その使用鳴音の特性が左右非相称性と相関を持つのではないかと考えられる。

鼻骨幅—クリックス相関

第1章で用いた計測結果を用いて、Morisaka and Connor (2007) にまとめられているハクジラ亜目各鯨種の音響周波数特性との比較を行った。ハクジラ亜目の使用鳴音にはクリックスとホイッスルの2種類があるが、ハクジラ亜目全種が使用していると予想されるクリックスを比較に用いた。計測した種全種についての鳴音データは得られなかったが、形態と特に顕著な相関が見られたのは、15種について得られたピーク時最高周波数の値であった (Table 23)。鼻骨幅 (WN) の計測ができなかったコマッコウ科を除く13種についての鼻骨幅の左右非相称性は、この鳴音特性との間に有意な正の相関を示した (スピアマンの順位相関検定, $p < 0.05$; Fig. 33)。この検定の結果から、クリックスのピーク時最高周波数が高くなるほど鼻骨の幅が左右相称に近づくという相関が示唆された。確かに WN の L/R と使用するクリックス音の周波数には有意な相関が確認されたが、Fig. 33 を見る限り各鯨種のプロットは回帰直線と距離のある種も多く、今回確認された相関 (鼻骨幅—クリックス相関) が線形のモデルに合致するかどうかを含め検討の余地があった。

鳴音発生装置の形態が周波数に影響するならば、鼻囊と解剖学的に関係のある鼻骨幅の実測値にも周波数と有意な相関があると予想される。実際 WN の実測値と周波数との間には、左右の鼻骨幅とも -0.92 という有意な負の相関が ($p < 0.001$) 検出された (Fig. 34)。第2章の解剖の結果から、この鼻骨の幅は後部鼻額骨囊の大きさに対応した部位であった。後部鼻額骨囊は鳴音発生のための振動を起こす MLDB 複合体の近くに位置する鼻囊であることから、鼻骨の幅はこの MLDB 複合体の大きさにも影響を受けていると考えられ、WN と使用鳴音周波数に相関がある結果には合理性がある。さらに、鼻骨の幅が大きくなるほど使用鳴音の周波数の上限が小さくなって使用鳴音が低くなるというのは、振動発生源が大きいほど振幅が大きくなるという物理学的な考え方にも矛盾しない結果であった。

加えて、他の計測値の実測値についても、ピーク時最高周波数との検定を行った。上で検定に用いた13種にオガワコマッコウとユメゴンドウ (*Feresa attenuata*) を加えて、最大15種についてピーク時最高周波数と頭骨計測の実測値に相関があるかど

うかを検定した結果、有意な負の相関がすべての計測部位に確認されており、クリックスの周波数は頭骨の大きさ、特に幅に影響を受けることが示唆された (スピアマンの順位相関検定, $p < 0.05$; Table 23; Fig. 35). 頭骨幅の大きさ、つまり左右の内耳の間の距離は物理学的に定位能力に影響すると判断できるため (Brown and May, 2005), この結果は妥当だと考えられる. ここから、2つのモデルを仮定することができる. 第一は、ピーク時最高周波数が鼻骨の幅と頭骨幅両方の影響を受けるという考え方、第二は、周波数は鼻骨の幅および頭骨幅の片方からだけ影響を受けており、もう片方との相関は誤りであるという考え方である. しかし、本研究で解析した種について鼻骨の幅と頭骨幅の相関をスピアマンの順位相関検定で確認したところ、頭骨幅と左の鼻骨幅との相関係数は 0.76, $p < 0.01$, 右での相関係数は 0.74, $p < 0.01$ であり、どちらか一方の仮定を棄却することはできなかった (Fig. 36). 鼻骨の実測値とクリックスのピーク時最高周波数との相関にどの程度頭骨幅の影響があるのかを検討するには、本研究のデータだけでは不十分であり、今後の課題である. また、鼻骨幅とクリックスの相関からは、鼻骨に付属する後部鼻額骨嚢がクリックスの発生に寄与していることが示唆されたが、この部位で左右の組織の大きさが異なることがどのような機能を持つのかは分析できなかった. そのため、鼻嚢が鳴音発生に果たす役割を解明しなければならず、解剖学的なデータの拡充が今後の課題として挙げられる.

Table 23 The relationships between click frequency and the morphometric values by Spearman's rank correlation test. ^a

Value ^b		Low peak frequency			High peak frequency			Centroid frequency			Frequency range		
		<i>p</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>n</i>
Real	NAS	0.93	-0.03	10	0.49	0.19	15	0.90	0.05	11	0.21	-0.35	14
	WN	0.06	0.67	9	*	0.61	13	*	0.72	9	0.86	-0.06	13
	WPM	0.60	-0.19	10	0.21	0.34	15	0.17	0.45	11	0.16	-0.41	13
	MO	0.33	-0.35	10	0.93	0.02	15	0.49	0.24	11	0.42	0.24	14
L/R	SL	0.20	-0.44	10	**	-0.76	15	*	-0.66	11	0.99	-0.01	14
	SW	*	-0.63	10	**	-0.84	15	*	-0.66	11	0.99	0.01	14
	NAS_L	*	-0.63	10	**	-0.84	15	*	-0.69	11	0.82	0.07	14
	NAS_R	*	-0.63	10	**	-0.82	15	*	-0.64	11	0.99	0.01	14
	WN_L	*	-0.70	9	**	-0.92	13	*	-0.70	9	0.16	0.42	13
	WN_R	0.06	-0.67	9	**	-0.92	13	0.05	-0.68	9	0.22	0.37	13
	WPM_L	0.15	-0.49	10	**	-0.79	15	0.09	-0.54	11	0.53	0.19	13
	WPM_R	*	-0.70	10	**	-0.87	15	**	-0.85	11	0.62	0.15	13
	MO_L	0.08	-0.57	10	**	-0.85	15	*	-0.66	11	0.98	-0.01	14
	MO_R	0.08	-0.57	10	**	-0.85	15	*	-0.66	11	0.98	-0.01	14

^a Frequency parameters are taken from Morisaka and Connor (2007). Abbreviations *p*, *r* and *n* indicate, respectively, *p*-value, correlation coefficient, number of species used. * indicates $p < 0.05$, and ** $p < 0.01$.

^b 'Real' indicates actually measured values, and 'L/R' indicates the ratio of left versus right values.

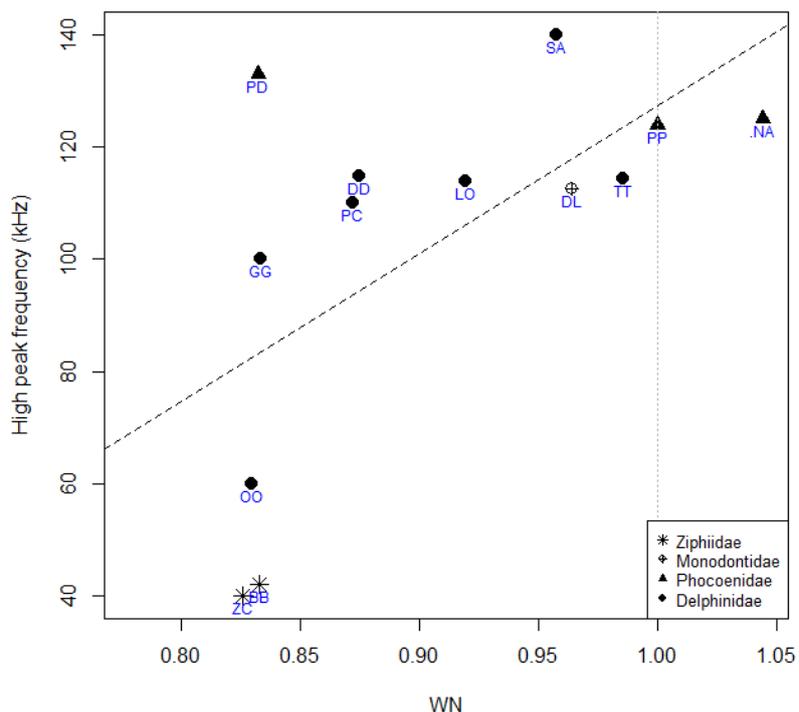


Fig. 33 Correlation between L/R ratios of nasal bone width (WN) and high peak frequency of clicks. The two values obtained from 13 species shown in the insert are plotted. The dashed line represents the regression line. The dotted line represents L/R = 1, where the left and right side are symmetric.

