

三重大学大学院生物資源学研究科

博士論文

完全水中適応した哺乳類の  
あくびに関する行動学的研究  
(Behavioural studies on yawning  
in fully aquatic mammals)

生物資源学研究科 生物圏生命科学専攻

榎津 晨子

## 目次

緒言	1
第 1 章 鯨目ハクジラ亜目のあくび様行動	1 8
緒言	1 8
1-1 ハンドウイルカのおくび様行動	2 2
1-1-1 おくび様行動とその抽出方法	2 2
材料と方法	2 2
結果	3 1
1-1-2 おくび様行動と活動の日周性	3 4
材料と方法	3 5
結果	3 8
考察	4 1
1-2 ミナミハンドウイルカのおくび様行動	5 0
材料と方法	5 1
結果	5 4
考察	5 5

1-3  他 の ハ ク ジ ラ 亜 目 の あ く び 様 行 動 . . . . .	5 8
材 料 と 方 法 . . . . .	5 9
結 果 . . . . .	6 5
考 察 . . . . .	7 8
第 2 章  海 牛 目 の あ く び 様 行 動 . . . . .	8 6
緒 言 . . . . .	8 6
材 料 と 方 法 . . . . .	8 8
結 果 . . . . .	9 1
考 察 . . . . .	9 3
第 3 章  哺 乳 類 の あ く び に お け る 持 続 時 間 の 決 定 要 因 . 9 7	
緒 言 . . . . .	9 7
3-1  鯨 目 と 海 牛 目 に 近 縁 な 陸 生 哺 乳 類 の あ く び . . .	1 0 0
材 料 と 方 法 . . . . .	1 0 0
結 果 . . . . .	1 0 4
考 察 . . . . .	1 0 7
3-2  完 全 水 中 適 応 種 の あ く び の 進 化 . . . . .	1 1 2

3-2-1 あくびの持続時間と脳重量の関係 . . . . .	1 1 2
材料と方法 . . . . .	1 1 2
結果 . . . . .	1 2 0
3-2-2 あくびの持続時間と口開け角度の関係 . . . . .	1 2 2
材料と方法 . . . . .	1 2 2
結果 . . . . .	1 2 9
考察 . . . . .	1 3 2
総合考察 . . . . .	1 5 0
要約 . . . . .	1 6 8
謝辞 . . . . .	1 7 4
引用文献 . . . . .	1 7 6
図表 . . . . .	1 9 4
附表 . . . . .	2 1 8

## 緒言

一般に脊椎動物の行動は遺伝的にプログラムされており、形態などと同様、自然選択や性選択といったプロセスを経ながら進化してきたと考えられている（デイビスら，2015）。つまり、ヒト *Homo sapiens* を含めた多くの動物が同じ行動を有する場合、その行動は進化の過程において淘汰されずに残ってきた重要な（もしくは不利益にならない）行動であると言える。ヒトの行動を研究する場合は、被験者に内的な状態などを報告させることができ、また医学の進歩の恩恵を受けられることから、研究が容易に進展する。しかし、ヒトのみを研究対象とすると、ヒトの行動がかなり特殊化していることから、ヒトのみにしか通用しない主張になってしまう危険性を孕んでいる。この点において、ヒトと同じ行動をする動物を対象に研究することは、ヒトの行動と比較でき、行動の根源的な機能やメカニズムを明らかにできる。

このことは、ヒトの疾患に関与するいくつかの行動のメカニズムを解明する上で役に立つ可能性がある。例えば Morisaka et al. (2013) のイルカの夢精に関する研究で整理

されているように，夢精という現象は，ヒトを含め，齧歯目や奇蹄目，偶蹄目といった哺乳類で見られる．ラット *Rattus norvegicus* では夢精が見られることから，夢精と脊髄神経の関係を調べることにより，ヒトの脊髄神経疾患と夢精のメカニズムを明らかにする試みが行われている（Carro-Juárez et al., 2003）．ヒトとヒト以外の脊椎動物にみられる類似した行動の比較研究から得られる情報は，ヒトの疾患に関する研究を飛躍的に進める可能性をもつ．また，動物の疾病などに密接に関係する行動については，その動物からの生体サンプリングを伴う生理学的な指標を用いず，動物の行動を観察することで疾病の予測が可能となるため，動物の健康および福祉に役立つことも多い．例えば，黄疸という症状に加え，無気力や嘔吐を伴う場合は肝炎と診断され，体をしきりに掻く場合は白癬菌症と診断できるなど，行動観察が診断に重要な場合も多い（ホセイら，2011）．このように，動物の行動を研究することは，その動物の理解を深めるだけでなく，同様の行動をするその他の動物やヒトの理解を深めることができる点で重要である．

本研究では、動物の行動の中でも、「あくび」に焦点を当ててみる。あくびは不随意で、口をゆっくり大きく開けて吸気を行い、口開けの大きさが極大に達してそれを保ち、呼気を行いながら口を素早く閉じる、3つの段階で定義される行動である (Barbizet, 1958)。魚類 (Rasa, 1971; Baenninger, 1987)、両生類 (Bakkegard, 2017; Hartzell et al., 2017)、爬虫類 (Luttenberger, 1975)、鳥類 (例えば, Sauer and Sauer, 1967)、哺乳類 (例えば, Baenninger, 1987) といった脊椎動物の幅広い分類群において、あくびやそれに類似した行動がみられることが確認されている。したがって、あくびは進化的に保存されており、またヒトやマウス *Mus musculus* の個体発生段階の初期で観察できることから (Sepulveda and Mangiamarchi, 1995; Smotherman and Robinson, 1987)、ヒトだけではなく、少なくとも他の哺乳類においても同じ発生学的起源を持つことが考えられ、神経生理学的な発達にとって重要な行動であると考えられる (Walusinski, 2006)。

あくびが起こるメカニズムに関する研究は、実験下でヒトや齧歯目に対して行われている。麻酔をかけたラットでは、

視床下部室傍核を化学的または電氣的に刺激することであくびが誘発されることが報告されており (Sato-Suzuki et al., 1998), 少なくとも哺乳類では, あくびに視床下部室傍核が関与している可能性が示唆されている (Krestel et al., 2018). Teive et al. (2018) のレビューでは, 脳内におけるヒトのあくびのメカニズムを神経生理学的に説明しており (図 1), 視床下部室傍核内でドーパミンによりオキシトシン産生が活性化し, オキシトシンは海馬や脳幹網様体におけるコリン作動性ニューロンの活動を活性化する. この活性化により, アセチルコリンがムスカリン性受容体を介してあくびを誘発すると考えられている. また, あくびが発生している時, 脊髄における吸息性ニューロン, 脳幹における第 5 脳神経 (三叉神経運動核), 第 7 脳神経 (顔面神経核), 第 9 脳神経 (下唾液核), 第 10 脳神経 (迷走神経背側核), 第 12 脳神経 (舌下神経核), 横隔膜神経が働き, さらに肋間筋による運動の補助を介することで咽頭が通常の 4 倍に拡張し, 声帯の最大外転により喉頭が開くとされる (Walusinski, 2006). ヒトのあくびは, 特定の病気に罹患したり, 特定の



状態になったりする場合に発生量が増減することが知られている。例えば、パーキンソン病に罹患しているヒトでは、あくびが出現しなくなる (Walusinski, 2010)。パーキンソン病はドーパミンの欠乏により、身体の運動能力の低下やうつ病、不眠などを起こすが、このような神経症状があくびの発生や抑制に影響を与えていると考えられている。薬理的には辺縁系における D3 ドーパミン受容体がこの現象に関与していることが示されている (Collins et al., 2007)。また子供など若年層では、睡眠負債 (眠気) があるとあくびが増加する (Walusinski, 2010)。眠気は、様々な状況での日中の居眠りを尺度化する、エプワーススコアを用いて評価することができるが、子供ではあくびの多発を眠気の評価の材料とすることができる (Walusinski, 2010)。眠気の評価を行うことで、睡眠時無呼吸症候群や他の病気による過眠症などの発見、あるいは子供においては過剰な興奮状態、または注意力欠如の発見につながる (Walusinski, 2010)。さらに、年齢に関係なく、満腹状態の胃で起こる消化不良や大腸が過敏な状態の時にはあくびが増加するが、腸は副交感神経と密接にか

かわっており，交感神経・副交感神経の調整に関わる視床下部に影響を及ぼすことが考えられ，これによりあくびが増加すると考えられる（Walusinski, 2010）．他にも，偏頭痛や脳卒中，てんかん，チック症，不安障害もあくびの出現と関連する病気として挙げられる（Daquin, 2001；Walusinski, 2010）．したがって，あくびはヒトの疾患や生理・精神状態に関係する行動であり，ヒトやラットにおいてはあくびの発生メカニズム，つまり，あくびがどのような神経伝達物質によって制御されているのかについて明らかにされつつある．その他の哺乳類においては，あくびと疾病の関係の研究が少ないが，マントヒヒ *Papio hamadryas* において，あくびが社会的な緊張や不安といったストレスに関する信頼性の高い指標となる自己指向性転位行動の一つとして観察されることから（ホセイら，2011），あくびがその個体の状態を表す指標となり，疾病の発見にも有用である可能性がある．

前述したとおり，あくびがどのように起こるのか，というメカニズムに関しては解明されている点が多いが，あくびの機能については，様々な仮説が提唱されているものの，それ

それぞれの仮説について、実験による証拠が得られているものは少ない。その仮説のうちの一つとして、社会的仮説がある。これは、コミュニケーション仮説とも呼ばれ、あくびの伝染、つまり誰かのアくびを見たり、聞いたりしたことによってあくびが起こる現象（Provine, 1986）が引き起こされる。この仮説では、あくびが自身の眠気や退屈、ストレスといった状態を他者に伝える機能をもつとしている（Baenninger et al., 2010）。その他、複数の生理学的仮説がある。ここではヒトに関する3つの主要な生理学的な仮説を挙げる。まず、あくびが覚醒や警戒を維持すると考える、覚醒仮説（arousal hypothesis）である。この仮説では、眠気や睡眠不足の影響を受けた僧帽筋や咬筋があくびによって収縮し、三叉神経核や網様体、青斑核といった構造を刺激することで、あくびが皮質の活性化（覚醒）を促すと考えている（Walusinski and Deputte, 2004；Guggisberg et al., 2010）。この仮説に関連して、眠気がある時や疲労時において脳脊髄液中に睡眠物質（プロスタグランジン D2 やアデノシン）が増加したところにあくびが発生し、これらの物質を一掃することで外部や記

憶へ注意を向ける（警戒，覚醒する）ように改善するといったメカニズムが考えられている（Walusinski, 2006；Walusinski, 2014）。次に，あくびが体内の酸素と二酸化炭素の恒常性を維持すると考える，呼吸循環仮説（respiratory and circulatory hypothesis）である。この仮説は，血液や脳への酸素供給が不十分な場合や，体内で酸素が減少して逆に二酸化炭素が増加した場合にあくびが起こり，体内の酸素・二酸化炭素のバランスをとるというものである（Guggisberg et al., 2010）。しかし，この仮説は，ヒトにおいて高濃度の二酸化炭素や酸素に曝されたり，運動して体内の酸素が不足した状態になったりしてもあくびの回数に変化がないことから否定されている（Provine et al., 1987）。3つ目は，あくびが脳温度の恒常性を維持すると考える，ブレインクーリング仮説（brain cooling hypothesis）である。この仮説は脳内の温度が上昇する，てんかんや脳卒中といった疾病，ストレスや不安といった心理状況，睡眠不足による眠気や起床時における運動量や脳活動の増加がある場合に，あくびをすることで体内や脳内の血流が変化し，その結果，脳の温度が低下する

と考えるものである (Gallup and Gallup, 2008). この仮説では、あくびによる血流変化によって体内に起こる変化に関して、複数の可能性が挙げられている。例えば、あくびの際に表情筋の収縮と弛緩が起こることで脳血流が動いて脳温度を下げる、あるいはあくびをする直前の血圧と心拍数の上昇で体内の血流が動いて体温や脳温度が下がる、また、あくびによる吸気によって肺に空気を取り込むことで、肺から脳に向かう血流の温度が冷やされる、である (Gallup, 2007; Gallup and Gallup, 2008). これらの体温や脳温度の低下は、あくびによって起こった血流の変化や脳血流の増加がラジエーターのように作用することで起こり、特に脳内の温度を下げ、脳温度の恒常性の維持に貢献するとされている (Gallup, 2007).

上記のヒトの3つの仮説については、現在、様々な研究が行われているが、動物に関してこれらの仮説を支持する研究はあまり行われてこなかった。しかし、Gallup et al.

(2016) および Massen et al. (2021) において、ヒトを含む陸上であくびをする哺乳類および鳥類のあくびの持続時間と

脳に関する生理学的な数値との関係を調べた。ブレインクーリング仮説において、あくびによる吸気によって脳温度を下げる可能性があることから、あくびの持続時間（吸気にかかる時間）が種の脳重量と正の相関、すなわち、あくびの持続時間が長くなればなるほど、あくびによる吸気量は増加し、結果として体内の血流を増加させ、脳の温度を下げる事が予想される。そこで、Gallup et al. (2016) および Massen et al. (2021) は、あくびの持続時間と脳重量や皮質ニューロン数、EQ、さらには体重と進化系統から推測された脳重量と脳重量の実測値の差が、強い正の相関を示すことをつきとめ、ブレインクーリング仮説を支持した。

ヒト以外の動物のあくびについての機能はあまり研究が進んでいないが、あくびが起こる状況については様々であり、哺乳類ではライオン *Panthera leo* とマンドリル *Mandrillus sphinx* において、あくびは休息時に発生し、発生頻度は固定された給餌時間の前に増加すると報告され (Baenninger, 1987)、オタリア *Otaria flavescens* では、休息時にあくびが最も多く発生することに加え、個体間の闘争後にあくびが発

生したことから社会的ストレスとの関連が示唆されている (Palagi et al., 2019). Palagi et al. (2019) では, オタリアにおいてあくびが発生する状況が複数あることから, あくびの持つ機能は多様であることも示唆している. また, 哺乳類以外の脊椎動物でも, あくびが起こる状況について行動学的に観察されており, 魚類のベタ *Betta splendens* では, 別の個体への社会的な反応 (Baenninger, 1987), 両生類のレッドヒルズサラマンダー *Phaeognathus hubrichti*, 爬虫類のヘルマンリクガメ *Testudo hermanni* やヨーロッパヌマガメ *Emys orbicularis* では, 飢餓や摂食の時間の直前 (Luttenberger, 1975; Bakkegard, 2017), 鳥類のセキセイインコ *Melopsittacus undulatus* では, 捕まえられることに対するストレス反応 (Miller et al., 2010), ダチョウ *Struthio camelus australis* では, 疲労時 (Sauer and Sauer, 1967) に起こると報告されている. このように, 脊椎動物において, あくびの発生は外因と内因のどちらの影響も受けると考えられる.

これらの動物において, 多くの研究のあくびの定義は, 「あくびにみえる口開け行動」として, 研究者がその目でみ

つける方法を採用している。つまり，研究者があくびにみえる口開け行動をすべて「あくび」とみなしている。いくつかの研究においては，あくびの定義を「深く吸気を行いながら口を開け，口が最大に開くまで」とし，この時，鰭脚類ではひげが立ち上がり，唇が動いて歯をむき出しになる（Palagi et al., 2019）としている。また，持続時間については口を開けて息を吸うよりも，口を閉じて息を吐くほうが速いともしている（Palagi et al., 2019）。あるいは，「フェーズ 1：頭部が体の正中矢状面で上方に持ち上げられ，口がゆっくり開くが歯は唇に覆われたままで，フェーズ 2：頭部が最上部まで持ち上げられ続け，背が真っすぐ伸び，口が大きく開き，歯や歯茎がみえ，深い吸気を伴い，フェーズ 3：頭や背を下げ，口をパクッと閉じて唇が急速に歯を覆う」（Deputte, 1994）としている。客観的な定義としては，ヒトの胎児のあくびの研究において採用されていた「口をゆっくり開き，口開けの大きさが最大に達した後，大きく開け続け，すぐに元の位置に戻る」および「口を開いてから最大に達するまでの時間が，最大に達してから口を閉じるまでの時間よりも長



い」という定義がある (Petrikovsky et al., 1999 ; Reissland et al., 2012). いずれにせよ, ヒトを含む動物のあくびは, その行動様式 (口をゆっくり大きく開け, 口開けの大きさが最大になってからそれをしばらく保持し, 素早く口を閉じる) については, 定義に必ず含まれている.

また, ヒトのあくびの場合, 呼気・吸気を伴うとする定義がある. 例えば「口をゆっくり大きく開けて息を吸い, しばらくそれを保ち, 息を吐きながら素早く口を閉じる」(上田ら, 2013), 「あくびは常に 3 段階に分けられる. つまり, 初めは能動的な吸気, 次に口開けの大きさが極大に達し, 3 番目は受動的な呼気である」(Barbizet, 1958) などである. 動物において, あくびに呼気・吸気を伴っているかについて, 着目した研究は行われていない.

これまで哺乳類のあくびの研究は, 陸上であくびをする哺乳類を対象に行われており, 生活史の全てを水中で過ごす哺乳類, つまり完全に水中適応した哺乳類 (以下, 完全水中適応種) を対象とした研究は行われてこなかった. 完全水中適応種は鯨目と海牛目の 2 目のみであり, 生活史の一部を水中

に依存している哺乳類（半水生種）は、いずれも食肉目に属する鰭脚類（アシカ科，アザラシ科，セイウチ科），ラッコ（イタチ科），ホッキョクグマ（クマ科）などがある（川田ら，2021）．半水生種のおタリアにおいては，陸上でのあくびが報告されている（Palagi et al., 2019）．完全水中適応種である野生のミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus* においては，水中であくびのように口を開ける行動（以下，あくび様行動）が観察されており（植田・森阪，私信），また，ガンジスカワイルカ *Platanista gangetica* においても水中であくびのように口を開ける行動が観察されている（Pilleri, 1976）．これら2種を含む鯨目（2亜目11科86種；川田ら，2018）は，完全に水中で生活し，淡水域から海水域，低緯度から高緯度に広く分布している．鯨目では，食道と気道が完全に分離し，頭頂部に位置する鼻孔でのみ呼吸を行う．したがって，口は吸気，呼気には関与していない．そのような鯨目が本当に水中であくびをすることが判明した場合，鯨目においてあくびは呼気・吸気を伴わないことが明らかであり，ヒトのあくびの定義としてよくみられる「呼吸を伴う」

という定義からはずれる。しかし、例えばヒトやラットの胎児は羊水中であくびをすると考えられており (Smotherman and Robinson, 1987; Sepulveda and Mangiamarchi, 1995; Petrikovsky et al., 1999), 呼吸を伴わないあくびが既に存在するため、完全水中適応種におけるあくびの存在の可能性は否定できない。胎児のあくびは呼吸を伴わないが、従来の呼吸が含まれる定義 (Barbizet, 1958) との矛盾については言及がなされていない。本研究で完全水中適応種に呼吸を伴わないあくびがあることが分かれば、あくびの定義から「呼吸を伴う」という部分を削除する必要がある。また、あくびの根源的な機能に対して重要な示唆を与えることになる。このため、完全水中適応種におけるあくびを理解し、ひいては哺乳類におけるあくびを理解することが必要である。

以上の背景のもと、本研究では哺乳類に限定し、行動学的観点から次の研究を行った。まず鯨目ハクジラ亜目におけるあくびの存在を確かめるため、飼育下のハンドウイルカ *Tursiops truncatus* においてあくび様行動が存在するののかについて観察を行った。あくび様行動が存在する場合は、どのよ

うな状況で発生したかについても調べ、ヒトや他の哺乳類のあくびの発生状況と比較した。さらに、ヒトや他の哺乳類においてあくびの発生が概日リズムに則った日周性と関連することから、飼育下のハンドウイルカでも同様であるかを調べた。また、あくび様行動が飼育下という生息環境特有の行動ではないことを確かめるため、ハンドウイルカと最も近縁であり、野生下において行動観察が長期間行われている野生ミナミハンドウイルカにおいて、あくび様行動の存在を調べた。さらに、あくび様行動がハンドウイルカとミナミハンドウイルカ以外のハクジラ亜目に広くみられる行動であるかを調べるため、飼育下のイロワケイルカ *Cephalorhynchus commersonii*、シャチ *Orcinus orca*、シロイルカ *Delphinapterus leucas*、スナメリ *Neophocaena asiaeorientalis* を対象に飼育下ハンドウイルカと同様にあくび様行動を観察し、この行動が発生した際の個体の状態や行動文脈について調べた。次に、あくび様行動が鯨目ハクジラ亜目だけではなく、哺乳類における他の完全水中適応種にもあくび様行動が存在し、ハクジラ亜目に特異的な行動でないことを調べるた

め、鯨目とは異なる進化系統で完全に水中での生活に適応した、もう一つの目である海牛目のジュゴン *Dugong dugon* においてもあくび様行動が存在するのかの観察を行い、あくび様行動の発生時、ヒトや他の陸生哺乳類と同様に休息が行われていたかについて調べた。最後に、完全水中適応種と近縁な陸生哺乳類のあくびを観察し、比較を行った後、陸上であくびを行う哺乳類 74 種と完全水中適応種 9 種を対象に、あくびの持続時間と脳重量との関係を、体重および進化系統を考慮した上で調べ、あくびを構成する各フェーズの持続時間とあくび全体の持続時間との関係、各フェーズの持続時間を決定する要素についても調べ、完全水中適応種のおくびの特徴に関し、進化学的考察を行った。

## 第 1 章 鯨目ハクジラ亜目のあくび様行動

### 緒言

ヒトのあくびは，初めに能動的に口を開けて吸気し，次に口開けの大きさが極大に達し，最後は呼気しながら受動的に口を閉じるという 3 段階で表される行動である (Barbizet, 1958). また，ヒトでは，あくびが寝入りと寝起きに頻度のピークを持つ概日リズムに則って発生し，また眠気を感じている時，退屈な時，自動車の運転時などの集中すべき時にも頻繁に発生する (Baenninger, 1997 ; Zilli et al., 2007).

ヒトだけではなく，魚類，両生類，爬虫類，鳥類，哺乳類で同様の口開け行動が確認されており，その行動様式がヒトのあくびと同様にみえることから，それらは全て「あくび」として記載されている．哺乳類では，あくびは休息中に起こり，給餌前に発生頻度が高くなる（ライオン，マンドリル：Baenninger, 1987). また，覚醒に関連してあくびが起こることや（アフリカゾウ *Loxodonta africana* : Rossman et al., 2017), 闘争や親和的行動といった社会的な状況に関連して

発生することも報告されている（オタリア：Palagi et al., 2019；ホオジ  
ロマンガベイ *Lophocebus albigena*, カニクイザル *Macaca fascicularis*: Deputte, 1994, チンパンジー *Pan troglodytes* : Vick and Paukner, 2010). 飼育下の霊長類では, ヒトと同様にあくびの頻度が活動の日周変動と関連することが報告されており, 発生頻度のピークは早朝 6 時から 9 時の間で, その後減少し, 10 時以降はほとんどあくびが発生しないことが報告されている（ホオジロマンガベイ：Deputte, 1994；グラダヒヒ *Theropithecus gelada* : Leone et al., 2014).

ヒトのあくびはその定義にあるように呼吸を伴う行動である。ところが, 完全に水中生活に適応し, 鼻でのみ呼吸をするミナミハンドウイルカにおいても, 水中においてあくびのように口を開ける行動が観察されている（植田, 森阪, 私信）。そもそもあくびの定義に呼吸が伴うことから, 呼吸を伴わないあくびのような行動はあくびとは言えない, ともいえるが, ヒトの胎児は羊水中で「あくび」をするという報告がある（Sepulveda and Mangiamarchi, 1995）。これをあくび

に分類するとすれば，水中で呼吸しない鯨目の「あくび」と合わせ，現在のアクビの定義そのものをより広義なものにする必要があると考えられる．呼吸を伴わないあくびの存在が認められれば，脊椎動物が行うあくびの根源的な機能について呼吸の必要性を含め，考察が可能になる．

そこで本章では，まず，これまで偶発的に観察されてきたあくびのような行動（あくび様行動）を，飼育下のハンドウイルカにおいて実際に観察できるかを調べ，ヒトやその他の哺乳類と同様に休息時や眠気のある時にあくびが発生するのか，また給餌や社会的ストレスに関連して発生するかについても調べた．これによって，ヒトのあくびとハンドウイルカのアクビ様行動が同一の行動であるかを検討し，あくび様行動の抽出方法の確立を試みた．次に，ヒトではあくびの発生量が，夜間は寝入りに向かって増加することや早朝の起床時は時間とともに減少していくといった変化があることから

(Zilli et al., 2008)，ハンドウイルカにおいても同様に，活発さの変化とあくび様行動の発生に関する関係を調べた．さらに，このハンドウイルカでみられたあくび様行動が飼育



下でのみでみられる特異な行動ではなく，自然下でも起こることを調べるため，同じハンドウイルカ属に属し，野生下での観察が可能な東京都御蔵島の野生ミナミハンドウイルカにおいてあくび様行動の存在を調べた．最後に，ハンドウイルカ以外のハクジラ亜目に属する飼育下のイロワケイルカ，シャチ，シロイルカ，スナメリにおいてもあくび様行動が存在するかを調べた．また，あくび様行動発生時の個体の状態，同居他個体の存在や給餌時間との関係から，何があくびの発生に影響したかを調べ，ハクジラ亜目におけるあくび様行動がどのような状況で発生したのかを明らかにし，それが既報の哺乳類におけるあくびの発生状況と類似しているか検討した．

## 1-1 ハンドウイルカのあくび様行動

### 1-1-1 あくび様行動とその抽出方法

ここでは、まずハンドウイルカを対象に口開け行動の観察を行い、あくび様行動が存在するかを調べた。あくび様行動がヒトや他の哺乳類のあくびと同一の行動であるならば、それらの見た目は類似し、発生する状況は同様のはずである。そこであくびに似ており、目的がないと考えられる口開け行動を選択し、それらが3段階の構造を持ち、あくびの前後20分における詳細な不活発レベルの変化や比較から、あくび様行動が休息と関連して発生するのかを確認した。また、複数の評価者による客観的なあくび様行動の選択により、主観的判断によらずにあくび様行動を特定する方法を検討した。

## 材料と方法

### 対象個体と観察場所

南知多ビーチランド（愛知県知多郡美浜町）のイルカホール（直径 13 m，水深 3 m，水容量 324 m<sup>3</sup>）において、ハン

ドウイルカの成熟メス 2 頭（ソニア，ティータ），成熟オス 1 頭（リオス）を対象に観察を行った（附表 1）．観察時，全個体の健康状態に異常はなかった．観察期間中に 3 頭が同時に収容されることはなく，同時に観察できたのは 3 頭のうちの 1 頭あるいは 2 頭であった．ハンドウイルカは水族館が開館している 9 時 30 分から 17 時まで毎日来館者に展示されていた．

#### 観察期間と観察方法

観察期間は 2017 年 6 月から 2018 年 2 月（2017 年 8 月を除く）で，このうち 17 日間，9 時 20 分頃から 17 時の間，10 分間程度の観察個体の給餌時間（最大で 1 日 3 回）と 12 時から 45 分程度の筆者の休憩時間を除いて，イルカホールの水中観察窓から行動観察を行った．観察はビデオ撮影（SONY HDR-CX420）と目視観察で行い，ビデオカメラは三脚に取り付け，水中観察窓から約 1.5 m 離れた場所に設置した．水中観察窓からはプール全体を見渡すことができたが，ビデオカメラではプール向かって右手前側を撮影することは

できなかつた。

初めに，行動サンプリング法（Altmann, 1974）を用いて，あくび様行動を発見するために全ての口を開ける行動（口開け行動）を記録した．口開け行動時の口開けの大きさについて，筆者が“大（口を最大まで開いている）”，“中（歯がみえるほど口を開けているが，口開けの大きさに余裕がある）”，“小（口が開いているが歯はみえない）”に分類した．次に，あくび様行動の背景を理解するために，水槽内の全個体の遊泳速度，休息（浮上休息と着底休息；Sekiguchi and Kohshima, 2003），攻撃行動，ラビング行動，餌の吐き戻し行動などの他の行動についてスキャンサンプリング法（Altmann, 1974）を用いて，観察開始から終了まで2分間隔で記録した（表1）．遊泳速度はSekiguchi and Kohshima（2003）を参考に，“速い”，“中程度”，“遅い”に分類した．目の開閉度については，2分間隔での記録が困難であったため，スキャンサンプリング法を改変して用い，2分の固定時間に最も近い時刻に対象個体が水中観察窓の前を通り過ぎた時の目の大きさをその固定時間の目の開閉度とした．目の開

閉度は“大（虹彩の周りに結膜がみえる）”，“中（虹彩の前後に結膜がみえる）”，“小（目は開いているが結膜はみえない）”，“閉（虹彩も結膜もみえない）”の4段階に目視で分けて記録した．対象個体が窓の近くを通り過ぎても，自然光が弱かったり，水が濁っていたりするなど，観察条件が悪く目の開閉度が記録できなかった場合は，目の開閉度を“中”として記録した．そして，遊泳速度と目の開閉度，休息行動（浮上休息，着底休息）を用いて，13段階の不活発レベル（3段階の不活発カテゴリー，不活発：13～11，中間：10～7，活発：6～1を含む）を算出した（表2）．まず，目の開閉度よりも観察において信頼性が高い遊泳速度を確認し，各遊泳速度内の目の開閉度で4つのレベルに分け，対象個体が浮上休息や着底休息を行った場合は最大の“13”の不活発レベルとした．例えば，遊泳速度が“速い”，かつ目の開閉度が“大”である場合は“1”，遊泳速度が“速い”，かつ目の開閉度が“中”である場合は“2”，遊泳速度が“中程度”，かつ目の開閉度が“中”である場合は“6”と評価した．

## あくび様行動の抽出および分析

すべての口開け行動から，次の3つの段階を経てあくび様行動を抽出した．まず初めに，すべての口開け行動から，以下に列挙する明らかな目的を持って行われたと考えられる口開け行動を除外した．具体的には，口開け行動が同居他個体あるいは水中観察窓の前にいる来館者に向かって行われた場合，口を開けている最中に口から魚の破片や白い煙のような消化物がみえた場合，水槽内にあるおもちゃ（浮きやダイビング用のフィン）で遊んでいる際の口開け行動を“明らかな目的を持って行われた”とした．次に，口を開けてから閉じるまでの持続時間が0.30秒未満であった口開け行動を除外した．これは本研究で持続時間の算出に使用したソフトウェア Windows Movie Maker（ver. 2012，最小単位，0.01秒）において，持続時間が短すぎるために計測が困難であったためである．最後に筆者が目視で口開け行動からあくび様の口開け行動を選択した．

あくび様行動を含む口開け行動について，3つのフェーズごとにその時間を計測する方法を用いた．3つのフェーズと

は、口を開け始めてから開けた口開けの大きさが極大に達するまで（フェーズ 1）、極大の口開けの大きさを保つ間（フェーズ 2）、口を閉じ始めてから閉じきるまで（フェーズ 3）である（図 2）。各フェーズの持続時間をミリ秒単位まで求め、あくび様行動と他の口開け行動を区別するため、フェーズ 3 の持続時間をフェーズ 1 の持続時間で割った Open-Close Duration Ratio（以下、OCDR）という指数を算出した。ヒトの胎児のあくびでは口を開ける持続時間が口を閉じる持続時間よりも長いことから、OCDR が 1 以下になることがあくびの要件の 1 つとされている（Reissland et al., 2012）。各フェーズの持続時間は Windows Movie Maker（ver. 2012）で測定した。

#### 選択したあくびの確認

前述の方法で抽出したあくび様行動は筆者のみが抽出したものであり、他人にもあくびのようにみえるかどうかを評価するために、動物のあくびの研究を行っていない学生 10 人を対象とした評価を行った。この評価法はハンドウイルカの

鳴音（シグネチャーホイッスル）の個体差を，複数の被験者（イルカの音の研究は行ったことがない者）にサウンドスペクトログラム（音を可視化した図）をみてもらい，判断してもらおうという Human Observer Classification 法（Janik, 1999）を改良したものである．本評価に使用した口開け行動は，全ての口開け行動から目的のあるものや持続時間が 0.30 秒未満であったものは除外した上で，口を開けてから口開けの大きさが極大になるまでの持続時間と口開けの大きさが極大の状態から口を閉じるまでの OCDR が 1 以下であった．

Gallup et al. (2016) にて，口開け行動の持続時間は異なる種におけるあくびの重要な特徴であるとされていることから，これらの口開け行動の持続時間は，筆者が選択した「あくびに似た」口開け行動と同程度の持続時間を持つものを特に考慮して選んだ．まず，筆者が選んだあくび様行動の持続時間と口開けの大きさ（大，中）を含む，全ての大および中の口開け行動の持続時間が 0.50 秒から 2.50 秒までの持続時間であったことから，この持続時間を 4 つのグループ（0.50 - 0.99 秒，1.00 - 1.49 秒，1.50 - 1.99 秒，2.00 - 2.50 秒）に



分類した。各被験者に対して、各グループから3つの動画をMicrosoft Excel (ver. 16.0) において乱数を発生させ、ランダムに選び(3つ以上の動画がある場合)、合計12の動画を用意した。すなわち、この12の動画は全ての被験者が同じわけではない。次に12の動画をランダムに提示し、各被験者はそれぞれの口開け行動の動画を個別にみて、それがあくびのようにみえるかどうかを判断した。なお、被験者は動画を何度も見返すことができた。被験者の60%以上が「あくびのようである」と回答した口開け行動を「あくび様行動」とした。

#### あくび様行動と不活発レベルの関係性の分析

あくび様行動前後20分について、2分間隔でサンプリングを行った。つまり、あくび様行動の前20分で10ポイント、あくび様行動時に1ポイント、あくび様行動の後20分で10ポイントの、合計21ポイントにおいて、それぞれ不活発レベル(13レベル)を調べ、あくび様行動前後での不活発レベルの変化を調べることにより、ハンドウイルカのあく

び様行動と不活発レベルにどのような関係が見られるのかを調べた。口開けの大きさが“大”であった他の口開け行動についても不活発レベルの影響を測定するため、OCDRが1以上であり、口開けが“大”であったがあくび様行動ではないと思われる口開け行動についても21ポイントであくび様行動と同様に不活発レベルを評価した。各ポイントでの不活発レベルが、21ポイント全体の平均不活発レベルよりも有意に高いか低いかを調べるために、各行動（あくび様行動あるいは口開け行動の前後20分）から算出した21ポイントの不活発レベルを

$$z = \frac{X - \mu}{\sigma}$$

の数式を用いて標準化した。ここで、 $z$ は標準化された不活発レベル、 $X$ はある1ポイントの不活発レベル、 $\mu$ は対象となる1つのあくび様行動前中後21ポイントの平均値、 $\sigma$ はその標準偏差を示す。

両側 $z$ 検定において、統計量は $z$ 分布に従う。すなわち、有意水準を5%とすると、ある1ポイントの不活発レベル（ $X$ ）が他より有意に外れる場合には、標準化された不活発

レベル（ $z$ ）は 1.96 より高い値，もしくは -1.96 より低い値を示す。したがって，1.96 より高い値の時は有意に不活発レベルが上昇し，-1.96 未満の時は有意に不活発レベルが低下したとみなした。さらに，あくび様行動や口開け行動後，0～4 分間に有意に低い値が現れた場合は，その行動がハンドウイルカの不活発レベルを有意に低下させたとみなした。ヒトのあくびにおいては，あくび後 10～15 秒後に心拍数の上昇が起こることが知られている（Corey et al., 2011）。生理的な変化が行動に反映されるまでに数分かかる可能性があるため，ハンドウイルカのあくび様行動による行動変化（不活発レベルの低下）について，行動後 4 分までを有効な時間枠とした。

## 結果

8 ヶ月間で 14 日間，119 時間の観察より，3 頭のハンドウイルカから 2048 例の口開け行動が得られた。そのうち，明らかな目的を持った口開け行動として，餌の吐き戻し行動 97 例，おもちゃで遊んでいる最中の口開け行動 1350 例，他

の個体への攻撃時の口開け行動 13 例，来訪者に対する口開け行動 1 例，泡を噛む行動 1 例，舌を口から出す行動 9 例，プール内の異物（汚れ）への遊び行動の最中の口開け行動 3 回の計 1474 例を除外した．次に，0.30 秒未満の口開け行動 244 例を破棄した．最後に，残った 330 例の口開け行動の中から，筆者が目視で 7 例の「あくびのような」行動を選んだ．この 7 例のあくび様行動は，持続時間が 1.24～2.18 秒で，OCDR が 1 以下であった．

#### あくび様行動の評価

筆者が選んだあくび様行動の持続時間が 1.24～2.18 秒であったため，OCDR が 1 以下で持続時間が 0.50～2.50 秒（観察された持続時間よりも保守的に広く選択した）の 57 例の口開け行動を評価対象とした．この 57 例の口開け行動を持続時間に従い，0.50～0.99 秒（36 例），1.00～1.49 秒（13 例），1.50～1.99 秒（5 例），2.00～2.50 秒（3 例）の 4 つのグループに分けて，各グループから 3 つのサンプルをランダムに選び評価してもらった．その結果，5 例の口開け行動が

「あくび様行動」として選択された（表 3，図 3）。この 5 例の口開け行動は，前パラグラフで筆者が選択した 7 例のうちの 5 例であった。このため，この 5 例の口開け行動をあくび様行動とした。筆者が選んだ 7 例のうち，評価テストで選ばれなかった他の 2 例の口開け行動は，口開けの大きさが“中”であった。選択された 5 例のあくび様行動の平均持続時間および標準偏差は全体では  $1.89 \pm 0.22$  秒で，フェーズ（フェーズ 1： $0.56 \pm 0.21$  秒，フェーズ 2： $0.96 \pm 0.20$  秒，フェーズ 3： $0.37 \pm 0.05$  秒）に分けることができた。

#### あくび様行動による不活発レベルの変化

あくび様行動 5 例と，OCDR が 1 以上で口開けが“大”であった口開け行動（以下，あくび様行動ではない口開け行動）6 例の前後 20 分間の不活発レベルの推移を図 4 に示す。あくび様行動の前後 20 分間は，いずれもハンドウイルカの不活発レベルが高いと推定された。5 例のうち 3 例（#3～5）では，全体的には中程度または高い不活発レベルを維持していたが，あくび様行動後 2～4 分以内に，前後の他の時点と

比較して有意に不活発レベルが低下した。その他の 2 例のうち 1 例（#2）では，全体的に中程度または高い不活発レベルを維持し，あくび様行動後 0～2 分以内に値が低下した。残りの 1 例（#1）では，あくび様行動が発生した時間に向かって不活発レベルが上昇し，あくび様行動後も不活発レベルが維持された（図 4a）。一方，あくび様行動ではない口開け行動後 4 分以内では，不活発レベルの有意な低下はみられなかった（図 4b）。

### 1-1-2 あくび様行動と活動の日周期性

1-1-1 において，ハンドウイルカのあくび様行動がみられた。それでは，前節でみられたハンドウイルカのあくび様行動には，ヒトなど他の哺乳類でみられるような日周期性が存在するのであろうか。このことを調べるために，本項では飼育ハンドウイルカを対象とし，日周期的な活動の変化とあくび様行動の発生について調べた。1-1-1 ではあくび様行動の前後 20 分という詳細な時間における不活発レベルの変化や比較を行ったが，ここでは大きな時間枠，つまり 1 時間ごとの

枠を設け、あくび様行動が発生した時間帯と前後の時間帯の不活発カテゴリー（活発，中間，不活発の別）の割合を比較した。

## 材料と方法

### 対象個体と観察場所

観察は 1-1-1 と同様，南知多ビーチランドのイルカホールにおいて，ハンドウイルカの成熟メス 4 頭（ソニア，ティエラ，ミール，リア）を対象に行った（附表 1）。観察時，全個体の健康状態に異常はなかった。しかしながら，同居個体数の関係によって，同時に観察できた頭数は最大 3 頭までであった。

### 観察期間と観察方法

観察期間は 2019 年 11 月から 2021 年 2 月で，このうち 5 日間，9 時から翌日 9 時に行った。観察とサンプリング方法は 1-1-1 と同様であった。また，ハンドウイルカの鳴音を水中観察窓にマイク（アクアサウンド AQH-100DTP）を貼り

付け，アンプ（アクアサウンド AQA-004）を介し，ビデオカメラの音声入力に録音した．なお，アンプの設定は 20 kHz の高域周波数フィルターを用い，ゲインを 50～60 dB とした．録音した鳴音データは，日中や夜間において水質や光量の関係から目視での個体の行動が判断できない場合に，不活発レベル判断のための補助的な情報として用いた．すなわち，Sekiguchi and Kohshima（2003）において静止した休息（浮上休息と着底休息）を行っている状態では，遊泳時の活動レベルが高い状態に比べて，有意に鳴音の量が少ないことが明らかになっていることから，鳴音が記録されていないければ，休息していたと考え，不活発レベルが最も高い状態であったと判断した．

## データ解析

はじめに，ソフトウェア SONY PlayMemories Home（ver. 6.0）を使用し，全ての口開け行動から，3つのフェーズに分けることができる，0.30 秒以上の十分な持続時間があり，明らかな目的を持たない口開け行動を抽出した．その後，3段



階に分けられ，OCDRが1以下になり，フェーズ2で口開けの大きさが極大に達する口開け行動を選択した．次に，あくび様行動を行った個体の不活発レベルを1時間ごとに集計し，1時間のうち活発，中間，不活発の不活発カテゴリーの割合を算出した．不活発カテゴリーの割合の変化が時間帯とあくび様行動の発生に関係があるかを調べた．割合を用いた理由は，水槽内の濁度や光量の状態が観察日ごとに異なっており，2分間隔のサンプリングにおいて行動が観察できず，記録なしとなる場合が多い観察日があったためである．

また，あくび様行動は頻度の極めて低い行動であるため，1-1-1であくび様行動であるとした5例についてもこの解析を行った．あくび様行動ではない口開け行動6例についても同様に，不活発カテゴリーの割合の変化が時間帯と口開け行動の発生に関係があるかを調べ，あくび様行動または口開け行動の発生が，不活発カテゴリーに影響を及ぼすかを調べるため，それぞれの行動が発生した時間帯（以下，あくび様行動中，口開け行動中）と前後の時間帯（以下，あくび様行動前およびあくび様行動後，口開け行動前および口開け行動

後) において不活発カテゴリーの割合に差があるかを, js-STAR XR (ver. 1.1.2j, <http://www.kisnet.or.jp/nappa/software/star/index.htm>) を用いてカイ二乗検定および残差分析を用いて調べた。あくび様行動や口開け行動が発生した時間帯の前後の時間帯の記録が, 観察時間前や観察を中断していたことによってなされていない場合, および, あくび様行動が発生した時間帯あるいはあくび様行動の前後の時間帯において, 3つの不活発カテゴリーのうち2つ以上で割合が0である場合は比較を行わなかった。

## 結果

観察は5日間, 合計120時間行われ, そのうち録音は4日間, 合計96時間行われた。目視によるあくび様行動の観察は3例あったが, そのうち2例は水質および光量によって映像の解像度が悪かったため解析できなかった。解析された1例のあくび様行動は全体の持続時間が2.89秒, フェーズ1の持続時間が0.76秒, フェーズ2の持続時間が2.02秒, フ

エーズ 3 の持続時間が 0.11 秒であった。あくび様行動の観察 3 例は、頻度にすると 0.002 回／時間／個体であった。

解析された 1 例のあくび様行動は早朝 6 時 02 分に行われており、日の出の約 35 分前であった。各時間帯の不活発カテゴリーの割合を図 5 に示す。また、あくび様行動が発生した時間帯およびあくび様行動前後の時間帯の比較結果を表 4 に示す。あくび様行動中の時間帯である 6 時から 6 時 58 分は、あくび様行動前である 5 時から 5 時 58 分と比べ、どの不活発カテゴリーも有意な差はなかった。あくび様行動中と比べ、あくび様行動後である 7 時から 7 時 58 分では中間の割合は有意に小さく、不活発の割合は有意に大きかった（残差分析、中間、不活発ともに  $p < 0.05$ ）。

1-1-1 で記録された 5 例のあくび様行動のうち、あくび様行動が発生した時間帯の前後の時間帯の記録が、観察時間前や観察を中断していたことから、解析できたのは 2 例（表 3 の #2 と 5）であった。#2 ではあくび様行動中はあくび様行動前に比べ、活発の割合が有意に小さく、不活発の割合が有意に大きかった（残差分析、活発、不活発ともに  $p < 0.05$ ）。

あくび様行動後では活発および不活発の割合が有意に大きくなり（残差分析，活発，不活発ともに  $p<0.05$ ），中間の割合が小さくなった（残差分析， $p<0.05$ ）。#5では，あくび様行動中はあくび様行動前に比べ，活発の割合のみが有意に大きく（残差分析， $p<0.05$ ），あくび様行動後はあくび様行動中と比べると，活発および中間の割合が有意に減少し，不活発の割合が有意に増加した（残差分析，全ての不活発カテゴリーで， $p<0.05$ ）。

本項では，あくび様行動でない口開け行動は記録されなかったため，1-1-1において比較に用いた6例の口開け行動について不活発カテゴリーの割合を口開け行動前・中・後で比較した。しかし，あくび様行動が発生した時間帯の前後の時間帯の記録が，観察時間前や観察を中断していたことから，比較できたのは，6例のうち3例であった（#6，10，11）（表4）。#6での口開け行動中は，口開け行動前と比較すると中間の割合が有意に増加し（残差分析， $p<0.05$ ），口開け行動後では活発の割合が有意に小さくなり，不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析，活発，不活発ともに

p<0.05). #10での口開け行動中は，口開け行動前との間にどの不活発カテゴリーの割合も有意な差は認められなかったが，口開け行動後では活発の割合のみが有意に小さくなった（残差分析，p<0.05）. #11での口開け行動中は，口開け行動前と比べ，中間の割合が有意に小さくなり，不活発の割合が有意に大きくなったが（残差分析，中間，不活発ともにp<0.05），口開け行動後は，中間の割合は有意に大きくなり，不活発の割合は有意に小さくなった（残差分析，中間，不活発ともに p<0.05）.

