

博士論文

ゴマフアザラシ (*Phoca largha*) とゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) の頭骨形状比較  
～繁殖様式における種差と性的二型の地域差～

令和5年度

新井優一

## 目次

序章.....	1
<b>第1章 ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状比較</b>	
【緒言】 .....	6
【材料と方法】 .....	8
1) 頭骨収集.....	8
1.1. 頭骨処理	
1.2. 年齢査定	
2) 頭骨の形態精査.....	8
2.1. 頭骨の写真撮影	
2.2. 標識点 (landmark) の設定	
3) 解析.....	9
3.1. 頭骨の形態変化の年齢の推定	
3.2. 成長段階における年齢区分	
3.3. 種判別率の判別重要点の算出	
【結果】 .....	14
1) 頭骨形状の変化がなくなる年齢の推定.....	14
2) 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における種判別率と判別重要点.....	14
3) 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における種判別率と判別重要点...15	
3.1. 0歳における種判別率と判別重要点	
3.2. 1-2歳における種判別率と判別重要点	
3.3. 3-4歳における種判別率と判別重要点	
3.4. 5-6歳における種判別率と判別重要点	
【考察】 .....	18
1) 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢.....	18
2) 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢.....	21
<b>第2章 ゼニガタアザラシの性的二型における地域差</b>	
【緒言】 .....	24
【材料と方法】 .....	27
1) 頭骨収集.....	27

1.1. 頭骨処理	
1.2. 年齢査定	
2) 頭骨の形態精査.....	27
2.1. 頭骨の写真撮影	
2.2. 標識点 (landmark) の設定	
3) 解析.....	28
3.1. 頭骨形状の変化がなくなる年齢の推定	
3.2. 成長段階における年齢区分	
3.3. 地域・雌雄における判別率の判別重要点の算出	
<b>【結果】</b> .....	31
1) 雌雄と地域における頭骨形状の変化がなくなる年齢.....	31
2) 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢個体.....	31
2.1. 襟裳オスと両地域のメスとの頭骨形状による性判別率と判別重要点	
2.2. 道東オスと両地域のメスとの頭骨形状による性判別率と判別重要点	
3) 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢.....	32
3.1. 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢個体	
3.2. 襟裳オスと両地域のメスとの頭骨形状における性判別率と判別重要点	
3.3. 道東オスと両地域のメスとの頭骨形状における性判別率と判別重要点	
<b>【考察】</b> .....	34
総合考察.....	38
要約.....	43
SUMMARY.....	49
謝辞.....	56
引用文献.....	57
図表.....	69
付表.....	99

## 序章

食肉目の一群である鰭脚亜目 (*Pinnipedia*, 鰭脚類) は, 世界で 33 種が知られており, 現存している海生哺乳類の種数の 26%以上を占める大きな一群である (Berta et al. 2006). 鰭脚類は陸上と水中の両方を利用する動物であり, 繁殖様式は一夫一妻から一夫多妻と様々である (Stirling 1975). 一夫多妻の繁殖様式をとる種では, オス 1 頭あたりのメスの数が多い種ほどオス同士の競争がより激しくなり, オスがメスよりも体の大きさや頭骨が大きくなり, すなわち性的二型が見られることが報告されている (Alexander et al. 1979). 一方, 一夫一妻の種では体のサイズや頭骨において性的二型が見られないか, 非常に形質差が小さい (和田 1999). このように, 一夫多妻における雄間競争の程度 (強度) と性的二型の程度との関係性には強い相関があり (Ralls and Mesnick 2002), また, 一夫多妻における雄間競争の強度は個体数や餌資源の量といった生息環境により変化することも知られている (Alexander et al. 1979, 和田 1999).

アザラシ科 (*Phocidae*) のは鰭脚亜目に含まれており, 19 種に分類されていたが (Rice 1998, 和田・伊藤 1999, 加藤 2008, 米澤ら 2008), 2008 年にカリブカイモンクアザラシ (*Monachus tropicalis*) の絶滅し (McClenachan and Cooper 2008), 18 種が現存している. 日本沿岸にはそのうち 5 種が来遊, 生息しており, 北海道はこれらアザラシ科の分布の南限である. アザラシ科の動物は, アシカ科 (*Otariidae*) やセイウチ科 (*Odobenidae*) と異なり, 海洋, 淡水, 汽水域と幅広い水域に適応し, 生息している (King 1983, 和田・伊藤 1999, Berta et al. 2006). アザラシ科には, 大きく分けて陸上繁殖型と氷上繁殖型が存在し (Stirling 1975, Boness 1991, Le Boeuf 1991), 北海道周辺においては 4 種の氷上繁殖型のアザラシであるゴマフアザラシ (*Phoca largha*), クラカケアザラシ (*Phoca fasciata*), ワモンアザラシ (*Pusa hispida*), アゴヒゲアザラシ (*Erignathus barbatus*) と, 北半球に広く分布する Harbour seal (*Phoca vitulina*) の 1 亜種である陸上繁殖型のゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina stejnegeri*) の計 5 種が生息,

回遊している (Bigg 1981, Burns 2002, 小林 2008).

ゴマフアザラシは北太平洋の固有種であり (Bigg 1981, 宇野・山中 1988), 海氷期を境に冬季と夏季において異なる生態が確認されており, 広域を移動する回遊性のアザラシである (内藤 1977, 内藤 1978, Bigg 1981, Burns 2002, 小林 2008, Nesterenko and Katin 2009). 冬季は海氷域に出現し, 主に海氷縁辺部の比較的開水面の多い場所を選択的に繁殖場としており, 海氷域にて交尾, 出産, 育仔を行う (Burns 2002). 繁殖期にはベーリング海南東部, ベーリング海北西部, ベーリング海南西部, オホーツク海南部, オホーツク海北部, 間宮 (タートル) 海峡, ピョートル大帝湾, 黄海北西部に分布し (Shaughnessy and Fay 1977, Burns 2002), 夏季はベーリング海東部, 西部, 北部沿岸やチュクチ海, ポフオート海, 間宮海峡からピョートル大帝湾, サハリン, 渤海湾, 黄海の沿岸付近に分布している (Naito and Nishiwaki 1972, Shaughnessy and Fay 1977, Naito and Konno 1979, Burns 2002, Boveng et al. 2009). 北海道沿岸に来遊する個体の主な出産海域はオホーツク海南部であり, 3 月中旬から下旬にかけて出産し, 2-3 週間の短い授乳期間を経て離乳する (Naito and Nishiwaki 1972, Mizuno et al. 2002). 成獣メスは分娩後 2-3 週間以内に発情してオスと交尾する (内藤 1977, Burns 2002). そのため, 成獣オスが育仔期間中から成獣メスのそばに滞在し, 離乳, 発情を待っている様子が頻繁に観察される. 交尾は氷上で行われることもあるが, 多くは水中で行われる (内藤 1977). 成獣メスは交尾後 2-3 カ月の着床遅延期間を経て着床し, 妊娠する (Burns 2002, Boveng et al. 2009). 成獣は繁殖期が終わると海氷とともに北の沿岸に向かうのに対し, 幼獣は離乳後すぐに独立して近くの海岸に移動し, 夏の生息地である汽水湖の砂州などに集団で休息する (Naito and Nishiwaki 1972). 北海道における一部の夏季来遊群は, 北海道東部の尾岱沼, 風蓮湖 (青木 1996) や北方四島 (主に国後島および歯舞諸島の一部) を利用している. また, 北海道冬季来遊群の夏季の主要な生息地は, サハリン沿岸と千島列島であると考えられている (小林 2008).

ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina stejnegeri*) は Harbour seal の 1 亜種であり, Harbour seal

は北アメリカ西岸からメキシコ北部バハカリフォルニアに生息する *Phoca vitulina richardii*, 北アメリカ東岸からグリーンランド南西部に生息する *Phoca vitulina concolor*, ヨーロッパ西岸に生息する *Phoca vitulina vitulina*, カナダ北東部エルズミア半島からハドソン湾に生息する陸封型の *Phoca vitulina mellonae* に、北海道の太平洋沿岸からコマンドル諸島沿岸に生息するゼニガタアザラシを加えた 5 亜種が認められている (Shaughnessy and Fay 1977, Berta and Churchill 2012). 日本におけるゼニガタアザラシの分布は、北海道の太平洋沿岸である (新妻・羽山 1986). また、ゼニガタアザラシは周年決まった上陸岩礁を休息、育児、換毛に利用することが知られており、定住性の高い種であることが示唆されている (犬飼 1942, Naito and Nishiwaki 1972, 新妻ら 1980, 新妻 1986). ゼニガタアザラシの出産期は 4 月下旬から 5 月下旬とされ、5 月中旬の大潮のころの干潮時に集中して確認される。出産後 4 週間から 6 週間の育児、授乳期間があり、離乳後に交尾期が続く。また、換毛期は 7 月上旬から 8 月下旬に観察され、上陸個体数が最大となると報告されている (海獣談話会 1973, 新妻 1986, Harris et al.2003, Patterson and Acevedo-Gutiérrez 2008).

北海道のゼニガタアザラシは、1940 年代に 1,500 頭から 4,800 頭ほどが生息していたと考えられている (伊藤・宿野部 1986). しかし戦後、脂や毛皮、肉などの商業的な需要の高まりによる乱獲や沿岸の道路整備や護岸整備による生息環境の悪化に伴い、1970 年代には 400 頭未満にまで個体数が減少した (伊藤・宿野部 1986). 1973 年に実施された哺乳類研究グループである海獣談話会の調査により、北海道沿岸に生息するゼニガタアザラシは絶滅の危機に瀕していることが明らかになり (海獣談話会 1973, 伊藤・宿野部 1986), 環境省レッドリストで絶滅危惧種 IB 類に掲載され、保護されるようになった (齋藤・渡邊 2004). その後、アザラシ用品の代替品の普及やアザラシ猟や護岸工事などが行われることが少なくなったことから、北海道沿岸における最大上陸確認数は 1,089 頭となり (Kobayashi et al. 2014), 個体数は回復傾向にある。この状態を受けて、ゼニガタアザラシは 2012 年に環境省レッドリストにて絶滅危惧種 IB から絶滅危惧種 II 類にダウンリストされた。さらに、数量

解析により、絶滅可能性が 100 年間で 10%未満であると評価され、2015 年には準絶滅危惧種にダウリストされた。北海道沿岸には襟裳、厚岸、浜中、根室の 4 地域にて合計 11 の上陸場が存在し (Kobayashi et al. 2014)、遺伝的研究において、北海道へ移入した時期が異なる襟裳と北海道東部 (以下、道東。厚岸、浜中、根室) の 2 つの集団であることが報告されている (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020)。襟裳集団は襟裳岬の先端から南東へ約 1.5km にわたって数十の岩礁がつらなり、それらを上陸場として利用している (伊藤・宿野部 1986)。一方、道東集団は約 200km の範囲の沿岸線に主な上陸場が 3 つと上陸が確認されている岩礁が数カ所存在し、それらは直線距離で約 30km ずつ離れている (Kobayashi et al. 2014)。

ゴマフアザラシとゼニガタアザラシは近縁種であり、体長や体色が類似していることから、ゴマフアザラシは 1980 年代までゼニガタアザラシの亜種と考えられていた。しかし、繁殖生態や生息場所での生態の違い (McLaren 1966, Burns 1970) や、詳細な形態学的または頭骨計測の解析 (Shaughnessy and Fay 1977, Burns et al. 1984) によって、ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの間には明確な差異が存在することが確認され (Lowry et al. 1998)、現在は別種とされている。一般的に、哺乳類の頭骨には歯が含まれており、食べるものや食べ方、また噛み付く行動といった種の特徴が反映されている。そのため、これまでの種間における頭骨の形態の比較研究では、その差異は食性の違いと結び付けて論述されてきた (Adam and Berta 2002, Kienle and Berta 2016, Kienle et al. 2018, Kienle and Berta 2019)。一方で、頭骨は同時に「見る、聴く、嗅ぐ」といった感覚器を形態的に支えている。これらの感覚器は、餌を探す、繁殖行動における闘争、または生息地の移動等の行動と結びついており、それに伴い、頭骨の形状も変化すると考えられる。ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける頭骨の先行研究は、頭骨の各部位における長さを測定した相対成長にて比較されており (宇野 1986, 畑 2007, Nakagawa et al. 2009)、形として特徴を捉えた頭骨形状は明らかとなっていない。形状を調べて頭骨を全体的な形として捉えることにより、長さによる相対成長では捉

えることができない複雑な特徴を表せることが考えられる。

そこで本研究では、頭骨の形状を幾何学的形態測定学によって定量化し、全体的な形としてとらえることによって、大きさだけでは捉えることができない複雑な形の特徴を表すことにより、(1) ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける頭骨形状の違いを明らかにし、頭骨形状の差異が生態的な違いから説明できるのか検討し、(2) 遺伝的に異なり、また生息環境や近年の個体数増加率が異なる襟裳集団と道東集団に分かれるゼニガタアザラシにおいて、2つの集団での地域と雌雄間における頭骨形状の性的二型の差異を明らかにし、差異が生じる背景を考察することを目的とした。



## 第1章 ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状比較

### 【緒言】

頭骨には歯が含まれており、食べるものや食べ方、また噛み付く行動といった種の特徴が反映されている。そのため、これまでの種間における頭骨の形態の比較研究では、その差異を食性の違いと結び付けて論述されてきた (e.g. Adam and Berta 2002, Kienle and Berta 2016, Kienle et al. 2018, Kienle and Berta 2019)。一方で、頭骨は同時に「見る、聴く、嗅ぐ」といった感覚器を形態的に支えている。これらの感覚器は、餌を探す、繁殖行動における競争、または生息地の移動等の行動と結びついており、それらの機能を特異的に進化させてきたと考えられる。それに伴い、場合によって頭骨の形状も変化する。例えば、海に適応進化したクジラは高速で泳ぎながら水面で呼吸できるように鼻の位置を頭上に変化させてきた (Reidenberg and Laitman 2008)。このように、頭骨の形状はその種の生態的な情報を多く含むと考えられる。

本研究の対象種であるゴマフアザラシとゼニガタアザラシは北海道で同所的に生息する。体長や体色が類似していることから、ゴマフアザラシは1980年代までゼニガタアザラシの亜種と考えられていた。しかし、繁殖生態や生息場所での生態の違い (McLaren 1966, Burns 1970) や、詳細な形態学的または頭骨計測の解析 (Shaughnessy and Fay 1977, Burns et al. 1984) によって、ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの間には明確な差異が存在することが確認された (Lowry et al. 1998)。ゴマフアザラシは氷上繁殖型であり、繁殖様式は一夫一妻制である。流水を利用するため、流水期を境に夏の採餌海域と冬の繁殖海域を大きく回遊する (Lowry et al. 1998)。一方、ゼニガタアザラシは陸上繁殖型であり、繁殖様式は一夫多妻制で (Sullivan 1981, Boness et al. 2002)、周年決まった上陸岩礁を休息、出産、育児、換毛に利用することが知られている定住性の高い種である (Naito and Nishiwaki 1972)。さらに、ゴ

マフアザラシの子は外敵からの保護と保湿効果のため白い産毛をまもって生まれてくるのに対し、非流氷利用であり岩礁繁殖であるゼニガタアザラシの子は母親の胎内で産毛を換毛して生まれてくることから、ゴマフアザラシはより原始的なアザラシであることが指摘されている (McLaren 1966, McLaren 1975, Yochem and Stewart 2018)。

近年、2種は遺伝的に非常に近縁種であるが、ミトコンドリア DNA の塩基配列を用いれば明確に識別できると報告されている (O'Corry-Crowe and Westlake 1997)。これまでの2種における頭骨の比較研究では、長さを測定し相対成長にて比較を行うことで、ゼニガタアザラシは、ゴマフアザラシより相対的に長い顔面・吻部を持ちその特徴は幼獣期からの採餌方法の違いや、餌への特殊化と関連していると考えられてきた (宇野 1986)。しかし、胃内容物を調べた先行研究では、共通の餌生物が多く見られ (中岡ら 1986)、さらに両種の食べ方は基本的に餌をまるのみすることが報告されており (Kienle and Berta 2016)、食性の違いのみにて頭骨の骨格への違いが生じている可能性は低い。さらに、形態の長さや幅を計測してその比を用いる相対成長は、簡便である反面、複雑な形状をした形態の特徴を細かくとらえにくいといった欠点がある (Tatsuta et al. 2018)。他の比較方法として頭骨の部位ごとに図示し、それらの形の特徴に基づいてカテゴライズする分類も試みられているが (Burns et al. 1984, Nakagawa et al. 2009)、形を定量的に数値として示してはいない。

そこで、本研究では、頭骨の形状を幾何学的形態測定学によって定量化し、全体的な形としてとらえることによって、相対成長では捉えることができない複雑な形の特徴を表すことにより 2 種の頭骨の形状の違いを明らかにし、その頭骨形状の差異が生態的な違いから説明できるのか検討することを目的とした。

## 【材料と方法】

### 1) 頭骨収集

#### 1.1. 頭骨処理

2002年から2015年にかけて北海道沿岸にてゴマフアザラシ (*Phoca largha* Pallas, 1811) とゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina* Linneus 1758) の頭骨を収集した (図 1-1)。漁網にて混獲されて死亡したアザラシ 270 個体は、各漁業協同組合から提供された。また、アザラシによる漁業被害の軽減のために北海道の許可を得て駆除された 41 個体のゴマフアザラシは、各漁業協同組合に所属するハンターから提供された。さらに、鳥獣の保護及び管理並びに狩猟の適正化に関する法律に基づき、北海道の許可番号 351 (2008 年), 353 (2010 年), 35 (2011 年) を得て、学術目的にて 7 個体のゴマフアザラシを捕獲した。また、漂着死亡個体のゴマフアザラシ 1 個体もサンプルに加えた。頭骨から筋肉を除去した後に、上顎、下顎それぞれにおいて破損がない頭骨を選び、最終的にゴマフアザラシ 112 個体、ゼニガタアザラシ 207 個体の頭骨を使用した (表 1-1)。

#### 1.2. 年齢査定

年齢査定は、各頭骨の右上の犬歯を採取し、クライオスタット (Leica Biosystems) を用いて 10 $\mu$ m の切片を作成し、ヘマトキシリンにて染色して年齢判定を行った (八谷・大泰司 1994, Hohn, 2002)。年齢は、セメント質に形成される年輪 (Mansfield and Fisher, 1960) を数えた。ゴマフアザラシは 0 歳から 35 歳までのオス 50 個体、メス 62 個体、ゼニガタアザラシは 0 歳から 32 歳までのオス 104 個体、メス 103 個体であった (表 1-1)。

### 2) 頭骨の形態精査

#### 2.1. 頭骨の写真撮影

頭骨処理（除肉・煮沸・脱脂）された頭骨は、1cm 刻みの目盛があるカットニングマット（57-640, Clover）の上に設置し、上顎骨背側、上顎骨腹側、下顎骨左側の側面、上顎骨左側面、計 4 面においてデジタルカメラ（D3000, Nikon）を三脚（FHD-41Q, Velbon）に固定して写真撮影した。頭骨写真は Adobe Photoshop CS2 を使用して縮尺を揃えた。

## 2.2. 標識点（landmark）の設置

頭骨形状を定量化するため 2 次元の標識点を用いた幾何学的形態計測を使用した。写真に tpsDig (Rohlf 2013) を使用して標識点を、上顎骨背側に 20 点、上顎骨腹側に 28 点、下顎骨左側 13 点、上顎骨左側面に 14 点の合計 75 標識点を設置した（図 1-2, 表 1-2）。標識点は、Bookstein (1991) を基として骨の接合部位、曲率最大点、端点の他に、種の特徴を捉える部位に設置した（Shaughnessy and Fay 1977, Burns et al. 1984, 阿部 2000, Adam and Berta 2002, Sanfelice and De Freitas 2008, Nakagawa et al. 2009, Kienle and Berta 2016, Kienle and Berta 2019）。

各標識点の重心 $(x_t, y_t)$ を原点とし、x 軸あるいは y 軸を個体間で統一するため、上顎骨背側：No.1, 上顎骨腹側：No.21, 下顎骨左側：No.58, 上顎骨左側面：No.63 の x 座標を 0 となるよう回転させて各標識（No.  $i$ ）の座標点 $(x_i, y_i)$ を得た。さらに、原点からの相対座標 $x'_i = x_i - x_t, y'_i = y_i - y_t$ とし、原点からの距離 $d_i = \sqrt{x_i'^2 + y_i'^2}$ 、角度 $\theta = \arccos\left(\frac{d_i}{x'_i}\right)$ （ただし、 $x'_i$  が正の場合は $\theta < \pi$ 、負の場合は $\theta > \pi$ ）として求めた。上記で求めた距離と角度（Centroid point to each landmarks of Distance and Angle: CDA）を使用して解析を行った。

## 3) 解析

### 3.1. 頭骨形状の変化がなくなる年齢の推定

一般的に哺乳類はある年齢で成長が止まると報告されている。頭骨形態も同様に出生後、成長と共に形態が変化し（Moore 1981）、その後変化が止まり、形態が定まる。頭骨におけ

る種の特徴を捉え、さらに種間において比較する上で、成長と共に形態の変化が大きい年齢個体よりも、成熟し成長が止まった年齢個体を使用することで、種の特徴を捉えると共に、種間での比較が容易であることが考えられる。そこでここでは、2種の頭骨形状の変化がなくなる年齢を調べるために種ごとに Linear-threshold model を用いて調べた (Clark et al. 1985). Linear-threshold model は1本の回帰直線と threshold value から成る。回帰直線と threshold value の式は下記に記載する：

$$obs_{age_{i,j}} = \begin{cases} \beta_{1,i,j} + \beta_{2,i,j}age_i + \varepsilon_{i,j} & age_i \leq age_{\theta} \\ \beta_{0,i,j} + \varepsilon_{i,j} & age_i > age_{\theta} \end{cases}$$

$age_i$  は各個体の年齢を示し、また、 $i$  は使用した個体、 $obs_{age_{i,j}}$  はその年齢のときの CDA 値 (重心点から各標識点への距離と角度： $j = 1 \sim 150$ ) を示す。 $age_{\theta}$  は形状の変化がある年齢から変化がなくなる年齢の閾値の年齢を示し、また、 $\beta_{0,i,j}$  は定数であり、 $\beta_{1,i,j}$  は切片、 $\beta_{2,i,j}$  は直線の傾きを表し、最尤法によって頭骨の形状の変化がなくなる年齢を推定した。誤差項である  $\varepsilon_{i,j}$  は平均 0 で分散が  $\sigma$  の正規分布に従うと仮定する。0 歳から 35 歳までの年齢における  $age_{\theta}$  の推定において、最尤推定法を用い、赤池情報量規準 (AIC) (Akaike 1973) にて推定した。

### 3.2. 成長段階における年齢区分

頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢と、変化がなくなるよりも前の年齢における頭骨形状を調べるために年齢を区分した。また、ゴマフアザラシは 3 歳にて性成熟に達する個体が現れ、5~6 歳にはほとんどの個体が性成熟に達するとされ (Naito and Nishiwaki 1972)、ゼニガタアザラシの初回排卵が 3 歳であることが報告されている (鈴木・山下 1986)。さら

に、成長段階において幼獣（0歳）、亜成獣（1-4歳）、成獣（5歳以上）にて年齢群が分かれることから（宇野 1986）、本研究では変化がなくなる年齢より前の年齢は、0歳、1-2歳、3-4歳、5-変化がなくなる年齢より1歳前に年齢を区分した。

### 3.3. 種判別率と判別重要点の算出

各年齢区分において Random forests (Breiman 2001) を使用して種の判別率を求めた。Random forests は分類木においてアンサンブル学習を使用するといった Breiman (2001) によって強化された分類におけるアルゴリズムである (Breiman et al. 1984, Ripley 1996, Hastie et al. 2001)。近年、形態学における分析にて Random forests を使用した報告がある (例えば, Machida et al. 2020)。分類における Random forests のアルゴリズムは以下に記載する。

(1) データセット ( $B_1, B_2, \dots, B_{ntree}$ ) からブートストラップサンプルを抽出する。ブートストラップサンプル ( $B_i$ ) の数は、元データの数と同じである。元データの約 2/3 を学習データとし、一方で out of bag (OOB) と呼ばれる残りの 1/3 を検定に使用した。OOB は樹木を作成する際のブートストラップ標本に含まれなかったサンプルを指す (Breiman 2001)。また、OOB を使うことによって、モデルの作成時に使われていないデータへの予測精度を評価することができ、クロスバリデーションの代用となる (馬場・松石 2015)。(2) 各ブートストラップサンプル ( $B_i$ ) において、全ての変数から説明変数  $mtry$  の数を無作為に選んで決定木 ( $T_i$ ) を作成することを  $ntree$  の数だけ繰り返す。(3) OOB を用いて検証した正解率は、各試行の学習データにて構成されたモデルを当てはめ、多数決によって誤判別率を決定する。モデルにおける応答変数は種 (例えば、ゴマフアザラシまたはゼニガタアザラシ)、説明変数は各標識点の CDA とした。判別率は 100 から OOB 誤分類率 (Díaz-Uriarte and Alvarez de Andrés 2006) (%) を引くことによって算出した。OOB 誤分類率は各  $mtry$  と  $ntree$  の数値を設定することによって得た (Immitzer et al. 2012)。 $mtry$  は各決定木の分岐にて無作為に選ばれた変数の数を示し、 $mtry$  の値はデフォルトの値である  $\sqrt{p}$  ( $p$ : 変数の総数) (Shi

and Horvath 2006, Genuer et al. 2010) を使用した。また,  $ntree$  は判別木の数を示す。

馬場と松石 (2015) に従いモデル選択を行い, また, モデル選択には変数重要度を使用した (Breiman 2001)。モデルは始めに全ての CDA を使用し, また CDA において Mean Decrease Gini (Navega et al. 2014) を算出した。さらに各標識点において, 距離と角度の Mean Decrease Gini の値を合計することで, 合計した値を各標識点における重要点として使用した。Mean Decrease Gini の算出手順は以下に従った。(1)  $k$  番目の決定木における全体の誤分類率 ( $err^{oob}$ ) を推定する。(2)  $k$  番目の決定木における全体の誤分類率 ( $err^{oob}$ ) を推定するために,  $k$  番目に対応する OOB データにおいて  $m$  個 ( $m=1, \dots, mtry$ ) の説明変数の全ての値を無作為にその都度変化させる。(3)  $m$  個の説明変数 ( $Imp_m$ ) における Mean Decrease Gini にて得られた式に従うことにより算出された平均値と全ての決定木にて上記の (1) (2) を行った。

$$Imp_m = \widetilde{err}_m^{oob} - err^{oob}$$

Mean Decrease Gini の値より, 全 75 点の標識点から重要度の最も低い標識点を 1 点ずつ削るごとに Random forests での種判別を行い, 正解率を算出し, 全 75 点を使用した正解率と比較した。75 点から 1 点を除いた正解率が 75 点を使用した正解率と同等であればその 1 点を除き, さらに残りの 74 点のうち最も Mean Decrease Gini の値が低い 1 点を除いた 73 点にて正解率を算出し, 全 75 点を使用した正解率と比較した。これを全 75 点の正解率より正解率が下がるまで繰り返し ( $err^{oob}$ ), 正解率が下がる直前すなわち最少の標識点で全 75 点を使用した正解率と同じ正解率を得られる標識点 (判別重要点) を決定した。判別重要点が重要度の高い順に何個目まで選ばれるかを調べた。

重要点は Mean Decrease Gini と正解率のパーセンテージが変化しなかった最も少ない説明変数 (各標識点の CDA) によって評価された判別における最少の標識点の数として定義

した。最終的に、判別に必要な標識点における重要点の数と重要点の順位を示した。

変数間の変動における主要な軸を見るために、CDA を用いた主成分分析（PCA）を実施した。全ての解析は R version 3.5.0（R Development Core Team 2018）にて行われた。Random forests は randomForest version 4.6-14 package（Liaw and Wiener 2002）を使用して行った。



## 【結果】

### 1) 頭骨形状の変化がなくなる年齢の推定

Linear-threshold model にて頭骨形状の変化がなくなる年齢 ( $age_{\theta}$ ) は、両種とも 7 歳であった (図 1-3).

