

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

北西太平洋におけるニタリクジラ *Balaenoptera edeni brydei* とイワシクジラ *B. borealis* の形態及び生物学的特性値の比較検討

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2018-01-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 坂東, 武治 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1485

博士学位論文

北西太平洋におけるニタリクジラ *Balaenoptera edeni brydei* と
イワシクジラ *B. borealis* の形態及び生物学的特性値の比較検討

平成 29 年度
(2017 年 9 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

坂東 武治

博士学位論文

北西太平洋におけるニタリクジラ *Balaenoptera edeni brydei* と
イワシクジラ *B. borealis* の形態及び生物学的特性値の比較検討

平成 29 年度
(2017 年 9 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻
坂東 武治

主査	加藤秀弘	教授
副査	櫻本和美	教授
副査	北門利英	教授
副査	鈴木直樹	准教授

目次

緒言.....	1
第1章 ニタリクジラとイワシクジラの形態の比較－外部形態.....	5
1.1. ニタリクジラの種類の種類.....	5
1.2. 第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPNI)	7
1.3. 背景.....	9
1.4. 材料と方法.....	11
1.4.1. 材料と計測方法.....	11
1.4.2. 方法	14
1.5. 結果.....	15
1.5.1. 成長に伴う変化.....	15
1.5.2. 成長パターン	23
1.5.3. 雌雄差 (成長式)	26
1.5.4. 雌雄差 (20歳以上の平均値)	27
1.5.5. 鯨種間比較.....	30
1.5.6. ニタリクジラとイワシクジラの一様な成長様式.....	32
1.5.7. ナガスクジラ属鯨類における形態の比較	33
1.6. 考察.....	37
第2章 ニタリクジラとイワシクジラの形態の比較－脊椎骨、肋骨、V字骨数.....	40
2.1. 背景.....	40
2.2. 材料と方法.....	42
2.2.1. 材料	42
2.2.2. 方法	44
2.3. 結果.....	45
2.3.1. 脊椎骨、肋骨、V字骨数	45
2.3.2. 成長に伴う変化の検討.....	53
2.3.3. 雌雄間比較.....	62
2.3.4. 鯨種間比較.....	63
2.3.5. ナガスクジラ属鯨類における脊椎骨数の比較	64
2.4. 考察.....	65
第3章 生物学的特性値	69
3.1. 背景.....	69
3.2. 材料と方法.....	71
3.2.1. 材料	71
3.2.2. 方法	72
3.3. 結果.....	79

3.3.1. 成長	79
3.3.2. 性成熟（年齢・体長）	81
3.3.3. 真の妊娠率.....	86
3.3.4. 年間排卵率.....	91
3.3.5. 受胎日	93
3.3.6. 胎児性比	96
3.3.7. 多胎と一腹仔数.....	98
3.3.8. 棲み分け	100
3.4. 考察.....	109
第4章 総合考察.....	116
謝辞.....	125
引用文献.....	127

緒言

北西太平洋に生息するニタリクジラ (*Balaenoptera edeni brydei*) とイワシクジラ (*B. borealis*) はいずれもヒゲクジラ亜目 (Mysticeti)、ナガスクジラ科 (Balaenopteridae) に属する成体体長 13m から 15m の中型の鯨類である。両種は日本列島の沿岸域から沖合域にかけて広く分布し、商業捕鯨の主要対象種として利用されてきた。両種は近接して分布し、外部形態も類似していたことから、近代捕鯨の開始当初は同一種と認識され、国際捕鯨委員会 (International Whaling Commission, IWC) による捕獲規制と捕獲統計上はイワシクジラとして記録されていた。しかし、両種の違いについては従前より一部の捕鯨業者には認識されており、イワシクジラは“北方型イワシクジラ”、ニタリクジラは“南方型イワシクジラ”と呼ばれてきた。1950 年代に当時の (財) 鯨類研究所の大村秀雄博士らの研究により“南方型イワシクジラ”が独立種 (ニタリクジラ) であることが明らかとなり、日本では 1955 年以降は識別して資源管理がなされるようになった (Omura, *et al.*, 1952; 大村, 1953; Omura and Fujino, 1954; Omura and Nemoto, 1955; Omura, 1959, 1977; 正木, 1975; Ohsumi, 1993, 1995; IWC, 2006)。

北西太平洋におけるニタリクジラの捕獲は、近代捕鯨導入以前の沿岸域での古式捕鯨に加えて、和歌山や三陸、小笠原で行われた基地式大型捕鯨 (1946-1987 年)、沖合域で行われた母船式捕鯨 (小笠原: 1946-1952 年、北洋: 1971-1979 年) により行われ、1946 年から 1987 年に商業捕鯨モラトリアムが導入されるまでの 41 年間に主に日本と旧ソビエトにより累積約 17,000 頭が捕獲された (Ohsumi, 1993, 1995)。

イワシクジラについては、ニタリクジラと同様に近代捕鯨以前の沿岸域での古式捕鯨に加えて、1910 年代以降の基地式大型捕鯨により年間数百頭が捕獲されると共に、沖合域の母船式捕鯨においても捕獲が行われた (Masaki, 1976; Horwood, 1987)。母船式捕鯨においては、1952 年に操業が開始された当初の主なヒゲクジラ類の捕獲対象種は、より高緯度海域に分布するシロナガスクジラ (*B. musculus*) とナガスクジラ (*B. physalus*)、ザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) であったが、これらの鯨種の資源の枯渇とともに主対象はイワシクジラへと移行した。年間数十から数百頭程度であったイワシクジラの捕獲は 1964 年以降急激に増加し、

1964年から1972年の間に毎年平均4,234頭が捕獲された (Masaki, 1976)。IWCは1975年に新管理方式 (New Management Procedure, NMP) を導入し、北太平洋のイワシクジラは保護資源 (MSYを達成する資源水準を10%以上下回る) に分類され、1976年以降北太平洋における同種の捕獲は禁止された。

商業捕鯨の禁止後、両種の資源は順調な回復傾向が認められており、現在の北西太平洋においては膨大な生物量が存在すると考えられている。2008年から2015年にかけて実施された目視調査により、北太平洋全域におけるニタリクジラの資源量は26,299頭と推定された (Hakamada *et al.*, 2017)。イワシクジラについては、北西太平洋 (北緯35度以北、東経170度以西) において2008年から2014年に行われた目視調査から5,086頭、東経170度以東の北東太平洋において2010年から2012年に行われた調査から29,632頭、北太平洋全域では34,718頭と推定されている (Hakamada and Matsuoka, 2015, 2016)。

北西太平洋に生息するニタリクジラには、東シナ海から黄海にかけて生息し、一部が鹿児島や高知などの日本列島南西部の沿岸域に來遊する沿岸型の系群と、黒潮以遠の沖合域に生息する沖合型の系群が存在する (Kawamura and Satake, 1976; Omura, 1977; Kato, *et al.*, 1996; Yoshida and Kato, 1999; 加藤, 2000; Kato, 2002; Kato and Perrin, 2008)。沿岸型、沖合型共に日本では捕鯨対象とされてきたが、近代捕鯨の主対象は沖合型の集団であった (Ohsumi, 1993, 1995)。日本列島南西部に來遊する沿岸型のニタリクジラについては、木白 (2012) により包括的な研究が行われ、土佐湾や鹿児島県の野間池沖において、距岸20海里以内の沿岸域に分布し、緩やかな季節回遊を行うもののほぼ周年滞在するとされている。沖合型ニタリクジラは北太平洋の北緯40度以南の海域に広く分布し、系群構造については遺伝情報や標識再捕、分布、年齢組成などを含めた検討の結果、現在では経度180度付近を境界として、東西に2系群が存在すると考えられている (Kishiro, 1996; IWC, 2017b; Pastene *et al.*, 2016a; Taguchi *et al.*, 2017)。

イワシクジラについては、商業捕鯨時代は北太平洋温帯域全域の沿岸から沖合まで広く分布していたが (Masaki, 1976; Horwood, 1987)、近年は沿岸域における分布はまれであり、沖合域に単一系群が分布すると考えられている (Kanda, *et al.*, 2015; Hakamada and Matsuoka, 2015,

2016; IWC, 2016; Pastene *et al.*, 2016b)。

両鯨種は近接した海域に分布し、混群を形成することもあるが、回遊生態には顕著な違いが認められる。イワシクジラは摂餌期である夏季に温帯から寒帯にかけて広く分布し、夏季の摂餌域と冬季の繁殖域間を季節回遊する定型的なナガスクジラ属鯨類の回遊様式をとることが知られている。一方ニタリクジラは暖海性で周年熱帯域から温暖域に生息し、繁殖域と摂餌域間の南北季節回遊が明瞭ではなく、かつ繁殖期も明瞭ではないなど他のナガスクジラ属鯨類とは異なる生態的特徴を持つことが知られている (Horwood, 1987; Kato and Perrin, 2008)。

鯨類の外部形態は系統進化と環境への適応に応じて変化するため、このような回遊生態の違いは両種が必要とする遊泳能力の違いに繋がり、推進器官である尾部形状等の外部形態や、筋肉の支持組織である骨格に何らかの差異が生じている可能性がある。また、摂餌海域において両種が利用可能な餌生物種は異なるため、それぞれの摂餌生態に適応した口部 (頭部) 形状に収斂していると考えられる。さらに回遊生態の違いは成長や成熟、繁殖様式にも影響を及ぼし、両種の生物学的特性値に差異が生じている可能性がある。

両種は商業捕鯨により多数の捕獲が行われたが、比較的体が大きく、測定が困難なことから、外部形態や骨格などの基礎的な生物情報に基づく研究例は少ない。特にニタリクジラについては、1950年代までイワシクジラと混同されており、1987年以降は商業捕鯨モラトリアムにより捕獲が停止したことから、研究例は限られている。また、ニタリクジラの体長情報については、北太平洋における商業捕鯨の捕獲制限体長として、最大体長の大きい南半球産のイワシクジラの値 (沿岸: 35ft (10.7m)、沖合: 40ft (12.2m)) が IWC により適用され、制限体長未滿の個体の捕獲が禁止されたため、性成熟付近の体長の個体が少ないことが報告されており (Ohsumi, 1993, 1995)、資源を代表する標本を用いた解析が望まれている。また、鯨類資源を適切に管理するためには、回遊や繁殖様式などの基本的な情報を把握する必要があるが、ニタリクジラの繁殖回遊生態の特異性のため、不明な点が多く残されている。

イワシクジラについては Masaki (1976) による包括的な研究があるが、商業捕鯨においては大型の個体を選択的に捕獲したことや、捕獲体長制限により小型個体の捕獲が禁止されて

いたため、解析に用いた標本の多くは大型個体に限定されている。

資源を適切に管理するためには、現時点における両種の資源状態を把握する必要があるが、北太平洋においては 1976 年のイワシクジラ捕獲禁止、1987 年のニタリクジラ商業捕獲停止以降、両鯨種の調査は資源量推定を目的とした目視調査と僅かなバイオブシー標本に限定されていた。

商業捕鯨の停止によりニタリクジラとイワシクジラの標本の蓄積は途絶えたが、2000 年より開始された第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPNII) により、沖合型のニタリクジラとイワシクジラについて新たな標本が得られている。また、JARPNII では制限体長を設定せずに捕獲を行っていることから、全ての成長段階を網羅したより代表性のある標本が収集されている。そこで本研究では、JARPNII で採集したニタリクジラとイワシクジラについて、外部形態や骨格数などの形態の特徴と、成長に伴う形態の変化、雌雄差及び種間差を明らかにすると共に、成長や性成熟等に関わる生物学的特性値を推定し、比較することにより両鯨種の繁殖・回遊生態の特徴を明らかにすることにより、両種の適切な資源管理に貢献することを目的として研究を行った。

第 1 章では両鯨種の外部形態について、成長に伴う変化及び雌雄差を検討し、さらに鯨種間の差異を明らかにした。第 2 章では主要な骨格（脊椎骨、肋骨、V 字骨）を構成する骨の数について同様に成長に伴う変化と雌雄差を検討すると共に、両種間での比較を行った。第 3 章では成長、性成熟、再生産など資源動態に関わる生物学的特性値を推定して比較すると共に、両鯨種の北西太平洋における棲み分けについて検討した。第 4 章では、総合考察として両鯨種間の形態及び生物学的特性値の特徴と生態的適応、さらに資源管理上の留意点について検討した。

第1章 ニタリクジラとイワシクジラの形態の比較—外部形態

1.1. ニタリクジラの分類の現状

北西太平洋におけるニタリクジラとイワシクジラの分類についての研究は、1950年代に大村らにより行われた (Omura, *et al.*, 1952; Omura and Fujino, 1954; 大村, 1959; Omura, 1959, 1966, 1977)。外部形態や骨格、クジラヒゲの形態等様々な分析の結果、両種は i) ニタリクジラの上顎上面には、左右に1本ずつの副稜線が存在する、ii) クジラヒゲの形状が異なり、イワシクジラのクジラヒゲはニタリクジラよりも細長い。また、クジラヒゲを構成する繊維はイワシクジラの方がニタリクジラよりも細い、iii) ニタリクジラは畝の後端が臍に達するが、イワシクジラは臍に達しない、iv) 頭骨形状が異なり、イワシクジラの吻部はニタリクジラよりも下方に湾曲するとともに、上顎骨側面も下方に湾曲する、v) ニタリクジラの脊椎骨棘突起は、イワシクジラよりも後方に傾いている、vi) ニタリクジラの脊椎骨数が54-55であるのに対し、イワシクジラは56-57、等の様々な形質に違いがあることから、当時捕鯨業者により“南方型イワシクジラ”と呼ばれていたクジラが、イワシクジラとは別種のニタリクジラであると結論づけた (Omura, *et al.*, 1952; Omura, 1959)。

ニタリクジラの世界的分類については、現在も議論が継続している。ニタリクジラの最初の報告は Anderson (1878) によるものであり、1871年に英領ビルマに座礁した標本をもとに、*Balaenoptera edeni* として報告された。その後南アフリカで採集されたクジラから、Olsen (1913) はナガスクジラ属の新種として *B. brydei* を報告した。Junge (1950) は頭骨形態の比較から、両者は同一種であり、*B. brydei* は *B. edeni* のシノニムであると主張し、Omura (1959) や Best (1960) がこれをサポートした結果、ニタリクジラの学名は *B. edeni* に統一された (Ivashin, 1980)。しかしながらその後も南アフリカ近海における沿岸型と沖合型の存在や、カリフォルニア湾など特定の海域に地域個体群が生息することが報告され、また海域間の遺伝的差異からもニタリクジラを1種とすることに対する疑問が提唱され、Rice (1998) は *B. brydei* と *B. edeni* を併記した (Soot-Ryen, 1961; Best, 1977; Wada and Numachi, 1991; Tershy, 1992; Dison, *et al.*, 1996; Urbán and Flores, 1996; Kato, *et al.*, 1996)。

Wada *et al.* (2003) は遺伝子解析と頭骨形態を用いた解析により、東南アジアの低緯度海域から日本列島南西部に分布し、ニタリクジラの一系群と考えられてきたクジラを新種ツノシマクジラ *B. omurai* として報告するとともに、*B. edeni* と *B. brydei* を別種とすることを提案し、北西太平洋に生息する沖合型は *B. brydei*、沿岸型は *B. edeni* であるとした (大石ら, 2004)。

その後も両者の分布や系統について研究が進められているが、メキシコ湾に *B. brydei* と *B. edeni* の中間型の遺伝子型を示す集団が存在するなどの報告もあり、現在もまだ結論には至っていない (Yoshida and Kato, 1999; Best, 2001; LeDuc and Taylor, 2003; Sasaki *et al.*, 2006; Yamada, *et al.*, 2006, 2008; Kanda, *et al.*, 2007; 大石ら, 2009; Bijukumar *et al.*, 2012; Kershaw, *et al.*, 2013; Rosel and Wilcox, 2014; Pastene *et al.*, 2015)。国際捕鯨委員会 (International Whaling Commission, IWC) は現在ツノシマクジラを独立種とし、ニタリクジラについては、複数種が含まれるとの注釈付きで *B. edeni* として扱うこととしている (IWC, 2001a)。

上述の状況を考慮し、本研究で対象とする北西太平洋の沖合型ニタリクジラについては、Kato and Perrin (2017) に従い *B. edeni brydei* として扱うこととする。

1.2. 第二期北西太平洋鯨類捕獲調査(JARPNII)

北西太平洋鯨類捕獲調査（Japanese Whale Research Program under Special Permit in the Western North Pacific, 略称 JARPNI）は国際捕鯨取締条約第八条に基づき、日本政府が一般財団法人日本鯨類研究所に与えた特別再捕許可の下で、ミンククジラ（*B. acutorostrata*）の系群構造解明を目的として 1994 年から実施された（Government of Japan, 1994; IWC, 2001b）。1999 年に第一期の調査が終了した後、2000 年からは新たに i) 鯨類の摂餌生態の解明、ii) 鯨類の汚染物質の蓄積分析による海洋汚染調査、iii) 鯨類の系群構造の解明、を目的とした第二期の調査（JARPNII）が開始された（Government of Japan, 2000, 2002）。JARPNII は 2 年間の予備調査の後、本格調査が開始され、2016 年までの 17 年間にわたって調査が行われた（IWC, 2017a）。JARPNII は、宮城県鮎川及び北海道釧路を中心とした半径 50 海里内において小型捕鯨船により行われる沿岸域調査と、北緯 35 度以北、東経 170 度以西において、調査母船日新丸と大型捕鯨船を用いて行われる沖合域調査から構成される（Figure 1-1）。さらにそれぞれの調査は鯨類標本の採集と生物調査を行う鯨類捕獲調査、資源量推定を主目的とした鯨類目視調査及び鯨類の餌生物を対象として、計量魚探やネット採集を行う餌環境調査から構成される。調査対象鯨種は、第一期のミンククジラその他、調査海域に存在する生物量の多いニタリクジラ及びマッコウクジラ（*Physeter macrocephalus*）が追加され、本格調査となった 2002 年からはさらにイワシクジラも加わった。鯨体の生物調査においては、調査目的の達成に必要な胃内容物調査、DNA 分析用標本採集、汚染物質分析用各種組織の採集等の調査項目に加えて、外部形態の詳細計測や骨格数の計測、年齢形質である耳垢栓や生殖腺の採集など、様々な基礎的生物情報が収集された。本研究では、2000 年から 2016 年に実施された JARPNII で採集されたニタリクジラとイワシクジラを材料とした。

なお、筆者は 17 回の JARPNII 調査のうち、2000-2003、2006、2009、2012-2013、2015-2016 年の計 10 回の調査に生物調査員もしくは調査団長として参加した。

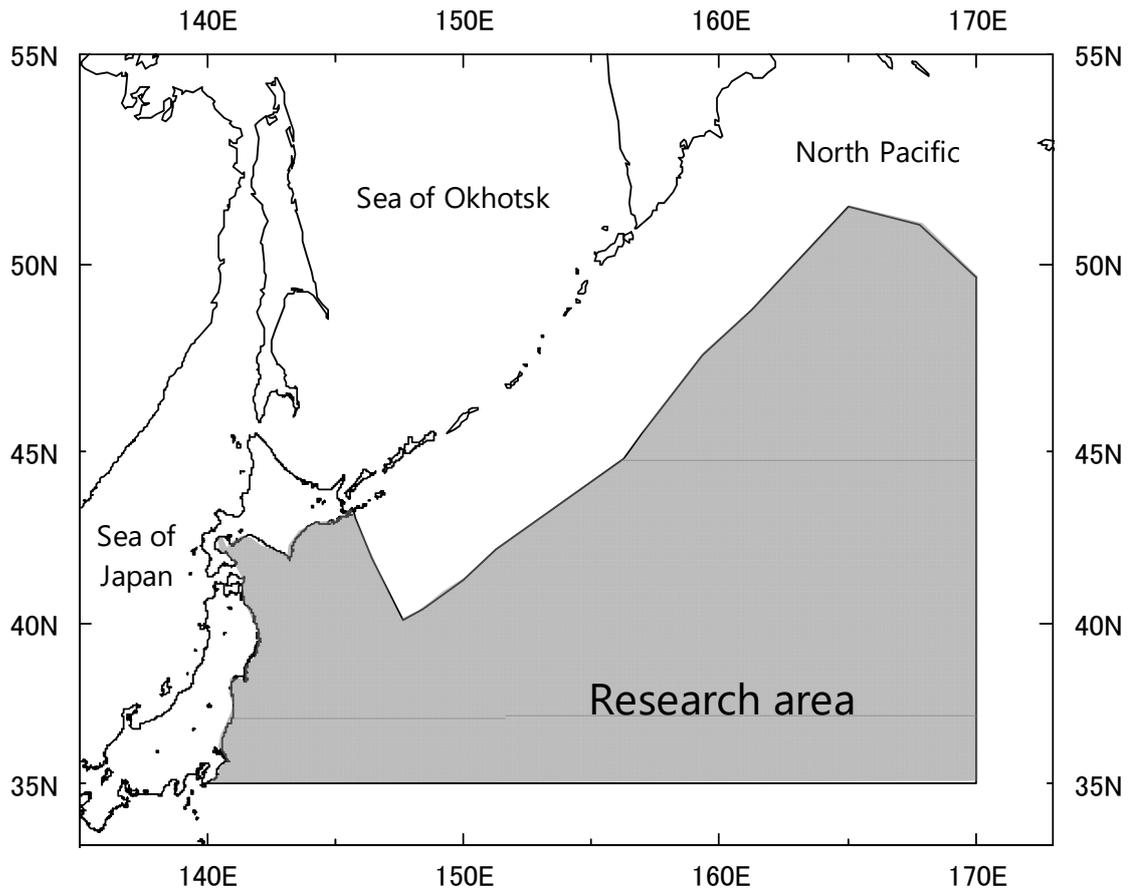


Figure 1-1 Research area of JARPNII offshore component.

1.3. 背景

生物の外部形態は、系統進化と環境への適応に応じて変化するため、それぞれの集団が生息する環境や生態により異なると考えられる (Webb, 1884a, 1984b; Woodward *et al.*, 2006)。このため、ナガスクジラ属鯨類においては、外部形態を用いた種判別や系群判別が行われてきた (Omura and Sakiura, 1956; Ohsumi, 1960; Kawamura and Satake, 1976; Best, 1977, 1985; Doroshenko, 1979; Arnold *et al.*, 1987; Christensen *et al.*, 1990; Jover, 1992; Kato *et al.*, 1992; Kato and Yoshioka, 1995; Gilpatrick and Perryman, 2008; Hakamada and Bando, 2009; 坂東ら, 2016; Bando and Hakamada, 2016)。

哺乳類の外部形態は成長に伴って変化するため、集団間で形態を比較する際にはそれぞれの集団の成長様式を明らかにした上で解析を行う必要がある。ナガスクジラ属鯨類の成長に伴う外部形態の変化については、シロナガスクジラ (*B. musculus*) やナガスクジラ (*B. physalus*)、イワシクジラについて報告があるが、商業捕鯨標本由来のため小型個体の標本数が少ないなど、検討が十分ではないものが多い (Mackintosh and Wheeler, 1929; Matthews, 1938; Fujino, 1954; Ohsumi, 1960)。

ナガスクジラ属鯨類は呑み込み型と呼ばれる独特の摂餌方式をとり、頭部から腹部にかけて蛇腹状に形成された畝を広げて餌生物を海水と共に口腔内に大量に取り込み、クジラヒゲで餌生物を漉しとりつつ海水のみを排出することにより、群集性で遊泳力の弱いプランクトン類から遊泳性の魚類まで様々な餌生物を捕食する (Nemoto, 1959; Kawamura, 1973, 1980, 1982; Arnold *et al.*, 2005; Croll *et al.*, 2008; Konishi *et al.*, 2009)。呑み込み型摂餌は周囲の水の抵抗を受けるため、口腔内に含む海水量の増大に伴って必要なエネルギーコストも増加し、頭部形状は種毎に適切な値に収束すると考えられる (Woodward *et al.*, 2006; Ralls and Mesnick, 2008; Goldbogen *et al.*, 2007, 2010, 2012, 2013)。

ニタリクジラの外部形態については断片的な報告は存在するものの、小型個体が含まれていないため、特に成長に伴う変化についての解析が不十分であったとされている (Omura *et al.*, 1952; Omura and Fujino, 1954)。イワシクジラについては南極海の系群についての研究例が報告されているが (Matthews, 1938)、ニタリクジラと同様に小型個体の標本数が少ないため

に成長に伴う変化の解析は十分ではなく、また、北太平洋の系群については研究例が存在しない。そこで本章では、北西太平洋に生息するニタリクジラとイワシクジラについて、成長に伴う外部形態の変化を検討した。また、ナガスクジラ属鯨類の外部形態には雌雄差があり、生殖溝及び乳溝の位置に違いがあると共に、性成熟及び肉体成熟体長が異なることが知られている (Lockyer, 1984a)。このため、雌雄間の成長様式の違いについても検討した。また、成長がほぼ停止すると考えられる高齢個体について、雌雄間及び両種間の形態の比較を行った。さらにナガスクジラ属の他鯨種について外部形態計測値を文献から収集し、ナガスクジラ属鯨類における形態の比較を行った。

1.4. 材料と方法

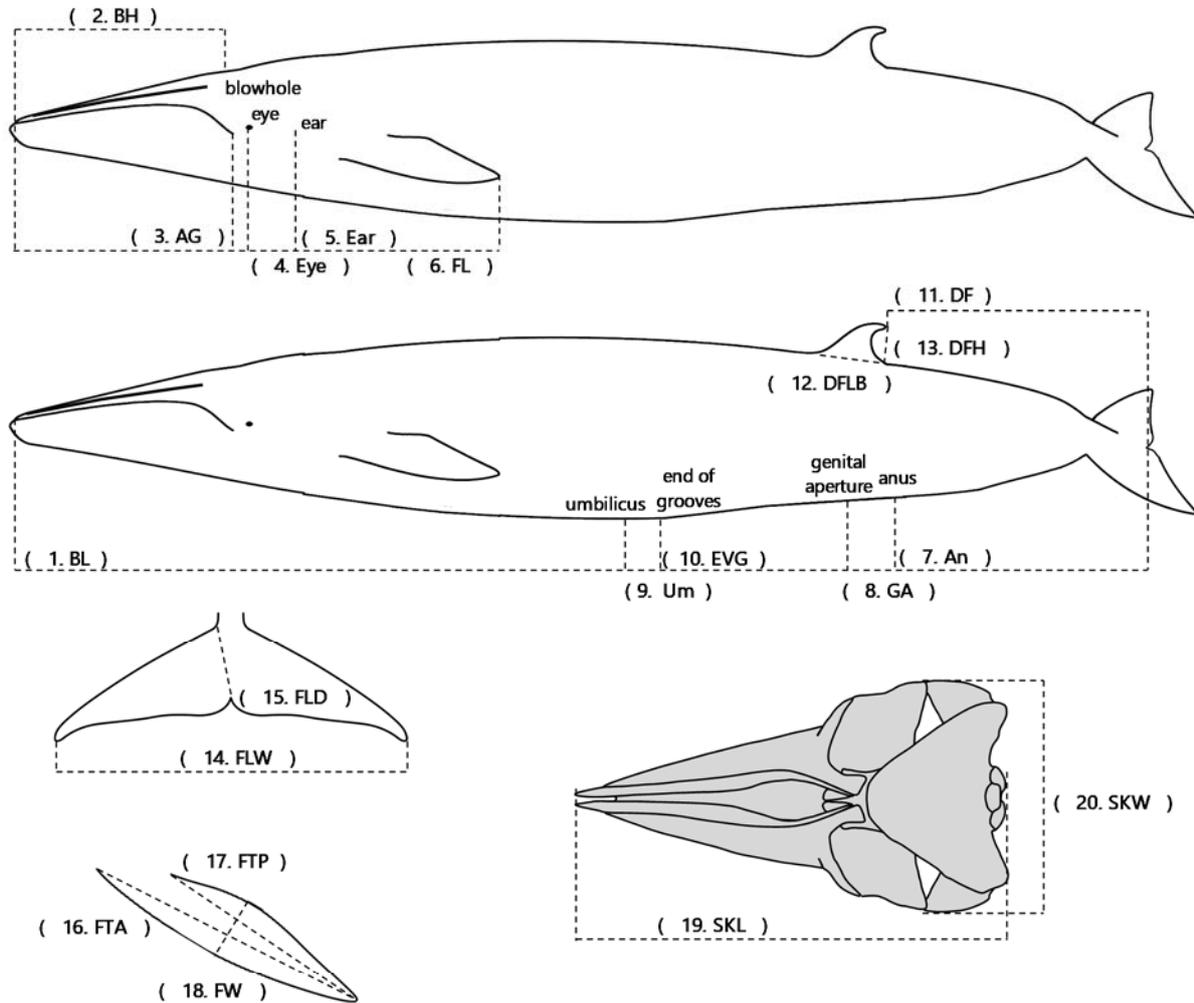
1.4.1. 材料と計測方法

2000-2016年のJARPNIIで採集されたニタリクジラ730個体(雄:314個体、雌:416個体)及びイワシクジラ1354個体(雄:618個体、雌:736個体)を解析に用いた(Table 1-1)。鯨体の両端に計測ポールを設置した状態で、上顎先端から尾鰭分岐点までの体軸に平行な直線長(体長:BL)をスチールメジャーにより測定し、さらに19箇所の形態を測定した(Figure 1-2)。計測部位1(BL)から部位11(DF)については、体軸に沿ってスチールメジャーを張った状態で、体軸に沿った長さを測定し、その他の計測部位については計測点間の距離を直接測定した。測定は形状に応じてメジャーやノギス、折尺等を用いて1cm単位で測定し、背鰭基底長(DFLB)、背鰭高さ(DFH)、尾鰭奥行き(FW)、頭骨長(SKL)及び頭骨幅(SKW)については0.1cm単位で測定した。

年齢査定は耳垢栓に形成された成長層の数を計測することにより行った(詳細は第3章参照)。

Table 1-1. Number of Bryde's and sei whales collected and body proportions were measured during 2000-2016 JARPNII.

Year	Bryde's whale			Sei whale		
	Male	Female	Total	Male	Female	Total
2000	21	22	43			
2001	17	33	50			
2002	25	25	50	15	24	39
2003	19	31	50	23	27	50
2004	19	31	50	47	53	100
2005	21	29	50	51	49	100
2006	21	29	50	48	52	100
2007	23	27	50	54	46	100
2008	30	20	50	44	56	100
2009	18	32	50	46	54	100
2010	25	25	50	43	57	100
2011	20	30	50	54	41	95
2012	11	23	34	44	56	100
2013	13	15	28	44	56	100
2014	6	19	25	38	52	90
2015	14	11	25	29	61	90
2016	11	14	25	38	52	90
Total	314	416	730	618	736	1354



- | | |
|-----------------------|--------------------|
| 1. BL: 体長(上顎先端—尾鰭分岐点) | 11. DF: 尾鰭分岐点—背鰭先端 |
| 2. BH: 上顎先端—噴気孔 | 12. DFLB: 背鰭基底長 |
| 3. AG: 上顎先端—口角 | 13. DFH: 背鰭高さ |
| 4. Eye: 上顎先端—目 | 14. FLW: 尾鰭幅 |
| 5. Ear: 上顎先端—耳 | 15. FLD: 尾鰭奥行き |
| 6. FL: 上顎先端—胸鰭先端 | 16. FTA: 胸鰭先端—基部前端 |
| 7. An: 尾鰭分岐点—肛門 | 17. FTP: 胸鰭先端—基部後端 |
| 8. GA: 尾鰭分岐点—生殖溝 | 18. FW: 胸鰭最大幅 |
| 9. Um: 尾鰭分岐点—臍 | 19. SKL: 頭骨長 |
| 10. EVG: 尾鰭分岐点—畝後端 | 20. SKW: 頭骨幅 |

Figure 1-2. Measurement points for the body proportions of Bryde's and sei whales. Measurement points were selected according to the manner of Mackintosh and Wheeler (1929).

1.4.2. 方法

成長にともなう各計測部位の変化の検討は、それぞれの計測部位について、測定値の体長比を算出することにより行った。各計測部位について体長と体長比の関係を図示し、LOWESS (Locally weighted scatterplot smoothing) を当てはめた (Bando *et al.*, 2017)。

さらに各計測部位の成長パターンを検討するため、以下の成長式を用いて成長パターンの検討及び雌雄間、鯨種間の比較を行った。

$$Y = \beta X^\alpha$$

ここで X は体長、 Y は各計測部位の長さ、 α は相対成長係数、 β は初期成長定数を示す。雌雄それぞれについて成長式を推定し、 $\alpha > 1$ の場合は優成長 (体長の増大と共に割合上昇)、 $\alpha < 1$ の場合は劣成長 (体長の増大と共に割合低下)、 1 と統計的有意差 (以下有意差) のない場合は等成長 (体長の増大による割合の変化なし) とした。さらに雌雄差を検討するため成長式を対数変換し、 α 及び $\log\beta$ について、 t 検定を用いて比較した。さらに鯨種間についても同様に成長式の係数を比較した。

ニタリクジラ、イワシクジラともに 20 歳頃に成長が停止すると考えられるため (第 3 章参照)、雌雄間及び鯨種間の比較は、20 歳以上の個体を抽出し、各測定部位の体長比を t 検定により比較した。さらにナガスクジラ属の他鯨種における外部形態情報を文献から収集し、ニタリクジラ及びイワシクジラと比較することにより、ナガスクジラ属鯨類における外部形態の相違を検討した。上記の解析には Microsoft Excel® 及び R 3.3.2 (R Development Core Team, 2016) を使用した。

1.5. 結果

1.5.1. 成長に伴う変化

ニタリクジラとイワシクジラにおける体長に対する各計測値の体長比を Figure 1-3 及び Figure 1-4 に示した。

i) 頭部及び胸部

ニタリクジラにおける体長に対する上顎先端-噴気孔の割合 (BH) は雌雄共に体長約 8m から 11-12m 付近にかけて約 1%上昇し、その後ほぼ一定となった。頭部に関連する測定部位 (上顎先端-口角 (AG)、上顎先端-目 (Eye)、上顎先端-耳 (Ear)、頭骨長 (SKL)) も同様の変動傾向を示し、体長 11-12m 付近まで上昇した後安定した。上顎先端-胸鰭先端 (FL) には頭部及び胸部が含まれ、頭部関連の測定部位と同様に体長 11-12m 付近まで 1%程度の上昇が認められたが、その後は低下した。イワシクジラの頭部関連部位 (BH, AG, Eye, Ear, SKL) 及び上顎先端-胸鰭先端 (FL) も同様の変動傾向を示し、頭部関連部位が体長 12-13m 付近まで上昇したのち安定したのに対し、FL は体長 12-13m にかけて上昇した後約 1%低下した。頭骨幅 (SKW) については両鯨種で傾向が異なり、ニタリクジラの頭骨幅が全体長範囲において直線的に上昇したのに対し、イワシクジラの頭骨幅は体長 12-13m 付近まで上昇した後、雄は安定し、雌は緩やかに上昇した。

ii) 腹部及び尾部

ニタリクジラの尾部に関連する測定部位 (尾鰭分岐点-肛門 (An)、尾鰭分岐点-生殖溝 (GA) 及び尾鰭分岐点-背鰭後端 (DF)) は、体長の増加と共に直線的に約 2%低下した。尾部及び腹部の一部が含まれる尾鰭分岐点-臍 (Um) 及び尾鰭分岐点-畝後端 (EVG) は、体長 11-12m にかけて約 2%低下した後安定した。イワシクジラも同様の変動傾向を示し、尾部関連の測定部位 (An, GA, DF) は体長の増大と共にほぼ直線的に低下したのに対し、Um と EVG は体長 12-13m まで直線的に低下した後、安定もしくは緩やかに低下した。

iii) 背鰭、尾鰭、胸鰭

ニタリクジラの背鰭は、体長の増大と共に基底長 (DFLB) が緩やかに低下したのに対し、背鰭高 (DFH) は体長約 11m までほぼ一定の値を示した後、1%程度低下した。尾鰭形状は、幅 (FLW)、奥行き (FLD) 共に、直線的に低下し、低下の割合は尾鰭幅で 2%、奥行きで 0.5%程度であった。胸鰭形状 (FTA, FTP, FW) はいずれも体長 11-12m にかけて安定あるいは緩やかな上昇傾向を示した後、約 0.5%低下した。イワシクジラの各鰭も同様の変動傾向を示し、背鰭基底長 (DFLB) が緩やかに低下したのに対し、背鰭高さ (DFH) は体長 12-13m にかけてほぼ一定の値を示した後、緩やかに低下した。尾鰭は幅 (FLW)、奥行き (FLD) いずれも緩やかな低下傾向を示し、胸鰭 (FTP, FTA, FW) は体長 12-13m 付近まで一定の値を保った後低下した。

iv) 胸部及び腹部の成長様式

胸部の長さの指標を頭骨後端から胸鰭先端間の距離、腹部の指標を胸鰭先端から肛門間の距離として、以下の式により胸部長及び腹部長を算出した。

$$\text{胸部長} = \text{上顎先端-胸鰭先端 (FL)} - \text{頭骨長 (SKL)}$$

$$\text{腹部長} = \text{体長 (BL)} - \text{上顎先端-胸鰭先端 (FL)} - \text{尾鰭分岐点-肛門 (An)}$$

ニタリクジラの胸部長は体長 11-12m にかけて安定した後、約 0.5%低下した (Figure 1-5)。イワシクジラの胸部長も同様に体長 12-13m にかけて安定した後緩やかに低下した (Figure 1-6)。腹部長については、ニタリクジラは体長 11-12m まで 32%前後で安定したが、その後約 2%急激に上昇した (Figure 1-5)。イワシクジラの腹部長も同様の変動傾向を示し、体長 12-13m まで安定した後約 1%上昇した (Figure 1-6)。

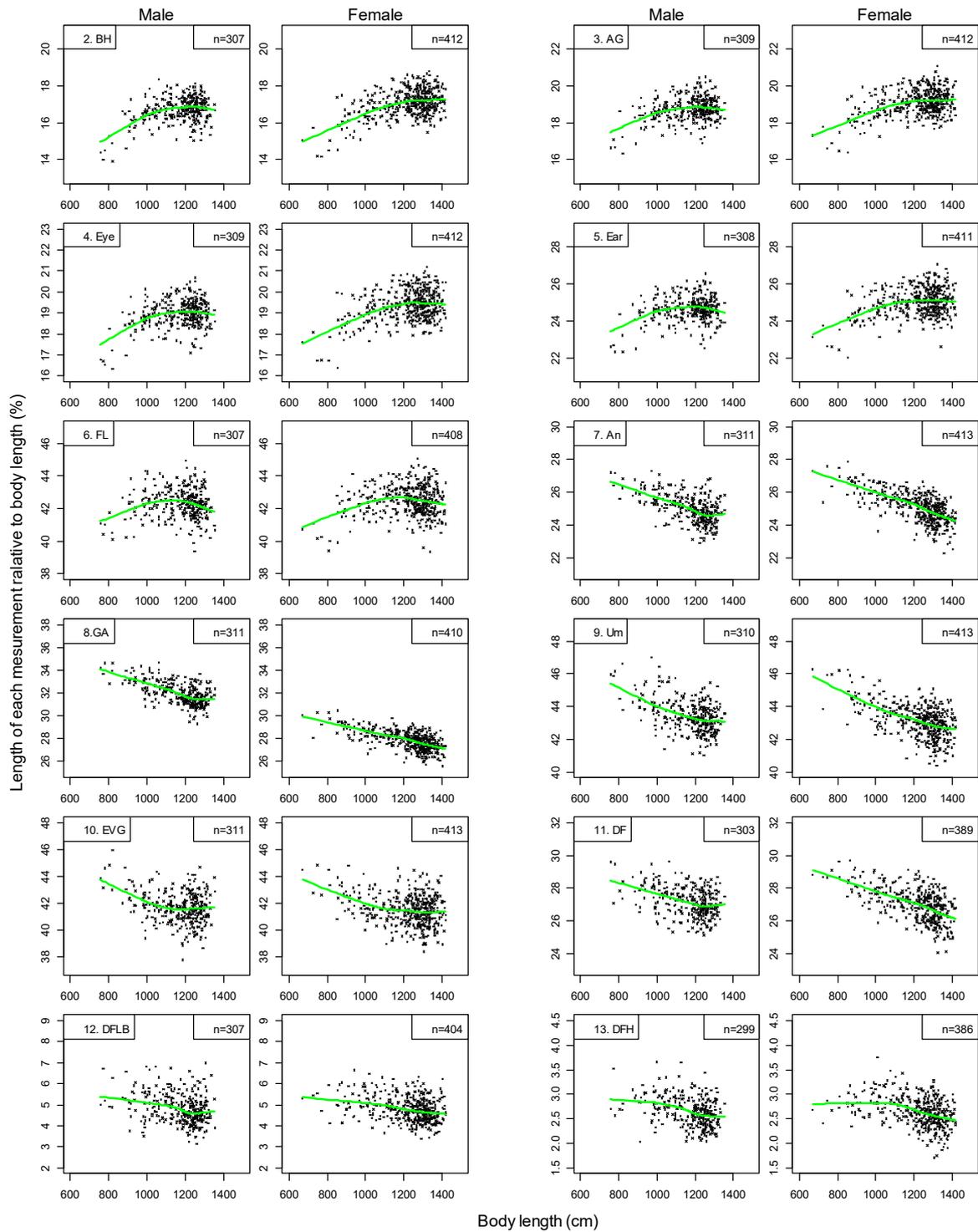


Figure 1-3. Changes in the proportion of each measurement to the body length in Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves.

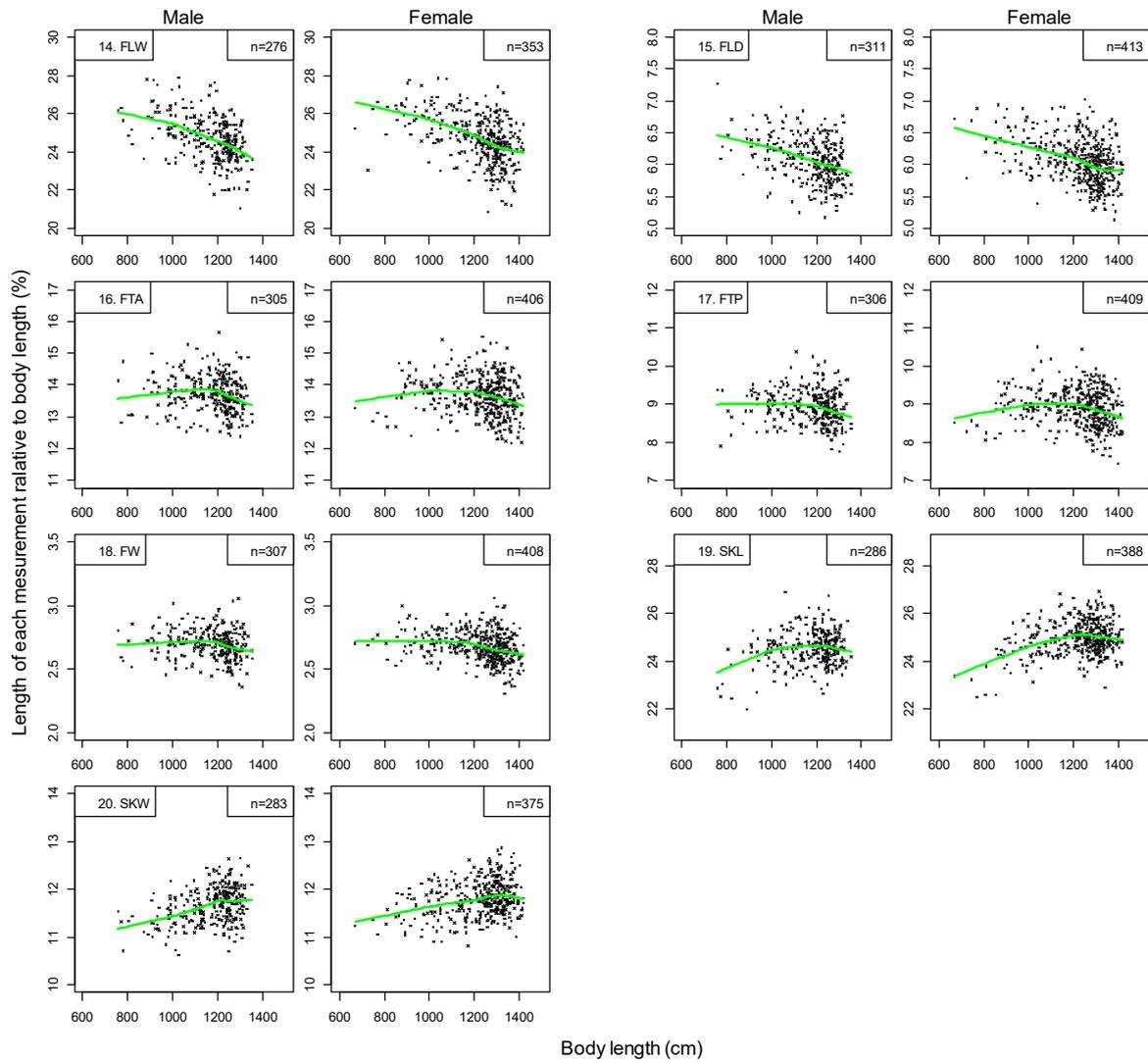


Figure 1-3. Continued.

