

博士論文

行政データに基づいた  
野生動物の個体群動態のモデリングと管理への応用

東京大学大学院 農学生命科学研究科  
生圏システム学専攻 生物多様性科学研究室

長田 穰

2016年10月



## 目次

## 第1章 序論

1.1 本論文を作成するにあたって .....	4
1.2 状態空間モデル .....	7
1.3 調査地の概要 .....	9

## 第2章

## 状態空間モデルへのベイジアンモデル平均の適用：イノシシ個体群の増減要因を探る

2.1 はじめに .....	11
2.2 方法 .....	12
2.2.1 調査地および解析データ .....	12
2.2.2 状態空間モデル .....	13
2.2.3 ベイジアンモデル平均 .....	16
2.2.4 状態空間モデルの実装 .....	16
2.2.5 クロスバリデーション .....	18
2.3 結果 .....	19
2.4 考察 .....	19
表 2.1-2.2 .....	23
図 2.1-2.2 .....	25

## 第3章

## 分布拡大に影響を与える景観要因の特定：ニホンジカの異方的な移動分散を推定する

3.1 はじめに .....	27
----------------	----

3.2 方法 .....	29
3.2.1 調査地および解析データ .....	29
3.2.2 状態空間モデル .....	31
3.2.3 状態空間モデルの実装 .....	35
3.3 結果 .....	36
3.4 考察 .....	37
表 3.1 .....	40
図 3.1–3.5 .....	41
<b>第 4 章 PFMCMC と修正アルゴリズムの提案</b>	
4.1 はじめに .....	46
4.2 PFMCMC アルゴリズム .....	46
4.3 粒子縮退と新しい粒子近似の提案 .....	49
4.4 提案した粒子近似のパフォーマンスの検証 .....	52
4.4.1 方法 .....	52
4.4.2 結果 .....	53
4.4.3 考察 .....	54
図 4.1–4.3 .....	56
<b>第 5 章 異質環境下における野生ジカによる口蹄疫の拡散予測</b>	
5.1 はじめに .....	59
5.2 方法 .....	61
2.2.1 調査地および解析データ .....	61
5.2.2 モデルシミュレーション .....	61

5.2.3 統計解析 .....	64
5.3 結果 .....	65
5.4 考察 .....	65
表 5.1 .....	68
図 5.1-5.4 .....	69
<b>第6章 総合考察</b>	
6.1 本論文の研究成果 .....	73
6.2 状態空間モデルが野生動物に果たす役割 .....	74
6.3 管理に対する提言と今後の課題 .....	75
6.3.1 個体群動態に影響する要因の特定 .....	75
6.3.2 生息個体数の推定.....	76
6.3.3 個体群動態の将来予測 .....	77
謝辞 .....	79
摘要 .....	81
引用文献 .....	83

## 第1章

### 序論

#### 1.1 本論文を作成するにあたって

野生動物の個体群動態に影響する環境要因を特定することは、個体群生態学、保全生物学、野生動物管理の分野において古くからの主要な興味のひとつであった。近年では、気候温暖化が生物に与える影響を評価する (Pagel & Schurr 2012)、絶滅の危惧される生物の個体群を回復する (Lindley 2003)、野生動物の効果的な管理計画を実施する (Iijima et al. 2013)、外来生物や有害生物の分布拡大を予測する (Wikle 2003; Hooten & Wikle 2008; Bled et al. 2011; Veran et al. 2015) といった目的から、その応用的な重要性は益々高くなっている。

野生動物の個体群動態に影響する環境要因を特定するために、ここ十年ほど生態学研究では時系列データを利用する状態空間モデルに注目が集まっている (e.g., Wikle 2003; Royle & Drazio 2008)。状態空間モデルは、注目する変数 (例えば、個体数) の時系列データが含むばらつきを、システムの動態に内在するノイズ (人口学的ゆらぎ) と観測にともなうノイズ (観測誤差) に明示的に分離し、関心のあるパラメータ (個体群動態に影響する要因の効果) の正確な推定を実現する枠組みである (詳しくは 1.2 節)。状態空間モデルに注目が集まっている背景には主に二つの生態学研究の変化があると考えられる。第一に、定常 (平衡) 状態にない生物の個体群動態を扱うことが必要になったことである。生態学では慣習的に生息適地モデルと呼ばれる手法群 (生物の空間的变化を扱うモデル、一般化線形混合モデル等が含まれる) を用いて生物個体群に重要な環境要因を特定してきたが、これらのモデルでは生物個体数に時間的変動のない定常状態を仮定しなくてはならない (Guisan & Thuiller 2005)。しかしながら、近年では人間活

動の増大にともなう、野生動物の多くは何らかの人為的影響を受け、個体数が変動している最中であることも多い。状態空間モデルは、時系列データを用いてシステムの動態をモデル化するため、定常状態にない生物の個体群動態も扱うことができる。第二に、生態学において観測誤差を考慮することの重要性が広く認識されるようになったことである。他の分野に比べると生態学のデータには大きな観測誤差のばらつきが含まれることが多く、明示的に観測誤差を考慮しない手法では興味のある動態の推定に大きなバイアスがかかってしまうことが知られている (Tyre et al. 2003; Yamaura et al. 2013)。データに含まれるばらつきを明示的に分離する枠組みをもつ状態空間モデルは、観測誤差をモデル化することが容易であり、観測誤差を考慮したいという生態学者の要求と合致していた。

状態空間モデルは、我が国の野生動物管理の現場においても、有用な統計手法として導入され始めている。例えば、我が国の最も代表的な管理対象種であるニホンジカを例に挙げると、環境省の統計資料に用いられている兵庫県 (坂田ほか 2012) での推定をはじめ、北海道 (Matsuda et al. 2002; Yamamura et al. 2008)、山梨県 (Iijima et al. 2013; 飯島 2016)、千葉県 (浅田 2014) といった自治体の推定で既に状態空間モデルの導入が行われている。野生動物管理において状態空間モデルが導入される理由としては、行政機関によって収集された管理やモニタリングのデータ (以下では、単純に行政データとする) が生態学で用いられる通常の特徴と異なる特徴をもっていることが挙げられる。第一の特徴として、行政データの扱う動物個体群には狩猟や有害駆除といった管理の影響が存在している。こうした動物個体群に対する管理の影響は年によっても大きく変動するため、個体群動態に非定常性をもたらす原因となっている。第二の特徴として、行政データにはさまざまな観測誤差や欠損が含まれている。例えば、本論文のニホンジカの研究

(第3章)では、観測誤差は大きいが大規模にわたって行われる糞粒法(ニホンジカの糞粒を数える方法)と労力がかかるため一部の地域でしか行われないが観測誤差の少ない区画法(ある決められた区画のニホンジカをすべて数え上げる方法)と異なる性質をもつ二つのデータが用いられる。状態空間モデルの枠組みはこうした異なる観測誤差・欠損をもつデータを統合的に解析することに非常に優れている。行政データに含まれる観測誤差や欠損の多くは、管理に用いることのできる予算が限られていることに起因しており、野生動物管理においては広く一般的である。第三の特徴として、行政データには行政区分(例えば、自治体や管理区域)ごとに集計されたデータが多い。行政データは、野生動物の生態よりも管理のしやすさを重視した区分に従って集計されることが多いため、個体群動態を解析するにはその不一致を十分に考慮する必要がある。一方、長期にわたり一個人が野生動物のデータを収集することの難しさを考えると、行政データは野生動物の長期の個体群動態を調べるうえで非常に優れたデータであることも確かである。行政データを上手に利用して、各地域の野生動物個体群の動態を推定することが野生動物の管理では重要なのである。

本論文の主な目的は、状態空間モデルの枠組みを用いて、不完全な行政データから野生動物の個体群動態に影響する環境要因を特定することである。ここで、「不完全」とは観測誤差や欠損が含まれていることを意味する。特に、本論文では解析に用いられる行政データが限られている状況と豊富にある状況に分けて、二つの状態空間モデルを提案する。前者では、行政データをとり始めたばかりの状況あるいは予算が限られている状況を想定しており、データが少ないことに起因する解析の問題を考慮して状態空間モデルを構築する必要がある。後者では、長期間の行政データを用いて、これまで困難であった個体群レベルの移動分散を推定する状態空間モデルの



構築を目指す。また、本論文では 2010 年に発生した宮崎県の口蹄疫の感染拡大を受けて、異質環境下で野生動物が口蹄疫の感染拡大に果たす役割についても検討することとした。

本論文の構成は以下のとおりである。まず、本章の残りでは、本論文で重要な役割を果たす状態空間モデルについてと、調査地である千葉県房総半島について全般的な説明を行った（以降の章では、各章に関連する追加的な情報を除いて説明を省く）。第 2 章では、ニホンイノシシの捕獲データを用いて、データが限られている状況で個体群動態に影響する景観要因の特定を行った。生態学では状態空間モデルにおけるモデルの不確実性について滅多に考慮されない。そこで、データが限られている場合にモデルの不確実性を考慮しないことの問題点を明らかにし、その解決策としてベイジアンモデル平均を状態空間モデルに適用することの利点を議論した。第 3 章では、ニホンジカの長期モニタリングデータを用いて、異質環境下で分布拡大に影響する景観要因の特定を行った。ニホンジカのような移動能力の低い動物の特徴である異方的な移動分散過程と、それに関係する人口学的揺らぎを考慮した状態空間モデルの構築を行った。第 4 章では、第 3 章の状態空間モデルの実装に必要な PFMCMC の修正アルゴリズムの提案とそのパフォーマンスの検証を行った。第 5 章では、異質環境下でのニホンジカによる口蹄疫の感染拡大についてシミュレーションを行い、千葉県房総半島において対策を行うべき重要な地域について議論した。第 6 章では総合考察として、本論文の成果と先行研究の知見から、状態空間モデルが野生動物管理に果たす役割を整理し、管理に対する提言と今後の課題について議論した。

## 1.2 状態空間モデル

本論文の複数の章（2 章、3 章、4 章）では状態空間モデルによる推定が非常に大きな役割を果たすため、本節で状態空間モデルについての基本的な説明を行う。

状態空間モデルは 2 つの部分モデル（システムモデル、観測モデル）によって、その枠組みが説明されることが多い。まず、システムモデルはシステムの状態の時間的发展を記述するモデルである。本論文では、野生動物の個体群動態をシステムとして扱うので、システムモデルは個体数の変動を記述することになる。システムモデルの状態を表す変数は「状態変数」と呼ばれ、実際には観測されない隠れた変数という意味で「潜在変数」と呼ばれることもある。システムモデルでは、ある時間までの状態が分かっているとしたときの次の時間の状態を定式化し、このときシステムの動態に内在するノイズ（システムノイズ）を明らかにしなくてはならない。観測モデルはシステムの状態と観測されたデータの関係性を記述するモデルである。本論文では、例えば、野生動物の個体数と糞粒の数の関係を記述する。観測モデルでは、ある時間の状態が分かっているとされたときに得られるデータを定式化し、このとき観測にともなうノイズ（観測誤差）を明らかにしなくてはならない。時間  $t$  における状態変数を  $x_t$ 、データを  $y_t$  とすると、システムモデルと観測モデルは一般的にそれぞれ次のように表現される。

$$x_{t+1} = f(x_t, \theta) + v_t \quad [1.1]$$

$$y_t = h(x_t, \psi) + w_t \quad [1.2]$$

ここで、 $\theta$  と  $\psi$  は関数  $f$  と関数  $h$  に含まれるシステムモデルと観測モデルにおけるパラメータを表す。また、 $v_t$  と  $w_t$  はそれぞれシステムノイズと観測誤差を表す。本論文では、個体群動態をシステムとして扱うので、パラメータ  $\theta$  には個体群成長率や移動分散率が含まれる。一方、パラメータ  $\psi$  には 1 個体に対応する糞粒の数や捕獲率が含まれることになる。パラメータ  $\theta$  と  $\psi$  は、さらに別のパラメータによって記述されることがあり、このモデルをパラメータモデルと呼ぶことがある。本論文では、個体群成長率と土地利用の関係を記述するモデル等がパラ

メータモデルに当たるが、今後明示的に言及はしないこととする。

時間あたりの状態の数（次元）が多く、データにも大きな観測誤差が含まれる場合、最初の時間の状態変数に対する想定（事前分布）が推定に大きく影響することがある。論文によっては明確な理由を述べずに特別な想定を用いていることも多いが、本論文ではこの想定に対する重要性を認識して、明確に説明することとする。

### 1.3 調査地の概要

本論文では千葉県房総半島の野生動物個体群を対象にして研究を行った。千葉県の各月の平均気温は4–25℃であり、年間平均降水量は1400mmである。千葉県の南部では主にスダジイ *Castanopsis sieboldii* と植林スギ *Cryptomeria japonica* からなる森林が広がっており、野生動物の重要な生息地となっている。千葉県に生息する哺乳類としては、ニホンジカ *Cervus nippon*、イノシシ *Sus scrofa*、キョン *Muntiacus reevesi*、アライグマ *Procyon lotor*、ハクビシン *Paguma larvata*、タヌキ *Nyctereutes procyonoides*、ニホンザル *Macaca fuscata* が挙げられる。千葉県南部で実施された農作物被害アンケートによると、ニホンジカ、イノシシ、ニホンザル、アライグマにおいて一部の農作物に大きな被害が認められる（浅田 2011）。

千葉県南部に生息する大型野生動物（ニホンジカ、イノシシ、キョン）は、地理的に西と東を東京湾・太平洋に囲まれ、また北部は開発された市街地で分断されるため、孤立した個体群を形成している。県境を接する東京都や茨城県からの移入は人為的なものを除いて起こっていないと考えてよい。千葉県では、野生動物の管理を目的に1990年代から野生動物（主にニホンジカ）のモニタリングが続けられており、狩猟による各野生動物の捕獲数の報告も狩猟者に義務付けられている。県ではこれらのデータをもとに数年ごとに管理計画を改定し実施しているが、野生動

物の増加にともなって農作物被害も増加し続ける一方であり、野生動物の管理は千葉県の喫緊の課題になっている。

## 第2章

### 状態空間モデルへのベイズアンモデル平均の適用：イノシシ個体群の増減要因を探る

#### 2.1 はじめに

現在、増えすぎた野生動物が農作物や自然生態系に深刻な被害を与えることが広く認識されるようになった (Goodich & Buskirk 1995; Courchamp et al. 2003; Cote et al. 2004; Pysek & Richardson 2010)。野生動物が増加してしまう要因は多様である。土地利用の変化や捕食者の減少、温暖化による生息適地の増加等が例として挙げられる (Walther et al. 2002; Hobbs et al. 2009; Bradley et al. 2010; Estes et al. 2011)。野生動物の増減要因を探ることは、効果的な管理戦略を行うために古くから生態学研究の主要な興味のひとつであった。

個体数の増加している野生動物は個体群動態が定常な状態にないため、これらの野生動物の増減要因を調べる方法として、近年では状態空間モデルが用いられている。しかしながら、状態空間モデルの適用にはしばしば「モデルの不確実性」が問題になることがある。モデルの不確実性における問題は、データが比較的少なく候補となるモデルが多い状況で顕著である。例えば、個体数を増減する要因の候補が  $N$  個あったとすれば、どの要因をモデルに考慮するかで  $2^N$  個のモデルが存在し、しかも異なるモデルでは同じ要因でも異なる効果サイズが推定される。この効果サイズはデータが少ないほど偶然に左右され変化しやすい。モデルの不確実性を考慮することは手持ちのデータに過剰適合しないためにも重要である (Wintle et al. 2003)。

通常、モデルの不確実性を考慮するには情報量規準を計算してモデル選択やモデル平均といった手法を用いる (Burnham & Anderson 2002)。しかしながら、生態学で用いられる多くの状態空間モデルにおいては適切な情報量規準を計算することが難しく、モデルの不確実性が考慮

されることはほとんどない (Jamieson & Brook 2004)。本研究では、ベイジアンモデル平均という手法を用いて、状態空間モデルにおけるモデルの不確実性を考慮した。野生動物管理におけるこの手法の有用性を示すため、千葉県房総半島におけるニホンイノシシ *Sus scrofa* 個体群の増減要因の推定に本手法を適用した。

千葉県房総半島の現在のイノシシ個体群は、1980年代中頃に君津市や鴨川市あたりに移入されたものである (図 2.1; 千葉県・房総のシカ調査会 2001)。その後、この個体群は着実に個体数を増やし続け、現在では房総半島南部全体に分布するに至っている。また、北部の印西市の個体群は 2007 年に人為的に移入されたものと考えられている。千葉県では、イノシシの分布域で深刻な農作物被害が起きていることから、昨年 2016 年までに 2011 年の農業被害面積の 30% まで減らすことを目標にした個体数管理を行ってきた (千葉県 2013)。しかしながら、個体数の増減要因の推定に用いることのできるデータは現在まで比較的乏しく、モデルの不確実性が大きく問題になる状況であった。本研究のような状況は、人的資源や予算が限られる多くの野生動物管理の現場において一般的であり、モデルの不確実性を考慮することは非常に重要である。

## 2.2 方法

### 2.2.1 調査地および解析データ

本研究は、千葉県の 18 市町 (図 2.1; いすみ市、市原市、大多喜市、御宿町、勝浦市、鴨川市、木更津市、君津市、鋸南町、袖ヶ浦市、館山市、長南町、長柄町、富津市、南房総市、睦沢町、茂原市、印西市) を対象に行った。これらの市町では、許可された狩猟者の報告から、2008 年度および 2009 年度の箱わなによるわな日数当たりのイノシシ捕獲数 (箱わな CPUE) を計算することができる (Osada et al. 2015)。一部の市町・一部の年度では箱わなの数を正確

に集計できないため欠損しているが、この箱わな CPUE は連続した年度でイノシシの分布域をカバーする唯一の密度指標であった。

千葉県のイノシシ個体群の個体数を増減する要因として、本研究では7つの土地利用を地理情報システムによって抽出した。具体的には、第6回・第7回自然環境保全基礎調査（環境省 2009）から「広葉樹林面積」「林縁長」「竹林面積」「市街地面積」を、農業センサス 2010（農林水産省 2012）から「農地面積」「果樹園面積」「耕作放棄地面積」を関連するカテゴリの統合によって計算した。市街地以外の6つの土地利用は、イノシシに食物資源を提供し、休息場所となっていることが先行研究により指摘されている（小寺ほか 2001; 本田ほか 2008; Acevedo et al. 2011; Cutini et al. 2013; 大橋ほか 2013）。また、市街地は人為活動の指標として考慮することとした。イノシシは、人為活動の多い地域では活動時間帯や移動距離を大きく変化させることが知られており（Podgorski et al. 2013）、個体数の変化にも影響する可能性がある。それぞれの土地利用を解析に用いる際には 1km<sup>2</sup> 面積あたりの量に換算し、数値の標準化を行った。

### 2.2.2 状態空間モデル

状態空間モデルは、システムモデルと観測モデルと呼ばれる2つのモデルから構築される。まず、システムモデルはシステムの動態を記述するモデルで、システムに内在するノイズを明確にする。本研究では、システムの動態として年ごと市町単位のイノシシ個体数の変化を扱う。狩猟前と狩猟後のイノシシ個体数をそれぞれ  $N_{s,y}$  および  $N_{s,y}^h$  ( $s$  は市町を  $y$  は年度を表す) とすると、本研究のシステムモデルは次のように記述される。

$$N_{s,08} | r_s, N_{s,07}^h \sim \text{Poisson}(r_s N_{s,07}^h) \quad [2.1]$$

$$N_{s,08}^h = N_{s,08} - \text{HUNT}_{s,08} \quad [2.2]$$

$$N_{s,09} | r_s, N_{s,08}^h \sim \text{Poisson}(r_s N_{s,08}^h) \quad [2.3]$$

ここで  $HUNT_{s,08}$  は 2008 年度に捕獲されたイノシシの合計数 (箱わな 74%、くくりわな 20%、猟銃 6%) を表す。2.1 式と 2.3 式は成長率  $r_s$  によるイノシシ個体数の増減を、2.2 式は狩猟によるイノシシ個体数の減少を表している。本研究では自然死亡による個体数の減少は成長率に含まれることとしている。推定にあたって各個体数は必ず非負になるよう制約を与えた。成長率は次式のように土地利用と関係づけた。

$$r_s = \exp\left(\beta_0 + \sum_{k=7} \beta_k ENVI_{s,k} + \varepsilon_s\right) \quad [2.4]$$

$ENVI_{s,k}$  はイノシシの個体数を増減する要因として考えた 7 つの土地利用の標準化した面積や長さを表す。 $\beta_0$  および  $\beta_k$  は切片と各土地利用の効果サイズ、 $\varepsilon_s$  は変量効果によるばらつきである。ニホンイノシシの一腹あたりの出生数は飼育状態下で 3.3–5.6 匹であることが知られているため (江口ほか 2001)、現実的でない推定を防ぐ目的で成長率  $r_s$  には 8 以下になるような制約を与えた。

本研究では、システムに内在するノイズとして 2 つのノイズを考えている。ひとつは 2.1 式と 2.3 式のポアソン分布によって表現される人口学的なゆらぎである。ここでは、出生数や死亡数が偶然ばらつくことによって、イノシシ個体数  $N_{s,y}$  がポアソン分布に従って期待値  $r_s N_{s,y-1}^h$  のまわりでばらつくことを意味している。もうひとつのノイズは 2.4 式の変量効果  $\varepsilon_s$  によって表現される市町ごとの成長率のばらつきである。このノイズでは、本研究で含めていない要因によってイノシシの成長率が変化することを考慮している。本研究は市町単位での個体数変化を扱っているため、移出入より出生死亡による個体数変化の影響が大きいと考えているが、移出入の影響があればこのノイズの中に含まれることになる。



