
第6章 個体数の評価

江成広斗

1. はじめに

野生動物の個体数 (abundance) とは、ある地域に生息する動物の数を意味する。対象となる地域は利用者の目的に応じて任意に設定され、山塊や流域、または市町村や都道府県などの行政区といったようにさまざまである。個体数は、対象種の社会や生態を理解するための基礎情報であり、生態学者は長年にわたって高い関心を寄せてきたことは論をまたない (Begon et al. 2006)。近年、絶滅危惧種の保護や野生動物による各種被害の軽減に対する社会的ニーズの高まりとともに、個体数の評価や管理への関心は、限られた分野の専門家だけでなく、鳥獣担当の行政職員、さらには農業団体や自然保護団体などの利害関係者にまで広がっている。

動物生態学や統計学の理論の発展・蓄積にともない、個体数評価の技術は近年格段に信頼性を高め、手法も多様化した。そのため、数ある個体数評価手法の中から、目的や対象動物・地域の条件、さらには調査に費やせるコスト (労力や費用) に応じて、適切な手法を選択することが求められている (Morrison et al. 2008; McComb et al. 2010; 米田・間野 2011; Pierce et al. 2012)。限られた紙面で、それら手法を網羅的かつ詳細に解説することは困難である。そこで、個別の個体数評価手法の紹介は他書に譲り (個体数評価の手法解説が中心で、邦文で読める参考図書として次のようなものがある: Lancia et al. 1996; 森林野生動物研究会 1997; Morrison 2002)、本章では、初学の利用者の視点に立って、個体数評価を実施する際に陥りやすい問題に触れながら、個体数評価の基本的な考え方や手法選択のノウハウ、さらにはその応用として個体数モニタリングの考え方を中心に解説する。

2. 個体数評価の基本的な考え方

個体数センサスと個体数推定

個体数評価の方法を大きく分類すると、個体数センサス（population census）と個体数推定（population estimation）の二つがある。個体数センサスは、通常、ある範囲内の対象動物のすべてを直接カウントするものである。これまで、おもに大型哺乳類（日本ではニホンジカやニホンカモシカ等）を対象に、セスナ機を用いたエアセンサスや、追い出し法（drive census）などが実際に行われてきた（手法の詳細は以下を参照：Lancia et al. 1996; Pierce et al. 2012）。個体数センサスは、調査地を網羅的に探索することが可能で、すべての個体が観察できること（すなわち検出確率は100%）を前提とする。そのため、こうした全数調査は現実的に実施困難な場合も多い。その場合の個体数評価の方法として、個体数推定が実施される。個体数推定とは、調査地内に標本調査区を設け、調査地内の対象動物の個体数の「近似値」もしくは「個体数指数（詳細は後述）」を求めることを目的とした標本調査である。個体数推定では、各標本調査区における対象動物の検出確率が推定できれば、それが100%である必要はない（図1）。

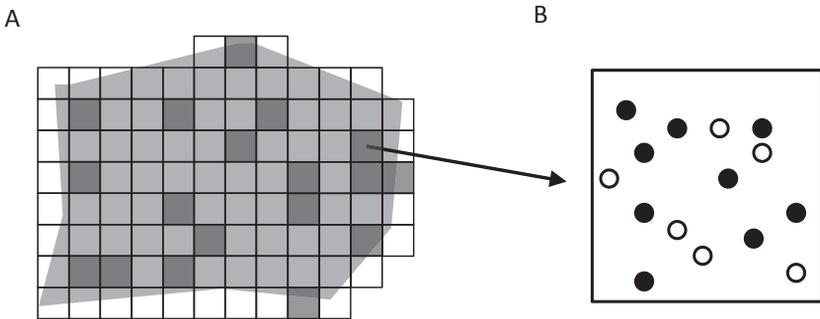


図1 個体数推定の考え方

A：薄灰色は調査地（サンプリングフレーム）で、それを格子状に細分し（サンプリングユニット）、その中から18個の標本調査区（図中では濃灰色の区画）を単純ランダム標本抽出した例。B：ある標本調査区において、観察可能であった個体（黒丸）と観察不能であった個体（白丸）。総数に対する観察可能個体の割合が検出確率。

個体数推定値の信頼性：偏り・精度・確度

全数カウントである個体数センサスと異なり、個体数推定はその確からしさ（信頼性）を事前に評価する必要がある。各種の個体数推定法から得られる推定値の確からしさを評価する指標として、偏り（bias）と精度（precision）がある。偏りとは、真の個体数と得られた推定値の期待値（＝反復算出された推定値の平均）の差である（図2）。一方、精度とは、偏りとはかかわりなく、得られた推定値が期待値にどれだけ近いかを示す指標である。すなわち、精度の高い手法とは、同じ調査法を同じ条件で実施すれば、得られる結果は常に同じであること（＝再現性が高いこと）が期待される手法である。図2の場合、AやCのような標準偏差の少ない手法を精度の高い手法と見なす。また、偏りが少なく、かつ精度の高い手法（図2のA）を確度（accuracy）の高い手法とよぶ（Morrison et al. 2008）。

個体数推定法の確度もしくは精度と、個体数推定に要する労力や費用などのコストは、多くの場合トレードオフの関係にある。調査目的から、個体数推定に求められる確度（もしくは精度）を予め設定する必要がある。たとえば、わずかな個体数減少も許されない絶滅危惧種の保護を目的とした場面に

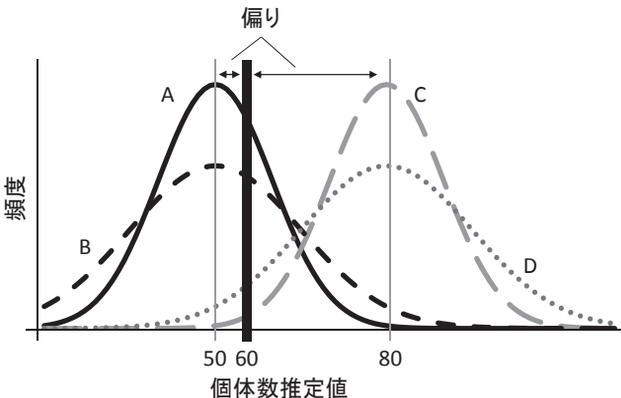


図2 ある個体群（真の個体数=60）を対象に、偏りと精度が異なる四つの個体数推定法によって繰り返し算出された個体数推定値の分布

A：偏り＝低、精度＝高（平均＝50、標準偏差＝10）、B：偏り＝低、精度＝低（平均＝50、標準偏差＝15）、C：偏り＝高、精度＝高（平均＝80、標準偏差＝10）、D：偏り＝高、精度＝低（平均＝80、標準偏差＝15）。

においては、精度の高い個体数推定法を選択する必要がある。一方、個体数調整のための捕獲事業が、絶滅リスクの低い普通種の個体群動態に及ぼす影響を評価する場合、真の個体数の推定（すなわち精度の高い手法）は必ずしも必要ではなく、その動態（個体数の増減の程度）を評価できれば十分な場合も多い。その場合、偏りは重視せず、一定の精度が保障された簡便法（個体数指数の推定 ※詳細は後述）を選択したほうが費用対効果は高い。たとえば、捕獲によって、事業開始時点の個体数を、3年後に $70 \pm 10\%$ に減少させることを目的とした個体数調整事業のモニタリングなどがそれに該当する。

個体数推定における標本抽出と検出確率

「どの個体数推定法が優れているか」について、読者の多くは興味を持っているかもしれない。しかし、331頁の「どうやって推定するか？」に紹介するどの手法を選択するにしても、対象とする種の個体群の状況に応じて、適切な標本抽出（sampling）と検出確率（detection probability）の推定ができていなければ、その信頼性は維持されない。

(1) 標本抽出

調査地の全域における個体数の評価はしばしば困難である。そこで、個体数推定において、調査地の中から、実際に個体数推定を実施する区域（＝標本調査区）を設定することが一般的である。これを標本抽出とよぶ。標本抽出で事前に検討しておくべきことは、抽出する標本の数、およびその形状や配置である。標本数と個体数推定値の精度との間には正の相関関係があるため、標本数は必要とされる精度によって決定される。たとえば、研究の目標が95%の信頼限界（confidence limit）で5%の個体数増加を調査する場合（たとえば、わずかな個体数変化を評価する必要がある絶滅危惧種の保護事業）と、80%の信頼限界で30%の個体数減少を調査する場合（たとえば、大きな個体数変化さえ評価できれば十分な普通種の個体数調整事業）では、個体数推定に求められる精度は異なり、必要となる標本数も異なる。一般に、個体数推定値の精度は標本数の平方根に比例する程度しか増加せず、すなわち標本数 = 10 の精度を2倍にするためには、30標本必要であり、さらにその

倍にするには120標本が必要となる(Morrison 2002)。ただし、必要とされる標本数は、対象動物の個体数(希少種か普通種か)や分布(偏性や凝集性)に影響を受ける(Thompson et al. 1998; Morrison et al. 2008)。そのため、標本数と精度との関係を明らかにするための予備調査は欠かせない。

「生息地内の野生動物の分布はランダムである」と仮定することは難しく、資源分布や同種他個体との関わり、さらには種間関係などによって影響を受ける。そのため、標本の形状や配置について事前に検討することが重要である。標本の形状は、①検出確率、②個体の分布、③エッジ効果(標本サイズに対する標本の周辺長の割合)、④個体数推定法(331頁「どうやって推定するか?」を参照)、の四つの要因から検討する必要がある(Thompson et al. 1998)。エッジ(たとえば林縁)を好む種の場合、同面積の標本調査区でも、円形や正方形のものより、細長い長方形のものの方が、個体の出現期待値(=標本調査区内に生息が期待される個体数)は高まる。個体数推定値の精度を向上させるためには、対象動物の個体数がゼロとなる標本調査区の数減らすことが有効であり(Thompson et al. 1998)、長方形の標本調査区の活用が効果的な場合も多い(Thompson 2012)。同様に、標本調査区のサイズについても、対象動物の出現期待値が十分に維持される程度の大きさに設定することが望まれる。たとえば、1haの標本調査区を設定した場合、行動圏面積の大きいツキノワグマは、行動圏面積の小さいノウサギと比べて出現期待値は低いことが予想され、個体数推定の精度も低下する。また、行動圏サイズが同じ程度の種でも、偏りや凝集性のある分布を持つ種の場合、出現期待値を向上させるには、より大面積の標本調査区が必要である(Morrison et al. 2008)。