なお，記録した鳴音は，解析を行ったデータにおいて個体の行動が目視で判断できていたため，鳴音の有無について解析は行わなかった.

## 考察

### ハンドウイルカのあくび様行動

本節において，ハンドウイルカにおいてあくび様行動が確認され，それは3つのフェーズをもった口開け行動であること，さらにその行動は不活発レベルの高い状態時に発生して

おり，休息と関連して発生したと考えられ，他の動物であくびに分類される行動であると考えられた．あくびは緒言でも述べたように，様々な脊椎動物で広く確認されるが，完全に水中で生活する哺乳類においては初めての発見となる．

あくびは大きく口を開けること，呼吸を伴うこと，3段階の構造（フェーズ）を持つことが特徴である．ヒトを含む動物のあくびは一般的に研究者が行動の様子から主観的に判断するが（例えば，Gallup et al., 2016），OCDR が 1 以下になることは定量的に判断できる特徴の 1 つである（Reissland et al., 2012）．ハンドウイルカで観察されたあくび様行動は，その特徴（OCDR が 1 以下；3 段階に分けられる；口開けの大きさが極大になる）が他の哺乳類のあくびと類似している．また，あくび様行動が眠気のある状態から覚醒を促す働きがある可能性がある．

ハンドウイルカのあくび様行動において OCDR が 1 以下であり，ヒトの胎児（Reissland et al., 2012）や他の哺乳類（霊長類：Deputte, 1994；オタリア：Palagi et al., 2019；ライオン：Baenninger, 1987）にみられるあくびと類似した構

造の3つのフェーズを持つことが確認できた。従来、動物のあくびはヒトのあくびのように口を開ける行動として、研究者各々によって視覚的な印象（観察現場または記録映像）のみで抽出されてきた（例えば、観察現場：Deputte, 1994；記録映像：Palagi et al., 2019）。本節では筆者の視覚的印象のみではなく、複数の評価者の視覚的印象を用いてダブルチェックされており、その結果、筆者があくび様行動として抽出した7例のうち、複数の評価者による結果と一致したものは5例で、他の2例は不一致であった。この2例はどちらも口開けの大きさが“大”ではなく、“中”であった。このことから、あくび様行動を定量的に選択するには、あくび様行動において、口開けの大きさが極大に達することを確認する必要がある。

ヒトを含むいくつかの哺乳類は眠気のある状態で頻繁にあくびをする（例えば、霊長類：Deputte, 1994；ライオン：Baenninger, 1987；オタリア：Palagi et al., 2019）。ハンドウイルカで観察されたあくび様行動も、休息状態である時や覚醒を必要とするような眠気があると考えられる状態で発生し

ていた。このことについては、Zilli et al. (2007) で示されたヒトのあくびのように、概日リズムの影響を受けているのかどうか、さらなる研究が必要である。ハンドウイルカはあくび様行動後、数分以内に不活発レベルが低下し、その後は休息状態で安定した。ハンドウイルカのあくび様行動は一時的に眠気を弱め、不活発な状態を変化させる可能性がある。先行研究では、カニクイザル、ホオジロマンガベイ、アフリカゾウなどの他の哺乳類のあくびは覚醒機能に関係することが示唆されている (Deputte, 1994; Rossman et al., 2017)。

ここまでの結果から、完全水中適応種において、あくび様行動と他の口開け行動とを区別するための方法として、次の3つのステップを踏むことを提案する。すなわち、1) 全ての口開け行動を記録する、2) 3つのフェーズに分けることができる十分な持続時間 (ハンドウイルカでは 0.3 秒以上) があり、明らかな目的を持たない口開け行動を選択する、3) ①3段階に分けられ、②OCDRが1以下になり、③フェーズ2で口開けの大きさが極大に達する口開け行動を選択する。これらのステップを経て、残った口開け行動はあくび様



行動として分類することができると考えられる。

ハンドウイルカのあくび様行動はヒトや他の動物のあくびと比較して、その発生頻度は全く異なっていた。ハンドウイルカでは 119 時間の観察のうち 5 回のあくび様行動は合計 9 秒にしかならず、1 個体 1 時間あたりの頻度は 0.03 回であった。一方で、他の哺乳類では、ライオンは 1.2 回、マンドリルは 0.78 回、モウコノウマ *Equus ferus przewalskii* は 0.94 回、ウマ *Equus ferus caballus* は 0.68 回、オタリアは 1.14 回、カニクイザルは 0.6 回、ホオジロマンガベイは 0.27 回、チンパンジーは 0.27 回である (Baenninger, 1987; Deputte, 1994; Vick and Paukner, 2010; Gorecka-Bruzda et al., 2016; Palagi et al., 2019)。ハンドウイルカのあくび様行動は他の哺乳類のあくびと比較すると頻度が低く、珍しい行動であると言える。この頻度の差異はハンドウイルカが水中適応したことと関係がある可能性がある。例えば、ハンドウイルカが属する鯨目は右脳と左脳を交代で休ませる半球睡眠という方法で睡眠をとることが知られているが (Randall, 2009)、この時の脳の状態は半球が睡眠、もう片方の半球が覚醒という

状態である。鯨目における半球睡眠は、水中で遊泳しながら睡眠を取るために発達したと考えられる (Randall, 2009)。

一方、陸生哺乳類では両脳を同時に休ませて睡眠を取るため、鯨目と陸生哺乳類では睡眠時の左右の脳の状態が異なっていると考えられる。本当にこのような睡眠様式の違いがあくびの頻度と関係しているのかについては、さらなる研究が必要である。

本節では、あくび様行動と摂餌や社会的ストレスとの関係については検討しなかった。先行研究では、ウマ (Fureix et al., 2011)、ライオン、マンドリル (Baenninger, 1987) において、給餌時間が一定であるとあくびが増加することが観察されており、固定された給餌時間前のあくびは、給餌といった飼育下の動物にとっての大きなイベントを予期したあくびであるとされている (Baenninger, 1987; Holmgren et al., 1991)。しかし、対象としたハンドウイルカは給餌時間が一定ではなかったため、あくび様行動が給餌を予期したものであったかどうかを検証することは困難であった。また、攻撃的な行動 (社会的ストレス) が発生したのは観察期間中に一

度だけであったため、あくび様行動と社会的ストレスの関係を調べることはできなかった。鯨目のあくび様行動が給餌や社会的ストレスと関係しているかどうかについてはさらなる研究が必要である。

#### ハンドウイルカのアくび様行動と活動の日周期性

あくび様行動は1例のみ記録され、発生時間帯は日の出前の薄明期に近かった。しかし、1-1-1で観察された5例のあくび様行動は日中に発生しており、1-1-2で記録されたあくび様行動の発生時間から、あくび様行動は特定の時間（夜間や早朝）に多いわけではなく、全体的にあくび様行動の発生が少ないことがわかった。また、あくび様行動後の時間帯は、1-1-1で記録された2例もあわせ、あくび様行動が発生した時間帯と比べ、中間の割合が有意に減少し、同時に不活発の割合が有意に増加していた。一方、1-1-1における、あくび様行動ではない口開け行動が発生した時間帯は、行動後の時間帯に比べ、不活発の割合の有意な増加は1例のみで確認したが、あくび様行動で示されたような、中間の割合の有

意な減少はみられなかった。このことから、あくび様行動後の時間帯は活動が不活発に移行することが示され、あくび様行動が不活発な状態に入る前に発生することが考えられた。

あくびがなぜ発生するのかについて、生理的な状態が変化する時、つまり覚醒－睡眠や警戒－油断の変化時にあくびが発生することが報告されている（Guiggisberg et al., 2010）。

実際に、ヒトにおいては、就寝の5時間前から就寝時間に向かって徐々にあくびの頻度が上昇すること（Zilli et al.,

2007）、飼育下の霊長類においては、あくびが午前中の給餌時間とは関係のない時間帯において行動状態の変化に関連して発生することが報告されている（Deputte, 1994；Leone et

al., 2014；Zannella et al., 2015）。これらのことは、1-1-2で

みられたあくび様行動が不活発に移行する時に発生していた

という結果と同じ現象であると考えられる。しかし、ヒトや

飼育下の霊長類においては、あくびの発生量がハンドウイル

カに比べて多いため、活動の変化に合わせたあくびの発生量

の変化が明瞭であったが、ハンドウイルカではあくびの発生

量が少ないために明瞭ではなかった。つまり、ハンドウイル

カにおいて，活発－不活発の変化のしかたが他の哺乳類と異なることが関係すると考えられる．本節の結果より，ハンドウイルカのあくび様行動が休息と関連して発生することやあくび様行動が覚醒を促す可能性を示し，あくび様行動は短期的（分単位）には覚醒と関連しており，あくび様行動の発生が活発や不活発の変化と関係していたことから，長期的（時間単位）には状態の変化に関連して発生することが考えられた．

ハンドウイルカのあくび様行動の頻度（0.03 回／個体／時間）によれば，24 時間観察においては，観察個体数から 15 回ほどのあくび様行動が観察できることが期待された．しかし，24 時間の観察では日中（9 時から 17 時）のあくび様行動の頻度は 0 回／個体／時間であり，夜間を含めてもあくび様行動の記録が 3 回のみ（0.002 回／個体／時間）であった．このことは，ハンドウイルカにおけるあくび様行動の頻度が 0.03 回よりもさらに低い可能性を示す．また，夜間にはあくび様行動の頻度が下がる可能性，あるいは夜間観察における視界の悪さから，あくび様行動の見落としが増加して

いる可能性がある。他の動物の研究から導出できる頻度は、日中のみの観察（Palagi et al., 2019）、あるいは夜間および日中の観察（Rossman et al., 2017）などさまざまであることから、注意が必要であるが、本節の結果は、ハンドウイルカのあくび様行動が、明らかに他の動物より頻度が低いことを表している。ただし、ノドジロオマキザル *Cebus imitator* において、乾季の行動を観察した Campos and Fedigan（2009）では、気温が高いとあくびの発生量が多いことが報告されていることから、前節と本節の頻度が異なった理由が気温、水温などの居住空間の環境にも関連する可能性があり、あくび様行動を観察する際には季節的な要素についても記録する必要があると考えられる。

## 1-2 ミナミハンドウイルカのあくび様行動

飼育下ハンドウイルカでみられたあくび様行動は、飼育下特有の行動である可能性があるため、野外においてもあくび様行動が起こるのかを調べる必要がある。東京都御蔵島周辺海域では、自然な条件下で、ハンドウイルカに最も近縁なミ

ナミハンドウイルカを観察でき、偶発的にあくび様行動がみられている（植田・森阪，私信）。この個体群では、水中観察による個体識別調査が行われていることから、これらのデータを御蔵島観光協会から借用し、野生下においても飼育下ハンドウイルカと同様のあくび様行動がみられるのかを確認した。

## 材料と方法

### 調査場所

ミナミハンドウイルカの調査は、御蔵島（東京都御蔵島村）において行われた。御蔵島は、伊豆諸島の中央（北緯33度52分，東経139度36分）に位置しており，周囲約16.8 km，面積約20.58 km<sup>2</sup>のほぼ円形をした島である（小木，2013）。黒潮の流路上に位置しており，その影響で島の周囲は高い海食崖となっている。砂浜は存在せず，海岸及び海底の大部分が波によって研磨された玉石で構成される。ミナミハンドウイルカは島周辺の水深2～30mの海域に一年中生息している（小木，2013）。

## 調査方法と調査期間

御蔵島では，個体識別調査員が商業用のウォッチング船に便乗する形で，1994年から野生ミナミハンドウイルカの個体識別調査が行われている（小木，2013）．個体識別調査員は，御蔵島観光協会に蓄積されている過去の識別済みの映像やスケッチをもとに，観察された個体の識別を行い，そのデータを蓄積し続けている．本節では，個体識別のために撮影されたデータを御蔵島観光協会から借用して，解析に用いた．主な調査期間はウォッチング船の操業が多い時期である毎年6月から10月であった（佐藤，2018）．調査は，出港から帰港までを1回とし，1日あたり0～3回の調査が行われた（佐藤，2018）．1回の調査は約2時間程度であり，島の沿岸より約300 m以内の海域を航行し，可能であれば島の周囲を1周した（佐藤，2018）．調査時間は早朝6時から夕方17時頃までに及ぶこともあるが，多くは8時から16時に行われた（佐藤，2018；Takahashi et al., 2020）．1回の調査で通常2名程度，航海中にイルカを発見した際は最大で8回入水し，シュノーケルによる潜水を行い，水中から観察および



動画撮影が行われた（佐藤，2018）。撮影には水中ハウジングに納めたビデオカメラ（SONY HDR-CX430，HDR-SR12，HDR-CX590，HDR-XR550）が用いられた（佐藤，2018）。

本節では，2012～2017年の個体識別調査において収集された録画データを使用した。なお，この期間内にみられた個体数は2012年－115頭，2013年－118頭，2014年－123頭，2015年－131頭，2016年－140頭，2017年－143頭であった（御蔵島観光協会，私信）。

### データ解析

2014～2016年のデータでは，個体識別の際の備考として口開け行動が時間とともに記載されていたため，その時間の録画データのみを確認して解析に用いた。2012年および2013年は，口開け行動についての記載がなかったため，収集された録画データを全て再生し，目視で確認した。口開け行動は全て，ハンドウイルカと同様にフェーズに分けてそれぞれの時間を計測した。計測のためのソフトウェアはSONY PlayMemories Home（ver. 6.0）を用いた。動画のフレームレ

ートは 29～30fps であった。すべての口開け行動について、1-1 で確立した抽出方法で口開け行動からあくび様行動の選定を行った。本種のおくび様行動の頻度については、毎年の個体識別数が異なることや個体ごとの観察時間が不明であるため、あくび様行動の数を毎年の観察時間の和で除して頻度を算出した。

ハンドウイルカのおくび様行動（1-1）とミナミハンドウイルカのおくび様行動が同様の構造（フェーズ 1：口をゆっくり大きく開けて、フェーズ 2：開けた口が極大に達しそれを少し保ち、フェーズ 3：素早く口を閉じる）を持つのかを明らかにするため、全体および各フェーズの持続時間に差があるかを、R ver. 4.1.1（R Core Team, 2021）にてマンホイットニーの U 検定（関数：wilcox.test）を用いて調べた。

## 結果

1816 時間の録画データにおいて、口開け行動は 94 例あり（2012 年 - 6 例，2013 年 - 34 例，2014 年 - 37 例，2015 年 - 1 例，2016 年 - 10 例，2017 年 - 6 例），その中から、あく

び様行動が 5 例抽出された (図 3)。これらの平均持続時間および標準偏差は全体では  $1.87 \pm 0.75$  秒であった (表 5; フェーズ 1:  $0.84 \pm 0.70$  秒, フェーズ 2:  $0.80 \pm 1.06$  秒, フェーズ 3:  $0.23 \pm 0.30$  秒)。頻度は 0.003 回/時間であった。あくび様行動は全て 8 時から 10 時 30 分の間に起こった。

ハンドウイルカとミナミハンドウイルカのアくび様行動について、全体および各フェーズの持続時間に差は認められなかった (全体:  $U = 12$ ,  $p = 1.00$ ; フェーズ 1:  $U = 14$ ,  $p = 0.75$ ; フェーズ 2:  $U = 8$ ,  $p = 0.34$ ; フェーズ 3:  $U = 5$ ,  $p = 0.12$ )。

## 考察

本節では野生下ミナミハンドウイルカについて、飼育下ハンドウイルカのアくびと同様にフェーズ 1~3 の 3 段階に分けることができるあくび様行動を確認した。ミナミハンドウイルカのアくび様行動全体の持続時間と各フェーズの持続時間はハンドウイルカのそれと比較して差は認められなかった。ミナミハンドウイルカの観察が野生個体を対象として行

われており， 個体ごとの観察時間が不明， 観察が断片的， そして行動サンプリングが行いにくいといった要因があり， 単純比較はできないが， ミナミハンドウイルカにおけるあくび様行動の頻度は 1-1-1 にて算出されたハンドウイルカのおくび様行動の頻度（0.03 回／個体／時間）よりも低かった． これらから， 発生頻度は低いものの， おくび様行動は飼育下だけの特異な行動ではなく， 自然条件下でも起こっている行動であることが明らかとなった． おくび様行動の発生時刻が午前中（8 時から 10 時頃）に偏っていた点について， 長谷川（2003）より， 本個体群において， 日の出から 1～4 時間後までは 60% 以上の群れで休息状態であるが， 7～10 時間後まで徐々に休息状態の群れの割合が減少し， 13 時間後には 30% ほどになることが示唆されていることから， おくび様行動が発生した時間帯（8 時から 10 時頃）は休息中やちょうど不活発レベルが下がっていく， つまり活動が活発になっていく移行期にあったと考えられる． このことから， 前節でみたハンドウイルカのおくび様行動と同様に， ミナミハンドウ

イルカのアクビ様行動も休息や状態の遷移時に関連して発生する傾向にあると考えられる。

しかし、野生下と飼育下のアクビ様行動を比較するにあたって注意しなければならないのは、飼育下の鯨目では給餌時間が固定されていたり、来館者向けにパフォーマンスを行う時間があったりと、飼育スケジュールが個体の活動時間帯に少なからず人為的影響を及ぼしていることである。したがって、野生下と飼育下の鯨目を比較するには、活動時間帯そのものではなく、アクビ様行動が起こった前後の状況や行動状態を把握することが重要である。野生下において、本節のように水中でのアクビ様行動の観察を行うことは通常難しく、また、水中を自由に泳ぐ野生下の鯨目では長時間の観察ができないため、前後の行動の文脈を把握することは極めて難しい。野生下の鯨目が「アクビ」をするのかを明らかにするためには、飼育下の鯨目において発生時刻や発生状況などの記録とともにアクビ様行動を観察し、それらを蓄積することが重要である。したがって、本節以降の他種でのアクビ様行動

の存在およびそれが起こる行動文脈の研究は，飼育下で行うこととした。

本節でのミナミハンドウイルカのあくび様行動は，野外での限られた撮影時間により，その前後の行動の文脈に関しては調べることができなかつたため，あくび様行動が本当にあくびであるのかについては検証できていない。しかし，同属のハンドウイルカであくびがあること，発生時間帯が休息状態へ向かう移行期に偏っていることから，あくびである可能性は極めて高いと言える。

### 1-3 他のハクジラ亜目のあくび様行動

1-1, 1-2 ではハンドウイルカ，ミナミハンドウイルカにおいてあくび様行動が存在することを確認し，ハンドウイルカではそれが他の動物のあくびに相当することが考えられ，ミナミハンドウイルカでは他の動物のあくびと同様である可能性が高いことが示唆された。また，あくび様行動は飼育下のみならず，野生下においてもみられることが明らかになった。したがって，観察の難しい野生下でのあくび様行動の観

察に代わり，飼育下においてあくび様行動の観察を行うことによっても，その種のおくび様行動の詳細を明らかにすることができる．ここではハクジラ亜目に普遍的におくび様行動が存在するのかを調べた．対象種はハンドウイルカと同じマイルカ科に属し，比較的近縁なイロワケイルカとシャチ，そしてマイルカ科とともにハクジラ亜目において姉妹群を形成するイッカク科およびネズミイルカ科にそれぞれ属し，ハンドウイルカと比較的遠縁であるシロイルカとスナメリである．また，アロメトリーの影響を考慮するために，体サイズが多様になるように種を選択した．すなわち，系統関係や体サイズを考慮して，あくび様行動を観察することで，あくび様行動がハクジラ亜目に広く存在することの証拠を示すことを目的とした．

## 材料と方法

### 対象個体と観察場所，観察時間

#### A) イロワケイルカ

観察は鳥羽水族館（三重県鳥羽市）のIコーナーのイロワケイルカ展示水槽（幅 8.4 m，奥行き 6.8 m，水深 3.45 m，水量約 197 m<sup>3</sup>）において，成熟メス 2 頭（ステラ，ララ），成熟オス 1 頭（カイ，ライト），未成熟メス 1 頭を対象に行った（附表 1）．観察時，全個体の健康状態に異常はなかった．調査期間は 2019 年 7 月から 2020 年 10 月で，このうち 7 日間，9 時から 17 時まで観察を行った．観察時間中，12 時と 15 時頃から 30 分の中断を挟んだ．観察時間は鳥羽水族館が開館している時間であったため，観察対象の全個体は，常に来館者に展示されている状態であった．給餌時間および回数は，10 時から 11 時の間のいずれか 10 分間と 13 時から 13 時 30 分のいずれか 10 分間，16 時から 17 時のいずれか 10 分間の 3 回であった．

## B) シャチ

観察は名古屋港水族館（愛知県名古屋市）のシャチプール（プール 1：幅 22.1 m，奥行き 18.0 m，水深 9.0 m，水量約 2500 m<sup>3</sup>，プール 2：幅 34.2 m，奥行き 18.0 m，水深 9.0 m，



水量約 3850 m<sup>3</sup>) において，成熟メス 1 頭（リン），成熟オス 1 頭（アース）を対象に行った（附表 1）．観察時，全個体の健康状態に異常はなかった．調査期間は 2019 年 9 月から 2020 年 10 月で，このうち 13 日間観察を行った．13 日間のうち 2 日間は 9 時から 17 時に観察を行い，その他 11 日間は 15 時から日の入りと，翌日の日の出 30 分前ごろから 9 時に観察を行った．観察が 9 時から 17 時に行われた場合，その時間は名古屋港水族館の開館時間であったため，来館者が観覧可能なプールにいる対象個体は来館者に展示されている状態であった．シャチのトレーニングが行われている時間中は観察を中断した．給餌およびトレーニングの時間および回数は，9 時頃から 20 分間，14 時 30 分から 20 分間，16 時 20 分から 20 分間の 3 回であった．

### C) シロイルカ

観察は名古屋港水族館のシロイルカ展示プール（長径 25 m，短径 16.5 m，水深 6.3 m，1552 m<sup>3</sup>）において，成熟メス 3 頭（グレイ，タアニヤ，ナナ），成熟オス 3 頭（ニコ，ホ

ドイ，ミライ）を対象に行った（附表 1）。観察時，全個体の健康状態に異常はなかった。調査期間は 2019 年 9 月から 2020 年 10 月で，このうち 14 日間，観察を行った。14 日間のうち 6 日間は 9 時から 17 時に観察を行い，8 日間は 15 時から照明消灯時間と翌日の照明点灯時間から 9 時に観察を行った。観察が 9 時から 17 時が行われた場合，その時間は名古屋港水族館の開館時間であったため，観察対象の全個体が来館者に展示されている状態であった。また，シロイルカのトレーニングが行われている時間中は観察を中断した。給餌およびトレーニングの時間および回数は，10 時 30 分から 20 分間，12 時 30 分から 20 分間，16 時から 20 分間の 3 回であった。

#### D) スナメリ

観察は鳥羽水族館（三重県鳥羽市）の E および H コーナーのスナメリ展示水槽（E: 幅 10 m，奥行き 6.7 m，水深 4.5 m，水量約 300 m<sup>3</sup>，H: 幅 10 m，奥行き 5.8 m，水深 3.4 m，水量約 197 m<sup>3</sup>）において，成熟メス 5 頭（ココロ，チヨ

ボ, リン, ユウキ, ワカバ), 成熟オス 2 頭 (ゴウ, ハロー) を対象に行った (附表 1). 観察時, 全個体の健康状態に異常はなかった. 調査期間は 2019 年 7 月から 2021 年 2 月で, このうち 15 日間, 9 時から 17 時まで観察を行った. 観察時間中, 12 時と 15 時頃から 30 分の中断を挟んだ. 観察時間は鳥羽水族館が開館している時間であったため, 観察対象の全個体は, 常に来館者に展示されている状態であった. 給餌時間および回数は, 展示水槽が 2 つに分かれていた 2019 年 7 月から 2019 年 11 月までは 9 時 50 分頃から 10 時 30 分頃の間 of いずれか 10 分間と 15 時 30 分頃から 17 時頃のいずれか 10 分間の 2 回, 展示水槽が 1 つであった 2019 年 11 月以降では上記の給餌時間に加え, 13 時から 13 時 30 分頃のいずれか 10 分間の 3 回であった.

### 観察方法

観察および記録方法は 1-1-1 と同様に, あらゆる口開け行動を記録する行動サンプリング法 (Altmann, 1974) を用い, またあくび様行動の背景を理解するために遊泳速度, 休息

(浮上休息と着底休息；Sekiguchi and Kohshima, 2003), 攻撃行動, ラビング行動, 餌の吐き戻し行動などの他の行動を記録するスキャンサンプリング法 (Altmann, 1974) を用いて, 観察開始から終了まで 2 分間隔で記録した。記録は目視およびビデオ録画 (SONY HDR-CX590, HDR-CX420) を用いて行った。さらに 1-1-1 と同様に, 遊泳速度と目の開閉度, 休息行動 (浮上休息, 着底休息) を用いて 13 段階の不活発レベルと 3 段階の不活発カテゴリーを求めた。

### データ解析

全ての録画データはソフトウェア SONY PlayMemories Home (ver. 6.0) を用いて解析した。録画データのフレームレート数は毎秒 29~30fps であった。

録画データからあらゆる口開け行動を抽出した後, 1-1 で確立した抽出方法で口開け行動からあくび様行動を抽出した。また 1-1-1 と同様にあくび様行動の前後 20 分について, あくび様行動が休息 (不活発カテゴリーにおける, “不活発”である状態) と関連して発生したのかを確かめた。さ

らに，これだけではあくび様行動がなぜ発生したのかが説明できない可能性を考慮し，録画した映像データから，あくび様行動が発生する前後1分の行動を確認し，あくび様行動が発生した状況を調べた．また，1-1-2と同様の方法で，あくび様行動が発生した時間帯（以下，あくび様行動中）と前後の時間帯（以下，あくび様行動前およびあくび様行動後）の不活発カテゴリー間に関係があるかを調べた．

## 結果

### 口開け行動とあくび様行動

#### A) イロワケイルカ

16ヶ月の観察期間のうち7日間，合計49時間の観察を行った．記録された口開け行動は729例であり，その中でも明らかに目的があったと考えられる口開け行動は12例であった．その内訳は水槽の底で底に向けて口を開けたのが3例，餌の吐き戻しのための口開けが2例，給餌された魚が口からみえた口開けが2例，来館者に向けて口を開けたのが2例，舌を出すための口開けが1例，水中の泡に対して口を開けた

のが 1 例，排泄物に対して口を開けたのが 1 例であった．あくび様行動であったのは 6 例であり，平均持続時間および標準偏差は全体では  $2.57 \pm 0.51$  秒（フェーズ 1： $0.95 \pm 0.12$  秒，フェーズ 2： $0.93 \pm 0.37$  秒，フェーズ 3： $0.69 \pm 0.26$  秒）であった（表 6，図 3）．あくび様行動の頻度は 0.009 回／時間／個体であった．

## B) シャチ

14 ヶ月間のうち 13 日間，合計 84.2 時間の観察を行った．記録された口開け行動は 547 例であり，その中でも明らかに目的があったと考えられる口開け行動は 271 例であった．その内訳は，威嚇のための口開けが 20 例，水中の泡と関連する口開けが 8 例，餌の吐き戻しのための口開けが 73 例，舌を出すための口開けが 147 例，威嚇以外の同居他個体に向けて口を開ける行動が 16 例，同居他個体と口同士を合わせる際に口を開ける行動が 5 例，水槽の底で底に向けて口を開けたのが 1 例，隣のプールを隔てる柵に対する口開けが 1 例であった．あくび様行動であったのは 6 例であり，平均持続時

間および標準偏差は全体では  $6.11 \pm 1.15$  秒（フェーズ 1：  
 $3.87 \pm 1.73$  秒，フェーズ 2： $1.77 \pm 1.39$  秒，フェーズ 3：  
 $0.48 \pm 0.39$  秒）であった（表 6，図 3）。あくび様行動の頻度  
は 0.07 回／時間／個体であった。

### C) シロイルカ

14 ヶ月間のうち 14 日間，合計 97.4 時間の観察を行った。  
記録された口開け行動は 3020 例であり，その中でも明らかに  
目的があったと考えられる口開け行動は 408 例であった。  
その内訳は，威嚇のための口開けが 159 例，水中の泡と関連  
する口開けが 11 例，授乳のための口開けが 24 例，水中のゴ  
ミと関連する口開けが 3 例，バブルリングと関連する口開け  
が 31 例，威嚇以外で同居他個体に向けて口を開ける行動が  
136 例，威嚇以外で来館者に向けて口を開ける行動が 11  
例，おもちゃに対する口開けが 28 例，水吹きのために口を  
開ける行動が 2 例，飼育員のサインに反応して行った口開け  
が 3 例であった。あくび様行動であったのは 6 例であり，平  
均持続時間および標準偏差は全体では  $1.10 \pm 0.05$  秒（フェー

ズ 1 :  $0.37 \pm 0.35$  秒, フェーズ 2 :  $0.64 \pm 0.41$  秒, フェーズ 3 :  $0.09 \pm 0.03$  秒) であった (表 6, 図 3). あくび様行動の頻度は 0.004 回 / 時間 / 個体であった.

#### D) スナメリ

20 ヶ月間のうち 18 日間, 合計 126 時間の観察を行った. 記録された口開け行動は 673 例であり, その中でも明らかに目的があったと考えられる口開け行動は 137 例であった. その内訳は, 威嚇のための口開けが 1 例, 威嚇以外で同居他個体に向けて口を開けたのが 84 例, 水槽の縁を噛むための口開けが 43 例, 水中のゴミと関連する口開けが 4 例, ペニス出しと関連する口開けが 2 例, 水吹きと関連する口開けが 2 例, 舌を出すための口開けが 1 例であった. あくび様行動であったのは 5 例であり, 平均持続時間および標準偏差は全体では  $1.58 \pm 0.42$  秒 (フェーズ 1 :  $0.57 \pm 0.37$  秒, フェーズ 2 :  $0.77 \pm 0.36$  秒, フェーズ 3 :  $0.24 \pm 0.27$  秒) であった (表 6, 図 3). あくび様行動の頻度は 0.001 回 / 時間 / 個体であった.



## あくび様行動の発生状況

### A) イロワケイルカ

あくび様行動における不活発レベルを，緑色の濃淡で分けた図を図 6 に示す．6 例全てにおいてあくび様行動 4 分後までに不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．しかし，6 例のうち 2 例（#1, 4）においてはあくび様行動 4 分後までに不活発レベルの値が有意に上昇した．あくび様行動 4 分前からあくび様行動が発生するまでに有意な不活発レベルの値の上昇や低下はみられなかった．あくび様行動が発生する前後 1 分間の行動では，6 例ともに「通常もしくは遅い遊泳→（浮上もしくは浮上休息→）潜水してあくび様行動発生→（通常もしくは遅い遊泳→）浮上もしくは浮上休息」の行動パターンがみられた．

### B) シャチ

あくび様行動における不活発レベルを，緑色の濃淡で分けた図を図 6 に示す．6 例全てにおいて，あくび様行動 4 分後までに不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．し

かし，6例のうち2例（#1，2）においてあくび様行動4分前からあくび様行動が発生するまでに不活発レベルの値が有意に上昇し，あくび様行動後は不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．また，この2例は日の出の前後30分前以内にあくび様行動が発生した．あくび様行動が発生する前後1分前の行動から，6例のうち上記の2例とは異なる4例（#3～6）は「（あくび様行動を行った個体あるいは同居他個体がプールを隔てる柵に対して威嚇しながら向かっていく，または柵に顔を向けながらあるいは舌を出しながら遊泳する→）あくび様行動→あくび様行動を行った個体あるいは同居他個体がプールを隔てる柵に対して威嚇しながら向かっていく，または柵に顔を向けながらあるいは舌を出しながら遊泳する」の行動パターンを示した．

### C) シロイルカ

あくび様行動における不活発レベルを，緑色の濃淡で分けた図を図6に示す．6例全てにおいて，4分後までに不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．また，あくび様

行動 4 分前からあくび様行動が発生するまでにおいても，不活発レベルの値の有意な上昇はみられなかった．6 例のうち 4 例（#1，2，4，5）においては，あくび様行動の前後における不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．残りの 2 例のうち 1 例（#6）は，あくび様行動が発生する前後 1 分間の行動から，あくび様行動が遅い遊泳時に起こったことが示された．しかし，6 例全てで共通するようなあくび様行動時の行動パターンは確認できなかった．

#### D) スナメリ

あくび様行動における不活発レベルを，緑色の濃淡で分けた図を図 6 に示す．5 例全てにおいて，4 分後までに不活発レベルの値の有意な低下はみられなかった．また，あくび様行動 4 分前からあくび様行動が発生するまでにおいても，不活発レベルの値の有意な上昇はみられなかった．しかしながら 5 例中 3 例（#1，3，5）においては，あくび様行動が発生した前後 20 分間が全体的に不活発を示す活動レベルで占められていた．他の 2 例のうち 1 例（#4）は，あくび様行動を

境として活動レベルが活発から不活発に切り替わった。残りの 1 例 (#2) は、あくび様行動前はセルフラビング（個体が自身の体を水槽の壁面や底にこすりつける行動；Sakai et al., 2013）を行っていたが、あくび様行動後 2 分以内に他個体とのラビングを行った。また、あくび様行動の前後 1 分以内の行動から、5 例中 3 例 (#3~5) において、あくび様行動前 10 秒以内に「水面で腹を上にして背泳ぎをしながら、口に含んだ水を水上に向けて吹く」行動がみられた。

#### あくび様行動発生前後の時間帯の活動カテゴリーの割合

ハクジラ亜目 4 種におけるあくび様行動の発生時間帯と前後の時間帯の活動カテゴリーの割合の比較結果を表 7 に示す。なお、あくび様行動が発生した時間帯の前後の時間帯の記録が観察時間前や観察を中断していたことによってなされていない場合、および、あくび様行動が発生した時間帯あるいはあくび様行動の前後の時間帯において、3 つの不活発カテゴリーのうち 2 つ以上で割合が 0 である場合は、比較を行

わなかったため、必ずしも記録されたあくび様行動の全てにおいて比較ができたわけではなかった。

#### A) イロワケイルカ

比較を行ったのは6例のあくび様行動のうち5例（表6の#2～6）であり、そのうち2例（#2, 3）は同日の同時帯に発生した。

#2および#3のあくび様行動中は、あくび様行動前に比べて、活発の割合が有意に小さくなり（残差分析,  $p < 0.05$ ）、中間と不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析, 中間, 不活発ともに  $p < 0.05$ ）。あくび様行動後はあくび様行動中と比べると、活発の割合が有意に大きくなり（残差分析,  $p < 0.05$ ）、中間および不活発の割合が有意に小さくなった

（残差分析,  $p < 0.05$ ）。#4では、あくび様行動中と比較して、前後の時間帯の全ての不活発カテゴリーで有意な増減は認められなかった。#5では、あくび様行動中はあくび様行動前に比べて全ての不活発カテゴリーで有意な増減はみられなかったが、あくび様行動後はあくび様行動中と比べると、

活発の割合が有意に大きくなり（残差分析， $p<0.05$ ），中間の割合が有意に小さくなった（残差分析， $p<0.05$ ）。また，#5は給餌の約1時間20分後にあくび様行動が発生した。#6では，あくび様行動中はあくび様行動前に比べ，活発の割合が有意に大きくなり，中間の割合が有意に小さくなったが（残差分析，活発，中間ともに $p<0.05$ ），不活発の割合の有意な増減はみられなかった。また，あくび様行動後はあくび様行動中と比べると活発の割合が有意に小さくなり，不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析，活発，不活発ともに $p<0.05$ ）。#4および#6では，発生した時間の約30分後に給餌が行われた。

## B) シャチ

比較を行ったのは6例のあくび様行動のうち3例（表6の#3，4，6）であり，そのうち2例（#3，4）は同日の同時間帯に発生した。

#3および#4では，あくび様行動中はあくび様行動前に比べて，不活発の割合が有意に小さくなった（残差分析，

p<0.05). あくび様行動後はあくび様行動中と比べると，活発の割合が有意に小さくなり（残差分析， $p<0.05$ ），中間と不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析，中間，不活発ともに  $p<0.05$ ）。#6 では，あくび様行動中はあくび様行動前に比べて活発の割合が有意に小さくなり，中間の割合が有意に大きくなった（残差分析，活発，中間ともに  $p<0.05$ ）。あくび様行動後はあくび様行動中と比べると，活発の割合が有意に大きくなり，中間の割合が有意に小さくなった（残差分析，活発，中間ともに  $p<0.05$ ）。

#### C) シロイルカ

比較は 6 例のあくび様行動のうち 5 例（表 6 の #2～6）で行った。5 例のうち 2 例（#4，5）は同日の同時間帯に発生した。

#2 のあくび様行動中は，あくび様行動前に比べて，全ての不活発カテゴリーの有意な増減はみられなかったが，あくび様行動後はあくび様行動中と比べると，中間の割合が有意に小さくなり，不活発の割合が有意に大きくなった（残差分

析，中間，不活発ともに  $p<0.05$ ). #3 のあくび様行動中は，あくび様行動前に比べて活発の割合が有意に小さくなり，不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析，活発，不活発ともに  $p<0.05$ ). これら#2 および#3 は，発生した時間の 2 時間前までにトレーニングおよび給餌が行われていた．#4 および#5 のあくび様行動中は，あくび様行動前に比べて活発と中間の割合が有意に大きくなり，不活発の割合が有意に小さくなった（残差分析，不活発カテゴリー全て  $p<0.05$ ). #6 のあくび様行動中は，あくび様行動前の時間帯に比べて中間の割合が有意に大きくなり，不活発の割合が有意に小さくなった（残差分析，中間，不活発ともに  $p<0.05$ ). #3～6 では，あくび様行動後はあくび様行動中と比べて全ての不活発カテゴリーで有意な増減はみられなかった．

#### D) スナメリ

比較は全てのあくび様行動（表 6 の#1～5）で行った．

#1 および#2 では，あくび様行動中と前後の時間帯の比較において，全ての不活発カテゴリーで有意な増減はみられな



かった。#2では、発生した時間の約1時間30分後に給餌が行われた。#3では、あくび様行動中は、あくび様行動前に比べて活発の割合が有意に大きくなり、中間の割合が有意に小さくなった（残差分析、活発、不活発ともに、 $p<0.05$ ）。あくび様行動後はあくび様行動中と比べると、中間の割合が有意に大きくなった（残差分析、 $p<0.05$ ）。#4では、あくび様行動中は、あくび様行動前に比べ活発、不活発の割合が有意に大きくなり、中間の割合が有意に小さくなった（残差分析、不活発カテゴリー全て、 $p<0.05$ ）。あくび様行動後はあくび様行動中と比べると、活発の割合が有意に小さくなり、中間、不活発の割合が有意に大きくなった（残差分析、不活発カテゴリー全て、 $p<0.05$ ）。#5では、あくび様行動中は、あくび様行動前に比べて全ての不活発カテゴリーで有意な増減はみられなかった。あくび様行動後はあくび様行動中と比べると、活発の割合が有意に大きくなり、不活発の割合が有意に小さくなった（残差分析、活発、中間ともに  $p<0.05$ ）。#1および#3~5は、発生した時間の約1時間40分前までに給餌が行われた。

## 考察

本節では，ハンドウイルカと同じマイルカ科に属するイロワケイルカとシャチ，およびマイルカ科と姉妹群を形成するイッカク科とネズミイルカ科にそれぞれ属するシロイルカとスナメリを対象とした．ハンドウイルカのあくび様行動（1-1），ミナミハンドウイルカのあくび様行動（1-2）と同じ構造，すなわち，口をゆっくり大きく開けて（フェーズ 1），開けた口が極大に達してそれを少し保ち（フェーズ 2），素早く口を閉じる（フェーズ 3）の口開け行動が全ての対象種で観察されたため，あくび様行動はハンドウイルカやミナミハンドウイルカだけではなく，ハクジラ亜目マイルカ上科に広くみられる行動であることが示唆された．

本節の対象種においてもハンドウイルカ（1-1）と同様にあくび様行動の前後 20 分間の不活発レベルの遷移をみたが，4 種全てで不活発な状態であくび様行動が発生したわけではなかった．イロワケイルカでは 6 例中 2 例において，あくび様行動 4 分後までに不活発レベルが有意に減少し，シャチでは 6 例中 2 例において，あくび様行動 4 分前までの不活

発レベルが有意な減少を示した。スナメリでは、5例中4例であくび様行動時とその4分前や4分後の不活発レベルに変化があった。これらを鑑みると、ハンドウイルカでみられたように、あくび様行動は必ずしも個体の休息時に発生したり、活動を活発にしたりするわけではなく、活動の不活発から活発、あるいは活発から不活発への移行時に発生する可能性がある。これが種間差なのか、データ数の少なさによる偏りなのかについては、今後研究する必要がある。

