

九州産食虫性コウモリ類の超音波音声による種判別の試み

船越 公威

鹿児島国際大学国際文化学部生物学研究室

摘 要

九州産食虫性コウモリ類 13 種 (キクガシラコウモリ *Rhinolophus ferrumequinum*, コキクガシラコウモリ *Rhinolophus cornutus*, モモジロコウモリ *Myotis macrodactylus*, ノレンコウモリ *Myotis nattereri*, クロホオヒゲコウモリ *Myotis pruinus*, アブラコウモリ *Pipistrellus abramus*, ヒナコウモリ *Vespertilio sinensis*, ヤマコウモリ *Nyctalus aviator*, テングコウモリ *Murina leucogaster*, コテングコウモリ *Murina ussuriensis*, リュウキュウテングコウモリ *Murina ryukyuana*, ユビナガコウモリ *Miniopterus fuliginosus*, オヒキコウモリ *Tadarida insignis*) について, 精査音と探索音を録音し, パルスの形状と計測項目: 終部周波数 (EF), ピーク周波数 (PF), 持続時間 (D) を採用して, 種の判別を試みた. その結果, 主成分分析での比較的高い分離と判別分析での好成績を示すとともに, パルスの形状や測定項目の最大・最小値の組み合わせによって, 音声による種の判別が可能であった. 今回の方法の有用性について展望するとともに, 九州産食虫性コウモリの音声未記録種を含めて音声同定のための検索表の確立を図りたい.

はじめに

音声に基づく食虫性コウモリ類の種判別が可能になれば, ある地域のコウモリ相の把握や各種の生息域, 採餌空間, 採餌行動などを知る手がかりとなり, さらにコウモリ類のモニタリングや保全のためにも有効な手段の一つとなりうる (Fenton 1997; Russ 1999; Parsons and Jones 2000; Hayes et al. 2009).

しかし, 近縁種が多い地域では音声の違いによって科レベルで可能でも, 種まで確定することは難しい (Vaughan et al. 1997; Kingston et al. 1999; Russo and Jones 2002; Fukui et al. 2004). 幸いにも九州では, 比較的

縁種が少なく, 音声による種の判別は可能と考えられる. そこで, これまでに録音することができた九州産 13 種について, それらのソナグラムから, パルス (精査音と探索音) の形状とパルスの周波数や持続時間を測定し, 統計的解析から種の判別とその有効性を検証した. また, 音声同定確立のための今後の課題と展望を検討した.

調査地と方法

九州産コウモリ類 13 種の音声録音の調査は 2004 ~ 2009 年に行った. それらの内, 本論文で採用した各種音声の記録地域は以下の通りである. キクガシラコウモリ科のキクガシラコウモリ *Rhinolophus ferrumequinum* は鹿児島県志布志市 (31°32'N, 131°08' ~ 11'E) と大分県野津原町 (33°05'N, 131°30'E) の洞窟, コキクガシラコウモリ *Rhinolophus cornutus* は志布志市, 熊本県球磨郡球磨村 (32°17'N, 130°37'E), 大分県野津原町および福岡県京都郡犀川町 (33°34'N, 130°57'E) の洞窟または廃坑, ヒナコウモリ科のアブラコウモリ *Pipistrellus abramus* は鹿児島県鹿児島市 (31°37'N, 130°31'E) と加治木町 (31°44'N, 130°40'E) の高校構内, モモジロコウモリ *Myotis macrodactylus*, ノレンコウモリ *Myotis nattereri* およびユビナガコウモリ *Miniopterus fuliginosus* は鹿児島県志布志町と熊本県球磨村の洞窟, クロホオヒゲコウモリ *Myotis pruinus* は宮崎県東諸郡綾町 (32°02'N, 131°10'E) と熊本県山都町 (32°38'N, 130°58'E) の照葉樹林, テングコウモリ *Murina leucogaster* とコテングコウモリ *Murina ussuriensis* は宮崎県綾町と同県高原町御池周辺地域 (31°53'N, 130°58'E) の照葉樹林, リュウキュウテングコウモリ *Murina ryukyuana* は奄美大島大島郡大和村 (28°18'N, 129°20'E) と徳之島天城町 (27°46'N, 128°58'E) の常緑広葉樹林, ヒナコウモリ *Vespertilio sinensis* は福岡県福岡市西区大机島の海食洞 (33°40'N, 130°14'E), ヤマコウモリ *Nyctalus aviator* は鹿児島県曾於市の照葉樹林

(31°38'N, 131°06'E), オヒキコウモリ *Tadarida insignis* は宮崎県東臼杵郡門川町沖合いの枇榔島 (32°28'N, 131°44'E) で音声を記録した。また、奄美大島山和村の海岸 (28°20'N, 129°19'E) と同島瀬戸内町の海岸 (28°15'N, 129°08'E) ではオヒキコウモリ科またはヒナコウモリ科コウモリの飛翔中の音声を録音した。なお、捕獲はカスミ網、捕虫網またはアカメガシワトラップ法 (船越ほか 2009) で行った。

音声の録音に際して、ねぐら場所から 10 m 以上離れた場所から飛翔時 (出洞時) に発する音声、林道における移動通過中の音声、放獣後の飛翔時に発する音声、枝や洞内 (洞口) で待機中の音声および蚊帳内で巡回飛翔中の音声を、精査音 (scanning echolocation calls) として記録した。採餌場所では、餌を捕らえる際にパルス間隔やパルスの形状が変化する。その変化に対応して探索期、接近期、終期と分けられ、終期にはパルス間隔が短いバズ音となっている (松村 1988)。その中でパルス間隔の長い探索期の音声を探索音 (search phase echolocation calls) として記録した。捕獲した個体については、性・年齢を調べ、電子体重計 (TANITA, ハンディミニ 1476, 最小目盛 0.1 g) で体重を測定し、ノギス (中村製作所, KSM-15, 最小目盛 0.05 mm) で前腕長などの外部形態を測定した後、前腕部に標識用リングを着けた。その後、個体別にネット (直径 40 cm, 長さ 80 cm) に移してぶら下がった状態で発する精査音を録音するか、蚊帳 (幅 3 m, 奥行 2.5 m, 高さ 2 m) 内で飛翔中の精査音を録音した。また、放獣後の飛翔時の精査音も録音した。録音方法別に、録音した個体数とその中で比較的明瞭に記録

された個体数 (音声解析に供した個体数) を Table 1 にまとめた。以下に各種の録音方法を記しておく。

キクガシラコウモリ科コウモリでは巡回飛翔時や夜間洞内の天井にぶら下がっている個体や枝に止まっている個体 (キクガシラコウモリ) の音声、および各地で捕獲した個体についてはネット内の精査音を録音した。ただし、熊本県産のコキクガシラコウモリにおいては洞内天井で休息中かまたは洞外飛翔中の個体の音声を採用した。

