

みちのくの海のイルカたち

長崎大学水産学部
天野雅男

東北太平洋沿岸のイルカ

イルカ類つまり小型のハクジラ類の種の生息地は、海洋構造とくに水深と水温に強く規定されている。その理由は、体が小さいため大きな温度変化に対応できないこと、利用する主な餌生物の幅が比較的狭く特定の餌環境に適応していること、沿岸と沖合で捕食圧に大きな差異があり、異なる対捕食者戦略を必要とすることなどが考えられる。これらの要因は、逆にイルカ個体群の地理的な隔離をもたらし、系統分化を進める要因ともなっている。

東北の太平洋沿岸域・三陸沖は南からの暖かい黒潮と北からの冷たい親潮の影響下にあり、その前線の季節的な移動により、暖海性、寒冷性の双方の種が訪れる。夏季には暖海性の要素であるスジイルカやマイルカが南から北上し、冬季には寒冷性の要素であるイシイルカが北から南下する。その中間の時期には、黒潮・親潮の移行域に生息するカマイルカやセミイルカが回遊する。この海域の海洋構造をさらに複雑にしているのは、対馬海流として日本海を北上し、津軽海峡を越えて流れ込む津軽暖流である。本来冷たい親潮の影響下にある海域に流れ込んでくるこの海流は、日本海の地史と合わせて、東北太平洋岸の特徴的なイルカ個体群のありようを形作っている。

イシイルカとカマイルカ

東北の海を最も特徴づけるイルカはイシイルカとカマイルカであろう。東北沿岸に来遊する数も多く、食用としても利用されてきた。イシイルカはもともと北太平洋の沖合を中心に分布する寒冷性のイルカで、日本の太平洋岸へは冬季に寒流である親潮の南への張り出しと共に南下してくる。しかしなぜか暖流である対馬海流に沿って回遊する個体群がある(Miyashita and Kasuya 1988)。この個体群のイシイルカは冬には日本海を島根県沖まで南下し、春に北上して、未成熟個体の多くは、津軽海峡を抜けて東北から北海道の太平洋沿岸に入る。成熟個体は北海道の西岸をそのまま北上して、宗谷海峡を抜けオホーツク海に入ってそこで出産・交尾を行うという回遊を行っている(Amano and Kuramochi 1992)。この日本海のイシイルカは他の海域の個体群と比較して、遺伝的多様度が低いことが知られており、過去に個体数の減少を経験しているらしい。おそらく最終氷期に海面が低くなって、太平洋・東シナ海との間の開口部が狭くなった時代に、日本海に孤立したのではないかと考えられている(Hayano et al. 2003)。その後、対馬海峡が開いて対馬暖流が流れ込むようになり、それに沿った回遊が成立したのであろう。

同様のシナリオはイシイルカよりもやや暖かい海域に棲むカマイルカにも当てはまる(Hayano et al. 2004)。ただこちらの方は、イシイルカのようにすべてが冬に日本海に戻るわけではなく、太平洋側を南下するものもいるらしく、両者に性状態や年齢などの差異があるのかはわかっていない。

これらの日本海から東北沖に回遊するイシイルカとカマイルカには共通する特徴がある。それは太平洋の沖合の個体群よりも、サイズが大きいということである(Amano and Miyazaki 1992, 1996; Miyazaki and Shikano 1997)。おそらく、夏を過ごす東北沖の生産性の豊かさを反映しているものと考えられる。

タッパナガ

もう1つ、東北の太平洋岸に進出して1つの個体群を作り出したハクジラがいる。それがコビレゴンドウの北方系のタッパナガである。もともとコビレゴンドウは南方系の種で、黒潮前線よりも南に広く分布し、南日本の沿岸ではマゴンドウと呼ばれる。タッパナガは東北の太平洋沿岸の黒潮前線より北で親潮流域より東の津軽暖流の影響下にあるかなり狭い海域に生息している(Kasuya et al. 1988)。

ゴンドウの仲間*Globicephala*属にはコビレゴンドウとヒレナガゴンドウの2種が含まれ、コビレゴンドウが暖海性で世界中の熱帯から温帯域に生息するのに対し、ヒレナガゴンドウは寒冷性で高緯度に分布するが、なぜか北太平洋だけに分布がない。しかし、日本の約数千年から千年前の遺跡から頭骨が出土しており、最近まで北太平洋にも分布していたが絶滅したのと考えられる。