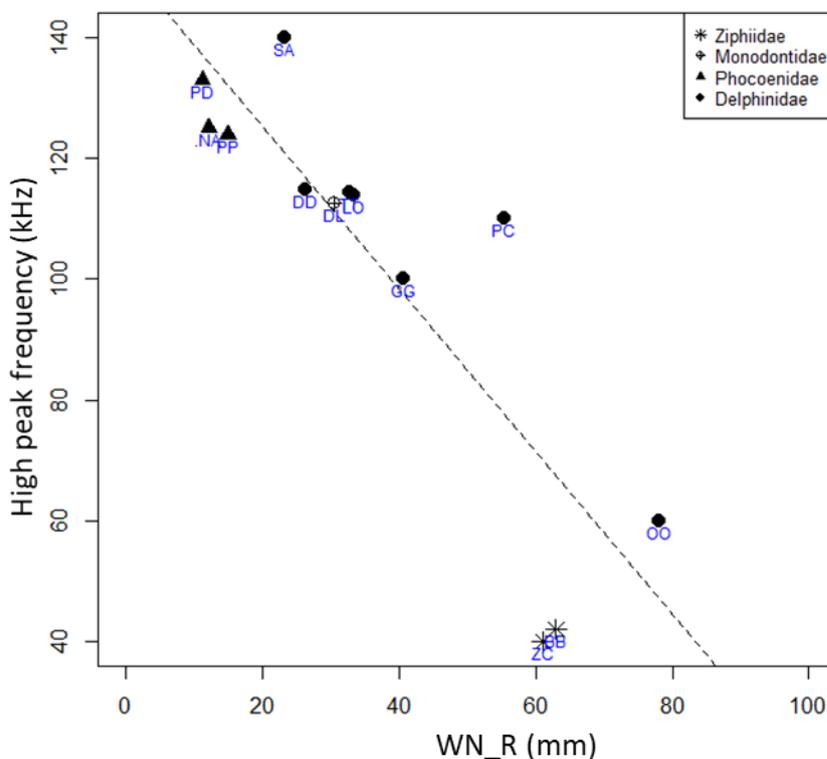


Fig. 34 Correlation between width of the right nasal bone (WN_R) and high peak frequency of clicks. The two values of 13 species shown in the insert are plotted. The dashed line represents the regression line.

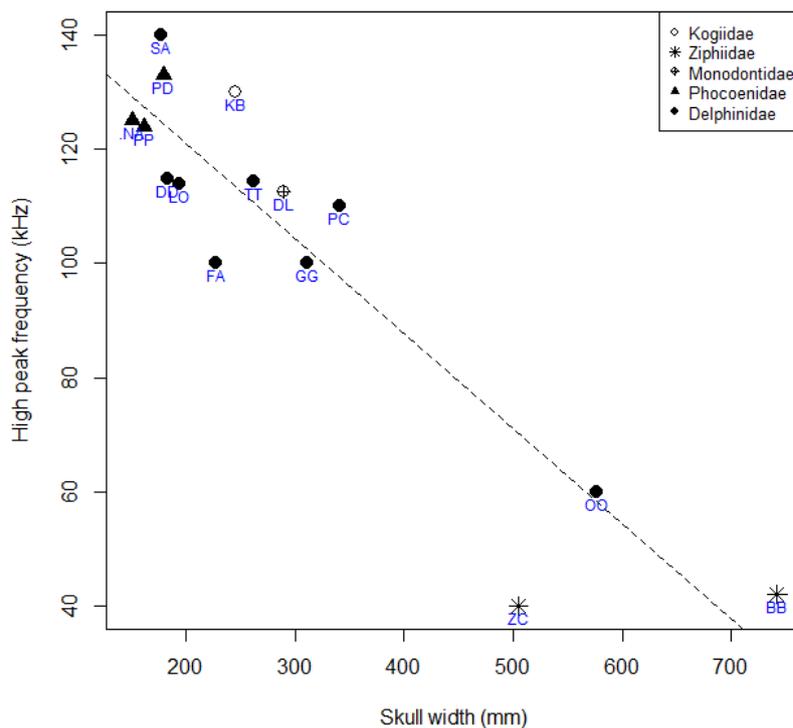


Fig. 35 Correlation between skull width (SW) and high peak frequency of clicks. The two values of 15 species shown in the insert are plotted. The dashed line represents the regression line.

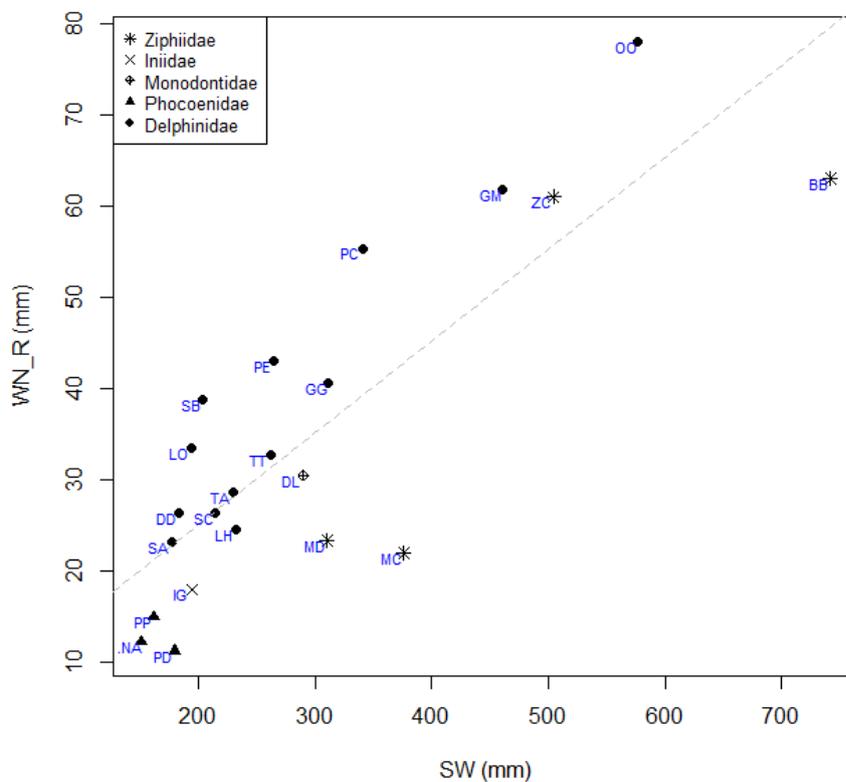


Fig. 36 Correlation between skull width (SW) and width of right nasal bone (WN_R). The two values of 22 species shown in the insert are plotted. The dashed line represents the regression line.

その他の鳴音特性との相関

Table 23 からは、重心周波数も計測値と相関を持っていることが読み取れたが、重心周波数自体がピーク時周波数と独立した指標とは言えないことから、重心周波数と計測値の相関はピーク時最高周波数が計測値と相関することに付随して表れた相関であると判断した。

ハクジラ亜目の左右非相称性の種間変異は使用する鳴音の周波数帯と関連するという仮説が提唱されている (Cranford *et al.*, 1996; Nakamura and Akamatsu, 2004; Morisaka and Connor, 2007). この説は、左右に1つずつ存在する鳴音発生源の大きさが等しくなると、2つの鳴音発生源が出すことのできる周波数は等しくなるが、左右の大きさや形態が異なれば、互いに異なった周波数の鳴音を発生させることができ、結果としてその個体の発する鳴音の周波数帯が広くなるという考え方に基づいている。この説を参考にして、Morisaka and Connor (2007) にまとめられているクリックスの鳴音周波数帯と頭骨の左右非相称性の関連をスピアマンの順位相関検定で検証した。その結果、今回計測した部位ではL/Rにも実測値にも周波数帯の大きさとの有意な相関は確認されなかった。

さらに、ホイッスルに関しても同様に周波数帯と左右非相称性との相関を調べた。ホイッスルは主にコミュニケーションに用いられる鳴音で、クリックスに比べると継続時間が長く周波数帯が低い特徴がある (Tyack and Miller, 2002)。本研究で頭骨骨格計測を行った種のうち、コマッコウ科とネズミイルカ科ではホイッスルは使用されておらず (Morisaka, 2012)、ハクジラ亜目に普遍的な鳴音だと考えられているクリックスとは相違点がある。このホイッスルについても Morisaka and Connor (2007) の報告から鳴音データを引用し、最高平均周波数から最低平均周波数を引いた値を周波数帯の値として用いた。本研究で用いたマイルカ科15種のうち、この鳴音データが揃っていた13種について、鳴音周波数帯と鼻骨の幅の左右非相称性 (WN) との相関を検定したところ、相関係数は0.82で統計的に有意な正の相関が検出された (スピアマンの順位相関検定, $p < 0.01$; Fig. 37)。この相関はマイルカ科に限定した場合にだけ検出され、アカボウクジラ科、アマゾンカワイルカ科、イッカク科各1種を加えたハクジラ亜目16種を用いて検定した場合には、有意な相関は確認されなかった (スピアマンの順位相関検定, $p > 0.05$)。また、鼻骨の幅の実測値との相関については、科を限定した場合でも、ハクジラ亜目全体の場合にも、統計的に有意な相関は検出されなかった (スピアマンの順位相関検定, $p > 0.05$)。

