



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北海道道央地域における外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンの競合に関する保全生態学的研究
Author(s)	芦, 非煙
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(人間科学)
Dissertation Number	甲第15989号
Issue Date	2024-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k15989
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/92352
Type	doctoral thesis
File Information	Feiyan_Lu.pdf



北海道道央地域における外来種ニホンテンと在来種エゾクロテン
の競合に関する保全生態学的研究

大学院文学院 人間科学専攻

博士後期課程 芦 非煙

【 目 次 】

序章.....	1
第1章 研究の背景と目的.....	2
1.1 エゾクロテンとニホンテンの生物学的特性	2
1.1.1 エゾクロテンの生物学的特性	2
1.1.2 ニホンテンの生物学的特性.....	5
1.1.3 エゾクロテンとニホンテンの進化歴史について	5
1.2 エゾクロテンと外来種ニホンテンの研究史.....	6
1.2.1 北海道におけるエゾクロテンの研究史	6
1.2.2 北海道における外来種ニホンテンの研究史	7
1.3 国外テン類の研究状況.....	9
1.3.1 中国のテン類の研究状況	9
1.3.2 ロシアのテン類の研究状況	11
1.3.3 アメリカのテン類の研究状況	13
1.4 テン類とイタチ科動物間の競合関係	14
1.5 研究目的と意義.....	17
第2章 研究方法.....	19
2.1 調査地概要.....	19
2.1.1 野幌森林公園	19
2.1.2 石狩海岸地域	22
2.1.3 支笏湖周辺地域	22
2.2 調査方法.....	24
2.2.1 カメラトラップ法	24
2.2.2 自動撮影カメラの設置と写真データの収集	25
2.2.3 冬の痕跡調査.....	30
2.2.4 聞き取り調査.....	31
2.2.5 捕獲調査.....	31
2.3 データ解析.....	32
2.3.1 写真の識別およびデータ化.....	32

2.3.2 RAI 分析	33
2.3.3 生息適地評価モデルーMaxent モデル分析	34
2.3.4 階層ベイズモデル分析.....	38
第3章 在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布状況に関する結果.....	45
3.1 自動撮影カメラによる調査結果	45
3.1.1 野幌森林公園におけるエゾクロテン.....	45
3.1.2 支笏湖周辺地域における外来種ニホンテン	51
3.1.3 支笏湖周辺地域で撮影した種不明なテン	58
3.1.4 石狩海岸地域	60
3.2 冬季の痕跡調査.....	61
3.3 聞き取り調査.....	62
3.4 捕獲調査.....	63
第4章 Maxent モデル分析の結果	68
4.1 SPSS 分析の結果	68
4.2 エゾクロテンの予測結果.....	71
4.2.1 エゾクロテンの生息分布予測.....	71
4.2.2 10 回計算による誤差分析	79
4.3 外来種ニホンテンの予測結果.....	81
4.3.1 外来種ニホンテンの生息分布予測	81
4.3.2 10 回計算による誤差分析	88
4.3.3 2050 年と 2070 年の外来種ニホンテンの生息分布予測	90
4.3.4 各レベル生息適地比率と面積計算.....	91
4.3.5 外来種ニホンテンの生息率計算	92
4.4 北海道による両種の予測結果の重なる地域分析.....	92
第5章 階層ベイズ分析の結果.....	94
5.1 在来種エゾクロテンと外来種アライグマの関係性分析.....	94
5.2 外来種ニホンテンと外来種アライグマの関係性分析.....	94
5.3 在来種エゾクロテンと環境要因の関係性分析.....	95
5.4 外来種ニホンテンと環境要因の関係性分析.....	97

第 6 章 考察.....	99
6.1 エゾクロテンと外来種ニホンテンの時間的競合.....	99
6.2 在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの空間的競合.....	100
6.3 2 種のテンの生息分布の背景.....	101
6.4 エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布に影響する環境変数.....	103
6.5 野幌森林公園と石狩海岸地域におけるエゾクロテンの行動変化.....	104
6.6 捕獲調査による結果の可能性分析.....	106
6.7 外来種アライグマが在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンに与える影響.....	107
6.8 環境要因が在来種エゾクロテンに与える影響.....	107
6.9 環境要因が外来種ニホンテンに与える影響.....	109
6.10 支笏湖周辺地域で撮影した種不明なテンについて.....	109
6.11 外来種ニホンテンの生息地拡大によって発生が予想される問題.....	113
6.12 外来種ニホンテンの分布拡大を防ぐ方法の探索.....	113
6.13 総合的考察.....	115
謝辞.....	116
参考文献.....	117

序章

在来種エゾクロテン (*Martes zibellina brachyura*) は日本の中で北海道にのみ生息し、環境省のレッドデータブックにおいても「準絶滅危惧」に指定されている貴重な野生動物である。しかし、ニホンテン (*Martes melampus melampus*) が太平洋戦争末期の 1940 年代に毛皮獣業者によって本州から持ち込まれ、個体の逃亡や遺棄などによって道南に定着した。その後、外来種ニホンテンの分布が拡大して、現在石狩低地帯以西はニホンテンに占有されている状況となっている。それに対して、エゾクロテンの生息域は大幅に減少し、現在の生息分布は北海道東部の地域に制限されている。この状況から、外来種ニホンテンは在来種エゾクロテンを駆逐しながら分布を拡大してきたことが推測される。

しかし、従来外来種問題への関心が低かった日本においては、外来種ニホンテンの研究は極めて少ない状況にある。エゾクロテンの分布変化の記録から見ると、外来種ニホンテンの影響が大きいことが予想され、本研究においてはその原因を明らかにするために、在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの関係性を明らかにすることを目的として調査を実施した。今回の調査地では、現時点での在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布が接する地域として、野幌森林公園、石狩海岸地域と外来種ニホンテンが生息している支笏湖周辺地域を選択して調査した。

第1章 研究の背景と目的

1.1 エゾクロテンとニホンテンの生物学的特性

1.1.1 エゾクロテンの生物学的特性

クロテン (*Martes zibellina*) は、ネコ目（食肉目）イタチ科テン属に属する哺乳類であり、ロシア、中国、朝鮮半島、日本からヨーロッパ東部まで広く分布している。日本では北海道にのみ、亜種のエゾクロテンが生息している(本川ほか 2006)。

カムチャツカ(*Kamchatka*)、アルタイ(*Altai*)、ウラルの森林に生息するクロテンは体型が大きく、ロシア極東のウスリー(*Ussuri*)、アムール(*Amur*)の森林と日本の北海道に生息しているクロテンは小型である。バイカル地域(*Baikal Region*)、ヤクーチア(*Yakutia*)、アムール盆地(*Amur Basin*)に生息しているクロテンは体色が黒く、トランスウラル山脈(*Trans-Urals*)に生息しているクロテンでは体色が薄く、体色にも地域差がある(IUCN 2015)。

クロテンは雑食性の捕食者であり、狩猟期間中である冬期の食物についてはよく研究されている。サヤン山脈とウラル山脈では、クロテンの胃と糞のサンプルの解析によって、64-80%の哺乳類（ほとんどが小型）、6-12%の鳥類、33-77%の松の実など、4-33%のベリーが利用されていた(Monakhov et al. 2011)。西シベリアの低地針葉樹林でも同様の割合が観察され、それぞれ 75-90%、24-80%、20-53%、20-63%という報告がある(Monakhov et al. 2016)。獲物には大型哺乳類も含まれることもあるが、魚が食物に含まれることはめったにない。Tavrovsky (1971) と Chernikin (2006) によると、バイカルとヤクート

(*Baikal and Yakutia*) のクロテンの獲物としてイタチ (*Mustela erminea* と *M. nivalis*) も記録されている(Monakhov et al. 2016)。

妊娠期間は 245～298 日であるが、7.5～8.0 か月の着床遅延による休止期間を含むことがあり、着床後の妊娠期間は 30～35 日と考えられている(Monakhov et al. 2011)。出産は 3 月末から 5 月初旬までにわたる。1 回に生まれるクロテンの数は 1～7 匹で、平均 2.5

～3.5 匹である (Monakhov et al. 2011)。亜成獣または幼獣のクロテンは、総数の 30.5～75.6%に達する可能性があり、その平均比率は 44.8%である (Monakhov et al. 2011)。

クロテンの 72%が夕暮れの時に活動し、18%が夜間に、10%が昼間に活動する (Yan et al. 2011)。繁殖期には昼間でも活動する。クロテンは、木の洞や木の根の下、倒れた木、石の山、岩の間、川や小川の陰しいところなど、さまざまな避難場所を選ぶ。 (Yan et al. 2011)。

クロテンは、最も乾燥した地域で巣を選ぶ。巣穴の床は、乾いた草、羽毛、毛皮で覆われていることがよくある。排泄物は、巣穴の近くでよく見られる。クロテンでは、植物が豊富な季節に捕食行動は低下する。食物が減少した年には、クロテンは多くの場合、人間の居住地の近くで多くの時間を過ごすようになる (Monakhov et al. 2011)。

以下の内容は Monakhov (2016 年) の文献で見られる。

クロテンは、平野と山地の針葉樹林と落葉樹林に生息している。森林では、クロテンの行動圏は 4～30km²である。成獣は亜成獣または幼獣の個体より 2～3 倍大きな行動圏を有している。クロテンには決まった行動圏があり、いくつかの一時的な縄張りもある。行動圏のサイズと移動率は、食物の豊富さと利用可能性、気候、年齢、性別、動物の密度によって異なる。食物が少ない場合は、行動圏はより大きくなる。特に若いクロテンは、食物が足りない場合では決まった行動圏を離れる傾向がある。秋になると、若い個体は巣穴を離れ、氾濫原に向かう傾向がある。平均移動速度については、オスで 1 日あたり 7.3～10.6km、メスで 1 日あたり 6.5～12.0km である。タグ付けされたクロテンのうち、オスの 83%とメスの 96%がタグ付けサイトから 30km 以内にいる。耳のラベルを付けたオス (メスは観察されていない) の最大移動距離は 300km である。時にはクロテンは、種の生息域から 130～160km 離れた場所で捕獲されることがある (Monakhov et al. 2016)。

クロテンは、36 種の哺乳類、220 種の鳥類、21 種の植物と栄養段階において関連している。クロテンの天敵は、8 種の哺乳類 (ヒグマ [*Ursus arctos*]、オオカミ [*Canis lupus*]、

アカギツネ [*Vulpes vulpes*]、ホッキョクギツネ [*Vulpes lagopus*]、クズリ [*Gulo gulo*]、キエリテン [*Martes flavigula*]、トラ [*Panthera tigris*]、リンクス [*Lynx lynx*])である。そして、クロテンの競合相手は、雑食性と肉食性の捕食動物が想定され、クロテンと 28 種の哺乳類および 27 種の鳥類の間で競合が発生する可能性がある (Monakhov et al. 2016)。

クロテンは主に単独行動する。音と匂いに基づいて獲物を見つけることができる優れた聴覚と十分に発達した狩猟能力を備える強力な捕食者である。クロテンの歩行様式、主に長さ 40～70cm の小さなジャンプで移動し、捕食者の追跡から逃れるときは、最大 3～4m ぐらいジャンプを伸ばすことができる。クロテンは、腹部の後部にある匂い腺を使用して、匂いの伝達交流とその縄張りを示す (Monakhov et al. 2016)。

以上がクロテンの一般的生態であるが、本研究の対象種であるエゾクロテンはロシア、中国、朝鮮半島、日本からヨーロッパ東部まで広く分布するクロテンの亜種の一つである。エゾクロテンの体サイズはクロテンより小さく、冬毛の色は明るくで、頭胴長 34.5-47cm、尾長 11-15.8cm、体重 0.5-1.4kg の小型である (中川 2015)。

エゾクロテンは以前北海道の全域に分布していたが、現在は北海道の中央部から南西部を除く地域に分布している (平川ほか 2015)。エゾクロテンの生息環境は主に森林であり、森林の密度が濃く、大径木が多い場所や倒木が多い場所などをよく利用している (Miyoshi et al. 2005)。そして、原生の生息環境を好んで、樹冠被覆率が高い場所を選ぶ傾向がある。樹上で活動すること多いが、地上の動物を捕食するなどの理由で地上も頻繁に利用する (村上 2008)。

食性は雑食性であり、哺乳類、昆虫類、鳥類、植物類、爬虫類、両生類、魚類、甲殻類を捕食している。特にヤチネズミ、エゾシマリスやアカネズミなどを好むが、夏には昆虫類もよく捕食している。植物は主に果実類であり、秋と冬によく食べている (村上 2004)。積雪期には雪と地表の隙間に入り、野ネズミなどを捕食する。ユキウサギなど、自分より大型のものを捕食することもある。

1.1.2 ニホンテンの生物学的特性

ニホンテンはイタチ科テン属に分類される哺乳類で、頭胴長 37.2-49cm、尾長 15-22cm、体重 0.85-1.75kg である。自然分布域は日本、韓国で、日本国内の自然分布域は本州、四国、九州であるため、これらの地域では在来種であるが、現在国内外来種として北海道や佐渡島にも生息している(中川 2015)。季節や地域によって毛色は異なって、体色は黄色から黒色まで個体により様々であり、手足は黒色で、尾端は淡色である。夏毛と冬毛では色が異なり、冬毛の色は夏毛の色より淡い傾向がある(平川ほか 2010)。

国立環境研究所のニホンテンに関する繁殖生態の情報から、ニホンテンの繁殖期・交尾期は7月から8月まで、妊娠期間は着床遅延を含めて8~9ヶ月、出産期は4月から5月まで、産仔数は2~4匹である。生息環境に関しては、広葉樹の森林(自然林・二次林)や樹木がある人家周辺にも見られることがわかった。

食性は雑食性で、主要な食物は植物類(特に果実や種子)、哺乳類、昆虫類、鳥類などである(吉行ほか 1974; 高槻ほか 2015)。動物質のものはネズミやリス、鳥、昆虫類などで、植物質のものはサクラ、ヤマブドウなどの実を採食する。ニホンテンの食性は季節によって異なり、主に春は哺乳類や昆虫類、夏は昆虫類や果実類、秋は果実類や種子、冬は果実、種子や哺乳類を採食する傾向にある(近藤 1980; 山岸 1990; 足立ほか 2016; 箕輪ほか 2017)。

1.1.3 エゾクロテンとニホンテンの進化歴史について

北海道のエゾクロテン集団はロシア極東の集団と比較した結果、遺伝的多様性が低いことが明らかとなった。北海道のエゾクロテン集団の比較的低い遺伝的多様性を持っていることは、エゾクロテンの系統形成時におけるボトルネック効果、あるいは1920年に禁猟されるまで、前に継続している人為的な捕殺が原因という可能性がある(Kurose et al. 1999)。

ニホンテン、アメリカテン (*M. americana*)、クロテン、マツテン (*Martes martes*) 間の初期の系統分岐が 160-180 万年前に起きたと推定して、後はユーラシア大陸でマツテンとクロテンの系統分化が発生して、クロテンの系統が最近になって日本列島に侵入したと考えられている。テン類の分布域から考えて、ニホンテンとクロテンはサハリン経由の北側から日本列島に侵入した可能性が高い(Kurose et al. 2001; Kurose et al. 2008)。

先行研究によって、クロテンとマツテンの近縁性が指摘され、ニホンテンがそのクロテンとマツテンのクレード（共通の祖先から種分化により派生した分岐群）に近縁であり、アメリカテンは最も遠縁という結論が出ている(Tashima et al. 2011; Masuda et al. 2012)。しかし、近年ではエゾクロテン集団の中にロシア産クロテンと近縁なハプロタイプ（片親から受け継いだ遺伝子のセット）とニホンテンやアメリカテンに近縁なハプロタイプが共存していることも判明している(佐藤淳と石田浩太郎 2012)。遺伝子関係の角度から見ると、エゾクロテンが北海道に侵入していたニホンテンと交雑する可能性がある。

1.2 エゾクロテンと外来種ニホンテンの研究史

1.2.1 北海道におけるエゾクロテンの研究史

エゾクロテンはかつて北海道全域に分布していたが、現在の生息域はかなり減少し、北海道東部の地域に制限されている。具体的には、石狩低地帯を挟んで西側の地域は外来種ニホンテンのみが生息しているが、東側の地域は在来種エゾクロテンのみ生息している(平川ほか 2015)。

札幌市・江別市・北広島市の 3 つの市にまたがる野幌丘陵に位置する野幌森林公園では、1930 年以前には生息していたと予想されていたが、1930 年以降、野幌森林公園におけるエゾクロテンの記録は途絶えていた。しかし、2004 年 11 月に自動撮影カメラでエゾクロテンが再び撮影された(平川 2008)。エゾクロテンが再撮影された場所は野幌森林公園南部の林央部で公園南部の経路から自然侵入の可能性が高い。その侵入の原因として

は、エゾクロテンの個体数の増加によって分散してきた可能性と外来種ニホンテンに駆逐されて移動する可能性が考えられる(平川ほか 2015)。また、エゾクロテンの記録頻度は2004年以降増加傾向にあり(阿部ほか 2011)、野幌森林公園のエゾクロテンの個体数の増加を強く示唆している。2009年までは記録は野幌森林公園の南部のみであったが、2010年以降は中部にも拡散した。ただし、記録の中心はまだ南部であった。

石狩川河口西岸地域では、2009年12月に札幌大橋近くの国道337号線上と2010年4月には石狩湾新港近くの国道337号線上でエゾクロテンの交通事故による死体が発見された。2012年11月には石狩湾の砂丘林内で自動撮影カメラによる写真の記録が得られた。勇払平野西部(苫小牧市美沢)では、南北方向の国道36号線上で、2011年1月にエゾクロテンの交通事故死体が発見された(平川ほか 2015)。

1.2.2 北海道における外来種ニホンテンの研究史

外来種としてのニホンテンは1940年代の太平洋戦争末期に毛皮獣業者が本州から持ち込んで、その後個体が逃亡や遺棄などによって定着した(大飼 1975; 門崎 2009)。先行研究によって、初めて外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンが調査された期間は1978年から1980まで3年間で、その調査は主に北海道におけるテンの分布域を特定する調査であった(門崎 2009)。その結果ではニホンテンは石狩低地帯の南西部から渡島半島部のみに生息していた。その後ニホンテンはより東側へ拡大する可能性も考えられたが、引き続き実施された調査の結果では1980年から1996年まで分布の変化は見られていない(門崎 2009)。外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンの境界に関しては、門崎(2009)に以下のような記述がみられる。

「小樽市銭函・札幌市手稲区・札幌市西区のいずれも国道5号線の西側の山林、札幌市市街地の西側の山林、北広島・恵庭市・千歳市・苫小牧市のいずれも国道36号線の西側の山林である」

その原因はニホンテンが水に入ることを避け、さらに木がない環境が好ましくないためと分析されている。もし石狩低地帯（札幌と苫小牧の間の開発された地帯）の東西の無林地に森があるとニホンテンはその境界線を超え、さらに東へ分布拡大する可能性も指摘されている（門崎 2009）。

第二次世界大戦直前には、外貨獲得のため、毛皮の生産が奨励された。その時、北海道の毛皮獣業者が東北地方の山で捕獲されたニホンテンを購入し、手稲や渡島半島の各地で飼育を始めた。しかし、その後戦況の悪化に伴って、餌不足で飼育が困難となり、山に放逐された。放逐されたニホンテンは野生化し、1995 年ごろから山で人目に触れるようになってきた。苫小牧では、人家の庭に以前はエゾクロテンが出没していたが、1990 年の冬以降はニホンテンのみが出没するようになり、札幌近郊でも同じ状況が見られた（日本生態学会 2002）。日本生態学会（2002）には、「キテン（ニホンテン）がエゾクロテンを駆逐している最中」という記述が見られる。

外来種ニホンテンの今の生息分布に関する記録はすべて石狩低地帯の南西側の地域で（Murakami et al. 2000）、在来種エゾクロテンの記録はすべて北東側の地域であった。外来種ニホンテンは在来種エゾクロテンを駆逐しながら分布を拡大してきたことが推測される。外来種ニホンテンは石狩低地帯まで拡大してきたが、人間の住宅集中地がそれ以上の拡大の障壁になっていた。今後、高速道路（道央自動車道）下のカルバート等を利用して東部に分布拡大の可能性があることも指摘されている（平川ほか 2015）。

野幌森林公園において 2004 年 11 月にエゾクロテンの記録はあるが、その時点でニホンテンの記録はなかった。しかし、2009 年 5 月に行われたアライグマ捕獲事業によって野幌森林公園の南東部にニホンテンの存在が明らかとなった（平川ほか 2015）。札幌市羊ヶ丘においては、1997 年 2 月にエゾクロテンが最後に記録されたが、その後の記録はニホンテンだけで、エゾクロテンの記録はない（平川 2007）。2 種は近縁で、食性や生活地域など大

幅に重複することにより「競合による排除」が起こったと推測される。外来種ニホンテンはエゾクロテンを駆逐しながら分布を拡大しつつけている可能性が高い(平川ほか 2015)。

1.3 国外テン類の研究状況

日本ではまだエゾクロテンに関する調査・研究が少ないので、ここでは諸外国のクロテンに関する調査研究事例を参考にし、諸外国でのクロテン調査・研究の経験や方法について学ぶことができる。

1.3.1 中国のテン類の研究状況

クロテンの生息環境や特性などの研究は外国で多く行われている。中国やロシアでも、森林の密度が濃く、大径木が多い場所をよく使用していることを指摘されている(Buskirk et al. 1996)。中国の研究では、クロテンは成熟した林地を好むが、植被率が5%以下と75%以上の林地を回避する傾向がある(李 2012)。行動については、季節によって活動量が多いのは夏と秋で、それに比べて低いのは冬と春である。夏と秋では昼間で活動することが多く、冬と春では朝と夜で活動することが多い(李 2012)。食性については哺乳類、鳥類、果実類、魚類などが含まれる(李 2012)。土地利用の変化や森林伐採などの原因もクロテンの生存に脅威となっている(Harrison et al. 2004)。

中国の野生クロテンの個体群は主に北東部の3つの省に分布しており、新疆ウイグル自治区と新疆北部のアルタイ山脈にも少なく分布している。中国の野生クロテンは、4つの亜種に分けられる。

以下の部分はGuo (2017) の文献で見られる。

1998年に野生生物資源の全国調査では、約18,000のクロテンが存在することを示している。その中で、黒竜江省のクロテンの数は、全国クロテン中での11.11%を占めているが、数は急激に減少した。そのほか、内モンゴルのクロテンの数は増加している。主な

原因は森林への伐採の禁止によって下層植物の成長が加速し、げっ歯類が増えてクロテンに十分な食料が提供されたことである。もう一つは、1987年に黒竜江省の大興安嶺森林地帯で森林火災が発生したことによって、クロテンの生息地が破壊し、クロテンは隣接する森林地域に移動したと推測する(Guo et al. 2017)。

中国の野生のクロテンが急激な減少の主な原因は、資源の過剰利用である。野生生物保護法が出る前は、クロテンは伝統的な狩猟動物であり、人々はそれを狩って貴重な毛皮を得た。1989年はクロテンの生息数の減少により、中国はクロテンを国家レベルで重要な保護動物としてリストし、「中国の絶滅危惧種のレッドブック」で絶滅危惧種としてリストされた。しかし、多大な経済的利益によってクロテンの狩猟に対する明確な禁止にもかかわらず、密猟に従事する人はまだいる(Guo et al. 2017)。

その他、自然および人為的原因による生息地の喪失と生息地の断片化もクロテンの生存に深刻な影響を与える。1987年の大興安嶺での大規模な森林火災は、森林に深刻な被害を与え、クロテンの生存も直接脅かした。災害直後に、一連の森林再生対策が講じられたが、クロテンに適した冬の生息地は依然として大幅に減少し、生息地の断片化が増加し、孤立している。大興安嶺地区のクロテンの生息地に関する研究の結果、クロテンの生息地は1970年から2000年にかけて悪化し続け、生息に適した生息地は不適切な生息地に変化した。継続的な伐採が植生を変えたことが、クロテンの生息地変化の主な原因であると考えられる。とはいえ、1999年以降に中国が実施した自然林保護プロジェクトは、クロテンの生息地の回復には大変役立つ(Guo et al. 2017)。

1957年に、中国農業科学院のZuojia研究所は、クロテンの人工繁殖を開始し、長白山地域から250匹の野生のクロテンを導入した。1965年、飼育繁殖によってF1世代が初めて得られた。研究所に養殖されているクロテンは一時的に1,000匹を超えているが、その後繁殖の難しさによって減少を続けている。2011年の調査データによると、1999年に農場に導入されたクロテンは、2000年から2001年にかけてわずかに増加し、その後、年々

減少傾向を示した。原因として考えられるのは第一に、導入したクロテンの平均年齢は約 10 歳であり、老齢化した個体が多い。2001 年に人工授精が行われ、50 匹の雌クロテンのうちわずか数匹が妊娠し、15 匹のクロテン（1～4 匹の雌クロテン）が生まれた。雌クロテンは妊娠率が低く、交尾後も妊娠していない個体もいる、自然流産している個体もいることがわかる。妊娠率が低いのは光周期の違いが関係していると考えられる。クロテンは自然の条件下で北緯 42° から北の地域に住んでいるが、大連（地名）の緯度は低い。また、病気も個体数減少につながる重要な要因である (Guo et al. 2017)。

中国における研究の現状は、生息地の保護と関連政策がクロテンの個体数にプラスの影響を与えることを示している。同時に、クロテンを飼育下で繁殖させることが非常に難しいこともわかった。北海道のクロテンの数が激減すれば、人工繁殖で数を回復させることは非常に難しくなる。

1.3.2 ロシアのテン類の研究状況

クロテンはイタチ科の動物であり、シベリアに広く分布している種として、山や平原、さらに針葉樹林など、さまざまな地域に生息している。主な生息分布地域はロシアである。ロシアでは、クロテンが 700 万 km² にわたって生息している。大市街地の多くの動物園でクロテンが見ることができ、ロシア、フィンランド、および他の国々の毛皮農場でクロテンを飼っていることが多くある。クロテンは比較的よく研究されているが、主に毛皮動物としての価値があるためである。クロテンの個体数はおおよそ 110 万から 130 万の範囲と推定され、最近、野生クロテンの毛皮の推定年間生産量(2000 年以降)は 300,000 から 400,000 枚である (Markusova 2012)。ロシアのクロテンの毛皮は、国際的な毛皮オークション市場によく出回り、年間の取引量は変動するが、価格は安定してやや上昇している (Svishcheva et al. 2011)。

クロテンの数を減らす主な原因は冬の狩猟である。ただし、ロシアでは、科学的に割り当てた捕獲数に従って、この狩猟はクロテンにとっては脅威ではない。しかし、森林の伐採、通信の構築工事、新しい鉱山などの開発により、クロテンの生息地の一部が失われている (Ognev 1925)。

20 世紀初め、過剰利用によりロシアの野生クロテンの数が大幅に減少した。クロテンを保護するために、政府はクロテンの狩猟を一時停止し、大規模な再導入計画を実施し始めた。1940 年から 1965 年までに共に 19,000 匹が導入した。総面積は 140 万 km² である。これは、地元のクロテン個体数が回復するのに役に立つ。その後の評価でも、クロテンの再導入計画は非常に成功であった (Zakharov et al. 2017)。

ロシアでは、1940 年代まで続いた深刻な数の激減した後、クロテンは自然保護区、国立公園、動物保護区で保護されている。保護区外では、ロシアでのクロテンへの狩猟は、各地域の狩猟割当によって厳密に管理されており、制限されていた。クロテンが保護されている主な地域は、41 の自然保護区で、総面積は 164,960km² である (Kashtanov et al. 2011)。

ロシアは狩猟許可制度を策定しており、厳密に管理されている。クロテンの年間狩猟率は約 25% から 30% であり、クロテンの狩猟の圧力が緩和され、クロテン資源の持続可能な利用にもつながる。さらに、ロシアの人々は環境保護の意識が強く、環境保護に関する法律や規制を持っている。ロシアの多くの保護区はクロテンの分布地域である。保護区の管理システムは厳しく、例えば、自然林の伐採は禁止など。これは、クロテンの生息地を保護する上で非常に良い役割を果たしている (Zakharov et al. 2017)。

ロシアにおける研究の現状は、クロテンの個体数が激減している場合、保護区の設置が非常に有効な保全方法であることを示している。一方、クロテンの飼育下繁殖については、中国は失敗したものの、ロシアは成功し、その後の再導入計画も成功しており、クロ

テンの個体数が少ない場合には、飼育下繁殖の研究も可能な方法であることを示している。

1.3.3 アメリカのテン類の研究状況

アメリカテン（以下、テン）はカナダ西部の亜高山帯、山地、北方の森林全体に分布しているが、ヨーロッパの植民地化以来、かなり分布が減少した。主に肉食性で、ネズミなどの小型哺乳類を捕食する。リスやウサギなどもテンの最大の獲物である。卵、ベリーも食べる。テンの食性は季節によって、特に冬に、食物の入手可能性によって制限される。テンの主な捕食者には、イヌ、フクロウ、およびより大きなイタチ類が含まれる。テンは通常、古い閉鎖林に関係が深いが、テンは人為的森林の分断化に敏感であるというデータが存在する(Bull et al. 2005)。

先行研究によって、テンは、針葉樹林が多く、混交林が少なく、森林再生面積が少なく、フィッシャー (*Pekania pennanti* または *Martes pennanti*) の出現が少ない場所でより頻繁に出現することが明らかになっている。テンは、広範囲にわたる生息地の劣化と乱獲のため、20 世紀初に南部地域 (Michigan と Wisconsin も含む) で絶滅した(Williams 2007)。その後、多くの地域にまた再導入された。しかし、テンの回復は限られており、国の絶滅危惧種のみである(Manlick et al. 2017)。

アメリカにおけるテンの研究からわかるように、個体数が非常に少なく、再導入計画を用いても、個体数が回復する保証はない。

上記 3 カ国の事例からわかるように、クロテンの個体数が非常に少なく、保護活動が必要な場合、飼育下繁殖は非常に難しく、多くの人手と時間を必要とし、研究が成功する保証はない。研究が成功しても、再導入計画が失敗に終わる可能性もある。したがって、そのような事態に直面する前に、クロテンが絶滅の危機に瀕するのを防ぐこと、すなわち、

クロテンの生息地を保護し、必要に応じて関連政策を取り入れ、保護区などを設置することが非常に重要である。

1.4 テン類とイタチ科動物間の競合関係

北米にはイタチ科では大型のフィッシャーが生息している。フィッシャーは従来、テン属に分類されていたが、近年の分子系統研究からフィッシャー属に独立した経緯があり、北米ではテンとフィッシャーの関係に関する研究もおこなわれていた(Powell et al. 2003)。北海道でも近年、テン類と食物の一部を共有する外来種アライグマの侵入が見られ、テン類と同所的な生息が見られていることから、ここでは参考までに北米におけるテンとフィッシャーの競合関係をまとめてみる。

フィッシャーの平均体重(3118g)は、テンの3倍以上である。体の大きさは異なるが、同じ場所に生息するこれらの種の個体群では、高い食性の重なりが観察されている。その結果、ある研究者は、テンとフィッシャーが食物と生息地を直接競合することを示唆しているが、これは未検証の仮説である(Powell et al. 2003)。体の大きさの違いによる食物の違いによって、テンとフィッシャーの共存が可能(異なる獲物を通じて)という説もある(Powell et al. 2003)。

テンの個体数は、いくつかの地域のフィッシャーによって制限されるかもしれないことが言われている(Manlick et al. 2017)。フィッシャーもネズミ属を捕食する。フィッシャーの成獣はあまり捕食されることはないが、獲物や腐肉を求めてイヌ科、ネコ科、猛禽類と競争する。フィッシャーは針葉樹林と落葉樹林の両方に生息するが、季節的には落葉樹林よりも針葉樹林を好む場合もある。それらは古い閉鎖林の方を好むが、獲物がいれば他の種類の森林でも生息する。

生息地の変化に対するフィッシャーの反応に関するデータはほとんどないが、いくつかの研究では、フィッシャーが若い森林を避け、生息地の断片化に敏感であることを示唆し

ている (Spencer et al. 1983; Mccann et al. 2010; Monakhov et al. 2013; Manlick et al. 2017)。カナダのアルバータ州では、同所性の 2 つのイタチ科テン属の種であるアメリカテンとフィッシャーで空間的分離が発生している可能性がある。Powell と Zielinski (1983) は、イタチ科の長期的な共存は、局所的な絶滅と再導入によってのみ発生する可能性があることを示唆している (Powell et al. 2003)。

フィッシャーは密度が低い針葉樹林、湿地が少なく、灌木被覆が多く、テンの出現が少ない場所でより頻繁に出現することを示唆した。そして、フィッシャーには断片化や地形の影響は少ないと言われた (Fisher et al. 2013)。

テンとフィッシャーは、この共有されたランドスケープの中でより小規模に空間的に分離されている。同様の分離パターンは、他の種でも見られ、共存のメカニズムとして関係している。テンとフィッシャーはまた、生息地の選択に違いを示す。これは、MacArthur & Levins (1964) によって提出された共存のメカニズムである (MacArthur et al. 1964)。テンは予想通り断片化と攪乱と負の相関があったが、フィッシャーはどちらにも反応がない。テンは針葉樹林を選択し、混交林や断片化した地域を避けた。フィッシャーは、密度が高い針葉樹林と湿地を避け、低木が多い地域を選択した。テンとフィッシャーが異なる生息地を選択したことは、異なる生息地の選択がこの共有されたランドスケープの中での共存を促進する可能性があることを示した。

テンとフィッシャーは、この共有されたランドスケープの中で空間的に分離している。種の相互作用は現在までもかなり重要となっている。比べて、生息地理論は最近まで資源の選択に焦点を合わせてきた (Bull et al. 2005)。