イロワケイルカ、シャチ、スナメリについては、あくび様行動前後1分以内の行動にそれぞれパターンがみられた。特にシャチでは、不活発レベルでは説明できなかった4例において、一貫して隣接する水槽に飼育されているハンドウイルカに対して口を開ける、舌を出すといった威嚇様行動があくび様行動の1分以内にみられた。このハンドウイルカへの行動がみられた観察日は、シャチと隣接する水槽での飼育頻度が低いハンドウイルカがいた（神田，私信）ことから、その影響で発生したと考えられる。したがって、シャチについては、あくび様行動が活動の不活発さに関連してだけではな

く、個体が外的なストレスを感じた、また社会的な興奮状態になったために発生した可能性がある。このようなストレスや社会的な不安に関連するあくびは、オタリアや霊長類で知られている (Deputte, 1994; Palagi et al., 2019)。シャチのみ、不活発レベルが低い時にあくび様行動が多かった点も、これで説明がつくと考えられる。シロイルカでは、不活発レベルの変化とあくび様行動前後 1 分以内の行動をみても、なぜあくび様行動が発生したかについては推測できなかった。

本節では、1-1-2 と同様にあくび様行動が発生した時間帯とその前後の時間帯の比較も行った。イロワケイルカでは、5 例中 3 例であくび様行動が発生した時間帯と比べて、あくび様行動が発生した後の時間で、中間や不活発の割合が小さくなっていった。他の 2 例では給餌から約 30 分前以内にあくび様行動が発生し、そのうち 1 例は、あくび様行動後の時間帯はどの不活発カテゴリーも有意な増減がみられなかった。これらのことから、イロワケイルカのはあくび様行動は不活発な状態から活発な状態に移行する際に行われたと考えられ、また給餌と関連する可能性も考えられた。シャチでも 5 例中

3例のあくび様行動で，その前後の活発，中間，不活発の割合が変化したことから，状態の変化に伴ってあくび様行動が起こった可能性が考えられた．

シロイルカでは，5例中4例においてあくび様行動が発生した時間帯がその前の時間帯と比べて，活発や中間の割合が大きくなり，不活発の割合が小さくなった．他1例では，あくび様行動前の時間帯でトレーニングおよび給餌が行われており，その後の時間帯で不活発の割合の増加がみられた．これらから，シロイルカでは，あくび様行動前とあくび様行動が発生した時間帯でしか不活発カテゴリーの有意な増減がみられていないため，他の3種よりも顕著ではないが，不活発と活発の遷移と関連してあくび様行動が発生したことが考えられた．不活発カテゴリーの有意な増減がみられなかった理由としては，同じ水槽にいる他個体が別の水槽にいる他個体と威嚇をしあっていたことや，別の水槽にいる他個体が，あくび様行動を行った個体のいる水槽の個体に対し，一方的に威嚇していることがあったこと，また，同居する個体同士の関係によることが考えられた．つまり，あくび様行動をした

個体以外の他個体における興奮やストレス（周囲の環境）が、あくび様行動をした個体のあくび様行動に関わる不活発カテゴリーの有意な増減を間接的に妨げていた可能性がある。

スナメリでは、5例中3例での不活発カテゴリーの割合の増減があくび様行動前後で有意に変化した。他の2例のうち1例ではあくび様行動の発生前40分以内に給餌が行われていた。これらから、スナメリのあくび様行動においても状態変化の際にあくび様行動が発生し、また、イロワケイルカと同様に給餌と関連する可能性が考えられた。

以上を総合すると、イロワケイルカ（5例中4例）、シャチ（3例中3例）、シロイルカ（5例中1例）、スナメリ（5例中3例）におけるあくび様行動が発生の前後または中後で不活発カテゴリーの変化を伴っていたことから、主に活発から不活発、あるいはその逆の移行時に発生したことが考えられた。これは、1-1-2の不活発カテゴリーの増減から、あくびが長期的（1時間ごと）には活動状態の遷移と関係する可能性を示したことと一致する。霊長類やヒトでも1時間ごと

にみた場合，あくびの発生量が活動状態の移り変わりと関係があることが報告されており（Deputte, 1994；Zilli et al., 2007），ハクジラ亜目のあくび様行動は他の哺乳類のあくびと同一の行動であることが考えられる．

鯨目には，本研究で観察を行っていないが，ハクジラ亜目アマゾンカワイルカ科，アカボウクジラ科，カワイルカ科，マッコウクジラ科，ヒゲクジラ亜目という分類群が存在している．これら分類群に属する種は体サイズが 1.4 m から 30 m と大きさは様々で（ベルタ，2018），飼育や野生といった環境に関わらず水中で観察することは困難である．そのため，これまであくび様行動の報告は存在しない．ヒゲクジラ亜目において，2 種で 1 例ずつのため，あくまでも予報的なデータとなるが，ザトウクジラ *Megaptera novaeangliae*，およびシロナガスクジラ *Balaenoptera musculus* においてあくびのような行動が撮影されており（ザトウクジラ：水中映像，シロナガスクジラ：ドローン映像），それぞれにおいてフェーズ分析を行ったところ，ザトウクジラではフェーズ 1 が 3.57 秒，フェーズ 2 が 0.13 秒，フェーズ 3 が 0.87 秒，シロナガ

スクジラでは、フェーズ 1 が 6.00 秒、フェーズ 2 が 0.20 秒、フェーズ 3 が 1.03 秒であり、OCDR が 1 以下であったことから、あくび様行動である可能性が高い（ザトウクジラ：<https://www.youtube.com/watch?v=CEgpZi3azH4>, シロナガスクジラ：<https://www.instagram.com/p/CW7kaoUFwQc/>）。つまり、ヒゲクジラ亜目においてもあくび様行動が存在する可能性は高いと考えられる。

ハンドウイルカ（1-1）やミナミハンドウイルカ（1-2）も含め、ハクジラ亜目のあくびにおける頻度は他の哺乳類（ライオン：1.2 回／時間／個体，マンドリル：0.78 回／時間／個体，Baenninger, 1987；モウコノウマ：0.94 回／時間／個体，ウマ：0.68 回／時間／個体，Gorecka-Bruzda et al., 2016；オタリア：1.14 回／時間／個体，Palagi et al., 2019；カニクイザル：0.6 回／時間／個体，ホオジロマンガベイ：0.27 回／時間／個体，Deputte, 1994；チンパンジー：0.27 回／時間／個体，Vick and Paukner, 2010）と比べて、およそ 10 分の 1 から 100 分の 1 であった。1-1 でも問題として挙げたが、ハクジラ亜目はあくびの頻度は極端に低く、頻度によ



る活発さとの関係や時間との関係を統計学的に調べることは非常に難しい。そのため、本節で得られた考えの妥当性を検証するには、あくびやそれに準ずる口開け行動のデータ数を増やし、十分に比較を行うことが必要である。

## 第 2 章 海牛目のあくび様行動

### 緒言

第 1 章では，あくび様行動が鯨目ハクジラ亜目に広く存在することが明らかになり，不活発な状態時や活動状態の移行時に発生することが多くあった．本章では，ローラシア獣上目に属する鯨目と同様に完全に水中生活に適応したが，哺乳類の中では進化的に極めて遠い系統であるアフリカ獣上目に属する海牛目について，あくび様行動の存在を確認することにより，あくび様行動が鯨目だけの特異的な行動ではなく，完全に水中適応した哺乳類にも他の哺乳類と同様に保持されているのかを調べた．

海牛目は鯨目と同様に二次的に水中適応した哺乳類である．海牛目にはジュゴン科（ジュゴン）とマナティー科（アフリカマナティー *Trichechus senegalensis*，ニシインドマナティー *T. manatus*，アマゾンマナティー *T. inunguis* の 3 種）があるが，ジュゴンは海水域で生息しているのに対し，マナティー科の全 3 種は淡水あるいは汽水域に生息している．ジュ

ゴンは、1種で科を形成する完全水中適応種であるが、その生態は鯨目とは異なっている。ジュゴンは草食性であり、また、体には少量の毛が生えており、胸びれは横に突き出すように固定され、前後に動かすことができる。このため、胸びれは海底を移動する時や繁殖時に使用される (Infantes et al., 2020)。

本章は、飼育下のジュゴンにおいてあくび様行動が存在するかを明らかにすることを目的とした。ジュゴンにおいてあくび様行動が存在するならば、あくび様行動は陸生哺乳類での報告 (例えば, Baenninger, 1987; Palagi et al., 2019) と同様に、休息時、摂食の時間の直前、他個体との相互作用があった場合に発生すると予想される。しかし、本研究では後述するように、ジュゴンが単独飼育されていること、および給餌時間が固定されていなかったことから、空腹時および他個体との相互作用の際のあくびに関しては調べることはできないため、ここでは、休息状態とあくび様行動の関係を調べることにした。あくび様行動がみられ、さらにそれが休息時に多く発生することが明らかになれば、ジュゴンのあくび様行

動は他の哺乳類と同一のあくびであると考えられる。ジュゴンにおけるあくびの存在が確認されれば、鯨目だけではなく完全水中適応種としてあくびが保持されていることになり、水中で行われるあくびの存在が確実となる。

## 材料と方法

### 対象個体と観察場所，観察期間，観察方法

観察は鳥羽水族館のHコーナーのジュゴン展示水槽（幅9.1 m×奥行き6.1 m×水深3.4 m，水量約188.7 m<sup>3</sup>，水温29～30℃）において，成熟メス1頭（セレナ，推定年齢35歳）を対象に行った（附表1）。観察期間は2019年10月から2020年7月までの6日，観察時間は7時50分から10時であった。水中観察窓からジュゴンの口開け行動，休息，遊泳の行動（表8）について，動画撮影（SONY HDR-CX420）にて個体追跡法（Altmann, 1974）を用いて連続記録を行った。なお，水族館の開館時間は7月20日から8月までは8時30分で，その他の期間は9時からであることから，対象個体は観察時間の途中から来館者に曝された。観察中に給餌が行わ

れた場合，8時50分から9時25分頃までの間にプラスチック製のカゴに取り付けられたロメインレタス *Lactuca sativa* var. *longifolia* Lam.が10 kg 与えられた。

### 遊泳の分類

記録した遊泳は視覚的に「通常の遊泳」と「遅い遊泳」に分類した（表8）。飼育下ハンドウイルカなどの完全水中適応種では視覚的な分類がよく行われるが（Sekiguchi and Kohshima, 2003），数値的にも分類できているかを評価する必要がある。そこで，視覚的に分類された通常の遊泳と遅い遊泳の実際の速度をそれぞれいくつか測定し（詳細は後述），これらの実際の速度は，遊泳の分類間で重複しないことを確認した。ハンドウイルカは，休息時にゆっくり遊泳することが知られていること（Sekiguchi and Kohshima, 2003），野生のジュゴンにおいて，移動と休息を同時に行っている可能性があることから（Chilvers et al., 2004），ジュゴンもハンドウイルカと同様に遊泳しながら休息を行うと考

え、遅い遊泳は休息状態に近い不活発な状態であるとみなした。

実際の遊泳速度は、ロメインレタスとは別に餌として給餌されるアマモ *Zostera* spp.を取り付けるために用いられる長方形の網（奥行き 0.8 m, 幅 1.48 m）の枠の大きさを用いて計算した。この網は常に水槽内にあるわけではなく、実際の遊泳速度は網が水槽内にある時のみ測定したため、測定数は限られた。速度を算出する際の遊泳時間はジュゴンの顔の正面先端が網の枠の延長線上に到達した時点から、反対側の枠の延長線上に到達するまでとし、映像管理ソフト（SONY PlayMemories Home（ver. 6.0））で計測した。ジュゴンが網の短辺、長辺、対角線に沿って泳いだ時の距離は、それぞれ 0.8 m, 1.48 m, 1.68 m とした。また、遊泳速度を測定するための映像のズーム倍率を一定とし、ビデオカメラの設置位置は固定した。各遊泳の実際の速度が重複せず、有意に異なることを Microsoft Excel（ver. 16.0）のウェルチの t 検定で確認した。

## 口開け行動からあくび様行動の抽出

はじめに，録画データからあらゆる口開け行動を抽出した後，目的があると考えられる口開け行動を除外し，1-1で確立した抽出方法で口開け行動からあくび様行動を抽出した（表8）．次に，各フェーズの持続時間は映像管理ソフト SONY PlayMemories Home（ver. 6.0）を用いて，0.01秒単位まで計測した．また，休息状態（休息あるいは遅い遊泳）であくび様行動が発生するかを確認するため，R ver. 4.1.1（R Core Team, 2021）の両側二項検定（関数：binom.test）を用いて，休息状態（休息と遅い遊泳）の時間と通常の遊泳の時間に対する，休息状態時におけるあくび様行動の発生回数を比較した．

## 結果

### 遊泳の分類の検証

「通常の遊泳」と「遅い遊泳」の実際の遊泳速度は，それぞれ平均 0.4 m/s（9例，標準偏差：0.14 m/s，中央値：0.37 m/s，最小値：0.24 m/s，最大値：0.74 m/s），0.15 m/s（8

例，標準偏差：0.05 m/s，中央値：0.16 m/s，最小値：0.06 m/s，最大値：0.21 m/s)であった。通常の遊泳と遅い遊泳の間に実際の遊泳速度の重複はなく，遊泳の分類間に有意な差があった ( $t=4.73$ ，自由度 = 10， $p<0.001$ )。

### あくび様行動

6日間，20.1時間の観察で17例の口開け行動を記録した（表9，図3）。この17例のうち，1-1で確立した抽出方法によってあくび様行動が14例抽出され，頻度は0.80回／時間／個体であった。あくび様行動は，主に休息状態（不活発：10例，遅い遊泳：3例）の時に多く発生し，通常の遊泳（1例）よりも有意に多かった（両側二項検定， $p<0.01$ ）。14例のあくび様行動の平均持続時間および標準偏差は全体では $4.63\pm 1.24$ 秒であった（フェーズ1： $2.62\pm 1.03$ 秒，フェーズ2： $1.57\pm 1.06$ 秒，フェーズ3： $0.43\pm 0.36$ 秒）。あくび様行動14例のうち12例は7時50分から9時，残りの2例は9時から10時の間に発生した。あくび様行動以外の口開け行動3例のうち1例はあくび様行動の直前に起こり，口開けの大



きさがあくび様行動時よりも小さかった。残りの2例はあくび様行動のようにみえたが、水槽の縁でジュゴンの口が隠れ、口を開けてから口を閉じるといった一連のあくび様行動が映っておらず、映像が不完全であったため、あくび様行動とみなすことができなかった。また、目的があると考えられる口開け行動はみられなかった。

#### 考察

本章では、鯨目と異なる進化系統で完全に水中生活に適応した海牛目のジュゴンにおいてもあくび様行動が行われることを明らかにした。ジュゴンのあくび様行動は主に休息状態で発生し、ヒトを含む哺乳類のあくび（Deputte, 1994；Palagi et al., 2019）においても休息時にあくびが発生したことから、これらは同一の行動であることが考えられた。したがって、ジュゴンのあくび様行動を確認したことで、あくび様行動が鯨目ハクジラ亜目に特異的な行動ではなく、ハクジラ亜目以外の完全水中適応種でも保持されている行動であることが示唆された。本章で観察された口を開ける行動のほと

んど（17例中14例）はあくびであったことから，単独飼育のジュゴンにおいて口を開ける行動のほとんどがあくびに分類されると考えられる．ジュゴンや鯨目でのあくびは，呼吸を伴わずに起こる．呼吸を伴わないあくびは，現在のおくびの定義である「あくびは，初めに能動的に口を開けて吸気を行い，次に口開けの大きさが極大に達し，最後は呼気を行いながら受動的に口を閉じる」（Barbizet 1958）とは矛盾している．この定義は，ヒトを含む陸上であくびを行う哺乳類のみを対象としているため，あくびを行う完全水中適応種を含む全てのあくびを行う動物を対象とする必要があることから，定義を改変するべきである．そこで，既に胎児のおくびを判断するために用いられた定義である「口をゆっくり開き，口開けの大きさが極大に達した後，大きく開け続け，すぐに元の位置に戻る（Petrikovsky et al., 1999；Reissland et al., 2012）」を参考に，定義を「ゆっくりと口を開き，開けた口が極大に達し，それを少し保ち，素早く口を閉じる」とし，より広義的なものにすることを提案する．また，1-1で作成した他の口開け行動からあくび様行動を抽出する際の3

つのステップから，その口開け行動が明らかな目的を持たないこと，口が極大にまで開き，3段階に分けられること，口を開いてから極大に達するまでの時間が口を閉じ始めてから閉じきるまでの時間よりも長いことをあくびと判断する際に欠くことのできない条件として提案する．

本章では，ジュゴンが単独飼育されていること，給餌の時間が不規則であることから，あくびと給餌の関係（例えば，Baenninger（1987））やあくびと社会的相互作用の関係（例えば，Vick and Paukner（2010），Gorecka-Bruzda et al.

（2016），Palagi et al.（2019））の検証は行えなかった．つまり，ジュゴンのあくびにおいて休息との関係は確認されたが，社会的条件や給餌との関連においてもあくびが発生する可能性はある．また，ジュゴンと並行して鳥羽水族館で飼育されているアフリカマナティーにおいてもあくび様行動の観察を試みたが，口が腹側に開くように位置していること，および飼育されている水槽の構造により，あくび様行動を捉えることが困難な状況であったため，観察を中断した．今後は，飼育されているマナティーにおいてもあくび様行動を観

察し，ジュゴンのあくびが特異的なものではなく，海牛目で  
広くみられる行動であることを明らかにする必要がある。

### 第 3 章 哺乳類のあくびにおける持続時間の決定要因

#### 緒言

第 1 章，第 2 章では，完全水中適応種の鯨目ハクジラ亜目 6 種と海牛目 1 種におけるあくび様行動の存在を確認し，それらがどのような状況下で発生したのかを調べ，あくび様行動は他の陸生哺乳類のあくびと同一の行動であることを示した．そこで本章以降，これらの完全水中適応種のアくび様行動をあくびと考え，あくびと呼称する．また，これまで鯨目ハクジラ亜目 6 種であくびの存在を確認してきたが，1-3 で考察したように，ヒゲクジラ亜目でもあくび様行動の存在の可能性が高いため，以降，鯨目ハクジラ亜目 6 種のアくびは，鯨目 6 種と呼称する．

本章では，まず，鯨目や海牛目における完全な水中適応があくびに影響を与えたのかを明らかにするため，鯨目と現生哺乳類では最も近縁とされているカバ *Hippopotamus amphibius* と，海牛目と姉妹群である長鼻目に属するアジアゾウ *Elephas maximus* およびイワダヌキ目に属するケープハ

イラックス *Procavia capensis* のあくびを飼育下で観察した後，進化系統を考慮した上で哺乳類のあくびの持続時間と脳重量の関係を調べ，さらに陸上であくびをする哺乳類と水中であくびをする哺乳類のあくびの構造について比較する．鯨目に最も近縁な現生の陸生哺乳類であるカバは水中と陸上で生活する種であり，鯨目と約 5400 万年前に分岐し

(<http://www.timetree.org/>, 2021 年 12 月現在), 海牛目に最も近縁な現生の陸生哺乳類であるゾウ (約 6600 万年前に海牛目と分岐, <http://www.timetree.org/>, 2021 年 12 月現在) やケープハイラックス (6500 万年前に海牛目と分岐, <http://www.timetree.org/>, 2021 年 12 月現在) は, 完全に陸上で生活する種である．

Gallup et al. (2016) および Massen et al. (2021) は, 海生哺乳類である食肉目に属するアザラシ科, アシカ科, セイウチ科を含めた陸上であくびをする哺乳類 (および鳥類) のあくびにおいて, 体重の影響を取り除いた形で, 脳重量やニューロン数があくびの持続時間に影響を与えることを明らかにした．ここで示された脳重量の増加に伴うあくびの持続時間

の長さの増加は、あくびの際の体内への空気の流入が増加することによって脳へ向かう血流が冷やされ、脳を冷却するためであるとする「ブレインクーリング仮説」が支持された。したがって、この先行研究で示された相関が、生息環境が異なり、呼吸を伴わない完全水中適応した哺乳類に当てはまるならば、上記の説はより支持されると同時に、完全水中適応した哺乳類の行うあくびは、他の陸生哺乳類のあくびと同一の基軸の行動であることが強められる。そこで次に、先行研究（Massen et al. (2021)）での対象種に、完全水中適応種や先行研究が用いていない種を加えて再検討を行い、哺乳類のあくびの持続時間が体重の影響を補正した脳重量と関係するのかを調べた。また、陸上であくびをする哺乳類（以下、陸上種）と水中であくびをする哺乳類（以下、水中種）のあくびのフェーズは、機械的フェーズ（つまり、口を閉じた状態から口開きの最大角度に至るまで、および最大角度から口を閉じるまでのフェーズ）とそれ以外のフェーズに分けられると考え、各フェーズの割合の関係や各フェーズの持続時間と最大口開き角度との関係を調べた。

### 3-1 鯨目と海牛目に近縁な陸生哺乳類のあくび

ここでは，鯨目，海牛目に近縁なアジアゾウ，カバ，ケープハイラックスのあくびを観察した．アジアゾウは最も近縁なアフリカゾウにおいて横臥（睡眠）している状態から起き上がる時にあくびを行うことが報告されており（Rossman et al., 2017），カバでは7時から15時まで休息とあくびの時間割合が同様の变化を示すが，15時から休息の時間割合が減少し，移動に費やす時間割合が増加するとあくびの時間割合も増加するといった関連が示されている（Mekonen and Hailemariam, 2016）．一方，ケープハイラックスにおいては，あくびについての研究は行われていない．これら3種について，鯨目，海牛目とあくびの持続時間や発生状況の比較を行い，近縁種同士での違いについて調べた．

## 材料と方法

### 対象個体，観察場所，観察期間，観察方法

データ収集は全て京都市動物園（京都府京都市）で行った．アジアゾウは監視カメラ映像の確認によって行い，カ



バ， ケープハイラックスは， ケージごしに筆者が直接観察およびビデオ撮影を行い， あくびが発生した状況の記録とともにあくびのデータを収集した． カバ， ケープハイラックスの観察は開園中および休園日に行ったため， 来園者が観覧できる時とできない時があった． 開園時間は3月から11月は9時から17時， 12月から2月は9時から16時30分であり， 月曜日が平日の場合は休園日であった．

#### A) アジアゾウ

成熟オス1頭（秋都トンカム）， 成熟メス4頭（夏美ブニュン， 春美カムパート， 冬美トンクン， 美都）を対象に， それぞれの寝室の映像を記録した， 2020年12月6日から12月10日の計5日間の監視カメラの録画データを使用した． 観察時， 全個体の健康状態に異常はなかった． 監視カメラは各個体の寝室の上方の角に設置されていた． 先行研究において， アフリカゾウのあくびは睡眠から起き上がる際に観察されたことから（Rossman et al., 2017）， 本節では， 夜間から

早朝で睡眠していると考えられる 21 時から翌日早朝 6 時の録画データを使用した。

#### B) カバ

成熟メス 1 頭（ツグミ）を対象に，2020 年 12 月 7 日から 12 月 11 日までの計 5 日間，9 時 30 分頃から 15 時 30 分頃まで行った。観察時，対象個体の健康状態に異常はなかった。動物舎のグラウンド側の前で，ビデオ録画（SONY HDR-CX480）と目視によって，観察対象個体の行動をすべて記録する全生起サンプリング（Altmann, 1973）を実施した。

#### C) ケープハイラックス

成熟オス 2 頭（サイ，ニッパ），成熟メス 2 頭（チィ，ポテチ）の合計 4 頭を対象に，2020 年 8 月 3 日から 8 月 7 日までの計 5 日間，9 時から 17 時まで行った。観察時，全個体の健康状態に異常はなかった。動物舎の展示場の前で，ビデオ録画（SONY HDR-CX480）と目視によって，すべての観察対象個体の行動をすべて記録する全生起サンプリング

(Altmann, 1973) を実施した。ビデオ録画では動物舎の一部しか映せなかったため、あくびを確実に捉えるために、観察日と同日時の監視カメラ映像も併用した。監視カメラは動物舎の上方の端に設置されていた。

### データ解析

陸生哺乳類のあくびは、慣習的に研究者が目視によってあくびを判断しているため（例えば、Palagi et al. (2019)）、本節においても目視によって、あくびにみえる行動をあくびと判断した。

Barbizet (1958) より、あくびが 3 段階（フェーズ 1～3）に分けられることから、SONY PlayMemories Home (ver. 6.0) を用いて、対象 3 種における全体および各フェーズの持続時間の計測を行った。

近縁種同士のあくびの持続時間が類似しているのかを調べるため、第 1 章および第 2 章において得られた完全水中適応種のおくびと本節で得られたあくびにおける、あくびの持続

時間を R ver. 4.1.1 (R Core Team, 2021) を用いてマンホイットニーの U 検定 (関数: wilcox.test) で比較した。

## 結果

### アジアゾウ, カバ, ケープハイラックスのあくび

#### A) アジアゾウ

42 時間の監視カメラ映像から 12 例のあくびが観察されたが, 解析できたのは 7 例であった (表 10, 図 3)。他の 5 例は個体があくびをしながら動き, 監視カメラの死角に入ったり, 監視カメラに背を向けるように位置したことで一連のあくびが映りきらなかったため, 解析できなかった。解析できた 7 例の平均持続時間および標準偏差は全体では  $3.35 \pm 0.89$  秒であった (フェーズ 1:  $1.96 \pm 0.92$  秒, フェーズ 2:  $0.81 \pm 0.70$  秒, フェーズ 3:  $0.58 \pm 0.57$  秒)。12 例のあくびから算出されたあくびの頻度は, 0.01 回 / 個体 / 時間であった。全てのあくびは横たわって睡眠をとった後, 起き上がる際, もしくは立ち上がった後に発生しており, この結果はア

フリカゾウのあくびについて観察を行った Rossman et al.

(2017) の報告と同様であった。

## B) カバ

29 時間の目視による観察において 5 例のあくびが観察された (表 10, 図 3)。平均持続時間および標準偏差は全体では  $6.01 \pm 2.03$  秒であった (フェーズ 1:  $3.23 \pm 1.94$  秒, フェーズ 2:  $1.82 \pm 1.27$  秒, フェーズ 3:  $0.95 \pm 0.07$  秒)。あくびの頻度は 0.17 回/個体/時間であった。5 例中 4 例のあくびは個体がプールに入り, 体全体を沈めた状態で動かないか, 顔や背が出た状態で動かないといった休息様行動の後 (体全体を沈めた状態からは水面上に顔を出した後), 5 分以内に行われていた。休息様行動はあくびが起こった日の観察時間のうち平均で 61.6% を占めていた。

## C) ケープハイラックス

35 時間の目視による観察において, 10 例のあくびが観察された。しかしながら, 解析できたものは 5 例であった (表

10, 図 3). 他の 5 例はビデオカメラによる録画映像に写っていない, あるいは監視カメラの映像に写っていない, または監視カメラの映像の画質が悪く, 解析できなかった. 解析できた 5 例の平均持続時間および標準偏差は全体では  $0.99 \pm 0.47$  秒であった (フェーズ 1:  $0.76 \pm 0.30$  秒, フェーズ 2:  $0.02 \pm 0.01$  秒, フェーズ 3:  $0.21 \pm 0.31$  秒). 10 例のあくびから算出されたあくびの頻度は, 0.02 回/個体/時間であった. 5 例中 3 例は周りを見渡している, 警戒 (あるいは緊張) 様行動時, 残りの 2 例は腹ばいの状態の休息様行動時に行われた. あくびが発生した日の観察時間のうち, 警戒様行動は 26.5%, 休息様行動は 33.8% を占めていた. 観察日全日を通して, 9 例の闘争 (他個体を噛む, 追いかける, 追い出される) が発生したが, その状況に関連したあくびは観察されなかった.

### 水中種との比較

陸上種であるアジアゾウ, ケープハイラックスのあくびの持続時間 (計 12 例) と, 近縁の水中種であるジュゴンのあ

くびの持続時間（14例）を比較したところ、ジュゴンのほうがアジアゾウとケープハイラックスよりも持続時間が長く、両者の間に有意な差が認められた（ $U = 152$ ,  $p < 0.001$ ）（図 7a）。また、陸上種であるカバの持続時間（5例）と、近縁の水中種である鯨目のあくびの持続時間（計 33例）を比較したところ、カバのほうが水中種よりも持続時間が長く、両者の間に有意な差が認められた（ $U = 22$ ,  $p < 0.01$ ）（図 7b）。これら全ての持続時間について、種における EQ によって標準化し、近縁種どうしで比較しても、同様の傾向であった（アジアゾウ、ケープハイラックス vs ジュゴン： $U = 167$ ,  $p < 0.01$ ；カバ vs 鯨目： $U = 0$ ,  $p < 0.01$ ）。

陸上種のアジアゾウ、ケープハイラックス、カバの持続時間（計 17例）と水中種のジュゴン、イロワケイルカ、シャチ、シロイルカ、スナメリ、ハンドウイルカ、ミナミハンドウイルカの持続時間（計 47例）を比較したところ、両者の間に有意な差は認められなかった（ $U = 414.5$ ,  $p = 0.98$ ）。

## 考察

本節では鯨目や海牛類と近縁な陸生哺乳類であるアジアゾウ、カバ、ケープハイラックスのあくびを観察した。これらの種のはあくびは、その状況からアジアゾウは覚醒時、カバ、ケープハイラックスは休息時、さらにケープハイラックスでは警戒（あるいは緊張）時にも発生したことが考えられた。これは、他の陸生哺乳類のはあくびの観察で既に報告されている状況と一致している（休息：Deputte, 1994；警戒（緊張）：Vick and Paukner, 2010, Deputte, 1994；覚醒：Rossman et al., 2017）。

あくびの発生頻度は、アジアゾウ、ケープハイラックスで低く、一方、カバはあくびの頻度が比較的高かった。あくびの持続時間と合わせると、あくびの頻度と持続時間の間に正の相関があると考えられる。この理由について、どの種においても同様である考えると、種によって決まっているあくびの必要量があると仮定し、これが多い種においては、持続時間が長く、頻度も高いということを示しているのかもしれない。

ヒトにおいてあくびの発生量が睡眠負債と関係することが



報告されていることから (Giganti et al., 2010), ヒト以外の哺乳類においても同様に関係があることが予想される。アジアゾウに最も近縁なアフリカゾウでは, 睡眠時間は1日平均2時間ほどで短く, この理由として夜間でも人間による密猟や肉食哺乳類による捕食の危険があるため, 睡眠時間が短くなると考えられている (Gravett et al., 2017)。睡眠の発現は種の生態と関係しており, 種によって睡眠が質的に異なると考えられている (Siegle, 2005)。つまり, アフリカゾウでは種の特長として必要な睡眠時間が短く, 一日のうち多くの時間で覚醒状態が長く維持されていると考えられる。本節で観察した飼育下のアジアゾウは最も覚醒レベルの低いと考えられる横臥から起き上がるときにあくびが起こっており, その状況はアフリカゾウにおける先行研究 (Rossman et al., 2017) と同様であった。したがって, アジアゾウの睡眠の質もアフリカゾウと同様であると考えられ, この理由から, あくびの頻度が低くなった可能性がある。ケープハイラックスでは, 群れサイズと警戒レベルに負の関係があることが知られている (Fanson et al., 2011) が, 本節での調査場所である

動物園では，野生下に比べ，群れサイズがとても小さいため，警戒レベルが高いことが推察される．警戒レベルを高いまま維持するためには，あくびをより多く行う必要があるが，本節において観察を行った動物園という環境は危険が少ないため，頻度が低かった可能性が考えられる．一方，カバはあくびの頻度が比較的高い．本節ではあくびがみられた日の平均 61.6% の時間が休息状態であったが，野生下でも活動時間の最も多くを休息（42.5%）が占めていることが明らかになっている（Mekonen and Hailemariam, 2016）．さらに，Mekonen and Hailemariam（2016）では，休息の時間割合とあくびの時間割合が 7 時から 15 時まではおよそ並行して増加するが，15 時以降から休息の時間割合が減少すると，あくびの時間割合は移動の時間割合の増加に合わせて増加するようになっており，活動量の変化があくびの量の変化と関係していることが明らかにされている．つまり，カバのあくびの頻度は休息や移動の時間量に影響を受けている可能性が考えられる．

あくびの持続時間は、アジアゾウ、ケープハイラックスでは近縁なジュゴンよりも有意に短かったが、カバでは近縁な鯨目よりも有意に長いことが明らかになった。この理由については次節に譲るが、ここで最も重要な点は、系統が最も近い陸上種と水中種の間で持続時間の違いが一致しなかったという点である。つまり、完全水中適応をしたからといって、必ずしも持続時間が短くなるということではない。したがって、鯨目の持続時間の短さは、水中適応ではなく、他の要因によることが示唆された。また、ジュゴンにとってのアジアゾウ、ケープハイラックス、鯨目にとってのカバは直接的な祖先種ではないため、それぞれの共通祖先種からの進化過程においてあくびの持続時間が長くなる、あるいは短くなるといった適応が起こった可能性もある。

アジアゾウ、カバ、ケープハイラックスのあくびから、休息量や警戒、覚醒の維持の強弱があくびの量に影響を与えていること、完全水中適応が持続時間を短くするわけではないことが考えられた。前者については、単一の種において休息量の増減により、あくびの量も同様に増減するのかを調べる

ことが必要である。後者については、完全水中適応ではなく、他の理由で鯨目のあくびの持続時間が短くなっているのかについて調べる必要がある。

### 3-2 完全水中適応種のおくびの進化

#### 3-2-1 おくびの持続時間と脳重量の関係

ここでは異なる分類群に属する哺乳類の 70 種について、Massen et al. (2021) で公表されている手法に準拠し、ベイズマルチレベル系統発生モデルを用いて、種の系統関係を考慮して、あくびの持続時間が脳重量と相関するかを調べた。鯨目、海牛目、陸上種を組み合わせる 4 種類のデータを作成し、モデルがどのように変化するかをみた。

## 材料と方法

### 対象種

哺乳類のうちあくびを陸上で行う、アカカンガルー *Macropus rufus*、アカキツネ *Vulpes vulpes*、アジアゾウ、アライグマ *Procyon lotor*、ウェッデルアザラシ *Leptonychotes*

weddellii, オタリア, オランウータン *Pongo pygmaeus*, カイ  
ウサギ *Oryctolagus cuniculus*, カニクイザル, カバ, カピバ  
ラ *Hydrochoerus hydrochaeris*, カリフォルニアアシカ  
*Zalophus californianus*, キタオポッサム *Didelphis*  
*virginiana*, キタリス *Sciurus vulgaris*, ケープハイラック  
ス, コアラ *Phascolarctos cinereus*, ゴールデンハムスター  
*Mesocricetus auratus*, コモンマーモセット *Callithrix*  
*jacchus*, ゴリラ *Gorilla gorilla*, シマハイエナ *Hyaena*  
*hyaena*, シママンゴース *Mungos mungo*, ジャイアントパン  
ダ *Ailuropoda melanoleuca*, ジャガー *Panthera onca*, シロガ  
オオマキザル *Cebus capucinus*, シロテテナガザル *Hylobates*  
*lar*, セイウチ *Odobenus rosmarus*, ゼニガタアザラシ *Phoca*  
*vitulina*, タスマニアデビル *Sarcophilus harrisii*, チーター  
*Acinonyx jubatus*, チンパンジー, トウブハイイロリス  
*Sciurus carolinensis*, トラ *Panthera tigris*, ナミハリネズミ  
*Erinaceus europaeus*, ハイイロアザラシ *Halichoerus grypus*,  
ハイイロオオカミ *Canis lupus*, ハイガシラオオコウモリ  
*Pteropus poliocephalus*, ハダカデバネズミ *Heterocephalus*

*glaber*, ヒグマ *Ursus arctos*, ヒツジ *Ovis aries*, ヒト, ヒト  
コブラクダ *Camelus dromedarius*, ピューマ *Puma concolor*,  
ヒョウ *Panthera pardus*, ヒョウアザラシ *Hydrurga*  
*leptonyx*, フタコブラクダ *Camelus bactrianus*, フタユビナマ  
ケモノ *Choloepus didactylus*, ブチハイエナ *Crocuta*  
*crocuta*, プレーリードッグ *Cynomys ludovicianus*, ホッキョ  
クグマ *Ursus maritimus*, ボノボ *Pan paniscus*, ボブキャット  
*Lynx rufus*, マウス, マンドリル, ミナミゾウアザラシ  
*Mirounga leonina*, モルモット *Cavia porcellus*, ヤギ *Capra*  
*hircus*, ユキヒョウ *Panthera uncia*, ヨーロッパヤマネコ  
*Felis silvestris*, ヨツユビハリネズミ *Atelerix albiventris*, ラ  
イオン, ラット, リヤマ *Lama glama*, レッサーパンダ  
*Ailurus fulgens*, ワオキツネザル *Lemur catta*, の 5 上目 16  
目計 64 種と, あくびを水中で行う, ザトウクジラ, ジュゴ  
ン, イロワケイルカ, シャチ, シロイルカ, シロナガスクジ  
ラ, スナメリ, ハンドウイルカ, ミナミハンドウイルカの 2  
目 8 属, 計 9 種の合計 73 種を対象種とした (附表 2). 分類  
は Massen et al. (2021) に準拠した.

## あくびのデータの収集方法

アジアゾウ（3-1）以外の陸上であくびをする哺乳類については，Massen et al.（2021）において公開されているデータに加え，YouTube（<https://www.youtube.com>）にアップロードされた動画，ユキヒョウについては村山夏紀氏（三重大大学生物資源学部 4 年）から提供をうけた動画も用いた（附表 2，6）。3-1 において得たカバのデータは Massen et al.

（2021）のデータに追加し，ケープハイラックスのデータは YouTube から得たデータに追加する形で使用した。あくびをする個体の年齢，性別，成熟度，また飼育下であるか野生下であるかは考慮しなかった。水中であくびをする哺乳類のイロワケイルカ，シロイルカ，シャチ，スナメリ，ハンドウイルカ，ミナミハンドウイルカについては第 1 章，ジュゴンについては第 2 章で収集したデータを用い，ザトウクジラは YouTube，シロナガスクジラは Instagram（<https://www.instagram.com>）からデータを得た。

## データ解析

あくびの持続時間と脳重量の関係について、進化系統を考慮した解析に用いたデータ（あくびの持続時間、体重および脳重量）は附表 3 および 4 に示した。水中種のスナメリについては、系統樹および進化のタイムスケールに関する公開データベース TimeTree (<http://www.timetree.org/>) において情報がないため、本研究で対象とした *N. asiaeorientalis* に最も近縁であるニシスナメリ (*N. phocaenoides*) のデータを用いて進化系統を考慮した。Massen et al. (2021) において用いられていた種に関しては、同論文より脳重量も引用した。その中の一部の種の脳重量は頭蓋内容積を用いて、Massen et al. (2021) において「脳重量 =  $1.036 \times$  頭蓋内容積」の式を用いて算出されていた。各種の脳重量および体重は平均値であり、雌雄でそれらの値が異なる場合は雌雄間の平均をとった (Massen et al., 2021)。文献において個体数が不明なデータである場合は単一個体として扱った (Massen et al., 2021)。本研究における観察、また筆者が YouTube の動画を解析してデータとして追加した種 (附表 2 参照) については、Tsuboi et al. (2019) により公開されているデータを用い



た．1種につきデータが複数ある場合は，データに合わせて平均化して用いた．Tsuboi et al. (2019) に記載がなかった場合や Tsuboi et al. (2019) において脳重量，体重が網羅できておらずにデータが追加ができる場合は，他の論文または書籍に記載されたデータも使用した（ジュゴン：Kamiya et al., 1979；ミナミハンドウイルカ：Plön et al., 2012；カバ：Dell et al., 2016；イロワケイルカ，シロイルカ，シャチ，ハンドウイルカ：Huggenberg et al., 2018；スナメリ：粕谷，2011）．

#### あくびの持続時間と脳重量の関係

本研究では，あくびの持続時間が哺乳類の脳の大きさに応じて進化したかを検討するために，Massen et al. (2021) に準拠し，アロメトリーおよび系統を考慮した脳重量の分析を行った．用いた平均脳重量や平均体重のデータ分布はとても歪んでいたため，統計解析を行う前にこれらの値を対数に変換した．その結果，対数変換後は脳重量と体重は高い相関を示した ( $r=0.94$ )．脳重量から体重の影響を取り除くため

に、まず、多重共線性による推論バイアスのリスクを調べた。回帰分析における多重共線性バイアスを定量化する指標である分散拡大係数（VIF）を用いて、あくびの持続時間を目的変数として、脳重量と体重を説明変数とした多変量モデルにおける VIF を算出した。その結果、VIF が 3 以上となり、使用したデータセットにおいて多重共線性のリスクが非常に高いことがわかった。そこで信頼性の高い解析を行うため、脳重量の測定値と体重から得られた系統樹回帰で推定された脳重量の推定値の差（以下、脳重量の残差）を算出し、これを以降の 1 つの結果変数に対して複数の独立変数があるモデルの多変量解析の予測因子の 1 つとして使用した。

進化系統的背景を考慮するため、テキストファイルに格納した種の学名を系統樹および進化のタイムスケールに関する公開データベース Time Tree にアップロードし、返された系統樹を Newick 形式で保存し、解析に予測因子として使用できるように変換した。本研究で使用した種のアくびの持続時間について、系統発生的シグナル（phylogenetic signals）は 0.7 以上と高く推定された。

ここでは、ベイズマルチレベル系統発生モデル（パッケージ：brms, phylo.tools）を用いて、種の進化系統的背景を考慮し、あくびの持続時間と脳重量との関係を調べた。モデルでは、あくびの持続時間をガンマ分布の目的変数とした。種ごとの脳重量を固定効果とし、脳重量間の効果量の比較を容易にするため、脳重量の値を対象種全体の脳重量の平均と標準偏差から標準化して用いた（以下、標準化脳重量）。系統的に構成されたランダム効果に独立した種レベルのランダム切片を加えて、目レベルでは説明できない種間の不均一性を制御した。ベイズ統計学による事後分布を用いて、推定された回帰効果と不確実性を得るため、事後回帰係数の中央値（ $\beta$ ）、事後分散のロバストな尺度としての絶対偏差の中央値（ $\beta$ の後のカッコ内）、90%ベイズ信頼区間（CI）、事後確率が0より大きい割合（ $p+$ ）を示した。 $p+$ によってあくびの持続時間と脳重量（標準化脳重量および脳重量の残差）の間に正の相関がある確率を直接推定した。ここで、 $p+$ の値が1に近いほど正の相関を強く示す。さらに、モデル間の比較を容易にするために、コーエンの  $d$  と中央値からの絶対偏差

の中央値を算出した。d が 0.2, 0.5, 0.8 以上の値の時, それぞれを小効果, 中効果, 大効果と解釈した。上記のあくびの持続時間と脳重量の関係について, 使用した種を①陸上種と水中種 (鯨目と海牛目), ②陸上種と鯨目, ③陸上種と海牛目, ④陸上種のみで場合分けを行い, それぞれ同様に解析した。

## 結果

### あくびの持続時間と脳重量の関係

ベイズマルチレベル系統発生モデルを用いた進化系統に基づきあくびの持続時間と, 標準化した脳重量を図 8 に対置した。鯨目を除き, 色の濃さがあくびと脳重量で同じように変化していることが視覚的に確認できた。

水中種 (鯨目と海牛目) が陸上種と同じあくびの持続時間と脳重量の関係を持つのか調べるために, ①陸上種と水中種をすべて使用した場合, ②陸上種と鯨目の場合, ③陸上種と海牛目の場合, ④陸上種のみの場合でのモデル作成を行った。事後回帰係数の中央値 ( $\beta$ ), 事後分散のロバストな尺

度としての絶対偏差の中央値，90%ベイズ信頼区間（CI），事後確率が0より大きい割合（ $p+$ ）をまとめて表11に示し，あくびの持続時間と標準化した脳重量の関係のモデルを図9に示した．結果は，①陸上種と鯨目，海牛目（ $p+=1$ ，コーエンの  $d=1.11$ ），②陸上種と鯨目（ $p+=1$ ，コーエンの  $d=1.09$ ），③陸上種と海牛目（ $p+=1$ ，コーエンの  $d=1.10$ ），④陸上種のみ（ $p+=1$ ，コーエンの  $d=1.04$ ）のすべてで，あくびの持続時間と標準化脳重量の間に強い正の相関が確認できた．

アロメトリーおよび系統関係の影響を排除するため，脳重量の残差を予測因子とし，モデルを作成した．①陸上種と鯨目，海牛目，②陸上種と鯨目，③陸上種と海牛目，④陸上種のみでの事後回帰係数の中央値（ $\beta$ ），事後分散のロバストな尺度としての絶対偏差の中央値，90%ベイズ信頼区間（CI），事後確率が0より大きい割合（ $p+$ ）をまとめて表11に示した．あくびの持続時間と脳重量の残差の関係について，図10に示した．③陸上種と海牛目（ $p+=0.87$ ，コーエンの  $d=0.25$ ）と④陸上種のみ（ $p+=0.94$ ，コーエンの  $d$

= 0.33) では,  $p_+$ が 1 に近く, あくびの持続時間と脳重量の残差の間に強い正の相関が確認できたが, 鯨目を含んだ場合, つまり, ①陸上種と鯨目, 海牛目 ( $p_+ = 0.52$ , コーエンの  $d = 0.01$ ) と ②陸上種と鯨目 ( $p_+ = 0.60$ , コーエンの  $d = 0.07$ ) では正の相関がほとんどみられなかった. また, コーエンの  $d$  が 0.2 未満となり, 効果がごく小さくなった. すべての分析の中で, 鯨目のうち, ザトウクジラ, シャチ, シロナガスクジラは陸上種の関係式に近い値をとっていた.