標本調査区の数や形状と併せて慎重な配慮が求められるのが、その配置である。単純ランダム標本抽出(simple random sampling)はよく知られた標本配置の方法である。この方法では、個々の標本調査区の抽出を互いに独立して実施する(ただし、一般的には「繰り返し」はなし)。単純ランダム標本抽出では、対象動物の分布が調査地(サンプリングフレーム)において偏りや凝集性がないことが前提となる(図3[A])。しかし、前述のように、資源が均等に分布していないフィールドでは、この前提はしばしば満たされない。そのため、図3[B]のような場合、単純ランダム標本抽出では個体数推

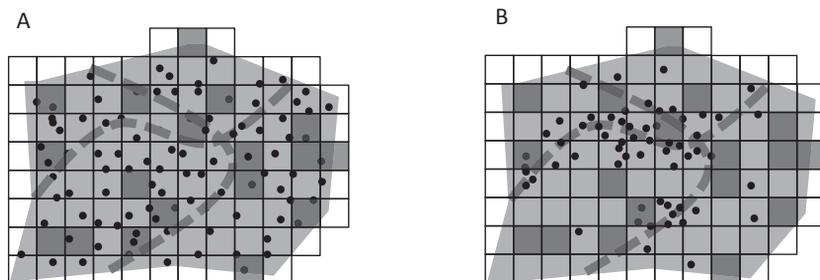


図3 対象動物の分布が、単純ランダム標本抽出による個体数推定に及ぼす影響

A：対象動物は調査地内にランダムに分布。B：対象動物は調査地内の林道（灰色破線）近隣に集中的に分布。黒丸は対象種の個体、濃灰色の区画は標本調査区を示す

定値の精度を維持することが難しい。

対象動物の分布に偏りがある場合の対処法として、層化ランダム標本抽出 (stratified random sampling) がある (図4)。たとえば、林道に誘引されやすい種の場合、林道から一定距離にある個体の高密度地域 (層1：図4では林道周辺の薄灰色地域) と、そこから外れた個体の低密度地域 (層2) に分類し、それぞれにおいて単純ランダム標本抽出を行うという方法である。層別に推定することで、各標本調査区から得られる個体数推定値の分散を減少させ、精度を向上させることができる。個体数推定値の分散を、層内で最小化し、層間で最大化できるような層の配置を考えるために、対象動物の資源選択性 (第7章参照) を事前に理解しておく必要がある (Lancia et al. 1996; Morrison et al. 2008)。ただし、各層の標本数が大きく異なる場合、それぞれの層の個体数推定値の精度に差が生じることになり、結果の解釈は難しくなる。

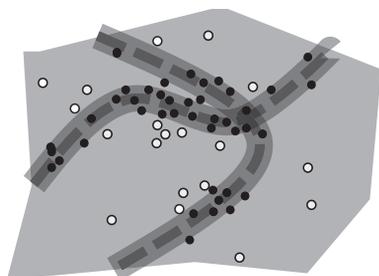


図4 層化ランダム標本抽出の例

林道（灰色破線）周辺の層（薄灰色地域）に位置する個体を黒丸、その外部の層に位置する個体を白丸で示した

対象動物の分布に偏りや凝集性がある場合の別の対処法として、適応的標本抽出 (adaptive sampling) が使用できる (図5)。これは、対象動物の個体数が少ないため、通常の標本抽出では個体の出現期待値が低く、推定精度が大幅に低下してしまうような場面にも応用できる優れた方法である。適応的標本抽出では、まず、前述のような通常の標本抽出を行う。これによって対象動物が確認された標本調査区において、事前に定めたルールのもと、隣接する地域を標本調査区として追加する作業を繰り返す (たとえば、標本調査区において3個体以上観察された場合、隣接する区画も追加する、等)。図5のAに示された標本抽出法を、図5のBと同じ標本数まで増やしたとしても、個体の出現期待値の低いAの推定精度はBに劣ることは明らかである。適応的標本抽出における標本調査区の配置デザインや、個体数推定値の算出方法 (最尤推定法やベイズ推定) は複数あり、統計学に関する十分な知識が求められる。この詳細については、Thompson (1991, 2012) を参照されたい。

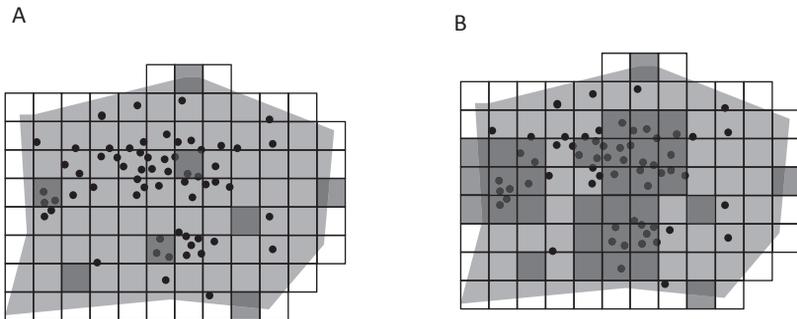


図5 適応的クラスター標本抽出 (adaptive cluster sampling) の例

Aは単純ランダム標本抽出で、Bが適応的クラスター標本抽出。黒丸は対象種の個体で、濃灰色の区画は標本調査区を示す (Thompson 2012 を参考に作成)。

(2) 検出確率

直接観察が容易な動物で、平坦かつ遮蔽物の少ない環境条件が揃った調査地を除き、検出確率は100%を下回ることが一般的である。そこで、個体数推定の場合、検出確率を推定することで、得られた個体数推定値を補正する必要がある。ただし、検出確率が際立って低いことが原因で、検出可能個体

数=0 が標本調査区の大半を占める場合、推定精度は大幅に低下する。この場合、個体数推定法の選択を見直したほうがよい。

検出確率を低下させる第一の要因として、調査地の環境条件があげられる。たとえば、森林性哺乳類を対象に、直接観察、もしくはカメラトラップ等を用いた間接的な観察により個体数推定を実施する場合（詳細は331頁「どうやって推定するか？」を参照）、標本調査区の水平方向の植生鬱閉度（horizontal cover）が検出確率を左右する。たとえば、図6のAとBのような異なる環境を標本調査区として設定した場合、それぞれの検出確率を決定する見通し距離を予め測定しておくべきである。見通し距離の測定方法としては、図6のCのように、格子模様付きボードを活用する方法がある（Bibby et al. 2000）。この方法では、観察者は植物等の遮蔽物によってボードが50%隠れるところまで遠ざかり、その距離を検出確率の指標として利用するというものである。見通し距離は観察者によって影響を受けやすいため、同一の調査では観察者を固定した方がよい（Bibby et al. 2000）。また、植生に関わる環

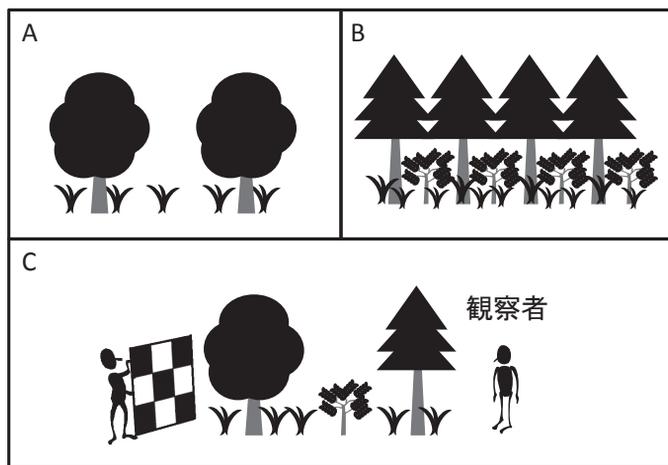


図6 植生条件が観察率に及ぼす影響

直接観察やカメラトラップ法により哺乳類の個体数カウントを実施する場合、標本調査区AとBでは対象個体の検出確率は異なり、補正なしでは単純に比較できない。検出確率（水平方向の見通し）を定量化するには、格子模様付きボード（C）を利用する方法などがある（Bibby et al. 2000）。

境条件は、同じ標本調査区においても、フェノロジー（生物季節）に影響を受けやすく（たとえば、落葉期と着葉期では見通し距離は大きく異なる）、植生遷移や各種の攪乱によって時間的に見通し距離は変化する。そのため、同じ標本調査区で繰り返し調査する場合でも注意が必要である。ここで挙げた見通し距離の測定方法以外にも、密度ボード法、植生断面ボード法、カバーポール法、スタッフポール法などがあり、詳細は Higgins et al. (2012) を参照されたい。

上述のような直接もしくは間接的観察、または対象動物が発する音声やにおいを利用した個体数推定法（331頁「どうやって推定するか？」を参照）を選択した場合、対象個体から観察者（もしくは測定機器）までの距離も、検出確率を左右する要因となる。一般的に、この距離と検出確率には負の相関関係が予想されるため、①検出確率を高く維持できる範囲を予め割り出し、その範囲内に対象動物が観察/記録された場合のみ個体をカウントする（すなわち範囲外に対象動物が観察/記録されても、個体をカウントしない）、②観察/記録された対象動物までの距離と検出確率との関係を予め予測し、個体数推定法に組み入れる、などの対処が求められる（図7）。

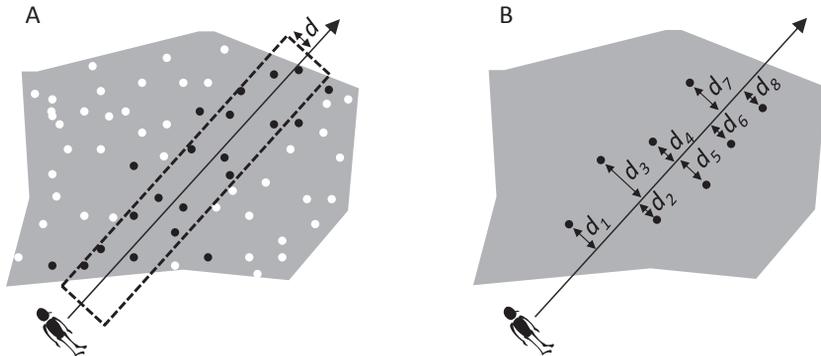


図7 観察者と対象動物個体との距離と検出確率（ライントランセクト法の場合）

A：観察者が検出確率を高く維持できる範囲（ d ）を予備調査により予め算出し（破線の枠内）、本調査ではその範囲内に個体が観察された場合のみカウントする（黒丸：観察可能な個体、白丸：観察に失敗した個体）。B：観察者が踏査するトランセクトから対象個体までの垂直距離を測定し（ $d_1 \sim d_8$ ）、この距離に応じて低下する検出確率を考慮して個体数を推定する（詳細は、Buckland et al. 1993 や Lancia et al. 1996 を参照）。

