

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

ザトウクジラの繁殖サイクルにおける沖縄本島周辺
海域の環境利用について

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-06-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 小林, 希実 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1437

博士学位論文

ザトウクジラの繁殖サイクルにおける
沖縄本島周辺海域の環境利用について

平成 28 年度
(2017 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

小林 希実

博士学位論文

ザトウクジラの繁殖サイクルにおける
沖縄本島周辺海域の環境利用について

平成 28 年度
(2017 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

小林 希実

主査 加藤秀弘 教授
副査 櫻本和美 教授
副査 田中祐志 教授

目次

第1章 諸言	1
1.1 背景	1
1.1.1. 研究対象種	1
1.1.2. 沖縄海域における本種の生態的特性	2
1.1.2.1. 個体数動態	2
1.1.2.2. 生態的特性	3
1.2. 目的	6
第2章 材料と方法	8
2.1. 個体識別調査	8
2.1.1. 調査期間と海域	8
2.1.2. 調査方法	8
2.2. 系統的目視調査	11
2.2.1. 調査期間と海域	11
2.2.2. 調査方法	11
第3章 分布特性	15
3.1. 材料	15
3.2. 分析方法	15
3.2.1. 性状態の定義	15
3.2.2. 分布密度の分析	16
3.2.3. 本部、慶良間海域の地形的特性の比較	16
3.2.4. 本部、慶良間海域の性状態組成の比較	16
3.2.5. 性状態別の分布傾向	18
3.3. 結果	18
3.3.1. 個体識別調査	18
3.3.2. 目視調査	18
3.3.3. エリア毎の分布密度	18
3.3.4. 本部・慶良間海域の特性	21
3.3.4.1. 地形的特性	21
3.3.4.2. 出現個体の性状態組成	21
3.3.5. 性状態別の分布傾向	27
3.3.5.1. 性状態別にみた分布水深傾向	27
3.3.5.2. 性状態別にみた地形的分布傾向	27
3.4. まとめと考察	30
第4章 来遊時期	35

4.1. 材料.....	35
4.2. 分析方法.....	35
4.2.1. 性状態と群組成の定義.....	35
4.2.2. 期間の設定と調査日数あたりの発見頭数（SPUE）の算出.....	36
4.3. 結果.....	37
4.3.1. 経年変化（前半期・後半期）.....	37
4.3.2. 本部・慶良間海域の来遊時期特性.....	37
4.3.2.1. 性状態別来遊時期特性.....	37
4.3.2.2. 群構成別来遊時期特性.....	40
4.4. まとめと考察.....	41
第5章 海域内移動.....	50
5.1. 材料.....	50
5.2. 分析方法.....	50
5.2.1. 定義.....	50
5.2.1.1. 性状態.....	50
5.2.1.2. 海域内移動.....	50
5.2.2. 移動している割合と傾向の分析.....	50
5.2.3. 移動頻度の比較.....	50
5.2.4. 移動方向の分析.....	52
5.3. 結果.....	52
5.3.1. 移動している割合と傾向（年別・旬別）.....	52
5.3.2. 性状態別の傾向（年別・旬別）.....	52
5.3.3. 移動頻度の比較（性状態別）.....	56
5.3.4. 移動方向の分析（旬別傾向）.....	56
5.4. まとめと考察.....	56
第6章 繁殖様式.....	60
6.1. オスの繁殖様式.....	60
6.1.1. ソングの特性とシンガーの分布特性.....	60
6.2. 材料.....	60
6.2.1. ソング録音データ.....	60
6.2.2. ソング記録用紙.....	61
6.3. 分析方法.....	61
6.3.1. ソングセッションの抽出.....	61
6.3.2. ソングセッション毎の周波数特性の解析.....	64
6.3.3. ピーク周波数の年別傾向分析.....	64
6.3.4. ソングの音響特性とシンガーの分布水深帯の比較.....	64

6.4. 結果.....	64
6.4.1. ソングの選別.....	64
6.4.2. ピーク周波数の算出.....	70
6.4.3. ピーク周波数の年別傾向分析.....	70
6.4.4. ピーク周波数とシンガーの分布特性.....	70
6.5. まとめと考察.....	74
6.6. メスの繁殖様式.....	76
6.6.1. メスの繁殖様式：出産頻度と出産間隔.....	76
6.7. 材料.....	76
6.8. 分析方法.....	76
6.8.1. 定義.....	76
6.8.2. 出産頻度の算出.....	76
6.8.3. 出産間隔の算出.....	77
6.9. 結果.....	77
6.9.1. 調査日数と識別個体数.....	77
6.9.2. 出産頻度.....	77
6.9.3. 出産間隔.....	77
6.10. まとめと考察.....	85
第7章 総合考察.....	87
7.1. 結果の要約とザトウクジラの繁殖における沖縄海域の位置づけ.....	87
7.2. ハワイ海域における保全と管理方策の例.....	89
7.3. ハワイと沖縄の産業：ザトウクジラの保全と管理がもたらす利益.....	90
7.4. 沖縄海域における保全と管理方策の提言.....	91
7.4.1. 「ザトウクジラ資源保護海区」の設定.....	91
7.4.2. 「ザトウクジラ資源保護海区」設定における「海域区分」の設定.....	91
7.4.3. 研究結果に基づく「ザトウクジラ資源保護海区」の一例.....	92
7.4.4. 「自主規制ルール」の一例.....	95
7.5. まとめ.....	101
謝辞.....	102
引用文献.....	103
付録.....	110

第 1 章 諸言

1.1 背景

1.1.1. 研究対象種

ザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*) はヒゲクジラ亜目、ナガスクジラ科、ザトウクジラ属に属する唯一種であり、性成熟時の平均体長は 14 m 前後に達する (加藤, 1990)。尾びれ腹面の色彩および後縁の欠けには個体特有の模様や特徴があり、それらは生涯に渡って維持されることから、個体識別の有用な手掛かりとなる (Katona and Whitehead, 1981)。この特徴を利用し、世界的に本種を対象とした個体識別調査が行われ、それらのデータを元に、再来遊個体数の推定、摂餌海域と繁殖海域間の回遊移動等、様々な研究が行われている。

これらの研究から本種は赤道海域を除き、極域まで及ぶ世界中の海に分布し (Martin, 1991)、夏季は摂餌のために高緯度海域へ、冬季には繁殖・育児のため、低緯度海域に回遊し、低緯度海域ではほとんど摂餌を行わないことがわかっている (Gaskin, 1982; Baraff *et al.*, 1991)。また、北半球と南半球それぞれに生息する集団は、赤道を境に分離していて混合せず、反赤道分布の特徴を有している。

北太平洋では夏季、本種の摂餌海域はカリフォルニアからロシア沿岸に至る環太平洋域に確認されており (Nishiwaki, 1959; Rice, 1978)、冬季の繁殖海域は、メキシコ沿岸と同沖合のリビヤヒヘド諸島 (Urban and Aguayo, 1987)、ハワイ諸島周辺 (Calambokidis *et al.*, 2001)、沖縄海域 (Nishiwaki, 1959; Rice, 1978; Uchida *et al.*, 1997) と小笠原海域 (森, 1994)、フィリピン (Acebes *et al.*, 2007) などで確認されている。これら繁殖海域への来遊傾向により、北太平洋には少なくとも東部北太平洋に 2 系群、中央北太平洋に 1 系群、西部北太平洋に 1 系群の、計 4 系群が存在するとされている (Calambokidis *et al.*, 2008)。また、本研究の対象海域である沖縄海域は西部北太平洋系群の繁殖海域の一部であることが報告されている。これらの繁殖海域では 12 月中旬から 5 月中旬まで本種

の姿が確認されており、来遊盛期は 2 月頃であることが報告されている (Herman and Antinaja, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Mori, 1994)。また、北太平洋におけるザトウクジラの包括的研究プロジェクトである SPLASH (Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific) から、沖縄海域を含む西部北太平洋系群の摂餌海域は、ロシアのカムチャッカ半島周辺であることが示唆されている (Fig. 1, Calambokidis *et al.*, 2008)。

1.1.2. 沖縄海域における本種の生態的特性

1.1.2.1. 個体数動態

ザトウクジラは他のナガスクジラ科鯨類に比べ遊泳が遅く、発見、捕獲が容易であったことから 20 世紀初頭より近代捕鯨の対象鯨種となり、北太平洋では捕獲開始時の 1905 年から捕獲停止直前の 1960 年までに約 29,266 頭が捕獲され、資源量が減少したとされている (Johnson and Wolman, 1984 ; Ivashchenko *et al.*, 2013)。また沖縄海域においても 1955–1961 年にかけて商業捕鯨が行われ、年平均 191 頭、計 811 頭のザトウクジラが捕獲されたことが報告されている (Nishiwaki, 1959, 1960, 1961)。その後、世界的な本種資源の減少により、国際捕鯨委員会 (International Whaling Commission: IWC) は南半球では 1962 年、北半球でも 1966 年に本種の捕獲を禁止し、沖縄海域においてもその捕獲が停止された。しかし、近年各海域で個体数の回復が報告されるようになり (Calambokidis *et al.*, 2008)、北太平洋の一部においては本種の個体数は商業捕鯨以前の状態に回復しつつあることを示唆する報告もある (Barlow *et al.*, 2011)。

西部北太平洋の繁殖海域の一部として知られる沖縄海域では、ザトウクジラの子来遊実態を調べることを目的として、1991 年から沖縄美ら海水族館 (現一般財団法人沖縄美ら島財団 : 以下美ら島財団) および社団法人沖縄海洋生物飼育技術センターによって、本種の個体識別調査が慶良間諸島海域において開始され (Uchida *et al.*, 2005)、2006 年には本部海域での個体識別調査が開始された。同年より東京海洋大学 鯨類学研究室も

共同研究として同調査に参画し、個体数推定等の分析を行った。その結果、近年、沖縄海域におけるザトウクジラの来遊個体数は1991年（61頭）から2007年（649頭）に急増しており、同海域の個体群は北太平洋の他の海域と同様に、回復傾向にあることが示唆された（山崎, 2011; 鈴木, 2014）。また、沖縄海域における集団遺伝学的手法を用いた解析の結果、沖縄集団は他繁殖海域からは遺伝的に分化しており、近年同海域でみられる遺伝的多様度の上昇傾向や新しいハプロタイプ型の確認等から、近年の沖縄海域における急激な来遊個体数の増加には、沖縄集団内の再生産と少数の他繁殖海域からの流入が影響している可能性が示唆されている（堤, 2013）。

沖縄を含む北太平洋をはじめ世界的に本種の個体数回復が報告される中、本種を含む鯨類を対象としたホエールウォッチングツアーが1975年に米国のニューイングランドとハワイにおいて初めて実施されて以降、同ツアーは人気の観光産業として世界的に急速に広がりを見せている（Hoyt, 2001）。その一方で、ホエールウォッチングなどの人間活動が鯨類に与える影響の増加も懸念されており（Tilt, 1987; Beach and Weinrich, 1989; Corkeron, 2004）、ホエールウォッチング船舶の接近による対象鯨類の行動の変化を示唆する報告もされている（Williams *et al.*, 2002; Lusseau, 2003; Scheidat *et al.*, 2004）。Bauer (1986)、Stamation *et al.* (2010) は特に仔鯨を伴ったメスは船舶の接近による影響を受けやすい傾向にあると示唆している。また、「日本の希少な野生水生生物に関するデータブック」内では、無秩序なホエールウォッチングが行われた場合、鯨類の繁殖に悪影響を与える危険性があるともされている（水産庁編, 1998）。Berrow (2003)は人間活動による鯨類への影響を最小限にとどめ、対象鯨類の保全を行いながら持続可能なホエールウォッチングを実施していくためには、繁殖や生息域利用を含めその生態的特性を理解することが不可欠であると提言している。

1.1.2.2. 生態的特性

北太平洋ではメキシコ、ハワイ、沖縄や小笠原、フィリピンなどの繁殖海域において、

本種を対象とした繁殖や行動についての研究が長期間行われてきた (Nishiwaki, 1959, 1960, 1961; Glockner, 1983; Urban and Aguayo, 1987)。これらの先行研究の結果から、北太平洋の繁殖海域では毎年 12-5 月の冬から春にかけて、主にオス、メス、新生児を伴ったメス個体などが確認されることが報告されている。また、オスは繁殖海域において特有の鳴音を発することが知られており、この長く複雑な周期性のある鳴音はソングと呼ばれ、ソングを発している個体はシンガーと呼ばれている (Payne and McVay, 1971)。ソングの持つ生態学的役割は未だ解明されていないが、これまでにソングを発している個体がすべて雄と推察されており (Winn *et al.*, 1973; Winn and Winn, 1978; Glockner, 1983)、この行動が繁殖海域で最もよく観察されることから (Winn and Winn, 1978; Thompson and Friedl, 1982; Mattila *et al.*, 1987; McSweeney *et al.*, 1989)、ソングはオスの繁殖に関連する行動であると考えられている (前田, 2001)。また、ソングについては、これまでに音響構造特性に着目した研究もさかんに行われており、ソングは unit、phrase、theme などに定義づけられた特徴的な構造 (Fig. 2) を持つとされている (Payne and MacVay, 1971)。また、同一繁殖海域のザトウクジラは構造的に非常に類似したソングを発し、その構造は経年的に変化するとともに数年間で全く異なった特徴を持つことが報告されている (Winn and Winn, 1978; Guinee *et al.*, 1983; Payne *et al.*, 1983; Payne and Payne, 1985)。さらに、ソングの構造は海域ごとの特徴を有し、異なる繁殖海域間においても構造に類似性がみられ (Payne and Guinee, 1983; Helweg *et al.*, 1990; Cerchio, 1993; Helweg *et al.*, 1998)、その類似度は海域間の地理的距離に応じて異なる可能性が報告されている (Darling *et al.*, 2014)。このようにザトウクジラについての研究が進む一方で、どの海域においても本種が繁殖海域のいっどこで交尾、出産、育児等の繁殖に関わる行動が行っているのかについては知見や報告が乏しいのが現状であり、特に沖縄を含む西部北太平洋においては、分布、来遊時期などの基礎的生物情報についての報告が他海域に比べて大変少なく、その拡充が求められている。

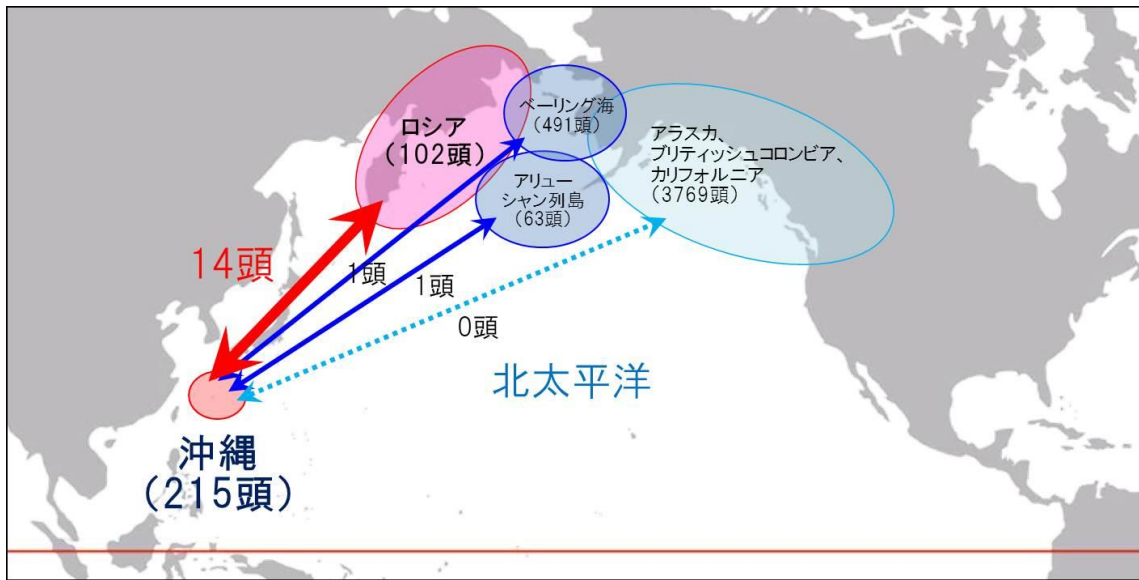


Fig. 1 北太平洋におけるザトウクジラの包括的研究プロジェクトである SPLASH (Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific) の研究結果についての Calambokidis, *et al.* (2008) による報告を参照。沖縄海域に來遊するザトウクジラと、その摂餌海域とされる、ロシア海域、ベーリング海、アリューシャン列島、カナダ、北米大陸西海岸の一部（アラスカ、ブリティッシュコロンビア、カリフォルニア）との交流を分析した結果、沖縄海域とロシア海域との交流が最も高かった。

1.2. 目的

本研究の対象海域である沖縄本島周辺海域では、かつて商業捕鯨時代の捕獲によりザトウクジラの個体数が減少したが、近年では増加傾向にあることが報告されている（鈴木, 2014）。また、本種を対象としたホエールウォッチングツアーが冬場の観光産業として注目されている。しかし、同海域における本種個体数の増加が期待される一方で、他海域で報告されているようなホエールウォッチングツアーや漁業活動、その他船舶の航行などが本種に与える様々な影響の増加も懸念されている。今後、沖縄本島周辺海域における本種の観光資源としての持続的利用を目指す上でも、また周辺海域の生態系の保全と多様性維持の観点からも、その適切な管理方策が必要とされている。そのためには、同海域におけるザトウクジラの分布傾向や来遊時期、繁殖活動についての基礎的生物情報を分析することで、その環境利用特性を明らかにし、本種繁殖サイクルにおける同海域の位置付けを把握する必要がある。

本研究では沖縄周辺海域に来遊するザトウクジラの分布特性、来遊時期、海域内移動傾向について性状態別に分析し、その環境利用特性について明らかにした。さらにオスの繁殖様式を明らかにすることを目的に、ソングの音響特性とシンガーの分布傾向との関係について分析を行い、またメスの繁殖様式について、出産頻度、出産間隔の分析を行った。これら本種の基礎的生物情報と環境利用特性の結果に基づき、同海域におけるザトウクジラの保全と持続的利用を目指した管理方策の提言を行い、その進展に貢献することを目的に本研究を行った。

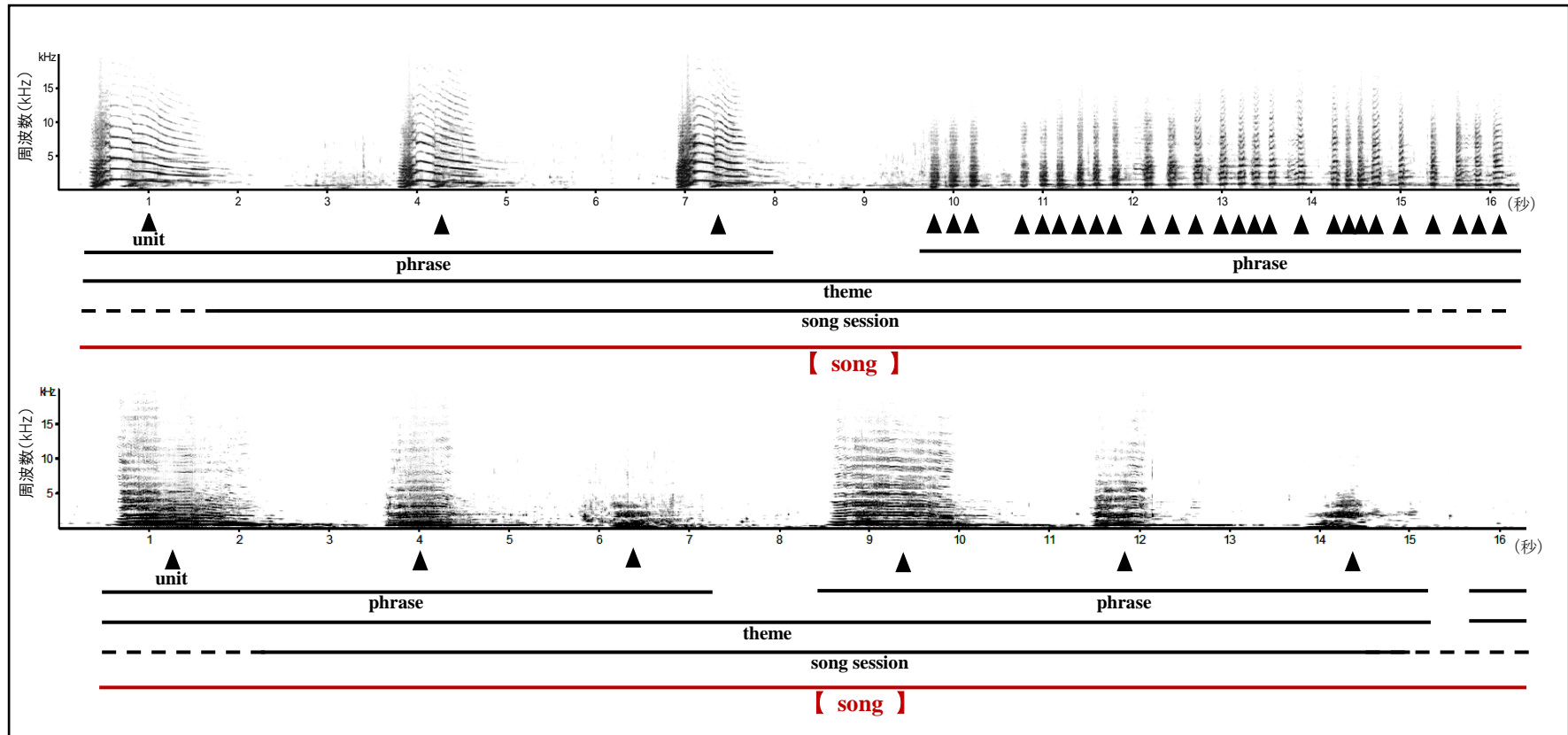


Fig. 2 ザトウクジラのソングにみられる特徴的な構造の一例。音の最小単位を▲unitと定義し、unitが複数規則的に並んだものをphrase、phraseが複数規則的に並んだものがthemeであり、異なった複数のthemeの集合体が、song session (1周期)と表される。録音されたすべてのデータを総表して【song】と定義する。(Payne and McVay, 1971; 前田, 2001を参照)。

第2章 材料と方法

2.1. 個体識別調査

2.1.1. 調査期間と海域

本研究では主に「個体識別調査」と「系統的目視調査」の2種類の調査手法によって収集されたデータを用いて分析を行った。その調査手法の1つである個体識別調査は、1991年に慶良間諸島座間味村座間味港（26° 13' 32" N, 127° 18' 05" E）を母港とした慶良間海域において開始され、2006年からはザトウクジラの見撃例の増加に伴い、国頭郡本部町山川港（26° 42' 23" N, 127° 48' 07" E）を母港とした本部海域においても開始された（Fig. 3）。同調査は、本種の来遊が確認される1-3月を中心に実施され、本学鯨類学研究室も2006年から共同研究機関として参画している。

2.1.2. 調査方法

個体識別調査では遊漁船「えりせら（3.2 t）」、「松福丸（4.9 t）」を美ら島財団が傭船し、調査員、船長を含めた3-4名体制で、海況に応じて8時00分から17時00分を目安に調査を実施した。出航後、目視にてザトウクジラの噴気や鯨体などの手がかりをもとに探鯨を行い、本種を発見次第、鯨群に接近し、個体識別の判断基準となる尾びれ腹側の写真と、可能な場合は自然標識の一つとして左右真横から背びれの撮影をすることに努めた。調査位置の記録にはGPS受信機（GARMIN Geko201等）を用い、撮影には望遠レンズを装着した一眼レフカメラ（Canon EOS60D等）を用いた。また、調査中は尾びれや背びれ写真の撮影に加え、対象個体の行動や群構成の記録を行い、複数群であった場合においては群れの離合集散の様子なども記録した。また、個体識別調査の際にハイドロフォンを用いてソングが確認された場合、シンガーと思われる個体が潜水した直後に、潜水地点にてハイドロフォンを投下し、その音の大きさから同ソングを発しているシンガーの推定を行った。その後、シンガーと推測される個体の尾びれ写真撮影を

行い、個体情報の記録を行った。写真撮影終了後、シンガーの潜水した場所まで船で移動し、船のエンジンを切った状態で、ハイドロフォンを海面から水深 5 m 付近まで投下し録音を行った。先行研究よりソングの 1 周期（以下、1 ソングセッション）が 10–30 分持続することが報告されていることから（Payne and MacVay, 1971; 前田, 2001）、海況や状況に応じて可能な限り 30 分以上ソングの録音を行った。個体が浮上する際にはソングの音圧が著しく低下することが報告されており（前田, 2001）、ソングの音圧が著しく低下する現象とシンガー個体の浮上のタイミングをその都度確認し、同ソングを発しているシンガーの確実性についても常に確認と記録を行った。ソングの録音には 1999–2010 年の期間においては、30 m ケーブル付きハイドロフォン（Oki ST-1020, 周波数範囲 10 Hz–20 kHz）、プリアンプ（Oki SW-1020）、およびデジタルレコーダー（Sony TCD D-3）を使用し、2011–2013 年は、10 メートルケーブル付きハイドロフォン（Aquasound AQH-020, 周波数範囲; 20 Hz–20 kHz）、プリアンプ（Aquasound Aquafeeler®）、およびデジタルレコーダー（SONY PCM-D50）を使用した。全ての年において、サンプリング周波数は 44.1 kHz、分解能 16 bit の設定で録音を行った。また、2006 年以降は DNA 解析などを目的として表皮サンプルの収集も行った。表皮の採集にはバイオプシー採集用ボウガンを用いたほか、ザトウクジラがジャンプをするなど水面上で激しい行動を行った際に剥がれ落ちたものを収集した。両海域の調査で撮影、収集された尾びれ写真は個体識別データとしてカタログ化され（Katona and Whitehead, 1981）、毎年の調査で新たに撮影された写真は、カタログ内の写真と照合（マッチング）することで個体情報の更新や新規個体の登録を行った。

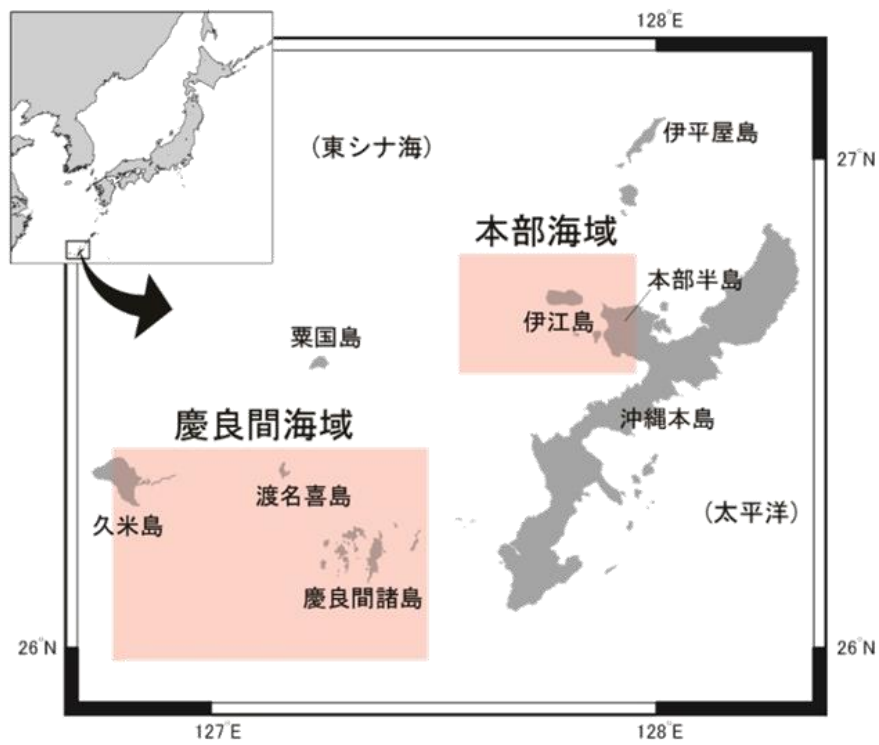


Fig. 3 沖縄海域におけるザトウクジラの個体識別調査実施海域。赤い枠内がそれぞれ本部海域（母港：山川港）および慶良間海域（母港：座間味港）の調査海域。

2.2. 系統的目視調査

2.2.1. 調査期間と海域

沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの分布密度を調査するため、個体識別調査と並行して、2011–2014年の1–3月にかけて、ライントランセクト法に基づく調査手法を用いた目視調査を実施した。ザトウクジラの発見報告が多く、個体識別調査が行われている本部海域と慶良間海域間に4点:A点(26°41'1"N, 127°42'19"E)、B点(26°16'35"N, 127°15'1"E)、C点(26°16'34"N, 127°35'4"E)、D点(26°40'27"N, 127°51'27"E)を設定し、その4点を結んだ目視調査コースを予め設定した(Fig. 4)。

2.2.2. 調査方法

小型船舶「松福丸(4.9 t)」を用いて、同調査コース上を速度10–11 knotで航行し、肉眼にて鯨類探索を行った(Fig. 5)。ザトウクジラを発見した際は、目視台に設置した角度盤を用いて、船首方向を0度とした時の発見群までの角度を推定した(Fig. 6)。発見角度までの距離推定は、浮標を使った目測訓練を受けた調査員により行われた。本調査では、ザトウクジラを発見した場合においてもそのままコースを航行し、最接近時(あるいは発見時に)その頭数を推定する通過法を採用した。また調査コース上を正確に航行するために、ポータブルGPSとノートパソコンを用いて、ナビゲーションを行うとともに、調査中の船、調査員の行動(調査開始: on effort、発見、調査終了: off effort等)をリアルタイムで収集、記録した(Fig. 7)。データ記録には、Microsoft ExcelのVisual Basic for Application(VBA)システムを用いて情報収集プログラムを作成して行った(Fig. 8)。タッチパネル式で入力するインターフェイスや自動入力システムにより、船上での作業の効率化と精度の向上を図った。

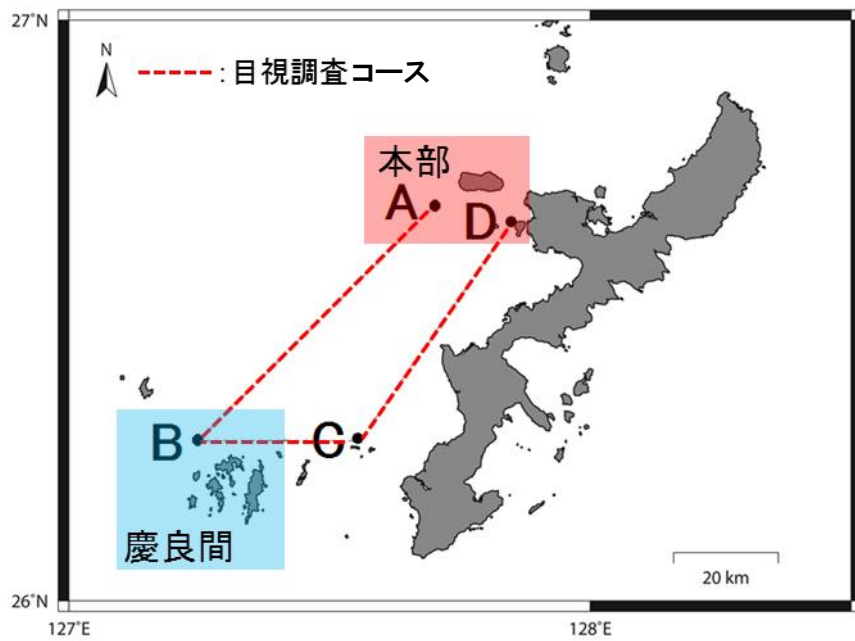


Fig. 4 本部、慶良間海域間に設定された4点 (A, B, C, D) と4点を結ぶ目視調査コース (赤い斜線)。赤、青の枠内はそれぞれ本部、慶良間海域の個体識別調査実施海域。



Fig. 5 小型調査船：松福丸（4.9 t）を用いて、目視調査コース上を10–11 knotで航行した。船舶中央に目視台を設置し、両舷側にそれぞれ1名ずつ計2名の目視調査員を配置し、それぞれが船舶の進行方向正面から各舷方向真横90度までを目視担当範囲と設定して目視を行った。目視中にザトウクジラを発見した場合も接近せず、目視調査コース上を引き続き航行する通過方法を採用した。

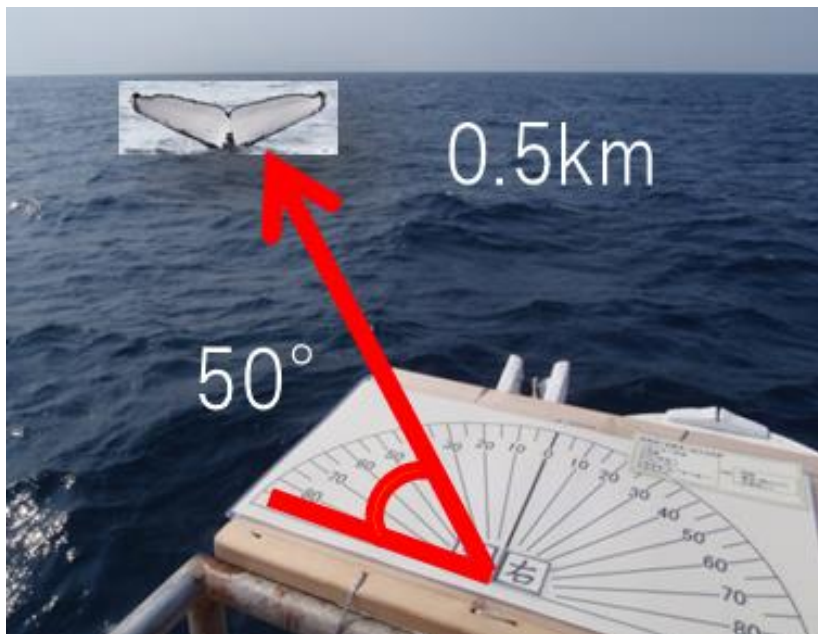


Fig. 6 目視調査中にザトウクジラを発見した際は、発見時刻、群構成、船舶からクジラまでの推定距離などの情報の他に、目視台に設置した角度板を用いて、船舶からザトウクジラまでの角度を記録した。

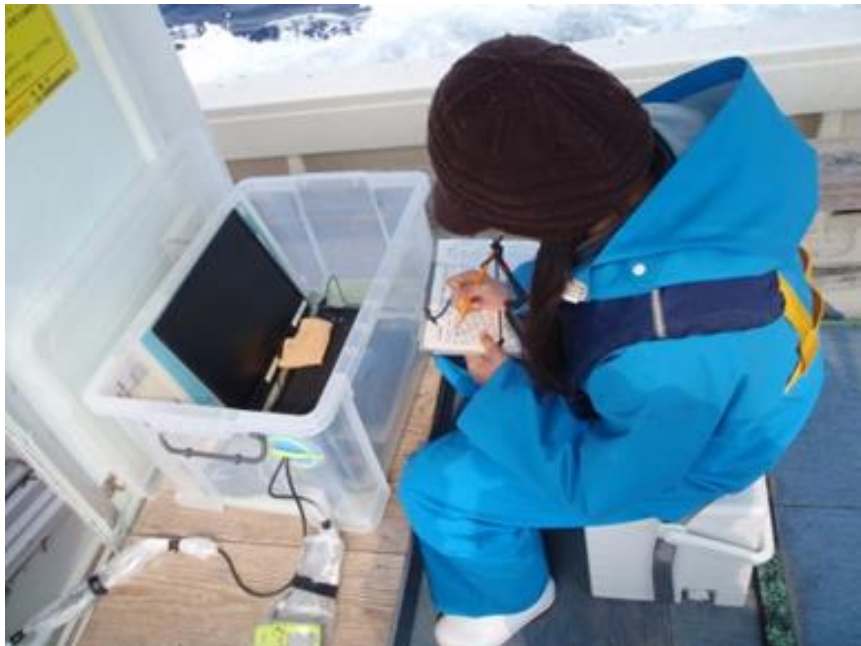


Fig. 7 目視調査中の記録者の記録方法を示す。目視調査中は、調査コース上を正確に航行するため、ポータブル GPS とノートパソコンを用いてナビゲーションを行った。また、常時記録者が調査中の船舶、調査員の行動をリアルタイムで収集、記録した。