次に、観測モデルについて説明を行う。観測モデルは、データとシステムの関係を示すモデルで、観測にともなうノイズを明らかにする。本研究では、イノシシの個体数  $N_{s,y}$  と箱わなによる捕獲数  $CAPT_{s,y}$  の関係を示す。

$$CAPT_{s,y} | c, N_{s,y} \sim \text{Poisson} \left( c \frac{N_{s,y}}{AREA_s} \frac{EFFORT_{s,y}}{365} \right) \quad [2.5]$$

ここで  $EFFORT_{s,y}$  はのべわな日数（わな数 × 設置日数）を表す。 $c$  は1わな年あたりの捕獲率である。 $AREA_s$  はイノシシの生息地面積（森林面積および草地面積の合計）を表す。本研究では、観測過程にともなうノイズとしてポアソン分布による捕獲数のばらつきを含んでいる。これは、実際の捕獲数が期待値  $c \frac{N_{s,y}}{AREA_s} \frac{EFFORT_{s,y}}{365}$  のまわりで偶然ばらつくことを意味している。

本研究では、通常の状態空間モデルで考えるシステムモデルと観測モデルに加え、初年度（2007年度）の個体数  $N_{s,07}^h$  の制約を考える。生態学では、ほかの学問分野と比較して、特に観測にともなうノイズが大きかったりデータが限られたりするため、状態空間モデルから意味のある推定を行うためには、最初のシステムに適切な制約を与えることが重要である。本研究では、2007年度の個体数にガウスマルコフ確率場による空間自己相関を想定した (Latimer et al. 2006; Iijima et al. 2013)。

$$\frac{N_{s,07}^h}{AREA_s} | \mathbf{w}_{s,-s} \mathbf{N}_{-s,07}^h \sim \text{Normal} \left( \frac{\sum_{j \neq s} w_{s,j} \frac{N_{j,07}^h}{AREA_j}}{\sum_{j \neq s} w_{s,j}}, \frac{\sigma_0^2}{\sum_{j \neq s} w_{s,j}} \right) \quad [2.6]$$

$w_{s,j}$  はふたつの市町  $s$  と  $j$  が接する境界長に比例した重み付けである（ $-s$  は  $s$  を除いた市町を表す）。この2.6式は、自己相関の強さ  $\sigma_0^2$  の程度で隣接する市町のイノシシ密度が類似することを意味する。本研究において、この空間自己相関は2007年度以前のイノシシの分布拡大によって生じた個体数の歴史的な類似性を表現していると考えられる。

### 2.2.3 ベイズアンモデル平均

ベイズアンモデル平均は2.4式のパラメータを次式のように置き換えることによって容易にモデル化される。

$$\beta_k = I_k \times \beta'_k \quad [2.7]$$

ここで  $I_k$  は1あるいは0の値をもつ指示変数である。指示変数が1である場合、2.7式は  $\beta_k = \beta'_k$  であり、興味のあるパラメータが選択されていると解釈できる。一方、指示変数が0である場合には、 $\beta_k = 0$  であり興味のあるパラメータはシステムの動態に影響していないと解釈される。指示変数の事前分布にはベルヌーイ分布が設定される。本研究ではベルヌーイ分布の確率パラメータに0.5を用いた。

指示変数  $I_k$  の事後分布からパラメータの選択確率  $p_k = p(I_k = 1 | Data)$  を計算することができる。この確率はシステムの動態における相対重要度と解釈でき、0.5より大きい場合にはそのパラメータを含むことでモデルの当てはまりが改善することを意味している。特に、0.75より大きい場合にはモデルの改善の強い証拠として考えられる (Hamilton et al. 2009)。パラメータ選択確率の標準偏差は  $\sqrt{p_k \times (1 - p_k) / M}$  によって与えられる (Carlin & Chib 1996)。ここで、 $M$  は後述するマルコフ連鎖モンテカルロ法のサンプル数を表す。

### 2.2.4 状態空間モデルの実装

マルコフ連鎖モンテカルロ法は、興味のある確率分布を近似的にサンプリングする数値計算アルゴリズムのひとつである。ベイズ推測では、優れたソフトウェアがあることもあって、事後分布をサンプリングするために一般的に用いられる。本研究では解析ソフトウェア R 3.30 (R core team 2016) と JAGS 4.2.0 (Plummer 2003) を用いてマルコフ連鎖モンテカルロ法を実

装した。

マルコフ連鎖モンテカルロ法の実装において合計 200 万回の繰り返し計算を行った。初期値の影響を取り除くため後半の 100 万回の計算結果だけを推定値の事後分布の計算に用いた。また、マルコフ連鎖モンテカルロ法の数値計算では連続する繰り返しの自己相関があるため、1,000 回ごとに計算結果を抽出して事後分布の計算に用いることとした。マルコフ連鎖モンテカルロ法は独立に 10 回行われ、これらのサンプルから Gelman-Rubin の統計量  $\hat{R} < 1.1$  による収束判定を行った (Gelman et al. 2003)

ベイズアンモデル平均に関わる事前分布と変量効果  $\varepsilon_s$  の標準偏差の事前分布を除いて、すべてのモデルのパラメータは無情報な分布 (一様分布、分散の大きい正規分布あるいは分散の大きい逆ガンマ分布のいずれか) によって事前分布が設定された。変量効果  $\varepsilon_s$  の標準偏差の事前分布には半コーシー分布を用いた (Gelman et al. 2006)。

マルコフ連鎖モンテカルロ法によってベイズアンモデル平均を行う場合、興味のあるパラメータ (本研究では  $\beta'_k$ ) の事前分布を慎重に設定しなくてはならないことが知られている (Carlin & Chib 1996)。これは、マルコフ連鎖モンテカルロ法が適切に事後分布をサンプリングするための収束条件のひとつ (パラメータ空間に吸収領域が存在しないこと) を満たさず、パラメータの選択確率を著しく過小評価するためである。本研究では、Link & Barker (2006) の方法に従って事前分布を設定した。

Link & Barker (2006) の方法の要点は、モデルに含まれるパラメータ数に応じて事前分布の分散を小さくする、ことである。具体的には、モデルに含まれるパラメータ数が  $k$  であるときの事前分布に平均 0、分散  $V/(k+1)$  の正規分布を用いる。パラメータ数が 0 であるのとき

の分散  $V$  には適切な (例えば無情報) 事前分布を設定する。本研究では  $V$  に平均 1、分散 1,000 の逆ガンマ分布を設定した。

### 2.2.5 クロスバリデーション

状態空間モデルの枠組みにベイズアンモデル平均を用いることの有用性を示すため、本研究ではクロスバリデーションによるモデル予測性の比較を行った。比較を行ったモデルは、ベイズアンモデル平均を用いたモデル (BMA モデル)、すべての要因を除いた切片のみのモデル (切片モデル)、すべての要因を考慮したモデル (フルモデル) の3つである。本研究のクロスバリデーションは、まず検証用として 2009 年度のひとつの市町のデータを残し、それ以外の訓練用データから通常通りの推定を行う。そして、その後に推定されたパラメータが検証用として残したデータをうまく予測できるかを評価した。検証用のデータとしては、データ欠損がなく 2008 年度と 2009 年度の箱わな CPUE が計算できる 12 の市町 (市原市、御宿町、勝浦市、袖ヶ浦市、館山市、長南町、長柄町、富津市、南房総市、睦沢町、茂原市、印西市) を用いた。予測性の評価には、下記の 2.8 式によって表現されるクロスバリデーション損失  $CvL$  を用いた。

$$CvL = -\frac{1}{12} \sum_{s=12} \log \left( \int p(Y_s|\theta) p(\mathbf{Y}_{-s}|\theta) \pi(\theta) d\theta / \int p(\mathbf{Y}_{-s}|\theta) \pi(\theta) d\theta \right) \quad [2.8]$$

ここでは、簡単のため、検証用データを  $Y_s$ 、訓練用データを  $\mathbf{Y}_{-s}$ 、モデルパラメータを  $\theta$  とした。クロスバリデーション損失は予測性が高いほど、より小さい値をとる。状態空間モデルのクロスバリデーションについて厳密に証明されているわけではないが、通常のモデルにおいてクロスバリデーション損失は赤池情報量規準の一般化に近似的に等しいことが知られている

(Watanabe 2010)。本研究では、各年度・各市町で 1 つのデータがあることから、目安として  $2 CvL$  が 2 以上小さくなる時モデルの改善があったと評価することとした。

### 2.3 結果

ベイジアンモデル平均を用いた推定の結果から、考慮した土地利用の中には選択確率が0.5を上回るものはひとつもなかった（表 2.1）。選択確率が高い上位3つの土地利用は、竹林面積（0.493）、耕作放棄地面積（0.447）、市街地面積（0.423）であり、それぞれイノシシの個体群成長率に負の効果（-0.115）、正の効果（0.073）、正の効果（0.051）を与えていると推定された。

クロスバリデーションによるモデルの予測性を比較してみると、選択確率が0.5を上回る土地利用がなかったにもかかわらず、ベイジアンモデル平均を用いたモデルは切片モデルよりも予測性が高いことが分かった（表 2.2）。また、ベイジアンモデル平均を用いたモデルはフルモデルよりも予測性が高かった（表 2.2）。

個体数密度は、1980年代中頃の移入先である君津市と鴨川市周辺で高いことが推定された（図 2.1 a）。2008年度から2009年度にかけての個体数密度の変化をみると、多くの市町で個体数が増加しているものの、成長率が1付近と推定された複数の市町（いすみ市、大多喜市、勝浦市）では行政の駆除効果もあり個体数の減少が観察された（図 2.1 b、図 2.2）。また推定の結果、千葉県全体の平均個体数密度は2008年度と2009年度で26.3個体 / km<sup>2</sup>と33.6個体 / km<sup>2</sup>であり、この間の平均個体群成長率は1.75であった。

### 2.4 考察

本研究では、状態空間モデルの枠組みにベイジアンモデル平均を組み込むことで、千葉県のイノシシ個体群の成長率に対する土地利用の影響を調べた。ベイジアンモデル平均によって計算される選択確率はすべてのパラメータで0.5を上回らなかった。しかしながら、クロスバリデーションの結果をみると、ベイジアンモデル平均を用いたモデルは切片モデルより明らかに予測性

が高いことが分かる。このことは、イノシシ個体群の成長率に対して土地利用の影響がなかったのではなく、データが限られていたために強い証拠を示す土地利用を検出できなかったことを意味する。また、フルモデルの予測性がベイジアンモデル平均を用いたモデルよりも低かったことから、手持ちのデータのみで推定を当てはめ過ぎる過剰適合の状態に陥ってしまっていることが予想された。これらの結果は、イノシシ個体群に影響する土地利用を検出するためにはより多くのデータが必要であることを示している。

データが不十分と考えられる場合にも、特に野生動物管理においては、どの要因が潜在的に個体群動態に影響しているか考察することは重要である。ベイジアンモデル平均を用いると、パラメータの選択確率からその相対重要度は明らかにすることができる。本研究では、選択確率が高い上位3つの土地利用（竹林面積、耕作放棄地面積、市街地面積）について考察を行う。最も重要度の高かった竹林面積は、先行研究で餌となるタケノコを供給していると考えられているにもかかわらず（小寺ほか 2001; 大橋ほか 2013）、個体群成長率には負に影響していることが推定された。この結果は、千葉県では放棄竹林が拡大していることと関係しているかもしれない（鈴木 2008）。放棄竹林は光環境が悪いため（小谷・江崎 2012）、イノシシ幼体の寝場所となる下層植生を減らし生存率を減少させている可能性がある。

2番目に重要度の高かった土地利用は耕作放棄地面積である。耕作放棄地の増加は近年の農業生態系における主要な変化のひとつであるため、さまざまな分類群の生物においてその影響が注目されている（例えば、Acevedo et al. 2011; Osawa et al. 2013; Sanderson et al. 2013）。イノシシにおいては、耕作放棄地が植物の根や蔦といった餌資源を供給することや森林植生よりも好ましい休憩場所を提供することが報告されており、本研究で推定された正の効果は先行研究の

結果と一致した (小寺ほか 2001; 大橋ほか 2013)。3番目に重要度の高かった土地利用は市街地面積である。市街地の多い地域に生息するイノシシは、人間との干渉を避けるため、夜行性へシフトすることや、ホームレンジが小さくなる代わりに活動量を倍近くに増加させることが報告されている (Podgorski et al. 2013)。一般的に、野生動物が人間や捕食者の干渉を避け行動を変化させる場合、得られる餌資源が減少することで成長率が下がることが予想されるが、本研究の推定では市街地面積が成長率に正の効果があった。これは、活動量を増やすというイノシシの補償的な行動変化と関係している可能性がある。これらの土地利用の考察は、非常に短期的なデータに基づいて行われているため、(選択確率の大きさから明らかであるように) 強い証拠ではないこと、長期的に影響する土地利用は過小評価されることに注意しなくてはならない。特にイノシシ個体群における広葉樹林の効果は堅果の豊凶に関係があるため、評価にはより長期的な調査を必要とすると考えられる。

千葉県全体の平均個体数密度は2008年度と2009年度で26.3個体 / km<sup>2</sup>と33.6個体 / km<sup>2</sup>と推定された。この推定値は、ヨーロッパの個体数密度に比べると高いが、アメリカ合衆国やマレーシアでは同等の密度が推定されている (Hebeisen et al. 2008)。また、平均個体群成長率(1.75)はヨーロッパ個体群のメタ解析の結果と大まかに一致した (Holland et al. 2009)。

本研究は、状態空間モデルにベイジアンモデル平均を組み込むことによる2つの利点を明らかにした。第一の利点は、注目しているパラメータの相対重要度を容易に評価できる点である。特に、データが限られている場合、過剰適合の影響もあり効果サイズだけではパラメータの重要性を評価することが難しい。しかしながら、ベイジアンモデル平均を用いれば選択確率によってこの重要性を容易に評価することができる。第二の利点は、モデルの予測性を改善する点である。

現在、生態学や野生動物管理の分野で状態空間モデルを用いる場合には、一般的にフルモデルの  
みを計算することがほとんどである。しかしながら、データが乏しく十分な情報が得られなけれ  
ば、本研究のようにフルモデルの予測性は低下する。ベイズアンモデル平均を組み込むことで、  
過剰適合の問題を避け、より適切な予測値を得ることができる。野生動物管理において、人的資  
源や予算が限られデータが十分にとれないことは一般的である。また、データ収集を始めたばか  
りで野生動物に影響を与える要因を推定しなくてはいけないこともあるだろう。ベイズアンモデ  
ル平均は、そういった状況においても適切な状態空間モデルの適用を保証する。もしデータの蓄  
積が十分でないと感じる場合には状態空間モデルにもベイズアンモデル平均を組み込むことを  
検討することが重要になるだろう。



**表 2.1** ベイズアンモデル平均の結果 注目するパラメータの事後分布の中央値および 95%信用区間を示す。パラメータの選択確率はモデルにおける相対重要度と解釈される指標である。0.5より大きいとき、そのパラメータを含むことでモデルが改善されることを意味する。

パラメータ	中央値	95%信用区間	選択確率
個体群成長率			
切片	0.342	[-0.028, 0.796]	—
広葉樹林面積	-0.003	[-0.296, 0.294]	0.377 ± 0.005
林縁長	-0.014	[-0.338, 0.263]	0.372 ± 0.005
竹林面積	-0.115	[-0.480, 0.142]	0.493 ± 0.005
農地面積	-0.027	[-0.225, 0.334]	0.376 ± 0.005
果樹園面積	0.013	[-0.338, 0.263]	0.368 ± 0.005
耕作放棄地面積	0.073	[-0.176, 0.467]	0.447 ± 0.005
市街地面積	0.051	[-0.232, 0.448]	0.423 ± 0.005
捕獲率	0.052	[0.030, 0.107]	—

**表 2.2** クロスバリデーションによるモデル予測性の比較 ベイズアンモデル平均を用いたモデル (BMA モデル) が、すべての要因を除いた切片のみのモデル (切片モデル) とすべての要因を考慮したモデル (フルモデル) に比べて、どれほどモデル予測性が改善するかクロスバリデーション損失  $CvL$  を用いて評価した。

	BMA モデル	切片モデル	フルモデル
$2 CvL$	14.71	29.93	20.35
$\Delta 2 CvL$	—	15.23	5.64

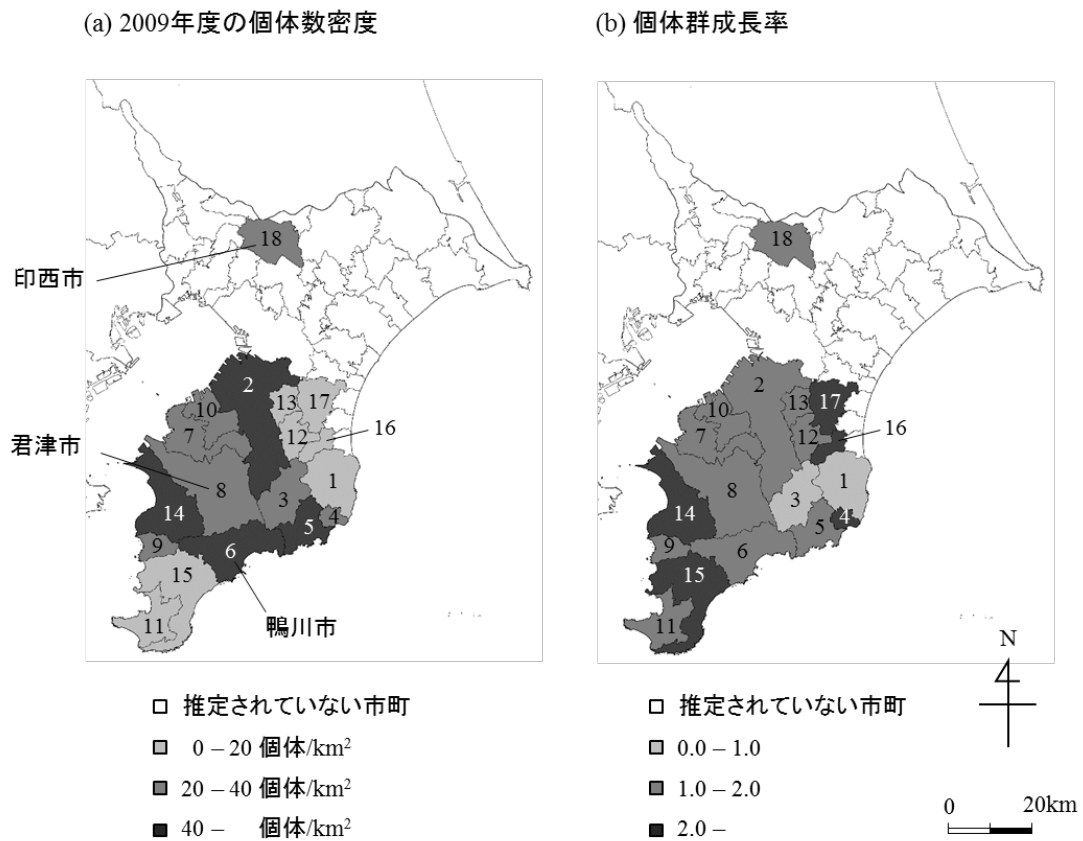


図 2.1 (a) 推定された 2009 年度のイノシシ個体数密度の中央値、および (b) 推定された個体群成長率の中央値 千葉県イノシシ個体群は 1980 年代中頃に君津市および鴨川市に人為的に移入されたと考えられている。また 2007 年度には印西市に移入された。市町番号は、1 いすみ市, 2 市原市, 3 大多喜市, 4 御宿町, 5 勝浦市, 6 鴨川市, 7 木更津市, 8 君津市, 9 鋸南町, 10 袖ヶ浦市, 11 館山市, 12 長南町, 13 長柄町, 14 富津市, 15 南房総市, 16 睦沢町, 17 茂原市, 18 印西市を示す。

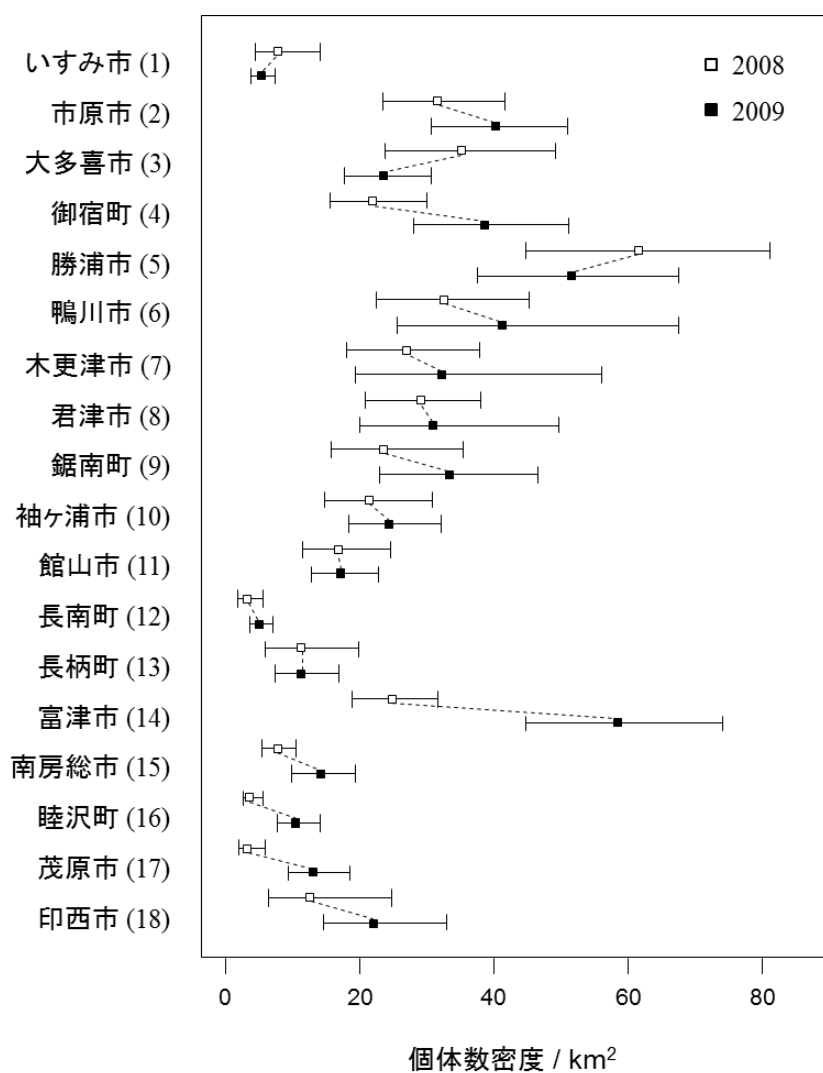


図 2.2 千葉県におけるイノシン个体数密度の年変化 正方形の箱は推定値の中央値（白: 2008 年度、黒: 2009 年度）を、ひげは 50%信用区間を表す。50%信用区間は傾向を明確化するために用いた。市町番号は図 1 と同じ。