### 2) 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における種判別率と判別重要点

7 歳以上の個体はゴマフアザラシにおいて 25 個体、ゼニガタアザラシは 29 個体であった。また、各種全 75 点の各標識点の値を平均して両種を比較したところ、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも標識点がより外側に位置しており、大きな頭骨を持つことが示された (図 1-4).

Random forests において、OOB データ全体の誤分類率 ( $err^{oob}$ ) は、特徴量数 ( $mtry$ ) を変数の平方根の数 (Shi and Horvath 2006) としたとき最小値を示し、各誤分類率の変化より、決定木の数 ( $ntree$ ) を 2000 としたときに十分安定することが確認された。したがって、各パラメータの特徴量 ( $mtry$ ) を 2000 とした決定木の数 ( $ntree$ ) を用いたモデルを使用した。75 点の標識点を使用した判別正解率は 100% であり、最終的に判別重要点を 8 点まで絞り込むことができ、各標識点における距離と角度の種判別重要度を図 1-5 に示す。8 点の判別重要点は、眼窩後部の点 (No.15)、大白歯の点 (No.28)、翼状突起の端点 (No.34-35)、外耳道の後端点 (No.56)、角突起の端点 (No.70)、下顎体の歯列下部 (No.72-73) であった (図 1-4, 図 1-5).

標識点 No.15, 34, 35 (眼窩後端と翼状突起の端点) は、ゼニガタアザラシではゴマフアザラシよりも後方に位置していた (図 1-4a, b)。また、標識点 No.28 (大白歯) においては、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより外側に位置していた (図 1-4b)。

No.56 (外耳道の端点) の標識点において、ゴマフアザラシは重心点からより後方に位置

しているのに対し、ゼニガタアザラシにおいては、より腹側後方に位置していた(図 1-4c). また、側面方向から見てゴマフアザラシの外耳道は骨にて隠れており、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシと比べて外耳道は隠れていなかった.

標識点 No.70 (角突起の端点) においては、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシと比較してより後部背側に位置していた(図 1-4d). また、No.72, 73 (下顎体の歯列下部の点) は、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも下方向に位置しており、また、No.73 はゼニガタアザラシの下顎において最も腹側に位置していた(図 1-4d).

主成分分析より、7歳以上のゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける CDA の値による軸の寄与率は、PC1 と PC2 において 47.40%, 9.93% にて示された(図 1-6). PC1 は、上顎背側、上顎腹側、左下顎側面において、側頭骨周辺の標識点 (No.8-10, 12-13), 吻部の標識点 (No.21-27), 外耳道の端点 (No.41), 下顎体の腹側の標識点 (No.74) の重心点から各標識点への距離を反映していた(図 1-6). PC2 においては、上顎背側、上顎腹側、上顎左側面において、側頭骨周辺の標識点 (No.8-11, 42-43), 吻部後方の標識点 (No.29), 外耳道の後端点 (No.56) の重心点から各標識点への角度を反映していた(図 1-6).

PC1 にて示された No.74 (下顎体の腹側の点) は、Random forests にて示された判別重要点である No.72-73 と近接した標識点であり、また、PC2 にて示された No.29 (大白歯の端点) は、Random forests にて示された No.28 (大白歯の端点) と同様に吻部後部の点であった. さらに、PC2 にて示された No.56 (外耳道の後端点) は、Random forests にて選ばれた判別重要点と共通の点であった(図 1-4, 図 1-6). 一方、主成分分析における PC1, PC2 に見られた No.21-27 (吻部の点), No.8-10, 12-13 (側頭骨の点) は、Random forests では見られなかった(図 1-4, 図 1-6).

### 3) 頭骨形状の変化がなくなるより前の年齢における種判別率と判別重要点

#### 3.1. 0歳における種判別率と判別重要点

0歳の個体はゴマフアザラシ 30 個体，ゼニガタアザラシ 38 個体であった。0歳における種判別は，75 点の標識点を用いたときの種の判別正解率は 97.06%であった。誤判別された個体はゴマフアザラシ 2 個体であり，ゼニガタアザラシに誤判別された。各標識点において，同じ 97.06%の判別正解率を維持して 75 点の標識点から 3 点まで絞り判別重要点を算出した（図 1-7，図 1-8）。それら 3 点の部位は，小白歯の端点（No. 25，27），大白歯の端点（No.28）であった（図 1-7，図 1-8）。これら 3 点はすべて口蓋の前方における吻部にあり，ゴマフアザラシと比べてゼニガタアザラシでこれら 3 点はより外側（頬側）に位置していた（図 1-7）。

### 3.2. 1-2 歳における種判別率と判別重要点

1-2 歳の個体はゴマフアザラシ 26 個体，ゼニガタアザラシ 66 個体であった。1-2 歳における種判別は，75 点の標識点を用いたときの種の判別正解率は 98.91%であった。誤判別された個体は 1 個体のゼニガタアザラシであり，ゴマフアザラシに誤判別された。各標識点において，同じ 98.91%の判別正解率を維持して 75 点の標識点から 4 点まで絞り判別重要点を算出した（図 1-9，図 1-10）。それら 4 点の部位は，小白歯の端点（No.25），No.70（角突起の端点），No.72-73（下顎体の歯列下部の点），であった（図 1-9，図 1-10）。No.70（角突起の端点）はゴマフアザラシと比べてゼニガタアザラシの標識点の位置はより背側後部にあった（図 1-9）。No.72-73（下顎体の歯列下部の点）は，ゴマフアザラシと比べてゼニガタアザラシの標識点の位置はより腹側にあった（図 1-9）。

### 3.3. 3-4 歳における種判別率と判別重要点

3-4 歳の個体はゴマフアザラシ 15 個体，ゼニガタアザラシ 48 個体であった。3-4 歳における種判別は，75 点の標識点を用いたときの種の判別正解率は 100%であった。各標識点において，同じ 100%の判別正解率を維持して 75 点の標識点から 2 点まで絞り判別重要点を

算出した（図 1-11, 図 1-12）。それら 2 点の部位は、小白歯の端点（No.25）、No. 72（下顎体の歯列下部の点）であった（図 1-11, 図 1-12）。小白歯の端点（No. 25）の位置はゴマフアザラシと比べてゼニガタアザラシの方がより頬側にあり、No. 72（下顎体の歯列下部の点）の位置はゼニガタアザラシの方がより腹側にあった（図 1-11）。

#### 3.4. 5-6 歳における種判別率と判別重要点

5-6 歳の個体はゴマフアザラシ 16 個体、ゼニガタアザラシ 26 個体であった。5-6 歳における種判別は、75 点の標識点を用いたときの種の判別正解率は 100%であった。各標識点において、同じ 100%の判別正解率を維持して 75 点の標識点から 4 点まで絞り判別重要点を算出した（図 1-13, 図 1-14）。小白歯の端点（No. 25, 27）、大白歯の端点（No. 28）、No. 73（下顎体の歯列下部の点）であった（図 1-13, 図 1-14）。小白歯の端点（No. 25, 27）、大白歯の端点（No. 28）の位置はゴマフアザラシと比べてゼニガタアザラシの方がより頬側にあり、No. 73（下顎体の歯列下部の点）の位置はゼニガタアザラシの方がより腹側にあった（図 1-13）。

## 【考察】

### 1) 頭骨形状の変化がなくなる年齢

本研究にて頭骨形状の変化がなくなる年齢はゴマフアザラシとゼニガタアザラシの両種において7歳であった。頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の54個体（ゴマフアザラシ25個体、ゼニガタアザラシ29個体）において、100%の正解率で種判別でき、すべての標識点にてゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも外側あるいは後方に点が位置していたことから（図1-4）、ゼニガタアザラシの頭骨の方がより太く大きいことが示された。先行研究にて、ゼニガタアザラシの頭骨がゴマフアザラシよりもより大きいことが述べられており（Burns 2002, Nakagawa et al. 2009）、本研究でもそれを支持した。

標識点の中でも、特に2種の違いが大きい判別重要点は8点（No.15, 28, 34, 35, 56, 70, 72, 73）であった（図1-4）。それら8点の内、眼窩後部の1点、頬歯の1点、翼突鉤での2点、下顎における3点における合計7点（No.15, 28, 34, 35, 70, 72, 73）は噛む動作に関連した部位であった（図1-4）。ゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシの方が眼窩後部の1点、及び翼突鉤の2点がより後部に位置していることから、相対的に吻部から口蓋が長いことが推察された。また、頬歯の1点からゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシにおいて口蓋が広いことが示された（図1-4）。ゼニガタアザラシにおいて吻部から口蓋においてより長いことは、口を大きく開けられることを意味している。また、一般的に、吻部がより太く広いことは、噛む力がより強いことを示す（Slater et al. 2009）。これらのことから、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも口を大きく開け、噛む力が強いことが考えられた。下顎の3点（No.70, 72, 73）から、ゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシにおいて、より下側（腹側）に位置することで下顎の側面がより厚く、また角ばっている（太くなっている）ことが示された（図1-4）。また、角突起の点（No.70）の位置の違いから、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより角突起が発達していることが示された（図1-4）。角突起には内側翼突

筋と咬筋が付着する (Evans and de Lahunta 2013). また、角突起の発達は咬筋の大きさに反映する (Radinsky 1985). これらのことから、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより大きな咬筋を持ち、噛む力もより強いことが示唆された. 下顎の2点周辺 (No.72, 73) は、下顎と上顎を結び付け、下顎を引き下げ、口を開けるための顎二腹筋が付着する終着点である. 下顎の側面が厚く、角ばっている (太くなっている) ことは、動かすための発達した筋肉が必要であることが考えられた. つまり、ゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシにおいて、吻部が太く、口蓋が長くより広く、下顎の側面がより厚く角ばっている (太くなっている) ことで、口を大きく開けられ、また、噛む力がより強固になったと考えられた. 噛む動作には食性が関連するが、両種はともに広食性で餌を噛み付いて捉えた後に丸のみする (Adam and Berta 2002). したがって、硬いものを噛み切る力をそれほど必要としないことが考えられた. ゴマフアザラシの幼獣は小さな端脚類、またはオキアミを食べており (Kato 1982)、年齢の高い個体が群集性の魚類を食べることが報告されている (Kobasyashi 2015). 一方、一般にゼニガタアザラシの食性は、日和見的にその海域で豊富な量で簡単に利用できる餌生物を食べており (Teilmann and Galatius 2018)、浅海の底生魚類および頭足類を選好して捕食していることが報告されている (中岡ら 1986, Andersen et al. 2004, Bromaghin et al. 2013). 根室半島周辺に同所的に生息するゴマフアザラシとゼニガタアザラシの食性比較研究では、ゼニガタアザラシは比較的沿岸底棲性動物に依存しており、ゴマフアザラシは表層～中層の餌生物も摂餌していることからより広食性であることが報告されている (中岡ら 1986). しかし、共通の餌生物も確認されている (中岡ら 1986). これら食性から、よりゼニガタアザラシだけがより厚く角ばった (太くなっている) 下顎を持つことで、口を大きく開け、噛む力が強くなる理由を説明することはできない.

噛む力に関係する頭骨形状の違いは、繁殖生態の違いに関係している可能性も推察された. 鰭脚類において、一夫一妻の繁殖様式よりも一夫多妻の繁殖様式の種において噛む力がより大きいことが報告されており、筋肉の付着部位が大きく、また、闘争が多い種のオスと

メスの両方がより強固なアゴの形態を持つと報告がある (Jones et al. 2013). さらに, 攻撃性の高い種は大きな顎を閉じる筋肉を付着するために幅広い頬骨弓を持ち (Dewar et al. 2015), オス同士の闘争が鰭脚類の噛む力の進化に影響を与えていることが報告されている (Jones and Ruff 2011, Jones et al. 2013). 闘争行動と骨格形態の関係性は, 反芻動物における種内闘争と頸椎形態においても報告されており, 闘争行動における闘争スタイルによって頸椎形態が異なることともに, 頸椎は闘争で生じる力に耐える補助的な役割があることが報告されている (Vander Linden and Dumont 2019). ゼニガタアザラシは繁殖期に成獣オスの首に傷が確認されており (Naito 1973, Sullivan 1981, 新妻 1986), また, 繁殖期に雄同士の噛み付く闘争が水中にて頻繁に確認され (Sullivan 1981), 多数の個体が同所的に上陸場を利用する一夫多妻の繁殖様式をとる (Burns 2002). 一方, ゴマフアザラシは広い流氷上で出産・育児をする一夫一妻の繁殖様式をとり, 流氷上にて雌とその子供と育児後の雌の発情を待つ雄の姿が確認され (Burns 2002), 雄同士の闘争がほとんどないものと考えられている. これらの繁殖生態の違いにより, ゼニガタアザラシはゴマフアザラシに比べて口やアゴがより太く, 大きく口が開くようになっており, アゴも太く発達していると結論付けた. また, ゴマフアザラシは3歳にて性成熟に達する個体が現れ, 5~6歳にはほとんどの個体が性成熟に達するとされる (Naito and Nishiwaki 1972). ゼニガタアザラシは, 5歳にてほとんどの個体が性成熟すると報告されている (鈴木・山下 1986). さらに, Mizuno and Ohtaishi (2002) は, ゴマフアザラシにおいて頭骨における主要な成長は5歳前後にて止まり, その後, 緩やかに成長し, 成長の完了年齢は5歳以降であると報告している. 頭骨形状の変化がなくなる年齢は両種とも7歳であったことから, 先行研究と同様の傾向を示し, 性成熟年齢後においても頭骨形状が変化することが明らかとなった. Nakagawa ら (2009) において, ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおいて後頭部幅が両種の頭骨の判別に高く寄与していることが報告されており, 本研究でも後頭部の側頭骨周辺の標識点が主軸に寄与していることから同様の傾向を示した (図 1-6). 一方で, 主成分分析によって選ばれた側頭骨周辺の標識点

は、Random forests における判別重要点にて選ばれなかった。側頭骨周辺には筋肉が付着するため、近接する標識点と共通の変化が生じ、側頭骨周辺の形状変化が個体によって大きく変化する可能性が示唆された。例えば、頭板状筋、頭最長筋、胸鎖乳突筋は乳様突起に付着し、これらの筋肉と乳様突起の形態は、鰭脚類における首の動作において、オス同士の闘争に関わることが報告されている (Bohórquez-Herrera et al. 2017)。しかしながら、本研究にて乳様突起周辺の点は判別重要点にて選ばれず、眼窩後部、頬歯、翼突鉤、下顎の下顎体の腹側、外耳道の後端のそれぞれの部位が Random forests による判別重要点にて選ばれたことから、従来の長さを測定する方法では示すことが困難であった頭骨形状の特徴を示すことができ、また、それらの頭骨形状の差異はゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける生態的特徴の違いを反映していることが考えられた。

判別重要点の残りの 1 点は外耳道の後端点であり (図 1-4, 図 1-5)、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより後部腹側に位置し、また、ゼニガタアザラシは横から外耳道の穴が見えるのに対し、ゴマフアザラシは穴が横から見えず、穴が前方に向いていた。外耳道の位置と穴の見え方の違いより、ゴマフアザラシは回遊を行い繁殖場として流氷を利用するのに対し、ゼニガタアザラシは定住型で周年同じ岩礁を利用することから、両種において音の聞こえる音域や聞こえる範囲が異なることが推察された。

結論として、近縁種であるゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状において、幾何学的形態測定学を使用して詳細な違いを示した。また、2 種における判別において、判別重要点を絞り込み、高い正解率にて判別することができた。頭骨形状における異なる特徴は食性だけでなく、繁殖生態の違いが反映していることが示唆された。

## 2) 頭骨形状の変化がなくなるより前の年齢における種間の形態差

ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨は 0 歳から上顎骨の吻部の太さに違いがあり 97.06%の正解率で両種を判別できた。1 歳以降においては吻部の太さの違いに加え、下顎の



下顎体の太さや角突起の発達に違いが現れた。また、判別正解率は年齢とともに高くなり、1-2歳で98.91%、3歳以降は判別正解率が100%であった。

0歳において既に吻部の太さに差異があり、生まれた時点においてゼニガタアザラシの吻部はゴマフアザラシよりもより太いことが明らかとなった。また、1-2歳においては、吻部の太さに加えて下顎の下顎体における厚さと、角突起の後方への発達がゼニガタアザラシにおいてより顕著であった。さらに、3-6歳においても、0-2歳と吻部の太さと下顎の厚さの差異を示す判別重要点を選ばれ、また、判別正解率が100%であったことから、およそ3歳前後でゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける種間の頭骨形状の差異が明確になることが示された。

頭骨形状の変化がある0-6歳において、吻部の太さの差異は生まれた時点にて見られ、下顎の下顎体の厚さと角突起における違いは幼獣から亜成獣にかけて種間で差異があった。これらの吻部の太さと下顎における下顎体の厚さと角突起の発達は、頭骨形状の変化がなくなる7歳以降においても種判別の判別重要点として選ばれた。また、頭骨形状の変化がなくなる7歳以上においては、吻部の太さと下顎の厚さに加え、眼窩後部、翼突鈎、外耳道における差異が示された。これらのことから、頭骨形状の変化がある年齢(0-6歳)と頭骨形状の変化がなくなる年齢以降(7歳以上)において選ばれた判別重要点において、7歳以降の頭骨形状において、種間で成長し発達する部位に差異があることが示された。先行研究より、ゴマフアザラシは性成熟年齢以降においても頭骨が成長し、頭骨の縫合線が癒合して頭骨の成長が完全に完了する年齢は5歳以降であることが報告されている(Mizuno and Ohtaishi 2002)。また、ゼニガタアザラシは7歳以降にて社会的性成熟に達することが報告されている(新妻 1986)。これらのことから、性成熟年齢以降において成長し変化する頭骨形状の部位は、社会的性成熟年齢における生態と関係性があることが推察された。一夫多妻であるゼニガタアザラシは社会的性成熟年齢においてメスの独占やオス同士の社会的順位関係の確立が報告されており(新妻 1986)、また、オス同士の競争がある鰭脚類において、

威嚇時に口蓋を誇示することから、吻部がより広いことは視覚的に頭部をより大きく見せることになり、このような形質は威嚇時や攻撃時において有利な形質であることが報告されている（磯野 1999）。これらのことから、ゼニガタアザラシにおいて、オス同士の闘争や威嚇を行う上で、眼窩後端、翼突鉤がより後方に位置し、口蓋腔がより広く形状が変化することが生態的に有利であることが示唆された。また、ゴマフアザラシにおいても、性成熟以降においても頭骨形状が変化することから、メスの獲得、または社会的性成熟において有利になるよう頭骨形状が成長または発達している可能性が示唆された。

## 第2章 ゼニガタアザラシの性的二型における地域差

### 【緒言】

鰭脚類は陸上と水中の両方を利用する種であり，繁殖様式は一夫一妻から一夫多妻と多様である (Stirling 1975). 一夫多妻の繁殖様式をとる種は，オス1頭あたりのメスの数が多い種ほどオス同士の競争がより激しくなり，雌雄間にて性的二型が体の大きさや頭骨にて見られることが報告されている (Alexander et al. 1979). 体サイズにおける性的二型はオスがメスよりもより大きくなり，頭骨においては，オスがメスを巡る闘争において威嚇や攻撃で有利になるよう頭骨を発達させており，大きな犬歯，幅広い吻や発達した乳様突起が見られる (磯野 1999, Campagna 2002, Ralls and Mesnick 2002). 一方，一夫一妻の種では体のサイズや頭骨において性的二型が見られないか，非常に程度が小さい (和田 1999). このように，一夫多妻における雄間競争の強度と性的二型の程度における関係性には強い相関があり (Ralls and Mesnick 2002), また，一夫多妻の程度 (あるいは一夫多妻における雄間競争の強度) は個体数や餌資源の量といった生息環境により変化することも知られている (Alexander et al. 1979, 和田 1999).

Harbour seal (*Phoca vitulina* Linnaeus. 1758) は，北半球の海岸線に分布する半水棲の哺乳類であり (King 1983, Jefferson et al. 1993, Shaughnessy and Fay 1977), 水中にて採餌，交尾を行い，岩礁，潮間帯の砂州，氷河の流水など，地域によって生息環境の異なる上陸場にて休息，換毛，出産を行う (Boulva and McLaren 1979, 新妻 1986, Thompson 1988). 西太平洋における Harbour seal の最南端は北海道であり，日本沿岸に生息するゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina stejnegeri*) は Harbour seal の一亜種である．ゼニガタアザラシは沿岸定着性が強く，上陸場やその周辺海域において周年観察され，繁殖期においてはこれらの上陸場を中心に繁殖が行われる (犬飼 1942, Naito and Nishiwaki 1972, Naito and Nishiwaki 1975). ま

た、ゼニガタアザラシの繁殖様式は一夫多妻であり、繁殖期において、成獣オスの首まわりなどに傷が見られることが報告されている (Naito 1973, 新妻 1986). 北海道沿岸には襟裳、厚岸、浜中、根室の4地域にて合計11の上陸場が存在し (Kobayashi et al. 2014), 遺伝的研究によって、北海道へ移入した時期が異なる襟裳と北海道東部 (以下、道東 (厚岸、浜中、根室)) の2つの集団に分かれることが報告されている (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020). 襟裳地域個体は日本固有の初期定着集団であり、道東地域個体は北太平洋から移入した後期定着集団であることが示唆されている (Mizuno et al. 2018). 襟裳は襟裳岬の先端から南東へ約 1.5km にわたって数十の岩礁がつらなり、数十カ所の岩礁にゼニガタアザラシの上陸岩礁が存在する (伊藤・宿野部 1986). 一方、道東地域は約 200km の範囲の沿岸線に上陸場が点在し、主要な繁殖上陸場は直線距離で約 30km ずつ離れている (Kobayashi et al. 2014).

北海道沿岸に生息するゼニガタアザラシは、過去数十年の間に個体数が減少したことが報告されている (伊藤・宿野部 1986, Kobayashi et al. 2014). 1940年代に個体数はおよそ 1500 頭以上と推定されていたが、1960年代から 1970年代にかけて大規模な狩猟や上陸場の破壊により、個体数は約 600~900 頭まで減少した (伊藤・宿野部 1986). 1983年に初めて換毛期での個体数調査が開始され、合計 344 頭 (襟裳 128 頭, 道東 216 頭) のアザラシが記録され、ゼニガタアザラシが環境省の絶滅危惧種に指定され保護対象となった後に個体数は徐々に回復し、2008年には 1000 頭以上 (襟裳 524 頭, 道東 565 頭) が記録された (Kobayashi et al. 2014). これらのことから、近年において、襟裳地域と道東地域における確認個体数の増加が確認されており、襟裳地域において道東地域よりも増加率が高いことが示されている (Kobayashi et al. 2014). また、先行研究において、1980年代の道東地域個体にて性的二型の存在が報告されており、オスはメスよりも体が大きく、頭骨においてもオスの方が大きいことが見られた (宇野 1986, 鈴木・山下 1986, 畑 2007). 一方、2000年代の個体においては、襟裳地域個体にてオスがメスよりも体が大きく、性的二型が見られたが、

道東地域個体における体の大きさにおいては性的二型が見られなかった(諸星 2016)。さらに、2000年代の個体は1980年代の個体よりも体が小型化していた(諸星 2016)。また、頭骨の大きさにおいても、2000年代の個体の頭骨と犬歯の大きさが雌雄ともに1980年代の個体よりより小さい傾向にあることが示されている(畑 2007)。このように、2000年代は1980年代と比べて個体数密度の増加に伴う体長および頭骨における小型化が報告されており(畑 2007, 諸星 2016)、生息環境と個体数の増加率より、襟裳個体において道東個体よりもより強い密度効果が働いており一夫多妻の繁殖様式において雄間競争の強度がより強くなること、またこれにより頭骨形状や性的二型の程度において地域差が生じていることの可能性が考えられた。しかし、これまでの頭骨における報告は道東地域の個体のみであり(宇野 1986, 畑 2007, Nakagawa et al. 2009)、襟裳地域の個体における報告はない。また、頭骨における先行研究においては、頭骨の各部位における長さを測定した相対成長を用いて比較されており(宇野 1986, 畑 2007, Nakagawa et al. 2009)、形として特徴を捉えた頭骨形状は明らかとなっていない。形状を調べることで頭骨を全体的な形として捉え、長さによる相対成長では捉えることができない複雑な特徴を表せることが考えられる。

そこで、本研究は、生息環境や近年の個体数増加率が異なる2つの集団すなわち襟裳集団と道東集団において、ゼニガタアザラシの雌雄間における頭骨形状の性的二型の差異を比較し、差異が生じる背景を議論することを目的とした。

## 【材料と方法】

### 1) 頭骨収集

#### 1.1. 頭骨処理

2002 年から 2019 年にかけて北海道沿岸にて混獲されたゼニガタアザラシの頭骨を収集した (図 2-1)。漁網にて混獲あるいは捕獲して死亡したゼニガタアザラシは各漁業協同組合から提供された。頭骨から筋肉を除肉した後に、上顎、下顎のそれぞれにおいて破損がない頭骨を選んだ。収集した地域は襟裳地域 134 個体 (オス: 64 個体メス: 70 個体)、道東地域 157 個体 (オス: 79 個体メス: 78 個体) であり、合計 291 個体の頭骨を使用した (表 2-1)。

#### 1.2. 年齢査定

年齢査定は、各頭骨の右上の犬歯を採取し、クライオスタット (Leica Biosystems) を用いて 10 $\mu$ m の切片を作成し、ヘマトキシリンにて染色して年齢判定を行った (八谷・大泰司 1994, Hohn, 2002)。年齢は、セメント質に形成される年輪 (Mansfield and Fisher, 1960) を数えた。使用した襟裳地域個体の年齢は 0 歳から 32 歳、一方、道東個体は 0 歳から 28 歳であった (表 2-1)。

### 2) 頭骨の形態精査

#### 2.1. 頭骨の写真撮影

頭骨処理 (除肉・煮沸・脱脂) された頭骨は、1cm 刻みの目盛があるカッティングマット (57-640, Clover) の上に設置し、上顎骨背側、上顎骨腹側、下顎骨左側の側面、上顎骨左側面、計 4 面においてデジタルカメラ (D3000, Nikon) を三脚 (FHD-41Q, Velbon) に固定して写真撮影した。頭骨写真は Adobe Photoshop CS2 を使用して縮尺を揃えた。

