T2R2 東京科学大学 リサーチリポジトリ
Science Tokyo Research Repository

# 論文 / 著書情報
# Article / Book Information

| | |
|---|---|
| 題目(和文) | ミナミハンドウイルカの社会行動に関する研究 |
| Title(English) | |
| 著者(和文) | 酒井麻衣 |
| Author(English) | mai sakai |
| 出典(和文) | 学位:博士（理学）,<br>学位授与機関:東京工業大学,<br>報告番号:甲第6616号,<br>授与年月日:2006年9月30日,<br>学位の種別:課程博士,<br>審査員: |
| Citation(English) | Degree:Doctor of Science,<br>Conferring organization: Tokyo Institute of Technology,<br>Report number:甲第6616号,<br>Conferred date:2006/9/30,<br>Degree Type:Course doctor,<br>Examiner: |
| 学位種別(和文) | 博士論文 |
| Type(English) | Doctoral Thesis |

Powered by T2R2 (Science Tokyo Research Repository)

# ミナミハンドウイルカの社会行動に関する研究

酒井 麻衣

東京工業大学大学院 生命理工学研究科 生体システム専攻

指導　幸島司郎 助教授

# 目次

図表一覧 ..... 5

論文要旨 ..... 7

第 1 章 序論 ..... 10

1.1 研究の背景と目的 ..... 10

1.2 ミナミハンドウイルカおよびハンドウイルカについて ..... 11

第 2 章 調査地と観察期間、観察個体群、観察手続き ..... 15

2.1 調査地と観察期間 ..... 15

2.2 観察個体群 ..... 15

2.3 観察手続き ..... 16

第 3 章 ハンドウイルカ属（*Tursiops* spp.）における flipper rubbing の分析 ..... 17

3.1 序論 ..... 17

3.2 野生ミナミハンドウイルカにおける flipper rubbing ..... 19

3.2.1 方法 ..... 19

3.2.2 結果 ..... 21

3.2.3 考察 ..... 21

3.3 飼育ハンドウイルカにおける flipper rubbing ..... 36

3.3.1 序論 ..... 36

3.3.2 方法 ..... 36

3.3.2 結果 ..... 37

3.3.3 考察　― 御蔵島個体群の結果との比較から ― ..... 40

第 4 章 野生ミナミハンドウイルカにおける社会行動の左右性 ..... 43

4.1 序論 ..... 43

4.2 方法 ..... 44

4.3 結果 ..... 45

4.4 考察.....49
第 5 章 野生ミナミハンドウイルカにおける呼吸同調を伴う群れ遊泳..... 55
5.1 序論.....55
5.2 方法.....56
5.3 結果.....57
5.4 考察.....61
第 6 章 総括..... 66
6.1 社会行動からみたイルカの個体間関係.....66
6.2 社会行動と他個体認知.....67
謝辞..... 70
引用文献..... 72

図表一覧

Table 1-1. Previous studies of Indo-Pacific bottlenose dolphins conducted at Mikura Island.
Table 2-1. Definition for age classes of Indo-Pacific bottlenose dolphins around Mikura Island (Kogi *et al.* 2004).
Table 3-1. Definition of flipper rubbing behavior in previous studies.
Table 3-2. Difference in F-B rubbing partner with sex and age class.
Table 3-3. Information on observed individuals in Kamogawa Sea World （KSW）.
Table 3-4. Difference in flipper rubbing partner.
Table 5-1. Difference in synchronous breathing partner.
Table 5-2. Distance between individuals and time lag of breathing in synchronous swimming pairs.
Table 5-3. Relationships between configuration and the order of breathing in mother and calf pairs.
Figure 1-1. Indo-Pacific bottlenose dolphins （*Tursiops aduncus*） observed at Mikura Island.
Figure 1-2. Bottlenose dolphins （*Tursiops truncatus*） observed at Kamogawa Sea World.
Figure 2-1. Map of the study area around Mikura Island, and geographic location of Mikura Island.
Figure 3-1.Flipper-to-body rubbing （F-B rubbing）.
Figure 3-2. Flipper-to-flipper rubbing （F-F rubbing）.
Figure 3-3. Self rubbing.
Figure 3-4. Definitions of body parts, their estimated area % to the total body surface, and amount of flipper-to-body rubbing oriented to each part.
Figure 3-5. Turn taking of F-B rubbing.
Figure 3-6. Diurnal variation of behavioral activity and frequency of flipper rubbing.
Figure 3-7. Relationship between behavioral activity and frequency of flipper rubbing.
Figure 3-8. Starter and Ender of F-B rubbing.
Figure 3-9. Posture of Rubber and Rubbee during F-B rubbing.
Figure 3-10. F-B rubbing in mother and calf pairs.
Figure 3-11. F-B rubbing in male and female pairs （only adult and sub-adult）.
Figure 3-12. Observation pool at Kamogawa Sea World.
Figure 3-13. Diurnal variation of frequency of F-B rubbing and self rubbing.
Figure 4-1. Object carrying.

Figure 4-2. Inquisitive behaviour.
Figure 4-3. Observations of flipper use during F-B rubbing.
Figure 4-4. Configuration of Rubbers and Rubbees during F-B rubbing.
Figure 5-1. Synchronous breathing.
Figure 5-2. Directions during synchronous breathing.
Figure 5-3. Configuration during synchronous breathing.
Figure 5-4. Definition of distance between individuals.
Figure 5-5. Echelon position (a) and Infant position(b) in mother and calf pairs.
Figure 5-6. Distance between individuals during synchronous breathing.
Figure 5-7. Time lag between breathing in synchronous swimming pairs.
Figure 5-8. Relationships between distance and time lag of breathing in synchronous breathing pairs.
Figure 5-9. Positions of calves during synchronous swimming in mother and calf pairs.
Figure 5-10. The order of breathing in synchronous swimming of mother and calf pairs.

論文題目 「ミナミハンドウイルカの社会行動に関する研究」

酒井 麻衣

論文要旨

小型ハクジラ亜目（以下イルカ）は、複雑で多様な社会生活を送っていると考えられるが、調査が困難な水中環境に生息するため、その社会の実態は、陸棲動物に比べてまだあまり明らかになっていない。近年、主に識別個体間の同伴関係（どの個体がどの個体と、どの程度一緒に目撃されたか）の分析、遺伝学的手法などにより、その社会の姿が少しずつ明らかにされつつあるが、社会を理解するために最も基本的で重要な、個体間の社会的関係に関する詳しい分析はまだほとんど行われていない。その大きな理由は、水中では行動の直接観察が困難なため、個体関係の指標となる社会行動に関する知見がほとんどないことにある。そこで本研究では、社会行動からイルカの社会を解明することを目的に、その第一歩として、胸ビレで相手をこする行動である flipper rubbing と、呼吸同調を伴う群れ遊泳という二つの社会行動に着目し、その特性を明らかにするための分析を行った。本研究の調査地である御蔵島周辺の海域は、個体識別されたミナミハンドウイルカ約 160 個体が生息し、海水の透明度も非常に高いことから、水中でイルカの行動を直接観察できる世界的にもまれなフィールドである。この個体群を対象に、水中で撮影した行動のビデオ映像を解析することで、これまで困難であった野生鯨類の社会行動の詳細で定量的な分析が初めて可能となった。

御蔵島周辺に生息するミナミハンドウイルカを対象に flipper rubbing（胸ビレで相手の体の一部をこする行動）の分析を行った。その結果、この行動中、Rubbee（相手の胸ビレに体を接触させる個体）は通常とは異なる姿勢をとって、接触部位を Rubber（胸ビレを使用する個体）の胸ビレにこすりつけるような動きすることが多いことから、Rubbee は自分が選択した接触部位に対する摩擦を伴う接触を求めていることが示唆された。さらに、この行動の多くは Rubbee が Rubber に接近することによって開始されることから、Rubbee が Rubber より積極的にこの行動に参加することが示唆された。これらのことから、F-B rubbing は、Rubbee が摩擦を伴う接触から何らかの利益を得ている親和的な利他行動であることが示唆された。母子間の F-B rubbing では、母が子よりも多く Rubber 役になる事実からも、この行動が Rubbee（子）に利益を与えるような、世話行動の一種である可能性が示唆された。Rubbee が受ける利益は明らかでないが、接触部分から古い皮膚が落ちることから体表面のケアである可能性、飼育イルカでは体表をこすることが効果的な報酬になることから、こすられることによる“気持ちよさ”などの可能性が考えられた。F-B rubbing は、母子および同性・

同成長段階のオトナやワカモノ個体間で多く生起した。異性間の F-B rubbing ではオスが Rubber になることが多く、何らかの近接的利益をメスに与えていることが示唆された。飼育ハンドウイルカの flipper rubbing を分析したところ、その特性は野生ミナミハンドウイルカで観察された特性とほとんど同じであり、両種において同様の機能を持つことが示唆された。また飼育ハンドウイルカでは、F-B rubbing によって体表面から古い皮膚が落ちることが頻繁に確認され、この行動に体表面のケア機能がある可能性が強まった。

分析の結果、ミナミハンドウイルカの F-B rubbing には左右性があり、Rubber は F-B rubbing の際に左ヒレを有意に多く使用することが明らかになった。これは、鯨類の社会行動で個体群レベルの左右性が確認された初めての例である。F-B rubbing 時の個体の位置関係を分析した結果、F-B rubbing の左右性は Rubber のヒレ使用の左右性に起因するものではなく、Rubber にも Rubbee にも相手を左目で見る傾向があり、両者の目使用の左右性の相互作用によって生じていることが示唆された。ヒレ使用の左右性は、ヒレに物体をひっかけて運ぶ行動でも確認されなかったのに対して、相手を左目で見る傾向は、水中の観察者を視覚的に検分する行動（詮索行動）でも確認された。さらに、有意な左右性は Rubbee が相手に接近して開始した F-B rubbing、つまり、行動中の位置関係を Rubbee が決めた F-B rubbing でのみ確認されたことから、F-B rubbing の左ヒレへの偏向は、Rubbee がよりよい F-B rubbing をより長く受けるために、Rubber の左サイドを選択することが原因で強化されていることが示唆された。

呼吸同調を伴う群れ遊泳、特に 2 頭で行われるペア遊泳を分析した結果、ペア遊泳は、互いを視覚的に確認できる斜め横並び隊形で行われることが多いことが明らかになった。またペア遊泳は、母子ペア、母親以外のメス（escort）と子のペア、同性・同成長段階のオトナやワカモノのペアで多かったことから、これらの性と年齢群の組み合わせの個体が、接近して行動を同調させる親密な関係にあることが示唆された。同調呼吸時の個体間距離および 2 個体間の呼吸の時間差（呼吸ラグ）は、母子ペアや escort と子のペアで最も小さく、同性ペアの方が異性ペアより小さい傾向があった。また同性ペアの中でも、オス同士ペアよりメス同士ペアで個体間距離と呼吸ラグのいずれもが有意に小さかった。これらの事実から、同性同士が接近して行動を同調させる傾向は、オス間よりメス間に強いことが示唆された。

flipper rubbing とペア遊泳という 2 つの社会行動の分析、特に、これらの親和的社会行動が、どちらも同性・同成長段階のオトナやワカモノ同士で行われる傾向が明らかになったことから、これまで絆が強いと報告されてきたオス同士や母子に加え、広く浅く付き合うといわれてきたメス同士にも特に同成長段階同士が集まって親密に行動する傾向があることが示唆された。

論文要旨 （英文）

Studies on social behavior of Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*)

Mai Sakai

Abstract

Two social behaviors of wild Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*), flipper rubbing and pair swimming with synchronized breath, were quantitatively analyzed around Mikura Island, Tokyo, Japan. Flipper-to-body rubbing (F-B rubbing), in which a dolphin (Rubber) touches another dolphin (Rubbee) with its flipper for frictional contacts, tended to be initiated by the Rubbee and were terminated by the Rubber. The Rubbee often moved actively its body part contacting with the Rubber's flipper, and assumed various postures while the Rubber remained horizontal in most cases. These facts suggest that the Rubbees engage in F-B rubbing more actively than the Rubbers, and might receive some benefit (e.g., care of body surface and/or good feeling) from the frictional contact during F-B rubbing. The characteristic of F-B rubbing in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) also suggests that the Rubbees receive some benefit. F-B rubbing was conducted significantly more frequently with the left flipper than with the right flipper. Our results suggested that the asymmetry of F-B rubbing is caused by the preference for using the left eye to see the partner. Additionally, significant left-side bias was observed only in F-B rubbings initiated by the Rubbee, in which the Rubbee determined its position during this behavior, suggesting that this asymmetry was enhanced by the Rubbees choosing the left side of the Rubber. Characteristic of pair swimming suggest that female-female pairs tended to swim closer and more synchronized than male-male pairs. Both F-B rubbing and pair swimming with synchronized breathing were conducted most often by the pair of the same sex in the same age class in adults and subadults and by mother-and-calf dyads. Our results suggest that flipper rubbing and pair swimming with synchronized breathing are affiliative behaviors which could be quantitative measures of social relationships among individuals in future studies.

# 第 1 章 序論

## 1.1 研究の背景と目的

小型ハクジラ亜目（以下イルカ）は、複雑で多様な社会生活を送っていると考えられるが、調査が困難な水中環境に生息するため、その社会の実態は、陸棲動物に比べてまだあまり明らかになっていない。それでも近年、個体識別法や、遺伝学的手法の発展などにより、その社会の姿が少しずつ明らかになってきた。特に小型ハクジラ亜目のハンドウイルカ属 （genus *Tursiops*）では、群れ内のメンバーが合流や分散を繰り返す離合集散性の高い社会に暮らしていること、また地域によって異なる社会を形成していることなどが明らかになりつつある（Reviewed by Connor *et al*. 2000）。しかし、霊長類の社会研究の成果に較べ、イルカ類の社会に関する情報はまだ圧倒的に少ないのが現状である。その一因は、従来のイルカの社会研究が、個体間の同伴関係の分析、つまり、どの個体がどの個体と、どの程度一緒に目撃されたかという情報の分析に、大きく頼ってきたことにある。

しかし社会とは、そこに属する個体間の関係の総体である。つまり、個体間のやりとり、すなわち社会行動の結果、個体間の関係が形作られ、その総体として社会が成り立っていると考えられる。そのため、社会行動の研究は、その社会を知る上で最も基本的で重要なものである。たとえば霊長類では、グルーミング（grooming: 毛づくろい行動）という社会行動を指標として、複雑な個体間関係と社会構造を明らかにした研究がたくさんある（たとえば Schino 2001）。しかしながら、水中での直接観察が困難なため、野生イルカの社会行動に関する詳細な研究は、国内外ともにまだほとんど行われていない。

そこで本研究では、社会行動を指標にした新しい視点から、イルカの社

会を解明することを目的に、その第一歩として、胸ビレで相手をこする行動である flipper rubbing と、呼吸同調を伴う群れ遊泳という二つの社会行動の特性を明らかにするための分析を行った。本研究の調査地である御蔵島周辺の海域は、ミナミハンドウイルカが約 160 個体滞留していること（Kogi *et al*. 2004）、海水の透明度も非常に高いことから、水中でのイルカの行動の直接観察が可能な世界的にもまれなフィールドである。しかも、この海域のミナミハンドウイルカ個体群は、1994 年から現在までの水中ビデオ撮影による個体識別調査によって、ほとんどの個体が識別されている。この個体群を対象に、水中で行動のビデオ撮影を行い、そのビデオ映像を解析することで、これまで野生鯨類では困難であった社会行動の詳細で定量的な分析が初めて可能となった。

## 1.2 ミナミハンドウイルカおよびハンドウイルカについて

本研究では、野生のミナミハンドウイルカ（*T. aduncus*, Fig. 1-1）および飼育下のハンドウイルカ（*T. truncatus*, Fig. 1-2）を対象とした。ハンドウイルカ（*Tursiops* spp.）は冷温帯から熱帯の世界中の海に広く分布し（Wells and Scott 1999）、最も繁栄している鯨類種のひとつである。飼育条件によく適応するため飼育例が多く（竹村 1996）、鯨類の中で最もよく知られ、最も多く研究されている種である（Connor *et al*. 2000）。

### 1.2.1. 分類

ハクジラ亜目マイルカ科ハンドウイルカ属に属するハンドウイルカは、背面および側面が明るい灰色から黒色、腹面は白色に近い明るい色の中型のイルカである（Wells and Scott, 1999）。成体の体長は 2m 以下から 3.8m と生息域によって大きな変異がみられ（Wells and Scott 1999）、分類については長く議論さ

れてきた（Ross and Cockcroft, 1990）。その議論の中でハンドウイルカは truncatus 型と aduncus 型の 2 亜種に分けられるとする研究、2 つの型は地域個体群の違いであるとする研究や、種の違いであるとする研究が混在し、混乱していた（Ross and Cockcroft 1990）。近年になって、外部形態や骨格（Wang *et al.* 2000a; 2000b）、そして遺伝学的研究（LeDuc *et al.* 1999）により、aduncus 型のハンドウイルカは truncatus 型とは異なることが明らかとなり、2000 年の IWC 科学委員会で、ハンドウイルカは、ハンドウイルカ（*T. truncatus*）とミナミハンドウイルカ（*T. aduncus*）の２種として認められた（加藤 2000）。また、ミナミハンドウイルカは *Tursiops* 属よりも *Stenella* 属により近いという報告がある（LeDuc *et al.* 1999）。現在のところミナミハンドウイルカは *Tursiops* 属に分類されているが、今後、さらなる形態学および遺伝学の進展により、この分類が変わることも考えられる。ハンドウイルカは比較的大型で吻が短く、鎌状の背ビレを持ち、主に沖合域に分布する。これに対しミナミハンドウイルカは、比較的小型で吻が長く、成熟すると腹部に斑点が現れ、インド洋と西部熱帯太平洋の沿岸域（Martin 1990）、日本では九州以南や、三宅島～小笠原諸島方面の沿岸域（竹村 1996; Shirakihara 2003）に分布している。本研究の観察対象となった御蔵島周域に生息する個体は、遺伝学的･形態学的見地からミナミハンドウイルカであることが確認されている（Kakuda *et al*. 2002）。

### 1.2.2. 生活史

ハンドウイルカの寿命は長く、メスで 50 年以上、オスで 40 年以上といわれている（Wells and Scott, 1999）。性成熟年齢はメスが 5～13 歳（Mann *et al.* 2000）、オスが 8～13 歳である（Wells *et al.* 1987）。Krützen *et al.*（2004） による、シャーク湾での遺伝的研究により、6 歳、10 歳のオスが子を残していることが明らかになっている。子の母親への依存期間は非常に長く、3 歳から 5 歳くらい

まで母乳を飲み（Mann and Smuts 1998）、 7 歳以上になってもまだ母親から独立しない個体もいる（Richards, 1996）。御蔵島では、平均離乳年齢は 3.5 歳である（Kogi et al. 2004）。ハンドウイルカは約 12 ヶ月間の懐胎期間の後、1 頭の子どもを産む（Mann *et al.* 2000）。出産間隔は、オーストラリアのシャーク湾で平均 4.1 年（Mann *et al.* 2000）、南アフリカの東岸で平均 3 年（Cockcroft and Ross, 1990）、そして御蔵島で平均 3.4 年（Kogi *et al.* 2004）である。メスの最年少初産年齢は、サラソタ湾では 6〜7 歳（Wells *et al.* 1987）、シャーク湾では 12 歳であった（Mann *et al.* 2000）。御蔵島では、現在、9 歳での出産が 1 例観察されている。

### 1.2.3 社会

ハンドウイルカの社会については Shane *et al.*（1986）や Connor *et al.*（2000）が詳細にレビューしている。その外部形態と同様に、生息圏、群れの行動の日周期、群れのサイズ、採餌方法、個体間の連関は、地域によって様々である（Shane *et al.* 1986）。利用する資源と捕食圧が、それらを決定する主な要因と考えられている（Connor *et al.* 2000; Lusseau *et al.* 2003）。しかし全てのハンドウイルカで群れのメンバーがくっついたり離れたりを繰り返す離合集散の群れパターンを持つと考えられており、個体は時間単位で構成の変わる小さなグループに属している（Connor *et al.* 2000）。

Kogi *et al.*（2004）によると、御蔵島の個体群は通年、島周辺海域に滞留している。また、主にワカオスで構成されるグループと、母子とワカメスを含むグループがよく見られる（永田 2006）。永田（2006）は、各個体がどのくらい一緒に観察されたかを示す同伴係数を用いて、御蔵島の個体群における個体間関係を調べた。その結果、オスは流動的な個体間関係を保ちつつも、ある程度決まった個体と行動を共にしており、あるオス間では強い近接関係が 9 年間継続したと報告している。一方メスは、より流動的な関係を持ち、この関係は

出産や子どもの年齢によって影響を受けることが示唆されている。群れの行動の日周期については、朝（日の出後 1〜4 時間）と夕方（日の出後 10〜13 時間）に社会行動と移動の頻度が高くなり、昼は最大 35〜40 頭、平均 9〜15 頭の大きな群れをつくって休息に費やしている（長谷川 2003）。

## 1.3 御蔵島における先行研究

Table 1-1 は、御蔵島のミナミハンドウイルカに関する先行研究をまとめたものである。御蔵島では近年、音声、生態、行動などの分野でいくつかの研究が行われてきている。

# 第 2 章 調査地と観察期間、観察個体群、観察手続き

## 2.1 調査地と観察期間

本研究は東京都御蔵島において行われた（Fig 2-1）。御蔵島は東京から南へ 220ｋｍ、伊豆諸島のほぼ中央に位置し、面積 19.62km$^2$、外周 16.4km、最高標高地（御山）851m、安山岩質溶岩と噴出物とからなる円錐形の休火山島である。海岸線は波によって研磨された球形の石で構成され、海底は玉石、海藻および砂で構成されている。全ての観察は、海岸線から 300m 以内、水深 2-45m の海域にて行った。観察期間は、2000 年 6 月から 2004 年 7 月までの、春から初秋であった。

## 2.2 観察個体群

本研究では、御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカ（*Tursiops aduncus*）の個体群を対象とした （Fig 1-1）。ボランティア団体である御蔵島バンドウイルカ研究会（以下 M.B.K）は、1994 年から水中映像を用いた個体識別調査を継続しており、約 160 頭が御蔵島周辺に生息すると推定している（Kogi *et al.* 2004）。M.B.K では、体の大きさや腹部の斑点の有無、行動などからオトナ（Adult）、ワカモノ（Sub-adult）、コドモ（Juvenile）、当歳児（Neonate）の 4 つの成長段階に分け、生殖孔の確認により性別を判定している（Table 2-1, Kogi *et al.* 2004）。M.B.K はオトナメスの全観察中、50％以上でコドモや当歳児と一緒に見られた場合は、このペアを母子と定義している。本研究における成長段階、性

別、母子の定義はこれに準じた。本研究では、コドモ（J）と当歳児（N）をまとめて「子」（Calf）と呼ぶこととした。

## 2.3 観察手続き

調査船（全長約７mの動力付小型船）にて海岸線に沿ってイルカの群れを探索し、群れを発見後、撮影者が水中にて、防水ケース（DIV または Sony）に入れたデジタルビデオカメラ（Sony）を用いてイルカを撮影した。サンプリング方法はアドリブサンプリング（Altmann 1974）を採用した。群れの状態は、群れの個体が同じ方向に移動している「移動」、移動速度が遅く水底近く泳いでいる「休息」、頻繁な接触を伴う性的行動をしている「社会行動」、人のまわりを回ったり人へクリックスを発したりする「詮索」、群れ内の個体がバラバラの方向を向いて群れとしての移動がない「ミリング」の 5 つに分類した。本研究では、ビデオに記録された行動のみを解析した。M.B.K のメンバーが、2000 年および 2001 年に撮影したビデオのデータも解析に使用した。観察者の存在によるかく乱を最小限にするため、スキューバ･タンクを用いたり、餌付けしたりすることはなかった。観察中、イルカは異常な行動を示すことはほとんどなかった。

# 第 3 章 ハンドウイルカ属（*Tursiops* spp.）における flipper rubbing の分析

## 3.1 序論

胸ビレで相手をこする行動である flipper rubbingは、野生のミナミハンドウイルカ（*Tursiops aduncus*, Mann and Smuts 1998, 1999）、ハシナガイルカ（*Stenella longirostris*, Johnson and Norris 1994）、タイセイヨウマダライルカ（*Stenella frontalis*, Dudzinski 1998）、マッコウクジラ（*Physeter macrorhynchus*, Whitehead and Weilgart 2000）、飼育下のハンドウイルカ（*Tursiops truncatus*, Tavolga and Essapian 1957）、ハシナガイルカ（Johnson and Norris 1994）、イロワケイルカ（*Cephalorhynchus commersoni*, Johnson and Moewe 1999）など、多くの鯨類で報告されてきた。しかしこの行動は明確に定義されておらず、様々な形の行動に対して様々な呼び名がある（Table 3-1）。たとえば、Mann and Smuts （1998, 1999 は相手を胸ビレや尾ビレでこする行動を“Petting”と呼んでおり、Johnson and Norris（1994）やBateson（1974）は同様の行動を“Caressing”または“Pectoral whetting”と呼び、相手の体表面上で両方の胸ビレを往復してすばやく動かす行動と記載している。本研究では、flipper rubbingを、「ある個体の胸ビレと相手の体の一部（胸ビレも含む）が接触し、どちらかの個体または両方の個体が接触部位を動かしてこする行動」と定義する。

胸ビレで相手をこする行動に焦点を当てた詳細な研究は、これまでほとんどないが、この行動に対しては、いくつかの機能が推測されてきた。Dudzinski（1998）は、不規則な遊泳や他個体との激しい遊びをした直後のコドモに対してオトナ個体が Petting（Table 3-1）をすることから、興奮した個体への緊張緩和

