

長崎大学大学院 2001年度博士論文

沖縄海域におけるザトウクジラの鳴音の
音響特性に関する研究

Acoustic Characteristics of Vocalization of Humpback Whale
Megaptera novaeangliae in the Ryukyu Region



指導教官 竹村 暘教授

長崎大学大学院
海洋生産科学研究科

前田 英雅

目次

緒言	1
第1章 沖縄・小笠原海域のソング構造の経時変化と海域間類似性	6
1.1 資料および方法	7
1.1.1 調査海域	7
1.1.2 ソングの録音	8
1.1.3 ソング構造の解析方法	9
1.1.4 ソング構造の経時変化と海域間類似性の評価	11
1.2 結果	16
1.2.1 沖縄海域および小笠原海域におけるソング構造	16
1.2.2 ソングセッション間比較	20
1.2.3 年内変化	20
1.2.4 年間変化	21
1.2.5 海域間比較	22
1.3 考察	24
第2章 ソング持続時間	56
2.1 資料および方法	56
2.1.1 資料	56
2.1.2 ソングおよびテーマ型の持続時間における比較	57
2.1.3 同一個体のソング持続時間の比較	59
2.2 結果	60
2.2.1 ソングセッション間比較	60
2.2.2 月間比較	61
2.2.3 年間比較	61
2.2.4 海域間比較	62
2.2.5 同一個体のソング持続時間	63
2.3 考察	65

第3章 ユニットの音響特性	80
3.1 資料および方法	81
3.1.1 資料	81
3.1.2 音調曲線によるユニット型の分類	81
3.1.3 変量測定	82
3.1.4 主成分分析	82
3.2 結果	84
3.2.1 主成分パターンによるユニット群の分類	84
3.2.2 ソング内のユニット群の出現状況	86
3.3 考察	90
第4章 総合考察	108
謝辞	115
要約	116
参考文献	118

緒言

ザトウクジラ *Megaptera novaeangliae* は、鯨目 (Cetacea) ヒゲクジラ亜目 (Mysticeti) ナガスクジラ科 (Balaenopteridae) ザトウクジラ属 (Megaptera) に属する。上顎および下顎にみられる多数のこぶ状の隆起、体長の約1/3に相当する長い胸鰭、および背鰭前にみられる小さな隆起は、本種独特の形態でありナガスクジラ科の他種ではみられない。成熟個体の体長は、ヒゲクジラ亜目に属す他種と同様に雌の方が大きく、雌で約13m、雄で約12mに達する (Gaskin 1982)。

本種は1年を通じてみると北極から南極におよぶほぼ全海洋に分布する (Martin 1991)。生活史は摂餌および繁殖・子育ての2つに大きく分かれ、高緯度海域と低緯度海域とを季節的に回遊する。夏季に高緯度海域で摂餌を行い、そこでニシン *Clupea harengus* (Watkins and Schevill 1979; Baker *et al.* 1985)、サバ *Scomber scombrus* (Geraci *et al.* 1989)、イカナゴ *Ammodytes* spp. (Payne *et al.* 1986) などの群泳性魚類およびオキアミ類の数種 (Nemoto 1978) を食べる。晩秋になると、ザトウクジラは低緯度海域へ回遊し始め、そこで繁殖・子育てを行う。低緯度海域では摂餌をほとんど行なわない (Gaskin 1982; Baraff *et al.* 1991)。これまでほとんどの個体が季節的回遊を行うと考えられていたが、最近の研究より繁殖海域における性比が雄に偏り、さらに年を通して摂餌海域で本種が確認されていることから、季節回遊をしない雌個体の存在が示唆されている (Brown *et al.* 1995; Clapham *et al.* 1993; Straley 1990; Swingle *et al.* 1993)。これまで、赤道を越えた個体は一例観察されているが

(Stone *et al.* 1990) , 一般に北半球と南半球では季節が逆であるため、両半球の個体群間の混合はほとんど起こらない (Johnson and Wolman 1985; Martin 1991) .

北太平洋での既知の摂餌海域は、アリューシャン列島、オホーツク海、ベーリング海、アラスカ湾およびカリフォルニア沖などの海域がある (例えばNishiwaki 1966; Ohsumi and Masaki 1975; Nemoto 1978; Darling and Jurasz 1983; Baker *et al.* 1986) . 一方、繁殖海域はハワイ諸島海域、メキシコ沿岸海域、並びに沖縄海域および小笠原海域を含む日本海域 (例えば Nishiwaki 1966; Ohsumi and Masaki 1975; Herman and Antinoja 1977; Baker and Herman 1981; Darling and Jurasz 1983; Urban and Aguayo 1987; Darling 1991; Darling and Mori 1993) の3海域が知られている. それらの繁殖海域では12月中旬から5月中旬まで本種の姿が確認されており、来遊盛期は2月頃である (Herman and Antinoja 1977; Urban and Aguayo 1987; 森 1994) .

ザトウクジラの各個体は毎年同一の繁殖海域と摂餌海域の間を回遊する傾向がある. 最近の尾びれ写真による個体識別法やミトコンドリアDNAおよび核DNAを用いたDNA解析から、ハワイ諸島周辺海域へ来遊する大多数のクジラはアラスカ湾の摂餌海域を、メキシコ沿岸海域へ来遊する大多数のクジラはカリフォルニアの摂餌海域をそれぞれ利用する傾向があることが解明された (Darling and Jurasz 1983; Darling and McSweeney 1985; Baker *et al.* 1986; Calambokidis *et al.* 1997; Baker *et al.* 1993; Baker *et al.* 1998) . しかしながら、沖縄海域および小笠原海域に来遊するザトウクジラがどの摂餌海域を利用するかは、アリューシャン列島周辺海域で8個体が確認された過

去の商業捕鯨による記録（Nishiwaki 1966; Ohsumi and Masaki 1975）と小笠原海域～ブリティッシュコロンビア間での1個体による写真識別の結果（Darling *et al.* 1996）以外ほとんど知られていない。

摂餌海域および繁殖海域において、ザトウクジラは沿岸付近の浅海域に分布する（Herman and Antinaja 1977; 森 1994）。遊泳速度が遅く、また水面上でブリーチングなど多彩な行動パターンを呈すことから、本種は大型ヒゲクジラ類の中で比較的発見しやすい種である。そのため、多くのザトウクジラが商業捕鯨によって乱獲された。北太平洋では捕鯨開始時でおよそ15,000頭と推定されていたザトウクジラが、捕獲停止直前の1965年では1000頭以下にまで激減したといわれている（Rice 1978）。なお、北太平洋では1966年に全面捕獲禁止となった。現在、本種は絶滅の危機に瀕している種の保護法では'endangered'、海産哺乳類保護法では'depleted'として、資源保護が図られている。最近の調査で本種の個体数が増加していることが明らかにされ、北太平洋では6,100-8,000頭と推定されている（Calambokidis *et al.* 1997）。

本種は、繁殖海域でソングと呼ばれる長く複雑な周期性のある鳴音を発する（Payne and McVay 1971）。ソングは、テーマ、フレーズ、ユニットの階層構造で特徴づけられる。同一繁殖海域のザトウクジラはいかなる時でも構造的に非常に類似したソングを発する（Winn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981; Guinee *et al.* 1983; Payne *et al.* 1983; Payne and Payne 1985）。ただし、ソングは時間とともに変化するため、数年間で全く異なる構造になる。そのとき海域内のソングは皆同じように変化する（Payne *et al.* 1983; Payne and Guinee 1983; Payne and Payne 1985）。さらに、地理的に隔離された繁殖海域間、

すなわち異なる海洋間でのソングは異なるが、同一海洋内の異なる繁殖海域間でソングに類似性がみられる (Winn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981; Payne and Guinee 1983; Helweg *et al.* 1990; Cerchio 1993; Helweg *et al.* 1998) . そのことから、ソングが類似する海域の個体群間に音響的交流があると考えられている (Payne and Guinee 1983; Helweg *et al.* 1990; Cerchio 1993; Helweg *et al.* 1998) .

ソングの機能は依然として分かっていない。ただし、ソングを発していることが観察された個体は全て成熟した雄であること (Winn *et al.* 1973; Winn and Winn 1978; Glockner 1983) , あるいはソングは繁殖海域で最もよく聞かれるが、摂餌海域の大部分ではほとんど聞かれないことから (Winn and Winn 1978; Thompson and Friedl 1982; Mattila *et al.* 1987; McSweeney *et al.* 1989) , ソングは繁殖行動に関連すると考えられている。一方、ソングを発する個体は通常単独であることから (Winn and Winn 1978; Tyack 1981) , 個体間の空間維持としての機能も考えられている。いずれにしても、ソングは自己の存在を他の個体に示す役割がある可能性が高いと考えられる。

本種が発するソングに関する研究は、北太平洋中部と東部 (Guinee *et al.* 1983; Frumhoff 1983; Payne *et al.* 1983; Helweg *et al.* 1990; Helweg *et al.* 1992; Cerchio 1993) , 北大西洋西部 (Winn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981; Payne and Guinee 1983; Payne and Payne 1985) およびオーストラリア周辺海域 (Cato 1984; Cato 1991; Dawbin and Eyre 1991; Mednis 1991) で主に行われてきた。一方、沖縄海域では1950～1960年代に行われた商業捕鯨によって個体数が激減したため、1980年代後半まで本種の姿が確認されなかったことから、当該海域におけるソングに関する研究は少ない。

そこで本論では、沖縄海域で録音されたソングの音響特性についての詳細な研究を行なうことを目的とした。第1章では1991～1998年に沖縄海域で得られた資料から、各年のソング構造を調べ、経時変化を検討した。また、沖縄海域と同様に1960年代まで行われた商業捕鯨によって個体数が激減し、1980年代後半まで本種の姿が確認できなかった小笠原海域についても1992～1995年の4年間の資料を用いて各年のソング構造を調べ、経時変化を検討した。さらに同年に両海域で録音されたソング構造の類似性も検討した。第2章では、1991～1998年の沖縄海域と1992～1995年の小笠原海域のソングについて、ソング持続時間の変動について検討した。第3章では、ソングを構成する上で最も基本的単位となるユニットの音響特性を調べ、ソング構造の一般的な音響特性を検討した。第4章ではザトウクジラのソングの音響特性について総括した。

第1章 沖縄・小笠原海域のソング構造の経時変化と海域間類似性

ザトウクジラがソングと呼ばれる複雑な鳴音を発すること (Payne and McVay 1971) が最初に報告されてから約30年が経ち、その間世界各地の繁殖海域でソングに関する知見が得られた。一方、北太平洋の繁殖海域の一つである沖縄海域では、商業捕鯨による個体数激減によって1980年代後半まで本種の姿が確認されなかった。そのため、当該海域におけるソングに関する知見は乏しい。

沖縄海域と他海域のソング比較は、Helweg *et al.* (1990)によってなされている。彼らはハワイ海域、メキシコ沿岸、沖縄および小笠原海域の4海域で録音されたソング構造を比較し、ハワイ海域、メキシコ沿岸および小笠原海域のソングは3個のテーマを共有したが、沖縄海域のソングはハワイ海域およびメキシコ沿岸のソングと1個のテーマしか共有せず、小笠原海域のソングと2個のテーマしか共有しなかったことを報告した。ただし、かれらの資料数は非常に少なく、どの海域の資料でも3個体以下しか含んでいなかった。特に沖縄海域の資料は2~4分しか含まれていなかった。1つのソングは通常10~20分鳴き続けられる (例えばPayne and McVay 1971) ことを考慮すると、かれらが用いたソング資料は明らかに不十分であり、再検討が必要であると思われる。

一方、これまでのソング構造における経時変化および海域間類似性の評価は、サウンドスペクトログラムの視察に基づく定性的方法によって行われてきた。ソングでは各構成要素でかなりの変異がみられることから、ソング構造の経時変化あるいは海域間類似性を評価するため、それらの変異を定量的に扱うことは重要であると思われる。

そこで、本章では沖縄海域における1991～1998年のソング構造の経時変化について定量的方法を用いて年内と年間などの変異を比較・検討した。さらに、沖縄海域と同様に商業捕鯨によって1980年代後半まで本種の姿が確認できなかつた小笠原海域についても1992～1995年の資料を用いて各年のソング構造を調べ、経時変化を検討した。また、両海域で同年に録音されたソングから海域間類似性を検討した。さらに、ハワイ諸島沖およびメキシコ沿岸沖のソングと本研究のソングを比較し、北太平洋の繁殖海域間における交流の可能性についても議論した。

1.1 資料および方法

1.1.1 調査海域

本研究で用いたザトウクジラのソング資料は、沖縄諸島および小笠原諸島周辺海域で得られた。

沖縄諸島周辺海域での調査は、主に沖縄本島から約30km西に位置する慶良間列島周辺海域で行なった (Figure 1-1)。また、1997および1998年では沖縄本島東側、1998年では伊是名島沖でも調査を行なった。慶良間列島周辺海域は1950年代～1960年代に本種の捕獲が行われ、その後しばらく本種の目撃情報が途絶えていたが、1970年代後半には本種の回遊が散発的ではあるが確認され始めた (内田1996)。1989年以降、同海域で本種を対象としたホエールウォッチングが行われている。

小笠原諸島周辺海域での調査は小笠原海洋センターによって、主に小笠原群島海域 (聳島列島、父島列島および母島列島) と火山列島周

辺海域（北硫黄島，硫黄島および南硫黄島）で行われた（Figure 1-2）．小笠原諸島周辺海域は1920年代～1940年代まで本種の捕獲が行なわれており，その後しばらく本種の見撃情報が途絶えていたが，1980年代後半には本種の回遊が散発的ではあるが確認され始めた（Darling and Mori 1993）．1988年以降，同海域で本種を対象としたホエールウォッチングが行われている．

最近の調査から，現在沖縄海域および小笠原海域へ来遊する個体は559（95%信頼区間：480～638）頭と推定されている（森 1994）．

1.1.2 ソングの録音

沖縄諸島海域のソングは，1991-1998年の冬季から春季の間に座間味諸島周辺海域で録音したものを用いた．調査には国営沖縄記念公園の調査船「幸福丸（4.9t）」を用いた．通常，ザトウクジラの探索は2-4名で行った．本種を発見した場合，発見されたところまで船を近づけハイドロホンを用いて本種が鳴いていることを確認した後，エンジンを停止して鳴音を録音した．使用した機器の総合周波数特性は，20～22,000 Hzの範囲でフラット（±3dB）であった．

録音には30メートルケーブル付きハイドロホン（Oki ST-1020），音圧計（Oki SW-1020），およびデジタル・オーディオ・テープ・デッキ（Sony TCD D-3）を用いた．波音などの低周波ノイズを除去するため，ハイドロホンケーブルに浮きを取り付けた．そのとき，どの録音でもハイドロホンの水深を10メートルに設定した．Figure 1-3にザトウクジラの鳴音録音についての概要図を示した．

録音は2チャンネルを用い，一方のチャンネルにザトウクジラの鳴音を，他方のチャンネルに本種の行動のコメントをそれぞれ録音した．

ただし、行動のコメントは必ずしも全ての録音でできたわけではなかった。

ザトウクジラの尾びれ腹側の白黒模様は生涯を通じてほとんど変化しないため、それらの特徴から個体識別が可能となる (Martin 1991)。ザトウクジラは長い潜水の前、水面から尾びれを大きく出して潜ることが多いため、出来るだけソングを発している個体の尾びれの写真を撮り、個体識別に利用した。

小笠原諸島海域のソングは、1992-1995年の冬季から春季の間に小笠原海洋センターによって録音された。録音機器には、Sony TC-D5M カセット・テープ・レコーダーの他、さまざまな種類のものが用いられており詳細は不明であるが、記録された鳴音の分析結果から、50-5,000Hzというザトウクジラの鳴音の周波数範囲はカバーしていたと思われる。両海域における各年の録音期間、録音日数および録音時間をTable 1-1に示す。

1.1.3 ソング構造の解析方法

ソング構造の解析は人間の聴覚とサウンドスペクトログラム (Kay CSL model 4300B) に基づいて行った。各年のソングに含まれたほとんどの鳴音は、主要周波数が4,000Hz以下であったため、サンプリング周波数 8,000Hz、スペクトログラムの上限周波数 4,000Hz、有効バンド幅 11あるいは23Hz (フレームレングスはそれぞれ1024, 512ポイント) に設定して解析を行なった。また、鳴音の中には主要周波数が4,000Hzを越えるもの (5,000Hz以下) が希にみられた。その場合、それらのユニットに対してサンプリング周波数10,000Hz、スペクトログラムの上限周波数5,000Hz、有効バンド幅14あるいは29Hz

(フレームレングスはそれぞれ1024, 512ポイント)に設定した。いずれの場合も周波数軸は線形表示にした。

ソング構造におけるそれぞれの要素の定義は, Payne and McVay (1971)にしたがった。すなわち, 「ユニット」は人間の耳で音の連続性を判断できる鳴音の最小単位とし, 「フレーズ」は1~数個のユニットによる定型的パターンが繰り返されたもの, 「テーマ」は同一あるいは類似したフレーズが繰り返されたもの, 「ソング」は異なるフレーズの集合体, とそれぞれ定義した。また, 「ソングセッション」は1分以上の休止がみられないソングの連続体と定義した (Figure 1-4)。

ユニットは, その音調曲線およびソングの位置から同一性を判断した。同一と判断した一連のユニットは同一の「ユニット型」に分類した。同一のユニット型内でも音調曲線に若干の変動がみられたが, 一般にその変動は異なるユニット間の変動よりは小さかった。ユニット型の出現パターンが同一のフレーズは同一の「フレーズ型」とし, 同一あるいは類似したフレーズ型から成り, ソングの同じ位置にあるテーマは同一の「テーマ型」とした。異なるフレーズ型が交互に出現した場合, それらは同一のテーマ型として扱った。各ユニット型をそれぞれアルファベットでコード化した。各ソングについて, コード化されたユニット型からそれぞれのソングの構造を求めた。

これまでの研究から, ラチェット音と呼ばれる鳴音はザトウクジラの浮上に関わるとされている (Winn and Winn 1978; Helweg *et al.* 1990; Cerchio 1993)。本研究でも, それらの論文に示されたラチェット音に類似する鳴音が毎年みられた (Figure 1-5,1-6,1-7および1-8)。ラチェット音は単一あるいは他のユニット型と共に一つのフ

フレーズ型あるいはテーマ型を構成した。そのため、本研究ではラチェット音をユニット型の一つとして扱い、さらにラチェット音が含まれるテーマ型を恣意的に最後のテーマ型とし、その後続くテーマ型を次のソングにおける最初のテーマ型とした。なお、最初のテーマ型から最後のテーマ型まで中断なく録音できたものを「フルソング」とし、以下の解析ではフルソングのみを用いた。

環境雑音あるいは他のクジラの音声が卓越した場合、それらの資料は以下の解析から除外した。

1.1.4 ソング構造の経時変化と海域間類似性の評価

同一海域におけるソング構造の経時変化と沖縄・小笠原海域間のソング構造の類似性を検討するため、フレーズ型とユニット型の類似性指数を求めた。

類似性指数には、Jaccard係数 (Sneath and Sokal 1973) を用いた。それは、2個のソングで共通して出現したフレーズ型 (あるいはユニット型) の種類数を、2個のソングで出現したフレーズ型 (あるいはユニット型) の全種類数で割り、算出した。集団内および集団間の類似性の評価は、UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic group average, 非加重群平均; Sneath and Sokal 1973) を用いて平均類似性指数から行った。

例えば、ある集団に4つのソングが含まれ、その集団全体でみられたユニット型がA,B,C,D,E,Fの6種類であり、各ソングに含まれるユニット型が以下の通りであるとした (ユニット型A~Fについて、1は「有り」で0は「無し」とする)。

	A	B	C	D	E	F
歌1	1	1	1	1	1	1
歌2	1	1	1	1	1	1
歌3	1	1	1	1	1	0
歌4	1	1	1	1	0	0

そのときそれぞれ2つのソング間の類似性指数は、

歌1と歌2の類似性指数は、 $6 / (6+0) = 1.0$

歌1と歌3の類似性指数は、 $5 / (5+1) = 0.83$

歌1と歌4の類似性指数は、 $4 / (4+2) = 0.67$

歌2と歌3の類似性指数は、 $5 / (5+1) = 0.83$

歌2と歌4の類似性指数は、 $4 / (4+2) = 0.67$

歌3と歌4の類似性指数は、 $4 / (4+1) = 0.80$

となり、その集団内におけるユニット型の平均類似性指数は

$(1.0+0.83+0.67+0.83+0.67+0.80) / (4*3/2) = 0.80$ となる。

次に、2つの異なる集団 (a, b) が4および3個のソングを含んでおり、その2つの集団でみられたユニット型が以下の通りであるとする (先程と同様に、ユニット型A~Fについて、1は「有り」で0は「無し」とする)。

	A	B	C	D	E	F
集団a歌1	1	1	1	1	1	1
集団a歌2	1	1	1	1	1	1
集団a歌3	1	1	1	1	1	0
集団a歌4	1	1	1	1	0	0

集団b歌1	1	1	1	1	1	1
集団b歌2	1	1	1	1	0	0
集団b歌3	1	1	1	0	0	0

そのときの集団aと集団bのそれぞれのソングにおけるユニット型の類似性指数は、

集団a歌1と集団b歌1の類似性指数は、 $6 / (6+0) = 1.00$

集団a歌1と集団b歌2の類似性指数は、 $4 / (4+2) = 0.67$

集団a歌1と集団b歌3の類似性指数は、 $3 / (3+3) = 0.50$

集団a歌2と集団b歌1の類似性指数は、 $6 / (6+0) = 1.00$

集団a歌2と集団b歌2の類似性指数は、 $5 / (5+1) = 0.83$

集団a歌2と集団b歌3の類似性指数は、 $3 / (3+3) = 0.50$

集団a歌3と集団b歌1の類似性指数は、 $5 / (5+1) = 0.83$

集団a歌3と集団b歌2の類似性指数は、 $4 / (4+2) = 0.67$

集団a歌3と集団b歌3の類似性指数は、 $3 / (3+1) = 0.75$

集団a歌4と集団b歌1の類似性指数は、 $4 / (4+2) = 0.67$

集団a歌4と集団b歌2の類似性指数は、 $4 / (4+0) = 1.00$

集団a歌4と集団b歌3の類似性指数は、 $3 / (3+1) = 0.75$

となり、その2つの異なる集団間におけるユニット型の平均類似性指数は、

$$(1.00+0.67+0.50+\dots+1.00+0.75) / (4*3) = 0.76$$

となる。同様にして集団内および集団間のフレーズの平均類似性指数を求めた。

上記の平均類似性指数の算出方法から分かるように、類似性指数は0～1の間の値を取り、類似性が高ければ1に近づき逆に類似性が低いと0に近づく。

本章では、ソング構造の経時変化および海域間類似性を検討するため、以下の比較を行なった。なお、統計的有意性の検定はMann-WhitneyのU検定を用いた（Siegel 1983）。

(1) ソングセッション間比較

ほとんどの録音において、ソングを発した個体を同定することが出来なかった。それは録音した海域付近に複数の個体がみられたり、ソングを発していると思われる個体と調査船の距離が遠すぎて個体識別に有用な情報が得られなかったためである。ただし、同一ソングセッションに含まれるフルソングは明らかに同一個体のソングであるため、個体内と個体間で類似性指数に差異がみられるか否かを検討するためにソングセッション内とソングセッション間の類似性指数を比較した。ここでは、2個以上フルソングが含まれるソングセッションを用い、フレーズ型およびユニット型の類似性指数をソングセッション内とソングセッション間で比較した。

(2) 年内変化

同一年の同一海域で録音されたソングを用いて、年内でソングがどの程度変化するのかを検討した。各年の資料は繁殖期間を通して全ての月から得られたわけではなく、むしろほとんどの年の資料は2ヶ月分のデータしか得ることが出来なかった（Table 1-1）。そのため、

各年のソング資料を月毎にまとめ、フレーズ型およびユニット型の類似性指数を月内と月間で比較した。

本研究の資料では、1つのソングセッションに含まれたフルソング数は1～9個であり、ソングセッションによって大きく異なっていた。それゆえ、ソングセッションに含まれるフルソング数の偏りを排除するため、各ソングセッションはそれぞれ1個のフルソングを無作為に抽出して比較に用いた。本研究では無作為抽出として、ソングセッションの1番最初のフルソングを資料として用いた。その抽出された資料は、以下の(3)年間変化および(4)海域間比較の解析にも用いた。

(3) 年間変化

異なる年に同一海域で録音されたソングについて、フレーズ型およびユニット型の類似性指数を年内と年間で比較した。

(4) 海域間比較

同一年に録音された沖縄周辺海域および小笠原諸島周辺海域のソングについて、フレーズ型およびユニット型の類似性指数を海域内と海域間で比較した。

1.2 結果

1991～1998年の沖縄海域から91フルソングセッション、148フルソングが録音され、1992～1995年の小笠原海域から11フルソングセッション、16フルソングが得られた (Table 1-2) .

ソング録音は両海域共に通常日中に行なわれたが、1992年沖縄海域で夜間調査も行った (1992年3月3日18時32分～3月4日1時2分) . その結果、Winn and Winn (1978)が報告した様に、ザトウクジラは夜間にもソングを発することが確認された.

1998年3月9日沖縄海域において、座間味島北西 ($26^{\circ} 16.86'N$, $127^{\circ} 14.80'E$) で1頭のザトウクジラがソングを発しているのが観察された. その個体と調査船の距離は数100メートルであり、その時の音圧レベルは130dB前後であった. 他の個体は全く確認されず、ハイドロホンからも他のソングは聞かれなかった. そこで、そのザトウクジラのソングの伝達距離がどの程度であるのかを検討した. クジラから5マイルずつ離れその時のソングの音圧を測定した結果、ソングの音圧は5マイル離れると ($26^{\circ} 16.16'N$, $127^{\circ} 21.02'E$) 115dB前後へ低下し、さらに10マイル離れると ($26^{\circ} 16.12'N$, $127^{\circ} 26.03'E$) で当該海域の雑音レベルと同等の110dB前後まで低下した. その時ハイドロホンからソングが確認できたため、さらにクジラからの距離を広げた. 結局、約16マイル離れた地点 ($26^{\circ} 17.50'N$, $127^{\circ} 32.66'E$) でもソングは聞こえたが、20マイル離れると ($26^{\circ} 18.72'N$, $127^{\circ} 37.22'E$) , 聞き取ることが出来なかった.

1.2.1 沖縄海域および小笠原海域におけるソング構造

サウンドスペクトログラム上の音調曲線およびソングにおける出現位置から、各年様々なユニット型が識別された。沖縄海域のソングにおいて1991～1998年の間に39種類のユニット型が識別された（Figure 1-5）。小笠原海域のソングにおいて、1992～1995年の間に28種類のユニット型が識別された（Figure 1-6）。

沖縄海域および小笠原海域の各年のソングは、5～8のテーマ型で構成され、1つのテーマ型にはいくつかフレーズ型がしばしばみられた（Table 1-3および1-4）。

同一ソングセッション内のソング、すなわち、明らかに同一個体の発したソングについてもフレーズ型およびユニット型に若干の変異がみられたため、各海域における各年の「標準型ソング」をフレーズ型から求めた。すなわち、最も頻繁に出現するフレーズ型から成るソングを「標準型ソング」とした（Figure 1-7および1-8）。

例えば、1991年の沖縄海域のソングでは、1,2,3,6番目のテーマ型には2～4種類のフレーズ型がみられたが、それぞれのテーマ型で最も頻繁に出現したA"D", ABB, B"CL", H"Q"J"を各テーマ型の標準型とし、標準型のテーマ型から成るソングを標準型ソングとした。同様の手順でFigure 1-7および1-8に各海域の各年の標準型ソングを示した。なお、標準型ソングは海域および年におけるソング構造を視覚的に把握するために求めただけで、以下の全ての解析には関係しない。また、1993年の小笠原海域のソング資料は、1月、3月および4月でそれぞれ1個であり、各月で共通しないフレーズ型がみられたため、その場合標準型ソングには3月でみられたフレーズ型を用いた。

テーマ型レベルでも年内のソングに若干の変異がみられた。Table 1-5に、各年における各ソングセッションのソングに含まれた

テーマ型の出現割合（％）を示した。1997年の沖縄海域および1995年の小笠原海域以外の資料では全てのテーマ型が全ソングセッションで共通してみられたが、他の資料では、全ソングセッションが全てのテーマ型を共有したわけではなかった。

沖縄海域の1991年のソングにおいて、KⁿFⁿというフレーズ型で構成される4番目のテーマ型は、3個のソングセッション以外ではみられなかった（Figure 1-7およびTable 1-3）。その3個のソングセッションは、いずれも3月7日の13時00分から17時00分の間に、比較的狭い範囲内（26°N12-16′, 127°E12-15′）で録音されたことから、それらの3ソングセッションは同一個体の可能性が高いと思われる。そのような個体特有と思われるテーマ型は、他の資料ではみられなかった。

1994年および1996年の沖縄海域のソング資料において、テーマ型数は最も多いソングで8個であった。ただし、それらの年の資料には5個のテーマ型から構成されたソングもみられた（Figure 1-7およびTable 1-3）。5個のテーマ型のソングは、8個のテーマ型から成るソングの3番目、4番目および5番目のテーマ型が欠落しており、そのソングが含まれるソングセッションには、8個のテーマ型から成るソングがみられなかった。沖縄海域の1994年の資料では、計16ソングセッションのうち、2ソングセッションが5個のテーマ型から成るソングであった。1994年において、5個のテーマ型から成るソングは、2月26日と3月15日に、8個のテーマ型から成るソングは、2月3日、8日、17日、20日（3ソングセッション）、3月4日、5日（3ソングセッション）、9日、11日および16日に、それぞれ録音された。沖縄海域の1996年の資料において、計7ソングセッションのうち4ソングセ

セッションが5個のテーマ型から成るソングであった。1996年において、5個のテーマ型から成るソングは3月4、17日および28日（2ソングセッション）に、8個のテーマ型から成るソングは3月15日および16日に、それぞれ録音された。

一方、1994年の小笠原海域のソング資料でも、8個のテーマ型から成るソングと5個のテーマ型から成るソングがともにみられた。5個のテーマ型から成るソングは、沖縄海域でみられた5個のテーマ型から成るソングと同様に、8個のテーマ型から成るソングの3番目、4番目および5番目のテーマ型が欠落していた（Figure 1-8およびTable 1-4）。小笠原海域の1994年の資料では計3ソングセッションのうち、1ソングセッションが5個のテーマ型から成るソングであった。5個のテーマ型から成るソングセッションは、3月31日に、8個のテーマ型から成るソングは4月21日および25日に、それぞれ録音された。

次に各年のソングにおけるテーマ型の推移について検討した。Figure 1-9および1-10に、1991～1998年の沖縄海域のソングおよび1992～1995年の小笠原海域のソングにおける異なるテーマ型間の推移を示した。

1991～1998年の沖縄海域のソングで計626回、1992～1995年の小笠原海域のソングで83回のテーマ型の推移が確認された。そのうち、1つ以上のテーマ型が抜かされたのは、沖縄海域のソングで29回（4.6%）、小笠原海域のソングで3回（9.4%）であった。また、1つ前のテーマ型に戻る、すなわちテーマ型の逆転は、沖縄海域の1992年で1回（0.1%）、1997年で6回（1.0%）起こっただけであった。それらのことから、テーマ型間の推移はかなり安定していることが示された。

1.2.2 ソングセッション間比較

フレーズ型の類似性指数では，沖縄海域の1991年，1994年，1995年，1997年および1998年の資料でソングセッション内とソングセッション間で有意な差がみられ，1992年および1993年で有意な差はみられなかった（Table 1-6）．

ユニット型の類似性指数では，沖縄海域の1991年，1992年，1994年，1997年および1998年の資料でソングセッション内とソングセッション間で有意な差がみられ，1993年および1995年で有意な差はみられなかった（Table 1-6）．

沖縄海域の1996年および小笠原海域の資料は不十分であったため，統計的有意性の検定は行わなかった．

1.2.3 年内変化

同一繁殖期間内において，ソング構造の変化が観察された（Figure 1-11）．1993年の小笠原海域のソングにおいて，2番目のテーマ型に含まれるフレーズ型は1月ではBSBであったのに対し，3月および4月では X^nTB^n と変化した．4番目のテーマ型は1月で B^nCL^n ，3月で CL^n であったが，4月にはそのテーマ型はみられなかった．6番目のテーマ型に含まれるフレーズ型は1月で QE^n ，3月で Fj^nQ^n ，4月で Tj^nQ^n とそれぞれ変化した．それらの資料において，その様なフレーズ型の変化は他のテーマ型ではみられなかった．

次に，フレーズ型およびユニット型について月内と月間の類似性指数を比較した．フレーズ型の類似性指数では，沖縄海域の1991年，1992

年および1995年で月内と月間で有意な差がみられたが、その他の年では有意な差がみられなかった (Table 1-7) .