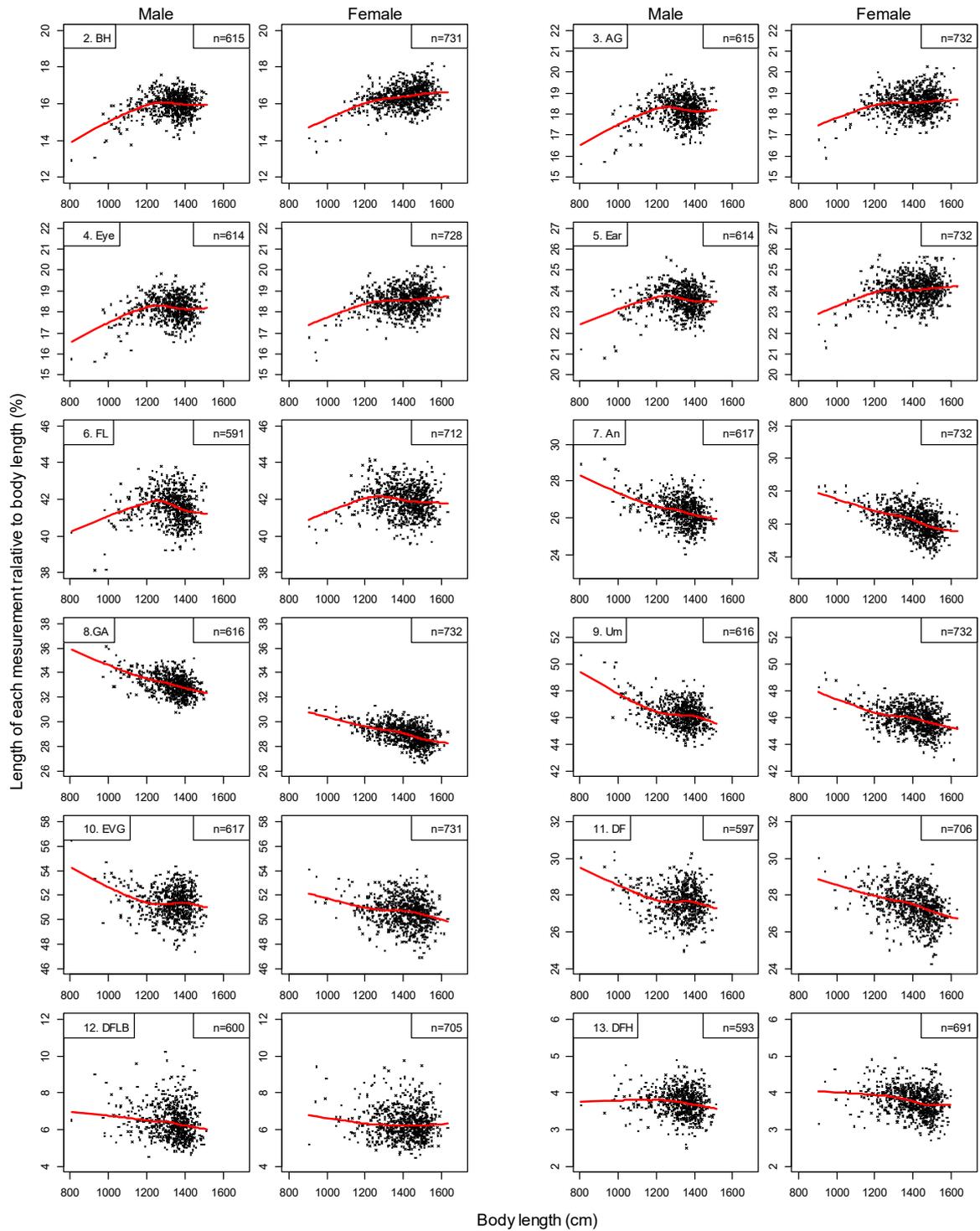


Figure 1-4. Changes in the proportion of each measurement to the body length in sei whales. Red lines are LOWESS curves.

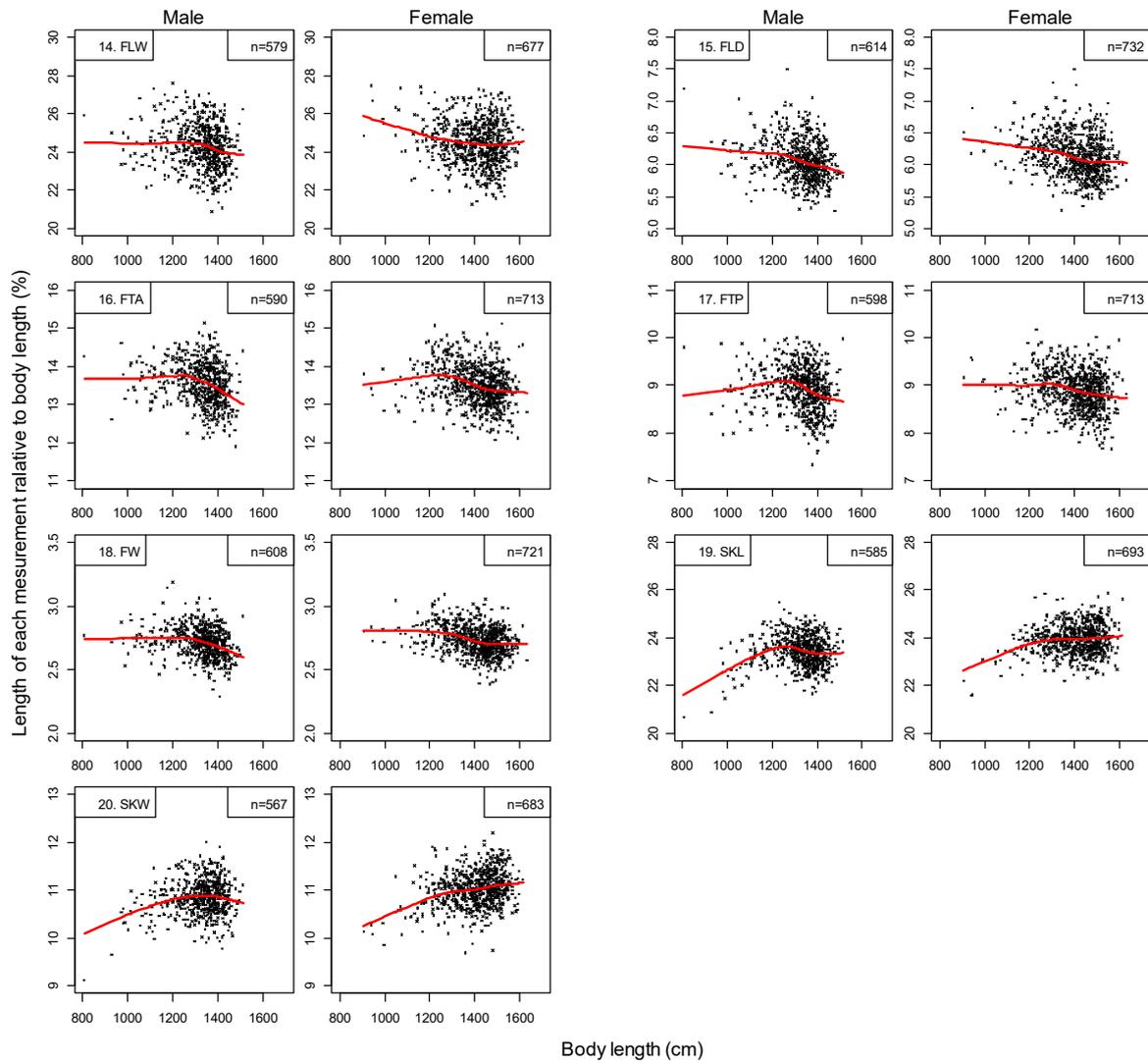


Figure 1-4 Continued.

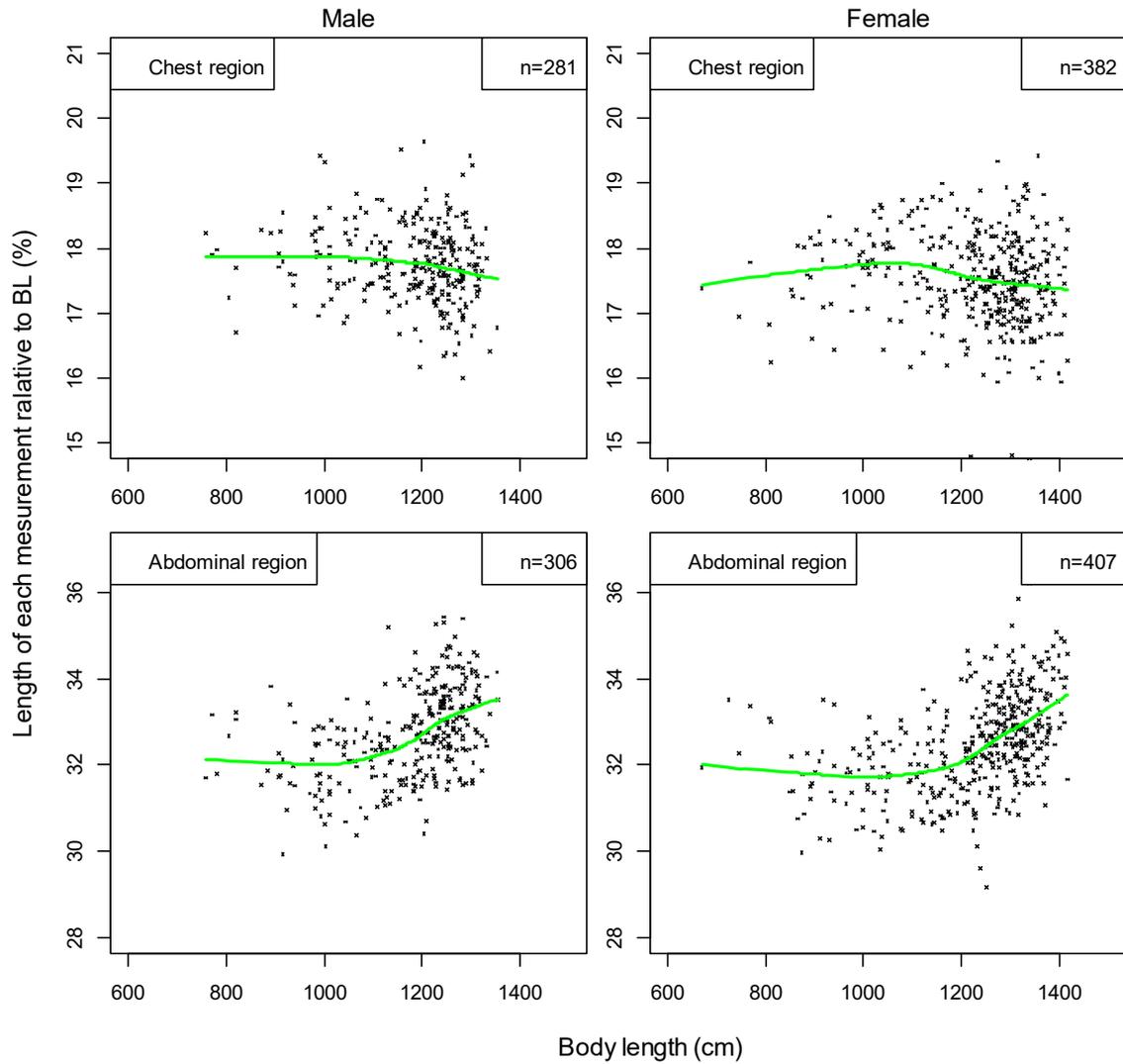


Figure 1-5. Changes in the proportions of the chest (upper) and abdominal (lower) regions to the body length in Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves. Length of the chest region was calculated by subtracting SKL (tip of premaxilla to occipital condyle) from FL (Tip of snout to tip of flipper), and the length of the abdominal region was calculated by subtracting FL and An (notch of flukes to anus) from BL (body length).

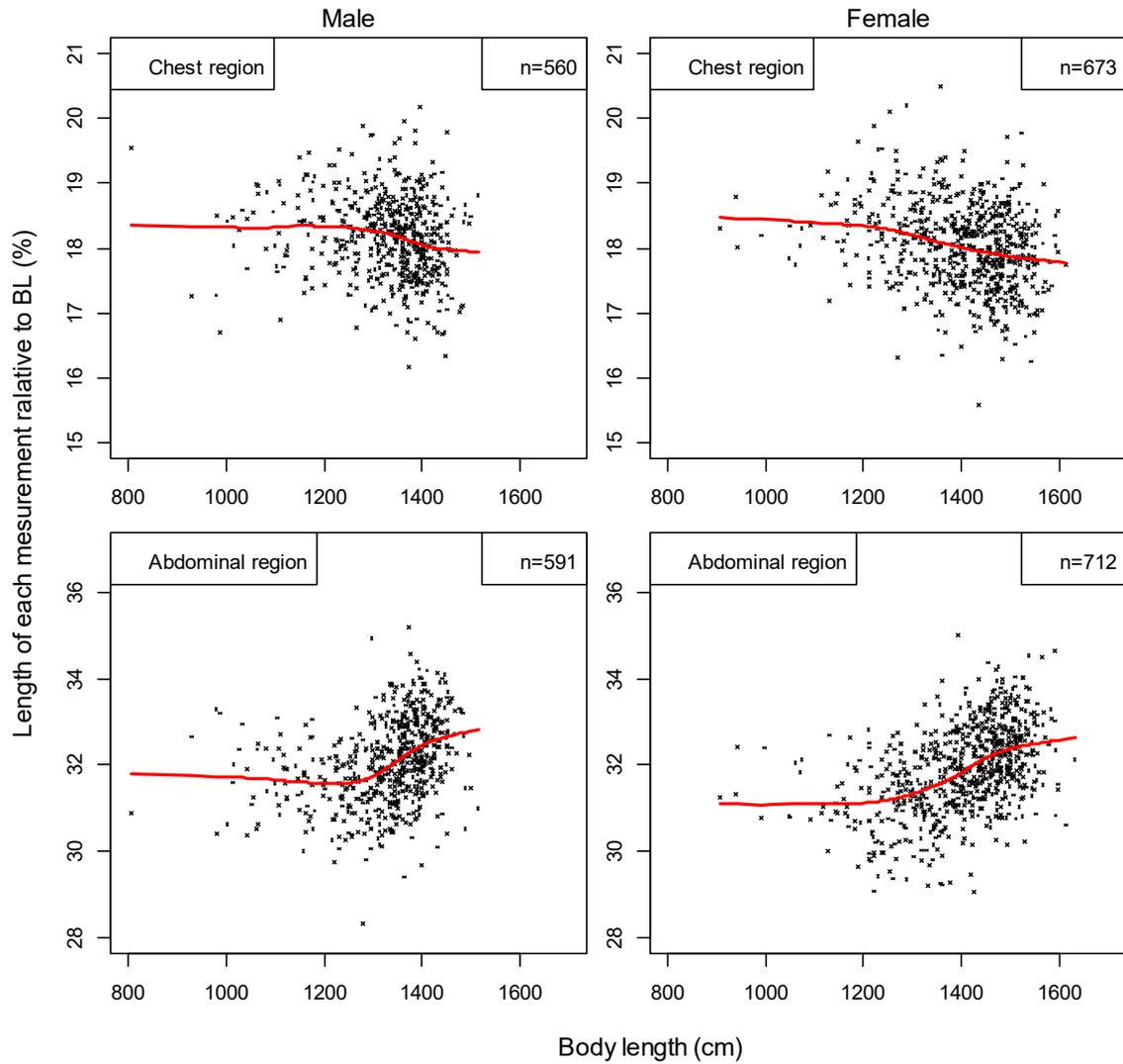


Figure 1-6. Changes in the proportions of the chest (upper) and abdominal (lower) regions to the body length in sei whales. Red lines are LOWESS curves. Length of the chest region was calculated by subtracting SKL (tip of premaxilla to occipital condyle) from FL (Tip of snout to tip of flipper), and the length of the abdominal region was calculated by subtracting FL and An (notch of flukes to anus) from BL (body length).

1.5.2. 成長パターン

ニタリクジラとイワシクジラにおいて、成長式の相対成長係数 (α) から算出された各部位の成長パターンを Table 1-2 及び Table 1-3 に示した。ニタリクジラの頭部関連の測定部位 (BH, AG, Eye, Ear, SKL, SKW) は雌雄共にいずれも優成長を示した。上顎先端-胸鰭先端 (FL) については雄は等成長、雌は優成長を示し、腹部及び尾部関連の測定部位 (An, GA, Um, EVG, DF) は雌雄共に全て劣成長を示した。背鰭 (DFLB, DFH) 及び尾鰭 (FLW, FLD) も同様に劣成長を示し、胸鰭については雄の胸鰭先端-胸鰭基部前端 (FTA) が等成長を示した以外は劣成長を示した。

イワシクジラにおいてもほぼ同様の成長パターンが検出され、頭部関連部位 (BH, AG, Eye, Ear, SKL, SKW) は雌雄共に優成長を示した。上顎先端-胸鰭先端 (FL) についてはニタリクジラと異なり、雌雄共に等成長を示した。腹部及び尾部関連部位 (An, GA, Um, EVG, DF) は全て劣成長を示し、背鰭 (DFLB, DFH)、尾鰭 (FLW, FLD) 及び胸鰭 (FTA, FTP, FW) についても全て劣成長を示した。

Table 1-2. Measurement points, coefficients and sex-based differences in the allometric equations and relative growth patterns of the western North Pacific Bryde’s whales. The probability indicates the significance of deviation of each allometric coefficient from a value of 1 (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$). The relative growth pattern was classified as “Positive” or “Negative” when the allometric coefficient was significantly larger or smaller than 1 and as “Isometric” when the allometric coefficient was not significantly different from 1.

Bryde's whale						Relative growth pattern		Sexual difference	
Measurement	Abbreviation	Sex	n	α	$\ln\beta$	Probability (p -value)	Growth pattern	α	$\ln\beta$
2	Tip of snout to blowhole	BH	Male	307	1.151	-2.855	**	Positive	**
			Female	412	1.174	-3.003	**	Positive	
3	Tip of snout to angle of gape	AG	Male	309	1.100	-2.380	**	Positive	**
			Female	412	1.126	-2.548	**	Positive	
4	Tip of snout to eye	Eye	Male	309	1.107	-2.418	**	Positive	**
			Female	412	1.122	-2.509	**	Positive	
5	Tip of snout to ear	Ear	Male	308	1.060	-1.827	**	Positive	**
			Female	411	1.081	-1.962	**	Positive	
6	Tip or snout to tip of flipper	FL	Male	307	1.008	-0.918	**	Isometric	**
			Female	408	1.025	-1.034	**	Positive	
7	Notch of flukes to anus	An	Male	311	0.833	-0.208	**	Negative	**
			Female	413	0.818	-0.095	**	Negative	
8	Notch of flukes to genital aperture	GA	Male	311	0.832	0.044	**	Negative	**
			Female	410	0.852	-0.234	**	Negative	
9	Notch of flukes to umblicus	Um	Male	310	0.905	-0.163	**	Negative	**
			Female	413	0.899	-0.121	**	Negative	
10	Notch of flukes to end of ventral grooves	EVG	Male	311	0.931	-0.387	**	Negative	**
			Female	413	0.934	-0.414	**	Negative	
11	Notch of flukes to tip of dorsal fin	DF	Male	303	0.893	-0.548	**	Negative	**
			Female	389	0.837	-0.152	**	Negative	
12	Dorsal fin, length at base	DFLB	Male	307	0.638	-0.490	**	Negative	*
			Female	404	0.723	-1.076	**	Negative	
13	Dorsal fin, height	DFH	Male	299	0.663	-1.257	**	Negative	**
			Female	386	0.679	-1.357	**	Negative	
14	Flukes, width tip to tip	FLW	Male	276	0.812	-0.071	**	Negative	**
			Female	353	0.822	-0.136	**	Negative	
15	Flukes, depth	FLD	Male	311	0.816	-1.505	**	Negative	**
			Female	414	0.820	-1.530	**	Negative	
16	Flipper, tip to anterior insertion	FTA	Male	305	0.962	-1.721	**	Isometric	**
			Female	406	0.955	-1.674	*	Negative	
17	Flipper, tip to posterior insertion	FTP	Male	306	0.945	-2.030	*	Negative	**
			Female	409	0.955	-2.105	*	Negative	
18	Flipper, maximum width	FW	Male	307	0.955	-3.297	*	Negative	**
			Female	408	0.912	-2.995	**	Negative	
19	Skull length: tip of premaxilla to occipital condyle	SKL	Male	286	1.059	-1.818	**	Positive	**
			Female	375	1.074	-1.914	**	Positive	
20	Greatest width of skull	SKW	Male	283	1.108	-2.911	**	Positive	**
			Female	375	1.075	-2.670	**	Positive	

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Table 1-3. Measurement points, coefficients and sex-based differences in the allometric equations and relative growth patterns of the western North Pacific sei whales. The probability indicates the significance of deviation of each allometric coefficient from a value of 1 (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$). The relative growth pattern was classified as “Positive” or “Negative” when the allometric coefficient was significantly larger or smaller than 1 and as “Isometric” when the allometric coefficient was not significantly different from 1.

Seiwhale						Relative growth pattern		Sexual difference	
Measurement	Abbreviation	Sex	n	α	$\ln\beta$	Probability (p -value)	Growth pattern	α	$\ln\beta$
2 Tip of snout to blowhole	BH	Male	615	1.125	-2.734	**	Positive	*	**
		Female	731	1.175	-3.078	**	Positive		
4 Tip of snout to angle of gape	AG	Male	614	1.067	-2.186	**	Positive		**
		Female	728	1.098	-2.398	**	Positive		
3 Tip of snout to eye	Eye	Male	615	1.058	-2.122	**	Positive		**
		Female	732	1.083	-2.286	**	Positive		
5 Tip of snout to ear	Ear	Male	614	1.028	-1.643	*	Positive	*	**
		Female	732	1.061	-1.869	**	Positive		
6 Tip or snout to tip of flipper	FL	Male	591	0.996	-0.848		Isometric		**
		Female	712	0.990	-0.794		Isometric		
7 Notch of flukes to anus	An	Male	617	0.870	-0.398	**	Negative	**	**
		Female	732	0.821	-0.044	**	Negative		
8 Notch of flukes to genital aperture	GA	Male	616	0.844	0.012	**	Negative		**
		Female	732	0.835	-0.041	**	Negative		
9 Notch of flukes to umbilicus	Um	Male	616	0.911	-0.131	**	Negative		**
		Female	732	0.909	-0.122	**	Negative		
10 Notch of flukes to end of ventral grooves	EVG	Male	617	0.952	-0.321	**	Negative		**
		Female	731	0.939	-0.238	**	Negative		
11 Notch of flukes to tip of dorsal fin	DF	Male	597	0.928	-0.771	**	Negative	**	**
		Female	706	0.855	-0.248	**	Negative		
12 Dorsal fin, length at base	DFLB	Male	600	0.735	-0.848	**	Negative		**
		Female	705	0.871	-1.834	*	Negative		
13 Dorsal fin, height	DFH	Male	593	0.846	-2.189	**	Negative	*	**
		Female	691	0.708	-1.170	**	Negative		
14 Flukes, width tip to tip	FLW	Male	579	0.913	-0.791	**	Negative		**
		Female	677	0.914	-0.784	**	Negative		
15 Flukes, depth	FLD	Male	614	0.832	-1.594	**	Negative		**
		Female	732	0.850	-1.702	**	Negative		
16 Flipper, tip to anterior insertion	FTA	Male	590	0.889	-1.201	**	Negative		**
		Female	713	0.892	-1.220	**	Negative		
17 Flipper, tip to posterior insertion	FTP	Male	598	0.885	-1.590	**	Negative		**
		Female	713	0.890	-1.628	**	Negative		
18 Flipper, maximum width	FW	Male	608	0.872	-2.689	**	Negative		**
		Female	721	0.854	-2.543	**	Negative		
19 Skull length: tip of premaxilla to occipital condyle	SKL	Male	585	1.031	-1.674	*	Positive		**
		Female	693	1.064	-1.892	**	Positive		
20 Greatest width of skull	SKW	Male	567	1.076	-2.767	**	Positive		**
		Female	683	1.112	-3.020	**	Positive		

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

1.5.3. 雌雄差(成長式)

両鯨種の雌雄それぞれについて作成した成長式を比較した結果を、ニタリクジラについては Table 1-2 に、イワシクジラについては Table 1-3 に示した。ニタリクジラにおいては、上顎先端-胸鰭先端 (FL) 及び胸鰭先端-基部後端 (FTA) を除く全ての測定部位において、雌雄は同様の成長パターンを示した。FL においては雄が等成長、雌が優成長と判定されたが、相対成長係数はいずれも 1 より大きい値を示した。また、FTA においては雄は等成長、雌は劣成長と判定されたが、相対成長係数は雌雄共に 1 より小さい値を示した。相対成長係数 (α) については、尾羽分岐点-背鰭先端 (DF) のみ、雌雄間に有意差が検出された。初期成長定数 (β) については、全ての測定部位において雌雄間に有意差が検出された。

イワシクジラでは、全ての測定部位において雌雄の成長パターンは等しかった。相対成長係数については、上顎先端-噴気孔 (BH)、上顎先端-耳 (Ear)、尾鰭分岐点-肛門 (An)、尾鰭分岐点-背鰭先端 (DF) 及び背鰭高さ (DFH) において有意差が検出され、初期成長定数については、全ての測定部位において有意差が検出された。

1.5.4. 雌雄差(20歳以上の平均値)

20歳以上のニタリクジラとイワシクジラの雌雄における、各計測部位の体長比を Figure 1-7 に示した。頭部及び胸部に関連する部位 (BH, Eye, Ear, SKL, SKW, FL) については、両鯨種共に雌の方が雄よりも有意に大きかった (Table 1-4)。腹部から尾部に関連する部位 (An, GA, Um, EVG, DF) については、ニタリクジラの尾鰭分岐点-畝後端 (EVG) を除いて全て雌の方が雄よりも有意に小さかった。背鰭 (DFLB, DFH)、尾鰭 (FLW, FLD) 及び胸鰭 (FTA, FTP, FW) については、イワシクジラの尾鰭奥行き (FLD) において雌が雄よりも有意に大きかった以外は、有意差は検出されなかった。

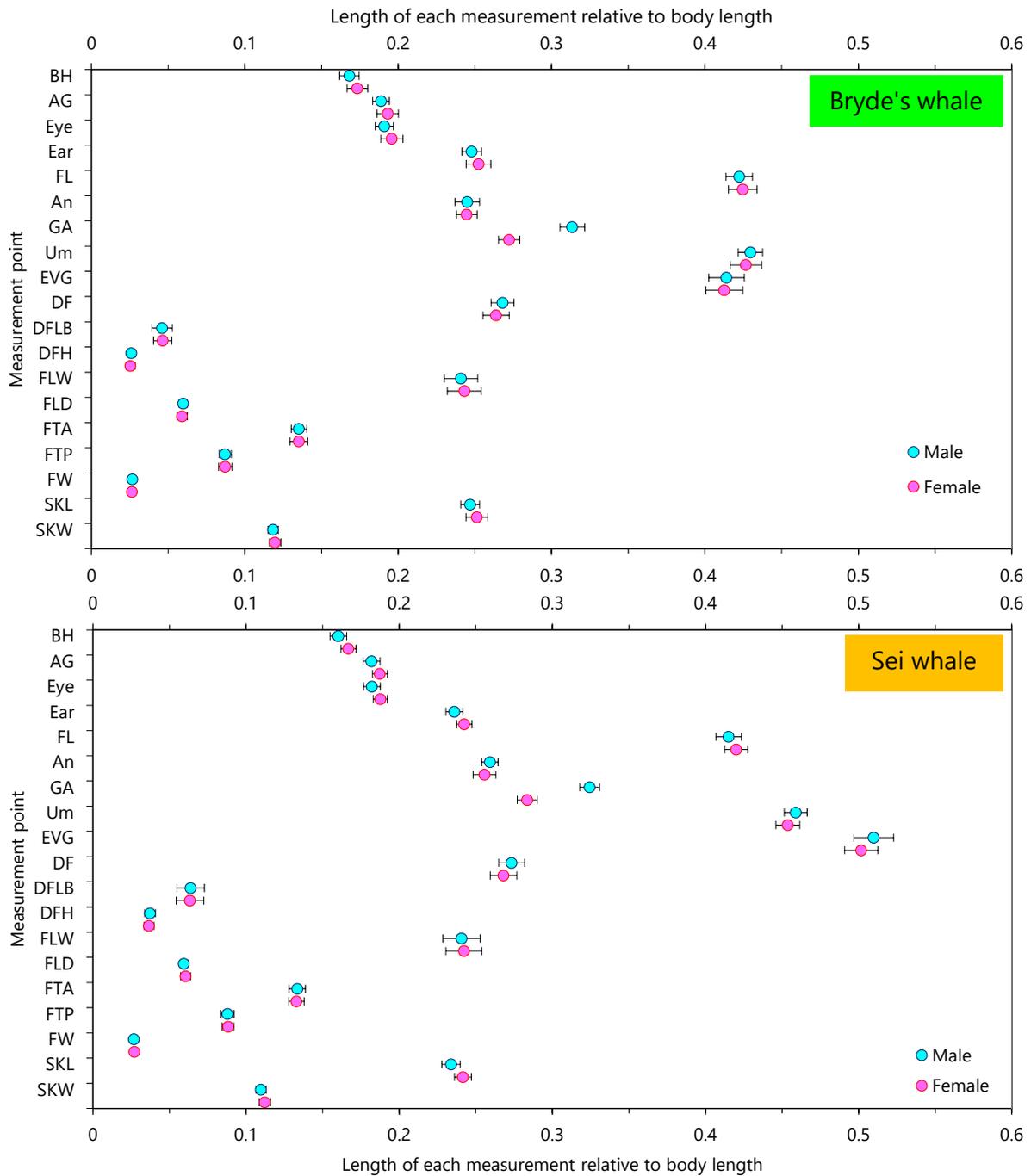


Figure 1-7. Proportion of each measurement to body length of male and female Bryde's (upper) and sei (lower) whales aged 20 and older years. Error bar shows standard deviation.

1.5.5. 鯨種間比較

20歳以上の雌雄について、鯨種間で各計測部位の体長比を比較した結果を Figure 1-8 に示した。頭部及び胸部に関連する部位 (BH, Eye, Ear, SKL, SKW, FL) はいずれもニタリクジラの方がイワシクジラよりも有意に大きく、鯨種間の差は上顎先端-噴気孔 (BH) で約 0.8%、上顎先端-胸鰭先端においても 0.8%であった (Table 1-4)。頭骨形状もニタリクジラの方がイワシクジラよりも大きく、頭骨長 (SKL) はニタリクジラの 24.9%に対しイワシクジラは 23.7%、頭骨幅 (SKW) はニタリクジラ 11.9%に対しイワシクジラ 11.1%となり、いずれも有意差が検出された。

腹部及び尾部 (An, GA, Um, EVG, DF) に関しては、全ての計測部位についてイワシクジラはニタリクジラを有意に上回り、尾鰭分岐点-肛門 (An) ではニタリクジラよりも 1.3%大きく、両鯨種を識別する特徴の一つである畝後端位置 (尾鰭分岐点-畝後端 (EVG)) については、ニタリクジラの 42.8%に対しイワシクジラは 45.7%と大きな差が見られた。背鰭形状にも両種で顕著な違いが認められ、背鰭基底長 (DFLB) についてはニタリクジラの 4.6%に対しイワシクジラ 6.4%、背鰭高さ (DFH) はニタリクジラ 2.6%に対してイワシクジラ 3.7%とイワシクジラの方が有意に大きかった。尾鰭形状については、雌の尾鰭奥行き (FLD) を除いて両種間に有意差は検出されなかった。胸鰭については、胸鰭先端-基部前縁 (FTA) においてニタリクジラの方が有意に大きく、胸鰭最大幅 (FW) はイワシクジラの方が有意に大きかった。

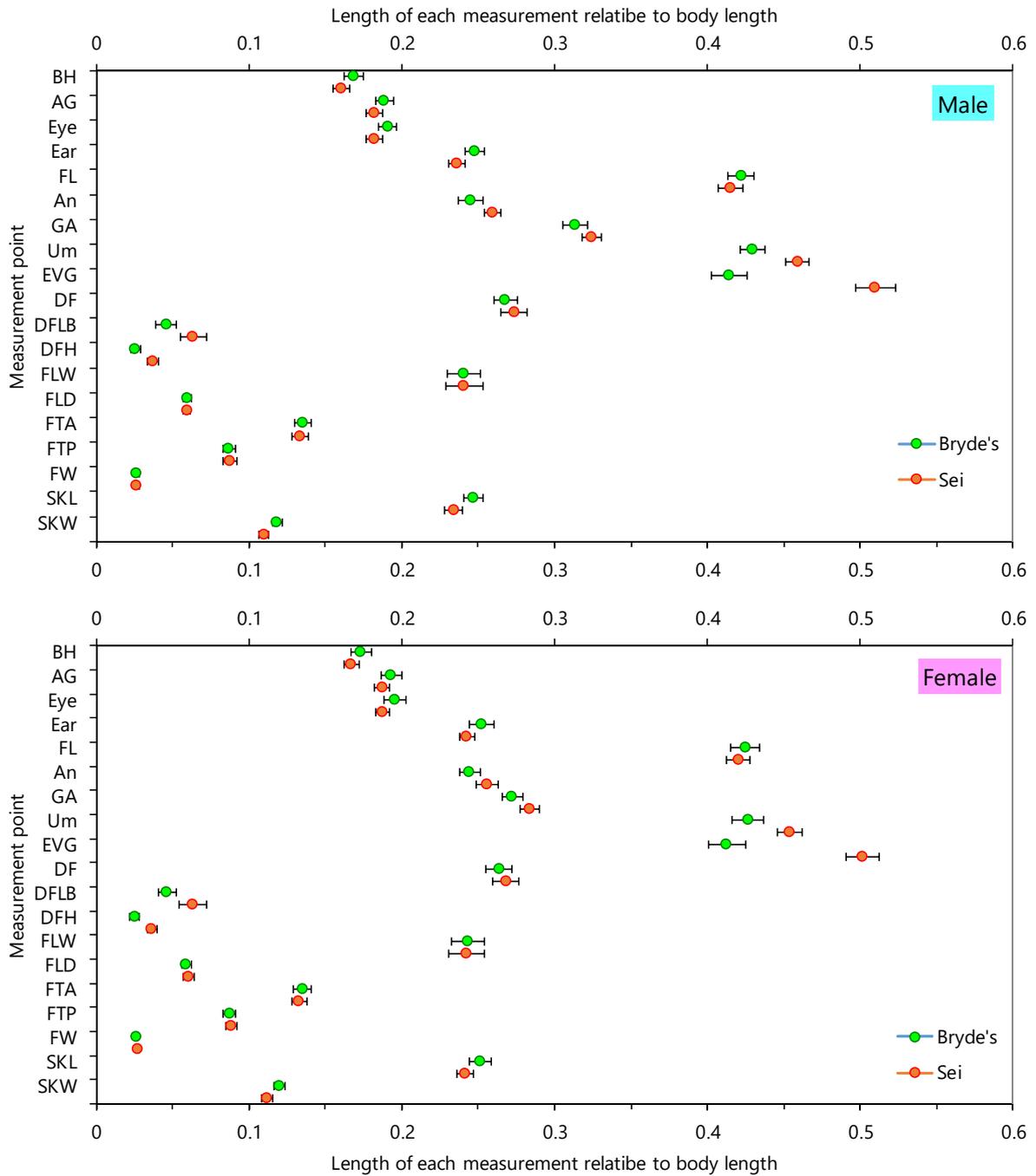


Figure 1-8 Proportion of each measurement to body length of male (upper) and female (lower) Bryde's and sei whales aged 20 and older years. Error bar shows standard deviation.

1.5.6. ニタリクジラとイワシクジラの一般的な成長様式

前項までの結果から、ニタリクジラとイワシクジラの雌雄は成体における各部位の比率は異なるものの、ほぼ同様の成長様式を有することが明らかとなった。一例としてニタリクジラ雌の一般的な成長パターンを Figure 1-9 に示した。頭部の割合は体長 12m 頃まで相対的に上昇し、以後は相似形のまま成長する。胸部（頭骨後端-胸鰭先端）については、体長 12m 頃までは安定した後低下する。腹部（胸鰭先端-肛門）については体長 12m 頃まで安定した後、急激に上昇する。尾部（肛門-尾鰭分岐点）については全体長範囲を通じて直線的に減少する。背鰭と胸鰭の割合は成長と共に緩やかに減少し、胸鰭の割合は体長 12m 頃まで安定した後低下する。ニタリクジラの雄についても同様の成長様式をとるが、雌では体長 12m 頃に成長様式の変化が見られたのに対し、雄は体長 11m 頃に変化が始まる。イワシクジラの成長様式もニタリクジラと同様であり、雄では体長 12m、雌では体長 13m 頃に成長様式の変化が見られる。

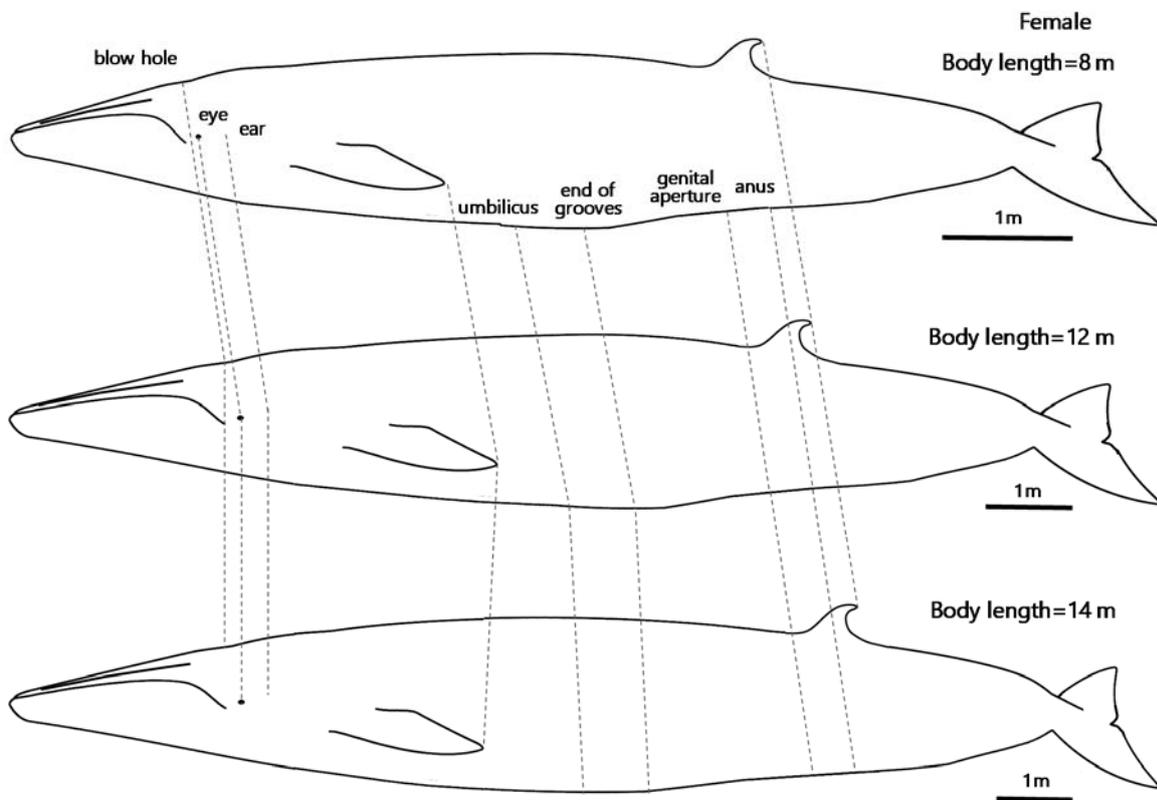


Figure 1-9. Schematic diagram of growth dependent changes in the body proportions of a Bryde's whale.

1.5.7. ナガスクジラ属鯨類における形態の比較

ナガスクジラ属内における形態の相違を検討するために、本研究で得られたニタリクジラとイワシクジラの外部形態測定値に既報の文献等から得たシロナガスクジラ、ナガスクジラ及びミンククジラの計測値を加えて鯨種間の形態を比較した結果を Table 1-5 及び Figure 1-10 に示した。ニタリクジラ及びイワシクジラの頭部に関連する測定部位 (BH, AG, Eye) の値はより大型のシロナガスクジラ、ナガスクジラと小型のミンククジラの間に位置した。ニタリクジラの頭骨は頭骨長 (SKL)、頭骨幅 (SKW) とともに 5 種の中で最も大きい値を示したのに対し、イワシクジラの頭骨長及び頭骨幅はいずれも 5 種の中で 4 番目に小さい値を示した。

上顎先端-胸鰭 (FL) については両鯨種ともシロナガスクジラとナガスクジラの中間の値を示した。尾鰭分岐点-畝後端 (EVG) については、イワシクジラがミンククジラと共に大きな値を示し、ニタリクジラは最も小さかった。尾鰭分岐点-臍 (Um) については、ニタリクジラが 5 種の中で最も小さい値を示し、イワシクジラはシロナガスクジラ及びナガスクジラと同様の値を示した。尾鰭分岐点-肛門 (An) についてもニタリクジラは 5 種の中で最も小さい値を示し、シロナガスクジラとナガスクジラは他の 3 種よりも 2%以上大きい値を示した。背鰭の位置 (尾鰭分岐点-背鰭先端 (DF)) については、ミンククジラが最も前方にあり、ニタリクジラとイワシクジラは中間の値を示した。背鰭形状 (DFLB, DFH) については、ミンククジラが最も大きく、イワシクジラは 2 番目に大きい値を示し、シロナガスクジラが最も小さく、ナガスクジラとニタリクジラはその中間の値を示した。

尾鰭形状 (SLW, FLD) については、ミンククジラが最も大きく、シロナガスクジラとナガスクジラが小さい値を示し、ニタリクジラとイワシクジラは中間の値を示した。胸鰭の長さ (FTA, FTP) については、ミンククジラが最も大きく、ナガスクジラが最も小さい値を示し、ニタリクジラとイワシクジラは両種の中間の値を示したが、胸鰭幅 (FW) については、両種はナガスクジラとともに 5 種の中で小さい値を示した。

ナガスクジラ属鯨類における各鯨種の外部形態について、以下の特徴が示された。

鯨種	頭部	体部	各鰭
ニタリクジラ	長さ、幅共に大きい	畝長い、尾部短い	平均的
イワシクジラ	平均的	畝短い	背鰭大きい
ミンククジラ	短いが幅大きい	畝短い	大きい
シロナガスクジラ	長い	尾柄部長い	小さい
ナガスクジラ	長いが幅小さい	尾柄部長い	小さい

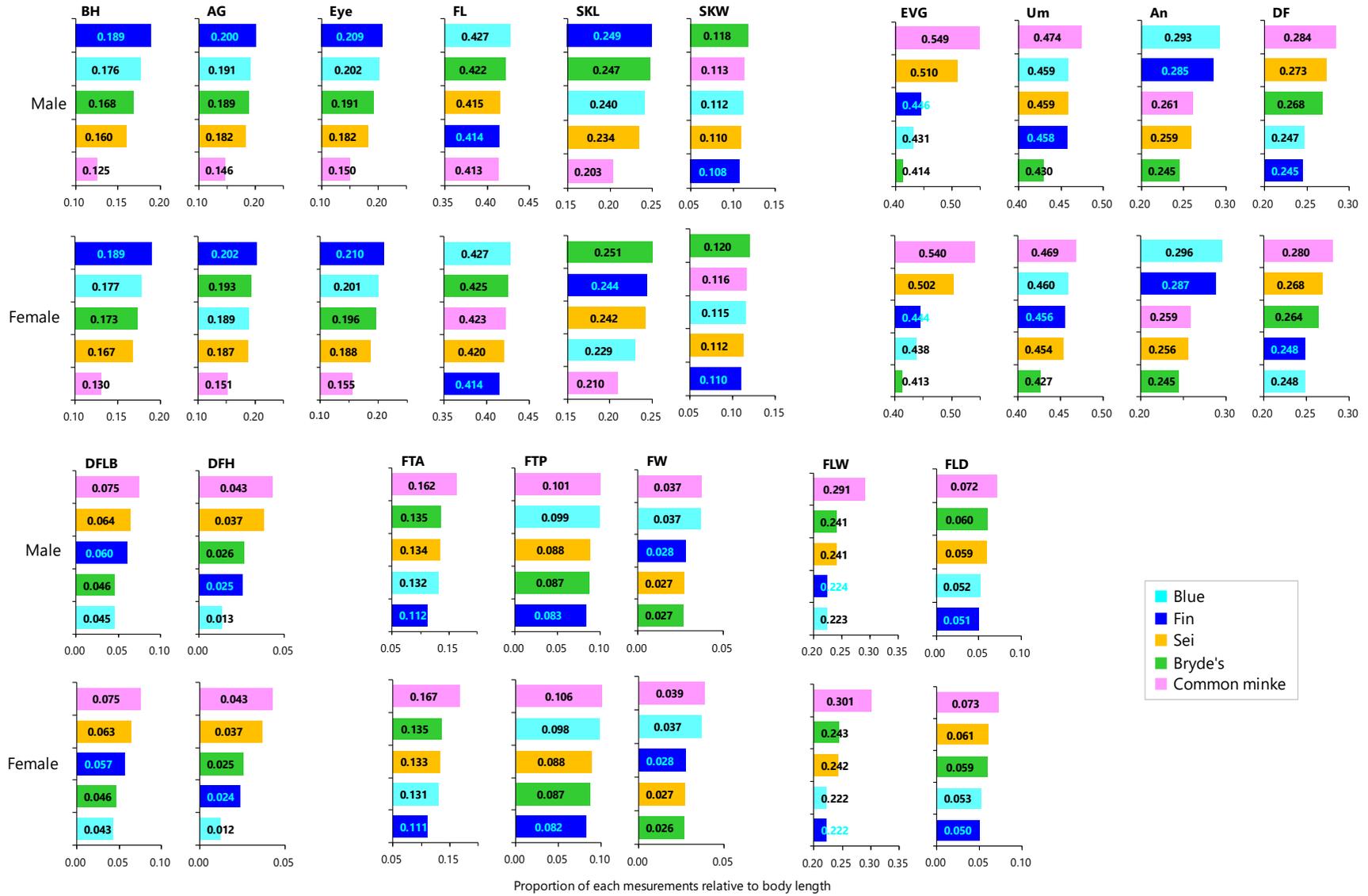


Figure 1-10. Comparison of body proportion within *Balaenoptera* species.

