



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	小笠原諸島父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息地利用と人為的騒音への応答に関する研究
Author(s)	辻井, 浩希
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第15673号
Issue Date	2023-12-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k15673
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/97068
Type	doctoral thesis
File Information	Koki_Tsujii.pdf



博 士 論 文

小笠原諸島父島列島周辺海域における

ザトウクジラの生息地利用と

人為的騒音への応答に関する研究

(Studies on habitat use characteristics of humpback whales

Megaptera novaeangliae and response to anthropogenic noise

in the Chichijima Islands, Ogasawara Islands, Japan)

北海道大学大学院環境科学院

辻 井 浩 希

令和 5 年 (2023)

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）

氏 名 辻 井 浩 希

学 位 論 文 題 名

小笠原諸島父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息地利用と

人為的騒音への応答に関する研究

(Studies on habitat use characteristics of humpback whales *Megaptera novaeangliae*
and response to anthropogenic noise in the Chichijima Islands, Ogasawara Islands, Japan)

人間活動が盛んな沿岸域を利用する海洋生物種は、人為的な影響を受けやすいと考えられる。特に人為的な海中騒音については、近年、急速に増加していることが報告されており、海洋生物に与える影響が益々問題視されている。中でもヒゲクジラ類は、コミュニケーションのために低周波音を使用しているため、船舶航行等により発生する低周波騒音に対する感度に優れているだけでなく、コミュニケーション音がマスキングされ、その影響が及びやすいと考えられる。ただし、海中騒音による影響は、対象生物の特性や、生活史における行動や周囲の環境に応じて種内や種間でも異なるため、場所ごとに種特有の影響を評価した上で、適切な保全方策が求められる。また、海洋生物の生息地選択や行動パターンは海洋環境や時間周期にも関係する場合が多いため、その保全方策を検討する上で、彼らが自然環境下でもつ生態学的特性を把握することも重要である。

本研究で対象とするザトウクジラ *Megaptera novaeangliae* は世界中の海に広く分布するヒ

ゲクジラ類の一種であり、沿岸域を好んで利用する。夏季は高緯度海域で摂餌を行い、冬季には温暖な低緯度海域で繁殖活動を行う。また、繁殖期には成熟オスがソング (歌) と呼ばれる鳴音を盛んに発することが知られる。東京都小笠原諸島周辺海域は本種の繁殖海域の一つとなっており、その生息地は船舶が往来するエリアと重複するため、人間活動による負の影響も懸念される。そこで本研究では、小笠原諸島に來遊する繁殖期のザトウクジラの保全と人間活動との両立に向け、父島列島周辺海域における本種の生息地利用や行動パターンを把握し、かつ船舶航行に伴う海中騒音による影響を明らかにすることを目的とした。

序論に続く第 2 章では、まず、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地を把握するため、2013 年および 2015–2018 年に取得された船上からの目視観測データを用いた生息適地モデリングにより、その分布傾向と環境要因との関係を定量的に明らかにした。その結果、本海域における本種の分布には、水深、海底傾斜および海岸線からの距離が関係しており、特に水深の影響が大きいことが示された。本種の発見場所はほとんどが水深 200 m 以浅であり、水深が深くなるにつれて生息確率が減少することが予測された。海底傾斜は 15°付近を超えると発見確率が減少し、また、海岸線から 2–3 km 以内における発見確率が高く予測された。父島列島の東西海域における生息確率を比較した結果、西側海域における生息確率は東側海域よりも高く、父島西側の海岸線から 5 km 以内の場所が本種にとって最も生息に適した環境であることが示唆された。この分布傾向の違いには、西側は水深 200 m 以浅の場所が沖合 10 km ほどまで広がっているのに対し、東側では海岸線から 5 km ほど離れると水深が 200 m より深くなるという東西の地形の違いが関係していると考えられた。

第 3 章では、父島沿岸域におけるザトウクジラの歌行動の日周パターンを把握するため、受動的音響観測手法を用いて、歌を発するザトウクジラ (以下、シンガー) の出現周期性を明らかにした。2016–2018 年の冬から春にかけて父島の東西沿岸域に水中音録音装置を設

置し、24 時間連続的な音響観測を行った。西側海域においては、2 カ所に録音装置を設置することで、シンガーの計数も行った。解析の結果、シンガーは2-3月に多く出現し、2月に最盛期を迎えることが示された。また、日の出前と夕方以降にシンガーが多く出現し、日中は少ないことが明らかとなった。加えて西側海域においては、小潮時にシンガーの出現が多くなり、かつ、上げ潮時に多く、下げ潮時に減少したことから、潮汐周期と関係した出現パターンがあることが示された。これらの結果より、本種のオスが日周期や潮汐周期に関連して行動や分布を変化させていることが示唆された。また、観測システムの差異はあるが、西側海域の方が東側海域よりもソングの検出数が多く、第2章で示された生息適地推定の結果と同様に、音響情報からも西側海域における本種の利用が多いことが明らかとなった。

第4章では、定期航路貨客船航行時の発生音に対してザトウクジラのシンガーが示す反応行動を例に、人為的騒音による本種への影響評価を行った。2017年の2-5月に父島西側沿岸域に設置した水中音録音装置により得られた録音データを解析した結果、対象船舶(453 t)の運航時刻にのべ53個体(運航日26個体、運休日27個体)のシンガーが検出された。シンガーの分布を比較すると、運航日においては、航路から500 m以内における検出数が明らかに少ない傾向にあった。さらに、対象船舶の航行により、ソングの検出が一時的に減少することが明らかとなった。一方で、ソングを構成する鳴音の最大・最小周波数や持続時間、受信音圧レベル等のパラメータに関しては、船舶の通過による変化は観察されなかった。また、反応を示したのは、航路から1,200 m以内にいた個体と推定された。それゆえ、貨客船由来の海中騒音に対するザトウクジラのシンガーの行動変化が認められたものの、それは短期的かつ限定的な範囲の影響であることが示唆された。

本研究により、小笠原諸島父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地が初めて定量的に明らかにされ、父島の西側沿岸域が本種にとって最も重要な場所であることが示された。加えて、受動的音響観測手法を用いた歌行動の長期間の連続観測から、本種のオ

スが日周期や潮汐周期に関連して行動や分布を変化させている可能性が示された。これらの知見は、本海域における本種の生息地利用や行動パターンの理解に大きく寄与するものと考えられる。また、本種の保全方策を講じる上で、空間的な考慮だけではなく、時間的な情報も加味する必要性を提案する。さらに本研究では、定期航路貨客船の航行に伴う海中騒音に対するザトウクジラのシンガーの応答を明らかにした。ソングはオスの繁殖戦略に重要な役割を果たしていると考えられるため、本種の個体群や繁殖海域を保全する上で、人為的要因により歌行動が阻害されない環境構築が必要である。今後は、本研究で得られた知見に加え、観光船等の貨客船以外の人為的要因による影響評価もしていくことで、より効果的な保全方策の検討を可能にすることが期待される。またこの成果は、科学的データの不足している、貨客船騒音に対する大型海洋生物の反応行動を調べた貴重な事例であり、海中騒音が海洋生物に与える影響を議論するための基礎的知見となることが期待される。

目次

第1章 序論	1
第2章 父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地推定.....	8
2.1 緒言	8
2.2 材料と方法	9
2.2.1 調査地と目視調査.....	9
2.2.2 環境データ	10
2.2.3 分布モデリング.....	11
2.2.4 モデルの評価と比較.....	13
2.3 結果	14
2.3.1 目視調査結果とザトウクジラの発見環境.....	14
2.3.2 分布モデリングの結果.....	15
2.3.3 GAM と Maxent のモデリング結果の比較.....	15
2.4 考察	16
第3章 父島周辺海域におけるザトウクジラのシンガーの出現周期性の把握.....	32
3.1 緒言	32
3.2 材料と方法	34
3.2.1 音響観測	34
3.2.2 ソングユニットの検出とシンガーの分離.....	35
3.2.3 日出・日没時刻、月齢および潮汐データの取得.....	36
3.2.4 歌活動の日周パターンと潮汐影響の解析.....	37
3.3 結果	37
3.3.1 ザトウクジラのソングの検出の季節性.....	37
3.3.2 歌活動の日周パターン	38

3.3.3 シンガーの出現と潮汐との関係.....	38
3.4 考察	40
第4章 人為的騒音がザトウクジラの歌行動に及ぼす影響評価.....	52
4.1 緒言	52
4.2 材料と方法	54
4.2.1 船舶騒音の音響特性とソングの観測システム.....	54
4.2.2 ソングユニットの検出.....	55
4.2.3 シンガーの位置計測.....	55
4.2.4 解析データの選別.....	56
4.2.5 統計解析	57
4.3 結果	57
4.3.1 シンガーの検出結果.....	57
4.3.2 船舶の有無とシンガーの分布位置.....	58
4.3.3. 船舶の通過によるシンガーの行動変化.....	59
4.4 考察	60
第5章 総合考察	76
5.1 父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息地利用	76
5.2 定期航路貨客船騒音がザトウクジラに与える影響.....	78
5.3 ザトウクジラの保全と人間活動との両立に向けて	80
5.4 海洋の騒音問題への貢献と今後の課題.....	82
謝辞	84
引用文献	86
付録 (Appendix)	105

第1章 序論

海洋には、既知のものだけでも約 23 万種にのぼる生物が生息しており (Fujikura *et al.*, 2010)、私たち人類は、その多様な生物とそれらを取り巻く環境から成る海洋生態系から様々な恩恵を受けている。生物多様性や生態系から得られる恩恵は「生態系サービス」と呼ばれ、食料や医薬品原料などの「供給サービス」、気候や水量などに影響を与える「調整サービス」、信仰や教育、レクリエーション機会などを提供する「文化サービス」、水や栄養塩の輸送・循環など、上記のサービスを支える土台となる「基盤サービス」が含まれる (Millennium Ecosystem Assessment, 2005)。このように、人類が健全で豊かな生活を営む上で、海洋の生物多様性は大きな役割を果たしている。

海洋の中でも、沿岸域は生産性が高く、生物資源が豊富であるため、漁業のような生物資源そのものの直接的な利用の他、レクリエーション活動などの間接的な利用も盛んに行われるなど、多くの生態系サービスが提供される場所である。一方で、人間活動が盛んであることによって、沿岸域を生活の一部として利用する海洋生物種は人為的な影響を受けやすい。例えば、沿岸部の開発利用は底生生物や魚類群集構造の変化や海棲哺乳類の生息地利用の変化を引き起こす (Seitz *et al.*, 2006; Bilkovic and Roggero, 2008; Piwetz *et al.*, 2021)。レクリエーションダイビングはサンゴ礁生態系に悪影響を及ぼすことがあり (Hasler and Ott, 2008)、野生動物観光が観察対象種の行動や代謝量などの変化をもたらすことなども報告されている (Barnett *et al.*, 2016; Heiler *et al.*, 2016; Fiori *et al.*, 2019; Shawky *et al.*, 2020)。また、船舶が海面を航行することによる海洋生物との衝突や (Stone and Yoshinaga, 2000; Jensen and Silber, 2003; Owen *et al.*, 2012; Monzón-Argüello *et al.*, 2018)、人間活動により生じる海中騒音が魚類や海棲哺乳類の音響コミュニケーションの阻害、発声行動や遊泳行動の変化をもたらすことも報告されている (Lesage *et al.*, 1999; Moore and Clarke, 2002; Buckstaff, 2004; Codarin *et al.*, 2009)。生物多様性の減少は、海洋のもつ生態系サービスや機能を低下させることから (Worm *et al.*, 2006)、人類が持続的に沿岸域を利用し、生態系サービスを享受していく上

で、人間活動と生物多様性の保全の両立は重要な課題と言える。

海洋の生物多様性の保全と持続可能な利用の推進に向けた施策として、我が国では、2016 年 4 月に環境省によって「生物多様性の観点から重要度の高い海域 (Ecologically or Biologically Significant marine Area: EBSA)」が公表された (環境省 a: <https://www.env.go.jp/nature/biodic/kaiyo-hozen/kaiiki/index.html>)。EBSA には、全国の沿岸域のうち 270 カ所が抽出されており、その他にも、20 カ所の沖合表層域と 31 カ所の沖合海底域が選定されている。また、2022 年に開催された生物多様性条約第 15 回締約国会議 (COP15)において、2030 年までに陸域と海域の 30%以上を保全・保護するという目標 (30by30 目標)が採択され (環境省 b: https://www.env.go.jp/press/press_00995.html)、我が国においても、2023 年 3 月に閣議決定された「生物多様性国家戦略 2023–2030」にて、30by30 目標が掲げられている (環境省 c: https://www.env.go.jp/press/press_01379.html)。30by30 目標の達成に向けて、海洋保護区設定の検討・管理や保護地域以外で生物多様性保全に資する地域 (Other Effective area-based Conservation Measures: OECM) の認定には、EBSA が活用されることが期待される。しかしながら、例えば、海棲哺乳類において、絶滅リスクの高い種のほとんどは沿岸域や外洋の生産性の高い場所に出現するものの、世界における現在の海洋保護区は、そうした重要エリアとほとんど重なっていないことが明らかとなっている (Davidson *et al.*, 2012)。このような不一致が生じないように、海洋保護区の設定の際には、保護対象となるエリアが適切に特定される必要がある。また、人間活動との両立を図るためには、該当エリアにおける人為的な影響のリスク評価も必要である。

日本列島から約 1,000 km 南方に位置する小笠原諸島周辺の沿岸域の一部は、我が国の生物多様性を保全する上で重要度の高い海域として EBSA にも抽出されている。また、海洋島として隔離された小笠原諸島の陸域には多くの固有動植物が生息しており、かつ進化の過程がわかる貴重な証拠が残る場所としての価値が高く評価され、2011 年 6 月に世界自然遺産地域に登録されている。この世界自然遺産地域には、小笠原諸島周辺の一部の海域し

が含まれていないが、本海域には数多くの鯨類が生息しており、これまでに 20 種類以上の鯨類が確認されている (森, 2004; Tsujii *et al.*, 2023)。これは、現在、世界中で確認されている 94 種のうち (Committee on Taxonomy, 2023)、4 分の 1 ほどにあたる。その中でも、小笠原海域を代表する鯨類の一つであるザトウクジラ (*Megaptera novaeangliae*)は、毎年、冬から春にかけて繁殖のために本海域に來遊することで知られる (Darling and Mori, 1993; Mori *et al.*, 1998)。

ザトウクジラは、世界中の海に広く分布し、特に沿岸域を好んで利用するヒゲクジラ類の一種である (Clapham, 2000)。夏季は餌生物の豊富な高緯度海域で摂餌を行い、冬季には摂餌をほとんど行わず、温暖な低緯度海域で交尾や出産、子育てといった繁殖活動を行うという生活史をもつ (Clapham, 2000)。北太平洋に生息する個体群に関しては、ロシア沿岸やベーリング海、アラスカやブリティッシュコロンビアなどを摂餌海域として利用し、メキシコ、中央アメリカ、ハワイ、日本、フィリピンおよびマリアナ諸島を繁殖海域としていることが知られている (e.g., Calambokidis *et al.*, 2008; Hill *et al.*, 2020)。また、本種は個体ごとに尾ビレ腹面の白黒模様や後縁の形状が異なり、生後 3 年頃からはその特徴がほとんど変化しないことから (Carlson *et al.*, 1990)、尾ビレの腹面を自然標識として利用した個体識別調査が広く世界的に行われている (e.g., Calambokidis *et al.*, 2008)。日本においても、冬季の集合海域として知られていた小笠原諸島と沖縄周辺海域においては、1980 年代末から個体識別調査が実施されている (Darling and Mori, 1993)。北太平洋においては、これまでに行われた個体識別調査や遺伝子研究の結果から、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、少なくとも計 4 系群が存在すると考えられており、西部北太平洋系群はさらに 2 つに分けられる可能性も示唆されている (Calambokidis *et al.*, 2001, 2008; Baker *et al.*, 2013; Kobayashi *et al.*, 2022)。日本を含むアジア周辺を繁殖海域とするグループは、このうちの西部北太平洋系群として位置づけられている。

本種は沿岸性であることに加え、他種に比べて遊泳速度が遅く、捕獲が容易なことから、

近代捕鯨が始まった 19 世紀後半から 1966 年までは捕獲対象とされていた (Gambell, 1976; Johnson and Wolman, 1984)。北太平洋における本種の資源量は、1905 年以前は約 15,000 頭と推定されているが (Rice, 1978)、捕獲停止時にはその約 10 分の 1 となる約 1,200–1,400 頭まで減少したと考えられている (Gambell, 1976; Johnson and Wolman, 1984)。捕獲停止以降は、本種の資源量が回復していることが報告されており (Calambokidis *et al.*, 2008)、2000 年代初頭には北太平洋全体で約 21,800 頭が生息していると推定されている (Barlow *et al.*, 2011)。近年では、日本の八丈島近海でも冬季に本種が頻繁に確認されるようになっており、こうした分布域の拡大の可能性の一つとして本種の個体数増加が考えられている (Katsumata *et al.*, 2021)。本種の個体数が増加傾向にある現在において、本種と人間との遭遇機会も増えると予想され、沿岸域における人間活動との共存のための保全方策の検討がより一層必要であると考えられる。なおかつ、日本を含む西部北太平洋系群においては、科学的な情報の不足から、現在でも絶滅危惧の状況にあるとみなされており (NOAA, 2016)、生態学的な知見の拡充も求められている。

小笠原海域においても、1940 年代までは本種の捕獲が行われていたが (Nishiwaki, 1959)、1988 年以降はホエールウォッチングの対象種として観光利用されている (Ichiki, 2003)。本種の来遊は 12 月頃から 5 月頃にかけてであり、この間、ブリーチングなどの海面での行動を見ることができるほか、母仔群や、エスコートと呼ばれる母仔群に寄り添うように泳ぐオス个体などの社会行動を観察することや、ハイドロフォンを用いることで「ソング (歌)」と呼ばれる長時間にわたる複雑な鳴音 (Payne and McVay, 1971; Winn and Winn, 1978; Tyack, 1981) を聞くことが可能である。ソングを発する个体はシンガーと呼ばれ、成熟オスと一部の未成熟オスが発することが他海域での研究から推察されている (Herman *et al.*, 2013)。ソングは摂餌期の途中や回遊途中にも確認されているが (e.g., Clark and Clapham, 2004; Stimpert *et al.*, 2012; Ryan *et al.*, 2019)、繁殖期に最も盛んに発せられることから、オスの交尾戦略に重要な役割を果たしていると考えられている (Tyack, 1981; Herman, 2017)。

冬期の観光産業を支える主要な資源となっている本種であるが、上述のように繁殖期という生活史上の重要な時期を小笠原海域で過ごしていることから、その生態に与える影響への配慮や生息環境の保全のため、クジラとの接近可能距離を定めたホエールウォッチングの自主ルールが設けられている (Ichiki, 2003)。しかしながら、その生息地は人間活動の場と重複するため、観光利用による影響に限らず、貨客船や小型船舶などを発生源とする海中騒音による影響や船舶との衝突など、人間の海面利用による本種に対する様々な負の影響が起こりうる可能性がある。特に小笠原諸島の玄関口となっている父島の西側には主要な港があり、小笠原と本土を結ぶ定期航路貨客船や、父島とその南に位置する母島とを結ぶ定期航路貨客船が出入りする。また、観光船や漁船、プレジャーボートなどの航行も盛んである。ゆえに、ザトウクジラにとって、父島の西側沿岸域は小笠原諸島の中でも人間活動の影響にさらされる可能性が高い場所と言える。したがって、小笠原諸島において、本種の保全と人間活動との両立のための保全方策を検討する上で、本種が父島列島周辺海域をどのように利用しているのか、また、船舶航行によりどのような影響を受けているのかを評価することは重要である。特に繁殖海域におけるザトウクジラへの人間活動の影響を評価する上でも、歌行動は重要な指標として着目されている。

ここ数十年において、海底資源探査や海運業、洋上風力発電などの発展に伴い、人為的な海中騒音が急速に増加していることが報告されており (Andrew *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2006; Hildebrand, 2009)、海洋生物への影響が益々問題視されている。2014 年には、水中騒音による海洋生物への影響に対処すべく、国際海事機関 (International Maritime Organization; IMO) が商船からの水中騒音低減のための非強制ガイドラインを承認した (IMO, 2014)。こうした国際的な動きを受け、日本においても、2021 年に特定非営利活動法人海洋音響学会により「海中音の計測手法・評価手法のガイダンス」(海洋音響学会, 2021) が発行されるなど、様々な生物種への海中騒音の影響評価のための対応が進められている。人為的騒音による魚類や海棲哺乳類などに対する影響が世界的に懸念される中、とりわけ鯨類は、互い

のコミュニケーションや周囲の環境把握、餌の探索に音を駆使しているため (Au, 1993; Tyack and Clark, 2000)、その影響が及びやすい。また、鯨類の中でもハクジラ類とヒゲクジラ類では使用する音の周波数帯が異なり (Mellinger *et al.*, 2007)、資源探査や船舶航行、洋上風力発電により発生する低周波音への感度はヒゲクジラ類の方が優れていると考えられる (Slabbekoorn *et al.*, 2010)。そのため、音声信号を盛んに活用する繁殖期のザトウクジラへの影響も大いに懸念される。加えて、海中騒音による影響は、対象生物のもつ性質や周囲の環境に応じて種内でも種間でも異なるため、場所ごとに種特有の影響を評価した上で、適切な保全方策が求められる。

野生生物への人為的な影響についての議論や保全戦略を講じる上で、彼らが自然環境下でもつ生態学的特性を把握することも重要である。多くの場合、海洋生物の生息地選択や行動パターンには、水温や水深といった物理環境や餌生物環境が密接に関係している (e.g., Perry, 2005; Friedlaender *et al.*, 2006; Davoren, 2013; Arrowsmith *et al.*, 2021; Gallagher *et al.*, 2021; Furumaki *et al.*, 2023)。また、季節周期や日周期に応じて、その分布や行動に変化が見られることもある (e.g., Ribeiro *et al.*, 2006; Aoki *et al.*, 2007; Chapman *et al.*, 2007; Schaffeld *et al.*, 2016)。さらには、魚類や鯨類、海牛類や鰐脚類など、浅海域に生息する多くの海洋生物の行動には、時間周期に加えて潮汐周期が関係していることも知られている (Zamon, 2001; Mendes *et al.*, 2002; Morrison *et al.*, 2002; Johnston *et al.*, 2005; Ichikawa *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*, 2006; Akamatsu *et al.*, 2010; Takemura *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2018)。

野生下における鯨類の分布や行動観察の手法として、従来、船上や陸上、上空からの目視観測が用いられてきた。しかしながら、目視観測では対象動物を直接観察するため、暗い時間帯や、悪天候や海況不良時、動物が潜水中である場合には観察ができないことなど、水中生活を行う鯨類の連続的かつ長期的な観測には難点がある。そこで近年、受動的音響観測手法を用いた、鯨類をはじめとした海棲哺乳類の生態把握が広く行われている。海棲哺乳類が発する鳴音は、周波数、持続時間、音源音圧レベルなどの特性が種によって異な

る (Mellinger *et al.*, 2007)。そのため、設置型のハイドロフォンシステムを用いることで、夜間や悪天候時も含めて対象種の存在を長時間連続的に観察することができる (e.g., Munger *et al.*, 2012; Cerchio *et al.*, 2014)。また、複数のハイドロフォンを用いることで、鳴音を発している個体を区別し、それらの位置を特定することも可能である (Van Parijs *et al.*, 2009; Stanistreet *et al.*, 2013)。さらに、目視観測のように常に調査員が現場で観測を行う必要がないという利点がある。ゆえに、受動的音響観測は、鳴音を発しない動物や個体には適用できないという制限があるが、頻繁に鳴音を発する個体の観察には非常に適した観測手法である。繁殖期のザトウクジラに関しても、オスに限定したものではあるが、受動的音響観測手法を用いることで昼夜の行動観察が可能となる。

以上の背景から、本研究では、小笠原諸島に來遊する繁殖期のザトウクジラの保全と人間活動との両立に向け、父島列島周辺海域における本種の生息地利用や行動パターンを把握し、かつ船舶航行に伴う海中騒音による影響を明らかにすることを目的とした。

序論に続く第 2 章では、まず、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地を把握するため、船上からの目視観測データを用いた生息適地モデリングにより、ザトウクジラの分布傾向と環境要因との関係を定量的に明らかにし、ハビタットモデルの作成を行った。第 3 章では、父島沿岸域におけるザトウクジラのシンガーの出現傾向を明らかにするため、受動的音響観測手法を用いて、ザトウクジラの歌行動の日周パターンを把握し、さらに、潮汐周期との関係性を調べた。第 4 章では、定期航路貨客船航行時の発生音に対してザトウクジラのシンガーが示す反応行動を例に、人為的騒音による本種への影響評価を行った。第 5 章では、総合考察として、本研究で明らかにした父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地と日周行動を基に、ザトウクジラがどのように父島列島周辺を利用しているかを考察した。また、船舶騒音への反応行動も踏まえて、同海域におけるザトウクジラの保全と人間活動との両立に向けた議論を行った。

第2章 父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地推定

2.1 緒言

小笠原群島父島列島周辺の沿岸域は、EBSA にも抽出される我が国の生物多様性を保全していく上で重要度の高い海域であり、将来にわたって人々が豊かな生態系サービスを享受していく上でも、そこに生息する海洋生物とその生息環境の保全施策が効果的に進められることが望まれる。ザトウクジラは小笠原海域を代表する大型海洋生物の一つであり、毎年、冬から春にかけて繁殖のために本海域に来遊することで知られる (Darling and Mori, 1993; Mori *et al.*, 1998)。個体識別データを用いた近年の研究から、日本周辺海域を利用する個体は、小笠原や沖縄、奄美といった国内の各繁殖海域間で交流はあるものの、それぞれの海域に対して高い回帰性を有していることが明らかとなってきた (Kobayashi *et al.*, 2022)。そのため、小笠原海域に来遊する個体にとって、その生活史の中で本海域がもつ重要度は非常に高い。一方で、本海域における本種の保全の取り組みとして、クジラへの接近距離などを定めたホエールウォッチングの際の自主ルールが設けられているが (Ichiki, 2003)、ハワイ周辺海域における「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」(NOAA: <https://hawaiihumpbackwhale.noaa.gov/about/maps.html>)に代表されるような、本種の保全を目的とした海洋保護区の設定などは行われていない。小笠原海域における本種の保全と観光資源としての持続的な利用のためには、継続した自主ルールの運用はもちろんのこと、本種の生息確率の高い場所を重点的に保全するといった方策も検討していく必要がある。そのためには、本種の分布範囲や生息適地に関する詳細な情報が求められる。

繁殖海域において、本種は一般的に浅海域に分布することが知られている (e.g., Herman and Antinof, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Acebes *et al.*, 2007; Rasmussen *et al.*, 2012; Kobayashi *et al.*, 2016; Oña *et al.*, 2017; Hill *et al.*, 2020)。小笠原海域の中でも、特にホエールウォッチングが盛んに行われている父島列島周辺海域においては、1990 年代に実施された洋上調査や

陸上からの目視調査の結果から、200 m 以浅の沿岸域にザトウクジラが多く分布していることが明らかになっている (森, 1994; Mori *et al.*, 1998)。しかしながら、父島では港が西側に開口していることや、陸上からの目視観測で探索できる範囲が父島列島の西側のみに限られることから、調査努力量が西側の沿岸部に集中しており (Figure 2-1)、沖合海域や父島列島の東側における情報が不足している (森, 1994; Mori *et al.*, 1998)。そのため、父島列島周辺海域全体におけるザトウクジラの生息適地については、これまで定量的に明らかにされてこなかった。

海洋生物の分布を定量化するための手法として、生息適地モデリングが盛んに用いられている (Melo-Merino *et al.*, 2020)。生息適地モデリングでは、統計学的な手法を用いて生物種の分布情報と環境要因を関連づけることで、対象種の生息可能性を定量的に予測することが可能である (Guisan and Zimmermann, 2000)。鯨類の分布は、水温、水深、海底傾斜などの物理環境や餌生物環境に大きく依存する傾向にあるため (e.g., Friedlaender *et al.*, 2006; Rasmussen *et al.*, 2007; Anderwald *et al.*, 2012; Thorne *et al.*, 2012; Tepsich *et al.*, 2014; Kanaji *et al.*, 2015)、その分布予測や生息地選択のメカニズムを理解する上で強力な手法として活用されている (Redfern *et al.*, 2006)。

そこで本研究では、生息適地モデリング手法を用いて、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地を定量的に把握することを目的とした。船上からの目視観測により得られた 5 年分のデータから、沖合や東側海域を含んだ父島列島周辺海域における本種の空間分布パターンと環境要因との関係を調べ、ハビタットモデルの作成を行った。

2.2 材料と方法

2.2.1 調査地と目視調査

2013 年および 2015 年から 2018 年の 1 月下旬に各年 1 日ずつ、一般社団法人小笠原ホエールウォッチング協会により実施された小笠原群島父島列島周辺海域における鯨類目視調

査のデータを使用した (Table 2-1)。本海域におけるザトウクジラの来遊最盛期は2月頃であることが知られており (Mori *et al.*, 1998)、1月下旬は本種の来遊数が増加途中の時期にあたる。本調査では、地元の観光事業者や漁業従事者の所有する小型船舶を一度に複数隻用い、ライントランセクト方式による探索が行われた (Figure 2-2)。調査中に鯨類の発見があった場合は、発見時刻、発見距離、角度、緯度経度、種名および個体数が記録された。本解析では、計5年の調査データからザトウクジラの発見記録のみを使用した。また、本調査では群れを構成する個体の性別や仔クジラの有無は記録されていないため、群構成による区別を行わずに解析を行った。なお、調査時の海況に関しては、2018年の調査日のみビューフォート風力階級が4以上を記録することがあったが、その他の調査日の風力階級は3以下であった。

