

鯨 研 通 信

第369号

1987年7月

財団法人 日本捕鯨協会 鯨類研究所 〒136 東京都江東区大島3丁目32番11号

電話 03 (683) 3621 (代表)



ヒゲクジラ類の自然死亡係数推定 とその問題点

鯨類研究所 加藤 秀弘

1. はじめに

自然死亡は水産生物の再生産過程に大きく関与し、その量的な観測は加入資源量の変動と加入量の予測上極めて重要である。従って、対象生物の資源管理上には必要不可欠な要素と言える。例えば、ある種の魚類に見られる周期的な豊漁年と不漁年の存在は卓越年級群の存在を意味しており、卓越年級群はこれらの年級群の発生初期における自然死亡（初期減耗）の変動に負うところが大きい。しかしながら、自然死亡は現象としてとらえることは可能であっても、その機構を知り自然死亡量を的確に把握することは現実的には極めて難しい場合が多く、その推定精度には常に多くの問題点をはらんでいる。

進化・適応の過程で環境からの相対的独立性を獲得した鯨類、特に生態的に比較的シンプルなヒゲクジラ類では、魚類に比べれば予測不能な自然死亡量の変動は少ないと考えられる。ただし、その自然死亡の機構及び量的な解明には、魚類同様に多くの問題がある。本小文ではこれらの諸問題を整理した上で、自然死亡係数の推定の試みと今後の自然死亡現象の解析の方策を検討する。

本小文の具体的解析に用いた資料は遠洋水産研究所所蔵の鯨類捕獲台帳（BRWC）、鯨類研究所による南氷洋・北太平洋鯨類調査報告（RBIWA, RBIWN）及びすでに報告されている原データによった。また、年齢資料のうち報告当時の成長層蓄積率の解釈が現在のそれと異なる場合には年間一層に補正して用いた。尚、本小文は著者自身がすでに作成した複数の論文に検討を加えて合併し、加筆修正したものであ

る。

2. 鯨類の自然死亡要因とその特性

一般的な水棲生物の自然死亡要因としては水温、塩分濃度などの無機的環境、餌料生物、天敵及び寄生虫・競争種などの外的生物環境、共食、疾病及び個体間の相互関係などの内的生物環境の変動などをあげる事ができるが、鯨類では共食などはないものの上記以外に砂浜への座礁といった特殊な死亡要因がある。

シャチは唯一鯨類（シャチを除く）の天敵として規定できる種であるが、その再生産率が低い事から個体数はそれほど多くない。ただし、シャチの胃内容物にはしばしば大型鯨の体の一部が見られる事（Slijper, 1958）、また多くのヒゲクジラ類の前肢及び下腹部にシャチの攻撃による欠損がしばしば観察されるなど確実にこの要因によって減耗し、特に幼鯨ではこの影響が大きい。また、シャチほど実態は明確ではないが、ある種のサメによる類似した減耗も存在するものと考えられる。

クジラジラミ、フジツボ類などの外部寄生生物は低速遊泳種であるコククジラ、セミクジラ及びザトウクジラなどに多く見られるが、一部はナガスクジラ属の鯨類にも観察されることがある。ただし、これらが直接的に疾病の要因になるかどうかについての報告はない。一方、内部寄生虫は消化器系、循環器系及び泌尿器系器官に多く見られ、場合によっては内臓疾患等の原因となり疾病に繋がる。Lambertsen (1985) は病理的観点より内臓疾患の原因となりやすいある種の寄生虫（*Crassicauda* sp.）の宿主特異性が強い事、また幼鯨に多く寄生する事からこの種の存在が自然死亡

要因として重要であると推察している。

砂浜への鯨類の座礁（ストランディング）はよく知られた現象であり、齒鯨類では大量の集団座礁がしばしばある。この原因については少なくとも二つが考えられている。第一には砂浜近くの沿岸では遊泳の際に用いる鳴音波が錯乱するとする説、第二に耳骨内部に寄生虫が侵入する事によって平衡感覚が失われるとする説である。ただし、現在までに明確な結論が得られていない。一方、Sergeant (1982) はゴンドウクジラの座礁頻度を資源水準の関係から検討し、座礁現象が個体群調節に関係すると推察しており、生態学的には興味深い。

以上の様に、鯨類の自然死亡要因は無機的環境よりも、むしろ外的及び内的生物環境に依存する傾向が強い。この事は鯨類の妊娠期間と哺乳期間が比較的長く、親に保護を受ける期間が長い事によって環境の変動に起因する初期の減耗が比較的少なく、また鯨類が本来環境から相対的に独立しているためと考えられる。従って、鯨類の自然死亡量は他の水棲生物に比べかなり低い値となる。ただし、鯨類が無機的環境から相対的に独立していても、餌料生物が環境の影響を受ける場合には、間接的にその影響を受ける事になり、また近年、環境汚染の海産哺乳類への影響が懸念されている様に、大型鯨でも環境汚染物質の増加が内臓疾

患の頻度を増加させたという報告があり (Aguilar, 1984)、この要因も将来深刻な影響を与える可能性がある。従って、無機的環境の影響も結果としては自然死亡要因として無視できない。

