

ミナミハンドウイルカの母親は子どもの年齢に応じて 近接する個体の選択を変えているか

佐藤佑哉¹⁾, 森阪匡通¹⁾, 小木万布²⁾, 淀太我¹⁾, 吉岡基^{1)*}

1)三重大学大学院生物資源学研究科, 〒514-8507 三重県津市栗真町屋町 1577, *責任著者 E-mail: motoi@bio.mie-u.ac.jp

2)一般社団法人御蔵島観光協会 〒100-1301 東京都御蔵島村

1. 緒言

一般的に、長期間の子育てを行う哺乳類において、母親は保育投資のトレードオフの状態にある (Trivers, 1972)。これは、母親が現在の仔への投資と将来的な繁殖で生じる仔への投資のどちらを優先させるかを選択するという状態である。現在の仔への投資を優先させる場合、その仔の死亡率を軽減させることができるというメリットと、母親が時間的・エネルギー的コストを負うというデメリットがある。一方で、将来の仔への投資を優先させた場合、母親は次の繁殖を早期に始めることができ、一生のうちで行う繁殖を増加させることができるというメリットがあるが、現在の仔にとっては投資が減少することで死亡率が上昇するというデメリットがある。このように、母親が仔と形作る関係性によって母親が一生に残すことができる仔の数および死亡せずに成長する仔の数変動しており、これは母親の生涯繁殖成功度に大きく影響すると言える。

母親の繁殖成功に大きく影響する要因には、上述した母親と仔の間の関係性の他に、母仔以外の個体が母仔に干渉を行う行動がある。特に哺乳類では、仔殺しやベビーシットといった行動が知られている (Kleiman and Malcolm, 1981)。

仔殺しは、同種他個体が仔を攻撃して殺害する行動であり、主にオスが自分の仔ではない他のオスの仔を殺すことを指す (Davies et al., 2015)。哺乳類においては、仔を殺害することで母親はすぐに繁殖できる状態になる。この状態には、自らの遺伝子を残したいオスにとって、母親とすぐに繁殖を行うことができるという利益があり、ライオン (*Panthera leo*) やナキガオオマキザル (*Cebus olivaceus*) 等で広く確認されている (Davies et al., 2015; Valderrama et al., 1990)。鯨類でも仔殺し行動は確認されており、アメリカのバージニア州でストランディングしたハンドウイルカ (*Tursiops truncatus*) から、同種他個体による攻撃の痕跡が発見されており、仔殺しが起きたであろうことが示唆されている (Dunn et al. 2002)。

また、スコットランド周辺海域では、実際にハンドウイルカのオスによる仔への攻撃行動が報告されている (Robinson, 2014).

一方で、母親以外の個体が子育てを援助する行動であるベビーシットも知られている。霊長類では、サバンナモンキー (*Chlorocebus aethiops*) 等でベビーシットが確認されており、母親側には子育てにかかる時間とエネルギーが減少するという利益が、ベビーシッター側には将来における子育てのための経験を積むことができるという利益があるという説が提唱されている (Fairbanks, 1990)。また、ウガンダのチンパンジー (*Pan troglodytes*) では、ベビーシットによって仔が離乳するまでの期間が早まることが明らかになっており、ベビーシットによって母親は次の繁殖に早く移ることができる可能性が示唆されている (Bădescu *et al.*, 2016)。鯨類では、大西洋のバハマ周辺海域に生息するタイセイヨウマダライルカ (*Stenalla frontalis*) の研究で、親以外の個体による子育て行動が確認されている (Weinpress and Herzog, 2015)。飼育下のハンドウイルカでも、親離れしていない仔に対して父親や血縁関係のない他個体が親和的な行動をとることが報告されている (Eskelinen *et al.*, 2017)。

