

北海道近海に來遊するカマイルカ
(*Lagenorhynchus obliquidens*) の生態に関する研究

松代 真琳

北海道近海に來遊するカマイルカ
(*Lagenorhynchus obliquidens*) の生態に関する研究

酪農学園大学大学院
獣医学研究科
獣医保健看護学専攻修士課程

松代真琳

動物行動学
指導教員 准教授 佐野忠士

2016年度

目次

	頁
I. 緒論	1
II. 材料と方法	10
III. 結果	19
IV. 考察	60
V. 総括	72
VI. 謝辞	74
VII. 引用文献	75
VIII. 研究報告	80

I. 緒論

カマイルカ(*Lagenorhynchus obliquidens*)は、日本海沿岸を回遊する非定住性のイルカで、水族館での飼育例も多いポピュラーなハクジラ類である。しかし、カマイルカはその回遊生態のために継続的な追跡が難しく、日本近海における野生での生態研究は推定個体数や特異的な体色パターンの報告、ミトコンドリア DNA 分析が行われているのみであり、ほとんど進んでいない[15, 23, 30, 49]。

1. ハクジラ類の行動生態

1) 採餌

多くの小型ハクジラ類は、社会的な群れを形成し協力的に採餌を行うことが知られており、餌となる魚の生態に合わせ同種内でも様々な採餌戦略を用いる。ハンドウイルカ(*Tursiops truncatus*)では、砂中の魚を摂餌するために吻部を海底の砂地に押し付ける Bottom grubbing や、水面付近の魚を摂餌するため群れが不規則に方向を変えて潜水する Mill foraging など、いくつかの採餌戦略が報告されている[1, 5, 12, 41]。さらに、ハンドウイルカは魚の空間的配置によって異なる採餌行動を選択する[1]。採餌中のハシナガイルカ(*Stenella longirostris*)やマイルカ(*Delphinus delphis*)の群れでは、段階的に群れのフォーメーションを変化させることで魚を追い込み、その分布密度を高めて採餌効率を最大化している[5, 12, 41]。

同種の群れ内で通常行われる連携的な採餌に加え、ハクジラ類は他種海棲動物とも共存して採餌を行うことが知られている。海鳥や鰭脚類、他種鯨類との採餌場の共有は、マイルカやハンドウイルカ、ハラジロカマイルカ(*Lagenorhynchus obscurus*)などでみられる[1, 12, 50, 51]。マイルカにおいては、カリフォルニアアシカ(*Zalophus californianus*)や海鳥とともに採餌する様子が見られることが報告されている。その際、アシカや海鳥は水面近くに追われた魚を摂餌するが、イルカとの相互的な協力関係は見られず、イルカは彼らに対して攻撃行動を示さない[12]。ハラジロカマイルカとともに採餌する海鳥

は、イルカが採餌する際に上がる水飛沫を餌場のインジケータースとして利用し、イルカが水面に追い立てた魚を摂餌することで潜水のためのエネルギーを節約していると考えられている[51]。このように、イルカとともに採餌することで、他種海棲動物は利益を得ていると考えられるが、他種が存在することによるイルカへの利益は明らかとなっていない。

2) 休息

イルカは、大脳を半球ずつ休ませる半球睡眠という休息様式をとる[26]。半球睡眠中のイルカは、休んでいる大脳半球と同側の目を閉じることが示唆されており、ハンドウイルカとベルーガ(*Delphinapterus leucas*)においては、EEG(Electroencephalogram; 脳波)を用いた実験から半球睡眠と目の閉じる側の関連性が報告された[26]。休息中のイルカは亜集団で密に集まり、空中行動を示さず活動レベルが著しく下がる一方、警戒レベルが上がることがわかっている[37]。

3) 回遊

ハクジラ類には、一定の海域に定住する種類(例: ミナミハンドウイルカ, *Tursiops aduncus*)と回遊する種類(例: カマイルカ)がある[29, 30, 46]。日本近海では、ミナミハンドウイルカが天草の下島や御蔵島に周年定住することが知られている[29]。一方、カナダ東部でみられるシャチ(*Orcinus orca*)は餌を追って季節的に回遊し、その移動距離はひと月で約 5,400 kmにも及ぶ[31]。ハワイのハシナガイルカは、日周期的に休息のための入り江と採餌場への移動を繰り返す[37]。このように、回遊種の中でも季節的に広範囲を回遊する種類や、日周期的に海域内を移動する種類など、その回遊パターンも様々である。

4) 空中行動

ハクジラ類は、様々な行動文脈で空中行動を示す。ハシナガイルカにおいては、活動レベルが低い順にノーズアウト(nose-outs)、テイルスラップ(tail slap, lobtailing)、バックスラップ(back slap)、ヘッドスラップ(head slap)、アーチ形ジャンプ(arcuate leaps)、テイルオーバーヘッドジャンプ(tail-over-head-leaps)、

スピン(spins)という 7 種類の空中行動を示す[37]。

空中行動の目的は、大別して社会的コミュニケーションと効率的な採餌に分けられる。社会的コミュニケーションの例として、尾びれを水面に叩き付けるスラッピング(slapping)があり、これを行うことで群れの注目を集めることができる[25]。

また、空中行動は視覚的に注目を集めるだけでなく、体が水面に叩き付けられる際に発生する音によるコミュニケーション機能が示唆されている。空中行動から生じる音は、水中音と比較して短距離にしか届かないために、他の群れや捕食者、餌に探知されることなく仲間へ合図を送ることができる可能性は高い[25]。さらにハシナガイルカにおいては、イルカがハイジャンプをした後水中へ沈む際に発生するらせん状の気泡の柱が、エコロケーションの優れた音響標的となり、仲間に自分の居場所を見つけてもらう一つのツールとして機能することが示唆されている[37]。

採餌に用いられる空中行動の例として、ハラジロカマイルカは魚の群れを水面付近に集め、より効率的に捕獲するためにハイジャンプすることが報告されている[55]。さらに、ハシナガイルカはサイドスラップをしながら魚の群れの周囲を取り囲むことで、魚が逃げることを防いでいる[55]。

こういったコミュニケーションを目的とした空中行動以外にも、アーチ形ジャンプのように移動の効率と速度を上げるための遊泳方法として機能する空中行動が示唆されている[37]。

2. カマイルカの生態

1) 分類と身体的特徴

カマイルカ(*Lagenorhynchus obliquidens*)は、クジラ目ハクジラ亜目マイルカ科カマイルカ属に属する小型の鯨類であり、特徴的な鎌状の背びれを持つ。その背びれは、北太平洋西部から東部では鋭い鎌状から丸みを帯びた湾曲の間でバリエーションが見られ[53]、体色は腹部が白く側部と背中がダークグレーから黒の特徴的な模様をしている[7, 49](図 1)。北太平洋東部の個体では全身が白い、あるいは全身が黒い個体も観察されており[6, 20]、日本近海でも噴

火湾において、白色部分が通常個体よりも広範囲にわたる特殊なカラーリングの個体が何頭か記録されている[49]。

体長は、北太平洋東部においてはオスが平均 170 cm～180 cm・最大 250 cm で、メスが最大 236 cmであると報告されている[53]。

体重は、メキシコにおいて観察されたオスでは最大 198 kg(228 cm)、メスでは最大 145 kg(212 cm)との記録がある[53]。



図 1：積丹で観察された一般的な体色のカマイルカ

2) 生息域と個体数

カマイルカは、北太平洋においては主に北緯 38 度から北緯 47 度にわたる低温域に生息し、西側は南シナ海北部、東側は南カリフォルニア湾、北アメリカ西岸からメキシコに及ぶ[20]。日本近海では日本海、オホーツク海南部、さらに九州から北海道にかけての太平洋で回遊する姿が確認されている[30]。

日本近海におけるカマイルカの個体数は日本海側で 8 万頭から 10 万頭、太平洋側(北緯 30 度以北、東経 145 度以西)では 5 万 7 千頭と推定され、日本海側と太平洋側のカマイルカは遺伝的に別系統であると考えられている[15]。

南カリフォルニア湾においては地理的に分断された 2 集団があり、カリフ

オルニア・オレゴン・ワシントンの集団(北緯 33 度以北)と、バハカリフォルニアの集団(北緯 36 度以南)が知られているが、この 2 集団は視覚的な分類が不可能で、同所性の有無や季節的・年間的な移動の有無は明らかとなっていない[53]。しかし、各地域内では季節的な個体数の推移がみられることから、カマイルカは回遊することがわかっている。カリフォルニア湾南部の個体数は変動しやすく、これは海洋環境の季節的または年単位の変化(エルニーニョ現象など)に関係した南北間の移動が反映されているためと考えられている[7]。

津軽海峡においてみられるカマイルカは、3 月から 7 月に来遊し個体数のピークは 5 月であることが報告されている[30]。北海道積丹半島沿岸では毎年 4 月から 6 月、室蘭沿岸では 7 月から 8 月に来遊する群れが確認されているが、これらの集団の系統について調べた報告はない。

3) 採餌

カマイルカは表海水層・中深層の魚や頭足動物を採餌する。これまでに、タイヘイヨウサケ属(*Salmo sp.*)、カリフォルニアカタクチイワシ(*Engraulis mordax*)、メルルーサ(*Merluccius albidus*)などの魚類やヤリイカ科(*Loliginidae*)などの頭足類を摂餌することが報告されている[20]。日本近海では、相模湾に漂着した個体の胃内容物からアカイカ科(*Ommastrephidae*)やホタルイカ(*Watasenia scintillans*)、カタクチイワシ(*Engraulis japonica*)、ホタルジャコ(*Acropoma japonicum*)、マルアジ(*Decapterus maruadsi*)、カマス属(*Sphyraena sp.*)が同定されている[33]。

しかし、本研究を行った積丹と室蘭での摂餌魚種は明らかになっていない。また、カマイルカにおける水中での詳細な採餌行動はこれまで報告されていない。

4) 遊泳と潜水

カマイルカは時速 32 km の船に並走することができる[40]。モントレイ港でみられるカマイルカの平均速度は時速 5 km から時速 8.9 km、最高速度は時速 14.8 km から時速 20.2 km であり、潜水時間は平均 22 秒から 25.7 秒、最大 3.3

分から 6.2 分であったと報告された[6]。

3. ハクジラ類の音声

1) 音声コミュニケーション

群れで生活する動物にとって、餌の情報を同種と共有することは採餌効率を高めるために重要である[3]。このため、群れで生活する社会的な動物において、コミュニケーションは必要不可欠であるといえる[10]。しかし、イルカのように濁った深い海の中で生活する動物では視覚コミュニケーションが著しく制限される[22]。一方、海水中の音は空気中と比較して約 5 倍の速さで伝達する(海水中：1,500 m/s、空気中：340 m/s)。そのため、鯨類は聴覚を駆使して効率的な水中コミュニケーションを行っている[39]。

2) 音声の種類

ハクジラ類は大別してエコロケーション・クリックス(以下 EC)、バーストパルス(以下 BP)、ホイッスル(以下 WH)という 3 種類の音声を用いる。EC と BP はパルス性の音声であり、WH はトナル性の音声である。EC と BP は、そのパルス間隔(ICI: inter-click interval)から分類され、一般的に $ICI \geq 10$ ms の音声が EC、 $ICI < 10$ ms の音声が BP と定義される[24]。

ハクジラ類の音声は、噴気孔からつながる鼻道の奥にある、左右一対の脂肪の塊(音唇: phonic lips)が空気の通過で振動し、メロン器官とよばれる音響レンズを通過することで発されている[2]。パルス性の音とトナル性の音では、振動する音唇が異なり、パルス性の音では右側の音唇が振動し、トナル性の音では左側の音唇が振動することが示唆されている[27]。

3) EC

ハクジラ類は、EC を主に反響定位に用い、採餌や移動の際に役立てている[9]。エコロケーションとは生物ソナーを意味し、生物が音を発してそのエコー(反響)を受け取ることによって、物体の定位、判別、認知やナビゲーションを行うことである[35]。

ハクジラ類の EC には、大別して持続時間が短く帯域幅が広い Broadband clicks と持続時間が長く帯域幅の狭い Narrow-band high frequency clicks (NBHF clicks) の 2 種類がある。WH を用いる種は Broadband clicks を発し、WH を用いない種は NBHF clicks を発することが示唆されている[34]。WH を用いず NBHF clicks を発する種は、捕食者であるシャチ(可聴域が 100 kHz 未満)からの探知を防ぎ、捕食リスクを下げるための順応進化であると考えられている[34]。

ハシナガイルカにおいては、採餌中の発声頻度が最も高く、休息中は発声頻度が非常に低いことが報告されている[37]。

4) BP

イルカは ICI が非常に短く、比較的 low frequency 域に主なエネルギーをもつ BP を発する。BP は採餌や争いの際の激しい感情を表すために用いられ、社会的な音声であると考えられている[24, 35]。ハンドウイルカでは、闘争の際の威嚇ディスプレイとしてバーク(吠えるような音)、スクリーム(金切り音)、ポップ(発砲音)などの BP が、求愛音声としてスクウォーク(ガーガー音)などの BP が用いられる[18]。

BP は、その ICI によってソナグラム上に視覚化される模様が多種多様であり、ひとつの BP 中で ICI が変化する音声ハラジロカマイルカなどで報告されている[52]。

複数の BP が特定の順番で組み合わさってシリーズ化したものが、セミイルカ(*Lissodelphis borealis*)、カマイルカ、ハラジロカマイルカ、カズハゴンドウ(*Peponocephala electra*)で報告されている[16, 21, 38, 52]。セミイルカでは、シリーズの構成波形 BP 数が 6 個~8 個で、構成 BP が一部増減もしくは他の BP に置き換わったものが報告されている[38]。ハラジロカマイルカでは、シリーズの構成波形 BP 数が 2 個~14 個で、地域により構成波形数やシリーズ化する BP の割合に違いがみられる[52]。

5) WH

WH は帯域幅が狭く、しばしば倍音を伴い周波数に変動するトナル性の音

声であり、そのほとんどは 20 kHz 以下にみられる[34]。音波が水中で吸収されて減衰する量は、数キロヘルツ以下では著しく少ないため、WH のような低周波数域にみられる音声は遠距離まで届く[19]。WH を発する種は大型の群れを形成する傾向があり、長距離通信のために減衰率の小さい WH が発達した可能性がある[34]。また、WH は周波数の変調を伴うことが多く音源定位が容易なため、群れの仲間の場所を確認することができる[34]。

ハンドウイルカでは、個体ごとに特有の抑揚(周波数変調)を示すシグネチャー・ホイッスルを持ち、個体識別やコミュニケーションに用いている[42]。ハンドウイルカなどの社会的な群れを形成する種では、WH の鳴き交わしや、他個体もつシグネチャー・ホイッスルの鳴きまねが報告されている[19]。

4. カマイルカの音声

カマイルカは、他種ハクジラ類と同様に EC/BP/WH という 3 種類の音声をを用いる。南カリフォルニア湾のカマイルカが発する EC は、ピーク周波数の異なる 2 タイプが報告されている。タイプ A の EC はピーク周波数が 22.2 kHz、26.6 kHz、38.8 kHz の 3 か所に現れ、南カリフォルニア湾全域で夜間に発されることが多い[46]。タイプ B の EC はピーク周波数が 22.0 kHz、27.5 kHz、39.0 kHz の 3 か所に現れ、沿岸部の限られた地域で日中に発されることが多い[46]。また、タイプ A とタイプ B の発声頻度は年度によって異なることがわかっており、経年的な餌資源の分布変化との関連性が示唆されている[46]。

カマイルカが発する BP についての報告は少数にとどまるが、南カリフォルニア湾の研究において少なくとも 2 種類の BP から成るシリーズ化した BP が 9 種類報告されている[16]。また、パルス性の音声(EC と BP)における ICI は、行動によって変化することが示唆されている[16]。

WH に関しては、飼育下のカマイルカにおいてシグネチャー・ホイッスルの存在が示唆されたが[8]、飼育下における別の研究では個体による WH タイプの明確な違いはみられず、シグネチャー・ホイッスルといえるものは無かったという報告もある[54]。一方、野生のカマイルカにおいては WH がほとんど記録されなかったという報告がある[16]。

以上のように、カマイルカはその回遊生態のために継時的な追跡が難しく、特に日本近海におけるその生態や音声に関する研究は進んでいない。そこで本研究では、北海道積丹半島と室蘭へ来遊する野生カマイルカの行動観察と音声採取を行い、北海道近海におけるカマイルカの行動特性と音響特性を明らかにすることを目的とした。さらに、得られた音声データを用いて、(1)地理的に異なる海域(積丹・室蘭)に来遊するカマイルカの音響特性を比較し、音声の地域特異性を明らかにする、(2)各調査地における3年度間の音響特性を比較し、音声の年次的な変化の有無やその特徴を明らかにする、(3)各調査地における音響特性を行動別に分析し、音声の行動特異性を明らかにすることを目的とした。

Ⅱ. 材料と方法

1. 調査概要

積丹と室蘭に来遊する野生カマイルカを対象動物として行動観察と音声採取を行い、カマイルカの行動特性および音響特性を分析した。乗船調査は、積丹では2014年～2016年(3年間)の毎年4月～6月、室蘭では2015年と2016年(2年間)の毎年7月～8月の期間で行った。調査には、積丹では和船(Yamaha W36AFR 改:36ft)、室蘭では2種類のプレジャーボート(Yamaha UF-29:29ft、Yamaha YF-24:24ft)を使用した。

2. 調査地

本研究では、北海道日本海側に面する積丹半島と、噴火湾に面する室蘭の道内2海域沿岸で調査を行った(図2)。積丹半島においては、積丹町幌武意町に位置する幌武意漁港を出港地点とし、東西に30km、沖合から5kmの海域で調査を行った(北緯43度21分40.97秒, 東経140度24分20.22秒～北緯43度16分19.94秒, 東経140度41分27.30秒)(図3)。室蘭においては、室蘭市絵鞆町に位置する絵鞆漁港を出港地点とし、東西に15km、沖合から20kmの海域で調査を行った(北緯42度20分37.78秒, 東経140度56分2.37秒～北緯42度10分4.74秒, 東経140度57分19.00秒)(図4)。



図 2. 北海道広域図(国土地理院の地理院地図電子版)
 緑の点が積丹、赤い点が室蘭を示す。

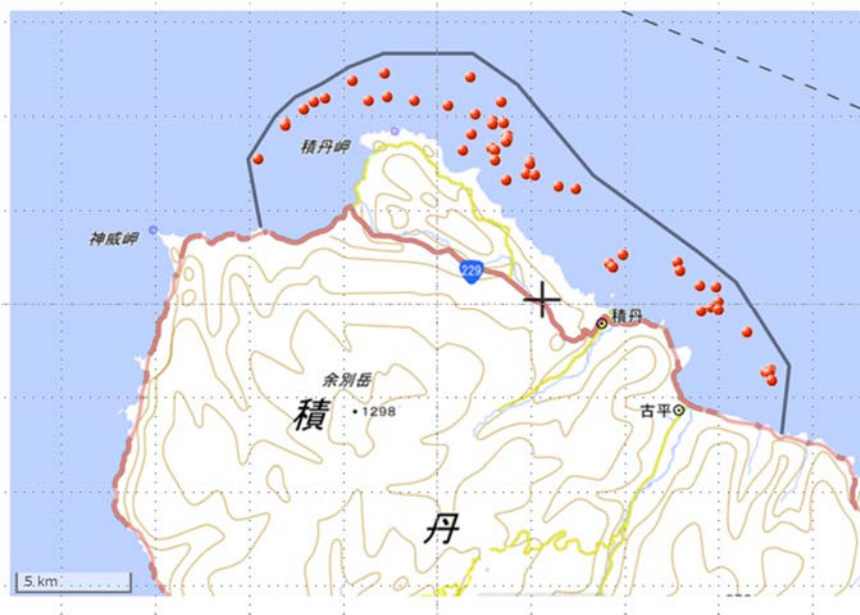


図 3. 積丹における調査海域(国土地理院の地理院地図電子版)
 赤い点はカマイルカと遭遇した地点の GPS 座標をプロットしたもの。

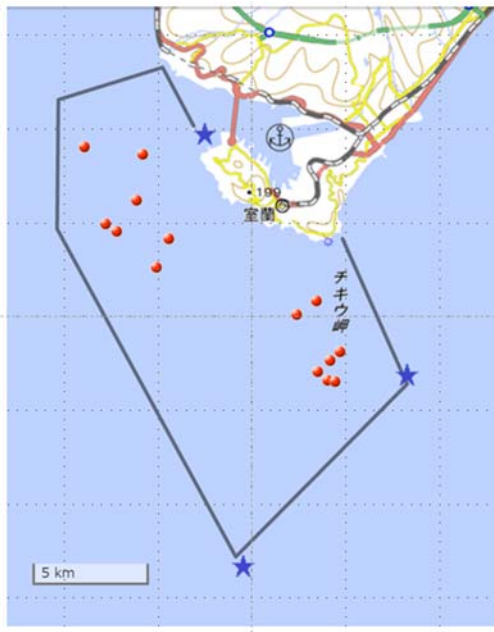


図 4. 室蘭における調査海域(国土地理院の地理院地図電子版)

