Mikurensis (2013) Vol. 2, pp. 13-28
-みくらしまの科学-

御蔵島のミナミハンドウイルカのメスの個体間関係

植田奈穂子
（株）堀場製作所、601-8510 京都市南区吉祥院宮の東町 2　ueda.nahoko@gmail.com

１．緒言

本研究はミナミハンドウイルカのメス社会の特徴を知るために、オトナメスの個体間関係に影響する要素は何かについて調査した。

ハンドウイルカ属のメスの長期的な社会関係の特徴として、多くの個体と広く浅い関係を築いているが、頻繁に同じ群れで過ごす仲間同士で「バンド」を形成すると描かれることが多い(Connor et al. 2000)。では、長期的な関係とは異なる、年ごとに変化する短期的な関係にはどのような特徴があるのか。ハンドウイルカのメスの繁殖状態と個体間関係を調査した Wells et al. (1987) によると、発情しているメスと発情も妊娠もしていない子連れでないメスが頻繁に同伴しており、また発情も妊娠もしていない子連れメス同士で頻繁に一緒にいる傾向にある。しかし、メスの個体間関係に影響するのは、繁殖状態だけではなく、子どもの存在であることも考えられる。ハンドウイルカ属では追随している子どもがいる間も発情できるため(Wells et al. 1987)、本来は繁殖状態と追随する子どもの有無は別々に考えなければならない。メスの繁殖状態は専らオスの関心事柄であり、メスにとっては子育ての方が優先的な要素であると推測する。なぜなら、子どもは 3 年以上母親に依存し、腹の下あるいは、背びれの横に子どもを密着させてほぼ常に共に行動する(Wells et al. 1987, Smolker et al. 1992、正木 2003) 。従って、子どもの存在によってメスの行動は影響を受け、子連れメスと子連れでないメスでは個体間関係が異なる可能性がある。

また、メスの年齢や経験の量によって個体間関係が変化することも推測される。例えば、ハンドウイルカと同様に離合集散社会を持つコウモリのオトナメスでは好んで若いメスと一緒のねぐらにいることがわかっている(Patriquin et al. 2010)。

よって本研究は、追随する子どもの有無及び年齢の違いがミナミハンドウイルカのオトナメスの個体間関係に影響するかを明らかにする。また、今回の調査では「より親密な」個体間関係のみを対象にした。ハンドウイルカ属は近距離で動

きを同調させて泳ぐ個体が並行に横に並び､ラインを形成していることが知られており、親密さを表す指標として解釈されている(Smolker 2000, Connor et al. 2006, 酒井 2006)。従って、従来の研究で用いられてきた群れで一緒にいる関係ではなく、ラインで一緒にいる関係を分析する。

2. 材料および方法

2.1 調査地、対象種、および期間

本研究は東京都御蔵島の周辺海域に定住する野生のミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus* を対象にした。

調査期間は 2006 年 6 月 8 日～9 月 22 日、2007 年 5 月 12 日～8 月 27 日だった。調査日数は合計 121 日間、調査回数は合計 169 回、記録時間は合計 32 時間 51 分だった。一回の調査は、出航してから就航するまでで、一回あたり平均 113 分だった。

2.2 調査方法

観光用ドルフィンウォッチング船（定員 10 名ほどの漁船）に同行し、イルカの群れを探索した。イルカを発見すると海に入りシュノーケリングで接近し、ビデオカメラで水中撮影した。ビデオの前に群れが横切る瞬間をスキャンしたスキャンサンプリング方法を用いた。使用するデータは全てビデオ記録から得た。

2.3 性・成長段階、メスの追随する子どもの有無、年齢の定義と調査個体

観察された全ての個体をオトナメス、オトナオス、ワカメス、ワカオスの 4 つに分類した。成長段階には Kogi et al. (2004)の以下の定義を用いた。オトナとは、メスの場合は出産経験がある個体、オスの場合は腹部全体に斑点があり、体色が濃く､横から見た場合生殖器と肛門の部分が二ヶ所盛り上がっている個体である。ワカモノとは、親離れしているがまだ成熟していない個体である。

メスの個体間関係を分析する 1 つ目の要素である追随する子どもとは、母親と infant position(子どもが母親の生殖孔付近に頭をつけ、腹の下にぴったり体をつけている状態)あるいは echelon position（子どもが母親と並行して背びれ付近に近距離で泳いでいる状態）という母子間特有の位置関係にいることが確認された個体とした。追随する子どもがいるメス(子連れメスと記述)と子どもを連れていないメス(子連れでないメスと記述)に分けた。観察期間中に出産や親離れなどで状態が変わったものは「他」としてソシオグラム以外の分析には加えなかった。

