

令和5年度

頸城山塊ライチョウ個体数調査手法検討事業

報告書

令和6年2月

新潟ライチョウ研究会

目 次

【 要 約 】	i
1. 業務の目的	1
2. 個体数推定法のレビュー	2
2-1. はじめに	2
2-2. 標識-再捕獲法	2
標識-再捕獲法による個体数推定方法の基礎：捕獲（観察）履歴データ	4
モデル選択	4
2-3. 最新の標識-再捕獲法	5
2-4. 未標識個体のカウントによる個体数推定法	5
最新の未標識個体を対象とした個体数モデリング手法	7
3. 火打山および焼山における個体数推定法の検討	8
3-1. ジョーリー・シーバーモデル：Jolly-Seber Model	8
3-2. ロバストデザインモデル：Robust Design Model	9
3-3. 標識-再観察モデル：Mark-Resight Model	10
3-4. 閉鎖個体群モデルのベイズ推測： Bayesian Inference of Closed Population Model	10
3-5. 二項混合モデル：N-mixture Model 未標識個体のカウントデータによる個体数推定法	11
3-6. まとめ	13
4. 繁殖期におけるライチョウ個体数調査	14
目的・調査場所・調査期間・調査方法・結果	14
5. 火打山における個体数および個体数変動のトレンド解析	16
5-1. 標識-再観察モデルによる個体数推定	16
5-2. 閉鎖個体群モデルによる個体数推定	17
5-3. カウント数および標識-再観察モデル、閉鎖個体群モデルの推定値による 個体数変動のトレンド解析	17
5-4. 二項混合モデルによる個体数推定および個体数変動のトレンド解析	18
6. 結果	19
6-1. 火打山の個体数推定	19
6-2. 焼山の個体数推定	22
6-3. 火打山の個体数変動のトレンド解析	22
標識-再観察モデル	23
カウント数	23
7. 考察	25
7-1. 個体数推定値	25
7-2. 個体数変動のトレンド	26
7-3. 効果的な調査日数の検討：カウント調査の場合	27

7-4. 効果的な調査日数の検討：個体数推定法の場合	28
標識個体数の推定精度	28
未発見個体数の推定精度	31
まとめ	33
7-5. 個体の検出率（発見率）のトレンド解析	33
7-6. 焼山のライチョウの個体数推定	34
8. 結論－現状に適した個体数推定のための調査・解析手法の提言	37
9. 引用文献	38
10. 付表	43

【 要 約 】

火打山のライチョウの個体数を精度良く推定するために適当な手法を明確にするため、標識－再捕獲法および未標識個体のカウントデータから個体数を推定する手法について検討すると同時に、効率良くモニタリングしていくための調査プロトコルについても検討した。標識－再捕獲法の候補としては標識－再観察モデルと閉鎖個体群モデルのベイズ推測が、未標識個体のカウントデータから個体数を推定する手法としては二項混合モデルが適当であると考えられたため、これらのモデルにより個体数を推定するとともに個体数変動のトレンドを解析した。

その結果、個体数推定精度の指標となる変動係数（CV）を比較すると標識－再観察モデルでCVがほぼ0.15（15%）以下となり、精度良く推定値が得られた一方で、閉鎖個体群モデルおよび二項混合モデルはCVが0.3を超えることがあり、推定精度は低かった。標識－再観察モデルも2023年に確認できた標識個体数から判断すると明らかに過少評価であった。標識－再観察モデルが過小評価であったのは、個体群内の個体が高い割合で標識されていないことによるものと考えられ、さらに火打山の調査可能な範囲外にライチョウが生息している可能性も否定できず、個体数推定の前提である閉鎖仮定が満たされていないことが閉鎖個体群モデルの精度の低さ、および二項混合モデルの精度の低さと推定値の偏りにつながったと考えられた。最も推定精度が高かった標識－再観察モデルによれば、2010年から2023年の調査期間中の推定値の中央値が21.5羽であったことから、これまで火打山には約22羽程度のライチョウが生息していたと推測されたが、実際にはこれ以上の数のライチョウが生息していた可能性がある。

焼山のライチョウの個体数推定に関しては、標識個体が1羽も確認されなかったために標識－再捕獲法のモデルが適用できなかった。個体数が少ない焼山においては個体数を推定すること自体が難しいために、4回以上の調査を実施して個体の捕獲を試み、色足環等によって個体を識別しつつ計数することが、正確な個体数を知るために現状では良い方法であると考えられた。

しかし、捕獲することはライチョウ個体に少なからずストレスを与えるため、将来的には捕獲せずにストレスを与えない非侵襲的な手法を採用し、焼山のみならず火打山においても、個体や個体群に与える影響を低減しつつモニタリングできる手法の適用について検討されるべきである。

現状においては、火打山におけるライチョウの個体数をできるだけ精度良く推定してモニタリングをしていくために、5月から6月中旬頃までの比較的個体の検出率が高い時期に最低4回の個体数カウント調査を行い、標識個体の遭遇記録から遭遇履歴を作成するとともに未標識個体を計数し、標識－再観察モデルにより個体数を推定することが良いと考えられた。ただし、火打山においては個体数推定の前提となる閉鎖仮定が満たされていない可能性があり、標識個体の割合も低いと考えられるため、個体数推定値も過少評価である可能性があることに留意し、カウント数も参考にしながらモニタリングしていくことが望ましい。

個体数変動のトレンドに関しては、カウント数および推定精度が良かった標識－再捕獲モデルの個体数推定値を一般化線形モデルのポアソン回帰で解析した結果、統計的に有意に減少しているとは言えないと結論づけられた。過去の報告と比較しても現在の火打山のライチョウの個体数が減少しているとは言えない。

1. 業務の目的

妙高市の火打山・焼山周辺（頸城山塊）には氷河期からの生き残りであり、国の特別天然記念物でもあるライチョウが生息している。頸城山塊の個体群は日本のライチョウ生息域の中でも最北限、最少の個体群でもあるために最も絶滅が危惧されている。2012年には環境省のレッドリストで絶滅危惧Ⅱ類から絶滅危惧ⅠB類にランクアップされ、国の保護増殖事業の対象種となった。

火打山におけるライチョウの個体数は2008年以降毎年調査が継続されてきており、確認個体数は12羽から33羽の間で増減をくり返しながらも安定して推移している。閉鎖個体群モデルのベイズ推測による個体数推定値（中央値）は20羽から46羽の間で増減をくり返しながらも安定して推移しているとされるものの、95%信用区間の幅は広く推定精度は低い。一方で、環境省とその関係者が実施している調査では、2009年の18なわばりから2022年の5なわばりへと減少傾向にあるとされ、現在はこれまでで最低のなわばり数であると報告されている。

ライチョウのような保全対象種にとって、個体数と個体数変動のトレンドについての頑健な推定は、保全と管理の観点から非常に重要である。野生生物の場合、調査したけれども個体を発見できなかったということは普通に生じるため、これまでこうした不完全な発見を考慮した個体数推定法や解析手法が開発されてきた。しかし、対象とする動物はふつう目立たずに発見しにくいこと、捕獲して個体を標識することが難しいこと、なわばり数などの個体数指標をもとにしてモニタリングされてきたという歴史的な事実からそれを継続するというインセンティブが働くこと、といった理由から実際には前述の手法を適用するのは難しい。

頸城山系におけるライチョウ個体群保全のためには、既知の生息域における個体数の動向を継続的に把握し、状況に応じて迅速に保全を図る必要があるため、継続的な生息状況調査の実施が欠かせない。特に近年は気候変動によるライチョウの生息域の減少が予想される中で、頸城山塊のライチョウ個体数がどのように変化していくのかを継続的にモニタリングしていくことの重要性が高まっている。しかし、これまで報告されてきた火打山におけるライチョウのカウント数や個体数の推定精度に関しては十分に検討されてきていない。火打山におけるライチョウのカウント数や個体数推定の有効性を検証することは、今後モニタリングを精度良く継続して実施していくためにも非常に重要である。

そこで本事業では、頸城山塊におけるライチョウの主な繁殖山岳である火打山および焼山において、1) 火打山および焼山の個体数推定に適用可能な個体数推定法について最新の研究事例を含めてレビューし、適当な手法をこれまでのデータに当てはめて個体数を再推定するとともに、2) 調査の費用対効果について検討するため、調査回数（日数）が個体数推定精度におよぼす影響を検討する。

2. 個体数推定法のレビュー

2-1. はじめに

ライチョウのような保全対象種にとって、個体数と個体数変動のトレンドについて精度良く推定することは、保全と管理の観点から非常に重要である (Field et al. 2016; Kellner and Swihart 2014)。個体数は最も注目される一般的なパラメータであるが、個体数を推定するモデルは、生存率や個体数変化 (λ) などの他のパラメータを推定するモデルよりもモデルの前提となる仮定を満たすことが困難であるため (White et al. 1982)、個体数を推定することは一見単純に見えるものの実際には非常に難しい。理由は、1) 個体の検出 (発見) が不完全であり (Schmidt 2005)、2) 調査地 (の面積) を正確に区切ることが難しいからである (Kéry and Schaub 2012)。特に第 1 の理由については、野外の生物を完全に検出することが不可能であることに起因する。野外にて個体の見落としがあると、本当はいるはずの個体が「いなかったこと (陰性)」になってしまう。こうして得られた陰性の結果は実態を表していない偽物であるために「偽陰性」と言われる (廣瀬ほか 2018)。したがって、不検出 (個体の未発見) による誤差である偽陰性を考慮しなければ、単なる計数值だけでは個体数や分布、または種数の推定値はどれもすべて過少評価となる (Schmidt 2005)。その上、対象生物の現状の理解や保全・管理政策の基礎となる推論が弱くなり (Kéry et al. 2009; Kellner and Swihart 2014)、誤った保全・管理施策につながりかねない。

個体数の推定値は、以下の式で求められる (Williams et al. 2002)。

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}}$$

\hat{N} : 個体数の推定値 C : カウント数 \hat{p} : 検出率 (p) の推定値

個体の検出率が 1、つまり 100%であればカウント数はイコール個体数の推定値となるが、特別な場合を除いて検出率 (p) は常に 1 以下 ($p < 1$) となるために、これを考慮しなかった場合、個体数の推定値は必ず偏る (Kéry and Schmidt 2008; Guillera-Aroita et al. 2014)。これまで数十年以上の間、さまざまな方法とモデルが開発され、個体の検出率が 1 以下 ($p < 1$) による検出誤差を含む観測値の補正が取り組まれてきた。その原理はすべて検出率 (p) の推定に行きつく (Kéry and Schaub 2012)。方法に違いがあるとすれば、ひとつには p (検出率) の導出法にある。

2-2. 標識-再捕獲法

標識-再捕獲法は、様々な生物分類群で適用されてきている。鳥類に関しては首環や足環、翼にタグなどの標識を付した個体を追跡し、その後の個体の捕獲 (観察) 履歴をもと

に生存率や検出率などの個体群パラメータを推定し、これらから個体数を導き出す手法である。

最も単純な方法である Lincoln-Petersen 法は、個体群の中から 1 回目のサンプリングで捕獲された個体の割合は、2 回目のサンプリングで捕獲された個体の割合と同じであると仮定され、

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N} \quad \text{したがって、} \hat{N} = \frac{n_1 n_2}{m_2}$$

で求められる (表 1. および図 1. Lukacs 2022; Powel and Gale 2015)。データとして得られた遭遇履歴の確率を用い、最も尤 (もっと) もらしい検出率 (p) の推定値が最尤推測によって得られる。

表 1. Lincoln-Petersen 法による個体ごとの組み合わせ可能な遭遇履歴と捕獲履歴の確率
および個体数算出式

組み合わせ可能な 4 つの遭遇履歴	捕獲履歴の確率	この捕獲履歴に伴う 個体数
11	$p_1 p_2$	m_2
10	$p_1 q_2$	$n_1 - m_2$
01	$q_1 p_2$	$n_2 - m_2$
00	$q_1 q_2$	$N - r$ (実際には観察されない)

* p_1 : サンプリング 1 の個体の遭遇 (捕獲) 確率、 $q = 1 - p$ (個体に遭遇しない確率)、 r : 総捕獲個体数

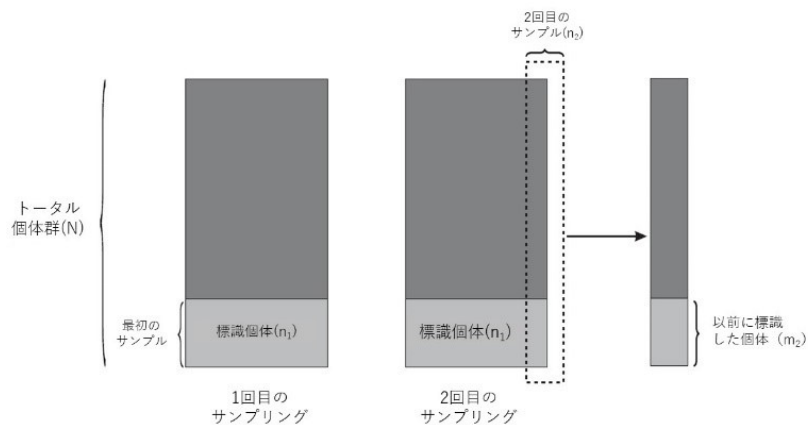


図 1. Lincoln-Petersen 法の概念図 (Lukacs 2022 Figure 14.1 より転載・改変)

最も単純なこの手法も、2 回のサンプリングの間では個体群の閉鎖性、つまりこの間に個体の死亡や移入による個体の消失や、出生や他の地域からの移入による個体の加入のないことが仮定されている。個体数を推定するための方法の開発の歴史は、こうして 2 回のサンプリングを個体群の閉鎖期間中に行う Lincoln-Petersen 法から始まり、その後

Schnabel method において複数の期間に基づいた推定が可能となり、現代の推定手法への道が開かれた (Chao and Huggins 2005; Conroy and Carroll 2009; Powel and Gale 2015)。

【標識-再捕獲法による推定方法の基礎：捕獲（観察）履歴データ】

個体の遭遇履歴の統計分析の開始点は、野外調査におけるサンプリング設計に最も良く一致する標識-再捕獲モデルを特定することであり、これにより不完全な検出やその不均一性の原因が補正された個体群統計パラメータの推定値が得られる (Cooch and White 2022; Sandercock 2020; Williams et al. 2002)。次のステップは、個体を捕獲もしくは遭遇した場合を 1、捕獲もしくは遭遇しなかった場合を 0 とし、標識された個体の遭遇履歴を収集することである。ここでは、個体ごとに以下のような遭遇履歴を得ることができる。このような標識された動物の適切なサンプルがあれば、最尤推測（近年ではベイズ推測も含む）を使用するソフトウェアにより、研究対象の種の捕獲率と再捕獲率、および個体群サイズ等の個体群パラメータが推定できる。

表 2. 個体数を含めた個体群パラメータ（生存率など）の推定に使われる遭遇履歴の例

個体	遭遇（捕獲）履歴	遭遇（捕獲）確率
A	0100111000	$(1-p_1) p_2 (1-c_3) (1-c_4) c_5 c_6 c_7(1-c_8) (1-c_9) (1-c_{10})$
B	1000110101	$p_1 (1-c_2) (1-c_3) (1-c_4) c_5 c_6 (1-c_7) c_8 (1-c_9) c_{10}$
C	0000001101	$(1-p_1) (1-p_2) (1-p_3) (1-p_4) (1-p_5) (1-p_6) c_7 c_8 (1-c_9) c_{10}$

* ここでは最初の捕獲が後の再捕獲（観察）率に影響し、その効果も時間と共に変化すると仮定して $p \neq c$ として記載している。

上記の例で A 個体の遭遇履歴を記述する際に、最初の捕獲が後の再捕獲（観察）に影響せず、時間と共に変化しないと仮定した場合は $p=c$ として以下のように遭遇確率を記述できる。

$$A \quad 0100111000 \quad (1-p) p (1-p) (1-p) p p p(1-p) (1-p) (1-p)$$

また、最初の捕獲が後の再捕獲（観察）率に影響しないが、時間と共に変化すると仮定した場合、遭遇確率は以下のように記述できる。

$$A \quad 0100111000 \quad (1-p_1) p_2(1-p_3) (1-p_4) p_5 p_6 p_7(1-p_8) (1-p_9) (1-p_{10})$$

さらに、最初の捕獲が後の再捕獲（観察）率に影響し、なおかつ時間と共に変化すると仮定した場合、遭遇履歴は以下のように記述できる。

$$A \quad 0100111000 \quad (1-p_1) p_2(1-c_3) (1-c_4) c_5 c_6 c_7(1-c_8) (1-c_9) (1-c_{10})$$

【モデル選択】

上記のモデルの他、Mb モデル、Mt モデル、個体ごとの検出率の違いを考慮した Mh モデルや、検出率に影響すると考えられる要因の組み合わせにより Mtbh モデルといったモ

デルを組み立てることができる (Otis et al. 1978)。異なる仮定に基づいて構築された上記のモデルのうちどれがベストなモデルと言えるかを判断するために、標識-再捕獲データの分析は、多くの場合モデル選択ツールを使用して情報理論の枠組みで実行される

(Burnham and Anderson. 2002; Lindberg et al. 2015; Murray et al. 2020)。これらのモデルに最尤推測もしくはベイズ推測が適用され、説明変数が少ない簡約モデルを識別するためのツールである赤池情報量基準 (AIC、AICc、または QAICc) またはベイズ情報量基準 (BIC) のさまざまなバリエーションに基づいて、得られたデータに最も良く適合するモデルの選択が行われ、そのモデルのもとで推定された結果から個体数やその他の個体群パラメータが推定・導出される。