本調査におけるザトウクジラの平均推定発見距離は、観察者から1.1 km (70.63%が1.0 km以内)であった (Figure 2-3)。そのため、調査海域を2 kmのグリッドに区切り、ザトウクジラの発見が1群以上あったグリッドセルを在データ、探索を行ったが発見の無かったグリッドセルを不在データとして扱った。これらの処理は、QGIS version 3.24.3 (QGIS Development Team, 2022)を用いて行った。

2.2.2 環境データ

ザトウクジラの分布に影響する要因を推定するための環境データとして、水深 (m)、海底傾斜 (°)、海岸線からの距離 (km)および200 m等深線からの距離 (km)を使用した (Figure 2-4)。なお、小笠原諸島周辺海域では基本的に摂餌を行わないことが示唆されており、冬季の分布は餌生物に依存しないと考えられていることから (森, 1994)、環境データとして餌生物情報は用いなかった。水深データは、日本水路協会が提供する海底地形デジタルデータ M7023 を用いた。本データはメッシュデータではないため、GMT version 5.4.3 (Wessel *et al.*, 2013)の `surface` コマンドを使用して補間を行い、1秒メッシュのデータとした。その後、

QGIS を用いて 2 km のグリッドセルごとに平均値を算出し、そのグリッドセルにおける値とした。海底傾斜データは、GMT を用いて M7023 データから作成した。水深データと同様に、2 km のグリッドセルごとに平均値を算出し、そのグリッドセルの値とした。海岸線からの距離の算出には、国土数値情報の行政区域データ (https://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-N03-v3_0.html#prefecture13)を使用した。10 m メッシュごとの海岸線からの距離を算出した後、2 km のグリッドセルごとに平均値を求め、そのグリッドセルの値とした。200 m 等深線からの距離については、各グリッドセルの重心点から計測した 200 m 等深線までの最短距離を使用した。これらのデータ処理についても、QGIS を使用した。

2.2.3 分布モデリング

本研究では、まず、一般化加法モデル (Generalized Additive Model: GAM)を用いて、ザトウクジラの生息適地推定を行った。GAMは在データと不在データを用いて生息確率を予測する回帰型手法の一つであり、生息適地モデリングの中でも一般的に使用されている (Melo-Merino *et al.*, 2020)。しかし、鯨類の目視調査データにおいては、潜水中の動物は見つけられないことや観察者の経験に依存する見逃しが生じる場合がある。そのため、在・不在データを用いる場合は、偽の不在データに基づいて対象動物の不在を過大評価してしまうという懸念もある (Kanaji *et al.*, 2015)。そこで、在データのみで生息確率を予測することが可能な機械学習型の手法である最大エントロピーモデル (Maximum Entropy Model: Maxent; Phillips *et al.*, 2006)による予測も行った。先行研究では、これら両モデルの予測結果に類似点や相違点が生じることも示されていることから (Fiedler *et al.*, 2018)、両モデルにより推定された生息適地マップを比較することとした。

GAM モデルの構築には、在データと不在データのそれぞれをランダムに 5 分割したうちの 80%を学習用データとして使用した。応答変数を航走したグリッドセルにおけるザトウ

クジラの在・不在情報に、説明変数を水深、海底傾斜、海岸線からの距離および 200 m 等深線からの距離として、二項分布を仮定した GAM を構築した。その際、統計解析ソフト R version 4.2.0 (R Core Team, 2022) および mgcv パッケージ (Wood, 2017) を使用した。また、本種の分布に影響する環境要因を調べるため、MuMIn パッケージ (Barton, 2022) を用いてすべての説明変数の組み合わせのモデルを作成し、赤池情報量基準 (Akaike's Information Criterion: AIC; Akaike, 1974) に基づいたモデル選択を行った。ベストモデルは、AIC が最小となる説明変数の組み合わせとした。なお、説明変数間の相関係数が 0.8 以上の場合は、それらの変数を同時にモデルに含めないようにした (Menard, 2002)。また、説明変数間の多重共線性の問題を調べるため、usdm パッケージ (Naimi, 2014) を用いて各変数の分散拡大係数 (Variance Inflation Factor: VIF; Marquardt, 1970) を算出したところ、すべての変数の VIF 値が 5 を下回っており (最大 = 4.18)、多重共線性に問題はないと判断した (Akinwande *et al.*, 2015)。生息確率予測にあたっては、ベストモデルとして選択された説明変数の組み合わせを使用した。それぞれランダムに 5 分割された在データと不在データのうち 80% を学習用データとして構築したベストモデルを全グリッドセルの環境データに適用し、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息確率の空間分布を推定した。この計算を分割したデータの計 5 通りの組み合わせで繰り返し行うことで、平均値を計算し、QGIS を用いて結果を地図化した。

Maxent の解析には、Maxent version 3.4.0 (Phillips *et al.*, 2006) を使用した。ザトウクジラの発見があった座標を応答変数、GAM によりベストモデルに選ばれた組み合わせの環境要因を説明変数として Maxent モデルの構築を行った。モデリングにあたっては、5 回の分割サンプリングによる交差検証を採用した。計算結果の変換方法には、Cloglog を用いた (Phillips *et al.*, 2017)。また、各環境要因について、算出された相対的なモデルへの寄与率 (percent contribution) を算出した。GAM と同様、推定されたモデルを全グリッドの環境データに適用し、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息確率の空間分布を推定した。

2.2.4 モデルの評価と比較

GAM と Maxent で推定したザトウクジラの生息適地モデルについて性能評価を行った。GAM については、モデル構築の際に 5 分割したうちの 80%を学習用データ、20%を評価用データとする 5 分割交差検証法を用いた。Maxent については、ソフトウェアでの解析時に設定した 5 分割交差検証法を使用した。両モデルについて、R の ROCR パッケージ (Sing *et al.*, 2005)を用いて、ROC (Receiver Operating Characteristic)解析を行い、実行回ごとに ROC 曲線の下側面積 (Area Under the Curve: AUC; Fielding and Bell, 1997)、感度 (sensitivity)および特異度 (specificity)を算出した。AUC は 0 から 1 の値をとり、0.5 に近いほどランダムに近く、1 に近いほどモデルとしての精度が良いことを示す。また、Swets (1988)では、AUC が 0.7 以上であれば、実用的な推定精度であるとされている。感度は在データを正しく在と予測できた割合を示し、特異度は不在データを正しく不在と予測できた割合を示す (Liu *et al.*, 2005)。また、感度と特異度の和が最大となる値を閾値とし (Liu *et al.*, 2005)、閾値における TSS (True Skill Statistic; Allouche *et al.*, 2006)を計算した。TSS は、感度と特異度を用いた下記の計算式から算出される指標である。

$$\text{TSS} = \text{感度 (sensitivity)} + \text{特異度 (specificity)} - 1$$

TSS は-1 から 1 の値をとり、0.4 より大きく 0.6 以下だと適度な予測精度、0.6 より大きいと優れた予測精度を示すとされている (Landis and Koch, 1977; Allouche *et al.*, 2006)。なお、最終的には、5 つのデータセットにおける AUC および TSS の平均値を算出し、モデル間で比較した。

2.3 結果

2.3.1 目視調査結果とザトウクジラの発見環境

計 5 年の調査において発見されたザトウクジラは、のべ 160 群 234 頭であった (Table 2-1)。ザトウクジラは、父島列島の西側で多く発見され、東側での発見は少なかった。また、列島間でも確認されたが、父島列島の北側や南西沖での確認が多く、南東沖での確認は少なかった (Figure 2-4)。2 km メッシュで分けた計 406 個のグリッドセルのうち、ザトウクジラの発見があったグリッドセルは 88 個、探索を行ったがザトウクジラの発見がなかったグリッドセルは 283 個、航跡から外れたグリッドセルは 35 個であった。探索を行ったグリッドセルと、ザトウクジラの発見のあったグリッドセルの環境データの頻度分布を Figure 2-5 に示した。航走エリアの水深は 1,600 m までが含まれており、200 m 付近の頻度が最も多かった (Figure 2-5a)。また、海底傾斜は 20° 付近までが含まれていたが、緩やかな 1° 以内の頻度が最も多かった (Figure 2-5b)。海岸線からの距離については、約 20 km までが含まれており (Figure 2-5c)、200 m 等深線からの距離については、15 km までが含まれていた (Figure 2-5d)。

ザトウクジラの発見があったグリッドセルの水深分布は、200 m 以浅がほとんどを占めていた。また、在グリッドセルには、水深 200 m から 600 m 付近も含まれていた (Figure 2-5a)。海底傾斜については、ほとんどの発見が 10° 以下の環境であり、特に 1° 以下が多かった (Figure 2-5b)。海岸線からの距離に関しては、6 km 以内のグリッドセルが多くを占めており、特に 2-3 km の頻度が高かった。一方で、水深や海底傾斜ほど偏った分布ではなく、沖合域や列島間などの 10 km 以上離れた場所でも確認された (Figure 2-4, 2-5c)。また、父島列島の東西で比較すると、西側では海岸線から 5 km 以上離れたところでもザトウクジラが確認されたのに対し、東側では 5 km 以上離れたところではほとんど確認されなかった (Figure 2-4)。200 m 等深線からの距離については、11 km 以内で確認され、5 km 以内の場所が多かった (Figure 2-5d)。

2.3.2 分布モデリングの結果

GAMにおけるAICを用いた変数選択の結果、水深、海底傾斜、海岸線からの距離を説明変数としたモデルがベストモデルに選ばれた (Table 2-2)。ベストモデルを用いた予測の結果、ザトウクジラの発見確率は水深が深くなるに従い減少する傾向にあった ($p < 0.01$, Figure 2-6a)。また、海底傾斜が15°付近を超えると発見確率が減少することが予測された ($p < 0.01$, Figure 2-6b)。海岸線からの距離については、海岸線から2–3 kmで発見が多く、7 km付近や12 km付近でも発見が増えることが予測された ($p < 0.01$, Figure 2-6c)。また、Maxent解析において、作成したモデルへの各環境要因の寄与率は、水深が84.4%、海底傾斜が7.4%および海岸線からの距離が8.2%と算出された。

2.3.3 GAMとMaxentのモデリング結果の比較

GAMとMaxentにより予測された生息適地マップを比較したところ、GAMの方がMaxentよりも全体的に生息確率が低く推定された。場所ごとの予測傾向は類似しており、どちらのモデルでも父島の真西5 km以内の生息確率が最も高く推定された (Figure 2-7)。父島列島の東西を比較すると、西側には生息適地が広く存在するのに対し、東側では生息適地が少ないという結果となった。また、列島間においても生息に適した場所があることが示されたが、父島列島の南東沖については生息確率が非常に低く推定された。

両モデルの性能については、AUCはGAMおよびMaxentにおいて、それぞれ 0.776 ± 0.041 (mean $\pm$ SD) および 0.707 ± 0.052 であった (Table 2-3)。TSSは、それぞれ 0.548 ± 0.045 および 0.406 ± 0.082 であった (Table 2-3)。AUC、TSSともにGAMの方が高いという結果となった。

2.4 考察

本研究では、小笠原諸島父島列島周辺海域におけるザトウクジラの空間分布と環境要因との関係を生息適地モデリングにより定量的に明らかにすることを目的とした。本海域におけるザトウクジラの分布には、水深、海底傾斜および海岸線からの距離が関係しており、特に水深の影響が大きいことが示された。また、父島列島周辺海域の西側における生息確率は東側よりも高く、父島西側の海岸線から 5 km 以内の場所が、本種にとって最も生息に適した環境であることが示唆された。

父島列島周辺海域におけるザトウクジラの発見場所はほとんどが水深 200 m 以浅であり、深い場所で確認された個体の発見位置も陸棚部分に近い場所であった。また、GAM の結果から、水深が深くなるにつれて生息確率が減少することが示された。他の繁殖海域において、ザトウクジラは浅海域に分布することが報告されており (e.g., Herman and Antinaja, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Acebes *et al.*, 2007; Rasmussen *et al.*, 2012; Kobayashi *et al.*, 2016; Oña *et al.*, 2017; Hill *et al.*, 2020)、小笠原海域においても、過去の研究により 200 m 以浅の海域に分布が集中していることが明らかになっている (森, 1994; Mori *et al.*, 1998)。しかしながら、これまでの調査では、父島列島周辺の探索範囲自体が西側沿岸域の 200 m 以浅の海域に集中しており、沖合や東側の情報が不足していた (森, 1994; Mori *et al.*, 1998)。本研究では、水深の深い沖合域や列島の東側を含んだより広範な目視調査のデータを用いた解析により、本種が浅海域を好んで利用することを改めて確認することができた。

本研究では、海底傾斜と海岸線からの距離もザトウクジラの分布に影響していることが示唆された。本調査において、ザトウクジラが発見があったグリッドセルは、海底傾斜がなだらかな場所が主であった。本種の発見は水深が浅い場所がほとんどであることから、本種が傾斜のなだらかな水深の浅い地形が広がっている陸棚部分を好んで利用することを示していると考えられる。海岸線からの距離が有意に影響していたことについては、基本的に海岸線からの距離が離れるほど水深が深くなることを反映していると考えられる。

GAM では、海岸線から 2–3 km 以内におけるザトウクジラの発見確率が高く予測され、Mori *et al.* (1998)でも、西側では海岸線から 3 km 付近に本種が密に分布することが報告されている。そのため、多くのザトウクジラは水深が浅い沿岸付近を選択していると考えられる。一方で、海岸線から離れた場所でも発見確率が高くなることが示された。これは、小笠原群島の列島間における発見を反映していると考えられる。本種は、父島列島の北方に位置する聳島列島や南方に位置する母島列島周辺も利用することから、列島間で発見される個体は移動中であると推察されている (森, 1994)。過去の個体識別調査の結果では、同一シーズン内に列島間を繰り返し移動する個体が確認されていることから、本種は小笠原群島を一連の生活範囲として利用していることが示唆されている (Mori *et al.*, 1998)。また、その中でも、父島列島周辺海域における本種の滞留性には性差があり、仔連れメスは連続して滞留するのに対し、オスは連続して留まらずに移動性が高いことが推察されている (森, 1994)。父島列島と母島列島の間において、父島南東部の水深の深い海域における生息確率が非常に低く推定されたことは、本種が列島間を移動する際にも水深の浅い場所を選択していることを示していると考えられる。

父島の東西で比較した結果、本種の分布傾向が異なっていた。西側では海岸線から 5 km 以上離れた場所でも本種が確認されたのに対し、東側では海岸線から 5 km 以上離れた場所ではほとんど確認されなかった (Figure 2-4)。分布予測の結果からも、西側には生息適地が広く存在するのに対し、東側では生息適地が少なく、特に父島の西側 5 km 以内の場所が重要な場所であることが示唆された。この分布傾向の違いには、西側は水深 200 m 以浅の場所が沖合 10 km ほどまで広がっているのに対し、東側では海岸線から 5 km ほど離れると水深が 200 m より深くなるという、東西の地形の違いが関係していると考えられる (Figure 2-4)。そのため、父島列島周辺におけるザトウクジラの分布には、海岸線からの距離よりも、浅海域部分の面積が大きく関係していると推察される。Maxent の結果においても、海底傾斜と海岸線からの距離の寄与率がどちらも 10%以下と低い値であったことは、小笠原海域

における本種の生息地選択が水深に強く規定されていることを支持するだろう。なお、200 m 等深線からの距離については、ベストモデルにも選ばれなかったため、父島列島周辺におけるザトウクジラの分布に影響を与える要因ではないと考えられる。

在・不在データと在のみデータを使用した 2 つのモデルの評価を行った結果、Maxent よりも GAM の方が高精度な生息適地推定が可能であることが示された。本研究で使用した目視データは、ザトウクジラの分布確率が低い水深の深い場所も含めて体系的にサンプリングされたものであることから、信頼のおける不在データも用いることによって、GAM における予測精度が高く評価されたと考えられる。推定された生息確率を比較すると、GAM の方が Maxent よりも全体的に低い傾向にあった。在・不在データでの推定では、実際には生息しているが、見逃しなどにより不在と判断された偽の不在データも含まれる場合もあるため、動物の不在を過大評価してしまう可能性があることが理由として考えられる。逆に、在データのみを用いたモデルでは、生息適地をより広範囲に推定している可能性がある。両モデル間の予測結果には差が生じたものの、重要エリアの推定傾向は類似しており、どちらのモデルも実用的な精度 ($AUC > 0.70$) を示していたため、両モデルともザトウクジラの空間分布パターンを十分予測できていると考えられる。近年の市民科学の発展とともに、地域住民やホエールウォッチングへの参加者から得られる発見情報を研究に活用する機会が増加していくことが想定されることから (e.g., Derville *et al.*, 2018; Fernandez *et al.*, 2018; Natoli *et al.*, 2022)、在情報のみでも実用的で堅牢な解析ができる Maxent による推定も効果的だろう。

本研究で扱ったデータでは、発見群の構成や仔クジラの有無までは記録されておらず、発見されたすべての群を一つにまとめてザトウクジラの生息適地推定を行った。他海域では、性別や仔クジラの有無により分布特性が異なることが報告されており、特に仔連れメスは、より沿岸の浅い場所を利用して育児を行うことが示されている (e.g., Herman and Antinaja, 1977; Urban and Aguayo, 1987; Ersts and Rosenbaum, 2003; Rasmussen *et al.*, 2007; Craig

et al., 2014; Kobayashi *et al.*, 2016; Hill *et al.*, 2020)。これは、オスからのハラスメントや捕食者、沖合の荒れた海域を避けるためといったことが理由として考えられてきたが (Smultea, 1994)、近年では、このうちオスからのハラスメントの回避を支持する研究結果が報告されている (Craig *et al.*, 2014)。小笠原海域においても同様の分布傾向がある可能性は十分考えられるため、性別や仔クジラの有無による生息地利用の差異を明らかにするために、今後、群れ構成ごとに分けて生息適地推定を試みる必要がある。

また、日周期に伴う分布水深帯の変化が確認されている地域もある (Smultea, 1994; Ersts and Rosenbaum, 2003; Pack *et al.*, 2022)。Smultea (1994)は、ハワイにおいて、単独の大人個体が、朝よりも午後の方が深い場所を利用することを報告した。マダガスカルのアントンギル湾では、2頭群や競争集団 (メスとの交尾を目的として競争する、複数のオスで構成される3頭以上の群れ)が、日中、岸から遠い水深の深い場所を利用することが報告されている (Ersts and Rosenbaum, 2003)。母仔群に関しても、Smultea (1994)や Ersts and Rosenbaum (2003)では、一日中浅いところに分布することが報告されているが、Pack *et al.* (2022)によるハワイでの研究では、午後の方が水深の深い場所に分布していたことを報告している。周辺環境に応じた地域差はあると考えられるが、本種の生息地利用特性を詳細に把握するためには、日周期に伴う分布変化の有無にも着目して調べていく必要があるだろう。その上で、オスの日周行動を探るためには、受動的音響観測手法も効果的であると考えられる。オスのザトウクジラは、繁殖期にはソングと呼ばれる長時間にわたる複雑な鳴音を発する (Payne and McVay, 1971; Winn and Winn, 1978; Tyack, 1981)。ソングを発するオスは、母仔群に連れ添うエスコートと呼ばれる個体や競争集団に含まれる個体であることもあるが、基本的には単独である (Darling and Berube, 2001)。ハワイでは、オス同士の競争は午後にピークを迎えることが示唆されていることから (Helweg and Herman, 1994)、一日における行動状態の変化が分布変化の一つの要因になっていると推察される。音響手法を用いることで、ソングを発するオスクジラの昼夜を通じた存在把握が可能となることが期待される。

さらには、時期的な要因も考慮に入れる必要がある。本調査は 1 月下旬に実施されたが、小笠原海域では 2 月中旬から 3 月にかけて新生児を伴うメス個体が出現し始めると報告されている (Mori *et al.*, 1998)。そのため、母仔群が多い時期になると、より浅い場所における分布確率が高くなる可能性がある。加えて、ハワイにおいては、仔クジラの成長に伴い母仔群の分布水深帯が深くなることが報告されていることから (Pack *et al.*, 2017)、より詳細に生息地利用を把握するためには、仔クジラの成長段階によって利用水深帯に違いがあるかどうかとも明らかにしておくべきである。

商業捕鯨が停止されて以降、北太平洋におけるザトウクジラの個体数は増加傾向にあることが報告されている (Barlow *et al.*, 2011)。小笠原諸島を含む西部北太平洋系群における本種の個体数動態は明らかにされていないが、2015 年以降、小笠原群島の 700 km 北方に位置する伊豆諸島の八丈島では多数のザトウクジラの来遊が確認されており、ザトウクジラの個体数増加がその理由の一つとして考えられている (Katsumata *et al.*, 2021)。日本周辺海域に来遊する個体数が増加することにより、小笠原群島周辺海域における本種の分布状況にも変化が生じる可能性も考えられる。また、育児を行う個体が増えれば、沿岸部の浅い場所の利用が増える可能性もある。こうした変化を把握するためにも、今後も沖合域を含めた本種の分布状況把握のための調査を継続して実施していく必要があるだろう。

これまで、小笠原諸島父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地について、沖合域を含めて網羅的に解析した研究は存在しなかった。本海域は西部北太平洋におけるザトウクジラの繁殖海域の一つであり (Darling and Mori, 1993; Mori *et al.*, 1998)、30 年以上に亘り、本種を対象にしたホエールウォッチングが行われている (Ichiki, 2003)。本研究で構築した父島列島周辺海域におけるザトウクジラのハビタットマップを一般公開することにより、ホエールウォッチングの際に本種を探す上での参考情報となり、かつ、本種の個体数が増加する中、船舶とクジラとの衝突回避のためのハザードマップとしての役割も果たすと考えられる。また、本種の持続的な観光利用に向け、その生息地を効果的に保全して

いく上で、本研究で明らかとなった生息適地に関する情報は非常に有益なものとなるだろう。本研究における対象範囲は父島列島周辺に限られるため、将来的には、母島列島や聳島列島周辺海域における目視調査のデータや、市民科学により日和見的に得られたデータも組み合わせることで、小笠原群島周辺、さらには、硫黄列島や西之島を含んだ小笠原諸島全域における本種の生息適地マップの構築を目指したい。

Table 2-1. Survey effort and the total number of humpback whale sightings.

Date	Length of survey line (km)	Number of sightings (groups/whales)
30 January 2013	447.7	41/58
27 January 2015	312.5	28/40
28 January 2016	317.3	24/36
27 January 2017	121.8	44/71
29 January 2018	184.2	23/29
Total	1,383.5	160/234

Table 2-2. Effective degrees of freedom, χ^2 , and p value of environmental variables selected in the best GAM based on Akaike's information criterion.

Variables	Effective degrees of freedom	χ^2	p value
Depth	3.201	16.11	< 0.01
Slope	8.028	23.76	< 0.01
Distance from the shore	8.693	25.20	< 0.01

Table 2-3. Performance metrics for GAM and Maxent.

Model	AUC (mean $\pm$ SD)	TSS (mean $\pm$ SD)
GAM	0.776 $\pm$ 0.041	0.548 $\pm$ 0.045
Maxent	0.707 $\pm$ 0.052	0.406 $\pm$ 0.082

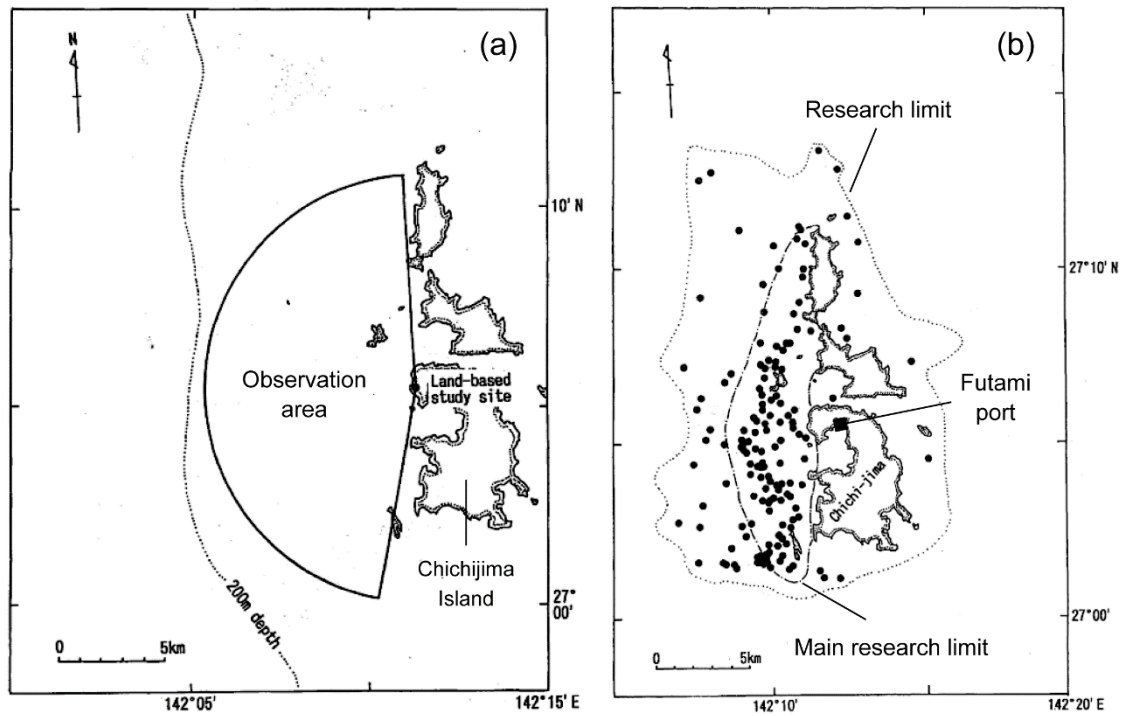


Figure 2-1. (a) The land-based observation area on the west side of the Chichijima Islands, modified from Figure 3 in Mori (1994), and (b) the small-boat survey area in the coastal waters of the Chichijima Islands, modified from Figure 6 in Mori (1994). The black dots in (b) indicate the locations of humpback whale sightings in March 1992 reported by Mori (1994).

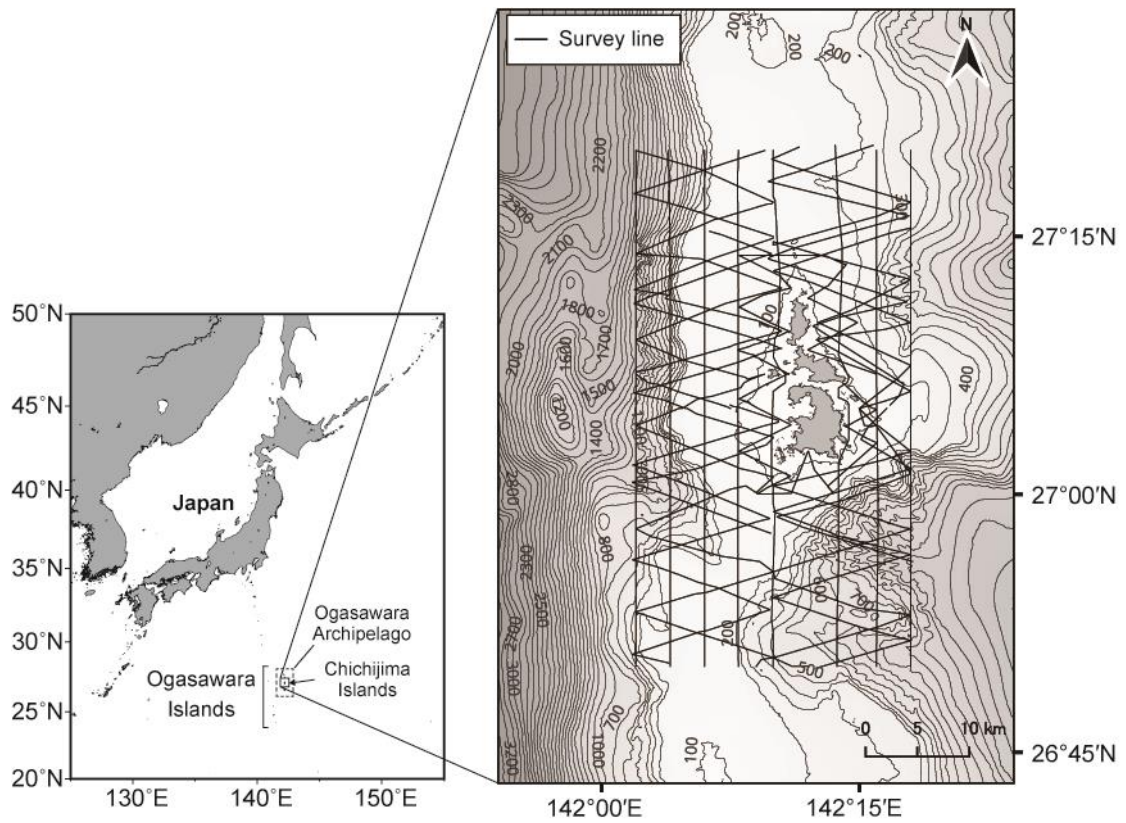


Figure 2-2. Study area in the waters around the Chichijima Islands, Ogasawara Islands, Japan. Black lines in the right figure show the survey lines.

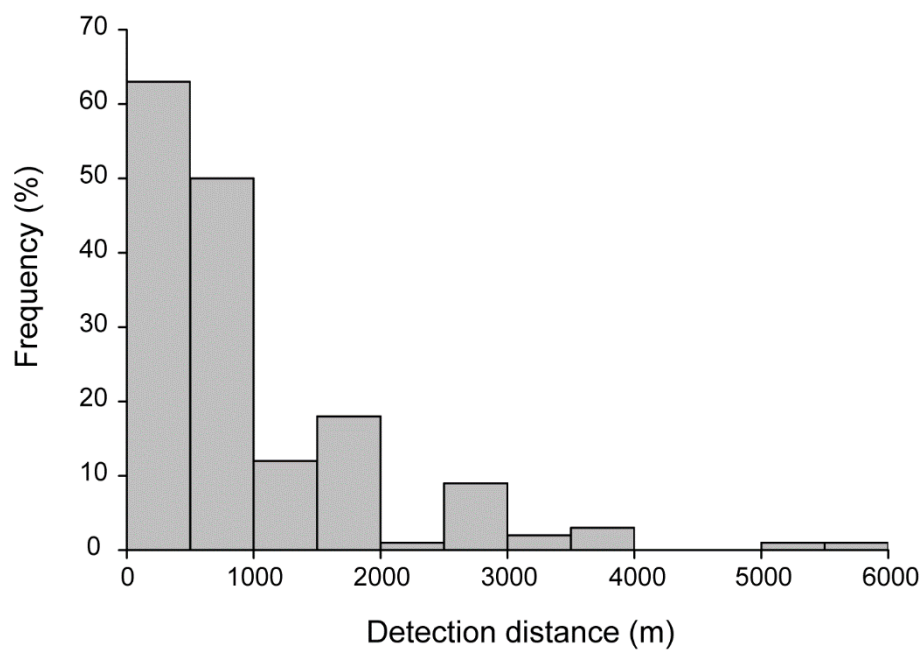


Figure 2-3. Histogram of the detection distance from the research vessels to each whale group.