テンとフィッシャーは、北米で最も一般的に再導入された 2 つの食肉目であるが、強力な競争的相互作用を示す可能性がある。テンとフィッシャーは、広範囲にわたる生息地の劣化と乱獲のため、20 世紀初に南部地域 (Michigan と Wisconsin も含む) で絶滅した (Williams 2007)。その後、多くの地域にまた再導入された。両種の範囲の南の境界は現

在、米国のウィスコンシン州で、そこでは大規模な回復努力がフィッシャーの再導入に成功している。しかし、テンの回復は限られており、国の絶滅危惧種のままである。

興味深いことに、ウィスコンシン州のテンとフィッシャーは、行動圏スケールで同様の生息地選択を示し、どちらも同様の生息地の特徴を優先的に選択する。さらに、ウィスコンシン州のテンの食性は多くの好ましい獲物を欠いており、地域のフィッシャーの食性に似ている。このような栄養制限と食性の重複は、中型肉食動物間の競争的相互作用を強化すると予測され、フィッシャーによるテンの捕食が実際に記録されている (Buskirk 1999)。

普通、時空間的に分離しない種は、異なる資源の消費を示す。獲物が制限されているときに競争を強化する可能性もある。資源が不足するにつれて、テンとフィッシャーの間の食性の重複が冬に大幅に増加することを示し、獲物がすぐに利用できるはずの秋に有意な食性の重複を検出した。食性の重複はテンとフィッシャーの間の種間競争を激化させる。フィッシャーによるテンの捕食まで報告されている。このような捕食は肉食動物の間で広まっており、テンを含むより体が小さな種に重大な結果をもたらす可能性がある。このような捕食は間接的に共存を促進する可能性があるが、フィッシャーとの競争が最終的に Chequamegon のテンの回復を制限している可能性があることを示唆している。最近の証拠は、このような捕食がランドスケープと資源の不均質性によって発生する可能性があることを示唆している (Zielinski et al. 2004)。

ウィスコンシン州では、広範囲にわたる空間的、構造的、および分類学的の森林の均質化がテンとフィッシャーの間の競争関係を変えた。たとえば、Schorger (1942) は、ヨーロッパ人が定住する前は、ウィスコンシン州全体でテンがフィッシャーよりかはるかに多く、ウィスコンシン州北部の原生針葉林に生息するテンと、ウィスコンシン州中央部の広葉樹を占領しているフィッシャーがいる。しかし、木材の伐採によって針葉樹林が広葉樹に転換された後、フィッシャーは徐々にテンに取って代わり、その後、両方が乱獲によっ

て根絶された。テンとフィッシャーの最初の絶滅以来、森林の構成は変化していないが、両方の種がウィスコンシン北部の均質化された森林に再導入された (Schorger 1942)。

ウィスコンシン州のテンとフィッシャーがかなりのニッチな重複をしており、競争が最終的にテンの回復を制限していることを示唆している (Manlick et al. 2017)。

1.5 研究目的と意義

外来種ニホンテンの分布が拡大して、エゾクロテンの生息域はかなり減少した。従来外来種問題への関心が低かった日本においては、外来種ニホンテンの研究は極めて少ない状況にある。エゾクロテンの分布変化の記録から見ると、外来種ニホンテンの影響が大きいことが予想され、本研究においてはその原因を明らかにするために、在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの関係性を明らかにすることを目的として調査する。

また、エゾクロテンの研究は主に生息状況に集中しており、競合や行動などに関する研究はまだ少ない。そこで、本研究では北海道道央地域における外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンの競合について保全生態学的見地から具体的に分析する。外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンの種間関係を明らかにして、外来種ニホンテンの侵入によって在来種エゾクロテンの生存に脅威があるか、脅威がある場合はどんな脅威があることを明らかにする。また、今後北海道で外来種ニホンテンの侵入可能な地域を推測する。

本研究では在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの基礎データの蓄積をベースに、テン類の競合に関する新しい資料を提出する。その際には、北米でのアメリカテンの研究において同所的に生息し、生態的地位（ニッチ）の類似したフィッシャーとの競合関係が示唆されていることから、在来種エゾクロテン及び外来種ニホンテンと近年同所的に生息し、両種と新たに生息地が競合していることが想定される外来種アライグマとの関係性も加味して分析を行う。

また、本研究の成果は、在来種エゾクロテンの保護と生息環境の回復にも貢献する可能性があり、さらに多くの人々の外来種の脅威に対する認識を深めることにも寄与するものと考えられる。

第2章 研究方法

2.1 調査地概要

本研究においては、在来種エゾクロテンと外来種ニホンテン間の関係性を明らかにするという目的に沿って、両種が近接して生息している地域を調査地に設定した。

長年テン類の研究を続けてきた平川浩文氏の調査でエゾクロテンが野幌森林公園のほぼ全域で発見されていることと、2009年5月に北海道や環境省が実施してきたアライグマ捕獲事業によって野幌森林公園の東南部にニホンテンを発見されたことから(阿部ほか 2011; 平川ほか 2015)、野幌森林公園と周辺部で2種が競合する可能性が考えられるため、1つの調査地を野幌森林公園の南部に設定した。

野幌森林公園の他にも、石狩海岸地域では、在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンが種間競争する可能性があるため、種間関係を明らかにする適切な調査地として、この2つの調査地に重点を置いて調査を行った。

また、外来種ニホンテンが好む生息環境を明らかにするため、支笏湖周辺の林地においてもカメラトラップ調査を実施した。

2.1.1 野幌森林公園

調査地である野幌森林公園(図2-1)は、1968年に「北海道立自然公園」に指定され、札幌市・江別市・北広島市の3つの市にまたがる野幌丘陵にある。森林公園の東部と南部には農地が残されて、その他は市街地と隣接している(小鹿ほか 1998)。その地理座標は43° 3' 9" N、141° 30' 2" Eである。森林は標高30-90m丘陵地帯に広がる平地林である。森林の総面積は2,052haであり、その中で1,606haが国有林、その他は道有林であり、森林は天然林と人工林が共に存在している(小鹿ほか 1998)。100種以上の天然樹種を含む天然林は、温帯林から亜寒帯林への移行帯に位置するため、カツラ (*Cercidiphyllum*

japonicum)、ミズナラ (*Quercus crispula* Blume) やシナノキ (*Tilia japonica*) などの温帯性広葉樹林があり、トドマツ (*Abies sachalinensis*) を主とする亜寒帯性針広混交林もある。

人工林はカラマツ (*Larix kaempferi*) やトドマツなどの針葉樹林があり、森林公園内の約40%を占める(梅木ほか 2001)。下層植生は主にササ群落やハイイヌガヤ (*Cephalotaxus harringtonia*) などで形成される。ササ群落は主にチシマザサ (*Sasa kurilensis*)、クマイザサ (*S. senanensis*) である。そして、森林公園の中に少ないが草原が分布して、小川や池も存在している(小鹿ほか 1998; 吉岡ほか 2018)。森林公園の生物種として樹木約110種、キノコ200種以上、野草400種以上、昆虫1,300種以上、野鳥140種以上のほか、いろいろな哺乳類も生息している。例えば、エゾリス (*Sciurus vulgaris orientis*, 以下リス)、ユキウサギ (*Lepus timidus*, 以下ウサギ)、エゾクロテン、エゾタヌキ (*Nyctereutes procyonides albus*, 以下タヌキ)、キタキツネ (*Vulpes vulpes schrencki*, 以下キツネ) やエゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*, 以下シカ) などがある(吉岡ほか 2018)。

そのほかに、公園内の約8割は国有林で、鳥獣保護区になっている。1977(昭和52)年には、昭和天皇の在位五十周年を記念した「昭和の森自然休養林」に指定された。

1878年に現在の森林公園を含む約5500haの森林が野幌国有林に指定され、札幌周辺の開拓に必要な木材供給地として利用された(松井 1968)。1899年北海道庁は野幌国有林を周辺四町村の基本財産として分割し、管理換えする計画を立てた。しかし、野幌国有林が有する公益的機能の重要性が見直され、この計画は撤回された(関屋 1974)。その後、針葉樹資源の育成を目的に一時禁伐林に指定された。1908年北海道林業試験場が設立され、野幌国有林のうち3426haが試験林に指定された。試験林は全体を保存林、実験林、一般施業林に区分して管理された。1921年からは札幌周辺の国有林では最も早く官行斫伐を開始した。1948-1952年には食糧増産のため2198haが農地に使用され、野幌国有林の面積はほぼ

半減した。1953年に回帰年10年で老齢木、不良木や被害木の単木択伐を主体とする施業計画が作成された。

伐採に関しては1968-73年は人工林の間伐が主体であり、主伐はきわめて少なく天然林の枯損木や被害木がわずかに伐採されたにすぎない。1974-86年には主伐が主体となり、人工林の間伐はほとんど実行されていない。また1987年以降は自然保護団体の伐採反対運動や天然林保存要請が強まり、天然林での伐採は中止され、人工林の間伐のみが行われている。1993年、新たに施業管理計画が作成され、従来の4地区区分を廃止し保護林26ha以外はレクリエーション目的の森林とした。

1998年以来、保護を目的とした自然保護団体の伐採反対運動や天然林保存要請が強く、施業縮小の背景には国有林の事業実行体制の縮小や事業予算削減もあり、野幌国有林の森林施業は積極的に実施されなかった。しかし、野幌森林公園は過去の施業などから考えると、その劣化防止、景観維持やレクリエーション利用者の安全確保のためには積極的かつ継続的な施業実行が不可欠である(小鹿ほか 1998)。



図 2-1 野幌森林公園調査地域

2.1.2 石狩海岸地域

石狩海岸調査地域（図2-2）では、小樽市銭函から石狩川河口をはさみ、石狩市厚田区無煙浜まで延長約25 k mにわたって連なる「海岸砂丘」という地形である。石狩川から海に運ばれた砂が、北西の季節風によって陸側へ寄せられることでできたこの海岸砂丘は「石狩砂丘」と呼ばれる(Fukumoto et al. 1999)。石狩海岸は、北海道自然環境保全指針（1989年策定）における「すぐれた自然地域」に指定されるとともに、各地で自然海浜が減少、消失した現在、大規模な自然砂浜海岸として、全国的にも希少な存在となっている。

また、背後に大市街地札幌を控え、数多くの人を訪れる中、海浜特有の豊かな自然環境が残る海岸として、レクリエーションの他、海・海辺の自然を学ぶ場としても大変貴重な存在である。小樽市銭函から厚田区シップまで、延長約20 k m最大幅約500m以上のカシワの天然海岸林は、日本最大規模である(山下ほか 2004)。



図 2-2 石狩海岸地域調査地

2.1.3 支笏湖周辺地域

支笏火山は約3万2千年前に始まり、その火山活動によりカルデラが形成され、その後カルデラの中心部を通る北西の弱線に沿って樽前山、風不死岳、恵庭岳が形成され、現在の支笏湖ができ上がった。風不死岳は既に火山活動を終えているが、恵庭岳は山頂下東側の

爆裂火口に小規模な噴気が認められ、樽前山は現在も活動が続いている。恵庭岳の西山麓にあるオコタンペ湖は、恵庭火山の噴出物が沢をせき止めて形成された湖で周囲の漁岳、小漁岳等の山岳とともに原生的な景観を維持している(飯作 1987)。

これらの火山活動による山々とカルデラ湖は一体となり優れた地形及び湖水景観を形成し、本公園の景観構成の核となっている。支笏湖は田沢湖（秋田県）に次いで国第2位の水深（360m）を有するカルデラ湖で、寒冷な気候に加えて人家等からの汚水の流入、河川からの土砂の流入等が少ないため、有数の透明度を誇っていると同時に、水質においても平成17年度及び平成19年度公共用水域水質測定において最も水質の良い湖として評価されている。支笏湖に生息する在来の魚類はアメマス等であるが、他に阿寒湖から明治27年に移入されたヒメマス（ベニザケの陸封型）が有名である(田中館ほか 1919)。

地域の植生は、主に針葉樹と広葉樹が混交する森林植生で、広大な原生的森林景観を形成している。また、平成16年の18号台風では支笏湖周辺でも大規模な風倒木被害が発生し、現在、復旧のための森林整備が行われている。樽前山は新しい火山のため標高700m付近より上部はイソツツジ、ミヤマハンノキ、イワブクロ、コメバツガザクラ等高山性の植物群落が生育し、特異な景観を呈している。湿原植物はオコタンペ湖周辺で小面積ながら生育が確認されている(北川 1975)。

動物は、森林性の環境に適応する種類が多く見られる。哺乳類ではヒグマ、キタキツネ、ユキウサギ、エゾリス、シマリス、エゾシカ等が生息している。鳥類では天然記念物のクマガラをはじめヤマセミ等の希少種やコノハズク、アオバト、ヒガラ、シジュウカラ等の森林性鳥類も比較的多く生息している。また、支笏湖では水鳥類のカルガモ、キンクロハジロ、オシドリ、マガモ等を見ることができるが、数、種類とも少ない。これは藻場や小魚などの餌が少ないためと思われる(川勝ほか 1967)。

外来種ニホンテンが好む生息環境を明らかにするために支笏湖周辺の林地（図2-3）の調査を実施する。



図 2-3 支笏湖周辺地域の調査地

2.2 調査方法

2.2.1 カメラトラップ法

1990 年代以降、野生動物調査に関するモニタリングの方法として、自動撮影カメラはよく用いられるようになってきた。野生動物調査における自動撮影カメラ利用には様々な利点がある。例えば、自動撮影カメラに対して、野生動物は警戒心が低く、平常の状態で行動する。また、夜間の調査などの動物のデータの取得が困難な場合にも自動撮影カメラを用いることで情報の取得は容易になる(池田敬 2016; 中島 2019)。人為の攪乱が少なく、長期間のモニタリングや昼夜の活動性を平等に記録することができるなどの利点がある(Carthew et al.1991; Cutler et al.1999; Silveira et al.2003)。

データの解析方法でも写真の識別、在-不在データの解析や密度推定などの工夫がなされ(金子ほか 2009; 平川ほか 2010; 中島 2019)、自動撮影カメラで野生動物の行動に関する調査(松林 2006; 高橋ほか 2012; 石川ほか 2013)、一定地域での哺乳類相に関する調査(塚田ほか 2006; 明石ほか 2009; 高槻ほか 2011; 若山ほか 2013; 藤井ほか 2016)から、シカ(篠原ほか 2012; 杉浦ほか 2014)やアライグマ(岩下ほか 2015; 松田ほか 2018)などの対象を絞った動物に関するカメラトラップ調査も数多く実施されている。

カメラトラップは、物理的に捕獲できる一部の個体だけではなく、潜在的には個体群全体を撮影しうるので、現在利用可能な他の方法よりも、より個体群レベルに近い形での推定を可能にする(Azlan et al. 2006)。また、一つの研究デザインを用いて複数種の活動パターン同時に研究することができる(Lynam et al. 2013)。

本研究の対象となるエゾクロテンとニホンテンは、北海道においては普通種のキタキツネやエゾタヌキと比較して生息数は少なく、直接観察が難しい動物である。そこで、前述の自動撮影カメラを野生動物調査に利用することの利点を考慮して、本研究では自動撮影カメラを両種の生息情報の記録に用いた。

2.2.2 自動撮影カメラの設置と写真データの収集

自動撮影カメラは、LTL-ACORN社製のLTL-5210A 940NM、Bushnell社製のTROPHYCAMとGISuppy社製のTREL(トレル) 30J-Cを使用した。

LTL-ACORN社製のLTL-5210A 940NMはIR(不可視赤外線)照射距離が約20m、PIR検知距離が最大で約20mで、検知角度が最大約110度で、動作モードが昼/夜で、特に夜間用であり、防水機能がある。電源は単三型アルカリ乾電池×8本(追加電池ケース含)である。一般的な赤く点灯する850nmの赤外線と違って人間や野生動物など相手に気づかれにくい特徴があることから、940nmを使用したIRは、野生動物に気づかれることなく撮影するには最適なカメラである。

Bushnell社製のTROPHYCAMはIR照射距離が約15mで、動作モードが昼/夜で、電源は単三型アルカリ乾電池×12本である。調節可能なPIRは自動的に温度に基づいて感度を調節する。電池で作動する防水タイプのセンサーカメラである。森林や野外施設、動物の生態観察まで幅広く活用でき、撮影性能が高く画質が良いカメラである。これら2種のカメラは共に映像は昼間帯でカラーであり、夜間帯は白黒で撮影される。しかし、LTL-5210A

940NMと比べて、TROPHYCAMは可視赤外線なので夜間撮影時にLED光が目立ち動物に警戒心を与える可能性がある。

TREL30J-Cは最大3600万画素の静止画を撮影することができる。TREL30J-Cは、昼間はもちろん夜間もカラー動画撮影が可能である。夜間センサー反応時に強い光を放ち撮影する。夜間フラッシュ照射距離は最大30m（白色LED、ストロボともに可視光）センサー反応距離は最大30mである。電源は単三型アルカリ乾電池×8本である。撮影した写真の確認は現地では出来ず、データはSDカードに記録される。設定したカメラのシャッター間隔は5秒である。

調査ルートを選択には、以下の文献を参考した：（平川 2008；平川ほか 2010；阿部ほか 2011；平川ほか 2015）。外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンの好みの生息地を知るためには、さまざまな違う条件の場所に自動撮影カメラを設置しなければならないため、再度、ニホンテンとエゾクロテンの生息分布に関する資料・文献などを確認した。また、環境条件を示すデータ（気温や積雪などの気候条件と林相など）を多く収集し、さらに植生図、森林計画図や土地利用などの資料も収集した。例えば、広葉樹林や針葉樹林、針広混交林など複数の林相、草地や森林など多様な土地利用の場所、更に、林縁地と森林の中間地などさまざまな区域の選択が必要である。最終的に、広葉樹林・針葉樹林・針広混交林を選択した。土地利用の場所から選択したのは道の横・森林の中であった。

自動撮影カメラの設置方法は、自動撮影カメラに設置場所地点に対応させた識別番号をつけた。テン類の行動範囲を明確するために野幌森林公園の南部に3つのエリアを設けた。中央部の遊歩道をベースにして、西はA区、東はB区、一番南の森はC区として設定した。

A区はカメラ5台を設置して、識別番号はA1～A5と設定した（図2-4）。B区は5台で番号はB1～B5と設定した（図2-5）。C区は2台で番号はC1、C2と設定した（図2-6）。石狩海岸はD区として5台を設置し番号はD1～D5と設定した（図2-7）。支笏湖周辺地域はE区として

17台を設置し番号はE1～E17と設定した（図2-8）。カメラの具板的な設置角度と場所は、道内に生息する大型哺乳類の体高70～150cm程度の高さから下向きに約37°で、獣道の中央部に向けて設置した。



図2-4 野幌森林公園A区



図2-5 野幌森林公園B区



図2-6 野幌森林公園C区



図2-7 石狩海岸D区





図2-8 支笏湖周辺地域E区

2.2.3 冬の痕跡調査

季節によって野生動物の行動などが変わる可能性がある。そして冬季には野生動物の痕跡が多く残るため、足跡を追跡することが可能である。糞の収集も他の季節より発見しやすい。そこで、冬季には足跡の痕跡調査と糞の収集調査をカメラトラップデータの補足データとして随時実施した。

テン類の手足跡は外形が卵円で先端のカーブが緩く、5指趾で、指趾球が形小なことで他種と完全に鑑別できる。両種とも5指趾に鉤爪があり、樹登りが非常に巧みである。直径2cmほどの直立した木も両手足の爪で挟み瞬時に登る。手足跡の外形は、横幅3.5-6cm

縦幅 4-7cm である。手跡と足跡の外形と大きさは同じである。基本的に指趾 5 本とも爪も含めて着地するが、第 1 指趾が着地しないこともある。指趾球が形小で、身軽に跳躍前進するため指趾球跡や爪跡が雪上に残ることは稀である。基本的には半蹠行型跳躍歩調だが、時に常歩もする(中川 2015)。

両足の開脚外側間幅は 6-14cm で、完歩幅は 20-60cm である。原則として、同側の足跡は同側の手跡の前に付く。手足とも歩行線を挟むか踏んで左右前後にずれて付く。前進する速度が速いほど、同側の手跡と足跡の間隔が離れる。手足の着地順位はまず手が着地し、次足が着地する(門崎 2009)。

しかし、ニホンテンとクロテンの手足跡は似ていて両種の区別はできない。そのため、本研究においては、自動撮影カメラで撮影された記録の周辺で発見された足跡は、撮影データから判別された種の足跡として記録し、補助的データとして用いた。

2.2.4 聞き取り調査

石狩海岸地区では、自動撮影カメラによる野生動物の撮影データが少なく、2 種のテンも撮影されなかったため、補足調査として、石狩海岸地区の動物の生息状況や 2 種のテンが生息している可能性をさらに確認するための聞き取り調査を実施した。

2021 年 8 月、自動撮影カメラが設置された場所の周辺にある工場で夜遅くまで働くスタッフ 10 人を対象に野生動物に関する目撃情報についての聞き取り調査が行われた。

2.2.5 捕獲調査

北海道に侵入した外来種であるニホンテンに関する調査・研究は少ないため、ニホンテンに関する情報を得るためにはより多くの現地調査を行う必要があり、GPS テレメトリーによる行動圏調査の実施を念頭に捕獲調査を実施した。

自動撮影カメラによる事前調査の結果、支笏湖周辺の森林地帯に生息するニホンテンについて、よく出没する場所や活動頻度の高い季節など、基本的な状況を把握することができた。その後、撮影データをもとに箱わなの設置場所（図 2-9）と捕獲調査の開始時期を決定し、2022 年 11 月 7 日から 2022 年 12 月 17 日までの間で捕獲調査を実施した。

捕獲には動物用の箱罠（エサに食い付くと扉が閉まる箱型の罠）を使った。ニホンテンは雑食性の動物であるが、なかでも小動物や魚などの動物性たんぱく質を好んで摂取し、特に油っこいものも大好きで、肉と油の香りが広がる唐揚げは、ニホンテンを引き寄せる絶好の餌となる。総合的に考えた上、餌には唐揚げ、生魚、焼き魚を選んだ。

捕獲された動物が放置されていると衰弱することを防ぐため、1 日 1 回で点検した。捕獲したニホンテン以外の動物の処分方法には放獣することとした。



図2-9 支笏湖周辺地域で設置した箱わな

2.3 データ解析

2.3.1 写真の識別およびデータ化

調査期間は 2018 年 6 月から 2023 年 11 月までの間、約 1 ヶ月に 1 回の SD カード交換と回収および電池交換を行い写真データの分析をした。ただし、冬期間は積雪により森林に

入ることがかなり難しいため、約2ヶ月に1回のSDカード交換と回収および電池交換を行った。また、冬期間は積雪があるため、自動撮影カメラの設置高度を180cmに変えた。定期的に写真データを回収し、整理することで、有効なテンの写真だけではなくほかの動物の写真もデータとして保存した。

撮影した写真は、テン類の特徴によって識別した。主にテンの毛色、体形や行動などから判断した(平川ほか 2010)。特に夜間の場合は、体の大きさや黒色の濃さから識別した。例えば、テン類の体型は他の中小型哺乳類より細くて長い、また、テン類の分別については在来種エゾクロテンの尾の色は暗色であり、外来種ニホンテンは尾端が淡色であるという特徴がある。

なお、画像が不鮮明で、同定できないものに関しては、自動撮影カメラによる哺乳類種判定のエキスパートである平川浩文氏に依頼して、再び写真の種判定を行った。識別された写真については種別と撮影場所を記録した。その後、写真を分類し、自動撮影カメラの設置場所ごとにテンの出現頻度を整理した。そのほかに、他の野生動物の画像についても分析した。ただし、同一個体を複数回撮影する可能性があるので、1時間以内に撮影された同種個体は同一個体とみなして分析を行った。

撮影内容から、調査地ごとのテン類を整理して、月別、季節別や時間帯別など具体的に解析を行った。この撮影頻度から絶対数を推定することはできないが、相対的な密度指標となりうる(小金澤 2004)ため、撮影された出現頻度により調査地域の密度の指標とした。

2.3.2 RAI 分析

撮影された画像データはRAI (撮影頻度指標: Relative Abundance Index) を用いて、100カメラ日当たりのRAIを算出した(平川, 2008; 阿部ほか, 2011; 平川ほか, 2015)。

RAI は撮影された個体がある場所をどれだけ利用しているかを表す指標である。カメラの設置から最後回収までの日数の中で自動撮影カメラが正常に稼動する日をカメラ日として概算した。

$$\text{RAI} = (\text{野生動物撮影枚数} / \text{カメラ日}) \times 100 \text{ カメラ日}$$

2.3.3 生息適地評価モデル—Maxent モデル分析

生物種の分布推定手法として、ロジスティック回帰、決定木、ニューラルネットワーク、Maxent、ENFA、GLM など様々な種分布モデル (*Species Distribution Model*) が挙げられる。種分布モデルとは、種の分布に影響を与える環境要因のデータセットを用いて種の空間分布を推定する手法である。種の分布の推定には、既に得られている種の分布データと環境要因との関係について統計的手法により構築したモデルが用いられることが多い。環境要因としては、データベースから用いられる気候要因、数値標高モデル (DEM) から求められる地形要因、衛星画像や中写真、CORINE などのデータベースから得られる土地被覆や植生要因など、空間データ化が可能な地理的要因が用いられる (Franklin et al. 2009)。

種分布モデルは、これまでに気候変動に伴う種の分布域の変化予測、外来種の侵入・分布拡大予測、広域的な保全計画の策定などの分野で用いられてきており、環境影響評価においても有効なツールとなる可能性が示唆されている (Gontier et al. 2006)。

その中で、最大エントロピー原理 (*principle of maximum entropy*) は、認識確率分布を一意に定めるために利用可能な情報を分析する手法である。通常の種分布モデルでは、生物の在・不在のデータを必要とし、特に不在データの収集には困難を極めるが、最大エントロピー原理を利用した Maxent モデルは在のみデータから種分布モデルを構築する手法の一つであり、データが少ない時でも優れた性能を示すため、植物園や博物館などに蓄積された記録を有効に活用するための方法として広く用いられている (Phillips et al. 2008;

Elith et al. 2011)。Maxent モデルによる方法は、ロジスティック回帰分析に似ているが、不在データが必要ないところが最も異なる。一般的な生物分布調査では、生息している場所を記録するが、生息していない場所は記録しない。その場合、ロジスティック回帰分析を行おうとすると、生息していない場所をランダムに作成する必要がある。しかし、ランダムに作成した生息していない場所には、実際には生息している場所も含まれる可能性がある。Maxent モデルでは、不在データが必要ないので、このような問題が生じず、少ないデータでも高精度な推測が行える (West et al. 2016)。Maxent モデルでは、野外調査で収集された実際の動物の在データと、コンピューターによってランダムに生成された不在データに基づいて、調査地域の種の生息地適合性を検討する。

Maxent モデルは、まずはその野生動物種の生息域を明らかにして、次に環境変数を制約条件として種の分布を制限し、種と環境変数の間の関係を作り、最後に種の生存に適した地域を推測し、この制約下で最大の分布可能な地域を探索する。Steven Phillips らは、2004 年に Maxent ソフトウェアを開発し、Maxent モデルをより簡単に使用できるようにした (Kumar et al. 2009)。

本研究においては、生息情報が少ない在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの種間関係を分析するに際して、自動撮影カメラに映りこんだ両種の映像を分布の在データとして、環境変数データから生息ポテンシャルを推定するモデルとして Maxent モデルを選択して解析に使用した。

種の存在点については、主に平川浩文様から提供したデータと自動撮影カメラ調査、冬の足跡調査などをもとに収集し、現在知られている分布域を基本的に含んでいる (Remya et al. 2015)。Maxent モデルの結果の誤差を減少するために、種の存在点と環境変数を選別する必要があるが、種の存在点についての選別はバッファ解析の手法を用いて、人為的な要因で分布点が多くなりすぎたデータを除外した。1km のバッファゾーンを設定し、2 つの分布点と同じバッファゾーンにある場合は、1 つの点を残すこととした。収集した実

際の分布点を、Maxent ソフトウェアの要件に従って、種名、分布点の経度、緯度で、CSV ファイルを作成した(Kumar et al. 2009; Radosavljevic et al. 2014)。

種の生息分布に影響すると考えられる要因としては、地形要因・気象要因・土地利用・水系・交通・人口・植生・土地被覆を取り上げた。地形要因の中では標高・勾配・坂向きを含む。気象要因として用いたのは WorldClim のデータ 19 変数 (図 2-10) で、他のデータは国土地理院から抽出したデータである(Syfert et al. 2013; Wei et al. 2018)。

環境変数の選別については、生物学的に妥当な変数の中から、非常に相関が高い変数を除去することが望ましいとされる(Merow et al. 2013)。相関係数の計算には、Pearson、Spearman、Kendall がよく使われる。本研究では、外来種ニホンテンとエゾクロテンの分布や生息に影響を与えると想定して WorldClim のデータ 19 変数に対する、pearson 相関係数分析を実施し、モデル構築に用いる変数を絞り込むとともに、地理情報としての変数間の代替可能性を検討した(Kramer-Schadt et al. 2013; Yang et al. 2013; Thapa et al. 2018; Çoban, Örüçü et al. 2020)。以上の解析は、SPSS Statistics を用いて行った。

本研究ではソフトウェア Maxent 3.4.1 を解析に用いた。Maxent ソフトは、CSV 形式と ASCII 形式の分布データを読み込み、分布点の 25% を testing data、75% を training data として設定し、ジャックナイフ (*Jackknife*) 法を用いて分析する(Elith et al. 2009)。予測値は「ASCII」ファイルとして出力された。モデルを規定する関数の形には、線形 linear(L)、二次の項 quadratic(C)、交互作用項 product(P)、閾値 threshold(T)、ヒンジ hinge(H)、カテゴリ category(C)がある(Gontier et al. 2006)。モデル構築では、最も貢献度、重要度の低い変数を 1 つずつ除外し、精度評価の指標に用いる AUC の低下度合いを参考にして最終的なモデルを決定した。最終的に得られたモデルから、相対的な在の割合を示す元の値をロジスティックに変換した出力値 (*Logistic output*) を用い、0~1 の間の値を示す生息可能性の予測値とした(Syphard et al. 2009)。

logistic は、ある場所の生息確率を 0~1 で表し

$$\text{Exp}(\text{entropy}) * P(x) / (1 + \text{Exp}(\text{entropy}) * P(x))$$

で計算する。定義から、 $-\text{entropy} = \sum P(x) \log P(x)$ である。右辺は、変数 $P(x)$ が背景データの範囲で変化したときの、 $\log P(x)$ の平均値と言い換えることができる。つまり、 $-\text{entropy}$ は、 $\log P(x)$ の平均的な値と考えることができる。そうすると、 $P(x)$ の平均的な値は、およそ $\text{Exp}(-\text{entropy})$ になることになる。これを logistic の式に代入すると、平均的な $P(x)$ の logistic 値は、

$$\text{Exp}(\text{entropy}) * \text{Exp}(-\text{entropy}) / (1 + \text{Exp}(\text{entropy}) * \text{Exp}(-\text{entropy})) = 0.5$$

となるので、平均的な $P(x)$ よりも大きい値は、1 に近づき、逆に小さい値は 0 に近づくことになる (Phillips et al. 2008; Kumar et al. 2014; Zhang et al. 2018)。

予測精度の評価では感度 (*sensitivity*)、特異度 (*specificity*) 及び AUC (*area under the curve*) の 3 つの評価指標を計算した。感度とは、対象種が実際に確認されている地点のうち、生息ありと判定された割合であり、特異度とは、確認されていない地点のうち、生息なしと判定された地点の割合である (Qin et al. 2017)。感度、特異度ともに 0 から 1 の値をとるが、生息あり・なしの判定は予測値に対して分析者が任意の閾値を設定して行わなければならない (大西ほか 2014)。AUC は感度および特異度のバランスを示している。ROC 曲線の下側の面積が AUC で、AUC が 1 に近いほど、良いモデルということになる (Yuan et al. 2015)。

分布図面は ArcGIS を用いて Natural breaks (*Jenks*) で階級分類した。自然分類 (*Jenks*) では、クラスはデータ値の自然なグループ化に基づいている。クラス閾値は、類似している最適な値をグループ化し、クラス間の差異を最大化するように特定される。フィーチャは、データ値の差異が比較的大きい部分に境界が設定されるようにクラスに分割される。

BIO1 = Annual Mean Temperature
BIO2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
BIO3 = Isothermality (BIO2/BIO7) (×100)
BIO4 = Temperature Seasonality (standard deviation ×100)
BIO5 = Max Temperature of Warmest Month
BIO6 = Min Temperature of Coldest Month
BIO7 = Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
BIO8 = Mean Temperature of Wettest Quarter
BIO9 = Mean Temperature of Driest Quarter
BIO10 = Mean Temperature of Warmest Quarter
BIO11 = Mean Temperature of Coldest Quarter
BIO12 = Annual Precipitation
BIO13 = Precipitation of Wettest Month
BIO14 = Precipitation of Driest Month
BIO15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter
BIO17 = Precipitation of Driest Quarter
BIO18 = Precipitation of Warmest Quarter
BIO19 = Precipitation of Coldest Quarter

図 2-10 WorldClim データ 19 変数の意味

2.3.4 階層ベイズモデル分析

階層ベイズモデル (Bayesian hierarchical modeling) は、複数のレベルで記述された階層形式の統計モデルであり、ベイズ推理を用いて事後分布のパラメータを推定する方法である。サブモデルを組み合わせて階層的なモデルを形成し、ベイズの定理を用いて観測データと統合して、全ての不確実性を考慮した事後分布を得ることが可能である (Allenby et al. 2005)。