ユニット型の類似性指数では、沖縄海域の1995年以外の資料では月内と月間で有意な差がみられなかった (Table 1-7) .

沖縄海域の1996年および小笠原海域の資料は不十分であったため、統計的有意性の検定は行わなかった.

1.2.4 年間変化

沖縄および小笠原海域の全ての年において、年内のフレーズ型の類似性指数は年間のフレーズ型の類似性指数より有意に高かった (Table 1-8) .

沖縄海域の全資料において、年内のユニット型の類似性指数は年間のユニット型の類似性指数より有意に高かった (Table 1-8) . 小笠原海域の資料では、1992-1993年および1993-1994年で年内の類似性指数は年間の類似性指数より有意に高かったのに対し、1994-1995年では年内と年間の類似性指数に統計的な有意差はみられなかった. ただし、これは小笠原海域の1995年の資料に1月のソングしか含まれていなかったことに起因する可能性が考えられる.

異なる年同士のフレーズ型およびユニット型の平均類似性指数は、比較する年が離れるほど減少する傾向を示した (Figure 1-12および Table 1-9) . 沖縄海域の資料では年と類似性の間で有意な相関がみられた (Spearmanの順位相関係数, フレーズ型 : $r_s=0.955$, $N=7$, $p<0.01$; ユニット型 : $r_s=1.00$, $N=7$, $p<0.01$) . 小笠原海域の資料数は不十分であったため統計的有意性の検定は出来なかった.

次に、ソング構造の変化量が年によって異なるか否かを検討するため、隣接した年同士でフレーズ型およびユニット型の類似性指数を比較した (Table 1-9) . フレーズ型およびユニット型の類似性指数は共に、隣接する年の間で有意に異なった (Kruskal-Wallisの分散分析, フレーズ型 : $H=665.5$, $d.f.=7$, $p<0.001$; ユニット型 : $H=691.8$, $d.f.=7$, $p<0.001$) .

本研究では繁殖期間全般に亘って調査できたわけではなく、沖縄海域では主に3月に、小笠原海域では4月にそれぞれ調査が偏った (Table 1-2) . ただし、小笠原海域では、1993年および1995年の1月にそれぞれ1個ずつフルソングを録音することが出来た。そこで、ある繁殖期間の最後に録音されたソングと次の繁殖期間の始めに録音されたソングの間の類似性指数を求めた。すなわち、小笠原海域の1992年4月と1993年1月のソング間および1994年4月と1995年1月のソング間におけるフレーズ型およびユニット型の類似性指数を求め、おおよその繁殖期間以外の変化を推定した。

フレーズ型の類似性指数は、1992年4月と1993年1月のソングで0.37であり、1994年4月と1995年1月のソングで0.36であった。ユニット型の類似性指数は、1992年4月と1993年1月のソングで0.70であり、1994年4月と1995年1月のソングで0.71であった。

一方、小笠原海域の年内の類似性指数はフレーズ型で0.46~0.57、ユニット型で0.64~0.77であった。これらの数値は上述の4月と翌年の1月の類似性指数より若干高いか同等であった。ただし、それらの資料数は少なかったため、統計的有意性の検定はできなかった。

1.2.5 海域間比較

1992～1995年の沖縄海域と小笠原海域の資料を用いて、両海域のソング構造を比較した。

1992～1995年の両海域のソングは共に5～8個のテーマ型から構成された。同年の資料において、ソングを構成するテーマ型数は、1992年では海域間で有意な差がみられたが、その他の年では海域間に有意差がみられなかった（Mann-Whitney U検定，1992：沖縄海域 $n=23$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $z=2.021$ ， $p<0.05$ ；1993：沖縄海域 $n=5$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $U=10.5$ ， ns ；1994：沖縄海域 $n=15$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $U=21.0$ ， ns ；1995：沖縄海域 $n=9$ ，小笠原海域 $n=2$ ， $U=21.0$ ， ns ）。

両海域のソングは、フレーズ型およびユニット型のシーズン内の小さい変異を無視すれば、海域特有のテーマ型はみられなかった（Figure 1-7および1-8；Table 1-3および1-4）。しかしながら、各年のフレーズ型およびユニット型の類似性指数は、ほとんどの場合、海域内の方が海域間よりも有意に高かった（Table 1-10）。

1.3 考察

1991～1998年の沖縄海域および1992～1995年の小笠原海域におけるザトウクジラのソングは、5～8個のテーマ型から構成された。これまでに報告された他海域のソングにおけるテーマ型数もほぼ同範囲であり、バミューダ海域のソングで5～9個 (Payne and Payne 1985)、西インド諸島海域のソングで6個 (Winn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981)、オーストラリア海域のソングで4～9個 (Cato 1984, 1991; Mednis 1991; Helweg *et al.* 1998)、ハワイおよびメキシコ海域で6～9個 (Guinee *et al.* 1983; Frumhoff 1983; Payne *et al.* 1983; Payne and Guinee 1983; Cerchio 1993)であった。これらの他海域のテーマ型数はどの海域でも10年以上の長期間に基づく資料から得られていることから、ザトウクジラのソングを構成するテーマ型数は、年によって若干変動するものの海域特有のパターンが存在するわけではないと考えられる。

1993年の小笠原諸島の資料において、1～4月の期間に3つの特有のフレーズ型が変化したのに対し、その他のフレーズ型はほとんど変化しなかった。この観察は、ソングは全てのフレーズ型が同時に変化するのではないというこれまでの報告 (Payne *et al.* 1983; Payne and Payne 1985; Cato 1991) と一致した。

フレーズ型およびユニット型の類似性指数において、ソングセッション間や月間の比較では必ずしも有意差がみられなかったことから、これらの比較では集団内と集団間のいずれか一方が明らかに大きいという傾向がみられたわけではなかった。

一方、年内の類似性指数は一般に年間の類似性指数よりも高く、ソングの類似性指数は年が離れるほど減少した。そのことは、ソングが時間の経過と共に変化することを示す。さらに、フレーズ型およびユニット型の両者とも隣接年の類似性指数に有意な差がみられたことから、ソング構造の変化は毎年同じ割合で変化するのではなく、変化が急激な年があれば緩やかな年もあることが示唆された。Dawbin and Eyre (1991)は、オーストラリア西岸沖で録音されたソングが1986～1987年にかけて急激に変化したが生1980～1990年ではソングがほとんど変化しなかったことを報告している。対照的に、Payne and Payne (1985)はバミューダ沖のソングは連続した年では非常に類似していることを報告している。したがって、ソング変化の割合は年や海域によって異なることが示唆される。

小笠原海域の資料から繁殖期間最後のソング（4月）と翌年の繁殖期間始めのソング（1月）の類似性指数は、小笠原海域の年内の平均類似性指数より若干小さめか同程度であり、繁殖期間以外、すなわち、繁殖海域と摂餌海域間の回遊中あるいは摂餌期間でもソングが繁殖期間中と同程度変化することが示唆された。このことは、ソングの変化は主に繁殖期間中に起こり、繁殖期間以外ではほとんど変化しないというPayne *et al.* (1983)および Payne and Payne (1985)の報告と大きく異なった。

フレーズ型およびユニット型の類似性指数において、ほとんどの場合、海域内の方が海域間よりも有意に高かった (Table 1-10)。このことから、沖縄および小笠原海域へ来遊するザトウクジラはそれぞれ独立にソングを変化させることが示唆された。ただし、各海域だけに出現する海域特有のテーマ型はみられず、両海域のソングに各年、

高い類似性がみられた。沖縄海域および小笠原海域でみられた様なソングの高い類似性は、メキシコ海域とハワイ海域のソングでも報告されている（例えばWinn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981; Payne and Guinee 1983; Helweg *et al.* 1990; Cerchio 1993; Helweg *et al.* 1998）。

沖縄諸島と小笠原諸島の距離は約1,600kmである。ソングの伝播距離は環境条件によって大きく変動するが約40kmと推定されていることから（Winn and Winn 1978; Payne and Guinee 1983），一方の繁殖海域の個体が他方の繁殖海域のソングを聞いているとは考えにくい。それ故，沖縄海域と小笠原海域間でみられたソングの類似性は，彼らの生活史のどこかで個体間における音響的交流が行われているためと考えられる。

Payne and Guinee (1983)は，音響的交流について以下の3つの可能性を提案した。

- 1) 同一個体が繁殖期間内に異なる繁殖海域間を移動する可能性
- 2) 同一個体が異なる繁殖期間で異なる繁殖海域へ回遊する可能性
- 3) 摂餌海域あるいは繁殖海域～摂餌海域間の回遊途中で音響的交流が行なわれる可能性。

これまでの沖縄および小笠原海域での調査から，繁殖期間内に両海域間を移動した個体が知られている（Darling and Mori 1993; 森 1994; Yamaguchi *et al.* 1995; 内田 1996; Calambokidis *et al.* 1997）。ただし，Yamaguchi *et al.* (1995)は1987～1994年に沖縄および小笠原海域で写真によって個体識別した計592個体のうち，同一繁殖期間に両海域で確認された個体はわずか5頭だけであると報告した。それ故，沖縄および小笠原海域間の移動は頻繁に起こるわけで

はないことが推察され、ソング構造が年内でも大きく変化した年があったことを考慮すると、同一個体が繁殖期間内に異なる海域間を移動することが海域間のソングの高い類似性を維持する主要因とは考えにくい。

一方、同一個体の異なる年における異なる繁殖海域への回遊は、同一年における繁殖海域間の移動よりも多く観察されている（森 1993; Yamaguchi *et al.* 1995）。Yamaguchi *et al.* (1995)は、上述の研究で21個体が異なる年に両海域で確認されたことも報告しており、異なる年に両海域でみられた個体は同一年内に両海域でみられた個体の4倍以上も多いことが示された。それ故、繁殖海域間の個体の交換は繁殖期間中より摂餌期間中あるいは回遊途中で頻繁に起こると考えられる。沖縄および小笠原海域の日本海域へ来遊するザトウクジラの主な摂餌海域は依然としてよく分かっていないが、“Discovery-type”タグに基づく記録から、アリューシャン列島およびベーリング海で標識された個体が沖縄海域で発見され、また小笠原海域で標識された個体がベーリング海で発見されたことが知られている（Nishiwaki 1966; Ohsumi and Masaki 1975）。それ故、摂餌期間中あるいは回遊途中に沖縄および小笠原海域の個体がそれぞれ繁殖海域を変更することによって、それぞれの海域のソングが他方の海域へ伝わり、両海域のソングが類似する可能性が考えられる。

ただし、これまでに沖縄あるいは小笠原海域で確認された個体のうち、ハワイおよびメキシコで確認されたのは1個体だけである事実（Calambokidis *et al.* 1997）はその可能性を弱めるだろう。同年に録音された沖縄海域とハワイおよびメキシコ海域のソングに高い類似性が示された。Cerchio (1993)の1991年のハワイおよびメキシコ海

域で録音されたソングのサウンドスペクトログラム (Figure 1-13) をみると、ハワイ海域およびメキシコ海域のソングは、それぞれ、R/RT, 1, 2A, 2B, 3Aおよび3Bの6個のテーマ型から成り、海域間で異なるテーマ型はみられなかった（実際に図に示されているのはそれぞれのテーマ型に含まれていたフレーズ型である。図中の1a, 1bはテーマ型1でみられた異なるフレーズ型を示す。また、テーマ型3Aはハワイ海域のソングだけにしか描かれていないが、メキシコ海域のソングでも出現している）。これらのサウンドスペクトログラムと本研究における同年の沖縄海域のソングのサウンドスペクトログラムとを比較すると、沖縄海域のフレーズ型ADⁿから成る1番目のテーマ型は、ハワイおよびメキシコ海域のRTと同一と思われる。沖縄海域のフレーズ型ABⁿから成る2番目のテーマ型は、ハワイおよびメキシコ海域の1aと同一と思われる。沖縄海域のフレーズ型ABCLⁿから成る3番目のテーマ型は、ハワイおよびメキシコ海域の2Aと同一と思われる。ハワイおよびメキシコ海域の2Aでは最初の2つが同一のユニットであるが、本研究でもこの様な最初の2つのユニットが同一であるBBCLⁿというフレーズ型が3番目のテーマ型でみられている (Table 1-3)。沖縄海域のフレーズ型KⁿFから成る4番目のテーマ型は、1991年に録音された11ソングセッションのうち3ソングセッションでしかみられなかった。ハワイおよびメキシコ海域の2Bはフレーズ型KⁿFと若干異なるが、いくつかの持続時間の短いユニット型と1つの周波数変調の少ない高調波音から構成されている点で類似性がみられる。沖縄海域のフレーズ型EⁿQから成る5番目のテーマ型は、ハワイ海域の3Aと同一と思われる。沖縄海域のフレーズ型HQⁿJⁿから成る6番目のテーマ型は、ハワイおよびメキシコ海域の3Bと同一と思われる。沖縄海域の

フレーズ型Raから成る7番目のテーマ型は，ハワイおよびメキシコ海域のRと同一と思われる．この様に，1991年の沖縄海域のソングは，同年のハワイおよびメキシコ海域のソングのフレーズ型とその配列に非常に高い類似性がみられ，1991年の沖縄海域のソングは翌年以降の沖縄海域のソングより，1991年のハワイおよびメキシコ海域のソングに類似していると思われる．それ故，同一個体の異なる年における異なる繁殖海域への回遊は，沖縄海域とハワイ・メキシコ海域間における高いソング類似性については説明できないことから，可能性が低いと考えられる．

北太平洋の異なる繁殖海域におけるソングの高い類似性は，恐らく摂餌海域あるいは回遊途中で音響的交流によって維持されているのだろう．上述したように，アリューシャン列島西岸で標識されたザトウクジラが沖縄海域まで回遊したことが報告されている（Nishiwaki 1966）．アリューシャン列島西岸は，ハワイ諸島あるいはメキシコ沖へ回遊するザトウクジラの摂餌海域であるアラスカ湾西部と非常に近接している．さらに写真識別による最近の調査から，小笠原海域，ハワイ海域およびメキシコ沿岸海域で個体識別された数頭のザトウクジラがアラスカ湾南東部の摂餌海域で確認されている（Baker *et al.* 1986; Darling *et al.* 1996; Calambokidis *et al.* 1997）．

一方，摂餌海域のソングについての報告は，Mattila *et al.* (1987) および McSweeney *et al.* (1989)によってなされている．Mattila *et al.* (1987)は，摂餌海域において，ソングは夏にはほとんど聞かれないが，繁殖海域への回遊直前の晩秋になるとソングが頻繁に発せられることを報告している．

以上のことから、北太平洋の異なる繁殖海域を利用するザトウクジラ間で、摂餌海域あるいは回遊途中で音響的交流が起こり、そこで異なる繁殖海域のザトウクジラがそれぞれのソングを伝え合い、その結果、北太平洋のソングで高い類似性が保たれていることが推察される。

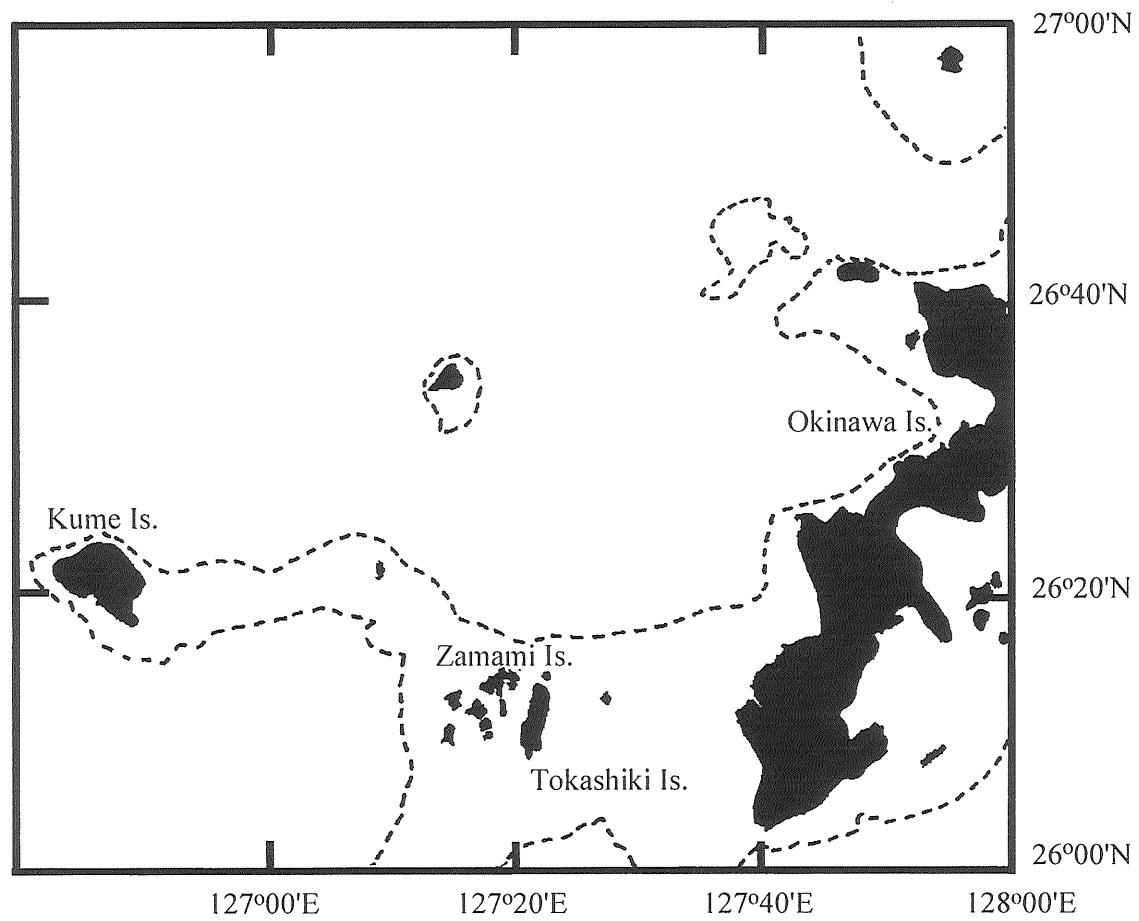


Figure 1-1. Study area in the Ryukyu region. Dotted lines indicate the 200 m isobath.

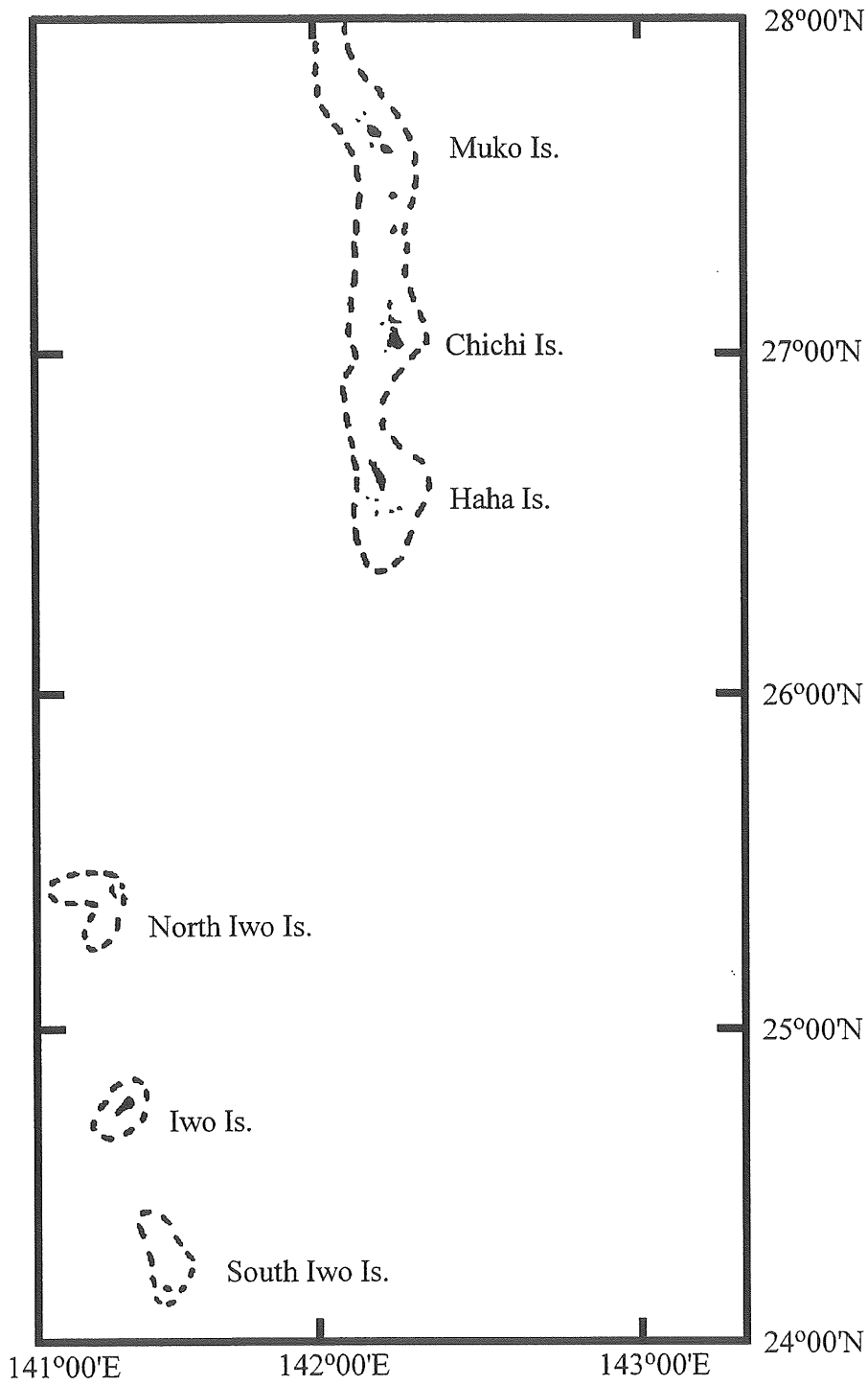
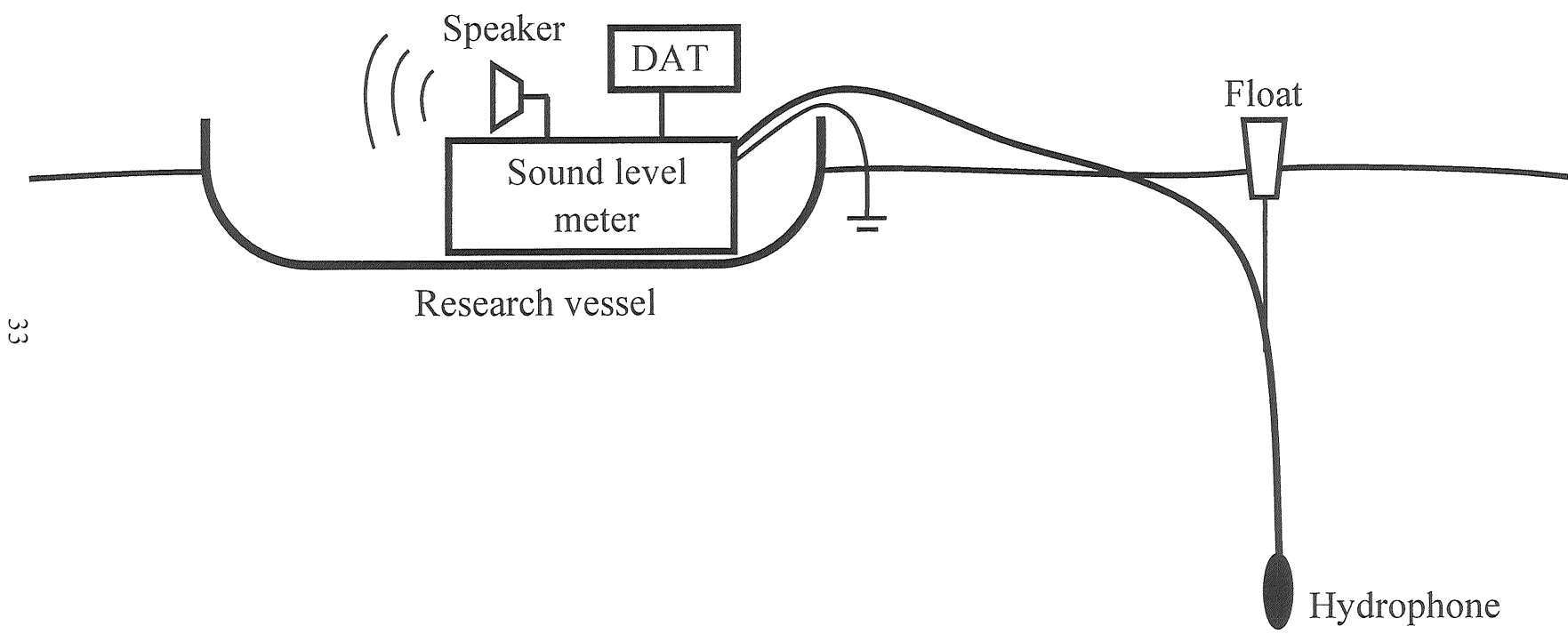


Figure 1-2. Study area in the Bonin region. Dotted lines indicate the 200 m isobath.



33

Figure 1-3. Diagram of recording system for humpback whale songs in the Ryukyu region.

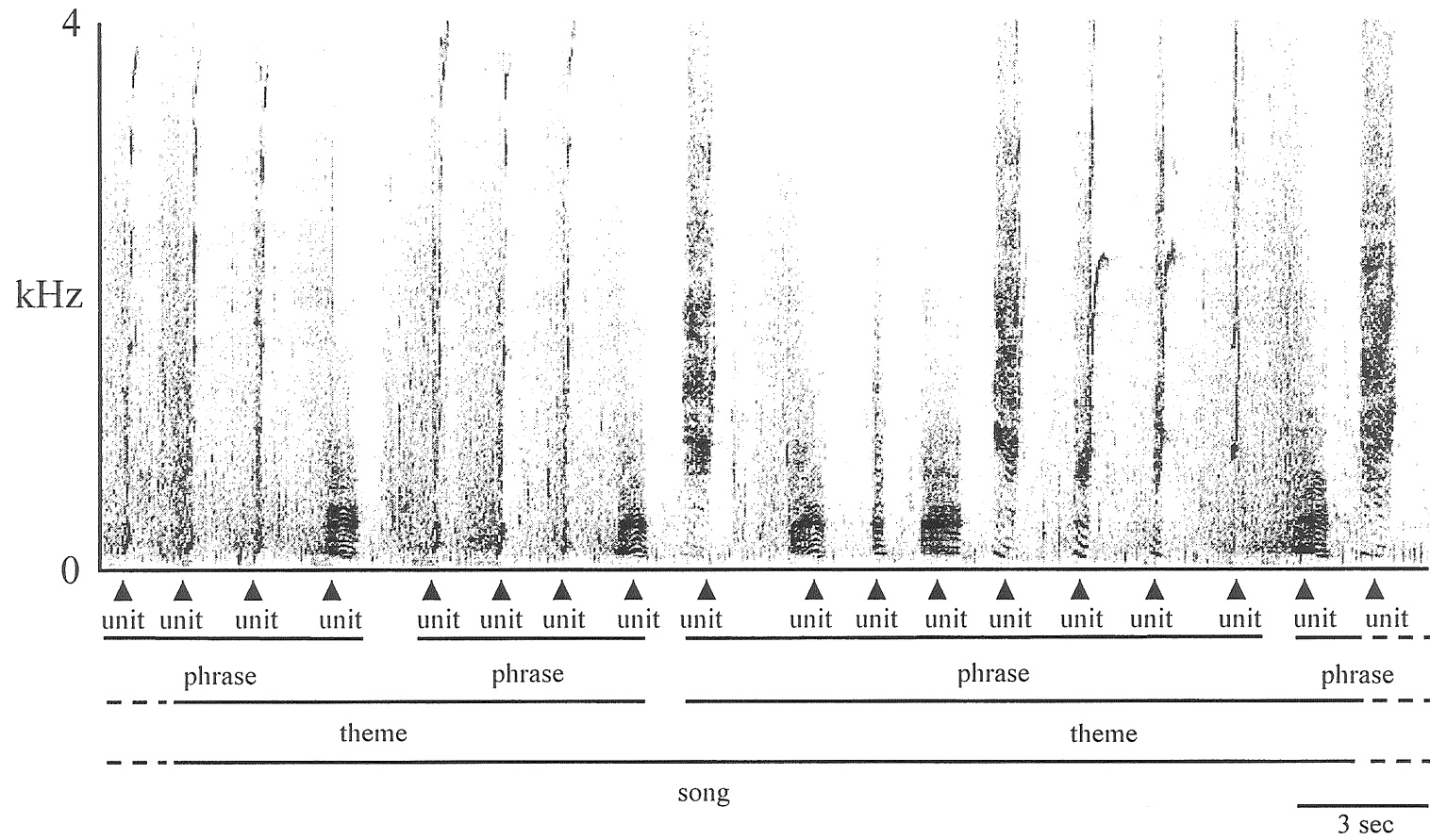


Figure 1-4. Sound spectrogram illustrating song structure of humpback whales.

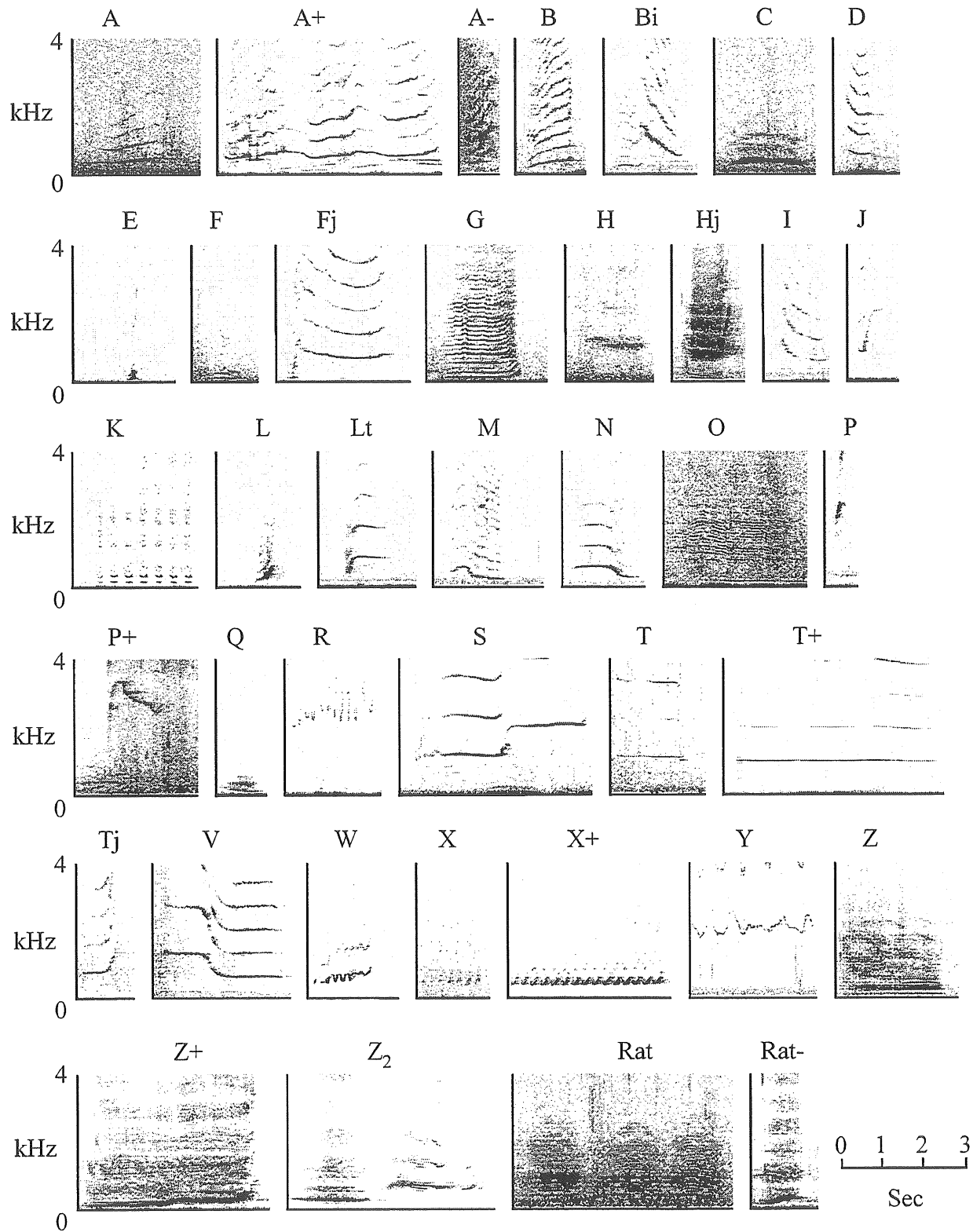


Figure 1-5. Sound spectrograms of each unit type in the humpback whale songs recorded in Ryukyu region from 1991 to 1998. Alphabetic letters indicate unit types.