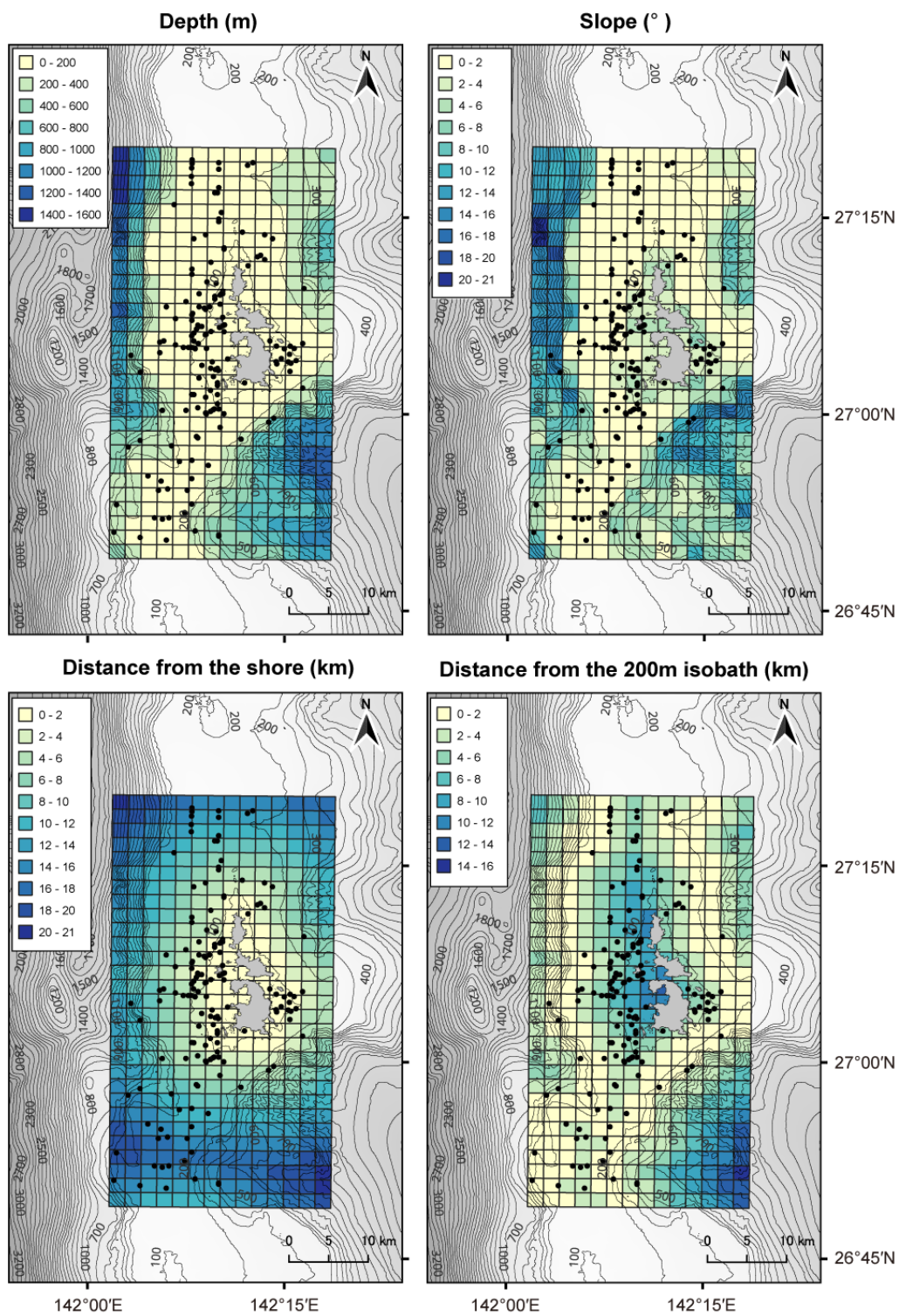


Figure 2-4. Marine environment and sighting locations of humpback whale groups (black dots) around the Chichijima Islands.

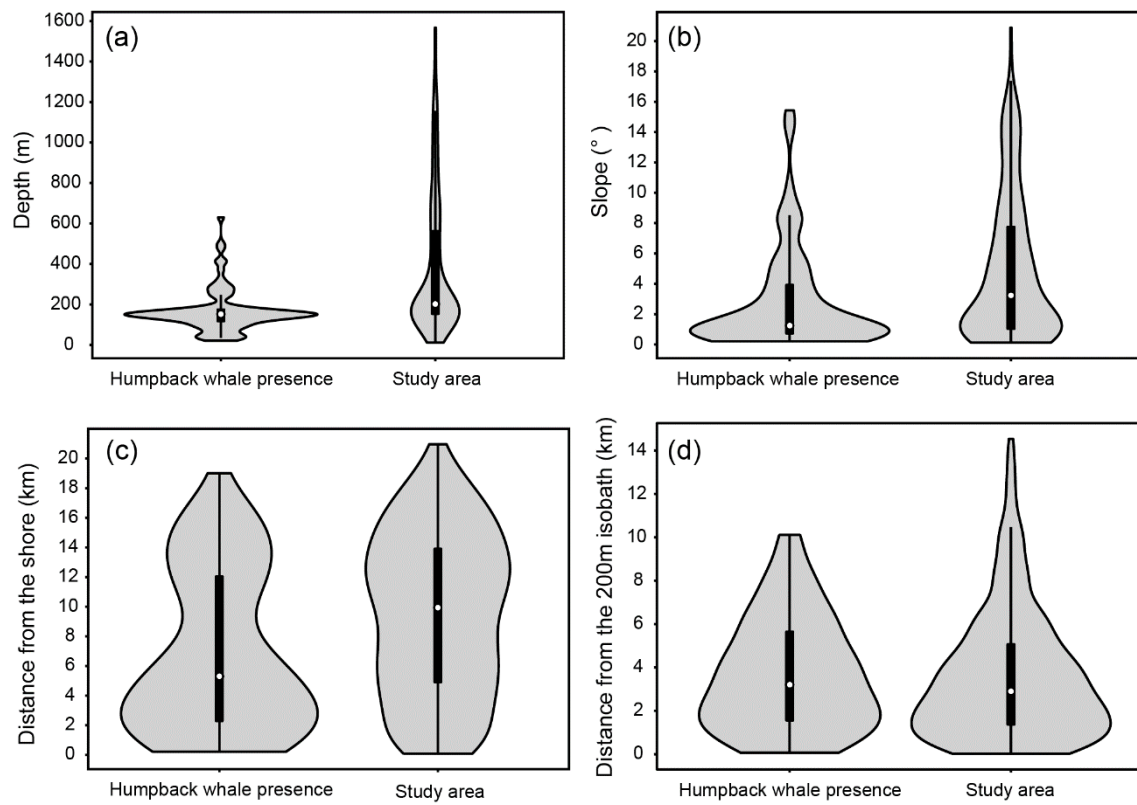


Figure 2-5. Differences in environmental variables between the grid cells with humpback whales and the study area. The points in the inner boxes represent the median, and the bottom and top of the boxes represent the 25th and 75th percentiles. Whiskers represent 1.5 times the interquartile range.

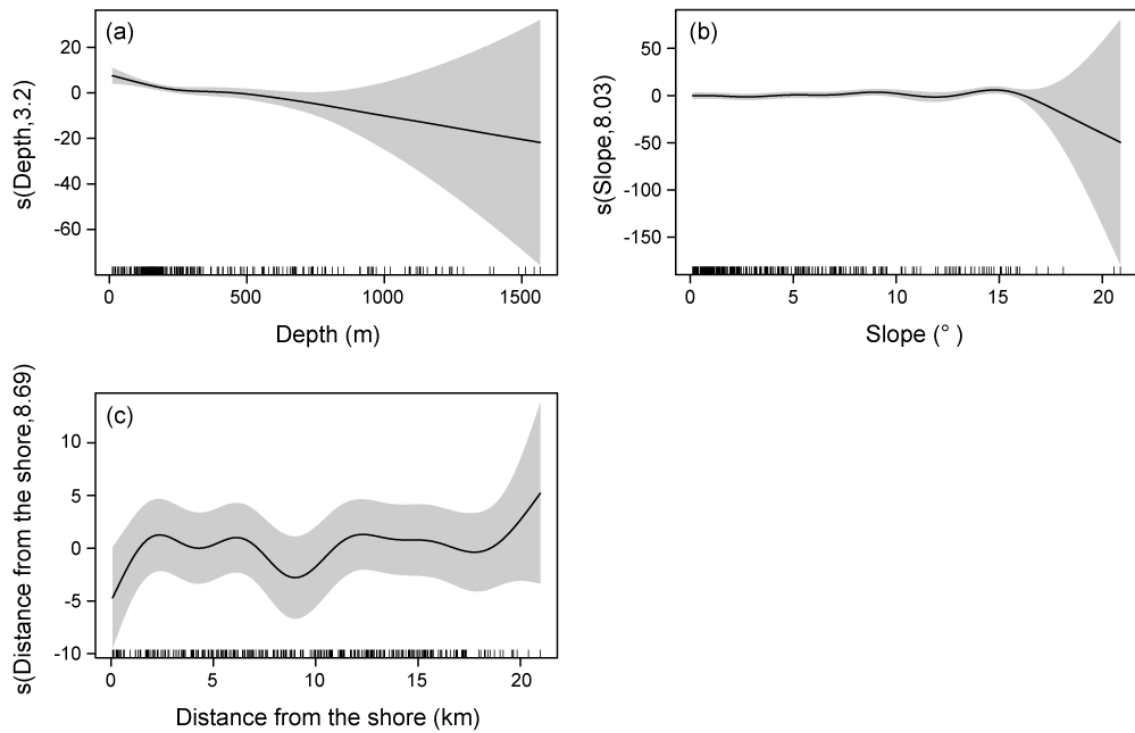


Figure 2-6. Model function plots of the best GAM. (a) Estimated relationship between the presence/absence of humpback whales and the water depth. (b) Estimated relationship with the slope angle. (c) Estimated relationship with the distance from the shore. Tick marks on the x-axis represent the distribution of data points. The y-axis indicates the contribution of the smoother to the fitted values. The shaded area shows the 95th percentile confidence band around the smooth function.

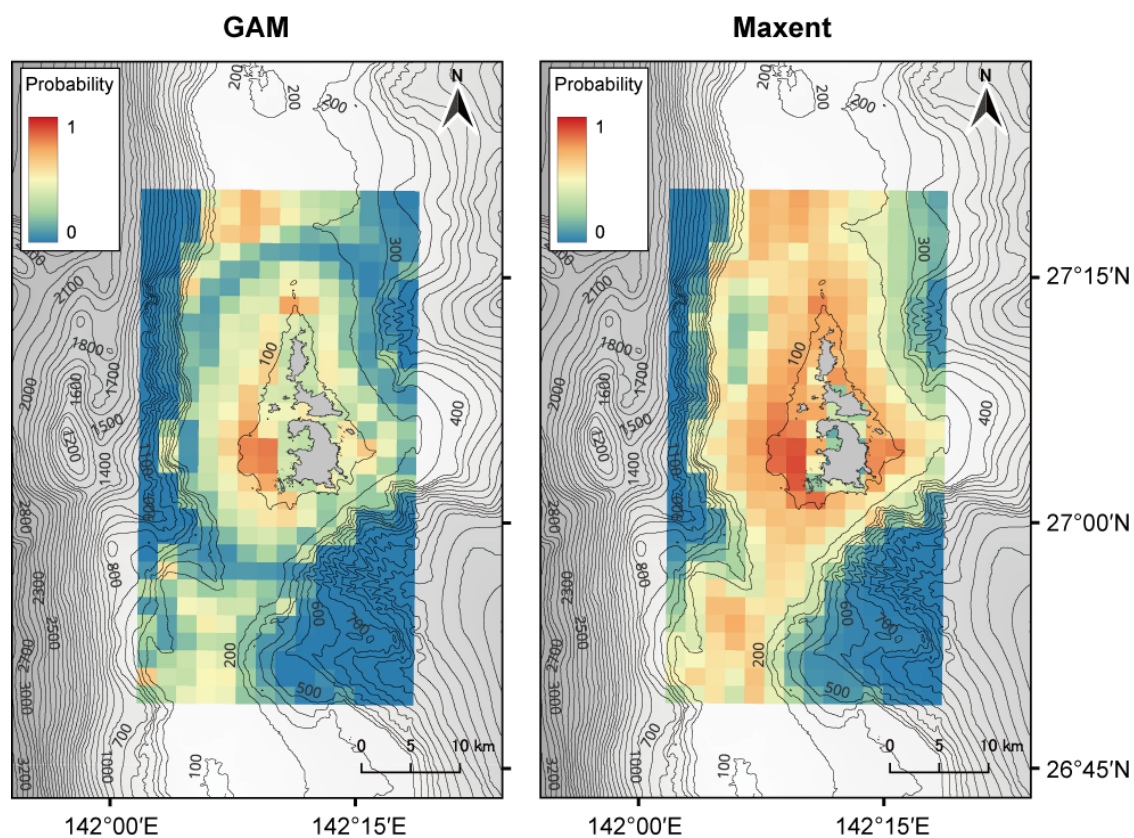


Figure 2-7. Comparison of GAM and Maxent model predictions. Probabilities of occurrence for humpback whales range from 0 to 1. Overall distribution trends were similar, although Maxent had a higher probability of occurrence than GAM.

第3章 父島周辺海域におけるザトウクジラのシンガーの出現周期性の把握

3.1 緒言

動物の行動には季節的・日周期的なものがあり、浅海域に生息する多くの海洋生物の行動には、時間周期に加えて潮汐周期が関係していることが知られている。例えば、多くの魚類において、潮汐周期に伴う分布変化や産卵行動が報告されている (Morrison *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2006; Takemura *et al.*, 2010)。大型海洋動物である鯨類や海牛類、鰐脚類においても、移動、分布、採餌などの行動が潮汐や潮流と関連していることが知られている (Zamon, 2001; Mendes *et al.*, 2002; Johnston *et al.*, 2005; Ichikawa *et al.*, 2006; Akamatsu *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2018)。このような高次捕食者の潮汐に関連した行動は、餌生物の分布と結びつけられることが多い。餌生物に関連しない潮汐影響に関する報告は少ないが、繁殖期のゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina*) のオスの発声行動が、潮汐周期に関連したメスの分布や密度によって変化することが報告されている (Van Parijs *et al.*, 1999)。また、繁殖海域におけるザトウクジラの分布密度が潮流の速さに関連することを示す研究もある (Bortolotto *et al.*, 2017)。こうした生物が持つ自然環境下での行動生態の把握は、海洋生物への人間活動の影響評価や保全方策を講じる上で有益な情報となる。

第2章では、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地推定を行い、西側沿岸域が本種にとっての生息適地であることを明らかにした。しかしながら、本種の生息地利用や行動パターンには時間的な変化が生じている可能性がある。また、沖縄では、仔クジラを伴わないメスやオスは、仔クジラを伴うメスよりも水深の深い海域に分布する傾向が確認されていることから (Kobayashi *et al.*, 2016)、群れ構成によって生息地利用の違いがあることも予想される。

ザトウクジラのオスは、「ソング (歌)」と呼ばれる長時間にわたる複雑な鳴音を発する (Payne and McVay, 1971; Winn and Winn, 1978; Tyack, 1981)。ソングは「ユニット」と定義された最小単位の複数の音から構成され、歌っているオスを「シンガー」と呼ぶ。ソングの

機能についてはいまだ明らかにされていないが、歌行動は繁殖期を中心に確認されることから、オスの交尾戦略に重要な役割を果たしていると考えられている (Tyack, 1981; Herman, 2017)。そのため、ソングの観測を行うことで、繁殖海域におけるシンガーの生息地利用を把握することができる。

歌行動に関しては、いくつかの地域で日周期と関係していることが報告されている。ハワイでは、受動的音響観測で受信した音圧レベルが、日中よりも夜間で有意に高かった (Au *et al.*, 2000)。アンゴラ北部沿岸域では、歌の活性が夜間にピークとなり、昼間に低くなるという日周変動が観察された (Cerchio *et al.*, 2010)。日本国内でも、沖縄において、歌活動は日没後に著しく増加し、22 時にピークを迎え、日出から日没までの間に減少することが確認されている (Kobayashi *et al.*, 2021)。しかしながら、アメリカ領サモアでの研究においては、2 地点間における日周パターンが一貫していないという報告がある (Munger *et al.*, 2012)。ローズ環礁では、真昼に減少し、真夜中に増加するという日周パターンが観察されたが、トゥトゥイラ島では日周パターンは確認されなかった (Munger *et al.*, 2012)。上述したように、多くの研究で日没後に歌活動が盛んになることが示されているが (e.g. Au *et al.*, 2000; Cerchio *et al.*, 2010; Kobayashi *et al.*, 2021)、それぞれの島におけるザトウクジラの一日の移動パターンや生息地利用、行動パターンの違いが、歌行動の日周変動を引き起こしている可能性も考えられる (Munger *et al.*, 2012)。

一方、ザトウクジラの発声行動と潮汐の関係に関する知見は限られている。既往の研究では、摂餌海域において、ソングとは異なるザトウクジラの摂餌に関連する発声行動 (feeding call) が潮汐の状態に影響されることが報告されている。Barlow *et al.* (2019) は、アラスカ州南東部のフレデリック海峡において、ザトウクジラの feeding call の検出が潮汐と間接的に関係していることを示唆した。採餌行動に関連した他の研究として、Chenoweth *et al.* (2011) では、アラスカ州南東部のグレイシャー湾およびアイシー海峡において、潮流の方向と潮汐差がザトウクジラの生息地選択に影響することが示唆されている。このような摂

餌海域におけるクジラの行動と潮汐の関係の説明として、餌生物種の水平垂直分布が、海水の流れに影響を受けていることによるものである可能性が考えられる。一方で、繁殖海域におけるザトウクジラの歌行動と潮汐周期の関係を調べた研究はほとんどない。Sousa-lima and Clark (2008) は、ザトウクジラの歌活動が潮汐周期に関連した月相にも影響される可能性があることを示した。Cerchio *et al.* (2014) も、明るい月相の際に、シンガーの数が著しく減少することを報告している。しかしながら、これらの研究は人為的雑音の影響に焦点が当てられたものであり、歌行動と潮汐との関係性については深く議論されていない。

そこで本研究では、2 台の水中音録音装置で構築した超長基線アレイを用いた 24 時間連続的な受動的音響観測により、父島沿岸域における繁殖期のザトウクジラのシンガーの出現傾向を調べ、歌行動に時間的な変化や潮汐周期に関連した変化があるのかどうかを明らかにすることを目的とした。なお、本章の内容は、Tsuji *et al.* (2022) としてすでに発表されたものである。

3.2 材料と方法

3.2.1 音響観測

2016 年から 2018 年にかけてのザトウクジラの来遊期間中、小笠原諸島父島沿岸域において音響観測を実施した。本観測では、父島の西側と東側の計 3 カ所に自動水中音録音装置を設置した (Figure 3-1)。設置作業は現地のダイバーにより行われた。父島の西側に関しては、2016 年 2 月から 2016 年 3 月まで、2017 年 2 月から 2017 年 4 月まで、および 2017 年 12 月から 2018 年 4 月までの間、2 台の録音装置 (AUSOMS-mini stereo; 株式会社アクアサウンド社製) を約 3 km の距離をあけて 2 カ所に設置した (27°05'48.43" N, 142°10'35.48" E および 27°04'10.40" N, 142°10'38.30" E)。設置場所の最大水深は 40 m であり、録音機は水深 20 m の地点に係留した。AUSOMS-mini stereo の測定周波数範囲は 100 Hz から 23 kHz であり、測定可能な音圧レベルは 70–160 dB re 1μPa である。また、本装置は 2 本の単一電池と 32 GB

のマイクロ SD メモリーカードを使用して、最大約 21 日間の連続録音が可能である。録音期間はバッテリー容量によって制限されるが、メモリサイズによって制限されることはない。長時間の連続録音を想定していたため、メモリ消費を抑えるために録音形式は圧縮データ形式 (MP3, 128 kbps) を採用した。この録音形式を採用することにより、録音可能な周波数は最大 17 kHz となった。それぞれの設置期間中、録音装置は録音が停止する前に 2-3 週間ごとに交換した。2 つの定点に設置された録音装置内の時計は、録音開始時と終了時に同期した。これにより、2 地点の中間点から見た音源の方位角を測定することが可能である。また、島の両側におけるソングの日周変動を比較するために、2016 年 12 月から 2017 年 6 月までと、2018 年 1 月から 2018 年 4 月までの間、父島の東側 (27°04'15.41" N, 142°14'55.20" E) に 1 台の録音装置 (AUSOMS ver. 3.5; 株式会社アクアサウンド社製) を設置した。録音環境が西側とほとんど同じ条件になるように、最大水深 48m の場所の水深 22 m 地点に機材を係留した。AUSOMS ver. 3.5 には、周波数特性が 20 Hz-20 kHz、感度が $-190 \text{ dB re } 1 \text{ V } \mu\text{Pa}^{-1}$ のハイドロフォンが搭載されていた。ローパスフィルターのカットオフ周波数は 20 kHz、ゲインは 30dB に設定した。サンプリングレートは 44.1 kHz、データ分解能 16 ビットの WAV フォーマットで録音した。本装置のメモリ容量は、128 GB の SDXC メモリーカード 6 枚で合計 762 GB とした。また、専用リチウム電池 2 本で最大約 100 日間の連続記録が可能であった。最初の設置期間では、録音停止前の 2017 年 3 月に機材を交換した。水中音はすべての場所で連続的に録音された。なお、本海域での水中音録音装置の設置にあたっては、小笠原島漁業協同組合の同意を得て行った。

3.2.2 ソングユニットの検出とシンガーの分離

解析には、父島西側と東側の海域から得られたそれぞれ計 5,015 時間および 6,564 時間の録音データを使用した。ソングユニットの検出には、共同研究者である赤松友成博士により MATLAB (MathWorks 社製) で作成された自動検出プログラムを使用した (第 4 章参照;

Tsujii *et al.*, 2018)。西側で録音したデータにおいては、2 点の録音データを使用することで、シンガーを音響的に分離した。2 つの録音装置内の時間は事前に同期されており、検出されたユニットがそれぞれの録音装置に到達した時間差を用いることで、各ユニットの音源方位を求めた。連続的に検出されたユニットの方位変化は、Igor Pro (WaveMetrics 社製)を使って点線として可視化した。画面上で確認される点線の数シンガー数として、1 時間ごとに視認により計数した。また、同時に 1 時間当たりのユニット数も算出した。その際、両方の録音装置において検出された音のみを対象として計算した。東側においては、設置した録音装置が一つであるため、一カ所の録音データから検出される 1 時間当たりのユニット数を計算した。なお、音響解析の際、生データの録音音圧が低くユニットが上手く検出できなかったため、検出力を上げるために Adobe Audition CC (Adobe Systems 社製)を使って生データの音圧レベルを 30 dB 上げた上で検出プログラムにかけた。検出時のパラメータ設定は、西側データの解析時と同じにした。

3.2.3 日出・日没時刻、月齢および潮汐データの取得

日出・日没時刻と月齢データは、国立天文台ホームページ (https://eco.mtk.nao.ac.jp/cgi-bin/koyomi/koyomix_en.cgi)から取得した。潮汐の状態については、月齢によって、大潮 (Spring tide, 月齢 = 0–2, 14–17, 29)、中潮 (Half tide, 月齢 = 3–6, 12–13, 18–21, 27–2)、小潮 (Neap tide, 月齢 = 7–9, 22–24)、長潮 (Nagashio tide, 月齢 = 10, 25)、若潮 (Wakashio tide, 月齢 = 11, 26) の 5 種類に分類した。父島 (27°06' N, 142°12' E)における 1 時間ごとの潮位観測データは、気象庁データベース (<http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/db/tide/genbo/genbo.php>)から入手した。潮位の時系列データから、MATLAB の islocalmin 関数と islocalmax 関数を用いて局所的な最小値と最大値を検出した。潮位が局所的最小値を示す時刻と局所的最大値を示す時刻を、それぞれ干潮時刻と満潮時刻とした。また、干潮から満潮までと満潮から干潮までの潮位を、それぞれ上げ潮と下げ潮と定義した。

3.2.4 歌活動の日周パターンと潮汐影響の解析

シンガーとユニットの検出結果を用いて、1 時間当たりのシンガーとユニットの平均検出数の月別変動を算出した。日周パターンの解析にあたっては、Ryan *et al.* (2019)が、ソングの検出が多い時期に限定して日周変動を調べるのが適切であると述べていることから、ソングを発する個体の出現の季節変動と調査努力量の偏りを考慮し、シンガーの出現が多い 2 月から 3 月のデータのみを使用した。まず、時間帯別にシンガー数とユニット数それぞれの平均値を算出した。シンガーとユニットの平均検出数について、時間による有意差があるかどうかを調べるため、Kruskal-Wallis 検定を行った。次に、潮汐の影響を調べるため、西側のデータを用いて、5 つの潮汐タイプごとに時間帯別のシンガーの平均検出数を算出した。また、Steel-Dwass 検定を用いて、1 時間当たりのシンガーの平均検出数を各潮汐タイプ間で比較した。さらに、各潮汐タイプを下げ潮時と上げ潮時に分け、Mann-Whitney の U 検定を用いて、下げ潮時と上げ潮時のシンガーの平均検出数の差を調べた。最後に、潮汐変動が歌活動に与える影響を予測するため、正規分布を仮定した GAM を構築した。応答変数は 1 時間当たりのシンガーの平均検出数とし、説明変数は干潮から次の干潮までの時間差とした。なお、本研究での統計解析における有意水準は 5%未満とした ($p < 0.05$)。すべての統計解析は R version 4.0.0 (R Core Team, 2020)を用いて行われた。また、GAM による解析の際には、R の mgcv パッケージ (Wood, 2017)を使用した。

3.3 結果

3.3.1 ザトウクジラのソングの検出の季節性

父島西側海域では、ザトウクジラのソングは録音期間全体 (12–4 月)で検出された (Figure 3-2a, c)。ソングの検出数は 12 月から 2 月にかけて徐々に増加し、2 月にピークを迎え、2 月から 3 月にかけては他の月よりも多かった。4 月は 1 月に比べてソングの検出数が少なか

った。父島の東側海域では、1 時間当たりのソングユニットの検出数は、すべての月で西側海域の約 10 分の 1 であった (Figure 3-2a, b)。ソングは 12 月から 5 月まで検出されたが、6 月は検出されなかった (Figure 3-2b)。西側と同様に、ソングの検出は 1 月以降急増し、2-3 月は頻発し、2 月にピークに達した。3 月以降は、ソングの検出は激減した。

3.3.2 歌活動の日周パターン

2 月から 3 月にかけての日出・日没の平均時刻は、それぞれ、05:54 ± 0:15 (平均 ± SD, n = 179)、17:31 ± 0:09 (平均 ± SD, n = 179) であった。ザトウクジラのシンガーの出現がピークとなる時期 (2-3 月) には、ソングユニットおよびシンガーは父島の東西の両海域で昼夜を通して観察された。父島の東西海域では、ユニットの平均検出数に顕著な日周変動が確認された (Kruskal-Wallis rank sum test, chi-squared = 877.22, $p < 0.001$ for the west side; chi-squared = 75.90, $p < 0.001$ for the east side, Figure 3-3a, b)。父島の西側海域では、シンガーの平均検出数にも顕著な日周変動が確認された (Kruskal-Wallis rank sum test, Chi-squared = 449.75, $p < 0.001$, Figure 3-3c)。また、西側海域では、ユニットとシンガーの平均検出数は日出前 (04:00 頃) と日没後 (18:00-19:00 頃) にピークとなる二峰性を示した (Figure 3-3a, c)。それぞれ、夜明けから日中にかけては減少し、日中から夕方にかけては増加した (Figure 3-3a, c)。夜間に検出されたユニットやシンガーの数は、夕方や明け方に比べてやや少なかった (Figure 3-3a, c)。父島の東側海域では、真夜中から明け方にかけて多くのユニットが検出され、検出ピークは 01:00 頃と 19:00 頃であった (Figure 3-3b)。ソングの検出は夜明けから昼間にかけて減少し、昼間から夕方にかけて増加した (Figure 3-3b)。ピークとなる時間帯に若干の差はあるものの、ユニットの検出数の日周変動は西側海域と同様の傾向を示した (Figure 3-3b)。

3.3.3 シンガーの出現と潮汐との関係

潮汐タイプは、月齢に基づいて、大潮、中潮、小潮、長潮および若潮の 5 種類に分類さ

れた。大潮は潮の干満差が最も大きい時期、小潮は干満差が小さい時期を指し、中潮は大潮と小潮の間の時期にあたる。長潮は小潮から中潮への移行期にあたる潮汐であり、若潮は長潮の翌日の潮汐の状態を示す。解析に用いた 148 日のうち、大潮、中潮、小潮、長潮および若潮の日数は、それぞれ、39 日、59 日、30 日、10 日および 10 日であった (Figure 3-4)。シンガーの平均検出数がピークとなる時間と日周変動パターンは潮汐タイプによって異なった (Figure 3-5)。大潮時には、04:00 と 18:00 に明瞭なピークが観察された (Figure 3-5a)。真夜中におけるシンガーの検出は日中と同じくらい少なかった。中潮時には、04:00 と 18:00 にピークが観察された (Figure 3-5b)。小潮時には、02:00 と 22:00 にピークが観察された (Figure 3-5c)。長潮では 00:00 にのみピークが観察され (Figure 3-5d)、若潮では 02:00 と 22:00 にピークが観察された (Figure 3-5e)。