## 第3章

### 分布拡大に影響を与える景観要因の特定：ニホンジカの異方的な移動分散を推定する

#### 3.1 はじめに

生物の分布拡大は重要な生態学的現象のひとつである。特に、現在は地球温暖化や人為的な土地改変といった理由によって様々な分類群の生物が分布拡大している (Wikle 2003; Hooten & Wkle 2008; Prasad et al. 2010; Bled et al. 2011; Veran et al. 2015)。農林業に被害をもたらす野生動物の分布拡大はそのまま被害の拡大を意味するため、被害を抑えるためには生物の分布拡大に影響している要因を特定し対策を行うことが重要となる。

近年の状態空間モデルの発展によって、時空間的に変動するデータから野生動物の個体群動態に影響する要因を明らかにすることができるようになった (Wikle 2003; Hooten et al. 2007; Hooten & Wkle 2008; Pagel & Schurr 2012; Holstetler & Chandler 2015)。しかしながら、これらの状態空間モデルを野生動物管理に適用するためには2つの問題を克服する必要がある。第一の問題は、生物の移動分散過程に影響する景観要因をモデル化することである。これまでの先行研究では、主に鳥類や昆虫類といった移動性の高い生物を対象に研究を行ってきた (Wikle 2003; Prasad et al. 2010; Bled et al. 2011)。その理由は、一部にこれらの移動性の高い生物は外来生物になりやすいことや生態系を攪乱する能力が高いことが挙げられるだろう。そのような生物の移動分散は、景観要因がほとんど影響しないため距離依存のカーネル関数 (正規分布) を用いて表現することができる。一方で、多くの景観遺伝学研究が明らかにするように、哺乳類や両生類といった移動性の低い生物では周囲の景観が移動分散に強く影響している (例えば、Coulon et al. 2006; Perez-Espona et al. 2008; Niedzialkowska et al. 2012)。そのため、これら

の野生動物の移動分散において鳥類や昆虫類のように景観要因の影響を無視することは、個体群動態の推定を歪ませ、不正確な予測を行うことにつながるだろう。移動分散に影響する景観要因のモデル化の難しさは、注目する生息地間には多数の経路があり、経路ごとに移動のしやすさが異なることにある (Ovaskainen 2008)。例えば、2つの生息地の直線上に移動しにくい場所があったとしても、移動しやすい回り道があるかどうかで全体の移動率は大きく変化する。このように移動分散において移動しやすさの異なる多数の経路を考慮することは、一般的に莫大な計算量を要求するものの、推定に欠かすことができない。

第二の問題は、野外の観測データが空間的に疎らであることである。人的資源や予算が限られる野生動物管理において、この問題は特に重要である。この問題を解決する方法のひとつは、個々の解析ユニットに少なくともひとつの観測が行われるように空間解像度を下げることである。しかしながら、この解決法はしばしば解析する空間スケールが生物の移動する空間スケールや管理する空間スケールに一致しないという問題を生じさせる。今のところ状態空間モデルによって生物の時空間的な個体群動態を扱った先行研究では空間的に非常に密に観測していることを想定しているが (Hooten et al. 2007; Pagel & Schurr 2012)、実際に野生動物管理に状態空間モデルを適用することを考えると、空間的に疎に観測していることを考慮しなければならない。

本研究は、千葉県房総半島で分布拡大が報告されているニホンジカ *Cervus nippon* を対象に、個体群動態に影響する景観要因を特定することを目的とした。ニホンジカは古くから日本に生息する大型哺乳類である。現在、ニホンジカの個体数は狩猟圧の減少や積雪の減少等の要因から日本各地で増加しており、彼らによる農作物の被害や森林の下層植生の消失、樹皮はぎが多発している (Matsuda et al. 2002; Agetsuma 2007)。そのため、ニホンジカの効果的な管理を行

うことは多くの地方自治体にとって喫緊の課題となっている。本研究では、ニホンジカの分布拡大に影響する景観要因を特定するため、空間明示の格子セルベース状態空間モデルを発展させた。本研究では広葉樹林面積と林縁長が個体群増加に (Conradt et al. 1999; Weerasinghe & Takatsuki 1999; Miyashita et al. 2008; Iijima et al. 2013)、森林面積と河川の有無が移動分散に (Coulon et al. 2006; Perez-Espona et al. 2008; Niedzialkowska et al. 2012) 影響することを想定して研究を行った。

本研究の移動分散を記述するアイデアの要点は単純である。観察よりも非常に短い時間スケールの移動を考え、観察の時間スケールまでその移動を繰り返すことである。短い時間スケールの移動であれば、複数の経路を考えることなく容易に景観要因をモデル化することができる。

房総半島のニホンジカは1960年代の都市開発による生息地の減少や過狩猟によっていったんは非常に限定された地域に孤立した (千葉県 2004)。しかしながら、1970-80年代になると再び個体数が増加し始め、現在では房総半島南部の多くの地域に分布するに至っている (浅田 2014)。千葉県では、こうした状況を受けニホンジカの個体数を適切に管理するため特定鳥獣保護管理計画をつくり、継続的なモニタリングを実施している (千葉県 2015)。本研究は、個体群動態の状態空間モデルにおいて初めて移動分散の景観効果および移動分散に関連した人口学的ゆらぎを考慮した研究である。

### 3.2 方法

#### 3.2.1 調査地および解析データ

本研究は千葉県房総半島の南部を  $2 \times 2 \text{ km}^2$  の格子セルに分割し解析を行った (図 3.1)。深い積雪は、ニホンジカの死亡率の上昇や移動の障害になることが知られているが (Jędrzejewski

et al. 1992; Igota et al. 2004)、この地域ではほとんど観察されない。また、ニホンジカを捕食するオオカミやクマといった野生動物は生息していないため、主な死亡要因は自然死亡および狩猟による死亡である。

千葉県では、ニホンジカの糞粒調査と区画法調査が長期にわたって実施されてきた(千葉県 2004)。糞粒調査は毎年12月と1月に実施され、1 km の調査ラインに含まれる200の調査プロット(1×1 m<sup>2</sup>)の糞粒数を数えあげる調査である。千葉県では予算が限られているため、基本的には2年の調査でニホンジカの分布全体を覆うことができるように糞粒調査が計画されている。ニホンジカの分布拡大にともなって、調査ラインは2000年度の119本から2010年度の167本まで増加した。解析では、他の値より明らかに大きい(1.5倍以上)糞粒データをひとつ外れ値として除外した。区画法は千葉県で2008年度まで冬期に実施されていた調査である。区画法では各ユニットを20区画に分け、観察者が綿密に連絡を取りながら、90分の間それぞれの区画内のすべてのシカ個体を数え上げる。15ユニット(面積0.95 m<sup>2</sup> – 2.21 m<sup>2</sup>)の調査地が設定されているが、糞粒調査と同様に予算のため区画法も同じユニットの調査は数年に一度のみ実施されている。また、本研究では2000年度の個体数分布の情報として利用するため、2001年度に行われたアオキ *Aucuba japonica* の食痕調査のデータを用いた(千葉県 2004)。アオキはニホンジカに非常に好まれる植物であり、ニホンジカの生息する地域ではすぐに消失することが知られている(Suzuki et al. 2008)。

ニホンジカの捕獲数については出版されていない行政記録から取得した。千葉県では、事前に認可された狩猟者のみが決められた期間に狩猟を行うことが許されており、同時に自治体への捕獲数の報告が義務付けられている。取得した捕獲数は、狩猟者の報告のあと管理ユニットごと



にまとめられている。これらの管理ユニットの多くは千葉県の市町を道路や保護区等で分割したものである。

本研究では、ニホンジカの個体群成長や移動分散に影響する可能性のある土地利用として、「広葉樹林面積」「林縁長」「森林面積」「河川の有無」を関連するカテゴリの統合によって抽出した。データ元として、第6回・第7回自然環境保全基礎調査植生調査（広葉樹林面積・林縁長・森林面積；環境省 2009）と基盤地図情報 25000（河川の有無；国土地理院 2011）を用いた。河川の有無を除いた土地利用は  $2 \times 2 \text{ km}^2$  の格子セルごとに単位面積（ $1 \text{ km}^2$ ）当たりの面積や長さ等に換算し直した後、数値の標準化を行った。格子セルの大きさは、ニホンジカの移動能力（千葉県 2004）を考慮して決められた。これまでニホンジカや同属のアカシカの動態に影響する土地利用としては、個体群成長には広葉樹林や林縁、人口草地（Conradt et al. 1999; Weerasinghe & Takatsuki 1999; Miyashita et al. 2008; Iijima et al. 2013）が、移動分散には森林や河川、道路（Coulon et al. 2006; Perez-Espona et al. 2008; Niedzialkowska et al. 2012）が報告されている。本研究では計算量を少なくするため、調査地で最も影響が大きいと思われる土地利用のみ（個体群成長：広葉樹林および林縁、移動分散：森林および河川）を扱うこととした。

#### 3.2.2 状態空間モデル

第2章と同じく、本章の状態空間モデルもシステムモデルと観測モデルと呼ばれる2つのモデルから構築される。図3.2においてモデル構造の簡易図を示す。本研究のシステムモデルは2000年度から2010年度にかけてのニホンジカの個体数変化を記述する。個体群成長前の個体数、狩猟前の個体数、移動分散前の個体数をそれぞれ  $N_{i,t}^r$ 、 $N_{i,t}^h$ 、 $N_{i,t}^d$  とすると、ニホン

ジカの個体数変化は以下のように記述される。添え字はそれぞれ格子セル  $i = 1, \dots, K$  および年  
度  $t = 2000, \dots, 2010$  を表す。

成長過程：個体群成長による個体数の増減（春から夏）

$$N_{i,t}^h \mid r_i, N_{i,t}^r \sim \text{Poisson}(r_i N_{i,t}^r) \quad [3.1]$$

$r_i$ ：格子セル  $i$  での成長率。

狩猟過程：狩猟による個体数の減少（秋から冬）

$$c_u = H_{u,t} / \sum_{i \in m_u} N_{i,t}^h,$$

$$N_{i,t}^d = c_u N_{i,t}^h \quad (i \in m_u) \quad [3.2],$$

$c_u$ ：管理ユニット  $u$  での捕獲率。

$H_{u,t}$ ：管理ユニット  $u$  の捕獲個体数。

$m_u$ ：管理ユニット  $u$  に含まれる格子セル。

移動分散過程：移動分散による個体数の変化（冬から春）

$$N_{i,1:K,t}^r \mid \mathbf{M}_{i,1:K}, N_{i,t}^d \sim \text{Multinomial}(\mathbf{M}_{i,1:K}, N_{i,t}^d)$$

$$N_{i,t+1}^r = \sum_{j=1}^K N_{j,i,t}^r \quad [3.3]$$

$M_{i,j}$ ：格子セル  $i$  から  $j$  への移動確率。 $\mathbf{M}_{i,1:K} = \{M_{i,1}, M_{i,2}, \dots, M_{i,K}\}$  を表す。

$N_{i,j,t}^r$ ：格子セル  $i$  から  $j$  へ移動してきた個体数を表す。

この個体群動態のモデル化は、狩猟過程を含んでいること、移動分散過程に人口学的なゆらぎが  
あることを除いて、[Pagel & Schurr \(2012\)](#) のものと同じである。本研究では、自然死亡による

個体数の減少は成長過程に含まれることとしている。個体数は非負なので、 $\sum_{i \in \epsilon_{it}} N_{i,t}^h$  は必ず  $H_{i,t}$  以上になるように制約を与えた。成長率は次式のように土地利用と関連付けた。

$$r_i = \exp(\alpha_0 - \alpha_1 \text{BLF}_i - \alpha_2 \text{EDGE}_i) \quad [3.4]$$

ここで、 $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2$  は切片あるいは広葉樹林面積  $\text{BLF}_i$ 、林縁長  $\text{EDGE}_i$  の係数である。ニホンジカのメスは1年に1個体しか生まないことを考慮して成長率  $r_i$  が1.5以下になるよう制約を与えた（性比に偏りが無いことを仮定している）。

異質的な景観での移動分散を表現するため、本研究では次のように  $\Delta t$  年での移動確率を考える。

$$M^{\Delta}_{i,j} = \frac{e^{h_{i,j}}}{\sum_{k \in \{i, n_i\}} e^{h_{i,k}}} \quad [3.5]$$

ここで、 $h_{i,j}$  は格子セル  $i$  から  $j$  への移動における選好性を表す。 $n_i$  は隣接する格子セルの集合である。この短い時間スケールの移動を用いれば、年間の移動は以下のように書くことができる。

$$\mathbf{M} = (\mathbf{M}^{\Delta})^{1/\Delta t} \quad [3.6]$$

本研究では、観察される分布拡大の速度を考慮して、十分に小さいと思われる  $\Delta t = 1/16$ （約3週間）を用いた。大きな行列の内積計算は非常に時間がかかるため、実装には疎行列計算を用いた。3.6式から明らかであるように、年間の移動は短い時間スケールの移動の繰り返しとして表現されているので、ニホンジカが様々な経路を通る可能性を考慮することができている。移動における生息地の選好性は、移動距離の効果と土地利用の効果の組み合わせによって表現した。

$$h_{i,j} = \beta_0 \delta_j + \beta_1 \text{FOREST}_j + \beta_2 \text{RIVER}_j \quad [3.7]$$

ここで、 $\beta_0, \beta_1, \beta_2$  は移動距離  $\delta_j$ 、森林面積  $\text{FOREST}_j$ 、河川の有無  $\text{RIVER}_j$  の係数を表す。移

動距離  $\delta_j$  は移動する場合に 1 を、移動しない場合に 0 をとる値である。また河川の有無  $\text{RIVER}_j$  も格子セルに河川が含まれる場合に 1 を、含まれない場合に 0 をとる値である。3.7 式に切片を含んでいないのは 3.5 式において分子と分母によって打ち消されるためである。ニホンジカは遠い地域よりも近い地域に移動しやすいことを考慮して、本研究では移動距離の効果  $\beta_0$  が負になるような制約を与えた。

本研究のシステムモデルでは、内在する 2 つのノイズを表現している。ひとつは 3.1 式でポアソン分布によって表現される成長過程における人口学的ゆらぎである。ここでは、出生数や死亡数が偶然ばらつくことによって、イノシシ個体数  $N_{i,t}^h$  がポアソン分布に従って期待値  $r_i N_{i,t}^r$  のまわりでばらつくことを意味している。もうひとつのノイズは 3.3 式で多項分布によって表現される移動分散過程における人口学的ゆらぎである。多項分布  $\text{Multinomial}(\mathbf{p}_{1:K}, N)$  は  $K$  個の結果のある試行を  $N$  回繰り返したときに、それぞれの試行が独立に  $\mathbf{p}_{1:K}$  の確率に従って結果を生じることを想定した確率分布である。本研究では、格子セル  $i$  から  $j$  へ移動してきた個体数  $N_{i,j,t}^r$  が期待値  $M_{i,j} N_{i,t}^d$  のまわりで偶然ばらつくことを意味している。

次に、観測モデルについて説明を行う。観測モデルでは、システムモデルから予測されたニホンジカの個体数と観測データ（糞粒調査および区画法調査）の関係性を描く。格子セル  $i$  で観察された糞粒の数を  $F_{i,t}$ 、区画法で観察された個体数を  $B_{i,t}$  とすると、それぞれ負の二項分布とポアソン分布を用いることで、

$$F_{i,t} | N_{i,t}^r, \gamma, \eta \sim \text{NegativeBinomial}\left(\gamma \frac{N_{i,t}^r}{A_i}, \eta\right), \quad [3.8]$$

$$B_{i,t} | N_{i,t}^r, d_{i,t} \sim \text{Poisson}\left(A_i^B \frac{N_{i,t}^r}{A_i}\right), \quad [3.9]$$

と表現した。ここで、 $\gamma$  はニホンジカの密度を1ライン当たりの糞粒数に変換する比例係数を、 $\eta$  はその過分散をあらわす。 $A_i^B$  は区画法調査で調査されたユニットの面積である。区画法調査では個体を見落とす可能性があるが、千葉県調査ではひとつのブロックに比較的多い人を配置しているため、ほぼすべての個体を発見することができたと仮定した。糞粒調査の過分散は、主に局所的な気温や湿度、土地起伏によって糞粒の蓄積しやすさが大きく変わることを表現している。本研究ではひとつの格子セルに複数の調査ラインが含まれる場合もあるが、簡単のため追加的な添え字は省略した。

最後に、第2章と同じく初年度(2000年度)の個体数  $N_{i,00}^r$  の制約を考える。ニホンジカは2000年度以前も分布拡大によって分布変化してきたため、近い格子セル同士は似たような個体数になるはずである。そこで、本研究は初年度の個体数分布を空間自己相関により制約した。

$A_i$  を格子セルに含まれる生息地(森林)面積とすると、空間自己相関は

$$N_{i,00}^r | N_{j \in n_i, 00}^r \sim \text{Poisson} \left( A_i \frac{\sum_{j \in n_i} N_{j,00}^r}{\sum_{j \in n_i} A_j} \right) \quad [3.10]$$

によって表される。第2章での制約とは異なり、正規分布の代わりにポアソン分布を用いていることに注意してほしい。これは、本章の解析ユニットが比較的小さい  $2 \times 2 \text{ km}^2$  の格子セルを用いており  $N_{i,00}^r$  の値が0近くになることも多いため、正規分布では近似できないという理由による。また、初年度の糞粒調査や区画法調査のデータだけでは房総半島南部全体を覆うことができないので、補助的にアオキの食痕調査のデータを用いた。アオキの食痕が全く見られない地域では、ニホンジカが生息しないと予想されるので、個体数  $N_{i,00}^r$  は0であるという制約を与えた。

### 3.2.3 状態空間モデルの実装

複雑な個体群動態の推定を行うため、本研究では粒子フィルタ法を組み合わせたマルコフ連鎖モンテカルロ法 (PFMCMC; [Andrieu et al. 2010](#); [Knap & de Valpine 2012](#)) を用いた。

PFMCMC は状態変数を粒子フィルタ法によって、それ以外の変数をマルコフ連鎖モンテカルロ法によって推定を行う数値計算アルゴリズムである。本研究の PFMCMC アルゴリズムの大部分は [Knap & de Valpine \(2012\)](#) と同じであるが、粒子フィルタ法で生じる粒子縮退を防ぐため、粒子近似法の一部を修正した (第4章)。また、マルコフ連鎖モンテカルロ法の数値計算を加速するため、本研究では自己適応ランダム部分空間サンプリングを用いた ([Vrugt et al. 2009](#))。マルコフ連鎖モンテカルロ法の自己適応期間として Gelman-Rubin の統計量が  $\hat{R} < 1.2$  になり収束が確認されるまで数値計算を繰り返し、その後に事後分布を得るため、さらに 10,000 回の数値計算を繰り返した。マルコフ連鎖モンテカルロ法の数値計算では連続する繰り返しに自己相関があるため、50 回ごとに計算結果を抽出した。本研究のマルコフ連鎖モンテカルロ法では 8 本のマルコフ連鎖を用いて計算している。すべてのモデルのパラメータは無情報な分布 (一様分布あるいは分散の大きい正規分布) によって事前分布が設定され、事後的に事前分布の影響が弱いことを確認した。

### 3.3 結果

推定の結果、観測の通り、千葉県房総半島のニホンジカは個体数を増加させ、急激に分布拡大していたことが分かった (図 3.3、図 3.4)。推定値には非常に大きな不確実性が含まれるが、房総半島全体としては中央値で 2000 年度の 1,560 個体から 2010 年度の 5,114 個体へと増加していた (図 3.3)。個体群の成長率には広葉樹林面積 (中央値 0.008)、林縁長 (-0.004) とともに有意な効果が見られず、空間的なばらつきもほとんど見られなかった (表 3.1、図 3.5 a)。移動

分散における環境への選好性においても森林面積 (0.247)、河川の有無 (-0.184) ともに有意な効果が見られなかったが、成長率とは異なり大きな空間的なばらつきが見られた (表 3.1、図 3.5 b)。移動分散における距離の効果 (-1.852) から、ニホンジカは同質的な環境の地域に生息する場合、約 3 週間で 55.7%の個体が近隣の格子セルへ移動していることが推定された。