これまでの解剖学的な考え方によると、左右非相称性が大きくなるほど、発生する鳴音の周波数帯は広くなるはずである。しかし、今回の分析では、左右の鼻骨の幅が

ほぼ等しいハンドウイルカで鳴音周波数帯が最も広く、鼻骨幅の L/R が 0.78 と左右非相称性が大きかったサラクイルカでは周波数帯が狭いという、予想とは逆の相関が示された。この結果はこれまで指摘されておらず、マイルカ科 13 種でなぜホイッスルの鳴音周波数帯と左右非相称性が負の相関を持つのかという理由は考察できなかった。この周波数帯との相関についても、鼻骨幅—クリックス相関についても、今回確認された結果が解剖学および音響物理学的に意味のある相関なのかどうかは、ハクジラ亜目の鳴音発生の仕組みが明らかになったとき、再度検討する必要があるだろう。

クリックスの周波数帯の広さを示す指標の 1 つに波形がある (Kamminga *et al.*, 1996; Nakamura and Akamatsu, 2004)。周波数帯の広い波形はマイルカ科に広く見られるマイルカ科型の波形、周波数帯の狭い波形はネズミイルカ科に典型的に見られるネズミイルカ科型の波形に分類される。これに基づき、第 1 章の結果を並び替え、グループ分けしてみると、前上顎骨の幅の左右非相称性 (WPM) がこの波形の分類に一致する傾向があった (Fig. 38)。L/R が 1 を上回るコマッコウ科鯨類が系統的に特異であること、また波形が不明の種の多く (Fig. 38, 黒で表示してある) がマイルカ科型の波形に分類される可能性が高いことを踏まえると (Morisaka and Connor, 2007)、前上顎骨幅の左右非相称性は周波数帯と関連する可能性がある。本研究で扱った 27 種のうち、半数近くの 12 種では波形がまだ明らかになっておらず、ハクジラ亜目の鳴音データの拡充が今後の課題として挙げられる。

鯨類では行動の左右性も記録されており、ミナミハンドウイルカ (*Tursiops aduncus*) は、行動観察の結果から左目が「利き目」である可能性が高いということである (Sakai *et al.*, 2006)。また、ネズミイルカでは、右の胸鰭の方が大きいという形態学的な報告があり (Galatius, 2005)、利き目と合わせて考えるとハクジラ亜目鯨類には左旋回の遊泳傾向があると考えられる。もし、この左旋回の傾向があるならば、ハクジラ亜目のエコーロケーション鳴音が左方向に偏って発せられている可能性がある。エコーロケーションには指向性の高いクリックスが用いられているが、ネズミイルカ、シロイルカ、オキゴンドウの水平面における指向性には、音波が左右のどちらかに極端に偏っている共通の傾向があるとは言えなかった (Au *et al.*, 1995; Au *et al.*, 1999; Au, 2000)。指向性についてもこの 3 種以外に実験された例はほとんどなく、今後鳴音特性に関する知見が、多くの種のみならず性別や成長段階の多様性を含めた多くの個体で明らかになることが望ましい。

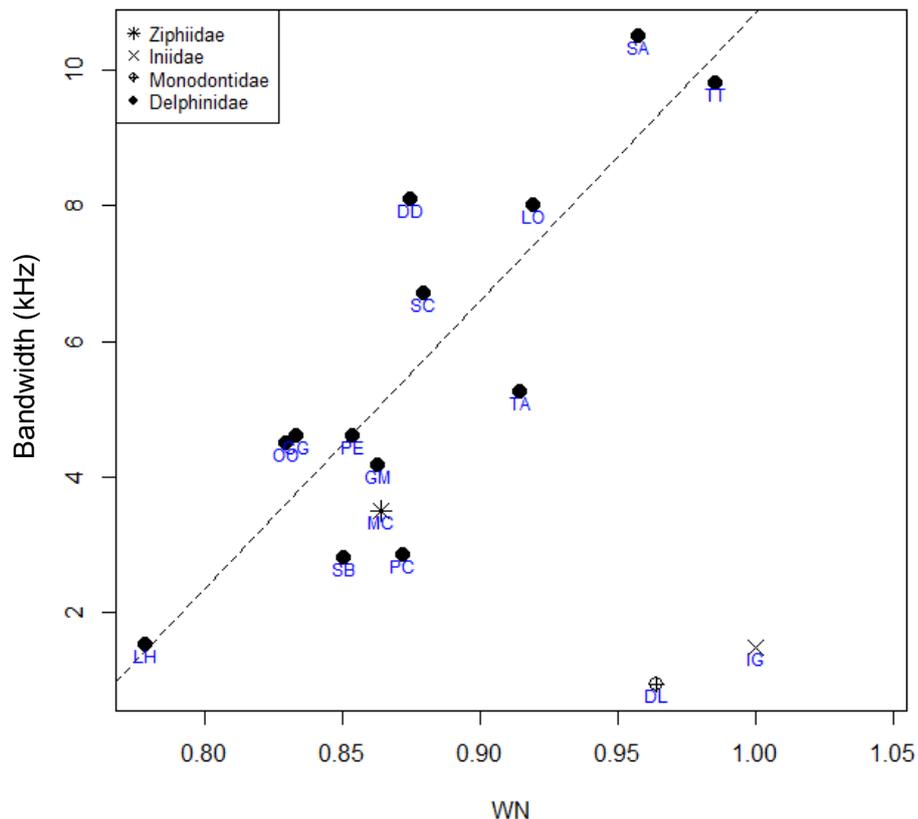


Fig. 37 Correlation between L/R ratio of nasal bone width (WN) and bandwidth of whistles. The two values of 16 odontocete species shown in the insert are plotted. The way how the ‘bandwidth’ was calculated are written in the main text. The dashed line represents the regression line of 13 delphinid species.

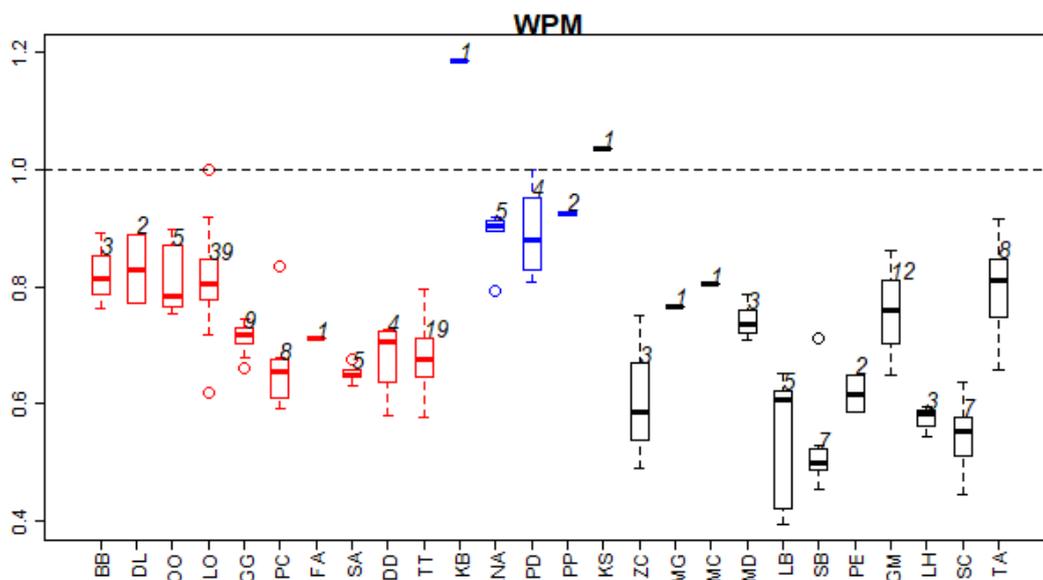


Fig. 38 The correlation between waveform type of clicks and L/R ratio of WPM in 26 species. Box plots in red indicate bimodal waveform (Delphinid type; 10 species) and those in blue one-peak waveform (Phocoenid type; five species), while those in black (12 species) indicate that their waveform type is unknown.

