

北海道沿岸に回遊する野生トド (*Eumetopias jubatus*) に見られる水中社会行動

郡山尚紀*・茶屋原夕子*

Underwater Behavior of Wild Steller Sea Lions Migrating to Hokkaido, Japan

Takanori KOORIYAMA* and Yuko CHAYAHARA*
(Accepted 14 December 2020)

はじめに

陸生動物のみならず水生動物の多くが群れ社会を形成する。群れを形成することで、警戒コストの削減、餌の探索や繁殖において有利になる反面、群れの維持において競合が起こる^[1]。群れの形態(頭数、オスメス子の割合、離合集散など)は種特異的であり、それらを維持するためには様々なコミュニケーション方法が存在する^[2]。コミュニケーションには、個体ごとの匂いやフェロモンといった嗅覚、低い周波数から超音波といった音声を聞いた聴覚、触れたり叩いたりする触覚、または行動やジェスチャーなどの視覚を利用する。海棲哺乳類の中で、イルカやクジラは上陸することなく生活するため、水中で有利な音波を使ったコミュニケーションを発達させ、社会性の維持などに用いている^[3]。一方、鰭脚類の中でもアシカ科のトドは、差はあるものの必ず岩や砂浜に上陸を行うが、超音波は使用せず、姿勢や行動あるいは鳴き声で種特有のコミュニケーションをとっている^[4]。

トド (*Eumetopias jubatus*) は冷涼な北太平洋の沿岸海域に広く分布しているアシカ科で最大の種である^[5]。アラスカ-アメリカ西海岸に分布する亜種とロシアと日本沿岸を回遊する亜種に分けられている^[6,7]。このうちロシアと日本に分布する亜種は6月から9月にサハリンおよびクリル列島の繁殖地(ルッカリー)で出産と繁殖を行い、一部は毎年10月から翌年の5月にかけて北海道の日本海側沿岸や北海道東沿岸を回遊する^[6,7]。繁殖地では1頭のオスが10頭前後のメスを囲みハーレムを形成する。ハーレムを形成するためメス獲得競争に挑戦する性

成熟したオス(ブル)はアイドルブルと呼ばれ1頭で行動する。ハーレムを形成しないブルはバチエラーと呼ばれ数頭から十数頭集まった群れを形成する。また、性成熟していない若齢個体の群れも見られる。回遊期に入ると繁殖に関係する社会関係は消失するが母子関係は継続し、繁殖地での顔見知りや近縁個体と回遊する可能性があるが詳しくはわかっていない^[8]。トドの幼獣はパップと呼ばれ、乳汁分泌期間は生後約1年で回遊中でも大部分のメスは授乳をしながらパップとともに回遊する^[8]。このようにトドの生態や社会行動は、ロシア海域における繁殖期の上陸場では調べられており^[4]、また、飼育下のトドの社会行動の中で特に遊び行動についてはおたる水族館の研究がある^[9]。しかし、回遊先における群れ構成とその社会性について明らかになっておらず、まして水中行動は不明の部分が多い。

トドが繁殖期に集まるルッカリーでは、オスのトドは声や姿勢を使って威嚇することでハーレムのメスの獲得競争を行い、作った縄張りを維持する^[8]。また、パップは短い夏の間、同世代のパップと遊びを通して社会行動や様々な動きについて学ぶ。その遊びは、水中でも行われ、ホイッピングやポーピングとして観察される^[3]。回遊先において、トドは繁殖活動における競争は起きないが、群れを維持するための行動は必要である。上陸した岩場では、その体の構造のため広範囲に動くことはできず、休息が主な目的である。そのため、行動の種類は限られてしまう。しかし、水中では、動きの範囲は当然広がるため、様々なコミュニケーションをとることが考えられる。

群れで行動する種は、よく共同で採餌を行なって

* 獣医学群獣医保健看護学類動物行動生態研究室

069-8501 北海道江別市文京台緑町 582

Laboratory of Companion Animal and Wildlife Ecology, Department of Veterinary Science, School of Veterinary Medicine, Rakuno Gakuen University

582 Bunkiyodai-Midori, Ebetsu, Hokkaido 069-8501, Japan

いることが知られている。例えば、ザトウクジラのバブルネット^[10]やシャチの追い込み漁^[11]あるいはハラジロカマイルカの他種との共同漁^[12]が有名である。トドも同様に魚や頭足類を採餌するが、胃内容物の分析からその中には根魚から回遊魚で群れを形成するニシンや鮭など様々である^[13]。トドも水中において、群れのメンバーとコミュニケーションを取りながら漁を行なっている可能性もあるが詳細は分かっていない。