#### 3.4 考察

本研究は、空間明示の格子セルベースの状態空間モデルを発展させ、ニホンジカ個体群の分布拡大に影響する景観要因の特定を行った。最も重要な結果は、有意ではなかったものの、図 3.5において森林面積が移動しやすさの空間的ばらつきを形成するのに十分な効果をもっていたことである。このことは、森林面積の少ない地域がニホンジカにとって移動の障壁になっていることを意味する。一方、成長率は空間的に 1.3–1.4 ほどで均一であった。これらの結果から、観測されたニホンジカの異方的な分布拡大は成長率のばらつきによるものではなく、移動しやすさのばらつきによるものであると考えられる。

ニホンジカやその同属のアカシカにおける先行研究において、森林面積は本研究と同じく移動分散に負に影響する場合 (Sakuragi et al. 2003; Niedzialkowska et al. 2012) と、反対に正に影響する場合 (Long et al. 2005) の両方の報告がなされている。興味深いことに、これらの相反する結果は注目する地域の人間活動によって説明される可能性がある (Niedzialkowska et al. 2012)。自然に近い森林は生息地として休憩場所や餌資源を提供する。一方で、狩猟圧が高く人工物の多い森林ではニホンジカに強い忌避行動が促される (Takii et al. 2012)。調査地の房総半島南部は比較的フェンス等の人工物が少なくニホンジカの忌避活動は生じていないのかもしれない。

広葉樹林や林縁は同地域で安定した餌資源（堅果や下層植生）を供給していると報告されているが（Asada & Ochiai 1996; Miyashita et al. 2008）、本研究ではそれらの成長率への効果を検出できなかった。この結果は他の地域との結果とも一致しない（Weerasinghe & Takatsuki 1999; Ueda 2003）。その理由としては、ニホンジカは広食性で様々な草本植物や木本植物を食べることができるため、個体群レベルでは広葉樹林や林縁の少ない地域でも高い成長率を維持できてしまうことが考えられる。当然ながら有意性の観点でこれらの結果には強い証拠がないことには注意しなければならないが、もし本研究の結果のように空間的に成長率が均一であるのであれば、現時点でニホンジカ個体数が多く移動分散の起こりやすい地域で狩猟を行うことが本地域で最も効果的な管理につながることを期待される。

本研究の個体数の推定値には高い不確実性がともなっていることが分かった。この不確実性にはふたつの原因が考えられる。ひとつは、糞粒と個体数密度の関係には強い関係がない（推定された分散パラメータも大きい）ことである。ニホンジカ個体数をより確からしく推定するためには異なる手法（例えばライトセンサス）を模索し導入する必要があるかもしれない。もうひとつは、解析データが空間的に疎であることである。先行研究における格子セルベース状態空間モデルの精度の高い推定には、すべての格子セルでデータをもつことや、個体数に強い制約（事前分布）を与えていたことが大きな役割を担っていたと考えられる（Hooten et al. 2007; Pagel & Schurr 2012）。特に、初年度の個体数分布における制約は推定にとって重大な影響があると予想され（Hostetler & Chandler 2015）、空間的に疎なデータを用いた状態空間モデルでは事前調査等を通して慎重に決める必要があると思われる。今後、格子セルベース状態空間モデルの実践的な利用に向けて、個体数における適切な制約についてより詳細に検証すべきである。



本研究の状態空間モデルは、移動分散における景観の効果や移動分散に関連した人口学的ゆらぎを考慮しているため、極めて推定の難しい複雑な統計モデルである。これまで生態学での適用は多くないが、PFMCMCはそのような複雑な状態空間モデルを実装する有望なアルゴリズムのひとつである (Knap & de Valpine 2012)。本研究では、さらに PFMCMC アルゴリズムで使われる粒子近似法の一部を修正することによって計算機の計算領域を節約しながら数値計算の近似精度を改善することに成功した (第4章)。統計モデルによって複雑な現実を表現するために、高度な数値計算アルゴリズムが要求されることは当然のことである。本研究で用いた粒子近似法は粒子フィルタ法を用いるすべてのアルゴリズムに容易に適用できるものであり、今後、複雑な状態空間モデルの推定に活用されることを期待する。

人為的な影響によって多くの生物が分布変化している現状を踏まえると、時空間的なデータから移動分散に影響する要因を特定することは非常に重要である。特に、哺乳類の多くは生態系に大きな影響を及ぼすことが知られているにもかかわらず、(生態学的な時間スケールでの) 移動分散に影響する要因を特定することのできる枠組みはこれまでほとんど提案されてこなかった (Ovaskainen 2008 は除く)。本研究のモデル化のアイデアは単純であるが、移動性の低い生物の特徴である異方的で不均一な移動分散を表現することにニホンジカの解析で成功した。今後、本研究の状態空間モデルが個体群生態学・保全生物学における問題解決の手助けになることを期待する。

**表 3.1 ニホンジカの状態空間モデルにおける推定結果** 状態空間モデルに含まれるそれぞれのパラメータの説明と推定値（事後分布の中央値および95%信用区間）を示す。

パラメータの説明		中央値 [95%信用区間]
$\gamma$	ニホンジカの個体数密度と糞粒数を関係づける比例定数	36.38 [6.43, 90.33]
$\eta$	糞粒数の過分散パラメータ	0.368 [0.083, 1.590]
$\alpha_0$	個体群成長における切片	0.332 [0.206, 0.390]
$\alpha_1$	個体群成長における広葉樹林面積の効果	0.008 [-0.018, 0.055]
$\alpha_2$	個体群成長における林縁長の効果	-0.004 [-0.058, 0.022]
$\beta_0$	移動分散における距離の効果	-1.852 [-2.120, -0.102]
$\beta_1$	移動分散における森林面積の効果	0.247 [-0.315, 1.170]
$\beta_2$	移動分散における河川の効果	-0.184 [-1.006, 0.709]



図 3.1 千葉県房総半島における調査地 調査地（太枠）内の灰色で示した正方形は解析ユニットとして用いた  $2 \times 2 \text{ km}^2$  格子セルを表す。房総半島は東京湾と太平洋によって囲まれているため、千葉県のニホンジカは孤立した個体群として考えることができる。

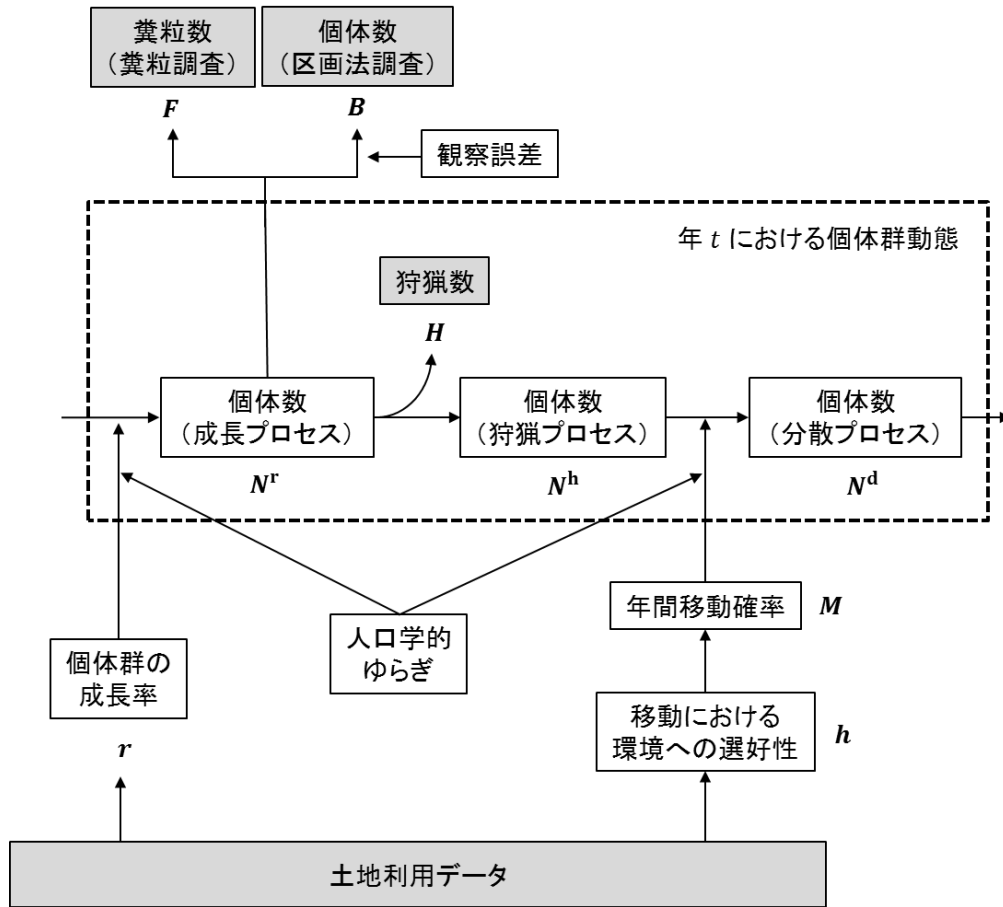


図 3.2 ニホンジカの状態空間モデルの簡易図 長方形のノードは解析データ（灰色）と推定されるパラメータ（白色）を表す。ノードの外にある記号はそれぞれ本文の数式の表記と一致する。本研究では、ニホンジカ個体群が1年の間に成長過程、狩猟過程、移動分散過程を順に経験することを想定した（破線）。

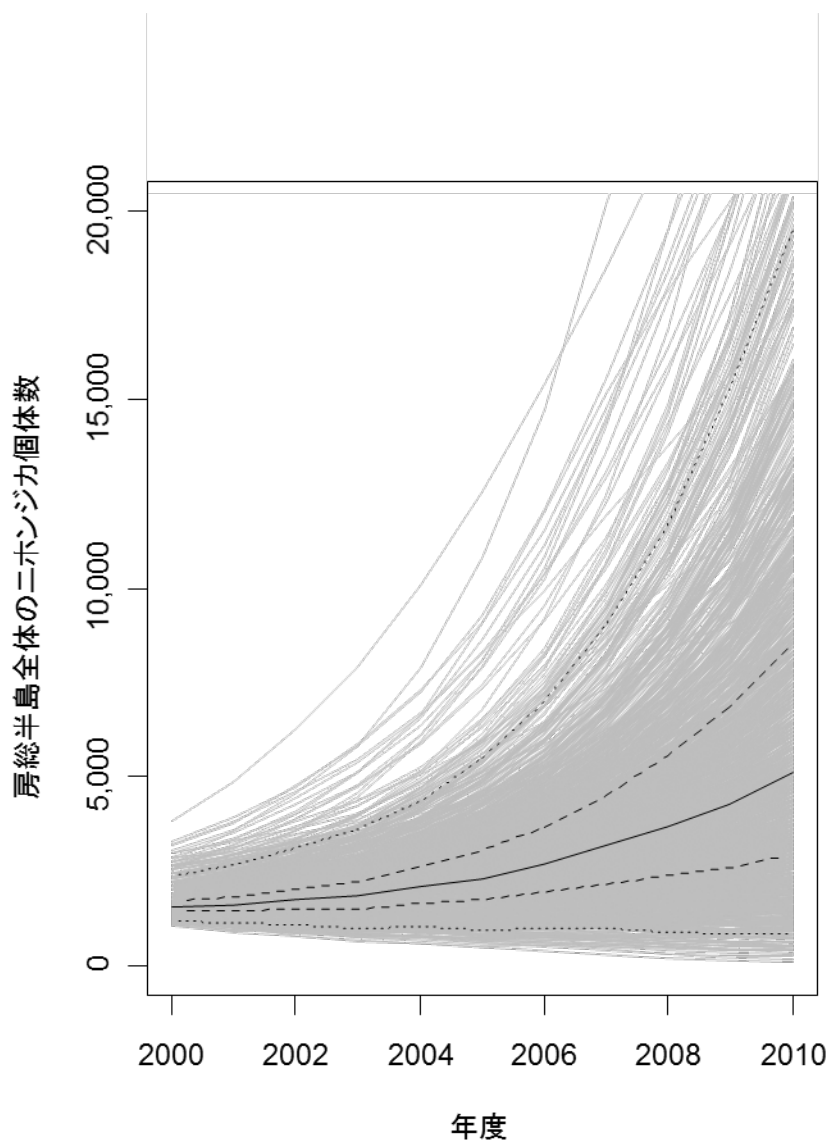


図 3.3 房総半島全体における 2000 年度から 2010 年度にかけてのニホンジカ個体数の変化 推

定値には大きな不確実性がともなうが、ニホンジカは全体的に増加傾向にあった(実線:中央値、

破線:50%信用区間、点線:95%信用区間)。

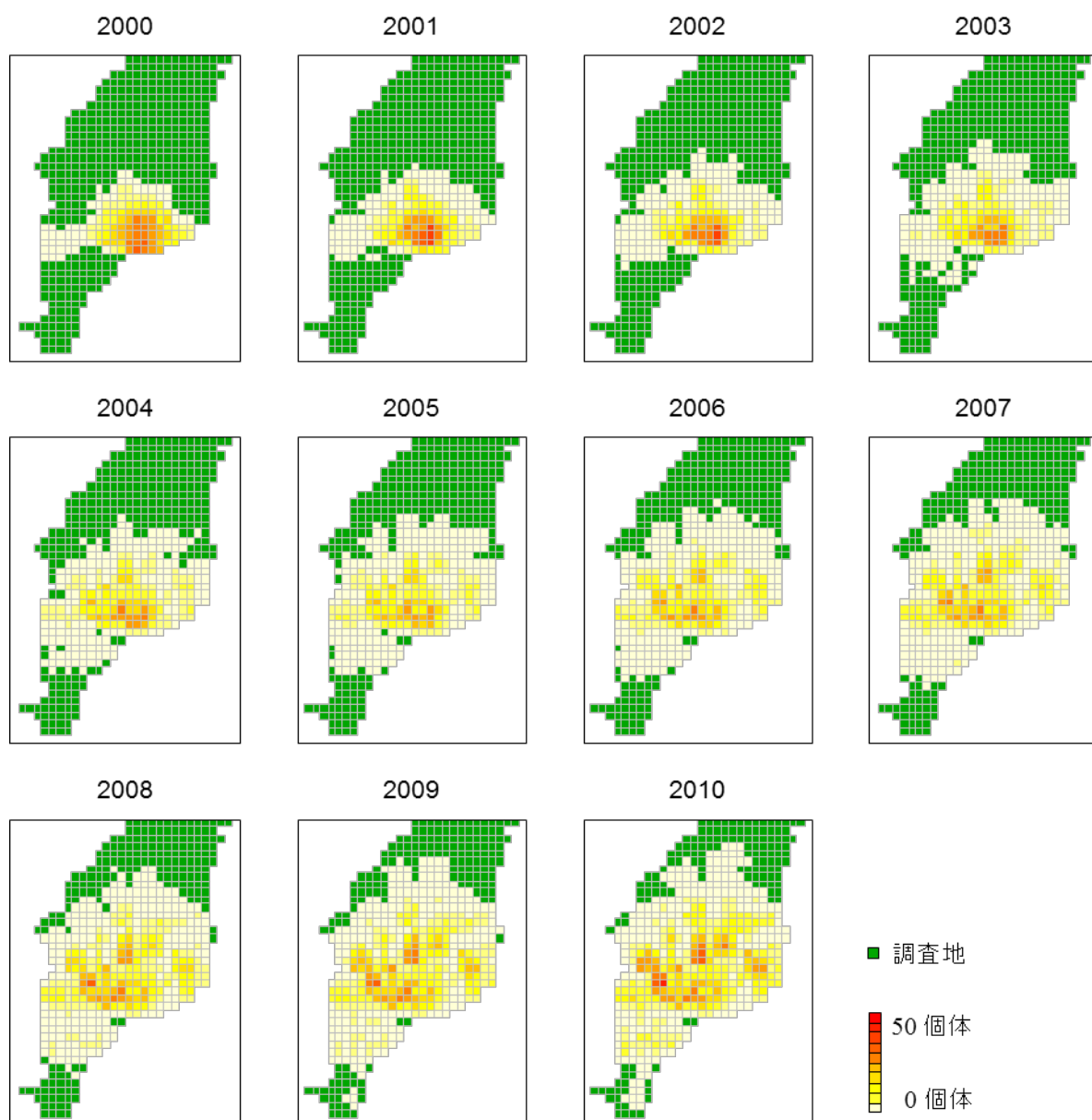


図 3.4 房総半島における 2000 年度から 2010 年度にかけてのニホンジカの個体数分布の変化

推定値の中央値の結果のみを示す。ニホンジカの分布は中心を若干変化させつつ急激に拡大していることが推定された。

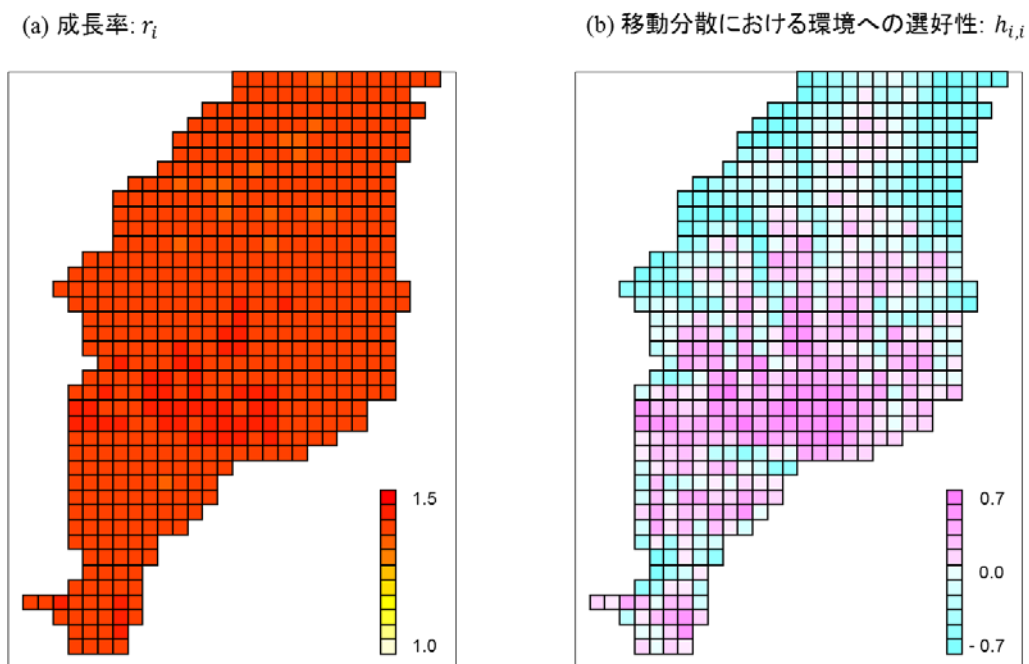


図 3.5 (a) 成長率、および (b) 移動分散における環境への選好性における空間的なばらつき

それぞれの色はパラメータの値の大きさを表す。成長率には空間的にあまりばらつきが見られない

が、移動分散における環境への選好性には大きなばらつきがある。

## 第4章

### PFMCMC と修正アルゴリズムの提案

#### 4.1 はじめに

計算機の能力向上にともなって、近年はより複雑な統計モデルが提案されるようになった。複雑な統計モデルのいくつかは、尤度や事後確率を明らかな形で解くことができないため数値的に計算しなくてはならない。本章では、数値計算手法のひとつである「粒子フィルタ法を組み合わせたマルコフ連鎖モンテカルロ法」(PFMCMC; [Andrieu & Roberts 2009](#); [Andrieu et al. 2010](#); [Knap & de Valpine 2012](#)) について説明を行うとともに、第3章の状態空間モデルの推定に用いた修正アルゴリズムの提案を行う。

#### 4.2 PFMCMC アルゴリズム

PFMCMC は、その名のとおりマルコフ連鎖モンテカルロ法の中に粒子フィルタ法を組み込んだアルゴリズムである ([Andrieu et al. 2010](#))。通常マルコフ連鎖モンテカルロ法では収束の遅い複雑な状態空間モデルであっても、場合によっては効率的で高速に推定を行うことができる。始めに本章で扱う数式表記について説明する。まず、状態変数を  $x_t$ 、データを  $y_t$ 、状態変数を除いたパラメータ (以降、単にパラメータとする) を  $\theta$  とする。添え字である  $t$  は時間を表す。太字表記を行わないが、一般的に状態変数やデータ、パラメータはベクトルである。また、簡単のため  $x_{1:t}$  や  $y_{1:t}$  といった表記によってベクトル  $\{x_1, x_2, \dots, x_t\}$  や  $\{y_1, y_2, \dots, y_t\}$  を表すこととする。

PFMCMC の目的は事後確率  $p(\theta|y_{1:T})$  を数値的に計算することである。ベイズの定理より、事後確率  $p(\theta|y_{1:T})$  は次のように表される。



$$p(\theta|y_{1:T}) = \frac{p(y_{1:T}|\theta) \pi(\theta)}{\int p(y_{1:T}|\theta) \pi(\theta) d\theta} \quad [4.1]$$

ここで、 $p(y_{1:T}|\theta)$  は尤度関数、 $\pi(\theta)$  は事前分布である。さらに、 $p(y_{1:T}|\theta)$  は次のように変形することができる。

$$\begin{aligned} & p(y_{1:T}|\theta) \\ &= p(y_1|\theta) \prod_{t=2}^T p(y_t|y_{1:t-1}, \theta) \\ &= \int dx_1 p(y_1|x_1, \theta) p(x_1|\theta) \prod_{t=2}^T \int dx_t p(y_t|x_t, \theta) p(x_t|y_{1:t-1}, \theta) \quad [4.2] \end{aligned}$$

