

博士論文

北太平洋に生息する小型鯨類の分布・
個体数の時空間的動態に関する研究

金治佑

目次

第 1 章	緒言	1
1-1	北太平洋に生息する小型鯨類	1
1-2	北太平洋の海洋構造と生物生産	4
1-3	小型鯨類の漁業と管理	7
1-4	本研究の目的	9
第 2 章	北太平洋の海洋構造と小型鯨類 14 種の分布特性	18
2-1	背景と目的	18
2-2	材料と方法	20
2-2-1	目視調査データ	20
2-2-2	海洋物理環境データ	22
2-2-3	正準判別分析	23
2-2-4	種数の南北勾配と表面水温との関係	24
2-3	結果	24
2-3-1	分布と物理環境の種間比較	24
2-3-2	正準判別分析による種間比較	26
2-3-3	種数と緯度・水温との関係	27
2-4	考察	27
2-4-1	小型鯨類 14 種の地理分布	27
2-4-2	種数の緯度勾配	30
第 3 章	群れサイズ判定誤差を考慮した北方型コビレゴンドウの個体数推定	40
3-1	背景と目的	40

3-2	材料と方法	41
3-2-1	調査データと調査方法	41
3-2-2	個体数推定法	44
3-3	結果	48
3-3-1	発見関数と平均群れサイズ	48
3-3-2	個体数推定値	49
3-4	考察	50
3-4-1	過去の個体数推定値との比較	50
3-4-2	個体数推定手法とデータの検証	51
第4章	個体群混合率を考慮したイシイルカの個体数推定	66
4-1	背景と目的	66
4-2	材料と方法	67
4-2-1	調査データと調査方法	67
4-2-2	個体数推定法	69
4-3	結果	71
4-3-1	発見関数と平均群れサイズ	71
4-3-2	個体数推定値	72
4-4	考察	73
4-4-1	過去の推定値との比較	74
4-4-2	個体数・分布の変動と海洋環境	74
第5章	生息地モデルによる南方型コビレゴンドウの分布推定	87
5-1	背景と目的	87
5-2	材料と方法	88

5-2-1	目視調査データ	88
5-2-2	生息地モデル	89
5-2-3	統計解析 (GLM)	91
5-2-4	統計解析 (ENFA)	92
5-2-5	モデルの評価と比較	94
5-3	結果	95
5-3-1	データのグリッド化	95
5-3-2	GLM	96
5-3-3	ENFA	96
5-4	考察	97
5-4-1	モデル間比較	97
5-4-2	生態学的解釈	98
第 6 章	生息地モデルを用いた小型鯨類 14 種の個体数推定	111
6-1	背景と目的	111
6-2	材料と方法	112
6-2-1	目視調査データ	112
6-2-2	発見関数の推定	113
6-2-3	モデルベース法	114
6-2-4	デザインベース法	117
6-3	結果	118
6-3-1	モデルベース法	118
6-3-2	デザインベース法	120
6-4	考察	120

6-4-1	個体数推定値と方法の比較	121
6-4-2	個体数分布の生態学的解釈	124
第 7 章	総合考察	148
7-1	本研究で用いた分布・個体数推定手法の利点と欠点	148
7-2	北太平洋における小型鯨類の生息地利用様式とその種間比較	150
7-3	保護・管理上の意義	153
摘要	156
謝辞	160
文献	161

第 1 章 緒言

1-1 北太平洋に生息する小型鯨類

クジラ目に属する約 90 の種は、一般に鯨類と呼ばれ、海産哺乳類のなかでも最も多様に分化した分類群である（Committee on Taxonomy 2013）。日本近海を含む、北太平洋全体には、そのうち半数以上の種が生息するとされている。鯨類の多くは沿岸から外洋域にかけて広く分布し、また高い遊泳能力により、多くの種で数百～数千 km の距離を移動・回遊する（Perrin et al. 2009）。さらに恒温動物として、温度変化に対する様々な生理的適応機構を有している（内田・菅原 1977）。野生動物の分布域は地形、温度、餌などの物理・生物環境が要因となって形成され、さらにこれらの環境要因が障壁となって分布域が分断された場合、種分化が促されると考えられている。したがって、高い移動・分散能力を持ち、温度障壁を容易に乗り越えることができる鯨類では、海洋物理環境が分布域や種分化を決定する要因にはなりにくい、と考えがちである。しかし現在、地球上には多様な種の鯨類が生息し、熱帯域に生息する種、寒帯域に生息する種、沿岸域に生息する種、などそれぞれの種に特有の分布様式を持っている。

クジラ目のなかでも、ヒゲクジラ亜目に属する 10 種とマッコウクジラ、キタトックリクジラ、ミナミトックリクジラは、国際捕鯨委員会の管轄種であり、一般に大型鯨類と呼ばれる。一方、国際捕鯨委員会管轄外のコマッコウ科、アカボウクジラ科、マイルカ科、ネズミイルカ科、イッカク科などの種は、小型鯨類と呼ばれ、各国の責任の下、保護・管理がなされている。我が国の小型鯨類については、日本政府の責任の下で漁業管理が行われているが、管理に必要な科学的データは、独立行政法人水産総合研究センター国際水産資源研究所によって、前身の水産庁遠洋水産研究所時代から、船舶調査や漁獲物調査を実施して収集されてきた。1980 年代初頭から今日まで継続されてきた、鯨類目視調査は 2006 年までに、300,000 海里以上を目視探索し、その調

査域は北太平洋のほとんどをカバーする大規模なものである（宮下 2006）。Miyashita et al. (1995) は、この長期・広域の目視調査データと商業捕鯨時代の発見記録から、大型鯨類の発見密度を全球レベルでマッピングした資料を作成している。この資料では、個体数推定値自体は計算されていないものの、10,000 海里あたりの発見個体数を緯度経度 5 度グリッドに集計した発見密度は、個体数の相対的指標として、その分布パターンを種間・海域間で比較できる貴重な情報である。一方、小型鯨類については、分布・個体数についての体系的な資料は今日までほとんど存在してこなかった。一部の海域を対象に実施した目視調査データを用いたものとしては、1983–1986 年の三陸～道南沖と 1989–1990 年のオホーツク海と周辺海域でのイシイルカ *Phocoenoides dalli* それぞれ 58,000 頭と 554,000 頭（Miyashita & Kasuya 1988, Miyashita 1991）、1983–1984 年の三陸～道南沖のコビレゴンドウ *Globicephala macrorhynchus* 5,344 頭（北方型）（Miyashita 1986）、日付変更線以西の北西太平洋では、1983–1991 年のデータからスジイルカ *Stenella coeruleoalba* 570,038 頭、マダライルカ *S. attenuate* 438,064 頭、ハンドウイルカ *Tursiops truncatus* 168,792 頭、ハナゴンドウ *Grampus griseus* 83,289 頭、コビレゴンドウ 53,608 頭（南方型）、オキゴンドウ *Pseudorca crassidens* 16,668 頭（Miyashita 1993a）、2002 年のハワイ諸島周辺では、スジイルカ 13,143 頭、マダライルカ 8,978 頭、ハシナガイルカ *S. longirostris* 3,351 頭、サラワクイルカ *Lagenodelphis hosei* 10,226 頭、シワハイルカ *Steno bredanensis* 8,709 頭（Barlow 2006）、1991 年と 2005 年のカリフォルニア海流域ではマイルカ *Delphinus delphis* がそれぞれ 249,044 頭と 483,353 頭、スジイルカ 32,370 頭と 29,037 頭、カマイルカ *Lagenorhynchus obliquidens* 4,843 頭と 13,677 頭、セミイルカ *Lissodelphis borealis* 4,554 頭と 897 頭（Barlow 1995, Barlow & Forney 2007）などの個体数推定値が得られてきた（表 1-1）。しかし、これらは広大な分布域の一部分に設定した調査ブロック内での推定値である。外洋性の小型鯨類について、分布域全体をカバーして分布・個体数を報告した例は、イシイルカ、カマイルカ、セミイルカに限られる。北

太平洋高緯度域の広範囲で実施した 1987–1990 年の目視データを用いて、Miyashita (1993b) がカマイルカ 988,000 頭、セミイルカ 308,000 頭の推定値を得ているほか、公海漁業の漁船に乗船した米国人オブザーバが観察・記録した 1987–1990 年の目視データを基に Buckland et al. (1993b) がイシイルカ 1,186,000 頭、カマイルカ 931,000 頭、セミイルカ 68,000 頭の推定値を報告している。

上記の個体数推定値は、Buckland et al. (1993b) を除けばいずれも、ライントランセクト法にしたがって、収集・記録された目視データを用いている。ライントランセクト法では、事前に設定した調査ブロック内に偏りなく調査ラインを配置する。調査ライン上で発見した対象動物の数 (n) を調査距離 (l) と左右の観察範囲 ($2w$) で除し、次式のように調査ブロックの面積 (A) に引き伸ばすことで、個体数推定値 (N) を得ることができる (Buckland et al. 2001)。

$$N = \frac{nA}{2lw} \quad (1.1)$$

鯨類のように、群れで生活する動物を対象とする場合は、群れの数 (n) と平均群れサイズ (s) を用いて、1.1 式の分子を nsA として表す (Buckland et al. 2001)。ただし、調査線上から対象動物を探索した場合、観察者のすぐ近く、つまり調査ライン上であれば見落とすことは無くても、調査ラインから離れた遠方にいる生物は見落とす可能性が高くなる。このように距離に比例する見落とし率を関数により表現し、補正することで個体数推定を行うのがライントランセクト法である (Buckland et al. 2001)。こうした従来のライントランセクト法を用いた個体数推定は、デザインベース法とも呼ばれ、事前に設定した調査ブロック全体での個体数を推定するため、調査ブロック内での空間的な個体数の多寡や海洋環境や海域生産性との関係などについては、通常考慮しない。

一方、人工衛星や海洋観測技術の発展により、長期、広域、高精度に海洋物理環境データが得られるようになったことを背景として、水温、塩分、海底地形などの物理環境と生物分布との関係を統計手法

により分析する試みが近年急速に発展してきた。ハンドウイルカやハナゴンドウ、マダライルカ、スジイルカ、コビレゴンドウなど小型鯨類の生息域を物理環境の違いから比較した研究が、メキシコ湾や東部熱帯太平洋で行われてきたほか (Reilly & Fiedler 1994, Davis et al. 1998, Baumgartner et al. 2001)、数理モデルにより分布の有無や発見数を物理環境との関連で表し、そのモデルから調査域全体の空間分布を明らかにしようとする生息地モデルの研究が、カリフォルニア海流域や東部熱帯太平洋、ハワイ諸島周辺などで小型鯨類を対象に進められてきた (Ferguson et al. 2006ab, Becker et al. 2010, Thorne et al. 2012)。しかし、同様の研究は北太平洋外洋域や日本近海の北西太平洋では進んでおらず、一部のヒゲクジラ類を対象とした研究に限られる (Okamura et al. 2001, Sasaki et al. 2013)。また Kaschner et al. (2006, 2012) は、比較的単純な構造の生息地モデルである相対環境適値 (RES) モデルを用いて、様々な海産哺乳類の全球での分布マッピングを試みているが、ここでも北太平洋の知見が不足していることが指摘されている。さらに、生息地モデルとライントランセクト法の手法を統合することで、空間分布パターンと広域での個体数推定を同時に行う手法が、一部の海域で個体数推定に適用されている (Headley & Buckland 2004)。これは従来のライントランセクト法によるデザインベース法に対し、モデルベース法と呼ばれている。

1-2 北太平洋の海洋構造と生物生産

小型鯨類の分布・個体数に関する情報は、鯨類の個体群のみならず、海域全体の生態系構造を把握する上でも重要な意味を持つ。小型鯨類などの海産哺乳類は、食物連鎖網を通じて中間栄養段階とリンクしており、海産哺乳類の個体群動態は生態系全体へ影響を与える一方で、海洋物理環境や生態系の変動から直接・間接の影響を受けると考えられる (Bowen 1997, Estes et al. 1998)。この仮説に立てば、北太平洋に複数存在する海洋物理環境を基礎としたサブシステムが、基礎生

産、食物連鎖網を経て高次捕食者に至り、小型鯨類の地理分布や個体数分布に決定的な影響を与えていることが推測される。

北太平洋には、物理特性の異なるいくつかの区系の存在が知られている。それらを構成する最も主要なものは、3つの循環系である。北太平洋高緯度域において反時計回りの循環を形成する亜寒帯循環は、北太平洋海流を南限に、北米沿岸を北上するアラスカ海流、アリューシャン列島付近を流れるアリューシャン海流、千島列島から日本近海に流れる親潮を中心として構成される（図 1-1, *Pearcy 1991, Tomczak & Godfrey 2003*）。北太平洋の低～中緯度域において、時計回りの循環を形成するのは亜熱帯循環である。亜熱帯循環は、北赤道海流と黒潮、日本の東方沖から東進する黒潮続流とそれに続く北太平洋海流、北米沿岸を南下するカリフォルニア海流によって形成される（図 1-1, *Pearcy 1991, Tomczak & Godfrey 2003*）。また、低緯度域には反時計回りの熱帯循環が存在し、西向きの北赤道海流と東向きの北赤道反流によって構成される（図 1-1, *Pearcy 1991, Tomczak & Godfrey 2003*）。こうした循環系に加え、北太平洋には水温や塩分の主要なフロントが複数存在する（図 1-2）。北太平洋亜寒帯域は低水温と著しい塩分躍層で特徴づけられるが、この南限に位置するフロントが亜寒帯前線である（*Favorite et al. 1976*）。亜寒帯境界は、北緯 42° 近くを東西に伸びる塩分のフロントを成す（川合 1972, *Favorite et al. 1976*）。亜寒帯境界の北側は移行領域、南側は移行帯として区分される（*Pearcy 1991*）。高水温・高塩分の特徴を持つ亜熱帯域は、その北限に黒潮・黒潮続流が存在し、東経 150 度以東の外洋域では亜熱帯前線が移行帯との境界となる（*Roden 1991*）。

こうした物理特性に対応して、海域の基礎生産や生物種の構成、バイオマスにも南北で違いがある。硝酸塩、リン酸塩、ケイ酸塩などの栄養塩は、一般に亜寒帯域で高濃度であり、亜熱帯域では低濃度といった南北勾配が見られるほか、表層クロロフィル a 濃度により測定される、植物プランクトン量もまた栄養塩の豊富な亜寒帯域に多く、移行領域・移行帯を経て亜熱帯域に至る過程で減少する南北勾配が観

察される（図 1-3, 4, Lalli & Parson 1997）。一方、消費者段階の生物種にも南北での種構成・バイオマスの変動が観察されてきた。過去の流し網調査から得られたサンプルを用い、魚類・頭足類の群集構造を解析した Pearcy et al. (1996) は、北太平洋の生物群集は大きく 4 つのグループに分けられることを示した。それらは、カラフトマス *Oncorhynchus gorbuscha*、ベニザケ *O. nerka*、サケ *O. keta*、ギンザケ *O. kisutch* を主体に構成される第一グループ、シマガツオ *Brama japonica*、サケ、ギンザケ、ツメイカ *Onychoteuthis borealijaponica* を主体とする第二グループ、サンマ *Cololabis saira*、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* を主体とする第三グループ、アカイカ *Ommastrephes bartramii*、サンマ、カツオ *Katsuwonus pelamis* を主体とする第四グループの 4 つであった。これら 4 グループを採集位置の緯度経度や水温、塩分、躍層深度との関連で分析した結果、Pearcy et al. (1996) は第一グループが亜寒帯域、第二グループが移行領域、第三グループが移行領域と移行帯、第四グループが亜熱帯域の群集構造を表すものと考えた。ハダカイワシ類でも同様に、前線を境に種構成が変化することが知られてきた（Kawaguchi et al. 1972, Willis et al. 1988, Watanabe et al. 1999, Sassa et al. 2002, Hidaka et al. 2003, Watanabe et al. 2009）。亜寒帯域にはトドハダカ *Diaphus theta*、移行領域・移行帯にはマメハダカ *Lampanyctus jordani* やオオクチイワシ *Notoscopelus japonicus*、亜熱帯域にはスイトウハダカ *Diaphus gigas* などが優占すると報告されている。また、ハダカイワシ類のバイオマスは、基礎生産量の南北勾配に対応し、亜寒帯域で多く、移行領域・移行帯や亜熱帯域で少ないことが指摘されている（Gjøsaeter & Kawaguchi 1980）。

こうした物理環境、基礎生産、生物種構成、バイオマスの南北勾配やフロントによって区切られる生態系のサブシステムが、高次捕食者である小型鯨類にどのようにリンクしているのであろうか。小型鯨類の分布と個体数のダイナミクスを、生態系の基礎構成要素である物理環境との関連で明らかにし、さらに両者に介在するさまざまな生物・非生物要因に考察を加えることは、北太平洋における生態系構造の総

合的理解に繋がる。また同時に、鯨類による北太平洋外洋域の多様な利用様式を実証的に明らかにすることで、分類群としての鯨類の多様性を支える生態学的要因へとアプローチできる。

1-3 小型鯨類の漁業と管理

小型鯨類の分布・個体数に関する研究は、生態学的側面からの重要性のみならず、実学面でも重要な意義を持つ。現在我が国沿岸のいくつかの地域では小型鯨類を対象とした漁業が行われている。粕谷（2011）は、追い込み漁業、突きん棒漁業、駆除、200 海里内漁業による混獲、小型捕鯨業による小型鯨類の捕獲統計をまとめている（図 1-5）。これによると、過去の捕獲頭数で最も多いのがイシイルカで、体色の異なるイシイルカ型、リクゼンイルカ型合わせて、毎年数千頭以上が捕獲されている。またスジイルカ、マダライルカ、ハンドウイルカ属、ハナゴンドウ、南方型コビレゴンドウなども、年間数百頭程度の捕獲がある。鯨類は哺乳類であることから、漁業利用されている他の動物種に比べても繁殖率が極めて低く、環境変動の影響や人為的影響を特に強く受けると考えられる（Whitehead et al. 1999）。こうしたことから、鯨類の個体群を適正レベルの個体数に維持し、持続的に利用するためには、個体数の継続的なモニタリングを行い、捕獲上限の設定に基づく厳格な管理手法を取り入れていく必要がある。

現在我が国では、農林水産大臣許可漁業の小型捕鯨業、県知事許可漁業の追い込み漁業、突きん棒漁業について、水産庁が定めた鯨種別個体群別の総捕獲枠を基に管理が行われている。2006 年以前の捕獲枠は、個体数推定値の中央値を基礎として、これに対象種別の資源増加率を加味して決定されていた（粕谷 2011）。しかし、個体数推定値は誤差とそれに伴う幅広い信頼区間を持ち、これらの不確実性は考慮されていなかった。また設定された捕獲枠の下での資源の持続性について十分な検証はなされていなかった。一方、IWC では先駆的な管理方式である改訂管理方式（RMP）を 1993 年に開発し、適用試験を行っ

ているが (IWC 2012)、RMP は本来ヒゲクジラ類に対して考えられたものであるため、複雑な社会性を持つ小型鯨類にそのまま適用できるわけではない。

そこで、わが国周辺の小型鯨類を対象とした総捕獲枠の決定には、潜在的間引可能頭数 (Potential Biological Removal: PBR) の考え方が 2007 年の捕獲枠改訂から導入されることとなった。PBR は Wade(1998) によって提案された手法で、人為的に除去しても個体群に悪影響を与えない個体数を比較的簡易な手法で計算することができる。またこの手法は、不確実性を取り込んで算出するため安全性が高いほか、個体数の時系列を必ずしも必要とせず、最新の個体数推定値のみから算出が可能である。PBR は個体数推定値の下限值 (N_{MIN})、最大増加率 (R_{MAX})、回復係数 (F_R) を用いて以下の式により算定される。

$$PBR = N_{MIN} \frac{1}{2} R_{MAX} F_R \quad (1.2)$$

PBR の計算においては、個体数推定値の不確実性を考慮し信頼区間の 20% 下限値を N_{MIN} として用いる。もし個体数推定値の精度が低く、変動係数が大きい場合には、より小さな N_{MIN} が計算されるので、結果的に PBR は小さく設定される。個体数と個体当り増加率の関係が直線的であれば、 $1/2 R_{MAX}$ のときに最大純生産レベル (maximum net productivity level: MNPL, 水産資源学で言う MSY レベル) を達成する。鯨類の場合、両者の関係は上に凸の曲線を示すとされており、 $1/2 R_{MAX}$ を上回る増加率で MNPL に達することになる。この場合でも $1/2 R_{MAX}$ を採用すれば、より保守的な PBR が計算される。現在最大増加率については、対象種それぞれの再生産特性を考慮した値として 0.02–0.08 が与えられている。資源の現状や補殺数の実態に関する情報不足など、考慮されていない潜在的な不確実性については F_R (0.1~1 の値をとる) で調整する形をとっている。これらの情報をもとに、最終的に水産庁が社会経済的な要因なども考慮した上で捕獲枠を設定している。

個体数モニタリング調査の継続的な実施やPBRに基づく捕獲枠設定など、小型鯨類の管理体制は徐々に整備されてきたが、一方で捕獲枠算定の基礎として用いられる個体数推定値が、各鯨種の分布域の一部を対象としたもので、全体を反映したものではないという問題も残る。現在鯨類の個体数調査で主流となっている船舶を用いたライントランセクト調査では、船舶の運航にコストがかかることや、航行速度が遅いために、広大な海域を短期間にくまなく調査することが困難である（Buckland et al. 2001）。このため、小型鯨類の個体数モニタリング調査に設定された海域は、たとえば北西太平洋では北緯 25–40 度、東経 125–145 度の日本近海（Okamura et al. 投稿中）、北東太平洋では米国経済水域内など（Leatherwood et al. 1984, Barlow 1994, Barlow & Forney 2007）、分布域全体に比べると狭い範囲に限定される。管理対象種の分布が広大であるにも関わらず、その一部分の資源を対象に個体数推定が行われれば、そこから得られる捕獲枠は過小に評価されることになる。他方、広域に分布する種であっても、生息域を異にする集団が複数存在し、それらの集団間で遺伝子の交流を欠く、または完全な隔離でなくとも一定の障壁などによって、地理的に異なる個体群を構成することがある（Lux et al. 1997, Escorza-Treviño et al. 2004, Hayano et al 2004, Escorza-Treviño & Dizon 2009）。こうした場合には、地理分布特性に応じて、個体群別の個体数把握と捕獲枠設定を行うことが望ましい。

1-4 本研究の目的

本論で見たように、小型鯨類の分布や個体数を明らかにすることは、生息海域の生態系構造の理解、漁業資源としての利用・管理へと重要な情報をもたらす。1980 年台以降、数次にわたって行われてきた鯨類目視調査の結果については、年次ごとの報告書やスナップショットの個体数推定値などの形で、これまでも断片的な情報として提供されてきた。その一方で、長期・広域データとして統合的に解析した事

例はほとんどなかった。近年はさらに、人工衛星や海洋観測技術の発展により、海洋物理環境データが長期、広域、高精度に得られるようになり、環境変動との関連で鯨類の分布・個体数の時空間変動を捉えることも容易になった。同時に、パーソナルコンピュータの性能向上やそれに伴うパッケージプログラムの公開を背景として、大量のデータを処理・解析する環境も、ここ数年で急速に整ってきた。そこで本研究では、長期・広域に蓄積されてきた鯨類目視調査のデータを用いて、北太平洋に生息する小型鯨類の分布と個体数を長期・広域で把握すること、ならびに種により異なる地理分布特性を北太平洋の海洋物理構造、生態系構造との関連で解明することを目的とした。

緒論に続く第 2 章では、北太平洋に生息する小型鯨類のうち代表的な 14 種を取り上げ、これらの分布域を循環系や海洋フロントとの関連で分類するとともに、多変量解析による客観的手法からも同様の分類結果が得られることを明らかにした。ここでは、小型鯨類 14 種の分布の全体像を把握することを目的としたが、以降の第 3-5 章では個別の種を取り上げ、個体数推定手法および空間分布推定手法の検討を行う。第 3 章と第 4 章ではデザインベースのライントランセクト法を小型鯨類に適用した際に問題となる群れサイズ推定と型不明の発見データの扱いについて取り上げ、長期時系列の目視データからの個体数推定を行った。このうち第 3 章では、北方型コビレゴンドウを対象に群れサイズの判定誤差を考慮した個体数推定手法を検討した。第 4 章ではイシイルカを対象に、2 つの体色型（イシイルカ型・リクゼンイルカ型）の型別個体数を型不明の発見データも取り込んで推定する手法について検討した。コビレゴンドウは沿岸の小型捕鯨業・いるか漁業で捕獲対象とされる種の中でもとくに販売金額が大きく（粕谷 2001）、またイシイルカは漁獲対象の全鯨中もっとも捕獲頭数が多い種であり（粕谷 2001）、産業上のニーズが高い。資源管理上、この 2 種については個体数の長期動向に特に高い関心がもたれている。両種はまた、個体群構造に関する知見が比較的充実しており（Amano & Miyazaki 1992, 1996, Wada 1998, Escorza-Treviño et al. 2000, 2004）、三陸・道南沖に分

布するコビレゴンドウの北方型個体群やオホーツク海に生息するイシイルカの 3 個体群は、沿岸に近い比較的狭い範囲に集中している。調査ブロックを事前に定める必要があるデザインベース法の個体数推定は、分布範囲が事前に分かっている個体群を対象とするのが最適である。第 5 章では、南方型コビレゴンドウを例に、物理環境との関連から生息地モデルを構築し、異なる生息地モデルの性能比較を行った。南方型コビレゴンドウは北方型と異なり、沿岸から外洋にかけて広範囲に分布する。同種でも個体群によって沿岸域に集中分布するものと広範囲に分布する種とで分布特性が異なれば、研究アプローチも異なる。第 6 章では再び 14 鯨種すべてを対象として、これまでの各章で用いた手法・知見を統合した分析を行った。ここでは第 5 章で扱った生息地モデルの考え方に第 3・4 章で扱ったライントランセクト法の考え方を取り込んだモデルベース法を用い、広域に空間分布推定と個体数推定を行った。第 7 章では小型鯨類の種によって異なる個体数の分布様式が、北太平洋の物理・生態系構造に関連していることを明らかにし、生息地利用や地理分布の成因について総合考察する。さらに、小型鯨類の保護・管理に向けた、本研究の意義について議論する。

表 1-1. 北太平洋における小型鯨類の過去の個体数推定値。

種名	年	海域	個体数推	文献
イシイルカ	1983-1986	三陸～道南沖	58,000	Miyashita & Kasuya (1988)
	1987-1990	北太平洋高緯度域	1,186,000	Buckland et al. (1993b)
	1989-1990	オホーツク海と周辺海域	554,000	Miyashita (1991)
オキゴンドウ	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	16,668	Miyashita (1993a)
カマイルカ	1991	カリフォルニア海流域	4,843	Barlow (1995)
	1987-1990	北太平洋高緯度域	988,000	Miyashita (1993b)
	1987-1990	北太平洋高緯度域	931,000	Buckland et al. (1993b)
	2005	カリフォルニア海流域	13,677	Barlow & Forney (2007)
コビレゴンドウ（南方型）	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	53,608	Miyashita (1993a)
コビレゴンドウ（北方型）	1983-1984	三陸～道南沖	5,344	Miyashita (1986)
サラワクイルカ	2002	ハワイ諸島周辺	10,226	Barlow (2006)
シワハイルカ	2002	ハワイ諸島周辺	8,709	Barlow (2006)
スジイルカ	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	570,038	Miyashita (1993a)
	1991	カリフォルニア海流域	32,370	Barlow (1995)
	2002	ハワイ諸島周辺	13,143	Barlow (2006)
	2005	カリフォルニア海流域	29,037	Barlow & Forney (2007)
セミイルカ	1987-1990	北太平洋高緯度域	308,000	Miyashita (1993b)
	1987-1990	北太平洋高緯度域	68,000	Buckland et al. (1993b)
	1991	カリフォルニア海流域	4,554	Barlow (1995)
	2005	カリフォルニア海流域	897	Barlow & Forney (2007)
ハシナガイルカ	2002	ハワイ諸島周辺	3,351	Barlow (2006)
ハナゴンドウ	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	83,289	Miyashita (1993a)
ハンドウイルカ	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	168,792	Miyashita (1993a)
マイルカ	1991	カリフォルニア海流域	249,044	Barlow (1995)
	2005	カリフォルニア海流域	483,353	Barlow & Forney (2007)
マダライルカ	1983-1991	北西太平洋（日付変更線以西）	438,064	Miyashita (1993a)
	2002	ハワイ諸島周辺	8,978	Barlow (2006)

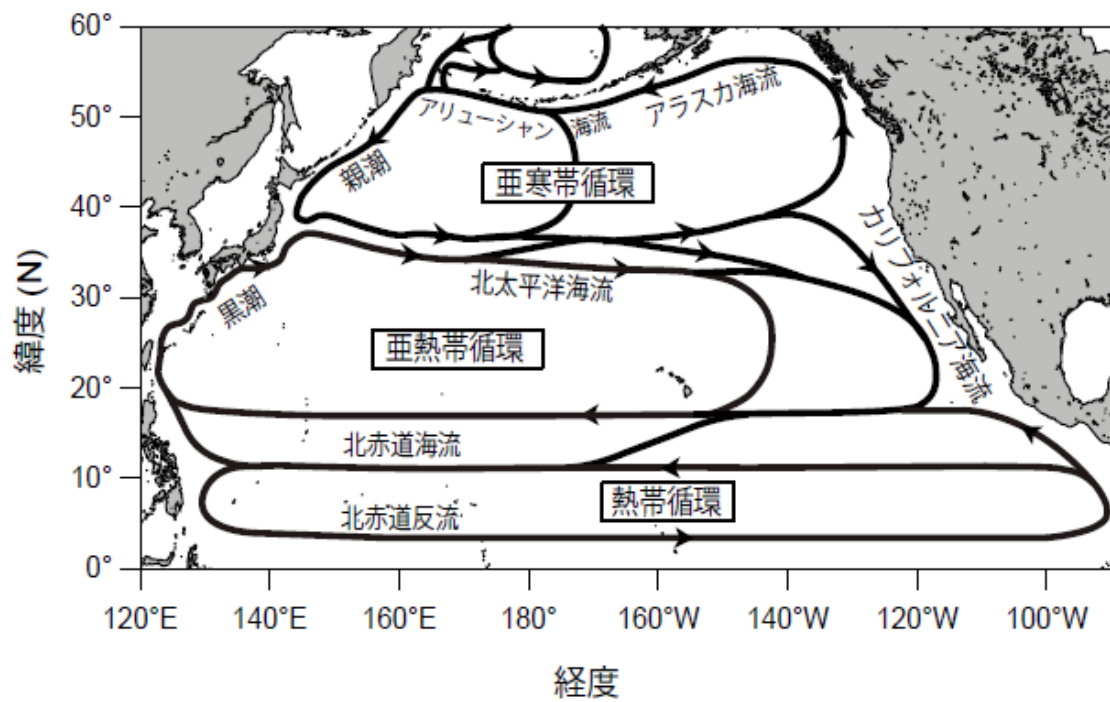


図 1-1. 北太平洋の海洋循環構造。Pearcy (1991) と Tomczak & Godfrey (2003) を基に作成。

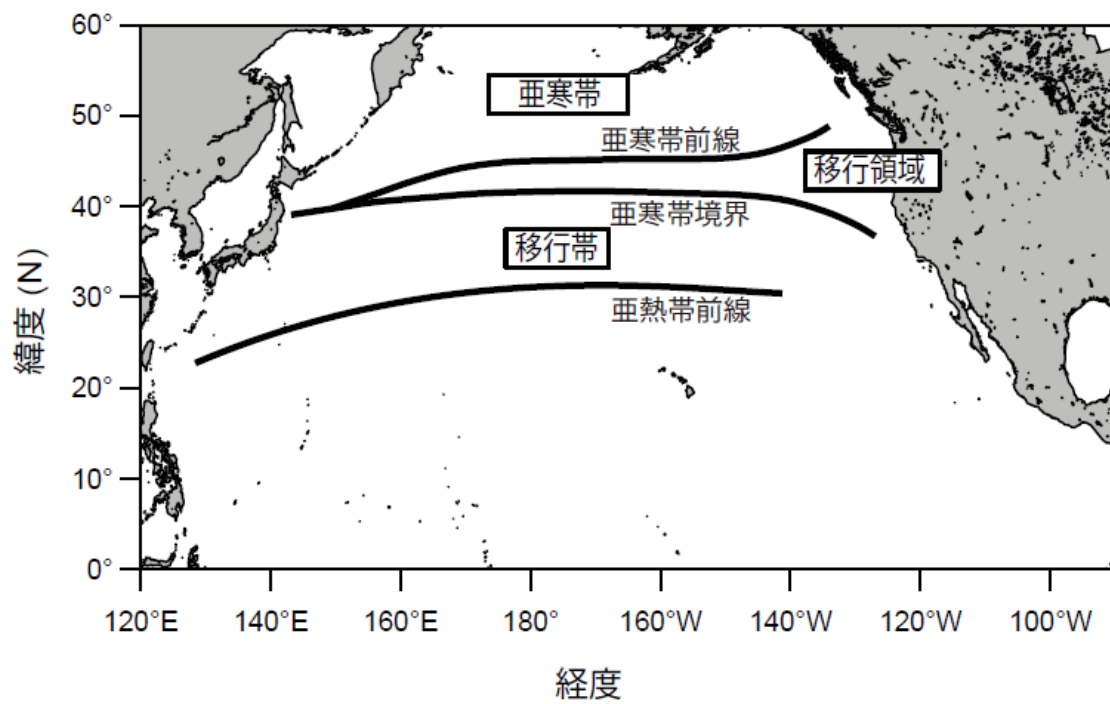


図 1-2. 北太平洋の主要な海洋フロントと海区系。Pearcy (1991) と Tomczak & Godfrey (2003) を基に作成。

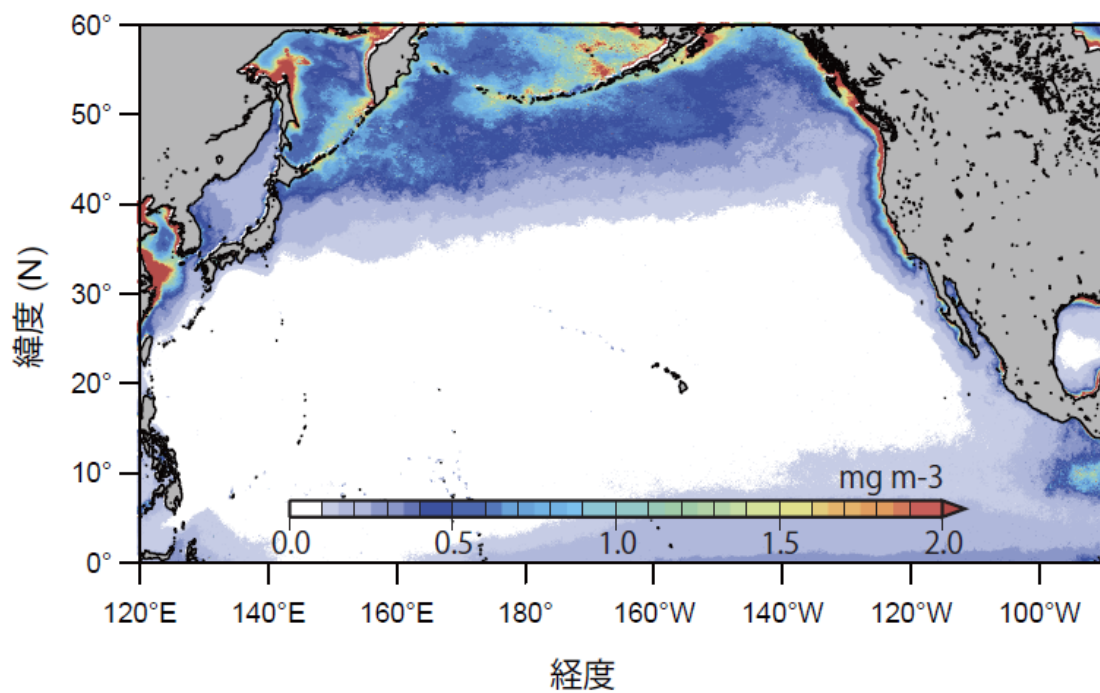


図 1-3. 北太平洋におけるクロロフィル a 濃度の水平分布。米国航空宇宙局が公開する The Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS, <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>) データに基づく 1998-2007 夏季 (7-9 月) 平均値。

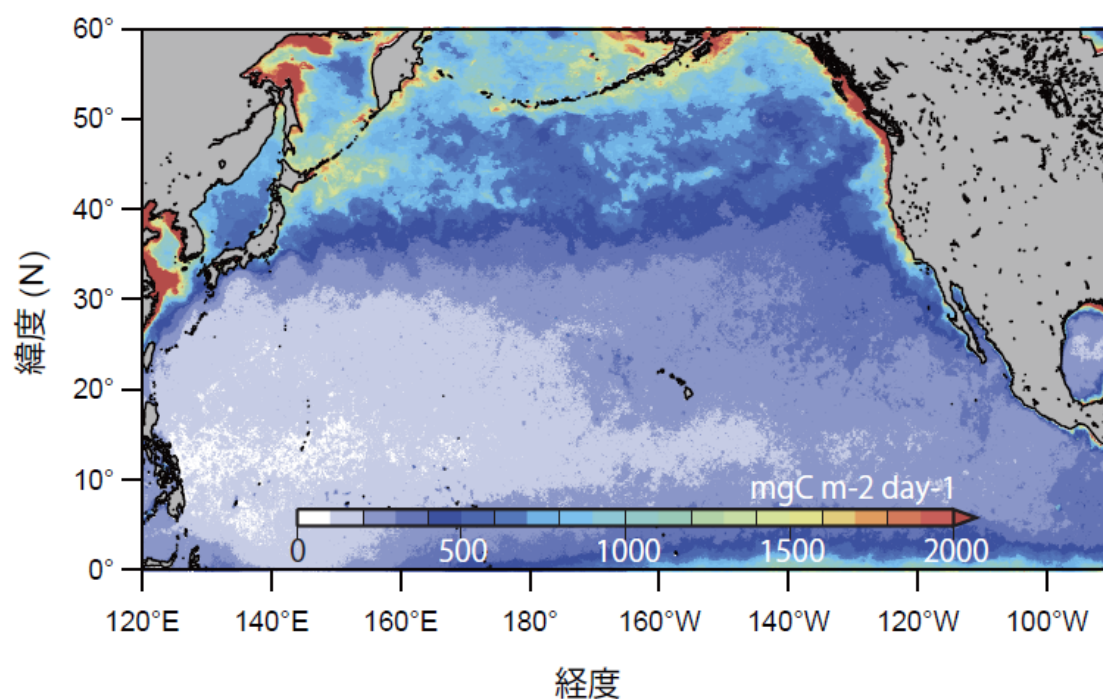


図 1-4. 北太平洋における基礎生産量の水平分布。The Vertically Generalized Production Model (VGPM, Behrenfeld & Falkowski 1997, <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/standard.product.php>) データに基づく 1998–2007 夏季 (7–9 月) 平均値。

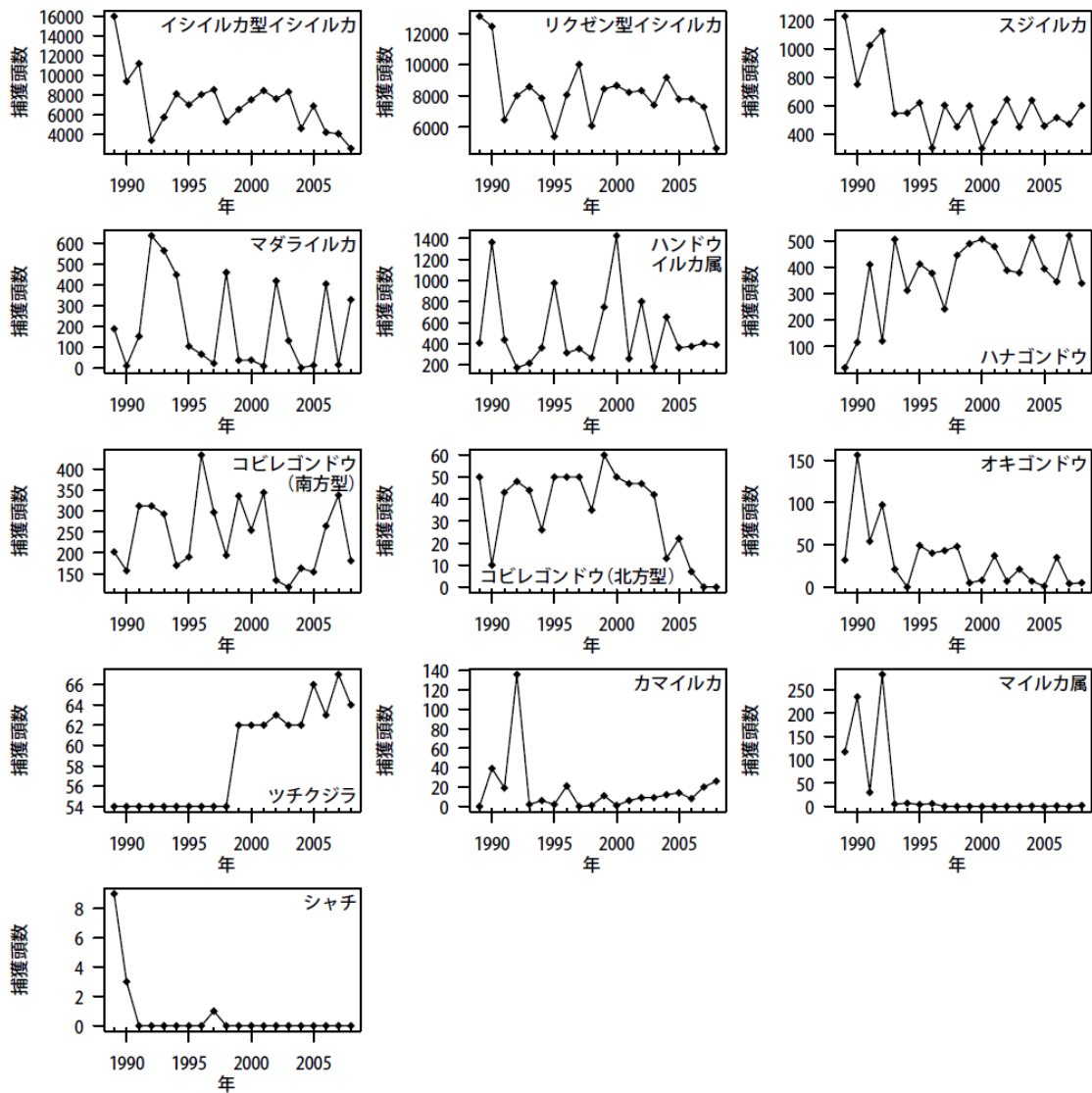


図 1-5. 日本沿岸における捕獲対象の小型鯨類の 1989–2008 年の捕獲数。粕谷 (2011) による統計データから作成。

第2章 北太平洋の海洋構造と小型鯨類 14 種の分布特性

2-1 背景と目的

現在、北太平洋には多様な種の小型鯨類が生息し、それぞれに固有の分布域を持つ。これは長い進化の歴史のなかで、分布の拡散・移動と地理的要因によって影響を受け、水温、基礎生産、餌資源量など分布域特有の環境に適応した結果と考えることができる (Berta & Sumich 1999)。陸上生物では、様々な海峡や山脈が、生息地である陸域を分断し、地理的隔離を生じさせるため、生物地理学的な分布境界線は比較的明確に定義できる (阿部 2005)。たとえば日本列島では、宗谷海峡に八田線、津軽海峡にブラキストン線、トカラ海峡に渡瀬線と呼ばれる分布境界が存在し、それらを境に生物相が異なることが良く知られている (阿部 2005)。しかし、海洋の表層は連続しており、地史的に存在した一部の地峡を除けば、北太平洋の外洋域において小型鯨類の生息域を分断する障壁は存在しないと言える。その一方で、物理環境や生産構造は大洋すべてで均一ではなく、高温・高塩分の低緯度海域と低温・低塩分の高緯度海域では、物理環境特性が大きく異なる。こうした物理環境の南北勾配は不連続的であり、いくつかの海洋フロントを境にして、水温・塩分が急激に変化し、低緯度～中緯度～高緯度に物理環境特性の異なる複数の区系が存在している (川合 1972, Favorite et al. 1976, Pearcy 1991, Roden 1991)。物理環境の地理的差異は、基礎生産構造や低次の生物群集に直接的な影響を与え、それらはさらに食物連鎖網を通じて高次捕食者の生態特性に影響を与えるものと考えられる。実際、魚類・頭足類ではフロントを境に生物相が異なるとの研究事例が報告されてきた (Kawaguchi et al. 1972, Willis et al. 1988, Pearcy et al. 1996, Watanabe et al. 1999, Sassa et al. 2002, Hidaka et al. 2003, Watanabe et al. 2009)。このような北太平洋の物理・生物環境を考えると、海洋フロントは現生鯨類の地理分布決定要因としても、重要なものと推測される。さらに、北太平洋の主要な循環系を構成す

る海流もまた、物理環境や生物の拡散・移動に影響を与え、生物種の地理分布決定要因のひとつとなりうるであろう。

こうした観点から、分布域の物理環境を種間で比較することは、小型鯨類の地理分布を生態的および進化的側面から理解するうえで重要なものとなる。しかし、小型鯨類の分布特性を物理環境との関係で把握しようとする研究のほとんどは、沿岸域など分布域の一部を対象としたものであり（Gregr & Trites 2001, Cañadas et al. 2002, 2005, Hamazaki 2002, Ferguson et al. 2006ab, Mannocci et al. 2014）、大洋スケールで存在する海洋フロント・海流との関係を論じるには十分な知見が得られてこなかった。また図鑑やハンドブックにはしばしば、全球あるいは大洋にそれぞれの種の分布域を示した地図が記載されるが（FAO 1993, Jefferson et al. 2008, Perrin et al. 2009）、これらの多くはわずかな観察記録をもとに、手描きあるいはそれに近い形で最大限の分布範囲を示したものである。そこで本章では、北太平洋の大部分をカバーして行われた鯨類目視調査データと海洋物理環境のデータベースを用い、同海域に生息する代表的な小型鯨類 14 種（表 2-1）の発見位置における物理環境値を特定する。それにより、広域に分布する小型鯨類の分布域を客観的指標に基づき把握することを目的とする。異なる種間での分布境界が、海洋フロントや海流と一致するかどうかを精査することで、小型鯨類の分布特性が大洋スケールの海洋物理構造と関連することを検証する。さらに、種数の分布パターンについても検討を行う。生物の生息種数は一般に低緯度で多く、高緯度で少ない（Rohde 1992, Gaston 2000, Jablonski et al. 2006, Condamine et al. 2012）。この種数の緯度勾配の現象は、様々な生物群で知られており、生態学の重要なトピックとされてきたが、鯨類については知見が限られてきた（Whitehead et al. 2008, Tittensor et al. 2010）。そこで、鯨類目視調査データから、小型鯨類 14 種（表 2-1）について種ごとの出現頻度を、緯度および水温勾配との関連で明らかにする。

2-2 材料と方法

2-2-1 目視調査データ

遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が 1980 年代より継続的に実施している、鯨類目視調査で得られたデータを用いた。目視調査は、天候が安定する夏季に行われる場合が多い。冬季など天候の安定しない時季の調査では調査ラインの消化率が低かったり、悪天候下での調査実施により発見率にバイアスが生じることが予想され、また調査航海数自体も少なくデータの範囲が日本沿岸域など一部海域に限られる。そこで、本章で扱う調査データは過去に最も多くの目視調査が行われた 7-9 月のデータのみを用いることとし、1983-2006 年の当該月に実施された、93 航海の目視観察記録をデータセットとして抽出した。

目視調査では、通常 2 名の調査員が調査船のマスト上に設置した観察台（観察バレル）から、肉眼および双眼鏡を用いて探索を行う。このほか、操舵室の屋上にあたるコンパスデッキからは 1 名以上の調査員・乗組員が探索および記録を行う。独立観察者方式（Independent Observer, IO 方式）を用いる場合には、さらに 1-2 名の調査員がマスト中段に設置した IO ブースから探索を行う。目視調査には接近方式と通過方式の二つの方法があり（IWC 2010）、目的に応じて使い分けられる。このうち接近方式では、鯨類の発見があった場合に直ちに調査ラインを離脱し、発見した鯨類に向けて全速力で接近して、種判別や群れ頭数を確認する。調査ライン上での発見は一次発見と呼ばれる一方、調査ラインから離脱して接近中に、別の発見があった場合には二次発見として区別される。接近中には、最初に発見した鯨類の観察に調査員の注意が向けられるために、他の群れを見落としやすくなる。また、同じ餌を求めて集まった別の群れを発見した場合に、最初の発見群を手がかりに別群を付随して発見した場合には独立の発見として扱えない。このように二次発見は、発見確率やデータの独立性の点で一次発

見と同等に扱えないため、通常は個体数推定に用いない。通過方式の目視調査では、こうした二次発見を極力防ぐため、鯨類を発見した場合でも接近せずに通常調査を継続する。また、特定の種だけに接近し、それ以外の種の発見に対しては通過方式で調査を行う、限定接近方式も近年、一部の調査で採用されている (Yoshida et al. 2009)。なお、悪天候時や調査海域間の移動中など、非調査時に偶然鯨類を発見した場合にも二次発見として記録がとられる。本章では、一次発見のみを解析に用いた。