行動	MODE	Block	Les	年	月	日	時	分	秒	天候	風力	方位	可視	記録	集積	R/L	異常	原因	理由	発見多角	発見	位	P3 code	群集
ST	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	0	1	3	2	N	1	2	4								
D1	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	3	1	3	2	N	1	2	4								
D2	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	4	1	3	2	N	1	2	4								
D2	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	5	1	3	2	N	1	2	4								
D1	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	6	1	3	2	N	1	2	4								
WP	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	10	1	3	2	N	1	2	4								
WP	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	16	1	3	2	N	1	2	4								
D1	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	17	1	3	2	N	1	2	4								
D2	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	18	1	3	2	N	1	2	4								
WP	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	19	1	3	2	N	1	2	4								
ED	CLM	SCS	3	2012	2	16	18	56	21	1	3	2	N	1	2	4								

Fig. 8 目視調査のデータ記録方法の例。データ記録は、Microsoft Excel の Visual Basic for Application (VBA) システムを用いて、情報収集プログラムを作成して行った。

第3章 分布特性

3.1. 材料

1991–2012年の個体識別調査において収集されたデータを用いて、沖縄本島周辺海域に来遊するザトウクジラの分布特性を性別・性状態別に分析した。また、両海域を含む沖縄本島周辺海域全体の分布傾向を分析することを目的に、2011–2014年に実施されたライントランセクト手法に基づく目視調査によって収集されたデータを使用した：

3.2. 分析方法

3.2.1. 性状態の定義

個体識別調査で得られた群情報に基づき、観察された個体の性状態を Glockner (1983) と Payne and McVay (1971) を参考に以下の通り定義した。

《性状態定義一覧》

通常オス

DNA サンプルの分析によってオスと判別された個体。また、当該調査年、過去調査年に新生児を連れたメスに伴い遊泳していた個体および過去調査年にソングを発していた個体。

シンガー

当該調査年にソングを発していることが確認された個体。

通常メス

DNA サンプルの分析によってメスと判別された個体。また過去調査年に新生児を伴って確認されたが、当該調査年には新生児を伴っていなかった個体。

仔連れメス

当該調査年に新生児を伴っていた個体。

3.2.2. 分布密度の分析

沖縄本島周辺海域における本種の分布傾向を分析するため、目視調査で設定したコース上に、本部、慶良間、沖合、沿岸の4エリアを設定し (Fig. 9)、それぞれのエリア内における調査コースの距離を算出した。さらにエリア毎の分布密度を Buckland *et al.* (1993)、宮下 (2000) を参考に、以下の式に従って算出し比較した。

$$D = nA / 2wL$$

D: 密度

n: 調査コース上における発見数

A: 探索域 (エリア) の面積

w: 有効探索幅

L: 各エリア内の調査コースの距離

3.2.3. 本部、慶良間海域の地形的特性の比較

本部と慶良間海域の地形的特性を比較するため、両調査海域内において 0.2 n. mile グリッド毎に平均水深を算出し、その結果を①50 m >、②50–100 m、③100–200 m、④200–300 m、⑤300 m <、の5つのカテゴリーに分類し、2海域の水深帯組成を比較した。

3.2.4. 本部、慶良間海域の性状態組成の比較

本部、慶良間海域の環境利用特性の違いについて検討することを目的に、各海域に来遊する個体の性組成を 3.2.1. で定義した性状態に基づいて海域毎に算出し、比較した。

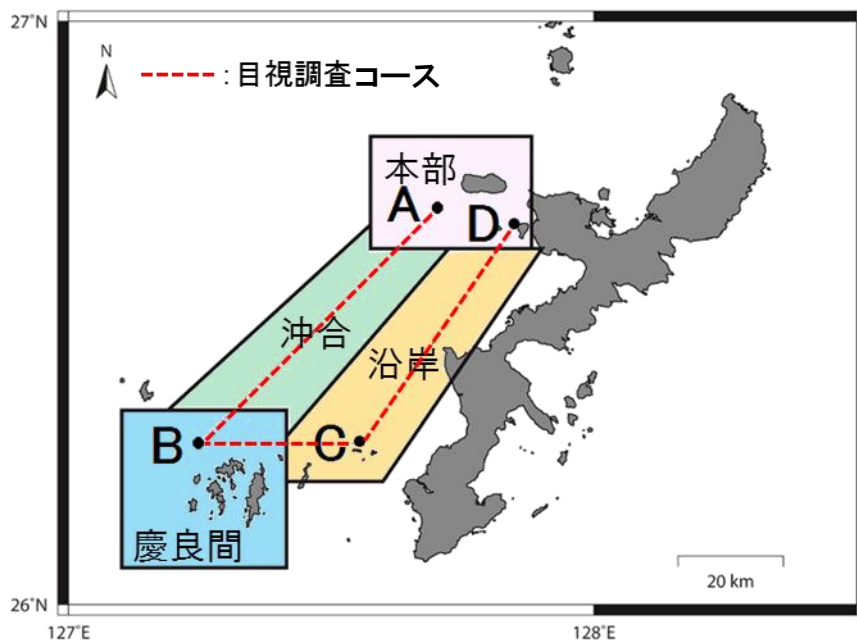


Fig. 9 本部、慶良間海域間に設定された目視調査コース上に設定した4エリア（本部、慶良間、沖合、沿岸）。

3.2.5. 性状態別の分布傾向

個体識別データよりそれぞれの個体の発見位置情報（緯度経度情報）を抽出し、本部、慶良間海域の海図上にプロットし、性状態別に地形的な分布特性の違いを分析した。海底地形の特徴を表すため、海図上には 100–500 m の等深線を 100 m 毎に示した。また、各個体の発見位置水深情報を用いて、性状態別に分布水深帯を明らかにし、その傾向を比較した。海図上へのプロットには Generic Mapping Tools 5.1.1 (<http://gmt.soest.hawaii.edu>) を使用した。海図上の水深データは、日本水路協会 (<http://www.jha.or.jp/en/jha/>) が発行する海底地形デジタルデータ M7020 を使用した。

3.3. 結果

3.3.1. 個体識別調査

1991–2012 年において、本部：計 268 日（2,278 時間）、慶良間：計 912 日（6,575 時間）の個体識別調査が実施された。調査内において、のべ 7,366 頭の個体を発見し、その内のべ 3,782 個体の性判別が行われた。

3.3.2. 目視調査

2011–2014 年の 1–3 月において、計 10 回の目視調査を実施し（Table 1）、計 103 回のザトウクジラの発見が確認された（Fig. 10）。エリア別の発見数と分布密度を Table 2 に示す。

3.3.3. エリア毎の分布密度

設定した 4 エリア（本部、慶良間、沿岸、沖合）における分布密度を算出したところ、それぞれ、本部（0.05）、慶良間（0.07）、沿岸（0.02）、沖合（0.004）であり、4 エリア全体の分布密度は 0.14 であった（Table 2）。この結果より、沖縄本島周辺海域においては、特に慶良間、本部海域におけるザトウクジラの分布密度が高い傾向にあることが判明した。

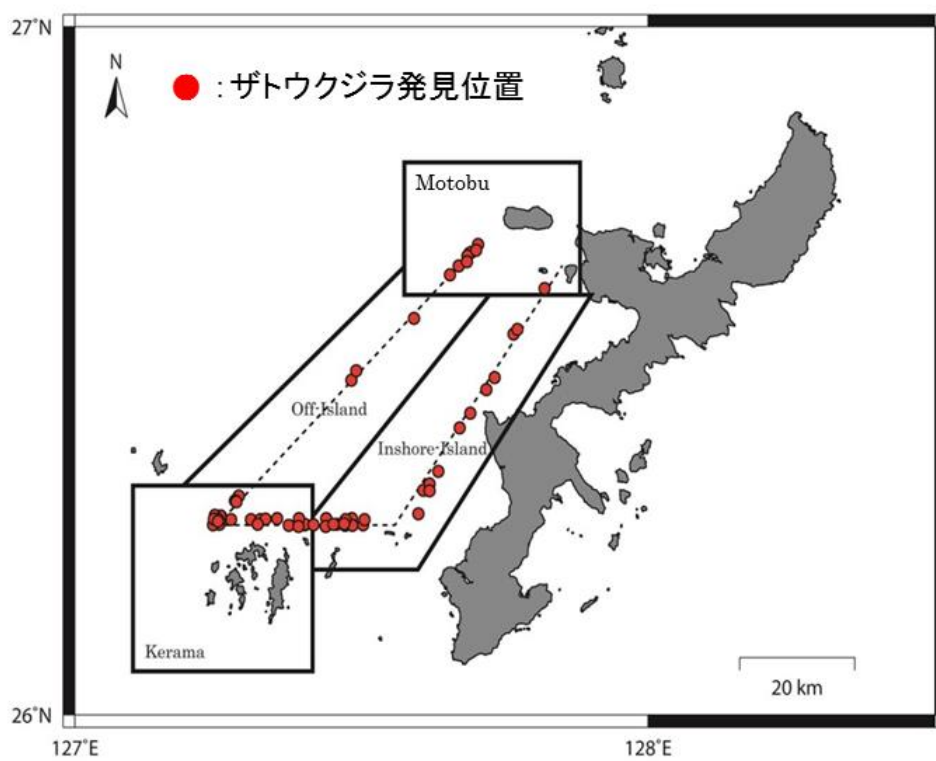


Fig. 10 目視調査の調査コース上で確認されたザトウクジラの発見位置 (●)。それぞれの枠は予め設定した各エリア (本部、慶良間、沖合、沿岸)。

Table 1 2010–2014 年の 1–3 月に実施した目視調査（計 10 回）の調査実施日とそれぞれの総調査距離および各調査におけるザトウクジラ発見頭数。

調査番号	調査実施日	調査距離(km)(n.m.)	発見頭数(頭)
1	2011/2/7-2/8	153.8 (83.0)	9
2	2011/3/10-3/11	156.0 (84.3)	17
3	2012/2/10-2/12	150.3 (81.2)	16
4	2012/3/1-3/2	147.4 (79.6)	8
5	2012/3/13-3/14	145.5 (78.6)	10
6	2012/3/28-3/29	145.3 (78.6)	10
7	2013/2/10-2/11	145.8 (78.7)	9
8	2013/2/28-3/1	150.0 (81.0)	20
9	2014/2/16-2/17	145.9 (78.8)	3
10	2014/3/23-3/24	144.9 (78.2)	1
合計		1484.9 (801.8)	103

Table 2 2010–2014 年の 1–3 月に実施した目視調査の予め設定した各エリア（本部、慶良間、沖合、沿岸）における平均調査距離、発見頭数、分布密度。

エリア名	エリア毎の調査距離(km)	発見頭数(頭)	密度(頭/km ²)
本部	173.4	21	0.05
慶良間	249.5	41	0.07
沿岸側	607.8	37	0.02
沖合側	454.3	4	0.004
合計(平均)	1,485	103	(0.14)

また、沖合、沿岸のエリアの分布密度は、慶良間、本部両エリアに比べると半分以下であり、特に沖合は他の3エリアに比べ分布密度が低いことが確認された。

3.3.4. 本部・慶良間海域の特性

3.3.4.1. 地形的特性

慶良間海域の水深 1,000 m 以浅海域には、大小 40 の島からなる慶良間諸島があり、これらの島々を中心に、水深 100 m 以浅の海域が広がっている。また、特に渡嘉敷島、座間味島、阿嘉島 3 島を中心とした島々の間に水深 50–100 m の浅瀬が広がっている。座間味島の北西約 5 km の沖には、水深 200 m 以浅の海域の中に、「曾根」と呼ばれる水深 100 m 以浅の海底隆起地点が確認できる。この「曾根」は同海域では「渡名喜曾根」と呼ばれている (Figs. 11、12)。

本部海域は、慶良間海域に比べ 100 m 以浅の占める割合が少なく、本部半島と本部半島の西に位置する伊江島との海峡、伊江島の北西沖、南西沖にそれぞれに点在する「北ノ曾根」と「南ノ曾根」周辺に 50–100 m 以浅の海域が確認されるのみで、それ以外は水深 200m 以深の海域が広がるという特徴を有している (Figs. 13、14)。

両海域の地形的特性を比較することを目的に、各海域を 0.2 n. mile グリッド毎に平均水深を算出した結果、本部海域と慶良間海域の水深帯組成は有意に異なり (Fig. 15)、慶良間海域の方が本部海域に比べて浅い水深帯の占める割合が多いことが明らかになった (χ^2 検定、 $P < 0.01$)。

3.3.4.2. 出現個体の性状態組成

1991–2012 年に本部、慶良間両海域における個体識別調査において、のべ 3,782 個体を性判別した。本部海域では、通常オス、シンガー、通常メス、仔連れメス、それぞれに 683 個体 (61.7%)、34 個体 (3.07%)、284 個体 (25.7%)、106 個体 (9.58%)、慶良間海域では、通常オス、シンガー、通常メス、仔連れメス、それぞれに 1,762 個体 (65.9%)、92 個体 (3.44%)、545 個体 (20.4%)、276 個体 (10.3%) が確認された (Table 3、Fig.16)。

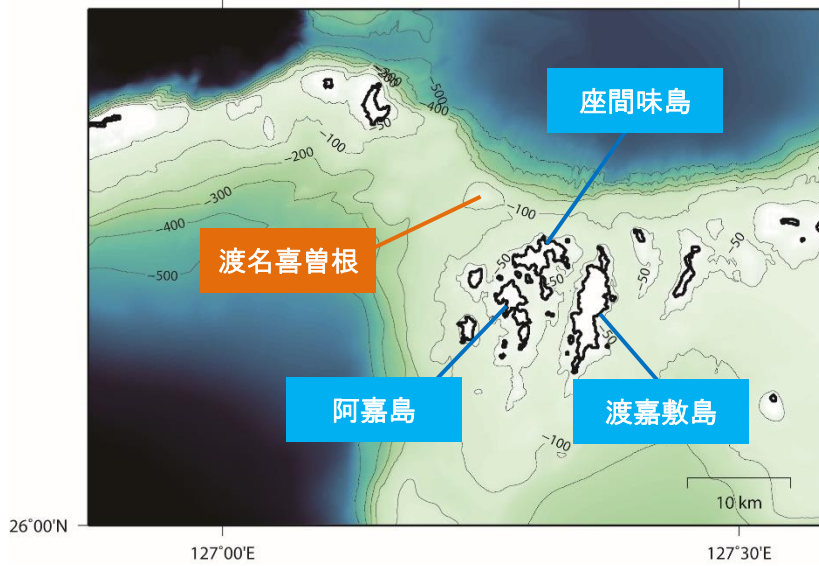


Fig. 11 慶良間海域に属する島々と周辺の「曾根」。海底地形の特性を等深線により示す。色の濃淡が水深の深さを表す（濃い：深い→薄い：浅い）。

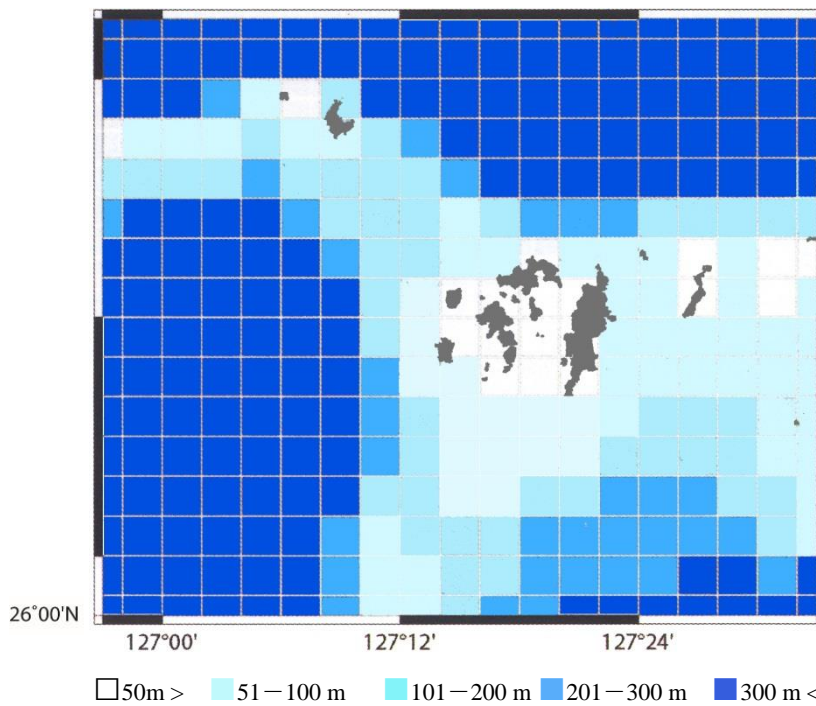


Fig. 12 慶良間海域を 0.2 n. mile グリッドに分け、それぞれの平均水深を算出し示した。予め設定した 5 カテゴリー（50 m >, 51-100 m, 101-200 m, 201-300 m, 300 m <）に分け、それぞれの色を設定し、地図上に表した。

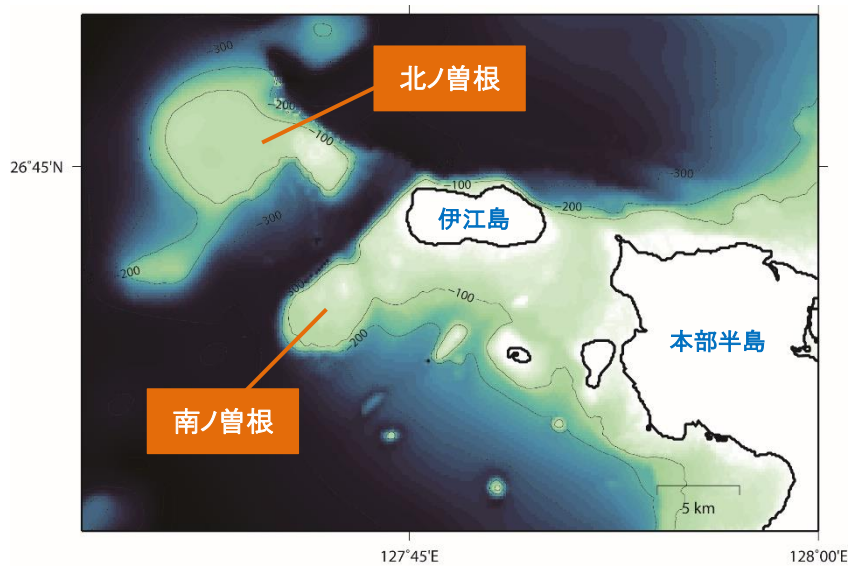


Fig. 13 本部海域周辺の島、半島および「曽根」。同海域の海底地形を等深線により示す。色の濃淡が水深の深さを表す（濃い：深い→薄い：浅い）。

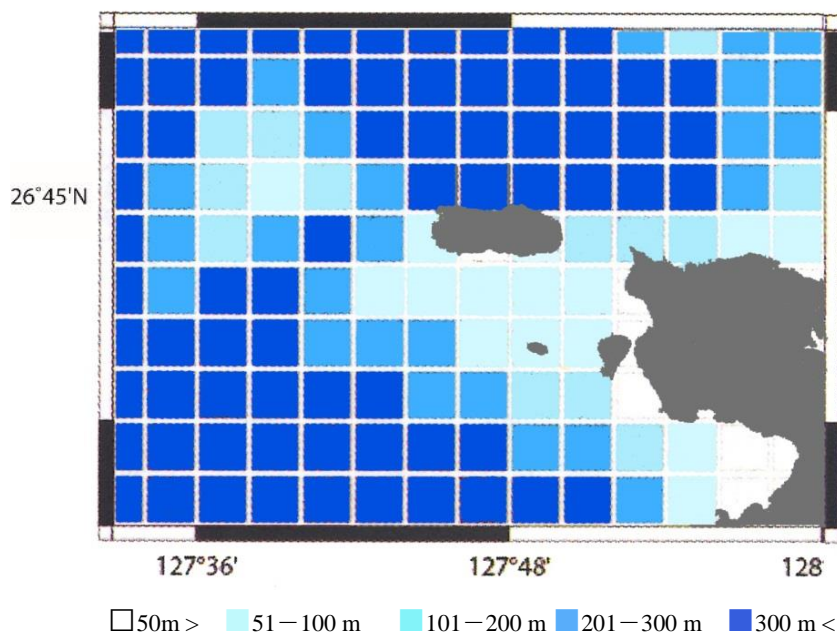


Fig. 14 本部海域を0.2 n. mile グリッドに分け、それぞれの平均水深を算出し示した。予め設定した5 カテゴリー（50m >, 51-100 m, 101-200 m, 201-300 m, 300 m <）に分けそれぞれの色を設定し、地図上に表した。

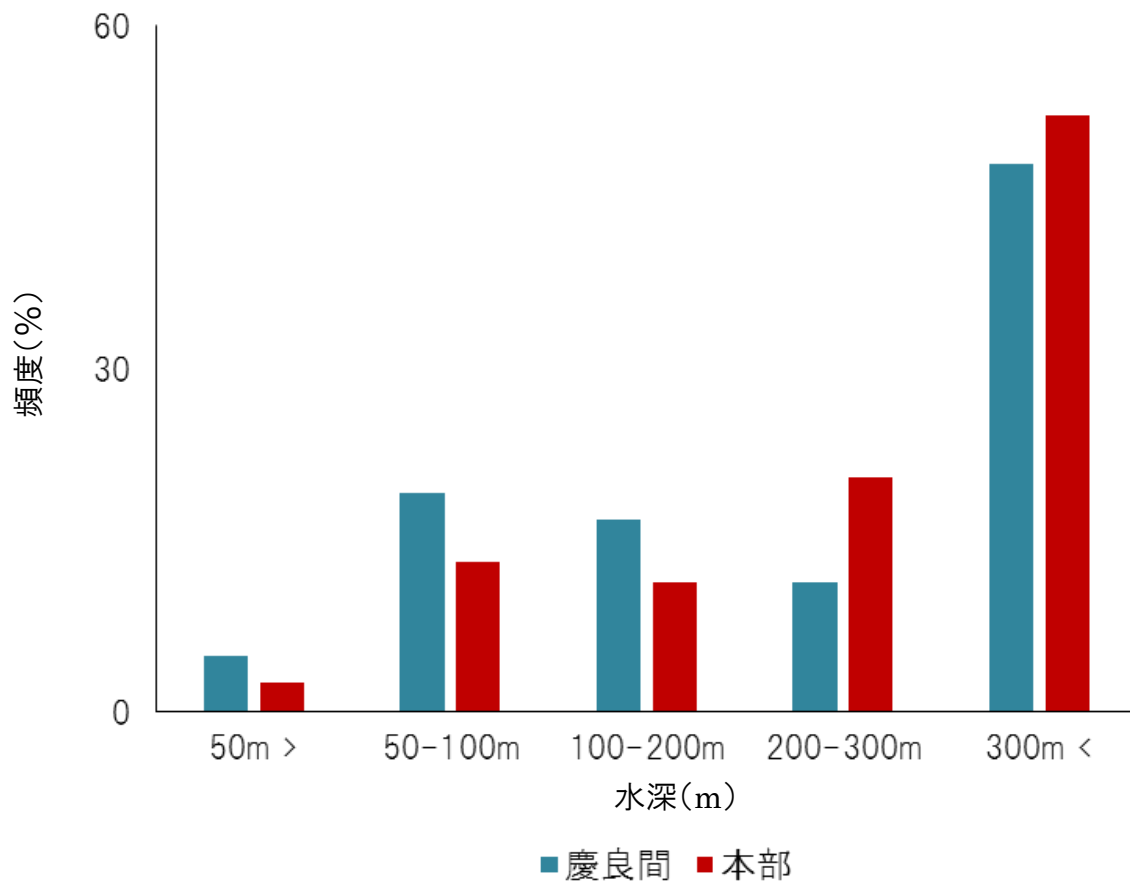


Fig. 15 本部、慶良間海域の調査実施海域を0.2 n. mile グリッドに分け (Fig. 12、 14)、それぞれの平均水深を算出した。グリッド毎の平均水深を5 カテゴリー (50 m >, 51-100 m, 101-200 m, 201-300 m, 300 m <) に分類した上で、両海域の水深帯組成を比較した。検定の結果、両海域の水深帯組成には有意な差が認められた。

Table 3 個体識別調査において確認された本部（調査年：2006–2012年）、慶良間海域（調査年：1991–2012年）における性状態別の識別個体数（n=3782）。

性状態	本部： 識別個体数 (%)	慶良間： 識別個体数 (%)
通常オス	683 (61.7)	1762 (65.9)
シンガー	34 (3.07)	92 (3.44)
通常メス	284 (25.7)	545 (20.4)
仔連れメス	106 (9.58)	276 (10.3)
合計	1107	2675

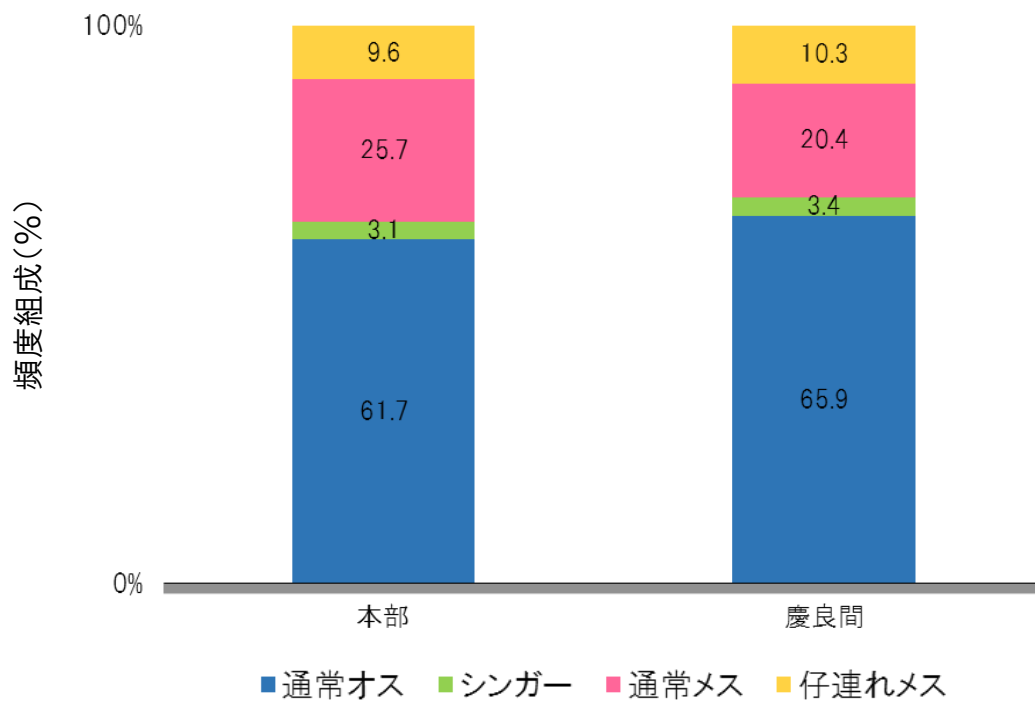


Fig. 16 本部、慶良間海域毎の性状態組成を示す。本部では■通常オス：n=683 (61.7%)、■シンガー：n=34 (3.07%)、■通常メス：n=284 (25.7%)、■仔連れメス：n=106 (9.58%)。慶良間では、■通常オス：n=1,762 (65.9%)、■シンガー：n=92 (3.44%)、■通常メス：n=545 (20.4%)、■仔連れメス：n=276 (10.3%) が確認された。両海域の性状態組成に有意な差は認められなかった (χ^2 検定, $\chi^2 = 0.30$).

この結果に基づき、本部、慶良間両海域の性状態組成を比較したところ有意な差は確認されなかった (χ^2 検定、 $\chi^2 = 0.30$ 、 $df = 2$ 、 $P = 0.85$)。

3.3.5. 性状態別の分布傾向

3.3.5.1. 性状態別にみた分布水深傾向

本部海域では、ザトウクジラの分布は水深 16–428 m に確認され、全体の 88 % が 200 m 以浅で確認された (Fig. 17)。性状態別にみた分布平均水深は、通常オス (118.5±98.7 m)、シンガー (101.8±103.4 m)、通常メス (83.6±68.1 m)、仔連れメス (69.9±53.9 m) であり、通常オス、シンガー、通常メスの分布傾向には有意な差は確認されず (Kolmogorov-Smirnov 検定、通常オスとシンガー : $P = 0.26$ 、通常オスと通常メス : $P = 0.87$ 、シンガーと通常メス : $P = 0.70$)、仔連れメスは通常オスに比べて有意に浅い水深帯に分布することが確認された (Kolmogorov-Smirnov 検定、 $P < 0.05$)。

慶良間海域では、ザトウクジラの分布は 13–600 m に確認され、全体の 99 % が 200 m 以浅で確認された (Fig. 18)。性状態別にみた分布平均水深は、通常オス (95.4 m±56.5)、シンガー (86.0 m±26.9)、通常メス (95.2 m±56.1)、仔連れメス (60.0 m±27.4) であり、仔連れメスは、通常オス、シンガー、通常メスに比べて有意に浅い海域に分布することが判明した (Kolmogorov-Smirnov 検定、通常オスと仔連れメス : $P < 0.01$ 、シンガーと仔連れメス : $P < 0.01$ 、通常メスと仔連れメス : $P < 0.01$)。一方で、水深別に見た通常オス、シンガー、通常メスの分布傾向には有意な差は確認されなかった (Kolmogorov-Smirnov 検定、通常オスとシンガー : $P = 0.76$ 、通常オスと通常メス : $P = 0.94$ 、シンガーと通常メス : $P = 0.97$)。

3.3.5.2. 性状態別にみた地形的分布傾向

本部、慶良間両海域におけるザトウクジラの地形的分布傾向を分析したところ、本部海域においては、通常オス、シンガー、通常メスは特に伊江島北西と南西に位置する「

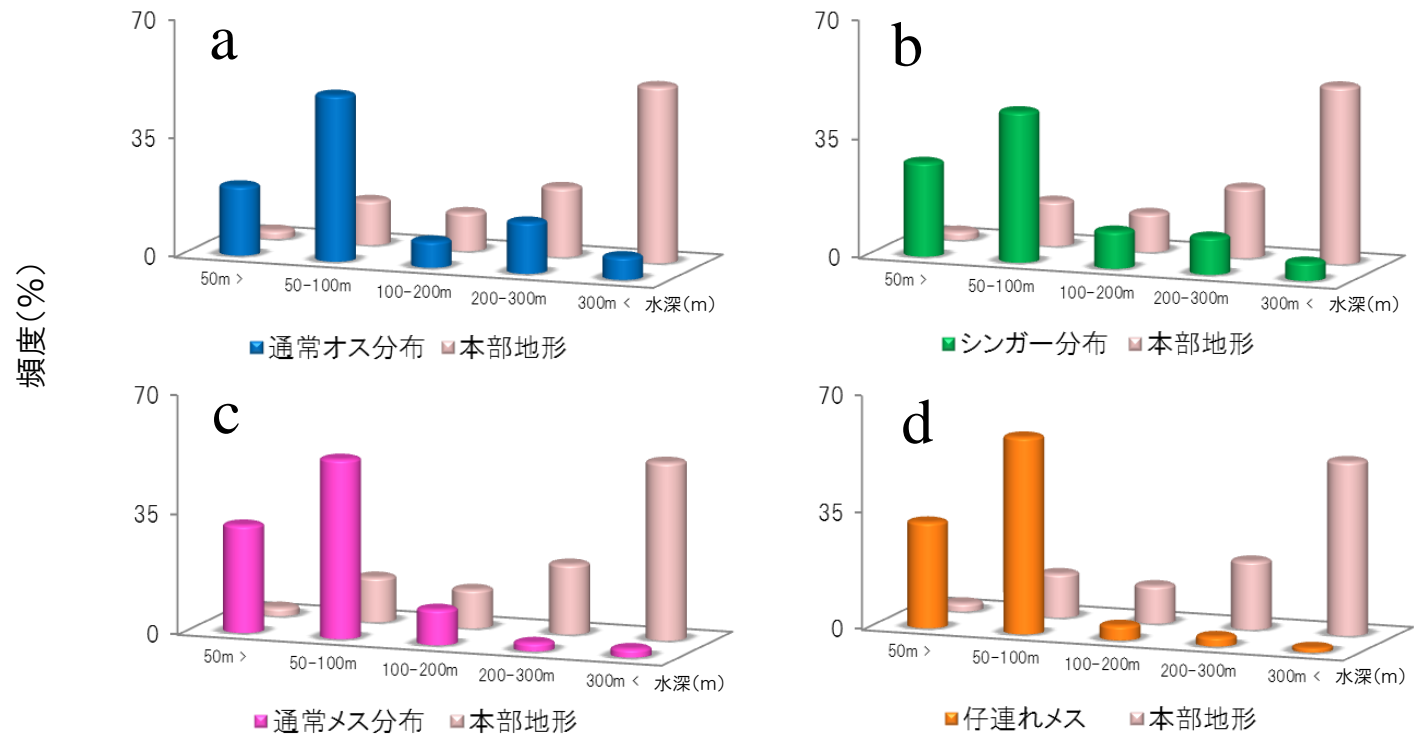


Fig. 17 本部海域における (a) 通常オス : n=206、(b) シンガー : n=17、(c) 通常メス : n=43、(d) 仔連れメス : n=66、それぞれの発見時水深の割合。各グラフ内のパー (本部地形) は、本部海域の水深帯組成。