## 2.2. 標識点 (landmark) の設置

頭骨形状を定量化するため 2 次元の標識点を用いた幾何学的形態計測を使用した。Bookstein 1991 を基として骨の接合部位、曲率最大点、端点の他に、種の特徴を捉える部位 (Shaughnessy and Fay 1977, Barns et al. 1984, 阿部 2000, Nakagawa et al. 2009, Kienle and Berta 2016, Kienle and Berta 2019) に標識点を以下のように設置した。写真に tpsDig (Rohlf 2013) を使用して、上顎骨背側に 20 点、上顎骨腹側に 28 点、上顎骨左側面に 14 点、下顎骨左側 13 点の合計 75 点の標識点を設置した (図 2-2, 表 2-2)。各標識点の重心( $x_t, y_t$ )を原点とし、x 軸あるいは y 軸を個体間で統一するため、上顎骨背側:No.1, 上顎骨腹側:No.21, 下顎骨左側:No.58, 上顎骨左側面:No.71 の x 座標を 0 となるよう回転させて各標識 (No.  $i$ ) の座標点( $x_i, y_i$ )を得た。さらに、原点からの相対座標  $x'_i = x_i - x_t$ ,  $y'_i = y_i - y_t$  とし、原点からの距離  $d_i = \sqrt{x_i'^2 + y_i'^2}$ , 角度  $\theta = \arccos\left(\frac{d_i}{x'_i}\right)$  (ただし、 $x'_i$  が正の場合は  $\theta < \pi$ , 負の場合は  $\theta > \pi$ ) として求めた。上記で求めた距離と角度 (Centroid point to each landmarks of Distance and Angle: CDA) を使用して解析を行った。

## 3) 解析

### 3.1. 頭骨形状の変化がなくなる年齢の推定

一般的に哺乳類はある年齢で成長が止まると報告されている。頭骨形態も同様に出生後、成長と共に形態が変化し (Moore 1981), その後変化が止まり、形態が定まる。頭骨における種の特徴を捉え、さらに種間において比較する上で、成長と共に形態の変化が大きい年齢個体よりも、成熟し成長が止まった年齢個体を使用することで、種の特徴を捉えると共に、種間での比較が容易であることが考えられる。そこでここでは、2 種の頭骨形状の変化がなくなる年齢を調べるために種ごとに Linear-threshold model を用いて調べた (Clark et al. 1985)。Linear-threshold model は 1 本の回帰直線と threshold value から成る。回帰直線と threshold

value の式は下記に記載する：

$$obs_{age_i,j} = \begin{cases} \beta_{1,i,j} + \beta_{2,i,j}age_i + \varepsilon_{i,j} & age_i \leq age_\theta \\ \beta_{0,i,j} + \varepsilon_{i,j} & age_i > age_\theta \end{cases}$$

$age_i$  は各個体の年齢を示し、また、 $i$  は使用した個体、 $obs_{age_i,j}$  はその年齢のときの CDA 値（重心点から各標識点への距離と角度： $j = 1 \sim 150$ ）を示す。 $age_\theta$  は形状の変化がある年齢から変化がなくなる年齢の閾値の年齢を示し、また、 $\beta_{0,i,j}$  は定数であり、 $\beta_{1,i,j}$  は切片、 $\beta_{2,i,j}$  は直線の傾きを表し、最尤法によって頭骨の形状の変化がなくなる年齢を推定した。誤差項である  $\varepsilon_{i,j}$  は平均 0 で分散が  $\sigma$  の正規分布に従うと仮定する。0 歳から 32 歳までの年齢における  $age_\theta$  の推定において、最尤推定法を用い、赤池情報量規準(AIC) (Akaike 1973) にて推定した。

### 3.2. 成長段階における年齢区分

ゼニガタアザラシは先行研究において、頭骨において性的二型が示されており（宇野 1986, Nakagawa et al. 2009）、さらに、襟裳地域と道東地域にて遺伝的に分かれることが報告されていることから（Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2020）、襟裳オス、襟裳メス、道東オス、道東メスの 4 つに分けた。Arai ら（2021）に従い、Linear-threshold model を用い（Clark et al. 1985）、赤池情報量規準（AIC）（Akaike 1973）にて 2 つ集団のゼニガタアザラシの雌雄を頭骨形状の特徴よりどのようにカテゴリー分けをすればよいかを推定した。

### 3.3. 地域・雌雄における判別率と判別重要点の算出

Arai ら（2021）に従い、RandomForest (Breiman 2001) を使用して頭骨形状の変化がなく



なる年齢と推定された年齢以降の個体における地域、雌雄を分類するモデルを構築した。

馬場と松石（2015）に習い特徴量の選択を行った。本研究では初期モデルを使用し、それぞれの CDA における Mean Decrease Gini（Navega et al. 2014）を算出した。それぞれの CDA の Mean Decrease Gini の値を合計することで、各標識点における重要度として使用した。初期モデルにおける各標識点の重要度の順に従い、重要度が低い順に 1 点ずつ特徴量から除いたモデルを構築し、その判別率が初期モデルよりも下がらない最も標識点の少ないモデルを最適モデルとして採択した。また、採択モデルにおいて使用された標識点を判別重要点とした。

全ての解析は R version 3.5.0（R Development Core Team 2018）にて行われた。RandomForest は randomForest version 4.6-14 package（Liaw and Wiener 2002）を使用して行った。

## 【結果】

### 1) 雌雄と地域における頭骨形状の変化がなくなる年齢

AIC の評価により、ゼニガタアザラシの頭骨形状は、襟裳オス+道東オス+襟裳と道東の両地域メスに分けたモデルが AIC の評価が最も良いことが示された (表 2-3)。頭骨形状の変化がなくなる年齢は、襟裳オスは 6 歳、道東オスは 4 歳、襟裳・道東の両地域のメスは 10 歳と推定された (図 2-3)。

### 2) 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢個体

カテゴリ別の頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢個体は、襟裳オス 6 歳以上の 21 個体、道東オス 4 歳以上の 27 個体、襟裳・道東両地域のメス 10 歳以上の 38 個体の合計 86 個体であった (表 2-1)。

#### 2.1. 襟裳オスと両地域のメスとの頭骨形状による性判別率と判別重要点

襟裳オスと襟裳と道東の両地域メスとを判別する正解率は 94.92%であった。判別における判別重要点は 3 点まで絞り込むことができた。判別重要点の 3 点は、上顎骨と頬骨の接点 (No.5)、筋突起の背側頂点 (No.67)、下顎関節頭の前方部の下顎枝上部の点 (No.68) であった (図 2-4, 図 2-5)。頬骨に接する吻部後端の点 (No.5) がより外側に位置していることより、吻部後端の幅がより広く、吻部形状にいて違いがあることが示された (図 2-4)。また、下顎において、襟裳オスは両地域のメスよりも筋突起先端の点 (No.67) がより背側に位置していたことから、襟裳オスの筋突起が両地域のメスよりもより発達していることが示された (図 2-4)。判別において誤判別された個体は、襟裳オス 3 個体 (6 歳, 8 歳, 14 歳) であった。

## 2.2. 道東オスと両地域のメスとの頭骨形状による性判別率と判別重要点

道東オスと襟裳と道東の両地域メスとを判別する正解率は 96.92%であった。判別における判別重要点は 4 点まで絞り込むことができた。判別重要点の 4 点は、側頭骨の点 (No.8, 9), 外耳道の端点 (No.40, 41) であった (図 2-6, 図 2-7)。道東オスの後頭部において、眼窩後端の点 (No.15, 16), 側頭骨の点, 乳様突起の端点 (No.10, 11, 42, 43), 側頭骨の後端点 (No.12, 13) が両地域のメスよりもより前方または外側に位置していることから、後頭部の形状にて差異があることが示された (図 2-6)。判別において誤判別された個体は、道東オス 2 個体 (4 歳, 6 歳) であった。

## 3 ) 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢

### 3.1. 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢個体

カテゴリー別の頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢個体は、襟裳オス 5 歳以下の 43 個体, 道東オス 3 歳以下の 52 個体, 襟裳・道東両地域のメス 9 歳以下の 110 個体の合計 205 個体であった (表 2-1)。

### 3.2. 襟裳オスと両地域のメスとの頭骨形状における性判別率と判別重要点

襟裳オスと襟裳と道東の両地域メスとを判別する正解率は 77.12%であった。判別における判別重要点は 9 点まで絞り込むことができた。判別重要点の 9 点は、臼歯の後端点 (No.25, 27), 大白歯の前端点 (No.28, 29), 頬骨と鱗状骨の接合部 (No.36), 後頭顆後端 (No.47, 48), 頬骨と鱗状骨の接合部後端点 (No.50), 輪状骨の関節窩の後端点 (No.54) であった (図 2-8, 図 2-9)。判別において誤判別された個体は、襟裳オス 33 個体, 両地域のメス 2 個体であった。吻部の臼歯と大白歯の点, 頬骨と鱗状骨の接合部の点において、オスの点はメスよりもより外側に位置しており、オスの吻部はメスよりもより太いことが示された (図 2-8)。また、後頭顆後端 (No.47, 48) において、オスの点はメスよりもより後方に位置していた

ことから、オスはメスよりもより後部に長いことが示された(図 2-8)。頬骨と鱗状骨の接合部後端点 (No.50) においては、オスの点はメスよりもより腹側前方に位置していたことから、オスの頬骨はメスよりもより厚いことが示された(図 2-8)。また、鱗状骨の関節窩の後端点 (No.54) においては、オスの点はメスよりもより腹側後方に位置しており、オスはメスよりもより腹側に発達していることが示された(図 2-8)。

### 3.3. 道東オスと両地域のメスとの頭骨形状における性判別率と判別重要点

道東オスと襟裳と道東の両地域メスとを判別する正解率は 82.10%であった。判別における判別重要点は6点まで絞り込むことができた。判別重要点の6点は、臼歯の後端点(No.25)、外耳道の端点 (No.40, 41)、上顎骨と頬骨の接合部後端点 (No.51)、後頭稜と後頭骨の接合点 (No.60)、後頭顆と後頭骨の接合点 (No.61) であった(図 2-10, 図 2-11)。判別において誤判別された個体は、道東オス 28 個体、両地域のメス 1 個体であった。臼歯の後端点(No.25)、外耳道の端点 (No.40, 41) において、道東オスの点はメスよりもより外側に位置していたことから、道東オスの吻部はメスより幅広く、また、後頭部もより幅広いことが示された(図 2-10)。また、上顎骨と頬骨の接合部後端点 (No.51) においては、道東オスの点はメスよりもより腹側に位置しており、頬骨の幅がオスにおいてメスよりもより厚いことが示された(図 2-10)。後頭稜と後頭骨の接合点 (No.60)、後頭顆と後頭骨の接合点 (No.61) は、道東オスの点はメスよりもより後方に位置していたことから、道東オスの後頭稜から後頭顆にかけてメスよりもより後方に広いことが示された(図 2-10)。

## 【考察】

本研究にて北海道沿岸に生息するゼニガタアザラシは、頭骨形状により襟裳オス、道東オス、両地域のメスにて分けられた。この結果は、頭骨形状に雌雄差、すなわち性的二型があることを意味し、さらにオスに関しては頭骨形状に地域差がある一方で、メスに関しては地域差がないことを意味している。先行研究より、ゼニガタアザラシにおける頭骨の大きさは、道東地域において性的二型が見られることが報告されており（宇野 1986, 畑 2007, Nakagawa et al. 2009）、本研究においても道東地域の頭骨形状に性的二型が見られ、さらに、襟裳地域においても頭骨形状に性的二型が示された。また、雌雄判別の正解率は、頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢（襟裳オス：0-5 歳、道東オス 0-3 歳、両地域のメス：0-9 歳）において、襟裳オスと両地域のメスは 77.12%、道東オスと両地域のメスは 82.10% であった。頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢（襟裳オス：6 歳以上、道東オス 4 歳以上、両地域のメス：10 歳以上）においては、襟裳オスと両地域のメス 94.92%、道東オスと両地域のメスは 96.92% と高い判別正解率を示した。

襟裳オスと両地域のメスにおける雌雄間の頭骨形状比較において、頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の 0-5 歳においては、襟裳オスは吻部の幅が両地域のメスよりもより幅広く、また、頬骨がより外側または腹側に発達しており、さらに、後頭部がより後方に大きく、下顎との接続部である側頭骨の間接窩がメスよりも腹側方向に発達していた（図 2-8）。一方、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の 6 歳以上の個体においては、襟裳オスは両地域のメスよりも吻部後端がより幅広く、下顎の筋突起がより背側に発達していることが示された（図 2-4）。吻部がより太く広いことは、噛む力がより強いことを示し（Slater et al. 2009）、頬骨弓には咀嚼筋の咬筋が付着することから（加藤・山内 2003）、頬骨の発達により噛む力がより強いことが考えられる。さらに、筋突起には咀嚼筋で下顎の上下運動に働く側頭筋が付着し（加藤・山内 2003）、また、筋突起が発達することにより、付着する側頭筋の付着面

積がより広く、付着する筋肉量もより多いことが考えられる。さらに、下顎枝には咀嚼筋の咬筋も付着し(加藤・山内 2003)、筋突起がより背側に発達していることにより咬筋が付着する下顎枝の面積もより広いことが考えられる。これらのことから、襟裳オスはメスよりもより頭骨が大きく、また、吻部がより幅広く、頬骨が発達していることから、メスよりもより噛む力が強いことが示唆された。さらに、下顎との接続部である関節窩が発達し、形状の変化がなくなる6歳以降においては、下顎の筋突起がより発達することから、下顎の動きをより頑健に支え、噛む力がより強固になることが示唆された。

道東オスと両地域のメスにおける雌雄間の頭骨形状比較において、頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の0-3歳においては、道東オスは吻部の幅が両地域のメスよりもより幅広く、また、頬骨の厚さがより厚く、後頭部がメスよりもより幅広いことが示された(図2-10)。また、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の4歳以上の個体においても、道東オスは後頭部の幅がより広いことが示された。これらのことから、道東オスは襟裳オスと同様に吻部がメスよりもより太く、頬骨もより厚いことから、噛む力がより強いことが示唆された。また、道東オスは後頭部がメスよりもより幅広いことが示された(図2-6)。判別重要点として選ばれた側頭骨の点(No.8, 9)周辺には咀嚼筋であり下顎を動かすことに関わる側頭筋や顎二腹筋が付着する(加藤・山内 2003)。さらに、後頭部の側頭骨における乳様突起には、頭板状筋、頭最長筋、胸鎖乳突筋が付着し、これらの筋肉と乳様突起の形態は、鰭脚類における首の動作において、オス同士の闘争に関わることが報告されている(Bohórquez-Herrera et al. 2017)。しかし、道東オスは後頭部がより幅広いことにより、付着する筋肉量がメスよりもより多いことが考えられ、オス同士のなんらかの競争が後頭部の形状に反映している可能性が考えられた。

襟裳オスと道東オスの頭骨形状において、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢にて襟裳オスはメスよりも全体的に頭骨がより大きく、吻部後端と下顎における筋突起周辺がより発達しており、道東オスは後頭部における幅がメスよりもより幅広いことが示され

た。近年における個体数カウントにて、襟裳と道東のゼニガタアザラシの個体数は増加傾向であることが先行研究にて報告されており、1983 年にて襟裳 128 頭、道東 216 頭が確認され、2008 年には襟裳 524 頭、道東 565 頭に確認個体数が増え、増加率は襟裳地域の方が高いことが報告されている (Kobayashi et al. 2014)。また、両地域の生息環境は異なっている。襟裳は襟裳岬の先端から南東へ約 1.5km にわたって数十の岩礁がつらなり (伊藤・宿野部 1986)、これらの岩礁で 1 つの上陸場を形成し、ここで 1 つの集団となっている。一方、道東地域は約 200km の範囲の沿岸線に上陸場が点在し、主要な繁殖上陸場は直線距離で約 30km ずつ離れている (Kobayashi et al. 2014)。各上陸場には上陸に利用するいくつかの岩礁が付随しており、これらの上陸場を合わせて 1 つの集団が形成される。これらのことから、襟裳集団は狭い範囲に上陸岩礁が点在し、道東集団は広い範囲に 3 つの主要な上陸場があることがわかる。また、襟裳における個体数の増加率が道東地域よりも高く、襟裳集団は上陸面積あたりの利用個体が道東集団よりも多いことが推察され、個体数密度が道東集団よりも高いことが考えられる。したがって、近年における個体数の増加により襟裳地域においてオス同士の闘争が道東地域よりも高いことが考えられる。また、ゼニガタアザラシは一夫多妻の繁殖様式をとり、繁殖期におけるオス同士の闘争が報告されており (Naito 1973, 新妻 1986)、威嚇行動や攻撃行動においてオスは口蓋を誇示し、頭骨において幅広い吻部や太い犬歯といった頭部を視覚的に大きく見せる形質は有利であることが考えられている (新妻 1986, 磯野 1999)。したがって、襟裳オスは道東オスよりも雄間闘争がより激しいため、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢において頭骨がより大きく、また、吻部の太さと下顎の筋突起がより発達しており、噛む力と下顎の開閉がより頑健であることが考えられる。一方、道東オスは、オス同士の闘争は襟裳地域よりも低い両地域のメスとの間に性的二型が見られたことから闘争が伴わない雄間競争が存在する可能性も考えられた。以上のことから、地域間における生息環境の違いと個体数増加による雄間競争の強度の程度の違いが、地域間のオスの頭骨形状の差異に反映している可能性が示唆された。

さらに、襟裳地域と道東地域のオスは頭骨形状において差異が見られたが、メスにおいては地域間の差異が見られなかったことから、ゼニガタアザラシのオスにおける頭骨形状は、生息環境の環境変動を受けやすく、一方、メスの頭骨形状はオスと比較して環境変動による影響を受けにくいことが示唆された。



## 総合考察

ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける頭骨形状において、頭骨形状の変化がなくなる年齢は、両種とも 7 歳であった。頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢において、0 歳からゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシの上顎骨の吻部がより太く、97.06%の正解率で両種を判別できた。1 歳以降においてもゼニガタアザラシの吻部や下顎の下顎体がより太く、角突起の発達がより顕著であった。吻部の太さの差異は生まれた時点で、下顎の下顎体の厚さと角突起における違いは幼獣から亜成獣にかけて種間で差異が見られた。また、種判別正解率は年齢とともに高くなり、1-2 歳で 98.91%、3 歳以降は 100%であった。また、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降において、8 点の判別重要点を算出し、100%の正解率で種判別ができた。その 8 点のうち 7 点より、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも吻部が太く、口蓋が長くより広く、下顎の側面がより厚く角ばり太い特徴が見られた。これらのことから、ゼニガタアザラシの方が口を大きく開けられ、また、噛む力がより強固になっていることが考えられた。噛む動作に関係することに食性があるが、両種はともに広食性であり、餌を噛み付いて捉えた後に丸のみする (Adam and Berta 2002)。また、同所的に生息するゴマフアザラシとゼニガタアザラシの食性比較研究では、ゼニガタアザラシは比較的沿岸底棲性動物に依存しており、ゴマフアザラシは表層～中層の餌生物も摂餌していることからより広食性であるが、共通の餌生物も多数確認されている (中岡ら 1986)。これらの食性から、よりゼニガタアザラシだけが口を大きく開け、噛む力が強くなる理由を説明することはできない。噛む力に関係する頭骨形状の違いにおいては、繁殖生態の違いが関係している可能性が考えられた。鰭脚類において、一夫一妻の繁殖様式よりも一夫多妻の繁殖様式の種において噛む力がより大きいことが報告されており、筋肉の付着部位が大きく、また、闘争が多い種において強固なアゴの形態を持つ (Jones et al. 2013)。ゼニガタアザラシは繁殖期において多数の個体が同所的に上陸場を利用する一夫多妻の繁殖様式を示し

(Burns 2002), オス同士の噛み付く闘争が水中にて頻繁に確認され, 成獣オスのみにて首のまわりに傷が見られる (Naito 1973, Sullivan 1981, 新妻 1986). 一方, ゴマフアザラシは広い流氷上で出産・育児をする一夫一妻の繁殖様式をとり, 流氷上にて雌とその子供と育児後の雌の発情を待つ雄の姿が確認され (Burns 2002), 雄同士の闘争がほとんどないものと考えられている. これらの繁殖生態の違いにより, ゼニガタアザラシはゴマフアザラシに比べて口やアゴがより太く, 大きく口が開くようになっており, アゴも太く発達していると結論付けた. 残りの1点は外耳道の後端点であり, ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより後部腹側に位置し, また, ゼニガタアザラシは横から外耳道の穴が見えるのに対し, ゴマフアザラシは穴が横から見えず, 穴が前方に向いていた. 外耳道の位置と穴の見え方の違いより, ゴマフアザラシは回遊を行い繁殖場として流氷を利用するのにに対し, ゼニガタアザラシは定住型で周年同じ岩礁を利用することから, 両種において音の聞こえる音域や聞こえる範囲が異なることが推察された. 換言すれば, それぞれのアザラシが必要とする音域や範囲に種間差があると考えることができ, 両種の種分化を考える上で興味深い.

次に, ゼニガタアザラシ種内の頭骨形状における性的二型と地域差を考える. 本種は遺伝的に異なる襟裳集団と道東集団を含むが, 襟裳オス+道東オス+襟裳と道東の両地域メスに分けたモデルにおいて AIC の評価が最も良いことが示された. また, 頭骨形状の変化がなくなる年齢は, 襟裳オスは6歳, 道東オスは4歳, 襟裳・道東の両地域のメスは10歳であることが明らかとなった. 頭骨形状において, 襟裳地域と道東地域の両地域ともに性的二型が見られた. 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢 (襟裳オス: 0-5歳, 道東オス 0-3歳, 両地域のメス: 0-9歳) において, 襟裳オスと両地域のメスの判別重要点は9点まで絞り込むことができ, 襟裳オスは両地域のメスよりも吻部がより幅広く, また, 頬骨がより外側または腹側に発達しており, さらに, 後頭部がより後方に大きく, 下顎との接続部である側頭骨の間接窩がメスよりも腹側方向に発達していることが示され, 雌雄の判別正解

率は 77.12%であった。一方、道東オス、襟裳と道東の両地域メスは、判別重要点は 6 点まで絞り込むことができ、道東オスは両地域のメスよりも吻部がより幅広く、また、頬骨の厚さがより厚く、後頭部がメスよりもより幅広いことが示され、雌雄の判別正解率は 82.10%であった。一方、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢（襟裳オス：6 歳以上、道東オス 4 歳以上、両地域のメス：10 歳以上）において、襟裳オス、襟裳と道東の両地域メスは、判別重要点は 3 点まで絞り込むことができ、襟裳オスは両地域のメスよりも吻部後端がより幅広く、下顎の筋突起がより背側に発達していることが示され、雌雄の判別正解率は 94.92%であった。一方、道東オス、襟裳と道東の両地域メスは、判別重要点は 4 点まで絞り込むことができ、道東オスは後頭部の幅がより広いことが示され、雌雄の判別正解率は 96.92%であった。

近年の襟裳地域と道東地域のゼニガタアザラシの個体数は増加傾向であり、増加率は襟裳地域の方が高く、その密度効果により体長が小型化していることも報告されている（Kobayashi et al. 2014, 諸星 2016）。また、襟裳地域と道東地域に生息するゼニガタアザラシは mtDNA とマイクロサテライトによる分析にて 2 つの集団に分かれていることも示されている（Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020）。一方で、両地域の生息環境は異なっており、襟裳地域は襟裳岬の先端から南東へ約 1.5km にわたって数十の岩礁がつらなり（伊藤・宿野部 1986）、これらの岩礁で 1 つの上陸場を形成し、1 つの集団となっている。一方、道東地域は約 200km の範囲の沿岸線に主要な上陸場といくつかの岩礁が直線距離で約 30km ずつ離れて点在し（Kobayashi et al. 2014）、これらの道東地域の上陸場とそれ以東の北方四島も含めて 1 つの集団が形成されている。これらのことから、襟裳集団の個体数密度が道東集団よりもより高く、そのため、襟裳地域においてオス同士の闘争強度が道東地域よりもより高いことが推察される。襟裳地域のオスは道東オス、両地域のメスよりもより吻部の幅がより広く、咀嚼筋の一つである側頭筋が付着する下顎の筋突起がより発達していることが示された。襟裳地域のオスは闘争強度が高い生息環境において、威嚇し、

噛む動作に関わる口蓋周辺を大きく発達させた性的二型が見られた。一方、道東オスにおいては後頭部の幅広さのみに雌雄差が見られ、噛む力に関わる部位における性的二型は見られなかった。以上のことから、地域間における生息環境の違いによる個体数密度の差に起因する雄間競争の強度差が、オス同士の闘争強度と密度効果の程度に影響し、オスの頭骨形状の差異に反映されていると考えられた。さらに、襟裳地域と道東地域のオスは頭骨形状において差異が見られたが、両地域のメス間においては差異が見られなかったことから、ゼニガタアザラシのメスの頭骨形状はオスと比較して生息環境の変化の影響を受けにくいことが示唆された。

本研究は、北海道沿岸に生息するゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状における吻部の太さ、下顎の厚さ、口蓋の広さの差異は、広食性で基本的に餌を丸のみする両種の食性では説明することができず、一夫一妻と一夫多妻の繁殖様式の違いにおける雄間競争の有無、あるいは強度差を反映していることを示唆した。また、外耳道の位置と穴の見え方の違いは、回遊性であるゴマフアザラシと定着性が強いゼニガタアザラシにおける両種の音の聞こえ方の違いを反映している可能性が推察された。

遺伝的に襟裳集団と道東集団に分かれるゼニガタアザラシは、襟裳集団において噛む動作に関わる部位に性的二型が見られた。一方、道東集団は後頭部の幅広さのみに雌雄差が見られた。これらの差異は、地域間における個体数密度がオス同士の闘争強度の程度に影響し、地域間のオスの頭骨形状の差異に反映している可能性が考えられた。さらに、オスは頭骨形状において地域差が見られたが、メスにおいては見られなかったことから、ゼニガタアザラシのメスの頭骨形状はオスと比較して生息環境の変化の影響を受けにくいことが示唆された。

本研究により近縁種であるゴマフアザラシとゼニガタアザラシの種間における頭骨形状の差異は、繁殖様式の違いに強く起因している可能性が示唆された。ゼニガタアザラシの種

内では、地域によってメスには差異がないのに対し、オスの頭骨形状が大きく異なり、性的二型が見られる部位においても地域差があり、これらは競争の質や雄間競争の強度の程度の影響を受けていることが考えられた。このように頭骨形状は生態や生息環境の影響を受け、可変的であることが示された。

## 要約

### 研究の背景と目的

頭骨には歯が含まれており、さらに「見る、聞く、嗅ぐ」といった感覚器官を支える硬組織であるため、その食性だけでなく、餌を探す、繁殖行動における闘争、または生息地の移動等の行動により、その形態が変化することが考えられる。

北海道へ来遊、生息するゴマフアザラシ (*Phoca largha*) とゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) は、近縁種であり体サイズや食性が類似する一方、移動や繁殖様式などが異なる。ゴマフアザラシは氷上繁殖型であり、流水を利用するため、流水期を境に夏の採餌海域と冬の繁殖海域を大きく回遊し (Lowry et al. 1998)、繁殖様式は一夫一妻制である。また、ゼニガタアザラシは陸上繁殖型であり、周年決まった上陸岩礁を休息、出産、育児、換毛に利用する定住性の高い種であり (Naito and Nishiwaki 1972)、一夫多妻制の繁殖様式をとる (Sullivan 1981, Boness et al 2002)。さらに、ゼニガタアザラシは襟裳集団と道東集団にて遺伝的に分かれています (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020)、さらに、体長や頭骨の大きさにおいて性的二型が見られることが報告されている (鈴木・山下 1986, 宇野 1986, Nakagawa et al. 2009, 諸星 2016)。

本研究では、頭骨の形状を幾何学的形態測定学によって定量化し、全体的な形としてとらえることによって、大きさでは捉えることができない複雑な形の特徴を表すことにより、(1) ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける頭骨形状の違いを明らかにし、頭骨形状の差異を生態的な違いにて考察し、(2) 遺伝的に襟裳集団と道東集団に分かれるゼニガタアザラシにおいて、生息環境や近年の個体数増加率が異なる 2 つの集団にて地域と雌雄間における頭骨形状にて性的二型の差異を明らかにし、差異が生じる背景を考察することを目的とした。

## 第1章 ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状比較

ゴマフアザラシとゼニガタアザラシにおける頭骨形状において、頭骨形状の変化がなくなる年齢は、両種とも7歳であった。頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢において、0歳からゴマフアザラシよりもゼニガタアザラシの上顎骨の吻部がより太く、97.06%の正解率で両種を判別できた。1歳以降においてもゼニガタアザラシの吻部や下顎の下顎体がより太く、角突起の発達がより顕著であった。吻部の太さの差異は生まれた時点に、下顎の下顎体の厚さと角突起における違いは幼獣から亜成獣にかけて差異が見られた。また、判別正解率は年齢とともに高くなり、1-2歳で98.91%、3歳以降は100%であった。また、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降において、8点の判別重要点を算出し、100%の正解率で種判別ができた。その8点のうち7点より、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりも吻部が太く、口蓋が長くより広く、下顎の側面がより厚く角ばり太い特徴が見られた。これらのことから、ゼニガタアザラシの方が口を大きく開けられ、また、噛む力がより強固になっていることが考えられた。残りの1点は外耳道の後端点であり、ゼニガタアザラシはゴマフアザラシよりもより後部腹側に位置し、また、ゼニガタアザラシは横から外耳道の穴が見えるのに対し、ゴマフアザラシは穴が横から見えず、穴が前方に向いていた。噛む動作に関係することに食性があるが、両種はともに広食性であり、餌を噛み付いて捉えた後に丸のみする (Adam and Berta 2002)。また、同所的に生息するゴマフアザラシとゼニガタアザラシの食性比較研究では、ゼニガタアザラシは比較的沿岸底棲性動物に依存しており、ゴマフアザラシは表層～中層の餌生物も摂餌していることからより広食性であるが、共通の餌生物も多数確認されている (中岡ら 1986)。これらの食性から、よりゼニガタアザラシだけが口を大きく開け、噛む力が強くなる理由を説明することはできない。また、噛む力に関係する頭骨形状の違いにおいては、繁殖生態の違いが関係している可能性も考えられた。鰭脚類において、一夫一妻の繁殖様式よりも一夫多妻の繁殖様式の種において噛む力がより大きいことが報告されており、筋肉の付着部位が大きく、また、闘争が多い種において強固なアゴの形

態を持つ (Jones et al. 2013). ゼニガタアザラシは繁殖期において多数の個体が同所的に上陸場を利用する一夫多妻の繁殖様式をとり (Burns 2002), オス同士の噛み付く闘争が水中にて頻繁に確認され, 成獣オスのみにて首のまわりに傷が見られる (Naito 1973, Sullivan 1981, 新妻 1986). 一方, ゴマフアザラシは広い流水上で出産・育児をする一夫一妻の繁殖様式をとり, 流水上にて雌とその子供と育児後の雌の発情を待つ雄の姿が確認され (Burns 2002), 雄同士の闘争がほとんどないものと考えられている. これらの繁殖生態の違いにより, ゼニガタアザラシはゴマフアザラシに比べて口やアゴがより太く, 大きく口が開くようになっており, アゴも太く発達していると結論付けた. また, 外耳道の位置と穴の見え方の違いより, ゴマフアザラシは回遊を行い繁殖場として流水を利用するのに対し, ゼニガタアザラシは定住型で周年同じ岩礁を利用することから, 両種において音の聞こえる音域や聞こえる範囲が異なることが推察された.