表 2-1 に挙げる 14 種を対象として解析を行った。これらの種は北太平洋の鯨類目視調査で、50 群以上の発見のあった小型鯨類が該当する。50 群以上の発見があった種でも、ネズミイルカ (*Phocoena phocoena*)、スナメリ (*Neophocaena phocaenoides*)、コマッコウ (*Kogia breviceps*)、オガワコマッコウ (*K. sima*)、およびアカボウクジラ科 (*Ziphiidae*) のすべての種については、本解析では扱わないこととした。ネズミイルカとスナメリは分布域が沿岸域や河口に限られるため (Perrin et al. 2009)、大洋スケールで鯨類と海洋構造との関連を解析する本研究の趣旨から対象外とした。コマッコウとオガワコマッコウは洋上での区別が難しく、ほとんどの発見記録は“種不明”コマッコウ属鯨類とされている。またアカボウクジラ科のアカボウクジラやオウギハクジラ、イチョウハクジラなども外部形態から洋上で同定することが難しく、また船の動きに反応して逃避・潜水することが多いため接近しての観察が容易ではない。したがって、これらも種不明の記録が大部分を占める。種間比較の観点から、同定が困難な種については本研究で扱うことは避けた。

いくつかの種では、種内に遺伝的、形態的に異なる個体群の存在が知られている。イシイルカ型・リクゼンイルカ型イシイルカ (Kasuya & Jones 1984, Amano & Miyazaki 1992, 1996, Escorza-Treviño et al. 2004)、北方型・南方型コビレゴンドウ (Kasuya & Tai 1993, Kasuya et al. 1988, Wada 1988, Miyashita et al. 1990, Miyazaki & Amano 1994)、カマイルカの沿岸系個体群と外洋系個体群 (Hayano et al. 2004, Miyazaki & Shikano

1997ab, Lux et al. 1997) については、種間比較を行う本研究の趣旨から、個体群に分けずに種ごとにプールしたデータとして扱った。マイルカとハセイルカ *D. capensis* は近年別種として扱われるようになったが (Heyning & Perrin 1994)、洋上で観察できる外部形態としては吻の長さ以外に両者を区別できる形質が無い。しかし、ハセイルカは沿岸の比較的水深の浅い海域のみに分布することが知られている。過去の調査でマイルカとして記録された発見データはほとんどが外洋域に分布しており、それらの一部がハセイルカの誤判定である可能性は少ないと考えられる。ハンドウイルカとミナミハンドウイルカ *T. aduncus* もまた、洋上での判別が困難だが、後者は沿岸の浅い海域や島嶼周辺のみに分布することから (Miyazaki & Nakayama 1989, Shirakihara & Shirakihara 2002, Kogi et al. 2004)、外洋域を中心に行われる鯨類目視調査での誤判定は少ないであろう。

2-2-2 海洋物理環境データ

小型鯨類のそれぞれの種の発見位置における水温、塩分、海底水深をデータベースから抽出した。用いたデータベースは、海洋再解析データ ds285.3 (<http://rda.ucar.edu/datasets/ds285.3/>) (Ishii et al. 2006) および全球地形データ ETOPO1 (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html>) (Amante & Eakins 2009) である。海洋再解析データ ds285.3 には 1945 年以降の表層～1500m 深の水温・塩分が月別に、全球の緯度経度 1 度ごとのデータとして公開されている。ここでは表層、100 m、200 m の水温・塩分を用いた。環境変動の大きい表層混合層が 50–150 m 以浅に存在し、これよりも深層では水温・塩分が単調に変化するため (Tomczak & Godfrey 2003)、上記 3 層で、発見地点の鉛直的な環境特性を代表できると考えた。データセットの地理スケールは ds.285.3 が緯度経度 1 度単位であるのに対し、目視発見位置は分単位まで記録されている。そこで、各発見地点の水温・塩分値は ds.285.3 のデータを線形補間することで得た。また時間スケールは、ds285.3 が月別、目

視発見データは分単位で記録されている。しかし、物理環境データを分単位に補間する適当な方法が無いため、各年各月の水温・塩分値をそのまま当該時季の目視発見データに対応させた。したがって、同年同月の1日と31日とで同一地点で発見があった場合には、約1ヶ月のタイムラグがあるが、水温・塩分には両者で同一値を用いることとした。全球地形データ ETOPO1 の海底水深データは緯度経度1分単位で記録されており、目視発見位置に一致する水深値を抽出して対応させた。

2-2-3 正準判別分析

種間での分布域の統計的差異について検討するため、正準判別分析を用いて、分布域の物理環境特性を種間で比較した。正準判別分析は、多次元のデータに重み係数を与えて統合した少数の合成変量により、グループの分類を行う多変量解析手法である (Legendre & Legendre 2003)。表層、100 m、200 m の水温・塩分および海底水深の7つの変数を用い、小型鯨類14種を分類する合成変量を求めた。ここで、14種すべての発見数×7変数のデータ行列を \mathbf{X} とおくと、合成変量 \mathbf{z} は重み係数のベクトル \mathbf{a} を用いて $\mathbf{z} = \mathbf{X}\mathbf{a}^t$ (t は転置) と表せる。このとき \mathbf{z} の変動は以下の式で表せる。

$$\sum_{i=1}^{14} \sum_{j=1}^{n_i} (z_{ij} - \bar{z}_{..})^2 = \sum_{i=1}^{14} n_i (\bar{z}_{i.} - \bar{z}_{..})^2 + \sum_{i=1}^{14} \sum_{j=1}^{n_i} (z_{ij} - \bar{z}_{i.})^2 \quad (2.1)$$

ここで、 n_{ij} は種 $i = 1, 2, \dots, 14$ の発見群数を、 z_{ij} は種 i の j 番目の発見に対する合成変量を、 $\bar{z}_{..}$ は全発見群の、 $\bar{z}_{i.}$ は種 i の合成変量の平均を示す。1式の左辺はデータすべてから得た合成変量のばらつきを表す全変動、右辺第1項は種間でのばらつきを表す群間変動、第2項は種内でのばらつきを表す群内変動である。正準判別分析は、相関比と呼ばれる、群間変動と全変動の比を最大にするように重み係数のベクトル

ル a を推定する (Legendre & Legendre 2003)。こうして得られた合成変量 z_{ij} は、判別得点と呼ばれ、種間での環境特性の違いを最も大きく表す指標として用いることができる。93 の調査航海において、調査努力量は日本周辺の中緯度域に多く配置されてきた。緯度 1 度ごとの総調査距離は、最も少ない北緯 59–60 度で 200.5 海里、最も多い北緯 34–35 度で 18,804.3 海里と偏りがある。調査努力量のバイアスを考慮するため、緯度 1 度ごとに総調査距離が 200 海里に達するまで、ラインセグメントをランダムサンプリングした。ここで、ラインセグメントは、鯨類の探索開始から、鯨類の発見時や天候悪化時の探索中断、あるいは一日の既定の調査終了時までの連続した調査ラインとした。ただし、1 度ごとの緯度線通過時にも、前後の調査ラインを異なるセグメントと定義した。得られたデータセットに対してそれぞれの環境変数を平均 0、標準偏差 1 となるように標準化したうえで正準判別分析を行った。この過程を 100 回繰り返し、正準判別分析の第一、第二判別得点を 14 種で比較した。

2-2-4 種数の南北勾配と表面水温との関係

上述の努力量バイアスを考慮して作成したデータセットを用い、目視調査で遭遇した小型鯨類の種数を緯度 1 度ごとに比較した。種数の緯度勾配について、さらに水温との関係でも分析を行った。100 m 深水温や 200 m 深水温は、北赤道海流の周辺（北緯 10–20 度）で低くなるため、低緯度から高緯度にかけて必ずしも単調に変化するわけではない。そこで、ここでは表面水温と種数の関係を調べた。

2-3 結果

2-3-1 分布と物理環境の種間比較

過去の目視調査では、本解析の対象とした 14 種について計 7,344

群の発見があった。これらの発見位置分布を図 2-1 に示す。種ごとの発見位置の分布には違いが見られ、最も低緯度に分布していたのがハシナガイルカで、高緯度に分布していたのがイシイルカであった。その他の種は低緯度～中緯度の海域に広く分布するか、あるいは中緯度海域の東西に帯状に分布していた（図 2-1）。北太平洋では、高水温・高塩分の低緯度域から低水温・低塩分の高緯度域にかけて、南北で物理環境が変化する（図 2-2）。こうした変化は、小型鯨類の種による分布域の違いによく対応する。14 種の発見群に対し、それぞれの発見位置に環境変数を対応させた。ここでは表層～200 m 深の水温・塩分を用いたため、200 m 以浅の地点では 200 m 深水温・塩分のデータが存在しない。200 m 以浅の発見記録については解析から除外し、6,323 群について発見位置の表層、100 m、200 m 深の水温・塩分と海底水深をデータベースから抽出した。分布が沿岸至近にまで及ぶハンドウイルカやカマイルカでは、この理由により除外されたデータが多かったが、本章の目的は大洋スケールで分布パターンを明らかにすることにある。したがって、沿岸域の発見データを除外することは、結果の解釈に大きく影響しないと考えられる。

小型鯨類 14 種の発見位置における表層、100 m、200 m 深の水温・塩分および海底水深を図 2-3 に示す。表層水温、100 m 深水温でみると、14 種中もっとも高水温の海域に分布するのがハシナガイルカであった。本種の分布域における水温範囲は広く、四分位範囲（第 1-3 四分位）で表層水温 25.4–29.6°C、100 m 深水温で 18.0–25.3°C にあった。カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカの生息水温はこれより若干低く、四分位範囲は表層水温で 25.5–28.7°C、100 m 深水温で 17.6–22.3°C であったが、ハシナガイルカのそれとは重なりが大きかった。一方、200 m 深水温でみるとハシナガイルカの四分位範囲は 11.8–16.3°C で、カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカの 13.4–18.6°C よりも生息水温が相対的に低い。コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウ、スジイルカは表層、100 m、200 m 深水温の四分位範囲が、それぞれ 23.5–28.2°C、12.3–21.0°C、

8.4–17.9°C にあった。この水温範囲は、上述の 5 種および後述するマイルカの分布水温とで重なりがみられた。マイルカの水温範囲は四分位で表層 19.8–22.7°C、100 m 深 10.0–12.5°C、200 m 深 7.5–9.7°C にあった。カマイルカとセミイルカの分布水温範囲は、表層 14.8–18.5°C、100 m 深 5.4–9.3°C、200 m 深 4.2–7.8°C にあった。イシイルカはこれらよりもさらに低い水温範囲に分布があり、その四分位は表層 11.8–15.8°C、100 m 深 0.3–3.9°C、200 m 深 1.0–3.6°C にあった。シャチの分布域における水温範囲は比較的広く、表層 11.6–21.5°C、100 m 深 1.5–11.6°C、200 m 深 2.1–9.2°C で、概ねカマイルカ、セミイルカ、イシイルカの分布水温範囲と重なりが見られた。

塩分は、表層ではばらつきが大きく傾向が明瞭ではなかったが、ハシナガイルカ、カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカの 100 m、200 m 深での塩分範囲に大きな差はなく、100 m 深 34.6–34.9 PSU と 200 m 深 34.5–34.8 PSU の四分位範囲にあった。水温で見た場合の種間の傾向と同様に、コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウ、スジイルカの塩分範囲は上記 5 種とマイルカの塩分範囲と重なる形で、100 m 深 34.3–34.8 PSU と 200 m 深 34.1–34.8 PSU の四分位範囲にあった。マイルカの塩分範囲は四分位で、100 m 深 34.1–34.4 PSU と 200 m 深 34.0–34.2 PSU であった。カマイルカとセミイルカはこれよりも低塩分の環境に生息し、100 m 深塩分の四分位範囲は 33.4–34.0 PSU、200 m 深では 33.7–34.0 PSU に、イシイルカではさらに低塩分となり、100 m 深で 33.2–33.4 PSU、200 m 深では 33.4–33.7 PSU であった。またシャチの塩分範囲も水温で見た場合と同様、カマイルカ、セミイルカ、イシイルカの範囲と重なる形で、100 m 深で 33.2–34.2 PSU、200 m 深では 33.5–34.1 PSU であった。

2-3-2 正準判別分析による種間比較

繰り返し 100 回の正準判別分析の結果、群間変動の説明割合は第一判別関数が 89.0–97.1% (中央値 = 94.2%)、第二判別関数が 1.7–6.0%

(中央値 = 3.0%)。第一判別関数の重み係数の絶対値は、100 m および 200 m 深塩分が、第二判別関数では 100 m および 200 m 深水温が大きく、種間の判別にはこれら変数の寄与率が高いことが分かった (図 2-4)。第一、第二判別関数から求められる判別得点を図 2-5 に示す。判別得点の分布から、小型鯨類 14 種は 4 つのグループに分けられた；第一グループ (9 種)：ハシナガイルカ、カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカ、コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウ、スジイルカ、第二グループ (1 種)：マイルカ、第三グループ (2 種)：カマイルカ、セミイルカ、第四グループ (2 種)：イシイルカ、シャチ。多重比較検定の結果、これら 4 グループ間の第一判別得点は有意に異なった ($P < 0.05$, Scheffe's F test, Scheffe 1999)。

2-3-3 種数と緯度・水温との関係

小型鯨類の遭遇種数は緯度や水温によって違いが見られた。緯度 1 度ごとの遭遇種数は低緯度 (赤道-北緯 10 度) と中緯度 (北緯 30-40 度) で高かった (図 2-6)。水温 1 度ごとに見ると、遭遇種数は水温 29 度まで、水温が高い海域ほど多い傾向が認められた (図 2-6)。

2-4 考察

2-4-1 小型鯨類 14 種の地理分布

発見位置の水温・塩分値には、種間での明瞭な違いが見られたほか、正準判別分析の結果からも 4 グループに分けられた (図 2-5)。これらの結果と北太平洋における海洋フロントの指標環境値を比較すると、4 グループはそれぞれ亜熱帯性種、移行帯性種、移行領域性種、亜寒帯性種に対応し、これらはさらにいくつかのサブグループに分けられると考えられた。

・ 亜熱帯性種（第一グループ）

判別分析でこのグループに分類された 9 種のうち、カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカの 100、200 m 深水温の第 1 四分位は、100 m 深水温 18°C および 200 m 深水温 14°C で示される黒潮・黒潮続流の指標（Kawai 1969, 村上 1993）と概ね一致していた（図 2-3）。ハシナガイルカはこれら 4 種と分布環境が類似していたが、200 m 水温がこれらよりも低く（図 2-3）、さらに南方の赤道付近にも多くの発見が記録されていた（図 2-1）。北赤道海流の南端付近では、海流によって水温躍層が浅くなるために、亜表層の水温が周辺海域よりも低くなる（和達 1987）。したがって、ハシナガイルカは亜熱帯域のみならず、熱帯域にも広く分布する種と考えられる。正準判別分析の第二判別得点は、群間変動の説明割合が小さかったため種間の差異を十分説明していないと考えられたが、ハシナガイルカの第二判別得点が高種よりも高い傾向が見られた（図 2-5）。

コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウ、スジイルカは広い水温・塩分範囲を持ち、生息域が第二グループと重なる。スジイルカの分布域の水深は、後述する第二グループのそれとも一致することから（図 2-3）、本種は亜熱帯域のみならず、移行帯域にも広く分布すると考えられた。これに対して、コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウの分布域の水深は、第二グループよりも浅かった（図 2-3）。これらの種は亜熱帯域に加え、北日本沿岸の海域にまで広く分布するものと考えられた。北日本沿岸の海域は黒潮と親潮が混じりあう、混合領域と呼ばれる（川合 1972）。以上から、第一グループはさらに、亜熱帯性種、熱帯-亜熱帯性種、亜熱帯-移行帯性種、亜熱帯-混合領域性種の 4 つのサブグループに分けられる。

・ 移行帯性種（第二グループ）

マイルカの 100 m 深塩分は 34.3–34.8 PSU の四分位範囲にあり 34.6 PSU を指標とする亜熱帯前線が、亜熱帯性種とのおよその分布境界を成すと考えられる。また 100、200 m 深塩分の第 1 四分位はそれぞれ 34.1

PSU と 34.0 PSU で（図 2-3）、移行帯の北限を成す亜寒帯境界の指標値、塩分 34.0 PSU とよく一致した。

・移行領域性種（第三グループ）

カマイルカとセミイルカの 100、200 m 深塩分第 3 四分位は 34.0 PSU で、亜熱帯前線の指標値とよく一致する（図 2-3）。またこれらの 100 m 深水温第 1 四分位は 5.4°C で、100 m 深水温 4°C を指標とする亜寒帯前線によって、亜寒帯性種と分布域が分けられる。

・亜寒帯性種（第四グループ）

イシイルカの 100 m 深水温第 1 四分位は 4°C で、亜寒帯前線の指標値とよく一致する。シャチの 100 m 深水温は 1.5–11.6°C の広い四分位範囲を持つ。分布の中心は亜寒帯にあるものの、北太平洋全域に分布が記録されている（図 2-1）。

海洋の表層は、日射や風の影響を直接に受けやすいため、海域やフロントの指標としては、100 m、200 m など亜表層の環境値がしばしば用いられる（Kawai 1969, 川合 1972, Favorite et al. 1976, Percy 1991, Roden 1991, Murakami 1993, Tomczak & Godfrey 2003）。判別分析により分布域の種間比較を行った場合、第一・第二判別関数の係数値としては 100 m と 200 m 深の環境値の寄与が大きく、これらの変数が種間の分布環境の差異を最もよく表すと考えられた。100、200 m 深水温は亜寒帯前線や黒潮・黒潮続流の指標として（Kawai 1969, Favorite et al. 1976, 村上 1993）、100、200 m 深塩分は亜寒帯境界や亜熱帯前線の指標として用いられており（川合 1972, Favorite et al. 1976, Roden 1991）、小型鯨類の種によって異なる分布域は、海洋フロントを境界とする水塊構造に密接に関わっていることが示唆される。

表層よりも 100、200 m 深の環境が分布の種間判別に寄与したことは、小型鯨類の生態特性にも関係しているであろう。小型鯨類の多くの種は中深層性の魚類・頭足類を主に捕食しており、これらは夜間 200

m 以浅に浮上し、昼間はそれよりも深層に分布するといった日周鉛直移動を行う (Watanabe et al. 1999, 2006)。ハダカイワシ類やヨコエソ類は日周鉛直移動を行う中深層性魚類の代表的なものであるが、小型鯨類の多くの種がこれら中深層性魚類を主要な餌として利用することが知られている (Miyazaki et al. 1973, 鳥羽山 1974, Walker & Jones 1994, Chou et al. 1995, Ohizumi et al. 1998, 2003, Wang et al. 2003)。また北太平洋では、亜寒帯域、移行領域、移行帯、亜熱帯で生息する中深層性魚類の種構成が異なることが報告されてきた (Kawaguchi et al. 1972, Willis et al. 1988, Watanabe et al. 1999, Sassa et al. 2002, Hidaka et al. 2003, Watanabe et al. 2009)。こうした地理分布パターンは、小型鯨類のそれと類似しており、海域によって異なる物理・生産構造が食物連鎖を通じて鯨類に影響していることを示唆する。また魚類、頭足類、海亀類、海鳥類、鰭脚類、鯨類など多様な生物を捕食するシャチが (Nishiwaki & Handa 1958, Ford et al. 1998, Baird 2001)、広範囲の分布域を持つこともまた、小型鯨類の分布と食性との関連を示唆するものである。

2-4-2 種数の緯度勾配

判別得点の分布から小型鯨類 14 種は、生息域の異なる 4 グループに分けられた。このうち、低緯度に生息する亜熱帯性のグループは複数種で構成されていた一方で、中～高緯度に生息する移行帯性、移行領域性、亜寒帯性のグループはそれぞれ 1-2 種を含むのみであった (図 2-5)。このような種数の緯度勾配は生態学における共通現象として、様々な生物群に対して知られてきたが、そのメカニズムについては十分解明されていない (Rohde 1992, Gaston 2000, Jablonski et al. 2006, Condamine et al. 2012)。緯度 1 度ごとの小型鯨類の遭遇種数からは低緯度域 (赤道-北緯 10 度) と中緯度域 (北緯 30-40 度) にピークが見られた (図 2-6)。鯨類の種数の緯度勾配について調べた過去の研究でも中緯度域にピークのあることが示されてきた (Whitehead et al. 2008, Tittensor et al. 2010)。北緯 30-40 度の海域は、亜熱帯系の水塊と亜寒

帯系の水塊が境界を成し、両者が複雑に混合する海域である（川合 1972）。本来高水温の海域に種数が多く、低水温の海域に種数が少ないと仮定すれば、中緯度の混合域で両者の生息域が重なりあい、結果として出現種数が多くなるというメカニズムが推察される。一方、北緯 20 度付近では出現種数が少なかった（図 2-6）。一般に低緯度域は水温成層が発達することによって基礎生産が著しく低くなるが、一方熱帯域は赤道湧昇によって栄養塩の供給が成されるため、北緯 20 度を中心とした外洋域に基礎生産が著しく低い海域が認められる（Nybakken 1996, 図 1-3, 4）。小型鯨類の出現種数は水温の上昇とともに多くなる傾向が見られた（図 2-6）。Tittensor et al. (2010) は、水温上昇によってもたらされる代謝率の上昇が種分化を促し、低緯度域における海洋生物の種多様性をもたらすと考えた。変温動物では、環境水温が細胞の生化学反応に影響を与え、代謝活動に直接の変化をもたらす（Jhonston & Dunn 1987）。一方、恒温動物の小型鯨類に対して、環境水温が直接に影響して種分化が促されるとは考えにくい。むしろ、低緯度域に低次の様々な種が出現した結果、種間関係によって生息地の分断が起き、それらが食物連鎖を通じて高次捕食者に影響した結果、現在の小型鯨類の分布パターンが形成されたものと推測される。

表 2-1. 本章で用いた 14 種の小型鯨類。発見群数のうち括弧内は環境変数（水温・塩分・海底水深）を対応させ、正準判別分析に用いた群数。

種名	学名	略称	発見群数
ハシナガイルカ	<i>Stenella longirostris</i>	SL	129 (128)
カズハゴンドウ	<i>Peponocephala electra</i>	PE	59 (57)
シワハイルカ	<i>Steno bredanensis</i>	SB	78 (73)
オキゴンドウ	<i>Pseudorca crassidens</i>	PC	118 (100)
マダライルカ	<i>Stenella attenuata</i>	SA	396 (383)
コビレゴンドウ	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	GM	222 (187)
ハンドウイルカ	<i>Tursiops truncatus</i>	TT	248 (192)
ハナゴンドウ	<i>Grampus griseus</i>	GG	569 (486)
スジイルカ	<i>Stenella coeruleoalba</i>	SC	701 (695)
マイルカ	<i>Delphinus delphis</i>	DD	443 (432)
カマイルカ	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	LO	226 (157)
セミイルカ	<i>Lissodelphis borealis</i>	LB	58 (58)
イシイルカ	<i>Phocoenoides dalli</i>	PD	3887 (3171)
シャチ	<i>Orcinus orca</i>	OO	210 (197)

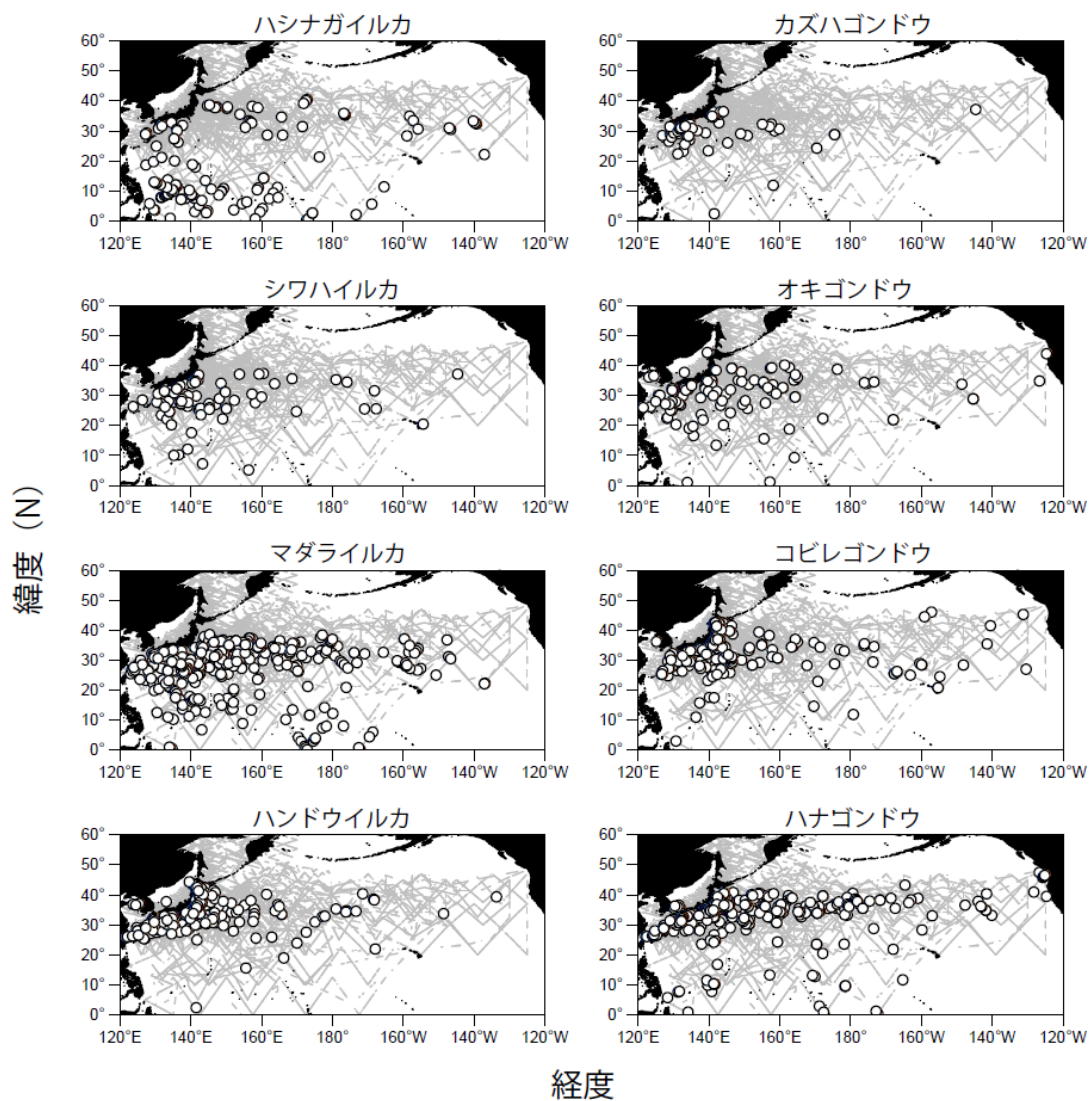


図 2-1. 1983-2006 年の夏季（7-9 月）に、遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が北太平洋で実施した鯨類目視調査の調査ライン（灰色線）と小型鯨類 14 種の発見位置。

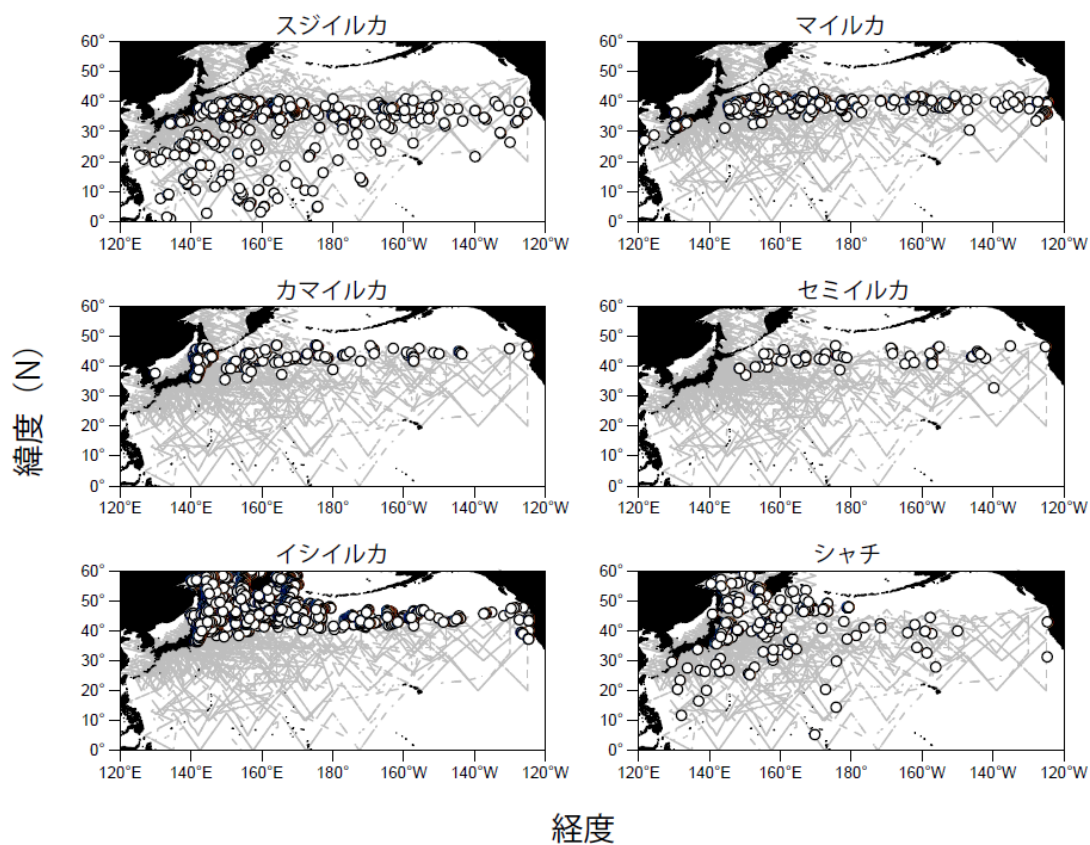


図 2-1. 続き。

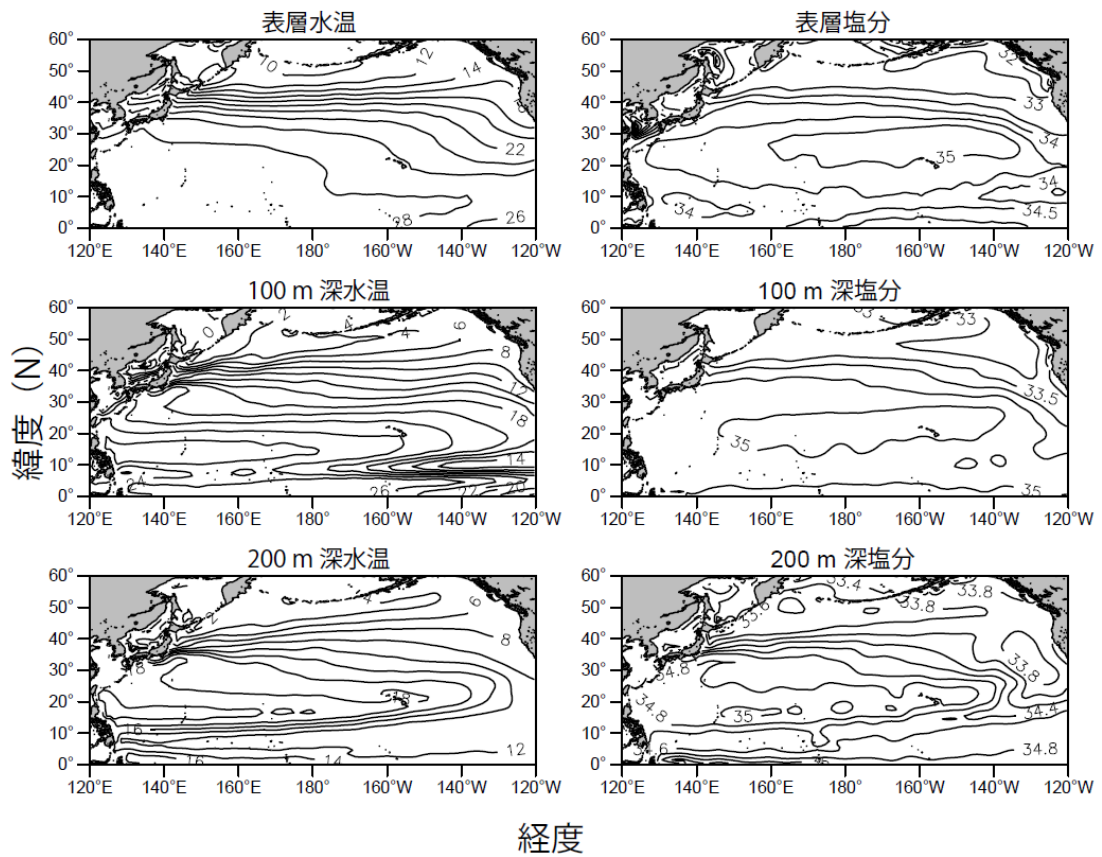


図 2-2. 北太平洋における表層、100 m、200 m 深水温・塩分の水平分布。海洋再解析データ ds285.3 (<http://rda.ucar.edu/datasets/ds285.3/>) (Ishii et al. 2006) に基づく 1983–2006 年夏季 (7–9 月) 平均値。

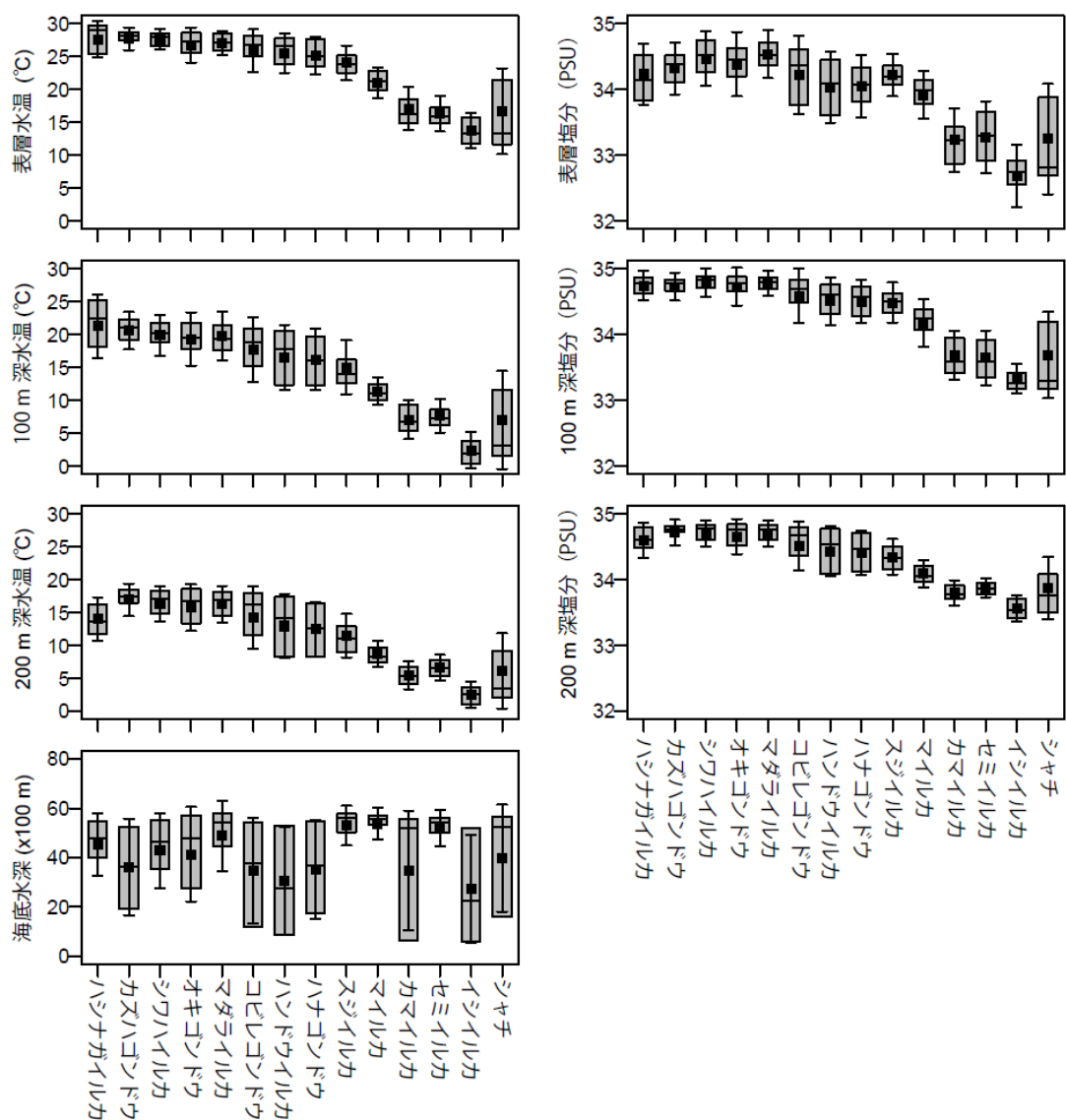


図 2-3. 1983-2006 年の夏季 (7-9 月) に、遠洋水産研究所 (現国際水産資源研究所) が北太平洋で実施した鯨類目視調査において発見・記録された、小型鯨類 14 種の発見位置における表層、100 m、200 m 深水温・塩分、海底水深値の範囲。プロットと誤差棒は平均と標準偏差を、ボックスプロットは四分位 (25 パーセンタイル、中央値、75 パーセンタイル) を表す。

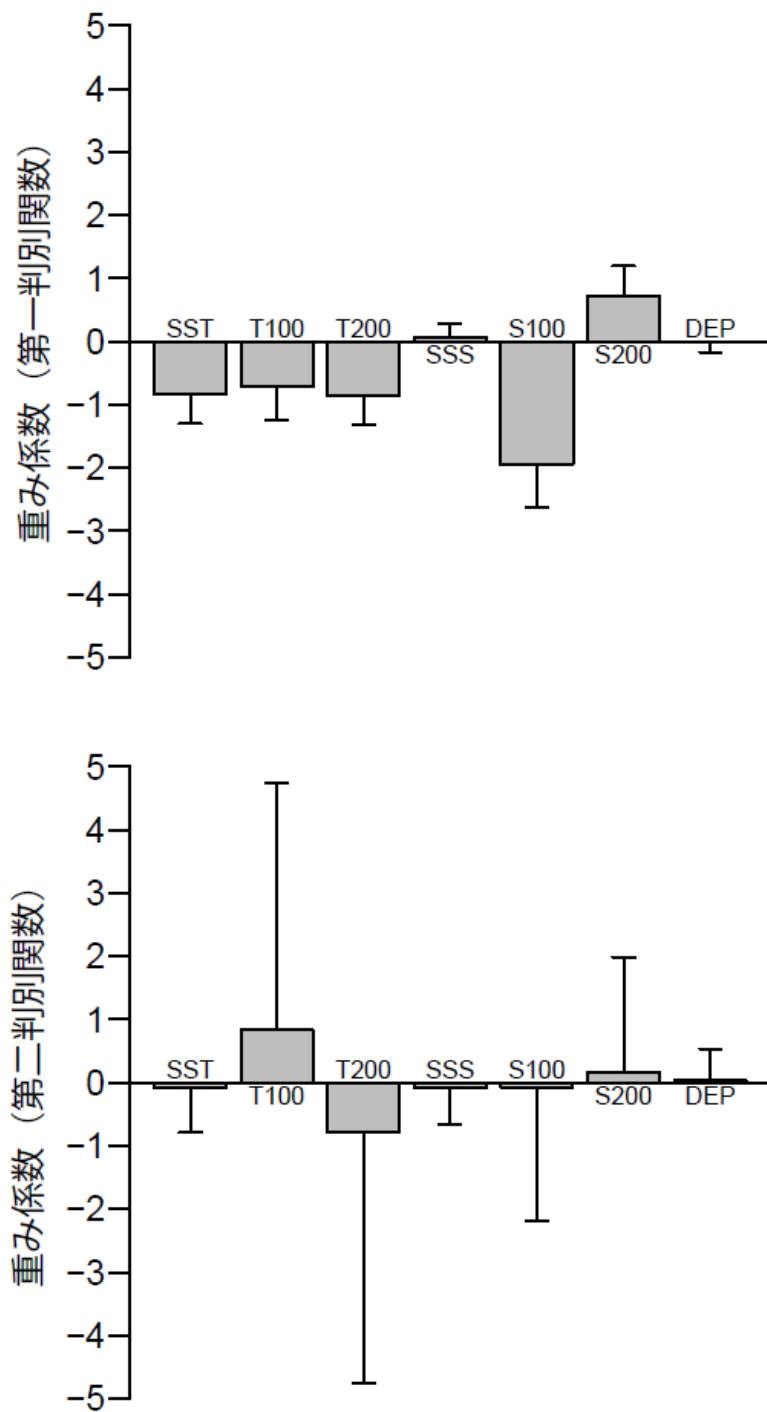


図 2-4. 正準判別分析による第一判別関数（上）と第二判別関数（下）の重み係数推定値の平均と標準偏差。SST：表層水温、T100：100 m 深水温、T200：200 m 深水温、SSS：表層塩分、S100：100 m 深塩分、S200：200 m 深塩分、DEP：海底水深。

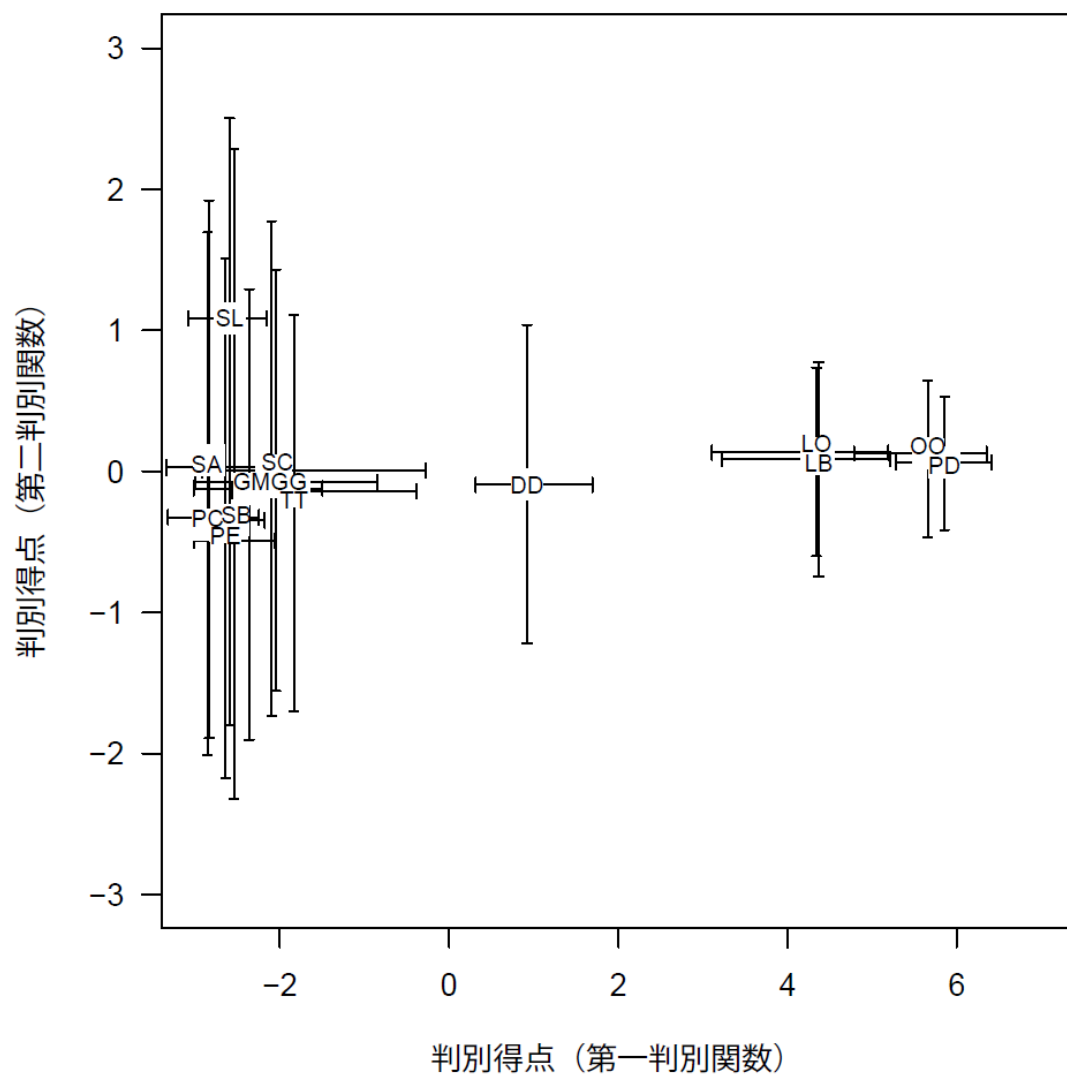


図 2-5. 第一、第二判別関数から得られた判別得点。アルファベット 2 文字で示す小型鯨類 14 種の略称は表 2-1 参照。誤差棒は四分位範囲（25 および 75 パーセントイル）を示す。

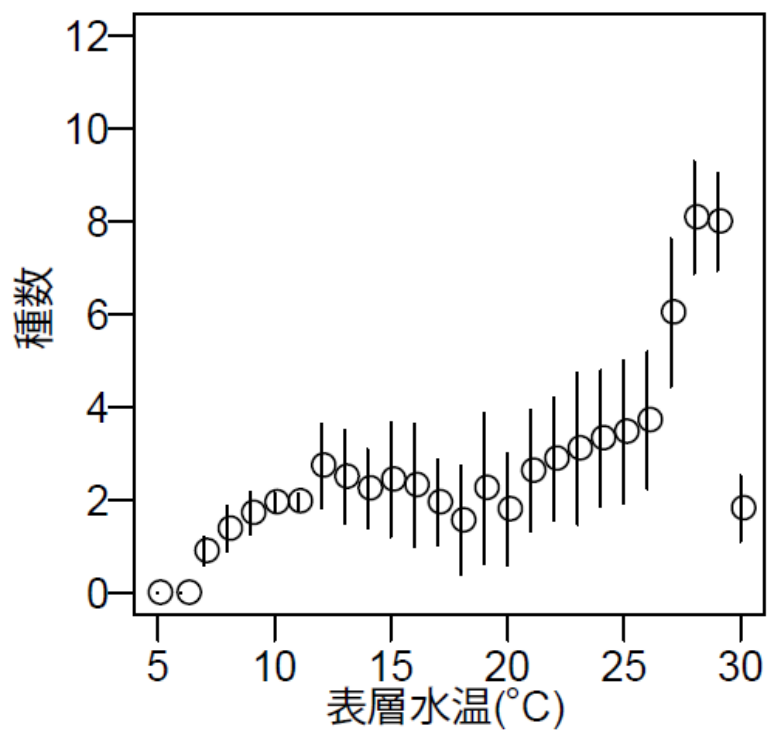
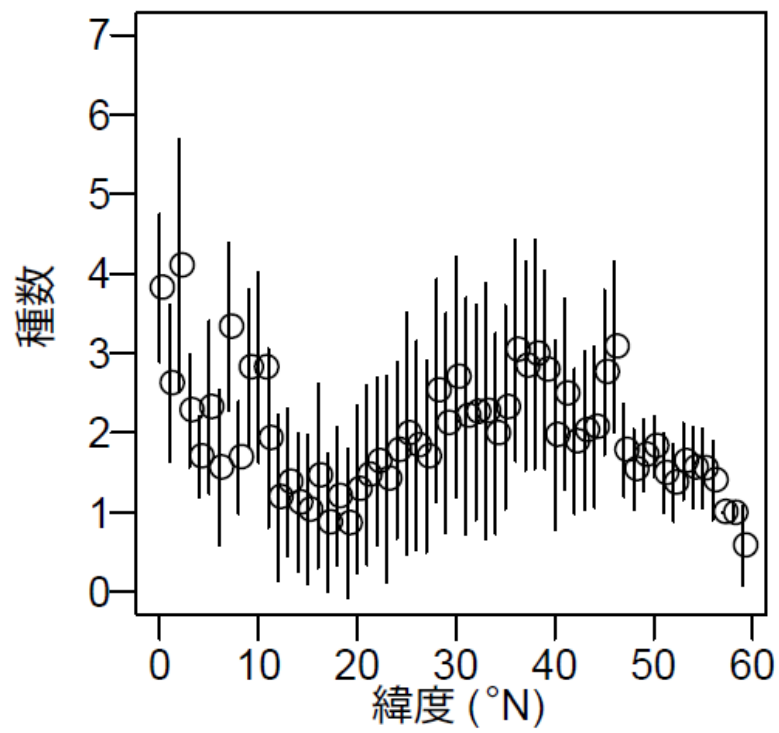


