

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 19 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06350

研究課題名（和文）オスのマッコウクジラはなぜ群れを作るのか

研究課題名（英文）Why do male sperm whales make groups?

研究代表者

天野 雅男（Amano, Masao）

長崎大学・水産・環境科学総合研究科（水産）・教授

研究者番号：50270905

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,100,000円

研究成果の概要（和文）：マッコウクジラのオスは、哺乳類では非常に稀な直接繁殖に関わらない個体間関係を築く。この理由として、将来の繁殖成功のために血縁個体で協力する可能性と、高齢個体からの学習機会を得る可能性が考えられる。これらを長崎県の五島海底谷に來遊する若いオスのマッコウクジラの識別個体の社会的関係、個体間距離と体長および血縁度の関係から検討した。社会的関係と個体間距離に血縁度、体長の差は関係しておらず、いずれの可能性も否定された。しかし識別個体には、特に隔度中心性や固有ベクトル中心性の高い大型個体が存在することが明らかとなり、これらの個体が採餌域の選択など情報伝達に重要な役割を果たしている可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

マッコウクジラについては、最近の研究でコミュニケーション音に集団の帰属を表す文化的な要素があることや、音楽のようにテンポや要素を変えて情報を伝えていることなど、高度な社会性を示すことがわかってきている。このような知見は全て母系の群れを形成するメスでの事例であり、メスの群れから離れて暮らすオスの社会については非常に知見が少ない。オスにも社会性があるにも関わらず、それがメスのように血縁や高齢個体の知識利用と直接的に結びついていないことを明らかにした本研究は、マッコウクジラという種の社会の理解のみならず、哺乳類の社会や文化の進化を理解する上でも非常に重要なものである。

研究成果の概要（英文）：Male sperm whales develop social relationships that do not directly aim at breeding. This is very rare among mammals. Possible reasons for this include the possibility of cooperation among related individuals for future reproductive success and following older animals to gain learning opportunities from them. We studied these possibilities by examining social relationships, distance between individuals, body size, and kinship among individually identified young male sperm whales migrating to the Goto Submarine Canyon off Nagasaki Prefecture, Japan. Neither kinship nor body length difference influenced social relationships or distance between whales, so both possibilities were not supported. However, it was found that there were large individuals with an exceptionally high betweenness centrality and eigenvector centrality. These individuals may play a key role in transferring information in situations such as choosing foraging areas.

研究分野：海棲哺乳類学

キーワード：社会生態 マッコウクジラ 社会構造 血縁度 ハクジラ類

1. 研究開始当初の背景

マッコウクジラのメスは安定した母系の群れを形成し、暖かい海域で生涯を過ごすのに対し、オスは離乳後 6 歳から 10 歳ごろまでに出生群を出て、同じような成長段階のオス同士で群れを形成する。この群れは成長とともに構成頭数が減っていき、生息場所が徐々に高緯度に移る。30 歳あたりになると、単独かペアになり、数年に一度、低緯度海域に回遊して、メスと交尾を行うと考えられている (Whitehead 2003, 図 1)。

オスの群れはメスの生息域から離れて分布しているため、繁殖における共同 (同盟関係) などを目的としたものではない。このような繁殖と無関係のオスの群れは哺乳類ではほとんど例がない。唯一類似の例はアフリカゾウに見られる。アフリカゾウもオスのみの群れを作るが、近縁で年齢の近いもの同士が同伴し、互いにスパーリングすることで将来のオス間競争での競争能力を高めていること、また、群れに高年齢の個体が含まれており、これに若い個体が追従することで、高年齢個体から餌場や水場の知識を学んでいるらしいことなど、オスが群れを作る意味が理解されてきている (Chiyo et al. 2011, Allen et al. 2020)。

マッコウクジラのメスの集団サイズと出産間隔、また集団漂着したあるいは野外の個体の遺伝的調査から、オスの集団は同じ母系群を出自とするものではないと考えられている (Whitehead 2003, Girardet et al. 2022)。しかしながら、実際に行動を共にしている群れの個体について血縁関係が調べられたことはなく、個体の社会的な関係性と血縁度の関係はわかっていない。また、マッコウクジラのオスは、成長とともに高緯度海域に生息場所を移していくため、若いオスがより高緯度に生息する高年齢の個体と一緒にいる機会はない。しかし、同じ群れの中にやや大型の個体が含まれることがあり、これらの個体から採餌に関わる情報を学んでいる可能性がある。彼らは成長と共に生息場所を移すため、その場所についての知識をすでに持っている個体からの学習が可能であるとすると、それは大きな利点となるはずである。しかし、オスのマッコウクジラの群れが実際にどのような個体で構成されているのかは理解されておらず、なぜ集団を作るのかも分かっていない。形成理由については、採餌効率の向上を示唆するものがあるが、社会関係や血縁、体長などの情報から検討した研究はこれまでに行われていなかった。