上記のように、母親が関わる個体によって仔の生存率は高まることもあればその逆となることもあり、母親にとって関係を持つ相手の選択は繁殖成功に関わる重要な要素である。

海棲哺乳類をはじめとした、子育て期間が長い種では、個体間の関係性が与える影響は仔の発達に伴って変化することが予想される。例えば、新生仔であれば、身体が弱いためにオスの攻撃によって死亡する可能性が高い。加えて、仔が親離れをするまでに時間がかかり、これによって母親が次の繁殖を行うまでに時間がかかる。つまり、仔を殺しやすいうえに、仔を殺すことによって、母親が次の繁殖を行うまでの期間を大幅に短縮することができる。これらの状況より、オスにとっては子殺しを行うことによって生じるメリットが大きく、母仔にとってはオスを避けるべきであると言える。しかし、子離れが近い時期の仔であれば、仔が一定以上に成長しており、その分攻撃によって死亡しにくい。このことより、オスにとって子殺しを行うメリットは少なく、子殺しを受ける危険性は小さいことが予想される。また、イルカでは妊娠期間が約 1 年間であり、生涯繁殖成功度を上昇させるためには母親は親離れ後すぐに仔が出産できることが理想である。そのため、母親はすぐに次の仔を産んで育てるために、親離れの約 1 年前からはオスと一緒にいることで、繁殖行動を行っているかと推測できる。霊長類では、仔の存在が親の形成する関係性に影響を与えることが確認されており、ウガンダにおけるチンパンジーの研究において、仔を持つ母親はオスから仔への攻撃を警戒して、オスの存在する群れを避けることが報告されている (Otali and Gilchrist, 2006)。鯨類では、仔の年齢に伴い母親と一緒にいる個体が増える傾向は確認されていない。しかし、親ではなく仔に焦点を当てた研究では、一緒にいる個体が増える例がオーストラリアのシャーク湾に生息するミナミハンドウイルカ (*T. aduncus*) で知られており、他個体との社会性の構築のために、高い年齢の仔では低い年齢

の子よりも同性の他個体と関係が強くなることが報告されている (Krzyszczuk *et al.*, 2017)。

個体間の関係性を調べるための指標の一つとして、個体同士の近接関係に着目する方法がある。鯨類において、個体同士が近接して遊泳する行動が一般的に観察されており、ミナミハンドウイルカの子に関する研究では、近接遊泳によって社会的なネットワークの形成が行われ、のちの繁殖成功に効果があることが示唆されている (Krzyszczuk *et al.*, 2017 ; Stanton *et al.*, 2011)。このことから、近接遊泳を観察することで、鯨類が形作る社会関係の一端を明らかにすることができると思われる。

以上を踏まえ、本研究では、伊豆諸島御蔵島 (東京都) のミナミハンドウイルカを対象に、近接遊泳を指標とした母仔と他個体の関係性について、仔の年齢によって、その関係性が変化するか否かを調査した。御蔵島では、過去に様々な個体間の関係性に関する研究が行われており、本個体群の社会構造に関して、いくつかの知見が得られている。母仔と他個体間の関係性については、ベビーシットをする個体と母仔の間の血縁関係を研究した結果、血縁関係が強くないことが明らかとなっている (原口, 2005)。個体間の関係の強さに関しては、群れ内のメンバー構成と近接遊泳相手の特徴を調べた結果、双方の指標において仔を連れているメス同士、特に仔の年齢が同程度である場合に強い関係を持つことがわかっている (永田, 2006 ; 植田, 2013)。また、田島 (2017) は、性別、齢期ごとに個体の近接遊泳時の個体間関係を解析し、同性同齢での近接遊泳が多いことを明らかにするとともに、親離れから性成熟に向け、同性・同齢から異性・異齢へと一緒にいる個体に変化がみられ、将来の繁殖に向けた準備であることを示唆している。

本研究では、母仔が行う近接遊泳を指標として、仔の年齢と近接遊泳相手の関係性を調べることで、仔の年齢の変化に伴って母親は近接遊泳相手を選択するとの仮説を立て、この検証を試みた。

2. 材料と方法

2-1. 調査地と調査対象

調査は東京都御蔵島周辺海域で行った。御蔵島は、伊豆諸島の中央 (北緯 33 度 52 分、東経 139 度 36 分) に位置しており、周囲約 16.8 km、面積約 20.58 km² のほぼ円形をした島である (小木, 2013)。