【コラム7】イノシシ個体群管理の現状と課題

1. イノシシ個体群管理の現状

明治時代以降、人間による過度な国土利用が原因でイノシシは全国的に減少し、その分布は中部地方南部から近畿地方、山口県西部、四国地方の外帯部、九州地方南部、南西諸島に限られた（高橋 1995, 2006）。しかし、1960年代の燃料革命による木炭需要の急減などによって森林の過度な利用が止まり、1970年代に減反政策が開始されると様相が劇的に変化した。小寺ほか（2001）は、人手が入らずに伐採後40～50年経過した落葉広葉樹林や耕作放棄地が、イノシシの生息適地になっていることを指摘している。さらに、水田の耕作放棄にともなって隣接する竹林も管理されなくなったが、そこはイノシシが季節的な食糧資源を獲得する絶好の環境となった。こうして好適な生息環境に囲まれて生活する状況となったイノシシは、その強い繁殖能力を存分に発揮し、1970年代以降に急激に分布域を回復させた（小寺 2010）。2012年現在、野生個体群の分布は42都府県で確認されている（なお、北海道では野生個体群が確認されている）。また、1950年から1960年代の半ばまで年間3～4万頭の水準だった捕獲数は1990年代後半には年間10万頭を超え、2010年度には48万頭に達した。このように高い捕獲圧の下でも個体群の衰退は見られず、分布域は回復し続けており、狩猟対象として身近な存在になった。その一方で、水稻を中心に穀類、野菜類、果物類のほか、椎茸や牧草など多くの作物に対する被害が増加したほか、餌付け個体および市街地出没個体による人身被害などが問題となっている。

こうした状況に対して、34府県（2012年現在）が特定鳥獣保護管理計画を策定しているほか、鳥獣被害防止特別措置法に基づく被害防止計画が各地で作成され、問題解決を図っている。特定鳥獣保護管理計画制度では、生態系保全を含む科学的で計画的な保護管理事業の推進をとおして農林業被害の軽減と地域個体群の存続を図ることを骨子としており、計画の策定にあたっては対象種の生態系における位置付けや被害の発生状況、地域個体群の状態を把握する必要がある。しかし、既存の特定鳥獣保護管理計画

では、イノシシに関しては多くの地域が農林業被害の軽減を目標に掲げている。これは、ニホンジカの高密度生息地域で見られるような生態系の攪乱が、国内のイノシシ個体群では確認されていないことや、イノシシの地域個体群が絶滅する可能性が低いと考えられていることに起因している。また、日本の森林生態系におけるイノシシの位置づけを明らかにする研究や、地域個体群の状態を評価する研究が積極的には行われていないことも影響していると考えられる。その結果、特定鳥獣保護管理計画では農林業被害額等はモニタリングするものの、地域個体群の状態は十分に評価せずに個体数管理を中心とした事業が進められる傾向にあり、その目標が個体の捕獲にすり替わっているような事例もみられる。こうした傾向は、鳥獣被害防止を主眼に置いた鳥獣被害防止特別措置法に基づく被害防止計画で一層強く表れている。

2. イノシシ個体群管理における課題

日本のイノシシ個体群管理における重要課題は農林業被害の軽減だが、農林業被害は減少しておらず、現在実施されている対策は成功しているとは言い難い。イノシシによる農林業被害への対策としては、進入防止柵設置などの「被害防除」、被害の原因となる個体が人間領域に出没しにくくする「生息地管理」、そして「個体群管理」があり、これらの対策を適切な配分で進める必要がある。しかし、現状では個体数のみに着目した個体群管理が対策の中心になっているうえ、その対策による農林業被害軽減の効果についての科学的議論が行われていない場合が多い。

筆者らは、高い捕獲圧がイノシシ個体群に及ぼす影響について島根県浜田市で評価したことがある。この地域は森林面積の半分以上を広葉樹林が占め、イノシシにとっては好適生息地が広がる地域となっていた。捕獲圧を評価する調査では、1994年から2000年の間、イノシシに耳標を装着して放獣し、狩猟や有害鳥獣捕獲によって標識個体がどのくらいのペースで捕獲されていたかを把握した。その結果、標識個体の40%が狩猟期間（3カ月）中に捕獲され、70%が2年以内に捕獲されていたことが明らかになった。さらに、この捕獲圧がイノシシ個体群にどの程度影響を及ぼしてい

るのかを明らかにするため、2002年度の狩猟期間中の捕獲個体を対象に、生存時間解析で平均寿命と雌の純繁殖率を算出した。その結果、平均寿命はメスで20.8カ月、オスで18.7カ月となった。この値は、高い狩猟圧がかかっていたニュージーランドの個体群（メス：25.6～29.1カ月、オス：26.8～32.1カ月；Dzieciolowski and Clarke 1989）と比較しても短く、浜田市ではより高い捕獲圧がかかっていたことが明らかとなった。その一方で、メスの純繁殖率は1.20に達した。これは、イノシシの個体数が1世代で1.2倍になることを意味し、個体群が増加する可能性を示している。この状況を整理すると、この環境にメスが100個体いる場合に、そのうちの40%の個体を狩猟期間中に捕殺したとしても、次の狩猟期間前までに120個体に増加するということになる。つまり、極めて高い捕獲圧がイノシシにかかったとしても、好適な生息環境下では個体数増加を抑止できない可能性を示唆する。さらに、1970年代以降のイノシシの急激な分布域回復とその要因を踏まえると、個体数管理を中心とした対策で農林業被害の軽減が期待できるのは、広大な針葉樹人工林地帯や多雪地帯などに限定されると考えられる。いくらかの課題はあるものの農作物被害については、進入防止柵の設置と環境整備を行ったうえで、加害個体を狙って捕獲すれば解消できること（小寺 2009）が明らかにされている。イノシシにとって好適な生息環境が広がる地域では、個体数管理による被害軽減効果の程度を考慮し、生息地管理や被害防除を対策の中心にすべきである（図 I）。また、日本の総人口は今後急速に減少していくと推測されており、イノシシの生息適地がさらに増加すると考えられる。イノシシによる農林業被害への対策を講じる際には、対象地域の将来像を踏まえたうえで、土地利用の再配置について考慮する必要があるだろう。

イノシシの管理における別の課題として、本種に関する生態学的研究の遅れがある。これにより、森林生態系におけるイノシシの位置付けは不明瞭になっているほか、地方自治体で実施可能な地域個体群の評価方法が限られ、管理計画の設計や効果検証に生態学的データが組み込まれないという問題が生じている。たとえば、イノシシの個体数または密度指標の推定方法は現在確立されていない。仮に推定方法が確立されたとしても、個体

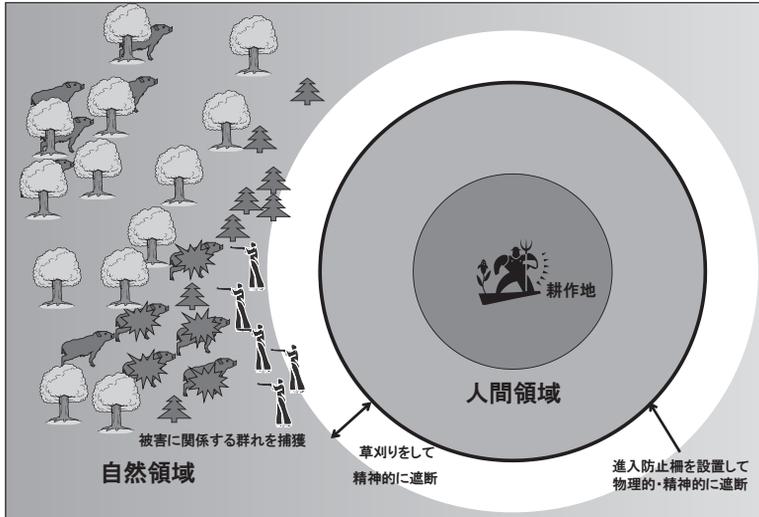
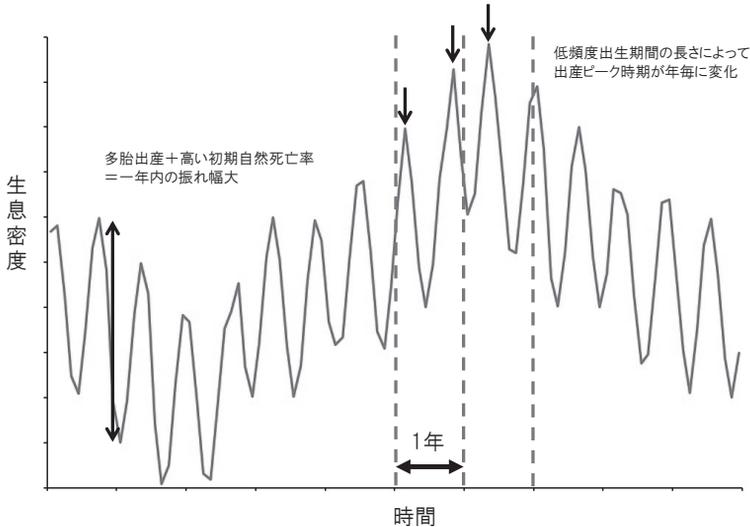


図1 イノシシの生息適地が広がる地域での農林業被害軽減対策の理想像

耕作地周辺の草刈りによって精神的に遮断し、耕作地の周囲に進入防止柵を設置して物理的・精神的に遮断する。そして被害の原因となる個体をターゲットにして個体数調整する。被害対策では、被害が激化する前に、いかに理想の形に近づけるかが重要である。こうした方法では甚大な経費と労力がかかるため、農家個人での実施は困難である。また、被害防除に成功したとしても、イノシシによる被害を受けやすい中山間地域の農業が抱える経済的な競争力の弱さ、高齢化などの問題が解決されるわけではない。対策の実施にあたっては、地域が連携して将来を考え、土地利用の見直しをも含めた議論を行うことが必要である。

群管理上無意味な結果しか得られない可能性もある。イノシシは高い再生産能力を持つ一方で生後3年間の死亡率が極めて高いため、その生息密度が短期間で大幅に変動するうえ、出産がピークを迎える時期は年によって異なるので、毎年同じ時期にモニタリングを実施しても推定結果に大きな差が生じる可能性がある(図II)。