図 2-6. 緯度 1 度ごとの小型鯨類出現種数（上）と表層水温 1 度ごとの出現種数。丸と誤差棒はそれぞれ平均と標準偏差を表す。

第 3 章 群れサイズ判定誤差を考慮した北方型コビレゴンドウの個体数推定

3-1 背景と目的

コビレゴンドウは熱帯、亜熱帯、温暖帯域に広く分布しており、北西および南西太平洋においては、分布を異にする 2 型の存在が知られてきた (Wada 1988, Kasuya et al. 1988, Miyashita et al. 1990, Kasuya & Tai 1993, Miyazaki & Amano 1994)。タッパナガと呼ばれる北方型は、三陸・道南沖の比較的狭い海域に分布して、一つの独立した個体群である (Kasuya & Tai 1993, Kanaji et al. 2015a)。一方、マゴンドウと呼ばれる南方型は、北太平洋の熱帯・亜熱帯の広範囲に分布する (Kasuya & Tai 1993, Kanaji et al. 2015a)。両者は黒潮、黒潮続流を境に分布を隔てると考えられ、遺伝的・形態学的に明瞭な差異が見られるほか、繁殖時期・海域も異なるとされる (Wada 1988, Kasuya et al. 1988, Miyashita et al. 1990, Kasuya & Tai 1993, Miyazaki & Amano 1994)。北方型コビレゴンドウは三陸沿岸において 1940 年代から捕獲対象とされてきたが、1975 年から 1981 年までの中断を経て、1982 年から 2006 年まで小型捕鯨業により捕獲されてきた。1980 年代以降、商業捕鯨モラトリウムによりミンククジラなどの大型鯨類の捕獲が減少したため、その需要を補うために小型鯨類への捕獲が増大した。1982 年から 1985 年の 4 年間に 500 頭以上北方型コビレゴンドウが捕獲され、急激に拡大した漁業を規制するため、1986 年からは年間捕獲上限が 50 頭に設定されるに至った (Kasuya & Tai 1993, 図 3-1)。この捕獲上限は、Miyashita (1986) が 1982-1985 年の目視調査データから推定した生息個体数 5,300 頭に、およその年間個体群増加率 1%を用いて算定された。2000 年代には、さらに年間捕獲上限が 36 頭に改定されている。その後は捕獲が減少したことに加え、北方型コビレゴンドウの操業時期にあたる秋季に、小型捕鯨船が別の海域で開始された沿岸域鯨類捕獲調査に参加するようになったことから、2007 年から北方型コビレゴンドウの捕

獲は行われていない（Kanaji et al. 2011）。

北方型コビレゴンドウの資源状態を把握するため、2006 年には本個体群の主分布域である三陸～道南沖において目視調査が実施された。一方、長期に亘る捕獲の影響を明らかにするためには、長期時系列の個体数推定値が必要である。2006 年以前にも同海域での目視調査が数次に亘り行われてきたが、これらを長期データとして解析し、個体数推定値の時系列から捕獲の影響やトレンドを考察した例はなかった。その理由としては、第一に本個体群の遭遇率が低く、1 度の調査で十分な発見データが得られないために、十分な精度での個体数推定ができなかった点が挙げられる。第二に、目視調査のデザインが年によって異なることがある。これは日本沿岸には多様な種の鯨類が生息しているため、すべての種に適当な調査手法を採ることが難しく、特定の種に対応した調査デザインが設計され、調査によって対象種自体も変わってきたことによる。第三に、群れサイズを正確に推定することが難しい点がある。北方型コビレゴンドウは通常数十頭の群れを形成するが、ときに 1,000 頭を超える大きな群れになることから一貫した推定基準を設けることが難しい。本章では、こうした問題点を考慮した、長期時系列の北方型コビレゴンドウ個体数推定法を検討する（Kanaji et al. 2011）。

3-2 材料と方法

3-2-1 調査データと調査方法

遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）は、北方型コビレゴンドウを対象に、2006 年の 9 月 15 日から 10 月 12 日にかけて、調査船くろさき（450 トン、富士船舶所属）を用いて目視調査を実施した。過去を目視情報から、北方型コビレゴンドウは三陸から道南にかけての海域に集中して分布することが知られてきた（図 3-2）。そこで本個体群の主分布域に、3 つのブロック、三陸南部（SCS, 4,293 平方海里）、

三陸北部（SCN, 6,990 平方海里）、道南（HCW, 2,891 平方海里）を置いて、調査を行った。（図 3-3）。Buckland et al.（2001）に従い、開始点をランダムに取って、これらブロック内にジグザグに調査ラインを配置した。調査は接近方式で行われ（2-2-1 項参照）、北方型コビレゴンドウを含む鯨類を発見した場合には、調査ラインを外れ、全速力で発見群に接近し、群れサイズの推定、種判別を行った。調査ライン上からの最初の発見は一次発見として記録し、発見群への接近中の発見は二次発見として記録した。発見関数の推定や群れサイズの推定には主に一次発見を用いるが、後述する群れサイズの修正には二次発見も用いた。調査中、船首マストの最上部に設置した観察バレルから 2 名の専門観察員が鯨類の探索に従事し、双眼鏡（7×50）および角度板を用いて、発見時の直達距離と角度を推定した。調査中の速力は 11.5 ノット（1 ノット＝1.852 km/h）に設定した。

さらに過去の個体数推定値を長期時系列として明らかにするため、北方型コビレゴンドウに遭遇した 1984 年から 1997 年の 11 調査から得られたデータについても解析を行った。これらの調査も遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施したものであるが、対象種がそれぞれ異なるため、調査海域や調査ブロックの設定が年によって異なる。そこで、2006 年調査に用いた 3 つのブロック（SCS、SCN、HCW）を用い、このブロック内での発見、努力量情報を抽出した（図 3-3）。過去の調査では、このブロック外にも北方型コビレゴンドウの発見記録が少なからず記録されているが、本章では同一海域内の長期連続した資源動向を把握するために、これらのデータは解析から除外した。過去の調査では、北方型コビレゴンドウを主対象とした 2006 年調査と同様に、接近方式で観察が行われた。これら 11 航海では第 25 利丸（740 トン、共同船舶所属）、第 15 利丸（647 トン、三洋捕鯨所属）、俊鷹丸（旧船：393 トン、水産庁遠洋水産研究所所属）、新宝洋丸（496 トン、宝洋水産所属）、第 38 歓喜丸（392 トン、福士船舶所属）、第二昭南丸（712 トン、共同船舶所属）が用いられた（表 3-1）。第 25 利丸、第 15 利丸、第二昭南丸は捕鯨船、俊鷹丸、新宝洋丸、第 38 歓喜丸は

調査船であった。これらの目視調査では、通常マスト上に設置された観察バレルから、双眼鏡を用いてあるいは肉眼で鯨類の探索を行う(2-2-1 項参照)。捕鯨船 3 隻のうち、第 25 利丸と第 15 利丸は船首マストに観察バレルが設置されており、一方の第二昭南丸はブリッジ上のメインマストに観察バレルが設置されている。観察バレルはメインマストに設置されている場合が、船首マストのそれよりも、5 メートルほど高い位置となる。調査船 3 隻のうち、第 38 歓喜丸は船首マストに観察バレルが設置されている。上記の観察バレルが設置されている船舶については、2 名の専門観察員が観察バレルから探索を行った。一方、観察バレルが設置されていない俊鷹丸および新宝洋丸では、コンパステッキから専門観察員が観察を行った。船首マストに観察バレルが設置されている場合でも、その位置は捕鯨船のほうが調査船よりも高い位置となる。これはマストの高さ自体が両方で異なるためである。したがって、調査に用いた船舶は、捕鯨船または調査船の別、および観察バレルの有無と場所によって、次の 4 つの船型に分類できる—タイプ A、第 25 利丸および第 15 利丸（船首マスト設置の観察バレルを有する捕鯨船）；タイプ B、第二昭南丸（メインマスト設置の観察バレルを有する捕鯨船）；タイプ C、俊鷹丸および新宝洋丸（観察バレルを有しない調査船）；タイプ D、第 38 歓喜丸（船首マスト設置の観察バレルを有する調査船）。観察位置の高さはタイプ B、A、D、C の順となる。2006 年の調査に用いた船舶、くろさきはタイプ D に該当する。観察位置が高いほどより遠距離まで観察が可能となるため、船型は発見確率に影響すると考えられる。また、北方型コビレゴンドウのような小型鯨類は多少の白波も発見確率に影響を与えると考えられる。そこで船型と発見時のビューフォート風力階級は、発見確率に影響を与える共変量として、後述する発見関数に取り入れた。ビューフォート風力階級は 0-2 を“good”、3 以上を“bad”として、船型の 4 タイプとともに離散変数として共変量に用いた。

3-2-2 個体数推定法

ライントランセクト法に従い、次式の通り北方型コビレゴンドウの個体数密度を推定した (Buckland et al. 2001)。

$$D_i = \frac{s}{2L_i} \sum_{j=1}^{n_i} \frac{1}{w_{ij}} \quad (3.1)$$

ここで、 n_i はブロック i での一次発見数、 L_i はブロック i での調査実施ライン長を、 s は平均群れサイズを、 w_{ij} はブロック i の j 番目の発見群での有効探索幅を表す。発見関数に共変量を用いた場合、発見群ごとに有効探索幅が異なる。そこで第 1 章で個体数推定法の説明に用いた

1.1 式中の n/w (n は群れの数) は、本章では $\sum_{j=1}^{n_i} 1/w_{ij}$ に置き換えて計算

した (Marques & Buckland 2003)。また鯨類は通常、群れ単位で発見されることから、1.1 式中の n をここでは発見群数に置き換えて用い、平均群れサイズ s を乗じて、遭遇個体数とした (Buckland et al. 2001)。北方型コビレゴンドウは遭遇率 (n_i/L_i) が低く、各年の発見数が十分でないことから、有効探索幅の推定には調査ブロック内の過去のデータを一括して用いるとともに、調査ごとに異なる観察状況は、共変量としてモデルに取り込んだ (Marques & Buckland 2003)。Buckland et al. (2001) に従い、ハーフノーマル関数およびハザードレート関数を発見関数に用いた。

$$\text{ハーフノーマル関数 : } g(x/z) = \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma^2}\right) \quad (3.2)$$

$$\text{ハザードレート関数 : } g(x/z) = 1 - \exp\left\{-\left(\frac{x}{\sigma}\right)^{-b}\right\} \quad (3.3)$$

発見関数は、横距離 x のときの発見確率を表す。横距離 x は、調査ラインから発見群までの垂直距離である。ここでは、発見位置と発見群の間の直達距離 r と発見群に対する調査ラインからの角度 θ を用いて、 $x = r \sin \theta$ により求めた。共変量の組み合わせ z ごとに異なるスケールパラメータ σ を推定することで、共変量の影響を考慮した発見関数を推定した。シェイプパラメータ b については、共変量に関わらず一定の値を推定した。共変量には船型とビューフォート風力階級を検討した。ビューフォート階級は毎正時に記録されていることから、発見時にもっとも近い正時の値を共変量に用いた。2 つの発見関数と共変量の組み合わせの中から、赤池情報量基準 (AIC) を基に最適モデルを選択した。発見距離 x の確率密度関数は $f(x) = g(x) / \int g(x)$ によって得られ、有効探索幅 w_{ij} は、 $1 / f_{ij}(0)$ として求められる (Buckland et al. 2001)。個体数密度の分散はデルタ法に従い、次式の通り推定した。

$$\text{Var}(D_i) = D_i^2 \left\{ \frac{\text{var}(n_i / L_i)}{(n_i / L_i)^2} + \frac{\text{var}(\sum 1 / w_{ij})}{(\sum 1 / w_{ij})^2} + \frac{\text{var}(s)}{(s)^2} \right\} \quad (3.4)$$

全体の個体数推定値 N は、各ブロックの個体数密度に面積を乗じ、それらを 3 ブロックで合計することにより求めた。

$$N = \sum_i A_i D_i \quad (3.5)$$

個体数の 95 パーセント信頼区間は Buckland et al. (2001) に従い、次式の通り求めた。

$$(N / C, NC) \quad (3.6)$$

$$\text{ただし、 } C = \exp(1.96) \sqrt{\log \{1 + [CV(N)]^2\}} \quad (3.7)$$

群れサイズの推定は、しばしば発見距離の影響を受ける。これは

大きなサイズの群れは、遠方の距離でも発見されやすい一方で、小さなサイズの群れは観察者から比較的近い範囲でしか発見できないためである (Buckland et al. 2001)。これらを単純平均した場合、大きなサイズの群れによってバイアスする可能性がある。そこで、群れサイズを発見関数 $g(x)$ に対して回帰させることで、バイアスを考慮した平均群れサイズを推定した。離散変数の確率分布としてしばしば用いられる負の二項分布を群れサイズの誤差分布に用い、群れサイズから 1 を除した値を応答変数に回帰を行った (Okamura et al. 2005)。ここで 1 を除したのは、負の二項分布は 0 を含む離散変数を扱うのに対し、群れサイズは常に 1 以上の値を取るためである。説明変数となる $g(x)$ は、それ自体が推定された値であるために、不確実性を考慮する必要がある。 $g(x)$ に起因する追加的分散はパラメトリックブートストラップにより推定した。ここでは、推定されたパラメータの平均と分散・共分散から多変量正規分布を用いて、ランダムサンプリングした $g(x)$ から追加的分散を評価した。

北方型コビレゴンドウはしばしば、餌場などに集まって巨大な群れとして発見・記録されることがある (Norris & Prescott 1961)。こうした際に、複数の群れが一時的に集合したと考えることも、あるいはすべてをひとつの群れと考えることもでき、明確な基準を設けることが難しい。とくに一次発見と二次発見を区別する際に大きな問題となる。たとえば、発見時に数十頭から成る群れを発見したが、接近後にはさらに数十頭が付近に浮上した場合を考える。本来一次発見は、調査中の発見であることから最初の数十頭のみが一次発見として記録され、あとから浮上した群れは二次発見として記録されるべきと考えられる。しかし一方で、接近の主目的は種判定とともに群れサイズを正確に推定することにもある。したがって、発見時よりも接近後に確認された群れサイズのほうがより正確だと考えることにも合理性がある。とくに北方型コビレゴンドウは特定海域に集中して分布することが、過去の調査から経験的に知られており、一次発見に付随して多数の二次発見が記録されている。またその一方で、付近の複数の発見をひと

まとめにして 1 群として記録されているものも少なくない。さらに、北方型コビレゴンドウは遭遇率が低く、発見データが少ないことに起因する問題点も存在する。たとえば 1 度でも巨大な群れが発見、記録されると、その年だけ平均群れサイズが大きくなり、個体数の年変動を過大に推定することに繋がる。そこで、これらの問題を考慮するため 4 つのシナリオを検討し、これらシナリオのもとで、個体数推定値の年変動に同様の傾向が認められるのか、またシナリオ間での差異がどの程度生じるのか、感度解析を行った。

1. 記録された一次発見をそのまま使用し、平均群れサイズを求める。
2. 過去の調査において、一次発見記録に本来は二次発見と記録すべき群れが含まれていたことを仮定し 2006 年調査における一次発見とそれに付随する二次発見の群れサイズの比率を用いて、過去の一次発見の群れサイズを修正する。
3. 記録された一次発見をそのまま使用するが、群れサイズの回帰に年の効果を含める。
4. 2006 年調査の一次発見・二次発見の群れサイズ比率を、過去の一次発見の群れサイズ修正に用いるとともに、群れサイズ回帰に年の効果を含める。

ここで、 y 年の j 番目の一次発見と、それに付随する二次発見の群れサイズをそれぞれ $s_{p,yj}$ 、 $s_{s,yj}$ とし、シナリオ 2 および 4 の修正群れサイズ ($s_{a,yj}$) を次式によって求めた。

$$s_{a,yj} = \frac{s_{p,yj} \sum_{j=1}^{n_{2006}} s_{p,2006j}}{\sum_{j=1}^{n_{2006}} (s_{p,2006j} + s_{s,2006j})} \quad (3.8)$$

2006 年目視調査は最新かつ北方型コビレゴンドウを主目的とした調査であるため、より正確に一次発見、二次発見の区別がなされていることを前提に、同年の一次発見とそれに付随する二次発見の群れサイズの比率を過去の修正に用いた。シナリオ 1-4 における平均群れサイ

ズ推定の回帰モデルは次式で表せる。

$$1. \quad s_p - 1 = \exp(b_0 + b_1 g(x)) \quad (3.9)$$

$$2. \quad s_a - 1 = \exp(b_0 + b_1 g(x)) \quad (3.10)$$

$$3. \quad s_p - 1 = \exp(b_0 + b_1 g(x) + b_2 y) \quad (3.11)$$

$$4. \quad s_a - 1 = \exp(b_0 + b_1 g(x) + b_2 y) \quad (3.12)$$

このうち、シナリオ 1 と 2 は 1984 年から 2006 年にかけて群れサイズが一定であると仮定し、発見確率 $g(x)$ に対してのみ回帰を行った。シナリオ 1 では、一次発見群の群れサイズ (s_p) を応答変数に用いた一方、シナリオ 2 では、過去の調査において、一次発見記録に本来は二次発見と記録すべき群れが含まれていた可能性を考慮し、修正群れサイズ (s_a) を応答変数に用いて回帰した。シナリオ 3 は群れサイズに指数関数的経年変化があることを仮定しつつも、年毎に平均群れサイズを求めた場合に起こりうる年変動の過大推定を避けるために、年の要因 (y) を説明変数に加えて群れサイズ回帰を行った。シナリオ 4 では、上記シナリオ 2 と 3 で考慮した群れサイズの修正と年の要因を同時に仮定した。

3-3 結果

3-3-1 発見関数と平均群れサイズ

2006 年の航海では、888.1 海里（1 海里＝1.852 km）を目視観察により調査し、7 群の北方型コビレゴンドウの一次発見があった（表 3-1, 2）。1985 年から 1997 年に行われた過去の 11 航海では、SCS、SCN、HCW の 3 ブロック内で計 5,794.5 海里を目視観察により調査し、35 群

の北方型コビレゴンドウの一次発見があった(表 3-1, 2)。しかし、1984、1990、1993、1995 年の 4 航海は、上記 3 ブロックを十分にカバーしていなかったため、これらの調査データを発見関数と平均群れサイズの推定に用いた一方、個体数推定は行わなかった。AIC に基づくモデル選択の結果、発見関数としてハーフノーマル関数が選択された(図 3-4)。また共変量として、船型をタイプ B とそれ以外(タイプ A、C、D)に分けた組み合わせが、AIC 最小のモデルとして選択され、一方ビューフォート風力階級を込みにしたモデルは選択されなかった。ハーフノーマル関数のパラメータはタイプ B が $\sigma = 0.59$ 、それ以外(タイプ A、C、D) が $\sigma = 2.86$ と推定された(図 3-4)。また、有効探索幅は、タイプ B が 2.12 海里 ($CV = 0.35$)、それ以外(タイプ A、C、D) が 0.96 海里 ($CV = 0.12$) と推定された。

一次発見群の群れサイズは 8 頭から 1,500 頭で、その単純平均は 128.4 頭、中央値は 40 頭であった(表 3-2)。群れサイズは変動が大きく、したがって年毎の平均値にも大きな変動が見られる。4 つのシナリオに基づく平均群れサイズは図 3-5 の通りとなった。シナリオ 1 では平均群れサイズが 67.4 頭と推定され、シナリオ 2 ではシナリオ 1 よりもおよそ 7%少ない 62.6 頭と推定された。シナリオ 3 では群れサイズの減少傾向が認められ、1984 年には 89.1 頭、2006 年には 42.3 頭と推定された。シナリオ 4 も同様の減少傾向で、1984 年に 73.2 頭、2006 年には 48.6 頭と推定された。

3-3-2 個体数推定値

個体数推定は 1985、1986、1987、1988、1991、1992、1997、2006 の 8 ヶ年に対して行った(図 3-6)。1,000 海里あたりの北方型コビレゴンドウの群れ遭遇率は 2.18 から 13.31 の間で変化した(表 3-2)。1986 年から 1988 年の間の 3 年間は、他の年に比べてとくに遭遇率が低かった。4 つのシナリオに基づく個体数推定値は、いずれも 1985 年に最大となり、1988 年に最小となる点で、同様のトレンドを示した(表

3-3)。シナリオ 1 の推定結果では、1985 年の 6,670 頭 ($CV = 0.53$) から 2006 年の 3,879 頭 ($CV = 0.50$) に、シナリオ 2 では 1985 年の 6,287 頭 ($CV = 0.52$) から 2006 年の 3,602 頭 ($CV = 0.49$) に、シナリオ 3 では 1985 年の 8,646 頭 ($CV = 0.55$) から 2006 年の 2,431 頭 ($CV = 0.60$) に、シナリオ 4 では 1985 年の 7,217 頭 ($CV = 0.54$) から 2006 年の 2,790 頭 ($CV = 0.59$) に、それぞれ個体数推定値が変化した。個体数の年変動はシナリオ 3 で大きく、シナリオ 1 と 2 で小さかった。すべての年の個体数が等しいとする帰無仮説のもとで、個体数推定値の対数に対して多変量正規分布を用いてカイ二乗検定を行った結果、いずれのシナリオも帰無仮説は棄却されず、統計的に有意な年変動は認められなかった (シナリオ 1、 $p = 0.13$; シナリオ 2、 $p = 0.13$; シナリオ 3、 $p = 0.17$; シナリオ 4、 $p = 0.17$)。

3-4 考察

3-4-1 過去の個体数推定値との比較

北方型コビレゴンドウの個体数は、いずれのシナリオ下においても 1985 年に最大の推定値となり、その後 1986-1988 年にかけて最小の値を示し、その後 1991-2006 年は 1980 年代後半の推定値よりも大きな値で安定する傾向が見られた。北方型コビレゴンドウは、小型捕鯨業による捕獲を再開した 1982 年以降の 4 年間に、500 頭以上が捕獲された (図 3-1)。本章で推定された 1986-1988 年の個体数推定値が低位であったことは、こうした捕獲の影響によるものかもしれない。一方、厳格な管理が導入された 1990 年代以降、個体数推定値に大きな年変動は見られない。このことは、捕獲枠削減により、本個体群の管理に成功していると考えられる。本研究で明らかにした個体数推定値は、今後本個体群の回復動向を知るための重要な基礎となるであろう。

Miyashita (1986) は、1982-1985 年のデータを用いた解析から、北方

型コビレゴンドウの個体数を 5,300 頭と推定した。Miyashita (1986) による推定では、100 頭を超える巨大な群れは解析から除いていることが、本研究でも用いた手法と異なる点である。しかし、こうした巨大な群れは、平均群れサイズの年変動に大きな影響を及ぼすことから、単純に取り除くだけでは個体数を過小推定することになるであろう。

3-4-2 個体数推定手法とデータの検証

ライントランセクト法の重要な仮定のひとつに、調査船上では対象動物が見逃し無く発見されるという前提、すなわち $g(0) = 1$ という仮定がある (Buckland et al. 2001)。もし対象動物が水中に潜水していて、それにより調査時に見逃しがあつた場合、この仮定は満たされないことになる。三陸・道南海域において、北方型コビレゴンドウは昼間浅い潜水を繰り返し、日没後に 100 メートル以深への潜水を何度も行う (Amano & Baird 1998)。昼間の浅い潜水は主に 200 秒以内のものとされる (Amano & Baird 1998)。本研究で扱った調査データはいずれも昼間得られたものであり、したがって潜水による見落としの影響は大きくないと考えられた。また、北方型コビレゴンドウはほとんどの場合数十頭以上の大きな群れとして発見されることから、 $g(0) = 1$ の仮定は妥当と考えられる。

4 つのシナリオ下で推定した平均群れサイズは、個体数推定の結果に大きな影響を及ぼした。年毎の単純平均では、群れサイズは大きく変動しており、この値をそのまま用いれば、個体数推定値の年変動はさらに大きくなるであろう。たとえば、単純平均による平均群れサイズは 1986 年が 23.3 頭、1991 年が 558.8 頭であり、シナリオ 1 による平均群れサイズ 67.4 頭にくらべて、それぞれ約 1/3 と約 8 倍である。これをそのまま個体数推定に用いれば 10 倍以上の年変動が生じることになる。しかし、年間捕獲数や個体群増加率を考えると、このようなスケールの個体数変動が起こるとは考えにくい。一方、シナリオ 1

と 2 では年々の群れサイズ変動がないとしているため、個体数推定値の年変動は比較的小さい（図 3-6）。シナリオ 3 と 4 では、年々の群れサイズ変動を考慮しているため、個体数推定値の年変動はより大きなものとなっている。北方型コビレゴンドウを捕獲してきた小型捕鯨船乗りの話では、1980 年代から 1990 年代にかけて、数千頭にも及ぶ巨大な北方型コビレゴンドウの群れがしばしば発見されたが、近年はそうした群れが少なくなっていると言う。あくまで捕鯨船乗りの私信ではあるが、もしそれが事実であるとすれば、群れサイズの減少傾向を考慮したシナリオ 3 と 4 はより現実的な推定値を与えると考えられる。シナリオ 4 は二次発見の誤判定の可能性を考慮したもので、個体数推定値の年変動はシナリオ 3 よりも小さかった。このことから、群れサイズの年変動は、二次発見を誤判定したことを一因とするかもしれない。

各年の調査デザインの違いが、推定結果に与える影響についても考慮する必要がある。1986-1988 年の個体数推定値が他の年に比べてとくに小さかった主要因は、北方型コビレゴンドウの遭遇率が小さかったことにある。各年の調査では北方型コビレゴンドウ以外のハクジラ類、ヒゲクジラ類についても発見群の記録が取られているが、それによると全鯨種を込みにした遭遇率（発見群数/1,000 海里）は、1985 年に 41.72、1986 年に 11.96、1987 年に 11.40、1988 年に 13.07、1991 年に 35.68、1992 年に 44.46、1997 年に 163.50、2006 年に 25.90 であった。1986-1988 年の遭遇率が他の年に比べて極端に小さかったことは、これらの年の専門観察員の経験あるいは技術が、他の年のそれとは異なっていたことを示唆する。この 3 ヶ年に使用された第 15 利丸は、鯨類目視調査に従事する以前は漁業監視船として使われており、長期に亘り鯨類目視調査に使われてきた他の船舶とは調査能力が異なっていた可能性がある。Mori et al. (2003) は専門観察員の調査経験は鯨類の発見率に大きな影響を及ぼし、個体数推定にバイアスを与える可能性を指摘している。専門観察員の発見能力を発見関数の共変量に用いることがひとつの解決策ではあるが、こうした記録は残されてお

らず、四半世紀以上前の調査について、専門観察員の経験や技術を遡って調べることはほとんど不可能である。

1986 年と 1991 年には、調査ブロック境界線直近の外側に、1 群の北方型コビレゴンドウが発見されている（図 3-3）。一方、1985、1987、1988、1992、1997 年においては、ブロック外側でも調査が行われたにも関わらず、北方型コビレゴンドウの発見は無かった。したがって、個体の移出入に起因する、個体数推定値の年変動はほとんど無視できると考えられた。

表 3-1. 1984-2006 年の期間に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が三陸南部（SCS）、三陸北部（SCN）、道南（HCW）、の 3 ブロック内で行った 12 航海の概要。目視観察バレルの高さは船型によって異なり、タイプ B、A、D、C の順に高い。

年	月日	船名*	船型	調査距離（海里）			
				SCS	SCN	HCW	Total
1984	9-21Jul	T25	A	34.0	76.4	114.0	224.4
1985	15-24 Aug	T25	A	162.1	318.7	46.5	527.3
1986	5-25 Sep	T15	A	290.1	535.1	178.5	1003.7
1987	24 Sep-23 Oct	T15	A	499.5	556.8	171.5	1227.8
1988	8 Sep-8 Oct	T15	A	165.2	207.5	86.4	459.1
1990	1-4 Aug	T25	A	—	141.3	—	141.3
1991	18 Aug-8 Oct	SHU	C	102.0	218.5	127.9	448.4
1992	18 Aug-13 Sep	SHU	C	75.5	259.1	137.7	472.3
1993	13-29 Sep	HSI	C	26.5	175.3	77.4	279.2
1995	17 Aug-19 Sep	K38	D	—	361.6	123.4	485.0
1997	24 Aug-25 Sep	SM2	B	120.7	273.9	131.4	526.0
2006	15 Sep-12 Oct	KUR	D	262.4	425.3	200.4	888.1

* T25: 第25 利丸, T15: 第15 利丸, SHU: 俊鷹丸 (旧船), HSI: 新宝洋丸, K38: 第38 欽喜丸, SM2: 第二昭南丸, KUR: くろさき

表 3-2. 三陸南部 (SCS)、三陸北部 (SCN)、道南 (HCW)、の3ブロック内での北方型コビレゴンドウの発見群数、一次発見群の群れサイズ、横距離の平均、遭遇率 (発見群数/1,000海里)。

年	発見群数		群れサイズ (頭)			横距離 (海里)	遭遇率
	一次発見	二次発見	平均	最小	最大		
1984	2	0	65.0	30	100	0.31	8.91
1985	7	0	108.1	15	320	0.44	13.28
1986	3	2	23.3	10	35	0.92	2.99
1987	3	3	30.0	21	40	0.26	2.44
1988	1	0	200.0	200	200	0.56	2.18
1990	2	0	50.0	40	60	1.02	14.15
1991	4	0	558.8	40	1500	0.70	8.92
1992	2	0	241.0	40	442	1.01	4.23
1993	3	0	183.3	120	250	0.39	10.74
1995	1	0	20.0	20	20	0.10	2.06
1997	7	5	58.3	8	250	1.17	13.31
2006	7	6	50.1	11	80	0.81	7.88

表 3-3. 各年の平均群れサイズ推定値と三陸南部（SCS）、三陸北部（SCN）、道南（HCW）ブロック内での北方型コビレゴンドウの個体数推定値。

シナリオ 1

年	群れサイズ (CV)	HCW		SCN		SCS		Total
		発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	個体数 (CV)
1985	67 (0.24)	1 (1.05)	2173 (1.08)	6 (0.46)	4597 (0.53)	0	—	6770 (0.53)
1986	67 (0.24)	0	—	3 (0.49)	1369 (0.56)	0	—	1369 (0.56)
1987	67 (0.24)	0	—	3 (0.48)	1316 (0.55)	0	—	1316 (0.55)
1988	67 (0.24)	1 (0.67)	1170 (0.72)	0	—	0	—	1170 (0.72)
1991	67 (0.24)	2 (0.73)	1579 (0.78)	2 (0.60)	2235 (0.65)	0	—	3814 (0.53)
1992	67 (0.24)	0	—	1 (1.11)	942 (1.14)	1 (0.84)	1987 (0.88)	2929 (0.73)
1997	67 (0.24)	0	—	7 (0.66)	2843 (0.79)	0	—	2843 (0.79)
2006	67 (0.24)	2 (0.62)	1008 (0.67)	5 (0.52)	2871 (0.58)	0	—	3879 (0.50)

表 3-3. 続き。

シナリオ 2

年	群れサイズ (CV)	HCW		SCN		SCS		Total
		発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	個体数 (CV)
1985	63 (0.22)	1 (1.05)	2018 (1.08)	6 (0.46)	4269 (0.52)	0	—	6287 (0.52)
1986	63 (0.22)	0	—	3 (0.49)	1271 (0.56)	0	—	1271 (0.56)
1987	63 (0.22)	0	—	3 (0.48)	1222 (0.55)	0	—	1222 (0.55)
1988	63 (0.22)	1 (0.67)	1086 (0.72)	0	—	0	—	1086 (0.72)
1991	63 (0.22)	2 (0.73)	1467 (0.78)	2 (0.60)	2075 (0.65)	0	—	3542 (0.53)
1992	63 (0.22)	0	—	1 (1.11)	875 (1.13)	1 (0.84)	1845 (0.88)	2720 (0.72)
1997	63 (0.22)	0	—	7 (0.66)	2640 (0.78)	0	—	2640 (0.78)
2006	63 (0.22)	2 (0.62)	936 (0.67)	5 (0.52)	2666 (0.58)	0	—	3602 (0.49)

表 3-3. 続き。

シナリオ 3

年	群れサイズ (CV)	HCW		SCN		SCS		Total
		発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	個体数 (CV)
1985	86 (0.27)	1 (1.05)	2755 (1.09)	6 (0.46)	5871 (0.55)	0	—	8646 (0.55)
1986	83 (0.26)	0	—	3 (0.49)	1690 (0.58)	0	—	1690 (0.58)
1987	80 (0.25)	0	—	3 (0.48)	1570 (0.56)	0	—	1570 (0.56)
1988	78 (0.24)	1 (0.67)	1348 (0.73)	0	—	0	—	1349 (0.73)
1991	70 (0.23)	2 (0.73)	1644 (0.78)	2 (0.60)	2327 (0.65)	0	—	3971 (0.53)
1992	68 (0.23)	0	—	1 (1.11)	948 (1.14)	1 (0.84)	2000 (0.88)	2948 (0.72)
1997	57 (0.27)	0	—	7 (0.66)	2415 (0.80)	0	—	2415 (0.80)
2006	42 (0.41)	2 (0.62)	631 (0.75)	5 (0.52)	1800 (0.67)	0	—	2431 (0.60)

表 3-3. 続き。

シナリオ 4

年	群れサイズ (CV)	HCW		SCN		SCS		Total
		発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	発見群数 (CV)	個体数 (CV)	個体数 (CV)
1985	72 (0.26)	1 (1.05)	2317 (1.09)	6 (0.46)	4900 (0.54)	0	—	7217 (0.54)
1986	71 (0.25)	0	—	3 (0.49)	1432 (0.57)	0	—	1432 (0.57)
1987	69 (0.24)	0	—	3 (0.48)	1351 (0.56)	0	—	1351 (0.56)
1988	68 (0.23)	1 (0.67)	1179 (0.72)	0	—	0	—	1179 (0.72)
1991	64 (0.22)	2 (0.73)	1506 (0.78)	2 (0.60)	2130 (0.65)	0	—	3636 (0.53)
1992	63 (0.22)	0	—	1 (1.11)	882 (1.13)	1 (0.84)	1859 (0.88)	2740 (0.72)
1997	57 (0.25)	0	—	7 (0.66)	2424 (0.79)	0	—	2424 (0.79)
2006	49 (0.39)	2 (0.62)	727 (0.74)	5 (0.52)	2071 (0.66)	0	—	2798 (0.59)

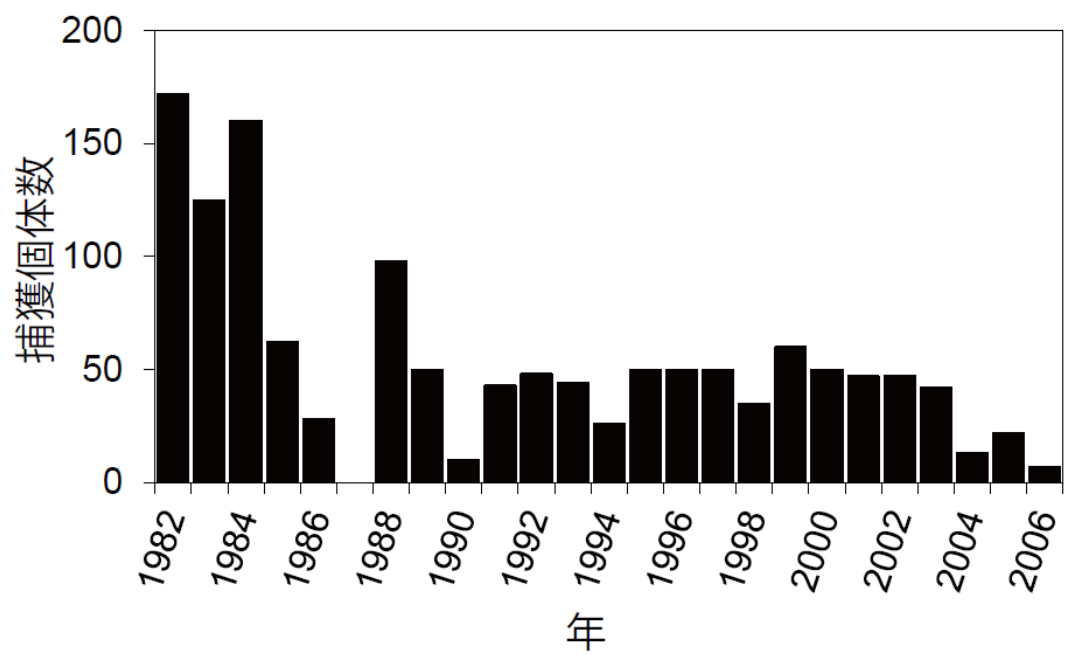


図 3-1. 遠洋水産研究所（未公開）に基づく沿岸小型捕鯨による北方型コビレゴンドウの捕獲頭数の推移。

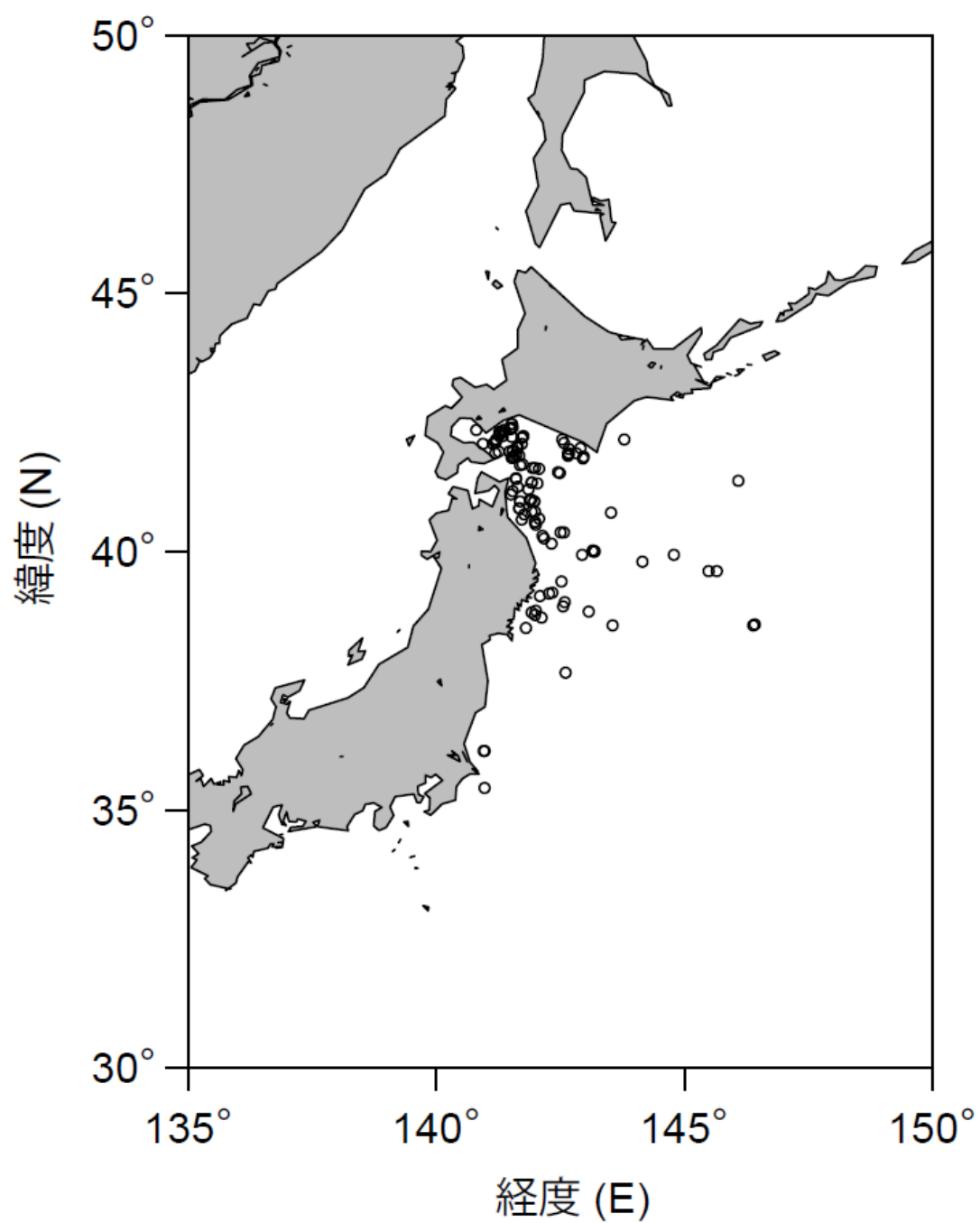


図 3-2. 1983-2007 年に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が行った目視調査で記録された、一次発見・二次発見を含む北方型コビレゴンドウの発見位置。

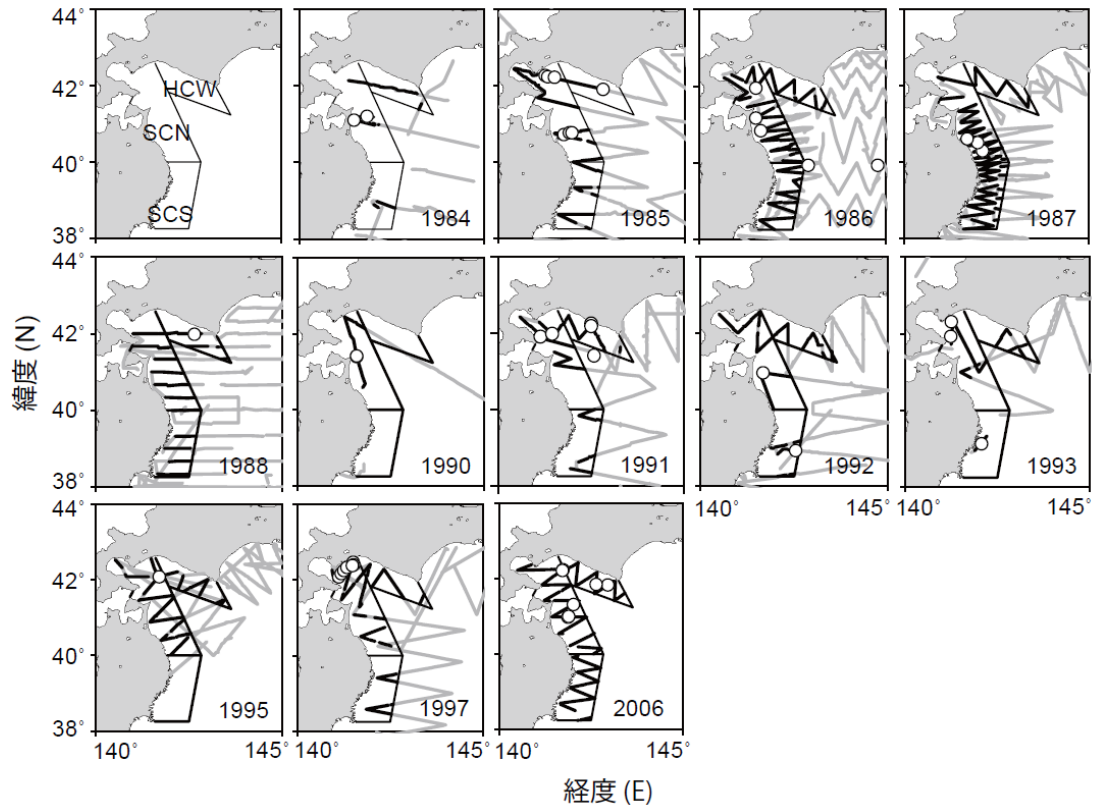


図 3-3. 3つの調査ブロック HCW、SCN、SCS と 1984～2006 年に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が三陸・道南沖で行った目視調査の調査ライン。丸は北方型コビレゴンドウの発見位置を示す。3 ブロック内における調査実施ラインは黒線で、調査未実施の航跡ラインとブロック外における調査実施ライン、未実施ラインは灰色線で示す。

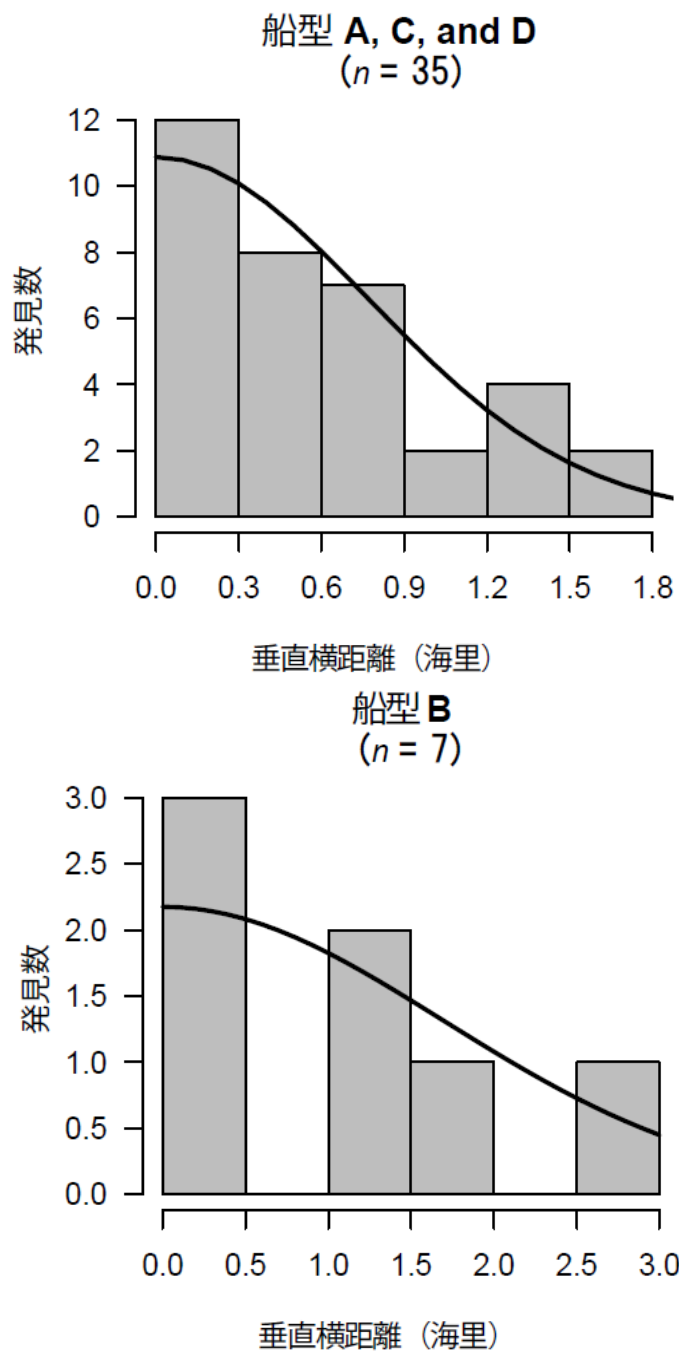


図 3-4. 横距離の頻度分布と船型 A、C、D の場合のハーフノーマル関数(推定パラメータ: $\sigma = 0.59$)、および船型 B の場合のハーフノーマル関数($\sigma = 2.86$)。

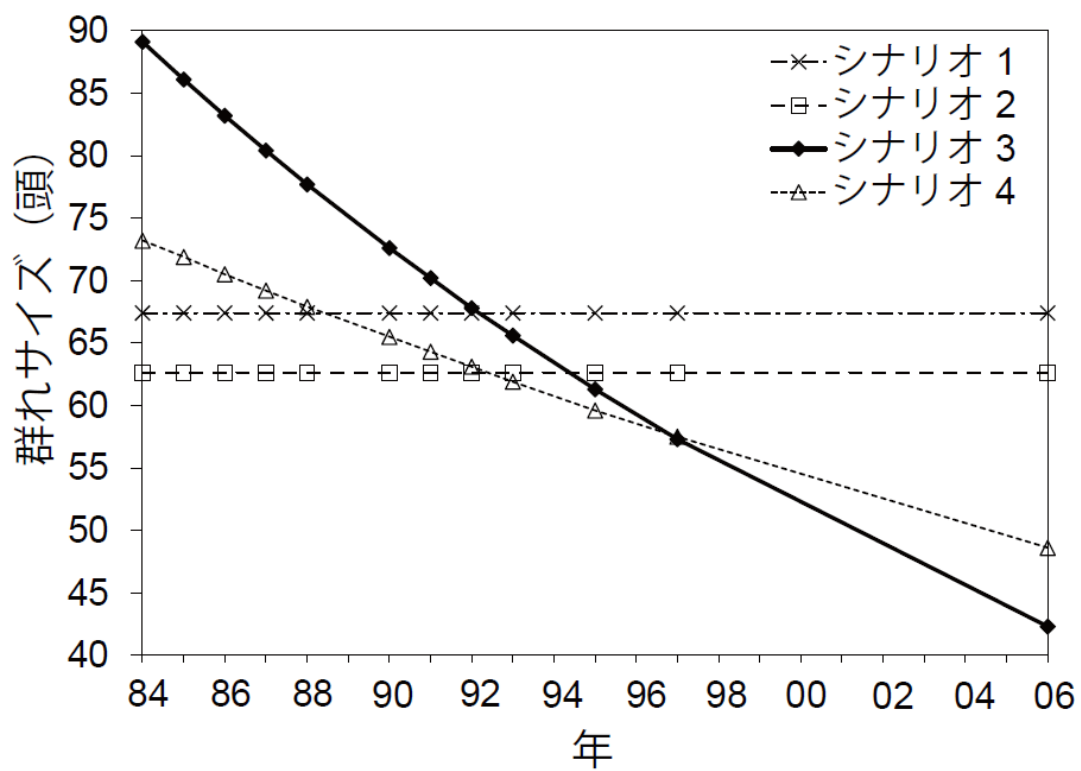


図 3-5. 4 つのシナリオ下での、平均群れサイズの推定結果。

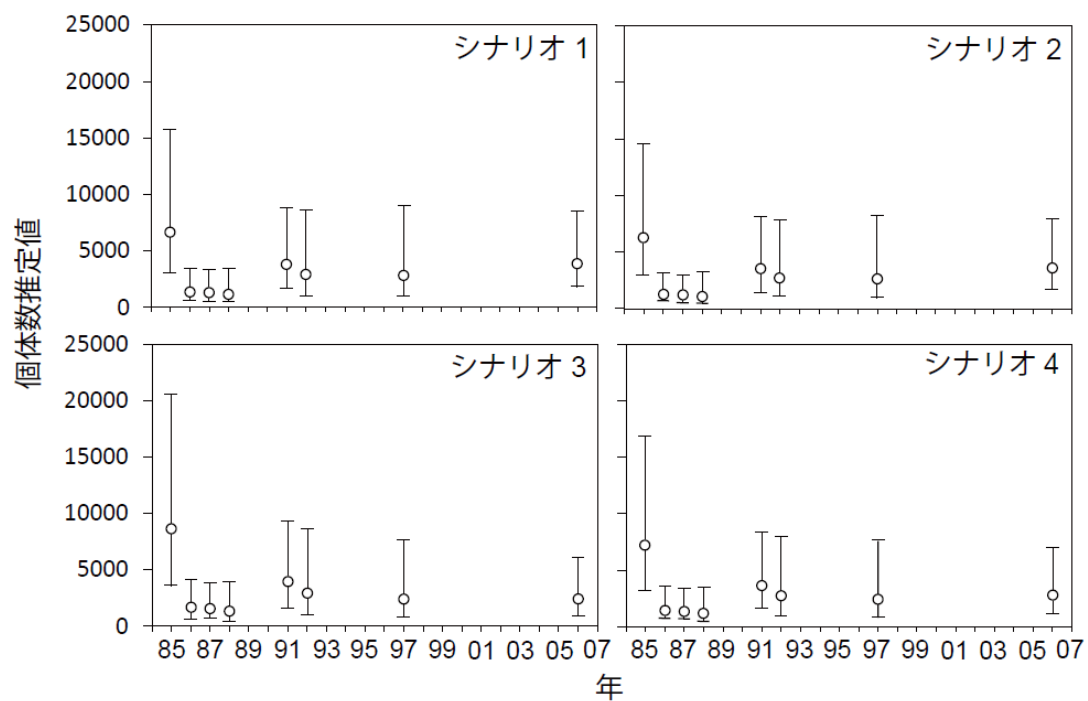


図 3-6. 4 つのシナリオ下での北方型コビレゴンドウの個体数推定値。丸は個体数推定値を縦棒はその 95%信頼区間を表す。

第4章 個体群混合率を考慮したイシイルカの個体数推定

4-1 背景と目的

イシイルカは北太平洋とその周辺海域の固有種で、北緯 32–35 度付近を南限に、北緯 63 度付近にかけての寒冷な高緯度域に広く分布している (Jefferson 2009)。日本沿岸の個体群は、春から夏にかけて水温の上昇とともに、越冬海域である日本海や太平洋の沿岸から北上回遊する (Miyashita & Kasuya 1988)。オホーツク海は、夏季に摂餌のために北上したイシイルカが多く来遊する海域のひとつである (Miyashita 1991)。同海域では冬季の対流混合により表層で豊富となった栄養塩の影響で、春季には大規模な植物プランクトンの発生、いわゆる春季ブルームが引き起こされる (Radchenko et al. 2010)。こうした基礎生産の増大に引き続いて、イシイルカを始めとした様々な海洋動物が摂餌のためにオホーツク海へと北上回遊する。こうした物理・生物環境の季節的変動に加えて、オホーツク海では水温の長期変動にともなう生態系変動の可能性が指摘されている (Radchenko et al. 2010, Kim 2012)。イシイルカはオホーツク海に来遊する海産哺乳類のなかで、最も個体数の多い種のひとつであり (桜井ら 2013)、また高次捕食者として生態系に直接・間接の影響を与えているものと考えられる。したがって、本種の個体群動態は、本海域の生態系構造の長期的変動を理解するうえで重要な情報をもたらすであろう。