3. 自然死亡係数の推定

鯨類では自然死亡量の推定には捕獲鯨の年齢組成に基づく解析が一般的で、特に捕鯨の重要種であるヒゲクジラ類では、その資源管理の必要性から多くの試みがなされている。そこで、本節では主に実際の年齢組成資料を用いた自然死亡の量的推定の実際とそれに伴う問題点の検討を行う。

1) 年齢組成と自然死亡係数

実際に漁獲資料を用いて年齢組成（頻度を対数に変換したもの）を再現すると図1（南半球産ミンクジラの例を示す）に示す様に、ある年齢（ここでは12~13才）にピークを持つドーム型の年齢組成になる場合が多い。これらは年齢依存的な漁獲選択性による影響で、若齢側から徐々に対象資源へ加入しピーク時の年齢で加入が完了する事を示している。つまりピーク時の年齢が完全加入年齢となる。従って、この年齢から右側の傾きが資源の死亡率を反映したものと解釈できる。ただし、完全加入年齢以後であっても選択性が一定でない場合には、年齢組成はこの影響を受ける事に留意しなければならない。

この様にヒゲクジラ類の年齢組成は一般的に幾何級数的年齢組成を呈すると考えられるので、ここで年齢組成を負の指数分布で近似すると t 才時の生残数 (N_t) は以下の様に表す事ができる：

$$N_t = N_0 e^{(-Zt)}$$

ここで、 $e^{(-Z)}$ は年間に生き残る割合、つまり生残率となる。また、 Z は全死亡（全減少）係数と呼ばれる。この値は年齢組成の若齢から高齢への減少の勾配を示し、個体群の死亡量はこの値によって規定される。漁獲が行われていない場合あるいはごく初期の場合には Z の意味するものは自然死亡係数 (M) のみであるが、漁獲開始以後では； $Z = M + F$ となる (F は漁獲死亡係数)。また、従来の研究では無視されがちであったが、加入量が経年的に変動した個体群では Z に更にこの要因が加わり； $Z = M + F + I$ となる (I は増加係数)。同時に基本的な問題として年齢依存的な可読率 (= 年齢査定成功率 / 捕獲数) も年齢組成に影響を与える。ヒゲクジラ類の最も普通な年齢形質は耳垢栓であるが、加藤(未発表)の南半球産ミンクジラでの解析によると12~13才以前では、可読率は年齢

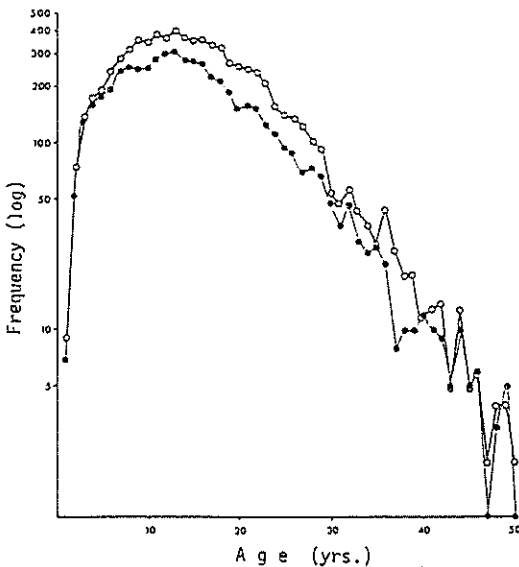


図1. 南半球産ミンクジラの年齢組成、●—●は雄、○—○は雌を示す。頻度は対数で示してある。資料はB R W C, 1971/72—1982/83漁期のものを用いた。

依存的に変化するので（ただし、この年齢以降での可読率はほぼ一定となる）、これらの年齢階級では頻度が過少となる事に留意しなければならない。

以上の様に漁獲による年齢組成は自然死亡量の情報源として有用であるが、真の自然死亡量を得るためには、基本的に年齢組成と資源が定常状態にあり、且つサンプルがランダムに採集されている事が前提で、具体的には以下のような条件を満たす必要がある：

- ・開発の初期の年齢組成を用いる事
- ・漁獲選択性が一定の年齢区間を用いる事
- ・過去に加入量の変動がなかった事
- ・年齢の可読率が一定である年齢区間を用いる事

2) 年齢組成による自然死亡係数の推定法とその問題点

通常は完全加入年齢以降の年齢階級の頻度を対数変換した後に、年齢との回帰直線を求め回帰係数を死亡係数（Z）とする。この手法は計算も容易で、おおよそその死亡係数の判断にはよいが、高齢部で頻度 0 が出現した場合（鯨類の年齢組成ではしばしば見られる）には、それらを無視する事になり、Z を過小に推定するという問題点がある。

一方、Robson and Chapman (1961) によって考案された Robson-Chapman 法は、加入年齢以降の全体の年齢組成を対象とするため、母集団の年齢組成が等比級数的で且つサンプル数が多い場合には最も精度が高い（田中, 1986）。従って、年齢組成が前節で検討した条件を満たしていれば、精度の良い自然死亡係数の値を求める事ができる。この手法は以下の関係式によって示される：

$$X/n = \frac{\sum_{k=0}^K k S^k}{\sum_{k=0}^K S^k} \bigg/ \frac{\sum_{k=0}^K S^k}{\sum_{k=0}^K S^k} \\ = [S/(1-S)] - (K+1)S^{K+1}/(1-S^{K+1})$$