スキューバダイバーはしばしば、イルカやアシカに遭遇することがあり、北海道ではトドに遭遇することがある。こういった海棲哺乳類は好奇心が強いことが知られているが、さまざまな動物において探索行動などとして表出することが知られている^[14]。また、好奇心以外にも彼らの生活圏に入ってきた動物や物体に対しては、当然警戒行動が発現し、威嚇行動もみられる^[1]。

本研究では、今までの研究がほとんど陸上における研究に絞られていたトドの社会行動について、水中で調査を行うことで、回遊先でのトドの群れの行動の特徴を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

調査地および観察期間

冬季に日本海沿岸に来遊する群れの中で、北海道小樽市祝津にあるトド岩あるいはその付近を起点として、採餌する野生トドの群れを観察対象とした。2016年1月31日～3月21日および2017年1月9日～2017年3月2日の合計30日間潜水調査を行った。北海道小樽市祝津沖（北緯43度14'32"東経141度0'30"）にある周囲約400mの岩場（トド岩）に休息するトドが潜水するポイントに潜行し深度6～10mで観察を行った。小樽市の平均最高気温は12.2度（-0.7～25.6度）、平均最低気温は5.1度（-6.1～18.4度）であり1年の平均気温は8.6度（-3.3～21.7度）であった。

潜水調査

潜水調査は31回行い、総観察時間は27時間36分26秒であった。北海道小樽市祝津港からトド岩までボートで向かい、主にトドが休息するポイントから約100m離れた場所に船を止め2～5人のダイバーが一斉にエントリーし潜行した。その後、岩場で休息するトドが潜行するポイントまで泳ぎ水中カメラ（Nikon COOLPIX AW130, GoPro Hero3+）で撮影を行った。観察終了後、トドの個体の特徴、群れ構成、焼印（ロシアの研究者が行っている）の

有無、トド同士の行動、ヒトに対する行動について記録した。

トドの雌雄と年齢層分類

トドの年齢層の判別は大泰司と和田ら^[8]の報告を参照して行った。雌雄の判別は陰茎孔を確認することでオスと判断できる。また、トドは性的二型を示す動物であるため、ブル、大人メス、パップはその体格や特徴の違いから水中においても判別を行うことができた。ブルは、タテガミをもち、かつ前頭部の隆起を基準とした。大人メスはパップを連れていることが多く、オスの特徴を持ち合わせないがブルよりも小さい個体は大人メスとした。それ以外のワカモノは判定が難しいためブルではないが大人メスではないことは判定しなかった。パップは明らかに他の個体よりも小さく、母親とともに移動するため、若者の群れの構成にはなっていない。また、5～6月に誕生した個体が冬季に北海道沿岸へ来遊する際には体長1.5m程度の体長に成長している個体として判断ができる。

トドの水中行動分類

トドの行動解析には既報^[4,9]の報告を参考にし、基本行動として威嚇行動、探索行動、親和行動、およびその他の行動に分類した。動物行動学の定義に則り、親和行動は繰り返されかつ無意味な行動、探索行動は用心深い行動、威嚇行動は急激な短時間の動きとした。トドの水中での新しい行動には、他の動物で用いられている行動名（例：Chasing や Lunging）を使用した。また、おたる水族館で飼育されているトドの行動観察から得られた行動エソグラムを用いた^[9]。さらに、Gentry^[4]の報告も参考に上陸したトドの行動エソグラムも用いて水中での行動を分類するとともに、行動頻度（回数/潜水時間（分））を計測した。

分析方法

水中でのトドの行動の特徴を明らかにするために、群のサイズと3つの行動カテゴリーとの関連を調べた。また、3つの行動カテゴリー間の関連性も調べた。分析には、スピアマンの順位相関係数を用いた。相関係数（rs）は0.7～1を強い相関あり、0.4～0.7を中程度の相関あり、0.2～0.4を弱い相関あり、0～0.2を相関なしと定義した。

次に、トドの行動が群の種類に影響されるかを調べるために、トドの群をブルの有無でわけ、行動のカテゴリーとの組み合わせにより差があるか調べ

た。トドの性別や年齢を外見から正確に判断することは難しいが、ブルは性的二型のため大きな体格、タテガミ、前頭部の突出から判断が可能であった^[8]。トドの群れはこのブルの存在の有無によって二つに分けられると同時に、3つの行動カテゴリーの間にブルの存在による差があるか検討した。まず、各行動の出現頻度を1分あたりで算出し、ブルが群れに含まれるか否かと各行動カテゴリーの組み合わせで分けた。つまり、親和行動においてブルを含む群と含まない群、探索行動においてブルの有無、威嚇行動においてブルの有無の6つに分けて分析を行った。統計分析はクラスカル=ウォールス検定を用いて、ボンフェローニ検定で各群間の比較を調整した。すべての統計は統計ソフトRを用いて行い、 $P < 0.05$ を有意差ありとした。