PFMCMC は 4.1 式の数値積分をマルコフ連鎖モンテカルロ法によって、4.2 式の数値積分を粒子フィルタ法によって近似計算する。

次に、粒子フィルタ法の数値積分について詳しく説明を行う (Doucet et al. 2001; 樋口ほか 2011)。有名なカルマンフィルタ法と同じく、粒子フィルタ法は予測分布  $p(x_t|y_{1:t-1}, \theta)$  とフィルタ分布  $p(x_t|y_{1:t}, \theta)$  を逐次的に近似する数値計算アルゴリズムである。また、最終的に平滑化分布  $p(x_t|y_{1:T}, \theta)$  についても計算することができる (本章では説明を行わない)。予測分布とフィルタ分布はそれぞれ分解すると、

$$p(x_t|y_{1:t-1}, \theta) = \int dx_{t-1} p(x_t|x_{t-1}, \theta) p(x_{t-1}|y_{1:t-1}, \theta) \quad [4.3]$$

$$p(x_t|y_{1:t}, \theta) = \frac{p(y_t|x_t, \theta) p(x_t|y_{1:t-1}, \theta)}{\int dx_t p(y_t|x_t, \theta) p(x_t|y_{1:t-1}, \theta)} \quad [4.4]$$

と書くことができるので、それぞれの分布はお互いの分布が既知であれば計算することができる。

時間  $t$  における粒子フィルタ法の手順を説明するために、まずフィルタ分布

$p(x_{t-1}|y_{1:t-1}, \theta)$  に従って独立に生成された  $N$  個の  $x_{t-1,i}^f$  を考えよう。粒子フィルタ法ではこ

の独立に生成した数値を「粒子」という。添え字  $i$  は粒子の番号を表す。

手順 PF-1 (4.3 式の粒子近似) :

それぞれの粒子においてシステムモデル  $p(x_{t,i}^p | x_{t-1,i}^f, \theta)$  のシミュレーションによって新しい粒子  $x_{t,i}^p$  を生成する。

手順 PF-2 (4.4 式の粒子近似) :

それぞれの粒子において観測モデル  $p(y_t | x_{t,i}^p, \theta)$  を計算する。その後、重み  $w_i =$

$p(y_t | x_{t,i}^p, \theta) / \sum_{i=1}^N p(y_t | x_{t,i}^p, \theta)$  に従って  $x_{t,i}^p$  をリサンプリングして、それらの粒子を  $x_{t,i}^f$

とする。

上記の手順 PF-1・PF-2 を繰り返し順々に適用することで、粒子フィルタ法は初期分布  $p(x_1 | \theta)$

さえ既知であればすべての時間における予測分布とフィルタ分布を計算することができる。4.2

式の積分部は、期待値の定義より、次のように近似的に解くことができる。

$$\begin{aligned} & \int dx_t p(y_t | x_t, \theta) p(x_t | y_{1:t-1}, \theta) \\ &= E_{x_t | y_{1:t-1}, \theta} [p(y_t | x_t, \theta)] \\ &\approx \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N p(y_t | x_{t,i}^p, \theta) \quad [4.5] \end{aligned}$$

よって、

$$p(y_{1:T} | \theta) \approx \prod_{t=1}^T \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N p(y_t | x_{t,i}^p, \theta) \quad [4.6]$$

である。最後に、上記の粒子フィルタ法を用いて、一般的な PFMCMC アルゴリズムの手順に

ついて説明する。下記の手順において添え字  $k$  はマルコフ連鎖モンテカルロ法の繰り返し番号

を表す。

手順 PFMCMC-1 (初期パラメータの設定) :

初期パラメータ  $\theta_0$  を設定する。

手順 PFMCMC-2 (パラメータの更新) :

$k = 1, \dots, K$  の繰り返しにおいて、

- (1) 提案分布  $q(\theta|\theta_{k-1})$  から新しい候補パラメータ  $\theta^*$  を生成する。
- (2) 初期分布  $p(x_1|\theta_{k-1})$  から  $N$  個の粒子  $x_{1,1:N}^p$  を生成する。
- (3) 手順 PF-1・PF-2 によって 4.6 式の尤度の近似  $p(y_{1:T}|\theta_{k-1})$  を得る。
- (4) 新しい候補パラメータにおいても、(2)・(3) を適用し  $p(y_{1:T}|\theta^*)$  を得る。
- (5) 更新確率

$$u = \min\left(1, \frac{p(y_{1:T}|\theta^*) \pi(\theta^*) q(\theta_{k-1}|\theta^*)}{p(y_{1:T}|\theta_{k-1}) \pi(\theta_{k-1}) q(\theta^*|\theta_{k-1})}\right)$$

に従って  $\theta_k = \theta^*$  に更新する。更新しない場合には  $\theta_k = \theta_{k-1}$  とする。

また、状態変数  $x_{1:t}$  の事後確率は平滑化分布  $p(x_{1:T}|y_{1:T}, \theta)$  を利用して

$$p(x_{1:T}|y_{1:T}) = p(x_{1:T}|y_{1:T}, \theta) p(\theta|y_{1:T}) \quad [4.7]$$

から近似的に得ることができる。

### 4.3 粒子縮退と新しい粒子近似の提案

粒子フィルタ法はシステムモデルをシミュレーションで用いるため、明示的に  $p(x_t|x_{t-1}, \theta)$  を計算する必要がない。そのため、複雑な尤度関数をもつ統計モデルの推定にも利用できるという利点がある。しかしながら、粒子フィルタ法にはしばしば粒子縮退と呼ばれる問題が生じることが知られる。粒子縮退とは、手順 PF-2 でリサンプリングする際に「有効な」粒子が急激に減少することである。極端な例は、たった 1 個の粒子でのみ重み  $w_i$  が 1 となり、その他の粒子

の重みが0になった場合である。この場合、 $w_i = 1$  である粒子が以降の予測分布とフィルタ分布の逐次計算に貢献する有効な粒子となる。粒子フィルタ法では、この粒子縮退を防ぐため、融合粒子フィルタ法といった、いくつかの提案が行われてきた (樋口ほか 2011)。一般的に、粒子縮退は粒子数  $N$  が少なく状態変数  $x_t$  の次元が大きい場合に生じやすい。

粒子縮退が生じる原因のひとつは、不適切な予測分布から生成された粒子  $x_{t,1:N}^p$  が実際のデータ  $y_t$  と適合しないことである。特に、過去のデータが反映されていない初期の予測分布  $p(x_1|\theta)$  で最も起こりやすい。一旦、初期の予測分布で粒子縮退が起こり適切なフィルタ分布を得ることに失敗すれば、逐次計算で得られる時間  $t > 2$  の予測分布  $p(x_t | y_{1:t-1}, \theta)$  も適切でない分布になることは明らかである。そこで、本研究では粒子縮退を防ぐため、時間  $t = 1$  での新しい粒子近似法の提案を行う。粒子縮退を防ぐ最も単純な解決法は粒子数を増やすことだが、無情報な初期分布を用いるほど必要となる粒子数は増加し、計算機の計算領域を急激に圧迫することになる。本研究で提案する粒子近似は粒子数を増やさず  $N$  個の有効な粒子を生成するため、計算機の計算領域を圧迫することはない。

先に述べたとおり、時間  $t = 1$  の予測分布  $p(x_1|\theta)$  にデータが反映されていないことは粒子縮退を引き起こす。そこで本研究では、予測分布から粒子を生成するのではなく、データが既に反映されているフィルタ分布  $p(x_1|y_1, \theta)$  から最初の粒子  $x_{t,i}^f$  を生成することを考える。フィルタ分布から粒子が生成された場合、手順 PF-2 のリサンプリングを省くことができるため、有効な粒子数は必ず  $N$  個となり粒子縮退が生じない。

しかしながら、4.5 式から明らかであるように、これまでの粒子フィルタ法の理論では尤度関数  $p(y_{1:T} | \theta)$  を計算するためには予測分布  $p(x_1 | \theta)$  から粒子を生成する必要があった。そ

ここで、4.2 式の一部を改めて次のように変形する。

$$\begin{aligned}
 & p(y_1|\theta) \\
 &= p(y_1|\theta) / \int dx_1 p(x_1|\theta) \\
 &= 1 / \int dx_1 \frac{p(x_1|\theta)}{p(y_1|\theta)} \\
 &= 1 / \int dx_1 \frac{p(x_1|y_1, \theta)}{p(y_1|x_1, \theta)} \\
 &= 1 / E_{x_1|y_1, \theta} [1/p(y_1|x_1, \theta)] \\
 &\approx N / \sum_{i=1}^N \frac{1}{p(y_1|x_{t,1}^f, \theta)} \quad [4.8]
 \end{aligned}$$

これより、

$$p(y_{1:T}|\theta) \approx N / \sum_{i=1}^N \frac{1}{p(y_1|x_{t,1}^f, \theta)} \prod_{t=2}^T \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N p(y_t|x_{t,i}^p, \theta) \quad [4.9]$$

を得る。提案した粒子近似法を PFMCMC アルゴリズムに適用すると、手順 PFMCMC-2 は下

記のように修正される。

手順 PFMCMC-2a (パラメータの更新) :

$k = 1, \dots, K$  の繰り返しにおいて、

- (1) 提案分布  $q(\theta|\theta_{k-1})$  から新しい候補パラメータ  $\theta^*$  を生成する。
- (2) 初期分布  $p(x_1|y_1, \theta_{k-1})$  から  $N$  個の粒子  $x_{1,1:N}^f$  を生成する。
- (3) 手順 PF-1・PF-2 によって 4.9 式の尤度の近似  $p(y_{1:T}|\theta_{k-1})$  を得る。
- (4) 新しい候補パラメータにおいても、(2)・(3) を適用し  $p(y_{1:T}|\theta^*)$  を得る。
- (5) 更新確率

$$u = \min \left( 1, \frac{p(y_{1:T}|\theta^*) \pi(\theta^*) q(\theta_{k-1}|\theta^*)}{p(y_{1:T}|\theta_{k-1}) \pi(\theta_{k-1}) q(\theta^*|\theta_{k-1})} \right)$$

に従って  $\theta_k = \theta^*$  に更新する。更新しない場合には  $\theta_k = \theta_{k-1}$  とする。

この修正アルゴリズムは4.8式における近似にノンパラメトリック分布推定を用いることで、計算量が増える代わりに、わずかながら近似精度を改善することができる。第3章の推定ではノンパラメトリック分布推定による近似を用いたが、本章では両者に定性的な違いはみられなかったため、4.8式の近似を以下のパフォーマンスの検証で用いた。

#### 4.4 提案した粒子近似法のパフォーマンスの検証

##### 4.4.1 方法

提案した粒子近似法のパフォーマンスを検証するため、単純な例を使って通常の近似（4.5式）と提案した近似（4.8式）の比較を行った。この例では、初期の予測分布と観測モデルをそれぞれ以下のように設定した。単純化のため、パラメータ  $\theta$  については含んでいない。

$$\pi(x) = p(x|\theta) : \text{Normal}(x|0, \sigma^2) \quad [4.10]$$

$$p(y|x) = p(y|x, \theta) : \text{Normal}(0|x, 10^2) \quad [4.11]$$

これらの確率分布には共役の関係があるので、フィルタ分布は

$$p(x|y) = \frac{p(y|x) \pi(x)}{\int dx p(y|x) \pi(x)} : \text{Normal} \left( x \middle| 0, \frac{(10\sigma)^2}{10^2 + \sigma^2} \right) \quad [4.12]$$

となる。検証で近似したい尤度関数は

$$p(y) = \int dx p(y|x) \pi(x)$$

である。この尤度関数の理論値は長方形近似した数値積分によって計算された。

本研究では、①初期の予測分布の分散  $\sigma^2$  と②状態変数の次元数  $M$  が粒子近似の精度にどのような影響を与えるか評価するため、下記の2つの数値実験を行った。どちらの数値実験

でも粒子数として  $N = 1000$  を用いた。同じ条件の数値実験はそれぞれ 100 回ずつ繰り返した。

#### 数値実験 1：初期の予測分布の影響

状態変数の次元数  $M$  を 10 に固定したまま、初期の予測分布の分散  $\sigma^2$  を  $30^2 \cdot 60^2 \cdot 150^2 \cdot 300^2$  と変化させた。予測分布の分散が大きいほど、無情報な事前分布に近づくため、通常の粒子近似法ではデータと適合しない不適切な粒子の数が増加し近似が悪化することが予想される。

#### 数値実験 2：状態変数の次元数の影響

初期分布の標準偏差  $\sigma^2$  を  $30^2$  に固定したまま、状態変数の次元数  $M$  を  $1 \cdot 10 \cdot 100 \cdot 1000$  と変化させた。この数値実験では適切な粒子を多く生成する予測分布を用いているが、状態変数の増加にともなって相対的に粒子数が少なくなるため近似が悪化することが予想される。

数値実験では下式から有効粒子数を計算した (Gelman et al. 2003)。提案した粒子近似法は定義より必ず  $N^{\text{eff}} = N$  となる。

$$N^{\text{eff}} = 1 / \sum_{i=1}^N w_i^2 \quad [4.13]$$

#### 4.4.2 結果

数値実験の結果を示す前に、まず通常の粒子近似法が適切に行われる場合について確認する (図 4.1；粒子数  $N = 1000$  ・予測分布の分散  $\sigma^2 = 30^2$  ・状態変数の次元  $M = 1$ )。この条件下においては、通常の粒子近似法に比べて、提案した粒子近似法は尤度関数を過大評価することが分かった。

しかしながら、予測分布を無情報に近づけていくにつれて、近似の精度は通常の粒子近似法のみが急激に悪化していくことが分かる（数値実験 1、図 4.2）。予測分布の分散が小さいとき、どちらの粒子近似法も比較的理論値に近い近似を与えるが、予測分布の分散が大きくなると通常の粒子近似法は尤度関数を過小評価した。また、数値実験 1 の条件下においては予測分布の分散が小さいときでさえ、通常の粒子近似法では有効粒子数が非常に少なかった。

適切な粒子を多く生成する予測分布を用いる条件下において、状態変数の次元の増加は通常の粒子近似法に尤度関数の過小評価を、提案した粒子近似法に尤度関数の過大評価をもたらすことが分かった（数値実験 2、図 4.3）。通常の粒子近似法の有効粒子数は、状態変数の次元の増加によって急激に減少した。

#### 4.4.3 考察

本研究の数値実験において 2 つの結果を強調する。まず、最も適切な条件下では通常の粒子近似法のパフォーマンスは優れるものの、初期の予測分布に無情報の分布を用いるにつれて通常の粒子近似法の精度は急激に悪化する。この結果は、通常の粒子近似法では推定に影響を与えない程度に情報のある事前分布を用いる必要性があることを意味している。しかしながら、多くの場合においてそのような事前分布の探索は多大な計算量を必要とするため、複雑な状態空間モデルで行うことは難しい。提案した粒子近似法は予測分布の無情報の程度に頑健であり、有効粒子数も減少しない。これは提案した手法の非常に優れた性質である。

次に、状態変数の次元の増加はどちらの粒子近似にも精度の悪化をもたらすが、提案した粒子近似では定義より有効粒子数の減少を起こさない。近似精度の悪化の程度は数値実験の細かい条件にもよるが、予測分布に頑健でないことから一般的に通常の粒子近似法の方が精度の悪化が



著しいと予想される。また、近似精度が悪化した場合でも提案した粒子近似法では有効粒子数が多いため、以降の逐次計算における粒子縮退を緩和することができる。

本研究で提案した粒子近似法は、データを反映しているフィルタ分布から直接粒子を生成することで粒子縮退を防ぐ、というアイデアに基づいている。一般的に、初期の予測分布から粒子を生成するよりフィルタ分布から粒子を生成する場合の方が多くの計算量を必要とする。しかしながら、ギブスサンプリング等の効率的な計算アルゴリズムを用いることができれば比較的容易に粒子を生成することができるため、近似精度の向上によって結果的に PFMCMC 全体の計算量は少なくなる可能性が高い。また、提案した粒子近似法の利点として、融合粒子フィルタ法のような手法とは異なり必要な粒子数を増やさないため、計算領域を節約して近似することができることも指摘したい。

複雑な現実を統計モデルに反映するため、複雑な尤度関数をもつ状態空間モデルがこれからも益々増加していくことは間違いない。本研究で説明した粒子フィルタ法は、正規分布に従わないシステムノイズや観測誤差をもつ状態空間モデルにも適用できるため、PFMCMC 法にとどまらず今後より一層の利用が期待される (Doucet et al. 2001)。本研究で提案した粒子近似法により、(生物個体群の時空間動態のような) 状態変数の次元が高く正規分布に従わないシステムの動態を推定する一層の手助けとなることを期待する。

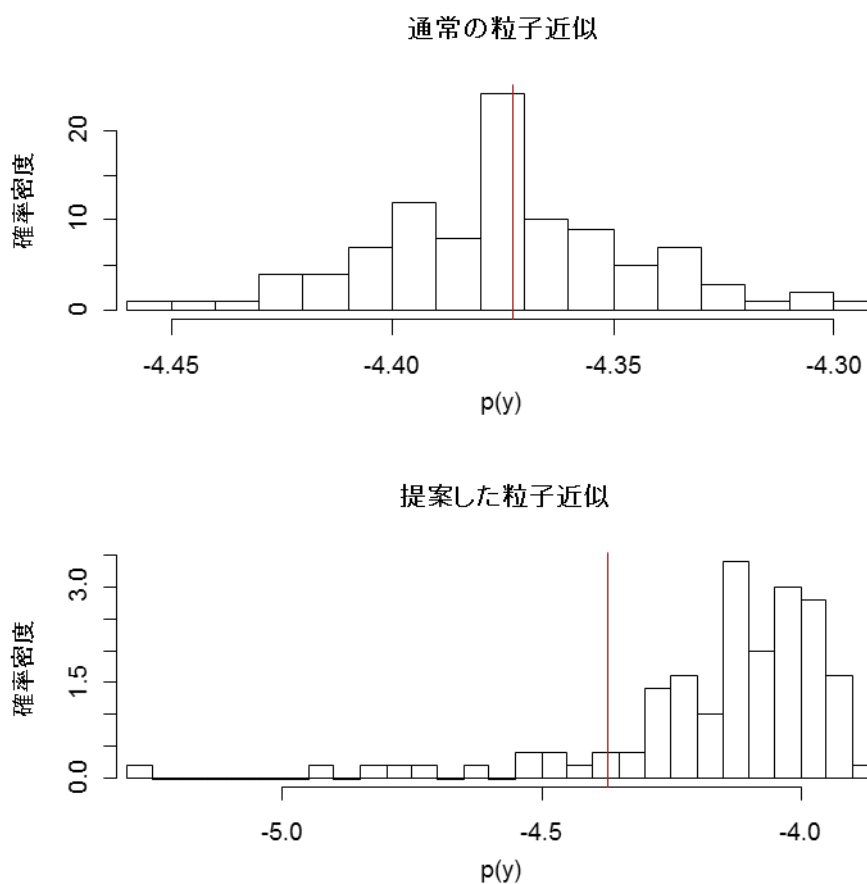


図 4.1 通常の粒子近似（上図）と提案した粒子近似（下図）による尤度関数の近似 この数値

実験では粒子数  $N = 1000$  ・初期分布の分散  $\sigma^2 = 30^2$  ・状態変数の次元  $M = 1$  が用いられた。

赤色の垂直線は尤度関数の理論値  $p(y) = -4.373$  を示す。

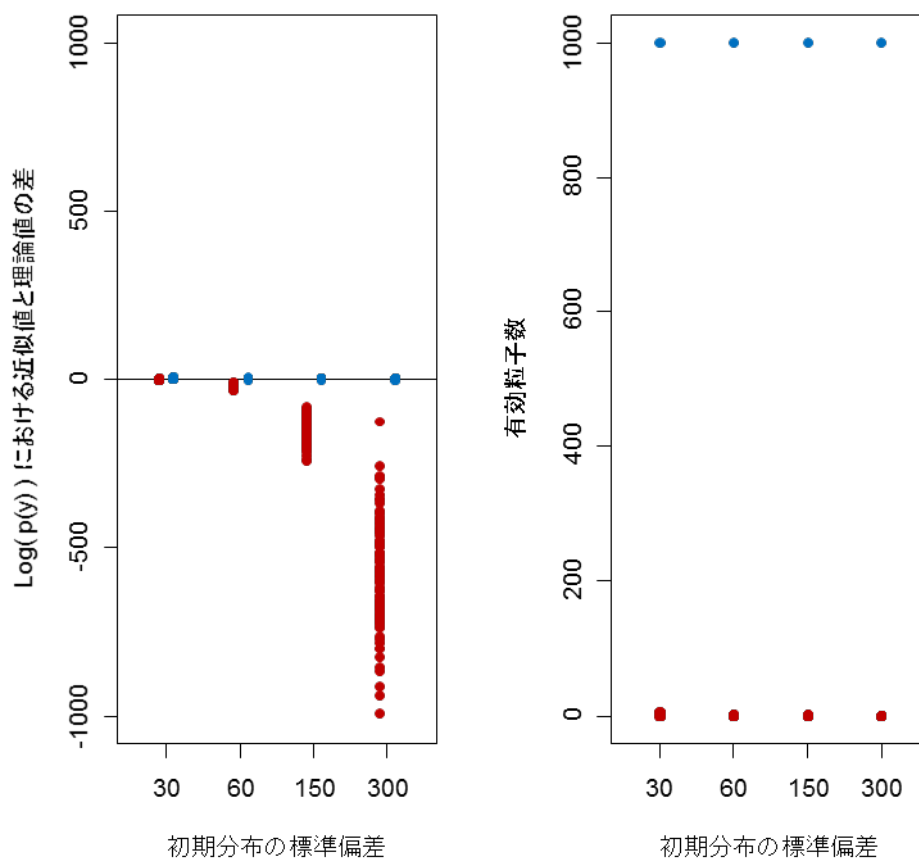


図 4.2 通常の粒子近似（赤色）と提案した粒子近似（青色）への初期予測分布の影響 この数

値実験 1 では粒子数  $N = 1000$ ・状態変数の次元  $M = 10$  を固定したまま、初期の予測分布の分散  $\sigma^2 = 30^2, 60^2, 150^2, 300^2$  と変化させた。左図は尤度関数の対数  $\log p(y)$  の近似値と理論値の差について、右図は有効粒子数  $N^{\text{eff}}$  についてプロットした。それぞれの点が数値実験の繰り返しを表し、数値実験は 100 回ずつ繰り返した。