本種には体側部にある白斑の大きさが異なる 2 つの体色型が知られており、それぞれイシイルカ型、リクゼンイルカ型と呼ばれる (Kasuya 1978)。オホーツク海には両型が来遊し、そのうちのイシイルカ型は南方・北方の 2 つの個体群、リクゼンイルカ型は 1 つの個体群が分布するとされてきた (Miyashita 1991)。イシイルカ型南方個体群は北上回遊の途上、北海道沿岸において突棒漁業によって捕獲されている一方、リクゼンイルカ型個体群は越冬期に三陸沿岸で突棒漁業

による捕獲が行われている（Miyashita & Kasuya 1988, 粕谷 2011）。最も捕獲頭数の多かった 1988 年には両型合わせて 4 万頭以上が捕獲され、2000 年代前半においても毎年 1 万頭以上が捕獲されてきた（粕谷 2011, 第 1 章 図 1-5 参照）。こうした人為的捕獲が個体群に与える影響を評価する上でも、本種の個体群動態に関する知見は重要である。

イシイルカは他の小型鯨類に比べると、過去の目視調査における発見数が非常に多いため、第 3 章で取り上げたようなデータ数に起因する個体数推定上の問題は起こりにくい。したがって、長期の目視データから、各年独立に個体数推定を行った場合でも、比較的高い精度の推定値が得られ、そこから長期の個体群動態を把握できると期待できる。しかし一方で、本種の場合、イシイルカ型とリクゼンイルカ型の 2 体色型を洋上で判定することが困難な場合が多く、「型不明」として記録された発見データが多く存在する。型不明のデータを除外したうえで、イシイルカ型・リクゼンイルカ型それぞれの個体数推定を行った場合、得られた結果が過小推定になることは自明である。したがって、個体数推定には、型不明を含むイシイルカの目視発見データを適切に扱う手法が必要となる。本章では、1990 年から 2010 年にかけてオホーツク海で行われた目視調査データを用い、2 つの体色型の発見比率と発見比率に起因する不確実性を考慮することで、型別に長期の個体数動向を検討する（Kanaji et al. 2015a）。

4-2 材料と方法

4-2-1 調査データと調査方法

オホーツク海における鯨類目視調査は 1990 年、1992 年、2003 年、2009 年、2010 年に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）によって行われてきた（表 4-1）。いずれの調査もミンククジラの表皮バイオプシー標本の採取を主目的としていたが、同時にイシイルカを含むすべての鯨種の発見群に対して、ライントランセクト法に従った発見記録

を収集している。1990 年、1992 年には第一京丸（812 トン）、2003 年には昭南丸（712 トン）、第二昭南丸（712 トン）、2009 年と 2010 年には第二昭南丸がそれぞれ使用された。いずれも同一会社が所有・運航する捕鯨船である。1989 年にも同海域において予備的な目視調査が行われているが、1990 年以降の本格的な調査に比べて調査努力量が十分でないことから、本解析からは除外した。調査ラインは Buckland et al. (2001) に従い、ランダムに開始点を取ってジグザグに設計された。目視観察時の速力は 11.5 ノットとし、喫水線上 18 メートルの高さにある観察バレルから 2 名の専門観察員が、また喫水線上 10 メートルの高さのコンパステッキ上から 2 名以上の乗組員が観察を行った。調査中の正時毎および鯨類の発見時に、表層水温を船底搭載の水温計で測定・記録した。さらに調査海域における表層水温の水平分布を、気象庁のデータセットから入手した (<http://goos.kishou.go.jp/>)。

1990 年、1992 年、2003 年にはオホーツク海のほぼ全域をカバーして調査が行われたが、2009 年と 2010 年には中西部海域（北緯 57 度以南、東経 152 度以西）のみにロシア共和国政府からの調査許可が与えられた。第 3 章と同様に、同一海域内の長期連続した資源動向を把握するために、2009・2010 年の調査ブロックに合わせて、オホーツク海中西部内のデータのみを解析対象とした。2009 年と 2010 年には、図 4-1 に示すような 3 つの調査ブロックを設定し、調査ラインを配置した。それぞれのブロックは北方ブロック（NN, 70,435.3 平方海里）、南東ブロック（SE, 78,016.7 平方海里）、南西ブロック（SW, 80,702.4 平方海里）で、その他の 1990 年、1992 年、2003 年のデータは上記 3 ブロックに合わせて事後層化した（図 4-2）。1989-1990 年の目視調査データを用いて、オホーツク海と周辺海域におけるイシイルカ個体数推定を行った Miyashita (1991) は、イシイルカ型の南方・北方個体群、リクゼンイルカ型の個体群それぞれの分布域を仔獣の発見位置から事後的に区分し（図 4-3）、それぞれの区域内で個体数推定を行った。しかし、イシイルカ型 2 個体群の分布は必ずしも、地理的に明瞭に区別できるわけではなく、この方法が客観的であるとはいいがたい。そこ

で、本章ではイシイルカ型 2 個体群については区別せずにブロック内の個体数として推定を行った。ただし、Miyashita (1991) によるイシイルカ北方個体群の分布域のほとんどは、本章の NN, SE, SW ブロック域外にあたる。

1990 年と 1992 年は接近方式が採られ、発見群すべてに対し、種判定と群れサイズ判定のために接近を試みた (2-2-1 項参照, IWC 2010)。2003 年には接近方式と通過方式が併用された。2009 年と 2010 年にはヒゲクジラ類のみに接近する、限定接近方式が採られた (2-2-1 項参照, Yoshida et al. 2009)。したがって、イシイルカの発見時には通過方式と同様に、発見群への接近は行わずに、調査ライン上から種判定と群れサイズの推定を行った。イシイルカは比較的近距离で発見されることが多く、横距離は 0.5 海里以内であることが多い。こうした場合、通過方式調査であっても近距离から種判定と群れサイズ推定が行えるため、調査方式の違いはイシイルカの個体数推定に大きくバイアスするとは考えにくい。

4-2-2 個体数推定法

前述のようにイシイルカ型とリクゼンイルカ型は体側部の白斑の大きさによって判別できるが、洋上では判定が困難な場合も多く、型不明の発見記録が多く残されている。そこで本章では両型および型不明のデータをプールして個体数を推定し、イシイルカ型・リクゼンイルカ型それぞれの発見群数の比率を用いて各型の個体数を推定した。イシイルカ型とリクゼンイルカ型とでは発見しやすさと群れサイズに違いがないことを仮定して、型を区別せずにイシイルカの全発見データに対し、年毎に共変量を用いた発見関数を推定した。発見関数は、第 3 章 3.2 式のハーフノーマル関数と 3.3 式のハザードレート関数を用いた。調査ライン上の発見確率 $g(0)$ は Miyashita (1991) に従い 1 と仮定した。発見確率に影響する共変量としてビューフォート風力階級と視界を検討した。ビューフォート風力階級と視界はそれぞれ正時毎

に記録されていることから、発見時にもっとも近い正時の値を共変量として用いた。ビューフォート階級は 0-1 を“good”、2 以上を“bad”とし、視界 3 海里未満を“bad”、3 海里以上を“good”とし、離散変数として扱った。第 3 章の北方型コビレゴンドウの例では 0-2 を“good”、3 以上を“bad”としたが、イシイルカは小型の種であり、大きな群れを作らないことから、多少の風であっても発見確率へ与える影響はより深刻と考えられる。また夏季のオホーツク海は霧の影響を受けることが少なくないため、視界についても同様に考慮に加えた。視界は 3 海里以上を“good”、3 海里未満を“bad”とした。さらに、2003 年には接近方式と通過方式を併用して調査を行ったことから、調査方式についても共変量として考慮した。平均群れサイズは、第 3 章 3.9 式に従い、負の二項分布を用いて、 $g(x)$ に対する回帰から求めた。ただし、ここでは各年のブロックごとに回帰を行い、平均群れサイズを求めた。また、群れサイズ推定には型の違いは区別せず、イシイルカ型とリクゼンイルカ型の混群あるいは、群れの一部が型不明であった場合の群れもすべて 1 群の群れサイズとして扱った。

イシイルカ型・リクゼンイルカ型・型不明のデータをプールして推定した発見関数と平均群れサイズから次式を用いて個体数推定を行った。

$$N_i = \frac{A_i s_i}{2L_i} \sum_{j=1}^{n_i} \frac{1}{w_{ij}} \quad (4.1)$$

ここで、 A_i 、 s_i 、 L_i 、 n_i 、はそれぞれブロック i での面積、平均群れサイズ、調査実施ライン長、発見群数を表す。また、 w_{ij} はブロック i の j 番目の発見群での有効探索幅を表す。さらに、この推定値に次式のとおりイシイルカ・リクゼンイルカ両型の発見比率を乗じることで、各型の個体数を推定した。

$$N_{ik} = N_i \frac{n_{ik}}{\sum_k n_{ik}} \quad (4.2)$$

ここで N_{ik} はブロック i における型別 ($k =$ イシイルカ型またはリクゼンイルカ型) 個体数推定値、 n_{ik} はブロック i における一次発見群数を表す。イシイルカ・リクゼンイルカ両型の混群の場合は、それぞれ 1 群として n_{ik} にカウントした。個体数推定値の分散は Buckland et al. (2001) に従い次式の通り、デルタ法により推定した。

$$\text{Var}(N_{ik}) = N_i^2 \left\{ \frac{\text{var}(n_i / L_i)}{(n_i / L_i)^2} + \frac{\text{var}(\sum 1/w_{ij})}{(\sum 1/w_{ij})^2} + \frac{\text{var}(s_i)}{(s_i)^2} + \frac{\text{var}(n_{ik} / \sum_k n_{ik})}{(n_{ik} / \sum_k n_{ik})^2} \right\} \quad (4.3)$$

遭遇率 (n_i/L_i) の分散は、次式の通り求めた (Buckland et al. 2001)。

$$\text{Var}(n_i / L_i) = \frac{\sum_{p=1}^m l_{ip} (n_{ip} / l_{ip} - n_i / L_i)^2}{L_i(m-1)} \quad (4.4)$$

ここで、ブロック i における p 番目の調査ラインの長さは l_{ip} 、調査ラインの全長は $L_i = \sum_{p=1}^m l_{ip}$ とする。イシイルカ・リクゼンイルカ各型の発見比率 ($n_{ik} / \sum_k n_{ik}$) の分散は Gerrodette & Forcada (2005) に従い、ノンパラメトリックブートストラップ法により、 m 本の調査ラインをランダムランプリングして、それに対応する発見数を用いること出求めた。

4-3 結果

4-3-1 発見関数と平均群れサイズ

各年の調査距離は 1990 年が 992.4 海里、1992 年が 879.4 海里、2003 年が 1,742.8 海里、2009 年が 1,699.2 海里、2010 年が 1,306.4 海里

であった（表 4-1）。これらの調査では、NN, SE, SW の 3 ブロック内で総計 794 群のイシイルカに遭遇した（表 4-2）。その内、255 群がイシイルカ型、215 群がリクゼンイルカ型と判定され、345 群が型不明のまま記録された。また 20 群は混群として記録されたもので、内 18 群はイシイルカ型とリクゼンイルカ型の、1 群はリクゼンイルカ型と型不明の、さらに 1 群はイシイルカ型、リクゼンイルカ型、型不明の混群であった。混群以外の群れについて単純平均を取ると、イシイルカ型は 4.52 頭、リクゼンイルカ型 4.38 頭であり、両者に有意な違いは認められなかった（スチューデントの t 検定, $p > 0.05$ ）。横距離の平均はイシイルカ型 0.14 海里、リクゼンイルカ型 0.16 海里であり、両型で有意な違いが認められなかった（スチューデントの t 検定, $p > 0.05$ ）。したがって、両型をプールして発見関数および平均群れサイズを推定することは合理的であると考えた。各年の発見データに対して発見関数を推定した結果、いずれもハザードレート関数が最小 AIC のモデルとして選択されたが、選択された共変量は年によって異なった（図 4-4）。1990 年と 2003 年はいずれも共変量なしのモデルが最小 AIC となり、一方 1992 年は視界、2009 年と 2010 年はビューフォート風力階級を共変量に用いたモデルが最小 AIC となった。推定された $f(0)$ は 3.32–4.00 の範囲に、平均群れサイズは 3.08–6.42 の範囲にあった（表 4-2）。

4-3-2 個体数推定値

個体数推定値とその変動係数（CV）は表 4-3 および図 4-5 に纏めたとおりで、イシイルカ型は 1990 年が 77,856 頭（CV = 0.71）、2009 年には 72,303 頭（CV = 0.47）、2010 年には 111,402 頭（CV = 0.49）、リクゼンイルカ型は 1990 年が 120,198 頭（CV = 0.55）、2009 年には 101,173 頭（CV = 0.45）と推定された。1 群のみと、十分な発見数が得られなかった 2010 年のリクゼンイルカ型については、個体数の推定を行わなかった。1990 年から 2009 年の間の個体数推定値には年変動が見ら

れたが、すべての年の個体数が等しいとする帰無仮説のもとでカイ二乗検定を行った結果、両型とも帰無仮説は棄却されなかった（イシイルカ型、 $p = 0.97$ ；リクゼンイルカ型、 $p = 0.92$ ）。

ブロック別の個体数推定値を見ると、イシイルカ型は NN ブロックに多い傾向があり、一方リクゼンイルカ型は SE ブロックに多い傾向があった（表 4-3）。一方、1992 年のイシイルカ型の NN ブロックにおける個体数推定値は、他の年の同ブロック内の個体数推定値に比べてはるかに小さかった（表 4-3）。調査中 1 時間おきに記録された表層水温は、表 4-4 に示す。目視調査は主に 10–15°C で行われていたが、1992 年は調査域全体に水温が低い傾向が見られた。イシイルカ型の発見時水温の平均値は 1990 年が 13.8°C、1992 年が 9.6°C、2003 年が 12.8°C、2009 年が 13.8°C、2010 年が 12.9°C であった（表 4-4）。リクゼンイルカ型の発見時水温の平均値は、1990 年が 12.5°C、1992 年が 10.3°C、2003 年が 12.5°C、2009 年が 12.5°C、2010 年が 11.4°C であった（表 4-4）。発見時水温をイシイルカ型とリクゼンイルカ型で比較すると、その平均値は 1990 年、1992 年、2009 年で有意に異なった（スチューデントの t 検定、 $p < 0.05$ ）。2010 年はリクゼンイルカ型の発見が 1 群のみであったことから、ここでの比較は行っていない。1992 年を除いては、リクゼンイルカ型がイシイルカ型よりも低い水温の海域で発見される傾向があった。表層水温の水平分布から見ると、12°C 以下の海水が 1992 年にはより広い範囲に分布していた（図 4-6）。リクゼンイルカ型は全体に SE ブロックで個体数推定値が大きい傾向があったが、2010 年のそれは比較的小さな推定値となった。この年は海水が他の年よりも高い傾向があり、とくに調査海域の南方で顕著であった（図 4-6）。

4-4 考察

4-4-1 過去の推定値との比較

1989-1990 年の目視調査データを用いて Miyashita (1991) は、図 4-3 に示すオホーツク海内のブロックにイシイルカ型北方個体群 111,120 頭 ($CV = 0.29$)、同南方個体群 77,018 頭 ($CV = 0.31$)、リクゼンイルカ型個体群 165,657 頭 ($CV = 0.27$) の個体数推定値を報告した。イシイルカ型南方個体群とリクゼンイルカ型個体群について Miyashita (1991) はさらに、北海道沿岸域や千島列島以南の太平洋海域の推定と合わせて、それぞれ 216,611 頭 ($CV = 0.23$) と 226,087 頭 ($CV = 0.15$) の個体数推定値を報告している。本研究で得られた 1990 年のイシイルカ型とリクゼンイルカ型の個体数推定値、それぞれ 77,856 頭 ($CV = 0.71$) と 120,198 頭 ($CV = 0.55$) は、Miyashita (1991) によるイシイルカ型南方個体群とリクゼンイルカ型個体群のそれとは大きく異ならなかった。しかし、本研究と上記の数値は、推定海域やその面積が異なるため単純に比較することはできない。また、過去の推定では仔獣の分布から、各個体群の分布海域を図 4-3 のとおりに区分し、さらに緯度経度 1 度グリッドに調査距離と発見データを分割したうえで、各グリッドの個体数を推定、その平均を全体に引き伸ばすことで個体数推定値を求めている (Miyashita 1991)。推定海域の設定とグリッド化には客観性に欠ける部分があり、とくに発見情報にしたがって事後的に海域を設定する点は、ライントランセクト法における「対象生物は調査海域内にランダムかつ独立に分布している」とする仮定に反すると考えられる。また、過去の推定値ではイシイルカ型・リクゼンイルカ型両型の発見比率に起因する不確実性を考慮しておらず、分散を過小評価している可能性もある。したがって、本章で推定したイシイルカの個体数は過去の推定値に比べてより頑強で信頼性の高いものと期待できる。

4-4-2 個体数・分布の変動と海洋環境

両型の個体数推定値には、統計的に有意な年変動傾向が認められなかった。一方で、分布パターンには年による違いが見られた。イシイルカ型の個体数は全体に NN ブロックに多い傾向が認められたが、1992 年は同ブロックの推定値が他の年に比べてはるかに小さかった（表 4-3）。NN ブロックの表層水温は他のブロックに比べて高い傾向があったが、1992 年は調査海域全体に水温が低く、NN ブロックの水温も他の年よりも低い傾向が見られた（表 4-4, 図 4-6）。こうした物理環境の変化により、イシイルカ型の分布が通常年よりも南側にシフトし、結果的に NN ブロックで通常年よりも少ない個体数推定値が、SE ブロックで多い個体数推定値が得られた可能性がある。2010 年にはリクゼンイルカ型の発見が SE ブロックに 1 群のみであった。リクゼンイルカ型の個体数推定値は SE ブロックに多い傾向があり、この海域は他のブロックに比べて水温が低い傾向が認められた（図 4-6）。一方、2010 年は SE ブロックに多くの未調査域を残し、とくに同ブロックの南側は悪天候が理由でほとんど調査ができていない。さらにこの年、宗谷暖流からの暖かい海水がオホーツク海南西部に広く入り込み、SE ブロックに次いでリクゼンイルカ型の個体数が多かった SW ブロックにおいては、とくに南西部で表層水温が通常年よりも高かった（図 4-6）。2009 年の調査と 2010 年の調査とでは同一の調査方法、調査船を使用しており、また 2010 年調査の首席調査員は 2009 年の調査にも参加している。したがって、2010 年にリクゼンイルカ型の発見が少なかった理由として、調査経験の未熟さによるイシイルカ型・リクゼンイルカ型の誤判定によるものとは考えにくい。一方、物理環境の変化に加えて、餌環境の変動との関連についても検討が必要であろう。オホーツク海においては様々な魚類についてバイオマスの年変動が報告されている（Kim 2012）。たとえば、オホーツク海のロシア海域におけるスケトウダラ（*Theragra chalcogramma*）漁獲量は 1980 年代から 1990 年代初頭にかけて増加し、その後 1990 年代後半から 2000 年代前半にかけて減少している（Kim 2012）。さらに 2010 年にかけては増加に転じたと報告されている（Kim 2012）。オホーツク海中西部における

イシイルカの食性は知見が得られていないが、北海道周辺の沿岸域ではスケトウダラがイシイルカの主要な餌生物のひとつとなっている (Ohizumi et al. 2000)。したがって、イシイルカの分布の年変動はこうした餌資源の分布やバイオマスの変動にも関係するかもしれない。

表 4-1. 1990-2010 年の期間に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）がオホーツク海中西部の 3 ブロック（北方 NN、南東 SE、南西 SW）内で行った調査航海の概要。

年	月日	船名	調査距離（海里）			
			NN	SE	SW	Total
1990	Aug12-Sep12	第一京丸	248.6	320.8	423.0	992.4
1992	Aug4-Sep22	第一京丸	418.7	115.0	345.7	879.4
2003	Jul31-Sep10	昭南丸・第二昭南丸	585.3	244.2	913.4	1742.8
2009	Jul23-Aug26	第二昭南丸	744.5	579.6	375.0	1699.2
2010	Jul19-Aug23	第二昭南丸	609.3	148.1	549.0	1306.4

表 4-2. オホーツク海中西部の 3 ブロック (NN、SE、SW) における発見数 (イシイルカ型・リクゼンイルカ型・型不明含む)、回帰によって求めた平均群れサイズ、イシイルカ型・リクゼンイルカ型発見群数の比率、および $f(0)$ の推定値。カッコ内はそれぞれの変動係数 (CV) を表す。

年	発見数			平均群れサイズ (頭)			リクゼンイルカ型の比率			$f(0)$
	NN	SE	SW	NN	SE	SW	NN	SE	SW	
1990	21 (0.01)	44 (0.43)	72 (0.14)	4.34 (0.21)	3.15 (0.16)	4.35 (0.14)	0.57 (0.57)	0.19 (0.94)	0.43 (0.57)	3.32 (0.08)
1992	15 (0.11)	19 (0.23)	53 (0.19)	3.87 (0.22)	6.42 (0.26)	4.08 (0.10)	0.15 (1.29)	0.40 (0.52)	0.45 (0.33)	3.82 (0.08)
2003	106 (0.19)	30 (0.47)	105 (0.21)	3.08 (0.09)	3.17 (0.22)	4.05 (0.11)	0.63 (0.17)	0.12 (0.74)	0.51 (0.29)	3.82 (0.05)
2009	106 (0.30)	94 (0.40)	34 (0.38)	3.16 (0.10)	3.06 (0.09)	3.51 (0.15)	0.58 (0.27)	0.38 (0.16)	0.27 (0.40)	3.61 (0.05)
2010	54 (0.57)	9 (0.34)	32 (0.25)	3.52 (0.13)	3.72 (0.29)	4.17 (0.14)	1.00 (0.00)	0.80 (0.12)	1.00 (0.00)	4.00 (0.07)

表 4-3. イシイルカ型・リクゼンイルカ型イシイルカの個体数推定値とその変動係数 (CV)

(a) イシイルカ型

年	NN		SE		SW		Total	
	個体数	CV	個体数	CV	個体数	CV	個体数	CV
1990	24,521	0.62	10,833	1.05	42,501	0.60	77,856	0.71
1992	2,869	1.32	63,233	0.63	43,384	0.41	109,486	0.69
2003	47,680	0.27	7,266	0.91	36,743	0.38	91,689	0.38
2009	33,061	0.42	26,872	0.45	12,370	0.57	72,303	0.47
2010	43,936	0.59	28,212	0.47	39,254	0.29	111,402	0.49

(b) リクゼンイルカ型

年	NN		SE		SW		Total	
	個体数	CV	個体数	CV	個体数	CV	個体数	CV
1990	18,391	0.80	45,139	0.52	56,668	0.47	120,198	0.55
1992	15,780	0.35	94,849	0.50	53,243	0.36	163,873	0.54
2003	27,548	0.36	50,861	0.53	35,145	0.39	113,555	0.48
2009	24,160	0.49	42,996	0.43	34,017	0.43	101,173	0.45

表 4-4. 調査ライン上で 1 時間おきに測定した表層水温 (°C) およびイシイルカ型・リクゼンイルカ型イシイルカ発見位置における表層水温 (°C) のブロックごとおよび 3 ブロック内の平均と標準偏差 (SD)。

(a) 調査ライン 1 時間おき

年	発見数	NN		SE		SW		NN + SE + SW	
		平均	SD	平均	SD	平均	SD	平均	SD
1990	82	11.5	1.45	13.0	0.78	13.6	1.27	12.8	1.46
1992	74	9.8	2.61	9.9	0.52	10.4	1.09	10.1	1.86
2003	132	11.4	2.46	12.1	0.56	12.8	1.89	12.2	2.05
2009	136	13.2	2.61	11.6	1.81	12.4	2.01	12.5	2.33
2010	108	11.9	1.93	11.3	0.72	12.7	1.80	12.2	1.83

(b) イシイルカ型

年	発見数	NN		SE		SW		NN + SE + SW	
		平均	SD	平均	SD	平均	SD	平均	SD
1990	42	12.4	1.05	14.1	0.91	14.4	1.12	13.8	1.37
1992	30	11.4	0.07	9.4	1.36	9.6	0.93	9.7	1.09
2003	69	12.5	1.42	12.3	—	13.4	1.68	12.8	1.55
2009	40	14.9	1.72	11.4	1.61	12.0	1.97	13.8	2.33
2010	74	12.4	1.89	11.1	0.21	13.9	2.14	12.9	2.09

(c) リクゼンイルカ型

年	発見数	NN		SE		SW		NN + SE + SW	
		平均	SD	平均	SD	平均	SD	平均	SD
1990	66	9.4	0.95	12.5	0.91	13.4	0.49	12.5	1.51
1992	47	10.6	1.96	9.7	0.76	10.4	1.17	10.3	1.35
2003	55	11.9	2.38	12.3	0.83	13.2	0.72	12.5	1.80
2009	46	13.4	1.78	11.3	1.31	12.7	1.82	12.5	1.84
2010	1	—	—	11.4	—	—	—	11.4	—

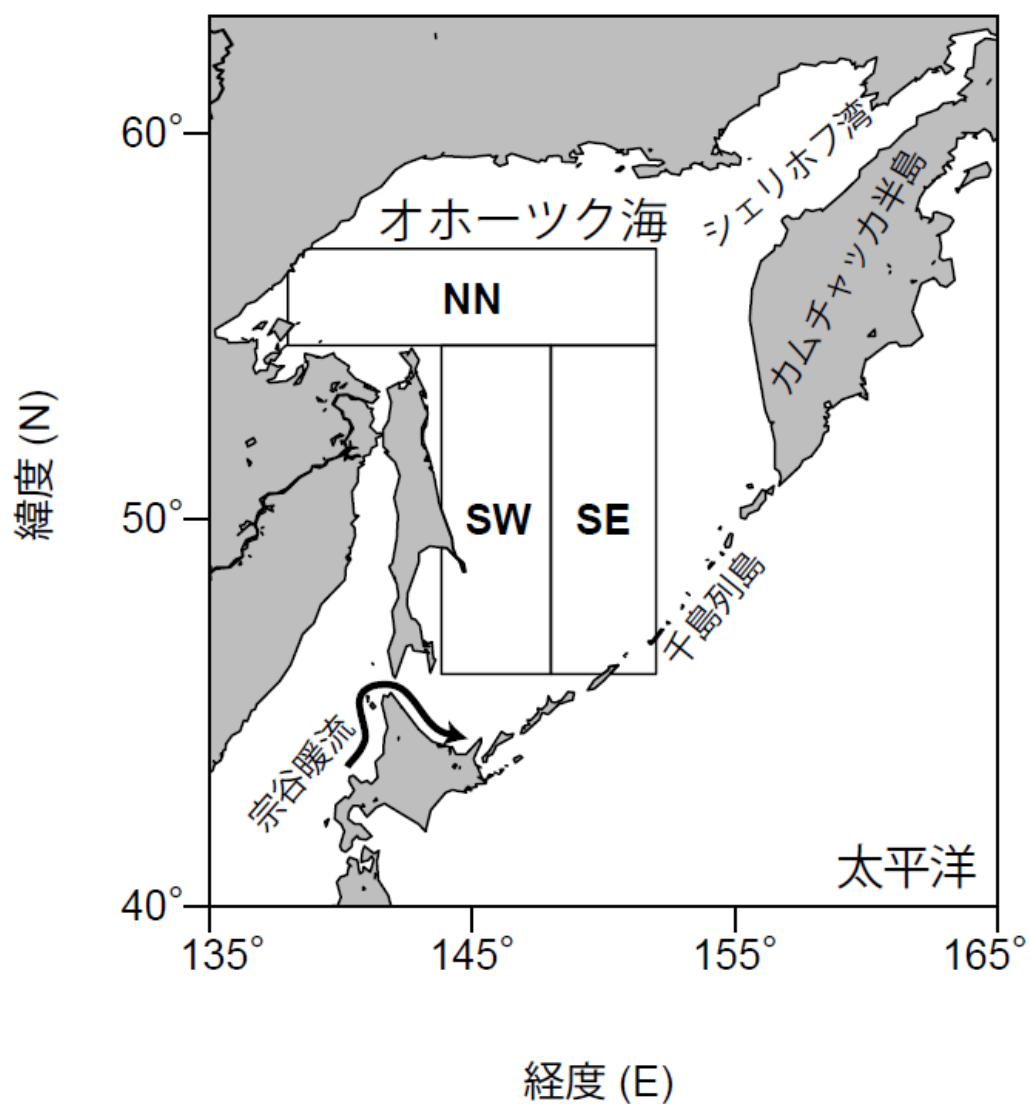


図 4-1. 遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）がオホーツク海中西部で実施した目視調査の 3 つの調査ブロック、NN：北方ブロック、SW：南西ブロック、SE：南東ブロック。

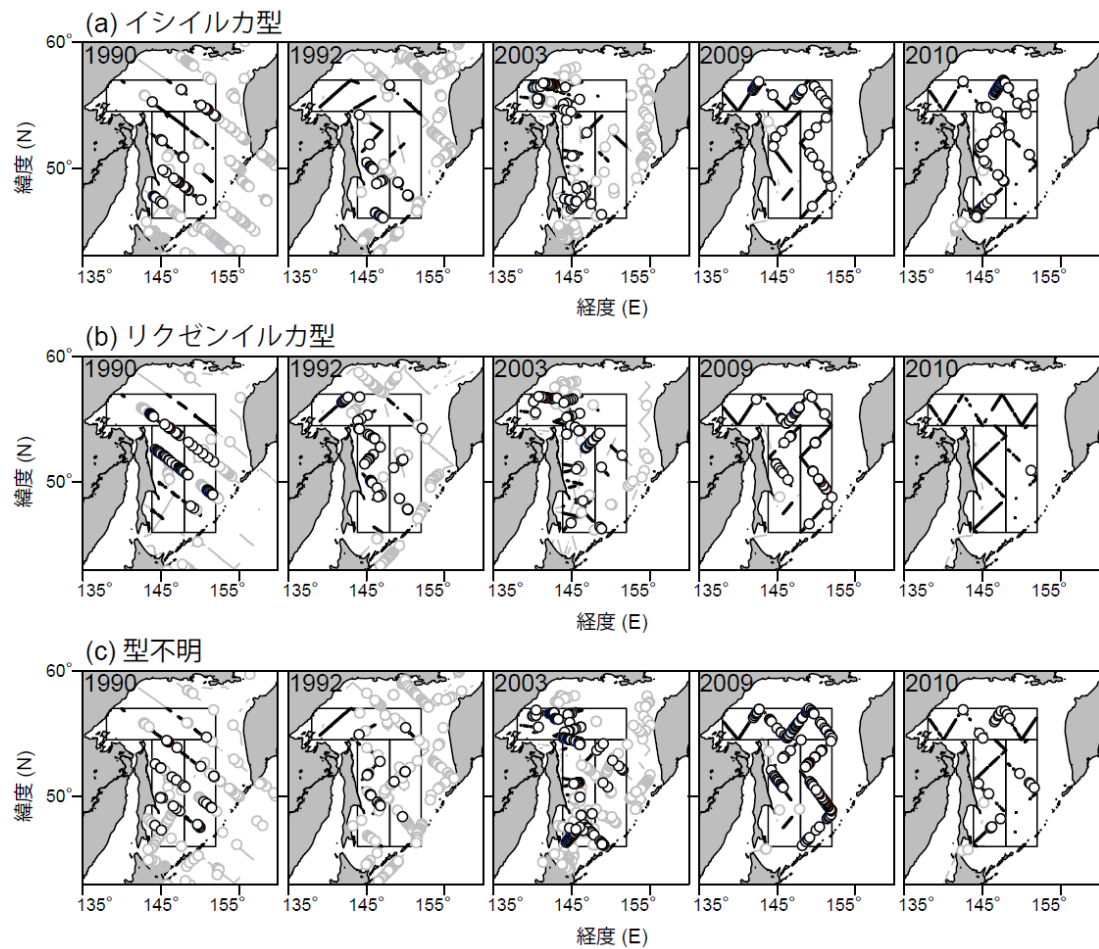


図 4-2. 1990 年、1992 年、2003 年、2009 年、2010 年に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施した目視調査における (a) イシイルカ型、(b) リクゼンイルカ型、(c) 型不明イシイルカの発見位置と調査ライン。黒の実線と丸は NN, SW, SE ブロック内の調査ラインと発見位置を、灰色の実線と丸は上記 3 ブロック外および非調査時の航跡と発見位置を示す。

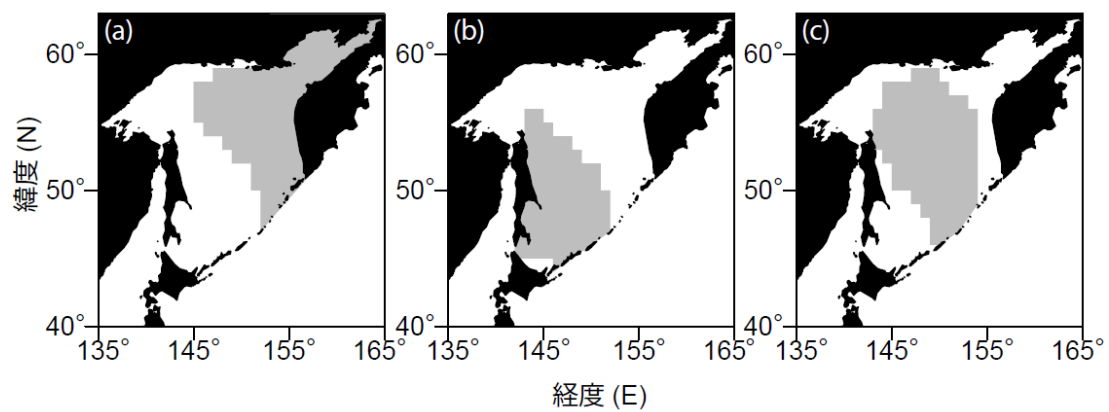


図 4-3. Miyashita (1991) が (a) イシイルカ型北方個体群、(b) イシイルカ型南方個体群、(c) リクゼンイルカ型の個体数推定に用いたブロック。

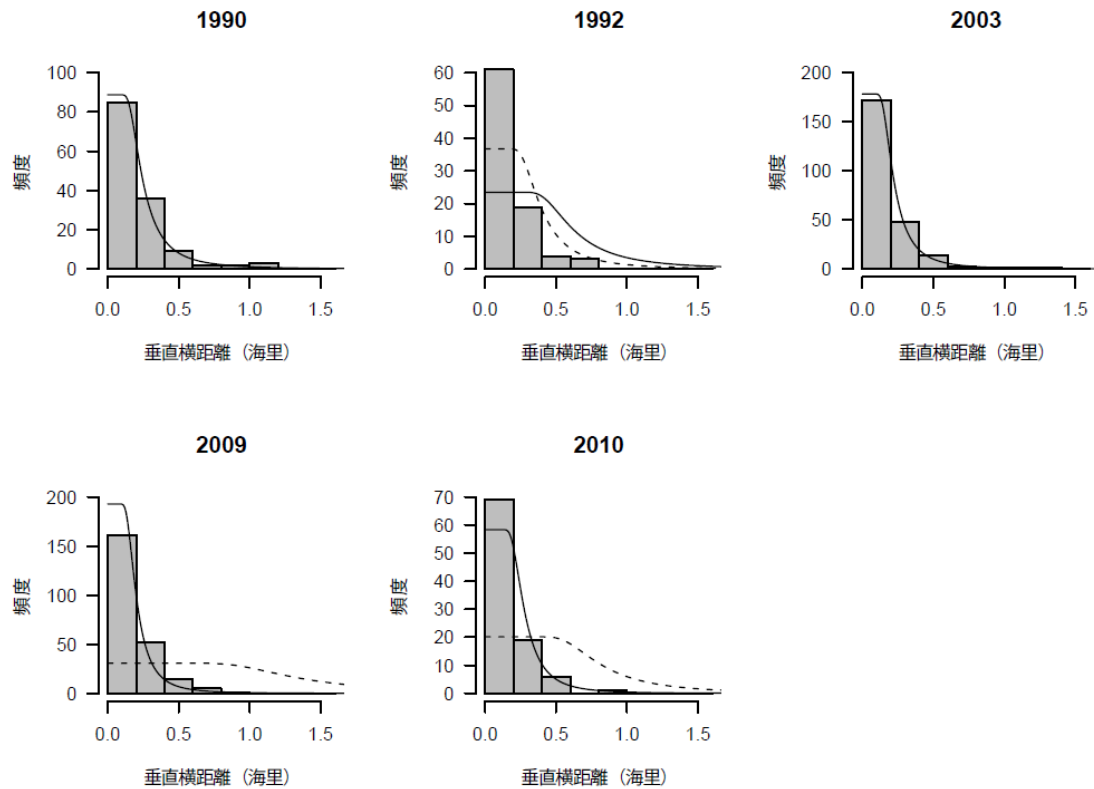


図 4-4. イシイルカ発見群の垂直距離の頻度分布。共変量を含まないハザードレート関数は 1990 年(推定パラメータ: $\sigma = 0.22$, $b = 2.83$)、2003 年($\sigma = 0.20$, $b = 3.06$)に実線で示す。1992 年は視界 3 海里以上の場合のハザードレート関数を実線で($\sigma = 0.56$, $b = 3.17$)、3 海里未満の場合($\sigma = 0.36$, $b = 3.17$)を点線で示した。2009 年はビューフォート風力階級 2 以上の場合($\sigma = 0.1$, $b = 3.28$)を実線で、0-1 の場合を点線で($\sigma = 1.22$, $b = 3.28$)示した。2010 年も同様に、ビューフォート風力階級 2 以上の場合($\sigma = 0.25$, $b = 3.48$)を実線で、0-1 の場合を点線で($\sigma = 0.74$, $b = 3.48$)示した。

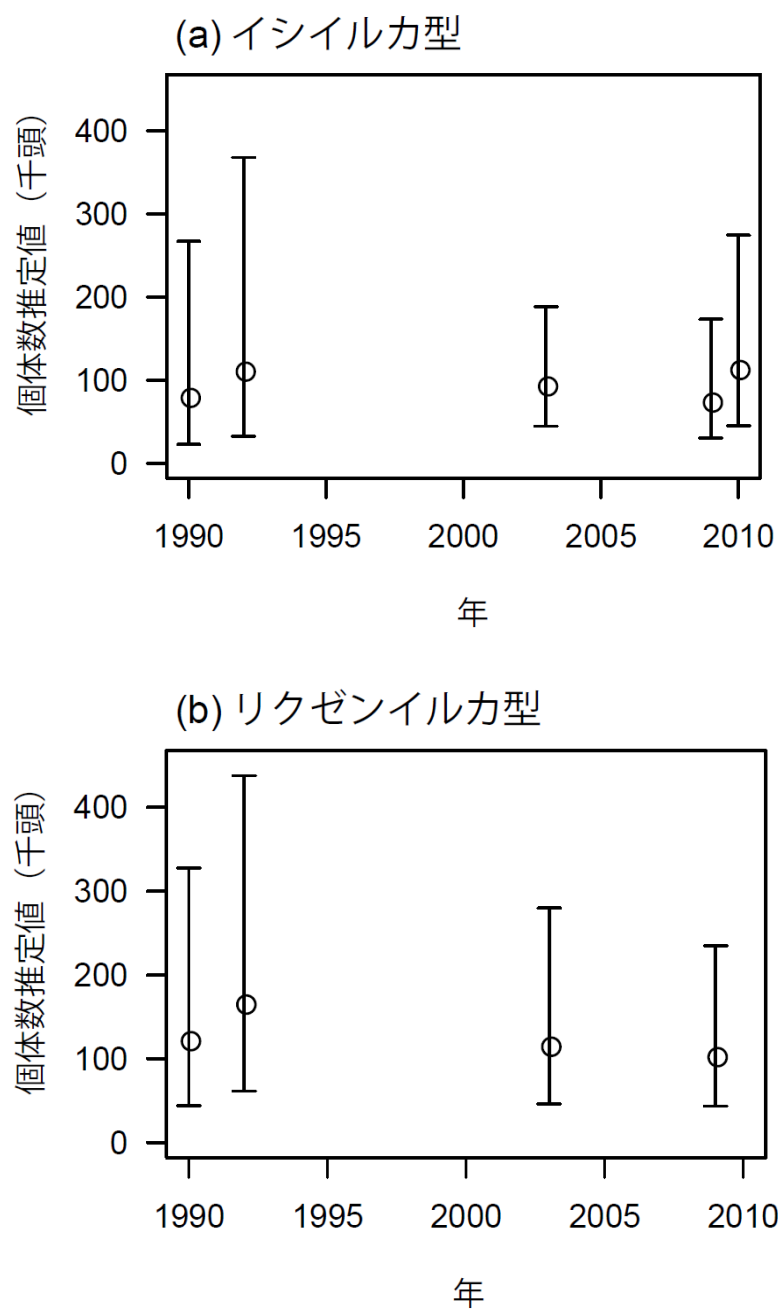


図 4-5. (a) イシイルカ型および (b) リクゼンイルカ型の個体数推定値。丸は個体数推定値を縦棒はその 95%信頼区間を示す。

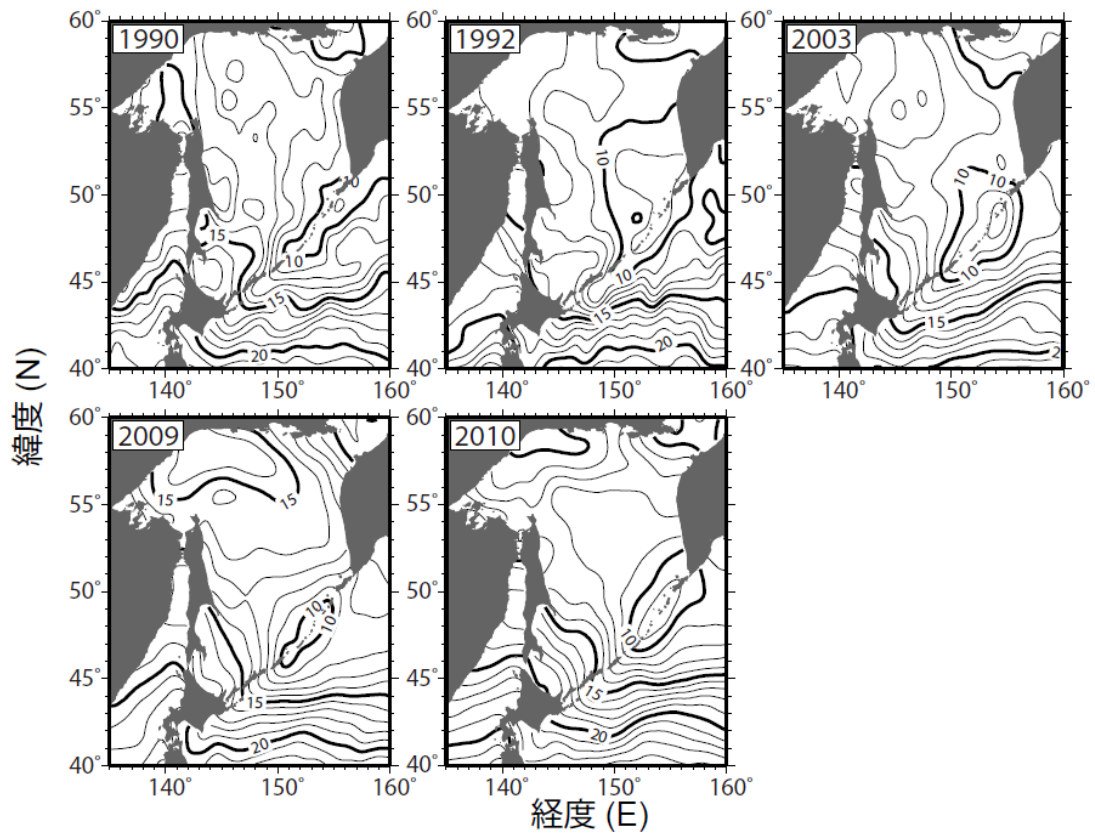


図 4-6. 気象庁のデータセット (<http://goos.kishou.go.jp/>) から作成した 8 月中旬 (11-20 日) における表層水温 (°C) の水平分布。

第 5 章 生息地モデルによる南方型コビレゴンドウの分布推定

5-1 背景と目的

近年、鯨類の分布を物理環境との関連で関数化し、得られた関数を用いて空間分布を広域に推定しようとする試みが、様々な海域で行われるようになった (Gregn & Trites 2001, Canaãdas et al. 2002, Hamazaki 2002, Ferguson et al. 2006, Praca et al. 2009)。こうしたモデルは一般に、生息地モデルと呼ばれる。生息地モデルが鯨類の分布研究にさかんに適用されるようになった背景には 3 つの理由が挙げられる。一つ目は調査データの蓄積により、利用可能なデータが充実してきたことが挙げられる。本研究で扱う北太平洋の長期目視調査データに代表されるように、1980 年代以降北大西洋やカリフォルニア沖など、様々な海域で長期継続的な目視調査が行われるようになり、この間膨大な目視発見データが蓄積されてきた (Buckland et al. 1993a, Barlow & Forney 2007)。二つ目はコンピューター技術の進歩がある。パーソナルコンピュータを用いて、複雑な計算が高速に可能となり、またフリーの解析ソフトの充実もあり、鯨類の分布を推定する数理モデルの解析が容易になってきた (Redfern et al. 2006)。三つ目は、鯨類個体群の保護や管理に対する懸念や地球規模での環境変動に対する鯨類個体群の応答に関心が集まっていることが挙げられる (Kasuya 2007, MacLeod 2009, Simmonds & Elliott 2009)。

コビレゴンドウには、分布を異にする 2 型が知られており、そのうちタッパナガと呼ばれる北方型は三陸・道南沖の比較的狭い海域に分布することはすでに第 3 章で見てきた。本型は形態的差異のみならず、遺伝的にも南方型との差異が大きく、独立した個体群と考えられている (Wada 1988, Kasuya et al. 1988, Miyashita et al. 1990, Kasuya & Tai 1993, Miyazaki & Amano 1994)。一方、マゴンドウと呼ばれる南方型は黒潮以南の海域に広く分布するが、熱帯～亜熱帯にかけて、ある

いは北太平洋の西岸～東岸にかけて、本型が連続して分布するのか、あるいは分布のコアエリアがいくつか存在し、不連続的に分布するのか、といった分布パターンについては知られてこなかった。その主な理由として、マゴンドウは小型鯨類のなかでも遭遇率が低く、一度の調査で収集できる発見情報には限度があったことが挙げられる。マゴンドウは南日本沿岸のいくつかの地域で、小型捕鯨業、追い込み漁業、突きん棒漁業により現在も捕獲が続けられている。沿岸で捕獲対象となっている個体群が、どの程度外洋まで広がりを持って分布しているのか、分布の全体像を明らかにすることは、本型の保護・管理に重要な情報となる。そこで、本章では 1983 年以降長期に亘り北太平洋の広域をカバーして収集・蓄積されてきた目視調査データを用い(図 5-1)、マゴンドウの分布と物理環境との関係を生息地モデルにより解析し、本型の空間分布を推定する (Kanaji et al. 2015b)。ここでは、一般化線形モデル (GLM) および生態的ニッチ因子分析 (ENFA, Hirzel et al. 2002) の 2 つの手法を用い、それぞれから得られた推定結果について精度の比較を行った。

