

成長に伴うマイルカの頭骨形態の変化について

山本 智¹⁾ 谷田部 明子²⁾

The changing shape of a common dolphin's skull throughout its growth process

Satoshi T. Yamamoto¹⁾ and Akiko Yatabe²⁾

要 旨

鯨類の頭骨がもつテレスコーピング(Telescoping)という形態学的特徴は、呼吸や発声、摂餌などを水棲生活へ適応した結果と考えられているが、新生仔は成体と異なり、未発達のまま出生する。そこで、本研究では新生仔から成体までの93個体のマイルカ *Delphinus delphis* の頭骨を用いて外観の観察および計測を行い、成長に伴う形態変化とその意義を考察した。頭骨背側面の外観所見より、幼若時には吻部に対し脳頭蓋部が相対的に大きく、間頭頂骨および頭頂骨、前頭骨が大きく視認できた。計測より、頭蓋骨基底長(CBL)に対する吻の長さ(LR)、吻先端から骨性外鼻孔までの距離(DRE)の値は、それぞれ右肩上がりにほぼ直線的に増加するとの結果を得た。しかし、CBLに対するLRおよびDREのプロポーシオンはその値が段階的に増加する傾向にあった。特にDREではこの傾向が強く、間頭頂骨が前頭骨に覆われることで脳頭蓋部全体の伸長が非常に緩やかな時期、テレスコーピングがほぼ終了し吻部の伸長が脳頭蓋部より早い時期、頭骨におけるプロポーシオンを保ちながら吻部と脳頭蓋が伸長する時期に分かれていた。

これらの結果から、脳頭蓋が吻部に対して相対的に大きく見えることや成長に伴うプロポーシオンの変化に、間頭頂骨が影響を与えている可能性が示唆された。また、テレスコーピングが未発達のまま出生するメリットの一つに、前頭骨および間頭頂骨は脳頭蓋の構成骨であることから、脳の容積の確保が挙げられた。

一方、デメリットの一つとしてエコロケーション時に音響反射鏡として機能する脳頭蓋の凹形状部が未完成のため、摂餌に用いるエコロケーションが十分に行えない可能性が考えられた。しかし、新生仔の時期は授乳を受けるため、このデメリットはほとんど影響がないと考えられ、脳の容積の確保は摂餌機能に関する器官や能力のすべてに優先する可能性があると考えられた。

Abstract

“Telescoping” is a unique morphological feature of cetacean skulls which previous studies have suggested is the result of aquatic adaptation of abilities such as breathing, sound production, and feeding. We think these abilities are necessary for both newborns and adults, but telescoping is not yet complete at birth. Hence we examined changes to shape during the growth process, and why those changes occurred, through observation of external features and actual measurements of the skull of 93 common dolphins *Delphinus delphis* in different stages of growth, from newborns to adults. According to observation of external features on the dorsal aspect of the skull, in young common dolphins the braincase was relatively large compared to the rostrum, and large areas of the interparietal, parietal and frontal bones were visible. These results are the same as for previous studies. According to the measurements, condylobasal length (CBL) and length of rostrum (LR), and CBL and distance from tip of rostrum to external nares (DRE) had an almost linear positive correlation. However, the ratios of LR and DRE to CBL did not increase constantly, having a tendency to increase in three phases. This was especially the case for the ratio of DRE to CBL. In the first phase, the braincase extended little due to the interparietal bone being overlapped by the frontal bone. Extension of the rostrum was faster than the braincase after the first phase, and in the last phase, rostrum and braincase extended with proportions maintained. These results suggest that the interparietal bone has an effect on the braincase appearing relatively large and on changing proportions throughout growth. One merit of incomplete telescoping of the skull, given that frontal bone and interparietal bone are components of the braincase, would be to ensure brain volume. On the other hand, a possible demerit is insufficient ability to perform echolocation given that the concave part of the skull, which functions as an acoustic mirror for echolocation sounds, is incomplete. However, this demerit may have little effect on newborns, which are nursed by their parents. We considered the possibility that the incomplete telescoping of a newborn's skull is due to ensuring brain volume having priority over feeding-related organs and all abilities.