森林生態系における本種の位置付けの解明については基礎的な研究の進展を待つ必要があるが、地域個体群の評価方法に関しては、近年いくつかの解決策が見いだされつつある。坂田ほか(2008)は捕獲効率や目撃効率を用いてイノシシの生息動向を評価する方法を提案している。この方法には、社会的条件の変化に強く影響され、単年度ごとの評価が難しく、個体群の



図Ⅱ イノシシの個体群動態のイメージ

イノシシは多胎出産する一方で、生後3年間の死亡率が極めて高い。そのため、生息密度が数カ月単位で大幅に変動すると考えられる。また、出産がピークを迎える時期は年によって異なる。そのため、イノシシの生息密度の推定手法が確立されたとしても、出産のピークやモニタリング実施時期のズレによって推定結果に大きな差が生じ、個体群管理上無意味な結果しか得られない可能性がある。

状態を直接的に評価できないという課題がある。しかし、地域個体群の年齢構成や繁殖などの指標と合わせることで、イノシシの中長期的な生息動向をより実態に則した形で評価できる可能性がある。このほか個体数や密度指標以外のパラメーターを用いた地域個体群の評価方法もある。小寺ほか(2012)は、詳細な週齢査定によってイノシシの出生時期を推定し、低頻度出生期間の長さを比較することで個体群動態を評価する方法を提案している。この方法では、イノシシの歯牙の萌出状況より週齢33区分を判別するため、各歯牙の乳歯と永久歯を正確に区別することのできる高い技術が求められる。そのため、週齢査定技術者を育成する必要があるが、比較的短期間に少数サンプルで結果が得られる可能性がある。また、詳細な週齢査定結果を基に生存時間解析を行えば、より直接的に個体群動態を評価できる可能性がある。これらの新たな評価方法に、卵巣や胎子の状況に基づく繁殖状態の

評価や、腎脂肪指数、皮下脂肪厚などの指標を用いた栄養状態の評価といった基礎的研究を合わせれば実用性の高い分析結果が得られる可能性がある。

イノシシの個体群管理においては、2011年3月の福島原発事故によって新たな課題が提起された。イノシシの管理を進めるうえで、放射性核種による汚染の影響を無視できなくなったのだ。1986年4月26日に発生したチェルノブイリ原子力発電所事故後に実施された研究で、とくイノシシは長期間に渡って放射性セシウム（おもに ^{137}Cs ）に高濃度汚染されやすい種であることが指摘されている（Hohmann and Huckschlag 2005; Strebl and Tataruch 2007; Semizhon et al. 2009; Dvořák et al. 2010 など）。これは、 ^{137}Cs を高濃度（平均：6,030 Bq/kg、最高：18,800 Bq/kg、最低：800 Bq/kg）に集積し、地中に子実体を作るキノコ *Elaphomyces granulatus*（ツチダンゴ属ツチダンゴ科ツチダンゴ）をイノシシが摂食することが原因と考えられている（Hohmann and Huckschlag 2005）。これらの研究例を見れば、放射性核種による汚染状況のモニタリングが、日本のイノシシ個体群管理においても欠かせないことは明らかである。イノシシに限ったことではないが、放射性核種の問題については、汚染状況のモニタリングや生態系における放射性核種の移行経路・濃縮システムの解明はもちろん、人々の行動変化が野生動物に及ぼす影響の把握についても長期間継続する必要があるだろう。

以上のようにイノシシ個体群の評価方法については新たな手法が開発されつつあるが、イノシシに関する生態学的な研究を俯瞰すると遅々として進展していない。対処すべき新たな課題も生じている。この状況を打破するためにも、イノシシ研究に携わる人材の育成は重要な課題である。

（小寺祐二）

3. 個体数推定の実践

いつ/どこで推定するか

野生動物個体の空間的な分布は、資源分布（水場・餌場・隠れ場・休息場の分布など）だけでなく、資源競合する他種の分布、さらには捕食者の分布などによって影響を受け、不均質・不連続であることのほうが一般的である。たとえば、多雪地に生息するニホンザルの冬季分布は、風雪を避けるために、常緑針葉樹からなる人工林や谷部に分布を集中させる傾向があることが知られている。そのため、調査者側の理由で、個体数推定のための調査を実施しやすいところ（たとえば、集落近隣の比較的平坦な広葉樹林）だけで調査を実施すれば、得られる個体数推定値の偏りは増加し、精度も低下することが指摘されている（Enari and Sakamaki 2011）。また、野生動物の分布を左右する影響は、日中や夜間などのマイクロな時間スケールから、フェノロジー（生物季節）や植生遷移などのマクロな時間スケールによって変化する動的なものでもあるため、同じ地域でも個体数は経時的に変化するということも忘れてはならない。たとえば、狩猟対象獣であれば、猟期前後の僅かな期間でも、個体数の密度分布は大きく変化するかもしれない。そのため、いつ/どこで個体数推定を実施するかは、得られる結果を大きく左右する。これは、対象動物の生息地利用に関する慎重な配慮なしに、個体数推定の標本調査区の設定や、測定時期の決定を行った場合、得られた結果は信頼できないものとなることを意味する。

「どうやって推定するか？」の項で紹介する各種個体数推定法の中には、個体数推定に要する期間が数日間から数カ月程度のものまでさまざまある。多くの個体数推定法において、対象個体群に対して人口統計学的閉鎖性（demographic closure）と地理的閉鎖性（geographical closure）という二つの閉鎖性（population closure）が求められる。人口統計学的閉鎖性とは、推定期間中に個体の出生や死亡が発生しないという閉鎖性である。一方、地理的閉鎖性とは、推定期間中に、調査地外への個体の移出や、調査地内への他個体の移入が発生しないという閉鎖性を意味する。そのため、地理的要因や人為的構造物等によって分布が孤立した個体群ではない開放個体群（open

population) を対象に、まとまった時間を要する個体数推定法を選択した場合、これら二つの閉鎖性は無視できない。そこで、出生/死亡や移入/移出の数を推定し個体数推定の計算に組み入れるか（すなわち開放個体群を取り扱える個体数推定法を使用する）、もしくは出生/死亡や移入/移出にともなう個体数の増加と減少が同等と見なせる程度の十分な広さを持つ調査地を対象に個体数推定を行うなどの配慮が求められる。

何を測定するか

(1) 個体数推定量と個体数指数

個体数の表し方として、絶対個体数 (absolute abundance) と相対個体数 (relative abundance) がある。個体数推定において、前者を個体数推定量 (population estimator)、後者を個体数指数 (population index) と呼ぶことが多い。絶対個体数とは、ある範囲内の個体数の総数である。一方、相対個体数は、地域間の個体数の比較（たとえば、地区 A を 100 とした場合、地区 B は 75）、または同地点における個体数の時系列的な変化（たとえば、2000 年を 100 とした場合、2010 年は 125）を示す指標として用いられる。相対個体数の推定では、推定値の「偏り（真の個体数からの差）」(図 2) から解放され、「精度」のみに注目すればよいため、偏りと精度の双方（すなわち確度）に留意する必要がある絶対個体数の推定と比較して、調査コスト（日数・人員・費用など）を節約することができる。しかし、相対個体数は、個体数推定の手法が厳密に標準化されていなければ、異なる調査地間で個体数指数を比較することは困難であるという点には注意が必要である (McComb et al. 2010)。たとえば、ニホンジカが排泄した糞の数を個体数指数として、複数地域でそれらを比較する場合には、糞の分解者（食糞性コガネムシ）の種構成やバイオマスの季節的・地域的な変化を無視すれば、誤った結果を導く可能性がある (Koike et al. 2013b)。同様の例として、標本調査区に設定したトランセクトを横断する対象動物の足跡数を相対個体数の指標として利用する場合、足跡数は個体数だけでなく、その場所の地形条件や資源の配置、調査日の気象条件、さらにはそれらの相互作用によって発生する対象動物個体の移動量や移動経路にも影響を受けている可能性があることに注意を払う

必要がある (McComb et al. 2010). このように, 使用する指標が個体数変化をどの程度説明できるか, すなわち指標と個体数とにある相関関係を事前に確認する必要がある. 両者に高い相関係数が見られれば, 使用した個体数指数の推定法は高精度と見なすことができる. 現在よく利用される個体数指数の指標については宇野 (2012), 個体数指数の推定に関わる統計学的なテクニックの解説については天野 (2010) を参照されたい.

(2) 個体数密度

単位面積あたりの対象動物の個体数が個体数密度である. 個体数密度を測定する際に注意すべきなのが, 調査地の配置である. 前述したような野生動物の分布の不均質性・不連続性により, 調査地の配置次第で, 得られる個体数密度の生態学的解釈は異なってくるためである. おもな配置方法として, 対象動物が通常利用する範囲 (すなわち行動圏) を予め評価し, その範囲を調査地とする方法がある (図8). この方法によって算出された個体数の密度は, 生態的密度 (ecological density) とよばれる. 明瞭な行動圏を持つ対

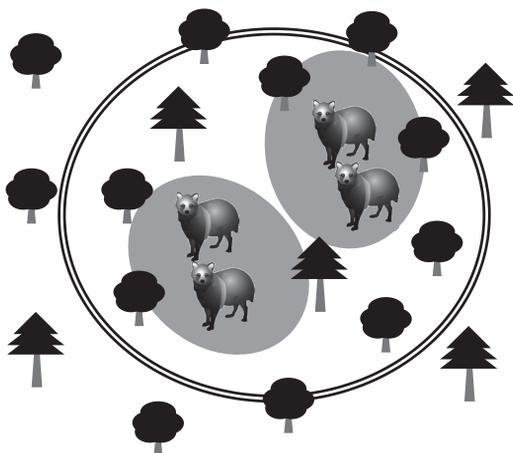


図8 生態的密度 (=個体数÷行動圏) と疎密度 (=個体数÷任意の地理的範囲)

外側の二重線: 調査者が任意に設定した地理的範囲 (10 ha). 薄灰色の範囲: 個体数推定の対象とする種Aペアの行動圏 (ともに2 ha). この場合, 種Aの生態的密度は1頭/haであるのに対し, 疎密度は0.4頭/haとなる.