メスの個体間関係を分析する 2 つ目の要素である年齢には、年齢と共に現れ

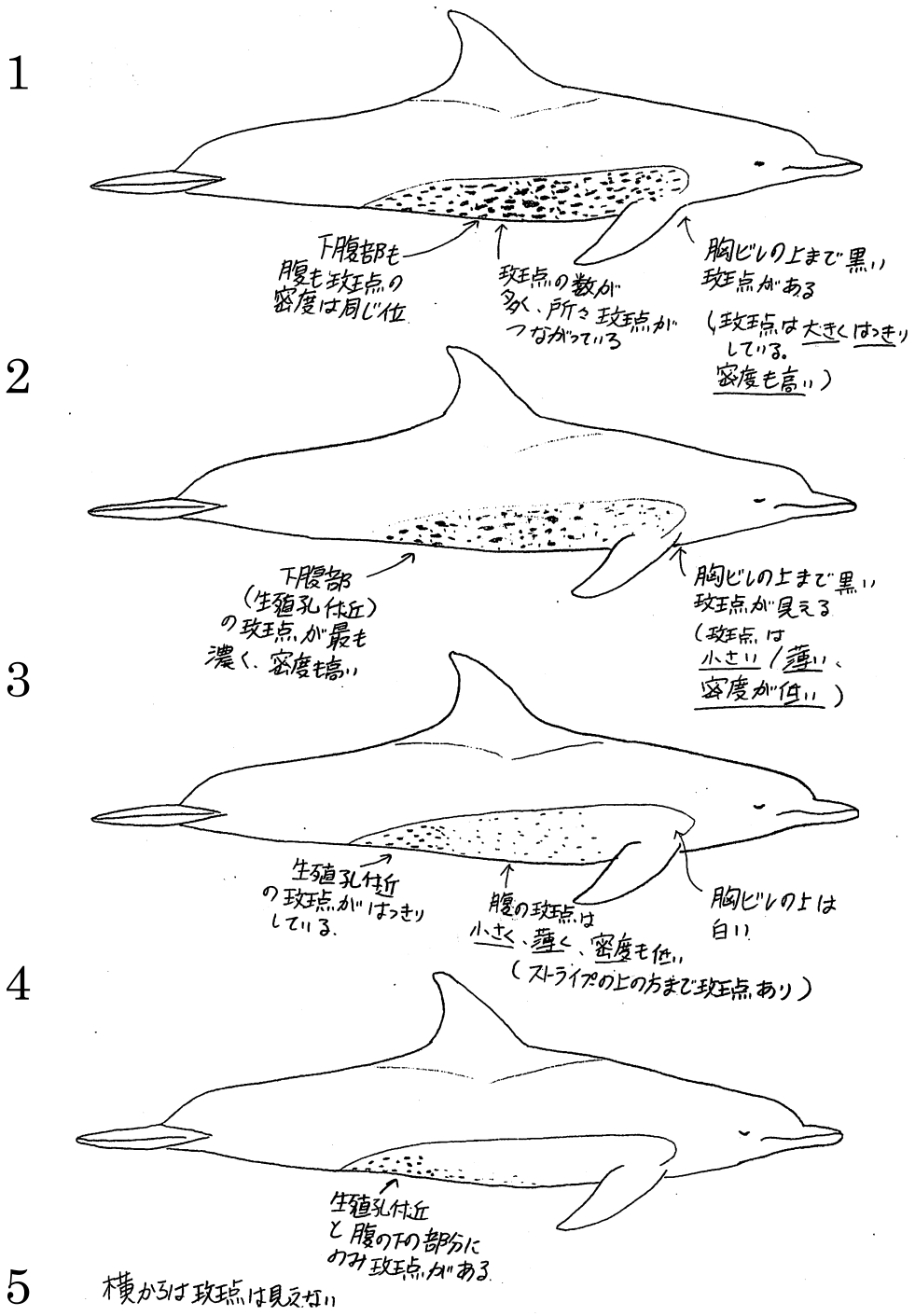

図 1. 腹にできる斑点の現われ方とその分け方。

老年:2006 年の時点で斑点段階が評価 2 以下　（最も高齢）

壮年:2006 年の時点で斑点評価が 3 及び 2007 年の時点で斑点評価が 4 から 3 になったもの(推定年齢 20 歳以上)。

成年:2007 年の時点で斑点評価が 4（推定年齢 10 歳から 20 歳)。

る腹の斑点（Ross and Cockcroft 1990)を用いて定義した。まず、斑点の現れ方を 5 つの段階に分けた（図 1)。年齢の判断に偏りがないことを確認するため、イルカを研究対象にしていない 13 名にこの評価法を実践してもらったところ、筆者の評価とは有意な差が見られなかった（t test: t=-2.08, p=0.056）ために、この評価法を導入した。この 5 段階をもとに、オトナメスを次の 3 つの年齢クラスに分けた。個体によっては、はっきりとした映像が得られなかった調査年があったため、2006 年、2007 年の両年の映像を定義に用いた。

性・成長段階、追随する子の有無、年齢に分類した個体数を表 1 に表した。以下、性・成長段階と追随する子の有無の総称を個体属性と呼ぶことにする。

表 1. 調査個体の性・成長段階及びオトナメスの追随する子の有無・年齢と個体数

性・成長段階、子の有無	子連れでないメス			**子連れでないメス合計**	子連れメス			**子連れメス合計**	他	**オトナメス合計**	ワカメス	オトナオス	ワカオス	**合計**
年齢	老	壮	成		老	壮	成							
2006	3	1	1	**5**	11	6	6	**23**	5	**33**	22	23	43	**121**
2007	3	1	2	**6**	9	7	6	**22**	4	**32**	24	22	46	**124**

2.4 ラインを形成している個体同士の関係を調べる方法

2.4.1 ラインを形成している個体の定義

個体間関係はどの個体がどの個体と「ラインを形成」して遊泳していたかで調べた。次の条件を満たす個体 A と個体 B は同一ライン上にいたと定義した。①個体 A と個体 B は、2 体幅以内、1 体長以内の範囲に入る。これは水面での同調呼吸で見られる平均個体間距離の最大範囲である(Sakai 2006)。この範囲を近接範囲と呼ぶことにする（図 2)。②個体 A と個体 B 両者とも同一方向に向いて動きを同調させて泳いでいる。3 個体以上の場合、次のようなチェーンルールを満たすと同じラインにいるとみなした。個体 A, B, C において、個体 A が個体 B の近接範囲に入り、個体 B が個体 C の近接範囲に入っていると、個体 A と個体 C が近接範囲に入っていなくても、個体 A, B, C は近接範囲内にいるとした。個体識別できなかった個体は分析から除いた。ある個体が識別不能な個体と同じラ