### 3-2-2 あくびの持続時間と口開け角度の関係

ここでは, 各フェーズと全体の持続時間の関係について陸上種と水中種が異なっているのかを調べ, 口を開けるフェーズであるフェーズ 1, および口を閉じるフェーズであるフェーズ 3 は機械的であると考えられることから, 各フェーズの持続時間について, 新たに摂餌時に開けうる最大の口の角度 (以下, 最大口開け角度) に着目し, 陸上種と水中種とで比較を行った.

## 対象種

哺乳類のうちあくびを陸上で行う，アカカンガルー，アカ  
キツネ，アジアゾウ，アライグマ，イエイヌ *Canis lupus*  
*familiaris*，イエネコ *Felis silvestris catus*，ウェッデルアザ  
ラシ，ウシ *Bos taurus domesticus*，ウマ *Equus ferus*  
*caballus*，オランウータン，カイウサギ，カニクイザル，カ  
バ，カピバラ，カリフォルニアアシカ，キタオポッサム，ケ  
ープハイラックス，コアラ，ゴールドンハムスター，コツメ  
カワウソ，ゴリラ，シマスカンク *Mephitis mephitis*，ジャイ  
アントパンダ，ジャガー，シロガオオマキザル，シロテテナ  
ガザル，セイウチ，ゼニガタアザラシ，タスマニアデビル，  
チーター，チンパンジー，トウブハイイロリス，トラ，ナミ  
ハリネズミ，ニホンジカ *Cervus nippon*，ハイイロアザラ  
シ，ハイガシラオオコウモリ，ハダカデバネズミ，ヒグマ，  
ヒツジ，ピューマ，ヒョウ，ヒョウアザラシ，ブタ *Sus*  
*scrofa domesticus*，フタユビナマケモノ，ブチハイエナ，プ  
レーリードッグ，ホッキョクグマ，ボノボ，ボブキャット，  
マウス，マンドリル，ミーアキャット *Suricata suricatta*，ミ

ナミゾウアザラシ，モルモット，ヤギ，ユキヒョウ，ヨツユビハリネズミ，ライオン，ラクダ *Camelus spp.*，ラット，リヤマ，レッサーパンダ，ロバ *Equus asinus*，ワオキツネザルの 65 種と，あくびを水中で行う，イロワケイルカ，ザトウクジラ，シャチ，ジュゴン，シロイルカ，シロナガスクジラ，スナメリ，ハンドウイルカ，ミナミハンドウイルカの 9 種の計 74 種（附表 5）である．

#### あくびのデータの収集方法

陸上であくびをする哺乳類のデータ収集方法は 3-2-1 と同じである．カバのデータは YouTube から得たデータに追加する形で使用した．あくびをする個体の年齢，性別，成熟度，また飼育下であるか野生下であるかは考慮しなかった．水中であくびをする哺乳類についても 3-2-1 と同じ方法でデータを用いた．

#### データ解析

あくびの機械的フェーズ，つまり，口を閉じた状態から口開きの最大角度に至るまで，および最大角度から口を閉じる



までのフェーズに関する解析に用いた 15 種のデータ（あくびの持続時間，各フェーズの持続時間，最大口開け角度）は附表 5 に示した．本研究では最大口開け角度を，摂餌の際の最大の口を開ける角度とし，ハンドウイルカ（Bloodworth and Marshall, 2005），アカキツネ，アライグマ，ジャガー，チーター，トラ，ヒグマ，ピューマ，ヒョウ，ブチハイエナ，ホッキョクグマ，ボブキャット，ユキヒョウ，ライオン（Christiansen and Adolfssen, 2005），シロイルカ（Kane, 2009）から取得した．YouTube から入手したあくび動画は 13～30fps であり，Windows Movie Maker（ver. 2012）を用いて，0.01 秒単位で持続時間の計測を行った．統計的手法による解析は R ver. 4.1.1（R Core Team, 2021）で行った．

一連のあくびは 3 段階のフェーズで表すことができる．中でもフェーズ 1 とフェーズ 3 はそれぞれ単に口を開けるフェーズ，口を閉じるフェーズであり，口開けの大きさと口を開ける，閉じるスピードが関係するだけの機械的・物理的フェーズであると考えられる．そこで，陸上種と水中種におけるあくびの構造の理解のために，全 74 種を対象に，一連のあ

くびを構成している各フェーズが全体の持続時間や最大口開け角度に受ける影響を調べた。まず、あくびの持続時間に対する各フェーズの割合を算出し、これらのグループ間に差が存在するのかを確認するため、マンホイットニーの U 検定を施した（関数：`wilcox.test`）。そして陸上種と水中種の持続時間に対する各フェーズの持続時間の関係をみるため、各フェーズの持続時間を目的変数、あくびの持続時間を説明変数として回帰式を作成し、共分散分析（関数：`anova`）を用いて、陸上種と水中種の全てのデータをまとめて回帰させた場合の回帰式、グループ間の切片は異なるが傾きは同じである回帰式、グループ間の切片と傾きがどちらも異なる回帰式を比較した後、この結果を一般化線形モデルで表し、ヌルモデルとの比較を行い、モデルの妥当性を確認した。次に、各フェーズの持続時間と最大口開け角度の関係をみた。スピアマンの順位相関係数（関数：`cor.test`）を用いて、各フェーズが最大口開け角度とどれほど関係しているのかを表し、関係を一般化線形モデルにて図示した。上記の解析は、R ver. 4.1.1（R Core Team, 2021）にて行った。

シャチ以外の鯨目の持続時間が明らかに短いことについて、その理由が口開けの大きさに由来すると予想した。これを明らかにするため、本研究で使用する肉食陸上種の平均最大口開け角度が 61.6 度であり (Christiansen and Adolfsson, 2005)、ハンドウイルカの最大口開け角度 25 度 (Bloodworth and Marshall, 2005) を 2.5 倍することでこれに近づけられることから、鯨目 5 種 (イロワケイルカ、シロイルカ、スナメリ、ハンドウイルカ、ミナミハンドウイルカ) において、機械的であると考えられるフェーズ 1 とフェーズ 3 の持続時間を 2.5 倍して補正を施し、肉食陸上種と同程度の最大口開け角度を持つ場合のあくびの持続時間を仮定し、3-2-1 と同様の方法でイエイヌ、イエネコ、ウシ、ウマ、コツメカワウソ、シマスカンク、ブタ、ラクダ、ロバの 9 種を除く、65 種を対象にあくびの持続時間 (各フェーズの和) と脳重量 (附表 4) の関係を調べた。また、一連のあくびは 3 段階のフェーズで表すことができるが、前述したとおり、フェーズ 1 および 3 は機械的、一方で、口を開けたままにしているフェーズ 2 は機械的ではなく、他の意味をもつフェーズである

と考えられる。したがって、フェーズ 1 および 3 の持続時間は脳重量の残差と相関せず、フェーズ 2 の持続時間は脳重量の残差と相関すると予想される。そこで、3-2-1 と同様の方法で、各フェーズの持続時間と脳重量（附表 3, 5）の関係を調べた。

#### 陸上種と水中種におけるあくびのピーク時頻度の解析

前述した各種のあくびの頻度は観察時間が異なっており、頻度の単純比較が困難であると考えたため、最も多くあくびが発生した連続 2 時間におけるあくびの頻度を算出した。

「最も多くあくびが発生した連続 2 時間」の場合の頻度の算出方法は、例えば、あくびが 14 時台に 2 回、13 時台に 1 回、ほかの 2 つの時間帯に 1 回ずつ発生した場合、13 時と 14 時が最もあくびが発生した連続 2 時間として（表 3, 5, 6, 8, 9 参照）、その頻度を求めた。計算方法は、その時間に発生した全てのあくびの数を全観察個体数と観察回数で除した。

## 結果

### あくびの構造

陸上種と水中種において、フェーズ 2 の持続時間の割合は水中種のほうが陸上種より大きくなっており、これらに有意な差が認められた（フェーズ 2： $U=426$ ,  $p<0.05$ ）。フェーズ 1 およびフェーズ 3 の持続時間の割合は両グループで差はなかった（フェーズ 1： $U=201$ ,  $p=0.13$ ；フェーズ 3： $U=189$ ,  $p=0.09$ ）。各フェーズの持続時間と、全体の持続時間の関係について、共分散分析から、全てのフェーズで両グループをまとめて回帰させることができることが示された（フェーズ 1： $y=0.74x-0.45$ ；フェーズ 2： $y=0.15x+0.22$ ；フェーズ 3： $y=0.09x+0.23$ ）（図 11）。ヌルモデルとの比較の結果、全ての回帰式は妥当であった（逸脱度、フェーズ 1：109.88；フェーズ 2：4.84；フェーズ 3：1.82）。

各フェーズの持続時間が口開け角度によって機械的に決まっているかを推測するため、最大口開け角度のデータが存在する 15 種の肉食哺乳類（うち水中種 2 種）における、各フェーズの持続時間と最大口開け角度の関係を図 12 に示し

た。フェーズ 3 では有意な正の相関を示し ( $S = 332.5$ ,  $r = 0.51$ ,  $p < 0.05$ ), フェーズ 1 では正の相関はみられたが, 有意ではなかった ( $S = 506.8$ ,  $r = 0.25$ ,  $p = 0.34$ ). フェーズ 2 では有意な負の相関がみられた ( $S = 1117.6$ ,  $r = -0.64$ ,  $p < 0.01$ ).

ザトウクジラ, シャチ, シロナガスクジラを除く鯨目のあくびの持続時間を陸上種との最大口開け角度の差を考慮して, フェーズ 1, 3 を 2.5 倍し, 補正した後のあくびの持続時間と標準化した脳重量および脳重量の残差との関係を調べたものを図 13 に示した。また, これらのモデルにおける, 事後回帰係数の中央値 ( $\beta$ ), 事後分散のロバストな尺度としての絶対偏差の中央値, 90% ベイズ信頼区間 (CI), 事後確率が 0 より大きい割合 ( $p+$ ), コーエンの  $d$  をまとめて表 13 に示した。補正後の脳重量の残差との関係におけるコーエンの  $d$  (0.20) は, 補正する前の陸上種と鯨目および海牛目のモデルのコーエンの  $d$  (0.01) よりも高く, 鯨目 4 種のフェーズ 1 およびフェーズ 2 の持続時間を補正したモデルが, より効果があることが示された。

各フェーズの持続時間と脳重量の残差との関係を調べたものを図 14 に示した。また、これらのモデルにおける、事後回帰係数の中央値 ( $\beta$ )、事後分散のロバストな尺度としての絶対偏差の中央値、90%ベイズ信頼区間 (CI)、事後確率が 0 より大きい割合 ( $p+$ )、コーエンの  $d$  をまとめて表 14 に示した。フェーズ 2 は、効果は弱い (コーエンの  $d$  : 0.13) ものの  $p+$  値がそれ以外のフェーズより高く ( $p+$  : 0.79)、コーエンの  $d$  も正の値となっているが、フェーズ 1, 3 は  $p+$  値が低く、コーエンの  $d$  はむしろ負の値となっている (フェーズ 1,  $p+$  : 0.27, コーエンの  $d$  : -0.10 ; フェーズ 3,  $p+$  : 0.40, コーエンの  $d$  : -0.03) ことから、フェーズ 2 の持続時間は体重と系統を考慮した脳サイズの増加に伴いゆるやかに増加していると考えられ、フェーズ 1, 3 にはその傾向はないと言える。

#### 陸上種と水中種におけるあくびの頻度のピーク

最も多くあくびが発生した連続 2 時間におけるあくびの頻度は、陸上種のアジアゾウ、カバ、ケープハイラックスで

は、それぞれ 0.16, 0.80, 0.15 回であった。水中種のイロワケイルカ、シャチ、シロイルカ、スナメリ、ハンドウイルカ、ジュゴンでは、それぞれ 0.14, 0.19, 0.04, 0.04, 0.05, 2.0 回であった。マンホイットニーの U 検定において近縁種同士（アジアゾウ、ケープハイラックスとジュゴン、カバと鯨目）で比較したところ、両グループとも有意な差は認められなかった（アジアゾウ、ケープハイラックスとジュゴン： $U=2$ ,  $p=0.67$ , カバと鯨目： $U=0$ ,  $p=0.14$ ）。また、水中種と陸上種での比較も行ったが有意な差は認められなかった（ $U=5$ ,  $p=0.3$ ）。

### 考察

本節において進化系統を考慮した上で、あくびの持続時間と標準化した脳重量の間には、すべての場合で強い正の関係がみられた。同様に、脳重量の残差とあくびの持続時間においては、陸上種のみモデルや陸上種と海牛目のモデルで強い正の相関がみられたが、それらに鯨目が追加されると、相関がほとんどみられなくなった。鯨目が入っているモデルに



おけるコーエンの  $d$  の値が低くなっていることから、鯨目は、④陸上種のモデルから逸脱していると言える。脳重量の値に体重から推定された系統樹回帰によって予測された脳重量の予測値を用いていることから、鯨目は脳重量に見合ったあくびの持続時間ではない、つまり、鯨目のあくびの持続時間は、体重や脳重量の予測値から予想されるあくびの持続時間よりも短くなっていると考えられる。しかし、鯨目の中でもシャチは陸上種と同一の回帰線上にあると考えられ、脳重量に見合ったあくびの持続時間である可能性が高い。同じく鯨目であるザトウクジラ、シロナガスクジラについても、1データのみではあるが、シャチと同様に脳重量とあくびの持続時間は見合っている可能性が考えられる。

それでは鯨目（ザトウクジラ、シャチ、シロナガスクジラを除く）のあくびは、③陸上種＋海牛目とは全く異なる行動なのであろうか。陸上種と水中種のアくびにおいて、持続時間に対する各フェーズの長さの関係は、両グループ間の傾きが同じであったことから、あくびの構造そのものには差がないことが示されている。また、呼吸を伴わないことによるあ

くびの持続時間の影響は、海牛目のジュゴンが他の陸上種と同じであったこと、そして、鯨目においてもシャチなどは陸上種と同じモデル上に位置するようにみえることから否定される。したがって、鯨目のあくびは陸上種のそれと同じあくびであると言ってよいが、この鯨目4種のはあくびの持続時間を違えている何らかの要因が存在するはずである。

そこで、この鯨目（特にシャチ、ヒゲクジラ亜目を除くイロワケイルカ、シロイルカ、スナメリ、ハンドウイルカ、ミナミハンドウイルカ）において、なぜ③陸上種＋海牛目のモデルから逸脱し、あくびの持続時間が短いのかについて、「これら5種においては、口を開けた際の最大角度が他種に比べて小さいため」という仮説を立てた。以下、これについて検証する。

#### あくびの持続時間と最大口開け角度の関係

陸上種と水中種のはあくびにおいて、各フェーズと全体の持続時間の関係は両グループで同じであったことから、あくびが同じ機序で成り立っている可能性が高いと考えられた。フ

フェーズ 1 とフェーズ 2 の持続時間の割合が両グループで異なった理由は、水中種の口の小ささによってフェーズ 1 が短くなり、割合としてフェーズ 2 が長くなったためであると考えられる（詳細は後述）。水中種 2 種を含む肉食哺乳類 15 種のあくびの各フェーズと最大口開け角度との関係の比較によって、フェーズ 1 とフェーズ 3 に正の相関があった。これらのフェーズは口を閉じた状態から開け切るまで、そして口が極大に開いた状態から閉じるまでの時間を示しており、これが、陸上種、水中種にかかわらず相関していたことから、陸上種か水中種かに関わらず、口を開ける、閉じるスピード（角速度）は一定であり、この 2 つのフェーズは口を開ける、閉じるという動作そのものための時間として説明ができた。すなわち、機械的なフェーズであることが示唆された。これらのフェーズの合計の持続時間は全体の持続時間に対して対象種のほとんど（74 種中 67 種；91%）で 60% 以上を占めている。つまり、あくび全体の持続時間は機械的な動きによる寄与も大きいことが考えられる。鯨目 5 種において、他種よりも最大口開け角度が小さい形態を持つとするな

ら、フェーズ 1, 3 は短くなり、全体としてあくびの持続時間が短くなるはずである。もし、同じ体サイズを持つ他種の最大口開け角度と同じ角度（約 2.5 倍の角度）を持つと仮定すると、③陸上種 + 海牛目のモデルからは逸脱しないことが明らかとなったため、鯨目 5 種の最大口開け角度の小ささによって、あくびの持続時間の短さを説明できる。

それでは、鯨目 5 種の最大口開け角度は本当に他の哺乳類に比べて小さいのであろうか。直接的な計測値が乏しいため、すべてを比較することはできないが、体重約 163.3 kg のハンドウイルカ（最大口開け角度 25 度；Bloodworth and Marshall (2005)）と同程度の体重をもつ 144 kg のライオン（最大口開け角度 60.2 度；Christiansen and Adolfssen (2005)）や 137 kg のトラ（最大口開け角度 62.3 度；Christiansen and Adolfssen (2005)）を比較すると、約 2.5 倍の差がある。この差をみると確かに、鯨目 5 種における口の開け方が小さいことが考えられるが、この理由について、以下で考察する。

動物の口開けの大きさ（ここでは上顎端から下顎端の最大

幅や最大角度とする)とその動物が食する獲物のサイズは正の相関をすることが様々な動物で示されている。例えば、果実食の鳥類では、口開けの大きさと果実の大きさが正に相関することが報告されている (Lord, 2004)。これは、その果実がある地域に果実を食べる動物が鳥類のみである場合に、果実が鳥類に種子を運んでもらえるよう、鳥類と果実が共進化の関係にあるために起こっていると考えられている (Lord, 2004)。また、肉食性の魚類においても、口開けの大きさと獲物の大きさが正に相関することが知られており、口開けの大きさが食べることのできる獲物の大きさを制約していることが考えられている (Montaña et al., 2011)。さらに、肉食性の陸生哺乳類でも獲物のサイズに相関して、口が大きく開くことが明らかにされている。これは獲物のサイズに合わせて犬歯が刺さるようにしているためであるが、一方、獲物のサイズが大きくなりすぎると噛みつく口開けの大きさはそれ以上増加せずに頭打ちになることが示されている (Anderson et al., 2011)。つまり、肉食性の哺乳類では、一定条件以下の小さなサイズの獲物に限定した場合、想定される獲物のサ

イズに合った最大口開け角度を持つと考えられ、これは鯨目にも当てはまると考えられる。

一方、肉食海生哺乳類（鯨目、鰭脚類、ラッコ、ホッキョクグマ）においては肉食陸生哺乳類に比べて、捕食者に対する被食者の相対体サイズが小さいことが報告されている

（Tucker and Rogers, 2014）。つまり、肉食海生哺乳類は体サイズに対し、小さい獲物を食べ、陸生哺乳類では比較的体サイズに近いサイズの獲物を食べる。その理由として、海洋では一次生産者がごく小さいため、それを食する捕食者である動物プランクトンや魚類でも体が小さいままでよいことが挙げられる。また栄養段階が何層にも上昇することから、小さいままでも豊富なタンパク質（捕食者にとっての栄養）を持つことができる。反対に多くの場合、陸上では一次生産者の植物が大きい。つまり、それを食べる陸上の被食者である草食動物は、食べ物である植物の栄養段階は高くなく、また植物はリグノセルロースを持っているため、それを消化するために長い消化管を持つ必要がある（Tucker and Rogers, 2014）ことが挙げられる。したがって、草食動物が豊富なタ

ンパク質を持つためには、体を大きくしなければならない。  
このため、高次捕食者は自分の体サイズに近い体のサイズを持つ餌を捕食しなければならない。ただし、肉食海生哺乳類においても、栄養段階がさらに進むと、自分の体サイズに近い体のサイズを持つ餌を捕食しなくなるとなり、最高次捕食者であるシャチ、ホッキョクグマなどでは、自身よりも大きい温血動物を捕食することもある。この二つの関係、つまり、海生哺乳類（栄養段階の低いものに限る）は、陸生哺乳類に比べて、自身の体サイズに対して小さい餌を捕食すること、そして餌のサイズに合わせた口開けの大きさを持つことを鑑みると、小型魚類等を食べる栄養段階の低いイロワケイルカ、シロイルカ、スナメリ、ハンドウイルカ、ミナミハンドウイルカでは、陸生哺乳類に比べ、最大口開け角度が小さいことが予測される。一方、陸生肉食哺乳類と同様に自身と同等か、それ以上の大きさの温血動物も捕食するシャチに関しては、陸生哺乳類と同じ程度まで最大口開け角度があると考えられる。ザトウクジラやシロナガスクジラは、自身の体サイズと比べて、極めて小さい餌サイズの魚類やプラン

クトンをヒゲ板で濾し取り，飲み込んで採餌する．このとき，魚類やプランクトンを群れ，あるいは塊のまま捕食するために，口を最大 70 度も開けなくてはならず (Arnold et al., 2005)，したがって最大口開け角度が大きいことが予測される．また，ハクジラ亜目における最大口開け角度は，餌サイズだけでなく，種による摂食方法が異なることから予想できる．イロワケイルカ，スナメリ，ハンドウイルカは遊泳する小型魚類等を口で捕まえ飲み込んで摂食し，シロイルカは底生性の魚介類を吸い込んで摂食，シャチは大型魚類や温血動物を口で捕まえかじり取って摂食する (Okamura and Fujiwara, 2019)．つまり，これらの摂食方法を取るために，イロワケイルカなどは最大口開け角度が小さくて良いと予想され，シャチは陸生哺乳類と同様に獲物をかじり取って摂食することから，最大口開け角度が陸生哺乳類のそれに匹敵するほど大きい必要があると予想される．

したがって，ザトウクジラ，シャチ，シロナガスクジラを除く鯨目 (イロワケイルカ，シロイルカ，ハンドウイルカ，ミナミハンドウイルカ) のあくびの持続時間が，なぜ短いのか



かについて「これら 4 種においては，口を開けた際の最大角度が他種に比べて小さいため」という仮説は確からしいことが示された．今後，直接的に口のあらゆる大きさ（角度や上顎先端から下顎先端までの幅，下顎の長さなど）と種ごとの食べ物の大きさの関係を明らかにする必要がある．

肉食哺乳類は食べ物（哺乳類や魚類）の体サイズのバリエーションから，口開けの大きさも様々であるが，草食哺乳類に関しては食べる植物の植生のサイズに大きなバリエーションはなく，さらに草原の草や樹木の枝葉を摂食する草食哺乳類において 1 回の噛み摂る量は口の深さ（1 回噛むごとにどれだけ多くの餌を口に含めるか）と正の相関があることが示され，食べ物の量が口の長さや幅といったサイズ（口の容量）と関係がある（Fraser and Theodor, 2011）．したがって，草食哺乳類では，肉食哺乳類のように食べ物と口開けの大きさの間に関係があるわけではなく，口開けの大きさは体サイズとのアロメトリーを考慮すればよいため，水中種と陸上種での差異はないと考えられる．このため，ジュゴンは水中種であるにも関わらず，陸生の草食哺乳類のあくびの持続

時間と脳重量の関係との差異がなかった可能性がある。草食哺乳類については、肉食哺乳類のような口開けの大きさ（最大口開け角度や上顎から下顎までの幅）に関する研究がなく、直接的な比較はできなかった。果実食性の哺乳類に関しては、口開けの大きさと果実の大きさの間での正の相関を示した研究があるが（Lim et al., 2020）、それ以外の草食性哺乳類の食性やそれに合わせた摂食方法と口開けの大きさの関係を調べる必要がある。

#### 各フェーズがもつ役割

各フェーズの持続時間と脳重量の関係に関して、フェーズ2の持続時間は、陸生哺乳類と鯨類4種で異なることなく、体重と系統を考慮したのちの脳サイズの増加に伴いゆるやかに増加していると考えられたが、フェーズ1、3はその傾向はなかった。したがって、フェーズ2は口開けの大きさには関係がなく、脳サイズとの関係があるフェーズであり、フェーズ1およびフェーズ3は脳重量と関係がなく、おそらく最大口開け角度などに関係が強い、機械的なプロセスであるこ

とが考えられた。このことから、鯨目4種が、陸生哺乳類のあくびの持続時間と脳サイズの相関関係よりも短い持続時間である理由は、フェーズ1, 3の機械的プロセスの短さ、つまり最大口開け角度が鯨目4種で小さいためであると考えられる。フェーズ2は口を開け続けるフェーズであり、これは口開けの大きさには関わらず、陸生哺乳類も鯨目4種も同じように、脳重量が大きくなるとゆるやかに持続時間が長くなる関係性をもつ。

あくびの持続時間と脳重量の残差のモデルにおける統計量よりも、各フェーズの持続時間と脳重量の残差のモデルで統計量が小さいことについて、各フェーズ（口を開けて極大になるまで、極大を維持する間、口を閉じ始めてから閉じきるまで）が、それぞれ必ずしも一つの機能しか持たないというわけではないことが予想される。つまり、フェーズ2はあくびの機能そのものと密接に関係していると考えられるが、フェーズ1やフェーズ3は、口開け・口閉じの動きのためだけの機械的なプロセスのみならず、あくびの機能も少しは含有している可能性がある。つまり、フェーズ1の途中からフェ

ーズ 2, フェーズ 3 の途中までが, あくびにとって重要であり, そこが脳重量と関係していると考えられる. 今後は, あくびのどの動きが機能的に重要であるのかについて, 生理学的な面をあわせて調べる必要がある.

ここまで, 口開けの大きさがあくびの持続時間に関与していることを示してきた. そのことを考慮に入れば, あくびの持続時間は脳重量と強い関係を持つことが示された. 逆に言えば, あくびの持続時間は, 脳重量そのもののみならず, 最大口開け角度, つまり食性 (食べ物) の違いからも影響を受けていることが明らかになった. 現時点では, 鯨目や海牛目を含む哺乳類のあくび時の最大口開け角度についての情報が少ないため, 哺乳類の最大口開け角度のデータ収集および再解析を行い, 本章の考えを深める必要がある.

### あくびの頻度

次に, 鯨目のあくびの頻度の低さについても考察を深めたい. 1-1-2 で示したように, あくびには日周変動があるので, 24 時間観察をしなければ本来の頻度をみることはでき

ない。また、頻度のかなり低い行動であるため、長期間の観察を行わなければならないので、短い観察によっては偏りを生じる可能性が高い。しかしながら、全体として、頻度が高いか低いかといった程度をみることは可能であると考え、あくびが最も発生した2時間におけるあくびの頻度を比べてみることにした。アジアゾウ、ケープハイラックス、イロワケイルカ、シャチで同程度であり、それらの種よりも頻度が低いスナメリ、ハンドウイルカ、シロイルカで同程度であった。また観察した哺乳類の中で最も頻度が高かったのはジュゴンであった。陸上種の中ではカバが最も頻度が高かった。さらに、近縁種同士（アジアゾウおよびケープハイラックスとジュゴン、カバと鯨目）、あくびをする場所（陸上種と水中種）で頻度を比較したが、有意な差はみられなかった。このことは、あくびの頻度は系統を反映したものではなく、また、水中適応の過程で変化したものではないことを示している。つまり、偶蹄目のカバと海牛目、アフリカ獣上目のゾウ、ハイラックス、ジュゴンにおいて、あくびの持続時間がグループごとに長い、短いがあるわけではなく、またあくび

の頻度は水中適応した種のうちで鯨目は少なく，またジュゴン  
は多くなっていたためである．また，3-1で近縁種同士の  
あくびの持続時間を比較した結果と合わせて考えると，あく  
びの頻度とあくびの持続時間の変化パターンは類似してい  
る．つまり，鯨目はあくびが短く，また頻度も低い．一方，  
ジュゴンはあくびが長く，また頻度も高い．脳重量があくび  
の持続時間を制御していることを考えると，その頻度もやは  
り脳重量に関係している可能性も考えられる．ただし，鯨目  
のあくび頻度の低さは，それでは説明がつかない．あくびの  
持続時間が短いと，あくびを見落とす可能性，または他の口  
開け行動との見分けがつきにくいものが多くなる可能性も高  
いため，このような関係性がみられたのかもしれない．あく  
びの頻度に関しては，種によって決定されている1日に行う  
あくびの必要量に関係している可能性があるため，食性や代  
謝といった別の要因で説明ができるかもしれない．

あるいは，あくびが発生する状況によるものである可能性  
がある．先行研究では，霊長類において，あくびが起こる状  
況（活動の変化時や社会行動時）によってあくびの頻度が変

化することが報告されている (Leone et al., 2014). あくびの頻度が特に高かったジュゴンやカバでは, あくびがその他の種とは異なる状況, つまり, 深い休息状況下で発生していた可能性がある. また, 第 1 章から, 鯨目のあくびは休息時や活動の変化に関連して発生したことが考えられたが, そうした状態に陥っている体内の変化があくびの頻度に関係していることが考えられる. 種によるあくびの頻度の大小が何に由来しているのかを明らかにするには, 観察だけではなく, 生理学的な側面での実験が必要になると考えられる. あくびの頻度のデータが少ない現状では, 研究ができないため, 頻度に関しても今後の研究課題であると言える.

#### 鯨目におけるブレインクーリング仮説

最後に, Gallup and Gallup (2008) によって提唱された, ストレスや眠気, または疾病によって温度が上昇した脳をあくびによって冷ますというブレインクーリング仮説について, Gallup et al. (2016) や Massen et al. (2021) によって, 陸上であくびをする哺乳類や鳥類において脳重量の増加とあ

くびの持続時間の増加が相関を示したことで、この仮説が支持された。本研究においても、鯨目における口開けの補正を行うことにより、あくびに呼吸を伴わない、完全水中適応した哺乳類においても当てはまることが示された。このことから、鯨目においても同様にブレインクーリング仮説が部分的に支持できると考えられる。つまり、ブレインクーリング仮説のメカニズムでは、あくびによる吸気によらず、あくびで表情筋の収縮と弛緩が起こることで脳血流の温度が変化する、あるいはあくびをする直前に血圧と心拍数の上昇が起こり、体内の血流の温度が変化することで脳温度を冷ますと考えられる。

本節では、あくびの持続時間と脳重量の関係から、鯨目の一部ではあくびの持続時間が陸上種や海牛目と比べ、脳重量から予測されるよりも短くなっていること、また、あくびの構造や口開けの大きさとの関係から、フェーズ 1、フェーズ 3 は機械的であると考えられた。口開けの大きさが食べ物の大きさと関係していることから、一部の鯨目におけるあくびの持続時間の短さは、口が小さいことが要因であることが示



された。一方、機械的ではないフェーズ 2 は、あくびの機能を示すフェーズである可能性が予想され、実際にフェーズ 2 の持続時間と脳重量の残差が弱いながらも正の相関を示したこと、そしてこのフェーズ 2 においては、全体の持続時間が短い鯨目 4 種においても他の哺乳類と同じ程度の持続時間になっていたことから、フェーズ 2 があくびの機能的側面（ブレインクーリングや覚醒）に重要なフェーズであることが考えられた。アジアゾウ、カバ、ケープハイラックス、鯨目、海牛目におけるピーク時のあくびの頻度は、あくびの持続時間が長ければ高いというように、種におけるあくびの持続時間の長短と頻度の高低が一致することから、あくびの持続時間と同様に脳重量が関与している可能性が考えられた。各フェーズがどのようにあくびの機能に関連しているのか、またあくびの頻度の高低が何によって決定されるのかについては、行動学的側面だけではなく生理学的側面からの研究が必要である。

## 総合考察

本研究により、あくびが完全水中適応した哺乳類である鯨目や海牛目にも広くみられる行動であることが明らかとなった。あくびの行動様式は3つのフェーズに分けられる。つまり、ゆっくりと口を開き（フェーズ1）、開けた口が極大に達し、それを少し保ち（フェーズ2）、素早く口を閉じる（フェーズ3）である。あくび全体の持続時間とフェーズごとの関係性に関しては、水中種でも陸上種でも同じ関係性であったことから、完全水中適応した哺乳類のあくびは、ヒトを含む哺乳類と同じ行動様式であると言える。さらにこのことから、呼吸は持続時間に影響を与えず、あくびの機能に不可欠ではないことが考えられる。口開けの大きさによって影響を受けないフェーズ2の持続時間が、水中種でも陸上種でも、脳重量との関係性が同一であったことから、完全水中適応した哺乳類のあくびは、他の哺乳類のあくびと同じ機能の行動であると考えられる。

これら水中種のアくびは、休息や状態の遷移、外部環境や外的ストレスと関連して発生しており、あくびが複数の要因

で発生することも示した。陸生哺乳類のあくびにおいても、休息中に発生するあくびが最も多いことが報告されており（例えば、Deputte, 1994）、状態の変化や外的なストレスに関係するあくびの発生も確認されている（Deputte, 1994; Leone et al., 2014; Zannella et al., 2015; Palagi et al., 2019）。また、あくびが複数の要因で発生すると結論づける報告もある（例えば、Leone et al., 2014; Palagi et al., 2019）。これらのことから、完全水中適応した哺乳類のあくびは行動様式だけではなく、発生状況からも陸生哺乳類と同様の行動であると考えられる。つまり、完全水中適応種の行うあくび様行動は、ヒトを含む哺乳類のあくびと同じであり、「あくび」と呼んでよいことがわかった。

水中で行われる鯨目のあくびと海牛目のあくびも、ヒトを含む陸生哺乳類のあくびも同じであるとするならば、あくびは空気中だけでなく、水中でも行われる行動であり、これまで広く用いられてきた「口をゆっくり大きく開けて吸気し、開けた口開けの大きさが極大に達しそれを保ち、呼気しながら口を素早く閉じる」という定義（Barbizet, 1958; 上田

ら, 2013; Daquin, 2001) では, あくびを行う全ての種に適合しないと言える. 定義する場合は, 概念の内包を明確にし, 外延を明瞭にしなければならないが (工藤, 1959), 完全水中適応種におけるあくびの存在が確実になったことから, 呼吸を伴わずともあくびが行えることになり, 従来の定義から呼吸についての文言を除いた定義を作成する必要がある. そこで本研究では新たなあくびの定義を, 不随意で明確な目的を持たない「口をゆっくり大きく開け, 口開けの大きさが極大に達し, それを少し保ち, 口を素早く閉じる」口開け行動とすることを提案し, 一連のあくびが3段階に分けられること, 口を開いてから極大に達するまでの時間が口を閉じ始めてから閉じきるまでの時間よりも長いことをあくびの定義における補助的な条件とする. これは既にヒトの胎児のあくびにおいて定義された「口をゆっくり開き, 口開けの大きさが最大に達した後, 大きく開け続け, すぐに元の位置に戻る (Petrikovsky et al., 1999; Reissland et al., 2012)」を改変したものである. この定義を用いれば, 哺乳類のみならず全ての脊椎動物において, 水中や陸上といった場所に関わ

らず，あくびという行動を行動様式に基づいて定義できる．  
定義という，あくびの研究に欠かせない前提を同一にすることで分類群間の比較を容易にし，あくびに関する研究を今後さらに発展させることができると考えられる．

また，完全水中適応種におけるあくびの抽出方法として，「①口開けの大きさが極大になる，②3つのフェーズに分けられる，③OCDRが1以下になる，を満たすこと」を提案する．これは本論文のなかで，ハンドウイルカで考案し，それ以外の鯨目とジュゴンにも適用することができた．上記の定義と合わせ，具体的な抽出方法を併記することは重要である．

なぜ，水中に二次的に適応した鯨目や海牛目においても，あくびが退化せず，あくびを行うのか．行動が進化的に保存されているということは，そこに進化的に重要な機能が備わっていると考えられる．本研究により，Gallup and Gallup

(2008)の主張，つまり，ストレスや眠気などによって上昇した脳温度をあくびによって冷ますというブレインクーリング仮説，さらにGallup et al. (2016)で哺乳類において，脳

重量が大きければ大きいほどあくびの持続時間が長くなることからブレインクーリング仮説による機能が働いていると考えられたが，本研究において，鯨目における最大口開け角度の補正を行うこと，およびフェーズ分析により，完全水中適応した哺乳類においてもブレインクーリング仮説が当てはまることが示された．このようにあくびには重要な機能が備わっていることが考えられ，水中においてもそれが重要であるため進化的に失われなかったと言えるであろう．ただし，鯨目においてはあくびの頻度が低いため，陸生哺乳類にとってのあくびと同じくらい重要かどうかは不明である．これについては，鯨目においてあくびが起こることで，体内でどのような生理学的変化が発生するのかについて調べる必要がある．しかし，本研究によって，呼吸を伴わない，つまり水中で行われるあくびであっても，全体の持続時間には影響がないと考えられたことから，このブレインクーリングのメカニズム（あくびをすることで，顔面筋の収縮や肺への空気の流入が起こり，圧力の変化によって血流が変化することで脳温度を下げ温度の恒常性を維持する（Gallup and Gallup,

2008)) は、呼吸とは関係がないと考えられた。哺乳類や鳥類においては、体温が上昇した時、口腔や気道を利用して熱を逃がすことが知られており、陸生哺乳類のあえぎ

(panting) をする動物 (例えば、イエイヌ) では、気道や口腔粘膜の血管の充血や唾液分泌の増加が蒸発し、熱損失を増加させて、体温を下げようとする (カニンガム, 2000)。あえぎをしない種 (例えば、ウマ) においても、気道を介して蒸発生熱損失を高めていると考えられている (カニンガム, 2000)。つまり、口腔や気道に空気が触れるだけで体温を下げることができる。したがって、ブレインクーリング仮説のメカニズムとして、あくびによる吸気によって肺に空気を取り込むことは必要ではなく、あくびの際に口が大きく開き、陸生哺乳類においては口腔や気道が広く空気に触れること、他方、完全水中適応種においては口腔に水が触れることによって、体温や脳温度を下げる可能性がある。

また、1-1-1 でみられたあくび後の覚醒は、対象種のうちハンドウイルカ以外の種ではみられなかった。他種において、あくびが起こった文脈が異なる影響も大きいと考えられ

るが、あくびによって覚醒が引き起こされることは、齧歯目やヒトにおける神経薬理学的実験により脳波を用いて確認されており（Sato-Suzuki et al., 1998；Kasuya et al., 2005）、覚醒を行動でみることの限界があると考えられる。それでも、数回は覚醒様の活動度上昇がみられたことから、あくびには覚醒を促す機能も備わっていることが示唆される。

鯨目ハクジラ亜目のあくびを他の哺乳類と比べると2つの特徴的な点がある。1つ目は、体重と脳重量の関係から予測されるよりもあくびの持続時間が短いことである。この理由について、鯨目ハクジラ亜目では他の哺乳類に比べて、最大口開け角度が小さいためであると考えた。あくびの持続時間は3段階のフェーズで構成されるが、口の開閉に関わるフェーズ1とフェーズ3は最大口開け角度と相関があることから、機械的なフェーズであり、また種に関わらず口を開ける速度は一定であることが明らかになった。つまり、口開けの大きさとフェーズ1および3の持続時間は置き換えて考えることができる。鯨目ハクジラ亜目では、シャチなど一部の種を除いて、自身の体サイズよりもごく小さい小型魚類等を食



べるが、同様の体サイズを持つ陸生肉食哺乳類は、自身の体サイズと近い体サイズの草食動物を食べる。肉食魚類や果実食の鳥類、肉食陸生哺乳類において、食べ物の大きさが口開けの大きさを決定している（Lord, 2004; Anderson et al., 2011; Montaña et al., 2011）ことから、鯨目ハクジラ亜目においても同様に、自身の体サイズに対して小さい魚類を食べるために口が小さく、あくびの持続時間も短いことが考えられる。一方、大型の温血動物を捕食するシャチにおいては、最大口開け角度が陸生哺乳類に近い大きな値となっていることが予想され、それによって、あくびの持続時間が陸生哺乳類と似ていると考えられる。最大口開け角度の実測値の情報は乏しいため、今後はまずできる限り多くの鯨目において、最大口開け角度の実測を行い、これを確かめることが必要である。

2つ目は、鯨目ハクジラ亜目のあくびの頻度は陸生哺乳類に比べて、10分の1から100分の1ほどに低いことである。この理由は、鯨目の休息の仕方にあると考えられる。鯨目は半球睡眠を行い、右脳と左脳を交互に休ませ（交互に覚

醒させ)る。これは両方の脳を休ませることによって発生し得る溺死を防いだり、エコーロケーションを止めてしまうことによって周囲環境が把握できなくなったりすることを防ぐためであると考えられている (Lyamin and Siegle, 2019)。陸生哺乳類では、座ったり横になったりして行う休息時や眠気のある時にあくびが発生することが最も多い (例えば, Deputte, 1994 ; Palagi et al., 2019) が、ヒトを含む陸生哺乳類は右脳と左脳の両方を休ませ、横になって睡眠をとったり、立ちながら睡眠をとる。また、比較的あくびの頻度が高い水中種の海牛目では、半球睡眠に加え、ヒトなどの陸生哺乳類のように両脳を休ませる睡眠やレム睡眠が存在することが知られており (Randall, 2019)、神経生理学的にどのような睡眠をとるのがあくびの頻度に関係していると考えられる。ヒトではあくびが睡眠と関連して多く発生することから、あくびが脳の覚醒レベルの上昇や警戒の維持のために行われるとする覚醒仮説が提唱されており (Baenninger, 1997)、陸生哺乳類においてもこの覚醒仮説を支持する報告がある (Leone et al., 2014 ; Rossman et al., 2017)。陸生哺乳