5-2 材料と方法

5-2-1 目視調査データ

1983–2006 年の夏季 (7–9 月) に遠洋水産研究所 (現国際水産資源研究所) が北太平洋で行なった 94 航海のデータを用いた。うち 93 航海は第 2 章と同一のデータセットである。残り 1 航海は、2000 年に第二昭南丸を用いて、オホーツク海で行われた調査である。この調査では音声記録装置による目視データの記録が行われたが、当該データが逸失していることに加え、同時に記録された紙媒体は、他の年のフォーマットと異なり、独立観察者の発見と専門観察員の発見が区別できなかった。同一発見群に対する二重記録が解析結果にバイアスすることを避けるために、第 2 章では当該データを除外して 93 航海の目視

データのみを用いた。しかし、本章で扱う南方型コビレゴンドウは同調査航海での発見はなかったため、二重記録によるバイアスの恐れはない。一方、調査の航跡および努力量データは、本型の不在を示すデータとして利用可能であることから、2000 年第二昭南丸航海を含めた 94 航海のデータを用いることとした。

目視調査データは年・月別の緯度経度 1 度グリッドのセルデータとし、各グリッドに表層水温 (*SST*)、100 m 深水温 (*T100*)、200 m 深水温 (*T200*)、表層塩分 (*SSS*)、100 m 深塩分 (*S100*)、200 m 深塩分 (*S200*)、水深 (*DEP*)、海底傾斜 (*SLO*)、沿岸からの距離 (*DIS*) を対応させた。1983–2006 年の各年、7–9 各月、各層の水温、塩分はデータセット ds285.3 から得た (第 2 章参照)。グリッドセルの中心点における水深が 200 m 以浅のデータについては、*T200* および *S200* のデータを関連付けられないことから、解析から除外した。水深と海底傾斜については ETOPO1 から得た (第 2 章参照)。沿岸からの距離は、ハワイ大学が公開している沿岸線データ A Global Self-consistent, Hierarchical, High-resolution Shoreline Database (GSHHS, Wessel and Smith 1996, <http://www.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhs/index.html>) から計算によって求めた。海底傾斜と沿岸からの距離の頻度分布は、正方向に歪曲していたことから、対数変換により正規近似して用いた。

5-2-2 生息地モデル

生息地モデルは、推定される分布情報の違いによって 2 タイプに分けられる (村瀬 2014)。ひとつめは、生物の出現 (occurrence) 確率を推定するもので、対象生物の在・不在あるいは在のみの情報をモデルインプットデータとして用いる。もうひとつは、個体数や生物量を推定するもので、モデルインプットデータとしても個体数や生物量の情報が必要となる。本章では前者の手法を用いた空間分布推定を行うこととし、後者については次の第 6 章で扱う。

生物の出現確率を推定する生息地モデルとしては、ロジスティッ

ク回帰がもっともよく使われる (Hamazaki 2002, Praca et al. 2009, Sasaki et al. 2013)。ロジスティック回帰は、一般化線形モデル (GLM) の一手法で、二項分布を用いたものである。GLM は最尤法を用いた回帰手法全般を指すが、生息地モデルの研究では、ロジスティック回帰を単に GLM と表記することが多い (Hamazaki 2002, Praca et al. 2009, Sasaki et al. 2013)。本章でも便宜上、GLM の表記で本手法を示す。GLM では、調査を行ったグリッドセルに対し、対象生物の発見有り・無しを在・不在の 2 値データとして応答変数に用いる。二項分布を用いた GLM は、これと説明変数に用いる環境変数との関係を、ロジスティック型モデルにより表現したものである。しかしこの手法では不在データが正確に収集、記録されている必要がある。鯨類目視調査の場合、不在データの収集、記録に関して様々な問題が生じうる。任意のグリッドセルにおいて、対象の鯨類が生息している場合に、発見・記録の過程において次の 4 つの状況が考えられる。

1. あらかじめ設定した調査ライン上から、対象鯨類を正しく発見・記録する場合 (図 5-2a)。
2. 対象動物の潜水や観察員による見逃しの影響で、本来生息しているにもかかわらず、発見・記録されない場合 (図 5-2b, Mori et al. 2003, Kanaji et al. 2011, Okamura et al. 2012)。
3. あらかじめ設定した調査ライン上から、対象外の鯨類が発見され、その発見群に向けて接近中に、対象鯨類が別途発見・記録される場合 (図 5-2c)。
4. 悪天候による漂泊中や調査海域間の移動中に、対象鯨類を発見・記録する場合 (図 5-2d)。

このうち、二つ目の状況では対象鯨類の出現確率を過小に評価する結果となる。三つ目と四つ目の状況は、本来の調査ラインからの発見ではないことから、二次発見として記録され、通常の個体数推定には用いない (2-2-1 項参照)。しかし、一つ目の状況から記録される一次発見のみを生息地モデルに用いた場合、三つ目の状況では、対象鯨類の生息が明らかであるにもかかわらず、当該グリッドセルは不在デ

ータとして扱う矛盾が生じる。一方、一次発見と二次発見すべてを在データとして扱う場合、四つ目の状況は調査が行われていないにもかかわらず、対象鯨類の在データが収集されるという矛盾が生じる。これらのことから、データを在・不在に二分してモデル化するのではなく、在データと調査域全体の背景データとの対比から分布をモデル化する在・背景法が鯨類目視調査のデータには適しているかもしれない。ここでは、生息地モデルの手法として、在・不在法の一つである GLM と在・背景法の代表的な手法である ENFA を用いた。GLM、ENFA どちらの手法も、生息個体数や個体数密度そのものを推定する手法ではないことから、生息地モデルによって推定されるものは、生息地としての適性を数値化した生息地適度（Habitat Suitability Index, HSI）として表現される（Hirzel & Arlettaz, 2003）。HSI は、環境変数の組み合わせのなかから、対象動物の生息地として最も適した場所を 1、最も適さない場所を 0 として、その間の連続値で表される。

GLM では、1 群以上の南方型コビレゴンドウの一次発見があったセルを在データとし、一方調査ラインが配置され、通常の日視探索が行われたにもかかわらず発見の無かったセルを不在データとして扱った。悪天候時や調査海域間の移動中で、専門観察員を置かずに航行した場合の航路や、その間の偶然による発見群（二次発見）は、これらのデータからは除外した。ENFA では一次発見、二次発見すべてを在データとして扱い、通常の日視時のみならず、記録上すべての航跡を含むセルすべてを調査海域と定義し、背景データとして用いた。

5-2-3 統計解析（GLM）

ここでは、ロジットリンク関数を線形予測子として、二項分布を確率分布にとった GLM を用いる。グリッドセル内で、対象となる南方型コビレゴンドウの発見があったか（在）、無かったか（不在）を、それぞれ 1 と 0 の二項応答変数とし、上述の各環境変数を説明変数に用いた。任意のグリッドセル i 内に最低 1 群の南方型コビレゴンドウ

が分布する確率 P_i と説明変数の関係は以下の通り表せる。

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-x_i^t \beta}} \quad (5.1)$$

ここで、 x_i と β はそれぞれ、説明変数のベクトルと係数のベクトルを表す。 P_i が最大となる極値を持ち、その場所で HSI が最大となることを仮定し、応答変数と説明変数の関係が二次曲線で表現できるようにするため、応答変数には各環境変数の 1 次項と 2 次項を含めた。また各環境変数は平均 0、標準偏差 1 に標準化した上で、GLM の解析に用いた。全変数を含むフルモデルから、変数をまったく含まないヌルモデルまで、変数増減法を用いて様々な環境変数の組み合わせのモデルから AIC 最小モデルを選択した。推定されたモデルを、各年の夏季（7-9 月）平均環境データに適用することで、北太平洋の緯度経度 1 度グリッドに HSI を推定し、南方型コビレゴンドウの空間分布を推定した。

5-2-4 統計解析（ENFA）

ENFA は複数の環境変数を集約し、少数の無相関な合成変量を作成する手法である（Hirzel et al. 2002）。この手法では、対象動物の出現したグリッドセルの環境変数の組み合わせと、調査を実施したグリッドセル全体のそれとを比較することで合成変量を求める。得られた合成変量は、対象動物の分布の偏りを表す marginality factor と、対象動物の出現場所と調査域全体とでの分散比を最大化する specialization factor に分けられる。前者は、調査域全体に対象動物がランダムに分布しているのではなく、特定の場所に偏って分布する特徴を、後者は調査域の広さに比べて狭い範囲に集中して分布することで、相対的に散らばりが小さくなる特徴を、それぞれ数値化する（Hirzel et al. 2002）。ENFA についても、各環境変数は平均 0、標準偏差 1 に標準化して用いた。対象動物が出現したグリッドセル i ($i = 1, 2, \dots, N$) における j 番

目の標準化された環境変数の観測値を z_{ij} とすると、marginality factor (m) は以下の式から求められる。

$$m = \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N z_{ij} \right\} \quad (5.2)$$

調査域全体のグリッドセルデータについて、各環境変数が事前に平均ゼロに標準化されているため、 m は対象動物の分布の偏りを表す因子となる。ここで、 R_G と R_S をそれぞれ調査域全体のグリッドセルと対象動物の発見があったグリッドセルの環境変数 z の分散共分散行列とおく。Specialization factor は $m'u = 0$ を制約条件として、 $u'R_G u / u'R_S u$ を最大化する u によって求められる。Specialization factor は直交する第 1 因子～第 $j-1$ 因子まで、複数の因子が得られる。これは、ENFA が主成分分析と同様、もとある多変量を説明力の順に、同数の合成変量に作り変えているためである。複数因子のなかから、分布推定に寄与する因子数は broken-stick 法により決めることができる (Frontier 1976, Legendre & Legendre 2003)。各因子の固有値を、ランダムデータに対して broken-stick モデルから得られる固有値と比較し、これを超える因子を選択する。さらにこれらの合成変量から、2 つの方法によって HSI を計算した。幾何平均法は、ENFA から HSI を求める手法として最もよく使われる方法である (Hirzel & Arlettaz 2003, Brotons et al. 2004)。Marginality factor と specialization factor の多次元空間上で、対象動物の全出現点との幾何平均距離に基づきエンベロープを描き、そのなかで出現点の多寡から HSI を求める (Hirzel & Arlettaz 2003)。多変量正規法は同じ多次元データに多変量正規分布を当てはめ、相対的な出現確率を推定する手法である。この手法は、主成分分析によって得られた合成変量に、確率分布を当てはめた Robertson et al. (2001) の応用である。得られたモデルを、各年の夏季 (7-9 月) 平均環境データに適用することで、GLM と同様、南方型コビレゴンドウの空間分布を推定した。

5-2-5 モデルの評価と比較

異なる手法で推定した南方型コビレゴンドウの空間分布について、推定精度を受信者操作特性（ROC）曲線と Boyce 指数により検討した（Boyce et al. 2002）。生息地モデル間の精度比較のもっとも簡単なものとしては、モデル推定に用いたデータを在・不在に 2 分し、それらの推定値と実測値を分割表に集計、カイ二乗検定やカップパ統計量を用いて比較する方法がある（Boyce et al. 2002）。しかし、本章では対象動物の分布データを 0・1 に二値化している一方、生息地モデルから得られる HSI が 0～1 の連続値をとる。これらと比較するためには HSI に閾値を設け、在・不在を区別しなければならない。そこで、閾値を 0 から 1 の間で変化させ、閾値以上となる在データの比率（真陽性率）と不在データの比率（偽陽性率）の関係をプロットし（ROC 曲線）、その下側面積（AUC）を用いて精度評価を行った（Boyce et al. 2002）。この場合、動物の在・不在がモデルによって正しく推定されていると $AUC = 1$ に近くなり、ランダムモデルでは $AUC = 0.5$ 、在・不在が逆転している推定結果では $AUC = 0$ となる。ROC/AUC では評価に在・不在データが必要であり、不在データを用いない ENFA では便宜的に背景データから在データを除いた部分を不在データの代わりに用いた。しかしこれは本来の正しい用法ではない。そこで、Boyce et al. (2002) が在・背景法にも適用可能な精度評価法として紹介した、スピアマンの順位相関による手法も用いた。Boyce 指数（BI）と呼ばれるこの手法では、在データのグリッドセルはより高い出現確率が推定されると仮定し、在データの相対頻度と HSI のランクとの順位相関に基づき精度比較を行う。ここでは、HSI 0～1 を等間隔に 10 のランクに分け、ランク 10 が最も HSI の高いランクとした。グリッドセル数は各ランクで等しくないことから、調整済み頻度を用いた（Boyce et al. 2002）。調整済み頻度は、背景セル数（GLM では在セルと不在セルの合計）と在セル数それぞれについて全セル数に対する各ランク別のセル数の比か

ら、ランク別の背景セル数割合 H_a と在セル数割合 H_b を求め、両者の比 H_b/H_a を調整済み頻度とした。動物の出現がモデルによって正しく推定されていると $BI = 1$ に近くなり、ランダムモデルでは $BI = 0$ 、出現の無いグリッドセルで HSI が高くなるような逆転した推定結果では $BI = -1$ となる。

5-3 結果

5-3-1 データのグリッド化

通常調査時に加え、記録上すべての航跡を含むセルすべてについて集計した航走距離は 492,499 海里であった（表 5-1）。これらのデータを年・月別の緯度経度 1 度グリッドに集計した結果、10,050 のグリッドセルに分けられた。南方型コビレゴンドウは 228 群の記録があり、うち通常調査時の発見である一次発見は 168 群であった。それぞれ 166 と 140 のグリッドセルに分けられた。本章では水深 200 m の環境データを生息地モデルに用いたことから、200 m 以浅のグリッドセルは、解析から除外した。その結果、通常調査時のデータのみを用いた GLM では、288,674 海里の調査距離に対して、7,460 のグリッドセルを用い、そのうち 136 のグリッドセルを南方型コビレゴンドウの発見記録がある在データとして扱った。記録上すべての航跡を背景データとして用いる ENFA では、455,991 海里の航走距離に対して、9,421 のグリッドセルを用い、そのうち 161 のグリッドセルを南方型コビレゴンドウの発見記録がある在データとして扱った。南方型コビレゴンドウの発見があったグリッドセルにおける各環境変数の頻度分布は図 5-3 に示す通りであった。本型は高水温、高塩分で、かつ沿岸から 1,000 海里以内の水深 5-6,000 m の海域に発見が多い傾向が見られた。海底傾斜は 0-6° の範囲にあった。

5-3-2 GLM

変数選択の結果、AIC 最小モデルが選択された (AIC = 1215.5)。フルモデル (AIC = 1226.6) およびヌルモデル (AIC = 1360.8) に比して、AIC に改善が見られた。AIC 最小モデルでは、*SST*、*T100*、*T200*、*T200*²、*S100*²、*S200*、*S200*²、*DEP*、*DIS*、*DIS*² が変数として選ばれた (表 5-2)。AIC 最小モデルから各変数を増減させた場合の AIC 変化量 (Δ AIC) と標準化係数から各変数のモデル貢献度を比較すると、*T200* はそれぞれ 28.74 と 2.73 で最も大きかった。 Δ AIC は *DIS* (22.98) や *T100* (18.36) でも大きかった。GLM による南方型コビレゴンドウの空間分布推定の結果、AUC は 0.80、BI は 0.30 であった (図 5-4a, 5a)。HSI は北緯 15-35 度の亜熱帯循環域に高い傾向が見られた (図 5-6)。分布の中心となる海域は黒潮と黒潮分枝周辺、および伊豆・小笠原諸島周辺に見られ、HSI は 0.5 以上を示した。GLM によって推定された空間分布には年による明瞭な違いは認められなかった。

5-3-3 ENFA

標準化係数の絶対値から各変数の貢献度を比較すると、marginality factor では変数間に大きな違いが認められなかった (表 5-3)。一方、specialization factor については、*T200* の寄与が大きく (0.69)、続いて *S200* (-0.48)、*T100* (-0.41)、*S100* (0.31) の順となった。全情報量の 73.6% が marginality factor と specialization factor の第 1 因子によって説明された (100% の marginality と 47.2% の specialization)。この 2 因子が broken-stick 法により選択された。幾何平均法による AUC と BI はそれぞれ 0.74 と 0.76、多変量正規法による AUC と BI はそれぞれ 0.76 と 0.89 であった (図 5-4b, 5b)。2 つの指標いずれも、多変量正規法がより高かったことから、本手法を用いて空間分布を推定した (図 5-7)。南方型コビレゴンドウの分布の中心は黒潮、黒潮分枝、

黒潮続流を含む亜熱帯循環の広い海域に認められた。推定された HSI 分布の年変動からは、日本沿岸の黒潮流路によって分布好適域が変化する傾向が認められた（図 5-7）。北緯 32 度以北、東経 141 度以西の日本沿岸域において、HSI が 0.5 以上となる海域は、黒潮が大きな蛇行を示すときに広く（図 5-7, 1983 年の例）、直行流路をとるときに狭くなる傾向が見られた（図 5-7, 1993, 2002 年の例）。

5-4 考察

5-4-1 モデル間比較

GLM の推定結果に対し AUC は 0.80 であった一方、ENFA の推定結果では 0.73 であった（図 5-4）。この結果からは、在・不在データを用いる GLM がより高い精度で南方型コビレゴンドウの空間分布を推定すると判断される。AUC を基準として GLM と ENFA の空間分布推定精度を比較した過去の研究でも同様の結論が得られている（Zaniewski et al. 2002, Brotons et al. 2004, Praca et al. 2009）。しかし、ENFA では不在データをモデル構築に利用していないにもかかわらず、AUC の計算のために背景データから在データを除いたものを不在データとして用いている点で、AUC を基準として判定することに批判もある。こうした問題を避けるため、いくつかの研究では、BI の使用を推奨している（Hirzel et al. 2006, Cianfrani et al. 2010）。本章では、BI は ENFA のほうが、GLM の結果よりも高い傾向が見られた。こうした違いは AUC と BI の理論的背景が異なる点が一因かもしれない。AUC は在・不在データに対するモデルフィッティングを評価していることから、AUC の高いモデルは対象動物の分布のコントラストをより明確に表現していると言える。一方、BI は在データでより高い HSI を示すかどうかを評価している。したがって ENFA は不在データをモデル構築に用いないため、対象動物の不在を推定する能力が低い一方で、GLM は見逃しなどに起因する偽の不在データを取り込んで推定を行うために、対象

動物の不在を過大評価する結果を生むと考えられる。

GLM が ENFA に比べて高い AUC を示す一方で、低い BI を示したもう一つの要因として、在データのグリッドセル数が少ないことが考えられる。コビレゴンドウは日本のレッドデータブックによれば希少種とされ（日本哺乳類学会 1997）、長期の目視調査でも発見が少ない種である。実際、通常調査を実施した 7,460 グリッドセル中、南方型コビレゴンドウの遭遇セル数はわずか 136 であった。少数の在データとそれに比して膨大な不在データに対して、2 次項を含む関数を当てはめた場合、スパイク状の曲線となり、高い HSI を持つ範囲は極めて狭い部分に限られることが考えられる。結果として、狭い範囲の分布好適域を推定することで分布のコントラストを明瞭にする一方で、ごく少数のグリッドセルのみが高い HSI を持つために、推定の一般性を失う結果となろう。他方、ENFA は膨大な不在データに大きな影響を受けない。これらの結果は、GLM と ENFA が目的によって使い分けられることを示唆するものである。もし、個体群の保護や管理を目的として、コアとなる生息域を知りたい場合は GLM の結果がより情報として重要となろう。また、分布の範囲をより正確に知りたい場合や潜在的な分布域を知りたい場合には ENFA の結果がより重要となるであろう。

5-4-2 生態学的解釈

本章では 200 m 深の環境データを解析に用いたことから、200 m 以浅のグリッドセルデータは除外して解析を行った。しかし、コビレゴンドウは比較的水深の深い海域に生息し、除外されたグリッドセル数は、GLM で 4 セル、ENFA で 5 セルと少なく、空間分布推定の結果に大きな影響は与えていないと考えられる。GLM、ENFA とともに HSI は北緯 15–35 度の亜熱帯循環域に高い傾向が見られた（図 5–6, 7）。本型の主要な餌生物とされる中深層性魚類や頭足類の種構成は、亜熱帯域と隣接する移行域や亜寒帯域とで異なることが知られている（Brodeur

& Yamamura 2005)。このことから南方型コビレゴンドウが亜熱帯域の生態系にとくに適応した分布域を持つものと考えられた。また餌生物量は一般に沿岸域で高いとされ、これは GLM により推定された分布の中心域が亜熱帯循環域のなかでも比較的陸棚域に近い場所にあったこと、変数のうち *DIS* がより大きな貢献を示したことに一致する（表 5-2, 図 5-6）。変数のうち、*DEP* と *SLO* は GLM と ENFA どちらにも大きな貢献を示さなかった。大陸棚斜面上で底生性の餌生物を利用する種では、これらの変数が分布推定に貢献することが報告されている（Praca et al. 2009, Anderwald et al. 2012）。一方で、コビレゴンドウは大陸棚斜面のみならず、外洋域まで広く分布し、中深層性頭足類の捕食時には水深 1,000 m まで潜水する（Aguilar de Soto et al. 2008）。こうした中深層性頭足類は、日本沿岸で捕獲されたコビレゴンドウの胃内容物としても報告されている（Kubodera & Miyazaki 1993）。また南太平洋のニューカレドニアでは、中深層性頭足類のみならず、ハダカイワシ類などの中深層性魚類も捕食することが報告されている（Bustamante et al. 2003）。GLM の係数推定値のうち、*T200* がもっとも大きな値を示した（表 5-2）。各環境変数は標準化して用いているため、係数値は推定されたモデルへの相対的貢献度を知る一つの指標となる。また、 ΔAIC も *T200* が最も大きな値であった。ENFA では *marginality factor* に対しては、各変数の貢献度に大きな違いはなかったが、*specialization factor* に対しては *T200* と *S200* が最も大きな貢献度を示した（表 5-3）。躍層下では、水温や塩分は単調に変化することから、*T200* と *S200* は中深層の環境を代表する変数と考えられる。これらの変数がそれぞれの生息地モデルに大きく貢献していたことは、中深層の物理・生物環境が南方型コビレゴンドウの空間分布に関連していることを示唆する。

南方型コビレゴンドウの分布と物理・生物環境との関係はさらに、HSI 分布の年変動からも示唆される。本章で扱った生息地モデルには、時間軸の変数を含めていないが、日本沿岸の黒潮流域では推定された HSI の分布パターンが年によって大きく変化した（図 5-7）。200 m 深

の水温は黒潮流路の指標としてしばしば用いられるが（Kawai 1969）、同じ水深の環境変数が生息地モデルの推定に大きく寄与していた点とも対応する。様々な魚類や動物プランクトンの生物量は、黒潮流路によって影響を受けることが知られている（阪本 1991, 小川・若林 1992, Nakata et al. 2000, 2001, Nakata & Hidaka 2003）。こうした黒潮流路と中深層性頭足類・魚類との関連についてはほとんど知られていないが、黒潮流域や亜熱帯循環域の環境変動が、直接・間接に鯨類の分布特性に影響を与える可能性が考えられる。

表 5-1. 一般化線形モデル（GLM）と生態的ニッチ因子分析（ENFA）による
南方型コビレゴンドウの生息地モデルに用いた目視データの概要。

年	航 走 距 離 (海里)	調 査 距 離 (海里)	グリッドセル数 (GLM)		グリッドセル数 (ENFA)		全発見 群数	一次発見 群数
			在セル	不在セル	在セル	背景セル		
1983	8,396	6,600	3	179	3	188	3	3
1984	14,344	11,525	2	271	3	281	3	2
1985	18,702	15,256	14	260	14	293	15	15
1986	11,669	9,675	6	175	7	191	7	6
1987	17,826	12,583	6	279	6	340	6	6
1988	27,797	20,157	1	547	2	626	3	2
1989	41,706	26,904	14	773	14	942	16	16
1990	34,708	24,092	8	739	10	880	11	9
1991	33,317	18,760	6	483	10	702	12	7
1992	27,522	19,392	7	422	9	486	16	10
1993	30,666	21,363	11	544	13	643	18	13
1994	16,988	11,822	5	233	5	275	5	5
1995	22,309	12,686	4	359	6	464	12	5
1996	19,023	10,108	3	264	4	399	4	3
1997	13,021	8,656	7	120	8	148	10	8
1998	21,296	11,862	2	320	7	456	11	2
1999	20,549	12,128	6	335	6	482	6	6
2000	7,934	4,976	3	146	3	189	3	3
2001	16,585	8,689	10	254	10	379	15	12
2002	14,581	7,766	6	211	9	322	15	11
2003	8,832	2,974	0	90	0	167	0	0
2004	10,653	2,641	0	112	0	243	0	0
2005	8,234	2,534	0	102	0	192	0	0
2006	9,324	5,515	12	106	12	133	29	19
合計	455,991	288,674	136	7,324	161	9,421	220	163

表 5-2. GLM から推定された AIC 最小モデル (AIC = 1215.5) の係数値、 p -値、および Δ AIC。AIC 最小モデルで選択された変数については、当該変数を除外した場合の Δ AIC を、AIC 最小モデルで選択さなかった変数については、当該変数を追加した場合の Δ AIC を示した。

	係数	p -値	Δ AIC
切片	-3.55	< 0.01	–
<i>SST</i>	1.57	< 0.01	8.45
<i>SST</i> ²	–	–	0.54
<i>T100</i>	-1.81	< 0.01	18.36
<i>T100</i> ²	–	–	1.00
<i>T200</i>	2.73	< 0.01	28.74
<i>T200</i> ²	-0.64	0.09	1.21
<i>SSS</i>	–	–	1.97
<i>SSS</i> ²	–	–	1.68
<i>S100</i>	–	–	1.27
<i>S100</i> ²	0.36	0.05	1.28
<i>S200</i>	-1.45	0.01	4.11
<i>S200</i> ²	-0.85	0.08	1.42
<i>DEP</i>	-0.24	0.06	1.53
<i>DEP</i> ²	–	–	1.84
<i>DIS</i>	-0.75	< 0.01	22.98
<i>DIS</i> ²	-0.21	< 0.01	10.69
<i>SLO</i>	–	–	1.09
<i>SLO</i> ²	–	–	2.00

表 5-3. ENFA から推定された marginality factor と specialization factor の係数値とそれぞれの因子によって説明された分散の割合 (%)。

	Marginality (17.3 %)	Specialization (30.0 %)
<i>SST</i>	0.41	-0.08
<i>T100</i>	0.35	-0.41
<i>T200</i>	0.38	0.69
<i>SSS</i>	0.25	-0.14
<i>S100</i>	0.35	0.31
<i>S200</i>	0.37	-0.48
<i>DEP</i>	-0.21	-0.02
<i>DIS</i>	-0.34	-0.02
<i>SLO</i>	0.30	0.01

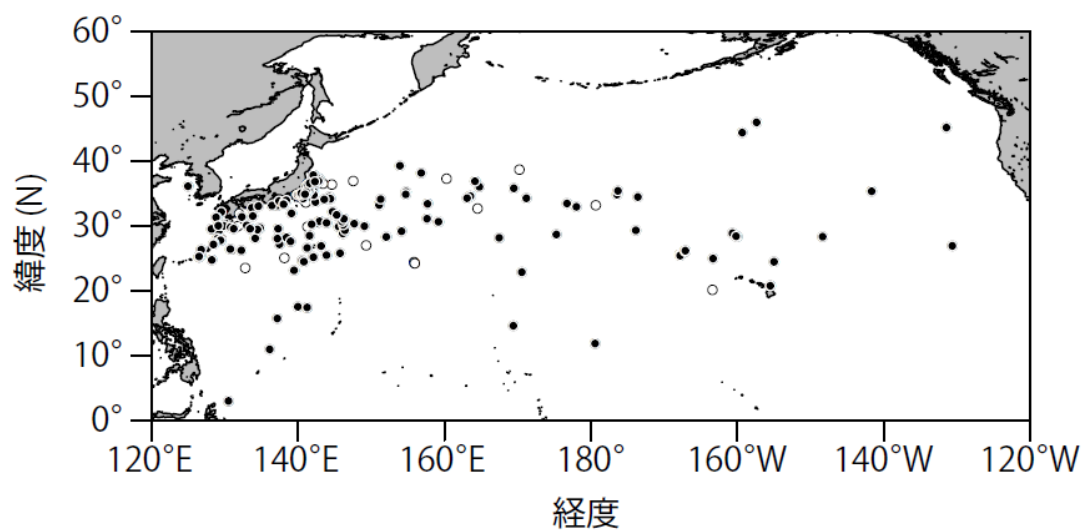
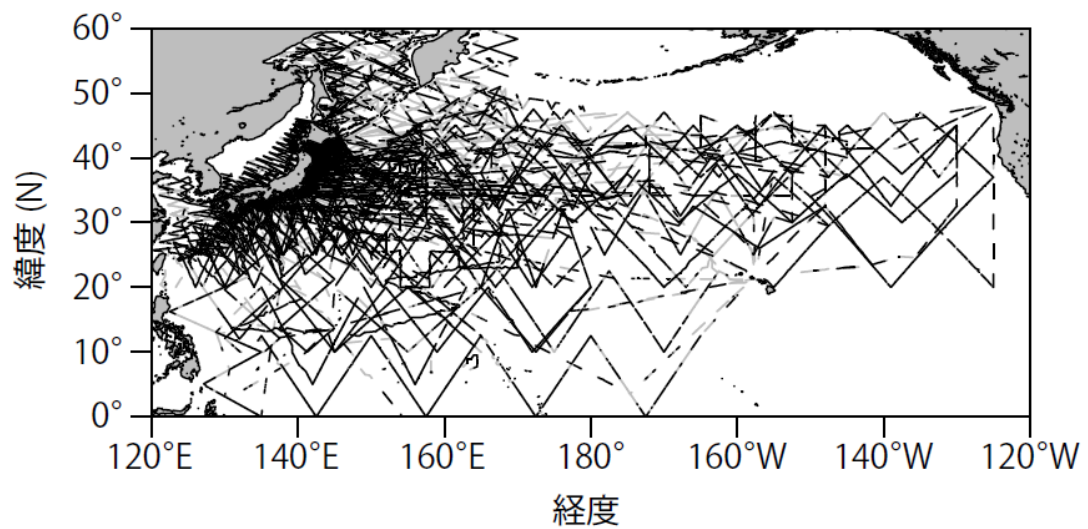


図 5-1. 1983-2006 年の夏季（7-9 月）に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が北太平洋で行った 94 調査航海の調査実施ライン（上図の黒線）と非調査時も含む航跡ライン（上図の灰色線）。南方型コビレゴンドウの通常調査時における発見（一次発見）位置を下図の黒丸で、通常調査時以外の発見（二次発見）を白丸で示す。

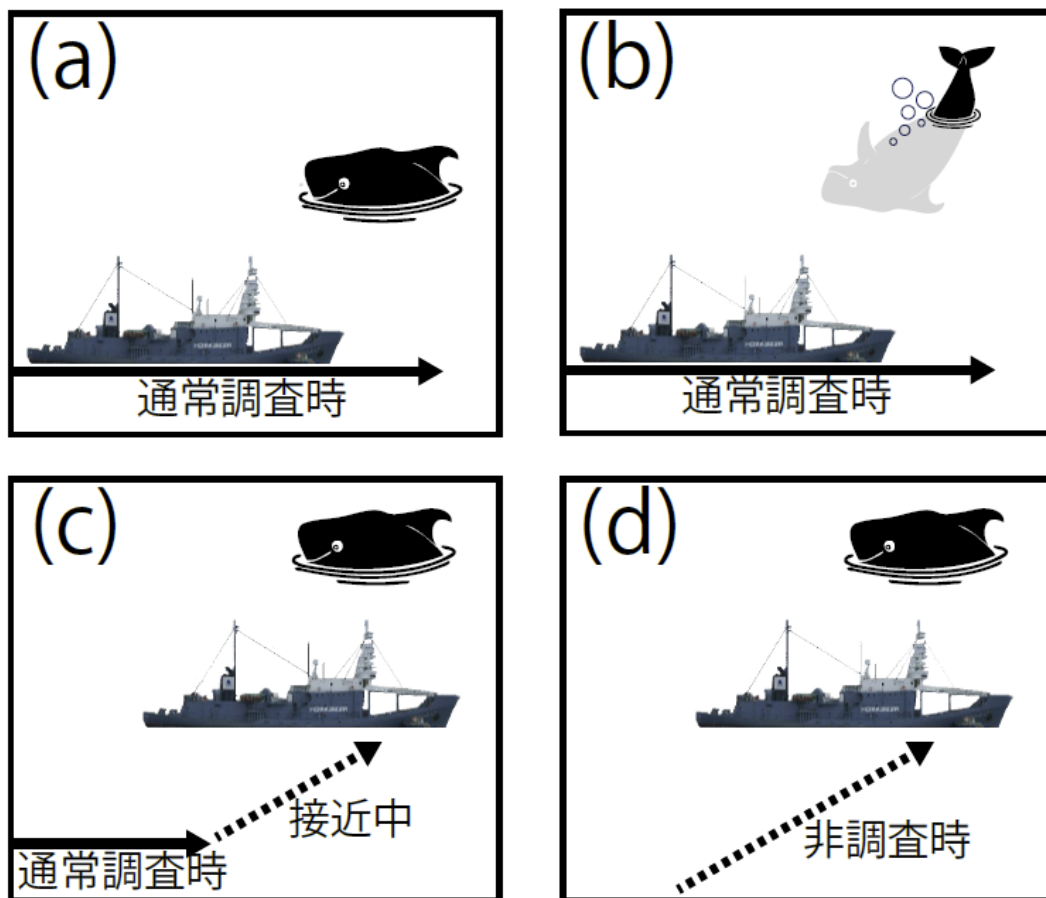


図 5-2. 鯨類目視調査における、発見プロセスの 4 つの可能性：(a) 通常調査時の一次発見、(b) 発見の見逃し、(c) 対象外の発見群に接近中に別の群を発見、(d) 非調査時の発見。

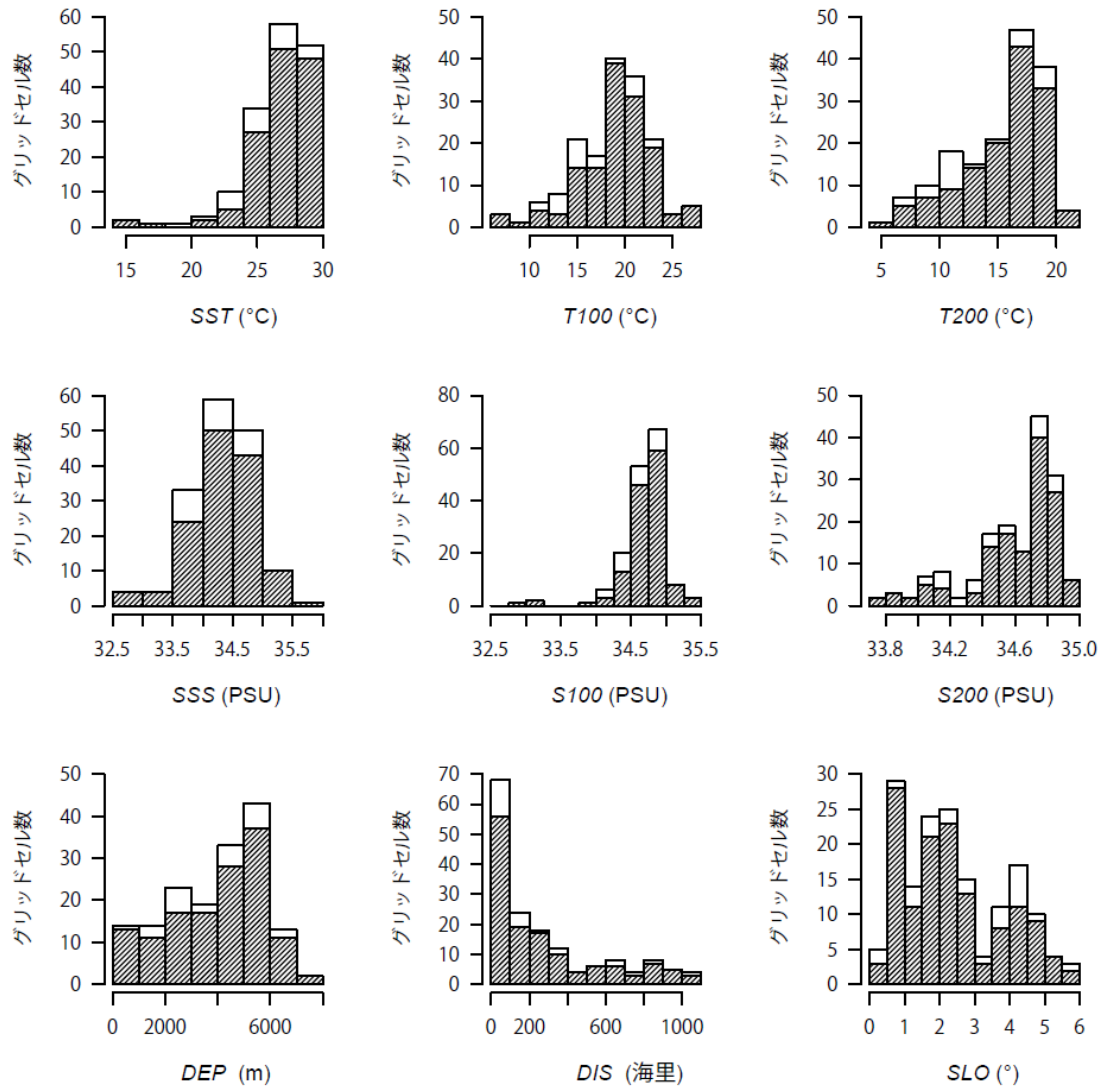


図 5-3. 南方型コビレゴンドウの発見があった在セルにおける各環境変数の頻度分布。斜線の棒は GLM ($n = 7,324$)、白と斜線の棒は ENFA ($n = 9,421$) に用いたグリッドセルの頻度分布を示す。

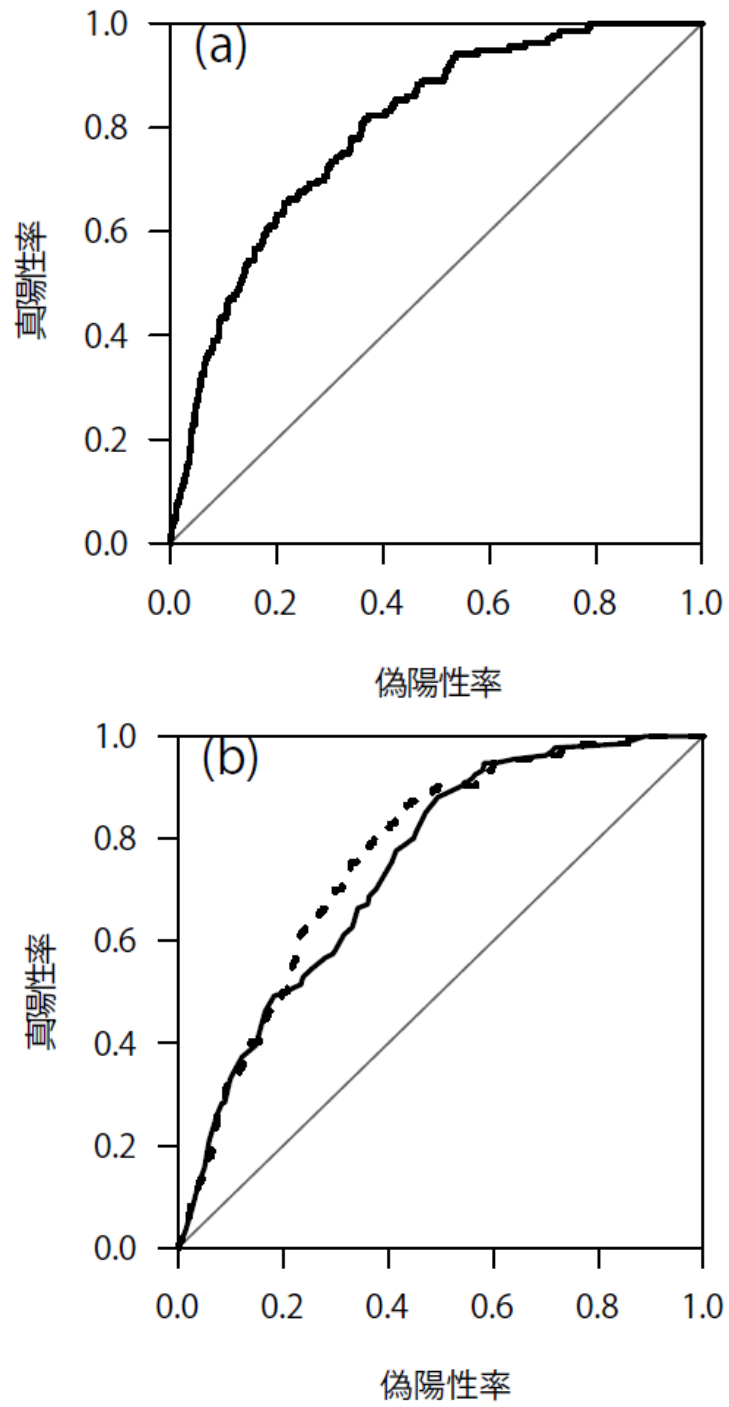


図 5-4. 受信者操作特性 (ROC) 曲線。(a) GLM、(b) ENFA。実線と点線はそれぞれ幾何平均法と多変量正規法から得た曲線を示す。

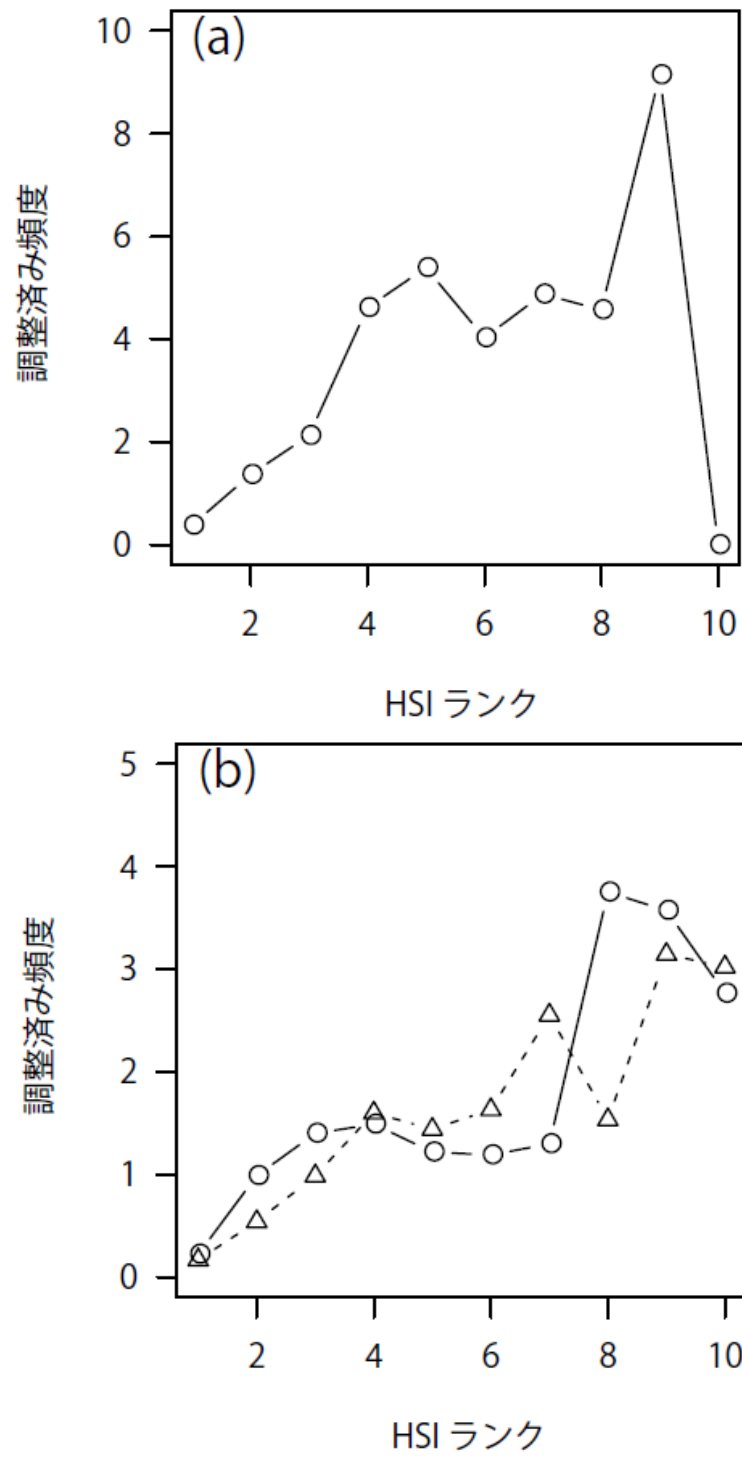


図 5-5. HSI ランクと調整済み頻度の関係。(a) GLM、(b) ENFA。丸と実線は幾何平均法から、三角と点線は多変量正規法から得られた調整済み頻度を示す。

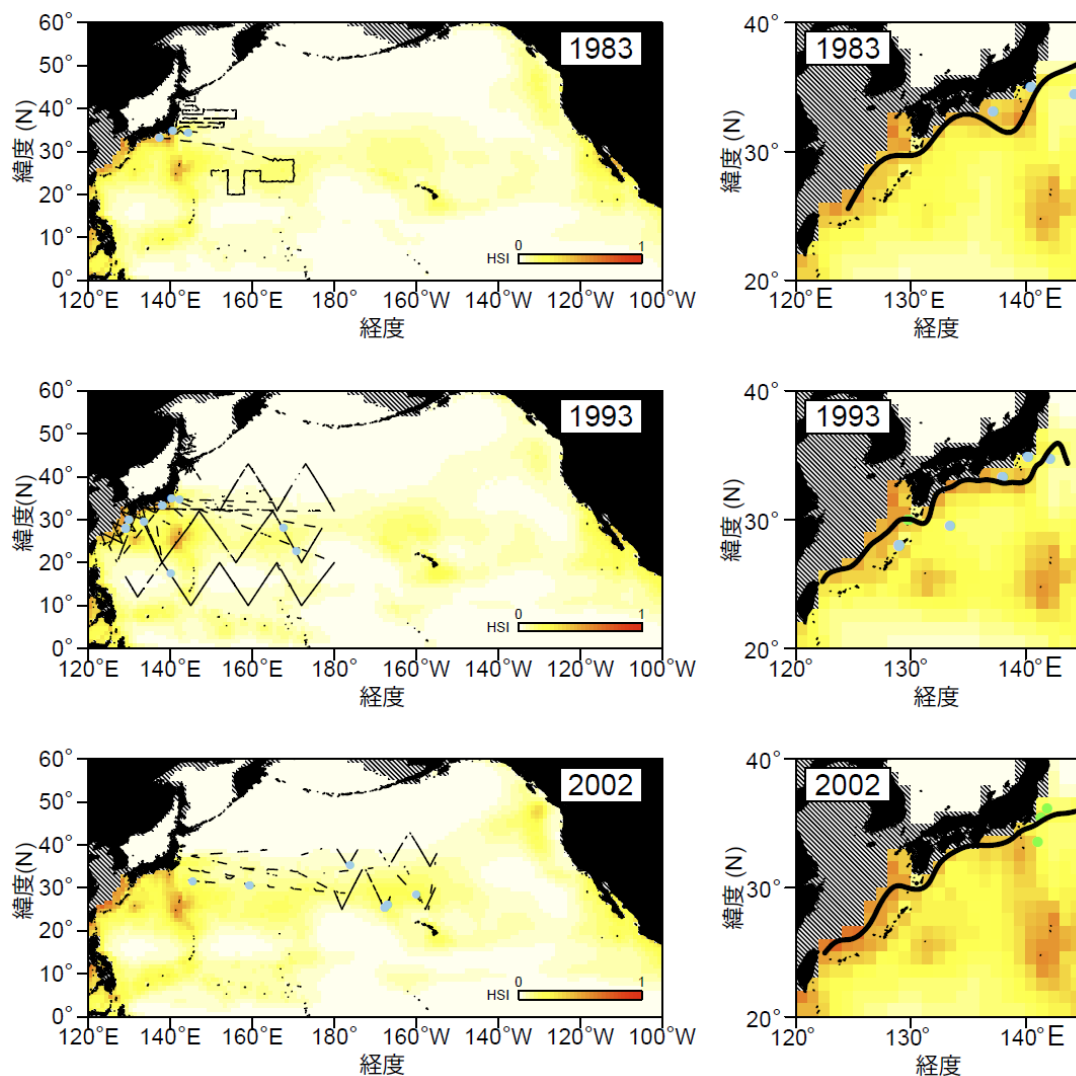


図 5-6. GLM によって推定された南方型コビレゴンドウの空間分布を北緯 60 度以南の北太平洋全域（左図）と日本沿岸海域（右図）それぞれに示す。左図の実線は遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施した目視調査ラインを、右図の太線は黒潮流路を、青丸は本型の一次発見位置を示す。斜線部は 200 m 以浅で、本章の解析から除外した部分を示す。