インを形成していたときのデータは省いた。

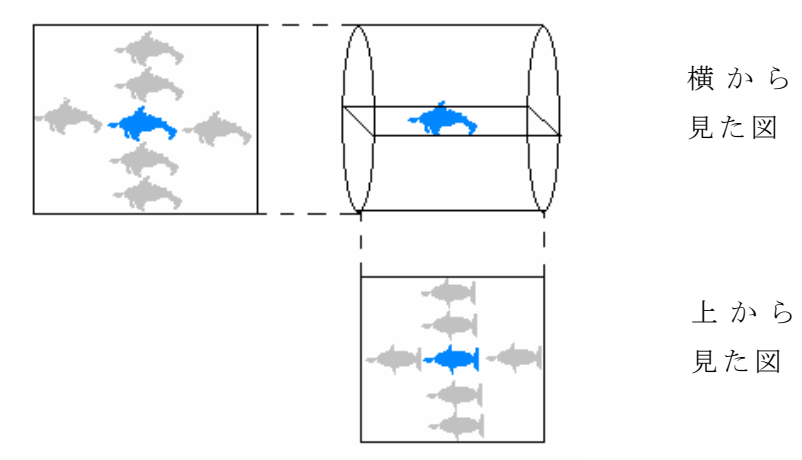

図 2. 近接範囲

2.4.2 ラインを形成している個体の関係の分析方法

関係の強さを調べる同伴係数として Simple Ratio Index(SR)(Ginsberg and Young 1992)を用いた。SR 値の算出方法を以下に示す。

$SR_{AB}=x/(x+Y_A+Y_B)$

SR_{AB}:個体 A と個体 B が同じラインを形成していたときの SR 値
x:個体 A と個体 B が同じラインを形成していた観察数
Y_A:個体 A は観察されたが、個体 A と個体 B が同じラインを形成していなかった観察数
Y_B:個体 B は観察されたが、個体 B と個体 A が同じラインを形成していなかった観察数

SR は 0 から 1 までの値をとり、0 の場合一緒に観察されない、1 の場合常に一緒に観察されることを意味する。SR は、ある個体がある集団（本研究では同一ライン）にいたか、いなかったことを計算する際に、観察のバイアスを最小限にとどめることができる最適な方法と言われている。

各個体の SR 値を分析ソフト SOCPROG 2.3 compiled version(Hal Whitehead 開発)を用いて算出した。ただし、追随する子どもは分析から除いた。

メスの個体間関係に子連れであることが影響するかに関して、以下を分析した。

①どれだけ多くの個体と関わったかを調べるために、調査期間中に一回以上ラインを形成して泳いだ相手の個体数の平均と標準偏差を求めた。また、それらを関わった相手の個体属性別にも算出した。

②最も親密な相手とどれだけ同じラインにいたかを調べるために、最もSR値が高かった相手個体とのSR値（以下最大SR値）の平均と標準偏差を求めた。最も親密な相手が誰であるかを調べるために、関わった相手の属性別に最大SR値の平均と標準偏差を求めた。

③オトナメスの個体間関係の全体像を把握するために、SOCPROGを用いてオトナメスのソシオグラムを描いた。よりデータ数が多い2007年のものを採用した。

④2006年と2007年で追随する子どもの有無が変化した個体に注目し、個体間関係に変化があったかを調べた。

年齢がオトナメスの個体間関係に影響するかどうかを調べるために、子連れメスと子連れでないメス別に老年、壮年、成年で上記の①、②、③と同様の分析を行った。ただし、個体数が少なかったために、関わった相手の属性別の分析は省略した。

3．結果

3.1 オトナメスの個体間関係と追随する子の有無について

3.1.1 どれだけ多くの個体と関わったか

同じラインを形成した相手の個体数の平均と標準偏差値を示したのが図3である。子連れでないメスの方が子連れメスより多くの相手と関係がある傾向があった。2006年にはそれらに有意な差は見られなかったものの、2007年では有意な差を示した(2006年:Mann Whitney: $U=86.5$, $p=0.076$, 2007年: Mann Whitney: $U=114$, $p<0.05$)。

子連れでないメスと子連れメスで同じラインを形成した相手の数が個体属性によって異なるかを調べたのが図4である。子連れでないメスは多くのオトナメスと関係していたが、相手数はやや子連れでないメスが多い傾向にあった（2007年で有意：K-W test: $\chi^2=16.22$, $df=4$, $p<0.05$)。子連れメスが関係する相手は子連れメスが多い傾向にあった(2007年で有意:K-W test: $\chi^2=22.4$, $df=4$, $p<0.001$)。