1.6. 考察

ニタリクジラ、イワシクジラ共に頭部の体長比は成長と共に上昇し、特定の体長に到達後は一定となった。ニタリクジラの性成熟体長は雄 11.0-11.4m、雌 11.0-11.7m、イワシクジラは雄 12.9m、雌 13.5m と報告されており、成長様式が変化した体長は性成熟付近に相当することから (Masaki, 1976; Kato and Yoshioka, 1995; 第 3 章参照)、両鯨種共に性成熟体長付近で成長様式に変化が生じると考えられた。

成長に伴う頭部形状の相対的変化は他のナガスクジラ属鯨類でも報告されており、シロナガスクジラとナガスクジラでは頭部の割合が体長とともに上昇することが報告されている (Mackintosh and Wheeler, 1929; Fujino, 1954; Ohsumi, 1960; Lockyer, 1981a; Goldbogen, *et al.*, 2010)。しかし南極海のイワシクジラについては成長による変化が認められず、ミンククジラでは体長に占める頭骨長の割合は低下することが報告されている (Matthews, 1938; Nakamura *et al.*, 2012)。本研究の対象とした北西太平洋のニタリクジラとイワシクジラの頭部形状は、シロナガスクジラやナガスクジラと同様に、成長にするにつれ増大する成長様式を示した。

北西太平洋におけるナガスクジラ属鯨類の餌生物は種毎に異なり、シロナガスクジラやナガスクジラの主要餌生物がオキアミ類であるのに対し、ニタリクジラとイワシクジラはオキアミ類に加えて小型の浮き魚類も捕食する (Nemoto, 1959; Kawamura, 1973, 1982; Nemoto and Kawamura, 1977; Konishi *et al.*, 2009)。一方ミンククジラは、他の鯨種と異なり、遊泳能力の高い浮き魚類を中心に捕食する (Tamura and Fujise, 2002)。頭部形状は摂餌効率に関連することから、摂餌に最適な頭部形状及びその成長様式はナガスクジラ属鯨類の中でも種毎に異なり、頭部の成長様式の違いが生じたと考えられる (Murase *et al.*, 2007; Goldbogen *et al.*, 2010, 2012, 2013)。

両鯨種共に尾部が単調減少、胸部が特定の体長まで安定後減少したのに対し、腹部は特定の体長まで一定の値を保った後に増加した。ヒゲクジラ類の体軸方向の成長は、頭骨と脊椎骨の伸長により生じる。このうち脊椎骨の成長は、脊椎骨の椎体と骨端板の間の軟骨において新たな骨組織が形成され、椎体部分の長さが増加することにより生じる。椎体と骨端板の間の軟骨は成長と共に化骨が進行し、最後には軟骨部が消失して骨端板が椎体に癒合し、成

長が停止する。脊椎骨における骨端板癒合部の化骨は頸椎先端と尾椎後端部で開始したのち中央部に向かって進み、胸椎後部から腰椎前部にかけての部位が最終的に化骨する (Wheeler, 1930; Ohsumi *et al.*, 1958; Kato, 1988)。従って、尾椎が含まれる尾部の成長は早い時期に停止し、続いて頸(胸)部の成長が停止し、胸椎後半から腰椎前半が含まれる腹部は最後まで成長が続くと考えられる。本研究で見られた胸部、腹部及び尾部の成長様式は、脊椎骨の化骨パターンから推定される成長様式と一致した。また、頭骨長の体長比は一定体長に到達後安定したことから、頭骨と脊椎骨の伸長停止はほぼ同時期に生じると考えられる。

胸鰭、背鰭、尾鰭については、いずれも成長に伴って相対的に減少した。これらの鰭は遊泳時の方向転換や遊泳速度に影響すると考えられる (Woodward *et al.*, 2006)。遊泳能力の低いオキアミや小型の浮き魚類を捕食するニタリクジラやイワシクジラでは急激な方向転換の必要性が低いため、各鰭の大きさは減少傾向を示した可能性が考えられる。

ほとんどの測定部位において、雌雄は同様の成長パターンを示した。両種は雌雄共に同一の摂餌海域に来遊し、食性に差はないと考えられおり (Konishi *et al.*, 2009)、雌雄で同一の回遊、摂餌生態を有するため、同様の成長パターンを示したと考えられる。成長パターンは同じであったにもかかわらず、成長式の係数に雌雄差が認められた。ヒゲクジラにおける外部形態の雌雄差については、これまで生殖溝の位置の違いが知られていたが、本研究ではほぼ全ての測定部位について、成長式の係数及び20歳以上の個体の平均値に雌雄差が認められ、雌は雄よりもより長い頭部と短い尾部を有していた。ナガスクジラ属鯨類の性成熟体長及び肉体成熟体長は一般に雌の方が大きいことが知られている (Masaki, 1976; Ohsumi, 1977; Lockyer, 1984a; Kato and Yoshioka, 1995)。多くの計測部位において性成熟付近の体長で成長様式に変化が見られたことから、雌雄の性成熟体長や肉体的成熟体長の違いが成長式や各部位の体長比に影響したと考えられる。

ニタリクジラとイワシクジラの比較においては、両種の成長パターンについては違いは認められなかったものの、成長停止後の各部の割合にはほとんどの部位で有意差が検出され、ニタリクジラはイワシクジラよりも頭部(口部)が大きく、長い畝と短い尾部を有していた。また、背鰭形状には顕著な差が認められ、イワシクジラの背鰭はニタリクジラの約1.5倍の大

きさを示した。ニタリクジラにおける頭部の大型化と長い畝は摂餌時に口腔内に含む海水量の増加に貢献する一方で、短い尾部は推進力の低下に繋がる。両種に見られた形態の差異は、摂餌戦略及び回遊戦略の違いが反映されたものと考えられる。

ナガスクジラ属鯨類の比較においては、体長の大きい種ほど長い頭部と尾柄部を有する傾向が認められると共に、ナガスクジラの短い胸鰭やニタリクジラの広い頭骨幅、ミンククジラの大きな胸鰭、背鰭、尾鰭など、種特異的な特徴が認められた。ナガスクジラ属鯨類の食性は前述の通りオキアミなどの小型のプランクトン類から、サバやサンマなどの遊泳能力の高い群集性の浮き魚類まで多岐にわたる。それぞれの種が生態に応じて適切な形態に進化した結果、現在の形状に収斂したと考えられる。

第 2 章 ニタリクジラとイワシクジラの形態の比較—脊椎骨、肋骨、V 字骨数

2.1. 背景

体サイズが大きく、外部形態の直接測定が困難なヒゲクジラ類においては、骨格の特徴は種判別や系群判別を行う上で重要な形質であり、商業捕鯨標本や海岸に漂着した標本などを用いて多くの研究が行われてきた (Crown, 1939; Hosokawa, 1951; Ichihara, 1966; Omura and Fujino, 1954; Omura, 1957, 1959, 1964, 1966, 1975; Nishiwaki and Kasuya, 1970; Omura *et al.*, 1970, 1981; Satake and Omura, 1974; Arvy, 1979; Arnold *et al.*, 1987; Perrin, *et al.*, 1996; Luksenburg *et al.*, 2015)。また、骨格の特徴については、現生種だけでなく、絶滅種についても化石標本から情報が得られることから、系統進化の研究にも用いられてきた (Pyenson *et al.*, 2013; Tsai and Fordyce, 2014; Berta *et al.*, 2014; Moran *et al.*, 2015)。鯨類における骨格研究の多くは頭骨形態を対象としているが、脊椎骨や他の骨も重要な形質として用いられている (Kato and Fujise, 2000; 中村・加藤, 2014)。

北西太平洋におけるニタリクジラとイワシクジラの骨格研究は、主にニタリクジラが独立種であることを証明する過程で行われてきた (Omura and Fujino, 1954; 大村, 1959; Omura, 1959, 1966, 1977; Nishiwaki and Kasuya, 1971)。Omura (1959) は従来”北方型イワシクジラ”、”南方型イワシクジラ”と呼ばれていた集団について、頭骨形状に加えて脊椎骨の形状や数についても検討し、後者が独立種のニタリクジラであることを明らかにした。

ヒゲクジラ類において、骨格を構成する骨の数は重要な情報であるが、脊椎骨は尾椎後端に向かうに従って小さくなり、個体によっては直径 1cm 以下となる場合もある。腐敗の進んだ漂着個体などでは、尾椎末端部が欠損もしくは流失したと考えられる場合が多く、結果の解釈に影響を与えてきた (Anderson, 1878; Lönnberg, 1931; Junge, 1950; Omura, 1959)。また、肋骨や V 字骨の数も種判別や系群判別に有用な情報であるが、特に末端部は小型で流失しやすいため信頼できる知見は限られてきた。

ナガスクジラ属鯨類は一般に雌の方が最大体長が約 5%大きいことが知られている (Lockyer, 1984a; Ralls and Mesnic, 2008)。骨格の形態や骨数と体サイズには関連があると考

えられることから、最大体長の異なるナガスクジラ属鯨類の雌雄の骨格には何らかの差異が生じている可能性がある。しかしながら、従来の骨格研究の多くは少数の標本を用いて行われたため、雌雄差についてはほとんど検討されていない。

また、一般に出生時の骨格は軟骨部分が多く含まれ、成長に従って化骨が進行する (Kato, 1988; Roston, *et al.*, 2013)。このため骨格の部位によっては、出生時は軟骨の状態であったものが成長と共に化骨し、十分に成長した個体においてのみ骨数を正しく計測できる場合があると考えられる。

上述のように鯨類の骨格調査は困難を伴うが、JARPNII においては、鯨体解剖の全行程に研究者が立ち会い、骨数の計測を行ってきた。さらに尾椎末端部など確認が困難な部位については、採集後に煮沸して結合組織を除去した後に骨数確認を行ったため、流失や誤認はほとんどないと考えられる。また、採集個体は小型から大型までの体長範囲が含まれており、成長に伴う変化を検討するための十分な標本が得られている。

本章では、ニタリクジラ及びイワシクジラについて、脊椎骨数、V 字骨数、肋骨数の詳細を明らかにすると共に、成長に伴う変化及び雌雄差の有無を検討した。さらに両鯨種間の差異についても検討した。

2.2. 材料と方法

2.2.1. 材料

2000-2016 年の JARPNII で採集したニタリクジラ及びイワシクジラを解析に用いた。採集した個体のうち、一部の個体について脊椎骨数（胸椎、腰椎及び尾椎。頸椎は観察が困難なため全個体 7 個とした）、V 字骨数及び左右の肋骨数を計測した（Figure 2-1, Figure 2-2）。各骨格の数を計測した個体数を Table 2-1 に示した。

Table 2-1. Number of Bryde's and sei whales whose number of vertebra, chevron bones and ribs were counted.

Year	Bryde's whale						sei whale						
	Vertebra				Chevron	Rib	Vertebra				Chevron	Rib	
	Cervical	Dorsal	Lumber	Caudal	bone		Cervical	Dorsal	Lumber	Caudal	bone		
2000	43	43	43	43	42	43							
2001	50	50	50	50	50	50							
2002	50	50	50	50	50	50	39	39	39	39	39	39	39
2003	50	50	16	16	16	50	50	50	50	50	50	50	50
2004	50	50				50	100	100					100
2005	50	50				50	100	100					100
2006	50	50				50	99	99					99
2007	50	50				50	100	100					100
2008	50	50				50	99	99					99
2009	50	50	10	10	10	50	100	100					100
2010	50	50				50	100	100					100
2015	25	25				25	89	89					89
2016	25	25				25	90	90					90
Total	593	593	169	169	168	593	966	966	89	89	89		966

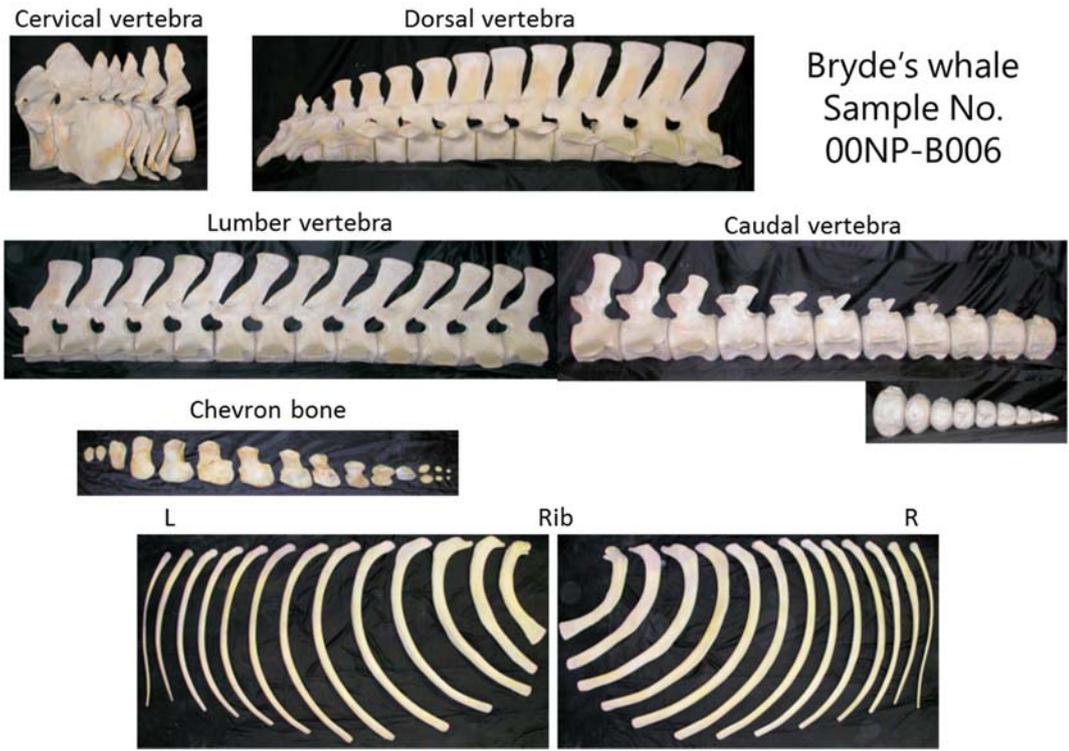


Figure 2-1. The vertebra, chevron bones and ribs of Bryde's whale (Sample No. 00NP-B006). (Body length = 12.41 m, Female, Vertebra: $C+D+L+Ca=7+13+13+21=54$, Rib: $L=13$, $R=13$, chevron bone=15)

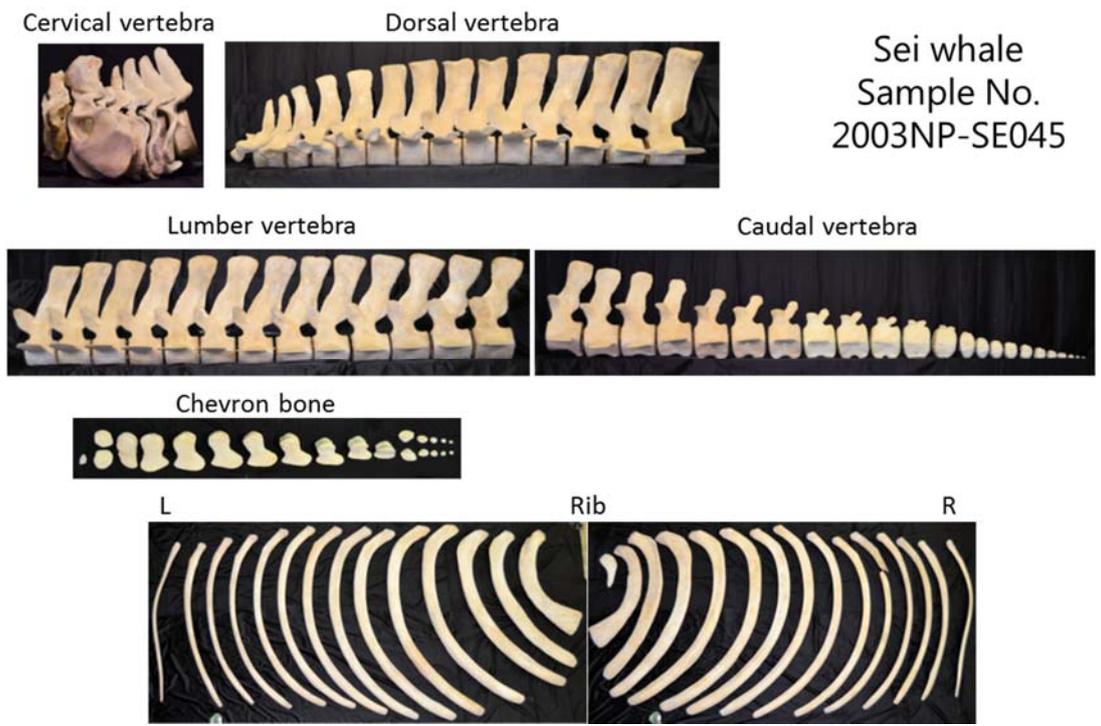


Figure 2-2. The vertebra, chevron bones and ribs of sei whale (Sample No. 03NP-SE045). The head region of the 1st right rib was separated to two parts and 10th rib was broken. (Body length = 13.37 m, Male, Vertebra: $C+D+L+Ca=7+14+13+22=56$, Rib: $L=14$, $R=14$, chevron bone=16)

2.2.2. 方法

調査船上における鯨体の解体時に脊椎骨数、左右の肋骨数及びV字骨数を計測した。頸椎については、椎体の体軸方向の長さが短く、解体時の観察が困難なため全個体について7とし、胸椎以降の脊椎骨について、筋肉が剥離された状態の脊椎骨を観察することにより計測した。脊椎骨間の境界が不明瞭で確認が困難な場合には、脊椎骨間にナイフで割を入れることにより確認した。骨のサイズが小さく計測が困難な尾椎後端部については、尾椎後端部が含まれる部位(およそ20cm)を採集して-20°Cで冷凍保存し、その後煮沸して周囲の結合組織を除去した後に計測した。V字骨の尾端部はサイズが小さく、軟骨のみで形成される場合があるため、ナイフで割を入れることにより化石状態を確認しながら計測し、左右に分離している場合は1とした。肋骨は脊椎骨の横突起と関節しているものとし、関節していない場合は遊離肋骨として別途計測した(Figure 2-3)。各脊椎骨の定義は、左右どちらかの横突起が肋骨と関節する脊椎骨を胸椎とし、椎体下面後方にV字骨が付属する脊椎骨及びV字骨が付属する脊椎以降尾端までを尾椎、胸椎と尾椎の間を腰椎とした。遊離肋骨のみが付属する脊椎骨は腰椎とした。解析にはMicrosoft Excel[®]及びR 3.3.2 (R Development Core Team 2016)を使用した。



Figure 2-3. Accessory rib of a Bryde's whale (Sample No. 01NP-B050). Proximal region of the rib (left side) is sharp and not connected to the transverse process of vertebra.

2.3. 結果

2.3.1. 脊椎骨、肋骨、V字骨数

i) 脊椎骨数

両鯨種における雌雄の脊椎骨数を Figure 2-4 に示した。ニタリクジラの胸椎は 12 から 14 の範囲にあり、雌雄共に 13 の個体が最も多く約 90%を占めた。腰椎は 11 から 14 の範囲にあり、雌雄共に 13 が最も多く全体の 60-70%を示し、次いで 14 が 20-30%を占めた。尾椎は 20 から 23 の範囲にあつて 21 と 22 の個体が卓越し、最頻値は雄で 21、雌で 22 となった。全脊椎骨数は 53-57 の範囲にあり、最頻値は雌雄共に 55 であった。

イワシクジラの胸椎は 12 から 15 の範囲にあり、雄については 13 と 14 が同程度であったのに対し、雌は 13 が卓越し、約 75%を占めた。腰椎についても雄は 13 と 14 がほぼ同程度であったのに対し、雌は約 60%の個体が 14 であった。尾椎は 20 から 24 の範囲にあり、雌雄共に 22 の個体が卓越した。全脊椎骨数は 54 から 58 の範囲にあり、最頻値は雌雄共に 56 であった。

ニタリクジラとイワシクジラ雌雄それぞれの脊椎骨式として、下記の値が得られた (Table 2-2)。

脊椎骨式： 頸椎 + 胸椎 (S.D.) + 腰椎 (S.D.) + 尾椎 (S.D.) = 合計 (S.D.)

ニタリクジラ

雄: $7 + 13.0 (0.31) + 13.3 (0.52) + 21.5 (0.78) = 54.8 (0.88)$

雌: $7 + 12.9 (0.40) + 13.2 (0.56) + 21.7 (0.73) = 54.8 (0.81)$

合計: $7 + 12.9 (0.36) + 13.2 (0.54) + 21.6 (0.79) = 54.8 (0.87)$

イワシクジラ

雄: $7 + 13.5 (0.50) + 13.5 (0.55) + 21.9 (0.68) = 55.9 (0.75)$

雌: $7 + 13.2 (0.44) + 13.7 (0.53) + 21.8 (0.74) = 55.7 (0.84)$

合計: $7 + 13.4 (0.49) + 13.6 (0.55) + 21.8 (0.72) = 55.8 (0.81)$

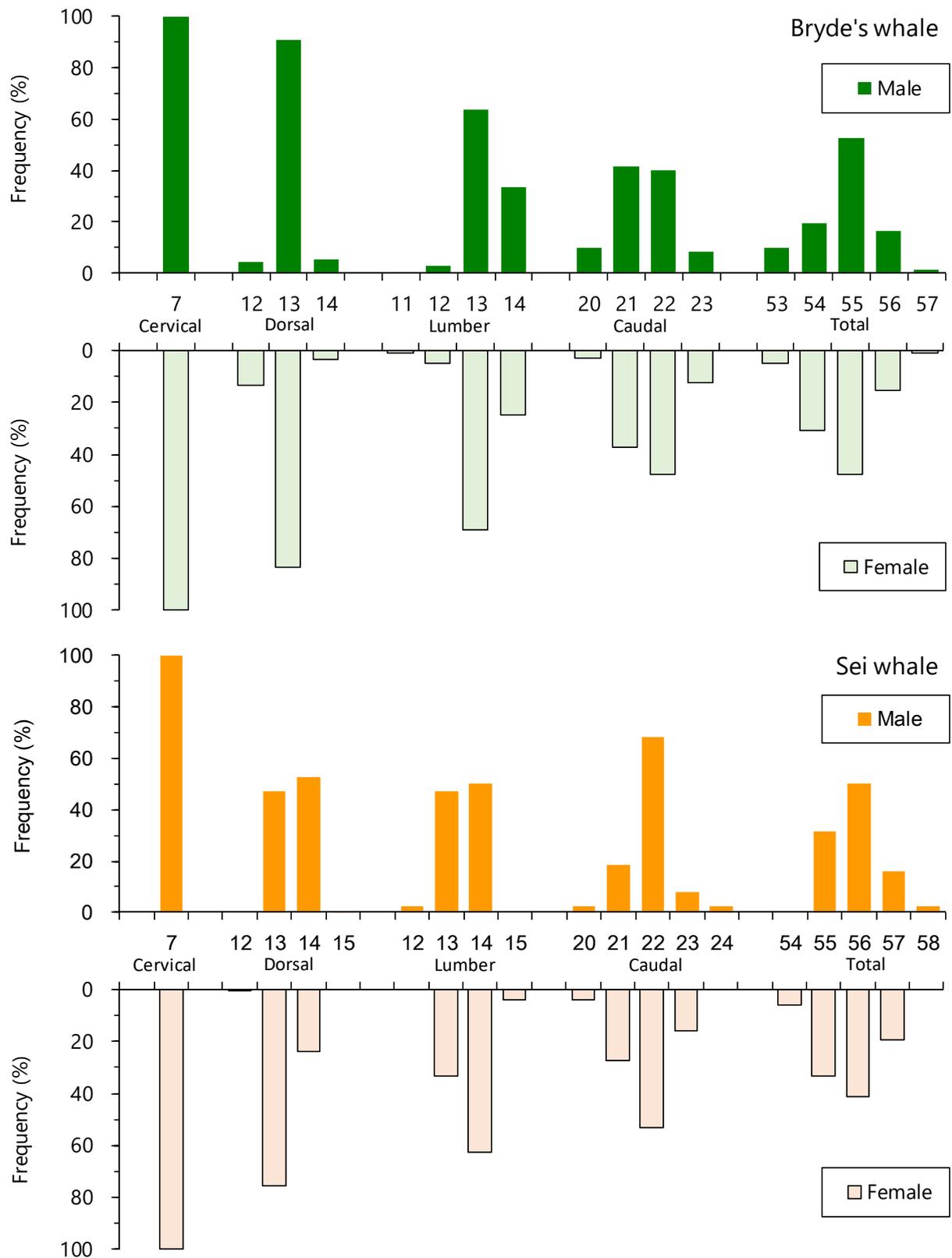


Figure 2-4. Number of vertebrae of both sex of Bryde's (upper) and sei (lower) whales.

Table 2-2. Statistics of the number of vertebra, chevron bones and ribs of Bryde's and sei whales, and results of the comparison between sexes and species.

	Bryde's									Sei									Inter-species difference					
	Sex	n	mean	S.D.	CV	min	max	Sex-based difference	Sex	n	mean	S.D.	CV	min	max	Sex-based difference								
Vertebra	Cervical*			7										7										
				7										7										
	Dorsal	Male	264	13.01	0.308	0.024	12	14	***	Male	438	13.53	0.504	0.037	13	15	***	***						
		Female	329	12.90	0.396	0.031	12	14		Female	528	13.23	0.437	0.033	12	14		***						
		Total	593	12.95	0.364	0.028	12	14		Total	966	13.37	0.491	0.037	12	15		***						
	Lamber	Male	72	13.31	0.517	0.039	12	14	n.s.	Male	38	13.47	0.549	0.041	12	14	n.s.	n.s.						
		Female	97	13.18	0.556	0.042	11	14		Female	51	13.71	0.535	0.039	13	15		***						
		Total	169	13.23	0.544	0.041	11	14		Total	89	13.61	0.553	0.041	12	15		***						
	Caudal	Male	72	21.47	0.781	0.036	20	23	n.s.	Male	38	21.89	0.680	0.031	20	24	n.s.	***						
		Female	97	21.69	0.727	0.034	20	23		Female	51	21.80	0.741	0.034	20	23		n.s.						
		Total	169	21.61	0.793	0.037	20	23		Total	89	21.84	0.717	0.033	20	24		**						
	Total	Male	72	54.81	0.876	0.016	53	57	n.s.	Male	38	55.89	0.754	0.013	55	58	n.s.	***						
		Female	97	54.78	0.864	0.016	53	57		Female	51	54.76	0.814	0.015	54	57		***						
		Total	169	54.79	0.869	0.016	53	57		Total	89	55.81	0.806	0.014	54	58		***						
	Chevron bone	Male	72	14.86	1.004	0.068	13	18	n.s.	Male	38	16.55	0.677	0.041	15	18	n.s.	***						
Female		96	14.92	0.898	0.060	13	17		Female	51	16.53	0.871	0.053	14	19		***							
Total		168	14.89	0.945	0.063	13	18		Total	89	16.54	0.794	0.048	14	19		***							
Rib (without accessory rib)	Left	Male	264	12.98	0.331	0.025	12	14	***	Male	438	13.47	0.499	0.037	13	14	***	***						
		Female	329	12.87	0.415	0.032	11	14		Female	528	13.20	0.435	0.033	12	14		***						
		Total	593	12.92	0.384	0.030	11	14		Total	966	13.33	0.484	0.036	12	14		***						
	Right	Male	264	12.99	0.331	0.026	12	14	***	Male	438	13.46	0.503	0.037	13	15	***	***						
		Female	329	12.88	0.414	0.032	12	14		Female	528	13.19	0.412	0.031	12	14		***						
		Total	593	12.93	0.383	0.030	12	14		Total	966	13.31	0.475	0.036	12	15		***						
Rib (including accessory rib)	Left	Male	264	13.06	0.379	0.029	12	14	***	Male	438	13.72	0.483	0.035	13	16	***	***						
		Female	329	12.98	0.385	0.030	12	15		Female	528	13.44	0.504	0.037	12	15		***						
		Total	593	13.02	0.385	0.030	12	15		Total	966	13.57	0.514	0.038	12	16		***						
	Right	Male	264	13.08	0.366	0.028	12	14	***	Male	438	13.73	0.491	0.036	13	15	***	***						
		Female	329	12.96	0.347	0.027	12	14		Female	528	13.43	0.499	0.037	13	15		***						
		Total	593	13.02	0.360	0.028	12	14		Total	966	13.57	0.518	0.038	13	15		***						

*The number of Cervical vertebra was fixed as 7.

** $p < 0.05$

*** $p < 0.01$

ii) V字骨数

両鯨種におけるV字骨数をFigure 2-5に示した。ニタリクジラのV字骨数は13から18の範囲にあり、個体ごとのばらつきは大きいものの最頻値は雌雄共に15であった。イワシクジラのV字骨は14から19の範囲にあり、雌雄共に16と17の個体が卓越したが、雄の最頻値は17、雌は16であった。ニタリクジラ及びイワシクジラ雌雄のV字骨数として、下記の値が得られた (Table 2-2)。

V字骨数 (S.D.) :

ニタリクジラ

雄: 14.9 (1.00)

雌: 14.9 (0.90)

合計: 14.9 (0.95)

イワシクジラ

雄: 16.6 (0.68)

雌: 16.5 (0.87)

合計: 16.5 (0.79)

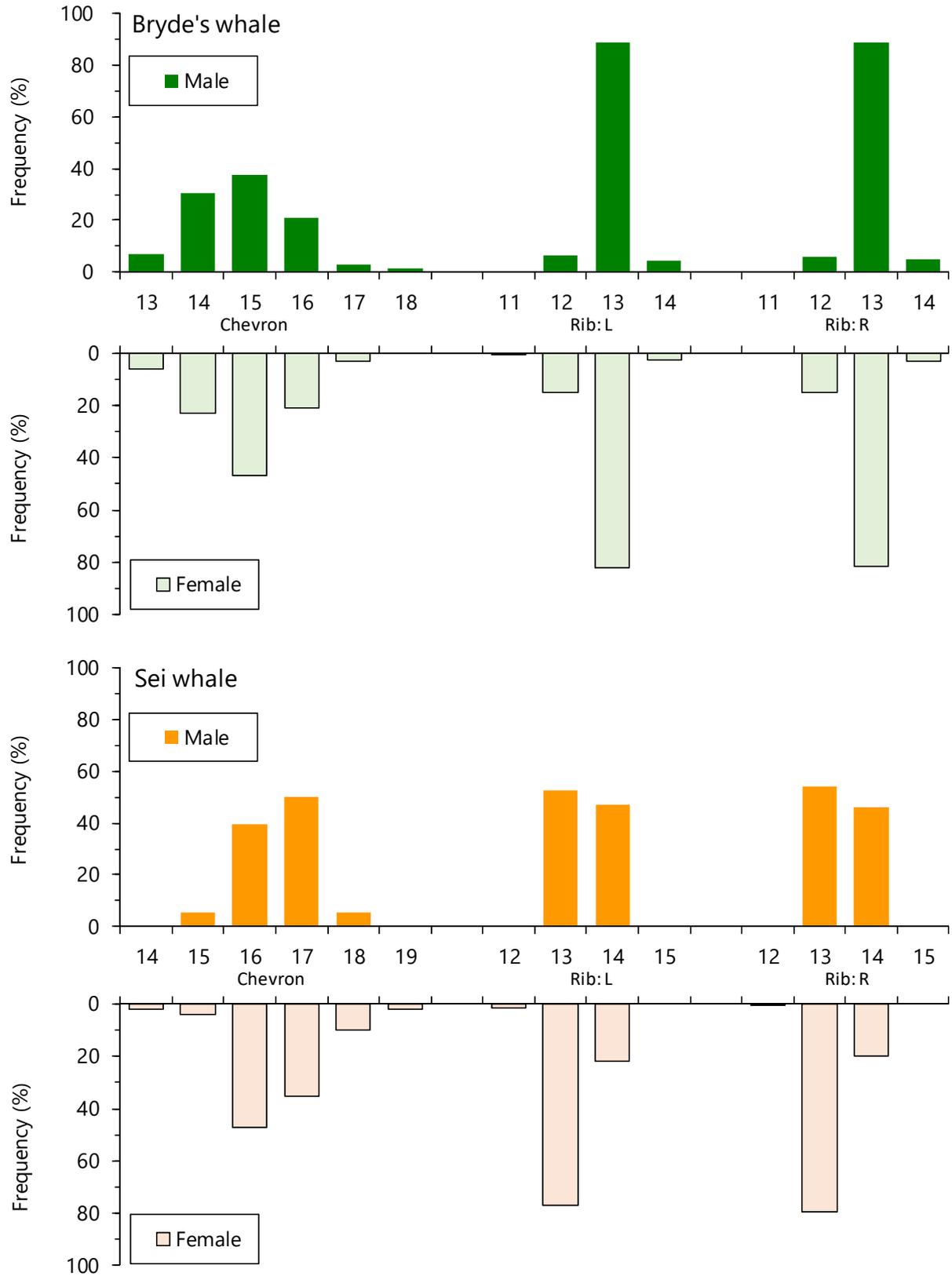


Figure 2-5. Number of chevron bones and ribs of Bryde’s (upper) and sei (lower) whales. Accessory ribs were excluded from the analysis.

iii) 肋骨数

両鯨種における雌雄別及び左右別の肋骨数を Figure 2-5 に示した。ニタリクジラの肋骨数は 11 から 14 の範囲にあり、雌雄共に 13 が卓越し、80%以上を占めた。イワシクジラにおける肋骨数は 12 から 15 の範囲にあり、雄については左右共に 13 及び 14 が卓越したのに対し、雌は約 80%の個体が 13 であった。

両鯨種における遊離肋骨の出現状況を Table 2-3 と Figure 2-6 に示した。遊離肋骨の本数はニタリクジラにおいて最多で 2 本、イワシクジラでは 3 本が観察されたが、通常は 1 本の場合が多く、遊離肋骨が観察された肋骨のうち、ニタリクジラの 97.1%及びイワシクジラの 99.6%において遊離肋骨の数は 1 本であった。遊離肋骨の出現率は肋骨数の増加と共に減少し、ニタリクジラでは肋骨数 12 では 45.5% ($n=132$) が遊離肋骨を有していたのに対し、肋骨数 13 では 4.4% ($n=1008$) にのみ遊離肋骨が存在し、肋骨数 14 ($n=45$) においては遊離肋骨は存在しなかった。イワシクジラにおいても同様に遊離肋骨の出現率は肋骨数の増加と共に減少し、肋骨数 12 では 90.9% ($n=11$) に遊離肋骨が存在したのに対し、肋骨数 13 では 34.8% ($n=1292$)、肋骨数 14 では 2.4% ($n=629$) と減少した。左右別の遊離肋骨出現率について比較したところ、両鯨種の雌雄共に有意差は検出されなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。また、雌雄別の遊離肋骨の出現率について比較したところ、両鯨種の左右共に有意差は検出されなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。雌雄及び左右をプールして算出した遊離肋骨の出現率はニタリクジラでは 8.9%であったのに対し、イワシクジラでは 24.5%と高い値を示し、両鯨種間には有意差が検出された (Chi-square test, $p < 0.01$)。

左右どちらかの肋骨に遊離肋骨が存在する個体の割合は、ニタリクジラでは 13.2%、イワシクジラでは 35.5%となり、両鯨種間には有意差が検出された (Chi-square test, $p < 0.01$)。

ニタリクジラ及びイワシクジラ雌雄の遊離肋骨を含めない場合及び含めた場合の肋骨数として、下記の値が得られた (Table 2-2)。

肋骨数左 (S.D.) : 肋骨数右 (S.D.) (遊離肋骨を除く) :

ニタリクジラ

雄: 13.0 (0.33) : 13.0 (0.33)

雌: 12.9 (0.41) : 12.9 (0.41)

合計: 12.9 (0.38) : 12.9 (0.38)

イワシクジラ

雄: 13.5 (0.50) : 13.5 (0.50)

雌: 13.2 (0.43) : 13.2 (0.41)

合計: 13.3 (0.48) : 13.3 (0.46)

肋骨数左 (S.D.) : 肋骨数右 (S.D.) (遊離肋骨を含む) :

ニタリクジラ

雄: 13.1 (0.38) : 13.1 (0.37)

雌: 13.0 (0.39) : 13.0 (0.35)

合計: 13.0 (0.38) : 13.0 (0.36)

イワシクジラ

雄: 13.7 (0.48) : 13.7 (0.49)

雌: 13.4 (0.50) : 13.4 (0.50)

合計: 13.6 (0.51) : 13.6 (0.52)

Table 2-3. Number of ribs and accessory ribs observed in Bryde’s and sei whales.

Species	Side	Sex	n	Number of rib (+accessory rib)										Accessory rib			
				11+2	12	12+1	12+2	13	13+1	13+2	13+3	14	14+1	15	Exist	Not exist	Appearance ratio (%)
Bryde's	Left	Male	264	0	11	6	0	219	16	0	0	12	0	0	242	22	8.3
		Female	329	1	27	21	1	261	8	1	0	9	0	0	297	32	9.7
		Total	593	1	38	27	1	480	24	1	0	21	0	0	539	54	9.1
	Right	Male	264	0	8	8	0	219	16	0	0	13	0	0	240	24	9.1
		Female	329	0	26	24	0	265	3	0	0	11	0	0	302	27	8.2
		Total	593	0	34	32	0	484	19	0	0	24	0	0	542	51	8.6
Sei	Left	Male	438	0	0	0	0	128	102	0	1	203	4	0	331	107	24.4
		Female	528	0	1	6	0	290	116	0	0	114	1	0	405	123	23.3
		Total	966	0	1	6	0	418	218	0	1	317	5	0	736	230	23.8
	Right	Male	438	0	0	0	0	127	109	0	0	192	9	1	320	118	26.9
		Female	528	0	0	4	0	297	121	1	0	105	0	0	402	126	23.9
		Total	966	0	0	4	0	424	230	1	0	297	9	1	722	244	25.3

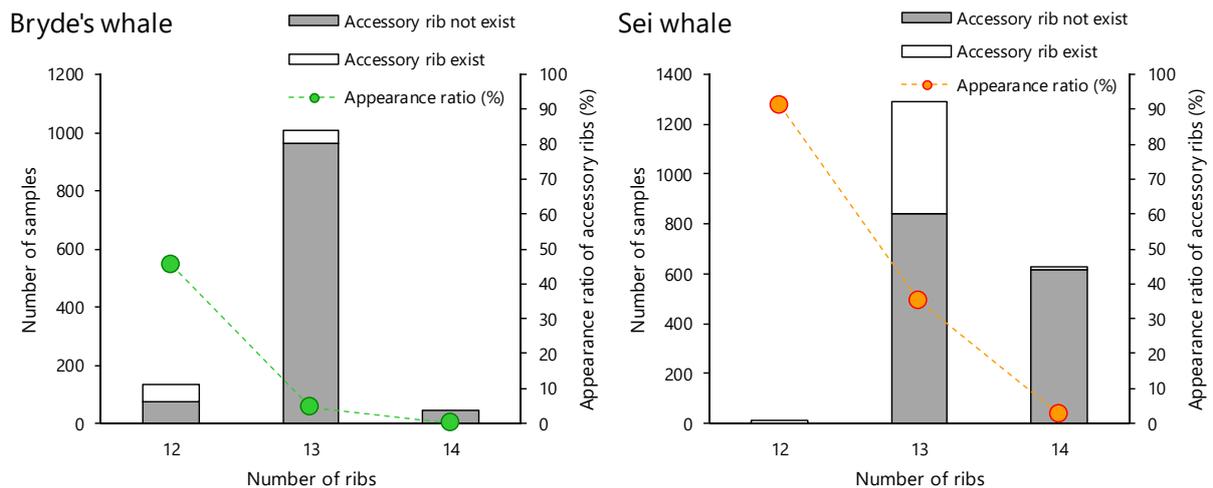


Figure 2-6. Occurrence ratio of accessory ribs in Bryde’s (left) and sei (right) whales.