機能を持つと推測した。ハワイハシナガイルカを研究した Norris（1991）と、タイセイヨウマダライルカを研究した Dudzinski（1998）は、flipper rubbing は霊長類のグルーミングに類似した親和的行動のひとつである可能性を指摘している。しかしながら、これらの推察は単なる印象にもとづくもので、定量的な分析によるものではない。飼育ハンドウイルカに関しては、Tavolga and Essapian（1957）は、flipper rubbing を“Stroking”と呼び、この行動が交尾の前に生起することから、非活発な性的行動であると推察している。また Weaver（2003）と Tamaki *et al.*（in press）は、flipper rubbing が闘争後に多く生起することから、当事者間の仲直り、第三者から当事者への宥和（なだめ）の機能を持つと考察している。さらに Tamaki *et al.*（in press）は、闘争後の緊張を低減するための転移行動である可能性も指摘している。このように近年では、行動分析による機能の推察も一部行われているが、特に野生の小型ハクジラ亜目（以下、イルカ）における定量的分析はいまだ行われていない。したがって flipper rubbing の機能を明らかにするには、特に野生個体を対象にした定量的な分析が必要である。そこで本研究では、flipper rubbing の詳細な特性を明らかにし、その機能を考察することを目的として、野生ミナミハンドウイルカの flipper rubbing の定量的な分析を行った。加えて、野生個体の結果と比較することで、その機能を考察する手がかりとするため、飼育ハンドウイルカ（*Tursiops truncatus*）の flipper rubbing、また、flipper rubbing と同じく「体をこする」行動のひとつであり、対象物に体をこすりつける行動である self rubbing の分析も行った。

## 3.2 野生ミナミハンドウイルカにおけるflipper rubbing

### 3.2.1 方法

3.2.1.1 調査地および調査期間・観察個体群・観察手続き

第 2 章参照。本研究では、2000 年 6 月から 2002 年 10 月までの、春から初秋にかけて撮影したビデオデータを用いた。-

3.2.1.2 行動の定義

Flipper rubbing 中、胸ビレで相手に接触する個体を「Rubber」、体を相手に接触させる個体を「Rubbee」と呼ぶこととした。Flipper rubbing は、イルカ同士が身体的に接触して始まり、個体と個体が離れることによって終了した。接触から分離までを 1 つの「episode」と定義した。episode は、短い中断をはさんで数回繰り返されることがあった。中断の間、イルカは身体的に触れてはいないが、並行して泳ぐ、同調して呼吸するなど、同じ行動に参加していた。このような中断を含む episode の繰り返しを 1 つの「bout」と定義した。

Flipper rubbing は Flipper-to-body rubbing（以下 F-B rubbing, Fig. 3-1）と flipper-to-flipper rubbing（以下 F-F rubbing, Fig. 3-2）の、2 タイプに分類できた。F-B rubbing は、一方の個体（Rubber）が相手（Rubbee）の体の一部（胸ビレの前縁部を除く）をこする行動と定義した。F-F rubbing は、2 個体がお互いの胸ビレの前縁部を交互にこすり合わせる行動と定義した。

Self rubbing は、海底・プールの底や壁に、体の一部を接触させながらゆっくり泳ぎ、こすりつける行動と定義した（Fig. 3-3）。

3.2.1.3 行動の解析

撮影されたビデオを再生し、flipper rubbing を行っている個体を個体識別

し、性と成長段階、flipper rubbing 中の 2 個体の姿勢、接触している体の部位、胸ビレと接触している部分の動きを記録した。

胸ビレと接触している体の部位は、11 に分類した（Fig. 3-4）。全体表面積に対する各部位の表面積の割合は、本個体群のワカオスの死体（Dudzinski *et al.* 2003）の計測値を元に、イルカの体を単純な立体に置き換えて推定した。1 回の episodes 中に Flipper rubbing が複数の部位に対して行われた場合は、それぞれの部位を重複してカウントした。

Flipper rubbing 中のイルカの姿勢は、イルカの腹面と海底が平行である「水平」、一方の胸ビレが海面に、他方が海底に向けられている「横」、腹面が上に向けられ背面が海底に向けられている「逆さ」に分類した。以上の 3 分類以外の姿勢、もしくは 1 episodes 中に姿勢を変更した場合は、「その他」に分類した。

Self rubbing に関しては、この行動を行っている個体の性や年齢群、対象物と接触している体の部位、体をこすりつける海底の構成を記録した。御蔵島周辺海域の海底の構成は、砂、岩、海藻の３つに分類した。

#### 3.2.1.4 統計処理

本研究の解析では、個体識別された個体が行った flipper rubbing のみを分析した。この行動の開始個体や終了個体が Rubber と Rubbee のどちらに偏っているかに関する検定には二項検定（Binomial test）を採用した。また、Rubbee と Rubbee の姿勢の違いに関する検定には Kolmogorov-Smirnov test を採用した。これらの解析では、同一個体のデータを繰り返し解析することによる偽複製（pseudo-replication）の影響を避けるために、それぞれの識別個体が Rubber として観察された最初の 1 episodes のみ、および、Rubbee として観察された最初の 1 episodes のみを採用した。この解析では、100 個体が Rubber として参加し（1 個

体あたり平均[±SD] 3.22 ± 2.76 episodes)、121 個体が Rubbee として参加した（1 個体あたり平均[±SD] 2.65 ± 2.28 episodes）322 episodes の F-B rubbing を分析した。それぞれの部位に対する F-B rubbing の観察数と表面積から算出した期待値との違いに関する検定には binomial test を使用した。この解析でも偽複製の影響を避けるために、それぞれの個体の組み合わせ（ペア）において観察された最初の 1 episodes のみを解析した。この解析では 100 個体が Rubber として参加し（1 個体あたり平均[±SD] 1.84 ±1.08 episodes)、119 個体が Rubbee として参加した（1 個体あたり平均[±SD] 1.55 ± 0.94 episodes)、合計 184 ペアの F-B rubbing を分析した。母子間および異性間の F-B rubbing の役割の偏りを評価するためには Wilcoxon signed rank test を用いた。全ての解析には両側検定を用い、危険率は 5%に設定した（$P < 0.05$)。本研究で分析したデータには、他の性と年齢群に比べ、特にワカオスに関するデータが多いため(145 個体中 31.7 %, 322 episodes 中 42.9%, Table 3-2)、本研究の結果の一部はワカオスの行動傾向を強く反映している可能性がある。

### 3.2.2 結果

3.2.2.1 Flipper rubbing の特性

観察期間中、合計 561 episodes の flipper rubbing が撮影された。そのうちの 261episodes は 108 bouts の中に含まれた。F-B rubbing(Fig. 3-1)は 535 episodes、F-F rubbing(Fig. 3-2)は 26 episodes がそれぞれ記録された。観察期間中(2000-2002 年）の観察個体群の性比および成長段階の構成は、ほぼ同じであり、大きな変化は見られなかった（Kogi *et al.* 2004)。この期間中、少なくとも識別個体 145 個体が Flipper rubbing に参加した。

flipper rubbing は 2 個体（ペア）で行われた。1 例のみ例外を観察し、オトナメスが自分の子と他のオトナメスを両方の胸ビレでこすった（2002 年 6 月

4 日 11:01）。全ての episode において、ペアは並んで同方向に遊泳しながら flipper rubbing を行った。flipper rubbing は、どちらかの個体が相手に接近することで始まった。両個体が同時に相手に接近することもまれにあった（9.4 % of 191 episodes）。その後、一方の個体の胸ビレ前縁部先端付近と相手の体の一部が接触し、どちらかまたは両個体が接触部位を往復して動かしてこすり、どちらかの個体が相手から離れることによって終了した。まれに両個体が同時に離れることもあった（9.9%, 27 of 273 episodes）。

F-B rubbing の持続時間は 2-53（平均[±SD] 8.9 ± 9.2）秒であった（*n* = 120 episodes, 両個体が識別され、開始から終了まで撮影できた episode のみ）。また、F-F rubbing の持続時間は 2-5（平均[±SD] 3.4 ± 1.3）秒であった（*n* = 7 episodes, 開始から終了まで撮影できた episode のみ）。持続時間は、F-F rubbing の方が F-B rubbing よりも有意に短かった（Mann-Whitney U test, U = 193, z = 2.46, p=0.014)。各 flipper rubbing bout には、1 bout あたり 2-6 episodes（平均[±SD] 2.42 ± 0.91 episodes）が含まれた。flipper rubbing bout の持続時間は 7-140（平均[±SD] 42.3 ± 41.8）秒であった（*n* = 26 bouts, bout の開始から終了まで撮影できた例のみ）。また F-F rubbing には、F-B rubbing と同じ bout 内に生起するものも多かった（26 episodes 中 15 episodes）。

Flipper rubbing bout 中には、F-B rubbing の中断をはさんで Rubber と Rubbee の役割交代が見られることも多かった（Fig. 3-5, 130 回の中断のうち 56.9%）。

Figure 3-6 は、群れの行動状態と flipper rubbing の生起頻度の日周期的変化を示したものである。活発な状態の代表として詮索を、非活発な状態の代表として休息の、観察回数あたりに占める割合を示した。群れは、朝夕に比較的活発な状態（社会行動, 詮索, 移動）であることが多く、日中は非活発な状態（休息, ミリング）にあることが多かった。Flipper rubbing は 12-16 時に多く生起し

たことがわかる。Figure 3-7 は flipper rubbing と群れの状態の関係を示したものである。flipper rubbing は、群れが休息、移動、ミリングの状態の時多く生起し、詮索、社会行動を行う状態の時には少なかった。

3.2.2.2 F-B rubbing の特性

F-B rubbing を開始する個体・終了する個体

Figure 3-8 は F-B rubbing を開始または終了する個体が Rubber または Rubbee になる頻度を示したものである。最初に相手に接近・接触して F-B rubbing を開始する個体（開始個体）は、Rubbee になる傾向があった（$P < 0.05$, 67 個体中 73.1 %, 各個体が開始個体として参加した最初の 1 episode のみを採用）。これに対し、相手から離れて F-B rubbing を終わらせる個体（終了個体）は Rubber であることが多かった（$P < 0.005$, 81 個体中 66.7 %, 各個体が終了個体として参加した最初の 1 episode のみを採用）。つまり、F-B rubbing は Rubbee によって始められ、Rubber によって終わることが多かった。

F-B rubbing 中の Rubber の胸ビレと Rubbee の体の動き

F-B rubbing 中に、Rubber は胸ビレを往復させて動かすことが多く、Rubbee も Rubber の胸ビレにこすりつけるかのように体を往復して動かすことが多かった（Fig. 3-1, 図中の矢印を参照）。Rubber の胸びれと、胸びれと接触している Rubbee の体の動きから、F-B rubbing は、次の 3 つのタイプに分類することができた。胸ビレも体も動かしている FmBm タイプ（166 ペア中 68.1%, 各ペアが撮影された最初の 1 episodes のみを採用）、胸ビレは動かし体は動いていない FmBs タイプ（166 ペア中 22.2%）、胸ビレは動かず体が動いている FsBm タイプ（166 ペア中 9.6%）である。つまり、ほとんどの F-B rubbing において、Rubbee は Rubber の胸ビレに接触している体をこすりつけていることが明らかになった

（166 ペア中 77.7%, FmBm および FsBm タイプ）。

F-B rubbing 中の Rubber と Rubbee の姿勢

Figure 3-9 は F-B rubbing 中の Rubber と Rubbee のとる姿勢の割合を示したものである。F-B rubbing 中、Rubber の姿勢は Rubbee の姿勢と有意に異なった（Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.470$, $P < 0.05$）。Rubber のほとんどが水平姿勢（97.0%, $n = 100$ 個体）を保っていたのに対して、Rubbee は水平（62.0%, $n = 124$ 個体）、横（29.0%）、逆さ（14.5%）、その他（6.5%）と、水平以外の様々な姿勢をとる傾向があった。

F-B rubbing 中に接触する体の部位

Figure 3-4 は、各部位が F-B rubbing を受けた episode 数、および、体全体の表面積に対する各部位の表面積の割合から算出した期待値を示したものである。180 ペアにおける 208 episodes の F-B rubbing において、Rubbee の体側（208 episodes 中 32.2%）、顔（24.0%）、背面（10.6%）が頻繁にこすられた。顔（50 episodes）は、体全体の表面積に対する顔の表面積の割合から算出した期待値よりも、有意に多くこすられた（binominal test, $P < 0.05$, Fig. 3-4）。背ビレ、腹面、尾柄部はこすられることが有意に少なかった（それぞれ、binominal test, $P < 0.05$, Fig. 3-4）。直径 5mm 以内の細いワイヤーが尾ビレに絡まったコドモ（#500）と、その母親（#027）の、F-B rubbing を観察した。他の個体の F-B rubbing では尾ビレは頻繁にこすられることはなかったが、#027 は 8 episodes 中 6 episodes で、ワイヤーを取り去ろうと試みるかのように、#500 のワイヤーの絡まっている部分をこすった。

母子間の F-B rubbing

Figure 3-10 は、母子ペアにおける F-B rubbing の Rubber と Rubbee の役割の配分を示したものである。オトナメスと子の F-B rubbing は、すべて母子ペアで観察された（102 episodes）。32 組の母子ペアの 84.4%において、母が子よりも多く Rubber になった（Wilcoxon signed rank test, $R = 37.50$, $n = 32$ ペア, $P < 0.001$）。

F-B rubbing のペアの組み合わせ

Table 3-2 は、F-B rubbing のペアの性・成長段階別の組み合わせを示したものである。145 個体が参加した 322 episodes の F-B rubbing のうち、大半は同性・同成長段階のオトナまたはワカモノのペアで生起していた（322 episodes 中 56.2%, Table 3-2）。そのほかには、母子ペア（31.7%）、オトナまたはワカモノの異性ペア（9.6%）が含まれていた。当歳児とコドモの相手は、ほとんどが母親だった。

10 bout 以上の F-B rubbing が観察されたワカオス 2 頭（#012, #014）とワカメス（#301）は、2000-2002 年の観察期間中、少なくとも 5 から 7 頭の相手と F-B rubbing を行った。#012 はワカオス 4 頭（#014 と 6 bouts; #007, #017, #036 とそれぞれ 1 bout）、オトナオス 1 頭（#089 と 1 bout）、オトナメス 2 頭（#060, #103 とそれぞれ 1 bout）を相手に F-B rubbing を行った。#014 は、ワカオス 4 頭（#012 と 6 bouts; #006 と 2 bouts; #015, #016 とそれぞれ 1 bout）、ワカメス 1 頭（#309 と 1 bout）を相手に行った。#301 は、ワカメス 5 頭（#353 と 3 bouts; #037, #404 とそれぞれ 2 bouts; #160, #260 とそれぞれ 1 bout）を相手に行った。これら 2 頭のワカオス（#012 と#014）では、行った bout の半分以上における相手が、同じ個体に偏っていた。

異性間の F-B rubbing

Figure 3-11 は、異性ペアにおける F-B rubbing の Rubber と Rubbee の役割の配分を示したものである。異性ペア 22 組の F-B rubbing を観察した。それには、12 組のワカオス・ワカメスペア、5 組のワカオス・オトナメスペア、4 組のオトナオス・オトナメスペア、1 組のオトナオス・ワカメスペアが含まれた。22 組のうち 81.8%において、オスがメスよりも多く Rubber になった（Wilcoxon signed rank test, $R = 22.00$, $n = 22$ ペア, $P < 0.005$）。一方、メスが Rubber になることが多いペアはわずか 9%（ワカオス・ワカメスペア 2 組）だった（Wilcoxon signed rank test, $R = 22.00$, $n = 22$ ペア, $P < 0.005$）。

F-B rubbing の役割交代

F-B rubbing 中の Rubber と Rubbee の役割交代の場面が観察されたのは、130 回の中断のうち 74 回だった（Fig. 3-5）。オトナオス同士（2 回の中断のうち 1 回）、オトナメス同士（13 回中 7 回）、ワカオス同士（44 回中 31 回）、ワカメス同士（7 回中 3 回）、異性間ペア（7 回中 2 回）、母子（J）ペア（14 回中 7 回）、母子（N）ペア（6 回中 1 回）で交代が観察された（２個体とも個体識別できた例のみ）。同性・同成長段階ペア、母子ペア、異性ペアといった、ほとんどの組み合わせで交代が生起した。

3.2.2.3 F-F rubbing の特性

F-F rubbing では、二個体は胸ビレを相手と逆方向に往復して動かし、ナイフを研ぐように胸ビレ前縁部をこすり合わせた（Fig. 3-2）。観察された全ての F-F rubbing（N = 26 episodes）中、少なくとも 1 頭は水平姿勢であった。F-F rubbing のほぼ半数で、もう一方の個体が異なる姿勢をとった（53.8% of 26 episodes）。

24 個体が参加した 21 episodes の F-F rubbing のうち、多くは同性・同成

長段階の個体間で生起した（21 episodes 中 85.7%）。異性ペアの F-F rubbing は 3 episodes 観察された。同性・同成長段階の個体間で多い点は、F-B rubbing に類似した。母子間の F-B rubbing は頻繁に観察されたのに対し、母子間の F-F rubbing は観察されなかった。また、コドモや当歳児による F-F rubbing も観察されなかった。

3.2.2.4 Self rubbing の特性

Self rubbing は 19 episodes 撮影された（Fig. 3-3）。イルカは海底に、体の一部を接触させながらゆっくり泳いだ。16 episodes の Self rubbing は、6 頭のオトナメス、8 頭のワカオス、2 頭のコドモによって行われた（1 個体あたり平均[±SD] 1.45 ± 0.68 episodes）。Self rubbing の持続時間は 1-4（平均[±SD] 3.2 ± 1.03）秒であった（*n* = 12 episodes, 開始から終了まで撮影された episode のみ）。イルカは砂（2 episodes）または海藻（17 episodes, e. g. *Gelidium elegans*）で体をこすり、本海域で多く見られる岩でこすることはなかった。Self rubbing でこすられる部位は、体側（11 episodes）、尾柄部（4 episodes）、背ビレ（4 episodes）、背面（4 episodes）、腹面（4 episodes）、胸ビレ（3 episodes）、尾ビレ（3 episodes）、顔（1 episode）であり、F-B rubbing で多くこすられた顔は、ほとんどこすらなかった。

### 3.2.3 考察

3.2.3.1 F-B rubbing は Rubbee に利益のある行動

F-B rubbing では、Rubbee が開始し、Rubber が終了させる傾向があった。また F-B rubbing 中、Rubber はほとんどが通常の水平姿勢だったのに対して、Rubbee は通常の遊泳姿勢を変更して水平以外の姿勢をとることが多かった。さらに、Rubbee はこの行動中、相手の胸ビレにこすりつけるように体を動かして

いることも多かった。これらの結果は、Rubbee が Rubber よりも積極的に F-B rubbing に参加していること、したがって Rubbee が F-B rubbing 中に何らかの利益を得ていることを示唆している。Johnson and Norris（1994）は、飼育ハワイハシナガイルカの愛撫バウト（FmBx, Table 3-1）を観察し、Rubbee が Rubber の胸ビレに体を当てて泳いだり下側にまわりこんだりして F-B rubbing を“ねだる”様子を記載している。Rubbee のほうが F-B rubbing を求めていると推測される事実は、本研究の結果と一致する。

母子間の F-B rubbing では母が子よりも多く Rubber になるという事実も、この行動が Rubbee（子）に利益を与えるような、世話行動の一種である可能性を示唆している。Mann and Smuts（1999）もオーストラリア・シャーク湾で野生ハンドウイルカの母子を観察し、母子間の Petting26 例中 22 例（FmBx, Table 3-1）で、母が Rubber となったことを報告している。

Rubbee は Rubber の胸ビレに接触している体の部位を積極的に動かすことが多かったことから、この行動で「摩擦を伴う接触」を求めていることが推測できる。また、この行動中、Rubbee は通常の遊泳姿勢である水平以外の姿勢への変更が多いことから、こすられる部位を Rubbee が決めている可能性が示唆された。

3.2.3.2 Rubbee の利益とは何か

<u>体表面のケア</u>

Rubbee は、接触部位を動かすことから「摩擦を伴う接触」を求めており、姿勢を通常から変更して「こすられる部位を決める」ことが示唆された。直接観察および撮影されたビデオ映像から、F-B rubbing を受けている体表面から白っぽい物質が煙のように落ちるのが観察された（M.B.K.私信. 1999）。このことから、Rubbee が受ける利益は、「体表面のケア」である可能性がある。ハンドウ

イルカの表皮は、滑らかな表面を維持するため高い生産能力を持ち、ヒト表皮の 8.5 倍の速さではがれ落ちる（Hicks *et al*. 1985）。古い皮膚の蓄積は皮膚病の原因になったり、水の摩擦抵抗を増したりするかもしれない。したがって、イルカは古い皮膚を落とすために F-B rubbing を行うのかもしれない。しかしながら、古い皮膚を落とすことが目的ではなく、他の目的でこすった結果、付随的に落ちている可能性は残される。

細いワイヤーが尾ビレにからまったコドモとその母親間の F-B rubbing では、母親がワイヤーの絡まっている部分をこすることが多かった。この事実も、F-B rubbing が好ましくないもしくは有害な物質を体表面から取り去る機能を持つことを示唆する。

一方、イルカのヒレには殻のないフジツボの一種（オニフジツボ科 *Xenobalanus* 属）が付着しているし、体幹にはコバンザメの一種（*Echeneis* spp.）が付着していることがあるが、そのような寄生生物を F-B rubbing や F-F rubbing、self rubbing でこするのを観察することはなかった。Orams and Schuetze（1998）も、ハンドウイルカ（*Tursiops truncatus*）は、フジツボ類が着いている部位をこすって落とそうとする行動をしないことから、これらが付着していても気にしないようだと報告している。これらの事実は、イルカは少なくともフジツボ類やコバンザメを落とすために rubbing をしているのではないということを示唆する。

F-B rubbing でこすられる体の部位は、面積あたりにすると、顔が最も多かった（Fig. 3-4）。Dudzinski（1998）は、バハマのタイセイヨウマダライルカにおける Petting（FF, FmBx, Table 3-1）の大半が相手のメロン、胸ビレ、側面の部分に向けられていたと報告している。メロン（本研究では顔）が多く F-B rubbing を受ける事実は本研究と一致する。もし、F-B rubbing に体表面のケア機能があるとしたら、重要な器官が集中している顔は、頻繁にきれいにする必要がある

のかもしれない。

その他の利益・機能

そのほかに、F-B rubbing で Rubbee が得られる利益は、単純に「気持ちがよい」身体的接触が考えられる。飼育ハンドウイルカのトレーニングでは、体をこすることが効果的な報酬になると報告されてきたし（Defran and Milberg 1973, see Herman and Tavolga 1980）、飼育下のイルカ類の多くはトレーナーからこすられることを好む（Defran and Pryor 1980）。イルカの触覚が鋭い部位は、顔である（Ridgway 1986; Supin *et al.* 2001）。顔は敏感で、こすられると「気持ちがよい」ので、F-B rubbing で顔を多くこする（Fig. 3-4）という可能性もある。

また、単に相手の注意を引くためだけに flipper rubbing を行うという可能性もある。しかし、摩擦を伴う長い接触、Rubbee の姿勢と動きを考慮すると、Rubbee は相手からの注意だけでなく、何らかの近接的利益を得ている可能性が高い。

その他には、flipper rubbing の当事者ではなく、2 個体が接触を行っていることを周りの個体にアピールする効果もあるかもしれない。なぜならば、flipper rubbing 中のペアは、接触部位のこする動作や姿勢変更など、通常状態で泳いでいる時には見られない動きをするため、遠くからでも flipper rubbing 中であると確認できるからだ。

3.2.3.3 Self rubbing に関する考察

Self rubbing を行うという事実から、イルカは単独でも、「摩擦を伴う接触を求める」と考えられる。これは、イルカが F-B rubbing で「摩擦を伴う接触を求める」という見方と一致する。御蔵島個体群ではイルカは砂および海藻のみを self rubbing の対象とした。ジョンストン海峡のシャチは、砂や小石などの

やわらかい下地で体をこする（Hoyt 1981）。スムーズな対象物を選択する点は本研究と一致した。

Self rubbing では、F-B rubbing で頻繁にこすられた顔は、ほとんどこすられなかった。顔は形態的に自分で底にこすりつけにくい可能性がある。もし F-B rubbing と self rubbing に体表面のケア機能があるとしたら、self rubbing でこすることが困難な顔は、F-B rubbing を多く受ける必要があるのかもしれない。

証拠は無いものの、Self rubbing は、衛生的機能がある（Smith *et al*. 1992; Dudzinski 1998）、単に“気持ちがよい”（Dudzinski 1998）、特に生殖エリアをこするときは性的刺激を得ている（Defran and Pryor 1980; Reviewed by Herman and Tavolga 1980; Hoyt 1981）などと推測されてきた。Self rubbing は、野外においてタイセイヨウマダライルカ（*Stenella frontalis*, Dudzinski 1998）、 シャチ（*Orcinus orca*, Hoyt 1981）、ベルーガ（*Delphinapterus Leucas*, Smith *et al*. 1992）で報告され、飼育下においてもハンドウイルカ（*Tursiops truncatus*, Defran and Pryor 1980）、シャチ（Hoyt 1981, Defran and Pryor 1980）、ハシナガイルカ（*Stenella longirostris*, Defran and Pryor 1980）、アマゾンカワイルカ（*Inia geofrensis*, Defran and Pryor 1980）といった様々な種において観察されており、イルカ類に共通の行動であることが示唆される。

3.2.3.4 F-B rubbing と個体間関係に関する考察 （社会関係の指標）

F-B rubbing において、Rubber と Rubbee の役割交代が頻繁に観察された。これは、F-B rubbing はイルカが「何らかの利益を交互に受ける親和的な社会行動」であることを示唆した。役割交代は、様々なペアで観察された。また、rubbing を受けたい個体が、相手にその必要性を伝えるために、まず自分が Rubber となり相手をこするという可能性も考えられる。