結 果

本研究では、北海道に回遊する野生トドの水中における行動の特徴を明らかにした。

トドの水中行動のエソグラム

図1に示すように全体で15の水中行動が確認され、そのうち7つは親和行動、3つの探索行動、4つが威嚇行動であった。水中で見られた行動は、陸上では見られなかったものが多く含まれていた(表1)。親和行動においては、Belly bite, Landing, Camera touchが見られた。これらの行動は、陸上で見られる行動に類似したものも見られ、例えばBelly biteやFlipper biteはOther flipper biteに類似しており、また、Camera touchはR to Rに類似した行動であった。Landingによって水底に横になる行動は観察者のダイバーと同調しており、同じ位置に着底した。

Lungingは観察者に対して行われ、激しく観察者に向かって泳ぎ急旋回した。この威嚇行動は泡を吐いたり牙を剥いたりする行動も同時に行うこともあったが、観察者に危害を加えることは1度もなかった。トドはOMSを行う際に歯を見せて威嚇と服従を示すが、激しい動きは見られなかった。

探索行動ではHoveringやInverted hoveringを行いながらのEye contact, Hovering & releasing airが観察された。その際トドは10秒から1分以上中層に留まり、じっとダイバーの観察を続けていた。この行動は雌雄や年齢を問わずどの個体も行っていた。

それ以外の行動は口や鼻から空気を排気する行動(Releasing air at once)や鼻からわずかな空気を漏

らすような排気(Leaking air from nose)を行っていた。鼻からわずかに空気を逃す行動は、威嚇的な場面では行われず、全く新しい行動であった。

トドの群れの大きさと3つの行動カテゴリーの回数の関連性

行動分類の中で、探索行動、威嚇行動、親和行動の順に群れサイズと行動の回数との相関関係は低くなっていった(図2)。まず、群の大きさは威嚇行動($r_s = 0.58$, $P = 0.0016$)および探索行動($r_s = 0.58$, $P = 0.0016$)の頻度と中程度の相関が認められ、親和行動の回数とは弱い相関が認められた($r_s = 0.38$, $P = 0.04$)。次に表2に示すように、威嚇行動は親和行動と相関しておらず($r_s = 0.21$)、探索行動と中程度の相関が見られた($r_s = 0.49$)。また、同じく表2に示すように親和行動は探索行動と中程度の相関が認められた($r_s = 0.45$)。

群れ内のブルの有無と各行動カテゴリーの行動頻度との関連性

図3に示すように、6つの群には差があることがわかった($P = 0.0056$)。2群間の比較をした結果、ブルのいる群れの親和行動はブルのいない群の威嚇行動よりもその頻度が高いことがわかった($P = 0.047$)。また、ブルのいる群の探索行動はブルのいない群の威嚇行動よりも頻度が高いことがわかった($P = 0.047$)。

考 察

本研究では、トドは陸上で見せるよりも多様な行動を水中で示すことが明らかとなった。

トドは休憩するために上陸する必要がある。我々がよく目にするトドはこの休憩中のトドであり、彼らの水中での行動は海中にて観察する必要がある。また、陸上で素早く動けないトドにとって岩の上は危険な場所であり、警戒心も強く示すため近距離からの観察は難しい。一方、陸上では不可能でも、水中では立体的に空間を使うことが可能である。今回、水中において、これまで報告されていなかった様々な行動が観察された。それらの行動は、トド同士で行うもの以外にも観察者に対しての行動が見られた。威嚇行動及び探索行動は観察者だけに向けられたが、親和行動はトド同士および観察者に対して見られた。水中においてトドは、観察者のダイバーよりも動きは早く、警戒心が取れてきたのちに好奇心でダイバーに接近した事で異種に対する行動も観察できたと考えられる。本研究では、それらの行動



OMS



Bare fangs



Neck bite



R to R



Lunging



Bubble threatening



Eye contact



Camera touch



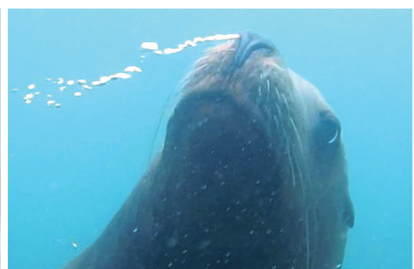
Hovering



Landing



Flipper Bite



Hovering & Releasing air (bubble)