2. 研究の目的

オスのマッコウクジラの集団形成理由について、アフリカゾウで示唆されている理由が当てはまるとすると、血縁が近い個体が同伴することで、互いに何らかの利益を得ている可能性が考えられる。例えば、血縁個体が採餌において同調的に行動することで、例えば互いのエコロケーション音を聞いて餌の発見確率をあげている可能性がある。これはメスのマッコウクジラで同じ血縁個体からなる社会ユニットに属する個体の行動が揃っていることとされている。オスのマッコウクジラは、性的二型が極めて大きく、オスの大きさが繁殖成功に相関していると考えられるため、血縁個体が協力して採餌成功をあげることが将来の繁殖成功につながることは十分に考えられる。

一方、群れの中に少数の大型のオスと多くの小型のオスが混じっており、大型オスと小型オスの間に頻繁な個体間交渉が見られる場合は、アフリカゾウと同様に若いオスがやや高年齢のオスに追従して、その経験を学習している可能性が考えられる。マッコウクジラの採餌海域は限られており、適した場所の選択には経験が必要であろう。また、メスの群れでは同じ血縁集団の集合 (クラン) により同じ場所でも採餌行動、採餌成功が異なることが知られており、クランに特異的な採餌行動が社会学習により伝わっていると考えられている。同様のことがオスの集団内で生じていても不思議ではない。そこで本研究ではマッコウクジラのオスが、アフリカゾウで示唆されているように、血縁個体との協力あるいは高年齢個体からの学習を目的として集団を作っているのかを、社会的関係と血縁度から検討することを目的とした。

3. 研究の方法

野外調査

長崎大学水産学部の練習船とダイビングショップのボートを備船し調査を行った。調査は五島海底谷にマッコウクジラが来遊する 4 月から 7 月の間に、2021 年と 2022 年に各 3 回、2022 年に 4 回行った。

潜水時に尾びれの写真を撮影し、その形状からこれまでに整備した個体識別台帳と照合して

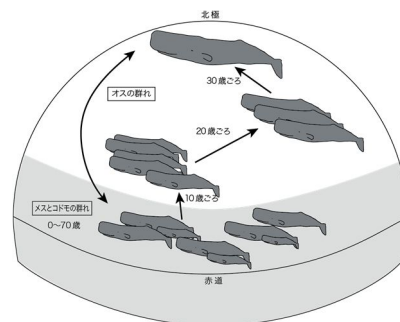


図 1: オスのマッコウクジラの群れと生息場所の変化の模式図

個体を識別した。60 分以内に識別されたクジラ 2 頭の発見位置からこの 2 頭の個体間距離を算出した。

クジラの浮上時にドローン (DJI Phantom4 Pro または Mavic 2 Pro) を用いて水面のクジラを直上から撮影し、写真上でクジラの噴気孔から背びれ後端までのピクセル数を計測した。別途既知の長さの目標物とドローンの高度情報から構築した写真上のピクセル数と実寸長の関係式を用いて、噴気孔から背びれ後端の長さを計算し、さらに Best (1990) による噴気孔から背びれ後端の長さとの関係式を用いて、クジラの体長を推定した。

識別個体に対してクロスボウを用いて表皮のバイオプシーサンプリングを行った。また、ジャンプなどの空中行動ののちに脱落した表皮サンプルも収集した。得られた表皮は、100%エタノール中に入れ、冷凍して研究室に持ち帰った。

社会分析

個体間関係の指標として、識別個体間の半荷重同伴指数を計算した。また、ある時点で個体 X と Y が同伴していた時に、任意の遅延時間後に X の同伴者が再び Y である確率である標準化遅延同伴率を算出し、個体間関係の持続性を検討した。さらにネットワーク分析を行い、個体ごとの固有ベクトル中心性、リーチ、クラスター係数、親和性、隔度中心性を算出した。これらの計算には、これまでに 5 回以上の識別記録がある個体を対象とし、1 時間以内に発見されたものを同伴していると定義した。これらの分析には、社会分析プログラム SOCPROG 2.8 (Whitehead 2009) およびネットワーク分析プログラム Gephi 0.1 (Bastian et al. 2009) を使用した。