象動物を対象に、生態的密度の算出はこれまで実施されてきた（たとえば、行動圏法：home range method）。その他の調査地の配置方法としてよく見かけられるのが、対象動物の利用分布は考慮せず、調査者側が目的に応じて任意に設定した地理的空間（たとえば、X集落、Y保護区、標準地域メッシュ）を調査地とする方法である。これによって推定された個体数の密度は疎密度（crude density）と呼ばれ、生態的密度と区分して利用しなくてはならない。個体数が同じでも、調査地の配置によって個体数密度は大きく異なるためである（図8）。

どうやって推定するか？

野外における作業内容から個体数推定の方法を大別すると、捕獲による方法、個体観察による方法、痕跡記録による方法の三つが挙げられる。これら三つのカテゴリをもとに、近年よく利用される個体数推定法を表1にまとめた。捕獲カテゴリに分類した標識再捕獲法（capture-mark-recapture）、および個体観察カテゴリに分類したライントランセクト法（distance sampling）の二つは、もっとも基本的な個体数推定法であり、そこで用いられる統計手法は、痕跡による個体数推定にも共通して用いられることが多い。現在、標識再捕獲法やライントランセクト法の統計解析を目的とした無料のソフトウェアは一般に公開されており（ただし解説は英語のみ）、初学の利用者でも比較的容易に取り扱えるようになった（Program MARK <http://www.phidot.org/software/mark/index.html>, Distance Sampling <http://distancesampling.org/>）。

捕獲や個体の直接観察による個体数推定のような、動物に接近もしくは人為的処置を施すことは対象種に少なからずストレスを与える。そのため、対象種の行動様式に及ぼす影響が無視できないケースもある。野生動物の感作（sensitization）や馴化（habituation）はその一例である（Morrison 2009）。感作とは、調査者が対象動物に繰り返し遭遇することで、その種の警戒心が次第に高めさせてしまうことであり、結果的に観察率が次第に低下していく可能性がある。馴化はその逆の反応で、調査を繰り返すことで、次第に警戒心が薄れ、結果的に観察率は高まっていく。経時的な観察率の変化は、ある

表1 中・大型哺乳類の個体数推定法の分類

カテゴリ	おもな手法（もしくは統計モデル）	参考文献 ^a
捕獲 除去法	比率変化法（Change-in-ratio）	Lancia et al. 1996; 森林野生動物研究会 1997
	努力量当たりの捕獲数（Catch per unit effort）	Lancia et al. 1996; 森林野生動物研究会 1997
標識再捕獲法	Petersen-Lincoln モデル ※閉鎖個体群対象	Lancia et al. 1996; 嶋田ほか 2005; Thompson 2012
	Jolly-Seber モデル ※開放個体群対象	Lancia et al. 1996; 嶋田ほか 2005; Thompson 2012
捕獲数・繁殖率から推定	Harvest-based model（階層ベイズ法）	環境省自然環境局生物多様性センター 2011
個体観察	ライントランセクト法	Distance sampling Buckland et al. 1993; Lancia et al. 1996
	ポイントサンプリング法	Distance sampling ※定点観察 Buckland et al. 1993; Lancia et al. 1996
	コドラート法	区画法 森林野生動物研究会 1997 ※コラム 8 も参照
痕跡	足跡法（おもに積雪地）	Line-intercept sampling INTGEP 法 Becker 1991; Thompson 2012 森林野生動物研究会 1997
	足跡法（非積雪地でも利用可）	におい / 餌ステーション法 ※カメラトラップ法との組み合わせも可能 トラックプレート法 Foresman and Pearson 1998 ※コラム 1 も参照
糞	糞粒法 / 糞塊法	森林野生動物研究会 1997 ※コラム 8 も参照
音声	トランセクト法や捕獲再捕獲法に準じた方法	Marques et al. 2013
におい	ライントランセクト法に準じた方法等 ※おもに犬を利用	Dahlgren et al. 2012
遺伝子指紋	ヘアトラップ法、糞 / 唾液評価法 ※標識再捕獲法に準じた方法	佐藤・湯浅 2008; Oyler-McCance and Leberg 2012
カメラトラップ法	標識再捕獲法に準じた方法	O'Connell et al. 2011 ※コラム 10 も参照

^a : 利用者の利便性に配慮し、その手法を使用する際の注意点について幅広く論述されているもの（可能な限り邦文）を優先して記載した。

調査地の個体数動態を評価する際の偏りとなって顕在化しやすい。行動様式の変化が無視できない種の場合、非侵襲的な痕跡確認による個体数推定を選択する必要がある。現在、痕跡を利用した個体数推定として、足跡や糞のような視覚依存の情報だけでなく、対象動物の鳴き声やにおいのような聴覚や嗅覚の情報を利用した手法も開発されはじめた。後者の場合、継続的に音声をモニタリングできる野外測定機器（図9）や、嗅覚に優れた犬を調査に利用する必要があるが、音やにおいは周囲に面的拡散する痕跡情報であるため、視覚情報（すなわち多くが点の情報）に比べて対象動物の検出確率が高まることが期待される。

近年では、遺伝学的手法を応用し、対象動物の毛・糞・唾液（採食物の食べ残しに付着したもの）等から個体固有の遺伝子指紋（genetic fingerprint）を取り出すことが可能となり、定式化されている標識再捕獲法の統計解析に当てはめた個体数推定も実用化されている。また、カメラトラップ（トレイ

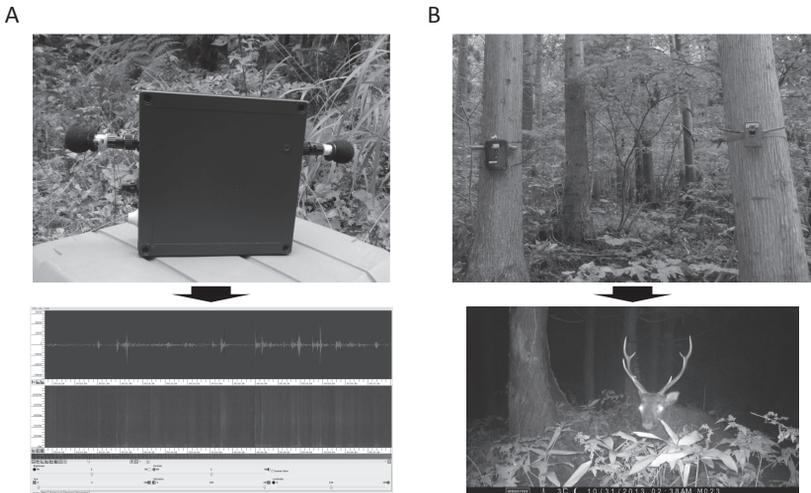


図9 痕跡を利用した個体数推定に用いられる各種機材

Aは野生動物が発する音声をモニタリングするための測定機器（Wildlife Acoustics社製）。音声を専用ソフト（上図は同社のSong Scope 4.1.3A）で解析することで、目的とする種の音声のみを検出することが可能である。Bはカメラトラップ（ともにMoultrie社製）。カメラトラップの中には、高解像度で動画撮影が可能な機種、夜間の赤外線撮影が可能な機種、音声も併せて記録できる機種など、高機能化が進んでいる。

ルカメラや無人撮影装置とも呼ばれる)を活用した個体数推定法の開発も進んでいる(O'Connell et al. 2011; Foster and Harmsen 2012)。生態調査におけるカメラトラップの活用は、歴史的に新しいものではないが(Kucera and Barrett 2011)、汎用機材の高機能化・小型化・低価格化に後押しされる形で、近年急速に普及しはじめた(図9)。

表1に示した手法は個体数推定法の大別には過ぎず、対象動物や調査地の環境条件、さらには調査コストに合わせて、綿密な計画のもとに調査手法を設計していく必要がある。古典的手法から最新の手法まで、個体数推定法を総括した優れた文献は複数あり、詳細はそれらを参照されたい(Lancia et al. 1996; 森林野生動物研究会 1997; Thompson et al. 1998; McComb et al. 2010; Pierce et al. 2012)。

【コラム8】ニホンジカの個体数推定に用いられている代表的な手法

ニホンジカ(以下、シカ)の個体数は全国的に増加傾向にあり、それにともない農林業や森林生態系に深刻な影響が生じている。第6章の個体数評価でも解説されているように、野生動物管理のためには個体数のモニタリングが不可欠となる。シカについても、個体数の動向をモニタリングするために、各地で個体数調査が実施されている。本コラムでは、シカの個体数調査で用いられている代表的な手法について解説する。

1. 直接観察による手法

ヘリコプターを用いた調査法

この調査法はエアセンサスやエアカウントともよばれ、上空からの直接観察により対象地域のシカの個体数を調査する手法である。調査は、開放地において、あるいは落葉広葉樹の割合が高い地域の落葉後の時期に行われる。常緑針葉樹林の割合が高い地域では見通しが悪くなりシカの発見率が低くなるため、この方法を適用することは難しい。上空から高性能の赤

外線カメラを利用してシカを識別する試みもなされている。なお、日本では一部の地域を除き、エアセンサスを適用できる場所が限られていることや、ヘリコプターの使用料が高価であることなどから、この調査をモニタリング手法として適用することは難しい。

区画法

区画法はシカとニホンカモシカの密度調査法として開発された手法である（仲真ほか 1980; Maruyama and Furubayashi 1983）。見落としを少なくするために、調査は森林内の見通しがよくなる晩秋から初春にかけて実施される。調査を10名で実施する場合には、調査面積は100 haほど、調査時間は1時間30分～2時間を目安に設定される。

方法としては、調査範囲を尾根や谷などによって複数の区画に分け、1区画を1名の調査員がくまなく踏査する。そして、シカを発見した時刻やシカの位置、頭数、性別、特徴（体サイズや角の尖数など）、逃走方向などを記録する。また、踏査ルートを地図上に記録するとともに、一定時間（15分や30分）ごとに自分の位置を記録する。シカを発見した場合には、上記の情報を調査員どうし無線で共有し、重複カウントをしないように留意する。そして、発見個体数（重複カウントを除去した数）を調査面積で除した値がシカの密度となる。なお、区画法は、急峻な地形が多い地域や、ササ類が繁茂する地域などでは実施することが難しい。

ライトセンサス法

ライトセンサス法は、夜間に左右をスポットライトで照らしながら車を走行させ、シカの個体数を調査する手法である。スポットライトセンサス法やスポットライトカウント法などともよばれる。調査は、目的に応じて特定の時期に行われたり、年間をとおして行われたりとさまざまである。

方法としては、一定のルートを低速（時速10 km前後）で走行し、シカを発見した時刻やシカの位置、頭数、性別、特徴（体サイズや角の尖数など）、構成、車からの距離などを記録する。車からの距離はレーザー距離計などを用いて測定する。一般的には車で移動可能な道路を利用して調査を実施