階層ベイズモデルは医学 (Lawson 2018)、生物 (Feng et al. 2014) や心理学 (宮津と佐藤 2015) などの幅広い領域で近年活用されるようになってきたが、特に生物学においては、階層ベイズモデルを用いて、種間関係を解析することが試みられてきた (栗山ほか 2018)。食性比較による種間関係の推定には、対象種が雑食である場合、環境に適応して多様な食物を利用可能なため、種間関係を明らかにすることが難しい。更に、食物の類似

度が高い場合だとしても、食物の量が十分大きければ競争の度合いも低くなるため、種間関係を確定できず(Matsuo et al. 2009; Drygala et al. 2013)環境収容力の考慮が必要となる。

そのような場合に、階層ベイズモデルを用いて、複数の個体群を含む広域スケールを対象に、各種の個体群の密度指標を比較し影響評価をすることによって種間関係を検出することが可能となる(栗山ほか 2018)。

ただし、個体数の分布パターンから競争関係を類推する場合には注意すべき点がある。まず、両種の間に負の相関がみられたとしても、必ずしも競争関係が存在しているとは限らず、個々の種の環境選好性の違いを反映しているだけという可能性がある。また逆に、2種の間に正の相関がみられた場合でも、環境収容力に大きな違いがあれば、競争関係で生じる負の関係性が生まれる可能性がある(宮下と野田 2003)。これらの問題に対処するためには、各種の個体数に加えて、環境選好性や資源量に関わる環境要因を環境収容力の代替指標として抽出し、統計解析に含めたうえで種間関係を評価する必要がある(栗山ほか 2018)。

本研究においては、この階層ベイズモデルを用いて、土地利用、生息密度といった環境変数に、同所的に生息する雑食性外来種の存在も加味して、在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの種間関係の分析を試みた。

階層ベイズモデルによる種間関係の分析は、広域スケールでの個体群密度の関係性を、共通する資源量を共変量として評価する必要がある。

これまでの日本のテン類の研究では、在来のエゾクロテンと外来のニホンテンの関係だけに焦点が当てられてきたが、前述のように北米でアメリカテンと同所的に生息するフィッシャーとの競合も報告されており、近年北海道に侵入してテン類とも競合が想定されるアライグマの存在も重要な環境要因として考えられる。アライグマは北米を原産とし、日本では1970年代後半からペットとして輸入され、最後に野生化、定着した(池田 2006)。

同じく外来種であるアライグマと外来種であるニホンテンの侵入が、生態系や在来種に大きな影響を与えているという点である。そのため、外来種のアライグマが在来種や他の外来種に与える影響を考慮することが必要と考えた。

生態圏のさまざまな動物は相互に関連しており、ある地域の資源は限られている。同時に、同じ地域に生息する雑食性のアライグマは、同じく雑食性のエゾクロテンやニホンテンなど他の生物に影響を与える可能性がある。他の環境要因と同様、どちらもテンの両種に大きな影響を与える可能性がある。

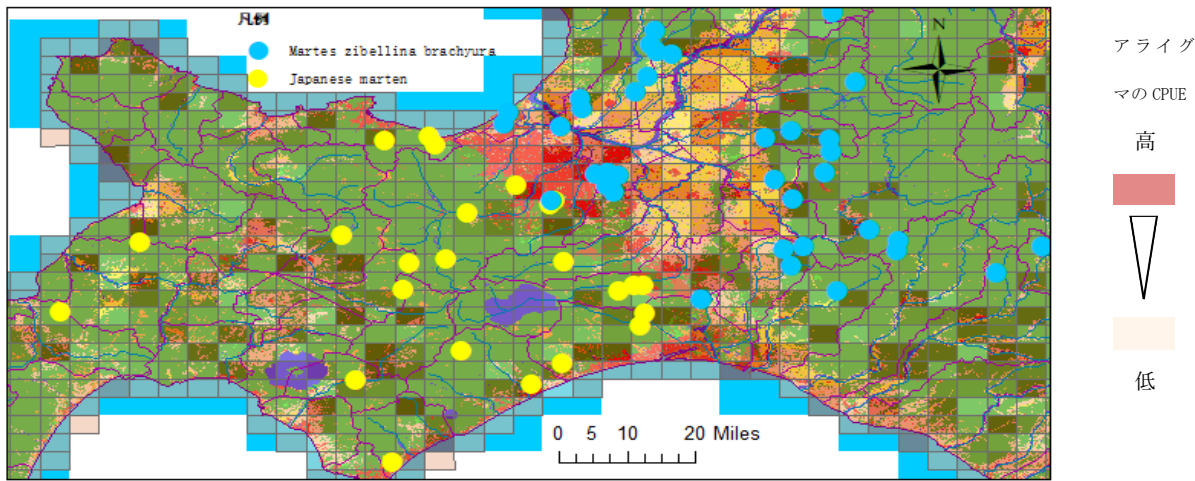
階層ベイズモデル分析においては、北海道中央部において在来種エゾクロテン、外来種アライグマと外来種ニホンテンの分布解析を行って、異なる土地利用から在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの影響を明らかにすることを目的とする。各種の局所個体群の密度指標は、北海道のオープンデータと、平川浩文様から提供しているデータと自分で野外調査から得たデータを用いて算出した。また共通の資源としては、土地利用要素（農地・市街地・森林・その他（荒地や放棄田など）を変数とした。階層ベイズモデルを構築し、それぞれの影響を評価した。

アライグマの密度指標は北海道のオープンデータ「2020(R2)アライグマ捕獲等情報」の CPUE（Catch Per Unit Effort、以下 CPUE）データで階層ベイズモデルを用いて分析した。

本研究で対象としたのは外来種（アライグマ）の生息密度が不均一であり（浅田・篠原 2009；浅田 2014）、市街地から農地、森林地域が混在する北海道中央部である。生息密度の指標として、北海道のオープンデータ「2020(R2)アライグマ捕獲等情報」の 5km メッシュの CPUE を用いた（図 2-11）。

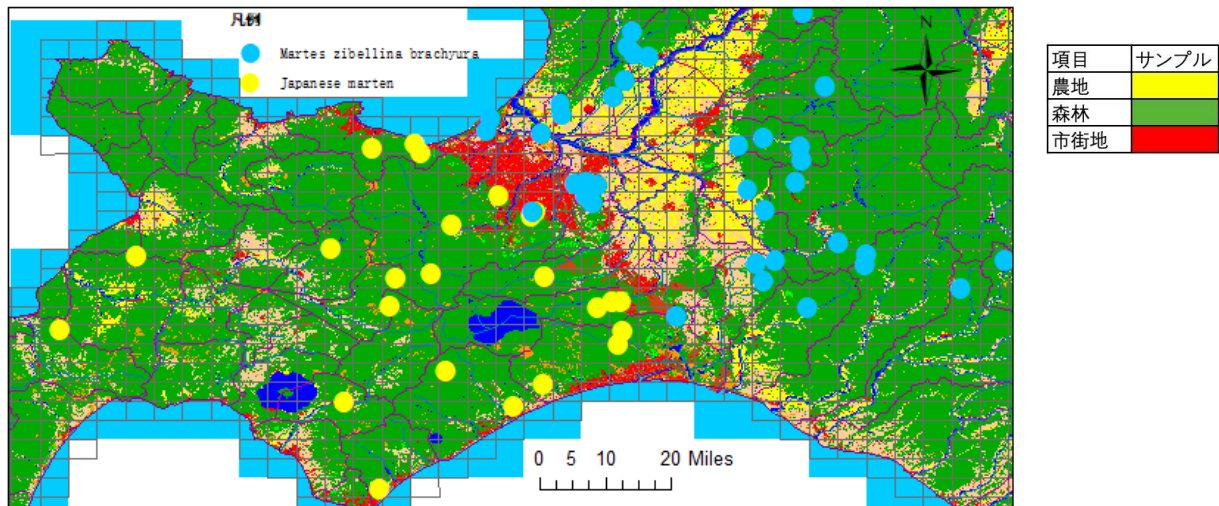
対象とした中小型哺乳類の共通資源として農地・市街地・森林・その他（荒地や放棄田など）の 4 つの環境変数を解析に用いた。環境変数は国土数値情報の「土地利用細分メッシュ（ラスタ版）データ」からデータを取得した。GIS ソフト ArcGIS10.4（ESRI 社）を用

いてデータを集合し、各メッシュ内の環境要因ごとの面積を求めて、最後に画像化した（図 2-12）。地図上の他の要素の表示を妨げないよう、アライグマの CPUE カラーは赤に設定され、半透明で表示される。



* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図2-11 アライグマのCPUEを表す地図



* その他（荒地や放棄田など）は他の色。水域の部分は除外。平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図2-12 環境要因を表す地図

環境要因と対象とした 2 種の密度情報を GIS で統合し、在来種エゾクロテンの生息密度を目的変数とし、外来種アライグマの生息密度と環境変数を説明変数とした階層ベイズモデルを構築した。目的変数としたエゾクロテンの数が 0 の地域が多かったため、ゼロ過剰ポアソンモデルを用いた (Kéry 2010)。モデル式は以下の通り、

$$SAB_i \sim \text{Poisson}(zsab_i \times \lambda sab_i)$$

ここで、エゾクロテンの数 (SAB_i) は、0 が多く含まれていたため、本当は生息するという偽不在を考慮し、占有確率 ($zsab_i$) と、数の多い少ないをモデリングする (λsab_i) を期待値とするポアソン分布とを仮定した。在の場合はポアソンで、不在の場合はゼロである。

$$zsab_i \sim \text{Bernoulli}(\phi sab_i)$$

占有確率 ($zsab_i$) はベルヌーイ分布に従い、事前分布 (ϕsab_i) は 0 から 1 の値をとる一様分布とした。

$$\lambda sab_i = \exp(\beta_0 + srac \times cpueRac_i + \sum_{k=1}^K S\beta_k \times ENV_{i,k})$$

個体数を説明する線形予測子 (λsab_i) は同所的に生息するアライグマ個体群からエゾクロテンへの効果 ($srac$)、アライグマ CPUE ($cpueRac_i$) と、環境変数 ($K=4$) の効果 (β_k) と各メッシュ内の各環境変数の値 ($ENV_{i,k}$)、切片 (β_0) で構成され、各パラメータの事前分布は平均 0 分散 100,000 の正規分布とした。これら 4 つ説明変数の相対的な影響を明らかにするため、解析の前に平均 0、分散 1 となるように標準化を行った。

ニホンテンも同じく、環境要因と対象とした 2 種の密度情報を GIS で統合し、外来種ニホンテンの生息密度を目的変数とし、外来種アライグマの生息密度と環境変数を説明変数

とした階層ベイズモデルを構築した。目的変数とした外来種ニホンテンの数が 0 の地域が多かったため、ゼロ過剰ポアソンモデルを用いた。モデル式は以下の通り、

$$JM_i \sim \text{Poisson}(zjm_i \times \lambda jm_i)$$

ここで、外来種ニホンテンの数 (JM_i) は、0 が多く含まれていたため、本当は生息するという偽不在を考慮し、占有確率 (zjm_i) と、数の多い少ないをモデリングする (λjm_i) を期待値とするポアソン分布とを仮定した。在の場合はポアソンで、不在の場合はゼロである。

$$zjm_i \sim \text{Bernoulli}(\phi jm_i)$$

占有確率 (zjm_i) はベルヌーイ分布に従い、事前分布 (ϕjm_i) は 0 から 1 の値をとる一様分布とした。

$$\lambda jm_i = \exp(\beta_0 + jrac \times cpueRac_i + \sum_{k=1}^K j\beta_K \times ENV_{i,K})$$

個体数を説明する線形予測子 (λjm_i) は同所的に生息するアライグマ個体群から外来種ニホンテンへの効果 ($jrak$)、アライグマ CPUE ($cpueRac_i$) と、環境変数 (K=4) の効果 (β_K) と各メッシュ内の各環境変数の値 ($ENV_{i,K}$)、切片 (β_0) で構成され、各パラメータの事前分布は平均 0 分散 100,000 の正規分布とした。これら 4 つ説明変数の相対的な影響を明らかにするため、解析の前に平均 0、分散 1 となるように標準化を行った。

マルコフ連鎖モンテカルロ法による各パラメータの事後分布の推定は Just Another Gibbs Sampler (Plummer 2003) をソフトウェア RStudio から実行した。計算は 3 本の連鎖について 8000 回行い、当初の 5000 回を除外し、以後の結果を抽出した。

第3章 在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布状況に関する結果

3.1 自動撮影カメラによる調査結果

3.1.1 野幌森林公園におけるエゾクロテン

2018年6月から調査を開始して以降、外来種ニホンテンは撮影されなかったが、在来種のエゾクロテンが撮影された。総撮影枚数は40枚であった（ビデオも含む）。エゾクロテンを撮影した場所はA1、A3、A4、A5、B1、B2及びC1である（表3-1）。

表3-1 野幌森林公園におけるエゾクロテンに関する自動撮影カメラの集計結果(撮影枚数/枚)

番号	Alt (m)	2018年7月	2018年8月	2018年9月	2019年4月	2019年7月	2019年8月	2019年10月	2019年11月	2020年1月	2020年6月	2020年7月	2020年9月	2021年11月	2021年12月	2022年1月	2022年2月	2022年3月	2022年4月	2023年1月	2023年2月	計
A1	69.9	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
A3	74.7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	3
A4	98.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	5	3	1	1	12
A5	91.8	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	6
B1	50.4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	6
B2	64.9	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	7
C1	102.3	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
計		2	1	1	1	3	1	1	2	2	1	1	2	2	4	3	1	7	3	1	1	40
月別RAI		6.452	3.226	3.333	3.333	9.677	3.226	3.226	6.667	6.452	3.333	3.226	6.667	6.667	12.903	9.677	3.571	22.581	10	3.571	3.571	

RAI（撮影頻度指標）は（撮影枚数/カメラ日）×100 カメラ日の式で計算した。

撮影枚数が一番多いのはA4で、エゾクロテンがこの地域を積極的に利用していることが示された（表3-1）。

撮影されたデータを月別に集計しRAIを算出した。2022年3月のRAI（22.581）が一番高いが、次は2021年12月のRAIは12.903でエゾクロテンの活動が高いことを示した（表3-1）。

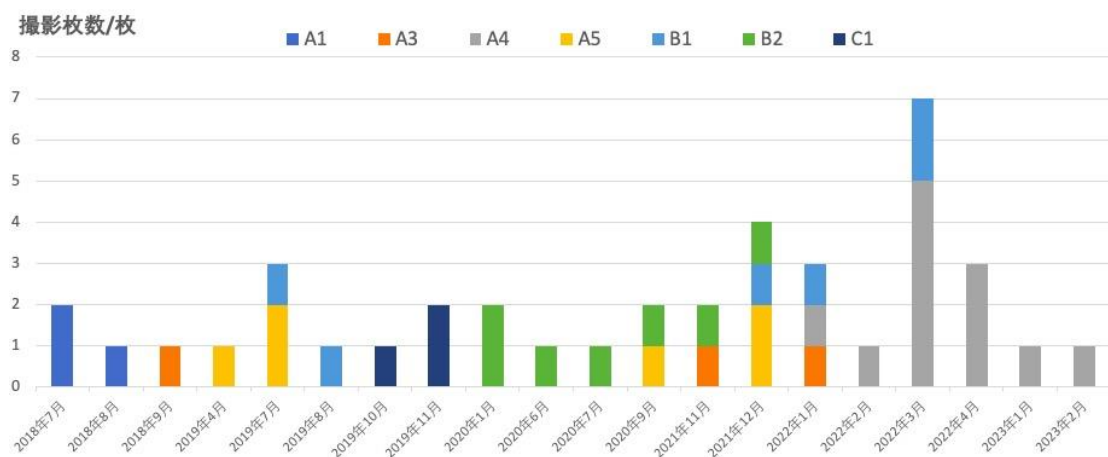


図 3-1 野幌森林公園におけるエゾクロテンの撮影記録(撮影枚数/枚)

エゾクロテンの活動は、年間を通して記録されたが、厳冬期を除いて、比較的冬季に多く記録された。(図 3-1)。

表 3-2 エゾクロテンの季節別及び時間帯別の出没状況(撮影枚数/枚)

時間	6月～8月	9月～11月	12月～2月	3月～5月	計
0:00～4:00	1	1	4	5	11
4:00～8:00	1	2	1	0	4
8:00～12:00	2	0	0	0	2
12:00～16:00	1	0	0	0	1
16:00～20:00	3	4	4	1	12
20:00～24:00	1	2	3	4	10
計	9	9	12	10	40

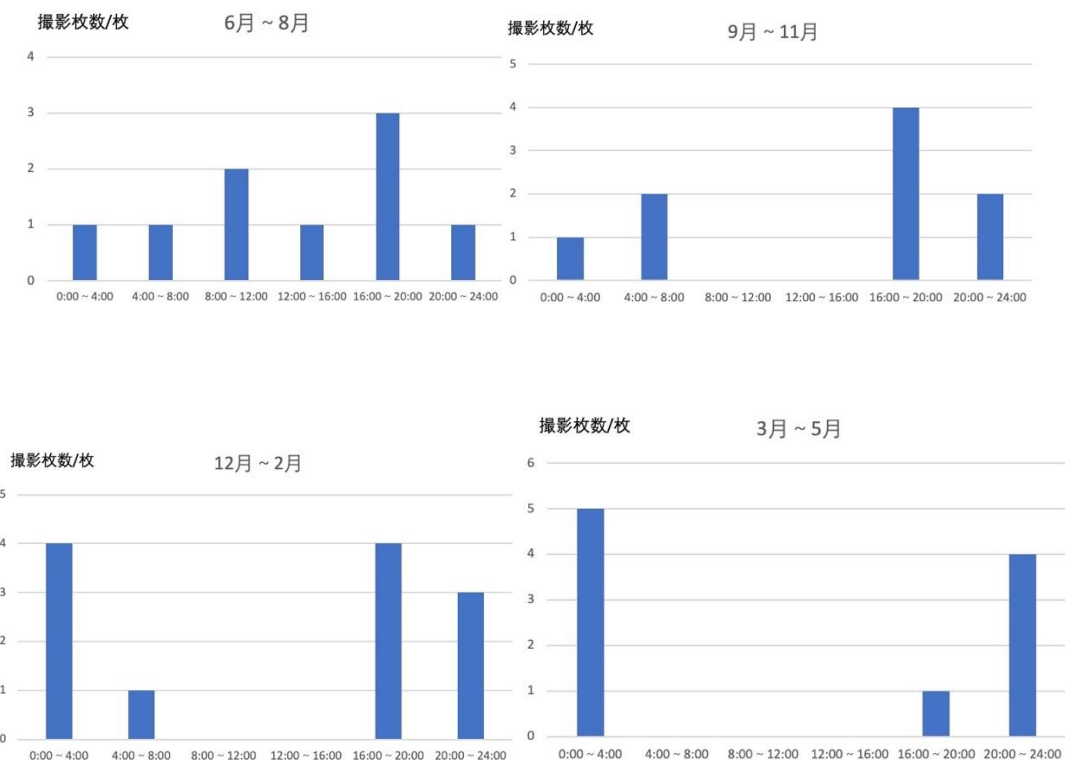


図 3-2 エゾクロテンの季節別及び時間帯別の出没状況(撮影枚数/枚)

6月から8月まででは昼間帯で活動することがあり、すべての時間帯で活動が見られた。冬季（12月、1月、2月）と春季（3月、4月、5月）では、20時から24時まで、0時から4時まででは、撮影枚数が比較的に多く、その時間帯でエゾクロテンの活動が多い傾向がある。特に、秋季（9月、10月、11月）、冬季（12月、1月、2月）、春季（3月、4月、5月）では、8時から16時までの間でエゾクロテンを撮影したことがなかったので、その時間帯でエゾクロテンの活動が少ない傾向がある（表 3-2、図 3-2）。

野生動物の生息地選択を評価する方法にはさまざまあるが、本研究では収集したデータを在・不在データと分けて分析した。自動撮影カメラを用いたデータは、在データ（動物が撮影された回数）と不在データ（動物が撮影されなかった場合）に分類し、そのほかに、足跡と糞もカメラ撮影に次いで生息が確実な情報として分析に加えた。

エゾクロテンを撮影した在データから見ると、天然林での総撮影枚数は30枚で、人工

林での総撮影枚数は10枚であった。林相の中で針広混交林での総撮影枚数は30枚で、針葉樹林での総撮影枚数は10枚であった。天然林を選択する傾向が強いが、林相の中で針広混交林を選択する傾向が最も強かった。それに対して、人工林と広葉樹林の選択性は低かった。

土地利用に対しては、森の中での総撮影枚数は31枚であり、遊歩道の横での総撮影枚数は9枚であった。森の中での生息地選択傾向は遊歩道の横より遥かに大きかった。足跡と糞の在データから見ると、2箇所は天然林の針広混交林の森の中で発見され、もう一つの場所は人工林の針葉樹林の遊歩道の横で発見された。冬季に人工林の針葉樹林の中でもエゾクロテンが出現することもあった。その原因は冬季の食物が少ないためと推察され、エゾクロテンは行動範囲を拡大する可能性がある（表3-3）。

表 3-3 エゾクロテンの出没状況による在・不在データの記録（撮影枚数/枚）

番号	林種	林相	場所	カメラ	足跡・糞	撮影枚数
A1	天然林	針広	森の中	o	o	3
A2	天然林	針広	森の中	x	x	0
A3	天然林	針広	遊歩道の横	o	x	3
A4	天然林	針広	森の中	o	x	12
A5	天然林	針広	森の中	o	x	6
B1	天然林	針広	遊歩道の横	o	x	6
B2	人工林	針（トドマツ）	森の中	o	x	7
B3	人工林	針（トドマツ）	遊歩道の横	x	o	0
B4	天然林	針広	森の中	x	x	0
B5	天然林	針広	遊歩道の横	x	x	0
C1	人工林	針（アカエゾ）	森の中	o	x	3
C2	天然林	広	森の中	x	x	0

*林種および林相は北海道森林管理局のデータによる。

期間中に撮影された哺乳類は9種類出現した。大型哺乳類としてはヒグマ（*Ursus*

arctos)、シカが確認された。中小型哺乳類としては、タヌキ、キツネ、アライグマ、エゾクロテン、ウサギの計5種が撮影された。小型草食獣としてはエゾリスが撮影された。以上の野生動物が撮影されたほかにノネコ (*Felis catus*) が撮影された。また、撮影状態が悪いため、哺乳類ではあるが識別できない例が少数あった。そのほかに鳥類も撮影された (図3-3)。

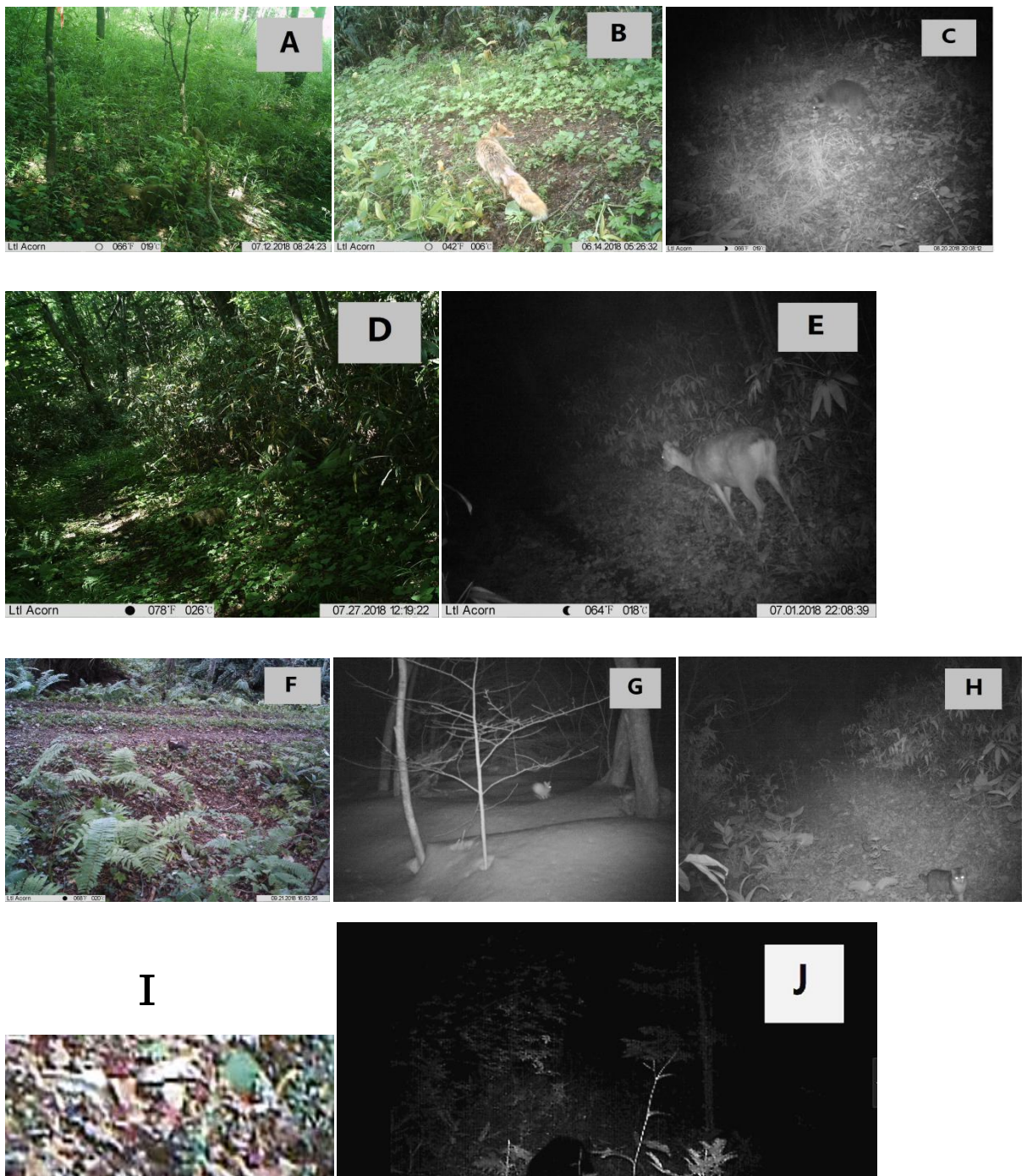


図 3-3 野幌森林公園で撮影された野生動物

A, エゾクロテン B, キツネ C, アライグマ D, タヌキ E, シカ F, リス G, ウサギ H, ネコ
I, トリ J, クマ

3.1.2 支笏湖周辺地域における外来種ニホンテン

2021 年 5 月から調査を開始し、2022 年 9 月まで外来種ニホンテンが撮影された。総撮影枚数は 54 枚であった。外来種ニホンテンを撮影した場所は E1、E3、E4、E9、E10、E11、E12、E14、E15、E16 及び E17 である（表 3-4）。

表 3-4 支笏湖周辺地域における外来種ニホンテンに関する自動撮影カメラの集計結果（撮影枚数/枚）

番号	Alt (m)	2021年5月	2021年8月	2021年9月	2021年10月	2021年11月	2021年12月	2022年1月	2022年2月	2022年3月	2022年4月	2022年5月	2022年8月	計
E1	80.4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
E3	74.4	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3
E4	74.9	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
E9	87.5	1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	4
E10	83.1	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	5
E11	89.1	1	4	2	1	3	1	1	0	1	1	1	0	16
E12	97.1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
E14	87.7	0	0	1	2	2	1	1	1	1	0	0	0	9
E15	91.9	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	4
E16	87.8	0	0	0	0	3	1	0	0	2	1	0	1	8
E17	90.4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
計		2	4	3	4	14	5	3	4	8	4	2	1	54
月別RAI		6.452	12.903	10	12.903	46.667	16.129	9.677	14.286	25.806	13.333	6.452	3.226	

RAI（撮影頻度指標）は（撮影枚数/カメラ日）×100 カメラ日の式で計算した。

撮影枚数が一番多いのは E11 で、外来種ニホンテンが積極的に利用していることが示された（表 3-4）。

撮影されたデータを月別に集計し RAI を算出した。2021 年 11 月の RAI（46.667）が一番高いが、次は 2022 年 3 月の RAI は 25.806 で、次は 2021 年 12 月の RAI は 16.129 で、外来種ニホンテンが活動多いことを示した（表 3-4）。特に 6 月と 7 月には外来種ニホンテンを撮影されなかった。

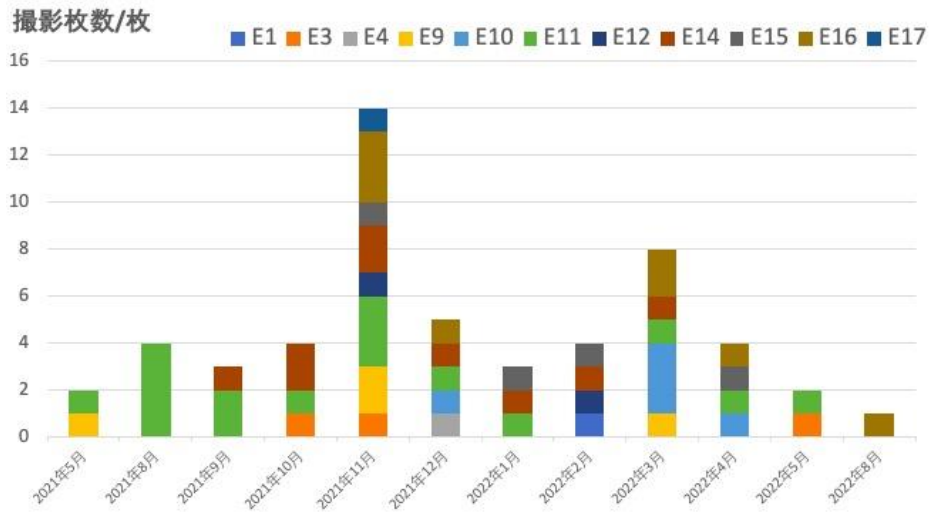
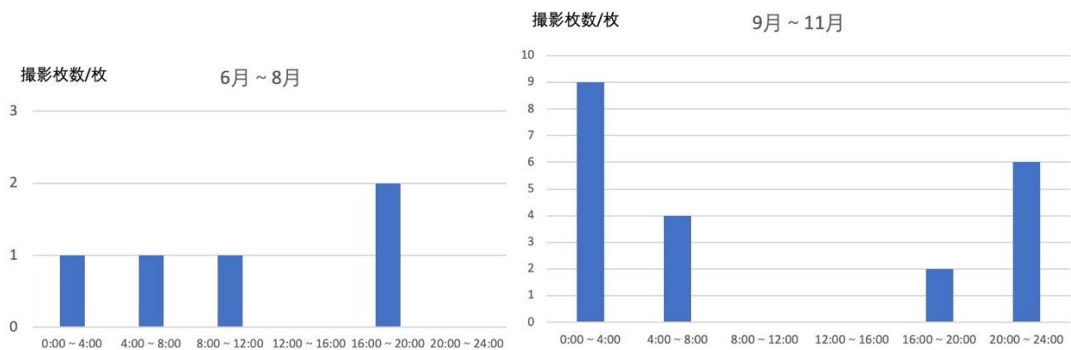


図 3-4 支笏湖周辺地域における外来種ニホンテンの撮影記録(撮影枚数/枚)

外来種ニホンテンもエゾクロテンと同様に、厳冬期前後に活動が高い傾向がある（図 3-4）。

表 3-5 外来種ニホンテンの季節別及び時間帯別の出没状況(撮影枚数/枚)

時間	6月～8月	9月～11月	12月～2月	3月～5月	計
0:00～4:00	1	9	1	6	17
4:00～8:00	1	4	2	0	7
8:00～12:00	1	0	0	0	1
12:00～16:00	0	0	0	1	1
16:00～20:00	2	2	3	2	9
20:00～24:00	0	6	6	7	19
計	5	21	12	16	54



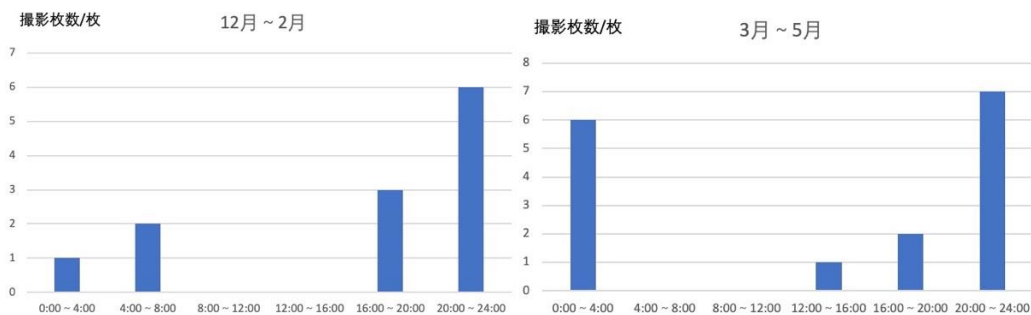


図 3-5 外来種ニホンテンの季節別及び時間帯別の出没状況 (撮影枚数/枚)

6月から8月まででは昼間帯で活動することがあった。秋季（9月、10月、11月）、冬季（12月、1月、2月）、春季（3月、4月、5月）では、20時から24時まで、撮影枚数が比較的によく、その時間帯で外来種ニホンテンの活動が多い傾向がある。特に、秋季（9月、10月、11月）、冬季（12月、1月、2月）では、8時から16時までの間で外来種ニホンテンを撮影したことがなかったので、その時間帯で外来種ニホンテンの活動が少ない傾向がある。（表 3-5、図 3-5）。