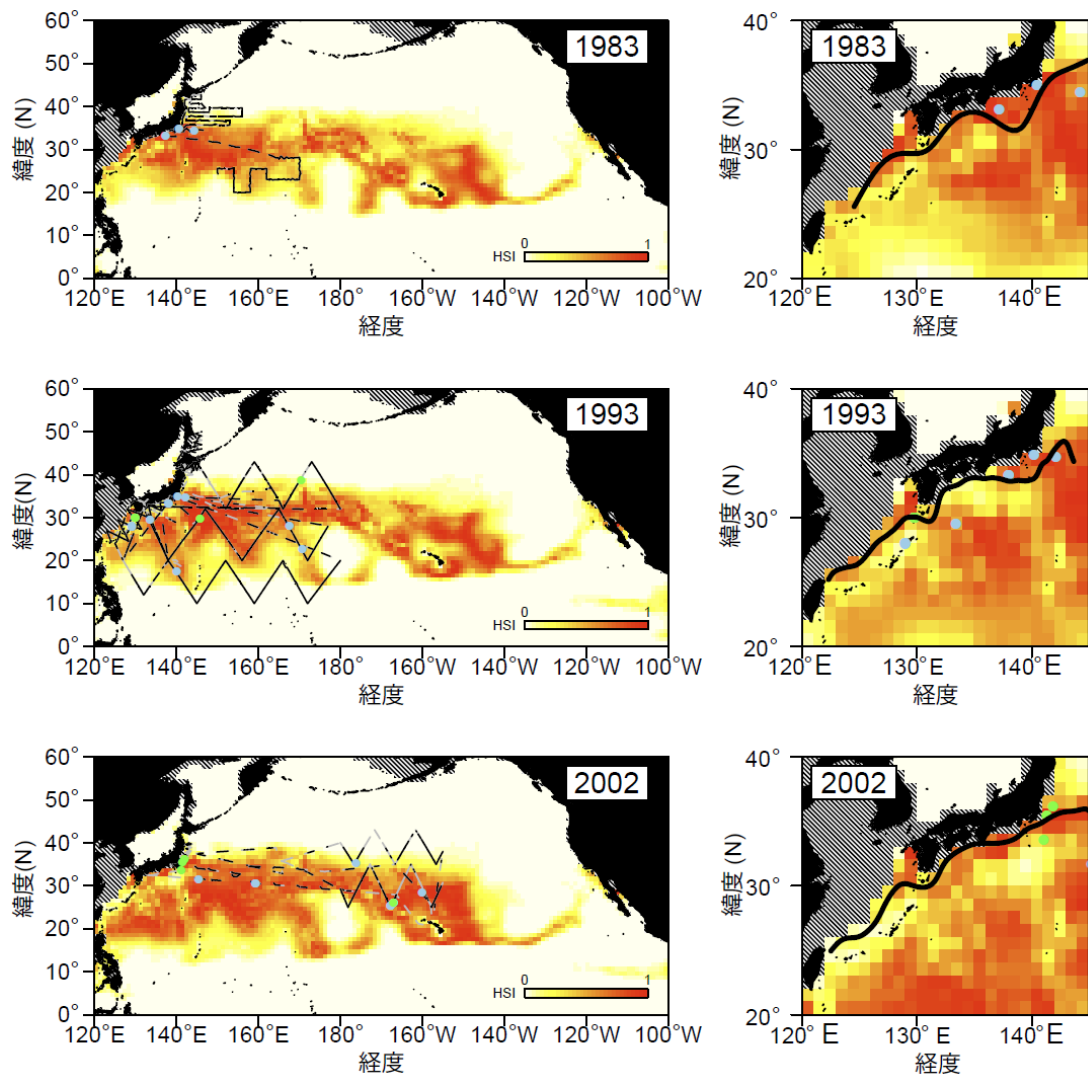


図 5-7. ENFA によって推定された南方型コビレゴンドウの空間分布を北緯 60 度以南の北太平洋全域（左図）と日本沿岸海域（右図）それぞれに示す。左図の実線（黒色）は遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施した目視調査ライン、実線（灰色）は調査外の航跡を、右図の太線は黒潮流路を、青丸は本型の一次発見位置、緑丸は二次発見を示す。斜線部は 200 m 以浅で、本章の解析から除外した部分を示す。

第 6 章 生息地モデルを用いた小型鯨類 14 種の個体数推定

6-1 背景と目的

近年、生息地モデルの枠組みをライントランセクト法に適用することで、グリッドセル単位に個体数密度の推定を行い、調査域内の全グリッドの推定値を合計することで広域に個体数推定を行おうとする、新たな個体数推定法が開発されてきた（Hedley et al. 1999, 2004, Hedley & Buckland 2004）。この手法は従来型のデザインベース法（design-based approach）に対し、モデルベース法（model-based approach）と呼ばれ、地中海やカリフォルニア沿岸、東部熱帯太平洋などで適用事例が報告されてきた（Cañadas & Hammond 2006, 2008, De Segura et al. 2007, Forney et al. 2012）。モデルベース法は、調査ライン上の個体数密度を地理座標（緯度、経度）や環境変数（水温、水深、海底傾斜、クロロフィル a 濃度など）の関数として表し、推定されたモデルを用いて個体数を広域に引き伸ばす（Hedley et al. 1999, 2004, Hedley & Buckland 2004）。デザインベース法では、調査ラインが規則的に配置され、偏りなく調査エリア内をカバーしているとする仮定が必要になるが、モデルベース法ではそれが必要とされないため、調査ラインをあらかじめ定めずに行う日和見的な調査から得られたデータや捕鯨船による探索・捕獲記録も個体数推定に用いることができると期待される。

北太平洋で遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施してきた目視調査は、ほとんどの場合デザインベース法を前提に調査が設計されてきた（Kanaji et al. 2011, 2015a）。第 3 章、第 4 章で見たように、個体群構造に関する知見が十分あり、対象個体群の分布域が明らかにされているような場合には、分布域全体を対象に調査を設計し、そこから得られた目視データを用いて、デザインベース法で個体群全体あるいは個体群の主要な部分について個体数を把握することが可能である。しかし、第 2 章、第 5 章で見たように、ほとんどの小型鯨類は沿岸から外洋に広範囲に分布しており、また個体群構造についても

知見が限られている。各年の目視調査によって得られた個体数推定値が、種あるいは個体群の一部に対するものである場合、それらが分布域全体の個体数に対して、どの程度の割合を代表するのか把握しておくことが、得られた推定値を適切に解釈するために必要である。一方で、広大な北太平洋全域をカバーして、一度に目視調査を行うことは困難であり、異なる年に、異なる海域から得られた個々の目視調査データを統合し、広域に個体数推定を行うことが現実的である。しかし、長期の目視データを統合した場合、調査海域や調査規模が毎年の調査目的や対象種によって異なるため、調査ラインの空間的配置は北太平洋全域で均一ではない（図 6-1）。たとえば、日本近海の太平洋沿岸では過去数次にわたり繰り返し目視調査が行われ、努力量分布が集中する一方、熱帯域や外洋域での調査例は少なく、努力量の配置は疎である。したがって、調査ラインの配置に関する仮定を必要としないモデルベース法は、外洋性種の個体数を広域で推定する際に有力な手法となるであろう。本章では、長期・広域に収集された目視データを用い、モデルベース法により個体数推定を行う。さらに、モデルベース法から得られる個体数推定値とデザインベース法から得られる個体数推定値を比較することで、両手法の性能を比較した。

6-2 材料と方法

6-2-1 目視調査データ

1983–2006 年の夏季（7–9 月）に遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が実施した目視調査データのうち、93 航海のデータを用いた。本章では、オホーツク海に生息するイシイルカ、シャチ等を解析対象としたことから、データにバイアスが生じる可能性のある 2000 年の 1 航海は除外した（5-2-1 項参照）。これまでの各章では、目視データを年別に扱ったが、本章では 93 航海のデータをすべてプールした上で、調査努力量と各鯨種の発見情報を緯度経度 1 度グリッドに集計した。

後述するようにモデルベース法の個体数推定では、発見関数、群れサイズ、遭遇率の推定やこれらの分散推定に膨大な計算量を必要とするため、北太平洋の広域から得た年別・月別のグリッドデータに本手法を適用した場合、計算結果が得られるのに過大な時間を要する。データをプールすることで、個体数の年変動や海洋環境の長期変動が与える影響について評価できなくなることはデメリットであるが、一方でのメリットもある。第2章で述べたように、クロロフィル a 濃度は海域の基礎生産量の指標として、様々な鯨類の分布特性に関係することが知られているが (Laran & Gannier 2008, Praca et al. 2009, Anderwald et al. 2012, Sasaki et al. 2013)、これを測定する衛星センサーの打ち上げは 1997 年であり、本研究で用いるデータセットのカバーする期間とは大部分一致しない。しかし、目視調査データをプールした上で長期平均の個体数推定とみなし、各環境変数の平年値との関連で解析することにより、これまでの各章で扱えなかった環境変数についても考慮に入れることができる。また、調査を実施したが発見が得られなかったグリッドセルは、ゼロデータとして扱うことになるが、これをできるだけ減らすことができ、モデルのフィッティングが改善されると期待される。北太平洋の緯度経度 1 度グリッドそれぞれに対し、1983–2006 年の夏季 (7–9 月) の総調査距離を集計するとともに、第2章で扱った小型鯨類 14 種について発見情報を集計した (図 6–1)。

6–2–2 発見関数の推定

上述の目視調査 93 航海のデータから、対象 14 種の種別に全一次発見データを用いて発見関数を推定した。ただし、データの一部には発見群に対する直達距離あるいは角度が記録されていないものがあつたため、これらのデータは除外して用いた。計算を簡便にするため、次式のハザードレート関数のみを発見関数として検討した。

$$g(x_i) = 1 - \exp \left\{ - \left(\frac{x_i}{\sigma} \right)^b \right\} \quad (6.1)$$

ここで、 x_i は i 番目の発見群に対する横距離、 σ と b はそれぞれスケールパラメータとシェイプパラメータを表す。ここでは共変量を考慮せず、種ごとに共通のパラメータを推定した。

6-2-3 モデルベース法

Hedley & Buckland (2004) に従い、一般化加法モデル (GAM) の枠組みで小型鯨類のそれぞれの種に対して遭遇率と群れサイズを推定した。GAM は重回帰分析や GLM と同様に、説明変数の組み合わせから応答変数を予測する回帰型のモデルであるが、ノンパラメトリックな平滑化関数を組み込むことでより柔軟なデータフィッティングが得られ、変数間の複雑な関係を関数化することができる。平滑化関数としてしばしば用いられるキュービック・スプライン関数は、データをいくつかの区間に分け、それぞれに三次関数を当てはめる一方、それらの結節点における一階微分と二階微分が等しくなるようにすることで、平滑化された回帰式を得る (Zuur et al. 2009)。より多くのデータ区間を設ければデータのフィッティングは良くなるが、その分モデルの一般性を失い予測精度が下がる。そこで、GAM では一般化クロスバリデーション (GCV) 値に基づき、もっとも妥当なモデルを選択する (Zuur et al. 2009)。遭遇率を推定する GAM のモデル構造は以下の通りとした。

$$n_j = \exp \left[\ln(l_j) + \theta_o + \sum_k f_k(z_{jk}) \right] \quad (6.2)$$

ここで、 n_j と l_j はそれぞれグリッドセル j における発見群数と調査距離で、 $\ln(l_j)$ はオフセット項と呼ばれるものである。個体数や発見群数

など離散変数を扱うモデルにおいて、オフセット項を用いることで、遭遇率 (n_j/l_j) といった割り算値を自然な形でモデル化できる (久保 2012)。また、 θ_0 は定数項、 f_k は k 番目の環境変数に関するキュービック・スプライン関数、 z_{jk} は説明変数で、表層水温 (SST)、100 m 深水温 ($T100$)、200 m 深水温 ($T200$)、水深 (DEP)、海底傾斜 (SLO)、沿岸からの距離 (DIS)、クロロフィル a 濃度 (CHL)、緯度 (LAT)、経度 (LON) を用いた。 SST 、 $T100$ 、 $T200$ は ds285.3 から (第 2 章参照)、 DEP と SLO は ETOPO1 から (第 2 章参照)、 DIS は GSHHS から計算によって (第 5 章参照)、 CHL は SeaWiFS (第 1 章参照) から得た。誤差分布には負の二項分布を用い、GCV 値を基準に変数選択を行った。ただし、 LAT と LON に関しては、どちらか一方のみが選択されることが無い様に、 LAT と LON いずれも含むか、あるいはいずれも含まないモデルを検討した。GAM は GLM などに比べて、データに柔軟にフィットするため、はずれ値の影響を受けやすい。本章のデータの場合、たとえば任意のグリッド内で調査距離が少ないにもかかわらず、発見が集中した場合に遭遇率が極端に高くなる場合が起こりうる。こうしたはずれ値に、GAM が影響された場合、得られたモデルから予測を行う際に遭遇率を過大に推定する可能性がある。そこで、各鯨種の遭遇率に対して対数正規分布を仮定し、片側 5% 有意水準を超えるはずれ値は除外して、GAM の解析を行った。

一方、群れサイズを推定する GAM のモデル構造は以下の通りとした。

$$s_i - 1 = \exp \left[\theta_0 + \sum_k f_k(z_{ik}) \right] \quad (6.3)$$

群れサイズ (s_i) は調査距離との割り算値で表されるものではないことから、6.2 式とは異なり、オフセット項を含めていない。説明変数 z_{ik} には、 LAT 、 LON および 6.1 式の発見関数 $g(x_i)$ から求められる発見確率 (GX) を用いた。 GX を説明変数に加えたのは、第 3 章、第 4 章で

述べたように、群れサイズに対する発見距離のバイアスを考慮するためである。遭遇率のモデルでは、調査を実施したすべてのグリッドセルを対象に解析を行うが、群れサイズのモデルでは発見群のデータのみを用いることから必然的に標本数が少なくなる。説明変数を多くした場合、少ない標本数に対して **GAM** の推定が正確に行えなくなることから、群れサイズのモデルには水温、塩分などの環境変数は含めなかった。また、小型鯨類の群れサイズは数頭から数千頭と変動が大きく、極端に大きな群れサイズについてははずれ値として、**GAM** 推定と予測に大きな影響を及ぼす恐れがある。遭遇率のモデルと同様、対数正規分布を仮定し、片側 5% 有意水準を超えるはずれ値は解析から除外した。群れサイズモデルについても **GCV** 値を基準に変数選択を行ったが、ここでも *LON* と *LAT* はどちらか一方のみが選択されることが無いように、モデルを構築した。

グリッドセル j における個体数密度 D_j は、次式によって求めた。

$$D_j = \frac{n_j s_j}{2l_j w} \quad (6.4)$$

ここで w はハザードレート関数から求められる有効探索幅で、種ごとに全グリッド共通の推定値を用いた。北太平洋全体の個体数推定値 N は、グリッドセルごとの個体数密度に面積 A_j を乗じ、それらを総計することで求めた。

$$N = \sum_j A_j D_j \quad (6.5)$$

モデルベース法から推定する個体数推定値は、東経 120 度–西経 120 度、赤道–北緯 60 度の範囲内とし、以下、北太平洋全域の推定値と表記する。ただし、過去に調査がまったく実施されていない東部熱帯域（西経 120–160 度、赤道–北緯 20 度の範囲内）とベーリング

海・アラスカ湾（東経 170 度–西経 120 度、北緯 50–60 度の範囲内）に対しては、推定を行わなかった。また 200 m 以浅のグリッドセルでは、推定されたモデルから個体数を推定する際に 200 m 深水温の変数を欠くことから、個体数推定が行えない。個体数推定値 N の分散は、ブートストラップ法により、ラインセグメントをランダムサンプルし、6.2~6.5 式の計算を 100 回繰り返すことで求めた。ラインセグメントは、第 2 章と同様、鯨類の探索開始から、鯨類の発見時や天候悪化時の探索中断、あるいは一日の既定の調査終了時までの連続した調査ラインとした。図 6-2 には、4 つのグリッドセルに跨って配置された 4 本のセグメントの例と、さらにそれらのセグメントから、全セグメント数と同数の重複を含むセグメントをランダムサンプリングした例を示した。一方、6.1 式の発見関数の推定に起因する分散については、パラメトリックな手法を用いた。ハザードレート関数のパラメータについて、多変量正規分布を用いて 100 セットのパラメータ値をサンプリングした。

6-2-4 デザインベース法

モデルベース法とデザインベース法の性能を比較するため、デザインベース法による個体数推定についても検討を行った。デザインベース法は本来、事前に調査海域を設定し、調査海域内の個体数推定を行うが（Buckland et al. 2001）、ここでは便宜上、1983–2006 年の夏季（7–9 月）目視調査全データのなかから発見数、調査距離を事後的に、緯度経度 1 度のグリッドセルごとに集計し、各グリッドセルごとに個体数の推定を行った。発見関数には 6-2-2 項で求めたものをそのまま用い、平均群れサイズは 2 つの手法により推定した。一つ目は、第 3 章および第 4 章で用いた手法に従い、負の二項分布を用いて $g(x)$ に対する回帰（以降、通常的回帰と呼ぶ）から推定した。ここではそれぞれの種に対して、すべての発見群データを用いて回帰を行った。一方、群れサイズは餌や環境の分布に従い、空間的に変動する可能性がある。

そこで二つ目の手法として、平均群れサイズを前項 6.3 式により GAM を用いて推定した。こうして得られた発見関数と平均群れサイズから 6.4 式に従い、グリッドセルごとの個体数密度を求めた。デザインベース法は、調査を実施していないセルについて、個体数密度を内外挿することができないことから、調査実施セル全体の個体数を 6.5 式から推定するとともに、当該セルのモデルベース法から得られた個体数推定値との比較を行った。

6-3 結果

6-3-1 モデルベース法

北太平洋で行われた目視調査データを計 2,913 の緯度経度 1 度グリッドセルに分割した (表 6-1)。セル外も含むすべての発見群データから、小型鯨類 14 種に対して発見関数を推定した結果は図 6-3 の通りで、ハザードレート関数の推定パラメータは表 6-2 にまとめた。全グリッドセルのうち、遭遇率のはずれ値として除外したセル数は、最も少ないカズハゴンドウが 2 セル、最も多いマダライルカが 14 セルで、それぞれの種の遭遇率モデルの解析に用いたセル数は 2,899-2,911 セルであった (表 6-1)。これらのグリッドセルデータを用いて、GAM による遭遇率のモデルを推定した結果、モデル選択により最終的に選ばれた説明変数は種により違いが見られた (表 6-3)。水温 (SST、T100、T200)、クロロフィル a 濃度 (CHL)、地理座標 (LON、LAT) についてはいずれの種のモデルでも、説明変数として選択されたが、地形に関する変数 (DEP、SLO、DIS) の選択に違いがあった。GAM によって得られた各説明変数の平滑化関数は、図 6-4 に示した。群れサイズは種によって数頭から数千頭の変動が見られ、はずれ値として除外した群数は、最少でカズハゴンドウ、シワハイルカ、セミイルカの 3 群、最大でイシイルカの 206 群であった。それぞれの種について、これらを除いた 55-3,665 群のデータを用いて (表 6-1, 図 6-5)、GAM による解

析を実施した。モデル選択の結果、*GX* と *LON・LAT* を両方含むモデルが選ばれた種と *GX* のみのモデルが選ばれた種に分かれた（表 6-3）。パラメトリック項と平滑化関数の推定結果はそれぞれ表 6-4 と図 6-6 に示した。

推定されたモデルを用いて、小型鯨類 14 種の空間分布と個体数推定値を得た（表 6-5, 図 6-7）。ハシナガイルカは北緯 10 度以南に広く分布し、北太平洋全体での個体数は 1,003,254 頭（ $CV = 0.27$ ）と推定された。カズハゴンドウは赤道域周辺と北緯 20-40 度を中心に高密度海域が推定され、個体数推定値は 112,769 頭（ $CV = 1.10$ ）となった。シワハイルカとオキゴンドウはいずれも北緯 20-40 度に高密度海域が推定されたが、前者は紀伊半島周辺と南日本の沖合に、後者は南西諸島周辺と西日本沿岸に個体数密度が高いと推定された。これらの北太平洋全域での個体数推定値は、それぞれ 71,384 頭（ $CV = 0.34$ ）、41,309 頭（ $CV = 0.29$ ）であった。マダライルカは赤道域から北緯 40 度まで広く分布したが、北緯 5-25 度の範囲にかけては、推定個体密度がとくに低かった。本種の個体数は北太平洋全域で 1,531,654 頭（ $CV = 0.24$ ）と推定された。コビレゴンドウ、ハンドウイルカ、ハナゴンドウは日本沿岸を中心に高密度海域があり、これらの個体数推定値はそれぞれ、119,727 頭（ $CV = 0.36$ ）、67,656 頭（ $CV = 0.32$ ）、244,029 頭（ $CV = 0.20$ ）であった。スジイルカとマイルカは北緯 30-40 度の範囲に帯状に高密度の分布海域が推定され、一方カマイルカとセミイルカはこれらよりも北側の北緯 40-50 度の範囲に帯状に高密度の分布海域が推定された。これら 4 種の個体数推定値は、スジイルカ 1,372,239 頭（ $CV = 0.15$ ）、マイルカ 1,278,230 頭（ $CV = 0.24$ ）、カマイルカ 279,570 頭（ $CV = 0.45$ ）、セミイルカ 72,405 頭（ $CV = 0.91$ ）となった。イシイルカとシャチは北緯 40 度以北の個体数密度が高く、個体数は北太平洋全域でそれぞれ 1,079,485 頭（ $CV = 0.08$ ）、シャチ 14,590 頭（ $CV = 0.17$ ）と推定された。さらに後述するデザインベース法の結果と比較するため、図 6-1 に示す調査実施グリッドセル内のみの個体数推定値についても計算し、表 6-5 中にまとめた。また、個体数密度について環境の緯度勾配との

関連を調べるため、東経 150、165、180 度線上のグリッドセルにおけるの推定個体数密度と緯度の関係を図 6-8 にまとめた。いずれの経度線上でも、北緯 10 度以南にハシナガイルカが卓越し、北緯 30 度以北にはマダライルカ、スジイルカ、マイルカ、カマイルカ、イシイルカの個体数密度が高かった。北緯 10-30 度の範囲では、いずれの種の個体数も、相対的に少ない傾向が見られた。

6-3-2 デザインベース法

図 6-3 および表 6-2 で推定した発見関数を用い、図 6-1 に示す調査実施グリッドセル内の個体数総計を、デザインベース法に基づき計算した結果を表 6-5 中にまとめた。平均群れサイズを通常の回帰により求めた場合とモデルベース法に従い GAM により求めた場合それぞれで、全調査グリッド内に対して個体数推定値を求めた結果、マイルカでは 1,243,218 頭（回帰）と 1,213,579 頭、セミイルカでは 52,786 頭（回帰）と 50,943 頭（GAM）と両手法による推定値の差異は小さかったが、一方シロハイルカでは 75,425 頭（回帰）と 67,986 頭（GAM）、ハンドウイルカでは 104,766 頭（回帰）と 62,920 頭（GAM）と両手法による推定値に大きな差異が見られた（表 6-5）。モデルベース法では、遭遇率が極端に高いはずれ値を持つグリッドセルを除外して解析していることから、当該グリッドを除く調査グリッド内の個体数推定値総計について、表 6-5 の通りまとめた。この場合の個体数推定値でも、マイルカが 882,523 頭（回帰）と 888,683 頭（GAM）、セミイルカが 38,445 頭（回帰）と 37,103 頭（GAM）であり、群れサイズ推定手法による推定値の違いが小さかったが、一方カズハゴンドウは 154,878 頭（回帰）と 60,304 頭（GAM）、ハンドウイルカは 79,933 頭（回帰）と 48,005 頭（GAM）と、推定値の違いが大きかった（表 6-5）。

6-4 考察

6-4-1 個体数推定値と方法の比較

北太平洋全域の個体数を 14 種の小型鯨類について推定した（表 6-5）。小型鯨類の管理に必要な個体数推定を目的とした調査が、これまでに何度か行われてきたが、亜熱帯域に分布する種を対象としたものは、2006-2007 年と 2014-2015 年に、北緯 25-40 度、東経 125-145 度の北西太平洋と東シナ海において行われてきた（Okamura et al. submitted, 金治 未発表）。本章で推定された空間分布からは、亜熱帯域に生息するほとんどの種の主要な分布域が、近年の調査海域でカバーされていることが分かった。またマダライルカやスジイルカのように、沿岸～外洋にかけて広く分布する種については、全体の分布域のうち、調査でカバーされている部分の割合を把握することができる。このように、本章で北太平洋の広域に個体数と空間分布を明らかにしたことは、将来の調査設計や過去の個体数推定値との比較において、重要な基礎知見となるであろう。ただし、沿岸域の 200 m 以浅のグリッドセルについては個体数の推定を行わなかったことから、これらの海域に分布の多いカマイルカやハンドウイルカについては個体数が過小評価されている点は注意が必要である（第 2 章参照）。

過去に調査が行われている全 2,913 グリッドセルにおける個体数推定値の総計から、モデルベース法の結果とデザインベース法の結果を比較した（表 6-5）。デザインベース法のうち、群れサイズを GAM により推定したうえで、デザインベース法を適用した場合、デザインベース法はモデルベース法よりも個体数を過大に推定する傾向が見られた。グリッド内での調査距離が少ないにもかかわらず発見が集中した場合、当該グリッドの遭遇率が極めて大きな値となり、それをそのまま推定に用いた場合、個体数を過大に推定する結果となる。本研究では、モデルベース法の解析にこうしたはずれ値を除外している。デザインベース法とモデルベース法の推定値の違いは、はずれ値の影響に起因するものと考えられる。一方、はずれ値のあるグリッドセルを除外したグリッドセル全体に対して個体数推定値を比較すると、いず

れの種もモデルベース法の個体数推定値がデザインベース法のそれよりも大きく、その差は 1~20%程度であった。モデルベース法とデザインベース法との個体数推定値を比較した過去の研究においても、モデルベース法による個体数推定値がデザインベース法のそれよりも大きい一方、両者の差異は僅かであることが報告されている（Hedley et al. 1999, 2004, Hedley & Buckland 2004, De Segura et al. 2007）。

一方、 $g(x)$ に対する通常の回帰から群れサイズを求めたデザインベース法では、ほとんどの場合、個体数推定値がモデルベース法のそれよりも大きい傾向が認められた（表 6-5）。モデルベース法がデザインベース法よりも個体数推定値を大きく見積もる一般的傾向が知られている一方で（Hedley et al. 1999, 2004, Hedley & Buckland 2004）、本研究の個体数推定結果がデザインベース法でより高い傾向が見られたことは、群れサイズ推定においてもはずれ値の影響が大きいことを示唆する。第 3 章で議論したように、小型鯨類における群れサイズの変動は、生物学的要因による変動のほかに、群れの判定における誤りに起因する可能性がある（Kanaji et al. 2011）。とくに数頭から数千頭にかけて群れサイズがばらつくカズハゴンドウやマダライルカなどでは、複数群の区別に誤りが生じている場合が考えられる。群れや群れサイズの判定に人為的な誤差が含まれること、餌の集中など生物学的要因で群れが集中した場合でも統計モデルで表現できない偶然の要素が含まれること、仮にはずれ値を除外してもモデルを用いて個体数を内挿できること、を考えるとはずれ値を除外してモデルベース法によって個体数推定を行うことは妥当な手段と思われる。しかし、Kanaji et al. (2011) で検討したように、考える様々なバイアス・変動を仮定し、様々なシナリオ下で個体数推定を行うことも今後必要かもしれない。

過去に公表された個体数推定値は、ほとんどが分布域の一部を対象としたものであることから、本章の結果と単純には比較できない。一方、イシイルカ、カマイルカ、セミイルカについては広域に得られた目視データから推定値が公表されている。Buckland et al. (1993b) はイシイルカ 1,186,000 頭、カマイルカ 931,000 頭、セミイルカ 68,000

頭、Miyashita (1993) はカマイルカ 988,000 頭、セミイルカ 308,000 頭の推定値を報告した。このうちイシイルカとセミイルカの推定値は本章の結果と大きく異ならない一方、カマイルカについては大きな相違が見られる。しかし、Buckland et al. (1993b) が用いたデータは公海流し網漁船に同乗したオブザーバによる目視記録であり、厳密にライントランセクト法にしたがってサンプリングされたものではない。また、Miyashita (1993) は平均群れサイズの推定に横距離の影響を考慮していない。本研究では、努力量配置の空間的バイアスを生息地モデルにより考慮し、また群れサイズのバイアスについても GAM に変数 $g(x)$ を取り込むことで検討している。したがって、本研究の推定値はこれら過去の推定値よりも信頼性の高いものと考えられる。

本章ではモデルベース法による北太平洋全域の個体数推定値に対して、ブートストラップ法を用いて変動係数の推定を行った。この手法はラインセグメントをリサンプリングして得たデータセットからモデル推定を行い、広域に個体数密度を内外挿する (Hedley et al. 1999, 2004, Hedley & Buckland 2004, De Segura et al. 2007)。この手法を本章のデザインベース法にそのまま適用した場合、ラインセグメントが 1 本もサンプリングされないグリッドセルが生じる可能性があり、その場合変動係数を正しく推定できない。図 6-2c の例では左上のグリッドセル中にはサンプリングされた調査ラインが 1 本も無いため、当該グリッドでは個体数を推定できない。その他の図 6-2b, d の例では 4 つのグリッドセル全体に個体数推定が行えるが、図 6-2b-d の 3 つの例を用いて 4 セル全体における個体数推定値の分散を求めることはできない。また第 3 章 3.4 式や第 4 章 4.2 式で用いたデルタ法では、遭遇率の分散をトラックラインごとに求めた遭遇率に基づいて推定する (Buckland et al. 2001)。ここでは調査ラインがブロック内に規則的に配置されていることを前提としている。本章のように事後的に設定したグリッドセルを用いて、距離や配置の異なる複数セグメントから、遭遇率を求めた場合、その分散は極めて大きなものとなり、通常のライントランセクト法の枠組みで変動係数を推定することができない。

長期にわたり異なる手法で得られたデータを統合的に解析する場合において、分散の推定という観点でもモデルベース法を用いることは合理的と考えられた。

6-4-2 個体数分布の生態学的解釈

第 2 章では北太平洋に生息する小型鯨類 14 種の地理分布を、海洋物理環境や各種フロントとの関連から 4 つのグループに分類した。また、これらのグループは、北太平洋に存在する各種フロントとの関連で、さらにいくつかのサブグループに分けられた。本章で推定した空間分布は、これら地理分布パターンと概ね一致する結果となった。一方で、第 2 章では出現環境の四分位範囲に基づく分布範囲を検討したのに対し、本章では個体数密度の空間分布を明らかにしたことで、小型鯨類の各種の分布パターンをさらに詳細に把握することができた。ハシナガイルカは分布範囲で見れば、熱帯から亜熱帯の海域に広く分布していたが（図 2-1）、本章のモデルベース法で推定された空間分布は熱帯域に分布が集中し、亜熱帯域の個体数は多くないことが理解できる（図 6-7）。また、カズハゴンドウ、シロハイルカ、オキゴンドウ、マダライルカはいずれも亜熱帯域を中心に分布していたが、その分布パターンは 4 種で必ずしも同一ではなく、日本沿岸域に多く分布する種、沿岸～外洋に広く分布する種など違いがみられた（図 6-7）。コビレゴンドウとハンドウイルカの個体数分布パターンは類似していたが、ハナゴンドウはこれらよりも沖合の、黒潮続流域にかけて広く分布する傾向が認められる。スジイルカは分布範囲で見ると、亜熱帯から移行帯にかけて広く分布するが、個体数の多くは移行帯に集中し、個体数密度の空間分布はマイルカと極めて類似した（図 6-7）。カマイルカとセミイルカは分布範囲にあたる移行領域に、個体数の高密度海域が推定されたが、イシイルカとシャチは亜寒帯域の中でもとくに沿岸域に個体数が多い傾向が示された。

変数選択の結果からは、特に地形に関する変数（*DEP*、*SLO*、*DIS*）

の有無に種間での違いが見られた。大陸棚斜面上で底生性の餌生物を利用する種では、これらの変数が分布推定に貢献することが報告されているが (Praca et al. 2009, Anderwald et al. 2012)、本章で扱った 14 種はいずれも沿岸から外洋を含む比較的広域に分布する。シャチは *DEP*、*SLO*、*DIS* をいずれも含まないモデルが選択されたが、これは本種が幅広い食性を持ち (Nishiwaki & Handa 1958, Ford et al. 1998, Baird 2001)、世界中に広く分布することと関係するかもしれない。しかし一方で、外洋域を中心に分布するマイルカのモデルで *SLO* が選択されるなど、生態特性と変数との関係には明瞭な解釈ができなかった。*GAM* はデータにフィットするようにノンパラメトリックな手法で多項式を当てはめることから、*GLM* や多変量解析のように説明変数と応答変数の関係を単純に解釈することが難しいとされている (Redfern et al. 2006)。

東経 150、165、180 度の経度線上のグリッドで推定された個体数密度を緯度との関係から比較すると、出現種やその個体数密度が緯度帯によって大きく異なることが分かる (図 6-8)。1 度グリッドの個体数密度が 0.5 (個体/平方海里) を超える種としては、北緯 10 度以南にハシナガイルカ、北緯 30 度付近にマダライルカ、北緯 40 度付近にスジイルカとマイルカ、北緯 43 度付近にカマイルカ、北緯 40 度以北にイシイルカが見られた (図 6-8)。ハシナガイルカが北緯 10 度以南で卓越していたことを除けば、30 度以南に生息する種の個体数密度は少なく、全体的な傾向として低緯度域で小型鯨類の密度は低く、高緯度域で高くなる傾向が認められる。北太平洋の栄養塩濃度には、亜寒帯域で高濃度、亜熱帯域で低濃度といった南北勾配が見られ (Lalli & Parson 1997, 図 1-3 参照,)、また植物プランクトン量や小型鯨類の主要な餌生物のひとつであるハダカイワシ類のバイオマスも、低緯度で低く高緯度で高い傾向が知られてきた (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980)。また低緯度域は基礎生産が著しく低い一方で、熱帯域においては赤道湧昇によって栄養塩の供給が行われ、これらの海域では低緯度海域にあっても基礎生産が周辺海域に比べて高くなる (Nybakken 1996, 図 1-3 参照)。小型鯨類の個体数密度に南北勾配が見られることと、低緯度

域にあっても北緯 10 度以南でハシナガイルカの個体数密度が卓越することは、こうした北太平洋の基礎生産構造に関係すると考えられた。

表 6-1. 発見関数の推定およびモデルベース法の遭遇率モデルと群れサイズモデルの推定に用いた目視調査データの概要。目視調査は遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が 1983–2006 年に北太平洋で実施した。

種名	学名	発見関数	遭遇率モデル						群れサイズモデル	
			元データ			解析データ			元データ	解析データ
		群数	セル数	調査距離 (海里)	群数	セル数	調査距離 (海里)	群数	群数	群数
ハシナガイルカ	<i>Stenella longirostris</i>	128	2,913	287,324	128	2,910	287,292	123	128	123
カズハゴンドウ	<i>Peponocephala electra</i>	59	2,913	287,324	57	2,911	287,258	55	59	56
シワハイルカ	<i>Steno bredanensis</i>	78	2,913	287,324	75	2,909	287,230	71	78	75
オキゴンドウ	<i>Pseudorca crassidens</i>	118	2,913	287,324	102	2,908	287,254	97	118	110
マダライルカ	<i>Stenella attenuata</i>	396	2,913	287,324	383	2,899	287,006	363	396	377
コビレゴンドウ	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	222	2,913	287,324	190	2,905	286,942	175	222	207
ハンドウイルカ	<i>Tursiops truncatus</i>	247	2,913	287,324	202	2,905	286,520	184	247	230
ハナゴンドウ	<i>Grampus griseus</i>	569	2,913	287,324	513	2,901	286,552	472	569	537
スジイルカ	<i>Stenella coeruleoalba</i>	701	2,913	287,324	697	2,902	286,796	658	701	680
マイルカ	<i>Delphinus delphis</i>	442	2,913	287,324	435	2,903	286,844	383	442	428
カマイルカ	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	263	2,913	287,324	155	2,908	287,270	149	263	246
セミイルカ	<i>Lissodelphis borealis</i>	58	2,913	287,324	58	2,910	287,294	55	58	55
イシイルカ	<i>Phocoenoides dalli</i>	3,871	2,913	287,324	3,192	2,902	286,909	2,957	3,871	3,665
シャチ	<i>Orcinus orca</i>	209	2,913	287,324	199	2,907	287,175	167	209	199

表 6-2. ハザードレート関数のスケールパラメータ σ およびシェイプパラメータ b の推定値。

種名	パラメータ推定値	
	σ	b
ハシナガイルカ	0.44	2.63
カズハゴンドウ	0.27	1.92
シワハイルカ	0.27	1.87
オキゴンドウ	0.29	1.89
マダライルカ	0.22	1.48
コビレゴンドウ	0.31	1.59
ハンドウイルカ	0.14	1.19
ハナゴンドウ	0.11	1.44
スジイルカ	0.30	1.83
マイルカ	0.10	1.40
カマイルカ	0.09	1.30
セミイルカ	0.27	1.62
イシイルカ	0.19	2.53
シャチ	0.82	3.14

表 6-3. GCV 値を基準としたモデル選択から得られた説明変数。遭遇率と群れサイズのモデルそれぞれで選択された変数を次の略称で示す。*SST*：表層水温、*T100*：100 m 深水温、*T200*：200 m 深水温、*DEP*：水深、*SLO*：海底傾斜、*DIS*：沿岸からの距離、*CHL*：クロロフィル a 濃度、*LAT*：緯度、*LON*：経度、*GX*：横距離。

種名	説明変数	
	遭遇率モデル	群れサイズモデル
ハシナガイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
カズハゴンドウ	<i>SST, T100, T200, DEP, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
シワハイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
オキゴンドウ	<i>SST, T100, T200, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
マダライルカ	<i>SST, T100, T200, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
コビレゴンドウ	<i>SST, T100, T200, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
ハンドウイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, SLO, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
ハナゴンドウ	<i>SST, T100, T200, DEP, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
スジイルカ	<i>SST, T100, T200, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
マイルカ	<i>SST, T100, T200, DIS, SLO, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
カマイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
セミイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, DIS, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX</i>
イシイルカ	<i>SST, T100, T200, DEP, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>
シャチ	<i>SST, T100, T200, CHL, LON, LAT</i>	<i>GX, LON, LAT</i>

表 6-4. 小型鯨類 14 種の群れサイズを推定する一般化加法モデルの切片とパラメトリック項 (GX) 係数推定結果。

種	切片 (CV)	GX (CV)
ハシナガイルカ	4.74 (0.29)	-1.92 (0.43)
カズハゴンドウ	4.37 (0.32)	-0.46 (0.45)
シロハイルカ	3.74 (0.16)	-0.33 (0.23)
オキゴンドウ	2.93 (0.20)	-0.45 (0.28)
マダライルカ	4.87 (0.08)	-0.48 (0.14)
コビレゴンドウ	3.48 (0.11)	0.16 (0.16)
ハンドウイルカ	3.99 (0.11)	-0.96 (0.21)
ハナゴンドウ	2.90 (0.06)	-0.52 (0.11)
スジイルカ	4.66 (0.07)	-0.60 (0.10)
マイルカ	4.42 (0.08)	-0.52 (0.14)
カマイルカ	4.50 (0.12)	-1.15 (0.22)
セミイルカ	4.74 (0.29)	-1.92 (0.43)
イシイルカ	1.21 (0.03)	-0.20 (0.03)
シャチ	1.54 (0.18)	-0.44 (0.22)

表 6-5. 北太平洋における小型鯨類 14 種の個体数推定値とその変動係数 (CV)。全調査実施グリッドは図 6-1 に示す全グリッドセルを指す。はずれ値除外グリッドは全調査実施グリッドから、遭遇率のはずれ値を除外したグリッドセルを指し、表 6-1 に示す遭遇率の解析データに一致する。デザインベース法では、平均群れサイズの推定には、 $g(x)$ に対する回帰による方法と GAM による方法を用いた。

種名	全域 (CV)	全調査実施グリッド内			はずれ値除外グリッド内		
	モデル ベース法	モデル ベース法	デザインベー ス法 (回帰)	デザインベー ス法 (GAM)	モデル ベース法	デザインベー ス法 (回帰)	デザインベー ス法 (GAM)
ハシナガイルカ	1,003,254 (0.27)	361,737	427,615	402,683	357,959	333,745	314,286
カズハゴンドウ	112,769 (1.10)	67,493	197,296	83,576	67,467	154,878	60,304
シワハイルカ	71,384 (0.34)	52,824	75,425	67,986	52,676	48,567	43,777
オキゴンドウ	41,309 (0.29)	29,306	56,994	46,209	29,228	32,392	26,262
マダライルカ	1,531,654 (0.24)	960,076	1,629,416	1,108,929	953,928	1,170,003	834,503
コビレゴンドウ	119,727 (0.36)	86,137	123,075	95,777	85,900	86,855	71,295
ハンドウイルカ	67,656 (0.32)	59,126	104,766	62,920	57,921	79,933	48,005
ハナゴンドウ	244,029 (0.20)	151,151	187,873	172,652	150,178	141,267	129,822
スジイルカ	1,372,239 (0.15)	949,548	1,285,769	1,088,230	939,468	1,087,595	929,253
マイルカ	1,278,230 (0.24)	1,013,299	1,243,218	1,213,579	985,186	882,523	888,683
カマイルカ	279,570 (0.45)	209,034	449,013	291,665	205,667	312,338	202,886
セミイルカ	72,405 (0.91)	38,193	52,786	50,943	37,641	38,445	37,103
イシイルカ	1,079,485 (0.08)	626,368	805,315	677,925	609,140	674,250	570,999
シャチ	14,590 (0.14)	10,818	17,417	13,789	10,718	10,044	8,783

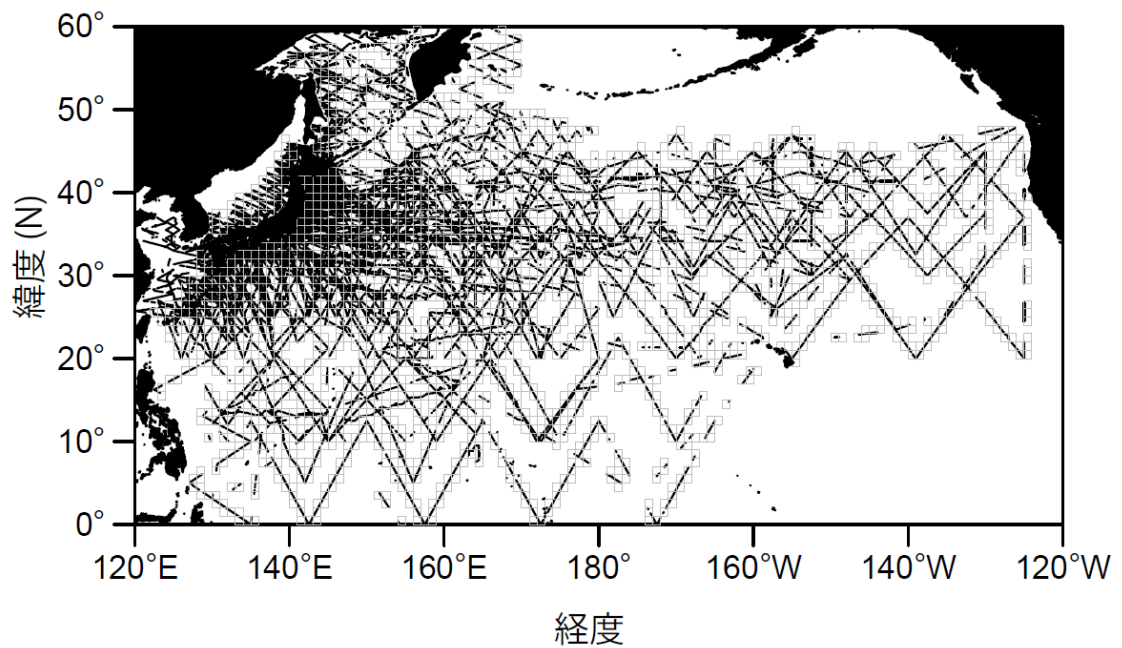


図 6-1. モデルベース法による個体数推定に用いた緯度経度 1 度のグリッドセル。遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が 1983–2006 年の夏季（7–9 月）に北太平洋で行った鯨類目視調査の調査ライン（灰色線）を統合してグリッド化した。

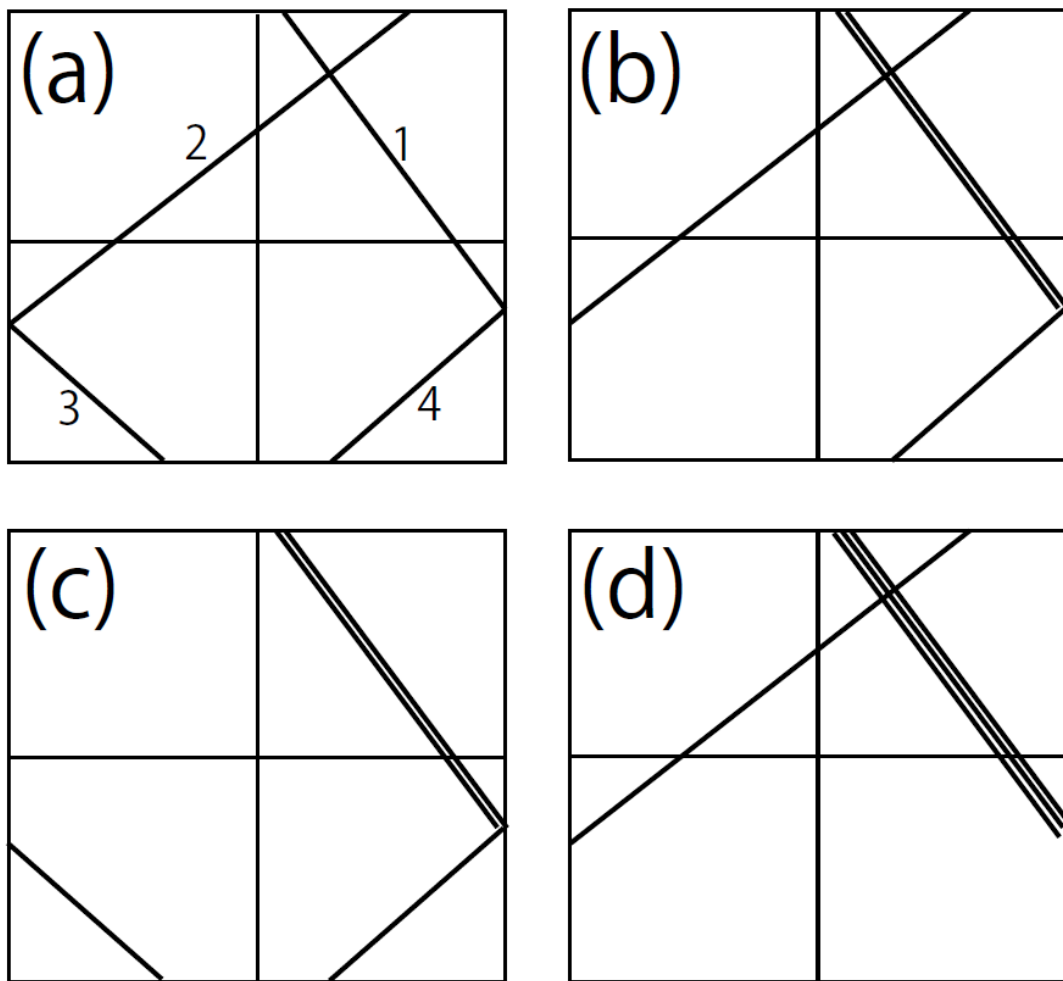


図 6-2. (a) 上下左右 4 つのグリッドセルに跨って配置された 4 本のセグメントを数字 1-4 で示す。(b-d) それらのセグメントから、ブートストラップ法にしたがって全セグメント数と同数の重複を含むセグメントをランダムサンプリングした例。二重線と三重線はそれぞれ、2 回・3 回重複してサンプリングされたことを示す。