(Kasuya 1975). なぜ絶滅してしまったのか原因はまったく分からないが、ヒレナガゴンドウの消滅に伴う空きニッチの出現は、適温度帯が異なるが同じような生態的位置を占めるコビレゴンドウの北への進出の端緒を開いたことは想像に難くない。コビレゴンドウの一部が黒潮前線を越え、東北の太平洋岸に進出し、タツパナガとなったのであろう (Miyazaki and Amano 1994). その時、黒潮前線の北に津軽暖流が流れ込むという東北の海洋構造は必須の条件であったと考えられる。最近行われた遺伝子の研究によれば、日本近海のマゴンドウは遺伝的な多様性が高く、他の海域への分散の中心となってきた可能性が指摘されている (Oremus et al. 2009).

タツパナガはマゴンドウよりも体のサイズがかなり大きく、低水温への適応と認識されている (Kasuya and Tai 1993). その他の明瞭な違いとして、背びれの後ろの鞍状斑がマゴンドウよりもタツパナガではっきりしていることがある。鞍状斑の形状は背びれの形状と共に個体識別に有効な形質であり、これを利用した個体識別も可能である (Miyashita et al. 1990). 明瞭な鞍状斑は透明度の悪い寒冷域への適応であろうか。

さらに、頭部に見られるオスの二次性徴の程度に顕著な差が見られる (Kasuya and Tai 1993). マゴンドウのオスは、性成熟すると頭部の前端が側方に張り出し、上下から見ると角張って見えるようになる。この二次性徴がタツパナガでは明瞭でなく、成熟オスもメスと同様の丸い頭をしている (Kasuya and Tai 1993). 同様にオスのタツパナガで二次性徴の発達が悪いことは、頭骨 (Miyazaki and Amano 1994) や背びれの形態でも見られている。これらには繁殖期の長さに関係しているのかも知れない。季節性が明瞭な寒冷域では、コドモの出産あるいは離乳に適した時季が限定されるため、繁殖期も短くなる傾向がある。実際にマゴンドウでは出産期のピークは明瞭でないのに対し、タツパナガでは冬に明瞭なピークを持つ。交尾期が長く続くと、メスはその間に順々に発情するため、一部のオスがそれらのメスを独占することが可能となり、オス間の直接的な闘争は厳しくなる。マゴンドウのオスに発達する二次性徴は、この直接闘争に関係している可能性がある。逆に交尾期が短いと、多くのメスが一度に発情するため、それらすべてを少数のオスが独占することは難しくなり、直接闘争よりも、多くのメスに次々と交尾をして受精機会を増やそうとする精子間競争が厳しくなる。報告されている体重と精巣重量データからは、タツパナガはマゴンドウよりも相対的にやや重い精巣を持つようである。

コビレゴンドウとヒレナガゴンドウのメスの生活史には、前者に閉経があり後者には閉経は見られないという大きな違いがある (Marsh and Kasuya 1986). 形態的にも生態的にも似通った近縁な2種でこの違いがあることは、その進化要因を考える大きなヒントを与えてくれそうである。閉経は哺乳類の中でも社会性の高い数種にしか知られておらず、そのほとんどがハクジラである。高齢メスの存在が血縁者の生存を高めることが、その進化には必須であったと考えられる。