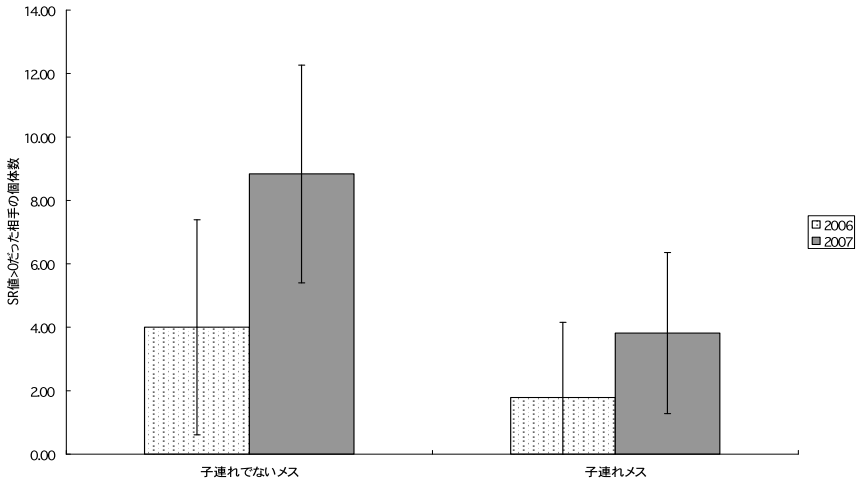

図 3. 2006 年と 2007 年で、追随する子の有無と、同じラインを形成した相手の個体数の平均と標準偏差。

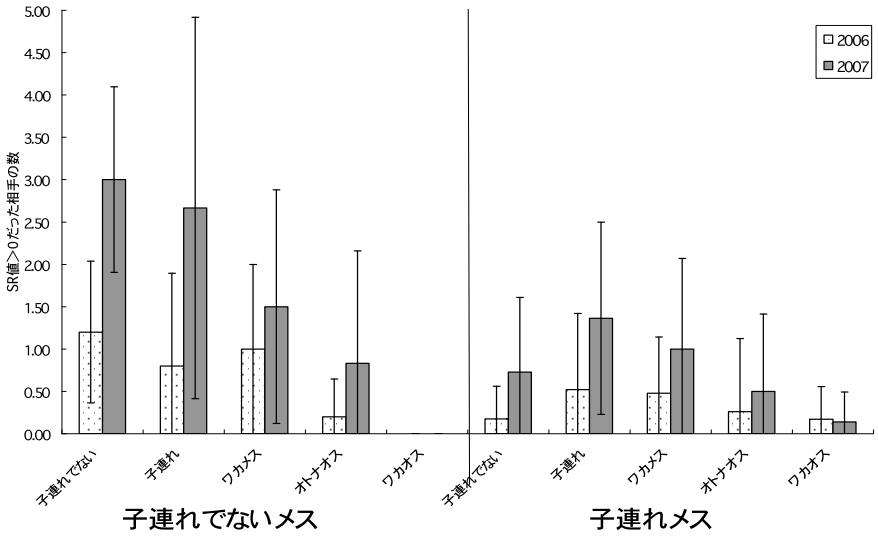

図 4.　2006 年と 2007 年で子連れでないメスと子連れメスが同じラインを形成した相手とその平均個体数。エラーバーは標準偏差値を示す。

3.1.2 最も親密な相手とどれぐらい関わったか

最も SR 値が高かった相手との SR 値の平均と標準偏差値を表したのが図 5 である。子連れでないメスの方が両年共に子連れメスより高い最大 SR 値を示し、この差は有意だった（2006 年:Mantel test, t=2.31, p<0.02, 2007 年:Mantel test, t=4.52, p<0.001)。

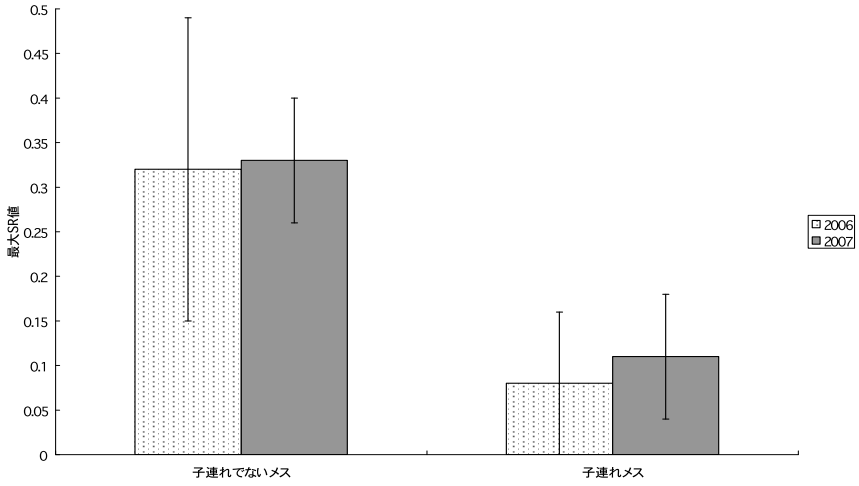

図 5：2006 年と 2007 年で、追随する子の有無と、最大 SR 値の平均と標準偏差

相手の個体属性によって最大 SR 値が異なるかを示したのが図 6 である。最も高い SR 値を示したのは両年とも子連れでないメス同士の組み合わせだった(2006 年:Mantel test, t=8.61, p<0.001, 2007 年: Mantel test, t=10.0, p<0.001)。子連れメスは 2007 年には子連れメス同士でやや高い SR 値を示したが、どの性・成長段階の相手とも低い SR 値を示した。子連れでないメス、子連れメス共にオスに対しては最も低い SR 値だった。