1) 日本セトロジー研究会 〒115-0042 東京都北区志茂 2-50-2

1) *Japan Cetology Study Group, 2-50-2 Shimo, kita-ku, Tokyo 115-0042, Japan.*

2) 東京海洋大学海洋科学部 〒108-8477 東京都港区港南 4-5-7

2) *Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo, 108-8477, Japan.*

はじめに

鯨類の頭骨は、テレスコーピング(Telescoping)という特異な形態学的特徴をもつことが知られている(Winge 1921, Miller 1923, Kellogg 1928)。この特徴は、ムカシクジラ類から現生鯨類へと水棲適応を進めるなかで獲得したもので、Miller(1923)は、現生鯨類のテレスコーピングは、ムカシクジラ類のそれと比べ発達していると指摘している。テレスコーピングという頭骨の再構成は、頭骨の構成骨が、筒を重ねて縮めた望遠鏡(telescope)のように背腹に重なっている状態を指す。ハクジラ類のテレスコーピングは、まず、上顎骨が前頭骨の上に重なり、後頭骨と接触するまで伸長し、次に、前頭骨が眼窩の上部を覆う(Winge 1921, Miller 1923)。また、テレスコーピングの過程で、頭頂部では、背側に位置する間頭頂骨の観察できる範囲が縮小していく(Perrin 1975, Ito and Miyazaki 1990)。これらの結果、成長とともに、鼻道が直立し、外鼻孔の頭頂付近への移動などが起こる。

テレスコーピングの意義は、遊泳への適応(Winge 1921, Miller 1923)、水面での呼吸を容易にするため(Slijper 1962)、ハクジラ類では発声、ヒゲクジラ類では摂餌のため(Gaskin 1982)などと考えられている。しかし、遊泳能力が成体と比べて低く、特に親とのコミュニケーションが必要と考えられる新生仔の段階では、テレスコーピングの発達は完了していない。また、新生仔の頭骨の特徴として、吻部および脳頭蓋部がそれぞれ占める割合が成体と大きく異なることが指摘されている(Ito and Miyazaki 1990)。

そこで、本研究ではマイルカ *Delphinus delphis* を対象とし、新生仔から成体までの頭骨標本を観察することで、テレスコーピングや、それによって脳頭蓋が経る変化とその意義を検討することを目的とした。

材料・方法

国立科学博物館に所蔵されている、93個体のマイルカの頭骨標本(補遺1)を使用した。本テーマを検討するに当たって、マイルカを選定したのは、新生仔(体長105.0cm:最小個体 M27134)から成体(体長256.5cm:最大個体 M26613)まで各成長段階の標本が最も多く所蔵されていたためである。

外観の変化は、頭骨背側面の構成骨の位置を観察し、写真とスケッチにより記録した。また、テレスコーピングの状態について、成体時の形態をテレスコーピングの「発達が完了した」、またそこに至る過程を「発達する」と暫定的に定義し、記載した。この定義に当たって

は、Miller(1923)がハクジラ類及びヒゲクジラ類のテレスコーピングを、ムカシクジラ類に比べ発達している(conspicuously developed)と記載していることに従った。計測は、Perrin(1975)をもとに、テレスコーピングの結果で起こる外鼻孔の移動を捉えるのに有効だと考えられる項目を加えるなど一部改変し、計53項目で行った(補遺2)。このなかで、成長に伴う外鼻孔の頭頂への移動を視覚化するため、特に頭蓋骨基底長(Condylbasal length:CBL)と吻の長さ(Length of rostrum:LR)の値および吻先端から骨性外鼻孔までの距離(Distance from rostrum to external nares:DRE)について検討した(図1)。また、LRおよびDREの値については、頭骨に占める割合を検討するため、CBLを100%として各部位の値を百分率で表したプロポーションを取った。これらの値から、成長に伴う頭骨形態の変化を捉えることを試みた。