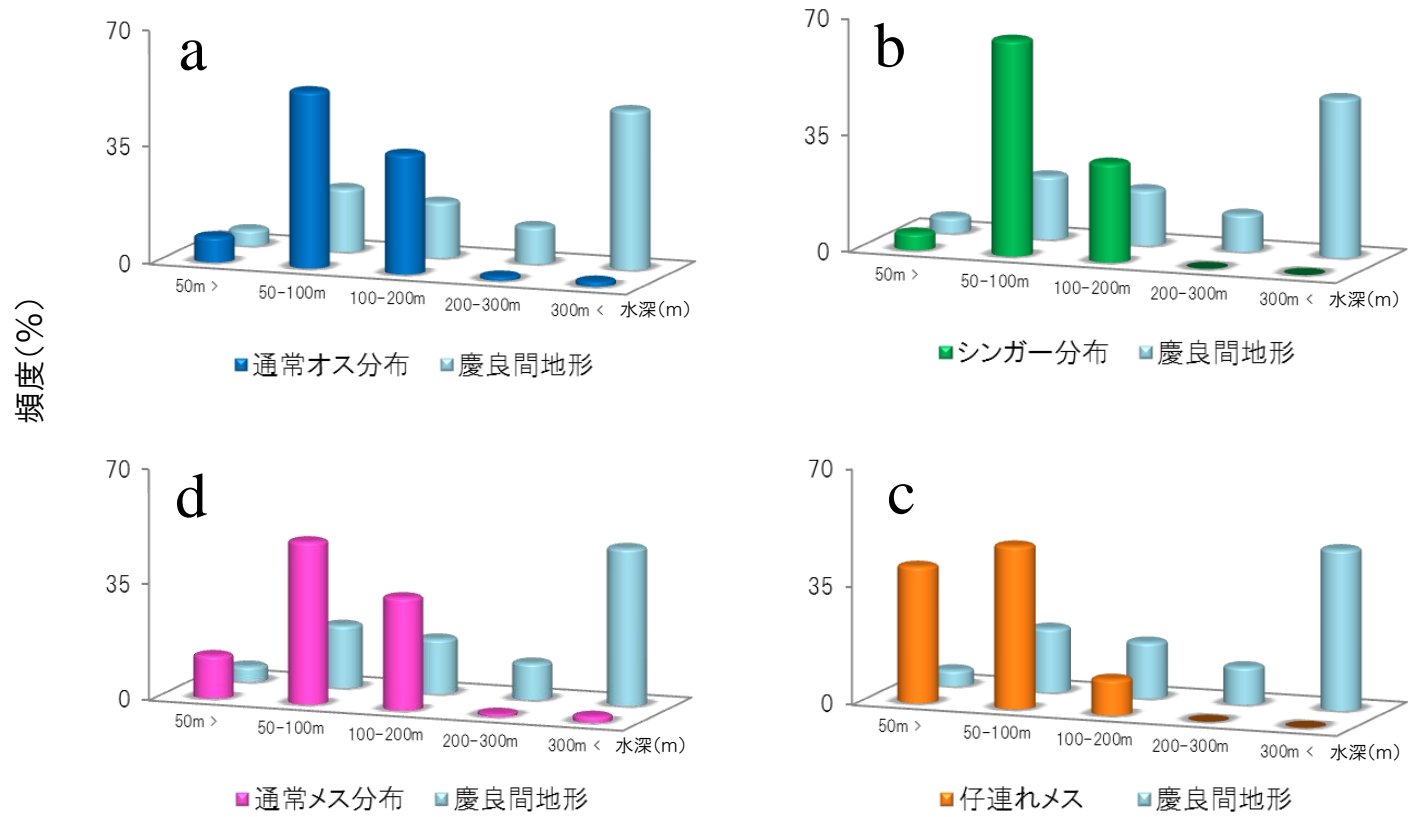


Fig. 18 慶良間海域における (a) 通常オス : n=609、(b) シンガー : n=78、(c) 通常メス : n=98、(d) 仔連れメス : n=207、それぞれの発見時水深の割合。各グラフ内の 慶良間地形 は、慶良間海域の水深帯組成。

ノ曾根」と「南ノ曾根」周辺に多く分布する傾向にあることが判明した (Fig. 19, a-c)。一方で、仔連れメスは本部半島と伊江島の海峡と伊江島南西の「南ノ曾根」に分布が多いことが判明した (Fig. 19, d)。

慶良間海域では、通常オス、シンガー、通常メスは特に座間味島の北西沖に位置する「渡名喜曾根」に多く分布する傾向にあることが判明した (Fig. 20, a-c)。一方で、仔連れメスは渡嘉敷島、座間味島、阿嘉島 3 島を中心とした島々の間に多く分布する傾向にあり、これは他の性状態とは異なることが判明した (Fig. 20, d)。

3.4. まとめと考察

沖縄本島周辺海域では、ザトウクジラの分布は水深 13–600 m に確認され、その約 9 割が 200 m 以浅に分布することが明らかとなった。エリア毎にみると 200 m 深度帯の占める割合が高い本部、慶良間エリアにおける分布密度が高く、500 m 以深の深度帯の占める割合が高い沖合エリアにおいてはほとんど分布しないことが明らかになった。また、本部、慶良間に比べると密度は低いものの、沿岸エリアにも分布していることが確認された (Fig. 21)。

本種の分布が集中する本部、慶良間海域においてより詳細な分布傾向を分析した結果、発見個体全体の 9 割が 200 m 以浅に分布し、7 割が 100 m 以浅に分布することが確認された。性状態別にみると、通常オス、シンガー、通常メスは両海域内沖合の比較的水深の深い場所に分布し、一方で仔連れメスだけは他の性状態とは異なり、島間や沿岸寄りのより浅い水深帯に分布する傾向にあることが明らかになった。

本種の分布が 200 m、特に 100 m 以浅に集中し、性状態別にその環境利用特性が異なる同様の傾向は、ハワイやメキシコなどを繁殖海域として利用する、中部、および東部北太平洋の個体群においても報告されており (Herman and Antinofa, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Rasmussen *et al.*, 2011)、本研究結果より、これらの環境利用特性が北太平

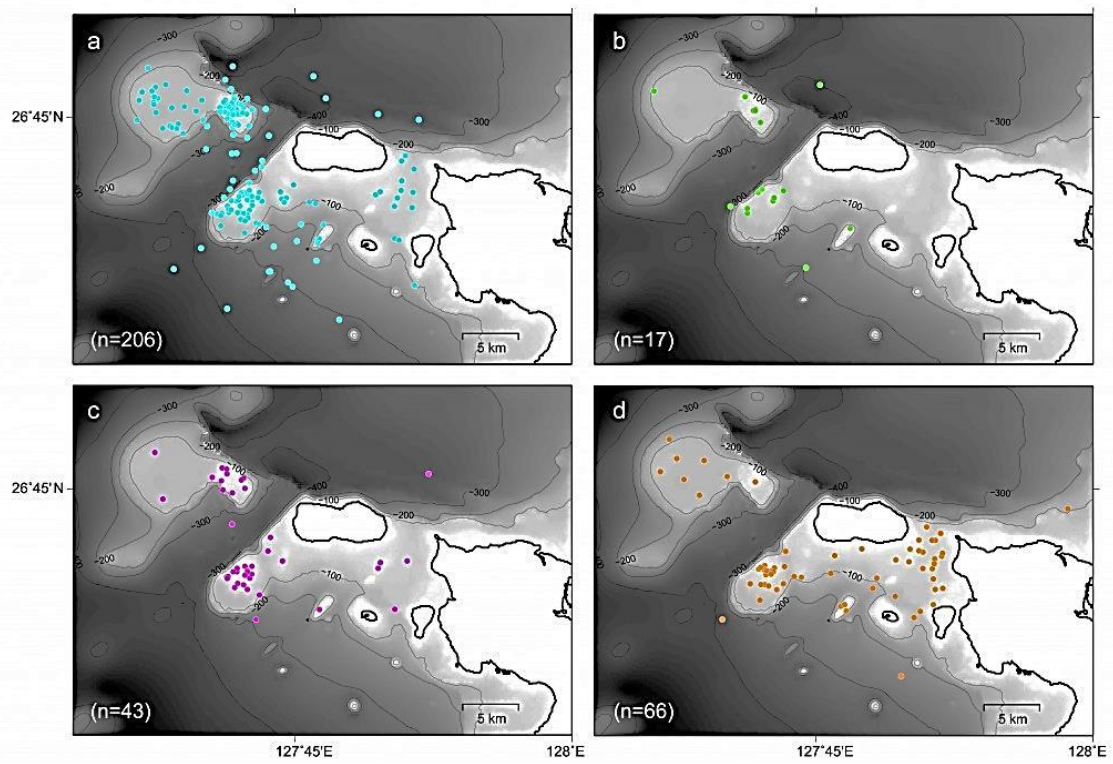


Fig. 19 本部海域における (a) ■通常オス、(b) ■シンガー、(c) ■通常メス、(d) ■仔連れメス、それぞれの発見位置。地図上の点が性状態毎のザトウクジラ発見位置。

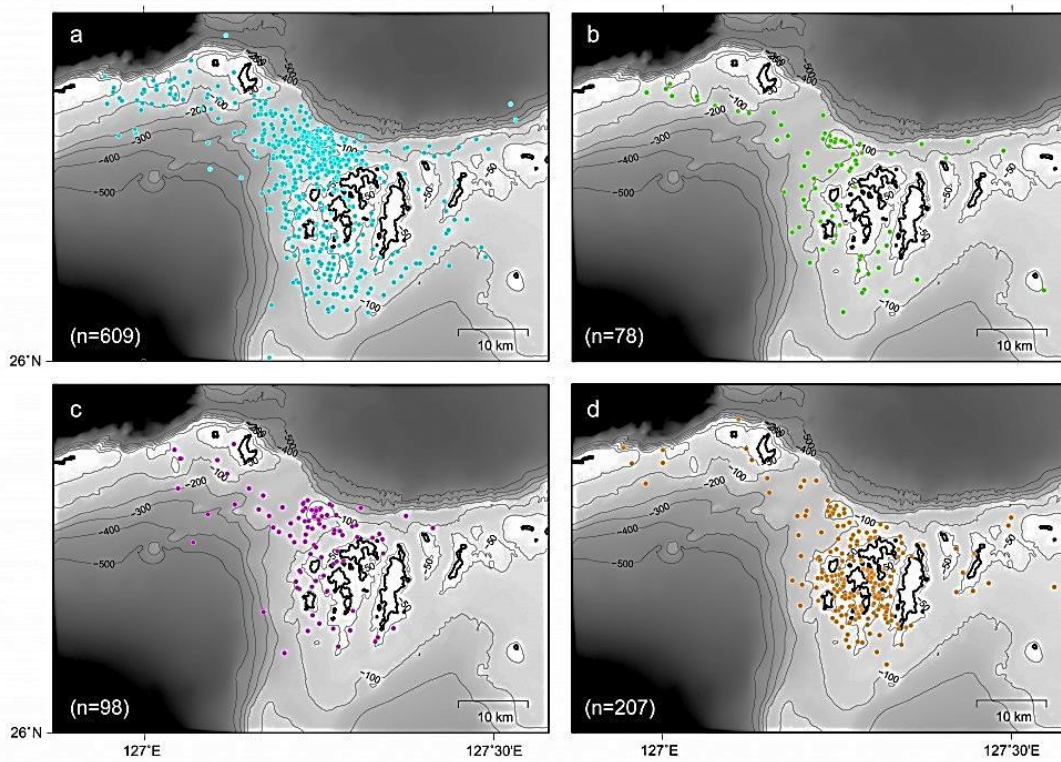


Fig. 20 慶良間海域における (a) ■通常オス、(b) ■シンガー、(c) ■通常メス、(d) ■仔連れメス、それぞれの発見位置。地図上の点が性状態毎のザトウクジラ発見位置。

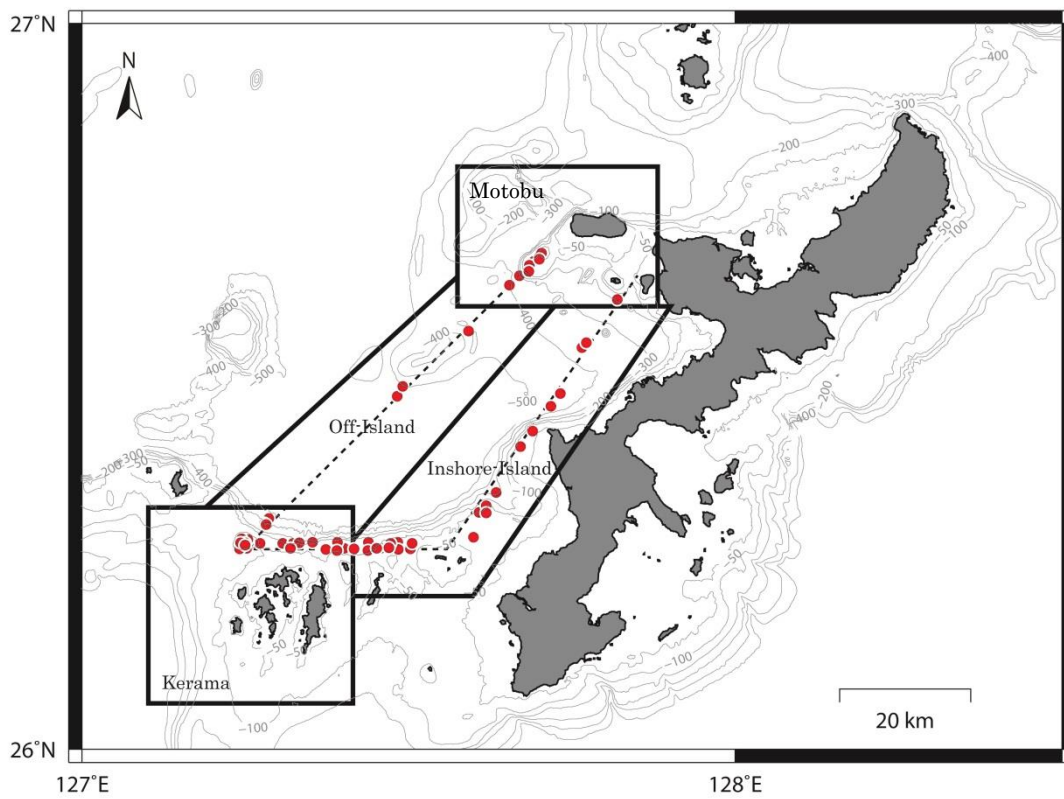


Fig. 21 目視調査の各調査コース上および予め設定された各エリア（本部、慶良間、沖合、沿岸）内で確認されたザトウクジラの発見位置（●：n=103）。

洋全体に共通する本種共通の特性であることが示唆された。

ハワイやメキシコにおける先行研究において、オスや仔連れではないメスは繁殖海域の中でもより沖合の深い水深帯に分布が集中する傾向にあり、こういった場所で交尾行動が行われている可能性が示唆されている (Smultea, 1994; Ersts and Rosenbaum, 2003; Felix and Botero-Acosta, 2011)。本研究結果においても、通常オス、通常メスは本部、慶良間海域の沖合に分布する傾向にあり、また、シンガーも同様に沖合のより深い水深帯に分布する傾向が確認された。シンガーがソングを発する行動は、オスからメスへの求愛行動であることやオス同士の牽制、空間的なわばりの維持など、オスの交尾や繁殖に関わる行動であることが、先行研究から示唆されている (前田, 2001)。これらのことから、沖縄本島周辺海域では、通常オス、通常メス、シンガーは、主に本部、慶良間海域の沖合側、200 m 以浅の水深に分布し、この海域を中心に交尾に関連した繁殖活動を行っている可能性が示唆された。

一方で、沖縄本島周辺海域においては、仔連れメスは他の性状態よりも有意に浅い水深帯に分布し、また地形的にも他の性状態とは異なり、より沿岸側や島間に多く分布する傾向にあることが確認された。繁殖海域における仔連れメスの浅い海域への同様の分布傾向は、両半球で確認されており (Herman and Antinaja, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Martins *et al.*, 2001; Rasmussen *et al.*, 2011)、仔連れメスは海況のより安定した浅瀬の海域に分布することで、授乳等の育児における負荷を軽減していることが示唆されている (Brodie, 1977; Whitehead and Moore, 1982; Martins *et al.*, 2001; Morete *et al.*, 2007)。また、Felix and Botero-Acosta (2011) と Craig (2014) は、仔連れメス単独の場合と仔連れメスにオスが伴っていた場合では、オス同伴の場合の方が有意にその速度が速く、また仔連れメスの発見水深が深ければ深いほど伴うオスの数が有意に多くなることを示している。さらに Smultea (1994) は、仔連れメスがオスや競争集団に対して退避的行動をとることを示しており、仔連れメスがオスを含む他の群れを避け、育児に専念するた

めに浅瀬の海域に分布することを示唆している。これらのことから、沖縄本島周辺海域においても、仔連れメスは通常オス、シンガー、通常メスの多く分布する沖合海域を避け、より海況の安定した本部、慶良間海域の沿岸、島間の浅瀬で子育てに専念している可能性が示唆された。

第4章 来遊時期

4.1. 材料

1991–2012年に本部、慶良間両海域で実施された個体識別調査で収集されたデータを用い、沖縄本島周辺海域に来遊するザトウクジラの交尾や出産、子育てなどの最盛期を明らかにすることを目的として、その出現傾向を性状態、群構成別に分析した。

4.2. 分析方法

4.2.1. 性状態と群構成の定義

同海域におけるザトウクジラ你来遊時期を分析するにあたって、群構成を Payne and McVay (1971)、Winn, *et al.* (1973)、Glockner (1983)、Rasmussen, *et al.* (2011) を参考に以下の通り定義した。性状態については第3章 (3.2.1.) で示した定義を使用した。

《群構成定義》

1頭群

1頭の個体のみから構成される群。

2頭群

新生児を除く2頭の個体が伴って遊泳していた群。

3 頭以上の群れ

新生児を除く 3 頭以上の個体が伴って遊泳していた群。また、Rasmussen, *et al.* (2012) に従い、本研究では 3 頭以上の群れについては、競争集団として扱った（競争集団：繁殖海域で観察される 3 頭以上の群れで、複数のオスと 1 頭以上のメスで形成された交尾を目的とした競争をしているとされる集団）。

4.2.2. 期間の設定と調査日数あたりの発見頭数（SPUE）の算出

沖縄本島周辺海域に來遊するザトウクジラの時期別出現傾向を分析することを目的に、個体識別調査が行われた 1 月中旬–3 月下旬を各月 3 期間（上旬、中旬、下旬）、計 8 期間にわけた。さらに、各期間に実施された調査日数あたりの発見頭数（Sighting Per Unit Effort: SPUE）を以下の式に従い算出した。

$$\text{SPUE (Sighting Per Unit Effort)} = S_n / d_i$$

S_n : 各期間における発見頭数

d_i : 各期間における調査実施日数

また、同海域における長期的なザトウクジラの出現時期傾向の変化を分析するため、1991–2012 年までの調査期間を前半期（1991–2001 年）、後半期（1992–2012 年）に分け、調査日数あたりの発見頭数（SPUE）を算出し、その出現傾向を比較した。

さらに、同海域におけるザトウクジラの交尾、出産、子育て等の繁殖行動の最盛期を推定するため、期間毎に性状態別の SPUE を算出し、それぞれを比較した。

4.3. 結果

4.3.1. 経年変化（前半期・後半期）

1991–2012年に慶良間、本部両海域で実施された個体識別調査において、のべ7,366頭を発見した。Table 4に各期間における発見頭数と調査日数および調査日数あたりの発見頭数（Sighting Per Unit Effort: SPUE）をまとめた。また、Fig. 22, 23に調査期間前半期（1991–2001年）、後半期（2002–2012年）の時期別出現傾向を示した。調査期間前半期と後半期における時期別出現傾向を比較したところ、1月中旬の来遊傾向については、後半期に比べて前半期が高い傾向にあったが、2期間の来遊傾向に有意な差は認められなかった（Kolmogorov-Smirnov検定； $P = 0.55$ ）。また、前半期より後半期のSPUEが総じて高くなっていることが判明した。前半期、後半期ともに、沖縄本島周辺海域の来遊時期の最盛期は来遊シーズン中盤の2月中旬から2月下旬であることが示された。

4.3.2. 本部・慶良間海域の来遊時期特性

4.3.2.1. 性状態別来遊時期特性

時期別にみた性状態毎の出現傾向をFigs. 24, 25にまとめた。本部、慶良間両海域のどの時期においても、通常オスのSPUEが他の性状態に比べて最も高いことが示された。

各海域、性状態別に来遊時期の変動傾向を分析したところ、本部海域においては、通常オス、シンガー、仔連れメスのSPUEが3月上旬から3月下旬にかけて高くなるのに対し（Fig. 26–a, b, d）、通常メスのSPUEは1月上旬から2月中旬に高くなり、その後は低下することが示された（Fig. 26–c）。

慶良間海域においては、通常オス、仔連れメスのSPUEが2月中旬から3月下旬にかけて高く（Fig. 27–a, b, d）、シンガーのSPUEは3月上旬から3月下旬にかけて高いことが示された。一方で、通常メスのSPUEは1月下旬から2月下旬に最盛期をむかえ、その後は低下することが示された（Fig. 27–c）。

性状態毎の出現頻度について、その傾向に差があるか検定したところ、本部、慶良間

Table 4 2010-2012年の1-3月に、本部、慶良間海域で実施された個体識別調査の旬別調査回数とそれぞれの期間に発見された頭数および調査回数当たりの発見頭数 (Sighting Per Unit Effort: SPUE)。

	期間	発見頭数(頭)	調査回数(回)	SPUE
1月	中旬(11-20日)	211	50	4.22
	下旬(21-31日)	556	88	6.31
2月	上旬(1-10日)	995	145	6.86
	中旬(11-20日)	1283	168	7.63
	下旬(21-29日)	1329	171	7.77
3月	上旬(1-10日)	1226	177	6.92
	中旬(11-20日)	1115	205	5.43
	下旬(21-31日)	651	188	3.46
合計		7366	1192	-

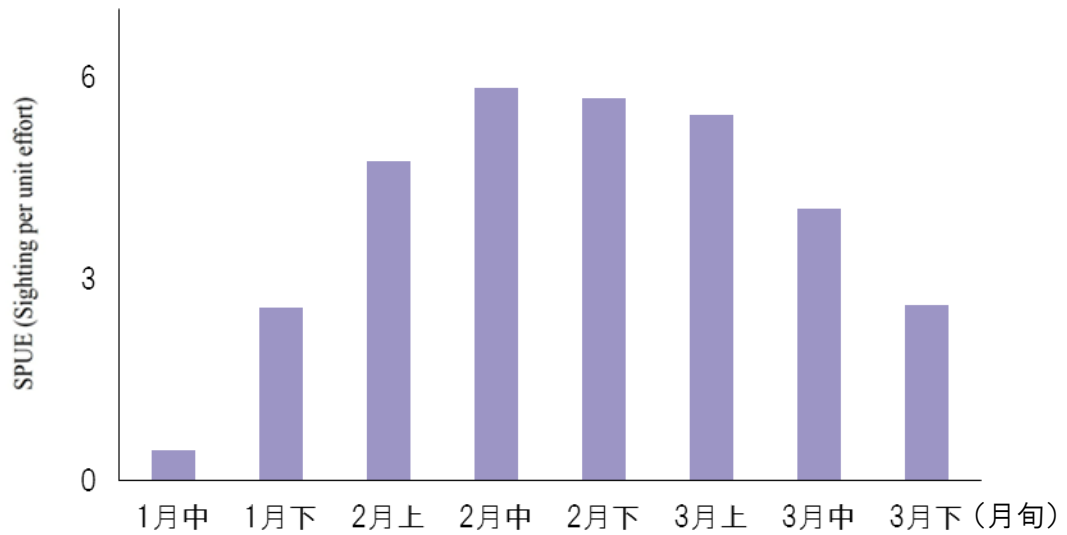


Fig. 22 全調査期間（1991－2012年）の前半期にあたる1991－2001年の本部、慶良間海域におけるザトウクジラの旬別出現傾向（n=1622）。

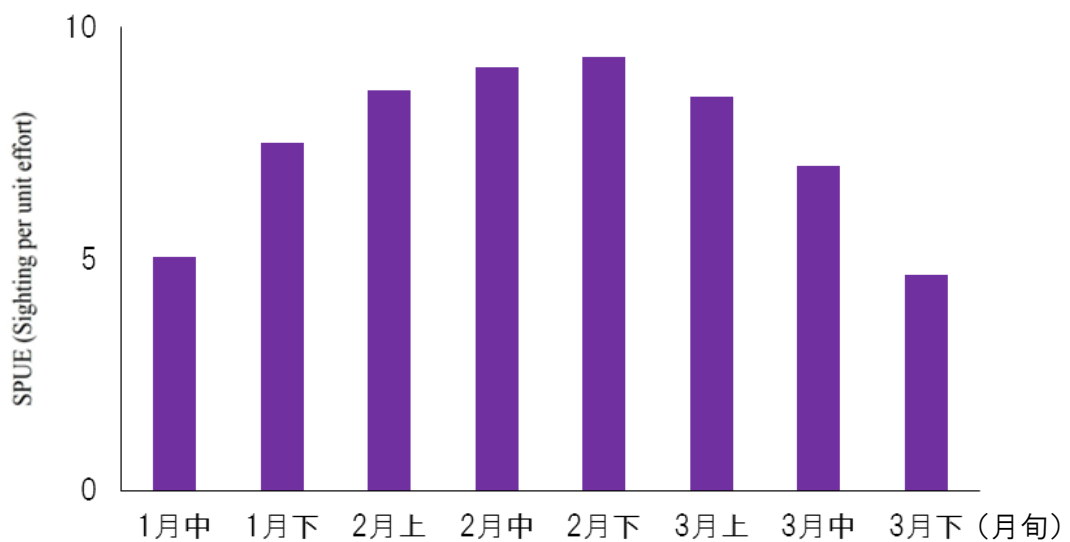


Fig. 23 全調査期間（1991－2012年）の後半期にあたる2002－2012年の本部、慶良間海域におけるザトウクジラの旬別出現傾向（n=4042）。

両海域共に、通常オス、シンガー、仔連れメスと通常メスとの出現傾向には有意に差があることが認められ（Kolmogorov-Smirnov 検定；通常オスと通常メス： $P < 0.01$ 、シンガーと通常メス： $P < 0.01$ 、通常メスと仔連れメス： $P < 0.01$ ）、一方通常オス、シンガー、仔連れメスとの間には有意な差は認められなかった。

4.3.2.2. 群構成別来遊時期特性

沖縄本島周辺海域における群構成別の出現傾向を Fig. 28 に示した。同海域では、どの時期においても2頭群の出現が最も多く、次いで1頭群の出現が多いことが判明した。出現最盛期は1頭群が3月上旬で、2頭群は2月上旬から2月中旬、3頭群以上は2月中旬から2月下旬であることが示された。また、本部、慶良間海域別にその出現傾向を良間では、1頭群（2月下旬から3月上旬）、2頭群（2月上旬から2月下旬）、3頭群以上（2月中旬から2月下旬）であった。分析し結果を Fig. 29, 30 に示した。本部では、それぞれの出現最盛期は、1頭群（2月下旬から3月上旬）、2頭群（1月下旬から2月中旬）、（2月中旬から2月下旬）で、慶良間では、1頭群（2月下旬から3月上旬）、2頭群（2月上旬から2月下旬）、3頭群以上（2月中旬から2月下旬）であった。

さらに、群内のすべての個体が性判別されている1頭群（仔連れメスを除く）、2頭群について、時期別の出現傾向を Figs. 31、32 にまとめた。性判別された227群の1頭群の内、215群（94.7%）が通常オスで、残り12群（5.3%）が通常メスであり、来遊時期全般を通して1頭群のほとんどが通常オスであることが示された（Fig. 31）。2頭群では、性判別された149群の内、22群（14.8%）が「通常オス+通常オス」ペア、32群（21.5%）が「通常オス+通常メス」ペア、94群（63.1%）が「通常オス+仔連れメス」ペアで、1群のみ（0.67%）が「通常メス+通常メス」ペアであった（Fig. 32）。それぞれの時期別出現傾向を比較したところ、調査時期前半から中頃の1月下旬から2月下旬にかけて「通常オス+通常メス」ペアの出現頻度が高くなり、次期中盤から後半の2月中旬から3月下旬にかけて「通常オス+仔連れメス」ペアの出現頻度が高くなることが判明した。

「通常オス+通常オス」ペアは、1月中旬と3月中旬に多く出現する傾向にあり、「通常メス+通常メス」は2月下旬に1組確認されたのみであった。

4.4. まとめと考察

沖縄本島周辺海域に來遊するザトウクジラの來遊傾向を性状態別にみると、本部、慶良間両海域において、通常オス、シンガー、仔連れメスの來遊最盛期が來遊シーズン後半の2月中旬以降から3月下旬であるのに対し、通常メスは來遊シーズン前半にあたる1月下旬から2月下旬に來遊最盛期をむかえ、シーズン後半は出現頻度が下がるということが確認された。

商業捕鯨時代の材料を用いた先行研究結果より、ザトウクジラの繁殖海域への來遊は、未成熟個体、乳分泌を終えたメス、妊娠したメスの順に行われ、オスは來遊シーズン中頃に來遊最盛期をむかえるとされている (Nishiwaki, 1959, 1960, 1961; Chittleborough, 1965)。また、Dawbin (1966) は、交尾を目的として繁殖海域に來遊したメスは、交尾を終え妊娠すると速やかに摂餌海域に北上し、妊娠期間中は長期間に渡り摂餌を行うことを示唆している。また妊娠した状態で繁殖海域に來遊したメスは、新生児を出産した後も育児のためにより長期間繁殖海域に留まるとしている。本研究によって得られた性状態別の來遊時期傾向の結果も、これら先行研究の結果と同様の傾向を示し、沖縄本島周辺海域が他の繁殖海域と同様に、西部北太平洋における本種の繁殖システムの中で重要な繁殖海域の一部であることを示唆した。

さらに、Fig. 33 の模式図に表したように、沖縄本島周辺海域に來遊するザトウクジラの中でも、通常メス、「通常オス+通常メス」の2頭群、およびの3頭以上の群（競争集団）はいずれも2月中旬から2月下旬に出現最盛期をむかえることから、同海域における本種の交尾行動の最盛期は、2月中旬から2月下旬である可能性が示唆された。一方で、仔連れメスの出現頻度は2月中旬から來遊シーズン後半に向けて高くなることから、同海域における本種の出産、育児の最盛期は2月中旬から3月下旬であることが示

唆された (Fig. 34)。また、上記の交尾行動最盛期以降の3月上旬から3月下旬以降は通常オスの1頭群の出現頻度が高くなると共に (Fig. 31)、「通常オス+仔連れメス」の出現頻度が高くなることが明らかとなった。Nishiwaki (1959) は、オスの体長に対する脂皮厚の比率は来遊シーズン後半になるにつれ減少することから、オスが繁殖海域に長期間滞在していることを示唆している。本研究でみられた3月上旬以降の通常オスの1頭群や「通常オス+仔連れメス」2頭群の出現頻度が高くなる傾向は、同海域内に繁殖可能なメスが少なくなることで、単独になるオスや、より多くの交尾機会を求める結果、妊娠する可能性の低い仔連れメスを交尾対象として追従するオスが増加する可能性があることを示唆している。また、3月上旬以降、同海域内におけるオスの割合が高くなることにより、同時期にシンガーの出現頻度が高くなっていることが考えられた。

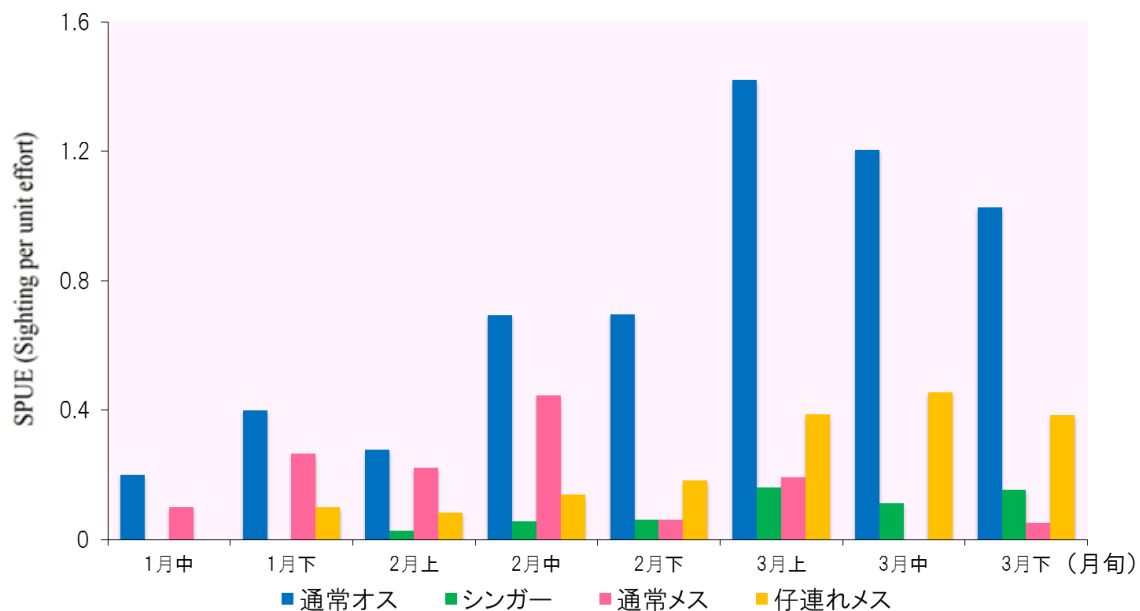


Fig. 24 本部海域における性状態別の旬別出現傾向 (n=337)。

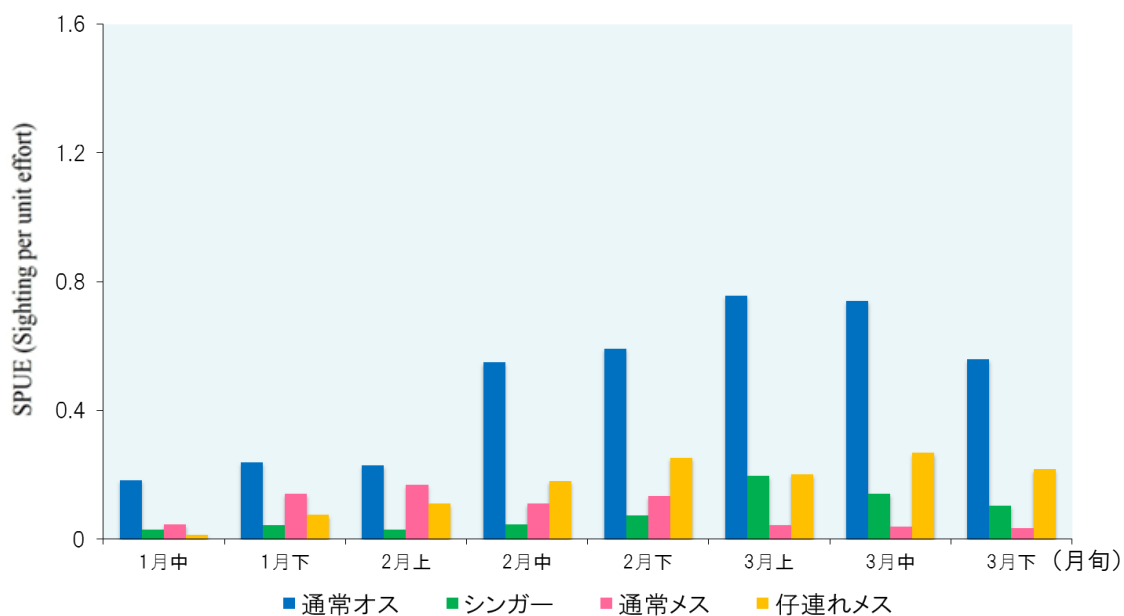


Fig. 25 慶良間海域における性状態別の旬別出現傾向 (n=1080)。

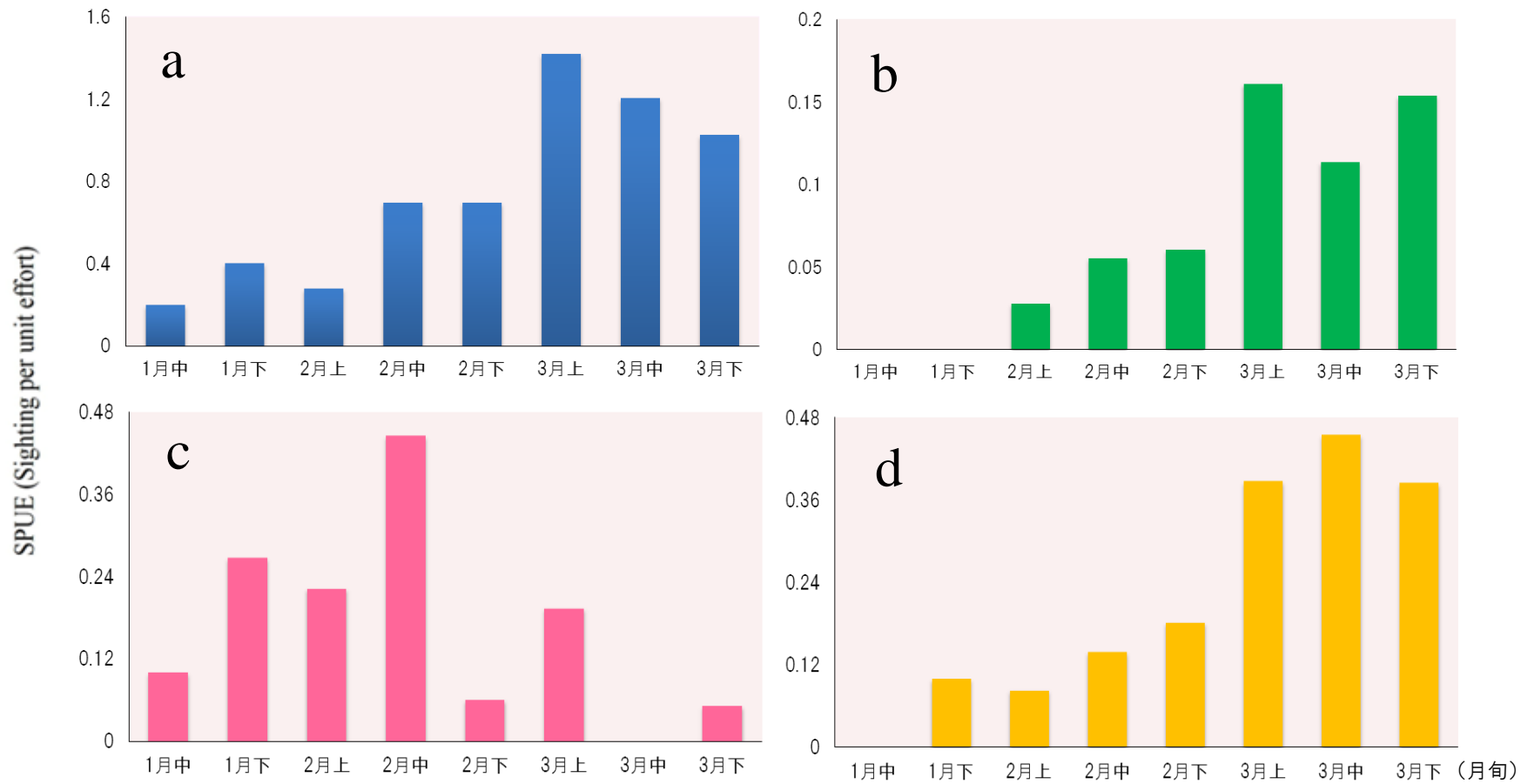


Fig. 26 本部海域における性状態別の旬別出現傾向。(a) ■通常オス：n=209、(b) ■シンガー：n=21、(c) ■通常メス：n=43、(d) ■仔連れメス：n=64。

