

学位論文題名

トド *Eumetopias jubatus* の成長様式、
成長量の経年変化および地理的変異に関する
比較形態学的研究

学位論文内容の要旨

トドは北海道からカリフォルニアまでの北太平洋辺縁に沿って分布し、1970年代以降、南東アラスカ以東を除いた地域で極端な個体数の減少が見られている。減少要因として、トロール船による混獲や猟銃による捕殺、海洋環境の温暖・寒冷のレジームシフトに伴う餌生物の種組成・豊度の変化が指摘されている。混獲や捕殺が主な要因であった場合、トド個体数が減少する前後で比較すると、減少した後で個体当たりの餌資源量は増加し、成長量に違いが生じることが予測される。また、餌資源の種組成・豊度の変化は、成長量の変化や、摂餌方法の違いから頭蓋骨におけるプロポーションに影響を及ぼすため、形態的な変化が予想される。本研究では、トドの成長に伴う頭蓋骨の形態的变化に焦点を絞り、地域集団内において、個体数減少と餌生物の変化が形態的な変化を生じさせたかどうか、地域集団間においては、個体数と餌生物の違いが地理的変異を生じさせているかどうか、の検証を行うことを目的とした。

試料は、1994～1999年および1983～1987年、北海道沿岸において捕殺された個体および朝日大学、国立科学博物館、ウラジオストック TINRO および NOAA 所蔵の頭蓋骨である。このうち、1994～1999年北海道沿岸において得られた個体からは外部形態の計測も行い、さらに、1985～1987年の間にアラスカ湾において外部形態の計測を行った Calkins and Goodwin (1988) に記載されているデータも用いた。

研究内容は、まず収集した全標本を母集団とし、外部形態、

頭蓋骨および犬歯について加齢変化と相対成長を調べた。次に、頭蓋骨を用いて、千島列島や北海道沿岸などの極東海域、アラスカ湾やベーリング海などの北太平洋北米海域の2つの地域集団内における加齢変化とプロポーションについて、標本を温暖・寒冷のレジームシフト年代毎にまとめ、レジーム間での比較を行った。なお、極東海域では明瞭なレジームシフトが見られなかったため、便宜的に年代毎に区分して比較を行った。さらに、これらの結果をもとに、2海域集団間での地理的変異についても比較検討した。最後に、地域集団内・地域集団間における頭蓋骨の形態的差異や成長様式の違いについて、遺伝的変異に関する知見と併せ、北太平洋トド個体群の起源や形態的差異に影響を及ぼす要因について考察した。

外部形態における成長様式の観察を行った結果、雄は10才頃まで、雌は5才頃まで急激に成長し、その後の成長は穏やかとなることが明らかとなった。相対成長を観察した結果、雄では胸囲、体重および後肢に顕著な発達が見られ、上半身の発達も見られた。雌の前肢における成長は、加齢変化では10才頃まで成長を続け、相対成長においても顕著に発達していた。頭蓋骨における観察では、外部形態同様、雄は10才頃まで、雌では5才頃に成長が停滞した。相対成長の観察では、雄は頭蓋骨全体的に横幅が顕著に発達し、乳様突起幅や頬骨弓幅など、筋肉の発達と関連のある部位でも優成長が見られた。犬歯の成長様式は、雌雄共に歯根部に成長の中心があり、歯冠部の伸長は見られなかった。雄の犬歯は太く、重量増加も雌に比べて顕著であった。以上の成長様式の観察結果から、雄の形態は、繁殖期におけるテリトリー維持のための形質として発達したことが考えられる。つまり、威嚇行動としての幅広い吻部、太い犬歯の発達、闘争行動に有利なように上半身の筋肉における発達、それに伴う体重の増加が見られ、後肢もこれに耐えられるように太い。一方雌では、遊泳能力と関係のある前肢の発達が顕著であった。繁殖期の雌は授乳と摂餌回遊を繰り返すことから、雌の遊泳能力が繁殖期における仔獣の生残率に関係していることが指摘され、前肢の発達もこれと関係があると考えられる。