エゾクロテンと同じく、自動撮影カメラを用いたデータは、在データ（動物が撮影された回数）と不在データ（動物が撮影されなかった場合）に分類した。

外来種ニホンテンを撮影した在データから見ると、天然林での総撮影枚数は22枚で、人工林での総撮影枚数は32枚であった。林相の中で広葉樹林での総撮影枚数は18枚で、針葉樹林での総撮影枚数は32枚であった。人工林を選択する傾向が強いが、林相の中で針葉樹林を選択する傾向が最も強かった（表 3-6）。

表 3-6 外来種ニホンテンの出没状況による在・不在データの記録（撮影枚数/枚）

番号	林種	林相	撮影枚数
E1	人工林	針	1
E2	天然林	広	0
E3	天然林	広	3
E4	天然林	広	1
E5	人工林	針	0
E6	天然林	広	0
E7	施業林	複層林・針広	0
E8	施業林	複層林・針広	0
E9	天然林	広	4
E10	人工林	針	5
E11	人工林	針	16
E12	人工林	針	2
E13	天然林	広	0
E14	天然林	広	9
E15	天然林	針広	4
E16	人工林	針	8
E17	天然林	広	1

*林種および林相は北海道森林管理局のデータによる。

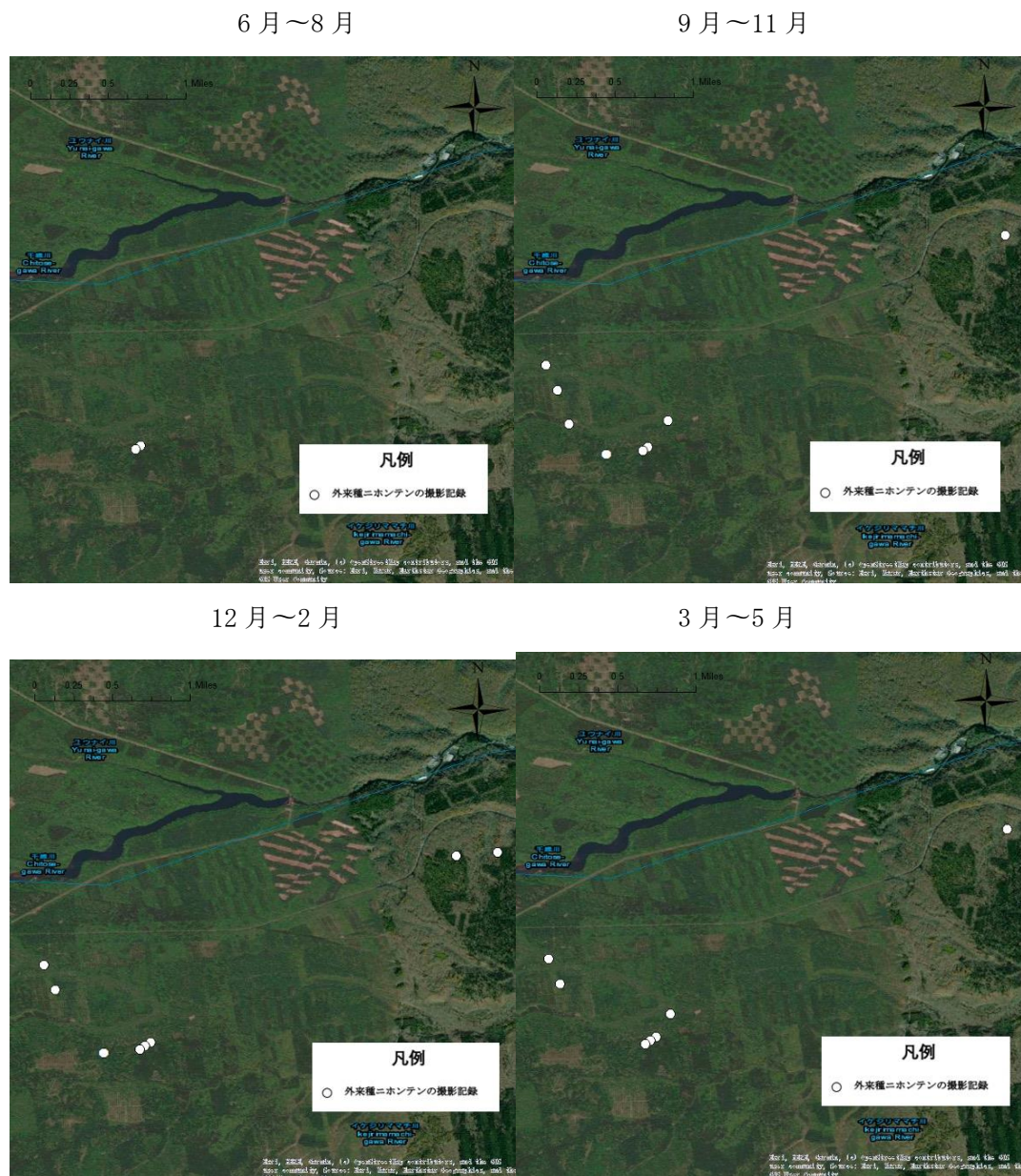


図 3-6 各季節の外来種ニホンテンの撮影記録

外来種ニホンテンの撮影記録から見ると、一番少ないのは夏季（6 月、7 月、8 月）、撮影場所も 2 箇所に集中し、他の季節と比べて活動範囲が比較的小さい可能性がある（図 3-6）。

期間中に撮影された哺乳類は 7 種類出現した。大型哺乳類としてはクマ、シカが確認され

た。中小型哺乳類としては、タヌキ、アライグマ、ニホンテンの計3種が撮影された。小型草食獣としてはリスが撮影された。以上の野生動物が撮影されたそのほかに鳥類も撮影された（図3-7）。

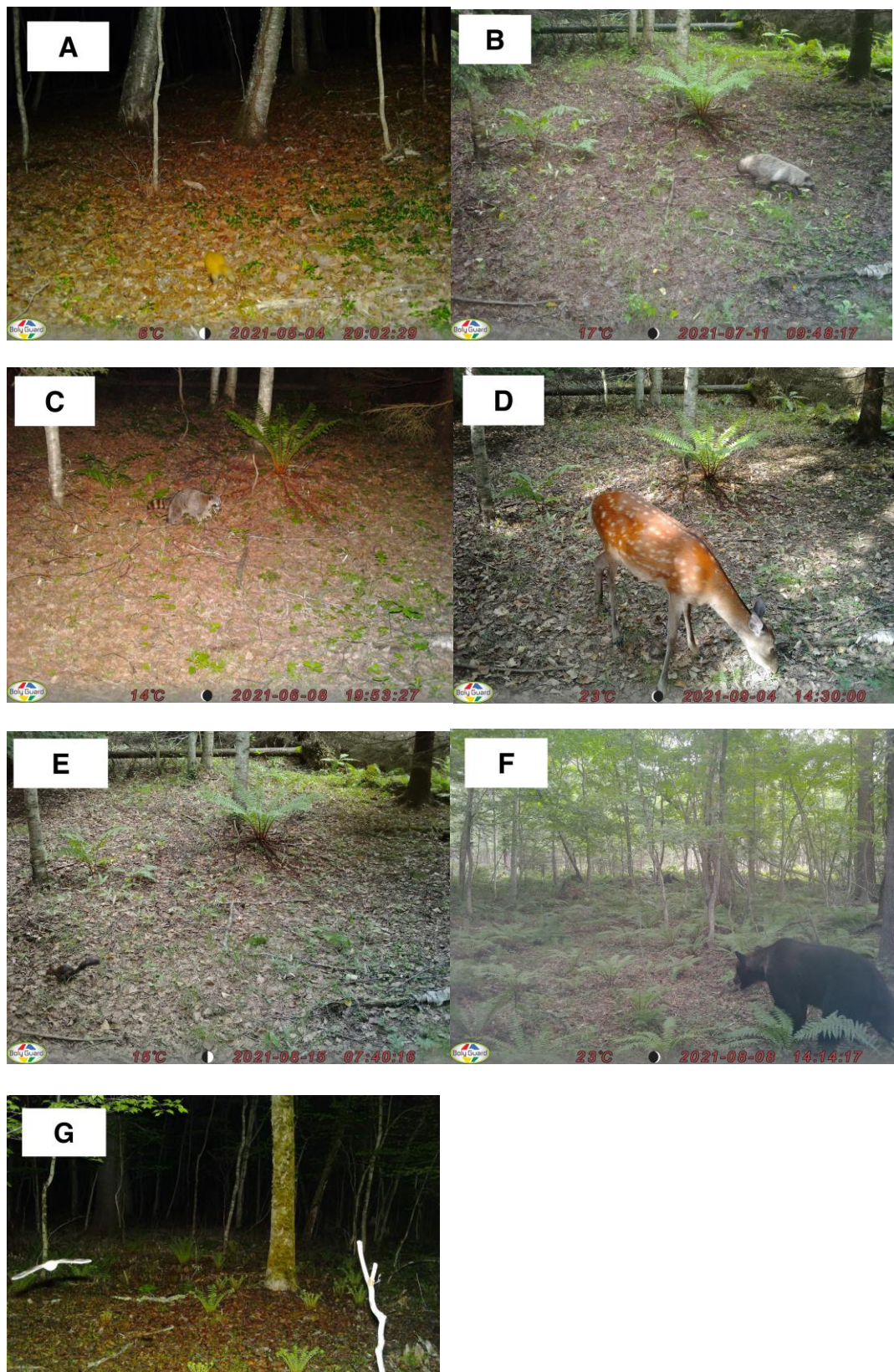


図 3-7 支笏湖周辺地域で撮影された野生動物

A, ニホンテン B, タヌキ C, アライグマ D, シカ E, リス F, クマ G, トリ

3.1.3 支笏湖周辺地域で撮影した種不明なテン

支笏湖周辺地域での自動撮影カメラ調査では、自動撮影カメラによる哺乳類種判定のエキスパートである平川浩文氏に依頼しても、在来種エゾクロテンか外来種ニホンテンかと断定できないテンが撮影された(図 3-8)。

平川浩文氏には、自動撮影カメラによる哺乳類種判定に経験が多く、特に 2 種のテンに関する写真識別についても経験豊富で、前でテンに関する不明な写真も識別した。今回の断定できない状況に応じて、同じくテンの専門家の国立遺伝研究所の木下豪太氏と環境省の札幌事務所の佐藤拓真氏にも写真識別の御願いをした。

その結果、3 人のテンの専門家の意見が分かれて、一致しなかった。

支笏湖周辺地域で撮影した種不明なテンの座標は「42° 46' 51"N 141° 32' 31"E」、
「42° 46' 53"N 141° 32' 07"E」と「42° 46' 50"N 141° 32' 29"E」である。



図 3-8 支笏湖周辺地域で撮影されたテン

3.1.4 石狩海岸地域

調査期間は2020年7月から2023年11月まで、自動撮影カメラを4台設置した。エゾクロテンに似た動物の写真が撮影されたが、種の断定はできなかった。記録された動物はシカとキツネが多く、その他にタヌキ、アライグマ、ノネコも撮影された（図3-9）。

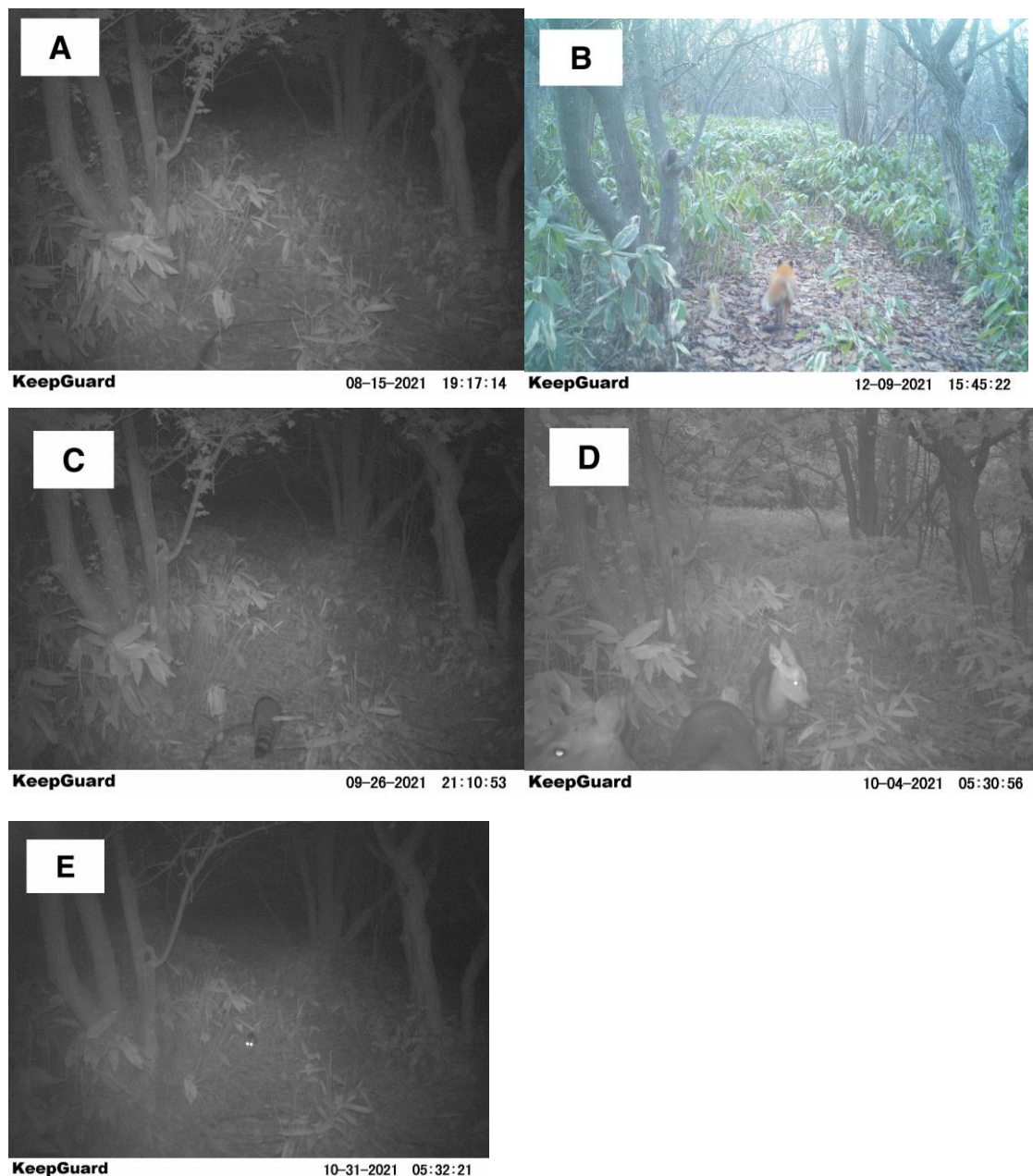


図3-9 石狩海岸地域で撮影された野生動物

A, エゾクロテン（推定） B, キツネ C, アライグマ D, シカ E, ネコ

3.2 冬季の痕跡調査

2018 年 12 月から毎年の冬に野幌森林公園・石狩海岸地域・支笏湖周辺地域で足跡追跡調査をした。石狩海岸地域と支笏湖周辺地域ではテン類の痕跡を発見することができなかったが(図 3-12)、野幌森林公園ではテン類の足跡と糞を発見することができた(図 3-11)。確定できたテン類の足跡は 5 箇所であった。足跡を追跡して A1 にて足跡のほかにテンの糞も 2 個発見された(図 3-10)。

野幌森林公園においては、エゾクロテンのみが撮影されたため、これらの痕跡はエゾクロテンの痕跡として記録した。

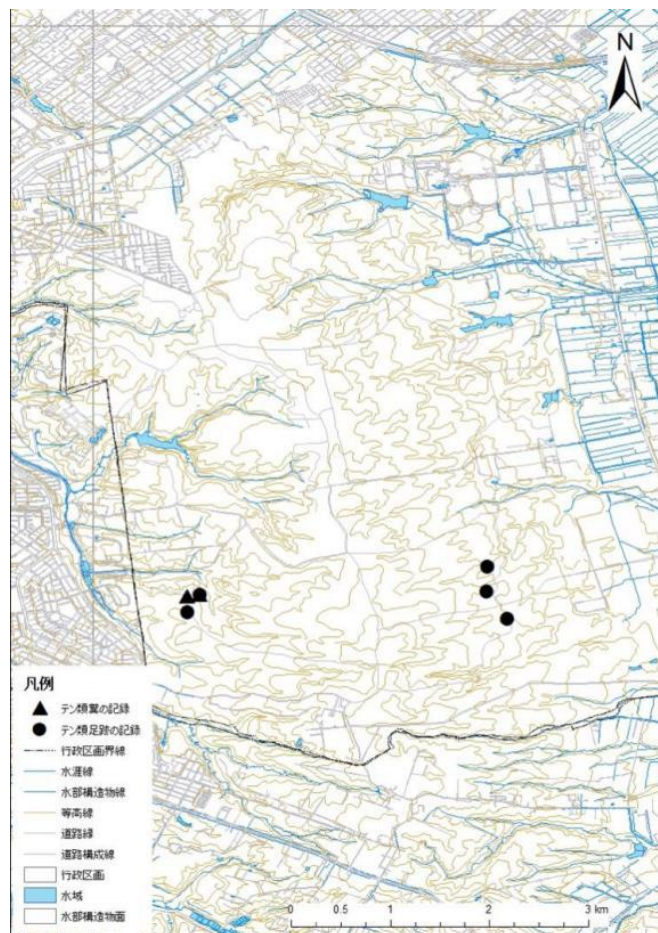


図 3-10 野幌森林公園におけるテン類の足跡（●）と糞（▲）の記録



図 3-11 野幌森林公園で発見したエゾクロテンの足跡



図 3-12 冬季の作業中の写真と支笏湖周辺地域で発見したエゾシカの足跡

3.3 聞き取り調査

石狩海岸地域では、自動撮影カメラでのテン類の生息確認はできなかった。そこで、近隣で夜間まで営業している工場に勤務している 10 名の方々に、野生動物種の目撃情報について

て聞き取り調査を行った。その結果、テン類の生息情報は得られず、キツネ、エゾタヌキ、エゾシカ、ユキウサギの4種類の生息が報告された(表 3-7)。

表 3-7 聞き取りにより石狩海岸地域に生息した野生動物種

種名	番号	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
キツネ (<i>Vulpes vulpes schrencki</i>)		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
エゾタヌキ (<i>Nyctereutes procyonides albus</i>)		×	×	○	×	×	×	×	×	×	○
エゾシカ (<i>Cervus nippon yesoensis</i>)		○	○	○	○	×	×	×	×	×	○
ユキウサギ (<i>Lepus timidus</i>)		×	×	○	×	○	×	○	×	×	×
テン類・イタチ類 (<i>Martes melampus</i> ・ <i>Mustela</i>)		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×

*番号は聞き取り調査の対象を意味する。

3.4 捕獲調査

自動撮影カメラの調査結果から、11 月はニホンテンが最も活動量が多く、そして自動撮影カメラ E11 の位置が最も多くニホンテンが撮影されたため、捕獲調査は 2022 年 11 月 7 日から 2022 年 12 月 17 日まで、E11 を中心に合計 12 台の箱わなを設置し、わなの周囲に自動撮影カメラ 7 台を設置し、わな周辺の状況を撮影した。

表 3-8 支笏湖周辺地域で捕獲調査による捕獲した種の記録 (捕獲数/匹)

種	11月12日	11月15日	11月25日	11月27日	11月28日	12月2日	12月3日	12月11日	計
タヌキ	2	1	1	1	0	0	0	1	6
アライグマ	0	0	0	1	1	1	1	0	4

捕獲調査で捕獲した種はタヌキとアライグマ (図 3-13、図 3-14) のみで、テン類の捕獲はできなかった。そのため、当初予定していた GPS テレメトリーを用いた行動調査は実施することができなかった。

タヌキは合計 6 回捕獲され、アライグマは合計 4 回で捕獲された(表 3-8)。



図 3-13 捕獲したタヌキ



図 3-14 捕獲したアライグマ

表 3-9 支笏湖周辺地域で捕獲調査による撮影された種の記録(撮影枚数/枚)

種 \ 番号	1	2	3	4	5	6	7	計
アライグマ	5	1	0	1	0	1	2	10
タヌキ	20	2	8	5	1	0	3	39
ニホンテン	2	0	0	0	0	0	0	2
シカ	4	0	4	0	0	0	0	8
リス	0	1	0	0	0	0	0	1
計	31	4	12	6	1	1	5	60

期間中、箱わなの周辺に設置した 7 台の自動撮影カメラが撮影した種の枚数は合計 60 枚（表 3-9）であった。ニホンテンも記録されたものニホンテンの捕獲には至らなかった。

自動撮影カメラが撮影した種は合計 5 種類で、大型哺乳類としてはシカが確認された。中小型哺乳類としては、タヌキ、アライグマ、テンの計 3 種が撮影された。小型草食獣としてはリスが撮影された（図 3-15）。そのほかに、クマの足跡と糞場を発見した（図 3-16）。

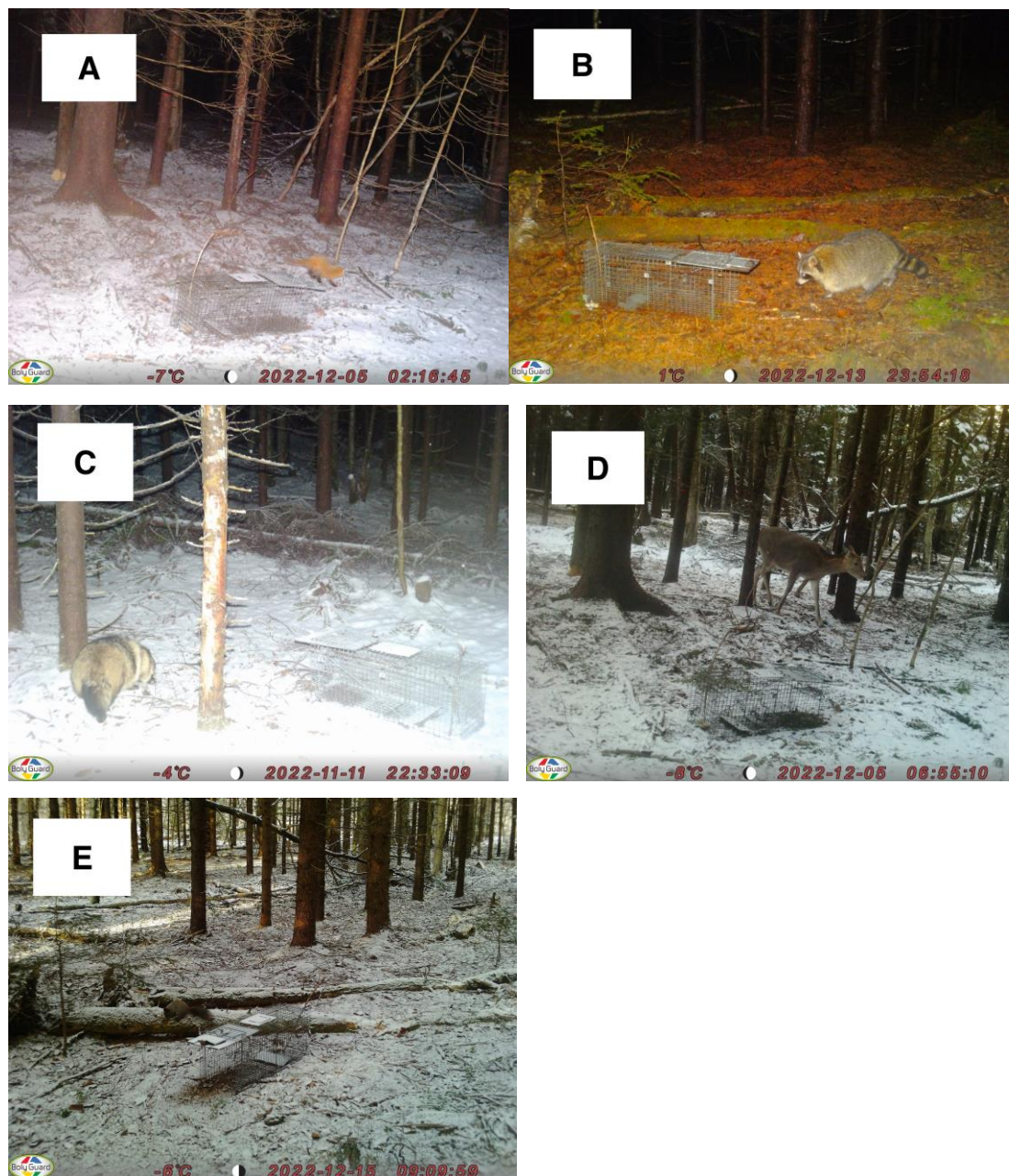


図 3-15 捕獲調査で撮影された野生動物

A, ニホンテン B, アライグマ C, タヌキ D, シカ E, リス



図 3-16 捕獲調査で発見したクマの糞場（右）と足跡（左）

第4章 Maxent モデル分析の結果

4.1 SPSS 分析の結果

種の存在点についての選別はバッファ解析の手法を用いた結果、エゾクロテンの分布点 50 カ所、ニホンテン分布点 41 カ所を得た。

表 4-1 外来種ニホンテンの SPSS 分析結果

		bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19
bio_1	Pearson の相関係数 (両側)	1	-.447**	-.382*	-.457**	.652**	.615**	-.464**	.565**	-.168	.690**	.645**	-.393*	-.216	-.154	.047	-.094	-.116	.005	-.358*
	有意率 (両側)		.006	.022	.005	.000	.000	.004	.000	.327	.000	.000	.018	.207	.370	.787	.587	.501	.978	.032
bio_2	Pearson の相関係数 (両側)	-.447**	1	.943**	.486**	-.408*	-.768**	.861**	-.537**	-.193	-.522**	-.558**	-.037	.414*	-.297	.411*	.181	-.341*	.092	-.042
	有意率 (両側)	.006		.000	.003	.013	.000	.000	.001	.258	.001	.000	.832	.012	.078	.013	.291	.042	.593	.808
bio_3	Pearson の相関係数 (両側)	-.382*	.943**	1	.191	-.281	-.563**	.644**	-.386*	-.220	-.376*	-.329	-.101	.501**	-.398*	.534**	.320	-.438**	.227	-.172
	有意率 (両側)	.022	.000		.265	.096	.000	.000	.020	.197	.024	.050	.559	.002	.016	.001	.057	.008	.182	.316
bio_4	Pearson の相関係数 (両側)	-.457**	.486**	.191	1	-.555**	-.821**	.839**	-.748**	.187	-.677**	-.880**	.414*	-.149	.392*	-.382*	-.331*	.355*	-.386*	.580**
	有意率 (両側)	.005	.003	.265		.000	.000	.000	.000	.275	.000	.000	.012	.386	.018	.021	.049	.034	.020	.000
bio_5	Pearson の相関係数 (両側)	.652**	-.408*	-.281	-.555**	1	.823**	-.534**	.667**	.172	.973**	.878**	-.505**	-.452**	-.241	.050	-.333*	-.228	-.270	-.295
	有意率 (両側)	.000	.013	.096	.000		.000	.001	.000	.315	.000	.000	.002	.006	.157	.772	.048	.181	.111	.081
bio_6	Pearson の相関係数 (両側)	.615**	-.768**	-.563**	-.821**	.823**	1	-.920**	.759**	.149	.890**	.946**	-.305	-.343*	-.079	-.052	-.117	-.046	-.042	-.265
	有意率 (両側)	.000	.000	.000	.000	.000		.000	.000	.386	.000	.000	.071	.041	.649	.764	.498	.788	.807	.118
bio_7	Pearson の相関係数 (両側)	-.464**	.861**	.644**	.839**	-.534**	-.920**	1	-.668**	-.103	-.653**	-.802**	.105	.198	-.049	.112	-.056	-.088	-.123	.191
	有意率 (両側)	.004	.000	.000	.000	.001	.000		.000	.550	.000	.000	.543	.248	.776	.517	.746	.609	.473	.265
bio_8	Pearson の相関係数 (両側)	.565**	-.537**	-.386*	-.748**	.667**	.759**	-.668**	1	-.390*	.792**	.827**	-.573**	.121	-.399*	.342*	.193	-.347*	.332*	-.687**
	有意率 (両側)	.000	.001	.020	.000	.000	.000	.000		.019	.000	.000	.000	.482	.016	.041	.260	.038	.048	.000
bio_9	Pearson の相関係数 (両側)	-.168	-.193	-.220	.187	.172	.149	-.103	-.390*	1	.055	-.021	.407*	-.766**	.455**	-.593**	-.590**	.417*	-.684**	.727**
	有意率 (両側)	.327	.258	.197	.275	.315	.386	.550	.019		.751	.902	.014	.000	.005	.000	.000	.011	.000	.000
bio_10	Pearson の相関係数 (両側)	.690**	-.522**	-.376*	-.677**	.973**	.890**	-.653**	.792**	.055	1	.944**	-.582**	-.358*	-.324	.142	-.234	-.299	-.149	-.431**
	有意率 (両側)	.000	.001	.024	.000	.000	.000	.000	.000	.751		.000	.000	.032	.054	.408	.169	.076	.387	.009
bio_11	Pearson の相関係数 (両側)	.645**	-.558**	-.329	-.880**	.878**	.946**	-.802**	.827**	-.021	.944**	1	-.537**	-.185	-.356*	.234	-.019	-.325	.057	-.508**
	有意率 (両側)	.000	.000	.050	.000	.000	.000	.000	.000	.902	.000		.001	.280	.033	.170	.912	.053	.741	.002
bio_12	Pearson の相関係数 (両側)	-.393*	-.037	-.101	.414*	-.505**	-.305	.105	-.573**	.407*	-.582**	-.537**	1	-.073	.879**	-.727**	.109	.876**	.014	.839**
	有意率 (両側)	.018	.832	.559	.012	.002	.071	.543	.000	.014	.000	.001		.674	.000	.000	.526	.000	.935	.000
bio_13	Pearson の相関係数 (両側)	-.216	.414*	.501**	-.149	-.452**	-.343*	.198	.121	-.766**	-.358*	-.185	-.073	1	-.369*	.632**	.898**	-.333*	.905**	-.540**
	有意率 (両側)	.207	.012	.002	.386	.006	.041	.248	.482	.000	.032	.280	.674		.027	.000	.000	.047	.000	.001
bio_14	Pearson の相関係数 (両側)	-.154	-.297	-.398*	.392*	-.241	-.079	-.049	-.399*	.455**	-.324	-.356*	.879**	-.369*	1	-.948**	-.213	.993**	-.249	.866**
	有意率 (両側)	.370	.078	.016	.018	.157	.649	.776	.016	.005	.054	.033	.000	.027		.000	.212	.000	.143	.000
bio_15	Pearson の相関係数 (両側)	.047	.411*	.534**	-.382*	.050	-.052	.112	.342*	-.593**	.142	.234	-.727**	.632**	-.948**	1	.491**	-.934**	.511**	-.874**
	有意率 (両側)	.787	.013	.001	.021	.772	.764	.517	.041	.000	.408	.170	.000	.000	.000		.002	.000	.001	.000
bio_16	Pearson の相関係数 (両側)	-.094	.181	.320	-.331*	-.333*	-.117	-.056	.193	-.590**	-.234	-.019	.109	.898**	-.213	.491**	1	-.156	.982**	-.428**
	有意率 (両側)	.587	.291	.057	.049	.048	.498	.746	.260	.000	.169	.912	.526	.000	.212	.002		.363	.000	.009
bio_17	Pearson の相関係数 (両側)	-.116	-.341*	-.438**	.355*	-.228	-.046	-.088	-.347*	.417*	-.299	-.325	.876**	-.333*	.993**	-.934**	-.156	1	-.186	.828**
	有意率 (両側)	.501	.042	.008	.034	.181	.788	.609	.038	.011	.076	.053	.000	.047	.000	.000	.363		.278	.000
bio_18	Pearson の相関係数 (両側)	.005	.593	.227	-.386*	-.270	-.042	-.123	.332*	-.684**	-.149	.057	.014	.905**	-.249	.511**	.982**	-.186	1	.525**
	有意率 (両側)	.978	.092	.182	.020	.111	.807	.473	.048	.000	.387	.741	.935	.000	.143	.001	.000	.278		.001
bio_19	Pearson の相関係数 (両側)	-.358*	-.042	-.172	.580**	-.295	-.265	.191	-.687**	.727**	-.431**	-.508**	.839**	-.540**	.866**	-.874**	-.428**	.828**	-.525**	1
	有意率 (両側)	.032	.808	.316	.000	.081	.118	.265	.000	.000	.009	.002	.000	.001	.000	.000	.009	.000	.001	

*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

相関分析は、変数の相関性を調べるための統計的手法である。相関係数は、一般に r で表

され、一般的に 1.0 または -1.0 は完全な相関 ; $0.7 < |r| < 1.0$ は高い相関あり ; $0.4 < |r| \leq 0.7$ は相関あり ; $0.2 < |r| \leq 0.4$ は低い相関あり ; $0 < |r| \leq 0.2$ はほとんど相関なし ; 0 は相関なしである。

まずは、外来種ニホンテンの生物特性を踏まえ、これら気象要因として用いたのは WorldClim のデータ 19 変数についてピアソン相関分析を行い、相関係数の絶対値が 0.9 以上のものを高相関と定義した。相関の強い変数は生物学的意義の薄い変数群 (bio3, bio 10, bio 11, bio 13, bio 15, bio 16, bio 17) から除外し、生物学的に意義のある気候変数計 12 個と他の変数をモデル化した (表 4-1)。

