

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 30 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570020

研究課題名（和文）マッコウクジラのワカオスの社会構造とその維持機構

研究課題名（英文）Social structure of young male sperm whales and its determinant factors

研究代表者

天野 雅男（AMANO MASAO）

長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・教授

研究者番号：50270905

研究成果の概要（和文）：根室海峡に夏季に来遊するマッコウクジラのワカオスを対象に、写真により識別された個体の同伴に基づく社会分析及陸上目視による生息地利用パターンの調査を行った。その結果、社会構造は長期的な関係にあるユニットが短期間同伴する階層的なものであること、また明瞭な日周期的な移動パターンを示すことを明らかにした。捕食圧と採餌における共同がこの階層的な社会構造と生息地利用パターンに強く影響している要因と考えられた。

研究成果の概要（英文）：We examined social structure based on photo-identification and habitat use pattern based on land-based observation for young male sperm whales feeding in the Nemuro Strait in summer. Social structure of young male sperm whales is multilevel; long lasting units temporally associate for a short time, and they showed clear diurnal movement pattern. High predation pressure and cooperation in feeding are considered to be major drives for their multilevel society and habitat use pattern.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2010年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：鯨類、ハクジラ類、マッコウクジラ、社会構造

1. 研究開始当初の背景

マッコウクジラは基本的に母系の社会構造を持っており、メスとそのコドモである未成熟個体はメンバーの変動の少ない安定した群れを形成し、温暖な低緯度海域に生息する。オスは成熟が近づくと産まれた群れを離れ、同じぐらいの大きさの個体とともに群れを形成し、やや高緯度海域へと回遊する。この群れは、構成するオスの年齢とともに頭数が減少し、それとともに次第により高緯度に

回遊するようになる。最終的にはほぼ単独生活をするようになり、通常は高緯度海域で採餌しているが、数年に一度低緯度海域へ回遊し、メスの群れを渡り歩いて交尾を行う（Whitehead 2003）。

メスのマッコウクジラ社会構造については、これまでの長年にわたる個体識別調査の結果から、かなり詳細に理解されつつある。しかしながら、出生群を離れたワカオス群の社会構造についてはほとんど知見がない。集

団座礁した個体の遺伝的調査から、これらのオスの間には血縁関係がないことが明らかとなっている。従ってオスの群れは、異なった母系集団からの個体が集合したものであり、血縁に基づくメスと未成熟個体の群れとは全く異なる基盤により形成されている可能性がある。オス同士の緊密な同伴関係は、繁殖を目的としたものがさまざまな哺乳類で報告されており、血縁が重要な基盤となっていることがライオン、チーター、チンパンジー、ハンドウイルカなどで知られている。しかし、マッコウクジラのオスの群れは血縁に基づかず、さらにオスは単独で繁殖を行うため、オスの群れや個体関係は繁殖を目的としたものではない。このようなオス間の結びつきは哺乳類の中では他にほとんど例がないものであり、その詳細な社会構造と維持機構の解明が望まれてきた。

北海道知床半島沖の根室海峡には夏季にマッコウクジラのワカオスが来遊し、採餌潜水を行っていることが知られてきた。根室海峡は狭く、海底傾斜が急で、マッコウクジラの好む水深のある海域が陸から近く、クジラへのアクセスが容易であり、陸上からの目視調査も可能である。沖合性のマッコウクジラをこのように陸近くで観察できるフィールドは世界的に見ても珍しく、オスのマッコウクジラをこのように研究するには優れたフィールドと考えられた。

2. 研究の目的

マッコウクジラのワカオスが夏季に来遊する北海道知床半島沖の根室海峡においてマッコウクジラの個体間関係、行動パターンを調査することにより、オスのマッコウクジラの群れがどのような基盤によりまとまりを維持しているのかを明らかにすることを目的に研究を行った。