御蔵島個体群のオトナとワカモノは同性・同成長段階と F-B rubbing を行

い、子はほとんどの F-B rub を母と行う傾向があった。オトナオスのハンドウイルカはオス同士で密接な連関を形成し（Connor *et al.* 1992）、メスは他のメスと大きなネットワークをつくり（Reviewed by Connor *et al.* 2000）、母子はお互いに最も多く同伴する（Mann and Smuts 1999）。御蔵島個体群では、ワカメス・オトナメス・子を含む群れと、ワカオスの群れが多くみられる（永田 2006）。このことから、メスは群れ内に一緒にいる個体の中でも、特に同世代の個体と F-B rubbing することが多いことが示唆される。観察回数は少ないものの、御蔵島個体群の 2 頭のワカオスによる F-B rubbing の記録では、様々な個体と F-B rubbing を行う一方で、特定の個体との F-B rubbing が多かった。この結果は、イルカは F-B rubbing の相手を選択しており、F-B rubbing のやりとりが、「同伴よりも詳細な、個体間の親和的関係の指標」となる可能性を示唆する。

御蔵島個体群の、異性間の F-B rubbing では、オスが Rubber になることが多く、オスが何らかの近接的利益をメスに与えていることを示唆した。Tavolga and Essapian（1957）も、stroking（FsBx, FFB, FmBx, Table 3-1）を交尾前の行動として記載している。オスはメスへサービスすることで、将来的な繁殖相手、つまり究極的利益を得ているのかもしれない。ハンドウイルカの繁殖は、春から夏にかけてゆるやかな季節性を持つ。今後、F-B rubbing が性的な意味合いを持つかどうか、繁殖期と非繁殖期の F-B rubbing の比較が必要だろう。またオスが F-B rubbing によって究極的利益を得ているかどうかは、F-B rubbing の生起とコドモの父性の調査による繁殖成功率の比較が必要だろう。

3.2.3.5 F-F rubbing に関する考察

F-F rubbing は F-B rubbing と同じ bout で起こることが多く、同性・同成長段階の個体間で観察された。このことから、F-B rubbing が F-B rubbing と同様の機能を持つ可能性がある。しかし、全ての F-F rubbing はオトナまたはワカモ

ノのペアで観察され、母子間、コドモによる F-F rubbing は観察されなかった。また、F-F rubbing の持続時間は F-B rubbing のそれより有意に短かった。したがって、F-F rubbing は F-B rubbing とは異なる機能を持つ可能性や、コドモは F-F rubbing を学習する必要がある可能性が考えられる。

3.2.3.6 いつ flipper rubbing を行うか

Flipper rubbing は、休息の割合が多く詮索の割合が少ない時間帯、つまり非活動的な時間帯（12-13 時台）と、休息の割合が減り始め詮索が増え始める時間帯（14-15 時台）に、最も多く生起した（Fig. 3-6）。この結果は、「目覚め直後」に頻繁に flipper rubbing する可能性を示唆する。

3 組以上のペアが同時にラビングを行っている場面が観察された。このことから、群れ内の多くの個体がラビングを行う状態が存在すると考えられた。ラビング中のペアは、接触部位のこする動作や姿勢変更など、通常状態で泳いでいる時には見られない動きをするため、かなり遠くからでもラビング中であると確認できた。このことから、ラビング中のペアは群れのメンバーに対して視覚的な効果を持ち、ラビング行動を生起させるような影響を及ぼす可能性も考えられた。

3.2.3.7 陸棲哺乳類のグルーミングとの比較

受け手が利益を受ける

本研究で明らかにした F-B rubbing の特性のいくつかは、陸棲哺乳類の社会的なグルーミング行動（grooming, 毛づくろい行動）に共通する。これらの行動では、グルーミングを受けたい個体が相手に請求する、役割交代が起こる、母子ペアでは、母親グルーミングを行う側になることが多いことが知られている（Reviewed by Spruijt *et al.* 1992; *e.g.* インパラ, *Aepyceros melampus*, Hart and

Hart 1992; Mooring and Hart 1992; ニホンザル, *Macaca fuscata*, Muroyama 1991, 2001; パタスモンキー, *Erythrocebus patas*, Muroyama 1994)。これらのグルーミングには、古い皮膚や外部寄生虫を取り除くといった衛生的機能がある。また、グルーミングを受けている個体からβエンドルフィンが測定され、「気持ちがよい」ということも受け手の利益の１つであることが示唆されている(Keverne *et al*. 1989)。多くの共通点により、イルカの F-B rubbing にも衛生的な機能や「気持ちよさ」を得る機能がある可能性が考えられる。

また、多くの陸棲哺乳類は、自分でグルーミングできない背中などの部位に、有意に多く他個体からのグルーミングを受けているといわれる（たとえばインパラ, *Aepyceros melampus*, Hart and Hart 1992; シロテテナガザル, *Hylobates lar*, Reichard and Sommer 1994)。もし self rubbing に衛生的な機能があるとして、形態的に顔がこすりにくいとすると、flipper rubbing で顔を多くこするのは、同様の理由からかもしれない。

社会的機能

霊長類におけるグルーミングは社会的機能を持ち（Reviewed by Dunbar 1991）、宥和機能、個体間の緊張を低減する機能などが示唆され（see Henzi and Barrett 1999）、それによって社会が維持されている。近年、イルカの接触行動にも、闘争後の緊張低減の機能があることが示唆された（Weaber 2003; Tamaki *et al*. in press）。イルカは、霊長類と同じく複雑な社会に暮らす。イルカの接触行動の社会的機能と、霊長類のグルーミングの機能との間に進化の収斂が見られる可能性は高い。

グルーミングの交換

霊長類のグルーミングの交換については多くの研究がなされ、互恵的な交換（reciprocal altruism）が、たとえばベルベットモンキー（Seyfarth and Cheney 1984）、ニホンザル（*Japanese macaques*, Muroyama 1991）、パタスモンキー（Muroyama 1994）で報告された。近年ではグルーミングを、敵対時のサポートなどの別のサービスとの交換に用いる（チンパンジー, *Pan troglodytes*, Hemelrijk and Ek 1991, チャクマヒヒ, *Papio cynocephalus ursinus*, Barrett *et al* 1999）など、高度なやりとりの存在が報告されている。霊長類と同じく優れた認知能力（Reviewed by Marino 2004）を持つイルカが、霊長類と同様のやりとりを行う可能性はあるだろう。

3.2.3.8 まとめと今後の展開

本研究により、F-B rubbing は Rubbee に何らかの利益を与える親和的利他行動であり、同じ群れ内に一緒にいる同伴個体の中でも、特定の性や世代の個体、もしくは特定の相手を選んで行われていることが示唆された。よって、F-B rubbing のやりとりは、単なる同伴関係よりも確実な個体間の親和的関係の指標となる可能性が示された。今後、F-B rubbing の機能、特に社会的機能をさらに理解するために、この行動の前後の行動、つまり行動連鎖の分析や、識別個体間の flipper rubbing 交換の長期的・定量的分析、F-B rubbing の発達に関する分析などが必要である。この行動の機能がさらに明らかになり、この社会行動を指標として識別個体間の関係を長期的に分析すれば、より詳細で新しいイルカの社会像が見えてくるだろう。

# 3.3 飼育ハンドウイルカにおける flipper rubbing

### 3.3.1 序論

野生ミナミハンドウイルカ（*T. aduncus*）の flipper rubbing の特性と比較することによって、この行動の機能を推察することを目的に、飼育ハンドウイルカ（*T. truncatus*）の flipper rubbing の分析を行った。

### 3.3.2 方法

3.3.2.1 調査地および調査期間・観察個体・観察手続き

観察は、鴨川シーワールド（以下 KSW）の種保存 2 プール（楕円型, 長径 18.2m × 短径 7.35m, 水深 3.5m, Fig. 3-12）にて行った。観察対象は健康なバンドウイルカ（*Tursiops truncatus*）の母子 3 組、計 6 個体であった（Table 3-3, Fig. 1-2）。観察期間は 2004 年 11 月 5-10 日の 6 日間であった。水中観察窓（長方形, 縦 114cm×横 149cm）より、デジタルビデオカメラ（Sony TRV900）による撮影と目視観察を同時に行った。1 日の観察時間は、5:45～16:56 のうちの中断をはさんだ 8 時間で、1 時間単位で連続撮影を行った。合計撮影時間は 48 時間であった。時間ごとに優先個体を決め、その個体を追跡して撮影した。優先個体以外の個体が flipper rubbing をしている時は、rubbing 個体を撮影した。優先個体とそれ以外のイルカが同時に flipper rubbing を行った場合は、優先個体を撮影した。

3.3.2.2 行動の定義

3.2.1.2 に準じた。Self rubbing で接触する対象物は、プールの床または壁であった。

3.3.2.3 行動の解析

3.2.1.3 に準じた。加えて、flipper rubbing や self rubbing 時に古い皮膚が白い煙状に落ちるのが見えたか否かを目視で観察し、記録した。

3.3.2.4 統計処理

開始個体や終了個体が Rubber と Rubbee のどちらに偏るのかを評価するために、二項検定（Binomial test）を行った。Rubbee と Rubbee の姿勢の違いを評価するためには、Kolmogorov-Smirnov test を行った。それぞれの部位における F-B rubbing・Self rubbing の実際の観察数と、表面積から算出した期待値との差を評価するためには、binomial test を行った。母子間における flipper rubbing で、母親が Rubber になる場合と子が Rubber になる場合の episode 数の差を調べるためには、binomial test を行った。KSW で観察された flipper rubbing の持続時間と、御蔵島個体群のそれを比較するために Mann-Whitney U test を行った。全ての解析には両側検定を用い、$P < 0.05$ の場合に有意な差があるとみなした。

### 3.3.3 結果

3.3.3.1 flipper rubbing の特性

観察期間中、859 episodes の flipper rubbing がビデオ撮影された。それには、単独で起こった 354 episodes と 155 bouts（1 bout あたり 2-14 episodes, 平均 [±SD] 3.3 ± 2.1 episodes）が含まれた。そのうち、F-B rubbing は 805 episodes、F-F rubbing は 54 episodes だった。flipper rubbing が生起した個体の組み合わせを Table 3-4 に示した。母子間の flipper rubbing が最も多く、次にオトナメス間の flipper rubbing が多く生起した。また、御蔵島個体群では観察されなかった、同時にお互いをこする Mutual rubbing（16 例, 32 episodes）や、3 個体が参加する bout（3 bout）、御蔵島個体群では 1 例のみ観察された 1 個体が両ヒレで 2 個体を同時にこする F-B rubbing（3 例, 6 episodes）が観察された。F-B rubbing の持続時間は 1-16（平

均[±SD] 3.4 ± 2.7）秒であった（*n* = 362 episodes, 開始から終了まで撮影できた episode のみ）。F-F rubbing の持続時間は 1-32（平均[±SD] 5.2 ± 6.9）秒であった（*n* = 19 episodes, 開始から終了まで撮影できた episode のみ）だった。Flipper rubbing bout 中に、中断をはさんだ Rubber と Rubbee の役割交代が、293 回の中断のうち 44%で観察された。F-B rubbing（805 episodes）の 19%、F-F rubbing（54 episodes）の 6%で、rubbing 中に古い皮膚片が落ちることがそれぞれ目視確認できた。Fig. 3-13 は 1 時間あたりの flipper rubbing の生起頻度の日周期的変化を示したものである。Flipper rubbing は 6 時台、11 時台、16 時台に多く生起した。

3.3.3.2 F-B rubbing の特性

相手に接近し Flipper rubbing を開始する個体が Rubbee になることが多かった（67% of 413 episodes）。これは御蔵島個体群の結果（77%）とよく一致した。

観察された 825 episodes の F-B rubbing のうち、6%が FmBs type、71%が FmBm type、4%が FsBm type に分類された。Rubbee が体を動かすことが多い（75%）点は御蔵島個体群の結果（166 ペア中 77.7%）と同傾向だった。

Rubber は水平姿勢（805 episodes 中 81.3%）を保つことが非常に多かったのに対して、Rubbee は、水平（805 episodes 中 53.2%）、横（29%）、逆さ（8.7%）、その他（8.9%）と、水平以外の姿勢をとることが多かった。しかし Rubber の姿勢と Rubbee の姿勢に有意な差は検出されなかった（Kolmogorov-Smirnov test, $D$ = 0.40, P = 0.8）。

飼育個体の F-B rubbing でも、Rubbee の体側（1191 episodes 中 26.5%）、顔（17.6 %）、腹面（13.5%）が頻繁にこすられた。また、顔（210 episodes）、胸ビレ（128 episodes）が、体全体の表面積に対する顔や胸ビレの表面積の割合から算出した期待値よりも、有意に多くこすられ（それぞれ、binominal test, $P$ < 0.05）、背面、背ビレ、吻はこすられることが有意に少ない（それぞれ、binominal

test, $P < 0.05$）点も、野生個体と同じ傾向であった。

母子間の F-B rubbing では、3 組全ての母子ペアにおいて、野生個体と同様に母親が子よりも Rubber になることが多かった（Slim: 125 episodes 中 75.2%, Norma: 258 episodes 中 96%, Vena: 261 episodes 中 72.0%, それぞれ binomial test, two-tailed, $P < 0.001$）。

3.2.3.3 F-F rubbing の特性

観察された F-F rubbing（N = 54 episodes）中、少なくとも 1 頭は水平姿勢であることがほとんどだった（91%）。F-F rubbing の半数以上で、もう一方の個体が異なる姿勢をとった（57% of 54 episodes）。

54 episodes の F-F rubbing のうち、多くは母子間で生起し（93%, Slim と Sunny 16 episodes; Norma と T99 4 episodes; Vena と Luna 30 episodes）、オトナメス間ではほとんど生起しなかった（6%）。母子間で多い点は、F-B rubbing に類似する一方で、母子間では F-F rubbing が生起しなかった御蔵島個体群の結果とは異なった。

3.3.3.4 Self rubbing の特性

176 の単独 episode と、277 episodes を含む 33 bouts（2–7 episodes）の self rubbing がビデオ撮影された。Self rubbing の持続時間は 1-17（平均[± SD]3.4 ± 3.2）秒だった。当歳児である T99 は、Self rubbing を 1 例も行わなかった。こすりつける対象物は、排水口の格子または観察窓のすぐ上の壁と決まっていた。277 episodes 中 53%の Self rubbing で、古い皮膚が落ちることが確認された。Self rubbing では、体側（413 episodes 中 45.3%）、尾柄部（16.2%）、背面（13.1%）が頻繁にこすられた。体側（187 episodes）は、体全体の表面積に対する体側の表面積の割合から算出した期待値よりも、有意に多くこすられた（binominal test, *P*

< 0.05)。一方、顔、腹面、尾ビレ、背ビレはこすられることが有意に少なかった（それぞれ、binominal test, $P < 0.05$)。

### 3.3.3 考察　― 御蔵島個体群の結果との比較から ―

3.3.3.1 F-B rubbing

共通点： F-B rubbing において、Rubber と Rubbee の交代が起こる点、開始個体が Rubbee になることが多い点、Rubbee の多くが積極的に接触部位を動かす点、Rubbee が姿勢を様々に変更する点、母子間では母親が Rubber になることが多い点、こすられる部位から古い皮膚と思われる白っぽい物質が落ちる点は、御蔵島個体群の結果とよく一致した。これらの共通特性は、種や生息環境の違いにかかわらず、F-B rubbing は Rubbee が何らかの利益を受ける行動であることを示唆する。また、顔が多くこすられる点も、御蔵島個体群の結果と一致した。

KSW 個体もオトナメス同士、母子間で多く F-B rubbing が生起した。子同士や、オトナメスと他個体の子の間では少ない点も、御蔵島個体群の結果と一致した。KSW 個体では、オトナメス同士が頻繁に F-B rubbing を行ったが、その中でも特定の 2 個体（S と N）間で多く、F-B rubbing の生起は一様ではなかった。これらの結果は、イルカは F-B rubbing の相手を選択しており、F-B rubbing のやりとりが、個体間の親和的関係の指標となる可能性を示唆する。また、KSW 個体では Self rubbing によって古い皮膚が落ちることが確認された。この結果は self rubbing が「体表面をケアする」機能を持つ可能性を示唆する。Self rubbing で顔がこすられることが少ない点や、特定の対象物を選択する特性も共通した。

相違点： F-B rubbing において、KSW の個体における持続時間（平均 3.4 ± 2.7 秒）は、御蔵島個体群の持続時間（平均 8.9 ± 9.2 秒）よりも有意に短かった（Mann-Whitney U test, U = 9146.0, Z = 9.63, P < 0.001)。また、Flipper rubbing bout で含まれる episode 数（1 bout あたり 2-14 episodes, 平均[±SD] 3.3 ± 2.1 episodes）

が、御蔵の episode 数（1 bout あたり 2-6 episodes, 平均[±SD] 2.42 ± 0.91 episodes）よりも多い傾向にあった。加えて、KSW 個体は、Rubber が様々な姿勢をとった点は、水平姿勢がほとんどだった御蔵島個体群の結果と異なった。ハンドウイルカはその体型から比較的小回りが利かない種である（Fish 2002）。飼育下では、F-B rubbing を行いながら周回遊泳をするため、胸ビレで相手をこすると同時に舵取りをする必要があるだろう。したがって、長く連続した F-B rubbing は生起せず、接触と終了を繰り返して行うため、bout に含まれる episode 数が多くなる可能性が考えられた。Rubber が姿勢を変更することが多いことも、周回遊泳をしながら F-B rubbing を行うことが原因かもしれない。KSW 個体の Flipper rubbing は 6 時台、11 時台、16 時台に多く生起した点は、12-15 時台に flipper rubbing が多かった御蔵島個体群の結果とは異なった（Fig 3-13）。御蔵島個体群は日中に休息状態でいることが多く（Fig. 3-6）、採餌行動はまれにしかみられない。これに対し KSW 個体は日中に人とのインタラクションが多く、給餌も日中に行われる。Sekiguchi and Kohshima（2003）は飼育ハンドウイルカ（*T. truncatus*）と hybrid 個体の行動の日周期を分析し、日中は活動的であることが多いと報告している。御蔵島個体群と KSW 個体の活動周期は昼夜が逆であり、flipper rubbing 頻度の日周期が異なる可能性が考えられる。

したがって、F-B rubbing に関しては、飼育ハンドウイルカに関する結果の多くは野生ミナミハンドウイルカの結果とよく一致し、相違点のほとんどは飼育環境の影響として説明できることが明らかになった。つまり、F-B rubbing が両種において同様な機能を持つ可能性が示唆された。

3.3.3.2 F-F rubbing

御蔵個体群の結果と異なり、KSW 個体では、母子間で多く F-F rubbing が生起し、当歳児（T）も F-F rubbing に参加した。一方、オトナメス間ではほと

んど観察されなかった。この行動に関しては、特に野生ミナミハンドウイルカに関する観察例が極めて少ないため、まだ比較は困難であるが、これらの結果は、両種において F-F rubbing の機能が異なる可能性を示唆している。

3.3.3.3 Self rubbing

KSW でも、御蔵個体群と同様に当歳児による Self rubbing は一度も観察されなかった。この行動に関しても、野生ミナミハンドウイルカに関する観察例が極めて少ないため、まだ比較は困難であるが、当歳児が Self rubbing を行うには、遊泳能力の発達や学習が必要なのかもしれない。

# 第4章 野生ミナミハンドウイルカにおける社会行動の左右性

## 4.1 序論

行動の左右性の研究は、脳機能の左右半球分化を示唆する点で興味深い。過去 20 年間に、ヒト以外の様々な脊椎動物を対象に、行動の左右性や解剖学的な左右性に関して多くの研究が行われてきた（Bisazza *et al.* 1998）。しかし、野生鯨類の行動の左右性に関しては、いくつか報告があるものの、詳細な研究はまだ少ない。たとえばコククジラ（*Echrichtius robustus*）では、右側のヒゲ板に偏った磨耗が見られること（Kasuya and Rice 1970）や、個体に取り付けた小型記録計（データロガー）の記録（Woodward and Winn 2006）から、またザトウクジラ（*Megaptera novaeangliae*）では右顎の擦り傷が集中することから（Clapham *et al.* 1995）、個体群レベルで右側面を下にして採餌することが示唆されている。また、船上からの観察から、ナガスクジラ（*Balaenoptera physalus*）、シロナガスクジラ（*B. musculus*）、イワシクジラ（*B. borealis*）、ニタリクジラ（*B. edeni*）も右を下にして採餌をするという報告がある（Tershy and Wiley 1992）。野生のハンドウイルカ（*Tursiops truncatus*）に関しては、魚を海岸に追い込むために故意に浜に乗り上げる際に、体の右側を下にすることが多いという報告がいくつかある（Hoese 1971; Rigley *et al.* 1981; Silber and Fertl 1995）。さらにザトウクジラでは、右の胸ビレで水面を叩く（flipper slap）傾向があることが報告されている（Clapham *et al.* 1995）。これらの行動の左右性は、ヒレや目の使用における左右性に起因するのではないかと推測されてきた（Clapham *et al.* 1995）。しかしながら、それがヒレや目使用の左右性が原因なのか、その他の左右性が原因なのか

はまだ明らかになっていない。

そこで本研究では、野生ミナミハンドウイルカ（*Tursiops aduncus*）の社会行動である flipper rubbing（flipper-to-body [F-B] rubbing、個体が相手の個体を胸ビレでこする行動）の左右性に注目して詳細な分析を行った。

イルカは平行に並んで泳ぎながら F-B rubbing を行うので、エコーロケーションで相手を確認することはできない。よって、F-B rubbing を行うには、おそらく視覚で相手の動きを確認する必要があるだろう。また、この行動には胸ビレの精確な操作も要求される。本研究では、F-B rubbing を制限しているものが、相手を認識するために使う目の左右差なのか、ヒレ使用の左右差なのかを決定するための分析を行った。また、F-B rubbing は 2 頭のイルカが共同で行う必要のある社会行動であるので、２個体それぞれの左右性の組み合わせ、つまり、Rubber と Rubbee の左右性の相互作用を分析した。加えて、目や胸ビレを使用するその他の行動（観察者をおそらく視覚的に偵察していると考えられる詮索行動 [inquisitive behaviour]、および胸ビレに物体をひっかけて運搬する運搬行動 [object carrying]）の左右性も分析した。

## 4.2 方法

### 4.2.1 調査地および調査期間・観察個体群・観察手続き

第 2 章参照。本研究では、2000 年 6 月から 2002 年 10 月までの、春から初秋にかけて撮影したビデオデータを用いた。

### 4.2.2 行動の定義と解析

F-B rubbing の定義は第 3 章に準じた。運搬行動は、ポリ袋やビニール袋・海藻（e.g. *Gelidium elegans*）を胸ビレでひっかけて運ぶ行動と定義した（Fig. 4-1）。

詮索行動は、イルカがビデオ撮影者に向かって真直ぐに接近し（クリックスを発しながらのこともある）、撮影者から約 1m の地点で左または右を向いてビデオカメラを見て、撮影者の周りを回り始める行動と定義した（Fig. 4-2）。

F-B rubbing、運搬行動、詮索行動を行っている個体を個体識別し、性と成長段階を決定した。F-B rubbing では、左右どちらの胸ビレが使用されているかおよび体の左右どちら側で接触しているか、運搬行動では、どちらの胸ビレが使用されているか、詮索行動では、観察者の周りを回り始める直前にどちらの目でカメラを見ているかを記録した。詮索行動を行っている個体の周囲に、他の人やイルカがいない例だけを解析に採用した。

## 4.3 結果

### 4.3.1 F-B rubbing の左右差

本研究では、2644 分のビデオ撮影によって、合計で 533 episodes（399 bouts）の F-B rubbing が記録された。そのうち、Rubber は 421 episodes（79%）において左ヒレを、112 episodes（21%）において右ヒレを使用した。個体識別された 111 個体が Rubber として参加した 382 episodes の F-B rubbing においても（292 episodes）、Rubber は有意に多く左ヒレを使用した（90 episodes,Wilcoxon’s signed-ranks test, R = 625.50, N= 111 individuals, Z = 6.53, P < 0.001）。Rubber として 5 回以上記録された 20 個体のうち、9 個体は有意な左偏向を示し、有意な右偏向を示した個体はいなかった（Fig. 4-3, binomial test, two-tailed）。これらの結果は、F-B rubbing に個体群レベルの左偏向があることを強く示唆している。F-B rubbing の持続時間も、左ヒレを使用した例（mean±SD: 9.3±9.2 s, N = 120 episodes, range = 2–53 s）の方が、右ヒレを使用した例（mean±SD: 6.1±4.8 s, range = 2–29 s, N = 48 episodes）よりも有意に長かった（最初から最後まで撮影できた例のみ,

Mann–Whitney U-test, U = 2196.50, Z = 2.41, P = 0.015）。

一方、Rubbee の左側に接触する F-B rubbing の例数（103 episodes）と右側に接触する例数（128 episodes）には有意な差はなかった（Wilcoxon's signed-ranks test, R = 1729.0, N = 108 identified individual rubbees, Z = 1.74, P = 0.0802, この分析では、どちら側をこすられているか決定できない例は除いた）。Rubbee として 5 回以上記録された 9 個体のうち、1 個体だけが有意に左側を多くこすられた（左側 8 episodes / 右側 0 episodes, binomial test two-tailed, P = 0.0078）。F-B rubbing の持続時間においても、左側をこすられる例（mean±SD: 9.5±10.1 s, N = 47 episodes, range = 2–51 s）と右側をこすられる例（mean±SD: 7.4±5.6 s, N = 55 episodes, range = 2–34 s）で有意な差はなかった（最初から最後まで撮影できた例のみ, Mann–Whitney U-test, U = 1253.0, Z = 0.27, P = 0.78）。これら結果は、F-B rubbing において、Rubbee はほとんど左右性を示さないことを示唆している。