ハクジラ亜目の鳴音発生機構の解明に向けて

今回の研究からは、後部鼻額骨嚢が鼻骨の大きさに部分的にせよ影響していることが明らかになり(第2章)、さらに、鼻骨の幅の実測値がクリックスのピーク時最高周波数およびホイッスルの周波数帯に強く相関しているという解析結果が得られた。このことは、後部鼻額骨嚢の大きさが鳴音周波数に影響することを示唆する。前部および後部鼻額骨嚢は、鳴音発生源となる MLDB 複合体の前—体側—後を囲むように位置していることから、この鼻嚢の大きさが鳴音の振動を起こす部位と相関していることは十分考えられる。また、前上顎骨嚢に対応する部位である前上顎骨の幅も、波形に影響する可能性が示された。しかし、ハクジラ亜目頭部の解剖学的知見は畜産動物等に比べれば非常に乏しく、軟組織がどのように鳴音発生に関わるのかについての明確な説明がない。本研究の第1章および第2章から、頭骨骨格の各部位の左右非相称性の相関は確認されず、軟組織の各部位の左右非相称性も互いに同じ値を示すわけではないと考えられる。左右非相称な形態の持つ役割を明らかにするためには、鼻道による鳴音発生の機序の解明が必要である (Tyack and Miller, 2002)。

今回の解析の結果として左右非相称性が鳴音周波数と相関する傾向が見られたが、特定の部位の形態データだけから鳴音特性を予測することはほぼ不可能であった。ハクジラ亜目全体の形態と鳴音の回帰直線には一致しない種も見られ、また同じ種内でも形態に個体差があることがその理由である。Galatius and Goodall (2016) が指摘するように、左右非相称性は系統関係や分布域、鳴音周波数などの鳴音特性と複合的に関係している可能性が高いと考えられ、なぜ左右非相称性が生じたのかという分析は複数の要因から行う必要がある。

今後の分析にあたっては解剖学的な知見に加えて、鳴音に関する情報も拡充されなければならない。本研究において頭骨形態の左右非相称性については多くのデータを得ることができたが、現状では周波数や指向性など、鳴音特性を分析するためのデータがまだ十分ではない (Tyack and Miller, 2002; Mooney *et al.*, 2012)。鳴音特性を計測する際に影響すると思われる要因は非常に多く、例えば調査環境が屋外なのか水槽内なのか、対象個体の雌雄や年齢や健康状態、さらに機材の感度や調査体制なども測定結果に影響を与えると考えられる。加えて、録音した鳴音がその個体が出せる周波数の上限または下限を含むのかという問題もあり、同一種であっても複数の鳴音測定結果に基づいて慎重にデータを解析する必要がある。今回確認された相関が、生物学的に意味のある相関なのかどうかを分析するためにも、今後鳴音のデータがより一層充実することに期待する。

嗅覚能力と左右非相称性の関連

左右非相称性については、機能面での必要性のために獲得されたと考えることもできるが、進化適応および発生過程で副次的に獲得された可能性もある。これに関連して、左右非相称性が嗅覚能力と関連するという指摘がある (Sleptsov, 1939)。本研究ではミンククジラに嗅覚があることが示唆された。さらに、ヒゲクジラ亜目では嗅覚による定位のために、左右相称な鼻道と 2 箇所て開口する噴気孔が必要であると予想された。ヒゲクジラ亜目の鼻道や神経に痕跡的な嗅覚器形態が残っていることは、すでに先行研究により指摘されている (Kishida and Thewissen, 2012)。進化過程から考えてみると、漸新世のはじめに、ハクジラ亜目 *Cotylocara* 属の頭骨に左右非相称性が見出されていることから (Geisler *et al.*, 2014)、ハクジラ亜目が左右非相称性を獲得したのは始新世の後半から漸新世の初期と考えられる。一方で、さらに新しい年代の鯨類である中新世の *Squalodon* 属は痕跡的な嗅覚器を持っていたことが報告されている (Godfrey, 2013)。このことから、頭骨の左右非相称性は嗅覚能力の退縮に先駆けて生じたと考えられ、頭骨の左右非相称性と嗅覚が同一種において存在していた可能性も示唆される。

嗅覚の有無とハクジラ亜目の骨格の左右非相称性の関連を検証するには、ハクジラ亜目鯨類の発生段階が十分に調べられなければならない。なぜなら、Sleptsov (1939) は発生における嗅覚器の退縮と左右非相称性の関連を指摘しているからである。ハクジラ亜目では、カーネギー胚のステージ 16 に相当する約 5 週目の胎児で外鼻孔が 2 箇所て開口しているが、その後左右の外鼻孔は癒合して左右非相称性も確認されるようになる (Farnkopf *et al.*, 2017)。一方で、ハクジラ亜目では胎児期初期に嗅神経が存在することが明らかになっており (Oelschläger and Oelschläger, 2009)、発生段階において左右非相称性の発現と嗅神経の消失時期が一致している可能性も考えられる (Buhl and Oelschläger, 1986)。ハクジラ亜目における嗅覚系の消失が実際に鼻道周辺の左右非相称性につながったのかどうかを明らかにするためには、ハクジラ亜目各種について発生段階を追った形態学的な研究および分子生物学的な研究が必要である。

V. まとめ

本研究第 1 章で、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の骨鼻孔周辺の骨格形態が異なることを再確認し、この形態の違いと鼻道周辺が担う機能の違いの関連を指摘した。第 4 章で行った両亜目の下顎骨形態の比較分析からは、ハクジラ亜目は音響の利用に特化した形態を持ち、ヒゲクジラ亜目は飲み込み摂餌に適した形態を獲得したという、両亜目の適応戦略の違いが示唆された。第 3 章では、ヒゲクジラ亜目の嗅粘膜の組織観察の知見が得られ、本種が嗅覚を持つ可能性が支持された。この結果から、

ヒゲクジラ亜目が左右相称な鼻道を維持したことの背景に、嗅覚を用いた索餌および個体間交流があることが推測された。もし、嗅覚を持つ鯨類の存在が明らかになれば、それは今後鯨類の生態を理解していく上で新たな論点になりうる。鼻道周辺の形態は両亜目の食性や社会性と深く関わり、それぞれの適応戦略を表すと考えられる。

第 2 章の解剖によって、ハクジラ亜目のマイルカ科とネズミイルカ科で鼻骨には後部鼻額骨嚢が対応していることが確認された。ハクジラ亜目内でも頭骨形態には多様性があるが、頭骨と軟組織の配置に科を超えて共通する規則があるとするれば、化石種の骨格形態から軟組織の形態や鳴音特性を予測することが可能になる。このことは、ハクジラ亜目がいつエコーロケーション能力を使用するようになったのかという年代推定に役立つ。また、後部鼻額骨嚢は鳴音発生の振動を起こす MLDB 複合体に近接しており、鼻骨の形態が鳴音の特性に影響している可能性も示された。骨格形態と鳴音特性の相関を第 5 章で統計的に解析したところ、鼻骨の幅の左右非相称性の程度と鳴音周波数に有意な相関が検出された。この相関には、鼻骨と後部鼻額骨嚢の解剖学的な対応が関係していると予想されるが、本研究ではこの左右非相称性と鳴音周波数との相関が、解剖学的あるいは音響物理学的に意味のある相関なのか否かを検証することはできなかった。

ハクジラ亜目の左右非相称性に影響を及ぼす要因として、本研究ではハクジラ亜目の発する鳴音の指向性や周波数などの特性、および系統的な影響が複合的に関連していると結論する。形態と鳴音特性との関連については、科ごとに特徴があるものと考えられる。なぜなら、鼻骨の幅の左右非相称性 (L/R) とホイッスルの鳴音周波数帯の間には、ハクジラ亜目全体では有意な相関が検出されず、マイルカ科に限定した場合にのみ相関係数が 0.82 という強い有意な相関が認められたためだ。本研究では、鼻骨の幅の左右非相称性が顕著になるほど、クリックスのピーク時最高周波数が低くなる、また、ホイッスルの鳴音周波数帯が狭くなるという相関が確認されており、左右非相称性が鳴音特性に影響していることが示唆された。しかし、系統関係を考慮しなければ左右非相称性が生じた理由を解明することは難しいだろう。

ハクジラ亜目には 2017 年現在 75 種が属するが (The Society for Marine Mammalogy), 本研究で頭骨を計測した種は 6 科 27 種であった。解剖に用いたのは 2 科 2 種だけであり、頭骨と軟組織についての対応が明らかになっていない鯨種も多く、今後取り組むべき形態学的課題として対象種の拡大が挙げられる。これまで、左右非相称性の程度が大きい種で鳴音周波数帯が広い可能性が指摘されていたが、本研究ではホイッスルの周波数帯と鼻骨幅の左右非相称性の関係において、逆の相関が示された。この結果を分析するためにも、本研究で調査することができなかったマッコウクジラ科

のマッコウクジラや、マイルカ科セツパリイルカ属の頭骨について、左右非相称性を分析することが重要である。マッコウクジラは頭骨形態に顕著な左右非相称性を持つ種である。セツパリイルカ属の鯨類は、マイルカ科でありながら鳴音の特性がネズマイルカ科のものと似ており、ホイッスルを使用しない。これらの特殊な形態および生態を持つ種を解析に加えることにより、左右非相称性がどのような役割を持つのかについてより深く考察できるだろう。さらに、頭骨の計測部位を定義するために、頭部の解剖学的データの収集が必要だと考えられる。ハクジラ亜目では、頭骨形態そのものに種間差が存在するため、左右非相称性の種間比較をより適切に行うための計測部位および計測方法を選定しなければならない。このためにも、頭骨形態と軟組織構造の対応関係を種横断的に比較していくことで、今後の研究の発展につながると考えられる。