各潮汐タイプにおける 1 時間当たりのシンガーの平均検出数を Figure 3-6a に示す。シンガーの平均検出数は大潮の時に最も少なかった (Steel-Dwass test, $p < 0.001$ for spring tide vs. half tide, spring tide vs. neap tide, and spring tide vs. Wakashio tide; $p = 0.008$ for spring tide vs. Nagashio tide, Table 3-1)。一方、小潮時にシンガーの平均検出数が最多となった (Steel-Dwass test, $p < 0.001$ for neap tide vs. spring tide, neap tide vs. half tide; $p = 0.02$ for neap tide vs. Nagashio tide; $p = 0.44$ for neap tide vs. Wakashio tide, Table 3-1)。さらに、下げ潮時よりも上げ潮時に有意に多くのシンガーが検出された (Mann-Whitney U test, $p < 0.001$ for spring and half tides; $p = 0.004$ for neap tide; $p = 0.036$ for Nagashio tide; $p = 0.025$ for Wakashio tide, Table 3-1)。下げ潮時と上げ潮時の差は、大潮と中潮のときに大きかった (Figure 3-6b, Table 3-1)。GAM の結果からは、シンガーの出現に潮汐変動が有意に影響することが示された (estimated degrees of freedom = 5.44, $F = 28.49$, $p < 0.001$, $n = 3,525$, Figure 3-7)。また、本モデルでは、干潮から満潮までの期間はシンガーの検出数に正の効果があり、その効果は干潮後 4 時間付近で最大になると予測された (Figure 3-7)。一方、満潮から干潮となる期間には負の効果を示された (Figure 3-7)。

3.4 考察

本研究では、小笠原諸島父島沿岸域において、ザトウクジラのシンガーの検出数が、季節周期、日周期および潮汐周期 (月相)に関連して周期的に変化することが明らかとなった。

まず、ソングの検出には明瞭な季節周期が確認された。ザトウクジラの歌活動は 2 月から 3 月にかけて高い水準で観察され、2 月にピークが生じた。この結果は、過去の目視調査によって明らかにされた回遊ピークと一致した (Mori *et al.*, 1998)。また、ソングは一日のどの時間帯にも検出されたが、特に、日出前と夕方により多くのソングユニットやシンガーが検出された。これらの結果は、他の多くの繁殖海域で示された日周パターンと同様の傾向であった (Au *et al.*, 2000; Cerchio *et al.*, 2010; Munger *et al.*, 2012; Kobayashi *et al.*, 2021)。本研究の調査地である父島では、西側に港があるため、東側よりも西側の方が船舶の航行が多いと考えられる。島の東西で類似した日周パターンを示したことは、人間活動によるザトウクジラの歌行動の日周パターンへの影響が限定的であることを示しているかもしれない。また、西側の方が 1 時間当たりのユニットの検出数が約 10 倍多かった。両海域での録音システムが異なるため正確な比較はできないが、この結果は、西側を利用するシンガーが東側よりも多いことを示している。ゆえに、父島においては、西側海域の方が東側海域よりもザトウクジラのシンガーにとって好ましい環境であると考えられる。

シンガーの検出数に日周変動が見られた理由として、一日の中でシンガーの行動や分布に変化が生じていることが考えられる。行動変化による仮説は、ザトウクジラのオスが時間帯によって交尾戦略を切り替えているというものである。小笠原は本種にとって繁殖海域であるため、摂餌は行っていないと考えられる。ゆえに、餌生物の鉛直移動や水平移動に伴う採餌行動の変化が本種の日周行動に与える影響は除外される。ハワイでは、本種の交尾に係る行動は日出後に始まり、オス同士の競争は午後にピークを迎えることが示唆されている (Helweg and Herman, 1994)。沖縄では、日中に複数頭で構成される群れの数

増えるため、シンガーの数が減少している可能性が示唆されている (Kobayashi *et al.*, 2021)。歌行動の機能はいまだ明らかにされていないが、ソングはメスや他のオスに対するアピールとしての役割を果たしていると考えられている (Tyack, 1981; Darling and Berube, 2001; Herman, 2017)。また、これまでの研究では、ザトウクジラのオスは暗い時間帯には音響信号をより効果的に利用している可能性が報告されている (Au *et al.*, 2000)。本研究の結果は先行研究と一致しており、ザトウクジラのオスは、薄暗い、または暗い時間帯に音響信号をよく利用していることが示され、これはメスや他のオスに対するアピールとしてのソングの機能を裏付けている可能性がある。

シンガーの検出数に日周変動が生じた他の可能性は、ザトウクジラの分布変化である。Munger *et al.* (2012)では、アメリカ領サモアにおいて、昼間はザトウクジラが沖合や環礁の反対側に移動し、夜間は録音装置の近くに移動している可能性をあげた。しかしながら、本調査では、父島の西側と東側海域におけるソングの日周パターンが類似していたことから、島の東西を行き来していることによって日周変動が生じたとは考えにくい。シンガーの検出数の日周変動は、ザトウクジラが昼間は録音装置の検出範囲外 (沖合やさらに南や北の場所)に移動し、明け方や夕方に録音装置の検出範囲内の沿岸域に近づいていることを示している可能性がある。

本研究において、興味深いことに、シンガーの出現周期は潮汐タイプにも関連していることが明らかになった。Sousa-Lima and Clark (2008)では、ザトウクジラの歌活動の日周変動が、潮汐リズムに関連した月相の影響を受けることが示唆されている。本研究では、大潮の時にはシンガーの検出が少なく、日周変動が明瞭であった。一方で、小潮の時には最も多くのシンガーが検出され、日周変動は不明瞭であった。したがって、潮流が緩やかな状態の時には、歌活動への潮汐の影響は小さいと考えられる。ザトウクジラのシンガーは、通常、水中で静止した状態で歌うため (Au *et al.*, 2006)、潮流が弱い状況は歌うのに適しているのかもしれない。潮流が速い場合であると、クジラは流されやすくなってしまう。ソ

ングの機能の一つが他個体へのアピールであるならば、流されずに一定の場所から宣伝する方が音響的に効果的である。したがって、オスのクジラは、潮流が強いときには他の行動を選択するか、他の場所に移動している可能性がある。これは費用対効果の観点からも有効な戦略と考えられる。

GAMの結果、父島西側海域では、シンガーの出現は上げ潮時に増加し、下げ潮時に減少することが示された。特に、大潮の時には1日に2回の明瞭なピークが生じた。また、1日の中で潮位の大きな低下を伴う干潮が、正午付近と真夜中で2回発生した (Figure 3-4)。大潮の時の昼間と真夜中のシンガーの減少は、この干潮のタイミングと一致していた。下げ潮となる時間帯がザトウクジラにとって歌うのに適した状況でないため、大潮の時の日周パターンには顕著な二峰性が観察されたのかもしれない。父島の南北では、上げ潮のときは東から西へ、下げ潮のときは西から東へと強い潮流が流れることが知られている (海上保安庁, 1981)。また、地元の人々によると、父島の東西の沿岸域では、上げ潮のときは南から北へ、下げ潮のときは北から南へ潮流が生じるということである。上げ潮の時は、シンガーは音が伝わる際に影になる場所がない水深の深い北方向に流されるため、彼らにとって有利な状況となる可能性がある。一方で、南方向に流されると、水深が浅く複雑な海底地形により音響伝搬が妨げられる可能性がある (Figure 3-1)。下げ潮時には潮位が下がるため、水深の浅い場所に近いことは、シンガーにとってさらに不利に働く。したがって、父島の西側沿岸では、大潮の下げ潮時には潮流が強く、潮の流れの方向も歌うのに適した状態ではないため、シンガー数が減少した可能性がある。

最後に、本研究における課題についても述べておく。本研究で行ったステレオ式の受動的音響観測手法で求めた方位角の分解能には限界があったことから、個々のシンガーの動きまでは正確に計測することができなかった。また、シンガーによる沿岸域と沖合域の移動を観測するためには、沖合域での音響観測が必要である。さらに、受動的音響観測手法では音を発する個体のみ検出することが可能であるため、歌っていないオス、メスおよび

仔クジラに関するデータを取得することができていない。つまり、本研究で示された周期的行動については、すべての年齢や性別の個体に適用することができない。

結論として、小笠原海域において、ザトウクジラの歌活動には周期的変動があることが確認された。それには、季節周期、日周期および潮汐周期の少なくとも 3 つの周期が関係していた。今後は個々のクジラの行動や分布の変化に焦点を当てたさらなる調査が必要であるが、本研究の結果は、生息地選択を含むザトウクジラのオスの行動に日周期だけでなく潮汐周期も影響することを示唆するものとなった。本研究の結果から、ザトウクジラのシンガーにとって安定して歌うことのできる場所の有利性に関する仮説を立てたが、これは今後さらに検討されるべきである。オスのザトウクジラの繁殖海域での行動戦略とソングの役割のより詳細な理解のために、本種の行動に及ぼす潮汐の影響も考慮した研究の必要性を提案する。

Table 3-1. Mean ($\pm$ SD) of detected singers for each tidal type and between during the ebb and flood tide periods.

Tidal types	Mean $\pm$ SD (n)		
	All	Ebb	Flood
Spring tide	3.52 $\pm$ 1.25	3.06 $\pm$ 1.23	3.93 $\pm$ 1.12
	(n = 920)	(n = 433)	(n = 487)
Half tide	3.85 $\pm$ 1.29	3.52 $\pm$ 1.26	4.15 $\pm$ 1.24
	(n = 1,411)	(n = 668)	(n = 743)
Neap tide	4.13 $\pm$ 1.42	3.99 $\pm$ 1.38	4.27 $\pm$ 1.46
	(n = 716)	(n = 349)	(n = 367)
Nagashio tide	3.84 $\pm$ 1.30	3.64 $\pm$ 1.32	4.03 $\pm$ 1.25
	(n = 239)	(n = 117)	(n = 122)
Wakashio tide	3.99 $\pm$ 1.51	3.73 $\pm$ 1.53	4.24 $\pm$ 1.45
	(n = 239)	(n = 118)	(n = 121)

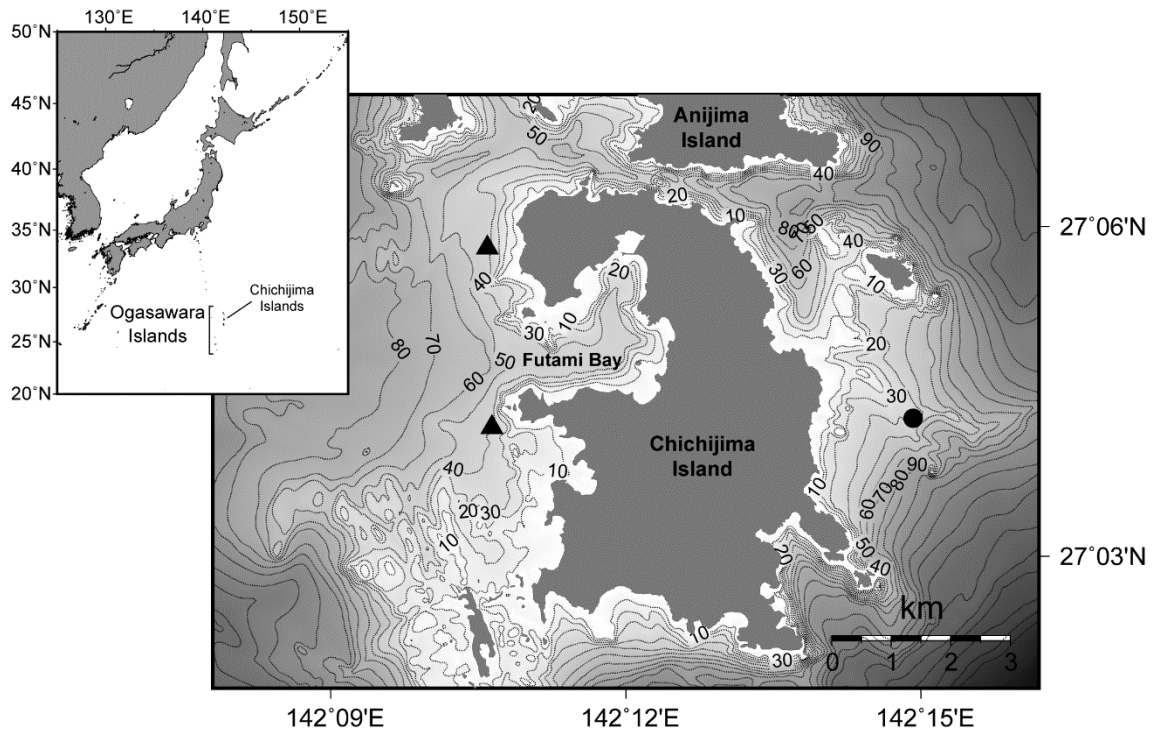


Figure 3-1. Maps of the study sites, Chichijima Island, Ogasawara, Japan. Black triangles (▲) and a black circle (●) indicate the mooring stations of the AUSOMS-mini stereo and the AUSOMS ver. 3.5, respectively. The bathymetry data was based on the M7023 digital bathymetry chart provided by the Japan Hydrographic Association. The figure was created using GMT (Generic Mapping Tools) version 5.4.3 (<https://www.generic-mapping-tools.org/>).

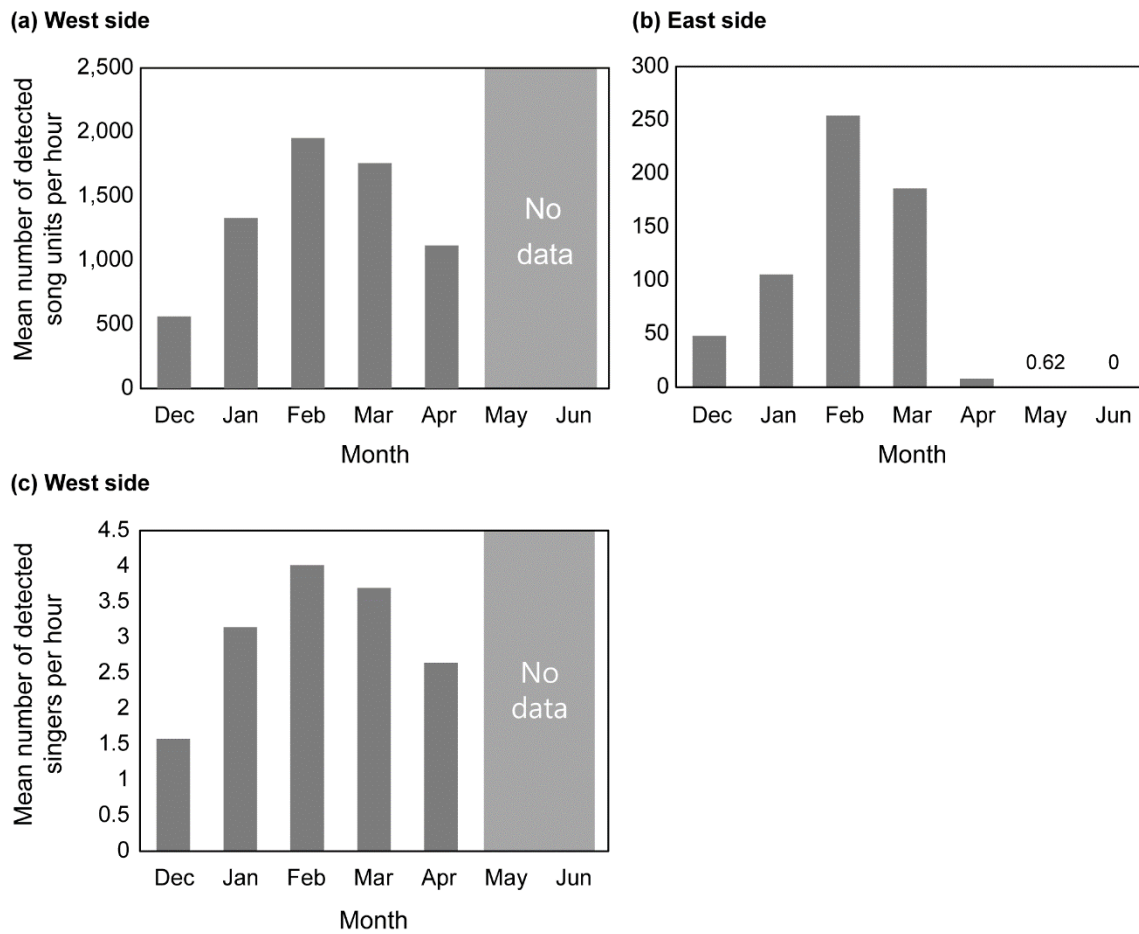


Figure 3-2. Seasonal variations in (a) the mean number of detected song units per hour on the west side of Chichijima Island; (b) the mean number of detected song units per hour on the east side of Chichijima Island; and (c) the mean number of detected singers per hour on the west side of Chichijima Island. The gray parts in (a) and (c) indicate that there is no data because recordings were not performed. Note that the y-axis scale is different in each graph.

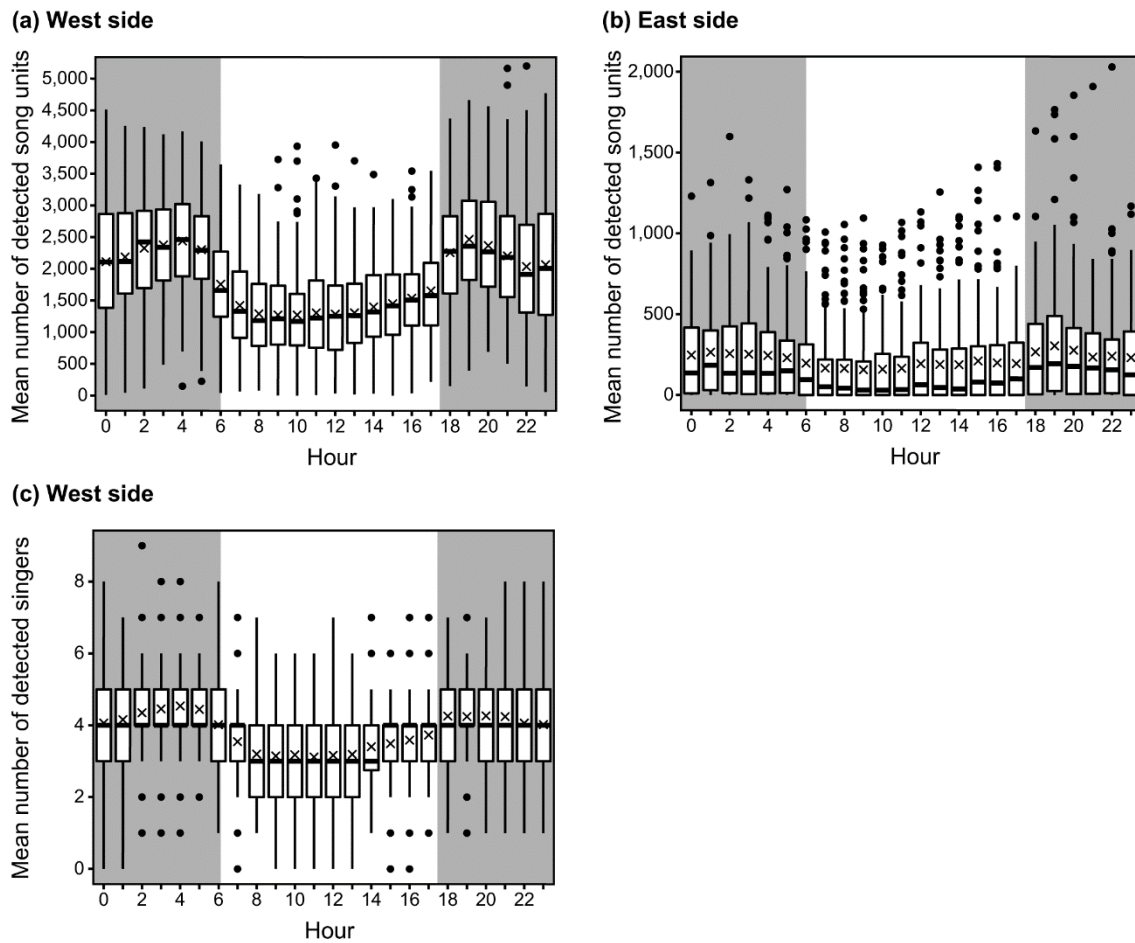


Figure 3-3. Diel variations in (a) the mean number of detected song units on the west side of Chichijima Island; (b) the mean number of detected song units on the east side of Chichijima Island; and (c) the mean number of detected singers on the west side of Chichijima Island. The lines in the middle of boxes represent the median, and the cross marks show the mean. The bottom and top of the boxes indicate the 25th and 75th percentiles. Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and dots outside of the whiskers represent outliers. Grey and white areas indicate night and daytime, respectively. Significant diel variations were observed on both sides of the island (Kruskal-Wallis rank sum test, all $p < 0.001$). Note that the y-axis scale is different in each graph.

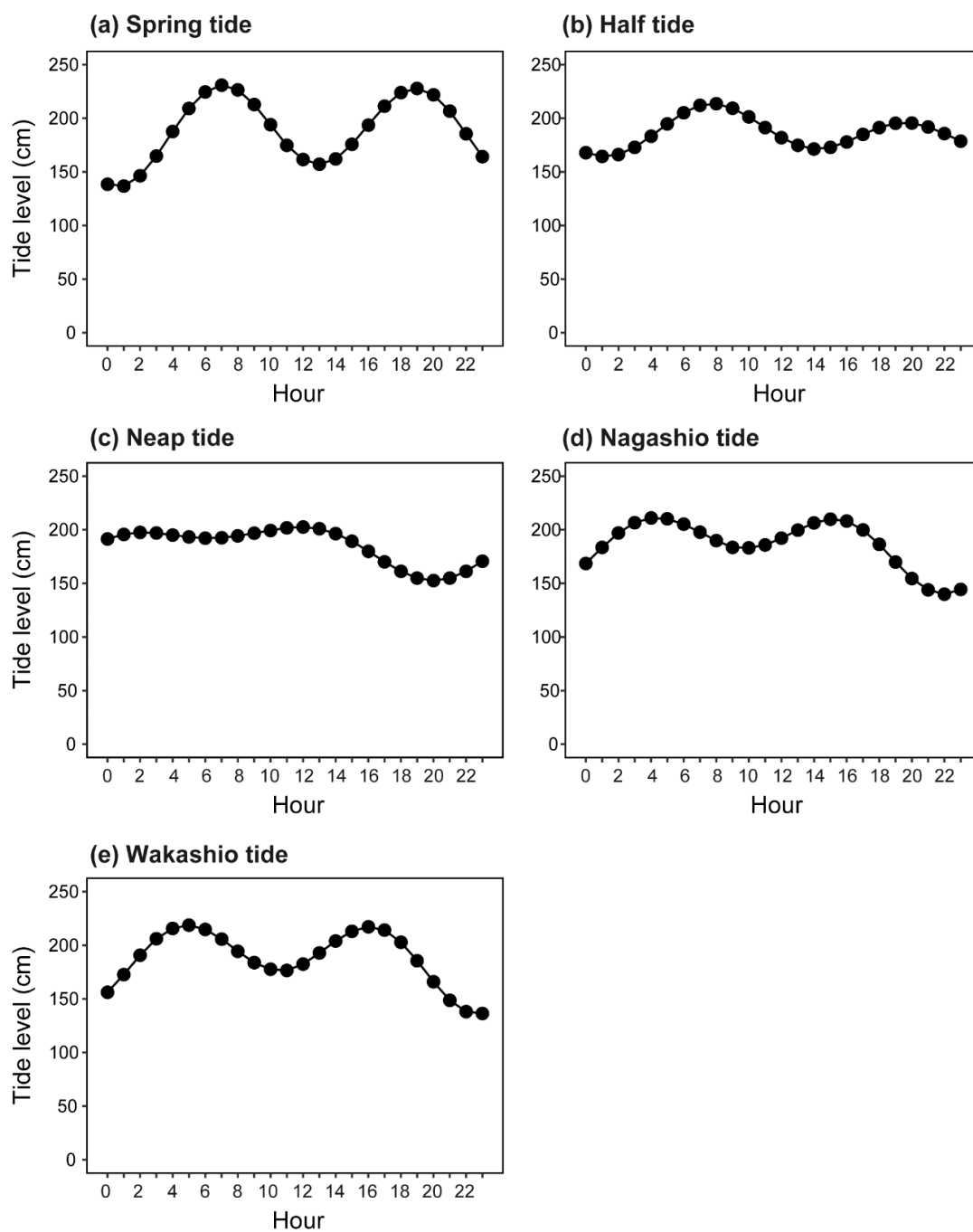


Figure 3-4. Diel variations in the mean tide level for each tide type in Chichijima Island (27°06'N, 142°12'E).

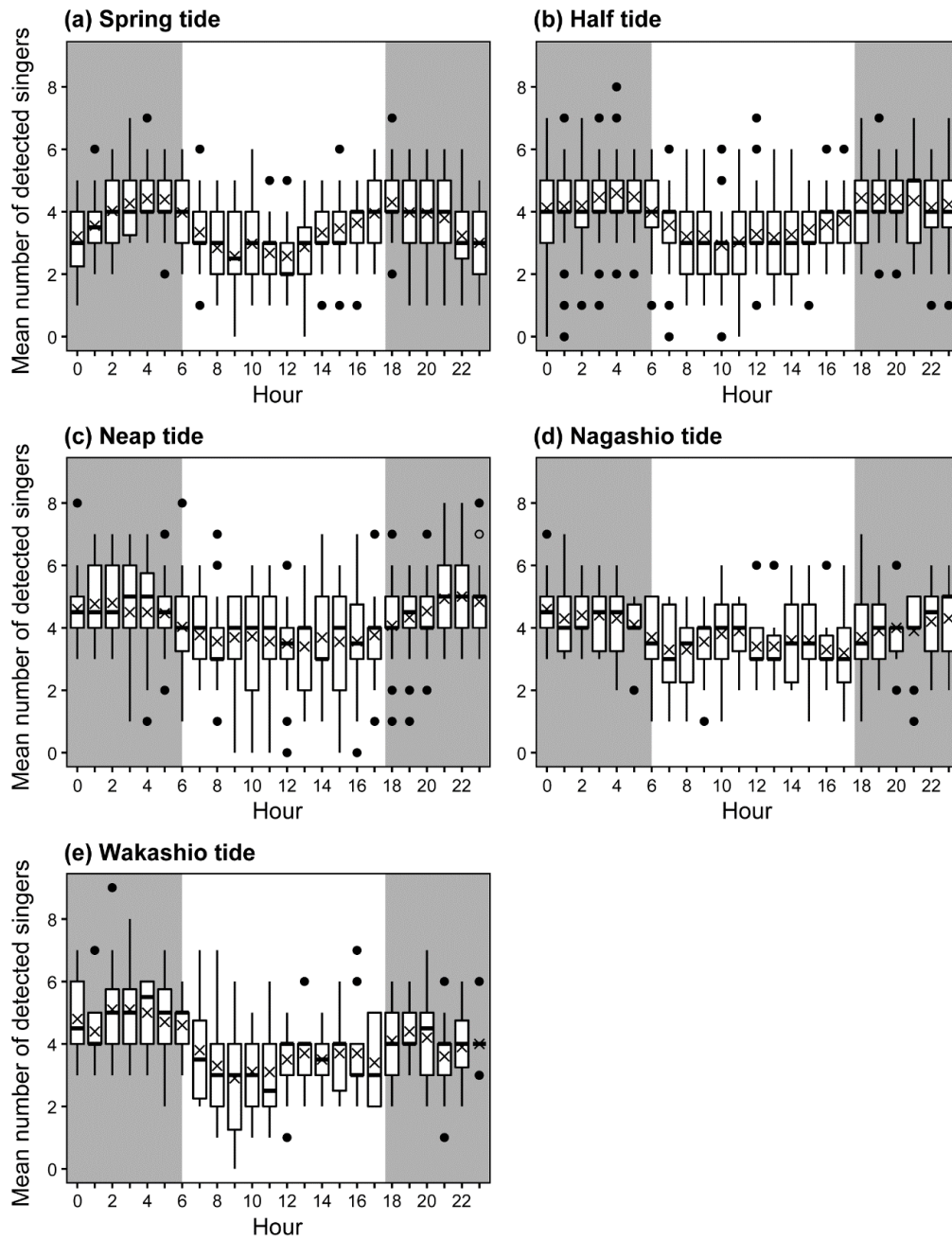


Figure 3-5. Diel variations in the mean number of detected singers for each tide type on the west side of Chichijima Island. The lines in the middle of boxes represent the median, and the cross marks show the mean. The bottom and top of the boxes indicate the 25th and 75th percentiles. Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and dots outside of the whiskers represent outliers. Grey and white areas indicate night and daytime, respectively.