2-3. 最新の標識-再捕獲法

個体数の推定を含む最新の個体群パラメータ推定手法については、個体の遭遇確率 (p) を補正し、見かけの生存率 (ϕ) を推定する Cormack-Jolly Seber モデルと呼ばれる手法が最も基本的なモデルとなる。現在、これに派生する様々な手法や関連するモデルは極めて多岐にわたり (図 2 および Royle and Dorazio 2008)、推測方法も最尤推測とベイズ推測によるものがある。

2-4. 未標識個体のカウントによる個体数推定法

標識-再捕獲法では、個体識別のための標識を個体に装着するために必ず個体を捕獲しなければならないが、個体を捕獲することによって少なからず捕獲個体にストレスを与えるため、その後の繁殖や生存に負の影響を与えることが近年になって多くの事例で報告されてきている (Geldart et al. 2022; Severson et al. 2019)。そこで、個体を捕獲することなく個体数を推定する手法が注目を浴びてきており (McClintock and Thomas 2020; Buckland et al. 2015)、現在まで様々な手法が開発されてきている (図 4. Dénes et al. 2015) 上に、現在でも新たな手法の開発が続いている (例えば Royle et al. 2014; Schaub and Kéry 2022)。

未標識個体による個体数推定について説明する前に、生態調査の基本となる階層モデルの考え方を下図で説明する (図 3)。生態調査では、状態 S (例えば局所的な個体群サイズ N) を観測することはほとんど不可能であり、部分的にしか観測できない。また、生態メカニズムによって生態プロセスを構成する $S \rightarrow S$ といった状態の動態が決まるが、それも決して見ることはできない。この図ではこれを点線で表し、実際には隠れて見えないことを強調している。観測メカニズムが観測プロセスを構成するが、観測プロセスは見るのできない状態 S と観測結果 O (例えば計数值) を結びつける (図 3. Kéry and Schaub 2012)。

具体的な例をあげると、ある鳥を同じ場所で 2 年連続して計数したとする。2 年目の方が計数できた鳥の数が少なかったとしても、調査した時期や天気の違いにより 1 年目の方

が鳥を見つけやすかっただけという可能性もある。このように、生態調査では観測プロセスの特性をモデル化し、観測結果 O から状態 S を推測しなければならず、生の観察値から直接推定を行うことは危険である (Kéry and Schaub 2012)。上記の例の場合、個体数は変化していなかったとしても 2 年目の検出率が低かっただけという状況であれば、このことを考慮しなければ、この個体群は減少したと誤った判断をしてしまう事になる (Powell and Gale 2015; Kéry et al. 2009)。このように、階層構造となっている生態プロセスと観測プロセスをそれぞれモデル化し、状態 S を推測しようとするものが階層モデルである。

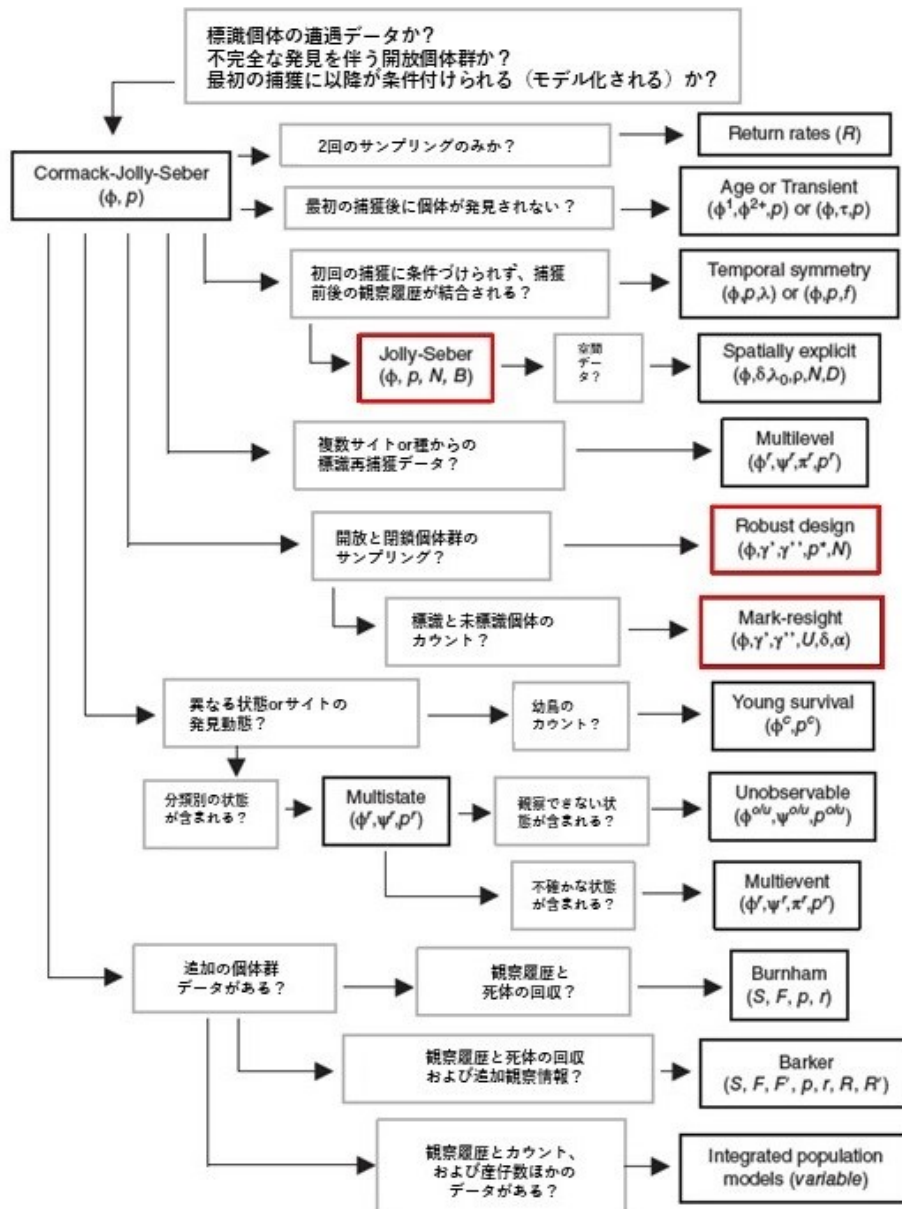


図 2. 標識個体の遭遇履歴をもとにした開放個体群モデルの概念図 (Sandercock 2020, Fig.7.1 p160 より転載・改変). 赤の囲みは、今回解析候補として検討・使用したモデル

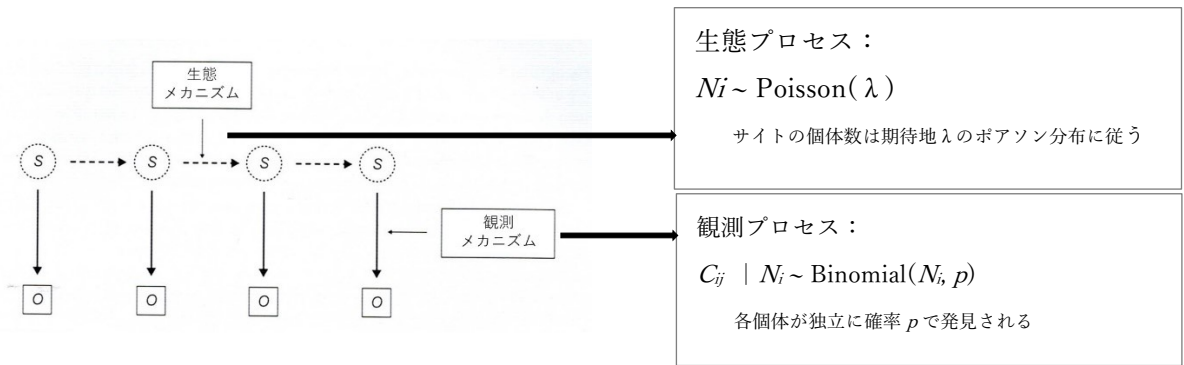


図 3. 生態の調査研究では、状態 S（この場合は個体数）を直接観測することは不可能であり、部分的にしか観測できない（Kéry and Schaub 2012 Figure 1.2 より転載・改変）

【最新の未標識個体群を対象とした個体数モデリング手法】

現在、個体を標識せず、個体数の計数データから個体数などの個体群パラメータを推定する様々な手法が開発されてきている（図 4. Dénes et al. 2015）

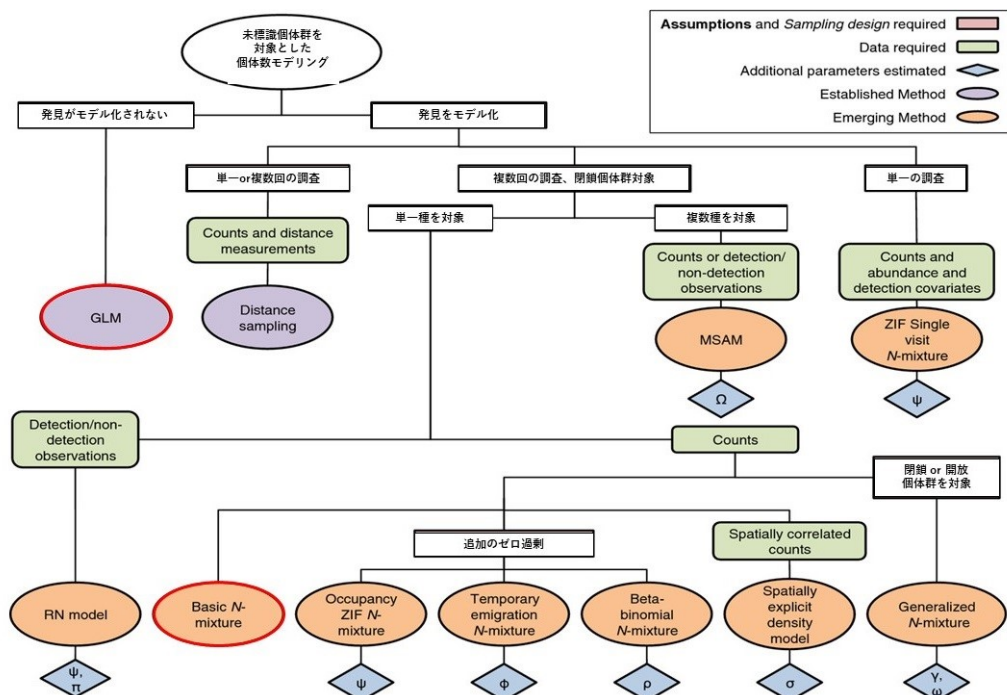


図 4. 不完全な発見とゼロ過剰データに対応する未標識の個体群の個体数推定手法（Dénes et al. 2015 の Fig.2 より転載・改変）赤の囲みは、今回解析候補として検討・使用したモデル

3. 火打山および焼山における個体数推定法の検討

これまで標識-再捕獲法および未標識個体を対象とした個体数推定法について概観してきたが、いずれの手法に関しても、個体数が少なくデータを多く取得することができない分類群や生息地を対象にした場合の個体数推定は特に難しいため、様々な分類群や状況において精度良く個体数を推定できる手法について比較検討する研究が現在でも続いている (Field et al. 2016; Forti et al. 2022; Grimm and Henle. 2014; Lee et al. 2014; Monks et al. 2021; Rees et al. 2011; Schorr et al. 2014)。

本来であれば、個体数を推定しようとする対象地と対象生物の生態的特徴をもとに、適用する個体数推定手法を定め、その手法が仮定している条件をもとにデータの取得プロトコルを決定すべきである。しかし、火打山のライチョウに関しては特別天然記念物であり、保護増殖事業の対象種ということもあって独自の調査を実施するには制限が多い。一方で、環境省とその関係者により一部の個体が色足環によって標識されており、これまで標識個体の観察を単年内で複数回くり返すと同時に複数年継続して実施して (ロバストデザインと呼ばれる) 観察履歴のデータが得られている (新潟ライチョウ研究会 2022)。こうしたデータから個体数などの個体群パラメータを推定できる手法はいくつか存在する。火打山で得られているデータからライチョウの個体数推定を行う場合に、候補となる手法のうちどの手法が適用可能であるかを以下で検討した。

3-1. ジョーリー・シーバーモデル: Jolly-Seber Model

閉鎖個体群モデルと呼ばれる一群のモデルは、調査期間中に調査地に対して個体の出生や移入といった加入や、個体の死亡や移出といった消失がないことが条件とされる。一方で開放個体群モデルは、こうした個体の出入りがある状態をモデル化して個体数やその他の個体群パラメータを推定しようとするものである。ジョーリー・シーバーモデルは開放個体群モデルであり、見かけの生存率と個体の遭遇確率、およびこれらから個体数が導出されるほか、新規に個体群に加入してきた幼生 (幼鳥) 個体数を推定することができる

(Sandercock 2020; Schwarz and Arnason 2022)。また、最新の個体数推定手法における最も基本的な Cormack-Jolly-Seber モデルでは、個体群パラメータの推定が最初に捕獲した個体のその後の遭遇履歴に条件づけられるのに対し、ジョーリー・シーバーモデルでは最初の捕獲に 0 を先行させる (初捕獲前の数値を 0 とする) ことで、個体が現れるプロセスの情報を得ることができる。

しかし、ジョーリー・シーバーモデルでは、個体群内の個体はすべて捕獲 (観察) 率が等しいことを前提としており、臆病な個体は発見されにくい・捕獲された個体はその後発見されにくくなる・繁殖期のステージによって時間とともに個体の観察しやすさが変わるといった現実的に生じうる個体の検出率の不均一性が考慮されないため、個体群サイズの過小評価につながる可能性がある」と指摘されている (Royle and Converse 2020)。

3-2. ロバストデザインモデル：Robust Design Model

ロバストデザインモデルは、調査時に追加のサンプリングが必要であり、一次抽出期間（例えば、年）がより短い二次抽出期間（例えば、月・日）に分割されるという点で Cormack-Jolly-Seber モデルとは異なる（図 5. Pollock 2021; Sandercock 2020）。ロバストデザインモデルでは、個体群は一次抽出期間の間は個体の加入と消失の影響を受けるが、二次抽出期間内では個体数の変化がなく影響を受けないと仮定している。ロバストデザインモデルは、遭遇する可能性のあるサンプリングエリア（調査地）に出入りする標識された個体を含む超個体群（Superpopulation）をモデル化することで、不完全な検出と対象種による調査エリアの不完全な利用可能性（調査対象エリア外にいて調査地を利用しておらず、そもそも発見しにくいまたは発見できない個体がいる）の両方を制御する（図 6）。

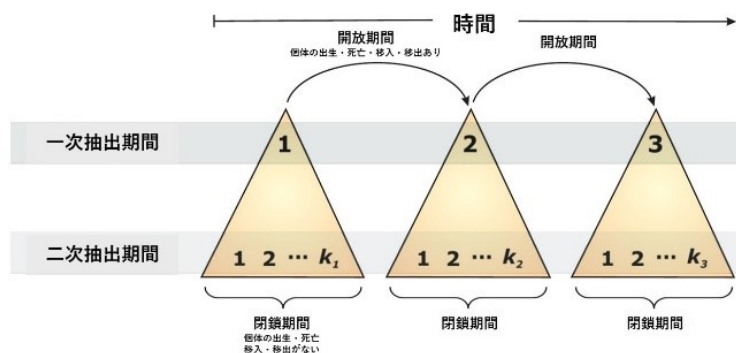
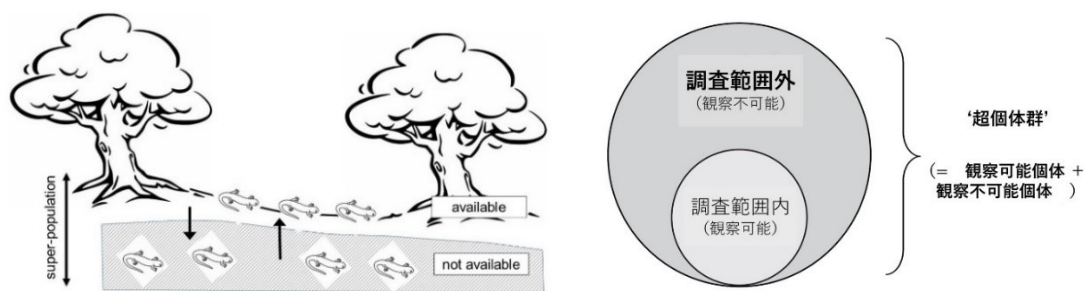


図 5. ロバストデザインのサンプリング構造 (Pollock 2021 Figure 15.2 より転載・改変)



地中にあるサンショウウオはそもそもカウントすることができない。

図 6. 超個体群の概念

(Powell and Gale 2015 Figure 13.1 および Pollock 2021 Figure 15.4 より転載・改変)

ロバストデザインモデルは、このように観察可能・不可能な個体を総合して超個体群 (Superpopulation) として定義して扱うことができるため、火打山と焼山を含む個体群を超個体群として扱い、火打山の地形が急峻で接近できないエリアや焼山の個体群を含めた超個体群の個体数を、火打山で得られたデータから推定できる可能性があると考えられた。

しかし、ロバストデザインモデルでは閉鎖期間に取得されたデータから個体数を推定できるものの、基本的には閉鎖個体群モデルとして機能し、モデルの閉鎖期間から推定する個体数は調査範囲で標識された個体の数に制限される (Sandercock 2020)。したがって、ロバストデザインモデルからの個体数の推定値は個体群内の個体が高い割合で標識されていない限り、個体群全体のサイズを過小評価する可能性があると指摘されている (Cantor et al. 2012; Lee et al. 2014)。