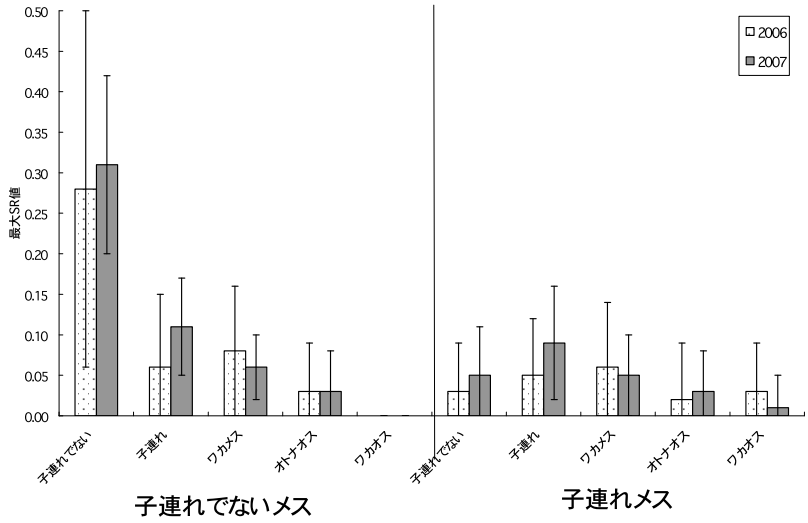

図 6：2006 年と 2007 年で子連れでないメスと子連れメスが同じラインを形成した相手とその最大 SR 値の平均。エラーバーは標準偏差値を示す。

3.1.3 ソシオグラム

2007 年のオトナメスの関係を示したソシオグラムが図 7 である。傾向としては、子連れメスの中には他のオトナメスと同じラインを形成しない個体が存在していたこと、子連れでないメスは子連れでないメス同士で同じラインを形成している上、他の複数のオトナメスとも同じラインを形成していたことが挙げられる。

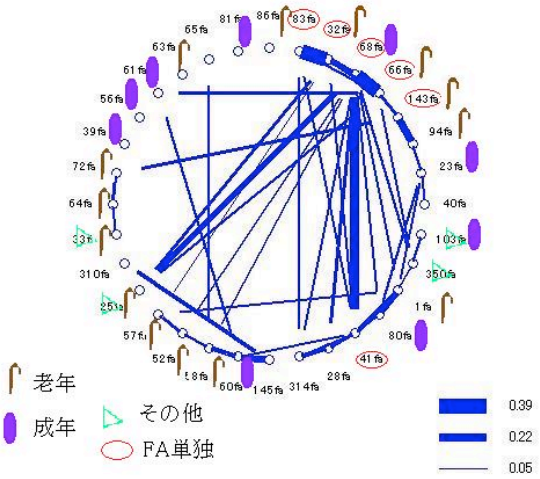

図 7. 2007 年のオトナメス全体の同じラインを形成する個体間関係を示すソシオグラム。数字は個体識別番号を示す。丸印は子連れでないメスを、三角印は 2007 年に追随する子の有無が変化したメスを示す。杖印は年齢層が老年だった個体を、楕円印は成年だった個体を示す。線の太さは SR 値の大きさを示す。

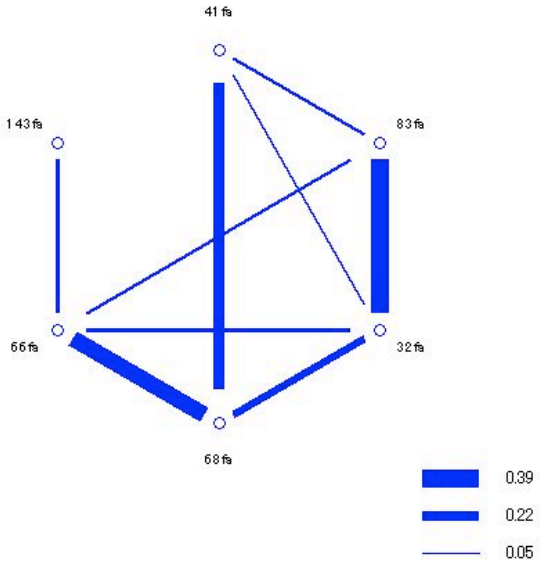

図 8. 2007 年の子連れでないメスのみの同じラインを形成する関係を示すソシオグラム。数字は個体識別番号を示す。線の太さは SR 値の大きさを示している。

子連れでないメスのみの関係をソシオグラムにしたのが図 8 である。143FA 以外の子連れでないメスは子連れでないメス同士で関係する相手が一個体以上存在し、子連れでないメスで同じラインを形成するネットワークができていた。143FA は子連れでないメスの一個体と関係しているのが確認されたのみだった。143FA は最後の子が独立してから 10 年以上出産をしていない老メスだった。

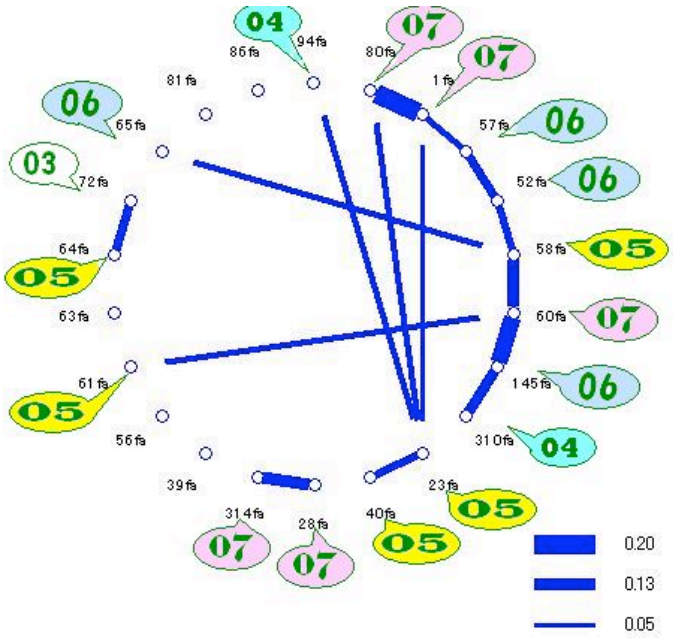

図 9. 2007 年、子連れメスのみで同じラインを形成する関係を示すソシオグラム。
数字は個体識別番号を示す。ラインでの個体間関係があった個体においては、追随している子どもの出産年を吹き出し内に示した。線の太さは SR 値の大きさを示している。