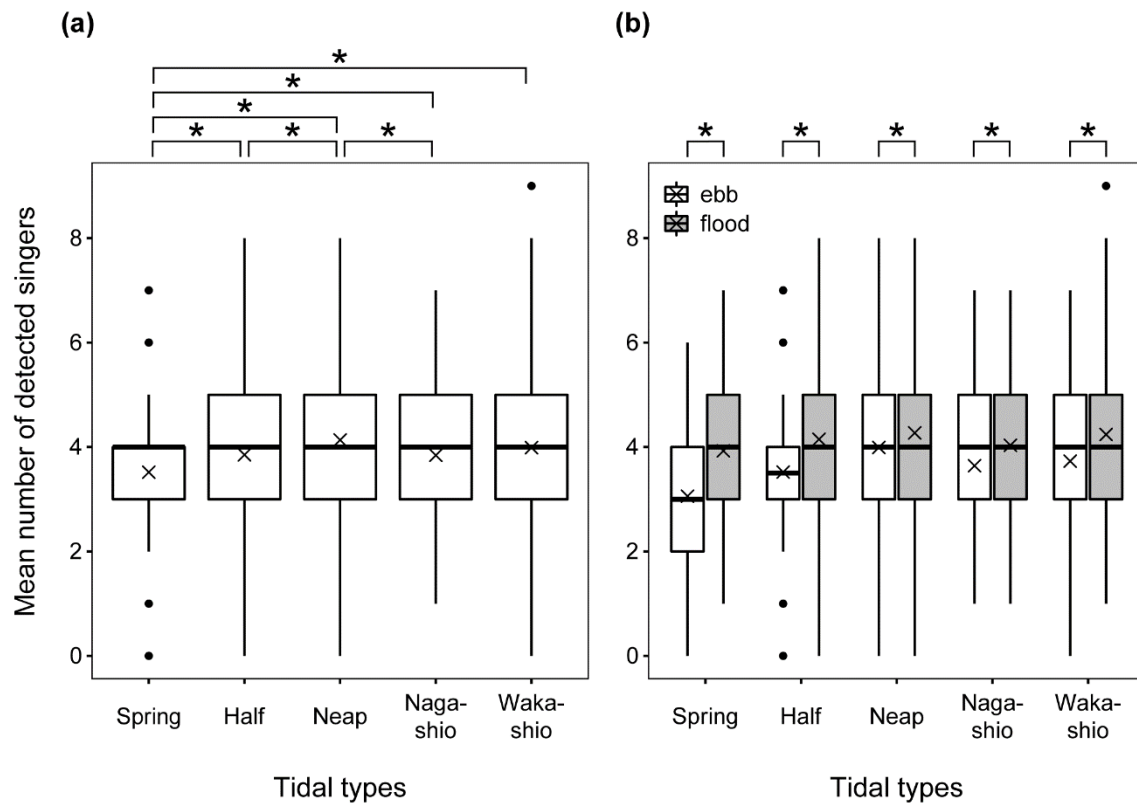


Figure 3-6. Differences in the mean number of detected singers: (a) for each tidal type and (b) between during the ebb and flood periods for each tidal type. The lines in the middle of boxes represent the median, and the cross marks show the mean. The bottom and top of the boxes indicate the 25th and 75th percentiles. Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and dots are outside of this range. Asterisks (*) indicate statistically significant differences between the groups (Steel-Dwass test, $p < 0.05$ in [a]; Mann-Whitney U test, $p < 0.05$ in [b]).

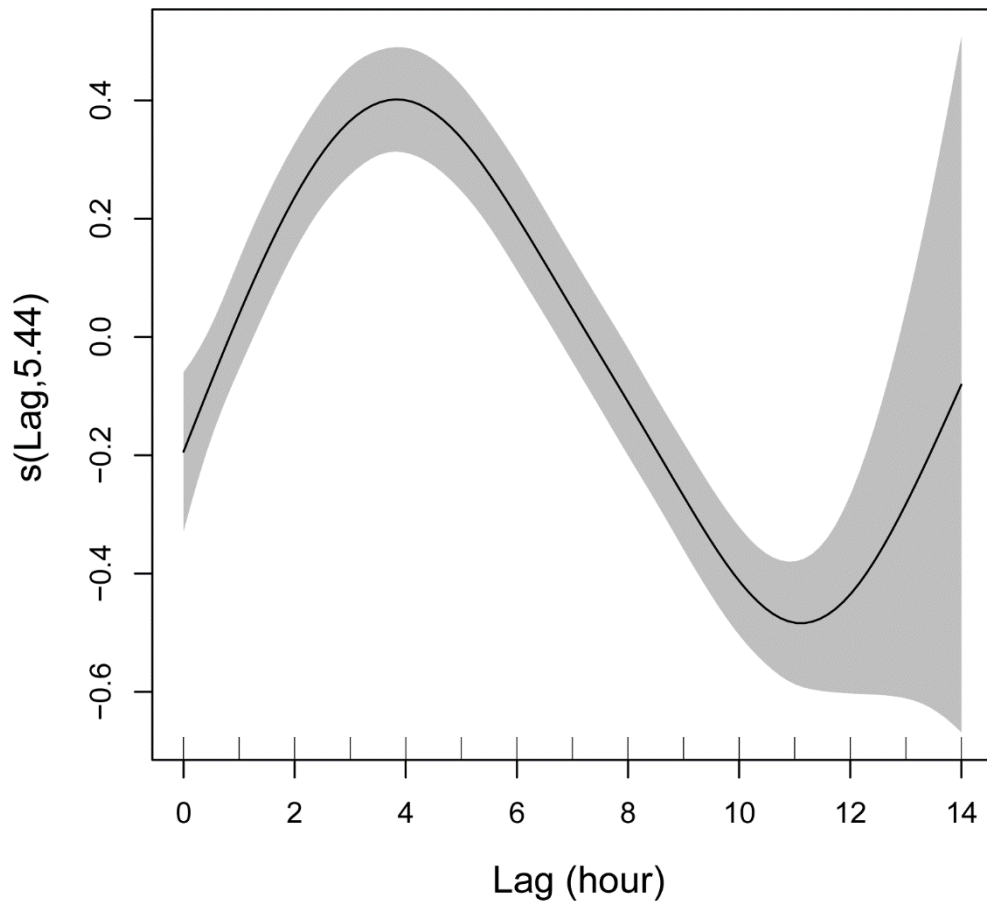


Figure 3-7. Relationships between the mean number of detected singers and the time lag from low tide on the west side of Chichijima Island. The x-axis shows the time lag from the low tide to the next low tide. The high tide time is 6 to 7 hours after the low tide time. The scale of the smoothing effect is shown on the y-axis. A value greater than zero on the y-axis indicates a positive effect on the occurrence of singers, and a value less than zero indicates a negative effect on the occurrence of singers. The shaded area shows the 95th percentile confidence band around the smooth function.

第4章 人為的騒音がザトウクジラの歌行動に及ぼす影響評価

4.1 緒言

近年、人間活動に起因する海中騒音が急速に増加している。Andrew *et al.* (2002)では、海洋における低周波帯の騒音レベルが1960年代から1990年代にかけて10 dB増加したことを報告した。さらに、McDonald *et al.* (2006)では、平均的な騒音レベルが10年ごとに2.5–3 dB増加していることを示唆した。低周波騒音の発生源は、海底資源探査、船舶航行、洋上風力発電、軍事用ソナーなど様々であるが、主な騒音源は商業船舶によるものと考えられている (Andrew *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2006; Hildebrand, 2009)。

このような人為的騒音による、魚類や海棲哺乳類などの海洋生物に対する影響が懸念されている (e.g. Richardson *et al.*, 1995; Weilgart, 2007; Codarin *et al.*, 2009; Shannon *et al.*, 2016)。特に鯨類は、コミュニケーションやナビゲーション、餌の探索に音を使用するため (Au, 1993; Tyack and Clark, 2000)、船舶航行の盛んな沿岸域において、その影響は深刻であると考えられる。これまでに報告されている鯨類に対する船舶騒音による影響として、ストレスの増加 (Rolland *et al.*, 2012)、摂餌行動の変化 (Pirodda *et al.*, 2012; Blair *et al.*, 2016)、鳴音を発する個体の減少や (Watkins, 1986; Sousa-lima and Clark, 2008)、鳴音の発声頻度の変化 (Lesage *et al.*, 1999; Doyle *et al.*, 2008; Parks *et al.*, 2016)、鳴音の周波数や大きさの変調 (Castellote *et al.*, 2012; Heiler *et al.*, 2016)などがあげられる。上記にあげたように、その影響は種内でも種間でも異なるため、場所ごとや種特有の反応を評価する必要がある。その中で、ヒゲクジラ類は、コミュニケーションに低周波帯の鳴音を使用することから、船舶騒音のような低周波音に敏感であると考えられる (Payne and Webb, 1971; Nedwell *et al.*, 2004)。そのため、ヒゲクジラ類が船舶騒音に対してどのように反応するのか、その評価が求められる。

小笠原諸島には、冬から春にかけてザトウクジラが繁殖活動のために来遊する (Darling and Mori, 1993; Mori *et al.*, 1998; Calambokidis *et al.*, 2001)。第3章でも述べたように、ザトウ

クジラのオスは、繁殖期に「ソング (歌)」と呼ばれる連続した複雑な鳴音を発する。ソングを構成する最小単位の音は「ユニット」と呼ばれ、複数のユニットが並んだものが「フレーズ」、複数のフレーズが並んだものが「テーマ」、そして複数のテーマから構成されたものが「ソングセッション」と定義される (Payne and McVay, 1971; Winn and Winn, 1978; Tyack, 1981)。ユニットの基本周波数は数十 Hz から 4 kHz ほどで、高調波成分は 24 kHz に達する (Tyack and Clark, 2000; Au *et al.*, 2006; Ou *et al.*, 2013)。また、過去の研究から、ソングの音源音圧レベルは 151–173 dB rms re 1 μ Pa と推定されている (Au *et al.*, 2006)。ソングが発せられる理由として、オスがメスを惹きつけるためのディスプレイ、オス同士が優位性や立場を伝え合うための信号、オスが繁殖海域で組織化するため、繁殖地におけるレックの形成のためなど、様々な仮説が考えられている (Tyack, 1981; Clapham, 1996; Darling and Berube, 2001; Darling *et al.*, 2006; Herman, 2017)。ソングの機能はいまだ明らかにはされていないが、歌行動は繁殖期における重要な役割を担っていると考えられ、船舶騒音の影響を評価するための指標の一つとなり得る。先行研究では、ボートの航行によるソングの発声時間の減少などが報告されており (Norris, 1995; Sousa-lima and Clark, 2008)、船舶騒音はザトウクジラの歌行動を阻害し、繁殖活動に影響を与える可能性がある。しかしながら、通常の商業船舶に対する反応行動に関する情報は不足している。

そこで本研究では、小笠原諸島父島沿岸域において、受動的音響観測手法を用いて、定期航路貨客船の航行時に生じる海中騒音がザトウクジラの歌行動にどのような影響を与えているのかを調べた。本海域における調査では、二つの利点がある。一つ目は、父島が本土から遠く離れた離島ゆえに、他の貨客船由来の騒音影響を排除でき、騒音源が完全に特定されること。二つ目は、前章までに示されたように、対象船舶の騒音影響が及ぶ父島の西側海域にはザトウクジラが安定して出現し、頻繁にソングを録音できることである。なお、本章の内容は、Tsujii *et al.* (2018) としてすでに発表されたものである。

4.2 材料と方法

4.2.1 船舶騒音の音響特性とソングの観測システム

本研究で対象とした船舶は、父島と母島間を定期運航する垂線間長 57.0 m、幅 12.0 m、計画喫水 3.4 m および総トン数 453 t の貨客船である。本貨客船による水中騒音の音響特性は、Kamiirisa *et al.* (2017) によって測定されており、通常航行速度での音源音圧レベルは 157 dB re 1 μ Pa rms であり、エネルギーが卓越した周波数は 54 Hz であった。計測方法は ISO/DIS 16554.3 に準拠し、当該調査海域とは別の水深の深い海域で騒音レベルの計測が行われた。

ザトウクジラのソングの観測には、設置型の自動水中音録音装置 (AUSOMS-mini stereo; 株式会社アクアサウンド社製) を使用した。本録音装置は、長さ 0.4 m の筐体の両端に 2 つのハイドロフォンが搭載されており、2 本の単一電池と 32 GB のマイクロ SD メモリーカードを使用して、最大約 21 日間の連続録音が可能である。録音期間はバッテリー容量によって制限されるが、メモリサイズによって制限されることはない。長時間の連続録音を想定していたため、メモリ消費を抑えるために録音形式は圧縮データ形式 (MP3, 128 kbps) を採用した。この録音形式を採用することにより、録音可能な周波数は最大 17 kHz となった。小笠原島漁業協同組合の同意の下、2017 年 2 月 14 日から 5 月 10 日にかけて、本録音装置を父島西側の南北 3.0 km 離れた 2 カ所に設置した (27°05'48.43" N, 142°10'35.48" E および 27°04'10.40" N, 142°10'38.30" E; Figure 4-1)。設置地点の水深は約 40 m であり、その中間となる水深約 20 m の位置に録音装置を設置した。その際、録音装置を固定したロープの方位が南北を向くように係留した (Figure 4-2)。約 3 カ月の調査期間中、録音が停止する前に、2–3 週間ごとに録音装置を交換した。2 つの定点に設置された録音装置内の時計は、録音開始時と終了時に同期した。これにより、2 地点の中間点から見た音源の方位角を測定することができた。

4.2.2 ソングユニットの検出

共同研究者の赤松友成博士により MATLAB (MathWorks 社製) で作成されたソングユニットの自動検出プログラムを用いて、各ユニットの音響特性 (パワースペクトルレベル、最小周波数、最大周波数および持続時間) を計算した。ユニットの検出アルゴリズムは次の通りである。まず、パワースペクトルの局所ピークを 92.8 ms ごとに計算した (4096-point FFT, 50% overlap, Blackman window)。時間的に隣り合うパワースペクトルの局所ピークの最近傍を接続し、スペクトログラムに現れるコンターをユニットとして抽出した。近傍に他の局所的なピークのない独立した局所ピークは除去した。ユニットごとに受信時刻、最小周波数、最大周波数および最大スペクトルレベルを計算した。

4.2.3 シンガーの位置計測

2 つの録音装置で記録された同一のユニットの到達時間差を用いて、アレイの中間点からの方位角を算出した。また、それぞれの録音装置で記録されたステレオチャンネルデータの相互相関により、各録音装置からの音源の方位角を計算した (Figure 4-3)。理論的には、2 カ所からの方位角がわかれば、2 次元の位置を計算することができる。しかしながら、本調査で使用したステレオ録音装置の角度分解能は、0.4 m という短いベースラインのために制限された。そのため、同一のシンガーの推定位置にばらつきが生じた。そこで、MATLAB で作成されたプログラムを使って、三角測量の原理で各ユニットの位置を 9 秒ごとに計算した。音響的に観測可能な範囲外の位置が算出された場合には、以後の解析から排除した。30 分ごとにすべての検出位置を用いてカーネル密度推定を行った。シンガーの位置計算にあたって、対象船舶が調査エリアを通過する時間的に、使用するカーネル密度推定の結果は 07:30–08:00 までの 30 分間のもので十分であった。カーネル密度の最大となる場所がシンガーの位置を示していると推定され、複数の局所ピークが現れた場合は、2 個体以上のシンガーが同時に歌っていたと考えられる。ここでは、対象船舶の運航時間を

含む 07:30–8:00 に検出されたシンガーのうち、航路に近い個体を以後の解析に使用した。単独の録音装置のステレオチャンネルデータから求めた方位角よりも、2 つの録音装置への音の到達時間差から求めた方位角の方が高い精度であった。そのため、カーネル密度の最大値を与える位置から、2 つの録音装置の中間点からの方位線に対して引いた垂線の交点を、シンガーの位置と定義した。その際、30 分間の方位角の平均値を用いた。

4.2.4 解析データの選別

各シンガーの位置を計算した後、対象船舶の通過中およびその前後のソングの音響特性を解析した。対象船舶は 07:30 に二見港を出港し、07:40–07:50 の間に録音装置の近くを通過した。音響的に特定されたシンガーの位置と対象船舶に搭載した GPS の記録を用いて、船がクジラに最も接近したタイミングと、その時のクジラまでの距離を計算した。テスト期間 (Test) は、対象船舶が最も接近した時点から前後 5 分間 (計 10 分間) と定義した。日々の船舶航行状況のわずかなずれのため、テスト期間の開始時刻は 07:33–07:50 の範囲であった。船の通過前後の 15 分間は冷却期間と定義し、比較対照期間を 07:15–07:25 (Pre) および 08:05–08:15 (Post) とした。比較対照期間は、船の運航スケジュールによって変化した。15 分の冷却期間の間に、対象船舶は 8.5–10 km 移動し、音響観測範囲外に出た。船舶の音源音圧レベル 157 dB を採用して球面音波伝搬を仮定すると、比較対照期間における調査範囲での受信レベルは 77–78 dB と推定された。これは、背景の自然騒音レベルと同等かそれ以下であった。海況不良や運航スケジュールの兼ね合いで、対象船舶は毎日運航していたわけではなかった。解析に用いた中で最も予定通り運航した日 (2017 年 2 月 20 日) の航跡をモデルコースとし、対象船舶の運休日におけるクジラと航跡との仮想距離を算出した。なお、各日の航跡間の差は最大 1.6 km であり、船が通常南へ進路を変える 142°10'E 地点で確認された。

船舶騒音とクジラのソングの基本周波数帯は異なるため、スペクトログラム上のユニッ

トのコンター画像比較による方位計測にあたっては、船舶騒音の影響は小さかった。しかし、南側の録音装置は航路に近く、対象船舶の騒音も録音されているため、詳細なソングユニットの音響特性の分析には北側の録音装置のデータを使用した。南北の録音装置は約 3.0 km 離れて設置されており、南側の録音装置の近くを通過した船舶からの音波伝搬損失は約 -70 dB になると推定される。北側の録音装置も、近くを通過した漁船などの影響を受けることはあったが、その場合、その日の音響データは解析に使用しなかった。なお、南側の録音データにおいて、対象船舶の騒音によるマスキングによって一部のソングユニットの方位が正確に計算できない場合は、Adobe Audition CC (Adobe Systems 社製)を用いて手で検出結果を補正した。

4.2.5 統計解析

対象船舶の有無によってシンガーの分布が異なるかどうかを調べるため、対象船舶の運航日と運休日のそれぞれのグループに対して Kolmogorov-Smirnov 検定を行った。この検定では、観察されたクジラから対象船舶までの最接近距離を比較に用いた。また、Wilcoxon の符号順位検定を用いて、テスト期間と船舶通過前後の比較対照期間における各クジラの歌行動の違いを調べた。歌行動のパラメータには、受信ユニット数、最小周波数、最大周波数、受信音圧レベルおよびユニットの持続時間を用いた。これらの統計解析における有意水準は 5%未満とした ($p < 0.05$)。すべての統計解析は R version 3.3.0 (R Core Team, 2016) を用いて行われた。

4.3 結果

4.3.1 シンガーの検出結果

データ選択の結果、対象船舶の運航日においては、のべ 26 頭 (1 日当たり 1-3 頭)のシンガーが検出された (Table 4-1)。対象船舶の運休日においては、通常の運航時刻と同じ時間

帯にのべ 27 頭 (1 日当たり 1–3 頭)のシンガーが検出された (Table 4-1)。各クジラは個体識別がなされていないため、異なる日に同じ個体が重複して検出された可能性もある。解析に使用された日数は 35 日間であり、同一の時間帯に 4 頭以上のシンガーがいた場合や、解析対象期間内に他の船舶騒音が確認された場合は、解析に使用しなかった。

検出されたシンガーの動きの一例を Figure 4-4 に示す。観測地点 2 点の中間点から見たシンガーの方位角は、短時間では安定していた。Figure 4-4a において、灰色で塗られた領域は、07:30 から 08:00 までの 30 分間におけるシンガーの方位角を示しており、その角度は 119 ± 3.2 (平均 $\pm$ 標準偏差)度であった。また、方位角の変化は平均で、毎分 0.4 ± 1.9 度であった。解析に用いたのべ 53 個体 (運航日 26 個体, 運休日 27 個体)において、30 分以内での方位角の標準偏差は、平均値の 3.3%であった。これは、この程度の経過時間であれば、シンガーがほとんど限られた領域内にいることを示しており、30 分間の各シンガーのカーネル密度分布によっても支持される (Figure 4-4b)。この結果は、シンガーは歌っている時には大きく移動しなかったことを示唆している。

4.3.2 船舶の有無とシンガーの分布位置

対象船舶の運航日と運休日におけるシンガーの分布位置は、Figure 4-5 に示す通りとなった。また、各シンガーから航路までの最短距離を計算し、その頻度分布を示した (Figure 4-6)。対象船舶の有無により、シンガーの分布に有意な差が確認された (Kolmogorov–Smirnov test, $p = 0.028$, Figure 4-6)。運航日においては、航路から 500 m 以内におけるシンガーの検出数が明らかに少ない傾向にあった (Figure 4-6)。航路から 500 m 以上の距離に限定して解析した場合は、航路からの距離に応じた分布に明確な差は確認されなかった (Kolmogorov–Smirnov test, $p = 0.348$, Figure 4-6)。

4.3.3. 船舶の通過によるシンガーの行動変化

対象船舶の通過前の比較対照期間 (Pre)、テスト期間 (Test)および通過後の比較対照期間 (Post)に観察されたすべてのソングユニットの方位角のプロットは、船舶が通過した後に数が減少することや、途切れることが多かった (Figure 4-7)。Figure 4-7 に示した (a)の個体の例では、船舶の通過前にはソングユニットが連続して観察され、それはテスト期間中も継続した。しかしながら、テスト期間の終了後、ユニットの検出数は減少した。また、シンガーと航路との距離に応じたユニットの検出数の変化を調べた (Table 4-2, Appendix Table A1)。航路からの距離 1,200 m までは、12 頭のクジラのうち 10 頭において、発声数の減少や発声の停止が確認されたが、距離 1,400 m 以上の範囲では、発声数を増加させたクジラと減少させたクジラがほぼ同数であった。Wilcoxon の符号順位検定の結果、対象船舶が通過した後は通過前に比べてユニットの検出数が有意に少ないことが確認された ($p = 0.005$, $n = 12$, Figure 4-8a, Table 4-2, Appendix Table A1)。一方、航路までの距離が 1,400 m 以上の範囲ではユニットの検出数に明確な増減傾向は確認されなかった ($p = 0.975$, $n = 14$, Figure 4-8a, Table 4-2, Appendix Table A1)。さらに、対象船舶の運休日においては、航路から 1,200 m 以内の範囲でも、ユニットの検出数に明確な増減傾向は確認されなかった ($p = 0.851$, $n = 18$, Figure 4-8b, Table 4-2, Appendix Table A1)。

対象船舶の通過前後において、ユニットの検出数に変化が確認された一方で、最小および最大周波数、持続時間、受信音圧レベルなどの他のパラメータに関しては、データセットを航路からの距離 1,200 m 以内の範囲に限定しても、運航前後で有意な増減傾向を示さなかった (all $p > 0.05$, Figure 4-9, Table 4-2, Appendix Table A2–A5)。

騒音影響の持続時間については、Figure 4-7 に示すように、各シンガーが同じ場所にとどまっていたと仮定した場合、12 頭のクジラのうち 9 頭は、対象船舶が通過してから少なくとも 30 分間は発声を再開しなかった。このような状況では、1 例を除いて、08:20 以降に対象船舶以外の騒音も観測された。

4.4 考察

本研究の結果、貨客船による海中騒音に対してザトウクジラが歌行動を変化させることが明らかとなった。具体的には、航路からの距離が 235 m の個体は対象船舶が接近すると歌を停止し、航路から 500–1,200 m の距離にいたのべ9頭においては、対象船舶の通過による発声数の減少や歌の停止が確認された。しかしながら、ソングユニットの最大・最小周波数や持続時間、受信音圧レベルなどのパラメータに関しては、船舶の通過による変化は観察されなかった。ゆえに、歌行動の観点から見た貨客船の発生音に対するザトウクジラの反応は、船が接近した際や通過した後に歌うのをやめるということであった。本研究では、解析に使用したデータの中に対象船舶以外の騒音源は存在しなかった。観測エリア内を小型船舶が通過した場合は手動で解析対象から除外することで、対象となる船舶騒音に対する個々のザトウクジラの反応行動を観察できるようにした。対象船舶の音源音圧レベルは 54 Hz で 157 dB であり、これは、ザトウクジラのソングと同等かそれ以下の大きさと考えられる。対象船舶騒音の主要な周波数成分は、ザトウクジラのソングの基本周波数帯 (100–800 Hz) よりも低い。対象船舶の航路からクジラまでの距離が 500 m から 1,200 m の場合、音の伝搬損失は、球面拡散を考えると 54 dB から 62 dB と計算される。クジラの暴露レベルは 103 dB もしくは 95 dB となり、本研究で分析されたソングユニットの受信レベル (110–136 dB rms re 1 μ Pa) よりもさらに小さい。対象船舶の航行速度は 7.7 m/s であり、130 秒間に 1 km を移動する計算になる。クジラにしてみれば、3 分間待てば、船舶騒音レベルが背景雑音レベルと同等まで低下するということになる。本研究で確認された船舶騒音に対するザトウクジラの歌行動の反応はかなり限定的で、その影響範囲は数百メートル以内であった。先行研究において、Risch *et al.* (2012) は、低周波騒音がザトウクジラの歌行動に影響を与える範囲は 200 km に達する可能性があるとし唆している。その研究では、騒音の受信レベルは 88–110 dB rms re 1 μ Pa であり、その時の背景雑音レベルを 5–22 dB 上回ってい

た。これは、とても穏やかな海域におけるケースである可能性がある。小笠原海域においては、騒音の音源レベルと背景雑音レベルの差が大きくなり、影響範囲が狭いものとなったと考えられる。

対象船舶が観測エリアから完全にいなくなった時、ソングユニットの検出数がより顕著に減少した。対象船舶は、15 分間で約 8.5–10 km 移動した。その結果、各クジラに対する騒音レベルは背景雑音レベルと同等か、それ以下となった。本研究では観察対象となるクジラの数に限られており、騒音影響が持続する時間を評価することができなかった。また、時間的な影響範囲を正確に推定するためには、船舶の通過前後に設けた冷却期間をずらして解析する必要がある。今回の結果では、12 頭中 9 頭は歌行動を停止しており、少なくとも、対象船舶が観測エリアを通過してから 30 分以上経過しないと歌を再開しなかった。しかし、対象船舶が通過した 30 分後には、他の船舶 (プレジャーボートやホエールウォッチング船など) の操業が増加し始めたことから、対象船舶による影響がいつまで持続したかを推定するのは困難であった。しかし、ザトウクジラの歌行動に対する対象船舶の影響は一時的なものであったと考えられる。

音響観測では、鳴音を発している動物しか検出できないことが欠点としてあげられる。今回のデータでは、対象船舶の運航日において、航路上にシンガーは存在しなかったが、これはザトウクジラがいなかったことを意味するものではない。歌っていないオスのクジラ、メスや仔クジラが存在していた可能性はある。本研究における結論は、歌っているオスのみに適用される。また、今回の受動的音響観測システムによる検出範囲は限られている可能性がある。例えば、多くのシンガーは観測アレイの西側で検出され、南側ではほとんど検出されなかった。Figure 4-1 に示すように、調査海域の南部に位置する南島周辺の海底地形は複雑で、非常に浅い場所が含まれているため、このエリアにシンガーが存在していたとしても、録音装置への音の伝搬が妨げられた可能性がある。

本研究で観察されたザトウクジラの反応は、貨客船の通過時、あるいは通過後に、少な

くとも 30 分以上にわたって歌うのをやめることや、発声数を減らすことであった。人為的騒音に対する海棲哺乳類の音響的な反応については、様々な報告がある (Di Iorio and Clark, 2010; Parks *et al.*, 2011; Tyack *et al.*, 2011; Castellote *et al.*, 2012; Heiler *et al.*, 2016)。ヒゲクジラ類においては、シロナガスクジラ (*Balaenoptera musculus*) が地震探査中に発声頻度を増加させたことや (Di Iorio and Clark, 2010)、ナガスクジラ (*Balaenoptera physalus*) がエアガンによる水中騒音に暴露された際に通常よりも短く低い 20 Hz コールを発したことなどが報告されている (Castellote *et al.*, 2012)。タイセイヨウセミクジラ (*Eubalaena glacialis*) は、背景雑音レベルの増加に伴い、声を大きくしたという報告もある (Parks *et al.*, 2011)。船舶騒音に対するザトウクジラの反応に関しては、歌活動の低下や歌う時間の短縮が報告されている (Norris, 1995; Sousa-lima and Clark, 2008)。本研究で観察された貨客船騒音に対するザトウクジラの反応もこれらの知見と一致しており、騒音レベルが高くなると、ザトウクジラは歌うのをやめる傾向や、発声数を減らす傾向にある可能性が考えられる。

本研究において、航路のすぐ近傍 (< 500 m) では、対象船舶の通過前にクジラがすでに歌うのをやめていたが、それよりも離れた場所では船の通過に伴い歌行動の変化が観察された。この結果は、船舶騒音の暴露下においてもしばらくはクジラが歌い続けたことを示している。対象となる船舶騒音の音源音圧レベルは 157 dB re 1 μ Pa であり、各クジラの位置 (航路から 500–1,200 m) における受信レベルは、最大でも背景雑音レベル (95 dB) より 8 dB 高いか、同等であったと考えられる。また、ザトウクジラのソングの音源音圧レベルは 151–173 dB rms re 1 μ Pa と推定されており (Au *et al.*, 2006)、船舶騒音の受信レベルよりもはるかに高い。したがって、本研究における状況では、船舶騒音によるマスキング効果を避けるために、ソングのパラメータを変化させる必要はなかったのかもしれない。その場合、個体のコスト面からは、航路に近いクジラが船舶の接近前に歌うのをやめたように、高い騒音レベルの状況下で歌い続けるよりも、歌うのをやめて騒音源から遠ざかることを選択するかもしれない。本研究のケースでは、対象となる貨客船による海中騒音の影響は限定

的であり、影響を受けるクジラの回復も早いことが示唆された。

船舶の通過後に反応が生じたケースもあり、その理由としては、船舶騒音の影響方向と各個体の暴露レベルの閾値が関係している可能性がある。船舶の後方において、高い音圧レベルの騒音が発せられるため、船のすぐ後方にいたクジラが最も強く騒音の影響を受けたと考えられる。また、セミクジラでは、船の騒音がストレスレベルを上昇させることが報告されており、これは他のヒゲクジラ類にも該当する可能性が考えられている (Rolland *et al.*, 2012)。つまり、継続的に騒音にさらされることによるストレスが、船舶の通過後に歌行動の変化を引き起こす可能性もあるかもしれない。今後は、騒音暴露レベルとクジラの反応との関係を調べる必要があるだろう。

Table 4-1. The number of singers extracted from 06:55 to 08:25 on each day. The first deployment day of two recorders was on February 14, 2017, and the last recovery day was May 10, 2017. Grey painted days (35 days) were used in the analysis. The days that recording data had more than 4 singers or the other ship noises during the analysis periods were not used. NA indicates the days that recording data were not available because of exchanges of recorders or the recording failure. Asterisk shows the days that the target ship was operated at 07:30 am.