表 4-2 エゾクロテンの SPSS 分析結果

		bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19
0																				
bio_1	Pearson の相関係数	1	.093	.089	-.050	.258	.185	.037	.264	.053	.300*	.264	.084	.141	.268	-.118	-.004	.167	.030	.210
	有意率 (両側)		.521	.537	.729	.071	.199	.798	.064	.716	.034	.064	.564	.330	.059	.415	.980	.245	.837	.143
bio_2	Pearson の相関係数	.093	1	.878**	.185	.326*	-.162	.633**	.295*	.017	.190	.052	.040	.028	.084	.116	.171	.074	.329*	.033
	有意率 (両側)	.521		.000	.199	.021	.261	.000	.038	.908	.187	.719	.780	.848	.561	.424	.235	.610	.020	.820
bio_3	Pearson の相関係数	.089	.878**	1	-.279*	.349*	.158	.187	.518**	.118	.266	.368**	.139	.112	.098	.221	.289*	.029	.459**	.032
	有意率 (両側)	.537	.000		.049	.013	.273	.194	.000	.416	.062	.009	.337	.440	.497	.123	.042	.844	.001	.826
bio_4	Pearson の相関係数	-.050	.185	-.279*	1	.114	-.476**	.841**	-.465**	.012	-.012	-.537**	-.067	-.322*	.151	-.453**	-.328*	.272	-.396**	.233
	有意率 (両側)	.729	.199	.049		.431	.000	.000	.001	.936	.933	.000	.643	.023	.297	.001	.020	.056	.004	.103
bio_5	Pearson の相関係数	.258	.326*	.349*	.114	1	.740**	.111	.538**	.881**	.976**	.767**	.324*	-.322*	.710**	-.667**	-.279*	.569**	-.313*	.830**
	有意率 (両側)	.071	.021	.013	.431		.000	.444	.000	.000	.000	.000	.022	.023	.000	.000	.049	.000	.027	.000
bio_6	Pearson の相関係数	.185	-.162	.158	-.476**	.740**	1	.586**	.601**	.820**	.821**	.957**	.358*	-.166	.571**	-.455**	-.141	.392**	-.198	.662**
	有意率 (両側)	.199	.261	.273	.000	.000		.000	.000	.000	.000	.000	.011	.248	.000	.001	.329	.005	.167	.000
bio_7	Pearson の相関係数	.037	.633**	.187	.841**	.111	-.586**	1	-.239	-.150	-.037	-.491**	-.138	-.142	.012	-.131	-.128	.106	-.084	.022
	有意率 (両側)	.798	.000	.194	.000	.444	.000		.094	.297	.798	.000	.338	.325	.935	.364	.374	.463	.561	.882
bio_8	Pearson の相関係数	.264	.295*	.518**	-.465**	.538**	.601**	-.239	1	.402**	.598**	.734**	.175	.140	.273	.024	.161	.105	.238	.222
	有意率 (両側)	.064	.038	.000	.001	.000	.000	.094		.004	.000	.000	.224	.334	.055	.871	.265	.468	.096	.121
bio_9	Pearson の相関係数	.053	.017	.118	.012	.881**	.820**	-.150	.402**	1	.875**	.753**	.441**	-.323*	.717**	-.676**	-.252	.572**	-.364**	.908**
	有意率 (両側)	.716	.908	.416	.936	.000	.000	.297	.004		.000	.000	.001	.022	.000	.000	.077	.000	.009	.000
bio_10	Pearson の相関係数	.300*	.190	.266	-.012	.976**	.821**	-.037	.598**	.875**	1	.847**	.330*	-.237	.687**	-.627**	-.254	.527**	-.299*	.793**
	有意率 (両側)	.034	.187	.062	.933	.000	.000	.798	.000	.000		.000	.019	.098	.000	.000	.076	.000	.035	.000
bio_11	Pearson の相関係数	.264	.052	.368**	-.537**	.767**	.957**	-.491**	.734**	.753**	.847**	1	.348*	-.036	.530**	-.314*	-.029	.334*	-.040	.577**
	有意率 (両側)	.064	.719	.009	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000		.013	.801	.000	.026	.840	.018	.783	.000
bio_12	Pearson の相関係数	.084	.040	.139	-.067	.324*	.358*	-.138	.175	.441**	.330*	.348*	1	.521**	.739**	-.305*	.657**	.734**	.491**	.611**
	有意率 (両側)	.564	.780	.337	.643	.022	.011	.338	.224	.001	.019	.013		.000	.000	.031	.000	.000	.000	.000
bio_13	Pearson の相関係数	.141	.028	.112	-.322*	-.322*	-.166	-.142	.140	-.323*	-.237	-.036	.521**	1	.074	.399**	.839**	.101	.830**	-.222
	有意率 (両側)	.330	.848	.440	.023	.023	.248	.325	.334	.022	.098	.801	.000		.609	.004	.000	.486	.000	.122
bio_14	Pearson の相関係数	.268	.084	.098	.151	.710**	.571**	.012	.273	.717**	.687**	.530**	.739**	.074	1	.779**	.125	.960**	.019	.877**
	有意率 (両側)	.059	.561	.497	.297	.000	.000	.935	.055	.000	.000	.000	.000	.609		.000	.388	.000	.898	.000
bio_15	Pearson の相関係数	-.118	.116	.221	-.453**	-.667**	-.455**	-.131	.024	-.676**	-.627**	-.314*	-.305*	.399**	-.779**	1	.448**	-.789**	.537**	-.804**
	有意率 (両側)	.415	.424	.123	.001	.000	.001	.364	.871	.000	.000	.026	.031	.004	.000		.001	.000	.000	.000
bio_16	Pearson の相関係数	-.004	.171	.289*	.328*	-.279*	-.141	-.128	.161	-.252	-.254	-.029	.657**	.839**	.125	.448**	1	.161	.950**	-.140
	有意率 (両側)	.980	.235	.042	.020	.049	.329	.374	.265	.077	.076	.840	.000	.000	.388	.001		.264	.000	.332
bio_17	Pearson の相関係数	.167	.074	.029	.272	.569**	.392**	.106	.105	.572**	.527**	.334*	.734**	.101	.960**	-.789**	.161	1	.057	.785**
	有意率 (両側)	.245	.610	.844	.056	.000	.005	.463	.468	.000	.000	.018	.000	.486	.000	.000	.264		.693	.000
bio_18	Pearson の相関係数	.030	.329*	.459**	-.396**	-.313*	-.198	-.084	.238	.364**	-.299*	-.040	.491**	.830**	.019	.537**	.950**	.057	1	-.290*
	有意率 (両側)	.837	.020	.001	.004	.027	.167	.561	.096	.009	.035	.783	.000	.000	.898	.000	.000	.693		.041
bio_19	Pearson の相関係数	.210	.033	.032	.233	.830**	.662**	.022	.222	.908**	.793**	.577**	.611**	-.222	.877**	-.804**	-.140	.785**	-.290*	1
	有意率 (両側)	.143	.820	.826	.103	.000	.000	.882	.121	.000	.000	.000	.000	.122	.000	.000	.332	.000	.041	

*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

次に、エゾクロテンの生物特性を踏まえ、ピアソン相関分析を行い、相関係数の絶対値が 0.9 以上のものを高相関と定義した。相関の強い変数は生物学的意義の薄い変数群 (bio9, bio 10, bio 11, bio 16, bio 17) から除外し、独立した生物学的に意義のある気候変数計 14 個と他の変数をモデル化した(表 4-2)。

4.2 エゾクロテンの予測結果

4.2.1 エゾクロテンの生息分布予測

表 4-3 第 1 回の Maxent モデルの計算結果

Variable	Percent contribution	Permutation importance
roads	39.5	2.6
land use	10.4	14.2
elevation	10.3	3.2
bio_4	7.3	25.2
rivers	5	0
bio_19	4.4	9.6
bio_12	3.9	18.5
bio_2	3.9	0.2
bio_15	2.9	12.7
population	2.1	1
vegetation	2	0.4
slope	1.7	0.1
bio_14	1.7	2.4
land cover	1.4	0.2
bio_13	1.3	0
bio_5	1.1	0
bio_3	0.4	3.2
bio_1	0.3	2.5
bio_8	0.2	2.3
bio_7	0.2	1.6
slope_direction	0	0
bio_6	0	0
bio_18	0	0

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

第 1 回の Maxent モデルの計算結果によって、slope direction、bio 6 と bio 18 では、貢献度と重要度が 0 のため、この 3 つの変数を除外した（表 4-3）。

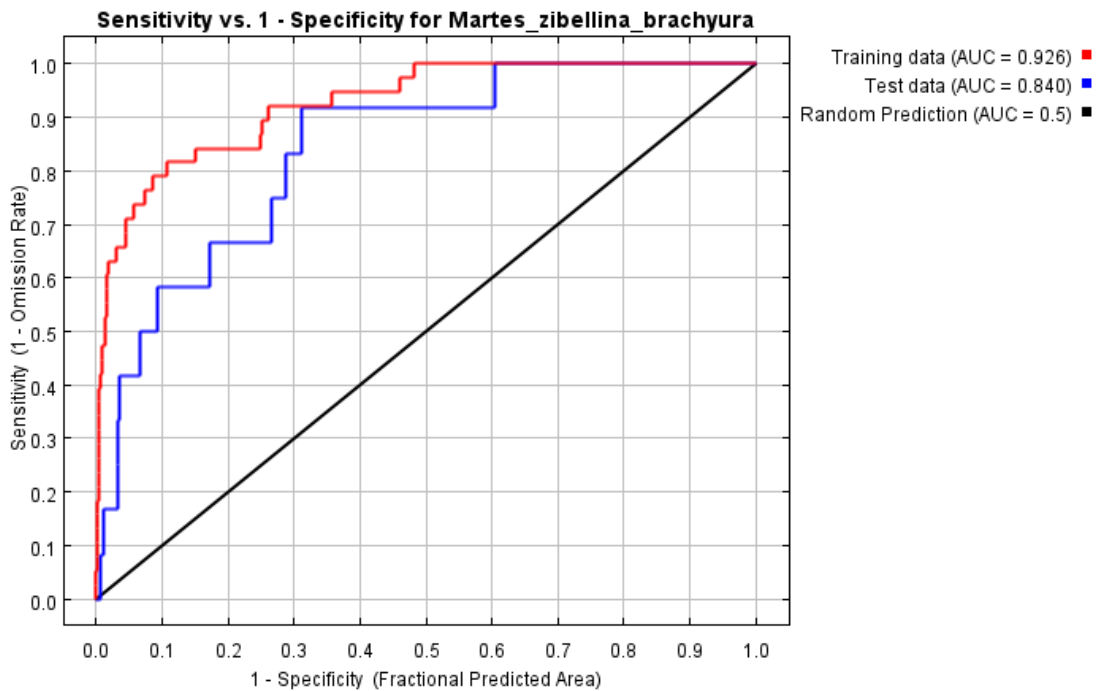
表 4-4 第 2 回の Maxent モデルの計算結果

Variable	Percent contribution	Permutation importance
roads	39.8	6.2
land use	10.4	15.1
elevation	10.1	1.9
bio_4	7.3	17.9
rivers	5.4	1
bio_19	4.7	9.7
bio_12	3.9	15
bio_2	3.8	3.6
bio_15	2.8	10.6
population	2.1	2.5
vegetation	2	0.4
slope	1.7	0.1
bio_14	1.7	3.3
bio_13	1.3	0
land cover	1	2.3
bio_5	1	0
bio_3	0.4	0.6
bio_1	0.3	2.3
bio_8	0.3	6.1
bio_7	0.2	1.4

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

第 2 回の Maxent モデルの計算結果によって、bio5、bio3、bio1、bio8 と bio7 では、貢献度と重要度が低いため、この 5 個の変数を除外した（表 4-4）。

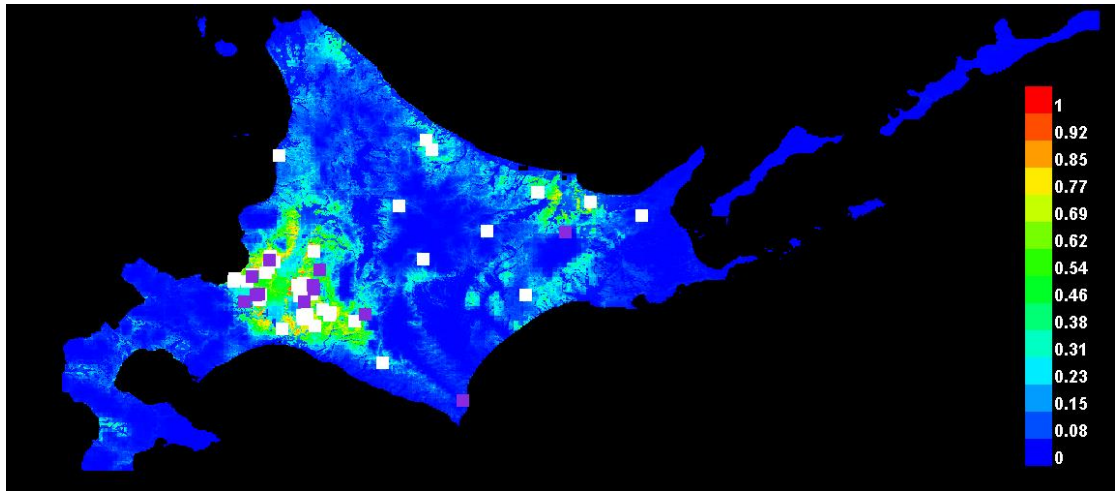
最後に、第 3 回の Maxent モデルの計算結果によって、最終的な予測結果を得た。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

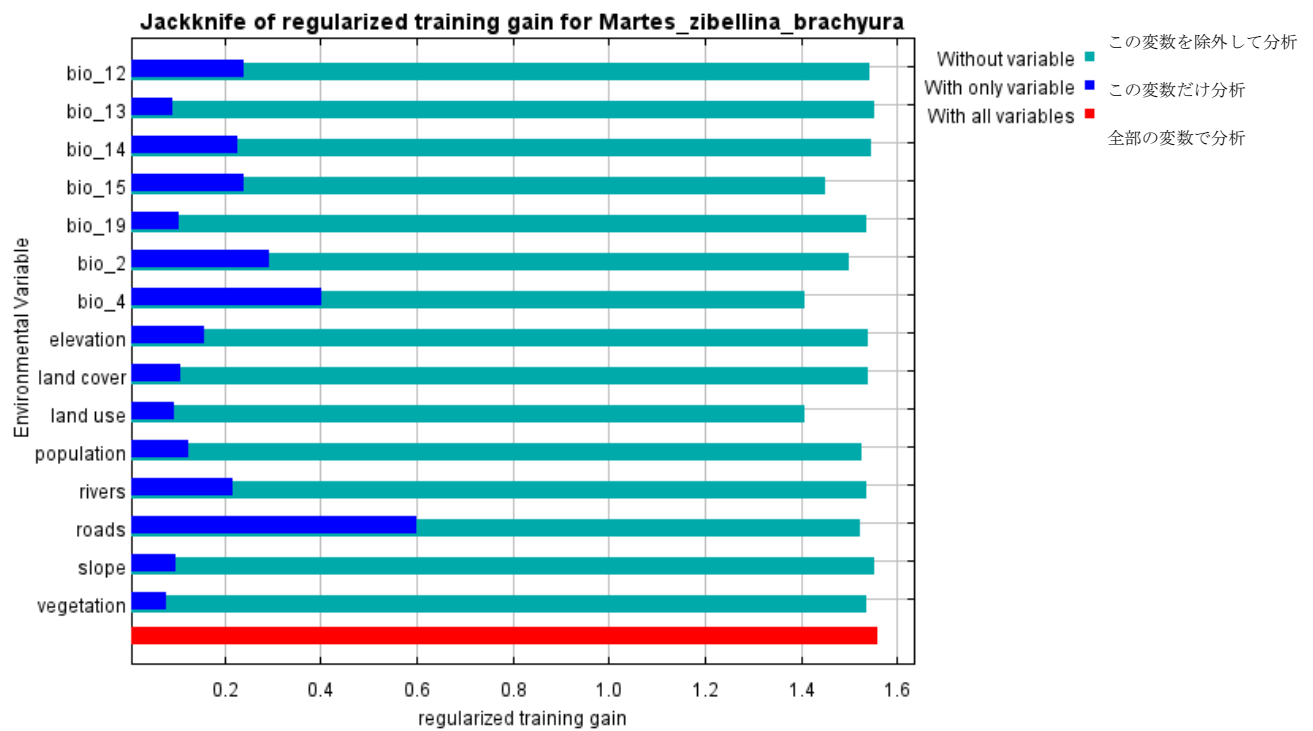
図 4-1 エゾクロテンのモデルの精度計算結果の ROC 曲線

まずはモデルの精度評価について、モデルの精度を評価する方法として最も広く用いられているのが ROC 曲線法（=AUC 法）で、診断閾値に依存せず、閾値の全範囲で性能結果が得られることから、生態系モデル評価の分野で現在最も優れた評価指標として認識されている。AUC の値は 0.5 から 1 までであり、1 に近いほどモデルの精度が高い(図 4-1)。今回得た 2 つの AUC の値は 0.926 と 0.84（1 に近い）であり、予測値は「優秀」であり、モデルが予測した地理的分布と実際の分布との適合性が高いことが示された(図 4-1、図 4-2)。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-2 エゾクロテンの分布予測



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-3 エゾクロテンの Jackknife 計算結果

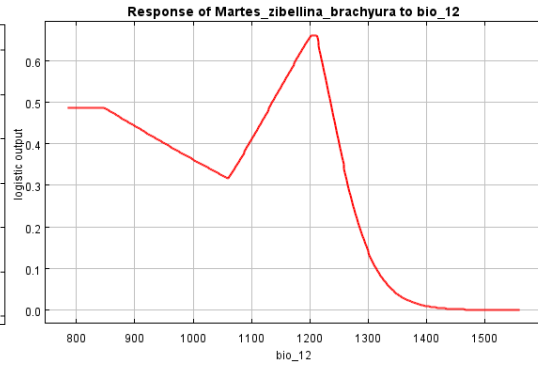
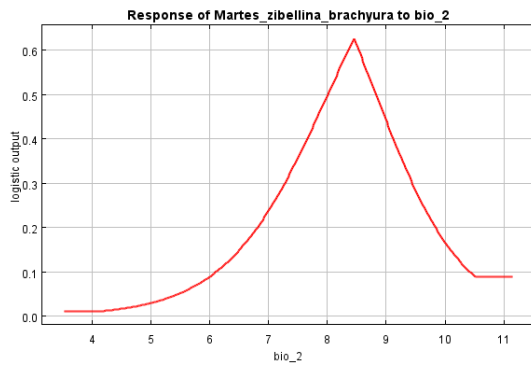
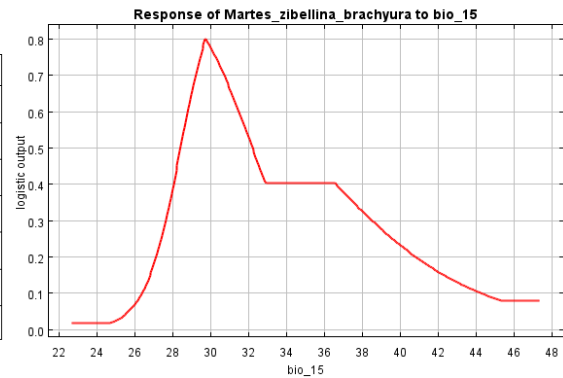
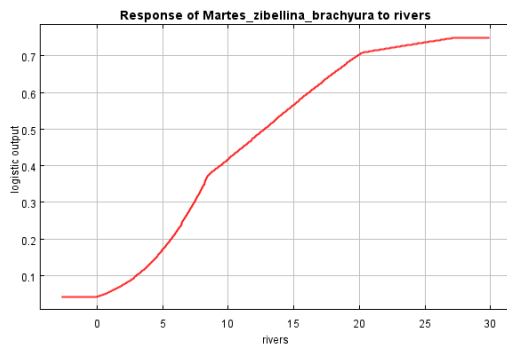
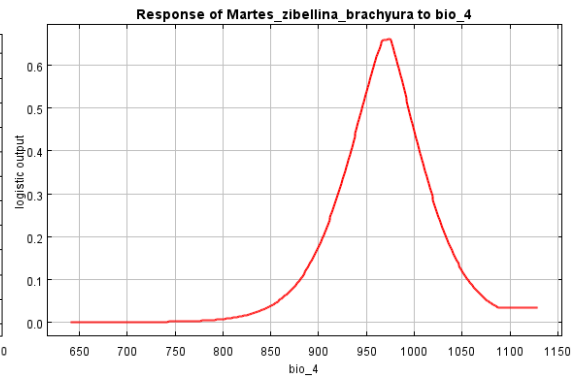
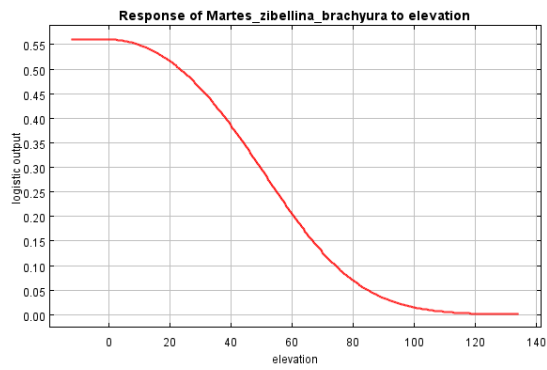
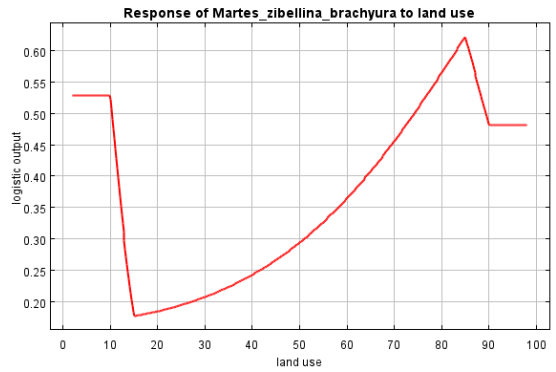
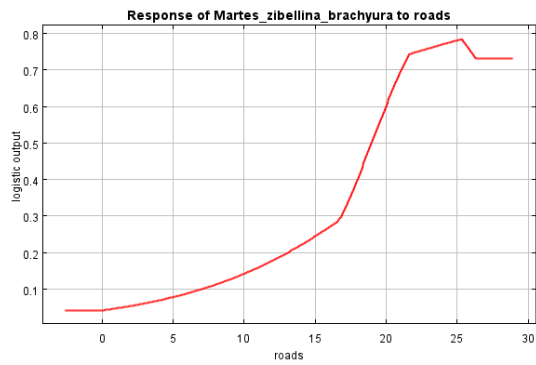
単独でテストされた変数の値が高い場合、または他の変数のみでテストされた値が他の値と比較して低い場合は、この変数が全体的な予測結果に対してより重要な影響を持つことを意味する。図 4-3 から、単独でテストされた変数の値が高いのは roads、bio4、bio2 で、他の変数のみでテストされた値が低い変数は land use、bio15 であり、この五つの変数は全体的な予測結果に対してより重要な影響を持つことを意味する（図 4-3）。

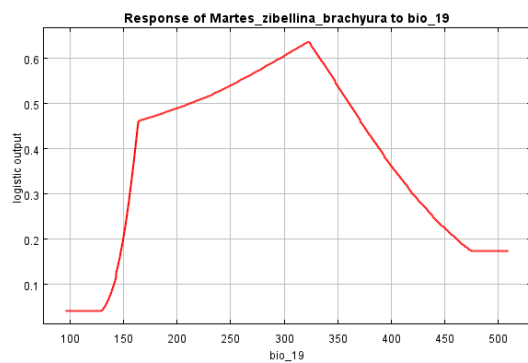
表 4-5 環境変数の貢献率と重要率の統計表

Variable	Percent contribution	Permutation importance
roads	40.1	2.7
land use	10.5	13.5
elevation	10.2	2.6
bio_4	7.2	13.7
rivers	5.3	0
bio_15	4.5	17.8
bio_2	4.2	18.6
bio_12	4	11.3
bio_19	3.6	8.4
population	2.8	2.9
vegetation	2	0.2
slope	1.7	0.4
land cover	1.5	0.9
bio_13	1.4	0.1
bio_14	0.9	7

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

モデル計算による環境変数の貢献率の統計表によると、15 個の環境変数のうち、貢献率が 3%以上の 9 個の変数を選択し、この 9 個の環境変数の貢献率は一番高いのは道路 (40.1%)、それからは土地利用 (10.5%)、標高 (10.2%)、bio 4 (7.2%)、川 (5.3%)、bio 15 (4.5%)、bio 2 (4.2%)、bio 12 (4%)、bio 19 (3.6%) である（表 4-5）。





*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-4 9 個の環境変数によるエゾクロテン分布への影響。(Logistic output(Y 軸)は 0~1 の間の値を示す生息可能性の予測値である。Logistic output の値が高いほど存在確率が高い)

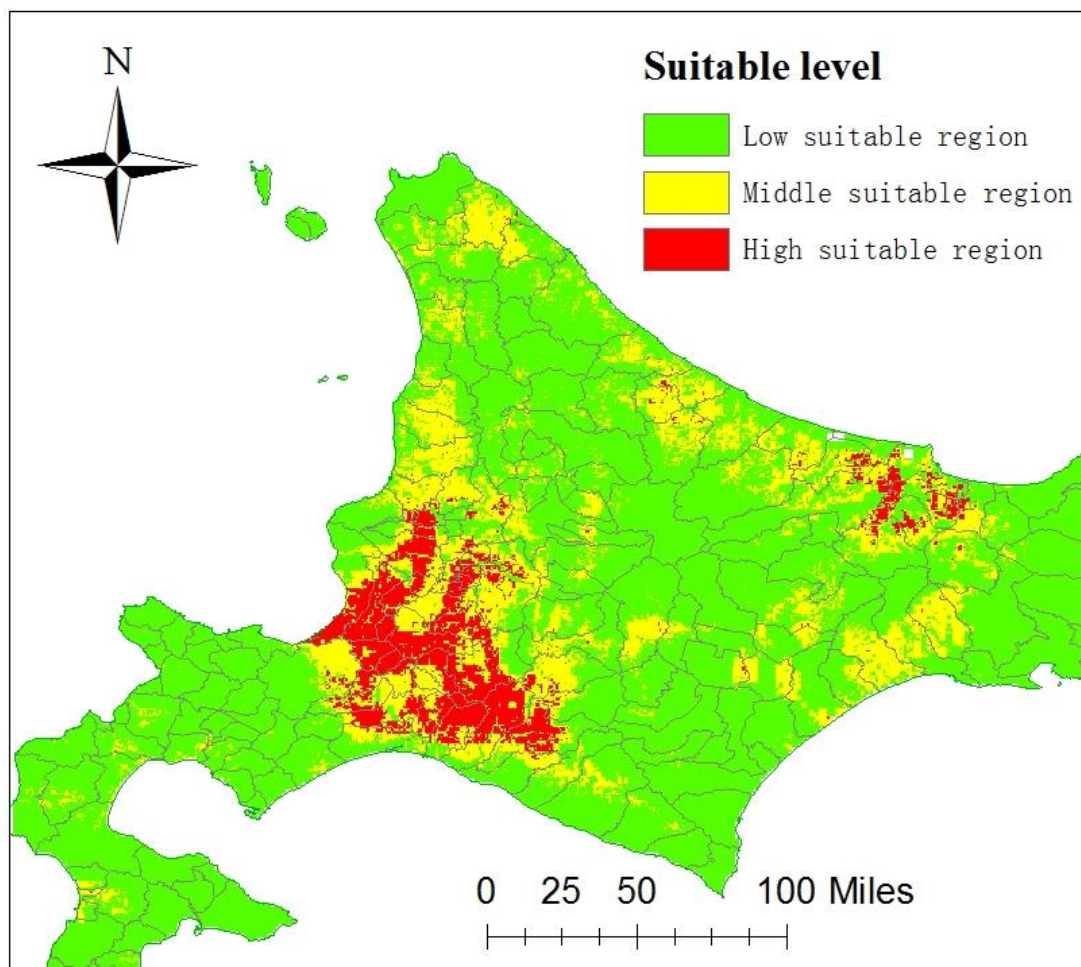
表 4-6 結果に関する変数の意味

bio1	年平均気温	°C
bio2	平均日気温幅	°C
bio3	等温性	°C
bio4	気温の季節性	°C
bio5	最も気温の高い月の最高気温	°C
bio6	最も気温の低い月の最低気温	°C
bio7	年気温幅	°C
bio8	最も降水量の多い四半期の平均気温	°C
bio9	最も降水量の少ない四半期の平均気温	°C
bio10	最も暖かい四半期の平均気温	°C
bio11	最も寒い四半期の平均気温	°C
bio12	年降水量	mm
bio13	最も降水量の多い月の降水量	mm
bio14	最も降水量の少ない月の降水量	mm
bio15	降水量の季節性	mm
bio16	最も降水量の多い四半期の降水量	mm
bio17	最も降水量の少ない四半期の降水量	mm
bio18	最も気温の高い四半期の降水量	mm
bio19	最も気温の低い四半期の降水量	mm
roads	道路の密度	SQUARE_KILOMETERS
land use	土地利用率	%
elevation	標高	m
rivers	川の密度	SQUARE_KILOMETERS
population	人口数	人

エゾクロテンとその分布を影響する環境変数の関係については、道路の密度が高いことによって、エゾクロテンを発見する確率が高くなる。標高が高いほどエゾクロテンの存在確率が低くなる。川の密度が高いほどエゾクロテンの存在確率が高くなる。土地利用率が 10% 以下ではエゾクロテンの存在確率が高い。土地利用率が 15% ではエゾクロテンの存在確率が一番低い、それから土地利用率の上昇によるエゾクロテンの存在確率が高くなり、85% の時には最も高いが、それ以降は低くなる。温度差 8.5℃—9.7℃にはエゾクロテンの存在

確率が一番高い。年降水量が 1200mm の時エゾクロテンの存在確率が一番高く、後は年降水量の増加によってエゾクロテンの存在確率が低くなる。最寒月降水量が 120mm 以下の時エゾクロテンの存在確率が一番低い、それから降水量の上昇によるエゾクロテンの存在確率が高くなって、320mm の時には最も高いが、それ以上は低くなる(表 4-6、図 4-4)。

先に使用した Maxent ソフトウェアによって生成された分布予測図は見分けがつきにくかったため、予測分布図をより見やすくするために、ここの分布図面は ArcGIS を用いて Natural breaks (*Jenks*) で 3 色に階級分類した。自然分類 (*Jenks*) では、クラスはデータ値の自然なグループ化に基づいている。緑は低レベル生息適地、黄色は中レベル生息適地、赤は高レベル生息適地である (図 4-5)。赤の部分はエゾクロテンの生息に一番適していることがわかった。

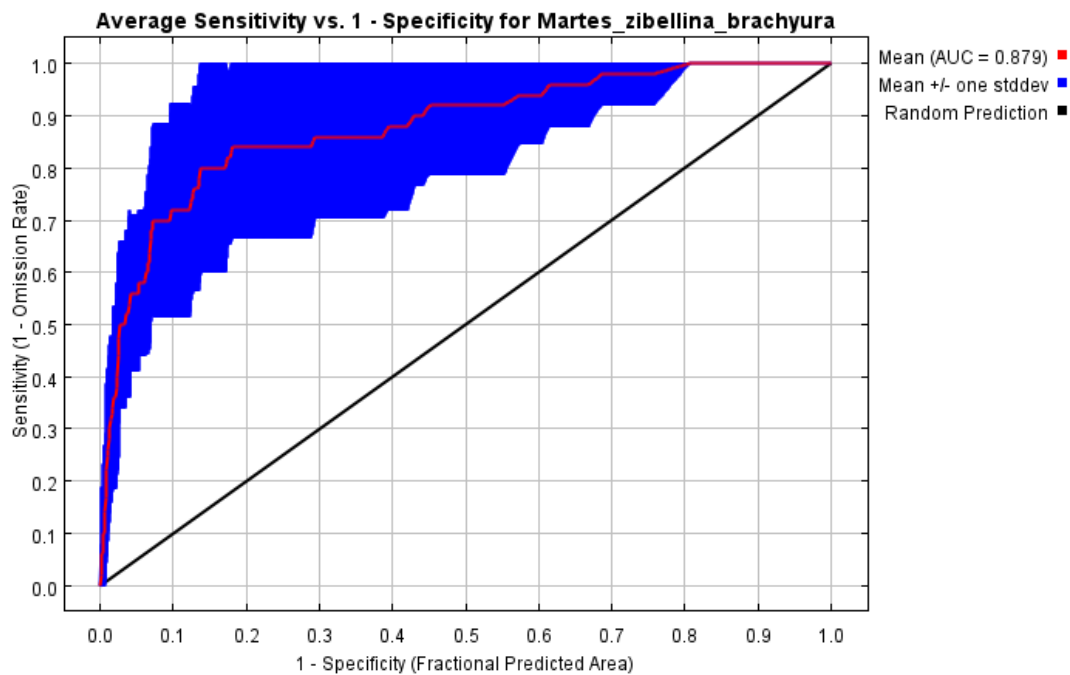


* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-5 北海道におけるエゾクロテンの生息適地レベル

4.2.2 10 回計算による誤差分析

Maxent モデルの計算結果の精度を更に確認する為に、10 回計算による誤差分析を行った。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-6 10 回計算の ROC 曲線

表 4-7 10 回計算の環境変数の貢献率と重要率の統計表

Variable	Percent contribution	Permutation importance
roads	40.9	1.5
bio_4	12.1	21.8
bio_2	9.5	15.6
bio_12	8.4	19.1
bio_15	7.9	20.8
elevation	4.9	3.2
land use	4.2	5.6
bio_19	3	4.1
vegetation	2.1	1.2
land cover	2	0.8
rivers	1.6	0.2
population	1.4	1.3
slope	1	0.1
bio_14	0.6	4.1
bio_13	0.5	0.8