洞内の既知種であるノレンコウモリ、モモジロコウモリ、ユビナガコウモリおよび家屋内のアブラコウモリでは、出洞・出巢時の精査音を録音した。クロホオヒゲコウモリ、コテングコウモリ、テングコウモリおよびリュウキュウテングコウモリでは、林道通過中 (移動中の飛行ルート) におけるパルス間隔の短い精査音を録音するとともに、その直後にカスミ網で捕獲することによって、録音した個体の種を確認した。捕獲個体については蚊帳内巡回飛翔時と放獣飛翔時の精査音を録音した。ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリでは、出巢時の精査音を録音した。

探索音については、ユビナガコウモリ、アブラコウモリ、ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリのねぐら付近で精査音を録音するとともに、上空の採餌場所における探索音を録音した。

音声の録音にはバットディテクター (超音波検知器: Pettersson D980 bat detector, Pettersson Electronic AB, Uppsala, Sweden), デジタルオーディオテープレコーダー (DAT Walkman TCD-D100, Sony Corporation, Tokyo,

Table 1. Number of bats recorded at each situation whose scanning echolocation calls (a) and search phase echolocation calls (b) were analyzed

Species	Situations				
	Hanging freely in a mesh bag (a)	Leaving roost (a)	Hand-released (a)	Flight in mosquito net (a)	Flight at feeding areas (b)
<i>Rhinolophus ferumequinum</i>	20 (36)				
<i>Rhinolophus cornutus</i>	37 (84)				
<i>Myotis nattereri</i>		7 (15)	3 (7)		
<i>Myotis macrodactylus</i>		8 (13)	2 (6)		
<i>Myotis pruinosus</i>			8 (12)	2 (4)	
<i>Pipistrellus abramus</i>		10 (20)			10 (23)
<i>Miniopterus fuliginosus</i>		10 (28)			10 (15)
<i>Murina ussuriensis</i>		2 (5)	3 (12)	5 (9)	
<i>Murina ryukyuana</i>			4 (6)	2 (4)	
<i>Murina leucogaster</i>			6 (10)	4 (6)	
<i>Vespertilio sinensis</i>		10 (22)			10 (18)
<i>Nyctalus aviator</i>		10 (15)			10 (12)
<i>Tadarida insignis</i>		10 (25)			10 (21)
<i>Tadarida</i> sp. (Amami)					7 (7)

The total numbers of bats for which we only recorded the calls are shown in parenthesis.

Japan) を利用した. タイムエキスパンジョン式 (time-expansion mode: オリジナルの 1/10 の速度) にセットし, デジタルメモリーに記録した. 記録した音声の解析は, Bat Sound 3.1 software (Petrsson Electronic AB, Uppsala, Sweden) を使用した. ソナグラム (sonograms) の作成にあたって, サンプリング周波数 (sampling rate) は 44.1 kHz で, FFT (Fast Fourier Transform) サイズはソナグラムで 512 とした. また, Y 軸のスケール範囲を 150 kHz, ソナグラムの閾値 (threshold) を 20 に設定して解析した.

記録した音声は, 各種 10 個体前後の音声について, 比較的良好に記録された各個体のパルス 10 個前後の周波数 (kHz) と長さ (ms) を測定し, それらの平均値を個体の代表値とした. 測定項目のパラメータは, パルス始まりの周波数 (始部周波数: SF, start frequency), パルス終わりの周波数 (終部周波数: EF, end frequency), 最大振幅時の周波数 (ピーク周波数: PF, peak frequency or frequency of maximum energy of the pulse) およびパルスの長さ (持続時間: D, call duration) である. しかし, SF 値はばらつきが大きく種判別には有効でなかったため, 今回は音声の比較分析で採用しなかった (船越 2004, 2005, 2008). 一方, EF 値は種の検索の上で重要なため今回も採用した (Kingston et al. 1999; 船越 2004, 2005, 2008). 各パラメータにおける種間の有意差検定ではノンパラメトリック法の一つである Mann-Whitney の U 検定を採用した.

キクガシラコウモリ科以外のコウモリ類の精査音パルスと特性の違いを知るため, データの単位に影響されない相関行列による主成分分析を行った. また, 線形判別関数による判別分析によって正解率を算出した.

なお, 本研究は環境省九州地方環境事務所から鳥獣捕獲許可証 (平成 16 年度第 10-0761 号, 平成 17 年度第 10-0001 号, 平成 18 年度第 10-0001 号, 平成 19 年度第 10-0001 号, 平成 20 年度第 10-0232 号, 平成 21 年度第 10-0001 号) と宮崎森林管理署都城支署から国有林野林の入

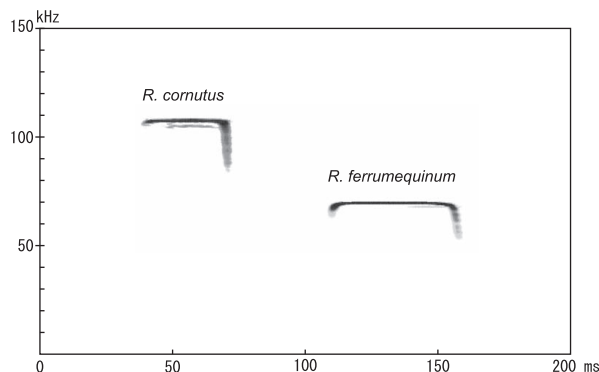


Fig. 1. Sonograms of scanning echolocation calls emitted by *Rhinolophus ferrumequinum* and *Rhinolophus cornutus*.

林許可証 (18 九計第 8 号, 19 都支第 288 号, 20 都支第 72 号, 21 都支第 110 号) を得て行われた.

結 果

1. 精査音について

キクガシラコウモリ科における精査音のパルスは, 中央が一定周波数 (CF: constant frequency) と後端が周波数変調 (FM: frequency modulated) を持つ CF/FM 型または両端が周波数変調になっている FM/CF/FM 型を示していた (Fig. 1). キクガシラコウモリの夜間に洞内天井に休息中の個体や枝に止まった待機時の音声とそれらの個体を捕獲してネット内で発する音声の PF 値を比較すると同じだったので, 音声の解析にはすべてネット内で発せられた精査音を採用した. キクガシラコウモリ精査音の PF 値について鹿児島産は平均値 69.7 kHz で, 大分産の 68.5 kHz に比べて高く, しかも前者の最小値は後者の最大値に重ならず分離していた (Table 2). 一方, D 値では両者間で有意差がみられなかった.