## 第2章 ゼニガタアザラシの性的二型における地域差

ゼニガタアザラシの頭骨形状は, 襟裳オス+道東オス+襟裳と道東の両地域メスに分けたモデルにおいて AIC の評価が最も良いことが示された. また, 頭骨形状の変化がなくなる年齢は, 襟裳オスは6歳, 道東オスは4歳, 襟裳・道東の両地域のメスは10歳であることが明らかとなった. 頭骨形状において, 襟裳地域と道東地域の両地域ともに性的二型が見られた. 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢 (襟裳オス:0-5歳, 道東オス0-3歳, 両地域のメス:0-9歳) において, 襟裳オスと両地域のメスの判別重要点は9点まで絞り込むことができ, 襟裳オスは両地域のメスよりも吻部がより幅広く, また, 頬骨がより外側または腹側に発達しており, さらに, 後頭部がより後方に大きく, 下顎との接続部である側頭骨の間接窩がメスよりも腹側方向に発達していることが示され, 雌雄の判別正解率は77.12%であった. 一方, 道東オス, 襟裳と道東の両地域メスは, 判別重要点は6点まで絞り込むことができ, 道東オスは両地域のメスよりも吻部がより幅広く, また, 頬骨の厚さがよ



り厚く、後頭部がメスよりもより幅広いことが示され、雌雄の判別正解率は 82.10%であった。一方、頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢（襟裳オス：6 歳以上、道東オス 4 歳以上、両地域のメス：10 歳以上）において、襟裳オス、襟裳と道東の両地域メスは、判別重要点は 3 点まで絞り込むことができ、襟裳オスは両地域のメスよりも吻部後端がより幅広く、下顎の筋突起がより背側に発達していることが示され、雌雄の判別正解率は 94.92%であった。一方、道東オス、襟裳と道東の両地域メスは、判別重要点は 4 点まで絞り込むことができ、道東オスは後頭部の幅がより広いことが示され、雌雄の判別正解率は 96.92%であった。

襟裳地域と道東地域に生息するゼニガタアザラシは mtDNA とマイクロサテライトによる分析にて 2 つの集団に分かれていることが示されている (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020)。近年の襟裳地域と道東地域のゼニガタアザラシの個体数は増加傾向であり、増加率は襟裳地域の方が高く、その密度効果により体長が小型化していることも報告されている (Kobayashi et al. 2014, 諸星 2016)。一方で、両地域の生息環境は、襟裳地域は襟裳岬の先端から南東へ約 1.5km にわたって数十の岩礁がつらなり (伊藤・宿野部 1986)、これらの岩礁で 1 つの上陸場を形成し、1 つの集団となっている。一方、道東地域は約 200km の範囲の沿岸線に主要な上陸場といくつかの岩礁が直線距離で約 30km ずつ離れて点在している (Kobayashi et al. 2014)。これらの道東地域の上陸場とそれ以東の北方四島も含めて 1 つの集団が形成されている。これらのことから、襟裳集団の個体数密度が道東集団よりもより高いことが考えられる。そのため、襟裳地域においてオス同士の闘争強度が道東地域よりもより高いことが推察される。襟裳地域のオスは道東オス、両地域のメスよりもより吻部の幅がより広く、咀嚼筋の一つである側頭筋が付着する下顎の筋突起がより発達していることが示された。襟裳地域のオスは闘争強度が高い生息環境において、威嚇し、噛む動作に関わる口蓋周辺を大きく発達させた性的二型が見られた。一方、道東オスにおいては後頭部の幅広さのみに雌雄差が見られ、噛む力に関わる部位における性的二型は見ら

れなかった。以上のことから、地域間における生息環境の違いによる個体数密度が、雄間競争の強度と密度効果の程度に影響し、オスの頭骨形状の差異に反映していると考えられた。さらに、襟裳地域と道東地域のオスは頭骨形状において差異が見られたが、両地域のメス間においては差異が見られなかったことから、ゼニガタアザラシのメスの頭骨形状はオスと比較して生息環境の変化の影響を受けにくいことが示唆された。

### 総合考察

本研究は、北海道沿岸に生息するゴマフアザラシとゼニガタアザラシの頭骨形状における吻部の太さ、下顎の厚さ、口蓋の広さの差異は、広食性で基本的に餌を丸のみする両種の食性では説明することができず、一夫一妻と一夫多妻の繁殖様式の違いにおけるオス同士の闘争の有無を反映していることが示唆された。また、外耳道の位置と穴の見え方の違いは、回遊性であるゴマフアザラシと定着性が強いゼニガタアザラシにおける両種の音の聞こえ方の違いを反映している可能性が推察された。

遺伝的に襟裳集団と道東集団に分かれるゼニガタアザラシは、襟裳集団において噛む動作に関わる部位に性的二型が見られた。一方、道東集団は後頭部の幅広さのみに雌雄差が見られた。これらの差異は、地域間における生息環境の違いによる個体数密度が雄間競争の強度の程度に影響し、地域間のオスの頭骨形状の差異に反映している可能性が考えられた。さらに、オスは頭骨形状において地域差が見られたが、メスにおいては見られなかったことから、ゼニガタアザラシのメスの頭骨形状はオスと比較して生息環境の変化の影響を受けにくいことが示唆された。

本研究により近縁種であるゴマフアザラシとゼニガタアザラシの種間における頭骨形状の差異は、繁殖様式の違いに強く起因している可能性が示唆された。ゼニガタアザラシの種内では、地域によってメスには差異がないのに対し、オスの頭骨形状が大きく異なり、性的二型が見られる部位においても地域差があり、これらは競争の質や雄間競争における強度

の程度の影響を受けていることが考えられた。このように頭骨形状は生態や生息環境の影響を受け、可変的であることが示された。

## Summary

### **Introduction**

The shapes of the skull in the spotted seal (*Phoca largha*) and the harbour seal (*Phoca vitulina*) evolved as a consequence of diet, how prey is captured, interspecific and intraspecific competition, and migration. These species, the subject of the present study, are related in terms of body size and feeding habitats, however their migration and reproductive behavior are different. Spotted seals give birth on sea ice and are monogamous. They migrate during ice-free months to feeding locations, and their breeding season occurs during the months of sea ice cover (Lowry et al. 1998). Harbour seals, on the other hand, give birth on land and use haul-out sites throughout the year as well as during the pupping, nursing, breeding, and molting seasons (Naito and Nishiwaki 1972), and they are polygynous (Sullivan 1981, Boness et al. 2002). In Hokkaido, Japan, harbour seals are divided into two populations, one in Erimo and the other in eastern Hokkaido (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020), and exhibit sexual dimorphism in body size and the skull.

The present study aims to (1) clarify the differences in skull shape between spotted and harbour seals by quantifying the shape of the skull using geometric morphometrics and discuss morphological differences of the skulls in the context of ecological differences, and (2) clarify the differences of the sexual dimorphism in the skull from the aspect of the different environments of the haul-out sites of the two populations in Erimo and eastern Hokkaido and the growth rates of these populations in recent years, and to discuss the background of the differences in the skull.

### **Chapter1 “Comparison of skull shapes of the spotted seal and harbour seal”**

The age at which the shape of the skull stopped changing was found to be 7 years in both species. Prior to this age, the rostrum of the harbour seal is broader than that of the spotted seal from age 0,

and the species was identified with an accuracy of 97.06%. From age 1, the harbour seal also has a broader rostrum, a broader mandibular body, and a more developed angular process. The difference in the rostrum was observed in pups, and differences in the mandibular body and angular process were observed in juveniles and subadults. The accuracy rate in identification increased with age: those of age 1–2 were correctly identified at a rate of 98.91%, those of age 3 and older were correctly identified at a rate of 100%, and those older than the age at which the skull stopped changing were also identified at a rate of 100%. The total number of 75 identification landmarks were narrowed down to eight landmarks while maintaining the same ratio of correct identification (100%) among them. Seven of the eight landmarks showed the harbour seal to have a broader rostrum, a longer and broader palate, and a broader and more angular mandibular body when viewed laterally. The longer, broader rostrum of the harbour seal would therefore enable it to open its mouth wider and have a stronger bite than the spotted seal. One of the eight landmarks was the posterior of the external auditory meatus. The point on the harbour seal was more posterior and ventral than the spotted seal, and a bony process covered the earhole of the spotted seal, while that of the harbour seal was relatively open. Although bite performance is generally related to the type of prey, both species are dietary generalists and are classified as pierce feeders (Adam and Berta 2002). A comparative study of the feeding habitats of spotted seals and harbour seals in the same coastal area of Nemuro in eastern Hokkaido, for example, demonstrated that the harbour seal depends on benthic animals in shallow waters, while the spotted seal foraged for prey from the surface to middle layers (Nakaoka et al. 1986). A variety of common prey, however, was also found in the stomachs of spotted seals and harbour seals (Nakaoka et al. 1986), suggesting that the harbour seal did not necessarily require a longer mouth and stronger bite than the spotted seal. Alternatively, differences in skull shape related to bite force may be related to differences in reproductive behavior. In pinnipeds, polygynous species have been reported to have a stronger bite than monogamous species, larger muscle attachment areas, and these species that engage in

competition for mates have a more robust jaw morphology (Jones et al. 2013). Scars were frequently observed around the neck of adult male harbour seals (Naito 1973, Niizuma 1986, Sullivan 1981), and biting at the surface of the water between adult males for access to estrous females was observed during the breeding season (Sullivan 1981), because the mating system of the harbour seal is polygamous and they use haul-out sites throughout the year (Burns 2002). The spotted seal, however, gives birth and nurses pups on sea ice, and triads consisting of a female, her pup, and one attending male can be seen on the ice, or with the attending male close by, in an annually monogamous system where there is little competition between males (Burns 2002). We conclude that a broader mouth and mandible in the harbour seal compared to the spotted seal might be due to their different mating systems. Spotted seals give birth on sea ice and migrate during ice-free months, and their breeding season occurs during the months of sea ice cover. Harbour seals, on the other hand, give birth on land and use haul-out sites throughout the year. The different position and earhole of the external auditory meatus in the two species is possibly due to the necessity to hear specific sounds.

## **Chapter2 “Regional differences of the harbour seal in skull shapes sexual dimorphism”**

It has been shown, based on mtDNA and microsatellite analysis, that harbour seals at Erimo and eastern Hokkaido comprise two populations (Nakagawa et al. 2010, Mizuno et al. 2018, Mizuno et al. 2020). The features of the shapes of the skull in the harbour seals of Hokkaido were divided into three groups by the lowest Akaike information criterion (AIC): males of the Erimo population, males of the eastern Hokkaido population, and females of the Erimo and eastern Hokkaido populations. The age at which the skull stopped changing was found to be 6 years in the males of Erimo, 4 years in the males of eastern Hokkaido, and 10 years in the females of both Erimo and eastern Hokkaido. Sexual dimorphism of the skull shape was shown in the Erimo and eastern Hokkaido populations. Prior to the ages at which the shape of the skull stopped changing (age 0–5 for males at Erimo, age 0–3 for males

at eastern Hokkaido, and age 0–9 for females at both Erimo and eastern Hokkaido), the sex of individuals was correctly identified at a rate of 77.12% for males of Erimo and females of Erimo and eastern Hokkaido. A total of 75 identification landmarks were narrowed down into the total of nine landmarks while maintaining the same correct identification rate (77.12%) among the males of Erimo and the females of Erimo and eastern Hokkaido. The males at Erimo have a broader rostrum, a more developed zygomatic bone viewed from the lateral and ventral side, a more extended posterior occipital, and a more developed edge of the glenoid fossa when viewed ventrally, than females of Erimo and eastern Hokkaido. The accuracy rate in the identification of sex in males of eastern Hokkaido and females of Erimo and eastern Hokkaido was 82.10%. A total of 75 identification landmarks were narrowed down into the total of six landmarks while maintaining the same correct identification rate (82.10%) among males at eastern Hokkaido and females of Erimo and eastern Hokkaido. Males of eastern Hokkaido have a broader rostrum, zygomatic bone and occipital than females of Erimo and eastern Hokkaido. At ages older than the age at which the skull stopped changing (age 6+ for males of Erimo, age 4+ for males of eastern Hokkaido, and age 10+ for females of Erimo and eastern Hokkaido), the sex of individuals was correctly identified at a rate of 94.92% for males of Erimo and females of Erimo and eastern Hokkaido. A total of 75 identification landmarks were narrowed down into the total of three landmarks while maintaining the same correct identification rate (94.92%) among males of Erimo and females of Erimo and eastern Hokkaido. The males of Erimo have a broader rostrum at the posterior and a more developed coronoid process in the mandible than females of Erimo and eastern Hokkaido. The accuracy rate in the identification of sex in males of eastern Hokkaido and females of Erimo and eastern Hokkaido was 96.92%. A total of 75 identification landmarks were narrowed down into the total of four landmarks while maintaining the same correct identification rate (96.92%) among males of eastern Hokkaido and females of Erimo and eastern Hokkaido. The males of eastern Hokkaido have a broader occipital than females of Erimo and eastern

Hokkaido.

Recent downsizing of body length in seals was observed in the region, probably due to density defect (Morohoshi 2016). The density level seems to be different between Erimo and eastern Hokkaido populations, because of difference of composition of haul-out sites. In recent years, the populations of harbour seals in Erimo and eastern Hokkaido have been increasing (Kobayashi et al. 2014). The population growth rate is higher in Erimo than in eastern Hokkaido, and the downsizing of body lengths in the harbour seal was considered to be a result of density defects (Kobayashi et al. 2014; Morohoshi 2016). At Erimo, there are numerous rocky reefs at a single haul-out site where a single population stretches up to 1.5 km offshore from land (Ito and Shukunobe 1986). On the other hand, in eastern Hokkaido, major haul-out sites and several reefs are scattered along a 200-km coastline, separated by a maximum of 30 km (Kobayashi et al. 2014). These haul-out sites in eastern Hokkaido and four islands northeast of it are included to form a single population. These facts suggest that the population density at Erimo is higher than that of eastern Hokkaido. The intensity of male-male competition is also probably higher in Erimo than in eastern Hokkaido, as males in Erimo had a broader rostrum and a more developed coronoid process in the mandible to which the temporalis muscle, one of the masticatory muscles, is attached than males in eastern Hokkaido and females in both regions. The skulls of males in Erimo showed sexual dimorphism that had a broader palate, which was related to threatening and biting activities in the highly intense environment of male-male competition at the haul-out sites. On the other hand, the skulls of males in eastern Hokkaido showed sexual dimorphism only in the width of the occipital. These results suggest that population density influenced the extent of the density effect and the intensity of male-male competition due to differences in the environment of haul-out sites in Erimo and eastern Hokkaido, and that these differences were reflected in the different skull shapes of the males. Furthermore, while males in Erimo and eastern Hokkaido showed different skull shapes, females in these two regions did not show any differences in



skull shape. We therefore suggest that the skull shape of harbour seal females would be less affected than males by changes in the environment of haul-out sites.

### **General discussion**

The present study suggests that skull shape differences regarding the broader rostrum, mandible, and palate between spotted and harbour seals reflected differences in the extent of male-male competition in the reproductive behavior of monogynous and polygynous species, because both species of seals are similarly dietary generalists and are classified as pierce feeders. It was also estimated that differences in the position of the external auditory meatus and the visibility of the earhole would occur due to the greater necessity of the migratory spotted seals to hear specific sounds compared with the more sedentary harbour seals.

In the Erimo and eastern Hokkaido harbour seals, which were divided into two populations, the skulls of seals in the Erimo population showed sexual dimorphism with their broader rostrum and more developed coronoid process in males, which were related to bite movement, while the skulls of seals in the eastern Hokkaido population showed sexual dimorphism only in the width of the occipital. These differences suggest that population density influenced the intensity of male-male competition due to differences in the environment of the haul-out sites between Erimo and eastern Hokkaido, which in turn were reflected in differences in the skull shapes of the males in these two regions. However, since females in Erimo and eastern Hokkaido did not show any differences in skull shape, we suggest that the skull shape of female harbour seals in these regions would be less affected by difference in the environment of the haul-out sites compared to the males.

The present study suggests that differences in the shape of the skull between the related species of spotted and harbour seals strongly reflected differences in their reproductive behavior. Regarding intraspecific differences in the harbour seals, females in the Erimo and eastern Hokkaido regions did

not show any differences in skull shape, while males in these regions, exhibiting sexual dimorphism, showed clear differences in their skull shape, which likely reflected the degree of intensity in male-male competition. The results of the present study reveal that the shape of the skull was influenced by ecological behaviors and environment of the habitat and that these factors were variable.

## 謝辞

本研究を行うにあたり、大変多くの方にご協力、ご指導いただきました。本論文の指導教授である東京農業大学生物産業学部海洋水産学科海洋生物学研究室の小林万里教授には、研究指導をはじめ、様々な面で大変お世話になりました。この場を借りて厚く御礼申し上げます。また、解析面にて、大変ご助力いただいた三重大大学生物資源学研究科生命科学専攻の金岩稔准教授に心から深く御礼申し上げます。さらに、本論文の副査を担当された、海洋水産学科の千葉晋教授、東典子助教に厚く御礼申し上げます。また、様々な面においてご助言をいただいた小林駿博士にこの場を借りて深く御礼申し上げます。

本研究のサンプルを提供して下さった北海道の漁業協同組合の方々にこの場を借りて深く感謝いたします。さらに、本研究のサンプル収集等においてご助力下さった渋谷未央博士、羽根田貴行博士、増淵隆仁博士、生田駿氏に心から感謝いたします。また、アザラシの写真撮影、年齢査定、頭骨処理、頭骨のサンプル管理においてご助力下さった、山本敦也博士、加藤美緒博士、諸星綾氏、安藤猛氏、大橋華織氏、佐々木理紗氏、東野さとみ氏に心から深く御礼申し上げます。さらに、Random forests を使用した解析にてご助力下さった高澤拓哉氏、宮原寿恵氏、高木仁氏にこの場を借りて深く感謝いたします。また、英語の添削にご助力いただいた水野米利子博士、研究室生活において相談相手や話し相手になっていただいた渡辺光輝氏、三浦由佳氏、菅野貴久氏に心から深く御礼申し上げます。さらに、本研究を行うにあたり骨格形態の研究にて共に切磋琢磨した原愛花氏、梶村美帆氏、松野下晃生氏、岡部佑奈氏、池田康佑氏、元永康誠氏、大塚彩加氏、並びに研究室の先輩、同期、後輩の皆様、この場を借りて深く感謝いたします。

最後に、様々な面でお世話になり、長い期間サポートしてくれた中村純也氏、横山拓馬氏、櫻井駿太氏、そして、祖父母と両親、妹の家族に心から感謝の意を表します。

## 引用文献

- 青木則幸. 1996. ゴマフアザラシ. 日本動物大百科第2巻 哺乳類II (伊沢紘生・粕谷俊雄・川道武男, 編), pp98-99. 平凡社, 東京.
- 阿部永. 2000. 「日本産哺乳類頭骨図鑑」,北海道大学出版会, 279p, 札幌.
- Adam, P. J. and A. Berta. 2002. Evolution of prey capture strategies and diet in the pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *Oryctos* 4: 83-107.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In (B. N. Petrov and F. Csaki, eds.), 2nd International Symposium on Information Theory. pp267-281. Academiai Kiado, Budapest.
- Alexander, R. D., J. L. Hoogland, R. D. Howard, K. M. Noonan and P. W. Sherman. 1979. Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In (Changon, N.A. and W. Irons, eds.) *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. pp402-435. Duxbury press, Massachusetts.
- Andersen, S. M., C. Lydersen, O. Grahl-Nielsen and K. M. Kovacs. 2004. Autumn diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at Prins Karls Forland, Svalbard, assessed via scat and fatty-acid analysis. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1230-1245.
- Arai, Y., M. Kanaiwa., M. Kato., M. Kobayashi. 2021. Morphological identification in skull between spotted seal and harbour seal using geometric morphometrics. *Journal of Morphology* 282(10): 1455-1465.
- 馬場真哉・松石隆. 2015. ランダムフォレストを用いたサンマ来遊量の予測. *日本水産学会誌* 81: 2-9.
- Berta, A., J. L. Sumich and K. M. Kovacs. 2006. *Marine mammals evolutionary biology*. 2nd ed. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 547p.

- Berta, A. and M. Churchill. 2012. Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review* 42(3): 207-234.
- Bigg, M. A. 1981. Harbour seal, *Phoca vitulina* Linnaeus, 1758 and *Phoca largha* Pollas, 1811. In (Ridgway, S. H. and R. J. Harrison, eds.) *Handbook of Marine Mammals Vol. 2. Seals.* pp1-27. Academic Press, London.
- Bohórquez-Herrera, J., D. Aurióles-Gamboa, C. Hernández-Camacho and D. C. Adams. 2017. Variability in the skull morphology of adult male California Sea lions and Galapagos Sea lions. In *Tropical Pinnipeds* pp. 22–49. CRC Press.
- Boness, D. J. 1991. Determinants of mating systems in the Otariidae. In (D. Renouf, eds.) *The Behaviour of Pinnipeds.* pp1-44. Chapman and Hall, London.
- Boness, D. J., P. J. Clapham and S. L. Mesnick. 2002. Life history and reproductive strategies. In (A. R. Hoelzel, ed.), *Marine Mammal Biology*, pp278-324. Malden, Blackwell.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology.* University Press, Cambridge.
- Boulva, J. and I. A. McLaren. 1979. *Biology of the harbour seal, Phoca vitulina, in eastern Canada.* Ottawa, Canada: Department of Fisheries and Oceans Scientific Information and Publications Branch.
- Boveng, P.L., J. L. Bengtson, T. W. Buckley, M. F. Cameron, S. P. Dahle, B. P. Kelly, B. A. Margrey, J. E. Overland and N. J. Williamson. 2009. Status review of the spotted seal (*Phoca largha*). National Technical Information Service. USA, Alexandria, 153p.
- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen and Stone, C. J. 1984. *Classification and regression trees.* Chapman and Hall/CRC, New York.
- Breiman, L. 2001. Random forests. *Machine Learning* 45(1): 5-32.
- Bromaghin, J. F., M. M. Lance, E. W. Elliot, S. J. Jeffries and A. Acevedo-Gutiérrez. 2013. New

- insights into the diets of harbour seals (*Phoca vitulina*) in the Salish Sea revealed by analysis of fatty acid signatures. *Fishery Bulletin* 111(1): 13-26.
- Burns, J. J. 1970. Remarks on the distribution and natural history of pagophilic Pinnipeds in the Bering and Chukchi Seas. *Journal of Mammalogy* 51(3): 445-454.
- Burns, J. J., F. H. Fay and G. A. Fedoseev. 1984. Craniological analysis of harbor and spotted seals of the North Pacific region. In (F. H. Fay and G. A. Fedoseev, eds.) *Soviet-American cooperative research on marine mammals, vol 1. Pinnipeds*. US Dep Commerce. pp5-16. Seattle, Washington: NOAA Technical Report National Marine Fisheries Service 12.
- Burns, J. J. 2002. Harbour seal and spotted seal (*Phoca vitulina* and *P. largha*). In (Perrin, W. F., Würsig, B. and J. G. M. Thewissen, eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp552-560. Academic Press, San Diego.
- Campagna, C. 2002. Aggressive Behavior (intraspecific). In (Perrin, W. F., Würsig, B. and J. G. M. Thewissen, eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp13-16. Academic Press, San Diego.
- Clark, C. W., A. T. Charles, J. R. Beddington and Mangel, M. 1985. Optimal capacity decisions in a developing fishery. *Marin Resource Economics* 2(1): 25-53.
- Dewar, E., C. Crocker, A. Bauchiero and J.P. Livingstone. 2015. Is skull shape related to aggressive displays in pinnipeds? *The FASEB Journal* 29(S1): 696.8.
- Díaz-Uriarte, R. and S. Alvarez de Andrés. 2006. Gene selection and classification of microarray data using random forest. *BMC Bioinformatics* 7: 3.
- Evans H. E. and de Lahunta A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*. Saunders, St Louis, 850 p.
- Genuer, R., J.-M. Poggi and C. Tuleau-Malot, 2010. Variable selection using random forests. *Pattern Recognition Letters* 31(14): 2225-2236.
- 八谷昇・大泰司紀之. 1994. 歯の組織標本による年齢査定法. 「骨格標本作製法」 pp97-122. 北海道大学出版会, 124p, 札幌.