さまざまな動物の社会構造に対して捕食圧の影響が大きいことが示唆されてきた。クジラ類では、シャチによる捕食圧が進化や生態に大きな影響を与えていることが理解されるようになってきている (例えば Morisaka and Connor 2007, Reeves et al. 2006). シャチの分布は高緯度海域に偏っている (Forney and Wade 2006), シャチによる捕食圧は、ヒレナガゴンドウの方がコビレゴンドウよりも高いと考えられる。高い捕食圧に対しては、動物はまず群れサイズを大きくすることで対抗する。もしヒレナガゴンドウの方が、コビレゴンドウよりも高い捕食圧を受けているのであれば、より大きな群れを作るのではないかと予想される。残念ながら今のところ両種の群れサイズを直接比較できるようなデータはないが、太地で追い込まれたコビレゴンドウの群れサイズ (Kasuya and Marsh 1984) は、フェロー諸島で追い込まれるヒレナガゴンドウのもの (Bloch et al 1993) より若干小さいように思われる。社会性の高いハクジラは繁殖率が低いので、血縁を元に群れを作ろうとすると、そのサイズは必然的に小さくならざるを得ない。高い捕食圧により群れサイズを大きくする淘汰圧が働くと、やや遠縁の血縁者 (例えば太平洋のマッコウクジラ, Whitehead et al. 2012), さらに非血縁者とも群れを作る必要が出てくる。そのようにして群れ内の血縁度が下がると、高齢メスの繁殖停止をもたらしていた血縁淘汰はその力を失うだろう。

また、資源が得にくく、群れ間に資源をめぐる強い競争がある場合には、高齢メスの知識が群れの生存に利するような状況が多く生まれるため、閉経も進化することが予測される。そうすると、生産性が高い海域よりも低い海域で閉経を持つ種はよく見つかるだろうということも予測される。シャチを除けば、これまで閉経が確認されているハクジラはすべて暖海性のものである。シャチにおいても食性における文化的な多様性を見れば、群間競争が小さくないことが推測される。おそらくこのことは高緯度で生産性の高い海域に棲むヒレナガゴンドウと、低緯度で生産性の低い海域に

棲むコビレゴンドウの間にも当てはまるのではないだろうか。

このように考えを進めてみると、タッパナガは非常に興味深い位置にあることが分かる。日本近海のシャチの密度の地理的な違いについての情報はないが、北海道近海ではシャチが普通に見られる海域の存在が知られるようになってきていることや、筆者が三陸や紀伊半島の漁業者との話で得た感触からは、タッパナガの生息海域では、マゴンドウの生息海域に比べシャチはより普通存在ではないかと思われる。また東北から北海道の太平洋岸は、スルメイカやアカイカの主要な漁場であり、イカを専食するゴンドウにとっての餌環境は黒潮流域よりよいものと考えられる。つまり、タッパナガではコビレゴンドウにおいて閉経の進化をもたらした淘汰圧が弱まっている可能性がある。マゴンドウとタッパナガのメスの生活史パラメータにはさしたる差異がないと報告されているが(Kasuya and Tai 1993)、追込みと捕鯨という手法が異なる方法で得られたもので、サンプルサイズも異なっており、もしかすると微妙な差異が検出されていないのかもしれない。単に平均値だけを取り上げると、タッパナガはマゴンドウよりも性成熟年齢、出産間隔がわずかに小さく、閉経年齢が1年遅い(Kasuya and Tai 1993)。データの質を考えるともちろん意味のある差とは言えないが、これらすべての差異の方向は理論的に予測される方向と矛盾しない。またタッパナガ個体群の成立が、ヒレナガゴンドウの絶滅以降だとすると、まだ生活史パラメータに目に見える差異が生じるだけの時間が経っていないことも考えられる。今後、両個体群に対して個体識別を利用した長期観察から、社会構造と生活史パラメータを明らかにするような研究が行われれば、おそらくハクジラ類の社会・生活史の進化に対する生態的圧力に関して非常に重要な知見が得られるのではないだろうか。

おわりに

岩手県大槌町の東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター（現国際沿岸海洋研究センター）に奉職してから、それまでも行ってきた死体標本に基づく研究として現地で捕獲されていたイシイルカの研究を10年以上続け、さまざまな成果を挙げることができた（天野2010）。この調査研究は多くの漁業者や住民のご助力があってこそ可能となった。今回の震災でご助力をいただいた方々の少なからぬ方が命を落とされ、かろうじて逃れた方も長く困難な避難生活を続けられていることには、心痛の念が絶えない。

大槌では死体調査に加え個体識別に基づく野生個体の研究をもくろみ、対象として選んだのがタッパナガだった。それからかなり努力をして写真を収集したが(Amano and Baird 1998)、十分なデータが得られず結局断念した苦い経験がある。タッパナガは上に述べたように非常に興味深い存在であることは間違いないし、多くのイルカが生息する東北の沿岸にはまだまだ他にも多くの研究テーマがあることだろう。東北でのイルカ研究に果敢にチャレンジしてくれる方の登場を期待している。