3-3. 標識－再観察モデル：Mark-Resight Model

近年になってこうした欠点を補った上、未標識個体の情報を盛り込んで個体数を推定できる標識－再観察モデル (McClintock and White 2009; McClintock 2021) の改良版 (McClintock et al. 2019; McClintock 2021) が開発された。Cormack-Jolly-Seber モデルおよびそれに関連するモデルは、標識された動物の再目撃 (観察) の遭遇履歴に基づくこともあるため、標識－再観察モデルとは紛らわしい用語であるが、標識－再観察モデルでは標識されていない未標識個体の数を追加の情報として尤度関数の入力として含め、推定の枠組みに盛り込むことができるのが大きな違いである。通常、開放個体群モデルでは、死亡や移出などの全てのイベントを確認することができないために、調査開始時における調査範囲内の標識個体数が正確にはわからないのが通常であるが、標識－再観察モデルではこうした状況が許容される。また、野外調査では標識されてはいるものの個体の特定ができなかったという場合があるが、こうした個体の情報も部分的に含めることができる。え、さらには未標識個体の重複カウントも許容される。標識－再観察モデルは、固定された調査範囲内で観察可能な標識つき個体と未標識個体 (N)、および調査範囲の一部である観察不可能な個体の総存在量 (N^*) の推定を可能にすることにより、閉鎖個体群モデルとロバストデザインモデルを改善する (Sandercock 2020)。

現在のところ、未標識個体の情報を取り入れて個体数を推定できる標識-再捕獲法は標識－再観察モデルのみであり、標識-再捕獲データを分析する主目的が個体数の推定である場合、個体による捕獲 (観察) の不均一性による問題を制御するための追加オプションを備えた標識－再観察モデル、または閉鎖個体群モデルがより良い方法である可能性があると指摘されている (Abadi et al. 2013)。理想的には、野外で標識された個体に遭遇したほとんどの場合 (>90%) で個体が特定されるべきであるが、個体数を推定しようとする場合、標識－再観察モデルは、おそらく開放個体群にとって最も有用なモデルのひとつであるだろう。

3-4. 閉鎖個体群モデルのベイズ推測：Bayesian Inference of Closed Population Model

個体数を推定する手法として、Abadi ほか (2013) によって現在のところより良い方法であると推奨されている個体数推定手法のもう一つが閉鎖個体群モデルである。近年になって最尤推測の他にベイズ推測による MCMC (Markov chain Monte Carlo methods：マル

コフ連鎖モンテカルロ法) を用いて個体数を推定する手法が開発されてきた (Kéry and Schaub 2012; Royle and Converse 2020)。確率分布を使用してパラメータの不確実性を直接特徴づけることができるベイズ推論の性質とベイズ分析が可能にするモデル開発の柔軟性により、ベイズ法による分析はより一般的になってきた (Royle and Converse 2020)。最尤推測では、検出率に個体差があると同時に複数の効果があると想定してモデル化する場合、各パラメータ (推定したい値) を同時に推定することは不可能であるが、ベイズ推測ではこれが可能となる。さらに、ベイズ推測ではデータ拡大と呼ばれる手法が採用される (Royle and Converse 2020)。データ拡大とは、未観測の潜在的な個体を 0 のみの遭遇履歴として大量にデータに加え、ゼロ過剰モデルをあてはめる。真の個体数 (N) がどれだけ大きいかはわからないが、それは 0 と M (拡大データのサイズ) の間のどこかにある整数値であると仮定として解析を行うものである (図 7)。

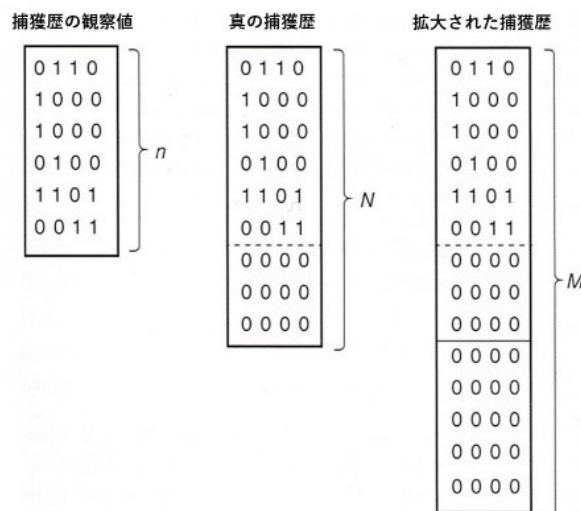


図 7. データ拡大の模式図。左は観察されたデータセット、中央は未発見個体を含んだ“真”のデータセット、右はデータ拡大したセットを表す (Royle and Converse 2020 Figure 5.1 より転載・改変)

3-5. 二項混合モデル：N-mixture Model (未標識個体のカウントデータによる)

個体数推定法)

二項混合モデルは個体の検出が不完全であることによる誤差を補正し、かなり「安価な」データから個体数を推定できるために大きな魅力がある階層モデルのひとつである (Kéry and Schaub 2012; Royle 2004)。標識-再捕獲法や距離標本法 (Distance Sampling; Buckland et al. 2015) のように個体の識別や距離の計測などの追加情報は不要で (=コスト的に安価である)、単なる計数值さえあれば良い。ただし、このモデルでは 2 つの次元での反復、すなわち空間的な反復 (例えば >10-20 サイト) と閉鎖期間中の時間的な反復から得られたデータが必要である。

表 3. 二項混合モデルで得られる仮想的なデータセットの例

調査サイト	真の値	データ (遭遇履歴)
A	4	0-0-4
B	2	0-1-1
C	3	0-0-0
D	0	0-0-0
E	9	5-6-2

表 3 の仮想例では、調査地 (区画やルートでも良い) A では、4 羽の鳥が生息しており、4 羽の鳥が観察されているが、それも 3 回目の調査の時だけであり、1、2 回目の調査では発見に失敗している。調査地 E では 9 羽の鳥がいるものの、9 羽すべてが 1 回の調査で観察されることはなく、不完全な発見が生じている。このようなデータセットは考え方として、反復して得られた計数値は生態プロセスと観測プロセスによって生じたものであり、単一の閉鎖期間に対する二項混合モデルとして、以下のように記述できる (図 3)。

生態プロセス $N_i \sim \text{Poisson}(\lambda)$

サイト全体の中のサイト i の局所個体数 (N_i) の空間変動性が平均 λ のポアソン分布によってあらわされる。

観測プロセス $C_{ij} | N_i \sim \text{Binomial}(N_i, p)$

サイト i の j 回目の反復調査での (N_i を所与とした) 計数観測値 C_{ij} が、標本サイズ N_i 、個体の検出率 p の二項分布によってあらわされる。

二項混合モデルの重要な仮定は以下の通りである (Kéry and Schaub 2012; Kéry and Royle 2016)。

仮定 1 : 反復調査が行われている期間中、生態状態は一定である (いわゆる閉鎖仮定)。

仮定 2 : いずれの時点 j でも、その時に存在する N_i 個体の検出率はすべて等しく p_{ij} である。

仮定 3 : 個体数 N_i の分布は、選択したパラメトリック分布 (例えばポアソン分布など) で適切にあらわされている。

仮定 4 : 同じ個体を重複して計数してしまうような擬陽性はない。

二項混合モデルは空間的な反復と閉鎖期間中の時間的な反復から得られたデータが必要であるが、例外的に空間反復がまったくなく、1 つのサイトで計数値の時系列データだけが得られているような状況の時でも、閉鎖された期間内に計数値の反復データが得られていれば、個体数と個体の検出率を同時に推定できる (Kéry and Royle 2016; Yamaura et al. 2011)。

3-6. まとめ

これまで検討してきた個体数推定手法について、利点と欠点を表4に記す。

表4. 各個体数推定モデルの利点と欠点

方法	開放 or 閉鎖個体群	利点	欠点
ジョーリーシーバーモデル	開放	個体が捕獲・観察される前のプロセスの情報が得られる	検出率に不均一性があると個体数を過少評価する
ロバストデザインモデル	開放 + 閉鎖	超個体群として調査範囲内外の個体をモデル化できる	標識個体の割合が小さいと個体数を過少評価する
標識-再観察モデル	開放 + 閉鎖	未標識・未特定個体の情報を盛り込める	—
閉鎖個体群モデルのベイズ推測	閉鎖	時間・行動・検出率の不均一性を同時に盛り込んで推定できる	開放個体群には適用できない
二項混合モデル	開放	カウントデータのみで利用可能	時間・空間の反復調査が必要 検出率の不均一性を盛り込めない
カウント	—	簡便	未標識個体の重複カウントが避けられない

*いずれの方法でも、調査期間中の閉鎖仮定が満たされていることが前提となる

これまで標識-再捕獲法および未標識個体のカウントデータをもとにした個体推定手法を概観し、火打山の個体数推定に適用と思われる方法について検討してきた。現時点では火打山のライチョウ個体数を推定する手法の候補として、標識-再捕獲法については標識-再観察モデル (McClintock et al. 2019) および閉鎖個体群モデルのベイズ推測 (Kéry and Schaub 2012; Royle and Converse 2020) (以後、閉鎖個体群モデルと表記する) が適当であると考えられる。また、未標識個体のカウントデータから個体数を推定する方法である二項混合モデル (Kéry and Schaub 2012; Kéry and Royle 2016) も、基本的には空間的な反復と閉鎖期間中の時間的な反復が必要であるものの、1つのサイトで計数値の時系列だけが得られているような状況でも、閉鎖された期間内に計数値の反復データが得られていれば個体数と個体の検出率を同時に推定できる (Kéry and Royle 2016; Yamaura et al. 2011) ため、火打山の個体数推定に適用できる。

そこで、今回は標識-再観察モデル、閉鎖個体群モデルのベイズ推測 (閉鎖個体群モデル)、および未標識個体のカウントデータから個体数を推定する二項混合モデルによる個体数推定を試みた。

4. 繁殖期におけるライチョウ個体数調査

【目的】

頸城山塊におけるライチョウの主な繁殖地である火打山・焼山におけるライチョウの繁殖期の個体数を把握するために、これまで実施されてきた踏査による個体確認調査を実施するとともに、これまでよりも調査日数を増やして調査し、調査日数が個体数推定精度におよぼす影響について検討した（考察を参照のこと）。

【調査場所】

火打山および焼山（妙高戸隠連山国立公園）

【調査期間】

火打山におけるは5月23-26日、5月30-6月1日、6月6-7日の計9日間実施した。焼山における調査は6月14-16日および6月20-21日の計5日間実施した。

【調査方法】

火打山においては山頂から東側はライチョウ平を經由して雷菱の先まで、北側は振別の池より先の標高2,170m付近まで、西側は影火打西側の標高2,200m付近まで稜線を中心にくまなく踏査して個体の発見に努めた。

焼山においては、急峻でアクセスできないエリアを除き、およそ標高2,200m以上のエリアをくまなく踏査して個体の発見に努めた。

ライチョウを発見した場合には個体の雌雄、足環標識の有無を確認して記録した。また、個体発見場所の位置情報はGPS受信機（Garmin GPSmap64sc）で記録し、未標識個体が観察された場合にはGPSの位置情報をもとにできるだけ個体の重複カウントを避けるように努めた。さらに、雌雄が同時に行動しているかどうか、またその行動内容から繁殖ペアであるかを確認した。

【結果】

火打山においては、色足環の組み合わせにより個体識別が可能なオス個体が12羽、メス個体が4羽、計16羽が特定できた。また、つがいとしては標識・未標識個体を合わせて9ペア（18羽）が特定できた。

標識がなく個体識別ができないオス個体に4回、メス個体に13回の計17回遭遇した。遭遇した未標識個体のオスのうち1回（羽）は未標識メスとペアを形成していたが、残りの3回は単独で観察された。観察された未標識オス間の距離は最低でも450m以上離れていたためそれぞれ別個体とみなし、未標識のオスが4羽いたと判断した。一方でメスは6羽がつがい相手のオスの色足環により特定できた。しかし、1羽のメスが単独で1回観察されたが、隣接するペアの未標識メスから320m以上離れた場所で確認されたためにこれ

らは別個体とみなし、未標識のメスが7羽いたと判断した。その結果、標識・未標識個体を合わせてオス16羽、メス11羽の計27羽が計数できたと判断した。

焼山における5日間の調査では、オスの未標識個体に8回遭遇し、メスの未標識個体に3回遭遇した。6月20日の調査ではライチョウを1羽も確認することができなかった。オスが2個体同時に観察できなかったために個体間の闘争行動なども観察できず、なわばりの境界を判断することはできなかったが、観察された未標識オスのうち2回は未標識メスとペアで観察された。これらの未標識ペアが確認できた場所はおよそ200mしか離れていなかったが、深い谷を挟んでいたために恣意的にはあるが別のペアと判断した。オス・メスともに単独で観察できた場合は、ペアが確認できた位置からの距離を参考に（およそ100～300m）、そのペアのどちらかの個体と判断した。しかし、焼山西側の標高2185mで確認されたオスは、最も近いペアが確認された地点から350m以上離れていたために別のオスと判断した。結果、恣意的にはあるが、焼山では2ペア（4羽）とオス1羽の計5羽が計数できたと判断した。

5. 火打山における個体数および個体数変動のトレンド解析

火打山におけるライチョウの個体数に関しては、各モデルにより個体数を推定すると同時に個体数変動のトレンドについても解析した。

個体数を推定するためには個体群に個体の加入と消失のない閉鎖期間中にくり返し調査を実施し、個体との遭遇履歴を記録したデータを取得する必要があるが、2008年と2009年は個体の捕獲を試みて個体をカウントしたのに対し、2010年以降は体系立てて調査地内を踏査した。2009年以前と2010年以降では調査手法が異なるため、個体数推定には2010年以降のデータをもとに解析を行った。また、個体数のトレンド解析については、カウント数をもとにした解析ではデータが取得できている2008年以降、個体数推定値をもとにした解析では推定値が得られた2010年以降のデータをもとに行った。さらに、今回の解析では環境省グリーンワーカー事業とグリーンエキスパート事業、および妙高市の頸城山塊ライチョウ個体群生態調査事業等で報告されているデータの他に、新潟ライチョウ研究会独自で実施してきたデータも含めて解析した（表5）。これまで実施してきた繁殖期の調査では、一番早い調査日は2010年の4月30日、一番遅い調査日は2019年の7月15日であった。

幼鳥の大きさが成鳥の大きさとほぼ同じになり、大きさからだけでは成鳥と幼鳥の区別ができなくなるのは秋以降である。したがって、調査期間中に幼鳥を成鳥としてカウントしてしまうことは考えにくい上、個体の移動分散は秋以降に生じること（小林 2020）、また乗鞍岳の例では若鳥の死亡は主として生後1ヶ月の間に生じ（Kobayashi and Nakamura 2013）、成鳥の生存率は比較的高いこと（小林 2020）から、本解析で用いるデータが取得された調査期間中に個体の出生（幼鳥は未カウント）や移入などの加入はなく、死亡や移出などの消失は無視できるほど小さいと考え、閉鎖仮定はほぼ満たされていたと仮定して解析を進めた。

5-1. 標識－再観察モデルによる個体数推定

標識－再観察モデルにはいくつかのオプションが存在するが、今回の解析では Zero inflated poisson log-normal mark-resight model (McClintock et al. 2019) を適用した。標識－再観察モデルは Program MARK (Cooch and White 2022) に実装されており、最尤推測により個体数などの個体群パラメータが推定できる。このモデルでは目撃率（検出率）に対する個体の影響が、一次抽出期間の間で独立していると仮定されない（前の年に捕獲されて警戒心が強くなった個体は、次の年も警戒心が強くて発見しにくくなるなど）とする across オプションと、仮定される（前の年の行動と、次の年の行動との間に何ら関係がない = 独立） within オプションのいずれをも用いて解析したほか、個体検出の不均一性があるという設定 (McClintock et al. 2019; McClintock 2021) で解析を行った。また、リンク関数については Sin と Logit のいずれについても解析を行った。結果については

AIC（赤池情報量基準）によりモデル選択し、選択されたモデルの推定結果から個体数および95%の信頼区間を求めた。

5-2. 閉鎖個体群モデルによる個体数推定

これまで実施してきた調査において個体の検出率を推定するにあたり、調査日（時間 t : time）による検出率の違い、個体の観察履歴（個体の行動による違い b : behavior）、個体ごとに検出率が異なる（個体ごとのばらつき h : heterogeneity）ことを想定した Mtbh モデルを構築した。今回のように、複数の効果や個体差があると想定してモデル化する場合、各パラメータ（推定したい値）を同時に最尤推定することは不可能であるため、ベイズ法による MCMC（マルコフ連鎖モンテカルロ法）を用いて個体数を推定した（Kéry and Schaub 2012）。MCMC 法の計算のためのソフトウェアとしては WinBUGS（Lunn et al. 2000）を用いた。

MCMC 法の計算はデータと共に事前分布と初期値を与えてスタートさせるが、計算回数が多いほど初期値の影響はなくなる。また、アルゴリズムの性格上、連続する採用値はそれぞれ互いに相関しているという問題がある（自己相関）。そのため、データからの情報でパラメータ値（推定個体数と検出率）を推定しやすくするために、MCMC 法の計算では計算回数（連鎖という）を多くとり、計算初期のデータを採用せずに切り捨てて事後分布を作成していくという手法が取られる。こうした理由から今回は MCMC 法による計算を5万回行い、最初の1万回を切り捨て、以後の4万回ごとに結果を抽出する計算を初期値の異なる3本の連鎖について行って事後分布とした。

また、前にも述べた通り、この手法を特徴づける方法がデータ拡大と呼ばれる手法であり、各データセットに遭遇履歴0の個体を10、30、50、100、150、200…と多数追加して解析を行った。ただし、追加する遭遇履歴0の個体数の多少により計算結果が異なったため、DIC（ベイズ情報量基準）の値が最小となるデータ追加数の解析結果を採用し、推定個体数の中央値および95%信用区間を求めた。