左右非相称な形態がなぜハクジラ亜目だけに見られるのかを解明するためには、ハクジラ亜目鯨類の行動および鳴音特性に関する基礎的な知見の拡充が必要である。さらに、嗅覚や鳴音発生といった鼻道の機能を分析するためには、上記の知見に解剖学的な知見を合わせて分析していくことが求められる。本研究で用いた、鼻道周辺の肉眼解剖や鼻道内壁の顕微鏡下での観察といった手法は、鼻道がどのような機能を持つのかを分析するために有用であり、今後個体数や種数を増やすことで鯨類の鼻の役割についてより詳細な分析が可能になるだろう。さらに、ハクジラ亜目の発生過程において鼻道周辺がどのように形成され、左右非相称性が発現するのかについても調べていくことが重要である。

謝辞

東京海洋大学学術研究院 海洋環境科学部 加藤秀弘教授からは、本研究を取りまとめるにあたり終始ご指導ご鞭撻を賜った。様々なフィールドで学ぶ機会を与え、筆者の知的好奇心を見守ってくださった加藤教授に厚くお礼を申し上げる。

東京海洋大学 河野博教授には、同大学マリンサイエンスミュージアム所蔵の頭骨骨格標本、鳥羽山鯨類コレクションを利用した形態学的研究の場を頂戴した。同 田中祐志教授には大学院進学にあたって大変に力強い励ましをいただき研究生活を支えていただいた。お二方には副査としてもご指導をいただき、本稿のご校閲の労をとられ、多くのご助言を賜った。

東京海洋大学 羽曾部正豪准教授には本論文第3章の組織染色実験についてご指導を賜り、多くの相談に乗っていただいた。同 鈴木直樹准教授には統計手法に関してご助言をいただいた。同 中村玄助教には研究計画から研究発表に至る基本をご指導いただき、調査現場での実務と研究室での解析についても日々ご助言をいただいた。神戸大学 磯野克己名誉教授からは、和文および英文における論文の書き方について基礎からきめ細かくご指導を賜った。

本研究第1章、第3章および第4章で用いたミンククジラ標本は、JARNII 沿岸調査関係者の皆様のご協力のもと採集をさせていただいた。一般財団法人 日本鯨類研究所 藤瀬良弘理事、ならびに歴代の調査団長を務められた同研究所 板東武治博士、茂越敏弘博士、安永玄太博士、国立研究開発法人 水産研究・教育機構 国際水産資源研究所 木白俊哉博士、吉田英可博士、ならびに調査主任を務められた同研究所 前田ひかり博士には、現場での業務をご指導いただき、本研究に関しても親身に相談に乗っていただいた。調査実施主体となった一般社団法人 地域捕鯨推進協会 下道吉一前代表理事、木村親生事務局長ならびに、伊藤信之社長をはじめとする鮎川捕鯨職員の皆様、庄司義則社長をはじめとする外房捕鯨職員の皆様、ゞ谷和豊氏をはじめとする太地町漁業協同組合職員の皆様、富士智之社長ほか三好捕鯨グループ職員の皆様にはサンプル採集実施に際して非常に多くのご協力を賜った。中でも下道水産小坂政明氏、鮎川捕鯨 奥海良悦氏、高橋正志氏、平塚航也氏、外房捕鯨 木村祐也氏、猪股祐希氏のお力添えがなければ、外鼻孔と頭骨の計測およびチェーンソーを用いた鼻道上皮組織の採集は実行できなかった。

本研究第1章で用いたハクジラ亜目頭骨骨格標本は、東京海洋大学マリンサイエンスミュージアム学芸員の 井上聡子博士 (現 日本鯨類研究所研究員)、石田梢氏、湯川准氏、太地町立くじらの博物館 林克紀館長、桐畑哲雄副館長、中江環学芸員、

名護市教育委員会名護博物館 比嘉久館長，村田尚史学芸員，一般財団法人 沖縄美ら島財団総合研究センター動物研究室 植田啓一室長，岡部晴菜技師，小林希実博士のご協力のもと計測をさせていただいた。骨格計測に際して東京海洋大学の学生サークル・Killer Whale Lab. のメンバーにもご協力をいただいた。神戸市立須磨海浜水族園 飼育教育部研究教育課 中村清美学芸員には，スナメリ頭部の標本を第 1 章および第 2 章で使用させていただいた。第 2 章で用いたスジイルカ頭部の標本の採集にあたっては，太地町イルカ漁業追い込み網漁業関係者の皆様，ならびに調査員の木村友香氏，三重大学 船坂徳子助教，太地町立くじらの博物館 稲森大樹学芸員に多大なご迷惑をおかけし，また大変お世話になった。

京都大学野生動物センター 岸田拓士特任助教には鯨類の嗅覚に関してご助言をいただき，今後の研究課題につながる貴重な実験機会もいただいた。鶴見大学 小寺春人名誉教授および同大学 植草康浩博士にご提供いただいた小型鯨類の解剖観察機会は本研究で解剖学に取り組むきっかけとなった。

研究室の卒業生である千葉県立中央博物館 宮川尚子博士には，大型鯨の調査手順を丁寧にご指導いただき，研究方針や解剖手法の相談にも乗っていただいた。博士研究員・山田裕子博士から鯨類の鳴音に関してご助言をいただけたことは行き詰っていた研究の励みになった。ハクジラ亜目の鼻道周辺の解剖については，小寺稜氏との議論を通して多くを学ばせていただいた。北海道大学学術研究員 鈴木一平博士には折に触れてご助言をいただき，研究の刺激になるお話をいただいた。鯨類学研究室の先輩方ならびに後輩たちには多々ご迷惑をお掛けしたにも関わらず，皆様から研究に打ち込める素晴らしい環境を提供していただいた。共に 2014 年度博士前期課程に入学した太田賢良氏，加藤孝一朗氏，中島龍則氏，深見亜耶氏，古山雄祐氏は研究面でも生活面でも良き理解者であり，彼らのお陰で研究を続けることができたと思う。そして最後に，筆者の将来に期待して大きな投資をしてくれた両親に心から感謝を述べたい。

引用文献

- Adam O, Cazau D, Gandilhon N, Fabre B, Laitman JT, Reidenberg JS. 2013. New acoustic model for humpback whale sound production. *Applied Acoustics* 74: 1182-1190.
- 赤松友成. 1996. イルカのエコーロケーションと鳴音発生戦略. *日本音響学会誌* 52: 523-528.
- 赤松友成. 1998. イルカの声からわかること. *生物物理* 38: 147-150.
- André M, Kamminga C. 2000. Rhythmic dimension in the echolocation click trains of sperm whales: a possible function of identification and communication. *The Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 163-169.
- Aroyan JL. 2001. Three-dimensional modeling of hearing in *Delphinus delphis*. *Journal of the Acoustical Society of America* 110: 3305-3318.
- Aroyan JL, Cranford TW, Kent J, Norris KS. 1992. Computer modeling of acoustic beam formation in *Delphinus delphis*. *The Journal of the Acoustical Society of America* 92: 2539-2545.
- Aroyan JL, McDonald MA, Webb SC, Hildebrand JA, Clark D, Laitman JT, Reidenberg JS. 2000. Acoustic models of sound production and propagation. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer, New York. p. 409-469.
- Au WWL. 2000. Echolocation in dolphins. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer, New York. p. 364-408.
- Au WWL, Pawloski JL, Nachtigall PE, Blonz M, Gisner RC. 1995. Echolocation signals and transmission beam pattern of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 98: 51-59.
- Au WWL, Kastelein RA, Rippe T, Schooneman NM. 1999. Transmission beam pattern and echolocation signals of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 106: 3699-3705.
- Bando T, Nakamura G, Fujise Y, Kato H. 2017. Developmental changes in the morphology of western North Pacific Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*). *Open Journal of Animal Sciences* 7: 344-355.
- Barroso C, Cranford TW, Berta A. 2012. Shape analysis of odontocete mandibles: functional and evolutionary implications. *Journal of Morphology* 273: 1021-1030.
- Berta A, Ekdale EG, Cranford TW. 2014. Review of the cetacean nose: form, function, and evolution. *The Anatomical Record* 297: 2205-2215.
- Bowen WD, Read AJ, Estes JA. 2009. Feeding ecology. In: Hoedel AR, editor. *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford. p. 217-246.
- Brill RL, Sevenich ML, Sullivan TJ, Sustman JD, Witt RE. 1988. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin (*Tursiops truncatus*). *Marine Mammal Science* 4: 223-230.