御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカ個体群を調査対象とした。御蔵島では、1994 年より個体識別調査が継続的に行われており、現在ではほぼ全ての個体が識別されている。また、本個体群は同島周辺海域に周年生息することが知られており、他海域に個体が出移することはあるものの、移入することは少ない (小木, 2013 ; Tsuji *et al.*, 2017)。現在は同島周辺海域に約 130 個体が確認されている (Tsuji *et al.*, 2017)。

2-2. 調査方法

商業用ウォッチング船に便乗して調査を行った。調査期間は、ウォッチング船の操業が

多い時期である毎年 6~10 月とした。調査は出港から帰港までを 1 回とし、ウォッチング船の出航状況によって 1 日あたり最大 3 回の調査を行った。1 回の調査は約 2 時間の航海であり、島の沿岸より約 300 m 以内の海域を航行し、可能であれば島の周囲を一周した。航海中にイルカを発見した際はシュノーケルによる潜水を行い、水中から動画撮影を行った。撮影にはデジタルビデオカメラ (SONY ; HDR-CX430, HDR-SR12) を使用した。

帰港後に映像を再生し、撮影個体の個体識別を行った。個体識別には御蔵島観光協会のデータベースに記録されている過去の識別済み映像やスケッチを使用し、撮影した映像との照合を行った。ひれの欠けや体の傷、ダルマザメ (*Isistius brasiliensis*) による傷跡などの自然標識を用い、原則 3 つ以上の自然標識が一致した場合に同一個体とした (小木, 2013)。

2-3. 使用したデータ

解析には、2014 年~2016 年の 3 年間に撮影された水中ビデオ映像を使用した。映像は、2014 年は 6 月 16 日~11 月 6 日、2015 年は 5 月 30 日~11 月 5 日、2016 年は 6 月 7 日~10 月 2 日の期間中に撮影された。2014 年と 2015 年に関しては、御蔵島イルカ調査チーム (MIDO) によって収集されたデータを使用し、2016 年は筆者 (佐藤) も調査チームに加わり、データ収集を行った。母仔関係の確認のため、御蔵島観光協会のデータベースを用い、1994 年~2016 年の親仔関係の記録も解析に使用した。

2-4. 成長段階と母仔の判別

個体の成長段階は、小木 (2013) に従い、オトナ (Adult : 胴回りが太く、腹部は斑点に覆われている。傷が多く体色は濃い。オスは生殖孔付近が 2 こぶに膨らみ、メスは生殖孔前部がなだらかに膨らんでいる。生後 16 年以上の個体、もしくは仔との同伴が確認されたメス)、ワカモノ (Subadult : 胴回りはオトナほど太くない。腹部後方に斑点が存在する。母親との同伴はほとんどみられない)、コドモ (Juvenile : 体長がオトナの 3 分の 2 以下。腹部に斑点が無く、傷が少ない。体色は薄い灰色。母親との頻繁な同伴が観察される)、当歳仔 (Neonate : 体長はオトナの 2 分の 1 以下。腹部に斑点が無く、傷はほとんどない。在胎痕と呼ばれる皺が体側にみられる。各ひれは自立していないこともある。常に特定の母親と同伴している) の 4 つに分類した。性別は、生殖孔の形状から判断した。

母仔の関係については、母仔間特有の位置関係である infant position (仔が母親の腹部の下にごく近距離で体をつけて遊泳している状態)、echelon position (仔が母親の背びれ付近に近接し、並行に遊泳している状態) が知られているが (Gubbins *et al.*, 1999 ; Mann and Smuts, 1999)、オトナメスに対して、上記の位置関係で遊泳を行うコドモおよび当歳仔の組み合わせを母仔と判断した。ただし、個体識別結果より、明らかに親仔関係にないもので、上記の位置関係であったものは解析から除外した。

2-5. 動画解析

まず、母親の選別を行うために、御蔵島観光協会のデータベースより親子関係を調べた。このデータに基づき、各年において仔を連れているオトナメスを母親と定義し、これを本研究の対象として解析に使用した。撮影された動画のうち、母親が撮影されている箇所を解析に使用した。解析の単位として、撮影された母親各個体が、映像にフレームインしてからフレームアウトするまでを1シーンとした。母親と同時に仔が映っていない場合でも、母親が撮影された部分を1シーンとして解析した。フレームアウト後、すぐフレームインした個体について、画面外にいた時間がごく