Figure 4-4 に F-B rubbing 中のイルカの位置関係を示す。F-B rubbing 中に観察された位置関係のほとんどは、Figure 4-4 中の 8 つの位置関係に分類できた。これら 8 タイプ以外の位置関係（12 episodes）や、F-B rubbing 中に位置関係を変更した例（26 episodes）は解析から除いた。Rubbee が左右どちら側か決定できない部位（腹面、背面、尾ビレなど）で接触している例（186 episodes）も解析から除いた。図から、鏡像関係にある位置関係間では F-B rubbing を行う難しさは同じと考えられるにもかかわらず、鏡像関係にある 4 組の位置関係 （A–B, C–D, E–F, G–H）の全てにおいて、Rubber が左ヒレを使用する位置関係（A, C, E, G）の方が多かった。これに対し Rubbee には一貫した左右性が見られず、Rubber に対して右側を向けている位置関係が多い組み合わせ（A–B, E–F）と、左側を向けている位置関係がが多い組み合わせ（C–D, G–H）の両方があった。

つまり、この行動において、Rubber は明らかな左側偏向を示すのに対し

て、Rubbee には一貫した左右性が見られなかった。また、特に少ない組み合わせがいくつかあった（D: 0 episodes, H: 5 episodes）。

Figure 4-4 の Table は、この行動中 Rubber が左右どちらのヒレを使用し、Rubbee が体の左右どちらの側面を接触させていたかの組み合わせを示す。8 つの位置関係は、ヒレと接触サイドの組み合わせによって、左ヒレ - 右サイド（LR combination, A と E）、左ヒレ – 左サイド（LL combination, C と G）、右ヒレ – 右サイド（RR combination, D と H）、右ヒレ – 左サイド（RL combination, B と F）の 4 つに分類できた。この図から Rubber は、相手の右サイドをこする時だけ、右ヒレよりも左ヒレを有意に多く使用したことがわかる（RR と LR combinations, right: 5/left: 157 episodes）。一方、相手の左サイドをこする時は、使用するヒレに有意な左右差はなかった（RL と LL combinations, right: 63 / left: 63 episodes）。加えて、Rubbee は Rubber の左ヒレに接触する時には、左サイドよりも右サイドで接触することが多いのに対して（LR と LL combinations, right: 157 / left: 63 episodes）、Rubber の右ヒレに接触する時には逆の偏りを示した（RR と RL combinations, right: 5 / left: 63 episodes）。これらの結果は、この行動で見られる左右性が、Rubber だけの左右性（ヒレ使用または目使用）や、Rubbee だけの左右性（目使用）では説明できないことを示している。つまり、Figure 4-4 の結果は、「F-B rubbing の左右性は、Rubber の左右性と Rubbee の左右性の相互作用による」ことを示唆している。

また、この図は特に少なかった 2 つの位置関係（D と H）が、いずれも RR combination であることも示している。このような結果は、「Rubber と Rubbee の両方が左サイド偏向を持つ」と仮定したときだけ説明できる。もし両方のイルカが右サイド偏向を示すならば、LL combination が最も少なくなるはずであり、もし Rubber と Rubbee が逆の偏向を示すならば、LR または RL combination が最も少なくなるはずだからである。また、この図は、Rubber と Rubbee のいずれに

おいても、左サイドを相手に向けることが有意に多いのは、相手が左サイドを向けていない位置関係のときのみであることを示している（Rubber の場合は RR と LR combinations; right: 5（D+ H） / left: 157（A + E） episodes, Rubbee の場合は RR と RL combinations; right: 5（D+ H） / left: 63（B + F） episodes）。以上の結果はいずれも、F-B rubbing を適切に行うためには、「少なくともどちらか一方の個体が体の左サイドを相手に向けている必要がある」ことを示唆している。

### 4.3.2 F-B rubbing 中の Rubbee による位置の選択

F-B rubbing 中の位置関係は、相手に接近してこの行動を始める開始個体が決定していると考えられる。F-B rubbing が開始されるとき、Rubbee になる個体が Rubber の下を横切ってわざわざ Rubber の遠い側の体側面へまわりこむことがよくあった。これは Rubbee が Rubber の体側面を選択している可能性を示唆している。このようなまわりこみがみられた事例 20 episodes 中、18 episodes で、Rubbee は Rubber の右サイドから左サイドへまわりこんだ。逆に、左サイドから右サイドへまわりこんだのは 2 例だけだった。これらの事実は、イルカは Rubbee になる時、「Rubber の左サイドを選択する」傾向があることを示唆している。

F-B rubbing は Rubbee が開始することが多かった。F-B rubbing の始まりが撮影できた 130 episodes のうち、98 episodes で Rubbee が Rubber に接近し F-B rubbing を開始した。Rubber が開始した 32 episodes の F-B rubbing （performed by 26 identified individuals, mean±SD: 1.23±0.65 episodes per individual）では、Rubber は右サイド（14 episodes）よりも少しだけ多く左サイド（18 episodes）を相手に向けたが、有意な差ではなかった（Wilcoxon’s signed-ranks test: R = 128.50, N = 26 individual rubbers, P = 0.38）。これに対し、Rubbee が開始した 98 episodes の F-B rubbing（performed by 66 identified rubbees, mean±SD: 1.48±0.88 episodes per individual）では、Rubbee は Rubber の左サイドに接触することが有意に多かった

（left: 75 episodes, right: 23 episodes, Wilcoxon’s signed-ranks test: R = 429.50, N = 66 individual rubbees, P < 0.001）。これらの結果は、「F-B rubbing でみられる Rubber の左サイド偏向は、Rubbee による位置選択によって強められている」ことを示唆している。

### 4.3.3 運搬行動における左右性

撮影された 32 episodes の運搬行動では、15 episodes で左胸ビレが、17 episodes で右胸ビレが使用された。識別個体 19 頭が参加した 24 episodes（mean±SD: 1.26±0.56 episodes per individual）では、15 episodes は左胸ビレ、9 episodes は右胸ビレが使用された。つまり運搬行動においては、胸ビレ使用の有意な左右差はみとめられなかった（Wilcoxon’s signed-ranks test, R = 60.0, N = 19 individuals, P = 0.28）。

### 4.4.4 詮索行動中の目使用の左右性

504 分のビデオ映像中には、543 episodes の詮索行動が記録されていた。識別個体 78 頭のによって行われた 269 episodes（mean±SD: 3.45±3.64 episodes per individual）では、左目（154 episodes）が右目（115 episodes）よりも有意に多く使用された（Wilcoxon’s signed-ranks test, R = 887.0, N= 78 individuals, Z = 2.24, P = 0.025）。この結果は、詮索行動の開始時の目使用に個体群レベルの偏向があることを示唆する。

## 4.4 考察

### 4.4.1 F-B rubbing の左右性

本研究の結果から、F-B rubbingにおいて、Rubberの接触サイドは個体群

レベルで左に偏ることが示された。これは、野生鯨類の社会行動に個体群レベルの左右性があることを示した初めての報告である。これに対して、Rubbeeの接触サイドには有意な左右性は確認されなかった。しかしながら、F-B rubbing中の位置関係の解析から、この行動で見られる左右性は、Rubberの左右性だけではなく、RubberとRubbee両者にみられる、左サイドを相手に向ける傾向の相互作用によって引き起こされることが示唆された。

この左右性の原因は、F-B rubbing中に相手を見るために使用する目の左右性である可能性が高い。Figure 4-4に示した結果は、両個体に相手を左目で見る傾向があり、適切なF-B rubbingを行うためには、少なくともどちらか一方が左目で相手を見る必要があると考えた時に、よく説明できる。詮索行動時の目使用に、有意な左目偏向が示された事実も、この考えを支持している。

観察数が特に少なかった2つの位置関係（DとH, RR combination）は、両者ともに相手に右側を向けているため、左目で相手を見ることができないので、まれにしか起こらなかったと考えられる。また、RubberもRubbeeも、相手が左目を使えない位置関係のときにだけ、左目を相手に向けることが多かった（RR and LR combinations for the rubbers, RR and RL combinations for the rubbees）。一方、相手が左目を使える位置関係では、Rubberには左右性が見られず（RL and LL combinations）、Rubbeeは組み合わせによって逆の左右性を示した（LLとLR combinationsでは右サイド偏向、RRとRL combinationsでは左サイド偏向）。1頭だけが左目を使える組み合わせでは、Rubberが左目を使える組み合わせ（LR combination, 157 episodes）の方が、Rubbeeが左目を使える組み合わせ（RL combination, 63 episodes）よりも有意に多かった。これは、この行動においては「Rubberが主に相手をモニタリングしている」ことを示唆している。

Rubberの左サイド偏向は、「左目使用の偏り」、または、「左ヒレ＋左目使用の偏り」に起因する可能性がある。しかし、Rubberの「左ヒレ＋左目使用

の偏り」が原因ならば、Rubbeeが左目を使える位置関係（Rubberは左目を使っても右目を使ってもどちらでもよい状態）において、Rubberが左ヒレを使えるLL combination（63 episodes）が、RL combination（63 episodes）よりも多くなるはずだが、両組み合わせの頻度に差はなかった。さらに、F-B rubbingと同じく胸ビレの精確なコントロールが必要だと思われる運搬行動においても、ヒレ使用に左右性は見られなかった。したがって、F-B rubbingにおけるRubberの左サイド偏向は、左ヒレ使用の偏りではなく、「左目」使用の偏向性に起因する可能性が高い。

本研究によって、F-B rubbing中、RubberとRubbee両方に左目使用の偏向があること、Rubberが左サイドを相手に向ける例が多いことから、主にRubberが左目で相手をモニタリングしていることが示唆された。そしてこの両個体の目使用の左右性の相互作用が、F-B rubbingで現れた左右性の原因であることが示唆された。

### 4.4.2 様々な動物種の目使用の左右差

様々な脊椎動物種で、見慣れた同種他個体の認識には、左目や左半視野（右脳）を使用する傾向があるという報告がなされてきた（Bisazza *et al.* 1998）。たとえば、数種のサカナは自分の鏡像を凝視する際に左目偏向を示す（Sovrano *et al.* 2001; Sovrano *et al.* 1999）。また、ヒヨコは見慣れた同種他個体を識別する際、左目優位を示す（Vallortigara 1992; Vallortigara and Andrew 1991）。ヒツジは見慣れた同種他個体の顔を識別する際に、左半視野優位を示すことが知られている（Peirce *et al.* 2000）。さらに、脳の左右半球を分割したサル（*Macaca mulatta*）は、同種他個体の顔の識別について、左目優位を示し（Hamilton and Vermeire 1988）、チンパンジーもヒトの顔を認識する際、左半視野優位を示すことが報告されている（Morris and Hopkins 1993）。これらの結果は、多くの脊椎動物で同種

他個体を見る行動が右脳に支配されていることを示唆している。
このような目使用の左右性は、目が側面を向き、視神経が完全交叉していて右脳と左脳の交連システムが比較的小さい鳥類、魚類、爬虫類において、特に顕著であると報告されてきた（Bisazza *et al.* 1998）。したがって、目が側面を向き、完全交叉した視神経（Ridgway 1986; Tarpley *et al.* 1994）と小さな脳梁（Marino *et al.* 2001; Ridgway 1990）を持つハンドウイルカも、顕著な目使用の偏向を示す可能性が高い。

ハンドウイルカは、これまで、自発的な目使用時や対象物を注視する際、右目を用いる傾向があると報告されてきた（Ridgway 1986; Yaman *et al.* 2003）。しかし、定量的な解析は行われていない。Clapham *et al.*（1995）は、野生のハンドウイルカ（*T. truncatus*）が、サカナを追い込むために右側を下にして浜に乗り上げるのは、右目でサカナを見ることに起因するのではないかと考察しているが、魚を右目で見ているという証拠があるわけではない。また、ハンドウイルカは視覚による空間弁別（Kilian *et al.* 2000）、パターンの弁別（Von Fersen *et al.* 2000; Yaman *et al.* 2003）、数的能力を用いる課題（Kilian *et al.* 2005）において、右目優位を示すことが報告されている。これらの課題に対する右目優位は、例外的である。すなわち、多くの哺乳類は、これらの課題において左目（または左半視野）優位を示す（ヒト, Hausmann and Güntürkün 1999; ネコ, Lorincz and Fabre-Thorpe 1996; ネズミ, Bianki 1983）。

いくつかの動物種では、行う課題によって優位な目が異なると報告されてきた。例えば、脳の左右半球を分割したサルは同種他個体の認識には左目優位を示し、線の向きの識別には右目優位を示す（Hamilton and Vermeire 1988）。ブッシュベイビー（*Otolemur garnettii*）は、見慣れた刺激を見るには左目偏向を示し、新奇な刺激を見るときは右目を使用する傾向がある（Rogers *et al.* 1994）。また、ヒトでは、単語を決定する課題と図形を比較する課題は右半視野優位、

顔の弁別課題は左半視野優位であると一般的に報告されてきた（Hausmann and Güntürkün 1999）。したがって、イルカはF-B rubbing時の同種他個体の認識においては左目優位、その他の課題では右目優位である可能性はある。しかし現在のところ、彼らが同種他個体を認識において、どちらの目に偏向があるかは明らかになっていない。

鯨類では、胸ビレを使用する2つの行動において、逆の左右性が報告されている。オトナのイロワケイルカ（*Cephalorhynchus commersonii*）の多くは左ヒレの前縁部にのこぎり状の切れ込みを持ち（Goodall *et al.* 1988）、飼育オトナオス２個体はメスにタッチする際、圧倒的に左ヒレを多く使用したことが報告されている（Johnson and Moewe 1999）。これに対し、ザトウクジラ（*M. novaeangliae*）は、胸ビレで水面を叩く（flipper slap）際、個体群レベルで右サイドの偏向を示す（Clapham *et al.* 1995）。イロワケイルカの接触行動の偏向は、F-B rubbing同様、この行動中に相手を左目で見る必要があると考えられるので、目使用の左右差に起因する可能性がある。これに対し、ザトウクジラはflipper slapのときに同種他個体を見る必要があるかどうかは不明である。しかし、もし彼らがこの行動中に水中の同種他個体を見る必要があるのなら、右ヒレでslapしている間は、水面下を向いている左目を使用している可能性がある。

### 4.4.3 F-B rubbingの左右性におけるRubbeeの選択の効果

F-B rubbing中の位置関係が決まる過程の分析結果は、RubbeeがRubberの左サイドを選択する傾向があることを示唆した。したがって、Rubberの左サイド偏向は、Rubbeeによる左サイド選択によって強化されていると考えられる。Rubberの強い左サイド偏向は、F-B rubbingがRubbeeによって開始されたときだけにみられた事実も、この考えを支持している。本研究によって、F-B rubbingで見られる左右性は、両個体の左目使用偏向が原因であることが示唆されたが、詮

索行動中の左目偏向は、F-B rubbingでRubberに見られた顕著な左サイド偏向を説明するほど、大きな偏りはではないように見えた。これらの結果も、F-B rubbingでみられたRubberの左サイド偏向が、Rubbeeの位置選択によって強められていることを示唆している。

左ヒレで行われるF-B rubbingのほうが、右ヒレで行われるF-B rubbingよりも持続時間が有意に長い。このことから、Rubbeeがより長いrubbingを求めることが、Rubberの左サイドを選ぶ理由のひとつとして考えられる。F-B rubbingの詳細な機能はまだ明らかではないが、本研究によって、F-B rubbing中に、Rubbeeが摩擦を伴う接触によって何らかの利益（例, 体表面のケアや気持ちよさ）を受けていることが示唆された。したがって、イルカはより良くより長いrubbingを確保し、より多くの利益を受けるために、相手の左サイドを選択するよう学習した可能性がある。

本研究によって、鯨類の社会行動の個体群レベルの左右性が初めて明らかになった。また、この左右性が、イルカが仲間を認識する際の左目優位、つまり脳機能の左右性に起因していることが示唆された。さらに、F-B rubbing の強い左サイド偏向は、動作主体（Rubber）の脳機能の左右性に加えて、他個体（Rubbee）の選択によって強められるという、興味深い可能性も示された。イルカは左サイドに接触すれば長くこすってもらえると学習した可能性が考えられる。そのほかにも、左ヒレの方が rubbing を行いやすいだろうという相手の立場に立った考えからそうしている（心の理論）可能性や、左サイド選択は本個体群特有の F-B rubbing の形式、すなわち文化（遺伝子に寄らずに伝播する行動）である可能性が考えられる。これらを検証するには、F-B rubbing の行動発達や、個体レベルの左右性の解析（左目偏向の個体の行動と、右目偏向の個体の行動の比較）、地域間比較が必要となるだろう。

# 第5章 野生ミナミハンドウイルカにおける呼吸同調を伴う群れ遊泳

## 5.1 序論

イルカにとって、最も基本的な社会行動（相手のある行動）は一緒に泳ぐことである。しかしながら、イルカ類は海中という観察困難な環境に生息し、時には高速で移動するため、群れ遊泳の観察・記録は一般に困難であり、解析の手がかりも得にくい。また、一緒に泳ぐ行動（群れ遊泳）には、単に複数個体が時間的・空間的に固まりを維持している段階のものから、共同で採餌する時の群れ遊泳や子供を守るための群れといった、共通の目的を達成するために動きを高度に同調・組織化させているものまで、行動の同調の程度が異なる様々な段階のものがあると考えられる。

そこで本研究では、御蔵島周辺の野生ミナミハンドウイルカ個体群を対象に、群れ遊泳のなかでも、特に呼吸同調を伴う群れ遊泳行動に注目して分析を行った。呼吸同調を伴う群れ遊泳では、おそらく参加個体がそれぞれ相手の動きを認識しながら、意図的に行動を同調させていると考えられる。また、呼吸時には必ず水面に出るので観察が比較的容易であること、個体間距離や個体の位置関係などを呼吸の瞬間を基準にして記録できること、呼吸間隔（呼吸ラグ）を行動の同調の程度の指標として利用できることなど、解析上の利点も多い。本研究では主に、特に多く記録されたペア（２個体）による呼吸同調を伴う群れ遊泳（ペア遊泳）の分析を行った。

## 5.2 方法

### 5.2.1 調査地および調査期間・観察個体群・観察手続き

第 2 章参照。本研究では、2000 年、2001 年、2003 年、2004 年の 6 月から 10 月までに撮影したビデオデータを用いた。

### 5.2.2 行動の定義

ある個体が呼気を開始してから 2 秒以内に他の個体が呼気を開始した場合を、呼吸同調と定義した（Fig. 5-1）。呼吸ラグは、先に呼吸する個体（個体１）が呼気を開始してから、後に呼吸する個体（個体２）が呼気を開始するまでの間とし、1/30 秒単位で計測した。呼吸同調時の２個体の体の向きは、個体が同じ方向を向いている「同方向」と「その他」の二つに分類した（Fig 5-2）。

呼吸同調時の位置関係は、個体１が呼気を開始した瞬間に、個体２が、どこに位置するかを記録した（Fig. 5-3）。位置関係は、個体１を中心とし、個体２の背ビレが個体１の背ビレよりも前方にある場合は front、後方にある場合は back、左にある場合は left、右にある場合は right、背ビレの前後がそろっている場合は Parallel、背ビレの左右がそろっている場合は Tandem とした。

呼吸同調時の個体間距離は、個体１の体長 ×（体幅＋胸ビレ）のマスを指標とした。個体１が呼気を行った瞬間に、個体２が個体１のいるマスからいくつ離れたマスに位置するのかを記録し、縦方向と横方向のマス数の和を個体間距離として記録した（Fig. 5-4）。

ペアの行動状態は、方向が定まった遊泳の Traveling、人のまわりを回ったり人へクリックスを発したりする Inquiring、交尾姿勢で体を接触させる Mounting、flipper rubbing や身体的接触を行う Contact、授乳をする Lactation、体軸を海底方向へ向け潜行する Diving の 6 つに分類した。

自分の子以外の子とペア遊泳するメスを escort と定義した。母子ペアや

escort と子のペアの位置関係は、子が相手の背ビレ横近くを並行に泳ぐ状態を echelon position、子が相手の腹面に背面をつけるように泳ぐ状態を infant position、その他を other position と定義した（Fig. 5-5）。

## 5.3 結果

### 5.3.1 呼吸同調を伴う群れ遊泳の概要的記載

呼吸同調を伴う群れ遊泳は、1338 episodes ビデオ撮影された（ペア: 1121 episodes, トリオ: 109 episodes, ３頭以上: 108 episodes）。これらの群れ遊泳は、2 頭から少なくとも 8 頭で行われた（8 頭での同調は年長ワカオス集団による 1 例）。本研究では、全ての個体が個体識別できた例のみを解析した。特に多く記録されたペアによる呼吸同調を伴う群れ遊泳（ペア遊泳）を行った個体の性と成長段階の組み合わせを Table 5-1 に示す。母子のペア遊泳は、375 episodes 観察された（62 ペア, 1 ペアあたり平均[±SD] 6.04±5.50 episodes）。そのうち母とコドモのペアは 251 episodes、母と当歳児のペアは 124 episodes であった。母子ペア以外の観察例は 326 episodes 記録され、137 個体（1 個体あたり平均[±SD] 4.76±4.08 episodes）が参加した。

ペア遊泳時の個体間距離は、0-8（平均[±SD] 1.31±0.99）単位だった。また、ペア遊泳時の呼吸ラグは 0-1.8（平均[±SD] 0.56±0.43）秒だった（N = 403 episodes）。

ペア遊泳は、Traveling、Inquiring、Mounting、Contact、Lactation、Diving、すべての行動状態において生起した。ほとんどの場合、個体 1 と個体 2 は呼吸前後に同じ行動をしており（581 episodes 中 80%）、呼吸前後ともそれぞれ違う行動に参加しているのに、呼吸のみ同調している例はまれであった（581 episodes 中 3%）。

ペア遊泳時に観察された呼吸行動は、水面に出る前に息を吐くのため泡が見える Bubble type と、水面に出た後に息を吐くため泡が見えない Surface type の 2 種類に分類することができたが、その大部分が Bubble type だった（1248 episodes 中 77.2%, 個体識別できた個体の呼気のみ）。

### 5.3.2 ペア遊泳時の隊形

ペア遊泳の呼吸同調時、ほとんどの場合、２個体はほぼ同一平面上で同じ方向を向き（689 episodes 中 99%）左右に並ぶ隊形をとっていた（Fig. 5-2）。

Figure 5-3 は 2 個体の位置関係を示したものである。互いに相手の斜め前方（Front: 699 episodes 中 27%）や、斜め後方（Back: 59%）または真横（Parallel: 14%）に位置する隊形をとり、前後に並ぶ（Tandem: 0%）ことはなかった。また、隊形の先頭にいる個体が、先に呼吸することが多かった（699 episodes 中 59%）。すなわち、後から呼吸する個体（個体２）は、先行個体（個体１）の斜め後方に位置することが多かった。個体１に対する個体２の位置関係に、左（699 episodes 中 48%）と右（699 episodes 中 52 %）で有意な差はなかった（Wilcoxon's signed-ranks test, R = 4445.0, N = 167 個体２, P = 0.24, Fig. 5-3）。

### 5.3.3 ペア遊泳の相手

Table 5-1 は、ペア遊泳を行った個体の組み合わせを示したものである。ワカモノ、特にワカオスは同性・同成長段階の個体とペア遊泳することが最も多かった（ワカオス: 154 episodes 中 73.4%, ワカメス: 32.8%）。オトナメスも母子間のペア遊泳をのぞけば、オトナメス同士でのペア遊泳が最も多かった（81 episodes 中 44.4%）。一方、オトナオスはオトナメスとペア遊泳することが最も多かったが（25 episodes 中 36%）、オトナオス同士のペア遊泳も多かった（32%）。つまり、母子間のペア遊泳をのぞけば、オトナやワカモノによるペア遊泳の大

部分が同性・同成長段階の個体ペアによるものだった（74.9% of 267 episodes）。コドモと当歳児は、母親とペア遊泳することが最も多く（コドモ: 288 episodes 中 87%, 当歳児: 147 episodes 中 84%）、ついでワカメスとのペア遊泳（コドモ: 7.6%, 当歳児: 1.2%）が多かった。

呼吸同調時の個体間距離

Table 5-2 および Figure 5-6 は、各組み合わせの呼吸同調時の個体間距離を示したものである（9 episodes 以上観察された組み合わせのみ）。ペア遊泳時の個体間距離はペアの性と成長段階の組み合わせによって異なった。子を含むペア（平均[±SD] 1.04±0.87）は、オトナやワカモノの同性ペア（1.69±1.02）や異性ペア（1.85±1.10）と比べて、個体間距離が有意に小さかった（Mann–Whitney U-test, 同性ペア: $U = 28891.0$, $Z = 9.62$, $P < 0.001$, 異性ペア: $U = 4935.0$, $Z = 5.67$, $P < 0.001$）。中でも母子ペアは最も個体間距離が小さく（1.00±0.89）、escort とと子のペア（1.31±0.70）と比べても、有意に小さかった（Mann–Whitney U-test, $U = 7366.0$, $Z = 3.4$, $P < 0.001$）。同性ペアの個体間距離（1.69±1.02）は、異性ペア（1.85±1.10）より小さかったが、有意な差はなかった。同性ペアでも、メス同士のペア（1.36±0.70）は、オス同士のペア（1.90±1.13）に比べて、個体間距離が有意に小さかった（Mann–Whitney U-test, $U = 4659.0$, $Z = 3.52$ $P < 0.001$）。オトナの異性ペアの個体間距離は（2.63±1.51）同性ペア（1.69±1.02）よりもかなり大きかったのに対し、ワカモノの異性ペアの個体間距離（1.62±0.85）は、同性ペアと同程度であった。ただし、オトナ異性ペアとワカモノ異性ペアの個体間距離に有意な差はなかった。