類や海牛目が両方の脳を休ませることで脳の覚醒レベルや警戒の維持が低下するのに対し，鯨目は半球睡眠を行うことで覚醒レベルや周囲への警戒度が陸生哺乳類ほど下がらないことが予想される．つまり，鯨目では，あくびによって脳の覚醒レベルや警戒の維持を行う必要がないため，あくびの頻度が極端に低くなっている可能性がある．しかし，それでもあくびが存在するのは，覚醒している側の脳の覚醒レベルを維持するためであると考えられ，この点で鯨目におけるあくびは適応的な役割を持っていると考えられる．このことを明確にするには，実験可能な哺乳類において，睡眠とあくびの関係について，脳や神経の働きを観察することが必要である．一部の鳥類も半球睡眠をすることがわかっているため，あくびの頻度と半球睡眠の関係もこの動物群で調べることも重要であろう．

鯨目は，二次的に水中適応した哺乳類であり，完全に水中で生活するために特殊な変化をしている．例えば，長く潜水するために筋肉中に酸素を蓄えられるよう，筋肉量を増加させたり（Noren and Williams, 2000），熱損失を抑えるため脳

重量を大きくし、熱を産生できるようにしたりする（Manger et al., 2021）など身体の生理的能力を向上させ、また半球睡眠やエコロケーションなど生息環境に合わせた様々な能力を発達させてきた。また、鼻孔の位置が吻端から頭頂部に移動するテレスコーピング、また、ハクジラ亜目では魚類や甲殻類、頭足類を食べる吸い込み摂食や、ヒゲクジラ亜目ではプランクトンや底生生物を食べる濾し取り摂食など、多様な摂食様式とそれに伴う身体の特殊化が起こっている

（Randall, 2019；Werth, 2005）など、身体の構造も効率的に生活するため変化している。鯨目においては、このような多くの環境適応が起こっており、鯨目のあくびは身体を内外から大きく変化させるような進化を辿ってきたことに影響を受け、あくびの持続時間が短くなっていると予想される。しかし、当然ながら他の陸生哺乳類においても、種や分類群ごとにそれぞれ身体的な変化が起こっているため、あくびがそれらに影響を受けていることは十分に考えられる。今後は、多くの陸生哺乳類種においても身体的、生理的な違いを比較しながら、あくびをみる必要がある。

本研究では，完全水中適応種の中で，ヒゲクジラ亜目におけるあくび様行動の存在を調べることはできなかった．しかしながら，1-3で取り上げたように，ザトウクジラおよびシロナガスクジラにおいて，1例ずつではあるが，あくび様行動の基準に合致している動画がYouTube, Instagram上に存在したため，おそらくヒゲクジラ亜目においてもあくび様行動が存在していると考えられる．ヒゲクジラ亜目の飼育は，世界的にもほとんど行われていないことから，ヒゲクジラ亜目のあくび様行動を捉えるには，今後も野外において様々な機器を用いた映像から根気よく調査していくしかないと考えられる．

あくびは休息や覚醒など生理的な事象と関連し，視床下部室傍核が関与することから，ホメオスタシスの一部であると考えられており（Lehman, 1979；Sato-Suzuki et al., 1998），生体にとって生存に重要な行動であると考えられる．本研究では，あくびの持続時間が口開けの大きさに関係することが明らかになったが，これがどのように生理的に関与するのかは不明である．これを明らかにするには，生理学的な視点も

必要になる。そして、行動学的、生理学的視点を持ち合わせて研究を行うことで、あくびの機能や重要性、意義が明らかになると考えられる。

#### 本研究から考えられる哺乳類のあくびの機能

本研究では、あくびおよび各フェーズの持続時間と脳重量の関係から、Gallup et al. (2016) や Massen et al. (2021) と同様にブレインクーリング仮説を支持すると考えられた。しかし、脳重量の残差から得られたモデルにプロットされた種ごとの実際の値はばらつきが大きく（例えば、図 10）、脳重量以外の説明を加えると、さらに予測精度を高められる可能性が高い。つまり、ブレインクーリング仮説で説明される、脳の温度の恒常性を維持する機能以外にも、あくびの機能は存在すると考えられる。実際に、本研究では、ハンドウイルカにおいて数例ではあるものの、あくび後 4 分までに活動が活発に傾いていたこと、ジュゴンやカバにおいて休息（様）状態時に多くあくびが起こったこと、アジアゾウにおいて横臥後に立ち上がる時や立ち上がった後すぐにあくびが起こ

っていたことから、あくびが覚醒を維持・促進する機能や眠気に関する機能も持つと考えられる。また、ブレインクーリング仮説を支持したことを考慮すると、ブレインクーリングによって覚醒が促進されている可能性も考えられる。つまり、脳温度の恒常性を維持する機能と覚醒を維持・促進する機能は排他的ではなく、相互に関係している可能性がある。このことを明らかにするためには、様々な種において網羅的にあくびが発生する状況を調査し、推測されるあくびの機能を整理する必要がある。

#### 本研究が与える社会的インパクト

本研究はあくびという行動を定義し、進化的に考察したものであるが、この研究がどのような社会的な意義を持つのか、そしてどのような社会的なインパクトがあるのかについて、最後に考察しておきたい。これらについては大きく2つの意義があると考えられる。つまり、ヒトのあくび研究への寄与と、動物飼育やエンリッチメント、そして獣医学的な寄与である。

まず，ヒトのあくび研究への寄与について以下に述べる．

あくびは視床下部から起始する行動であるが，視床下部は内分泌や自律機能の調節を行う総合中枢であり，また体温調節やストレス応答，摂食行動，睡眠－覚醒といった多様な生理機能を協調して管理する領域である（犬東・山中，2019）．したがって，視床下部は生体の恒常性維持に重要な役割を果たす部位である．本研究において，あくびの定義を脊椎動物で統一できる可能性を見出したことは，ヒトにおける視床下部が司る生理機能の不具合による疾病（例えば，睡眠障害やホルモン動態の異常をもたらすパーキンソン病，統合失調症，偏頭痛など）を様々な種であくびを通して比較することができる．したがって，行動学的，生理学的に検討することができ，疾病が発生するメカニズムの解明や治療への応用が可能になる．例えば，本研究において提案したあくびの抽出方法を用いると，ヒトのあくびと相同でなく，あくびに似た口開け行動をするだけであると言われていた魚類，両生類，爬虫類（Smith, 1999；Guggisberg et al., 2010）においてあくびを抽出することができると考えられる．モデル生



物であるゼブラフィッシュなどにおいて，あくびの生理機構を調べることにより，ヒトにおける疾患とあくびの関係性を，ラットやマウスよりも迅速に，かつ詳細に調べることができる可能性がある．

また，本研究で明らかになったことに，あくびは必ずしも呼吸を必要としないという点がある．あくびのメカニズムのより詳細な研究や検討の際，陸生哺乳類のあくびをみているだけでは，当たり前のように呼吸を伴うと考えてしまうが，呼吸を介さないメカニズムに焦点を絞って研究をすることで，動物全般に通底する基盤的メカニズムを明らかにすることができる．一方で，ヒトや陸生哺乳類では呼吸を伴うことにより，付加的な機能があるかもしれない．また，本研究で対象とした鯨目ハクジラ亜目のシャチではあくびの頻度が高く，ヒトや他の哺乳類において共感能力と関係すると考えられている，あくびの伝染（Joly-Mascheroni et al., 2008；Haker et al., 2013；Demuru and Palagi, 2012）が起こる可能性があり，生理学的な機能だけでなく社会的な機能についても，あくびに呼吸を伴うことの有無による影響があるのか言

及できるかもしれない。本研究の結果では、鯨目ハクジラ亜目のあくびによって明らかとなった。呼吸を伴わないあくびのメカニズムと、呼吸による機能を大きく二つに分けて考えていくべきことが示唆された。

次に、動物飼育やエンリッチメント、そして獣医学的な寄与について述べる。

ヒト同様、動物においても疾患や健康状態、時には精神状態とあくびは強く結びついているものが多い。例えば、ウシでは、胃腸機能が低下している際にあくびの量が増加したり、ウマにおいては、常同行動（同じ動きを繰り返す行動）とあくびの量が関係することが分かっている（Fureix et al., 2011）。また、マントヒヒでは、ストレスの指標となる自己指向性転位行動（社会的な緊張や不安といったストレス状況下で起こる行動）の一つとしてあくびが挙げられる（ホセイら, 2011）。つまり、ヒト同様、疾患や健康状態、精神状態の簡便な指標として、あくびは役に立つと考えられる。残念ながら、ヒト以外の動物で疾患とあくびの関係がわかっているものは少ないが、今後、愛玩動物のみならず野生動物の健

健康モニタリング等が増えてくると予想され、その際にこうした簡易指標が多くあることによって、簡便にモニタリングを行うことができる。その際にも重要なことは、どのようにしてあくびを見つけるのか、そしてあくびを普段観察して、普段のあくび頻度をモニタリングしておくことである。本研究では、あくびの抽出方法の提案を行い、また、頻度が動物種ごとに異なることを示した。例えば、ハンドウイルカが私たちヒトと同じような頻度であくびをしているところを観察したとすると、それは異常に多いと考えられ、疾患を疑うといったことにつながる。こうした健康モニタリングの基盤を作ることができた点は、重要であると思われる。

## 要約

あくびは，口を開けて吸気を行い（フェーズ 1），口開けの大きさが極大に達し，それを維持し（フェーズ 2），呼気を行いながら口を閉じる（フェーズ 3）という，3つの段階で定義される行動であり，ヒトを含む多くの脊椎動物で確認されている．上記の定義において，あくびは呼吸を伴うものであるとされるが，完全に水中で生活している鯨目においても，あくびのような行動（以下，あくび様行動）が観察されている．これがヒトと同様のあくびであるならば，呼吸を伴わないあくびが存在することになり，上記の定義を変更する必要がある．本研究では，進化系統が異なり，ともに完全水中適応した鯨目と海牛目（以下，完全水中適応種）においてあくび様行動を観察し，これがヒトのあくびと同様の行動であるかを調べた．そして，その結果を含め，哺乳類におけるあくびの進化学的考察を行い，完全水中適応種のアくびの特徴を検討した．

第 1 章では，鯨目ハクジラ亜目 6 種においてあくび様行動の観察を行った．まず飼育下のハンドウイルカで 119 時間の

観察を行い，5例のあくび様行動を抽出した．それらは休息時に起こり，①口をゆっくり開け，②極大に達してそれを保ち，③素早く閉じるという3段階に分けられたことから，呼吸は伴わないが，陸上であくびをする哺乳類（以下，陸上種）のあくびと同一の行動であると考えられた．さらに24時間観察により，あくび様行動が時間単位では，不活発・活発の遷移時に起こることがわかった．また，野生下のミナミハンドウイルカでも水中映像1816時間中5例のあくび様行動がみられ，これらの発生時間は，ミナミハンドウイルカの群れの行動状態が休息や不活発から活発に遷移する時間であったことから，ミナミハンドウイルカでも陸上種のあくびと同一の行動である可能性が高く，あくび様行動が飼育下に特有の行動ではないことがわかった．飼育下の他の4種，すなわち，イロワケイルカ（49時間中6例，平均2.57秒，頻度：0.009回／個体／時間），シャチ（84.2時間中6例，平均6.11秒，頻度：0.7回／個体／時間），シロイルカ（97.4時間中6例，平均1.10秒，頻度：0.004回／個体／時間），スナメリ（126時間中5例，平均1.58秒，頻度：0.001回／個

体／時間)では、あくび様行動は、いずれも主に不活発・活発の遷移時に起こっており、給餌やストレスと関連して発生したものもあった。陸上種においても、あくびは同様の状況下で起こることから、4種のアくび様行動もあくびであると考えられた。

第2章では、海牛目のジュゴンを対象に飼育下でのあくび様行動の観察を行った。20.1時間中14例(平均4.63秒、発生頻度:0.8回／個体／時間)のあくび様行動が観察された。これらも主に休息と関連していたため、陸上種のアくびと同様の行動であると考えられた。本章と前章の結果より、あくび様行動が鯨目ハクジラ亜目だけでなく海牛目にもみられ、これが陸上種のアくびと同一の行動であること、および呼吸を伴わないあくびの存在が認められた。また、あくびは、不随意で明らかな目的を持たない口開け行動で、「口をゆっくり開け、極大に達してそれを保ち、素早く閉じる」という口の開閉の仕方のみで定義できることが明らかになった。

第3章では、あくびの進化学的考察として、鯨目と海牛目に近縁な陸上種3種のアくびの観察を新たに行い、この結果に本研究で観察した全動物種と既報の計83種のデータを用いて、あくびの持続時間について解析した。飼育下の観察により、アジアゾウ（42時間中7例、平均3.35秒、頻度：0.01回／個体／時間）では活発・不活発の遷移と、カバ（29時間中5例、平均6.01秒、頻度：0.17回／個体／時間）では休息と、ケープハイラックス（35時間中5例、平均0.99秒、頻度：0.02回／個体／時間）では休息や警戒と関連してあくびが起こった。鯨目に近縁なカバでは、あくびの持続時間が鯨目より長く、かつ頻度も高かったが、海牛目に近縁なアジアゾウとケープハイラックスでは、持続時間が海牛目より短く、かつ頻度も低かった。このことから、完全水中適応があくびの持続時間や頻度に一方向の変化を与えていないと考えられた。さらに、ベイズマルチレベル系統発生モデルを用いて、あくびの持続時間と脳重量の関係を調べたところ、シャチやヒゲクジラ亜目を除く鯨目は、体重から予測される脳重量の値と脳重量の実測値の差（以下、脳重量の残差）か

ら予測されるあくびの持続時間よりもあくびの持続時間の実測値が短かった。また、フェーズ 1 および 3 の持続時間が摂餌の際に開ける口の最大角度と正の相関を示したことから、これらが機械的なフェーズであることが考えられた。肉食陸生哺乳類では、種による口開けの大きさ（上顎と下顎のなす角度や幅）は餌サイズによって決定されるが、肉食である自身の体サイズと獲物の体サイズの比率が 1 に近く、口開けの大きさが大きい。一方、鯨目の多くは餌サイズが小さいため、その比率は小さくなり、さらに餌を丸呑みで摂食するため、口開けの大きさが小さい。この口開けの大きさのずれを補正して解析したところ、鯨目も陸上種のおくびの持続時間と脳重量の関係内に収まったことから、最大口開け角度が鯨目のあくびの持続時間を短くしていると考えられた。これらのことから、陸上種と完全水中適応種のおくびは同じ機序で成り立っていると考えられた。フェーズ 2 は、最大口開け角度と正の相関を示さなかったことから、あくびの機能にとって重要なフェーズ（機能的フェーズ）であると予想された。そこで、各フェーズの持続時間と脳重量の残差の関係を調べ



たところ、フェーズ 2 はフェーズ 1 および 3 と比べて、脳重量の残差とゆるやかな正の相関を示したことから、フェーズ 2 は機能的フェーズであると考えられた。

以上、本研究において、完全水中適応種における呼吸を伴わないあくびを初めて報告するとともに、従来の定義を覆し、あくびを口の開閉の仕方のみで定義できることを明らかにした。また、あくびの持続時間が種による食べ物の違いによって決定されていることが考えられた。鯨目においては、進化の過程で起こった特異な身体の構造的・生理的な変化があくびの持続時間の短縮に繋がったことを示唆した。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり，終始懇切なるご指導，ご助言いただきました三重大学大学院生物資源学研究科魚類増殖学教育研究分野の吉岡基教授，淀太我准教授，船坂徳子助教，神田育子技術補佐員，有園幸子技術補佐員，山本知里研究員，それらに加えて精神面においてもご助言頂きました同研究科附属鯨類研究センター森阪匡通准教授に謹んで感謝の意を表し，厚く御礼申し上げます．

研究遂行ならびにご協力，また貴重なデータを提供して頂きました，植田奈穂子氏，南知多ビーチランドの川本晃平元所長，上妻良則前所長，平松大介現所長，村上勝志係長，櫻井夏子主任，武沢幸雄元主任，御蔵島観光協会の小木万布氏，御蔵島イルカ調査チーム（MIDO）の皆様，鳥羽水族館の奥出協館長，若井嘉人副館長，若林郁夫次長，半田由佳理係長，名古屋港水族館の日登弘前館長，栗田正徳現館長，阿久根雄一郎課長，漁野真弘課長，神田幸司課長補佐，大友航主任，小串輝主任，京都市動物園の片山博昭前園長，坂本英房現園長，生き物・学び・研究センター田中正之センター

長，伊藤英之研究教育係長，山梨裕美主任研究員ほか飼育員の皆様，元三重大学大学院生物資源学研究科博士前期課程2年千藤咲氏，元近畿大学農学部4年松井謙幸氏，三重大学生物資源学部4年村山夏紀氏，三重大学大学院生物資源学研究科海洋個体群動態学教育研究分野の古山歩研究員に深く感謝し，厚く御礼申し上げます。

研究遂行および論文作成，日々の生活をより良いものにしてくださった，三重大学大学院生物資源学研究科魚類増殖学教育研究分野の皆様に深く感謝し，御礼申し上げます。

本論文を審査してくださった三重大学大学院生物資源学研究科水族生理学教育研究分野の神原淳教授，同研究科昆虫生態学教育研究分野の塚田森生教授，京都大学野生動物研究センターの幸島司郎特任教授に謹んで感謝の意を表し，厚く御礼申し上げます。

本研究の一部は京都大学野生動物研究センター共同利用・共同研究（2018-A-41）の助成を受けました。深く感謝し，御礼申し上げます。

最後に，母，林遼介氏に深く感謝し，御礼申し上げます。

## 引用文献

- Altmann, J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.
- Anderson, K., Norman, D., Werdelin, L., 2011. Sabretoothed carnivores and the killing of large prey. *PLoS ONE* 6: e24971.
- Arnold, P. W., Birtles, R. A., Soltzick, S., Matthews, M., Dunstan, A., 2005. Gulping behaviour in rorqual whales: underwater observations and functional interpretation. *Mem. Queensl. Mus.* 51: 309–332.
- Baenninger, R., 1987. Some comparative aspects of yawning in *Betta splendens*, *Homo sapiens*, *Panthera leo*, and *Papio sphinx*. *J. Comp. Psychol.* 101: 349–354.
- Baenninger, R., 1997. On yawning and its functions. *Psychon. Bull. Rev.* 4: 198–207.
- Bakkegard, K., 2017. Yawning by Red Hills salamanders (*Phaeognathus hubrichti*) at their Burrow Entrance. *Herpetol. Rev.* 48: 32–36.

Barbizet, J., 1958. Yawning. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* 21: 203–209.

ベルタ, A., 2016. 世界のクジラ・イルカ百科図鑑 (山田格, 監訳). 河出書房新社, 東京, 288 pp.

Bloodworth, B., Marshall, C. D., 2005. Feeding kinematics of *Kogia* and *Tursiops* (Odontoceti: Cetacea): characterization of suction and ram feeding. *J. Exp. Biol.* 208: 3721–3730.

Campos, F. A., Fedigan, L. M., 2009. Behavioral adaptations to heat stress and water scarcity in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthropol.* 138: 101–111.

Carro-Juárez, M., Cruz, S. L., Rodríguez-Manzo, G., 2003. Evidence for the involvement of a spinal pattern generator in the control of the genital motor pattern of ejaculation. *Brain Res.* 975: 222–228.

Chilvers, B. L., Delean, S., Gales, N. J., Holley D. K., Lawler, I. R., Marsh, H., Preen, A. R., 2004. Diving behaviour of dugongs, *Dugong dugon*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 304: 203–

224.

Christiansen, P., Adolfssen, J. S., 2005. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *J. Zool., Lond.* 266: 133–151.

Collins, G. T., Newman, A. H., Grundt, P., Rice, K. C., Husbands, S. M., Chauvignac, C., Chen, J., Wang, S., Woods, J. H., 2007. Yawning and hypothermia in rats: Effects of dopamine D3 and D2 agonists and antagonists. *Psychopharmacology (Berl.)* 193: 159–170.

Corey, T. P., Shoup-Knox, M. L., Gordis, E. B., Gallup, G. G. Jr., 2011. Changes in physiology before, during, and after yawning. *Front. Hum. Neurosci.* 3: 1–11.

カニンガム, J. G., 2000. 獣医生理学 第2版 (高橋迪雄, 監訳). 文英堂出版, 東京, 742 pp.

Daquin, G., Micallef, J., Blin, O., 2001. Yawning. *Sleep Med. Rev.* 5: 299–312.

デイビス, N.B., クレブス, J.R., ウェスト, S.A., 2015. 行動生態学 (野間口眞太郎, 山岸哲, 巖佐庸, 訳)〔原著第4

版〕. 共立出版, 東京, pp. 1–26.

- Dell, L. A., Patzke, N., Spocter, M. A., Bertelsen, M. F., Siegel, J. M., Manger, P. R., 2016. Organization of the sleep-related neural systems in the brain of the river hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*): A most unusual cetartiodactyl species. *J. Comp. Neurol.* 524: 2036–2058.
- Demuru, E., Palagi, E., 2012. In bonobos yawn contagion is higher among kin and friends. *PLoS ONE* 7: e49613.
- Deputte, B., 1994. Ethological study of yawning in primates. I. Quantitative analysis and study of causation in two species of old world monkeys (*Cercocebus albigena* and *Macaca fascicularis*). *Ethology* 98: 221–245.
- Dumont, E. R., Herrel, A., 2003. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *J. Exp. Biol.* 13: 2117–2123.
- Fanson, K. V., Fanson, B. G., Brown, J. S., 2011. Using path analysis to explore vigilance behavior in the rock hyrax (*Procavia capensis*). *J. Mamm.* 92: 78–85.
- Fraser, D., Theodor, J. M., 2011. Anterior dentary shape as an

- indicator of diet in ruminant artiodactyls. *J. Vertebr. Paleontol.* 31: 1366–1375.
- Fureix, C., Gorecka-Bruzda, A., Gautier, E., Hausberger, M., 2011. Cooccurrence of yawning and stereotypic behaviour in horses (*Equus caballus*). *Int. Math. Res. Not.* 2011: 271209.
- Gallup, A. C., 2007. Yawning as a brain cooling mechanism: Nasal breathing and forehead cooling diminish the incidence of contagious yawning. *Evol. Psychol.* 5: 92–101.
- Gallup, A. C., Gallup, G. G. Jr., 2008. Yawning and thermoregulation. *Physiol. Behav.* 95: 10–16.
- Gallup, A. C., Church, A. M., Pelegrino, A. J., 2016. Yawn duration predicts brain weight and cortical neuron number in mammals. *Biol. Lett.* 12: 20160545.
- Giganti, F., Zilli, I., Aboudan, S., Salzarulo, P., 2010. Sleep, Sleepiness and Yawning. In (O. Walusinski ed.) *The Mystery of Yawning in Physiology and Disease*. pp. 42–46. Kargar, Basel.
- Gorecka-Bruzda, A., Fureix, C., Ouvrard, A., Bourjade, M.,



- Hausberger, M., 2016. Investigating determinants of yawning in the domestic (*Equus caballus*) and Przewalski (*Equus ferus przewalskii*) horses. *Sci. Nat.* 103: 72.
- Gornial, G. C., 1977. Feeding in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *J. Morph.* 154: 427–458.
- Gravett, N., Bhagwandin, A., Sutcliffe, R., Landen, K., Chase, M. J., Lyamin, O. L., Siegel, J. M., Manger, P. R., 2017. Inactivity/sleep in two wild free-roaming African elephant matriarchs – Does large body size make elephants the shortest mammalian sleepers? *PLoS ONE* 12: e0171903.
- Guggisberg, A. G., Mathis, J, Schnider, A., Hess, C. W., 2010. Why do we yawn? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34: 1267–1276.
- Haker, H., Kawohl, W., Herwig, U., Rössler, W., 2013. Mirror neuron activity during contagious yawning—an fMRI study. *Brain Imaging Behav.* 7: 28–34.
- Hartzell, S. M., Pitt, A. L., Davis, S., 2017. Observations of yawning behaviour in the eastern hellbender (*Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis*). *Herpetol.*

Bull. 142: 46–47.

長谷川篤, 2003. 御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウ  
イルカの日中の群れ行動に関する研究. 修士論文, 三重  
大学大学院生物資源学研究科, 34 pp.

Holmgren, B., Budelli, R., Urba-Holmgren, R., Eguibar, J. R.,  
Holmgren, M., Baz-Tellez, G., Anias, J., 1991. Food  
anticipatory yawning rhythm in the rat. *Acta. Neurobiol.*  
*Exp.* 51: 97–105.

ホセイ, G., メルフィ, V., パンクルスト, S., 2011. 動  
物園学 (村田浩一, 楠田哲士, 監訳). 文英堂出版, 東  
京, 621 pp.

Huggenberg, S., Oelschläger, H., Cozzi, B. 2018. *Atlas of the  
Anatomy of Dolphins and Whales.* Academic Press, London,  
519pp.

Infantes, E., Cossa, D., Stankovic, M., Panyawai, J.,  
Tuntiprapas, P., Daochai, C., Prathep, A., 2020. Dugong  
(*Dugong dugon*) reproductive behaviour in Koh Libong,  
Thailand: observations using drones. *Aquat. Mamm.* 46: 603–

608.

犬束歩, 山中章弘, 2019. 視床下部. DOI :

10.14931/bsd.1033.

Janik, V. M., 1999. Pitfalls in the categorization of behaviour:

a comparison of dolphin whistle classification methods.

*Anim. Behav.* 57: 133–143.

Joly-Mascheroni, R. M., Senju, A., Shepherd, A. J., 2008. Dogs

catch human yawns. *Biol. Lett.* 4: 446–448.

Kamiya, T., Uchida, S., Kataoka, T., 1979. Organ weight of

*Dugong dugon*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 31: 129–132.

Kane, E. A., 2009. Behavioral performance and evolution of

feeding modes in odontocetes. Graduate Studies of Texas

A&M University, the Master thesis.

<https://core.ac.uk/download/pdf/4279307.pdf>.

粕谷俊雄, 2011. イルカ – 小型鯨類の保全生物学. 東京大学

出版会, 東京, 640pp.

Kasuya, Y., Murakami, T., Oshima, T., Dohi, S., 2005. Does

yawning represent a transient arousal-shift during

intravenous induction of general anesthesia? *Anesth. Analg.*  
100: 382–384.

川田伸一郎，岩佐真宏，福井大，新宅勇太，天野雅男，下稲  
葉さやか，樽創，姉崎智子，押田龍夫，横畑泰志，  
2021. 世界哺乳類標準和名リスト 2021 年度版. URL：  
<https://www.mammalogy.jp/list/index.html>.

小木万布，2013. 御蔵島のミナミハンドウイルカ. 月刊海洋  
45：215–225.

Krestel, H., Bassetti, C. L., Walusinski, O., 2018. Yawning-Its  
anatomy, chemistry, role, and pathological considerations.  
*Prog. Neurobiol.* 161: 61–78.

工藤喜作，1959. スピノザの方法における「定義」につい  
て. 哲学 1959：26–34.

Leone, A., Ferrari, P. F., Palagi, E., 2014. Different yawns,  
different functions? Testing social hypotheses on  
spontaneous yawning in *Theropithecus gelada*. *Sci. Rep.* 4:  
4010.

Lehman, H. E., 1979. Yawning: a homeostatic reflex and its

psychological significance. *Bull. Menninger. Clin.* 43: 123–136.

Lim, J. Y., Svenning, J. C., Göldel, B., Faurby, S., Kissling, W. D., 2020. Frugivore-fruit size relationships between palms and mammals reveal past and future defaunation impacts. *Nat. Commun.* 11: 4904.

Lord, J. M., 2004. Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. *Austral. Ecol.* 29: 430–436.

Luttenberger, F., 1975. Zum problem des gähnens bei reptilian. *Z. Tierpsychol.* 37: 113–137.

Lyamin, O. I., Siegle, J. M., 2019. Chapter 25–Sleep in aquatic mammals. In (ed. Dringenberg, H. C.) *Handbook of Behavioral Neuroscience*. vol. 30, pp. 375–393. Academic press, Cambridge.

Manger, P., Patzke, N., Spocter, M. A., Bhagwandin, A., Karlsson, K. Æ., Bertelsen, M. F., Alagaili, A. N., Bennett, N. C., Mohammed, O. B., Herculano-Houzel, S., Hof, P. R.,

- Fuxe, K., 2021. Amplification of potential thermogenetic mechanisms in cetacean brains compared to artiodactyl brains. *Sci. Rep.* 11: 1–15.
- Massen, J. J., Hartlieb, M., Martin, J. S., Leitgeb, E. B., Hockl, J., Kocourek, M., Olkowicz, S., Zhang, Y., Osadnik, C., Verkleij, J. W., Bungnyar, T., Němec, P., Gallup, A. C., 2021. Brain size and neuron numbers drive differences in yawn duration across mammals and birds. *Commun. Biol.* 4: 503.
- Mekonen, S., Hailemariam, B., 2016. Ecological behaviour of common hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*, LINNAEUS, 1758) in Boye wetland, Jimma, Ethiopia. *Am. J. Sci. Ind. Res.* 7: 41–49.
- Miller, M. L., Gallup, A. C., Vogel, A. R., Clark, A. B., 2010. Handling stress initially inhibits, but then potentiates yawning in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Anim. Behav.* 80: 615–619.
- Montaña, C. G., Layman, C. A., Winemiller, K. O., 2011. Gape

- size influences seasonal patterns of piscivore diets in three Neotropical rivers. *Neotrop. Ichthyol.* 9: 647–655.
- Morisaka, T., Sakai, M., Kogi, K., Nakasuji, A., Sakakibara, K., Kasanuki, Y., Yoshioka, M., 2013. Spontaneous ejaculation in a wild Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*). *PLoS ONE* 8: e72879.
- Noren, S. R., Williams, T. M., 2000. Body size and skeletal muscle myoglobin of cetaceans: adaptations for maximizing dive duration. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 126: 181–191.
- Okamura, T., Fujiwara, S., 2020. The range of atlanto-occipital joint motion in cetaceans reflects their feeding behavior. *J. Anat.* 236: 434–447.
- Palagi, E., Guillén-Salazar, F., Llamazares-Martín, C., 2019. Spontaneous yawning and its potential functions in South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Sci. Rep.* 9: 17226.
- Petrikovsky, B., Kaplan, G., Holsten, N., 1999. Fetal yawning activity in normal and high-risk fetues: a preliminary

- observation. *Ultrasound Obstet. Gynecol.* 13: 127–130.
- Pilleri, G., 1976. *Investigations on Cetacea* vol. 6. Antiquariat  
Fatzer ILAB, Zug, 152 pp.
- Plön, S., Albreche, K. H., Clikk, G., Froneman, P. W., 2012.  
Organ weights of three dolphin species (*Sousa chinensis*,  
*Tursiops aduncus* and *Delphinus capensis*) from South Africa:  
implications for ecological adaptation? *J. Cetacean Res.*  
*Manage.* 12: 265–276.
- Provine, R. R., 1986. Yawning as a stereotyped action pattern  
and releasing stimulus. *Ethology* 72: 109–122.
- Provine, R. R., Tate, B. C., Geldmacher, L. L., 1987. Yawning:  
No effect of 3–5% CO<sub>2</sub>, 100% O<sub>2</sub>, and exercise. *Behav.*  
*Neurosci.* 48: 382–393.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for  
statistical computing. R Foundation for Statistical  
Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Randall, W. D., 2019. *Marine Mammals—Adaptations for an  
Aquatic Life*. Springer International Publishing, Cham, 278



pp.

- Rasa, O. A. E., 1971. The causal factors and function of “yawning” in *Microspathodon Chrysurus* (Pisces: Pomacentridae). *Behaviour* 39: 39–57.
- Reissland, N., Francis, B., Mason, J., 2012. Development of fetal yawn compared with non-yawn mouth openings from 24-36 weeks gestation. *PLoS ONE* 7: e50569.
- Rossmann, Z. T., Hart, B. L., Greco, B. J., Young, D., Padfield, C., Weidner, L., Gates, J., Hart, L. A., 2017. When yawning occurs in elephants. *Front. Vet. Sci.* 4: 1–2.
- Sakai, M., Morisaka, T., Iwasaki, M., Yoshida, Y., Wakabayashi, I., Seko, A., Kasamatsu, M., Kohshima, S., 2013. Mother–calf interactions and social behavior development in Commerson’s dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*). *J. Ethol.* 31: 305–313.
- 佐藤祐哉, 2018. ミナミハンドウイルカ母仔における近接遊泳個体の選択特性. 修士論文, 三重大学大学院生物資源学研究科, 29 pp.

- Sato-Suzuki, I., Kita, I., Oguri, M., Arita, H., 1998.  
Stereotyped yawning responses induced by electrical and  
chemical stimulation of paraventricular nucleus of the rat. *J.  
Neuro. Physiol.* 80: 2765–2775.
- Sauer, E. G. F., Sauer, E. M., 1967. Yawning and other  
maintenance activities in the South African ostrich. *Auk.* 84:  
571–587.
- Sekiguchi, Y., Kohshima, S., 2003. Resting behaviors of captive  
bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Physiol. Behav.*  
79: 643–653.
- Sepulveda, W., Mangiamarchi, M., 1995. Fetal yawning.  
*Ultrasound Obstet. Gynecol.* 5: 57–59.
- Siegle, J. M., 2005. Clues to the functions of mammalian sleep.  
*Nature* 437: 1264–1271.
- Smith, E. O., 1999. Yawning: An evolutionary perspective.  
*Hum. Evol.* 14: 191–198.
- Smotherman, W. P., Robinson, S. R., 1987. Prenatal expression  
of species-typical action patterns in the rat fetus (*Rattus*

*norvegicus*). J. Comp. Psychol. 101: 190–196.

Takahashi, R., Sakai, M., Kogi, K., Morisaka, T., Segawa, T., Ohizumi, H., 2020. Prey species and foraging behaviour of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island in Japan. Aquat. Mamm. 46: 531–541.

Teive, H. A. G., Munhoz, R. P., Camargo, C. H. F., Walusinski, O., 2018. Yawning in neurology: a review. Arq. Neuro-Psiquiatr. 76: 473–480.

Tsuboi, M., Bijl, W., Kopperud, B. T., Erritzøe, J., Voje, K., L., Kotrschal, A., Yopak, K. E., Collin, S., P., Iwaniuk, A, N., Kolm, N., 2018. Breakdown of brain–body allometry and the encephalization of birds and mammals. Nat. Ecol. Evol. 2: 1492–1500.

Tucker, M. A., Rogers, T. L., 2014. Examining the prey mass of terrestrial and aquatic carnivorous mammals: Minimum, maximum and range. PLoS ONE 9: e106402.

上田恵介，岡ノ谷一夫，菊水健史，坂上貴之，辻和希，友永雅己，中島定彦，長谷川寿一，松島俊也，2013. 行動生物学

辞典. 東京化学同人, 東京, 637 pp.

Vick, S. J., Paukner, A., 2010. Variation and context of yawns in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* 72: 262–269.

Walusinski, O., Deputte, B. L., 2004. Le bâillement: phylogénèse, éthologie, nosogénie. *Rev. Neurol.* 160: 1011–1021.

Walusinski, O., 2006. Yawning: unsuspected avenue for a better understanding of arousal and interoception. *Med. Hypotheses* 67: 6–14.

Walusinski, O., 2010. Associated diseases. In (O. Walusinski ed.) *The Mystery of Yawning in Physiology and Disease*. pp. 140–155. Karger, Basel.

Walusinski, O., 2014. How yawning switches the default-mode network to the attentional network by activating the cerebrospinal fluid flow. *Clin. Anat.* 27: 201–209.

Werth, A. J., 2005. Odontocete suction feeding: experimental analysis of water flow and head shape. *J. Morphol.* 267:

1415–1428.

Zannella, A., Norscia, I., Stanyon, R., Palagi, E., 2015. Testing yawning hypotheses in wild populations of two strepsirrhine species: *Propithecus verreauxi* and *Lemur catta*. *Am. J. Primatol.* 77: 1207–1215.

Zilli, I., Giganti, F., Salzarulo, P., 2007. Yawning in morning and evening types. *Physiol. Behav.* 91: 218–222.

# 図表

表 1. スキャンサンプリングにて記録した行動の定義.

行動	カテゴリー	定義
遊泳	A. 速い	水面に波が立つほど速く遊泳する.
	B. 中間	速いと遅いに当てはまらない遊泳をする.
	C. 遅い	わずかしか尾びれを振らずにゆっくり遊泳する.
攻撃		水槽内の同居他個体や来館者に対し口を大きく開ける.
ラビング		胸びれを動かして同居他個体の体の一部をこする.
吐き戻し	A. 消化物	消化された餌を吐き出す.
	B. 魚片	消化されていない餌を口に入れたり出したりする.
遊び		浮きやダイビング用のフィンを口でくわえたり, 胸びれに引っ掛けたりする.
休息	A. 浮上	噴気孔を水面につけて, 遊泳せず, 水面にぶら下がるように留まる.
	B. 着底	腹を水槽の底につけて, そのまま動かない.

表 2. 不活発カテゴリーおよび不活発レベルの割り当て.

不活発 カテゴリー	不活発 レベル	遊泳速度	目の 開閉度	浮上休息/ 着底休息
活発	1	速い	大	いいえ
	2	速い	中	いいえ
	3	速い	小	いいえ
	4	速い	閉	いいえ
	5	中間	大	いいえ
	6	中間	中	いいえ
中間	7	中間	小	いいえ
	8	中間	閉	いいえ
	9	遅い	大	いいえ
	10	遅い	中	いいえ
不活発	11	遅い	小	いいえ
	12	遅い	閉	いいえ
	13	-	-	はい

表 3. ハンドウイルカのあくび様行動およびあくび様行動ではない口開け行動の発生日時および持続時間の内訳.

#	日付	時刻	あくび様行動か	持続時間 (秒)			
				合計	フェーズ1	フェーズ2	フェーズ3
1	20170725	9:36:58	はい	1.87	0.31	1.25	0.31
2	20170905	10:51:37	はい	1.56	0.52	0.73	0.31
3	20170905	13:19:25	はい	2.18	0.94	0.83	0.41
4	20170905	13:20:56	はい	2.08	0.52	1.14	0.42
5	20180207	15:18:42	はい	1.76	0.52	0.83	0.41
6	20170725	10:05:57	いいえ	—	—	—	—
7	20170919	16:00:56	いいえ	—	—	—	—
8	20170919	16:08:35	いいえ	—	—	—	—
9	20170926	13:56:41	いいえ	—	—	—	—
10	20170926	15:30:36	いいえ	—	—	—	—
11	20180207	13:50:21	いいえ	—	—	—	—
平均				1.89	0.56	0.96	0.37
標準偏差				0.22	0.21	0.20	0.05

#は通し番号を示す.



表 4. ハンドウェアのあくび様行動および口開け行動が発生した時間帯とその前後の時間帯の比較結果.

節	#	日付	時刻	あくびか	行動前—行動時			行動時—行動後				
					カイ二乗検定		残差分析		カイ二乗検定		残差分析	
					有意差の有無	活発	中間	不活発	有意差の有無	活発	中間	不活発
1-1-2	1	20201126	6:02:05	はい	↑	↑*	↓*	↓*	あり	↓*	↓*	↑*
1-1-1	2	20170905	10:51:37	はい	↓*	↑	↑*	↑*	あり	↑*	↓*	↑*
	5	20180207	15:18:42	はい	↑*	↓	↓	↓	あり	↓*	↓*	↑*
	6	20170725	10:05:57	いいえ	↓	↑*	↓	↓	あり	↓*	↓	↑*
	10	20170926	15:30:36	いいえ	↓	↑	↓	↓	あり	↓*	↑	↓
	11	20180207	13:50:21	いいえ	↓	↓*	↑*	↑*	あり	↓	↑*	↓*

#は通し番号で、1-1-1 における通し番号は表 3 の通し番号と同一である。カイ二乗検定と残差分析の有意水準は 5% 以下である。矢印の向きは割合の増減を示し、\*は矢印の増減が有意であったことを示す。

表5. ミナミハンドウイルカのあくび様行動の発生日時および持続時間の内訳.

#	日付	時刻	持続時間 (秒)			
			合計	フェーズ1	フェーズ2	フェーズ3
1	20120823	10:04:51	3.09	0.14	2.84	0.11
2	20120823	10:04:51	1.03	0.11	0.84	0.08
3	20130729	8:59:13	1.17	1.00	0.11	0.06
4	20140724	9:27:48	1.85	0.92	0.10	0.83
5	20160818	9:27:18	2.19	2.02	0.10	0.07
平均			1.87	0.84	0.80	0.23
標準偏差			0.75	0.70	1.06	0.30

#は通し番号を示す.

表 6. ハクジラ類 4 種のあくび様行動の発生日時および持続時間の内訳.

# 種	日付	時刻	持続時間 (秒)				
			合計	フェーズ1	フェーズ2	フェーズ3	
1	イロワケイルカ	20190724	9:42:00	3.00	1.21	1.01	0.78
2	イロワケイルカ	20200115	14:52:37	1.76	0.87	0.13	0.76
3	イロワケイルカ	20200115	14:52:40	1.96	0.88	0.96	0.12
4	イロワケイルカ	20200214	13:00:00	2.88	0.86	1.24	0.78
5	イロワケイルカ	20200214	14:43:00	2.77	0.89	1.02	0.86
6	イロワケイルカ	20201019	15:34:41	3.04	0.97	1.23	0.84
平均				2.57	0.95	0.93	0.69
標準偏差				0.51	0.12	0.37	0.26
1	シャチ	20191125	6:30:49	6.96	5.90	1.00	0.06
2	シャチ	20191125	6:56:39	5.89	4.01	1.08	0.80
3	シャチ	20200904	6:01:33	6.08	1.19	4.79	0.10
4	シャチ	20200904	6:58:37	7.10	5.15	1.85	0.10
5	シャチ	20200908	15:19:32	6.87	4.99	0.91	0.97
6	シャチ	20200911	7:53:04	3.75	1.96	0.96	0.83
平均				6.11	3.87	1.77	0.48
標準偏差				1.15	1.73	1.39	0.39
1	シロイルカ	20190918	9:20:06	1.11	0.14	0.88	0.09
2	シロイルカ	20200915	16:55:57	1.04	0.84	0.08	0.12
3	シロイルカ	20200917	16:26:05	1.20	0.10	1.02	0.08
4	シロイルカ	20200918	7:06:21	1.10	0.09	0.95	0.06
5	シロイルカ	20200918	7:12:47	1.07	0.16	0.84	0.07
6	シロイルカ	20200930	7:40:33	1.08	0.88	0.06	0.14
平均				1.10	0.37	0.64	0.09
標準偏差				0.05	0.35	0.41	0.03
1	スナメリ	20190927	11:26:41	0.98	0.11	0.81	0.06
2	スナメリ	20191107	14:05:34	1.78	0.95	0.06	0.77
3	スナメリ	20201130	13:39:28	1.92	0.79	0.98	0.15
4	スナメリ	20210115	13:39:14	2.03	0.87	1.04	0.12
5	スナメリ	20210120	14:39:43	1.19	0.14	0.94	0.11
平均				1.58	0.57	0.77	0.24
標準偏差				0.42	0.37	0.36	0.27

#は種内での通し番号を示す.

表7. イロワケイルカ, シヤチ, シロイルカ, スナメリのあくび様行動が発生した時間帯とその前後の時間帯の比較結果.