短時間（およそ1秒以内）であり、かつ遊泳している個体の組み合わせおよび距離、位置関係が明らかに変化していない場合を除き、新たなシーンとして計数した。複数の母親が同時に画面内にいる場合は、それぞれの母親について、フレームイン、フレームアウトのタイミングを求め、各母親を中心とした異なるシーンとして解析に使用した。また、近接遊泳の有無を確認するため、各シーンについて、母親に対して仔および仔以外の個体が近接して遊泳を行っているか否かを確認した。近接遊泳の定義は Sakai *et al.* (2010) に従い、2頭以上の個体がそれぞれ水平・垂直方向に2体幅以内、前後方向に1体長以内の距離で、相対的に同じ方向・速度で遊泳している状態とした（図1）。母親が連れている仔以外の個体について、上記の位置関係にあり、母親と遊泳を行う個体を近接個体として記録した。なお、映像が不鮮明であったり、自然標識が確認できない等の理由で個体識別ができなかった個体については解析から除外した。

母親を中心に、近接遊泳の範囲内に自分の仔がいるかどうか、および近接個体がいるかどうかという点に基づき、4つの遊泳状況に分類した（図2）。具体的には、①母親とその仔のみが近接遊泳をしており、他の個体と近接遊泳をしていない場合、②母親に対してメスの近接個体が近接遊泳を行う場合、③母親に対してオスの近接個体が近接遊泳を行う場合、④母親が単独で遊泳しており、近接個体と自分の仔の両方が近接遊泳の範囲内にいない場合である。

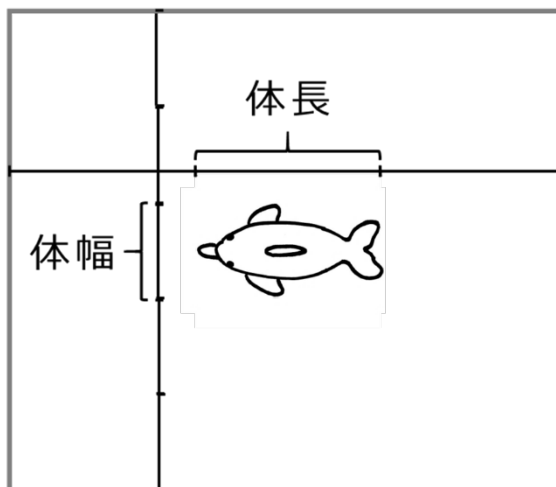


図1. 近接遊泳の範囲の定義
(Sakai *et al.*, 2010 を改変)