- Harris, D. E., B. Lelli. and S. Gupta. 2003. Long-term observation of a Harbour seal haul-out site in a protected cove in Casco Bay, Gulf of Maine. *Northeastern naturalist* 10(2): 141-148.
- Hastie, T., R. Tibshirani and J. Friedman. 2001. *The elements of statistical learning*. Springer, New York.
- 畑俊輔. 2007. 北海道東部沿岸のゼニガタアザラシ頭骨の成長と形態, 北海道大学修士論文. pp58.
- Hohn, A. A. 2002. Age estimation. In (Perrin, W. F., Würsig, B. and J. G. M. Thewissen, eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp6-13. Academic Press, San Diego.
- Immitzer, M., C. Atzberger and T. Koukal, 2012. Tree species classification with random forest using very high spatial resolution 8-band worldView-2 satellite data. *Remote Sensing*, 4: 2661-2693. doi:10.3390/rs4092661.
- 犬飼哲夫. 1942. 吾が北洋の海豹（アザラシ）1. *植物及動物* 10(10): 37-42.
- 磯野岳臣. 1999. 成長・発育様式と性的二型. 「トドの回遊生態と保全」(大泰司紀之, 和田一雄, 編), pp79-122. 東海大学出版会, 366p, 東京.
- Ito, T., H. Kato and K. Wada. 1983. Preliminary study of stomach contents of Kuril seal along the Eastern coast of Hokkaido, Japan. *The Journal of the Mammalogical Society of Japan* 9: 286-290.
- 伊藤徹魯・宿野部猛. 1986. ゼニガタアザラシの生息数と生息状況. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp18-58. 東海大学出版会, 418p, 東京.
- Jefferson, T. A., S. Leatherwood and M. A. Webber. 1993. *FAO species identification guide. Marine mammals of the world*. United Nations Environment Programme, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Italy, Rome.
- Jones, K.E. and C.B. Ruff. 2011. Male-male combat drives bite force evolution in the absence of

- mastication. *The FASEB Journal* 25(S1): 867.1.
- Jones, K.E., C.B. Ruff and A. Goswami. 2013. Morphology and biomechanics of the pinniped jaw: mandibular evolution without mastication. *The Anatomical Record* 296: 1049-1063.
- 海獣談話会. 1973. 第3回海獣談話会報告. *哺乳類科学* 27: 60-63.
- Kaimoto, T., T. Hirazawa, T. Masubuchi, A. Morohoshi, H. Katahira and M. Kobayashi. 2018. Host characteristics and infection level of an intestinal parasite *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in the Kuril harbour seal of Erimo Cape. *Parasitology International* 67: 237-244.
- Kato, H. 1982. Food habits of largha seal pups in the pack ice area. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 34: 123-136.
- 加藤秀弘. 2008. 日本の水生哺乳類－鯨類・鰭脚類・海牛類. 「日本の哺乳類③－水生哺乳類」(加藤秀弘, 編), pp1-22. 東京大学出版会, 296p, 東京.
- 加藤嘉太郎・山内昭二. 2003. 新編 家畜比較解剖図説 (上巻). 養賢堂, 275p, 東京.
- Kienle, S. S. and A. Berta. 2016. The better to eat you with: the comparative feeding morphology of phocid seals (Pinnipedia, Phocidae). *Journal of Anatomy* 228: 396-413.
- Kienle, S. S., H. Hermann-Sorensen, D. P. Costa, C. Reichmuth and R. S. Mehta. 2018. Comparative feeding strategies and kinematics in phocid seals: suction without specialized skull morphology. *Journal of Experimental Biology* 221: jeb179424.
- Kienle, S. S. and A. Berta. 2019. The evolution of feeding strategies in phocid seals (Pinnipedia, Phocidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 38: e1559172.
- King, J. E. 1983. *Seals of the world*. In (2nd, eds.), Cornell University Press.
- 小林万里. 2008. 世界遺産知床半島の海獣類－アザラシ類の実態－. 日本の哺乳類③－水生哺乳類－(加藤秀弘, 編), pp 75-98 東京大学出版会, 東京.
- Kobayashi, Y., T. Kariya, J. Chishima, K. Fujii, K. Wada, S. Baba, T. Ito, T. Nakaoka, M. Kawashima,



- S. Saito, N. Aoki, S. Hayama, Y. Osa, H. Osada, A. Niizuma, M. Suzuki, Y. Uekane, K. Hayashi, M. Kobayashi, N. Ohtaishi. and Y. Sakurai. 2014. Population trends of the Kuril harbour seal *Phoca vitulina stejnegeri* from 1974 to 2010 in southeastern Hokkaido, Japan. *Endangered Species Research*, 24: 61–72.
- Kobayashi, M. 2015. *Phoca largha* Pallas, 1811. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, D. Fukui, and T. Saitoh, eds.), *The Wild Mammals of Japan*. pp282-285. Shoukadoh Book Sellers, Japan, Kyoto.
- Le Boeuf, B. J. 1991. Pinniped mating systems on land, ice and in the water: emphasis on the Phocidae. In (D. Renouf, eds.), *The Behaviour of Pinnipeds*. pp45-65. Chapman and hall, New York.
- Liaw, A. and M. Wiener. 2002. Classification and regression by randomForest. *R News* 2: 18-22.
- Lowry, L. F., K. J. Frost, R. Davis, D. P. DeMaster and R. S. Suydam. 1998. Movements and behavior of satellite-tagged spotted seals (*Phoca largha*) in the Bering and Chukchi Seas. *Polar Biology* 19: 221-230.
- Machida, Y., M. Kanaiwa, S.V. Shedko, H. Matsubara, H. Kobayashi, I.F. Mandagi, A. Ooyagi and K. Yamahira. 2020. Morphologies and population genetic structures of the eight-barbel loach of the genus *Lefua* on southern Sakhalin. *Ichthyological Research* <https://doi.org/10.1007/s10228-020-00783-1>.
- Mansfield, A. W. and H. D. Fisher. 1960. Age determination in the harbour seal, *Phoca vitulina* L. *Nature* 186: 92-93.
- Masubuchi, T., N. Ohyama, S. Aizali, K. Okada, K. Ohno, A. Ishikawa, H. Echigo, K. Suzuki, H. Suruga and M. Kobayashi. 2017. Evaluation of the damage to the salmon set trap fishery for salmon by Kuril harbour seals in Cape Erimo, Hokkaido, Japan. *Wildlife and Human Society* 4(2): 19-27
- Masubuchi, T., M. Kobayashi, K. Ohno, A. Ishikawa and Y. Kuramoto. 2019. Dependency of Japanese

- harbour seal (*Phoca vitulina*) on salmon set nets at Cape Erimo, Hokkaido, Japan. *Marine Mammal Science* 35(1): 58-71.
- McLaren, I. A. 1966. Taxonomy of harbour seals of the Western North Pacific and evolution of certain other hair seals. *Journal of Mammalogy* 47(3): 466-473.
- McLaren, I. A. 1975. A speculative overview of phocid evolution. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 169: 43-48.
- McClenachan, L., and A. B. Cooper. 2008. Extinction rate, historical population structure and ecological role of the Caribbean monk seal. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1351-1358.
- Mizuno, A. W. and N. Ohtaishi. 2002. Cranial features of the spotted seal, *Phoca largha*, in the Nemuro strait, considering age effects. *Journal of Veterinary Medical Science* 64(2): 137-144.
- Mizuno, A. W., Wada, A., Ishinazaka, T., Hattori, K., Watanabe, Y. and N. Ohtaishi. 2002. Distribution and abundance of spotted seals *Phoca largha* and ribbon seals *Phoca fasciata* in the southern Sea of Okhotsk. *Ecological Research* 17: 79-96.
- Mizuno, M. T. Sasaki, M. Kobayashi, T. Haneda and T. Masubuchi. 2018. Mitochondrial DNA reveals secondary contact in Japanese harbour seals, the southernmost population in the western Pacific. *PLoS ONE* 13(1): e0191329.
- Mizuno, M., M. Kobayashi, T. Sasaki, T. Haneda and T. Masubuchi. 2020. Current population genetics of Japanese harbour seals: two distinct populations found within a small area. *Marine Mammal Science* 36(3): 915-924.
- Moore, W.J. 1981. *The mammalian skull*. Cambridge University Press, Cambridge. 343p
- 諸星綾. 2016. 北海道に生息・来遊するゼニガタアザラシとゴマフアザラシの近年の成長様式と繁殖生態に関する研究, 東京農業大学修士論文. pp97.
- Naito, Y. and M. Nishiwaki. 1972. The growth of two species of the harbour seal in the adjacent waters

- of Hokkaido. Scientific Reports of the Whales Research Institute 24: 127-144.
- Naito, Y. 1973. Comparison in colour pattern of two species of harbour seal in adjacent waters of Hokkaido. Scientific Reports of the Whales Research Institute 25: 301-310.
- Naito, Y. and M. Nishiwaki. 1975. Ecology and morphology of *Phoca vitulina largha* and *Phoca kurilensis* in the southern Sea of Okhotsk and northeast of Hokkaido. *Rapports et procès-verbaux des réunions/conseil permanent international pour l'exploration de la mer* 17: 379-386.
- 内藤靖彦. 1977. 日本の哺乳類 (13) 食肉目 アザラシ科 ゴマフアザラシ属. *哺乳類科学* 35: 1-12.
- 内藤靖彦. 1978. ゴマフアザラシ属を中心とした海獣類の近縁種の研究の現状と問題点. *哺乳類科学* 35: 1-12.
- Naito, Y. and S. Konno. 1979. The post-breeding distribution of ice-breeding harbour seal (*Phoca largha*) and ribbon seal (*Phoca fasciata*) in the southern Sea of Okhotsk. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 31: 105-119.
- Nakagawa, E., Kobayashi, M., Suzuki, M., & T. Tsubota. 2009. Growth variation in skull morphology of Kuril harbour seals (*Phoca vitulina stejnegeri*) and spotted seals (*Phoca largha*) in Hokkaido, Japan. *Japanese Journal of Veterinary Research* 57(3): 147-162.
- Nakagawa, E., M. Kobayashi, M. Suzuki and T. Tsubota. 2010. Genetic variation in the harbour seal (*Phoca vitulina*) and spotted seal (*Phoca largha*) around Hokkaido, Japan, based on mitochondrial cytochrome b sequences. *Zoological Science* 27: 263-268.
- 中岡利泰・浜中恒寧・和田和夫・棚橋恵子. 1986. ゼニガタアザラシとゴマフアザラシの食性. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp103-125. 東海大学出版会, 418p, 東京.
- Nesterenko, V. A. and I. O. Katin. 2009. Cycle of transformation of the spotted seal (*Phoca largha*,

- Pallas, 1811) onshore associations in Peter the Great Bay of the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology* 36: 47-55.
- Navega, D., C. Coelho, R. Vicente, M. T. Ferreira, S. Wasterlain and E. Cunha. 2014. Ancestrees: ancestry estimation with randomized decision trees. *Int j Legal Med* 129: 1145-1153.
- 新妻昭夫・内藤靖彦・伊藤徹魯・和田一雄・阿部永・大泰司紀之・西脇昌治. 1980. 北海道東部沿岸におけるゼニガタアザラシの生息数とその現状. *哺乳動物学雑誌* 8(2-3): 97-104.
- 新妻昭夫. 1986. ゼニガタアザラシの社会生態と繁殖戦略. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp59-102. 東海大学出版会, 418p, 東京.
- 新妻昭夫・羽山伸一. 1986. ゼニガタアザラシおよび *Phoca* 属の分類の現状. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp1-17. 東海大学出版会, 418p, 東京.
- O'Corry-Crowe, G. M., and R. L. Westlake. 1997. Molecular investigations of spotted seals (*Phoca largha*) and harbour seals (*P. vitulina*), and their relationship in areas of sympatry. In (A. E. Dizon, Chivers, S. J., and W. F. Perrin, eds.) *Molecular genetics of marine mammals*. pp 291-304. Lawrence, KS, Society for Marine Mammalogy.
- Patterson, J., and A. Acevedo-Gutiérrez. 2008. Tidal influence on the haul-out behavior of Harbour seal (*Phoca vitulina*) at a site available at all tide levels. *Northwestern Naturalist* 89(1): 17-23.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radinsky, L. 1985. Patterns in the evolution of ungulate jaw shape. *American Zoologist* 25: 303-314.
- Ralls, K. and S. L. Mesnick. 2002. Sexual dimorphism. In (W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M.

- Thewissen, eds.), Encyclopedia of marine mammals. pp1071-1078. Academic Press, San Diego.
- Reidenberg, J. S., and J. T. Laitman. 2008. Sisters of the sinuses: cetacean air sacs. The Anatomical Record 291: 1389-1396.
- Rice, C. W. 1998. Marine mammals of the world, systematics and distribution. Society for Marine Mammalogy Special Publications 4: 1-231.
- Ripley, B. D. 1996. Pattern recognition and neural networks. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rohlf, J. F. 2013. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution. State University of New York, Stony Brook.
- 齋藤幸子・渡邊有紀子. 2004. ゼニガタアザラシの概要と問題点. 「北海道の海生哺乳類管理—シンポジウム「人と獣の生きる海」報告書—」(小林万里, 磯野岳臣, 服部薫, 編), pp23-28. 特定非営利活動法人 北の海の動物センター, 204p, 札幌.
- Sanfelice, D. and T. R. O. De Freitas. 2008. A comparative description of dimorphism in skull ontogeny of *Arctocephalus australis*, *Callorhinus ursinus*, and *Otaria byronia* (Carnivora: Otariidae). Journal of Mammalogy 89(2): 336-346.
- Shaughnessy, P. D., and F. H. Fay. 1977. A review of the taxonomy and nomenclature of North Pacific harbour seals. Journal of Zoology 182: 385-419.
- Shi, T. and S. Horvath. 2006. Unsupervised learning with random forest predictors. Journal of Computational and Graphical Statistics 15(1): 118-138.
- Slater, G. J., E. R. Dumont and B. Van Valkenburgh. 2009. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. Journal of Zoology 278: 181-188.
- Stirling, I. 1975. Factors affecting the evolution of social behavior in the Pinnipedia. Rapports et process-verbaux des reunions, 169: 205-212.
- Sullivan, R. M. 1981. Aquatic displays and interactions in harbour seals, *Phoca vitulina*, with

comments on mating systems. *Journal of Mammalogy* 62(4): 825-831.

鈴木正嗣・山下忠幸. 1986. ゼニガタアザラシの性成熟と発育段階区分. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp179-194. 東海大学出版会, 418p, 東京.

Tatsuta, H., Takahashi, K.H., and Y. Sakamaki. 2018. Geometric morphometrics in entomology: Basics and applications. *Entomological Science* 21; 164-184.

Teilmann, J. and Galatius, A. 2018. Harbour seal *Phoca vitulina*. In (B. Würsig, J. G. M. Thewissen and K. Kovacs, eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp451-455. Academic Press, London.

Thompson, P. 1988. Timing of mating in the Common Seal (*Phoca vitulina*). *Mammal Review* 18: 105-112.

宇野裕之. 1986. ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina stejnegeri*) およびゴマフアザラシ (*Phoca largha*) の頭骨の成長・発育に関する比較. 「ゼニガタアザラシの生態と保護」(和田和夫, 伊藤徹魯, 新妻昭夫, 羽山伸一, 鈴木正嗣, 編), pp158-178. 東海大学出版会, 418p, 東京.

宇野裕之・山中正実. 1988. 鰭脚類. (大泰司紀之・中山元, 編), 知床の動物. pp255-248. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

Vander Linden, A., and E.R. Dumont. 2019. Intraspecific male combat behaviour predicts morphology of cervical vertebrae in ruminant mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20192199.

Wada, K., T. Hamanaka, T. Nakaoka and K. Tanahashi. 1992. Food and feeding habits of Kuril and Largha seals in southeastern Hokkaido. *Mammalia* 56(4): 555-566.

和田昭彦. 1999. 鰭脚類の配偶形態. 「トドの回遊生態と保全」(大泰司紀之, 和田一雄, 編), pp315-322. 東海大学出版会, 366p, 東京.

和田一雄・伊藤徹魯. 1999. 鰭脚類－アシカ・アザラシの自然史. 東京大学出版会, 284p, 東京.

Yochem, P. K. and B. S. Stewart. 2018. Hir and hur. In (B. Würsig, J. G. M. Thewissen, and K. Kovacs, eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. pp447-448. Academic Press, London.

米澤隆弘, 甲能直樹, 長谷川政美. 2008. 鰭脚類の起源と進化. *統計数理* 56(1): 81-99.

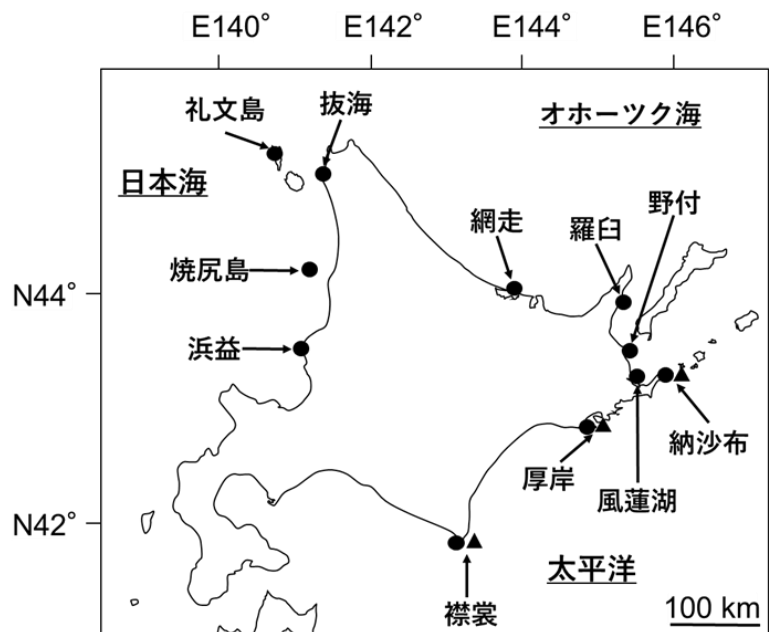


図 1-1 サンプル収集場所.

● : ゴマフアザラシ, ▲ : ゼニガタアザラシ.



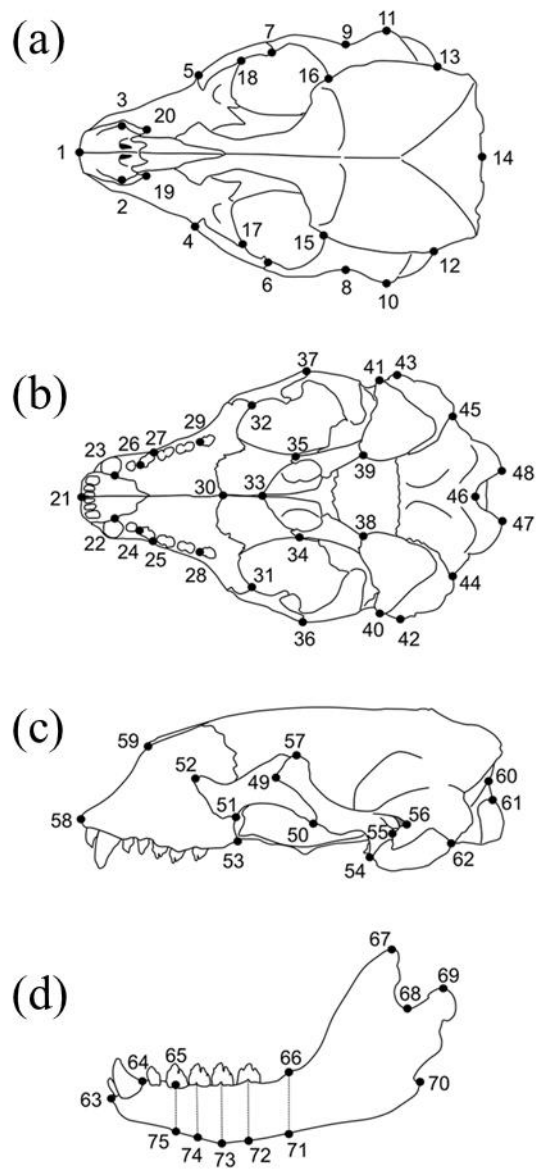


図 1-2 標識点の設置部位.

(a) 上顎背側, (b) 上顎腹側, (c) 上顎左側面, (d) 下顎左側.  
各図中の点および数字は標識点を示す.

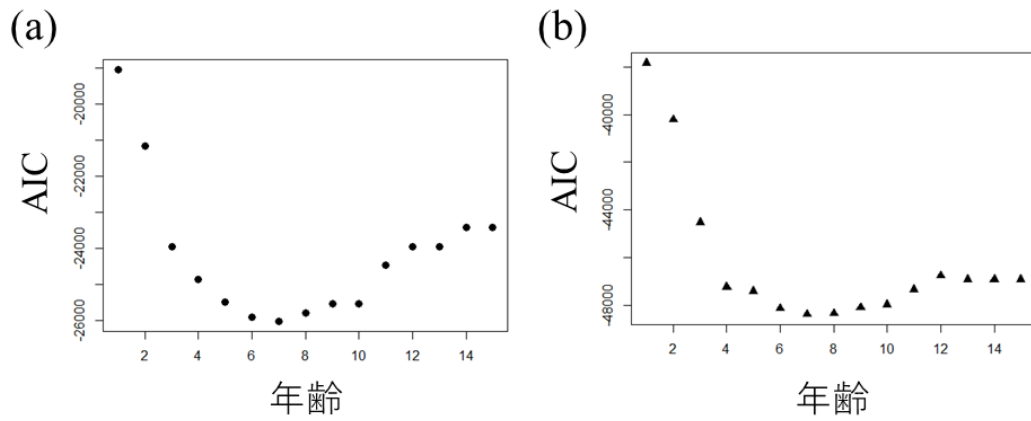


図 1-3 ゴマフアザラシとゼニガタアザラシの各年齢における AIC 値.  
 (a) ゴマフアザラシ, (b) ゼニガタアザラシ

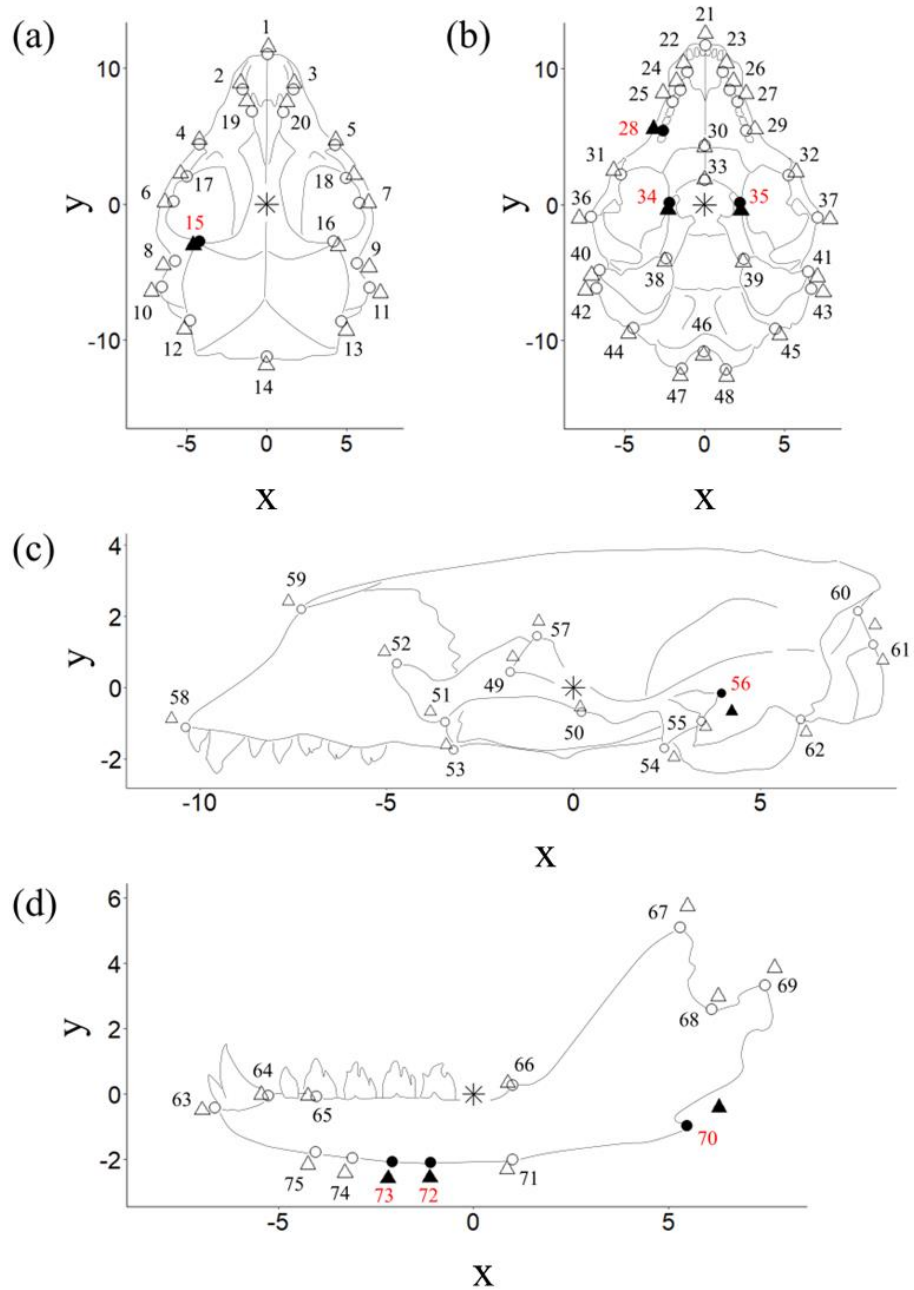


図 1-4 頭骨形状の変化がなくなる 7 歳以上のゴマファザラシとゼニガタアザラシの標識点における平均点と種判別重要点.

(a) 上顎背側, (b) 上顎腹側, (c) 上顎左側面, (d) 下顎左側面 (○:ゴマファザラシの平均点, △:ゼニガタアザラシの平均点, ●:ゴマファザラシの判別重要点, ▲:ゼニガタアザラシの判別重要点, \*:重心点).