コキクガシラコウモリの PF 値をみると, 鹿児島産が平

Table 2. Descriptive statistics for peak frequency (PF) and duration (D) in the scanning echolocation calls of *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. cornutus*

Species	Locality	No. bats	PF (kHz)		D (ms)	
			Mean±SD		Mean±SD	
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Kagoshima (Shibushi)	10	69.7±0.33 (69.3–70.3)	a	47.9±8.8 (36.3–65.0)	h
	Ooita (Notsuharu)	10	68.5±0.19 (68.3–68.8)	b	44.8±5.0 (39.5–55.0)	h
<i>Rhinolophus cornutus</i>	Kagoshima (Shibushi)	10	109.6±0.63 (108.7–110.8)	c	45.0±6.0 (34.0–52.3)	i
	Kumamoto (Kumamura)	7	108.2±0.49 (107.1–108.8)	dg	43.7±3.2 (38.3–48.0)	i
	Ooita (Notsuharu)	10	108.3±0.59 (107.3–109.0)	eg	44.8±5.2 (38.5–54.0)	i
	Fukuoka (Saigawa)	10	107.7±0.38 (107.1–108.1)	f	44.9±4.4 (38.4–51.2)	i

Mean value per bat was analysed. Calculated values are given in mean±SD, followed by ranges in parentheses.

For each parameter, species means with the same letter are not significantly different (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

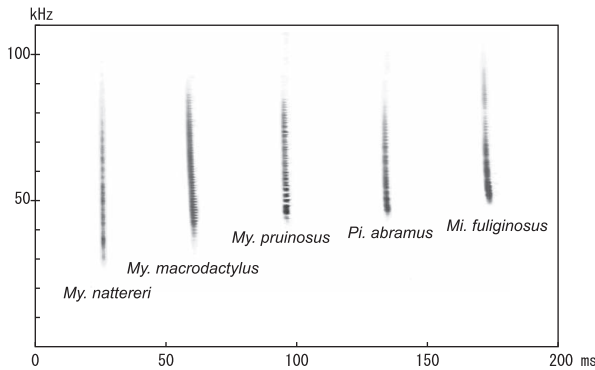


Fig. 2. Sonograms of scanning echolocation calls emitted by *Myotis nattereri*, *Myotis macrodactylus*, *Myotis pruinus*, *Pipistrellus abramus* and *Miniopterus fuliginosus*.

均 109.6 kHz で、他県に比べて有意に高く、逆に福岡産は 107.7 kHz で、他県に比べて有意に低かったが、熊本産の 108.2 kHz は大分産の 108.3 kHz と近似しており有意差はなかった (Table 2)。しかし、D 値は平均 43.7 ~ 45.0 ms で変動幅も広く地域間で有意差はなかった。

ヒナコウモリ科 10 種とオヒキコウモリ科の 1 種における精査音はすべて FM 型であった (Fig. 2)。パルスの特徴をみると、ノレンコウモリではパルス長が短く周波数の落差が大きくて垂直に近い形状を示し、モモジロコウモリ、ユビナガコウモリおよびアブラコウモリではパルス長が少し長く周波数の落差が比較的小さくパルス終部で音圧が強くなる傾向を示していた (Fig. 2)。加えて、ユビナガコウモリやアブラコウモリでは、パルスの終部がわずかながらカーブしていた。こうした形状の違いによって、例えばノレンコウモリ、モモジロコウモリおよびユビナガコウモリの 3 種が息する洞窟では、出洞時 (飛翔時) の精査音を録音することによって、各種のパルスを容易に識別することが可能であった (Fig. 3)。

他方、テングコウモリ属のパルスの形状はノレンコウモリと同様にパルス長が短く直線的な棒状であるが、周波数の落差が比較的小さかった (Fig. 4)。ヒナコウモリではパルス長が比較的小さいが通常 2 倍音を含んでいた。ヤマコウモリとオヒキコウモリではパルス長が長く複数の倍音を含んでいた (Fig. 4)。

EF 値をみるとノレンコウモリ、モモジロコウモリ、クロホオヒゲコウモリ、アブラコウモリ、ユビナガコウモリ、コテングコウモリ、リュウキュウテングコウモリ、テングコウモリ、ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリの平均値は、順に 29.3, 38.4, 38.7, 40.9, 49.9, 47.9, 43.6, 27.4, 21.6, 15.8 および 9.7 kHz で、モモジロコウモリとクロホオヒゲコウモリ、ユビナガコ

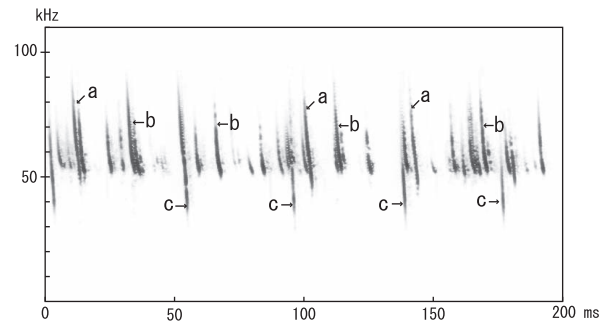


Fig. 3. Sonograms of scanning echolocation calls emitted by *Myotis macrodactylus* (a), *Miniopterus fuliginosus* (b) and *Myotis nattereri* (c) emerging from the entrance of a cave.

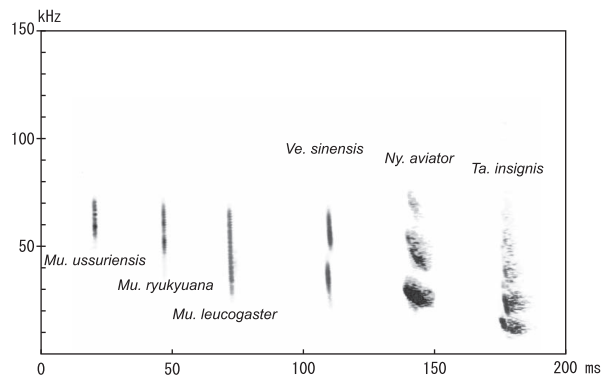


Fig. 4. Sonograms of scanning echolocation calls emitted by *Murina ussuriensis*, *Murina ryukyuana*, *Murina leucogaster*, *Vespertilio sinensis*, *Nyctalus aviator* and *Tadarida insignis*.