なお、外部形態および計測値の検討に当たっては、左右の前眼窩切痕を結んだ線(図1点線)を吻基部とし、暫定的にそれより吻側を吻部、尾側を脳頭蓋部とした。

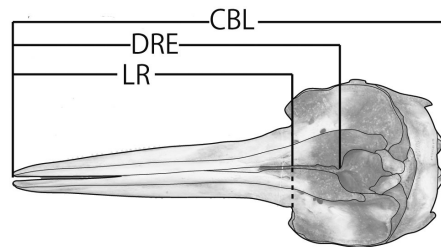


図1 比較に使用した計測部位
CBL:頭蓋骨基底長、LR:吻の長さ、DRE:吻先端から骨性外鼻孔までの距離

結果

外部形態からみた頭骨背側面の形態変化

頭骨を観察すると、新生仔(CBL:280mm)では頭頂部に左右の頭頂骨と間頭頂骨を観察することができた(図2a)。

CBLが341mmの個体(図2b)では、すでに頭頂骨は側面へ移動し側頭窩を形成、前頭骨が尾側へ伸長し、新生仔で見えていた間頭頂骨は、前頭骨に大きく覆われていた。CBLが341mmを超える個体では、吻側大部分が前頭骨にさらに覆われ、間頭頂骨の観察できる範囲はわずかであった(図2c、d)。

また、成長に伴い、吻部は著しく伸長し、新生仔ではCBLに対して半分程度だったLRは、最終的に3分の2を占めるまでになった。しかし、前頭骨や間頭頂骨、上後頭骨、頭頂骨などで形成される脳頭蓋部の吻尾側方向の伸長は、吻部に比べて緩やかであった(図3)。

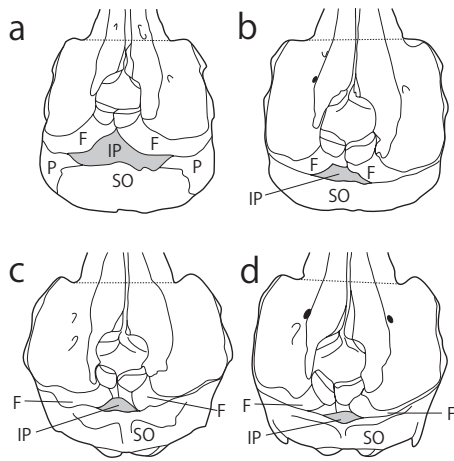


図2 CBL各段階の脳頭蓋背面模式図
 間頭頂骨(灰色部)は成長に伴い見える範囲が小さくなる。スケールは脳頭蓋の長さで統一した
 IP: 間頭頂骨、SO: 上後頭骨、P: 頭頂骨 F: 前頭骨
 a: M27134 (CBL 280mm) b: M26353 (CBL 341mm)
 c: M27811 (CBL 429mm) d: M26613 (CBL 542mm)

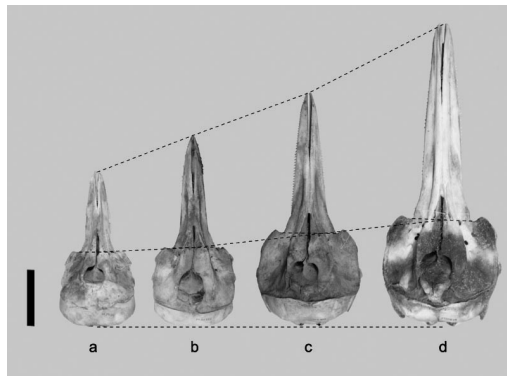


図3 成長に伴う頭骨背面の形態変化
 X物部の伸長に比べ、脳頭蓋部の伸長は緩やかである(スケールは10cm 個体はFig.2と同じ)

計測値からみた頭骨形態の変化

計測の結果、CBLは280~542mmの値をとり、最大値は最小値の1.93倍となった。LRとDREの計測結果は、CBLをx軸にとり散布図にまとめた(図4、5、6、7)。

LRの最小値は149mm、最大値は350mmで、その差は201mm、最大値は最小値の2.35倍だった。LRは、CBLの伸長に伴い、右肩上がりにほぼ直線的に分布した(図4)。しかし、CBLに対するLRのプロポーシオンは、CBLが450mm付近までは計測値と同様に分布するものの、それ以降はやや横ばいに分布していた(図5 矢印部)。

DREの最小値は178mm、最大値は400mmで、その差は222mm、最大値は最小値の2.25倍だった。DREの計測値は、CBLの伸長に伴い、右肩上がりにほぼ直線的に分布していた(図6)。しかし、DREのプロポーシオンは、CBLが350mm付近までは右肩上がりにほぼ直線的に分布するものの、それ以降は分布の傾きを緩やかにし、500mm付近からはほぼ横ばいに分布していた(図7 矢印部)。