ただし、S は生残率、K は完全加入年齢を 0 才とした時の上限年齢、k は年齢階級数、X は $\sum_{x=0}^K x n_x$ 、n は $\sum_{x=0}^K n_x$ を示す。

以上から S の最尤解を求め、全死亡係数（Z）は；

$$Z = -\ln S$$

となる。ただし、この手法も対象とする年齢組成が等比級数的な分布を量さない場合には、問題がある。このような場合には Heinke 法（Heinke, 1913）を用いる事が妥当であるが、詳細は省く。

また、年齢組成を用いない方法として近縁種間に成立する生活史特性値間の関係を利用する間接的推定手

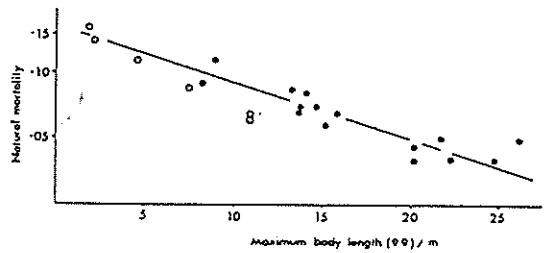


図 2. 鯨類 31 系群における雌の最大体長と自然死亡係数との関係、○—○ハクジラ類、●—●ヒゲクジラ類を示す。（Ohsumi, 1979 a より）

法がある。この関係は Beverton and Holt (1959) によって見いだされたもので、数種の魚種の成長係数、寿命、及び最大体長と自然死亡係数の関係から近縁魚種間では各々の特性値に有意な関係がある事が立証された。Ohsumi (1979 a) はこの関係を利用し、31種の鯨種ストックの自然死亡係数（M）と最大体長（L）及び最長寿命（T）の関係を検討し、以下の関係式を得た（図 2 参照）：

$$M = 0.1585 e^{(-0.0006003L)}, \quad M = 4.96/T$$

しかしながら、この関係式の基となった各ストックの特性値の問題、つまり異なった推定法による自然死亡係数推定値を用いている点、最大体長の推定手法が異なる点、また基礎データが M を反映しているかどうかの点、更に比較に用いたストックが近縁（少なくとも科のレベル）ではない点に問題がある。

3) ヒゲクジラ類の自然死亡係数の推定

本章の 1) ~ 2) 項で検討した様に、従来ヒゲクジラ類について与えられた自然死亡係数は年齢組成の性質及び推定手法に問題がある。本項ではこれらの問題点をできる限り踏まえた上でヒゲクジラ類の自然死亡係数の再推定を行ってみる。

(i) Robson-Chapman 法による推定

自然死亡係数の推定手法は Robson-Chapman 法を用いる点では議論の余地はないが、基となる年齢組成については 1) 項で設定した条件を完全に満足させる資料は現存しない。そこで、漁獲死亡係数（F）の影響については、生じる誤差を覚悟の上で、年齢組成の具体的検討によって代用した。また年齢可読率は南半球産ミンククジラの例が一般的特性を持ち、少なくとも完全加入年齢以降では一定で、また漁獲選択性も完全加入年齢以降で一定であると仮定した。ただし、加入量の変動はその影響を年齢組成から分離する事は不可能で、このようなストックについては年齢組成に

よる推定を見送った。

自然死亡係数を推定するためにはかなりの年齢の資料数が必要である。従って、推定の対象は捕鯨によって資料が得られているナガスクジラ科の鯨類に限定される。また、鯨類は生息海域によって生態的に隔離され、また生活周期も異なる事から、南半球、北大西洋及び北太平洋（各々の海域における未開発状態から捕獲したローカル・ストックで代用した場合もある）を独立した単位として取り扱った。

南半球特有種であるビッグミーシロナガスクジラ (*B. musculus brevicauda*)、南半球及び北太平洋産の

ニタリクジラ (*B. edeni*)、北太平洋産（沖縄沖海域）及び南半球産（オーストラリア南岸沖海域）のザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) については得られている資料数はそれほど大きくないものの、資源開発の初期の年齢組成が得られている。これらの鯨種・ストックについては基本的に最高頻度年齢から最長年齢までの範囲を対象に Robson-Chapman 法の手続に従って自然死亡係数を推定した。詳細は表 1 に示すとおりであるが、各推定値共に従来のそれに比べていくぶん高くなっている。

表 1. Robson and Chapman 法 (1961) で新たに計算した数種のヒゲクジラ系群における自然死亡係数 (M) の推定値。

| 系 群 | M 値 | | データの出典 **) |
|-------------------|-------|-------|-------------------------|
| | 雄 | 雌 | |
| SH. ビッグミーシロナガスクジラ | 0.053 | 0.053 | Ichihara and Doi (1964) |
| SH. ニタリクジラ | 0.063 | 0.063 | BRWC |
| NP. ニタリクジラ | 0.087 | 0.087 | BRWC |
| SH. ザトウクジラ | 0.072 | 0.081 | Chittleborough (1965) |
| NP. ザトウクジラ | 0.072 | 0.072 | Nishiwaki (1959) |
| ----- | | | |
| SH. ナガスクジラ | 0.061 | 0.062 | BRWC |
| NP. ナガスクジラ | 0.053 | 0.058 | BRWC |