3. 研究の方法

2009年から2011年の8月中旬から9月末まで羅臼町を基地に下記の調査を行った。

(1) 写真による個体識別に基づく社会構造分析

ウオッチング船あるいは傭船した調査船から、マッコウクジラの潜水時に尾びれの写真を撮影し、尾びれ後縁の傷により個体識別を行い、台帳に記録した。2006年から2011年の個体識別データを合わせて社会分析を行った。1時間以内に識別された個体は互いに同伴していると見なし、1日をサンプリング期間とした。3日以上確認された個体に対し、個体対の半加重同伴指数を算出した。個体毎に同伴指数の平均、合計、最大値を算出した。ある時間に個体XとYが同伴していたとき、一定の時間遅れ後にXの同伴個体がY

である確率である標準化遅延同伴率

(Whitehead 1995)を算出した。ネットワーク分析を行い、各個体の強度、リーチ、固有ベクトル中心性、親和性、クラスター係数を算出した。これらの解析には社会分析ソフトであるSOCPROG 2.4 (Whitehead 2009)を用いた。

(2) 写真による体長推定

写真撮影と同時に、赤外線距離計を用いてクジラまでの距離を測定した。浮上中のクジラに対し真横近くから撮影された写真、あるいは潜水時に真後から尾びれを撮影した写真に対して、噴気孔から背びれまでの距離、あるいは尾びれの横幅を写真上で測定し、撮影倍率と撮影距離から、実際の噴気孔から背びれまでの距離あるいは尾びれ幅を推定し、それぞれの体長に対する割合のデータを用いて、体長を推定した (Gordon 1990, Jaquet 2006)。

(3) コーダの比較

ウオッチング船あるいは調査船では随時曳航式マイクロフォン (Ecologic, UK, HP/30ST) を用いて鳴音の録音を行った。鯨類の受動音響解析ソフト PAMGUARD を使用し、マッコウクジラのクリックスからコミュニケーション音声であるコーダを抽出した。コーダを構成するクリック数と、クリックス間隔から分類を行った (Weilgart and Whitehead 1997)。

(4) セオドライトによる生息地利用パターンの調査

羅臼灯台下のクジラに見える丘公園のウッドデッキにセオドライトステーションを設置し、目視調査を実施した。調査は毎日日出から日没30分前まで、視程5マイル以上、風力5以下、降雨無しの条件で行った。双眼鏡によりマッコウクジラを探査し、発見後、その噴気孔位置の水平・垂直角をセオドライト (Sokkia DT500S) を用いて計測した。角度データは鯨類追跡ソフト Cycrops Tracker 2.4 で座標データに変換し、地図上にプロットした。

4. 研究成果

(1) 社会構造

3日以上確認された個体は61個体であった。これらの平均同伴指数、同伴指数合計、最大同伴指数の平均はそれぞれ0.022、2.307、0.298であった。これらの値はかなり低く、これまで報告されているようにマッコウクジラのオスの社会性は低いことが確認された。

同伴指数とネットワーク尺度間の相関では、強度、固有ベクトル中心性、リーチと間

には強い正の相関があり (Kendall の順位相関、 $P < 0.01$)、これらのネットワーク尺度間にも強い正の相関があった (Kendall の順位相関、 $P < 0.01$)。これに対して、クラスター係数と親和性は同伴指数、他のネットワーク尺度と弱い相関しかないか、有意な相関が見られないことがあった (Kendall の順位相関、 $P > 0.01$)。これは、多くの個体と同伴する個体の同伴者は必ずしも多くの個体と同伴しているわけではないこと、つまり多くの個体とつながる中心的な個体と、特定の個体とのみ強く付き合うような個体が存在することを示している。

推定に適した複数の写真に基づいて体長を推定できた個体は 30 個体であった。このうち 3 日以上で確認され、社会分析に利用したものは 26 個体であった。推定体長と同伴指数、ネットワーク尺度との間に有意な相関はなかったが、最大同伴指数 (Kendall' s $\tau = -0.253$ $P = 0.076$) およびクラスタリング係数 (Kendall' s $\tau = -0.274$ $P = 0.065$) との間には比較的大きな負の相関係数が見られた。体長が大きくなると、限られた同伴者と限定的な付き合いを行うようになるとともに、その同伴者との付き合いも減少する。つまり社会性が低下することが示唆される。