5-3. カウント数および標識-再観察モデル、閉鎖個体群モデルの推定値による個体数変動のトレンド解析

カウント数および推定個体数をもとに、ライチョウの個体数が年によって影響を受けているか（増減しているか）を判定するために、カウント数および推定個体数の値がポアソン分布に従うと仮定し、一般化線形モデルのポアソン回帰により解析を行った。カウント数や推定個体数といった離散値がポアソン分布に従うと仮定することは妥当である（Kéry and Schaub 2012）。調査年がカウント数や推定個体数に影響しないとする帰無仮説をモデル化した「帰無モデル」と、調査年が影響していることを仮説としてモデル化した対立仮説の「年モデル」の2つを比較し、逸脱度の差をモデル間で比較する尤度比検定をパラメトリックブートストラップ法により行った。また、AIC 値の差を表す ΔAIC が2以下であ

った場合 (Burnham and Anderson 2002)、傾き (β) の 95%信頼区間が 0 と重複するかどうかをチェックした。傾き (β) の 95%信頼区間が 0 と重複している、あるいは尤度比検定でも有意な差が認められなかった場合、調査年の効果がないと判断して説明変数が少ない儉約モデルである帰無モデルを採用した。

5-4. 二項混合モデルによる個体数推定および個体数変動のトレンド解析

未標識個体のくり返しカウント数をもとに、不完全な個体の検出を考慮して個体数を推定できる二項混合モデル (Royle 2004) を用いて、標識・未標識個体の双方を含めたカウント数をデータとして、個体数推定と個体数変動のトレンドの評価を行った。解析には R (R Core Team 2022) の unmarked パッケージ (Fiske and Chandler. 2011; Kellner et al. 2023) を用いて解析した。

はじめに、得られたデータが過分散であるかどうかを評価するために、フルモデル (個体数および検出率のそれぞれに年および調査日の効果があると仮定したモデル) について異なる分布 (ポアソン分布、負の二項分布、ゼロ過剰ポアソン分布) をあてはめて AIC を比較した。その結果、負の二項分布が最もサポートされたため、以後の解析はすべて負の二項分布を用いて進めた (付表 1)。

個体数・検出率ともに年や調査日のそれぞれで変化あるいは一定を仮定し、その組み合わせで以下のように 4 つのモデルを構築した。

lam.p.day :	lambda (個体数 : 一定)、p (検出率 : 調査日により変化)
lamYearp.day :	lambda (個体数 : 年により変化)、p (検出率 : 調査日により変化)
lamYearp. :	lambda (個体数 : 年により変化)、p (検出率 : 一定)
Null :	lambda (個体数 : 一定)、p (検出率 : 一定)

6. 結果

6-1. 火打山の個体数推定

カウント数、および各モデルによる推定個体数とその95%信頼区間を表5に示した。また、各年における各モデルの推定値の変動係数（CV：Coefficient of variance 標準誤差／推定値）を図8に示した。推定精度の良さはCVによって評価され、この数値が小さいほど精度が良いと評価できる。また、各モデルの結果については、参考のためにカウント数および確認できた標識個体数とともに標識－再観察モデルの結果を図9に、閉鎖個体群モデルの結果を図10に、二項混合モデルの結果を図11に示した。

表5. カウント数および各モデルによる推定結果

	調査回数 (回数)	カウント	Mark-Resightモデル (±95%CI)	閉鎖個体群モデルの ベイズ推測 (±95%CI)	二項混合モデル (±95%CI)
2008		28			
2009		33			
2010	3	26	24 (20-29)	26 (17-36)	72 (52- 97)
2011	3	26	27 (19-37)	23 (17-26)	57 (38- 78)
2012	3	31	23 (21-26)	28 (19-45)	104 (83-119)
2013	3	25	23 (20-26)	24 (16-40)	95 (72-117)
2014	6	17	18 (16-20)	18 (16-25)	66 (50- 83)
2015	15	19	18 (17-19)	15 (14-19)	31 (25- 39)
2016	3	24	15 (13-17)	14 (10-27)	71 (51- 94)
2017	13	19	19 (18-20)	15 (15-18)	46 (38- 56)
2018	3	12	16 (12-22)	13 (9-26)	50 (34- 71)
2019	11	24	21 (19-24)	21 (18-27)	41 (32- 52)
2020	5	22	23 (20-26)	22 (18-32)	60 (45- 76)
2021	6	18	22 (19-27)	19 (15-28)	42 (30- 55)
2022	5	27	17 (16-18)	25 (18-40)	89 (70-110)
2023	9	27	17 (16-18)	19 (16-24)	53 (42- 66)
中央値		24.5	21.5	20.0	58.5

標識－再観察モデルでは、個体数の推定値に関してはいずれの年の変動係数（CV）もほぼ0.15（15%）以下となり、精度（precision）良く推定値が得られたものの、閉鎖個体群モデルおよび二項混合モデルに関してはCVが0.3を超えることもあり、推定精度は低かった（図8）。

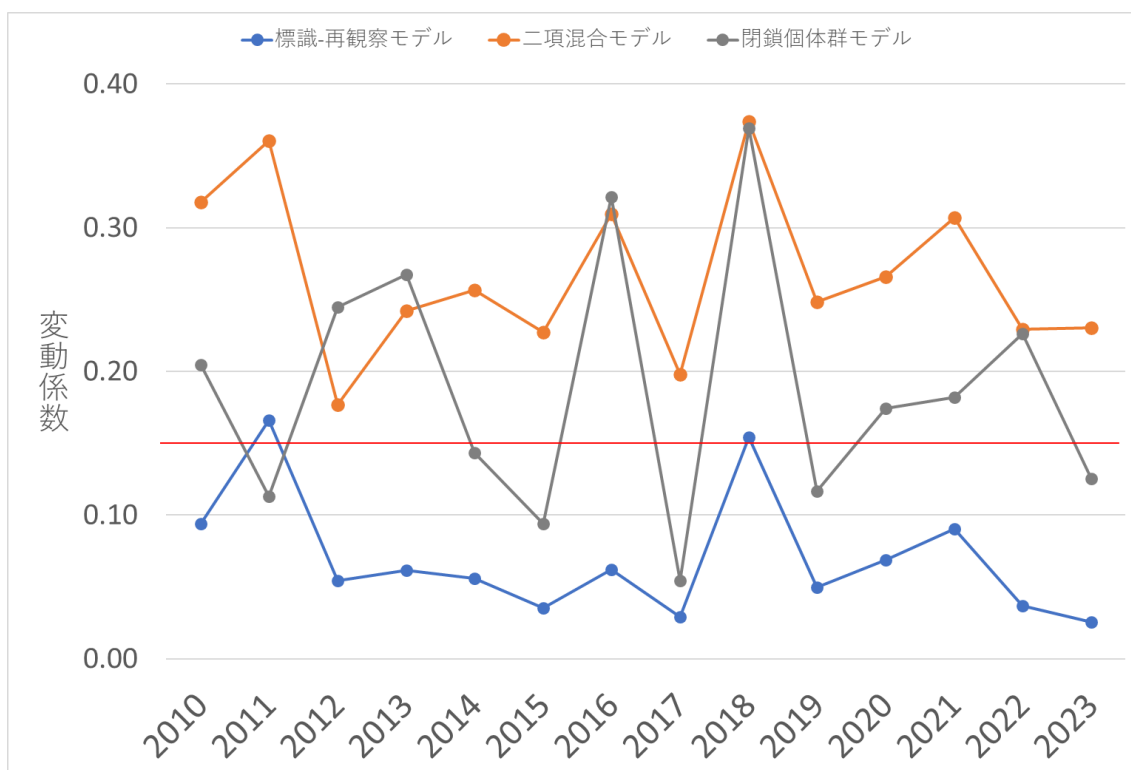


図 8. 各モデルにおける推定値の変動係数

標識-再観察モデルでは、リンク関数が Logit、検出率に対する個体の影響が一次抽出期間（年）の間で独立していると仮定せず（across）、個体検出の不均一性があり、さらに平均検出率が年により変化するとしたモデルが最も尤もらしいモデルとして選択された（図 9、付表 2）。

閉鎖個体群モデルでは DIC（ベイズ情報量基準）の値が最小となるデータ拡大数の解析結果を採用して（データ拡大数の最小は 2010 年と 2011 年の 10、最大は 2022 年の 300 であった）、推定個体数の中央値および 95%信用区間を求めた（図 10）。

二項混合モデルによる推定では、AIC によるモデル選択の結果、個体数が調査年によって変化せずに一定で、検出率が調査日と共に変化するモデルが最も支持された（付表 3）。そして、二項混合モデルの適合度テスト関数 $N_{mix.gof.test}$ (Mazerolle 2023) を使用して過分散 \hat{c} の値を調べた結果、 \hat{c} の推定値は 1.35 であり、データは過分散ではなくデータに適合していると判断されたため、このモデルをもとに個体数の推定値や 95%信頼区間を求めた（図 11）。

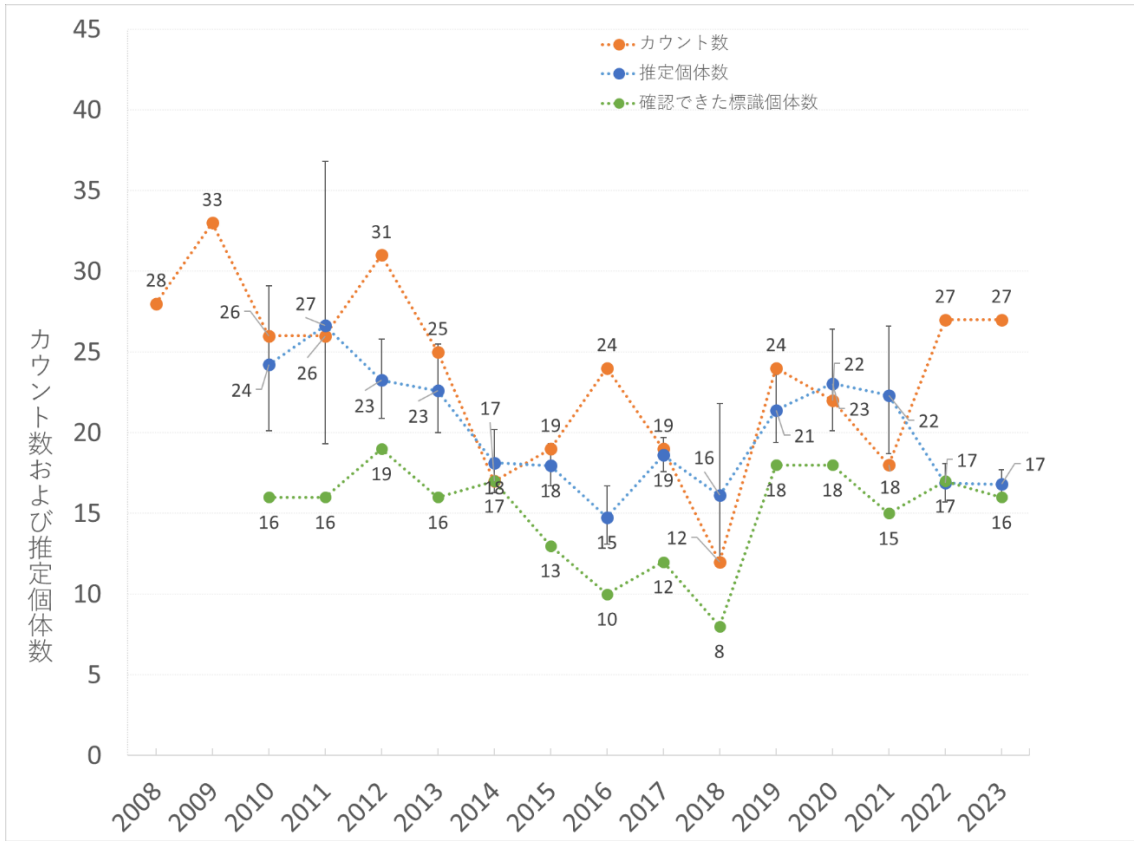


図 9. 標識-再観察モデルの個体数推定結果

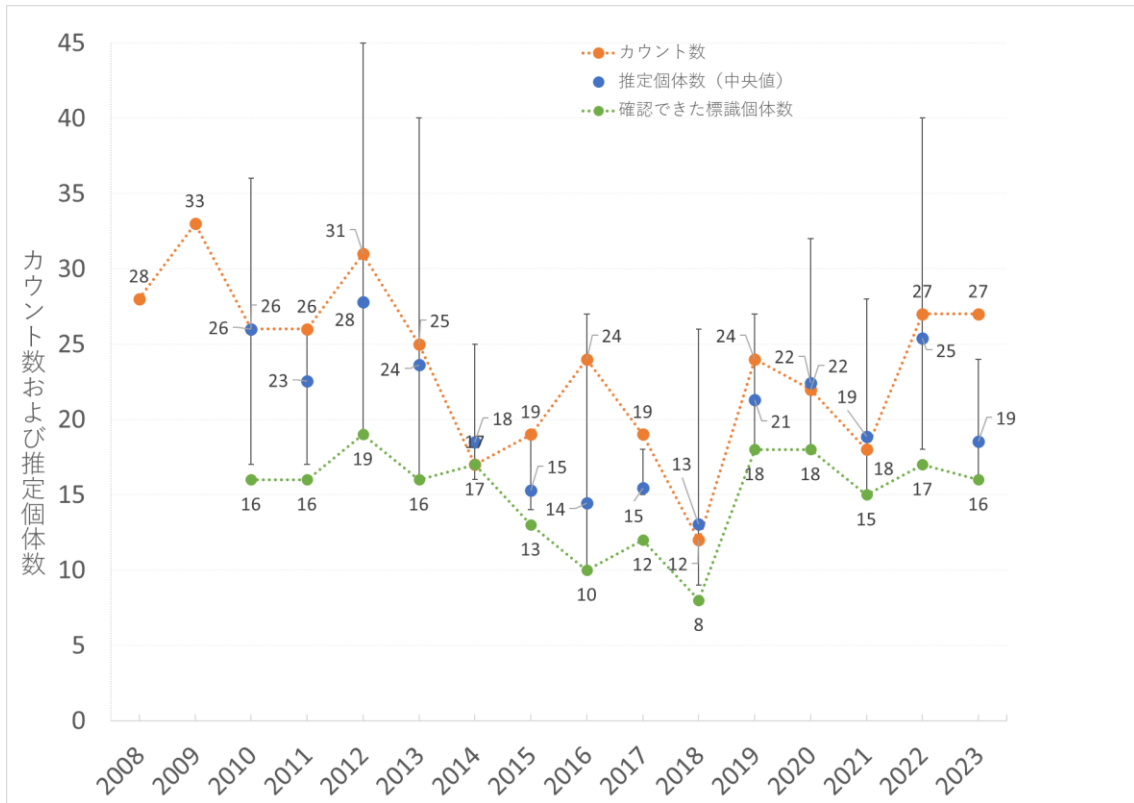


図 10. 閉鎖個体群モデルの個体数推定結果

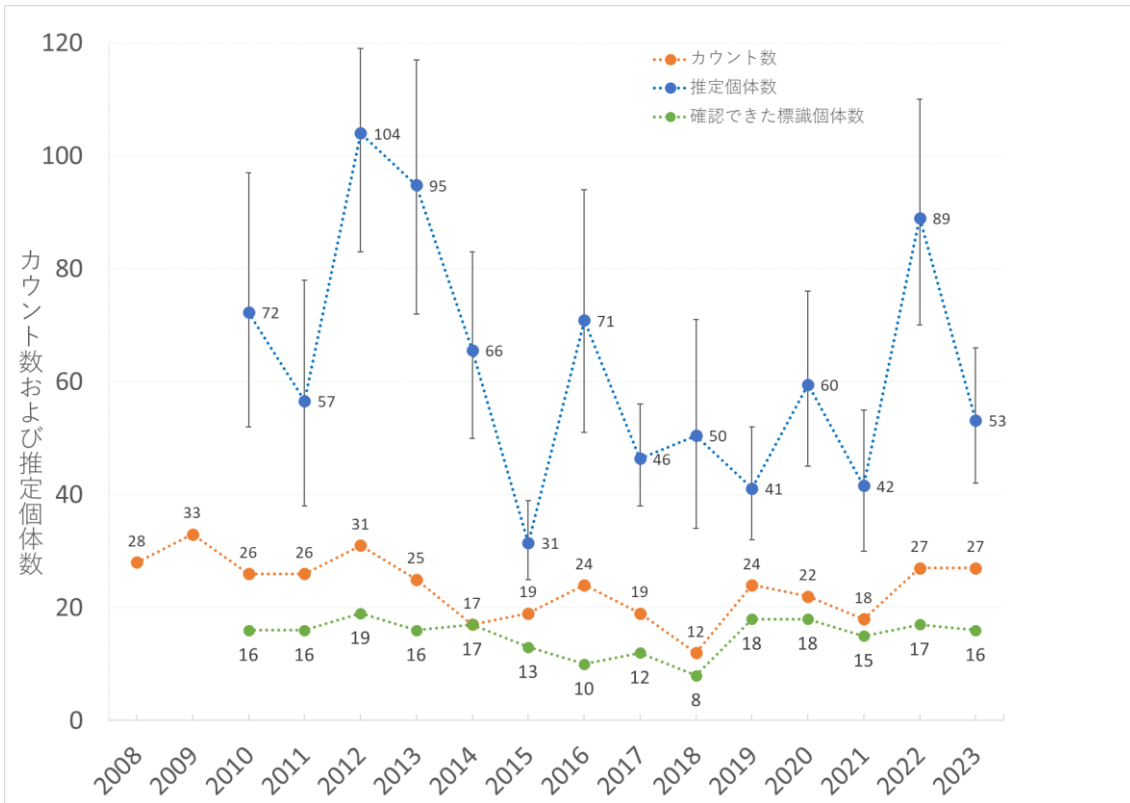


図 11. 二項混合モデルの個体数推定結果

各モデルによる調査期間中の推定値の中央値は、カウント数が 24.5 羽、標識-再観察モデルが 21.5 羽、閉鎖個体群モデルのベイズ推定値が 20.0 羽、二項混合モデルが 58.5 羽であった。