赤い点は、カマイルカと遭遇した地点、青い☆印は船を止めてイルカを探した地点の GPS 座標をそれぞれプロットしたもの。

3. データ収集と分析法

1) 行動観察

乗船調査ではカマイルカの群れを追跡し、群れから約 20 m～200 m の距離でデータ採取を行った。群れの追跡中、船上から双眼鏡 (8×10) と裸眼で目視観察を行い、記録時間は特に定めずに群れ全体が示した行動を記録した。同時に、3 種類のビデオカメラ:HDR-XR520、HDR-GWP88(ともに SONY, Japan)、GZ-RX500-B(JVCKENWOOD, Japan)を用いて動画データを記録した。2016 年度のみ eTrex® 20x(GARMIN, US)を用いて GPS の位置情報を記録した。群れが船から離れた場合は、再び追跡して観察を継続した。複数頭が明確に協同しており、同方向に進み同様の行動を示す場合を群れと定義した[16]。観察中にみられた群れの行動は、採餌(forage) / 休息(rest) / 移動(travel) / 船との並走(boat chase) / 空中行動(surface active)の 5 種類に分類した[14, 16, 17, 36]。採餌(forage)は、イルカが移動せず一定範囲内にとどまり、魚を追うようにアーチ状に背面を曲げて様々な方向へ潜水している状態と定義した[17]。休息(rest)

は、群れの活動レベルが低く、イルカが水面に浮かんで非常にゆっくりと呼吸している状態と定義した[14]。移動(travel)は、群れ全体が一定のスピードを保って同一方向へ進み、しばしば数頭で同調してサーフェシング(遊泳)している状態と定義した[17]。船との並走(boat chase)は、イルカから船に接近し、追走している状態と定義した[36]。空中行動(surface active)は、イルカがハイジャンプもしくはテール/サイドスラップ(尾びれ/体側を水面に叩き付ける)行動を示した状態と定義した。群れ全体で 2 種類以上の行動が観察された場合は、群れ内の過半数の個体が示した行動を群れ全体の主要な行動と定義した(空中行動を除く)[16]。空中行動に関しては、一度に群れ内の 1 頭～数頭しか示さなかったため、少数頭でも空中行動を示した場合は例外的にその都度記録を行った。

2014 年度と 2015 年度では、調査中の行動記録はビデオカメラのみを用いたが、2016 年度はビデオカメラに加えて調査シートにも調査情報や群れの行動を記録した。調査シートでは、調査地、調査日、出港/帰港時刻、天候、波高、カマイルカ遭遇の有無、音声採取の有無、遭遇時間帯、推定群れサイズ、推定亜集団サイズ、群れ全体の行動、GPS 位置情報の 12 項目を記録した。2016 年度では、この調査シートの記録から各調査地におけるカマイルカとの遭遇率(遭遇日/全調査日)を算出した。さらに、行動が観察された時間帯に基づき、調査日ごとに各行動をセクションに分割し、セクションの持続時間を調査地間で比較した。

2) 音声採取

本研究では、2 種類の音声採取(狭帯域レコーディングと広帯域レコーディング)を行った。狭帯域レコーディング(以下、狭帯域とする)は 22.1 kHz までの周波数域を録音可能で、積丹では 2014 年～2016 年の 3 年間、室蘭では 2015 年と 2016 年の 2 年間で実施した。広帯域レコーディング(以下、広帯域とする)は、設定により 250 kHz までの周波数域を録音可能で、両調査地ともに 2015 年度のみ実施した。積丹では 250 kHz、室蘭では 100 kHz を録音周波数域の上限に設定した。

狭帯域では、アンプ: Aquafeeler III (AquaSound, Japan)、水中マイク: AQH-020、

AUSOMS-mini(ともに AquaSound, Japan)、レコーダー：PCM-M10(Sony, Japan)を使用した。サンプリング周波数は 48 kHz、受波感度は-193dB (re 1V/ μ Pa)であり、ハイパスフィルタを 2 kHz、バンドパスフィルタを 0 kHz – 20 kHz、ゲインを 50 dBに設定して録音を行った。広帯域では、アンプ：Aquafeeler III (AquaSound, Japan)、水中マイク：AQH-200(AquaSound, Japan)、レコーダー：EZ7510(NF CORPORATION, Japan)を使用した。サンプリング周波数は積丹で 500 kHz、室蘭で 200 kHz であり、両調査地ともに受波感度は-220dB(re 1V/ μ Pa)、ハイパスフィルタを 2 kHz、バンドパスフィルタを 0 kHz – 200 kHz、ゲインを 50 dBに設定した。

船のモーター音が雑音となるため、船を移動させる必要のあった「船との並走」時の音声は録音できなかった。さらに、空中行動は群れ内の 1 頭から数頭のみが示す行動であり、その個体の音を特定することが不可能なため、空中行動時の音声は分類しなかった。音声採取は、行動観察と並行して実施した。カマイルカの群れに遭遇次第追跡し、群れから 20 m~200 m の距離に接近して船のエンジンを停止した。続いて船上から水深約 3 m に水中マイクを設置し、録音を開始した。群れが船から離れた場合は水中マイクを回収して追跡を再開し、群れに接近したのち再度録音を行った。調査中に他種鯨類は観察されなかったため、録音された音声はすべてカマイルカから発されたものとした。

3) 音声解析

録音した音声データは、音声解析ソフト Raven Pro 1.4(Cornell Laboratory of Ornithology, NY)を用いて高速フーリエ変換し、ソナグラム化した。FFT は狭帯域では 256 ポイント、広帯域では 2248 ポイントに設定し、オーバーラップは狭帯域、広帯域ともに 50%とした。ソナグラムの視覚的な特徴と ICI の測定値に基づき、音声をパルス性の音声(EC・BP)とトナル性の音声(WH)に分類した。パルス性の音声は ICI の測定値から、EC と BP の 2 種類に分類した。ICI \geq 10 msの音声を EC、ICI<10 msの音声を BP と定義した[24, 52]。さらに、複数の BP が特定の順番で組み合わせられたものを BP シリーズ(以下、BPS とする)と定義し分類した[16, 21, 38, 52]。

分類した各種音声のうち、信号対雑音比が 6 dB以上で音の始まりと終わりが明瞭かつ重複のない音声について、音響学的特性を測定した。周波数に関する測定項目は Low Frequency(kHz)/High Frequency(kHz)/Peak Frequency(kHz)/Bandwidth(kHz)の 4 項目である。Low Frequency と High Frequency はそれぞれ一つの音声における周波数の最低値と最高値を表す。Peak frequency は一つの音声において最も音圧レベルが高い時点での周波数を表す。Bandwidth は High frequency の値から Low Frequency の値を引いたもので、音声の帯域幅(周波数域)を表す。時間に関わる測定項目は duration(s)/single click duration(ms)/ICI(ms)の 3 項目である。duration は音声の終了時間から開始時間を引いたもので、音声の持続時間を表す。single click duration は、EC における 1 本のクリック音(パルス)の持続時間を表す。ICI は 1 本 1 本のパルスの間隔を表す。これ以外に、発声率(%)/ICI 動向/BPS の構成波形数(個)の 3 項目を算出した。発声率は総録音時間に対する音声の総発声時間の割合を表す。ICI 動向は、一つの音声中での ICI 値の変動傾向を表し、増加/減少/両方向(=増減する)/変化なしの 4 種類に分類した。BPS の構成波形数は、BPS が何個の単体 BP から構成されるのかを表す。音声の種類ごとの測定項目を表 1 に、各測定項目の図解を図 5(a,b)に示す。

表 1. EC/BP/BPS /WH における測定項目

音声の種類	周波数に関わる測定項目	時間に関わる測定項目	その他の測定項目	参考文献
EC	<ul style="list-style-type: none"> • Low frequency (kHz) • High frequency (kHz) • Peak frequency (kHz) • Bandwidth (kHz) 	<ul style="list-style-type: none"> • duration (s) • single click duration (ms) • ICI (ms) 	なし	[16]
BP	<ul style="list-style-type: none"> • Low frequency (kHz) • High frequency (kHz) • Peak frequency (kHz) • Bandwidth (kHz) 	<ul style="list-style-type: none"> • duration (s) • ICI (ms) 	<ul style="list-style-type: none"> • 発声率 (= BPの総発声時間 /総録音時間 : %) • ICI動向 (増加 / 減少 / 両方向 / 変化なし) 	[16, 52]
BPS	なし	<ul style="list-style-type: none"> • duration (ms) 	<ul style="list-style-type: none"> • 構成波形数 	[52]
WH	<ul style="list-style-type: none"> • Low frequency (kHz) • High frequency (kHz) • Peak frequency (kHz) 	<ul style="list-style-type: none"> • duration (ms) 	<ul style="list-style-type: none"> • 発声率 (= WHの合計発声時間/総録音時間 : %) 	[4]

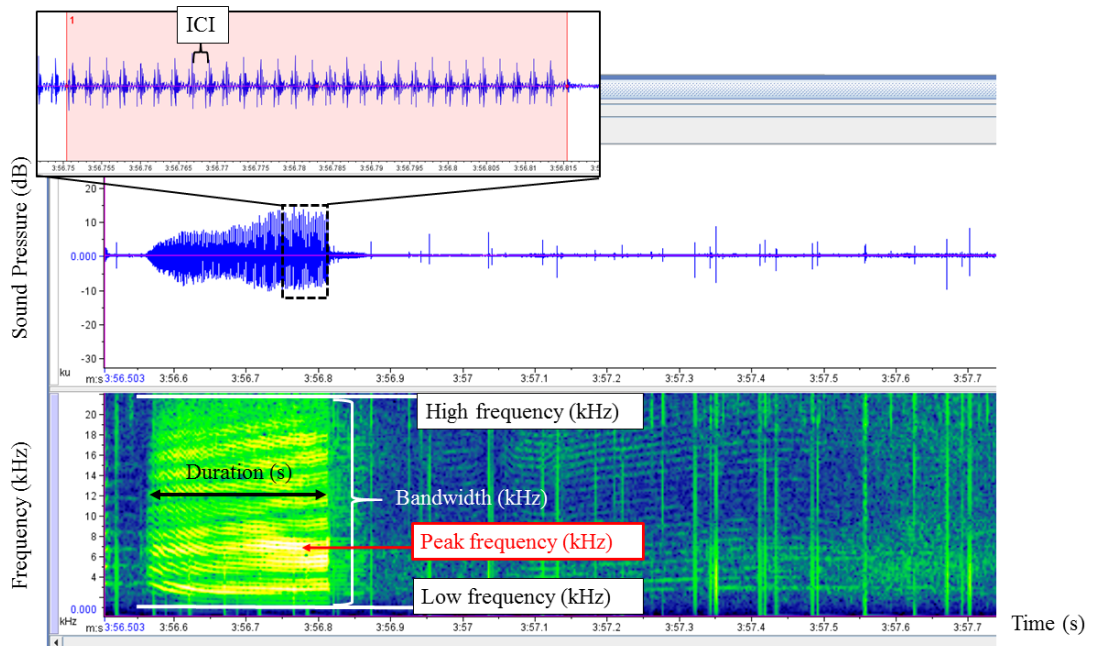


図 5 (a). 測定項目図解 (BP を例に)

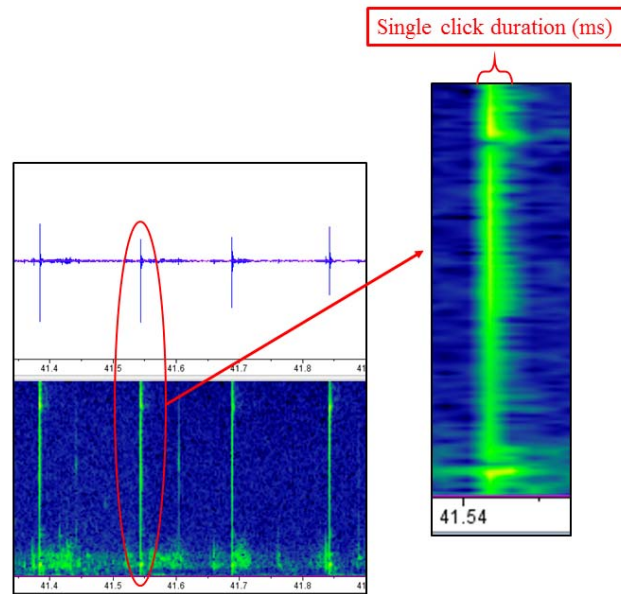


図 5 (b). single click duration の図解

4) 結果の比較方法

① 調査地間比較

(a) 狭帯域レコーディング

積丹における 2014 年～2016 年の調査で得た 3 年度分の狭帯域測定データと、室蘭における 2015 年と 2016 年の調査で得た 2 年度分の狭帯域測定データを用いて、積丹 vs 室蘭の調査地間比較を行った。EC/BP/BPS/WH すべての測定結果を比較した。

(b) 広帯域レコーディング

積丹と室蘭における 2015 年の調査で得た広帯域測定データを用いて、積丹 vs 室蘭の調査地間比較を行った。広帯域には WH が記録されなかったため、EC/BP/BPS の 3 種類の測定結果を比較した。また、積丹と室蘭では録音周波数域が異なるため、周波数に関する測定項目の比較は行われなかった。

② 年度間比較

(a) 積丹

積丹における 2014 年～2016 年の調査で得た 3 年度分の狭帯域測定データを用いて、2014 vs 2015 vs 2016 の年度間比較を行った。EC/BP/BPS/WH 全ての測定結果を比較した。

(b) 室蘭

室蘭における 2015 年と 2016 年の調査で得た 2 年度分の狭帯域データを用いて、2015 vs 2016 の年度間比較を行った。2015 年度の狭帯域データには測定可能な音質の EC と WH が記録されていなかったため、BP/BPS の 2 種類の測定結果を比較した。

③ 行動間比較

行動観察データと音声データの記録時間を照合できた積丹と室蘭の 2016 年度狭帯域データを用いて、EC/BP/BPS/WH 全ての測定結果を 3 種類の行動(採餌/休息/移動)間で調査地別に比較し、音声の行動特異性を分析した。

5) 統計分析

本研究における統計分析には、4Steps エクセル統計(柳井久江著、オーエムエス出版)付属のアドインソフト Statcel4 を使用した。

調査地間での行動の持続時間比較は、マンホイットニーの U 検定を用いて統計分析を行った。BP と WH の発声率はカイ二乗検定を用いて統計分析を行った。調査地間比較と室蘭の年度間比較においては、スチューデントの t 検定、ウェルチの t 検定、マンホイットニーの U 検定を用いて統計分析を行った。行動間比較と積丹の年度間比較においては、クラスカル・ウォリス検定、Steel-Dwass 法、一元配置分散分析、Tukey-Kramer 法を用いて統計分析を行った。

いずれの統計分析も、 $p < 0.05$ を統計学的有意差ありとした。

Ⅲ. 結果

1. 調査結果の概要

積丹では、2014年～2016年の3年間の調査において26日間カマイルカと遭遇し、2,979分間(49.7時間)の行動撮影データと548分間(9.1時間)の音声データを得た。室蘭では、2015年と2016年の2年間における5日間の調査のうち全調査日でカマイルカと遭遇し、1,428分間(23.8時間)の行動撮影データと416分間(6.9時間)の音声データを得た。

2016年度の積丹調査は4/23～6/19の期間中で19日間行い、カマイルカとの遭遇率(遭遇日/全調査日)は47.4%(9日/19日間)であった(表2)。遭遇月は5月に集中しており(5月の遭遇率:81.8%、9日/11日間)、4月と6月には一度も発見することができなかった。遭遇時間帯を午前(12時まで)と午後(12時以降)に分類すると、午前の遭遇が3日間、午後の遭遇が3日間、午前午後いずれも遭遇した日が3日間であった。天候別の遭遇率は、晴れの日が62.5%(5日/8日間)、曇りの日が57.1%(4日/7日間)、雨の日が0%(0日/4日間)であった。積丹では、最小で4頭～5頭、最大で約150頭から構成される群れが観察された。亜集団は2頭～3頭から構成されることが多かったが、約15頭～30頭で小グループを形成していることもあった。また、採餌/休息/移動/船との並走/空中行動全ての行動が観察された。

一方、2016年度の室蘭調査は、7/8、7/20、7/22、8/11の4日間で行い、カマイルカとの遭遇率は100%であった(表3)。室蘭では、最小10頭～50頭、最大約200頭から構成される群れが観察された。多くの群れで、2頭～5頭から成る亜集団を構成していた。また、積丹と同様に採餌/休息/移動/船との並走/空中行動全ての行動が観察された。

調査シートへの記録を行った2016年度の両調査地における調査結果に関して、各行動が観察された時間帯を一覧にまとめた(表4、表5)。また、調査地間で行動セクションの持続時間の比較分析を行った(図6～図9)。

表 2. 2016 年度積丹調査時の遭遇データ

月/日	便	遭遇/ 音声採取 の有無	出港 時刻	帰港 時刻	天候	波の高さ (m)	群れ サイズ	サブ グループ サイズ	行動	活動範囲
4/23	1	×/×	12:50	14:00	雨	2~3	—	—	—	—
	2	×/×	14:20	16:00	晴れ	2~3	—	—	—	—
4/24	1	×/×	8:23	9:19	晴れ	1.5	—	—	—	—
	2	×/×	15:23	17:00	晴れ	1.5	—	—	—	—
4/27	1	×/×	6:45	8:55	晴れ	0.5	—	—	—	—
	2	×/×	9:45	12:15	晴れ	0.5	—	—	—	—
	3	×/×	13:55	16:10	晴れ	0.5	—	—	—	—
4/30	1	×/×	8:50	11:43	晴れ	0.5	—	—	—	—
5/3	1	○/○	14:00	15:45	曇り	0.5~1.0	10~20	2~3	採餌・休息・移動 ・空中行動	幌武意 →積丹岬
5/4	1	○/○	10:15	12:00	曇り	1.0~1.5	10~20	2~3	採餌・移動・船との並走	マッカ岬 →積丹岬
	2	○/○	14:15	16:30	曇り	0.5~1.0	10~20	2~5	採餌・移動・ 船との並走・空中行動	積丹岬 →幌武意
5/5	1	○/○	8:50	10:40	曇り	1.0~1.5	20~50	2~5	採餌・移動・船との並走	積丹岬 →マッカ岬
	2	○/○	14:00	16:15	曇り	1.0~1.5	50~100	2~5	採餌・移動	マッカ岬 →積丹岬
5/6	1	×/○	8:30	11:03	曇り	1.0~1.5	—	—	—	—
	2	○/○	15:00	15:55	曇り	0.5~1.0	150	3~20	採餌・移動・船との並走	マッカ岬
	3	○/○	16:23	18:00	曇り	0.5~1.0	50	3~10	採餌・移動・船との並走	積丹岬
5/8	1	×/×	8:30	11:45	曇り	1.0~1.5	—	—	—	—
5/11	1	×/×	7:45	10:00	雨	1.0~1.5	—	—	—	—
	2	×/○	13:30	16:30	雨	1.5	—	—	—	—
5/14	1	○/○	10:09	11:50	晴れ	0~0.5	4~5	2	移動・船との並走・採餌・休息	幌武意 →マッカ岬
	2	×/×	15:40	18:00	晴れ	0~0.5	—	—	—	—
5/18	1	○/○	6:47	13:30	晴れ	0.5~2.0	50~100	15~30	移動・船との並走・採餌	美国→積丹
5/21	1	○/○	8:22	12:10	晴れ	0.5	10~20	2~3	採餌・移動	幌武意 →積丹岬
	2	×/×	13:51	15:30	晴れ	0.5	—	—	—	—
	3	×/×	16:41	18:30	晴れ	0.5	—	—	—	—
5/22	1	○/○	8:24	11:40	晴れ	0.5~1.0	50~100	2~5	移動・採餌	マッカ岬 →美国
	2	○/○	16:30	18:40	晴れ	0.5~1.0	12~20	2~3	船との並走	幌武意 →積丹岬
5/28	1	×/×	8:30	13:00	晴れ	0.5	—	—	—	—
	2	○/○	12:00	17:30	晴れ	0.5	50~70	2~5	採餌・休息	マッカ岬 →美国
6/3	1	×/×	14:00	14:40	雨	0.5	—	—	—	—
6/5	1	×/×	9:15	10:53	晴れ	1.5	—	—	—	—
	2	×/×	16:40	18:30	晴れ	0.5	—	—	—	—
6/8	1	×/×	9:43	12:00	雨	0.5~1.0	—	—	—	—
6/19	1	×/×	8:20	11:15	曇り	0~0.5	—	—	—	—
	2	×/×	14:00	17:00	曇り	0~0.5	—	—	—	—

着色した便では、カマイルカと遭遇し音声採取を行った。

表 3. 2016 年度室蘭調査時の遭遇データ

月/日	便	遭遇/ 音声採取 の有無	出港時刻	帰港時刻	天候	波の高さ (m)	群れ サイズ	サブ グループ サイズ	行動
7/8	1	○/○	7:50	14:00	曇のち 晴れ	0.5~1.0	10~50	2~3	採餌・移動・休息・ 船との並走・空中行動
7/20	1	○/○	7:43	13:15	曇り	0~0.5	20~70	2~3	採餌・移動・休息・空中行動
7/22	1	○/○	7:33	11:50	曇り	1.0~1.5	10~50	3~5	採餌・休息
8/10	1	○/○	7:45	13:15	晴れ	0~0.5	150~200	2~3	採餌・移動・休息・ 船との並走・空中行動