２個体間の呼吸ラグ

Table 5-2 および Figure 5-7 に、各ペアにおける個体１と個体２の呼吸ラ

グを示す（ラグが精確に測定された例のみ採用）。ペア遊泳時の呼吸ラグも、ペアの性と成長段階の組み合わせによって異なった。子を含むペアと同性ペア、異性ペア間で、呼吸ラグには大きな差は見られなかった。しかし子を含むペアでも、母子ペア（平均[±SD] 0.58±0.42 秒）と escort と子のペア（0.41±0.36）のラグは有意に異なり、母子ペアの方が大きい傾向があった（Mann–Whitney U-test, U = 2763.5, Z = 2.25, < 0.05）。また、同性ペア内でも、メス同士ペアのラグ（0.40±0.32 秒）は、オス同士ペアのラグ（0.63±0.48 秒）よりも有意に短かった（Mann–Whitney U-test, U = 1412.0, Z = 2.62, P < 0.01）。一方、オトナ異性ペアと、ワカモノ異性ペアのラグに有意差はなかった。また、オトナ異性ペア・ワカモノ異性ペアのラグは、オス同士ペアやメス同士ペアのラグとそれぞれ比べても有意な差はなかった。

個体間距離と呼吸ラグの関係

Figure 5-8 にペアの個体間距離と呼吸ラグの関係を示す。ワカメスと当歳児のペアが距離もラグも最も小さかった。メスペアは距離もラグも小さい傾向があった。母子ペアは、距離は小さいがラグは大きかった。オスを含むペア（オス同士および異性ペア）は距離もラグも大きい傾向があった。個体間距離と呼吸ラグに有意な相関はなかった（順序ロジスティック回帰, カイ二乗値 0.21, P = 0.6）。

### 5.3.4 母子間ペア遊泳の特性

5.3.4.1 ポジションと呼吸の順番

Table 5-3 および Figure 5-9 は、母子の呼吸同調時における position と呼吸の順番の関係を示したものである。その他のポジションをのぞくと、当歳児（N）は、呼吸前に echelon position にいることが多く（124 episodes 中 39%）、コ

ドモ（J）は Infant position（251 episodes 中 48%）にいることが多かった。

Table 5-3 および Fig. 5-10 は母子ペアにおける呼吸の順番を示したものである。母子 62 ペアにおいて、母親が先に呼吸することが有意に多かった （79% of 375 episodes, Wilcoxon’s signed-ranks test, R = 96.0, N = 62 ペア, P < 0.001,）。当歳児ペアにおいても、コドモペアにおいても、コドモが echelon position にいる時は、呼吸の順番に有意な差はなかった。これに対し、コドモが Infant position にいる時、および、その他の position にいる時は、母親が先に呼吸する傾向があった（それぞれ binomial test, two-tailed, Table 5-3）。

5.3.4.2 ポジションと呼吸ラグの関係

子が Infant position にいる時（平均[±SD] 0.74 ±0.42 秒）のほうが、echelon position にいる時（0.39 ±0.34 秒）よりも、呼吸ラグが大きかった。呼吸ラグの違いは、当歳児やコドモといった子の成長段階ではなく、Echelon position と Infant position といったポジションの違いが反映されたものであることが示唆された（two-way ANOVA, p<0.001）。

## 5.4 考察

### 5.4.1 呼吸同調を伴う群れ遊泳時の隊形

ペア遊泳、特にオトナやワカモノのペア遊泳では、個体１と個体２は同じ方向を向いていて、個体２は個体１の斜め後ろに位置することが多かった。イルカは網膜の神経節細胞の高密度部位が眼底の前後に 2 箇所あることから、斜め前方と斜め後方が最もよく見えるといわれる（Murayama and Somiya 1998）。また、前後に並ぶ Tandem 隊形では、真正面の視野が狭いイルカにとっては、相手を見づらいだろう。これらのことから、互いに相手の斜め方向に位置する隊

形は、個体１にとっても個体２にとっても相手を視認しやすい位置と考えられる。よって、相手の呼吸を「目で確認」している可能性が考えられる。また、ペア遊泳時には呼気の気泡が白く目立つ B type の呼吸が多く観察された。イルカはこれを目視して相手の呼吸を認識している可能性もある。個体１に対する個体２の位置に左右差はなかった。したがって、もし、呼吸時に相手を視認しているとしても、この行動においては目使用の左右差はないと推測される。

その他に、前後に並ぶ Tandem 隊形が観察されず、斜めに並ぶ隊形が多く観察された理由としては、真後ろにいては先行個体の尾ビレのストロークによる水流の抵抗が大きいことが考えられる。また、他個体の斜め後ろに位置すると、移動コストを節約できるのかもしれない。たとえば渡り鳥は、斜めに連なる編隊で飛行することで、誘導抵抗を低減し、移動コストを下げているといわれる（Lissaman and Shollenberger 1970）。また、イルカは並行して泳ぐ他個体のクリックスを受信し、“盗み聞き”しているとも推測されている（Götz *et al.* 2005）。したがって相手の斜め後ろは、先行個体のクリックスを受信するのに、都合のよいポジションなのかもしれない。

母子ペアに多いポジションは infant postion と、echelon postion であった。一方、escort と子のペアでは、子が infant positon にいることはほとんどなく、echelon position にいる割合が、母子ペアよりも高かった。これは infant positon が授乳に関係した位置関係であるためだと考えられる。

### 5.4.2 ペア遊泳の組み合わせと個体間距離、呼吸ラグ

母子ペアを除くと、オトナやワカモノは、同性・同成長段階の個体とペア遊泳することが多く、それに加えてオトナオスはオトナメスと、ワカメスはコドモや当歳児とペア遊泳する頻度が高いことが明らかになった。一方、コドモと当歳児のペア遊泳は、ほとんどが母親と行われたが、ワカメスとのペア遊

泳も多かった。この結果は、これらの性と年齢群の組み合わせが一緒にいて行動を同調させていることが多いことを示唆している。たとえば、この結果は、コドモと当歳児は、母親以外にはワカメスと一緒に行動する傾向があるとする先行研究の結果 （原口 2005; 正木 2003）と一致する。また御蔵島個体群では、ワカメス・オトナメス・子を含む群れと、ワカオスの群れが多くみられることが報告されている（永田 2006）。したがって今回の結果は、ワカメスとオトナメスと子は同群内にいるにもかかわらずペア遊泳の相手が偏っており、母子やワカメスと子が特に一緒に行動するだけでなく、オトナメスはオトナメス同士、ワカメスはワカメス同士一緒に行動する傾向があることを示唆している。これは、ハンドウイルカの社会構造に関して従来あまり指摘されることのなかった、オトナやワカモノにおける同性同世代個体間の結びつきの強さ、特にオトナメスやワカメス同士の結びつきの強さを示唆する結果である。

ペア遊泳時の個体間距離や呼吸ラグも、個体間の親密さの指標と考えることができる。最も親密な関係にあると考えられる母子ペアで個体間距離が小さかった事実も、この考えを支持している。呼吸ラグは母子ペアより escort と子のペアで小さかったが、これは escort と子のペアでは、子が授乳と関係した infant position をとることが少ないためだと考えられる。子は infant postion にいると、母よりも水面から遠いため、呼吸ラグは echelon position のときより大きいからである。子が escort の infant position につくことが少ないことは、これまでにも報告されている（原口 2005）。

呼吸ラグは呼吸のタイミングの時間差を表しており、２個体の行動の同調の程度の指標と考えることもできる。個体間距離と呼吸ラグに有意な相関がなかったことは、個体間距離が離れていても、呼吸のタイミングを合わせた（息の合った）同調行動を行う場合や、逆に距離が近くても行動が同調していない場合があることを示唆している。したがって、個体間距離と呼吸ラグのいずれ

もが、オス同士ペアよりメス同士ペアで有意に小さかった事実は、同性同士が接近して互いに同調して行動する傾向が、オス間よりメス間に強いことを示唆している。また、ハンドウイルカは、オス同士で密接な連関を形成し（Connor *et al.* 1992）、メス同士はオスほど密接な絆をつくらないといわれてきた（Reviewed by Connor *et al.* 2000）。今回の結果は、オス同士は、絆が強く連関（同じ群れで発見される確率）が高くとも、メス同士より個体間の距離を大きく保って行動していることを示唆している。

個体間距離がオス同士ペアよりメス同士ペアで有意に小さかった理由として、オス間とメス間では、他個体の侵入を許容できない空間（パーソナルスペース, Hall 1966）の大きさが異なる可能性が考えられる。ハンドウイルカのメス同士は、相手の体側に胸ビレで接触しながら泳ぐ Contact swim という接触行動をしばしば行うが、この行動はほとんどメス同士にしかみられないことが報告されている（Connor *et al.* 2003）。このことも、メス同士のパーソナルスペースが、オス同士のそれより小さいという考えと一致する。ヒトでもパーソナルスペースはメス同士で小さく、オス同士で大きいといわれる（たとえば Baxter 1970）。

例数は少ないものの、オトナ異性ペアは、他の組み合わせにくらべ、個体間距離が非常に大きかった。これに対し、ワカモノ異性ペアの距離は、オスペアやメスペアのそれと同程度で、有意な差はなかった。まだ例数が少なく統計的に有意な差は検出されなかったが、性成熟したオトナ異性ペアと未成熟なワカモノ異性ペアでは、繁殖との関係で個体関係が異なり、個体間距離や呼吸ラグが異なる可能性がある。もし、このように、性成熟したオトナ異性ペアのペア遊泳に繁殖行動に関係したものがあるとすると、繁殖期・非繁殖期や個体の性周期などによって個体間距離や呼吸ラグが変化する可能性も考えられる。本調査の調査海域では、交尾行動が水中で観察されたことはほとんどない。し

たがって、繁殖行動やその季節性に関する情報は、まだほとんど得られていない。今後このような視点から異性間ペア遊泳の分析を行えば、これまで明らかでなかったオスの社会的性成熟期や繁殖行動の季節性に関する情報が得られる可能性がある。

# 第 6 章 総括

## 6.1 社会行動からみたイルカの個体間関係

本研究によって、F-B rubbing と呼吸同調を伴うペア遊泳という 2 つの親和的社会行動が、どちらも母子間以外では、同性同世代のオトナやワカモノ間で多く見られることが明らかになった。これは、ハンドウイルカの社会構造に関して従来あまり指摘されることのなかった、オトナやワカモノにおける同性同世代個体間の結びつきの強さを初めて定量的に示したものである。また、ペア遊泳時の個体間距離や呼吸ラグがオス同士ペアよりメス同士ペアで小さいことから、オス同士よりメス同士の方が、空間的にも密接し、行動の同調の程度が高いことが示唆された。これまでの、主に同伴関係を手がかりとしたハンドウイルカの社会構造に関する研究では、オス同士の絆の強さが多く報告され（Reviewed by Connor 2000）、メス同士はあまり強いつながりを持たない（たとえば Rogers *et al* 2004）とされてきた。しかし社会行動を手がかりとした本研究により、メス同士の絆が、これまで考えられてきた以上に強いことが示唆された。特に、本研究により、オトナメスとワカメスは同じ群れで行動することが多いにもかかわらず、オトナメスはオトナメス同士、ワカメスはワカメス同士で F-B rubbing やペア遊泳を行うことが多いことが示唆され、同世代間の結びつきの強さが明らかになった。このような関係は、従来の同伴関係の分析、つまり同じ群れで観察されたかどうかの分析だけでは検出できない。また、これまでの同伴関係にもとづく研究では、互いの求心力により同伴しているのか、それとも、単に一方の個体が相手につきまとっているのかといった、個体間の関係の方向性が明らかにできない。しかし、本研究によって「Rubber が Rubbee に何らかの利益を与える親和的な利他行動」であることが明らかになった F-B

rubbing のように、一方が相手に利益を与えるような方向性のある社会行動を詳しく分析すれば、個体間の関係の詳細がさらに明らかになるだろう。たとえば、本研究では、異性間の F-B rubbing ではオスが Rubber となることが多いことから、何らかの目的のためにオスがメスに利益を与えていることが示唆された。

本研究では、F-B rubbing やペア遊泳の社会的機能を明らかにしていない。今後、行動の文脈を分析することで、これらの行動の社会的機能を解明することは重要な課題のひとつである。これらの行動の社会的機能が明らかになれば、これらの行動を指標とした分析を進めることによって、これまで見えなかったイルカ類の個体間関係を、より詳細に明らかにすることができるだろう。

そして、これらの社会行動のデータを長期にわたって蓄積することで、個体間の関係が作られる過程も明らかにすることができるだろう。

## 6.2 社会行動と他個体認知

本研究によって、F-B rubbing というイルカの社会行動に、個体群レベルの左右性があることが初めて明らかになり、しかもこの左右性が、F-B rubbing 時にイルカが相手を左目で認識する傾向があること、すなわち脳機能の左右性に起因することが示唆された。ペア遊泳では、目使用の左右性は確認できなかったが、見慣れた同種他個体を見る時に左目を使う傾向は多くの脊椎動物で確認されている。もし、このような傾向がイルカにもあるとすると、このような視点からの分析は、彼らの社会行動を読み解く上で重要な手がかりとなる可能性がある。したがって、イルカ類に他個体認知の際の目使用の左右性があるかどうかを確認することは、今後の重要な課題の一つである。

さらに、F-B rubbing における強い左右性は、動作主体（Rubber）の脳機能の左右性に加えて、他個体（Rubbee）の選択によって生じていることも示唆された。Rubbee は、よりよい F-B rubbing を長く受けるために Rubber 左サイド

を選択することを学習した可能性がある。今後、F-B rubbing の発達を研究すれば、この可能性を検討できるだろう。その際、個々の相手の左右性を学習しているのか、個体群レベルの左右性を学習しているのかを明らかにするために、相手の左右性によって選択サイドを変えるどうかも検証する必要がある。また、この左右性が「Rubber の左右性を知っている」Rubbee の選択によって生じているとすると、この事実は、イルカが「相手は左サイドのほうが F-B rubbing を行いやすいだろう」という、他個体の心の状態を推測する能力を持っている証拠となるかも知れない。このような能力は「心の理論」とよばれ、一部の霊長類はこの能力を持つと言われている。近年、イルカも心の理論を持つ可能性が指摘されているが（たとえば Kuczaj *et al*. 2001）、まだ明確な証拠は得られていない。F-B rubbing の交換は互恵的利他行動の一種であると考えることもできるが、互恵的利他行動ができるのは心の理論を持っている動物だけであると指摘する研究者もいる（Conner and Norris 1982）。したがって、彼らが心の理論を持っている可能性は案外高いかもしれない。今後、このような認知学的視点から野生鯨類の社会行動の研究を進めれば、新たな知見が得られる可能性がある。

# 謝辞

本研究をすすめるにあたり、熱意あふれるご指導を賜りました幸島司郎先生に心から御礼申し上げます。おかげさまで、大変楽しく研究に打ち込むことができました。

篠原正典師匠には、フィールドの決定からテーマ決め、データの取り方からまとめ方まで終始お世話になり、幾度となく、暖かい励ましと、適切なご助言、時には叱咤激励をいただきました。心から感謝いたします。

イルカの観察にご協力いただきました、鴨川シーワールドの皆様に厚く御礼申し上げます。特に海獣課の皆様には大変お世話になりました。ありがとうございます。

御蔵島での調査では、御蔵島村の皆様に、生活全般において終始暖かいご指導・ご声援・ご協力を賜りました。ありがとうございます。特に、生活全般にわたり終始多大なるご支援と温かい励ましをいただいた廣瀬信郎氏、廣瀬せつ氏、廣瀬吉五郎氏、廣瀬シン氏に深く感謝するとともに、厚く御礼申し上げます。ウォッチング船に快く乗せてくださった船長の廣瀬信郎氏、栗本道雄氏、廣瀬惣次氏、廣瀬芳則氏、加藤啓司氏、廣瀬元氏、廣瀬正一氏、廣瀬吉彦氏、大森航平氏とガイドの皆様に、深謝申し上げます。調査に際し、多くのご助言・ご協力を賜った御蔵島イルカ協会理事の皆様、御蔵島観光案内所の皆様に感謝いたします。とくに菱井徹氏と小木万布氏には、幾度となく叱咤激励をいただきました。心から感謝いたします。貴重な個体識別調査のデータを提供してくださった御蔵島バンドウイルカ研究会の皆様、皆様のおかげで、私は本研究を遂行することができました。心から感謝いたします。とくに 2000・2001 年度ボランティアの皆様とは、調査の苦楽を分かち合うことができました。ありがとうございます。

イルカの情報を提供してくださった高縄奈々氏、正木慶子氏をはじめとする御蔵島で研究を行う皆様、撮影機材を貸与してくださった下牧麻穂子氏、小木万布氏、菱井徹氏、篠原正典氏、データ解析作業を手伝ってくださった正木慶子氏、今村綾美氏、髙田由佳氏、長谷川晃子氏、酒井啓行氏、山本知里氏、山本友紀子氏、小川有紀氏、木村康香氏、次郎丸光帆氏、佐藤晴香氏、赤井絵里香氏、観察情報を提供してくださった松尾総一郎氏、ビデオデータを提供してくださった竹内佑紀氏に深く感謝いたします。

武田庄平先生、キャサリン・ダジンスキー氏、佐藤克文氏には、熱心なご指導・ご助言を賜りました。誠にありがとうございます。鯨類研究へ導いてくださった村山司先生に深謝いたします。多くの励ましをくださった関口雄祐氏、三谷曜子氏をはじめとする海棲哺乳類研究者の皆様、切磋琢磨し励ましあった東鯨倶楽部の皆様、京大海豚組の皆様、海棲哺乳類を学ぶ学生の皆様に感謝の意を表します。

幸島研究室の皆様、幸島和子さんには、5 年間にわたり本当にたくさんのご支援をいただきました。また、皆様と一緒に学生生活をとても楽しく過ごすことができました。本当にありがとうございます。

いつもあたたかく見守り、一番の味方でいてくれた家族に感謝します。
本当にありがとう。

研究計画から学会発表、博士論文の構成にいたるまで、
終始、熱意あふれる助言をくださり、
そして、研究への情熱と研究の楽しさを教えてくれた
わが夫、森阪匡通に感謝します。

最後に、御蔵の海とイルカ達に感謝します。
これからも、どうかよろしく。

2006 年 5 月

# 引用文献


Akamatsu, T. D. Wang, K. Nakamura, and K. Wang. 1998. Echolocation range of captive and free-ranging baiji (*Lipotes vexillifer*), finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides*), and bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Journal of the Acoustical Sociery of America 104:2511-2516.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49:227-267.

Barrett, L. S. Henzi, T. Weingrill, J. Lycett, and R. Hill. 1999. Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 266:665-670.

Bateson, G. 1974. Observations of a cetacean community. Pages 146-165 *in* J. McIntyre, ed. Mind in the waters. Charles scribner's Sons, NY.

Baxter, J.C. 1970. Interpersonal spacing in natural settings. Sociometry 33:444-456.

Bianki, V.L. 1983. Hemisphere lateralization of inductive and deductive processes. International Journal of Neuroscience 20:59-73.

Bisazza, A. L.J. Rogers, and G. Vallortigara. 1998. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 22:411-426.

Clapham, P.J. E. Leimkuhler, and B.K. Gray. 1995. Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? Animal Behaviour 50:73-82.

Connor, R. 2002. Ecology of group living and social behaviour. Pages 353-370 *in* A.R. Hoelzel, ed. Marine mammal biology: An evolutionary approach. Blackwell, UK.

Connor, R.C. J. Mann, and J. Watson. 2003. A sex-specific affiliative contact behavior in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops* sp. 15th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals.

Connor, R.C. and K.S. Norris. 1982. Are dolphins reciprocal altruists? American Naturalist 119:358-374.

Connor, R.C. R.A. Smolker, and A.F. Richards. 1992. Dolphin alliances and coalitions. Pages 415-443 *in* A.H. Harcourt and F.B.M. deWaal, eds. Coalitions and alliances in humans and other animals. Oxford University Press, NY.

Connor, R.C. R.S. Wells, J. Mann, and A.J. Read. 2000. The bottlenose dolphin: Social Relationships in a Fission-Fusion Society. Pages 91-126 *in* J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack and H. Whitehead, eds. Cetacean societies: field studies of dolphins and whales. The University of Chicago Press.

Defran, R.H. and K. Pryor. 1980. The behavior and training of cetaceans in captivity. Pages 319-362 *in* L.M. Herman, ed. Cetacean behavior: mechanisms and functions. Wiley-Interscience, NY.

Dudzinski, K.M. 1998. Contact behavior and signal exchange in Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*). Aquatic Mammals 24:129-142.

Dudzinski, K.M. M. Sakai, K. Masaki, K. Kogi, T. Hishii, and M. Kurimoto. 2003. Behavioural observations of bottlenose dolphins towards two dead conspecifics. Aquatic Mammals 29:108-116.

Dunbar, R.I.M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. Folia Primatologica 57:121-131.

Goodall, R.N.P. A.R. Galeazzi, and A.P. Sobral. 1988. Flipper Serration in *Cephalorhynchus commersonii*. Reports of the International Whaling Commission (Special issue):161-171.

Götz, T. U.K. Verfuß, and H.-U. Schnitzler. 2005. 'Eavesdropping' in wild rough-toothed dolphins (*Steno bredanensis*)? Biology Letters 2:5-7.

Hall, E.T. 1966. The Hidden Dimension. Doubleday and Company, Inc, NY.

Hamilton, C.R. and B.A. Vermeire. 1988. Complementary hemispheric specialization in monkeys. Science 242:1691-1694.

原口涼子. 2004. ミナミハンドウイルカ(*Tursiops aduncus*)における allomaternal care の行動及び血縁解析. 東京農工大学卒業論文.

Hart, B.L. and L.A. Hart. 1992. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. Animal Behaviour 44:1073-1083.

長谷川晃子. 2001. 伊豆諸島御蔵島のバンドウイルカ(*Tursiops* sp.)の生態研究. 東京水産大学卒業論文.

長谷川篤. 2003. 御蔵島周辺海域に生息するミナミバンドウイルカの日中の群れ行動に関する研究. 三重大学修士論文.

Hausmann, M. and O. Güntürkün. 1999. Sex differences in functional cerebral asymmetries in a repeated measures design. Brain and Cognition 41:263-275.

Hemelrijk, C. and A. EK. 1991. Reciprocity and Interchange of Grooming and Support in Captive Chimpanzees. Animal Behaviour 41:923-935.

Henzi, S.P. and L. Barrett. 1999. The value of grooming to female primates. Primates 40:47-59.

Herman, L.M. and W.N. Tavolga. 1980. The Communication Systems of Cetaceans. Pages 149-209 *in* L.M. Herman, ed. Cetacean behavior: mechanisms and functions. Wiley-Interscience, NY.

Hicks, B.D. D.J.S. Aubin, J.R. Geraci, and W.R. Brown. 1985. Epidermal growth in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. Journal of Investigative Dermatology 85:60-63.

Hoese, H.D. 1971. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. Journal of Mammalogy:222-223.

Hoyt, E. 1981. Rubbing beach. Pages 175-187 *in* E. Hoyt, ed. Orca: The whale called killer. Camden house.

今村綾美. 2000. 伊豆諸島御蔵島周辺海域に生息するバンドウイルカ(*Tursiops truncatus aduncus*)個体群の生態学的研究. 東京水産大学卒業論文.

Johnson, C.M. and K. Moewe. 1999. Pectoral fin preference during contact in Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*). Aquatic Mammals 25:73-77.

Johnson, C.M. and K.S. Norris. 1994. Social Behavior. Pages 243-286 *in* K.S. Norris, B. Würsig, R.S. Wells and M. Würsig, eds. The Hawaiian spinner dolphin. University of California Press, CA.

Kakuda, T. Y. Tajima, K. Arai, K. Kogi, T. Hishii, and T.K. Yamada. 2002. On the Resident "Bottlenose Dolphins" from Mikura Water. Memoirs of the National Science Museum, Tokyo 38:255-271.

Kasuya, T. and D.W. Rice. 1970. Notes on baleen plates and on arrangement of parasitic barnacles of gray whale. Scientific reports of the Whales Research Institute 22:39-43.

加藤英弘. 2000. ニタリクジラの自然誌: 土佐湾にすむ日本の鯨. Pages 304-305. 平凡社.

Keverne, E.B. N.D. Martensz, and B. Tuite. 1989. Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. Psychoneuroendocrinology 14:155-161.

Kilian, A. L. von Fersen, and O. Güntürkün. 2000. Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Behavioural Brain

Research 116:211-215.

Kilian, A. L. von Fersen, and O. Güntürkün. 2005. Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin. Behavioural Processes 68:179-184.

岸田拓士. 2001. ハンドウイルカの rubbing 行動. 京都大学修士論文.

小木万布. 2001. 御蔵島周辺海域におけるイルカウオッチング活動とバンドウイルカの行動との関係. 三重大学修士論文.

Kogi, K. T. Hishii, A. Imamura, T. Iwatani, and K. Dudzinski. 2004. Demographic parameters of indo-pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura island, Japan. Marine Mammal Science 20:510-526.

Krützen, M. L. Barre, R. Connor, J. Mann, and W. Sherwin. 2004. 'O father: where art thou?' - Paternity assessment in an open fission-fusion society of wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Shark Bay, Western Australia. Molecular Ecology 13:1975-1990.

Kuczaj, S. K. Tranel, M. Trone, and H. Hill. 2001. Are animals capable of deception or empathy? Implications for animal consciousness and animal welfare. Animal Welfare 10:S161-S173.

LeDuc, R.G. Perrin, W. F. and Dizon, A. E. 1999. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome *b* sequences. Marine Mammal Science 15:619-648.

Lissaman, P.B.S. and C.A. Shollenberger. 1970. Formation flight of birds. Science 168:1003-1005.

Lorincz, E. and M. Fabre-Thorpe. 1996. Shift of laterality and compared analysis of paw performances in cats during practice of a visuomotor task. Journal of Comparative Psychology 110:307-315.

Lusseau, D. K. Schneider, O. Boisseau, P. Haase, E. Slooten, and S. Dawson. 2003. The

bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations - Can geographic isolation explain this unique trait? Behavioral Ecology and Sociobiology 54:396-405.