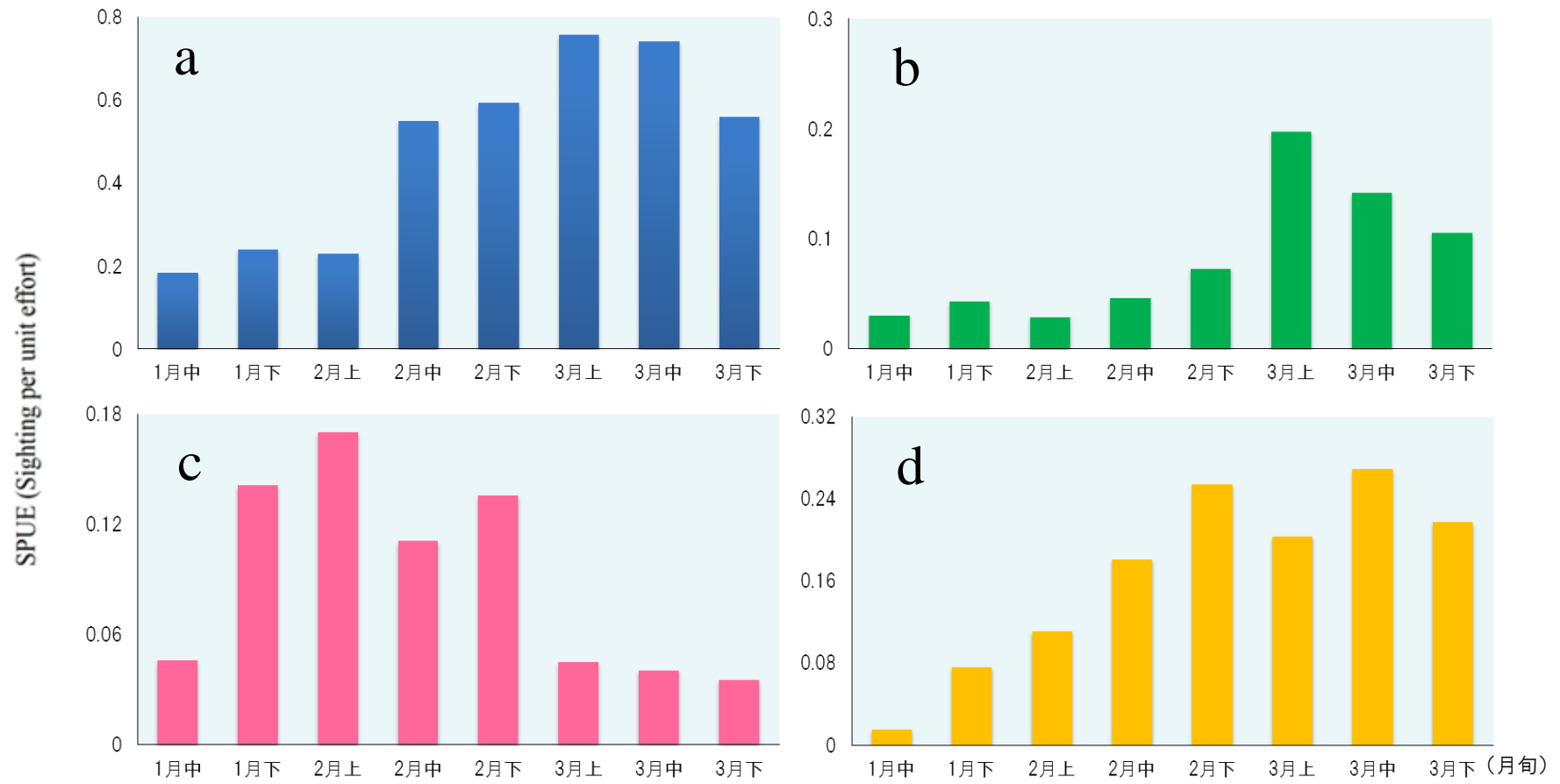


Fig. 27 慶良間海域における性状態別の旬別出現傾向。(a) ■通常オス：n=639、(b) ■シンガー：n=112、(c) ■通常メス：n=104、(d) ■仔連れメス：n=225。

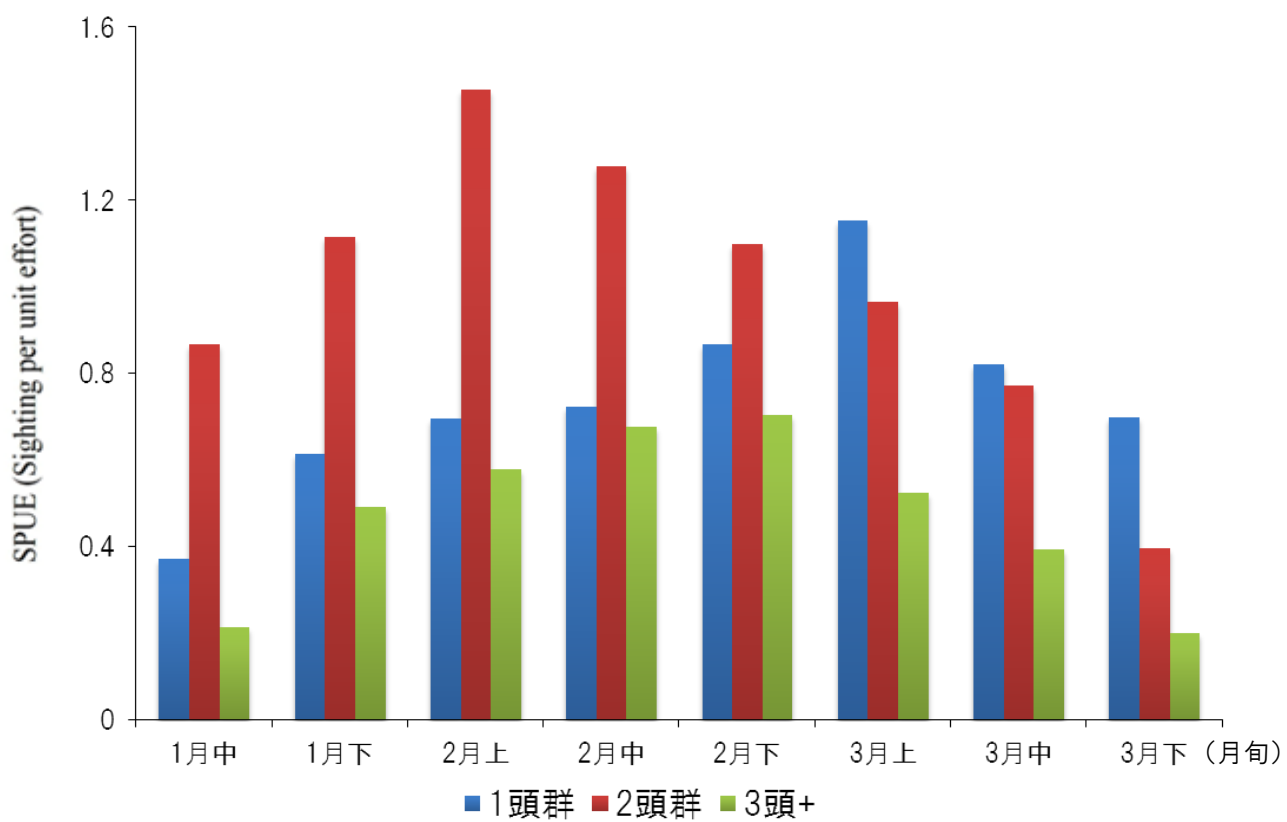


Fig. 28 本部、慶良間両海域における群構成別の旬別出現傾向 (n=3263)。

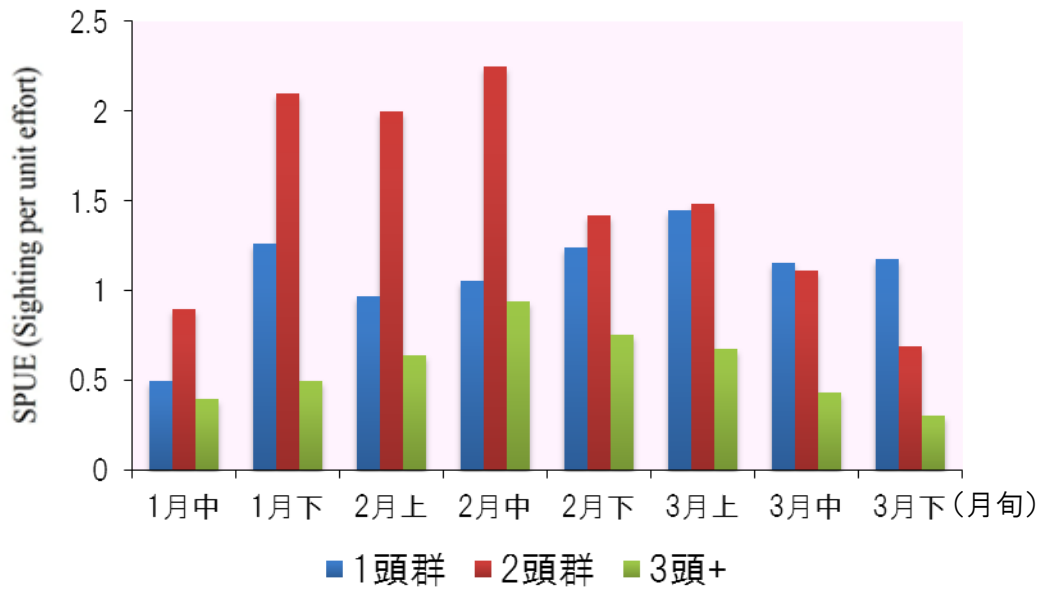


Fig. 29 本部海域における群構成別の旬別出現傾向 (n=846)。

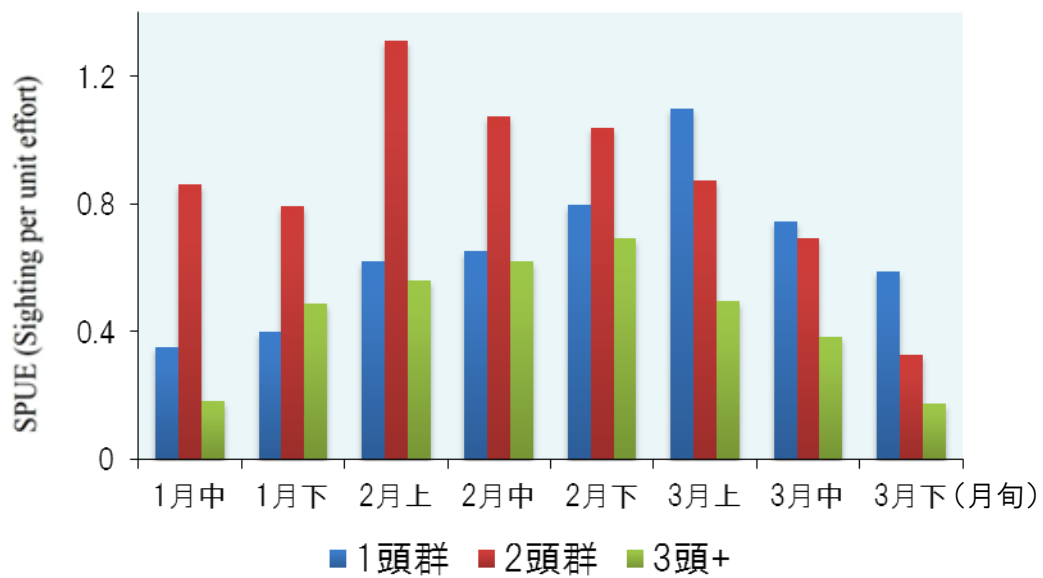


Fig. 30 慶良間海域における群構成別の旬別出現傾向 (n=2417)。

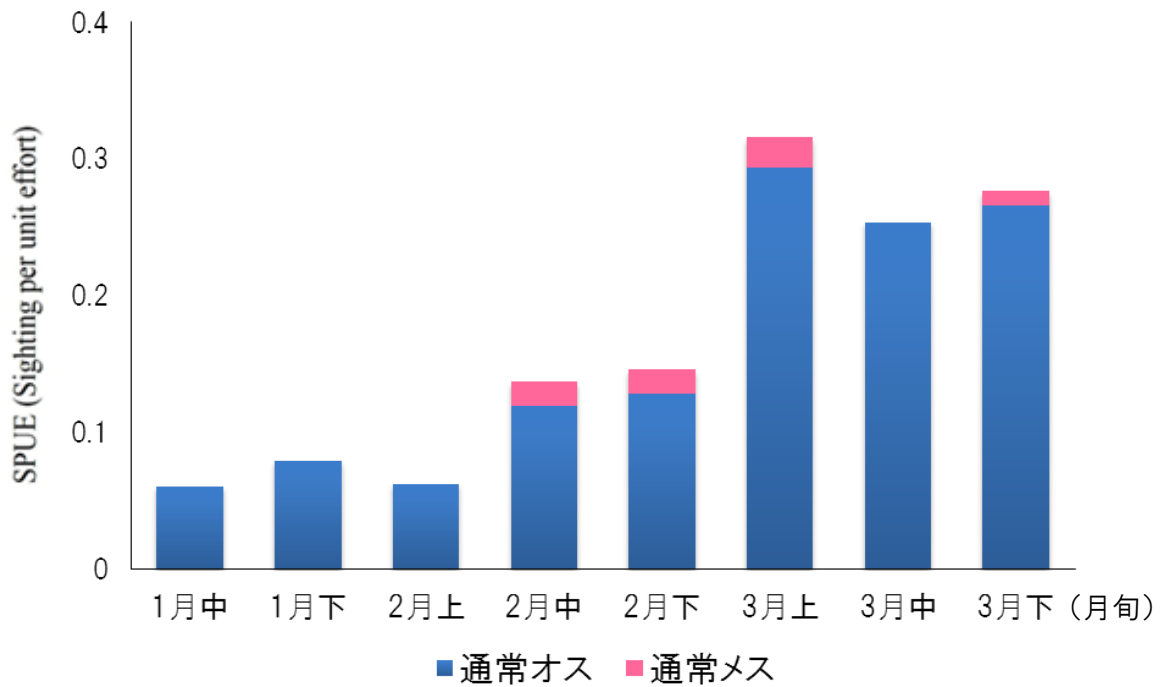


Fig. 31 本部、慶良間海域における性別毎にみた1頭群（性判別済みの群のみ）の旬別出現傾向。通常オス：n=215、通常メス：n=12。

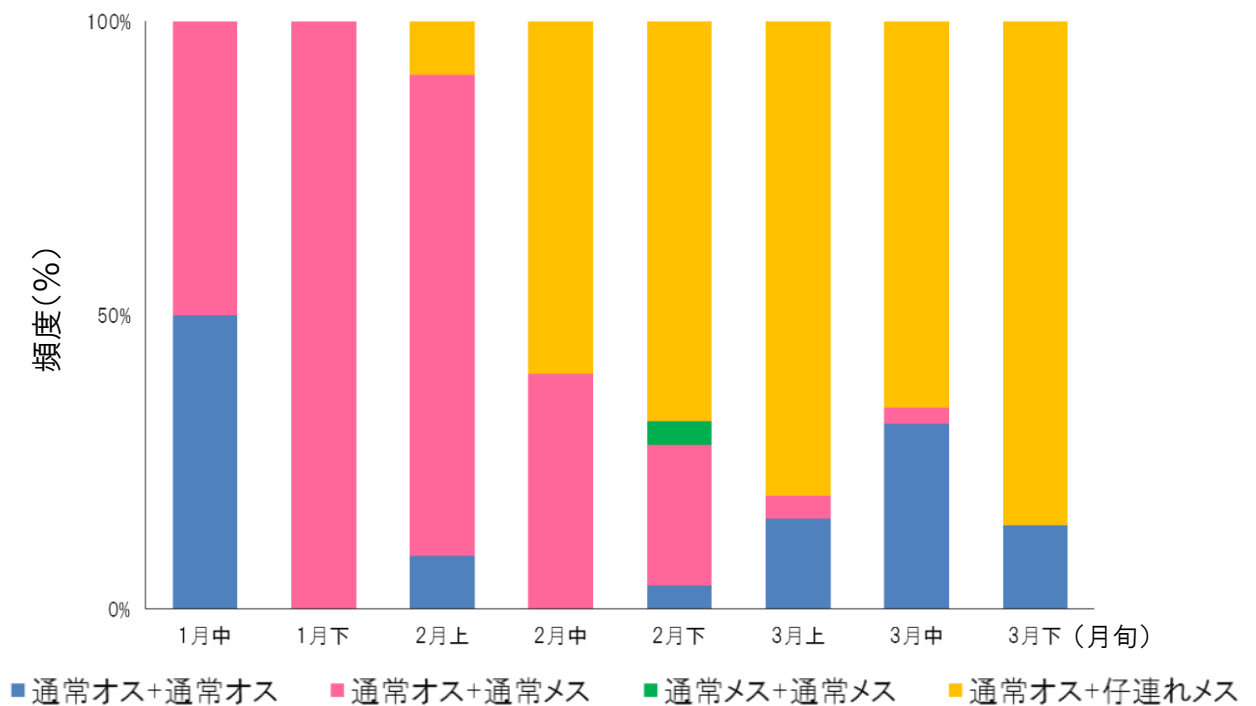


Fig. 32 本部、慶良間海域における性別毎にみた2頭群（性判別済みの群のみ）の旬別出現傾向。通常オス+通常オス：n=22、通常オス+通常メス：n=32、通常メス+通常メス：n=1、通常オス+仔連れメス：n=94。

■ 交尾時期

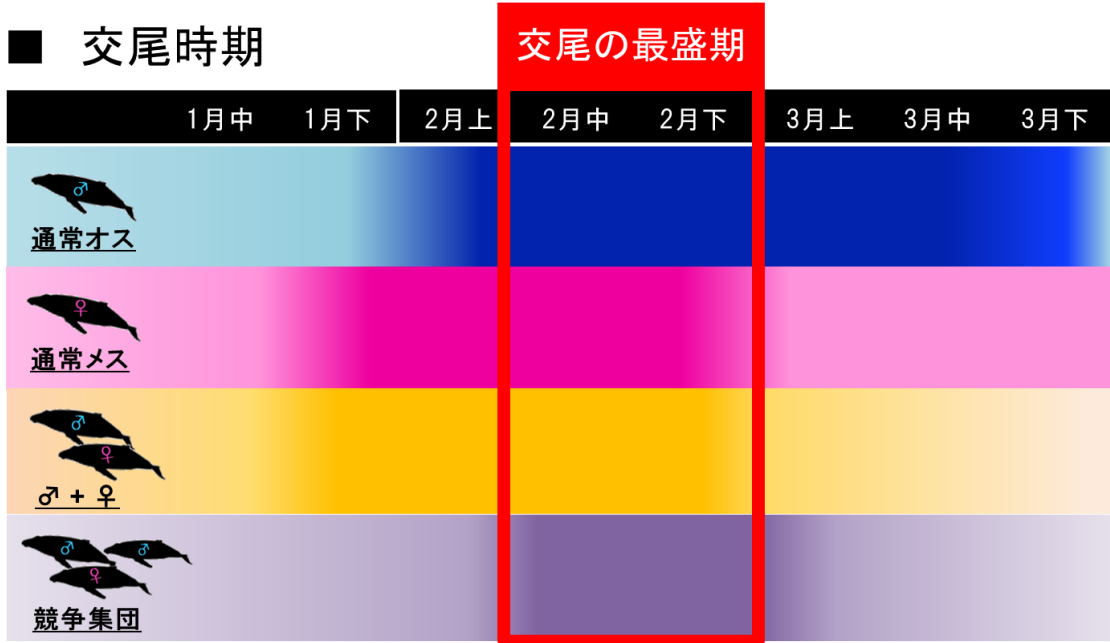


Fig. 33 沖縄本島周辺海域における、通常オス、通常メス、および性別毎にみた群構成別の旬別出現傾向の結果に基づく交尾最盛期を表す模式図。

■ シンガーの出現と出産、子育ての最盛期

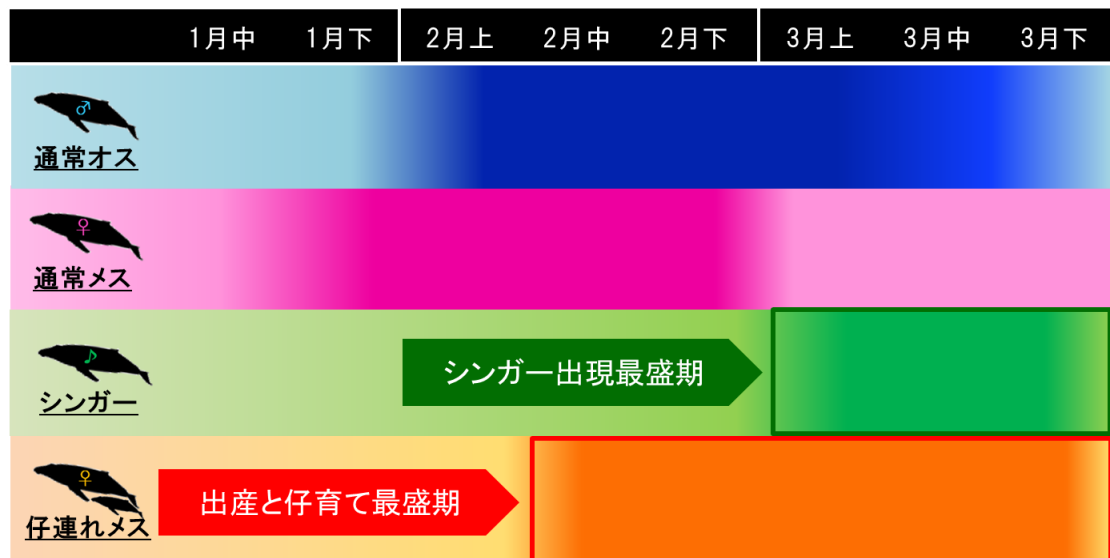


Fig. 34 沖縄本島周辺海域における、性状態別にみた旬別出現傾向の結果に基づくシンガーの出現最盛期および出産、育児の最盛期を表す模式図。

第5章 海域内移動

5.1. 材料

本分析では、本部と慶良間の2海域間におけるザトウクジラの移動傾向を性状態別に分析することを目的として、本部、慶良間両海域で調査が行われた2006–2012年の個体識別調査で収集されたデータを使用した。

5.2. 分析方法

5.2.1. 定義

5.2.1.1. 性状態

性状態については主に第3章(3.2.1.)で示した定義を使用した。シンガーについては両海域で移動が確認された個体が存在しなかったためデータが存在しない。また、本分析では、来遊個体全体の移動傾向を把握することを目的として、性判別されていない個体を「性別不明」と定義し、性状態の1カテゴリーとして扱った。

5.2.1.2. 海域内移動

性判別されている個体の識別情報を用い、本部、慶良間海域間の移動状況を分析した。この時、同年内の1–3月において、慶良間、本部両海域で同一個体が確認された場合(Fig. 35)、この個体が「移動した」と定義した。

5.2.2. 移動している割合と傾向の分析

前述した移動の定義に基づき、2006–2012年において本部、慶良間両海域に来遊した総個体数の内、同年内に両海域間を移動している個体の割合を算出した。さらに、性状態毎に年別、旬別に移動している個体の割合を算出し、その傾向を分析した。

5.2.3. 移動頻度の比較

移動頻度を以下の計算式に従い算出し、性状態別に比較した。頻度差を検定すること

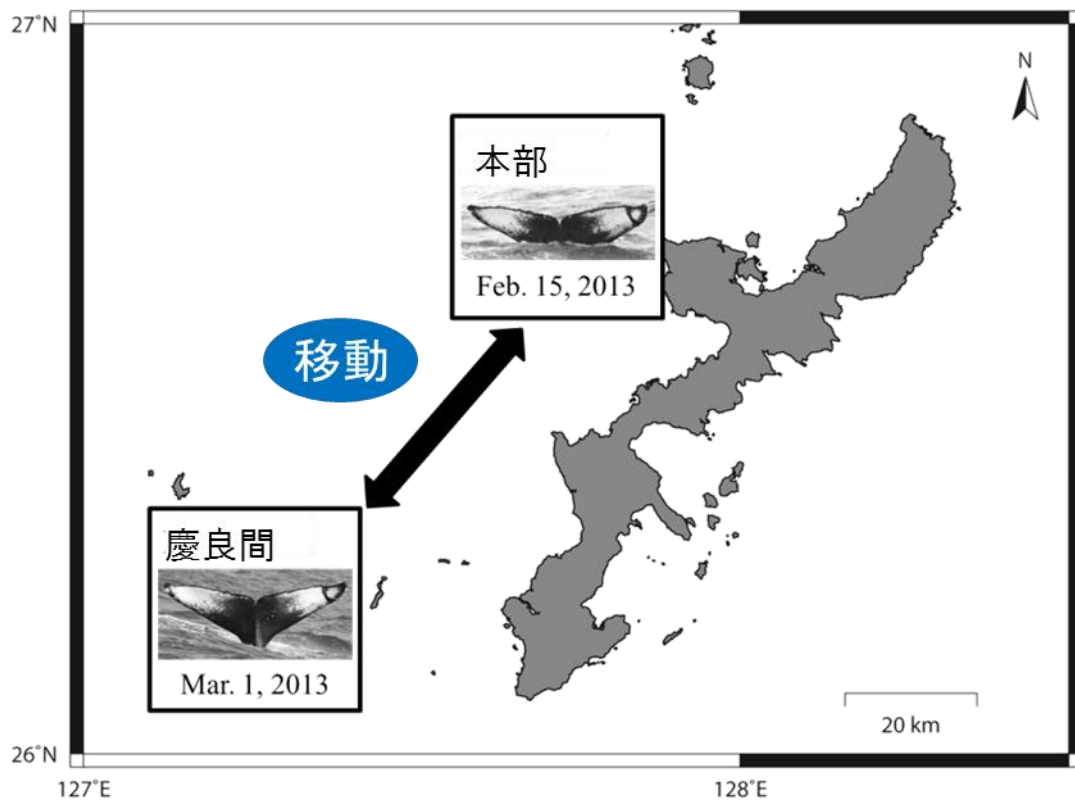


Fig. 35 本研究における海域内移動の例。この例にあるように、同年内の1-3月に、同一個体が本部、慶良間両海域で確認された場合、この個体が海域内を「移動」したと定義した。

を目的として Microsoft Excel (Microsoft Corp., Redmond, WA, USA) を用い、 χ^2 検定を行った。

$$\text{移動頻度} = Rn_i / N_i$$

Rn_i : 各性状態で移動が確認された個体数

N_i : 各性状態の総個体数

5.2.4. 移動方向の分析

本部、慶良間海域間の移動方向に一定の傾向があるかを分析することを目的に、性状態別、旬別にその移動方向について分析した。頻度差を検定することを目的として Microsoft Excel (Microsoft Corp., Redmond, WA, USA) を用い、Wilcoxon の順位和検定を行った。

5.3. 結果

5.3.1. 移動している割合と傾向 (年別・旬別)

2006–2012 年の個体識別調査において、本部、慶良間両海域で性判別された 496 個体の内、123 個体 (全体の 24.8%) の海域内移動を確認した。また、年別に移動傾向を分析したところ、各年平均 21.8% が海域内を移動していることが明らかになった (Fig. 36)。旬別にみると、2 月中旬と 2 月下旬に移動頻度の最盛期をむかえ、来遊シーズン後半の 3 月下旬まで高い移動頻度を維持する傾向にあることが判明した (Fig. 37)。

5.3.2. 性状態別の傾向 (年別・旬別)

性状態毎に年別の移動傾向を分析したところ、通常オス、通常メス、仔連れメス、性別不明、各年平均 42.5%、23.6%、13.6%、18.8% が海域内を移動していることが明らかになった (Fig. 38)。また旬別に移動傾向を分析したところ、通常オス、仔連れメス

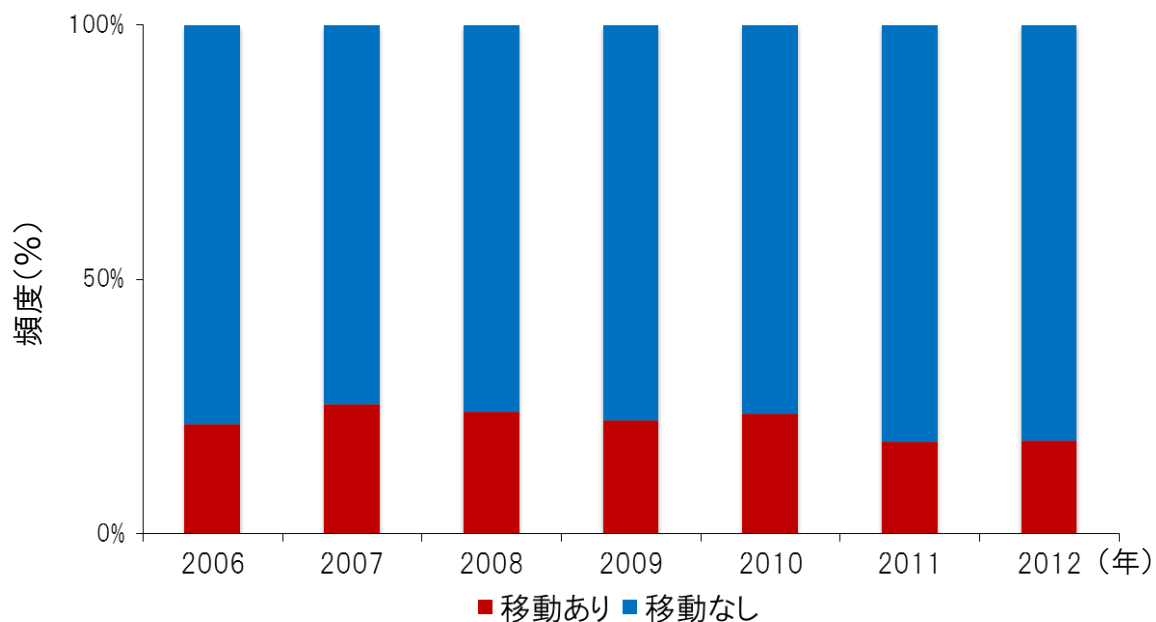


Fig. 36 2006–2012年の個体識別調査において同年内の1–3月に本部、慶良間両海域で確認され、移動したとされた個体の年別割合 (n=1932)。

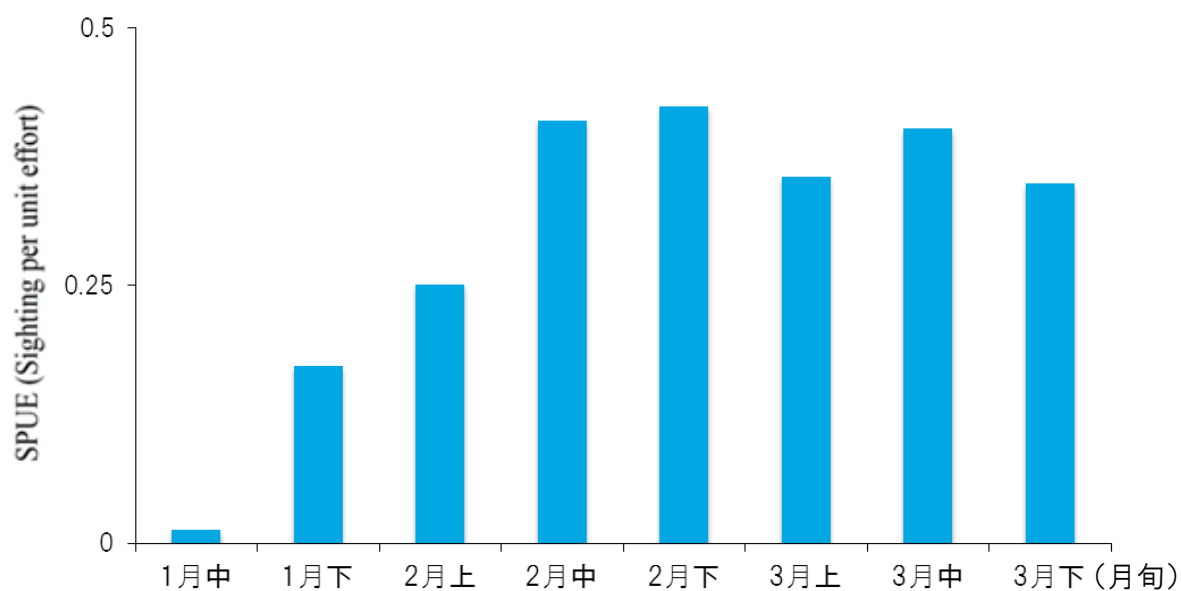


Fig. 37 2006–2012年の個体識別調査において同年内の1–3月に本部、慶良間両海域間で確認され、移動したとされた個体の旬別傾向 (n=413)。

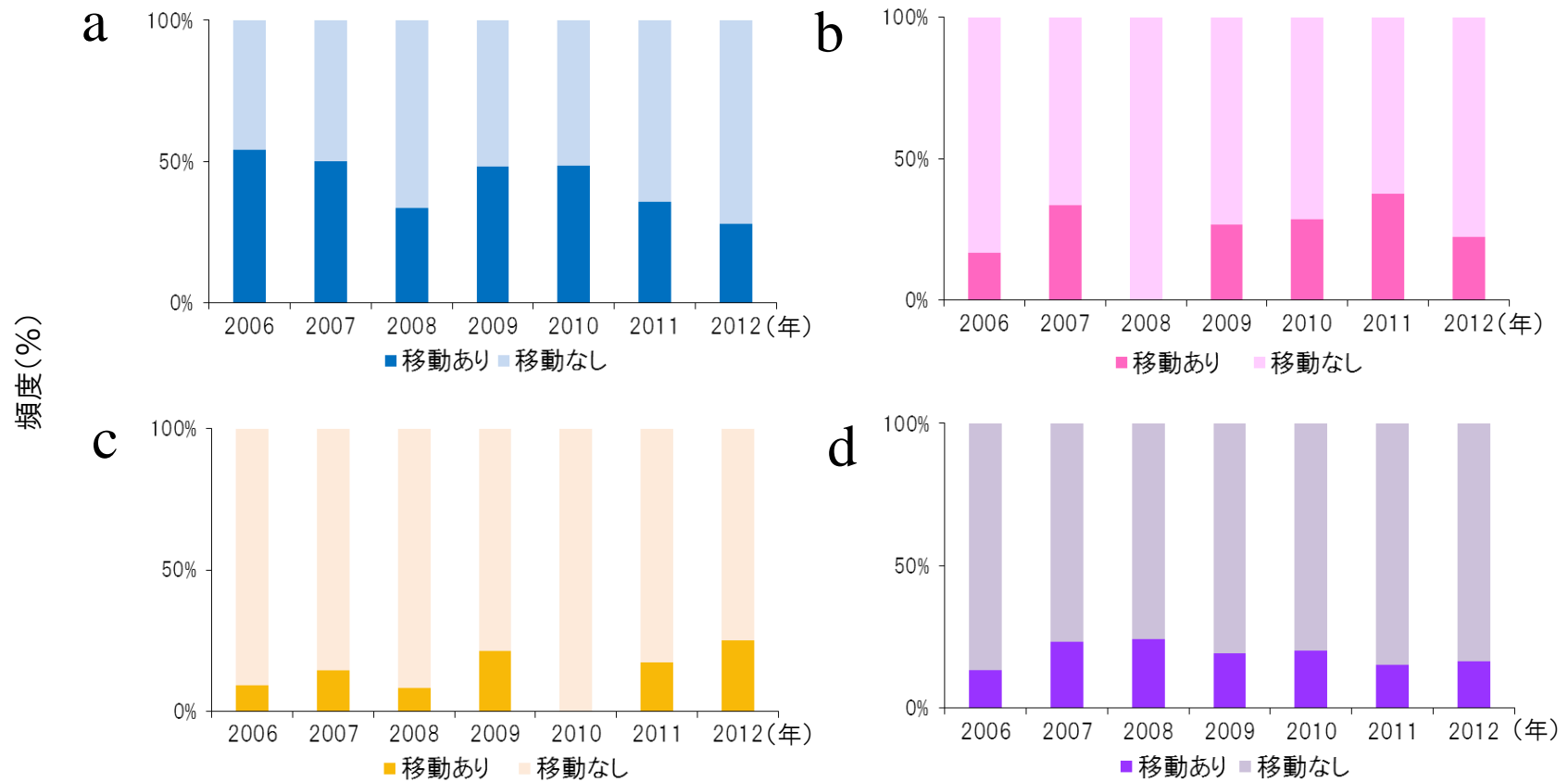


Fig. 38 2006–2012年の個体識別調査において同年内の1–3月に本部、慶良間両海域間移動したとされる個体の性状態別、年別にみた移動の割合。(a) ■通常オス：n=227、(b) ■通常メス：n=60、(c) ■仔連れメス：n=86、(d) ■性別不明：n=1559。