2.3.2. 成長に伴う変化の検討

ニタリクジラ及びイワシクジラの体長と各脊椎骨数、V字骨数及び肋骨数の関係を Figure 2-7 から Figure 2-10 に示した。ニタリクジラではV字骨数について、体長の増大と共に増加する傾向が認められ、回帰分析による傾きは有意であった (t -test, $p < 0.01$)。

イワシクジラにおいては、雌の尾椎数及び全脊椎骨数に有意な減少傾向が検出されると共に、雄の右肋骨数には有意な増加傾向が検出された (t -test, $p < 0.05$)。

両鯨種における年齢と各脊椎骨数、V字骨数及び肋骨数の関係を Figure 2-11 から Figure 2-14 に示した。ニタリクジラでは全ての骨格において年齢に応じた顕著な変動傾向は認められず、回帰分析により有意な増減は検出されなかった。イワシクジラでは、雌の全脊椎骨数において加齢に伴う有意な減少傾向が検出された (t -test, $p < 0.05$)。

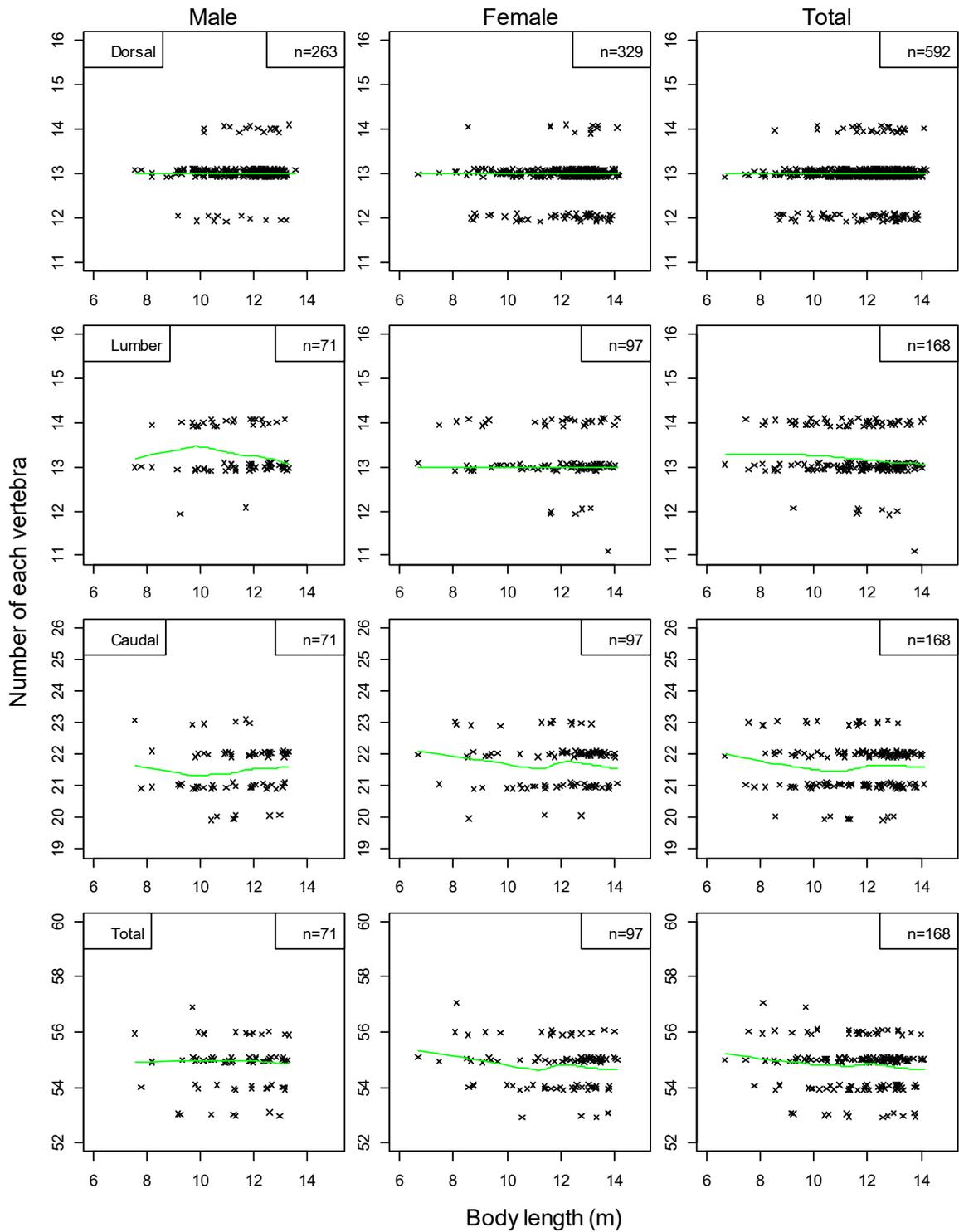


Figure 2-7. The relationship between body length and number of each vertebra of Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

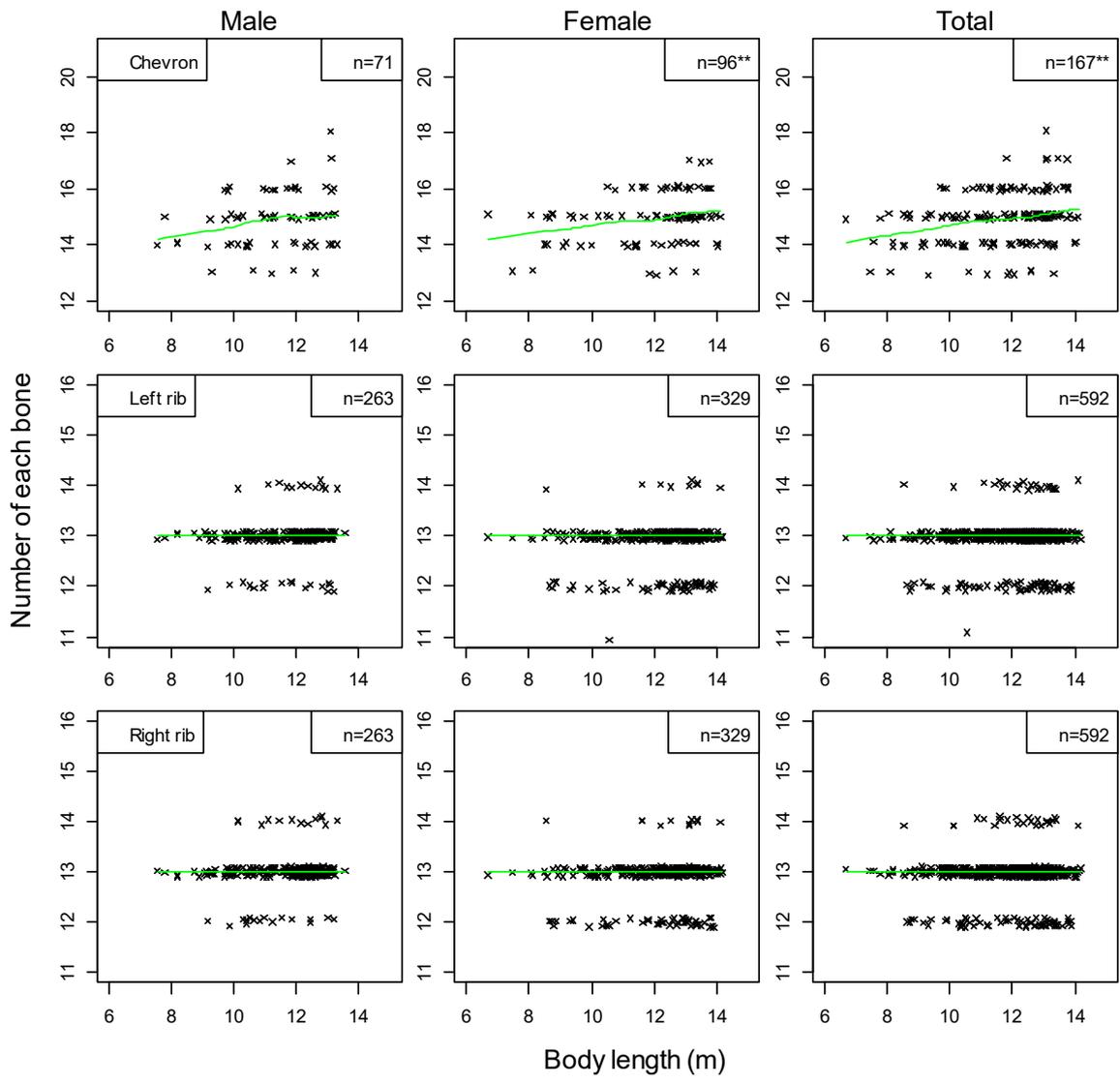


Figure 2-8. The relationship between body length and number of chevron bones and ribs of Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

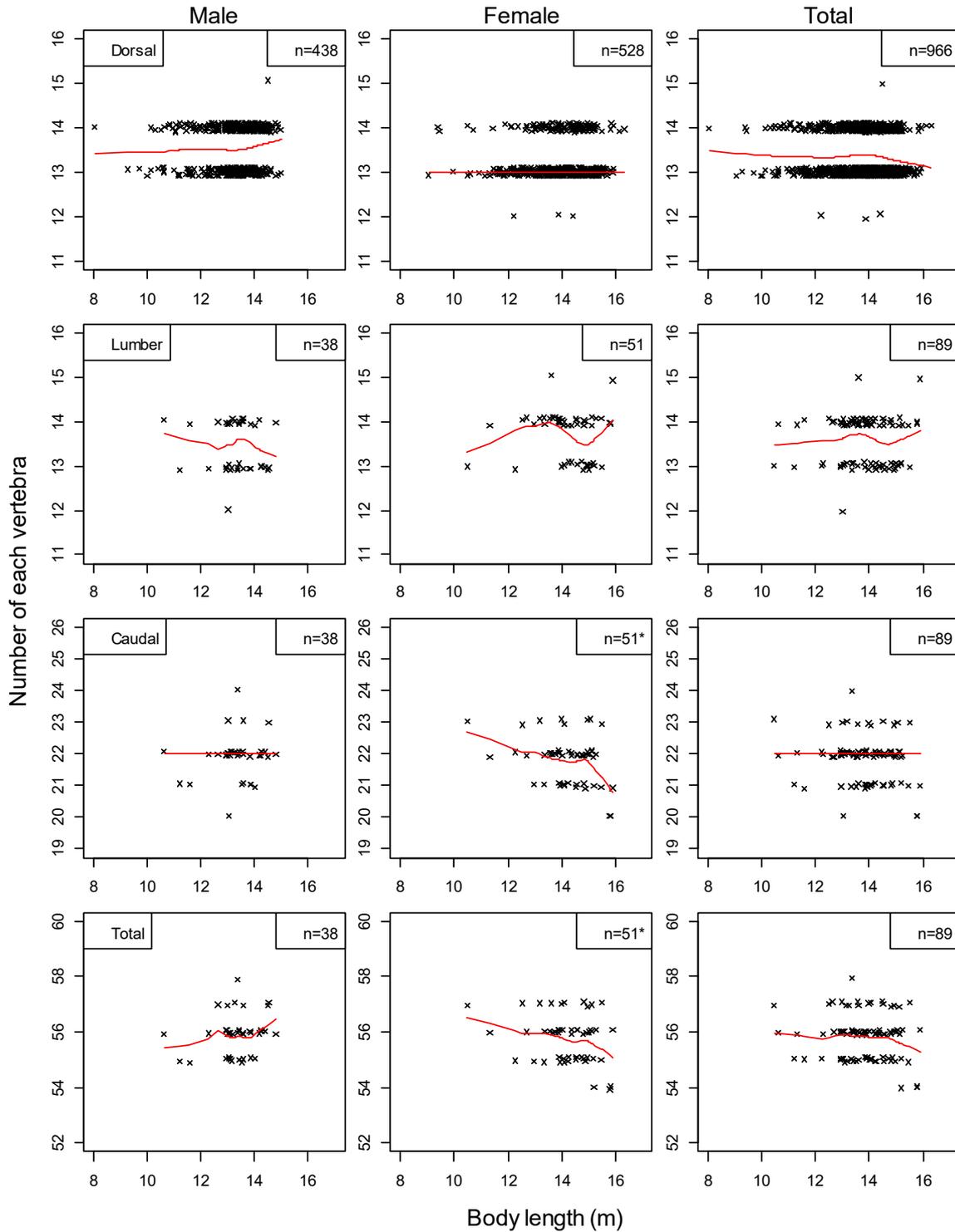


Figure 2-9. The relationship between body length and number of each vertebra of sei whales. Red lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

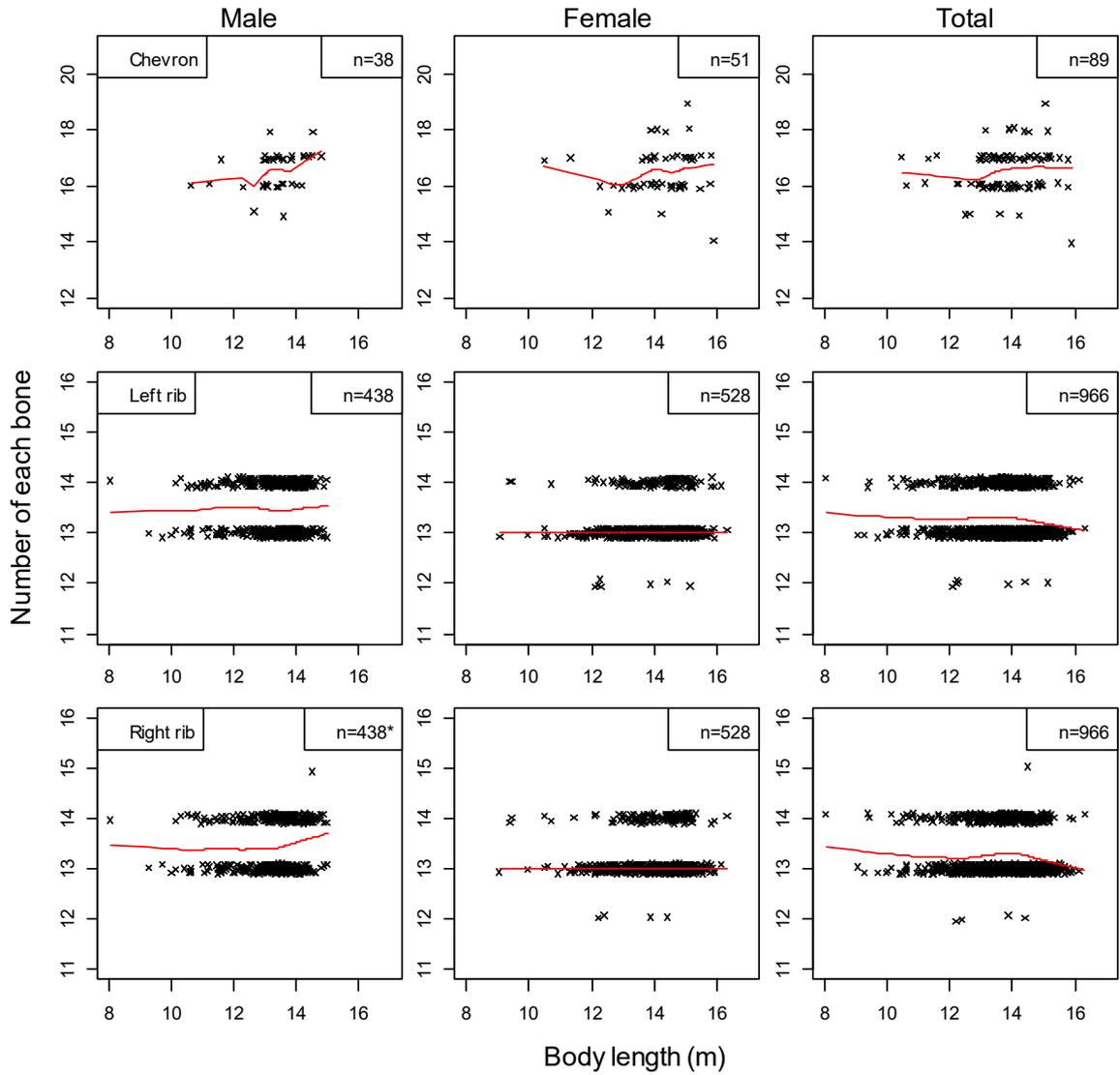


Figure 2-10. The relationship between body length and number of chevron bones and ribs of sei whales. Red lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

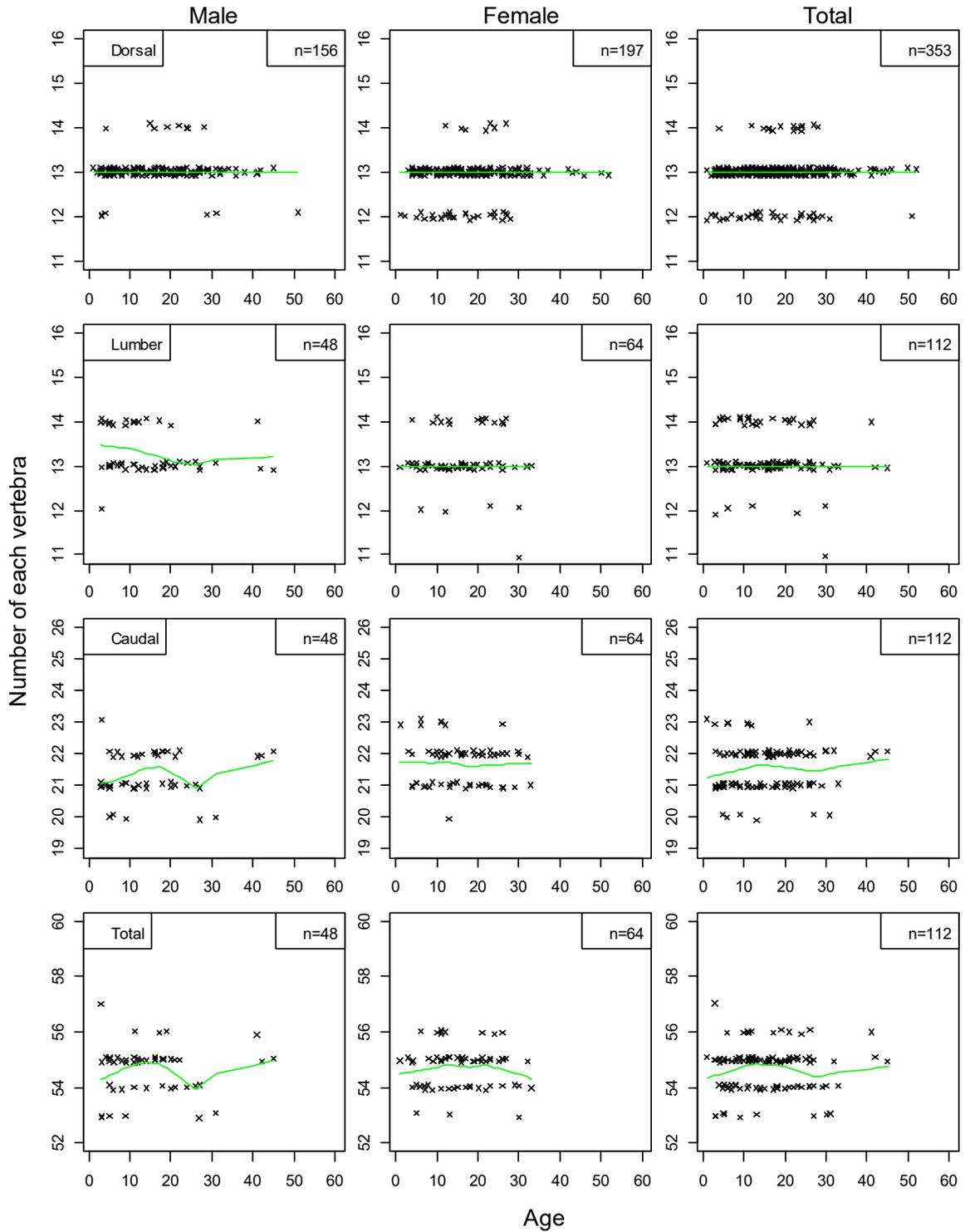


Figure 2-11. The relationship between age and number of each vertebra of Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

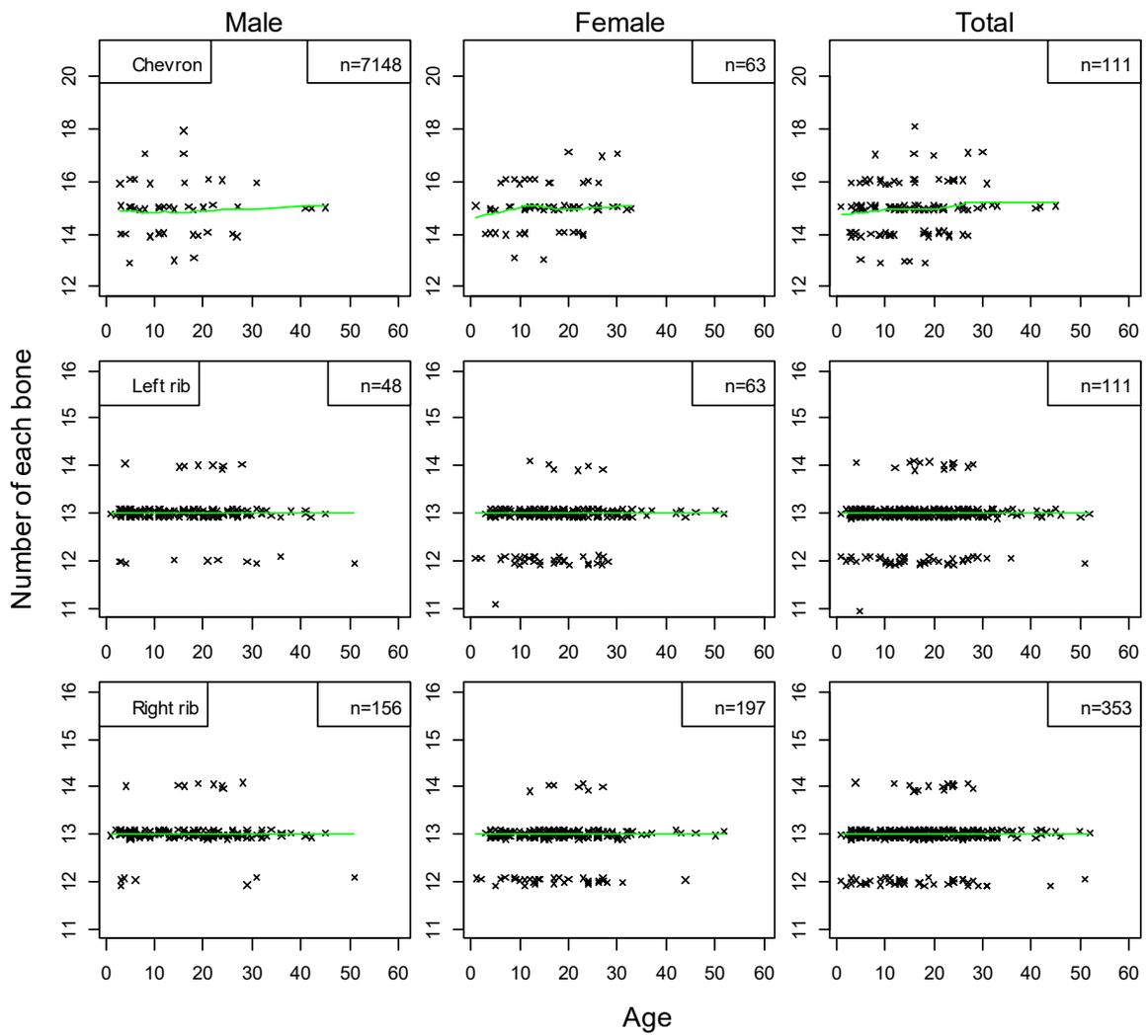


Figure 2-12. The relationship between age and number of chevron bones and ribs of Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

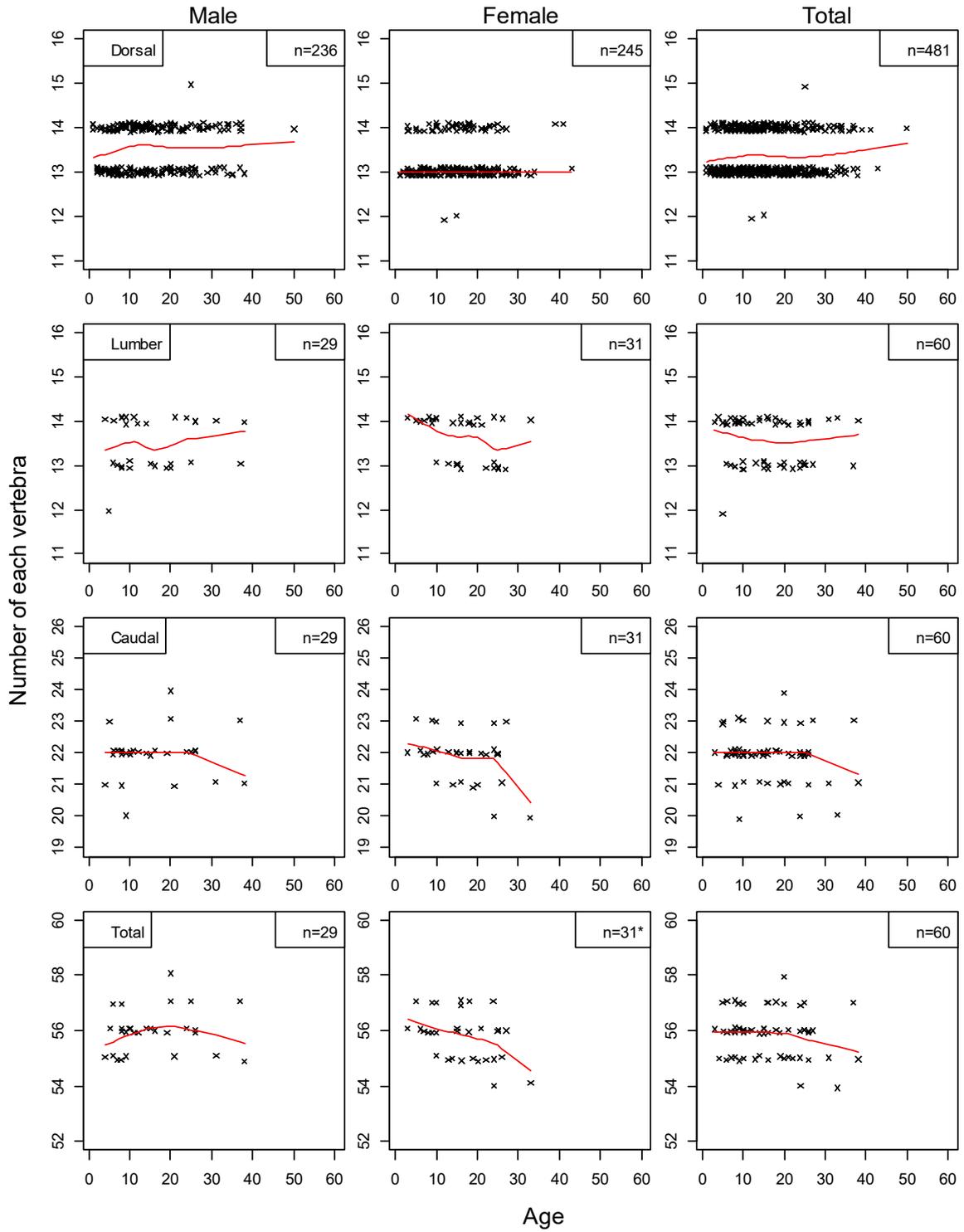


Figure 2-13. The relationship between age and number of each vertebra of sei whales. Red lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

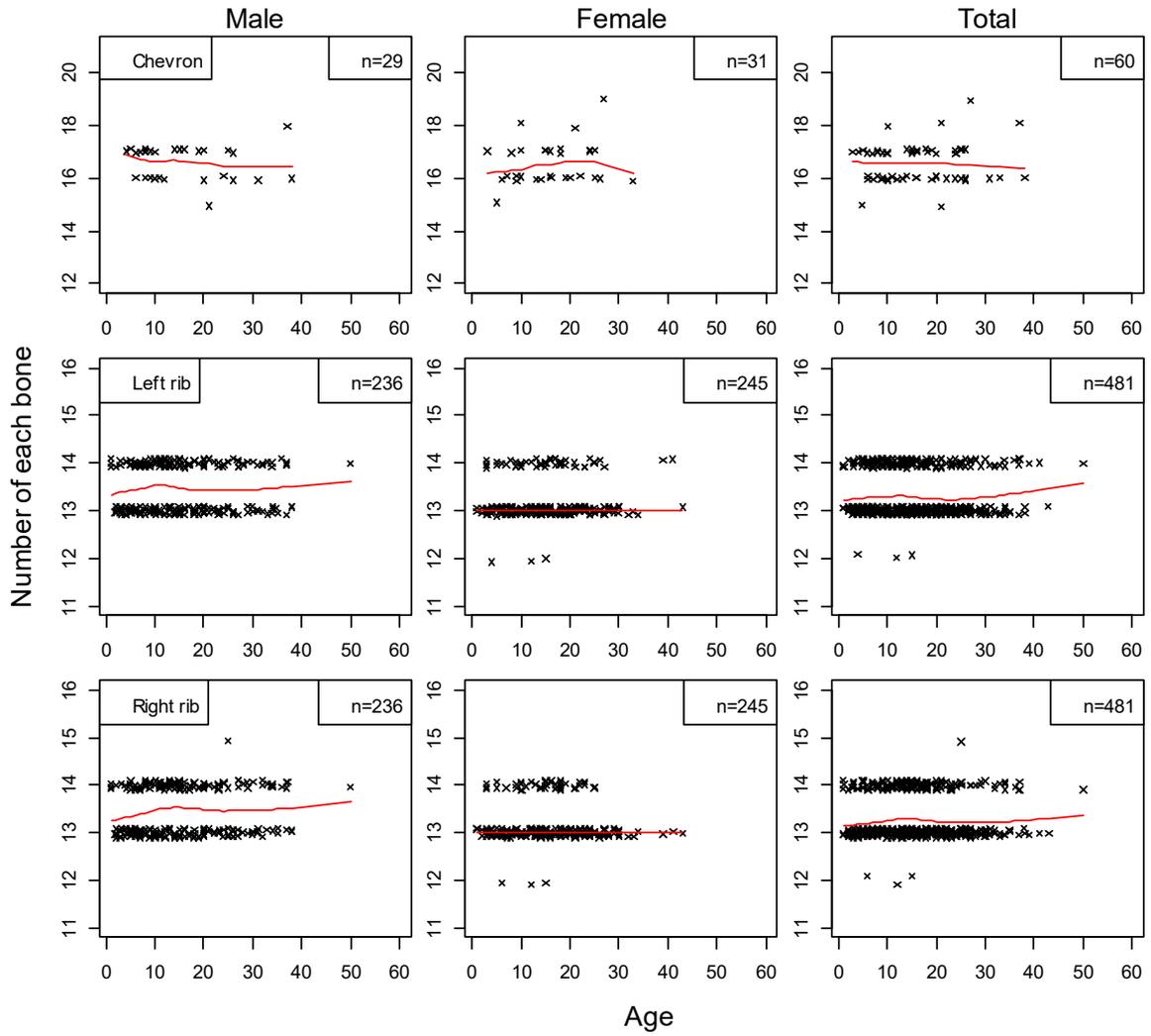


Figure 2-14. The relationship between age and number of chevron bones and ribs of sei whales. Red lines are LOWESS curves. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ by the regression analysis.

2.3.3. 雌雄間比較

i) ニタリクジラ

ニタリクジラの各脊椎骨数について、雌雄間で比較したところ、胸椎数の平均値は雄 13.01、雌 12.90 となり、有意差が検出された (t -test, $p < 0.01$) (Table 2-2)。腰椎、尾椎及び全脊椎骨数については、平均値に 0.1 から 0.2 程度の差が認められたが、有意差は検出されなかった。V 字骨数の平均値は雌雄共に 14.9 とほぼ等しい値を示し、雌雄間で有意差は検出されなかった。肋骨数については遊離肋骨を除いた場合、含めた場合いずれにおいても左右共に雄の肋骨数は雌よりも 0.1 程度多い値を示し、有意差が検出された。 (t -test, $p < 0.01$)。

ii) イワシクジラ

イワシクジラの雌雄の脊椎骨数はニタリクジラと同様の傾向を示し、胸椎のみに雌雄間の有意差が検出され、雄の平均値 (13.53) は雌 (13.23) よりも多かった (t -test, $p < 0.01$) (Table 2-2)。腰椎、尾椎及び全脊椎骨数については、ニタリクジラの場合と同様に平均値に 0.1 から 0.2 程度の差が認められたが、有意差は検出されなかった。V 字骨数については雌雄共に平均 16.5 とほぼ等しい値を示し、雌雄差は検出されなかったが、肋骨数については遊離肋骨を除いた場合、含めた場合共に有意差が検出され、左右共に雄の肋骨数は雌よりも 0.3 本程度多かった (t -test, $p < 0.01$)。

2.3.4. 鯨種間比較

ニタリクジラとイワシクジラの各脊椎骨数、V字骨数及び肋骨数を雌雄別及び全個体について比較した結果を Table 2-2 に示した。脊椎骨数は胸椎、腰椎、尾椎全てにおいてイワシクジラの方がニタリクジラよりも 0.2 から 0.4 程度大きい値を示し、全脊椎骨数の平均値はニタリクジラの 54.8 に対してイワシクジラは 55.8 となった。雄の腰椎及び雌の尾椎を除く全ての脊椎骨においてイワシクジラの値はニタリクジラよりも有意に大きかった (t -test, $p < 0.01$)。V字骨数の平均値はニタリクジラの 14.9 に対してイワシクジラは 16.5 と有意に大きい値を示した (t -test, $p < 0.01$)。左右の肋骨数についてもニタリクジラの平均 12.9 に対してイワシクジラは平均 13.3 と有意に大きい値を示した。左右それぞれの肋骨における遊離肋骨の出現率はニタリクジラの 8.9% に対してイワシクジラは 24.5% と高く (項目 2.3.1 参照)、遊離肋骨を含めた肋骨数もイワシクジラの方が有意に多かった (t -test, $p < 0.01$)。

2.3.5. ナガスクジラ属鯨類における脊椎骨数の比較

True (1904) が報告した北半球産のシロナガスクジラ、ナガスクジラ及びミンククジラと、本研究で報告したイワシクジラ及びニタリクジラの脊椎骨数を Figure 2-15 及び Table 2-4 に示した。胸椎数の平均は最小でミンククジラの 11.0、最多でシロナガスクジラの 15.4 となり、体長の増大に伴って増加した。腰椎、尾椎も同様に体長の増大に伴って増加する傾向を示し、特に尾椎数は最小のミンククジラ (18.1) から最多のシロナガスクジラ (26.6) まで約 1.4 倍の差が認められた。全脊椎骨数はミンククジラの 48.4 からシロナガスクジラの 64.0 までの値を示し、ニタリクジラ (54.8) とイワシクジラ (55.8) はナガスクジラとミンククジラの間々の値を示した。

Table 2-4. Number of each vertebra in *Balaenoptera* species reported by True (1904) and present study.

Species	Body length*	n	Number of vertebra				Total	Source
			Cervical	Dorsal	Lumber	Caudal		
Blue	24.8	5	7	15.4	15.0	26.6	64.0	True (1904)
Fin	20.0	15	7	15.1	14.3	25.5	61.9	True (1904)
Sei	15.2	169	7	13.4	13.6	21.8	55.8	Present study
Bryde's	13.4	89	7	12.9	13.2	21.6	54.8	Present study
Common minke	8.3	11	7	11.0	12.3	18.1	48.4	True (1904)

*Asymptotic length of females in the northern hemisphere (Lockyer, 1984a)

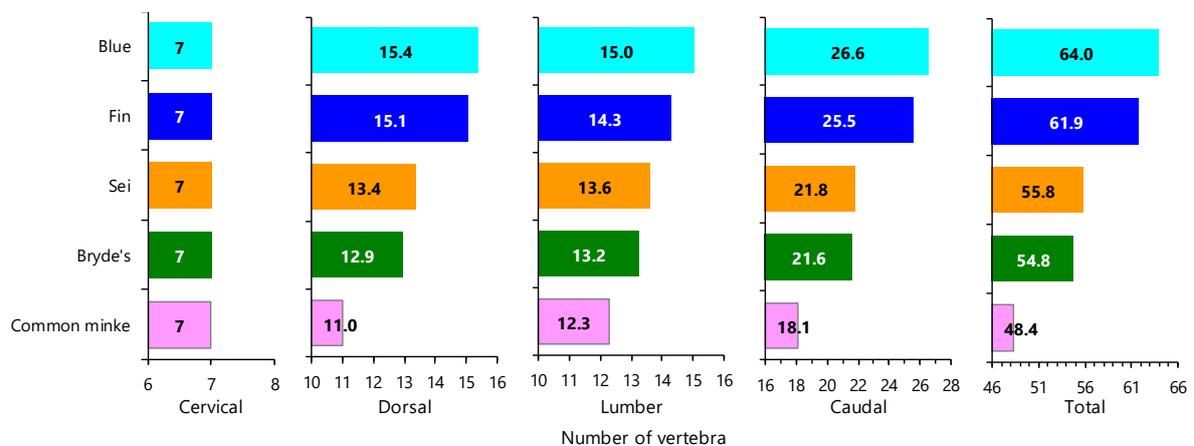


Figure 2-15. Inter-species difference of vertebral number in the *Balaenoptera* species. Data of the blue, fin and common minke whales are from True (1904) and sei and Bryde's whales are from present study.

2.4. 考察

ヒゲクジラ類の骨格についてはこれまでに多数の研究が行われているが、その多くは漂着した少数の標本や、商業捕鯨で得られた大型個体に限られており、体長範囲を網羅した研究は限られている。骨格数に雌雄差や成長に伴う変化が存在する場合には、それらを考慮せずに解析すると誤った結果が得られる可能性があるが、本研究においては、ニタリクジラ及びイワシクジラ両種について、雌雄共に幅広い体長範囲から骨格の情報を得ることができた。また、尾椎末端やV字骨末端等は小型のため流失しやすいが、本研究では研究者自身が観察を行うことによりほとんど見落とさなく計測できたと考えられる。さらにはV字骨及び肋骨という従来知見が不十分であった骨格についても、本研究により詳細な情報を収集することができた。本研究で得られた成果は基礎情報として重要であり、今後他分野の研究にも有効利用が可能と考えられる。

北西太平洋沖合域に生息するニタリクジラの脊椎骨数については、Omura (1959) が頸椎 (C) 7、胸椎 (D) 13、腰椎 (L) 13、尾椎 (Ca) 21、合計 54 と報告しており、Omura and Fujino (1954) は 13 個体を測定した結果として、全脊椎骨数は 54-55 であったと報告している。イワシクジラでは Andrews (1916) が $C7+D14+L13+Ca22 \text{ or } 23=56 \text{ or } 57$ と報告しており、Omura (1959) は $C7+D14+L13+Ca22=56$ 、Omura and Fujino (1954) は測定した 2 個体とも全脊椎骨数は 56 であったと報告している。本研究で得られた脊椎骨数はニタリクジラで平均 54.8、イワシクジラの平均 55.8 となり、過去の知見とほぼ同様の値であった。

ニタリクジラとイワシクジラの肋骨数については、信頼できる知見が少ない。Omura (1959) はニタリクジラについて、左右の肋骨数を 13 と報告しており、Junge (1950) も同様に左右とも 13 と報告している。イワシクジラについては、Nishiwaki and Kasuya (1971) が南極海のイワシクジラについて、左右とも 13 と報告している。本研究で得られた肋骨数の平均値は左右共にニタリクジラで 12.9、イワシクジラで 13.3 と従来の知見と同様であったが、遊離肋骨については本研究で初めてその詳細が明らかとなった。遊離肋骨は小型の場合が多く、筋肉中に埋もれているため見落とされる可能性の高い骨格であり、過去の知見からナガスクジラ属鯨類に存在することは確認されていたものの、詳細な報告は存在しない (Lönnberg, 1931;

Omura *et al.*, 1970; Omura, 1975; Arnold *et al.*, 1987)。本研究では解剖中に熟練した研究者が観察したため、遊離肋骨の存在を明らかにすることができた。左右どちらかの肋骨に遊離肋骨を有する個体の割合はニタリクジラで 13.2%、イワシクジラで 35.5%となり、ニタリクジラよりもイワシクジラの方が高かった。本研究では胸椎数、肋骨数（遊離肋骨を除く）ともにニタリクジラよりもイワシクジラの方が多かったが、遊離肋骨を肋骨として集計すると、鯨種間の差はさらに拡がり、両種間の差異はより明瞭となった。

V 字骨については、Omura (1959) がニタリクジラについて、12 と報告している。Lönnberg (1931) は 9 で、さらに 2 個が流失したと報告しており、Junge (1950) は 11 で、さらに 2 個が流出したと報告している。イワシクジラについては、Nishiwaki and Kasuya (1971) が南極海のイワシクジラについて 10 と報告している。本研究で得られた V 字骨数の平均値はニタリクジラで 14.9、イワシクジラで 16.5 となり、両鯨種とも従来知見よりも多かった。V 字骨は尾椎先端部に向かって小さくなり、解剖中や骨格標本作製中に失われやすい部位である。本研究では、結合組織中に埋没する V 字骨について、化骨の有無を確認しつつ計測を行ったため、微細な V 字骨も含めて正確な数を計測することができたと考えられる。

ニタリクジラの V 字骨数について、体長の伸長に伴う有意な増加傾向が検出された。V 字骨の形状は第 1V 字骨から第 4V 字骨付近にかけて大きさが増加した後、尾方に向かって次第に小さくなる (Figure 2-1, Figure 2-2)。尾側末端の V 字骨は直径 1 cm 以下となる場合も多く、さらにその後方にはより小さい軟骨の塊が存在する場合がある。小型の若齢個体においては、尾側末端の V 字骨の化骨が不十分であり、成長と共に一部の軟骨が化骨し、V 字骨が増加すると考えられる。イワシクジラにおいても同様に体長とともに V 字骨が増加する傾向が認められたが、回帰分析の結果は有意ではなかった (Figure 2-10)。イワシクジラの標本はニタリクジラよりも小型の個体が少ないことが結果に影響した可能性があり、今後さらに小型個体の標本数を増やして解析することが望まれる。

肋骨については、ニタリクジラでは体長や年齢と肋骨数に相関関係は検出されず、イワシクジラにおいても雄の右肋骨に体長による僅かな増加傾向が検出されたのみであった。遊離肋骨は前方肋骨の末端部位の後方、脊椎骨の横突起先端部からは離れた位置に存在し、頭部

側は細くなっていることが多い。このため遊離肋骨は生涯遊離のまま存在し、成長と共に頭部が発達して横突起と関節することはないと考えられる。

ニタリクジラ、イワシクジラ共に胸椎及び肋骨数に雌雄差があり、いずれも雄の値は雌よりも大きかった。胸椎と肋骨は胸腔を形成する骨格であり、胸腔内部には呼吸器官である肺が含まれる。胸腔の形状は潜水行動に影響すると考えられることから、雌雄における胸椎や肋骨数の違いは潜水行動に何らかの影響を及ぼしている可能性がある。本研究では個々の骨の大きさについては調査対象としなかったが、胸腔の形成には骨の数だけでなく大きさも影響することから、今後各骨の大きさや形状を含めた解析を行うことで、各骨の数や形状と機能の関係を明らかにできると考えられる。

脊椎骨数、V字骨数及び肋骨数の全てにおいて、イワシクジラはニタリクジラよりも大きい値を示した。ただし全ての骨部位において両鯨種の値の範囲は重なっており、骨数のみから両鯨種を識別することは困難であった。両鯨種間で最も顕著な差はV字骨において認められ、イワシクジラの平均値(16.5)はニタリクジラ(14.9)よりも1.6大きかった。尾椎数の差が小さい(イワシクジラ:平均21.8、ニタリクジラ:平均21.6)にも関わらず、V字骨数に顕著な差が見られたことは、両鯨種の尾部形状の違いを反映していると考えられる。V字骨は脊椎骨の下面に付属し、周囲の筋肉を支持する骨格であり、V字骨の増加は尾柄部の増大、すなわち遊泳能力の向上に貢献すると考えられる。外部形態においても両鯨種間の尾部形状の違いが確認されており、イワシクジラの尾部はニタリクジラよりも相対的に長い値を示した(第1章参照)。これらのことからイワシクジラはニタリクジラよりも尾柄部が発達し、より強い遊泳能力を保持していると考えられる。Omura(1971)はヒゲクジラ類の頭骨と各脊椎骨の体軸方向の長さの検討から、ニタリクジラはイワシクジラや他のヒゲクジラ類よりも尾椎の割合が小さく、その原因は長距離の回遊を行わないためであろうと推測している。本研究においても同様の結果が得られたが、今後さらに尾柄部の形状や筋肉等の組織重量の比較、データロガーを用いた遊泳行動解析等を行うことにより、両鯨種の遊泳能力の違いが明らかになると考えられる。

ニタリクジラとイワシクジラはナガスクジラ属鯨類における中型の種であり、その脊椎骨数は大型のシロナガスクジラ、ナガスクジラと小型のミンククジラの間値を示し、ナガスクジラ属内では体長の大きい種ほど脊椎骨数が多くなる傾向が認められた。個々の脊椎骨の大きさは鯨種により異なり、ミンククジラの尾椎数は他鯨種より少ないが、腰椎後方と尾椎前方の脊椎骨が他鯨種よりも相対的に大きく、尾椎全体の相対的な長さは他鯨種と大きな差はないことが報告されている (Omura, 1971)。また、本研究における外部形態の検討からも、ミンククジラの尾柄部 (尾鰭分岐点-肛門) の相対的な長さは、ニタリクジラ、イワシクジラよりも長いことが明らかとなった (第1章)。これらのことは脊椎骨数の違いがそれぞれの種の生態に及ぼす影響を検討する際には、各脊椎骨の形状を含めて解析する必要があることを示しており、今後個々の脊椎骨の形態についてさらなるデータの蓄積が望まれる。

第3章 生物学的特性値

3.1. 背景

ナガスクジラ属の鯨類は一般に、夏季には高緯度の摂餌海域で活発な摂餌を行うことにより栄養を蓄積し、冬期には低緯度の繁殖海域で絶食しつつ繁殖活動を行う周年的な南北回遊を行うことが知られている (Lockyer, 1984a; 加藤, 1991)。北西太平洋に生息するイワシクジラは典型的なナガスクジラ属鯨類の回遊パターンを示し、夏季にはアリューシャン列島付近まで北上する (Masaki, 1976; Miyashita, *et al.*, 1995)。一方ニタリクジラの季節回遊は明瞭ではなく、ナガスクジラ属鯨類の中でも例外的に暖水を好み、夏季にも北緯 40 度付近までしか北上せず、水温 20 度以上の海域に主に分布する (Omura and Nemoto, 1955; Nemoto, 1959; Ohsumi, 1977, 1978, 1979; Privalikhin and Berzin, 1978)。このため、ニタリクジラの摂餌海域と繁殖海域の境界は不明瞭であり、詳細な回遊生態については明らかになっていない (Rice, 1979; Miyashita *et al.*, 1995, 1996; Kishiro, 1996; Shimada and Miyashita, 1997; Shimada *et al.*, 2008; Murase, *et al.*, 2016; Hakamada, *et al.*, 2017)。また、両種の繁殖周期には明瞭な違いがあり、ニタリクジラの胎児体長の分布はイワシクジラよりもばらつきが大きいことが報告されている (Masaki, 1976; Ohsumi, 1977; Yoshioka, 1988; Kato and Yoshioka, 1995)。

ナガスクジラ属鯨類の性成熟年齢や妊娠率等、再生産に関わるいくつかの特性値は、資源状態や環境の変化、生態的競合に応じて変動すると考えられている (Gambell, 1973; Masaki, 1976; Lockyer, 1979, 1984a; Kato, 1987, Thomson *et al.*, 1999, Bando and Hakamada, 2014; Bando *et al.*, 2014)。このため、北西太平洋において近接して分布するにもかかわらず、異なる回遊・繁殖生態を有するニタリクジラとイワシクジラは、成長や性成熟、再生産などの特性値が異なる可能性がある。

また、ニタリクジラについては 1987 年の商業捕鯨モラトリアム以降、イワシクジラについては 1976 年の捕獲禁止以降 30 年から 40 年以上が経過したが、その間の両鯨種の資源状態に関する情報は目視調査から得られる資源量と少数のバイオプシー標本に限られ、生物情報はほとんど得られていない。この間に北西太平洋においては、両種の主要な餌生物である浮き

魚類の魚種交代現象が生じたと考えられており、両種の資源状態や生物学的特性値に何らかの影響が生じた可能性がある（Yatsu *et al.*, 2001; Takasuka, *et al.*, 2008; Overland *et al.*, 2008）。

資源を適切に管理するためには、資源量の推移と共に、妊娠率や性成熟年齢などの生物学的特性値などの指標を通じて資源状態を把握することが重要である。また、正確な特性値を推定するためには、対象種の回遊、繁殖生態についての理解が必要となる。

そこで本章では、近年の鯨類捕獲調査（JARPNII）から得られた標本を材料として、ニタリクジラとイワシクジラについて、生活史に関連する生物学的特性値を推定すると共に、北西太平洋における棲み分けについて検討した。

3.2. 材料と方法

3.2.1. 材料

2000-2016JARPN II で採集したニタリクジラ 730 個体及び 2002-2016JARPN II で採集したイワシクジラ 1354 個体の測定値及び標本の観察結果を解析に用いた (Figure 3-1, Table 1-1)。

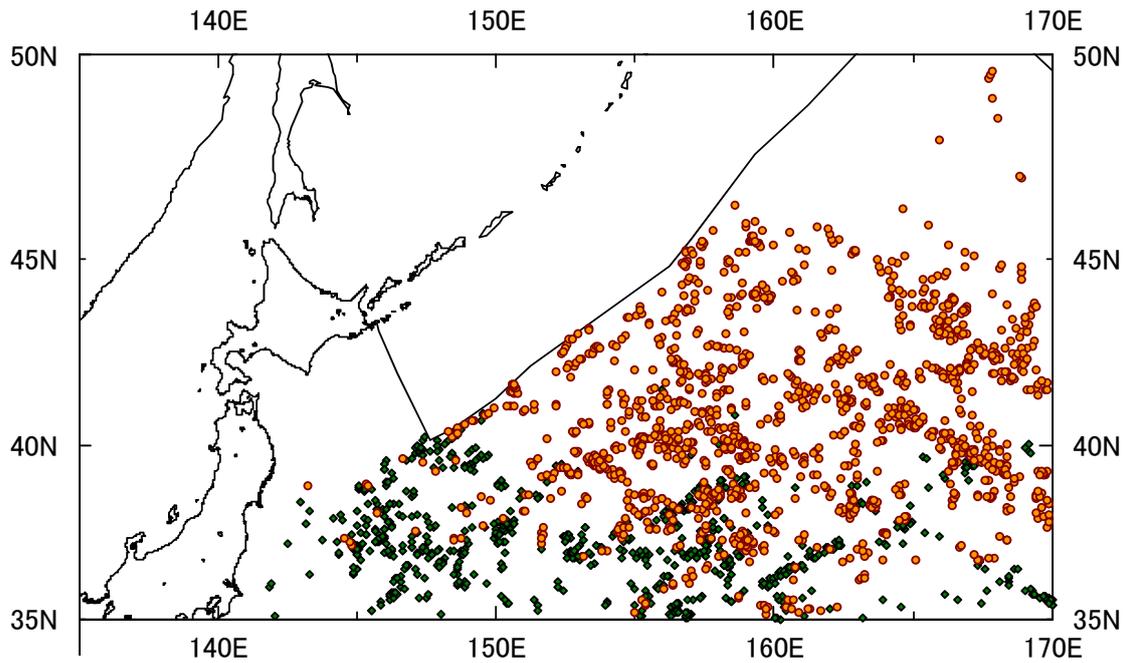


Figure 3-1. Sighting positions of Bryde's (◆) and sei (●) whales collected during the 2000 – 2016 JARPNII.