するが、湿原の歩道や稜線の登山道を利用して徒歩で調査を行う場合もある。

密度を算出する際には、シカの発見率（あるいは見落とし率）を考慮する必要がある。つまり、道路から近い個体は発見されやすいが、道路から離れている個体は発見されにくいいため、単純に発見された個体数ののみを用いると密度は過小評価されてしまう。発見率を補正した密度の算出は、Distance Sampling を用いて行うことが可能である。なお、ライトセンサス法により得られた目撃率は、相対密度の指標として用いることもできる。ただし動物の目撃率は、立木密度や下層植生の高さ・被度などにより変化するため、相対密度を異なる地域や季節で比較する場合には注意する必要がある（詳細は、第6章 個体数の評価を参照）。

2. 痕跡を用いた手法

糞粒法

糞粒法は、一定範囲内で発見された糞粒数からシカ密度を推定する手法である。密度推定の方法としては、おもに糞の消失率等を考慮した方法（池田・岩本 2004）と考慮しない方法（Koda et al. 2011）、糞粒数と区画法によるシカ密度の関係式から推定する方法（浅田・落合 2007）がある。

調査は、目的に応じて特定の時期に行われたり、年間をとおして行われたりとさまざまである。方法としては、一定面積の方形区を複数設置して、各方形区内の糞粒数をカウントする。各方形区の大きさは、1 m×1 m が使われている研究もあれば、50 m×4 m が使われている研究もある。糞粒数からの密度の算出方法については、池田・岩本（2004）、浅田・落合（2007）、Koda et al.（2011）を参照されたい。

糞塊法

糞塊法は、踏査距離あたりに発見された糞塊数をシカの密度指標とする手法である。糞塊とは、1回の脱糞で排泄されたと判断される糞粒の集まりを指す。糞塊密度は、区画法によるシカ密度と正の相関があることが報告されている（たとえば、濱崎ほか 2007；山内ほか 2007）。対象地域において両者の関係式が算出されていれば、糞塊密度からシカ密度に変換するこ

とも可能である。調査は秋季ないし初春季に実施される。夏季は下層植生が繁茂し糞が発見されにくく、糞虫による糞の分解も著しいこと、冬季は積雪地域では降雪により糞が発見されにくくなること、などの理由から調査時期として適切ではない。

方法としては、調査範囲の主要な尾根上を4~6 km 踏査し、踏査ルート of 左右1 m (計2 m) の幅の糞塊数を記録する。ただし、以下の点には注意が必要である(濱崎ほか 2007)。

- (1) シカは歩きながら糞をすることも多いため、帯状に糞が残ったり、いくつかの糞塊が重なったりすることがある。そのため、糞粒の形状や新鮮度、および糞粒数などから、1回の脱糞で排泄されたかと判断される糞塊を区別する必要がある。
- (2) 残存糞粒数が少ない糞塊は、下層植生の多寡により見落とし率に差が生じる可能性がある。そのため、とくに地域間で下層植生の被度が異なる場合などには、発見糞粒数が少ない糞塊(たとえば10粒未満)は糞塊密度の算出には用いないなどの処置が必要である。

糞塊法は区画法に比べて少ない労力と予算で広範囲において実行可能なため、継続的モニタリングに有用な費用対効果の高い調査手法といえる(濱崎ほか 2007)。

(姜 兆文・關 義和)

4. 個体数モニタリングへの応用

科学的な管理のための個体数モニタリング

この章のはじめに書いたように、個体数評価は、対象種の社会・生態を理解するための学術研究だけにととまらず、野生動物管理におけるさまざまな実務的な場面においてその重要性が高まっている。これは、対症療法的な管理、もしくは実務者の経験や勘に依存する管理から脱却し、より科学的な管

理が求められはじめたことを意味する。実際、都道府県における鳥獣管理の基軸となる特定鳥獣保護管理計画（「鳥獣の保護及び管理並びに狩猟の適正化に関する法律」に基づく制度 ※ただし2014年の法改正にともない計画の名称は変更される）において、現在採用されている管理施策評価のために、対象種の個体数モニタリング（population monitoring）の実施が謳われているものが多い。たとえば、北海道東部のエゾシカ保護管理計画において、1993年の個体数指数を100とし、個体数指数25（暫定目標水準）から50（大発生水準）の間に移行させることを目的に、捕獲数の調整とその影響評価のための個体数モニタリングが継続されている（北海道2012）。しかし、こうした個体数による明瞭な管理基準が設けられている特定鳥獣保護管理計画はニホンジカをのぞき限られていると同時に、モニタリングされている個体数をどのように管理計画に効果的にフィードバックさせるかについての課題も依然として少なくない（宇野ほか2007）。

モニタリングとは、「将来何かの役に立つかもしれない」という漠然とした動機や期待をもとに、野外でデータを収集してくるのではない（Morrison 2002; Morrison et al. 2008）。個体数モニタリングであれば、保護施策や捕獲事業などが、対象種の個体数にどのような「影響」を及ぼしうるのかを明らかにするための「研究」として計画的に実施されるべきである。なぜなら、哺乳類の個体数管理において、必ずしもすべての科学的仮説が検証されているわけではなく、ある一定の不確実性の中での管理、すなわち管理を仮説検証実験と見なす順応的管理（adaptive management）の手続きが求められるためである（Christensen et al. 1996; 松田2004）。そのため、個体数モニタリングには、この章で一貫して述べてきたような科学的な厳密性は不可欠である。しかし、この厳密性は、確度（もしくは精度）の高い推定値が得られなければ、現行事業の評価ができず、管理を前進させられないということの意味しない（Sinclair 1991）。たとえば、ある地区の対象種の個体数を700頭としても、400頭としても、結果的に採用される管理手法に差がないのであれば、高い確度（もしくは精度）の推定値を得るために多大なコストを負担するのは無意味である（Lancia et al. 1996）。まず求められるのは明確な管理方針である。すなわち、個体数モニタリングを含めた個体数管理事業の計画

段階において、どのような個体数推定量 / 個体数指数が得られたら、どういった管理オプションを選択するかについて事前に決定しておく必要がある。これは政策決定者が事業の説明責任 (accountability) を果たすために必要であり、順応的管理が単純な試行錯誤と決定的に異なる点である。つぎに、採用した管理方針に対して、どの程度の確度 / 精度 (信頼限界) の個体数推定が求められるのかを検討すればよい。個体数モニタリングの実施は、管理事業を成功に導くための手段であり、目的ではない。「何頭の動物が生息しているのか」ばかりに社会は過剰に注目しがちである。しかしこれだけでは管理事業の成功は保証されない。

管理方針に求められる精度を決定する際に注意すべき点は、事業による影響とは独立に、個体数は常に変動しているという点である。たとえば、捕獲を含めた人為的影響のない金華山に生息する野生ニホンザルの個体数の変動係数 (1982 年から 2003 年度) は 9.73% で、個体数変動幅 (最大個体数 ÷ 最小個体数) は 1.63 に達する (伊沢 2009 をもとに算出)。このように、モニタリングにより特定された個体数変化は、事業による影響だけでなく、通常の個体数変動にも左右され、さらには選択した個体数推定法の精度や偏りに由来する誤差によっても生じる (Morrison 2002)。個体数モニタリングでは、通常の個体数変動より大きな変化をもたらさる事業でなければ、その事業の影響だけを特定するのは容易ではない。そのため、通常の個体数変動幅が、事業影響評価のための個体数モニタリングにおける推定精度を決定する一つの目安になる。

市民参加型調査の可能性

研究に必要とされるコストと、その持続性はトレードオフの関係にある。上記のように個体数モニタリングは研究として厳密かつ継続的に実施されることが必要とされるため、研究のコスト削減は個体数モニタリングの成否の鍵を握っているといっても過言ではない。とくに、大型哺乳類の地域個体群を対象としたモニタリングの場合、調査地サイズは非常に大きなものとなるため、研究者や行政担当者だけでは対応できない。そこで、こうした広域的なモニタリングのために、近年では市民参加型調査の必要性が指摘されるよ

うになってきた。たとえば、環境省生物多様性センターが開始した「いきものログ (<http://ikilog.biodic.go.jp/>)」は、インターネットを活用した市民参加型の動植物の生息・生育情報の収集および情報公開を目的とした新たな試みの一つである。また、出猟カレンダー（狩猟カレンダー）を、市民から寄せられる野生動物の個体数動態を明らかにするための情報源として効果的に活用する試みもある。各都道府県における狩猟登録者は出猟カレンダーに入猟日・場所・目撃動物種と頭数を記入することになっているため、目撃効率（sighting per unit effort, SPUE）を個体数指数として利用するというものである（坂田ほか 2008）。

市民参加型調査により調査ボランティアを増やすことで、研究コストを削減することができる。一方で注意しなければならないのが、調査者バイアス（調査集団信頼度）である（Morrison 2002; Morrison et al. 2008）。個体数推定のための調査手法が厳密に標準化されていない場合、調査員間で手法にばらつきが発生しやすく、信頼度が低下しやすい。また、直接観察などによる個体数評価においては、個々の調査者の能力や経験がその結果に左右しやすい。そこで、調査手法に応じて、手法の厳密なマニュアル化と同時に、初心者を対象にした事前の訓練が不可欠な場合もある。また、調査者バイアスを事前に推定することで（その方法は、Morrison 2002 等に紹介されている）、得られた個体数の精度を示しておくことも有益である。

謝辞

本章では、科学研究費補助金（23710279・26701007）、京都大学霊長類研究所・共同利用研究、および日本生命財団若手研究助成による研究プロジェクトの成果の一部を活用した。

【コラム9】 自動撮影カメラを用いた哺乳類調査

野生動物調査に用いる技術・機器類については、常に開発や改良が試みられているが、とくに自動撮影カメラについての技術発展は著しい。それは、

銀塩フィルムからデジタル化されたことにより、カメラの軽量化、連続撮影時間と撮影枚数の増加、同じ機材で静止画だけでなく動画撮影も可能になったことに加えて、全体的に低価格となり、また機種を選択肢や入手経路が増えたことに起因する。結果として自動撮影カメラは一般的な調査機器の一つとなり、センサーカメラや暗視カメラ、トレイルカメラ等の名称でさまざまなところで使用されている。

便利な調査ツールである自動撮影カメラであるが、調査に使う場合には調査目的を明確にしたうえで、設置台数や設置方法を十分に検討し、予算も含めて機種を選定や管理・運用方法にも考慮する必要がある。

本コラムでは、自動撮影カメラを用いて哺乳類調査を行う際の機種の選び方やカメラの設置方法、得られるデータの取り扱いについて紹介する。

1. 自動撮影カメラを調査に導入する際の注意点

何を知りたいかを明確にする

あくまで自動撮影カメラは調査ツールの一つであり、調査者は「漠然と趣味で動物写真を撮る」のではなく、「自分の研究に自動撮影カメラのデータが活用できるか」という目線を持つべきである。