Mann, J. R.C. Connor, L.M. Barre, and M.R. Heithaus. 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. Behavioral Ecology 11:210-219.

Mann, J. and B.B. Smuts. 1998. Natal attraction: allomaternal care and mother-infant separations in wild bottlenose dolphins. Animal Behaviour 55:1097-1113.

Mann, J., and B.B. Smuts. 1999. Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.). Behaviour 136:529-566.

Marino, L. 2004. Dolphin cognition. Current Biology 14:R910-R911.

Marino, L. K.D. Sudheimer, T.L. Murphy, K.K. Davis, D.A. Pabst, W.A. McLellan, J.K. Rilling, and J.I. Johnson. 2001. Anatomy and three-dimensional reconstructions of the brain of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from magnetic resonance images. Anatomical Record 264:397-414.

Martin, A. 1990. Whales and dolphins. Salamander Books, UK.

正木慶子. 2003. バンドウイルカのコドモの発達に伴う母子間距離と位置関係の変化. 三重大学修士論文.

宮迫真代. 2006. 野生ミナミバンドウイルカ(*Tursiops aduncus*)における糞中ステロイドホルモン測定法の確立に関する研究. 東京農工大学卒業論文.

Mooring, M.S. and B.L. Hart. 1992. Reciprocal allogrooming in dam-reared and hand-reared impala fawms. Ethology 90:37-51.

森阪匡通. 1999. 小笠原と御蔵島におけるハンドウイルカのホイッスルの地域間差異. 京都大学卒業論文.

森阪匡通. 2001. ハンドウイルカ(*Tursiops* sp.)の音声の地域間差異と初期音声発

達について. 京都大学修士論文.

森阪匡通. 2005. 制約条件から見たハクジラ亜目のコミュニケーション音のデザイン. 京都大学博士論文.

Morisaka, T. M. Shinohara, F. Nakahara, and T. Akamatsu. 2005a. Geographic variations in the whistles among three Indo-Pacific bottlenose dolphin *Tursiops aduncus* populations in Japan. Fisheries Science 71:568-576.

Morisaka, T. M. Shinohara, F. Nakahara, and T. Akamatsu. 2005b. Effects of ambient noise on the whistles of Indo-Pacific bottlenose dolphin populations. Journal of Mammalogy 86:541-546.

Morisaka, T. M. Shinohara, and M. Taki. 2005. Underwater sounds produced by neonatal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): II. Potential Function. Aquatic Mammals 31:258-265.

盛田祐加. 2002. 鯨類の卵巣および胎盤に関わる生殖ホルモンについて. 三重大学修士論文.

Morris, R.D. and W.D. Hopkins. 1993. Perception of Human Chimeric Faces by Chimpanzees: Evidence for a Right Hemisphere Advantage. Brain and cognition 21:111-122.

Murayama, T. and H. Somiya. 1998. Distribution of ganglion cells and object localizaing ability in the retina of three cetaceans. Fisheries Science 64:27-30.

Muroyama, Y. 1991. Mutual reciprocity of grooming in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Behaviour 119:161-170.

Muroyama, Y. 1994. Exchange of grooming for allomothering in female patas monkeys. Behaviour 128:103-119.

Muroyama, Y. 2001. Decision making in social interractions by monkeys. Pages 463-483 *in* T. Matsuzawa, ed. Primate origins of human cogintion and behavior.

Springer, Tokyo.

永田清美. 2006. 御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカの個体間関係. 三重大学修士論文.

中原史生. 1998. ハンドウイルカの音声交換と音声認識. 東京大学博士論文.

Norris, K.S. 1991. Dolphin Days: The Life and Times of the Spinner Dolphin. W. W. Norton, NY.

Orams, M.B. and C. Schuetze. 1998. Seasonal and age/size-related occurrence of a barnacle (*Xenobalanus globicipitis*) on bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Marine Mammal Science 14:186-189.

Paulo, R.D. 2004. Non-vocal communication in the Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*) and the Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*). Master thesis of the University of Southern Mississippi.

Peirce, J. A. Leigh, and K. Kendrick. 2000. Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. Neuropsychologia 38:475-483.

Reichard, U. and V. Sommer. 1994. Grooming site preferences in wild white-headed gibbons (*Hylobates lar*). Primates 35:369-374.

Richards, A.F. 1996. Life history and behavior of female dolphins in Shark Bay, Western Australia. Ph.D. dissertation, University of Mishigan, Ann Arbor.

Ridgway, S.H. 1986. Physiological observations on the dolphin brain. Pages 31-59 *in* R.J. Schusterman, J.A. Thomas and F.G. Wood. eds. Dolphin cognition and behavior: a comparative approach. L. Erlbaum Associates, NJ.

Ridgway, S.H. 1990. The central nervous system of the bottlenose dolphin. Pages 69-97 *in* S. Leatherwood and R.R. Reeves, eds. The Bottlenose dolphin. Academic Press.

Rigley, L. V.G. Vandyke, P. Cram, and I. Rigley. 1981. Shallow water behavior of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Proceedings of the Pennsylvania Academy of Sciences 55:157-159.

Rogers, L.J. J.P. Ward, and D. Stanford. 1994. Eye dominance in the small-eared bushbaby, *Otolemur garnettii*. Neuropsychologia 32:257-264.

Ross, G.J.B. and V.G. Cockcroft. 1990. Comments on Australian bottlenose dolphins and the taxonomic status of *Tursiops aduncus* (Ehrenberg, 1832). Pages 101-128 *in* S. Leatherwood and R.R. Reeves, eds. The Bottlenose Dolphin. Academic Press.

酒井麻衣. 2002. 野生ハンドウイルカ(*Tursiops sp.*)における非敵対的接触行動の行動学的研究. 東京農工大学修士論文.

Sakai, M. T. Hishii, S. Takeda, and S. Kohshima. 2006. Laterality of flipper rubbing behaviour in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*): Caused by asymmetry of eye use? Behavioural Brain Research 170:204-210.

Sakai, M. T. Hishii, S. Takeda, and S. Kohshima. 2006. Flipper rubbing behaviors in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). Marine Mammal Science *in press*.

Schino, G. 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. Animal Behaviour 62:265-271.

Sekiguchi, Y. and S. Kohshima. 2003. Resting behaviors of captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Physiology and Behavior 79:643-653.

Seyfarth, R.M. and D.L. Cheney. 1984. Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. Nature 308:341-343.

Shane, S.H. R.S. Wells, and W. B. 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. Marine Mammal Science 2:34-63.

下牧麻穂子. 2001. 伊豆諸島御蔵島周辺海域に生息するハンドウイルカ(*Tursiops aduncus*) の Sociosexual Behavior. 東京大学修士論文.

Shirakihara, M. H. Yoshida, and K. Shirakihara. 2003. Indo-Pacific bottlenose dolphins *Tursiops aduncus* in Amakusa, western Kyushu, Japan. Fisheries Science 69:654-656.

Silber, G.K. and D. Fertl. 1995. Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. Aquatic Mammals 21:183-186.

Smith, T.G. D.J.S. Aubin, and M.O. Hammill. 1992. Rubbing behaviour of belugas, *Delphinapterus leucas*, in a high Arctic estuary. Canadian Journal of Zoology 70:2405-2409.

Sovrano, V. A. Bisazza, and G. Vallortigara. 2001. Lateralization of response to social stimuli in fishes: A comparison between different methods and species. Physiology and Behavior 74:237-244.

Sovrano, V. C. Rainoldi, A. Bisazza, and G. Vallortigara. 1999. Roots of brain specializations: preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish. Behavioural Brain Research 106:175-180.

Spruijt, B.M. J.A. vanHooff, and W.H. Gispen. 1992. Ethology and neurobiology of grooming behavior. Physiological Reviews 72:825-852.

Supin, A.Y. V.V. Popov, and A.M. Mass. 2001. The sensory physiology of aquatic mammals. Kluwer Academic Publishers, Boston/Dordrecht/London.

鈴木暁音. 2005. ミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus* の排糞行動とその社会的機能に関する研究. 東邦大学修士論文.

Tamaki, N. T. Morisaka, and M. Taki. 2006. Does body contact contribute towards repairing relationships? The association between flipper-rubbing and aggressive behavior in captive bottlenose dolphins. Behavioural Processes *in press.*

竹村暘. 1996. ハンドウイルカ. Pages 68-69 *in* 日高敏隆(監修), ed. 日本動物大百科 第 2 巻 哺乳類Ⅱ. 平凡社.

竹内佑紀. 2005. ミナミハンドウイルカの噛み傷跡からみる個体間行動. 麻布大学卒業論文.

Tarpley, R.J. J.B. Gelderd, S. Bauserman, and S.H. Ridgway. 1994. Dolphin peripheral visual pathway in chronic unilateral ocular atrophy: complete decussation apparent. Journal of Morphology 222:91-102.

Tavolga, M.C. and F.S. Essapian. 1957. The behavior of Bottle-nosed Dolphin (*Tursiops truncatus*): Mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior. Zoologica 42:11-31.

Tershy, B.R. and D.N. Wiley. 1992. Asymmetrical pigmentation in the fin whale: a test of two feeding related hypotheses. Marine mammal science 8:315-318.

Vallortigara, G. 1992. Right hemisphere advantage for social recognition in the chick. Neuropsychologia 30:761-768.

Vallortigara, G. and R.J. Andrew. 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner. Animal Behaviour 4:187-194.

von Fersen, L. U. Schall, and O. Güntürkün. 2000. Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Behavioural Brain Research 107:177-181.

Wang, J. L. Chou, and B. White. 2000a. Differences in the external morphology of two sympatric species of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in the waters of China. Journal of Mammalogy 81:1157-1165.

Wang, J. L. Chou, and B. White. 2000b. Osteological differences between two sympatric forms of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in Chinese waters. Journal of Zoology 252:147-162.

Weaver, A. 2003. Conflict and reconciliation in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Marine Mammal Science 19:836-846.

Wells, R.S. and M.D. Scott. 1999. Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1921). Pages 137-182 Handbook of Marine Mammals.

Wells, R.S. M.D. Scott, and A.B. Irvine. 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. Pages *in* H. Genoways, ed. Current Mammalogy. Plenum Press, New York.

Whitehead, H. and L. Weilgart. 2000. The spam whale: social females and roving males. Pages 154-172 *in* J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack and H. Whitehead, eds. Cetacean societies: field studies of dolphins and whales. The University of Chicago Press, IL.

Woodward, B.L. and J.P. Winn. 2006. Apparent lateralized behavior in gray whales feeding off the central British Columbia coast. Marine Mammal Science 22:64-73.

Yaman, S. L. von Fersen, G. Dehnhardt, and O. Güntürkün. 2003. Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for a population asymmetry? Behavioural Brain Research 142:109-114.

Table 1-1. Previous studies of Indo-Pacific bottlenose dolphins conducted at Mikura Island.

| Publication Type | Source | Category | Year | Topic |
|---|---|---|---|---|
| Peer-reviewed Journal | Sakai et al. (2006a) | Behavior | 2006 | Laterality and eye use of flipper rubbing behavior |
| | Sakai et al. (2006b) | Behavior | 2006 | Contact behavior |
| | Morisaka et al. (2005a) | Acoustics | 2005 | Geographic variation of the dolphin whistles |
| | Morisaka et al. (2005b) | Acoustics | 2005 | Effects of ambient noise on the dolphin whistles |
| | Kogi et al. (2004) | Ecology | 2004 | Demography; Emigration; Mortality; Group composition; Female reproduction; Birth, fecundity, and recruitment rate |
| | Dudzinski et al. (2003) | Behavior | 2003 | Behaviors towards two dead dolphins |
| | Kakuda et al. (2002) | Genetic | 2002 | Determine the dolphins as *T. aduncus* from mtDNA, morphology and external appearance; Stomach contents |
| | Akamatsu et al. (1998) | Acoustics | 1998 | Echolocation range |
| Doctor thesis | Morisaka (2005c) | Acoustics | 2005 | Geographic variation; Effects of ambient noise; Sound source level; Active space of the whistles |
| | Nakahara (1998) | Acoustics | 1998 | Vocal exchanges between individuals |
| Master thesis | Nagata (2006) | Behavioral Ecology | 2006 | Association pattern among individuals |
| | Suzuki (2005) | Behavior | 2005 | Defecation behavior |
| | Paulos (2004) | Behavior | 2004 | Non-vocal behavior comparison between spotted and Indo-Pacific bottlenose dolphins |
| | Hasegawa (2003) | Ecology | 2003 | Diunal behavioral pattern; Group size; Movement |
| | Masaki (2003) | Behavior | 2003 | Distance and position between Mother and her calf |
| | Morita (2002) | Endocrinology | 2002 | Hormones related to the ovary and placental tissues |
| | Sakai (2002) | Behavior | 2002 | Contact behavior |
| | Kishida (2001) | Behavior | 2001 | Rubbing behavior |
| | Kogi (2001) | Behavior & Conservation | 2001 | Effects of dolphin-watching activities on the dolphin behavior |
| | Morisaka (2001) | Acoustics | 2001 | Geographic variation of the dolphin whistles |
| | Shimomaki (2001) | Behavior | 2001 | Sociosexual behavior |
| Graduation thesis | Miyasako (2006) | Endocrinology | 2006 | Development of the method to measure steroid hormones from the feces |
| | Takeuchi (2005) | Behavior | 2005 | Social behavior inferred from tooth-rake marks |
| | Haraguchi (2005) | Behavior & Genetic | 2005 | Behavior and relatedness of allomaternal care |
| | Hasegawa (2001) | Behavioral Ecology | 2001 | Association pattern among sub-adult males |
| | Imamura (2000) | Ecology | 2000 | Demography; Group composition; Female reproduction |
| | Morisaka (1999) | Acoustics | 1999 | Geographic variation of the dolphin whistles |

Table 2-1. Definition for age classes of Indo-Pacific bottlenose dolphins around Mikura Island (Kogi *et al.* 2004).

| Age class | Definition |
|---|---|
| Adult (A) | Large girth, spots cover ventral area, usually many scars, dark overall color, often swelling in genital area (difference between males and females), female often with a calf. |
| Subadult (S) | Girth <adult, but length similar to A, few spots on ventral area, not associated with mother. |
| Juvenile (J) | ~2/3 size of A (length and girth), no spots on ventral area, few scars, light gray body color, consistently associated with an A. |
| Neonate (N) | ~1/2 adult size, no spots, few scars, fetal folds present, floppy fins, always associated with particular adult. |

Table 3-1. Definition of flipper rubbing behavior in previous studies.

| Species | Source | Term | Suggested functions | Category |
|---|---|---|---|---|
| Bottlenose dolphin | Tavolga & Essapian (1957) | **Stroking** | Precopulatory behavior | FsBx, FFB, FmBx |
| | Mann & Smuts (1998, 1999) | **Petting** | Grooming | FmBx |
| | Connor (2000) | | Affiliative | FF, FmBx |
| | Connor (2002) | | Affiliative and hygienic | |
| Atlantic spotted dolphin | Dudzinski (1998) | **Petting** | social grooming | FF, FmBx |
| | | **Petting/Rubbing** | | FsBx |
| Hawaiian spinner dolphin | Johnson & Norris (1994); Norris (1991) | **Caressing** | reaffirmation of relationships | FmBx |
| | | **Wuzzles** | | FmBx |
| | Johnson & Norris (1994) | **Pectoral whetting (Bateson 1974)** | | FFFF, FFB |
| | Bateson (1974) | **Flipper rubbng** | | FmBx, FsBx |
| | | **Pat-a-cake** | | FFFF |
| Commerson's dolphin | Johnson & Moewe (1999) | | | FmBx |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Sperm whale | Whitehead & Weilgart (2000) | | FmBx |
| Indo-Pacific bottlenose dolphin | This study | **Flipper-to-body rubbing** | FmBs, FsBm, FmBm |
| | | **Flipper-to-flipper rubbing** | FF |

FmBs; F-B rubbing, moving flipper back and forth, static body
FsBm; F-B rubbing, static flipper, moving body back and forth
FmBm; F-B rubbing, moving flipper back and forth, moving body back and forth
FmBx; F-B rubbing, moving flipper back and forth, body movement were not described
FsBx; One dolphin contact with static flipper on the other's body, and swim along or across the other's body produced a stroking effect.
FF; F-F rubbing
FFB; One dolphin rubs the other's body with the both two flippers
FFFF; two dolphins facing belly to belly F-F rub with their both flippers at the same time

Table 3-2. Difference in F-B rubbing partner with sex and age class.

| Sex & age class | Partner of F-B rubbing | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Adult male | Sub-adult male | Adult female | Sub-adult female | Juvenile | Neonate |
| Adult male (9) | 9 | 4 | 6† | 1† | 0 | 0 |
| Sub-adult male (46) | -- | 109 | 10† | 14† | 1 | 0 |
| Adult female (36) | -- | -- | 31 | 3 | 77* | 25* |
| Sub-adult female (19) | -- | -- | -- | 32 | 0 | 0 |
| Juvenile (26) | -- | -- | -- | -- | 0 | 0 |
| Neonate (9) | -- | -- | -- | -- | -- | 0 |

Underlined figure; Dolphin pairs of the same sex in the same age class.*; All of adult female and calf pairs in F-B rubbing were mother and her calf dyads. †; Intersexual F-B rubbing. Parenthetic figures are number of individuals which performed F-B rubbing.

Table 3-3. Information on observed individuals in Kamogawa Sea World (KSW).

| Name | Code | Sex | Age | Place of birth, mother | Stay since |
|---|---|---|---|---|---|
| Slim | S | female | 38 yrs* | Wild | 1971/11/17 |
| Norma | N | female | 20 yrs* | Wild | 1989/11/21 |
| Vena | V | female | 11 yrs* | Wild | 1989/12/17 |
| Sunny | Su | female | 1 yrs | KSW, Slim | 2003/7/17 (birth) |
| Luna | L | female | 1 yrs | KSW, Vena | 2003/8/16 (birth) |
| T99 | T | male | 45 days | KSW, Norma | 2004/9/21 (birth) |

*; estimated

Table 3-4. Difference in flipper rubbing partner.

| | Slim | Norma | Vena | Sunny | Luna | T99 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Slim | - | 80(1) | 36(2) | 141(16)* | 0 | 0 |
| Norma | - | - | 15 | 0 | 0 | 262(4)* |
| Vena | - | - | - | 2 | 291(30)* | 17(1) |
| Sunny | - | - | - | - | 3 | 1 |
| Luna | - | - | - | - | - | 11 |
| T99 | - | - | - | - | - | - |

*; Flipper rubbing performed by mother and her calf dyads

Parenthetic figures are number of F-F rubbing.

Table 5-1. Difference in synchronous breathing partner.

| | Adult male | Sub-adult male | Adult female | Sub-adult female | Juvenile | Neonate |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Adult male | 8 | 5 | 9 | 3 | 0 | 0 |
| Sub-adult male | - | 113 | 5 | 26 | 5 | 0 |
| Adult female | - | - | 36 | 19 | 9 (251) | 3 (124) |
| Sub-adult female | - | - | - | 43 | 22 | 18 |
| Juvenile | - | - | - | - | 0 | 1 |
| Neonate | - | - | - | - | - | 1 |

Parenthetic figures are number of episode in mother and calf pairs.

Table 5-2. Distance between individuals and time lag of breathing in synchronous swimming pairs.

| Pair | Distance | Time lag |
|---|---|---|
| Pairs including calve | 1.04±0.87 | 0.56±0.41 |
| - Mother & calf | 1.00±0.89 | 0.58±0.42 |
| - Female (escort) & calf | 1.31±0.70 | 0.41±0.36 |
| Same-sex pairs | 1.69±1.02 | 0.55±0.44 |
| - Female | 1.36±0.70 | 0.40±0.32 |
| - Male | 1.90±1.13 | 0.63±0.48 |
| Hetero-sex pairs | 1.85±1.10 | 0.59±0.53 |
| - Adult | 2.63±1.51 | 0.53±0.54 |
| - Sub-adult | 1.62±0.85 | 0.62±0.54 |

Figures indicate Mean ± SD.

Table 5-3. Relationships between configuration and the order of breathing in mother and calf pairs.

| | | Age class | |
|---|---|---|---|
| | | Neonate | Juvenile |
| Configuration | Echelon p. | 65% of 48 | 67% of 15 |
| | Infant p. | 93% of 16* | 97% of 104* |
| | Other p. | 73% of 60* | 73% of 132* |
| Total | | 73% of 124* | 83% of 251* |

Figures indicate observed episode number of synchronous breath in mother and calf pairs.

Percentages indicate the number of episode in which mothers breathe in advance.

Mother breathe in advance significantly more than calves' breathing. *; $P < 0.05$ (binomial test, two-tailed)

Figure 1-1. Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) observed at Mikura Island.

Figure 1-2. Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) observed at Kamogawa Sea World.

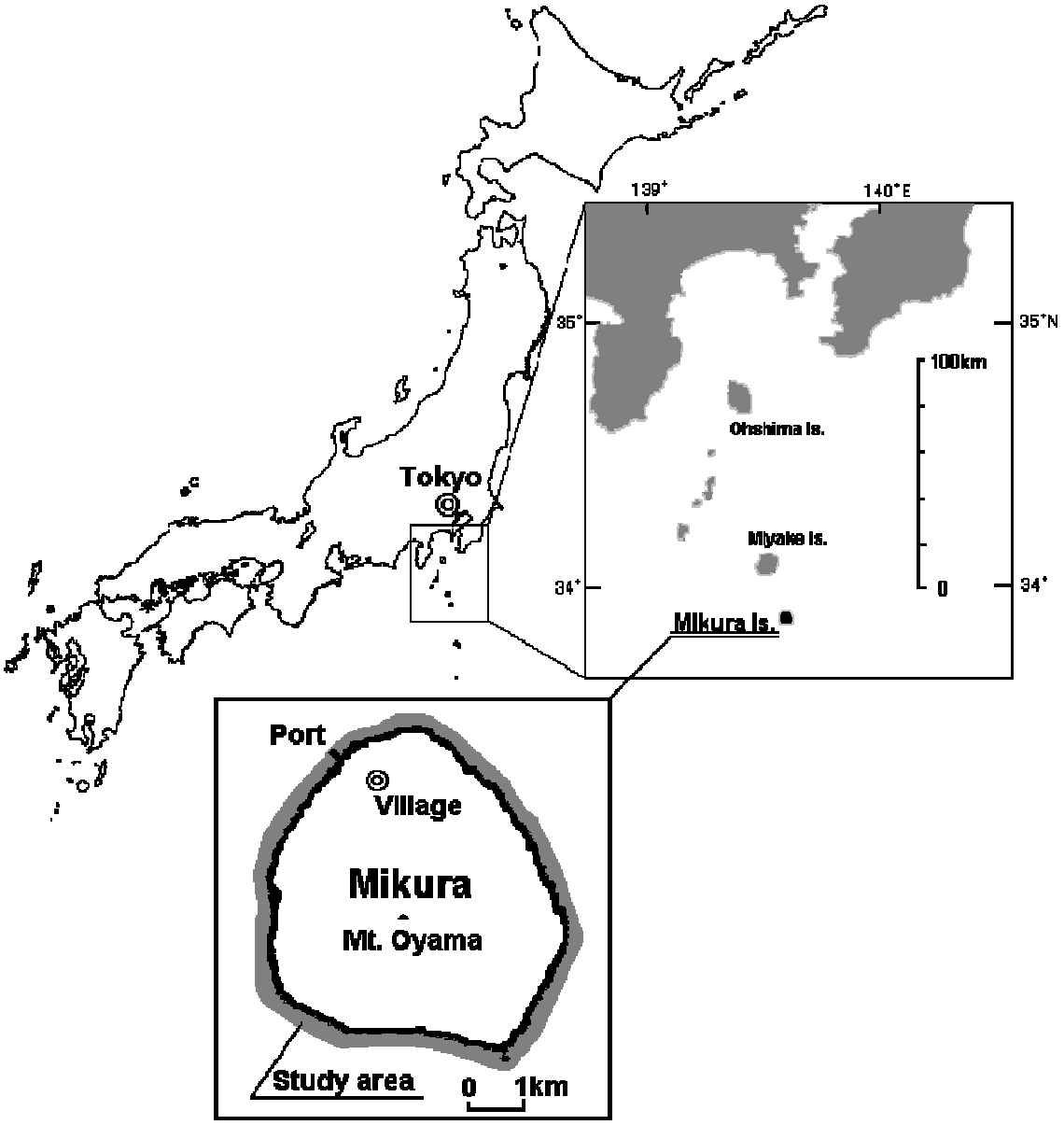
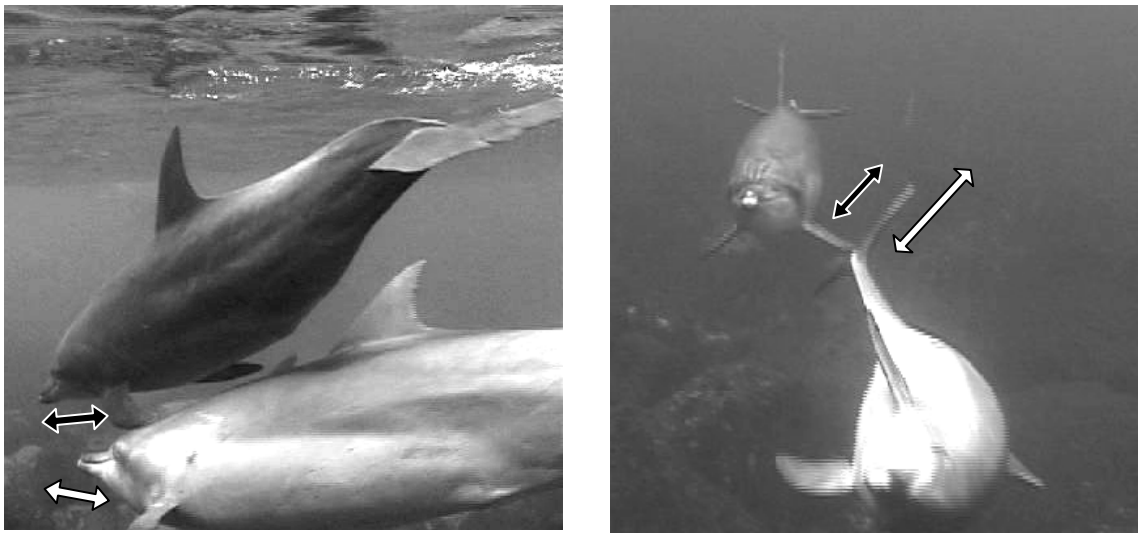


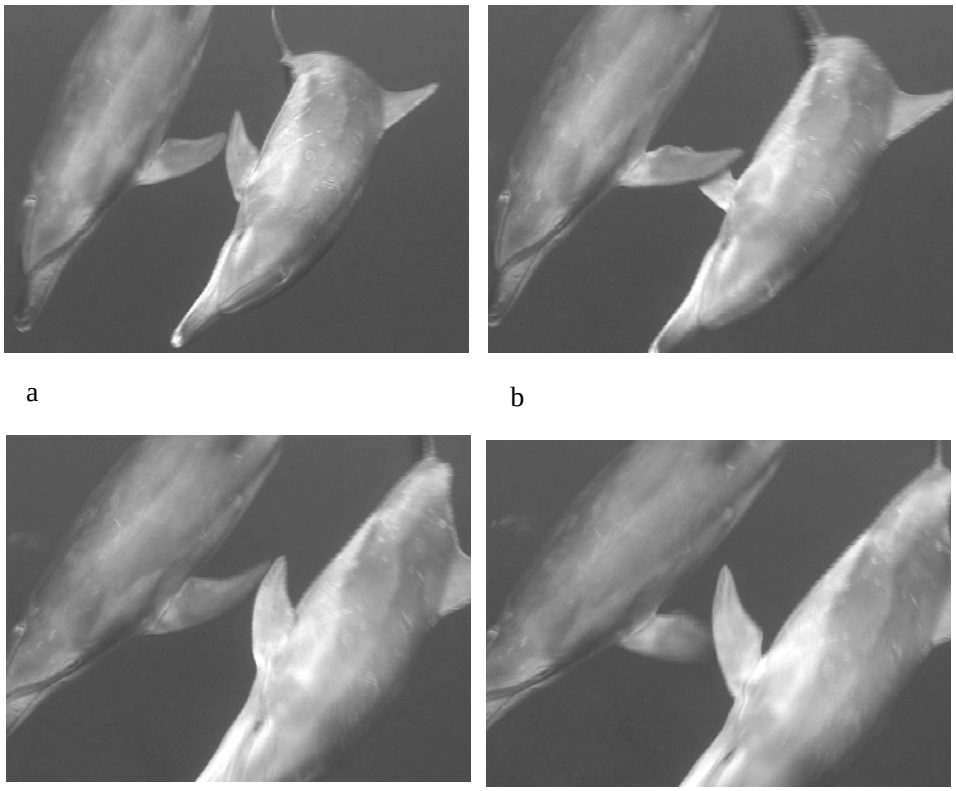

Figure 2-1. Map of the study area around Mikura Island, and geographic location of Mikura Island.



a b

Figure 3-1.Flipper-to-body rubbing （F-B rubbing）.

a; #036(sub-adult male, Rubber, above) rubbed the face of #012(sub-adult male, Rubbee, below) moving its pectoral fin back and forth (indicated by a black arrow). #012 moved its face horizontally (indicated by a white arrow) and reciprocally to movement of Rubber's pectoral fin. b; #054(sub-adult male, Rubber, above) rubbed a fluke of #083(sub-adult female, Rubbee, below) moving its pectoral fin side to side (indicated by a black arrow) and. #083 move its fluke horizontally (indicated by a white arrow) and reciprocally to the movement of Rubber's pectoral fin.