3.2.2. 方法

i) 年齢査定

ヒゲクジラ類の年齢査定は一般に、外耳道内に形成される耳垢栓に蓄積した成長層の数を計測することにより行われる (Purves, 1955; Lockyer, 1972, 1974, 1984a, 1984b; 前田, 2012; 前田と磯野, 2017)。捕獲した全個体について解剖時に外耳道を切開し、左右の耳垢栓を採集して 10%ホルマリン溶液で固定した後、扁平面をメスで成長層が識別できるまで削り、さらに砥石 (#6000) にて鏡面仕上げを行った (Bando *et al.*, 2016; Bando and Kato, 2017)。作成した耳垢栓切片標本を実体顕微鏡下で観察し、明帯と暗帯で構成される成長層の数を計測した。一組の明暗の成長層を 1 層とし、1 年 1 層形成されるものとして計測した (Ohsumi, 1964; Roe, 1967; Best, 1982; Gabriele *et al.*, 2010)。

ii) 性成熟判定

ナガスクジラ属鯨類の雄における性成熟判定は、正確には精巢の組織切片 (HE 染色) を観察し、精細胞の有無や精細管直径、管腔の有無などにより行われるが、簡便法として、基準となる精巢重量を定めて判定することもある (Nishiwaki, *et al.*, 1954; Masaki, 1976; 加藤, 1986)。本研究では一部個体から採集した精巢について組織切片を作成して観察を行い、精巢重量と性成熟度についての予備解析から性成熟の基準となる精巢重量 (ニタリクジラ : 560g、イワシクジラ : 1090g) を定め、精巢重量により性成熟判定を行った。雌の性成熟については、排卵後の卵巣に形成される黄体は出産もしくは受胎に失敗した後収縮し、白体となって終生残るとされていることから (Lockyer, 1984a)、左右の卵巣を観察し、黄体もしくは白体が存在する個体を性成熟とした。卵巣の観察については、調査船上における採集直後に黄白体の有無のみを確認し、-20°C で冷凍保存後、持ち帰って実験室内で卵巣表面にメスで割を入れることにより黄体及び白体の数を計測した。

iii) 胎児

採集した全ての雌個体について左右の子宮角を切開し、胎児の有無を確認した。胎児が確

認められた場合は胎児数、体長、体重及び性別を記録した。胎児体長は成体と同様に上顎先端から尾鰭分岐点までとし、メジャーやノギスを用いて 0.1cm 単位で測定した。胎児体重は胎児の大きさに応じた適切な測定機材（船舶用秤量計（M2000（Marel 社））、吊り秤等）により、使用機材に応じた測定単位（1-10g：船舶用秤量計、0.1-1.0kg：吊り秤）で測定した。小型のため性別の判定が困難な胎児（およそ 10cm 未満）は「性別不明」として記録した。

iv) 脂皮厚

脂皮厚は、背鰭直下体側の体表に垂直に刃物で割を入れ、筋膜から表皮（黒皮）の内側までの距離を折尺を用いて 0.1cm 単位で測定した。

v) 成長式

成長式の推定は、以下の von Bertalanffy 成長式を年齢と体長の関係にあてはめることにより行った。

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

ここで、 L_t は年齢 t における体長、 L_∞ は漸近体長、 K は成長係数、 t_0 は体長 0 の時の年齢の理論値を示す。

vi) 性成熟年齢/体長

性成熟年齢と体長は 2 種類の方法で推定した（Lockyer, 1984a; Kato, 1987）。

初排卵個体の平均値 ($tmov, Lmov$)

初めて排卵した個体（初排卵個体：黄体数 1 かつ白体数 0）を成熟直後と見なし、初排卵個体の平均値として性成熟年齢（ $tmov$ ）及び性成熟体長（ $Lmov$ ）を推定した。

50%性成熟年齢/体長 ($tm50\%, Lm50\%$)

Cooke (1984) により提唱され、Kato (1992) が改変した以下の式に基づき、全体の 50%が

成熟する年齢と体長を算出した。体長については、0.1m 単位で測定値を四捨五入して解析に用いた。

$$tm50\%, Lm50\% = l - \frac{q}{2} + q \sum_l^k \left(\frac{I_a}{N_a} \right)$$

$$\text{var}(tm, Lm) = q \sum_l^k \frac{M_a I_a}{N_a^2 (N_a - 1)}$$

ここで

$tm50\%, Lm50\%$: 50%性成熟年齢、50%性成熟体長

M_a : 年齢（体長）階級 a における性成熟個体数

I_a : 年齢（体長）階級 a における未成熟個体数

N_a : 年齢（体長）階級 a における全個体数

l : 性成熟個体が出現する 最小年齢（体長）階級の中央値

k : 未成熟個体が出現する最大年齢（体長）階級の中央値

q : 年齢（体長）階級の間隔

を示す。

また、雌雄間、鯨種間の比較は下記の式により行った（Cooke, 1984）。

$$d = \sum_l^k \frac{(m_{1a}n_{2a} - m_{2a}n_{1a})}{N_a}$$

$$s^2 = \sum_l^k \frac{n_{1a}n_{2a}M_a(N_a - M_a)}{N_a^2(N_a - 1)}$$

ここで

m_{1a}, m_{2a} : グループ 1 及び 2 の年齢（体長）階級 a における性成熟個体数

n_{1a}, n_{2a} : 年齢（体長）階級 a における総個体数

$d < -2s, d > 2s$: 両グループ間の $tm50\%$ ($Lm50\%$) は有意に異なる（有意水準 5%）

を示す。

さらに経年変化の検討を目的として、2007 年以前及び 2008 年以降の標本について雌雄別にそれぞれ $tm50\%$ を推定し、両者の比較を行った。

vii) 妊娠率

資源の真の妊娠率を推定する際には、妊娠状態による棲み分けや親子連れを捕獲しない影

響などを考慮する必要がある、ヒゲクジラ類の資源解析においては採集した成熟雌に占める妊娠個体の割合は「見かけの妊娠率」と呼ばれ、真の妊娠率とは異なる指標として扱われている。ニタリクジラの出産時期は幅広いものの10月から3月にピークがあり、授乳期間は約6ヶ月であることから (Best, 1977)、一部の母鯨は子鯨を伴ったまま摂餌海域に来遊する。イワシクジラにおいても同様に出産のピークは11月、授乳期間7ヶ月のため子連れ個体が摂餌海域に来遊する (Masaki, 1976)。商業捕鯨においては親子連れの捕獲は禁止されており、JARPNII においても予備調査の2000年と2001年は親子連れも採集対象とし、8組のニタリクジラ親子を採集したものの、2001年以降は親子連れを捕獲対象とはしていない。ナガスクジラ属鯨類はおよそ1年の繁殖周期を持ち、クロミンククジラのようにほぼ毎年繁殖を行う種も存在するが (Bando, *et al.*, 2006; Bando and Hakamada, 2014)、ニタリクジラ、イワシクジラを含む多くの種において複数年の連続した繁殖の頻度は低いと考えられている (Lockyer, 1984a)。子供を連れている親は、前シーズンに妊娠、出産した個体であることから、子連れ個体が妊娠している可能性は他の成熟雌よりも低いと考えられ、真の妊娠率を推定するためには補正を行う必要がある (Best and Lockyer, 2002)。JARPNII では捕獲調査に加えて調査海域内において大規模な鯨類目視調査を行っており、鯨類の発見時には鯨種と共に頭数、親子連れの有無の確認が行われ、親子連れの分布に関する情報が収集されている。このため本研究では、下記の式により親子連れを捕獲しない影響を補正した妊娠率を算出した。

$$P = \frac{R_{mc} P_{mc} + R_{mf} (1 - R_{mc}) P_{mf}}{R_{mc} + R_{mf} (1 - R_{mc})}$$

ここで

- P 補正した妊娠率
- R_{mc} : 全発見個体 (子鯨を除く) に占める子連れ個体の割合
- R_{mf} : 採集個体に占める成熟雌個体の割合
- P_{mc} : 子連れ個体に占める妊娠個体の割合
- P_{mf} : 親子連れ以外の全発見に占める成熟雌の割合

を示す。

子連れ個体に占める妊娠個体の割合 (P_{mc}) については、実測が困難なことから泌乳が確認

された個体を前シーズンに妊娠、出産した個体と見なし、泌乳個体に占める妊娠個体の割合として算出した。また、親子連れを除いた全発見個体に占める成熟雌の割合は、採集した標本中に占める成熟雌の割合に等しいと仮定して算出した。また、調査時期は離乳時期に相当し、親子連れの割合は季節と共に減少すると考えられるため、解析は月ごとに行った。

viii) 受胎日

鯨類の胎児の成長は、妊娠初期は緩やかであるが、その後は出生まで急速に成長する。Huggett and Widdas (1951) は哺乳類の胎児の成長について、初期成長以後の経過日数は体重の 1/3 乗に比例するとし、下記の成長式を提唱した。

$$W^{\frac{1}{3}} = a(t - t_0)$$

ここで

W	: 胎児体重 (g)
a	: 成長係数
t	: 受胎後の経過日数
t_0	: 直線が X 軸と交わるときの日数

を示す。

鯨類の成長係数 (a) と t_0 については Laws (1959) や Frazer and Huggett (1973, 1974)、Lockyer (1984a) により検討され、Lockyer (1984a) はナガスクジラ属鯨類の t_0 を 74 と推定した。また、Kato and Miyashita (1991) は上記の研究結果をもとに、ナガスクジラ属鯨類の出生体長と成長係数について下記の式で示せることを報告した。

$$a = 0.048 + 0.00067L$$

ここで

a	: 成長係数
L	: 各鯨種の出生体長

を示す。

初期成長期における胎児成長については、Kato and Miyashita (1991) が南極海のクロミンククジラについて、初期成長期から急速成長期への変化は胎盤が形成される体長 15cm 頃に生じるとし、初期成長の期間について、経過日数が体重に比例する下記の成長式を提案した。

$$t = 1.11W \text{ もしくは } t = 0.0655L^{2.676}$$

ここで

- t : 受胎後の経過日数
- W : 胎児体重 (g)
- L : 胎児体長 (cm)

を示す。

上記式において初期成長期の経過日数は体重に比例するとしているが、妊娠初期における胎児の成長は緩やかなため、特に小型の胎児については上記式では経過日数が過小に推定される可能性がある。このため本研究においては、体長 15cm までの初期成長期の胎児の成長は、経過日数が体長に比例し、体長 15cm 以降は Huggett and Widdas (1951) に従い体重の 1/3 乗に比例すると仮定した以下の成長式を作成した。なお、体長 15cm 以降の成長式を作成にあたっては両鯨種の胎児について体長-体重換算式を作成し、体重を体長に変換した。ニタリクジラとイワシクジラの出生体長はそれぞれ 384cm (Ohsumi, 1977) 及び 440cm (Masaki, 1976) と報告されていることから、出生体長と成長係数の関係式より両鯨種の α をそれぞれ 0.305 及び 0.343 とした。

$$\text{体長 15cm まで: } t = \beta L$$

$$\text{体長 15cm 以降: } W^{\frac{1}{3}} = a(t - 74) \text{ もしくは } t = \beta' L^{\gamma} + 74$$

ここで

- t : 受胎後の経過日数
- L : 胎児体長 (cm)
- W : 胎児体重 (g)
- β, β', γ : 係数
- a : 成長係数 (ニタリクジラ: 0.305, イワシクジラ: 0.343)

を示す。

両鯨種について上記式の係数を推定し、作成した成長式により各胎児の体長から経過日数を求め、受胎日を推定した。

ix) 棲み分け

棲み分けの検討は、性別や性成熟度、年齢、脂皮厚などの生物情報と発見時の緯度、経度、海表面水温等の環境要因について散布図行列を作成し、環境要因と生物情報の関連を検討した後、一般化線形モデル (Generalized linear model: GLM) により解析した。生物情報を応答変数、環境要因を説明変数として GLM 解析を行い、それぞれの生物情報に影響する環境要因を検討した。解析を行った応答変数と説明変数の組み合わせを以下に示した。なお、水温は、鯨群の発見時に調査船上で記録された海表面水温の値とした。脂皮厚については雌雄別に解析を行い、雌については胎児体長を説明変数に加えて解析を行った。

上記の解析には Microsoft Excel[®]2013 及び R 3.3.2 (R Development Core Team 2016) を使用した。

応答変数	説明変数
性比 (雌=0, 雄=1)	緯度、経度、海表面水温 (水温)、日付 (1月1日=1)、年
性成熟度	緯度、経度、水温、日付、年、性別 (雌=0, 雄=1)
年齢	緯度、経度、水温、日付、年、性別
脂皮厚 (雄)	緯度、経度、水温、日付、年、体長
脂皮厚 (雌)	緯度、経度、水温、日付、年、体長、胎児体長
妊娠の有無	緯度、経度、水温、日付、年
胎児体長	緯度、経度、水温、日付、年

3.3. 結果

3.3.1. 成長

耳垢栓を用いて査定したニタリクジラとイワシクジラの雌雄の年齢と体長の関係を Figure 3-2 に示した。ニタリクジラとイワシクジラの離乳体長はそれぞれ 8m (藤瀬ら, 2004)、9m (Masaki, 1976) と報告されている。離乳後のニタリクジラは雌雄共に 10 歳頃まで急速に成長した後、成長速度は緩やかとなり、20 歳頃に成長はほぼ停止した。イワシクジラも同様の成長傾向を示し、10 歳頃まで急速に成長した後、成長速度は緩やかとなり、20 歳頃にほぼ漸近体長に達した。両鯨種の雌雄について、下記の von Bertalanffy の成長式が得られた。

成長式 (von Bertalanffy) :

ニタリクジラ

$$\text{雄: } L_t = 12.68(1 - e^{-0.182(t+5.540)})$$

$$\text{雌: } L_t = 13.30(1 - e^{-0.169(t+4.969)})$$

イワシクジラ

$$\text{雄: } L_t = 14.12(1 - e^{-0.181(t+6.265)})$$

$$\text{雌: } L_t = 15.15(1 - e^{-0.156(t+6.960)})$$

上記式からニタリクジラとイワシクジラの漸近体長が推定された。

漸近体長 :

ニタリクジラ

$$\text{雄: } 12.68 \text{ m}$$

$$\text{雌: } 13.30 \text{ m}$$

イワシクジラ

$$\text{雄: } 14.12 \text{ m}$$

$$\text{雌: } 15.15 \text{ m}$$

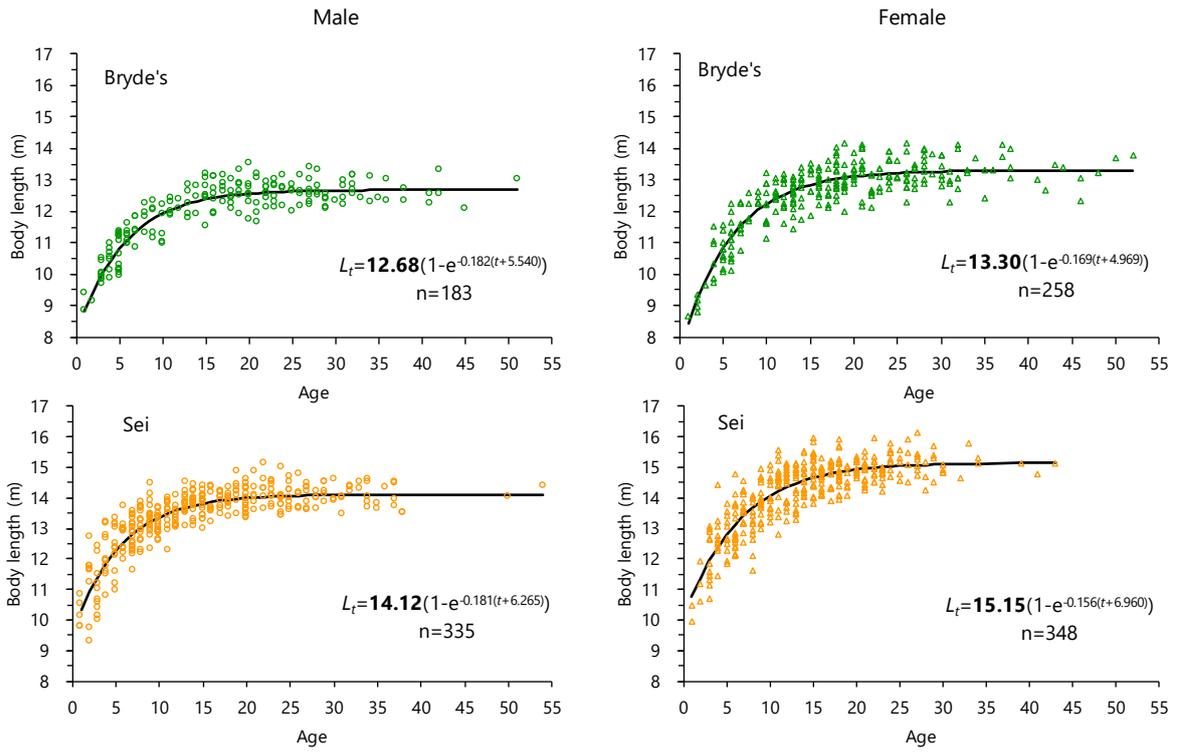


Figure 3-2. Relationship between body length and age of Bryde's (upper) and sei (lower) whales for males (left) and females (right). The solid line shows von Bertalanffy growth curve.

3.3.2. 性成熟(年齢・体長)

初排卵個体の平均値 (*tmov*, *Lmov*)

各年の調査で採集されたニタリクジラとイワシクジラの初排卵個体の平均体長と平均年齢を Table 3-1 と Table 3-2 に示した。ニタリクジラの初排卵個体は 16 個体確認され、8 個体については年齢情報も得られた。初排卵個体の年齢は 8 から 12 歳の範囲にあり、平均年齢 (*tmov*) は 10.1 歳であった。初排卵個体の体長は 11.38m から 13.58m の範囲にあり、平均体長 (*Lmov*) は 12.13m であった。イワシクジラは初排卵個体 52 個体のうち、17 個体から年齢情報が得られた。初排卵個体の年齢は 5 から 17 歳の範囲にあり、平均年齢 (*tmov*) は 8.6 歳、体長は 12.60m から 14.57m の範囲にあり、平均体長 (*Lmov*) は 13.70m であった。両鯨種の *tmov* と *Lmov* を比較したところ、*tmov* に有意差は検出されなかったが、*Lmov* はイワシクジラの方が有意に大きかった (*t*-test, $p < 0.01$)

性成熟年齢 (*tmov*) (S.D) :

ニタリクジラ

雌: 10.1 (1.13)

イワシクジラ

雌: 8.6 (3.14)

性成熟体長 (*Lmov*) (S.D) :

ニタリクジラ

雌: 12.13 m (0.62)

イワシクジラ

雌: 13.70 m (0.47)

Table 3-1. Age at sexual maturity of female Bryde's and sei whales estimated by mean age at the first ovulating whales (*t_{mov}*)

Year	Bryde's					Sei				
	<i>n</i>	mean	S.D.	min	max	<i>n</i>	mean	S.D.	min	max
2000	1	10.0	-	-	-	-				
2001	0					-				
2002	0					2	8.5	2.12	7	10
2003	0					0				
2004	1	10.0	-	-	-	1	8.0	-	-	-
2005	1	8.0	-	-	-	1	9.0	-	-	-
2006	3	10.3	0.58	10	11	2	8.5	0.71	8	9
2007	0					1	7.0	-	-	-
2008	0					1	5.0	-	-	-
2009	0					1	8.0	-	-	-
2010	0					4	9.5	4.12	5	13
2011	0					2	11.5	7.78	6	17
2012	1	10.0	-	-	-	0				
2013	0					2	7.0	0.00	7	7
2014	1	12.0	-	-	-	*				
2015	*					*				
2016	*					*				
Total	8	10.1	1.13	8	12	17	8.6	3.14	5	17

* Age reading has not been done yet.

Table 3-2. Body length at sexual maturity of female Bryde's and sei whales estimated by mean length of the first ovulating whales (*L_{mov}*).

Year	Bryde's					Sei				
	<i>n</i>	mean	S.D.	min	max	<i>n</i>	mean	S.D.	min	max
2000	2	11.86	0.28	11.66	12.06	-				
2001	1	12.06	-	-	-	-				
2002	0					3	13.80	0.22	13.56	13.98
2003	3	11.98	0.57	11.38	12.52	0				
2004	1	12.59	-	-	-	3	13.86	0.19	13.68	14.06
2005	2	11.98	0.85	11.38	12.58	1	14.51	-	-	-
2006	3	12.36	0.67	11.60	12.88	6	13.45	0.29	13.01	13.86
2007	1	13.58	-	-	-	3	13.69	0.58	13.17	14.31
2008	0					4	13.43	0.77	12.60	14.44
2009	0					1	13.15	-	-	-
2010	0					7	13.48	0.39	12.90	13.89
2011	0					3	13.82	0.28	13.51	14.04
2012	1	11.62	-	-	-	5	13.66	0.61	13.09	14.52
2013	1	11.46	-	-	-	5	14.23	0.36	13.64	14.52
2014	1	12.12	-	-	-	7	13.70	0.33	13.39	14.36
2015	0					2	14.05	0.74	13.52	14.57
2016	0					2	13.48	0.41	13.19	13.77
Total	16	12.13	0.62	11.38	13.58	52	13.70	0.47	12.60	14.57

50%性成熟年齢/体長 (*tm50%*, *Lm50%*)

ニタリクジラとイワシクジラの雌雄における、年齢毎の性成熟組成を Figure 3-3 に示した。ニタリクジラの雄では、7歳で初めて性成熟個体が出現し、11歳までにほとんどの個体が成熟したが、15歳でも未成熟の個体が1個体見られた。雌については、未成熟と成熟が混在する年齢は7から10歳であった。*tm50%*は雄 8.89歳 (S.D.=0.47)、雌 8.72歳 (S.D.=0.42) と推定され、雌雄間に有意差は検出されなかった。イワシクジラの雄については4歳で性成熟個体が出現したのち、成熟個体の割合は次第に増加し、12歳まで未成熟個体が見られた。雌についても同様に4歳で性成熟個体が出現し、未成熟個体は13歳まで見られた。イワシクジラの *tm50%*は雄 7.92歳 (S.D.=0.36)、雌 7.06歳 (S.D.=0.31) と推定され、雌雄間に有意差は検出されなかった。鯨種間で *tm50%*を比較したところ、雄についてのみ有意差が検出された。

ニタリクジラについて、2000-2007年と、2008-2014年に採集された標本から推定された *tm50%*を比較したところ、雌雄共に有意差は検出されなかった(雄: 9.20歳 (S.D.=0.59; 2000-2007), 9.25歳 (S.D.=0.25; 2008-2014)、雌: 8.67歳 (S.D.=0.60; 2000-2007), 8.63歳 (S.D.=0.39; 2008-2014))。また、イワシクジラにおいても、2002-2007年と、2008-2013年に採集された標本から推定された *tm50%*には雌雄共に有意差は検出されなかった(雄: 8.02歳 (S.D.=0.46; 2000-2007), 7.60歳 (S.D.=0.57; 2008-2014)、7.67歳 (S.D.=0.46; 2000-2007), 6.84歳 (S.D.=0.42; 2008-2014))。

ニタリクジラとイワシクジラの雌雄における、体長毎の性成熟組成を Figure 3-4 に示した。ニタリクジラの雄では、体長 10.8m で性成熟個体が出現し、12.1m までにほとんどの個体が成熟するが、12.8m の未成熟個体が1個体存在した。雌については体長 11.2m で性成熟個体が出現し、未成熟個体は 12.4m まで見られた。*Lm50%*は雄 11.64m (S.D.=0.23)、雌 11.75 m (S.D.=0.23) と推定され、雌雄間に有意差は検出されなかった。イワシクジラの雄においては 12.2m で初めて性成熟個体が出現し、体長の増加と共に成熟個体の割合は上昇し、最大の未成熟個体は 13.5m であった。雌については体長 12.6m で性成熟個体が出現した後、未成熟個体の最大体長が確認された 13.9m にかけて成熟個体の割合は上昇した。*Lm50%*は雄 12.96m (S.D.=0.11)、雌 13.32m (S.D.=0.13) と推定され、雌雄間に有意差は検出されなかった。鯨種

間で比較したところ、雌雄共に *Lm50%*には有意差が検出された。

ニタリクジラ及びイワシクジラの性成熟年齢 (*tm50%*) 及び性成熟体長 (*Lm50%*) として、以下の値が得られた。

性成熟年齢 (*tm50%*) (S.D.) :

ニタリクジラ

雄: 8.89 (0.47)

雌: 8.72 (0.41)

イワシクジラ

雄: 7.92 (0.36)

雌: 7.06 (0.31)

性成熟体長 (*Lm50%*) (S.D.) :

ニタリクジラ

雄: 11.64 m (0.23)

雌: 11.75 m (0.23)

イワシクジラ

雄: 12.96 m (0.11)

雌: 13.32 m (0.13)

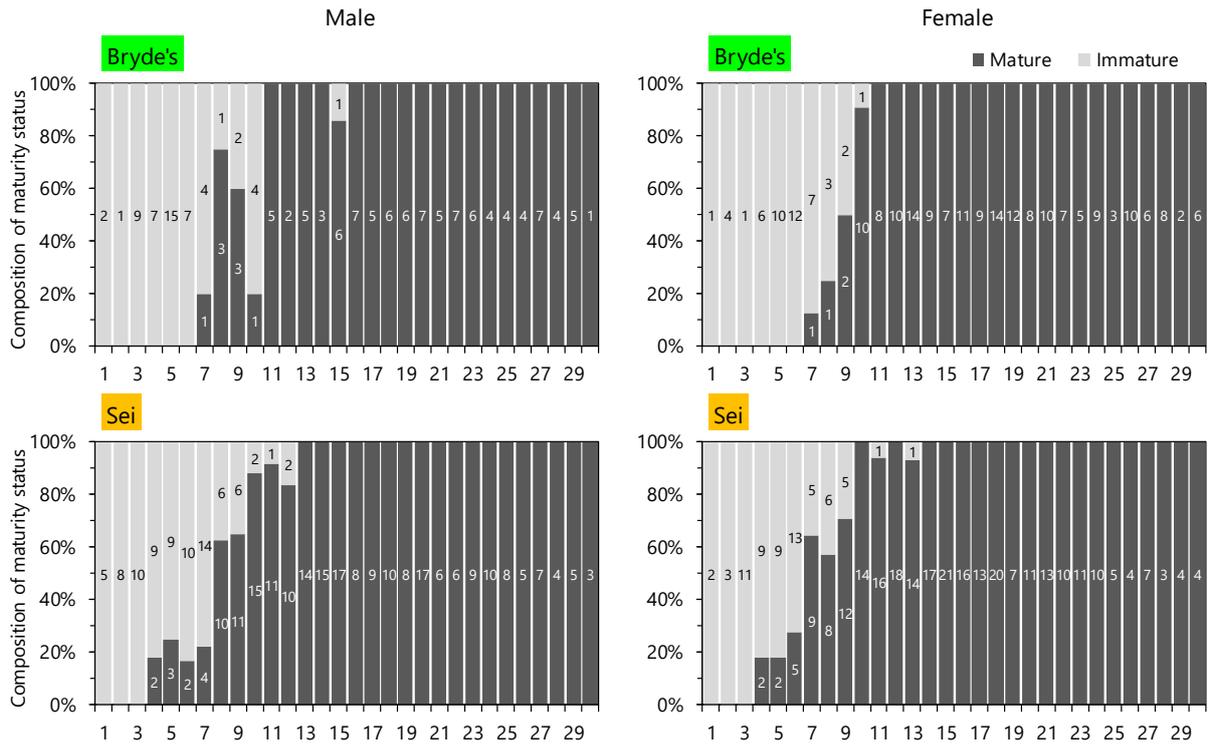


Figure 3-3 Composition of sexual maturity status by age of male (left) and female (right) Bryde's (upper) and sei (lower) whales. The numbers in the bar graph shows sample size.

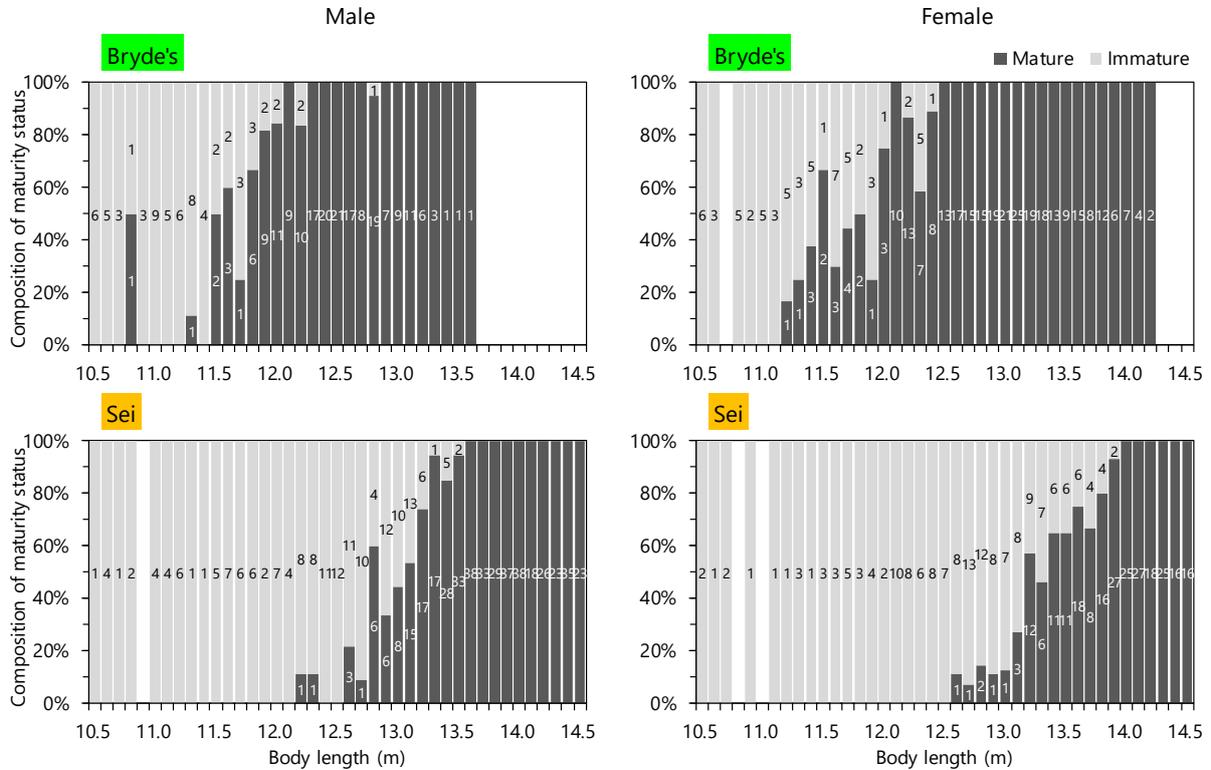


Figure 3-4. Composition of sexual maturity status by body length class of male (left) and female (right) Bryde's (upper) and sei (lower) whales. The numbers in the bar graph shows sample size.

3.3.3. 真の妊娠率

採集したニタリクジラ成熟雌中の妊娠個体の割合は調査年により 0.333 (2016 年) から 0.917 (2004 年) とばらつきがあり、全年度をまとめた平均は 0.596 であった (Table 3-3)。泌乳個体は 8 個体の子連れを含めて合計 32 個体採集され、4 個体 (12.5%) が妊娠していた。ニタリクジラの親子連れの割合は 5 月は観察例は少ないものの 24.2% と高かったが、季節と共に低下し、9 月には 7.7% となった (Figure 3-5)。親子連れの捕獲を停止した 2002 年以降の標本について、子連れ個体の補正を行い妊娠率を推定したところ、補正により妊娠率は 0.10 から 0.12 低下した (Figure 3-6, Table 3-4)。月を考慮せずに全データから算出した妊娠率は 0.491 となった。

イワシクジラの成熟雌中の妊娠率の割合はニタリクジラよりも高く、0.620 (2013 年) から 0.923 (2008 年) の範囲にあり、全年度をまとめた平均は 0.747 であった (Table 3-3)。泌乳は 50 頭について確認され、うち 6 個体 (12.0%) は妊娠していた。親子連れの割合はニタリクジラと同様に季節と共に低下する傾向を示し、5 月には 11.8% であったものが 9 月には 1.0% に低下した (Figure 3-5)。子連れ個体の補正を行ったところ、各月における妊娠率は 0.01-0.16 低下した (Figure 3-6, Table 3-4)。月を考慮せずに全データから算出した妊娠率は 0.649 となった。ニタリクジラ及びイワシクジラの妊娠率として、以下の値が得られた。

妊娠率 (子連れ雌補正後) :

ニタリクジラ

0.491

イワシクジラ

0.649

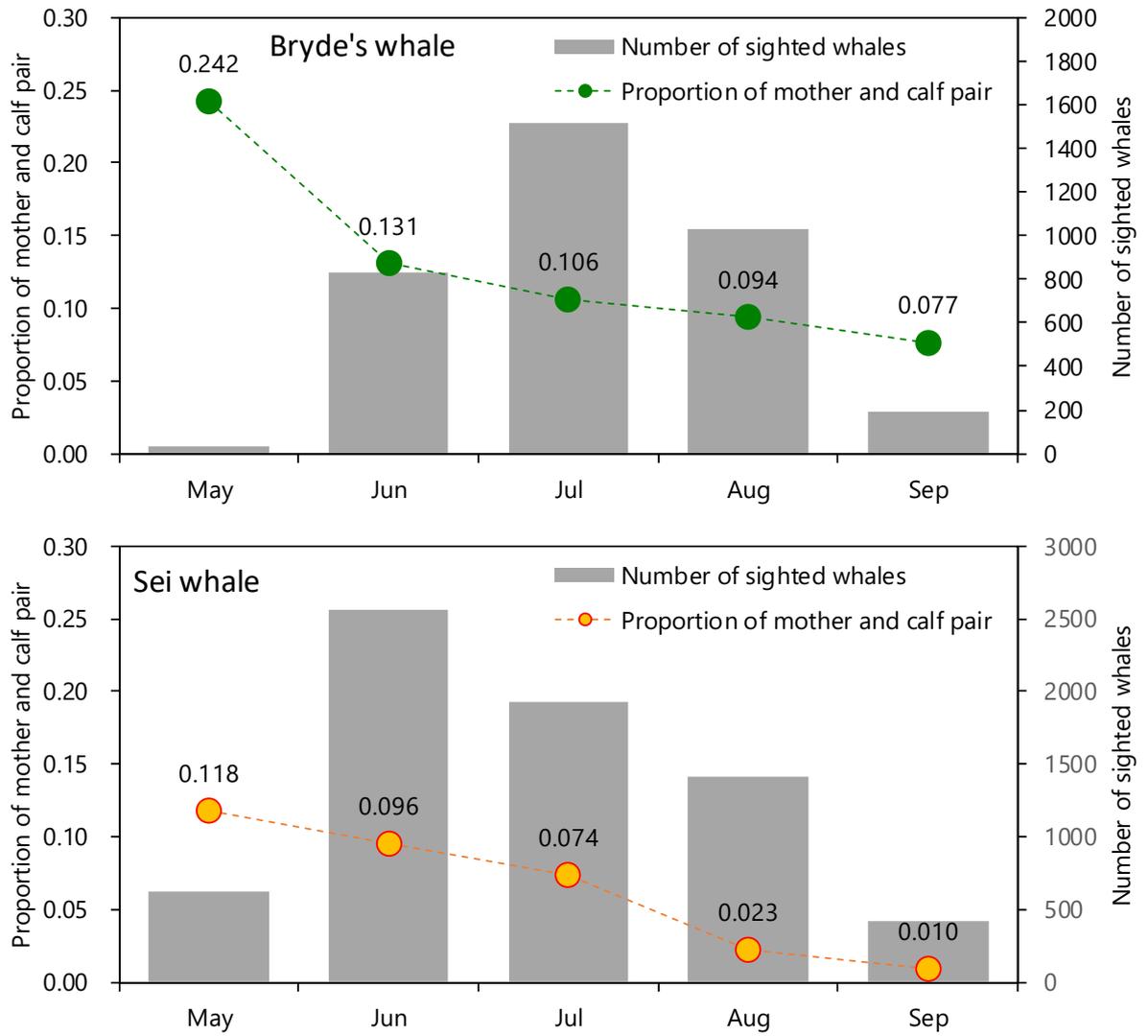


Figure 3-5. Seasonal changes in the proportion of mother and calf pairs of Bryde's (upper) and sei (lower) whales observed during 2000-2014 JARPNII surveys.

Table 3-3. Sexual maturity status composition and proportion of pregnant females among mature female of Bryde's and sei whales during 2000 to 2016 JARPNII.

Bryde's whale											
Year	Male		Female					Pregnant & Lactating	Total	Proportion of pregnant among mature female	Pregnancy rate of lactating females
	Immature	Mature	Immature	Ovulating	Resting	Pregnant	Lactating				
2000	9	12	6		5	9	1	1	43	0.625	0.500
2001	13	4	12	2		10	9		50	0.476	0.000
2002	18	7	11		3	10	1		50	0.714	0.000
2003	10	9	9	1	7	10	4		50	0.455	0.000
2004	5	14	7	2		21		1	50	0.917	1.000
2005	10	11	12	1	5	7	4		50	0.412	0.000
2006	8	13	7	2	7	11		2	50	0.591	1.000
2007	13	10	5	3	3	15	1		50	0.682	0.000
2008	6	24	4		7	9			50	0.563	-
2009	9	9	14		7	9	2		50	0.500	0.000
2010	5	20	4	1	5	15			50	0.714	-
2011	10	10	11	1	7	11			50	0.579	-
2012	5	6	4		8	10	1		34	0.526	0.000
2013	3	10	3	2	2	7	1		28	0.583	0.000
2014	2	4	6			11	2		25	0.846	0.000
2015	3	11	2	1	2	4	2		25	0.444	0.000
2016	1	10	2	1	7	4			25	0.333	-
Total	130	184	119	17	75	173	28	4	730	0.596	0.125

Sei whale											
Year	Male		Female					Pregnant & Lactating	Total	Proportion of pregnant among mature female	Pregnancy rate of lactating females
	Immature	Mature	Immature	Ovulating	Resting	Pregnant	Lactating				
2002	3	12	4		2	18			39	0.900	-
2003	6	17	4	1	2	16	3	1	50	0.739	0.250
2004	15	32	14	1	4	28	5	1	100	0.744	0.167
2005	7	44	14	1	3	29	1	1	100	0.857	0.500
2006	19	29	14		5	26	7		100	0.684	0.000
2007	21	33	16	1	3	25	1		100	0.833	0.000
2008	10	34	17		2	35	1	1	100	0.923	0.500
2009	12	34	9		10	33	1	1	100	0.756	0.500
2010	15	28	10	1	7	35	4		100	0.745	0.000
2011	11	43	13		8	18	2		95	0.643	0.000
2012	13	31	11	2	5	36	1	1	100	0.822	0.500
2013	16	28	6	3	14	31	2		100	0.620	0.000
2014	10	28	11	2	4	30	5		90	0.732	0.000
2015	10	19	15		12	29	5		90	0.630	0.000
2016	11	27	16		5	25	6		90	0.694	0.000
Total	179	439	174	12	86	414	44	6	1354	0.747	0.120

Table 3-4. Pregnancy rate of Bryde's and sei whales estimated by month correcting the effect of not catching mother and calf pair. Bryde's whales sampled in the 2000 and 2001 surveys, which include mother and calf pair, were excluded. Bryde's whales sampled in May, September and October were also excluded because of small sample size.