表 4. 2016 年度積丹調査時の各行動を記録した時間帯

月/日	調査時間帯	採餌	休息	移動	船との並走	空中行動
5/3	14:00~15:45	14:08~14:42	14:40~14:55			15:13
		15:07~15:17				
5/4	10:15~12:00	10:47~11:01		11:21~11:33	11:21~11:32	11:32
	14:15~16:30	15:23~16:10		14:34~15:16	14:51~14:58	15:29
					16:10~16:20	
5/5	8:50~10:40	9:47~10:40		9:27~9:28	9:09~9:25	
	14:00~16:15	14:22~14:40		14:30~14:52		
			15:08~15:30			
5/6	9:00~11:50		10:20~10:28			
	15:00~18:00	15:55~16:02		15:51~16:00	15:51~16:00	
			16:38~17:37		17:00~17:02	17:33~17:34
5/14	10:09~11:50	10:20~10:25		10:14~10:20	10:50~10:52	
		11:14~11:20				
5/18	6:47~13:30	7:37~7:41		7:27~7:37	7:17~7:26	10:25
		8:10~9:08		7:52~8:09	7:33~7:37	10:34
		9:15~10:18		8:25~8:27	7:41~7:45	11:53
		10:30~11:10		9:07~9:13	8:55~8:58	
		11:13~11:14		10:10~10:20	9:08~9:13	
		11:20~12:10		11:11~11:13	10:29~10:30	
				11:15~11:19	10:34~10:41	
5/21	8:22~12:10	10:37~11:40			11:37~11:40	
	13:51~15:30					
	16:41~18:30					
5/22	8:24~11:40	10:37~11:40		11:28~11:32		
	16:30~18:40				16:40~18:05	
5/28	8:30~12:00	11:40~11:52				
		15:11~15:31	15:18~15:21	16:06~16:16		
	13:00~17:00	15:33~15:40		16:28~16:29		
		16:17~16:30				

表 5. 2016 年度室蘭調査時の各行動を記録した時間帯

月/日	調査時間帯	採餌	休息	移動	船との並走	空中行動
7/8	7:50~14:00	9:00~9:02	12:51~13:37	8:45~8:54	8:54~8:55	8:55
		9:12~9:15		9:05~9:11	9:17~9:18	
		9:25~9:34		9:16~9:17	9:44	
		10:03~10:05		9:41~9:43	11:27	
		10:55~11:13		11:36~11:39	12:03	
		11:30~11:35		11:59~12:05		
		11:46~11:50		12:13~12:14		
		11:56~11:59				
		12:03~12:11				
		12:16~13:22				
7/20	7:43~13:15	8:13~8:30	8:33~8:42	8:17~8:19	8:54~8:55	
		8:44~8:45	8:53~9:34	8:43~8:44	9:17~9:18	
		10:35~12:19		10:34~10:41	9:44	
				11:55~11:56	11:27	12:03
7/22	7:33~11:50		8:20~8:30			
			9:33~9:56			
8/11	7:45~13:15	8:15~9:45	10:41~10:45	8:15~8:16	9:00	9:03
		10:05~10:28	10:50~10:52	8:26~8:30	9:40~9:41	
		10:39~10:40	10:54~11:06	9:36~9:40		
		10:55~11:00	12:21~12:39	9:42~9:59		
				10:16~10:19		
				10:29~10:39		
				10:47~10:49		
				10:51~10:54		
		11:07~11:12				
		11:24~11:29				
		11:49~12:01				

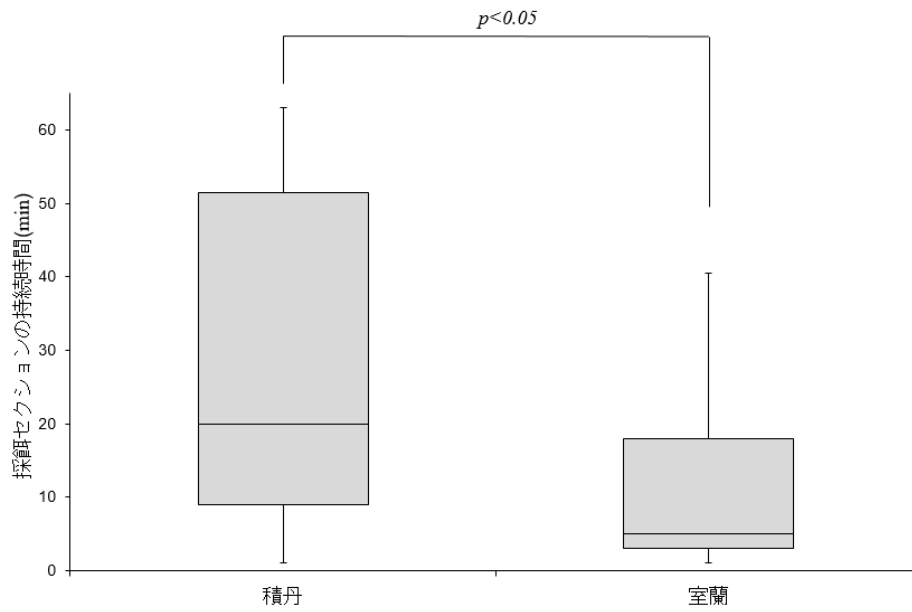


図 6. 積丹と室蘭における採餌セクションの持続時間の比較

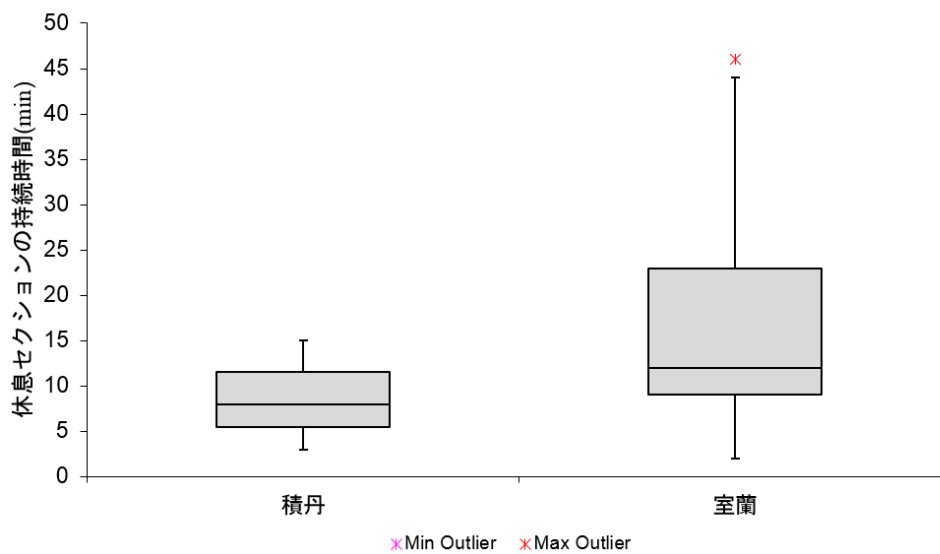


図 7. 積丹と室蘭における休息セクションの持続時間の比較
(統計分析は未実施)

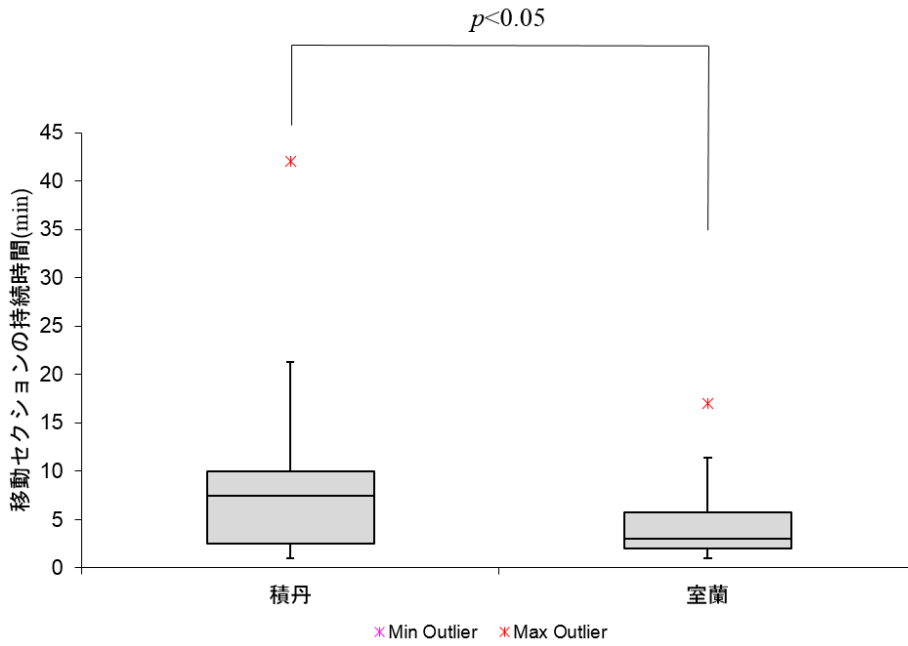


図 8. 積丹と室蘭における移動セクションの持続時間の比較

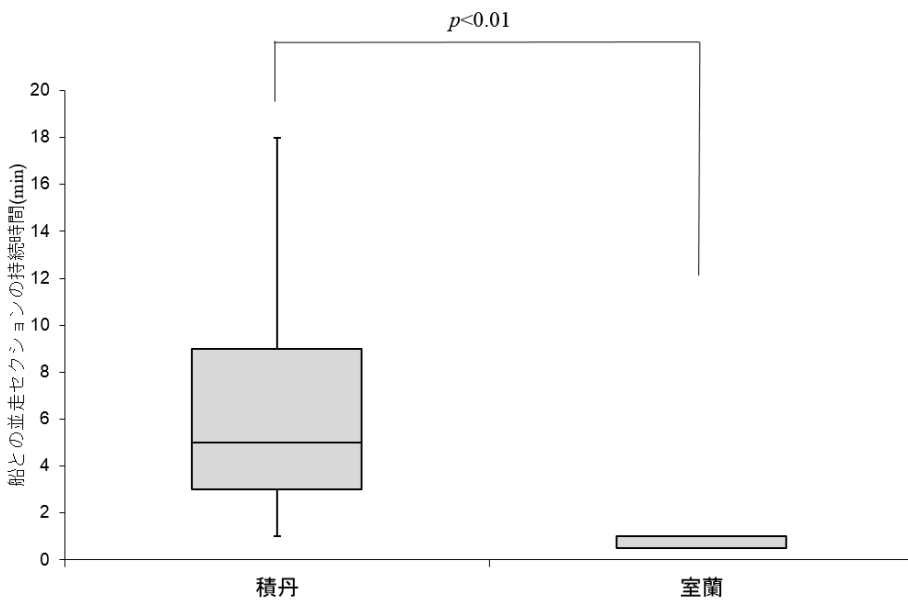


図 9. 積丹と室蘭における船との並走セクションの持続時間の比較

※外れ値(積丹：85.0)を除く

2. 2016 年度におけるカマイルカの行動観察結果

1) 採餌(forage)

積丹と室蘭ともに、全ての遭遇日において採餌行動が観察された(表 4、表 5)。両調査地に見られた共通の特徴として、採餌中のカマイルカは背部をアーチ状に曲げ、飛沫をあげながら深く潜水するような行動を示した。多くの場合、群れの中で 2 頭~10 頭ほどの亜集団を形成し、亜集団単位では同方向に、群れ全体では様々な方向に潜水していた。亜集団単位ではタイミングの合った潜水を行っていることが多かったが、群れ全体の潜水タイミングはばらばらであった。採餌から移動行動へと移り変わる際は、群れの数頭が採餌の潜水様式をやめ、速度をあげて移動をはじめ、それに続いて群れ全体が移動に移行した。

採餌セクションにおける持続時間の平均値(±SD)は積丹が 29.3±22.9 min、室蘭が 21.8±34.2 min であった。持続時間の外れ値(室蘭：66.0, 90.0, 114.0)を除いた調査地間での統計分析の結果、積丹が有意な高値を示した($p<0.05$)(図 6)。

① 積丹におけるカマイルカの採餌

2016 年度の 9 日間の調査から、23 回の採餌セクションを記録した(表 4)。積丹では、群れが広範囲(約 600 m~800 m の範囲)に点在し、やや穏やかに潜水しながら採餌する場合(図 10 a)と、比較的狭い範囲(約 200 m 以内)に 20 頭~50 頭の群れが集まり、活発に潜水と浮上を繰り返して採餌する場合(図 10 b,c)が見られた。また、沿岸から 1 km 以内で採餌していることもあった。

積丹において、海鳥(カモメ, *Larus canus*、ウミネコ, *Larus crassirostris*、ハシボソミズナギドリ, *Puffinus tenuirostris* など)が採餌する鳥山の近くで、カマイルカがともに採餌する様子を 3 セクション記録した(5/4、5/5、5/6)(図 10 d)。海鳥とイルカは、ともに採餌場所を少しずつ移動しながら魚群を追っている様子であった。海鳥は多くの場合、魚群が水面へ上がって来るまで水面で待機していた。積丹では 1 か所での採餌時間が長い傾向があった(図 6)。

積丹のカマイルカが採餌していた魚種は不明であるが、鳥山とともに採餌

していた際の水面には、イカナゴ(*Puffinus tenuirostris*)が観察された。さらに、カマイルカの出現時期である毎年4月～6月は、積丹周辺ではイカナゴの漁期であり、その漁獲量も多い[28]。

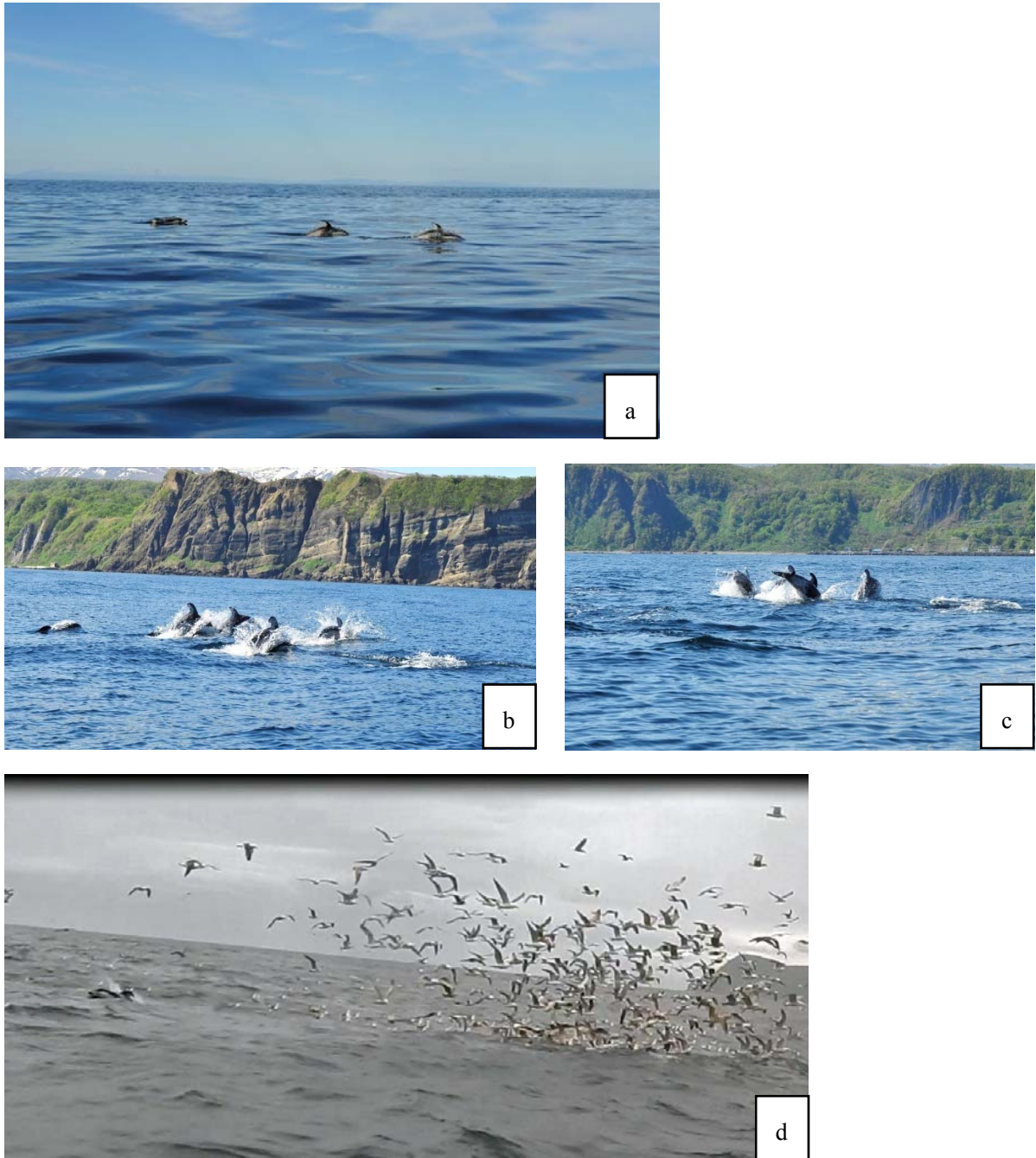


図 10. 積丹におけるカマイルカの採餌

- (a) 広範囲に点在した採餌
- (b,c) 狭範囲での活発な採餌
- (d) 鳥山での採餌

② 室蘭におけるカマイルカの採餌

2016年度の4日間の調査から、17回の採餌セッションを記録した(表5)。室蘭では、群れが広範囲(約600m~800m)に点在して採餌する様子が多くみられた。積丹とは異なり、調査中に海鳥が集まって採餌をしている様子やイルカが鳥山の中で採餌を行う様子は一度も観察されなかった。

8/11の調査では、最初は10頭~20頭で採餌していた群れに亜集団が合流し、最終的には約200頭から構成される大型の群れで採餌を行っていた(図11 a,b)。7/20の調査では、15頭~20頭の集団がタイミングを合わせ、方向を頻繁に変えて激しく潜水しており、室蘭の調査における最も活発な採餌が観察された(10:35~11:10)(図11 c,d)。この集団を発見した当初からこのような激しい採餌が観察されたが、約20分後から活発度が低下し、約30分後には穏やかな採餌へと移行していった。

室蘭のカマイルカは、7/22以外の全調査日において採餌と移動を繰り返しており、一か所での採餌時間が短い傾向があった(図7)。

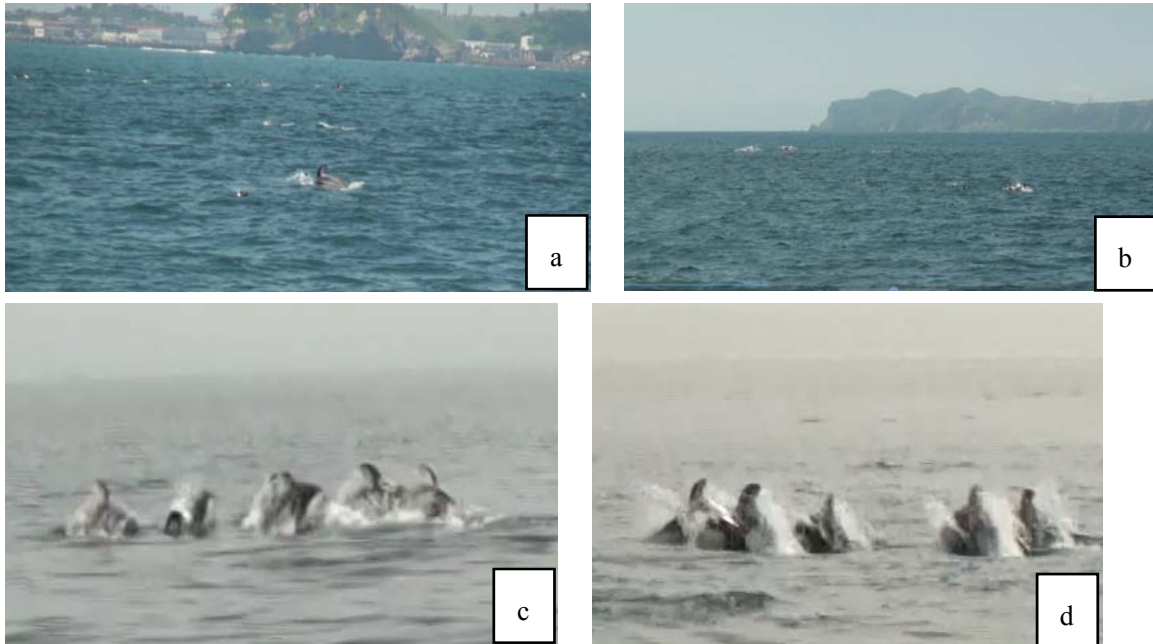


図11. 室蘭におけるカマイルカの採餌

(a,b) 大群での採餌(カマイルカが潜水する場所は白い飛沫があがっている)

(c,d) 約20頭での活発な採餌

2) 休息(rest)

積丹では9日間の調査のうち3日間で3回の休息セクションを、室蘭では4日間の調査の全日で9回の休息セクションをそれぞれ記録した(表4、表5)。休息行動の特徴は両調査地で共通していた。休息セクションにおける持続時間の平均値(±SD)は積丹が 8.7 ± 6.0 min、室蘭が 18.3 ± 15.7 minであった(統計分析は未実施)(図7)。

休息中のカマイルカは亜集団単位で集まり、飛沫が上がらないほどゆっくりと浅い潜水と浮上を繰り返しており、背びれのみを水面から出していた(図12、図13 a,b)。亜集団全体は非常にゆっくりと同一方向へ移動し、潜水と浮上のタイミングは亜集団内でほぼ同調していた。亜集団サイズは積丹(2頭~10頭)よりも室蘭(10頭~20頭)の方が多い傾向があった。休息中の群れに船を近づけると、明らかな逃避(もしくは移動)行動は示さなかったが、亜集団は休息を維持しながら少しずつ船から離れていった。この特徴は特に室蘭で顕著に見られた。