種	#	日付	時刻	行動前—行動中				行動中—行動後			
				カイ二乗検定		残差分析		カイ二乗検定		残差分析	
				有意差の有無	活発	中間的不活発	不活発	有意差の有無	活発	中間的不活発	不活発
イロワケイルカ	2	20200115	14:52:37	あり	↓*	↑*	↑*	あり	↑*	↓*	↓*
イロワケイルカ	3	20200115	14:52:40	あり	↓*	↑*	↑*	あり	↑*	↓*	↓*
イロワケイルカ	4	20200214	13:00:00	なし	↑	↓	↓	なし	↑	↓	↓
イロワケイルカ	5	20200214	14:43:00	なし	↓	↓	↑	あり	↑*	↓*	↓
イロワケイルカ	6	20201019	15:34:41	あり	↑*	↓*	↓	あり	↓*	↑	↑*
シヤチ	3	20200904	6:01:33	なし	↑	↓	↓*	あり	↓*	↑*	↑*
シヤチ	4	20200904	6:58:37	なし	↑	↓	↓*	あり	↓*	↑*	↑*
シヤチ	6	20200911	7:53:04	あり	↓*	↑*	↓	あり	↑*	↓*	↑
シロイルカ	2	20200915	16:55:57	なし	↑	↓	—	あり	↑	↓*	↑*
シロイルカ	3	20200917	16:26:05	あり	↓*	↓	↑*	なし	↓	↓	↑
シロイルカ	4	20200918	7:06:21	あり	↑*	↑*	↓*	なし	↑	↓	↓
シロイルカ	5	20200918	7:12:47	あり	↑*	↑*	↓*	なし	↑	↓	↓
シロイルカ	6	20200930	7:40:33	あり	↑	↑*	↓*	なし	↑	↓	↓
スナメリ	1	20190927	11:26:41	なし	↑	↓	↓	なし	—	↓	↑
スナメリ	2	20191107	14:05:34	なし	↑	↓	—	なし	↓	↑	—
スナメリ	3	20201130	13:39:28	あり	↑*	↓*	↑	あり	↓	↑*	↓
スナメリ	4	20210115	13:39:14	あり	↑*	↓*	↑*	あり	↓*	↑*	↑*
スナメリ	5	20210120	14:39:43	なし	↑	↑	↓	あり	↑*	↓	↓*

#は通し番号で, 表6の通し番号と同一である. カイ二乗検定と残差分析の有意水準は5%以下である. 矢印の向きは割合の増減を示し, \*は矢印の増減が有意であったことを示す.

表 8. ジュゴンにおける行動の定義.

行動	分類	定義
口開け行動	A. 口開け行動	口を開ける.
	B. あくび様行動	口をゆっくり大きく開け、口の大きさが最大に達してそれを少し保ち、口を素早く閉じる.
休息		同じ場所で6秒以上動かない.
遊泳	A. 通常の遊泳	遅い遊泳よりも速い遊泳.
	B. 遅い遊泳	通常の遊泳よりも遅い遊泳.

表 9. ジュゴンの口開け行動の内訳および発生日時.

#	日付	時刻	あくび様行動か	あくび様行動中の行動	持続時間 (秒)			
					合計	フェーズ1	フェーズ2	フェーズ3
1	20191025	7:51:53	はい	休息	5.20	1.21	3.88	0.11
2	20191025	8:06:46	はい	休息	5.88	2.92	1.97	0.99
3	20191025	8:47:48	はい	休息	4.07	2.93	1.07	0.07
4	20200116	7:51:18	はい	休息	5.85	2.02	3.02	0.81
5	20200116	7:54:13	はい	休息	5.16	2.14	2.88	0.14
6	20200323	7:44:40	はい	休息	3.97	2.90	0.25	0.82
7	20200323	8:19:55	はい	遅い遊泳	2.10	1.06	0.83	0.21
8	20200323	9:19:47	はい	遅い遊泳	1.96	1.01	0.82	0.13
9	20200721	8:21:12	はい	遅い遊泳	4.84	2.96	1.08	0.80
10	20200721	8:33:28	はい	休息	3.97	2.90	0.25	0.82
11	20200721	9:37:24	はい	休息	5.07	2.93	2.07	0.07
12	20200728	8:03:57	はい	休息	5.11	4.02	0.89	0.20
13	20200728	8:25:15	はい	休息	5.83	4.74	1.00	0.09
14	20200731	8:50:30	はい	通常の遊泳	5.75	3.00	1.98	0.77
15	20191025	8:26:19	不完全	-	-	-	-	-
16	20200731	8:03:15	不完全	-	-	-	-	-
17	20200721	8:33:27	いいえ	-	-	-	-	-
平均					4.63	2.62	1.57	0.43
標準偏差					1.24	1.03	1.06	0.36

#は通し番号を示す.

表 10. アジアゾウ, カバ, ケープハイラックスのあくびの発生日時および持続時間の内訳.

# 種	日付	時刻	持続時間 (秒)				
			合計	フェーズ1	フェーズ2	フェーズ3	
1	アジアゾウ	20201206	1:24:40	3.98	2.02	0.24	1.72
2	アジアゾウ	20201208	5:49:05	3.11	2.08	0.16	0.87
3	アジアゾウ	20201208	5:49:14	5.13	3.90	0.76	0.47
4	アジアゾウ	20201209	4:09:51	3.05	0.97	2.07	0.01
5	アジアゾウ	20201210	2:42:16	2.81	1.91	0.86	0.04
6	アジアゾウ	20201210	2:43:15	2.12	1.96	0.04	0.12
7	アジアゾウ	20201210	5:43:30	3.24	0.87	1.53	0.84
平均				3.35	1.96	0.81	0.58
標準偏差				0.89	0.92	0.70	0.57
1	カバ	20201207	10:52:49	9.12	6.04	2.02	1.06
2	カバ	20201209	9:59:37	5.98	1.04	3.94	1.00
3	カバ	20201209	10:02:00	2.96	1.92	0.17	0.87
4	カバ	20201211	9:23:20	5.06	2.14	2.01	0.91
5	カバ	20201211	12:59:13	6.91	5.01	0.97	0.93
平均				6.01	3.23	1.82	0.95
標準偏差				2.03	1.94	1.27	0.07
1	ケープハイラックス	20200804	13:59:03	1.71	0.87	0.01	0.83
2	ケープハイラックス	20200804	16:13:11	0.23	0.18	0.02	0.03
3	ケープハイラックス	20200805	13:41:19	1.11	1.06	0.03	0.02
4	ケープハイラックス	20200805	14:28:47	0.96	0.80	0.01	0.15
5	ケープハイラックス	20200807	15:38:44	0.95	0.89	0.04	0.02
平均				0.99	0.76	0.02	0.21
標準偏差				0.47	0.30	0.01	0.31

#は種内の通し番号を示す.

表 11. あくびの持続時間と標準化した脳重量のモデルにおける推定値.

モデルに含まれる種	$\beta$ (絶対偏差の中央値)	90%ベイズ信頼区間 (最小値, 最大値)	p+	コーエンのd (絶対偏差の中央値)
陸上種+鯨目+海牛目	0.31 (0.07)	0.19, 0.43	1	1.11 (0.25)
陸上種+鯨目	0.31 (0.07)	0.19, 0.07	1	1.09 (0.25)
陸上種+海牛目	0.29 (0.06)	0.2, 0.39	1	1.10 (0.21)
陸上種	0.3 (0.06)	0.2, 0.39	1	1.04 (0.21)

表 12. あくびの持続時間と脳重量の残差のモデルにおける推定値.

モデルに含まれる種	$\beta$ (絶対偏差の中央値)	90%ベイズ信頼区間 (最小値, 最大値)	p+	コーエンのd (絶対偏差の中央値)
陸上種+鯨目+海牛目	0.00 (0.08)	-0.12, 0.13	0.52	0.01 (0.27)
陸上種+鯨目	0.02 (0.08)	-0.11, 0.08	0.60	0.07 (0.26)
陸上種+海牛目	0.07 (0.06)	-0.03, 0.17	0.87	0.25 (0.22)
陸上種	0.09 (0.06)	0, 0.19	0.94	0.33 (0.21)

表 13. 陸上種と鯨目（補正後）、海牛目のあくびの持続時間と標準化した脳重量、脳重量の残差の関係における推定値.

モデルにおける	$\beta$ (絶対偏差の中央値)	90%ベイズ信頼区間 (最小値, 最大値)	p+	コーエンのd (絶対偏差の中央値)
脳重量の値				
標準化	0.28 (0.06)	0.18, 0.38	1	0.97 (0.21)
残差	0.06 (0.07)	-0.05, 0.17	0.81	0.20 (0.23)

表 14. 各フェーズの持続時間と脳重量の残差の関係における推定値.

フェーズ	$\beta$ (絶対偏差の中央値)	90%ベイズ信頼区間 (最小値, 最大値)	p+	コーエンのd (絶対偏差の中央値)
1	-0.06 (0.10)	-0.24, 0.10	0.27	-0.10 (0.19)
2	0.09 (0.12)	-0.12, 0.29	0.79	0.13 (0.16)
3	-0.02 (0.09)	-0.17, 0.12	0.4	-0.03 (0.13)

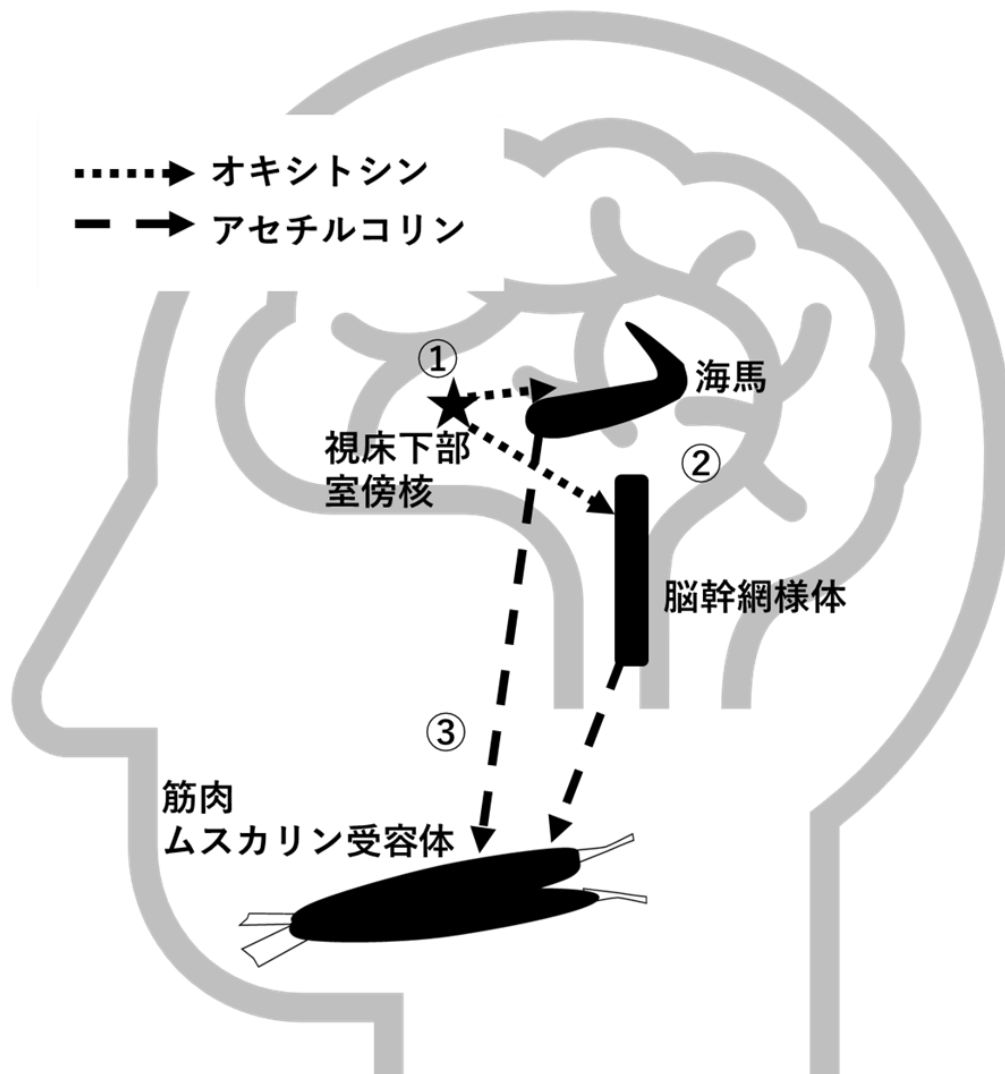


図1. あくびのメカニズムの概略図 (Teive et al. (2018) を改変).

- ①ドーパミンによって視床下部室傍核におけるオキシトシン産生が活性化する。②オキシトシンは海馬と脳幹網様体のコリン作動性ニューロンを活性化させる。③アセチルコリンがムスカリン性受容体を介して、筋肉を動かし、あくびを誘発する。



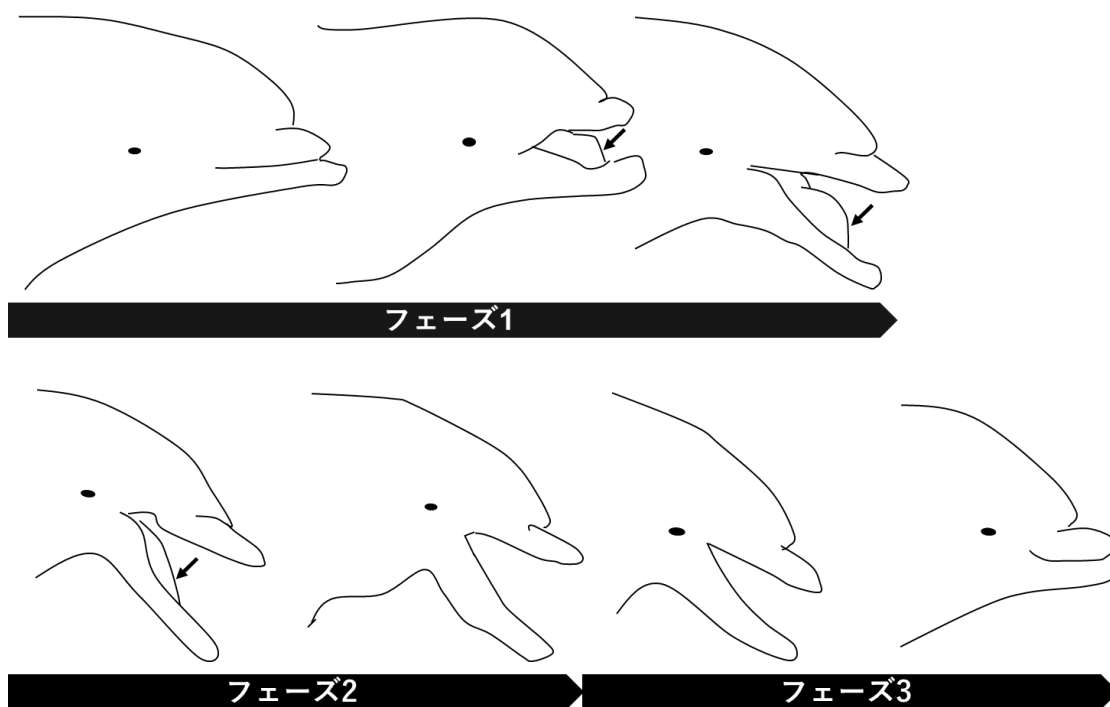


図2. 段階（フェーズ）ごとのハンドウイルカのあくび様行動の様子。  
図中の矢印は舌を示す。

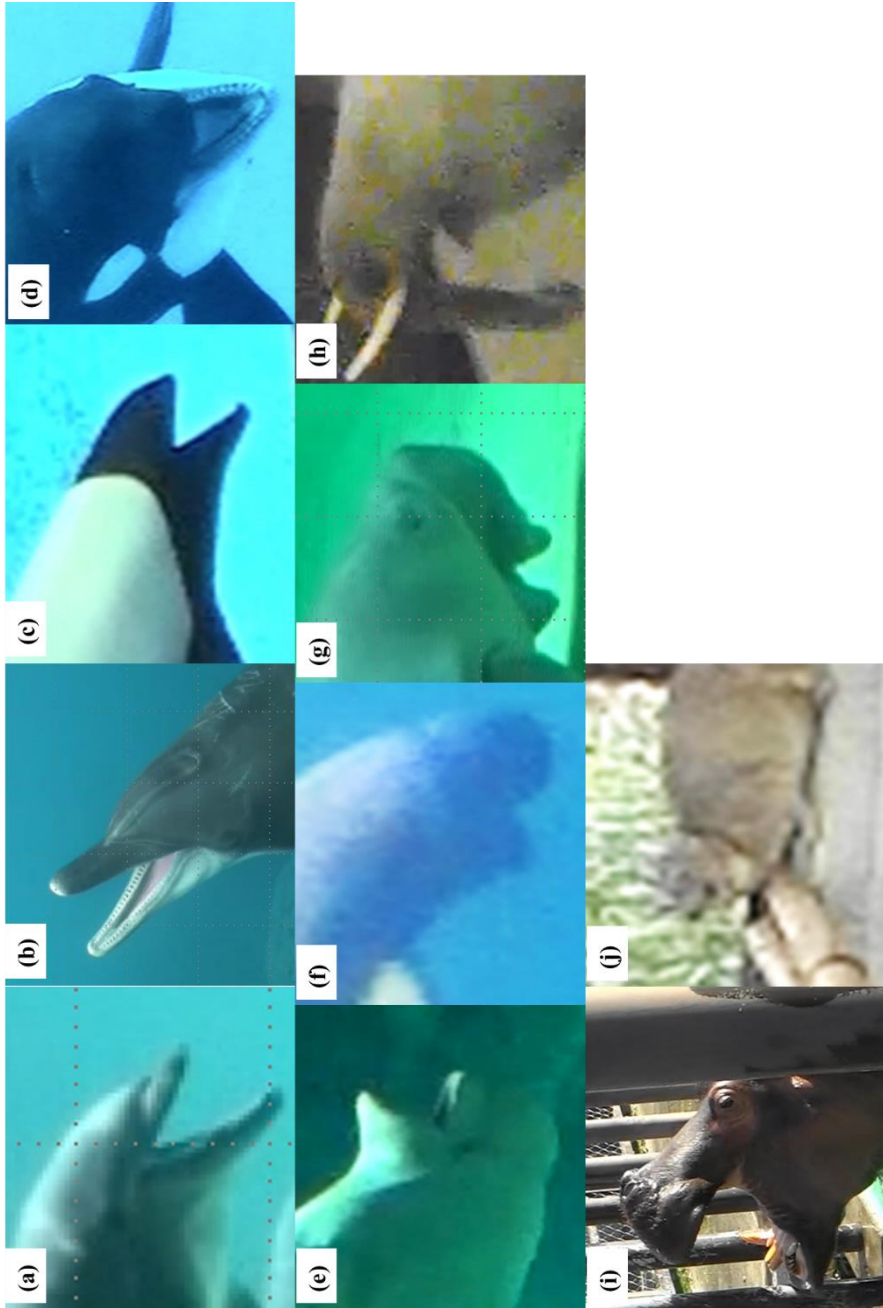


図3. 対象種のおくび様行動 (フェーズ2) の様子.

(a)ハンドウルカ, (b)ミナミハンドウルカ, (c)イロワケイルカ, (d)シヤチ, (e)シロイルカ, (f)スナメリ, (g)ジュゴン, (h)アジアゾウ, (i)カバ, (j)ケープハイラックス.

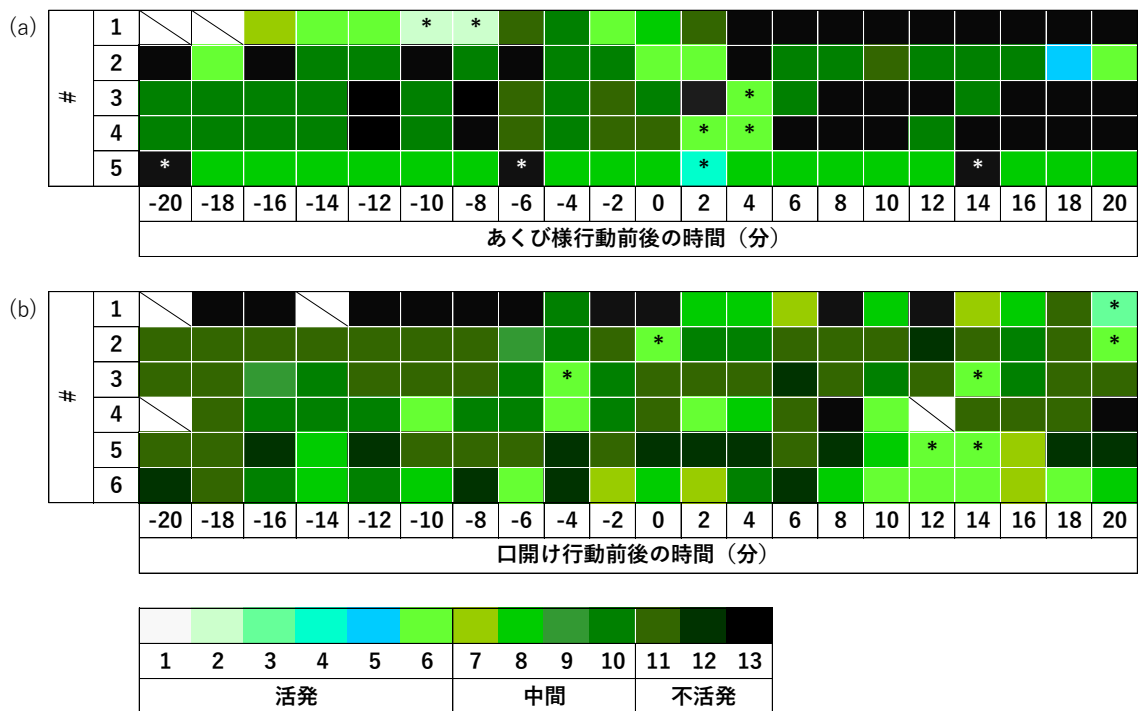


図 4. ハンドウイルカのアくび様行動前後の時間における不活発レベルの変化 (a) と口開け行動前後の時間における不活発レベルの変化 (b). #は通し番号, 図中の\*は不活発レベルが有意に低下あるいは上昇したことを示す.

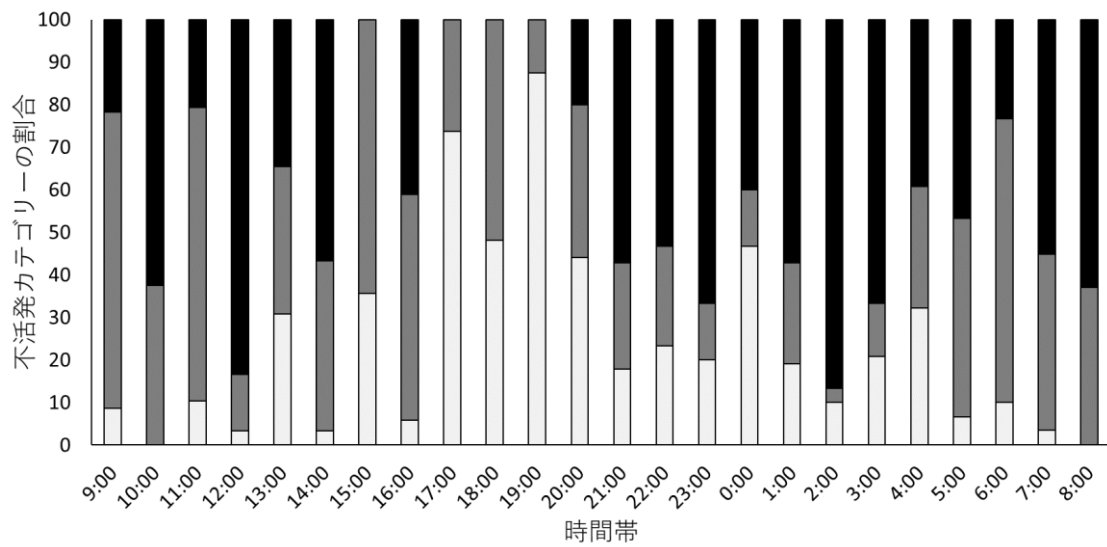


図 5. ハンドウイルカのアクビ様行動が観察された日の不活発カテゴリーの割合の遷移。

白は活発，灰色は中間，黒は不活発を示す。

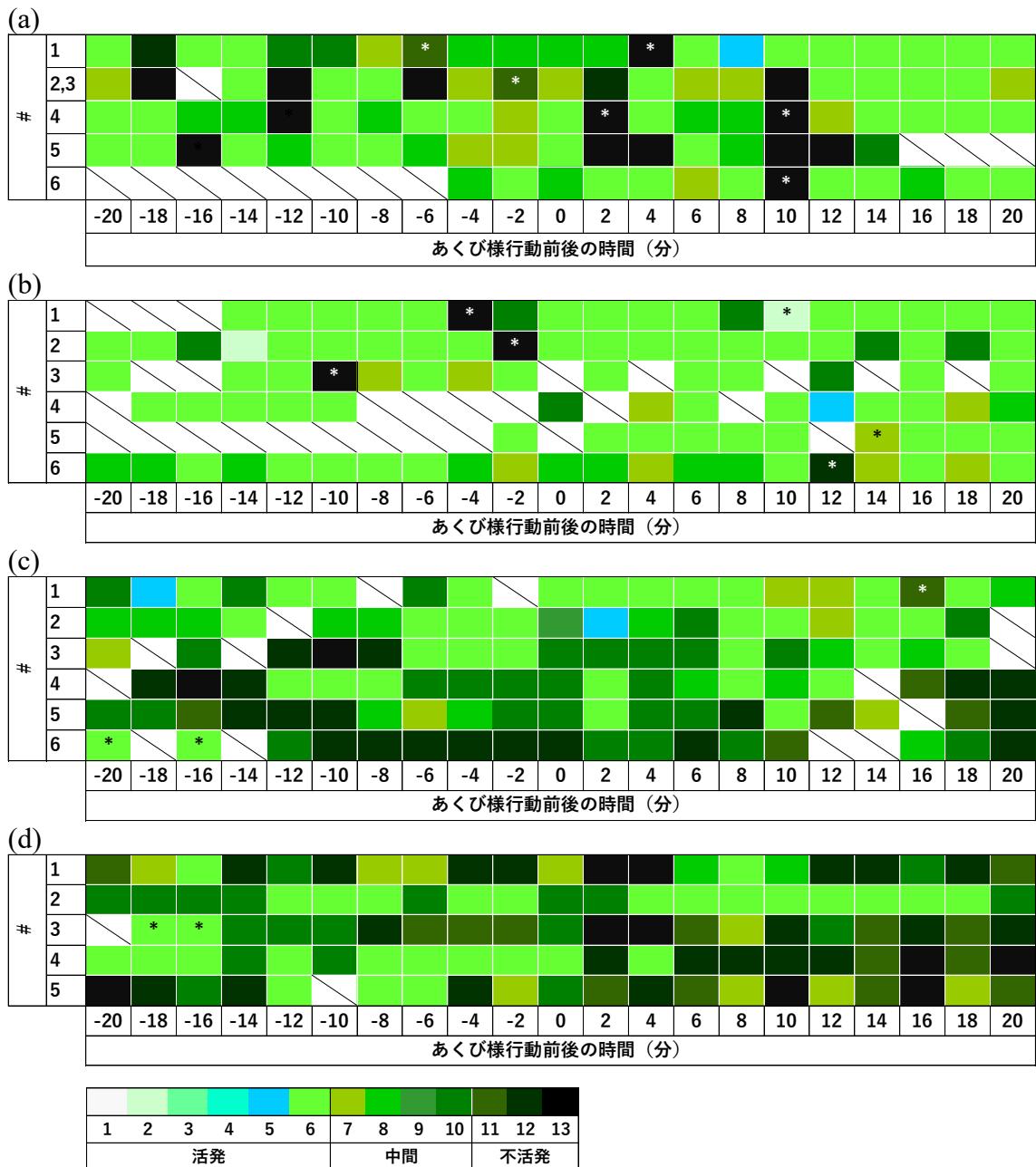


図6. (a) イロワケイルカ, (b) シャチ, (c) シロイルカ, (d) スナメリのあくび様行動における不活発レベルの変化。  
#は通し番号を示し、図中の\*は不活発レベルが有意に低下あるいは上昇したことを示す。

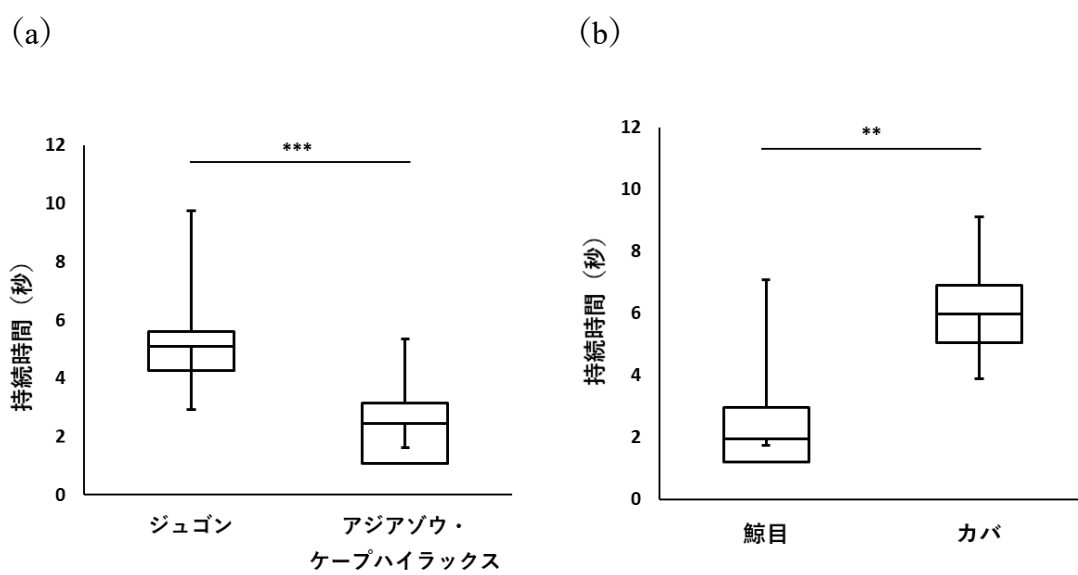


図 7. 近縁種同士のあくびの持続時間の比較.

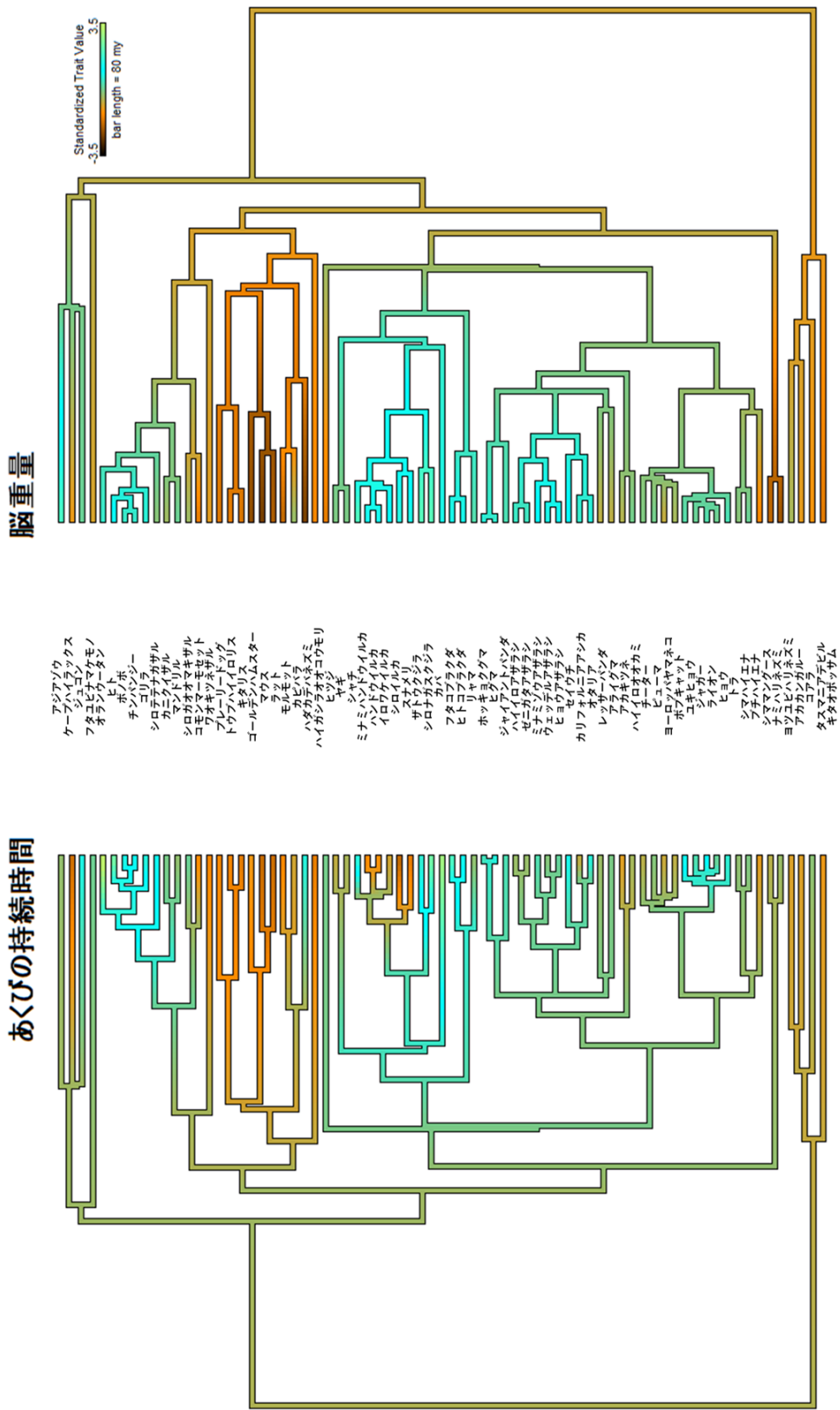


図 8. 進化系統に基づいた各種のあくびの持続時間 (左) と標準化された脳重量 (右) の測定値の関係。

色はオレレンジ色が濃いほど値が小さく、青いほど値が大きいのを示す。

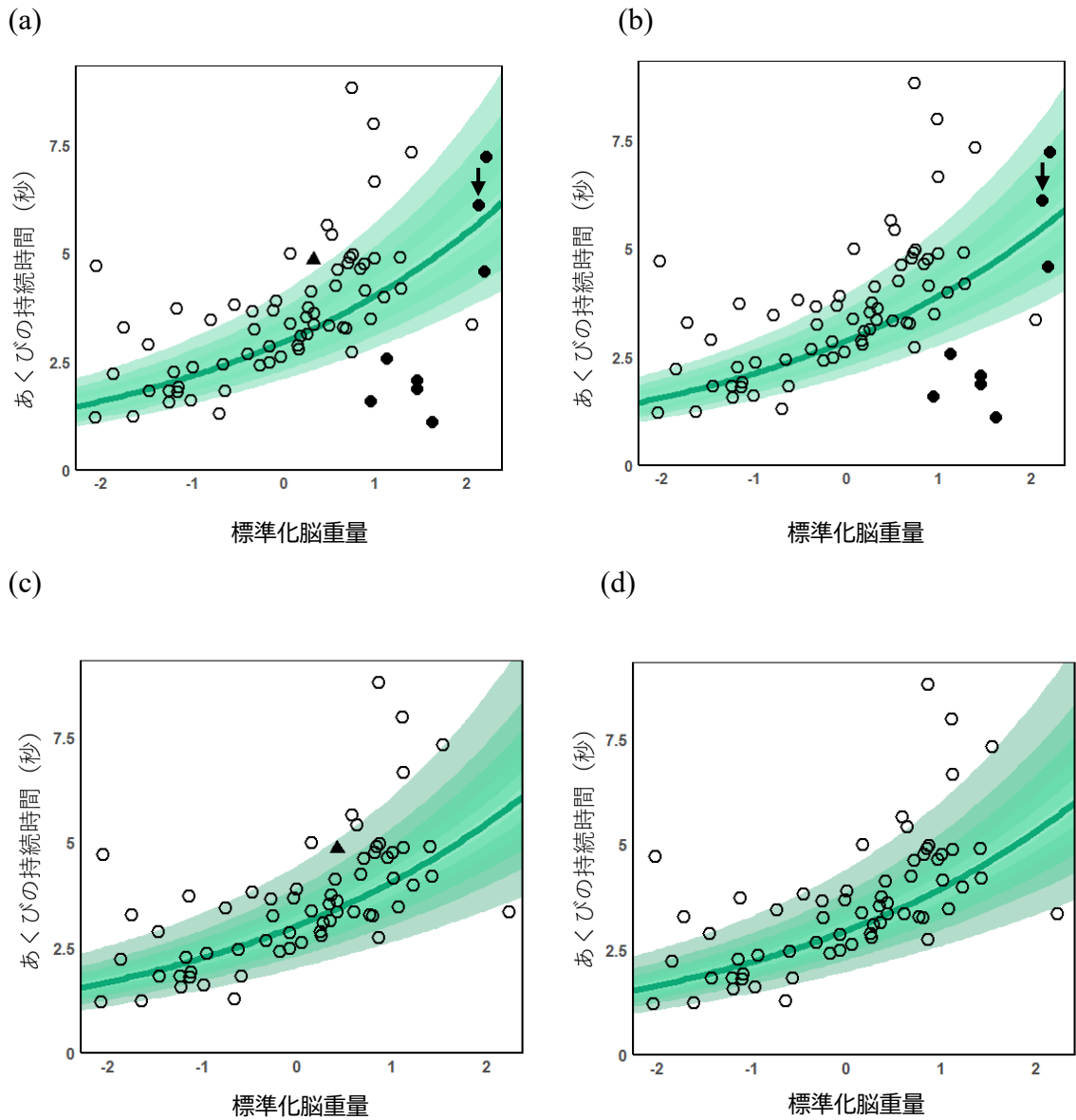


図9. 標準化脳重量とあくびの持続時間の系統関係を反映した予測モデル。  
 (a)陸上種と水中種, (b)陸上種と鯨目, (c)陸上種と海牛目, (d)陸上種のみ。白丸は陸上種, 三角は海牛目, 黒丸は鯨目を示す。事後的な中央値は緑色の線で示し, 周囲の緑色の部分は事後的な10~90%ベイズ信頼区間, 図中の矢印は鯨目のシャチの位置を示す。



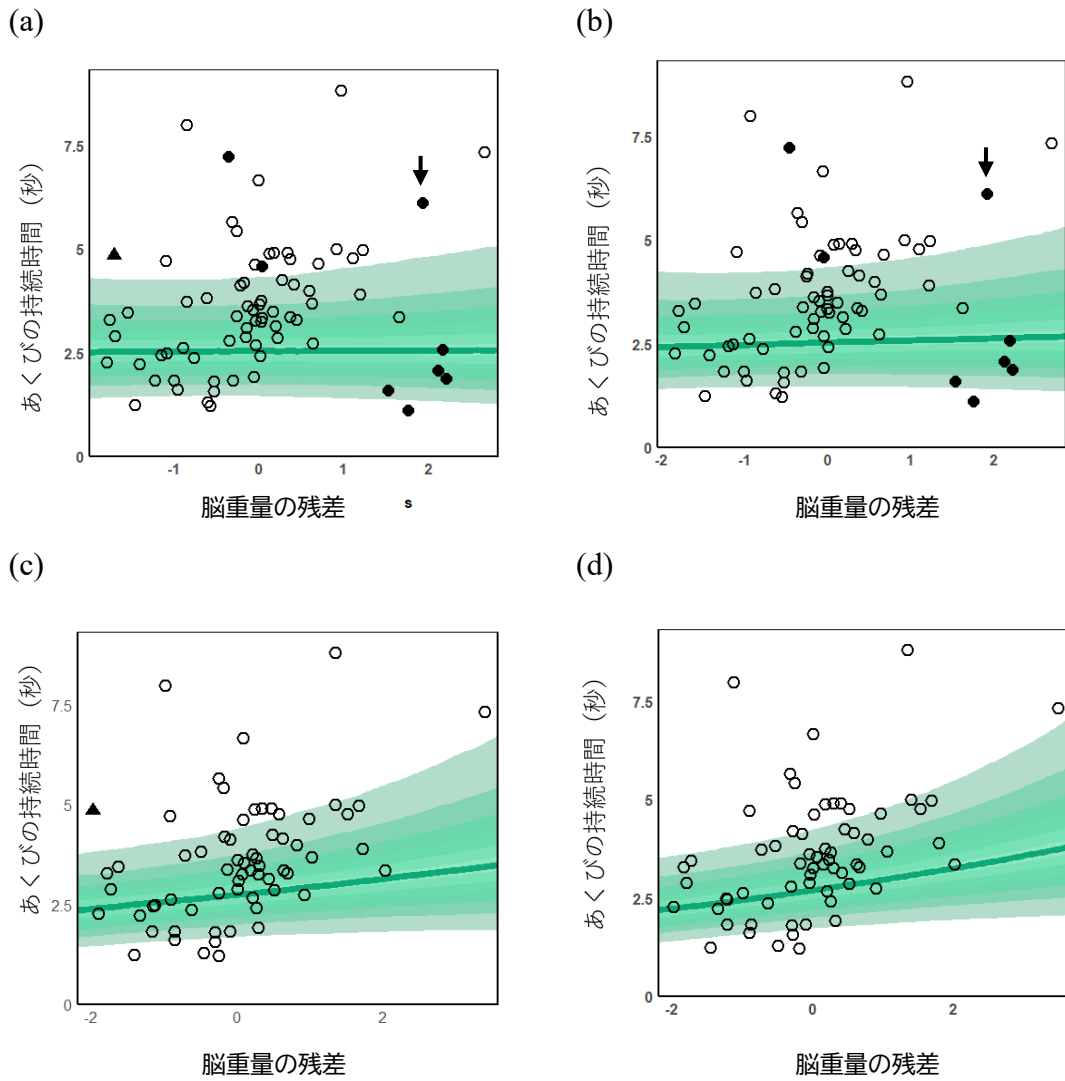


図 10. 脳重量の残差とあくびの持続時間の系統関係を反映した予測モデル.

(a)陸上種と水中種, (b)陸上種と鯨目, (c)陸上種と海牛目, (d)陸上種のみ.  
 白丸は陸上種, 三角は海牛目, 黒丸は鯨目を示す. 事後的な中央値は緑色の線  
 の線で示し, 周囲の緑色の部分は事後的な 10~90%ベイズ信頼区間, 図中  
 の矢印は鯨目のシャチの位置を示す.