子連れメスのみの関係をソシオグラムにしたのが図 9 である。参考に関係が一つ以上ある個体の連れている子の出産年を記した。同じ年に生まれた子どもを持つ母親同士が同じラインを形成している傾向が数個体で見られたが、基本的には追随している子の年齢と母親同士の関係に顕著な傾向はなかった。2006 年に共に子連れでないメスだった 1fa と 80fa が 2007 年に共に出産し、比較的高い SR 値を示していた。

3.1.4 追随する子の有無に 2006 年と 2007 年に変化があった個体

2006 年と 2007 年の一方で追随している子どもがなく、もう一方の年に子どもがいたオトナメスは 5 個体いた。1fa と 80fa は 2007 年春に出産し、65fa は調査期間後の 2006 年 11 月に出産し、2006 年では子連れでないメスだったのが 2007 年には子連れメスになった。41fa と 83fa は 2006 年には子連れメスだったが、子離れに伴い 2007 年には子連れでないメスになった。これらの個体の同じラインを形成する相手に両年で変化があったかどうかを示した結果が表 2 である。2007 年に出産した 1fa と 80fa 以外では、子連れでないメスであった年の方が同じラインを形成する相手の数が高かった。逆に 1fa と 80fa は子連れメスの

時に、子連れメスとワカメスとの同じラインを形成する相手が増えた。

これらの 5 個体において、子連れでないメスの年と子連れメスの年で最大 SR 値が異なるかどうかを調べた結果が表 3 である。全ての個体において子連れでないメスの時の方が高い SR 値を示した。

表 2. 2006 年と 2007 年で追随する子の有無が変化した個体と同じラインを形成した相手の数の推移

	子連れでないメス		子連れメス		ワカメス		オトナオス	
ID	子無し年	子連れ年	子無し年	子連れ年	子無し年	子連れ年	子無し年	子連れ年
1fa	2	2	3	4	1	3	0	0
80fa	1	2	0	1	0	1	0	0
65fa	**4**	0	**2**	0	1	2	1	1
41fa	**3**	0	**4**	1	1	0	**2**	0
83fa	**3**	0	**1**	0	1	0	**3**	0

表 3. 2006 年と 2007 年で子連れでないメスと子連れメスの状態が変化した個体の最大 SR 値の推移

ID	子連れでない年	子連れの年
1fa	0.25	0.12
80fa	0.5	0.08
65fa	0.17	0.15
41fa	0.25	0.13
83fa	0.39	NA

3.2 オトナメスの個体間関係と追随する子の有無およびメスの年齢に関して

3.2.1 どれだけ多くの個体と関わったか

子連れでないメスと子連れメス別に年齢が関係する個体数に影響するかを調

べた結果が図 10 である。子連れでないメスの個体数が少ないため、2006 年の子連れでないメス壮年、成年、及び 2007 年の壮年は一個体のみのデータになっている。子連れでないメス、子連れメス共に両年ともはっきりとした傾向は見られなかった。

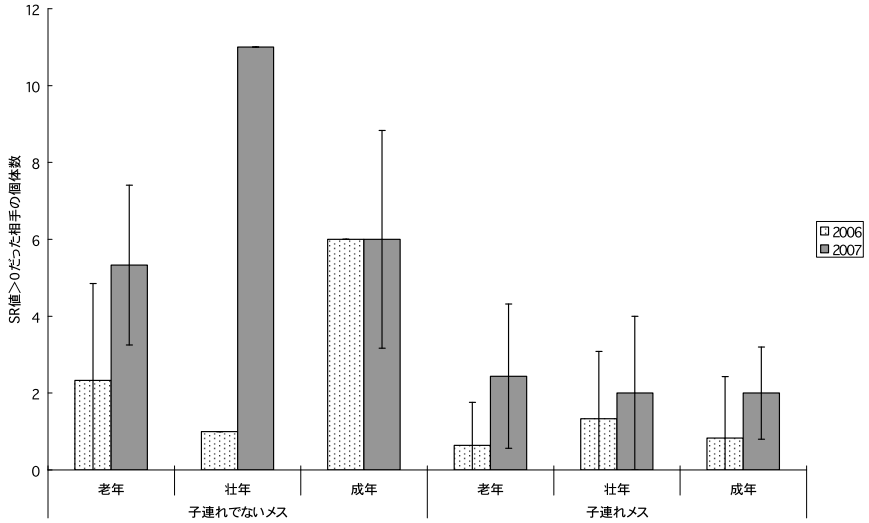

図 10. 子連れでないメスと子連れメスにおける年齢と同じ
ラインを形成した相手の個体数の平均と標準偏差値。

3.2.2 最も親密な相手とどれぐらい関わったか

子連れでないメスと子連れメス別に年齢が最大 SR 値に影響を与えるかどうかを調べた結果が図 11 である。子連れでないメス壮年が両年共に高い SR 値を示しているが、N=1 であることを考慮する必要がある。最大 SR 値においても年齢と個体間関係にははっきりとした傾向は見られなかった。