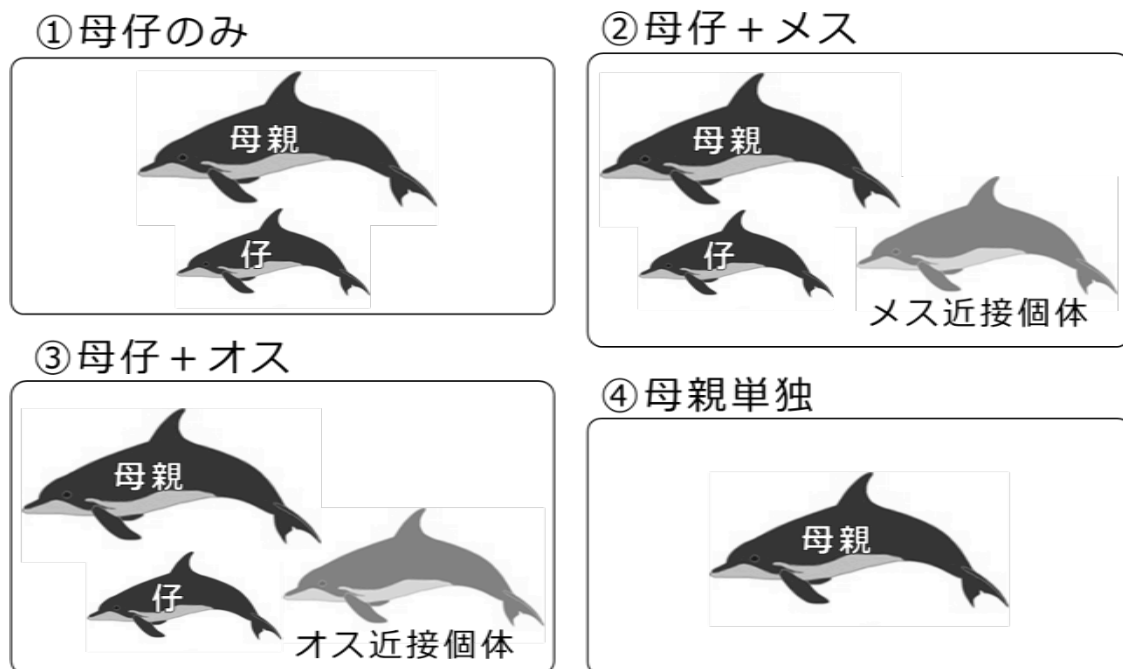


図 2. 母親の近接状態の分類

2-6. 仔の年齢と母親の遊泳状況の関係

仔の年齢と母親の遊泳状況の関係性を調べ、仔の年齢によって近接遊泳の相手が変わるという仮説を検証した。各母親について、連れている仔の年齢をデータベースから求めた。前述した母親の遊泳状況である、①母親と仔のみ、②メスとの近接遊泳、③オスとの近接遊泳、④母親単独の4つについて、各母親で4つの遊泳状況の合計に対する割合をそれぞれ求めた。各割合について、仔の年齢との関係性を調べ、相関の有無をエクセル統計 2015 (SSRI) により、スピアマンの順位相関を用いて統計的に解析した。

3. 結果

本研究で解析した動画の長さは、2014年は41時間20分12秒、2015年は32時間43分30秒、2016年は36時間53分31秒であり、3年間で合計112時間17分13秒であった。映像より、母親が撮影された場面が合計2290シーン抽出された。その年毎の内訳は、2014年-1108シーン、2015年-649シーン、2016年-533シーンであった。個体識別の結果から、調査期間中に母親イルカは37個体確認された。御蔵島観光協会のデータベースによると、2014年～2016年間に御蔵島で観察されている母親の数は37個体であり、本研究で観察された母親の数と一致した。すなわち、本研究においては、個体群内の母親が全個体確認されたことになる。

各母親における、①母子のみで遊泳する割合、②メスと近接遊泳する割合、③オスと近接遊泳する割合、④母親単独で遊泳する割合が、仔の年齢によって変化するか、それぞれ

調べた。図3に、仔の年齢と母親の遊泳状況の関係性を示す。母親と仔の関係性について、仔の年齢と①母仔のみで遊泳する割合との間に有意な相関はなかったが ($r_s=-0.10$, $p=0.35$) , 仔の年齢と④母親単独で遊泳する割合との間に正の相関があった ($r_s=0.29$, $p<0.01$) 。近接個体との関係性については、仔の年齢と②メスとの近接遊泳が起こる割合との間に負の相関が ($r_s=-0.24$, $p<0.05$) , 逆に仔の年齢と③オスとの近接遊泳が起こる割合との間に正の相関があった ($r_s=0.25$, $p<0.05$) 。