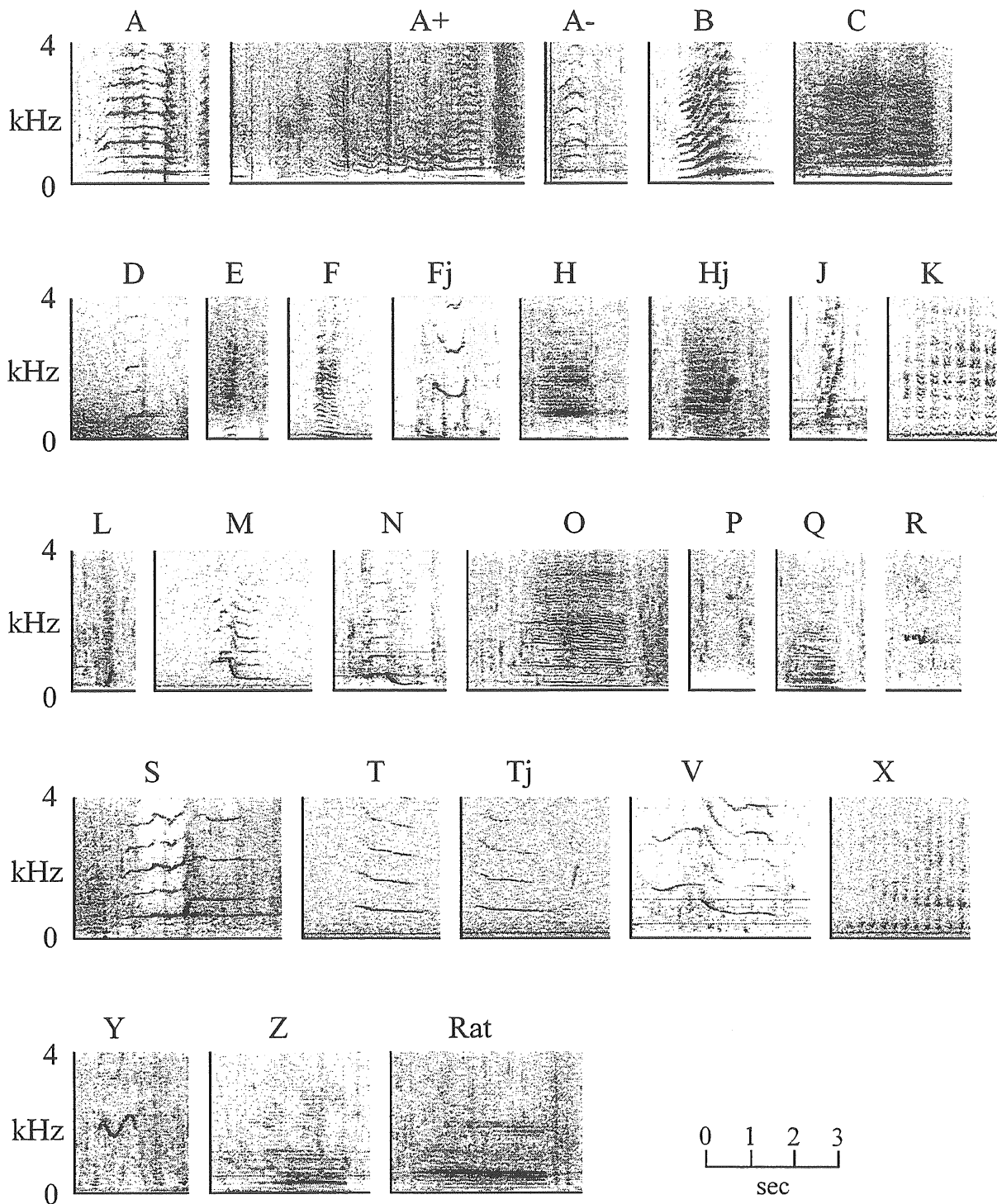


Figure 1-6. Sound spectrograms of each unit type in the humpback whale songs recorded in Bonin region from 1992 to 1995. Alphabetic letters indicate unit types.

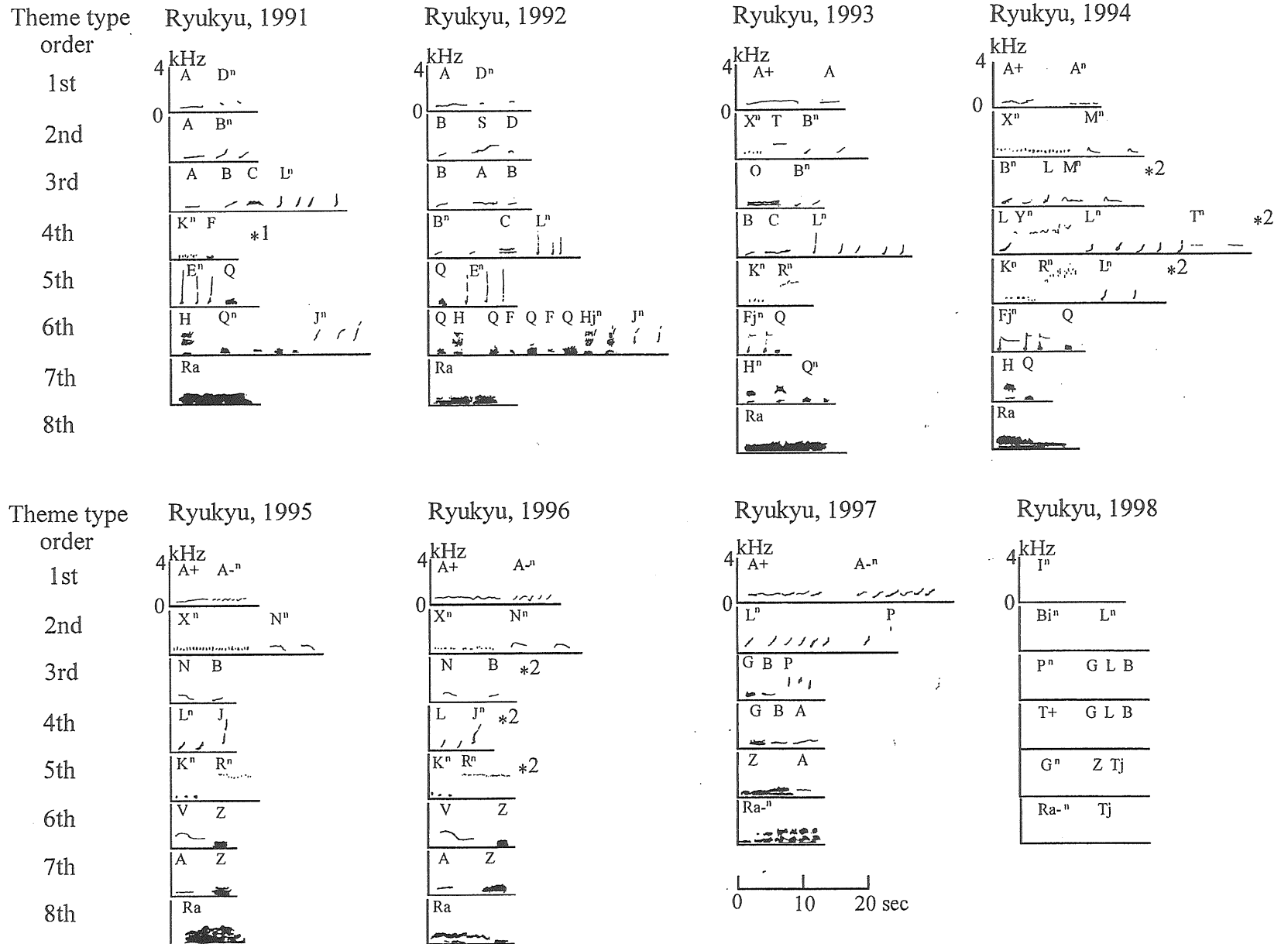


Figure 1-7. Illustrated sound spectrograms of typical phrase types in each theme type recorded in the Ryukyu regions from 1991 to 1998. *1 indicates a phrase type of unique theme type. *2 indicates phrase types in the theme types that were absent from some song sessions. Alphabetic letters indicate unit types.

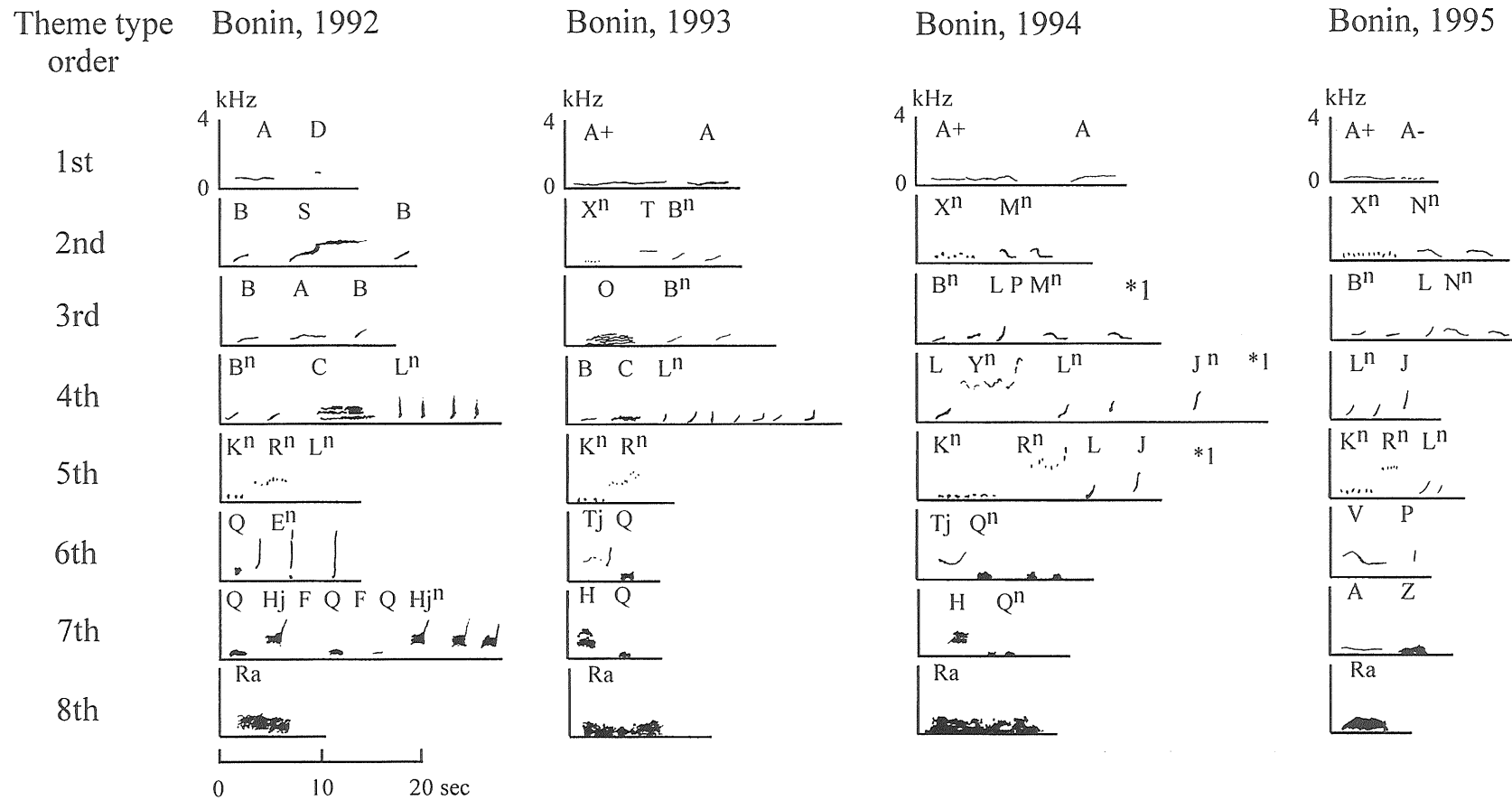


Figure 1-8. Illustrated sound spectrograms of typical phrase types in each theme type recorded in the Bonin regions from 1992 to 1995. *1 indicates phrase types in the theme types that were absent from some song sessions. Alphabetic letters indicate init types.

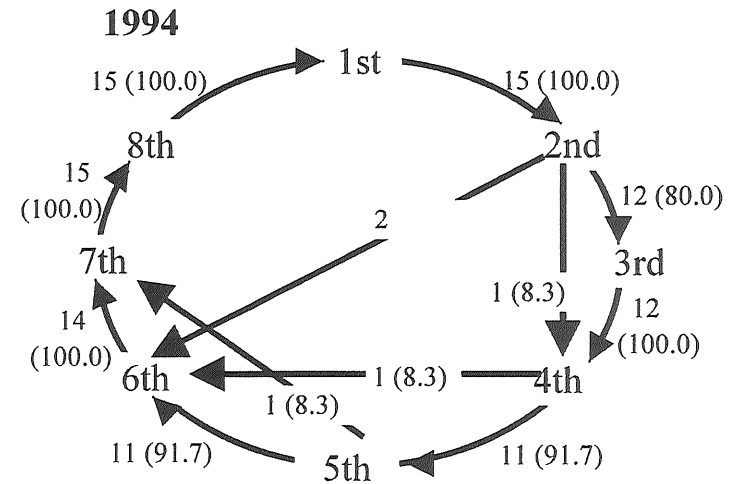
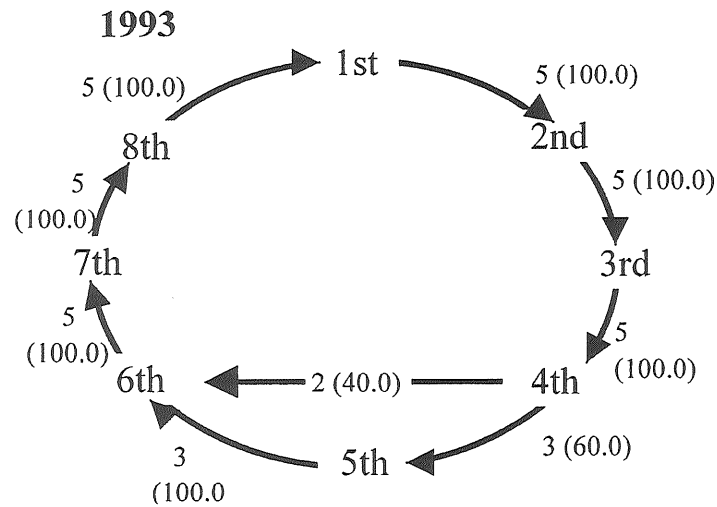
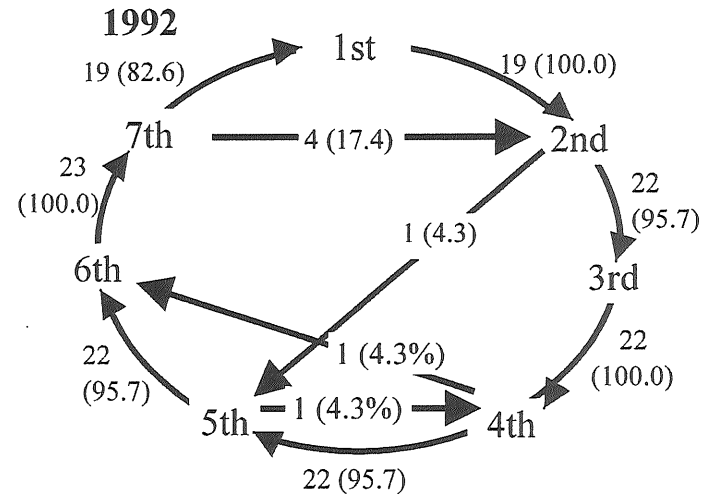
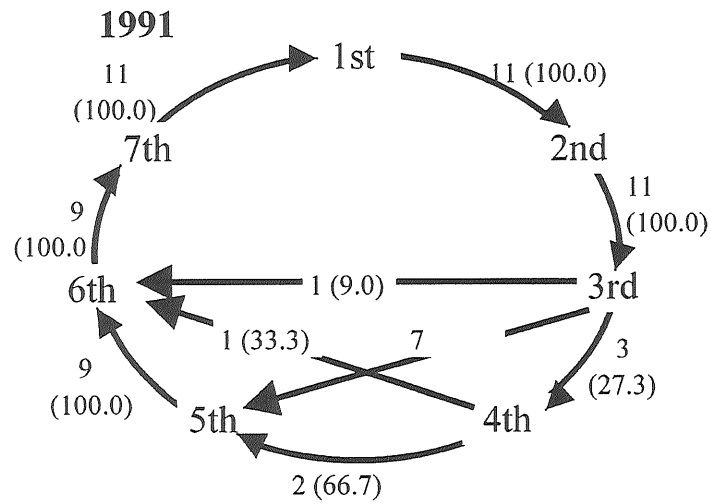


Figure 1-9. Theme type transitions of songs recorded in the Ryukyu regions from 1991 to 1998. Number in parentheses indicates the percentage of transition.

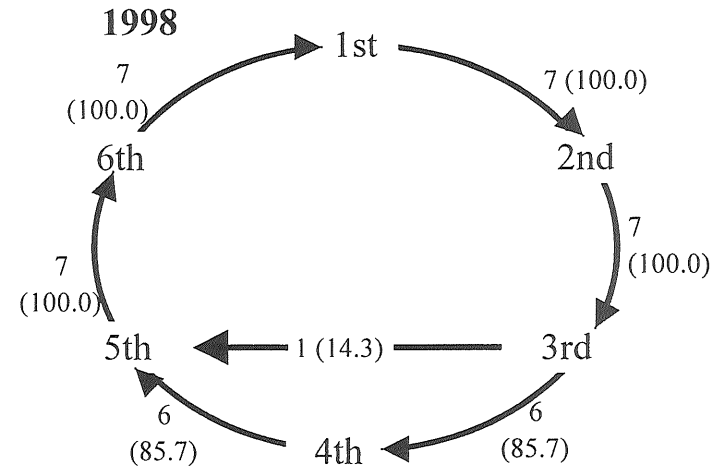
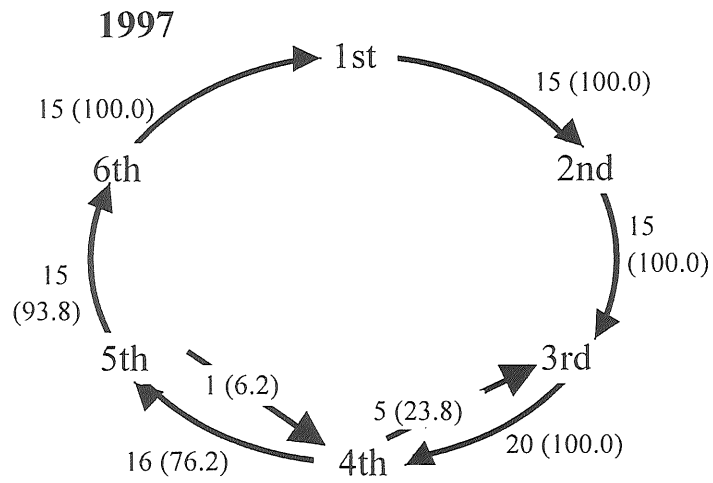
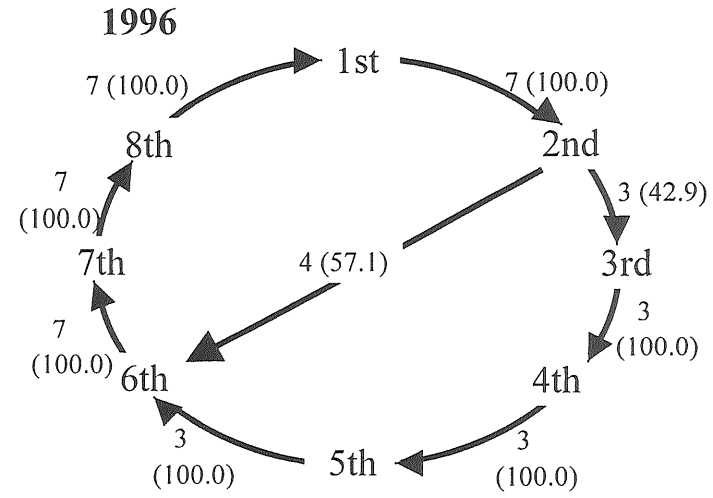
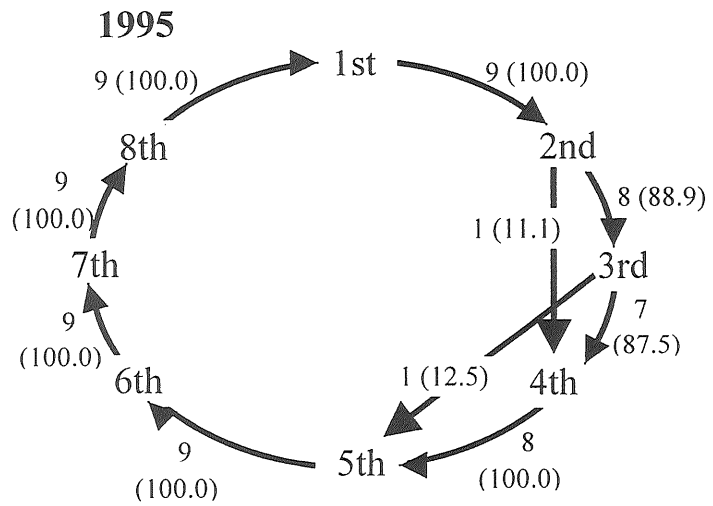


Figure 1-9. Continued.

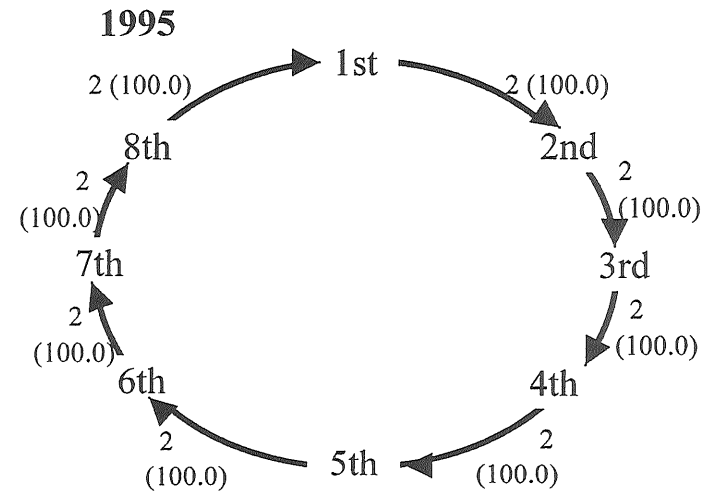
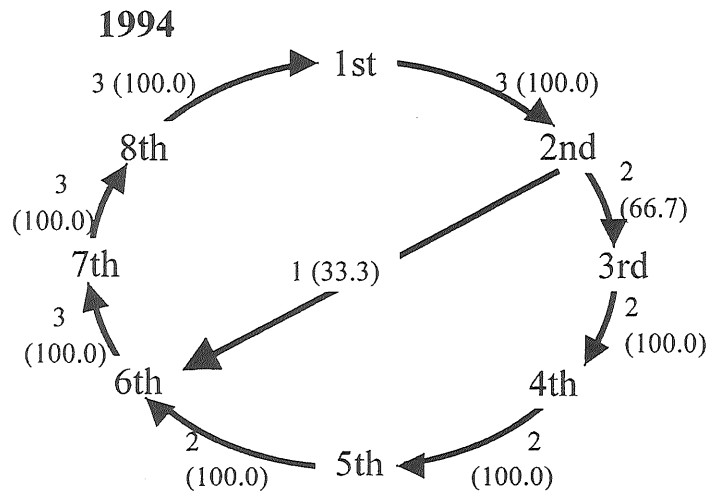
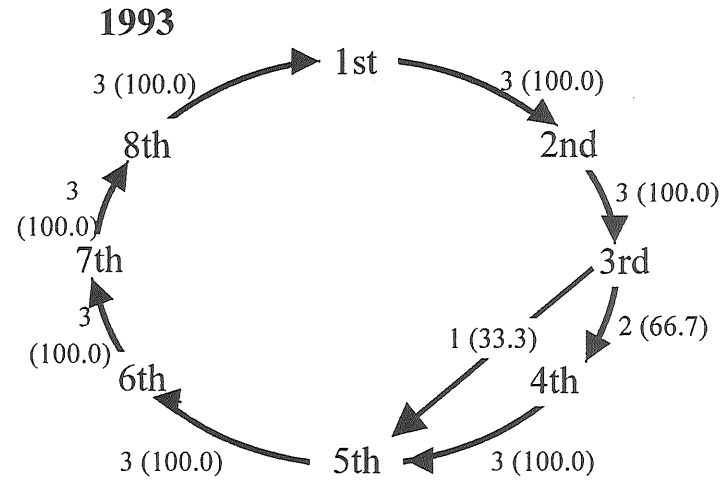
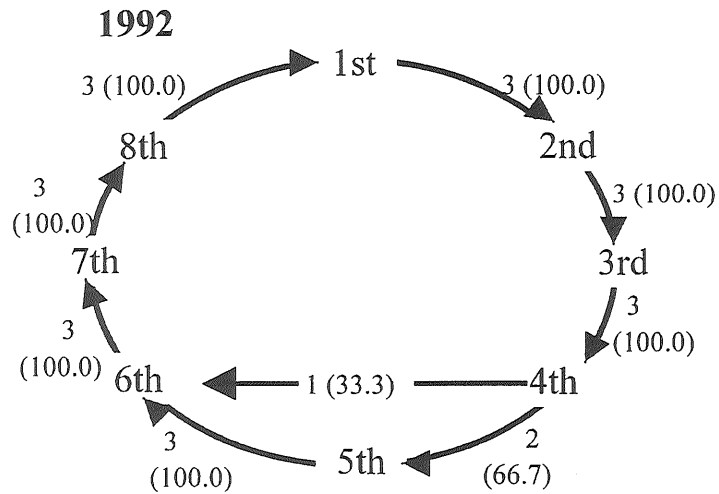


Figure 1-10. Theme type transitions of songs recorded in the Bonin regions from 1992 to 1995. Number in parentheses indicates the percentage of transition.

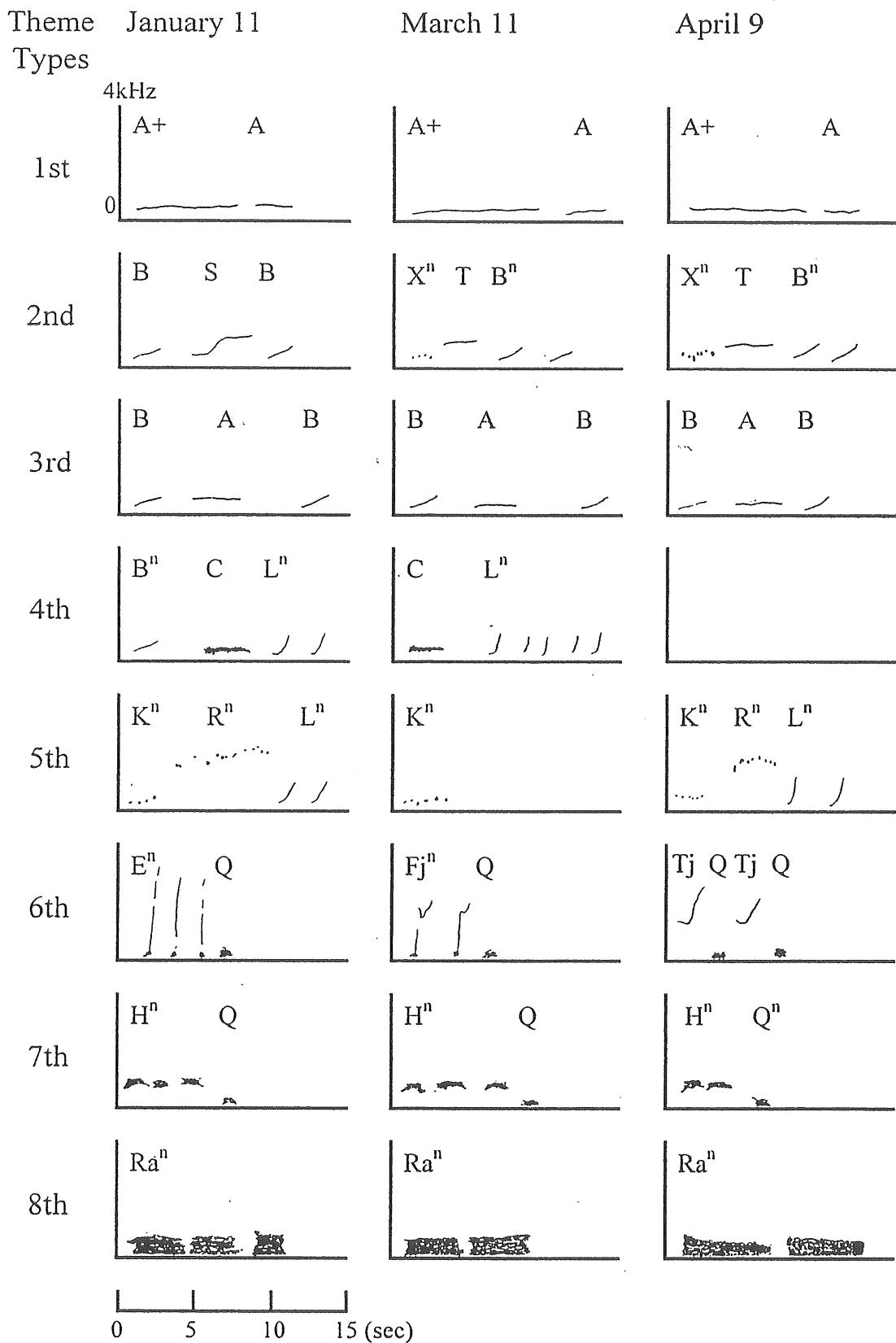


Figure 1-9. Illustrated sound spectrograms of phrase types in the 1993 Bonin samples. Capital letters indicate unit types.