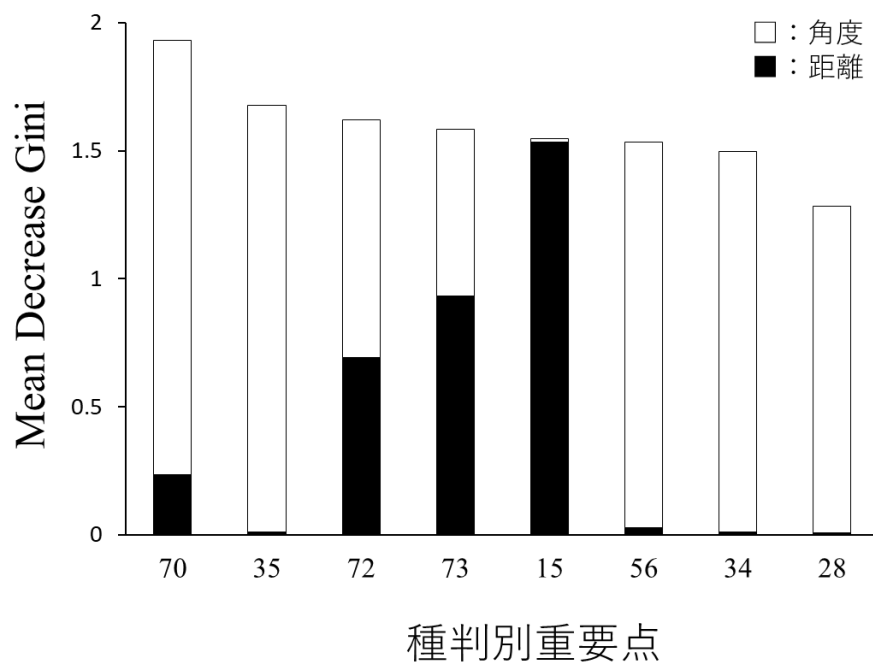


図 1-5 頭骨形状の変化がなくなる 7 歳以上の種判別重要点の上位 8 点における各標識点の距離と角度の種判別重要度.

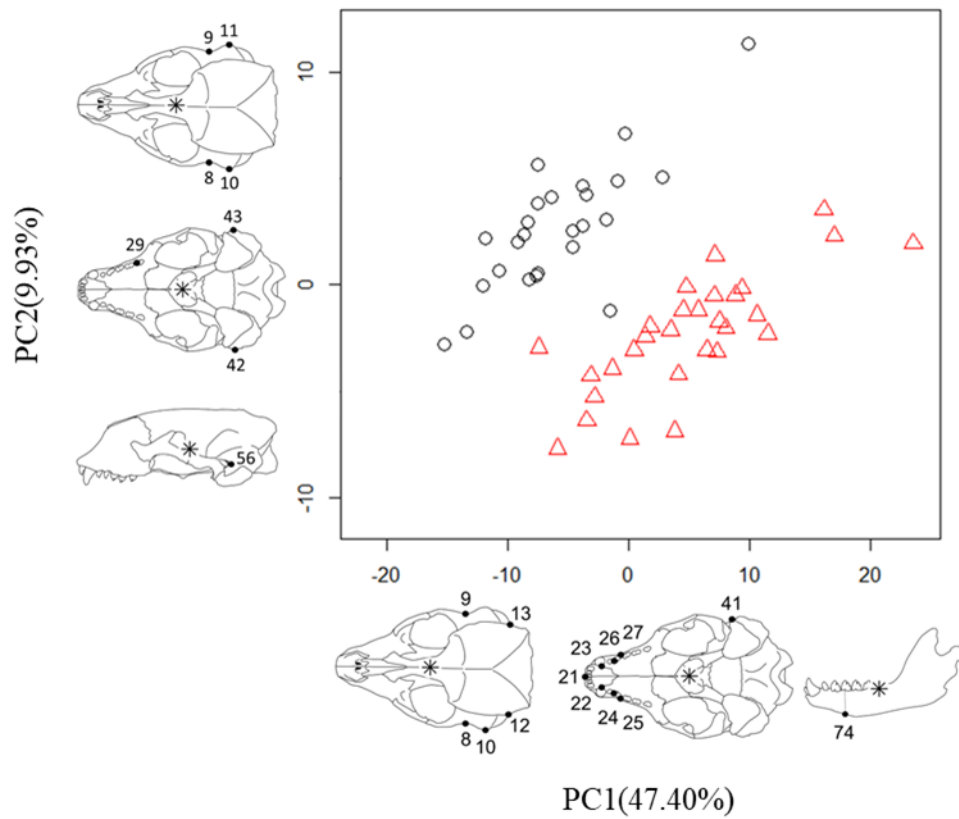


図 1-6 頭骨形状の変化がなくなる 7 歳以上のゴマファザラシとゼニガタアザラシにおける第一主成分 (PC1) と第二主成分 (PC2) にて示した散布図。横軸と縦軸の図は各軸における寄与度の高い標識点を示す (○:ゴマファザラシ, △:ゼニガタアザラシ, ●:寄与度の高い標識点, \*:重心点)。

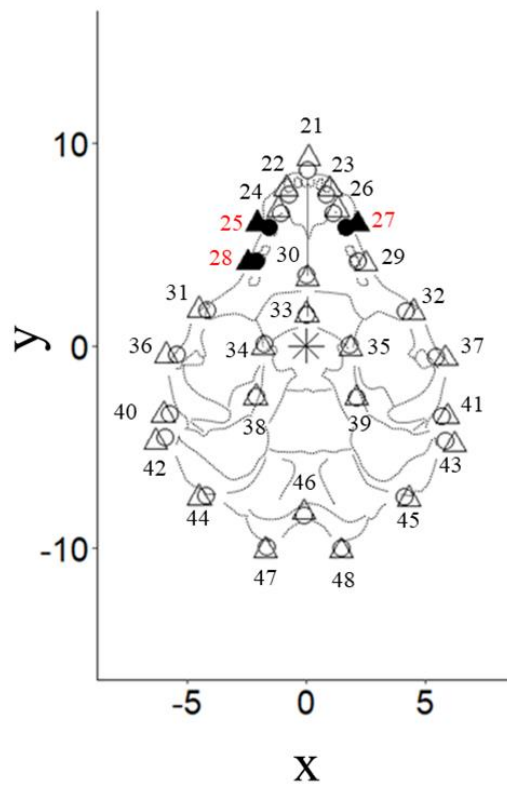


図 1-7 0 歳のゴマフアザラシとゼニガタアザラシの上顎腹側における標識点の平均点と種判別重要点.

(○：ゴマフアザラシの平均点，△：ゼニガタアザラシの平均点，●：ゴマフアザラシの判別重要点，▲：ゼニガタアザラシの判別重要点，\*：重心点) .

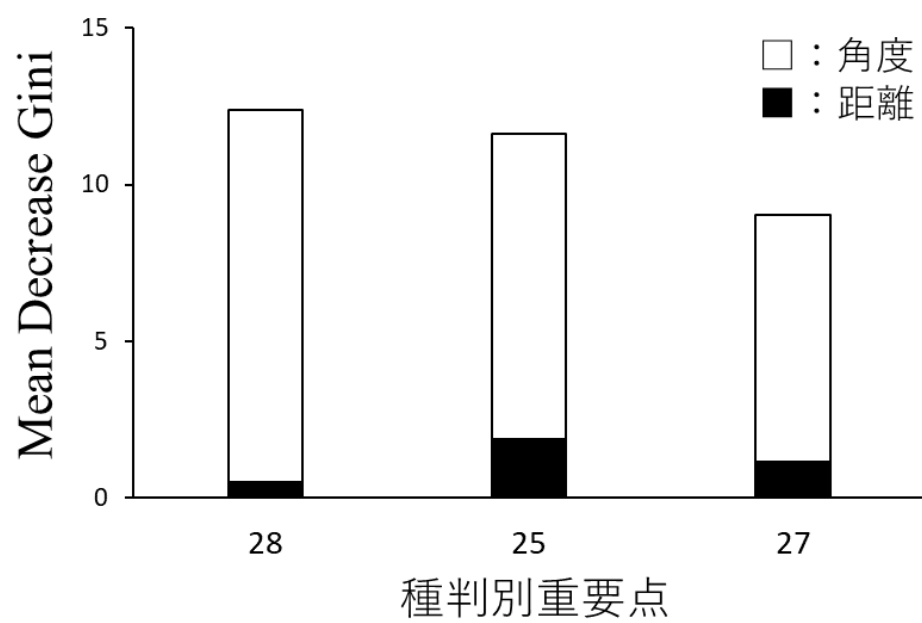


図 1-8 0 歳における種判別重要点 3 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

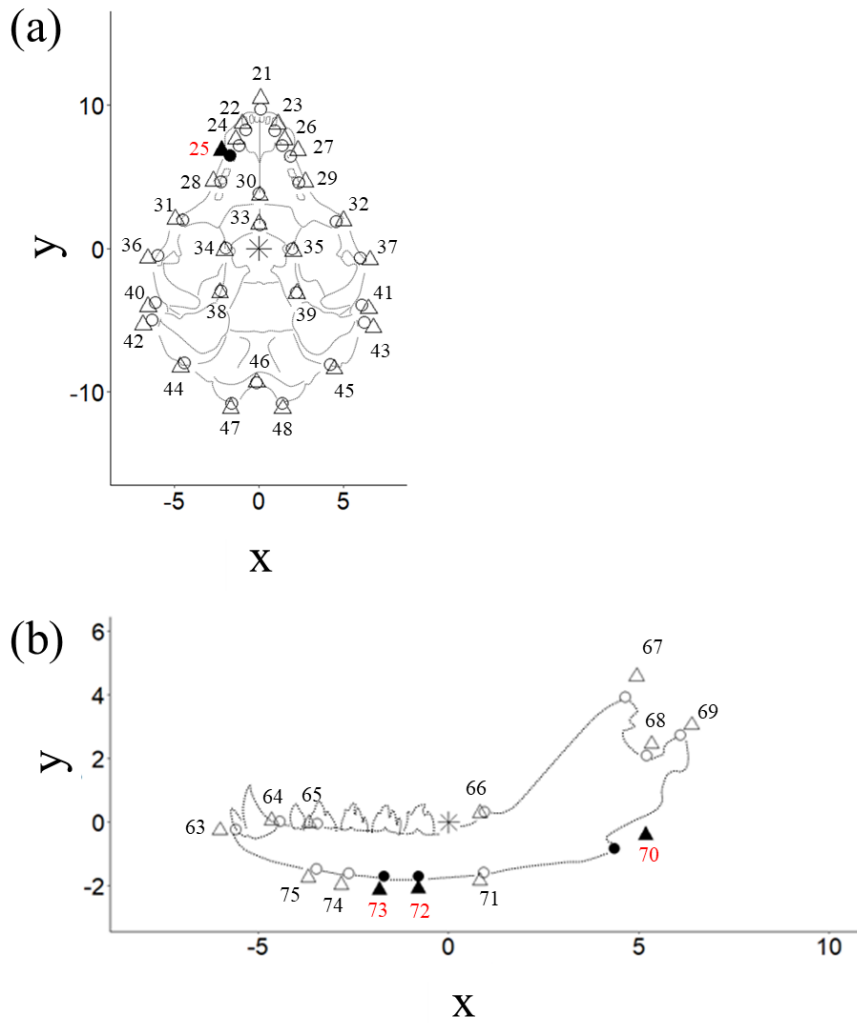


図 1-9 1-2 歳のゴマフアザラシとゼニガタアザラシの上顎腹側と下顎における標識点の平均点と種判別重要点。

(○：ゴマフアザラシの平均点，△：ゼニガタアザラシの平均点，●：ゴマフアザラシの判別重要点，▲：ゼニガタアザラシの判別重要点，\*：重心点)。



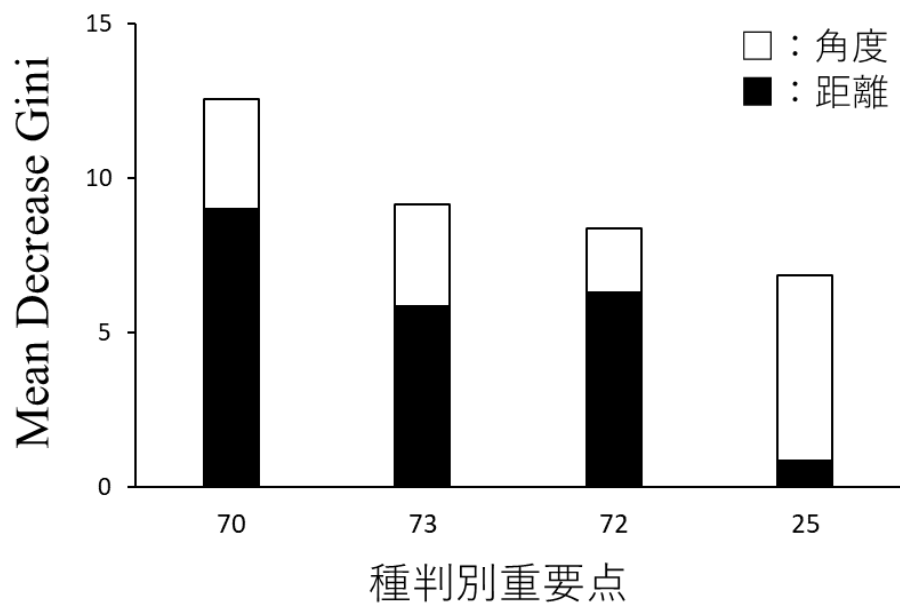


図 1-10 1-2 歳における種判別重要点 3 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

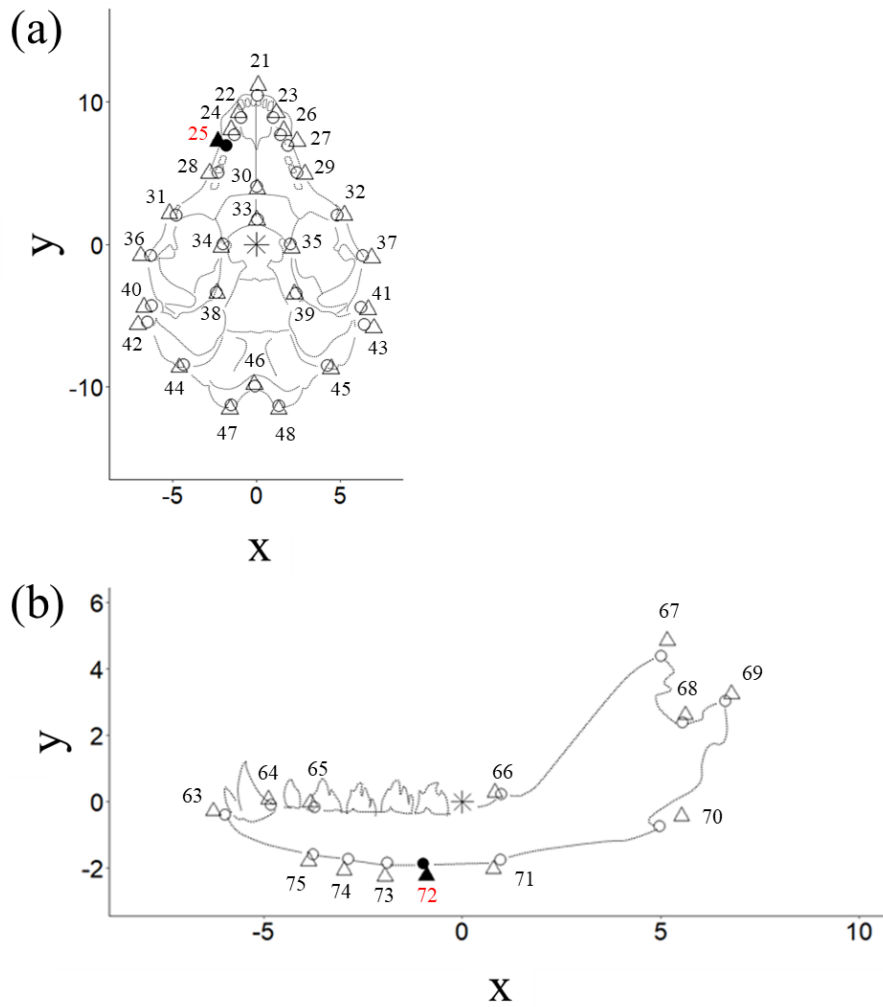


図 1-11 3-4 歳のゴマフアザラシとゼニガタアザラシの上顎腹側と下顎における標識点の平均点と種判別重要点.

(○：ゴマフアザラシの平均点，△：ゼニガタアザラシの平均点，●：ゴマフアザラシの判別重要点，▲：ゼニガタアザラシの判別重要点，\*：重心点) .

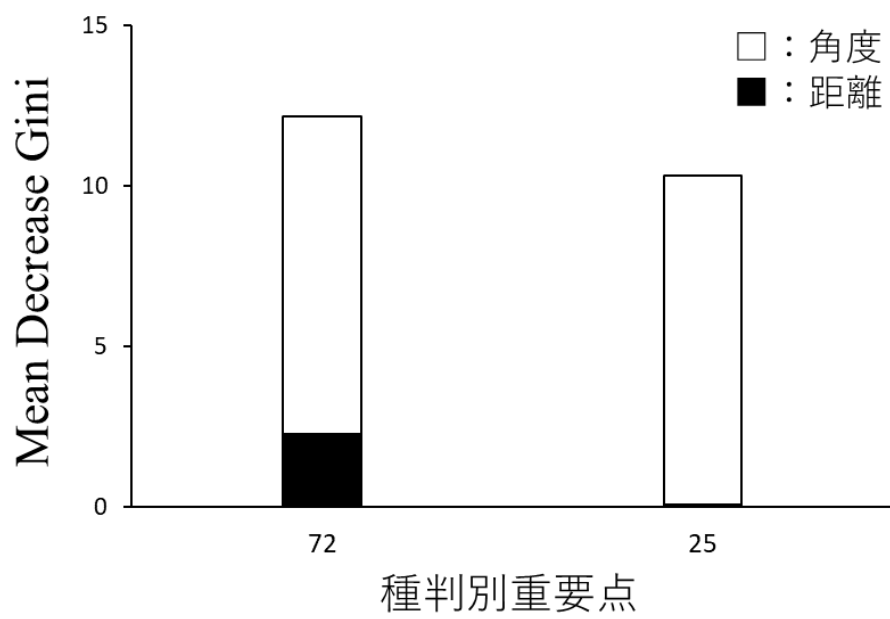


図 1-12 3-4 歳における種判別重要点 3 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

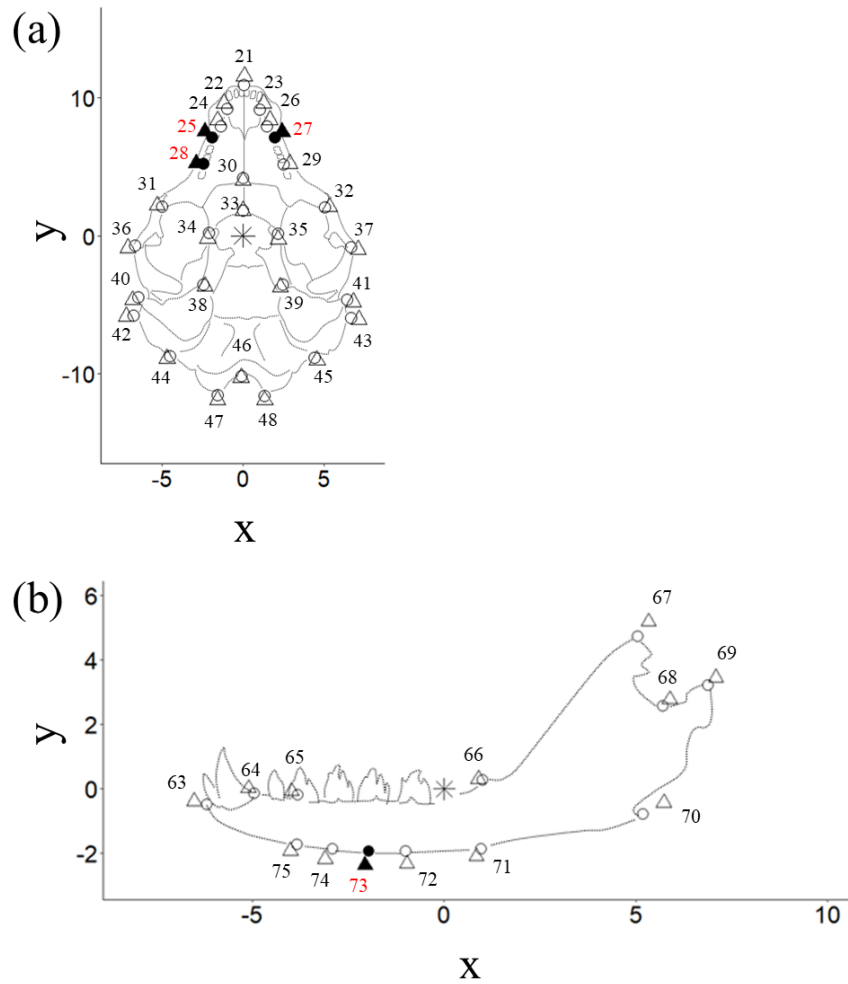


図 1-13 5-6 歳のゴマフアザラシとゼニガタアザラシの上顎腹側と下顎における標識点の平均点と種判別重要点.

(○：ゴマフアザラシの平均点，△：ゼニガタアザラシの平均点，●：ゴマフアザラシの判別重要点，▲：ゼニガタアザラシの判別重要点，\*：重心点) .

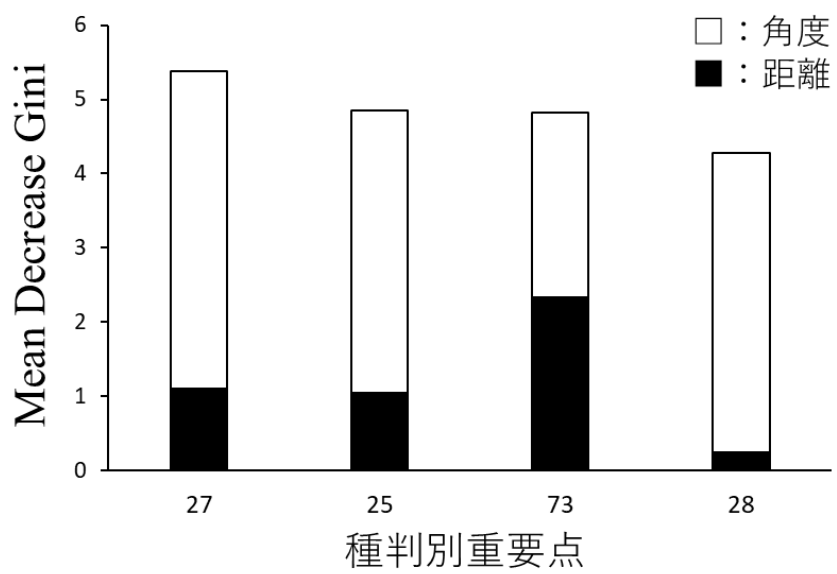


図 1-14 5-6 歳における種判別重要点 3 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

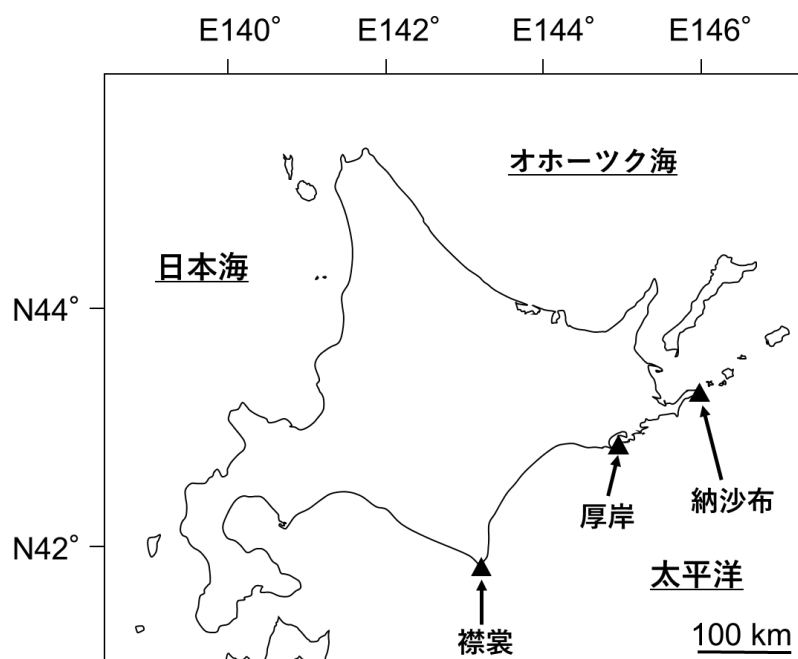


図 2-1 ゼニガタアザラシのサンプル収集場所.

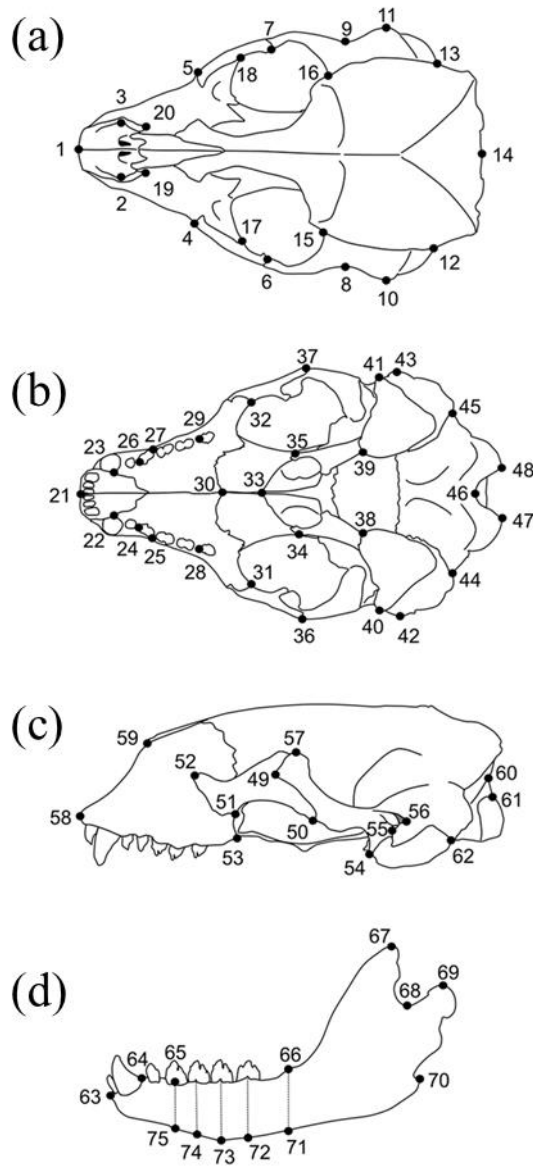


図 2-2 標識点の設置部位.

(a) 上顎背側, (b) 上顎腹側, (c) 上顎左側面, (d) 下顎左側.  
各図中の点および数字は標識点を示す.

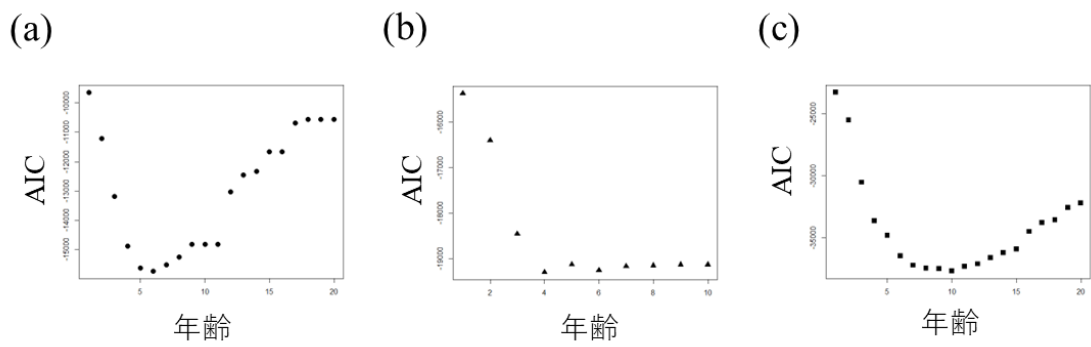


図 2-3 ゼニガタアザラシの雌雄・地域における各年齢の AIC 値。  
 (a) 襟裳オス, (b) 道東オス, (c) 両地域のメス.