ウモリとコテングコウモリの各両者間を除いて、互いに有意差がみられた (Table 3)。他方、PF 値をみるとコテングコウモリ、リュウキュウテングコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリでは他種との間で有意差が認められたが、それら以外の種は一部他種間で有意差が認められなかった (Table 3)。D 値では、ユビナガコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリは他種と有意に区別されたが、それら以外の種は一部他種間で有意な区別がなかった (Table 3)。

2. 探索音について

ヒナコウモリ科やオヒキコウモリ科における探索音のパルスは、その前半が FM、後半が緩やかなカーブを描く周波数 (QCF: quasi constant frequency) になっていて、FM/QCF 型であった。ユビナガコウモリの探索音パルスもその形状が緩やかに下降するカーブを描いているが、パルス長の幅や周波数の落差が比較的小さく QCF 部で音圧が強くなる傾向があった (Fig. 5)。アブラコウモリも類似の形状を示し、ユビナガコウモリよりもさらに緩

Table 3. Descriptive statistics for end frequency (EF), peak frequency (PF) and duration (D) in the scanning echolocation calls of 11 species of bats

Species	Call structure	No. bats	EF (kHz)		PF (kHz)		D (ms)	
			Mean±SD		Mean±SD		Mean±SD	
<i>Myotis nattereri</i>	FM	10	29.3±0.63 (28.2–30.3)	a	36.4±2.34 (32.6–40.1)	a	2.4±0.48 (2.4–2.5)	a
<i>Myotis macrodactylus</i>	FM	10	38.4±2.83 (35.4–45.3)	b	49.5±2.31 (47.4–53.7)	b	3.4±0.38 (3.0–4.1)	b
<i>Myotis pruinosus</i>	FM	10	38.7±2.47 (33.0–41.8)	b	52.4±1.73 (49.7–54.7)	c	2.8±0.16 (2.6–3.0)	c
<i>Pipistrellus abramus</i>	FM	10	40.9±0.34 (40.1–41.3)	c	46.2±2.64 (39.3–48.7)	d	3.2±0.15 (2.9–3.4)	b
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	FM	10	49.9±1.21 (46.6–50.8)	d	51.9±1.40 (48.1–52.8)	bc	4.5±0.16 (4.3–4.7)	d
<i>Murina ussuriensis</i>	FM	10	47.9±5.11 (40.7–59.6)	d	62.2±2.36 (58.4–65.7)	e	1.9±0.16 (1.7–2.2)	e
<i>Murina ryukyuana</i>	FM	6	43.6±1.52 (41.2–45.9)	e	58.3±3.05 (54.4–62.3)	f	1.8±0.10 (1.6–1.9)	e
<i>Murina leucogaster</i>	FM	10	27.4±1.38 (25.3–29.4)	f	49.6±4.13 (44.0–54.7)	bcd	2.5±0.97 (2.3–2.6)	a
<i>Vespertilio sinensis</i>	FM	10	21.6±1.41 (19.5–23.5)	g	33.2±5.41 (24.5–41.0)	a	3.2±1.03 (2.4–5.8)	bc
<i>Nyctalus aviator</i>	FM	10	15.8±1.60 (13.4–17.7)	h	19.7±0.39 (19.0–20.3)	g	8.6±0.57 (7.9–9.5)	f
<i>Tadarida insignis</i>	FM	10	9.7±1.66 (8.2–12.6)	i	15.4±0.73 (14.1–16.5)	i	13.6±1.31 (11.8–15.8)	g

Mean value per bat was analysed. Calculated values are given in mean±SD, followed by ranges in parentheses.

For each parameter, species means with the same letter are not significantly different (Mann-Whitney *U*-test, $P<0.05$).

FM, frequency-modulated calls.

Table 4. Descriptive statistics for end frequency (EF), peak frequency (PF) and duration (D) in search phase echolocation calls emitted by six species of bats

Species	Call structure	No. bats	EF (kHz)		PF (kHz)		D (ms)	
			Mean±SD		Mean±SD		Mean±SD	
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	FM/QCF	10	47.1±0.62 (45.9–48.0)	a	48.3±0.80 (47.2–49.8)	a	8.9±0.85 (7.7–10.4)	a
<i>Pipistrellus abramus</i>	FM/QCF	10	43.8±0.99 (41.9–45.1)	b	45.3±1.23 (43.3–46.9)	b	10.0±0.44 (9.4–10.8)	b
<i>Vespertilio sinensis</i>	FM/QCF	10	21.9±1.82 (18.4–24.8)	c	24.5±1.80 (21.2–26.5)	c	10.4±1.22 (8.5–12.0)	b
<i>Nyctalus aviator</i>	FM/QCF	10	17.7±0.83 (16.1–18.9)	d	19.5±0.40 (18.5–19.9)	d	15.7±1.00 (14.4–17.2)	c
<i>Tadarida insignis</i>	FM/QCF	10	12.6±0.28 (12.2–13.1)	e	14.2±0.67 (13.5–15.3)	e	14.4±0.93 (13.2–15.8)	d
<i>Tadarida sp. (Amami)</i>	FM/QCF	7	13.3±0.46 (12.7–13.9)	f	16.8±0.62 (16.1–17.8)	f	17.1±1.24 (15.4–19.0)	e

Calculated values are given mean±SD, followed by ranges in parentheses.

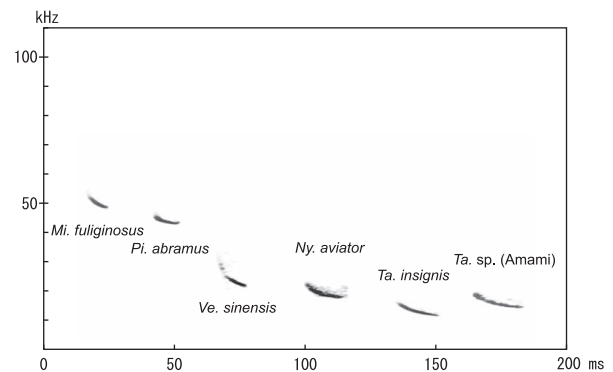
For each parameter, species means with the same letter are not significantly different (Mann-Whitney *U*-test, $P<0.05$).

FM/QCF, frequency-modulated/quasi-constant frequency calls.