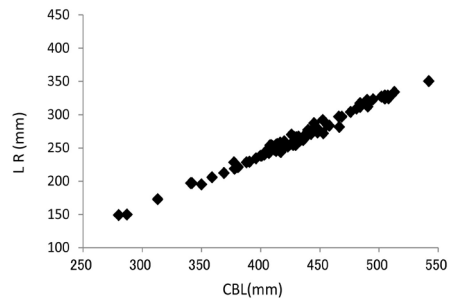


図4 CBLに対するLR

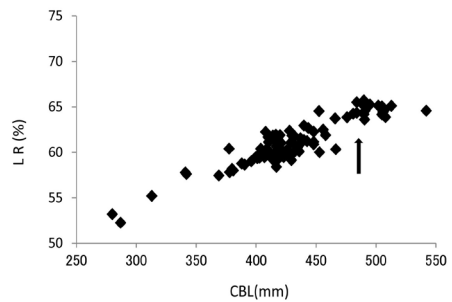


図5 CBLに対するLRのプロポーシオン

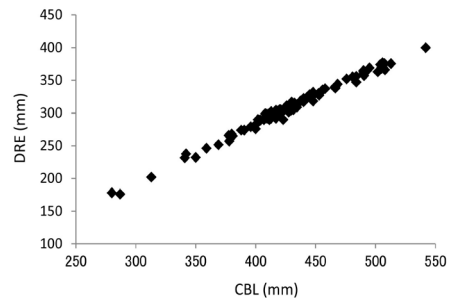


図6 CBLに対するDRE

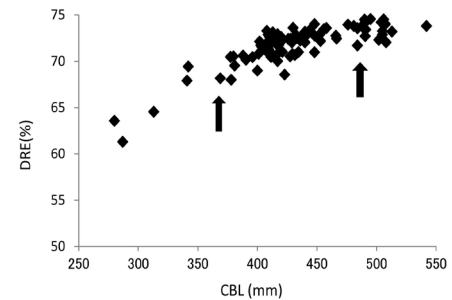


図7 CBLに対するDREのプロポーシオン

考察

頭骨背面の形態所見から、新生仔は成体に比べて、吻部に対する脳頭蓋部が著しく大きいとの結果を得た。これは、これまで報告されている、Perrin(1975)によるマダライルカ *Stenella attenuata* とハシナギイルカ *Stenella longirostris*、Ito and Miyazaki(1990)によるスジイルカ *Stenella coeruleoalba* と同様の所見であった。この脳頭蓋部が大きく見える要因の一つとして、成体に比べて脳頭

蓋に対する吻部の伸長が進んでいないこと(図3)、間頭頂骨、頭頂骨、前頭骨が脳頭蓋部に大きく観察できることが考えられる(図2)。

先行研究では、Flower(1885)に図示されているものを除き、テレスコーピングや頭骨の構成の記載の中で、前頭骨が間頭頂骨へ重なることに触れているものはない。先行研究では、上後頭骨あるいは前頭骨と間頭頂骨を分けて記載していないことも考えられるが、この点は、他種の形態を検討し、差異がなければ、マイルカ科のテレスコーピングの特徴および過程の一つとして言及する必要があると考える。

計測結果より、LRおよびDREの値は、CBLの成長に対してほぼ右肩上がり直線上に分布するが(図4、6)、プロポーシオンを取ると、LRはCBLが470mm付近で、DREはCBLが350mmおよび500mm付近で傾きを緩やかにしていた(図5、図7矢印部)。このプロポーシオンの変化を考慮し、著者は頭骨の成長過程を三つの段階に分けた。

第一段階(CBL:~350mm付近)では、頭骨を構成する個々の骨は大きく成長するものの、間頭頂骨に前頭骨が重なっていくため、脳頭蓋部全体としての伸長はわずかとなる。これに対し、吻部は一定の速度で伸長しているため、CBLに占めるDREの割合は急激に増加する。ただし、この範囲では標本の数が少ないこと、LRではこの傾向が顕著ではないことは検討が必要である。

第二段階(CBL:350~500mm付近)では、吻部は引き続き一定の速度で伸長を続けているが、前頭骨の間頭頂骨への重なりはほぼ終了し、脳頭蓋部としての吻尾側方向への伸長が始まる。このため、CBLに占めるLR、DREの割合の増加速度はやや緩やかになる。