図12. 積丹におけるカマイルカの休息



図13(a,b). 室蘭におけるカマイルカの休息

3) 移動(travel)

積丹では9日間の調査のうち7日間、室蘭では4日間の調査のうち3日間で移動行動を記録した(表4、表5)。両調査地ともに、移動中の群れは2頭~

5頭の亜集団を形成し、群れ全体が同一方向へ進んでいた。移動セクションにおける持続時間の平均値(±SD)は積丹が9.4±9.9 min、室蘭が4.3±3.8 minであり、調査地間での統計分析の結果、積丹が有意な高値を示した($p<0.05$)(図8)。

移動スピードは各移動セクションで様々であったが、セクション内での群れ全体の移動スピードはほぼ同じであるように見えた。高速での移動時は全身を水面から出し、飛沫をあげて激しく浮上することが多く、低速での移動時は背びれで水面を割くように、尾びれ以外の背部を水面に出して泳いでいた。

① 積丹におけるカマイルカの移動

2016年度の9日間の調査から、18回の移動セクションを記録した(表4)。積丹では、沿岸に沿った平行の移動が多くみられた。移動方向は、積丹岬から美国漁港方面への西から東の移動と、美国漁港から積丹岬方面への東から西の移動に大別され、沖への移動はあまり見られなかった(図14)。本研究では、移動する群れの追跡は積載燃料の関係で積丹岬から美国漁港の範囲(約30 km)で行った。そのため、積丹以西、美国以東におけるカマイルカの移動ルートを調査することはできなかった。

移動中の群れは進行方向に長い隊列を組むことが多く、移動の方向を途中で変えることなく、群れ全体が沿岸に沿って一方向に進んでいた(図15 a,b)。また、移動中の群れが調査船を発見すると、船との並走行動に移行することが多かった。



図 14. 積丹における移動方向のイメージ(国土地理院の地理院地図電子版)

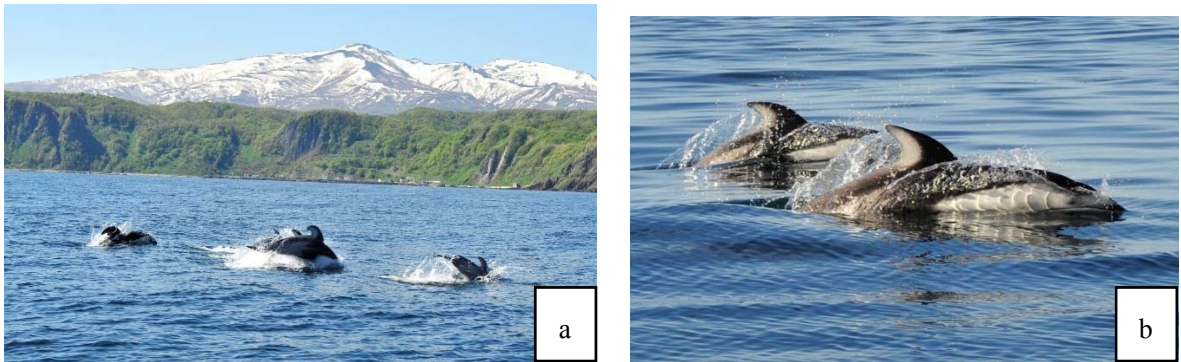


図 15(a,b). 積丹におけるカマイルカの移動

② 室蘭におけるカマイルカの移動

2016年度の4日間の調査から、22回の移動セクションを記録した(表5)。室蘭では、噴火湾内を周るような移動が多く観察され、積丹のような東西にパターン化した移動方向の傾向はみられなかった。

室蘭では大型の散在した群れで移動し、採餌場所を移すための移動が多くみられた。移動方向は頻繁に変化し、群れの数頭が移動方向を変えると、次第に群れ全体がその方向へ進路を変えた。特に8/11は、150頭以上の大群が広範囲(~800 m)に散らばり、頻繁に方向を変えながら移動していた(図16)。



図16. 室蘭におけるカマイルカの移動

4) 船との並走(boat chase)

積丹では9日間の調査のうち6日間、室蘭では4日間の調査のうち3日間で船との並走行動を記録した(表4、表5)。並走するカマイルカは船尾波に乗って泳ぎ、しばしば船首や船の側面に近づいて、水面から船上の人間を確認するかのように体を傾けて目を上方に向けた。

船との並走セクションにおける持続時間の平均値(±SD)は積丹が 11.1 ± 20.8 min、室蘭が 0.71 ± 0.26 minであった。持続時間の外れ値(積丹:85.0)を除いた調査地間での統計分析の結果、積丹が有意な高値を示した($p < 0.01$)(図9)。

① 積丹におけるカマイルカの船との並走

2016年度の9日間の調査から、15回の並走セクションを記録した(表4)(図17 a~c)。積丹では並走時間が長く、一度に並走する個体数が多い傾向があり、特に5/21は約1時間半の並走を記録した。5/21に観察した約20頭の群れは、調査船を発見するとすぐに並走をはじめ、船から1 m以内に近づいたり、10 mほど離れたりすることを繰り返し、船を止めると進行方向へ去っていったが、数頭は船が止まっていることに気づくと引き返し、30秒ほど船の周囲に留まった。

積丹では、イルカの移動方向と調査船の進行方向が同じであった場合のみ並走がみられ、移動する群れと逆方向へ向かう船に並走することはなかった。

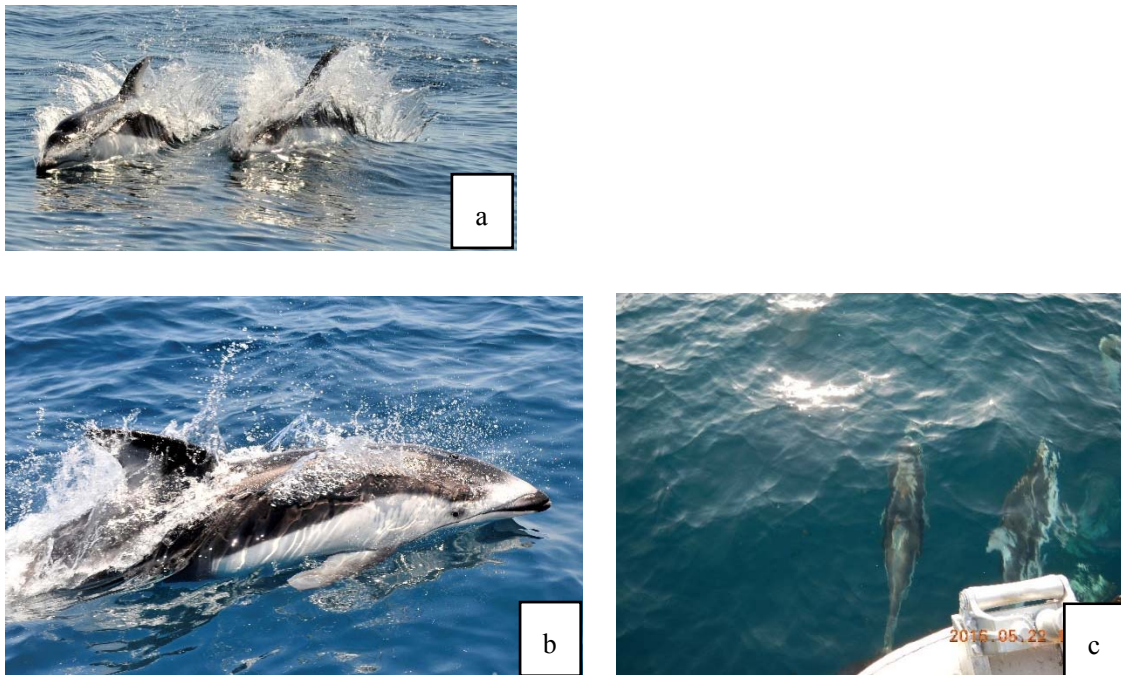


図 17(a~c). 積丹におけるカマイルカの船との並走

② 室蘭におけるカマイルカの船との並走

2016年度の4日間の調査から、12回の並走セクションを記録した(表5)。室蘭では、並走時間が短く一度に並走する個体数が少ない(4頭以下)傾向があった。12回の並走セクション全てが数十秒から1分弱と非常に短く、イルカは船の横や下を数回通り抜けるとすぐに離れていった。

5) 空中行動(surface active)

積丹では9日間の調査のうち3日間で6回、室蘭では4日間のうち2日間で2回の空中行動を記録したが、他の行動と比較すると頻度は少なかった(表4、表5)。空中行動の持続時間は極めて短いため、各調査地におけるセクションの持続時間を比較することはできなかった。両調査地ともに4頭以上の空中行動は観察されず、全て1頭から3頭と少数で行われており、1分以上この行動が続くことはなかった。

積丹では、1頭が9回連続でサイドスラップをする様子や、2頭がタイミングを揃えて垂直ジャンプする様子を記録した(図18 a~c)。室蘭では、1頭が垂直ジャンプをしながら陰茎を露出している様子を記録した。

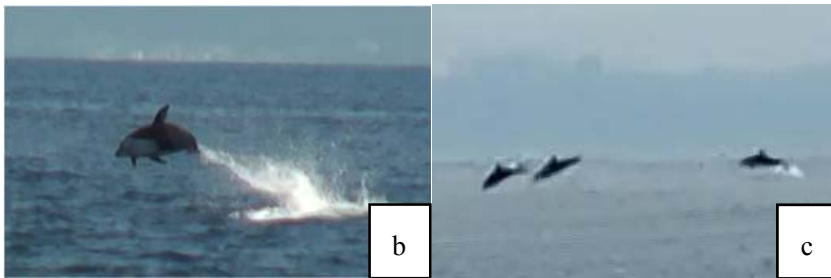


図 18. 積丹で観察された空中行動

(a) サイドスラップ

(b,c) ハイジャンプ

3. 音声解析の結果

1) EC

積丹では2014年～2016年の3年間で、狭帯域は488個、広帯域(2015年度のみ)は11個のECを測定した。室蘭では2015年と2016年の2年間で、狭帯域は132個、広帯域(2015年度のみ)は18個のECを測定した。ECは両調査地とも頻繁に記録されたが、音の始まりと終わりが定められないものや重複するものが多く、測定可能なECは少なかった。ソナグラム上には調査地間、行動間および年度間における違いはみられなかった。

狭帯域レコーディングにおいては、多くのECが狭帯域での録音可能な周波数域(上限：22.1 kHz)以上に達していた。

積丹と室蘭で記録されたECのソナグラムの一例を図19(a,b)と図20(a,b)に示す。

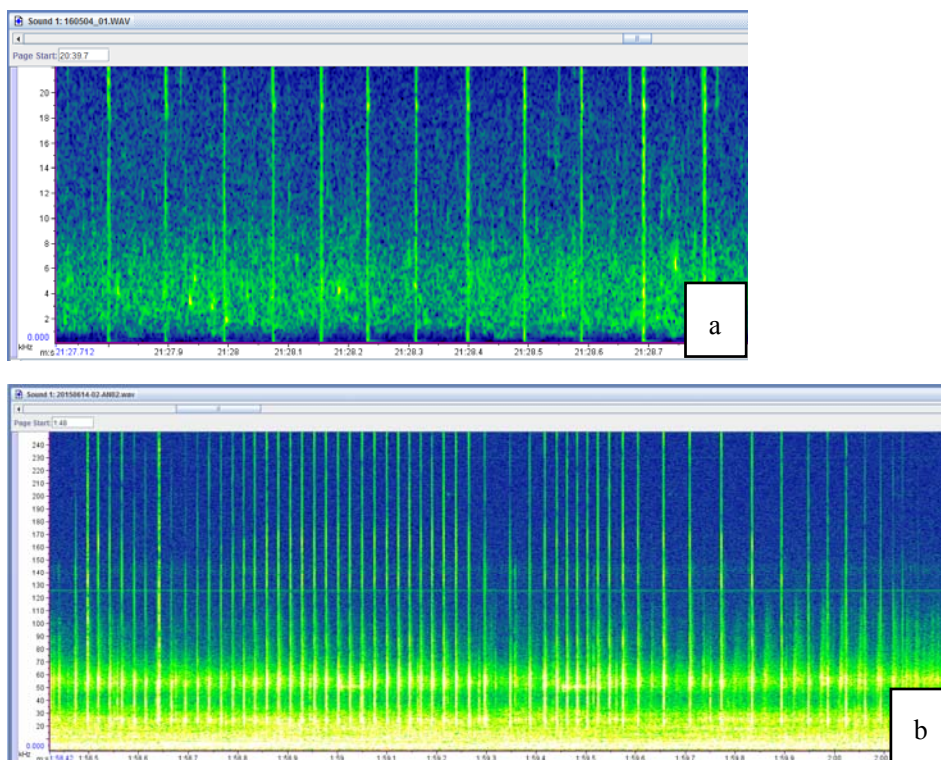


図19. 積丹で記録されたECのソナグラム

(a) 狭帯域(～22.1 kHz)に記録されたEC

(b) 広帯域(～250 kHz)に記録されたEC

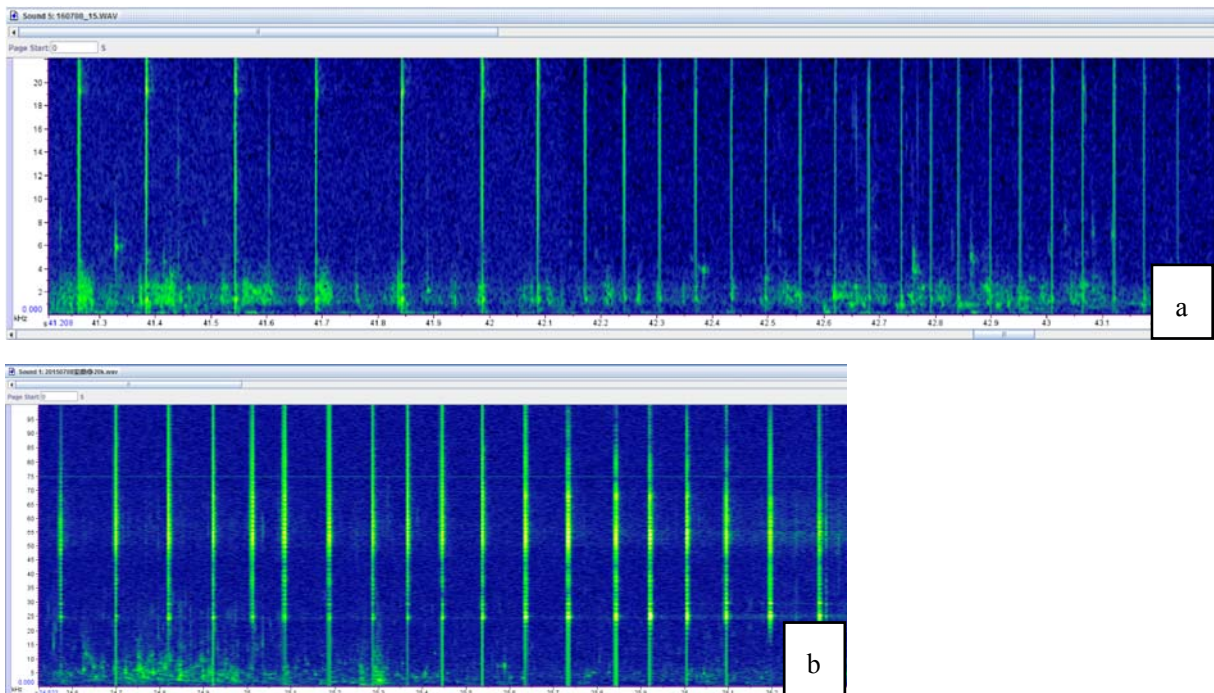


図 20. 室蘭で記録された EC のソナグラム

- (a) 狭帯域 (～22.1 kHz)に記録された EC
- (b) 広帯域 (～100 kHz)に記録された EC

2) BP

積丹では 2014 年～2016 年の 3 年間で、狭帯域は 10,991 個、広帯域(2015 年度のみ)は 1,287 個の BP を測定した。室蘭では 2015 年と 2016 年の 2 年間で、狭帯域は 5,305 個、広帯域(2015 年度のみ)は 420 個の BP を測定した。両調査地ともに、BP は最も多く記録された音声であった。BP は非常に多種多様で、持続時間が長いもの・短いもの、ソナグラム上に視覚化された模様が横じま・もや状・帯状・EC 様のものなどがあり、狭帯域では多くの BP が録音可能な周波数域(上限：22.1 kHz)以上に達していた。積丹と室蘭で記録された BP のソナグラムの一例をそれぞれ図 21(a～e)と図 22(a～d)に示す。

BP は、ICI によってソナグラム上の模様が異なっていた(図 23、図 24)。ICI が一つの BP 内でどのように変化したかを増加/減少/両方向/変化なしに分類すると、積丹(N = 902)では増加：27.6%(249 個)、減少：6.5%(59 個)、両方向：13.6%(123 個)、変化なし：52.2%(471 個)、室蘭(N = 532)では増加：24.8%(132 個)、減少：4.3%(23 個)、両方向：8.8%(47 個)、変化なし：62.1%(330 個)で

あった。このように、両調査地ともに ICI が変化しない BP が最も多く、減少する BP が最も少ないという結果となった。

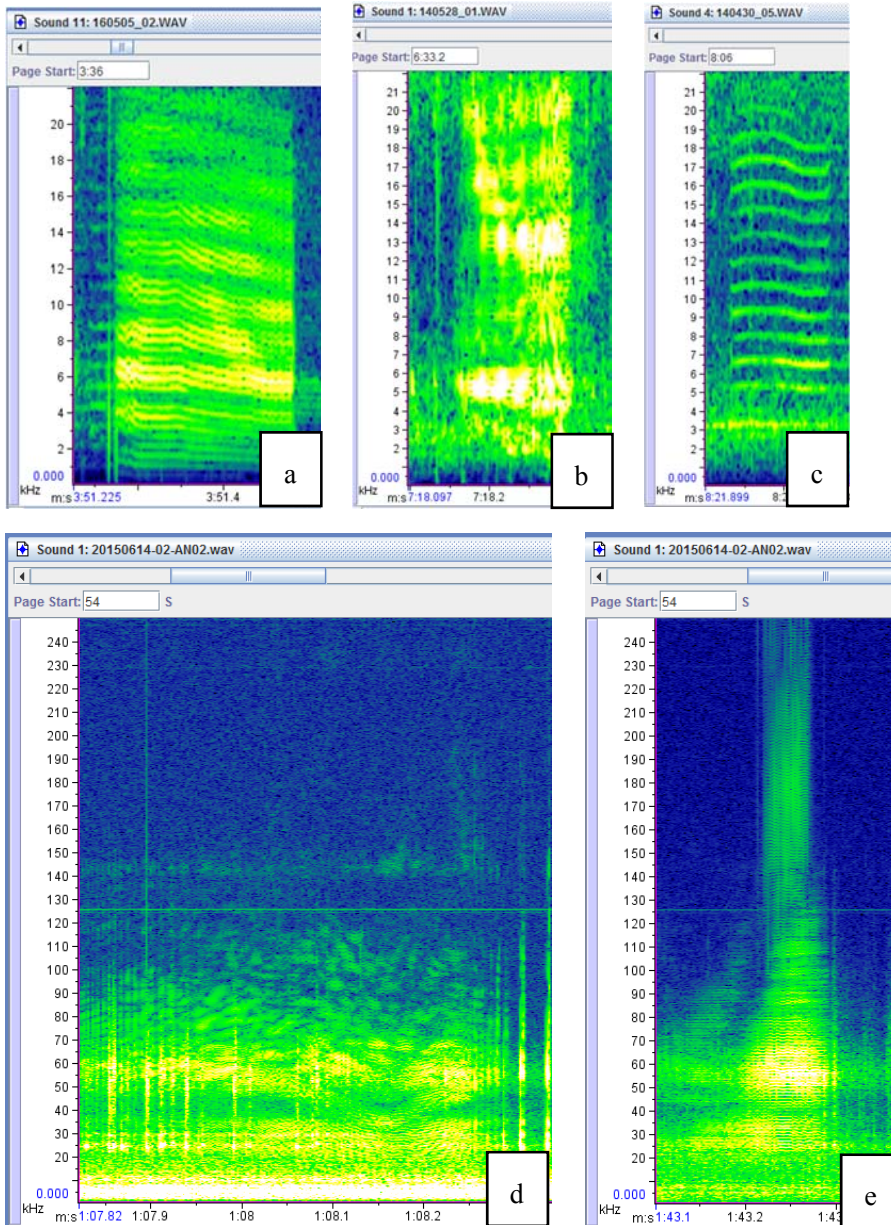


図 21. 積丹で記録された BP のソナグラム
 (a~c) 狭帯域(~22.1 kHz)に記録された BP
 (d,e) 広帯域(~250 kHz)に記録された BP