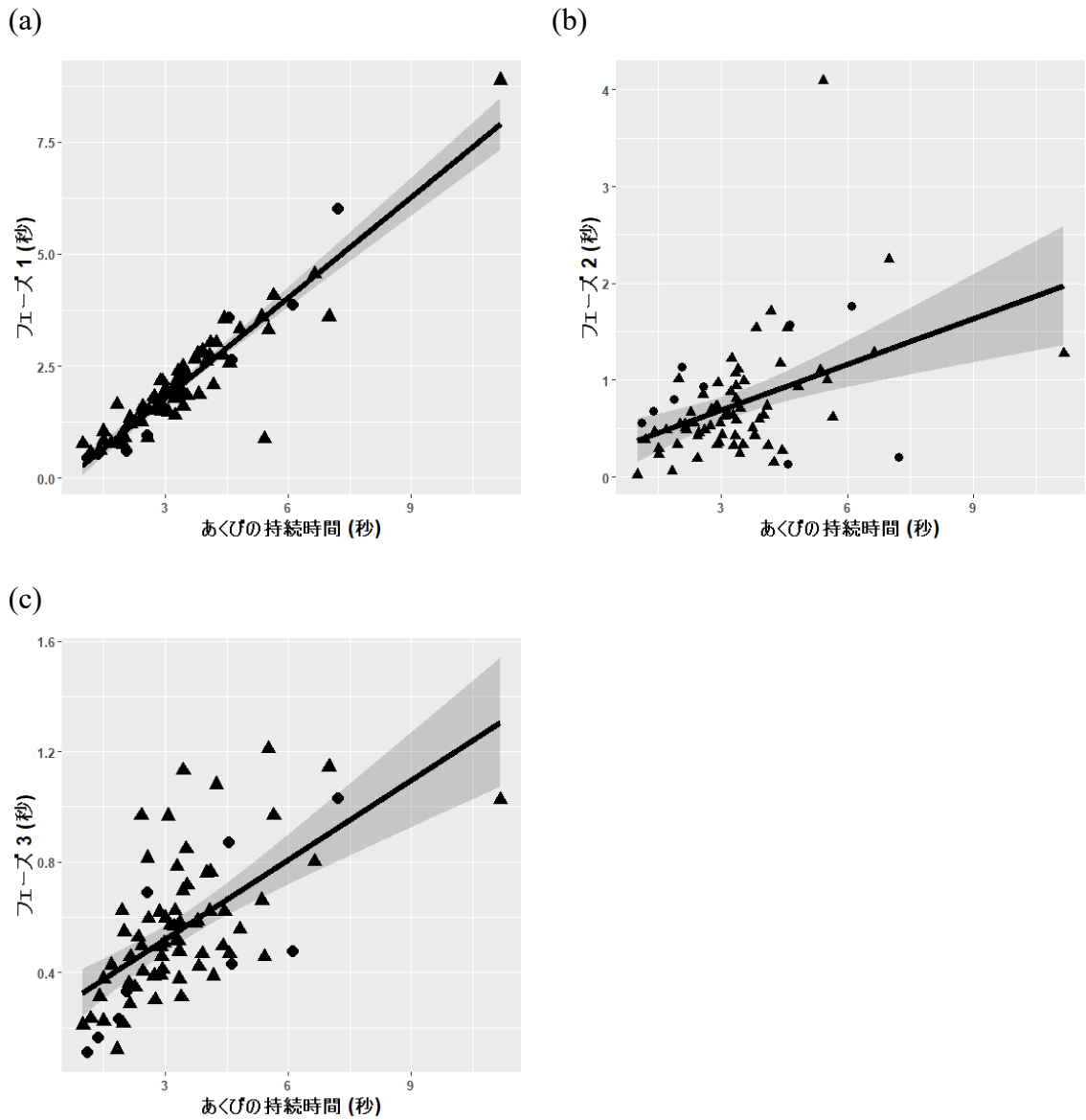


図 11. あくびの持続時間と各フェーズの持続時間の予測回帰直線。  
 (a)フェーズ 1, (b)フェーズ 2, (c)フェーズ 3. 三角は陸上種, 丸は水中種を示す. 黒の実線は予測された回帰線を示し, その周辺の灰色部は 95% 信頼区間を示す.

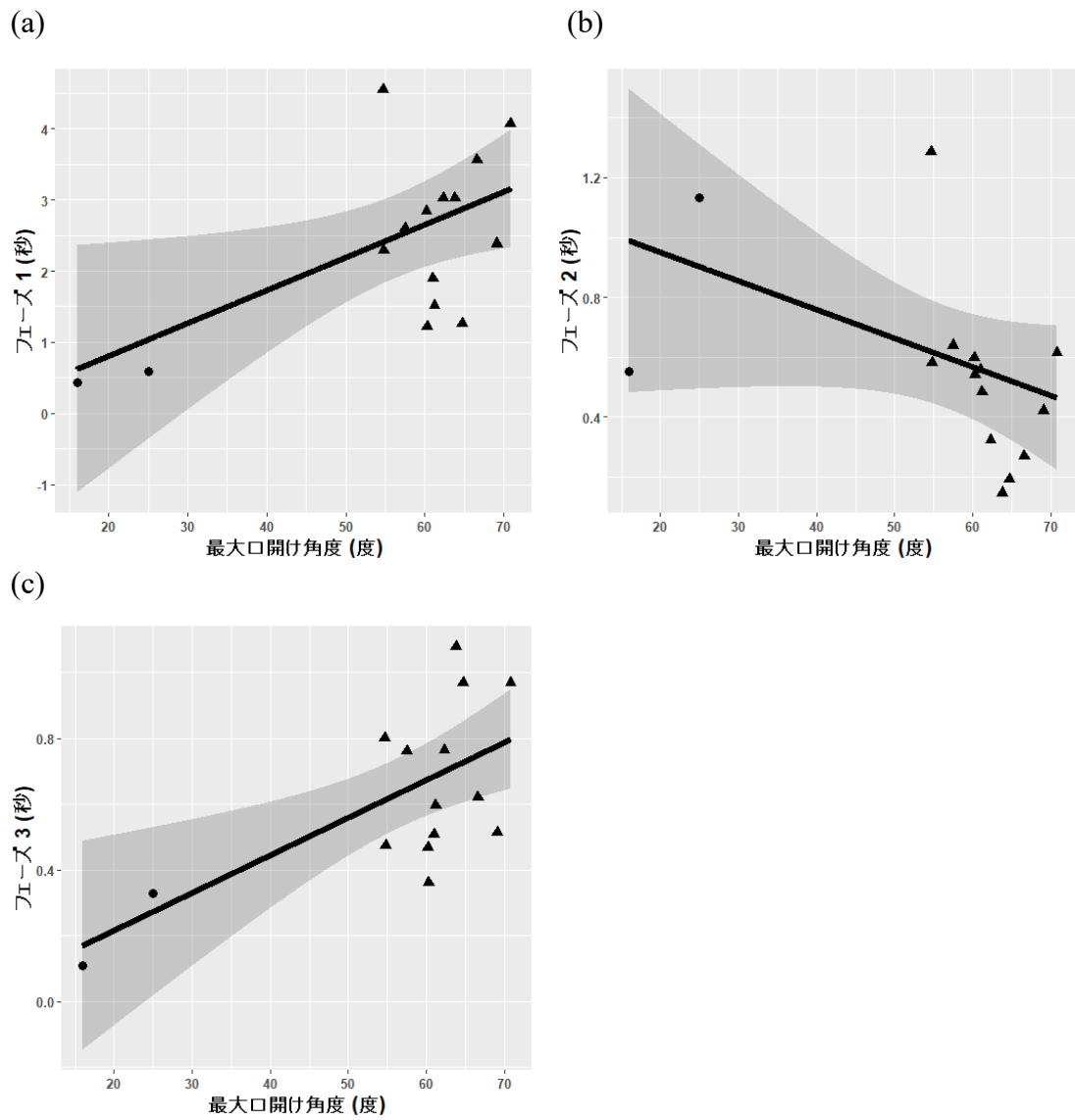


図 12. 最大口開け角度と各フェーズの持続時間の予測回帰直線.

(a)フェーズ 1, (b)フェーズ 2, (c)フェーズ 3. 三角は陸上種, 丸は水中種を示す. 黒の実線は予測された回帰線を示し, その周辺の灰色部は 95% 信頼区間を示す.

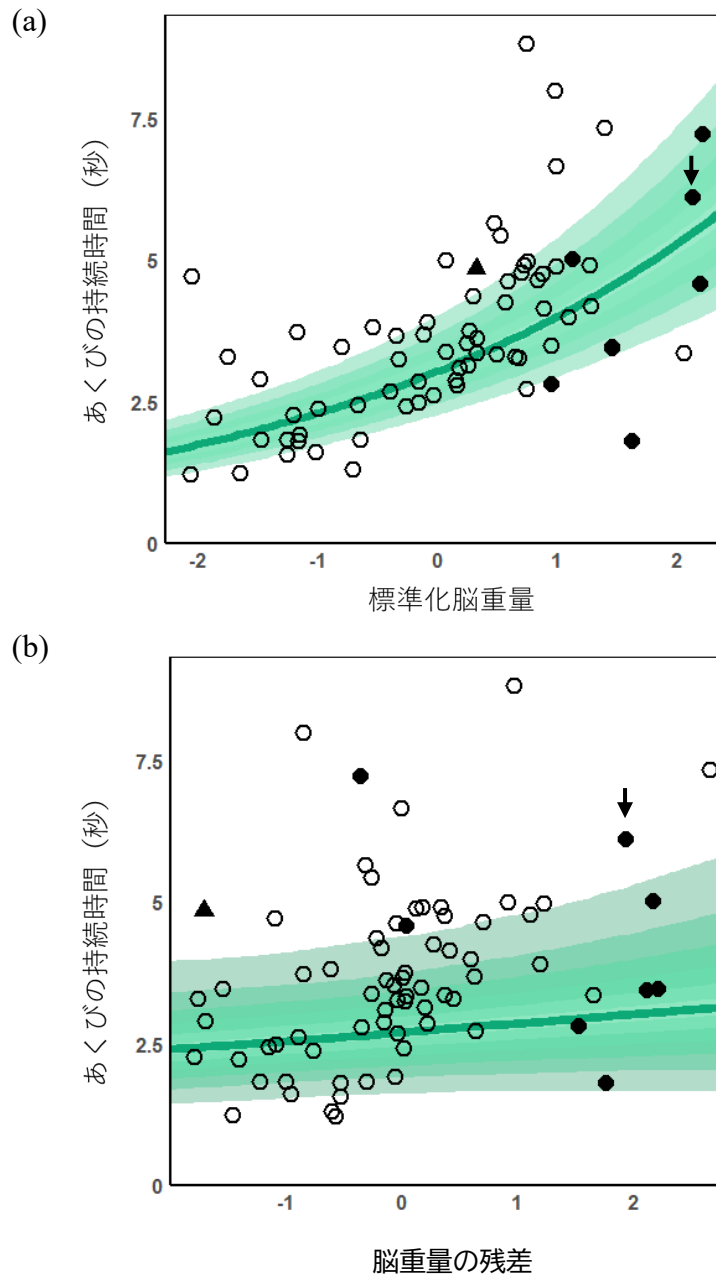


図 13. 鯨目 4 種のあくびの持続時間を最大口開け角度で補正した後の標準化脳重量 (a)、脳重量の残差 (b) の系統関係を反映したモデル。

白丸は陸上種、三角は海牛目、黒丸は鯨目を示す。事後的な中央値は緑色の線で示し、周囲の緑色の部分は事後的な 10~90% ベイズ信頼区間、図中の矢印は鯨目のシャチの位置を示す。

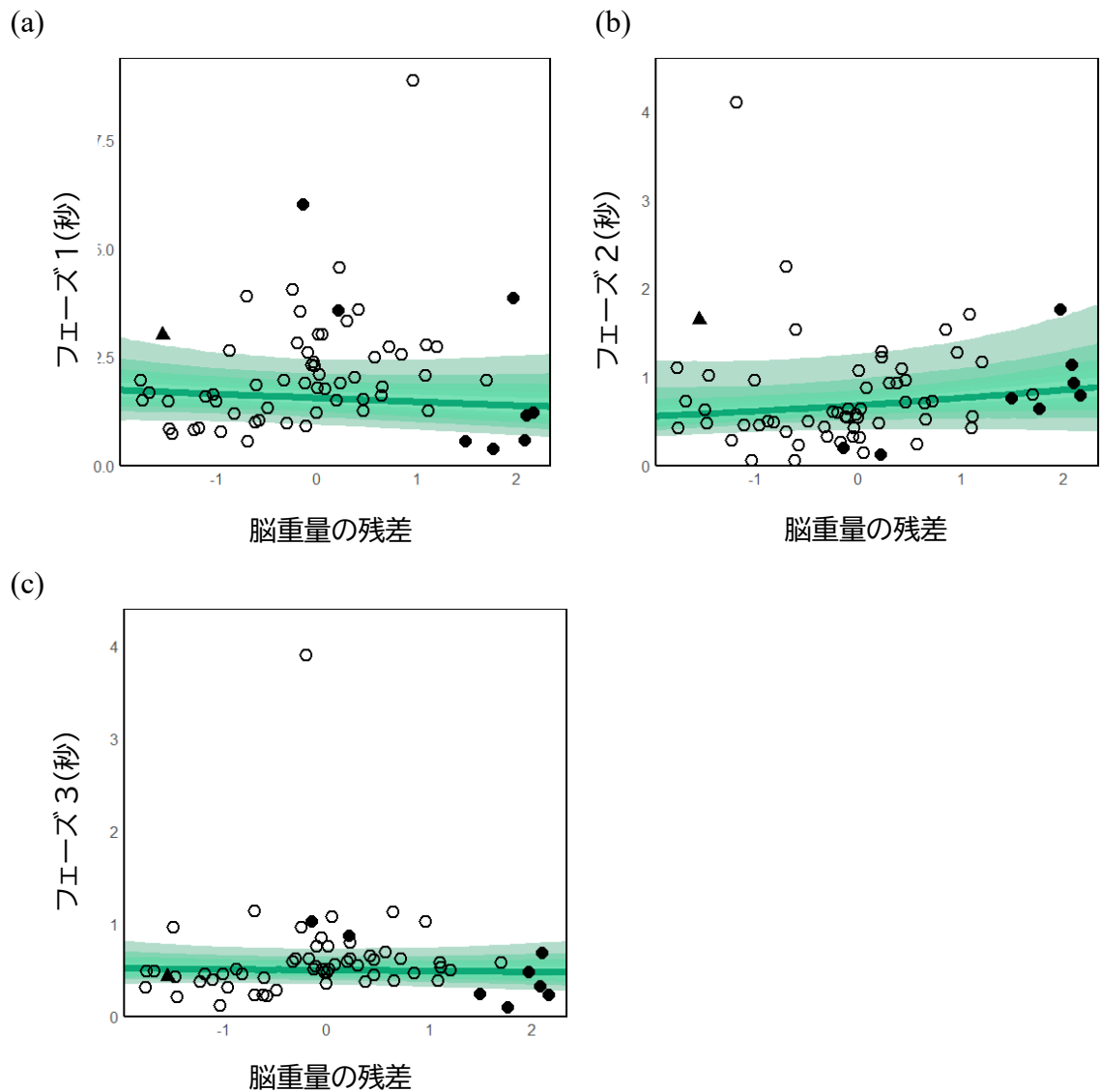


図 14. 各フェーズの持続時間と脳重量の残差の系統関係を反映したモデル。  
 (a)フェーズ 1, (b)フェーズ 2, (c)フェーズ 3. 白丸は陸上種, 三角は海牛目, 黒丸は鯨目を示す. 事後的な中央値は緑色の線で示し, 周囲の緑色の部分は事後的な 10~90%ベイズ信頼区間.

# 附表

附表 1. 観察対象個体の個体情報.

章-節	種	個体名	性別	年齢	成熟度	体長 (cm)	体重 (kg)	備考
1-1	ハンドウイルカ	リオス	オス	35	成熟	299	297	
1-1	ハンドウイルカ	ミール	メス	24	成熟	276	221	
1-1	ハンドウイルカ	ティーラ	メス	18	成熟	285	281	
1-1	ハンドウイルカ	ソニア	メス	15	成熟	272	228	
1-1	ハンドウイルカ	リア	メス	15	成熟	282	295	
1-3	イロワケイルカ	ララ	メス	29	成熟	156.9	—	
1-3	イロワケイルカ	カイ	オス	23	成熟	141.2	—	
1-3	イロワケイルカ	ステラ	メス	19	成熟	144.1	—	
1-3	イロワケイルカ	ライト	オス	5	成熟	124.2	—	
1-3	イロワケイルカ	ステラ仔	メス	0	未成熟	85.3	12.7	2019年8月に斃死
1-3	シャチ	アース	オス	12	成熟	559	2450	
1-3	シャチ	リン	メス	8	成熟	483	1665	
1-3	シロイルカ	ホドイ	オス	43	成熟	371	771	
1-3	シロイルカ	タアニャ	メス	26	成熟	408	874	
1-3	シロイルカ	グレイ	メス	22	成熟	385	728	
1-3	シロイルカ	ナナ	メス	13	成熟	348.5	554	
1-3	シロイルカ	ニコ	オス	13	成熟	445	1161	
1-3	シロイルカ	ミライ	オス	8	成熟	345	494	
1-3	スナメリ	勇氣	メス	35	成熟	174.7	—	
1-3	スナメリ	ゴウ	オス	20	成熟	185.7	—	
1-3	スナメリ	チョボ	メス	18	成熟	167.8	—	
1-3	スナメリ	リン	メス	7	成熟	163.8	—	
1-3	スナメリ	ハロー	オス	6	成熟	160.3	—	
1-3	スナメリ	ココロ	メス	3	成熟	154.2	—	
1-3	スナメリ	ワカバ	メス	1	未成熟	133.5	—	
2	ジュゴン	セレナ	メス	35	成熟	260	379	

附表2. 全対象種の種名, 学名, 分類 (上目, 目), 使用したデータの出典.

#は通し番号を示す.

#	上目	目	種名	学名	データ元
1	アフリカ獣上目	イワダヌキ目	ケープハイラックス	<i>Procapra capensis</i>	本研究, YouTube
2	アフリカ獣上目	海牛目	ジュゴン	<i>Dugong dugon</i>	本研究
3	アフリカ獣上目	長鼻目	アジアゾウ	<i>Elephas maximus</i>	本研究
4	異節上目	有毛目	フタユビナマケモノ	<i>Choloepus didactylus</i>	YouTube
5	真主齧上目	ウサギ目	ウサギ	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
6	真主齧上目	齧歯目	キタリス	<i>Sciurus vulgaris</i>	Massen et al. (2021)
7	真主齧上目	齧歯目	ハダカデバネズミ	<i>Heterocephalus glaber</i>	Massen et al. (2021), YouTube
8	真主齧上目	齧歯目	カビバラ	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Massen et al. (2021)
9	真主齧上目	齧歯目	ゴールデンハムスター	<i>Mesocricetus auratus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
10	真主齧上目	齧歯目	トウブハイイロリス	<i>Sciurus carolinensis</i>	Massen et al. (2021)
11	真主齧上目	齧歯目	プレーリードッグ	<i>Cynomys ludovicianus</i>	Massen et al. (2021)
12	真主齧上目	齧歯目	マウス	<i>Mus musculus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
13	真主齧上目	齧歯目	モルモット	<i>Cavia porcellus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
14	真主齧上目	齧歯目	ラット	<i>Rattus norvegicus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
15	真主齧上目	霊長目	オランウータン	<i>Pongo pygmaeus</i>	Massen et al. (2021)
16	真主齧上目	霊長目	カニクイザル	<i>Macaca fascicularis</i>	Massen et al. (2021)
17	真主齧上目	霊長目	コモンマーモセット	<i>Callithrix jacchus</i>	Massen et al. (2021)
18	真主齧上目	霊長目	ゴリラ	<i>Gorilla gorilla</i>	Massen et al. (2021)
19	真主齧上目	霊長目	シロガオオマキザル	<i>Cebus capucinus</i>	Massen et al. (2021)
20	真主齧上目	霊長目	シロテテナガザル	<i>Hylobates lar</i>	Massen et al. (2021)
21	真主齧上目	霊長目	チンパンジー	<i>Pan troglodytes</i>	Massen et al. (2021), YouTube
22	真主齧上目	霊長目	ヒト	<i>Homo sapiens</i>	Massen et al. (2021)
23	真主齧上目	霊長目	ボノボ	<i>Pan paniscus</i>	Massen et al. (2021)
24	真主齧上目	霊長目	マンドリル	<i>Mandrillus sphinx</i>	YouTube
25	真主齧上目	霊長目	ワオキツネザル	<i>Lemur catta</i>	Massen et al. (2021)
26	有袋上目	有袋目	アカカンガルー	<i>Macropus rufus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
27	有袋上目	有袋目	キタオポッサム	<i>Didelphis virginiana</i>	Massen et al. (2021)
28	有袋上目	有袋目	コアラ	<i>Phascolarctos cinereus</i>	Massen et al. (2021)
29	有袋上目	有袋目	タスマニアデビル	<i>Sarcophilus harrisii</i>	Massen et al. (2021)
30	ローラシア獣上目	奇蹄目	ウマ	<i>Equus caballus domesticus</i>	YouTube
31	ローラシア獣上目	奇蹄目	ロバ	<i>Equus asinus</i>	YouTube
32	ローラシア獣上目	偶蹄目	ウシ	<i>Bos taurus</i>	YouTube
33	ローラシア獣上目	偶蹄目	カバ	<i>Hippopotamus amphibius</i>	Massen et al. (2021), 本研究
34	ローラシア獣上目	偶蹄目	ニホンジカ	<i>Cervus nippon</i>	YouTube
35	ローラシア獣上目	偶蹄目	ヒツジ	<i>Ovis aries</i>	Massen et al. (2021)
36	ローラシア獣上目	偶蹄目	ヒトコブラクダ	<i>Camelus dromedarius</i>	Massen et al. (2021), YouTube
37	ローラシア獣上目	偶蹄目	ブタ	<i>Sus scrofa domesticus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
38	ローラシア獣上目	偶蹄目	フタコブラクダ	<i>Camelus bactrianus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
39	ローラシア獣上目	偶蹄目	ヤギ	<i>Capra hircus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
40	ローラシア獣上目	偶蹄目	リヤマ	<i>Lama glama</i>	Massen et al. (2021)
41	ローラシア獣上目	鯨目	イロワケイルカ	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	本研究
42	ローラシア獣上目	鯨目	ザトウクジラ	<i>Megaptera novaeangliae</i>	YouTube

続く.



附表 2. 続き

#	上目	目	種名	学名	データ元
43	ローラシア獣上目	鯨目	シャチ	<i>Orcinus orca</i>	本研究
44	ローラシア獣上目	鯨目	シロイルカ	<i>Delphinapterus leucas</i>	本研究
45	ローラシア獣上目	鯨目	シロナガスクジラ	<i>Balaenoptera musculus</i>	Instagram
46	ローラシア獣上目	鯨目	スナメリ	<i>Neophocaena asiaeorientalis</i>	本研究
47	ローラシア獣上目	鯨目	ハンドウイルカ	<i>Tursiops truncatus</i>	本研究
48	ローラシア獣上目	鯨目	ミナミハンドウイルカ	<i>Tursiops aduncus</i>	本研究
49	ローラシア獣上目	食肉目	オタリア	<i>Otaria flavescens</i>	Massen et al. (2021)
50	ローラシア獣上目	食肉目	シマハイエナ	<i>Hyaena hyaena</i>	Massen et al. (2021)
51	ローラシア獣上目	食肉目	シママングース	<i>Mungos mungo</i>	Massen et al. (2021)
52	ローラシア獣上目	食肉目	ジャイアントパンダ	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	Massen et al. (2021)
53	ローラシア獣上目	食肉目	ジャガー	<i>Panthera onca</i>	Massen et al. (2021)
54	ローラシア獣上目	食肉目	セイウチ	<i>Odobenus rosmarus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
55	ローラシア獣上目	食肉目	ゼニガタアザラシ	<i>Phoca vitulina</i>	Massen et al. (2021)
56	ローラシア獣上目	食肉目	ブチハイエナ	<i>Crocuta crocuta</i>	Massen et al. (2021)
57	ローラシア獣上目	食肉目	シマスカンク	<i>Mephitis mephitis</i>	YouTube
58	ローラシア獣上目	食肉目	ヒグマ	<i>Ursus arctos</i>	Massen et al. (2021)
59	ローラシア獣上目	食肉目	ピューマ	<i>Puma concolor</i>	Massen et al. (2021)
60	ローラシア獣上目	食肉目	ヒョウ	<i>Panthera pardus</i>	Massen et al. (2021)
61	ローラシア獣上目	食肉目	ヒョウアザラシ	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Massen et al. (2021)
62	ローラシア獣上目	食肉目	ホッキョクグマ	<i>Ursus martimus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
63	ローラシア獣上目	食肉目	ボブキャット	<i>Lynx rufus</i>	Massen et al. (2021)
64	ローラシア獣上目	食肉目	ヨーロップアヤマネコ	<i>Felis silvestris</i>	Massen et al. (2021)
65	ローラシア獣上目	食肉目	コツメカワウソ	<i>Aonyx cinereus</i>	YouTube
66	ローラシア獣上目	食肉目	カルフォルニアアシカ	<i>Zalophus californianus</i>	YouTube
67	ローラシア獣上目	食肉目	ユキヒョウ	<i>Panthera uncia</i>	YouTube, 村山夏紀氏
68	ローラシア獣上目	食肉目	アカキツネ	<i>Vulpes vulpes</i>	Massen et al. (2021), YouTube
69	ローラシア獣上目	食肉目	アライグマ	<i>Procyon lotor</i>	Massen et al. (2021)
70	ローラシア獣上目	食肉目	イエイヌ	<i>Canis lupus domesticus</i>	YouTube
71	ローラシア獣上目	食肉目	イエネコ	<i>Felis silvestris catus</i>	YouTube
72	ローラシア獣上目	食肉目	ウェッデルアザラシ	<i>Leptonychotes weddellii</i>	Massen et al. (2021), YouTube
73	ローラシア獣上目	食肉目	チーター	<i>Acinonyx jubatus</i>	Massen et al. (2021)
74	ローラシア獣上目	食肉目	トラ	<i>Panthera tigris</i>	Massen et al. (2021), YouTube
75	ローラシア獣上目	食肉目	ナミハリネズミ	<i>Erinaceus europaeus</i>	YouTube
76	ローラシア獣上目	食肉目	ハイイロアザラシ	<i>Halichoerus grypus</i>	Massen et al. (2021), YouTube
77	ローラシア獣上目	食肉目	ハイイロオオカミ	<i>Canis lupus</i>	Massen et al. (2021)
78	ローラシア獣上目	食肉目	ハイガシラオオコウモリ	<i>Pteropus poliocephalus</i>	YouTube
79	ローラシア獣上目	食肉目	ミーアキャット	<i>Suricata suricatta</i>	YouTube
80	ローラシア獣上目	食肉目	ミナミゾウアザラシ	<i>Mirounga leonina</i>	Massen et al. (2021)
81	ローラシア獣上目	食肉目	ヨツユビハリネズミ	<i>Atelerix albiventris</i>	Massen et al. (2021)
82	ローラシア獣上目	食肉目	ライオン	<i>Panthera leo</i>	Massen et al. (2021), YouTube
83	ローラシア獣上目	食肉目	レッサーパンダ	<i>Ailurus fulgens</i>	Massen et al. (2021)

#は通し番号を示す.

附表3. あくびの持続時間と脳重量の関係についての解析で使用した各種のあくびの持続時間（#は種内での通し番号を示す）.

種名	#	あくび持続時間 (秒)				
アカカンガルー	1	2.53	イロワケイルカ	1	3.00	
	2	2.15		2	1.76	
	3	2.77		3	1.96	
アカキツネ	4	2.16	4	2.88		
	5	2.44	5	2.77		
	6	2.05	6	3.04		
	7	2.67	ウェッデルアザラシ	1	2.36	
	8	1.96		2	3.50	
	9	4.17		3	4.58	
	10	2.79	オタリア	1	4.04	
	11	2.36		2	3.26	
	12	2.02		3	3.61	
	13	2.89		4	6.98	
				5	5.92	
	アジアゾウ	1	3.98	オランウータン	1	7.33
		2	3.11		2	7.63
3		2.81	3		5.22	
4		2.12	4		6.25	
5		3.05	5		6.13	
6		3.24	6		8.21	
7		5.13	7		9.19	
アライグマ	1	5.18	8		11.05	
	2	3.03	9		11.14	
	3	3.09	10		16.35	
	4	2.78	11		6.85	
	5	2.81	12		8.71	
	6	2.03	13		11.05	
	7	4.62	14		12.73	
	8	5.14	15		4.48	
	9	5.03	カイウサギ	1	1.92	
	10	4.24		2	1.63	
	11	3.48		3	3.35	
	12	2.49		4	1.20	
	13	3.11		5	1.96	
	14	3.48		6	1.34	
	15	2.97		7	1.93	
	16	3.87		8	1.97	
	17	4.64		9	1.30	
	18	3.53		10	1.14	
	19	4.12		11	0.99	
	20	3.39		12	1.96	
	21	3.83		13	1.28	
		14		1.27		
		15		1.84		
		16		1.50		

続く.

附表 3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
	17	1.37	17	4.44	
	18	1.55	18	10.92	
	19	1.12	19	9.06	
	20	1.17	20	8.00	
	21	1.96	21	5.45	
	22	1.60	22	9.12	
	23	1.26	23	5.98	
	24	2.27	24	2.96	
	25	1.87	25	5.06	
	26	1.87	26	6.91	
	27	0.88			
	28	1.75			
カニクイザル	1	3.52	カビバラ	1	2.15
	2	3.41		2	3.92
	3	4.22		3	2.41
	4	3.97		4	2.35
	5	2.48		5	1.90
	6	2.98		6	3.60
	7	4.44		7	2.84
	8	2.93		8	2.38
	9	3.91		9	2.49
	10	4.50		10	1.69
	11	3.86		11	3.17
	12	4.33		12	2.50
	13	3.24	カリフォルニアアシカ	1	1.86
	14	4.05		2	3.33
	15	3.81		3	3.00
	16	4.91	キタオボッサム	1	2.77
	17	2.19		2	2.00
カバ	1	7.81		3	1.98
	2	10.32		4	2.49
	3	7.13		5	2.20
	4	8.97		6	2.07
	5	8.23		7	3.32
	6	12.23		8	2.39
	7	7.08		9	1.85
	8	7.88		10	2.02
	9	9.68		11	2.57
	10	9.71		12	1.58
	11	7.73	キタリス	1	2.22
	12	5.98		2	0.83
	13	6.69		3	1.67
	14	7.14	ケープハイラックス	1	1.26
	15	11.93		2	2.33
	16	11.47		3	1.80
				4	1.71
				5	0.23

続く.

附表 3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
	6	1.11	11	5.08	
	7	0.96	12	4.18	
	8	0.95	13	7.89	
			14	5.78	
コアラ	1	2.97	15	4.05	
	2	2.21	16	5.80	
	3	2.36	17	4.56	
	4	2.60	18	4.92	
	5	1.64	ザトウクジラ	1	4.57
	6	2.18	シマハイエナ	1	4.20
	7	3.00		2	4.28
	8	2.23		3	2.72
	9	2.77		4	2.72
	10	2.11		5	3.00
	11	3.04		6	2.77
	12	2.51		7	3.88
	13	2.32	シママングース	1	1.87
	14	2.59		2	3.12
	15	2.20		3	2.80
ゴールデンハムスター	1	2.55		4	2.80
	2	1.60		5	2.04
	3	1.97		6	2.94
	4	2.23		7	1.96
	5	1.80		8	2.20
	6	2.38		9	1.60
	7	2.19	ジャイアントパンダ	1	3.32
	8	1.71		2	4.61
	9	2.99		3	5.44
	10	2.43		4	4.32
	11	2.52		5	5.05
	12	1.99		6	3.78
	13	2.13		7	7.60
	14	2.71		8	4.95
コモンマーモセット	1	1.48		9	3.09
	2	2.44		10	4.45
	3	1.84		11	4.73
ゴリラ	1	4.64		12	3.10
	2	5.84		13	3.67
	3	3.00		14	2.68
	4	3.81		15	3.91
	5	3.41		16	3.57
	6	4.07		17	3.82
	7	6.96	ジャガー	1	3.27
	8	3.78		2	3.51
	9	3.60		3	5.45
	10	2.08		4	4.09

続く.

附表 3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
			4	2.03	
	5	4.75	5	1.19	
	6	3.20	セイウチ	1	5.85
	7	3.35		2	3.94
	8	5.41		3	4.31
シャチ	1	6.96		4	4.70
	2	5.89		5	4.72
	3	6.08		6	5.53
	4	7.10		7	5.30
	5	6.87	ゼニガタアザラシ	1	2.56
	6	3.75		2	2.40
ジュゴン	1	5.20		3	3.31
	2	5.88		4	3.71
	3	5.07		5	2.23
	4	5.85		6	3.00
	5	4.84		7	3.02
	6	5.16		8	4.40
	7	3.97		9	4.03
	8	5.07		10	2.72
	9	2.10		11	3.63
	10	3.97		12	4.45
	11	5.11	タスマニアデビル	1	2.71
	12	4.07		2	3.87
	13	5.83		3	4.43
	14	5.75		4	4.03
シロイルカ	1	1.11		5	2.78
	2	1.04		6	2.92
	3	1.20	チーター	1	3.14
	4	1.10		2	2.66
	5	1.07		3	2.48
	6	1.08		4	3.01
シロガオオマキザル	1	4.57		5	2.20
	2	2.88		6	1.76
	3	2.87		7	4.11
	4	4.87		8	2.66
	5	2.82		9	3.70
	6	4.80		10	3.47
	7	5.03		11	2.51
	8	4.57	チンパンジー	1	4.11
	9	2.63		2	4.68
シロテナガザル	1	4.56		3	3.19
	2	4.65		4	3.81
	3	5.06		5	5.36
	4	3.64		6	4.54
	5	7.26		7	8.00
	6	5.67			
	7	4.77			
	8	4.34			
シロナガスクジラ	1	7.23			
スナメリ	1	0.98			
	2	1.78			
	3	1.92			

続く.

附表 3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
	8	2.72	10	4.80	
	9	5.42	11	4.72	
	10	5.60	12	4.12	
	11	9.32	13	4.21	
	12	3.59	14	5.30	
	13	4.04	15	3.89	
	14	3.34	16	3.36	
	15	3.04	17	5.13	
	16	5.76	18	5.41	
	17	4.57	19	4.71	
	18	5.21	20	4.96	
	19	4.32	21	4.57	
	20	4.09	22	4.13	
	21	7.41	<hr/>		
	22	6.32	ナミハリネズミ	1	2.91
	23	4.44		2	3.64
	24	5.04		3	2.13
	25	5.11	<hr/>		
	26	4.68	ハイイロアザラシ	1	2.80
	27	3.92		2	3.96
	28	4.92		3	3.02
	29	7.74	<hr/>		
			ハイイロオオカミ	1	2.88
				2	4.69
				3	1.92
				4	3.10
トウブハイイロリス	1	2.10	<hr/>		
	2	1.34	ハイガシラオオコウモリ	1	4.97
	3	2.02		2	3.74
	4	2.28		3	2.50
	5	1.43	<hr/>		
	6	1.94	ハダカデバネズミ	1	2.76
	7	1.56		2	2.87
	8	1.30		3	10.13
	9	2.14		4	3.10
	10	1.37	<hr/>		
	11	1.80	ハンドウイルカ	1	1.87
	12	2.23		2	1.56
	13	1.15		3	2.18
	14	2.67		4	2.08
				5	1.76
				6	2.89
トラ	1	4.57	<hr/>		
	2	3.30	ヒグマ	1	4.48
	3	6.18		2	9.65
	4	4.28		3	2.20
	5	4.83		4	4.16
	6	5.45		5	2.96
	7	4.61		6	8.81
	8	4.44		7	2.42
	9	4.67		8	5.47
				9	2.38

続く.

附表3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
			12	3.97	
	10	5.43	13	3.23	
	11	6.87	14	4.00	
	12	3.09	15	4.61	
	13	6.31	16	4.19	
	14	4.52	17	2.51	
	15	4.84	18	3.67	
ヒツジ	1	3.76	ヒョウアザラシ	1	5.56
	2	3.10		2	2.25
	3	1.98		3	4.73
	4	2.32		4	4.10
ヒト	1	6.73		5	3.33
	2	5.39		6	3.92
	3	4.85	フタコブラクダ	1	7.48
	4	5.86		2	6.27
	5	4.66		3	4.81
	6	7.05		4	8.09
	7	6.37	フタユビナマケモノ	1	4.73
	8	10.88		2	3.14
	9	4.71		3	3.60
	10	9.72	ブチハイエナ	1	3.41
	11	14.77		2	3.72
	12	6.93		3	3.73
ヒトコブラクダ	1	5.13	プレーリードッグ	1	2.26
	2	6.05		2	2.04
	3	3.66		3	0.97
	4	6.34		4	2.00
	5	3.29	ホッキョクグマ	1	4.13
ピューマ	1	4.70		2	4.39
	2	2.84		3	5.21
	3	2.34		4	3.70
	4	3.50		5	4.33
	5	3.11		6	3.25
	6	4.27		7	3.07
	7	4.01		8	4.48
ヒョウ	1	2.68		9	4.68
	2	3.53		10	5.37
	3	5.32		11	2.85
	4	2.95		12	4.35
	5	4.50	ボノボ	1	4.01
	6	4.20		2	3.79
	7	2.28		3	4.14
	8	4.46		4	4.00
	9	4.41		5	4.26
	10	3.96			
	11	2.91			

続く.

附表 3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
			14	1.97	
	6	3.99	15	1.95	
	7	5.94	16	1.96	
	8	7.99	17	1.85	
ポプキャット	1	4.72	18	1.27	
	2	2.20	19	1.26	
	3	2.79	20	1.53	
	4	2.61	21	1.44	
	5	3.51	22	4.08	
	6	3.16	23	2.15	
	7	1.78			
	8	2.02	ヤギ	1	3.13
マウス	1	0.53		2	2.35
	2	1.24		3	4.07
	3	2.79		4	3.36
	4	0.63		5	3.19
	5	0.97		6	3.20
	6	1.10		7	2.35
マンドリル	1	2.77	ユキヒョウ	1	4.67
	2	2.93		2	8.13
	3	5.00		3	5.37
	4	3.13		4	5.90
	5	2.90		5	4.17
ミナミゾウアザラシ	1	1.12	ヨーロッパヤマネコ	1	2.90
	2	4.28		2	2.47
	3	7.35		3	2.66
	4	5.60	ヨツユビハリネズミ	1	2.74
	5	2.70		2	3.23
	6	4.12		3	3.28
ミナミハンドウイルカ	1	2.19		4	4.24
	2	1.85		5	3.30
	3	3.09		6	2.91
	4	1.03	ライオン	1	4.48
	5	1.17		2	5.04
モルモット	1	2.19		3	11.79
	2	2.18		4	4.79
	3	1.14		5	4.90
	4	1.60		6	4.02
	5	1.60		7	4.38
	6	1.97		8	4.73
	7	1.98		9	7.43
	8	1.82		10	3.71
	9	1.10		11	4.07
	10	1.50		12	5.57
	11	1.41		13	6.11
	12	1.99		14	6.17
	13	2.00			

続く.



附表3. 続き.

種名	#	あくび持続時間 (秒)			
	15	4.00	26	1.27	
	16	4.87	27	0.70	
	17	4.78	28	0.94	
	18	5.73	29	1.55	
	19	5.19	30	1.28	
	20	6.62	31	1.04	
	21	4.12	32	1.44	
	22	5.02	33	1.16	
	23	5.83	34	2.08	
	24	5.59	35	1.51	
	25	5.08	36	1.20	
	26	5.68	37	1.08	
	27	4.98	38	1.05	
	28	5.74	39	1.29	
	29	4.78	40	1.27	
	30	4.14	41	1.17	
	31	6.81	42	1.47	
	32	5.79	43	1.37	
	33	6.69	44	1.47	
	34	5.64	45	1.86	
ラット	1	1.25	46	1.60	
	2	1.20	47	1.22	
	3	1.40	48	1.18	
	4	1.21	リヤマ	1	3.90
	5	1.06		2	3.27
	6	1.50		3	2.86
	7	0.94	レッサーパンダ	1	3.35
	8	0.67		2	2.96
	9	0.84		3	2.56
	10	1.04		4	3.06
	11	1.32		5	3.63
	12	0.99		6	3.47
	13	1.28		7	3.76
	14	1.09	ワオキツネザル	1	1.24
	15	1.55		2	2.13
	16	1.97		3	2.10
	17	0.84			
	18	1.55			
	19	1.03			
	20	0.76			
	21	1.70			
	22	1.00			
	23	1.23			
	24	0.81			
	25	1.25			

附表 4. あくびの持続時間と脳重量の関係についての解析でを使用した各種の脳重量, 体重 (#は通し番号を示す).

#	種名	脳重量 (g)	体重 (g)
1	アカカンガルー	60.9	38000
2	アカキツネ	49.5	5820
3	アジアゾウ	4951	2671976
4	アライグマ	42	4420
5	イロワケイルカ	783.2	45500
6	ウェッデルアザラシ	548	371000
7	オタリア	481	220000
8	オランウータン	363.0	58100
9	カイウサギ	10.2	1410
10	カニクイザル	66.4	4270
11	カバ	589	1694000
12	カピバラ	77.8	45700
13	カリフォルニアアシカ	363	91750
14	キタオポッサム	6.87	2330
15	キタリス	6.11	343
16	ケープハイラックス	19.73	2691
17	コアラ	21.4	6510
18	ゴールドデンハムスター	1.1	123.5
19	コモンマーモセット	7.67	258
20	ゴリラ	438	118500
21	ザトウクジラ	6439	39311330
22	シマハイエナ	95.2	27800
23	シママンゲース	10.7	1170
24	ジャイアントパンダ	256	80100
25	ジャガー	152	60300
26	シャチ	5726	2355000
27	ジュゴン	160	510000
28	シロイルカ	2091.5	479215
29	シロガオオマキザル	70.5	2200
30	シロテテナガザル	95.6	5600
31	シロナガスクジラ	6729.25	72864500
32	スナメリ	546	57050
33	セイウチ	1036	932441
34	ゼニガタアザラシ	304	86800
35	タスマニアデビル	16.2	6940
36	チーター	114	32900
37	チンパンジー	371	42400

続く.

附表 4. 続き.

#	種名	脳重量 (g)	体重 (g)
38	トウブハイイロリス	7.495	474
39	トラ	271	137000
40	ナミハリネズミ	3.48	728.21
41	ハイイロアザラシ	325	189125
42	ハイイロオオカミ	138	28700
43	ハイガシラオオコウモリ	7.23	695
44	ハダカデバネズミ	0.468	41.4
45	ハンドウイルカ	1516	163298
46	ヒグマ	353	164000
47	ヒツジ	115.5	44250
48	ヒト	1330	61100
49	ヒトコブラクダ	602	464000
50	ピューマ	136	40400
51	ヒョウ	142	38300
52	ヒョウアザラシ	730	346000
53	フタコブラクダ	601	549000
54	フタユビナマケモノ	28.2	5070
55	ブチハイエナ	160	59500
56	プレーリードッグ	5.97	857
57	ホッキョクグマ	490	214000
58	ボノボ	336	42000
59	ボブキャット	60.5	6280
60	マウス	0.415	18.3
61	マンドリル	159.2	29500
62	ミナミゾウアザラシ	1069	1994000
63	ミナミハンドウイルカ	1498	141150
64	モルモット	3.6	294
65	ヤギ	120	35500
66	ユキヒョウ	214.8	130000
67	ヨーロッパヤマネコ	37.5	3850
68	ヨツユビハリネズミ	1.65	304.5
69	ライオン	236	144000
70	ラット	2.23	289
71	リャマ	224	86900
72	レッサーパンダ	43.2	4490
73	ワオキツネザル	22.6	2260

附表 5. あくびの機械的特徴についての解析で使用したデータと出典.