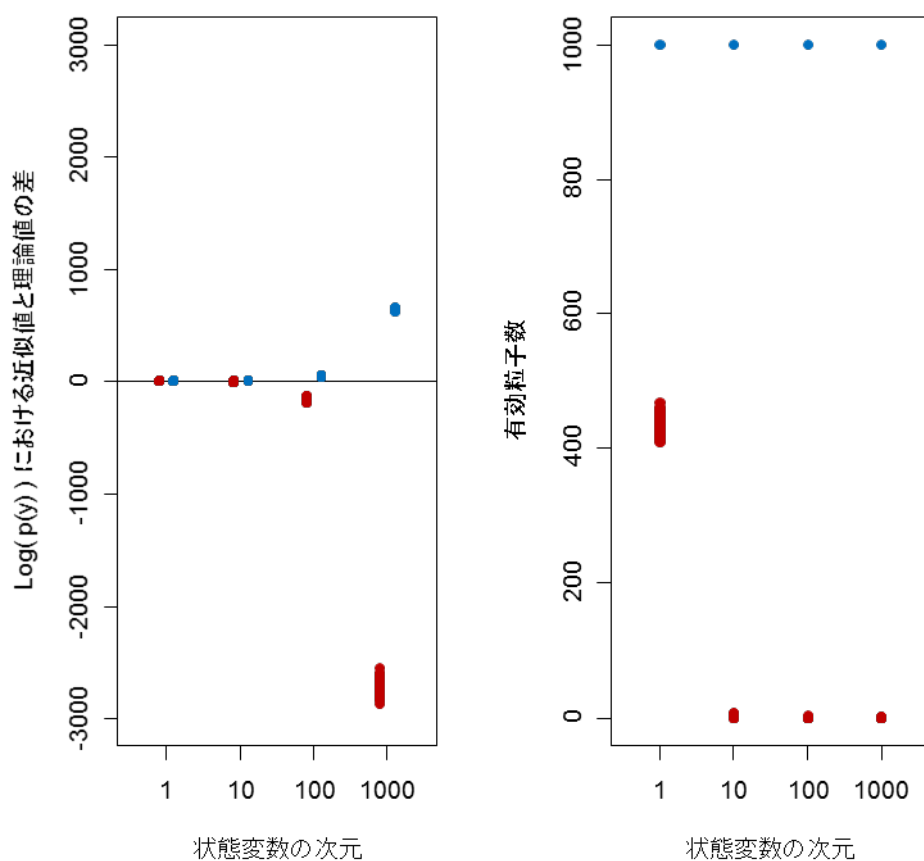


図 4.3 通常の粒子近似（赤色）と提案した粒子近似（青色）への状態変数の次元の影響 この

数値実験 2 では粒子数  $N = 1000$  ・初期分布の標準偏差  $\sigma^2 = 30^2$  に固定したまま、状態変数の次元  $M = 1, 10, 100, 1000$  と変化させた。左図は尤度関数の対数  $\log p(y)$  の近似値と理論値の差について、右図は有効粒子数  $N^{\text{eff}}$  についてプロットした。それぞれの点が数値実験の繰り返しを表し、数値実験は 100 回ずつ繰り返した。

## 第5章

### 異質環境下における野生ジカによる口蹄疫の拡散予測

#### 5.1 はじめに

口蹄疫は、世界的に猛威を振るう鯨偶蹄目のウイルス性感染症のひとつである。もともと口蹄疫が存在していなかった清浄国で口蹄疫の感染が拡大すれば、畜産およびその関連産業に深刻な経済損失を与えることが知られている。例えば、1997年に台湾で発生した感染拡大では約16億ドル (Yang et al. 1998)、2001年にイギリスで発生した感染拡大では約160億ドル (National Audit Office 2002)、そして2010年に我が国の宮崎県で発生した感染拡大では約20億ドル (宮崎県 2011) の経済損失が生じたとされる。また、農業国であるオーストラリアやアメリカ合衆国で口蹄疫の感染が拡大した場合には、それぞれ約15–100億ドル (Productivity Commission 2002)、約140億ドル (Paarlberg et al. 2002) の被害が生じると試算されている。口蹄疫のような重大な影響を与える感染症を制御することは疫学における重要な研究課題のひとつである。

口蹄疫において深刻な経済損失が生じる原因は、感染の制御を難しくする疫学的特徴にあるとされる (Davies 2002; 筒井・早山 2010)。第一に、口蹄疫は高い伝染力をもつ。口蹄疫ウイルスは野外でも長期間生存できるため、感染した動物に直接的に接したとき以外にも、その死体や排泄物に接するだけで感染してしまう。また、ブタやイノシシといった一部の動物では呼気中に大量のウイルス飛沫核を含むため、空気感染することさえある。第二に、感染する宿主の範囲の広さである。口蹄疫ウイルスは、ウシ、ブタ、ヒツジ、ヤギ、スイギュウ、シカ、イノシシなど、野生動物を含む多くの動物種に感染する。飼育下の試験で感染の確認された動物種の数には実に100種以上にも及ぶ (Weaver et al. 2013)。また、これに関連して動物種によって臨床症状

が異なることも感染の制御が難しい要因になっている。例えば、ウシやブタでは病名のとおり口内や蹄に水疱ができるといった症状が現れるが、ヒツジやヤギでは症状が不明瞭であるため病気の発見が遅れる可能性がある。第三に、口蹄疫ウイルスには7種類もの血清型があり、しかもウイルス自身の変異が激しい。そのため、感染が確認されると血清型に合うワクチンを用意し、そして変異が起きていないか常にワクチンの有効性を確認し続けなければならない。

これまで口蹄疫の感染の制御は主に家畜のワクチン接種や移動封鎖、殺処分によって行われてきた。しかしながら、近年になって家畜だけでなく野生動物による感染の拡大が指摘され始めている (Weaver et al. 2013)。実際に口蹄疫の感染拡大に貢献したかどうかを示す証拠はないものの、自然状態にある動物個体群から口蹄疫ウイルスが単離されたという事例は既に報告されている (Pinto 2004)。家畜とは異なり野生動物へのウイルス接種、殺処分等の対策が難しいことを考えると、口蹄疫といった感染症が野生動物によってどのような感染拡大を起こす可能性があるか検証することは大変重要である。しかしながら、検証可能なデータがないため野生動物の感染拡大についてはほとんど分かっていないというのが現状である。

本研究は、千葉県房総半島の野生ニホンジカ *Cervus nippon* に口蹄疫ウイルスが侵入した場合について、感染の初期動態に生息個体数と移出率がどのように影響するかを検証した。本研究で注目したシカ類は最も口蹄疫ウイルスの媒介者になりやすい野生動物であるとされる (Weaver et al. 2013)。シミュレーションを用いた先行研究によると、口蹄疫ウイルスの侵入した地域の野生動物の個体数が多いと、口蹄疫の感染拡大が起りやすいことが報告されている (Ward et al. 2007; Highfield et al. 2009; Ward et al. 2009)。これは大変理解しやすく説得力のある結果ではあるが、先行研究のシミュレーションでは感染拡大で重要な生物の移動性がすべ

ての地域で等しいことを仮定しており、野生動物の生息個体数の効果を過大評価している可能性がある。本研究では、生物の移動性に空間的な異質性が含まれるという現実的なシミュレーションのもとで、口蹄疫の初期動態に生息個体数と移出率がどれほど貢献しているかを調べた。また、千葉県のニホンジカ個体群において口蹄疫の感染拡大が起こる可能性の高い地域について検討した。

### 5.2 方法

#### 5.2.1 調査地および解析データ

本研究は第3章と同じく、千葉県房総半島の南部を格子セルに分割した  $2 \times 2 \text{ km}^2$  の解析ユニットを用いて解析を行った。ニホンジカの移動性の空間的なばらつきをシミュレーションで考慮するため、それぞれの格子セルの森林面積および河川の有無を移動性に影響する景観要因として用いた。また、房総半島のニホンジカの現実的な個体数分布を反映するため、第3章で推定された2010年の個体数分布の中央値を口蹄疫ウイルスが個体群に侵入する前の個体数分布として用いた。

#### 5.2.2 モデルシミュレーション

本研究では先行研究と同じく確率的 SLIR モデルを用いて口蹄疫の動態をシミュレーションした (Ward et al. 2007; Highfield et al. 2009; Ward et al. 2009)。ただし、より現実的なシミュレーションを行うため、先行研究の格子セルベースではなく、個体ベースのモデルを用いた。SLIR モデルとは、生物が次の4状態を順々に経験することを想定したモデルである。

健全 (Susceptible) : 感染しておらず健全な状態

未発症 (Latent) : 感染しているが発症はしていない状態

発症 (Infected) : 発症している状態

免疫保持 (Recovered) : 症状が回復し免疫を保持している状態

SLIR モデルをシミュレーションするためには、「個体の感染率」「発症状態での個体の死亡率」「感染してから未発症状態の続く日数」「発症状態の続く日数」「免疫保持状態の続く日数」それぞれのパラメータの値が必要である。個体の感染率については、口蹄疫の高い伝染率を考慮して、同じ格子セルに生息する個体が1個体でも発症状態にある場合には翌日必ず感染することとした (Highfield et al. 2008)。感染率の減少は感染拡大を遅らせる効果はあるが、定性的には結果を変化させない (本章では結果を示さない)。個体の感染率を除いた4つのパラメータについては、ニホンジカでの報告は存在しないため、オジロジカの報告からの値を用いた (Highfield et al. 2008)。本研究でのシミュレーションでは、先行研究と同じく、ニホンジカのある1個体が口蹄疫に感染してから100日後までの感染拡大を考える。100日 (約3ヶ月) は、口蹄疫において家畜での感染拡大を防ぐ (例えば、その期間に家畜のウイルス接種や殺処分を行う) うえで重要と考えられる期間である。また、本研究では野生動物から家畜に感染するリスク (以下、感染リスク) を調べるため、平均感染格子セル数 (1日当たりの発症状態の個体のいる格子セルの数) を計算した。シミュレーションの具体的な手順は以下のとおりである。

#### 手順1 (口蹄疫に感染した個体の決定)

2010年の個体数分布から最初に感染する1個体を決める。ここでは、ある1個体が家畜から感染したことを想定している。

#### 手順2 (感染動態の更新)

$t = 1, 2, \dots, 100$  日の各個体  $i$  において、



## (1) 移動分散

個体  $i$  は格子セル  $s$  から  $r$  へ移動確率  $M_{s,r}$  に従って移動する。

$$M_{s,r} = \frac{\exp(h_{s,r})}{\sum_{k \in \{s, n_s\}} \exp(h_{s,k})} \quad [5.1]$$

$$h_{s,r} = -5.396 \delta_{s \neq r} + 0.247 \text{FOREST}_r - 0.184 \text{RIVER}_r \quad [5.2]$$

ここで  $n_s$  は格子セル  $s$  の周囲の格子セルの集合、 $\delta_{s \neq r}$  は移動する場合に 1 となる指示変数、 $\text{FOREST}_r$  は標準化された森林面積、 $\text{RIVER}_r$  は河川がある場合に 1 となる指示変数を表す。5.2 式の数値は第 3 章で推定された値の中央値（を 1 日あたりに変換した値）を用いた。

## (2) 感染状態の変化

(a) 個体  $i$  の感染状態が「健全」であるとき

同じ格子セルに「発症」状態の個体がいる場合、必ず感染し「未発症」状態になる。

(b) 個体  $i$  の感染状態が「未発症」であるとき

「未発症」状態が  $X$  日続くと、ウイルスの潜伏期間が終了し「発症」状態になる。

$X$  は 3 から 5 の一様乱数から得る。

(c) 個体  $i$  の感染状態が「発症」であるとき

「発症」状態が  $Y$  日続くと、口蹄疫から回復し「免疫保持」状態になる。 $Y$  は 3 から 14 の一様乱数から得る。

(d) 個体  $i$  の感染状態が「免疫保持」であるとき

「免疫保持」状態が  $Z$  日続くと、免疫がなくなり「健全」状態に戻る。 $Z$  は 90

から 180 の一様乱数から得る。

### (3) 口蹄疫による死亡

死亡率  $m$  で個体  $i$  は口蹄疫によって死亡する。発症してから  $y$  日目の個体の死亡率は

$$m = \begin{cases} 0.03 \frac{y}{Y} & \left(0 \leq y \leq \frac{Y}{2}\right) \\ 0.03 \left(1 - \frac{y}{Y}\right) & \left(\frac{Y}{2} < y \leq Y\right) \end{cases} \quad [5.3]$$

である。死亡率は  $y = Y/2$  で最大値 1.5%になる関数である。

### (4) 1日あたりの感染リスクの計算

「発症」状態の個体が1個体でもいる格子セルの数  $G_t$  を計算する。

#### 手順3 (100日の感染リスク指標の計算)

平均感染格子セル数  $\sum_t G_t/100$  を計算する。

本研究では、上記のシミュレーションを「最初に感染した個体の生息する格子セル」ごとに 100回ずつ繰り返し計算を行った。また比較のため、移出率の空間的なばらつきがない場合について、

5.2式を

$$h_{s,r} = -5.396 \delta_{s=r} \quad [5.4]$$

に変更して同様のシミュレーションを行った。感染リスクの指標として平均感染個体数（1日当たりの発症状態の個体数）についても計算したが、定性的な結果は変化しないため本研究では平均感染格子セル数の結果のみを示す（図 5.1）。

### 5.2.3 統計解析

本研究のシミュレーション結果を明示的に解くことは難しいため、空間自己相関を考慮した

SAR モデル（空間ダービンモデル）を用いて、平均感染格子セル数に対する「最初に口蹄疫ウイルスの侵入した格子セルの生息個体数（以下、生息個体数）」と「移出率」、それらの「相互作用」の効果を調べた。ここで移出率とは  $1 - M_{s,s}$  によって格子セルごとに計算された値である。解析には、平均感染格子セル数として「最初に感染した個体の生息する格子セル」100回の繰り返し平均のみを用いた。等分散性の仮定を満たすため、生息個体数は対数をとった。また、数値計算を安定化させるため、移出率は100倍して約0–6%の値に変換した。

### 5.3 結果

野生動物から家畜に感染するリスクの指標として計算した平均感染格子セル数は、生息個体数の対数值（6.44）と移出率（2.66）に有意に正の相関を示した（表 5.1）。生息個体数が多くなると、シミュレーションのばらつきも小さくなりながら平均感染格子セル数が高くなった（図 5.2）。生息個体数が少ない場合、生息個体数だけでなく移出率も感染格子セル数に大きく影響していた（図 5.3）。

平均感染格子セル数について移出率に空間的なばらつきがある場合とない場合で比較したところ、前者の場合に平均感染格子セル数が全体的に少ないものの、両者に大きな違いはみられなかった（図 5.4）。どちらの場合にも、個体数分布の中心部で感染リスクが高く周辺部で低かった。

### 5.4 考察

本研究のシミュレーションから、生物の移動性に空間的な異質性がある場合にも、口蹄疫ウイルスの侵入した地域の生息個体数が感染拡大の初期動態に大きく影響していることが分かった（Ward et al. 2007; Highfield et al. 2009; Ward et al. 2009）。特に生息個体数の多い地域に

口蹄疫ウイルスが侵入した場合には野生動物から家畜への感染リスク（平均感染格子セル数）は非常に高くなった。一方で、生息個体数が少ない地域にウイルスが侵入した場合、生息個体数に加えて生物の移出率も感染リスクに大きく影響していた。口蹄疫ウイルスは感染した個体の移動によって運ばれることを考えると、これは期待されたとおりの結果である。

しかしながら、移出率に空間的なばらつきがある場合とない場合でシミュレーションの結果を比較すると、口蹄疫の侵入によって高い感染リスクが生じる格子セルの分布には大きな違いがみられなかった。この結果は、本研究の調査地の家畜から口蹄疫が発見された場合には、先行研究と同じく生息個体数の多い地域で優先的に野生動物に感染個体が出ないように対策を行うことが重要であることを意味する。ただし、本研究のシミュレーションの結果は、本調査地のニホンジカ個体数が中心部で多く周辺部で少ない連続的な個体数分布をしていたことが大きく影響していると考えられる。ニホンジカの個体数が非連続な分布をしていた場合、ある地域での感染が他の地域に拡大するかどうかには移出率が強く影響すると予想されるため、一般的な野生動物の感染拡大には注目している野生動物の個体数分布について考える必要があるかもしれない。

野生動物による感染拡大のリスクを本研究の結果より現実的に評価するためには2つの点で詳細な調査が必要である。第一に、野生動物の感染動態の臨床試験が必要である。本研究では、ニホンジカの臨床試験が行われていないため、その最も近縁の種であったオジロジカの感染動態のパラメータを代わりに用いた (Highfield et al. 2008)。しかしながら、口蹄疫の臨床症状が動物種によって大きく異なることを考えると、他種のパラメータの代用は本来の結果を大きく歪める可能性がある。これまでは主に家畜のみで臨床試験が行われてきたが、野生で個体数の多い動物種にも臨床試験を拡大することが望ましい (Weaver et al. 2013)。我が国で優先的に試験さ

れるべき野生動物としてはニホンジカとイノシシが挙げられるだろう。第二に、家畜と野生動物の間で感染する確率を評価する必要がある。本研究では、野生動物から家畜への感染リスクの指標として平均感染格子セル数を用いた。しかし、清浄国である我が国で実際に感染が起こる場合には、はじめに家畜から野生動物に感染するという過程が必ず必要であり、家畜と野生動物の間で感染が起こる確率を評価することは感染拡大に大きく影響する。この確率は、野生動物から家畜へ再び感染する場合にも影響する。家畜と野生動物の間の感染確率には、地域の畜産業を営む農家の数やそれぞれの農家の畜産形態、主要道路の密度が影響すると考えられる。例えば、野生動物と接触の起こりやすい放牧形式の管理を行っている地域では家畜と野生動物の間の感染確率は高いことが期待される。家畜と野生動物の間の感染確率を本研究の結果に考慮した場合、森林の多い個体数分布の中心部よりも、より森林の少ない周辺部や道路沿いをリスクの高い地域として重み付けることになり、ドーナツ型のリスク分布が予想される。

本研究は、千葉県房総半島におけるニホンジカによる感染拡大のリスクをシミュレーションによって評価した。また、その結果から優先的に野生のニホンジカに感染個体が出ないよう対策を行うべき地域を明らかにした。野生動物における口蹄疫の制御は家畜以上に難しいため、一度でも野生動物で分布拡大が起こってしまえば、その影響は家畜における口蹄疫の発生が収束した後も長期間にわたって残る可能性がある。現在、口蹄疫の野生動物による感染拡大について知られていることは多くないが、今後口蹄疫の感染拡大が生じた際には注意深く野生動物による感染拡大を検証することが重要である。

**表 5.1 空間ダービンモデルの結果** 平均感染格子セル数に影響を与える説明変数として、生息  
 个体数（の対数）、移出率、その交互作用を考慮した。列は、推定値、標準誤差、z 値、Wald 検  
 定の p 値を示す。太字は有意な説明変数を表す。

	推定値	標準誤差	z 値	p 値
切片	-4.19	2.55	-5.85	0.100
<b>生息个体数</b>	<b>6.44</b>	<b>0.91</b>	<b>7.05</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<b>移出率</b>	<b>2.66</b>	<b>0.48</b>	<b>5.58</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
生息个体数×移出率	0.39	0.25	1.54	0.123
<b>ラグ：生息个体数</b>	<b>-6.09</b>	<b>1.92</b>	<b>-3.16</b>	<b>0.002</b>
ラグ：移出率	-1.66	0.86	-1.95	0.052
ラグ：生息个体数×移出率	0.09	0.54	2.28	0.866