3.2.3 ソシオグラム

3.1.3 で示したソシオグラム図 7 から、異なる年齢の個体同士が同じラインを形成していることが示唆された。

4. 考察

オトナメスの同一ライン上で泳ぐという関係において、子連れでないメスは多くのオトナメスと関係を持ち、特に子連れでないメス同士で関係が強かった。子連れメスは、子連れメス同士で親密である傾向にあったが、子連れでないメス同士の関係と比べると関係が弱かった。

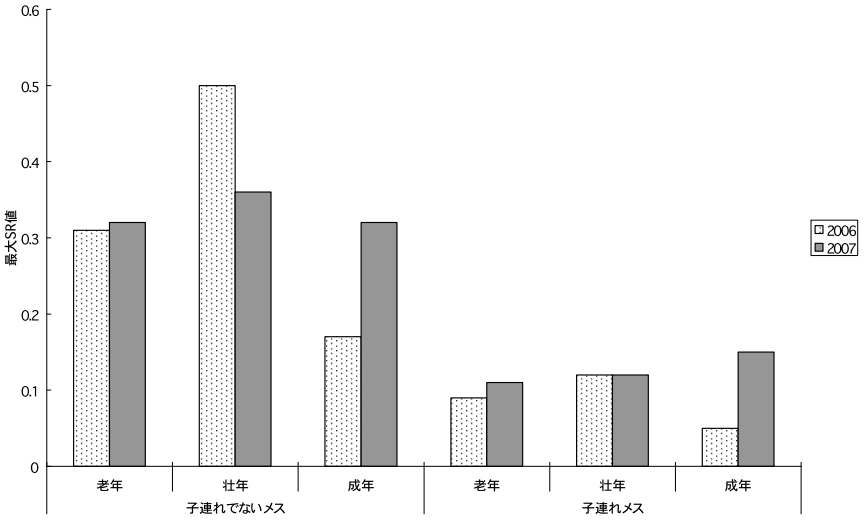

図 11. 子連れでないメスと子連れメスの年齢と最大 SR 値

この結果は Wells et al. (1987)の結果と類似する。サラソタのメスのハンドウイルカは発情も妊娠もしていない子連れでないメスが発情メスと最も頻繁に同じ群れにおり、発情も妊娠もしていない子連れメス同士が比較的高頻度に同伴していた。発情メスが子連れであったか、なかったかについては結果からは不明だが、子連れでないメスは子連れでないメス同士で頻繁に一緒にいると考察に記述されている。つまり、繁殖状態だけでなく、追随する子どもの有無もメスのハンドウイルカ属の個体間関係に影響することが示唆された。

永田は2006年に御蔵島のミナミハンドウイルカを対象に同じスクールにいる個体の関係を調べたが、子連れでないメス同士の強い関係については言及していない。これは、同一群れにいる関係と同一ラインで泳ぐ関係は異なることを示唆している。メスの流動的な個体間関係を捉えるには、メスの状態および「一緒にいる」という定義に留意しなければいけない可能性がある。

追随する子どもの有無がメスの個体間関係に影響すること、および群れの関係とライン上の関係の違いは何を意味するのか。ラインでの関係では、ラインを形成する個体がほぼ完全にお互いの動きを同調させなくてはならない。子連れメスが他の個体と同じラインで泳ぐ頻度が低かった原因は、子どもの存在と同調の難しさの可能性がある。イルカの子どもはオトナと比較して長く潜れず(Noren et al. 2002)、速く泳げず(Edwards 2006, Noren and Edwards 2007)、浮力の影響で水面近くにとどまる傾向にある (Cockroft and Ross 1990, Mann and Smuts 1999)。長く潜れないため、呼吸のタイミングも他個体と異なってしまう。したがって、子連れメスは子どもと同調するために、子ども以外の他個体と同調する

のが困難であると考えられる。

オトナメス同士同一ライン上で泳ぐというのはどのような関係なのかに関しては更なる研究が必要である。しかし、次の子どもが生まれるまでの子連れでないメスの状態の時に密接な関係を築くということ、および前年に子連れでないメス同士で同年に出産した一部の個体同士の SR 値が比較的高かったことから、出産・子育てに向けての密接な情報交換・協力関係を築くことを目的とした関係なのかもしれない。あるいは、群れ全体との緩やかなまとまりを維持するにあたって、子連れでないメスの状態の時にオトナメスとの関係を強めているのかもしれない。

子連れでないメスの中で一個体だけ個体間関係が他のメスと異なる老メス(143FA)がいた。子連れメス同士で一緒にいる頻度も相手の数も少なく、むしろ 2007 年にはある特定の子連れメスと一緒にいることが観察された。143FA は 1998 年以降子どもを連れておらず、生殖老化の結果子どもを産んでいない可能性がある。このような老メスは他の子連れでないメスと異なる個体間関係を築いていることが示唆される。しかし、サンプル数が少ないため更なる調査が必要である。

一方、年齢クラスと同じライン上の個体間関係について明確な傾向は見出せなかった。この結果は、ワカメスの間は年齢が近い個体同士で一緒にいることが多いが(永田 2006)、初産以降は年齢よりはむしろ似たような繁殖状態及び子どもがいる状態のメス同士で一緒にいるという先行研究の報告と一致する(Wells et al. 1987, Connor et al. 2000)。