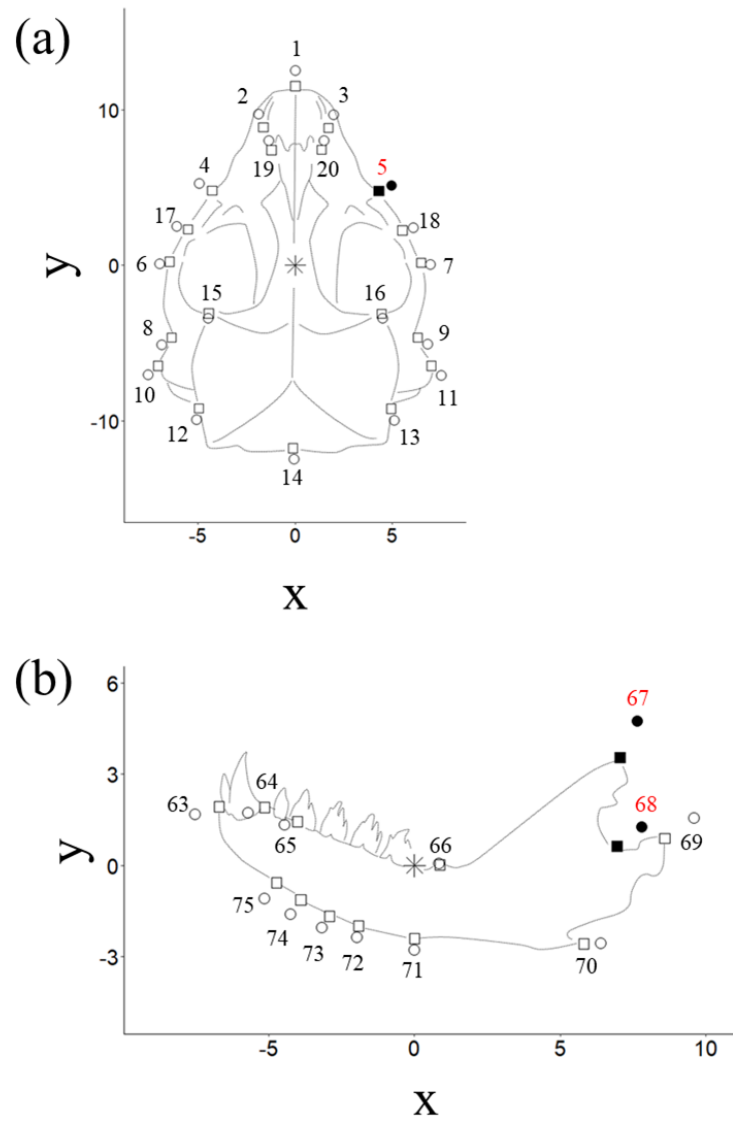


図 2-4 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における襟裳オスと両地域のメスの各平均点と判別重要点.

(a) 上顎背側の判別重要点, (b) 下顎の判別重要点 (○: 襟裳オスの平均点, □: 両地域のメスの平均点, ●: 襟裳オスの判別重要点, ■: 両地域のメスの判別重要点, \*: 重心点).

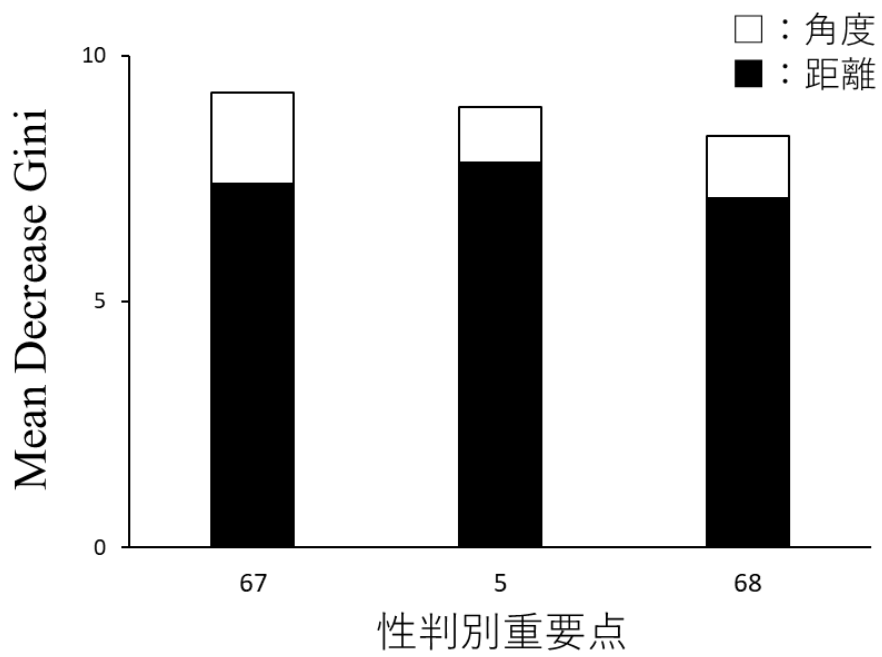


図 2-5 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における襟裳オスと両地域のメスの性判別重要点3点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

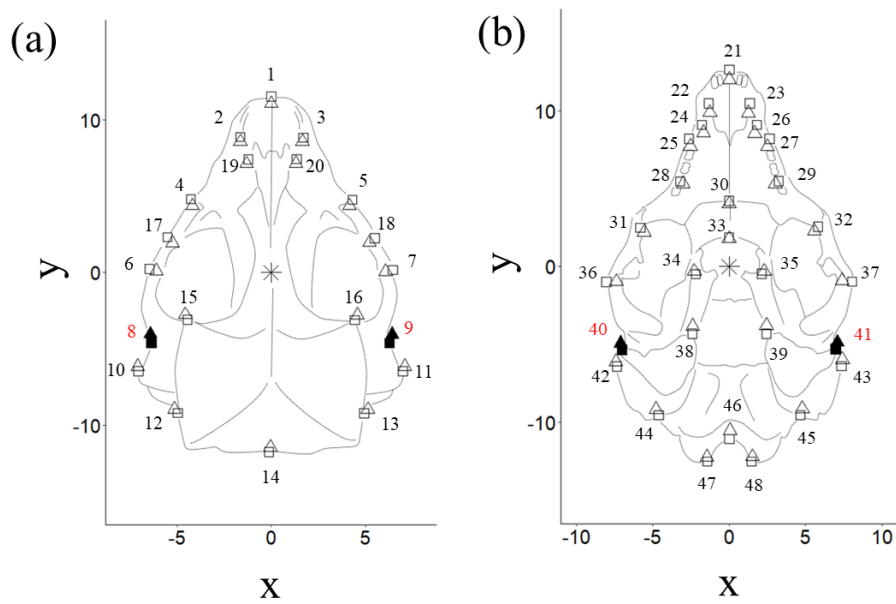


図 2-6 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における道東オスと両地域のメスの各平均点と判別重要点.

(a) 上顎背側の判別重要点, (b) 上顎腹側の判別重要点, (△: 道東オスの平均点, □: 両地域のメスの平均点, ▲: 道東オスの判別重要点, ■: 両地域のメスの判別重要点, \*: 重心点) .

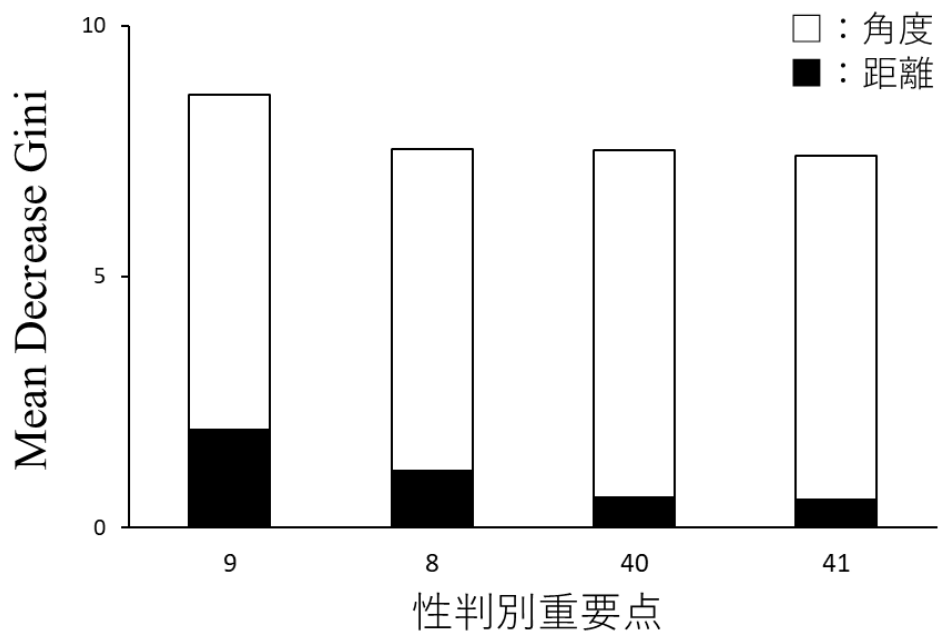


図 2-7 頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における道東オスと両地域のメスの性判別重要点 4 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

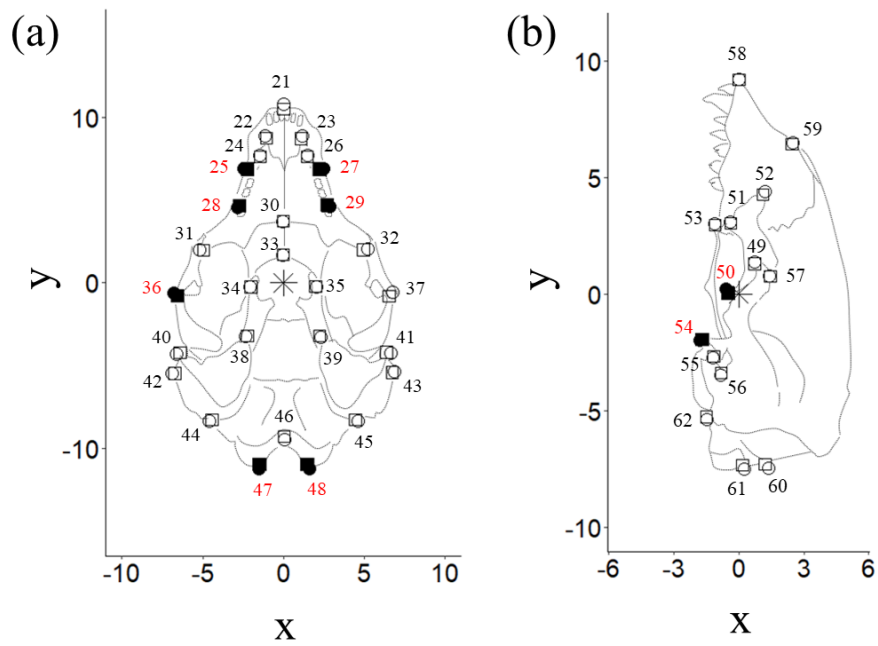


図 2-8 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における襟裳オスと両地域のメスの各平均点と判別重要点.

(a) 上顎背側の判別重要点, (b) 上顎左側面の判別重要点, (○: 襟裳オスの平均点, □: 両地域のメスの平均点, ●: 襟裳オスの判別重要点, ■: 両地域のメスの判別重要点, \*: 重心点).

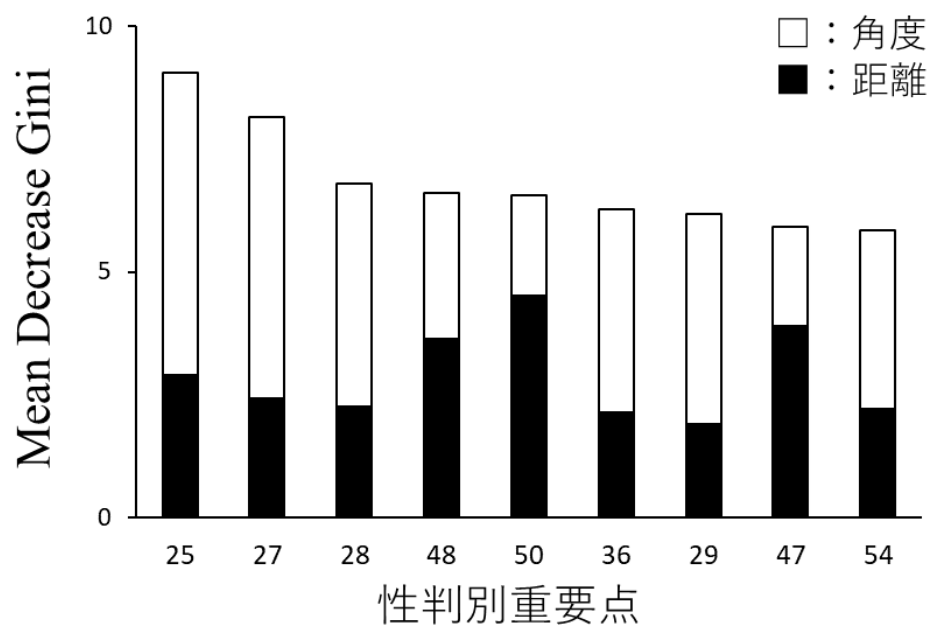


図 2-9 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における襟裳オスと両地域のメスの性判別重要点 9 点と各判別重要点における距離と角度の重要度.

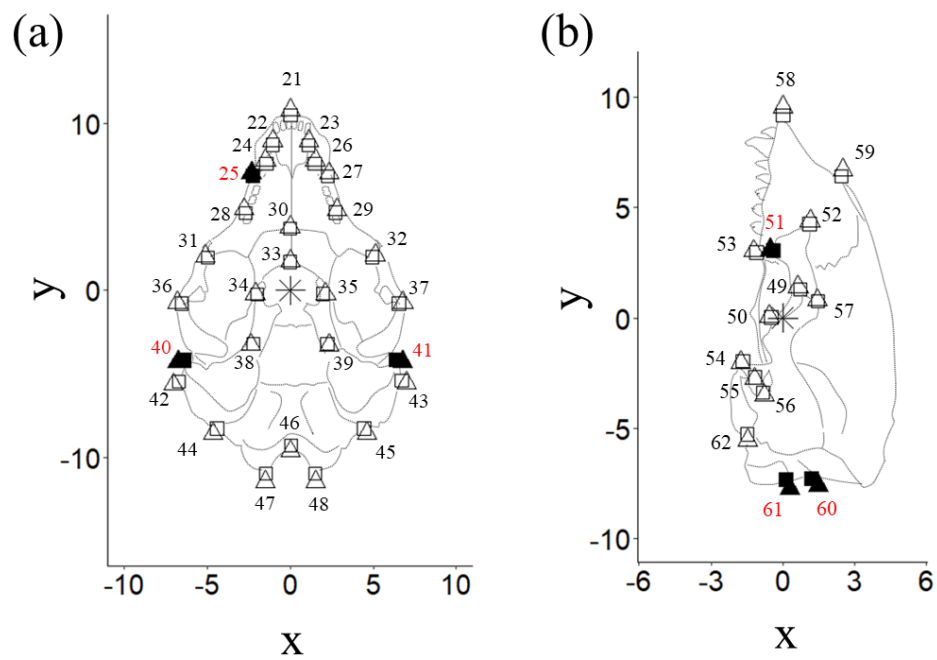


図 2-10 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における道東オスと両地域のメスの各平均点と判別重要点.

(a) 上顎背側の判別重要点, (b) 上顎左側面の判別重要点, ( $\triangle$ : 道東オスの平均点,  $\square$ : 両地域のメスの平均点,  $\blacktriangle$ : 道東オスの判別重要点,  $\blacksquare$ : 両地域のメスの判別重要点,  $*$ : 重心点) .

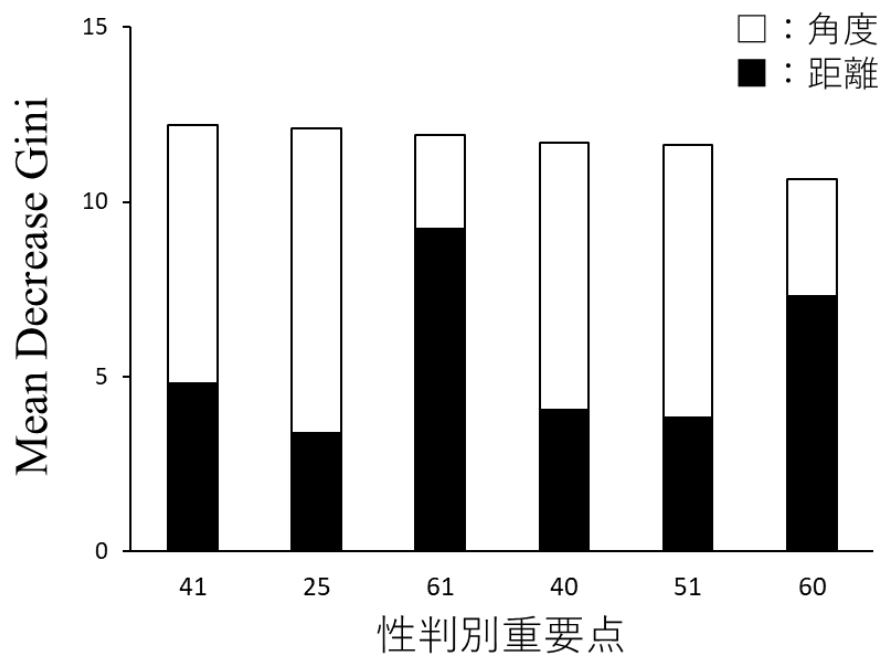


図 2-11 頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における道東オスと両地域のメスの性判別重要点6点と各判別重要点における距離と角度の重要



表 1-1 頭骨サンプルリスト.

年齢 (year)	ゴマフアザラシ ( <i>Phoca largha</i> )			ゼニガタアザラシ ( <i>Phoca vitulina</i> )		
	♂	♀	合計	♂	♀	合計
0	15	15	30	19	19	38
1	5	6	11	13	9	22
2	7	8	15	24	20	44
3	2	4	6	16	17	33
4	2	7	9	8	7	15
5	5	7	12	9	9	18
6	2	2	4	4	4	8
7	2	1	3	1	2	3
8	0	1	1	3	1	4
9	0	0	0	0	1	1
10	2	3	5	2	1	3
11	3	1	4	2	1	3
12	0	0	0	1	0	1
13	1	1	2	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0
15	2	2	4	0	2	2
16	0	1	1	1	0	1
17	1	1	2	0	0	0
18	0	0	0	0	2	2
19	1	0	1	0	2	2
20	0	1	1	0	1	1
21	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	1	1	2
23	0	0	0	0	1	1
24	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	2	2
29	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	1	1
33	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0
35	0	1	1	0	0	0
合計	50	62	112	104	103	207

表 1-2 標識点の設置部位.

標識点の設置場所	
上顎背側の標識点番号	
1	前上顎骨の接合部
2, 3	外鼻孔の最大幅の両端点
4, 5	上顎骨と頬骨の接合部前端点
6, 7	頬骨と鱗状骨の接合部前端点
8, 9	頬骨から乳様突起にかけての窪み
10, 11	乳様突起の端点
12, 13	頭頂骨と鱗状骨の接点
14	後頭部後部中央
15, 16	眼窩後端点
17, 18	上顎骨と頬骨の接合部後端点
19, 20	鼻骨と切歯骨の接合部後端点
上顎腹側の標識点番号	
21	前上顎骨前方の接合部
22, 23	犬歯の中央部の前上顎骨と上顎骨の接合部の端点
24, 26	上顎第2位の臼歯の前端点
25, 27	上顎第2位の臼歯の後端点
28, 29	上顎の犬歯の前端点
30	上顎骨と口蓋骨の中央接合部
31, 32	上顎骨と頬骨の中央接合部の点
33	上顎口蓋骨の接合部の点
34, 35	翼状突起の端点
36, 37	頬骨と輪状骨の接合部
38, 39	耳骨胞の前方の端点
40, 41	外耳道の端点
42, 43	乳様突起の端点
44, 45	基底後頭骨と鱗状骨の後部接合部
46	大後頭孔前縁
47, 48	後頭顆後端
上顎左側面の標識点番号	
49	頬骨と鱗状骨の接合部前方点
50	頬骨と鱗状骨の接合部後方点
51	上顎骨と頬骨の接合部後方点
52	上顎骨と頬骨の接合部前方点
53	上顎骨腹側後端点
54	輪状骨の関節窩の後端点
55	外耳道前端点
56	外耳道後端点
57	鱗状骨の背側上端点
58	前顎骨前段点
59	前顎骨と鼻骨の接合部の前方の点
60	後頭稜と後頭骨の接合点
61	後頭顆と後頭骨の接合点
62	耳骨胞と鱗状骨の接合点
下顎左側面の標識点番号	
63	前方先端点
64	犬歯の後方点
65	第2位小臼歯の中心点
66	背側犬歯後部の突起
67	筋突起の背側の曲面の頂点
68	下顎切痕の中央
69	下顎突起の背側の曲面の頂点
70	角突起の頂点
71	背側犬歯後部の突起の下部の腹側下顎枝の点
72	犬歯中央点の下部の腹側下顎枝の点
73	第四位小臼歯中央点の下部の腹側下顎枝の点
74	第三位小臼歯中央点の下部の腹側下顎枝の点
75	第二位小臼歯中央点の下部の腹側下顎枝の点

表 2-1 ゼニガタアザラシの頭骨サンプルリスト.

年齢 (year)	襟裳地域			道東地域		
	♂	♀	合計	♂	♀	合計
0	19	11	30	5	9	14
1	5	6	11	11	6	17
2	7	10	17	21	15	36
3	8	5	13	15	17	32
4	3	2	5	8	6	14
5	1	2	3	9	8	17
6	1	1	2	3	4	7
7	3	0	3	1	2	3
8	2	3	5	3	1	4
9	0	1	1	0	1	1
10	0	2	2	2	1	3
11	4	2	6	1	1	2
12	3	2	5	0	0	0
13	1	1	2	0	0	0
14	1	1	2	0	0	0
15	0	2	2	0	2	2
16	2	3	5	0	0	0
17	2	1	3	0	0	0
18	0	4	4	0	1	1
19	0	2	2	0	1	1
20	0	1	1	0	1	1
21	0	0	0	0	0	0
22	1	2	3	0	0	0
23	0	0	0	0	1	1
24	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0
28	0	1	1	0	1	1
29	0	1	1	0	0	0
30	1	0	1	0	0	0
31	0	3	3	0	0	0
32	0	1	1	0	0	0
合計	64	70	134	79	78	157

表 2-2 標識点の設置部位.

標識点の設置場所	
上顎背側の標識点番号	
1	前上顎骨の接合部
2, 3	外鼻孔の最大幅の両端点
4, 5	上顎骨と頬骨の接合部前端点
6, 7	頬骨と鱗状骨の接合部前端点
8, 9	頬骨から乳様突起にかけての窪み
10, 11	乳様突起の端点
12, 13	頭頂骨と鱗状骨の接点
14	後頭部後部中央
15, 16	眼窩後端点
17, 18	上顎骨と頬骨の接合部後端点
19, 20	鼻骨と切歯骨の接合部後端点
上顎腹側の標識点番号	
21	前上顎骨前方の接合部
22, 23	犬歯の中央部の前上顎骨と上顎骨の接合部の端点
24, 26	上顎第2位の臼歯の前端点
25, 27	上顎第2位の臼歯の後端点
28, 29	上顎の犬歯の前端点
30	上顎骨と口蓋骨の中央接合部
31, 32	上顎骨と頬骨の中央接合部の点
33	上顎口蓋骨の接合部の点
34, 35	翼状突起の端点
36, 37	頬骨と輪状骨の接合部
38, 39	耳骨胞の前方の端点
40, 41	外耳道の端点
42, 43	乳様突起の端点
44, 45	基底後頭骨と鱗状骨の後部接合部
46	大後頭孔前縁
47, 48	後頭顆後端
上顎左側面の標識点番号	
49	頬骨と鱗状骨の接合部前方点
50	頬骨と鱗状骨の接合部後方点
51	上顎骨と頬骨の接合部後方点
52	上顎骨と頬骨の接合部前方点
53	上顎骨腹側後端点
54	輪状骨の関節窩の後端点
55	外耳道前端点
56	外耳道後端点
57	鱗状骨の背側上端点
58	前顎骨前端点
59	前顎骨と鼻骨の接合部の前方の点
60	後頭稜と後頭骨の接合点
61	後頭顆と後頭骨の接合点
62	耳骨胞と鱗状骨の接合点
下顎左側面の標識点番号	
63	前方先端点
64	犬歯の後方点
65	第2位小白歯の中心点
66	背側犬歯後部の突起
67	筋突起の背側の曲面の頂点
68	下顎切痕の中央
69	下顎突起の背側の曲面の頂点
70	角突起の頂点
71	背側犬歯後部の突起の下部の腹側下顎枝の点
72	犬歯中央部の下部の腹側下顎枝の点
73	第四位小白歯中央部の下部の腹側下顎枝の点
74	第三位小白歯中央部の下部の腹側下顎枝の点
75	第二位小白歯中央部の下部の腹側下顎枝の点

表 2-3 雌雄・地域における頭骨形状のカテゴリー分け.