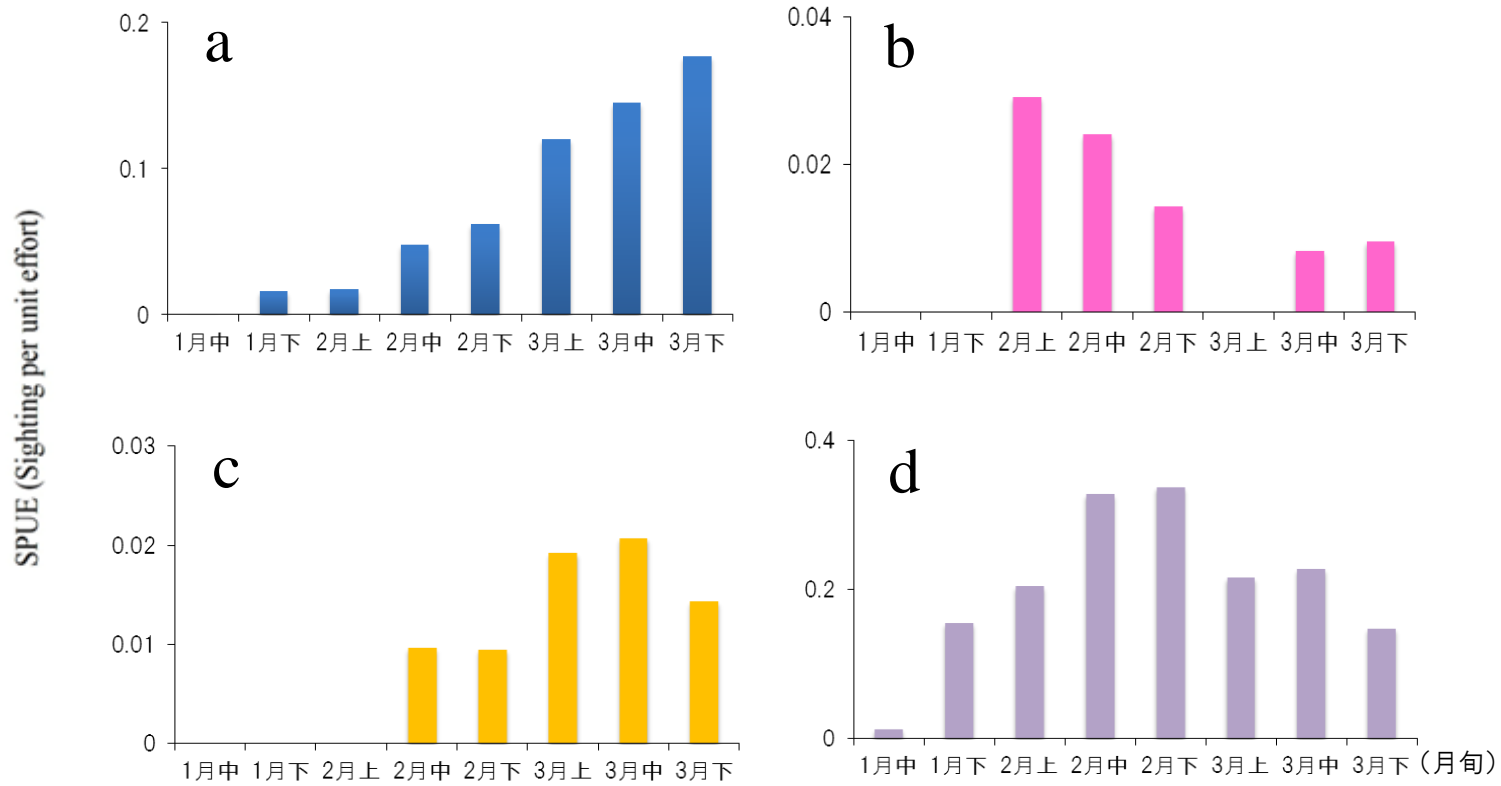


Fig. 39 2006–2012年における性状態別の旬別移動頻度の傾向。(a) ■通常オス：n=95、(b) ■通常メス：n=15、(c) ■仔連れメス：n=13、(d) ■性別不明：n=290。

の移動頻度は3月上旬から3月後半にかけて有意に高くなるのに対し (Fig. 39-a, c)、通常メスの移動頻度は2月上旬、中旬に高く、その後有意に減少する傾向にあることが判明した (Fig.39-b)。

5.3.3. 移動頻度の比較 (性状態別)

性判別されている個体について、性状態別に移動頻度を比較した結果を Table 5 に示す。通常オスの移動頻度は、通常メス、仔連れメスに比べ有意に高いことが確認されたが (χ^2 検定、通常オスと通常メス: $\chi^2 = 6.11$ 、 $df = 1$ 、 $P < 0.05$; 通常オスと仔連れメス: $\chi^2 = 22.27$ 、 $df = 1$ 、 $P < 0.01$)、一方で通常メス、仔連れメスの移動頻度に有意な差は認められなかった ($\chi^2 = 2.88$ 、 $df = 1$ 、 $P = 0.09$)。また、同一個体が同年内に慶良間、本部海域間を移動する回数についても性状態別に比較したところ、通常オスでは同一個体による両海域間の移動が最大4回 (両海域間: 2往復) 観察されたが、通常メスと仔連れメスでは最大2回 (1往復) にとどまることが判明した (Table 6)。

5.3.4. 移動方向の分析 (旬別傾向)

性状態別に移動方向の傾向を分析した結果、どの性状態においても移動する方向 (本部→慶良間、慶良間→本部) に明確な旬別傾向は確認されなかった (Fig. 40、Wilcoxon の順位和検定; 通常オス: $P = 0.56$ 、通常メス: $P = 0.86$ 、仔連れメス: $P = 0.37$)。

5.4. まとめと考察

解析の結果、本部、慶良間海域間の移動頻度は、通常オス、通常メスの順に高く、仔連れメスは通常オス、通常メスに比べると海域内移動の頻度が低いことが明らかになった。また、移動頻度の最盛期は性状態によって異なり、通常オス (3月上旬以降)、通常メス (2月上旬から2月下旬)、仔連れメス (3月上旬以降) であることが判明した。Cerchio *et al.* (1998) は、ザトウクジラのオスは、メスに比べてより活発に繁殖海域内

Table 5 2006–2012 年における性状態別にみた識別個体数、移動個体数とそれぞれの移動頻度。

性状態	識別個体数 (本部)	識別個体数 (慶良間)	移動個体数	移動頻度
通常オス	131	191	95	41.8
通常メス	33	42	15	25.0
仔連れメス	40	59	13	15.1
性別不明	624	1225	290	18.6
合計	828	1517	413	25.1

Table 6 2006–2012 年における性状態別にみた同一個体による合計移動回数とそれぞれの割合。

同年内、同一個体によって 確認された合計移動回数	移動が確認された頭数 (%)		
	通常オス	通常メス	仔連れメス
1	71 (74.7)	13 (86.7)	10 (76.9)
2	19 (20.0)	2 (13.3)	3 (23.1)
3	3 (3.2)	0 (0)	0 (0)
4	2 (2.1)	0 (0)	0 (0)
合計	95 (100)	15 (100)	13 (100)

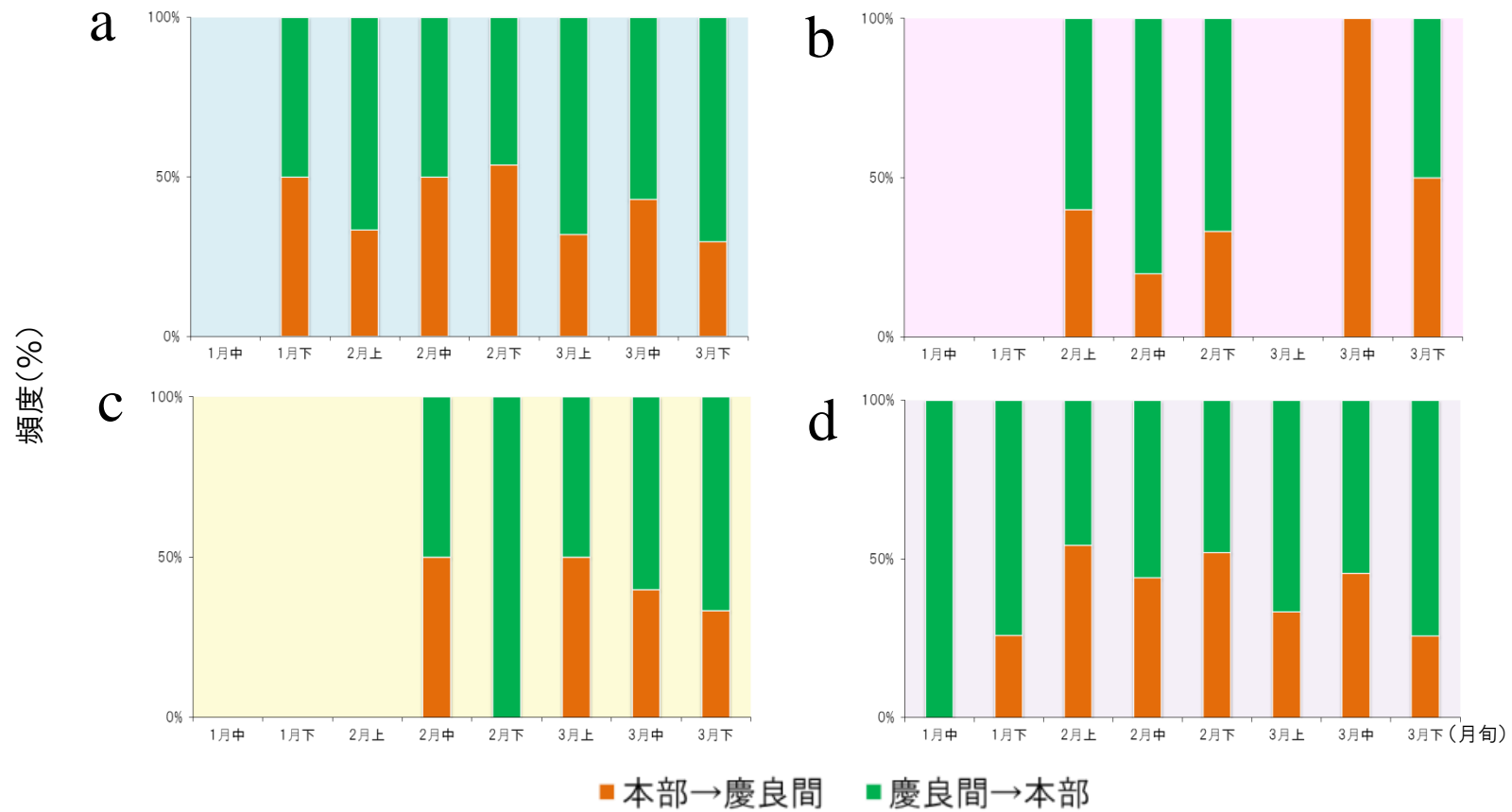


Fig. 40 2006-2012年における性状態別の旬別移動方向の傾向。(a) 通常オス：n=95、(b) 通常メス：n=15、(c) 仔連れメス：n=13、(d) 性別不明：n=290。

を移動することを示唆しており、本研究結果もこれと同様の傾向を示した。通常オスは通常メス、仔連れメスに比べてより活発に本部、慶良間海域間を移動し、特に海域内に通常メスが少なくなった 3 月上旬以降により多くの交尾機会を求めて活発に両海域間を移動していることが本研究結果から示唆された。また、通常メスの移動頻度は 2 月上旬から 2 月下旬に高くなる傾向がみられ、一方で来遊シーズン後半にはほとんどその移動が確認されなかった。Dawbin (1966) は、ザトウクジラのメスは交尾、妊娠を終えると速やかに摂餌海域に北上することを示唆しており、通常メスは来遊最盛期の 2 月上旬から 2 月下旬には通常オスと同様に交尾の機会を求めて両海域間を活発に移動するが、交尾を終えると摂餌海域に北上することから、来遊シーズン後半には移動がほとんど確認されなかったことが考えられた。

仔連れメスの移動頻度は他の性状態に比べて低く、これは仔連れメスが繁殖海域において比較的水深の浅い沿岸域に留まり、育児に専念することを示唆した先行研究 (Brodie, 1977; Whitehead and Moore, 1982) と同様の傾向を示した。また Craig *et al.* (2002) は、摂餌行動をほとんど行わないとされている繁殖海域において、仔連れメスは、海況の安定した浅瀬に留まることで、消費エネルギーを抑え、授乳等の育児に専念することを示唆している。これらのことから、沖縄本島周辺海域においても、仔連れメスは本部、慶良間海域間をあまり移動せず、比較的同じ場所に留まることで消費エネルギーを抑え、育児に専念していることが示唆された。

第6章 繁殖様式

6.1. オスの繁殖様式

6.1.1. ソングの特性とシンガーの分布特性

沖縄本島周辺海域におけるオスの繁殖に関わる生息地利用について明らかにすることを目的に、ソングの音響的特性とソングを発しているシンガーの分布傾向との関連性について分析を行った。

ザトウクジラ以外の生物で繁殖時期にオスが特有の鳴音を発する例として、鳥類やカエルなどが挙げられるが、その一例として、オーストラリアを原産地とするヒキガエル (*wrinkled toadlet; Uperoleia rugosa*) は、オスが鳴音を発することでメスへの求愛、オス同士の牽制、縄張りの維持をすることが報告されている (Robertson, 1986a)。さらに Robertson (1986b) は、ヒキガエルのオスが発する鳴音のピーク周波数にはその体重に関連した個体変異が存在し、メスの選択性やオス間競争、および空間的なわばりの維持に関連していることを示唆している。ピーク周波数とは、ある音の中に最も多く含まれる音の成分を指しており、その音の特徴を表す周波数ともいえる。そのため、ザトウクジラのソングについても、その周波数特性に個体変異が存在する可能性が考えられた。本分析では、特にソングのピーク周波数の個体変異とそれぞれのソングを発しているシンガーの分布水深の関連性について分析した。

6.2. 材料

本分析には 1991–2013 年に本部、慶良間両海域における個体識別調査で収集されたソングデータとソングを発しているシンガーの発見情報（発見年月日、発見時水深、個体情報）を使用した。

6.2.1. ソング録音データ

本分析ではソング録音データの中から、録音状態が良好で解析に適したソングを下記

の基準に基づいて選出し、解析に使用した。

サウンドスペクトログラムによってソングの波形を可視化した際に、波形が背景雑音からはっきりと分別できるもの、という情報を「録音状態が良好である」という基準として用いた。また2頭以上のソングが同レベルの音圧で混在するものは、1個体毎にソングを判別することが難しいため、全て候補から除外した。上述の情報に基づいて、全110ソングを録音状態の良好なものから解析に適さないものまで、7段階(A⁺、A、B⁺、B、C、D、E)で評価し、本研究ではより精度の高い分析を行うことを目的として、A⁺およびAと評価されたソングのみ使用することとした。また、選出したソングには、録音年および録音日に準じてそれぞれのソングに番号を付した。

6.2.2. ソング記録用紙

1999–2013年に本部、慶良間海域において実施された個体識別調査の中で収集されたソング記録用紙を使用した。ソング記録用紙にはソング録音日時、録音時の緯度経度、ソング録音位置(シンガー発見位置)の水深情報、録音状況、録音機器情報、シンガーの個体情報と浮上のタイミングなどが記録されている(Fig. 41)。

6.3. 分析方法

6.3.1. ソングセッションの抽出

本分析で使用したソング毎のピーク周波数を明らかにし、それぞれのソングの音響的特性を比較することを目的として、まずは全ソング中から、さらにそれぞれ1ソングセッション分の情報を以下の方法を用いて抽出した。

ソングの中で最も短い音の単位であるunit(Payne and MacVay, 1971)を音響解析ソフトAvisoft SAS lab Pro version 5.1を用いて可視化し、それぞれのunitの周波数特性および持続時間についても算出した。本研究では、それらの情報に基づいて、1ソング内に出現する全種類のunit(Fig. 42)が含まれる部分を「1ソングセッション」と定義

様式5号

鯨類鳴音録音記録

2011年2月24日 調査海域 本館

船名 松福丸 調査員 岡部晴菜 関美香 堤大一 飯本信博

群番号 1102245 個体No. a 船種(オウゴン以外であれば記入)

	時間	水深	水温	GPS No.	位置(N)	位置(E)
録音開始	16:30	— m	—	018	26°45'46"	127°45'19"
録音終了	17:15	127 m	22.0	018	26°45'16"	127°45'36"

テープ記録 2011 Song data Motabu No.2 0:00:00 ~ 0:44:01 (PGM No. 1) 予録

備考 1/2の音が小さく聞こえたので、一度録音を止めて再度録音した。(WAY-0034)

	時間	水深	水温	GPS No.	位置(N)	位置(E)
録音開始	17:24	460 m	22.0	018	26°45'11"	127°44'59"
録音終了	17:49	330 m	—	018	26°44'50"	127°45'04"

テープ記録 2011 Song data Motabu No.2 0:44:04 ~ 1:10:00 (PGM No. 2)

備考 再び録音を再開する。

19:30

12:35 15:00 16:49 12:55 10:05 17:16

12:35 15:00 16:49 12:55 10:05 17:16

12:35 15:00 16:49 12:55 10:05 17:16

12:35 15:00 16:49 12:55 10:05 17:16

R-399 M/23

鯨類鳴音録音記録用紙

年月日: 2013/03/16 調査海域: 沖縄海域

調査船: 松福丸 録音者: 山本 記録者: 山本

群 #	個体 #	Year #	群構成	船種 (オウゴン以外記入)	録音情報			
					開始時間	終了時間	開始位置	終了位置
1303161	R-411	M818	01	サシクシ	10:43	16:43	26°58'120"N 127°45'358"E	26°43'255"N 127°37'426"E

【分割データ情報】

REC #	録音開始時間	録音終了時間	録音時間 (Duration)	MIC 深度	PCM File # (No. 130125, 01)	音圧レベル (dB)	PCM Level	Amplifier Gain Level	Amplifier Filter Hz	Amplifier Band Hz	MIC Side	予録データ録音 漁具等による音 備考
1	10:43	10:54	31 min	5 m	130216_00	110dB(0.01)	-1	40	200 Hz	20 Hz	H	予録データ録音 漁具等による音
2	10:58	10:44	42 min	m	01		-2	40			H	予録データ録音 漁具等による音
3	15:50	16:16	26 min	m			-3	40			H	予録データ録音 漁具等による音
4	16:21	16:33	12.5 min	m			-4	40			H	予録データ録音 漁具等による音
5	16:40	16:43	3.15 min	m			-5	40			H	予録データ録音 漁具等による音
:	:	:	min	m							H	
:	:	:	min	m							H	

【備考】

Fig. 41 ソング記録用紙 (2011/02/24, 2013/03/16) の例を示す。ソング録音日時、録音場所 (緯度経度)、録音時間、海況などの録音状況、シンガーの情報 (浮上と呼吸のタイミング、個体番号、尾びれ、背びれの特徴など) を記録した。

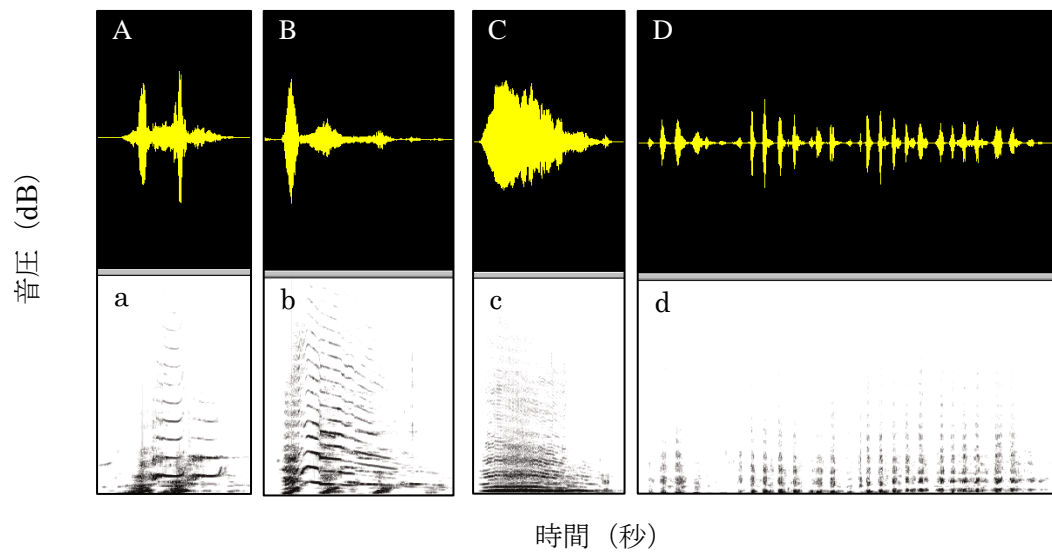


Fig. 42 ソングから抽出した異なる unit の例を示す。上段（アルファベット大文字）は、各 unit の音波波形を表わし、下段（アルファベット小文字）はソナグラムを用いて可視化した波形を表わす。同じアルファベットは大文字と小文字で同じ音に対応している。

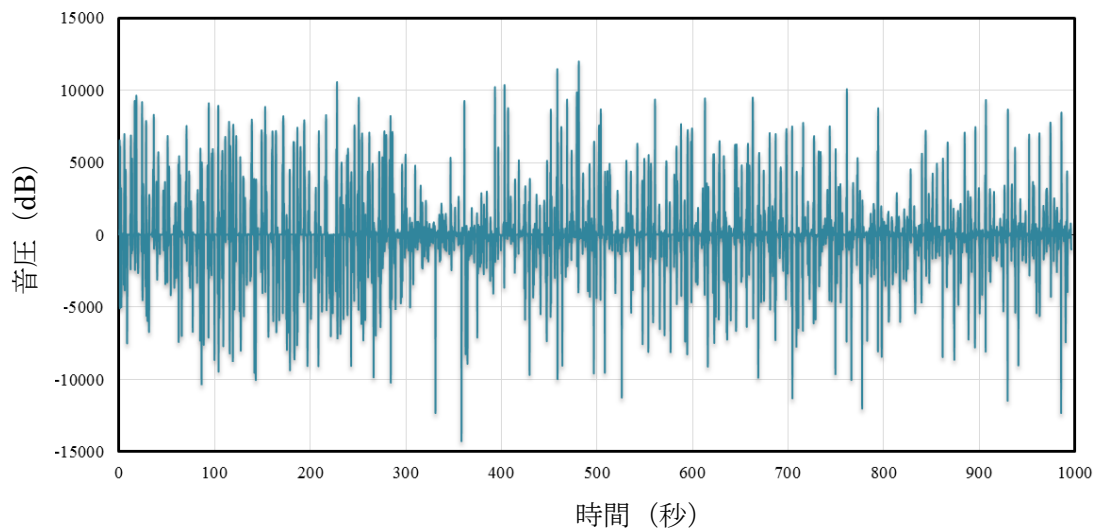


Fig. 43 ソングから抽出した 1 ソングセッション分の波形の一例 (S-11 : 1000 秒分の波形データ)。

し (Fig. 43)、各ソング内で最も背景雑音が少なく、解析に適したソングセッション部分について、波形を抽出した。また、抽出したソングセッション内の背景雑音を除去するため、音響処理ソフト Audacity を用いて、各ソングセッション内に含まれる背景雑音の音響特性を解析し、可能な限り背景雑音を除去した。

6.3.2. ソングセッション毎の周波数特性の解析

解析に用いた各ソングセッションに含まれるすべての unit のピーク周波数を、音響解析ソフト Avisoft SAS Lab pro version 5.1 の Automatic parameter measurements 機能を用いて算出し、1 ソングセッションのピーク周波数の平均を求めた。

6.3.3. ピーク周波数の年別傾向分析

本項目では 6.3.2. で求めた各ソングのピーク周波数の平均を録音年毎に散布図に表し、回帰分析をおこなった。これにより年々構造が変化するソングにおいて、同年内のソング間でピーク周波数に変異があるかどうかの検証を行った。

6.3.4. ソングの音響特性とシンガーの分布水深帯の比較

本項目では 6.3.2. で求めた各ソングのピーク周波数とそれぞれのソングを発しているシンガーの分布する水深帯との関連性について分析を行った。

6.4. 結果

6.4.1. ソングの選別

1999–2013 年に沖縄海域で収集されたソング録音データ (計 110 ソング : 計 213305 秒分) の中から、本研究ではより精度の高い分析を行うことを目的として、材料と方法で定義した選別基準に則って、A⁺および A と評価されたソング計 28 ソングを選別し、

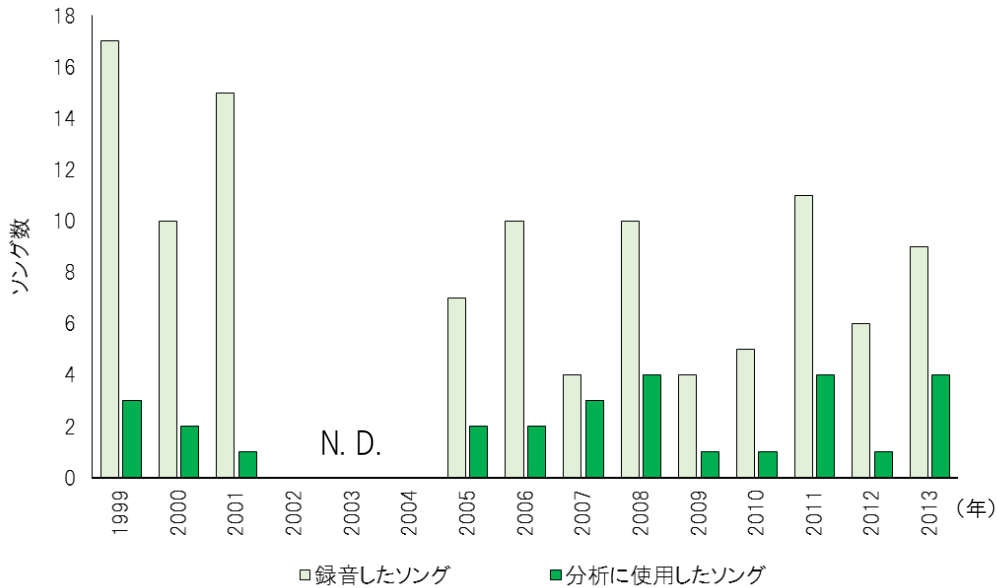


Fig. 44 録音ソング数と分析に用いたソング数。「録音したソング」は調査年毎の総録音ソング数 (n=110)、「分析に使用したソング」は、本研究で分析に用いた総ソング数 (n=28)。2002、2003、2004 年は調査内において録音が実施されなかったため、録音データが存在しない。

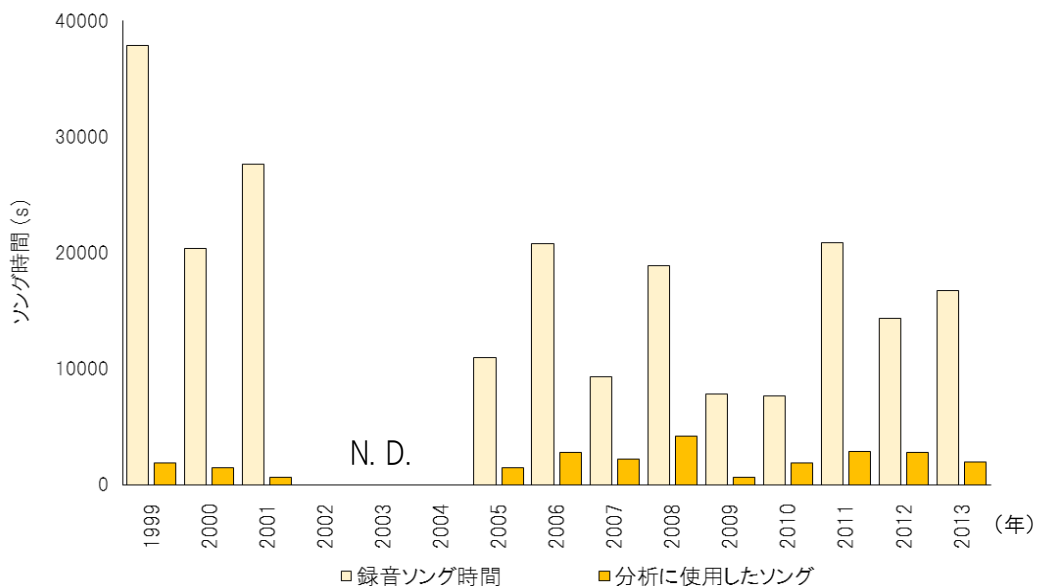


Fig. 45 録音ソング数と分析に用いたソング数。「録音ソング時間」は調査年毎の総録音ソング時間 (n=110, 213305 s)、「分析に使用したソング」は、本研究で分析に用いた総ソング時間 (n=28, 66000 s)。2002、2003、2004 年は調査内において録音が実施されなかったため、録音データが存在しない。

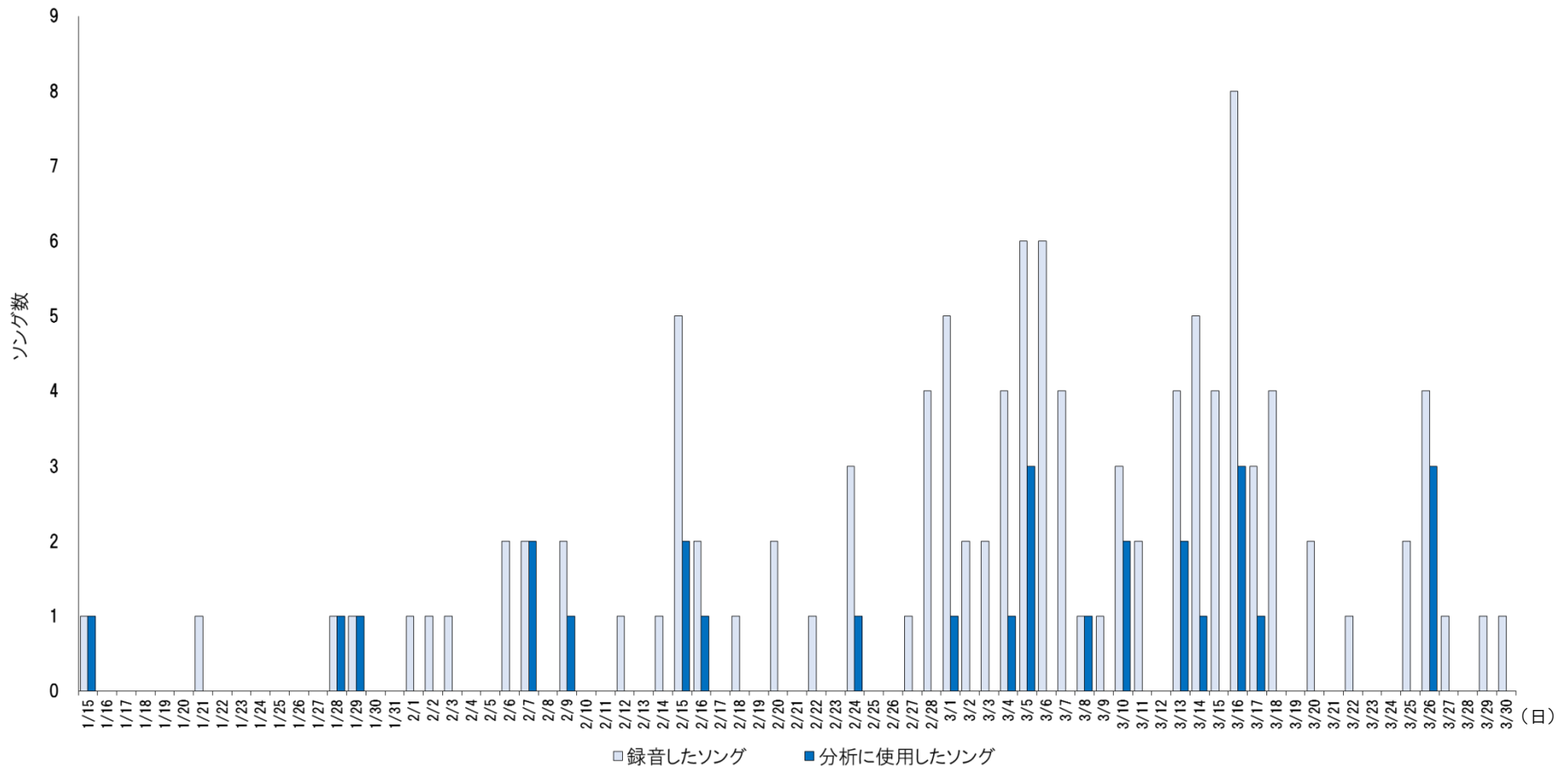


Fig. 46 沖縄海域における録音日（調査日）毎の総録音ソング数（n=110）と、本研究で分析に用いた総ソング数（n=28）。「録音したソング」は調査年毎の総録音ソング数（n=110）、「分析に使用したソング」は、本研究で分析に用いた総ソング数（n=28）。調査年は考慮せず録音日に準じて配列した。