Inverted hovering



Hovering & Exhaust Air



Landing with Human

図1 水中で見られたトドの行動

表1 トドの水中エソグラム

	水中	陸上	行動の説明
威嚇行動			
Vocalizing	-	○	威嚇発声
OMS	○	○	開口威嚇服従行動
Lunging	○	×	威嚇突進
Bare fangs	○	×	牙をむく
Bubble threatening	○	-	威嚇排気
探索行動			
Hovering & Eye contact	○	×	ホバリングとアイコンタクト
Inverted hovering & Eye contact	○	×	逆さホバリングとアイコンタクト
Hovering & releasing air	○	×	ホバリングと浮力調整排気
親和行動			
R to R	○	○	鼻先と鼻先を接触させる
Neck bite	○	○	首近辺を噛む
Belly bite	○	×	腹部を噛む
Flipper bite	○	○	相手の脚を噛む
Chasing	○	○	追いかけてこ
Whipping	○	-	グルンと回る
Body contact	○	○	体を相手に預ける
Camera touch	○	×	カメラのレンズを鼻先で突く
Landing	○	×	着底する
その他の行動			
Releasing air at once	○	-	ブワッと一度排気する
Leaking air from nose	○	-	プクプクと鼻から空気の泡を出す

○：有り，×：無し，-：当てはまらない

をトド同士のものか、それとも観察者にむけて取られた行動であったのか、正確に区別することができなかったため、区別せずに分析を行なった。

陸上においてトドが見せる威嚇行動は主に vocalizing であり、相手を傷つけるような攻撃行動は普段は行われ^[8]ない。しかし、水中では、自分たちよりも動きの鈍い観察者に対して接近し、威嚇行動を見せていた。威嚇行動も社会性行動の一つであるが、トド同士においては繁殖期のオスによるメス獲得競争以外、通常は OMS (威嚇と服従) として行われることで終了する^[4]。しかし、異種であるヒトに対しては OMS ではなく、Lunging や Bare fangs といった威嚇のみが用いられていた (表1)。この Lunging のような突進行動は陸上のクマ^[15] やゴリラ^[16] が行う行動に類似していた。本研究で見られた威嚇行動は、身体非接触であり、通常トド同士に見られるような相手を傷つけない威嚇行動と共通する^[4]。野生のトドは、無駄な争いを避けるため最低限の威嚇行動で済ませることで、エネルギー消失を抑えながら問題を解決していると考えられてい

る^[4]。

探索行動には新奇な物体に対する行動や餌を探索する行動が含まれる^[17]。本研究では、水中において観察者であるヒトが、トドたちに危険を及ぼす存在かを確認するための行動であったと考えられる。Hovering しながらの Eye contact は、異種の生物を観察して危険度を判断していたかもしれない。水中では視覚によって様々なことを判断している事が示唆される。陸上の生物では、目を合わせるということは好戦的なイメージを与える場合があり、その反対の行動をとることは大変興味深い^[12]。また、ホバリングを維持するためと思われる空気を放出する場合も見受けられ、観察者であるダイバーと同じように浮力の調整を行なっていると考えられた。クジラは泡を使ったバブルネットによる漁が有名であるが^[10]、トドが同じように排気の泡を使った漁を行うことはまだ報告されていない。