*) SH.、南半球産 ; NP.、北太平洋産。

**) BRWC、鯨類捕獲台帳 (遠洋水産研究所)。

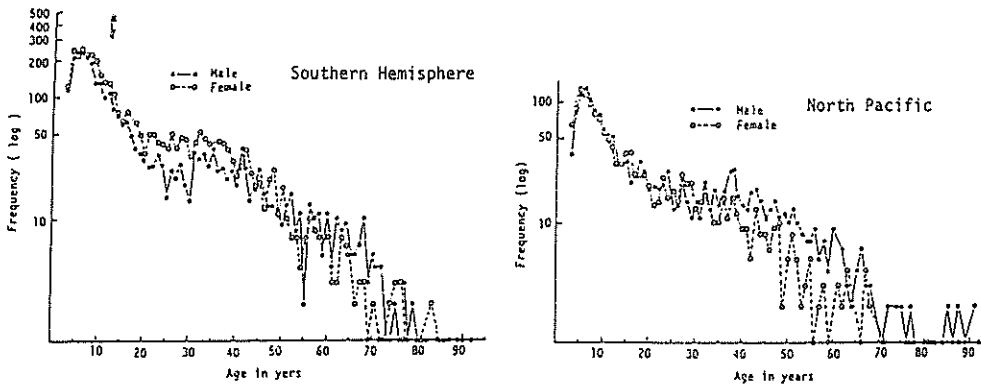


図 3. ナガスクジラの年齢組成、上図は南半球産、下図は北太平洋産を示す。●—●は雄、○—○は雌をそれぞれ示す。BRWCに基づく。

一方、南半球と北太平洋のナガスクジラ (*B. physalus*) についてはかなりの資料数に基づく年齢組成が得られているものの (図 3)、捕獲がかなり進んだ状態のものであるために上述の鯨種及び系群同様に処理する事はできない。ただし、根本・土井・大隅

(1968) が示す様に (図 4)、漁獲の影響は徐々に若齢側から及ぼされるので、この年齢組成が得られた年代と資源の本格的開発時期を考慮すると両海域共に、概ね30才以降では漁獲の影響がない事になる。両海域のナガスクジラの年齢組成はほぼこの現象を反映して

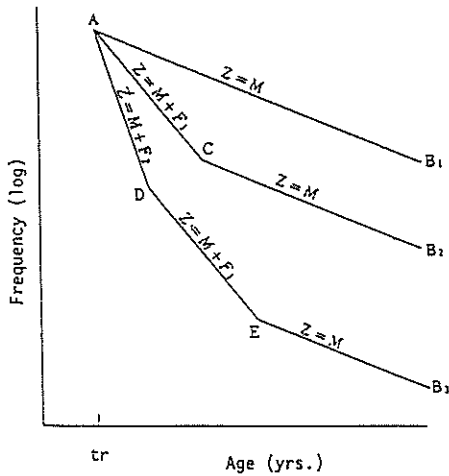


図 4. 全死亡係数 (Z)、漁獲死亡係数 (F)、自然死亡係数 (M) がそれぞれ異なると仮定した場合の年齢組成の変化を想定した図、A—B₁、漁獲のない場合；A—C—B₂、漁獲死亡係数が F₁ の割合で漁獲される場合；A—D—E—B₃、漁獲死亡係数が F₁ の割合で漁獲される場合；tr、完全加入年齢。根本、土井、大隅 (1968) より

おり、この年齢以降を対象として自然死亡係数の算出を試みた。Robson-Chapman 法では完全加入年齢からの年齢範囲でなくても、それ以降の年齢から出発する年齢範囲を対象としても推定には差し支えない。尚、ここで得られた推定値は 0.053~0.062 となり、従来のそれに比べていくぶん高い。

南半球産ミンククジラとイワシクジラ (南半球、北太平洋産) については年齢の資料の充分な蓄積があるものの、過去に加入量が増大した可能性が高く (Masaki, 1976; IWC, 1977, 1979; Ohsumi, 1979a; Kato, 1983, 1987)、自然死亡係数の推定は困難である。また、北半球産のミンククジラについては耳垢栓の採集率が極めて低い事及び他の適格な年齢形質の不在から、自然死亡係数のみならず全死亡係数の推定さえ困難である。

北大西洋産のナガスクジラとイワシクジラについては解析に耐える資料数の蓄積があるが、これらのストックに対する捕獲の歴史は数百年に及ぶ継続的なもので、年齢組成からの自然死亡係数の分離は不可能である。また、全海域のシロナガスクジラ (*B. musculus*) についてはこれらが主に捕獲されていた年代には耳垢栓による年齢査定が確立されていなかった事などから、年齢形質の組織的な採集が不充分であり、解析はできない。