標準化遅延同伴率 (図 1) は 10 日前後に大きく減少しその後一定となり。500 日前後でさらに減少して、帰無レベルとなった。標準化遅延同伴率にモデルを当てはめたところ、2 段階の一時的な関係のモデルが最少の QAIC により選択された。一時的な関係性の持続時間は 7 日と 599 日、典型的グループサイズは 8.7 頭と推定された。以上から 1 シーズンの間同伴する長期的な関係にある個体のまとまりがあり、それが 1 週間程度の短期間同伴することを示している。長期的な関係の持続時間 599 日は 1 年に近く、シーズンごとに来遊する個体が異なることによっていると考えられる。

長期的な安定したユニットを見いだすために、30 日以上離れて同伴が認められた個体の組を探索したところ (Christal et al. 1998)、6 頭、5 頭、3 頭からなる 3 つの個体の組が見いだされた (表 1)。このうち 3 頭からなる 1 組は個体間の同伴係数がいずれも 0.01 より小さく、長期的なユニットかどうか判断ができなかった。さらに 30 日離れた同一日に見つかることが 2 回以上あった個体対についてもリストしたところ、上の 2 つのユニットに含まれる個体を選ばれた。この 2 つのユニットの個体は確認された年もほぼ同調していた。このことはこれらの個体が長期的に安定した関係にあることを強く示唆している。それぞれについて、同伴指数と推定体長の平均を比較したところ、平均体長が大きいユニット 1 は小型のユニット 2 よりも同

伴指数が小さく、社会性が減じていることが読み取れた。成長と共に社会性が低下することを示しているものと思われる。

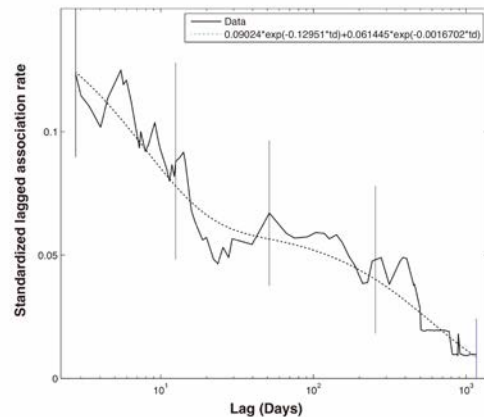


図 1. 根室海峡のマッコウクジラの時間遅れに対する標準化遅延同伴率の変化。400 日の移動平均による。垂直バーはジャックナイフ法により推定した標準誤差。点線は最大尤度法により当てはめたモデル。

表 1. 30 日を隔てた 1 時間の同伴で定義されたユニットの個体の推定体長と同伴指数。

	Unit 1	Unit 2
構成個体数	6	5
平均推定体長 (範囲) (m)	16.3 (15.3-17.2)	14.8 (14.2-15.6)
平均同伴指数	0.051	0.177
同伴指数合計	0.760	1.947
最大同伴指数	0.16	0.75

以上から根室海峡のマッコウクジラのワカオスの社会は以下のように要約される。数年続く数頭の安定したユニットがあるが、成長と共にその関係性は徐々に低下する。このユニットは年により根室海峡に来遊する場合もしない場合もある。いくつかのユニットの個体が集合し典型的グループサイズ 9 頭ほどの 1 週間程度続く一時的なグループとなって採餌を行っている。

(2) コーダの比較

2009 年から 2011 年の間に計 72 時間 34 分の録音を行った。コミュニケーションクリックであるコーダの頻度は非常に少なく、この中にわずかに 25 個を確認できたに過ぎなかった。これをクリック数とクリック間隔によるタイプ分けすると、3R が 14、2+1 が 5、4R が 3 個であった。このようにクリック数の少ないコーダは、日本近海では熊野灘よりも小笠原海域でふつうである (興梠 2008)。この他に 2 クリックからなるコーダ様の鳴音も録音されており、これはこれまで小笠原で

のみ確認されている。これらのことは、羅臼に回遊するマッコウクジラのオスは、小笠原海域を含め太平洋に広く分布するとされる Short Clan (Rendell and Whitehead 2002) の出自のものが多いことを示しているのかもしれない。しかしながら、これまでの根室海峡での個体識別調査で熊野灘で識別された個体が見つまっていることから、日本周辺に分布する2つのクランからの個体が共に根室海峡に来遊している可能性がある。クリック数の少ないコーダの利用は、異なるクラン間のコミュニケーションのために単純なパターンを利用するようになっているためかもしれない。