遺伝解析

バイオプシーで得られた表皮から全 DNA を抽出した後、母系遺伝マーカーであるミトコンドリア DNA 調節領域および核の両系遺伝マーカーであるマイクロサテライト DNA 領域について PCR 増幅を行い、それぞれの増幅産物をシーケンス解析およびフラグメント解析に供した。ミトコンドリア DNA 調節領域 1032bp よりハプロタイプを決定するとともに、マイクロサテライト領域の 12 座位の塩基配列に基づいてプログラム COANCESTRY7 (Wang 2011) を用い識別個体間の血縁度を算出した (Wang 2002)。

個体関係に対する血縁と体サイズの影響

個体間の同伴指数、浮上時の個体間距離に体長の差異および血縁度が影響しているのかを、一般化線形モデルを用いて検討した。また、個体ごとの合計同伴指数、リーチ、固有ベクトル中心性、クラスター係数、親和性、隔度中心性と体長の関係について Spearman の順位相関係数を用いて検討するとともに、個体ごとにこれらの値の特徴を検討した。

4. 研究成果

個体識別と個体間距離、体長推定

2021 年に 5 頭、2022 年に 12 頭、2023 年に 16 頭の個体を識別した。過去の識別記録を加えて、60 分以内に発見された 440 ペアについて個体間距離を算出した。このうち互いに 5 回以上個体間距離が得られている 7 個体対についてその平均個体距離を算出した。これらの個体全体の平均個体間距離は 1408.0m (S.D. 260.8m) であった。

ドローンの映像から個体の体長を推定した。5 回以上計測された個体から得られた体長推定精度は変動計数で、0.9-4.4%、95%信頼区間で 0.14-0.62m とかなりの精度で推定が可能であった。複数回の計測から体長の推定値が得られた個体は 9 個体で平均 12.97m (範囲 11.73-14.64 m) であった。

社会分析

5 日以上識別された個体の平均同伴指数の平均値は 0.28 であった。標準化遅延同伴率は時間経過とともに低下したが、調査期間を通して帰無水準 (すべての同伴がランダムに生じた場合の同伴指数) よりも高い値を示した (図 2)。また、標準化遅延同伴率の最適モデルにより、若オスの同伴関係には長期的な関係 (13,600 日 37.5 年、ほぼ永続的な関係) と 113 日 (3~4 ヶ月、4 から 7 月の 1 調査シーズンに相当する) の短期的な関係が含まれていることが示された。五島海底谷での平均滞在時間は 2596.6 日 (7.1 年、遅延識別率をもとに算出) であり、長期的な同伴関係の持続期間よりも短かった。これらの結果は、若いオスのマッコウクジラには (1 つの採餌域を離れた後も継続する) 数十年に渡る長期的な個体間関係が存在することを示唆している。長期的な関係をもつ個体のグループの平均頭数は 4.87 頭で、商業捕鯨期に観察された独身オス群 (Best 19) と比較すると群れサイズが小さかった。したがって、かつて観察された独身オス群は捕鯨船という脅威に対して長期的な関係をもつ個体のグループが集まったものである可能性がある。

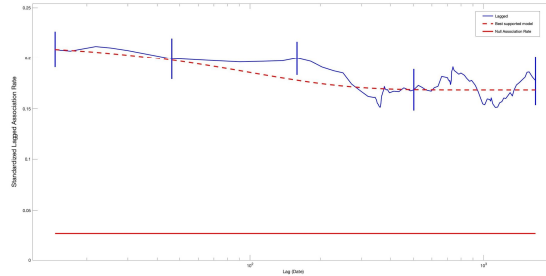


図 2: 五島海底谷のオスのマッコウクジラの時間経過に伴う標準化遅延同伴率の変化(青線)縦棒は、95%信頼区間、点線は当てはめた最適モデル、赤実線は帰無水準を示す。

遺伝解析

バイオプシーあるいは得られた 42 サンプルについて、ミトコンドリア DNA 調節領域に基づく母系解析を行った結果、10 個のハプロタイプが検出された。全ての調査年度において複数の母系が検出された。また年により出現するハプロタイプは異なっていた。さらにマイクロサテライトによる Genotype を合わせると 27 タイプが検出された。

マイクロサテライトの Genotype から Wang の血縁度を算出したところ、355 サンプルペア中(個体の重複あり)199 ペア(57%)で血縁度が 0 である一方、152 ペア(43%)で正の血縁度、61 ペア(17%)ではいとこ以上の血縁度(>0.125)であった。これらのことは、五島海底谷には異なるメスのユニットを出自とする個体が来遊すること、さらにそのユニットも固定されていないこと。しかし中には血縁の高い個体も含まれていることを示している。