Table 7-1. 1999-2013年に沖縄（慶良間・本部）海域で録音されたソング情報（n=110）。#は録音年と録音日に準じた録音番号、Song#は解析に用いたデータに付した番号、Condition of the dataは7段階で評価した各ソングの録音状態を表している。Year、Month、Dayは録音年月日を、R#はシンガーの個体識別番号、unkは個体識別番号の不明な個体、Durationは各ソングの総録音時間（秒）。

#	Song#	Condition of the data	Year	Month	Day	R#	Duration (sec)
1	-	C	1999	Feb	6	unk	1500
2	-	B+	1999	Feb	6	unk	1980
3	-	D	1999	Feb	9	unk	1920
4	-	B	1999	Feb	15	unk	1620
5	-	B	1999	Feb	15	unk	2400
6	S-1	A+	1999	Feb	15	unk	2760
7	-	C	1999	Feb	16	R-113	2040
8	-	B	1999	Feb	24	unk	1920
9	-	D	1999	Feb	28	unk	900
10	-	D	1999	Feb	28	unk	1080
11	-	D	1999	Feb	28	unk	1320
12	-	C	1999	Mar	1	unk	1440
13	-	B	1999	Mar	1	unk	2400
14	S-2	A	1999	Mar	4	R-43	1920
15	-	B	1999	Mar	4	R-44	2820
16	S-3	A+	1999	Mar	5	R-14	4020
17	-	B	1999	Mar	7	unk	1140
19	-	B+	1999	Mar	14	unk	1320
20	-	B	1999	Mar	16	unk	3360
21	S-4	A	2000	Feb	7	unk	1140
22	-	D	2000	Mar	1	unk	2340
23	-	E	2000	Mar	4	unk	1200
24	-	B	2000	Mar	5	unk	2520
25	S-5	A	2000	Mar	5	unk	2525
18	-	C	2000	Mar	9	unk	1920
26	-	D	2000	Mar	15	unk	1800
27	-	B	2000	Mar	18	R-107	1920
28	-	C	2000	Mar	18	R-107	3060
29	-	B	2000	Mar	30	R-164	1920
30	-	E	2001	Feb	12	unk	1800
31	-	E	2001	Feb	22	unk	900
32	-	D	2001	Mar	6	unk	1920
33	-	D	2001	Mar	6	unk	1920
34	-	D	2001	Mar	6	unk	1920
35	-	B	2001	Mar	10	unk	1920
36	S-6	A+	2001	Mar	10	R-48	1920
37	-	B	2001	Mar	11	unk	1920

Table 7—2. (Continued)

#	Song#	Condition of the data	Year	Month	Day	R#	Duration (sec)
38	-	B+	2001	Mar	11	R-214	1920
39	-	B+	2001	Mar	13	unk	1920
40	-	B	2001	Mar	14	R-115	1920
41	-	B	2001	Mar	14	R-115	1920
42	-	B	2001	Mar	15	unk	1920
43	-	B	2001	Mar	16	unk	1920
44	-	B+	2001	Mar	16	R-113	1920
45	-	E	2005	Feb	18	R-13	60
46	-	C	2005	Mar	7	unk	1200
47	-	B+	2005	Mar	14	R-45	2400
48	S-7	A	2005	Mar	15	R-105	4020
49	-	B	2005	Mar	15	unk	300
50	-	B	2005	Mar	20	unk	1200
51	S-8	A	2005	Mar	26	R-507	1800
52	-	D	2006	Feb	15	R-48	1200
53	-	B	2006	Feb	20	R-400	2700
54	-	B	2006	Feb	28	R-573	2220
55	-	B+	2006	Mar	3	R-219	2100
56	-	D	2006	Mar	4	unk	1920
57	S-9	A	2006	Mar	5	R-20	2400
58	-	B+	2006	Mar	7	R-237	300
59	S-10	A	2006	Mar	10	R-113	2280
60	-	D	2006	Mar	20	R-198	2760
61	-	C	2006	Mar	25	R-76	2880
62	S-11	A	2007	Jan	15	R-20	1860
63	S-12	A+	2007	Feb	7	R-451	2160
64	-	B	2007	Mar	2	R-496	2340
65	S-13	A	2007	Mar	26	R-48	2940
66	S-14	A+	2008	Jan	28	R-812	2460
67	-	B	2008	Mar	2	R-214	2100
68	-	D	2008	Mar	6	unk	1140
69	-	B	2008	Mar	7	R-265	1800
70	S-15	A+	2008	Mar	13	R-210	2460
71	S-16	A+	2008	Mar	14	R-219	2580
72	-	B	2008	Mar	16	R-18	1920
73	S-17	A+	2008	Mar	17	R-452	1980
74	-	B+	2008	Mar	25	R-875	1620
75	-	B	2008	Mar	26	R-585	840

Table 7-3. (Continued)

#	Song#	Condition of the data	Year	Month	Day	R#	Duration (sec)
76	-	B	2009	Feb	3	R-74	1980
77	-	B	2009	Mar	16	unk	2880
78	S-18	A	2009	Mar	16	R-39	2640
79	-	B	2009	Mar	17	R-598	360
80	-	D	2010	Feb	20	unk	1800
81	-	E	2010	Feb	27	R-8	1860
82	-	D	2010	Mar	1	unk	1800
83	-	D	2010	Mar	3	unk	360
84	S-19	A+	2010	Mar	13	R-39	1860
85	-	D	2011	Feb	1	unk	1800
86	-	D	2011	Feb	2	unk	300
87	S-20	A+	2011	Feb	9	unk	2340
88	S-21	A+	2011	Feb	16	unk	1860
89	S-22	A+	2011	Feb	24	unk	2640
90	-	B	2011	Feb	24	unk	1500
91	S-23	A+	2011	Mar	1	unk	1920
92	-	D	2011	Mar	5	unk	3660
93	-	D	2011	Mar	18	unk	840
94	-	B	2011	Mar	18	unk	2160
95	-	C	2011	Mar	29	unk	1860
96	S-24	A	2012	Jan	29	unk	2820
97	-	B	2012	Feb	15	unk	2760
98	-	C	2012	Mar	6	unk	2280
99	-	C	2012	Mar	13	unk	1080
100	-	C	2012	Mar	22	unk	2700
101	-	B	2012	Mar	27	unk	2700
102	-	D	2013	Jan	21	unk	1620
103	-	D	2013	Feb	14	unk	780
104	-	D	2013	Mar	5	unk	1800
105	-	D	2013	Mar	6	unk	1560
106	S-25	A+	2013	Mar	8	unk	1980
107	S-26	A+	2013	Mar	16	R-411	2880
108	S-27	A+	2013	Mar	16	unk	1560
109	-	B	2013	Mar	17	unk	2280
110	S-28	A	2013	Mar	26	unk	2280

使用した (Fig. 44–46、Table. 7–1、2、3)。また、選出した計 28 ソングには、録音年および録音日に準じてそれぞれのソングに、S-1 から S-28 の番号を付した。

6.4.2. ピーク周波数の算出

全 28 ソングセッションのピーク周波数を、音響解析ソフト Avisoft SAS Lab Pro ver 5.1 を用いて算出した。全 28 ソングセッション内で確認されたピーク周波数は 80–8330 Hz の間に分布し、その平均は 732.42 ± 344.62 Hz であった (Table 8、Fig. 47)。ソングセッション毎の平均ピーク周波数は 342–1869 Hz の間に分布し、平均は 741.1 Hz であった。分散は 128098.1 (SD: 357.9) と高い値を示し、ソングセッション間で変異が存在することが示された (Anova 検定、 $P < 0.01$)。

6.4.3. ピーク周波数の年別傾向分析

6.4.2. で算出した各ソングセッションのピーク周波数について、録音年毎の変動傾向の分析を行った。その結果、ピーク周波数に有意な経年的変動傾向は認められず (回帰分析、 $P = 0.051$)、また、同年内のソングであってもソングセッションによってピーク周波数が異なることが示された (Fig. 48)。

6.4.4. ピーク周波数とシンガーの分布特性

全 28 ソングセッションの内、ソングを発しているシンガーの水深情報がある計 24 ソングセッションについて、ソングセッション毎の平均ピーク周波数とそれぞれのソングを発していたシンガーの分布水深の関連について分析し、Fig. 49 に示した。

水深 200 m 以浅に分布していたシンガーの発する平均ピーク周波数は、全 28 ソングの平均ピーク周波数 (732.42 Hz) より高いことが明らかになった。一方で、200 m 以深でソングを発していたシンガーのピーク周波数はいずれも全 28 ソングの平均ピーク周波数より高く、高いソングを発するシンガーほど、深い水深帯に分布する傾向にあるこ

Table 8 解析に用いた 28 ソングセッションそれぞれに含まれる全ユニットのピーク周波数分布。75 percentile は第 3 四分位数、Maximum、Minimum は最大値、最小値、25 percentile は第 1 四分位数、Median は中央値。

	S-1	S-2	S-3	S-4	S-5	S-6	S-7	S-8	S-9	S-10	S-11	S-12	S-13	S-14	S-15	S-16	S-17	S-18	S-19	S-20	S-21	S-22	S-23	S-24	S-25	S-26	S-27	S-28
75 percentile	820	630	670	875	640	500	565	660	957.5	790	1045	905	2240	422.5	365	350	750	1000	632.5	2000	840	2920	650	730	805	1080	1620	1240
Maximum	2240	2730	2820	4060	3970	3910	1560	4520	3820	2660	5550	6350	7440	4920	2690	2320	2090	2980	2650	5000	3940	8330	5250	4010	2380	3230	5610	4900
Minimum	90	90	80	80	90	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80	100	80	100	90	80	80	80	90	80	80	120	80	80
25 percentile	295	190	220	237.5	250	260	230	170	320	300	220	290	350	200	220	200	290	520	177.5	870	180	590	140	230	240	380	835	587.5
Median	470	420	420	330	350	320	370	340	460	420	410	430	690	290	260	250	440	670	400	1310	490	1665	235	340	380	670	1110	840

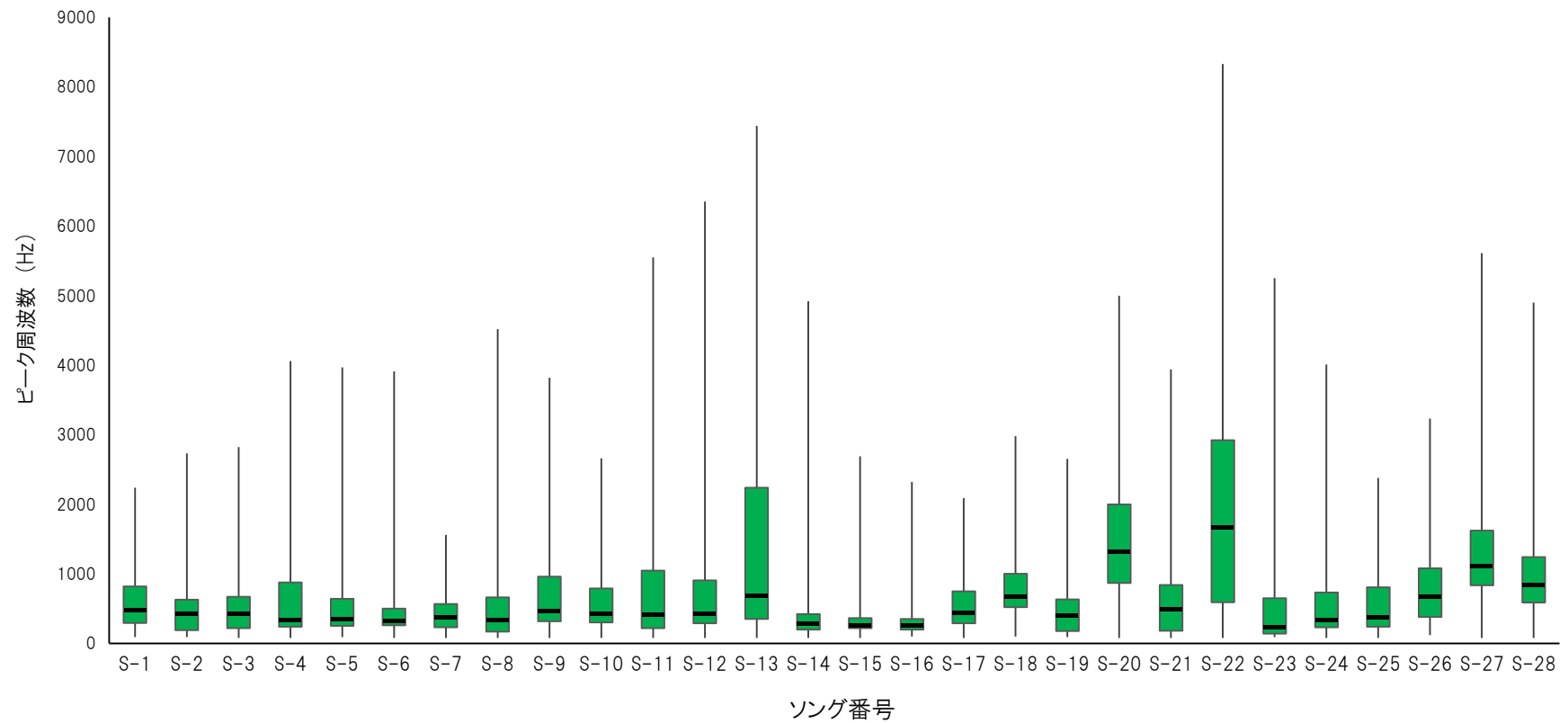


Fig. 47 分析に用いた 28 ソングセッションに含まれる全 unit のピーク周波数分布。各ボックス中の線は中央値、上限は 75%、下限は 25% の値。上下のバー先端は、それぞれ最大値と最小値。各年でみると 1999 年 (S-1, S-2, S-3)、2000 年 (S-4, S-5)、2001 年 (S-6)、2005 年 (S-7, S-8)、2006 年 (S-9, S-10)、2007 年 (S-11, S-12, S-13)、2008 年 (S-14, S-15, S-16, S-17)、2009 年 (S-18)、2010 年 (S-19)、2011 年 (S-20, S-21, S-22, S-23)、2012 年 (S-24)、2013 年 (S-25, S-26, S-27, S-28) となる。各数値の詳細は Table 7 を参照。

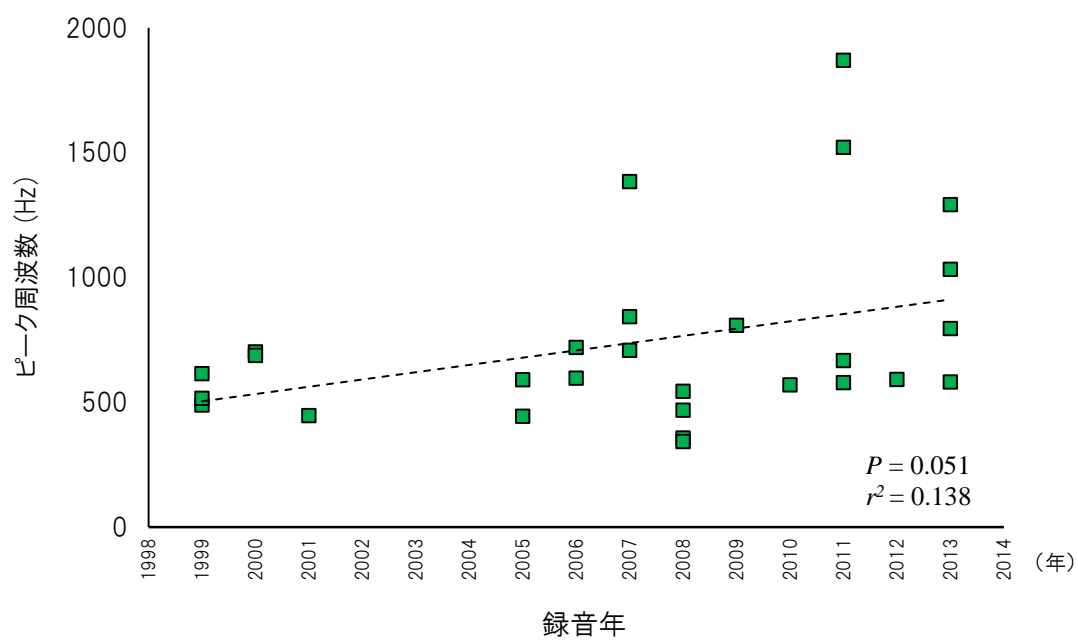


Fig. 48 年別の各ソングセッション (n=28) のピーク周波数 (平均)。

とが示された（回帰分析、 $P < 0.01$ ）。

6.5. まとめと考察

本分析によりザトウクジラのソングに含まれるピーク周波数には個体変異が存在し、ピーク周波数の低いシンガーほど 200 m 以浅に分布する傾向にあることがあることが示された。前述の通り、オーストラリアに生息するヒキガエル (*wrinkled toadlet*; *Uperoleia rugosa*) は、鳴音のピーク周波数にオスの体重に関連した個体変異が存在することがわかっている。ピーク周波数の低いオスのヒキガエルは高いオスに比べて体重が重く、ピーク周波数が低く体重の重いオスは、メスの選択性やオス間競争、および空間的なわばりの維持において優位であることが示されている (Robertson, 1986b)。さらに、Robertson (1986a) は、ヒキガエルのオス同士は繁殖期になると鳴き声を発しながら互いに近づき、ピーク周波数が高いオス（体重の軽いオス）がピーク周波数の低いオス（体重の重いオス）に対して、退避的な行動、または鳴きやむなどの行動を見せることを報告している。また、哺乳類においても、オスの発する鳴音について、交尾やオス同士の順位付けにおける優位性との相関があることが報告がされている。馬の例では、メスはより声の低いオスを交尾相手として選択する傾向にあることが示唆されている (Lemasson *et al.*, 2015)。また、ヒヒ (Fischer *et al.*, 2004) やブチハイエナ (Mathevon *et al.*, 2010) の例では、より大きく持続時間の長い鳴き声を発するオスがそうでないオスに比べて群れの中で高い順位に位置するとされている。

本研究の結果とこれらの先行研究の報告から、ザトウクジラにおいてもソングの音響特性に準じた交尾行動、オス間競争における優位性が存在する可能性が考えられ、ソングのピーク周波数が低いシンガーは、他のオス、メスの分布が集中する水深 200m 以浅に留まることで、より交尾の機会を得ている可能性が示唆された (Fig. 50)。今後、他の生物で確認されたような、鳴音の音響特性と体長、体重との関連やメスの選択性との関わりについて、より詳細な分析をする必要がある。

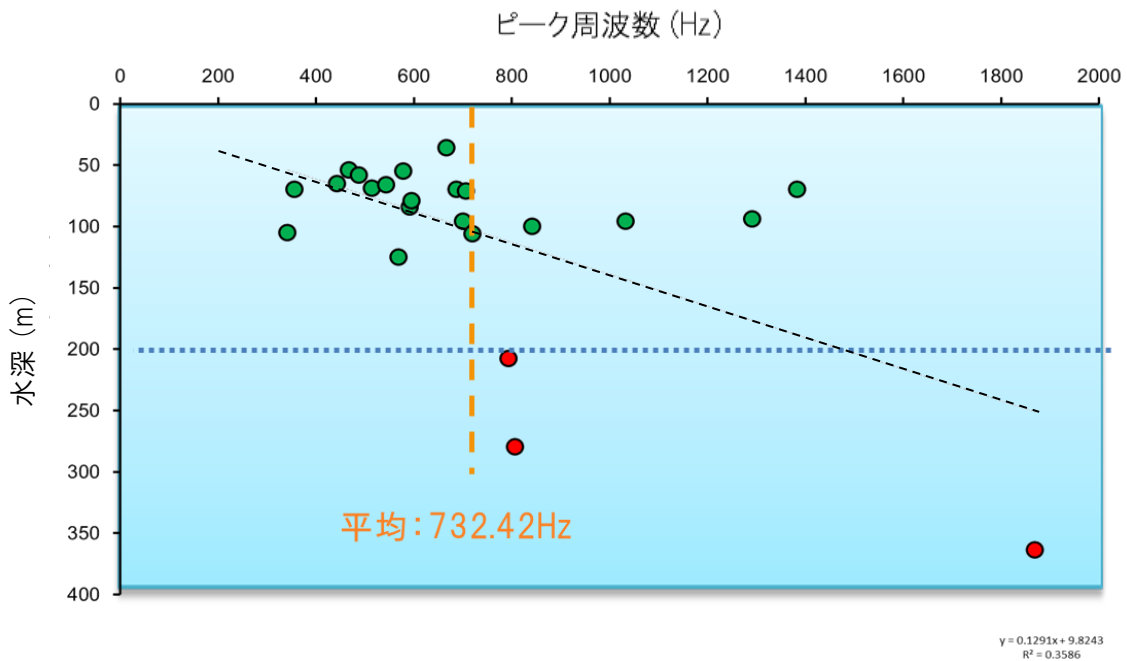


Fig. 49 シンガーの発見時水深情報が存在する 24 ソングのピーク周波数と各シンガーの分布水深との関係。オレンジ色の点線は 28 ソングの平均ピーク周波数 (732.42 Hz)、斜線は回帰直線。

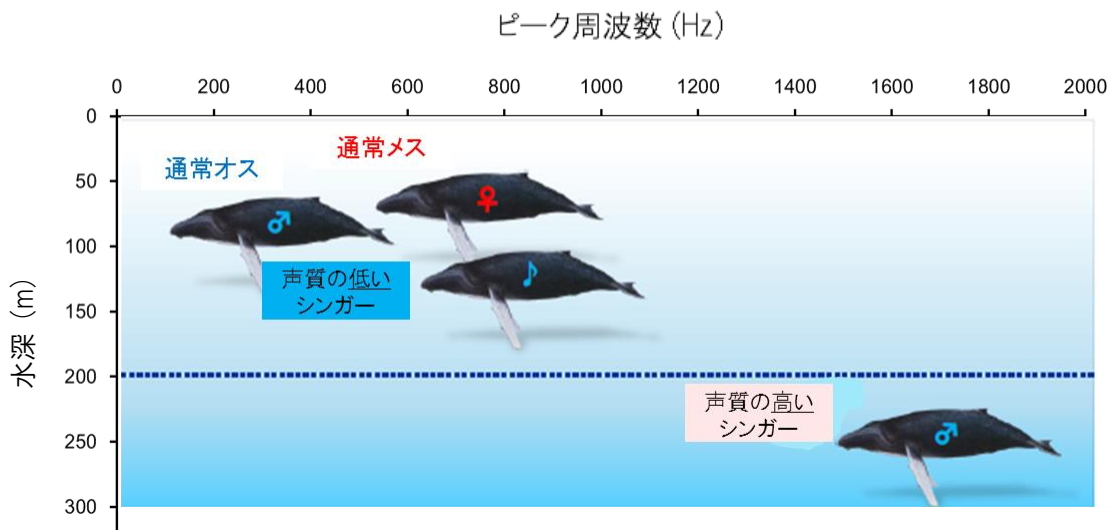


Fig. 50 ソングのピーク周波数とシンガーの発見時水深の関連を表した模式図。繁殖海域において、通常オス、通常メスが多く分布する水深 200 m 以浅には、ピーク周波数の低いソングを発するシンガーが確認され、ピーク周波数の高いソングを発するシンガーは水深 200 m 以深に確認される傾向にあった。

6.6. メスの繁殖様式

6.6.1. メスの繁殖様式：出産頻度と出産間隔

ザトウクジラの繁殖システムにおける沖縄本島周辺海域の位置づけを把握することを目的として、同海域で観察されたメスの出産頻度と出産間隔を算出し、その結果を他海域と比較した。

6.7. 材料

1991–2014年に本部、慶良間両海域で実施された個体識別調査で収集されたデータを使用し、沖縄本島周辺海域に来遊するザトウクジラの出産頻度、出産間隔を明らかにした。

6.8. 分析方法

6.8.1. 定義

6.8.1.1. 成熟メス

沖縄本島周辺海域において、1991–2014年の調査期間中に新生児を伴って確認された記録のある個体を「成熟メス」と定義した。

6.8.1.2. 出産年

成熟メスが新生児を伴って確認された年をその個体の「出産年」と定義した。

6.8.2. 出産頻度の算出

Chittleborough (1965) を参考に、以下の計算式に従って沖縄海域における成熟メスの出産頻度を算出した。

$$\text{出産頻度} = Bn_i / Fn_i$$

Bn_i ：沖縄本島周辺海域で確認された総出産年数（回数）

Fn_i ：沖縄本島周辺海域で確認された成熟メスの総出現年数（回数）

6.8.3. 出産間隔の算出

Chittleborough (1965) を参考に、成熟メスが仔連れで確認された年と年との間隔を「出産間隔」と定義し、成熟メスの来遊履歴から出産間隔を算出した。

6.9. 結果

6.9.1. 調査日数と識別個体数

1991–2014 年に実施された個体識別調査において、計 1,449 頭の個体が識別され、その内 103 個体が成熟メスであった。例年、来遊個体全体の 4.04% が仔連れメスとして確認された (Fig. 51)。

6.9.2. 出産頻度

メスの出産頻度を算出した結果を Fig. 52、Table 9、10 に示した。過去 23 年間において識別された成熟メスは計 103 個体で、その出現回数のはのべ 569 回であった。同 103 個体の出産確認回数はのべ 180 回 (対象個体の出産回数は 1–7 回、1 回 : n=62、2 回 : n=22、3 回 : n=10、4 回 : n=4、5 回 : n=3、6 回 : n=1、7 回 : n=1) であり、算出された出産頻度は 0.32 であった。

6.9.3. 出産間隔

同海域におけるメスの出産間隔の結果を Table 11、Fig. 53 に示した。メスの出産間隔の幅は 2–22 年で、平均出産間隔は 5.26 年であった。連続した年での出産は確認されず、2 年間隔 (20.3%)、3 年間隔 (29.7%) が全体の 5 割をしめた。また、個体毎の出現と出産記録 (Table 12) を分析した結果、同一個体であっても年によって出産間隔にばらつきがあることが明らかになった (例 : R-42、R-63)。

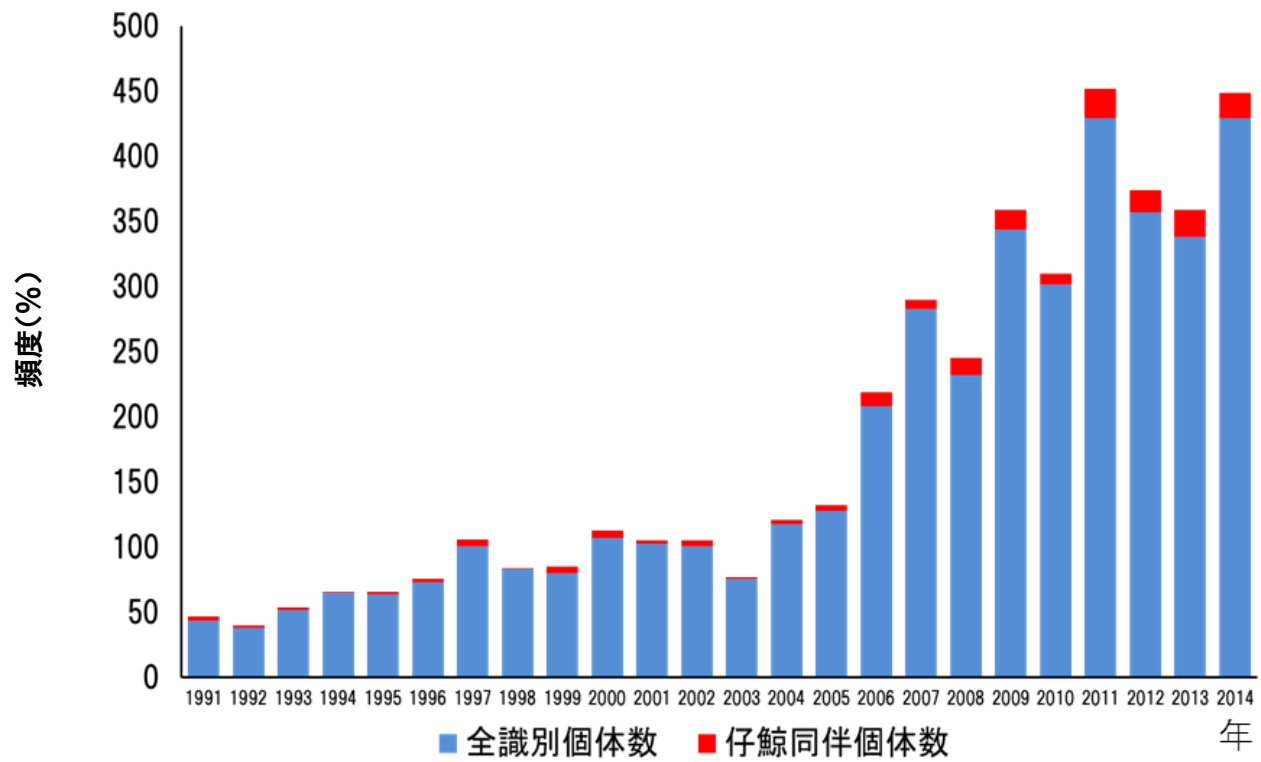


Fig. 51 沖縄本島周辺海域における仔連れメスの観察される割合。例年全識別個体数の約 0.4%が仔連れメスである。

Table 9 沖縄本島周辺海域における出産確認回数とそれぞれの個体数。

出産回数	個体数 (頭)
1	62
2	22
3	10
4	4
5	3
6	1
7	1
計	103

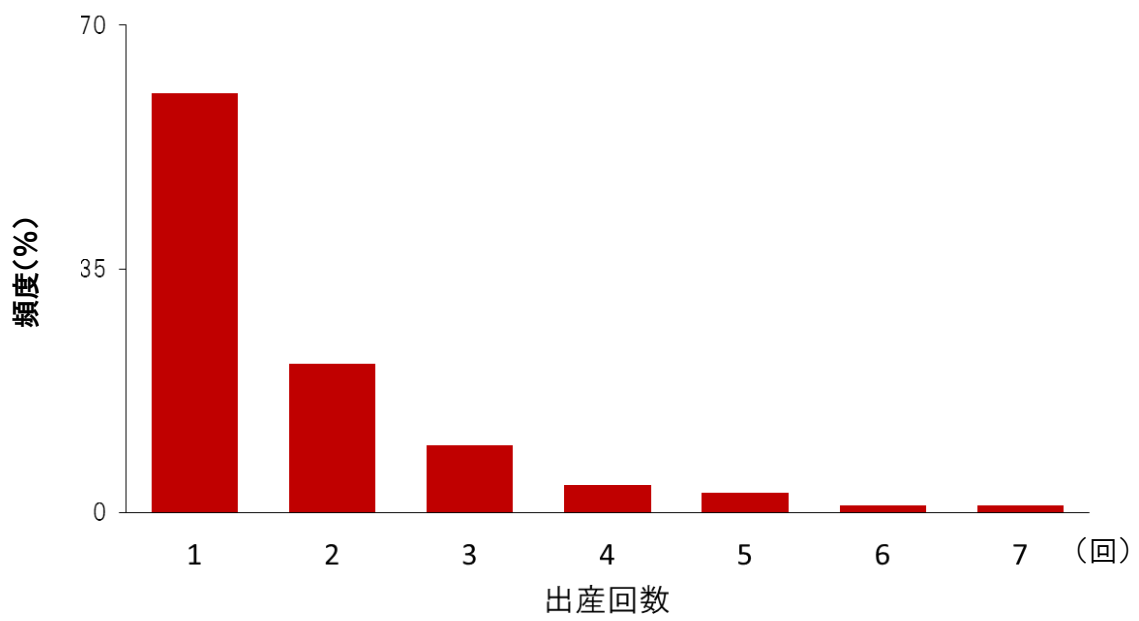


Fig. 52 沖縄本島周辺海域において確認された出産回数の割合。

Table 10 沖縄本島周辺海域において確認された成熟メスの個体数とのべ出現年数および出産回数。それらの結果から算出された同海域における出産頻度。

	出現年数（回数）	出産回数	出産頻度
成熟メス：103個体	569	180	0.32

Table 11 沖縄本島周辺海域において観察された出産間隔とそれぞれの確認された個体数。

出産間隔（年）	個体数（頭）
1	0
2	15
3	22
4	9
5	11
6	4
7	4
8	2
9	1
10	2
11	0
12	1
13	2
22	1
計	74