Month-Year	Day																														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Feb-17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	NA	5	4*	NA	2	3*	4*	3	2*	3	2	3*	2*	4	NA*	4		
Mar-17	4	3	3*	4*	3	3*	2	3	3*	2*	2	3*	4	4	2*	4*	2	NA*	4	2	3*	3*	3	1*	3*	3	4	3	3*	2	2*
Apr-17	3*	4	2	3*	NA*	3	4*	2*	2	2	1*	2*	1	2*	1*	1	2	2*	2*	1	NA*	NA*	NA	NA	NA*	NA*	NA	NA*	NA*	NA*	
May-17	NA	NA*	NA*	NA	NA*	NA*	NA	NA*	NA	NA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Table 4-2. The results of comparison of song parameters between pre- and post-test periods.

Parameters	<i>P</i> -value (n)					
	With ship			Without ship		
	< 1200 m	> 1200 m	All singers	< 1200 m	> 1200 m	All singers
Number of received unit	< 0.05 * (n = 12)	0.975 (n = 14)	< 0.05 * (n = 26)	0.528 (n = 18)	0.374 (n = 9)	0.857 (n = 27)
Minimum frequency	0.401 (n = 8)	0.925 (n = 14)	0.615 (n = 22)	0.407 (n = 17)	0.110 (n = 9)	0.112 (n = 26)
Maximum frequency	0.329 (n = 8)	0.594 (n = 14)	0.858 (n = 22)	0.523 (n = 17)	0.139 (n = 9)	0.182 (n = 26)
Sound pressure level	0.208 (n = 8)	0.109 (n = 14)	0.426 (n = 22)	0.210 (n = 17)	0.214 (n = 9)	0.073 (n = 26)
Duration	0.263 (n = 8)	0.730 (n = 14)	0.338 (n = 22)	0.868 (n = 17)	0.859 (n = 9)	0.929 (n = 26)

P-value and the number of samples (n) used in a Wilcoxon signed rank test are shown in this table.

Asterisk indicates that there is significant difference between pre- and post-test periods.

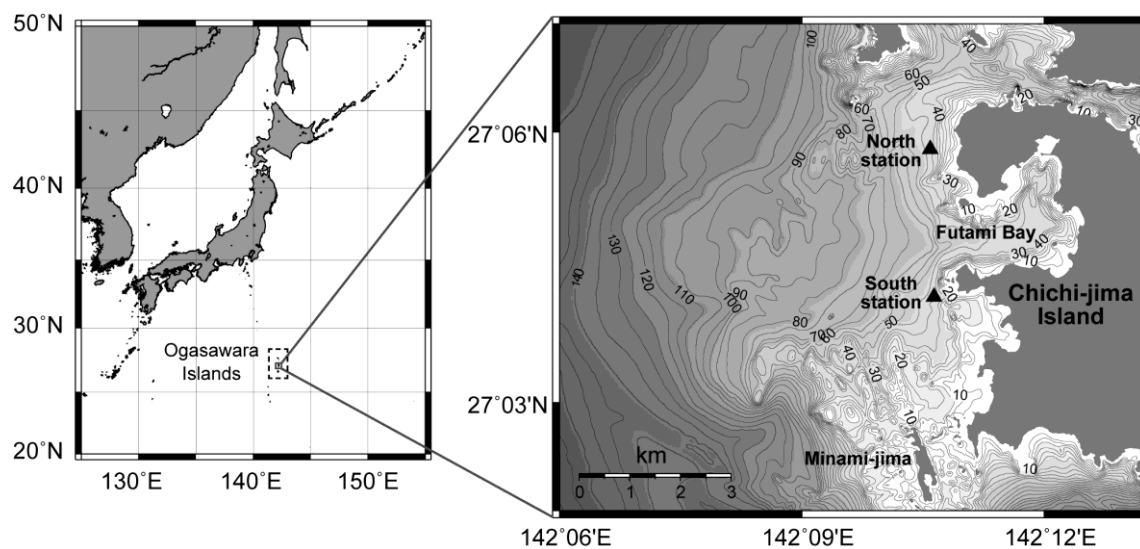


Figure 4-1. The study site, Chichijima Island, Ogasawara, Tokyo, Japan. The north and south stations were deployed at about 40 m depth off the coast of Chichijima Island (black triangle).

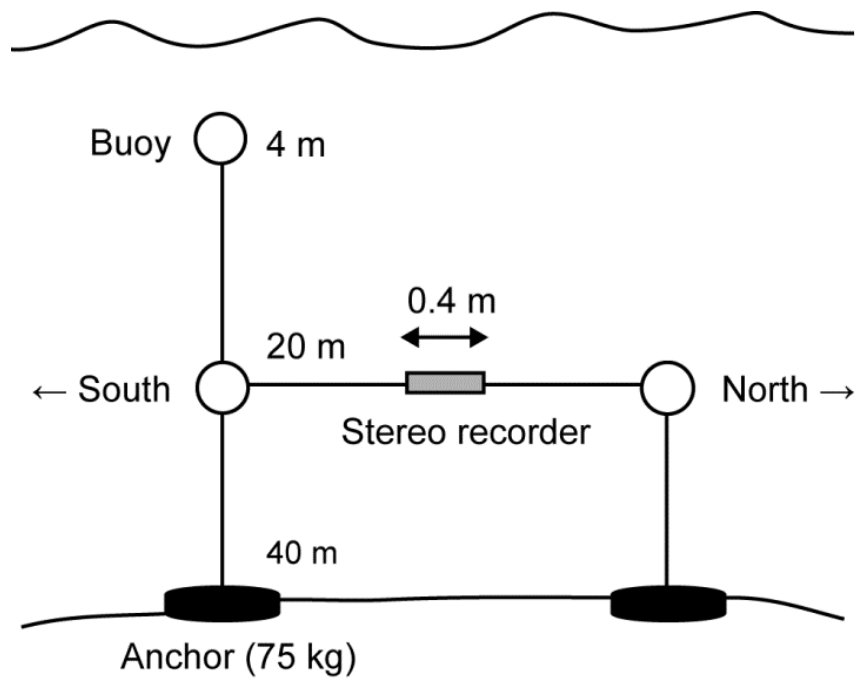


Figure 4-2. The deployment system of a stereo recorder. The recorder was horizontally suspended at a depth of 20 m using buoys, with a marker buoy situated at 4 m below the water surface.

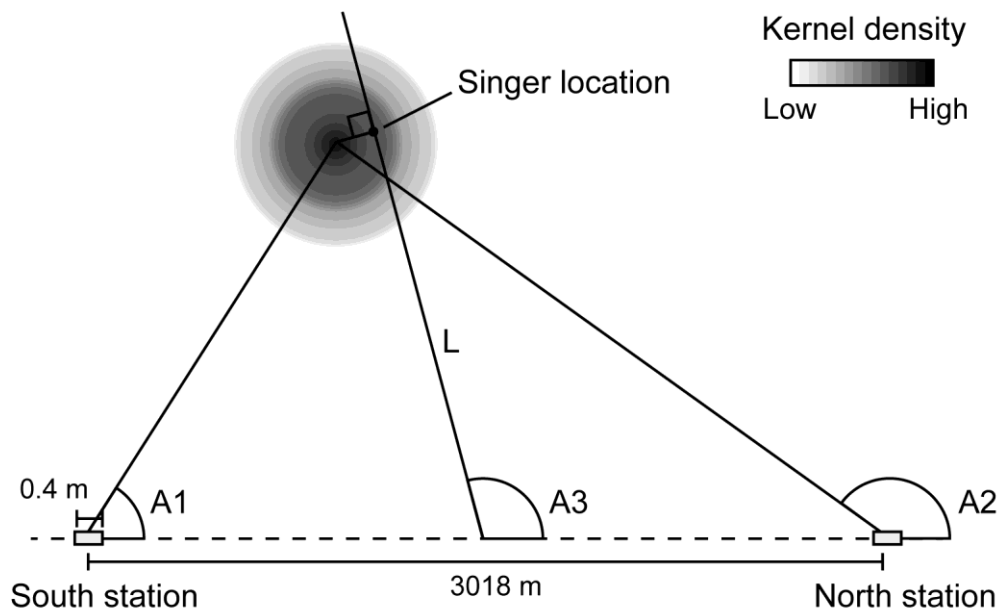


Figure 4-3. Calculation of singer's location. Using two bearing angles from two recorders A1 and A2, the location of each unit could be calculated by triangulations. The bearing angle measured by the time shift of unit contour between two recorders (A3) is more accurate. The location of the singer was estimated as the cross point at the perpendicular line from the highest kernel density to the third bearing angle line (L).

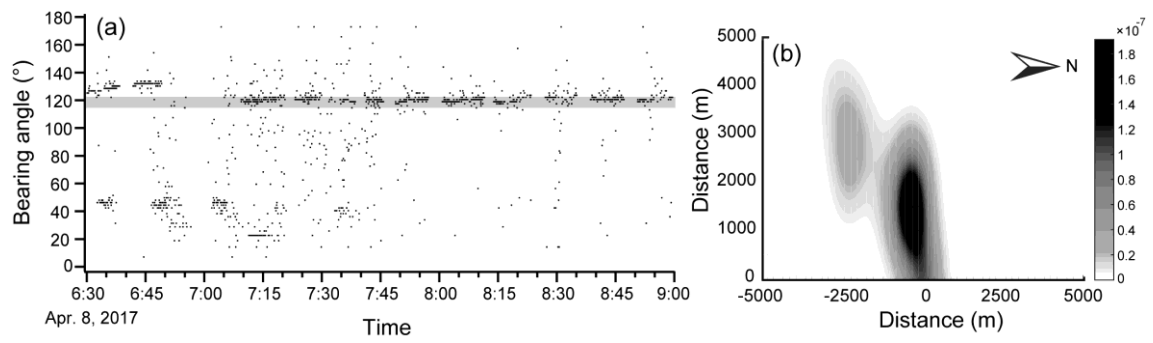


Figure 4-4. (a) Sound source bearing angle changes according to the time and (b) the kernel density of a singer during 30 minutes. Both examples show that the individual singer did not move extensively during 30 minutes. The singer tended to be positioned in a specific location and singing was prolonged. Gray zone in (a) show mean and standard deviation of bearing angle from 07:30 to 08:00 am.

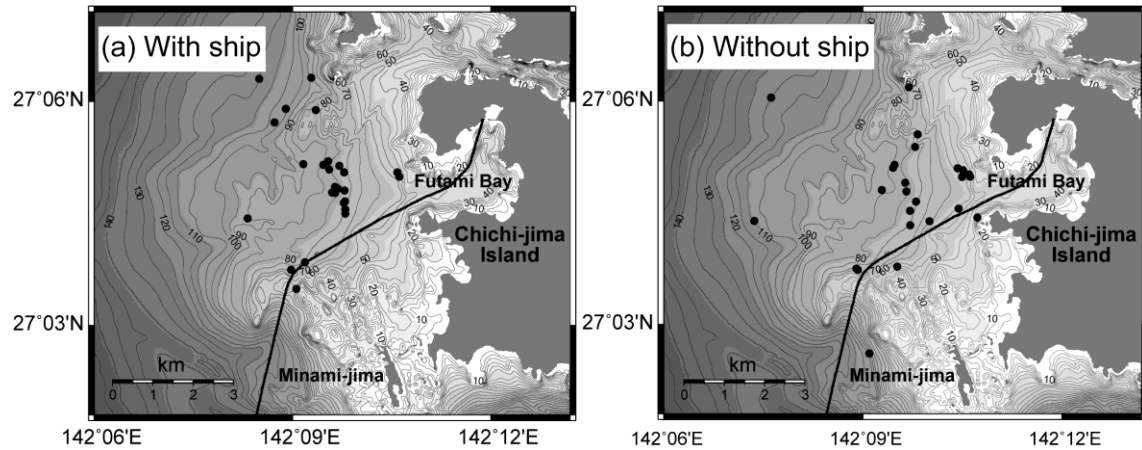


Figure 4-5. Estimated location of singers from 07:30 to 08:00 am. Black circles show each singer's location. The ship trajectory (black line) on February 20 was drawn in both maps with or without the ship operating. Most of the singers were found on the north side of the ship trajectory during days when the ship was operating. Singers were located close to or on the ship trajectory during the days without the ship operating.

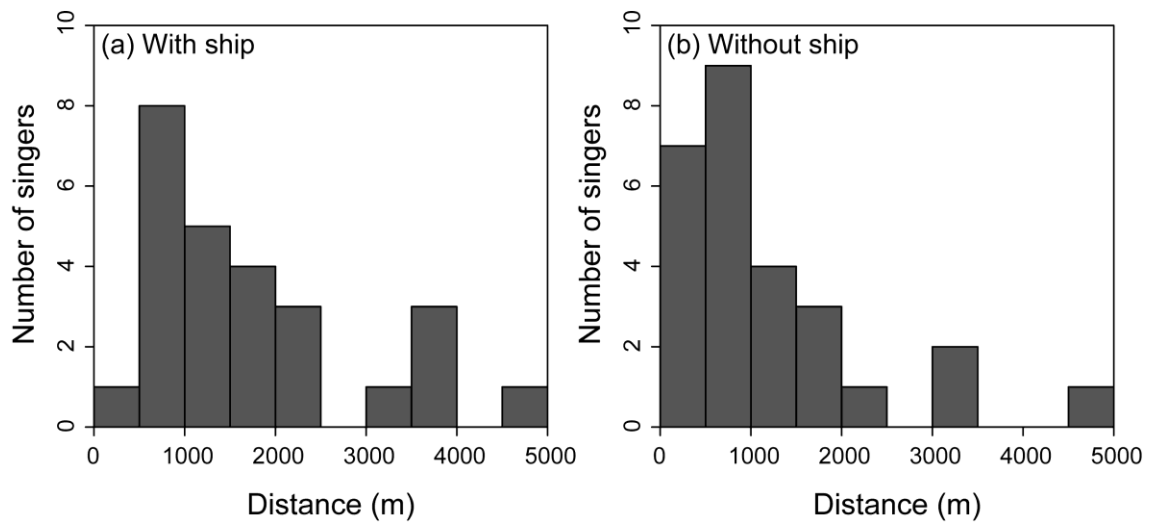


Figure 4-6. The nearest distance between the singers and the ship trajectory. The estimated location of each singer from 07:30 to 08:00 am that were used in the calculation. The mean of distance (a) with the ship was 1,758 m, and (b) without the ship was 1,210 m. The number of singing whales observed in each distance bin gradually reduced. Only one singer was found within 500 m from the ship trajectory on the day with the ship operating, whereas 7 singers were found on the day with no ship operating.

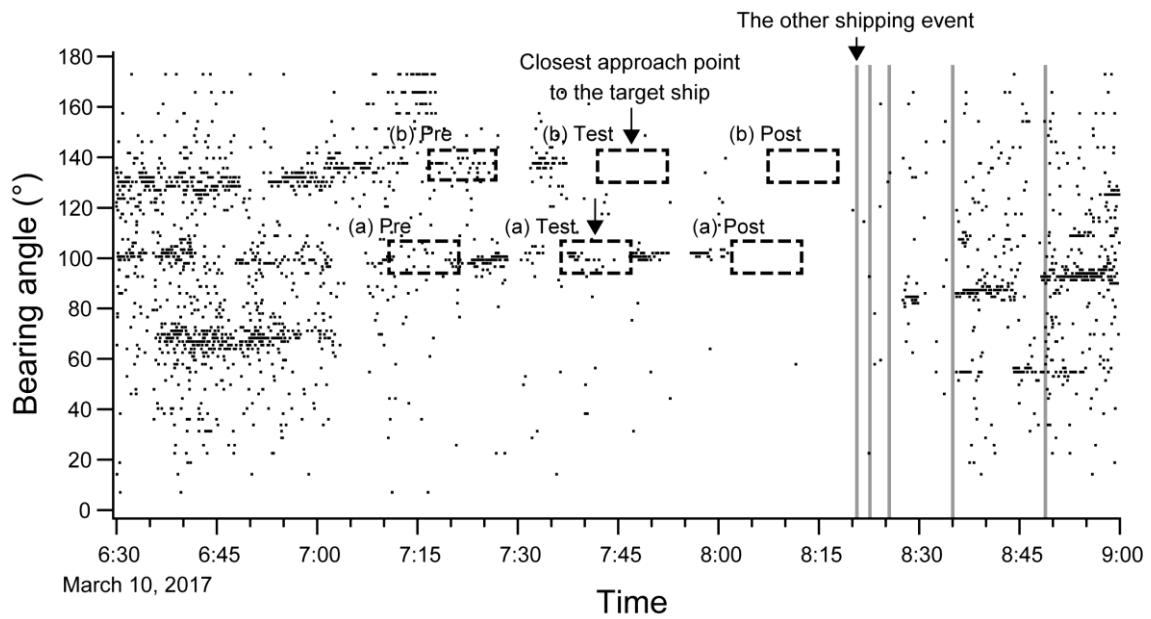


Figure 4-7. The bearing angle plots of all observed song units from 06:30 to 09:00 am on March 10, 2017. Two singers could be recognised. Dashed boxes show each experiment period (pre, test, and post) and the down arrows indicate the closest approach point of the ship to the singer. The reactions of each singer differed. (a) The whale stopped singing after the ship passed by the test area. (b) The whale stopped singing before the ship passed by the test area. The minimum distance from singers to the ships were (a) 1,180 m and (b) 235 m. Noises of other ships were also observed after 08:20 am (vertical gray line).

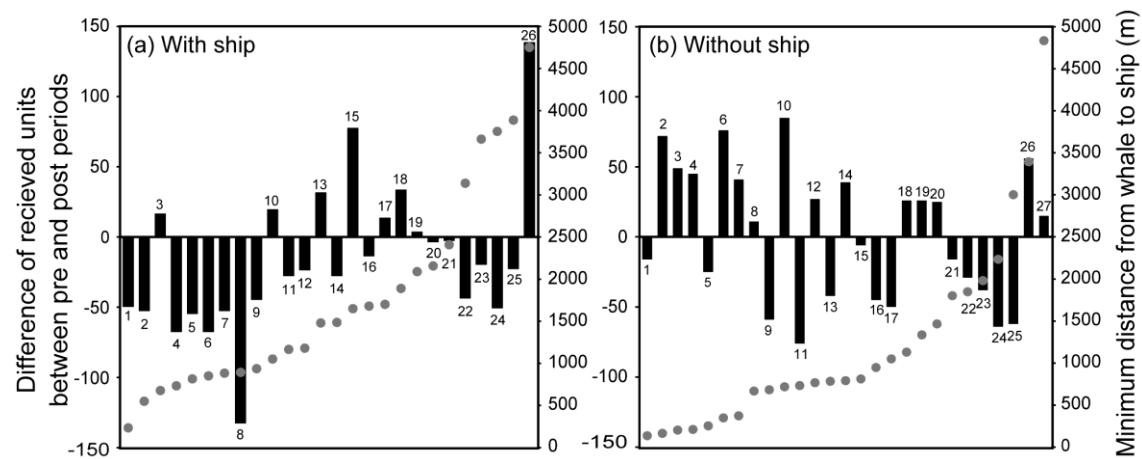


Figure 4-8. Relationship between singer's location and an increase or decrease of song. These figures show the difference in the number of received units between pre- and post-test periods (black bars) and minimum distance from each whales to the target ship (gray circles) when the ship was (a) present and (b) absent. Without the ship operating, the distance between the singer and the virtual ship trajectory were calculated. When the ship was present, at distances up to 1,200 m, 10 of 12 whales reduced song units. The number of received units after the ship passed was significantly less than that before the ship passed (Wilcoxon signed rank test, $p = 0.005$, $n = 12$). However, nearly same number of whales increased or decreased the unit production over the 1,400 m range (Wilcoxon signed rank test, $p = 0.975$, $n = 14$). When the ship was absent, no trend could be observed under the 1,200 m range from the ship trajectory ($p = 0.528$, $n = 18$). Numbers in the graph show the serial number of observed whales.

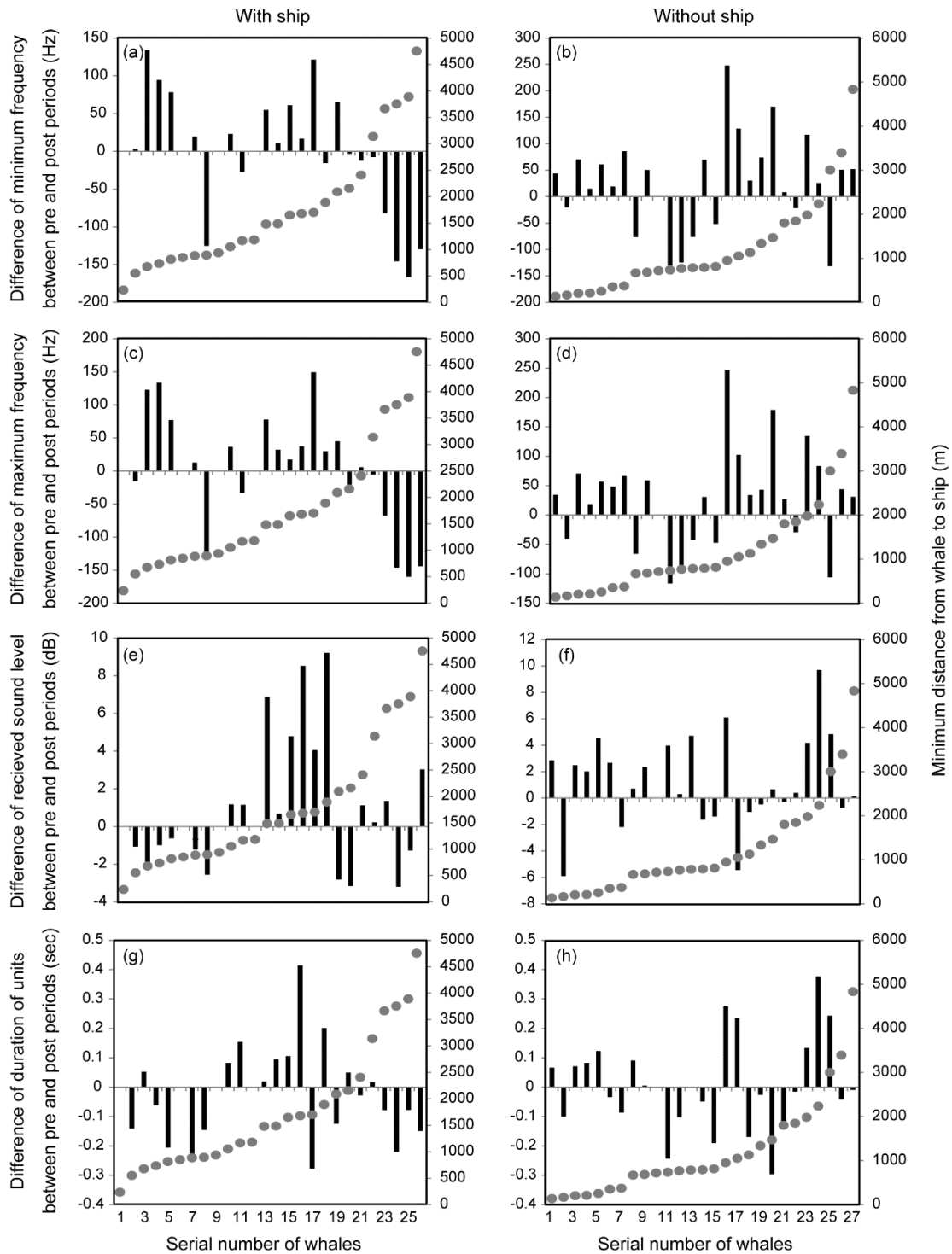


Figure 4-9. The variation between pre- and post-test periods in: (a) the mean of minimum frequency (Hz) with ship and (b) without ship; (c) the mean of maximum frequency (Hz) with ship and (d) without ship; (e) the mean of received sound level (dB rms re 1 μ Pa) with ship and (f) without ship; (g) the mean of duration of units (sec) with ship and (h) without ship.

(g) the mean of duration of units with ship and (h) without ship. The gray circles show the minimum distance from each whales to the target ship.

第5章 総合考察

5.1 父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息地利用

本研究では、人為的騒音がザトウクジラに与える影響を評価する上で、まず本種による空間的・時間的な父島列島周辺海域の生息地利用について調べた。第2章では、船上からの目視データを用いた生息適地モデリングにより、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの空間分布と環境要因との関係を定量的に明らかにし、ハビタットモデルの作成を行った。その結果、本海域における本種の分布には、水深、海底傾斜および海岸線からの距離が関係しており、特に水深の影響が大きいことが示された。また、父島列島の西側海域における生息確率は東側海域よりも高く、父島西側の海岸線から5 km以内の場所が本種にとって最も生息に適した環境であることが示唆された。本種が浅海域を好むことは、他海域における研究や小笠原での過去の研究からも既知である (e.g., Herman and Antinova, 1977; Urban and Aguayo, 1987; 森, 1994; Mori *et al.*, 1998; Acebes *et al.*, 2007; Rasmussen *et al.*, 2012; Kobayashi *et al.*, 2016; Oña *et al.*, 2017; Hill *et al.*, 2020)。しかしながら、これまでの調査では、父島列島周辺の探索範囲自体が西側沿岸域の200 m以浅の海域に集中しており、沖合海域や東側海域における情報が不足していた (森, 1994; Mori *et al.*, 1998)。本研究では、父島列島周辺の沖合海域や東側海域も含んだ広範な目視調査データを用いることで、父島列島周辺海域における本種の空間分布を初めて定量的に明らかにすることができた。

次に第3章では、受動的音響観測手法を用いて、父島沿岸域におけるザトウクジラのシンガーの出現周期性を明らかにした。季節的な出現傾向としては、シンガーは2-3月に多く出現し、2月に最盛期を迎えた。これは、従来の目視観測により得られている結果と同様であった (Mori *et al.*, 1998)。日周パターンについては、日出前と夕方以降にシンガーが多く出現し、昼間は少ないことが示された。加えて、西側海域においては、小潮時にシンガーの出現が多くなり、かつ、上げ潮時に多く、下げ潮時に少なくなったことから、潮汐周期と関係した出現パターンがあることが明らかとなった。このことから、潮汐の速さや流

れる向きが、シンガーの行動や分布に影響を与えている可能性が示された。また、観測システムの差異はあるが、西側海域の方が東側海域よりもソングの検出数が多く、第 2 章で示された生息適地推定の結果と同様に、音響情報からも西側海域における本種の利用が多いことが明らかとなった。昼夜を通した連続観測の難しさから、同海域においては、これまで夜間を含めたザトウクジラの一日の行動を調べた研究は存在しなかった。本研究では、受動的音響観測手法を用いた 24 時間連続的な観測により、父島周辺海域において、本種のオスが日周期や潮汐周期に関連して行動や分布を変化させている可能性が初めて示された。

野生動物の適切な保全を行うためには、彼らにとって重要な生息場所や行動パターンなどの、より多くの優れた生態学的データが必要である。本研究で明らかになった本種の生態学的特性は、父島列島周辺海域における本種とその生息環境の保全のために重要な情報となるだろう。一方で、上述したような現在の状況が、気候変動やクジラの個体数変動に伴って変化する可能性も考えておく必要がある。例えば、Derville *et al.* (2019)では、オセアニアを繁殖海域として利用するザトウクジラにおいて、細かなスケールでは海底地形が分布を決める重要な要因になっているものの、粗いスケールでは海面水温に対しても本種が局所的な応答を示すことを報告している。これは、地球温暖化により、現在、繁殖海域として利用されている場所が将来的に本種の生息に不適な水温環境になった場合に、その生息適性に影響を及ぼす可能性を示している (Derville *et al.*, 2019)。また、東部オーストラリアでは、ザトウクジラの個体数密度の増加とともに、オスの交尾戦略がソングによる競争から、ソングを用いない身体的な競争へと変化していることが示唆されている (Dunlop and Frere, 2023)。今後、本種の生息地利用や行動パターンの変化を敏感に察知できるように、継続した調査が不可欠である。加えて、父島列島周辺海域だけではなく、小笠原諸島を構成する他の島々における潜在的な本種の生息適地も把握しておくことで、生息地利用の変化が生じた際の調査計画や保全方策の立案を迅速に行うことができると考えられる。

5.2 定期航路貨客船騒音がザトウクジラに与える影響

第 4 章では、定期航路貨客船の航行に伴う海中騒音に対するザトウクジラのシンガーの反応行動を調べた。父島と母島間を航行する貨客船 (453 t) の運航時刻において、対象船舶の運航日と運休日における観測範囲内で検出されたシンガーの分布を比較した結果、運航日には航路から 500 m 以内における検出数が明らかに少ない傾向にあった。また、対象船舶の航行により、ソングの検出が一時的に減少することが明らかとなった。一方で、ソングユニットの最大・最小周波数や持続時間、受信音圧レベルなどのパラメータに関しては、対象船舶の通過による変化は観察されなかった。

海中騒音が海洋生物に与える影響として、生体への物理的な損傷や、永久的もしくは一時的な聴覚障害、騒音源からの回避や発声行動の変化といった行動阻害および音声コミュニケーションが阻害されるマスキングなどがあげられる (Gedamke *et al.*, 2016)。本研究において確認されたザトウクジラのシンガーへの影響は、これらのうち行動阻害に該当するものであった。対象船舶騒音とザトウクジラのソングの音源音圧レベル、および各クジラと対象船舶との位置関係を考慮した場合に、各クジラが暴露する船舶騒音の受信音圧レベルは、自らが発するソングの音圧レベルよりも小さいものと考えられる。加えて、対象船舶騒音による暴露は一時的なものであるため、船舶騒音によるマスキングに適応するためにソングの音響特性を変化させてまで歌い続ける必要がなかったものと考えられる。ゆえに、本研究における状況下では、一時的に歌うのをやめるという選択が、オスのザトウクジラにとっての海中騒音に対する効果的な対応であった可能性がある。また、反応を示したのは、航路から 1,200 m 以内にいた個体と推定された。それゆえ、本研究では貨客船由来の海中騒音に対するザトウクジラのシンガーの行動変化が認められたものの、それは短期的かつ限定的な範囲における影響であることが示唆された。