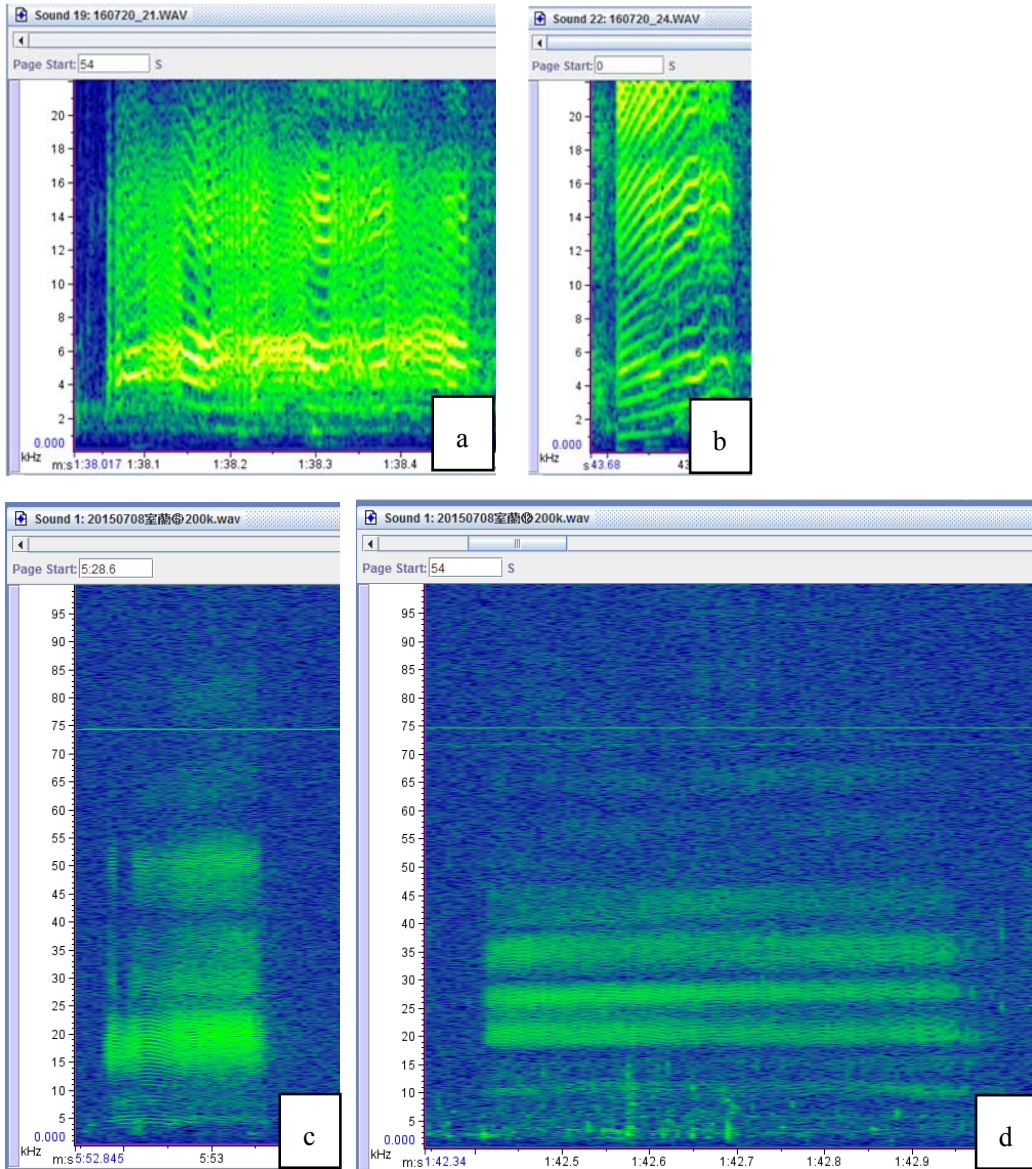


図 22. 室蘭で記録された BP のソナグラム

(a,b) 狭帯域(~22.1 kHz)に記録された BP

(c,d) 広帯域(~100 kHz)に記録された BP

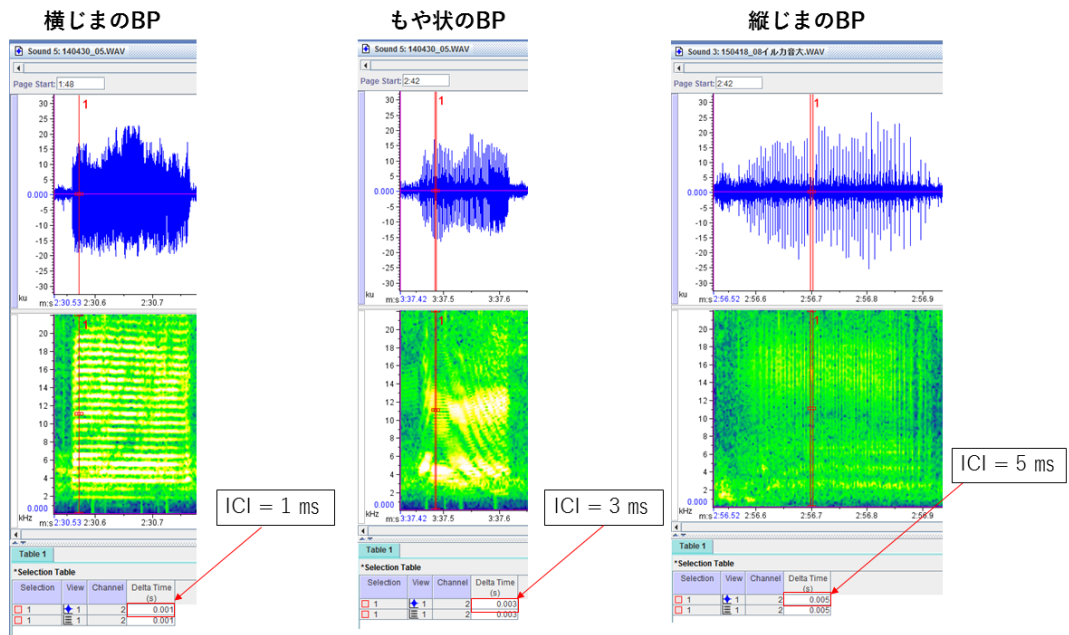


図 23. ICI によるソナグラム上の音声の変化

ICIが徐々に大きくなるBPは、ソナグラム上の模様も変化する

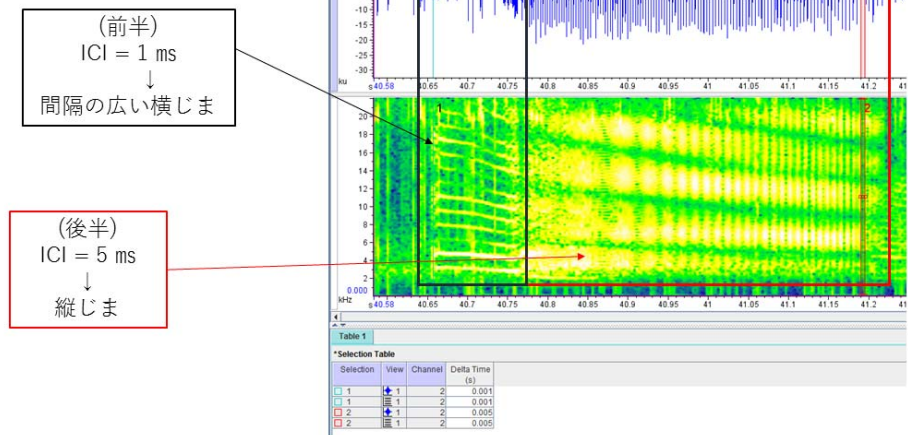


図 24. ひとつの BP 中で ICI が変化する例

3) BPS

両調査地ともに、複数の BP が特定の順番で組み合わさった BPS が多数確認された。これらの BPS は、多くの場合ひとつのデータ中で数秒から数分の間に繰り返されていた。狭帯域において、積丹では 2014 年～2016 年の 3 年間で 67 種類、室蘭では 2015 年と 2016 年の 2 年間で 29 種類の BPS を記録した。2015 年度の広帯域において、積丹では 11 種類、室蘭では 7 種類の BPS を記録した。その例を図 25(a~d)と図 26(a,b)に示す。

積丹における BPS の構成波形数は、2 個：27.3%、3 個：28.6%、4 個：19.5%、5 個：7.8%、6 個：5.2%、7 個：2.6%、8 個：2.6%、9～19 個：6.4%であった。室蘭における BPS の構成波形数は、2 個：17.2%、3 個：10.3%、4 個：17.2%、5 個：13.8%、6 個：6.9%、9～15 個：34.5%であった。異なる種類の単体 BP から成る BPS (積丹：74 種類、室蘭：33 種類)(図 25 a)と、同じ種類の単体 BP の繰り返しから成る BPS(積丹：4 種類、室蘭：3 種類)(図 25 b)があった。また、BPS を構成する単体 BP の数が増減もしくは他の BP に置き換わっている例がみられた(図 27)。

ある BPS が記録されたデータの数十分後、同じ群れから録音した別のデータに同じ BPS が記録されていることがあったが、調査地間・年度間で全く同じ BPS は記録されなかった。また、同じ BPS を複数頭が鳴き交わしていると考えられる部分があった(図 28)。

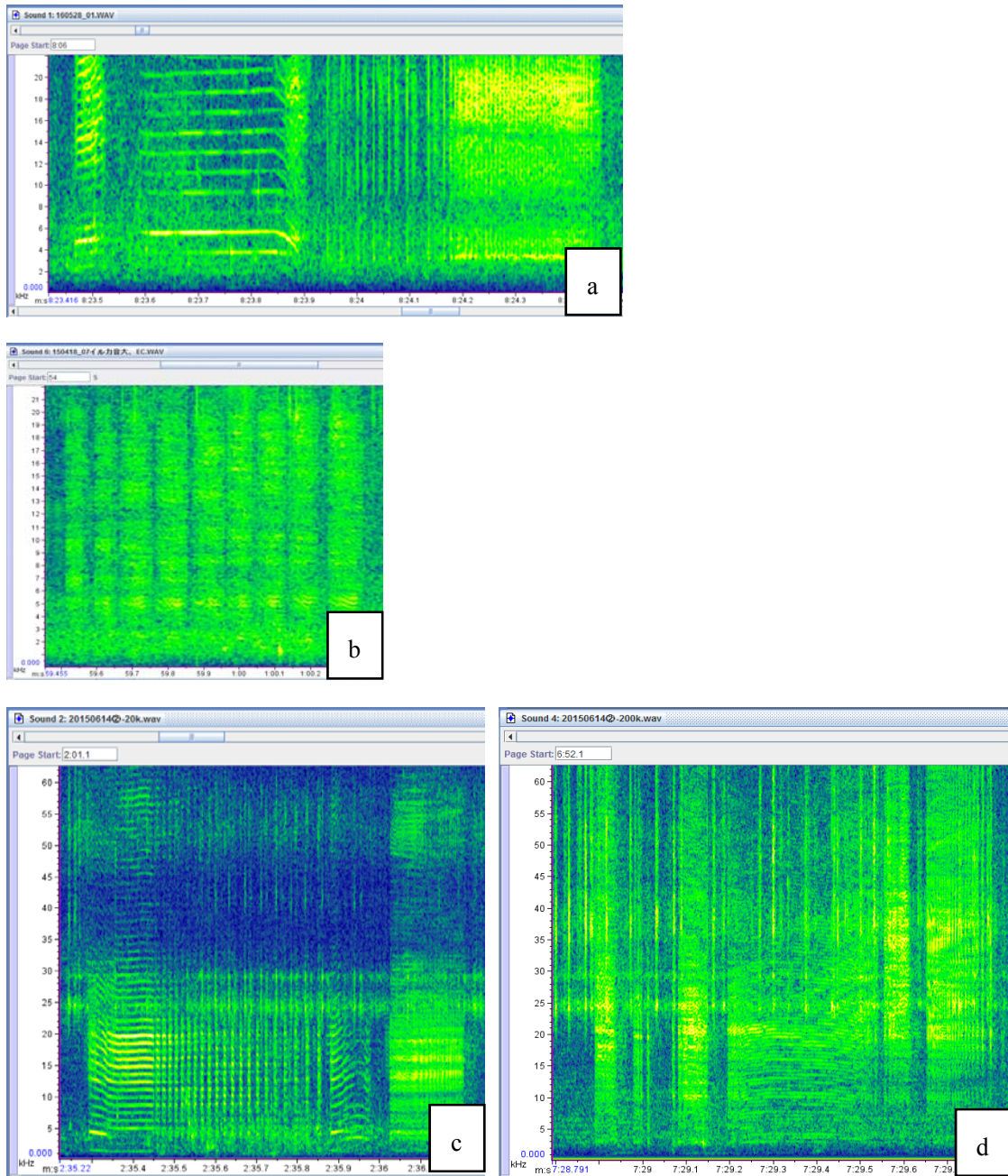


図 25. 積丹で記録された BPS のソナグラム

- (a) 狭帯域に記録され、異なる種類の単体 BP から成る BPS
 (b) 狭帯域に記録され、同じ種類の単体 BP の繰り返しから成る BPS
 (c,d) 広帯域(～250 kHz)に記録された BPS(～65 kHz の周波数域を表示)

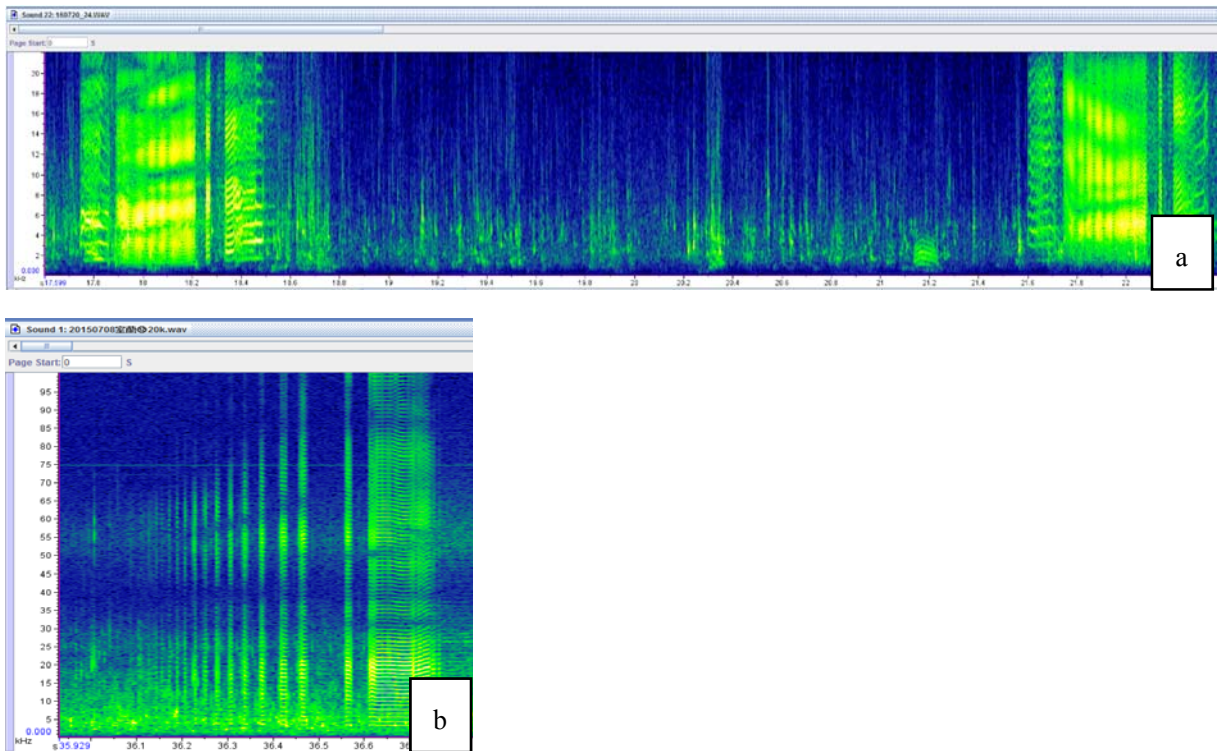


図 26：室蘭で記録された BPS のソナグラム

(a) 狭帯域(～22.1 kHz)に記録された BPS

(b) 広帯域(～100 kHz)に記録された BPS

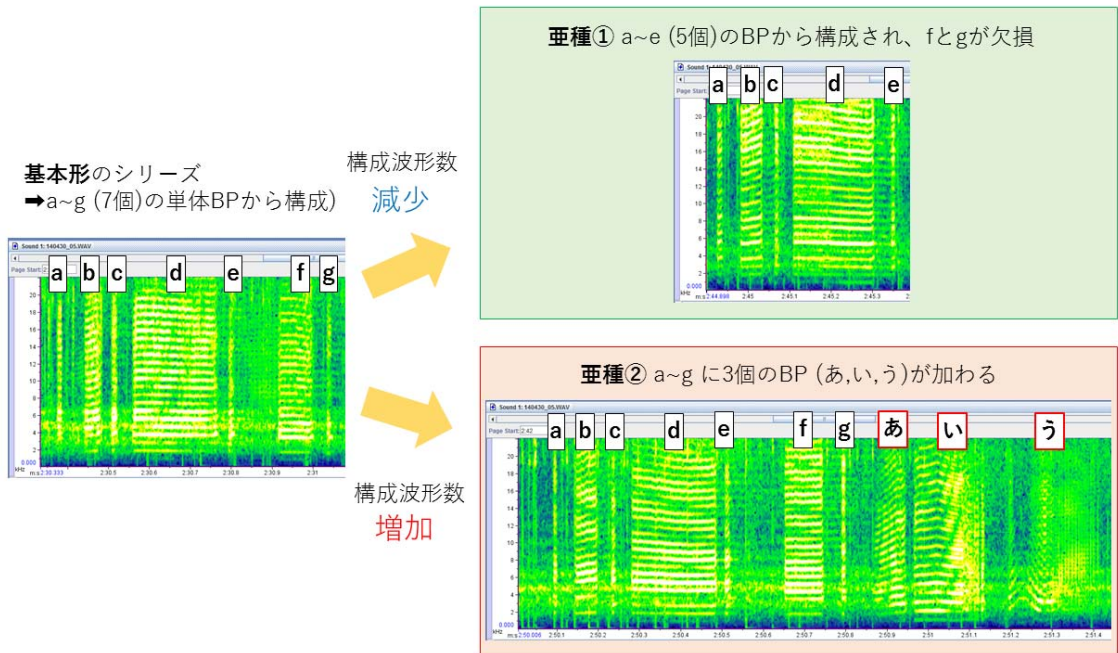


図 27. 構成波形数が増減する BPS の一例

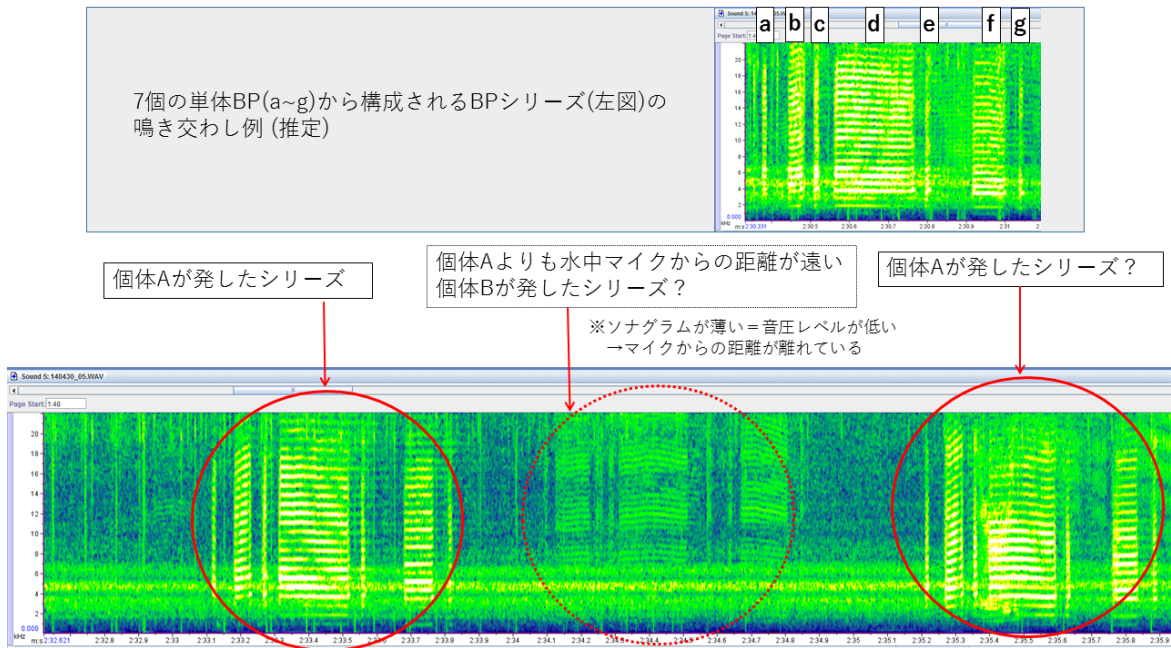


図 28. 複数頭が鳴き交わしている可能性のある BPS

4) WH

積丹では 2014 年～2016 年の 3 年間で 62 個、室蘭では 2015 年と 2016 年の 2 年間で 6 個の WH を記録した。全て狭帯域に記録されており、広帯域には記録されていなかった。WH は発声頻度が非常に低く、持続時間が短く抑揚のない単調な WH がほとんどであった。

倍音のある WH が積丹では 11 個、室蘭では 2 個記録され、第 2 倍音まで記録されたものが 9 個、第 3 倍音まで記録されたものが 3 個、第 6 倍音まで記録されたものが 1 個であった。積丹と室蘭に記録された WH の一例をそれぞれ図 29(a,b)と図 30(a~c)に示す。