6-2. 焼山の個体数推定

焼山に関しては、標識個体が 1 羽も確認されなかったために標識-再捕獲法のモデルを適用できなかった。仮に一部の個体が標識されていたとしてもサンプル数が少なくて推定できない可能性が高い (MacKenzie 2018; 考察の図 20、図 21 参照)。さらに、未標識個体のカウントデータを用いた二項混合モデルで解析を実施するためには、単一の調査地では時間の反復が 10-20 (年) 以上のデータが必要であるため、継続した調査が実施できていない焼山では解析に必要なデータセットが得られず、二項混合モデルを用いた個体数推定も試みることができなかった。

6-3. 火打山の個体数変動のトレンド解析

個体数推定の結果から CV の値が良かった標識-再観察モデルと、カウント数をもとに調査期間中の個体数の増減傾向を解析した。(推定期間はカウント数が 2008 年~2023 年、標識-再観察モデルによる推定値が 2010 年~2023 年)。

【標識－再観察モデル】

パラメトリックブートストラップによるくり返し回数を 10,000 回として尤度比検定を行った結果、逸脱度の差 1.1 の p 値は 0.15 であり、統計的に有意な差があるとは言えず、年モデルは棄却されて帰無モデルが採択された。

また、年モデルの AIC は 77.723、帰無モデルの AIC は 77.835 となり、年モデルの AIC 値が低かったが、AIC の値の差 (Δ AIC) が 2 以下である上、年モデルの傾き β の値は -0.012 ± 0.011 (95%信頼区間 $-0.050 \sim 0.008$) と 0 と重複するため、最終的に説明変数が少ない簡約モデルとして帰無モデルが採択された。以上の結果から、標識－再観察モデルの個体数推定値による解析では、火打山におけるライチョウの個体数は統計的に有意に変化しているとは言えないと結論づけられた (図 12)。

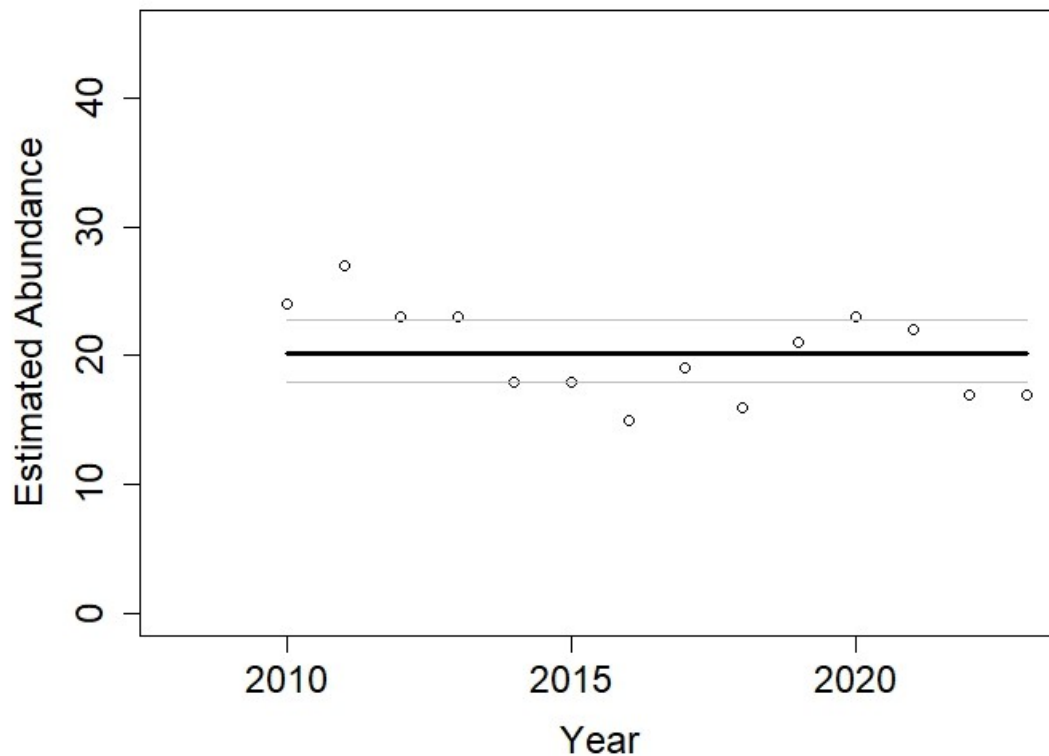


図 12. 標識－再観察モデルによるトレンド分析結果

【カウント数】

パラメトリックブートストラップによるくり返し回数を 10,000 回として尤度比検定を行った結果、逸脱度の差 1.6 の p 値は 0.07 であり、統計的に有意な差があるとは言えず、年モデルは棄却されて帰無モデルが採択された。

また、年モデルの AIC は 100.68、帰無モデルの AIC は 101.87 となり、年モデルの AIC 値が低かったが、AIC の値の差 (Δ AIC) が 2 以下である上、年モデルの傾き β の値は -0.021 ± 0.015 (95%信頼区間 $-0.034 \sim 0.010$) と 0 と重複するため、最終的に説明変数が少ない簡約モデルとして帰無モデルが採択された。以上の結果から、カウント数による

解析においても火打山におけるライチョウの個体数は統計的に有意に変化しているとは言えないと結論づけられた (図 13)。

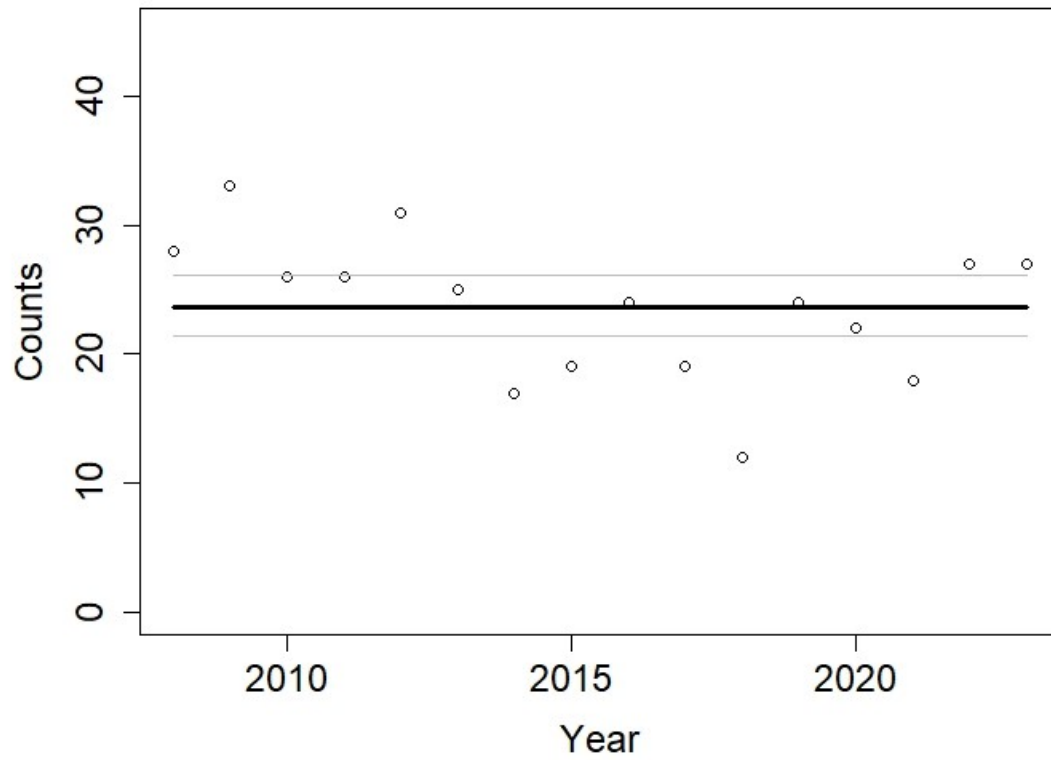


図 13. カウント数によるトレンド分析結果

7. 考察

7-1. 個体数推定値

標識-再観察モデルは個体数推定値の変動係数 (CV) がほぼ 0.15 (15%) 以下となり、精度良く推定値が得られた一方で、閉鎖個体群モデルと二項混合モデルは CV が 0.3 を超えることもあり、推定精度は低かった。これまでも閉鎖個体群モデルのベイズ推測を用いて個体数推定が試みられてきたが (新潟ライチョウ研究会 2022)、精度良く個体数を推定することはできなかった。今回、追加データを含めて解析した結果でも閉鎖個体群モデルの推定精度は低く、これは調査期間中の閉鎖仮定が満たされていないことが原因であると考えられた (後述)。

2023 年の調査結果では、27 羽の個体が計数できたと判断された。ここで単独で観察された未標識オス 3 羽が仮になわばりを持たなかった同一のオスだと仮定し、また単独で観察された未標識メスが隣接する未標識メスと同一だと仮定して (p14) 最小の未標識個体数を仮定しても、確認できた標識オス 12 羽、標識メス 4 羽の合計 16 羽に、未標識オス 1 羽、未標識メス 6 羽の計 7 羽を加えると最低でも合計で 23 羽は生息していたことは事実である。ところが、標識-再観察モデルの 2023 年の推定値は 17 羽 (95%信頼区間 16-18) であり、95%信頼区間の上限の 18 羽はこれに満たない。標識-再観察モデルは、火打山のライチョウ個体数のために適当な個体数推定手法としては最も有力な手法であると考えられたが、それでも過少評価であった。

標識-再観察モデルは、得られたデータから Otis et al. (1978) の閉鎖個体群モデルに類似した方法で個体数を推定し、データが今回のようにロバストデザインで得られた場合には Kendall et al. (1995) の閉鎖個体群モデルに類似した方法により個体数が推定される (McClintock 2021)。そのため、推定される個体数は調査範囲で標識された個体の数に制限され (Sandercock 2020)、個体群内の個体が高い割合で標識されていない限り、個体群全体のサイズを過小評価する可能性がある」と指摘されている (Cantor et al. 2012; Lee et al. 2014)。標識-再観察モデルの推定値 (±95%信頼区間) が明らかにカウント数よりも低かった直近の 2022、2023 年におけるカウント数に対する標識個体数の割合はそれぞれ 63%、59.3% であり、標識個体の割合の低さが標識-再観察モデルにおける推定値の過少評価につながった一因であったと考えらる。

また、火打山と焼山の間ではライチョウ個体の行き来がある (長野ほか 2009)。これは主に秋冬期の移動であると考えられるが、2012 年 5 月 19 日に焼山の南西およそ 2.6km に位置する金山山頂付近のオオシラビソの林内にてメス 1 羽が確認された (国際自然環境アウトドア専門学校 2013)。この時期の金山周辺は深く雪に覆われ、繁殖に適した場所が存在しなかったために、このメスは繁殖の可能性が低いとされたが、彼らの移動能力を考えると繁殖期中に山岳間を移動しないと断言できない。さらに、火打山の調査では急峻な地形のためにアクセスできずに踏査できない範囲があり、実際にそうした場所でライチョウの飛翔が何度も目撃されている。このように、調査期間中に調査範囲内への個体の移出

入がある可能性を否定できず、個体数推定の前提である閉鎖仮定が満たされないことが個体数推定値に偏りをもたらした可能性がある。

一方で、二項混合モデルの推定値は 58.5 羽と大きく偏った。こうした大きな偏りが生じた可能性としては、このモデルが個体の検出の不均一性に対処できず (p12: 仮定 1))、なおかつ未標識個体の重複カウントが避けられなかったこと (p12: 仮定 4)) が一因であると考えられた。また、二項混合モデルでも調査期間の閉鎖仮定が成り立たない場合、二項分布によってあらわされるはずの変動が実際よりも大きく見えてしまうために個体の検出率の過少推定をもたらし、結果として個体数の推定値は過大推定につながる (Kéry and Schaub 2012; Kéry and Royle 2016)。そのため、調査期間中の閉鎖仮定が満たされていないことも、二項混合モデルの推定値が他のモデルと比較して大きく偏った原因のひとつであったと考えられた。

このように、火打山においては閉鎖仮定が成立していないと考えると、閉鎖個体群モデルの推定精度が低かったこと、二項混合モデルの推定精度が低かった上に推定値が過大評価であったことが矛盾なく解釈でき、個体群内の個体が高い割合で標識されていないことが標識-再観察モデルの推定値の過小評価につながったと考えられた。

個体が一時的に調査範囲外に出入りしてしまうような状況の取り扱いは、個体数を含めた個体群パラメータを推定する際にいつも大きな問題であった (Kendall et al. 1997; Sandercock 2020)。こうした状況に対処できる可能性があるのが、空間明示捕獲再捕獲モデル (Spatial Explicit Capture-Recapture Model: 例えば Borchers and Efford 2008; Royle and Young 2008; Royle et al. 2014) であるとされる (Kéry and Schaub 2012; Sandercock 2020)。繁殖期において現在の調査範囲外にもライチョウが生息しているかどうかを確認することは、今後火打山のライチョウの個体数を精度良く推定してモニタリングをしていくためにも重要である。そのため、将来的にはこうした手法で調査・解析することも検討される必要がある。

こうした事情はあるものの、標識個体の観察を年内で複数回くり返すと同時に複数年継続実施して得られる観察履歴のデータから、火打山のライチョウ個体数を推定する手法としては、現時点では標識-再観察モデルが最も適していると考えられる。ただし、ここで考察したように、火打山の現状においては閉鎖仮定が満たされていない可能性が考えられ、さらに標識個体の割合が高くないと標識-再観察モデルによる推定値は過少評価になると考えられたため、こうしたことに留意し、カウント数も参考にしながらモニタリングしていくことが望ましい。適切な調査回数 (日数) については、「7-4. 効果的な調査日数の検討: 個体数推定法の場合」で改めて考察する。

7-2. 個体数変動のトレンド

火打山のライチョウ個体数のトレンドは、カウント数、標識-再観察モデルの推定値によるポアソン回帰の解析ではいずれも、有意に変化しているとは言えないと結論づけられた。標識-再観察モデルによる調査期間中の推定個体数の中央値は 21.5 羽であり、現時点ではこれも過少評価である可能性があるものの、推定個体数は増減をくり返しながら推移

している。これまで火打山におけるライチョウの個体数が報告された羽田ほか（1967）の18羽、新潟野鳥愛護会（1977）の20羽以上、中村ほか（2003）の21羽と比較しても、現時点で火打山のライチョウ個体数が減少しているとは言えない。

7-3. 効果的な調査日数の検討：カウント調査の場合

図14は、足環標識により確認できた個体数を調査日ごとに累積して表したものである。サンプル日数が少ないために6日目以降は解析に加えていないが、調査5日目まで確認できる個体数は増えていた。カウント調査の結果をそのまま生息個体数とすると過少評価となり、調査日数が少ないほど過少評価の程度は大きくなる。

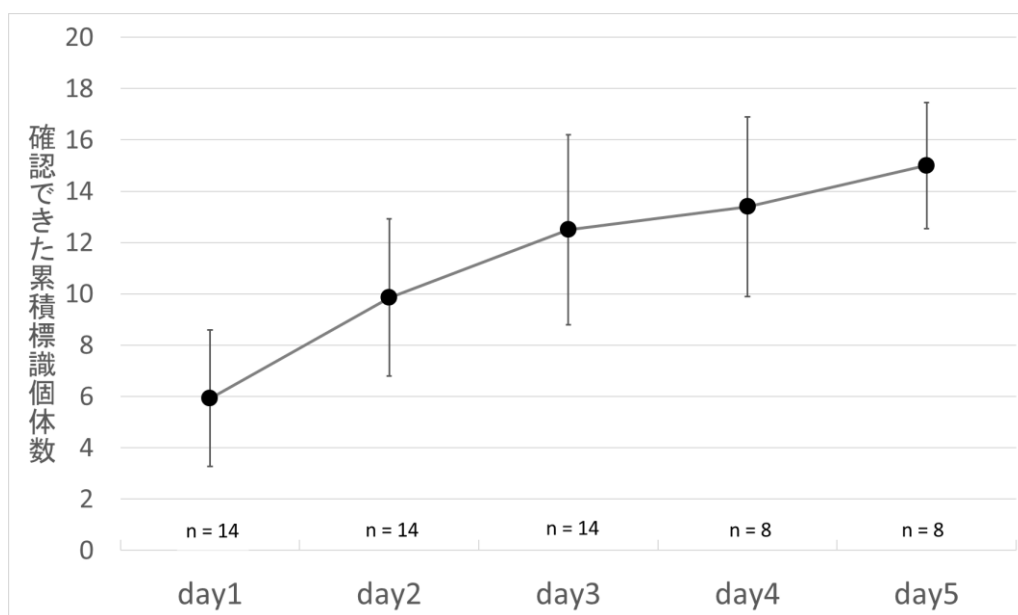


図14. 調査日数と確認できた標識個体の累積個体数（平均±SD）

図15は、K回にわたる調査で個体が発見される確率をあらわしたものであり、 $1 - (1 - p)^k$ で求められ、何回の調査を行えばどの程度の個体が発見できるかを示した図である。ここでは調査日あたりの検出率が推定できた閉鎖個体群モデルから求めた2023年の値のうち、最も高かった0.457と最も低かった0.102および平均検出率の0.30を例に図示した。火打山に生息するライチョウ個体の8割をカウントするためには、検出率が0.30の場合は5回の調査を実施しなければならず、検出率が0.102の場合は9回の調査を実施しても全体の6割の個体しか検出することができない。