Month	Male	Female			Proportion of mature female in sample R_{mf}	Pregnancy rate of sampled mature females P_{mf}	Pregnancy rate of mother with calf* P_{mc}	Total number of sightings	Mother and calf pair	Proportion of mother and calf pair R_{mc}	Corrected pregnancy rate
		Immature	Pregnant	Non-pregnant							
Bryde's whale											
Jun	74	35	48	33	0.426	0.593	0.125	834	109	0.131	0.471
Jul	156	45	84	54	0.407	0.609	0.125	1516	161	0.106	0.499
Aug	39	18	21	15	0.387	0.583	0.125	1031	97	0.094	0.486
Total	269	98	153	102	0.410	0.600	0.125	3381	367	0.109	0.491
Sei whale											
May	63	16	34	12	0.368	0.739	0.120	628	74	0.118	0.574
Jun	215	64	165	41	0.425	0.801	0.120	2561	245	0.096	0.665
Jul	195	57	135	44	0.415	0.754	0.120	1925	142	0.074	0.652
Aug	105	28	63	34	0.422	0.649	0.120	1412	32	0.023	0.622
Sep	40	9	23	11	0.410	0.676	0.120	419	4	0.010	0.664
Total	618	174	420	142	0.415	0.747	0.120	6945	497	0.072	0.649

* Calculated as pregnancy rate of lactating individuals

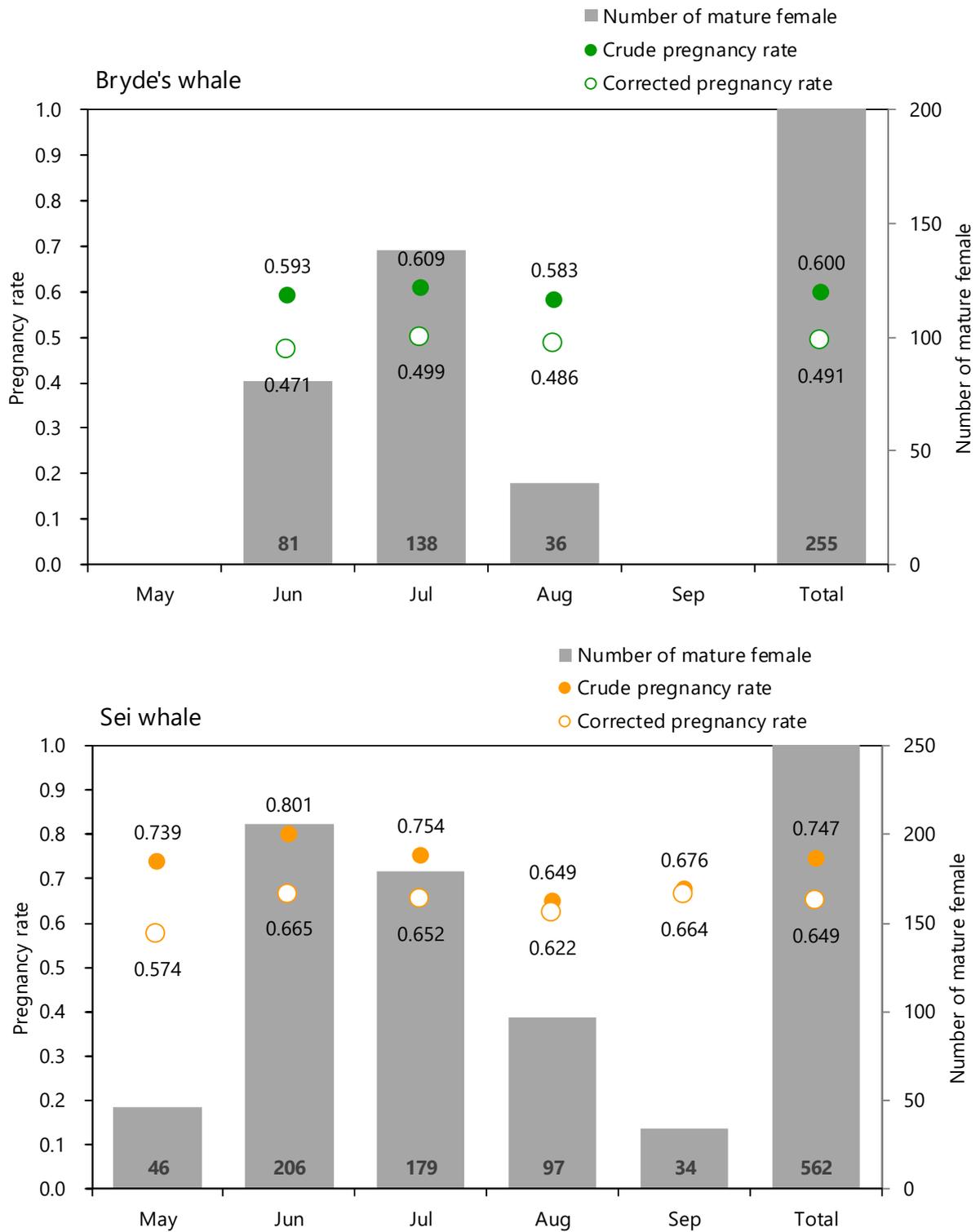


Figure 3-6. Crude and corrected pregnancy rate of Bryde's (upper) and sei (lower) whales. Bryde's whales sampled in the 2000 and 2001 surveys, which include mother and calf pair, were excluded. Bryde's whales sampled in May, September and October were also excluded because of small sample size.

3.3.4. 年間排卵率

左右の卵巣における黄体の形成頻度を Table 3-5 に示した。ニタリクジラでは黄体が確認された 195 個体のうち、右側のみが 93 個体、左側のみが 99 個体、左右に 1 個ずつ形成が 3 個体であった。イワシクジラでは、430 個体中、右側のみが 198 個体、左側のみが 230 個体、左右両方が 2 個体であった。また、片側に黄体が 2 個形成された例が 3 個体、3 個形成された例が 1 個体確認された。両鯨種共に、左右の卵巣における黄体の出現頻度に有意差は検出されなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。

左右の卵巣における黄白体数 (黄体と白体の合計) を Figure 3-7 に示した。ニタリクジラ、イワシクジラ共に左右の排卵数にばらつきはあるものの、左右の黄白体数に有意差は検出されなかった (Paired t -test, $p > 0.05$)。

年齢と黄白体数の関係を Figure 3-8 に示した。性成熟後の年間排卵率を推定するために、ほとんどの個体が成熟した 10 歳以上の個体について直線回帰を行ったところ、以下の回帰式が得られた。

$$\text{ニタリクジラ : } N_i = 0.532t - 4.206 \quad R^2 = 0.885$$

$$\text{イワシクジラ : } N_i = 0.604t - 2.144 \quad R^2 = 0.543$$

ここで

N_i : 黄白体数

t : 年齢

を示す。

上記式から、ニタリクジラとイワシクジラの年間排卵率として、下記の値が得られた。

年間排卵率 :

ニタリクジラ

0.532/year

イワシクジラ

0.604/year

Table 3-5. Number of corpora lutea in left and right side of ovary.

Bryde's whale	Number of corpora lutea in left ovary		
	0	1	
Number of corpora lutea in right ovary	0	-	93
	1	99	3

Sei whale	Number of corpora lutea in left ovary			
	0	1	2	3
Number of corpora lutea in right ovary	0	-	227	3
	1	197	2	0
	2	0	0	0
	3	1	0	0

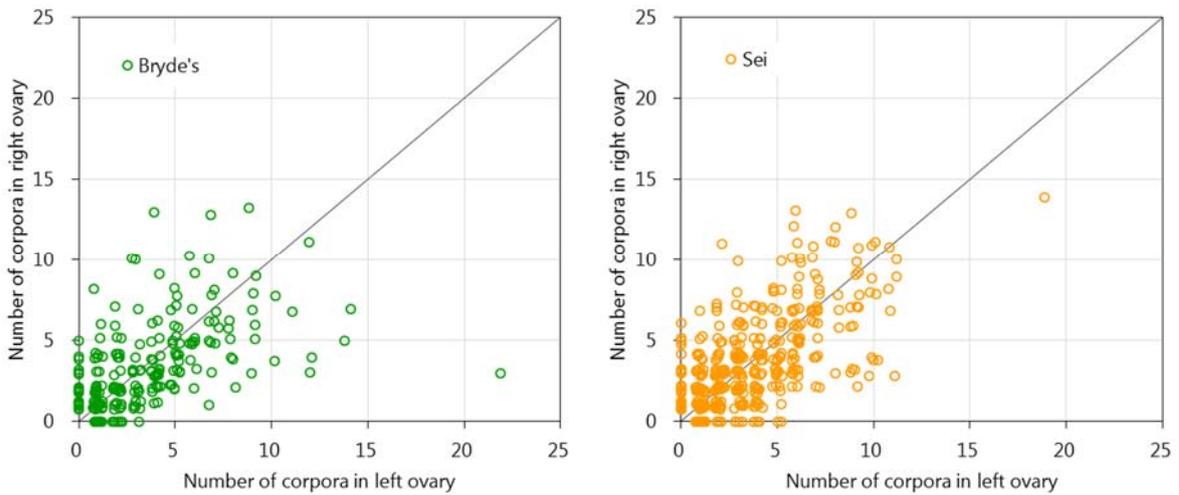


Figure 3-7. Number of corpora in left and right side of ovary. The solid line shows a 45 degree line.

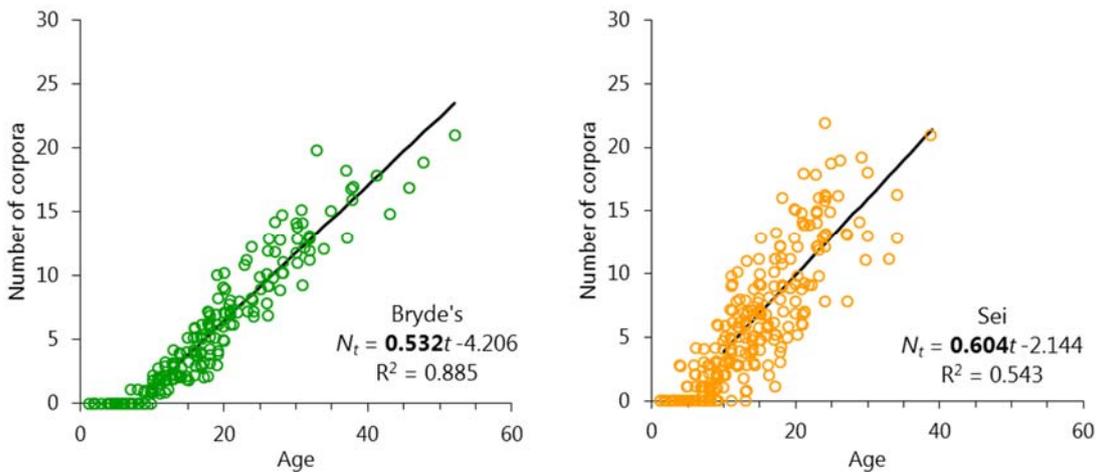


Figure 3-8. Relationship between age and number of corpora in both side of ovary of Bryde's (left) and sei (right) whales. Linear regression line was fitted to ages of more than 9 years old.

3.3.5. 受胎日

ニタリクジラとイワシクジラ胎児の体長と体重の関係を Figure 3-9 に示した。両鯨種における胎児の体長－体重関係式として、下記の式が得られた。

胎児の体長 (L) - 体重 (W) 関係式 :

ニタリクジラ

$$W = 0.0194L^{2.8680}$$

イワシクジラ

$$W = 0.0249L^{2.8130}$$

上記式と、体長 15cm まで及び 15cm 以降の胎児体長と受胎後経過日数の関係式から、両鯨種胎児の受胎後経過日数 (t) と体長 (L) の関係について、以下の式が得られた。

受胎後の経過日数推定式 :

ニタリクジラ

$$\text{体長 15cm まで} : t = 5.7935L$$

$$\text{体長 15cm 以降} : t = 0.8802L^{0.9560} + 74$$

イワシクジラ

$$\text{体長 15cm まで} : t = 5.6529L$$

$$\text{体長 15cm 以降} : t = 0.8518L^{0.9937} + 74$$

ここで

t : 受胎後の経過日数

L : 胎児体長 (cm)

を示す。

ニタリクジラとイワシクジラの採集日と胎児体長の関係を Figure 3-10 に示した。ニタリク

ジラの胎児体長は調査期間を通じてばらつきがあり、4月から9月までの全期間において体長10cm未満から体長3mを超える大型までの様々な体長の胎児が観察されたのに対し、イワシクジラの胎児体長はばらつきが少なく、季節と共に増加する傾向が見られた。

両鯨種について、各胎児の体長と採集日から算出した受胎日組成を Figure 3-11 に示した。ニタリクジラの受胎日は周年に渡り、10月から1月にかけて最も多く、その後も5月まで緩やかなピークが続いた。イワシクジラの受胎のピークは12月から2月にかけて認められ、ほとんどの胎児がこの時期に受胎すると考えられた。

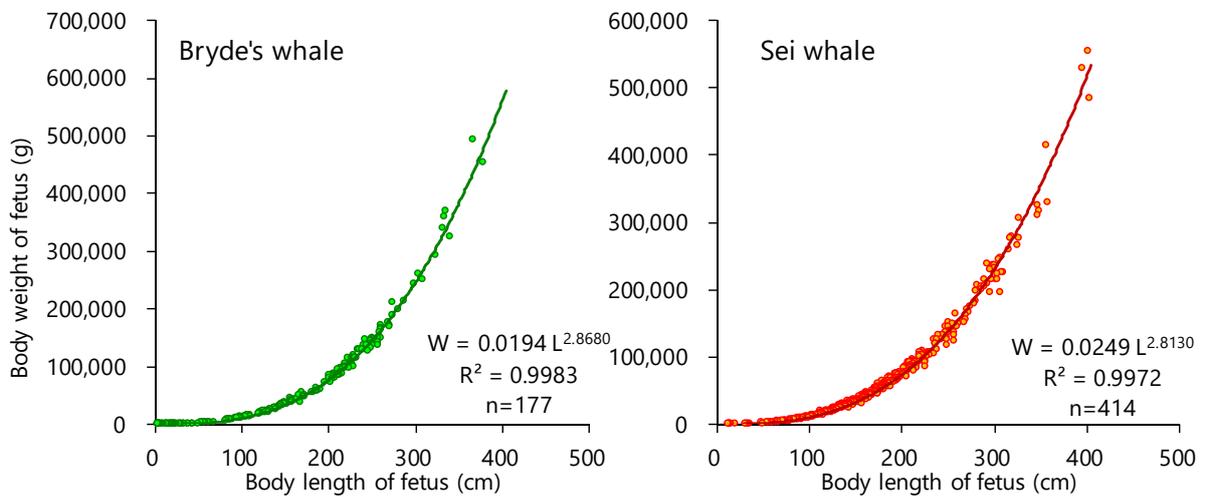


Figure 3-9. Relation between fetus body length and weight of Bryde's (left) and sei (right) whales.

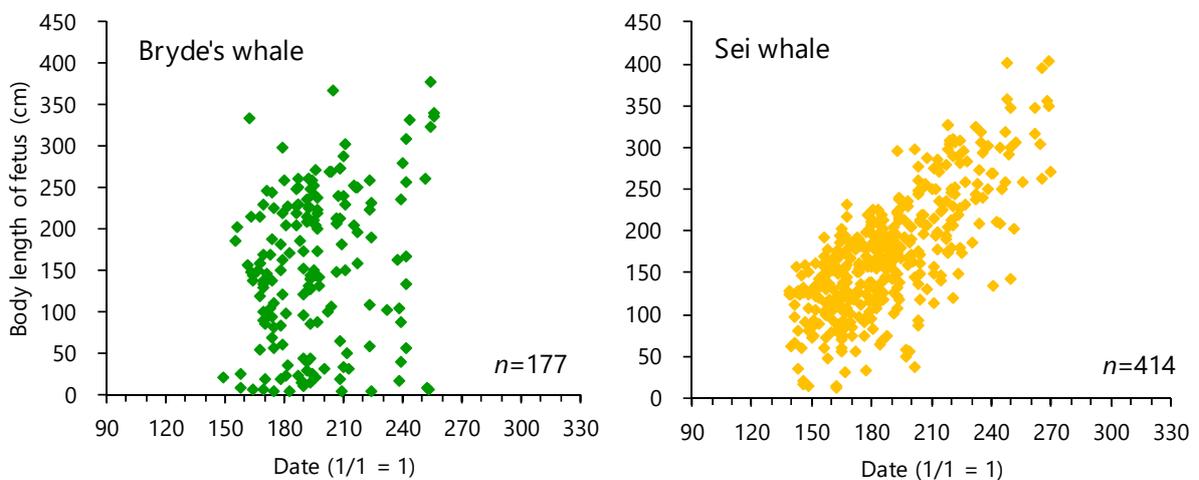


Figure 3-10. Seasonal changes of fetus body length distribution in Bryde's (left) and sei (right) whales.

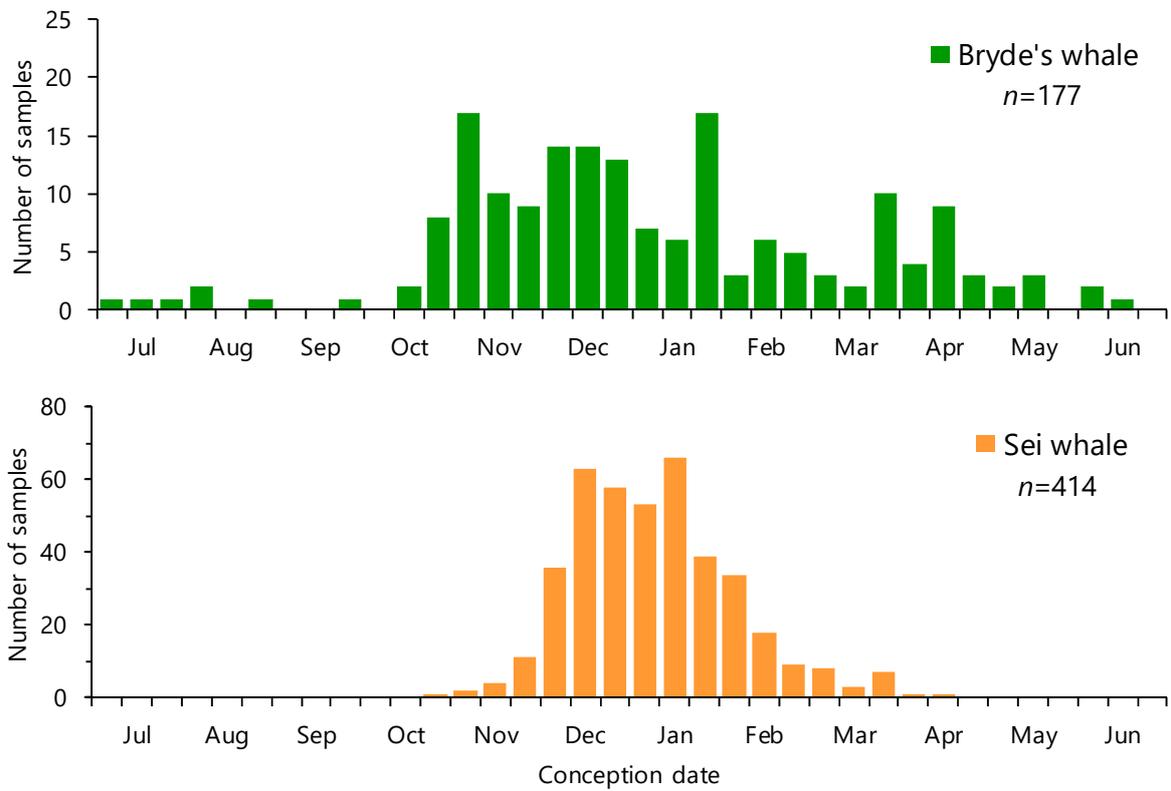


Figure 3-11. Distribution of conception date of Bryde's (upper) and sei (lower) whales. Conception date were pooled for early, middle and late of each month.

3.3.6. 胎児性比

調査期間中に採集した 179 個体のニタリクジラ胎児のうち、雄は 90 個体、雌は 79 個体、小型のため生殖器の形成が進んでおらず、性別不明とされた胎児は 10 個体であった (Table 3-6)。性別が確認できた胎児の性比は全ての年度において 1:1 と有意差は検出されず、全年度をプールした性比 (雄:雌=53.3:46.7) も 1:1 と有意差はなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。

イワシクジラにおいては、採集した 423 個体の胎児のうち、雄は 217 個体、雌は 201 個体、性別不明は 5 個体であった (Table 3-6)。2008 年以外の全ての年度において性比は 1:1 と有意差は検出されず、全年度をプールした性比 (雄:雌=51.9:48.1) も 1:1 と有意差はなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。また、両鯨種の胎児性比に有意差は検出されなかった (Chi-square test, $p > 0.05$)。さらに胎児性比を応答変数、胎児体長を説明変数として GLM 解析を行ったところ、両鯨種共に胎児体長は説明変数として選択されなかった ($p > 0.05$)。ニタリクジラとイワシクジラの胎児性比として、下記の値が得られた。

胎児性比：

ニタリクジラ

雄：雌 = 53.3 : 46.7

イワシクジラ

雄：雌 = 51.9 : 48.1

Table 3-6. Fetus sex ratio and results of χ^2 test to examine difference from parity in each year's sample of Bryde's and sei whales.

Year	Bryde's whale						Sei whale					
	Female	Male	Unknown	Total	Male (%)	χ^2 test <i>p</i> -value	Female	Male	Unknown	Total	Male (%)	χ^2 test <i>p</i> -value
2000	4	4	2	10	50.0	1.000						
2001	8	2	1	11	20.0	0.058						
2002	3	6	1	10	66.7	0.317	6	12		18	66.7	0.157
2003	4	5	1	10	55.6	0.739	7	10		17	58.8	0.467
2004	11	11		22	50.0	1.000	13	15	1	29	53.6	0.705
2005	3	4		7	57.1	0.705	16	15		31	48.4	0.857
2006	3	9	1	13	75.0	0.083	10	16		26	61.5	0.239
2007	10	4	1	15	28.6	0.109	10	15		25	60.0	0.317
2008	4	5		9	55.6	0.739	24	12		36	33.3	0.046
2009	5	4	1	10	44.4	0.739	17	15	3	35	46.9	0.724
2010	6	9		15	60.0	0.439	15	20		35	57.1	0.398
2011	2	8	1	11	80.0	0.058	8	10		18	55.6	0.637
2012	4	6		10	60.0	0.527	18	20		38	52.6	0.746
2013	5	2		7	28.6	0.257	13	18		31	58.1	0.369
2014	4	6	1	11	60.0	0.527	18	12		30	40.0	0.273
2015	2	2		4	50.0	1.000	16	12	1	29	42.9	0.450
2016	1	3		4	75.0	0.317	10	15		25	60.0	0.317
	79	90	10	179	53.3	0.397	201	217	5	423	51.9	0.434

3.3.7. 多胎と一腹仔数

捕鯨銛等による損傷がなく胎児数の確認ができたニタリクジラ妊娠雌 177 個体中、2 個体において双胎が確認された (Table 3-7)。双胎の出現率は 1.1%であり、一腹仔数は 1.011 であった。イワシクジラにおいては、胎児数の確認ができた 420 個体中、3 個体が双胎であった (Table 3-7)。双胎出現率は 0.7%、一腹仔数は 1.007 となり、両鯨種の双胎出現率に有意差は検出されなかった (Chi-square test, $p=0.986$)。

両鯨種における双胎の詳細情報を Table 3-8 に示した。黄体数はニタリクジラにおいて黄体数 1 及び 2 が各 1 例、イワシクジラでは 3 例全てにおいて黄体数は 2 であった。双胎の胎児性別はニタリクジラでは 2 例とも同性 (雄-雄、雌-雌各 1 例) であり、イワシクジラでは同性 (雄-雄) 1 例、異性 1 例及び小型のため性別の判定できなかった事例が 1 例であった (Table 3-8)。ニタリクジラとイワシクジラの一腹仔数として、下記の値が得られた。

一腹仔数：

ニタリクジラ

1.011

イワシクジラ

1.007

Table 3-7. Number of observed fetus and estimated litter size of Bryde's and sei whales.

Year	Bryde's whale				Sei whale			
	Number of fetus		Occurrence of multiplets(%)	Litter size	Number of fetus		Occurrence of multiplets(%)	Litter size
	1	2			1	2		
2000	10		0.0	1.000				-
2001	9	1	10.0	1.100				-
2002	10		0.0	1.000	18		0.0	1.000
2003	10		0.0	1.000	17		0.0	1.000
2004	22		0.0	1.000	29		0.0	1.000
2005	7		0.0	1.000	29	1	3.3	1.033
2006	13		0.0	1.000	26		0.0	1.000
2007	15		0.0	1.000	25		0.0	1.000
2008	9		0.0	1.000	36		0.0	1.000
2009	8	1	11.1	1.111	33	1	2.9	1.029
2010	15		0.0	1.000	35		0.0	1.000
2011	11		0.0	1.000	18		0.0	1.000
2012	10		0.0	1.000	36	1	2.7	1.027
2013	7		0.0	1.000	31		0.0	1.000
2014	11		0.0	1.000	30		0.0	1.000
2015	4		0.0	1.000	29		0.0	1.000
2016	4		0.0	1.000	25		0.0	1.000
	175	2	1.1	1.011	417	3	0.7	1.007

Table 3-8. Detailed information of twin fetuses.

Species	No.	Date	Sighting position		Body length (m)	Age	Number of corpora				Fetus		
			Latitude	Longitude			Left		Right		Sex	Body length (cm)	Body weight (kg)
							CL	CA	CL	CA			
Bryde's	2001-B013	2001/6/4	38-03.4N	146-29.6E	13.31	33	1	6	1	12	Male	186.6	57.59
											Male	178.0	49.04
	2009-B004	2009/6/12	35-36.4N	169-54.2E	13.40	27	1	0	0	0	Female	215.4	86.0
											Female	175.7	43.0
Sei	2005-SE008	2005/5/25	38-08.9N	155-18.5E	15.38	29	0	10	2	2	Male	147.3	31.7
											Male	147.3	27.1
	2009-SE020	2009/5/28	38-45.8N	159-14.7E	14.35	17	2	Lost	2	Lost	Uk	14.6	0.038
											Uk	14.0	0.037
	2012-SE044	2012/6/28	39-42.9N	158-44.2E	14.92	18	0	6	2	8	Female	197.8	68.00
											Male	178.1	50.00

CL: Corpora lutea, CA: Corpora albicantia, Uk: Unknown, Lost: Lost by the tsunami of 2011 Great East Japan Earthquake

3.3.8. 棲み分け

ニタリクジラにおける性別、性成熟度、年齢、緯度、経度、海表面水温（水温）、日付及び年に関する散布図行列を Figure 3-12 に示した。また、雄個体における脂皮厚、緯度、経度、水温、日付、年及び体長の散布図行列を Figure 3-13 に、さらに雌について上記に妊娠状態及び胎児体長を加えた散布図行列を Figure 3-14 に示した。

GLM による解析の結果、性比については、説明変数はいずれも有意ではなかった (Figure 3-12, Table 3-9)。性成熟率については経度、水温及び調査年が有意となり、調査海域の東側、水温が高いほど性成熟率は高くなり、経年的に性成熟率は上昇した。また、性別も有意な説明変数として選択され、雄の性成熟率は雌よりも低かった。年齢については経度と調査年が有意となり、東側ほど高齢となり、経年的に上昇した。脂皮厚は雌雄共に水温と日付が有意となり、高水温及び季節が進むほど脂皮厚は増加した (Figure 3-13, Figure 3-14)。さらに雄については、体長も有意となり、大型個体ほど脂皮厚は増加した。妊娠率は経度のみが選択され、調査海域の東側ほど高かった。胎児体長については、説明変数はいずれも有意ではなかった。

イワシクジラにおける生物情報及び環境要因に関する雌雄合計及び雌雄別の散布図行列を Figure 3-15 から Figure 3-17 に示した。GLM による解析の結果、性比については水温と調査年が有意となり、水温の上昇と共に、また、近年になるほど雄の割合は低下した (Figure 3-15, Table 3-10)。性成熟率については、環境要因はいずれも有意ではなかったが、雄の方が雌よりも有意に低かった。年齢については水温と日付が有意となり、水温が高いほど年齢は上昇し、季節が進むほど低下した。脂皮厚については、雄は日付と調査年が有意となり、季節が進むほど、また、近年になるほど増加した (Figure 3-16)。雌の脂皮厚は調査年に加えて胎児体長と体長が有意となり、胎児体長及び体長の増加と共に脂皮厚も増加した (Figure 3-17)。妊娠率については調査年のみが有意となり、近年になるほど妊娠率は低下した。胎児体長については日付と調査年が有意となり、季節の経過と共に胎児体長は増加し、近年になるほど低下した。

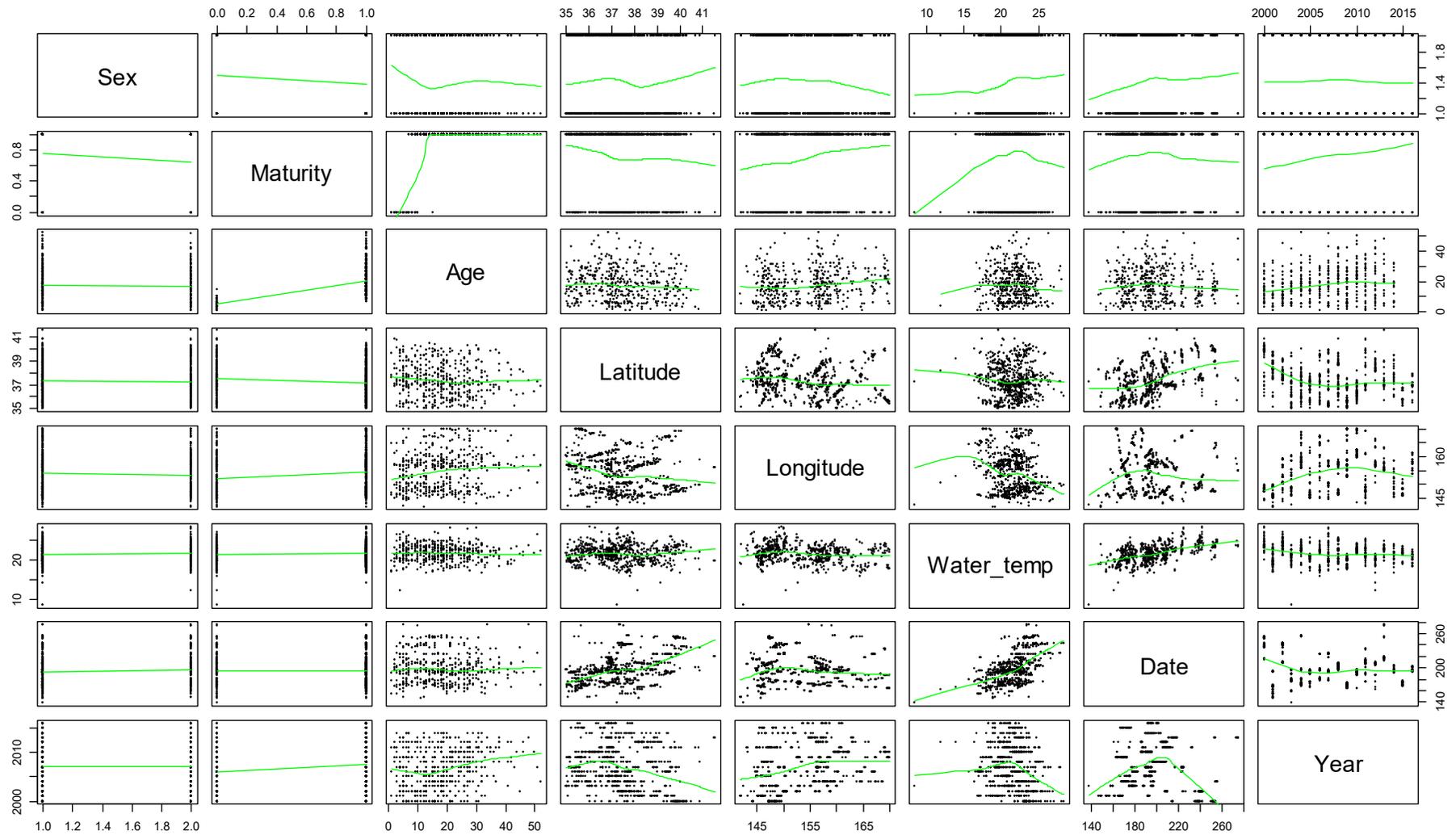


Figure 3-12. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves.

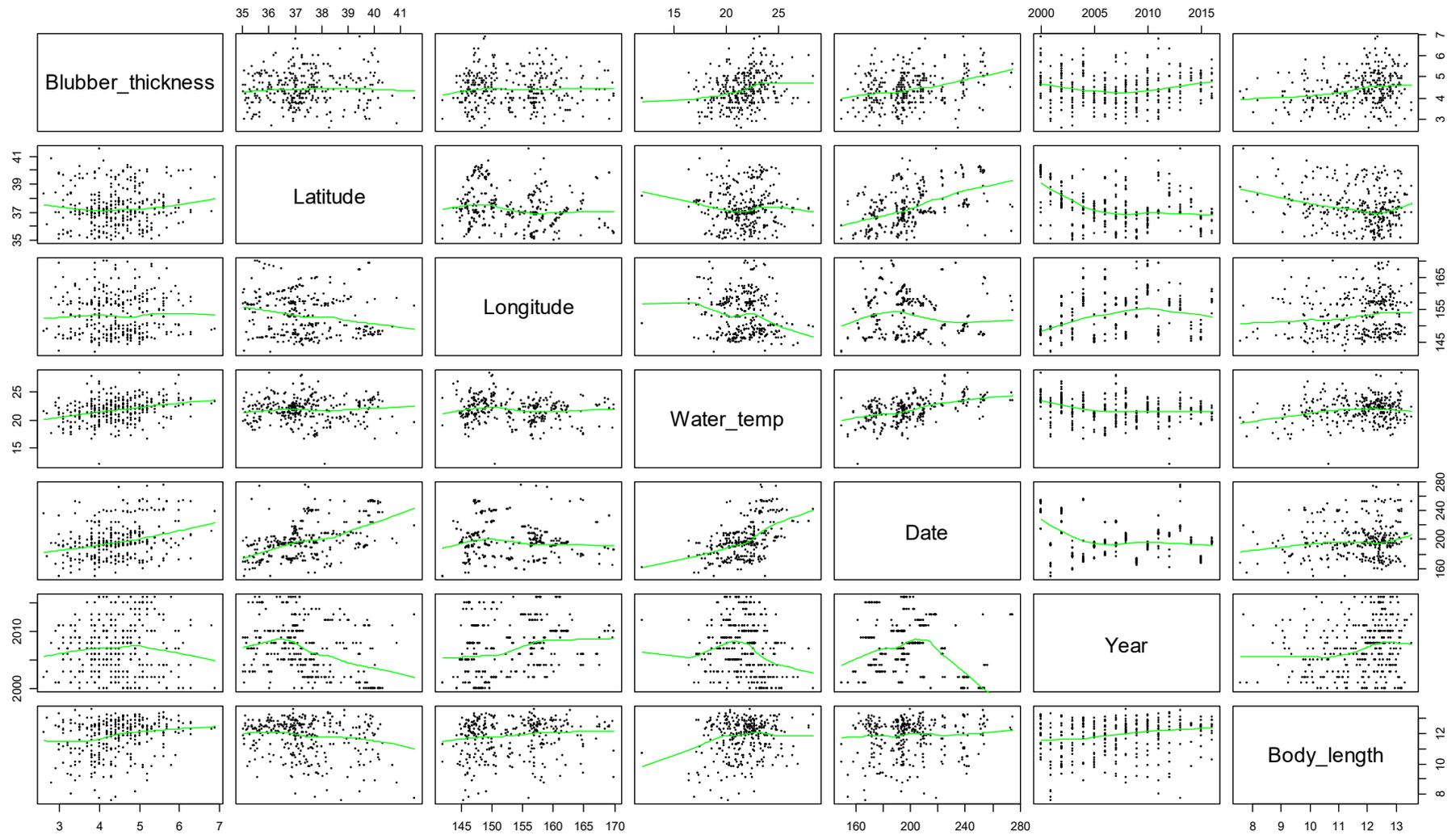


Figure 3-13. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in male Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves.

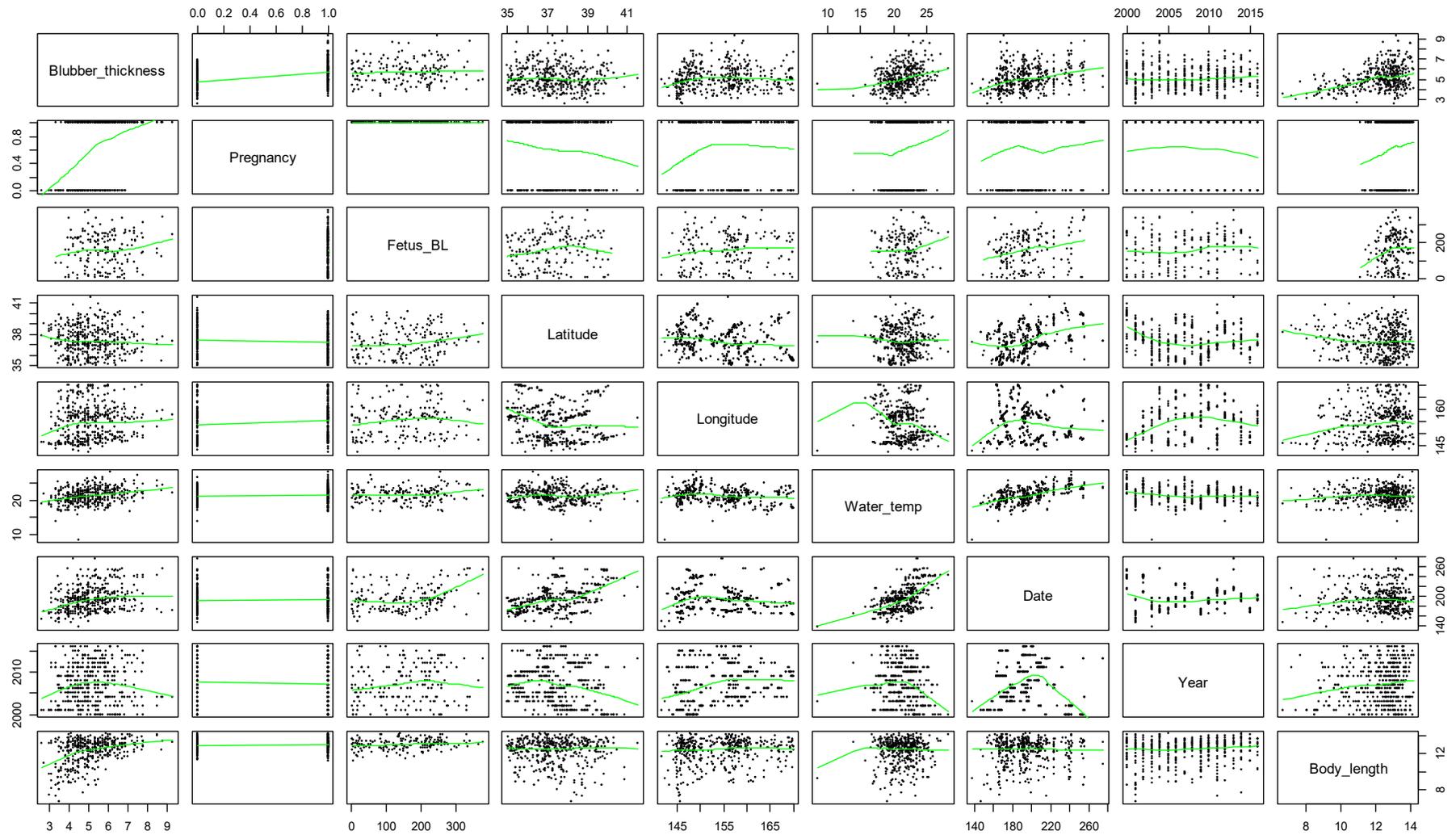


Figure 3-14. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in female Bryde's whales. Green lines are LOWESS curves.

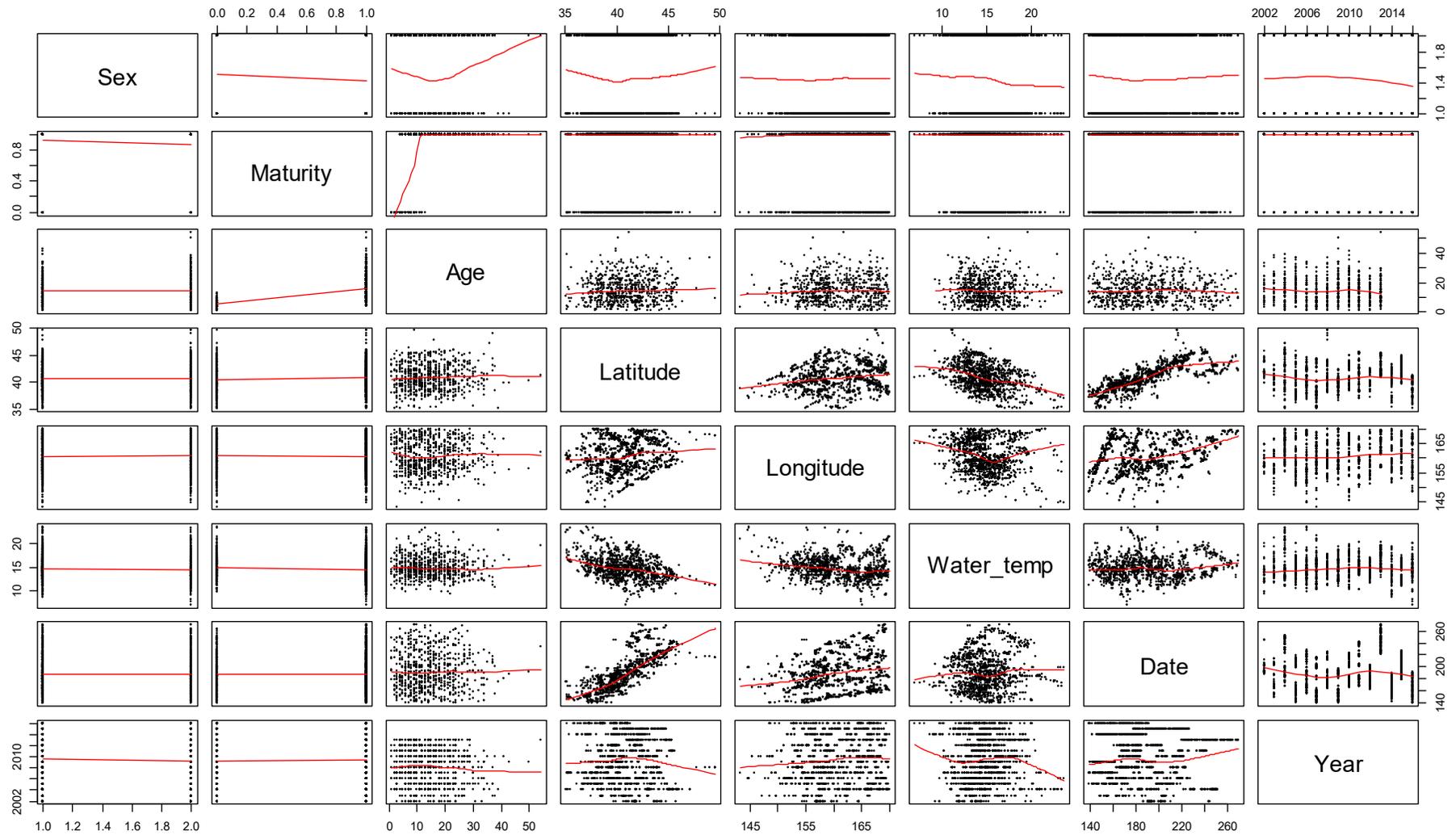


Figure 3-15. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in sei whales. Red lines are LOWESS curves.

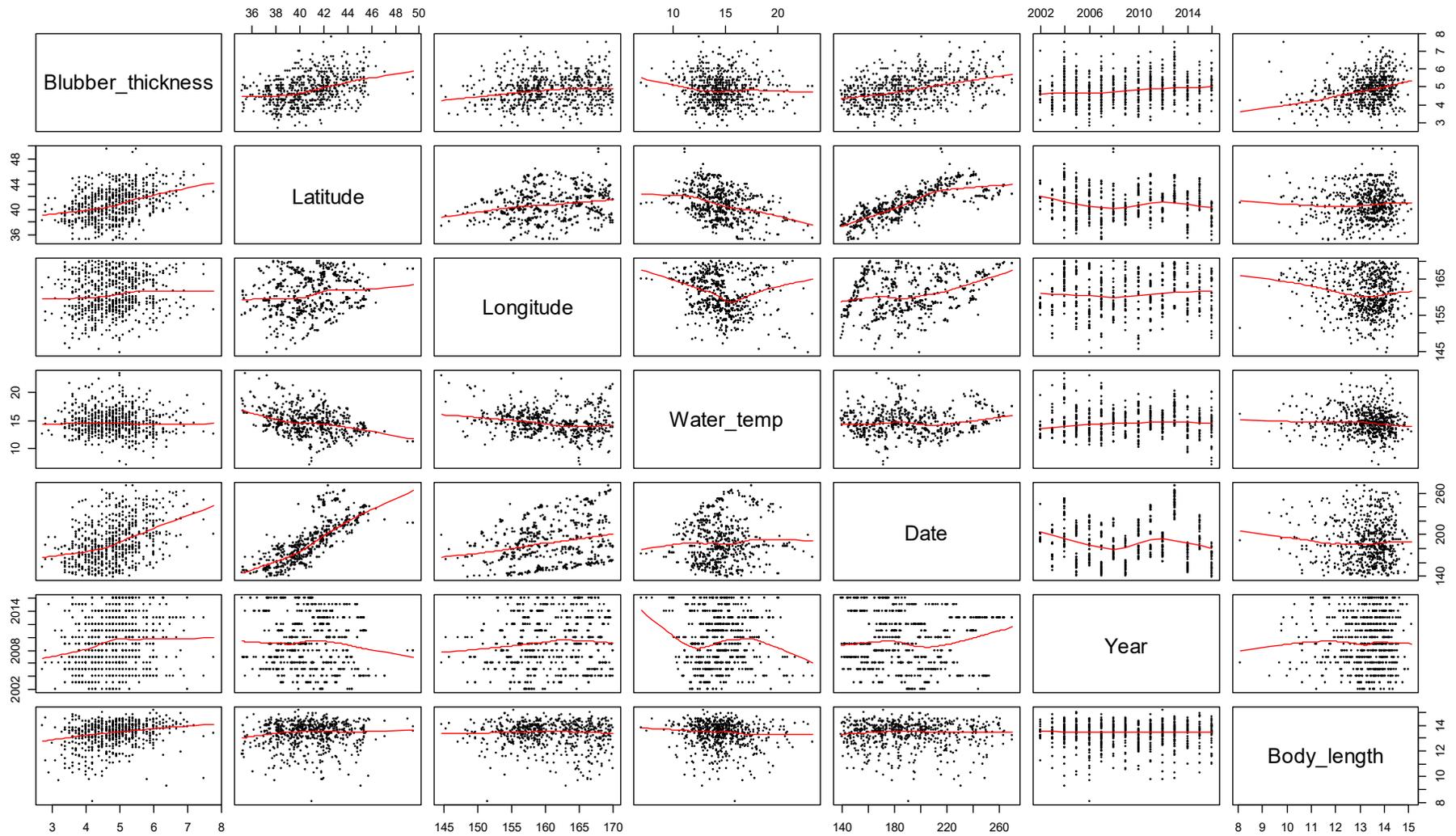


Figure 3-16. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in male sei whales. Red lines are LOWESS curves.