(3) 生息地利用パターン

マッコウクジラの発見位置は水深に規定されており、500mより浅い海域にはほとんど発見がなかった。発見位置分布はかなり明瞭な日周性を示し、早朝には海峡の北側の水深のある海域に多く、昼にかけて南下し、午後は水深 500-1000mのやや浅い海域に留まる傾向を示した。毎日同じパターンが繰り返されるので、クジラは夜間のうちに北上し、早朝から南下を始めるものと考えられる。移動方向を南北に分け、時間ごとにその変化を見たところ、日中の間は4から6時間ごとに南、北、南と同調して周期的に移動方向を変えていた(図2)。これは午後の位置があまり変わらない時間帯にも起っていた。この方向の変化は潮汐とは関係がなかった。以上のことは根室海峡のマッコウクジラは一日に一度海峡の北部と南部を往復する移動を行いつつ、4、6時間に一度移動方向を同調して変えていることを示している。マッコウクジラの餌である中深層性の頭足類などが、日周的な水平移動をすることは考えにくく、このパターンの要因は餌の移動や分布とは別と考えられる。マッコウクジラは午後から夜間にかけて表面で休息する (Miller et al. 2008)。根室海峡でもデータロガーを装着した個体は夜間に数時間の休息を行っていた。午後500から1000mの海域に留まり採餌潜水を繰り返すことから、この海域が中心的な採餌域であり、夜間の休息のために北上する必要があるのではないかと考えられる。休息時には根室海峡にもふつうに見られる捕食者であるシャチの攻撃を受けやすいため、それを避けるためにより開放的な水深のある海域に移動するのかもしれない。また、移動方向を同調して変えるのは、何らかの採餌に関わる利益があるためではないかと考えられる。1つは同じ方向に移動することで共同で餌を追い込むこと、もう1つは他の個体のエコーケーションクリックを聞いて、餌の情報を得ることが考えられる。

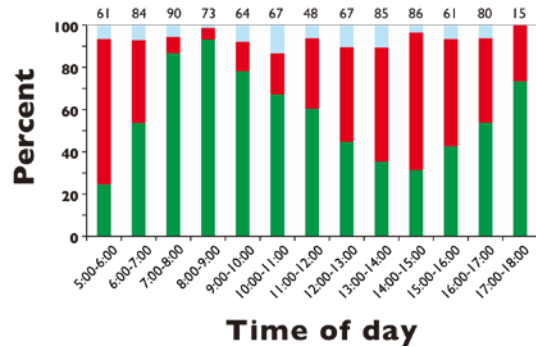


図2. 2011年9月における根室海峡のマッコウクジラの遊泳方向の日周変化。赤は北向き、緑は南向き、青は不明を示す。上の数字は発見個体数。

(4) 総合考察

根室海峡に回遊するワカオスのマッコウクジラは同伴指数が低く、全体的な社会性は乏しいが、中には数年にわたり長期的に付き合う個体のユニットが存在することが明らかとなった。推定体長とユニット内の同伴指数からは、体長と共にユニットの個体間の同伴の程度が低下することが示唆された。このことは、成長と共にオスの群れの構成頭数が減少するという知見と合致し、頭数の減少は単に群れの分裂や個体の離脱だけで起るものではなく、ユニット内の全体的な親和性の低下によるものと考えられる。遅延同伴率では短期間と長期間の関係性があることが示された。おそらくこの長期間の関係は、ユニットが年により来遊したりしなかったりすることによるものと思われる。従って、数年続く比較的安定したユニットが10日程度の短期的な同伴を行うというのが、根室海峡のマッコウクジラの世界の基本であると考えられる。この短期の同伴は、太平洋のメスのマッコウクジラで見られる、安定したユニットが約10日間の同伴するというパターンと全く同じである (Whitehead et al. 1991)。この短期的な同伴は、北大西洋では見られず、おそらくシャチによる高い捕食圧に対する対抗であろうと考えられている (Whitehead et al. 2011)。根室海峡でもシャチは頻繁に目撃されており (Sato 2006)、上で見たように潜在的な捕食者として、その日周行動にも影響を及ぼしていると考えられるため、メスと同様にグループサイズを増やすような生態的圧力となっている可能性が高い。また、移動方向の日周性については、採餌における共同が示唆された。いくつかの尺度で長期的な関係にあると考えられたユニットの識別では、長期的な尺度 (30日を隔てた1日の同伴が2回以上ある、確認年が同調する) によるものと、30日を隔てた1時間という短時間の同伴によるもので、ほぼ同じ個体の組が抽出された。つまり長期的な関係を持つ個体は短