しかし、明確な傾向が見られなかったのは調査上の原因も考えられる。可能性としては①腹の斑点から年齢クラスを推定することの難しさ(斑点の分布パターンには大きな個体差があり、斑点から年齢クラスを区別することは難しい可能性がある、など)、②子連れでないオトナメスにおいて、各年齢クラスでサンプル数が少なことが考えられる。今後、年齢が分かっている個体で斑点の分布パターンを年ごとに追跡し、年齢と斑点の分布パターンに相関があるのかを調べる、また、数年に渡ってデータを収集しサンプル数を増やしてから再調査する必要がある。

謝辞

本研究を実施するにあたり、鯨類研究に関する様々なきっかけを与えてくださった森阪匡通氏および御蔵島で研究するにあたって滞在先から機材、また研究の心構えにいたるまでサポートいただいた酒井麻衣氏に心からお礼申し上げます。

また、熱意にあふれた助言、ご指導を賜れました山極寿一教授をはじめ中川尚史氏、中村美知夫氏、下岡ゆき子氏には深く感謝しております。

レシェック・カルスマルスキー氏には、アイディアに磨き、修正を加えていただき、SOCPROG の使い方を説明していただきました。ありがとうございます。

調査では、御蔵島村の方々には大変お世話になりました。研究を生活面からサポートくださった廣瀬シン氏、廣瀬正一氏、廣瀬和子氏、廣瀬希氏には色々と励まされました。栗本道雄氏、廣瀬信郎氏、廣瀬正一氏、廣瀬惣次氏、廣瀬吉彦氏、大森航平氏、廣瀬元氏、廣瀬芳則氏、廣瀬晋吾氏、廣瀬茂正氏、小木万布氏、加藤啓司氏、とガイドの方々、民宿の方々、栗本一郎氏にはウォッチング船・調査船に快く乗せていただきました。観光案内所の小木万布氏と菱井徹氏には様々なアドバイスをいただきました。また、小木氏には御蔵島紀要にこの論文を掲載いただける機会を提供いただきました。高縄奈々氏には、データを提供いただき、研究および潜ることに関していろいろと教えてくださいました。ジャスティン・グレッグ氏、木村康香氏、次郎丸光帆氏にはイルカを学ぶものとして切磋琢磨し、刺激を得ました。篠原正典氏にはイルカ研究についていつも助言をくださいました。皆様に心からお礼申し上げます。

引用文献

Cockroft V and Ross G. 1990. Observations in the early development of a captive bottlenose dolphin calf. In: Leatherwood S and Reeves R, editors. The bottlenose dolphin. San Diego, CA: Academic Press. p 461-478.

Connor RC, Wells RS, Mann J, and Read AJ. 2000. The bottlenose dolphin. In: Mann J, Connor RC, Tyack PL, and Whitehead H, editors. Cetacean Societies, field studies of dolphins and whales. Chicago and London: The University of Chicago Press. p 91-126.

Connor RC, Smolker R, and Bejder L. 2006. Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, Tursiops aduncus. Animal Behaviour 72(6): 1371-1378.

Edwards EF. 2006. Duration of unassisted swimming activity for spotted dolphin (*Stenella attenuata*) calves: implications for mother-calf separation during tuna purse-seine sets. Fishery Bulletin 104: 125-135.

Ginsberg JR. and Young TP. 1992. Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. Animal Behaviour 44: 377-379.

Kogi K, Hishii T, Imamura A, Iwatani T, Dudzinski KM. 2004. Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island, Japan. Marine Mammal Science 20(3): 510-526.

Mann J and Smuts BB. 1999. Behavioral development of wild bottlenose dolphin newborns. Behaviour 136: 529-566.

正木 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 三重大学大学院生物資源学研究科修士論文 （未公刊）

永田. 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 三重大学大学院生物資源学研究科修士論文（未公刊）

Noren SR, Lacave G, Wells RS, and Williams TM. (2002). The development of blood oxygen stores in bottlenose dolphins (Tursiops truncatus): implications for diving capacity. J. Zool. Lond. 258,105-113.

Noren SR and Edwards EF. 2007. Physiological and behavioral development in delphinid calves: implications for calf separation and mortality due to tuna purse-seine sets. Marine Mammal Science 23(1): 15-29.

Patriquin KJ, Leonard ML, Broders HG, and Garroway CJ. 2010. Do social networks of female northern long-eared bats vary with reproductive period and age? Behavioral Ecology and Sociobiology 64: 899-913.

Ross GJB and Cockcroft VG. 1990. Taxonomic status of *Tursiops aduncus*. In: Leatherwood S and Reeves RR, editors. The bottlenose dolphin. San Diego: Academic Press. P 107-111.

酒井 2006 ミナミハンドウイルカの社会行動に関する研究 東京工業大学大学院生命理工学研究科博士論文

Sakai M, Hishii T, Takeda S, and Kohshima S. 2006. Flipper rubbing behaviours in wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). Marine Mammal Science 22(4): 966-978.

Smolker RA, Richards AF, Connor RC, and Pepper JW. 1992. Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottle-nose dolphins. Behaviour 123:38-69.

Smolker RA. 2000. Keeping in touch at sea: group movement in dolphins and whales. In: Boinski S and Garber PA, editors. On the move, how and why animals travel in groups. Chicago and London: The University of Chicago Press. p 559-586.

Wells RS, Scott MD, and Irvine AB. 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In: Genoways H, editor. Current Mammalogy. New York: Plenum Press. p 247-305.