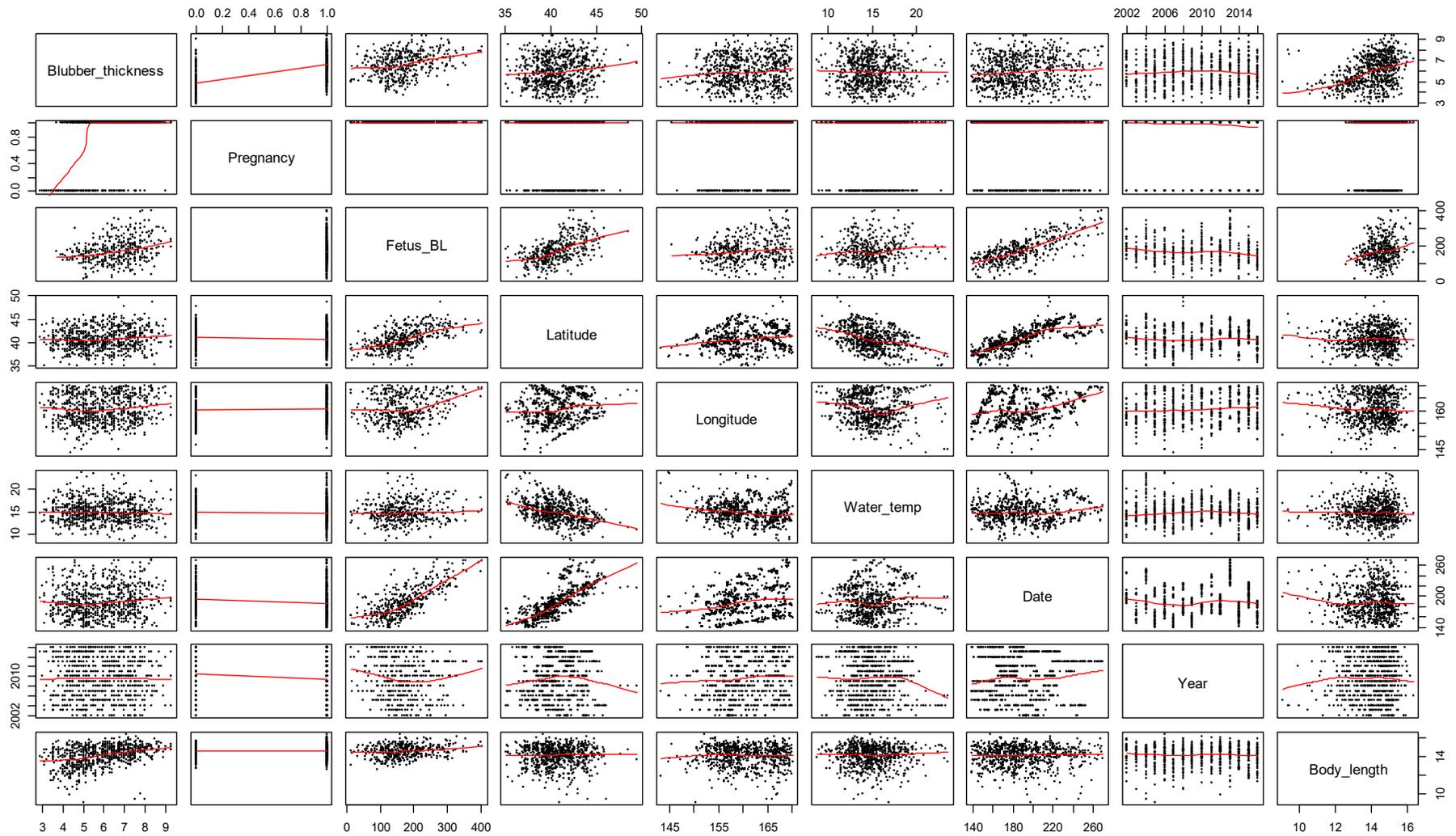


Figure 3-17. Scatterplot matrices of biological and environmental parameters in female sei whales. Red lines are LOWESS curves.

Table 3-9. Coefficients of the GLM analysis of Bryde's whales. Red and blue color shows significantly positive and negative, respectively.

Dependent variable	Sex ratio (F=0, M=1)			Sexual maturity rate			Age		
	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>
Explanatory variable									
Latitude	-0.077	0.070	0.268	-0.054	0.074	0.465	-0.226	0.433	0.603
Longitude	-0.020	0.012	0.089	0.045	0.013	0.001	0.155	0.076	0.042
Water temperature	0.045	0.046	0.322	0.123	0.049	0.012	0.281	0.300	0.349
Date (1/1=1)	0.006	0.004	0.137	-0.002	0.005	0.603	0.001	0.027	0.959
Sex (F=0, M=1)	NA*			-0.451	0.165	0.006	-0.746	0.989	0.451
Year	0.010	0.018	0.592	0.063	0.020	0.001	0.419	0.131	0.001
Intercept	-15.728	36.242	0.664	-132.10	39.780	0.001	-844.20	263.90	0.001

Dependent variable	Blubber thickness (male)			Blubber thickness (female)			Pregnancy rate			Body length of fetus		
	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>
Explanatory variable												
Latitude	0.012	0.039	0.759	-0.070	0.074	0.348	-0.155	0.111	0.161	5.296	6.094	0.386
Longitude	0.003	0.007	0.694	0.011	0.013	0.396	0.040	0.018	0.026	1.777	1.049	0.092
Water temperature	0.064	0.025	0.012	0.128	0.047	0.008	0.134	0.076	0.080	2.523	3.902	0.519
Date (1/1=1)	0.006	0.002	0.011	0.010	0.005	0.034	0.001	0.007	0.905	0.724	0.372	0.053
Sex (F=0, M=1)	NA			NA			NA			NA		
Year	0.009	0.010	0.370	-0.003	0.020	0.890	-0.029	0.028	0.294	2.471	1.618	0.129
Body length of fetus	NA			0.000	0.001	0.878	NA			NA		
Body length	0.110	0.037	0.003	0.082	0.143	0.570	NA			NA		
Intercept	-18.835	20.903	0.368	6.404	40.215	0.874	56.092	57.254	0.327	-5472.4	3283.4	0.097

*NA: Not included in the GLM analysis

Table 3-10. Coefficients of the GLM analysis of sei whales. Red and blue color shows significantly positive and negative, respectively.

Dependent variable	Sex ratio (F=0, M=1)			Sexual maturity rate			Age		
	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>
Explanatory variable									
Latitude	-0.095	0.052	0.066	0.088	0.059	0.132	0.876	0.302	0.004
Longitude	-0.003	0.011	0.805	-0.009	0.012	0.471	0.088	0.065	0.180
Water temperature	-0.100	0.034	0.003	-0.016	0.038	0.666	0.406	0.204	0.047
Date (1/1=1)	0.007	0.004	0.085	-0.004	0.004	0.362	-0.053	0.023	0.022
Sex (F=0, M=1)	NA			-0.329	0.124	0.008	0.794	0.652	0.224
Year	-0.028	0.014	0.044	0.005	0.016	0.765	-0.130	0.104	0.212
Intercept	60.066	27.800	0.031	-9.313	31.410	0.767	229.62	210.18	0.275

Dependent variable	Blubber thickness (male)			Blubber thickness (female)			Pregnancy rate			Body length of fetus		
	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>	B	SE	<i>p</i>
Explanatory variable												
Latitude	0.035	0.026	0.189	0.014	0.054	0.798	0.056	0.099	0.570	0.156	2.355	0.947
Longitude	0.005	0.006	0.430	0.016	0.011	0.134	0.039	0.021	0.059	0.444	0.466	0.341
Water temperature	0.003	0.018	0.867	0.007	0.033	0.826	0.006	0.063	0.921	0.612	1.436	0.670
Date (1/1=1)	0.009	0.002	0.000	0.000	0.004	0.938	-0.013	0.007	0.065	1.770	0.171	0.000
Sex (F=0, M=1)	NA			NA			NA			NA		
Year	0.032	0.007	0.000	0.030	0.013	0.028	-0.070	0.025	0.006	-1.929	0.581	0.001
Body length of fetus	NA			0.004	0.001	0.000	NA			NA		
Body length	0.212	0.029	0.000	0.211	0.084	0.013	NA			NA	NA	
Intercept	-65.557	15.006	0.000	-59.792	27.204	0.029	134.74	50.531	0.008	3628.2	1175.6	0.002

*NA: Not included in the GLM analysis

3.4. 考察

ニタリクジラの成長について、Ohsumi (1977) は沿岸域と沖合域の標本を合わせて年齢と体長に関する解析を行い、雌雄の成長曲線を分析した結果、雌雄ともに 20 歳頃まで成長は続き、平均最大体長は雄 12.8m (42ft)、雌 13.4m (43.8ft) であると報告した。Kato and Yoshioka (1995) は脊椎骨の椎体と骨端板の間の軟骨の化骨状態の観察により肉体成熟の状態を判定し、50%が成熟する体長を雄 13.0m、雌 13.5m と推定した。本研究での成長曲線分析から得られたニタリクジラの漸近体長は雄 12.68m、雌 13.30m であり、Ohsumi (1977) に近い値が得られた。今後さらに標本数を増やして推定精度を高めると共に、Kato and Yoshioka (1995) が用いた脊椎骨の化骨状態による肉体成熟判定を併用した解析を行う必要もある。イワシクジラの成長については、Masaki (1976) により報告されており、雌雄共に 15 歳頃から成長は緩やかとなり、20 から 30 歳で肉体成熟に達し、脊椎骨の化骨状態から推定した肉体成熟体長は雄 14.3m、雌 15.2m であったとされている。本研究により得られた肉体成熟体長は雄 14.12m、雌 15.15m と Masaki (1976) に近い値が得られたが、ニタリクジラの場合と同様に、標本数の増加と、脊椎骨の化骨状態観察による個体ごとの肉体成熟判定を併用した解析を行う必要がある。また、今後の課題として、商業捕鯨時代と近年の年代間の比較や、環境変化に応じた成長様式の変化の有無についても検討を行う必要がある。

ニタリクジラの性成熟年齢については、Omura (1962) が 1950 年代に三陸と紀伊半島周辺で捕獲された少数の標本から、雄については 9 歳以下が全て未成熟、13 歳以上が全て成熟、雌については 9-10 歳頃に成熟すると報告している。また、Ohsumi (1977) は 1970 年代前半に沿岸域と沖合域で捕獲された標本を合わせて解析した結果、雄 10 歳、雌 8 歳と報告している。本研究で得られた性成熟年齢は雄 8.89 歳、雌 8.82 歳となり、Ohsumi (1977) とほぼ同様の値を示した。イワシクジラの性成熟年齢は 1970 年代の商業捕鯨標本からの推定値として、 $tm50\%$ について雄は 2.5 歳、雌は 5.2 歳、 t_{mov} は海域により 5.2 から 5.5 歳であるが、若齢個体の耳垢栓は破損しやすく、成長層の形成が不明瞭なため (Masaki, 1976)、また、棲み分けによるバイアスもあり、過小推定であることは明白である。また、耳垢栓に形成される成長層の幅が急激に変化し、性成熟の指標と考えられている変移相の解析からは、雌雄共に 1920

年代の年級では 10 歳程度であった性成熟年齢が、1960 年頃には 7 歳程度まで低下したと報告されている (Lockyer, 1972; Masaki, 1976)。本研究で得られた性成熟年齢は雄 7.92 歳 ($tm_{50\%}$)、雌は解析手法により 7.06 歳 ($tm_{50\%}$) 及び 8.6 歳 ($tmov$) となり、Masaki (1976) による推定値 ($tm_{50\%}$, $tmov$) よりも大きい値を示したが、両者は上述の理由により比較は困難であり、また、Masaki (1976) の分析ではサンプリング断ち切りバイアス (Kato, 1985) も考慮されておらず、Thomson *et al.* (1999) の補正方法の適用が望まれる。また、本研究は精巣重量により雄の性成熟判定を行ったが、本来雄の性成熟判定は精巣組織切片の観察により行うべきことは明白であり、今後組織観察の結果を用いた解析を行う必要がある。

ニタリクジラの性成熟体長については、Omura (1950) が小笠原周辺で捕獲されたニタリクジラについて、精巣重量と卵巣の黄白体の観察から雄 12.2m (40ft)、雌 12.5m (41ft) であり、雄については 0.3m (1ft) 程度小さいかもしれないと報告している。また Nishiwaki *et al.* (1954) は小笠原周辺のニタリクジラについて、精巣組織切片の観察から性成熟の基準となる精巣重量を両側合計 1.5kg と推定し、この基準重量から雄の 75% が成熟に達する体長を 12.3m (40.4ft)、また、雌については卵巣の観察から雄と同様に 75% が成熟する体長を 12.4m (41.1ft) と報告している。また Omura (1962) は三陸と紀伊半島周辺で捕獲されたニタリクジラの雌について、性成熟体長を 11.8-12.0m (39ft) と報告している。Ohsumi (1977) は当時海域毎に設定されていた商業捕鯨の捕獲制限体長から、沖合域の標本は捕獲制限体長 (40ft: 12.2m) が性成熟体長付近のため正確な性成熟体長の推定は困難であり、沿岸域 (捕獲制限体長 35ft: 10.7m) の標本を用いることが適切であるとした上で、沿岸域標本の解析から性成熟体長を雄 11.8m (38.8ft)、雌 12.0m (39.5ft) と報告した。さらに Kato and Yoshioka (1995) は沿岸域と沖合域それぞれについて性成熟体長の推定を行い、捕獲制限体長の考慮から沿岸域の標本から算出された雄 11.0-11.4m、雌 11.6-11.8m が適切な値であると報告した。本研究において、体長の偏りのない標本から得られたニタリクジラの性成熟体長は、雄 11.64m、雌 11.75m と推定され、これは Kato and Yoshioka (1995) による沿岸域の標本から求めた推定値に近い値であった。

イワシクジラの性成熟体長については、Omura (1950) が精巣重量と卵巣の黄白体の観察から北海道沖については雄 13.1m (43ft)、雌 13.7m (45ft)、三陸沖については雄 12.8m (42ft)、雌

13.4m (44ft) と推定している。Masaki (1976) は精巣組織切片の観察から、性成熟の基準となる精巣重量を片側 0.9kg とし、精巣重量と卵巣の黄白体の観察から性成熟体長を雄 12.9m、雌 13.4m と報告している。本研究で得られた性成熟体長 ($Lm50\%$) は雄 12.96m、雌 13.32m となり、Masaki (1976) に近い値が得られた。

ニタリクジラにおける採集した成熟雌中の妊娠個体の割合 (見かけの妊娠率) は 0.598 であったが、親子連れの補正を行った結果妊娠率は 0.491 となった。一方で年齢と黄白体数の関係から年間排卵率は 0.532/year と推定された。妊娠には排卵を伴うため、年間排卵率は理論的には妊娠率の上限を示している。補正後の妊娠率は年間排卵率を僅かに下回っており、妥当な値が推定できたと考えられる。イワシクジラについては、見かけの妊娠率 0.747 に対し、親子連れ補正後の妊娠率は 0.650 となり、いずれもニタリクジラよりも高い値を示した。一方で年間排卵率は 0.604/year となり、補正後の妊娠率よりも低かった。この原因としては、本研究で行った補正が不十分であり、補正後の妊娠率も過大推定である可能性が考えられる。夏季の北太平洋におけるイワシクジラは本研究の調査海域外にも分布し、妊娠雌個体の分布には偏りがあることが報告されている (Masaki, 1976)。資源の真の妊娠率を推定するためには、これらの調査海域外に分布する個体についても情報を収集する必要があると考えられる。

妊娠率の過去の知見としては、ニタリクジラについては、Ohsumi (1977) が 1971 から 1974 年に沖合域で捕獲された標本について、見かけの妊娠率は 41.7% であり、季節と共に低下し、年間排卵率は 0.455/year と報告している。Yoshioka (1988) は 1981 から 1987 年の小笠原周辺海域及び 1981 年から 1986 年の沿岸域で捕獲された個体について見かけの妊娠率を 76.5% と報告し、Kato and Yoshioka (1995) は見かけの妊娠率と卵巣に黄体が観察された個体の割合から、全ての海域を含んだ妊娠率として、およそ 0.6 と報告した。本研究により得られた値 (0.491) は過去の値の範囲内にあったが、過去の知見は親子連れの補正を行っていないことに注意する必要がある。イワシクジラの見かけの妊娠率については、Masaki (1976) が 1970 年以前の 70.8% に対して 1970 年以降は 63.6% に低下し、年間排卵率は 0.604/year であったと報告しており、本研究でも同様の値が得られたが、ニタリクジラの場合と同様に親子連れ補正の有無について注意が必要である。また、年代による妊娠率の変化の検討も今後の課題である。

ニタリクジラの胎児体長組成は他のナガスクジラ属鯨類と比べて大きくばらつきがあり、繁殖期が長期間に及ぶことが知られていたが (Omura, 1962; Ohsumi, 1977; Yoshioka, 1988; Kato and Yoshioka, 1993, 1995)、本研究によりほぼ周年にわたって繁殖を行い、10月後半から5月までの半年以上にも及ぶ長い盛期を持つことが示された。一方でイワシクジラは12月から2月の約3ヶ月間に集中した明瞭な受胎日のピークが見られた。井上 (2014) は北西太平洋において5月から9月にかけて採集されたニタリクジラとイワシクジラの精巣組織切片の観察を行い、ニタリクジラでは季節による変化が認められず、全期間を通じて活発に造精活動を行っていたのに対し、イワシクジラでは明瞭な季節性が認められ、5月から7月にかけて精細管直径と精細胞が存在する精細管の割合が減少した後、9月にかけて再び増加したと報告している。本研究において、イワシクジラの受胎 (繁殖) の開始は10月下旬からであることが明らかとなったが、これは精子形成活動の季節変動と一致した。一方でニタリクジラにおいては受胎日は周年に渡り、夏季においても活発な精子形成が確認されていることから、ニタリクジラの繁殖が夏季の摂餌海域においても行われている可能性が示唆された。

胎児性比はニタリクジラとイワシクジラでそれぞれ雄の割合が53.3%及び51.9%と推定された。北太平洋においては過去にニタリクジラについて雄の割合54.0%、イワシクジラで50.6%と報告されており (Masaki, 1976; Ohsumi, 1977)、本研究においても同様の値を示した。胎児性比に有意差は検出されなかったものの、両鯨種共に僅かに雄の割合が多くなっており、厳密な性比については今後標本数を増加して検討するとともに、胎児性比と出生時の性比の関係についても検討する必要がある。

本研究において確認された多胎は、両鯨種共に双胎までであり、一腹仔数はそれぞれ1.011及び1.007と推定された。ヒゲクジラ類における多胎については、ニタリクジラでは2頭、イワシクジラでは4頭までの多胎が報告されている (Ohsumi, 1977; Masaki, 1976; Lockyer, 1984a;)。一腹仔数は北太平洋のニタリクジラで1.008、イワシクジラで1.005と報告されており (Masaki, 1976; Ohsumi, 1977)、本研究においても同様の推定値が得られた。

両鯨種における生物情報と環境要因の間のGLM解析により、両鯨種が異なる分布様式をもつことが明らかとなった (Table 3-11)。ニタリクジラにおいては経度方向に年齢の偏りが検

出され、調査海域の東側ほど年齢と性成熟率が高かった。北西太平洋に生息するミンククジラでは、沿岸域と沖合域に性状態による顕著な棲み分けがあり、日本列島太平洋岸の沿岸海域には未成熟個体、沖合域には成熟雄が卓越することが知られている (Zenitani, *et al.*, 2000a, 2000b, 2002)。また、南半球に生息するクロミンククジラにおいても性状態による棲み分けが知られており、成熟雌が氷縁付近に集中して分布するのに対し、沖合域には未成熟個体が卓越し、成熟雄は氷縁から沖合まで広く分布することが知られている (Kato, *et al.*, 1990, 1991; Fujise, *et al.*, 1990, 1991, 1992, 1999; Fujise and Kishino, 1994, 1997)。ニタリクジラの海域による棲み分けについてはこれまで報告はないが、ミンククジラと同様に若齢個体が沿岸に分布する棲み分けが生じている可能性がある。一方でイワシクジラにおいては経度方向の棲み分けは確認されなかった。イワシクジラは沖合のみに分布し、沿岸部への来遊は少ないため、沿岸—沖合間での分布分離的棲み分けが発達していないと考えられる (Figure 3-1)。

ナガスクジラ属鯨類は一般に夏季に摂餌を行い、冬期は繁殖海域に滞在して絶食するかほとんど摂餌しないと考えられている (Best, 1982; Lockyer, 1984a)。摂餌期に蓄えた栄養の多くは内臓脂肪や脂皮として蓄積されるため、摂餌期における脂皮厚は季節と共に増加する (Lockyer, *et al.*, 1985; Konishi, 2006)。本研究においても、雌雄のニタリクジラとイワシクジラの雄については季節とともに脂皮厚が上昇する傾向が認められたが、イワシクジラの雌については、日付は GLM 解析における有意な説明変数として選択されなかった。この原因については、以下のように考えられる。

イワシクジラの多くは 12 月から 1 月に繁殖海域において受胎し、約 11 ヶ月の妊娠期間を経て 11 月から 12 月に産出する。出生後は約 7 ヶ月間授乳を行いつつ繁殖海域から摂餌海域に移動し、6 月から 7 月にかけて摂餌海域において離乳する (Masaki, 1976; 加藤, 1991)。親子連れの発見割合は 5 月には 11.8%であったものが 9 月には 1.0%まで低下したことから、ほとんどの親子が調査期間中に離乳すると考えられ、離乳を終えて単独生活に移行した子鯨と母鯨は調査期間中に捕獲対象に加わる。体長約 4m で生まれた子鯨は離乳時には約 8m に達し、その間の成長には莫大なエネルギーが必要となるが、このエネルギーは全て母乳によりまかなわれる (Lockyer, 1978, 1981b, 1984a)。このため授乳を終えた直後の親はエネルギーの

蓄積が少なく、脂皮厚も薄い (Masaki, 1976; Lockyer, *et al.*, 1985)。このような貧栄養状態の成熟雌個体が調査期間中に採集対象に加わるため、見かけ上イワシクジラ雌個体の脂皮厚に季節変化が見られなかったと考えられる。妊娠雌のみを抽出して同様の解析を行ったところ、日付は脂皮厚の有意な説明変数として選択された ($B=0.008, p<0.01$) ことから、授乳を行わない雌においては、脂皮厚は季節と共に増加すると考えられる。

一方ニタリクジラにおいては、日付は GLM 解析における脂皮厚の有意な説明変数として採択された。ニタリクジラも同様に調査期間中に離乳する個体が存在するが、繁殖期が明瞭ではないため親子連れ出現率の季節変化は6月の13.1%から9月の7.7%とイワシクジラよりも小さい (Figure 3-5)。新たに捕獲対象に加わる貧栄養の成熟雌個体が少ないため、結果に影響を及ぼさなかったと考えられる。

イワシクジラでは胎児体長が脂皮厚の説明変数として選択されたが、ニタリクジラでは有意ではなく、日付のみが選択された。このことは、イワシクジラが受胎後に摂餌を開始し、胎児の成長と栄養の蓄積が連動しているのに対し、ニタリクジラにおいては受胎と摂餌開始に関連がなく、妊娠中の栄養蓄積が顕著でないことを示している。また、このことは摂餌中に繁殖が行われる可能性も示しており、ニタリクジラの摂餌域と繁殖域の境界が曖昧であることを示していると考えられる。

Table 3-11. Summary of GLM analysis for Bryde's and sei whales.

Dependent variable	Explanatory variable	
	Bryde's whale	sei whale
Sex ratio (male ratio)		Water temperature ↓ Year ↓
Sexual maturity	Male < Female Longitude ↑ Water temperature ↑ Year ↑	Male < Female
Age	Longitude ↑ Year ↑	Water temperature ↑ Date ↓
Blubber thickness (Male)	Date ↑ Water temperature ↑ Body length ↑	Date ↑ Year ↑
Blubber thickness (Female)	Date ↑ Water temperature ↑	Year ↑ Body length of fetus ↑ Body length ↑
Pregnancy	Longitude ↑	Year ↓
Body length of fetus		Date ↑ Year ↓

↑ : Dependent variable significantly increase with increase of explanatory variable ($p < 0.05$).

↓ : Dependent variable significantly decrease with increase of explanatory variable ($p < 0.05$).

第4章 総合考察

本研究では、北西太平洋の近接した海域に分布する中型のナガスクジラ属鯨類 2 種（ニタリクジラ、イワシクジラ）について、外部形態と骨格数、生物学的特性値の比較検討を行った。

第 1 章では外部形態について解析を行い、成長に伴い各部の形態が変化することを明らかにした。成長に伴う変化の解析により、両鯨種共に未成熟時は体長に対する頭部の割合が増加し、性成熟体長付近に到達後は一定の値を保つことが明らかとなった。哺乳類においては一般に出生時に頭骨が大きく、成長と共に割合が減少することが多いが、本研究で対象とした 2 種については逆の傾向を示し、成長に伴って頭部の割合は増加した。この理由としては、胎児の出生時の大きさが哺乳類の中でも例外的に大きいことが考えられる。鯨類の出産は水中で行われるため、出生直後から水面に浮上して呼吸する能力を持つ必要がある。このためヒゲクジラ類の出生体長は大きく、母親の約 1/3 にも達する (Ohsumi, 1966; Lockyer, 1984a; 加藤, 1991)。さらにナガスクジラ属鯨類は大きな頭部を有し、頭部（頭骨）長は成体サイズで体長の約 25% にも達する。胎児は出生時に産道を通過する必要があるが、鯨類の胎児において、産道通過時の障害となる最も体幅の大きい部位は頭骨が存在する頭部付近である。このような出産時の体サイズ制限のため、ニタリクジラやイワシクジラの胎児は頭部が相対的に小さい状態で出生し、成長に伴って増大する可能性がある。

ナガスクジラ属のシロナガスクジラやナガスクジラにおいても同様に成長に伴う頭部の増大が報告されているが、同属の小型種であるミンククジラでは、頭骨長の体長比は他鯨種と異なり、成長に伴い減少すると報告されている (Nakamura *et al.*, 2012)。ミンククジラの頭骨長は成体においても体長の 20% 程度であり、他の種（約 25%）よりも小さい。ミンククジラにおいては頭部サイズが他鯨種よりも小さいため、出生時に体幅サイズの影響を受けないのかもしれない。

ニタリクジラはイワシクジラよりも頭部が大きく、特に頭骨幅はナガスクジラ属鯨類 5 種の中でも最大の値を示した。また、畝の長さも 5 種の中で最も長く、相対的により多くの海

水を短時間で口腔内に含むことが可能と考えられた。

ナガスクジラ属鯨類における頭部の大型化は、摂餌の際に口腔内に含む海水の量の増加に繋がり、摂餌行動において有利になると考えられる (Goldbogen *et al.*, 2010, 2012)。ニタリクジラが生息する中低緯度海域は一般に高緯度海域よりも基礎生産量が小さいため、餌生物の分布密度は小さく、パッチ状に分布すると考えられる。餌生物の密度が小さい海域において、遭遇した餌生物を効率的に捕食するため、ニタリクジラは大きい頭部と長い畝を持つ方向に進化したと考えられる。一方イワシクジラの頭部はニタリクジラよりも小さく、ナガスクジラ属の中でミンククジラに次いで小さい値を示した。イワシクジラは畝の長さもニタリクジラの 85%程度と短く、摂餌の際に口腔に含む海水の量は、ニタリクジラよりも少ないと考えられる。イワシクジラは他のナガスクジラ属鯨類と異なり、餌生物に遊泳力の小さいカイアシ類の占める割合が多く、また、呑み込み型に加えて口を開けたまま遊泳し、海水と共に取り込んだ餌生物をクジラヒゲでろ過する漉しとり型の摂餌も行うことが知られている (Nemoto, 1959; Kawamura, 1980; Brodie and Vikingsson, 2009)。このような摂餌様式をとるイワシクジラにおいては、ニタリクジラほどには頭部及び畝の大型化における優位性が存在しないと考えることが妥当と思われる。

ニタリクジラの頭部の大型化には、生息水温が関係している可能性も考えられる。恒温動物においては、近縁な種間では寒冷な地域ほど大型の種が生息し、耳、吻などの突出部が短くなる傾向が知られており、それぞれベルクマンの法則 (Bergmann, 1847)、アレンの法則 (Allen, 1877) と呼ばれ、体積あたりの体表面積を小さくすることにより放熱を抑えるための適応と考えられている (Millien, *et al.*, 2006; Tilkens *et al.*, 2007; Watt *et al.*, 2010)。ニタリクジラとイワシクジラは約 880 万年前の中新世に分岐し (Sasaki, *et al.*, 2006)、イワシクジラが他のナガスクジラ属鯨類と同様に、高緯度までの長距離の季節回遊を行うことを選択したのに対し、ニタリクジラはより温暖な中低緯度海域に適応した結果、イワシクジラよりも小さい体長と大きな頭部を有する方向に進化した。呑み込み型摂餌を行う際には大量の海水を口腔内に含むことになるが、熱伝導率の高い水中においては、低温の海水を大量に口腔内に含むことは体温の低下に繋がる。水温 20 度以上の温暖な海域で摂餌を行うニタリクジラは摂餌時

の体温低下の影響が小さいため、より大きな頭部（口部）を有することができたと考えられる。一方高緯度の寒冷な水温帯にまで回遊するイワシクジラはニタリクジラよりも大型となり、より小さい頭部を有し、放熱を抑制する方向に進化した。イワシクジラの頭部は同様に高緯度までの季節回遊を行い、より大型のシロナガスクジラやナガスクジラよりも小さく、畝の長さも短い（第1章参照）。このことはナガスクジラ属鯨類において摂餌海域の水温が頭部（口腔）形状に影響を及ぼしている可能性を示している。

ニタリクジラの頭部がナガスクジラ属鯨類5種の中で相対的に最大値を示す一方で、尾部については最小の値を示した。鯨類の推進器官である尾部の形状は遊泳能力に関連し、短い尾部は遊泳能力の低下に繋がる。遊泳能力の低い群集性のオキアミ類や小型の浮き魚類を主要な餌生物とし、繁殖海域と摂餌海域間の長距離の回遊を行わないニタリクジラは、遊泳能力の必要性が低く、遊泳よりも大量の餌生物を効率的に摂餌する方向により適応したと考えられる。

ニタリクジラとイワシクジラを識別する顕著な特徴として、背鰭の大きさが異なり、イワシクジラの背鰭はニタリクジラの約1.5倍に達することが明らかとなった。背鰭の機能としては遊泳時の安定性が考えられるが、より高速遊泳型のシロナガスクジラの背鰭は他のナガスクジラ属鯨類よりも小さく、ヒゲクジラ亜目にはセミクジラ (*Eubalaena japonica*) やコククジラ (*Eschrichtius robustus*) のように背鰭がない種も存在するため、背鰭の大きさは遊泳能力のみでは説明することはできない。イワシクジラは他のナガスクジラ属鯨類と異なり、漉しとり型摂餌も行うが、漉しとり型摂餌を行う際には、口を開けた不安定な状態で一定時間遊泳する必要がある。セミクジラ科鯨類は大きな胸鰭により安定した漉しとり型摂餌を行うと考えられているが (Woodward *et al.*, 2006)、セミクジラ科鯨類よりも小さい胸鰭を有するイワシクジラにおいては、大きな背鰭を持つことで、漉しとり型摂餌の際の遊泳安定性を高めているのかもしれない。また、ハクジラ亜目のシャチ (*Orcinus orca*) においては背鰭形状の性的二形が発達し、雄の背鰭は1.8mにも達することが知られていることから (Ford, 2008)、背鰭形状の違いについては、遊泳能力だけでなく、背鰭の機能や社会的意味を含めて検討する必要があると考えられる。

第2章では、両種の脊椎骨、肋骨及びV字骨数について検討した。両種の脊椎骨数については Omura (1959) 等の研究により異なることが知られていたが、解析に用いた標本が少ないために十分な検討は行われていなかった。本研究において多数の標本を用いて検討した結果、胸椎、腰椎、尾椎それぞれにおける脊椎骨数を示すとともに、鯨種間の差を統計的に示すことができた。また、骨数の雌雄差については初めて検討を行い、両鯨種共に胸椎の数が雌雄で異なり、雄の方が多いいことを示すことができた。従来知見の少なかった肋骨数とV字骨数についても統計値を示すと共に、雌雄差及び種間差を統計的に示すことができた。特にこれまでほとんど知見の存在しなかった遊離肋骨については詳細な調査を行い、遊離肋骨を保有する個体の割合がニタリクジラにおいては13.2%であるのに対し、イワシクジラでは35.5%と高いことを明らかにした。遊離肋骨の保有率の違いがそれぞれの種の生態に及ぼす影響については、それぞれの骨の形態を含めて検討する必要がある、今後の課題としたい。

骨の数から推測されるニタリクジラとイワシクジラの生態の違いとしては、V字骨数と遊泳能力の関連が挙げられる。V字骨は尾椎に付属する骨格であるが、尾椎数の差が僅かであった(ニタリクジラ:21.6、イワシクジラ:21.8)のに対し、V字骨数はニタリクジラ14.9、イワシクジラ16.5と大きな差が見られた。第1章で明らかにしたように、ニタリクジラはイワシクジラよりも相対的に長い頭部と、短い尾部を有している。尾柄部に相当する尾鰭分岐点—肛門間の距離はニタリクジラが体長の24.5%に対し、イワシクジラは25.9%であった。両種間に見られたV字骨数の違いは、尾柄部の長さに加えて、付属する筋肉量が異なることを示唆しており、イワシクジラはニタリクジラよりも尾柄部が発達し、優れた遊泳能力を有すると考えられた。鯨体の筋肉や脂皮、内臓重量などを測定した組織重量の解析からは、イワシクジラの筋肉量の体重比はニタリクジラよりも大きいと報告されており(Fujino, 1955; 藤瀬ら, 2004)、このこともイワシクジラがニタリクジラよりも高い遊泳能力を有し、長距離回遊に適応した形態を持つことを示している。

第3章では、両種の生物学的特性値と棲み分けについて検討した。過去の研究で主に用いられた商業捕鯨標本は、捕獲制限体長による標本の偏りや大型個体がより選択されることによるバイアスにより、正確な生物学的特性値が推定できない場合があることが知られている。

例えば性成熟年齢 ($tm_{50\%}$) においては、同一年齢の中でも大型の個体が選択的に捕獲されることにより、各年齢における成熟個体の割合は過大となり、 $tm_{50\%}$ は過小に推定される (Kato, 1982, 1987)。本研究で使用した標本は体長について無作為に抽出されたものであり、棲み分けなどの影響を検証する必要はあるものの、従来よりも資源を代表する生物学的特性値を推定することができた (Table 3-11)。特に妊娠率については、再生産に関わる重要なパラメータであるが、従来の見かけの妊娠率 (捕獲した成熟雌に占める妊娠個体の割合) は、性状態による棲み分けや、親子連れの捕獲禁止を考慮していないために、資源の真の妊娠率とは異なる。本研究では目視調査により得られた親子連れの分布の情報から補正を行い、より真の妊娠率に近い値を推定することができた。しかしながら棲み分けの影響については、標本の採集範囲が限られるために十分な検討を行うことができなかった。ナガスクジラ属鯨類の性状態による棲み分けについては、南極海におけるクロミンクジラの胎児体長の研究から、低緯度海域において繁殖が行われ、受胎した個体から順番に摂餌域である南極海に來遊する傾向があることが示され、南極海で採集した成熟雌中の妊娠個体の割合 (見かけの妊娠率) は真の妊娠率から過大となっている可能性が指摘されている (Kato and Miyashita, 1991)。また、北太平洋のイワシクジラについては雄の方が雌よりも高緯度海域に分布するなど、本調査の対象外の海域を含めた夏季の分布域全域における棲み分けの存在が報告されている (Masaki, 1976)。本研究では調査海域内での棲み分けについて検討を行い、ニタリクジラについて東側ほど妊娠個体の割合が上昇するが、イワシクジラでは海域による差異は認められないという結果が得られたが、本研究の調査範囲は両鯨種共に分布範囲の一部に限られているため、今後全分布範囲からの情報を入手することができれば、棲み分けの影響についてさらに検討する事が可能になると考えられる。

本研究では標本数の問題から、生物学的特性値の経年変化については十分な検討を行わなかった。北西太平洋におけるナガスクジラ属鯨類の生物学的特性値の経年変化については、Masaki (1976) がイワシクジラの耳垢栓変移相の解析から、性成熟年齢が 1925 年代の年級の約 10 歳から、1960 年代の 7 歳まで低下したことを報告している。また、Ohsumi (1986) は北東太平洋の母船式捕鯨で採集したナガスクジラについて、性成熟年齢 ($tm_{50\%}$) が 1957 年

から 1974 年にかけて雌は 12 歳から 6 歳、雄は 11 歳から 4 歳に低下したと報告している。また、近年の研究としては、前田 (2012) が北西太平洋のミンククジラについて耳垢栓変移相の解析から性成熟年齢が 1970 年代から 1980 年代の年級にかけては約 7 歳であったが、1990 年代となって僅かに上昇しつつあると報告している。本研究においては、性成熟年齢 ($tm50\%$) については両鯨種共に調査の前後半で有意差が認められなかったものの、生物情報と環境要因の GLM 解析においては、イワシクジラにおいて脂皮厚の経年的な上昇と、見かけの妊娠率の低下傾向が検出された (Table 3-10)。今後さらに詳細な解析を行って経年変化の実態を明らかにすると共に、モニタリングを継続することにより資源状態の変化を検出する必要があると考えられる。

胎児体長の分布からニタリクジラの繁殖期は長期にわたることが知られていたが、本研究で各胎児の受胎日を算出したことにより、繁殖活動がほぼ周年に渡ることが明らかとなった。調査海域においてはニタリクジラの交尾の観察例は存在しないが、精巣組織切片の観察からは調査期間中に活発な造精活動を行っていることが明らかとなっている (井上, 2014)。衛星標識による追跡調査からは、ニタリクジラが 7 月から 8 月にかけて北緯 40 度付近から 20 度付近まで大きく移動したことが明らかとなった (Murase *et al.*, 2016)。さらに GLM 解析におけるニタリクジラの脂皮厚変動の説明変数として胎児体長は選択されず、日付のみが有意であった。このことは、ニタリクジラにも摂餌期が存在し、5 月から 9 月にかけて摂餌を行ってエネルギーを蓄積することを示すと共に、受胎と摂餌開始に関連がない、すなわち受胎の有無にかかわらず、春になると摂餌を開始することを示している。これらのことから、ニタリクジラは他のナガスクジラ属鯨類のような明瞭な繁殖域と摂餌域を有し、冬期は繁殖域で絶食しつつ交尾と出産を行い、夏季には摂餌域に回遊して、活発な摂餌を行ってエネルギーを蓄積する回遊様式をとらず、繁殖域と摂餌域の境界が曖昧で、どの海域においても繁殖を行い、特定の時期になると摂餌を行う可能性があると考えられた。一方でイワシクジラの受胎日は 12 月から 2 月の短期間に集中し、胎児体長の増加及び季節と共に脂皮厚は増加した。このことは、イワシクジラが冬期に低緯度の繁殖域で繁殖を行い、夏季には高緯度の摂餌域で摂餌を行う典型的なナガスクジラ属鯨類の回遊パターンを有することを示している。

両種の繁殖期に顕著な差が見られた原因としては、両鯨種の摂餌海域と回遊生態の違いが考えられる。イワシクジラの摂餌海域は高緯度帯に存在するが、高緯度海域における基礎生産は季節変動が顕著であり、基礎生産が盛んな時期に合わせて毎年周期的に低緯度—高緯度間の長距離回遊を行う必要がある。また、妊娠及び授乳には大量のエネルギーを必要とするが、その多くを摂餌期に集中的に蓄積する必要がある。エネルギーの蓄積を行う摂餌の時期に制約が生じた結果、繁殖時期も制約を受け、繁殖期を短期間に集中させる方向に進化したと考えられる。一方ニタリクジラにおいては、温暖な中低緯度帯を摂餌海域としたため、摂餌海域における基礎生産の季節変化は高緯度帯よりも相対的に小さい。また、繁殖海域と摂餌海域が近接していることから、季節移動の距離は短く、回遊のタイミングも厳密ではないと考えられる。このような回遊生態を選択したニタリクジラにおいては、繁殖を特定の時期に集中させる制約要因が小さく、繁殖期が前後に伸びた結果、現在のようなほぼ周年に渡る繁殖期を有するに至ったと考えられる。

本研究により北西太平洋に分布するニタリクジラとイワシクジラは、近縁種であるにも関わらず異なる回遊、繁殖様式を有し、特にニタリクジラは他のナガスクジラ属鯨類と異なり、繁殖域—摂餌域間の季節回遊が明瞭ではなく、繁殖期もほぼ周年に渡ることが明らかとなった。また、両種の外部形態及び骨格数にはそれぞれの回遊様式に適応した違いが認められ、ニタリクジラが摂餌に適した大きい頭部と短い尾部を有するのに対し、高緯度までの長距離回遊を行うイワシクジラにおいては、小さい頭部と遊泳に適した長い尾部を有することが明らかとなった。これらの特徴を考慮した資源管理上の留意点としては、両鯨種の行動圏 (home range) の相違が考えられる。低度回遊性で遊泳能力が低く、基礎生産の低い海域に生息するニタリクジラは、パッチ状に形成される餌生物の高密度海域に依存し、その行動圏は他のヒゲクジラ属鯨類よりも狭いと考えられる。このため地域間の遺伝的交流は少なく、地域個体群を作りやすい可能性がある。北太平洋においてイワシクジラは単一系群が分布するのに対し、ニタリクジラは経度 180 度を境界として沖合域に生息する 2 系群に加えて、東シナ海から日本列島の南西部に生息する沿岸型、カリフォルニア湾周辺に生息する集団と少なくとも 4 系群が分布することが知られており (Dizon *et al.*, 1996; Jorge and Sergio, 1996; Kato, *et al.*,

1996; Yoshida and Kato, 1999; IWC, 2017b; Pastene *et al.*, 2016a; Taguchi *et al.*, 2017)、ニタリクジラの特徴がこれらの地域集団を生み出した可能性がある。また、行動圏が狭い場合は、同一系群内においても分布に偏りが生じやすく、特定の海域に捕獲が集中すると、系群内での移動が少ないために回復に時間を要する可能性がある。これらは他のナガスクジラ属鯨類には見られないニタリクジラ特有の特徴であり、資源管理上特に留意すべき点と考えられる。

また、両鯨種の生物学的特性値からは、イワシクジラの再生産力がニタリクジラよりも高いことが推測された。性成熟年齢はニタリクジラが雄 8.9 歳、雌 8.7 歳であるのに対し、イワシクジラは雄 7.9 歳、雌 7.1 歳とより早く成熟に達することが明らかとなった。また、妊娠率についても、棲み分けの考慮は不十分ではあるものの、ニタリクジラの 0.491 に対しイワシクジラは 0.650 と高い値を示した。資源解析からは、両種の資源量は現在回復途上にあると考えられており (IWC, 2008; GOJ, 2017)、両鯨種共に生息密度は初期資源状態よりも小さく生息環境は良好と考えられる。両鯨種共に良好な生息環境が推測されるにもかかわらずニタリクジラの再生産力がイワシクジラよりも小さいことは、基礎生産量の少ない中低緯度海域に生息するニタリクジラは、生息密度が小さく競合が少ない場合であっても、再生産力の上限はイワシクジラよりも低いことを示している可能性がある。ニタリクジラの再生産力が低いことは、資源の回復により時間がかかることを示しており、資源管理モデル等による解析を行う際には MSYR 等の値について考慮すると共に、資源管理上も留意する必要がある。一方で温暖な海域で育児活動を行うことは、低緯度海域から低温の高緯度海域まで移動して育児を行う他種よりも新生児の死亡率を低めている可能性もあり、両種の再生産力については今後の資源動態を含めて注意が必要である。

両種は北西太平洋において莫大な生物量を有し、海洋生物資源としての有効活用が期待される。今後両資源を適切に管理するためには、両種の回遊、繁殖生態についてさらにその詳細を明らかにするとともに、生物学的特性値のモニタリングを行って資源状態を把握し、それぞれの特性に応じた適切な管理を行う必要があると考えられる。

Table 3-11. Summary of biological parameters of Bryde's and sei whales estimated in this study.