水中の観察者がトドにとって危険性は低いとわかると、親和行動を見せる個体も現れた。陸上では当然仲間同士でしか見せない親和行動も、水中では異

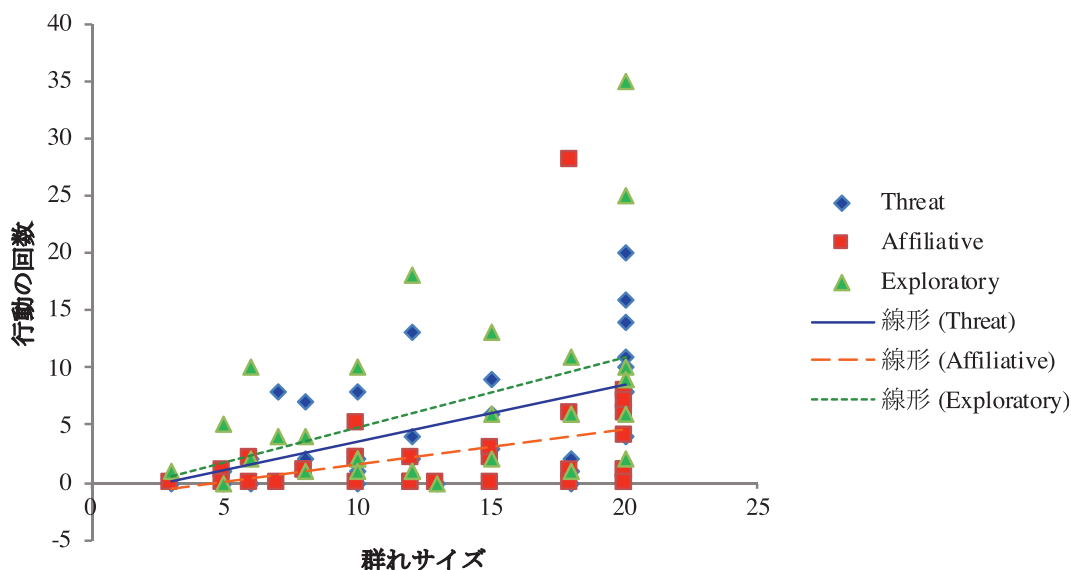


図2 トドの3つの行動カテゴリーの頻度と群れサイズの散布図と線形

群れサイズ vs 威嚇行動: $r_s=0.58^{**}$

群れサイズ vs 探索行動: $r_s=0.49^{**}$

群れサイズ vs 親和行動: $r_s=0.38^*$

** : $P<0.01$; * : $P<0.05$

種である人間に対しても見せる場合があった。親和行動は通常群れの仲間において行われ、群れ以外の仲間に対しては敵対的接触ではないと判断した場合に親和行動が見られる^[18]。その中には、Flipper bite, Camera Touch, Imitation が見られた(表1)。トドにとって Bite (噛む) という行為は親和行動であり、パップ同士で行う遊びは相手の後肢などを噛むことが引き金になることがわかっている^[4]。トドがヒトに対して行った Flipper bite は、トド同士で行う OFB (other flipper bite) に当たると考えられる。水中で見られた Flipper bite を行った個体は全て好奇心旺盛なパップと思われる個体であり、遊びに誘う行動ではないかと考えられた。このことは異種であるヒトに対しても、遊びに誘った可能性があり、新奇探求性が高いと言える。飼育下のパップは、物を使った遊びを得意とし浮遊物や生物を啜る、引っ張る、鼻で押すなど多様である^[9]。野生トドのパップも石や海藻を使って同様の遊び方をすることが知られており、それらを啜る、拾い上げる、放り投げる、振り回す行動が報告されている^[19]。同様にダイバーが持っているカメラはパップや若齢個体にとって遊び道具の一つになった可能性が考えられる。ダイバーが目の前で構えた状態のカメラに対して鼻先をつける Camera touch は、親和行動で見られる R to R と同様の意図があるかもしれない。観察者が着底した際に、トドの数頭が同様に着底した

表2 観察期間中のトドの水中行動カテゴリー間(回数)の相関性

	探索行動	親和行動
威嚇行動	0.49**	0.21
探索行動	-	0.45*

† 数値は相関係数; ** : $P<0.01$; * : $P<0.05$

行動は、たまたまヒトの行動を真似した模倣のような形になったのかもしれない。模倣が出来る陸上の動物はヒト、チンパンジー、鳥が知られており海棲哺乳類ではイルカの模倣が報告されている^[20]。また、多くの動物が親の模倣をすることで狩りを覚えることから、トドもそういった模倣による学習ができるかもしれない。今回の行動はヒトの存在に対して敵意を持っているのではなく、遊び行動を伴った親和行動であったと考えてよいであろう。本研究で観察されたような全般的に好意的な行動はイルカやオットセイではすでに知られておりトドも同様にヒトに対して友好的でありこれは海棲哺乳類の特徴とも言える^[3]。

目的のはっきりした行動以外に、いくつかの行動(表1:その他の行動)が見られた。その一つは、先に述べた浮力を調節するための空気の放出で、もう一つはわずかに空気を鼻から漏らす行動である。この行動において鼻からわずかな空気を漏らす行動の目的はわからないが、遅いスピードで観察者を観察