おもに自動撮影カメラは、直接観察が困難な種の生息や行動の調査に使用されてきた (Karanth 1995; Karanth and Nichols 1998; 平田 2007)。近年では動画機能の向上等により、食性や繁殖などの基本的な生態調査以外にも、鳥獣害対策を含む野生動物管理のために設置される防護柵や捕獲器に対する動物の反応などを観察する際にも使われている。

また、自動撮影カメラによる調査では、調査者が常に観察していなくてもよいことや調査者への野生動物の警戒や忌避行動を低減できるため、映像から動物の出没頻度や種構成を調べることで、調査地域の動物相の研究や動物の個体数推定にも活用されている (上田・姜 2004; Yasuda 2004; 塚田ほか 2006; コラム 10 も参照)。

機種を選定する

近年の自動撮影カメラの機能や性能の向上、さまざまなメーカーや代理

店の参入は、機能や価格面での機種選定の選択肢を格段に増やした。その反面、調査者が機種ごとの機能の違いや特徴を十分把握できなかつたり、頻繁にモデルチェンジが行われることで使用機種の同型機が入手困難になったりするなどの弊害も生じている。そのため、自分の調査目的に適した機種の選定や使用方法を考えることの重要性が従前よりも増している。

現在流通している機種のほとんどがパッシブ形式の赤外線センサーを用いたセンサー部分と記録本体が一体型となったもので、同一筐体で静止画と動画の切り替えができる。最近の機種は操作や設定も簡易で、小型軽量化も進んでおり、これらのことが自動撮影カメラの普及を進めたと考えられる。ただし、正確な研究データが必要な場合には、センサーの感度やインターバルの調整が細かくでき、かつ静止画や動画が鮮明に記録できる専門性の高い機種を選択する必要がある。

誘引エサ（ベイト）の使用を検討する

自動撮影カメラを使用する調査を総称し「カメラトラップ法」とよぶが、これは野外の獣道などにカメラを設置して野生動物の姿をあたかも捕獲するかのように写し撮ることに由来する。そのため、通常は対象とする動物が通りそうなところを選択し、カメラの設置が動物の行動に影響しないように細心の注意を払う必要がある。

ただし、出没頻度などのデータを要しない、希少な動物の生息確認や地域の動物相の調査を行う場合には、少しでも撮影機会を増やすために誘引エサ（以下、ベイト）を使用することもある（Koerth and Kroll 2000）。また、ツキノワグマの斑紋を効率的に撮影する際など、自動撮影カメラにより個体識別や個体数推定を行うときにもベイトが用いられる（東出 2012）。しかしながら、ベイトの使用にともなう過度な誘引により、本来の出没頻度や一定地域内の生息数に影響が生じないように注意しなければならない。

いずれにせよ、自動撮影カメラを用いる場合には、研究仮説とともに、カメラの機種選定や設置場所も含めた十分な事前準備が必要であるといえる。

2. 自動撮影カメラの設置方法

野外に行く前のカメラの準備

通常、カメラには機種ごとに適正な焦点距離が存在するが、自動撮影カメラの場合には、焦点距離の他にフラッシュや赤外線ライトなどの照射距離やセンサーの届く範囲などにも注意を要する。とくにセンサーの届く範囲については、センサーの距離だけではなく、上下左右の幅にも留意が必要である。たとえば、夜間に何も映っていない撮影が多い場合には、センサーの幅がカメラの撮影範囲よりも広いことが考えられ、この場合にはセンサー部分にテープで目隠しをするなどの調整が必要になる。逆に動画などでいきなり動物が飛び込むように映る映像が多い場合などは、センサーの反応が遅いことが疑われる。センサー感度を調整できる機種であれば、感度を上げるなどの調整が必要となる。

加えて、自動撮影カメラには、機種ごとの特徴があるばかりではなく、時には同機種内でも個体差がある。そのため、調査を行う前にはカメラに通し番号を付けて、機種および機体ごとの特徴を把握しておき、設置・運用の効率化を図るとよい。データの上書き防止や電源の消失などが起こらないように、記録媒体やバッテリーにも識別番号を付けておき、カメラ本体と組合せを固定して管理することが重要である。

野外でのカメラの設置方法

何を知りたいか、どんなデータ（映像）が撮りたいかという調査目的に合わせてカメラの設置方法は変わってくる。すなわち、「どのような写真構図で対象を撮影するのがよいか」である。

通常、カメラは動物の体高よりも少し高い位置に設置して、前方や側面から撮影することが多い。とくにデジタル式でシャッタースピードが遅いカメラを使用する場合には、側面からの撮影は誤作動（以下、空打ち）が増えるため、対象物を真正面から撮影できるようにカメラを設置する場合もある。

イノシシやニホンジカ、ツキノワグマ、ニホンザルなどの中・大型哺乳類の場合には、カメラの最適撮影距離が4~7 m程度であれば、70~150

cm 程度の高さからやや下向きにカメラを向けて設置する。下に向けることで撮影対象との距離を調整して焦点を合いやすくし、加えて、日光の差し込みを減らして空打ちを少なくすることができる。また、動物の行動に変化を与えない程度で撮影範囲の草や枝の刈払いを行っておくと、枝葉の写り込み・揺れによる空打ち、枝葉に焦点が合うことによる撮影対象のピンぼけやフラッシュによるハレーションを防止することができる。

特殊な写真構図を撮影する事例として、樹上などから地面に向け、カメラ直下を通過する姿を撮影することもある。これは耳標や背中などへのマーキングを行っている個体の観察や種の特定などで外見だけを確認したい場合などに用いられる。また、傾斜地の低い方から斜面の上に向けてカメラを設置することもある。こうすることで、傾斜を駆け上がる際に移動速度が遅くなって撮影機会が増えるうえ、対象種の後ろ姿（臀部）から丸丸なども確認できるので、イノシシやニホンザルなどでは成獣の雌雄判別も可能となる。

写真構図以外にも注意すべき点がある。たとえば、野生動物の多くがカメラの設置初期にはカメラの存在を意識する。サルがカメラに触れたり、イノシシが樹擦りの際にカメラに衝突したりすることもあるため、雲台や三脚を含めて、カメラはしっかり固定する必要がある。結束ベルトで固定する場合には、ベルトと樹木などの隙間に落枝などをくさびのように差し込み、ベルト固定時のカメラのぐらつきを抑えながら、適切な写真構図になるよう調整するとよい。

センサーやライトをケーブルで接続するタイプではネズミ類やタヌキ等によるケーブル線の切断を防ぐため、余分なケーブルはまとめてなるべく樹上に上げておくか、ケーブルカバーなどを取り付ける。アリなどの昆虫が接続端子の挿入口から侵入し、分泌物や糞、呼吸によるカメラ内部の湿度上昇や結露などでカメラが故障することもある。端子挿入口をパテなどで塞いでおくなど、カメラの設置にはさまざまな工夫が必要である。

そして何よりも重要なのは、自動撮影カメラを設置する際には事前に土地所有者等の了解をとり、カメラ周辺に設置者（所属機関）とその連絡先、設置目的などを記載した標識をつけるなど、地域住民へ配慮することである。

土地所有者への連絡等については、調査地の市町村役場や森林管理署などに相談しておくといよい。盗難等を危惧してカメラを密かに設置することを考えるかもしれないが、調査地住民の信頼や協力を得ることがフィールド調査ではとても重要である。

カメラのメンテナンス方法

自動撮影カメラの一番の敵は水であり、その対策としては設置後のメンテナンスが重要となる。カメラ筐体内に水が入る場合の多くが、パッキン部分からの浸水である。長期間野外に設置されたカメラは風雨に晒されるため、細かい粒子の砂塵などがパッキン部分に付着する。これらが浸水の要因になるため、数カ月間、野外に設置していたカメラを回収した際には、パッキン部分のオーリング（黒や茶色などのゴムの部分）を傷つけないように取り外して、オーリングの入っていた溝をブロワーや綿棒等を使ってクリーニングする。また、オーリング自体は不織布などで拭き取った後、シリコングリスなどを薄く塗布して元の溝にはめる。

その他のメンテナンスとしては、プラスチックレンズの傷や有機溶媒等による溶解や白濁がないか、バッテリーの液漏れがないかなどの確認がある。使用しない期間は乾燥箱で保管することで、機材寿命を延ばすことができる。また再設置の際には、事前に動作確認を行っておく。

3. 得られたデータの扱い方

自動撮影カメラのデータを回収した時には、対象となる動物を撮影できたデータ（有効ショット）を中心に解析などを行い、空打ちなどのミスショットや対象動物以外のデータは削除することが多い。ただし、近年はハードディスクなどの記録媒体の容量も増え、価格も低下していることから、ミスショットも含めて、データは蓄積しておく必要がある。

とくに有効ショットとミスショットの比率は、カメラの設置方法が適切かどうかを判断するための有力な指標となる。ミスショット率が高いカメラについては、センサー感度を下げるよりも、設置方法（カメラ角度や周辺の草刈りなど）や設置場所の検討などを行うことで有効ショット率の増

加を図ることができる。こうした改善を行うためにも、カメラの稼働回数（ショット数）に対する有効ショット率を認識し、ミスショットについてもなるべくデータは保存しておくべきである。なお、得られたデータを学会や論文等で発表する際には、有効ショット数や使用機種を記載する必要がある。

4. 今後の利用について

この5～10年間の自動撮影カメラ技術の進歩には目を見張るものがある。しかし、調査研究の観点では、自動撮影カメラを用いた哺乳類調査といっても、カメラで動物の姿を確認しただけのような、研究とは程遠い使われ方しかされていない事例も少なくない。それは、カメラ撮影の期間や台数、データ量とデータ解析が十分でなく、事例的な映像収集で終わってしまっているからかもしれない。

自動撮影カメラは調査者自身がその場にいらなくてもデータが取れ、かつ動物の行動への影響が比較的少なくとも済むという利点がある。研究を実施する際には、これらの利点を十分に活かすことが重要である。たとえば、哺乳類の標識再捕獲法では、トラップハッピー（誘引エサ等への学習により、特定個体の出没や捕獲の頻度が有意に上がる現象）が起こり得るが、カメラトラップを使えばそれを回避できる。最近では自動撮影カメラを用いて、撮影されたツキノワグマの月の輪斑紋から個体識別を行うことで個体数推定も行われている（東出 2012）。また特定地域にカメラを大量設置するなどして、標識や個体識別をせずとも個体数推定を行う方法などもある（Martorello et al. 2001; Rowcliffe et al. 2008; コラム 10 も参照）。