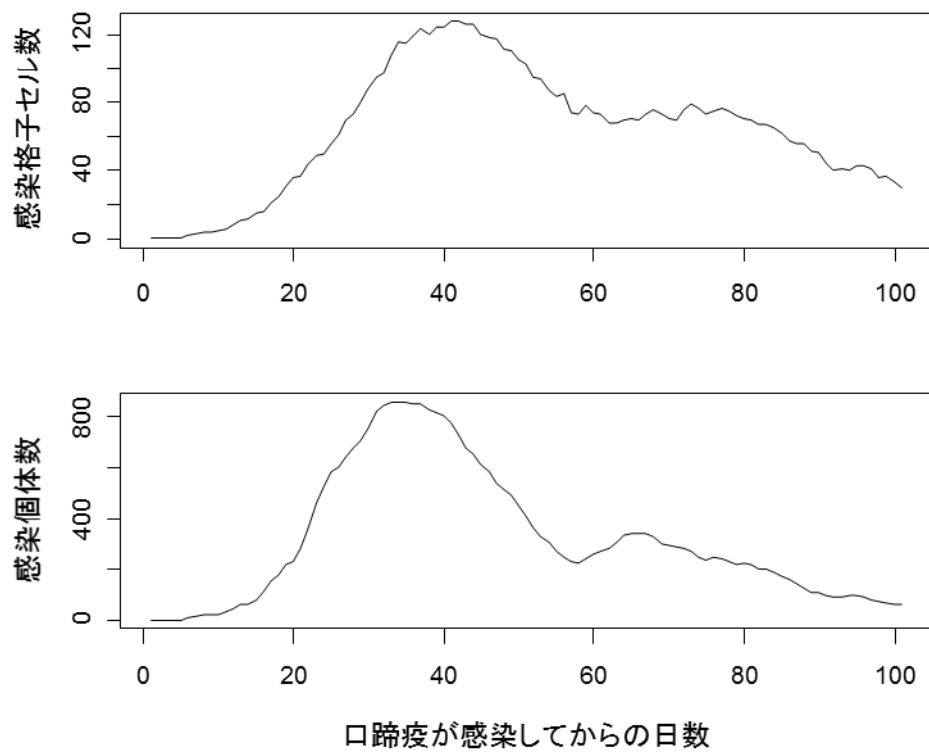


図 5.1 典型的な感染拡大を示すシミュレーションの動態 家畜に感染するリスクの指標として

感染格子セル数（上図）および感染個体数（下図）を計算した。感染は2週間ほどで急激に増

加し、ピークに到達したあと長い時間をかけて収束していく。

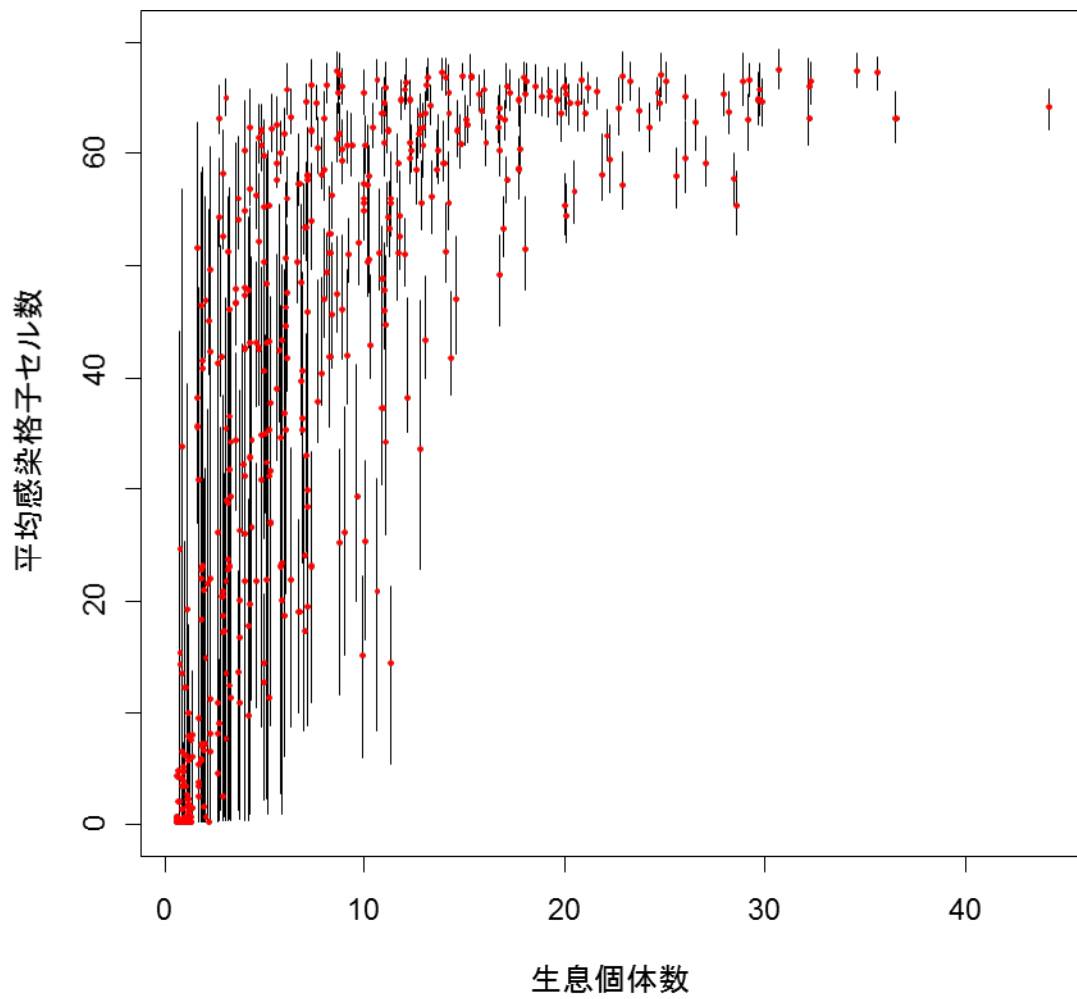


図 5.2 口蹄疫ウイルスの侵入した格子セルの生息個体数と平均感染格子セル数の関係赤色の点は100回のシミュレーション結果の平均を、黒色のひげは50%区間を表す。見やすさのため、生息個体数に若干のゆらぎを与えて表示した。生息個体数が多くなるにつれ、平均感染格子セル数も多くなることが分かる。生息個体数が少ないときには平均感染格子セル数に大きなばらつきがある。



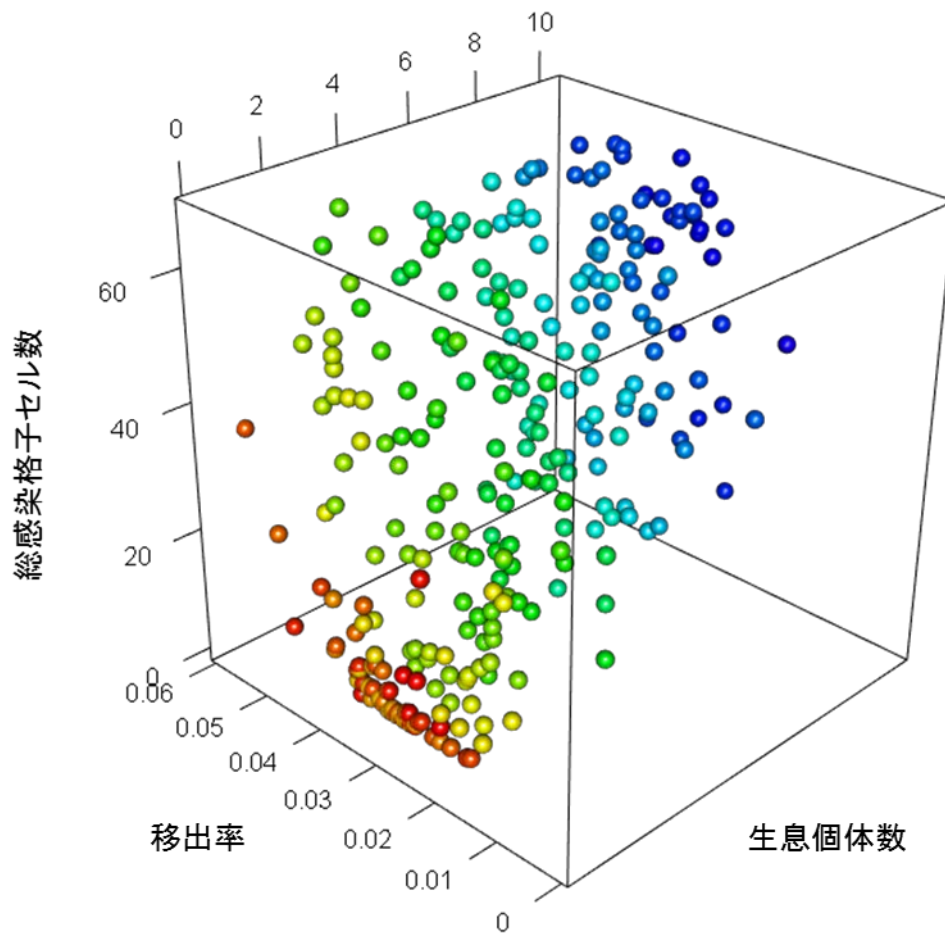


図 5.3 口蹄疫ウイルスの侵入した格子セルの生息個体数が 10 個体以下の場合における、生息個体数・移出率・平均感染格子セル数の関係 生息個体数だけでなく、移出率が増加するにつれて平均感染格子セル数が増加することが分かる。

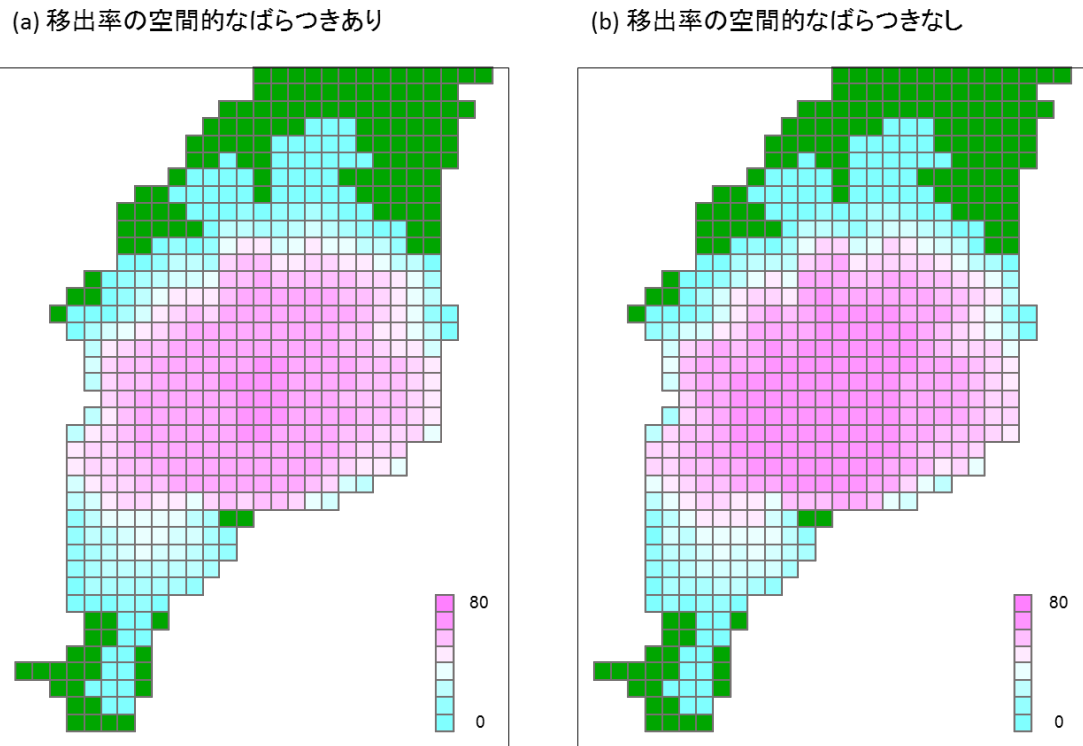


図 5.4 各格子セルにおける口蹄疫ウイルスが侵入して 100 日後の平均感染格子セル数(a) 移出率に空間的なばらつきある場合、と (b) 移出率に空間的なばらつきがない場合をシミュレーションにより計算した。格子セルの色（青色～赤色）は平均感染格子セル数（少ない～多い）を表す。また、緑色の格子セルはニホンジカの生息していない格子セルを表す。

## 第6章

### 総合考察

#### 6.1 本論文の研究成果

本論文は、状態空間モデルの枠組みを用いて、不完全な行政データから野生動物の個体群動態に影響する環境要因を特定することを目的に研究を行った。第2章では、データが限られている状況下において、状態空間モデルにベイジアンモデル平均を組み込むことを提案し、①各要因の相対重要度の評価を容易にする、②モデルの予測性を改善するといった利点を明らかにした。第3章では、データが豊富にある状況下において、生物個体群の成長過程だけではなく移動分散過程を明示的に扱うことのできる状態空間モデルを提案した。先行研究では個体群レベルの移動分散を考慮する場合は景観要因の影響しない距離依存の移動分散に限られており、その場合でさえ移動分散に関わる人口学的ゆらぎは十分に考慮されていなかった (Wikle 2003; Hooten et al. 2007; Hooten & Wikle 2008; Pagel & Schurr 2012)。第3章で提案した状態空間モデルは、私の知る限り、景観要因の影響を考慮した異方的な移動分散過程とその人口学的ゆらぎを扱う初めての状態空間モデルである。第4章では、第3章で提案した状態空間モデルの推定を可能にするために、尤度計算の新しい粒子近似法を提案し、そのパフォーマンスについて検証した。通常の粒子近似法では事前分布が無情報になると近似精度が悪化してしまうが、提案した粒子近似法では無情報の事前分布を用いても近似精度が悪化しない。第5章では、2010年に発生した宮崎県の口蹄疫の感染拡大を受けて、異質的な環境下で野生動物が口蹄疫の感染拡大に果たす役割について検討した。モデルシミュレーションによって、千葉県房総半島では先行研究と同じく個体数の多い地域が優先的に対策を行うべき重要な地域であることを明らかにした (Ward et al.

2007; Highfield et al. 2009; Ward et al. 2009)。

状態空間モデルは、行政データを用いることの多い野生動物管理において大変有用な統計学的枠組みである。しかしながら、管理の現場に状態空間モデルを適用する際にはいまだ多くの課題が見受けられる。総合考察である本章では、本論文の成果と先行研究の知見から、状態空間モデルが野生動物管理に果たす役割について整理し、役割ごとに管理に対する提言と今後の課題について議論する。

## 6.2 状態空間モデルが野生動物管理に果たす役割

野生動物の管理には主に三つの目的が存在する。第一に農作物被害や自然生態系の破壊を防ぐこと、第二に野生動物の個体群を維持すること、第三に感染症の広がりを防ぐことである。我が国では第一の目的に沿って管理が行われることが多いが、娯楽目的の狩猟が盛んな欧米では第二の目的で管理が行われることが多い。第三の目的は我が国では主要なものではないが、人畜共通感染症の存在する国では重要な目的である。また、第5章で扱ったように清浄国でも感染拡大が起こる危険性がある場合には重要になる。

まず、野生動物管理において状態空間モデルの果たすことのできる役割として、本論文の主眼であった「個体群動態に影響する（環境）要因の特定」を挙げることができる。これは、主に管理の第一と第三の目的に関連する。特にニホンジカやイノシシのように個体数の増加している野生動物は狩猟や有害駆除だけでは個体数を減らすことが難しく、その原因を突き止めることが重要である。次に、「生息個体数の推定」が野生動物管理における状態空間モデルの役割として考えられる。生息個体数は実際に狩猟や有害駆除をどれほど行うべきか決定する場合に重要な情報であり、そのため本論文の二つの状態空間モデルでも生息個体数の推定を行った。管理のすべ

での目的に関連するため、生息個体数を正確に推定することは状態空間モデルの主要な役割といえるかもしれない。最後に、「個体群動態の将来予測」が野生動物管理における状態空間モデルの役割として考えられる。この役割は、二つの理由で管理の第一と第二の目的において重要である。まずひとつ目の理由は、現在の個体数推定により管理を行うと、管理までに時間的な遅れが生じるため個体数の変動を増幅してしまうことである (Boyce et al. 2012)。将来の予測に基づいた管理を行うことで、個体数の増やしすぎや減らしすぎを失くすことができる。ふたつ目の理由は、時間的な管理の最適配分を考慮できるようになることである。これは、特に将来の不確実性を考慮した管理を行う場合に重要と思われる (Chapin III et al. 2010)。

### 6.3 管理に対する提言と今後の課題

#### 6.3.1 個体群動態に影響する要因の特定

個体群動態に影響する要因を特定する際、まず重要なのは収集される行政データの空間スケールを考慮することである。第2章のイノシシの例のように野生動物の移動の空間スケールより行政データの空間スケールが大きい場合には、移動分散に影響する要因を特定することは難しい。そのような場合には、変量効果等によって移動分散の影響を除きながら、個体群成長といった注目する空間スケールで影響力の強い過程に焦点を当てることが望ましい。

データの不足しがちな野生動物管理において、状態空間モデルの最も重要な課題はモデルの不確実性を考慮することである。生態学ではノイズ（システムノイズ、観測誤差）が正規分布に従っていない状態空間モデルを用いることが多いため、今のところ状態空間モデルにおいて容易にモデルの不確実性を考慮できる統計手法が確立していない。第2章では Link & Barker (2006) の方法を用いて状態空間モデルでもベジアンモデル平均によって容易にモデルの不確実性を

考慮できることを明らかにした。しかしながら、この方法は線形の部分モデル以外に適用することが難しい。ベイジアンモデル平均を実装する方法としては有名なリバーシブルジャンプ法 (Green 1995) や Chib & Chib (1996) の方法があるが、計算量が多く収束が遅いため複雑な状態空間モデルにおいて容易に用いることはできない。数値計算アルゴリズムを含めた統計手法の改善が望まれる。また、最近になってこれまでより広い範囲の階層モデルに適用できる情報量規準が提案されており (Watanabe 2010; Watanabe 2013)、ベイジアンモデル平均の代わりにモデルの不確実性を考慮する手法として期待される。現在、異なる観測モデルごとにサンプル数が異なる場合について厳密に数学的証明がないため、応用数学や統計数理学での発展が待たれる。

### 6.3.2 生息個体数の推定

6.2 節で説明したように、生息個体数の推定は野生動物の管理において状態空間モデルの主要な役割といえる。推定には、できるだけ見落としの少ない個体数調査法 (区画法調査やヘリコプター調査) や発見率の考慮できる調査法 (距離サンプリング法や繰り返し調査) を用いることを望ましい。一方で、こうした調査は大変な労力がかかるため、すべての動物種や地域で行うことは難しいかもしれない。そのような場合には、一部の地域でのみ労力をかけて正確な調査を行い、全域では不正確でも労力の少ない調査を行うことを検討すべきである。第 3 章のニホンジカの例では、正確な区画法と労力の少ない糞粒法を併用することによって (不確実性は高いものの) 個体数の推定が可能になった。また、野生動物管理において利用できる個体数推定法として、第 2 章のイノシシの例のように狩猟や有害駆除といった個体数の減少に対して密度指標がどのように応答するか調べる方法がある (Harvest-based model; Matsuda et al. 2002)。例えば、狩猟された個体数が多いのに密度指標があまり変化していない地域では生息する個体数が多いこ

とが予想される。しかしながら、この原理を用いた生息個体数の推定にはさらなる検証が必要と思われる。理論的に狩猟や駆除される個体数が生息する個体数と相関する場合には個体数の推定が難しくなると予想されるため、この個体数推定法を用いる場合には狩猟や駆除の努力量を地域的にばらつかせることが推奨される。

調査し始めたばかりの場合、状態空間モデルの個体数推定には最初に収集するデータの影響が大きい。そのため、最初の調査には労力を多くかけることが望ましい場合が多い。状態空間モデルの推定は異なる時間の情報を利用するため、最初の調査が正確であれば、以降の調査の労力を減らしても比較的正確な推定が可能である。また、これに関連して、最初の状態変数に対する事前分布の影響については今後より詳しい検証が必要である (cf. [Hostetler & Chandler 2015](#))。第2章と第3章で用いた状態変数間の自己相関をモデル化することは、状態変数の平均に関して強い仮定を与えないため、推定に対する影響が少ないと予想される。推定に影響の少ない事前分布を探索することはデータの不足しがちな野生動物管理では特に重要な課題である。

### 6.3.3 個体群動態の将来予測

個体群動態の将来予測を行うためには、注目する個体群動態に関わる過程とその人口学的ゆらぎを十分に考慮してモデル化する必要がある。メタ個体群研究から明らかであるように、非定常な生物個体群の動態には成長過程だけでなく移動分散過程が大きく影響しており、第3章のように移動分散過程を扱うことのできる状態空間モデルの発展が今後は益々重要になることが予想される ([Wikle 2003](#); [Hooten et al. 2007](#); [Hooten & Wikle 2008](#); [Pagel & Schurr 2012](#))。しかしながら、移動分散過程を扱う状態空間モデルは従来のモデルよりも非常に複雑なため計算量が常に問題になる。特に、移動分散過程における人口学的ゆらぎは、爆発的に推定の難しい状

態変数を増やすため計算が非常に困難になる。これまで移動分散過程の人口学的ゆらぎが考慮されてこなかった理由の一部にはこの計算の難しさにあったと思われる。本論文では、計算量の問題を解決する手段として、マルコフ連鎖モンテカルロ法の中に粒子フィルタ法を組み込み (Andrieu et al. 2010)、さらに粒子近似法の一部に改良を加えた (第4章)。今後、野生動物の個体群動態の将来予測を行うためには、状態空間モデルの工夫だけでなく、数値計算アルゴリズムの発展を並列して行うことが必要になるだろう。

近年、生態学ではモデルシミュレーションの中に推定の枠組みまで組み込んで管理方策を評価する「管理戦略評価 (Management strategy evaluation; Bunnefeld et al. 2011)」という手法が注目されている。この手法では繰り返しシミュレーションの中で個体数の推定や将来の予測を行う必要があるため、現在の状態空間モデルの計算量では実質的に適用することは不可能である。このことは今まであまり議論されてこなかった状態空間モデルの問題を浮き彫りにする。これまでの生態学では、ソフトウェアがあり自分で実装する必要のないマルコフ連鎖モンテカルロ法を用いて状態空間モデルが発展してきた。しかしながら、現状のままでは必ずマルコフ連鎖モンテカルロ法の限界が状態空間モデルの限界になると予想される。今後は、増えたデータの分だけ逐次的に計算を行えばよい、拡張粒子フィルタ法といった新しい数値計算アルゴリズムの出現が野生動物管理において複雑な状態空間モデルの適用を実現する鍵になるだろう (Dowd & Joy 2011)。



## 謝辞

本論文を完成させるまでに本当に多くの方にお世話になりました。この場を借りて、深くお礼申し上げます。宮下直教授には、学部から博士課程まで研究についてあらゆることを教えていただきました。研究者としていまの私がいるのは宮下直教授がいたからといっても過言ではありません。心からの感謝を申し上げます。