- Brown CH, May BJ (2005) Comparative mammalian sound localization. In: Popper AN, Fay RR, editors. Sound Source Localization. Springer, New York. p. 124-169.
- Buhl EH, Oelschläger HA. 1986. Ontogenetic development of the nervus terminalis in toothed whales. *Anatomy and Embryology* 173: 285-294.
- Buono MR, Fernández MS, Fordyce RE, Reidenberg JS. 2015. Anatomy of nasal complex in the southern right whale, *Eubalaena australis* (Cetacea, Mysticeti). *Journal of Anatomy* 226: 81-92.
- Carte A, Macalister A. 1868. On the anatomy of *Balaenoptera rostrata*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 158: 201-261.
- Chamanza R, Wright JA. 2015. A review of the comparative anatomy, histology, physiology and pathology of the nasal cavity of rats, mice, dogs and non-human primates. Relevance to inhalation toxicology and human health risk assessment. *Journal of Comparative Pathology* 153: 287-314.
- Clapham PJ, Leimkuhler E, Gray BK, Mattila DK. 1995. Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Animal Behaviour* 50: 73-82.
- Cozzi B, Huggenberger S, Oelschläger HA. 2016. *Anatomy of Dolphins: Insights into Body Structure and Function*. Elsevier, London.
- Cranford TW. 2000. In search of impulse sound sources in odontocetes. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer, New York. p. 109-155.
- Cranford TW, Amundin M, Norris KS. 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *Journal of Morphology* 228: 223-285.
- 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: 016001.
- Cranford TW, Elsberry WR, Van Bonn WG, Jeffress JA, Chaplin MS, Blackwood DJ, Carder DA, Kamolnick T, Todd MA, Ridgway SH. 2011. Observation and analysis of sonar signal generation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for two sonar sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407: 81-96.
- Cranford TW, Krysl P. 2015. Fin whale sound reception mechanisms: skull vibration enables low-frequency hearing. *PLoS ONE* 10: e0116222.
- Croll DA, Tershy BR, Newton KM. 2009. Filter feeding. In: Perrin WF, Würsig B, Theewissen JGM, editors. *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Elsevier, Burlington. p. 429-433.
- Dacey JWH, Wakeham SG. 1986. Oceanic dimethyl sulfide: production during zooplankton grazing on phytoplankton. *Science* 233: 1314-1316.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.

- Del Castillo DL, Panebianco MV, Negri MF, Cappozzo HL. 2014. Morphological analysis of the flippers in the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*, applying X-ray technique. *The Anatomical Record* 297: 1181-1188.
- Fahlke JM, Gingerich PD, Welsh RC, Wood AR. 2011. Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 14545-14548.
- Fahlke JM, Hampe O. 2015. Cranial symmetry in baleen whales (Cetacea, Mysticeti) and the occurrence of cranial asymmetry throughout cetacean evolution. *Science of Nature* 102: 58.
- Farnkopf I, Usip S, McBurney D, Thewissen JGM. Ontogeny of the respiratory tract in dolphins. 2017. Poster presentation abstract at the Society of Marine Mammalogy Biennial Conference: Bay 27.1.
- Fitzgerald EMG. 2012. Archaeocete-like jaws in a baleen whale. *Biology Letters* 8: 94-96.
- Freitag J, Ludwig G, Andreini I, Rössler P, Breer H. 1998. Olfactory receptors in aquatic and terrestrial vertebrates. *Journal of Comparative Physiology A* 183: 635-650.
- 藤田一郎. 1992. 耳のずれたフクロウ: 聴覚空間認識の脳内機構. *生物物理* 32: 147-153.
- Galatius A. 2005. Bilateral directional asymmetry of the appendicular skeleton of the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*). *Marine Mammal Science* 21: 401-410.
- Galatius A, Goodall RNP. 2016. Skull shapes of the Lissodelphininae: radiation, adaptation and asymmetry. *Journal of Morphology* 277: 776-785.
- Geisler JH, Sanders AE, Luo Z. 2005. A new protocetid whale (Cetacea: Archaeoceti) from the late middle Eocene of South Carolina. *American Museum Novitates*: 1-68.
- Geisler JH, Colbert MW, Carew JL. 2014. A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature* 508: 383-386.
- Glezer II. 2002. Neural morphology. In: Hoebel AR, editor. *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford. p. 98-115.
- Godfrey SJ. 2013. On the olfactory apparatus in the Miocene odontocete *Squalodon* sp. (Squalodontidae). *Comptes Rendus Palevol* 12: 519-530.
- Godfrey SJ, Geisler J, Fitzgerald EMG. 2013. On the olfactory anatomy in an archaic whale (Protocetidae, Cetacea) and the minke whale *Balaenoptera acutorostrata* (Balaenopteridae, Cetacea). *The Anatomical Record* 296: 257-272.
- Gutstein CS, Figueroa-Bravo CP, Pyenson ND, Yury-Yañez RE, Cozzuol MA, Canals M. 2014. High frequency echolocation, ear morphology, and the marine-freshwater transition: a comparative study of extant and extinct toothed whales. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 400: 62-74.
- Harkema JR, Carey SA, Wagner JG. 2006. The nose revisited: a brief review of the comparative structure, function, and toxicologic pathology of the nasal epithelium. *Toxicologic Pathology* 34: 252-269.

- Hassanin A, Delsuc F, Ropiquet A, Hammer C, van Vuuren BJ, Matthee C, Ruiz-Garcia M, Catzeflis F, Areskoung V, Nguyen TT, Couloux A. 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes Rendus Biologies* 335: 32-50.
- Heyning JE. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contributions in Science* 405: 1-64.
- Heyning JE, Mead JG. 1990. Evolution of the nasal anatomy of cetaceans. In: Thomas JA, Kastelein RA, editors. *Sensory Abilities of Cetaceans*. Plenum Press, New York. p. 67-79.
- Heyning JE, Lento GM. 2002. The evolution of marine mammals. In: Hoesel AR, editor. *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford. p. 38-72.
- Hirose A, Nakamura G, Kato H. 2015. Some aspects on an asymmetry of nasal bones in toothed whales. *Mammal Study* 40: 101-108.
- Huggenberger S, Rauschmann MA, Vogl TJ, Oelschläger HHA. 2009. Functional morphology of the nasal complex in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena* L.). *The Anatomical Record* 292: 902-920.
- Huggenberger S, Leidenberger S, Oelschläger HHA. 2017. Asymmetry of the nasofacial skull in toothed whales (Odontoceti). *Journal of Zoology* 302: 15-23.
- 市川眞澄. 2015. 副嗅覚系. 脳科学辞典. 藤田一郎, 編. DOI: 10.14931/bsd.6166.
- 一島啓人. 2008. 進化と適応. In: 村山司, 編. 鯨類学. 東海大学出版会, 神奈川県. p. 1-77.
- 伊藤春香. 2008. 鯨の形態. In: 村山司, 編. 鯨類学. 東海大学出版会, 神奈川県. p.78-132.
- Kamminga C, Cohen Stuart A, Silber GK. 1996. Investigations on cetacean sonar XI: intrinsic comparison of the wave shapes of some members of the *Phocoenidae* family. *Aquatic Mammals* 22: 45-55.
- Kasamatsu F, Tanaka S. 1992. Annual changes in prey species of minke whales taken off Japan 1948-87. *Nippon Suisan Gakkaishi* 58: 637-651.
- 加藤秀弘, 中村玄. 2012. 鯨類海産哺乳類学 [第二版]. 生物研究社, 東京都.
- 加藤秀弘, 荒井一利, 中村玄, 内田詮三. 2014. 鳥羽山鯨類コレクション～東京海洋大学所蔵鯨類骨格標本の概要～. 生物研究社, 東京都.
- 加藤嘉太郎, 山内昭二. 2003. 新編 家畜比較解剖図説 [上巻]. 養賢堂, 東京都.
- Ketten DR. 1997. Structure and function in whale ears. *Bioacoustics* 8: 103-135.
- Ketten DR. 2000. Cetacean ears. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer, New York. p. 43-108.
- Kikuta S, Sato K, Kashiwadani H, Tsunoda K, Yamasoba T, Mori K. 2010. Neurons in the anterior olfactory nucleus pars externa detect right or left localization of odor sources. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 12363-12368.