第三段階(CBL:500mm付近~)では、LRおよびDREと脳頭蓋部の伸長はそのプロポーシオン比を保ったまま、伸長する傾向にあるため、CBLに占めるLRおよびDREの割合はほぼ横ばいになる。

上記の段階を踏む上で、特に第一段階におけるCBLに対するDREのプロポーシオン値の分布は、外観所見と合わせると前頭骨が間頭頂骨に重なる過程によって影響を受けている可能性が高いと考えられる。このことから、計測値からも間頭頂骨が頭骨の発達過程において、テレスコーピングという骨が重なる状態を作り、鼻道を直立させる役割の一部を果たしている可能性が高いと考えている。

出生間もない時点で、吻部のテレスコーピングは発達している。つまり、前上顎骨が上顎骨に重なり、上顎骨が前頭骨に重なっている。これに対し脳頭蓋部における前頭骨と間頭頂骨の重なりや、頭頂骨の位置については未

発達であり、成体とは異なる。

新生仔における脳頭蓋部のテレスコーピングが発達していないことによるメリットとして、脳の容積の確保が挙げられる。発達が完了すると、前頭骨が間頭頂骨に重なることが脳頭蓋部の容積を減少させる要因の一つとなることから、これを避ける役割があると考えられる。

一方、機能的なデメリットとして考えられるのは、鼻道とその周辺器官によって発生させるエコロケーション時の高周波を、前方に集める音響反射鏡(acoustic mirror)の役割に支障をきたす可能性である。

Evans and Prescott(1962)は、ハンドウイルカ *Tursiops truncatus* を用いた研究で、高密度な前上顎骨が、放射状の反射板(parabolic reflector)の機能を果たすと指摘している。また、Moore(1981)は、Evans and Prescott(1962)の指摘を踏まえ、鼻道の尾側に位置する脳頭蓋部の凹状の形態が、音の反射鏡として機能する可能性を指摘している。

これを、Flower(1885)が図示しているヒレナガゴンドウ *Globicephala melas* の頭骨矢状断面の構成と、マイルカが同様であるとすると、この反射鏡の役割を、前頭骨と間頭頂骨も果たすことになる。

従って、テレスコーピングの発達が完了しないことは、この反射鏡が厚みもしくは密度の点で不完全な状態になる可能性がある。しかし、これは、エコロケーションに使われる音が索餌などに利用されていること(Gaskin 1982)を考慮すると、授乳を受ける幼児期には影響がほとんどないと考えられる。マイルカは9~11カ月齢で胃内容物からミルクがなくなり(Evans 1994)、また、生後約1年でCBLが340~380mmまで伸長することが知られている(Amaha 1994)。本研究の結果より、CBLが約340mmでテレスコーピングの発達がほぼ完了していることから、離乳し、索餌能力などが必要になる時期までには、エコロケーションに必要な頭骨形態を獲得している可能性が示唆された。

テレスコーピングは、遊泳への適応(Winge 1921, Miller 1923)、水面での呼吸を容易にするため(Slijper 1962)、ハクジラ類では発声、ヒゲクジラ類では摂餌のため(Gaskin 1982)などと考えられている。本研究では、授乳を受けることで新生仔はテレスコーピングが未発達であるデメリットを補っていると考察した。これは、裏を返すと、ハクジラ類におけるテレスコーピングの意義が発声のためであるとするGaskin(1982)を支持する結果となる。しかし、遊泳への適応や水面での呼吸に対する検討は本研究の結果ではできないため、今後、テレスコーピングの発達に伴う遊泳方法や発声能力の変化、