本論文のデータ収集においては、千葉県の多くの行政担当者の皆さまにご協力いただきました。栗山武夫氏にはデータを集めて整理するところから論文の執筆にいたるまでご助力いただきました。浅田正彦氏には調査地の野生動物について多くの重要な知見をいただきました。横溝裕行氏からは、研究に対して多くの有益な意見をいただくとともに、生態系管理の研究の重要性を教えてくださいました。安藤正規氏には、感染症の研究を行うきっかけを与えていただきました。また、梶光一氏をはじめ東京農工大学野生動物保護管理学研究室の皆さまには哺乳類研究の面白さを教えてくださいました。

生物多様性科学研究室の皆さまには日々の研究生活を通じてお世話になりました。特に、高木俊氏、片山直樹氏、西嶋翔太氏とは長い時間を一緒に過ごし、頻繁な議論を通じて多くのことを勉強する機会を与えていただきました。馬場友希氏、黒江美紗子氏、三宅もえ氏、北村智之氏には研究の面白さや大変さを教えてくださいました。いつも実験室にいらっしゃる谷川明男氏には事あるごとに相談に乗っていただき安心感と癒しをいただきました。藤田剛氏には、博士課程の3年間を同じ部屋で過ごさせていただいて、研究で迷ったときに多くの助言をいただきました。

修士・博士課程では、共同研究者から一人だけでは得られなかった多くの刺激をいただきま

した。特に、角谷拓氏、瀧本岳氏、吉川徹朗氏、深谷肇一氏、吉岡明良氏には特別の感謝をいたします。

本研究は、日本学術振興会（課題番号 24-7455、代表者：長田穰）、文部科学省科学研究費補助金（課題番号：25281057、代表者：横溝裕行）、三井物産環境基金（課題番号 R10-C074、代表者：宮下直）から助成を受けました。

最後に、これまでの研究生生活を優しく見守ってくれた両親と妻に最大の感謝を。

## 摘要

野生動物の個体群動態に影響する要因を特定することは、個体群生態学、保全生物学、野生動物管理の分野において古くから主要な興味のひとつであった。特に、近年になると、人間活動の増大にともなって多くの野生動物が個体数を変化させており、生物への影響評価・予測、保全や管理の観点から、野生動物の個体群動態に影響する要因を特定することは益々重要になっている。本論文では、行政機関によって収集された管理やモニタリングのデータ（行政データ）から野生動物の個体群動態に影響する要因を正確に推定することを目的に研究を行った。上記の目的を達成するため、本論文では誤差や欠損といった行政データの特徴を考慮して、先行研究から発展させた二つの状態空間モデルを提案する。提案した状態空間モデルは、千葉県房総半島のニホンジカやイノシシの個体群動態を明らかにするために適用された。また、本論文では2010年に発生した宮崎県の口蹄疫の感染拡大を受けて、野生動物が口蹄疫の感染拡大に果たす役割についても検討した。

第2章では、データが限られている状況下において、状態空間モデルにベイジアンモデル平均を組み込むことを提案した。イノシシの捕獲データへの適用を通じて、ベイジアンモデル平均を組み込むことにより、各要因の相対重要性が容易に評価できること、モデルの予測性が改善することを明らかにした。第3章では、データが豊富にある状況下において、生物個体群の成長過程だけではなく移動分散過程を明示的に扱うことのできる状態空間モデルを提案した。第3章で提案した状態空間モデルは、私の知る限り、景観要因の影響を考慮した異方的な移動分散過程とその人口学的ゆらぎを扱う初めての状態空間モデルである。長期モニタリングデータへの適用によって、観測されているニホンジカの異方的な分布拡大は移動分散過程における景観の影響

によって生じたと推測された。第 4 章では、第 3 章で提案した状態空間モデルの推定を実現するために、尤度計算の新しい粒子近似法を提案し、そのパフォーマンスについて検証した。これまでの近似法に比べて、提案した近似法は近似精度を悪化させる粒子縮退問題が起きにくいことが分かった。第 5 章では、第 3 章のニホンジカの推定結果を用いて、千葉県房総半島で口蹄疫が発見された場合には個体数の多い地域を優先的に対策を行うべきことを明らかにした。

状態空間モデルは、行政データを用いることの多い野生動物管理において大変有用な統計学的枠組みである。しかしながら、管理の現場に状態空間モデルを適用するためにはいまだ多くの課題が存在する。総合考察では、本論文の成果と先行研究の知見から、状態空間モデルが野生動物管理に果たす役割を、個体群動態に影響する要因の特定、生息個体数の推定、個体群動態の将来予測の三点に整理し、役割ごとの管理に対する提言と今後の課題について議論した。これからの野生動物管理においては、現実を反映する複雑な状態空間モデルの提案だけでなく、適切なデータの収集と推定を実現する新しい数値計算アルゴリズムの発展が望まれる。

## 引用文献

- Acevedo, P., Farfan, M.A., Marquez, A.L., Delibes-Mateos, M., Real, R. & Vargas, J.M. (2011) Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology*, 26: 19-31.
- Agetsuma, N. (2007) Ecological function losses caused by monotonous land use induce crop raiding by wildlife on the island of Yakushima, southern Japan. *Ecological Research*, 22: 390-402.
- Andrieu, C., Doucet, A. & Holenstein, R. (2010) Particle Markov chain Monte Carlo methods. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology*, 72: 269-342.
- Andrieu, C. & Roberts, G.O. (2009) The pseudo-marginal approach for efficient Monte Carlo computations. *Annals of Statistics*, 37: 697-725.
- Asada, M. & Ochiai, K. (1996) Food habits of sika deer on the Boso Peninsula, central Japan. *Ecological Research*, 11: 89-95.
- Bled, F., Royle, J.A. & Cam, E. (2011) Hierarchical modeling of an invasive spread: the Eurasian Collared-Dove *Streptopelia decaocto* in the United States. *Ecological Applications*, 21: 290-302.
- Boyce, M.S., Baxter, P.W.J. & Possingham, H.P. (2012) Managing moose harvests by the seat of your pants. *Theoretical Population Biology*, 82: 340-347.
- Bradley, B.A., Blumenthal, D.M., Wilcove, D.S. & Ziska, L.H. (2010) Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 310-318.

- Bunnefeld, N., Hoshino, E. & Milner-Gulland, E.J. (2011) Management strategy evaluation: a powerful tool for conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 441-447.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York.
- Carlin, B.P. & Chib, S. (1995) Bayesian model choice via Markov chain Monte Carlo methods. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological*, 57: 473-484.
- Chapin III, F.S., Carpenter, S.R., Kofinas, G.P., Folke, C., Abel, N., Clark, W.C., Olsson, P., Smith, D.M.S., Walker, B., Young, O.R., Berkes, F., Biggs, R., Grove, J.M., Naylor, R.L., Pinkerton, E., Steffen, W. & Swanson, F.J. (2010) Ecosystem stewardship: sustainability strategies for a rapidly changing planet. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 241-249.
- Conradt, L., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1999) The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*, 120: 218-224.
- Cote, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C. & Waller, D.M. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113-147.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, 15: 1669-1679.
- Courchamp, F., Chapuis, J.L. & Pascal, M. (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews*, 78: 347-383.

- Cutini, A., Chianucci, F., Chirichella, R., Donaggio, E., Mattioli, L. & Apollonio, M. (2013) Mast seeding in deciduous forests of the northern Apennines (Italy) and its influence on wild boar population dynamics. *Annals of Forest Science*, 70: 493-502.
- Davies, G. (2002) Foot and mouth disease. *Research in Veterinary Science*, 73: 195-199.
- Doucet, A., de Freitas, N. & Gordon, N. (2001) *Sequential Monte Carlo methods in practice*. Springer, New York.
- Dowd, M. & Joy, R. (2011) Estimating behavioral parameters in animal movement models using a state-augmented particle filter. *Ecology*, 92: 568-575.
- Estes, J.A, Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pickett, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soule, M.E., Virtanen, R. & Wardle, D.A. (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333: 301-306.
- Gelman, A. (2006) Prior distributions for variance parameters in hierarchical models. *Bayesian Analysis*, 1: 515-533.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S. & Rubin, D.B. (2003) *Bayesian Data Analysis*. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton.
- Goodrich, J.M. & Buskirk, S.W. (1995) Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. *Conservation Biology*, 9: 1357-1364.
- Green, P.J. (1995) Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian

- model determination. *Biometrika*, 82: 711-732.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Hamilton, G., McVinish, R. & Mengersen, K. (2009) Bayesian model averaging for harmful algal bloom prediction. *Ecological Applications*, 19: 1805-1814.
- Hebeisen, C., Fattebert, J., Baubet, E. & Fischer, C. (2008) Estimating wild boar (*Sus scrofa*) abundance and density using capture-resights in Canton of Geneva, Switzerland. *European Journal of Wildlife Research*, 54: 391-401.
- Highfield, L.D., Ward, M.P. & Laffan, S.W. (2008) Representation of animal distributions in space: how geostatistical estimates impact simulation modeling of foot-and-mouth disease spread. *Veterinary Research*, 39: 2.
- Highfield, L.D., Ward, M.P., Laffan, S.W., Norby, B. & Wagner, G. (2009) The impact of seasonal variability in wildlife populations on the predicted spread of foot and mouth disease. *Veterinary Research*, 40: 18.
- Hobbs, R.J., Higgs, E. & Harris, J.A. (2009) Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 599-605.
- Holland, E.P., Burrow, J.F., Dytham, C. & Aegerter, J.N. (2009) Modelling with uncertainty: Introducing a probabilistic framework to predict animal population dynamics. *Ecological Modelling*, 220: 1203-1217.
- Hooten, M.B. & Wikle, C.K. (2008) A hierarchical Bayesian non-linear spatio-temporal



- model for the spread of invasive species with application to the Eurasian Collared-Dove. *Environmental and Ecological Statistics*, 15: 59-70.
- Hooten, M.B., Wikle, C.K., Dorazio, R.M. & Royle, J.A. (2007) Hierarchical spatiotemporal matrix models for characterizing invasions. *Biometrics*, 63: 558-567.
- Hostetler, J.A. & Chandler, R.B. (2015) Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data. *Ecology*, 96: 1713-1723.
- Iijima, H., Nagaike, T. & Honda, T. (2013) Estimation of deer population dynamics using a Bayesian state-space model with multiple abundance indices. *Journal of Wildlife Management*, 77: 1038-1047.
- Igota, H., Sakuragi, M., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R. & Maekawa, K. (2004) Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 19: 169-178.
- Jamieson, L.E. & Brooks, S.P. (2004) Density dependence in North American ducks. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27: 113-128.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Okarma, H. & Ruprecht, A. (1992) Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Białowieża National Park, Poland. *Oecologia*, 90: 27-36.
- Knape, J. & de Valpine, P. (2012) Fitting complex population models by combining particle filters with Markov chain Monte Carlo. *Ecology*, 93: 256-263.
- Latimer, A.M., Wu, S.S., Gelfand, A.E., & Silander J.A. (2006) Building statistical models to

- analyze species distributions. *Ecological Applications*, 16: 33-50.
- Lindley, S.T. (2003) Estimation of population growth and extinction parameters from noisy data. *Ecological Applications*, 13: 806-813.
- Link, W.A. & Baker, R.J. (2006) Model weights and the foundations of multimodel inference. *Ecology*, 87: 2626-2635.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Rosenberry, C.S., Wallingford, B.D. & Grund, M.R.D. (2005) Forest cover influences dispersal distance of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 86: 623-629.
- Matsuda, H., Uno, H., Tamada, K., Kaji, K., Saitoh, T., Hirakawa, H., Kurumada, T. & Fujimoto, T. (2002) Harvest-based estimation of population size for Sika deer on Hokkaido Island, Japan. *Wildlife Society Bulletin*, 30: 1160-1171.
- Miyashita, T., Suzuki, M., Ando, D., Fujita, G., Ochiai, K. & Asada, M. (2008) Forest edge creates small-scale variation in reproductive rate of sika deer. *Population Ecology*, 50: 111-120.
- National Audit Office (2002) The 2001 outbreak of foot and mouth disease. National Audit Office, London.
- Niedzialkowska, M., Fontaine, M.C. & Jedrzejewska, B. (2012) Factors shaping gene flow in red deer (*Cervus elaphus*) in seminatural landscapes of central Europe. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 90: 150-162.
- Osada, Y., Kuriyama, T., Asada, M., Yokomizo, H. & Miyashita, T. (2015) Exploring the

- drivers of wildlife population dynamics from insufficient data by Bayesian model averaging. *Population Ecology*, 57: 485-493.
- Osawa, T., Kohyama, K. & Mitsuhashi, H. (2013) Areas of increasing agricultural abandonment overlap the distribution of previously common, currently threatened plant species. *Plos One*, e79978.
- Ovaskainen, O. (2008) Analytical and numerical tools for diffusion-based movement models. *Theoretical Population Biology*, 73: 198-211.
- Pagel, J. & Schurr, F.M. (2012) Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 293-304.
- Paarlberg, P.L., Lee, J.G. & Seitzinger, A.H. (2002) Potential revenue impact of an outbreak of foot and mouth disease in the United States. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 220: 988-992.
- Perez-Espona, S., Perez-Barberia, F.J., McLeod, J.E., Jiggins, C.D., Gordon, I.J. & Pemberton, J.M. (2008) Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology*, 17: 981-996.
- Pinto, A.A. (2004) Foot-and-mouth disease in tropical wildlife. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1026: 65-72.
- Plummer, M. (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical*

- Computing, Viono hoikuenna.
- Podgorski, T., Bas, G., Jedrzejewska, B., Sonnichsen, L., Sniezko, S., Jedrzejewski, W. & Okarma, H. (2013) Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *Journal of Mammalogy*, 94: 109-119.
- Prasad, A.M., Iverson, L.R., Peters, M.P., Bossenbroek, J.M., Matthews, S.N., Sydnor, T.D. & Schwartz, M.W. (2010) Modeling the invasive emerald ash borer risk of spread using a spatially explicit cellular model. *Landscape Ecology*, 25: 353-369.
- Productivity Commission (2002) Impact of a foot and mouth disease outbreak on Australia. Research Report, Canberra.
- Pysek, P. & Richardson, D.M. (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35: 25-55.
- R core team (2016) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>
- Royle, J.A. & Dorazio, R.M. (2008) Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic Press, Amsterdam.
- Sakuragi, M., Igota, H., Uno, H., Kaji, K., Kaneko, M., Akamatsu, R. & Maekawa, K. (2003) Seasonal habitat selection of an expanding sika deer *Cervus nippon* population in eastern Hokkaido, Japan. *Wildlife Biology*, 9: 141-153.

- Sanderson, F.J., Kucharz, M., Jobda, M. & Donald, P.F. (2013) Impacts of agricultural intensification and abandonment on farmland birds in Poland following EU accession. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 168: 16-24.
- Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K. & Asada, M. (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Boso Peninsula, Japan. *Ecological Research*, 23: 151-158.
- Takii, A., Izumiyama, S., Mochizuki, T., Okumura, T. & Sato, S. (2012) Seasonal migration of sika deer in the Oku-Chichibu Mountains, central Japan. *Mammal Study*, 37: 127-137.
- Tyre, A.J., Tenhumberg, B., Field, S.A., Niejalke, D., Parris, K. & Possingham, H.P. (2003) Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications*, 13: 1790-1801.
- Ueda, H., Takatsuki, S. & Takahashi, Y. (2003) Seasonal change in browsing by sika deer on hinoki cypress trees on Mount Takahara, central Japan. *Ecological Research*, 18: 355-364.
- Veran, S., Simpson, S.J. Sword, G.A., Deveson, E., Piry, S., Hines, J.E. & Berthier, K. (2015) Modeling spatiotemporal dynamics of outbreaking species: influence of environment and migration in a locust. *Ecology*, 96: 737-748.
- Vrugt, J.A., ter Braak, C.J.F., Diks, C.G.H., Robinson, B.A., Hyman, J.M. & Higdon, D. (2009) Accelerating Markov chain Monte Carlo simulation by differential evolution with self-adaptive randomized subspace sampling. *International Journal of Nonlinear*

- Sciences and Numerical Simulation, 10: 273-290.
- Weerasinghe, U.R. & Takatsuki, S. (1999) A record of acorn eating by sika deer in western Japan. *Ecological Research*, 14: 205-209.
- Ward, M.P., Laffan, S.W. & Hieghfield, L.D. (2007) The potential role of wild and feral animals as reservoirs of foot-and-mouth disease. *Preventive Veterinary Medicine*, 80: 9-23.
- Ward, M.P., Laffan, S.W. & Hieghfield, L.D. (2009) Modelling spread of foot-and-mouth disease in wild white-tailed deer and feral pig populations using a geographic-automata model and animal distributions. *Preventive Veterinary Medicine*, 91: 55-63.
- Watanabe, S. (2010) Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. *Journal of Machine Learning Research*, 11: 3571-3594.
- Watanabe, S. (2013) A widely applicable Bayesian information criterion. *Journal of Machine Learning Research*, 14: 867-897.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Weaver, G.V., Domenech, J., Thiermann, A.R. & Karesh, W.B. (2013) Foot and mouth disease: a look from the wild side. *Journal of Wildlife Diseases*, 49: 759-785.
- Wikle, C.K. (2003) Hierarchical Bayesian models for predicting the spread of ecological

- processes. *Ecology*, 84: 1382-1394.
- Wintle, B.A., McCarthy, M.A., Volinsky, C.T. & Kavanagh, R.P. (2003) The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology*, 17: 1579-1590.
- Yamamura, K., Matsuda, H., Yokomizo, H., Kaji, K., Uno, H., Tamada, K., Kurumada, T., Saitoh, T. & Hirakawa, H. (2008) Harvest-based Bayesian estimation of sika deer populations using state-space models. *Population Ecology*, 50: 131-144.
- Yamaura, Y. (2013) Confronting imperfect detection: behavior of binomial mixture models under varying circumstances of visits, sampling sites, detectability, and abundance, in small-sample situations. *Ornithological Science*, 12: 73-88.
- Yang P.C., Chu R.M., Chung W.B. & Sung H.T. (1998) Epidemiological characteristics and financial costs of the 1997 foot-and-mouth disease epidemic in Taiwan. *The Veterinary Record*, 145:731-734.
- 浅田正彦 (2011) 2009 年度「野生獣の生息状況・農作物被害状況アンケート調査」結果. 千葉県生物多様性センター研究報告, 3: 1-15.
- 浅田正彦 (2014) 千葉県におけるニホンジカのベイズ法による個体数推定 (2012 年度). 千葉県生物多様性センター研究報告, 8: 1-13.
- 飯島勇人 (2016) シカ類の個体群動態の推定における状態空間モデルの有用性. *日本生態学会誌*, 66: 351-359.
- 江口祐輔, 田中智夫, 吉本正 (2001) 飼育下におけるニホンイノシシの分娩成績および分娩行動.

日本畜産学会報, 72: J49-J54.

大橋春香, 野場哲, 齋藤正恵, 角田裕志, 桑原考史, 閻美芳, 加藤恵里, 小池伸介, 星野義延, 戸

田浩人, 梶光一 (2013) 栃木県南西部の耕作放棄地に成立する植物群落とイノシシ *Sus*

*scrofa* Linnaeus の生息痕跡の関係. 植生学会誌, 30: 37-49.

環境省 (2009) 自然環境保全基礎調査植生調査第 6 回・第 7 回植生調査.

[http://www.biodic.go.jp/kiso/fnd\\_f.html](http://www.biodic.go.jp/kiso/fnd_f.html)

国土地理院 (2011) 基盤地図情報 25000. <http://www.gsi.go.jp>

小谷二郎, 江崎功二郎 (2012) 放置期間の違いが竹林の下層植生の発達に与える影響. 森林立地,

54: 19-28.

小寺祐二, 神崎伸夫, 金子雄司, 常田邦彦 (2001) 島根県石見地方におけるニホンイノシシの環

境選択. 野生生物保護, 6: 119-129.

坂田宏志, 岸本康誉, 関香菜子 (2012) ニホンジカの個体群動態の推定と将来予測 (兵庫県本州

部 2011 年). 兵庫ワイルドライフレポート, 1: 1-16.

鈴木重雄 (2008) タケノコ生産地域における竹林の分布拡大過程—千葉県大多喜町の事例—.

植生学会誌, 25: 13-23.

千葉県 (2004) 千葉県房総半島におけるニホンジカの保護管理に関する調査報告書 (総合版 :

1992~2003 年度). 千葉県, 千葉.

千葉県 (2013) 千葉県第二種特定鳥獣管理計画 (イノシシ), 千葉県, 千葉.

千葉県 (2015) 第 3 次千葉県第二種特定鳥獣管理計画 (ニホンジカ).

<http://www.pref.chiba.lg.jp/shizen/shingikai/nihonjika/sakutei.html>



千葉県・房総のシカ調査会 (2001) 千葉県イノシシ・キョン管理対策調査報告書 1. 千葉県・房

総のシカ調査会, 千葉.

筒井俊紀, 早山陽子 (2010) 2010 年に宮崎県で発生した口蹄疫について : 2000 年の発生との比

較から. 獣医疫学雑誌, 14: 148-153.

農林水産省 (2012) 農業センサス 2010.

<http://www.maff.go.jp/j/tokei/census/afc/2010/houkokusyo.html>

樋口知之, 上野玄太, 中野慎也, 中村和幸, 吉田亮 (2011) データ同化一次世代のシミュレーシ

ョン技術-. 朝倉書店, 東京.

本田剛, 林雄一, 佐藤喜和 (2008) 林縁周辺で捕獲されたイノシシの環境選択. 哺乳類科学, 48:

11-16.

宮崎県 (2011) みやざきのうごき 2011 危機事象.

<http://www.pref.miyazaki.lg.jp/sogoseisaku/kense/koho/index005-04.html>