このことから、個体をカウントするだけの調査では不完全な発見を考慮できないため、調査日数が少ない場合は特に計数值は過少評価となる。カウント調査だけで火打山のライチョウ個体をすべて計数しようとする場合、10回近い調査を繰り返して実施しなければならず、非常に費用対効果が悪い。したがって、火打山のライチョウの個体数を精度良く把握してモニタリングしていくためには個体数の“推定”を試みるべきである。

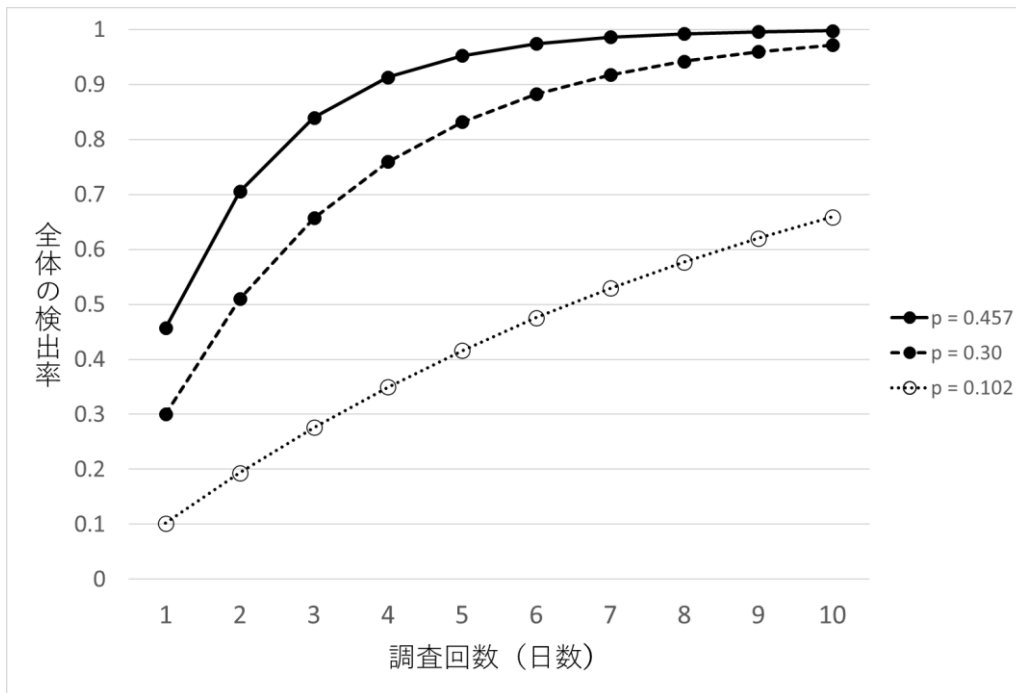


図 15. 調査回数と全個体の検出率との関係

7-4. 効果的な調査日数の検討：個体数推定法の場合

調査地における対象生物の個体数と検出率から、何回の調査をすると効果的に精度良く個体数が推定できるかについては、閉鎖個体群モデルについてすでに検討が加えられており (Conroy and Carroll 2009; MacKenzie 2018)、これらの結果をもとに火打山についても以下で検討する。

【標識個体数の推定精度】

Conroy and Carroll (2009) によれば閉鎖個体群モデルで個体数を推定する場合、調査対象種の個体数が 25 羽の個体群であった時には、推定精度の指標となる変動係数 (CV) を 0.21 以下とするためには 4 回の調査が必要であり、CV を 0.11 以下に設定すると 5 回以上の調査が必要であるとされる (図 16)。

図 17 は、図 16 と同じく閉鎖個体群モデルで個体数を推定する場合、個体の検出率を 0.2 から 0.5 まで変化させ、調査地の個体数が 20、50、100 羽であったとき、調査回数が推定個体数の CV に与える影響をシミュレーションした結果である (MacKenzie 2018)。このシミュレーションからわかることは、検出率に関わらず調査回数 (調査努力) を増やすことで推定精度を良くする (CV の値を低下させる) ことができることである。また、検出率が同じであっても調査対象地の生息個体数が少ないほど、推定精度を良くするためには調査回数を増やさなければならない。さらに、対象生物の検出率が低くなるほど、調査回数を増やさなければ推定精度を高めることはできない。例えば、2023 年の火打山におけるライチョウ個体の平均検出率であった 0.3 の場合を見ると、調査地の個体数が多い場

合 (N=100) は、4回の調査を実施することでCVを0.1以下にすることができるが、個体数が少ない場合 (N=20) は、変動係数を0.1程度で精度良く個体数を推定しようとした場合、7回の調査を実施しなければならない。これは前出の図17の結果ともほぼ一致する。

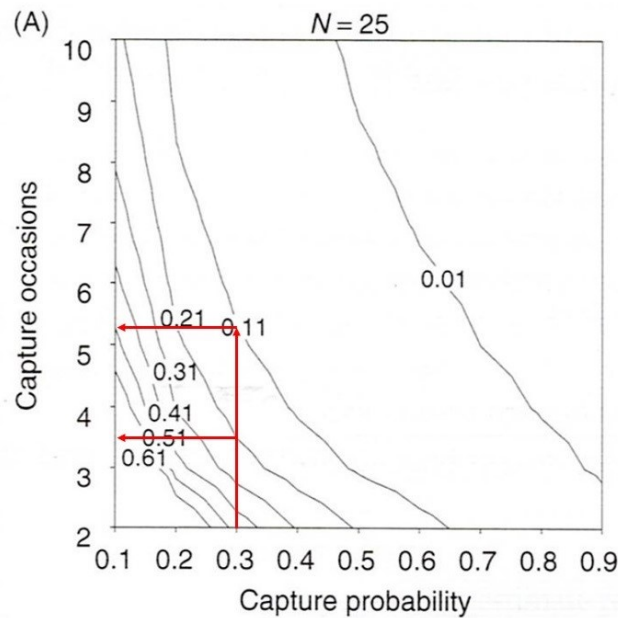


図16. 検出率と調査回数から得られる変動係数 (CV) を表した図 (Conroy and Carroll 2009 の Fig.13, p151 から転載・改変)

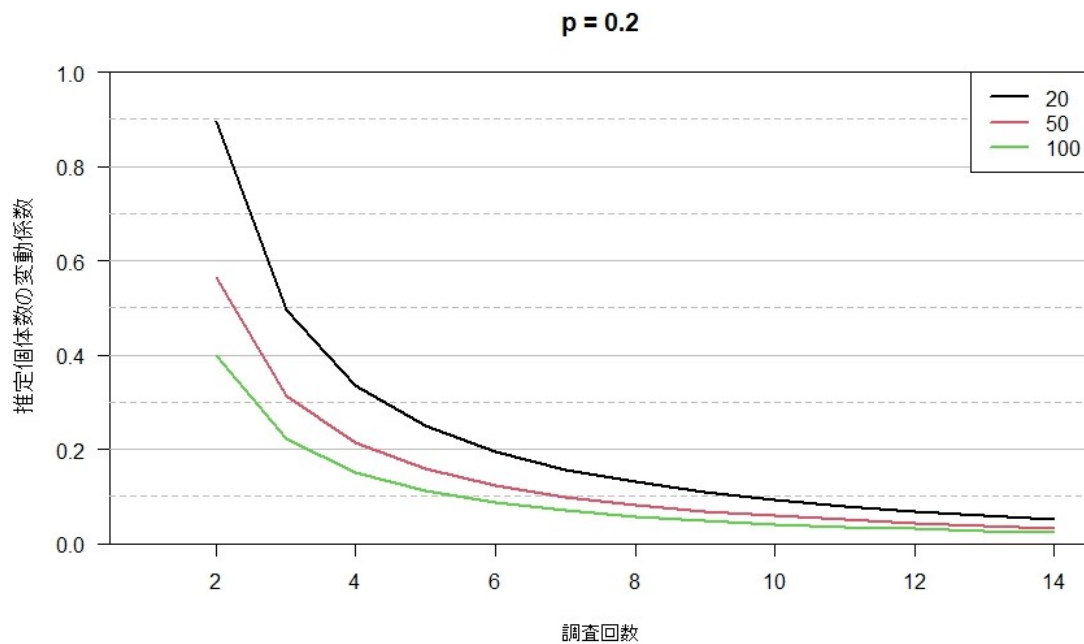


図17-1. 検出率および調査回数が推定個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.2 の場合)

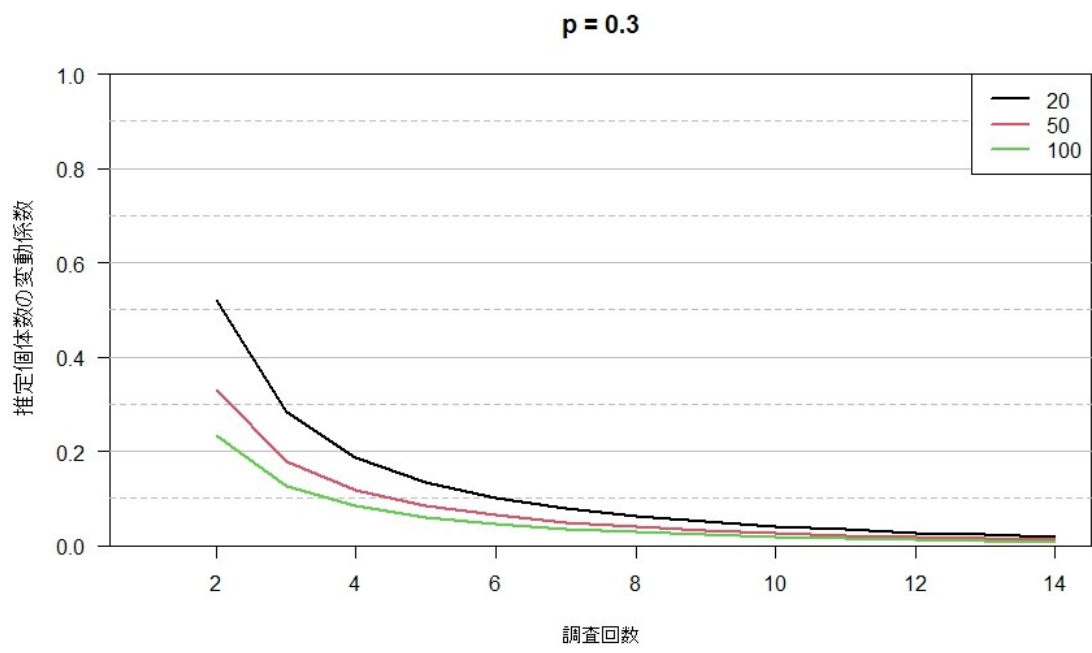


図 17-2. 検出率および調査回数が推定個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.3 の場合)

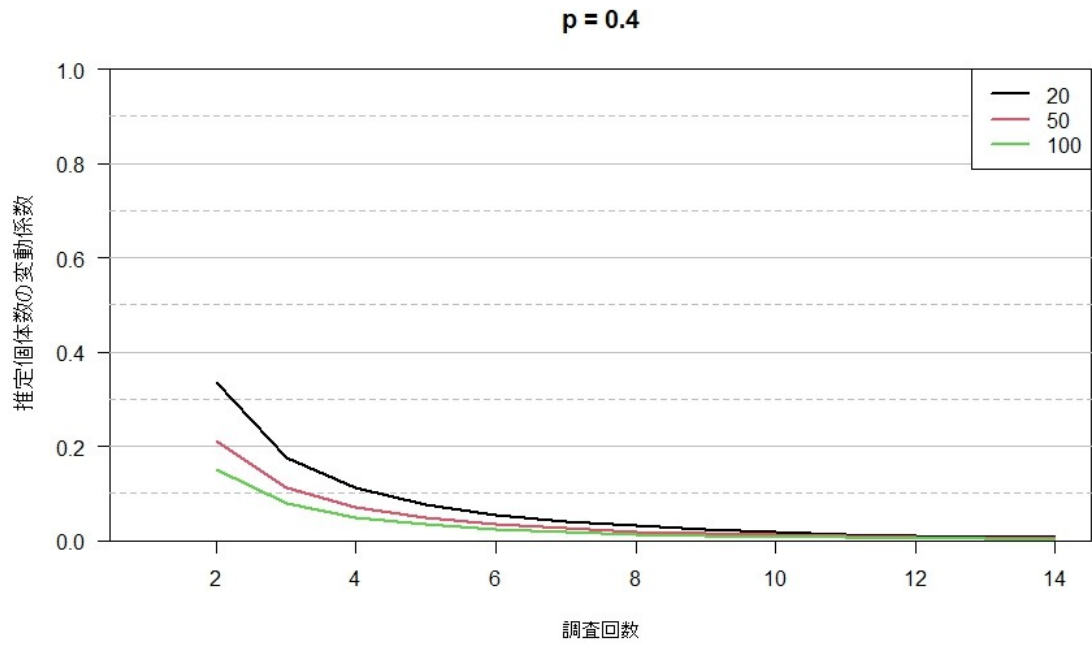


図 17-3. 検出率および調査回数が推定個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.4 の場合)

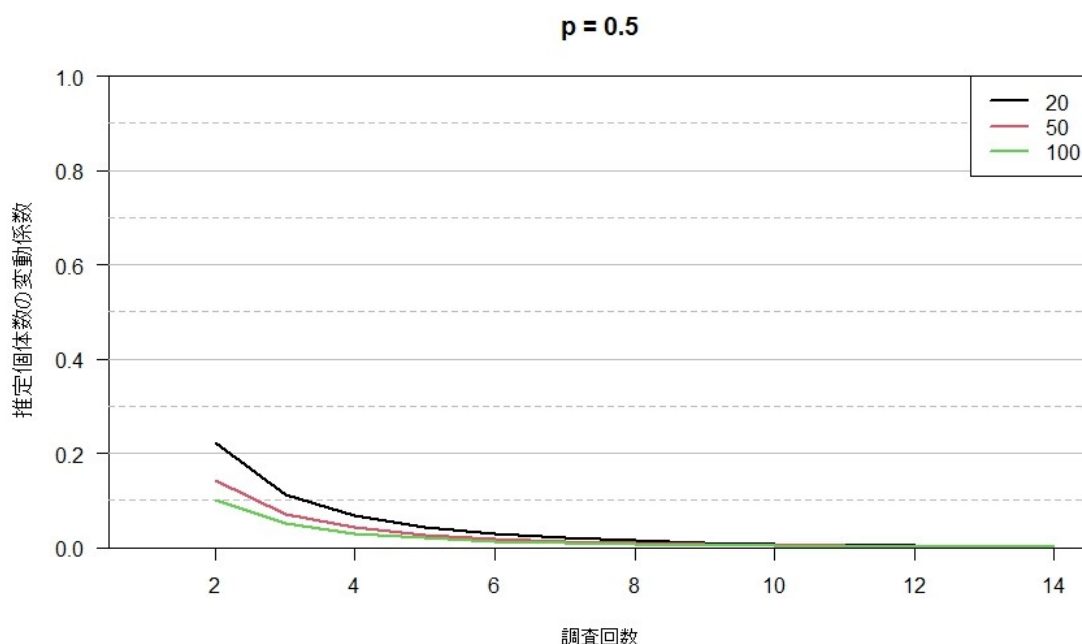


図 17-4. 検出率および調査回数が推定個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.5 の場合)

このことから、精度良く個体数を推定しようとした場合、個体数が少なく、検出率が低い個体群ほど多くの努力が必要であることがわかる。個体数の推定精度は、調査地における調査対象とする生物がそこにどの程度の個体が生息しているかということと、その生物の検出率という 2 つの要因に依存する。

【未発見個体数の推定精度】

一方で個体数推定のために野外調査をする際、一度も遭遇することができない個体が必ず存在する。

$$\hat{N} = M_{t+1} + \hat{f}_{(0)}$$

\hat{N} : 個体数の推定値 M_{t+1} : 一度でも遭遇した個体数 $\hat{f}_{(0)}$: 未発見の個体の推定値

閉鎖個体群モデルのベイズ推測でデータ拡大という手法を採用したが、これはこうした一度も遭遇できない個体をも含めて個体数を推定しようとする試みである (Royle and Converse 2020)。図 18 は、こうした状況の下で個体の検出率が 0.3 と 0.4 とした場合、調査地の個体数が 20、50、100 羽であったとき、調査回数が未発見個体数の推定値の CV (変動係数) に与える影響をシミュレーションした結果である (MacKenzie 2018)。個体数推定のためには、未発見個体の個体数も同時に推定しなければならないが、一度も遭遇することがない個体数の推定精度 (CV) は、ある調査回数を境に調査の回数を増やすにつれて増加する。個体の検出率 0.3 の場合、調査地に生息する個体数に関わらず、調査回数

が4回の時に未発見個体数の推定精度が一番良くなるが、さらに調査回数を増やすにつれて推定精度は悪くなる。すなわち、標識個体の推定精度は調査回数を増やすごとに良くなるが、同時に未発見個体の推定精度は調査回数を増やすにつれて下がるため、結果的に調査回数を増やすにつれて標識個体と未発見個体を合計した個体数の推定精度は悪くなってしまふ可能性がある。個体数が少ない個体群ほどこの影響は大きい。