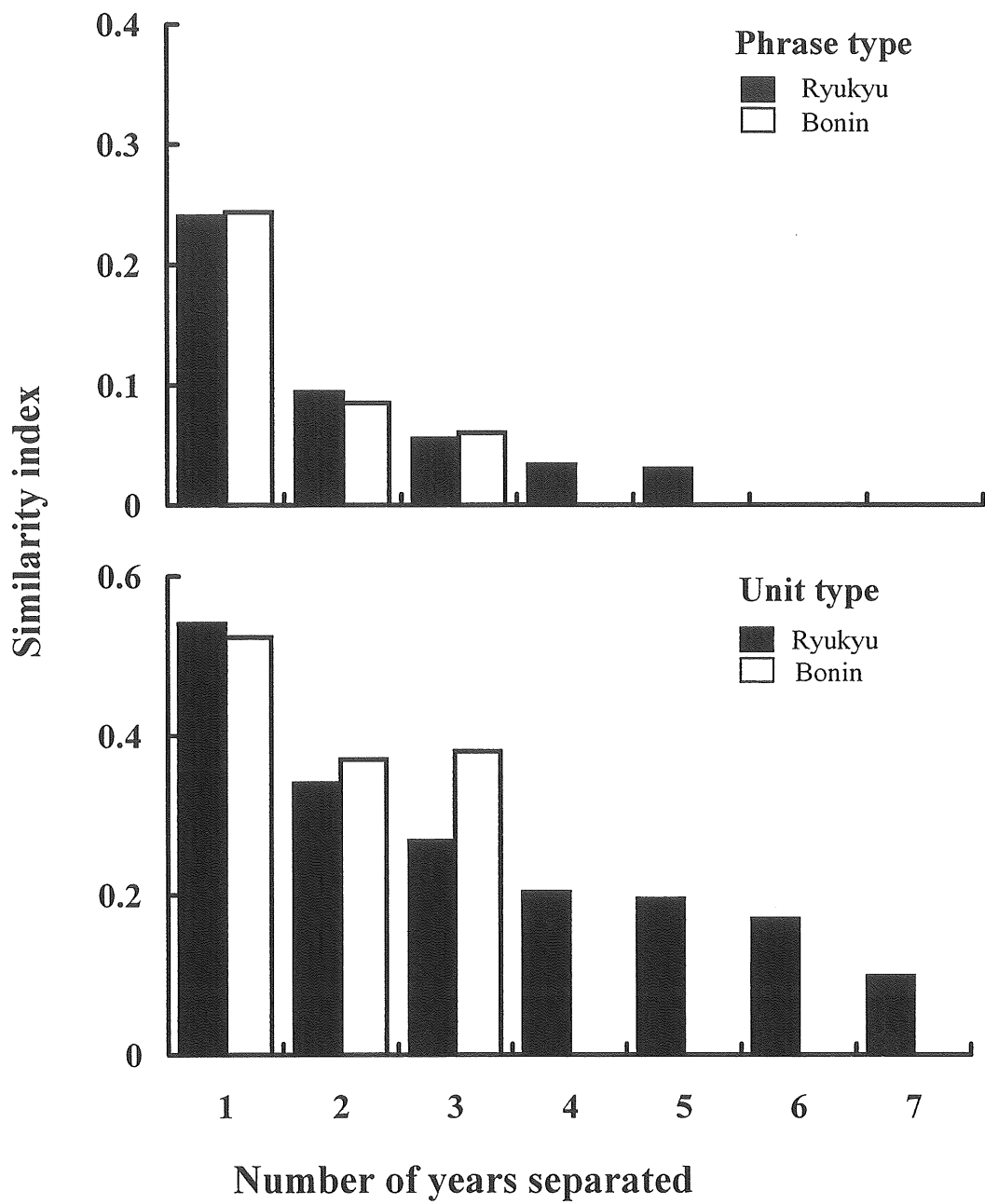


Figure 1-12. Changes in song similarity indices between years. Each value was calculated by averaging the mean similarity index by the number of intervening years.

1991 Hawaiian song

1991 Mexican song

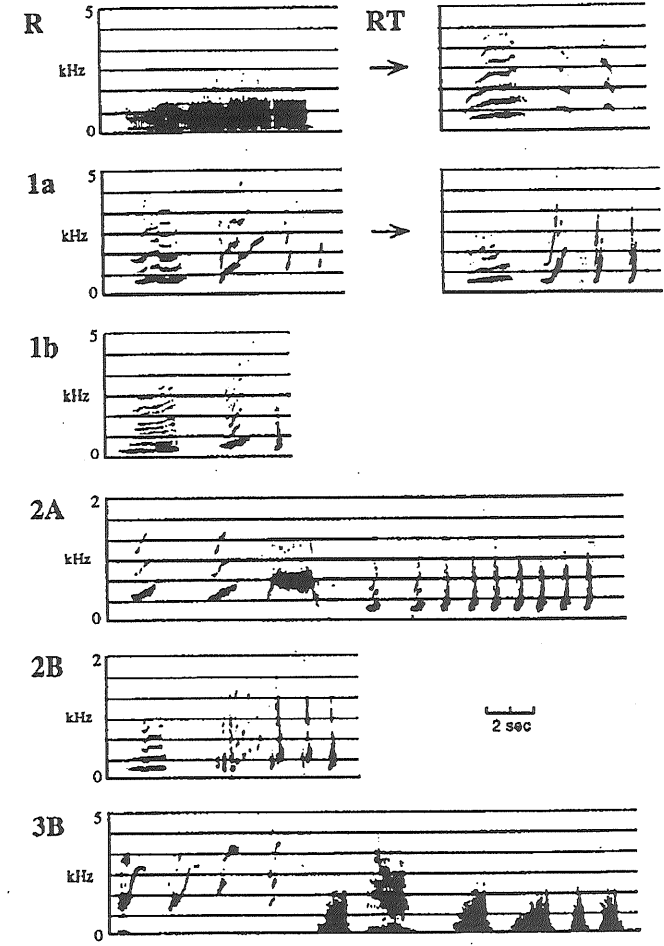
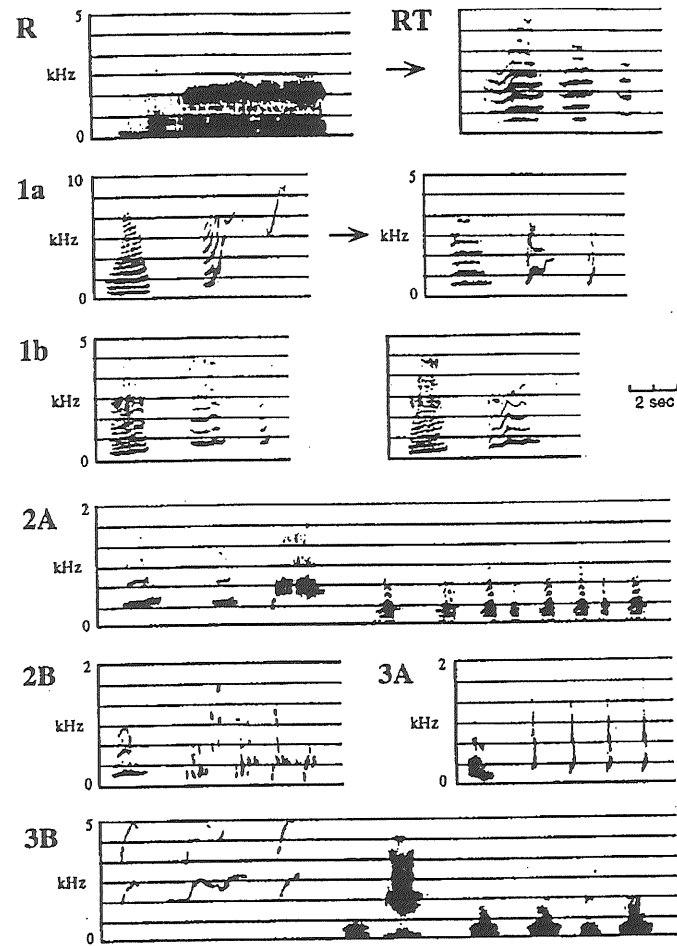


Figure 1-13. Sound spectrograms of phrase types in each theme type recorded in Hawaii and Mexico in 1991 (from Cerchio, 1993)

Table 1-1. Summary of recording efforts of humpback whale songs in the Ryukyu and the Bonin regions

Region	Year	Period	Days	Duration (min.)
Ryukyu	1991	10 Jan. – 13 Mar.	13	669
	1992	21 Jan. – 26 Mar.	31	1,514
	1993	20 Jan. – 6 Apr.	21	593
	1994	2 Feb. – 29 Mar.	24	1,074
	1995	9 Feb. – 27 Mar.	14	702
	1996	25 Feb. – 28 Mar.	9	313
	1997	4 Feb. – 30 Mar.	20	843
	1998	9 Feb. – 31 Mar.	20	1,007
Bonin	1992	10 Feb. – 11 May	12	542
	1992/93	22 Dec. – 22 Apr.	13	974
	1994	3 Mar. – 24 Apr.	8	433
	1995	22 Jan. – 12 Mar.	5	229

Table 1-2. Summary of full songs recorded in the Ryukyu and Bonin regions.

Region	Year	Date	Number of song session	Number of full songs
Ryukyu	1991	Feb. 11	2	2
		Feb. 28	1	1
		Mar. 3	1	1
		Mar. 5	1	2
		Mar. 7	3	5
		Mar. 8	1	1
		Mar. 13	2	2
		1992	Feb. 2	1
	Feb. 12	1	1	
	Feb. 13	1	1	
	Feb. 23	1	2	
	Feb. 26	1	1	
	Mar. 1	1	1	
	Mar. 2	2	3	
	Mar. 3	5	7	
	Mar. 4	2	5	
	Mar. 5	1	2	
	Mar. 8	1	1	
	Mar. 10	2	2	
	Mar. 12	1	1	
	Mar. 15	1	1	
	Mar. 17	1	1	
	Mar. 24	1	1	
	1993	Mar. 4	1	1
	Mar. 5	1	1	
	Mar. 22	1	2	
	Mar. 27	1	1	
	Apr. 6	1	1	
	1994	Feb. 3	1	1
	Feb. 8	1	1	
	Feb. 17	1	1	
	Feb. 20	3	5	
Feb. 26	1	1		
Mar. 4	1	1		
Mar. 5	3	4		
Mar. 9	1	1		
Mar. 11	1	2		
Mar. 15	1	2		
Mar. 16	1	2		
1995	Feb. 27	1	1	

Table 1-2. Continued.

Region	Year	Date	Number of Session	Number of full songs
Ryukyu	1995	Mar. 2	1	3
		Mar. 6	1	2
		Mar. 7	3	4
		Mar. 8	2	2
		Mar. 14	1	3
	1996	Mar. 3	1	1
		Mar. 4	1	1
		Mar. 5	1	1
		Mar. 6	1	1
		Mar. 17	1	2
		Mar. 28	2	2
		Mar. 28	2	2
	1997	Feb. 9	1	1
		Feb. 13	1	3
		Feb. 24	1	1
		Feb. 26	1	3
		Mar. 5	1	2
		Mar. 6	1	2
		Mar. 7	1	1
		Mar. 8	1	1
		Mar. 9	1	1
		Mar. 11	1	4
		Mar. 21	1	2
		Mar. 28	2	3
	1998	Mar. 30	1	2
		Feb. 10	1	4
		Mar. 8	2	6
Mar. 9		1	4	
Mar. 17		1	2	
Mar. 30		1	9	
Mar. 31		1	5	
Bonin	1992	Apr. 7	1	1
		Apr. 14	1	2
		Apr. 22	1	1
	1993	Jan. 11	1	1
		Mar. 11	1	1
		Apr. 9	1	1
	1994	Mar. 31	1	2
		Apr. 24	1	1
		Apr. 25	1	1
	1995	Jan. 28	2	5

Table 1-3. Phrase types in each theme type for the Ryukyu sample

Theme type					
order	1991 (n=11)	1992 (n=23)	1993 (n=5)	1994 (n=15)	1995 (n=9)
1st	A ⁿ D ⁿ , A ⁿ	A ⁿ D ⁿ , A ⁿ	A+A ⁿ	A+A ⁿ	A+A ⁻ⁿ
2nd	ABB, ABL, ALL	BSD, BSB, BD, SD	X ⁿ TB ⁿ	X ⁿ M ⁿ , B ⁿ X ⁿ T ⁿ , B ⁿ X ⁿ , M ⁿ	X ⁿ N ⁿ
3rd	A ⁿ CF ⁿ , A ⁿ CL ⁿ , B ⁿ CL ⁿ , ABCF ⁿ	BAB, BOB	BAB, BOB	B ⁿ LM ⁿ *2	NB
4th	K ⁿ F ⁿ *1	CL ⁿ , B ⁿ C ⁿ L ⁿ	B ⁿ CL ⁿ , K ⁿ L ⁿ	LY ⁿ L ⁿ T ⁿ , LY ⁿ L ⁿ , T ⁿ L ⁿ *2	T ⁿ L ⁿ , T ⁿ L ⁿ J, L ⁿ J
5th	E ⁿ Q	QE ⁿ	K ⁿ R ⁿ , K ⁿ R ⁿ L ⁿ	K ⁿ R ⁿ L ⁿ , K ⁿ R ⁿ , K ⁿ L ⁿ *2	K ⁿ R ⁿ , K ⁿ R ⁿ L ⁿ J, R ⁿ
6th	H ⁿ Q ⁿ J ⁿ , H ⁿ Q ⁿ , QH ⁿ Q ⁿ J ⁿ	QHQ(FQ) ⁿ Hj ⁿ J ⁿ , QHQ(FQ) ⁿ , QHQ(FQ) ⁿ J ⁿ , QHQ(FQ) ⁿ Hj ⁿ , QHj ⁿ J ⁿ	Fj ⁿ Q ⁿ	Fj ⁿ Q ⁿ , Tj ⁿ Q ⁿ	VL, VZ, VAZ
7th	Ra ⁿ	Ra ⁿ	H ⁿ Q ⁿ	H ⁿ Q ⁿ , HFQ, FQ, HF	AZ
8th			Ra ⁿ	Ra ⁿ	Ra ⁿ

Theme type			
order	1996 (n=7)	1997 (n=14)	1998 (n=7)
1st	A+A ⁻ⁿ	A+A ⁻ⁿ , A ⁻ⁿ	I ⁿ
2nd	X ⁿ N ⁿ , PN ⁿ , X ⁿ NP ⁿ , BNPX ⁿ	L ⁿ P ⁿ , L ⁿ L ⁿ P ⁿ , FUP ⁿ	Bi ⁿ L ⁿ , Bi ⁿ B, Bi ⁿ B ⁿ L ⁿ
3rd	BPN, NB *2	GBP ⁿ , G ⁿ AP ⁿ , G ⁿ P ⁿ , GAFF ⁿ , GAP ⁿ	P ⁿ GLB, P ⁿ B ⁿ , P+GLB
4th	L ⁿ J *2	GBA, G ⁿ A, GS, G ⁿ W, GAB, GAW, GBS	T+GLB, X+GLB, X ⁿ GLB
5th	K ⁿ R ⁿ *2	Z A, Z S, Z W	G ⁿ ZTj ⁿ , G ⁿ ZZ ₂ Tj, G ⁿ Z+Tj, G ⁿ Tj ⁿ , TjG ⁿ Tj ⁿ
6th	VZ, VAZ	Ra ⁻ⁿ , Ra ⁻ⁿ A, Ra ⁻ⁿ W	Ra ⁻ⁿ Tj, Ra ⁻ⁿ
7th	AZ, WZ		
8th	Ra ⁿ		

Note : Figure in parentheses : number of song sessions, Capital alphabets : unit types, Ra : unit type Ratchet, n : repetition of a unit type or a set of several unit types, types, *1 : phrase types of unique theme types, *2 : phrase types of theme types that was absent in some songs, + or - : longer and shorter in duration, Comma appeared in several theme types : separation of different phrase types

Table 1-4. Phrase types in each theme type for the Bonin sample

Theme type order	1992 (n=3)	1993 (n=3)	1994 (n=3)	1995 (n=2)
1st	A"D", A"	A+A"	A+A"	A+A-"
2nd	BSB, BSD, BSP, BSDP	BSB, BSD, BSDP, X"TB"	X", T", X"M", MN, NB	X"M", NB, B"
3rd	BAB, BOB, BABP, BOBP	BOB, BAB	B"LPM" *1	B"LN"
4th	B"CL", CL"	B"CL", CL"	LY"LJ, L"J, T" *1	L"J, LY"LJ", T"
5th	K"L", K"R"L"	K"R"L", K", K"R"	K"R"L", K"R" *1	K"R"L", K"R"LJ", K"R"
6th	Q"E", QE"P	Q"E", Fj"Q", Tj"Q"	Tj"Q", (Tj"P)"Q"	VP, VAZ, VZ
7th	QHjQ(FQ)"Hj"J", QHjQ", QHjJ", QHj"(FQ)"J", QHj"PHj", QHj"(FQ)"Hj"	H"Q"	H"Q", HFQ, F"Q, HF	AZ, FQ
8th	Ra"	Ra"	Ra"	Ra"

Note : Figure in parentheses : number of song sessions, Capital alphabets : unit types, Ra : unit type Ratchet, n : repetition of a unit type or a set of several unit types, *1 : phrase types of theme types that was absent in the songs of some whales, + or - : longer and shorter in duration. Comma appeared in several theme types: separation of different phrase types

Table 1-5 . Occurrence frequencies (%) of each theme type per song session in each year for the Ryukyu and the Bonin samples.

Theme type	Year											
	Ryukyu								Bonin			
	1991 (11)	1992 (23)	1993 (5)	1994 (15)	1995 (9)	1996 (7)	1997 (15)	1998 (7)	1992 (3)	1993 (3)	1994 (3)	1995 (2)
1	100.0	82.6	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
2	100.0	95.7	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
3	100.0	95.7	100.0	80.0	88.9	42.9	100.0	85.7	100.0	66.7	66.7	100.0
4	27.3	95.7	100.0	80.0	88.9	42.9	100.0	85.7	66.7	66.7	66.7	100.0
5	81.8	95.7	60.0	73.3	100.0	42.9	100.0	100.0	100.0	100.0	66.7	100.0
6	100.0	100.0	100.0	93.3	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
7	100.0	82.6	100.0	100.0	100.0	100.0			100.0	100.0	100.0	100.0
8			100.0	100.0	100.0	100.0				100.0	100.0	100.0

Number in parentheses indicates the number of full song sessions.

Table 1-6. Mean similarity indices of phrase and unit types between and within song sessions, and the results of Mann-Whitney test.

Region	Year	Phrase type			Unit type		
		within session	between sessions	significance	within session	between sessions	significance
Ryukyu	1991	0.93 (3)	0.73 (31)	-1.79 ² *	1.00 (3)	0.92 (31)	-1.91 ² *
	1992	0.81 (7)	0.79 (163)	-0.80 ² ns	0.94 (7)	1.00 (163)	-1.92 ² *
	1993	1.00 (2)	0.85 (6)	1.00 ¹ ns	1.00 (2)	0.93 (6)	3.00 ¹ ns
	1994	0.87 (6)	0.57 (49)	-3.32 ² ***	0.96 (6)	0.81 (49)	-2.62 ² **
	1995	0.98 (4)	0.89 (28)	-1.77 ² *	0.96 (4)	0.98 (28)	-0.20 ² ns
	1996	1.00 (1)	0.60 (21)	- -	1.00 (1)	0.80 (21)	- -
	1997	0.86 (8)	0.60 (51)	-3.56 ² ***	0.95 (8)	0.83 (51)	-2.37 ² **
	1998	0.89 (7)	0.68 (15)	19.50 ¹ *	0.96 (7)	0.85 (15)	10.50 ¹ **
Bonin	1992	0.70 (1)	0.72 (3)	- -	1.00 (1)	0.92 (3)	- -
	1993	- (0)	- (0)	- -	- (0)	- (0)	- -
	1994	0.89 (1)	0.67 (1)	- -	0.90 (1)	0.89 (1)	- -
	1995	0.92 (2)	0.71 (1)	- -	0.98 (2)	0.95 (1)	- -

Figure in parentheses: Number of pair songs used to calculate mean similarity index

1: U-value of Mann-Whitnet test, 2: z-value of Mann- Whitney test

For U-value, * : p<0.05, **: p<0.02, ***: p<0.002, ns: not significant

For z-value, * : p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001, ns: not significant

Table 1-7. Mean similarity indices of phrase and unit types within and between months, and the result of Mann-Whitney U-test (z-value)

Region	Year	Number of songs				Phrase type			Unit type		
		J	F	M	A	within month	between months	z-value	within month	between months	z-value
Ryukyu	1991	0	3	8	0	0.73 (31)	0.60 (24)	2.83 *	0.92 (31)	0.95 (24)	1.12 ns
	1992	0	5	18	0	0.79 (163)	0.73 (90)	4.12 ***	1.00 (163)	1.00 (90)	0.00 ns
	1993	0	0	4	1	0.85 (6)	0.86 (4)	9 ¹ ns	0.93 (6)	0.93 (4)	12 ¹ ns
	1994	0	7	8	0	0.57 (49)	0.55 (56)	0.2 ns	0.81 (49)	0.83 (56)	0.63 ns
	1995	0	1	8	0	0.89 (28)	0.67 (8)	3.81 ***	0.98 (28)	0.85 (8)	4.26 ***
	1996	0	0	7	0	0.60 (21)	- (0)	- -	0.80 (21)	- (0)	- -
	1997	0	4	10	0	0.60 (51)	0.59 (40)	0.10 ns	0.83 (51)	0.84 (40)	0.68 ns
	1998	0	1	6	0	0.68 (15)	0.64 (6)	41 ¹ ns	0.85 (15)	0.86 (6)	50 ¹ ns
Bonin	1992	0	0	0	3	0.72 (3)	- (0)	- -	0.92 (3)	- (0)	- -
	1993	1	0	1	1	- (0)	0.50 (1)	- -	- (0)	0.73 (1)	- -
	1994	0	0	1	2	0.67 (1)	0.41 (2)	- -	0.89 (1)	0.54 (2)	- -
	1995	2	0	0	0	0.71 (1)	- (0)	- -	0.95 (1)	- (0)	- -

Figure in parentheses : Number of pair songs used to calculate mean similarity index

J : January, F : February, M: March, and A : April

¹ : U-value of Mann-Whitney test

For z-value : * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, ns: not significant

For U-value : * p < 0.05, ** p < 0.02, *** p < 0.002, ns: not significant

Table 1-8. Mean similarity indices of phrase and unit types within and between years and, the result of Mann-Whitney U-test (z-value)

Region	Comparison	Phrase type			Unit type		
		within year	between years	z-value	within year	between years	z-value
Ryukyu	1991-1992	0.74 (308)	0.23 (253)	20.40 ***	0.99 (308)	0.76 (253)	20.31 ***
	1992-1993	0.76 (263)	0.23 (115)	15.47 ***	1.00 (263)	0.41 (115)	15.47 ***
	1993-1994	0.59 (115)	0.27 (75)	10.71 ***	0.83 (115)	0.61 (75)	8.21 ***
	1994-1995	0.63 (141)	0.09 (135)	14.28 ***	0.85 (141)	0.37 (135)	14.28 ***
	1995-1996	0.75 (57)	0.48 (63)	6.69 ***	0.90 (57)	0.68 (63)	6.29 ***
	1996-1997	0.60 (112)	0.14 (98)	12.49 ***	0.83 (112)	0.41 (98)	12.49 ***
	1997-1998	0.60 (112)	0.05 (98)	12.49 ***	0.84 (112)	0.35 (98)	12.49 ***
Bonin	1992-1993	0.57 (6)	0.23 (9)	2 ¹ **	0.77 (6)	0.49 (9)	6 ¹ **
	1993-1994	0.46 (6)	0.21 (9)	0 ¹ ***	0.64 (6)	0.49 (9)	9 ¹ *
	1994-1995	0.55 (4)	0.29 (6)	0 ¹ *	0.73 (4)	0.59 (6)	8 ¹ ns

Figure in parentheses : Number of pair songs used to calculate mean similarity index

¹ : U-value of Mann-Whitney test

For z-value : * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, ns: not significant

For U-value : * p < 0.05, ** p < 0.02, *** p < 0.002, ns: not significant

Table 1-9. Similarity index of phrase and unit types between years within a region.

Year	Phrase types								Unit types									
	Ryukyu							Bonin		Ryukyu							Bonin	
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1992	1993	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1992	1993
1992	0.44									0.88								
1993	0.36	0.41						0.24		0.62	0.59						0.53	
1994	0.22	0.11	0.54					0.09	0.49	0.60	0.51	0.80					0.60	0.79
1995	0.10	0.10	0.18	0.21						0.46	0.37	0.57	0.57					
1996	0.12	0.12	0.16	0.18	0.80					0.35	0.30	0.48	0.47	0.87				
1997	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.29				0.31	0.36	0.31	0.33	0.48	0.61			
1998	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05			0.10	0.08	0.09	0.10	0.14	0.16	0.35		

Table 1-10. Mean similarity indices of phrase and unit types within and between regions, and the result of Mann-Whitney test (z-value)

Year	Number of songs		Phrase type			Unit type		
	Ryukyu	Bonin	within region	between regions	z-value	within region	between regions	z-value
1992	23	3	0.75 (256)	0.38 (69)	12.75 ***	0.99 (256)	0.80 (69)	12.75 ***
1993	5	3	0.75 (13)	0.55 (15)	37 ¹ *	0.86 (13)	0.76 (15)	64 ¹ ns
1994	15	3	0.56 (108)	0.35 (45)	6.89 ***	0.81 (108)	0.65 (45)	5.77 ***
1995	9	2	0.84 (37)	0.26 (18)	5.97 ***	0.95 (37)	0.69 (18)	5.97 ***

Figure in parentheses : Number of pair songs used to calculate mean similarity index

¹ : U-value of Mann-Whitney test

For z-value : * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, ns: not significant

For U-value : * p < 0.05, ** p < 0.02, *** p < 0.002, ns: not significant

第2章 ソング持続時間

ザトウクジラのソングに関する研究は、ユニット型、フレーズ型およびテーマ型などの各要素の構造から経時変化あるいは海域間類似性について検討されたものが多かった（例えばWinn and Winn 1978; Winn *et al.* 1981; Guinee *et al.* 1983; Payne and Guinee 1983; Payne *et al.* 1983; Payne and Payne 1985; Helweg *et al.* 1990; Cato 1991; Dawbin and Eyre 1991; Mednis 1991; Cerchio 1993; Helweg *et al.* 1998; Maeda *et al.* 2000a, 2000b）。一方、その長短が繁殖優位性に関わる可能性のあるソング持続時間については、1～2年の短い資料に基づく研究しかない（例えばPayne *et al.* 1983; Chu 1988; Miller *et al.* 2000）。さらに、ソングを構成する各テーマの持続時間についての詳細な報告はこれまでほとんどない。ソング構造の特徴とその変化を理解する上で、ソングの持続時間あるいはそれぞれのテーマ型の持続時間における特徴を知ることは重要であると思われる。

そこで本章では沖縄海域および小笠原海域の比較的長期にわたる資料を用いて、ソング持続時間の経時的変動について検討した。また、それぞれのテーマ型の持続時間からソング構造の時間的特徴について検討した。

2.1 資料および方法

2.1.1 資料

前章と同じ資料を用いて（Table 1-1 および1-2），ソング持続時間およびソングを構成する各テーマ型の持続時間を測定した。それぞ

れの持続時間は、録音されたソングセッションをサウンドスペクトログラフ（CSL 4300B）に取り込み、その後ディスプレイから直接カーソルを用いて測定された。サウンドスペクトログラフの設定は、前章と同じとした。

ソング持続時間は各フルソングの最初から終わりまでの時間とした。すなわち、1番目のテーマ型における最初のユニット型の開始部分から次のソングの1番目のテーマ型における最初のユニット型の開始部分までとした。

同様に、テーマ型の持続時間はあるテーマ型における最初のユニット型の開始部分から次のテーマ型における最初のユニット型の開始部分までとした。

テーマ型は通常同じ順番で発せられるが、希にテーマ型の順番に変異がみられる（Frumhoff, 1983）。本研究でも、あるテーマ型が欠落する（例えば、1-2-3-5-6-...）、あるいは特定のテーマ型が高い頻度で出現する（例えば、1-2-3-4-3-4-3-5-6-...）場合がみられた。本研究ではその様な場合、欠落したテーマ型については0秒、高頻度で出現した特定のテーマ型については、持続時間の総計を求めた。

2.1.2 ソングおよびテーマ型の持続時間における比較

ソングおよびソングを構成するそれぞれのテーマ型の持続時間について、ソングセッション間、月間、年間および海域間で比較した。ただし、資料数が年によって不十分であったため、全ての年でそれぞれの比較が出来たわけではなかった。

統計的有意性の検定は、Mann-Whitney U検定あるいはKruskal-Wallisの分散分析を用いた（Siegel 1983）。

(1) ソングセッション間比較

ソングセッション間比較は少なくとも4つ以上のフルソングを含んでいるソングセッションを用いて比較した。前章で述べた様に，本研究では個体識別が不完全であったためソングを発した個体の全てを同定することが出来なかったが，明らかにソングセッション内のフルソングは同一個体のものである。

ソングセッション間の比較に用いた資料は，沖縄海域の1991年および1997年が1個（R91307-1およびR97311-1），1998年が5個（R98210-1，R98308-1，R98309-1，R98330-1およびR98331-1）であった。ソング持続時間のソングセッション間比較は，それらの異なる年の資料をまとめて解析した。

一方，前章で示された様に，ソング構造は時間と共に変化し異なる年では異なるテーマ型がみられるため，テーマ型持続時間は1998年の5個のソングセッション間のみで比較した。

(2) 月間比較

2ヶ月以上の月でソングが録音され，かつ各月に含まれるソングセッションの数が3以上有していた沖縄海域の1991，1992，1994および1997年の資料を用いて，ソング持続時間およびテーマ型持続時間の月間比較を行なった。

(3) 年間比較

年間比較は，各年3以上のソングセッションを含む，沖縄海域の1991~1998年および小笠原海域で1992~1994年の資料を用いてソング持続時間について年間比較を行なった。

なお、隣接した年のソング構造は大きく異なる場合があり同一のテーマ型が必ずしもみられたわけではないため、テーマ型持続時間についての年間比較は行なわなかった。

(4) 海域間比較

海域間比較では沖縄および小笠原の両海域の1992～1995年の資料を用いて各年のソング持続時間を比較した。

2.1.3 同一個体のソング持続時間の比較

ソングを発していたザトウクジラの尾びれ写真から、同一個体のソングが異なる日に録音されていたことが確認できた。そこで、異なる日の同一個体のソング持続時間を比較した。

2.2 結果

Figure 2-1に3個のフルソングを含んだソングセッションの経過時間に対する音圧変化を示した。ソングの音圧は、特定の部分で明らかな低下がみられた。すなわち、ラチェット音が含まれるテーマ型で音圧が徐々に低下し、その次のテーマ型で音圧が最も低かった。さらにラチェット音が含まれるテーマ型中あるいはその直後に、ザトウクジラの浮上がしばしば観察された。その様なラチェット音のテーマ型における音圧低下あるいはザトウクジラの浮上は、他の海域のソングでも報告されている (Winn and Winn 1978; Tyack 1981; Chu and Hartcourt 1986; Chu 1988; Tyack 2000) 。

2.2.1 ソングセッション間比較

Figure 2-2に4個以上のフルソングを含む7個のソングセッションのソング持続時間を示した。ソングセッション番号98210-1や98309-1の様にソングセッション内でもソング持続時間の変動が比較的大きいものもみられたが、その他のソングセッションはソングセッション内での変動は比較的小さかった。ソング持続時間は、それらのソングセッション間で有意に異なった (Kruskal-Wallisの分散分析: $H=17.51$, d.f.=6, $p<0.01$) 。

異なる年のソング構造は本質的に異なり、テーマ型数も異なるため、テーマ型持続時間の比較は5個のソングセッションが含まれた1998年の沖縄海域の資料のみを解析に用いた。Figure 2-3に1998年の各ソングセッションにおけるそれぞれのテーマ型持続時間を示した。

1998年の沖縄海域のソングにおける各テーマ型持続時間において、1番目と6番目のテーマ型はソングセッション間で有意な差がみられなかったが（Kruskal-Wallisの分散分析：1番目のテーマ型, $H=4.76$, $d.f.=5$, ns；6番目のテーマ型, $H=4.40$, $d.f.=5$, ns），その他のテーマ型では有意な差がみられた（Kruskal-Wallisの分散分析：2番目のテーマ型, $H=13.95$, $d.f.=5$, $p<0.05$ ；3番目のテーマ型, $H=11.58$, $d.f.=5$, $p<0.05$ ；4番目のテーマ型, $H=10.24$, $d.f.=5$, $p<0.05$ ；5番目のテーマ型, $H=9.27$, $d.f.=5$, $p<0.05$ ）．どのソングセッションにおいても、5番目のテーマ型の平均持続時間が最も長かった．