表 2. ヒゲクジラ各系群における雌雄別の最大体長、成長停止年齢 (tc) 以降の個体の平均体長に基づいて求めた。

| 系群 ¹⁾ | 雄 | | | 雌 | | | tc | データの出典 ²⁾ |
|------------------|----------|-------|-------|----------|-------|-------|--------|------------------------------------|
| | 平均値 (ft) | 標準誤差 | 個体数 | 平均値 (ft) | 標準誤差 | 個体数 | | |
| 〔種間類推法に用いた系群〕 | | | | | | | | |
| ヒグミーシロナガスクジラ | 67.50 | 0.41 | 52 | 71.50 | 0.36 | 46 | 25 | Ichihara (1966), RBIWA |
| SH. ナガスクジラ | 67.39 | 0.18 | 811 | 72.81 | 0.20 | 1,027 | 24 | BRWC |
| NP. ナガスクジラ | 61.55 | 0.19 | 568 | 65.62 | 0.26 | 379 | 24 | BRWC |
| SH. ニタリクジラ | 43.28 | 0.53 | 73 | 44.46 | 0.97 | 41 | 20 | BRWC |
| NP. ニタリクジラ | 41.96 | 0.28 | 132 | 43.16 | 0.33 | 77 | 20 | BRWC |
| SH. ザトウクジラ | 42.43 | 0.22 | 294 | 45.06 | 0.19 | 211 | 30 | Chittleborough (1965) |
| NP. ザトウクジラ | 43.61 | 0.54 | 18 | 45.26 | 0.90 | 19 | 30 | Nishiwaki (1959) |
| ----- | | | | | | | | |
| 〔その他〕 | | | | | | | | |
| SH. シロナガスクジラ | 82.00* | — | — | 84.51* | — | — | — | Lockyer (1976) |
| NP. シロナガスクジラ | 76.07* | — | — | 80.50 | 0.25 | 517 | (10)** | 雄—Ohsumi and Wada (未発表) 雌—RBIWN |
| NA. ナガスクジラ | 62.20 | 0.64 | 40 | 66.27 | 0.90 | 37 | 24 | Lockyer et al (1977) |
| SH. イワシクジラ | 48.20 | 0.06 | 7,251 | 50.76 | 0.08 | 4,154 | 20 | BRWC |
| NP. イワシクジラ | 45.74 | 0.09 | 1,472 | 48.40 | 0.16 | 829 | 20 | BRWC |
| NA. イワシクジラ | 44.52* | 0.48* | ? | 47.05* | 0.41* | ? | 21 | Lockyer and Martin (1983) |
| SH. ミンククジラ | 27.69 | 0.04 | 3,416 | 29.23 | 0.04 | 5,160 | 20 | BRWC |

1) SH., 南半球産；NP., 北太平洋産；NA., 北大西洋産。 2) BRWC, 鯨類捕獲台帳 (遠洋水産研究所)；RBIWN, 北太平洋鯨類調査報告 (鯨類研究所)；RBIWA, 南太平洋鯨類調査報告 (鯨類研究所)。

*；出典の著者自身が計算した値。 **；成長停止時の黄白体数。

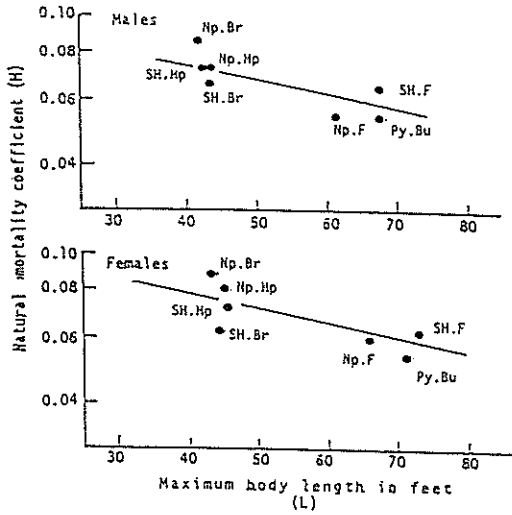


図5. ヒゲクジラ7系群における最大体長とRobson-Chapman法により推定した自然死亡係数(M)との関係。SH、南半球産；NP、北太平洋産；Py、Bu、ピグミーシロナガスクジラ；F、ナガスクジラ；Br、ニタリクジラ；Hp、ザトウクジラをそれぞれ示す。

(2) 種間類推法による推定

前述の様に、Beverton and Holt (1959) は近縁種の生物学的特性値の間にある一定の関係がある事を見出ししている。そこで本項では彼らが自然死亡係数との有意な関係を立証した特性値のうち、最も安定性のある最大体長を対象とし、それらを統一された手法によって求めて相互の関係を検討した。

最大体長とは平均肉体的成熟体長と解釈できるが、ここでは成長停止年齢以降の個体の平均体長によって代用した。南半球産ミンククジラでの研究(Kato, 未発表)によれば、脊椎骨の観察に基づく平均肉体的成熟体長とこの体長に大きな差はない。尚、使用したデータはできる限り(1)と同一のデータ・ベースとした。表2に前項において自然死亡係数(M)が求められているストックの成長停止年齢と最大体長(ft)の値を示したが、成長停止年齢はここでは成長曲線の肉眼観察によって求めた。