期的にも同伴する傾向があるということであり、同じユニットの個体は、日中の採餌潜水時に時空間的に近い位置に存在することを意味している。これは採餌におけるユニットの個体間のなんらかの共同を示唆するものと考えられる。

以上のことから、オスのマッコウクジラにはメスと未成熟個体のような数十年続く密接な結びつきはないが、少なくとも数年は続く個体間関係があること、その関係はおそらく採餌における共同と対捕食者戦略の役割があること。しかしながら、数頭のユニットではおそらく捕食圧軽減の効果が大きくなく、そのためにいくつかのユニットが短期間行動を共にするような階層のある社会を形成していると考えられる。これは育児という点を除けば、メスと未成熟個体の社会を形作っている要因と同様である。これまでさしたる社会性はないと考えられてきたマッコウクジラのオスに長期的な関係性があること、外洋における捕食圧と採餌における共同の必要性がメスのみならずオスのマッコウクジラにおいても社会構造の決定要因として重要であることを明らかにしたことは本研究の重要な成果である。

ネットワーク分析においては、個体により社会性は同等ではなく、特に多くの個体と結びつくような中心的な個体とそうではない個体が見られた。中心的な個体は少なくとも推定体長とは関係がなく、どのような個体であるのかは不明である。このような社会的に核となるような個体が実際に存在するのか、その役割が何かは今後さらにデータを得て検討する必要がある。

引用文献

- Christal, J., H. Whitehead and E. Lettevall. 1998. Sperm whale social units: variation and change. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1431-1440.
- Gordon, J. C. D. 1990. A simple photographic technique for measuring the length of whales from boats at sea. Report of the International Whaling Commission 40: 581-588.
- Jaquet, N. 2006. A simple photogrammetric technique to measure sperm whales at sea. *Marine Mammal Science* 22: 862-879.
- 興梠あや. 2008. 熊野灘海域及び小笠原海域に生息するマッコウクジラのcodaの特徴とクランについて. 帝京科学大学修士論文.
- Miller, P. J. O., K. Aoki, L. Rendell and M. Amano. 2008. Stereotypical resting behavior of the sperm whale. *Current Biology* 18: R21-R23.
- Rendell, L. E. and H. Whitehead. 2003. Vocal clans in sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B* 270: 225-231.

- Sato, H., S. Ishikawa, I. Ezaki, K. Sasamori, T. Takahashi, Y. Masuda and T. Yoshida. 2006. Opportunistic sighting-basis trend of occurrence of *Orcinus orca*, and their photographic identification catalog in Shiretoko-Nemuro Strait water, eastern Hokkaido, Japan, 1990-2005. *Bulletin of the Shiretoko Museum* 27: 9-36.
- Weilgart, L. and H. Whitehead. 1997. Group-specific dialects and geographical variation in coda repertoire in South Pacific sperm whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 277-285.
- Whitehead, H. 1995. Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behavioral Ecology*, 6, 199-208.
- Whitehead, H. 2003. Sperm whales. Chicago University Press, Chicago.
- Whitehead, H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 765-778.
- Whitehead, H., S. Waters and T. Lyrholm. 1991. Social organization of female sperm whales and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 385-389.
- Whitehead, H., R. Antunes, S. Gero, S. N. P. Wong, D. Engelhaupt and L. Rendell. 2011. Multilevel societies of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: why are they so different? *International Journal of Primatology*.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