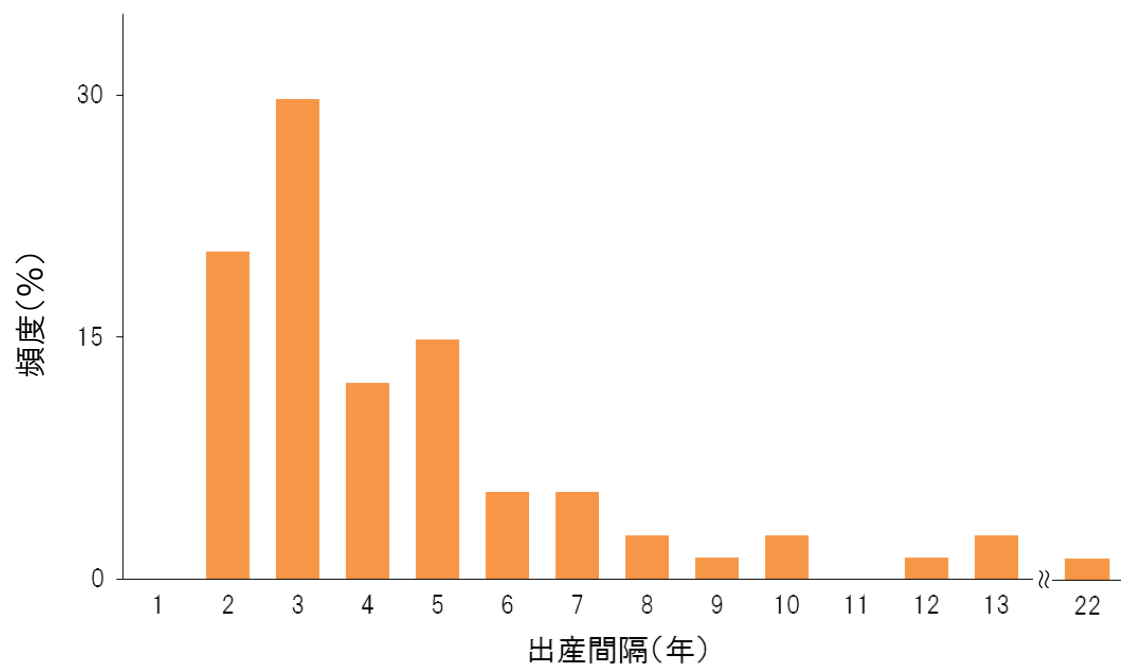


Fig. 53 沖縄本島周辺海域において確認された出産間隔の割合。

Table 12 沖縄本島周辺海域において観察された個体毎の出現年、出産年。テーブル内、●が新生児を伴って確認された年、○が新生児を伴わずに確認された年、空欄が同個体の確認されなかった年。

◆ 個体毎の出産間隔

●: 仔鯨同伴で確認

○: 仔鯨伴わず確認

識別番号/年	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	
R-1	●			○	○			○			●														○
R-5		○	○			○	●		○					○	○				○	●					○
R-9		○	○	○		○	●												●			●			○
R-16	●	○		○	●		●	○	●	○	○	○	○		●	○		○	●	○	○		○		●
R-25	○	○	○		○		●			○	○	●				○	●					●			
R-26	○																●								
R-37	○	○	○	○	○				○										●						○
R-38	○						○												○						
R-42	○	○	○	○		●	○	○	●						○	●	○	●	○	○	●			○	
R-46	○	●	○		○	○				○													○	○	●
R-49																			○			○	●		
R-51	●			●	○																○				
R-61		●			○				●																
R-63		○					●			●		●				●			●		●				○
R-66		○	●		●		○		○						●										
R-68																				○				●	
R-69		○	●					●	○	○	○			●	○		○		●	○	○	●			
R-75																							●		
R-77			○			○									○	●				○	○				○
R-96				○						○										○	●			●	○
R-98				○						○						●	○	●	○	○	○				○
R-99				○			○			●		○			○		○	●	○		●	○	○	○	○
⋮																									

6.10. まとめと考察

23 年間に渡る個体識別調査の結果から、沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの出産頻度は 0.32 であることが明らかになった。出産頻度についての研究は、これまでに両半球の繁殖海域、摂餌海域においてさかんに行われている。繁殖海域では、オーストラリア西海岸における本種の出産頻度は、0.37 (Chittleborough, 1965)、ハワイ諸島で 0.48 (Herman *et al.*, 2011)、摂餌海域では、アラスカで 0.37、0.36 (Baker *et al.*, 1987; 1992)、メイン湾で 0.42、0.42、0.39 (Clapham and Mayo, 1990; Barlow and Clapham, 1997; Clapham *et al.*, 2003)、カリフォルニア州沿岸で 0.44 (Steiger and Calambokidis, 2000) との報告がされている。

本研究結果で算出された沖縄本島周辺海域における出産頻度は、これまでの先行研究で報告された値と著しい差が認められるものではなかったが、いずれの海域の中でも最も値が低いことが明らかになった。沖縄本島周辺海域に来遊するザトウクジラが、同じく西部北太平洋の繁殖海域として知られる小笠原諸島やフィリピンで確認されたという報告もあることから (Kato, 2000; Calambokidis *et al.*, 2008)、ある年に沖縄で出産した成熟メスが、異なる年には小笠原やフィリピンなどの他海域で出産をしていた可能性も大いに考えられ、そのことが、今回出産頻度の過小評価につながっている可能性も考えられる。今後、個体の交流がある他の繁殖海域や、沖縄本島周辺海域に来遊する本種の摂餌海域とされているロシア近海における出産頻度との比較を行い、同海域における出産頻度を改めて包括的に評価する必要がある。また、成熟メスの内沖縄本島周辺海域に来遊していたが、調査海域において発見されなかった個体が一定数いることも考えられる。そのため、今後調査海域の拡大についても考慮する必要がある。

同海域における出産間隔を分析した結果、連続した年での出産は 1 例も確認されず、約半数が 2-3 年に 1 度の出産を行い、その平均出産間隔は 5.26 年であることが明らかになった。これまでに、両半球におけるザトウクジラの平均的な出産間隔は 2-3 年で

あると報告されており (Chittleborough, 1965; Wiley and Clapham 1993; Barlow and Clapham, 1997; Steiger and Calambokidis, 2000; Clapham and Baker, 2009)、沖縄本島周辺海域の出産頻度も、他の繁殖海域と同様の傾向を示す結果となった。また、今回の分析結果では連続した年での出産は一例も確認されなかったが、これまでにハワイなどで稀に連続した年での出産報告例も存する (Chittleborough, 1965; Clapham and Mayo, 1987; Franklin, 2012)。これは新生児の出産後早期死亡による例外的な連続排卵が起こった可能性やメスの健康状態などに関係していることが示唆されている (Lockyer, 1984; Clapham and Mayo, 1987; Gabriele *et al.*, 2001)。

分析の結果、沖縄本島周辺海域における出産頻度と出産間隔は、他の繁殖海域と同様の傾向を示すことが明らかになり、同海域が他の繁殖海域と同様に、本種の重要な繁殖海域の一部として長期に渡って繰り返し利用されていることが示唆された。今後個体数の変動に伴い、沖縄本島周辺海域における出産頻度や出産間隔に変動が生じる可能性があり、交流のある海域との数値の比較や今後の中長期的な質的モニタリングが必要であることが考えられる。

第7章 総合考察

7.1. 結果の要約とザトウクジラの繁殖における沖縄海域の位置づけ

本研究ではザトウクジラの繁殖サイクルにおける沖縄本島周辺海域の位置づけを把握することを目的に、同海域における本種の基礎的生物情報について、第3章において分布特性、第4章では来遊時期、第5章では海域内移動、第6章ではオスとメスの繁殖様式についてそれぞれ分析を行った。以下にその結果と考察をまとめる。

第3章の分布特性の分析結果では、沖縄本島周辺海域では特に本部、慶良間海域にザトウクジラの分布が集中し、沖縄本島沿岸側にも少なからず本種の分布が確認される一方で、本島沖合側にはほとんど分布しないことが判明した。また、全体の約9割が200 m以浅に分布し、さらにその分布特性は性状態毎に異なることが判明した。交尾を目的に同海域に来遊していると考えられる通常オス、シンガー、通常メスは、200 m以浅の海域の中でもより沖合側の比較的深い水深帯に分布する傾向があるのに対し、出産、育児を目的として同海域に来遊する仔連れメスは、より沿岸側、島嶼間の比較的浅い水深帯に分布する傾向があることが判明した。これらの傾向は、ハワイやメキシコ、オーストラリアなど両半球の繁殖海域で見られる傾向と同様の結果を示すことが判明した。

第4章の来遊時期の分析結果では、沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの子来遊時期である1-3月の中盤にあたる2月上旬から3月上旬が来遊の最盛期であることが判明した。また、性状態別に来遊時期の傾向が異なり、通常オス、シンガー、仔連れメスは来遊シーズン中盤から後半にかけて来遊頻度が高くなるのに比べ、通常メスだけはシーズン前半に来遊最盛期を迎え、その後は来遊頻度が低くなることが判明した。これは先行研究によって報告された、繁殖海域へ到着する順序と摂餌海域へ出発する順番が性状態によって異なることに起因することが考えられた。通常メスはシーズン前半に繁殖海域に来遊し、交尾を終えると速やかに摂餌海域へ移動するのに対し、通常オスはシーズン中盤に来遊最盛期を迎えたのちもより多くの交尾機会を求めて繁殖海域に留まる

可能性が示唆された。また、仔連れメスも同様にシーズン中盤以降に来遊の最盛期を迎え、その後繁殖海域に留まり出産、育児を行うことが示唆された。これらの傾向も両半球の繁殖海域で見られる傾向と同様の結果を示すことが判明した。また、通常オスと通常メスのペアや交尾を目的とした競争集団（3頭以上の群）の出現傾向の結果から、同海域における交尾活動の最盛期は2月中旬から2月下旬であり、仔連れメスの出現傾向の結果から、その出産、育児の最盛期は2月中旬からシーズン後半にかけてであることが示唆された。

第5章の海域内移動の分析では、沖縄本島周辺海域に来遊するザトウクジラの内約2割の個体が本部、慶良間両海域間を行き来し、その移動頻度が性状態毎に異なることが明らかとなった。通常オスの移動頻度が最も高く、特に3月上旬以降に活発に本部、慶良間海域間を移動することが判明した。次いで通常メスも2月上旬から2月下旬にかけて活発に両海域間を移動することが判明した。これらのことから、交尾を目的に同海域に来遊していると考えられる通常オス、通常メスは、交尾の機会を求め、本部、慶良間海域間を活発に移動している可能性が示唆された。一方、仔連れメスの移動頻度が最も低く、あまり移動せず子育てに専念していることが示された。また、本部、慶良間海域における出現個体の性状態組成に差はなく、その移動の方向性にも旬別傾向が認められなかったことから、本部、慶良間両海域が同様に重要な繁殖域として利用されていることが示唆された。

第6章の繁殖様式の分析では、オスの繁殖様式の分析として、ソングの音響特性とシンガーの分布特性について、またメスの繁殖様式の分析として出産頻度と出産間隔について分析を行った。その結果、ソングのピーク周波数には個体変異が存在し、ピーク周波数が平均よりも高いシンガーは、通常オスや通常メスがほとんど分布しない200 m以深に分布し、ピーク周波数が高いほどシンガーの分布水深帯が深くなる傾向にあることが判明した。ソングはオスの繁殖に関わる行動であるとされており、ピーク周波数の低

いシンガーの方が、通常メスや通常オスの分布する 200 m 以浅の水深帯に分布することから、ピーク周波数の高いシンガーに比べて低いシンガーの方が交尾行動において優位なオスである可能性が考えられた。また、メスの出産頻度と出産間隔について分析した結果、沖縄本島周辺海域における出産頻度は 0.32 であり、他の繁殖海域よりは低いが同等の値であることが明らかとなった。また出産間隔もその半数が 2-3 年と、他の繁殖海域と同様の傾向を示す結果となった。

これらの結果より、沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの分布特性や来遊傾向など、その環境利用特性は、両半球で確認されている他の繁殖海域と同様の傾向を示すことが明らかとなった。また、オスによるソング行動が例年観察されることや、最大で 22 年に渡って同一個体の出産が確認されるなど、同海域が北太平洋のザトウクジラ繁殖システムにおいて重要な繁殖海域の一部であり、繁殖のために長期に渡って繰り返し利用されている海域であることが明らかとなった。これらのことをふまえ、同海域における本種の保全と観光資源としての持続的利用を目指す上では、本種の環境利用特性を理解した上で、本種への人間活動の影響を最小限に抑えるための具体的な管理方策が必要であると考えられる。

7.2. ハワイ海域における保全と管理方策の例

沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの保全を目指した管理方策を提言するにあたり、北太平洋の繁殖海域の一部として知られるハワイ諸島周辺海域で実施されている管理方策の一例を挙げる。

ハワイ諸島海域では、沖縄本島周辺海域と同様に、かつて北太平洋においてザトウクジラを対象とした商業捕鯨が行われたことに起因して来遊個体数が減少した。しかし、1966 年の国際捕鯨委員会 (International Whaling Commission: IWC) による本種の捕獲禁止以降、現在では来遊個体数は増加傾向にあることが報告されている (Calambokidis *et al.*, 2008)。2016 年にはアメリカ海洋大気庁 (National Oceanic and Atmospheric

Administration: NOAA) がハワイ、オーストラリア等を繁殖海域とする複数の個体群については、十分に個体数が回復したとして、絶滅の危機から脱したとの見解を発表した (<https://www.federalregister.gov/d/2016-21276>)。

ハワイ周辺海域では、1992年にザトウクジラおよび同海域周辺における本種の生息域の保全を目的として、NOAAとハワイ州が管理する「ハワイ諸島ザトウクジラ国立海洋保護区; Hawaiian Islands Humpback Whale National Marine Sanctuary」が設定され、同保護区内においては「いかなる船舶や人も、許可なくザトウクジラの半径約100m以内には近づかない」などの禁止事項を明記した「国立海洋保護条例; National Marine Sanctuary Program Regulations」が定められている。

同保護区は1993–2003年に実施されたザトウクジラを目視調査結果に基づき (Fig. 54)、本種の分布密度が高いハワイ諸島の沿岸200m等深線に沿って設定されている (Fig. 55)。本種の繁殖海域における環境利用特性を理解した上で保護区を設定、周知し、保護区内での本種に対する人間活動の影響を最小限に抑えることを目的とした条例の設定は、ハワイ諸島海域における本種の個体数が十分に回復している現状から考えても、その保全において有用な方法の一つであると言える。

7.3. ハワイと沖縄の産業：ザトウクジラの保全と管理がもたらす利益

現在、ハワイの産業は観光業が総収入の4分の1を占めており (ハワイ州産業経済観光局：<http://www.hawaii.gov/dbedt>)、ザトウクジラを対象としたホエールウォッチング産業もその一端を担っている。また、ハワイと比較すると、沖縄本島における産業は観光産業を含む第3次産業 (商業、金融、観光産業) が全産業の9割を占め (沖縄県庁：<http://www.pref.okinawa.jp/index.html>)、ハワイ以上に観光産業が大きな役割を担っていることがわかる。近年では、沖縄県内への国内からの航空路線の拡充やクルーズ船の寄港回数増により、空路・海路客ともに大幅に増加し、沖縄県内への観光客数はここ数年間

常に前年度を超えている状況が報告されている（沖縄県庁：平成 27 年版観光要覧、<http://www.pref.okinawa.jp/index.html>）。こういった中、県内におけるホエールウォッチング産業も年々拡大していくことが予想され、ホエールウォッチングの主な対象種であるザトウクジラ資源の持続的利用を目指した、本種の保全、管理方策が重要な課題となってくる考えられる。

こういった背景から、ザトウクジラを対象としたホエールウォッチング産業はハワイ、沖縄両地域において重量な産業の一旦を担っており、特に沖縄においては、ザトウクジラの保全を実施、継続することは、その資源の持続的利用へとつながり、ザトウクジラの適切な管理方策へとつながることが考えられる。また、本種の保全と適切な管理方策が行われることで、今後長きに渡って、ザトウクジラを含む沖縄の自然を生かした観光産業の益々の発展が期待される。

7.4. 沖縄海域における保全と管理方策の提言

7.4.1. 「ザトウクジラ資源保護海区」の設定

ハワイ海域での海洋保護区および条例の設定を好例として、沖縄本島周辺海域における「ザトウクジラ資源保護海区」と「自主規制ルール」の設定と改善の実施をその管理方策の一例として提言する。「資源保護海区」とは、国際自然保護連合 (International Union for the conservation of Nature and Natural Resources: IUCN) によって使用されている保護地区のカテゴリーの 1 つで、「持続的な利用保護地域; Protected area with sustainable use of natural resources」として「自然の生態系の持続可能用を主目的として管理される地域」のことを指している。ザトウクジラを観光資源として持続的に利用しながら保全していくという本研究の目的に適していることから、本研究ではこの用語を使用した。

7.4.2. 「ザトウクジラ資源保護海区」設定における「海域区分」の設定

沖縄本島周辺海域における「ザトウクジラ資源保護海区」の一例を作成するにあたって、

地域区分（ゾーニング）の用語についても IUCN および国際連合教育科学文化機関（United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization: UNESCO）を参考に以下の通り定義した。

【沖縄本島周辺海域のザトウクジラ資源保護海区設定における海域区分（ゾーニング）】

① コアゾーン（核心海域）

ザトウクジラの分布密度が最も高い海域であり、本種の交尾や出産、育児が主に行われていることが推定される最も重要な保全すべき海域。

② バッファゾーン（緩衝海域）

コアゾーンの周辺に位置する海域。コアゾーンに次いでザトウクジラの分布密度が高く、本種の繁殖活動においても重要であることが推定される海域。

③ コリドー（移動経路）

コアゾーン、バッファゾーンに比べてザトウクジラの分布密度自体は低いですが、本種がコリドー、バッファゾーン海域間を移動する際などに利用することが想定される海域。

7.4.3. 研究結果に基づく「ザトウクジラ資源保護海区」の一例

沖縄海域における「ザトウクジラ資源保護海区」の海域区分であるコアゾーン、バッファゾーン、コリドーは、本研究結果に基づき、以下の通りその時期と海域を設定した。

①-1. コアゾーン：交尾最盛期

同海域における交尾行動の最盛期と示唆された 2月中旬から2月下旬、通常オス、シ

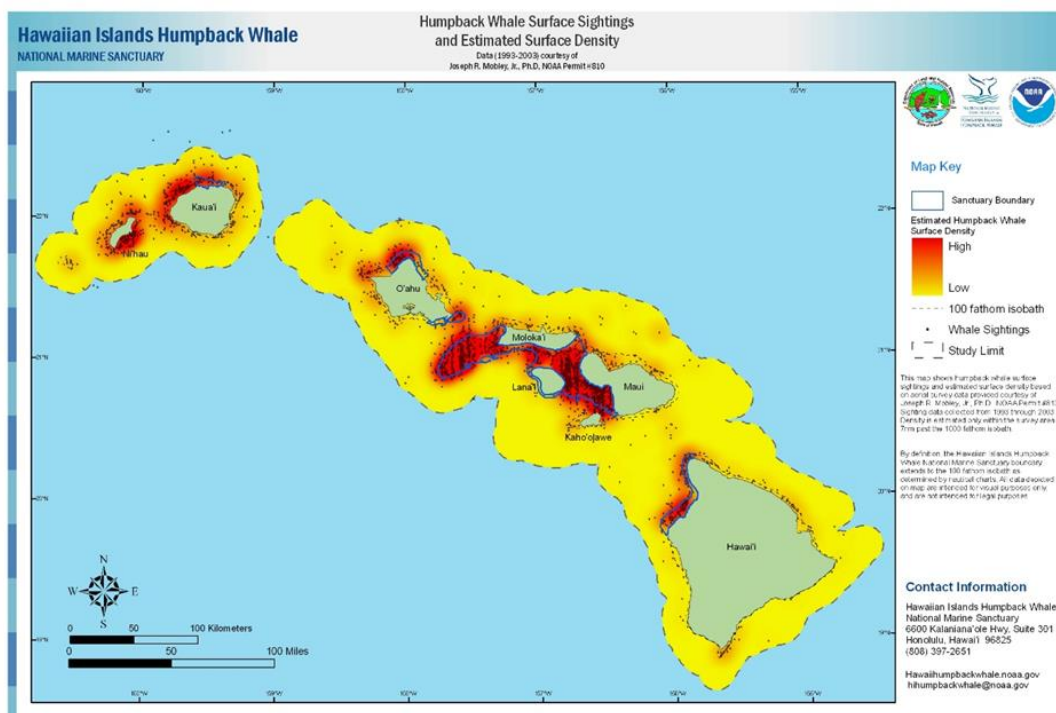


Fig. 54 1993-2003 年にハワイ諸島周辺海域において実施された目視調査の結果に基づいたザトウクジラの分布密度 (<http://hawaiihumpbackwhale.noaa.gov/>)。

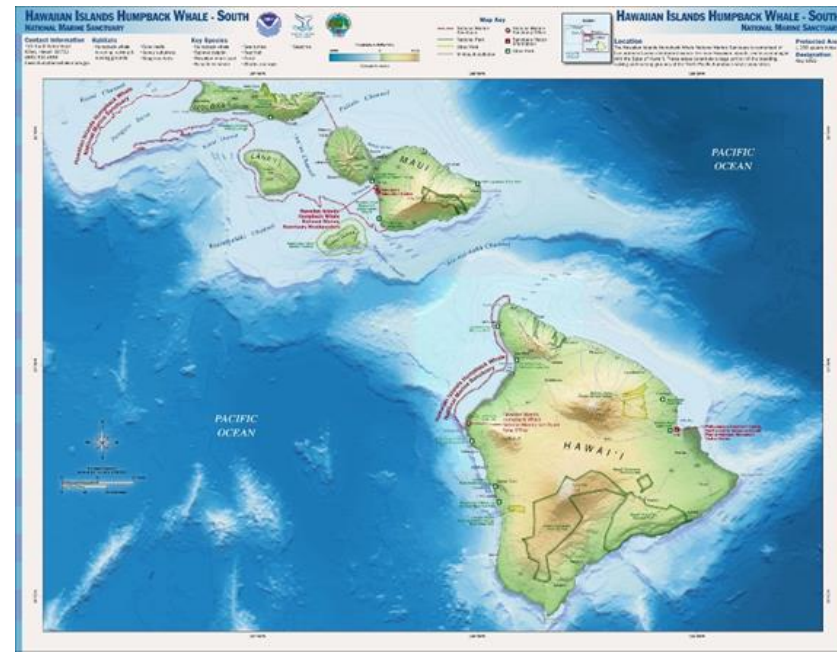
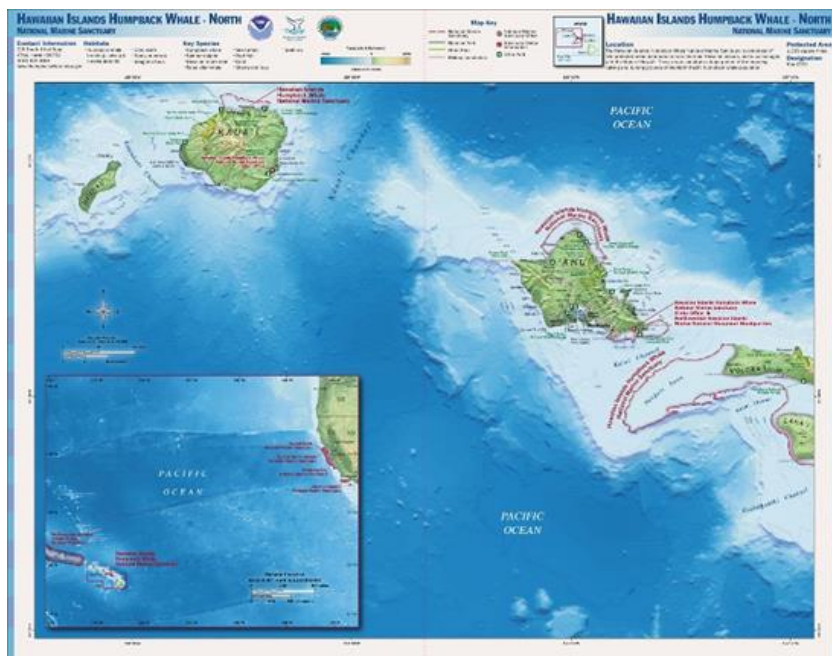


Fig. 55 ハワイ諸島周辺海域における分布密度の調査結果を受けて設定されたハワイ諸島ザトウクジラ国立海洋保護区（Hawaiian Islands Humpback Whale National Marine Sanctuary）の図（<http://hawaiihumpbackwhale.noaa.gov/>）。

ンガー、通常メスが多く分布する、本部、慶良間海域の沖側 100 m 以浅（本部：伊江島北西沖の「北ノ曾根」と南西沖の「南ノ曾根」周辺、慶良間：座間味島北西沖の「渡名喜曾根」周辺と座間味諸島周辺）を交尾時期におけるコアゾーンとした（Fig. 56, 58）。

①-2. コアゾーン：出産、育児最盛期

同海域における出産、育児の最盛期と推定される 2月中旬から3月下旬、仔連れメスが多く分布する、本部、慶良間両海域の沿岸の 100 m 以浅（本部：本部半島と伊江島との海峡と伊江島南西沖の「南ノ曾根」周辺、慶良間：座間味諸島の島嶼間周辺）を出産、育児最盛期におけるコアゾーンとした（Fig. 57, 59）。

②. バッファゾーン：

同海域におけるザトウクジラの来遊、繁殖シーズンである 1月中旬から3月下旬、上記で設定したコアゾーン周辺の 200 m 以浅をバッファゾーンとした（Fig. 60, 61）。

③. コリドー：

同海域におけるザトウクジラの来遊、繁殖シーズンである 1月中旬から3月下旬、上記で設定したコアゾーン、バッファゾーンの上に位置する沖縄本島西側沿岸の 200 m 以浅をコリドーとした（Fig. 62）。

7.4.4. 「自主規制ルール」の一例

上記で設定した3区域内は、1年を通して船舶の往来がある海域であり、特にザトウクジラの来遊シーズンには、本種を対象としたホエールウォッチングが実施されている。同区域内におけるザトウクジラと船舶との衝突や船舶の過剰な接近などによる本種の繁殖活動への影響を最小限に抑えることを目的に、特に同区域内における「自主規制ルール」の設定と周知徹底が望まれる。

沖縄本島周辺海域では、1991年に慶良間周辺海域でザトウクジラを対象としたホエールウォッチングが最初に開始された。同年設立された「座間味村ホエールウォッチン

グ協会」は「座間味村ホエールウォッチング協会自主ルール」（付録 1）を設定し、同協会所属の事業者はこのルールに則って事業を実施している。本部周辺海域においても 2016 年に設立された「沖縄北部ホエールウォッチング協会」が「自主ルール」（付録 2）を制定し、各事業者がこれに則った操業を実施している。また、沖縄本島周辺海域でザトウクジラの個体識別調査を継続して実施している一般財団法人沖縄美ら島財団が「沖縄ホエールウォッチング指針」（付録 3）を作成し、本部海域を含む沖縄本島周辺海域でホエールウォッチングを実施する事業者に対して指針の周知活動を実施している。

上記 3 団体が設定している「自主ルール」では、主にザトウクジラを発見し接近する際の禁止事項や注意事項が大変詳細に定められている（付録 4）。これらのルールは各団体を通じて事業者に広く周知されており、同海域における無秩序なホエールウォッチングの防止に大きく貢献している。今後、本研究で明らかとなった本種の環境利用特性に基づいた以下のような項目を付加するなど、状況に応じたルールの見直しや改善がされることで、より効果的な「自主ルール」となることが期待される。

【ザトウクジラの環境利用特性に基づいたルール案：一例】

例 1： 出産、育児の最盛期である 2 月中旬から 3 月下旬は、出産、育児に関わるコアゾーン（本稿 7.3.3.の①-2.参照）内における仔連れメスへの接近は避け、他の群れでの観察を行う。

例 2： 上記時期、海域においては、ホエールウォッチング船含む遊漁船、漁業船舶は、12 ノット以下で航行する。

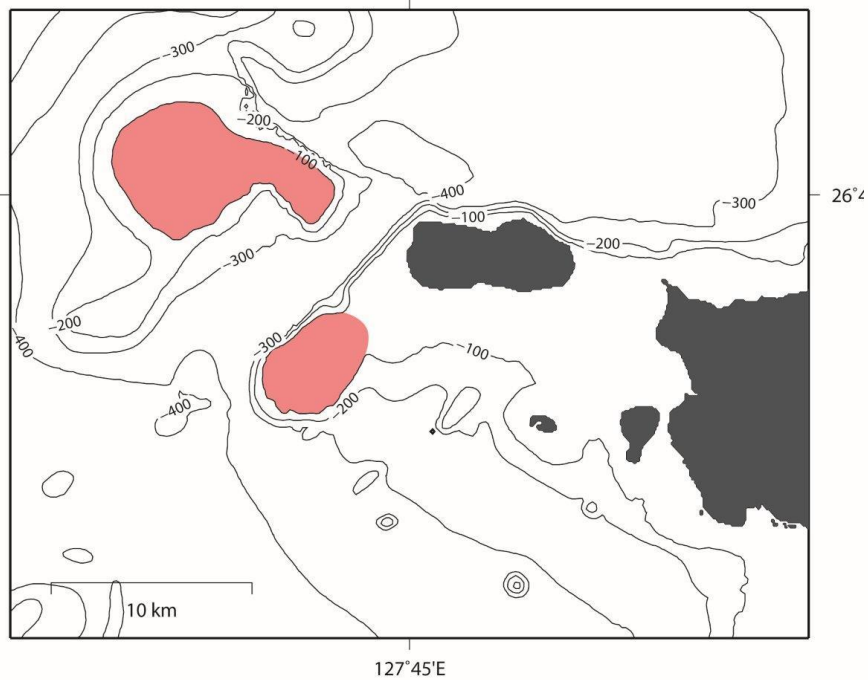


Fig. 56 本部海域における特に交尾行動に関わるコアゾーン。本研究結果より、交尾最盛期と示唆された2月中旬から2月下旬に、通常オス、シンガー、通常メスが最も多く観察される海域の、特に100 m以浅をコアゾーンとした。同地図、赤色部分がコアゾーン。

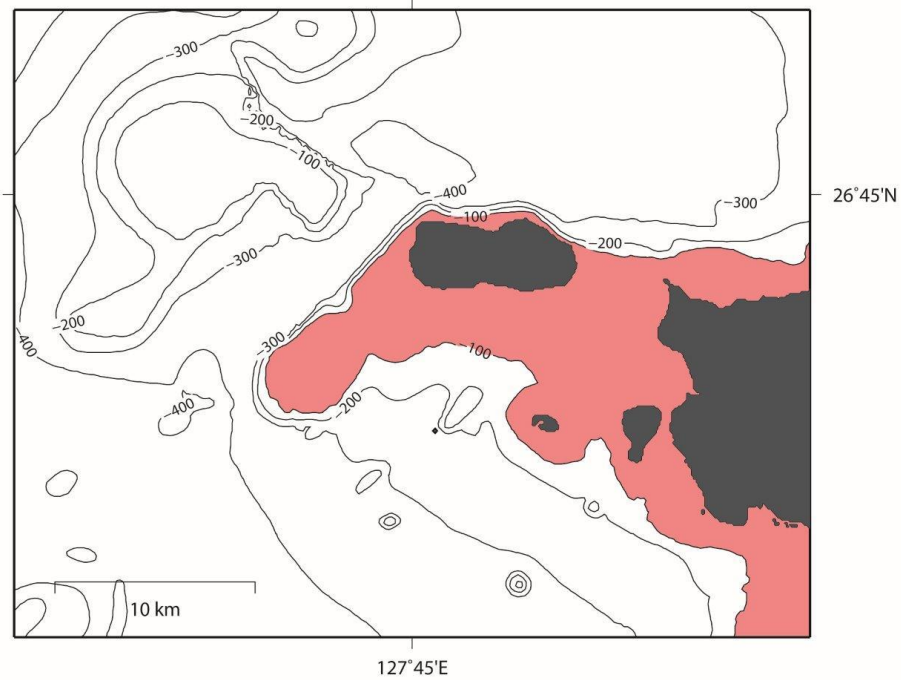
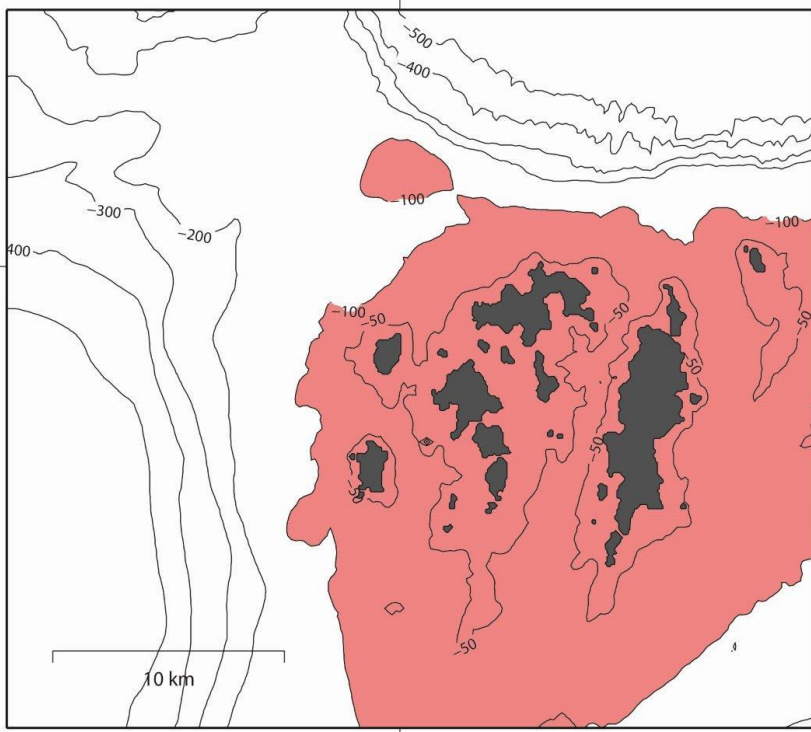
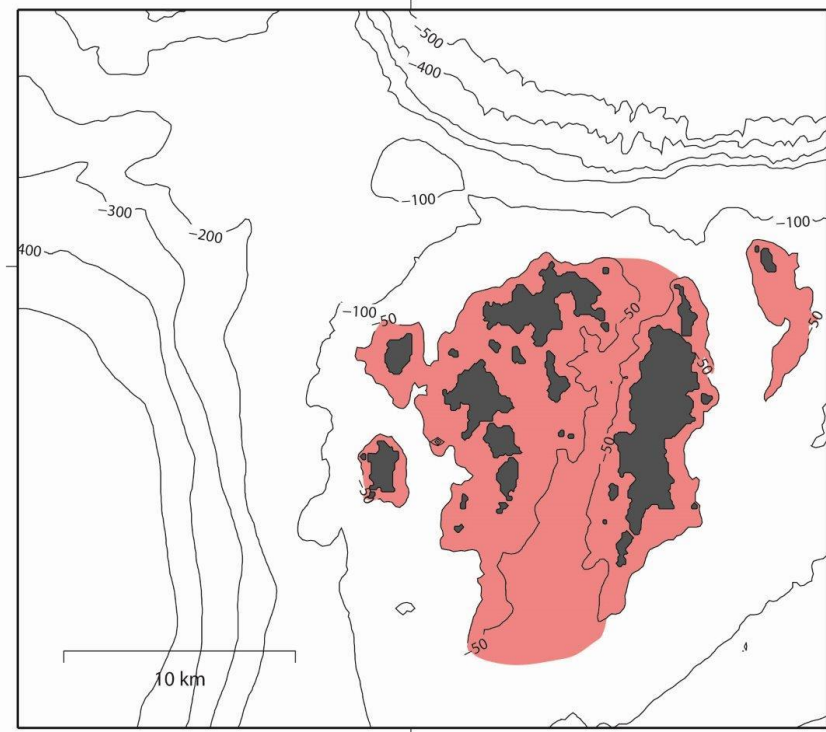


Fig. 57 本部海域における特に出産、育児に関わるコアゾーン。本研究結果より、出産、育児の最盛期と示唆された2月中旬から3月下旬に、仔連れメスが最も多く観察される海域の、特に100 m以浅をコアゾーンとした。同地図、赤色部分がコアゾーン。



127°15'E

Fig. 58 慶良間海域における特に交尾行動に関わるコアゾーン。本研究結果より、交尾最盛期と示唆された2月中旬から2月下旬に、通常オス、シンガー、通常メスが最も多く観察される海域の、特に100 m以浅をコアゾーンとした。同地図、赤色部分がコアゾーン。