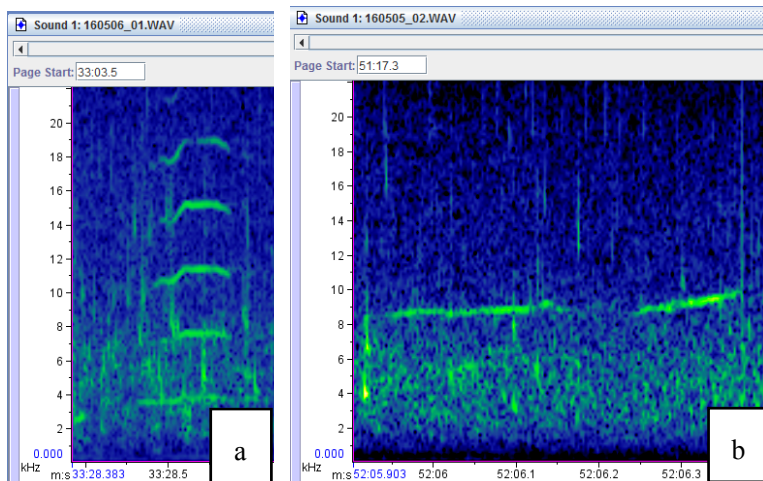


図 29(a,b)：積丹で記録された WH のソナグラム(狭帯域：～22.1 kHz)

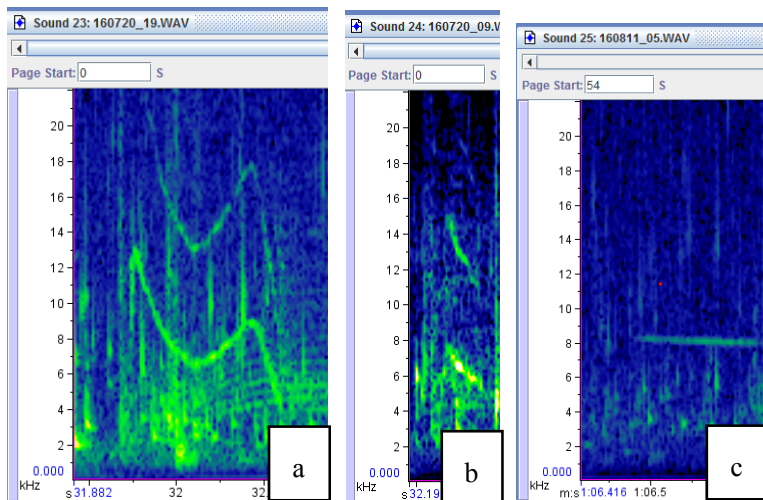


図 30(a~c)：室蘭で記録された WH のソナグラム(狭帯域：～22.1 kHz)

4. 調査地間比較

1) 狭帯域レコーディング

① EC

積丹と室蘭の調査地間比較において、duration、Low frequency、High frequency、Peak frequency、single click duration の 5 項目で有意差が認められた。Bandwidth と ICI には調査地間での有意差は認められなかったが、いずれも室蘭で高い傾向があった(Bandwidth : $p=0.303$ 、ICI : $p=0.066$)。周波数に関する測定項目では、Low frequency($p<0.01$)と Peak frequency($p<0.01$)において積丹で有意な高値を示し、High frequency($p<0.05$)において室蘭で有意な高値を示した。時間に関する測定項目では、duration($p<0.05$)と single click duration($p<0.01$)において積丹で有意な高値を示した(表 6)。

② BP

積丹と室蘭の調査地間比較において、全ての測定項目で強い有意差が認められた。BP の発声率は積丹で有意な高値を示した($p<0.01$)。周波数に関する測定項目では、Low frequency($p<0.01$)と High frequency($p<0.01$)において積丹で有意な高値を示し、Bandwidth($p<0.01$)において室蘭で有意な高値を示した。時間に関する測定項目では、duration($p<0.01$)と ICI($p<0.01$)の両項目において積丹で有意な高値を示した(表 7)。

③ BPS

BPS の構成波形数において、室蘭で有意な高値を示した($p<0.01$)。duration においては有意差が認められなかったが、室蘭で高値を示した($p=0.1$) (表 8)。

④ WH

全測定項目において有意差は示されず、発声率 ($p=0.084$)、duration($p=0.733$)、Low frequency($p=0.952$)、Peak frequency($p=0.601$)の 4 項目においては積丹で高値を示し、High frequency($p=0.605$)においては室蘭で高値を示した(表 9)。

表 6. EC/狭帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
duration (s)	2.1±1.8*	2.1±1.2*	<i>p</i> <0.05
Low Freq. (kHz)	1.6±4.4**	0.94±3.3**	<i>p</i> <0.01
High Freq. (kHz)	21.8±1.3*	21.9±0.1*	<i>p</i> <0.05
Peak Freq. (kHz)	6.0±5.3**	3.6±3.6**	<i>p</i> <0.01
Bandwidth (kHz)	21.2±2.2	21.6±1.1	<i>p</i> =0.303
single click duration (ms)	8.6±3.3**	5.0±1.0**	<i>p</i> <0.01
ICI (ms)	126.8±69.4	138.1±63.7	<i>p</i> =0.066

* : *p*<0.05, ** : *p*<0.01

表 7. BP/狭帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
発声率 (%)	9.2**	3.9**	<i>p</i> <0.01
duration (s)	0.24±0.23**	0.16±0.19**	<i>p</i> <0.01
Low Freq. (kHz)	3.9±3.4**	3.0±2.5**	<i>p</i> <0.01
High Freq. (kHz)	21.0±2.1**	20.5±2.7**	<i>p</i> <0.01
Peak Freq. (kHz)	9.1±6.6**	6.9±5.3**	<i>p</i> <0.01
Bandwidth (kHz)	17.1±3.8**	17.5±3.5**	<i>p</i> <0.01
ICI (ms)	3.6±8.5**	2.0±1.3**	<i>p</i> <0.01

* : *p*<0.05, ** : *p*<0.01

表 8. BPS/狭帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
構成波形数 (個)	4.2±3.1**	6.4±3.8**	<i>p</i> <0.01
duration (s)	0.78±0.26	0.88±0.27	<i>p</i> =0.1

* : *p*<0.05, ** : *p*<0.01

表 9. WH/狭帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
発声率 (%)	0.04	0.005	<i>p</i> =0.084
duration (s)	0.18±0.14	0.14±0.07	<i>p</i> =0.733
Low Freq. (kHz)	7.7±1.6	7.5±2.2	<i>p</i> =0.952
High Freq. (kHz)	11.2±3.7	11.5±4.8	<i>p</i> =0.605
Peak Freq. (kHz)	9.9±3.7	9.4±2.5	<i>p</i> =0.601

2) 広帯域レコーディング

広帯域レコーディングは、積丹では～250 kHz、室蘭では～100 kHz と異なる周波数帯で録音を行ったため、周波数に関する項目(Low frequency、High frequency、Peak frequency、Bandwidth)については調査地間の統計分析を行っていない。また、WHは両調査地ともに広帯域には記録されなかった。

① EC

時間に関する全ての測定項目において、室蘭が有意な高値を示した(duration : $p < 0.05$ 、single click duration : $p < 0.01$ 、ICI : $p < 0.01$)。duration と single click duration においては、狭帯域と異なる傾向が示された。また、室蘭では多くの EC が測定可能周波数域(上限 : 100 kHz)以上に達していた(表 10)。

② BP

BP の発声率は積丹で有意な高値を示した($p < 0.01$)。duration は積丹で有意な高値を示し($p < 0.01$)、ICI においては有意差が認められなかったが、積丹で高値を示した($p = 0.1$)。発声率、duration、ICI における調査地間比較の結果は全て狭帯域レコーディングの結果と同様の傾向を示した(表 11)。

③ BPS

構成波形数と duration のいずれにおいても調査地間での有意差は認められなかったが、構成波形数は室蘭で高値を示し($p = 0.24$)、狭帯域レコーディングと同様の傾向となった。duration は積丹で高値を示し($p = 0.39$)、狭帯域レコーディングと異なる傾向となった(表 12)。

表 10. EC/広帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
duration (s)	2.1±2.1*	3.6±1.9*	<i>p</i> <0.05
Low Freq. (kHz)	12.1±10.3	3.7±2.2	—
High Freq. (kHz)	199.0±64.7	92.1±14.3	—
Peak Freq. (kHz)	23.2±6.4	13.9±29.0	—
Bandwidth (kHz)	185.7±70.4	41.2±24.0	—
single click duration (ms)	7.3±1.5**	13.9±2.0**	<i>p</i> <0.01
ICI (ms)	55.8±46.2**	208.4±81.0**	<i>p</i> <0.01

* : *p*<0.05, ** : *p*<0.01

表 11. BP/広帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
発声率 (%)	17**	1.8**	<i>p</i> <0.01
duration (s)	0.26±0.27**	0.25±0.26**	<i>p</i> <0.01
Low Freq. (kHz)	11.5±10.3	5.8±6.5	—
High Freq. (kHz)	71.9±55.3	38.7±22.9	—
Peak Freq. (kHz)	23.2±6.4	13.9±29.0	—
Bandwidth (kHz)	60.4±51.1	32.9±21.1	—
ICI (ms)	9.0±23.0	2.6±1.3	<i>p</i> =0.1

* : *p*<0.05, ** : *p*<0.01

表 12. BPS/広帯域の調査地間比較

比較項目	積丹	室蘭	<i>p</i> 値
構成波形数 (個)	4.8±1.9	5.1±4.8	<i>p</i> =0.24
duration (s)	0.99±0.31	0.88±0.2	<i>p</i> =0.39

5. 年度間比較

1) 積丹

① EC

High frequency、single click duration、ICI の 3 項目において、全ての年度間で有意差が認められ($p < 0.01$)、その他の項目でもいずれかの年度間には有意差が認められた。周波数に関する測定項目では、High Frequency は 2014 年度で有意な高値(2014 vs 2015, 2014 vs 2016 ともに $p < 0.01$)を示し、Low frequency と Peak frequency の 2 項目は 2015 年度で有意な低値(Low frequency では 2014 vs 2015 : $p < 0.05$ 、2015 vs 2016 : $p < 0.01$ 、Peak frequency では 2014 vs 2015、2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)を示した。Bandwidth においては 2016 年度で有意な高値(2015 vs 2016 : $p < 0.01$)を示した。時間に関する測定項目では、duration において 2014 年度で有意な高値を示し(2014 vs 2016 : $p < 0.05$)、single click duration において 2015 年度で有意な高値を示し(2014 vs 2015, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)、ICI においては 2016 年度で有意な高値を示した(2014 vs 2016, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$) (表 13)。

② BP

BP の発声頻度は 2014 年度で有意な高値を示した(2014 vs 2016 : $p < 0.01$)。duration、Low frequency、High frequency、Bandwidth の 4 項目において、全ての年度間で強い有意差が認められ($p < 0.01$)、その他の項目でもいずれかの年度間には有意差が認められた。周波数に関する測定項目では、High frequency(2014 vs 2016, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)と Bandwidth(2014 vs 2016, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)において 2016 年度で有意な高値を示し、Low frequency(2014 vs 2015, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)においては 2015 年度で、Peak frequency(2014 vs 2015, 2014 vs 2016 ともに $p < 0.01$)においては 2014 年度で有意な高値を示した。時間に関する測定項目では、duration において 2015 年度で有意な高値を示し(2014 vs 2015, 2015 vs 2016 ともに $p < 0.01$)、ICI において 2016 年度で有意な低値を示した(2014 vs 2016 : $p < 0.05$ 、2015 vs 2016 : $p < 0.01$)(表 14)。

③ BPS

構成波形数と duration のいずれにおいても年度間での有意差は認められ

なかった。構成波形数においては 2014 年度で、duration においては 2016 年度で高値を示した(表 15)。

④ WH

WH の発声率は全ての年度間で有意差が認められ、2014 年度で有意な高値を示した(2014 vs 2015, 2015 vs 2016 : $p < 0.05$ 、2014 vs 2016 : $p < 0.01$)。High frequency においては 2014 年度で有意な高値を示し(2014 vs 2016 : $p < 0.05$)、Low Frequency と Peak frequency においては年度間の有意差は認められなかったが、Low frequency は 2014 年度と 2015 年度で高値を示し、Peak frequency は 2015 年度で高値を示した。duration においても年度間での有意差は認められなかったが、2014 年度で高値を示した(表 16)。

表 13. EC/積丹の年度間比較

比較項目	2014	2015	2016	備考
duration (s)	3.6±3.3*	2.1±1.5	1.9±1.5*	2016 < 2014
Low Freq. (kHz)	2.0±3.5*	1.5±1.2*,**	1.6±4.6**	2015 < 2016, 2014
High Freq. (kHz)	21.9±0.15**,**	21.2±1.7**,**	21.8±1.3**,**	2015 < 2016 < 2014
Peak Freq. (kHz)	8.9±7.1**	3.8±5.0**,**	5.8±5.0**	2015 < 2016, 2014
Bandwidth (kHz)	19.5±4.2	19.6±2.4**	21.3±2.0**	2015 < 2016
single click duration (ms)	8.8±3.2**,**	14.3±7.2**,**	6.3±3.0**,**	2016 < 2014 < 2015
ICI (ms)	87.4±39.3**,**	51.7±37.0**,**	133.1±69.8**,**	2015 < 2014 < 2016

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$

同色どうしが対応(緑 : 2014 vs 2015、青 : 2014 vs 2016、赤 : 2015 vs 2016)

表 14. BP/積丹の年度間比較

比較項目	2014	2015	2016	備考
発声率 (%)	16**	7.4	5.5**	2016 < 2014
duration (s)	0.22±0.23**,*	0.29±0.27**,*	0.20±0.20**,*	2016 < 2014 < 2015
Low Freq. (kHz)	3.9±3.0**,*	5.0±4.2**,*	3.6±3.2**,*	2016 < 2014 < 2015
High Freq. (kHz)	21.1±1.4**,*	19.0±4.1**,*	21.3±1.2**,*	2015 < 2014 < 2016
Peak Freq. (kHz)	9.5±6.8**	9.1±7.0**,*	9.0±6.4**	2016 < 2015 < 2014
Bandwidth (kHz)	17.2±3.1**,*	14.3±4.9**,*	17.9±3.0**,*	2015 < 2014 < 2016
ICI (ms)	2.9±2.0*	3.5±2.3**	2.6±4.0**,*	2016 < 2014 < 2016

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$

同色どうしが対応(緑 : 2014 vs 2015、青 : 2014 vs 2016、赤 : 2015 vs 2016)

表 15. BPS/積丹の年度間比較

比較項目	2014	2015	2016
構成波形数 (個)	5.1±4.8	3.3±1.5	4.7±3.2
duration (s)	0.70±0.20	0.81±0.22	0.81±0.32

表 16. WH/積丹の年度間比較

比較項目	2014	2015	2016	備考
発声率 (%)	0.085 ^{*,**}	0.085 ^{*,*}	0.02 ^{*,**}	2014 < 2015 < 2016
duration (s)	0.26±0.21	0.17±0.13	0.14±0.10	—
Low Freq. (kHz)	7.9±2.6	7.9±1.2	7.4±1.7	—
High Freq. (kHz)	13.0±2.3 [*]	12.0±4.2	9.7±3.1 [*]	2016 < 2014
Peak Freq. (kHz)	9.9±3.2	10.5±3.9	9.3±3.6	—

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$

同色どうしが対応(緑 : 2014 vs 2015、青 : 2014 vs 2016、赤 : 2015 vs 2016)

2) 室蘭

① BP

Low frequency、Peak frequency、Bandwidth の 3 項目において 2 年度間の有意差が認められ、Low frequency($p < 0.01$)と Peak frequency($p < 0.01$)では 2015 年度で有意な高値を示し、Bandwidth では 2016 年度で有意な高値を示した($p < 0.01$)。発声率($p = 0.5$)、duration($p = 0.057$)においては有意差が認められなかったが、いずれも 2016 年度で高値を示した。High frequency($p = 0.15$)と ICI($p = 0.13$)においても有意差は認められなかったが、High Frequency では 2016 年度で、ICI では 2015 年度で高値を示した(表 17)。

② BPS

構成波形数と duration いずれも年度間での有意差は認められなかったが、構成波形数($p = 0.078$)においては 2016 年度で、duration($p = 0.95$)においては 2015 年度で高値を示した(表 18)。

表 17. 室蘭/BP の年度間比較

比較項目	2015	2016	<i>p</i> 値
発声率 (%)	1.4	4.4	$p=0.5$
duration (s)	0.18±0.20	0.21±0.21	$p=0.057$
Low Freq. (kHz)	4.4±3.3**	3.0±2.5**	$p<0.01$
High Freq. (kHz)	20.1±3.4	20.6±2.7	$p=0.15$
Peak Freq. (kHz)	7.2±5.9**	6.9±5.2**	$p<0.01$
Bandwidth (kHz)	15.7±4.2**	17.6±3.4**	$p<0.01$
ICI (ms)	2.4±1.5	2.0±1.3	$p=0.13$

* : $p<0.05$, ** : $p<0.01$

表 18. 室蘭/BPS の年度間比較

比較項目	2015	2016	<i>p</i> 値
構成波形数 (個)	4.7±4.2	7.0±3.6	$p=0.078$
duration (s)	0.89±0.46	0.88±0.18	$p=0.95$

6. 行動間比較

1) 積丹

① EC

duration(採餌 vs 移動: $p<0.01$)、Bandwidth(採餌 vs 休息: $p<0.01$)、ICI(採餌 vs 休息: $p<0.01$)は、いずれも採餌において有意な高値を示した。single click duration は、移動において有意な高値(休息 vs 移動: $p<0.01$)を示した。また、Peak frequency はいずれの行動間でも有意差は認められなかったが、移動において高値を示した(表 19)。

② BP

ICI 以外の全測定項目において、いずれかの行動間に有意差が認められた。duration、Low frequency、Bandwidth の 3 項目においては、全ての行動間で有意差が認められた。duration と Low frequency は休息において有意

な高値(採餌 vs 休息, 休息 vs 移動 : $p<0.01$)を示し、Bandwidth は移動において有意な高値(採餌 vs 移動, 休息 vs 移動 : $p<0.01$)を示した。発声率は移動において有意な高値(採餌 vs 移動 : $p<0.01$ 、休息 vs 移動 : $p<0.01$ を示した)。High frequency は移動において有意な低値(採餌 vs 移動, 休息 vs 移動 : $p<0.01$)を示し、Peak frequency は採餌において有意な高値(採餌 vs 移動 : $p<0.01$)を示した。ICI はいずれの行動間でも有意差は認められなかったが、移動で高値を示した(表 20)。

③ BPS

データ数が少なく、統計分析を行っていないが、構成波形数は採餌において、duration は休息において高値を示した(表 21)。

④ WH

データ数が少なく統計分析を行っていないが、発声率は移動で高い傾向があった(表 22)。

表 19. 積丹/EC の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動	備考
解析 EC 数	384	19	25	—
duration (s)	2.0±1.5**	1.6±0.77	1.2±1.0**	移動 < 採餌 採餌, 移動 < 休息
Low Freq. (kHz)	1.4±4.4**	5.4±6.1**, **	2.0±5.0**	—
High Freq. (kHz)	21.8±1.4	21.9±0.1	21.7±1.0	—
Peak Freq. (kHz)	5.8±5.1	5.0±3.2	6.0±4.8	—
Bandwidth (kHz)	21.5±1.8**	18.9±3.6**	20.8±2.9	休息 < 採餌
single click duration (ms)	6.4±2.7	6.0±2.0**	6.3±1.7**	休息 < 移動
ICI (ms)	140.0±70.0**	110.0±60.0**	90.0±110.0	休息 < 採餌

* : $p<0.05$, ** : $p<0.01$

同色どうしが対応(緑 : 採餌 vs 休息、青 : 採餌 vs 移動、赤 : 休息 vs 移動)

表 20. 積丹/BP の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動	備考
発声率 (%)	6.8**	3.2**	15.8**,**	休息, 採餌 < 移動
duration (s)	0.21±0.21**,**	0.23±0.19**,**	0.17±0.17**,**	移動 < 採餌 < 休息
Low Freq. (kHz)	3.8±3.3**,**	4.2±2.9**,**	2.1±1.7**,**	移動 < 採餌 < 休息
High Freq. (kHz)	21.4±1.1**	21.5±0.7**	20.8±2.1**,**	移動 < 採餌, 休息
Peak Freq. (kHz)	9.2±6.5**	9.1±6.5	6.6±4.3**	移動 < 採餌
Bandwidth (kHz)	17.9±3.0**,**	17.3±2.9**,**	18.7±2.7**,**	休息 < 採餌 < 移動
ICI (ms)	2.6±3.8	2.1±6.0	3.0±6.0	—

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$

同色どうしが対応(緑 : 採餌 vs 休息、青 : 採餌 vs 移動、赤 : 休息 vs 移動)

表 21. 積丹/BPS の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動
種類	23	2	3
構成波形数	4.9±3.3	3.5±0.7	3.7±1.5
duration (s)	0.80±0.33	0.98±0.1	0.65±0.53

表 22. 積丹/WH の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動
総数 (個)	15	1	9
発声率 (%)	0.007	0.007	0.12
duration (s)	0.12±0.08	0.082	0.2±0.1
Low Freq. (kHz)	7.2±1.8	8.2	7.7±1.5
High Freq. (kHz)	7.2±1.8	9	10.0±2.1
Peak Freq. (kHz)	9.5±4.3	8.8	8.7±1.8