クジラが示すこうした人為的騒音への応答について、本研究で対象としたような定期航路船では、騒音が発生する時間帯や場所が同じであるため、船舶航行イベントに対する慣

れによる固定化が生じることも考えられる。実際に、船舶の往来などの人間活動に対するヒゲクジラ類の反応が時間の経過とともに変化することや、慣れのパターンが生じる事例が報告されている (Watkins, 1986)。今回の対象船舶は、それまで同航路を運航していた貨客船に代わり、2016 年 7 月に就航したものであるが、本海域に来遊する個体が、これまでの経験からすでに固定化された反応を示している可能性や、今後、対象となる騒音への慣れによって、反応に変化を示す可能性もあるかもしれない。

また、本研究で確認されたシンガーへの貨客船騒音の影響を、他海域においても同様に適用させるには、注意を要する。本研究で対象とした定期航路貨客船の運航は、最大でも父島と母島間を 1 日 1 往復する程度であり、父島と本土を結ぶその他の貨客船の航行頻度を考慮しても、1 日における貨客船の往来は多くはない。本海域よりも貨客船の航行量が多く、常に貨客船騒音にさらされるような環境においては、オスのザトウクジラは、一時的に歌を停止するという応答ではなく、発声調整や分布そのものを変えるという応答を示すかもしれない。そのため、対象海域ごとに、背景雑音レベルと航行船舶の騒音レベル、さらには船舶航行量などの実状に応じた評価が求められるだろう。

本研究では定期航路貨客船による影響評価を行ったが、本海域ではホエールウォッチング船をはじめとした遊漁船や漁船、プレジャーボートなどの小型船舶も航行している。Mori and Kato (1999)では、本海域で 1990 年代後半に計測されたホエールウォッチングに従事する小型船舶の音源音圧レベルが、通常航行時 (6–10 nm/h)において 149.7–176.4 dB re 1 μ Pa at 1m であったことを報告している。これは、本研究で対象とした貨客船よりも大きな音を発して航行する船舶も含まれていたことを示している。現在航行している観光船や漁船などの騒音レベルについては明らかではないが、貨客船よりも頻繁に沿岸域を航行する小型船舶による影響も無視できないものと考えられる。

5.3 ザトウクジラの保全と人間活動との両立に向けて

ここでは、第 2 章から第 4 章の結果を踏まえて、父島列島周辺海域におけるザトウクジラと人間活動との関係について考察を行う。第 2 章および第 3 章の結果から、目視観測データに加えて音響情報からも、父島列島西側沿岸域におけるザトウクジラの出現確率が高いことが示された。父島では港が西側に開口しているため、船舶の往来も西側の方が多い。そのため、父島西側沿岸域は、父島列島周辺海域の中でもザトウクジラと船舶との遭遇確率が極めて高い場所であることが推察される。こうした状況は、人々がホエールウォッチングを行う上では都合の良いものであるが、人間活動によるクジラへの影響を考えた場合には、この区域は船舶とクジラとの衝突リスクが高く、クジラが船舶騒音に暴露されやすい状況にあると言える。第 2 章で明らかとなったように、本種の分布が水深に強く規定されているのであれば、父島列島の東側に好適環境が少ない以上、本種は人間活動に対して多少の影響を受けている場合でも、西側沿岸域を利用せざるを得ない可能性がある。現在、小笠原群島の海岸線より 1 km 以上 5 km 以内の海面は、国立公園の普通地域に指定されており、そのごく一部は、貴重な地形や発達したサンゴ群集などの海中景観を保護するため、海域公園地区として設定されている (環境省, 2009)。しかし、本種やその生息環境の保全策として、本海域ではホエールウォッチングの際のクジラとの接近距離などを定めた自主ルールは設けられているものの (Ichiki, 2003)、その生息域保全のための保護区の設定などの施策は行われていない。そのため、本種の生息域をより適切に保全する上で、その生息確率が高い海域においては、海洋保護区の設定や本種の来遊期間中における船舶の航行速度制限を設けるなど、観光利用目的以外の人間活動においても、クジラへの干渉を最小限にするような方策を検討していくことが望まれる。その際、父島西側沿岸域は、より重要度の高い区域として議論されるべきであるだろう。加えて、第 3 章より、本種のオスは時間周期や潮汐周期に応じて生息地利用を変化させている可能性が示唆されたことから、本種の保全管理策を講じる際には、空間的な考慮だけでなく、時間的な情報も加味する必要

性を提案する。

第 4 章では、定期航路貨客船の航行がオスのザトウクジラの歌行動に影響を与えていることが示されたが、それは限定的かつ短期的な範囲のものであり、現時点で深刻な影響を及ぼしてはいないものと考えられる。また、第 3 章の結果から、沿岸域におけるソングを発するオスの出現は日出前や日没後に多いことが明らかとなったことは、本研究で対象とした貨客船の運航時刻が、シンガーが最も多く父島の西側沿岸域に出現する時間帯とは重複していないことを示す。しかしながら、前項でも述べたように、父島沿岸域では本種を対象にしたホエールウォッチング事業が盛んに行われており、かつ漁船やプレジャーボートの往来もある。他海域においては、小型船舶の騒音に対するザトウクジラの応答として、歌活動の低下や歌う時間の短縮が報告されている (Norris, 1995; Sousa-lima and Clark, 2008)。

ソングはオスの交尾戦略に重要な役割を果たしていると考えられるため、本種の個体群や繁殖海域を保全する上で、定期航路貨客船以外の船舶由来の海中騒音による影響も考慮し、人為的要因により歌行動が阻害されない環境構築が必要である。その上で、例えば、次のような取り組みを提案する。現地のホエールウォッチング船を含む遊漁船や漁船に対するシンガーの反応行動についても同様に調査し、かつ、各船からの発生音の音源音圧レベルの測定も行うことで、クジラの歌行動に対して影響可能性のある範囲やその際の騒音レベルを予測する。また、船舶自動識別装置 (Automatic Identification System: AIS)により得られるデータを活用することで、沿岸域における船舶通航量の分布を把握する。そこから、地理情報システム (Geographic Information System: GIS)を用いて、時間帯や潮汐の状況による分布変化を加味したシンガーの出現予測マップと船舶騒音による影響範囲に関する予測マップを重ね合わせることで、船舶騒音によるシンガーへの影響リスクが高い場所を明らかにする。その結果を参考に海洋保護区などを設定し、その範囲内を利用する船舶に対して、シンガーの行動に影響を与えない、もしくは、影響が最小限となる速度での航行を促すことで、人間活動を大きく制限することなく、本種に対する船舶騒音による影響低減へと繋

げることができると考えられる。このように、本研究で得られた知見に加え、今後はその他の人為的要因による影響評価も行っていくことで、より効果的な保全方策の検討が可能になると期待される。また、シンガーだけではなく、歌っていないオスや母仔群に対しても同様に調査を行うことで、小笠原周辺海域を繁殖のために利用するザトウクジラ全体を対象にした船舶騒音のリスクマップの作成と、船舶騒音による影響低減のための方策の提言が行えると考えられる。

5.4 海洋の騒音問題への貢献と今後の課題

海運業や洋上風力発電、海底資源探査などの発展に伴い、海中に放射される人為的な騒音が増加している (Andrew *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2006; Hildebrand, 2009)。国際的にも海中騒音が海洋生物に及ぼす影響が注目され、生物多様性の保全と持続的な海洋の利用を目指す上での重要な課題となっている。しかしながら、低周波騒音の主要因とされる船舶騒音が海洋生物に及ぼす影響に関する情報が十分でないことから、その拡充が求められているのが現状である。そうした中で、本研究は、科学的データの不足している貨客船由来の海中騒音に対する大型海洋生物の反応行動を調べた貴重な事例であると言え、海洋の騒音問題に大いに貢献するものと考えられる。今後は、対象となる海洋生物がどの程度の騒音暴露レベル (Sound Exposure Level: SEL) まで許容できるのかを明らかにしていくことが求められるが、本調査海域のような浅海域における暴露レベルの算出には、海洋環境パラメータを入力した音波伝搬シミュレーションが必要であることが示されている (Hirai *et al.*, 2019)。海洋生物の高度な行動観測技術と精度の高い暴露レベル推定手法を組み合わせることで、特定の地域における特定の騒音源に対する生物の応答とその影響範囲を正確に評価することが可能となるだろう。対象生物の許容できる騒音暴露レベルを把握することで、生物への騒音影響を回避、あるいは最小限にするための保全方策を講じることができ、海洋生物保全との調和のとれた人間活動を行うことができると期待される。

本研究では、父島列島周辺海域におけるザトウクジラの生息適地を定量的に明らかにした。しかし、解析にあたっては、性別や成長段階などの群れ構成を考慮できていないことが課題としてあげられる。加えて、シンガー以外は行動の時間的変化を明らかにできていない。繁殖海域において、母仔群の利用場所の保全の重要度も高いため、今後、すべての群れ構成ごとの生息地利用やその時間的変化を理解する必要がある。その結果、本種の分布予測をより高精度に行うことに繋がり、より詳細なスケールでの本種の保全方策の実施が可能になると考えられる。そのためには、まずは個体識別調査で取得された群れ構成ごとの発見データを活用した生息適地推定や、陸上からの目視追跡調査による行動パターンの把握が求められる。一方で、目視調査では夜間の行動観察ができないことから、将来的には、クジラへの影響を最小限にしたバイオリギング手法導入の検討も必要かもしれない。また、人為的な影響だけではなく、気候変動や個体数変化の影響などによる本種の生息地利用や行動パターンの変化についても敏感に察知し、保全方策へと反映していくことで、より効果的な本種の保全が可能となると考えられる。

小笠原諸島周辺海域には 20 種類を超える多様な鯨類が生息しており (森, 2004; Tsujii *et al.*, 2023)、沿岸域はザトウクジラ以外の数種の小型鯨類によって利用されている (Ichiki, 2003; Morisaka *et al.*, 2005)。ザトウクジラのみならず、それぞれの種の生息地利用を定量的に把握し、また、人間活動による影響リスクを統合して考えていくことで、各鯨種にとって保全すべき重要な区域を選定することができる。小笠原の沿岸域を利用する鯨類にとって、人為的影響が抑えられ、より生息しやすい環境整備を行うことは、小笠原諸島周辺海域の生物多様性の保全に大いに寄与すると期待される。こうした保全管理方策の実現は、海洋生物資源の持続的な利用を可能にし、地域住民や観光で訪れる人々が、長きにわたって海洋からの質の高い生態系サービスを享受していくことに貢献すると考えられる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、京都大学野生動物研究センターの三谷曜子教授には、研究計画から論文執筆に至るまで、多大なるご指導とご鞭撻を賜りました。心より感謝申し上げます。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野の宮下和士教授、南憲吏准教授、同センター厚岸臨海実験所の仲岡雅裕教授には、本稿をまとめるにあたって、原稿をご校閲いただき、ご指導とご助言を賜りました。厚く御礼申し上げます。

公益財団法人笹川平和財団海洋政策研究所海洋政策研究部の赤松友成博士には、小笠原におけるザトウクジラの音響観測の実施において、調査手法をはじめ、音響データ解析や論文執筆に至るまで数多のご指導を賜りました。帝京科学大学アニマルサイエンス学科教授(当時)の森恭一博士(故人)および一般社団法人小笠原ホエールウォッチング協会(当時)の岡本亮介博士には、日頃より研究に関する議論に応じていただき、本研究の実施にあたり多大なるご指導とご助言を賜りました。大阪大学大学院工学研究科教授(当時)の梅田直哉博士には、小笠原での現地調査や論文執筆においてご指導とご協力を賜りました。小笠原で研究を行う機会を与えてくださった上記の方々に、心より御礼申し上げます。

本研究で用いた目視調査データは、一般社団法人小笠原ホエールウォッチング協会により収集されました。貴重なデータを使用させていただいた同協会に感謝の意を表すとともに、調査に携わられたすべての方々に心より御礼申し上げます。また、音響調査の実施にあたり、水中音録音装置の設置と回収に多大なるご協力をいただいた小笠原海洋開発株式会社の山田捷夫氏、山田鉄也氏、関口匠氏(当時)、その他のスタッフの皆様にも厚く御礼申し上げます。現地での調査にあたっては、三好誉也氏(当時大阪大学)、大門純平博士(当時北海道大学)、片山誓花氏(当時北海道大学)、神保美渚博士(当時北海道大学)、山田里奈氏(当時帝京科学大学)、古巻史穂氏(北海道大学)、櫻木雄太氏(北海道大学)、上岡広治氏(当時北海道大学)、古市知氏(当時三重大学)にご協力を賜りました。皆様に心より感謝いたします。父島沿岸域への水中音録音装置の設置にご理解とご協力をいただきました、小

笠原島漁業協同組合の皆様にも深謝申し上げます。国立研究開発法人海上・港湾・航空技術研究所海上技術安全研究所の平田宏一博士には、ははじま丸の GPS データをご提供いただきました。心より感謝申し上げます。

一般社団法人小笠原ホエールウォッチング協会の職員ならびに役員の皆様には、職務と学業の両立について多大なるご理解とご協力をいただきました。また、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野研究室の皆様には、函館に赴いた際の暖かな歓迎と、時に励ましをいただきました。深く感謝の意を申し上げます。

本研究で使用したデータの一部は、日本財団の助成を受けて実施された、一般財団法人日本船舶技術研究協会による「2015-2017 年度 船舶水中騒音の海洋生物への影響に関する調査研究 (水中騒音プロジェクト)」において取得されました。本プロジェクトに携わられた関係者の皆様に深謝申し上げます。また、本研究の一部は、日本科学協会笹川科学研究助成ならびに京都大学野生動物研究センター共同研究助成を受けて実施されました。

最後に、長きにわたる学生生活において、いつも遠方より応援してくれた家族に、心からの感謝を申し上げます。

引用文献

- Acebes, J. M. V., Darling, J. D., and Yamaguchi, M. 2007. Status and distribution of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in northern Luzon, Philippines. *J. Cetacean Res. Manage.*, 9: 37–43.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19: 716–723.
- Akamatsu, T., Nakamura, K., Kawabe, R., Furukawa, S., Murata, H., Kawakubo, A., and Komaba, M. 2010. Seasonal and diurnal presence of finless porpoises at a corridor to the ocean from their habitat. *Marine Biology*, 157: 1879–1887.
- Akinwande, M. O., Dikko, H. G., and Samson, A. 2015. Variance inflation factor: As a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis. *Open Journal of Statistics*, 05: 754–767.
- Allouche, O., Tsoar, A., and Kadmon, R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43: 1223–1232.
- Anderwald, P., Evans, P. G. H., Dyer, R., Dale, A., Wright, P. J., and Hoelzel, A. R. 2012. Spatial scale and environmental determinants in minke whale habitat use and foraging. *Marine Ecology Progress Series*, 450: 259–274.
- Andrew, R. K., Howe, B. M., Mercer, J. A., and Dzieciuch, M. A. 2002. Ocean ambient sound: Comparing the 1960s with the 1990s for a receiver off the California coast. *Acoustics Research Letters Online*, 3: 65–70.
- Aoki, K., Amano, M., Yoshioka, M., Mori, K., Tokuda, D., and Miyazaki, N. 2007. Diel diving behavior of sperm whales off Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 349: 277–287.
- Arrowsmith, L., Sequeira, A., Pattiaratchi, C., and Meekan, M. 2021. Water temperature is a key

- driver of horizontal and vertical movements of an ocean giant, the whale shark *Rhincodon typus*. *Marine Ecology Progress Series*, 679: 101–114.
- Au, W. W. L. 1993. *The Sonar of Dolphins*. Springer-Verlag, New York.
- Au, W. W. L., Mobley, J., Burgess, W. C., Lammers, M. O., and Nachtigall, P. E. 2000. Seasonal and diurnal trends of chorusing humpback whales wintering in waters off western Maui. *Marine Mammal Science*, 16: 530–544.
- Au, W. W. L., Pack, A. A., Lammers, M. O., Herman, L. M., Deakos, M. H., and Andrews, K. 2006. Acoustic properties of humpback whale songs. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120: 1103–1110.
- Baker, C., Steel, D., Calambokidis, J., Falcone, E., González-Peral, U., Barlow, J., Burdin, A., *et al.* 2013. Strong maternal fidelity and natal philopatry shape genetic structure in North Pacific humpback whales. *Marine Ecology Progress Series*, 494: 291–306.
- Barlow, D. R., Fournet, M., and Sharpe, F. 2019. Incorporating tides into the acoustic ecology of humpback whales. *Marine Mammal Science*, 35: 234–251.
- Barlow, J., Calambokidis, J., Falcone, E. A., Baker, C. S., Burdin, A. M., Clapham, P. J., Ford, J. K. B., *et al.* 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.
- Barnett, A., Payne, N. L., Semmens, J. M., and Fitzpatrick, R. 2016. Ecotourism increases the field metabolic rate of whitetip reef sharks. *Biological Conservation*, 199: 132–136.
- Barton, K. 2022. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.46.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>
- Bilkovic, D. M., and Roggero, M. M. 2008. Effects of coastal development on nearshore estuarine nekton communities. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 27–39.

- Blair, H. B., Merchant, N. D., Friedlaender, A. S., Wiley, D. N., and Parks, S. E. 2016. Evidence for ship noise impacts on humpback whale foraging behaviour. *Biology Letters*, 12: 20160005.
- Bortolotto, G. A., Danilewicz, D., Hammond, P. S., Thomas, L., and Zerbini, A. N. 2017. Whale distribution in a breeding area: Spatial models of habitat use and abundance of western South Atlantic humpback whales. *Marine Ecology Progress Series*, 585: 213–227.
- Buckstaff, K. C. 2004. Effects of Watercraft Noise on the Acoustic Behavior of Bottlenose Dolphins, *Tursiops Truncatus*, in Sarasota Bay, Florida. *Marine Mammal Science*, 20: 709–725.
- Calambokidis, J., Steiger, G. H., Straley, J. M., Herman, L. M., Cerchio, S., Salden, D. R., Jorge, U. R., *et al.* 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., Phillip, J., Ford, J. K. B., Gabriele, C. M., *et al.* 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, 8, to U.S. Dept. of Comm. Western Administrative Center, Seattle, WA. [https:// casca diare search. org/ files/ SPLASH- contr act- Report- May08. pdf](https://casca.diaresearch.org/files/SPLASH-contract-Report-May08.pdf)
- Carlson, C. A., Mayo, C. A., and Whitehead, H. 1990. Changes in the ventral fluke pattern of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*), and its effect on matching; evaluation of its significance to photo-identification research. Report of the International Whaling Commission, 12: 105–111.
- Castellote, M., Clark, C. W., and Lammers, M. O. 2012. Acoustic and behavioural changes by fin whales (*Balaenoptera physalus*) in response to shipping and airgun noise. *Biological Conservation*, 147: 115–122.
- Cerchio, S., Collins, T., Strindberg, S., Bennett, C., and Rosenbaum, H. 2010. Humpback whale

- singing activity off northern Angola : an indication of the migratory cycle, breeding habitat and impact of seismic surveys on singer number in Breeding. Paper submitted to the IWC Science SC/62/SH12: 21.
- Cerchio, S., Strindberg, S., Collins, T., Bennett, C., and Rosenbaum, H. 2014. Seismic surveys negatively affect humpback whale singing activity off Northern Angola. PLoS ONE, 9: e86464.
- Chapman, D. D., Pikitch, E. K., Babcock, E. A., and Shivji, M. S. 2007. Deep-diving and diel changes in vertical habitat use by Caribbean reef sharks *Carcharhinus perezi*. Marine Ecology Progress Series, 344: 271–275.
- Chenoweth, E., Gabriele, C., and Hill, D. 2011. Tidal influences on humpback whale habitat selection near headlands. Marine Ecology Progress Series, 423: 279–289.
- Clapham, P. J. 1996. The social and reproductive biology of Humpback Whales : an ecological perspective, 26: 27–49.
- Clapham, P. J. 2000. The humpback whale. Cetacean Societies, field studies of dolphins and whales. Chicago: The University of Chicago, pp. 173–196.
- Clark, C. W., and Clapham, P. J. 2004. Acoustic monitoring on a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) feeding ground shows continual singing into late Spring. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society, 271: 1051–1057.
- Codarin, A., Wysocki, L. E., Ladich, F., and Picciulin, M. 2009. Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). Marine Pollution Bulletin, 58: 1880–1887.
- Committee on Taxonomy. 2023. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on October 9, 2023.
- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A., and Waterman, J. O. 2014. Habitat segregation by female

- humpback whales in Hawaiian waters: Avoidance of males? *Behaviour*, 151: 613–631.
- Darling, J. D., and Mori, K. 1993. Recent observations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 325–333.
- Darling, J. D., and Berube, M. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. *Marine Mammal Science*, 17: 570–584.
- Darling, J. D., Jones, M. E., and Nicklin, C. P. 2006. Humpback whale songs: Do they organize males during the breeding season? *Behaviour*, 143: 1051–1101.
- Davidson, A. D., Boyer, A. G., Kim, H., Pompa-Mansilla, S., Hamilton, M. J., Costa, D. P., Ceballos, G., *et al.* 2012. Drivers and hotspots of extinction risk in marine mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 3395–3400.
- Davoren, G. K. 2013. Distribution of marine predator hotspots explained by persistent areas of prey. *Marine Biology*, 160: 3043–3058.
- Derville, S., Torres, L. G., Iovan, C., and Garrigue, C. 2018. Finding the right fit: Comparative cetacean distribution models using multiple data sources and statistical approaches. *Diversity and Distributions*: 1–17.
- Derville, S., Torres, L. G., Albertson, R., Andrews, O., Baker, C. S., Carzon, P., Constantine, R., *et al.* 2019. Whales in warming water: Assessing breeding habitat diversity and adaptability in Oceania’s changing climate. *Global Change Biology*, 25: 1466–1481.
- Di Iorio, L., and Clark, C. W. 2010. Exposure to seismic survey alters blue whale acoustic communication. *Biology Letters*, 6: 51–54.
- Doyle, L. R., McCowan, B., Hanser, S. F., Chyba, C., Bucci, T., and Ellen Blue, J. 2008. Applicability of information theory to the quantification of responses to anthropogenic noise

- by Southeast Alaskan humpback whales. *Entropy*, 10: 33–46.
- Dunlop, R., and Frere, C. 2023. Post-whaling shift in mating tactics in male humpback whales. *Communications Biology*, 6: 162.
- Ersts, P. J., and Rosenbaum, H. C. 2003. Habitat preference reflects social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a wintering ground. *Journal of Zoology*, 260: 337–345.
- Fernandez, M., Yesson, C., Gannier, A., Miller, P., and Azevedo, J. 2018. A matter of timing: how temporal scale selection influences cetacean ecological niche modelling. *Marine Ecology Progress Series*, 595: 217–231.
- Fiedler, P. C., Redfern, J. V., Forney, K. A., Palacios, D. M., Sheredy, C., Rasmussen, K., García-Godos, I., *et al.* 2018. Prediction of large whale distributions: A comparison of presence-absence and presence-only modeling techniques. *Frontiers in Marine Science*, 5: 419.
- Fielding, A. H., and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/ absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- Fiori, L., Martinez, E., Orams, M. B., and Bollard, B. 2019. Effects of whale-based tourism in Vava'u, Kingdom of Tonga: Behavioural responses of humpback whales to vessel and swimming tourism activities. *PLoS ONE*, 14: e0219364.
- Friedlaender, A., Halpin, P., Qian, S., Lawson, G., Wiebe, P., Thiele, D., and Read, A. 2006. Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, 317: 297–310.
- Fujikura, K., Lindsay, D., Kitazato, H., Nishida, S., and Shirayama, Y. 2010. Marine biodiversity in Japanese waters. *PLoS ONE*, 5: e11836.
- Furumaki, S., Shigematsu, S., Iwahara, Y., and Mitani, Y. 2023. Fall distribution and diversity of cetaceans along the southern and eastern coasts of Hokkaido, Japan. *Regional Studies in Marine Science*, 62: 102913.

- Gallagher, A. J., Shipley, O. N., van Zinnicq Bergmann, M. P. M., Brownscombe, J. W., Dahlgren, C. P., Frisk, M. G., Griffin, L. P., *et al.* 2021. Spatial connectivity and drivers of shark habitat use within a large marine protected area in the Caribbean, The Bahamas Shark Sanctuary. *Frontiers in Marine Science*, 7: 1223.
- Gambell, R. 1976. World whale stocks. *Mammal Review*, 6: 41–53.
- Gedamke, J., Harrison, J., Hatch, L., Angliss, R., Barlow, J., Berchok, C., Caldow, C., *et al.* 2016. Ocean noise strategy roadmap. NOAA. Boston, MA. <http://cetsound.noaa.gov/>
- Guisan, A., and Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147–186.
- Hasler, H., and Ott, J. A. 2008. Diving down the reefs? Intensive diving tourism threatens the reefs of the northern Red Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 1788–1794.
- Heiler, J., Elwen, S. H., Kriesell, H. J., and Gridley, T. 2016. Changes in bottlenose dolphin whistle parameters related to vessel presence, surface behaviour and group composition. *Animal Behaviour*, 117: 167–177.
- Helweg, D. A., and Herman, L. M. 1994. Diurnal Patterns of Behaviour and Group Membership of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) Wintering in Hawaiian Waters. *Ethology*, 98: 298–311.
- Herman, L. M., and Antinaja, R. C. 1977. Humpback whales in the Hawaiian breeding waters: population and pod characteristics. *The Scientific Reports of The Whales Research Institute*, 29: 59–85.
- Herman, L. M., Pack, A. A., Spitz, S. S., Herman, E. Y. K., Rose, K., Hakala, S., and Deakos, M. H. 2013. Humpback whale song: Who sings? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 1653–1663.
- Herman, L. M. 2017. The multiple functions of male song within the humpback whale (*Megaptera*

- novaeangliae*) mating system: review, evaluation, and synthesis. *Biological Reviews*, 92: 1795–1818.
- Hildebrand, J. A. 2009. Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean, 395: 5–20.
- Hill, M., Bradford, A., Steel, D., Baker, C., Ligon, A., Ü, A., Acebes, J., *et al.* 2020. Found: a missing breeding ground for endangered western North Pacific humpback whales in the Mariana Archipelago. *Endangered Species Research*, 41: 91–103.
- Hirai, Y., Tsuchiya, T., and Shimizu, E. 2019. The study of estimation method for sound exposure level taking account to ocean environment and moving of source and receiver. *The Journal of the Marine Acoustics Society of Japan*, 46: 61–68.
- Ichikawa, K., Tsutsumi, C., Arai, N., Akamatsu, T., Shinke, T., Hara, T., and Adulyanukosol, K. 2006. Dugong (*Dugong dugon*) vocalization patterns recorded by automatic underwater sound monitoring systems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 119: 3726–3733.
- Ichiki, S. 2003. Ecotourism in Ogasawara Islands. *Global Environmental Research*, 7: 15–28.
- papers3://publication/uuid/57DFCE9C-9F6B-495D-8DCF-9A3984D40976.
- IMO. 2014. Guidelines for the Reduction of Underwater Noise from Commercial Shipping to Address Adverse Impacts on Marine Life. MEPC.1/Circ.833.
- Jensen, A. S., and Silber, G. K. 2003. Large Whale Ship Strike Database. 37 pp.
- Johnson, J. H., and Wolman, A. A. 1984. The humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. *Marine Fisheries Review*, 46: 30–37.
- Johnston, D. W., Thorne, L. H., and Read, A. J. 2005. Fin whales *Balaenoptera physalus* and minke whales *Balaenoptera acutorostrata* exploit a tidally driven island wake ecosystem in the Bay of Fundy. *Marine Ecology Progress Series*, 305: 287–295.
- 海上保安庁. 1981. 本州南・東海岸水路誌. 628 pp.
- 海洋音響学会. 2021. 海中音の計測手法・評価手法のガイダンス. 38 pp.

- Kamiirisa, H., Sakamoto, N., Sakurada, A., and Hirata, K. 2017. Research of underwater ship radiated noise (USRN) toward marine environmental protection in Japan. Proceedings of the 5th International Conference on Advanced Model Measurement Technology for the Maritime Industry: 11–13.
- Kanaji, Y., Okazaki, M., Kishiro, T., and Miyashita, T. 2015. Estimation of habitat suitability for the southern form of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) in the North Pacific. Fisheries Oceanography, 24: 14–25.
- 環境省a. “生物多様性の観点から重要度の高い海域”
<https://www.env.go.jp/nature/biodic/kaiyo-hozen/kaiiki/index.html> (2023年9月3日閲覧)
- 環境省b. “生物多様性条約第15回締約国会議第二部、カルタヘナ議定書第10回締約国会合第二部及び名古屋議定書第4回締約国会合第二部の結果概要について”
https://www.env.go.jp/press/press_00995.html (2023年9月3日閲覧)
- 環境省c. “「生物多様性国家戦略2023-2030」の閣議決定について”
https://www.env.go.jp/press/press_01379.html (2023年9月3日閲覧)
- 環境省. 2009. 小笠原国立公園 指定書及び公園計画書. 233 pp.
- Katsumata, T., Hirose, A., Nakajo, K., Shibata, C., Murata, H., and Yamakoshi, T. 2021. Evidence of winter migration of humpback whales to the Hachijo island, Izu archipelago off the southern coast of Tokyo, Japan, 3: 164–174.
- Kobayashi, N., Okabe, H., Kawazu, I., Higashi, N., Miyahara, H., Kato, H., and Uchida, S. 2016. Spatial distribution and habitat use patterns of humpback whales in Okinawa, Japan. Mammal Study, 41: 207–214.
- Kobayashi, N., Okabe, H., Higashi, N., Miyahara, H., and Uchida, S. 2021. Diel patterns in singing activity of humpback whales in a winter breeding area in Okinawan (Ryukyuan) waters. Marine Mammal Science, 37: 982–992.