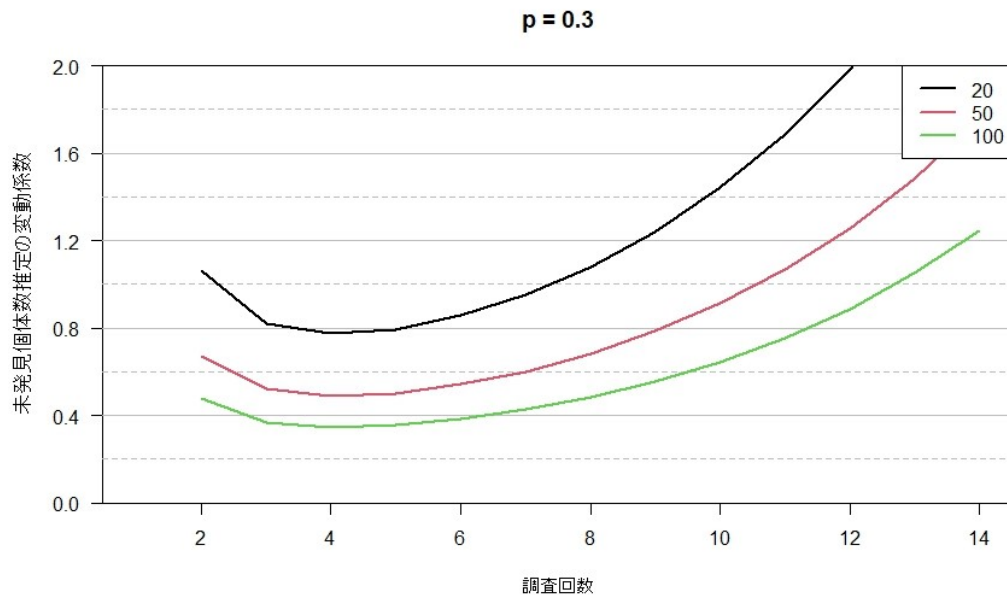


図 18-1. 検出率および調査回数が未発見個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.3 の場合)

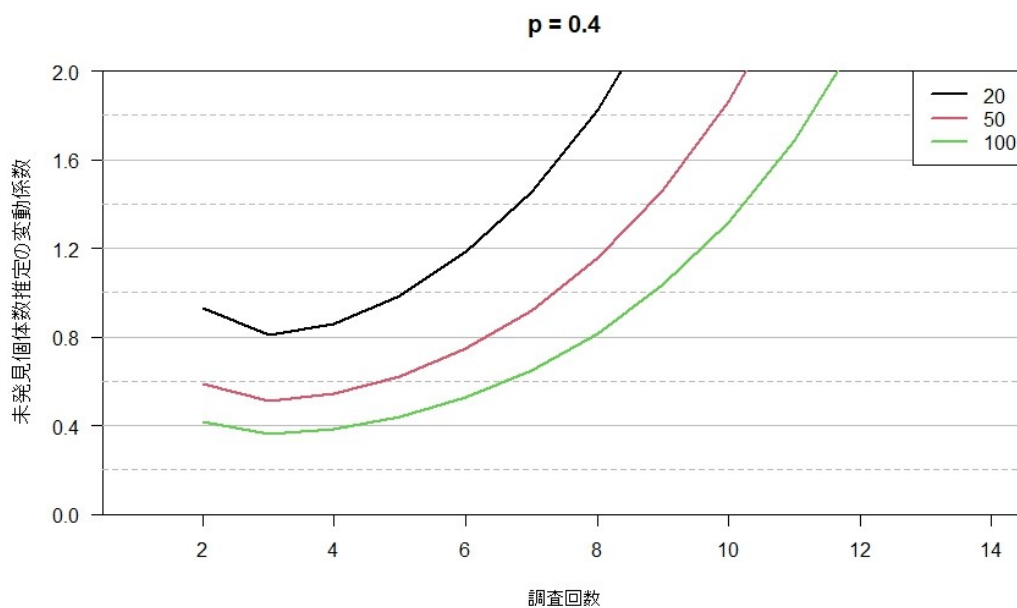


図 18-2. 検出率および調査回数が未発見個体数の推定精度 (CV) におよぼす影響をシミュレーションした結果 (p = 0.4 の場合)

このように、単純な標識個体の遭遇（検出）履歴データから個体数を精度良く推定しようとする閉鎖個体群モデルの場合は、調査回数を増やすごとに標識個体数の推定精度が上がる一方で、未発見個体数も推定する場合は、調査回数を増やすごとに未発見個体の推定精度が悪くなる。したがって、このバランスによって最適調査回数を決める必要がある。そして、個体数の推定精度は、個体群の大部分を捕捉できるかどうかによって依存する（Lee et al. 2014）。そのため、火打山のように個体数自体が少なく、検出率も低い個体群の個体数を推定しようとする場合、できるだけ多くの個体を標識できるようにすることが重要となる。

【まとめ】

今回採用した標識-再観察モデルでは、調査回数（日数）が最小の3回だった2010年～2013年、2016年、2018年のうち、個体数推定値のCV（変動係数）が0.15を超えたのは2011年（0.17）のみであり、3回の調査でも比較的精度良く個体数を推定できていた。調査回数を最低4回確保することで、精度良く個体数を推定できるものと考えられた。

標識-再観察モデルは、標識されていない未標識個体の数を追加の情報として尤度関数の入力として含めて推定の枠組みに盛り込むことができる上、調査開始時における標識個体数が正確にはわからない、標識されてはいるものの個体の特定ができなかった、さらには未標識個体の重複カウントといった状況も許容され、先に検討した閉鎖個体群モデルのような手法でこれまでに指摘されてきた欠点を大きく補えるため、精度良く個体数を推定できているものと思われる。

以上の事から、現状では火打山のライチョウ個体数を推定する手法としては標識-再観察法が最適であると考えられ、効率良く個体数を推定するために最低4回の調査を実施することが良いと考えられた。

7-5. 個体の検出率（発見率）のトレンド解析

図19は、二項混合モデルにより選択されたlam.p.day（個体数一定、検出率が時間と共に変化）モデルにより推定された、火打山における調査期間中の検出率（±95%信頼区間）のグラフである。4月30日を1として数値に変換してあるが、調査のタイミングが遅くなるほど個体の検出率が低下する。したがって、個体を効率良く発見するためには5月から6月中旬くらいまでには調査を終了できるよう、繁殖期の早い時期に調査を実施することが望ましい。

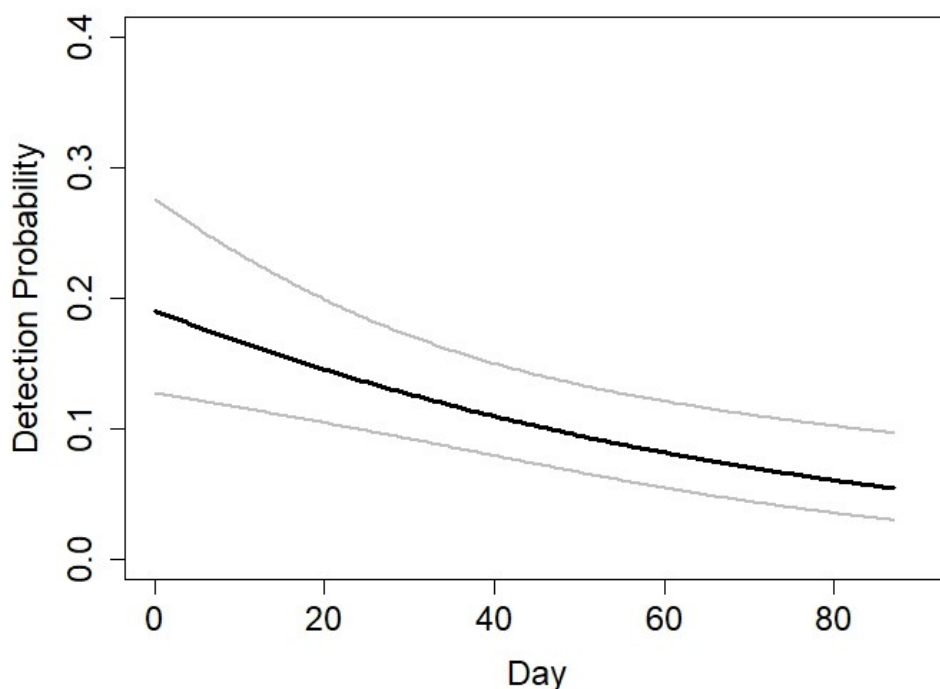


図 19. 調査時期と検出率との関係
 (推定値±95%信頼区間：4/30 を 1 として数値に変換している)

7-6. 焼山のライチョウの個体数推定

繁殖期におけるライチョウ個体数調査 (p18) で述べたように、焼山に関しては標識個体が観察されず、個体数推定法を適用することができなかった。焼山の個体数は、火打山と比較してライチョウの生息に適した面積が小さいと考えられることから、これまで実施された個体数計数調査では 2 ペア 4 羽 (丸山ほか 1971)、オス 5 羽+メス 1 羽の計 6 羽 (新潟ライチョウ研究会 2022)、そして今回の 2 ペア (4 羽) + オス 1 羽の計 5 羽など少数しか確認されていない。

こうした焼山において最適な個体数推定プロトコルを探るために、火打山と同様に個体の平均検出率を 0.3 と仮定し、調査地の個体数が 10、30、50 羽であったとしたときに、調査回数が推定個体数および未発見個体推定値の CV に与える影響を MacKenzie (2018) にならないシミュレーションした結果が図 20 と図 21 である。

推定精度 (CV) を 0.1 程度にするためには、個体数が 10 羽とした場合に 8 回の調査が必要であるが (図 20)、同時に 5 回以上の調査を実施することで未発見個体数の推定精度も下がる (図 21)。図 20 によれば、未発見個体数の推定精度は最も精度良く推定できる 4 回の調査でも CV は 1.0 を超えるため、少数の個体群ではそもそも閉鎖個体群モデルによる個体数推定が難しい。

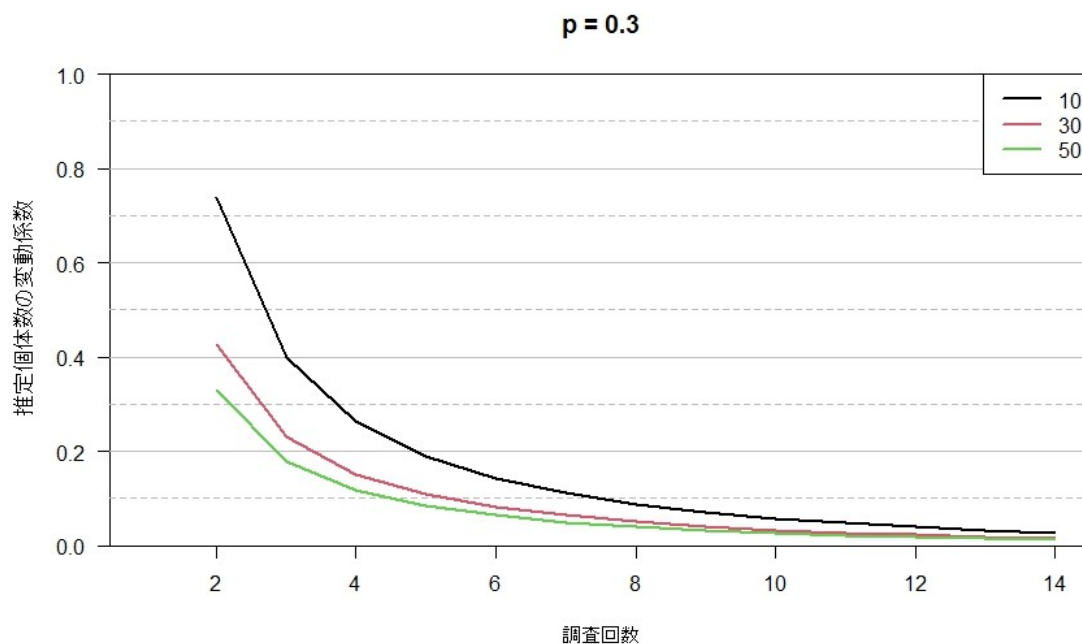


図 20. 調査回数が推定個体数の推定精度におよぼす影響をシミュレーションした結果

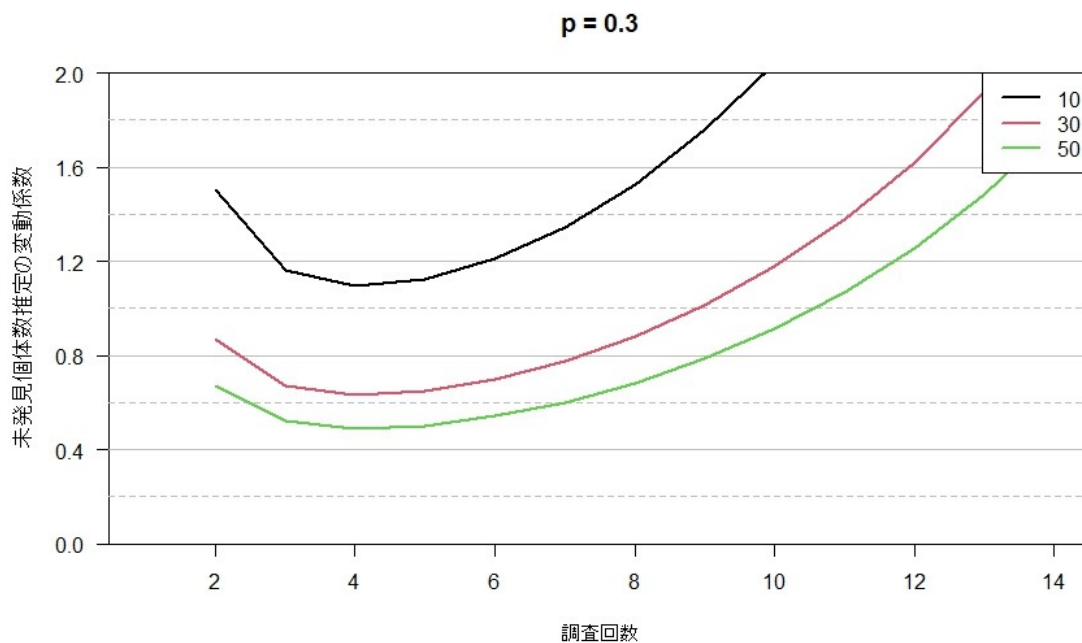


図 21. 調査回数が未発見個体数の推定精度におよぼす影響をシミュレーションした結果

図 22 は調査回数を増やすことで遭遇（捕獲）できる期待個体数をシミュレーションした結果である。個体の検出率が 0.3 で生息地の個体数が 10 羽とした場合、未発見個体の推定精度が最も高くなると予想される 4 回の調査で（図 20）、7～8 羽の個体と遭遇（捕獲）することができる（図 21）。したがって、もともと火打山より個体数が少ない焼山においては、個体数推定手法を適用すること自体が難しいため、4 回以上の調査を

実施して個体の捕獲を試み、色足環等によって個体を識別しつつ計数することが、正確な個体数を知るために現状では良い方法であると考えられる。

しかし、捕獲することにより個体には少なからずストレスを与え、その後の繁殖や生存に負の影響を与えることが近年になって多くの事例で報告されてきている (Geldart et al. 2022; Severson et al. 2019)。このことから、現在では捕獲をせずにストレスを与えない非侵襲的な手法、例えば採取した糞から DNA を抽出して個体識別に用い、標識-再捕獲モデルの手法を使って個体数を推定する (Jacob et al. 2010; Rösner et al. 2014; Shyvers et al. 2020) といったことが海外の研究ではすでに行われている。個体数が少ない頸城山塊においてはこうした非侵襲的な方法を採用することにより、個体や個体群におよぼす影響を低減しつつ、ライチョウの個体数を推定してモニタリングしていくことも検討されるべきである。

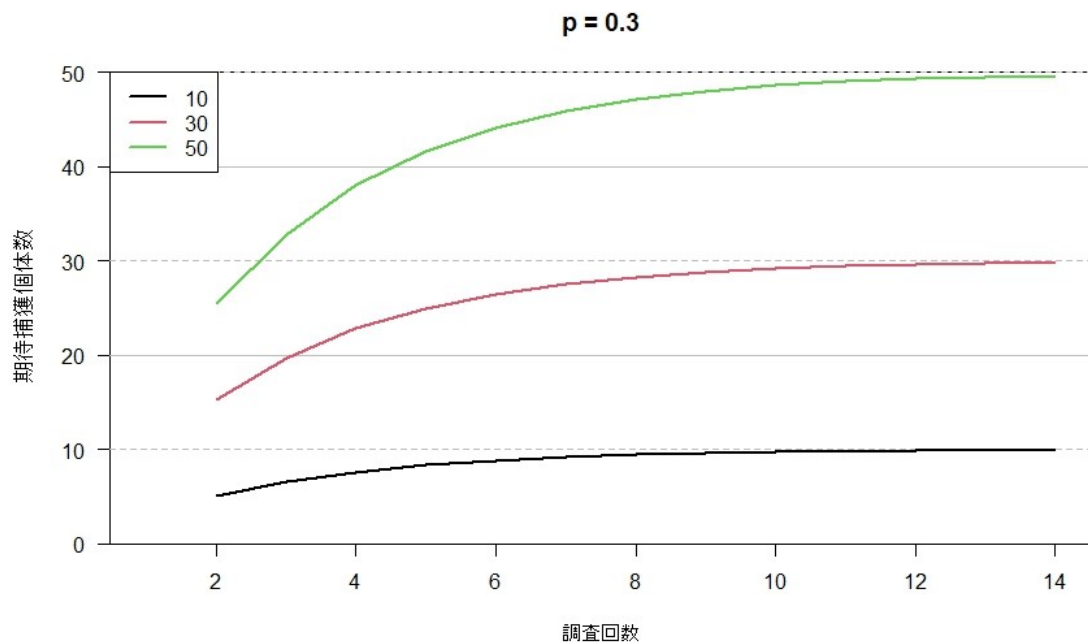


図 22. 調査回数を増やすことで捕獲できる個体数の期待値をシミュレーションした結果

8. 結論 –現状に則した個体数推定のための調査・解析手法の提言–

火打山のライチョウの個体数推定に関しては、標識–再観察モデルが最も精度良く個体数を推定できた。一方で、閉鎖個体群モデルのベイズ推定および二項混合モデルの推定精度は低かった。標識–再観察モデルも確認された標識個体数と比較すると明らかに過少評価である年もあった。こうした精度の低さと推定値の偏りは、個体数推定の前提である閉鎖仮定が満たされていないことが一つの要因と考えられ、このことが閉鎖個体群モデルの精度の低さ、二項混合モデルの精度の低さと推定値の偏りにつながったと考えられ、標識–再観察法に関しては標識個体の割合が少ないことも過少推定になった一因であると考えられた。