やかで周波数の落差が小さいが、パルス長の幅は長かった。ヒナコウモリのパルスは前2者の中間的な形状をなしているがパルス長の幅はアブラコウモリに近かった (Fig. 5)。ヤマコウモリとオヒキコウモリの探索音パルスの形状は似ていて、QCF部がさらに緩やかとなりパルス長が長い傾向がみられた (Fig. 5)。

ユビナガコウモリ、アブラコウモリ、ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリ5種における探索音パルスの測定値を Table 4 に示した。EF 値における各種の平均値は、順に 47.1, 43.8, 22.8, 17.7, 12.6 kHz で、互いに有意差がみられた (Table 4)。PF 値の平均値も各 48.3, 45.3, 25.2, 19.5, 14.2 kHz で、互いに有意差を示していた (Table 4)。パルス長の幅はアブラコウモリとヒナコウモリで有意差がみられなかったものの、それら以外の種間では有意差が認められた (Table 4)。

奄美大島産のオヒキコウモリ科の探索音パルスはオヒキコウモリに酷似するが、EF 値、PF 値および D 値で有意差が認められた (Fig. 5, Table 4)。

**Fig. 5.** Sonograms of search phase echolocation calls emitted by *Miniopterus fuliginosus*, *Pipistrellus abramus*, *Vespertilio sinensis*, *Nyctalus aviator* and *Tadarida insignis* and *Tadarida sp.*

3. 精査音11種における主成分分析と判別分析

精査音について、EF、PF および D のパラメータを用いて主成分分析を行い、各種パルスの特性をグループ化してみた。その結果、第1成分の因子負荷量では EF と

Table 5. Principal component factor scores for the first two principal components based on three parameters (EF, PF and D) in 11 species, as shown in Table 3

Parameters	Factor 1	Factor 2
EF	0.359	0.994
PF	0.374	0.326
D	-0.343	1.401

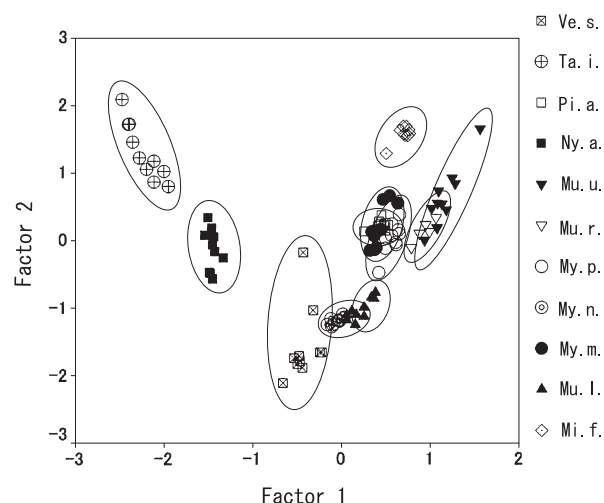


Fig. 6. Scatterplots for the first two factor scores extracted from principal component analysis based on three parameters (EF, PF and D) of the 11 species shown in Table 3. Ve. s., *Vespertilio sinensis*; Ta. i., *Tadarida insignis*; Pi. a., *Pipistrellus abramus*; Ny. a., *Nyctalus aviator*; Mu. u., *Murina ussuriensis*; Mu. r., *Murina ryukyuana*; My. p., *Myotis pruinus*; My. n., *Myotis nattereri*; My. m., *Myotis macrodactylus*; Mu. l., *Murina leucogaster*; Mi. f., *Miniopterus fuliginosus*.

PFが非常に重く(>0.93), 第2成分ではDが比較的重かった(>0.45). 主成分得点は, Table 5 に示した.

第1成分と第2成分の分布図をみると, ユビナガコウモリ, ヤマコウモリおよびオヒキコウモリでは他種と重複がみられなかった (Fig. 6). しかし, ヒナコウモリとノレンコウモリ, ノレンコウモリとテングコウモリ, アブラコウモリとモモジロコウモリおよびクロホオヒゲコウモリ, コテングコウモリとリュウキュウテングコウモリとの間で一部の重複がみられた (Fig. 6).

EF, PF および D のパラメーターを用いて正準判別分析を行った. その結果, モモジロコウモリとアブラコウモリ, テングコウモリとクロホオヒゲコウモリ, コテングコウモリとリュウキュウテングコウモリの間で, ごく一部分離できなかったが, その他ではすべて分離が可能であった (Table 6). すなわち, 元のグループ化されたケースのうち 94.3% が正しく判別された.

4. 探索音6種における主成分分析と判別分析

探索音について, EF, PF および D のパラメーターを用いて主成分分析を行い, 各種パルスの特性をグループ化してみた. その結果, 第1成分の因子負荷量ではEFとPFが非常に重く(>0.98), 第2成分ではDが比較的重かった(>0.39). 主成分得点は, Table 7 に示した.

第1成分と第2成分の分布図をみると, ヒナコウモリ, ヤマコウモリ, オヒキコウモリおよび奄美大島産のオヒキコウモリ科コウモリの間で重複がみられなかった (Fig. 7). しかし, アブラコウモリとユビナガコウモリの間でわずかな重なりがみられた (Fig. 7).

EF, PF および D のパラメーターを用いて正準判別分

Table 6. Summary of classifications of 11 species of bats by discriminant function analysis of scanning call parameters (EF, PF and D)

Classified as:	True species										
	My. n.	My. m.	My. p.	Pi. a.	Mi. f.	Mu. u.	Mu. r.	Mu. l.	Ve. s.	Ny. a.	Ta. i.
<i>Myotis nattereri</i>	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myotis macrodactylus</i>	0	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myotis pruinus</i>	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pipistrellus abramus</i>	0	1	0	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0
<i>Murina ussuriensis</i>	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Murina ryukyuana</i>	0	0	0	0	0	3	6	0	0	0	0
<i>Murina leucogaster</i>	0	0	1	0	0	0	0	10	0	0	0
<i>Vespertilio sinensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
<i>Nyctalus aviator</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Tadarida insignis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>n</i>	10	10	10	10	10	10	6	10	10	10	10
<i>n correct</i>	10	9	8	10	10	7	6	10	10	10	10
<i>% correct</i>	100	90	80	100	100	70	100	100	100	100	100

Overall correct classification rate was 94.3%.

Table 7. Principal component factor scores for the first two principal components based on three parameters (EF, PF and D) in 6 species, as shown in Table 4

Parameters	Factor 1	Factor 2
EF	0.357	0.779
PF	0.357	0.766
D	-0.330	1.669

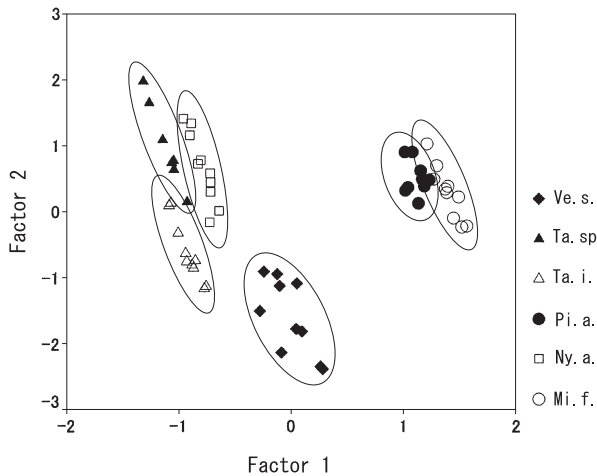


Fig. 7. Scatterplots for the first two factor scores extracted from principal component analysis based on three parameters (EF, PF and D) of the six species shown in Table 4. Ve. s., *Vespertilio sinensis*; Ta. sp., *Tadarida* sp.; Ta. i., *Tadarida insignis*; Pi. a., *Pipistrellus abramus*; Ny. a., *Nyctalus aviator*; Mi. f., *Miniopterus fuliginosus*.