#	種名	学名	フェーズ1			フェーズ2			フェーズ3			最大口開け 角度(度)	出典		
			データ数	全体(秒)	生データ(秒)	標準偏差	割合	生データ(秒)	標準偏差	割合	生データ(秒)			標準偏差	割合
1	アカカンガルー	<i>Macropus rufus</i>	3	2.91	1.49	0.71	0.51	0.97	0.21	0.33	0.46	0.13	0.16	—	YouTube
2	アカキツネ	<i>Vulpes vulpes</i>	6	2.12	1.22	0.21	0.58	0.54	0.07	0.26	0.36	0.14	0.17	60.30	YouTube
3	アジアゾウ	<i>Elephas maximus</i>	7	3.35	1.96	0.92	0.58	0.81	0.70	0.24	0.58	0.57	0.17	—	本研究
4	アラバイグマ	<i>Procyon lotor</i>	4	3.35	2.29	0.30	0.68	0.58	0.41	0.17	0.48	0.23	0.14	54.80	YouTube
5	イエリス	<i>Canis lupus domesticus</i>	8	2.94	2.17	0.90	0.74	0.36	0.23	0.12	0.41	0.21	0.14	—	YouTube
6	イエネコ	<i>Felis silvestris catus</i>	7	2.26	1.25	0.35	0.55	0.67	0.42	0.29	0.35	0.06	0.15	—	YouTube
7	イロワケイルカ	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	6	2.57	0.95	0.12	0.37	0.93	0.37	0.36	0.69	0.26	0.27	—	本研究
8	ウエッデルアザラシ	<i>Leptonychotes weddellii</i>	3	3.24	1.40	0.17	0.43	1.22	0.84	0.38	0.62	0.28	0.19	—	YouTube
9	ウシ	<i>Bos taurus</i>	3	2.56	0.90	0.26	0.35	0.85	0.64	0.33	0.81	0.19	0.32	—	YouTube
10	ウマ	<i>Equus caballus domesticus</i>	4	3.54	1.83	0.56	0.52	0.99	0.13	0.28	0.72	0.12	0.20	—	YouTube
11	オランウータン	<i>Pongo pygmaeus</i>	4	11.18	8.88	3.56	0.79	1.28	0.66	0.11	1.03	0.03	0.09	—	YouTube
12	カイウサギ	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	10	1.40	0.63	0.20	0.45	0.46	0.32	0.33	0.31	0.16	0.22	—	YouTube
13	カニクイザル	<i>Macaca fascicularis</i>	5	3.44	2.50	0.32	0.73	0.24	0.18	0.07	0.70	0.12	0.2	—	YouTube
14	カバ	<i>Hippopotamus amphibius</i>	10	6.99	3.60	1.91	0.51	2.25	1.34	0.32	1.14	0.36	0.16	—	本研究, YouTube
15	カピバラ	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	3	2.15	1.21	0.26	0.56	0.49	0.11	0.23	0.46	0.11	0.21	—	YouTube
16	カリフォルニアアシカ	<i>Zalophus californianus</i>	3	2.73	1.82	0.25	0.67	0.52	0.33	0.19	0.39	0.17	0.14	—	YouTube
17	キタオボヤクサム	<i>Didelphis virginiana</i>	8	2.43	1.51	0.33	0.62	0.43	0.35	0.18	0.50	0.24	0.20	—	YouTube
18	ケープハイラックス	<i>Procavia capensis</i>	8	0.99	0.76	0.47	0.77	0.02	0.06	0.02	0.21	0.25	0.21	—	本研究, YouTube
19	コアラ	<i>Phascolarctos cinereus</i>	4	2.46	1.60	0.12	0.65	0.46	0.30	0.19	0.40	0.02	0.16	—	YouTube
20	ゴールデンハムスター	<i>Mesocricetus auratus</i>	4	1.98	0.75	0.23	0.38	1.02	0.15	0.51	0.22	0.06	0.11	—	YouTube
21	コツメカワウ	<i>Aonyx cinereus</i>	3	2.89	2.17	0.54	0.75	0.33	0.12	0.12	0.39	0.15	0.13	—	YouTube
22	ゴリラ	<i>Gorilla gorilla</i>	5	4.09	2.74	1.18	0.67	0.73	0.37	0.18	0.62	0.39	0.15	—	YouTube
23	サトウケシラ	<i>Megapter novaeangliae</i>	1	4.57	3.57	—	0.78	0.13	—	0.03	0.87	—	0.19	—	YouTube
24	シマスカンク	<i>Mephitis mephitis</i>	3	2.75	1.76	1.73	0.64	0.70	1.39	0.25	0.30	0.39	0.11	—	YouTube
25	ジャイアントパンダ	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	3	4.82	3.33	0.66	0.69	0.93	0.45	0.19	0.56	0.14	0.12	—	YouTube
26	ジャガー	<i>Panthera onca</i>	3	4.45	3.56	0.49	0.8	0.27	0.16	0.06	0.62	0.15	0.14	66.60	YouTube
27	シャチ	<i>Orcinus orca</i>	6	6.11	3.87	1.03	0.63	1.77	1.06	0.29	0.48	0.36	0.08	—	本研究
28	ジュゴン	<i>Dugong dugon</i>	14	4.63	2.62	0.41	0.57	1.57	0.15	0.34	0.43	0.00	0.09	—	本研究
29	シロイルカ	<i>Delphinapterus leucas</i>	6	1.10	0.44	0.35	0.40	0.55	0.41	0.50	0.11	0.03	0.10	16.00	本研究
30	シロゴオオマキザル	<i>Cebus imitator</i>	5	3.79	2.78	0.26	0.73	0.43	0.35	0.11	0.59	0.41	0.15	—	YouTube
31	シロテナガザル	<i>Hylobates lar</i>	3	4.57	2.57	0.73	0.56	1.53	0.72	0.34	0.47	0.09	0.1	—	YouTube
32	シロガサクシラ	<i>Balaenoptera musculus</i>	1	7.23	6.00	—	0.83	0.20	—	0.03	1.03	—	0.14	—	Instagram
33	スナメリ	<i>Neophocaena asiakororientalis</i>	17	1.38	0.54	0.38	0.39	0.68	0.39	0.49	0.16	0.26	0.12	—	本研究
34	セイウチ	<i>Odobenus rosmarus</i>	3	5.36	3.60	0.10	0.67	1.10	0.56	0.21	0.66	0.50	0.12	—	YouTube
35	ゼニガタアザラシ	<i>Phoca vitulina</i>	6	2.87	1.52	0.45	0.53	0.72	0.33	0.25	0.62	0.08	0.22	—	YouTube
36	タスマニアデビル	<i>Sarcophilus harrisii</i>	3	3.07	1.48	0.20	0.48	0.63	0.22	0.2	0.97	0.21	0.31	—	YouTube
37	チーター	<i>Acinonyx jubatus</i>	3	2.97	1.90	0.13	0.64	0.56	0.30	0.19	0.51	0.15	0.17	61.00	YouTube

続く.

附表 5. 続き.

#	種名	学名	フェーズ1				フェーズ2				フェーズ3				最大開口角 (度)	出典
			データ数	全体 (秒)	生データ (秒)	標準偏差 (秒)	割合	生データ (秒)	標準偏差 (秒)	割合	生データ (秒)	標準偏差 (秒)	割合	生データ (秒)		
38	チンパンジー	<i>Pan troglodytes</i>	4	4.41	2.74	1.51	0.62	1.18	0.63	0.27	0.50	0.11	0.11	—	YouTube	
39	トウブハイイロリス	<i>Sciurus carolinensis</i>	3	1.04	1.04	0.40	0.7	0.23	0.10	0.16	0.22	0.08	0.15	—	YouTube	
40	トラ	<i>Panthera tigris</i>	3	4.11	3.02	0.72	0.74	0.32	0.09	0.08	0.76	0.15	0.19	62.30	YouTube	
41	ナミハリネズミ	<i>Ermaceus europaeus</i>	3	2.89	1.67	0.26	0.58	0.73	0.40	0.25	0.49	0.06	0.17	—	YouTube	
42	ニホンジカ	<i>Cervus nippon</i>	5	2.34	1.26	0.25	0.54	0.55	0.13	0.24	0.53	0.22	0.23	—	YouTube	
43	ハイイロアザラシ	<i>Halichoerus grypus</i>	3	3.26	2.11	0.66	0.65	0.64	0.28	0.20	0.51	0.30	0.16	—	YouTube	
44	ハイイロアシトラオオコウモリ	<i>Pteropus poliocephalus</i>	3	3.74	2.66	0.92	0.71	0.50	0.15	0.13	0.58	0.22	0.15	—	YouTube	
45	ハダカデバネズミ	<i>Heterocephalus glaber</i>	3	5.42	0.87	0.46	0.16	4.10	0.38	0.76	0.46	0.42	0.08	—	YouTube	
46	ハンドウイルカ	<i>Tursiops truncatus</i>	6	2.06	0.60	0.13	0.29	1.13	3.34	0.55	0.33	0.19	0.16	25.00	本研究	
47	ヒグマ	<i>Ursus arctos</i>	3	6.64	4.56	1.12	0.69	1.29	0.95	0.19	0.80	0.26	0.12	54.70	YouTube	
48	ヒツジ	<i>Ovis aries</i>	3	1.94	0.99	0.33	0.51	0.33	0.12	0.17	0.62	0.34	0.32	—	YouTube	
49	ピューマ	<i>Puma concolor</i>	5	3.32	2.38	0.85	0.72	0.42	0.12	0.13	0.51	0.10	0.15	69.10	YouTube	
50	ヒヨウ	<i>Panthera pardus</i>	3	4.25	3.02	0.45	0.71	0.15	0.06	0.03	1.08	0.48	0.25	63.80	YouTube	
51	ヒョウアザラシ	<i>Hydrurga leptonyx</i>	4	3.44	1.61	0.52	0.47	0.70	0.41	0.2	1.13	0.36	0.33	—	YouTube	
52	ブタ	<i>Sus scrofa domestica</i>	4	3.13	1.89	0.20	0.60	0.67	0.44	0.22	0.57	0.11	0.18	—	YouTube	
53	フタユビオマケモノ	<i>Choloepus didactylus</i>	3	3.82	1.87	0.31	0.49	1.53	0.26	0.40	0.42	0.18	0.11	—	YouTube	
54	ブチハイエナ	<i>Crocuta crocuta</i>	3	4.01	2.61	0.47	0.65	0.64	0.34	0.16	0.76	0.27	0.19	57.50	YouTube	
55	プレーリードッグ	<i>Cynomys ludovicianus</i>	3	1.50	0.83	0.42	0.56	0.29	0.06	0.19	0.38	0.13	0.25	—	YouTube	
56	ホッキョクグマ	<i>Ursus maritimus</i>	4	2.42	1.26	0.10	0.52	0.19	0.38	0.08	0.97	0.17	0.40	64.70	YouTube	
57	ボノボ	<i>Pan paniscus</i>	3	4.18	2.08	1.16	0.5	1.71	1.39	0.41	0.39	0.08	0.09	—	YouTube	
58	オプキヤット	<i>Lynx rufus</i>	5	2.59	1.51	0.44	0.58	0.48	0.24	0.19	0.60	0.26	0.23	61.20	YouTube	
59	マウス	<i>Mus musculus</i>	5	1.19	0.57	0.26	0.48	0.39	0.06	0.33	0.23	0.13	0.20	—	YouTube	
60	マンドリル	<i>Mandrillus sphinx</i>	5	3.35	2.03	0.95	0.61	0.94	0.57	0.28	0.38	0.18	0.11	—	YouTube	
61	ミーアキャット	<i>Suricata suricatta</i>	3	2.13	1.34	0.59	0.63	0.50	0.26	0.24	0.29	0.04	0.13	—	YouTube	
62	ミナミゾウアザラシ	<i>Mircounga leonina</i>	4	3.51	2.33	1.46	0.66	0.34	0.14	0.1	0.85	0.58	0.24	—	YouTube	
63	ミナミハンドウイルカ	<i>Tursiops aduncus</i>	5	1.87	0.84	0.70	0.45	0.80	1.06	0.43	0.23	0.30	0.12	—	YouTube	
64	モルモット	<i>Cavia porcellus</i>	4	1.82	1.64	0.37	0.90	0.06	0.06	0.03	0.12	0.03	0.07	—	YouTube	
65	ヤギ	<i>Capra hircus</i>	3	2.00	0.91	0.23	0.45	0.55	0.49	0.27	0.55	0.22	0.27	—	YouTube	
66	ユキヒョウ	<i>Panthera uncia</i>	5	5.65	4.07	1.15	0.72	0.61	0.20	0.11	0.97	0.20	0.17	70.80	YouTube, 村山慶紀氏	
67	ヨツユビハリネズミ	<i>Atelerix albiventris</i>	6	3.39	1.97	0.73	0.58	1.11	0.26	0.33	0.31	0.28	0.09	—	YouTube	
68	ライオン	<i>Panthera leo</i>	3	3.90	2.84	0.62	0.73	0.60	0.31	0.15	0.47	0.22	0.12	60.20	YouTube	
69	ラクダ	<i>Camelus spp.</i>	5	5.52	3.31	1.25	0.60	1.00	0.32	0.18	1.21	0.91	0.22	—	YouTube	
70	ラット	<i>Rattus norvegicus</i>	13	1.69	0.78	0.33	0.46	0.88	0.33	0.29	0.43	0.18	0.25	—	YouTube	
71	リヤマ	<i>Lama glama</i>	3	3.21	1.77	0.40	0.55	0.88	0.28	0.27	0.57	0.19	0.18	—	YouTube	
72	レッサーパンダ	<i>Ailuurus fulgens</i>	3	3.33	1.79	0.19	0.54	1.07	0.33	0.32	0.48	0.15	0.14	—	YouTube	
73	ロバ	<i>Equus asinus</i>	5	3.28	2.18	0.67	0.66	0.32	0.19	0.10	0.78	0.15	0.24	—	YouTube	
74	ワオキツネザル	<i>Lemur catta</i>	3	3.01	1.98	0.37	0.66	0.43	0.12	0.14	0.60	0.33	0.2	—	YouTube	

附表 6. YouTube および Instagram にアップロードされたあくび動画の URL (# は種内での通し番号を示す).

種名	#	URL
アカカングルー	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=GmEaPgDkJLs">https://www.youtube.com/watch?v=GmEaPgDkJLs</a>
アカカングルー	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ICLKm3QSPaU">https://www.youtube.com/watch?v=ICLKm3QSPaU</a>
アカカングルー	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ouyc08Pgm6c">https://www.youtube.com/watch?v=ouyc08Pgm6c</a>
アカキツネ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=pvAx0u9k3uM">https://www.youtube.com/watch?v=pvAx0u9k3uM</a>
アカキツネ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=JdZANVAXNw8">https://www.youtube.com/watch?v=JdZANVAXNw8</a>
アカキツネ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=VYc6y9xaoEA">https://www.youtube.com/watch?v=VYc6y9xaoEA</a>
アカキツネ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=XGvUtqdQE5o">https://www.youtube.com/watch?v=XGvUtqdQE5o</a>
アカキツネ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=32qVDMzgXww">https://www.youtube.com/watch?v=32qVDMzgXww</a>
アカキツネ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=pvAx0u9k3uM">https://www.youtube.com/watch?v=pvAx0u9k3uM</a>
アライグマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KkPX-elU-Cg">https://www.youtube.com/watch?v=KkPX-elU-Cg</a>
アライグマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KkPX-elU-Cg">https://www.youtube.com/watch?v=KkPX-elU-Cg</a>
アライグマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5jE6rF8qmZg">https://www.youtube.com/watch?v=5jE6rF8qmZg</a>
アライグマ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5jE6rF8qmZg">https://www.youtube.com/watch?v=5jE6rF8qmZg</a>
イエイヌ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=0E-mmi5sArw">https://www.youtube.com/watch?v=0E-mmi5sArw</a>
イエイヌ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NEcF47fupQM">https://www.youtube.com/watch?v=NEcF47fupQM</a>
イエイヌ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8Zpn67MiH_A">https://www.youtube.com/watch?v=8Zpn67MiH_A</a>
イエイヌ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=6cdvbCMKQIQ">https://www.youtube.com/watch?v=6cdvbCMKQIQ</a>
イエイヌ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=gJVk_ltv_cl">https://www.youtube.com/watch?v=gJVk_ltv_cl</a>
イエイヌ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=0E-mmi5sArw">https://www.youtube.com/watch?v=0E-mmi5sArw</a>
イエイヌ	7	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NEcF47fupQM">https://www.youtube.com/watch?v=NEcF47fupQM</a>
イエイヌ	8	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=gZa-wlleAL4">https://www.youtube.com/watch?v=gZa-wlleAL4</a>
イエネコ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=BfoftiIhn6s">https://www.youtube.com/watch?v=BfoftiIhn6s</a>
イエネコ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=9_fbsa77ejA">https://www.youtube.com/watch?v=9_fbsa77ejA</a>
イエネコ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=T_zSjkbeloU">https://www.youtube.com/watch?v=T_zSjkbeloU</a>
イエネコ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=vonobhdoan4">https://www.youtube.com/watch?v=vonobhdoan4</a>
イエネコ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=dX5z5grshlg">https://www.youtube.com/watch?v=dX5z5grshlg</a>
イエネコ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=mjEpseSdlts">https://www.youtube.com/watch?v=mjEpseSdlts</a>
イエネコ	7	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=h2R1sQFsOc0">https://www.youtube.com/watch?v=h2R1sQFsOc0</a>
ウェッデルアザラシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=qmFwp_NytLI">https://www.youtube.com/watch?v=qmFwp_NytLI</a>
ウェッデルアザラシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=LFeu_LZQr4Y">https://www.youtube.com/watch?v=LFeu_LZQr4Y</a>
ウェッデルアザラシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=G4VZNa6AHkw">https://www.youtube.com/watch?v=G4VZNa6AHkw</a>
ウシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=a3NL_2yju6A">https://www.youtube.com/watch?v=a3NL_2yju6A</a>
ウシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=0Vu4sEcAQKI">https://www.youtube.com/watch?v=0Vu4sEcAQKI</a>
ウシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=DKqKIjtiR4Y">https://www.youtube.com/watch?v=DKqKIjtiR4Y</a>
ウマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=up9POtMT2A0">https://www.youtube.com/watch?v=up9POtMT2A0</a>
ウマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=S6EQ5YuiNf4">https://www.youtube.com/watch?v=S6EQ5YuiNf4</a>
ウマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Mcd_kaffGic">https://www.youtube.com/watch?v=Mcd_kaffGic</a>
ウマ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=vhamDVfCPMQ">https://www.youtube.com/watch?v=vhamDVfCPMQ</a>
オランウータン	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo">https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo</a>
オランウータン	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo">https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo</a>
オランウータン	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo">https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo</a>

続く.

附表 6. 続き.

種名	#	URL
オランウータン	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo">https://www.youtube.com/watch?v=CxTbyP_U_lo</a>
カイウサギ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=IG7BjX5Zlcl">https://www.youtube.com/watch?v=IG7BjX5Zlcl</a>
カイウサギ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=y6ecS8uf7k0">https://www.youtube.com/watch?v=y6ecS8uf7k0</a>
カイウサギ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Zgkn8QnR4kk">https://www.youtube.com/watch?v=Zgkn8QnR4kk</a>
カイウサギ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=3eyXHWfVI80">https://www.youtube.com/watch?v=3eyXHWfVI80</a>
カイウサギ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=oNuvFd-9e48">https://www.youtube.com/watch?v=oNuvFd-9e48</a>
カイウサギ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=GqrPy-Y-UKw">https://www.youtube.com/watch?v=GqrPy-Y-UKw</a>
カイウサギ	7	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=UIOAg-sg69o">https://www.youtube.com/watch?v=UIOAg-sg69o</a>
カイウサギ	8	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2S7JMbG1ENE">https://www.youtube.com/watch?v=2S7JMbG1ENE</a>
カイウサギ	9	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=_puuqzrDDrc">https://www.youtube.com/watch?v=_puuqzrDDrc</a>
カイウサギ	10	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NHwn59vGFvg">https://www.youtube.com/watch?v=NHwn59vGFvg</a>
カニクイザル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM">https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM</a>
カニクイザル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM">https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM</a>
カニクイザル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM">https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM</a>
カニクイザル	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM">https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM</a>
カニクイザル	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM">https://www.youtube.com/watch?v=8yCwin2k3LM</a>
カバ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=TxS6YE0gKm4">https://www.youtube.com/watch?v=TxS6YE0gKm4</a>
カバ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8qbADooXTsl">https://www.youtube.com/watch?v=8qbADooXTsl</a>
カバ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=OrR9oVFjJNc">https://www.youtube.com/watch?v=OrR9oVFjJNc</a>
カバ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=hMbvWwu3u5A">https://www.youtube.com/watch?v=hMbvWwu3u5A</a>
カバ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=WkgvEV4rMdU">https://www.youtube.com/watch?v=WkgvEV4rMdU</a>
カピバラ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=0XUh6tq2df0">https://www.youtube.com/watch?v=0XUh6tq2df0</a>
カピバラ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=VeLiquwaVw8">https://www.youtube.com/watch?v=VeLiquwaVw8</a>
カピバラ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5WkZLWKTswU">https://www.youtube.com/watch?v=5WkZLWKTswU</a>
カリフォルニアアシカ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=hYDRBrYqL8w">https://www.youtube.com/watch?v=hYDRBrYqL8w</a>
カリフォルニアアシカ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=vTlye3ES8A4">https://www.youtube.com/watch?v=vTlye3ES8A4</a>
カリフォルニアアシカ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=uEwhDjheuCw">https://www.youtube.com/watch?v=uEwhDjheuCw</a>
キタオポッサム	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QawLUCzzJAQ">https://www.youtube.com/watch?v=QawLUCzzJAQ</a>
キタオポッサム	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2DLbk6na638">https://www.youtube.com/watch?v=2DLbk6na638</a>
キタオポッサム	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=jlgoxTICvXg">https://www.youtube.com/watch?v=jlgoxTICvXg</a>
キタオポッサム	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=IAc2ZTtFvp4">https://www.youtube.com/watch?v=IAc2ZTtFvp4</a>
キタオポッサム	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=DxWQwu-pDLY">https://www.youtube.com/watch?v=DxWQwu-pDLY</a>
キタオポッサム	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=t5lXYyZNXK0">https://www.youtube.com/watch?v=t5lXYyZNXK0</a>
キタオポッサム	7	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Vsw8ZODPqEI">https://www.youtube.com/watch?v=Vsw8ZODPqEI</a>
キタオポッサム	8	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=HnrzFWLyL_A">https://www.youtube.com/watch?v=HnrzFWLyL_A</a>
ケープハイラックス	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=OPtLAtUDvbA">https://www.youtube.com/watch?v=OPtLAtUDvbA</a>
ケープハイラックス	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=jDGrF0xpz0U">https://www.youtube.com/watch?v=jDGrF0xpz0U</a>
ケープハイラックス	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=e8nvFkQl4qw">https://www.youtube.com/watch?v=e8nvFkQl4qw</a>
コアラ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NIKpgWMVzBw">https://www.youtube.com/watch?v=NIKpgWMVzBw</a>
コアラ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NIKpgWMVzBw">https://www.youtube.com/watch?v=NIKpgWMVzBw</a>
コアラ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KOta_8GRLsg">https://www.youtube.com/watch?v=KOta_8GRLsg</a>

続く.

附表6. 続き.

種名	#	URL
コアラ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KOta_8GRLsg">https://www.youtube.com/watch?v=KOta_8GRLsg</a>
ゴールデンハムスター	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=dBNLzMt-o-l">https://www.youtube.com/watch?v=dBNLzMt-o-l</a>
ゴールデンハムスター	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=-J8Ej0eW3hk">https://www.youtube.com/watch?v=-J8Ej0eW3hk</a>
ゴールデンハムスター	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=MKL2-jQKN_o">https://www.youtube.com/watch?v=MKL2-jQKN_o</a>
ゴールデンハムスター	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Tr6dtuG4x30">https://www.youtube.com/watch?v=Tr6dtuG4x30</a>
コツメカワウソ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=k9AArYImMYI">https://www.youtube.com/watch?v=k9AArYImMYI</a>
コツメカワウソ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KlCpQ-10iCs">https://www.youtube.com/watch?v=KlCpQ-10iCs</a>
コツメカワウソ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=jnBxPtZoReQ">https://www.youtube.com/watch?v=jnBxPtZoReQ</a>
ゴリラ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=72yADbj9f_w">https://www.youtube.com/watch?v=72yADbj9f_w</a>
ゴリラ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=17U--w7pFJs">https://www.youtube.com/watch?v=17U--w7pFJs</a>
ゴリラ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw">https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw</a>
ゴリラ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw">https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw</a>
ゴリラ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw">https://www.youtube.com/watch?v=AyseVI16evw</a>
ザトウクジラ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CEgpZi3azH4">https://www.youtube.com/watch?v=CEgpZi3azH4</a>
シマスカンク	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=d2rMMTHbjzg">https://www.youtube.com/watch?v=d2rMMTHbjzg</a>
シマスカンク	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=d2rMMTHbjzg">https://www.youtube.com/watch?v=d2rMMTHbjzg</a>
シマスカンク	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=A52dMzpM8YY">https://www.youtube.com/watch?v=A52dMzpM8YY</a>
ジャイアントパンダ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=dRuZWfalExw">https://www.youtube.com/watch?v=dRuZWfalExw</a>
ジャイアントパンダ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=dRuZWfalExw">https://www.youtube.com/watch?v=dRuZWfalExw</a>
ジャイアントパンダ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ltkwO2K8lCE">https://www.youtube.com/watch?v=ltkwO2K8lCE</a>
ジャガー	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=T4J3gj3rmNM">https://www.youtube.com/watch?v=T4J3gj3rmNM</a>
ジャガー	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EfksjtVyLbU">https://www.youtube.com/watch?v=EfksjtVyLbU</a>
ジャガー	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=0CoqDBBj4Bs">https://www.youtube.com/watch?v=0CoqDBBj4Bs</a>
シロガオオマキザル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g">https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g</a>
シロガオオマキザル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g">https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g</a>
シロガオオマキザル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g">https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g</a>
シロガオオマキザル	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g">https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g</a>
シロガオオマキザル	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g">https://www.youtube.com/watch?v=V5MxwpHsi1g</a>
シロテテナガザル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=sXoWyVQUQWc">https://www.youtube.com/watch?v=sXoWyVQUQWc</a>
シロテテナガザル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=v_IPNbPiHQQ">https://www.youtube.com/watch?v=v_IPNbPiHQQ</a>
シロテテナガザル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5yVGN0EuwHI">https://www.youtube.com/watch?v=5yVGN0EuwHI</a>
シロナガスクジラ	1	<a href="https://www.instagram.com/p/CW7kaoUFwQc/">https://www.instagram.com/p/CW7kaoUFwQc/</a>
セイウチ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=J6a0Wkq9wZE">https://www.youtube.com/watch?v=J6a0Wkq9wZE</a>
セイウチ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=J6a0Wkq9wZE">https://www.youtube.com/watch?v=J6a0Wkq9wZE</a>
セイウチ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=6KPWcFxngLc">https://www.youtube.com/watch?v=6KPWcFxngLc</a>
ゼニガタアザラシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=wqiTlPieMG8">https://www.youtube.com/watch?v=wqiTlPieMG8</a>
ゼニガタアザラシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=wqiTlPieMG8">https://www.youtube.com/watch?v=wqiTlPieMG8</a>
ゼニガタアザラシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO">https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO</a>
ゼニガタアザラシ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO">https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO</a>
ゼニガタアザラシ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO">https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO</a>
ゼニガタアザラシ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO">https://www.youtube.com/watch?v=QsVCIPIyWIO</a>
タスマニアデビル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EznresoqAc4">https://www.youtube.com/watch?v=EznresoqAc4</a>
タスマニアデビル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EznresoqAc4">https://www.youtube.com/watch?v=EznresoqAc4</a>

続く.



附表6. 続き.

種名	#	URL
タスマニアデビル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=kODiqnRRIG4">https://www.youtube.com/watch?v=kODiqnRRIG4</a>
チーター	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Be25-ZdpXLg">https://www.youtube.com/watch?v=Be25-ZdpXLg</a>
チーター	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=mHbaRbrRods">https://www.youtube.com/watch?v=mHbaRbrRods</a>
チーター	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=tKj7PgVap3g">https://www.youtube.com/watch?v=tKj7PgVap3g</a>
チンパンジー	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=qSKPa0tPZks">https://www.youtube.com/watch?v=qSKPa0tPZks</a>
チンパンジー	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5UIUIZAx6hY">https://www.youtube.com/watch?v=5UIUIZAx6hY</a>
チンパンジー	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=JR9epFKwJEg">https://www.youtube.com/watch?v=JR9epFKwJEg</a>
チンパンジー	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=JR9epFKwJEg">https://www.youtube.com/watch?v=JR9epFKwJEg</a>
トウブハイロリス	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KNbRRGrT_Mo">https://www.youtube.com/watch?v=KNbRRGrT_Mo</a>
トウブハイロリス	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=oyRVorfCvjg">https://www.youtube.com/watch?v=oyRVorfCvjg</a>
トウブハイロリス	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=LMvRv1DUA3o">https://www.youtube.com/watch?v=LMvRv1DUA3o</a>
トラ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AKjbBE9D6Zg">https://www.youtube.com/watch?v=AKjbBE9D6Zg</a>
トラ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=HwGLqmw74eo">https://www.youtube.com/watch?v=HwGLqmw74eo</a>
トラ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=CTHKQnCT5J0">https://www.youtube.com/watch?v=CTHKQnCT5J0</a>
ナミハリネズミ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=RN-bV4INcK8">https://www.youtube.com/watch?v=RN-bV4INcK8</a>
ナミハリネズミ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=koeyM2Rlo6k">https://www.youtube.com/watch?v=koeyM2Rlo6k</a>
ナミハリネズミ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=lr2D9Ncm_aU">https://www.youtube.com/watch?v=lr2D9Ncm_aU</a>
ニホンジカ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=U0CwwwUPS-Q">https://www.youtube.com/watch?v=U0CwwwUPS-Q</a>
ニホンジカ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ScmMXhLjRcw">https://www.youtube.com/watch?v=ScmMXhLjRcw</a>
ニホンジカ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK5cJk">https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK5cJk</a>
ニホンジカ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK5cJk">https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK5cJk</a>
ニホンジカ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK6cJk">https://www.youtube.com/watch?v=AyS_GzK6cJk</a>
ハイロアザラシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz1YM">https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz1YM</a>
ハイロアザラシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz2YM">https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz2YM</a>
ハイロアザラシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz3YM">https://www.youtube.com/watch?v=Fi8g4oFz3YM</a>
ハイガシラオオコウモリ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=XZ2sWJi5Mrk">https://www.youtube.com/watch?v=XZ2sWJi5Mrk</a>
ハイガシラオオコウモリ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8O4ovDQMoDI">https://www.youtube.com/watch?v=8O4ovDQMoDI</a>
ハイガシラオオコウモリ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=24aUa_86_L8">https://www.youtube.com/watch?v=24aUa_86_L8</a>
ハダカデバネズミ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=3exixXyj0IA">https://www.youtube.com/watch?v=3exixXyj0IA</a>
ハダカデバネズミ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=A7VgkGlxC4g">https://www.youtube.com/watch?v=A7VgkGlxC4g</a>
ハダカデバネズミ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=A7VgkGlxC5g">https://www.youtube.com/watch?v=A7VgkGlxC5g</a>
ヒグマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=O4rdt6bupJo">https://www.youtube.com/watch?v=O4rdt6bupJo</a>
ヒグマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=KdMpUdl1oU0">https://www.youtube.com/watch?v=KdMpUdl1oU0</a>
ヒグマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=c0aMR41U4Zs">https://www.youtube.com/watch?v=c0aMR41U4Zs</a>
ヒツジ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AwfQqQn6asw">https://www.youtube.com/watch?v=AwfQqQn6asw</a>
ヒツジ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=J9QCo8SyL9g">https://www.youtube.com/watch?v=J9QCo8SyL9g</a>
ヒツジ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=xnERB52PE0s">https://www.youtube.com/watch?v=xnERB52PE0s</a>
ピューマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=uJBuMgPftvw">https://www.youtube.com/watch?v=uJBuMgPftvw</a>
ピューマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2oBimtQ1yY4">https://www.youtube.com/watch?v=2oBimtQ1yY4</a>
ピューマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2oBimtQ1yY4">https://www.youtube.com/watch?v=2oBimtQ1yY4</a>

続く.

附表6. 続き.

種名	#	URL
ピューマ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Y3lvNkCCNx0">https://www.youtube.com/watch?v=Y3lvNkCCNx0</a>
ピューマ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Y3lvNkCCNx0">https://www.youtube.com/watch?v=Y3lvNkCCNx0</a>
ヒョウ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EJ2tPHC9iMk">https://www.youtube.com/watch?v=EJ2tPHC9iMk</a>
ヒョウ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Yt3hqmE_b1I">https://www.youtube.com/watch?v=Yt3hqmE_b1I</a>
ヒョウ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=91dVWqPO42M">https://www.youtube.com/watch?v=91dVWqPO42M</a>
ヒョウアザラシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw">https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw</a>
ヒョウアザラシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw">https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw</a>
ヒョウアザラシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw">https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw</a>
ヒョウアザラシ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw">https://www.youtube.com/watch?v=FxxGx89P0hw</a>
ブタ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=-DjRUngZaog">https://www.youtube.com/watch?v=-DjRUngZaog</a>
ブタ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=hciCmAMsRLc">https://www.youtube.com/watch?v=hciCmAMsRLc</a>
ブタ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=NHhxlvd9YzM">https://www.youtube.com/watch?v=NHhxlvd9YzM</a>
ブタ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5aOUrqNJsIQ">https://www.youtube.com/watch?v=5aOUrqNJsIQ</a>
フタユビナマケモノ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=DLQdd4RZ9DM">https://www.youtube.com/watch?v=DLQdd4RZ9DM</a>
フタユビナマケモノ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=i6zjg_3T3UY">https://www.youtube.com/watch?v=i6zjg_3T3UY</a>
フタユビナマケモノ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=WGBNnoVjsXw">https://www.youtube.com/watch?v=WGBNnoVjsXw</a>
ブチハイエナ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=hLbfEgB2DDs">https://www.youtube.com/watch?v=hLbfEgB2DDs</a>
ブチハイエナ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=vQ3Zpesb13Y">https://www.youtube.com/watch?v=vQ3Zpesb13Y</a>
ブチハイエナ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=l3WzAxZPf4k">https://www.youtube.com/watch?v=l3WzAxZPf4k</a>
プレーリードッグ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=geiK0rL_mlg">https://www.youtube.com/watch?v=geiK0rL_mlg</a>
プレーリードッグ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=4hsW7OP0404">https://www.youtube.com/watch?v=4hsW7OP0404</a>
プレーリードッグ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=PmYr3IRUta0">https://www.youtube.com/watch?v=PmYr3IRUta0</a>
ホッキョクグマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=kagW0i5t2E4">https://www.youtube.com/watch?v=kagW0i5t2E4</a>
ホッキョクグマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=jM1sYayU00Y">https://www.youtube.com/watch?v=jM1sYayU00Y</a>
ホッキョクグマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=DolsQEuSGZs">https://www.youtube.com/watch?v=DolsQEuSGZs</a>
ホッキョクグマ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=N_ZJ7i6txKw">https://www.youtube.com/watch?v=N_ZJ7i6txKw</a>
ボノボ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=sN-Hj73ES2U">https://www.youtube.com/watch?v=sN-Hj73ES2U</a>
ボノボ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=sN-Hj73ES2U">https://www.youtube.com/watch?v=sN-Hj73ES2U</a>
ボノボ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=3mtHnNrykkk">https://www.youtube.com/watch?v=3mtHnNrykkk</a>
ポプキャット	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=13QcaHfS60I">https://www.youtube.com/watch?v=13QcaHfS60I</a>
ポプキャット	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FpnmI98EtF4">https://www.youtube.com/watch?v=FpnmI98EtF4</a>
ポプキャット	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE">https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE</a>
ポプキャット	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE">https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE</a>
ポプキャット	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE">https://www.youtube.com/watch?v=e9y0VeMtvIE</a>
マウス	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=16PXp6Lz86o">https://www.youtube.com/watch?v=16PXp6Lz86o</a>
マウス	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=S2-WAbphyUQ">https://www.youtube.com/watch?v=S2-WAbphyUQ</a>
マウス	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=tWfopvo49Qs">https://www.youtube.com/watch?v=tWfopvo49Qs</a>
マウス	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=GF5-U7HCxCg">https://www.youtube.com/watch?v=GF5-U7HCxCg</a>
マウス	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Mzpd2ZNyfb0">https://www.youtube.com/watch?v=Mzpd2ZNyfb0</a>

続く.

附表6. 続き.

種名	#	URL
マンドリル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=P5E5sF5jRS0">https://www.youtube.com/watch?v=P5E5sF5jRS0</a>
マンドリル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=TnQTpqnLokc">https://www.youtube.com/watch?v=TnQTpqnLokc</a>
マンドリル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=FBRFxwA5i3Y">https://www.youtube.com/watch?v=FBRFxwA5i3Y</a>
ミーアキャット	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=sadFI6HH2eQ">https://www.youtube.com/watch?v=sadFI6HH2eQ</a>
ミーアキャット	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=AQR_L2cz29c">https://www.youtube.com/watch?v=AQR_L2cz29c</a>
ミーアキャット	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=h8xx5qgi518">https://www.youtube.com/watch?v=h8xx5qgi518</a>
ミナミゾウアザラシ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=40D5tz4wOto">https://www.youtube.com/watch?v=40D5tz4wOto</a>
ミナミゾウアザラシ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=40D5tz4wOto">https://www.youtube.com/watch?v=40D5tz4wOto</a>
ミナミゾウアザラシ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=azvu0Siv9gE">https://www.youtube.com/watch?v=azvu0Siv9gE</a>
ミナミゾウアザラシ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=TPiJBPYbS1M">https://www.youtube.com/watch?v=TPiJBPYbS1M</a>
モルモット	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=7FNcdqjxcdw">https://www.youtube.com/watch?v=7FNcdqjxcdw</a>
モルモット	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=tni48z6H34o">https://www.youtube.com/watch?v=tni48z6H34o</a>
モルモット	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=b-swurx91bg">https://www.youtube.com/watch?v=b-swurx91bg</a>
モルモット	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=zPKWXJDbr4o">https://www.youtube.com/watch?v=zPKWXJDbr4o</a>
ヤギ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=71aonE3YdKc">https://www.youtube.com/watch?v=71aonE3YdKc</a>
ヤギ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=c1Xb35almyM">https://www.youtube.com/watch?v=c1Xb35almyM</a>
ヤギ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Ps--59KJMEk">https://www.youtube.com/watch?v=Ps--59KJMEk</a>
ユキヒョウ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=C2pzkJuZDuY">https://www.youtube.com/watch?v=C2pzkJuZDuY</a>
ユキヒョウ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=PLci22vZAeo9oktHWJRv5fZ6r218i9PY8T">https://www.youtube.com/watch?v=PLci22vZAeo9oktHWJRv5fZ6r218i9PY8T</a>
ユキヒョウ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ZFVSqdoOTlo">https://www.youtube.com/watch?v=ZFVSqdoOTlo</a>
ユキヒョウ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ZJ5mF2emUrY">https://www.youtube.com/watch?v=ZJ5mF2emUrY</a>
ヨツユビハリネズミ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=C_Xg6Zt3vDo">https://www.youtube.com/watch?v=C_Xg6Zt3vDo</a>
ヨツユビハリネズミ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=B51rulxAm8Y">https://www.youtube.com/watch?v=B51rulxAm8Y</a>
ヨツユビハリネズミ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=3yJN8CeNYNc">https://www.youtube.com/watch?v=3yJN8CeNYNc</a>
ヨツユビハリネズミ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ghxYdvkrXmo">https://www.youtube.com/watch?v=ghxYdvkrXmo</a>
ヨツユビハリネズミ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=x8VcauAMgws">https://www.youtube.com/watch?v=x8VcauAMgws</a>
ヨツユビハリネズミ	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2DaG6cCBAwU">https://www.youtube.com/watch?v=2DaG6cCBAwU</a>
ライオン	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=ByxL-bulG-Q">https://www.youtube.com/watch?v=ByxL-bulG-Q</a>
ライオン	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=VmsTGUEbhdg">https://www.youtube.com/watch?v=VmsTGUEbhdg</a>
ライオン	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=IMJ06NdFRW4">https://www.youtube.com/watch?v=IMJ06NdFRW4</a>
ラクダ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=t42qrXDG66Y">https://www.youtube.com/watch?v=t42qrXDG66Y</a>
ラクダ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=yNV0clopo5A">https://www.youtube.com/watch?v=yNV0clopo5A</a>
ラクダ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=5Zw1GrdEXeg">https://www.youtube.com/watch?v=5Zw1GrdEXeg</a>
ラクダ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Uu3CcaDjV0E">https://www.youtube.com/watch?v=Uu3CcaDjV0E</a>
ラクダ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=yNV0clopo5A">https://www.youtube.com/watch?v=yNV0clopo5A</a>
ラット	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=RjiFr4X2mlw">https://www.youtube.com/watch?v=RjiFr4X2mlw</a>
ラット	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=MrVmRjK58VU">https://www.youtube.com/watch?v=MrVmRjK58VU</a>
ラット	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Nv-IVBeH5EU">https://www.youtube.com/watch?v=Nv-IVBeH5EU</a>
ラット	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=j2HnlYhTIAs">https://www.youtube.com/watch?v=j2HnlYhTIAs</a>

続く

附表6. 続き.

種名	#	URL
ラット	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=rIFNVpDJzbU">https://www.youtube.com/watch?v=rIFNVpDJzbU</a>
ラット	6	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=7apAQoGC5ZU">https://www.youtube.com/watch?v=7apAQoGC5ZU</a>
ラット	7	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=vPlswxk8Peo">https://www.youtube.com/watch?v=vPlswxk8Peo</a>
ラット	8	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=QLTfhRU9rX8">https://www.youtube.com/watch?v=QLTfhRU9rX8</a>
ラット	9	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=VwNcNlcqmhE">https://www.youtube.com/watch?v=VwNcNlcqmhE</a>
ラット	10	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=U2Z78NRMge4">https://www.youtube.com/watch?v=U2Z78NRMge4</a>
ラット	11	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Ct1Z7IILjDA">https://www.youtube.com/watch?v=Ct1Z7IILjDA</a>
ラット	12	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Mw9wWE2Jq7o">https://www.youtube.com/watch?v=Mw9wWE2Jq7o</a>
ラット	13	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=kcnVIGGdpWA">https://www.youtube.com/watch?v=kcnVIGGdpWA</a>
リヤマ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=-kxvIKrG5q8">https://www.youtube.com/watch?v=-kxvIKrG5q8</a>
リヤマ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=2WEc8RoOIW0">https://www.youtube.com/watch?v=2WEc8RoOIW0</a>
リヤマ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=PzXyBtTmgG0">https://www.youtube.com/watch?v=PzXyBtTmgG0</a>
レッサーパンダ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY">https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY</a>
レッサーパンダ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY">https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY</a>
レッサーパンダ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY">https://www.youtube.com/watch?v=EMQlg-3v7fY</a>
ロバ	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=4K4q1VKTsrY">https://www.youtube.com/watch?v=4K4q1VKTsrY</a>
ロバ	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=wo-BYe9QAGc">https://www.youtube.com/watch?v=wo-BYe9QAGc</a>
ロバ	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=usDxHTXAhUE">https://www.youtube.com/watch?v=usDxHTXAhUE</a>
ロバ	4	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=fjNCcB9_P5A">https://www.youtube.com/watch?v=fjNCcB9_P5A</a>
ロバ	5	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=q0RqzShJUY">https://www.youtube.com/watch?v=q0RqzShJUY</a>
ワオキツネザル	1	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=JJFSbPWbmfM">https://www.youtube.com/watch?v=JJFSbPWbmfM</a>
ワオキツネザル	2	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=j6dKffXBQZY">https://www.youtube.com/watch?v=j6dKffXBQZY</a>
ワオキツネザル	3	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=j6dKffXBQZY">https://www.youtube.com/watch?v=j6dKffXBQZY</a>