社会性と個体間距離に対する血縁度と体長の影響

4 回以上の識別記録がある 12 個体について、小型の個体が大型個体に追従している可能性、血縁が近い個体が互いに近い関係性を持っているかを検討するために、2 個体間の同伴指数あるいは 5 回以上の個体間距離計測の平均値を従属変数、体長差と血縁度を説明変数として、一般化線形モデルを当てはめ、血縁、体長の違いの効果を検討した。その結果、同伴指数、個体間距離のいずれも血縁、体長差の影響を受けていないことが明らかとなった(同伴指数: 血縁度 $P=0.358$, 体長差 $P=0.450$ 、個体間距離: 血縁度 $P=0.587$, 体長差 $P=0.136$)。つまり、血縁のある個体が、社会的にも地理的にも近い関係にあるわけではなく、体長の大きな個体と小さな個体が社会的、地理的に近い関係にあるわけでもないということが明らかとなった。

個体の体長と合計同伴指数、リーチとの間に弱い負の相関が見られた(ともに $P=0.0499$)。これは成長とともに直接的、間接的に関係を持つ個体数が減っていくことを示している。

表 1. 5 回以上識別された個体の体長、社会性の尺度。

個体 ID	体長 (m)	合計同伴指数	固有ベクトル中心性	リーチ	クラスター係数	親和性	隔度中心性
4	14.64	0.73	1.17	1.12	0.38	1.56	1
6	14.13	0.19	0.04	0.27	0.32	1.42	0
7	12.67	1.57	0.39	2.54	0.4	1.62	56.0
12	12.70	1.84	0.44	2.92	0.37	1.59	44.1
13	13.08	1.95	0.46	3.02	0.35	1.54	41.7
14	11.73	2	0.47	3.03	0.34	1.51	32.2
17		0.11	0.03	0.17	0.25	1.43	0
18	12.74	1.31	0.33	2.19	0.43	1.67	1.6
19	11.75	1.18	0.28	1.81	0.36	1.52	20.9
25	13.32	0.36	0.06	0.51	0.2	1.4	196.6
29		0.67	0	0.52		0.78	20
30		0.79	0.01	0.49	0	0.62	81.7

個体ごとの社会性の尺度を見ると(表 1)、隔度中心性では、やや大型の個体(13.32m)である #025 が他の個体よりも非常に大きな値を示した。ネットワーク図(図 3)を見ると、この個体は、いくつかの社会集団をつなぐ位置にあり、そのために隔度中心性が大きくなっていることがわかる。おそらく情報伝達において重要な役割を持っている個体であると思われる。最も大型の

個体（#004、体長 14.64m）は隔度中心性は大きくないが、固有ベクトル中心性が他の個体よりもかなり大きい。合計同伴指数（強度）は大きくないので、関係している個体間のつながりが高いことが伺える。つまり、関係性の高い複数個体と弱く繋がっていることを示している。この#004は、調査当初から識別されていた個体で、2018年を最後に来遊の記録がない。この個体は調査開始前に#006を含む別の社会集団との関係を持っていたが、この社会集団の多くの個体が調査開始前後に五島海底谷の採餌域を離れており、#025で確認されたような関係性が見えなかった可能性もある。以上の結果は、オスのマッコウクジラの社会に、少数の情報伝達の役割を持つ個体が含まれている可能性を示すものである。

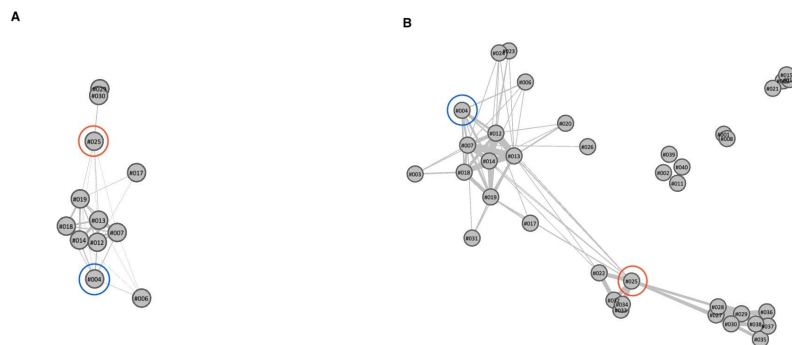


図 3: 識別個体のネットワーク図。(A) 5 回以上識別された個体のみ、(B) すべての識別個体を含めたもの。隔度中心性の高い個体(#025)を赤丸、固有ベクトル中心性の高い個体(#004)を青丸で囲ってある。