引用文献

- 天野雅男. 2010. 形態変異 イシイルカ, pp. 101-122. 加藤秀弘（編）日本の哺乳類学3, 水生哺乳類. 東京大学出版会, 293pp.
- Amano, M. and Baird, R. W. 1998. Research on the behavior and social structure of the 'Tappanaga', the northern form of the short-finned pilot whale. Abstract of the International Forum of Dolphins and Whales 20, Muroran, Japan. pp. 61-62.
- Amano, M. and Kuramoch, T. 1992. Segregative migration of Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*) in the Sea of Japan and Sea of Okhotsk. *Mar. Mamm. Sci.* 8: 143-151.
- Amano, M. and Miyazaki, N. 1992. Geographic variation and sexual dimorphism in the skull of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*. *Mar. Mamm. Sci.* 8: 240-261.
- Amano, M. and Miyazaki, N. 1996. Geographic variation in external morphology of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*. *Aquat. Mamm.* 22: 167-174.
- Bloch, D., Desportes, G., Mouritsen, R., Skaaning, S. and Stefansson, E. An introduction to studies of the ecology and status of the long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) off the Faroe Islands, 1986-1988. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 14)*: 1-32.
- Forney, K. A. and Wade, P. R. 2006. Worldwide distribution and abundance of killer whales, pp. 145-162. Estes et al. (eds.) *Whales, whaling and ocean ecosystems*. University of California Press, Berkeley, 402pp.

- Hayano, A., Amano, M. and Miyazaki, N. 2003. Phylogeography and population structure of the Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*, in Japanese waters revealed by mitochondrial DNA. *Gen. Genet. Syst.* 78: 81-91.
- Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M. and Amano, M. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zool. Sci.* 21: 989-999.
- Kasuya, T. 1975. Past occurrence of *Globicephala melaena* in the western North Pacific. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 27: 95-110.
- Kasuya, T. and Marsh, H. 1984. Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 6)*: 259-310.
- Kasuya, T. and Tai, S. 1993. Life history of short-finned pilot whale stocks off Japan and a description of the fishery. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 14)*: 439-473.
- Kasuya, T., Miyashita, T. and Kasamatsu, F. 1988. Segregation of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 39: 77-90.
- Marsh, H. and Kasuya, T. 1986. Evidence for reproductive senescence in female cetaceans. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 8)*: 57-74.
- Miyashita, T. and Kasuya, T. 1988. Distribution and abundance of Dall's porpoises off Japan. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 39: 121-150.
- Miyashita, T., Kasuya, T. Mori, K. 1990. An examination of the feasibility of using photo-identification techniques for a short-finned pilot whale stock off Japan. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 12)*: 425-428.
- Miyazaki, N. and Amano, M. 1994. Skull morphology of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. *Rep. int. Whal. Commn.* 44: 499-508.
- Miyazaki, N. and Shikano, C. 1997. Comparison of growth and skull morphology of Pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*, between the coastal waters of Iki Island and the oceanic waters of the western North Pacific. *Mammalia* 61: 561-572.
- Morisaka, T. and Connor, R. C. 2007. Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *J. Evol. Biol.* 20: 1439-1458.
- Oremus, M., Gales, R., Dalebout, M. L., Funahashi, N., Endo, T., Kage, T., Steel, D. J. and Baker, C. S. 2009. Worldwide mitochondrial DNA diversity and phylogeography of pilot whales (*Globicephala* spp.). *Biol. J. Linn. Soc.* 98: 729-744.
- Reeves, R. R., Berger, J. and Clapham, P. J. 2006. Killer whales as predators of large baleen whales and sperm whales, pp. 174-187. Estes et al. (eds.) *Whales, whaling and ocean ecosystems*. University of California Press, Berkeley, 402pp.
- Whitehead, H., Antunes, R., Gero, S., Wong, S. N. P., Engelhaupt, D. and Rendell, L. 2012. Multilevel societies of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: Why are they so different? *Int. J. Primatol.* DOI:10.1007/s10764-012-9598-z.