最大体長(L)と自然死亡係数(M)の相互関係の比較のスケールはBeverton and Holt (1959)とOhsumi (1979a)に従って $\ln M - L$ とした。これらの関係を図5に示すが、最小二乗法によって与えられる回帰式は以下の様になる：

$$\text{雄, } M = 0.120 e^{-0.0117L} \quad (r = -0.800, n = 7)$$

表3. 各ヒゲクジラ系群における自然死亡係数(M)とその95%信頼区間。
Mの値は、図5に示された最大体長とMとの回帰直線をもとに性別、系群別に求めた。

| 系 群 ¹⁾ | 雄 | | 雌 | |
|-------------------|-------|-------------|-------|-------------|
| | M | 95%信頼区間 | M | 95%信頼区間 |
| SH. シロナガスクジラ | 0.046 | 0.072—0.030 | 0.049 | 0.076—0.033 |
| NP. シロナガスクジラ | 0.049 | 0.074—0.033 | 0.052 | 0.078—0.035 |
| ピグミーシロナガスクジラ | 0.055 | 0.078—0.038 | 0.057 | 0.082—0.040 |
| SH. ナガスクジラ | 0.055 | 0.078—0.039 | 0.056 | 0.081—0.039 |
| NP. ナガスクジラ | 0.058 | 0.082—0.042 | 0.061 | 0.085—0.043 |
| NA. ナガスクジラ | 0.058 | 0.082—0.041 | 0.060 | 0.085—0.043 |
| SH. イワシクジラ | 0.068 | 0.094—0.049 | 0.071 | 0.099—0.050 |
| NP. イワシクジラ | 0.070 | 0.098—0.050 | 0.072 | 0.101—0.052 |
| NA. イワシクジラ | 0.071 | 0.100—0.051 | 0.073 | 0.103—0.052 |
| SH. ニタリクジラ | 0.072 | 0.102—0.052 | 0.075 | 0.107—0.053 |
| NP. ニタリクジラ | 0.073 | 0.104—0.052 | 0.076 | 0.108—0.054 |
| SH. ミンククジラ | 0.087 | 0.131—0.058 | 0.088 | 0.133—0.058 |
| SH. ザトウクジラ | 0.073 | 0.103—0.052 | 0.075 | 0.106—0.053 |
| NP. ザトウクジラ | 0.072 | 0.101—0.051 | 0.075 | 0.106—0.053 |

1) SH., 南水洋産 ; NP., 北太平洋産 ; NA., 北大西洋産.

雌、 $M=0.119 e^{(-0.00103L)}$ ($r=0.790$, $n=7$)

この回帰式の傾きは各々高い水準で 0 と有意な差がある (t -test, $p<0.001$)。

表 2 には L と M の比較に用いなかったストックについても最大体長推定値を示してある。ただし、一部のストックについては資料不備のため、他の研究で類似した手法によって推定された値を代用し、北太平洋産シロナガスクジラ (雌) については体長-排卵数関係から求めている。ここで、試みに前項において、加入量の増大のために自然死亡係数の推定ができなかった南半球産ミンククジラについて上式を用いて、その値を求めると：

雄-0.087 (95%信頼区間、0.058~0.131)、雌-0.088 (0.058~0.133)

となる。表 3 にこの関係式を利用した場合の各ストックの自然死亡係数の推定値を示すが、この手法を利用した場合には年齢組成が未知のストックや年齢組成に様々な要因が影響している場合でも、自然死亡係数の推定が可能となる。ただし、基礎となった回帰式を外挿する場合、例えば小型のミンククジラなどについてはその信頼区間が広がる傾向にある。また、セミクジラやコククジラのような他科の鯨類にこの関係式を適用する事には問題があらう。

4. 総合的議論

鯨類のみならず他の生物群集においても自然死亡については実に問題が多く、且つ実態の掴み難い現象である。一方、実際の生物群集ではこの現象は群集の動態を確実に左右する重要な要素であり、水産生物資源の管理ではこの現象による死亡量の評価なくして、その実施は困難である。本小文で検討した様に、ヒゲクジラ類の自然死亡の要因は現象としての断片的な情報が得られているに過ぎず、各々の因果関係と機構について具体的な結論を得るまでに至っていない。ただし多くの場合、自然死亡要因は相互に関連しあいながら連鎖的な作用を起こすと考えられる事から、詳細に観察された各事例を蓄積した総合的な考察によって、その一端あるいは基本的機構を解明できる可能性は残されている。

本小文での自然死亡係数の推定では、幾つかの仮定の下に各ストックの年齢組成を解析したが、これらの仮定は将来証明されなければならず、従ってこれらを基に本小文で得られた自然死亡係数と最大体長の関係式は暫定的なものと言える。しかしながら、現在捕獲中のストックについては資源管理の重要性と緊急性を考えた場合、年齢組成からの直接的推定がすでに困難

な時は、この式の適用による自然死亡係数の利用も必要であろう。ただし、この場合には推定値の特性と信頼区間が十分に考慮された使用法が肝要であり、適用する資源モデルの側にも、自然死亡係数の推定精度に対する頑強性が要求される事になる。この意味では、現在の捕鯨の最重要ストックである南半球産ミンククジラに適用されているマルチ・コホートモデル (Sakuramoto and Tanaka, 1986) などはこの条件をある程度満たしている。