次に、頭蓋骨の地域集団内における形態変化を明らかにするため、極東海域では、雄は1960、1970、1990年代に、雌では

1960 および 1990 年代に標本を分類し、年代間で加齢変化とプロポーシヨンの比較を行った。その結果、雄では 1970 年代の成長が他の年代よりも良く、雌では差は見られなかった。しかし、プロポーシヨンの比較では、雌雄共に年代毎による差は認められなかった。1970 年代に成長量が良かった要因として、猟銃による駆除のため千島列島における個体数が減少し、さらに同年代の極東海域のスケトウダラ資源量の増加によって、個体当たりの餌条件が良くなったためと考えられた。

北太平洋北米海域では、温暖・寒冷のレジームシフト年代間で頭蓋骨の加齢変化とプロポーシヨンの比較を行った。その結果、雄では差は見られなかったが、雌は温暖期よりも寒冷期の方が成長が良かった。寒冷期の方が成長が良かった要因として、1970 年代初めに商業捕獲やトロール船による混獲が多く個体数が減少したこと、密度効果が働いたこと、また、レジームシフトと関連して餌資源豊度が変化したことが考えられた。つまり、主要な餌生物と考えられるスケトウダラ加入量は温暖期に増加する傾向にあり、この影響で 1970 年代初めの寒冷期を迎える頃にかけて資源量が増加したこと、また、温暖期よりも寒冷期の方が流氷辺縁部がトドの繁殖場や上陸場に近くなり、餌場が近くなったことも、トドの成長に好影響を及ぼしたと推察された。

頭蓋骨の地理的変異における加齢変化の観察は、地域集団内の比較結果から、次のようにグループに分けて行った。雄では、極東海域 1960・1990 年代、極東海域 1970 年代、北米海域温暖・寒冷期、雌では、極東海域 1960・1990 年代、北米海域温暖期、北米海域寒冷期である。その結果、雄の成長量は、極東海域 1970 年代が最も良く、次いで、極東海域 1960・1990 年代、北米海域温暖・寒冷期の順で成長量は高かった。一方雌では、極東海域 1960・1990 年代と北米海域寒冷期は同程度の成長量を示し、北米海域温暖期のみで成長量が低かった。つまり、全体的な傾向として、北米海域よりも極東海域において成長量は高いことが明らかとなった。

また、頭蓋骨におけるプロポーシヨンの地理的変異は、次のようなグループに分けて比較を行った。雄では、極東海域 1960・1970・1990 年代、北米海域の温暖・寒冷期、雌では、加

齡変化の比較と同様、極東海域 1960・1990 年代、北米海域温暖期、北米海域寒冷期である。その結果、雌雄共に、吻部と前頭部に差が見られ、頭蓋基底長に対するこれらの大きさは、極東海域の方が大きかった。以上のことから、極東海域の個体は北米海域の個体よりも成長量が良く、吻部と前頭部では幅広い形態を呈していると言える。トドの遺伝的変異に関する研究から、トドの起源が極東海側にある可能性が報告され、雌雄共に見られた幅広い吻部と前頭部は、トドの古い形質である可能性が示唆された。また、成長量は地域集団間よりも地域集団内で大きく変化することから、遺伝的な影響よりも 1 個体当たりの餌資源豊度に強い支配を受けていると考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 城 春 雄
副 査 教 授 尼 岡 邦 夫
副 査 助 教 授 仲 谷 一 宏
副 査 助 教 授 桜 井 泰 憲

学 位 論 文 題 名

トド *Eumetopias jubatus* の成長様式, 成長量の経年変化および地理的変異に関する 比較形態学的研究

トド (*Eumetopias jubatus*) は鰭脚亜目、アシカ上科、アシカ科、アシカ亜科に属す大型の海産哺乳類であり、体重は雄で一トン以上に達する。生息域は北太平洋の主として亜寒帯域に限定され、北海道から千島列島、アリューシャン列島を経て、アラスカ湾、オレゴン、カリフォルニアまでの辺縁の沿岸域より沿海域に主に分布する。全生息数は1960年には25万頭であったが、1989年には9万頭にまで減少し、国際的な保護対策の必要性が求められている。本種は海洋生態系では高次動物として機能している重要な構成員であるにも拘わらず、意外に基礎的な研究がなされていない現状にある。トドの生息数が著しく減少するに伴い、一個体当りの餌の資源量が増加することが考えられ、それに伴い成長量に違いが生じることが予測される。また、餌生物の種組成や豊度の変化は、口蓋部や脳函部の筋停止部など頭蓋骨のプロポーシオンに変化を生じさせている可能性も考えられる。