恐らく、今後も自動撮影カメラは機能の向上と価格の低下が図られると見られることから、調査ツールとしての有用性はより高まるものと考えられる。なお、自動撮影カメラの機能やカメラを用いた各種調査方法について体系的な情報をしりたい場合には、O'Connell et al. (2011) を参照されたい。

（平田滋樹）

【コラム 10】 自動撮影カメラを用いた野生動物の個体数推定

1. 自動撮影カメラを用いた調査設計上の注意点

自動撮影カメラを用いて動物の個体数を推定する場合、カメラの配置や誘引物の利用などにより推定値は大きく変動する。これらについて理解せずに調査を設計すると、誤った結論を導く可能性があるため注意を要する。

たとえば、行動圏の広い種を対象にした調査では広範囲にカメラを配置しなければならないが、カメラのコストや地理的要因などの制約により広範囲での設置が難しい場合もある。しかし、調査範囲が狭くなると、同一個体を重複して撮影する確率が高まるため、個体数の推定値は過大評価されることが報告されている (Cuellar et al. 2006; Jackson et al. 2006; Dillon and Kelly 2007; Maffei and Noss 2008)。また、狭い調査範囲の場合は対象種が利用できるすべてのハビタットタイプをサンプリングできない。そのため、選択性の高い資源の近くにカメラが位置した場合には過大推定、選択性の低い環境に位置した場合には過小推定となる。このように狭い範囲で調査を実施すると、潜在的に推定値にバイアスが生じる可能性がある。

つぎに誘引物の利用であるが、安田 (2012) は誘引物を利用することで二つの利点があると述べている。一つ目は誘引される種の生息を短期間で確認できること、二つ目は撮影範囲内に動物を留め、行動を観察することができることである。しかし、誘引物に対する反応には個体差があり、個体によっては誘引物により行動圏など行動様式が変化してしまう場合もある。たとえば、Kilpatrick and Stober (2002) は、誘引物の利用により、オジロジカのコアエリア (集中利用域) の配置が餌付け地点周辺に移動したことを報告している。また、Campbell et al. (2006) はオジロジカの行動圏外に餌付け地点を設置することで、52 個体中 29 個体が行動圏外に誘引されたことを報告している。このように誘引物により周辺個体を誘引する結果、個体数推定値は過大評価される可能性がある。

以上のように、用いる手法によって得られる推定値のバイアスが大きく

なるということは十分に理解しておく必要がある。自動撮影カメラを用いて個体数推定を実施する際には、調査の目的や対象動物の生態に合わせて適切な手法を適用することが重要である。次項では、実際に自動撮影カメラを用いた個体数推定の基本的な考え方や留意点などについて説明する。

2. 自動撮影カメラを用いた個体数推定

自動撮影カメラを利用し絶対個体数を推定する場合、おもに個体識別をもとにしたマークリサイト法と、個体識別の必要のない Random Encounter Model (REM; Rowcliffe et al. 2008) が用いられる。相対個体数を推定する場合には、相対密度指標 (relative abundance index; O'Brien et al. 2003) が用いられている。

マークリサイト法

マークリサイト法は標識再捕獲法を応用した手法である。通常の標識再捕獲法では、捕獲されたすべての個体に標識を装着して放獣し、その後、再度捕獲を実施する。そして、全捕獲個体に占める標識個体の割合から絶対個体数を推定する。自動撮影カメラを用いる場合には、形態的な特徴（毛皮の模様や斑点など）から識別された個体を標識個体とみなして個体数推定を実施する。つまり、最初に各個体を撮影した写真から個体識別を実施し、調査期間中での識別個体と識別できなかった個体の割合や撮影頻度から絶対個体数を推定する。この方法は、識別個体の撮影を再捕獲として考えているため、マークリサイト法と呼ばれている。自動撮影カメラを用いる場合、捕獲を実施しないため、動物への影響を最小限に抑えることができるという利点がある。

これらの手法の有効性は動物の個体識別に依存する点である。トラやジャガーなどの大型ネコ科動物では、毛皮の模様や斑点などが個体により異なるため、種内での個体識別が可能である。一方で、毛皮の模様などに特徴のない種に対しては、この手法を適用することが困難であるという課題が残る。このような種においては、傷跡や、体型、姿勢、尻尾などの特徴により個体識別が可能であるが、これらの特徴がすべての個体で発見でき

る訳ではない。したがって、写真から個体を識別できない種では、事前に人工的な標識を装着しなければならない。Bartmann et al. (1986) や Sweitzer et al. (2000) は、標識装着個体の割合が個体群の 45–67% の場合には精度の高い個体数を推定できることを示唆している。しかし、標識個体の割合が個体群の 10% の状況で個体数を推定した場合には、精度の低い推定値が算出されることが報告されている (Hebeisen et al. 2008)。そのため、この手法を個体識別のできない種に適用する場合、事前に膨大な捕獲努力量が必要である。また、個体識別に限らず、毛皮の模様や斑点、人工的な標識などはカメラからの角度・距離、フラッシュ、光、天候、動物の健康状態や採食行動によって大きく変化する。その結果、個体識別の誤判定を引き起こす可能性が高く、これらのバイアスを可能な限り最小化した調査設計が求められる。

Random Encounter Model (REM)

このモデルでは、動物の撮影率と行動特性および自動撮影カメラの特性を利用した、次式を用いることによって絶対個体数を推定することができる。

$$D = gy/t \times \pi/rv (2 + \theta)$$

ここで、 y/t は調査期間内の動物の撮影枚数 (撮影率)、 v は動物の移動速度、 g は 1 枚の写真における動物の群れサイズ、 r はカメラの検知距離、 θ はカメラの検知角度である。

ただし、このモデルでは以下の三つの仮定をしている (Rowcliffe et al. 2008)。一つ目は動物がランダムかつ他の個体とは独立して移動すること、二つ目は動物がカメラの存在に関係なく独立して撮影されること、三つ目は対象個体群が閉鎖していること (すなわち、調査期間中に出生・死亡・移動・移出が起こらないこと; 詳細は 6 章 3 節の「いつ/どこで推定するか」の項を参照) である。REM を用いる場合、これらの仮定を満たすように調査設計を組む必要がある。しかし、動物が調査地内をランダムに動くことは困難であり、また動物によっては複数個体で行動することもあるため、一つ目の仮定を満たすことは難しい。ただし、Rowcliffe et al. (2008) は、

REMにより精度の高い推定値が得られたことを報告している。今後は、他の調査地でも同様の結果が得られるのかどうか検討していくことが必要だろう。二つ目の仮定においては、たとえばカメラの前に餌を置くことで動物が頻繁に撮影される場合（トラップハッピー）やフラッシュ機能により動物がカメラの前を忌避する場合（トラップシャイ；Séquin et al. 2003; Wegge et al. 2004）には、仮定が成り立たなくなってしまう。そのため、カメラの前に餌を設置しないこと、使用するカメラは赤外線フラッシュを搭載する機器を利用することで、条件を満たすことができる。一方で、獣道などの動物が利用する場所へカメラを設置することはこの仮定を無視すると考えられる。しかし、Mccoy et al. (2011) はオジロジカの個体数推定値を獣道、餌付け地点、ランダム地点で比較し、ランダム地点と獣道で同様の結果が得られたことを報告している。そのため、獣道へのカメラの設置はこの仮定を完全に無視しているとは言い切れない。三つ目の仮定を満たすためには、季節移動や出産、自然死亡が生じやすい時期を避けて、短期間に調査を実施することが必要となる。

REMはRowcliffe et al. (2008)とRovero and Marshall (2009)、Manzo et al. (2012)の三つの論文しか国際的にも検証されていない。そのため、実用性や汎用性がまだ不明なところも多く、日本の野生動物における検証は今後の課題である。また、Rowcliffe et al. (2008)やRovero and Marshall (2009)は移動速度が推定密度にバイアスを掛けるため、正確な移動速度を把握する必要があることを指摘している。つまり、対象種にGPSデータロガーやラジオテレメーターを装着し、移動速度を計測しておかなければならない。REM自体は膨大な標識を必要とする標識再捕獲法よりも低コストであるが、移動速度計測に掛かるコストは大きな課題である。

相対密度の指標 (Relative Abundance Index; RAI)

RAIは、一定期間における撮影枚数から撮影頻度（あるいは撮影率）を算出するというのが基本的な考え方である。たとえば、カメラを設置している25日間での撮影記録を100日当たりに換算し撮影率を算出する。その場合、同一個体が連続して撮影されることで、過大評価に繋がる可能性が

あるため、多くの研究は30分以上隔てた写真を解析に用いている。RAIは日本でも異なる種や時期、地域間での撮影率の比較に利用されている(Yasuda 2004; 塚田ほか 2006; 小高ほか 2009)。

しかし、異なる種に対してRAIを用いる場合には、種によって最適なカメラの設置場所や配置方法が異なるため、同一の調査設計を利用することができないことに注意が必要である(Foster and Harmsen 2012)。とくに、カメラを獣道に設置する場合は、すべての生息種が均等に獣道を利用するとは限らないので、異なる種間で比較することは不適切となる。

安田(2012)は撮影頻度を相対密度の指標として利用するのであれば、対象種と調査地ごとに、撮影頻度と、それとは独立に行われた別の手法による密度推定値との間に正の相関関係があることを示すべきであると指摘している。自動撮影カメラは発展途中の手法であり、上記のような関係が明らかにされていないことが課題である。

*

自動撮影カメラは、機器の故障や電池の寿命、記録媒体の容量を加味しても長期間データ収集できる道具である。また、地形の急峻な場所や植生の密集した場所にも自動撮影カメラは設置できること、24時間のモニタリングが可能であること、また動物への攪乱も少ないことなどから、既存の調査手法よりも優れた手法と考えられる。しかし、自動撮影カメラは一地点の写真データであり、周辺地域の痕跡や被害を見逃す恐れがある。また、予算などの問題から自動撮影カメラを広域に設置することが困難な場合も多い。このように、自動撮影カメラは必ずしも万能な道具ではないということは十分に理解しておく必要があるだろう。本コラムでは自動撮影カメラを用いた個体数推定の考え方や留意点を中心に述べたが、紙幅の関係上紹介できなかった部分も多い。自動撮影カメラの生態調査への応用について詳細を学びたい方には、O'Connell et al. (2011)が参考になるだろう。

(池田 敬)