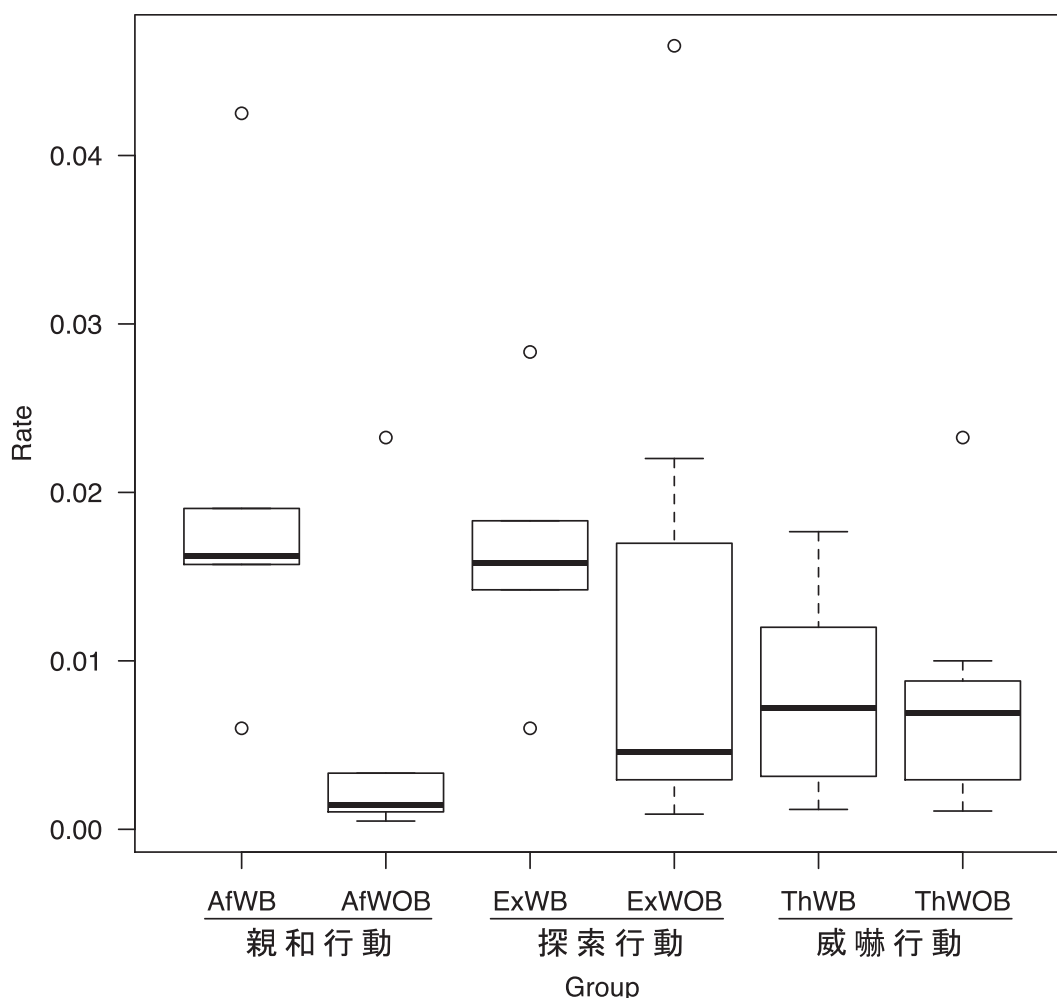


図3 トドの水中行動カテゴリーの発現頻度 (n/min) と群れ内のブルの有無との関係

用語の説明：Th 威嚇行動；Ex 探索行動；Af 親和行動；WB ブルが存在する群れ；WOB ブルが存在しない群れ；Rate 1分間当たりの行動の発現頻度；Group 各行動カテゴリーとブルの有無分類；図中の小さな丸は外れ値を示す。Af-WB>Th-WOB ($P=0.047$)，Ex-WB>Th-WOB ($P=0.047$)。

しながら通り過ぎていたことから緊張が高まっている状況であるとは考えにくい。

今回見られた水中行動は、観察者への行動が多く含まれていたと考えられる。今後、さらに観察数を増やすことにより、水中におけるトドの遊び行動やコミュニケーション行動といったトド同士の社会行動をもっと明らかにしていきたい。

群の規模が大きくなることで、威嚇行動や探索行動や親和行動も増える傾向があることがわかった(図2)。これらの行動の回数と群サイズとの相関性は、探索行動と威嚇行動が同程度、親和行動は弱い相関であった。水中で遭遇した観察者である人間に対して威嚇行動が多かったことは、通常最初に警戒行動が行われ、その次に探索行動が発現した結果であると考えられる。また、警戒が必要ないと認識し始めた後に、親和行動の発現が起こったことによ

てこの行動が3つのカテゴリーの中では出現頻度が最も少なかったと考えれば自然である。

回遊先におけるトドの群れが、どのような形態をとっているのか徐々に明らかになっている^[21]。ただ、正確に外見だけで年齢を推定することはなかなか難しい。しかし、ブルはその形態を観察すれば判断ができる。群において、ブルの存在によって、親和行動と探索行動は多く発現する可能性が示されたが、優位ではなかった。威嚇行動の発現は、ブルの存在には影響は受けなかった(表2)。しかし、ブルが存在する群に見られた親和行動はブルの存在しなかった群に見られた威嚇行動よりもその頻度は高かった。また、ブルが存在する群における探索行動はブルの存在しなかった群の威嚇行動よりも頻度は高かった(図3)。これらの結果から、ブルの存在は、群れの大胆さと関連する可能性が示唆された。今回