析を行った。その結果、すべて分離が可能であった (Table 8)。すなわち、元のグループ化されたケースにおいて正しく判別 (100%) された。

考 察

1. 音声に基づく検索と活用

キクガシラコウモリ科2種の音声による識別は容易で、得られた各地のPF (CF周波数) の平均値をみると、キクガシラコウモリでは68~70 kHz, コキクガシラコウモリでは107~111 kHzを示し、両種が明瞭に区別された (Fig. 1, Table 2)。一方、各種において音声の地域的変異がみられ、両種における類似の現象が他地域でも認められる (松村 2005; Sano and Armstrong 2009; Funakoshi et al. 2010)。沖縄島に生息するオキナワコキクガシラコウモリ *Rhinolophus pumilus* では、南西地区のPF値が北東地区よりも有意に高くなっている (Yoshino et al. 2006, 2008)。いずれにしても、音声による種の同定に加えて、種内における各地域のPF値における有意差の有無を確

Table 8. Summary of classification of six species of bats by discriminant function analysis of search phase call parameters (EF, PF and D)

Classified as:	True species					
	Mi. f.	Pi. a.	Ve. s.	Ny. a.	Ta. i.	Ta. sp.
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	10	0	0	0	0	0
<i>Pipistrellus abramus</i>	0	10	0	0	0	0
<i>Vespertilio sinensis</i>	0	0	10	0	0	0
<i>Nyctalus aviator</i>	0	0	0	10	0	0
<i>Tadarida insignis</i>	0	0	0	0	10	0
<i>Tadarida</i> sp. (Amami)	0	0	0	0	0	7
<i>n</i>	10	10	10	10	10	7
<i>n</i> correct	10	10	10	10	10	7
% correct	100	100	100	100	100	100

Overall correct classification rate was 100%.

かめることによって、地域個体群の交流や閉鎖性を知る手がかりにもなる。

さらに、地域個体群間における同種内の音声の違いを手がかりに、個体のサイズの差異またはそれとは関係なく音声に関わる形状 (鼻葉など) の差異を知るのにも役立つかもしれない (Armstrong and Coles 2007)。

ヒナコウモリ科とオヒキコウモリ科の11種における精査音の測定値による比較で、EF値の最小値と最大値をみるとモモジロコウモリ、ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリでは他種との重なりがみられず、区別される (Table 3)。PF値の最小値と最大値をみるとヤマコウモリまたはオヒキコウモリにおいて他種との重なりがみられず区別される。しかし、コテングコウモリとリュウキュウコウモリにおけるEF値やPF値の最小・最大値は互いに重なりがみられ、また判別が難しい (Fig. 6, Table 5) が、前者は屋久島以北、後者は徳之島と奄美大島に生息していて分布が重ならないため、各地域における両種の同定は可能である。

ノレンコウモリEF値の最小値とテングコウモリEF値の最大値で重なっているが、PF値のそれらが重ならないことや両種のパルスの形状が異なるため、両種の区別が可能である (Table 3, Figs. 2 and 4)。コテングコウモリのEF値の最小値は、クロホオヒゲコウモリ、アブラコウモリおよびユビナガコウモリの最大値と重なるが、コテングコウモリのPF値は高くその最小値は、これら3種の最大値と重ならないためコテングコウモリの識別が可能である。

クロホオヒゲコウモリのEF値の最大値はアブラコウモリの最小値に重なるが、PF値において前者の最小値は後者の最大値と重ならないため両種の区別が可能である (Table 3)。ユビナガコウモリのEF値やPF値における最

小値はアブラコウモリのそれらの最大値に重なるため、識別できないが、ユビナガコウモリのD値は比較的大きくその最小値がアブラコウモリの最大値と重ならないため、両種を区別することができる (Table 3)。以上の手順でパルス特性をみていけば、11種の精査音は同定されるが、パルスの形状 (Figs. 2, 3 and 4) を併せて比較すればより精度の高い識別が可能であると考えられる。

主成分分析による主成分得点 (Table 5) をみると、第1主成分は周波数の高さを示し、第2主成分はパルスの長さを示していると考えられる。そのため、比較的分離がよく、特に周波数が低くパルス持続時間の長い種間では明瞭に識別されている (Fig. 6)。また、判別分析の結果において、正解率は94.3%を得たが、特にリュウキュウテングコウモリは限られた島嶼に生息し、コテングコウモリと生息域が重なることはないため、これら両種間のパラメータを除けば、さらに高率になる。

ヒナコウモリ科5種における探索音の測定値による比較で、EF値とPF値の最小値と最大値をみると、ユビナガコウモリ、アブラコウモリ、ヒナコウモリ、ヤマコウモリおよびオヒキコウモリの種間で他種との重なりがみられず、区別される (Table 4)。この探索音における明瞭な識別は、Fenton (1982) も指摘している。

主成分分析による主成分得点の結果から (Table 7)、第1主成分は周波数の高さを示し、第2主成分は主にパルスの長さを示していると考えられ、種間で比較的良好に分離しており (Fig. 7)、判別分析による正解率も100%を示していた (Table 6)。奄美大島に生息するオヒキコウモリ科コウモリのEF値やD値の最小値はオヒキコウモリの最大値と重なるが、前者のPF値の最小値が後者の最大値と重ならないため、両種を区別することができる (Table 4)。

奄美大島にはスミイロオヒキコウモリ *Tabarida latouchei* が瀬戸内町で拾得されている (Yoshiyuki et al. 1989)。その地域の海岸断崖の亀裂から飛翔するコウモリを目撃し、今回はその周辺で探索音を記録した。したがって、この音声はスミイロオヒキコウモリの可能性が高い。食虫性のコウモリ類では小型ほど音域が高くなる傾向を示している (Heller and Helversen 1989; Barclay et al. 1999; 松村 2005; Funakoshi et al. 2010; this paper)。スミイロオヒキコウモリはオヒキコウモリよりも小型であり (Funakoshi and Kunisaki 2000)、探索音の音域がオヒキコウモリより高いため、これらの点からも支持される。