以上の背景を踏まえ本研究では、第一に外部形態計測値からトドの基本的な成長様式を雌雄別に解析した。続いてトド個体群の変動に伴う頭骨の形態学的変化が生息域内でどのような部位に発現しているのか環境要因を加味して解析した。さらに、頭骨の形態学的変化が生息域間でどのような差を生じているか比較解析した。得られた結果を要約すると、以下の如くまとめられる。

第一には、トド372個体分の外部形態計測値、633個体の頭骨計測値、および187個体分の犬歯計測値を使用して雌雄別に成長様式を解析した。加齢変化は、雄は10

才頃まで成長を続けたのに対し雌では才頃に成長が停滞した。相対成長では、雄は胸囲、吻部と頭蓋骨の横幅で優成長を示したのに対し、雌では前肢と吻長で優成長を示した。犬歯では相対成長は雌雄共に同じであったが、雄の方が若齢から太い犬歯を持っていた。雄の大型化はハレムを形成する際の縄張り確保と関連があると考えられた。また、雌での前肢の発達幼獣への授乳と摂餌と関連していると考えられた。

第二には、地域集団内の形態変化については頭蓋骨だけを扱った。標本は極東海域と北米海域に分類し、成長量の比較として頭骨の加齢変化とプロポーシヨンの変化に注目した。さらに、北米海域では海表面水温の経年変化から温暖年と寒冷年に、極東海域では年代毎に区別して統計学的に比較した。極東海域では、雄は温暖年の 1960 年代と 1990 年代がほぼ同程度の成長量で、寒冷年の 1970 年代はこれらよりも良い成長を示した。北米海域では雌で寒冷年の方が温暖年よりも成長量が良い結果が得られた。なお、加齢変化とプロポーシヨンに関しては極東海域の雌と、北米海域の雄では変化が見られなかった。これらの結果は、トドの主要餌生物であるスケトウダラの分布が寒冷年の方が特定海域に集中し、また餌豊度も増加したこと。さらにトド個体数の減少に伴い密度効果が働いたものと考えられた。

第三には、これまでの結果を受けて、極東海域は 1970 年代、および 1960 年代と 1990 年代を合わせた年群（ここでは 60 - 90 年代とする）、そして北米海域は全てを纏めて一群とした。これら三群間で頭骨の加齢変化とプロポーシヨンについて海域間で比較した。なお雌では北米海域のプロポーシヨン間で温暖年と寒冷年間で差があったので分けて扱った。

雄の加齢変化では頭蓋基底長において極東海域の 70 年代が最も成長が良く、次に極東海域の 60 - 90 年代、そして北米海域となっていた。雌の頭蓋基底長の加齢変化で極東海域の 60 - 90 年代と北米海域寒冷群が同程度の生長量を示し、北米海域温暖年が低い成長量を示した。

プロポーシヨンでは、雌雄共に吻部と前頭部に差が見られ、頭蓋基底長に対するこれらの大きさは、極東海域の方が大きかった。すなわち極東海域のトドは北米海域の個体よりも成長量が良い、吻部と前頭部では幅広い形態を呈しているといえる。

すなわちトドの形態変化は、地域集団内では環境変動に起因した餌豊度の影響を強く受け、地域集団間では遺伝的影響を強く受けることが明らかとなった。

以上により、申請者の研究成果は海洋生態学の分野において高次動物として機能するトドの貴重な業績として高く評価され、審査員一同は、本研究の申請者が博士（水産学）の学位を授与される十分な資格を有すると判定した。