- Kishida T, Kubota S, Shirayama Y, Fukami H. 2007. The olfactory receptor gene repertoires in secondary-adapted marine vertebrates: evidence for reduction of the functional proportions in cetaceans. *Biology Letters* 3: 428-430.
- Kishida T, Thewissen JGM. 2012. Evolutionary changes of the importance of olfaction in cetaceans based on the *olfactory marker protein* gene. *Gene* 492: 349-353.
- Kishida T, Thewissen JGM, Hayakawa T, Imai H, Agata K. 2015a. Aquatic adaptation and the evolution of smell and taste in whales. *Zoological Letters* 1: 9.
- Kishida T, Thewissen JGM, Usip S, Suydam RS, George JC. 2015b. Organization and distribution of glomeruli in the bowhead whale olfactory bulb. *PeerJ* 3: e897.
- Koopman HN, Budge SM, Ketten DR, Iverson SJ. 2006. Topographical distribution of lipids inside the mandibular fat bodies of odontocetes: remarkable complexity and consistency. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 31: 95-106.
- Kowalewsky S, Dambach M, Mauck B, Dehnhardt G. 2006. High olfactory sensitivity for dimethyl sulphide in harbour seals. *Biology Letters* 2: 106-109.
- Kowner R. 1996. Facial asymmetry and attractiveness judgment in developmental perspective. *Journal of Experimental Psychology* 22: 662-675.
- MacLeod CD, Reidenberg JS, Weller M, Santos MB, Herman J, Goold J, Pierce GJ. 2007. Breaking symmetry: the marine environment, prey size, and the evolution of asymmetry in cetacean skulls. *The Anatomical Record* 290: 539-545.
- Marshall CD. Feeding morphology. In: Perrin WF, Würsig B, Thewissen JGM, editors. *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Elsevier, Burlington. p. 406-413.
- Martin AR, Reeves RR. 2002. Diversity and zoogeography. In: Hoesel AR, editor. *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford. p. 1-37.
- McGowen MR, Spaulding M, Gatesy J. 2009. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 891-906.
- Mead JG. 1975. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian Contributions to Zoology* 207: 1-72.
- Mead JG, Fordyce RE. 2009. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 627: 1-248.
- Miller Jr GS. 1923. The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 76: 1-71.
- Mooney TA, Nachtigall PE, Castellote M, Taylor KA, Pacini AF, Esteban JA. 2008. Hearing pathways and directional sensitivity of the beluga whale, *Delphinapterus leucas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362: 108-116.
- Mooney TA, Yamato M, Branstetter BK. 2012. Hearing in cetaceans: from natural history to experimental biology. *Advances in Marine Biology* 63: 197-246.
- Morisaka T. 2012. Evolution of communication sounds in odontocetes: a review. *International Journal of Comparative Psychology* 25: 1-20.

- 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. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1439-1458.
- Munger LM, Camacho D, Havron A, Campbell G, Calambokidis J, Douglas A, Hildebrand J. 2009. Baleen whale distribution relative to surface temperature and zooplankton abundance off southern California, 2004-2008. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 50: 155-168.
- Murakami M, Shimada C, Hikida Y, Hirano H. 2014. Asymmetrical basal delphinoid skull from the upper lower Miocene Yamato Formation of Hokkaido, northern Japan: implications on evolution of cranial asymmetry and symmetry in Odontoceti. *Paleontological Research* 18: 134-149.
- Murie J. 1870a. Notes on the white-beaked bottlenose, *Lagenorhynchus albirostris*, Gray. *Zoological Journal of the Linnean Society* 11: 141-153.
- Murie J. 1870b. Risso's grampus: *G. rissoanus* (Desm.). *Journal of Anatomy and Physiology* 5: 118-138.
- 中原史生. 2008a. 聴覚. In: 村山司, 編. 鯨類学. 東海大学出版会, 神奈川県. p. 133-154.
- 中原史生. 2008b. 社会. In: 村山司, 編. 鯨類学. 東海大学出版会, 神奈川県. p. 238-290.
- Nakahara F, Miyazaki N. 2011. Vocal exchanges of signature whistles in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Ethology* 29: 309-320.
- 中村玄. 2012. 北太平洋産ミンククジラ頭骨に関する基礎的研究およびミンククジラ Clade の骨学的比較分析. 東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科. 博士学位論文. p. 147.
- Nakamura K, Akamatsu T. 2004. Comparison of click characteristics among odontocete species. In: Thomas JA, Moss CF, Vater M, editors. *Echolocation in Bats and Dolphins*. University of Chicago Press, Chicago. p. 36-40.
- Ness AR. 1967. A measure of asymmetry of the skulls of odontocete whales. *Journal of Zoology* 153: 209-221.
- Nevitt GA. 2000. Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *The Biological Bulletin* 198: 245-253.
- Nevitt G, Reid K, Trathan P. 2004. Testing olfactory foraging strategies in an Antarctic seabird assemblage. *The Journal of Experimental Biology* 207: 3537-3544.
- Norris KS. 1964. Some problems of echolocation in cetaceans. In: Tavolga WN, editor. *Marine Bioacoustics*. Pergamon, New York. p. 316-336.
- Norris KS. 1968. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: Drake ET, editor. *Evolution and Environment*. Yale University Press, New York. p. 297-324.
- Norris KS, Harvey GW. 1974. Sound transmission in the porpoise head. *The Journal of the Acoustical Society of America* 56: 659-664.

- Nummela S, Thewissen JGM, Bajpai S, Hussain T, Kumar K. 2007. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *The Anatomical Record* 290: 716-733.
- Oelschläger HA. 1989. Early development of the olfactory and terminalis systems in baleen whales. *Brain, Behavior and Evolution* 34: 171-183.
- Oelschläger HHA, Oelschläger JS. 2009. Brain. In: Perrin WF, Würsig B, Thewissen JGM, editors. *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Elsevier, Burlington. p. 134-149.
- Oelschläger HHA, Ridgway SH, Knauth M. 2010. Cetacean brain evolution: dwarf sperm whale (*Kogia sima*) and common dolphin (*Delphinus delphis*)—an investigation with high-resolution 3D MRI. *Brain, Behavior and Evolution* 75: 33-62.
- O'Leary MA, Bloch JI, Flynn JJ, Gaudin TJ, Giallombardo A, Giannini NP, Goldberg SL, Kraatz BP, Luo Z, Meng J, Ni X, Novacek MJ, Perini FA, Randall ZS, Rougier GW, Sargis EJ, Silcox MT, Simmons NB, Spaulding M, Velazco PM, Weksler M, Wible JR, Cirranello AL. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science* 339: 662-667.
- Plochocki JH. 2004. Bilateral variation in limb articular surface dimensions. *American Journal of Human Biology* 16: 328-333.
- Prieto R, Tobena M, Silva MA. 2017. Habitat preferences of baleen whales in a mid-latitude habitat. *Deep-Sea Research Part II* 141: 155-167.
- Reidenberg JS, Laitman J. 2007. Discovery of a low frequency sound source in mysticeti (Baleen whales): anatomical establishment of a vocal fold homolog. *The Anatomical Record* 290: 745-759.
- Rommel SA, Pabst DA, McLellan WA. 2009. Skull anatomy. In: Perrin WF, Würsig B, Thewissen JGM, editors. *Encyclopedia of Marine Mammals (second edition)*. Elsevier, Burlington. p. 1033-1047.
- Sakai M, Hishii T, Takeda S, Kohshima S. 2006. Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): caused by asymmetry of eye use? *Behavioural Brain Research* 170: 204-210.
- Schell LM, Johnston FE, Smith DR, Paolone AM. 1985. Directional asymmetry of body dimensions among white adolescents. *American Journal of Physical Anthropology* 67: 317-322.
- Sleptsov MM. 1939. On the problem of the asymmetry of the skull in odontoceti. *Zoologicheskii Zhurnal* 18: 367-386.
- Solntseva GN, Rodionov VA. 2012. Structural and functional organization of sound-generation and sound-perception organs in dolphins. *Acta Zoologica Bulgarica* 64: 159-173.
- Springer MS, Gatesy J. 2017. Inactivation of the olfactory marker protein (*OMP*) gene in river dolphins and other odontocete cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 375-387.

- Tamura T, Fujise Y. 2002. Geographical and seasonal changes of the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 59: 516-528.
- Thewissen JMG, Cohn MJ, Stevens LS, Bajpai S, Heyning J, Horton Jr. WE. 2006. Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and origin of the cetacean bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 8414-8418.
- Thewissen JMG, George J, Rosa C, Kishida T. 2011. Olfaction and brain size in the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Marine Mammal Science* 27: 282-294.
- Tyack PL, Clark CW. 2000. Communication and acoustic behavior of dolphins and whales. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer, New York. p. 156-224.
- Tyack PL, Miller EH. 2002. Vocal anatomy, acoustic communication and echolocation. In: Hoebel AR, editor. *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford. p. 142-184.
- 植草康浩, 小寺稜. 2017. イルカ発声メカニズムに関する解剖学的特徴. *勇魚* 66号: 5-11.
- Wheater PR, Burkitt HG, Daniels VG. 1979. *Functional Histology. A Text and Colour Atlas*. Churchill Livingstone, New York.
- Woodward BL, Winn JP. 2006. Apparent lateralized behavior in gray whales feeding off the central British Columbia coast. *Marine Mammal Science* 22: 64-73.
- Xiong Y, Brandley MC, Xu S, Zhou K, Yang G. 2009. Seven new dolphin mitochondrial genomes and a time-calibrated phylogeny of whales. *BMC Evolutionary Biology* 2009 9: doi 20.
- Yamato M, Ketten DR, Arruda J, Cramer S, Moore K. 2012. The auditory anatomy of the minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*): a potential fatty sound reception pathway in a baleen whale. *The Anatomical Record* 295: 991-998.
- Yurick DB, Gaskin DE. 1988. Asymmetry in the skull of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) and its relationship to sound production and echolocation. *Canadian Journal of Zoology* 66: 399-402.
- Zhou X, Xu S, Yang Y, Zhou K, Yang G. 2011. Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 255-264.
- Zimmer C, Emlen DJ. 2015. *Evolution: Making Sense of Life*. W. H. Freeman and Company, New York.