*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

平均的 AUC の値は 0.879 であり、1 に近いことを確認した(図 4-6)。10 回計算の環境変数の貢献率の統計表によると、15 個の環境変数のうち、貢献率が 3%以上の 9 個の変数はほぼ変わらないので、モデルの結果には一定の信頼度がある(表 4-7)。

4.3 外来種ニホンテンの予測結果

4.3.1 外来種ニホンテンの生息分布予測

表 4-8 第 1 回の Maxent モデルの計算結果

Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio_8	26.7	2.9
population	21.3	6.6
bio_14	17.7	3.4
bio_18	10.3	25.5
bio_4	6.3	5
bio_2	3.8	0
roads	3.8	15.1
elevation	2.8	21
slope	2.1	5.7
slope_direction	1.6	0
bio_12	1.1	10.1
rivers	0.7	0.2
land use	0.7	1.5
land cover	0.4	0
vegetation	0.4	1.1
bio_6	0.3	0
bio_19	0.1	1.9
bio_5	0	0
bio_7	0	0
bio_9	0	0
bio_1	0	0

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

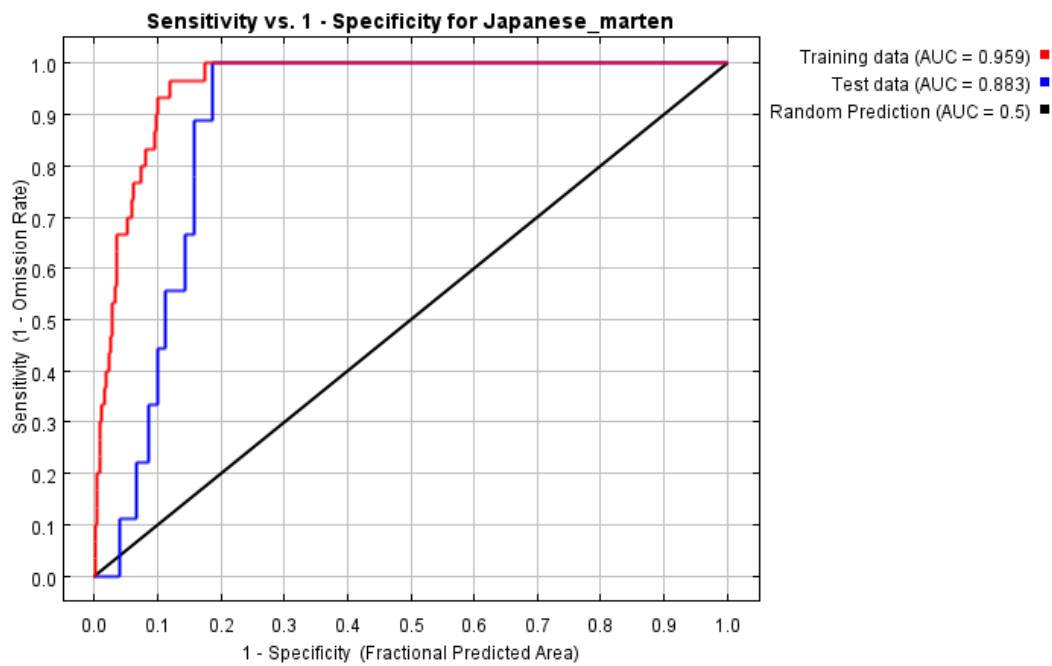
第一回の Maxent モデルの計算結果によって、bio 5、bio 7、bio 9 と bio 1 では、貢献度と重要度が 0 のため、これらの変数を除外した(表 4-8)。

表 4-9 第 2 回の Maxent モデルの計算結果

Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio_8	24.8	4.9
population	23.5	3.9
bio_14	18.1	4.7
bio_18	11.1	24
bio_4	6.8	6.3
roads	3.4	12.4
elevation	3.4	19.9
bio_2	2.9	0
slope	2.1	5.1
slope_direction	1.6	1.1
rivers	0.6	3.9
bio_12	0.5	8.9
land cover	0.4	0.4
vegetation	0.4	0.8
land use	0.2	1.2
bio_19	0.1	2.5
bio_6	0	0

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

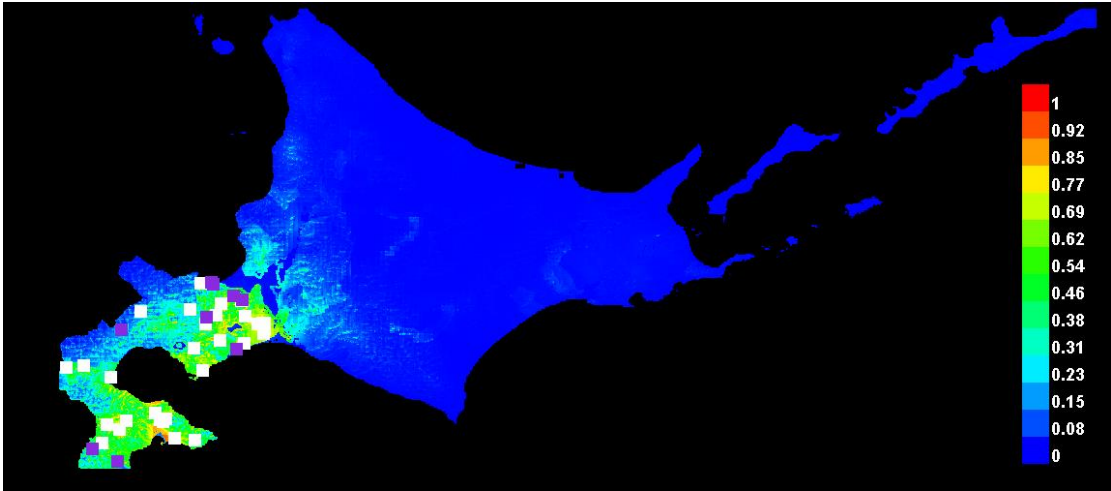
第 2 回の Maxent モデルの計算結果によって、bio 6、land cover、vegetation、land use と bio 19 では、貢献度と重要度が低いため、この 5 個の変数を除外した（表 4-9）。最後に、第 3 回の Maxent モデルの計算結果によって、最終的な予測結果を得た。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

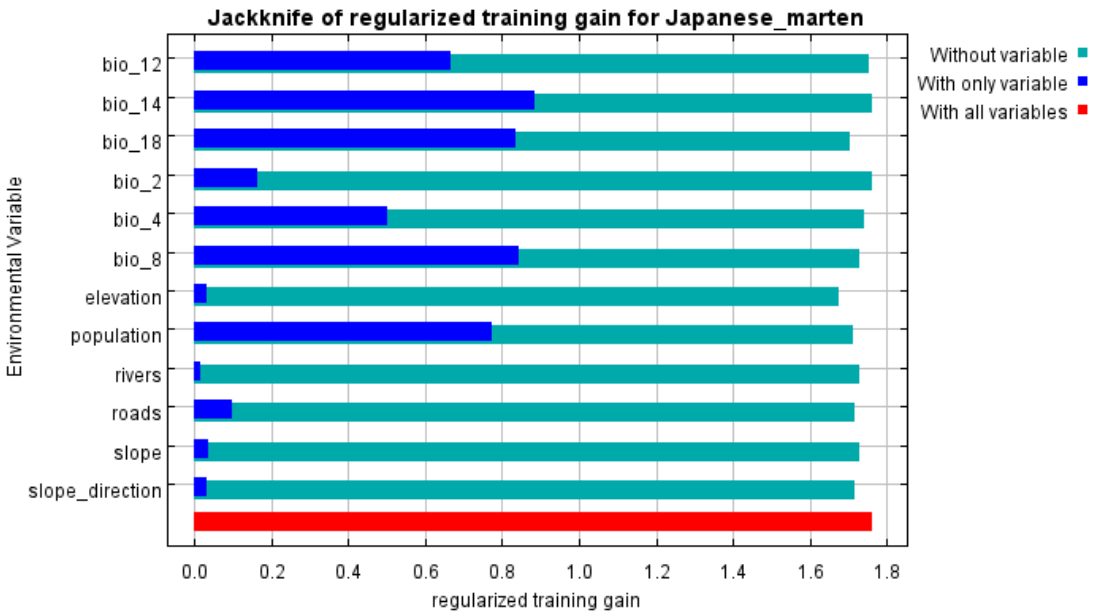
図 4-7 外来種ニホンテンのモデルの精度計算結果の ROC 曲線

今回得た 2 つの AUC の値は 0.959 と 0.883 (1 に近い) であり (図 4-7)、予測値は「優秀」であり、モデルが予測した地理的分布と実際の分布との適合性が高いことが示された (図 4-8)。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-8 外来種ニホンテンの分布予測



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-9 外来種ニホンテンの Jackknife 計算結果

前と同じ、単独でテストされた変数の値が高い場合、または他の変数のみでテストされた

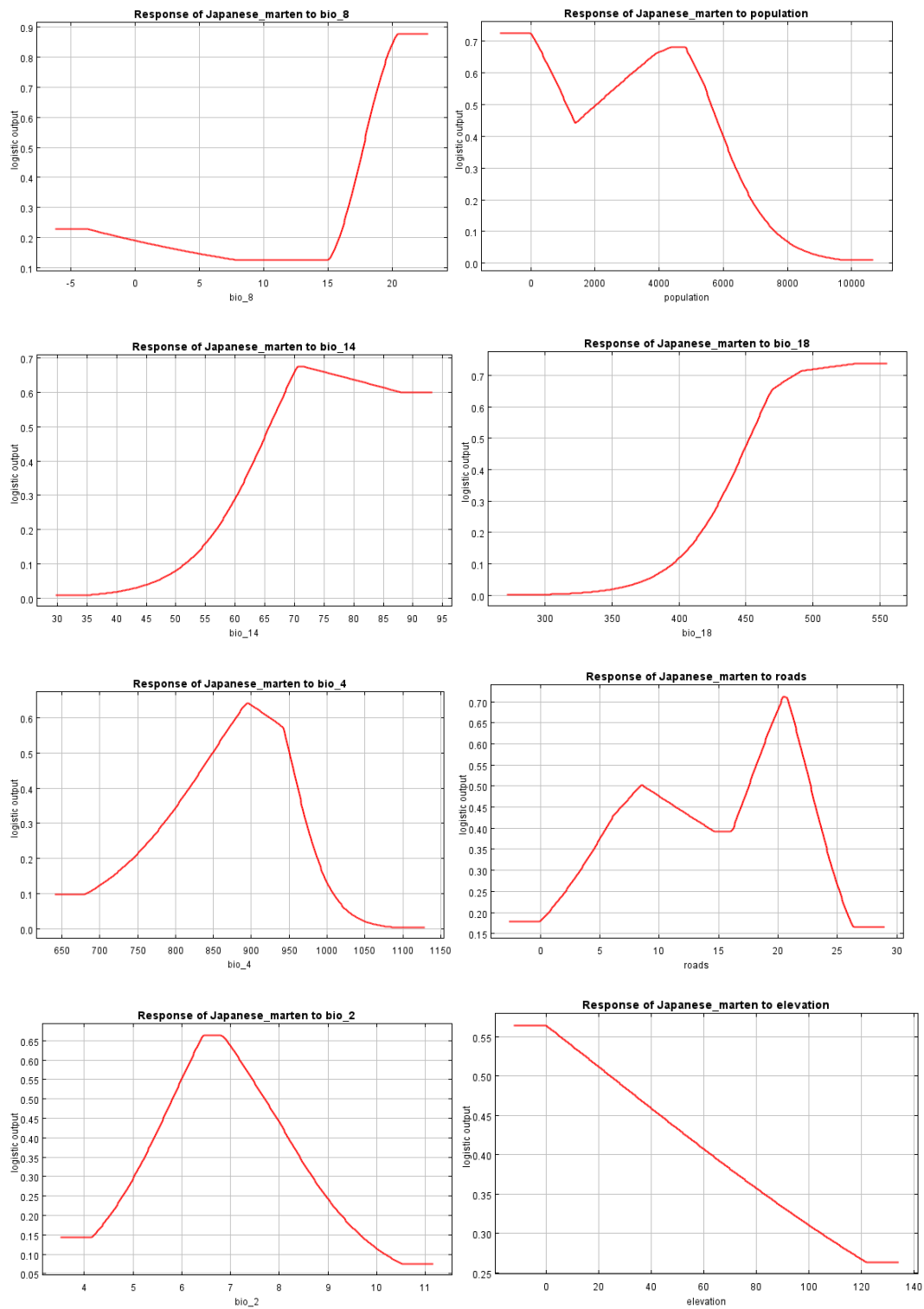
値が他の値と比較して低い場合は、この変数が全体的な予測結果に対してより重要な影響を持つことを意味する。図 4-9 から、単独でテストされた変数の値が高いのは bio14、bio18、bio8、population、bio12 で、他の変数のみでテストされた値が低い変数は elevation、bio18 であり、この六つの変数は全体的な予測結果に対してより重要な影響を持つことを意味する（図 4-9）。

表 4-10 環境変数の貢献率と重要率の統計表

Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio_8	24.8	7.2
population	20.3	5.3
bio_14	19	4
bio_18	13.2	18.1
bio_4	7.3	11.6
roads	3.8	15.1
bio_2	3.3	0
elevation	3.3	5.9
slope	2	5.5
slope_direction	1.6	2.6
rivers	0.8	0
bio_12	0.8	24.7

* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

モデル計算による環境変数の貢献率の統計表によると、12 個の環境変数のうち、貢献率が 3%以上の 8 個の変数を選択し、この 8 個の環境変数の貢献率は一番高いのは bio 8(24.8%)、それからは人口(20.3%)、bio 14 (19%)、bio 18(13.2%)、bio 4(7.3%)、道路(3.8%)、bio 2 (3.3%)、標高(3.3%)である（表 4-10）。

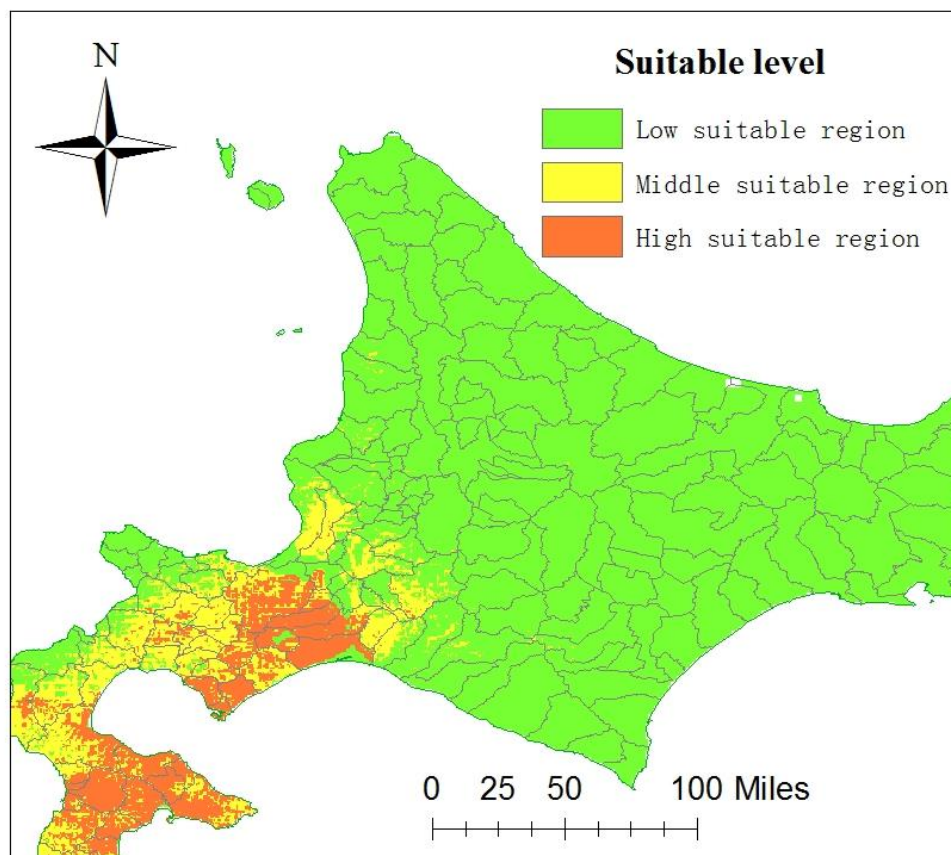


* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-10 8 個の環境変数による外来種ニホンテン分布への影響

外来種ニホンテンとその分布を影響する環境変数の関係については、道路の密度が高いことによって、外来種ニホンテンを発見する確率が高くなるが、密度 20 以降は低くなる。標高はエゾクロテンと同じく高いほど外来種ニホンテンの存在確率が低くなる。人口が 0 の時外来種ニホンテンの存在確率が一番高いが、1700 人以下では外来種ニホンテンの存在確率が低くなる。人口が 4800 人の時には外来種ニホンテンの存在確率が最も高いが、それ以上になると外来種ニホンテンの存在確率が低くなる。温度差 6.5℃—9℃には外来種ニホンテンの存在確率が一番高くなる。最湿月の温度は 15℃以下では外来種ニホンテンの存在確率が低い、15℃から 20℃まで外来種ニホンテンの存在確率がかなり上昇し、20℃以後には外来種ニホンテンの存在確率が一番高い。最後に降水量の増加によって外来種ニホンテンの存在確率が高くなる(表 4-6、図 4-10)。

同じく Maxent ソフトウェアによって生成された外来種ニホンテンの分布予測図は見分けが付きにくかったため、ここの分布図面は ArcGIS を用いて Natural breaks (*Jenks*) で 3 色に階級分類した。緑は低レベル生息適地、黄色は中レベル生息適地、赤は高レベル生息適地である(図 4-11)。赤の部分は外来種ニホンテンの生息に一番適していることがわかった。

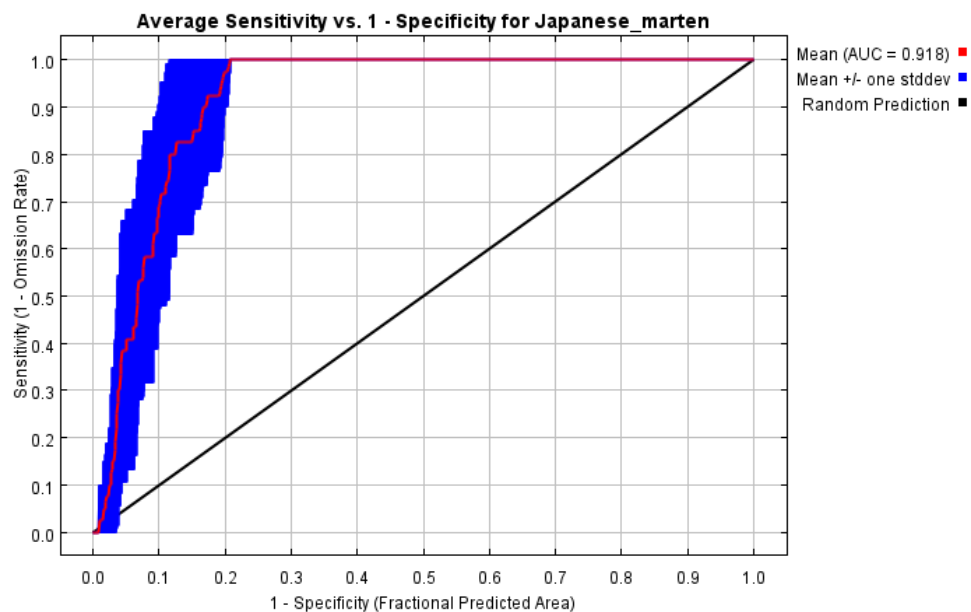


* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-11 北海道における外来種ニホンテンの生息適地レベル

4.3.2 10 回計算による誤差分析

Maxent モデルの計算結果の精度を更に確認する為に、10 回計算による誤差分析を行った。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-12 10 回計算の ROC 曲線

表 4-11 10 回計算の環境変数の貢献率と重要率の統計表

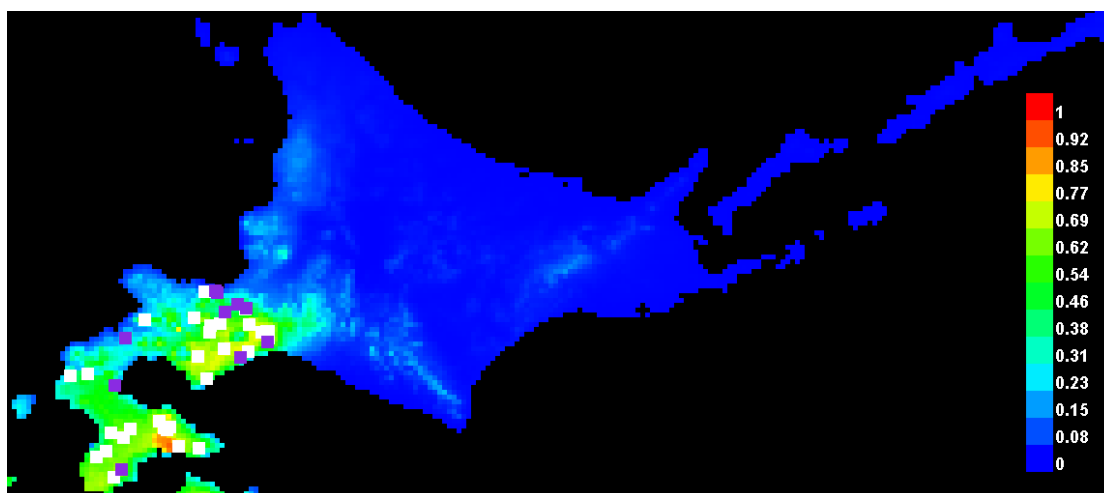
Variable	Percent contribution	Permutation importance
bio_14	29.7	8.1
population	21.8	6.8
bio_8	14.6	10.1
bio_4	10.3	15.3
roads	5.9	24.5
bio_18	5.5	6.1
elevation	3.4	7.7
bio_2	3.2	3.5
slope	2.5	3.6
bio_12	2.1	11.8
slope_direction	1	2
rivers	0	0.5

*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

平均的 AUC の値は 0.918 であり、1 に近い為モデルの精度が高いことが確認した(図 4-12)。10 回計算の環境変数の貢献率の統計表によると、12 個の環境変数のうち、貢献率が 3% 以上の 8 個の変数は変わらないので、モデルの結果には信頼度がある(表 4-11)。

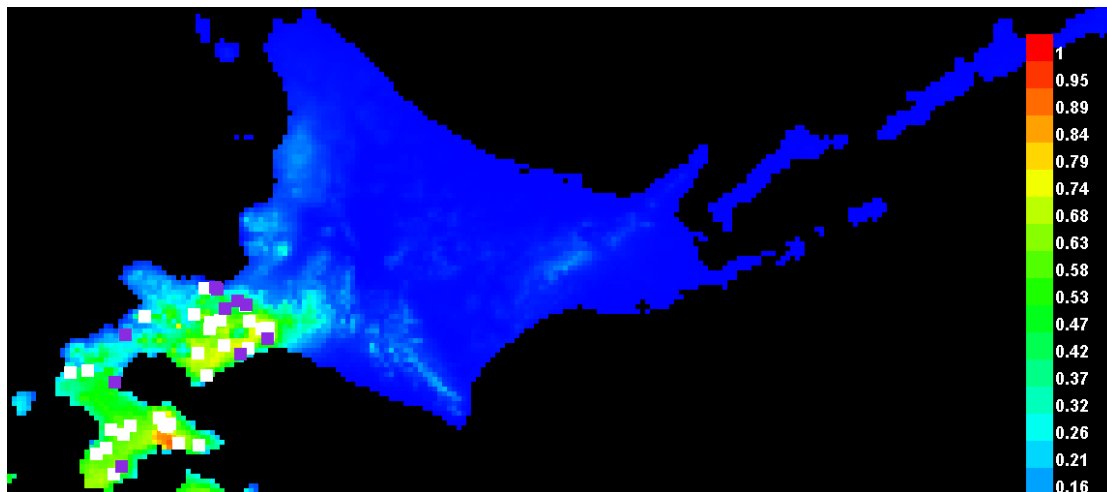
4.3.3 2050 年と 2070 年の外来種ニホンテンの生息分布予測

以上の予測分布図には、現在の気候モデルのもとでの 2 種のテンの分布予測である。2050 年と 2070 年の気候データは World Clim から入手でき、ここでは現在の気候モデルのもとでの種の分布を、2050 年と 2070 年の気候のもとでの種の分布の予測に用いている。外来種のニホンテンは、将来の気候における分布拡大の可能性があるので考慮し、ここでは将来の気候における外来種ニホンテンの分布を予測した(図 4-13、図 4-14)。



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-13 2050 年に外来種ニホンテンの生息分布予測



*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-14 2070 年に外来種ニホンテンの生息分布予測

4.3.4 各レベル生息適地比率と面積計算

北海道の面積（83450 平方キロメートル）によって、各レベル生息適地の面積を計算した（表 4-12）。

表 4-12 各レベル生息適地の面積

外来種ニホンテン	比率 (%)	面積 (km ²)	エゾクロテン	比率 (%)	面積 (km ²)
低レベル生息適地	83.24516336	69468.08882	低レベル生息適地	75.14903	62711.8614
中レベル生息適地	9.502538381	7929.868279	中レベル生息適地	18.69331	15599.5636
高レベル生息適地	7.252298264	6052.042901	高レベル生息適地	6.157669	5138.575

*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

外来種ニホンテンには、低レベル生息適地の比率は約 83.245%で、面積は 69468.0888km²となる。中レベル生息適地の比率は約 9.503%で、面積は 7929.8682km²、高レベル生息適地の比率は約 7.252%で、面積は 6052.0429km²となる。

在来種エゾクロテンには、低レベル生息適地の比率は約 75.149%で、面積は 62711.8614km²、中レベル生息適地の比率は約 18.693%で、面積は 15599.5636km²、高レベル生息適地の比率

は約 6.158%で、面積は 5138.575km²（表 4-12）となる。

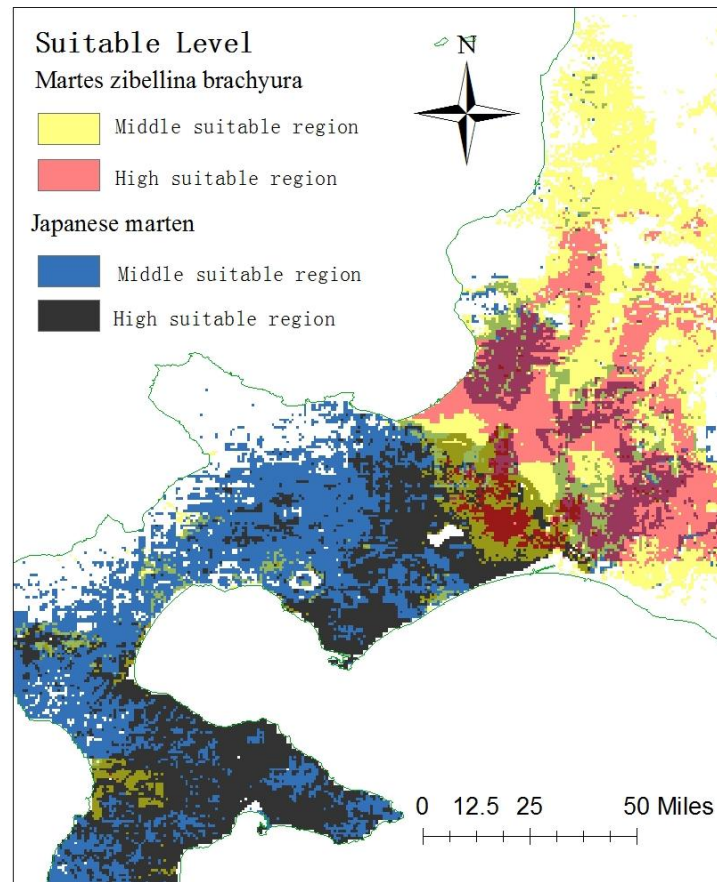
4.3.5 外来種ニホンテンの生息率計算

種の存在点が互いに近すぎることによって、生じる誤差の問題を防ぐために、再度、種の存在点についての選別を行い、更にバッファ解析の手法を用いて、より独立した外来種ニホンテンの分布点を選定した。外来種ニホンテンの 10 回計算の結果から生息適度に関する ASC データを抽出し、各レベルの生息適地に外来種ニホンテンの生息率を計算した。

結果について、外来種ニホンテンが低レベル生息適地に存在する確率は 8.823529%で、中レベル生息適地に存在する確率は 20.58824%で、高レベル生息適地に存在する確率は 70.58824%である。

4.4 北海道による両種の予測結果の重なる地域分析

前の両方のモデル計算結果から、低レベル生息適地のデータを削除して、外来種ニホンテンとエゾクロテン競争可能性の高い地域を得た（図 4-15）。



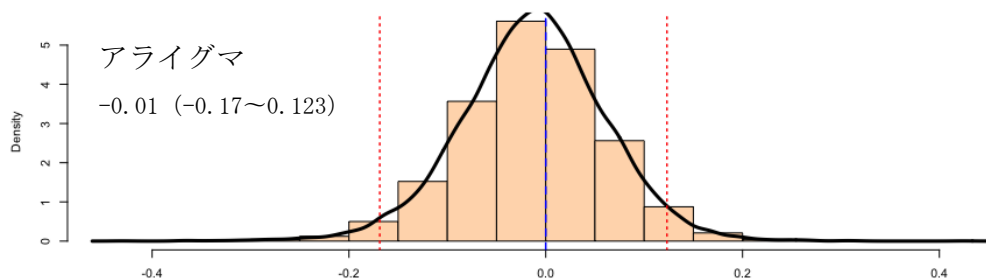
*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図 4-15 外来種ニホンテンとエゾクロテン競争可能性の高い地域

第5章 階層ベイズ分析の結果

5.1 在来種エゾクロテンと外来種アライグマの関係性分析

階層ベイズ解析で得られた各パラメータの事後分布を以下に示した（図 5-1）。在来種エゾクロテンの生息密度を目的変数とした解析では、外来種アライグマが負の効果（中央値：-0.01；95%信用区間：-0.17～0.123）を及ぼしていることが示された（図 5-1）。在来種エゾクロテンが外来種アライグマから負の影響を受けていることがわかった。

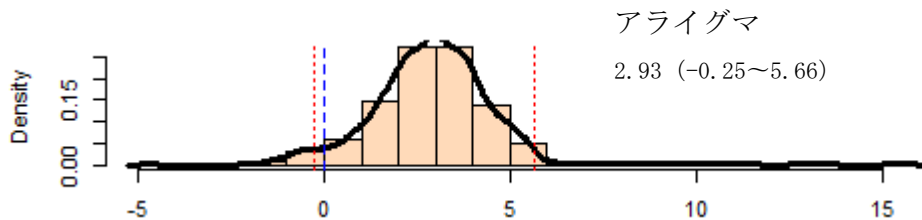


*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図5-1 在来種エゾクロテンの生息密度に影響を与える要因の事後分布。パラメータの数値は中央値（95%信用区間）を示す。（X軸はアライグマという変数を表して、Y軸は事後分布の確率密度を表している。）

5.2 外来種ニホンテンと外来種アライグマの関係性分析

階層ベイズ解析で得られた各パラメータの事後分布を以下に示した（図 5-2）。外来種ニホンテンの生息密度を目的変数とした解析では、外来種アライグマが正の効果（中央値：2.93；95%信用区間：-0.25～5.66）を及ぼしていることが示された（図 5-2）。外来種ニホンテンが外来種アライグマから正の影響を受けていることがわかった。

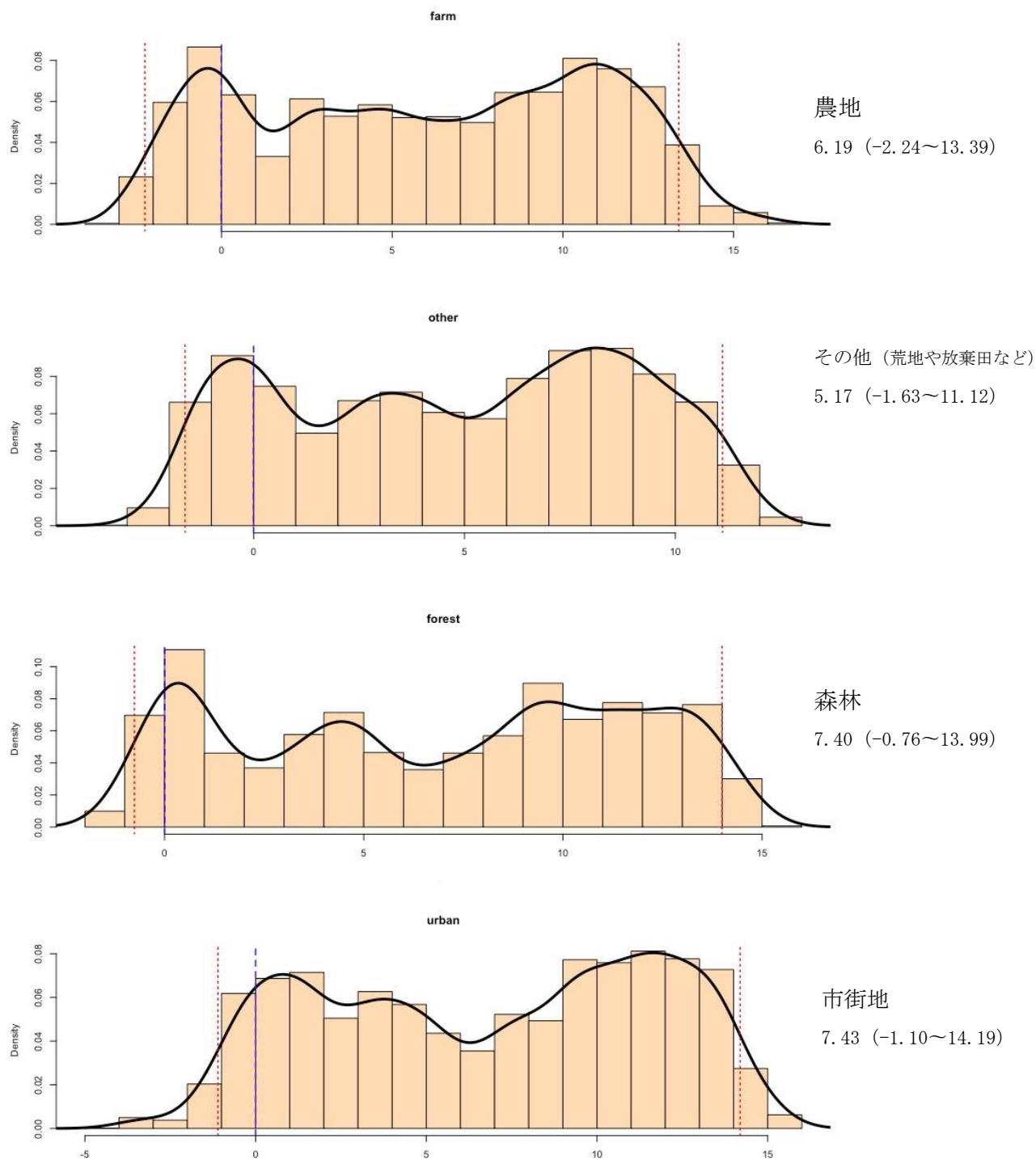


*平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図5-2 外来種ニホンテンの生息密度に影響を与える要因の事後分布。パラメータの数値は中央値（95%信用区間）を示す。（X軸はアライグマという変数を表して、Y軸は事後分布の確率密度を表している。）