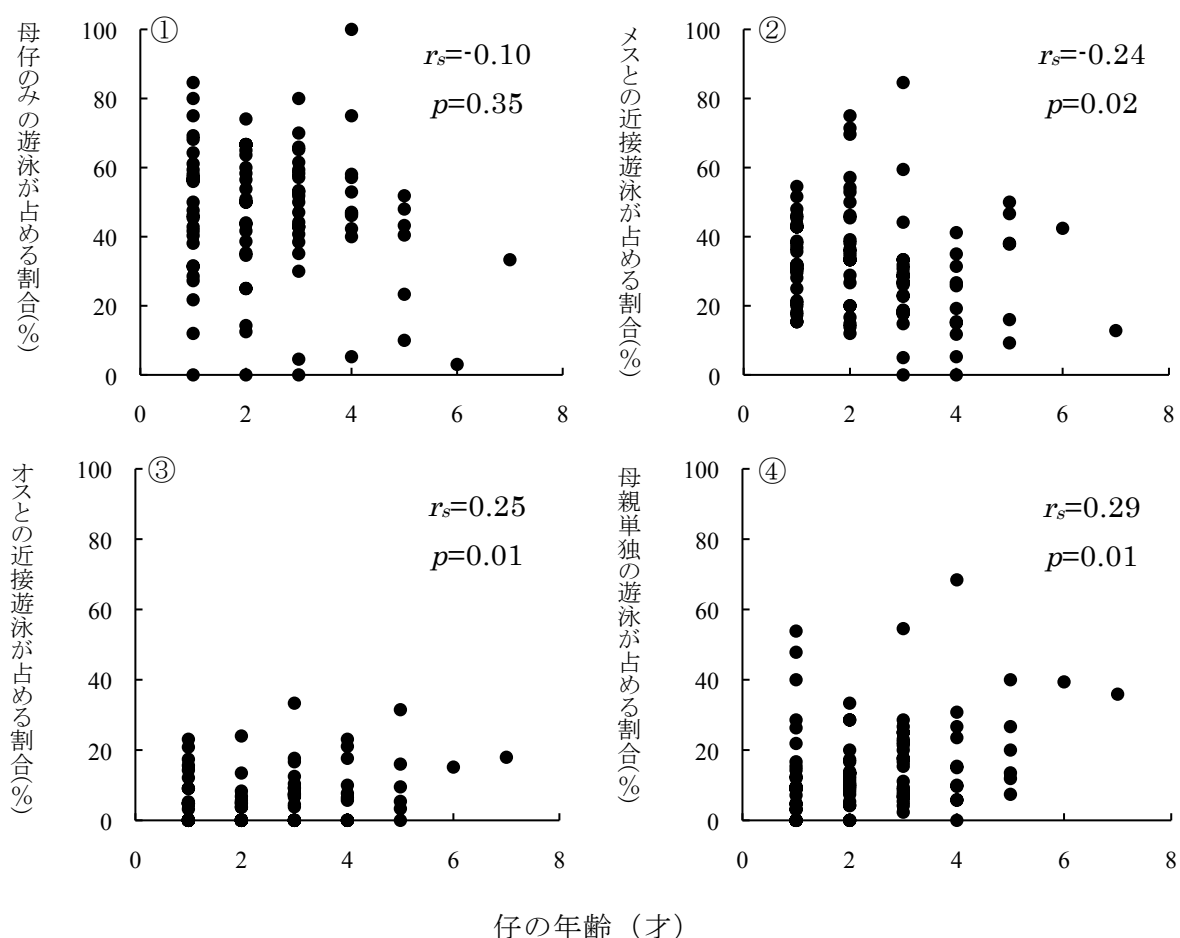


図3. 仔の年齢と母親の遊泳状況の関係性

r_s : スピアマンの順位相関係数

4. 考察

母仔において、仔の年齢が低いときは母親単独でみられることが少なく、仔の年齢が高いときは母親単独でみられることが多くなった (図3) 。御蔵島のみナミハンドウイルカでは、仔は約3年で親離れすることが知られており (Kogi *et al.*, 2004) , 加えて、仔の年齢が高くなると母仔間距離が大きくなる傾向が確認されている (正木, 2003; 木村, 2009) 。親離れに向けて仔との距離が広がり、仔が近接遊泳の範囲外に出てしまうことが多くなった