ヒナコウモリ科における音声の地理的な変異について、例えばサイズに地理的クラインがみられないコテングコウモリ (Yoshiyuki 1989) のEF値について、北海道産平均50.7 kHz (Fukui et al. 2004)、静岡県産45.4 kHz

(本多 2003)、南九州産47.9 kHz、PF値はそれぞれ86.3 kHz (Fukui et al. 2004)、60.5 kHz (本多 2003)、62.2 kHzで、特に北海道産の精査音の音域は高い。テングコウモリについて、北海道産のEF値は平均43.6 kHz (Fukui et al. 2004)、南九州産は27.4 kHzであり、PF値はそれぞれ51.2 kHz (Fukui et al. 2004)、49.6 kHzで、北海道産の精査音が高域にある。

ヤマコウモリについても同様に北海道産のEF値平均20.2 kHz (Fukui et al. 2004)、東京都産18.5 kHz (本多 2003)、九州産15.8 kHz、他方PF値はそれぞれ21.1 kHz (Fukui et al. 2004)、19.5 kHz (本多 2003)、19.7 kHzで、特に北海道産の精査音が高域にある。以上のように、ヒナコウモリ科においても地域によって音声に変異がみられるので、音声の検索にあたっては各地域で検索表を作成することが望ましい。

2. 今後の課題と検索の有効性

今回は、種の判別を明瞭にするために、典型的な精査音と探索音を選択した。しかし、同種内において地域や飛翔環境 (飛翔空間) によって音声に変化する。また、キクガシラコウモリでは精査音が遠ざかるにつれて、減衰し周波数も低くなる。加えて、精査音から探索音に変える過程でパルスの形状は変化する。例えば、パルス長が次第に長くなり、さらに獲物への接近期に入るとEF値などが少し低下する (Altringham 1996; Schnitzler and Kalko 2001)。したがって、まず録音された音声から獲物を捕獲する時のどのステージにあるのかを読み取ることも必要である。

また、音声の周波数は温度の影響を受け、複数個体が接近して飛翔する場合には個体間で音声を違えること (松村 1988; Bayefsky-Anand et al. 2008)、性や年齢によって変化すること (Jones et al. 1992; Jones and Kokurewicz 1994; Yoshino et al. 2006) もあるので、それらも考慮しなければならない。

九州産のコウモリ類の中で、クロアカコウモリ *Myotis formosus*、ヤンバルホオヒゲコウモリ *Myotis yanbarensis* はまだ音声を記録していない。スミイロオヒキコウモリについては、奄美大島等において捕獲し、種を確認する必要がある。一方、ヒナコウモリ科で探索音については半数しか記録されていない。こうした未記録のものなどを追加して最終的な検索表を完成したい。さらに、コミュニケーションの音声 (Social call; Russ 1999 参照) も記録することによって、各種の音声の特徴をできるだけ多く抽出し、よりよい同定・検索手法を確立することが望まれる。

音声に基づく調査で、ある地域のコウモリ相を把握する上でも、こうした音声の検索は有用である。特に、開けた上空を採餌場所としているオヒキコウモリ、ヒナコウモリおよびヤマコウモリでは、共通して精査音や探索音の周波数が相対的に低く、また、今回の音声解析で3種が明瞭に識別された (Figs. 6–7, Table 6, 8) ことから、捕獲をしなくても音声の種判別によって分布域や採餌空間を予測することも可能になると考えられる。特に、探索音による調査は種の判別が比較的容易でコウモリ相を把握できるばかりでなく、各種の採餌場所利用を知る上でも有効である (Fenton and Bell 1981 ; Fenton 1982 ; Schnitzler and Kalko 2001 ; Schnitzler et al. 2003 ; Fukui et al. 2004)。

一方、音声多型に関連して、同所的に2型がみられる場合には、外部形質で種判別が不可能でも別種判定 (姉妹種) に役立つこともあり (Jones and Paris 1993 ; Barnett et al. 1997 ; 松村 2005), 近縁2種の生態的な研究をする上でも音声検索は有効な手段として活用されることが期待される。

謝 辞

本研究にあたって、宮崎県東諸県郡綾町と宮崎県高原町御池周辺地域の照葉樹林でのコウモリ調査に協力していただいた鹿児島国際大学国際文化学部学生の竹山光平、山下 啓、岩元洋平、永里歩美、玉利高志、井上丈子、新井あいかの諸氏、鹿児島大学理学部学生の犬童まどか氏、鹿児島県大島郡奄美大島での調査に協力していただいた東京大学医科学研究所・奄美病害動物研究施設の服部正策博士、大島高校の金井賢一氏、大島北高校の永田武志氏、鹿児島県大島郡徳之島での調査に協力していただいた亀徳小学校の大坪博文氏、伊仙町役場の岡崎幹人氏、福岡県福岡市西区大机島での調査に協力していただいた船越仁博と山崎貴宣の両氏、観察・調査の便宜を図っていただいた霧島神宮社務所の中別府良啓氏と上妻敏基氏に厚くお礼申し上げます。