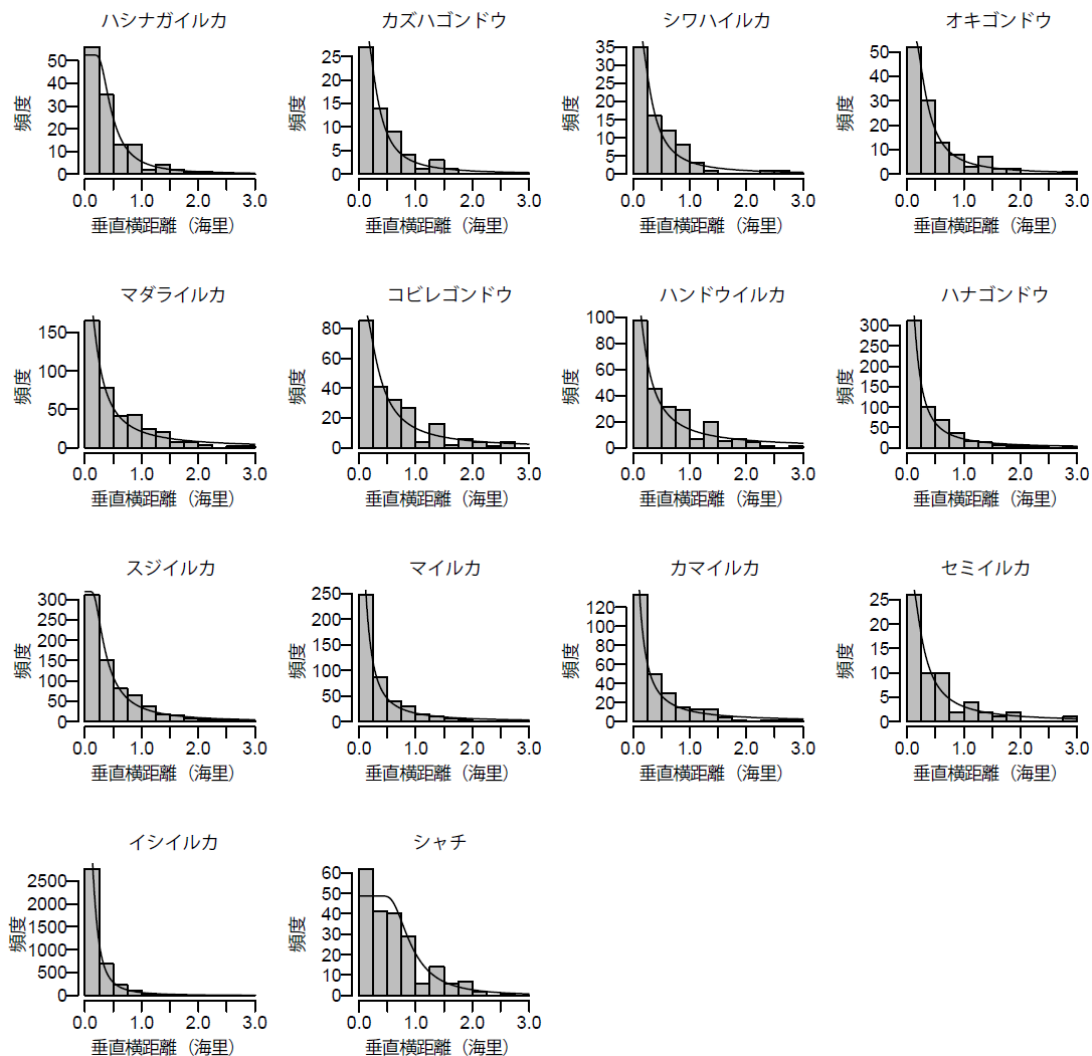
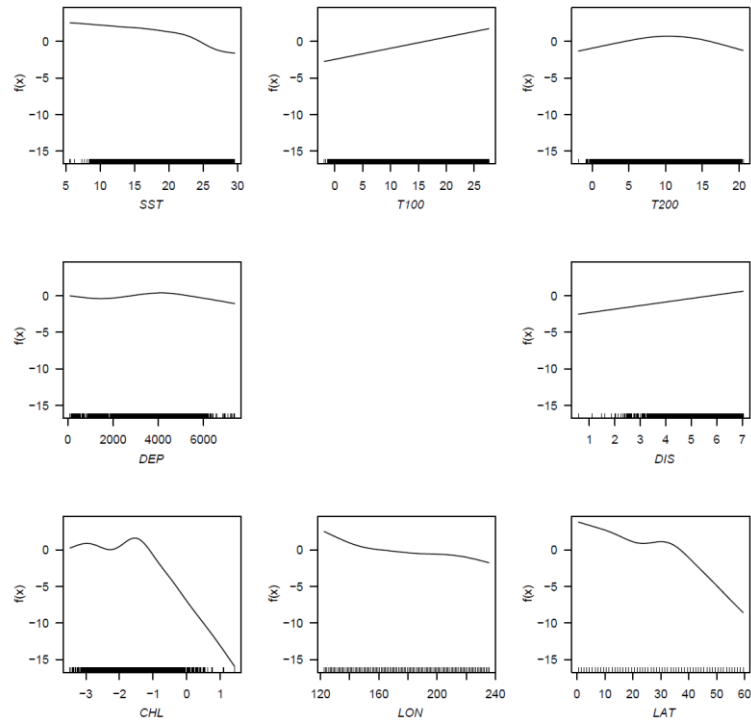


図 6-3. 遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が 1983–2006 年の夏季（7–9 月）に実施した鯨類目視調査で遭遇した小型鯨類 14 種の横距離と推定された発見関数（ハザードレート関数）。

ハシナガイルカ



カズハゴンドウ

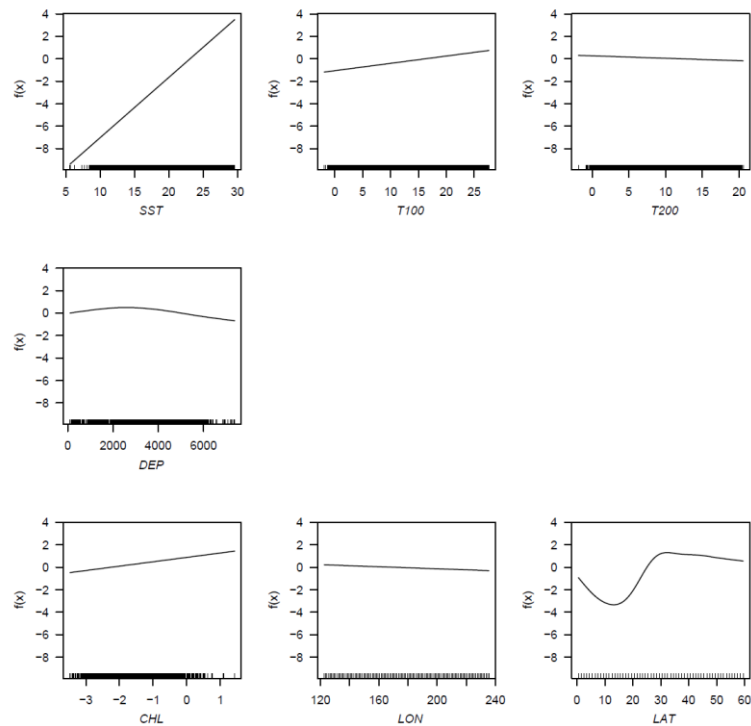
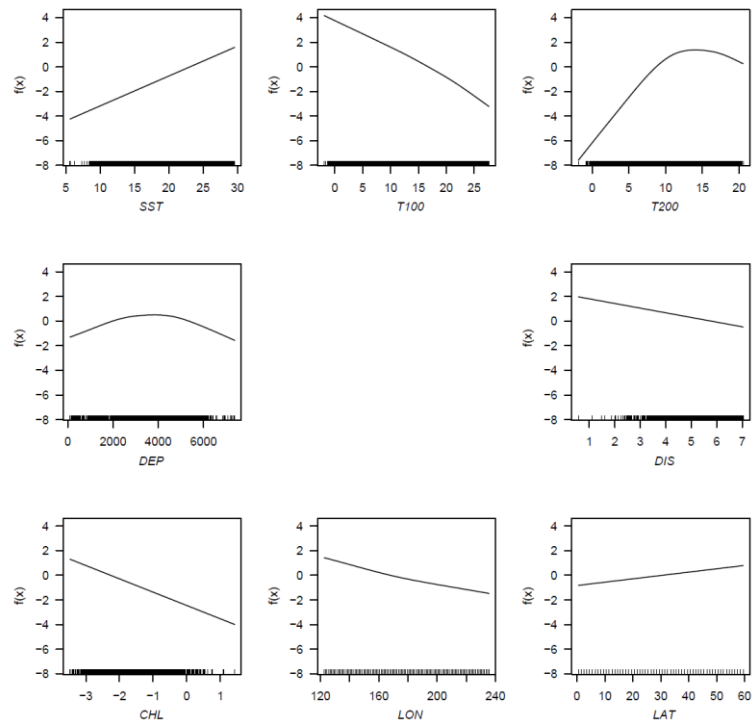


図 6-4. 小型鯨類 14 種の遭遇率を推定する一般化加法モデルの平滑化曲線 ($f(x)$)。説明変数の略称は、表 6-3 参照。変数選択で採択された変数についてのみ、平滑化曲線を示す。

シワハイルカ



オキゴンドウ

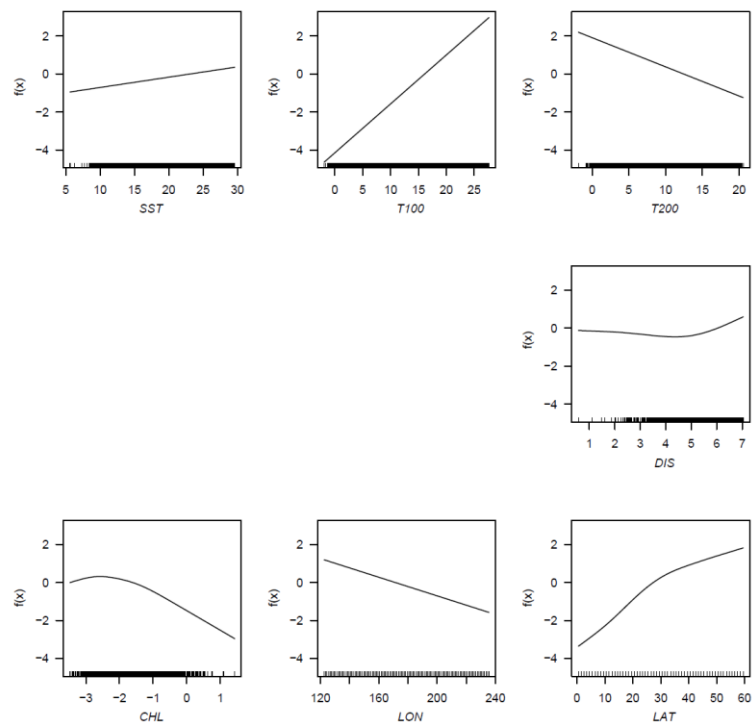
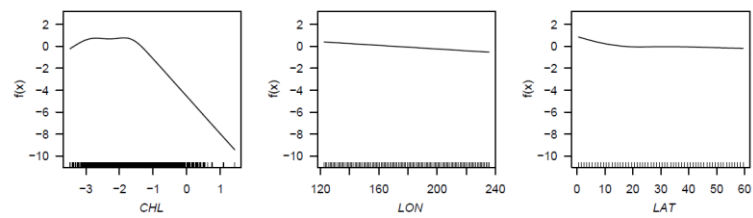
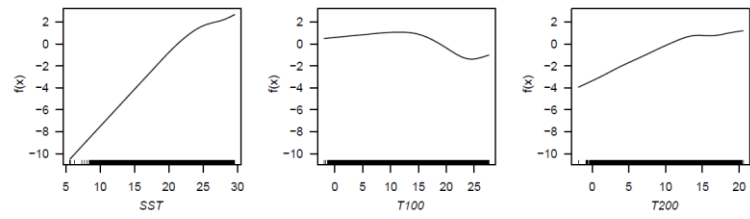


図 6-4. 続き。

マダライルカ



コビレゴンドウ

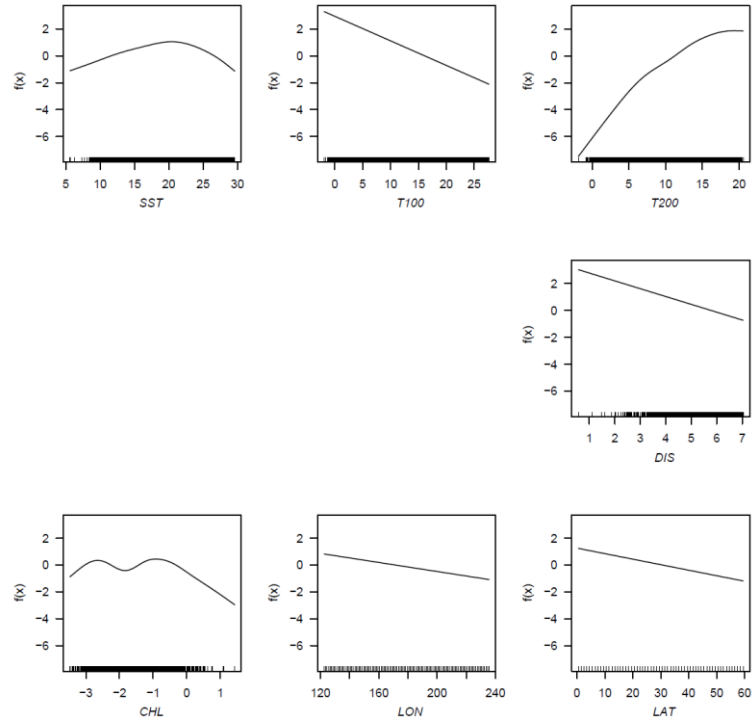
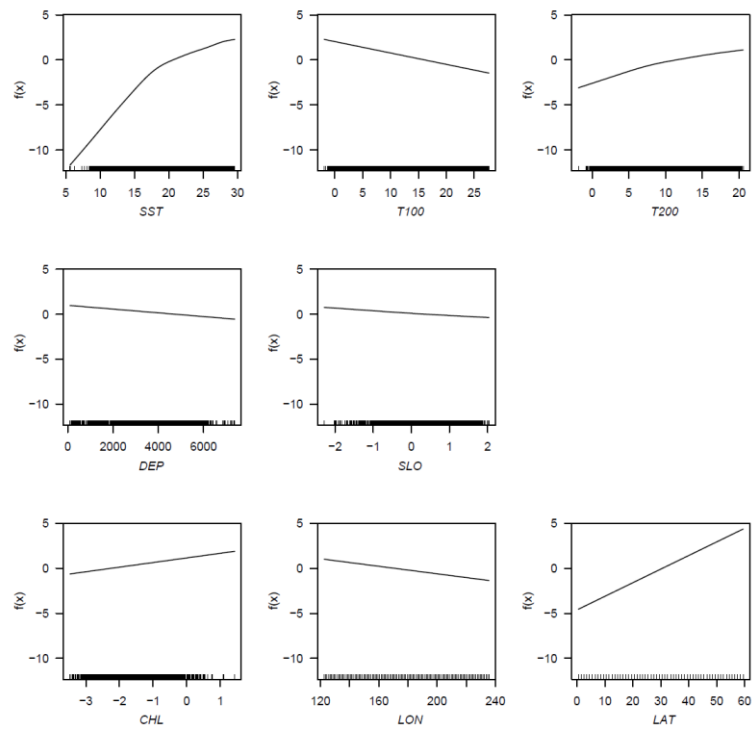


図 6-4. 続き。

ハンドウイルカ



ハナゴンドウ

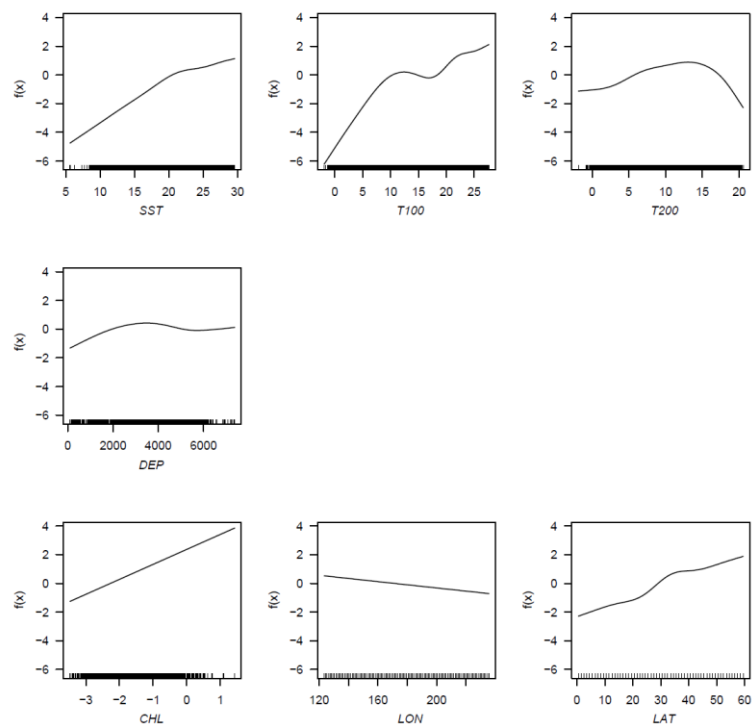
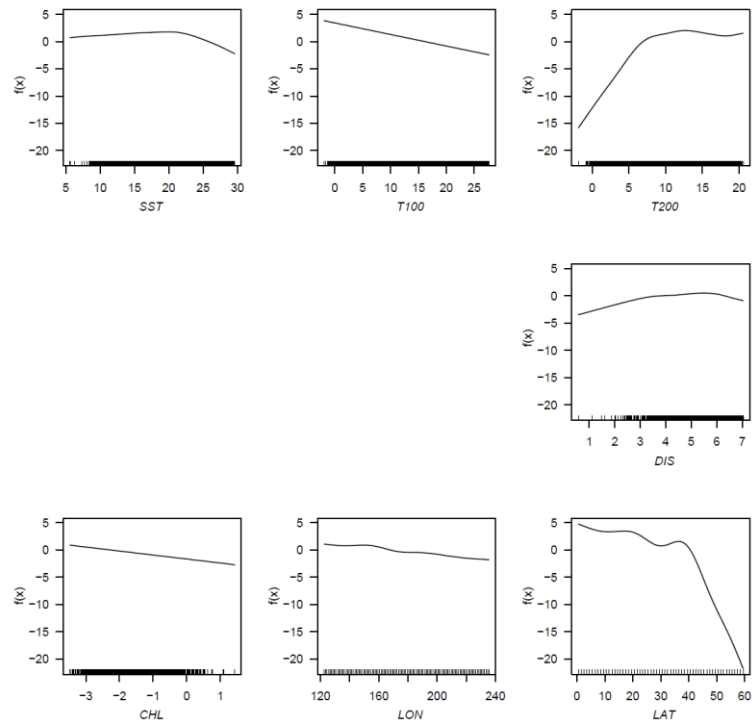


図 6-4. 続き。

スジイルカ



マイルカ

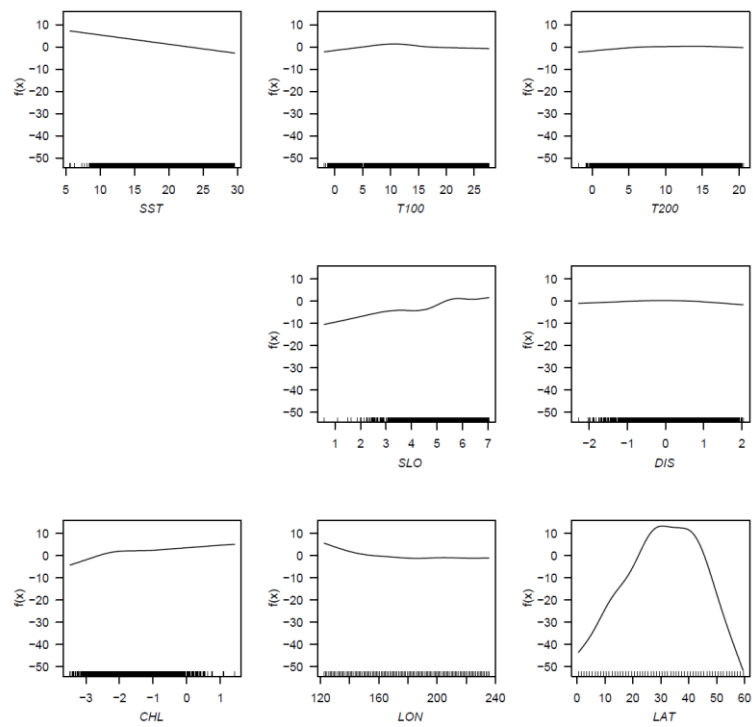
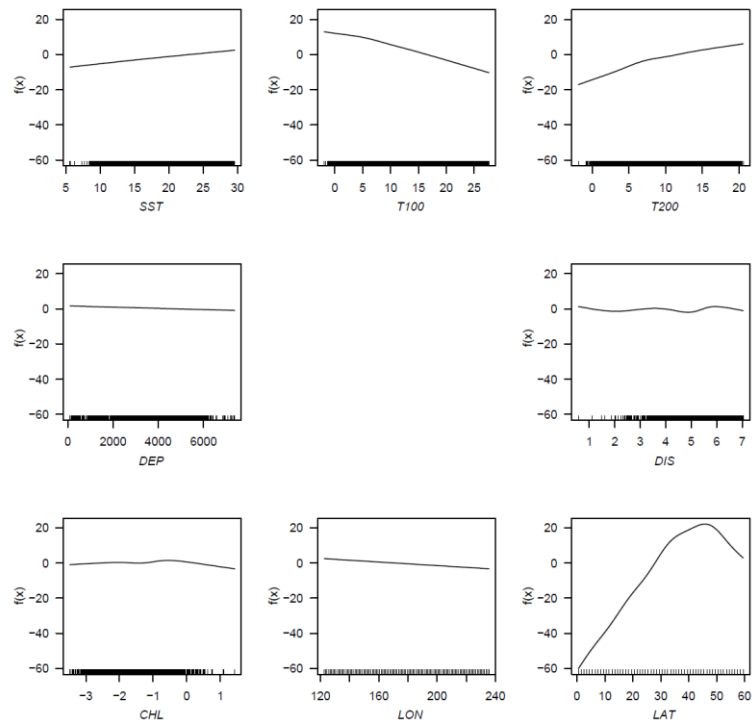


図 6-4. 続き。

カマイルカ



セミイルカ

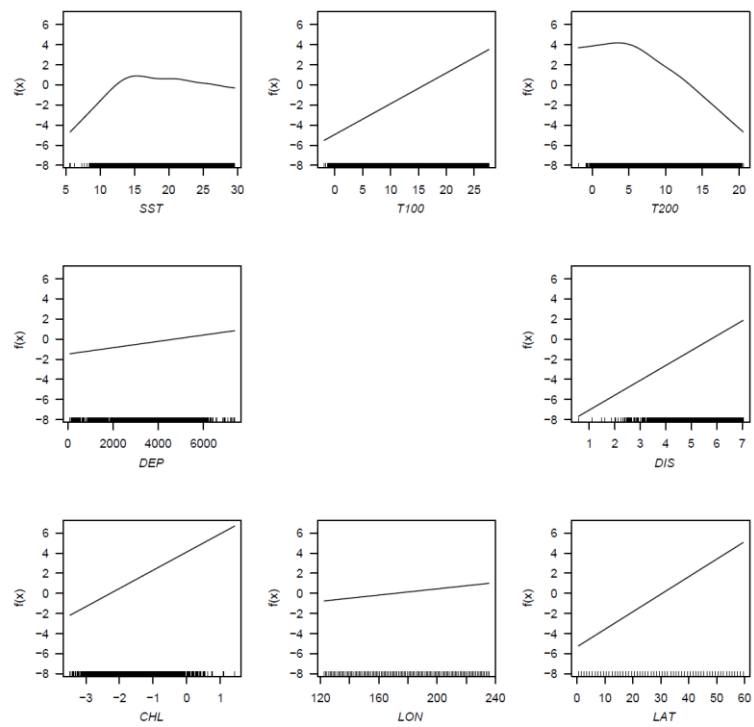
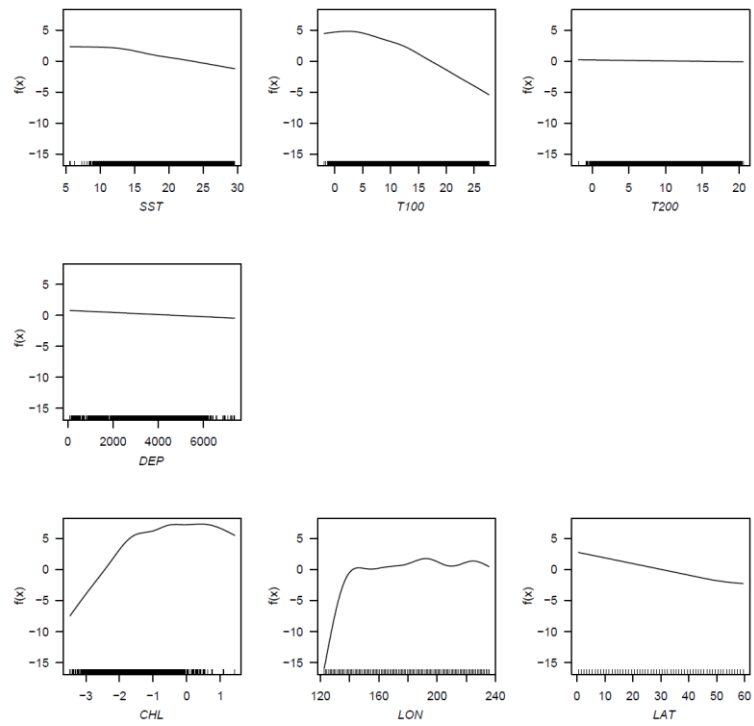


図 6-4. 続き。

イシイルカ



シャチ

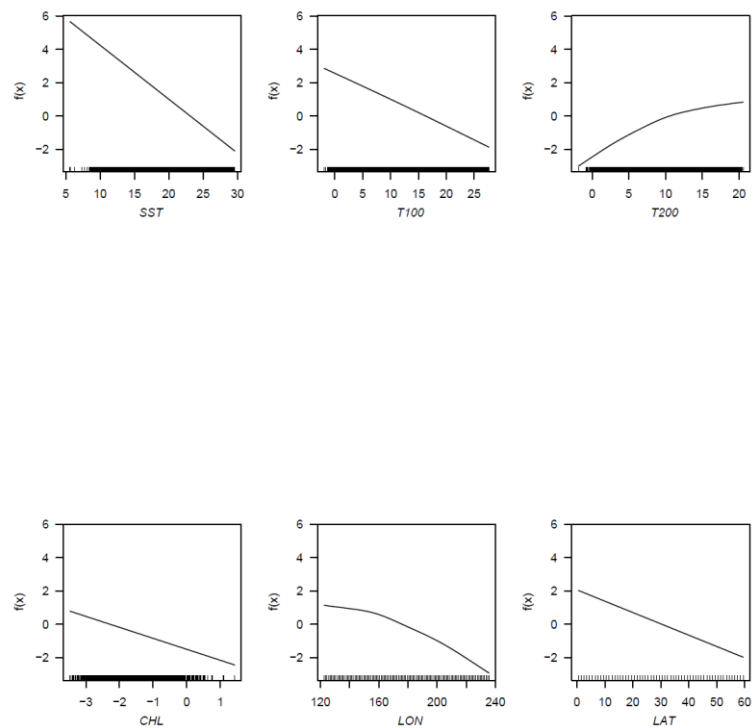


図 6-4. 続き。

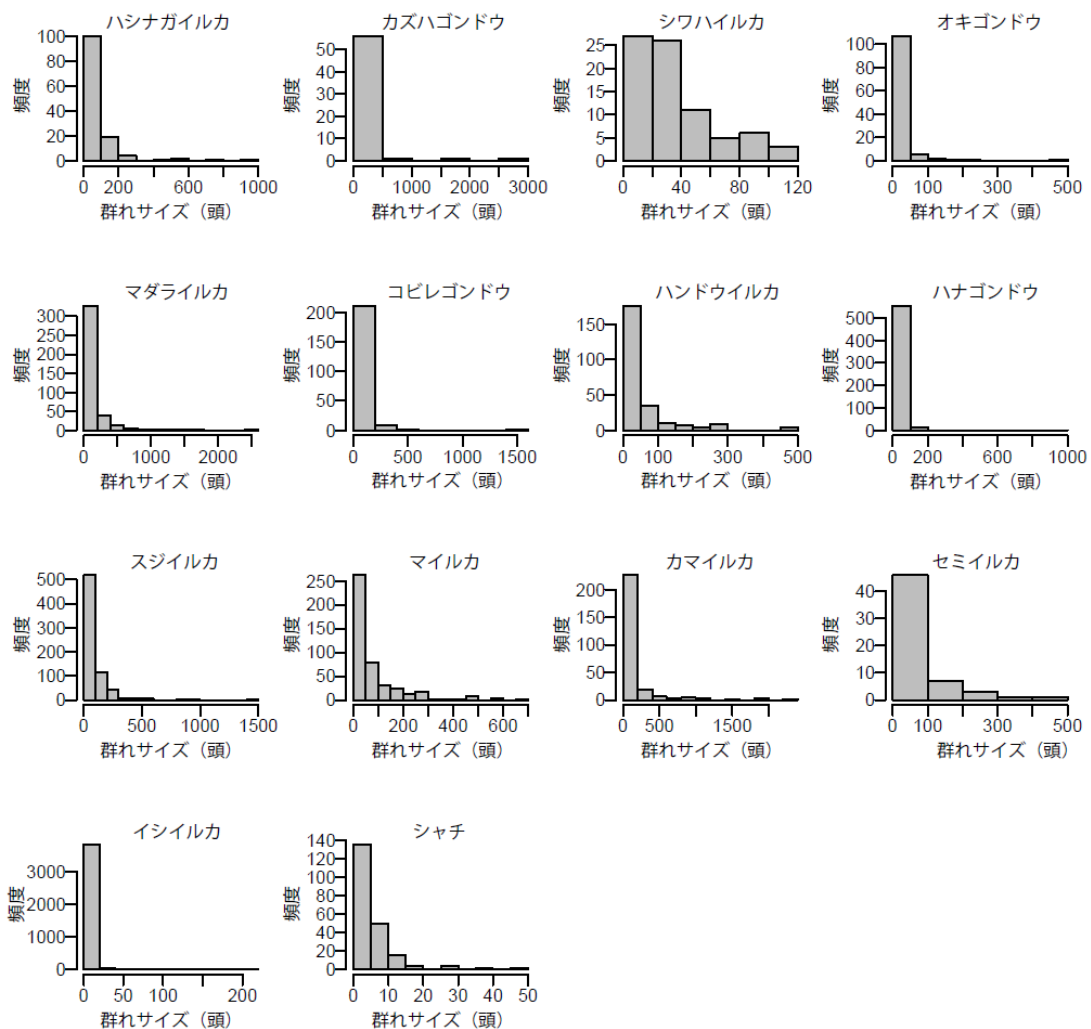


図 6-5. 遠洋水産研究所（現国際水産資源研究所）が 1983–2006 年の夏季（7–9 月）に実施した鯨類目視調査で遭遇した小型鯨類 14 種の群れサイズの頻度分布。

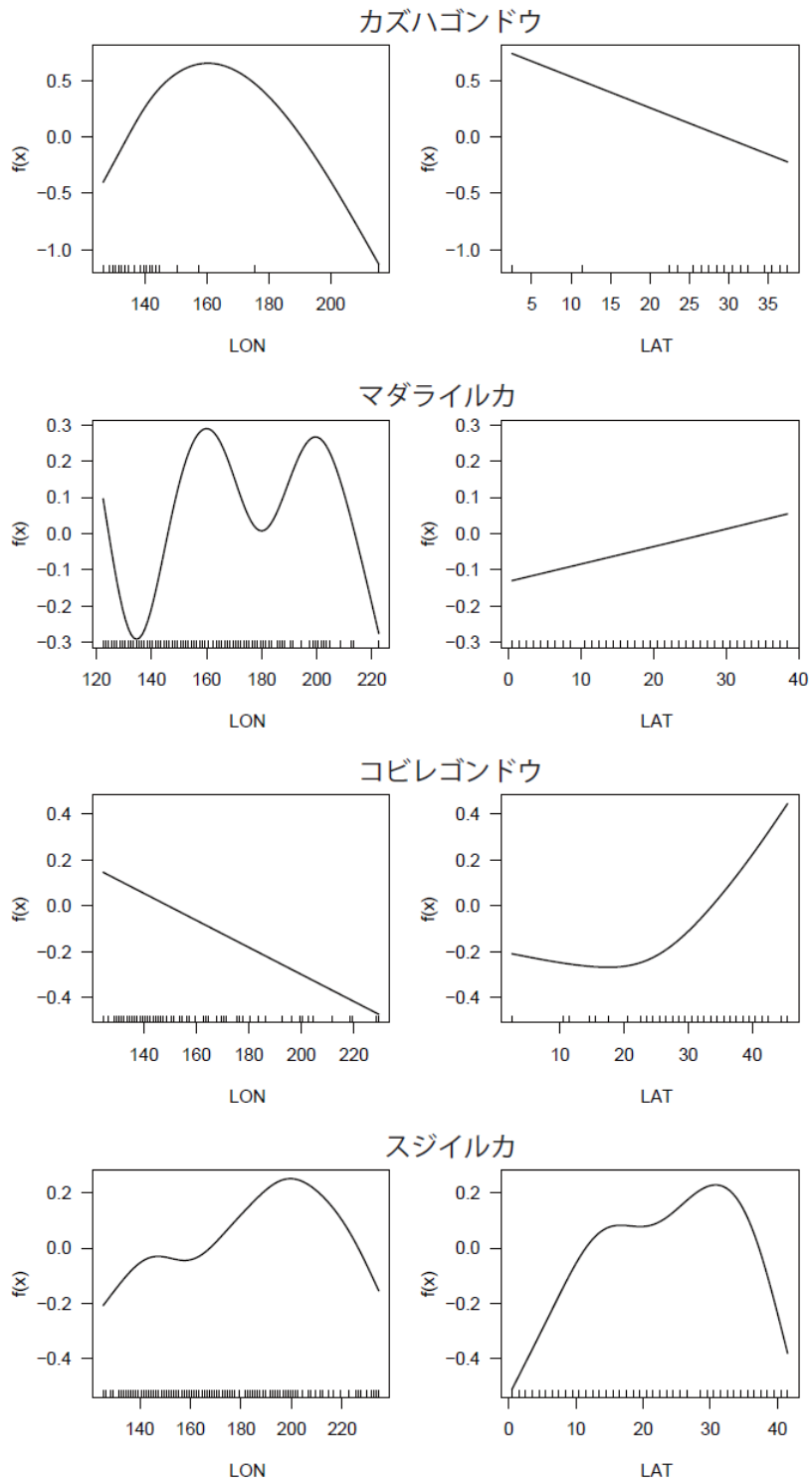


図 6-6. 小型鯨類 14 種の群れサイズを推定する一般化加法モデルの平滑化曲線 ($f(x)$)。変数選択で緯度 (LAT) および経度 (LON) が採択された種についてのみ、平滑化曲線を示す。

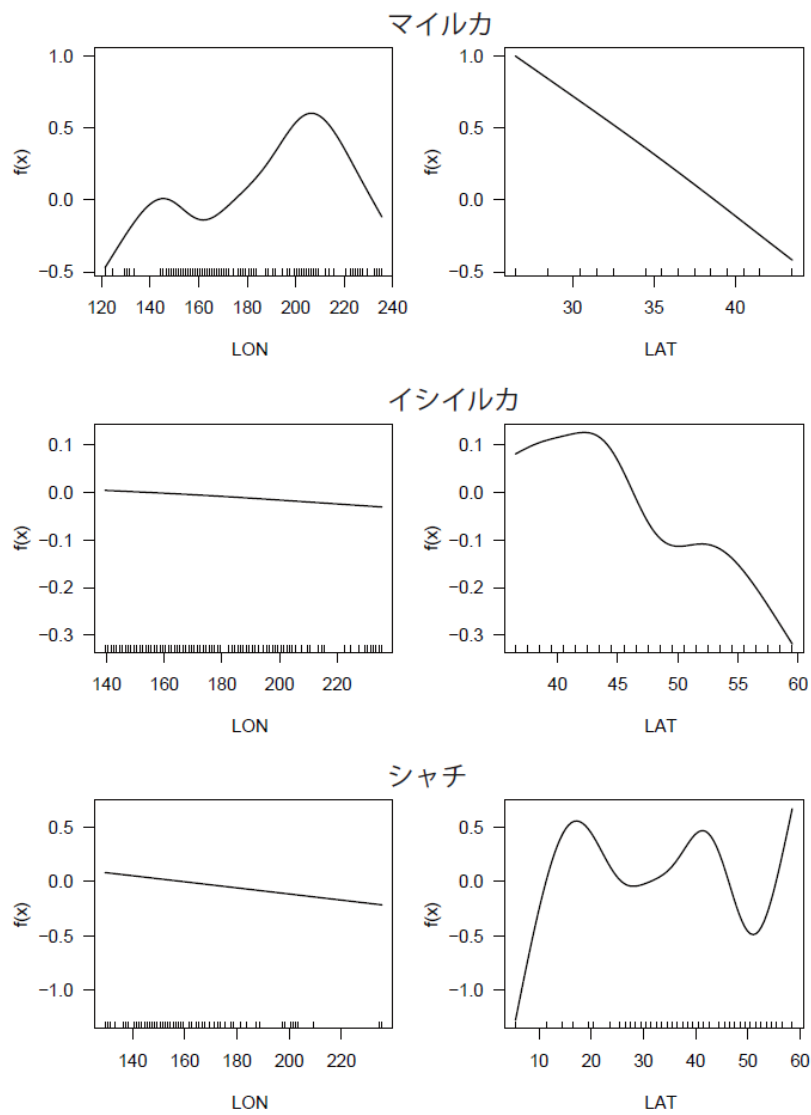


図 6-6. 続き。

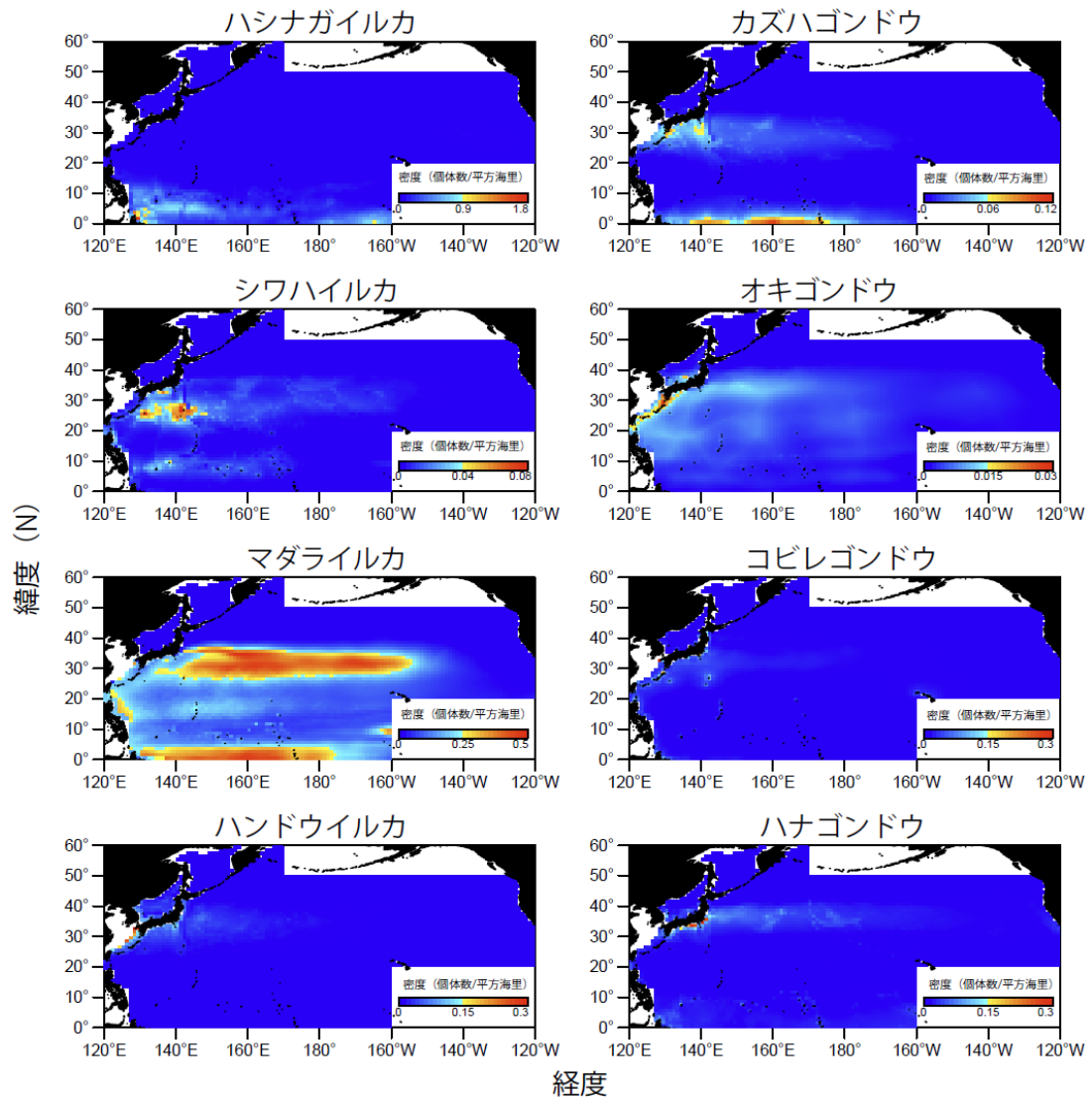


図 6-7. モデルベース法により推定された小型鯨類 14 種の個体数密度の空間分布。

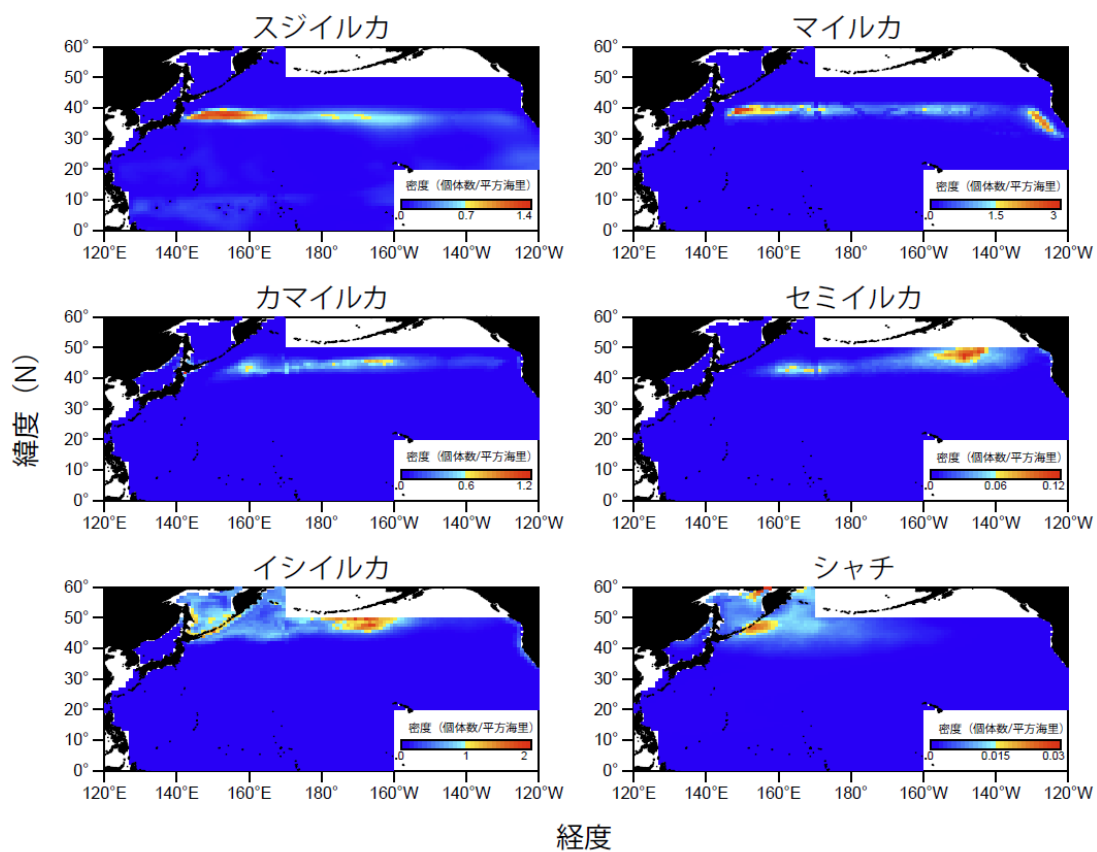


図 6-7. 続き。

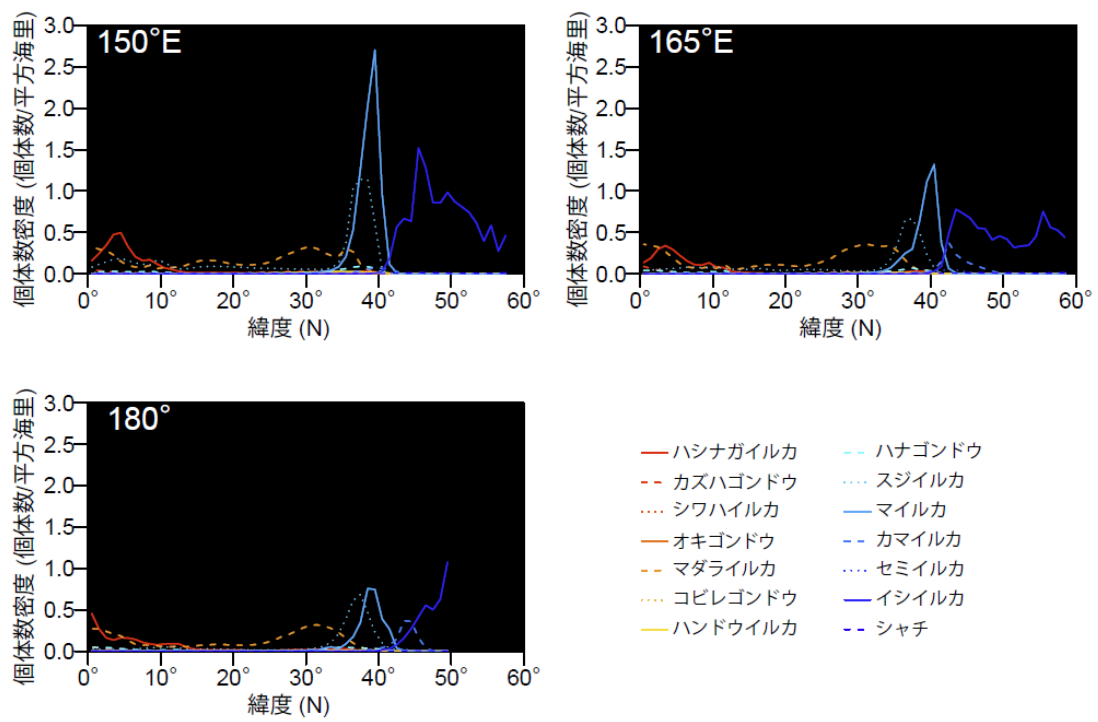


図 6-8. 東経 150、165、180 度の経度線上のグリッドで推定された個体数密度。

第 7 章 総合考察

7-1 本研究で用いた分布・個体数推定手法の利点と欠点

本研究の第 2 章および第 5 章では、小型鯨類の分布特性を海洋物理環境との関連で明らかにし、第 3 章と第 4 章では長期時系列の個体数推定値を推定、第 6 章では海洋物理環境の情報を用いて個体数を北太平洋の広域に推定した。各章では、多変量解析による分類手法や、ライントランセクト法に基づく個体数推定手法、生息地モデルによる空間分布推定手法、あるいはそれらを組み合わせた手法が用いられた。こうした解析手法は、目的・用途によって使い分けられ、それぞれに長所・短所があるほか、得られた結果の解釈にも違いがある。

第 2 章では、小型鯨類 14 種の遭遇地点における海洋物理環境値を特定し、北太平洋に存在する各種フロントの指標値との対応を試みた。小型鯨類各種の分布域がフロントを境に分類できることを明らかにするとともに、その分類が正準判別分析の結果とも整合することを明らかにした。こうした分布特性に関連し、遭遇種数も北太平洋の南北で変化することを明らかにした。本章では、それぞれの種の発見位置のみを分布情報として扱い、遭遇率や個体数密度の推定までは行わなかった。目視調査によって得られる発見データについては、発見確率が横距離や気象・海況条件の影響を受け、また発見群によって群れサイズが異なる (Buckland et al. 2001)。したがって、発見群の情報そのものだけではこうしたバイアス・誤差を考慮できない。しかし個々の発見データとフロント指標値を直接比較することができ、小型鯨類の分布と海洋構造の関係を直感的に解釈できることは利点である。

第 3 章と第 4 章では、それぞれ三陸～道南沖の北方型コビレゴンドウとオホーツク海中西部のイシイルカについて長期時系列の個体数推定値を得た。ライントランセクト法に基づく、従来型の推定手法を用いて、それぞれの主要な分布域にあらかじめ設定した調査ブロック内に、個体数を推定した。本手法は鯨類の個体数推定手法として、最

も標準的に用いられる手法であり、国際捕鯨委員会や我が国が行う資源評価にも採用されてきた (Miyashita 1993a, IWC 2012)。従来型の手法で個体数推定値を得ることは、過去や他海域の推定値と比較したり、PBR など既存の捕獲枠算定アルゴリズムを適用する際に、重要な利点となる。他方、事前に設定したブロック外にも発見がある場合や、年によってブロック内外での移入・移出が大きい場合には、分布の変化が個体数推定値に与える影響を解釈できない欠点もある。

第 5 章では、生息地モデルを用いて南方型コビレゴンドウの分布特性を明らかにした。小型鯨類の多くは沿岸から外洋にかけて広範囲に分布することから、北太平洋の全域に空間分布の知見を得ることは、対象種の主要な分布域を捉えることに繋がり、目視調査の調査ブロック設計や保護・管理上重要な海域の特定に繋がる。本章では、分布と環境の関係を把握することで、水温など海洋環境の年変動が南方型コビレゴンドウの分布変動に与える影響を評価した。また、2 つの生息地モデルを比較することで、データの扱いや見落としの影響に起因する、推定結果の違いについて検討することができた。一方、本章では発見情報を緯度経度 1 度グリッドごとに集約し、1 群以上の発見があったグリッドセルはいずれも等しく、在データとして扱った。一つのセル中に 2 群、3 群、あるいはそれ以上の発見があった場合も 1 群の発見の場合と同等に扱われることは、出現確率を過小推定する結果に繋がる。