博士学位論文内容要旨

歯鯨類頭骨の左右非相称性に関する研究

鯨類は完全な水棲適応を遂げた特殊な哺乳類であり、現生鯨類のハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目は始新世後期に出現したと考えられている (McGowen *et al.*, 2009). 水中への再進出過程において鯨類の骨鼻孔と外鼻孔形態は変化しており、亜目間でも異なった形態を持つ。さらに、鼻道は呼吸器としてだけではなく、ハクジラ亜目鯨類では鳴音発生器官として使用されており、ヒゲクジラ亜目鯨類では嗅覚器として機能する可能性も指摘されていることから、鼻道の機能面にも亜目間に相違点がある。本研究は鼻道周辺の左右非相称性 (Ness, 1967; Mead, 1975) がハクジラ亜目にだけ存在する理由および両亜目の適応戦略の違いの解明を目的とし、両亜目の鼻道周辺形態の違いを比較分析した。

第 1 章では基礎的情報の拡充を目的に、ハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の頭骨形態における左右非相称性を計測に基づいて分析した。ハクジラ亜目鯨類はコマッコウ科、アカボウクジラ科、アマゾンカワイルカ科、イッカク科、ネズミイルカ科、マイルカ科の 6 科から 27 種、計 172 個体の頭骨骨格標本をノギス等で計測した。左の計測値を右の計測値で割り、左右非相称性を示す指標 (L/R) を算出し解析したところ、すべての種で鼻骨の位置が正中軸よりも左側に寄っていた。また、鼻骨や前上顎骨ではほとんどの種に右側の骨が大きい特徴が認められた。この左右非相称性の程度には種間差があったが、頭骨長および系統関係との相関は確認されなかった。一方ヒゲクジラ亜目では、76 個体のミンククジラ (*Balaenoptera acutorostrata*) の頭骨の計測を行い、鼻骨および前上顎骨の形態が左右相称であることを確認した。

第 2 章ではハクジラ亜目の鼻骨と軟組織の解剖学的な対応を調べた。ハクジラ亜目の鼻道は鳴音発生器官であるため (Cranford *et al.*, 1996), 鳴音発生に鼻骨が果たす役割を明らかにすることを目的に、マイルカ科のスジイルカ (*Stenella coeruleoalba*) 1 個体とネズミイルカ科のスナメリ (*Neophocaena asiaeorientalis*) 2 個体の頭部標本を用い、肉眼解剖によって鼻骨周辺の軟組織の配置を観察した。両種には鼻骨形態の違いがあったが、いずれの種においても鼻骨は鼻道から派生した後部鼻額骨囊の後ろに位置することが観察された。したがって、鼻骨は結合組織を介してこの鼻囊を支えていると考えられ、第 1 章で確認された鼻骨の左右非相称性は後部鼻額骨囊の大きさに影響を受けることが示唆された。

ヒゲクジラ亜目の鼻道には鳴音発生器官は存在せず (Carte and Macalister, 1868), 陸棲哺乳類と類似する嗅覚器形状が痕跡的に残っているため (Godfrey *et al.*, 2013), 第 3 章ではヒゲクジラ亜目の鼻道を嗅覚器として位置づけ, ミンククジラを対象に形態学的な分析を行った. 第 1 節ではミンククジラ 77 個体の外鼻孔の形態をノギス等によって計測した. その結果, 頭頂部に 2 箇所て開口する外鼻孔は左右相称であることが確認された. 続いて第 2 節では, 成体のミンククジラ 1 個体を対象に鼻道粘膜組織の顕微鏡観察を行った. 鼻道の上皮組織を 5 mm 角で, 腹鼻道から 2 箇所および背鼻道から 7 箇所採集し, H/E 染色によって細胞形態を観察したところ, 背鼻道の後端にある憩室の粘膜では, 上皮細胞の形態が一般的な哺乳類の嗅細胞に酷似していた.

第 4 章ではハクジラ亜目とヒゲクジラ亜目の下顎骨形態を観察と計測に基づき比較した. ハクジラ亜目の左右非相称な頭骨は鳴音発生と関連を持つと考えられたため, 音響利用に関連する器官として下顎骨 (Norris, 1964) における左右相称/非相称性および亜目間の形態学的変異を調べた. 分析には, ハクジラ亜目マイルカ科のカマイルカ (*Lagenorhynchus obliquidens*) 27 個体, スジイルカ 6 個体, ハンドウイルカ (*Tursiops truncatus*) 12 個体, ヒゲクジラ亜目ナガスクジラ科ミンククジラ 10 個体の下顎骨標本を使用した. 下顎骨の長さ, 高さに加え, ハクジラ亜目では音響脂肪を取り囲む部位の下顎窩の長さ, 高さ, 厚みについてノギス等を用いて計測した. 計測したハクジラ亜目 3 種では下顎骨長の約 30%を下顎窩が占めていたが, ミンククジラでは 12%であった. このことからハクジラ亜目の下顎窩は大きく, 聴覚の利用に適応した形態であると考えられた. さらに, ミンククジラの下顎窩はハクジラ亜目およびムカシクジラ類 (Nummela *et al.*, 2007) に比べて 10 倍近い厚みがあった. また, 今回調査した 4 鯨種では下顎骨における顕著な左右非相称性は確認されなかった.

各章における結果を先行研究と合わせて考えると, 両亜目がムカシクジラ類から分化した後にとった適応戦略が明確になった. 漸新世以降ハクジラ亜目では音響の利用が重要であり, 鼻道を鳴音発生器官にすることで, 嗅覚能力と引き換えに高周波鳴音が高度化し, 個体間交流およびエコーロケーション能力によって環境に適応したと考えられた. 一方, ヒゲクジラ亜目ナガスクジラ科では, 飲み込み式摂餌に合わせた形態の獲得が重要であったと考えられた. 顎の開閉の際の圧力に耐えるため, 下顎骨はより頑丈になったと考えられる. さらに, 餌生物が空気中に発する化学物質の匂いを索餌に用いていた可能性も考えられ, 匂いの発生源の定位のため, 左右一対の外鼻孔および左右相称な鼻道形態が必要であったと予想された. ヒゲクジラ亜目鯨類の嗅覚の有無を明らかにすることは今後の課題であり, 鯨類の生態を理解する上で新たな論点となりうる.

第5章では、左右非相称な頭骨が鳴音発生に与える影響を明らかにするため、ハクジラ亜目の左右非相称性の程度が鳴音周波数と相関するかどうかを統計的手法によって検証した。ハクジラ亜目の鳴音周波数のデータを Morisaka and Connor (2007) から引用し、第1章で求めた計測値との相関を検定した。この結果、エコーロケーションに用いられるクリックスの波形が、前上顎骨幅の左右非相称性と関連する傾向を示した。マイルカ科型の波形を持つ種では、ネズミイルカ科型の波形を持つ種よりも前上顎骨幅の左右非相称性が顕著な傾向があった。また、クリックスのピーク時最高周波数が鼻骨の幅と負の相関を持ち ($r = -0.92, p < 0.01$, スピアマンの順位相関検定)、鼻骨の幅が大きい種ほど低い鳴音を用いる傾向があった。さらに、鳴音周波数帯と鼻骨幅の左右非相称性を比較したところ、マイルカ科の13種についてホイッスルの周波数帯との有意な相関が検出され ($r = 0.82, p < 0.01$)、この結果は今まで指摘されたことのない相関であった。解剖結果と合わせて考えると、鼻骨および後部鼻額骨囊の大きさが鳴音発生に関わることが示唆されたが、左右非相称性がなぜ鳴音周波数と相関したのかは現在のデータからでは明らかにできなかった。左右非相称な形態が生じた理由の解明のためには、ハクジラ亜目鯨類の種特異性を踏まえつつ、行動や鳴音特性に加え、発生過程を含めた形態を調査していくことが必要である。