の調査時に、ブルのみで群が形成されていたバチェラーと思われる群れも見られたが、元々他の個体に興味が無いせいか人に対してもほとんど好奇心を示すことはなかった。そのため、本研究ではバチェラーの行動は含めなかった。

新奇探求性が高く、頻繁に行動を起こすのは主に混合グループではパップ、ワカモノ群れであり、行動頻度はその日の水中の透明度や群れの大きさによって変動し上陸場でのパップの遊び頻度は日によってばらつきがあると言われている^[19]。飼育下のトドで若齢個体の R to R の観察回数が最も多いことから R to R は若齢個体が行う特徴的な行動である可能性が報告されている^[19]。今回、水中においても遊び行動が見られたことから、陸上だけでなく、水中においても社会性を学んでいることがわかった。今回の調査地であるトド岩にも大きなブルのみで形成されたトドの群（バチェラー）が見られている^[21]。バチェラーはあまり他の個体に関わりたくない性質を持っており、上陸場でも社会行動が少なく、周りとのコミュニケーションを取ることが少ないことが知られている^[8]。本研究においてもバチェラー様の群れは観察者に接近する様子ではなかった。また、体の大きいブルはエネルギーの消費を抑えるため回遊先でも上陸場や水中での社会行動を少なくしている可能性がある^[22]。

本研究は、北海道小樽市祝津に回遊する野生トドの水中での社会生態や上陸場の観察から得られた行動エソグラムをもちいて水中での行動エソグラムを完成させ、水中の社会行動を明らかにした（表1）。トドは本来の生息場所である水中において上陸場より多様な行動を用いて群れを維持し異種間であるヒトに対して葛藤を見せながらも、トド同士で行う親和行動をヒトに対して行うなど新たな生態が確認された。今後さらに詳細な分析を行うことでトドのエソグラムを洗練させ、回遊先における群れの構造や社会性を明らかにすることができるであろう。

要 約

トド (*Eumetopias jubatus*) は冷涼な北太平洋の沿岸海域に広く分布しており、3つの亜集団の中でアジア亜集団の一部は流水を避けるように毎年10月から翌年の6月にかけて北海道沿岸を回遊する。トドは繁殖期にルッカリーと呼ばれる上陸場で特徴的な群を形成することが知られている。トドの研究のほとんどは個体数の推移や回遊パターンなどであり、社会行動についてはルッカリーにおける陸上での行動に関する報告のみである。本研究では、特に

トドの回遊先における、調査の難しい水中における行動を解析し、トドの群の社会生態の特徴を明らかにすることを目的とした。12月ごろからトドは繁殖期を迎えるニシンの群れを狙って北海道石狩湾に來遊することがわかっている。本研究では、スキューバユニットを用いて水中でこのトドたちの行動を観察および記録し、群の社会行動について、その種類、それぞれの頻度、行動間の相関性を分析した。その結果、観察された行動は、親和行動7種類、威嚇行動4種類、探索行動3種類、その他1種類に分類できた。水中での行動は全15種類であることが明らかになったが、このうち陸上では見られない行動は11種類であった。それぞれの行動発現の頻度は群の大きさと相関があることがわかった。また、行動間においても探索行動と威嚇行動あるいは親和行動との間に相関が見られたが、威嚇行動と親和行動の間には見られなかった。これらのことから、トドは水中においてより多くのコミュニケーションをとること可能性が示唆された。また、彼らの高い新奇探求性は、ヒトという異種の動物に対しても威嚇行動を示すだけでなく探求行動に移りさせ、最終的には親和行動へと展開させるイルカのような友好的特徴が確認された。

謝 辞

本研究では、漁師の高山氏、須貝氏、長谷川氏に調査において船を出していただき感謝申し上げます。また、小樽漁業協同組合には調査にご理解をいただきました。調査では、ダイビングショップゼムハウスさんとクロスウェイさんに協力をいただき、厚く御礼申し上げます。また、おたる水族館の皆様にもトドの情報提供などご協力いただきました。最後にこの研究は酪農学園大学共同研究の助成を受け行われました（30270300-302002）。

引用文献

1. 森 祐司, 武内ゆかり, 内田佳子 2012. 動物行動学 株式会社インターズー, 東京
2. 森裕司訳, 2006 動物行動学入門 (Hart B.L. 著). チクサン出版社, 東京
3. Reeves, R. R., Stewart, B. S., Clapham, P. J., Powell, J. A., and Folkens, P. A. 2002. Sea Mammals of the World. A Complete Guide to Whales, Dolphins, Seals, Sea Lions and Sea Cows. London: A & C Black.
4. Gentry, R. L. (1974). The development of social behavior through play in the Steller sea lion.