近年の自然死亡要因の検討 (Lambertsen, 1985) からも示唆される様に幼鯨の自然死亡係数は成鯨のそれに比べ高いと考えられるが、本小文では主加入年齢以降の自然死亡係数を対象とした関係から、この問題は一応無視できる。一方、加入年齢以降に、もし年齢依存的自然死亡係数の変化が存在した場合には、本小文の解析には新たな問題が生じる。例えば、精度の高い自然死亡係数推定値が得られる Robson-Chapman 法等等比級数的年齢組成以外では適用できない。近年、de la Mare (1984) はヒゲクジラ類にも自然死亡係数の年齢依存的变化が存在する事を指摘している。彼の解析にはかなりの問題点があるものの、長寿命生物にとってはこの問題は重要である。捕獲鯨の年齢組成に内在する多くの雑音 (捕獲選択性、加入量の変動など) を考えると、年齢依存的自然死亡係数の推定は、通常よほどの好条件が揃わなければ困難である。

しかしながら、近年、日本の鯨類資源研究者の間では選択性などを排除した統計的サンプリング法によって得られる年齢組成の隔年比較から、年齢依存的自然死亡係数を検出する計画が議論されている。この計画が実施され、推定手法が確立されれば、自然死亡の研究上極めて画期的な前進とならう。

自然死亡係数の環境依存的変動については、本小文では考慮しなかった。これはヒゲクジラ類の環境からの相対的独立性を重視したためである。この変動の存在については検討の余地はあるが、直接的にその実態を観察する事は困難である。ただし、経年的な資源量の推移と自然死亡係数を除く生物学的特性値の変動傾向が把握できた場合には、自然死亡係数の環境依存的変動の実態の概要を知る事も可能とならう。

5. 引用文献

- Aguilar, A. 1984. Relationship of DDE/ Σ DDT in Marine Mammals to the Chronology of DDT input into the ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:840-44.
- Beverton, R.J.H. and Holt, S.J. 1959. A review of the lifespan and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristic. *Ciba Found. Collag. Ageing* 5:142-77.
- Chittleborough, D.G. 1965. Dynamics of two populations of the humpback whale. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 10:125-43.
- de la Mare, W.K. 1985. On the estimation of mortality rates from age data, with particular reference to minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) in the Southern Hemisphere. *Rep. int. Whal. Commn* 35:239-50.
- Ichihara, T. 1966. The pygmy blue whale, *Balaenoptera musculus brevicauda*, a new sub-species from the Antarctic. pp. 79-113. In: K.S. Norris (ed) *Whales dolphins and porpoises*. Univ. Calif. Press., 789pp.
- Ichihara, T. and Doi, T. 1964. Stock assessment of pygmy blue whales in the Antarctic. *Norsk Hvalfangstid.* 55(6):145-67.
- Heincke, F. 1913. Investigations on the plaice. General Report. 1. The plaice fishes and protective measures. *Cons-int. Explor. Mer. Rapp. et P.-V.* 16:1-67.
- IWC (International Whaling Commission). 1977. Report of the special meeting of the scientific committee on sei and Bryde's whales. IWC, Cambridge, 150pp.
- IWC. 1979. Report of the special meeting on Southern minke whales, Seattle 1978. *Rep. int. Whal. Commn* 29:349-58.
- Kato, H. 1983. Some considerations on the decline in age at sexual maturity of the Antarctic minke whale. *Rep. int. Whal. Commn* 33:393-99.
- Kato, H. 1987. Density dependent changes in growth parameters of the southeru minke whak. *Sci. Rep. Whaks Inst.* 38:47-73.
- Lambertsen, R.H. 1985. Taxonomy and distribution of a Crassicauda species (Nematoda:Spirurida) infecting the kidney of the common fin whale (*Balaenoptera physalus* Linne, 1758). *J. Parasit.* 71(4):485-88.
- Lockyer, C. 1976. Growth and energy budgets of large baleen whales from the Southern Hemisphere. ACMRR/MM/SC41.
- Lockyer, C., Gambell, R. and Brown, S.G. 1977. Notes on age data of fin whales taken off Iceland. *Rep. int. Whal. Commn* 27:427-50.
- Lockyer, C. and Martin, A.R. 1983. The sei whale off western Iceland. II. Age, growth and reproduction. *Rep. int. Whal. Commn* 33:465-76.
- Masaki, Y. 1976. Biological studies on the North Pacific sei whale. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.* 14:1-104.
- 根本敬久、土井長久、大隅清治. 1968. 北太平洋産ナガスクジラの資源診断—I. 東海水研報 54:5-52.
- Nishiwaki, M. 1959. Humpback whales in Ryukyu waters. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 14:49-85.
- Ohsumi, S. 1979a. Interspecific relationships among some biological parameters in cetaceans and estimation of the natural mortality coefficient of the Southern Hemisphere minke whale. *Rep. int. Whal. Commn* 29:397-406.
- Ohsumi, S. 1979b. Population assessment of the Antarctic minke whale. *Rep. int. Whal. Commn* 29:407-20.
- Robson, D.S. and Chapman, D.G. 1961. Catch curves and mortality rates. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 90:181-89.
- Sakuramoto, K. and Tanaka, S. 1986. Further development of an assessment technique for Southern Hemisphere minke whale population using multi-cohort method. *Rep. int. Whal. Commn* 36: 213-19.

Sergeant, D.E. 1982. Mass strandings of toothed whales (Odontoceti) as a population phenomenon. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 34:1-47.