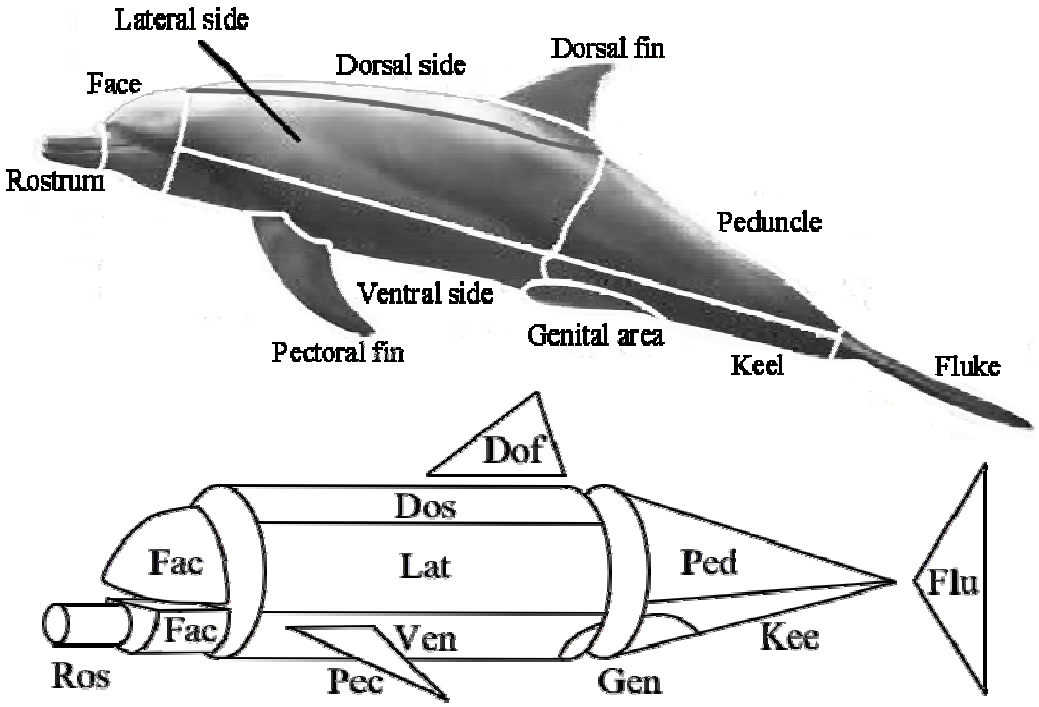


a b

c d

Figure 3-2. Flipper-to-flipper rubbing （F-F rubbing）.
A pair of sub-adult males (# 360; left and #271; right) conducting flipper-to-flipper rubbing. They rubbed the frontal edge of the flipper each other similar to grinding one knife onto another knife moving their pectoral fin back and forth.

Figure 3-3. Self rubbing.
A dolphin swam slowly while touching various parts of its body against the sea bottom.




| Body part | Code | Surface area (%) | Number of episode | Expected number | Binominal test |
|---|---|---|---|---|---|
| Lateral side | Lat | 26.0 | 67 | 54 | + |
| Face | Fac | 8.9 | 50 | 19 | ++ |
| Ventral side | Ven | 17.3 | 18 | 36 | – |
| Peduncle | Ped | 15.4 | 16 | 32 | – |
| Dorsal side | Dos | 8.7 | 22 | 18 | + |
| Fluke | Flu | 5.5 | 8 | 11 | - |
| Pectoral fin | Pec | 3.4 | 8 | 7 | + |
| Genital area | Gen | 2.6 | 10 | 5 | + |
| Keel | Kee | 5.1 | 8 | 11 | - |
| Dorsal fin | Dof | 4.7 | 1 | 10 | – |
| Rostrum | Ros | 2.3 | 0 | 5 | - |

Figure 3-4. Definitions of body parts, their estimated area % to the total body surface, and amount of flipper-to-body rubbing oriented to each part.

Signs indicate a rub greater (+), less (-), than expected number of F-B rubbing significant at $P < 0.05$(++ or --, binominal test).

a b c

Figure 3-5. Turn taking of F-B rubbing.

(a) No. 318 (subadult male, rubber, above) rubs the ventral side of no. 075 (subadult male, recipient, below) with its left pectoral fin.

(b) Dolphins sometimes switch roles during F-B rubbing bouts. Here, no. 318 changed its posture from horizontal to side up, while no. 075 changed its posture from upside down to horizontal almost concurrently.

(c) Following the switch, no. 075 (rubber, right) now rubs the ventral side of no. 318 (recipient, left) with its left pectoral fin.

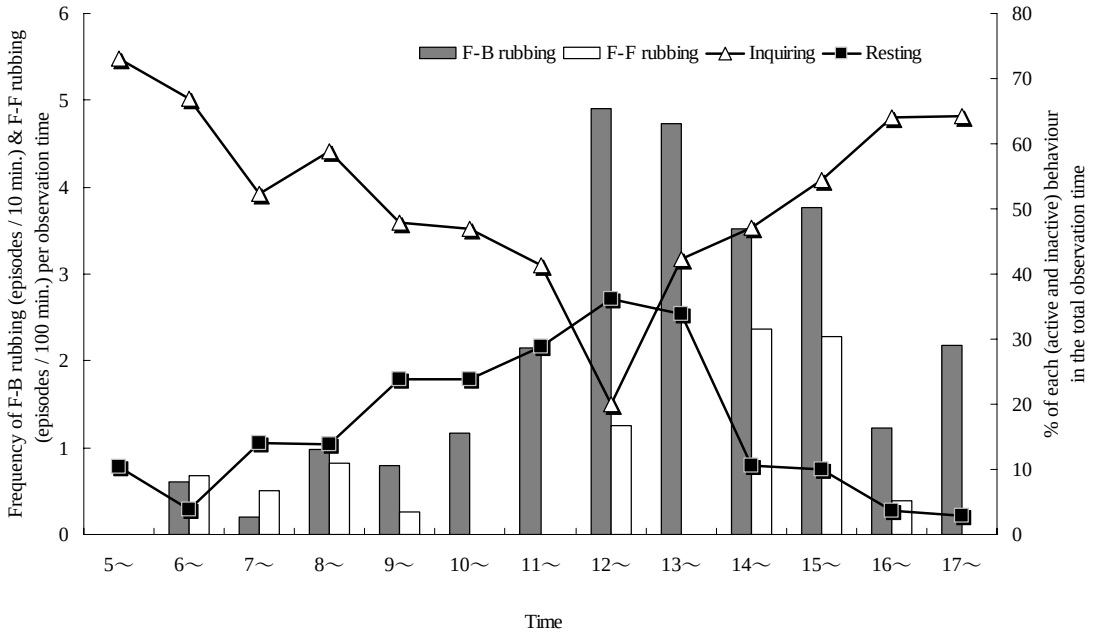



Figure 3-6. Diurnal variation of behavioral activity and frequency of flipper rubbing.

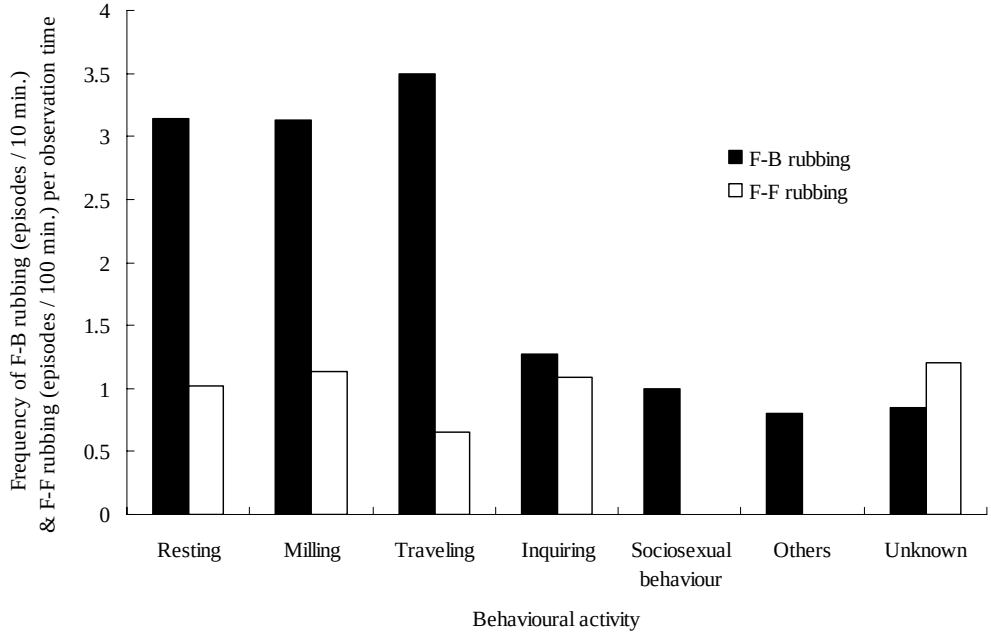



Figure 3-7. Relationship between behavioral activity and frequency of flipper rubbing.

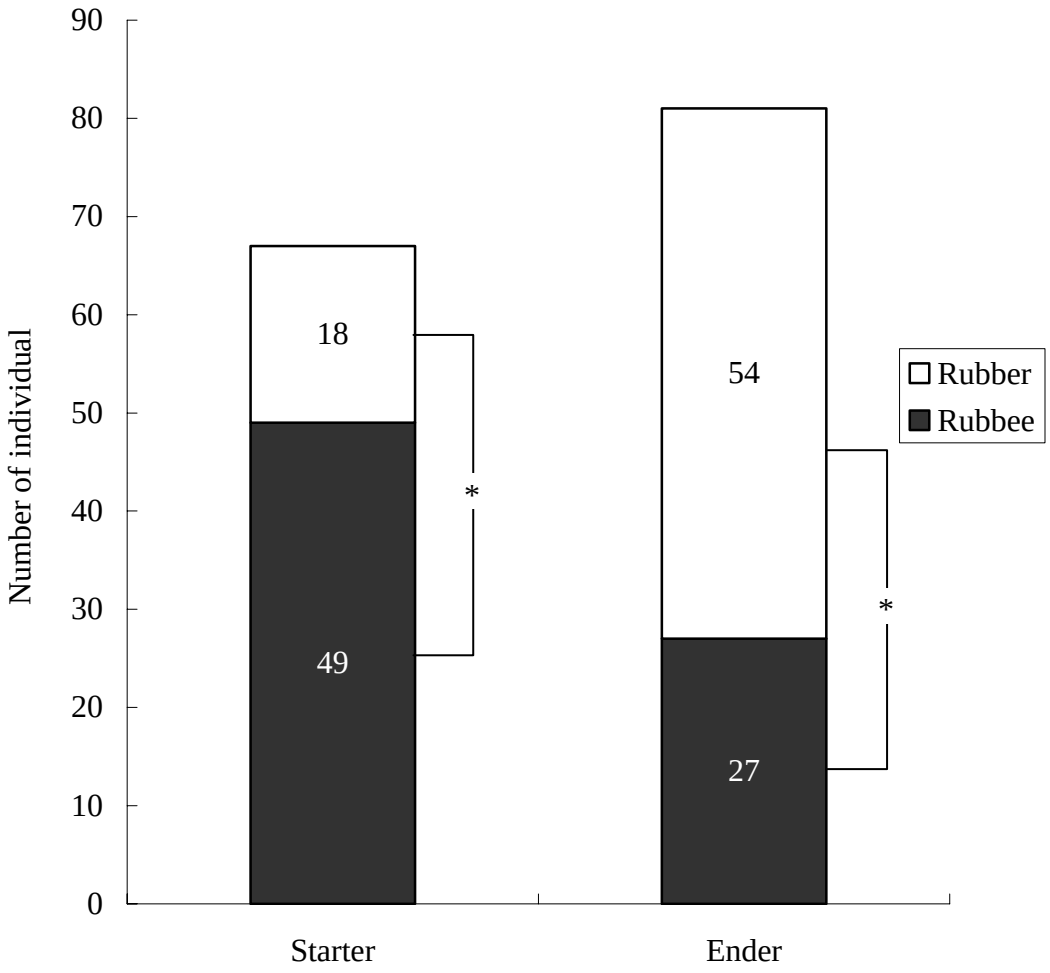



Figure 3-8. Starter and Ender of F-B rubbing.

*; $P < 0.05$ (binominal test). Figure in each column is number of individuals.

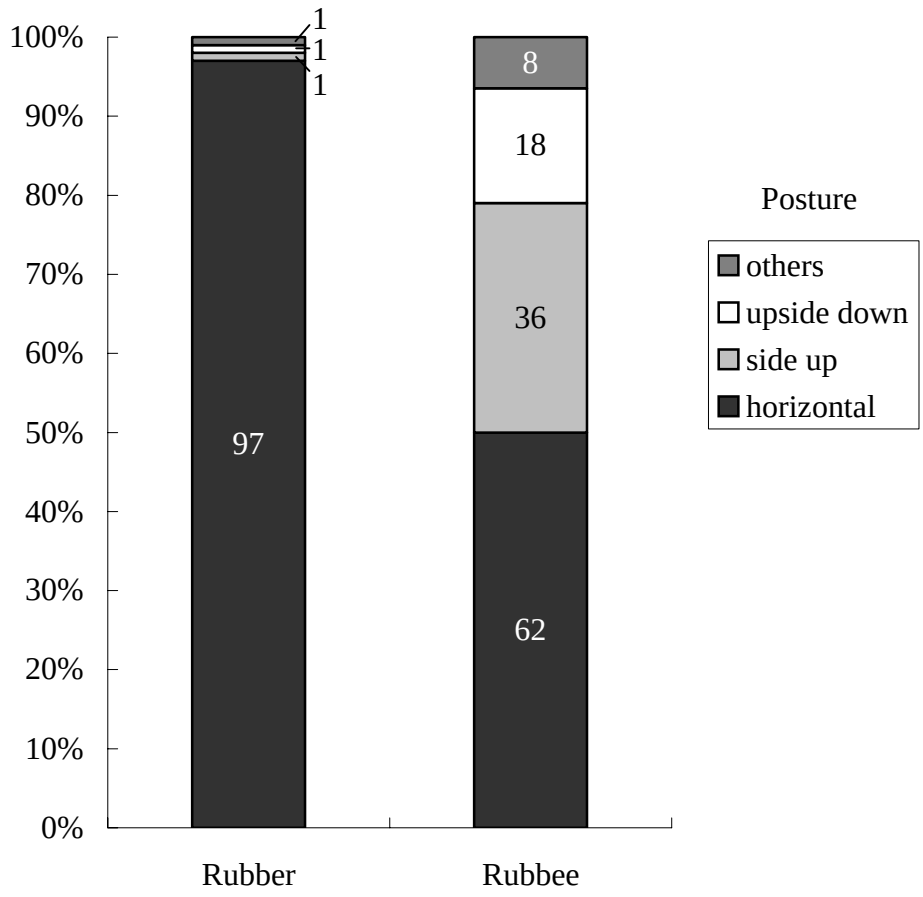



Figure 3-9. Posture of Rubber and Rubbee during F-B rubbing.
Figure in each column is number of individuals.

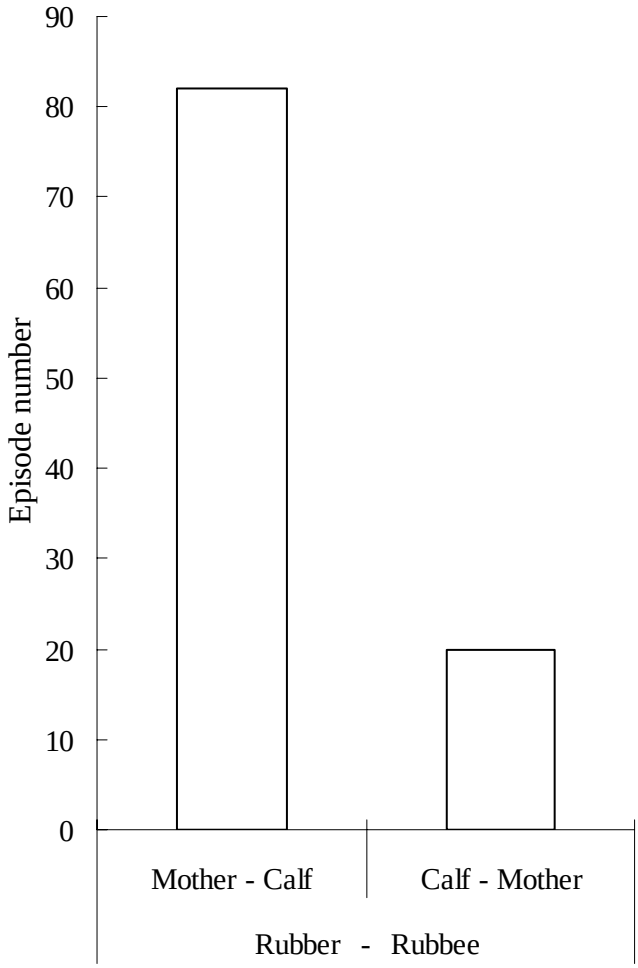



Figure 3-10. F-B rubbing in mother and calf pairs.

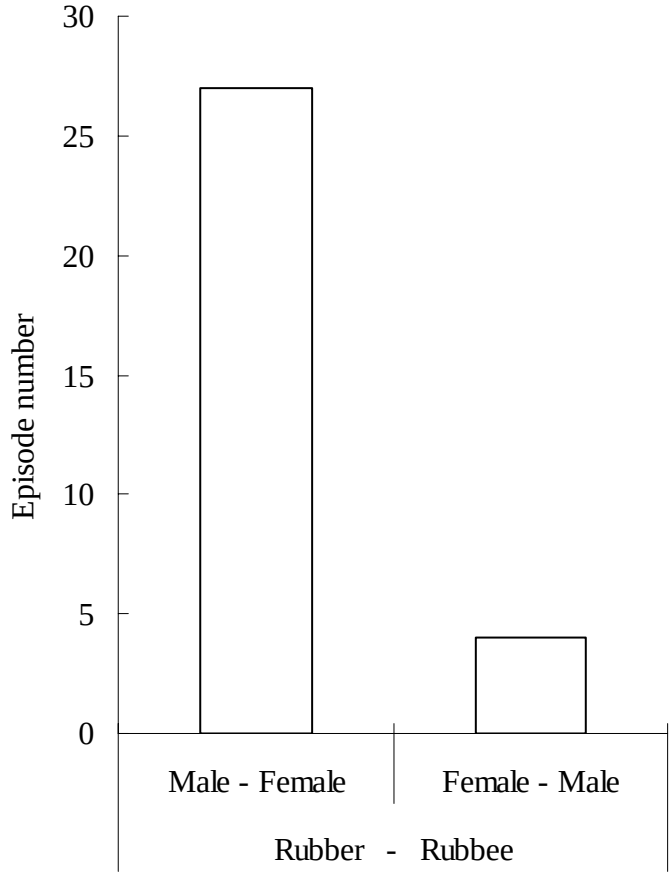



Figure 3-11. F-B rubbing in male and female pairs (only adult and sub-adult).

Figure 3-12. Observation pool at Kamogawa Sea World.

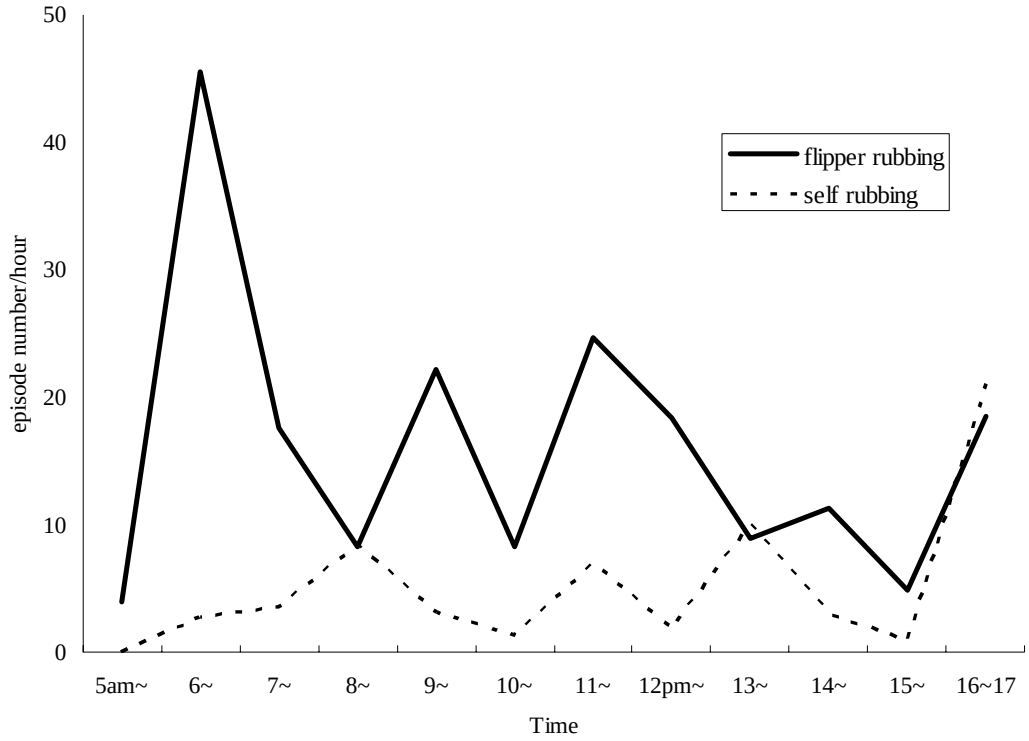
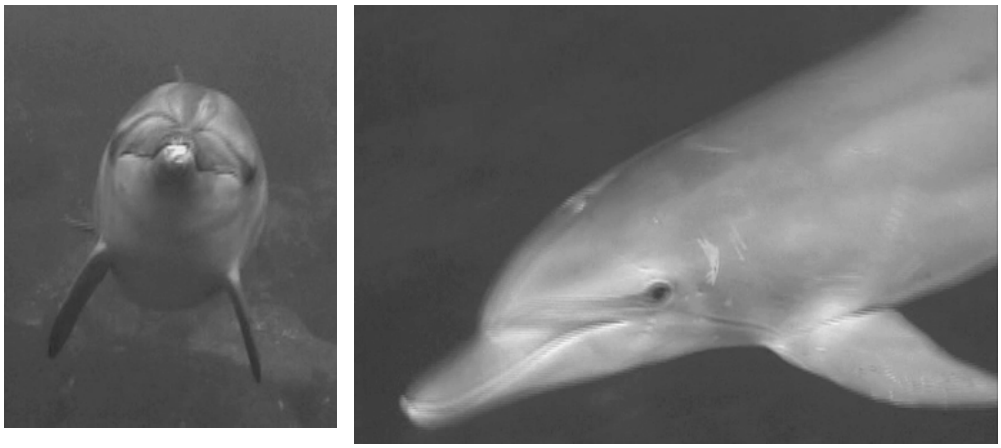



Figure 3-13. Diurnal variation of Frequency of F-B rubbing and self rubbing.