結論

オスのマッコウクジラの社会的な関係は、長期間続くものであることが確認された。この関係は血縁に基づくものではないことも判明した。つまり将来の繁殖成功のために血縁個体で協力するという関係にはない。また社会関係に体長の差が関係しないことから、若い個体が高齢の個体に追従することで社会的関係が作られるわけではないことも明らかとなった。つまりオスのマッコウクジラが社会的な関係を構築する理由は明確にはならなかった。一方で、やや大型の個体には、いくつかの緊密な集団を結びつけている個体がいることが明らかとなった。この個体は、採餌海域についての情報など、重要な情報を伝える役割を持った個体である可能性がある。これを明らかにするには、さらに長期的に調査を行い、同様の社会的な位置を示す個体が常に存在しているのか、それらと他の個体の移動や回遊様式の調査などが必要になるだろう。

引用文献

- Allen, C. R. B. et al. 2020. Importance of old bulls: leaders and followers in collective movements of all-male groups in African savannah elephants (*Loxodonta africana*). *Sci. Rep.* 10:1-9.
- Best, P. B. 1979. Social organization in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. In: Winn, H.E. and Olla, B.L. (eds.) *Behaviour of marine animals vol3; cetaceans*. Plenum Press, New York, pp.227-289.
- Best, P. B. 1990. A note on proportional body measurements in sperm whales. Paper SC/42/Sp9 presented to the IWC Scientific Committee.
- Bestian, M. et al. 2009. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. *Proc. International. AAAI Conf. Web Soc. Media* 3:361-362.
- Chiyo et al. 2011. Association patterns of African elephants in all-male groups the role of age and genetic relatedness. *Anim. Behav.* 81:1093-1099.
- Girardet, J. et al. 2022. Long Distance Runners in the Marine Realm: New insights into genetic diversity, kin relationships and social fidelity of Indian Ocean male sperm whales. *Front. Mar. Sci.* 9:815684.
- Wang, J. 2002. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. *Genetics* 160: 1203-1215.
- Wang, J. 2011. COANCESTRY; a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 141-145.
- Whitehead, H. 2003. *Sperm whales: social evolution in the Ocean*. University of Chicago Press, Chicago.
- Whitehead, H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 765-778.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Amano Masao, Aoki Kagari, Kobayashi Hayao, Minamikawa Shingo, Sato Katsufumi, Kubodera Tsunemi	4. 巻 10
2. 論文標題 Stereotypical diel movement and dive pattern of male sperm whales in a submarine canyon revealed by land-based and bio-logging surveys	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fmars.2023.1150308	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 百瀬円紀、小林駿、天野雅男
2. 発表標題 採餌域における若いオスのマッコウクジラの個体間距離
3. 学会等名 日本哺乳類学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大竹郁花、青木かがり、小林駿、天野雅男
2. 発表標題 長崎県五島海底谷に来遊するマッコウクジラの潜水行動
3. 学会等名 日本哺乳類学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小林駿、桑原剛志、青木かがり、天野雅男
2. 発表標題 九州西方海域に出現するマッコウクジラの回遊パターンに関する一考察
3. 学会等名 日本セトロロジー研究会第31回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kagari Aoki, Ayaka Otake, Hayao Kobayashi, Katsufumi Sato, Masao Amano
2. 発表標題 360 degree rolling behavior of young male sperm whales at sea bottom in the Goto Submarine Canyon
3. 学会等名 The 8th International Bio-Logging Science Symposium (国際学会)
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 米田昌海、磯川梯次郎、青木かがり、辻井浩希、佐藤克文、坂本健太郎、岩田高志、小林駿、天野雅男、上浦尚武.
2. 発表標題 輪郭情報を用いたマッコウクジラの個体識別に関する研究
3. 学会等名 第80回 機能集積情報システム研究会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>アウトリーチ活動 「マッコウクジラの生態」 長崎県立大村高等学校出前授業 2021年9月15日 「マッコウクジラの生態」 長崎県立諫早高等学校出前授業 2022年8月24日 「漂着したイルカ・クジラから分かること」 熊本県天草市夏休みワークショップ 2022年8月21日 「マッコウクジラの生態」 東京都立大島海洋国際高等学校ネットガイダンス 2022年11月14日 「オスのマッコウクジラの謎」 第3回かごしま水族館市民講座 2023年5月14日 「長崎周辺海域のハクジラ類の研究」 日本水族館協会第5期通常総会講演会 2023年7月6日</p>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	西田 伸 (Nishida Shin) (40423561)	宮崎大学・教育学部・教授 (17601)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	小林 駿 (Kobayashi Hayao) (40930227)	東京農業大学・生物産業学部・助教 (32658)	
研究協力者	青木 かがり (Aoki Kagari) (60526888)	帝京科学大学・生命環境科学部・准教授 (33501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関