Slijper, E.J. 1958. Whales. D.B. Centen's Uitgeversmaatschappij, Amsterdam, 511pp.

田中昌一 1985. 水産資源学総論. 新水産学全集 8. 東京, 381pp.

左下顎骨に偽関節を形成していたトドの一例

日本解剖学会会員 野 島 孝 夫

1987年 3 月、北海道羅臼で捕獲されたトド *Eumetopias jubatus* (アカシア科) 中で、左下顎骨に偽関節を形成している個体を観察した。この個体は頭蓋底全長 378mm、頬骨幅 221mm のかなり大きなオスで、捕獲者の報告では、体長は 4 m (吻端から足の先まで) あったとのことである。捕獲時、このトドは左頭部に四発の散弾を受け、内、三発は頭頂骨を貫通して脳実質を大きく破壊し、頭蓋腔内に留まっていた。

偽関節とは、骨折の際の治癒障害の一つで、骨折部の固定が不十分であったり、骨折した両断端が大きくずれたり、あるいは、骨折部が大きく破砕されたり、または、骨折両断端の間に筋肉などの軟部組織が入り込むなどして、仮骨形成 (骨折などの際にこれを修復する新生骨組織の形成) が極めて少ないか、あるいは全く起こらず、骨性癒合による治癒が障害され、その結果、両断端は単に結合組織性の癒着に止まり、永久的に可動性を残す状態をいう。

偽関節は左下顎骨の下顎体 (前方の水平部分) と下顎枝 (関節の突起と筋肉が付着する突起を含む後方の部分) の境界付近に形成されている (図 1)。両断端部の表面は内仮骨によって修復されており海綿状である。左下顎頭 (顎関節の関節頭) は右側のものと比べると、かなり形が歪んでおり、下顎頭がはまり込む下顎窩も歪んで浅くなっている。これは、偽関節の形成によって長期間、左顎関節の運動が円滑に行われなかったために、関節面が変形した結果である。また、鼻道最後部と咽頭鼻部の外側壁を形成している部分の口蓋骨の垂直板 (図 2 の矢印) も破壊され、その骨片は鼻道中央部にまで突出して一部は鼻道の床に骨癒合し、一部は咽頭鼻部に突出している。鼻道の内面は比較的厚い粘膜で被われており、このトドでは空気の通り道の左半分が骨折部で完全にふさがれているので、呼吸は楽ではなかったと思われる。また、呼吸時に奇

音を発していた可能性も考えられる。

下顎骨と口蓋骨の骨折は同時に生じ、口蓋骨の骨折は、恐らくは破断された下顎骨の筋突起の内方への突出によって引き起こされたものと思われる。さぞや痛かったであろうが、野性の動物では整形外科にかかることもできず、ただ忍の生活を余儀なくされたことであろう。しかし、トドの餌である魚はほとんどが丸呑みにされるとのことで、食事にはさほど困らなかったのかも知れない。

一体どのような外力がどのような状態で作用したのかを想像してみるのも、人為的な影響を含むトドの生活環境を推察することになるだろうか。

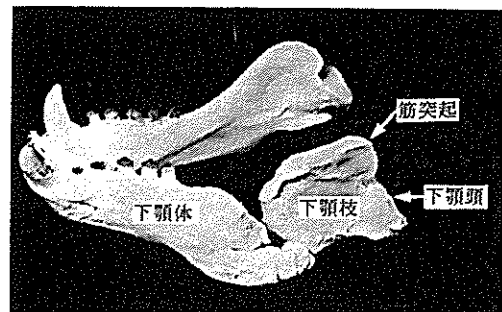


図 1. 偽関節を形成していたトドの下顎骨。

左下顎骨の下顎体と下顎枝の境界で骨折した両断端の表面は、それぞれ仮骨形成によってきれいに修復されており、咀嚼時に両者の間で動きが生じるため、円滑な開口、閉口運動が障害されたと思われる。



図2: 矢印は骨折によって鼻道内部へ陥入した口蓋骨の一部。すぐ後方の欠損部を形成していた骨片は、軟部組織中に埋没していた。頭の後部の丸い穴は散弾の貫通部位。

ストランディング・レコードー6

| 番号 | 日付 | 種類 | 頭数 | 場所 | 報告者 | 備考 |
|-------|-----------|--------------|----|----------------|-------------------------|-----------------|
| 〇ー8* | 7/04/1987 | オガワマッコウ ク | 1 | 福岡市西区 室見川河口 | 北九州市立自然史 博物館 | 体長248cm、雄。 |
| 〇ー9** | 24/04/87 | アカボウクジラ | 1 | 北海道戸井町 前浜 | 中野秀樹 河村章人 (北大・水産) | 体長約4m。 頭骨採取。 |

* : この個体は小川強氏によって発見され姪浜魚市場に揚げられたもので、九大・農学部木村清朗氏により上記博物館に報告されました。また、この個体を取り扱った北国新聞の記事（4月8日付け）を東京・中野の中村春江さんよりお送りいただきました。

** : この個体を扱った北海道新聞の記事（4月25日付け）を北海道教育大学木村方一氏よりお送りいただきました。

以上の皆様に感謝申し上げます。

(鯨研・吉岡)