ために、本研究では母親単独でみられることが増加したと考えられる。

一方、仔の年齢と近接個体との関係性に関して、仔の年齢が低いときは、母親はオスとの近接遊泳が減少し、メスとの近接遊泳が増加する傾向がみられた（図3）。逆に、仔の年齢が高いときは、オスとの近接遊泳が増加し、メスとの近接遊泳が減少する傾向が確認された。オスは繁殖のためにメスに対して接近を試みると考えられるが、仔の年齢が低いときには、オスによる仔殺しが成功しやすいうえに、仔が親離れするまでに時間がかかるため、オスにとって仔殺しを行うメリットが大きい。御蔵島でもオスによる仔への攻撃と思われる行動が確認されており（森阪、未発表）、仔が小さいときはオスによる仔殺しが起こりやすい環境であるといえる。同時に、弱い仔をベビーシットによって保護することは、母親にとって繁殖成功に効果的である。また、ベビーシッター側にとっても、子育ての練習を行うことができるという利点も存在する。オーストラリアのシャーク湾におけるミナミハンドウイルカの研究では、オスの攻撃行動に対し、メスはこれを避けるためにメス同士で集まることが知られており（Connor *et al.*, 2006）、御蔵島でもベビーシットと思われる近接遊泳をメスが行っていることが報告されている（原口, 2005；田島, 2017）。これらのことから、オスによる仔殺しから仔を保護するためにメス同士での遊泳を選択していると考えられる。一方で、仔の年齢が高いときには、仔が比較的成長しており、攻撃によって死亡しにくい。また、仔の親離れが近い時期であることから、仔殺しを行っても繁殖までの期間はあまり変わらないため、オスにとって仔殺しを行うメリットは少ない。同時に、ベビーシットによる保護の効果も小さいと考えられる。そのため、母親は仔に必要以上にコストをかける必要がなく、将来の繁殖への投資を優先して、オスと近接遊泳を行ったと予想できる。

以上より、母親は仔の年齢によって近接遊泳を行う相手を選択していることが明らかとなり、本研究で提唱した仮説と一致した。母親は仔の発達段階に合わせて、仔の保護か、将来の繁殖への投資かを適切に選択していることが示唆された。今回明らかになった関係性の一端は繁殖成功に影響するものであり、飼育下での繁殖を推進する際の個体管理への応用も考えられる。また、逆に飼育下での研究を行うことで、未だ詳細がわかっていない、夜間の摂餌時における母仔の関係性の変化を推測できる可能性もある。

本研究では母親を中心とした解析を行ったが、母親から離れた際の仔が形作る関係性については解析していない。本研究の結果から、仔の年齢が個体間関係に影響することは示唆されたため、今後は母親だけではなく、仔からみた関係性をみることで、ミナミハンドウイルカが形成する社会関係の一端を知ることができると考えられる。加えて、本研究では、母仔以外の近接個体との血縁関係を調べることができなかった。本種の父親は仔育てに参加しないため、個体識別だけでは血縁関係を知ることはできない。オスには自分の子孫を残すという目的があることから、相手が血縁個体か否かによって、仔殺しやベビーシットなどの行動の意味は大きく変化する。そのため、近接遊泳において血縁が影響する可

能性は十分にあり、今後は遺伝子を使用した解析が必要である。

6. 謝辞

本研究を遂行するにあたり、多くの貴重なデータを提供いただいた御蔵島観光協会の皆様に厚く御礼申し上げます。また、調査にご協力いただいた井上三喜氏、大森航平氏、加藤啓司氏、栗本一郎氏、栗本道雄氏、高畑淳一氏、広瀬旭治氏、広瀬晋吾氏、広瀬惣次氏、広瀬直希氏、広瀬信郎氏、広瀬正一氏、広瀬芳則氏、広瀬吉彦氏とガイドの皆様には深謝する。御蔵島での生活や調査では、近畿大学農学部海棲哺乳類学研究室・講師・酒井麻衣博士、京都大学野生動物研究センターの榊原香鈴美氏、辻紀海香氏、御蔵島イルカ調査チーム（MIDO）、廣瀬慶子氏他、多くの御蔵島の皆様にお世話になった。三重大学大学院生物資源学研究科・高島万莉子氏にはミナミハンドウイルカのイラストの提供をいただいた。これらの皆様にも感謝申し上げます。

本研究の一部は科学研究費補助金・基盤研究（S）#15H05709（森阪）の助成を受けた。また、本論文は、三重大学大学院生物資源学研究科に提出した修士学位論文の一部を公表したものもある。