Figure 4-1. Object carrying.
An adult dolphin is carrying a plastic bag with its left flipper.



a b

Figure 4-2. Inquisitive behaviour.
a; A dolphin approaches the camera directly. b; It turns left or right to look at the camera with one eye immediately prior to swimming around the camera.

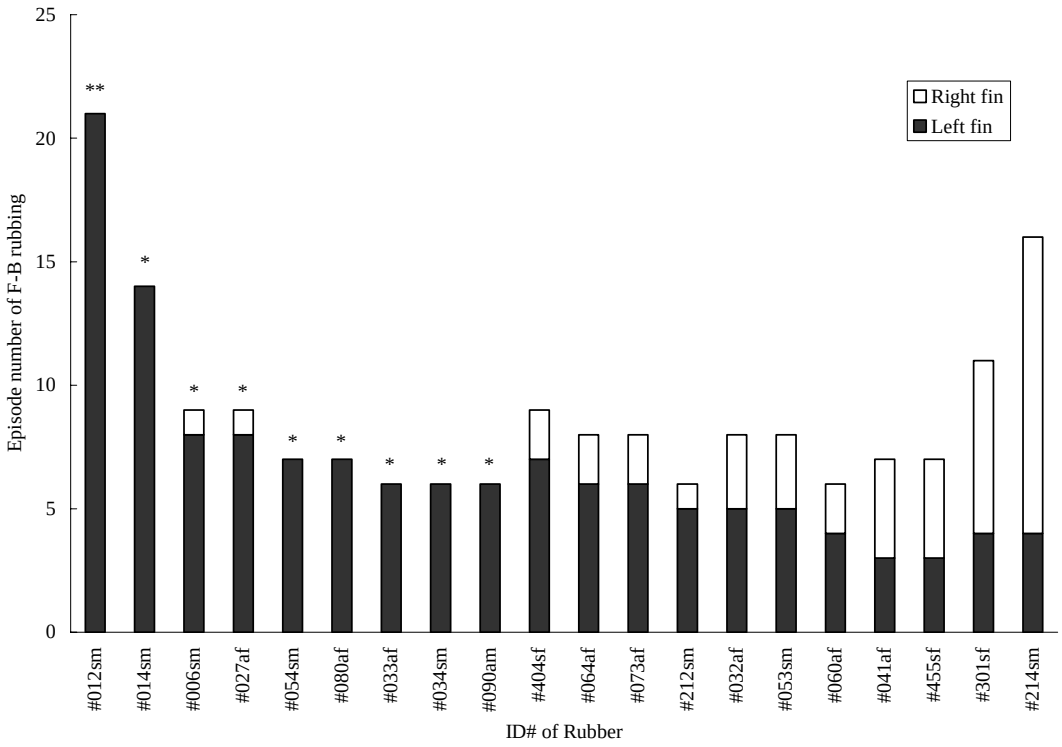
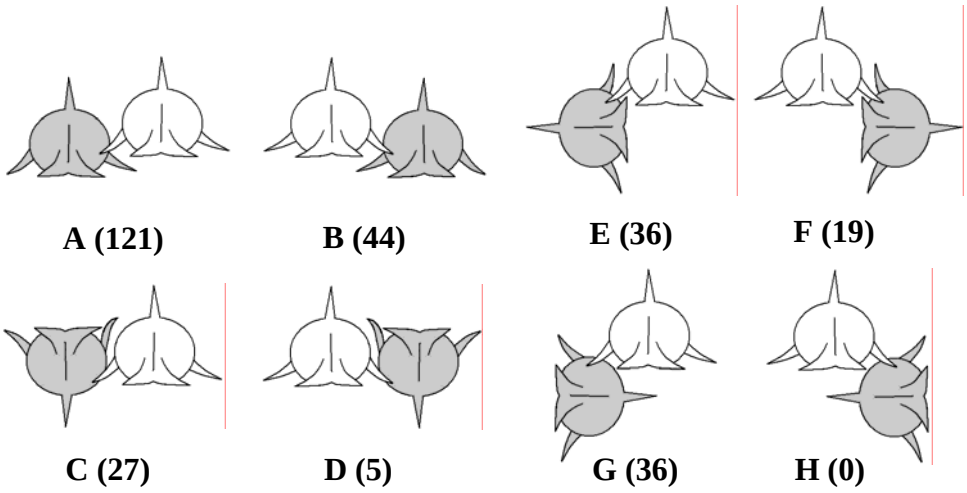



Figure 4-3. Observations of flipper use during F-B rubbing.

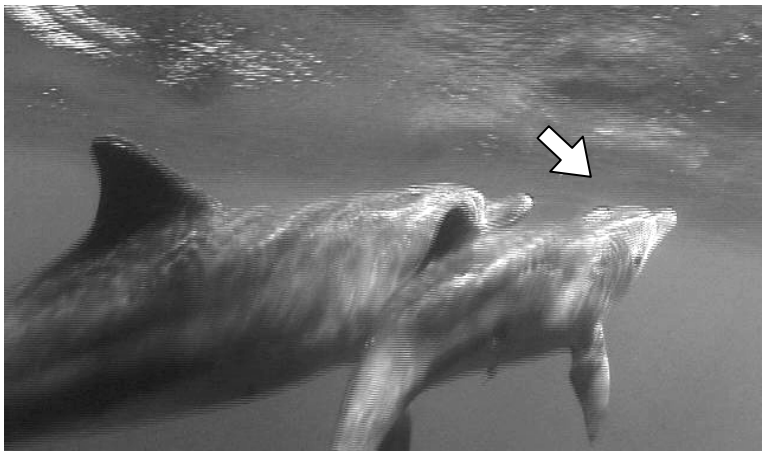
Differences between use of the left and right fin were tested with a binomial test (two-tailed). ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.



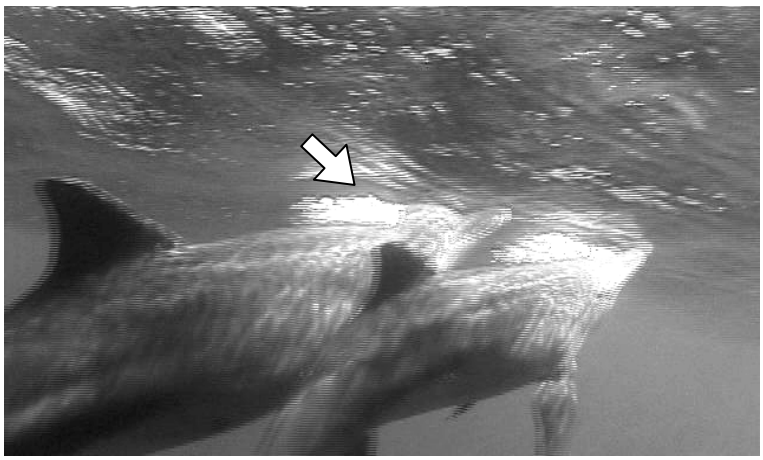

| | | Rubbee | |
|---|---|---|---|
| | | Left side | Right side |
| Rubber | Left side | 63 (C + G) LL | 157 (A + E) LR |
| | Right side | 63 (B + F) RL | 5 (D + H) RR |

White dolphins in the figure indicate the rubber and gray dolphins represent the rubbee. Numbers in parentheses indicate the observed episode number of each configuration. In this analysis, we used only the data in which we could decide the rubber and the rubbee from video-footage and excluded cases in which dolphin(s) changed posture during flipper rubbing.

Figure 4-4. Configuration of Rubbers and Rubbees during F-B rubbing.

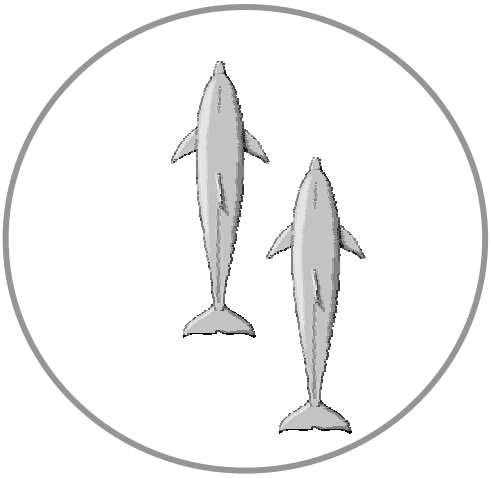


a

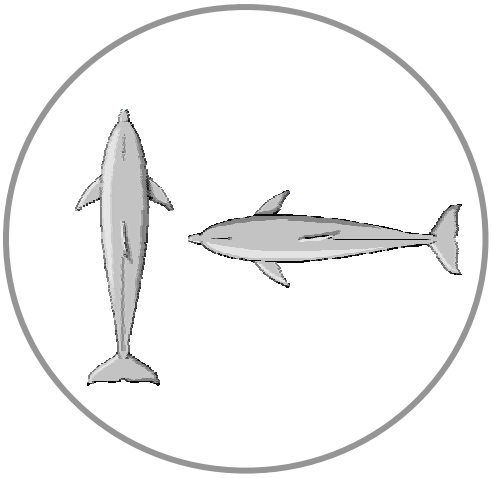


b

Figure 5-1. Synchronous breathing.
a; Expiration of first dolphin(right) starts. b; Expiration of second dolphin(left) starts.

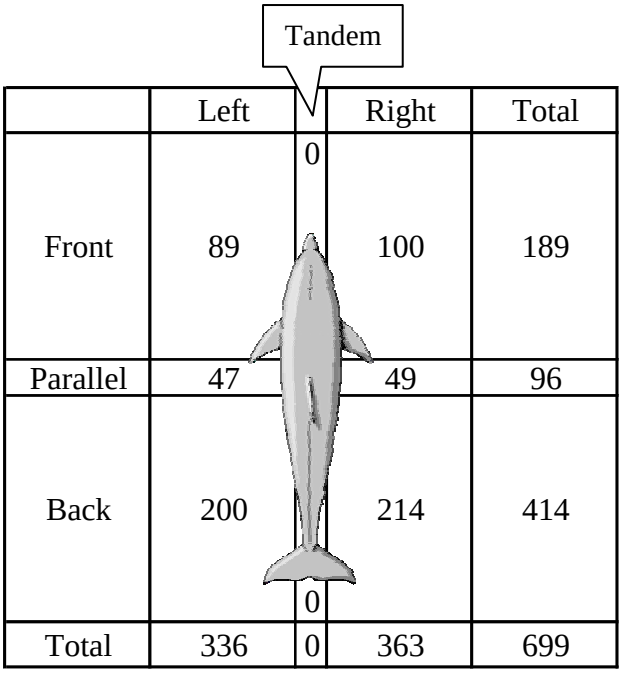


Same (99%)

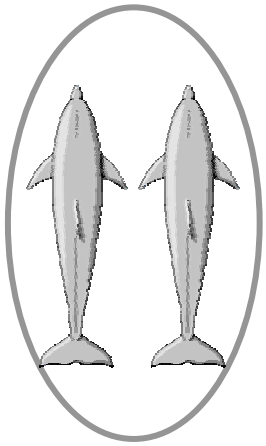


Other (example)

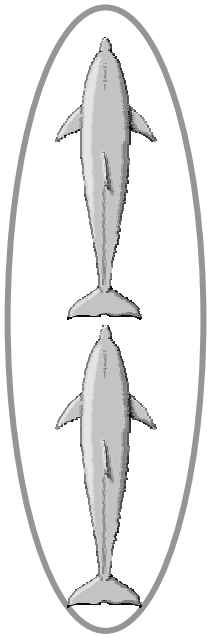
Figure 5-2. Directions during synchronous breathing.




| | Left | | Right | Total |
|---|---|---|---|---|
| Front | 89 | 0 | 100 | 189 |
| Parallel | 47 | | 49 | 96 |
| Back | 200 | 0 | 214 | 414 |
| Total | 336 | 0 | 363 | 699 |



Parallel



Tandem

Figure 5-3. Configuration during synchronous breathing.

This figure shows the position of second dolphin relative to first dolphin. Numbers in this figure indicate episode number.

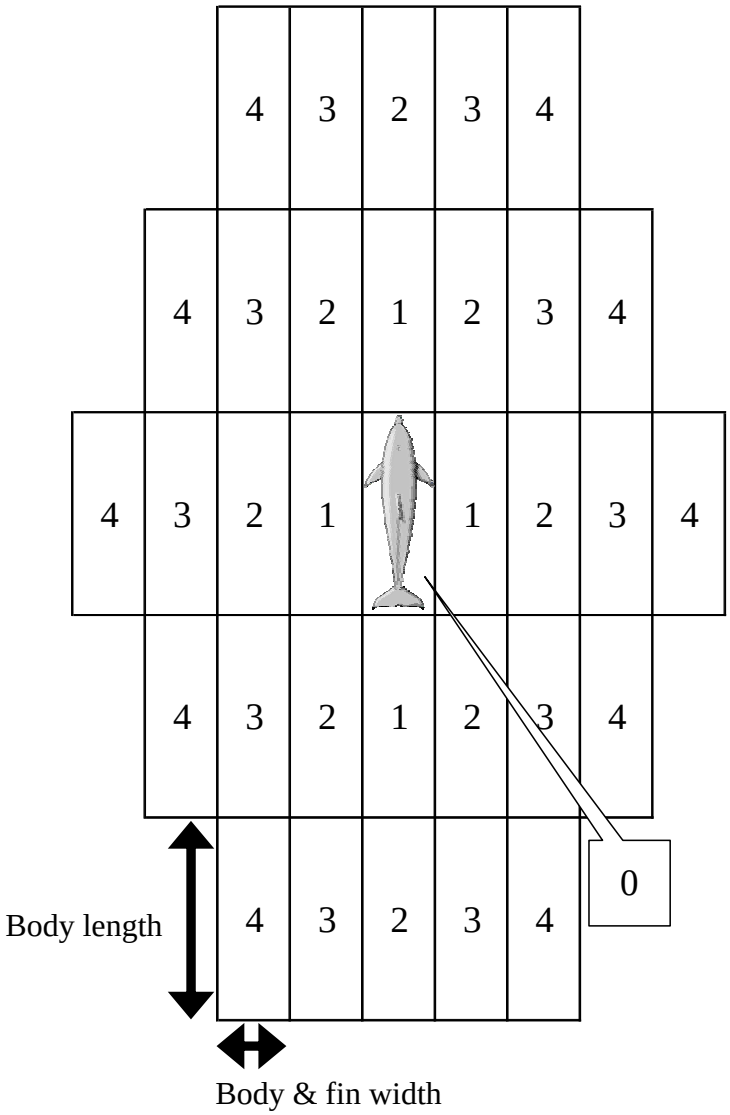



Figure 5-4. Definition of distance between individuals.
Size of cell is based on the body length × body width. A number in each cell indicates the relative distance of second dolphin toward first dolphin which is shown center of the figure.

a

b

Figure 5-5. Echelon position (a) and Infant position (b) in mother and calf pairs.

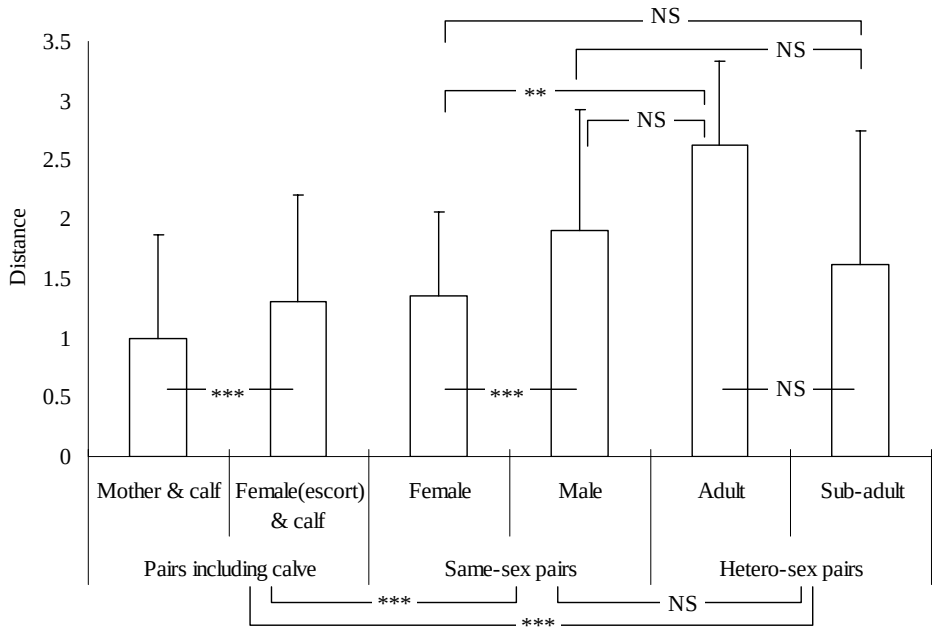



Figure 5-6. Distance between individuals during synchronous breathing.
***; P < 0.001. **; P < 0.01. Same-sex pair include only adult and sub-adult.

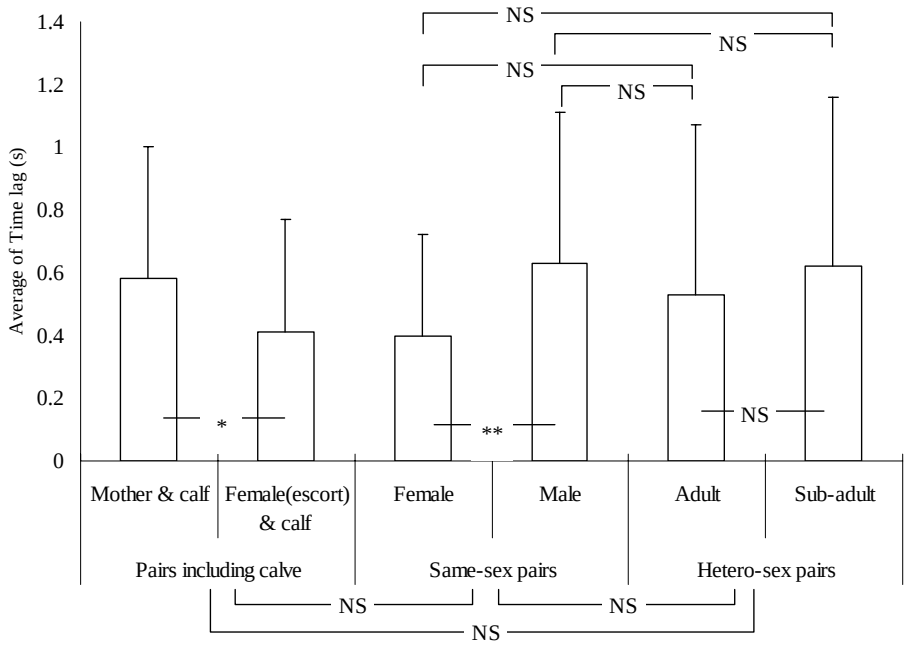



Figure 5-7. Time lag between breathing in synchronous swimming pairs.
*; P < 0.05, **; P < 0.01

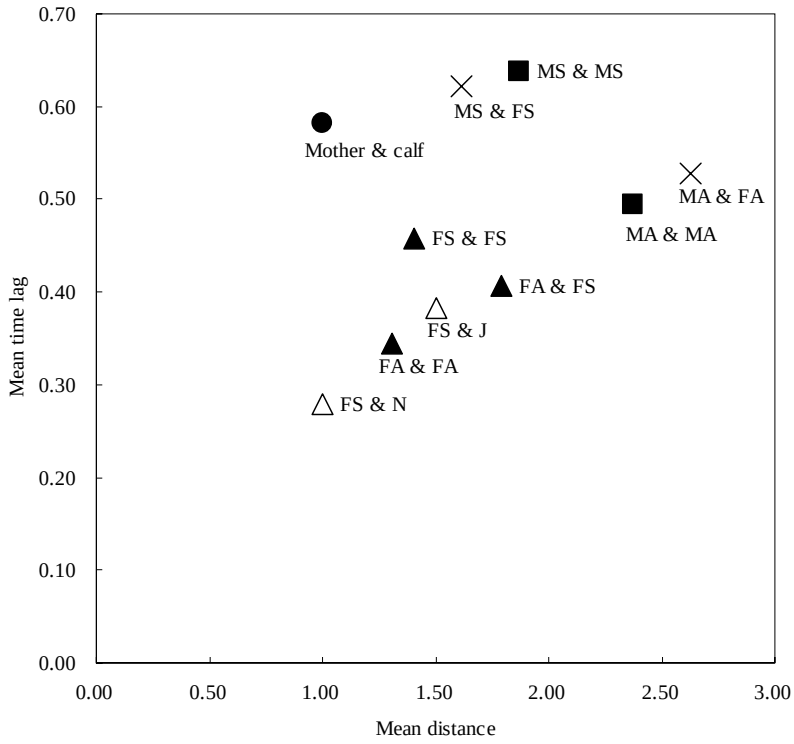



Figure 5-8. Relationships between distance and time lag of breathing in synchronous breathing pairs.

MA; male adult, MS; male sub-adult, FA; female adult, FS; female sub-adult, J; juvenile, N; Neonate

■; male, ▲; female, ×; hatero-sex, △; escort & calf, ●; mother & calf

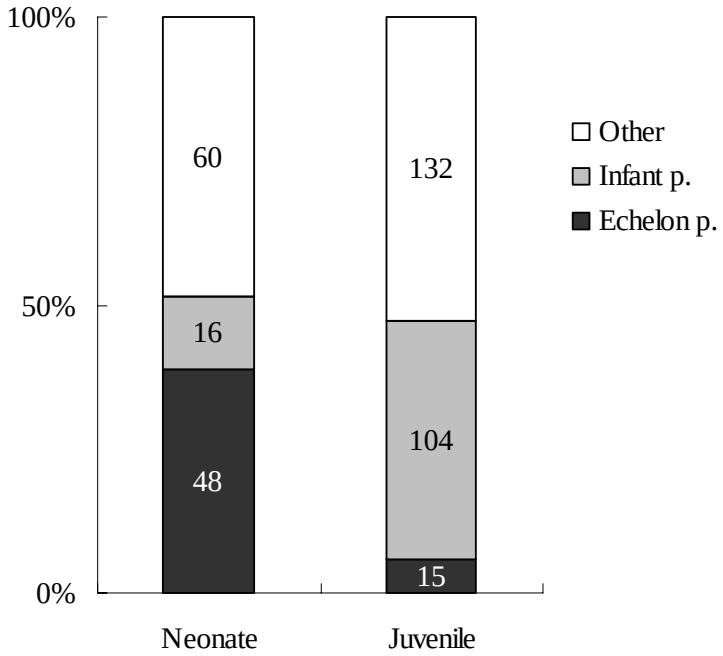



Figure 5-9. Positions of calves during synchronous swimming in mother and calf pairs. Numbers shown in each column indicate episode numbers.

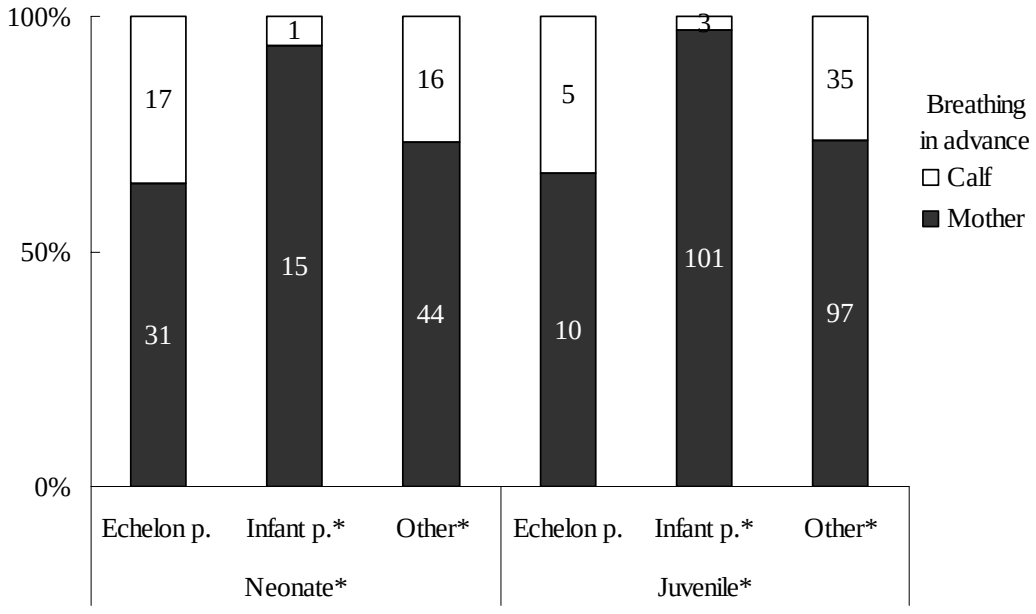



Figure 5-10. The order of breathing in synchronous swimming of mother and calf pairs. Numbers shown in each column indicate episode numbers. Mother breathes in advance significantly more than calves. *; $P < 0.05$ (binomial test, two-tailed)