- American Zoologist*, **14**(1), 391-403.
5. King, J. E. 1983. Seals of the world. The British Museum (Natural History) Oxford University Press, Oxford.
 6. Burkanov, V. N., and Loughlin, T. R. 2005. Distribution and abundance of Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*, on the Asian coast, 1720's-2005. *Marine Fisheries Review*, **67**(2), 1-62.
 7. 服部 薫, 山村織生 2014 “トド 北太平洋沿岸・オホーツク海・ベーリング海” 平成 25 年度国際漁業資源の現状 55, 水産庁・水産総合研究センター
 8. 大泰司紀之, 和田一雄 1999. トドの回遊生態と保全東海大学出版会, 東京.
 9. 押味千華, 神保恵里, 松代真琳, 鈴鹿史顕, 角川 雅 俊, 郡山尚紀 2015. 飼育下トド (*Enmentopias jubatus*) の遊び行動と発達の関係についての新たな知見 野生動物学分科会獣医学会, 札幌
 10. Friedlaender, A., Bocconcelli, A., Wiley, D., Cholewiak, D., Ware, C., Weinrich, M., and Thompson, M. 2011. Underwater components of humpback whale bubble-net feeding behaviour. *Behaviour*, **148**(5-6), 575-602.
 11. Similä, T., and Ugarte, F. 1993. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, **71**(8), 1494-1499.
 12. 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. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **41**(4), 391-400.
 13. 後藤陽子 1995 総説：トドの食性ワイルドライフ・フォーラム 1(2) : 39-47
 14. Berlyne, D. E. 1966. Curiosity and exploration. *Science*, **153**(3731), 25-33.
 15. Rogers, L. L., and Wilker, G. W. 1990. How to obtain behavioral and ecological data from free-ranging, researcher-habituated black bears. *Bears: Their Biology and Management*, 321-327.
 16. Lukas, K. E., Maple, T. L., Stoinski, T. S., and Kuhar, C. W. 2004. Social dynamics of captive western lowland gorillas living in all-male groups. *Behaviour*, **141**(2), 169-195.
 17. 上田恵介 2013. 行動生物学辞典, 株式会社東京化学同人, 東京
 18. 亀井修一, 茶屋原夕子, 松代真琳, 藤田尚夫, 郡山尚紀 2016. 日本海に回遊するトド (*Enmentopias jubatus*) の群れ構成と社会性勇魚会シンポジウム 名古屋
 19. Farentinos, R. C. 1971. Some observations on the play behavior of the Steller sea lion (*Eumetopias jubata*). *Z. Tierpsychol.* **28**.4: 428-438.
 20. Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., and Sherwin, W. B. 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**(25), 8939-8943.
 21. Kooriyama, T., Abe S. and Kurosawa, R. 2019. Group Composition and Social Behavior Migrating Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*) on a Haulout in Hokkaido, Japan. World Marine Mammal Conference. Barcelona.
 22. Calkins, D.G. and Pitcher, K.W. 1982. Population assessment, ecology and trophic relationships of Steller sea lion in the Gulf of Alaska. Environmental Assessment of the Alaskan Continental Shelf. Final Report. 19: 455-546

Summary

The Asian stock of Steller sea lions (SSL) breeds at rookeries in Russia from June to September, and groups migrate to the Hokkaido coast from October to May every year. Few studies have focused on the social behavior of SSL on land, much less underwater. In this study, we characterized the underwater behavior of SSL during their migrations in Hokkaido, Japan. SSL migrate annually to the coast of Ishikari bay, Hokkaido to feed on herrings during their spawning season. We used SCUBA to observe and record SSL underwater behavior (31 dives). Behavioral data were categorized, and the frequency of and correlations among behaviors was analyzed. The results showed seven affiliative behaviors, four threatening behaviors, three exploratory behaviors, and one other behavior; 11 of these 15 behaviors were observed only underwater. Group size was associated with each behavior

category. There were also associations of exploratory behaviors with threatening and affiliative behaviors. SSL probably communicate more frequently underwater than on land through a variety of behaviors. Moreover, their tendency toward high novelty seeking caused their behavior to shift from threatening to exploratory behavior, and then finally to affiliative behavior, similar to dolphins.