脳と脳頭蓋の容積の変化などを精査することで、テレスコピングの本質的な意義が明らかになると考えられる。

謝辞

本研究を行うに当たり、国立科学博物館、山田格先生には標本の提供と貴重なご助言を頂きました。この場をお借りして、感謝いたします。

引用文献

- Amaha, A. (1994) Geographic variation of the common dolphin, *Delphinus delphis* (Odontoceti : Delphinidae). Ph.D Thesis Tokyo University of Fisheries. 211pp., Japan.
- Evans, W.E. and Prescott, J.H. (1962) Observations of the sound production capabilities of the bottlenose porpoise: A study of whistle and clicks. *Zoologica*, N. Y., 47 : 121-128.
- Evans, W.E. (1994) Common dolphin, White-bellied porpoise *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758. In Ridgway S. H. and Harrison, R. (Eds) *Handbook of Marine Mammals*. Vol.5 The First Book of Dolphins. Academic Press : 191-224., London and New York.
- Flower, W.H. (1885) *Osteology of the mammalia*. Macmillan & C. London 383pp.
- Gaskin, D.E. (1982) *The ecology of whales and dolphins*. Heinemann. 459pp.
- Ito, H. and Miyazaki, N. (1990) Skeletal development of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* in Japanese Waters. *J.Mamm.Soc. Japan*, 14(2):79-96.
- Kellogg, A.R. (1928) The history of whales ? their adaptation to life in water. *Q.Rev. Biol.*, 3 : 29-76, 174-208.
- Miller, G.S. (1923) The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 76 (5) : 1-71.
- Moore, W. J. (1981) *The mammalian skull*. Cambridge University Press. 369pp.
- Perrin, W.F. (1975) Variation of spotted and spinner porpoise (Genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*. 206pp.
- Slijper, E. J. (1962) *Whales*. Hutchinson. 475pp.
- Winge, H. (1921) A review of the inter relationship of the cetacean. *Smithsonian Miscellaneous collection*, 78(8) : 1-97.

補遺 1 計測標本

M5098 M23718-23726 M24642 M24646 M24647
M24698 M24780 M24826 M25011-25013 M25015
M25016 M25180 M25226 M25235-25239 M25243-
25249 M25260-25264 M25250-25259 M26194
M26233 M26234 M26238 M26350-26354 M26401
M26473 M26612 M26613 M26717 M27073-27076
M27134-27136 M27810-27818 M27856 M27858
M28350 M28353 M29624 M29635 M29636 M29658
M29770 M29791 M29792 M30116 M38356

補遺 2 計測項目 (Perrin, 1975 に追記)

1. Condylbasal length
2. Length of rostrum
3. Width of rostrum at base
4. Width of rostrum at 60mm
5. Width of rostrum at midlength
6. Width of premaxillaries at midlength of rostrum
7. Width of 3/4 length
8. Distance from tip of rostrum to external nares
9. Distance from tip of rostrum to internal nares
10. Greatest preorbital width
11. Greatest postorbital width
12. Least supraorbital width
13. Greatest width of external nares
14. Greatest width across zygomatic processes of squamosal
15. Greatest width of premaxillaries
16. Greatest parietal width
17. Vertical external height of braincase
18. Internal length of braincase
19. Greatest length of left posttemporal fossa
20. Greatest width of left posttemporal fossa
21. Major diameter of left temporal fossa proper
22. Minor diameter of left temporal fossa proper
23. Projection of premaxillaries beyond maxillaries measured from tip of rostrum to line across foremost tips of maxillaries visible in dorsal view
24. Distance from foremost end of junction between nasals to hindmost point of margin of supraoccipital crest
25. Length of left orbital-from apex of preorbital process of frontal to apex of postorbital process
26. Length of antorbital process of left lacrimal
27. Greatest width of internal nares

28. Greatest length of left pterygoid
29. Greatest width of anterior overhang of supraoccipital crest
30. Greatest length of bulla of left tympano-periotic
31. Greatest width of bulla of left tympano-periotic
32. Greatest length of periotic of left tympano-periotic
33. Greatest width of periotic of left tympano-periotic
34. Length of upper left tooth row
35. Number of teeth-upper left
36. Number of teeth-upper right
37. Number of teeth-lower left
38. Number of teeth-lower right
39. Length of lower left tooth row
40. Greatest length of left ramus
41. Greatest height of left ramus
42. Length of left mandibular fossa
43. Length of basihyal along midline
44. Greatest width of basihyal
45. Greatest width of left thyrohyal proximally
46. Greatest length of left thyrohyal
47. Greatest width of left stylohyal
48. Greatest length of left stylohyal
49. Width of premaxillaries at base of rostrum
50. Width of premaxillaries at 60mm of rostrum
51. Width of premaxillaries at 3/4 length of rostrum
52. Length of left premaxillary
53. Length of right premaxillary