なお、本稿における研究の一部は、鹿児島国際大学2005年度、2007年度における情報処理センター研究員の研究助成により行なわれたものである。

引用文献

- Altringham, J. D. 1996. *Bats—Biology and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 262 pp.
- Armstrong, K. N. and Coles, R. B. 2007. Echolocation call frequency differences between geographic isolates of *Rhinonictis aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae): implications of nasal chamber size. *Journal of Mammalogy* 88: 94–104.
- Barclay, R. M. R., Fullard, J. H. and Jacobs, D. S. 1999. Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology* 77: 530–534.
- Barnet, E. M., Deaville, R., Burland, T. M., Bruford, M. W., Jones, G., Racey, P. A. and Wayne, R. K. 1997. DNA answers the call of pipistrelle bat species. *Nature* 387: 138–139.
- Bayefsky-Anand, S., Skowronski, M. D., Fenton, M. B., Korine, C. and Holderied, M. W. 2008. Variations in the echolocation calls of the European free-tailed bat. *Journal of Zoology (London)* 275: 115–123.
- Fenton, M. B. 1982. Echolocation calls and patterns of hunting and habitat use of bats (Microchiroptera) from Chillagoe, North Queensland. *Australian Journal of Zoology* 30: 417–425.
- Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy* 78: 1–14.
- Fenton, M. B. and Bell, G. P. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 62: 233–243.
- Fukui, D., Agetsuma, N. and Hill, D. A. 2004. Acoustic identification of eight species of bats (Mammalia: Chiroptera) inhabiting forests of southern Hokkaido, Japan: Potential for conservation monitoring. *Zoological Science* 21: 947–955.
- 船越公威. 2004. 九州産食虫性コウモリ類における超音波音声の解析と検索方法. 鹿児島国際大学情報処理センター研究年報 (10): 1–14.
- 船越公威. 2005. 九州産食虫性コウモリ類における超音波音声の追加と同定の再検討. 鹿児島国際大学情報処理センター研究年報 (11): 1–16.
- 船越公威. 2008. 九州産食虫性コウモリ類における超音波音声の追加と同定の確立. 鹿児島国際大学情報処理センター研究年報 (13): 1–11.
- Funakoshi, K. and Kunisaki, T. 2000. On the validity of *Tadarida latouchei*, with reference to morphological divergence among *T. latouchei*, *T. insignis* and *T. teniotis* (Chiroptera, Molossidae). *Mammal Study* 25: 115–123.
- 船越公威・長岡研太・竹山光平・犬童まどか. 2009. コテングコウモリ *Murina ussuriensis* におけるアカメガシワトラップのねぐら利用と繁殖生態. 哺乳類科学 49: 245–256.
- Funakoshi, K., Nomura, E., Matsukubo, M. and Wakita, Y. 2010. Postnatal growth and vocalization development of the lesser horseshoe bat, *Rinolophus cornutus*, in the Kyushu District, Japan. *Mammal Study* 35: 65–78.
- Hayes, J. P., Ober, H. K. and Sherwin, R. E. 2009. Survey and Monitoring of bats. In (T. H. Kunz and S. Parsons, eds.) *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, pp. 112–129. The Jones Hopkins University Press, Baltimore.
- Heller, K. G. and Helversen, O. von. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia* 80: 178–186.
- 本多宣仁. 2003. コウモリの声のソナグラム. コウモリ通信 11:

- 5-7.
- Jones, G., Gordon, T. and Nightingale, J. 1992. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia* 56: 189-193.
- Jones, G. and Kokurewicz, T. 1994. Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's bats *Myotis daubentonii*. *Mammalia* 58: 41-50.
- Jones, G. and van Parijs, S. M. 1993. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? *Proceeding of the Royal Society of London, Series B* 251: 119-125.
- Kingston, T., Jones, G., Zubaid, A. and Kunz, T. H. 1999. Echolocation signal design in Keriboulineae and Murininae (Chiroptera: Vespertilionidae) from Malaysia. *Journal of Zoology (London)* 249: 359-374.
- 松村澄子. 1988. コウモリの生活戦略序論. 動物—その適応戦略と社会15巻. 東海大学出版会, 東京, 192 pp.
- 松村澄子. 2005. 小コウモリ類超音波音声の地理的変異. 動物地理の自然史. (増田隆一・阿部 永, 編著), pp. 225-241. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Parsons, S. and Jones, G. 2000. Acoustic identification of 12 species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *Journal of Experimental Biology* 203: 2641-2656.
- Russ, J. 1999. *The Bats of Britain & Ireland: Echolocation Calls, Sound Analysis, and Species Identification*. Alana Ecology Ltd., London, 103 pp.
- Russo, D. and Jones, G. 2002. Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology (London)* 258: 91-103.
- Sano, A. and Armstrong, K. N. 2009. *Rhinolophus cornutus* Temminck, 1835. In (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) *The Wild Mammals of Japan*, pp. 60-61. SHOUKADOH Book Sellers, Kyoto.
- Schnitzler, H.-U. and Kalko, E. K. V. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51: 557-569.
- Schnitzler, H.-U., Moss, C. F. and Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in ecology and Evolution* 18: 386-394.
- Vaughan, N., Jones, G. and Harris, S. 1997. Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *Bioacoustics* 7: 189-207.
- Yoshino, H., Armstrong, K. N., Izawa, M., Yokoyama, J. and Kawada, M. 2008. Genetic and acoustic population structuring in the Okinawa least horseshoe bat: are intercolony acoustic differences maintained by vertical maternal transmission? *Molecular Ecology* 17: 4978-4991.
- Yoshino, H., Matsumura, S., Kinjo, K., Tamura, H., Ota, H. and Izawa, M. 2006. Geographical variation in echolocation call and body size of the Okinawa least horseshoe bat, *Rhinolophus pumilus* (Mammalia: Rhinolophidae), on Okinawa-jima Island, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zoological Science* 23: 661-667.
- Yoshiyuki, M. 1989. *A Systematic Study of the Japanese Chiroptera*. National Science Museum, Tokyo, 242 pp.
- Yoshiyuki, M., Hattori, S. and Tsuchia, K. 1989. Taxonomic analysis of two rare bats from the Amami Islands (Chiroptera, Molossidae and Rhinolophidae). *Memoirs of the National Science Museum (22)*: 215-225.

ABSTRACT

Acoustic identification of thirteen insectivorous bat species from the Kyushu District, Japan

Kimitake Funakoshi

Biological Laboratory, Faculty of Intercultural Studies, The International University of Kagoshima, Kagoshima 891-0197, Japan

E-mail: funakoshi@int.iuk.ac.jp

Echolocation calls of thirteen bat species inhabiting the Kyushu District were recorded, and their sonograms were analyzed. *Rhinolophus ferrumequinum* and *Rhinolophus cornutus* could easily be identified by measuring the peak frequency (PF) of scanning calls (FM/CF/FM types), though intraspecific variation was recognized. The scanning echolocation calls (FM types) of 11 species (*Myotis macrodactylus*, *Myotis nattereri*, *Myotis pruinus*, *Pipistrellus abramus*, *Vespertilio sinensis*, *Nyctalus aviator*, *Murina leucogaster*, *Murina ussuriensis*, *Murina ryukyuana*, *Miniopterus fuliginosus* and *Tadarida insignis*) were separated from each other through comparisons of the minimum or maximum values of end frequency, peak frequency or call duration, with overlap found only between *M. ussuriensis* and *M. ryukyuana*. However, *M. ryukyuana* is confined to Amami Islands where *M. ussuriensis* do not occur. Our results were further supported by principal component analysis and discriminant function analysis. Similarly treated search phase echolocation calls (FM/QCF types) of five species (*M. fuliginosus*, *P. abramus*, *V. sinensis*, *N. aviator*, *T. insignis*) were clearly identified and classified to species. This acoustic survey could be applied to better understand the distribution and patterns of habitat use of bats.

Key words: scanning echolocation calls, search phase echolocation calls, insectivorous bats, species identification, Kyushu

受付日：2010年3月24日，受理日：2010年9月23日

著者：船越公威，〒891-0197 鹿児島市坂之上8-34-1 鹿児島国際大学国際文化学部生物学研究室 ✉ funakoshi@int.iuk.ac.jp