- Kobayashi, N., Kondo, S., Tsujii, K., Oki, K., Hida, M., Okabe, H., Yoshikawa, T., *et al.* 2022. Interchanges and movements of humpback whales in Japanese waters: Okinawa, Ogasawara, Amami, and Hokkaido, using an automated matching system. *PLoS ONE*, 17: e0277761.
- Landis, J. R., and Koch, G. G. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, 33: 159.
- Lesage, V., Barrette, C., Kingsley, M. C. S., and Sjure, B. 1999. The effect of vessel noise on the vocal behavior of belugas in the St. Lawrence river estuary, Canada. *Marine Mammal Science*, 15: 65–84.
- Li, S., Gao, H., Hao, X., Zhu, L., Li, T., Zhang, H., Zhou, Y., *et al.* 2018. Seasonal, lunar and tidal influences on habitat use of indo-pacific humpback dolphins in Beibu gulf, China. *Zoological Studies*, 57.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., and Pearson, R. G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography (Cop)* 28: 385–393.
- Marquardt, D.W. 1970. Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics*, 12 (3): 591–612.
- McDonald, M. A., Hildebrand, J. A., and Wiggins, S. M. 2006. Increases in deep ocean ambient noise in the Northeast Pacific west of San Nicolas Island, California. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120: 711–718.
- Mellinger, D., Stafford, K., Moore, S., Dziak, R., and Matsumoto, H. 2007. An overview of fixed passive acoustic observation methods for cetaceans. *Oceanography*, 20 (4): 36–45.
- Melo-Merino, S. M., Reyes-Bonilla, H., and Lira-Noriega, A. 2020. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415: 108837.
- Menard, S. 2002. *Applied logistic regression analysis* (No. 106). SAGE Publications, Inc, Thousand

- Oaks, California.
- Mendes, S., Turrell, W., Lütkebohle, T., and Thompson, P. 2002. Influence of the tidal cycle and a tidal intrusion front on the spatio-temporal distribution of coastal bottlenose dolphins. *Marine Ecology Progress Series*, 239: 221–229.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington D.C.
- Monzón-Argüello, C., Cardona, L., Calabuig, P., Camacho, M., Crespo-Picazo, J. L., García-Párraga, D., Mayans, S., *et al.* 2018. Supplemental feeding and other anthropogenic threats to green turtles (*Chelonia mydas*) in the Canary Islands. *Science of the Total Environment*, 621: 1000–1011.
- Moore, S. E., and Clarke, J. T. 2002. Potential impact of offshore human activities on gray whales (*Eschrichtius robustus*). *J. Cetacean Res. Manage.*, 4: 19–25.
- 森 恭一. 1994. 小笠原諸島周辺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 博士論文. 129 pp.
- 森 恭一. 2004. 海の哺乳類. ダニエルロング, 稲葉慎 (編). 小笠原ハンドブック. 南方新社, 鹿児島. pp. 62–64.
- Mori, K., Sata, F., Yamaguchi, M., Suganuma, H., and Ueyanagi, S. 1998. Distribution, migration and local movements of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the adjacent waters of the Ogasawara (Bonin) islands, Japan. *Journal of the Faculty of Marine Science and Technology*, Tokai University, 45: 197–213.
- Mori, K., and Kato, H. 1999. Summary of current survey on reaction of humpbackwhales to whalewatching boats in the Bonin Islands, Japan. *In* Report of the International Whaling Commission, SC/51/WW2.
- Morisaka, T., Shinokhara, M., Fumio, N., and Akamatsu, T. 2005. Geographic variations in the

- whistles among three Indo-Pacific bottlenose dolphin *Tursiops aduncus* populations in Japan. *Fisheries Science*, 71: 568–576.
- Morrison, M. A., Francis, M. P., Hartill, B. W., and Parkinson, D. M. 2002. Diurnal and tidal variation in the abundance of the fish fauna of a temperate tidal mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54: 793–807.
- Munger, L. M., Lammers, M. O., Fisher-Pool, P., and Wong, K. 2012. Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) song occurrence at American Samoa in long-term passive acoustic recordings, 2008–2009. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 132: 2265–2272.
- Naimi, B., Hamm, N. A., Groen, T. A., Skidmore, A. K., and Toxopeus, A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?. *Ecography*, 37(2): 191–203.
- Natoli, A., Moura, A. E., and Sillero, N. 2022. Citizen science data of cetaceans in the Arabian/Persian Gulf: Occurrence and habitat preferences of the three most reported species. *Marine Mammal Science*, 38: 235–255..
- Nedwell, J. R., Edwards, B., Turnpenny, A. W. H., and Gordon, J. 2004. Fish and marine mammal audiograms : A summary of available information. Subacoustech Report ref: 534R0214.
- Nishiwaki, M. 1959. Humpback Whales in Ryukyuan Waters. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 14: 49–87.
- NOAA. “Maps, Charts, and Geographic Information Systems Data” *Hawaiian Islands Humpback Whale National Marine Sanctuary*. <https://hawaiihumpbackwhale.noaa.gov/about/maps.html> (2023年9月16日閲覧)
- NOAA. 2016. Endangered and threatened species: Identification of 14 distinct population segments of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) and revision of species-wide listing. *Federal Register*, 81: 62260–62320.

- Norris, T. F. 1995. Effects of boat noise on the singing behavior of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). M.Sc. Thesis, San Jose State University, San Jose, CA. 69 pp.
- Oña, J., Garland, E. C., and Denkinger, J. 2017. Southeastern Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) and their breeding grounds: Distribution and habitat preference of singers and social groups off the coast of Ecuador. *Marine Mammal Science*, 33: 219–235.
- Ou, H., Au, W. W. L., Zurk, L. M., and Lammers, M. O. 2013. Automated extraction and classification of time-frequency contours in humpback vocalizations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 133: 301–310.
- Owen, H., Gillespie, A., and Wilkie, I. 2012. Postmortem findings from dugong (*Dugong dugon*) submissions to the university of Queensland: 1997-2010. *Journal of Wildlife Diseases*, 48: 962–970.
- Pack, A. A., Herman, L. M., Craig, A. S., Spitz, S. S., Waterman, J. O., Herman, E. Y. K., Deakos, M. H., *et al.* 2017. Habitat preferences by individual humpback whale mothers in the Hawaiian breeding grounds vary with the age and size of their calves. *Animal Behaviour*, 133: 131–144.
- Pack, A. A., Waterman, J. O., and Craig, A. S. 2022. Diurnal increases in depths of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) mother-calf pods off West Maui, Hawai‘i: A response to vessels? *Marine Mammal Science*, 38 (4): 1340–1356.
- Parks, S. E., Johnson, M. P., Nowacek, D., and Tyack, P. L. 2011. Individual right whales call louder in increased environmental noise. *Biology letters*, 7: 33–35.
- Parks, S. E., Cusano, D. A., Bocconcelli, A., Friedlaender, A. S., and Wiley, D. N. 2016. Noise impacts on social sound production by foraging humpback whales. *Proceedings of Meetings on Acoustics*, 27 (1): 010009.
- Payne, R., and Webb, D. 1971. Orientation By Means of Long Range Acoustic Signaling in Baleen Whales. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 188: 110–141.

- Payne, R. S., and McVay, S. 1971. Songs of humpback whales. *Science*, 1971; 173(3997): 585–597.
- Perry, A. L. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308: 1912–1915.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., and Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., and Blair, M. E. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40: 887–893.
- Pirotta, E., Milor, R., Quick, N., Moretti, D., Di Marzio, N., Tyack, P., Boyd, I., *et al.* 2012. Vessel noise affects beaked whale behavior: Results of a dedicated acoustic response study. *PLoS ONE*, 7 (8): e42535.
- Piwetz, S., Jefferson, T. A., and Würsig, B. 2021. Effects of Coastal Construction on Indo-Pacific Humpback Dolphin (*Sousa chinensis*) Behavior and Habitat-Use Off Hong Kong. *Frontiers in Marine Science*, 8: 572535.
- QGIS Development Team, 2022. QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. Version 3.24.3. <http://qgis.osgeo.org>.
- Rasmussen, K., Palacios, D. M., Calambokidis, J., Saborío, M. T., Dalla Rosa, L., Secchi, E. R., Steiger, G. H., *et al.* 2007. Southern Hemisphere humpback whales wintering off Central America: Insights from water temperature into the longest mammalian migration. *Biology Letters*, 3: 302–305.
- Rasmussen, K., Calambokidis, J., and Steiger, G. H. 2012. 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: 1–13.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. 3.3.0 version. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [http:// www.R- proje ct. org/](http://www.R-project.org/).
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. 4.0.0 version. R

- Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [http:// www.R- proje ct. org/](http://www.R-project.org/).
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. 4.2.0 version. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [http:// www.R- proje ct. org/](http://www.R-project.org/).
- Redfern, J. V, Ferguson, M. C., Becker, E. A., Hyrenbach, K. D., Good, C., Barlow, J., Kaschner, K., *et al.* 2006. Techniques for cetacean - habitat modeling. Marine Ecology Progress Series, 310: 271–295.
- Ribeiro, J., Bentes, L., Coelho, R., Gonçalves, J. M. S., Lino, P. G., Monteiro, P., and Erzini, K. 2006. Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa lagoon (Portugal). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 67: 461–474.
- 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*) in Hawaii. National Technical information Service PB280 794, U. S. Department of Commerce: 29–44.
- Richardson, W. J., Greene, C. R. Jr., Malme, C. I., and Thomson, D. H. 1995. Marine mammals and noise. Academic press. 576 pp.
- Risch, D., Corkeron, P. J., Ellison, W. T., and van Parijs, S. M. 2012. Changes in humpback whale song occurrence in response to an acoustic source 200 km away. PLoS ONE, 7 (1): e29741.
- Rolland, R. M., Parks, S. E., Hunt, K. E., Castellote, M., Corkeron, P. J., Nowacek, D. P., Wasser, S. K., *et al.* 2012. Evidence that ship noise increases stress in right whales. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279: 2363–2368.
- Ryan, J. P., Cline, D. E., Joseph, J. E., Margolina, T., Santora, J. A., Kudela, R. M., Chavez, F. P., *et al.* 2019. Humpback whale song occurrence reflects ecosystem variability in feeding and migratory habitat of the northeast Pacific. PLoS ONE, 14: e0222456.
- Schaffeld, T., Bräger, S., Gallus, A., Dähne, M., Krügel, K., Herrmann, A., Jabbusch, M., *et al.*

2016. Diel and seasonal patterns in acoustic presence and foraging behaviour of free-ranging harbour porpoises. *Marine Ecology Progress Series*, 547: 257–272.
- Seitz, R., Lipcius, R., Olmstead, N., Seebo, M., and Lambert, D. 2006. Influence of shallow-water habitats and shoreline development on abundance, biomass, and diversity of benthic prey and predators in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 326: 11–27.
- Shannon, G., McKenna, M. F., Angeloni, L. M., Crooks, K. R., Fristrup, K. M., Brown, E., Warner, K. A., *et al.* 2016. A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife. *Biological Reviews*, 91: 982–1005.
- Shawky, A. M., Christiansen, F., and Ormond, R. 2020. Effects of swim-with-dolphin tourism on the behaviour of spinner dolphins, at Samadai Reef in the Egyptian Red Sea. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30: 1373–1384.
- Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., and Lengauer, T. 2005. “ROC: visualizing classifier performance in R.” *Bioinformatics*, 21(20): 3940–3941.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., van Opzeeland, I., Coers, A., ten Cate, C., and Popper, A. N. 2010. A noisy spring: The impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 419–427.
- 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.
- Sousa-lima, R. S., and Clark, C. W. 2008. Modeling the effect of boat traffic on singing activity of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Abrolhos National Marine Park, Brazil. *Canadian Acoustics / Acoustique canadienne*, 36: 174–181.
- Stanistreet, J. E., Risch, D., and Van Parijs, S. M. 2013. Passive Acoustic Tracking of Singing Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) on a Northwest Atlantic Feeding Ground. *PLoS ONE*, 8 (4): e61263.

- Stimpert, A. K., Peavey, L. E., Friedlaender, A. S., and Nowacek, D. P. 2012. Humpback Whale Song and Foraging Behavior on an Antarctic Feeding Ground. *PLoS ONE*, 7 (12): e51214.
- Stone, G. S., and Yoshinaga, A. 2000. Hector's Dolphin *Cephalorhynchus hectori* calf mortalities may indicate new risks from boat traffic and habituation. *Pacific Conservation Biology*, 6 (2): 162–170.
- Swets, J. A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857): 1285–1293.
- Takemura, A., Rahman, M. S., and Park, Y. J. 2010. External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of Fish Biology*, 76: 7–26.
- Tepsich, P., Rosso, M., Halpin, P. N., and Moulins, A. 2014. Habitat preferences of two deep-diving cetacean species in the northern Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 508: 247–260.
- Thorne, L. H., Johnston, D. W., Urban, D. L., Tyne, J., Bejder, L., Baird, R. W., Yin, S., *et al.* 2012. Predictive modeling of spinner dolphin (*Stenella longirostris*) resting habitat in the main Hawaiian Islands. *PLoS ONE*, 7 (8): e43167.
- Tsujii, K., Akamatsu, T., Okamoto, R., Mori, K., Mitani, Y., and Umeda, N. 2018. Change in singing behavior of humpback whales caused by shipping noise. *PLoS ONE*, 13 (10): e0204112.
- Tsujii, K., Akamatsu, T., Okamoto, R., Mori, K., and Mitani, Y. 2022. Tidal effects on periodical variations in the occurrence of singing humpback whales in coastal waters of Chichijima Island, Ogasawara, Japan. *Scientific Reports*, 12: 19702.
- Tsujii, K., Mori, K., Suzuki, M., and Tsumaki, Y. 2023. First Sighting of Longman's Beaked Whale (*Indopacetus pacificus*) off the Chichijima Islands, Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. *Aquatic Mammals*, 49: 282–287.
- Tyack, P. 1981. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 105–116.

- Tyack, P. L., and Clark, C. W. 2000. Communication and acoustic behaviour of dolphins and whales. In: Au, W. W. L., Popper, A. N., and Fay, R. R. (eds.). *Hearing by Whales and Dolphins*. Springer-Verlag, New York. pp. 156–224.
- Tyack, P. L., Zimmer, W. M. X., Moretti, D., Southall, B. L., Claridge, D. E., Durban, J. W., Clark, C. W., *et al.* 2011. Beaked whales respond to simulated and actual navy sonar. *PLoS ONE*, 6 (3): e17009.
- Urban, J., and Aguayo, A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Marine Mammal Science*, 3: 333–344.
- Van Parijs, S., Clark, C., Sousa-Lima, R., Parks, S., Rankin, S., Risch, D., and Van Opzeeland, I. 2009. Management and research applications of real-time and archival passive acoustic sensors over varying temporal and spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 395: 21–36.
- Van Parijs, S. M., Hastie, G. D., and Thompson, P. M. 1999. Geographical variation in temporal and spatial vocalization patterns of male harbour seals in the mating season. *Animal Behaviour*, 58: 1231–1239.
- Watkins, W. A. 1986. Whale reactions to human activities in cape cod waters. *Marine Mammal Science*, 2: 251–262.
- Weilgart, L. S. 2007. A Brief Review of Known Effects of Noise on Marine Mammals, 20: 159–168.
- Wessel, P., Smith, W. H. F., Scharroo, R., Luis, J., and Wobbe, F. 2013. Generic mapping tools: Improved version released. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 94: 409–410.
- Winn, H. E., and Winn, L. 1978. The song of the humpback whale *Megaptera novaeangliae* in the West Indies. *Marine Biology*, 47: 97–114.
- Wood, S.N. 2017. *Generalized additive models: An introduction with R*. CRC press.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., *et al.* 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, 314: 787–790.

Zamon, J. E. 2001. Seal predation on salmon and forage fish schools as a function of tidal currents in the San Juan Islands, Washington, USA. *Fisheries Oceanography*, 10: 353–366.

付録 (Appendix)

Table A1. The number of received units during pre-test, test and post-test periods.

With ship				Without ship			
Distance (m)	Pre	Test	Post	Distance (m)	Pre	Test	Post
235	49	0	0	137	70	110	86
551	108	78	56	164	103	110	31
677	84	85	100	203	147	153	98
734	81	50	14	211	164	32	119
816	107	60	53	254	42	46	67
851	67	160	0	350	146	111	70
885	62	116	10	374	82	99	41
894	143	153	11	668	125	61	114
937	44	2	0	682	26	98	85
1052	44	43	63	718	85	61	0
1166	59	43	32	734	3	95	79
1180	23	34	0	767	102	52	75
1480	32	74	63	784	6	116	48
1487	80	62	53	792	104	46	65
1650	2	28	79	812	68	39	74
1681	142	146	129	948	2	70	47
1701	34	67	47	1051	13	63	63
1890	26	7	59	1130	98	43	72
2090	60	74	63	1335	56	46	30
2157	91	71	88	1466	91	117	66
2409	91	81	89	1802	26	56	42
3138	74	51	31	1848	122	111	151
3663	42	16	23	1981	83	44	121
3754	100	71	50	2233	5	18	69
3888	119	170	97	3002	21	40	83
4752	2	56	140	3393	191	128	135
				4833	49	85	34

Table A2. Mean ($\pm$ SD) of minimum frequency (Hz) of received units during pre-test, test and post-test periods.

With ship				Without ship			
Distance (m)	Pre	Test	Post	Distance (m)	Pre	Test	Post
235	362 (198)	NA	NA	137	413 (193)	457 (222)	457 (191)
551	368 (298)	295 (161)	371 (180)	164	390 (249)	318 (156)	369 (138)
677	223 (90)	327 (146)	356 (222)	203	349 (225)	411 (308)	419 (233)
734	429 (284)	425 (163)	524 (139)	211	355 (185)	362 (163)	370 (175)
816	337 (165)	346 (187)	415 (204)	254	351 (162)	368 (153)	412 (202)
851	386 (304)	360 (215)	NA	350	424 (248)	352 (242)	443 (324)
885	307 (162)	386 (170)	326 (246)	374	313 (193)	374 (235)	399 (132)
894	438 (298)	329 (172)	313 (153)	668	395 (238)	444 (284)	318 (140)
937	396 (171)	202 (99)	NA	682	339 (181)	342 (210)	389 (204)
1052	353 (176)	407 (191)	376 (195)	718	441 (369)	371 (263)	NA
1166	397 (143)	446 (102)	370 (121)	734	473 (6)	336 (162)	327 (137)
1180	423 (273)	462 (83)	NA	767	554 (402)	437 (259)	430 (243)
1480	324 (179)	438 (239)	379 (222)	784	520 (239)	412 (231)	444 (199)
1487	378 (206)	357 (216)	389 (160)	792	379 (161)	371 (244)	449 (293)
1650	407 (251)	336 (134)	468 (315)	812	478 (223)	370 (161)	426 (201)
1681	397 (227)	398 (215)	414 (250)	948	154 (15)	302 (132)	402 (164)
1701	392 (122)	448 (295)	513 (265)	1051	227 (107)	314 (197)	355 (152)
1890	335 (97)	337 (149)	320 (171)	1130	313 (152)	304 (133)	343 (183)
2090	523 (333)	335 (156)	588 (370)	1335	373 (188)	361 (133)	447 (152)
2157	392 (175)	393 (179)	389 (183)	1466	341 (150)	412 (216)	511 (190)
2409	400 (252)	381 (222)	388 (225)	1802	459 (232)	419 (154)	467 (218)
3138	382 (158)	476 (218)	375 (151)	1848	410 (241)	362 (196)	388 (239)
3663	416 (133)	408 (286)	335 (228)	1981	262 (134)	604 (157)	379 (238)
3754	502 (396)	371 (210)	357 (157)	2233	399 (93)	337 (41)	425 (144)
3888	526 (379)	508 (306)	360 (212)	3002	378 (185)	313 (162)	247 (110)
4752	455 (0)	459 (213)	326 (167)	3393	430 (288)	406 (328)	481 (343)
				4833	318 (143)	371 (200)	370 (236)

Table A3. Mean ($\pm$ SD) of maximum frequency (Hz) of received units during pre-test, test and post-test periods.

With ship				Without ship			
Distance (m)	Pre	Test	Post	Distance (m)	Pre	Test	Post
235	389 (190)	NA	NA	137	469 (196)	508 (220)	504 (184)
551	428 (290)	362 (158)	412 (174)	164	450 (247)	380 (175)	410 (128)
677	273 (82)	394 (154)	395 (207)	203	382 (221)	477 (297)	452 (222)
734	518 (285)	511 (174)	651 (201)	211	404 (186)	395 (163)	423 (180)
816	402 (161)	406 (186)	479 (200)	254	459 (146)	458 (155)	516 (193)
851	439 (300)	451 (192)	NA	350	471 (240)	387 (240)	520 (321)
885	391 (138)	465 (160)	404 (245)	374	363 (187)	434 (220)	429 (129)
894	507 (295)	398 (167)	379 (136)	668	449 (233)	509 (273)	384 (147)
937	475 (194)	251 (152)	NA	682	404 (159)	398 (204)	463 (194)
1052	415 (171)	478 (197)	451 (188)	718	511 (355)	446 (255)	NA
1166	445 (162)	494 (133)	412 (130)	734	495 (12)	385 (164)	378 (130)
1180	471 (276)	547 (120)	NA	767	608 (405)	505 (264)	514 (226)
1480	366 (192)	485 (221)	444 (223)	784	567 (237)	492 (230)	525 (190)
1487	412 (215)	403 (204)	445 (160)	792	453 (163)	417 (238)	484 (294)
1650	504 (236)	400 (124)	521 (327)	812	533 (216)	426 (187)	486 (208)
1681	452 (218)	453 (211)	490 (240)	948	224 (99)	390 (146)	470 (163)
1701	433 (125)	512 (295)	583 (267)	1051	316 (118)	383 (181)	419 (146)
1890	356 (96)	366 (166)	386 (185)	1130	378 (153)	377 (131)	411 (175)
2090	590 (344)	396 (152)	635 (385)	1335	460 (194)	422 (150)	504 (155)
2157	454 (195)	433 (190)	433 (186)	1466	390 (152)	456 (219)	569 (205)
2409	448 (236)	456 (223)	454 (228)	1802	504 (232)	486 (174)	531 (221)
3138	424 (165)	523 (208)	418 (152)	1848	474 (243)	420 (201)	445 (233)
3663	448 (127)	451 (268)	381 (225)	1981	306 (133)	660 (163)	440 (237)
3754	557 (381)	441 (205)	411 (167)	2233	414 (90)	360 (46)	497 (154)
3888	611 (367)	583 (297)	451 (202)	3002	430 (190)	394 (154)	324 (96)
4752	536 (69)	529 (215)	392 (151)	3393	504 (285)	475 (337)	548 (339)
				4833	377 (137)	422 (196)	408 (229)

Table A4. Mean ($\pm$ SD) of sound pressure level (dB rms re 1 μ Pa) of received units during pre-test, test and post-test periods.

With ship				Without ship			
Distance (m)	Pre	Test	Post	Distance (m)	Pre	Test	Post
235	117 (3)	NA	NA	137	117 (3)	120 (5)	119 (5)
551	124 (6)	123 (5)	123 (6)	164	123 (6)	123 (5)	117 (4)
677	118 (3)	118 (3)	116 (3)	203	120 (5)	122 (6)	123 (7)
734	131 (6)	128 (5)	130 (3)	211	119 (4)	120 (5)	121 (5)
816	122 (4)	121 (4)	121 (4)	254	126 (4)	129 (4)	130 (5)
851	125 (7)	125 (6)	NA	350	121 (6)	119 (4)	123 (5)
885	123 (6)	123 (4)	121 (6)	374	120 (5)	123 (6)	118 (4)
894	122 (5)	122 (5)	120 (5)	668	123 (6)	123 (6)	123 (6)
937	123 (5)	121 (3)	NA	682	120 (4)	122 (6)	122 (6)
1052	119 (5)	120 (4)	120 (5)	718	125 (7)	126 (7)	NA
1166	119 (4)	118 (3)	120 (4)	734	114 (1)	120 (5)	118 (3)
1180	119 (5)	119 (4)	NA	767	127 (6)	124 (7)	128 (6)
1480	117 (3)	119 (5)	124 (5)	784	124 (4)	126 (6)	129 (5)
1487	118 (4)	120 (5)	119 (4)	792	121 (6)	117 (4)	119 (5)
1650	119 (1)	122 (4)	124 (5)	812	123 (6)	119 (4)	122 (6)
1681	122 (5)	121 (6)	130 (5)	948	118 (2)	124 (5)	124 (6)
1701	119 (4)	122 (4)	123 (5)	1051	125 (5)	121 (4)	119 (4)
1890	116 (2)	122 (7)	125 (7)	1130	123 (5)	120 (3)	121 (4)
2090	124 (5)	122 (5)	121 (4)	1335	121 (4)	119 (5)	120 (5)
2157	121 (5)	119 (4)	118 (4)	1466	122 (5)	122 (4)	123 (5)
2409	123 (5)	127 (5)	124 (5)	1802	121 (4)	121 (4)	121 (4)
3138	120 (4)	121 (4)	121 (5)	1848	125 (7)	124 (6)	125 (7)
3663	116 (3)	118 (5)	117 (3)	1981	119 (3)	121 (3)	123 (6)
3754	125 (7)	125 (6)	122 (5)	2233	114 (2)	115 (2)	124 (5)
3888	128 (6)	126 (6)	127 (5)	3002	117 (4)	122 (4)	122 (4)
4752	121 (1)	124 (6)	124 (6)	3393	128 (8)	129 (7)	127 (7)
				4833	119 (5)	121 (5)	119 (5)

Table A5. Mean ($\pm$ SD) of duration (sec) of received units during pre-test, test and post-test periods.

With ship				Without ship			
Distance (m)	Pre	Test	Post	Distance (m)	Pre	Test	Post
235	0.53 (0.27)	NA	NA	137	0.56 (0.29)	0.58 (0.44)	0.63 (0.42)
551	0.69 (0.46)	0.70 (0.43)	0.55 (0.36)	164	0.69 (0.50)	0.74 (0.50)	0.59 (0.40)
677	0.47 (0.23)	0.45 (0.23)	0.52 (0.21)	203	0.69 (0.42)	0.58 (0.42)	0.76 (0.45)
734	0.80 (0.52)	0.79 (0.56)	0.74 (0.52)	211	0.66 (0.39)	0.56 (0.35)	0.74 (0.47)
816	0.77 (0.46)	0.66 (0.41)	0.57 (0.39)	254	0.81 (0.32)	0.89 (0.58)	0.93 (0.62)
851	0.87 (0.50)	0.74 (0.58)	NA	350	0.59 (0.43)	0.59 (0.37)	0.56 (0.40)
885	0.64 (0.33)	0.66 (0.40)	0.40 (0.28)	374	0.47 (0.26)	0.49 (0.30)	0.39 (0.22)
894	0.67 (0.48)	0.52 (0.43)	0.53 (0.32)	668	0.56 (0.42)	0.71 (0.52)	0.65 (0.49)
937	0.67 (0.51)	0.28 (0.13)	NA	682	0.60 (0.43)	0.69 (0.48)	0.61 (0.40)
1052	0.42 (0.27)	0.43 (0.31)	0.50 (0.34)	718	1.05 (0.67)	1.02 (0.62)	NA
1166	0.41 (0.23)	0.42 (0.21)	0.57 (0.30)	734	0.85 (0.47)	0.60 (0.48)	0.61 (0.41)
1180	0.73 (0.49)	0.72 (0.43)	NA	767	0.79 (0.56)	0.85 (0.70)	0.69 (0.59)
1480	0.52 (0.30)	0.73 (0.51)	0.54 (0.33)	784	0.89 (0.50)	0.79 (0.44)	0.89 (0.68)
1487	0.53 (0.30)	0.51 (0.36)	0.63 (0.40)	792	0.60 (0.41)	0.38 (0.20)	0.55 (0.36)
1650	0.56 (0.20)	0.62 (0.45)	0.66 (0.51)	812	0.77 (0.51)	0.66 (0.44)	0.58 (0.46)
1681	0.69 (0.40)	0.48 (0.29)	1.11 (0.87)	948	0.37 (0.13)	0.74 (0.61)	0.65 (0.55)
1701	0.70 (0.42)	0.53 (0.40)	0.42 (0.29)	1051	0.43 (0.18)	0.55 (0.51)	0.67 (0.51)
1890	0.51 (0.22)	0.45 (0.25)	0.71 (0.50)	1130	0.71 (0.39)	0.68 (0.40)	0.54 (0.32)
2090	0.64 (0.45)	0.58 (0.35)	0.52 (0.29)	1335	0.52 (0.35)	0.50 (0.41)	0.50 (0.46)
2157	0.56 (0.31)	0.50 (0.29)	0.61 (0.41)	1466	0.83 (0.62)	0.69 (0.46)	0.53 (0.40)
2409	0.74 (0.39)	0.63 (0.41)	0.71 (0.45)	1802	0.78 (0.43)	0.74 (0.57)	0.65 (0.46)
3138	0.61 (0.41)	0.51 (0.31)	0.63 (0.53)	1848	0.64 (0.45)	0.72 (0.63)	0.63 (0.53)
3663	0.53 (0.24)	0.53 (0.43)	0.45 (0.34)	1981	0.50 (0.38)	0.50 (0.35)	0.63 (0.39)
3754	0.85 (0.49)	0.56 (0.34)	0.63 (0.46)	2233	0.32 (0.12)	0.36 (0.18)	0.69 (0.47)
3888	0.92 (0.70)	0.69 (0.53)	0.84 (0.58)	3002	0.41 (0.21)	0.55 (0.32)	0.65 (0.25)
4752	0.95 (0.16)	0.59 (0.41)	0.80 (0.57)	3393	0.82 (0.55)	0.82 (0.60)	0.77 (0.55)
				4833	0.52 (0.28)	0.57 (0.46)	0.51 (0.48)