2.2.2 月間比較

1991～1998年の沖縄海域および1992～1995年の小笠原海域のソング持続時間をそれぞれFigure 2-4および2-5に月ごとに示した．そのうち統計的有意性の検定が出来た沖縄海域の1991年, 1992年, 1994年および1997年のどの資料でも、ソング持続時間は月間で有意な差がみられなかった（Mann-WhitneyのU検定：1991年, 2月 $n=3$, 3月 $n=8$, $U=10$, ns；1992年, 2月 $n=5$, 3月 $n=18$, $U=44$, ns；1994年, 2月 $n=7$, 3月 $n=8$, $U=16$, ns；1997年, 2月 $n=4$, 3月 $n=10$, $U=8$, ns）．

次にそれらの資料を用いてそれぞれのテーマ型の持続時間について月間で比較した結果、27個のテーマ型のうち1つ（1991年の7番目のテーマ型）を除く全てのテーマ型において、テーマ型の持続時間は月間で有意な差がみられなかった（Table 2-1）．

2.2.3 年間比較

Figure 2-6に1991～1998年の沖縄海域および1992～1995年の小笠原海域における各年のソング平均持続時間を示した。両海域のソング持続時間はともに年間で有意な差がみられなかった（Kruskal-Wallisの分散分析：沖縄海域, $H=13.075$, d.f.=7, ns; 小笠原海域, $H=3.955$, d.f.=3, ns）。

次に各年における各テーマ型の持続時間について検討した（Figure 2-7および2-8）。沖縄海域のソングはどの年もテーマ型間で持続時間が異なった（Kruskal-Wallisの分散分析：1991年, $H=39.45$, d.f.=6, $p<0.001$; 1992年, $H=63.92$, d.f.=6, $p<0.001$; 1993年, $H=21.19$, d.f.=7, $p<0.01$; 1994年, $H=58.94$, d.f.=7, $p<0.001$; 1995年, $H=46.20$, d.f.=7, $p<0.001$; 1996年, $H=31.60$, d.f.=7, $p<0.001$; 1997年, $H=51.35$, d.f.=5, $p<0.001$; 1998年, $H=19.92$, d.f.=5, $p<0.01$ ）。

小笠原海域の1992～1994年のソングもまたテーマ型間で持続時間に有意な差がみられた（Kruskal-Wallisの分散分析：1992年, $H=16.45$, d.f.=7, $p<0.01$, 1993年, $H=14.50$, d.f.=7, $p<0.05$, 1994年, $H=12.58$, d.f.=7, $p<0.05$ ）。1995年は資料数が不十分であったため統計的有意性の検定は行なわなかった。

異なる年のソングはその構造およびテーマ型数が異なるためテーマ型持続時間の年間比較は出来ないが、両海域ともどの年のソングでも1番目のおよび最後のテーマ型は比較的持続時間が短くまた変動も小さかった（Figure 2-7および2-8）。

2.2.4 海域間比較

Figure 2-9に沖縄および小笠原海域の海域毎のソング平均持続時間を示した。ソングの平均持続時間は、1991～1998年の沖縄海域で

672.5 ± 242.0秒（範囲：211～1,480秒），1992～1995年の小笠原海域で810.9 ± 321.3秒（範囲：463～1,461秒）であり，両海域のソング持続時間には有意な差はみられなかった（Mann-Whitney U検定； $z=1.570$, ns）。

また，年毎にみると1992年のソング持続時間は海域間で有意な差がみられたが，その他の年のソング持続時間は海域間で有意な差はみられなかった（Mann-Whitney U検定：1992，沖縄海域 $n=23$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $z=2.127$, $p<0.05$ ；1993，沖縄海域 $n=5$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $U=5.0$, ns；1994，沖縄海域 $n=15$ ，小笠原海域 $n=3$ ， $U=19.0$, ns；1995，沖縄海域 $n=9$ ，小笠原海域 $n=2$ ， $U=8.0$, ns）。

2.2.5 同一個体のソング持続時間

1997年の沖縄海域で2頭の同一個体が異なる日に録音できた。それら2頭におけるソング録音日，ソング持続時間および各テーマ型持続時間をTable 2-2に示す。

1頭（ザトウクジラA）は1997年3月6日に最初に録音され3日後の9日に2度目の録音が行われた。1997年3月6日は2つのフルソングが録音され，それらの持続時間はそれぞれ897,732秒であった。2度目に録音された3月9日のソング持続時間は1,082秒であった。3月6日に録音された2つのソングの平均持続時間（815秒）と比べると3月9日のソングは32.8%（257秒）持続時間が長かった。

もう1頭（ザトウクジラB）は，1997年3月7日にフルソングが録音され，21日後の3月28日に2度目の録音が行なわれた。どちらの場合も，録音できたフルソングは1個であった。それぞれのソング持続時

間は3月7日で1,143秒,3月28日で1,399秒であり,後者は前者の22.4% (258秒) 長かった.

明らかに資料数が不十分であったため,統計的有意性の検定はできなかった.

2.3 考察

沖縄海域および小笠原海域におけるソング持続時間の範囲は、それぞれ211～1,480秒、463～1,461秒であった。それらの範囲と他海域における過去の知見と比較すると、ソング持続時間の範囲は比較的同等であった（ハワイ海域：264～1,584秒, Payne *et al.* 1983; バミューダ海域：270～2,100秒, Payne and Payne 1985; オーストラリア沖：450～690秒, Cato 1991; トンガ沖：239～1,209秒, Helweg *et al.* 1998）。

ラチェット音はソングを発している個体の浮上と関連があることがこれまでしばしば報告されている（Winn and Winn 1978; Tyack 1981; Chu and Harcourt 1986; Tyack 2000）。Chu (1988)およびTyack (2000)はまた、ザトウクジラの浮上に伴いソングの音圧が著しく低下することを報告している。水中における音の伝播は音源の水深に依存し、音源の水深が浅くなるほど音圧が低下し、それは水深の浅いところでは波長の長い低周波音は十分に伝達されないためと考えられる（Chu 1988）。洋上においてソングを発しているザトウクジラを同定することは非常に困難であるため、本研究では必ずしも全ての場合でクジラの浮上とラチェット音の関連性を確認することは出来なかったが、ラチェット音が含まれるテーマ型あるいはその直後のテーマ型において音圧の低下が頻繁に観察された（Figure 2-1）。このことから、ラチェット音の含まれるテーマ型あるいはその直後のテーマ型はクジラの浮上と関連し、また、ラチェット音を含むテーマ型の終わりから次のソングのラチェット音を含むテーマ型の終わりまでの

時間，すなわちソング持続時間は，ソングを発している個体の潜水時間とほぼ等しいと考えられる。

ソング持続時間は月間および年間で有意な差がみられず，ソング持続時間はユニット型，フレーズ型およびテーマ型などのソングの諸構造とは異なり，時間的に変化するわけではないことが示された。一方，ソング持続時間はソングセッション間で有意な差がみられた。したがって，ソングセッション内，すなわち同一個体が連続して発するソング間では変動が比較的少ないことが示された。類似した報告はChu (1988) によって為されている。Chu (1988)はソングを発しているザトウクジラの潜水時間は個体間で有意に異なることを報告した。かれはその事実から，各個体の潜水時間は個体の肉体的状況の情報を含んでいる，すなわち，長い潜水時間のクジラは短い潜水時間のクジラよりも肉体的に優れている状態にあることを示す，という仮説を提唱した。上述したように，ソング持続時間は潜水時間とほとんど同等とみなすことが出来ることから，ソング持続時間の差異は個体間の潜水能力，すなわち，スタミナの差異を反映している可能性が考えられる。

ただし，異なる日に録音された2頭のザトウクジラのソングは，どちらの個体の場合でも，2度目に録音されたソングの持続時間の方が約22～33%長くなっていた。ザトウクジラは通常静止したままソングを発するが，しばしば遊泳しながら発する (Tyack 1981)。ザトウクジラの酸素消費量についての生理学的な知見は乏しいが，ソング発声に過度の酸素消費が伴わない限り，遊泳中の個体は静止している個体よりも酸素要求量が少なくなることはないはずであり，潜水時間も減少することが予想される。

Miller *et al.* (2000)は、ソングを発しているザトウクジラに低周波ソナーを再生したところ、再生前に比べ再生中はソング持続時間が29%も延長されたことを報告している。かれらはその現象を、ザトウクジラが音響的干渉を補うためにソング持続時間を延長させたのかもしれないと説明している。かれらは低周波ソナーの再生を止めた後、ソング持続時間が再び元の持続時間と同程度に戻ったことも観察しており、ソング持続時間の延長はある一定の時間内に限られていることを示唆した。これらのことから、同一個体のソング持続時間でも運動状態や環境状況によって変化すると考えられる。

それぞれのテーマ型における持続時間は、月間および海域間で有意な差がみられなかった。それ故、ソング持続時間同様、各テーマ型の持続時間もまた時間的な変化がなく、また海域特有のパターンが存在するわけではないことが示唆された。さらに、ほとんどのテーマ型における持続時間はソングセッション間で差がみられなかった。したがって、それぞれのテーマ型における持続時間はソングセッション内で一貫性がみられるわけではなく、それ自体はあまり重要ではないのかもしれない。

なお、沖縄および小笠原海域における各年のソングについて、テーマ型間で持続時間を比較検討した結果、どの資料でも持続時間はテーマ型間で有意な差異がみられた。それ故、ソングには持続時間が長いテーマ型もあれば、短いものもあることが示唆される。特に、1番目と最後のテーマ型は両海域の各年のソングで比較的短く変動も小さかった。このような特徴が長期にわたってなぜ観察されるのか明らかにすることはできなかったが、ザトウクジラはそれらの2つのテーマ型を発している間に浮上および潜水することが頻繁に観察されたことから、

最後のテーマ型の持続時間は浮上行動に要する時間を，1番目のテーマ型は潜水行動に要する時間をそれぞれ示しているのかもしれない。

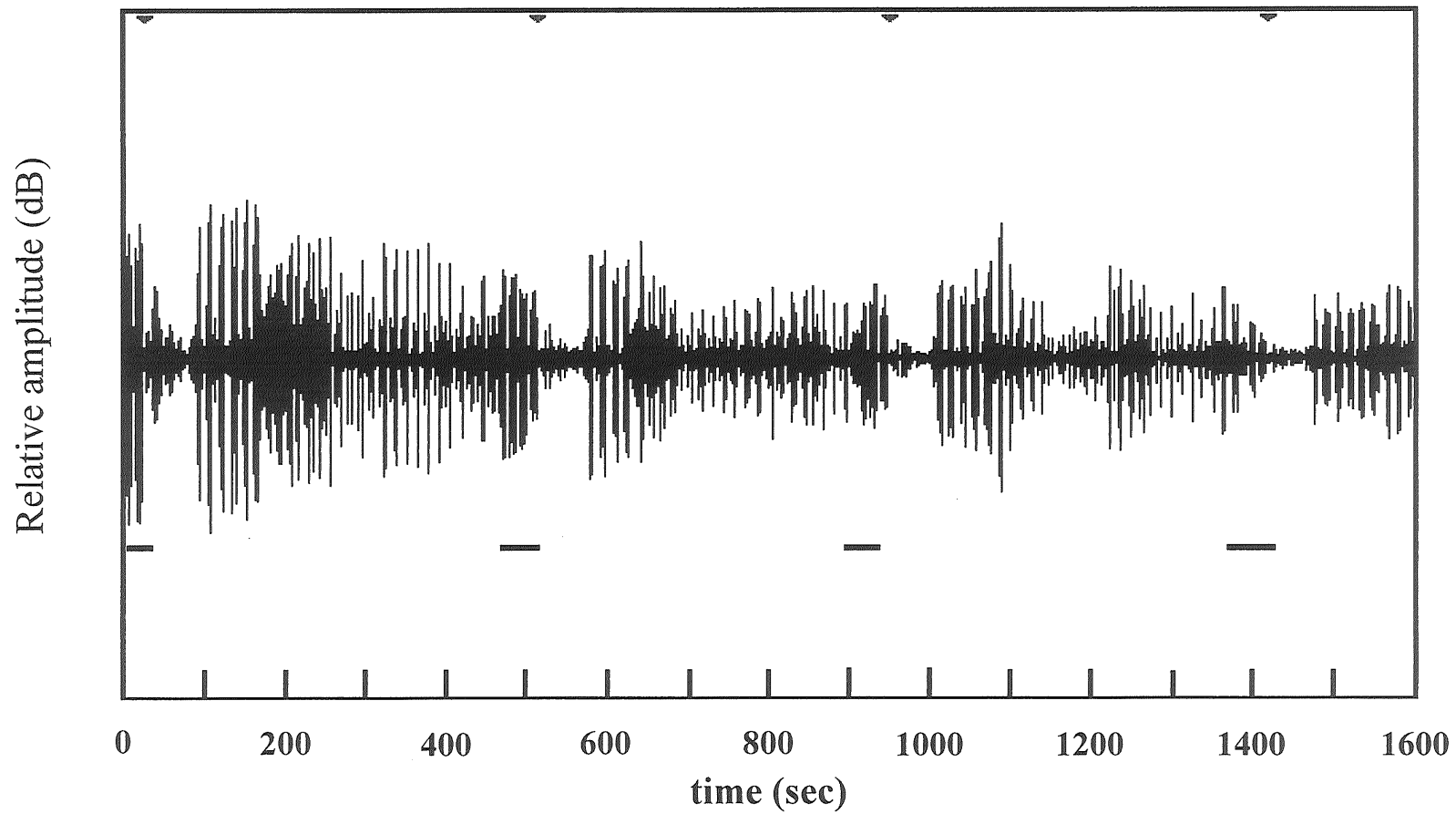


Figure 2-1. Example of relative amplitude with time for a song session that contained three full songs.

— indicates the last theme type of each full song.

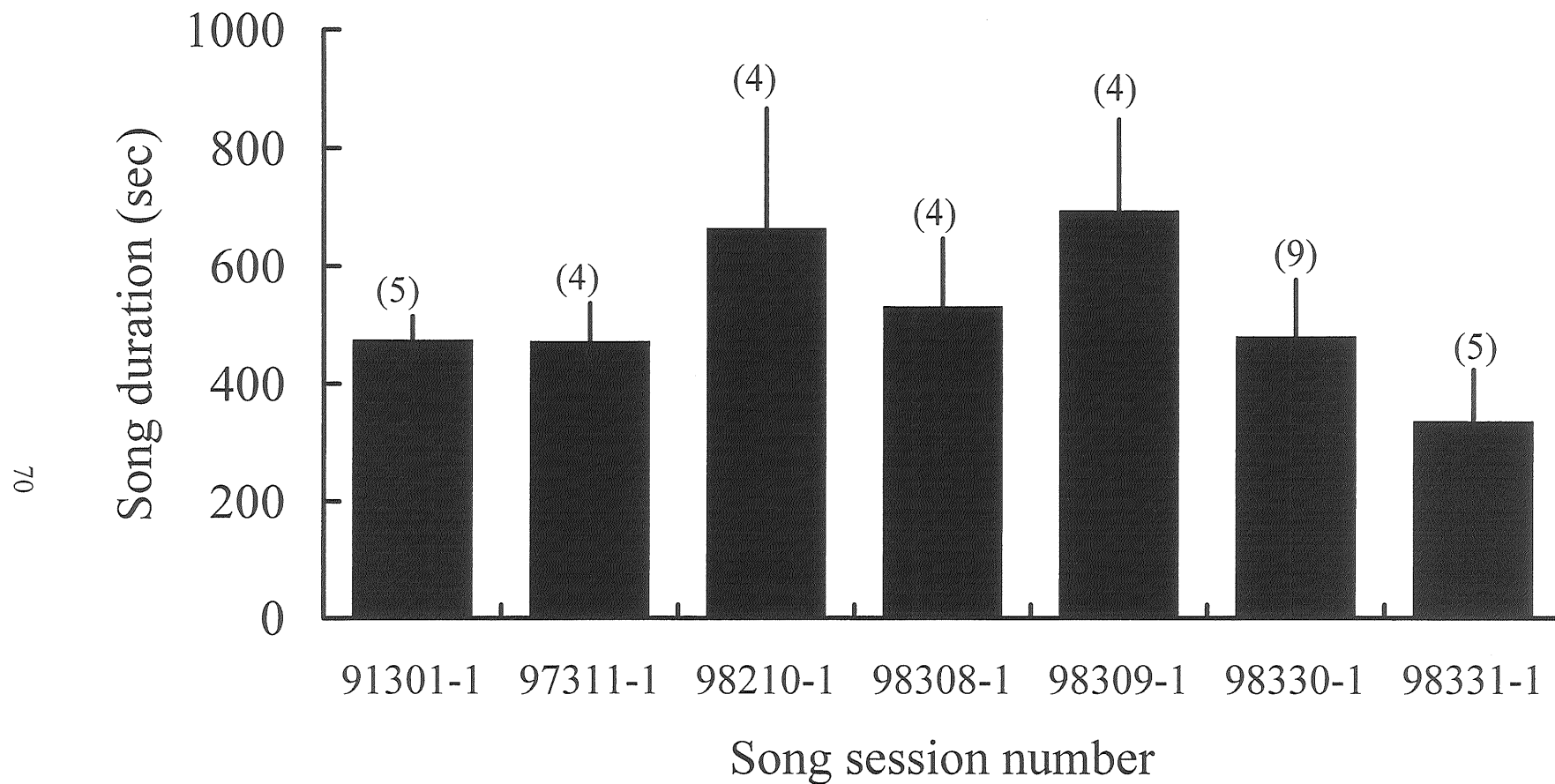


Figure 2-2. Mean and S.D. of song duration for song sessions that contained at least four full songs. Number in parentheses indicates the number of full songs.

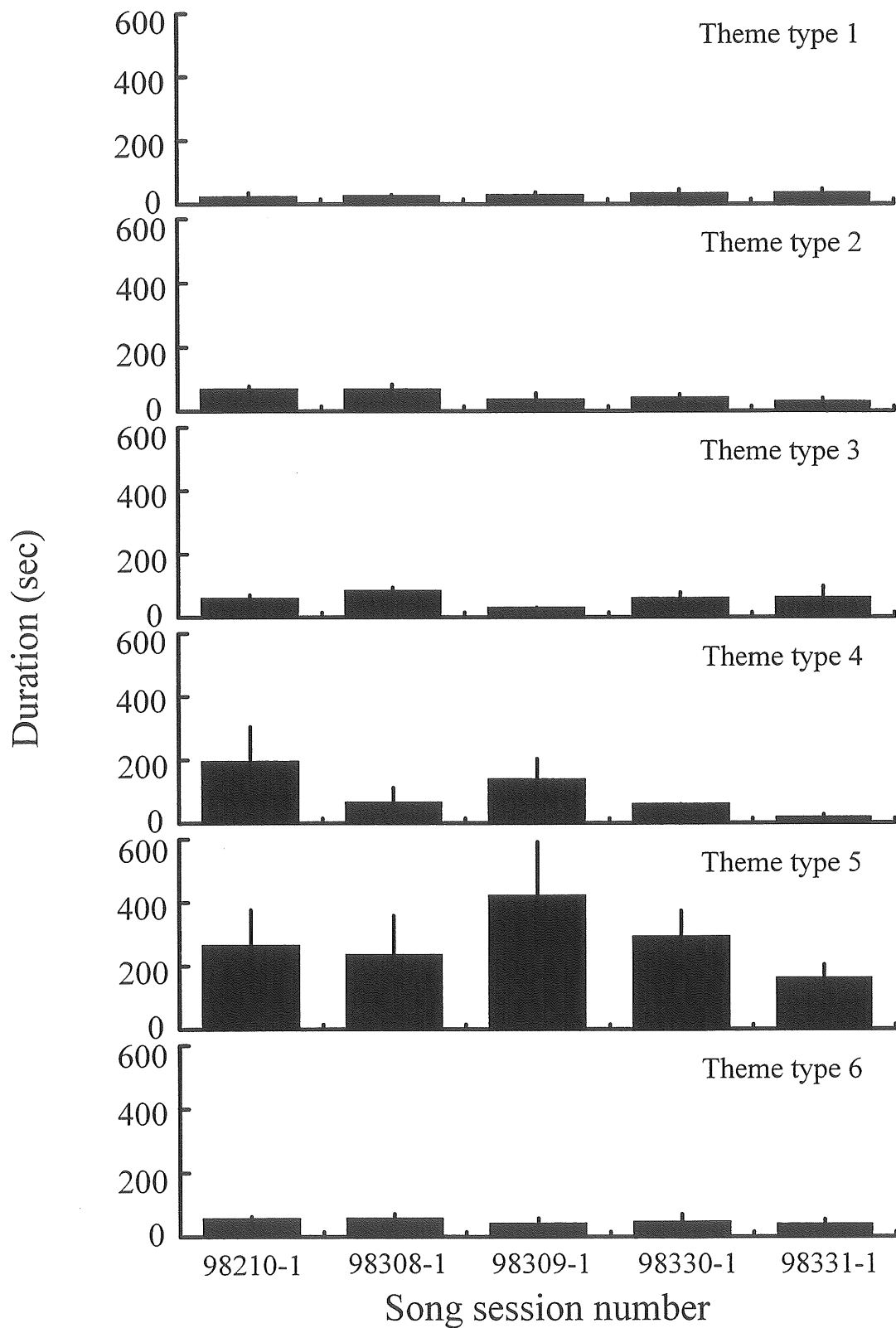


Figure 2-3. Duration of each theme type for song sessions in 1998.

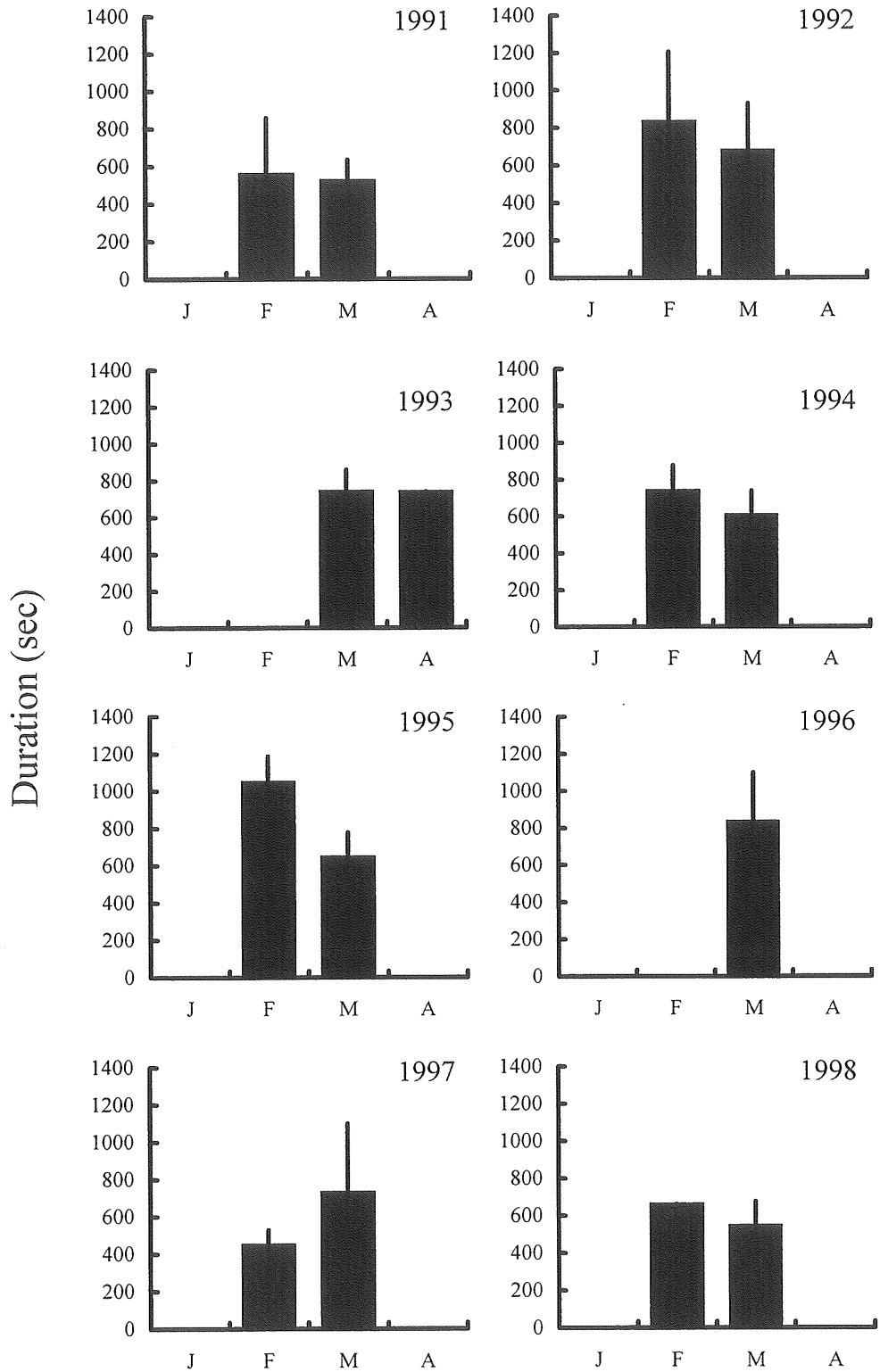


Figure 2-4. Song duration in each month of the Ryukyu samples from 1991 to 1998. J : January, F : February, M : March, A : April.

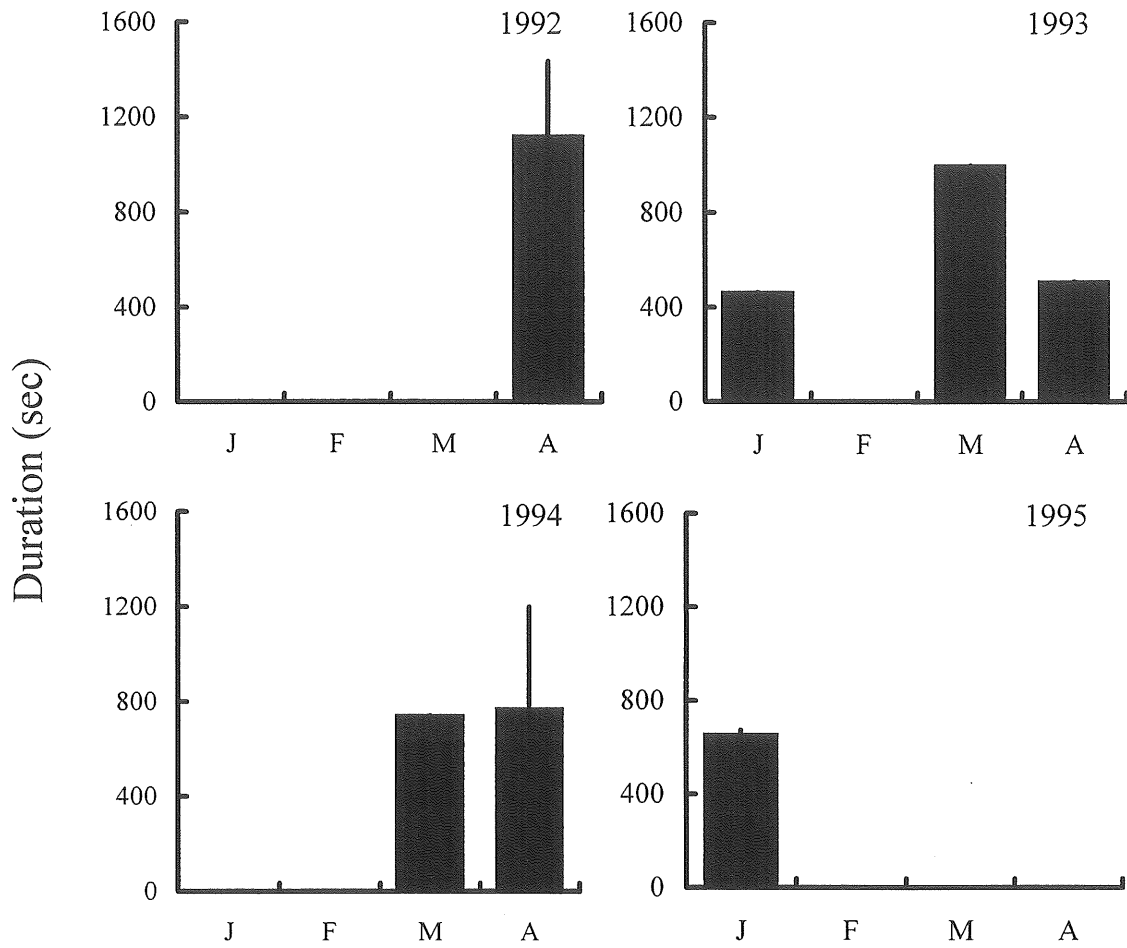


Figure 2-5. Song duration in each month of the Bonin samples from 1992 to 1995.
 J : January, F : February, M : March, A : April.