		Bryde's whale		Sei whale	
		Male	Female	Male	Female
Growth					
Growth curve		$L_t = 12.68(1 - e^{-0.182(t + 5.540)})$	$L_t = 13.30(1 - e^{-0.169(t + 4.969)})$	$L_t = 14.12(1 - e^{-0.181(t + 6.265)})$	$L_t = 15.15(1 - e^{-0.156(t + 6.960)})$
Sexual maturity					
Age at sexual maturity	<i>t_{mov}</i>		10.1 (1.13)		8.6 (3.14)
	<i>t_{m50%}</i>	8.89 (0.47)	8.72 (0.41)	7.92 (0.36)	7.06 (0.31)
Body length at sexual maturity (m)	<i>L_{mov}</i>		12.13 m (0.62)		13.70 m (0.47)
	<i>L_{m50%}</i>	11.64 m (0.23)	11.75 m (0.23)	12.96 m (0.11)	13.32 m (0.13)
Reproductive characteristics					
Proportion of pregnant in matured female (%)			0.491		0.650
Annual ovulation rate			0.532/year		0.604/year
Foetal sex ratio		53.3%	46.7%	51.9%	48.1%
Litter size			1.011		1.007

* Numbers in the parentheses are Standard Deviation

謝辞

本論文の作成にあたり、社会人学生として受け入れて頂き、長期にわたる在学中ご指導頂いた東京海洋大学鯨類学研究室加藤秀弘教授に厚く御礼申し上げます。先生には在学中研究が滞るたびに叱咤激励を頂くとともに、様々な面でご支援頂き本論文を完成することができました。また、副査としてご指導頂いた東京海洋大学櫻本和美教授、北門利英教授及び鈴木直樹准教授に御礼申し上げます。

本研究に用いた材料は、17年をかけて行われたJARPNIIにおいて実施された目視調査、捕獲調査、餌環境調査等の膨大な調査により得られたものである。調査に参加頂いた方々の努力により、精度の高い情報を得ることができた。数ヶ月にも及ぶ長期間の調査航海に従事し、貴重な情報を収集頂いた調査船乗組員及び調査員の方々に御礼申し上げます。特に共同船舶(株)の調査補助員の方々には、不慣れな調査員に対して調査船上での鯨体の計測や標本採集についてご指導頂くと共に、調査資材管理や生物調査の円滑な実施、さらには船上生活への配慮に至るまで様々なご支援を頂いた。皆様のご協力により大きな事故なく、調査を実施できたことに対し、厚く御礼申し上げます。

社会人学生としての東京海洋大学入学に際し、入学を認めて頂くとともに業務上多岐にわたる便宜を図って頂いた一般財団法人日本鯨類研究所藤瀬良弘理事長、Luis A. Pastene 研究主幹及び田村力調査研究部長に御礼申し上げます。(一財)日本鯨類研究所の袴田高志氏と小西健志博士、高橋萌氏には、難解な統計解析について多大な助言を頂いた。また、井上聡子博士には図表の作成についてサポート頂いた。慌ただしい業務の合間に時間を割いて頂いたことに対し、厚く御礼申し上げます。また、大隅清治博士には、論文に対し貴重なご意見を頂いた。調査研究部の職員諸氏には、本論文の作成にあたり様々な研究上の助言を頂くとともに、業務上様々な面でサポート頂いた。

イワシクジラの年齢情報は、(国研)国際水産資源研究所の前田ひかり博士から提供頂いた。膨大な作業量から得られたデータを快くご提供下さったことに対し、厚く御礼申し上げます。また、同研究所の木白俊哉博士と吉田英可博士には、商業捕鯨時代のデータをご提供頂いた。

東京海洋大学鯨類学研究室の中村玄助教には、解析手法について様々な助言を頂いた。最先端の手法を快くご教示頂いたことに対し、厚く御礼申し上げます。また、鯨類学研究室の学生諸氏には、解析上の助言や学生生活における情報伝達などの面でご支援頂いた。若い学生諸氏と議論することで、研究上様々なアイデアを得ることができた。厚く御礼申し上げます。

最後に、本論文の作成にあたり、研究上の助言や解析のサポートに加えて、生活面や精神面にわたって全面的に支援してくれた妻、福原富士美に御礼申し上げます。

引用文献

- Allen, J.A. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1: 108-140.
- Anderson, J. 1878. Comprising an account of the zoological results of the two expeditions to western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two cetacean genera, *Platanista* and *Orcella*. *Anatomical and Zoological Researches Bernard Quaritch London* 1: 551-564.
- Andrews, R.C. 1916. Monographs of the Pacific cetacea. II. The sei whale (*Balaenoptera borealis* Lesson). *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 291-388.
- Arnold, P., Marsh, H. and Heinsohn, G. 1987. The occurrence of two forms of minke whales in east Australian waters with a description of external characters and skeleton of the diminutive or dwarf form. *Scientific Report of the Whales Research Institute* 38: 1-46.
- Arnold, P.W., Birtles, R.A., Soltzick, S., Matthews, M. and Dunstan, A. 2005. Gulping behaviour in rorqual whales: underwater observations and functional interpretation. *Memories of the Queensland Museum* 51: 309-332.
- Arvy, L. 1979. The abdominal bones of cetaceans. *Investigation of Cetacea* 10: 215-227.
- Bando, T. and Hakamada, T. 2014. Yearly trend in the proportion of pregnant animals among mature female Antarctic minke whales in the JARPA and JARPAII period. Paper SC/F14/J09 presented to the Expert Workshop to Review the Japanese JARPA II Special Permit Research Programme, 6pp. (unpublished)
- Bando, T. and Hakamada, T. 2016. Morphometric analysis on stock structure of the O stock common minke whale in the western North Pacific. Paper SC/F16/JR41 presented to the Expert Panel Workshop of the Final Review on the Western North Pacific Japanese Special Permit Programme (JARNP), 10pp. (unpublished)
- Bando, T. and Kato, H. 2017. Report on progress in earplug-based age determination and estimation of biological parameters of Bryde's whales collected during 2000 to 2014 JARNP surveys. Paper

- SC/M17/RMP03 presented to the workshop on the Implementation Review of western North Pacific Bryde's whale, 9pp. (unpublished)
- Bando, T., Zenitani, R., Fujise, Y., Hakamada, T. and Kato, H. 2006. Biological parameters of the Antarctic minke whales based on material collected by the JARPA surveys in 1987/88 to 2004/05. Paper SC/D06/J17 presented to the Workshop to Review Data and Results from Special Permit Research on Minke Whales in the Antarctic, 28pp. (unpublished)
- Bando, T., Kishiro, T. and Kato, H. 2014. Yearly trend in the age at sexual maturity of Antarctic minke whales examined by transition phase in earplugs collected during JARPA and JARPAII surveys. Paper SC/F14/J08 presented to the Expert Workshop to Review the Japanese JARPAII Special Permit Research Programme, 10pp. (unpublished)
- Bando, T., Maeda, H., Ishikawa, Y., Kishiro, T. and Kato, H. 2016. Preliminary report on progress in earplug-based age determination of sei whales collected during 2002 to 2013 JARPNII surveys. Paper SC/F16/JR55 presented to the expert panel of the final review on the western North Pacific Japanese Special Permit programme (JARPNII), 3pp. (unpublished)
- 坂東武治, 中村玄, 磯野岳臣, 堀本高矩. 2016. 海棲哺乳類の保全/管理のための調査・解析手法 [5] 形態計測. 海洋と生物 38: 727-826.
- Bando, T., Nakamura, G., Fujise, Y. and Kato, H. 2017. Developmental changes in the morphology of western North Pacific Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*). Open Journal of Animal Sciences (in press).
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien 3: 595-708.
- Berta, A., Ekdale, E.G. and Cranford, T.W. 2014. Review of the cetacean nose: Form, Function and evolution. The Analytical Record 297: 2205-2215.
- Best, P.B. 1960. Further information of Bryde's whale (*Balaenoptera edeni* Anderson) from Saldanha Bay, South Africa. Norsk Hvalfangst-Tidende 5: 201-215.
- Best, P.B. 1977. Two allopatric forms of Bryde's whales off South Africa. Report of the International

- Whaling Commission (Special Issue 1): 10-38.
- Best, P.B. 1982. Seasonal abundance, feeding reproduction, age and growth in minke whales off Durban (with incidental observations from the Antarctic). Report of the International Whaling Commission 32: 759-786.
- Best, P.B. 1985. External characters of southern minke whales and the existence of a diminutive form. Scientific Report of the Whales Research Institute 36: 1-33.
- Best, P.B. 2001, Distribution and population separation of Bryde's whale *Balaenoptera edeni* off southern Africa. Marine Ecology Progress Series 220: 277-289.
- Best, P.B. and Lockyer, C.H. 2002. Reproduction, growth and migrations of sei whales *Balaenoptera borealis* off the west coast of South Africa. South African Journal of Marine Science 24: 111-133.
- Bijukumar, A., Jijith S.S., Kumar U.S. and George, S. 2012 DNA barcoding of the Bryde's whale *Balaenoptera edeni* Anderson (Cetacea: Balaenopteridae) washed ashore along Kerala coast, India. Journal of Threatened Taxa 4:2436-2443.
- Brodie, P. and Vikingsson, G. 2009. On the feeding mechanism of the sei whale (*Balaenoptera borealis*). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 42: 49-54.
- Christensen, I., Haug, T. and Wiig, Ø. 1990. Morphometric comparison of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* from different areas of the North Atlantic. Marine Mammal Science 6: 327-338.
- Cooke, J.G. 1984. The estimation of mean ages at sexual maturity from age samples. Paper SC/36/O22 presented to the IWC Scientific Committee, 8pp. (unpublished)
- Croll, D.A., Tershy, B.R. and Newton K.M. 2008. Filter Feeding. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Theewissen, J.G.M., Ed., Encyclopedia of marine mammals, Second Edition, Academic Press, San Diego, 429-433.
- Crown, I.M. 1939. The sharp-headed finner whale of the eastern Pacific. Journal of Mammalogy 20: 215-225.
- Dison, A.E., Lux, C.A., LeDuc, R.G., Urban R, J., Henshaw, M., Baker, C.S., Cipriano, F. and Brownell

- Jr, R.L. 1996. Molecular phylogeny of the Bryde's/sei whale complex: Separate species status for the pygmy Bryde's form? Paper SC/48/27 presented to the IWC Scientific Committee, 15pp. (unpublished)
- Doroshenko, N.V. 1979. Population of Minke Whales in the Southern Hemisphere. Report of the International Whaling Commission 29: 361-364.
- Ford, J.K.B. 2008. Killer whale *Orcinus orca*. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M., Ed., Encyclopedia of marine mammals, Second Edition, Academic Press, San Diego, 650-657.
- Frazer, J.F.D. and Huggett, A.G. 1973. Specific foetal growth rates of cetaceans. *Journal of Zoology* 169: 111-126.
- Frazer, J.F.D. and Huggett, A.G. 1974. Species variation in the foetal growth rates of eutherian mammals. *Journal of Zoology* 174: 481-509.
- Fujino, K. 1954. On the body proportion of the fin whales (*Balaenoptera physalus* (L)) caught in the Northern Pacific Ocean (I). *Scientific Report of the Whales Research Institute* 9: 121-163.
- Fujino, K. 1955. On the body weight of the sei whales located in the adjacent waters of Japan (II). *Scientific Report of the Whales Research Institute* 10: 133-141.
- Fujise, Y. and Kishino, H. 1994. Patterns of segregation of minke whales in Antarctic Areas IV and V as revealed by a logistic regression model. Paper SC/46/SH11 presented to the IWC Scientific Committee, 23pp. (unpublished)
- Fujise, Y. and Kishino, H. 1997. Further examination of segregation pattern of minke whales in Antarctic Areas IV and V as revealed by a logistic regression model. Paper SC/M97/13 presented to the JARPA review meeting, May 1997, 18pp. (unpublished)
- Fujise, Y., Kato, H. and Kishino H. 1990. Reproductive segregation of the minke whale population in high latitudinal waters with some estimations of pregnancy and sexual maturity rates, data from Japanese research takes in 1987/88 and 1988/89. Paper SC/42/SHMi10 presented to the IWC Scientific Committee, 20pp. (unpublished)
- Fujise, Y., Kato, H. and Kishino H. 1991. Some progress in examination of age distribution and

- segregation of the southern minke whale population using data from the Japanese research take. Paper SC/43/Mi18 presented to the IWC Scientific Committee, 17pp. (unpublished)
- Fujise, Y., Kato, H., Zenitani, R. and Kishino H. 1992. Seasonal and areal changes in age distribution and segregation of the southern minke whales in Antarctic Areas IV and V using data from the Japanese researches. Paper SC/44/SHB10 presented to the IWC Scientific Committee, 37pp. (unpublished)
- Fujise, Y., Tamura, T., Ichihashi, H. and Kishino H. 1999. Further examination of the segregation pattern of minke whales in the Antarctic Area IV using a logistic regression model, with considerations on the pack ice distribution. Paper SC/51/CAWS18 presented to the IWC Scientific Committee, 18pp. (unpublished)
- 藤瀬良弘, 田村力, 坂東武治, 小西健志, 安永玄太. 2004. イワシクジラとニタリクジラ. 鯨研叢書 No.11. 168pp.
- Gabriele, C.M., Park, G.B.N., Lockyer, C., Straley, J.M., Jurasz, C.M. and Kato, H. 2010. Sighting history of a naturally marked humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) suggests ear plug growth layer groups are deposited annually. *Marine Mammal Science* 26: 443-450.
- Gambell, R. 1973. Some effects of exploitation on reproduction in whales. *Journal of Reproduction and Fertility*. Supplement 19: 533-553.
- Gilpatrick, J.W. and Perryman, W.L. 2008. Geographic Variation in external morphology of North Pacific and Southern Hemisphere blue whales (*Balaenoptera musculus*). *Journal of Cetacean Research and Management* 10: 9-21.
- Goldbogen, J.A., Pyenson, N.D. and Shadwick, R.E. 2007. Big gulps require high drag for fin whale lunge feeding. *Marine Ecology Progress Series* 349: 289-301.
- Goldbogen, J.A., Potvin, J. and Shadwick, R.E. 2010. Skull and buccal cavity allometry increase mass-specific engulfment capacity in fin whales. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 861-868.
- Goldbogen, J.A., Calambokidis, J., Croll, D.A., McKenna, M.F., Oleson, E., Potvin, J., Pyenson N.D., Schorr, G., Shadwick, R.E. and Tershy, B.R. 2012. Scaling of lunge-feeding performance in

- rorqual whales: Mass-specific energy expenditure increases with body size and progressively limits diving capacity. *Functional Ecology* 26: 216-226.
- Goldbogen, J.A., Friedlaender, A.S., Calambokidis, J., McKenna, M.F., Simon, M. and Nowacek, D.P. 2013. Integrative approaches to the study of baleen whale diving behaviour, feeding performance, and foraging ecology. *BioScience* 63: 90-100.
- Government of Japan. 1994. Research program for clarification of minke whale stock structure in the northwestern part of the North Pacific. Paper SC/46/NP1 presented to the IWC Scientific Committee, 35pp. (unpublished)
- Government of Japan. 2000. Research plan for cetacean studies in the western North Pacific under special permit (JARPN II) (Feasibility study plan for 2000 and 2001). Paper SC/52/O1 presented to the IWC Scientific Committee, 68pp. (unpublished)
- Government of Japan. 2002. Research Plan for Cetacean Studies in the Western North Pacific under Special Permit (JARPNII). Paper SC/54/O2 presented to the IWC Scientific Committee, 115pp. (unpublished)
- Government of Japan. 2017. Research plan for new scientific whale research program in the western North Pacific (NEWREP-NP), 190pp.
- Hakamada, T. and Bando, T. 2009. Morphometric analysis on stock structure in the western North Pacific common minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*). Paper SC/J09/JR27 presented to the JARPN II Review Workshop, Tokyo, January 2009, 13pp. (unpublished)
- Hakamada, T., and Matsuoka, K. 2015. Abundance estimate for sei whales in the North Pacific based on sighting data obtained during IWC-POWER surveys in 2010-2012. Paper SC/66a/IA12 presented to the IWC Scientific Committee, 12pp. (unpublished)
- Hakamada, T. and Matsuoka, K. 2016. The number of western North Pacific common minke, Bryde's and sei whales distributed in JARPNII Offshore survey area. Paper SC/F16/JR12 presented to the Expert Panel Workshop of the Final Review on the Western North Pacific Japanese Special Permit Programme (JARPNII), 13pp. (unpublished)

- Hakamada, T., Takahashi, M., Matsuoka, K. and Miyashita, T. 2017. Abundance estimate for western North Pacific Bryde's whale by sub-areas based on IWC-POWER and JARPNII sighting surveys. Paper SC/67a/RMP04 presented to the IWC Scientific Committee, 18pp. (unpublished)
- Horwood, J.W. 1987. The sei whale: Population biology, ecology & management. Croom Helm, New York, 375pp.
- Hosokawa, H. 1951. On the pelvic cartilage of the *Balaenoptera*-foetuses, with remarks on the specific and sexual difference. Scientific Report of the Whales Research Institute 5: 5-15.
- Huggett, A.G. and Widdas, W.F. 1951. The relationship between mammalian foetal weight and conception age. Journal of Physiology 114: 306-317.
- Ichihara, T. 1966. The pygmy blue whale, *Balaenoptera musculus brevicauda*, a new subspecies from the Antarctic. In Norris, K.S., Ed, Whales, Dolphins and porpoises, University of California press, Berkley and Los Angeles, 79-113.
- 井上聡子. 2014. ナガスクジラ科鯨類の精巣における形態学および組織学的構造とその繁殖特性. 東京海洋大学, 博士論文. 121pp.
- International Whaling Commission. 2001a. Report of the working group on nomenclature. Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 3: 363-367.
- Jorge, R.R. and Sergio, F.R. 1996. A note on Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) in the Gulf of California, Mexico. Report of the International Whaling Commission 46: 453-457.
- International Whaling Commission. 2001b. Report of workshop to review the Japanese Whale Research Programme under Special Permit for North Pacific Minke Whales. Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 3: 377-413.
- International Whaling Commission. 2006. Report of the Workshop on the Pre-Implementation Assessment of Western North Pacific Bryde's whales. Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 8: 337-355.

- International Whaling Commission. 2007. Western North Pacific Bryde's whale *Implementation*: Report of the First Intersessional Workshop. *Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 9*: 407-427.
- International Whaling Commission. 2008. Report of the Second Intersessional Workshop on the Western North Pacific Bryde's whale *Implementation*. *Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 10*: 449-510.
- International Whaling Commission. 2016. Report of the Scientific Committee. *Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 17*: 1-92.
- International Whaling Commission. 2017a. Report of the Expert Panel of the Final Review on the Western North Pacific Japanese Special Permit Programme (JARPNII). *Journal of Cetacean Research and Management (Supplement) 18*: 527-592.
- International Whaling Commission. 2017b. Report of the Workshop on the *Implementation Review* of western North Pacific Bryde's whales. Paper SC/67a/REP07 presented to the Scientific Committee, 37pp. (unpublished)
- Ivashin, M.V. 1980. On the populations of Bryde's whales (*Balaenoptera edeni* Anderson, 1878). *Report of the International Whaling Commission 30*: 233-236.
- Jover, L. 1992. Morphometric differences between Icelandic and Spanish fin whales (*Balaenoptera Physalus*). *Report of the International Whaling Commission 42*: 747-750.
- Junge, G.C.A. 1950. On a specimen of the rare fin whale, *Balaenoptera edeni* Anderson, stranded on Puli Sugi near Singapore. *Zoologische Verhandlungen 9*: 3-26.
- Kanda, N., Goto, M., Kato, H., McPhee, M.V. and Pastene, L.A. 2007. Population genetic structure of Bryde's whales (*Balaenoptera brydei*) at the inter-oceanic and trans-equatorial levels. *Conservation Genetics 8*: 853-864.
- Kanda, N., Bando, T., Matsuoka, K., Murase, H., Kishiro, T., Pastene, L.A. and Ohsumi, S. 2015. A review of the genetic and non-genetic information provides support for a hypothesis of a single stock of sei whales in the North Pacific. Paper SC/66a/IA9 presented to the IWC Scientific

Committee, 17pp. (unpublished)

Kato, H. 1982. Some biological parameters for the Antarctic minke whale. Report of the International Whaling Commission 32: 935-945.

Kato, H. 1985. Further examination of the age at sexual maturity of the Antarctic minke whales as determined from earplug studies. Report of the International Whaling Commission 35: 273-277.

加藤秀弘. 1986. 南半球産ミンククジラの生物学的特性値の経年変動と資源動態に関する研究. 北海道大学, 博士論文, 145pp.

Kato, H. 1987. Density dependent changes in growth parameters of the southern minke whale. Scientific Report of the Whales Research Institute 38: 47-73.

Kato, H. 1988. Ossification pattern of the vertebral epiphyses in the Southern Minke Whale. Scientific Report of the Whales Research Institute 39: 11-19.

加藤秀弘. 1991. ヒゲクジラ的生活史、特に南極海産ミンククジラについて. 宮崎信之・粕谷俊雄編, 海の哺乳類. サイエンティスト社, 東京. 128-250.

Kato, 1992. Body length, reproduction, and stock separation of minke whales off Northern Japan. Report of the International Whaling Commission 42: 443-453.

加藤秀弘. 2000. ニタリクジラ自然史. 平凡社, 東京. 308pp.

Kato, H. 2002. Bryde's whales. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M., Ed., Encyclopedia of marine mammals, Second Edition, Academic Press, San Diego, 171-177.

Kato, H. and Fujise, Y. 2000. Dwarf minke whales; morphology, growth and life history with some analyses on morphometric variation among the Different forms and regions. Paper SC/52/OS3 presented to the IWC Scientific Committee, 31pp. (unpublished)

Kato, H. and Miyashita, T. 1991, Migration strategy of southern minke whales in relation to reproductive cycle estimated from foetal length. Report of the International Whaling Commission 41: 363-369.

Kato, H. and Perrin, W.F. 2008. Bryde's whales *Balaenoptera edeni/brydei*. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M., Ed., Encyclopedia of marine mammals, Second Edition, Academic

- Press, San Diego, 158-163.
- Kato, H. and Perrin, W.F. 2017. Bryde's whales *Balaenoptera edeni/brydei*. In: Würsig, B., Thewissen, J.G.M. and Kovacs, K., Ed., Encyclopedia of marine mammals, Third Edition, Academic Press, San Diego, 158-163.
- Kato, H. and Yoshioka, M. 1993. Biological parameters and morphology of Bryde's whales in the western North Pacific, with reference to stock identification. Paper SC/45/O8 presented to the IWC Scientific Committee, 18pp. (unpublished)
- Kato, H. and Yoshioka, M. 1995. Biological parameters and morphology of Bryde's whales in the western North Pacific, with reference to stock identification. Paper SC/47/NP11 presented to the IWC Scientific Committee, 19pp. (unpublished)
- Kato, H., Kishino, H. and Fujise, Y. 1990. Some analyses on age composition and segregation of southern minke whales using samples obtained by the Japanese feasibility study in 1987/88. Report of the International Whaling Commission 40: 249-256.
- Kato, H., Fujise, Y. and Kishino, H. 1991. Age structure and segregation of southern minke whales by the data obtained during Japanese research take in 1988/89. Report of the International Whaling Commission 41: 287-292.
- Kato, H., Kishiro, T., Fujise, Y. and Wada, S. 1992. Morphology of minke whales in the Okhotsk Sea, Sea of Japan and off the east coast of Japan, with respect to stock identification. Report of the International Whaling Commission 42: 437-442.
- Kato, H., Shinohara, E., Kishiro, T. and Noji, S. 1996. Distribution of Bryde's whales off Kochi, southwest Japan, from the 1994/95 sighting survey. Report of the International Whaling Commission 46: 429-436.
- Kawamura, A. 1973. Food and feeding of sei whale caught in the waters south of 40°N in the North Pacific. Scientific Report of the Whales Research Institute 25: 219-236.
- Kawamura, A. 1980. A review of food of *Balaenopterid* whales. Scientific Report of the Whales Research Institute 32: 155-197.

- Kawamura, A. 1982. Food habits and prey distributions of three rorqual species in the North Pacific. Scientific Report of the Whales Research Institute 34: 59-91.
- Kawamura, A. and Satake, Y. 1976. Preliminary report on the geographical distribution of the Bryde's whales in the North Pacific with special reference to the structure of filtering apparatus. Scientific Report of the Whales Research Institute 28: 1-35.
- Kershaw, F., Leslie, M.S., Collins, L.M., Mansur, R.M., Smith, B.D., Minton, G., Richard, R.B., LeDuc, R.G., Anderson R.C., Brownell Jr, R.L. and Rosenbaum, H.C. 2013. Population differentiation of 2 form of Bryde's whales in the Indian and Pacific Oceans. Journal of Heredity 104: 755-764.
- Kishiro, T. 1996. Movements of marked Bryde's whales in the western North Pacific. Report of the International Whaling Commission 46: 421-428.
- 木白俊哉. 2012. 西部北太平洋、特に南西部日本沿岸におけるニタリクジラの資源生態学的研究. 東京海洋大学, 博士論文, 179pp.
- Konishi, K. 2006. Characteristics of blubber distribution and body condition indicators for Antarctic minke whales (*Balaenoptera bonaerensis*). Mammal Study 31: 15-22.
- Konishi, K., Tamura, T., Isoda, T., Okamoto, R., Hakamada, T., Kiwada, H. and Matsuoka, K. 2009. Feeding strategies and prey consumption of three baleen whale species within the Kuroshio-current extension. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 42: 27-40.
- Laws, R.M. 1959. The foetal growth rates of whales with special reference to the fin whale, *Balaenoptera physalus* Linn. Discovery Reports 29: 281-308.
- LeDuc, R.G. and Taylor, B.L. 2003. Preliminary examination of genetic variation in Bryde's whales in the eastern tropical Pacific. Paper SC/55/SD5 presented to the IWC Scientific Committee, 2pp. (unpublished)
- Lockyer, C. 1972. The age at sexual maturity of the southern fin whale (*Balaenoptera physalus*) using annual layer counts in the ear plug. Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer 34: 276-294.

- Lockyer, C. 1974. Investigation of the ear plug of the southern sei whale, *Balaenoptera borealis*, as a valid means of determining age. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 36: 71-81.
- Lockyer, 1978. A theoretical approach to the balance between growth and food consumption in fin and sei whales, with special reference to the female reproductive cycle. *Report of the International Whaling Commission* 28: 243-249.
- Lockyer, 1979. Changes in a growth parameter associated with exploitation of Southern fin and sei whales. *Report of the International Whaling Commission* 29: 191-196.
- Lockyer, C. 1981a. Growth and energy budgets of large baleen whales from the Southern Hemisphere. In *Mammals in the seas*. FAO Fisheries Series No. 5, Vol. 3, Food and Agriculture Association of the United Nations, Rome, 379-487pp.b
- Lockyer, C. 1981b. Estimation of the energy costs of growth, maintenance and reproduction in the female minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), from the Southern Hemisphere. *Report of the International Whaling Commission* 31: 337-343.
- Lockyer, C. 1984a. Review of baleen whale (Mysticeti) reproduction and implication for management. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue 6)*: 27-50.
- Lockyer, C. 1984b. Age determination by means of the earplug in baleen whales. *Report of the International Whaling Commission* 34: 692-696.
- Lockyer, C., McConnell, L.C. and Waters T.D. 1985. Body condition in terms of anatomical and biochemical assessment of body fat in North Atlantic fin and sei whales. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2328-2338.
- Lönnerberg, E. 1931. The skeleton of *Balaenoptera brydei* Olsen. *Arkiv for Zoologi* 23: 1-23.
- Luksenburg, J.A., Henriquez, A., Sangster, G. 2015. Molecular and morphological evidence for the subspecific identity of Bryde's whales in the southern Caribbean. *Marine Mammal Science* 31:1568-1579.
- Mackintosh, N.A. and Wheeler, J.F.G. 1929. Southern blue and fin whales. *Discovery Report* 1: 257-

540.

- 前田ひかり. 2012. ミンククジラ耳垢栓年齢査定技術の改善と形成特性を考慮した資源生態学的解析. 東京海洋大学, 博士論文, 122pp.
- 前田ひかり, 磯野岳臣, 2017. 海棲哺乳類の保全・管理のための調査・解析手法. 海洋と生物 228: 74-81.
- 正木康昭. 1975. 北太平洋産ニタリクジラの系群判別の試み. 鯨研通信 288: 61-66.
- Masaki, Y. 1976. Biological studies on the North Pacific sei whales. Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory 14: 1-104.
- Matthews, L.H. 1938. The sei whale, *Balaenoptera borealis*. Discovery Report 17: 183-290.
- Millen, V., Lyons, S.K., Olson, L., Smith, F.A., Wilson, A.B. and Yom-Tov, Y. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. Ecology Letters 9: 853-869.
- Miyashita, T., Kato, H. and Kasuya T. 1995. Worldwide map of cetacean distribution based on Japanese sighting data (Volume 1). National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shizuoka, 140pp.
- Miyashita, T., Kishiro, T., Higashi, N., Sato, F., Mori, K. and Kato, H. 1996. Winter distribution of cetaceans in the western North Pacific inferred from sight cruises 1993-1995. Report of the International Whaling Commission 46: 437-441.
- Moran, M.M., Bajpai, S., George J.C., Suydum, R., Usip, S. and Thewissen J.G.M. 2015. Intervertebral and epiphyseal fusion in the postnatal ontogeny of cetaceans and terrestrial mammals. Journal of Mammal Evolution 22: 93-109.
- Murase, H., Tamura, T., Kiwada, H., Fujise, Y., Watanabe, H., Ohizumi, H., Yonezaki, S., Okamura, H. and Kawahara, S. 2007. Prey selection of common minke (*Balaenoptera acutorostrata*) and Bryde's (*Balaenoptera edeni*) whales in the western North Pacific in 2000 and 2001. Fisheries Oceanography 16: 186-201.
- Murase, H., Tamura, T., Otani, S. and Nishiwaki, S. 2016. Satellite tracking of Bryde's whales *Balaenoptera edeni* in the offshore western North Pacific in summer 2006 and 2008. Fisheries Science 82: 35-45.

- 中村玄, 加藤秀弘. 2014. 日本沿岸域に近年 (1990–2005 年) 出現したコククジラ *Eschrichtius robustus* の骨学的特徴, 特に頭骨形状から見た北太平洋西部系群と東部系群交流の可能性. 哺乳類科学 54: 73-88.
- Nakamura, G., Kato, H. and Fujise, Y. 2012. Relative growth of the skull of the common minke whale *Balaenoptera acutorostrata* from the North Pacific in comparison to other *Balaenoptera* species. Mammal Study 37: 105-112.
- Nemoto, T. 1959. Food of baleen whales with reference to whale movements. Scientific Report of the Whales Research Institute 14: 149-290.
- Nemoto, T. and Kawamura, A. 1977. Characteristics of food habits and distribution of baleen whales with special reference to the abundance of North Pacific Sei and Bryde's whales. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 1): 80-87.
- Nishiwaki, M. and Kasuya, T. 1970. Recent record of gray whale in the adjacent waters of Japan and a consideration on its migration. Scientific Report of the Whales Research Institute 22: 29-37.
- Nishiwaki, M. and Kasuya, T. 1971. Osteological note of an Antarctic sei whale. Scientific Report of the Whales Research Institute 23: 83-89.
- Nishiwaki, M., Hibiya, T. and Kimura, S. 1954. On the sexual maturity of the sei whale of the Bonin waters. Scientific Report of the Whales Research Institute 9: 165-177.
- Ohsumi, S. 1960. Relative growth of the fin whale, *Balaenoptera physalus* (Linn.). Scientific Report of the Whales Research Institute 15: 17-84.
- Ohsumi, S. 1964. Examination on age determination of the fin whale. Scientific Report of the Whales Research Institute 18: 49-88.
- Ohsumi, S. 1966. Allomorphy between body length at sexual maturity and body length at birth in the Cetacea. Journal of the Mammalogical Society of Japan 3: 3-7.
- Ohsumi, S. 1977. Bryde's whales in the pelagic whaling ground of the North Pacific. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 1): 140-149.
- Ohsumi, S. 1978. Bryde's whales in the North Pacific in 1976. Report of the International Whaling

- Commission 28: 277–280.
- Ohsumi, S. 1979. Bryde's whales in the North Pacific in 1977. Report of the International Whaling Commission 29: 265–266.
- Ohsumi, S. 1986. Yearly change in age and body length at sexual maturity of a fi whale stock in the eastern North Pacific. Scientific Report of the Whales Research Institute 37: 1-16.
- Ohsumi, S. 1993. A review of population studies of the north Pacific Bryde's whale stocks. Paper SC/45/O11 presented to the IWC Scientific Committee, 31pp. (unpublished)
- Ohsumi, S. 1995. A review of population studies of the north Pacific Bryde's whale stocks (Revised). Paper SC/47/NP14 presented to the IWC Scientific Committee, 35pp. (unpublished)
- Ohsumi, S., Nishiwaki, M. and Hibiya, T. 1958. Growth of fin whale in the Northern Pacific. Scientific Report of the Whales Research Institute 13: 97-133.
- 大石雅之, 和田志郎, 山田格. 2004. ツノシマクジラ *Balaenoptera omurai* 調査概報といわゆるニタリクジラ *B. edeni*, *B. brydei* の分類. 日本海セトロジー研究 14: 1-12.
- 大石雅之, 和田志郎, 山田格, 今原幸光. 2009. 和歌山県及び大分県から報告されたナガスクジラ科鯨類標本の再検討. 日本海セトロジー研究 19: 1-8.
- Olsen, Ø, 1913. On the external characters and biology of Bryde's whale (*Balaenoptera brydei*), a new rorqual from the coast of South Africa. Proceedings of the Zoological Society of London 1913: 1073-1090.
- Omura, H. 1950. Whales in the adjacent waters of Japan. Scientific Report of the Whales Research Institute 4: 27-113.
- 大村秀雄. 1953. 日本近海産イワシ鯨の二つの型について. 日本捕鯨協会, 東京.
- Omura, H. 1957. Osteological study of the little piked whale from the coast of Japan. Scientific Report of the Whales Research Institute 12: 1-21.
- 大村秀雄. 1959. ニタリ鯨の話. 鯨研通信 99: 1-15.
- Omura, H. 1959. Bryde's whale from the coast of Japan. Scientific Report of the Whales Research Institute 14: 1-33.

- Omura, H. 1962. Further information on Bryde's whale from the coast of Japan. Scientific Report of the Whales Research Institute 16: 7-18.
- Omura, H. 1964. A systematic study of the hyoid bones in the baleen whales. Scientific Report of the Whales Research Institute 18: 149-170.
- Omura, H. 1966. Bryde's whale in the Northwest Pacific. In Norris, K.S., Ed, Whales, Dolphins and porpoises, University of California press, Berkley and Los Angeles, 70-78.
- Omura, H. 1971. A comparison of the size of vertebrae among some species of the baleen whales with special reference to whale movements. Scientific Report of the Whales Research Institute 18: 149-170.
- Omura, H. 1975. Osteological study of the minke whale from the Antarctic. Scientific Report of the Whales Research Institute 27: 1-36.
- Omura, H. 1977. Review of the occurrence of Bryde's whale in the Northwest Pacific. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 1): 88-91.
- Omura, H. and Fujino, K. 1954. Sei whales in the adjacent waters of Japan. II. Further studies on the external characters. Scientific Report of the Whales Research Institute 9: 89-103.
- Omura, H. and Nemoto, T. 1955. Sei whales in the adjacent waters of Japan III. Relation between movement and water temperature of the sea. Scientific Report of the Whales Research Institute 10: 79-87.
- Omura, H. and Sakiura, H. 1956. Studies on the little piked whale from the coast of Japan. Scientific Report of the Whales Research Institute 11: 1-37.
- Omura, H., Nishimoto, S. and Fujino, K. 1952. Sei whales (*Balaenoptera borealis*) in the adjacent waters of Japan. Japan Whaling Association, 79pp.
- Omura, H., Ichihara, T. and Kasuya, T. 1970. Osteology of pygmy blue whale with additional information of external and other characteristics. Scientific Report of the Whales Research Institute 22: 1-27.
- Omura, H., Kasuya, T., Kato, H. and Wada, S. 1981. Osteological study of the Bryde's whale from the

- central South Pacific and eastern Indian Ocean. Scientific Report of the Whales Research Institute 33: 1-26.
- Overland, J., Rodionov, S., Minobe, S. and Bond, N. 2008. North Pacific regime shifts: Definitions, issues and recent transitions. *Progress in Oceanography* 77: 92-102.
- Pastene, L.A., Acevedo J., Siciliano, S., Sholl T.G.C., de Moura, J.F., Ott, P.H. and Aguayo-Lobo, A. 2015. Population genetic structure of the South American Bryde's whale. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 50: 453-464.
- Pastene, L.A., Goto, M., Taguchi, M. and Kitakado, T. 2016a. Updated genetic analyses based on mtDNA and microsatellite DNA suggest possible stock differentiation of Bryde's whales between management sub-areas 1 and 2 in the North Pacific. Paper SC/F16/JR44 presented to the Expert Panel Workshop of the Final Review on the Western North Pacific Japanese Special Permit Programme (JARPNII), 17pp. (unpublished)
- Pastene, L.A., Goto, M., Taguchi, M. and Kitakado, T. 2016b. Genetic analyses based on mtDNA control region sequencing and microsatellite DNA confirmed the occurrence of a single stock of sei whales in oceanic regions of the North Pacific. Paper SC/F16/JR46 presented to the Expert Panel Workshop of the Final Review on the Western North Pacific Japanese Special Permit Programme (JARPNII), 10pp. (unpublished)
- Perrin W.F., Dolar M.L.L. and Ortega, E. 1996. Osteological comparison of Bryde's whales from the Philippines with specimens from other regions. Report of the International Whaling Commission 46: 409-413.
- Privalikhin V.I. and Berzin A.A. 1978. Abundance and distribution of Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*) in the Pacific Ocean. Report of the International Whaling Commission 28: 301-302.
- Purves, P.E. 1955. The wax plug in the external auditory meatus of the Mysticeti. *Discovery Report* 27: 293-302.
- Pyenson, N.D., Goldbogen, J.A. and Shadwick, R.E. 2013. Mandible allometry in extant and fossil Balaenopteridae (Cetacea: Mammalia): the largest vertebrate skeletal element and its role in

- rorqual lung feeding. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 586-599.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.Rproject.org>
- Ralls, K. and Mesnick, S. 2008. Sexual dimorphism. In (W. F. Perrin, B. Würsig and J. G. M. Thewissen, eds.) *Encyclopedia of marine mammals, Second Edition*, Academic Press, San Diego, 1005-1011.
- Rice, 1979. Bryde's whales in the equatorial eastern Pacific. *Report of the International Whaling Commission* 29: 321-324.
- Rice, 1998. *Marine mammals of the world, systematic and distribution*. Society for Marine Mammalogy Special Publication 4, Society for marine Mammalogy, Lawrence, KS. 231pp.
- Roe, H.S.J. 1967. Seasonal formation of laminae in the ear plug of the fin whale. *Discovery Report* 35: 1-30.
- Rosel, P.E. and Wilcox, L.A. 2014. Genetic evidence reveals a unique lineage of Bryde's whales in the northern Gulf of Mexico. *Endangered Species Research* 25: 19-34.
- Roston, R.A., Lickorish, D. and Buchholtz, E.A. 2013. Anatomy and age estimation of an early blue whale (*Balaenoptera musculus*) fetus. *The Anatomical Record* 296: 709-722.
- Sasaki, T., Nikaido, M., Wada, S., Yamada, T.K., Cao, Y., Hasegawa, M. and Okada, N. 2006. *Balaenoptera omurai* is a newly discovered baleen whale that represents an ancient evolutionary lineage. *Molecular phylogenetics and evolution* 41: 40-52.
- Satake, Y. and Omura, H. 1974. A taxonomic study of the minke whale in the Antarctic by means of hyoid bone. *Scientific Report of the Whales Research Institute* 26: 15-24.
- Shimada, H. and Miyashita, T. 1997. Population abundance of the western North Pacific Bryde's whale estimated from the sighting data collected from 1988 to 1996. Paper SC/49/NP4 presented to the IWC Scientific Committee, 9pp. (unpublished)
- Shimada, H., Okamura, H., Kitakado, T. and Miyashita, T. 2008. Abundance estimate of western North

- Pacific Bryde's whales for the estimation of additional variance and CLA application. Paper SC/60/PFI2 presented to the IWC Scientific Committee, 35pp. (unpublished)
- Soot-Ryen, T. 1961. On a Bryde's whale stranded on Curacao. *Norsk Hvalfangst-Tidende* 8: 323-332.
- Taguchi, M., Goto, M., Takahashi, M., Kitakado, T. and Pastene, L.A. 2017. DAPC analysis for Bryde's whales in the North Pacific using microsatellite DNA data. Paper SC/M17/RMP01 presented to the workshop on the Implementation Review of western North Pacific Bryde's whale, 7pp. (unpublished)
- Takasuka, A., Oozeki, Y. and Kubota, H. 2008. Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 360: 211-7.
- Tamura, T. and Fujise, Y. 2002. Geographical and seasonal changes on the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 59: 516-528.
- Tershy, B.R. 1992. Body size, diet, habitat use, and social behaviour of *Balaenoptera* whales in the Gulf of California. *Journal of Mammalogy* 73: 477-486.
- Thomson R.B., Butterworth, D.S. and Kato, H. 1999. Has the age at transition of southern hemisphere minke whales declined over recent decades? *Marine Mammal Science* 15: 661-682.
- Tilkens, M.J., Wall-Scheffler, C., Weaver, T.D. and Steudal-Nembers, K. 2007. The effects of body proportions on thermoregulation: an experimental assessment of Allen's rule. *Journal of Human Evolution* 53: 286-291.
- True, F.W. 1904. The whalebone whales of the western North Atlantic compared with those occurring in European waters with some observation on the species of the North Pacific. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C., 332pp.
- Tsai, C.H. and Fordyce, R.E. 2014. Disparate heterochronic processes in baleen whale evolution. *Evolutional Biology* 41: 299-307.
- Urbán R, J. and Flores R, S. 1996. A note on Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) in the Gulf of California, Mexico. *Report of the International Whaling Commission* 46: 453-457.

- Wada, S. and Numachi, K. 1991, Allozyme analyses of genetic differentiation among the populations and species of the *Balaenoptera*.
- Wada, S., Oishi, M. and Yamada, T.K. 2003. A newly discovered species of living baleen whale. *Nature* 426: 278-281. Report of the International Whaling Commission (Special issue 13): 125-154.
- Watt, C., Mitchell, S. and Salewski, V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* 119: 89-100.
- Webb, P.W. 1984a. Form and function in fish swimming. *Scientific American* 251: 72-82.
- Webb, P.W. 1984b. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24: 107-120.
- Wheeler, J.F.G. 1930. The age of fin whales at physical maturity. *Discovery Report* 2: 403-434.
- Woodward, B.L., Winn, J.P. and Fish, F.E. 2006. Morphological specializations of baleen whales associated with hydrodynamic performance and ecological niche. *Journal of Morphology* 267: 1284-1294.
- Yamada, T.K., Chou, L.S., Chantrapornsyl, S., Adulyanukosol, K., Chakrvarti, S.K., Oishi, M., Wada, S., Yao, C.J., Kakuda, T., Tajima, Y., Arai, K., Umetani, A. and Kurihara, N. 2006. Middle sized Balaenopterid whale specimens (Cetacea: Balaenopteridae) preserved at several institutions in Taiwan, Thailand, and India. *Memories of the National Museum of Nature and Science* 44: 1-10.
- Yamada, T.K., Kakuda, T. and Tajima, Y. 2008. Middle sized Balaenopterid whale specimens in the Philippines and Indonesia. *Memories of the National Museum of Nature and Science* 45: 75-83.
- Yatsu, A., Nishida, H., Ishida, M., Tomosada, A., Kinoshita, T. and Wada, T. 2001. Trajectories of catch and stock abundance of dominant small pelagic fishes and common squid with some related environmental indices around Japan. *PICES Scientific Reports* 18: 175-8.
- Yoshida, H. and Kato H. 1999. Phylogenetic relationships of Bryde's whales in the western North Pacific and adjacent waters inferred from mitochondrial DNA sequences. *Marine Mammal Science* 15: 1269-1286.
- Yoshioka, M. 1988. Bryde's whales taken by the Japanese landbased whaling in the Bonin Island waters,

- 1981-1987. Paper SC/40/BA2 presented to the IWC Scientific Committee, 22pp. (unpublished)
- Zenitani, R., Kato, H and Fujise, Y. 2000a. Some analyses on biological parameters of western North Pacific minke whales, from a view point of stock identification. Paper SC/F2K/J13 presented to the Workshop to Review the Japanese Whale Research Programme under Special Permit for North Pacific Minke Whales (JARPN), February 2000, 18pp. (unpublished)
- Zenitani, R., Fujise, Y., Okamura, H. and Kato, H. 2000b. Further examination of the distribution of western North Pacific minke whales applying a logistic regression analysis for reproductive data collected by the JARPN surveys. Paper SC/52/RMP17 presented to the IWC Scientific Committee, 8pp. (unpublished)
- Zenitani, R., Fujise, Y., Kawahara, S. and Kato, H. 2002. Examination of the distribution and reproductive status of western North Pacific minke whales collected in sub-areas 7, 8 and 9 during JARPN and JARPN II from 1994 to 2001. Paper SC/JO2/NP12 presented to the IWC/SC North Pacific minke whale RMP/IST meeting, 9pp. (unpublished)