2) 室蘭

① EC

Peak frequency において全ての行動間で有意差が認められ、休息で有意な高値を示した(採餌 vs 休息, 休息 vs 移動: $p < 0.05$)。また、ICI は休息において有意な高値を示した(採餌 vs 休息: $p < 0.01$, 休息 vs 移動: $p < 0.05$)。duration、Bandwidth、single click duration の3項目についてはいずれの行動間にも有意差は認められなかったが、duration と single click duration においては採餌と移動で、Bandwidth においては移動で高値を示した(表 23)。

② BP

ICI 以外の全測定項目において、いずれかの行動間に有意差が認められた。Low frequency(採餌 vs 休息, 休息 vs 移動: $p < 0.01$)、High frequency(採餌 vs 休息, $p < 0.01$)、Peak frequency(採餌 vs 休息, 休息 vs 移動: $p < 0.01$) の3項目は、休息において有意な高値を示した。発声率(採餌 vs 休息: $p < 0.05$, 採餌 vs 移動: $p < 0.05$)と Bandwidth(採餌 vs 休息, 採餌 vs 移動: $p < 0.01$)は採餌において有意な高値を示し、duration は休息において有意な低値を示した(採餌 vs 休息, 移動 vs 休息: $p < 0.01$)。ICI はいずれの行動間でも有意差は認められなかったが、休息において高値を示した(表 24)。

③ BPS

データ数が少なく、統計分析を行っていないが、構成波形数は採餌で、duration は移動で高値を示した(表 25)。

④ WH

データ数が少なく、統計分析を行っていないが、いずれの測定項目においても大きな差はみられなかった(表 26)。

表 23. 室蘭/EC の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動	備考
解析 EC 数	90	17	27	—
duration (s)	2.2±1.2	2.0±0.8	2.2±1.6	—
Peak Freq. (kHz)	3.6±4.1 ^{*,*}	5.0±2.9 ^{*,*}	2.7±1.4 ^{*,*}	移動<採餌<休息
Bandwidth (kHz)	21.7±0.5	20.5±2.8	21.8±0.1	—
single click duration (ms)	5.9±1.6	5.7±1.5	5.9±1.5	—
ICI (ms)	130.0±60.0 ^{**}	190.0±60.0 ^{**,*}	140.0±50.0 [*]	採餌, 移動<休息

* : $p<0.05$, ** : $p<0.01$

同色どうしが対応(緑 : 採餌 vs 休息、青 : 採餌 vs 移動、赤 : 休息 vs 移動)

表 24. 室蘭/BP の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動	備考
発声率(%)	7 ^{*,*}	1.5 [*]	2.5 [*]	休息, 移動<採餌
duration (s)	0.16±0.19 ^{**}	0.12±0.15 ^{**,**}	0.16±0.17 ^{**}	休息<移動, 採餌
Low Freq. (kHz)	2.6±2.0 ^{**,**}	4.2±3.0 ^{**,**}	3.9±3.3 ^{**,**}	採餌<移動<休息
High Freq. (kHz)	20.5±2.6 ^{**}	21.2±1.8 ^{**}	20.0±4.0	採餌<休息
Peak Freq. (kHz)	3.5±4.8 ^{**}	9.0±6.5 ^{**,**}	7.3±5.8 ^{**}	採餌, 移動<休息
Bandwidth (kHz)	18.0±3.2 ^{**,**}	17.0±3.4 ^{**}	16.2±4.5 ^{**}	移動, 休息<採餌
ICI (ms)	2.0±1.3	2.5±1.5	1.9±1.1	—

* : $p<0.05$, ** : $p<0.01$

同色どうしが対応(緑 : 採餌 vs 休息、青 : 採餌 vs 移動、赤 : 休息 vs 移動)

表 25. 室蘭/BPS の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動
種類	18	4	2
構成波形数	7.0±3.4	6.5±4.7	3.5±0.7
duration (s)	0.90±0.18	0.73±0.10	1.01±0.21

表 26. 室蘭/WH の行動間比較

比較項目	採餌	休息	移動
総数 (個)	3	2	1
発声率 (%)	0.011	0.004	0.004
duration (s)	0.19±0.07	0.19±0.07	0.14
Low Freq. (kHz)	7.0±0.1	7.0±0.1	7.6
High Freq. (kHz)	10.4±2.2	8.5±1.2	8.4
Peak Freq. (kHz)	8.5±1.2	8.5±1.2	7.9

IV. 考察

1. 2016 年度における行動観察

1) 採餌

積丹と室蘭ともに、採餌中のカマイルカは亜集団単位で同方向にタイミングを合わせる一方、群れ全体では様々な方向へばらばらのタイミングで潜水していた。ハシナガイルカでは、採餌中の群れが①幅広いライン状、②タイトなライン状、③円形の 3 段階にフォーメーションを変化させ、2 頭のペアで円の中心部へ潜水する行動が報告されている[5]。この際、イルカはペアで円の中心部へ潜水する行動が報告されている[5]。この際、イルカはペアで潜水タイミングを揃えるだけでなく、他のペアとも同調して潜水する。こういったハシナガイルカのフォーメーション変化は、餌となる魚を追い込み、その分布密度を高めるためであると考えられている。一方、ハンドウイルカにおいても、体を垂直に立てて吻部を海底の砂地に押し付け、砂中の魚を追い出して摂餌する *Bottom grubbing* や、群れが不規則に方向を変えて潜水する *Mill foraging* などいくつかの採餌戦略を用いることが報告されている[41]。このようなハンドウイルカやハシナガイルカを代表とする鯨類でみられる群れでの協力的採餌は、採餌効率を最大化するためであると考えられている[41]。

本研究で観察した両調査地のカマイルカにおいては、ハシナガイルカのような明瞭なフォーメーション変化は見られず、水中での詳細な摂餌行動や摂餌魚種を観察することはできなかった。しかし、多くのセクションで群れ全体が一度に採餌行動を示し、群れ内で亜集団を形成していたことから、積丹と室蘭のカマイルカも集団で連携して採餌を行っていると考えられる。

積丹では、群れが広範囲に点在した穏やかな採餌と、狭い範囲に密集した活発な採餌という大別して 2 種類の採餌様式が観察され、しかもそれらは一か所での採餌時間が長い傾向があった。室蘭では、群れが広範囲に点在した採餌様式が多く観察されたが、約 20 頭による活発な追い込み漁に似た採餌セクションも観察され、一か所での採餌時間が短い傾向があった。

ハラジロカマイルカとハンドウイルカでは、季節的な餌の発生率や分布、

群れ方の変化に合わせて一年の中で採餌戦略が変化することが知られている[1, 11]。特にハンドウイルカでは、餌となる魚の空間的位置とイルカの採餌行動には関連性があることが報告されている[1]。この報告によれば①餌が水面近くに点在している場合、イルカは潜水せず急速に移動し、②餌が水面近くに密集している場合、イルカは潜水せずゆっくりと泳ぎまわり、③餌が水中深くに点在している場合、イルカは広範囲に散らばって潜水し、④餌が水中深くに密集している場合、イルカは一か所にまとまって潜水する。

本研究では、調査地間や同じ調査地内でも異なる採餌様式が観察された。調査地間の採餌様式にみられた違いは、摂餌魚種により異なる群れ方に合わせた採餌方法がとられていた可能性や、海底の地形や水深による餌分布の違いが反映されたものであると考えられる。調査地内でみられた違いも、その採餌セクションごとに異なる魚種を摂餌していたこと、もしくは調査地内でも海底の地形や水深が異なるポイントで採餌をしていたことによる魚の状態が反映された可能性がある。

本研究においては、両調査地でカマイルカが採餌する魚種を特定することはできなかった。先行研究において、カマイルカはタイヘイヨウサケ属、カリフォルニアカタクチイワシ、メルルーサなどの魚類や、ヤリイカ科をはじめとする頭足類を摂餌することがわかっている[20]。日本近海では、相模湾に漂着したカマイルカの胃内容物からスルメイカ(*Todarodes pacificus*)もしくはスジイカ(*Eucleoteuthis luminosa*)、ホタルイカ、カタクチイワシ、ホタルジャコ、マルアジ、カマス属が同定された[33]。本研究では、積丹におけるカマイルカの採餌中の水面にオナオゴ(イカナゴの成長したもの)が集まった様子が観察された。さらに、イルカ出現期間の毎年4月～6月はイカナゴの漁期であることから、積丹のカマイルカがイカナゴを摂餌している可能性は高いと考えられる[28]。一方、室蘭では一年を通してイカナゴの漁獲がほとんどなく[28]、調査中に魚を発見することができなかったため、現時点で摂餌魚種を推測することはできない。

積丹においては、カモメ、ウミネコ、ハシボソミズナギドリなどの海鳥とともにカマイルカが採餌する様子を記録したが、海鳥以外の他種海棲生物との連携的な採餌は観察されなかった。海鳥や鰭脚類、他種鯨類との連携した

採餌は、マイルカやハンドウイルカ、ハラジロカマイルカなどで報告されている[1, 12, 50, 51]。ハラジロカマイルカとともに採餌する海鳥は、イルカが水面に追い立てた魚を摂餌することで、深く潜水するためのエネルギー消費を節約していると考えられている[51]。さらに、イルカが採餌する際に上がる水飛沫が、海鳥にとって餌場のインジケータとなっている。本研究において、海鳥が採餌場に存在することに対する明確なイルカの反応は見られなかったが、海鳥はカマイルカの採餌に加わることで効率的に摂餌していると考えられる。

2) 休息

積丹と室蘭ともに、休息中のカマイルカは亜集団単位で集まって浅い潜水と浮上をゆっくりと繰り返し、そのタイミングは亜集団内でほぼ同調していた。マイルカにおいて、休息中は浅い海域を好み個体同士が密(一体長以内)に集まるという特徴があり、これはシャチなどの捕食者から身を守るためであると考えられている[47]。

半球睡眠中のイルカは、休んでいる大脳と同じ側の目を閉じることが知られている。ハンドウイルカとベルーガにおいて、閉じる目と EEG により検出される右脳と左脳の脳波パターンに関連性があることが示唆されているが[26]、本研究では休息中の目の状態を確認することができなかった。飼育下のハンドウイルカでは、水底よりも水面でゆったりと浮かんで休息するときの方が、片目を閉じる確率が高いという先行研究があり、水面で休息を行っていたカマイルカにおいても片目を閉じて休息していた可能性がある[43]。

ハシナガイルカにおいては、休息中の群れは接近するダイバーやボートを発見すると少しずつ離れていくことが報告されている[37]。特に室蘭でみられた休息中の群れの回避行動はこの先行研究と一致しており、休息中の群れは外部刺激に対し敏感に反応することが示唆された。

3) 移動

本研究では、限られた範囲 (~30 km)における両調査地での異なる移動パターンを記録した。積丹の地元漁師によると、カマイルカの出現期間内(4月

～6月)でも、3日間ほど連続してイルカを発見できない期間があるといい、これは本研究における積丹での遭遇率の低さ(47.4%)と共通する結果となった。

また、積丹のカマイルカは朝に積丹岬から美国方向(西から東)へと移動し、夕方にはその逆方向へ移動するという情報も地元漁師から得られている。イギリス諸島のハンドウイルカにおいては、時間帯による明確な移動パターンへの影響はないが、潮の干満が影響を与えていることが示唆された[13]。南カリフォルニア湾のカマイルカにおいては、季節的な移動パターンがいくつか報告されているが、日周期レベルでの移動パターンは研究が進んでいない[46]。積丹で見られるカマイルカも、出現期間内で北海道北部もしくは南部と積丹方面への移動を繰り返し、そのパターンは時間や潮の干満などに影響を受けている可能性がある。本研究では時間帯別の移動方向に同じような特徴は認められなかったが、今後継続的に時間帯別のデータを集めることで、日周期的な移動傾向を明らかにできると考えられる。室蘭のカマイルカにおいては、積丹のような移動方向のパターンは確認されず、噴火湾内を様々な方向転換しながら移動しているように見えた。

これまでに、津軽海峡におけるカマイルカの回遊ルートが示唆されているが、積丹と室蘭に来遊するカマイルカのルートは本研究の情報以外報告されていない[30, 44]。両調査地でのカマイルカ出現時期はほとんど重複していないため、積丹で4月～6月に見られるカマイルカが7月～8月に室蘭へ移動する可能性も否定できない。今後は、より長距離での追跡や写真による個体識別を並行して行うことで、北海道近海に来遊するカマイルカの回遊ルートや系統を分析できるだろう。

4) 船との並走

積丹と室蘭において、カマイルカが調査船に並走する行動が観察された。特に積丹では、並走時間が長く一度に並走する頭数が多い傾向があった。シナウスイロイルカ(*Sousa chinensis*)においては、種類の異なる船に対する反応が、Positive (積極的に近づく・並走する)、Negative (船から離れていく)、Neutral (行動の変化なし)、Undetermined (場所を変えずに行動のみ変化する)の4種

類に分類されている[36]。この場合、高速船に対しては **Negative** な反応が多く、漁船やイルカウォッチングの船に対しては **Positive** な反応が多いことが報告されている。この研究では、高速船はそのスピード自体がイルカにとっては恐怖の対象であり、船のモーター音によってイルカのコミュニティや行動が阻害されるために **Negative** な反応が見られたと述べられている[36]。漁船については、その存在が漁網の場所を示唆し、網にかかった魚を食べる機会を得られるために **Positive** な反応が見られたとしている[36]。イルカウォッチングの船に対して **Positive** な反応が増える理由は明らかでないが、イルカにとってこのタイプの船は脅威でなく、イルカに反応する人間に好奇心を持つ可能性が挙げられている[36]。

本研究においても、調査員はイルカとの遭遇に際して歓声をあげ、手を振るなどの反応をしたため、そのような聴覚的・視覚的な刺激に興味を示し並走しはじめた可能性がある。積丹では、イルカの進行方向と逆方向へ進む船に対する並走は観察されなかった。積丹における移動行動が日周期などの規則に従うものであると仮定すると、イルカはその規則を乱してまで船に並走することはないと考えられる。室蘭においては、並走時間が短く一度に並走する頭数が少ない傾向があったが、調査船の船長からは長時間並走する群れもいるという情報が得られている。室蘭での調査日数が少ないため、室蘭のイルカは船に対して積極的な行動をとらないとは断定できない。今後は、調査日数を増やして並走の傾向を明らかにする必要がある。

5) 空中行動

積丹と室蘭において、ハイジャンプやサイドスラップなど少数の空中行動が観察された。ハンドウイルカやマダライルカ(*Stenella attenuata*)では、このような空中での活発な行動は社会的意味を持ち、水面にイルカの体が叩き付けられる際に生じる音がコミュニケーションツールとして用いられていることが示唆されている[25, 37]。このような空中行動から生じる音声は、水中でイルカが発する種々の音声(EC/BP/WH)と比較して短距離にしか届かないため、遠距離にいる他の群れや捕食者、餌に探知されることなく近距離の仲間合図を送ることができる[25]。

ハンドウイルカにおいて、空中行動は基本的に群れ内の一頭のみが行い、その後群れ全体の行動状態が変化することから、一頭もしくは少数の空中行動が群れの行動を変える合図となっている可能性が示された[25]。

本研究において、空中行動は1頭から3頭の少数頭で行われていたが、それによって群れ全体の行動が変化の様子は観察されなかった。しかし、陰茎を露出しながらハイジャンプをしていた個体が観察されたことから、空中行動は繁殖期のメスの獲得競争において用いられる可能性がある。

2. 音声解析

1) EC

ハクジラ類はパルス性の音声を発し、特に ICI (パルス間隔)が 10 ms 以上のパルス音 (エコロケーション・クリックス)をエコロケーション (反響定位)に用いる[24]。ハクジラ類の EC には、大別して持続時間が短く帯域幅が広い **Broadband clicks** と持続時間が長く帯域幅の狭い **Narrow-band high frequency clicks(NBHF clicks)**があり、カマイルカの EC は **Broadband clicks** に分類される[34]。さらに、南カリフォルニア湾のカマイルカでは EC のピーク周波数が 22.2 kHz、26.6 kHz、38.8 kHz の 3 か所にあらわれることが報告されている[45]。

本研究では1か所のピーク周波数のみを測定したが、広帯域におけるピーク周波数の平均値は積丹で 23.2 kHz、室蘭で 13.9 kHz となり、積丹では先行研究と近い値となった。

ハシナガイルカにおいては、採餌中の EC 発声頻度が最も高く、移動や社会的行動の際の発声頻度は中程度で、休息の際は EC をほとんど発しないことが報告されている[37]。本研究では、重複が多いために EC の発声率は算出していないが、EC は多くのデータで頻繁に用いられていた。

2) BP

社会的コミュニケーションの役割を持つといわれている BP は、積丹と室蘭のカマイルカにおいても最も頻繁に記録された音声であり、ICI の違いに

よって多種多様な BP が記録された (図 23、図 24) [52]。

ニュージーランド (以下 NZ) とアルゼンチン (以下 AR) のハラジロカマイルカにおける ICI 動向 (一つの音声における ICI の変化の仕方) は調査地間で異なり、NZ では変化なし (つまり同じ間隔で続く ; 71%)、減少 (つまり ICI が短くなっていく ; 24%)、増加 (つまり ICI が長くなっていく ; 4%)、両方向 (1%) となり、AR では変化なし (91%)、減少 (1%)、増加 (1%)、両方向 (1%) であったと報告されている [52]。

本研究では、積丹においては変化なし (52.2%)、増加 (27.6%)、両方向 (13.6%)、減少 (6.5%) の順で多く、室蘭においても変化なし (62.1%)、増加 (24.8%)、両方向 (8.8%)、減少 (4.3%) の順が多かった。このように、比率の違いはあるものの ICI 動向は両調査地で同様の傾向となった。近縁のハラジロカマイルカと比較すると、ICI が変化せず一定な BP が最も多い点は共通していたが、本研究では減少傾向の BP が稀であった点が異なっていた。本研究で示された積丹と室蘭における ICI 動向の傾向は、カマイルカという種に共通の特徴であることが考えられる。

3) BPS

複数の BP が特定の順番で組み合わさった BPS が、積丹では 78 種類、室蘭では 36 種類記録された。

これまでにセミイルカ、カマイルカ、ハラジロカマイルカ、カズハゴンドウにおいてこのようなパルス音の組み合わせが報告されている [16, 21, 38, 52]。セミイルカでは、6 個～8 個の BP から構成される 8 種類のシリーズが報告された [38]。セミイルカにおいて、シリーズを構成する単体 BP のうちのいくつかは他の BP に置き換わる例、つまり単語を入れ替えるような変換も報告されている [38]。

積丹と室蘭のカマイルカにおいても、BPS の構成 BP 数が増減する例や、置き換わる例を記録しており、この特徴はセミイルカと共通している (図 27)。シジュウカラ (*Parus minor*) では、特定の音声の組み合わせに対して特定の行動を示すが、音声の順序を変えて聞かせるとその行動を示さなくなることがわかっている [48]。イルカの BPS にシジュウカラの音声のような行動文脈が

あると仮定すると、イルカではシリーズ内の構成 BP の変化に対応できる柔軟性や順応性があることが示唆される。

WH を発さない種であるセミイルカにおいては、BPS がシグネチャー・ホイッスルのような個体識別の役割を果たしている可能性が報告されている [38]。本研究のカマイルカにおいても、一般にコミュニケーションに用いられるとされる WH の発声頻度は非常に低い一方、多くの BPS が記録されており、複数個体が鳴き交わしている可能性のあるパートも確認された(図 28)。このことから、カマイルカもセミイルカ同様に BPS をコミュニケーションツールとして用いている可能性がある。カマイルカにおける先行研究では、少なくとも 2 個以上の BP から成る典型的なシリーズが 9 種類報告されている [16]。

NZ と AR のハラジロカマイルカにおいては、NZ では全 BP のうち約 42%、AR では約 64% がシリーズ化していた [52]。NZ のハラジロカマイルカでみられたシリーズはその多く (73.5%) が一度もしくは稀にしか記録されなかったが、短-長 2 つの BP から構成される 1 種類のシリーズは全体の 19% を占めていた [52]。AR のハラジロカマイルカでみられたシリーズも、その多く (81.5%) が一度もしくは稀にしか記録されず、NZ 同様の短-長シリーズが全体の 10.5% を占めていた [52]。

本研究においてはほとんどの BPS が複数回記録されており、ハラジロカマイルカのように 1 種類の BPS が BPS 全体の多くを占める傾向はみられなかった。このことは本研究で調べることができなかった他の要因(餌の種類、地形、環境など)が、カマイルカ本来の BPS の多様性に影響したためであると考えられる。

また、NZ と AR のハラジロカマイルカが用いるシリーズは、2 個あるいは 3 個の BP から構成されるものが多く (NZ : 92%、AZ : 55%)、最高構成波形数は 14 個であった [52]。本研究における積丹のカマイルカが用いる BPS は、構成波形数が 2 個と 3 個のものが過半数 (55.9%) を占め、最高構成波形数は 19 個であり、ハラジロカマイルカよりもやや多い結果となった。一方、室蘭のカマイルカが用いる BPS は構成波形数がさらに多く、2 個~3 個から成るものは全体の 27.5% にとどまった。また、本研究では両調査地に共通の