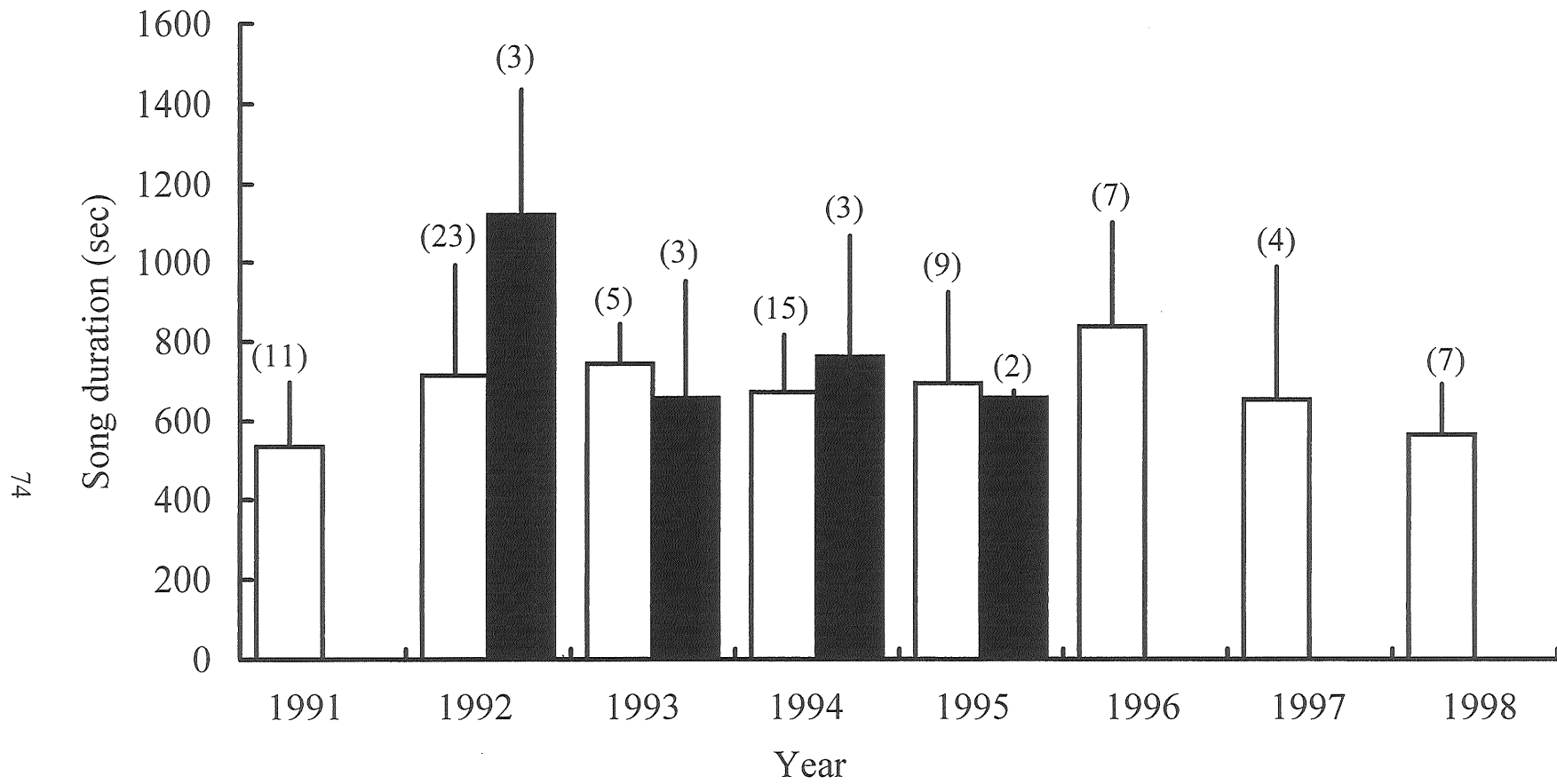


Figure 2-6. Song duration of Ryukyu and Bonin regions in each year. The numbers in parentheses indicate annual sample size. □ : Ryukyu samples, ■ : Bonin samples

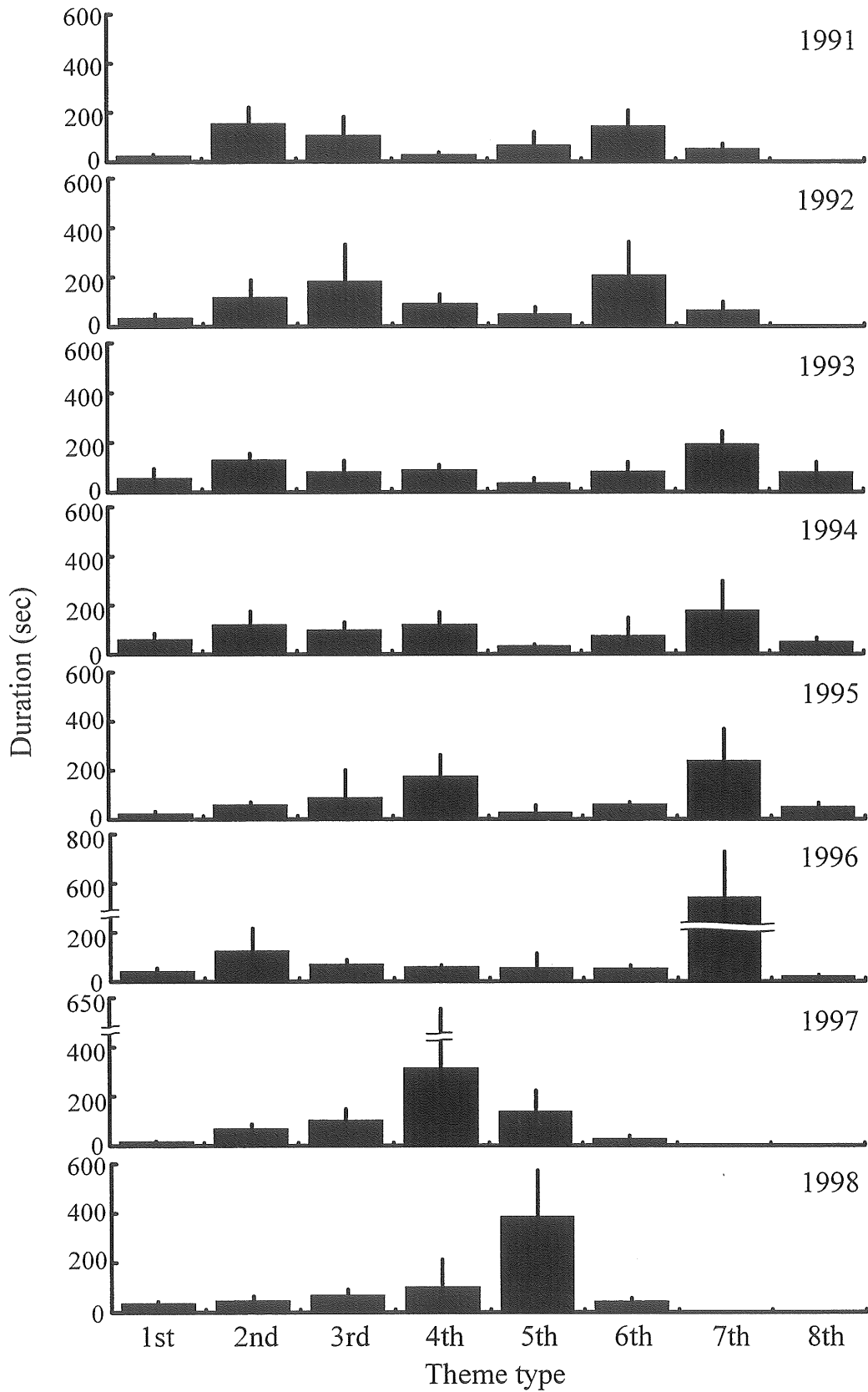


Figure 2-7. Duration of each theme type for Ryukyu songs in each year.

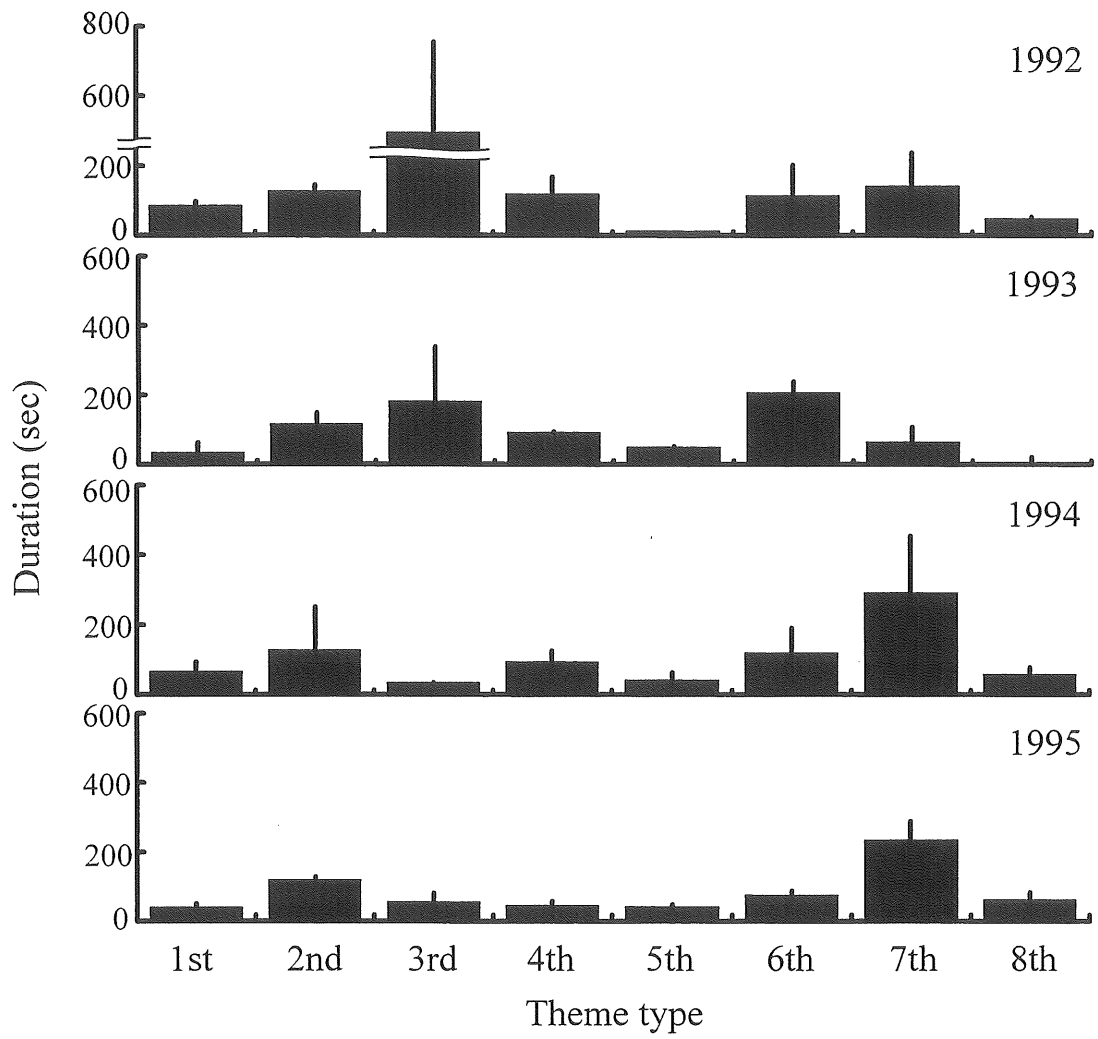


Figure 2-8. Duration of each theme type for Bonin songs in each year.

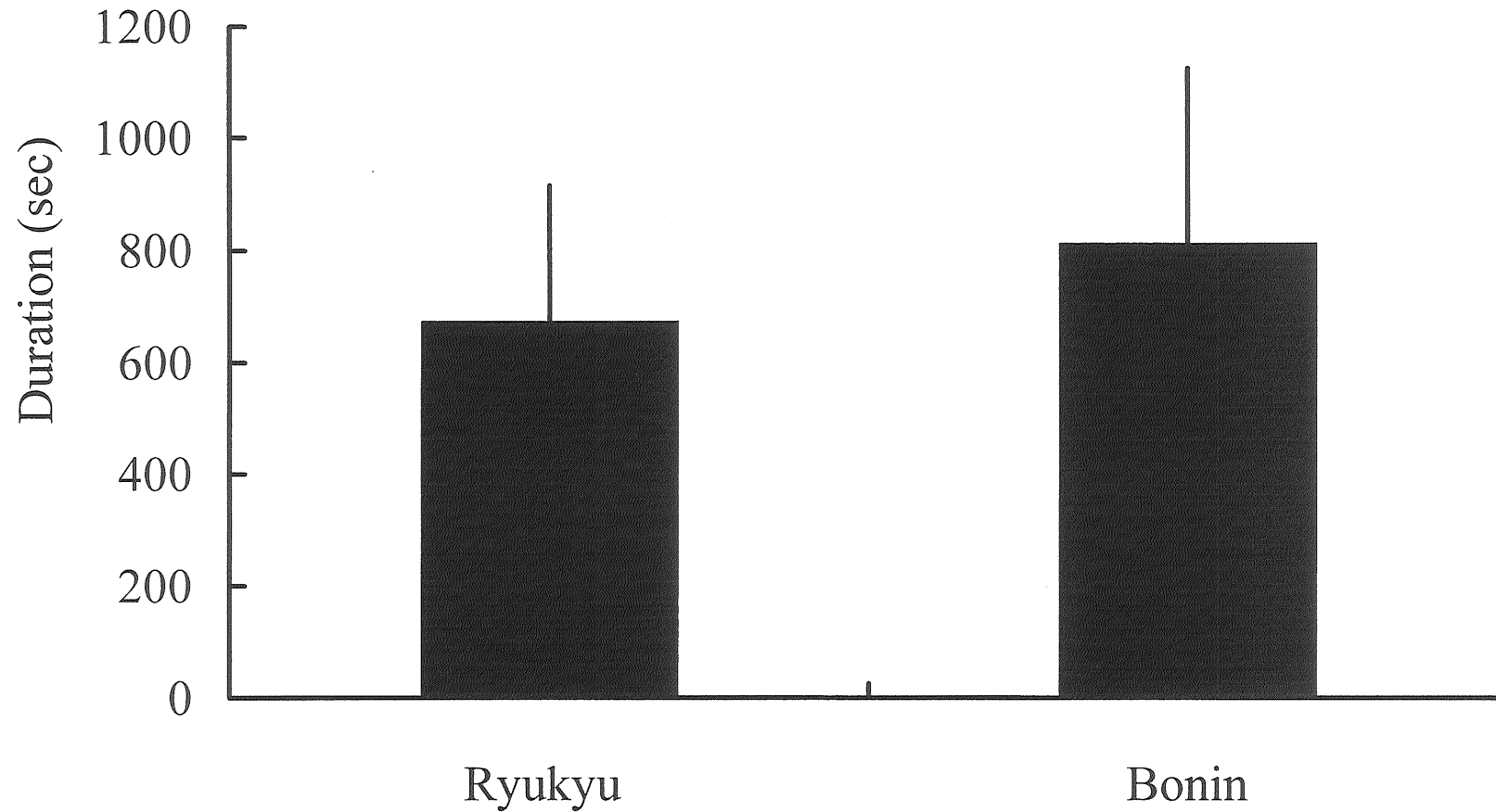


Figure 2-9. Song duration and S.D. for Ryukyu samples from 1991 to 1998 and for Bonin song samples from 1992 to 1995.

Table 2-1. Mean duration (sec) of each theme type into two different months, and the results of Mann-Whitney U test. Only the 1991, 1992, 1994 and 1997 Ryukyu song samples were available for statistical analysis.

Theme type	1991			1992			1994			1997		
	February (3)	March (8)	U-value	February (5)	March (18)	U-value	February (7)	March (8)	U-value	February (4)	March (10)	U-value
1st	22.0	21.0	6.5 ns	25.5	35.5	10.0 ns	64.3	52.5	19.5 ns	11.0	14.9	11.0 ns
2nd	126.7	159.9	9.0 ns	86.6	121.5	29.0 ns	130.9	105.0	25.5 ns	72.0	63.5	20.0 ns
3rd	171.0	78.6	6.0 ns	262.2	156.4	33.5 ns	100.0	92.3	13.0 ns	86.3	106.0	17.0 ns
4th	-	25.0	- -	105.8	84.7	32.5 ns	134.5	103.4	14.0 ns	125.0	386.0	11.0 ns
5th	90.7	53.3	11.5 ns	44.6	47.4	43.0 ns	27.2	33.3	12.5 ns	82.8	155.9	9.0 ns
6th	134.7	142.0	8.0 ns	238.2	194.4	34.0 ns	100.2	48.3	16.0 ns	28.3	24.0	13.0 ns
7th	22.0	58.9	0.0 *	66.0	60.8	34.0 ns	169.0	180.1	22.0 ns			
8th							53.6	43.6	19.0 ns			

Number in parentheses : the number of song sessions used for analysis

* : $p < 0.05$; ns : not significant; - : insufficient data

Table 2-2. Duration of song and each theme for two whales, which were recorded on the two different days in 1997.

Whale number	Date	Number of full songs	Song duration (sec)	Duration of each theme number					
				1st	2nd	3rd	4th	5th	6th
A	1997, March 6 *	2	815	15	66	103	413	175	44
	1997, March 9	1	1,082	15	69	117	671	185	25
B	1997, March 7	1	1,143	15	80	106	886	44	12
	1997, March 28	1	1,399	22	50	144	794	376	13

* indicates mean duration of two full songs

第3章 ユニットの音響特性

ザトウクジラのソングには、音響的に単純なものから複雑なものまで様々なユニットが含まれている。ソング中ではユニットの出現に明瞭な時間的パターンがみられるためユニットは容易に識別される。しかしながら、ザトウクジラのソングを構成する個々のユニット型の音響特性についての詳細な記述はこれまで極めて少なく、Mednis (1991)の報告があるに過ぎない。かれは1988年にオーストラリア東岸沖で録音されたソングを用いて各ユニット型の音響特性を調べ、さらにサウンドスペクトログラムと聴覚的印象からそれぞれのユニット型をいくつかのグループにまとめた。しかしながら、定性的解析では識別されたユニット、すなわちユニット型間の相互関係は、観察者の主観的判断に依存する。さらに各ユニット型における時間または周波数に関する変量の変動範囲を明確に示すこともできない。

多変量解析の主成分分析は、分類およびグルーピングに有効な方法であり、これまで動物の音声コミュニケーションの研究に広く適用されてきた (Sparling and Williams 1978; Martindale 1980a, 1980b; Clark 1982)。主成分分析はそれぞれの鳴き声について測定された変数の数を少数の主要なファクターへ導く手法であり、そのファクターをスケールとしてそれぞれの鳴き声の類似性をより客観的に示すことができる (Sparling and Williams 1978)。

本章では、沖縄海域における1991-1998年のソング資料を用い、ソングに含まれる各ユニット型の音響特性を明らかにし、さらに主成分分析によって異なるユニット型間の相互関係を検討することを目的と

した。また8年間という比較的長い期間で共通してみられたソングの構造的特徴についての生物学的あるいは音響学的意義を議論した。

3.1 資料および方法

3.1.1 資料

1991～1998年に沖縄海域で録音されたフルソングから、各年録音状態の良いフルソングを2～3個抽出した (Table 3-1)。なお、ソングの録音、ソング構造の解析方法、およびサウンドスペクトログラム (Kay CSL Model 4300B) の設定は、1章と同様とした。

3.1.2 音調曲線によるユニット型の分類

1991～1998年に沖縄海域で録音されたソングには、様々なユニット型が含まれていた。そのため、本研究ではそれぞれのユニット型をスペクトログラムの視察によって各ユニット型の音調曲線から以下の定義に従い、次の4つのカテゴリーに大別した；

高調波音 (Harmonic sound)

：明瞭な高調波音成分を含んだ音

広帯域音 (Amplitude modulated sound)

：明瞭な音調曲線を持たない音

インパルス音 (Impulsive sound)

：持続時間が0.3秒以下で、ユニット間隔が0.3秒以下の連続的に発せられる音

複合音 (Complex sound) .

：高調波音と広帯域音が時間的重なりを持って結合した音

3.1.3 変量測定

各カテゴリーに属すユニット型に対し，サウンドスペクトログラフを用いて次の変量を測定した．

高調波音に属すユニット型について，持続時間，最低周波数，最高周波数，ピーク周波数，開始周波数，持続時間の1/4における周波数，持続時間の1/2における周波数，持続時間の3/4における周波数および終了周波数の9個の変量を測定した（Figure 3-1）．

他の3つのカテゴリーに属すユニット型は，明瞭な波形がみられなかった，あるいは持続時間が短かったため，持続時間，最低周波数，最高周波数およびピーク周波数の4変量のみを測定した．

ピーク周波数を除く変量は，コンピュータのディスプレイ上に映し出されたスペクトログラムのカーソルを用いて直接測定した．ピーク周波数はFFT解析（CSL model 4300B）を用いて測定した．FFT解析は，フレーム長は1024ポイント，ウインドウ・ウェーティングはブラックマン，スペクトラル平滑化なしの設定で行なった．

調査海域の音響的な状況を把握するため，ソング内の無音部分から周囲雑音のピーク周波数を測定した．

3.1.4 主成分分析

カテゴリー毎に多変量解析の主成分分析（エスミExcel多変量解析 ver.3）を行ない，1.0以上の固有値（Kaiserの基準値）を持つ重要な主成分の主成分得点を用いて類似性の高いユニット型を同一のユニット群に分類した．測定されたほとんどの変量は正規分布をしていなか

ったため、べき乗変換、log変換などの変数変換を試み、正規分布に近似させた。主成分得点は相関行列から求めた。

3.2 結果

1991 ~ 1998年に沖縄海域で録音された21個のフルソングから計5,159個のユニットが得られ、これらのユニットは37種類のユニット型に識別された。

Table 3-2に各ユニット型のそれぞれの変量における平均値および標準偏差を示した。ユニットの周波数および持続時間の範囲はそれぞれ、29 ~ 4,795Hz, 0.1 ~ 14.3秒であり、これらの範囲はこれまで報告された他海域のソングに含まれるユニットの範囲と類似していた（バミューダ海域：30 ~ 4,000 Hz, 0.2 ~ 8.0 秒（Payne and Payne 1985）；オーストラリア海域：50 ~ 8,000 Hz, 0.1 ~ 5.7 秒（Mednis 1991））。ユニット音のピーク周波数は55 ~ 4,879Hzであった。

一方、沖縄海域における雑音のピーク周波数は天候や録音位置によってかなりの変動がみられ、その範囲は29 ~ 156Hzであった。大多数のユニット音（83.6%）は、雑音のピーク周波数範囲よりも高かった。

37種類のユニット型のうち、24種類（A, A-, A+, B, Bi, D, E, F, Fj, G, I, J, L, M, N, P, S, T, T+, Tj, V, W, P+および Y）が高調波音に、9種類（C, H, O, Q, Z, Z+, Z₂, Ratおよび Rat-）が広帯域音に、3種類（K, Rおよび X）がインパルス音に、1種類（Hj）が複合音に分類された（Figure 3-2およびTable 3-2）。

3.2.1 主成分パターンによるユニット群の分類

カテゴリー毎に主成分分析を行なった結果、高調波音および広帯域音において、最初の2つの主成分は固有値が1.0よりも高く、それら

は全体の分散の80.0%以上を説明していた (Table 3-3) . 一方, インパルス音では1.0以上の固有値がみられたのは第一主成分のみであった (Table 3-3) . 複合音は1種類のユニット型しか識別されなかったため, 主成分分析は行なわなかった.

高調波音では, 周波数に関連する変量, 特に音調曲線の3/4の周波数が第一主成分に寄与した. 持続時間は第二および第三主成分に比較的大きく寄与していた. 広帯域音およびインパルス音でも周波数に関連する変量が第一主成分に, 持続時間が第二主成分に大きく寄与していた.

それぞれのカテゴリー毎の各ユニット型における主要な主成分得点の平均値および標準偏差の分布から, ユニット型はいくつかのユニット群にまとめることができた (Figure 3-3) .

高調波音において, 4種類 ($H_1 - H_4$) のユニット群がみられた. ユニット群 H_1 に含まれたユニット型は16種類 (A, A+, A-, B, D, F, G, I, M, N, S, T, T+, TJ, VおよびW) と最も多かった. この群に属すユニット型の大多数は, 持続時間が長く周波数に関する変量が比較的小さかった. 最高周波数の平均値はユニット型I, SおよびVでそれぞれ, 1,208Hz, 1,030Hzおよび1,235Hzであったが, それ以外のユニット型では1,000Hz以下であった (Table 3-2) .

ユニット群 H_2 にはP+およびYのユニット型が含まれた. この群の平均持続時間はユニット型P+およびY共に1.1秒であり, 周波数に関するどの変量も高かった (Table 3-2) .

ユニット群 H_3 にはJおよびPのユニット型が含まれた. この群はユニット群 H_2 と同様, 周波数に関するどの変量も高かったが, 平均持続時間が0.8秒 (ユニット型J) および0.3秒 (ユニット型P) とユニ

ット群H₂より短かった (Table 3-2) . 音調曲線は時間と共に急激に上昇する形を呈した (Figure 3-2) .

ユニット群H₄にはBi, E, FjおよびLの4種類のユニット型が含まれた. 平均持続時間は0.5 (ユニット型E) ~1.2秒 (ユニット型Fj) であった. ユニット群H₄の音調曲線は, ユニット群H₃と同様に上昇する形 (ユニット型E, FjおよびL) , あるいは一旦上昇し急激に下降する形 (ユニット型Bi) を呈した. 音調曲線が急激に上昇するユニット型は, H₃のユニット型と比べると, 開始周波数およびピーク周波数が低かった (Figure 3-2) .

広帯域音において, 2種類のユニット群 (A₁およびA₂) がみられた. A₁ は単一のユニット型 (H) が, A₂は8種類のユニット型 (C, O, Q, Ra, Ra-, Z, Z+およびZ₂) が含まれた. ユニット群A₁は周波数に関するどの変量もA₂より高かった.

インパルス音には3つのユニット型 (K, RおよびX) が含まれ, それらのユニット型間で第一主成分に有意な差がみられたため (ANOVA : n1=152, n2=209, n3=361, F=777.8, P<0.001) , ここでは3種類のユニット群 (I₁~I₃) に分類した.

一般に, どのカテゴリーにおいても, ユニット群間では比較的分離しているが, 同一のユニット群のユニット型間には明らかな境界がみられず, 複数のユニットが連続的に重なりながら分布した (Figure 3-3) .

3.2.2 ソング内のユニット群の出現状況

1991~1998年のソングにみられた計5,159個のユニット型のうち, 高調波音が3,343 (64.8%) 個, 広帯域音が1,056 (20.5%) 個, イ

ンパルス音が722 (14.0%) 個, 複合音が38 (0.7%) 個であった。ユニット型の出現個数は各カテゴリー間で有意に異なった (χ^2 検定: $\chi^2 = 4775.9$, d.f.=3, $p < 0.001$) 。

1991～1998年のソングにおける各ユニット群の出現個数および出現頻度をTable 3-4に示す。カテゴリー毎にみると, 高調波音および広帯域音は毎年ソングに出現した。インパルス音は1992年, 1997年および1998年を除く5年間のソングに出現した。複合音は1992年のソングにしか出現しなかった。

次にユニット群の出現状況を年毎にみると, 毎年ソングに出現したのはユニット群 H_1 , H_4 および A_2 の3個だけであった。他のユニット群では, ユニット群 H_3 が7年間, ユニット群 I_1 が5年間, ユニット群 A_1 , I_2 および I_3 が4年間, ユニット群 H_2 が2年間, ユニット群 C_1 が1年間のソングにそれぞれ出現した (Table 3-4) 。

また, 各年のソングにおけるユニット群の出現個数からみると, 各年の出現個数の上位2位以内に入ったのは, ユニット群 H_1 , H_3 , H_4 , A_2 および I_2 であった。そのうち, ユニット群 H_1 は8年中6年のソングで最も多くみられ, その他の年でも2番目に多くみられた。

ユニット群 A_2 は2年間のソングで最も多くみられ, 1年間のソングで2番目に多くみられた。ユニット群 H_4 は3年間のソングで2番目に多くみられた。ユニット群 H_3 および I_2 はそれぞれ1年間のソングで2番目に多くみられた。

次に各年のソングの中で各ユニット群が時間的にどのくらい占有しているかを検討した (Table 3-5) 。時間的な占有度はソング内に出現した各ユニット群の持続時間を加算して求めた。その結果, ユニット群 H_1 および A_2 はいずれの年のソングについても占有度が上位2位以

内であった。ユニット群 H_1 は8年中6年のソングで最も占有度が高く、ユニット群 A_2 は2年間のソングで最も占有度が高かった。各年のソングにおいて、 H_1 および A_2 の両ユニット群が占める割合は66.7～93.8%であった。

最後に、各年のソングにおいてそれぞれのテーマ型がどのようなユニット群から構成されているかを検討した (Table 3-6)。

1991～1998年の8年間のソングで計58のテーマ型が確認され、そのうち49 (84.5%) のテーマ型で高調波音が、27 (46.6%) のテーマ型で広帯域音が、10 (17.2%) のテーマ型でインパルス音が、1個 (1.7%) のテーマ型で複合音がみられた。

それぞれのテーマ型における出現状況をみると、高調波音は最後のテーマ型を除くほとんどのテーマ型でみられた。広帯域音はソングの前半 (1番目と2番目のテーマ型) ではみられず、ソングの後半 (5番目あるいは6番目～8番目のテーマ型) でみられた。どの年のソングも最後と最後から2番目のテーマ型にはユニット型 A_2 を含んでいた。インパルス音および複合音では、出現状況に特有な傾向はみられなかった。

さらにユニット群毎の各テーマにおける出現状況では、ユニット群 H_1 は最も多くのテーマ型 (41個) でみられた。このユニット群は、各年のソングを構成するテーマ型の半数以上 (4～6) で出現した。次に多くのテーマ型でみられたのは A_2 (27個) , 次いで H_4 (18個) であった。 H_1 、 H_4 および A_2 のユニット群のうち少なくとも1つのユニット型は、1つ (1996年の5番目) を除く全てのテーマ型でみられた。一方、ユニット型 C_1 は1つのテーマ型でしかみられなかった。

それぞれのテーマ型に含まれたユニット型の種類は1～6種類と大きく変動した。ただし、どの年も1番目のテーマ型はユニット型 H_1 だけしかみられず、その出現状況は非常に安定していた。同様に、最後のテーマ型もユニット群 A_2 と H_1 の2種類だけしか出現しなかった。他のテーマ型ではこの様な8年間を通してユニット群の出現における一貫性はみられなかった。

3.3 考察

1991～1998年に沖縄海域で録音されたソングにおいて、大多数のユニット型（83.6%）は、そのピーク周波数が当該海域における環境雑音のピーク周波数（29～156Hz）より高かった。この様に鳴音ピーク周波数が環境雑音ピーク周波数と一致しない傾向は、他の大型ヒゲクジラ（ホッキョククジラ *Balaena mysticetus* : Clark and Johnson 1984 ; ミナミセミクジラ *Eubalaena australis* : Clark 1982）をはじめ、多くの鳴禽類（Catchpole 1981）でも報告されている。Clark（1982）は、ミナミセミクジラの鳴音のほとんどは、環境雑音の音圧が低い周波数帯域にみられることを報告している。かれはまた、ミナミセミクジラの鳴音にみられるこのような音響的特徴は、恐らく環境によってもたらされたのだらうと推察していた。すなわち、かれは鳴音を雑音から際立たせる様に淘汰が働くと考えた。それゆえ、ザトウクジラのソングに含まれたほとんどのユニット型のピーク周波数が雑音ピーク周波数と一致していなかったのも、同様の淘汰が働いたのかもかもしれない。

ザトウクジラのソングを構成するユニット型は、持続時間が0.1～10秒以上、音響的構造も高調波音やインパルス音のように単純なものから広帯域音あるいは複合音のように複雑なものまでみられた。1991～1998年に識別された計37種類のユニット型はその音調曲線から高調波音、広帯域音、インパルス音および複合音の4つのカテゴリーに大別された。

これまでユニット型の音響特性についての詳細な記述は、Mednis（1991）によるものしかない。Mednis（1991）はオーストラリア海域の

ソングから14種類のユニット型（ただし，かれはユニット型でなく音型 sound type という用語を用いている）を識別し，各ユニット型の音調曲線から，高調波音（Harmonic sound），スペクトラルラインを伴う広帯域音（Broadband with spectral line），広帯域インパルス音（Broadband impulsive sound）および複合音（Complex sound）の4つのカテゴリーに分類している．以下に，本研究の沖縄海域のソングにみられたユニット音とMednis（1991）のオーストラリア沖のソングにみられたユニット音の音響特性の相違点を述べる．

本研究とMednis（1991）のカテゴリーの定義において，高調波音（Harmonic sound）以外で若干の違いがみられた．本研究の広帯域音は，Mednis（1991）のスペクトラルラインを伴う広帯域音（Broadband with spectral line）と類似していたが，本研究ではMednis（1991）で示されているようなスペクトラルラインはみられなかったため，広帯域音とした．また，本研究では広帯域音に高調波音が時間的に重なっているユニットが希にみられ（ユニット型Hj），これを広帯域音と区別し複合音（Complex sound）とした．

本研究のインパルス音とMednis（1991）の広帯域インパルス音（Broadband impulsive sound）は出現の時間的パターンが類似していた．すなわち，短いユニットが非常に短い時間間隔を持って連続的に発せられる．ただし，本研究ではそれらの音は広帯域というよりもむしろ等間隔の高調波音成分がみられたため（Figure 3-2），単にインパルス音とした．

複合音は本研究とMednis（1991）で異なった．上述したように，本研究の複合音は高調波音と広帯域音が時間的な重なりを持って結合していたが（Figure 3-2），Mednis（1991）は複合音（Complex sound）

を高調波音と広帯域インパルス音が結合している。ユニットは耳で聞いたとき連続して認識される音 (Payne and McVay 1971) であることから、Mednis (1991)の複合音は明らかに不連続音であり、一つのユニット型としてよりむしろ複数のユニット型として扱う方が妥当であると思われる。

Mednis (1991)には全てのユニット型のスペクトログラムが示されていたわけではないが、オーストラリアのソングに出現したユニット型と本研究で得られたユニット型の音調曲線を、それぞれスペクトログラムを用いて比較すると、多くのユニット型が類似していた。例えば、高調波音において、Mednis (1991)のmoanは本研究のユニット型Aに、Mednis (1991)のcryは本研究のユニット型Bにそれぞれ類似していた。また、Mednis (1991)のmoan staccatoおよびwhoompは高調波音と広帯域インパルス音として記述されているが、それらの音のインパルス部分は、本研究のユニット型Xに類似していた。Mednis (1991)のchainsaw growlおよびn-chungもまた、本研究でみられたユニット型ラチェットおよびLと、それぞれ類似していた。