127°15'E

26°15'N

Fig. 59 慶良間海域における特に出産、育児に関わるコアゾーン。本研究結果より、交尾最盛期と示唆された2月中旬から3月下旬に、仔連れメスが最も多く観察される海域の、特に100 m以浅をコアゾーンとした。同地図、赤色部分がコアゾーン。

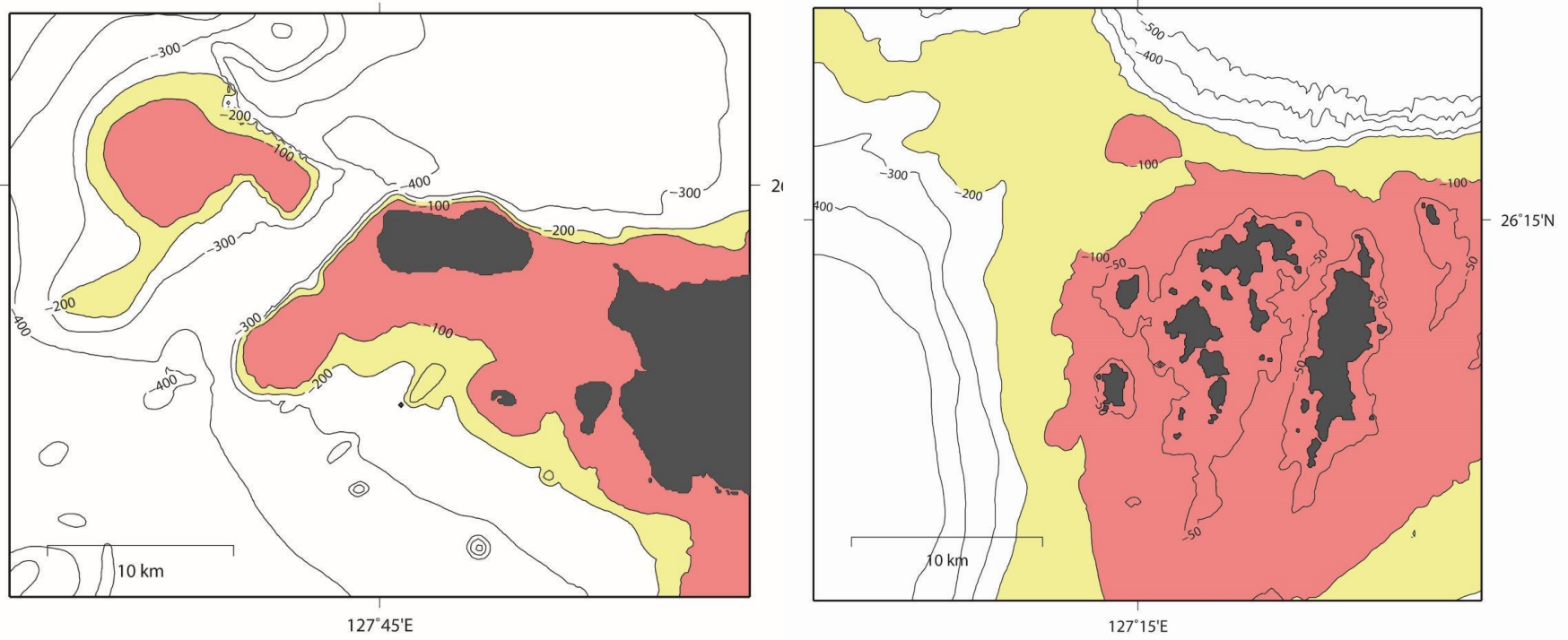


Fig. 60 本部、慶良間海域におけるバッファゾーン。両海域のコアゾーンを囲む 200 m 以浅海域をバッファゾーンとした。同地図、黄色い枠内がバッファゾーン。

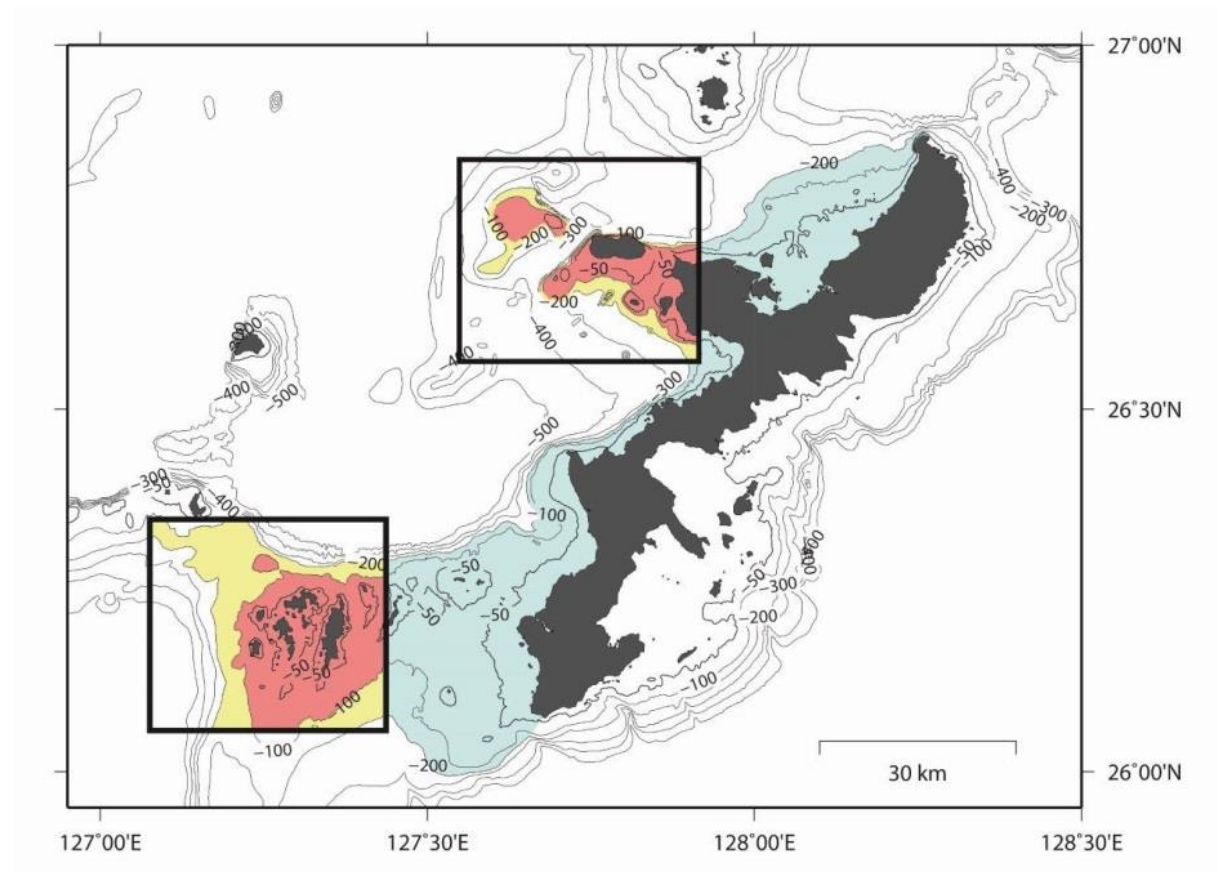


Fig. 61 沖縄本島周辺海域におけるコリドー。本部、慶良間海域間に位置 200 m 以浅を、ザトウクジラが分布、または両海域間を移動する際に利用する海域として、バッファゾーンとした。同地図、青い枠内がコリドー。本部、慶良間海域内の赤色がコアゾーン、黄色枠内がバッファゾーン。

7.5. まとめ

沖縄における産業の大部分を占める観光産業は、年々成長傾向にあり（沖縄県庁：平成 27 年版観光要覧、<http://www.pref.okinawa.jp/index.html>）、それに伴いザトウクジラを対象としたホエールウォッチング産業の拡大も予想されている。そういった中、今後、沖縄本島周辺海域におけるザトウクジラの持続的利用を目指す上では、その保全と適切な管理方策が必要であることは明らかである。

本種の持続的利用を目指しながら、今後長きに渡って、本種を含む沖縄の自然を生かした観光産業が益々発展していくためには、「ザトウクジラ資源保護海区」の設定や、現在施行されている既存の自主ルールの順守と適宜改善が必要不可欠である。また、これらの取り組みは、ホエールウォッチング事業者だけでなく同区域における漁業の実施や船舶の航行についても、各所関係者と協議をしながら一定のルールを設け進めていくことが重要であると考え。そういった中で、本研究結果が今後の自主ルール作成や改訂の際に、科学的根拠に基づいた情報の一つとして活用され、沖縄本島周辺海域のザトウクジラの保全と持続的利用の実現に寄与することを期待する。

謝辞

本稿を執筆するにあたり厳しくご指導、ご鞭撻および校閲を賜った東京海洋大学海洋科学部海洋環境学科鯨類学研究室 加藤秀弘教授に厚く御礼申し上げます。また、本稿をご校閲頂きご指摘を賜った同大学海洋環境学部門 櫻本和美教授、同大学海洋環境学部門 田中祐志教授、同大学海洋環境学部門 鈴木直樹准教授に心より感謝申し上げます。

本研究で用いた大変貴重な資料の借用を許可して頂き、懇切なるご指導を賜った一般財団法人沖縄美ら島財団 内田詮三顧問、宮原弘和館長、照屋秀司部長、佐藤圭一室長、河津勲サブリーダー、岡慎一郎係長、山本広美主任、岡部晴菜主席調査員、野津了研究員他、動物研究室職員の皆様をはじめ、本研究にご協力頂いた美ら島財団の全ての関係者の皆様に深く感謝の意を表します。特に個体識別調査において多大なご協力とご指導を賜った當山清輝松福丸船長、富山加奈調査員、松本元気調査員には調査中のデータ収集に常にご協力、ご尽力を頂き心より御礼申し上げます。

本研究を進めるに当たり、ご助言下さった同大学鯨類学研究室の中村玄助教、山田裕子博士および同研究室のザトウクジラ研究に携わられ、その結果から多くを勉強させて頂いた五木田晃宏氏、稲森大樹氏、加賀美りさ氏、山崎啓氏、堤太一氏、鈴木信行氏に深謝いたします。また本稿作成のみならず、公私に渡って多くのご助言とご協力、ご支援を頂いた小川奈津子氏、井上聡子氏、宮川尚子氏、野呂梢氏、辻紀海香氏、並びに2012年度、2013年度の調査においてご同行頂くとともに、様々な面でご支援、ご協力頂いた勝俣太貴氏、古山祐輔氏、中島龍則氏、太田賢良氏、林凌太郎氏をはじめとする鯨類学研究室の先輩方、後輩の皆様には感謝の意を表します。また、時には励ましあい叱咤し合いながら、研究生活を支えあい、多くの苦楽を共にした高橋萌氏、福本愛子氏、岡昇平氏、吉田林太郎氏の同期の皆様には厚く感謝の意を表します。

最後に、8年にも渡る在学中いつも遠方から私を支え、その選択を信じ、多くの励まし、助言と愛情を与えてくれた両親と2人の兄に深く感謝します。

引用文献

- Acebes, J. V. Darling, J. D., Yamaguchi, M. 2007. Status and distribution of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in northern Luzon, Philippines. *Journal of Cetacean Research and Management* 9:37–43.
- Baraff, L., Clapham, P. J., Mattila, D. K., Bowman, R. 1991. Feeding behavior of a humpback whale in low-latitude waters. *Marine Mammal Science* 7: 197–202.
- Barlow, J., Calambokidis, J., Falcone, E. A., Baker, C. S., Burdin, M. A. 2011. Humpback whale abundance in the North Pacific estimated by photographic capture-recapture with bias correction from simulation studies. *Marine Mammal Science* 27: 793–818.
- Barlow, J. and Clapham, P. J. 1997. A new birth-interval approach to estimating demographic parameters of humpback whales. *Ecology* 78: 535–546.
- Bauer, G. B. 1986. The behavior of humpback whales in Hawaii and modifications of behavior induced by human interventions. Ph. D. Thesis, University of Hawaii. 314 pp.
- Beach, D. W., Weinrich, M. T. 1989. Watching the whales: Is an educational adventure for humans turning out to be another threat to endangered species? *Oceanus* 32: 84–88.
- Berrow, S. 2003. An assessment of the framework, legislation and monitoring required to develop genuinely sustainable whale watching. In: *Marine Ecotourism: Issues and Experiences*, Garrod, B., Wilson, J. (eds), Channel View: Clevedon, 66–78.
- Brodie, P. F. 1977 Form, function and energetics of Cetacea: a discussion. In “*Functional Anatomy of Marine Mammals Vol 3*,” R. J. Harrison (ed), Academic Press, London, 45–56.
- Calambokidis, J., Steiger, G. H., Straley, J. M., Cerchio, S., Salden, D. R., Urban, R. J., Jacobsen, J. K., Von Ziegesar, O., Balcomb, K. C., Gabriele, C. M., Dahlheim, M. E., Uchida, S., Ellis, G., Miyamura, Y., Guevara, P. P. L., Yamaguchi, M., Sato, F., Mizroch, S. A., Schlender, L., Barlow, J., Quinn, T. J. II. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science* 17: 769–794.
- Calambokidis, J., Falcone, E. A., Quinn, T. J., Burdin, A. M., Clapham, P. J., Ford, J. K. B., Gabriele, C. M., LeDuc, R., Mattila, D., Rojas-Bracho, L., Straley, J. M., Taylor, B. L., Urban, R. J., Weller, D., Witteveen, B. H., Yamaguchi, M., Bendlin, A., Camacho, D., Flynn, K., Havron, A., Huggins, J., and Maloney, N. 2008. SPLASH: Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific. Final report for Contract AB133F-03-RP-00078. Cascadian Research. 57 pp.

- Cerchio, S. 1993. Geographic variation and cultural evolution in songs of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the eastern north Pacific. Master's Theses, San Jose State University. 72 pp.
- Cerchio, S., Gabriele C. M., Norris, T. F., Herman, L. M. 1998. Movement of humpback whales between Kauai and Hawaii: implications for population structure and abundance estimation in the Hawaiian Islands. *Marine Ecology Progress Series* 175: 13–22.
- Chittleborough, R. G. 1965. Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowsk). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 16: 33–128.
- Clapham, P. J, Baker, C. S. 2009. Modern whaling. In: Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 1239–1243. Academic Press, San Diego.
- Clapham, P. J, Barlow, J., Bessinger, M., Cole, T., Mattila, D., Pace, R., Palka, D., Robbins, J. Seton, R. 2003. Abundance and demographic parameters of humpback whales from the Gulf of Maine, and stock definition relative to the Scotian Shelf. *Journal of Cetacean Research and Management* 5: 13–22.
- Clapham, P.J., Mayo, C. A. 1990. Reproduction of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) observed in the Gulf of Maine. *Report of the International Whaling Commission*. 12: 171–175.
- Corkeron, P. J. 2004. Whale watching, iconography, and marine conservation. *Conservation Biology* 18: 847–849.
- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A., Waterman, J. O. 2014 Habitat segregation by female humpback whales in Hawaiian waters: avoidance of males? *Behaviour* 151: 613–631.
- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A. 2002 Male mate choice and male–male competition coexist in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology* 80: 745–755.
- Darling, J. D., Acebes, J. M. V., Yamaguchi, M. 2014. Similarity yet a range of differences between humpback whale songs recorded in the Philippines, Japan and Hawaii in 2006. July. *Aquatic Biology* 21: 93–107.
- Dawbin, W. H. 1966 The seasonal migratory cycle of humpback whales. In “Whales, Dolphins, and Porpoises.” K. S. Norris (ed.), University of California Press, Berkeley, pp 145–170.
- Ersts, P. J., Rosenbaum, C. H. 2003. Habitat preference reflects social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a wintering ground. *Journal of Zoology* 260: 337–345.

- Felix, F., Botero-Acosta, N. 2011. Distribution and behavior of humpback whale mother-calf pairs during the breeding season off Ecuador. *Marine Ecology Progress Series* 426: 227–287.
- Fischer, J., Kitchen, D. M., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 2004. Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 140–148.
- Franklin, T. 2012. The social and ecological significance of Hervey Bay Queensland for eastern Australian humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Ph.D. Thesis, Southern Cross University. 245 pp.
- Gabriele, C.M., Straley, J.M., Mizroch, S.A., Baker, C.S., Craig, A.S., Herman, L.M., Glockner-Ferrari, D., Ferrari, M.J., Cerchio, S., von Ziegesar, O., Darling, J., McSweeney, D., Quinn, T.J., Jacobsen, J.K. 2001. Estimating the mortality rate of humpback whale calves in the central North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 79: 589–600.
- Gaskin, D. E. 1982. *The Ecology of Whales and Dolphins*. Heinemann, London and Exeter: 459 pp.
- Glockner, D. A. 1983. Determining the sex of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their natural environment. In *Behavior and Communication of Whales*. Payne, R. S.(ed.), pp. 447–464. Westview Press, Boulder, CO. USA.
- Guinee, L. N., Chu, K., Dorsey, E. M. 1983. Change over time in the songs of known individuals humpback whales *megaptera novaeangliae*. 59–80. In *Communication and Behavior of Whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder. CO. USA. 643 pp.
- Helweg, D. A., Cato, D. H., Jenkins, P. F., Garrigue, C., McCauley, R. D. 1998. Geographic variation in South Pacific humpback whale songs. *Behaviour* 135: 1–27.
- Helweg, D. A., Herman, L. M., Yamamoto, S., Forestell, P. H. 1990. Comparison of songs of Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) recorded in Japan, Hawaii and Mexico during the winter of 1989. *Scientific Reports of the Whales Research institute* 1: 1–20.
- Herman, L. M., Antinaja, R. C. 1977. Humpback whales in the Hawaiian breeding waters: Population and pod characteristics. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, Tokyo 29: 59–85.
- Herman, L. M., Pack, A. A., Rose, K., Craig, A., Herman, E. Y. K., Hakala, S., Milette, A. 2011. Resightings of humpback whales in Hawaiian waters over spans of 10–32 years: Site fidelity, sex ratios, calving rates, female demographics, and the dynamics of social and behavioral roles of individuals. *Marine Mammal Science* 27: 736–768.

- Hoyt, E. 2001. Whale Watching 2001: Worldwide Tourism Numbers, Expenditures, and Expanding Socioeconomic Benefits. 158 pp. International Fund for Animal Welfare, Yarmouth Port, MA, USA.
- Ivashchenko, Y. V., Clapham, P. J., Brownell, Jr. R. L. 2013. Soviet catches of whales in the North Pacific: revised totals. *Journal of Cetacean Research and Management* 13: 59–71.
- Johnson, J. H., Wolman, A. A. 1984. The humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. *Marine Fisheries Review* 46: 30–37.
- 加藤秀弘. 1990. ヒゲクジラ類の生活史, 特に南半球産ミンククジラについて. 『海の哺乳類』. 宮崎信之・粕谷俊雄 編, サイエンティスト社, 東京, pp.128–150.
- 加藤秀弘. 2000. 事典「クジラの尾びれ」小笠原・沖縄 Humpback whales in Ogasawara and Okinawa. 財団法人東京都海洋環境保全協会・小笠原海洋センター 編, 財団法人 東京都海洋環境保全協会, 東京, 139 pp.
- Katona, S. K., Whitehead, H. P. 1981. Identifying humpback whales using their natural markings. *Polar Record* 20: 439–444.
- Lemasson, A., Remeuf, K., Trabalon, M., Cuir, F., Hausberger, M. 2015. Mares prefer the voices of highly fertile stallions. *PLoS ONE* 10: e0118468. Doi: 10.1371/journal.pone.0118468.
- Lockyer, C. 1984. Review of Baleen Whale Reproduction and Implications for Management. *Report of the International Whaling Commission* 6: 27–50.
- Lusseau, D. 2003. The effects of tour boats on the behavior of bottlenose dolphins: Using Markov chains to model anthropogenic impacts. *Conservation Biology* 17: 1785–1793.
- 前田 英雄. 2001. 沖縄海域におけるザトウクジラの鳴音の音響特性に関する研究. 長崎大学海洋生産科学研究科. 博士論文, pp. 111–113.
- Martin, A. 1991. クジラ・イルカ大図鑑. (粕谷俊雄監訳) 平凡社. 東京. 208 pp.
- Martins, C. C. A., Morete, M. E., Engel, M. H., Freitas, A. C., Secchi, E. R. and Kinas, P. G. 2001. Aspects of habitat use patterns of humpback whales in the Abrolhos Bank, Brazil, breeding ground. *Memoirs of the Queensland Museum* 47: 563–570.
- Mathevon, N., Koralek, A., Weldele, M., Glickman, S. E., Theunissen, F. E. 2010. What the hyena's laugh tells: Sex, age, dominance and individual signature in the giggling call of *Crocuta crocuta*. *BMC Ecology* 10: 9, doi: 10.1186/1472-6785-10-9 PMID: 20353550
- Mattila, D. K., L. N. Guinee, C. A. Mayo. 1987. Humpback whale songs on a north Atlantic feeding ground. *Journal of Mammalogy* 68: 880–883.

- McSweeney, D. J., Chu, K. C., Dolphin, W. F., Guinee, L. N. 1989. North Pacific humpback whale songs: A comparison of southeast Alaskan feeding ground songs with Hawaiian wintering ground songs. *Marine Mammal Science* 5: 139–148.
- 森 恭一. 1994. 小笠原諸島周辺に海域におけるザトウクジラの分布・回遊と系群に関する研究. 東海大学大学院. 博士学位論文. 129 pp.
- Nishiwaki, M. 1959. Humpback whales in Ryukyuan waters. *Scientific Reports. Whales Research Institute* 14: 49–87.
- Nishiwaki, M. 1960. Ryukyuan whaling in 1960. *Scientific Reports. Whales Research Institute* 15:1–15.
- Nishiwaki, M. 1961. Ryukyuan whaling in 1961. *Scientific Reports. Whales Research Institute* 16:19–28.
- Payne, K., Payne, R. 1985. Large scale changes over 19 years in songs of Humpback whales in Bermuda. *Zeitschrift Tierpsychologie*. 68: 89–114.
- Payne, R., Guinee, L. N. 1983. Humpback whales *Megaptera novaeangliae* songs as an indicator of ‘stock’ . 333-358. In *Communication and behavior of whales*, eds, Payne, R. Westview Press, Boulder, CO. USA. 643 pp.
- Payne, R. S., McVay, S. 1971. Songs of humpback whales. *Science* 173: 585–597.
- Rasmussen, K., Calambokidis, J., Steiger, G. H. 2011. Distribution and migratory destinations of humpback whales off the Pacific coast of Central America during the boreal winters of 1996–2003. *Marine Mammal Science* 28: 267–279.
- Rice, D. W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: Distribution, exploitation, and numbers. In (Norris, K. S. and Reeves, R. R. eds.) Report on a Workshop on Problems Related to Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*), pp. 29–44. U.S. Department of Commerce, National Technical Information Services, PB280794, Springfield, VA. USA.
- Robertson, J. G. M. 1986a Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugose*. *Animal Behaviour* 34: 763–772.
- Robertson, J. G. M. 1986b Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugose*. *Animal Behaviour* 34: 773–784.
- Scheidat, M., Castro, C., Gonzalez, J., Williams, R. 2004. Behavioural responses of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to whale watching boats near Isla de la Plata, Machalilla National Park, Ecuador. *Journal of Cetacean Research and Management* 6: 63–68.

- Smultea, M. A. 1994. Segregation by humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) cows with a calf in coastal habitat near the island of Hawaii. *Canadian Journal of Zoology* 72: 805–811.
- Stamation, K. A., Croft, D. B., Shaughnessy, P. D., Waples, K. A., Briggs, S. V. 2010. Behavioral responses of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to whale-watching vessels on the southeastern coast of Australia. *Marine Mammal Science* 26: 98–122.
- Steiger, G. H., Calambokidis, J. 2000. Reproductive rates of humpback whales off California. *Marine Mammal Science* 16: 220–239.
- 水産庁. 1998. 日本の希少な野生水生生物に関するデータブック. 日本水産資源保護協会, 自然環境研究センター, 東京, 457 pp.
- 鈴木 信行. 2014. 沖縄海域におけるザトウクジラ個体群動態分析. 東京海洋大学. 修士学位論文, 20 pp.
- Thompson, P. O., Friedl, W. A. 1982. A long term study of low frequency sounds from several species of whales off Oahu, Hawaii. *Cetology* 45: 1–19.
- Tilt, W. C. 1987. From whaling to whale watching. *Transactions of the 52nd North American Wild and Natural Resources Conference* 52: 567–585.
- 堤 太一. 2013. 沖縄海域におけるザトウクジラの集団遺伝学的特性. 東京海洋大学. 修士学位論文, 58 pp.
- Uchida, S. 1997. Surveys of cetaceans in the Japanese waters. In (Uchida, S. ed.) *Kings of the Sea: Humpback Whales: A 1991–1995 Survey of Cetaceans in the Japanese Waters*, 18–25 pp. The UFJ Environment Foundation.
- Uchida, S., Higashi, N., Maeda, H., Koido, T., Takemura, A. 2005. What is Humpback Whale? *Kings of the Sea: Humpback Whales II: A 1999–2005 Survey of Cetaceans in the Japanese Waters*. 22 pp. The UFJ Environment Foundation.
- Urban, R. J., Aguayo, L. A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Marine Mammal Science* 3: 333–344.
- Whitehead, H., Moore, M. J. 1982. Distribution and movements of West Indian humpback whales in winter. *Can J Zool* 60: 2203–2211.
- Wiley, D. N., Clapham, P. J. 1993. Does maternal condition affect the sex ratio of offspring in humpback whales. *Animal Behaviour* 46: 321–324.
- Williams, R., Trites, A. W., Bain, D. E. 2002. Behavioural responses of killer whales (*Orcinus orca*) to whale-watching boats: Opportunistic observations and experimental approaches. *Journal of Zoology, London* 256: 255–270.

- Winn, H. E., Bischoff, W. L., Taruski, A. G. 1973. Cytological sexing of cetacean. *Marine Biology* 23: 343–346.
- Winn, H. E., Winn, L. K. 1978. Songs of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the West Indies. *Marine Biology* 47: 97–114.
- 山崎 啓. 2011. 沖縄海域におけるザトウクジラ個体群の動態と尾鰭写真照合技術の改善. 東京海洋大学. 修士学位論文, 117 pp.

付録

付録1. 座間味村ホエールウォッチング協会のウェブサイトに掲載されている「座間味村ホエールウォッチング協会自主ルール」の一部。



The image shows a screenshot of the website for Zami Islands Whale Watching. At the top left is the logo, which is a circular emblem with a whale and the text 'ZAMI ISLANDS WHALE WATCHING'. To the right of the logo is the title '座間味村ホエールウォッチング協会' and 'Zami Whale Watching' in large, stylized orange letters. Below the title is a navigation bar with links: '協会案内 | ザトウクジラについて | ご予約・お問い合わせ | イベントカレンダー | グッズ販売 | リンク'. Underneath the navigation bar is a photo of the association's office, which has a map of the islands on the wall and various informational posters. Below the photo is a 'menu index' sidebar with buttons for '概要', '自主ルール', '加盟店', '会員募集', 'ハンドブック (PDFファイルです)', '過去の観望回数グラフ', and '過去のウォッチング日記'. The main content area is titled '<座間味村ホエールウォッチング協会自主ルール>' and contains the following text:

1 目的
このルールは、座間味村周辺海域においてホエールウォッチングを行う際、大切な自然資源である鯨鯨の行動を妨げないと共に、ザトウクジラの繁殖海域を保護することを目的として、座間味村ホエールウォッチング協会(以下、協会)が自主的に判定する。

2 ホエールウォッチングボートとルールの拘束関係
(1)協会会員ボート以下のルールを守る義務を有する。
(2)協会会員以外のボート以下のルールを守るよう協力を求める。

3 ルール適用海域
このルールは、座間味村各島沿岸10マイル以内の海域において適用する。

4 ルール適用種類
このルールは、ヒゲクジラ産目及びマッコウクジラに適用する。

5 船舶(ヨット・カヌー等の無動力船を含む)ルール
(1)減速水域:対象種より300m以内を減速水域とし、以下のルールに則る。
・ホエールウォッチングボートは減速して接近する。
・対象種の進行方向を妨げるような操船をしてはならない。
・その他、現在進行している行動を妨げるような操船をしてはならない。

Next ▶

付録2. 沖縄北部ホエールウォッチング協会が制定している「沖縄北部ホエールウォッチング協会自主ルール」の一部。

＜沖縄北部ホエールウォッチング協会 自主ルール＞

平成29年1月10日 制定

1項 目的

このルールは、沖縄島の本部町沖、名護湾および伊江島周辺を中心とした沖縄北部近海を利用するホエールウォッチングにおいて、鯨類の生息環境を守ること、また、各船の乗客が鯨類を安全かつ平等にウォッチング出来ることを目的とし、北部海域でホエールウォッチングを開催する事業者が団結し自主的に制定、沖縄北部ホエールウォッチング協会の自主ルールとする。

2項 ホエールウォッチング船舶とルールの拘束関係

- a. 協会会員船には以下のルールを守る義務を有する。
- b. 協会会員は会員以外の船舶に以下のルールを守るよう要望する。

3項 小型船（20t未満、ヨット・カヌー等の無動力船も含む）ルール

（1）水域の定義

- a. 対象鯨から200m以内を「減速水域」、50m以内を「侵入禁止水域」とし、以下のルールに則る。
- b. ただし、船舶の数によって、侵入禁止水域の範囲を変更する（別紙参照）。
(1~3隻-50m、4~6隻-80m、7隻以上-100m)

（2）減速水域内におけるルール：対象鯨から200m以内

- a. 対象鯨に接近する場合は後ろ、もしくは斜め後ろから10kt以下に減速して接近する。
- b. 対象鯨の進行方向を押さえるような操船をしない。
- c. 減速水域での急発進、もしくは急な方向転換は行わない。
- d. 対象鯨の進路を先読みし、侵入禁止水域内への侵入及び対象鯨を追い越す行為は行わない。
- e. 船長は常にクジラの行動変化に注意し、嫌がっているような動きが見られた時は距離をとるか別の個体を探そう努める。
- f. 鯨群の行動観察や追跡に自信のない船長は、ベテラン船長の船の動きに合わせる。

（3）侵入禁止水域内におけるルール：対象鯨から50m以内

- a. 各船はこの水域に侵入しない。
- b. 対象鯨から接近した場合は、低速で離れるか停船状態とし、侵入禁止水域から脱するまでこの行動をとる。
- c. 予測不能なクジラが侵入禁止水域内や船の直下に浮上した場合、船は速やかに停止させる。但し船の安全を優先しなくてはならない場合は除く。

沖縄ホエールウォッチング指針

一般財団法人沖縄美ら島財団
総合研究センター

1. 目的

本指針は、沖縄周辺に出現する鯨類(特にザトウクジラ、以下、対象鯨)の永続的利用や保全、ホエールウォッチング(以下、ウォッチング)等を営む業者や船舶、乗客の安全の観点から、一般財団法人沖縄美ら島財団が推奨するホエールウォッチングに関する指針である。なお、本指針は他海域で制定されている自主ルールのように規制するものではないが、鯨類の保全や船舶等の安全管理の観点から、本指針に則りウォッチングして頂ければ幸いである。

2. 内容

- (1) 海にゴミを捨てない。
- (2) 対象鯨に近づきすぎない。
 - ・接触しない。
 - ・餌を与えない。
- (3) 対象鯨を水面直下で発見した場合は、船を進めない。
- (4) 対象鯨の周辺では微速での接近を行い、急発進、急加速、急な方向転換を行わない。

自主ルール例)

・対象鯨より 300m以内を減速水域、100m以内を侵入禁止水域とする(慶良間、小笠原)。

- (5) 対象鯨へ接近する際は下記事項に注意すること。
 - ・正面から接近しない。
 - ・横方向から接近しない。
 - ・斜め後方から接近する。
 - ・群を囲まない。
 - ・リーフや海岸などへ追い込まない。

- (6)操船者は対象鯨の行動変化に十分な理解が必要であり、特に下記の行動が頻繁に観察された場合は対象鯨との距離をとるか、あるいはウォッチングを終了する方が望ましい。
- ・船舶から離れようとする行動
 - ・進行方向や遊泳速度の変化
 - ・呼吸パターンの変化(ブロー回数や間隔)
- (7)対象鯨の行動に配慮すること。
- ・対象鯨の遊泳や行動をさまたげない。
 - ・不必要に対象鯨を追いかけまわさない。
 - ・対象鯨から接近してきた場合は動かない。
 - ・可能な限り対象鯨と並走しないこと。やむを得ない場合は後方から接近した場合よりも、対象鯨との距離を十分にとること(対象鯨が方向転換した場合に備える)。
 - ・対象鯨から離れる場合は、微速で対象鯨から離れ、十分な距離をとって、段階的に加速すること。
 - ・観察された対象鯨の進行方向や速度から次の浮上地点を予測し、あらかじめ低速で予測地点付近まで船を進めておくこと。
- (8)対象鯨が親子の場合は、可能な限り観察を避け、他群の発見に努めること。
- ・やむを得ず観察する場合は、観察時間を通常より短めにしよう努めること。
 - ・対象鯨との距離を通常より多くとろう努めること。

自主ルール例)

・親子鯨の観察は1時間以内とする(産間味)。

- (9)対象鯨周辺では、過剰な操船を避け、不必要な警笛等の大きな音を発しないこと。
- ・海中に鯨類の鳴音及び疑似音を発してはならない。
 - ・鯨類の行動を錯乱させるような人工音を発してはならない。
- (10)対象鯨への人為的影響を減らすため、1群に多数の船舶が集中することを避け、可能な限り分散できるよう努めること。
- ・それぞれの船舶が多く群を発見できるよう努めること。
 - ・船舶同士で連絡を取りあい、情報共有するように努めること。
 - ・1群に多数の船が集中することがやむを得ない場合は、通常より鯨群からの距離をとる、観察時間を少なくする、他の船舶に観察の機会を譲るなどの配慮を行うこと。

(11) 他の船舶がある場合は、常に他船や鯨の位置関係に気を配り、他の船舶のウォッチングの妨げをしないよう気を付けること。

- ・ウォッチング中の他の船舶を追い越して対象鯨に近づかない。
- ・ウォッチング中の他の船舶の前を横切らない。

自主ルール例)

- ・1 群に対してウォッチングポイントは 3 隻までとし、2 時間を越えてはならない(座間味)。
- ・4 隻以上になった場合は進入禁止水域を 200m 以内とし、1 時間を越えてはならない(座間味)。
- ・対象鯨を最初に発見したボートを先頭に、後続の船はその前のボートを追い越してはならない(那覇)
- ・ウォッチング中の船団に加わる場合は、クジラの進行方向からの侵入を避け、大きく迂回して船団の後方から加わること(那覇)

3. その他

(1) 自主ルールが制定されている海域では、そのルールに従うこと。

- ・座間味) 座間味村各島沿岸 10 マイル以内の海域
- ・小笠原) 小笠原諸島の沿岸 20 マイル以内の海域

(2) 乗客の満足度よりも本指針を可能な限り優先し、場合によっては乗客に指針内容を理解してもらおう努めること。

平成 28 年 11 月 27 日



付録4. 沖縄北部ホエールウォッチング協会で制定されているザトウクジラに接近する際のルール
の模式図（沖縄北部ホエールウォッチング協会 自主ルール参照）。