7. 引用文献

- Bădescu, I., D.P. Watts, M.A. Katzenberg and D.W. Sellen, 2016. Alloparenting is associated with reduced maternal lactation effort and faster weaning in wild chimpanzees. *Royal Society Open Science* 3: 160577.
- Connor, R., J. Mann and J.W. Capps, 2006. A sex-specific affiliative contact behavior in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops* sp. *Ethology* 112: 631-638.
- Davies, N.B., J.R. Krebs and S.A. West, 2015. 行動生態学 原著第4版（野間口眞太郎・山岸哲・巖佐庸 訳）. 576pp. 共立出版, 東京.
- Dunn, D.G., S.G. Barco, D.A. Pabst and W.A. McLellan, 2002. Evidence for infanticide in bottlenose dolphins of the western North Atlantic. *Journal of Wildlife Diseases* 38: 505-510.
- Eskelinen, H.C., J.L. Borger-Turner and S.A. Kuczaj, 2017. Observations of a paternal male with bottlenose dolphin calf (*Tursiops truncatus*): a case study. *International Journal of Comparative Psychology* 30. Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/83x350sf>
- Fairbanks, L.A., 1990. Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour* 40: 553-562.
- Gubbins, C., B. McCowan, S.K. Lynn, S. Hooper and D. Reiss, 1999. Mother-infant spatial relations in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Marine Mammal Science* 15: 751-765.
- 原口涼子, 2005. 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. 卒業論文, 東京農工大学. 56pp.
- 木村康香, 2009. 御蔵島ミナミハンドウイルカ個体群における出産経験の繁殖成功への影響. 修士論文, 三重大学大学院. 52pp.
- Kleiman, D.G. and J.R. Malcolm, 1981. The evolution of male parental investment in mammals. Parental Care in Mammals, Gubernick, D. J. and P.H. Klopfer (eds). pp.347-387. Plenum Press, New York.
- 小木万布, 2013. 御蔵島のミナミハンドウイルカ. 月刊 海洋 45:215-225.
- Kogi, K., T. Hishii, A. Imamura, T. Iwatani and K.M. Dudzinski, 2004. Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island, Japan. Marine Mammal Science 20: 510-526.
- Krzyszczyk, E., E.M. Patterson, M.A. Stanton and J. Mann, 2017. The transition to independence: sex differences in social and behavioural development of wild bottlenose dolphins. Animal Behaviour 129: 43-59.
- Mann, J. and B. Smuts, 1999. Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.). Behaviour 136: 529-566.
- 正木慶子, 2003. バンドウイルカのコードモの発達に伴う母子間距離と位置関係の変化. 修士論文, 三重大学大学院. 42pp.
- 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. 修士論文, 三重大学大学院. 45pp.
- Otali, E. and J.S. Gilchrist, 2006. Why chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) mothers are less gregarious than nonmothers and males: the infant safety hypothesis. Behavioral Ecology and Sociobiology 59: 561-570.
- Robinson, K.P., 2014. Agonistic intraspecific behavior in free-ranging bottlenose dolphins: calf-directed aggression and infanticidal tendencies by adult males. Marine Mammal Science 30: 381-388.
- Sakai, M., T. Morisaka, K. Kogi, T. Hishii and S. Kohshima, 2010. Fine-scale analysis of synchronous breathing in wild Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). Behavioural Processes 83: 48-53.
- Stanton, M.A., Q.A. Gibson and J. Mann, 2011. When mum's away: a study of mother and calf ego networks during separations in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). Animal Behaviour 82: 405-412.
- 田島夏子, 2017. 野生ミナミハンドウイルカの近接遊泳からみる個体間関係. 修士論文, 京都大学大学院. 29pp.
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. Biological Laboratories, Harvard University, 179pp.

- Tsuji, K., K. Kogi, M. Sakai and T. Morisaka, 2017. Emigration of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) from Mikura Island, Japan. *Aquatic Mammals* 43: 585-593.
- 植田奈穂子, 2013. 御蔵島のミナミハンドウイルカのメスの個体間関係. *Mikurensis-みくらしまの科学* 2:13-28.
- Valderrama, X., S. Srikosamatara and J.G. Robinson, 1990. Infanticide in wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica* 54:171-176.
- Weinpress, M.R. and D.L. Herzing, 2015. Maternal and alloparental discipline in Atlantic spotted dolphins (*Stenalla frontalis*) in the Bahamas. *Animal Behavior and Cognition* 2: 348-364.