No.	モデル	総合AIC
1	襟裳♂ + 道東♂ + 襟裳♀ 道東♀	-72715
2	襟裳♂ + 襟裳♀ + 道東♂ + 道東♀	-72688
3	襟裳♂ + 道東♀ + 襟裳♀ 道東♂	-71197
4	襟裳♂ + 襟裳♀ + 道東♂ 道東♀	-70146
5	襟裳♂ 道東♂ + 襟裳♀ 道東♀	-69690
6	襟裳♂ 道東♂ + 襟裳♀ + 道東♀	-69663
7	襟裳♂ + 襟裳♀ 道東♂ 道東♀	-69563
8	襟裳♂ 襟裳♀ + 道東♂ + 道東♀	-69200
9	襟裳♂ 襟裳♀ 道東♂ + 道東♀	-67329
10	襟裳♂ 道東♀ + 襟裳♀ + 道東♂	-66690
11	襟裳♂ 襟裳♀ + 道東♂ 道東♀	-66658
12	襟裳♂ 襟裳♀ 道東♀ + 道東♂	-65782
13	襟裳♂ 道東♂ 道東♀ + 襟裳♀	-65161
14	襟裳♂ 襟裳♀ 道東♂ 道東♀	-64001
15	襟裳♂ 道東♀ + 襟裳♀ 道東♂	-62100

付表 1-1 ゴマフアザラシ (*Phoca largha*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所
1	AbG1001	35	F	網走
2	AbG1313	5	F	網走
3	AbG1316	4	F	網走
4	AbG1427	1	F	網走
5	AbG1428	7	M	網走
6	AG1202	0	M	厚岸
7	AG1204	0	M	厚岸
8	AG1215	0	M	厚岸
9	AG1218	0	F	厚岸
10	AG1316	0	F	厚岸
11	AG1323	0	M	厚岸
12	AG1327	0	M	厚岸
13	AG1415	0	F	厚岸
14	AG1422	1	M	厚岸
15	AG1424	1	M	厚岸
16	EG1401	7	F	襟裳
17	FG1302	0	F	風蓮湖
18	HAG0608	6	M	浜益
19	HAG0610	5	F	浜益
20	HAG0611	2	F	浜益
21	NG0401	2	F	納沙布
22	NG0403	2	M	納沙布
23	NG0406	1	F	納沙布
24	NG0407	2	M	納沙布
25	NG0408	4	M	納沙布
26	NG0409	2	M	納沙布
27	NG0505	2	M	納沙布
28	NG0506	1	M	納沙布
29	NG0507	10	F	納沙布
30	NoG0803	3	F	野付
31	NoG0804	4	F	野付
32	NoG0811	3	F	野付
33	NoG0901	11	M	野付
34	NoG0902	1	F	野付
35	NoG0903	5	M	野付
36	NoG0904	2	M	野付
37	NoG0905	17	F	野付
38	NoG0906	10	F	野付
39	NoG0908	6	F	野付
40	NoG0909	2	F	野付
41	NoG0910	2	F	野付
42	NoG0911	3	M	野付
43	NoG0914	17	M	野付
44	NoG0916	5	M	野付
45	NoG0917	2	F	野付
46	NoG0918	10	M	野付
47	NoG1002	5	F	野付
48	NoG1003	3	M	野付
49	NoG1301	7	M	野付
50	NoG1304	1	F	野付

付表 1-2 ゴマフアザラシ (*Phoca largha*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所
51	NoG1305	13	F	野付
52	NoG1306	0	M	野付
53	ReG0906	2	F	礼文島
54	ReG0909	2	M	礼文島
55	ReG1011	2	F	礼文島
56	ReG1016	4	M	礼文島
57	ReG1035	1	F	礼文島
58	ReG1036	4	F	礼文島
59	ReG1047	1	M	礼文島
60	ReG1048	6	M	礼文島
61	ReG1101	5	F	礼文島
62	ReG1105	6	F	礼文島
63	ReG1106	4	F	礼文島
64	ReG1108	5	M	礼文島
65	ReG1109	5	M	礼文島
66	ReG1110	15	F	礼文島
67	ReG1117	8	F	礼文島
68	ReG1118	11	F	礼文島
69	ReG1119	10	F	礼文島
70	ReG1121	3	F	礼文島
71	ReG1131	4	F	礼文島
72	ReG1138	3	F	礼文島
73	ReG1201	5	F	礼文島
74	ReG1208	20	F	礼文島
75	ReG1212	15	F	礼文島
76	ReG1214	4	F	礼文島
77	ReG1215	15	M	礼文島
78	ReG1217	5	M	礼文島
79	ReG1218	5	F	礼文島
80	ReG1219	11	M	礼文島
81	ReG1220	5	F	礼文島
82	ReG1225	13	M	礼文島
83	ReG1227	4	F	礼文島
84	RG0502	0	M	羅臼
85	RG0503	0	M	羅臼
86	RG0504	0	M	羅臼
87	RG0505	0	M	羅臼
88	RG0524	0	F	羅臼
89	RG0525	0	F	羅臼
90	RG0526	0	M	羅臼
91	RG0529	0	F	羅臼
92	RG0533	0	F	羅臼
93	RG0801	0	F	羅臼
94	RG0802	0	F	羅臼
95	RG0803	0	M	羅臼
96	RG0805	0	M	羅臼
97	RG0901	0	F	羅臼
98	RG0903	0	F	羅臼
99	RG0905	15	M	羅臼
100	RG0929	16	F	羅臼

付表 1-3 ゴマフアザラシ (*Phoca largha*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所
101	RG1011	19	M	羅臼
102	YG0704	10	M	焼尻島
103	YG0903	2	F	焼尻島
104	YG0906	11	M	焼尻島
105	YG1001	2	M	焼尻島



付表 1-4 ゴマフアザラシ (*Phoca largha*) サンプル情報

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	許可証番号	許可証発行機関	許可証発行日時
106	BG0801	0	F	抜海	351	Hokkaido Government	2008年2月23日
107	BG0802	0	M	抜海	351	Hokkaido Government	2008年2月24日
108	BG0803	0	M	抜海	351	Hokkaido Government	2008年2月27日
109	BG0804	0	F	抜海	351	Hokkaido Government	2008年2月28日
110	BG0805	1	F	抜海	351	Hokkaido Government	2008年2月28日
111	BG1001	1	M	抜海	353	Hokkaido Government	2010年5月13日
112	BG1105	0	F	抜海	35	Hokkaido Government	2011年12月24日

付表 2-1 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
1	AZ1202	2	M	厚岸	●	○
2	AZ1203-1	2	M	厚岸	●	○
3	AZ1203-2	1	F	厚岸	●	○
4	AZ1205	1	M	厚岸	●	○
5	AZ1207	1	M	厚岸	●	○
6	AZ1208	0	M	厚岸	●	○
7	AZ1209	1	F	厚岸	●	○
8	AZ1210	0	F	厚岸	●	○
9	AZ1213	0	F	厚岸	●	○
10	AZ1214	0	F	厚岸	●	○
11	AZ1219	0	M	厚岸	●	○
12	AZ1221	0	F	厚岸	●	○
13	AZ1224	0	F	厚岸	●	○
14	AZ1225	0	M	厚岸	●	○
15	AZ1232	2	M	厚岸	●	○
16	AZ1317	0	F	厚岸	●	○
17	AZ1321	2	F	厚岸	●	○
18	AZ1322	0	F	厚岸	●	○
19	AZ1323	0	F	厚岸	●	○
20	AZ1324	0	F	厚岸	●	○
21	AZ1325	2	F	厚岸	●	○
22	AZ1330	1	M	厚岸	●	○
23	AZ1418	3	M	厚岸	●	○
24	AZ1425	3	F	厚岸	●	○
25	EZ0311	2	F	襟裳	●	○
26	EZ0319	3	M	襟裳	●	○
27	EZ1109	28	F	襟裳	●	○
28	EZ1114	2	F	襟裳	●	○
29	EZ1116	2	F	襟裳	●	○
30	EZ1124	2	M	襟裳	●	○
31	EZ1128	2	F	襟裳	●	○
32	EZ1215	0	F	襟裳	●	○
33	EZ1217	5	F	襟裳	●	○
34	EZ1220	0	F	襟裳	●	○
35	EZ1221	0	M	襟裳	●	○
36	EZ1223	0	F	襟裳	●	○
37	EZ1227	0	F	襟裳	●	○
38	EZ1229	2	F	襟裳	●	○
39	EZ1232	0	F	襟裳	●	○
40	EZ1303	18	F	襟裳	●	○
41	EZ1308	0	M	襟裳	●	○
42	EZ1309	22	M	襟裳	●	○
43	EZ1310	0	M	襟裳	●	○
44	EZ1313	0	M	襟裳	●	○
45	EZ1320	1	F	襟裳	●	○
46	EZ1321	0	M	襟裳	●	○
47	EZ1326	0	F	襟裳	●	○
48	EZ1327	0	M	襟裳	●	○
49	EZ1328	0	M	襟裳	●	○
50	EZ1331	0	M	襟裳	●	○

付表 2-2 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
51	EZ1334	0	M	襟裳	●	○
52	EZ1336	0	F	襟裳	●	○
53	EZ1337	0	F	襟裳	●	○
54	EZ1339	0	M	襟裳	●	○
55	EZ1340	0	M	襟裳	●	○
56	EZ1342	0	F	襟裳	●	○
57	EZ1343	0	F	襟裳	●	○
58	EZ1348	0	M	襟裳	●	○
59	EZ1350	0	M	襟裳	●	○
60	EZ1354	19	F	襟裳	●	○
61	EZ1355	0	M	襟裳	●	○
62	EZ1418	2	M	襟裳	●	○
63	EZ1422	6	M	襟裳	●	○
64	EZ1423	12	M	襟裳	●	○
65	EZ1424	4	F	襟裳	●	○
66	EZ1444	1	F	襟裳	●	○
67	EZ1454	32	F	襟裳	●	○
68	EZ1455	1	M	襟裳	●	○
69	EZ1456	1	F	襟裳	●	○
70	EZ1462	1	M	襟裳	●	○
71	EZ1481	2	M	襟裳	●	○
72	EZ1504	22	F	襟裳	●	○
73	EZ1544	16	M	襟裳	●	○
74	EZ1545	11	M	襟裳	●	○
75	NZ0231	2	F	納沙布	●	○
76	NZ0301	2	M	納沙布	●	○
77	NZ0302	2	M	納沙布	●	○
78	NZ0303	1	F	納沙布	●	○
79	NZ0305	1	M	納沙布	●	○
80	NZ0306	2	M	納沙布	●	○
81	NZ0307	2	M	納沙布	●	○
82	NZ0308	3	F	納沙布	●	○
83	NZ0310	4	F	納沙布	●	○
84	NZ0311	1	M	納沙布	●	○
85	NZ0312	1	M	納沙布	●	○
86	NZ0314	2	M	納沙布	●	○
87	NZ0315	4	F	納沙布	●	○
88	NZ0317	3	F	納沙布	●	○
89	NZ0318	3	F	納沙布	●	○
90	NZ0322	6	F	納沙布	●	○
91	NZ0323	3	M	納沙布	●	○
92	NZ0327	3	F	納沙布	●	○
93	NZ0329	2	M	納沙布	●	○
94	NZ0340	4	M	納沙布	●	○
95	NZ0343	1	M	納沙布	●	○
96	NZ0344	2	M	納沙布	●	○
97	NZ0345	3	F	納沙布	●	○
98	NZ0349	3	M	納沙布	●	○
99	NZ0351	3	M	納沙布	●	○
100	NZ0353	2	M	納沙布	●	○

付表 2-3 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
101	NZ0354	3	F	納沙布	●	○
102	NZ0355	1	F	納沙布	●	○
103	NZ0356	4	M	納沙布	●	○
104	NZ0357	6	F	納沙布	●	○
105	NZ0358	5	M	納沙布	●	○
106	NZ0360	2	F	納沙布	●	○
107	NZ0362	8	M	納沙布	●	○
108	NZ0364A	11	M	納沙布	●	○
109	NZ0365	10	M	納沙布	●	○
110	NZ0405	1	M	納沙布	●	○
111	NZ0406	5	F	納沙布	●	○
112	NZ0407	1	M	納沙布	●	○
113	NZ0408	0	M	納沙布	●	○
114	NZ0415	6	F	納沙布	●	○
115	NZ0417	8	M	納沙布	●	○
116	NZ0418	2	F	納沙布	●	○
117	NZ0419	3	M	納沙布	●	○
118	NZ0421	2	M	納沙布	●	○
119	NZ0422	2	F	納沙布	●	○
120	NZ0424	2	M	納沙布	●	○
121	NZ0429	2	M	納沙布	●	○
122	NZ0432	2	M	納沙布	●	○
123	NZ0433	3	M	納沙布	●	○
124	NZ0434	3	F	納沙布	●	○
125	NZ0436	2	M	納沙布	●	○
126	NZ0437	3	M	納沙布	●	○
127	NZ0438	3	M	納沙布	●	○
128	NZ0440	2	F	納沙布	●	○
129	NZ0441	1	M	納沙布	●	○
130	NZ0443	2	F	納沙布	●	○
131	NZ0445	10	M	納沙布	●	○
132	NZ0446	2	F	納沙布	●	○
133	NZ0447	3	M	納沙布	●	○
134	NZ0454	15	F	納沙布	●	○
135	NZ0458	1	F	納沙布	●	○
136	NZ0460	5	M	納沙布	●	○
137	NZ0465	15	F	納沙布	●	○
138	NZ0466	19	F	納沙布	●	○
139	NZ0469	5	M	納沙布	●	○
140	NZ0473	7	M	納沙布	●	○
141	NZ0476	28	F	納沙布	●	○
142	NZ0479	11	F	納沙布	●	○
143	NZ0480	3	M	納沙布	●	○
144	NZ0481	4	F	納沙布	●	○
145	NZ0482	9	F	納沙布	●	○
146	NZ0484	0	M	納沙布	●	○
147	NZ0485	23	F	納沙布	●	○
148	NZ0488	4	M	納沙布	●	○
149	NZ0489	18	F	納沙布	●	○
150	NZ0490	3	M	納沙布	●	○

付表 2-4 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
151	NZ0491	6	F	納沙布	●	○
152	NZ0501	2	M	納沙布	●	○
153	NZ0502	5	F	納沙布	●	○
154	NZ0503	3	F	納沙布	●	○
155	NZ0507	7	F	納沙布	●	○
156	NZ0509	4	M	納沙布	●	○
157	NZ0511	4	M	納沙布	●	○
158	NZ0515	3	F	納沙布	●	○
159	NZ0517	5	F	納沙布	●	○
160	NZ0519	5	F	納沙布	●	○
161	NZ0523	2	F	納沙布	●	○
162	NZ0524	2	M	納沙布	●	○
163	NZ0525	7	F	納沙布	●	○
164	NZ0526	6	M	納沙布	●	○
165	NZ0530	5	M	納沙布	●	○
166	NZ0531	4	F	納沙布	●	○
167	NZ0533	3	F	納沙布	●	○
168	NZ0534	3	M	納沙布	●	○
169	NZ0535	2	F	納沙布	●	○
170	NZ0536	4	M	納沙布	●	○
171	NZ0537	8	M	納沙布	●	○
172	NZ0538	3	M	納沙布	●	○
173	NZ0539	3	M	納沙布	●	○
174	NZ0540	2	F	納沙布	●	○
175	NZ0541	5	M	納沙布	●	○
176	NZ0542	5	M	納沙布	●	○
177	NZ0543	4	M	納沙布	●	○
178	NZ0548	3	F	納沙布	●	○
179	NZ0549	2	M	納沙布	●	○
180	NZ0550	2	F	納沙布	●	○
181	NZ0552	2	M	納沙布	●	○
182	NZ0553	6	M	納沙布	●	○
183	NZ0554	2	F	納沙布	●	○
184	NZ0555	5	F	納沙布	●	○
185	NZ0556	6	M	納沙布	●	○
186	NZ0557	3	F	納沙布	●	○
187	NZ0558	4	F	納沙布	●	○
188	NZ0560	1	M	納沙布	●	○
189	NZ0564	10	F	納沙布	●	○
190	NZ0565	4	M	納沙布	●	○
191	NZ0566	5	M	納沙布	●	○
192	NZ0567	3	F	納沙布	●	○
193	NZ0569	4	F	納沙布	●	○
194	NZ0574	3	F	納沙布	●	○
195	NZ0576	2	M	納沙布	●	○
196	NZ0577	5	M	納沙布	●	○
197	NZ0578	1	F	納沙布	●	○
198	NZ0579	5	F	納沙布	●	○
199	NZ0580	20	F	納沙布	●	○
200	NZ0581	5	F	納沙布	●	○

付表 2-5 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
201	NZ0582	5	M	納沙布	●	○
202	NZ0583	8	F	納沙布	●	○
203	NZ0587	2	F	納沙布	●	○
204	NZ0589	5	F	納沙布	●	○
205	NZ1403-2	3	F	納沙布	●	○
206	NZ1408	3	M	納沙布	●	○
207	NZ1412	3	F	納沙布	●	○
208	EZ1603	22	F	襟裳		○
209	EZ1612	1	M	襟裳		○
210	EZ1618	1	M	襟裳		○
211	EZ1619	1	M	襟裳		○
212	EZ1625	2	M	襟裳		○
213	EZ1629	8	M	襟裳		○
214	EZ1670	8	F	襟裳		○
215	EZ1684	13	M	襟裳		○
216	EZ1702	31	F	襟裳		○
217	EZ1703	20	F	襟裳		○
218	EZ1704	12	F	襟裳		○
219	EZ1705	19	F	襟裳		○
220	EZ1707	12	M	襟裳		○
221	EZ1708	15	F	襟裳		○
222	EZ1723	18	F	襟裳		○
223	EZ1728	18	F	襟裳		○
224	EZ1729	31	F	襟裳		○
225	EZ1741	17	F	襟裳		○
226	EZ1742	11	F	襟裳		○
227	EZ1764	14	M	襟裳		○
228	EZ17101	10	F	襟裳		○
229	EZ17102	2	M	襟裳		○
230	EZ17108	17	M	襟裳		○
231	EZ17154	8	F	襟裳		○
232	EZ17162	6	F	襟裳		○
233	EZ17167	8	M	襟裳		○
234	EZ17170	3	M	襟裳		○
235	EZ17187	3	F	襟裳		○
236	EZ17188	3	F	襟裳		○
237	EZ17190	5	F	襟裳		○
238	EZ17191	2	M	襟裳		○
239	EZ1801	29	F	襟裳		○
240	EZ1802	1	F	襟裳		○
241	EZ1803	13	F	襟裳		○
242	EZ18116	0	M	襟裳		○
243	EZ18142	3	M	襟裳		○
244	EZ18143	10	F	襟裳		○
245	EZ18144	3	F	襟裳		○
246	EZ18145	2	F	襟裳		○
247	EZ18156	16	M	襟裳		○
248	EZ18158	2	F	襟裳		○
249	EZ18163	12	M	襟裳		○
250	EZ18165	1	F	襟裳		○

付表 2-6 ゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) サンプル情報.

No.	個体番号	年齢 (year)	性別	収集場所	1章にて使用	2章にて使用
251	EZ18167	3	M	襟裳		○
252	EZ18173	4	F	襟裳		○
253	EZ18175	4	M	襟裳		○
254	EZ18179	8	F	襟裳		○
255	EZ18180	11	M	襟裳		○
256	EZ18181	16	F	襟裳		○
257	EZ18186	11	M	襟裳		○
258	EZ18187	2	F	襟裳		○
259	EZ18188	7	M	襟裳		○
260	EZ1839	18	F	襟裳		○
261	EZ1874	0	F	襟裳		○
262	EZ1878	0	M	襟裳		○
263	EZ1882	0	M	襟裳		○
264	EZ1883	0	M	襟裳		○
265	EZ1886	0	M	襟裳		○
266	EZ1896	15	F	襟裳		○
267	EZ1897	14	F	襟裳		○
268	EZ1899	16	F	襟裳		○
269	EZ1905	3	M	襟裳		○
270	EZ1906	4	M	襟裳		○
271	EZ1907	16	F	襟裳		○
272	EZ1908	7	M	襟裳		○
273	EZ1909	4	M	襟裳		○
274	EZ19105	11	M	襟裳		○
275	EZ1912	31	F	襟裳		○
276	EZ1913	11	F	襟裳		○
277	EZ1932	12	F	襟裳		○
278	EZ1946	9	F	襟裳		○
279	EZ1950	3	M	襟裳		○
280	EZ1953	1	F	襟裳		○
281	EZ1955	5	M	襟裳		○
282	EZ1956	3	M	襟裳		○
283	EZ1959	3	F	襟裳		○
284	EZ1961	2	M	襟裳		○
285	EZ1964	2	F	襟裳		○
286	EZ1966	7	M	襟裳		○
287	EZ1967	30	M	襟裳		○
288	EZ1968	3	F	襟裳		○
289	EZ1971	2	F	襟裳		○
290	EZ1987	17	M	襟裳		○
291	EZ1992	3	M	襟裳		○

付表3 種判別重要点8点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	70	0.23	1.7	1.93
2	35	0.01	1.67	1.68
3	72	0.69	0.93	1.62
4	73	0.93	0.65	1.58
5	15	1.53	0.01	1.55
6	56	0.03	1.51	1.53
7	34	0.01	1.49	1.5
8	28	0.01	1.28	1.28



付表 4-1 75 点の標識点の距離と角度の主成分分析  
 における 2 軸の各固有ベクトル.

標識点番号	変数	PC1	PC2
		-47.40%	-9.93%
1	距離	0.11	0.08
2	距離	0.11	0.04
3	距離	0.11	0.04
4	距離	0.10	0.04
5	距離	0.10	0.04
6	距離	0.10	-0.05
7	距離	0.10	-0.05
8	距離	<b>0.12</b>	-0.05
9	距離	<b>0.12</b>	-0.04
10	距離	<b>0.11</b>	-0.03
11	距離	0.11	-0.03
12	距離	<b>0.12</b>	-0.02
13	距離	<b>0.11</b>	-0.02
14	距離	0.11	0.01
15	距離	0.10	-0.10
16	距離	0.10	-0.08
17	距離	0.11	-0.02
18	距離	0.11	-0.03
19	距離	0.11	-0.03
20	距離	0.11	-0.02
21	距離	<b>0.11</b>	0.04
22	距離	<b>0.11</b>	0.05
23	距離	<b>0.12</b>	0.05
24	距離	<b>0.12</b>	0.03
25	距離	<b>0.12</b>	0.01
26	距離	<b>0.12</b>	0.03
27	距離	<b>0.12</b>	0.02
28	距離	0.11	0.04
29	距離	0.11	0.05
30	距離	0.05	0.16
31	距離	0.106	-0.026
32	距離	0.107	-0.03
33	距離	0.014	-0.039
34	距離	0.056	0.005
35	距離	0.039	-0.024
36	距離	0.11	-0.016
37	距離	0.111	-0.015
38	距離	0.1	0.088
39	距離	0.099	0.086
40	距離	0.113	-0.025

付表 4-2 75 点の標識点の距離と角度の主成分分析  
 における 2 軸の各固有ベクトル.

標識点番号	変数	PC1	PC2
		-47.40%	-9.93%
41	距離	<b>0.11</b>	-0.03
42	距離	0.11	-0.01
43	距離	0.11	-0.02
44	距離	0.11	0.03
45	距離	0.11	0.04
46	距離	0.10	0.09
47	距離	0.11	0.05
48	距離	0.11	0.05
49	距離	0.07	0.06
50	距離	0.01	0.16
51	距離	0.10	0.05
52	距離	0.11	0.02
53	距離	0.09	0.09
54	距離	0.11	0.02
55	距離	0.10	0.11
56	距離	0.11	0.05
57	距離	0.10	-0.05
58	距離	0.09	0.10
59	距離	0.10	0.05
60	距離	0.08	0.04
61	距離	0.08	0.09
62	距離	0.10	0.10
63	距離	0.10	0.06
64	距離	0.09	0.08
65	距離	0.10	0.05
66	距離	-0.06	0.00
67	距離	0.10	0.03
68	距離	0.10	0.07
69	距離	0.11	0.05
70	距離	0.10	-0.03
71	距離	0.10	-0.01
72	距離	0.11	-0.06
73	距離	0.11	-0.06
74	距離	<b>0.11</b>	-0.03
75	距離	0.11	0.02

付表 4-3 75 点の標識点の距離と角度の主成分分析における 2 軸の各固有ベクトル。  
 1, 21, 58, 71 の角度の値は各標識点が y 軸, x 軸上に設定されているため、  
 値が 0 である角度の 4 変数を取り除いた。

標識点番号	変数	PC1	PC2
		-47.40%	-9.93%
2	角度	0.02	-0.04
3	角度	0.02	0.02
4	角度	-0.04	0.00
5	角度	0.04	0.01
6	角度	0.02	-0.04
7	角度	0.00	0.01
8	角度	0.02	<b>0.17</b>
9	角度	-0.01	<b>-0.19</b>
10	角度	0.00	<b>0.17</b>
11	角度	0.01	<b>-0.18</b>
12	角度	0.06	0.13
13	角度	-0.06	-0.12
14	角度	-0.01	0.04
15	角度	0.07	0.12
16	角度	-0.07	-0.12
17	角度	-0.03	-0.06
18	角度	0.03	0.06
19	角度	0.03	-0.15
20	角度	-0.01	0.12
22	角度	0.06	-0.11
23	角度	-0.08	0.11
24	角度	0.05	-0.01
25	角度	0.07	-0.16
26	角度	-0.03	0.04
27	角度	-0.07	0.16
28	角度	0.06	-0.16
29	角度	-0.06	<b>0.17</b>
30	角度	0.00	0.05
31	角度	-0.02	-0.01
32	角度	0.03	0.06
33	角度	0.02	0.01
34	角度	0.08	-0.11
35	角度	-0.07	0.13
36	角度	0.01	0.02
37	角度	-0.01	0.00
38	角度	0.07	0.10
39	角度	-0.07	-0.06
40	角度	0.05	0.14

付表 4-4 75 点の標識点の距離と角度の主成分分析における 2 軸の各固有ベクトル。  
 1, 21, 58, 71 の角度の値は各標識点が y 軸, x 軸上に設定されているため、  
 値が 0 である角度の 4 変数を取り除いた。

標識点番号	変数	PC1	PC2
		-47.40%	-9.93%
41	角度	-0.05	-0.13
42	角度	-0.01	<b>0.21</b>
43	角度	0.02	<b>-0.20</b>
44	角度	0.04	<b>0.17</b>
45	角度	-0.03	-0.14
46	角度	0.01	0.00
47	角度	0.02	0.08
48	角度	-0.02	-0.02
49	角度	-0.06	0.15
50	角度	0.02	0.01
51	角度	-0.04	0.09
52	角度	-0.04	0.06
53	角度	-0.01	0.09
54	角度	-0.01	-0.03
55	角度	0.01	0.08
56	角度	-0.06	<b>0.18</b>
57	角度	-0.05	0.08
59	角度	0.01	-0.07
60	角度	-0.03	0.10
61	角度	-0.01	-0.03
62	角度	-0.01	0.12
63	角度	0.10	-0.05
64	角度	0.09	-0.04
65	角度	0.08	-0.05
66	角度	0.07	-0.09
67	角度	0.10	-0.04
68	角度	0.10	-0.07
69	角度	0.09	-0.08
70	角度	0.09	-0.10
72	角度	0.10	-0.09
73	角度	0.10	-0.08
74	角度	0.10	-0.07
75	角度	0.10	-0.06

付表5 0歳における各種判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	28	0.01	3.02	3.03
2	25	0.04	2.57	2.61
3	27	0.02	2.31	2.33

付表 6 1-2 における各種判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	70	2.84	1.28	4.13
2	73	2.14	1.12	3.25
3	72	2.02	0.77	2.79
4	25	0.23	1.99	2.23

付表7 3-4における各種判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	72	0.21	1.76	1.97
2	29	0.00	1.76	1.77

付表 8 5-6 における各種判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	27	0.18	1.26	1.44
2	25	0.13	1.19	1.32
3	73	0.62	0.66	1.27
4	28	0.01	1.15	1.16



付表 9 襟裳オスと襟裳と道東の両地域のメスの頭骨形状の変化がなく  
なる年齢以降の年齢における性判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	53	7.40	1.85	9.26
2	5	7.84	1.13	8.97
3	54	7.10	1.26	8.36

付表 10 襟裳オスと襟裳と道東の両地域のメスの頭骨形状の変化がなく  
なる年齢より前の年齢における性判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	25	2.91	6.15	9.06
2	27	2.42	5.72	8.14
3	28	2.25	4.56	6.81
4	48	3.64	2.97	6.61
5	50	4.50	2.06	6.57
6	36	2.13	4.15	6.28
7	29	1.91	4.28	6.19
8	47	3.89	2.02	5.91
9	54	2.21	3.64	5.85

付表 11 道東オスと襟裳と道東の両地域のメスの頭骨形状の変化がなくなる年齢以降の年齢における各性判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	9	1.95	6.67	8.62
2	8	1.12	6.43	7.55
3	40	0.59	6.92	7.51
4	41	0.56	6.85	7.41

付表 12 道東オスと襟裳と道東の両地域のメスの頭骨形状の変化がなくなる年齢より前の年齢における各性判別重要点の Mean Decrease Gini.

No.	標識点番号	距離	角度	合計
1	41	4.81	7.39	12.20
2	25	3.39	8.72	12.11
3	61	9.24	2.67	11.90
4	40	4.03	7.65	11.69
5	51	3.82	7.80	11.63
6	60	7.29	3.36	10.65