Mednis (1991)に記載された8種類のユニット型のうち、高調波音を伴った広帯域音screal以外の全てのユニット型は本研究でみられたユニット型と非常によく類似していた。明らかにオーストラリア沖と沖縄海域のソングは構造的には全く異なるけれども、異なる海域でもソングを構成する個々のユニット型の音響特性には大きな差異がみられないことが示唆された。

多変量解析の主成分分析によって、3つのカテゴリーから計9種類のユニット群が識別された。各年の出現状況は、ユニット群によって大きく異なり、8年間を通してみられたのは、 H_1 、 H_4 および A_2 の3個の

ユニット群だけであった。それらの3個のユニット群は、出現個数および出現時間において各年高い割合でみられた。さらに、テーマ型毎にみても、8年で識別された54個のテーマ型のうち、1個を除く全てのテーマ型でそれら3種類のユニット群のいずれかが含まれていた。

ユニット群 H_1 に含まれる大多数のユニット型は、基本周波数が比較的低く周波数変調が少なかった。ユニット群 H_4 に分類されるユニット型は、ピーク周波数が低く基本周波数は開始時で低く急激に上昇するユニット型、あるいは急激に下降するユニット型であった。ユニット群 A_2 はピーク周波数の低い広帯域音であった。それら3種類のユニット群はいずれも他のユニット群と比べピーク周波数が低かったが、沖縄海域の環境雑音のピーク周波数より高かった。このことから、それらの3種類のユニット群は他のユニット群よりも音の減衰が少なく、長い距離まで信号が届く特徴を持つと考えられる。したがって、どの年のソングでも H_1 、 H_4 および A_2 のユニット群の出現個数が多かった、あるいは出現時間が長かったという事実から、ソングは広いエリアに分散している他の個体にどのテーマ型でも効果的に伝達されると考えられる。

さらに、急激に上昇する音や広帯域音は、周波数変調の少ない音よりも音源定位について多くの手がかりを提供する (Edds 1997)。ソング機能およびソングメッセージはこれまでの観察から雄による雌の誘引、競争オス間での空間維持、あるいはそれらの双方などが示唆されている (Winn and Winn 1978; Tyack 1981; Helweg *et al.* 1992)。ソングの機能がどの場合でも、ソングを聞いているクジラが発している個体の位置を把握することは非常に重要であると考えられる。したがって、急激に上昇する音や広帯域の音がソング中に多く出現した

ことは、ソングを聞いている個体がどの部分を聞いてもソングの発信者がどこにいるかの認識を容易にさせると考えられる。

その他のユニット群は毎年ソングにみられたわけではなかったことから、恐らくそれらのユニット群は、上述の H_1 、 H_4 および A_2 のユニット群よりも重要ではないのかもしれない。音響特性を考慮すると、それらのユニット群は上述の3種類のユニット群と比べ、ピーク周波数が高く減衰が激しい、あるいは持続時間が短く信号が検出されにくい性質を持っている。このようなユニット群がザトウクジラのソングにどのような効果をもたらすのかは不明である。Winn and Winn (1978) およびPayne and Payne (1985)は、ザトウクジラのユニット音の複雑性および多様性は慣れを防止するための適応であると推察している。それ故、それらのユニット群には単調を避けるための役割があるのかもしれない。興味深いことに、持続時間の短い音はほとんどの場合単一で発せられるのではなく、インパルス音の様に連続的に発せられた。持続時間の短い音は連続的に発せられることで明らかに検出され易くなる性質を持つ (Edds 1997)。

1991～1998年の沖縄海域のソングにおいて主成分分析によって分類されたユニット群からソング構造を検討すると、どの年のソングでも1番目と最後のテーマ型に含まれるテーマ群の種類は安定していたのに対し、他のテーマ型では様々なユニット群が様々なパターンで組み合わされていた。すなわち、ソングはユニット群 H_1 から成るテーマ型で始まり、次にユニット群 H_1 、 H_4 あるいは A_2 のどれかと他のユニット群から様々なパターンで構成されるテーマ型へ移行し、最後にユニット群 A_2 から成るテーマ型で終了するという、構造的に共通した特徴がみられた。それと関連した報告はDawbin and Eyre (1991)

によって為されている。かれらはオーストラリア沖で録音されたソング構造を解析した結果、ソングは開始部分と終了部分はあまり変化は起こらないがその他の部分、すなわち、ソング中間部は変化性に富むことを報告している。それ故、本研究で8年間を通してみられた構造的特徴は、沖縄海域特有の特徴ではなく、ザトウクジラのソングにおける一般的特徴であるのかもしれない。

1番目と最後のテーマ型において、ユニット型の種類が年を通して少なく安定していたという特徴は、ソングを発しているザトウクジラの水中行動と関連しているのかもしれない。これまでの研究でザトウクジラのソングに含まれるラチェット音はザトウクジラの浮上に関連があると考えられている (Winn and Winn 1978; Tyack 1981; Chu and Harcourt 1986; Tyack 2000)。本研究でも必ずしも全ての場合ではないが、ラチェット音が含まれる最後のテーマ型、あるいはその直後、すなわち次のソングにおける1番目のテーマ型で、ザトウクジラの浮上がしばしば確認された。さらにそれらのテーマ型で音圧の急激な低下がみられた (Figure 2-1参照)。音の減衰は様々な要因によって影響を受け、音源の水深もその一つである。音源が十分深い時周波数の低い音は高い音よりも遠くまで音が伝わるが、音源が浅いと低い周波数帯域は伝わりにくくなる。これはある音の周波数が十分に伝達されるために必要とされる音源の深度はその波長の約1/4より深くなければならないからである (Chu 1988)。例えば、水中における400Hzの音の波長はおよそ4mであることからザトウクジラが水深1mでソングを発した場合、400Hz以下の周波数はほとんど伝達されないことを意味する。この様な浮上に伴う音圧の低下はソングを発している個体にとって避けることの出来ない物理的特性である。ただし、ユ

ユニット群H₁およびA₂の音響特性は両者ともピーク周波数は低いものの、時には4,000Hz付近までの音響エネルギーの拡散がみられるため、クジラの浮上に伴い低周波数帯域のエネルギーは減衰するが、高い周波数帯域は残される。したがって、ザトウクジラの浮上の様に音源が徐々に浅くなる場合、それらのユニット群は他のユニット群に比べて音をより遠くまで伝達するのに適した特徴を備えていると言える。さらに、1番目のテーマ型と最後のテーマ型が構造的に明瞭な違いがあることは興味深い。ザトウクジラは潜水と浮上を異なるテーマ型を用いることから、それぞれを区別している可能性が示唆される。以上のことから、ザトウクジラのソング構造は浮上および潜水というかれらの行動に影響を受けているのかもしれない。

複合音（ユニット型Hj）は2つの異なるユニット型が結合した音であり、8年間で1992年の6番目のテーマ型にしかみられなかった。複合音を構成するそれぞれの2つのユニット型HおよびJは、複合音がみられたテーマ型に含まれていた（Figure 3-2）。この様に希ではあるが、ザトウクジラは異なる2つのユニット型を結合し、即興的に新しいユニット型を作る能力がある可能性が示唆された。

ザトウクジラの発声音源がどこであるか分かっていないが、それらの複合音は高調波音関係のない2つの異なるユニット型が時間的に重なりあっていることから、2つの発声音源を持っているのかもしれない。ホッキョククジラでも同様の現象が観察され、2音源説の可能性が示唆されている（Clark 1990）。

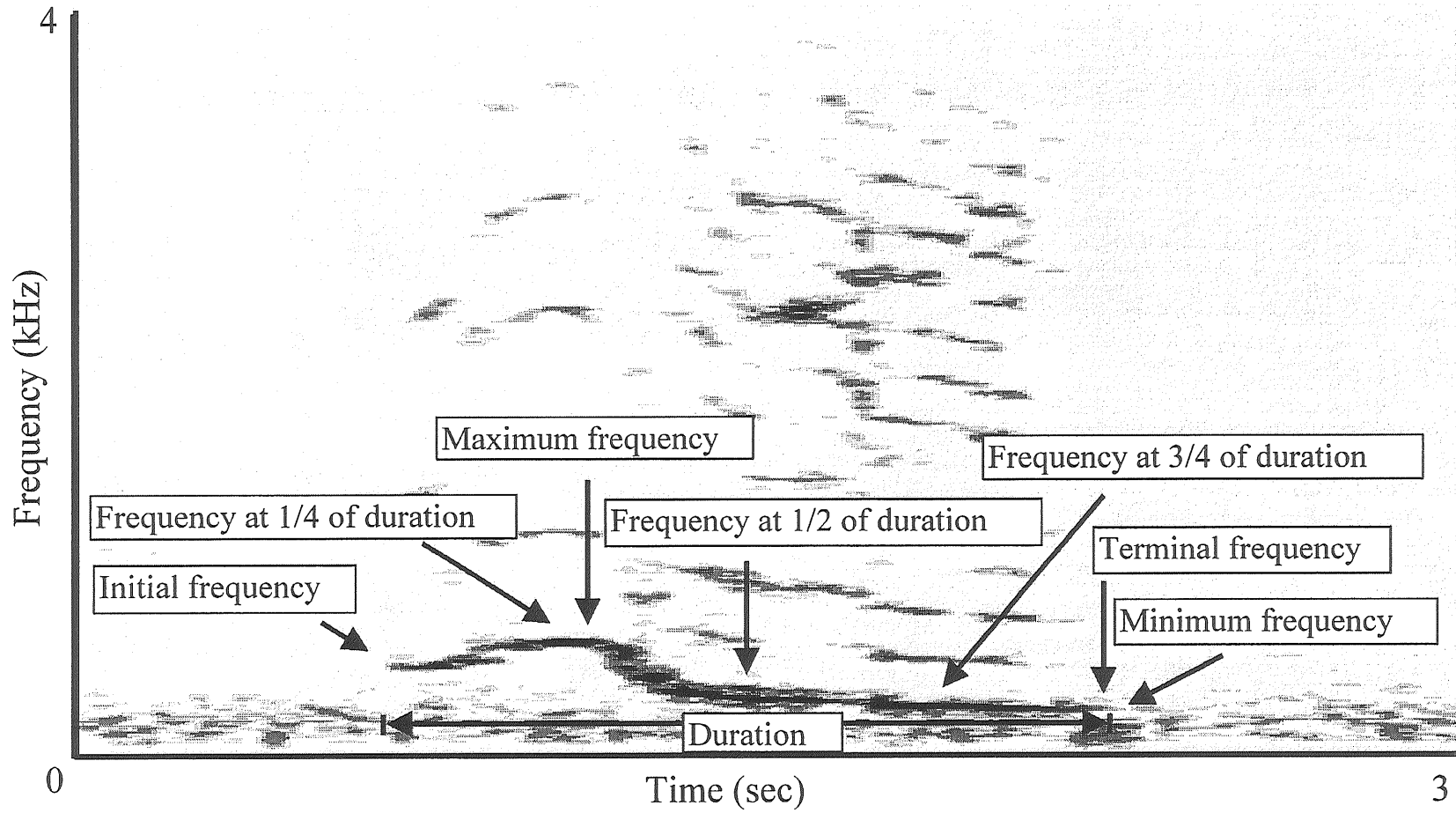


Figure 3-1. Examples of eight acoustic variables measured for harmonic sound units.

Harmonic sound

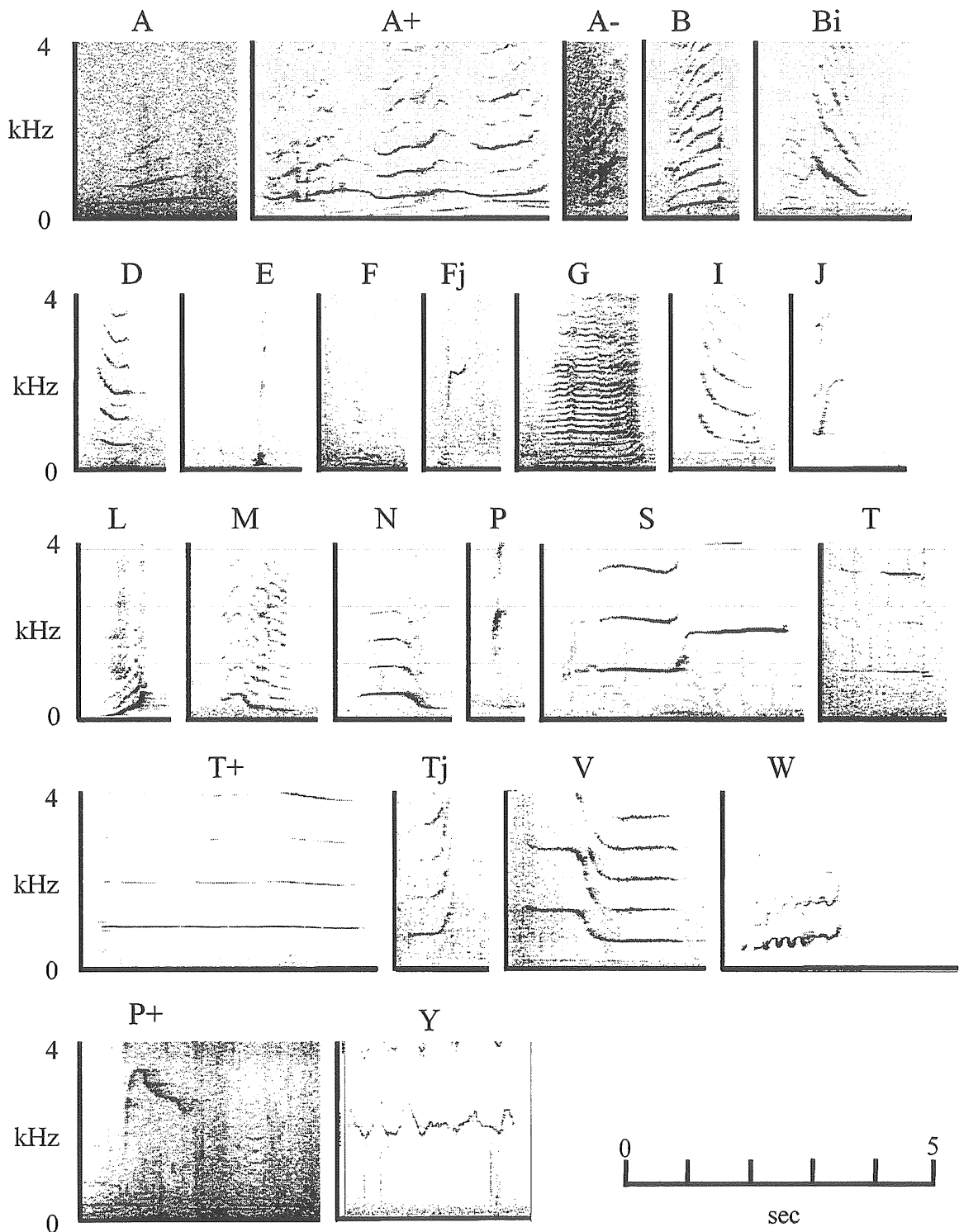
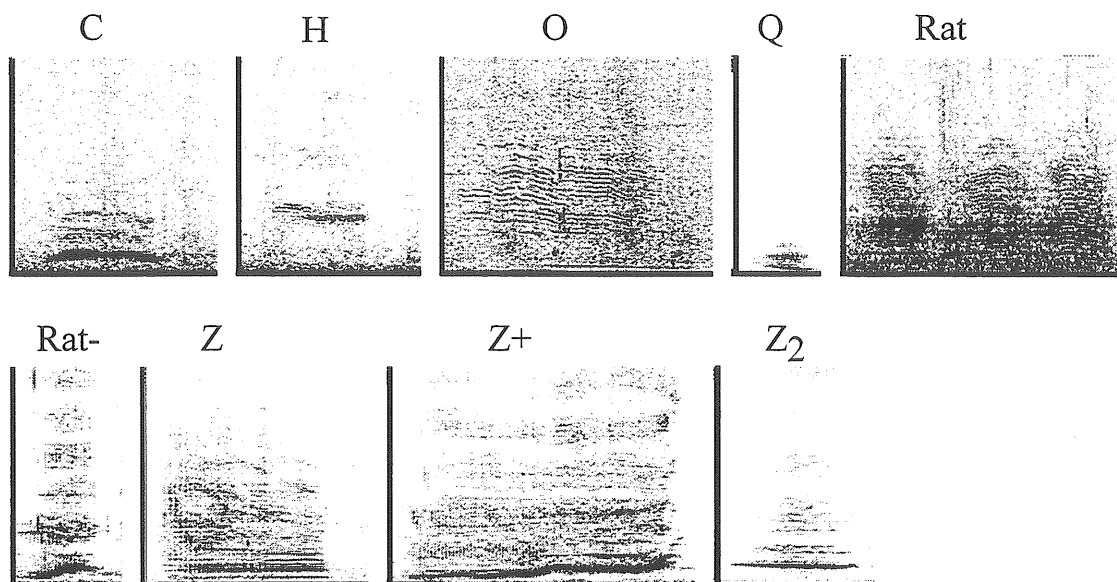
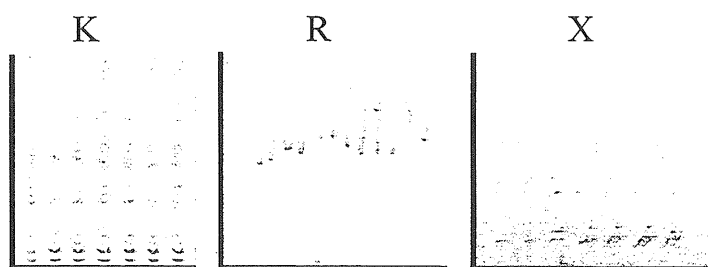


Figure 3-2. Sound spectrograms of each unit type in three categories. Alphabetic letters indicate unit types.

Amplitude modulated sound



Impulsive sound



Complex sound

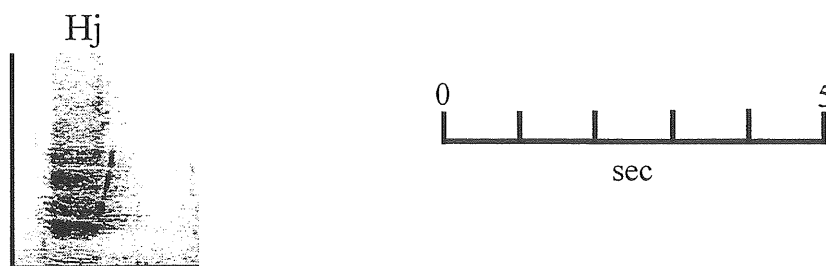


Figure 3-2. Continued.

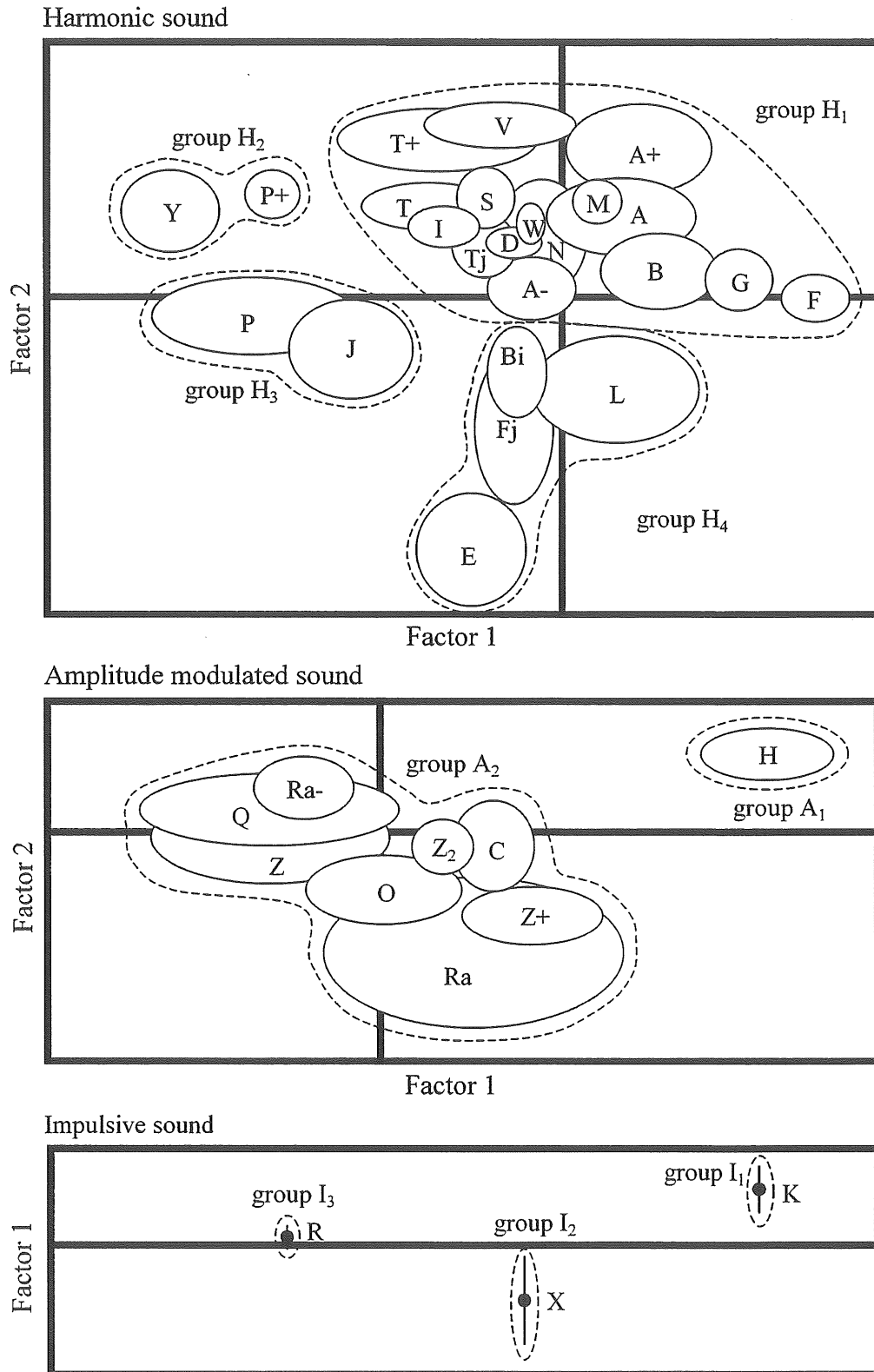


Figure 3-3. Occurrence pattern of unit types based on PCA for: (a) harmonic sound, (b) amplitude modulated sound, and (c) impulsive sound. Alphabetic letters denote coded unit types, solid circles denote ± 1 SD around average in each factor of each unit type. Broken lines denote the borders between unit groups.

Table 3-1. Details of full songs used for analysis.

Year	Date	Song duration (min:sec)	Recording location (N26°, E127°)
1991	March 5	9:20	unknown
	March 7	7:20	unknown
	March 13	9:01	14.68, 12.71
1992	March 2	14:35	06.15, 06.97
	March 10	12:43	17.18, 14.66
	March 12	12:37	18.08, 14.95
1993	March 5	9:24	19.04, 06.36
	March 27	14:28	14.95, 15.70
1994	March 4	9:52	17.05, 14.98
	March 5	9:49	21.87, 03.66
	March 9	13:18	06.56, 18.63
1995	March 2	9:03	16.61, 23.76
	March 7	6:09	18.72, 12.60
	March 8	10:37	06.03, 17.14
1996	March 6	13:56	06.26, 19.36
	March 28	7:36	11.09, 13.67
1997	March 9	18:11	20.24, 02.95
	March 11	7:34	unknown
	March 28	11:39	16.13, 17.25
1998	March 8	11:17	21.79 -1.05
	March 30	9:14	45.51 36.95

Table 3-2. Mean and SD of acoustic characteristics of each unit type.

Unit type	n	Duration		Min. Freq.		Max. Freq.		Peak Freq.		Ini. Freq.		Ter. Freq.		Freq. at 1/4		Freq. at 2/4		Freq. at 3/4	
		mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.	mean	s.d.
Harmonic																			
A	479	1.8	0.7	316	107	465	172	381	129	351	137	425	170	383	141	388	138	393	135
A-	49	0.8	0.4	388	104	699	186	566	220	393	101	684	189	484	110	554	123	660	194
A+	24	5.5	2.5	305	92	476	203	382	159	296	95	435	204	392	152	408	149	405	165
B	426	1.2	0.4	220	69	418	144	353	191	227	80	408	152	266	78	308	91	345	117
Bi	35	0.8	0.3	226	47	1397	392	643	259	233	51	666	173	311	171	1174	351	866	181
D	45	0.7	0.2	514	45	638	104	565	75	618	120	558	95	580	71	564	65	564	61
E	106	0.5	0.1	136	36	3171	691	388	414	136	36	3171	691	282	199	1020	628	2201	424
F	146	0.8	0.2	101	32	164	45	137	25	101	32	164	45	135	24	130	22	122	27
Fj	34	1.2	0.5	122	61	1574	327	842	586	122	61	1475	293	276	294	1379	351	1379	322
G	179	1.7	0.8	138	22	321	64	199	115	138	22	321	64	154	30	197	42	249	59
I	25	0.7	0.2	541	40	1202	298	699	169	1202	298	592	76	955	198	751	149	637	94
J	107	0.8	0.3	661	245	2600	578	870	471	661	245	2600	578	867	301	1262	480	1640	607
L	738	0.6	0.3	166	95	828	258	340	216	181	120	826	258	259	133	386	170	544	202
M	163	1.3	0.4	244	40	682	131	381	231	558	99	244	40	612	140	402	74	324	39
N	125	1.4	0.5	317	71	753	157	570	141	432	143	527	257	552	151	647	166	611	201
P	309	0.3	0.1	1415	722	2275	781	1769	874	1430	738	2273	780	1579	745	1731	733	1911	743
P+	4	1.1	0.4	1482	124	1783	134	1611	231	1697	43	1600	217	1633	147	1592	178	1554	163
S	84	3.2	0.4	499	65	1030	142	651	164	553	184	944	280	575	59	783	132	940	170
T	43	1.2	0.3	852	267	938	271	843	280	871	278	935	274	899	260	882	257	899	264
T+	5	3.3	1.2	852	338	998	415	877	342	975	402	913	340	930	368	925	387	881	351
Tj	110	1.0	0.3	567	106	913	240	612	154	630	128	897	257	625	99	621	89	664	108
V	33	3.2	0.8	497	237	1235	247	523	278	1048	224	509	231	1157	255	644	210	522	248
W	24	1.9	0.4	422	33	781	90	548	35	422	33	781	90	511	39	537	41	575	45
Y	50	1.1	0.8	2090	453	2906	640	2409	625	2293	555	2769	682	2341	445	2307	481	2463	448

Table 3-3. Factor loadings for the acoustic variables, their eigenvalues and their percent variables explained for three categories.

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9
Harmonic sound									
Duration	0.37	0.67	0.64	0.01	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00
Minimum frequency	-0.88	0.39	-0.15	-0.10	0.17	0.13	0.00	-0.02	-0.06
Maximum frequency	-0.87	-0.36	0.23	-0.10	-0.03	-0.18	-0.07	-0.03	-0.05
Peak frequency	-0.88	0.20	-0.08	0.40	0.08	-0.08	-0.02	0.00	0.00
Initial frequency	-0.84	0.48	-0.15	-0.16	0.01	-0.05	-0.11	0.00	0.06
frequency at 1/4	-0.90	0.36	-0.11	-0.08	-0.11	-0.10	0.15	0.05	0.00
frequency at 2/4	-0.95	-0.02	0.11	0.07	-0.21	0.14	0.00	-0.10	0.01
frequency at 3/4	-0.92	-0.29	0.20	0.01	-0.04	0.12	-0.05	0.14	0.00
Terminal frequency	-0.82	-0.48	0.21	-0.05	0.19	0.00	0.08	-0.04	0.05
Eigenvalues	6.4	1.4	0.6	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0
% variance explained	71.0	16.1	6.9	2.5	1.4	1.1	0.5	0.4	0.1
Amplitude modulated sound									
Duration	0.31	-0.93	0.15	0.10					
Minimum frequency	0.84	0.35	0.20	0.36					
Maximum frequency	0.87	-0.11	-0.48	0.00					
Peak frequency	0.89	0.09	0.23	-0.37					
Eigenvalues	2.4	1.0	0.4	0.3					
% variance explained	58.9	25.4	8.8	6.9					
Impulsive sound									
Duration	0.40	0.92	0.01	-0.01					
Minimum frequency	-0.98	0.11	-0.10	-0.11					
Maximum frequency	-0.97	0.17	-0.16	0.10					
Peak frequency	-0.96	0.10	0.27	0.02					
Eigenvalues	3.0	0.9	0.1	0.0					
% variance explained	74.4	22.3	2.8	0.6					

Table 3-4. Number and percentage of each unit group of humpback whale songs during eight years.

unit group	1991		1992		1993		1994		1995		1996		1997		1998		Total	
	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)
H ₁	187	(34.3)	304	(44.8)	106	(18.4)	341	(39.1)	157	(24.6)	222	(48.4)	488	(53.6)	155	(32.5)	1,960	(38.0)
H ₂	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	49	(5.6)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	5	(1.0)	54	(1.0)
H ₃	30	(5.5)	16	(2.4)	0	(0.0)	5	(0.6)	48	(7.5)	8	(1.7)	244	(26.8)	65	(13.6)	416	(8.0)
H ₄	189	(34.7)	165	(24.3)	84	(14.6)	202	(23.1)	108	(16.9)	16	(3.5)	83	(9.1)	66	(13.8)	878	(17.0)
A ₁	13	(2.3)	10	(1.5)	82	(14.2)	15	(1.7)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	120	(2.3)
A ₂	105	(19.3)	146	(21.5)	118	(20.5)	111	(12.7)	81	(12.7)	93	(20.3)	96	(10.5)	186	(39.0)	936	(18.1)
I ₁	21	(3.9)	0	(0.0)	71	(12.3)	47	(5.4)	10	(1.6)	3	(0.1)	0	(0.0)	0	(0.0)	152	(3.0)
I ₂	0	(0.0)	0	(0.0)	100	(17.3)	32	(3.6)	151	(23.7)	78	(17.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	361	(7.0)
I ₃	0	(0.0)	0	(0.0)	16	(2.8)	71	(8.1)	83	(13.0)	39	(8.5)	0	(0.0)	0	(0.0)	209	(4.0)
C ₁	0	(0.0)	38	(5.6)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	73	(1.4)
Total	545		679		577		873		638		459		911		477		5,159	

Table 3-5. Duration (sec) and percentage of each unit group of humpback whale songs during eight years.

unit group	1991 dur. (%)	1992 dur. (%)	1993 dur. (%)	1994 dur. (%)	1995 dur. (%)	1996 dur. (%)	1997 dur. (%)	1998 dur. (%)	Total dur. (%)
H ₁	283.3 (42.5)	501.9 (57.6)	145.1 (29.7)	457.8 (52.8)	288.1 (46.8)	353.6 (62.9)	814.5 (74.5)	156.9 (32.7)	3,001.2 (53.2)
H ₂	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	49.6 (5.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	7.8 (1.6)	57.4 (1.0)
H ₃	27.9 (4.2)	8.4 (1.0)	0.0 (0.0)	1.8 (0.2)	33.7 (5.5)	11.4 (2.0)	60.0 (5.5)	19.2 (4.0)	162.4 (2.9)
H ₄	133.9 (20.1)	66.4 (7.6)	58.0 (11.9)	129.4 (14.9)	75.4 (12.3)	7.2 (1.3)	59.9 (5.5)	50.0 (10.4)	552.2 (9.9)
A ₁	16.4 (2.5)	10.3 (1.2)	60.9 (12.5)	21.8 (2.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	109.4 (1.9)
A ₂	200.3 (30.1)	244.8 (28.1)	180.4 (37.0)	182.0 (21.0)	179.8 (29.2)	173.7 (30.9)	159.2 (14.6)	246.6 (51.3)	1,566.8 (27.8)
I ₁	4.6 (0.7)	0.0 (0.0)	12.7 (2.6)	9.6 (1.1)	3.0 (0.5)	0.9 (0.2)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	30.8 (0.5)
I ₂	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	28.3 (5.8)	6.4 (0.7)	27.0 (4.4)	11.9 (2.1)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	73.6 (1.3)
I ₃	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	2.4 (0.5)	7.9 (0.9)	8.3 (1.4)	3.9 (0.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	22.5 (0.4)
C ₁	0.0 (0.0)	39.5 (4.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	67.5 (1.2)
Total	666.4	871.3	487.8	866.3	615.3	562.6	1,093.6	480.5	5,643.8

Table 3-6. Occurrence of each unit group of different theme types during seven years.