第 6 章では、生息地モデルの枠組みをライントランセクト法に適用したモデルベース法により、小型鯨類 14 種の空間分布と個体数を北太平洋の広域に推定した。本手法は第 2 章の欠点（横距離の影響や群れサイズの変動）、第 3・4 章の欠点（調査ブロック外の個体数）、第 5 章の欠点（グリッド化による出現確率の過小推定）をいずれも、統計手法の中で考慮した。しかし、データ量が膨大で計算に時間を要すること、そのために長期データの総計から平年値として空間分布と個体数を推定したため、年変動について考慮できなかったこと、はずれ値を自然な形でモデリングできず、除外して用いざるを得なかったこ

とに欠点がある。

このように各章の手法には長短あるが、それらを組み合わせたり、目的に応じて使い分けることで小型鯨類の分布・個体数の時空間的動態についての理解が深まる。次節以降では各章の結果を統合的に解釈することで、北太平洋における小型鯨類の空間的利用と個体数の動態について考察する。

7-2 北太平洋における小型鯨類の生息地利用様式とその種間比較

本研究では 14 種の小型鯨類について、海洋物理環境との関係から地理分布について分析を行った結果、これらが北太平洋に存在する水温・塩分フロントを境界として分けられることを示した。サケ科魚類やアカイカ、ツメイカなど高次捕食者の群集構造もまた、フロントを境界に南北で異なることが知られ (Pearcy et al. 1996)、また外洋域で小型鯨類の主要な餌となる中深層性魚類の地理分布パターンも、こうしたフロントや水塊構造によって説明される (Kawaguchi et al. 1972, Willis et al. 1988, Watanabe et al. 1999, Sassa et al. 2002, Hidaka et al. 2003, Watanabe et al. 2009)。小型鯨類は食物連鎖を通して、北太平洋に複数存在する生態系のサブシステムに関係し、現在の地理分布を形成していると推測される。また同時に食物連鎖網の頂点に位置することから、生態系のサブシステムを代表する指標として、海洋における生物地理区の検出や保護・管理上重要な海区の設定、生態系の機能評価のためにも重要な情報となりうる。しかし一般に小型鯨類は広食性であり、様々な種の魚類・頭足類を捕食する (Miyazaki et al. 1973, 鳥羽山 1974, Walker & Jones 1994, Chou et al. 1995, Ohizumi et al. 1998, 2003)。また高い移動能力を有し、恒温動物であることを考えれば、物理環境と餌生物分布によって小型鯨類の地理分布が隔てられていることは意外な結果にも思われる。

鯨類は大気の 25 倍もの熱容量を持つ海水温環境下において、常に深部体温よりも低温の環境に生息しており、外部環境の影響は陸上

動物よりもはるかに大きい (Reynolds & Rommel 1999)。結果として、小型鯨類は海水によって常に熱が奪われ、この影響はとくに高緯度域で深刻になると考えられる。動物の低水温環境への適応としては、体サイズの大型化が一般によく知られている。しかし、亜寒帯域に生息するイシイルカの体長は最大 2.4 m、移行領域に生息するカマイルカ、セミイルカがそれぞれ最大 2.5 m と 3.1 m、移行帯に分布するマイルカが最大 2.6 m とされているのに対し、熱帯・亜熱帯域に生息するハシナガイルカ、カズハゴンドウ、シワハイルカ、オキゴンドウ、マダライルの最大体長はそれぞれ、2.4 m、2.75 m、2.8 m、6.0 m、2.6 m とされ (FAO 1993)、低水温の高緯度域に分布を持つ種と高水温の低緯度域の種の間で、体サイズに明瞭な差異は見出せない。低水温環境下での体温維持に重要な機構としては、さらに代謝率の増加と体表での断熱が挙げられる (Reynolds & Rommel 1999)。Rigway et al. (1995) は Perrin & Roberts (1972) の結果を引用しつつ、小型鯨類 4 種の心臓重量を比較したところ、イシイルカの相対重量が最も高く、次いでカマイルカ (カマイルカとタイセイヨウカマイルカ *L. actus*)、ハンドウイルカ、マダライル、ハシナガイルカの順になったと報告した。これらを本研究の生息地分類と対応させると (第 2 章)、高緯度域で低水温の環境に生息する種ほど相対的に大きな心臓を有する傾向となる。マウスを使った実験では、重量の大きな個体ほど代謝率が高くなることが示されており (Konarzewski & Diamond 1995)、小型鯨類でも低水温の環境に生息する種ほど高い代謝率を持つことが示唆される。このような高い代謝率を支えるには、より多くの餌を摂取することが必要になる。

鯨類では表皮下に脂肪層を蓄積することで断熱効果を高めることが知られている (Reynolds & Rommel 1999)。こうした脂肪層もまた餌から摂取され蓄積されたものと考えれば、餌要求量は低水温環境下で高まると考えられる。基礎生産量やクロロフィル a 濃度は高緯度で高く、低緯度で低い傾向が認められ (図 1-3, 4)、また小型鯨類の主要な餌生物である中深層性魚類のバイオマスも高緯度域で高いことが知ら

れている (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980)。高緯度域では低水温環境下で体温のロスが大きいが、一方それを補うだけの餌生物量が豊富にある。低緯度域では高水温環境下で体温のロスは少ないが、餌生物量も少ない。こうしたトレードオフ関係が、各種フロントを境界として不連続になり、結果として現在の小型鯨類の地理分布が形成されているとの仮説が考えられる。

高緯度域で生物量が多い傾向は、小型鯨類でも同様に見られた(図 6-8)。移行帯以北ではスジイルカ、マイルカ、イシイルカが高い密度で分布し、一方低緯度の熱帯・亜熱帯海域に生息する種の個体数密度は比較的低い(図 6-8)。しかし一方で、移行領域におけるカマイルカ、セミイルカの個体数密度はさほど高くなく、それよりも低緯度にあたる移行帯のスジイルカ、マイルカの密度のほうが数倍程度高かった。小型鯨類の個体数密度もまた、餌生物量と水温のトレードオフに関係するとすれば、移行帯を中心とした中緯度域は水温が亜寒帯域、移行領域よりも低くなく、一方亜熱帯域に比べて生物生産量が高い。スジイルカ、マイルカの個体数密度が高いのは、こうした最適環境に適応した結果と捉えることもできる。この仮説を種数の緯度勾配に当てはめれば、北緯 40 度付近の移行帯に小型鯨類の出現種数にピークが見られたこととも整合する。これらの仮説を検証するには、個体ごとの代謝量の推定や餌摂取量、体長、体重に加え、生息海域での餌生物種構成や餌生物量などを計測・採取し、本研究の結果と統合して、詳細に解釈する必要がある。しかし、本研究は北太平洋における小型鯨類の地理分布を種構成、種数、個体数から総合的に理解することで、鯨類の生息地利用様式と関連する生態系構造の解明に重要な示唆を与えた。

Davis (1962) は、鯨類の祖先は水温の高い環境で出現し、低水温環境に徐々に進出するかたちで新種が出現してきたと考えた。この仮説に従えば、低緯度域はより長い進化時間を持ち、その結果、より多様な種が出現する一方、低温耐性を得てより豊富な餌を利用できるようになった一部の種が高緯度域に出現したことになる。第 2 章で議論

したように中緯度域は亜熱帯系と亜寒帯系の水塊が混合し、生息域が重なりあう結果、小型鯨類の種数が多いと考えられる。これを例外とすれば、全般的傾向として低緯度域に種数が多く、高緯度域に少ない本研究の結果は、この仮説に矛盾しない。鯨類の地理分布を海洋環境との関係で明らかにすることは、鯨類が適応放散の結果、現在の地理分布を形成するに至った過程を考察するためにも重要な基礎知見となる（Lipps & Mitchell 1976, Steeman et al. 2009）。

7-3 保護・管理上の意義

本研究で扱った小型鯨類は、日本沿岸のいくつかの地域で小型捕鯨業やいるか漁業で捕獲対象とされている。緒論で述べたように、IWC 管轄外の小型鯨類については、各国政府の責任の下に管理が行われることとされており、わが国では国際水産資源研究所（旧遠洋水産研究所）が目視調査を実施し、そこから得られる個体数推定値と PBR に基づき、水産庁が社会経済的要因も考慮して捕獲枠を決定している。本研究では第 3 章で北方型コビレゴンドウについて、第 4 章でリクゼンイルカ型およびイシイルカ型イシイルカについて、現在および過去の個体数推定値とその変動係数を得ており、この結果にしたがって PBR の算定および捕獲枠の妥当性について検討が可能である。また、IWC で用いられ、先駆的な資源管理方式とされる RMP では、時系列の個体数推定値と過去の捕獲統計から個体群動態モデルのパラメータを推定し、そこで得られた係数値をもとに捕獲限度量アルゴリズム（Catch Limit Algorithm, CLA）を用いて捕獲枠を決定する（IWC 2012）。将来、本研究で得た長期時系列の個体数推定値に、個体群動態モデルを適用することで、資源動向の客観的評価と将来予測、さらには捕獲枠の持続性についてもより客観的な方法で検討が可能になる。すでに、Okamura et al.（2008）はイシイルカを対象に個体数推定値と捕獲統計をもとに個体群動態モデルを開発し、持続的な捕獲枠の検証を行っている。ここでは 2 ヶ年の個体数推定値を用いているが、本研究では北

方型コビレゴンドウとイシイルカそれぞれについて 8 ヶ年と 5 ヶ年で個体数推定値を得ている。本研究で得た長期時系列の個体数推定値は、資源動向のより正確な推定と管理手法の改善に大きく寄与できるであろう。

RMP の枠組みでは個体群構造に関する仮説を検討し、それに基づいて設定した管理海区ごとに個体数の推定と捕獲枠の算定を行う (IWC 2012)。対象種の資源をより細かい単位で扱うことにより、より安全な資源管理を実現しようとする考え方である。個体群構造は、主として遺伝学的情報に基づいて決定されるが、小型鯨類は日本周辺の一部の沿岸域に限られて行われていることから、漁獲物から得られる遺伝情報は、地理的に限られた範囲のものでしかない。また、広域に行われる目視調査においても必要に応じて、表皮バイオプシー標本の採集を行っているが、洋上からの採取は容易ではない。遺伝学的情報から個体群構造が十分に把握できない場合に、第 5 章および第 6 章で得た空間分布の情報を補助的に利用することが有効かもしれない。地理的に不連続な集団は、必然的に交流が少なくなることから、遺伝的情報が不足した場合にもそれぞれを独立した集団として管理することには合理性がある。カマイルカには遺伝的、形態的に異なる沿岸個体群と外洋個体群が知られており、両者の分布は地理的に連続していない (Hayano et al. 2004, Miyazaki & Shikano 1997a, b, Lux et al. 1997)。実際、本研究で推定されたカマイルカの空間分布を見ると北日本の沿岸域を中心とした個体数の高密度海域と外洋域に帯状に広がる分布海域は連続しておらず、これらが上記 2 個体群に該当することが理解できる (図 6-7)。一方、第 4 章で見たようにイシイルカの個体群は必ずしも空間的に分離しておらず、空間分布に基づく管理海区の設定は、種によっては十分な検討が必要になるかもしれない。

小型鯨類の保護・管理は、各国政府の責任の下、排他的経済水域内を主眼に行われてきた。我が国の保護・管理政策も沿岸域での商業捕獲や混獲を念頭に、持続的な捕獲枠設定や個体数のモニタリングを実施してきた。一方、本研究で明らかにしたように、小型鯨類の多く

の種は沿岸～外洋域に広く分布し、種によってはむしろ外洋域がその主体となる。近年は地球規模での環境変動や海洋生態系の利用・保全への関心の高まりから、海洋生態系の現状把握が急務とされているが、外洋の公海域では科学的情報が圧倒的に不足しており、それが政策判断や合意形成の妨げになってきたとの指摘がある（公海のガバナンス研究会 2014）。本研究で対象とした小型鯨類の 14 種は、日本沿岸域のみならず、北太平洋の外洋生態系においても、高次捕食者として主要な構成要素となる。これらの地理分布特性は、鯨類のみならず低次～高次に至る生態系構造の指標となるもので、本研究の成果が北太平洋における海洋生態系の適切な保全・利用に向けた、基盤を成すものと期待される。

摘要

小型鯨類の多くの種は沿岸から外洋に広く分布し、広大な北太平洋を生息地として巧みに利用している。小型鯨類の分布と個体数のダイナミクスを、生態系の基礎構成要素である物理環境との関係で明らかにすることは、鯨類を頂点とした生態系構造の総合的理解、鯨類個体群や関連する生態系の保全・管理に重要な知見となる。しかし、これまで小型鯨類を対象とした研究のほとんどは沿岸域に限られ、また単年あるいは多くて数年のスナップショットとして捉えたものがほとんどであった。本研究では 1983 年以降、四半世紀以上に亘って収集されてきた鯨類目視調査データを用いて、様々な小型鯨類の分布・個体数を長期・広域で把握した。この結果を基に、小型鯨類の生物地理や保護・管理について評価・検討した。

1. 北太平洋の海洋構造と小型鯨類 14 種の分布特性

北太平洋には、物理環境特性の異なる複数の区系が存在する。これら区系の境界となる各種フロントの指標値を用いて、小型鯨類 14 種の地理分布を亜熱帯性種、移行帯性種、移行領域性種、亜寒帯性種の 4 グループに分類した。このうち、亜熱帯性種は隣接する海域にまで跨って分布する種が存在し、そのパターンからさらに亜熱帯性種、熱帯-亜熱帯性種、亜熱帯-移行帯性種、亜熱帯-混合領域性種の 4 つのサブグループに分けられた。こうした分類は正準判別分析からも支持された。小型鯨類の主要な餌となる中深層性魚類の群集構造も区系によって異なることが知られている。北太平洋に存在する生態系の複数のサブシステムに、食物連鎖を通じて関係し、現在の小型鯨類の地理分布が形成されるものと考えられた。小型鯨類の遭遇種数も区系によって違いがあり、低緯度で種数が多く、高緯度で少ない傾向が認められた。一方、種数と緯度との関係では、中緯度にピークが見られた。これは中緯度域で亜熱帯系と亜寒帯系の水塊が隣接し、複数区系の種が

混合するためと考えられた。

2. 群れサイズ判定誤差を考慮した北方型コビレゴンドウの個体数推定

北方型コビレゴンドウは三陸～道南沖の比較的狭い範囲のみに生息する個体群で、小型捕鯨業による捕獲が長年行われてきた。本型の適切な管理には、個体群の長期動向を把握することが必要だが、そうした研究事例はこれまでなかった。それは、一度の調査での遭遇群数が少なく十分な標本数が得られてこなかったこと、調査デザインが毎年一貫しないこと、群れサイズの変動が大きく一貫した判定基準を設けにくいことが理由として考えられた。そこで、これらの問題点を考慮した複数シナリオのもので、北方型コビレゴンドウの長期個体数動向を推定した。その結果いずれのシナリオでも、捕獲個体数の多かった1980年代には推定個体数の減少が見られたが、捕獲規制が厳格化された1990年代以降は安定していた。本研究で明らかにした個体数推定値は、今後本個体群の回復動向を知るための重要な基礎となるであろう。

3. 個体群混合率を考慮したイシイルカの個体数推定

日本沿岸に分布するイシイルカ個体群は、夏季オホーツク海に來遊し、同海域の生態系のなかで、重要な役割を果たす。またイシイルカは日本沿岸で捕獲対象とされる種の中でも特に捕獲数が多く、その資源動向には、保護・管理上の関心が高い。イシイルカは発見データが多く、また群れサイズも比較的小さいことから、これらに起因する個体数推定上の問題は起きにくい。一方、イシイルカ型とリクゼンイルカ型の個体群がオホーツク海内で混合することから、これら体色型別の個体数を推定する必要がある。本研究では2型の発見群数比率とその追加的分散を用いた個体数推定を行い、長期の資源動向を明らかにした。個体数推定値には年トレンドは認められなかったが、それ

らの分布には年によって変動が見られた。オホーツク海の水温分布は年変動が見られ、それがイシイルカの分布変動の主要因と考えられた。オホーツク海全域で行われた過去の調査に比べて、本研究の結果はカバーするエリアが小さいため個体数は過小評価になると思われる。

4. 生息地モデルによる南方型コビレゴンドウの分布推定

南方型コビレゴンドウは、北方型と異なり沿岸から外洋にかけて広く分布する。日本沿岸で捕獲される個体群がどの程度に広がりを持って分布しているのか、また分布が連続しているのか、あるいは北太平洋にいくつかのコアエリアをもって不連続に分布するのかといった分布パターンは、本型の保護・管理に重要な知見となる。本研究では GLM と ENFA の 2 つの生息地モデルを用いて南方型コビレゴンドウの空間分布を推定した。両手法とも、本型の分布が中深層の環境に関係すること、亜熱帯域に主要な分布域を持つことを示した。一方両手法による推定結果の比較から、GLM は分布のコントラストを明瞭にし、コアとなる生息地を推定するのに適しているのに対し、ENFA は分布範囲を明瞭にし、潜在的な分布域を推定するのに適していると考えられた。

5. 生息地モデルを用いた小型鯨類 14 種の個体数推定

小型鯨類の多くは、沿岸から外洋域まで広域に分布するが、日本沿岸で捕獲対象とされる個体群とその個体数が、分布域全体のそれに対してどの程度の割合を代表するのか把握しておくことは重要である。一方、広大な北太平洋全域をカバーして、一度に目視調査を行うことは困難であり、異なる年に、異なる海域から得られた個々の目視調査データを統合し、広域に個体数推定を行うことが現実的である。本研究では、生息地モデルの枠組みをライントランセクト法に適用したモデルベース法によって、小型鯨類 14 種の個体数と個体数密度の空間

分布を北太平洋の全域に行った。推定された個体数は、従来のデザインベース法によるものと大きく異ならなかったが、群れサイズの推定手法によっては大きな違いが生じることが分かった。空間分布からは、物理環境特性の異なる区系に対応してそれぞれの種が分布している傾向が認められたが、同じ区系内に生息する種でも、個体数密度の分布パターンには違いが見られた。また個体数密度は高緯度域の種で多く、低緯度域で少ない一方、熱帯域ではハシナガイルカの個体数密度が卓越する緯度勾配パターンが見られ、これは基礎生産量の緯度勾配とよく対応していた。

以上、本研究によって得られた小型鯨類の分布・個体数に関する知見は、北太平洋における小型鯨類の生物地理のみならず、食物連鎖を通じて関連する生態系構造の解明、鯨類個体群の適切な管理のためにも重要な示唆を与えた。小型鯨類の出現種数や個体数は、低緯度から高緯度に至る環境勾配にしたがって、不連続に変化し、それは水温と餌資源のトレードオフによって説明できると考えられた。これらはクロロフィル a 濃度や魚類・頭足類の分布パターンとも一致し、北太平洋の生態系構造の指標として小型鯨類の地理分布の知見が重要であることを示した。また長期の個体数動向を把握することは、個体群動態の把握を通して、鯨類個体群の持続性を検証するために重要な基礎知見となる。本研究の結果を基礎として、今後更なるモニタリングの継続と知見集積を通して、同海域における海洋生態系の適切な保全・利用に向けた一層の努力が期待される。

謝辞

本論文を執筆するにあたり、終始ご指導ご鞭撻を賜った東京大学大気海洋研究所白木原國雄教授、ならびに論文に関して貴重なるご意見を賜った東京大学大気海洋研究所平松一彦准教授、木村伸吾教授、東京大学農学生命科学研究科山川卓准教授、水産総合研究センター中央水産研究所岡村寛グループ長に深く感謝の意を表する。

本研究で用いた資料は、国際水産資源研究所が前身の遠洋水産研究所時代から四半世紀以上に亘り収集されてきた、北太平洋鯨類目視調査で得られたものである。国際水産資源研究所宮下富夫博士はじめ、この調査に携わったすべての方々に深謝の意を表したい。海洋物理データについては、中央水産研究所岡崎誠主任研究員から有益なご助言とご教示を頂いた。心から感謝する。

国際水産資源研究所木白俊哉博士、清田雅史博士、吉田英可博士、南川真吾博士、米崎史郎博士、村瀬弘人博士、前田ひかり博士、東北区水産研究所岩崎俊秀博士には、研究に関する議論に応じていただき、多大なご助言をいただいた。東京大学大気海洋研究所渡邊良朗教授ならびに国際水産資源研究所の一井太郎博士には、日々激励とご助言を頂いた。これらの方々に厚く御礼申し上げる。

そして最後に、私事にわたり恐縮であるが、研究の機会を与えてくれた著者の両親ならびに日々の研究生活を支えていただいた妻由美に深い感謝の意を表して謝辞とする。

文献

- 阿部 永. 2005. 日本の動物地理. In: 増田 隆一, 阿部 永 (編) 動物地理の自然史 (分布と多様性の進化学). 北海道大学出版会, 札幌. 1–12.
- Aguilar de Soto, N.A., Johnson, M.P., Madsen, P.T., Diaz, F., Dominguez, I., Brito, A. and Tyack, P. 2008. Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology* 77: 936–947.
- Amano, M. and Miyazaki, N. 1992. Geographic variation and sexual dimorphism in the skull of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*. *Marine Mammal Science* 8: 240–261.
- Amano, M. and Miyazaki, N. 1996. Geographic variation in external morphology of the Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*. *Aquatic Mammals* 22: 167–174.
- Amano, M. and Baird, R.W. 1998. Research on the behavior and social structure of the “Tappanaga”, the northern form of the short-finned pilot whale. In: Uozumi T (ed.) *Proceedings of the 1998 International Forum on Dolphins and Whales*. Volcano Bay Marine Animals Watching Association, Muroran, 61–62.
- Amante, C. and Eakins, B.W. 2009. ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model: Procedures, Data Sources and Analysis. NOAA Technical Memorandum NESDIS NGDC-24, 19 pp.
- Anderwald, P., Evans, P.G.H., Dyer, R., Dale, A., Wright, P.J. and Hoelzed, A. 2012. Spatial scale and environmental determinants in minke whale habitat use and foraging. *Marine Ecology Progress Series* 450: 259–274.
- Baird, R.W. 2001. Status of killer whales, *Orcinus orca*, in Canada. *Canadian Field Naturalist* 115: 676–701.
- Barlow, J. 1995. The abundance of cetaceans in California waters. Part I: Ship surveys in summer and fall of 1991. *Fishery Bulletin* 93: 1–14.

- Barlow, J. 2006. Cetacean abundance in Hawaiian waters estimated from a summer/fall survey in 2002. *Marine Mammal Science* 22: 446–464.
- Barlow, J. and Forney K.A. 2007. Abundance and population density of cetaceans in the California Current ecosystem. *Fishery Bulletin* 105: 509–526.
- Baumgartner, M.F., Mullin, K.D., May, L.N. and Leming, T.D. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 99: 219-239.
- Becker, E.A., Forney, K.A., Ferguson, M.C., Foley, D.G., Smith, R.C., Barlow, J. and Redfern, J.V. 2010. Comparing California Current cetacean–habitat models developed using *in situ* and remotely sensed sea surface temperature data. *Marine Ecology Progress Series* 413: 163–183.
- Behrenfeld, M.J. and Falkowski, P.G. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography* 42: 1–20.
- Berta, A. and Sumich, J.L. 1999. *Marine mammals evolutionary biology*. Academic Press, San Diego, 494 pp.
- Bowen, W.D. 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 158: 267–274.
- Boyce, M.S., Vernie, P.R., Nielsen, S.E. and Schmiegelow, F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281–300.
- Brodeur, R. and Yamamura, O. (eds). 2005. *Micronekton of the North Pacific*. PICES Scientific Report 30: 1–116.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araujo, M.B. and Hirzel, A.H. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27: 437–448.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. and Thomas, L. 2001. *Introduction to distance sampling*. Oxford University Press, Oxford, 432pp.
- Buckland, S.T., Bloch, D., Cattanach, K.L., Gunnlaugsson, T.H., Hoydal, K.,

- Lens, S. and Sigurjonsson, J. 1993a. Distribution and abundance of long-finned pilot whales in the North Atlantic, estimated from NASS-87 and NASS-89 data. Report of International Whaling Commission. (Special Issue 14):33–49.
- Buckland, S.T., Cattanach, K.L. and Hobbs, R.C. 1993b. Abundance estimates of Pacific white-sided dolphin, northern right whale dolphin, Dall's porpoise and northern fur seal in the North Pacific, 1987–1990. Bulletin of North Pacific Commission 53: 387–407.
- Bustamante, P., Garrigue, C., Breau, L., Caurant, F., Dabin, W., Greaves, J. and Dodemont, R. 2003. Trace elements in two odontocete species (*Kogia breviceps* and *Globicephala macrorhynchus*) stranded in New Caledonia (South Pacific). Environmental Pollution 124: 263–271.
- Cañadas, A. and Hammond, P.S. 2006. Model-based abundance estimates for bottlenose dolphins off southern Spain: implications for conservation and management. Journal of Cetacean Research and Management 8: 13–27.
- Cañadas, A. and Hammond, P.S. 2008. Abundance and habitat preferences of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the southwestern Mediterranean: implications for conservation. Endangered Species Research 4: 309–331.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R. and Garcia-Tiscar, S. 2002. Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. Deep-Sea Research Part I 49: 2053–2073.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., De Stephanis, R., Urquiola, E. and Hammond, P.S. 2005. Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15: 495–521.
- Chou, L.-S., Bright, A.M. and Yeh, S.-Y. 1995. Stomach contents of dolphins (*Delphinus delphis* and *Lissodelphis borealis*) from North Pacific Ocean. Zoological Studies 34: 206–210.
- Cianfrani, C., Le Lay, G., Hirzel, A.H. and Loy, A. 2010. Do habitat suitability

- models reliably predict the recovery areas of threatened species? *Journal of Applied Ecology* 47: 421–430.
- Committee on Taxonomy. 2013. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on 6 March 2014.
- Condamine, F.L., Sperling, F.A.H., Wahlberg, N., Rasplus, J.-Y and Kergoat, G.J. 2012. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary process and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecology Letters* 15: 267–277.
- Davis, J.L. 1962. The antitropical factor in cetacean speciation. *Evolution* 17: 107–116.
- Davis, R.W., Fargion, G.S., May, N., Leming, T.D., Baumgartner, M., Evans, W.E., Hansen, L.J. and Mullin, K. 1998. Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science* 14: 490–507.
- De Segura, A.G., Hammond P.S., Cañadas, A. and Raga, J.A. 2007. Comparing cetacean abundance estimates derived from spatial models and design-based line transect methods. *Marine Ecology Progress Series* 329: 289–299.
- Escorza-Treviño, S. and Dizon, A.E. 2000. Phylogeography, intraspecific structure and sex-biased dispersal of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*, revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Molecular Ecology* 9: 1049–1060.
- Escorza-Treviño, S., Pastene, L.A. and Dizon, A.E. 2004 Molecular analyses of the *truei* and *dalli* morphotypes of Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*). *Journal of Mammalogy* 85: 347–355.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M. and Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282: 473–476.
- FAO. 1993. Marine mammals of the world. Food and Agriculture Organization,

Rome, 320 pp.

- Favorite, F., Dodimead, A.J. and Nasu, K. 1976. Oceanography of the subarctic Pacific region. 1960–71. International North Pacific Fisheries Commission Bulletin 33: 187pp.
- Ferguson, M.C., Barlow, J., Fiedler, P., Reilly, S.B. and Gerrodette, T. 2006a. Spatial models of delphinid (family Delphinidae) encounter rate and group size in the eastern tropical Pacific Ocean. *Ecological Modelling* 193: 645–662.
- Ferguson, M.C., Barlow, J., Reilly, S.B. and Gerrodette, T. 2006b. Predicting Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and *Mesoplodon* beaked whale population density from habitat characteristics in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Cetacean Research and Management* 7: 287–299.
- Ford, J.K.B., Ellis, G.M., Barrett-Lennard, L.G. Morton, A.B., Palm, R.S. and Balcomb III, K.C. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1456–1471.
- Forney, K.A., Ferguson, M.C., Becker, E.A., Fiedler, P.C., Redfern, J.V., Barlow, J., Vilchis, I.L. and Balance, L.T. 2012. Habitat-based spatial models of cetacean density in the eastern Pacific Ocean. *Endangered Species Research* 16: 113–133.
- Frontier, S. 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: Comparaison avec le modele du baton brisé. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25: 67–75.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–227.
- Gerrodette, T. and Forcada, J. 2005. Non-recovery of two spotted and spinner dolphin populations in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 291: 1–21.
- Gjøsaeter, J. and Kawaguchi, K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fisheries Technical Paper. 193. 151pp.
- Gregr, E.J. and Trites, A.W. 2001. Predictions of critical habitat for five

- whales species in the waters of coastal British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 58: 1265–1285.
- Hamazaki, T. 2002. Spatiotemporal prediction models of cetacean habitats in the mid-western North Atlantic Ocean (from Cape Hatteras, North Carolina, USA to Nova Scotia, Canada). *Marine Mammal Science* 18:920–939.
- Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M. and Amano, M. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoological Science* 21: 989–999.
- Hedley, S.L. and Buckland, S.T. 2004. Spatial models for line transect sampling. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9: 181–199.
- Hedley, S.L., Buckland, S.T. and Borchers, D L. 1999. Spatial modelling from line transect data. *Journal of Cetacean Research and Management* 1: 255–264.
- Hedley, S.L., Buckland, S.T. and Borchers, D.L. 2004. Spatial distance sampling models. In: Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JK, Borchers DL, Thomas L (eds.) *Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Population*, Oxford University Press, Oxford, 48–70.
- Heyning, J.E. and Perrin, W.F. 1994. Evidence for two species of common dolphins (genus *Delphinus*) from the eastern North Pacific. *National History Museum of Los Angeles, Contributions in Science* 442: 1–35.
- Hidaka, K., Kawaguchi, K., Tanabe, T., Takahashi, M. and Kubodera, T. 2003. Biomass and taxonomic composition of micronekton in the western tropical–subtropical Pacific. *Fisheries Oceanography* 12: 112–125.
- Hirzel, A.H. and Arlettaz, R. 2003. Modelling habitat suitability for complex species distributions by the environmental-distance geometric mean. *Environmental Management* 32: 614–623.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. and Perrin, N. 2002. Ecological-niche

- factor analysis: How to compute habitat- suitability maps without absence data? *Ecology*. 83: 2027–2036.
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C. and Guisan, A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* 199: 142–152.
- International Whaling Commission. 2012. Requirements and guidelines for conducting surveys and analysing data within the revised management scheme. *Journal of Cetacean Research and Management* 13 (Suppl.): 509–517.
- Ishii, M., Kimoto, M., Sakamoto, K. and Iwasaki, S.I. 2006. Steric sea level changes estimated from historical ocean subsurface temperature and salinity analyses. *Journal of Oceanography* 62:155–170.
- Jablonski, D., Roy, K. and Valentine, J.W. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102–106.
- Jefferson, T.A., Webber, M.A. and Pitman, R.L. (eds.) 2008. *Marine mammals of the world*. Elsevier, Amsterdam, 573 pp.
- Johnston I.A. and Dunn J. 1987. Temperature acclimation and metabolism in ectotherms with particular reference to teleost fish. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 41: 67–93.
- Kanaji, Y., Miyashita, T., Yoshida, H., Okazaki, M. and Kishiro, T. 2015a. Abundance estimates of *dalli*-type and *truei*-type of Dall’s porpoise *Phocoenoides dalli* in the western central part of the Sea of Okhotsk, July–September between 1990 and 2010. *Fisheries Science* 81:611–619. The final publication is available at Springer via <http://dx.doi.org/10.1007/s12562-015-0887-2>
- Kanaji, Y., Okamura, H. and Miyashita, T. 2011. Long-term abundance trends of the northern form of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) along the pacific coast of Japan. *Marine Mammal Science* 27: 477–492. The final publication is available at Wiley via

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00410.x>

- Kanaji, Y., Okazaki, M., Kishiro, T. and Miyashita, T. 2015b. Estimation of habitat suitability for the southern form of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) in the North Pacific. Fisheries Oceanography 24: 14–25. The final publication is available at Wiley via <http://dx.doi.org/10.1111/fog.12074>
- Kaschner, K., Quick, N.J., Jewell, R., Williams, R. and Harris, C.M. 2012. Global coverage of cetacean line-transect surveys: status quo, data gaps and future challenges. PloS One 7: e44075.
- Kaschner, K., Watson, R., Trites, A.W. and Pauly, D. 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (RES) model. Marine Ecology Progress Series 316: 285–310.
- Kasuya, T. 1978. The life history of Dall's porpoise with special reference to the stock off the Pacific coast of Japan. Scientific Report of Whales Research Institute 30: 1–63.
- Kasuya, T. 2007. Japanese whaling and other cetacean fisheries. Environmental Science and Pollution Research 14: 39–48.
- Kasuya, T. and Jones, L.L. 1984. Behavior and segregation of the Dall's porpoise in the northwestern North Pacific Ocean. Scientific Report of Whales Research Institute 35: 107–128.
- Kasuya, T. and Tai, S. 1993. Life history of short-finned pilot whale stock off Japan and a description of the fishery. Report of International Whaling Commission. (Special Issue 14): 439–473.
- Kasuya, T., Miyashita, T. and Kasamatsu, F. 1988. Segregation of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. Scientific Report of Whales Research Institute 39: 77–90.
- 粕谷 俊雄. 2011. イルカ—小型鯨類の保全生物学. 東海大学出版会, 秦野. 640pp.
- Kawaguchi, K., Ikeda, H., Tamura, M. and Ueyanagi, S. 1972. Geographical

- distribution of surface-migrating myctophid fishes (Genus *Myctophum*) in the tropical and subtropical Pacific and Indian Oceans. *Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory* 6: 23–37.
- Kawai, H. 1969. Statistical estimation of isotherms indicative of the Kuroshio axis, *Deep-Sea Research* 16 (Suppl.): 109–115.
- 川合 英夫. 1972. 黒潮と親潮の海況学. 海洋科学基礎講座 (海洋物理 II). 東海大学出版会, 秦野. 129–320.
- Kim, S.T. 2012. A review of the Sea of Okhotsk ecosystem response to the climate with special emphasis on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 69: 1123–1133.
- Kogi, K., Hishii, T., Imamura, A., Iwatani, T. and Dudzinski, K.M. 2004. Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) around Mikura island, Japan. *Marine Mammal Science* 30: 510–526.
- Konarzewski, M. and Diamond, J. 1995. Evolution of basal metabolic rate and organ masses in laboratory mice. *Evolution* 49: 1239–1248.
- 公海のガバナンス研究会. 2014. 公海から世界を豊かに～保全と利用のガバナンス～. 80pp.
- Kubodera, T. and Miyazaki, N. 1993. Cephalopods eaten by short-finned pilot whales, *Globicephala macrorhynchus*, caught off Ayukawa, Ojika Peninsula, in Japan, in 1982 and 1983. In: Okutani T, O’Dor RK, Kubodera T (eds.) *Recent Advances in Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 215–227.
- 久保 拓弥. 2012. データ解析のための統計モデリング入門. 岩波書店, 東京. 267pp.
- Lalli, G.M. and Parsons, T.M. 1997. *Biological Oceanography: An Introduction*, 2nd eds. Butterworth-Heinemann. Oxford. 314pp.
- Laran, S. and Gannier, A. 2008. Spatial and temporal prediction of fin whale distribution in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* 65: 1260–1269.

- Leatherwood, S., Reeves, R.R., Bowles, A.E., Stewart, B.S. and Goodrich, K.R. 1984. Distribution, seasonal movements, and abundance of Pacific white-sided dolphins in the eastern North Pacific. *Scientific Report of Whales Research Institute* 35: 129–157.
- Legendre, P. and Legendre, L. 2003. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam. 853pp.
- Lipps, J.H. and Mitchell, E. 1976. Trophic model for the adaptive radiations and extinctions of pelagic marine mammals. *Paleobiology* 2: 147–155.
- Lux, C.A., Costa, A.S. and Dizon, A.E. 1997. Mitochondrial DNA population structure of the Pacific white-sided dolphin. *Report of International Whaling Commission* 47: 645–437.
- MacLeod, C.D. 2009. Global climate change, range changes and potential implications for the conservation of marine cetaceans: a review and synthesis. *Endangered Species Research* 7: 125–136.
- Mannocci, L., Laran, S., Monestiez, P., Dorémus, G., Van Canneyt, O., Watremez, P. and Ridoux, V. 2014. Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography* 37: 1–18.
- Marques, F.F.C. and Buckland, S.T. 2003. Incorporating covariates into standard line transect analyses. *Biometrics* 59: 924–935.
- Miyashita, T. 1986. Abundance of some globicephalid cetaceans in the adjacent waters of Japan. Paper SC/38/SM/17 presented to the IWC Scientific Committee. 18pp.
- Miyashita, T. 1991. Stocks and abundance of Dall's porpoises in the Okhotsk Sea and adjacent waters. Paper SC/43/SM7 presented to the IWC Scientific Committee. 24pp.
- Miyashita, T. 1993a. Abundance of dolphin stocks in the western North Pacific taken by the Japanese drive fishery. *Report of International Whaling Commission* 43: 417–437.
- Miyashita, T. 1993b. Distribution and abundance of some dolphins taken in the North Pacific driftnet fisheries. *Bulletin of North Pacific Commission*

53: 435–449.

- 宮下 富夫. 2006. 日本の鯨類目視調査の現状と将来. In: 加藤 秀弘, 大隅 清治 (編) 鯨類生態学読本. 生物研究社, 東京. 60–64.
- Miyashita, T. and Kasuya, T. 1988. Distribution and abundance of Dall's porpoises off Japan. Scientific Report of Whales Research Institute 39: 121–150.
- Miyashita, T., Kasuya, T. and Mori, L. 1990. An examination of the feasibility of using photo-identification techniques for a short-finned pilot whale stock off Japan. Report of International Whaling Commission. (Special Issue 12): 425–428.
- Miyashita, T., Kato, H. and Kasuya, T. 1995. World map of cetacean distribution based on Japanese sighting data (Volume 1). National Research Institute of Far Seas Fisheries. 140pp.
- Miyazaki, N. Kasuya, T. and Nishiwaki, M. 1973. Food of *Stenella coeruleoalba*. Scientific Report of Whales Research Institute 25: 265–275.
- Miyazaki, N. and Amano, M. 1994. Skull morphology of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. Report of International Whaling Commission 44: 499–508.
- Miyazaki, N. and Nakayama, K. 1989. Records of cetaceans in the waters of the Amami islands. Memories of the National Science Museum 22: 235–249.
- Miyazaki, N. and Shikano, C. 1997a. Comparison of growth and skull morphology of Pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*, between the coastal waters of Iki Island and the oceanic waters of the western North Pacific. Mammalia 61: 561–572.
- Miyazaki, N. and Shikano, C. 1997b. Preliminary study on comparative skull morphology and vertebral formula among the six species of the genus *Lagenorhynchus* (Cetacea: Delphinidae). Mammalia 61: 573–587.
- Mori, M., Butterworth, D.S., Brandão, A., Rademeyer, R.A., Okamura, H. and Matsuda, H. 2003. Observer experience and Antarctic minke whale sighting

- ability in IWC/IDCR-SOWER surveys. *Journal of Cetacean Research and Management* 5: 1–11.
- 村上 眞裕美. 1993. 東北海区近海における黒潮続流流軸を指標する 100m 深水温について. *海の研究*: 343–349.
- 村瀬 弘人. 2014. 海洋生物へ適用する生息地モデルの概要. *海洋と生物* 214: 445–452.
- Nakata, H, Funakoshi, S. and Nakamura, M. 2000. Alternating dominance of postlarval sardine and anchovy caught by coastal fishery in relation to the Kuroshio meander in the Enshu-nada Sea. *Fisheries Oceanography* 9: 248–258.
- Nakata, K. and Hidaka, K. 2003. Decadal-scale variability in the Kuroshio marine ecosystem in winter. *Fisheries Oceanography* 12: 234–244.
- Nakata, K., Koyama, S. and Matsukawa, Y. 2001. Interannual variation in spring biomass and gut content composition of copepods in the Kuroshio current, 1971–89. *Fisheries Oceanography* 10: 329–341.
- 日本哺乳類学会. 1997. レッドデータ 日本の哺乳類. 文一総合出版, 東京. 279 pp.
- Nishiwaki, M. and Handa, C. 1958. Killer whales caught in the coastal waters off Japan for recent 10 years. *Scientific Report of Whales Research Institute* 13: 85–96.
- Norris, K.S. and Prescott, J.H. 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. *University of California Publications in Zoology* 63: 291–401.
- Nybakken, J.W. 1996. *Marine Biology: An Ecological Approach* (4th Edition). Addison Wesley Longman, Reading. 481pp.
- 小川 嘉彦・若林 清. 1992. 黒潮の蛇行に伴う海況変化と水産生物への影響. *中央水産研究所研究報告* 4: 69: 71–89.
- Ohizumi, H., Kuramochi, T., Amano, M. and Miyazaki, N. 2000. Prey switching of Dall's porpoise *Phocoenoides dalli* with population decline of Japanese pilchard *Sardinops melanostictus* around Hokkaido, Japan.

Marine Ecology Progress Series 200: 265–275.

- Ohizumi, H., Kuramochi, T., Kubodera, T., Yoshioka, M. and Miyazaki, M. 2003. Feeding habits of Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*) in the subarctic North Pacific and the Bering Sea basin and the impact of predation on mesopelagic micronekton. Deep-Sea Research Part I. 50: 593–610.
- Ohizumi, H., Yoshioka, M., Mori, K. and Miyazaki, N. 1998. Stomach contents of common dolphins (*Delphinus delphis*) in the pelagic western North Pacific. Marine Mammal Science 14: 835–844.
- Okamura, H., Iwasaki, T. and Miyashita, T. 2008. Toward sustainable management of small cetacean fisheries around Japan. Fisheries Science 74: 718–729.
- Okamura, H., Kitakado, T. and Mori, M. 2005. An improved method for line transect sampling in Antarctic minke whale surveys. Journal of Cetacean Research and Management 7: 97–106.
- Okamura, H., Matsuoka, K., Hakamada, H., Okazaki, M. and Miyashita, T. 2001. Spatial and temporal structure of the western North Pacific minke whale distribution inferred from JARPN sightings data. Journal of Cetacean Research and Management 3: 193–200.
- Okamura, H., Minamikawa, S., Skaug, H.J. and Kishiro, T. 2012. Abundance estimation of long-diving animals using line transect methods. Biometrics 68: 504–513.
- Pearcy, W.G. 1991. Biology of the transition region. In: Wetherall JA (ed.) Biology, oceanography, and fisheries of the North Pacific Transition Zone and Subarctic Frontal Zone. NOAA Tech Rep NMFS 105, 39–55.
- Pearcy, W.G., Fisher, J.P., Anma, G. and Meguro, T. 1996. Species associations of epipelagic nekton of the North Pacific Ocean, 1978–1993. Fisheries Oceanography 5: 1–20.
- Perrin, W.F. and Roberts, E.L. 1972. Organ weights of non-captive porpoise (*Stenella* spp.). Bulletin of the Southern California Academy of Science 71:

19–32.

- Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M. (eds.) 2009. *Encyclopedia of Marine Mammals* (second edition). Academic Press, Amsterdam, 1316pp.
- Praca, E., Gannier, A., Das, K. and Laran, S. 2009. Modelling the habitat suitability of cetaceans: Example of the sperm whale in the northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I* 56: 648–657.
- Radchenko, V.I., Dulepova, E.P., Figurkin, A.L., Katugin, O.N., Ohshima, K., Nishioka, J., McKinnell, S.M. and Tsoy, A.T. 2010. Status and trends of the Sea of Okhotsk region, 2003–2008. In: McKinnell SM, Daggy MJ (eds.) *Marine ecosystems of the North Pacific Ocean 2003–2008*. PICES Special Publication 4, 268–299.
- Redfern, J.V., Ferguson, M.C., Becker, E.A., Hyrenbach, K.D., Good, C., Barlow, J., Kaschner, K., Baumgartner, M.F., Forney, K.A., Ballance, L.T., Fauchald, P., Halpin, P., Hamazaki, T., Pershing, A.J., Qian, S.S., Read, A., Reilly, S.B., Torres, L. and Werner, F. 2006. Techniques for cetacean–habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series* 310: 271–295.
- Reilly, S.B. and Fiedler P.C. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. I: Research vessel surveys, 1986–1990. *Fishery Bulletin* 92: 434–450.
- Reynolds, J.E. and Rommel, S.A. (eds.) 1999. *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 578pp.
- Ridgway, S.H. and Kohin, S. 1995. The relationship between heart mass and body mass for three cetacean genera: narrow allometry demonstrates interspecific differences. *Marine Mammal Science* 11: 72–80.
- Robertson, M.P., Caithness, N. and Villet, M.H. 2001. A PCA-based modelling technique for predicting environmental suitability for organisms from presence records. *Diversity and Distributions* 7: 15–27.
- Roden, G.I. 1991. Subarctic-subtropical transition zone of the North Pacific: large-scale aspects and mesoscale structure. In: Wetherall JA (ed.) *Biology, oceanography, and fisheries of the North Pacific Transition Zone and*

- Subarctic Frontal Zone, NOAA Tech. Rep NMFS 105, 1–38.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514–527.
- 阪本 俊雄. 1991. 和歌山県沿岸域の漁海況. *海と空* 66: 75–94.
- 桜井 泰憲・大島 慶一郎・大泰司 紀之 (編). 2013. オホーツク海の生態系とその保全. 北海道大学出版会, 札幌. 484pp.
- Sasaki, H., Murase, H., Kiwada, H., Matsuoka, K., Mitani, Y. and Saitoh, S. 2013. Habitat differentiation between sei (*Balaenoptera borealis*) and Bryde's whales (*B. brydei*) in the western North Pacific. *Fisheries Oceanography* 22: 469–508.
- Sassa, C., Kawaguchi, K., Kinoshita, T. and Watanabe, C. 2002. Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western North Pacific. *Fisheries Oceanography* 11: 193–204.
- Scheffe, H. 1999. *The Analysis of Variance*. Wiley, New York, 479pp.
- Shirakihara, M. and Shirakihara, K. 2002. A resident population of Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) in Amakusa, western Kyushu, Japan. *Marine Mammal Science* 18: 30–41.
- Simmonds, M.P. and Elliott, W. 2009. Climate change and cetaceans: concerns and recent developments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 203–210.
- Steeman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho, S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sørensen M.V. and Willerslev, E. 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology* 58: 573–585.
- Thorne, L.H., Johnston, D.W., Urban, D.L., Tyne, J., Bejder, L., Baird, R.W., Yin, S., Rickards, S.H., Deakos, M.H., Mobley Jr, J.R., Pack, A.A. and Hill, M.C. 2012. Predictive Modeling of Spinner Dolphin (*Stenella longirostris*) Resting Habitat in the Main Hawaiian Islands. *PLOS One*. e43167.
- Tittensor, D.P., More, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E.V. and Worm, B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity

- across taxa. *Nature* 466: 1098–1101.
- 鳥羽山 照夫. 1974. 小型齒鯨類の採餌生態に関する研究. 東京大学博士学位論文. 231pp.
- Tomczak, M. and Godfrey, J.S. 2003. *Regional Oceanography: an Introduction*. 2nd improved edition. Daya Publishing House, Delhi. 390pp.
- 内田 清一郎・菅原 浩. 1977. 適応の生物学. 講談社サイエンティフィック, 東京. 186pp.
- Wada, S. 1988. Genetic differentiation between two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. *Scientific Report of Whales Research Institute* 39: 91–101.
- 和達 清夫. 1987. 海洋大辞典. 東京堂出版, 東京. 589pp.
- Wade, P.R. 1998. Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. *Marine Mammal Science* 14: 1–37.
- Walker, W.A. and Jones, L.L. 1994. Food habits of northern right whale dolphin, Pacific white-sided dolphin, and northern fur seal caught in the high seas driftnet fisheries of the North Pacific Ocean, 1990. *International North Pacific Fisheries Commission Bulletin* 53: 285–295.
- Wang, M.-C., Walker, W.A., Shao, K.-T. and Chou, L.-S. 2003. Feeding habits of the pantropical spotted dolphin, *Stenella attenuata*, off the eastern coast of Taiwan. *Zoological Studies* 42: 368–378.
- Watanabe, H., Kubodera, T. and Yokawa, K. 2009. Feeding ecology of the swordfish *Xiphias gladius* in the subtropical region and transition zone of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 396: 111–122.
- Watanabe, H., Kubodera, T., Moku, M. and Kawaguchi, K. 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 315: 187–197.
- Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K. and Ohno, A. 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fisheries Oceanography* 8:

115–127.

- Wessel, P. and Smith, W.H.F. 1996. A global self-consistent, hierarchical, high-resolution shoreline database. *Journal of Geophysical Research* 101: 8741–8743.
- Whitehead, H., McGill, B. and Worm, B. 2008. Diversity of deep-water cetaceans in relation to temperature: implication for ocean warming. *Ecology Letters* 11: 1198–1207.
- Whitehead, H., Reeves, R.R. and Tyack, P.L. 1999. Science and the conservation, protection, and management of wild cetaceans, In: Mann JM, Connor RC, Tyack PL, Whitehead H (eds.) *Cetacean Societies, Field Studies of Dolphins and Whales. Marine Communities*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 308–332.
- Willis J.M., Pearcy W.G. and Parin N.V. 1988. Zoogeography of midwater fishes of Subarctic Pacific. *Bulletin of Ocean Research Institute of University of Tokyo* 26: 79–142.
- Yoshida H, Kanaji Y, Miyashita T, Uoya T and Furukawa H. 2009. Cruise report of the common minke whale biopsy sampling survey in the Okhotsk Sea, summer 2009. Paper SC/62/NPM22 presented to the IWC Scientific Committee. 2010, pp. 10. Available at <http://iwc.int/sc62docs>.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A. and Overton, J.M. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling* 157: 261–280.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. and Smith, G.M. 2009. *Mixed Effect Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, 574 pp.