5.3 在来種エゾクロテンと環境要因の関係性分析

環境要因について、在来種エゾクロテンは農地から正の効果（中央値：6.19；95%信用区間：-2.24～13.39）、森林から正の効果（中央値：7.40；95%信用区間：-0.76～13.99）、その他（荒地や放棄田など）から正の効果（中央値：5.17；95%信用区間：-1.63～11.12）、市街地から正の効果（中央値：7.43；95%信用区間：-1.10～14.19）を受けていることが示された（図 5-3）。在来種エゾクロテンが四つの環境要因から正の影響を受けていることがわかった。

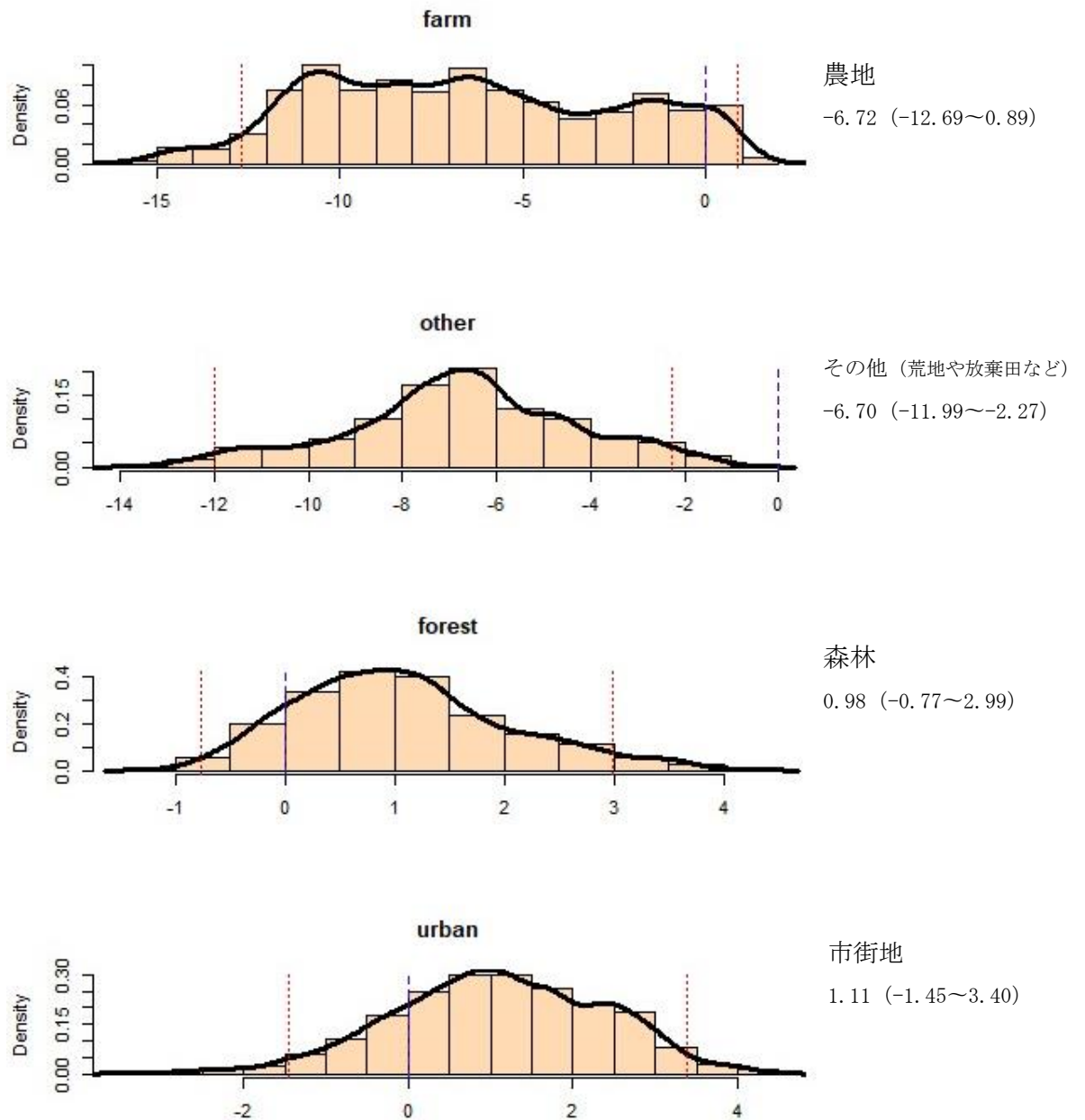


* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図5-3 エゾクロテンの生息密度に影響を与える環境要因の事後分布。各パラメータの数値は中央値（95%信用区間）を示す。（X軸は各環境変数を表して、Y軸は事後分布の確率密度を表している。）

5.4 外来種ニホンテンと環境要因の関係性分析

環境要因について、外来種ニホンテンは農地から負の効果（中央値：-6.72；95%信用区間：-12.69～0.89）、森林から正の効果（中央値：0.98；95%信用区間：-0.77～2.99）、その他（荒地や放棄田など）から負の効果（中央値：-6.70；95%信用区間：-11.99～-2.27）、市街地から正の効果（中央値：1.11；95%信用区間：-1.45～3.40）を受けていることが示された（図 5-3）。外来種ニホンテンが森林・市街地から正の影響、農地・その他（荒地や放棄田など）から負の影響を受けていることがわかった。



* 平川浩文様から提供したテンのデータも含む。

図5-4 外来種ニホンテンの生息密度に影響を与える環境要因の事後分布。各パラメータの数値は中央値（95%信用区間）を示す。（X軸は各環境変数を表して、Y軸は事後分布の確率密度を表している。）

第6章 考察

6.1 エゾクロテンと外来種ニホンテンの時間的競合

外来種ニホンテンと在来種エゾクロテンは近縁で、食性や生活地域など大幅に重複する(平川ほか 2015)。そして、体サイズに関しては外来種ニホンテンの方が大きく、エゾクロテンは比較的によく、もし競合が起きたら、不利な状態になる可能性が高い。テン類は排他性を示し(李 2012)、縄張り意識が高く(Samuel et al. 1985)、さらに外来種ニホンテンは在来種エゾクロテンを駆逐しながら分布を拡大する可能性が高い。

エゾクロテンについて、季節によって活動が最も高いのは冬季(12月、1月、2月)と春季(3月、4月、5月)で、その後は秋季(9月、10月、11月)と夏季(6月、7月、8月)であった(表3-2)。月別RAIから見れば、3月のRAIが一番高いが、次は12月で、エゾクロテンが活動多いことを示した(表3-1)。

外来種ニホンテンについて、季節によって活動が最も高いのは秋季(9月、10月、11月)と春季(3月、4月、5月)で、その後は冬季(12月、1月、2月)であった(表3-5)。月別RAIから見れば、11月のRAIが一番高いが、次は3月と12月で、外来種ニホンテンが活動多いことを示した(表3-4)。

前の季節別や月別RAIの結果を見ると、エゾクロテンもニホンテンも春、秋、冬に活動が多く、3月と12月に最も活動が多い。冬季の食物不足を考慮すると、両種のテンは冬をうまく乗り切るために、冬を迎える前に、より積極的に食物を探している可能性がある。2種のテンの耐寒性の違いを考えると、地元に生息するエゾクロテンの方が寒冷地に適応しているため、12月の活動が多い(表3-1)。一方、国内外来種でもあるニホンテンはエゾクロテンほど寒さに強くなく、秋季から冬支度を始めることから明らかなように、11月が最も活動的で、12月に入っても活発である(表3-4)。3月から春先にかけては、冬の間の食糧不足による問題を緩和するために、両種のテンが活発に活動する可能性がある。

両種とも、夏では昼間帯で活動することがあった（図 3-2、図 3-5）。時間的には、両種とも、秋と冬は 16:00 から 8:00（翌日）まで活動し、8:00 から 16:00 まで休息し、春は 16:00 から 4:00（翌日）まで活動し、4:00 から 12:00 まで休息する（図 3-2、図 3-5）。夏の外来種ニホンテンは他の季節よりもはるかに撮影枚数が少なく（表 3-5）、夏の外来種ニホンテンの活動量が少ない可能性がある。これは夏に食物が豊富な可能性が高い。また、春は 12 時から 16 時の時間帯に外来種ニホンテンは活動していたが、エゾクロテンは活動していなかった（図 3-2、図 3-5）。

全体として、外来種ニホンテンはエゾクロテンよりも活動が活発で、活動時間帯もほぼ重なっており、特に月別 RAI の結果から見ると、12 月は 2 種のテンの競合プレッシャーが最大であったことが明らかである。

6.2 在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンの空間的競合

野幌森林公園の最も西南部の森（C1）は 2019 年の 10 月と 11 月にエゾクロテンが確認されるようになった（表 3-1）。外来種ニホンテンはこの前に野幌丘陵の近く（野幌森林公園でエゾクロテンが発見された場所の南部）に発見されており（平川ほか 2015）、そのまま北方向へ侵入する可能性が高い。そうだとすると、野幌丘陵の近くのエゾクロテンは駆逐されて、北方向へ移動する可能性が高い。また、野幌森林公園の最も西南部の森（C1）のエゾクロテンも駆逐されて、北方向へ移動して、野幌森林公園の南部の森に進入する可能性が高い。

生息地から見ると、2009 年 5 月に野幌森林公園の東南部で外来種ニホンテンが発見された場所は野幌森林公園の外側で、周辺の農地と隣接している（平川ほか 2015）。そして、銭函の市街地でも外来種ニホンテンが発見されている（平川ほか 2015）。外来種ニホンテンは特に天然林ではなく、人工林を選択する傾向がある（表 3-6）。しかし、それに対して、在来種エゾクロテンは天然林を選択する傾向がある森林性の動物である（表 3-3）。

野幌森林公園では天然林が 60%、人工林が 40%を占めている。外来種ニホンテンが侵入することは可能である。そして、地震や台風によって、環境が変化し、さらに外来種ニホンテンが侵入する可能性がある。

階層ベイズ解析で得られた結果から見ると、環境要因について、両種とも、森林から正の効果、市街地から正の効果を受けていることが示された（図 5-3、図 5-4）。

Maxent モデルの計算結果によって、外来種ニホンテンが更に北海道の東へ侵入する可能性があつて（図 4-13、図 4-14）、その侵入によって、在来種エゾクロテンとの競合も更に激しくなる可能性がある。図 4-15 から見ると、一番競合可能性の高い地域は現在の調査地支笏湖周辺地域、野幌森林公園周辺地域、石狩低地帯の南部と東部である。つまり、外来種ニホンテンが更に分布を拡大する可能性が高く、特に石狩低地帯南部の道路を越えて、東へ分布を拡大する可能性が遥かに高い。

6.3 2種のテンの生息分布の背景

もともとは、エゾクロテンは北海道全域に生息していたと考えられているが、1940 年代に外来種ニホンテンが道南に定着して以来、ニホンテンが北西に生息域を拡大し、現在の両種の分布は、人口密集地である石狩低地帯を境に、西側に外来種ニホンテンが生息し、東側に在来種エゾクロテンが生息するという二分化が生じている。このような現在の 2 種のテンの生息分布の背景を時間と行動範囲から推測してみたい。

夏の外来種ニホンテンは他の季節よりもはるかに撮影枚数が少なく（表 3-5）、撮影場所も集中して（図 3-6）、2 種のテンに対する競合プレッシャーは夏季に最も低くなる可能性がある。夏季には食物が豊富なため、ニホンテンは小規模な生息域を好む可能性がある。

表 3-1 と表 3-4 から、秋冬の期間には、外来種ニホンテンの月別 RAI が一番高く、活動が高いのは 11 月、次は 12 月であるが、在来種エゾクロテンの月別 RAI が一番高いのは 12

月ということから、秋になり天候が寒くなると、ニホンテンがエゾクロテンよりも寒さに敏感になり、より多くの食物を求めて活動量と行動範囲を増やし、その後エゾクロテンも寒くなるにつれて活動量と行動範囲を増やす可能性がある。

2 種の間の競合プレッシャーは、同じ季節（冬）、同じ月（12 月）、同じ活動時間（16:00 から 8:00（翌日）まで）に最も高くなる（図 3-2、図 3-5）。しかし、ニホンテンの冬支度の最大活動時期（11 月）がエゾクロテンより早い（12 月）ため（表 3-1、表 3-4）、同じ地域に住むエゾクロテンはこの時期すでに競合で不利になり、食物もなくなり、サイズも不利になる。そのため、エゾクロテンは食物を求めて行動範囲を広げ、ニホンテンがいない、しかしまだ食物がある地域へと移動する可能性がある。

外来種ニホンテンの 3 月の RAI は在来種エゾクロテンより高く（表 3-1、表 3-4）、春になり、体力を補うためにより多くの食物が必要になっても、ニホンテンがエゾクロテンより活動が高く、より多くの食物を見つけたため。それに対して、エゾクロテンは依然として競合で不利な立場にあったことが推測される。その後、ニホンテンが増え、生息域が広くなると、エゾクロテンはニホンテンがいない北海道東部に押し込められる形で移動せざるを得なくなったと考えられる。

以上のことから、エゾクロテンとニホンテンが同じ地域に生息することは難しいことであり、夏期は競合プレッシャーが少ないため可能であるが、秋冬期は食物不足のため競合プレッシャーが大きく、エゾクロテンの後退は避けられない。表 3-1 と表 3-4 から、エゾクロテンの後退は冬季に起こる可能性が高く、最も可能性が高いのは 12 月であると推測される。

また、本州中部地方長野県入笠山に生息する在来種としてのニホンテンでは、行動圏面積は最小 2 月から最大 7 月の範囲内で変化し、行動圏は 7 月に最大を示し、活動量は 7 月と 8 月には最大の活動量を示した(河内ほか 2003)。

一方、表 3-4 から、北海道に侵入した外来種ニホンテンは、秋冬期に活動が最大となり、夏は最小、活動には 11 月に最大となる。これらは本州の在来種ニホンテンとは大きく異なっている。国土交通省気象庁のデータから、2003 年から 2020 年までの支笏湖周辺の調査地域の年平均降水量は 984mm、平均気温は 7.4℃、1 月の日最低気温は-12.9℃である。調査時期に応じる先行研究の長野県入笠山の調査地あたりの年平均間降水量は 1271.5mm、平均気温は 9.5℃、1 月の日最低気温は-8.1℃である。特に 2006 年から 2020 年までの支笏湖周辺の調査地域の年平均降雪量は 227cm、最深積雪は 52cm である。

長野県だけでなく、在来種のニホンテンが生息する地域では降雪や積雪などはほとんどない。北海道に外来種のニホンテンが侵入した後、外来種のニホンテンが北海道の寒冷な気候、特に積雪の多い冬期の餌の確保が困難な気候に適応するため、気候の変化に応じて冬期の前に餌を蓄えるようになったと推測される。

また、図 4-5 からわかるように、北海道の西側はエゾクロテンの高適応地域ではないため、ニホンテン侵入の分布拡大の一因となっている可能性があり、また、2 種のテンの高適応地域である石狩低地帯では 2 種のテンの競合が激しくなった可能性があり（図 4-15）、ニホンテンが道東に急速に広がらなかった一因である可能性も考えられる。

6.4 エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布に影響する環境変数

エゾクロテンのモデル計算による環境変数の貢献率の統計表によると、貢献率の高い 9 個の環境変数は道路、土地利用、標高、bio 4、川、bio 15、bio 2、bio 12、bio 19 である（表 4-5）。その中で、bio 4 と bio 2 では温度を表し、bio 15、bio 12 と bio 19 では降水を表す。他の環境変数について、森林の影響が少ない原因には北海道の森林地域が大きいので、逆にエゾクロテンの行動に制限が少ない可能性がある。道路の影響が大きいのは交通事故によってエゾクロテンの死体などを発見したことが多く、記録が多いことにこの結果に出る可能性がある。

外来種ニホンテンのモデル計算による環境変数の貢献率の統計表によると、貢献率の高い8個の変数はbio 8、人口、bio 14、bio 18、bio 4、道路、bio 2、標高である（表4-10）。その中で、bio 4、bio 2とbio 8では温度を表し、bio 14とbio 18では降水を表す。

エゾクロテンと外来種ニホンテンの分布を共に影響する環境変数は道路、標高、bio 4とbio 2である（表4-5、表4-10）。図4-4から、エゾクロテンとその分布に影響する環境変数の関係については、道路の密度が高いことによって、エゾクロテンを発見する確率が高くなる。図4-10から、外来種ニホンテンとその分布に影響する環境変数の関係については、道路の密度が高いことによって、外来種ニホンテンを発見する確率が一時的に高くなるが、道路の密度がさらに高くなると外来種ニホンテンを発見する確率は逆に低くなる。図4-4と図4-10から、標高が両種同じく高いほど存在確率が低くなる。温度差8.5℃—9.7℃にはエゾクロテンの存在確率が最も高くなる。温度差6.5℃—9℃には外来種ニホンテンの存在確率が最も高くなる（図4-4、図4-10）。

特に、外来種ニホンテンの分布に影響する環境変数から分析して、外来種ニホンテンの分布に影響が大きいのは人口、温度と降水である。外来種ニホンテンには人口分布のある街などでも生息する可能性が高いが、温度が低い場所や降水量の少ない場所には外来種ニホンテンを生息する可能性は低い（図4-10）。

6.5 野幌森林公園と石狩海岸地域におけるエゾクロテンの行動変化

1920年以前の捕獲などの原因により、1930年以降、野幌森林公園におけるエゾクロテンの記録が得られていないことに対して、土地利用の影響がある可能性がある。1921年からは札幌周辺の国有林では官行斫伐を開始して、1948-1952年には食糧増産のため森林が農地に変換し、野幌国有林の面積はほぼ半減した。エゾクロテンは森林性の動物で、森林面積の減少はエゾクロテンに対する不利な生息環境である。土地利用の変化や森林伐採な

どの原因でクロテンの生存に脅威があることはすでに証明されている(Harrison et al. 2004)。その後、1953 年からは伐採がしだいに減少して、また 1987 年以降は自然保護団体の伐採反対運動や天然林保存要請が強まり、天然林での伐採は中止され人工林の間伐のみが行われているという状況である。2001 年の文献では野幌森林公園周辺部分は植生の進出・活力度増加が見られる(戸舘ほか 2001)。それはエゾクロテンの生息に適した環境条件を提供する。森林が回復して、2004 年 11 月に自動撮影カメラでエゾクロテンを初めて撮影したことにも関係があると考えている(平川 2008)。

2018 年 9 月には大きな地震が発生して、その後に台風にも見舞われた。それらの原因で、多くの木が倒れ、野幌森林公園の自然環境を変えた。その後の連鎖反応によって、植生も少し変化した。高い木が多く倒れて、各種の草本類が成長し、獣道に影響して、エゾクロテンの行動にも影響が出るのが危惧されている(高槻ほか 2018)。2018 年にはエゾクロテンの記録は全て野幌森林公園の西側で、2019 年の記録は全て野幌森林公園南部の北側である(表 3-1)。

2020 年に新型コロナウイルスの影響により、各種の予防対策が施行され、それによって、人々はステイホームによる運動不足解消と 3 密回避のために森林公園へ散策に出向く人が増え、自動撮影カメラで撮影される人も多くなった。その中で撮影された人の大部分は A 区で集中して、B 区は 2019 年とあまり変わりがなかった。同時に、A 区で撮影された動物が 2019 年より多く減少したが、B 区で撮影された動物は 2019 年より大幅に増加した(表 3-1)。

そして、野幌森林公園の平成 30 年の 21 号台風による風倒被害木の整理・搬出作業が行われ、令和 2 年 12 月 1 日からおよそ半年ぐらいの風倒木処理によって野幌森林公園の環境が変わった。そのため、外来種ニホンテンの影響の他にエゾクロテンの行動にも影響が出る可能性がある。エゾクロテンは森林性の動物で、森林面積の減少はエゾクロテンに対するには不利な生息環境である。

そのほかに、石狩海岸地域には以前にはエゾクロテンの生息記録があるが、今回の調査では、エゾクロテンの生息を示すデータは得られなかった。銭函市内の周りには外来種ニホンテンを発見したことがあるので(平川ほか 2015)、そのまま東方向の石狩海岸地域へ侵入して、エゾクロテンを排除する可能性がある。

6.6 捕獲調査による結果の可能性分析

今回の捕獲調査では、自動撮影カメラでニホンテンが撮影されたが、残念ながら捕獲には至らなかった。

理由としては、以下のことが考えられる。

- 1、テンは警戒心が強く、罠に入りにくい。
- 2、ケージに他の動物の匂いがついていて、動物は匂いに敏感で、ケージに他の動物の匂いがついてると捕獲は難しい。そのほかに、動物が一度捕獲されると、別のトラップに捕獲されるということがなくなってしまう(Hernández et al. 2005)。
- 3、ニホンテンにとって食物には事欠かない。写真でわかるように、ニホンテンが餌の置かれたケージの外をウロウロしているわけではなく、どちらかという通り過ぎるような感じだった。この場合、ニホンテンが固定的な餌を採取の場所を持っている可能性が高いので、食物に事欠くことはない。
- 4、エサ選択の問題。捕獲調査では3種類の餌を選んだが、このうち生魚は最も効果が低く、ほとんど食べなかった。他の2種類の揚げ物は効果が高かった。実際の捕獲調査では、3種類の餌を毎日交換するものの、餌はすぐに他の小動物に食べられてしまい、仕掛け後しばらくは餌がない状態になってしまうことがわかった。この問題を解決するために、餌を枝で地面に固定した。しかし残念なことに、効果は改善されなかった。この問題を解決にはまだ研究が必要である。

6.7 外来種アライグマが在来種エゾクロテンと外来種ニホンテンに与える影響

在来種エゾクロテンの生息密度を目的変数とした解析では、外来種アライグマが負の効果（95%信用区間）を及ぼしていることが示されたが（図 5-1）、外来種ニホンテンの生息密度を目的変数とした解析では、外来種アライグマが正の効果（95%信用区間）を及ぼしていることが示された（図 5-2）。

在来種と外来種の生息密度、様々な環境要因を含む地域を解析し、在来種エゾクロテンが外来種アライグマから負の影響を受けている（図 5-1）。外来種ニホンテンは外来種アライグマから正の効果を受けている（図 5-2）。

在来種と外来種の階層ベイズ解析に関する文献から、在来種タヌキ個体群が外来種アライグマから負の影響を受けていることが示され、外来種アライグマは、在来種タヌキ・外来種ハクビシンから正の効果を受けていることが示された。そして、外来種ハクビシンは、在来種タヌキ・外来種アライグマから正の効果を検出された（栗山ほか 2018）。

ここから見ると、在来種タヌキ個体群と在来種エゾクロテン個体群が外来種アライグマから負の影響を受け、更に他の在来種個体群も外来種アライグマから負の影響を受けている可能性がある。

逆に、外来種アライグマは、在来種タヌキ・外来種アハクビシンから正の効果を受け、外来種ハクビシンは、在来種タヌキ・外来種アライグマから正の効果を受け、外来種ニホンテンは外来種アライグマから正の効果を受けていることから、外来種個体群は在来種個体群・他の外来種個体群から正の効果を受けている可能性がある。外来種個体群の間では、特にお互いの影響はまだ研究が必要である。

6.8 環境要因が在来種エゾクロテンに与える影響

階層ベイズ解析の結果から、在来種エゾクロテンは農地から正の効果、森林から正の効果、その他（荒地や放棄田など）から正の効果、市街地から正の効果を受けている（図 5-

3)。在来種と外来種の階層ベイズ解析に関する文献から、在来種タヌキは市街地から正の効果、放棄田から正の効果を受けている(栗山ほか 2018)。

在来種エゾクロテンは4つの土地利用タイプすべてから正の影響を受けており、他の文献でも在来種タヌキに対する市街地や荒地の正の影響が言及されている(栗山ほか 2018)。生物学的特性を考慮すると、中小型の哺乳類は森林地帯に多く生息しているものの、我々が通常考えるように、積極的に市街地から遠ざかり、市街地に近づかないのではなく、市街地環境に適応し、市街地環境を認識している可能性がある。

図 2-11 からわかるように、在来種エゾクロテンは意図的に市街地や農地を避けているわけではなく、市街地や農地の中心部には生息していないが、市街地や農地の周辺部には多く生息している。多くの野生動物が夜行性であることや、中小型哺乳類は人間に危害を加えないという一般的な知識を考えれば、市街地や農地の縁辺に生息する動物が発見されにくく、気づかれにくいのは当然である。

また、市街地や農地では、中小型哺乳類に天敵がいらないこと、市街地では人の食べ残しがある場所が多いこととネズミが多いこと、農地では農作物やネズミが多いこと、特に秋冬の季節は比較的に気温が高くなり、野生動物の引き寄せる力も大きくなる。また、市街地や農地では中小型哺乳類にとって最大の脅威となる交通事故なども、例えば、一般的に夜間に活動する在来種エゾクロテンなど、多くの野生動物の夜行性の習性を考えれば、人や車と遭遇する可能性もかなり低くなる。

クマやシカのような大型哺乳類は別として、在来種でありながら市街地や農地に生息していると人に対応されてしまうが、上記のような点を考慮すると、中小型哺乳類は市街地や農地から良い影響を受けると考えるのが妥当である。

また、市街地部だけでなく、荒地や放棄地なども在来種であるエゾクロテンやタヌキに正の影響を与えている。生物学的特性を考えると、荒地や放棄地などには利用可能な資源

が少ないものの、在来種が長い生物学的進化と適応の過程で荒地や放棄地などを利用する方法を見つけ、活用している可能性がある。

6.9 環境要因が外来種ニホンテンに与える影響

環境要因について、外来種ニホンテンはその他（荒地や放棄田など）から負の効果、市街地から正の効果を受けていることが示された（図 5-4）。在来種と外来種の階層ベイズ解析に関する文献から、外来種アライグマは、市街地から正の効果、放棄田から負の効果を受けている（栗山ほか 2018）。

外来種のニホンテンも、外来種のアライグマと同様に、市街地がもたらす正の影響と、荒地や放棄地などがもたらす負の影響を受けている。市街地の正の影響は、在来種の中小型哺乳類だけでなく、外来種の中小型哺乳類も含まれる。在来種も外来種も、市街地環境についてある程度の知識と理解を持っている可能性があり、図 2-12 に見られるように、ニホンテンも市街地周辺部に生息しており、その分布の理由は先に述べたエゾクロテンと同様であると考えられる。

荒地や放棄地などは、外来種のニホンテンと外来種のアライグマの双方に負の影響を及ぼす。外来種は、荒地や放棄地などの利用可能な資源が少ないことを考慮すると、地域適応性が高く、資源を効率的に利用できる在来種とは異なり、荒地や放棄地をうまく利用することができず、最終的には荒地や放棄地を避けて他の生息地を選択する可能性が高い。

6.10 支笏湖周辺地域で撮影した種不明なテンについて

「北海道に生息するクロテンとニホンテンの識別ガイド」（平川ほか 2010）から、尾端が淡色であれば、ニホンテンの可能性が高いが、該当しない個体もある。ニホンテンの多くの個体では尾端が基部より淡色となる。ただし、個体差が大きく、この特徴がない、尾端が基部よりやや暗色にみえる場合もある。冬季に限って、体が明るい黄色であれば、ニ

ホンテンである。クロテンは首筋から尾にかけて色が濃くなり、尾端が体の中で最も暗色で、通常黒になる。(平川ほか 2010)。

ところが、今回撮影された自動撮影カメラのデータには、ニホンテンの体色の特徴を持ちながら、エゾクロテンの特徴である暗黒色の尾端を有する画像が複数撮影されていた(図 3-8)。体色に個体差はあるといわれるものの、このような個体はこれまでに明確に確認されたことがなく、それゆえにテン類研究者の間でも、この画像の種判別が一致しなかったものと考えられる。

種間交雑の可能性も考えられ、ニホンテンとクロテンとの間で交雑による遺伝子攪乱も懸念されるが、現在のところ種間交雑を示す証拠はまだ得られていない(木下ほか 2020)。

まずは尾の形状や長さ、また体が明るい黄色というところから見れば、この種不明なテンは外来種ニホンテン、またはその変種である可能性がある。尾端の黒に対しては、個体差の可能性がある(平川ほか 2010)。また、この種不明なテンが撮影された地域の周辺で多くのニホンテンも撮影しており(図 6-1)、その点から見ても、この種不明なテンはニホンテン、あるいはその変種である可能性がある。

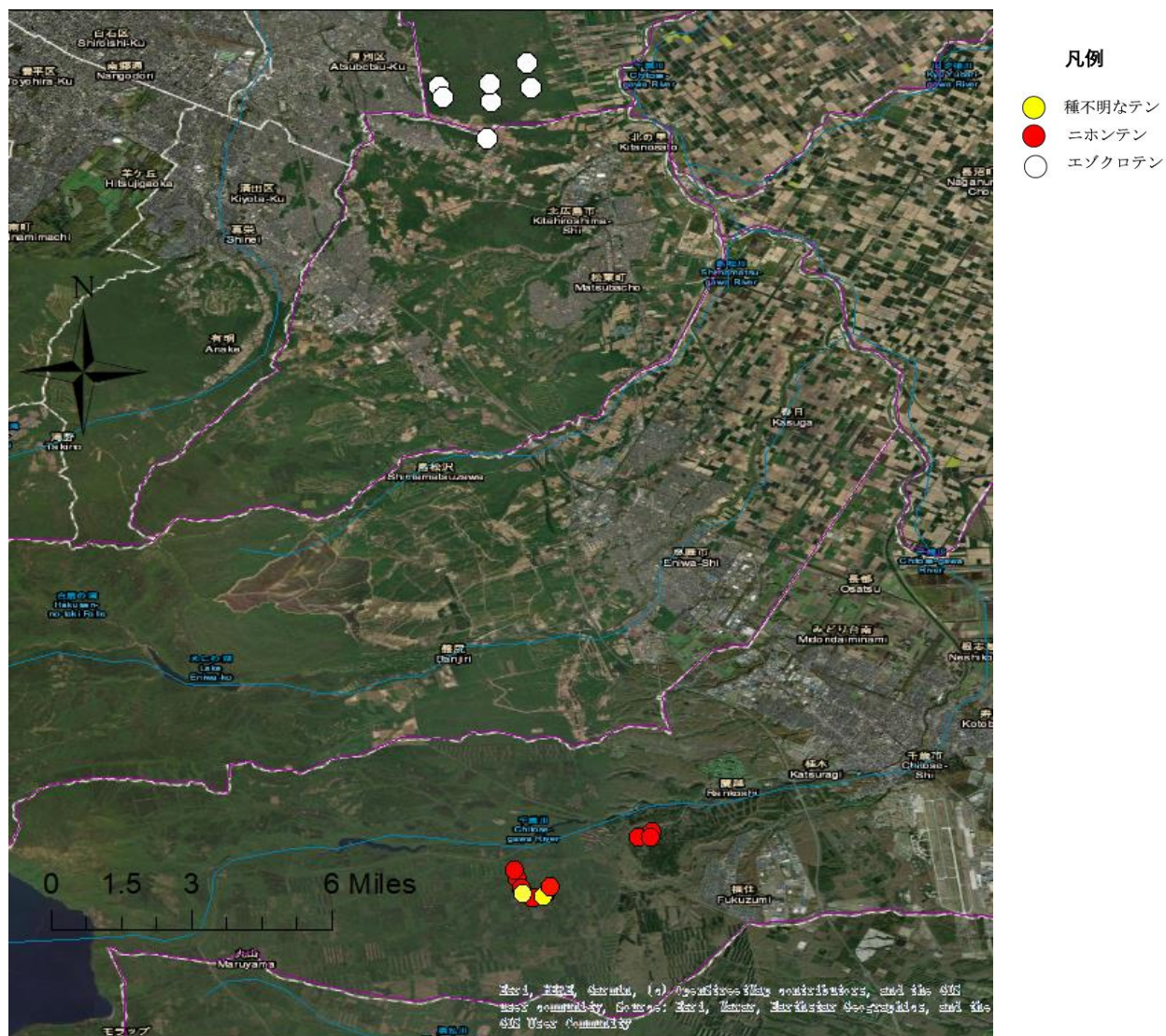


図 6-1 調査地で撮影されたテン

しかし、尾端の黒から見れば、エゾクロテンの体色にもまた個体差が大きいことを考えると、この種不明なテンはエゾクロテンまたはその変種である可能性も捨てきれない。

外来種ニホンテンの今の生息分布に関する記録はすべて石狩低地帯の南西側の地域で (Murakami et al. 2000)、在来種エゾクロテンの記録はすべて北東側の地域であったが、現在でも少数のエゾクロテンが支笏湖周辺で生息している可能性は完全には否定できない。また、エゾクロテンの数が増えれば、エゾクロテンが撮影された野幌森林公園や他の