現状では、火打山のライチョウの個体数を推定する手法としては、5月から6月中旬頃までの比較的個体の検出率が高い時期に最低4回の個体数カウント調査を行い、未標識個体数も計数して、標識–再観察モデルにより個体数を推定することが良いと考えられた。ただし、前述したように火打山においては個体数推定の前提となる閉鎖仮定が満たされていない可能性が考えられたため、個体数推定値も過少評価である可能性があることに留意し、カウント数も参考にしながらモニタリングしていくことが望ましい。

一方で、焼山のライチョウの個体数推定に関しては、標識個体が1羽も確認されなかったために標識–再捕獲法のモデルが適用できなかった。個体数が火打山より少ない焼山においては個体数推定手法を適用すること自体が難しいため、現状では4回以上の調査を実施して個体の捕獲を試み、色足環等によって個体を識別しつつ計数することが、正確な個体数を知るためには良い方法であると考えられた。

しかし、捕獲自体が個体に少なからずストレスを与えるため、現在では捕獲をせずにストレスを与えない非侵襲的な手法、例えば採取した糞からDNAを抽出して個体識別に用い、標識–再捕獲モデルの手法を使って個体数を推定する (Jacob et al. 2010; Rösner et al. 2014; Shyvers et al. 2020) といったことが海外ではすでに実施されている。また、個体数を推定する代わりにライチョウが生息して占有している空間的な広がりの変化をモニタリングできるサイト占有モデル (MacKenzie et al. 2018) といった手法もあり、これを個体数変動トレンドの代替とすることも状況によっては可能である (MacKenzie and Nichols 2004)。日本最少の火打山・焼山の個体群を保全するための個体数推定およびモニタリングの手法として、将来的にはこうした非侵襲的な手法を採用し、個体や個体群への影響を低減しつつモニタリングを実施していくことについても検討されるべきである。

カウント数および今回の解析で最も個体数推定精度が良かった標識–再観察モデルの推定値を用いた一般化線形モデルのポアソン回帰による個体数の増減トレンド解析の結果では、いずれも火打山のライチョウ個体数は有意に変化しているとは言えないと結論づけられた。過去に報告がある火打山のライチョウ生息数と比較しても、現在の火打山のライチョウの個体数が減少しているとは言えない。

9. 引用文献

- Abadi, F., Botha, A., and Altwegg, R. (2013). Revisiting the effect of capture heterogeneity on survival estimates in capture-mark-recapture studies: does it matter? PLoS ONE 8: e62636.
- Borchers, D. L., and Efford, M. G. (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. Biometrics 64: 377-385.
- Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Marques, T. A., Oedekoven C. S. (2015) Distance Sampling: Methods and Applications. Springer. New York.
- Burnham, K. P. and Anderson D. R. (2002) Model Selection and Multimodel Inference: a practical information theoretic approach. Springer Science. New York.
- Cantor, M., Wedekin, L.L., Daura-Jorge, F.G. et al. (2012). Assessing population parameters and trends of Guiana dolphins (*Sotalia guianensis*): an eight-year mark-recapture study. Marine Mammal Science 28: 63–83.
- Chao, A., and Huggins, R. M. (2005) Chapter two: Classical Closed-population Capture-Recapture Models. In: Handbook of Capture-Recapture Analysis. Princeton University Press. New Jersey.
- Conroy M.J., and Carroll J.P. (2009) Quantitative Conservation of Vertebrates. Wiley-Blackwell. Oxford.
- Cooch, E., and White, G. (2022) Program MARK: A Gentle Introduction. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>.
- Dénes, F. V., Silveira, L. F., and Beissinger, S. R. (2015) Estimating abundance of unmarked animal populations: according for imperfect detection and other sources of zero inflation. Methods in Ecology and Evolution 6: 543-556.
- Field, C. R., Gjerdrum, C., Elphick, C. S. (2016) How does choice of statistical method to adjust counts for imperfect detection affect inferences about animal abundance? Methods in Ecology and Evolution 7: 1282-1290.
- Fiske, I. and Chandler, R. (2011). unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. Journal of Statistical Software 43: 1–23.
- Geldart, E. A., Howes, Lesley-Anne., Wheeler, H. Mackenzie, S. (2022) A review of Impacts of Tracking Devices on Birds. North American Bird Bander 47: 201-212.
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., MacKenzie, D.I., Wintle, B.A., McCarthy, M.A. (2014) Ignoring imperfect detection in biological surveys is dangerous: a response to “Fitting and interpreting occupancy models”. PloS ONE 9(7): e99571
- 廣瀬雅代・稲垣祐典・深谷肇一 (2018) サンプリングって何だろう：統計を使って全体を知る方法. 岩波科学ライブラリー271. 岩波書店.

- Forti, A., Partel, P., Orsingher, M. J., Volcan, G., Dorigatti, E., Pedrotti, L., Corlatti, L. (2022) A comparison of capture-mark-recapture and camera-based mark-resight to estimate abundance of Alpine marmot (*Marmota marmota*). *Journal of Vertebrate Biology* 71: 22023.
- Grimm, A., Gruber, B., Henle, K. (2014) Reliability of different mark-recapture methods for population size estimation tested against reference population size constructed from field data. *PloS ONE* 9(6): e98849.
- 羽田健三・植木久米雄・平林国男・中山冽 (1967) 火打山のライチョウ. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 6: 49-60.
- Jacob, G., Debrunner, R., Gugerli, F., Schmid, B., Bollmann, K. (2010) Field surveys of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Swiss Alps underestimated local abundance of the species as revealed by genetic analyses of non-invasive samples. *Conservation Genetics* 11: 33-44.
- Kellner, K.F., Smith, A.D., Royle, J.A., Kery, M., Belant, J.L., Chandler, R.B. (2023). The unmarked R package: Twelve years of advances in occurrence and abundance modelling in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 14(6): 1408-1415. URL <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14123>
- Kellner, K. F., and Swihart, R. K. (2014) Accounting for imperfect detection in ecology: A quantitative review. *PloS ONE* 9(10): e111436.
- Kendall, W. L., Pollock, K.H., and Brownie, C. (1995) A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics*, 51, 293-308.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. Hines, J. E. (1997) Estimating temporary emigration using capture-recapture data with pollock's robust design. *Ecology*: 563-578.
- Kéry, M. and Schaub, M (2012) *Bayesian Population Analysis Using WinBUGS*. Academic Press. Oxford.
- Kéry, M., and Schmidt, B.R. (2008) Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology* 9: 207–216.
- Kéry, M. and Royle, A (2016) *Applied Hierarchical Modeling in Ecology*. Academic Press. London.
- Kéry, M., Dorazio, R. M., Soldaat, L., Strien A. van., Zuiderwijk, Royle, J. A. (2009) Trend estimation in populations with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology* 46: 1163-1172.
- 国際自然環境アウトドア専門学校 (2013) 平成 24 年度グリーンワーカー事業：頸城山系ライチョウ個体群生息状況把握調査事業報告書. 40p.
- 小林 篤 (2020) 標識調査から明らかになったライチョウの適応進化と保全に向けた課題. *生物の科学遺伝*, 74:170-179

- Kobayashi, A., and Nakamura, H. (2013) Chick and juvenile survival of Japanese rock ptarmigan *Lagopus muta japonica*. *Wildlife Biology*, 19:358-367.
- Lee, K.A., Huvaneers, C., Gimenez, O. et al. (2014). To catch or to sight? A comparison of demographic parameter estimates obtained from mark-recapture and mark-resight models. *Biodiversity and Conservation* 23: 2781–2800.
- Lindberg, M. S., Schmidt, J. H., and Walker, J. (2015) History of multimodel inference via model selection in wildlife science. *Journal of Wildlife Management* 79: 704-707.
- Lukacs, P. (2022) Chapter 14: Closed population capture-recapture models. In Program MARK: a gentle introduction, 22th edition, Cooch, E. and G. White, eds. Online: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/pdf/chap14.pdf>
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N., Spiegelhalter, D. (2000) WinBUGS-a Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistical Computing* 10: 325-337.
- 丸山直樹・阿部学・三浦慎吾・半田敏孝 (1971) 焼山におけるライチョウ *Lagopus mutus japonicus* 個体群. *鳥* 20: 268-275.
- MacKenzie, D. (2018) Sample size tips for closed population capture-recapture studies. <https://www.proteus.co.nz/news-tips-and-tricks/sample-size-tips-for-closed-population-capture-recapture-studies>
- MacKenzie, D., and Nichols, J. D. (2004) Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 461-467.
- MacKenzie, D., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., Hines, J. E. (2018) *Occupancy Estimation and Modeling Second Edition*. Academic Press. San Diego.
- Mazerolle, M. J. (2023) Model selection and multimodel inference using the AICcmodavg package. <https://mirrors.cloud.tencent.com/CRAN/web/packages/AICcmodavg/vignettes/AICcmodavg.pdf>
- McClintock, B. T., and Thomas, L. (2020) Chapter 2: Estimating Abundance or Occupancy from Unmarked Populations. In: Murray D.L., and Sandercock B.L. (2020) *Population Ecology in Practice*. Wiley-Blackwell. Oxford.
- McClintock, B. T., and White, G. C. (2009) A less field-intensive robust design for estimating demographic parameters with mark-resight data. *Ecology* 90: 313-320.
- McClintock, B. T., White, G. C., and Pryde, M. A. (2019) Improved methods for estimating abundance related demographic parameters from mark-resight data. *Biometrics* 75: 799-809.
- McClintock, B. T. (2021) Chapter 18: Mark-resight Models. In Program MARK: a gentle introduction, 22th edition, Cooch, E. and G. White, eds. Online: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/pdf/chap18.pdf>

- Monks, J. M., O'Donnell, C. F. J., Greene, T. C. Weston, K. A. (2021) Evaluation of counting methods for monitoring populations of a cryptic alpine passerine, the rock wren (Passeriformes, Acanthisittidae, *Xenicus gilviventris*). PloS ONE 16(3): e0247873.
- Murray, D. L., Bastille-Rousseau, G., Beaty, L. E., Hornseth, M. L., Row, J. R., and Thornton, D. H. (2020) From research hypothesis to model selection: A strategy for robust inference in population ecology. In: Murray D.L., and Sandercock B.L. (2020) Population Ecology in Practice. Wiley-Blackwell. Oxford.
- 中村浩志・北原克宣・所洋一. (2003) 火打山におけるライチョウのなわばり分布と生息个体数. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 40: 1-8.
- 長野康之・中村浩志・伊藤雅文・原田浩光・馬場祐希・東澤晃平・田辺慎一 (2009) 頸城山塊におけるライチョウの山岳間の移動と火打山における繁殖个体数の安定性について. 第10回ライチョウ会議東京大会発表資料集 7-8.
- 新潟県野鳥愛護会 1977. 頸城山塊のライチョウ. 26p.
- 新潟ライチョウ研究会 (2022) 令和4年度頸城山塊ライチョウ个体群生態調査事業報告書. 妙高市. 20p.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., and Anderson, D. R. (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. Ecological Monographs 62: 3-135.
- Pollock, W. (2021) Chapter 15: The “robust design”. In Program MARK: a gentle introduction, 22th edition, Cooch, E. and G. White, eds. Online: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/pdf/chap15.pdf>
- Powell, L. A., and G. A. Gale. 2015. Estimation of parameters for animal populations: a primer for the rest of us. Caught Napping Publications: Lincoln, NE.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rees, S. G., Goodenough, A. E., Hart, A. G. Stafford, R. (2011) Testing the effectiveness of capture mark recapture population estimation techniques using a computer simulation with known population size. Ecological Modeling 222: 3291-3294.
- Rösner, S., Brandl, R., Segelbacher, G., Loren, T., Müller, J. (2014) Noninvasive genetic sampling allows estimation of capercaillie numbers and population structure in the Bohemian Forest. European Journal of Wildlife Research 60: 789-801.
- Royle, J. A. (2004) N-mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. Biometrics 60: 108-115.
- Royle, J. A., and Converse, S. J. (2020) Chapter 5: Estimating Abundance from Capture-Recapture Data. In: Murray D.L., and Sandercock B.L. (2020) Population Ecology in Practice. Wiley-Blackwell. Oxford.

- Royle, J. A., and Dorazio, R. M. (2008) Hierarchical Modeling and Inference in Ecology. The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities. Academic Press. New York.
- Royle, J. A., Chandler R. B., Sollman, R., Gardner, B. (2014) Spatial Capture-Recapture. Academic Press. Waltham.
- Royle, J. A., and Young, K. G. (2008) A hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology* 89: 2281-2289.
- Sandercock B. K. (2020) Chapter 7: Mark-Recapture Models for Estimation of Demographic Parameters. In: Murray D.L., and Sandercock B.L. (2020) Population Ecology in Practice. Wiley-Blackwell. Oxford.
- Schaub, M., and Kéry, M. (2022) Integrated Population Models. Academic Press. San Diego.
- Schmidt, B. R. (2005) Monitoring the distribution of pond-breeding amphibians when species are detected imperfectly. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 681-692.
- Schorr, R. A., Ellison, L. E., Lukacs, P. M. (2014) Estimating sample size for landscape-scale mark-recapture studies of North American migratory tree bats. *Acta Chiropterologica* 16: 231-239.
- Schwarz, C. J., and Arnason, A. N. (2022) Chapter 12: Jolly-Seber models in MARK. In Program MARK: a gentle introduction, 22th edition, Cooch, E. and G. White, eds. Online: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/pdf/chap12.pdf>
- Severson, J. P., Coates, P. S., Prochazka, B. G., Ricca, M. A., Casazza, M. L., Delehanty, D. J. (2019) Global positioning system tracking devices can decrease Greater Sage-Grouse survival. *The Condor* 121: 1-15.
- Shyvers, J. E., Walker, B. L., Oyler-McCance, S. J., Fike, J. A., Noon, B. R. (2020) Genetic mark-recapture analysis of winter faecal pellets allows estimation of population size in sage grouse *Centrocercus urophasianus*. *Ibis*, 162: 749-765.
- White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Otis, D. L. (1982) Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Animas National Laboratory, Los Animas, New Mexico, 235 pp.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., and Conroy, M. J. (2002) Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making. Academic Press. San Diego.
- Yamaura, Y., Royle, J. A., Shimada, N., Asanuma, S., Sato, T., Taki, H., Makino, S. (2011) Modelling community dynamics based on species-level abundance models from detection/nondetection data. *J. Applied Ecology* 48: 67-75.

10. 附表

付表1. 二項混合モデルにおけるフルモデル (lamYearp.day) に対し
異なる確率分布を適用した際の AIC 比較

Model	AIC
負の二項分布	478.198
ポアソン分布	493.940
ゼロ過剰ポアソン分布	495.941

付表2. 標識-再観察モデルのモデル選択の結果 (Top5 モデルのみ示す)

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	No. Params	Deviance	-2log(L)
{Across_Logit, phi(.), gamma"(.), gamma'(t), r (.), and alpha(t), sigma(.), U(.)}	1014.8807	0	0.975	1.000	19	975.96	975.96
{Across_Logit, phi(.), gamma", gamma', r = (.), and alpha(t), sigma(.), U(.)}	1023.1145	8.234	0.016	0.016	20	982.10	982.10
{Across_Logit, phi(t), gamma", gamma', r = (.), and alpha(t), sigma(.), U(.)}	1025.4093	10.529	0.005	0.005	31	960.98	960.98
{Across_Sin, phi(.), gamma", gamma', r = (.), and alpha(t), sigma(.), U(.)}	1027.3252	12.445	0.002	0.002	22	982.10	982.10
{Across_Logit, phi(.), gamma"(.), gamma'(.), r (.), and alpha(t), sigma(.), U(.)}	1027.7903	12.910	0.002	0.002	31	963.36	963.36

phi: 一次抽出期間 j と $j+1$ の間の見かけの生存率

gamma': 一次抽出期間 j において $j = \{2, \dots, t-1\}$ 、一次抽出期間 $j+1$ に観察不可能な状態 (調査エリア外) に留まり続ける確率

gamma": 一次抽出期間 j における (調査エリアで) 観察可能な状態から、 $j+1$ における観察不可能な状態 (調査エリア外) への推移確率

r: 一次抽出期間 j において標識された個体が標識されたと認識されるだけでなく、個々に識別される条件付き確率

alpha: 一次抽出期間 j における平均観察率の切片

sigma: "within" heterogeneity モデルでは、一次抽出期間 j における個体の異質性レベル

"across" heterogeneity モデルの場合、 t 一次抽出期間 (across) の個体の異質性レベル

付表3. 二項混合モデルのモデル選択の結果

Model	No. Pairs	AIC	Δ AIC	AICwt	cumulative Weight	R square
lam.p.day	4	477.85	0.00	0.538	0.54	0.56
lamYearp.day	5	478.19	0.34	0.454	0.99	0.61
Null	3	487.44	9.59	0.005	1.00	0.00
lamYearp.	4	487.84	9.99	0.004	1.00	0.11