Theme types	Harmonic								Amplitude modulated								Impulsive					Complex
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1991	1993	1994	1995	1996	1992
1st	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁														
2nd	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁		H ₁										I ₂	I ₂	I ₂	I ₂	
						H ₃	H ₃	H ₃														
	H ₄						H ₄	H ₄														
3rd	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	A ₂	A ₂	A ₂											
						H ₃	H ₃	H ₃														
	H ₄							H ₄														
4th	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁		H ₁	H ₁		A ₂	A ₂					I ₁	I ₁					
				H ₂				H ₂														
				H ₃	H ₃																	
		H ₄		H ₄	H ₄	H ₄		H ₄														
5th							H ₁	H ₁	A ₂	A ₂				A ₂	A ₂		I ₁	I ₁	I ₁			
					H ₃												I ₃	I ₃	I ₃			
	H ₄	H ₄	H ₄	H ₄	H ₄																	
6th		H ₁		H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	H ₁	A ₁	A ₁											C ₁	
	H ₃	H ₃							A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂							
			H ₄	H ₄	H ₄																	
7th				H ₁	H ₁	H ₁					A ₁	A ₁										
									A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂								
8th											A ₂	A ₂	A ₂	A ₂								

第4章 総合考察

本章ではソング構造の音響特性について、ソング構造の経時変化および海域間類似性、ソング構造の一般的特徴の点から総括する。さらに、依然として明らかにされていないソング機能についても考察する。

ソング構造の経時変化および海域間類似性

これまでの研究では、ソング変化は主に繁殖期間中に起こり、それ以外の期間ではほとんど起こらないと報告されている（例えば、Guinee *et al.* 1983; Payne *et al.* 1983）。しかしながら、本研究では繁殖期間以外、すなわち、摂餌期間および回遊途中でも繁殖期間と同程度、ソングが変化することが示唆された。Figure 4-1に、沖縄および小笠原海域のソングにおける経時変化と海域間類似性の変動モデルを示す。

ほとんどの資料において、フレーズ型およびユニット型の類似性指数は海域内の方が海域間よりも有意に高かったことから、ソングは繁殖期間中に各海域で独自に変化すると考えられる（第1章参照）。このことは、ソング伝達距離（30-40km）が海域間距離（1600km）よりも遥かに短いこと、および同一個体が同一繁殖期間中に2つ以上の異なる繁殖海域へ移動することは非常に少ないこと（Darling and Mori 1993; 森 1994; Yamaguchi *et al.* 1995; 内田 1996; Calambokidis *et al.* 1997）によって裏付けられる。したがって、繁殖期間中はソングの変化量は増加し、海域間類似性は低下すると考えられる。

繁殖海域から摂餌海域への回遊途中および摂餌期間中盤において、ソングはほとんど聞かれないため、この期間中ではソング変化が起こらないと考えられる。そのため、この期間はソングの変化量も海域間類似性も変動しないと思われる。

摂餌期間終盤あるいは摂餌海域から繁殖海域への回遊途中になると、ソングが頻繁に聞かれる様になる (Mattila *et al.* 1987; McSweeney *et al.* 1989)。上述した様に、沖縄と小笠原海域のソングは繁殖期間中に各海域で独自に変化するにも関わらず、毎年のソング構造は非常に類似していた。それ故、各海域のザトウクジラが毎年この期間に音響的に交流し合ってソングの類似性が高まっている可能性が高いと考えられる。このことは、これまでの写真による個体識別の成果 (Baker *et al.* 1986; Calambokidis *et al.* 1997) や商業捕鯨の記録 (Nishiwaki 1966; Ohsumi and Masaki 1975) によっても支持される。

一方、ソング類似性の要因として、同一個体が異なる年に異なる繁殖海域へ回遊することも考えられるが、本研究では沖縄海域のソングはハワイやメキシコのソングとも類似性が高いことが示された。これまで沖縄および小笠原海域で確認された個体がハワイあるいはメキシコで確認された例はわずか1例であることから、このような要因は極めて考えにくい。そのため、この期間ではソング変化量および海域間類似性は共に増加するだろう。

サウンドチャンネルと呼ばれる音エネルギーの減衰がほとんど起こらない経路が海洋内に存在することが知られている。サウンドチャンネルの水深は温度に依存し、ハワイ諸島周辺海域の様な低緯度海域の暖かい海域では1500km以深に形成されるが、高緯度になるにつれそ

の水深が上昇し，北極海では海面付近にそれが形成される（Payne 1997）．ザトウクジラの利用する摂餌海域ではどの位の深さにサウンドチャンネルが存在するのか知られていないが，仮にザトウクジラの潜水可能な深度であれば，遠く離れた摂餌海域のザトウクジラ同士でソングの交信が行われている可能性が考えられる．

北太平洋内の異なる繁殖海域におけるソング類似性評価は，Cerchio (1993)のハワイ・メキシコ海域で得られたソングのサウンドスペクトログラムを定性的に比較しただけであり，ハワイ・メキシコのソングが年内あるいは海域内でどの程度変異を持つのかは明らかではない．今後は，北太平洋の繁殖海域におけるソング構造の経時変化および海域間類似性を公正に評価するため，これらの海域のソング資料に基づく定量的方法による検討が必要であると思われる．

ソング構造における一般的特徴

これまでに他海域で行われた研究のソングと本研究のソングに構造的な共通する特徴がみられた．すなわち，ソングは4~9種類のテーマ型から構成され，それらはほとんど同じ順番で発せられた．ユニット型の周波数および持続時間の範囲も海域間で大きな差異はみられなかった．これらはどの海域のソングでもみられることから，ザトウクジラのソング構造における一般的特徴であると考えられる．

さらに，8年間の比較的長い調査期間を通して，ソング構造に共通する音響特性がみられた．すなわち，ソングには音響的に単純なものから複雑なものまで多様なユニット型が含まれていたが，どのテーマ型にも音エネルギーが減衰しにくい特徴を持つユニット型がみられた．このことから，ソングは広いエリア内に分散しているクジラに効果的

に伝達されることが推察された。また、1番目と最後のテーマ型は持続時間が短くその変動も小さく、さらにこれらのテーマ型に含まれるユニット群の種類もほとんど変化しなかったのに対し、他のテーマ型は持続時間もユニット群の種類も年によって一貫性がみられず変化性に富んでいた。なぜこのような構造がどの年のソングでも共通してみられるかは本研究では明らかにすることが出来なかったが、1番目と最後のテーマ型でザトウクジラの浮上あるいは潜水がみられることから、これら2つのテーマ型とザトウクジラの行動に何らかの関係があるのかもしれない。Dawbin and Eyre(1991)は、オーストラリア沖で録音されたソングについて、ソングの開始部と終了部では長年ほとんど変化しなかったのに対し、ソングの中央部では変化性に富んでいたことを報告している。したがって、このような構造は沖縄海域特有ではなく、ザトウクジラのソングに共通する特徴であるのかもしれない。

ソングの機能

ザトウクジラのソングの機能は依然として推測の域を越えておらず諸説があるが (Payne and McVay 1971; Winn and Winn 1978; Tyack 1981, 1983; Mobley *et al.* 1988; Helweg *et al.* 1992; Darling and Berube 2001), 雌誘引機能が広く考えられていた (Payne and McVay 1971; Winn and Winn 1978; Tyack 1981)。しかしながら、これまでの行動観察および音声再生実験の結果は、雌誘引を支持しない。音声再生実験から、ソング再生スピーカーに引き付けられたメスは観察されたことはない (Tyack 1981, 1983; Mobley *et al.* 1988, Helweg *et al.* 1992)。これらの実験において、ソングを発していない雄はスピーカーから遠ざかることが観察されたことから、これらの研究者

はソングには雄間の相互作用を調停する機能がある，あるいは単に空間を維持する機能があると推察している．さらに，Darling and Berube (2001)はソングを発している個体と他の個体との相互作用の観察において，平穏なものから激しいものまで様々なレベルがみられたことから，ソングが雄間の順位制を確立させる機能を持つと推察した．

本研究では，ソング持続時間はソングセッション間で有意に異なることが示された．ソング持続時間は潜水時間とほとんど同等と考えられるため，ソング持続時間の長短はシンガーの身体的特徴，すなわち体の大きさ，スタミナなどを反映している可能性が考えられる．ソングを聴いている雄はその持続時間からシンガーの身体的特徴を評価しているのかもしれない．

一方，これまで観察および音声再生実験の結果から，雌がソングあるいはシンガーに誘引されたという報告は為されていないが，このことは必ずしもソングに雌誘引の機能がないことを意味するわけではない．これまでに行われたソング再生実験では (Tyack, 1981, 1983; Mobley *et al.* 1988, Helweg *et al.* 1992) ，再生に用いられたソング持続時間は不明である．雌がソング持続時間で雄の身体的特徴を評価するのであれば，当然，その長短で雌の反応にも差異がみられることが予想される．雌が持続時間の長いソングを選択する傾向がある場合，持続時間の短いソングを再生しても雌は誘引されないだろう．さらに，雌がソングの再生に即座に反応するか不明である．もし雌がソング持続時間で雄を評価するのなら，反応するまでに少なくとも1つのフルソングは聴かなければならないだろう．したがって，ソングが雌を誘引するか否かを決定するには時機尚早であり，今後はより系統だった実験あるいは観察が必要である．

ザトウクジラの交尾も依然として観察されていないため、個体の繁殖成功度に関する知見は皆無である。しかしながら、近年の遺伝学的研究の発展に伴い、ザトウクジラのDNAを用いた研究も着手され始めた。今後、水中行動の詳細な観察あるいは遺伝学的研究によって、個体の繁殖成功度とソングの関連などを明らかにする必要があると思われる。

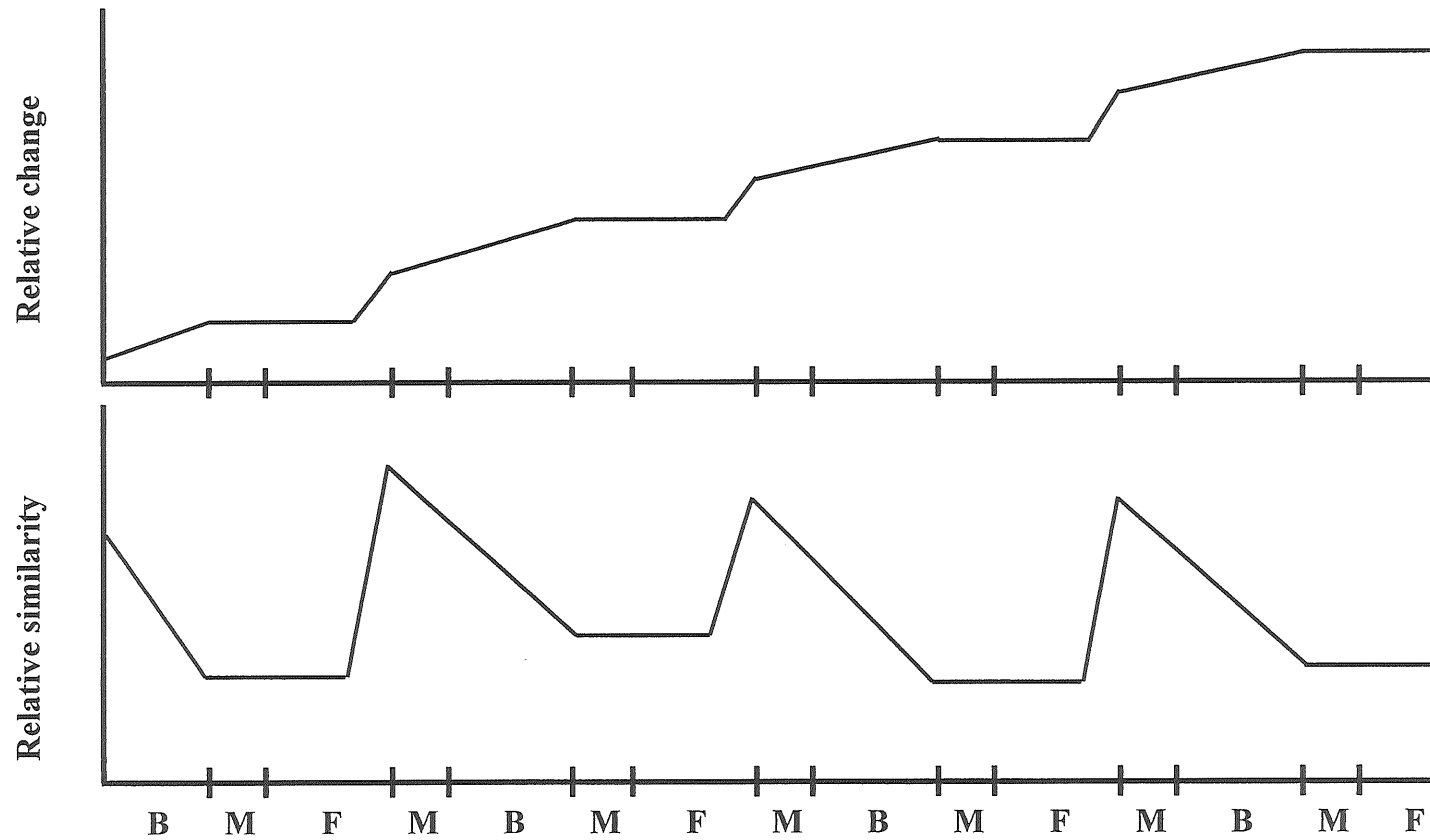


Figure 4-1. Model for song change with time (upper) and song similarity between regions (lower).
B: Breeding period, M: Migration, F: Feeding period

謝辞

本研究を行なうにあたり，終始御指導および御校閲お賜った長崎大学水産学部漁業科学研究室の竹村暘教授，小井土隆講師に謹んで深謝する．本学部付属海洋資源教育研究センター石松惇教授，資源生物学研究室夏苺豊教授および水産増殖学研究室萩原篤志教授には原稿をご校閲していただき深く感謝する．

沖縄記念公園水族館の内田詮三館長，同水族館の東直人氏，調査船「幸福丸」船長平良幸信氏には多大な御協力を賜った．ここに厚くお礼申し上げる．また，小笠原ホエールウォッチング協会の佐藤 文彦氏および小笠原海洋センターの山口真奈美氏は快くデータをご提供下さり，心より感謝する．

また，本研究にご協力下さった大学院生，学部生および研究生諸氏に深く感謝する．さらに，三菱重工業株式会社長崎研究所振動研究室の高木 茂には，音響解析および統計解析について有意義な助言をいただいた．心より感謝の意を表す．

最後に，終始励まし，精神的および経済的に支援して下さった父 整志氏，母 喜代氏および祖母 晴恵氏に心より感謝する．

要約

- 1) 本研究は，沖縄海域へ来遊したザトウクジラのソングの音響特性を明らかにすることを目的とした．
- 2) 1991～1998年に沖縄の慶良間列島周辺海域で録音したソングを資料として用いた．また，1992～1995年に小笠原海洋センターが録音したソングも比較のため用いた．
- 3) 沖縄および小笠原海域のソングにおいて，ソングの類似性は年間より年内の方が有意に高く年が離れるほど低下したことから，ソングは時間と共に変化することが示された．隣接した年のソング類似性に変動がみられ，ソング変化の大きさは年によって異なることが示唆された．
- 4) 同年に録音された沖縄海域と小笠原海域のソングに非常に高い類似性がみられ海域特有のテーマ型はみられなかった．このことから両海域へ来遊するクジラは1年のどこかで音響的交流を行なっていることが示唆され，個体識別の研究から得られた成果を支持した．
- 5) 各年のソングにおいて，最後のテーマ型あるいはその後のテーマ型で急激な音圧低下が起こり，このときザトウクジラの浮上がしばしば観察されたことから，ソング持続時間はザトウクジラの潜水時間とほぼ等しいと考えられた．

- 6) ソング持続時間は，年および海域間では有意な差がみられなかったが，ソングセッション間，すなわち個体間では統計的に有意な差がみられた．一方，異なる日に録音された同一個体のソングにおいて，持続時間は約22～33%の変動がみられた．これらのことから，同一個体のソングでも，ザトウクジラの運動状態や環境状況などによってソング持続時間は変動することが推察された．
- 7) 1991～1998年の沖縄海域のソングから，37種類のユニット型を識別し，それらは音調曲線から高調波音，広帯域音，インパルス音および複合音の4つのカテゴリーに大別された．
- 8) カテゴリー毎に主成分分析を行なった結果，計10種類のユニット群に分類され，同一ユニット群に属すユニット型の間には明瞭な境界がみられなかった．
- 9) 8年間を通して出現したユニット群は H_1, H_4 および A_2 の3種類だけであり，ほとんど全てのテーマ型はこれらの3種類のユニット群のうちの少なくとも1つを含んでいた．これら3種類のユニット群の音響特性は他のユニット群に比べ音の減衰が少ないことから，ソングの大部分は広いエリア内のクジラに効果的に伝達されると推察される．
- 10) ユニット群の種類数はどの年も1番目と最後のテーマ型では1～2個と安定していたが，他のテーマ型では1～6個と変化性に富んでいた．

参考文献

- Baker, C. S. and Herman, L. M. 1981. Migration and local movement of humpback whales through Hawaiian water. *Can. J. Zool.* 59: 460-469.
- Baker, C. S., Herman, L. M., Perry, A., Lowton, W. S., Straley, J. M. and Straley, J. H. 1985. Population characteristics and migration of summer and late season humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in southern Alaska. *Mar. Mamm. Sci.* 1: 304-323
- Baker, C. S., Herman, L. M., Perry, A., Lowton, W. S., Straley, J. M., Wolman, A. A. A., Kaufman, G. D., Winn, H. E., Hall, J. D., Reinke, J. M. and Otsman, J. 1986. Migratory movement and population structure of Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central and eastern North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31: 105-119.
- Baker, C. S., Gilbert, D. A., Weinrich, M. T., Lambertsen, R., Calambokidis, J., McArdle, B., Chamber, G. K. and O'Brien, S. J. 1993. Population characteristics of DNA fingerprints in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J. Hered.* 84: 281-290.
- Baker, C. S., Medrano, G. L., Calambokidis, J., Perry, A., Pichler, F., Rosembaum, H., Straley, J. M., Urban, R. J., Yamaguchi, M. and von Zaegasar, O. 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Mol. Ecol.* 7: 695-707.
- Baraff, L., Clapham, P. J., Mattila, D. K. and Bowman, R. 1991. Feeding behavior of a humpback whale in low-latitude waters. *Mar. Mamm. Sci.* 7: 197-202.
- Brown, M. R., Corkron, P. J., Hale, P. T., Schultz, K. W., and Bryden, M. M. 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 259: 229-234.
- Calambokidis, J., Steiger, G. H., Straley, J. M., Quinn II. T. J., Herman, L. M., Cerchio, S., Salden, D. L., Yamaguchi, M., Sato, F., Urban, J., Jacobsen, J., Ziegesar, O. V., Balbomb, K. C., Gabriele, C. M., Dahlheim,

- E., Higashi, N., Uchida, S., Ford, J., Miyamura, Y., Guevara, P. L. Mizoroch, S. A., Schlender, L. and Rasmussen, K. 1997. Abundance and population structure of humpback whales in the North Pacific Basin. Casacadia Research Collective. 72pp.
- Cato, D. H. 1984. Recording humpback whale sounds of Stradbroke Island. 285-290. In *Focus on Stradbroke*, eds. Coleman, R. J. Covacevich, J. and Davie, P.
- Cato, D. H. 1991. Songs of humpback whales: the Australian perspective. *Memoirs of the Queensland Museum* 30: 277-290.
- Catchpole, C. K. 1981. 鳥のボーカルコミュニケーション。(浦本昌紀, 大庭照代訳) 朝倉書店. 東京. 100pp.
- Cerchio, S. 1993. Geographic variation and cultural evolution in songs of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the eastern north Pacific. San Jose State University. 72pp.
- Chu, K.C. 1988. Dive times and ventilation patterns of singing humpback whales *Megaptera novaeangliae*. *Can J. Zool.* 66:1322-1327.
- Chu, K. and Hartcourt, P. 1986. Behavioral correlation with aberrant patterns in humpback whale songs. *Behav. Ecol. Sciobiol.* 19: 309-312
- Clapham, P. J., Baraff, L. S., Carlson, C. A., Christian, M. A., Mattila, D. K., Mayo, C. A., Murphy, M. A., and Pittman, S. 1993. Seasonal occurrence of annual return of humpback whales in the southern Gulf of Maine. *Can. J. Zool.* 71: 440-443.
- Clark, C. W. 1982. The acoustic repertoire of the southern right whale, A quantitative analysis. *Anim. Behav.* 30: 1060-1071.
- Clark, C.W. 1990. Acoustic behavior of mysticete whales. In *Sensory abilities of cetaceans*, eds. Thomas, J. and Kastelein, K. New York. Plenum Press.
- Clark, C. W. and Johnson, J. H. 1984. The sounds of the bowhead whale (*Balaene mysticetus*) during the spring migrations of 1979 and 1980. *Can. J. Zool.* 62: 1436-1441.
- Darling, J. D. and Jurasz, C. M. 1983. Migratory destinations of north

- pacific Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). 359 - 368. In *Communication and behavior of whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder. 643pp.
- Darling, J. D. and McSweeney, D. J. 1985. Observations on the migrations of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Can. J. Zool.* 63: 308 - 314.
- Darling, J. D. 1991. Humpback whales in Japanese waters : Ogasawara and Okinawa fluke identification catalogue 1987-1990. World wide fund for Nature Japan. Tokyo. 56pp.
- Darling, J. D. and Mori, K. 1993. Recent observations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. *Can. J. Zool.* 71: 325 - 333.
- Darling, J. D., Calambokidis, J., Balcomb, K. C., Bloedel, P., Flynn, K., Mochizuki, A., Mori, K., Sato, F., Suganuma, H. and Yamaguchi, M. 1996. Movement of humpback whale *Megaptera novaeangliae* from Japan to British Colombia and return. *Mar. Mam. Sci.* 12: 281-287.
- Darling, J. D. and Berube, M. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. *Mar. Mam. Sci.* 17: 570-584.
- Dawbin, W. H. and Eyre, E. J. 1991. Humpback whale songs along the coast of Western Australia and some comparison with east coast songs. *Memoirs of the Queensland Museum* 30: 249-254.
- Edds, P. L. 1997. Acoustic communication signals of Mysticete whales. *Bioacoustics* 8: 47-60.
- Frumhoff, P. 1983. Aberrant songs of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) : Clues to the structure of humpback songs. 81-128. In *Communication and Behavior of Whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder, Colo. 643pp.
- Gaskin, D. E. 1982. The ecology of whales and dolphins. Heinemann. 459pp.
- Geraci, J. R., Anderson, D. M., Timperi, R. J., St. Aubin, D. J., Early, G. A., Prescott, J. H. and Mayo, C. A. 1989. Humpback whales (*Megaptera*

- novaeangliae*) fatally poisoned by dinoflagellate toxins. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46 :1895-1898.
- Glockner, D. A. 1983. Determining the sex of Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their natural environment. 447 - 464. In *Communication and behavior of whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder. Colo. 643pp.
- Guan, S., Takemura, A and T, Koido. 1999. An introduction to the structure of humpback whale, *Megaptera novaeangliae* song off Ryukyu Islands, 1991/1992. *Aquatic Mammals* 25: 35-42.
- Guinee, L. N., Chu, K. and Dorsey, E. M. 1983. Change over time in the songs of known individuals humpback whales *Megapteranovaeangliae*. 59-80. In *Communication and behavior of whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder. Colo. 643pp.
- Helweg, D. A., Herman, L. M., Yamamoto, S. and Forestell, P. H. 1990. Comparison of songs of Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) recorded in Japan, Hawaii and Mexico during the winter of 1989. *Sci. Rep. Cetacean Res.* 1: 1 - 20.
- Helweg, D. A., Frankel, A. S., Mobley, J. R. Jr. and Herman, L. M. 1992. Humpback whale song: Our current understanding. 459- 483. In *Marine Mammal Sensory System*, eds. Thomas, J. *et al.* Plenum Press, New York. 773pp.
- Helweg, D. A., Cato, D. H., Jenkins, P. F., Garrigue, C. and McCauley, R. D. 1998. Geographic variation in South Pacific humpback whale songs. *Behaviour.* 135: 1-27.
- Herman, L. M. and Antinaja, R. C. 1977. Humpback whale in the Hawaiian breeding water: Population and characteristics. *Sci. Rep. Inst.* 29: 55 - 85.
- Johnson, J. H., and Wolman, A.A. 1985. The humpback whale. *Mar. Fish. Rev.* 46: 30-37.
- Maeda, H., Higashi, N., Uchida, S., Sato, F., Yamaguchi, M., Koido, T. and Takemura, A. 2000a. Songs of Humpback whales *Megaptera*

- novaeangliae* in the Ryukyu and Bonin Regions. *Mammal Study* 25: 59-73.
- Maeda, H., Koido, K. and Takemura, A. 2000b. Principal component analysis of song units produced by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Ryukyu region of Japan. *Aquatic Mammals*.26: 202-211.
- Maeda, H., Koido, K. and Takemura, A. 2001. Variation in duration of humpback whale songs and themes. *Aquatic Mammals*.27. (in press).
- Martin, A. 1991. クジラ・イルカ大図鑑. (粕谷俊雄監訳) 平凡社. 東京. 208pp.
- Mattila, D. K., L. N. Guinee and C. A. Mayo. 1987. Humpback whale songs on a north Atlantic feeding ground. *J. Mammalogy* 68: 880 - 883.
- Martindale, S. 1980a. On the multivariate analysis of avian vocalizations. *J. theor. Biol.* 83: 107-110.
- Martindale, S. 1980b. A numerical approach to the analysis of solitary vireo songs. *Condor*, 82: 199-211.
- McSweeney, D. J., Chu, K. C., Dolphin, W. F. and Guinee, L. N. 1989. North Pacific humpback whale songs: A comparison of southeast Alaskan feeding ground songs with Hawaiian wintering ground songs. *Mar. Mamm. Sci.* 5: 139 - 148.
- Mednis, A. 1991. An acoustic analysis of the 1988 songs of the humpback whale *Megaptera novaeangliae* off eastern Australia. *Memoirs of the Queensland Museum* 30: 323-332.
- Miller, P. J. O., Nicoletta, B., Amy, S., and Tyack, P. 2000. Whale songs lengthen in response to sonar. *Nature* 405: 903.
- Mobley, J. R., Herman, L. M., and Frankel, A. S. 1988. Responses of wintering humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to playback recordings of winter and summer vocalizations of synthetic sound. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 211-223.
- 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. 博士論文. 東海大学. 129pp.

- Nemoto, T. 1978. Humpback whales observed within the continental shelf waters of the eastern Bering Sea. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 30: 245-247.
- Nishiwaki, M. 1966. Distribution and migration of the larger cetaceans in the North Pacific as shown by Japanese whaling results. 171-191. In *Whales, dolphins and porpoises*, eds. Norris, K. S. University of California Press, Berkeley.
- Ohsumi, S. and Masaki, Y. 1975. Japanese whale marking in the North Pacific, 1963 - 1972. *Bull. Far seas Fish. Res. Lab. (Shimizu)*, 12: 171-219.
- Payne, R. and McVay, S. 1971. Songs of Humpback whales. *Science*. 173: 585-597.
- Payne, R. and Guinee, L. N. 1983. Humpback whales *Megaptera novaeangliae* songs as an indicator of 'stock'. 333-358. In *Communication and behavior of whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder, Colo. 643pp.
- Payne, K., Tyack, P. and Payne, R. 1983. Progressive changes in the songs of Humpback whales *Megaptera novaeangliae* : A detailed analysis of two seasons in Hawaii. 9-57. In *Communication and behavior of whales*, eds. Payne, R. Westview Press, Boulder, Colo. 643pp.
- Payne, K. and Payne, R. 1985. Large scale changes over 19 years in songs of Humpback whales in Bermuda. *Z. Tierpsychol.* 68: 89 - 114.
- Payne, P. M., Nicolas, J.R., O'Brien, L., and Powers, K.D. 1986. Distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, on George bank and in the Gulf of Maine in relation to densities of the sand eel, *Ammodytes americanus*. *Fish. Bull.* 84: 271-277.
- Payne, R. 1997. 宮本貞雄, 松平頼暁訳. クジラたち達の唄. 青土社. 東京. 434pp.
- Rice, D.W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: distribution, exploitation and numbers. 29-44. In *Report on a workshop on problems related to humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaii*, eds.

- Noriss, K. S. and Reaves, R. R. Rep.MMC-77/03 to U. S. Marine Mammal Commission, Washington D.C.
- Siegel, S. 1983. ノンパラメトリック統計学. 藤本 熙監訳. マグロウヒルブック. 東京. 344pp.
- Sneath, P. H. A and Sokal, R.R. 1973. Numerical Taxonomy. Freeman, W. H.and Co., San Francisco.
- Sparling, D. W. and Williams, J. D. 1978. Multivariate analysis of avian vocalizations. J. Theor. Biol. 74: 83-107.
- Stone, G. S., Florez-Gonzalez, I., and Katona, S. 1990. Whale migration record. Nature 346: 705.
- Straley, J. M. 1990. Fall and winter occurrence of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in southeastern Alaska. 319-323. In *Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters*, eds. Hammond, P. S., Mizroch, S. A. and Donovan, G. P. Reports of International Whaling Commission, special issue 12.
- Swingle, W. M., Barco, S. G. and Pitchford, T. D. 1993. Appearance of juvenile humpback whales feeding in the near shore waters of Virginia. Mar. Mamm. Sci. 9: 309-315.
- Thompson, P. O. and Friedl, W. A. 1982. A long term study of low frequency sounds from several species of whales off Oahu, Hawaii. Cetology 45: 1-19.
- Tyack, P. 1981. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 105 - 116.
- Tyack, P. 1983. Differential responses of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, to playback of song or social sounds. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 49-55.
- Tyack, P, L. 2000. Functional aspects of cetacean communication. p.270-307. In *Cetacean societies*, eds. Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P. L. and Whitehead, H. (ed.). Chicago University Press.
- 内田 詮三. 1996. 海の王者ザトウクジラ. 日本近海の鯨類基礎調査 1991

- ～1995. 東海財団. 31pp.
- 内田 詮三. 2001. 海の王者ザトウクジラⅡ. 日本近海の鯨類基礎調査 1991～2000. 東海財団. 25pp.
- Urban, J. R. and Aguayo, A. L. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in Mexican Pacific. Mar. Mamm. Sci. 3: 333-344.
- Watkins, W. A., and Schevill, W. E. 1979. Aerial observation of feeding behavior in four baleen whales; *Eubalaena glacialis*, *Balaenoptera borealis*, *Megaptera novaeangliae*, and *balaenoptera physalus*. J. Mammal. 60: 155-163.
- Winn, H. E., Bischoff, W. L. and Taruski, A. G. 1973. Cytological sexing of cetacea. Mar. Biol. 23: 343- 346.
- Winn, H. E. and Winn, L. K. 1978. Songs of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the West Indies. Mar. Biol. 47: 97 - 114.
- Winn, H. E., Thompson, J. T., Cummings, W. C., Hains, J., J. Hundnall., H. Hays and Steiner, W. 1981. Songs of the humpback whales; Population comparison. Behav. Ecol. Sociobiol. 8: 41 - 46.
- Yamaguchi, M., H. Suganuma, Y. Miyamura, F. Sato, and K. Mori. 1995. The interchanges of humpback whales between wintering grounds in the western North Pacific: The Ogasawara Islands and the Kerama Islands, Ryukyu Archipelago. p.124 in Abstracts of the Eleventh Biennial Conference on Biology of Marine Mammals, Orlando, FL. Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KS.