場所から支笏湖周辺に戻ってくる可能性もある。特に Maxent モデルの計算結果の図 4-5 から、支笏湖周辺はエゾクロテンの適応度の高い生息地で、エゾクロテンがこの地域にも戻ってくる可能性は高い。

この種不明なテンがニホンテンとエゾクロテンの特徴を共有していることを考えると、この種不明なテンはニホンテンとエゾクロテンの交雑種である可能性も浮かび上がってくる。図 6-2 からわかるように、この種不明なテンは、ニホンテンとエゾクロテンの競合が一番高い地域（赤と黒が重なる部分）、つまりニホンテンとエゾクロテンの両方が生息するのに最も適した地域に生息している。その上、ニホンテンとエゾクロテンの両方が、両種にとって最も好適なこの地域（赤と黒が重なる部分）に共に生息している可能性もなくはないし、両種の雑種が発見される可能性もある。

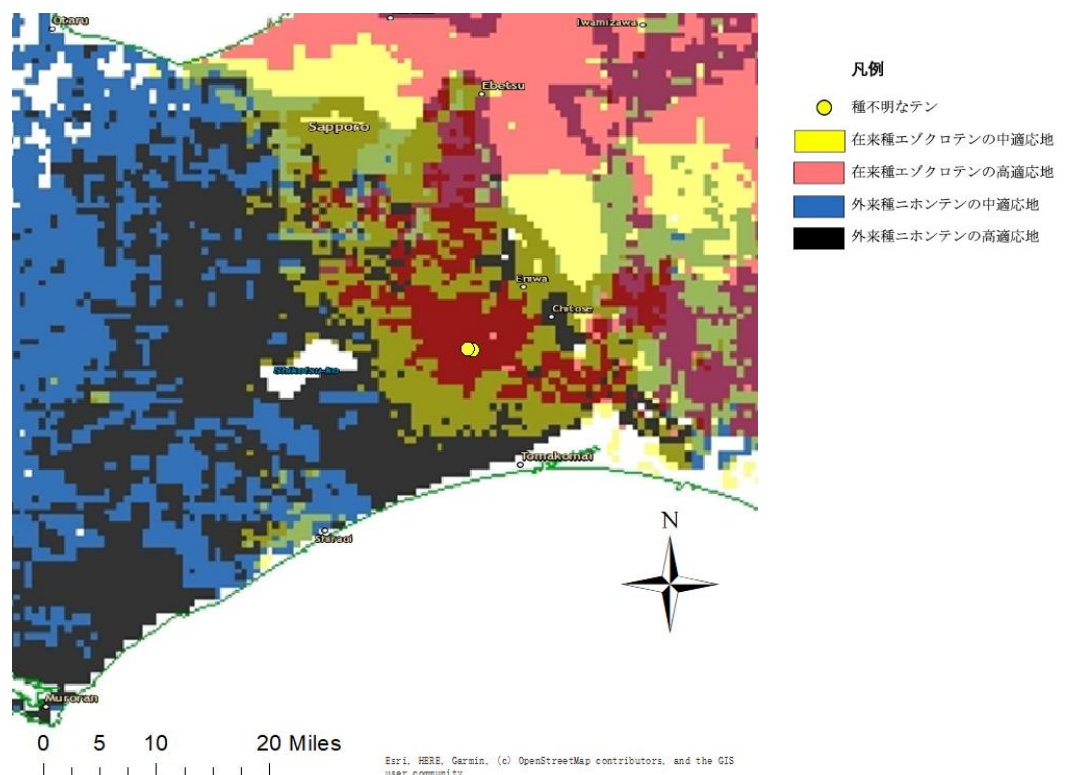


図 6-2 外来種ニホンテンとエゾクロテン競合可能性の高い地域と種不明なテンを発見した場所

この特殊な状況に応じて、これからまだ多くの調査や写真判別の方法改善などが必要である。種間雑種の可能性については、捕獲等による遺伝子解析を行わなければ確認ができないために、結論は今後のテン類の遺伝的研究の進展を待つしかないが、ここではニホンテンが侵入した地域において、従来は確認されていない体色のテンが発見されたことを報告しておく。

6.11 外来種ニホンテンの生息地拡大によって発生が予想される問題

外来種ニホンテンは在来の野生生物の減少や絶滅、地域の植生の変化などを引き起こす可能性がある。本来そこに生息していた動植物を駆逐して、同じような生態的ニッチを占める在来種からそれらを奪うことによって、その土地の生態系を攪乱することが危惧される。在来種エゾクロテンを除く、他の在来種にも影響を及ぼす可能性がある。多くの混獲によって、特定の野生動物に対する調査にも大きな影響が出る可能性もある。

日本経済新聞から、2010年3月には、新潟県佐渡市の佐渡トキ保護センターで訓練中だった国の特別天然記念物のトキ9羽が国内外来種ニホンテンに襲われて死んだ。環境省によると、死んだトキ9羽は、「順化ケージ」で飼育されていた。対策を考えたが、施設の構造上、外からの侵入を完全に防ぐのが難しかった。また、北海道へ侵入した外来種ニホンテンでも希少在来種や家畜を襲うなどの問題を引き起こす可能性がある。

6.12 外来種ニホンテンの分布拡大を防ぐ方法の探索

外来種ニホンテンの対策については捕獲して根絶することが一番良いかもしれないが、実現するのが難しい。とくにイタチ科の野生動物は、一度分布を広げると、根絶するには多くの努力を必要である。しかし、根絶できない場合も多いので、定着しないように努力をし、定着が確認されたらすぐ防除を実行することが重要である。その後、根絶できない

場合は、定期的に捕獲を継続して個体数の増加を抑える必要がある。そのほかに、どのような共存が納得できるのかを探ることが一番重要なことになる。

外来種ニホンテンの場合は、すでに北海道に定着して、広がり継続している可能性が高い。外来種ニホンテンは在来種エゾクロテンの外形とも似ている。もしその数を減らすには、外来種ニホンテンなのか、在来種エゾクロテンなのかの分別がつかなければ、対策はほぼ実施できないということである。行政の担当者から地域住民までの外来種知識の普及は重要となる。

すぐに外来種ニホンテンをすべて根絶しようというのは現実的ではない。石狩低地帯の東への分布の拡大を阻止し、長期的に少しずつ減少させる方法を考えることが、現実的な対応となる。

更に、生息地管理は重要な手法である。エゾクロテンが多く生息していれば外来種ニホンテンは侵入しにくいと考えられるため、エゾクロテンが生息しやすい環境を保全することが重要となる。

エゾクロテンのすめる環境を保全し、外来種ニホンテンを捕獲して殺処分することになる。エゾクロテンは雑食性の動物で、多種多様な食物を供給する多様な自然環境を維持することがエゾクロテンの保全に重要である。

現時点では外来種ニホンテンに対する駆除対策や定期的監視などがない。そして、特に在来種エゾクロテンに対する観測は少ないが、保護策もまだない。野生動物に対する定期観測（エゾクロテンも含む）には森林管理局、各大学、森林総合研究所が自動撮影カメラなどを用いて参加した。ゆえに、外来種ニホンテンに対する定期的監視が必要で、定期的に糞を採取して種判定を行い、外来種ニホンテンの状況を把握する必要がある。

6.13 総合的考察

マクロ的な視点で見れば、外来種ニホンテンの分布が更に北海道の東へ拡大する可能性は比較的高いが、森林の選好性や2種のテンの耐寒性の違いなどのミクロな視点からは、外来種ニホンテンが必ず分布が東へ拡大するのを判断するのが難しく、さらに外来種ニホンテンとエゾクロテンの競合が一番高い地域（特に種不明なテンを発見した地域）におけるより複雑な状況については、深く調査する必要がある（図 4-15）。

また、従来は、人間が多く居住しているところで、その影響でテンが入り込めないと考え方があるが、今回の分析で、石狩低地帯もテンの分布可能域であることが示されている。実は以前に我々が思っていたよりも、テン類は人間に近い環境にも適応している可能性がある（図 4-15）。

テン類に限らず、他の野生動物も同じく（栗山ほか 2018）、将来、あらゆる種類の野生動物が人里に侵入する可能性が高くなる可能性があり、人と動物の衝突がますます激しくなる可能性がある。この点については、かなり注意を払わなければならないことだと思う。

謝辞

本研究には多くの方々にご支援とご協力を頂いた。地域システム科学講座の池田透先生には、研究の進め方などでも多くの指導をしていただきました。深く感謝申し上げます。

自動撮影カメラによる哺乳類種判定のエキスパートである平川浩文氏には、自動撮影カメラの知識やテン類の写真の識別など多くの指導をしていただきました。また数多くの資料を提供していただいたため、特別な感謝を申し上げます。そして情報提供による木下 豪太、坂田 大輔、村上 隆広、車田 利夫、浦口 宏二、阿部 豪、佐鹿万里子も深く感謝申し上げます。ご協力いただいた全ての方々の名前を挙げることはできませんが、橋本雄一先生にも御礼申し上げます。橋本雄一先生には、授業や研究で大変お世話になりました。特に GIS ソフトの使用については適切な助言や丁寧なご指導を頂いた。日頃の研究や論文執筆にあたっては、田中一典氏をはじめ、地域科学講座のメンバーの協力が大きな支えとなり、本論文に関わる多くの助言や情報を頂いた。この場を借りて深く感謝申し上げます。李琦氏には共同研究として、野外調査の時や論文作成の時には大変助かりました。本当にありがとうございました。

最後に博士論文の研究はじめ大学生活でお世話になった方々に改めて御礼申し上げます。

参考文献

- 阿部豪, 平川浩文, 増田隆一, 佐鹿万里子, 中井真理子, & 島田健一郎. (2011). 北海道野幌森林公園におけるクロテン *Martes zibellina* の生息記録. 哺乳類科学, 51(2), 321-325.
- 足立高行, 植原彰, 桑原佳子, & 高槻成紀. (2016). 山梨県乙女高原のテンの食性の季節変化. 哺乳類科学, 56(1), 17-25.
- 明石信廣, & 南野一博. (2009). 自動撮影カメラで確認された北海道立林業試験場光珠内実験林における哺乳類相. 北海道林業試験場研究報告, 46, 117-126.
- Allenby, G. M., Rossi, P. E., & McCulloch, R. E. (2005). Hierarchical Bayes Models: A Practitioners Guide. *SSRN Electronic Journal*.
- Azlan, J. (2006). Mammal diversity and conservation in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Biodiversity & Conservation*, 15(3), 1013-1025.
- Bull, E. L., Heater, T. W., Shepherd, J. F., & Lane, G. (2005). *Habitat Selection by the American Marten in Northeastern Oregon*. 7.
- Buskirk, S. W., Yiqing, M., Li, X., & Zhaowen, J. (1996). Winter Habitat Ecology of Sables (*Martes Zibellina*) in Relation to Forest Management in China. *Ecological Applications*, 6(1), 318-325.
- Buskirk, S. W. (1999). Habitat fragmentation and interspecific competition: Implications

for lynx conservation [Chapter 4]. In: *Ruggiero, Leonard F.; Aubry, Keith B.; Buskirk, Steven W.; Koehler, Gary M.; Krebs, Charles J.; McKelvey, Kevin S.; Squires, John R. Ecology and Conservation of Lynx in the United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-30WWW. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 83-100., 30, 83–100.*

Carthew, S. M., & Slater, E. (1991). Monitoring Animal Activity with Automated Photography. *The Journal of Wildlife Management*, 55(4), 689–692. JSTOR.

Çoban, H. O., Örucü, Ö. K., & Arslan, E. S. (2020). MaxEnt Modeling for Predicting the Current and Future Potential Geographical Distribution of *Quercus libani* Olivier. *Sustainability*, 12(7), Article 7.

Cutler, T. L., & Swann, D. E. (1999). Using Remote Photography in Wildlife Ecology: A Review. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 27(3), 571–581. JSTOR.

Drygala, F., Werner, U., & Zoller, H. (2013). *Diet composition of the invasive raccoon dog (Nyctereutes procyonoides) and the native red fox (Vulpes vulpes) in north-east Germany.*

Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*

Systematics, 40(1), 677–697.

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57.

Feng, H., Conneely, K. N., & Wu, H. (2014). A Bayesian hierarchical model to detect differentially methylated loci from single nucleotide resolution sequencing data. *Nucleic Acids Research*, 42(8), e69.

Fisher, J. T., Anholt, B., Bradbury, S., Wheatley, M., & Volpe, J. P. (2013). Spatial segregation of sympatric marten and fishers: The influence of landscapes and species-scapes. *Ecography*, 36(2), 240–248.

Franklin, J., Wejnert, K. E., Hathaway, S. A., Rochester, C. J., & Fisher, R. N. (2009). Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. *Diversity and Distributions*, 15(1), 167–177.

Fukumoto, T., Hashimoto, T., Niiyama, M., Hoshi, H., & Yamashita, T. (1999). Seasonal Characteristics of Long-Period Currents Fluctuation in Ishikari Bay. *Proceedings of Civil Engineering in the Ocean*, 15, 403–408.

藤井太一, 川本宏和, 白子智康, 上野薫, & 南基泰. (2016). 愛知県知多市臨海工業地帯

企業緑地におけるカメラトラップ法による哺乳類調査. 日本緑化工学会誌, 42(2), 320-329.

Gontier, M., Balfors, B., & Mörtberg, U. (2006). Biodiversity in environmental assessment—Current practice and tools for prediction. *Environmental Impact Assessment Review*, 26(3), 268–286.

Guo, K., Liu, H., Bao, H., Hu, J., Wang, S., Zhang, W., Zhao, Y., & Jiang, G. (2017). Habitat selection and their interspecific interactions for mammal assemblage in the Greater Khingan Mountains, northeastern China. *Wildlife Biology*, 2017(1), 1–8.

Harrison, D. J., Fuller, A. K., & Proulx, G. (2004). *Martens and Fishers (Martes) in Human-Altered Environments: An International Perspective*. Springer Science & Business Media.

Hernández, L., Laundre, J., & Gurung, M. (2005). From the Field: Use of camera traps to measure predation risk in a puma-mule deer system. *Wildlife Society Bulletin*, 33, 353–358.

平川浩文. (2007). 1997年札幌市羊ヶ丘におけるクロテン (*Martes zibellina*) の記録とその意味. 北方林業, 59(5), 101-104.

平川浩文. (2008). 野幌森林公園におけるクロテン *Martes zibellina* の初記録. 北方林

業, 60(4), 79-81.

平川浩文, 車田利夫, 坂田大輔, & 浦口宏二. (2010). 北海道に生息する在来種のクロテ

ンと外来種のニホンテンは写真で識別可能か?. 哺乳類科学, 50(2), 145-155.

平川浩文, 木下豪太, 坂田大輔, 村上隆広, 車田利夫, 浦口宏二, 阿部豪, & 佐鹿万里子.

(2015). 拡大・縮小はどこまで進んだかー北海道における在来種クロテンと外来種

ニホンテンの分布ー. 哺乳類科学, 55(2), 155-166.

飯作梵. (1987). 深い湖の透明度の季節変動: 摩周湖と支笏湖. 北海道大学理学部地球物

理学教室.

池田敬. (2016). ニホンジカの個体群モニタリングにおける自動撮影カメラの可能性. 水

利科学, 60(4), 110-124.

池田透. (2006). アライグマ対策の課題. 哺乳類科学, 46(1), 95-97.

犬飼哲夫. (1975). 北方動物誌. Hokuensha.

石川圭介, 高塚朋宣, 片井祐介, 大橋正孝, 山田晋也, 伊藤愛, & 大場孝裕. (2013). わ

なに対す動物の反応: 自動撮影カメラによる行動解析. 霊長類研究 Supplement, 29,

107.

IUCN. (2015). *Martes zibellina*: Monakhov, V.G.: The IUCN Red List of Threatened

Species 2016: e.T41652A45213477 [dataset]. International Union for

Conservation of Nature.

-
- 岩下明生, 小川博, & 安藤元一. (2015). カメラトラップによる自動撮影データのアライ
グマ (*Procyon lotor*) の密度指標としての有効性に関する検討. *60*(2), 69-76.
- 金子弥生, 塚田英晴, 奥村忠誠, 藤井猛, 佐々木浩, & 村上隆広. (2009). 食肉目のフイ
ールドサイン, 自動撮影技術と解析一分布調査を例にして. *哺乳類科学*, *49*(1),
65-88.
- Kashtanov, S. N., Afanasiev, K. I., Potapov, S. G., & Lazebny, O. E. (2011). Microsatellite
analysis of two captive populations of sable (*Martes zibellina* L.). *Russian Journal
of Genetics*, *47*(12), 1438-1443.
- Kéry, M. (2010). *Introduction to WinBUGS for Ecologists: Bayesian Approach to
Regression, ANOVA, Mixed Models and Related Analyses*. Academic Press.
- 木下豪太, 平川浩文, 佐藤拓真, 村上翔大, 成瀬未帆, & 米澤悟. (2020). 国内外来種ニ
ホンテンに脅かされる北海道クロテンの生息現状把握と遺伝解析手法の確立 —北
海道クロテン保全手法検討チーム—. 自然保護助成基金助成成果報告書, *28*, 11-
23.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder,
V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A. K., Augeri, D. M., Cheyne, S. M., Hearn,
A. J., Ross, J., Macdonald, D. W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A. J., Semiadi,
G., Rustam, R., ... Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling

bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1366–1379.

Kumar, S., Graham, J., West, A. M., & Evangelista, P. H. (2014). Using district-level occurrences in MaxEnt for predicting the invasion potential of an exotic insect pest in India. *Computers and Electronics in Agriculture*, 103, 55–62.

Kumar, S., & Stohlgren, T. J. (2009). Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and The Natural Environment*, 1(4), 094–098.

栗山武夫, 小井土美香, 長田穰, 浅田正彦, 横溝裕行, & 宮下直. (2018). 密度推定に基づいたタヌキに対する外来哺乳類 (アライグマ・ハクビシン) の影響. 保全生態学研究, 23(1), 9-17.

Kurose, N., Masuda, R., Siriaroonrat, B., & Yoshida, M. C. (1999). Intraspecific Variation of Mitochondrial Cytochrome *b* Gene Sequences of the Japanese Marten *Martes melampus* and the Sable *Martes zibellina* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) in Japan. *Zoological Science*, 16(4), 693–700.

Kurose, N., Abramov, A. V., & Masuda, R. (2000). Intrageneric Diversity of the Cytochrome *b* Gene and Phylogeny of Eurasian Species of the Genus *Mustela* (Mustelidae, Carnivora). *Zoological Science*, 17(5), 673–679.

Kurose, N., Kaneko, Y., Abramov, A. V., Siriaroonrat, B., & Masuda, R. (2001). Low Genetic Diversity in Japanese Populations of the Eurasian Badger *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) Revealed by Mitochondrial Cytochrome *b* Gene Sequences. *Zoological Science*, 18(8), 1145–1151.

Kurose, N., Abramov, A. V., & Masuda, R. (2008). Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Mustela* (Mustelidae, Carnivora), inferred from mitochondrial DNA sequences: New perspectives on phylogenetic status of the back-striped weasel and American mink. *Mammal Study*, 33(1), 25–33.

川勝正治, & 山田達也. (1967). 支笏・洞爺国立公園東南部(支笏湖地域)の淡水産プラナリアの生態調査報告, 及び北日本におけるミヤマウズムシの分布. 動物学雑誌, 76(2), 50-56.

河内紀浩, 山本祐治, & 今井清. (2003). 野生雄ホンドテンにおける精巣サイズ, 血漿テストステロン濃度ならびに行動の周年変化. 哺乳類科学, 43(2), 93-98.

北川礼澄. (1975). 北海道南部の5湖沼(支笏湖, 倶多楽湖, 洞爺湖, 半月湖, 渡島大沼)の底生動物相物の研究. 陸水学雑誌, 36(2), 48-54.

小金澤正昭. (2004). 赤外線センサーカメラを用いた中大型哺乳類の個体数推定. 哺乳類科学, 44(1), 107-111.

近藤高貴. (1980). 芦生演習林におけるホンドギツネ(*Vulpes vulpes japhnica*)とホンド

-
- テン (*Martes melampus melampus*) の食性. 大阪教育大学紀要 3 自然科学, 29(1), p19-23.
- Lawson, A. B. (2018). *Bayesian Disease Mapping: Hierarchical Modeling in Spatial Epidemiology, Third Edition*. CRC Press.
- Lynam, A. J., Jenks, K. E., Tantipisanuh, N., Chutipong, W., Ngoprasert, D., Gale, G. A., Steinmetz, R., Sukmasuang, R., Bhumpakphan, N., & Grassman Jr, L. I. (2013). Terrestrial activity patterns of wild cats from camera-trapping. *Raffles Bulletin of Zoology*, 61(1).
- 李波. (2012). 紫貂生物学及饲养管理与利用. 中国林业出版社.
- 松林尚志. (2006). 自動撮影カメラで動物の行動をはかる. 森林科学, 48, 66.
- 松田浩輝, 吉岡裕哉, 明石夏澄, 木下智章, 副島和則, 安田雅俊, & 徳田誠. (2018). 佐賀県内における樹上性小型哺乳類調査の自動撮影カメラで撮影されたアライグマの記録. 佐賀自然史研究= Saga nature study, 23, 9-14.
- 箕輪篤志, 下岡ゆき子, & 高槻成紀. (2017). 山梨県東部のテンの食性の季節変化と占有率—順位曲線による表現の試み. 哺乳類科学, 57(1), 1-8.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1964). COMPETITION, HABITAT SELECTION, AND CHARACTER DISPLACEMENT IN A PATCHY ENVIRONMENT. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 51(6), 1207–

1210.

Manlick, P. J., Woodford, J. E., Zuckerberg, B., & Pauli, J. N. (2017). Niche compression intensifies competition between reintroduced American martens (*Martes americana*) and fishers (*Pekania pennanti*). *Journal of Mammalogy*, *98*(3), 690–702.

Markusova, V. (2012). All Russian Institute for Scientific and Technical Information (viniti) of the Russian Academy of Sciences. *Acta Informatica Medica*, *20*(2), 113.

Masuda, R., Kurose, N., Watanabe, S., Abramov, A. V., Han, S.-H., Lin, L.-K., & Oshida, T. (2012). Molecular phylogeography of the Japanese weasel, *Mustela itatsi* (Carnivora: Mustelidae), endemic to the Japanese islands, revealed by mitochondrial DNA analysis: Phylogeography of Japanese Weasels. *Biological Journal of the Linnean Society*, *107*(2), 307–321.

松井善喜. (1968). 野幌原生林 100 年の歩み 施業の推移について. 北方林業, *20*(9), 259-262.

Matsuo, R., & Ochiai, K. (2009). Dietary Overlap Among Two Introduced and One Native Sympatric Carnivore Species, the Raccoon, the Masked Palm Civet, and the Raccoon Dog, in Chiba Prefecture, Japan. *Mammal Study*, *34*(4), 187–194.

Mccann, N. P., Zollner, P. A., & Gilbert, J. H. (2010). Survival of Adult Martens in

-
- Northern Wisconsin. *The Journal of Wildlife Management*, 74(7), 1502–1507.
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander Jr, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069.
- 宮下直, & 野田隆史. (2003). 群集生態学-東京大学出版会. 東京大学出版.
- 宮津和弘, & 佐藤忠彦. (2015). 心理的財布と購買行動の関係性のモデル化. 応用統計学, 44(3), 161-182.
- Miyoshi, K., & Higashi, S. (2005). Home range and habitat use by the sable *Martes zibellina brachyura* in a Japanese cool-temperate mixed forest. *Ecological Research*, 20(1), 95–101.
- Monakhov, V. G. (2011). *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae). *Mammalian Species*, 43, 75–86.
- Monakhov, V. (2013). Hybrids between sable and pine marten: A study by the method of geometric morphometrics. *Martes Working Group Newsletter*, 20, 34–39.
- Monakhov, V. (2016). *Martes zibellina*, Sable. *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- 門崎允昭. (2009). 野生動物調査痕跡学図鑑. 北海道出版企画センター.
- Murakami, T., & Ohtaishi, N. (2000). Current distribution of the endemic sable and introduced Japanese marten in Hokkaido. *Mammal Study*, 25(2), 149–152.

-
- 村上隆広. (2004). *Conservation biological study of the Japanese sable Martes zibellina brachyura in Hokkaido* [PhD Thesis, 北海道大学].
- 村上隆広. (2008). しれとこ 100 平方メートル運動地周辺におけるエゾクロテンの生息環境利用. 知床博物館研究報告, 29, 31-39.
- 中川尚史. (2015). 『野生動物管理のためのフィールド調査法—哺乳類の痕跡判定からデータ解析まで』 關義和・江成広斗・小寺祐二・辻大和編 京都大学学術出版会 2015 年 3 月刊 3800 円 (税別) (443 ページ). 霊長類研究, 31(1), 75-78.
- 中島啓裕. (2019). 自動撮影カメラが拓く新しい哺乳類研究—個体識別を必要としない密度推定—. 哺乳類科学, 59(1), 111-116.
- 日本生態学会. (2002). 外来種ハンドブック. 地人書館.
- Ognev, S. I. (1925). A Systematical Review of the Russian Sables. *Journal of Mammalogy*, 6(4), 276.
- 小鹿勝利, & 和孝雄. (1998). 都市林における森林施業の現状と課題: 北海道・野幌森林公園の事例. 森林計画学会誌, 30, 41-49.
- 大西有子, & 肱岡靖明. (2014). 生物分布モデルによる温暖化影響評価における分布データの重要性. 日本地理学会発表要旨集, 2014s(0), 100201.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.

Plummer, M. (2003). *JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling*.

Powell, R. A., Buskirk, S. W., & Zielinski, W. J. (2003). Fisher and marten. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*, p. 635-649.

Qin, A., Liu, B., Guo, Q., Bussmann, R. W., Ma, F., Jian, Z., Xu, G., & Pei, S. (2017).

Maxent modeling for predicting impacts of climate change on the potential distribution of *Thuja sutchuenensis* Franch., an extremely endangered conifer from southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 10, 139–146.

Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629–643.

Remya, K., Ramachandran, A., & Jayakumar, S. (2015). Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. Using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India. *Ecological Engineering*, 82, 184–188.

Samuel, M. D., Pierce, D. J., & Garton, E. O. (1985). Identifying Areas of Concentrated Use within the Home Range. *Journal of Animal Ecology*, 54(3), 711–719. JSTOR.

佐藤淳 & 石田浩太郎. (2012). 日本産テン類の系統地理学的研究 (2011 年度日本動物分類学会シンポジウム). タクサ: 日本動物分類学会誌, 32, 13-19.

-
- Schorger, A. W. (1942). Extinct and endangered mammals and birds of the upper Great Lakes region. *Transaction of the Wisconsin Academy of Science, Arts, and Letters*, 34, 23–44.
- Silveira, L., Jácomo, A. T. A., & Diniz-Filho, J. A. F. (2003). Camera trap, line transect census and track surveys: A comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3), 351–355.
- Spencer, W. D., Barrett, R. H., & Zielinski, W. J. (1983). Marten Habitat Preferences in the Northern Sierra Nevada. *The Journal of Wildlife Management*, 47(4), 1181.
- Steven J. Phillips, Miroslav Dudík, Robert E. Schapire. [Internet]Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/.
- Syphard, M. M., Smith, M. J., & Coomes, D. A. (2013). The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLOS ONE*, 8(2), e55158.
- Syphard, A. D., & Franklin, J. (2009). Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography*, 32(6), 907–918.
- 篠原由佳, 吉田剛司, 日野貴文, 上畑華菜, 伊吾田宏正, 赤坂猛, 上野真由美, 稲富佳洋,

-
- 宇野裕之, & 濱田革. (2012). 可猟区におけるエゾシカ (*Cervus nippon yesoensis*) の日周行動パターンとブラインド狙撃に反応した行動変化: 道有林釧路管理区内の施業地における事例. 酪農学園大学紀要. 自然科学編, 37(1), 55-60.
- 関屋マリ子. (1974). 野幌部落史. 国書刊行会.
- 杉浦晃介, 佐藤謙, 藤井純一, 水尾君尾, & 吉田剛司. (2014). 夕張岳の高山帯における自動撮影カメラを用いたエゾシカ侵入状況の把握. 酪農学園大学紀要. 自然科学編, 38(2), 111-117.
- 高橋聖生, 東出大志, 藤田昌弘, & 米田政明. (2012). 岩手県北上高地における自動撮影によるニホンジカ (*Cervus nippon*) の日周活動性の推定. 哺乳類科学, 52(2), 193-197.
- 高槻成紀, & 奥津憲人. (2011). アファンの森における哺乳類の自動撮影記録. 麻布大学雑誌, 21/22, 1-8.
- 高槻成紀, 安本唯, & 辻大和. (2015). テンの食性分析における頻度法とポイント枠法の比較. 哺乳類科学, 55(2), 195-200.
- 高槻成紀, 岩田翠, 平泉秀樹, & 平吹喜彦. (2018). 仙台の海岸に生息するタヌキの食性—東北地方太平洋沖地震・津波後に復帰し復興事業で生息地が 改変された事例—. 保全生態学研究, 23(1), 155-165.
- 戸舘吉彦, 村野紀雄, 岡部隆宏, 雫石雅美, & 金子正美. (2001). 野幌森林公園周辺の緑

地と土地利用の動向-ランドサット TM データを活用した野幌森林公園周辺の土地利

用動向の分析. 酪農学園大学紀要 自然科学編, 25(2), 305-310.

Tashima, S., Kaneko, Y., Anezaki, T., Baba, M., Yachimori, S., Abramov, A. V., Saveljev,

A. P., & Masuda, R. (2011). Phylogeographic Sympatry and Isolation of the

Eurasian Badgers (*Meles*, Mustelidae, Carnivora): Implications for an

Alternative Analysis using Maternally as Well as Paternally Inherited Genes.

Zoological Science, 28(4), 293–303.

Thapa, A., Wu, R., Hu, Y., Nie, Y., Singh, P. B., Khatiwada, J. R., Yan, L., Gu, X., & Wei,

F. (2018). Predicting the potential distribution of the endangered red panda

across its entire range using MaxEnt modeling. *Ecology and Evolution*, 8(21),

10542–10554.

塚田英晴, 深澤充, 小迫孝実, 須藤まどか, 井村毅, & 平川浩文. (2006). 放牧地の哺乳

類相調査への自動撮影装置の応用. 哺乳類科学, 46(1), 5-19.

梅木賢俊, 武田忠義, & 永安芳江. (2001). 野幌森林公園内の鳥類リストについて. 北海

道環境科学研究センター所報, 28, 90-97.

Wei, B., Wang, R., Hou, K., Wang, X., & Wu, W. (2018). Predicting the current and future

cultivation regions of *Carthamus tinctorius* L. using MaxEnt model under

climate change in China. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00477.

West, A. M., Kumar, S., Brown, C. S., Stohlgren, T. J., & Bromberg, J. (2016). Field validation of an invasive species Maxent model. *Ecological Informatics*, 36, 126–134.

Williams, B. W. (2007). *Historical Perspective on the Reintroduction of the Fisher and American Marten in Wisconsin and Michigan*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.

若山学, & 田中正臣. (2013). 自動撮影カメラで確認された吉野郡黒滝村赤滝の森林の哺乳類相と鳥類. 奈良県森林技術センター研究報告, (42), 11-18.

山岸学. (1990). ホンドテンの食性の季節変化. 東京大学農学部演習林報告, 83, p9-18.

山下俊彦, 梅林司, 本間志歩, & 山崎真一. (2004). 石狩湾沿岸域での河川水・外洋による栄養塩供給と水質変動. 海岸工学論文集, 51, 1081-1085.

Yan, Z., Li, B., Wei, Z., & Monakhov, V. (2011). Current Status Comparison of Sable Conservation and Utilization in Russia and China. *Journal of Economic Animal*, 15, 198–202.

Yang, X.-Q., Kushwaha, S. P. S., Saran, S., Xu, J., & Roy, P. S. (2013). Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecological Engineering*, 51, 83–87.

Yuan, H.-S., Wei, Y.-L., & Wang, X.-G. (2015). Maxent modeling for predicting the

potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. *Fungal Ecology*, 17, 140–145.

吉岡楓花, 湯浅貴行, & 鈴木透. (2018). 野幌森林公園における中型・大型哺乳類の空間分布. 酪農学園大学紀要. 自然科学編, 43(1), 21-27.

吉行瑞子, & 御厨正治. (1974). ホンドテンの習性知見. 哺乳動物学雑誌: *The Journal of the Mammalogical Society of Japan*, 6(1), 39-41.

Zakharov, E. S., & Safronov, V. M. (2017). Ecology of sable of North-Western Yakutian native population. *Russian Journal of Theriology*, 16(1), 74–85.

Zhang, K., Yao, L., Meng, J., & Tao, J. (2018). Maxent modeling for predicting the potential geographical distribution of two peony species under climate change. *Science of The Total Environment*, 634, 1326–1334.

Zielinski, W. J., & Duncan, N. P. (2004). Diets of Sympatric Populations of American Martens (*Martes americana*) and Fishers (*Martes pennanti*) in California. *Journal of Mammalogy*, 85(3), 470–477.