- [雑誌論文] (計4件)
1. Aoki, K., M. Amano, K. Mori, A. Kourogi, T. Kubodera and N. Miyazaki. 2012. Active hunting by deep-diving sperm whales: 3D dive profile and manoeuvres during bursts of speed. *Marine Ecology Progress Series* 444: 289-301. DOI: 10.3354/meps09371. 査読有
 2. Amano, M., T. K. Yamada, Y. Uni and R. L. Brownell, Jr. 2011. Age determination and reproductive traits of killer whales entrapped in the ice off Hokkaido, Japan. *Journal of Mammalogy* 92: 275-282. DOI: 10.1644/10-MAMM-A-276.1. 査読有
 3. Sakai, M., K. Aoki, K. Sato, M. Amano, R. W. Baird, D. L. Webster, G. S. Schorr and N. Miyazaki. 2011. Swim speed and acceleration measurements of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) in Hawai'I. *Mammal Study* 36: 55-59. URL: <http://www.bioone.org/toc/jmam/36/1>. 査読有

4. Watanabe, Y., K. Sato, Y. Watanuki, A. Takahashi, Y. Mitani, M. Amano, K. Aoki, T. Narazaki, T. Iwata, S. Minamikawa and N. Miyazaki. 2011. Scaling of swim speed in breath-hold divers. *Journal of Animal Ecology* 80: 57-68. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01760.x. 査読有

[学会発表] (計 8 件)

1. 青木かがり・天野雅男・森恭一・岡本亮介・窪寺恒己・佐藤克文. アカボウクジラによる連続潜水と旋回浮上行動. 平成24年度日本水産学会春季大会. 東京海洋大学. 2012年3月26～30日.
2. Amano, M., Y. Sueishi, A. Kourogi, H. Sato. Diurnal horizontal movement of sperm whales in the Nemuro Strait, Hokkaido, Japan. 19th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Tampa, Florida, 27 November-2 December 2011.
3. Nishita, M., M. Shirakihara, and M. Amano. Association patterns of female Indo-Pacific bottlenose dolphins off Amakusa, western Kyushu, Japan. 19th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Tampa, Florida, 27 November-2 December 2011.
4. 青木かがり・天野雅男・森恭一・岡本亮介・窪寺恒己. 佐藤克文. アカボウクジラが行なっていた深度1000mを超える潜水の特徴. 平成23年度日本水産学会春季大会. 東京海洋大学. 2011年3月27～31日.
5. 天野雅男・末石幸世・興梠あや. 根室海峡におけるマッコウクジラの分布と移動. 平成22年度知床世界自然遺産地域生態系調査報告会. 札幌市教育文化会館. 2011年2月23日.
6. Amano, M. and T. Kasuya. Two forms of short-finned pilot whales off Japan. Workshop on defining subspecies: developing guidelines for marine mammals. Quebec, Canada, October 2009.
7. Amano, M., A. Kourogi, K. Aoki, M. Yoshioka, and K. Mori. Difference of sperm whale coda between two waters off Japan. 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec, Canada, October 2009.
8. Aoki, M. K. Sato, M. Amano, K. Mori, and N. Miyazaki. Turning radius of sperm whales estimated from speed and accelerations obtained by 3D data logger. 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec, Canada, October 2009.

[図書] (計 1 件)

- Mori, K., M. Yoshioka and M. Amano. 2009. *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758. Pages 336-337 in S. D. Odachi, H. Ishibashi, M. A.

Iwasa and T. Saito eds. The wild mammals of Japan. Shoukadou, Kyoto.

[その他]

ホームページ等

<http://web.mac.com/masaoamano/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

天野 雅男 (MASAO AMANO)

長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・教授

研究者番号：50270905

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

宮崎 信之 (NOBUYUKI MIYAZAKI)

海洋政策研究財団・主任研究員

研究者番号：40101464

吉岡 基 (MOTOI YOSHIOKA)

三重大学・生物資源学部・教授

研究者番号：30262992

(4) 研究協力者

興梠 あや (AYA KOUROGI)

長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・技能補佐員 (実験助手)

佐藤 晴子 (HARUKO SATO)

シーライフ・ウオッチ・代表