シリーズは確認されなかった。

シャチでは、母系の群れ内で限定的に共有されるコールが知られており、カマイルカの BPS も群れ内でのみ共有されている可能性がある[32]。本研究では、各調査日に遭遇したカマイルカの群れが同一であったかの識別はできなかったが、今後は写真による群れの識別を行うことで、群れもしくは調査地特有の BPS を明らかにできると考えられる。

4) WH

積丹と室蘭ともに、少数の WH が記録された。ハンドウイルカでは、個体ごとに特有な抑揚をもつ「シグネチャー・ホイッスル」が個体識別やコミュニケーションのために用いられる[42]。飼育下のカマイルカにおいては、個体ごとに典型的なシグネチャー・ホイッスルの有無はいまだ議論されている[8, 54]。野生のカマイルカにおいては、WH はほとんど記録されなかったことが報告されている[16]。

本研究において、両調査地ともに WH の発声頻度は非常に低く、ハンドウイルカの WH と比較すると非常に単調であった。このことから、積丹と室蘭に来遊するカマイルカは WH を主なコミュニケーションツールとして用いておらず、BP がその役割を果たしていると考えられる。なぜ稀に WH が用いられているのかは明らかではないが、WH のように低周波数域に主なエネルギーを持つ純音は、BP や EC よりも水中で遠距離まで届くため、離れた個体とのコミュニケーションに用いられていた可能性がある[19]。

3. 調査地間比較

本研究では、特に EC と BP の測定項目において調査地間での違いが多く認められた(表 6～表 12)。WH ではいずれの測定項目においても有意差は認められなかったが、これは積丹と室蘭のカマイルカが発する WH の単調さを反映している可能性がある。逆に、BP の狭帯域における比較では、全ての測定項目で有意差が認められ、カマイルカが発する BP の多様さを反映していると考えられる。

カマイルカやハラジロカマイルカでは、同種間でも生息地によって音響特性も異なることが報告されている[45, 46, 52]。南カリフォルニア湾に生息するカマイルカの EC はそのピーク周波数の分布から 2 種類に分類されるが、これらの EC は群れの構成や行動、摂餌魚種、あるいは系統の違いによるものである可能性が示唆されている[45, 46]。NZ と AR に生息するハラジロカマイルカにおいては、その生息地によってパルス音の ICI と持続時間、シリーズ化した BP の割合が異なっていたが、これは調査地間で観察されたイルカの行動の偏りを反映している可能性があるとして述べられている[52]。さらに、AR ではより大型の群れで採餌するため、複雑なコミュニケーションが必要となり BPS のような複雑な音声が多く用いられている可能性も挙げられた[52]。

本研究における調査地間での周波数や持続時間に関する測定項目値の差も、群れの特徴や行動、餌あるいは系統の違いを反映しているであろう。

4. 年度間比較

積丹では EC と BP の全ての測定項目において、いずれかの年度間に有意差が認められた。WH では発声率と High frequency の 2 項目のみに有意差が認められ、BPS ではいずれの測定項目にも差は認められなかった。室蘭では、統計分析をおこなった BP において、Low frequency、Peak frequency、Bandwidth の 3 項目に有意差が認められた。

南カリフォルニア湾複数地点のカマイルカが発する 2 タイプの EC の発声頻度を 3 年間にわたって分析した先行研究では、どちらのタイプの EC も年度により発声頻度に差があり、毎年の海洋環境変化に伴う餌資源の変化に適応した EC が用いられている可能性を示唆している[46]。

本研究でみられた年度間の差は、南カリフォルニア湾のカマイルカのような海洋環境変化による餌の変化が一因となっている可能性がある。年度間で音響特性が異なった他の要因として、両調査地に来遊するカマイルカの集団が年度により異なることも考えられる。今後予定している写真を用いた群れの識別から年度間で同じ個体が確認され、毎年同じ群れが来遊してくるとい

う確証が得られれば、年度間の音響特性の違いは群れの違い以外の要因によることが考えられる。

5. 行動間比較

2016年度の積丹と室蘭における音声の行動間比較から、両調査地ともにBPにおいて行動間の有意差が多く認められた。両調査地に共通して、BPでは唯一ICIにおいて行動間の有意差が認められなかった。このことから、積丹と室蘭のカマイルカが発するBPのパルス間隔は行動に関わらずほぼ一定であると考えられる。

発声頻度は、両調査地ともに休息で有意に低い結果となった。ハシナガイルカにおいても、休息時は音声をほとんど発さないことが報告されており、比較的無防備な状態である休息時に、音声から捕食者に探知されることを防ぐためであることが示唆されている[37]。また、本研究における休息中のカマイルカは亜集団全体で移動方向を合わせるために、浅く潜水と浮上を繰り返し、視覚的に仲間の動きを認識できる状態を作り出していた可能性がある。このため、休息中のカマイルカは音声をあまり発しなくても視覚で群れを維持できるのであろう。

BPの発声率は、積丹では移動で有意に高く、室蘭では採餌で有意に高い結果となった。採餌中のBP発声頻度に関しては、これまでに種によって異なる結果が示されている。シナウスイロイルカでは採餌中頻繁にBPが用いられる一方、マイルカでは採餌中BPの発声頻度は低く、移動中の発声頻度が高いことが報告されている[16]。

本研究では、同種でも調査地により発声頻度の高い行動が異なる結果となったが、これは調査地間で採餌と移動の行動様式が異なっていたことを反映している可能性がある。例えば、室蘭では追い込み漁的な激しい採餌セッション中の発声頻度が高く、このような採餌様式は群れで協力して魚を追い込むために、音声コミュニケーションが重要な役割を果たすと考えられる[12]。一方、積丹のカマイルカは出現期間内でも他の海域へ頻繁に移動していたため、移動中の群れの統率をとる必要があり、移動の際に頻繁に音声コミュニ

ケーションを用いていた可能性がある。

以上のことから、本研究では北海道近海の2海域(積丹・室蘭)におけるカマイルカを追跡し、これまでに報告のあるハクジラ類の行動や音響特性と比較・分析することにより、これまで知られていない日本近海におけるカマイルカの生態の一端を明らかにすることができた。今後は調査地域及び対象となる群れを増やし、調査方法を改良することによりカマイルカの生態をさらに明らかにしていきたい。

V. 総括

本研究は、北海道に来遊するカマイルカの音響特性に関する初めての報告であり、積丹と室蘭という北海道の異なる 2 海域に来遊するカマイルカの行動特性と音響特性を分析した。

1. 行動生態

- ・ 積丹と室蘭ともに、カマイルカは大別して 5 種類の行動(採餌・休息・移動・船との並走・空中行動)を示した
- ・ 採餌・移動・船との並走において、調査地間での行動特性に大きな差が見られた
 - ▶ 採餌に関しては、積丹では海鳥とともに採餌する様子が見られ、一か所での採餌時間が長い傾向があり、室蘭では海鳥との採餌は見られず、採餌と移動を繰り返し、一か所での採餌時間が短い傾向があった
 - ▶ 移動に関しては、積丹では沿岸に沿った移動が多く、室蘭ではパターン化した移動は見られず、噴火湾内を様々に方向転換していた
 - ▶ 船との並走に関しては、積丹では並走時間が長く一度に並走する個体数が多い傾向があり、室蘭では並走時間が短く、一度に並走する個体数が少ない傾向があった

以上のような調査地間での行動特性の違いは、水深、海底の地形、摂餌魚種あるいは群れ系統の違いなどが影響している可能性がある

2. 音響生態

- ・ 積丹と室蘭ともに、カマイルカは 3 種類の音声(EC・BP・WH)を用いた
- ・ 両調査地において、EC と BP の発声頻度が高い一方で、WH の発声頻度は非常に低かった
- ・ 複数の BP が特定の順番で組み合わさった BPS が用いられていた

- ・ 調査地間/年度間/行動間での比較において、対象間の測定項目に最も多くの有意差が認められた音声は **BP** であった

以上のことから、両調査地のカマイルカは主に **BP** もしくはそれがシリーズ化した **BPS** をコミュニケーションツールとして用いている可能性が高い

3. 今後の課題

- ・ 調査地間での行動特性の違いをもたらす要因を分析するために、ダイバーらの協力を得て水中観察を行い、カマイルカの水中における詳細な行動を明らかにする
- ・ 北海道近海におけるカマイルカの回遊ルートを明らかにするために、大型の船を用いた長期的な追跡を行う
- ・ カマイルカの回遊先となる北海道内あるいは道外の他地域でも研究拠点を築き、日本近海におけるカマイルカの行動特性と音響特性を比較・分析する

VI. 謝辞

積丹での調査にあたり、調査中の水先案内だけでなく、カマイルカをはじめとする海棲哺乳類や海洋環境についての興味深いお話をいただいた ZEMHOUSE PADI 5STER DIVERISORT の藤田尚夫様に心から感謝申し上げます。北海道区水産研究所の水口大輔様には、音声研究を一から始める私に解析手法や論文の執筆について親身にご指導いただいた。また、積丹における水中マイク設置と回収にご協力いただいた東しゃこたん漁業組合の富士谷哲朗様、カマイルカの写真を提供くださったカメラマンの豊田誠様、室蘭での水先案内をしてくださった(株)岩佐マリンの皆さまに感謝申し上げます。さらに、本研究を進めるうえで指導教員としてお力添えいただいた本学獣医保健看護学類動物集中管理研究室の佐野忠士准教授にお礼申し上げたい。本学獣医保健看護学類動物行動生態研究室の郡山尚紀准教授には、調査の統括や研究手法へのご助言など、私の研究全般を3年以上にわたり見守っていただき、心から感謝申し上げます。最後に、動物行動生態研究室の皆さんには、積丹と室蘭での調査とデータ採取に参加いただいた。皆様のご協力に感謝申し上げます。

VII. 引用文献

1. Acevedo-Gutiérrez, A. and Parker, N. 2000. Surface behavior of bottlenose dolphins is related to spatial arrangement of prey. *Aquat. Mamm.* **16**(2): 287-298.
2. 赤松友成. 2007. イルカのハイパーセンサ. *バイオメカニズム学会誌*. **31**(3): 134-137.
3. Barta, Z. and Giraldeau, L. A. 2001. Breeding colonies as information centers: a reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrouter game. *Behav. Ecol.* **12**(2): 121-127.
4. Bazúa-Durán, C. and Au, W. W. 2002. The whistles of Hawaiian spinner dolphins. *J. Acoust. Soc. Am.* **112**(6): 3064-3072.
5. Benoit-Bird, K. J. and Au, W. W. 2009. Cooperative prey herding by the pelagic dolphin, *Stenella longirostris*. *J. Acoust. Soc. Am.* **125**(1): 125-137.
6. Black, N. A. 1994. Behavior and ecology of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) in Monterey Bay, California (Ph.D. Thesis, San Francisco State University).
7. Brownell Jr, R. L., Walker, W. A. and Forney, K. A. 1998. Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* (Gill, 1865). Handbook of marine mammals. **6**. Academic Press, Cambridge, Massachusetts.
8. Caldwell, M. C. and Caldwell, D. D. 1970. Statistical evidence for individual signature whistles in the Pacific whitesided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*. LOS ANGELES COUNTY MUSEUM CA. Technical Report 9.
9. Dawson, S. M. 1991. Clicks and communication: the behavioural and social contexts of Hector's dolphin vocalizations. *Ethology*. **88**(4): 265-276.
10. Dechmann, D. K., Heucke, S. L., Giuggioli, L., Safi, K., Voigt, C. C. and Wikelski, M. 2009. Experimental evidence for group hunting via eavesdropping in echolocating bats. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* rspb-2009.
11. Degradi, M., Dans, S. L., Garaffo, G. V. and Crespi-Abril, A. C. 2012. Diving for food: a switch of foraging strategy of dusky dolphins in Argentina. *J. Ethol.* **30**: 361-367

12. Gallo Reynoso, J. P. 1991. Group behavior of common dolphins *Delphinus delphis* during prey capture. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Mex. Ser. Zool.* **62**: 253–262.
13. Gregory, P. R. and Rowden, A. A. 2001. Behaviour patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) relative to tidal state, time-of-day, and boat traffic in Cardigan Bay, West Wales. *Aquat. Mamm.* **27**(2): 105-113.
14. Hanson, M. T. and Defran, R. H. 1993. The behavior and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aquat. Mamm.* **19**: 127-127.
15. Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M. and Amano, M. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoo sci.* **21**(9): 989-999.
16. Henderson, E. E., Hildebrand, J. A. and Smith, M. H. 2011. Classification of behavior using vocalizations of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*). *J. Acoust. Soc. Am.* **130**(1): 557-567.
17. Henderson, E. E. and Würsig, B. 2007. Behavior patterns of bottlenose dolphins in San Luis Pass, Texas. *Gulf of Mexico Science.* **2**: 153-161
18. Herzing, D. L. 1996. Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquat. Mamm.* **22**: 61-80.
19. Janik, V. M. 2000. Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, **289**(5483): 1355-1357.
20. Jefferson, T. A., Stacey, P. J. and Baird, R. W. 1991. A review of killer whale interactions with other marine mammals: predation to co-existence. *Mammal Review.* **21**(4): 151-180.
21. Kaplan, M. B., Mooney, T. A., Sayigh, L. S. and Baird, R. W. 2014. Repeated call types in Hawaiian melon-headed whales (*Peponocephala electra*). *J. Acoust. Soc. Am.* **136**(3): 1394-1401.
22. Ketten, D. R. 1992. The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In *The evolutionary biology of hearing*. Springer, New York.
23. 北村志乃, 栗原 縁, 柴田泰宙, 松石 隆. 2008. 津軽海峡におけるカマイルカ

- の出現時期の変化. *日本セトロジー研究*. **18**: 13-16.
24. Lammers, M. O., Au, W. W. L., Aubauer, R. and Nachtigall, P. E. 2004. A comparative analysis of the pulsed emissions of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*). Echolocation in bats and dolphins. University of Chicago Press, Chicago
25. Lusseau, D. 2006. Why do dolphins jump? Interpreting the behavioural repertoire of bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Anim. Behav. Process.* **73**(3): 257-265.
26. Lyamin, O. I., Mukhametov, L. M. and Siegel, J. M. 2004. Relationship between sleep and eye state in Cetaceans and Pinnipeds. *Arch. Ital. Biol.* **142**(4): 557-568.
27. Madsen, P. T., Lammers, M., Wisniewska, D. and Beedholm, K. 2013. Nasal sound production in echolocating delphinids (*Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens*) is dynamic, but unilateral: clicking on the right side and whistling on the left side. *J. Exp. Biol.* **216**(21): 4091-4102.
28. マリンネット北海道 (北海道立総合研究機構 水産研究本部)
水産現勢漁業生産高データベース検索から引用
(<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/>)
29. 松田紀子, 白木原美紀, 白木原国雄. 2011. 天草下島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカの行動に及ぼすイルカウォッチング船の影響. *日本水産学会誌*, **77**(1), 8-14.
30. 松田純佳, 岩原由佳, 小林沙羅, 金子信人, 鈴木 励, 松石 隆. 2011. 津軽海峡におけるカマイルカの来遊個体数推定. *日本セトロジー研究*. **21**: 15-18.
31. Matthews, C. J., Luque, S. P., Petersen, S. D., Andrews, R. D. and Ferguson, S. H. 2011. Satellite tracking of a killer whale (*Orcinus orca*) in the eastern Canadian Arctic documents ice avoidance and rapid, long-distance movement into the North Atlantic. *Polar Biol.* **34**(7): 1091-1096.
32. Miller, P. J. and Bain, D. E. 2000. Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca*. *Anim. Behav.* **60**(5): 617-628.
33. 三井翔太, 大泉 宏, 樽創. 2014. 相模湾に漂着したカマイルカおよびオガワコマッコウの胃内容物. *神奈川県立博物館研究報告. 自然科学*. **43**: 7-21.

34. Morisaka, T. and Connor, R. C. 2007. Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *J. Evol. Biol.* **20**(4): 1439-1458.
35. 村山 司, 中原史生, 森 恭一. 2002. イルカ・クジラ学 イルカとクジラの謎に挑む. 東海大学出版会, 東京.
36. Ng, S. L. and Leung, S. 2003. Behavioral response of Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) to vessel traffic. *Mar. Environ. Res.* **56**(5): 555-567.
37. Norris, K. S., Wursig, B., Wells, R. S. and Wursig, M. 1994. The Hawaiian spinner dolphin. Univ of California Press, Oakland, California.
38. Rankin, S., Oswald, J., Barlow, J. and Lammers, M. 2007. Patterned burst-pulse vocalizations of the northern right whale dolphin, *Lissodelphis borealis*. *J. Acoust. Soc. Am.* **121**(2): 1213-1218.
39. Reeves, R. R. and Folkens, P. A. 2002. Sea mammals of the world. A. & C. Black, London.
40. Ridgway, S. H. and Johnston, D. G. 1966. Blood oxygen and ecology of porpoises of three genera. *Science*. **151**(3709): 456-458.
41. Sargeant, B. L. and Mann, J. 2009. Developmental evidence for foraging traditions in wild bottlenose dolphins. *Anim. Behav.* **78**(3): 715-721.
42. Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S. & Scott, M. D. 1990. Signature whistles of free-ranging bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*: stability and mother-offspring comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**(4): 247-260.
43. Sekiguchi, Y. and Kohshima, S. 2003. Resting behaviors of captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Physiol. Behav.* **79**(4): 643-653.
44. 柴田泰宙, 片平浩孝, 篠原沙和子, 鈴木初美, 岡田佑太, 上田茉莉, 鶴山貴志, 飯塚 慧, 松石 隆. 2007. 津軽海峡内におけるカマイルカの季節的・地理的分布について. *日本セトロジー研究*. **17**: 11-14.
45. Soldevilla, M. S., Henderson, E. E., Campbell, G. S., Wiggins, S. M., Hildebrand, J. A. and Roch, M. A. 2008. Classification of Risso's and Pacific white-sided dolphins using spectral properties of echolocation clicks. *J. Acoust. Soc. Am.* **124**(1): 609-624.

46. Soldevilla, M. S., Wiggins, S. M. and Hildebrand, J. A. 2010. Spatio-temporal comparison of Pacific white-sided dolphin echolocation click types. *Aquat. Biol.* **9**(1): 49-62.
47. Stockin, K. A., Binedell, V., Wiseman, N., Brunton, D. H. and Orams, M. B. 2009. Behavior of free-ranging common dolphins (*Delphinus sp.*) in the Hauraki Gulf, New Zealand. *Mar. Mamm. Sci.* **25**(2): 283-301.
48. Suzuki, T. N., Wheatcroft, D. and Griesser, M. 2016. Experimental evidence for compositional syntax in bird calls. *Nat. Commun.* **7**: 10986
49. Tsutsui, S., Tanaka, M., Miyazaki, N. and Furuya, T. 2001. Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) with anomalous colour patterns in Volcano Bay, Hokkaido, Japan. *Aquat. Mamm.* **27**(2): 172-182.
50. Vaughn, R. L., Shelton, D. E., Timm, L. L., Watson, L. A. and Würsig, B. 2007. Dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) feeding tactics and multi - species associations. *NZ J Mar Freshw Res.* **41**(4): 391-400.
51. Vaughn, R.L., Shelton, D.E., Timm, L.L., Watson, L.A. and Würsig, B. 2008. Dusky dolphins influence prey accessibility for seabirds in Admiralty Bay. *New Zealand. J Mammal.* **89**: 1051–1058.
52. Vaughn-Hirshorn, R. L., Hodge, K. B., Würsig, B., Sappenfield, R. H., Lammers, M. O. and Dudzinski, K. M. 2012. Characterizing dusky dolphin sounds from Argentina and New Zealand. *J. Acoust. Soc. Am.* **132**(1): 498-506.
53. Walker, W. A., Leatherwood, S., Goodrich, K. R., Perrin, W. F. and Stroud, R. K. 1986. Geographical variation and biology of the Pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*, in the north-eastern Pacific. *Research on dolphins.* **441**: 465.
54. Whitten, J. L. and Thomas, J. A. 2001. Whistle repertoire of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*) at the John G. Shedd Aquarium. *J. Acoust. Soc. Am.* **109**(5): 2391-2391.
55. Wursig, B. and Wursig, M. 1980. Behavior and ecology of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus*, in the South Atlantic. *Fish. Bull.* **77**: 871-890.

VIII. 研究報告

1. 「野生生物と社会」学会 第20回大会 (2014、犬山) ポスター発表
 P-38 積丹の海を回遊するカマイルカの音声解析
 ○松代真琳¹⁾・水口大輔²⁾・押味千華¹⁾・神保恵里¹⁾・前田早希¹⁾・
 郡山尚紀¹⁾
 1)酪農大・獣医・獣医保健看護、2)京都大・野生動物研究センター

2. 第158回 日本獣医学会学術集会 (2015、十和田) 口頭発表
 演題：野生カマイルカの鳴音と行動の関連性
 ○松代真琳¹⁾、水口大輔²⁾、藤田尚夫³⁾、佐野忠士¹⁾、郡山尚紀⁴⁾
 1)酪農大院・獣医・獣医保健看護、2)京都大・野生動物研究センター、
 3)ZEMHOUSE、4)酪農大・獣医・獣医保健看護

3. 日本動物行動学会 第35回大会 (2016、新潟) ポスター発表
 P2-05 積丹と室蘭に来遊するカマイルカ (*Lagenorhynchus obliquidens*) の
 音響特性
 ○松代真琳¹⁾・水口大輔²⁾・藤田尚夫³⁾・郡山尚紀⁴⁾
 1)酪農大院・獣医・獣医保健看護、2)北水研、3)ZEMHOUSE、
 4)酪農大・獣医・獣医保健看護