

日本におけるコウノトリの再導入個体群の存続可能性分析

* 高須夫悟¹・大迫義人²

Population viability analysis of the Oriental White Stork reintroduced in Japan

* Fugo Takasu¹ and Yoshito Ohsako²

¹ Department of Information and Computer Sciences, Nara Women's University, Kita-UoyaNishimachi, Nara, Nara 630-8506, Japan

² Department of Rural Ecology and Wildlife Conservation, Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo/Division of Research, Hyogo Park of the Oriental White Stork, 128, Shounji, Toyooka, Hyogo 668-0814, Japan

* E-mail: takasu@ics.nara-wu.ac.jp

Abstract The Oriental White Stork (*Ciconia boyciana*) in Japan has been under extensive conservation measures and monitoring by Hyogo Park of the Oriental White Stork (HPOWS) and basic data on its breeding and survival parameters have been accumulating in the past decade. Based on estimates of fecundity and annual survival rates, we carried out population viability analysis of the Japanese population in Toyooka basin. Our approach was two fold; a deterministic analysis based on matrix projection model that described age-structured population dynamics, and a stochastic analysis based on an individual-based population dynamics in which each individual was assigned sex, age, etc. and reproduced or survived one year with a certain set of probabilities. Both the approaches showed that, if the observed population parameters were kept constant, the Japanese population eventually increased with an annual growth rate greater enough than 1, which implies that the Japanese population faces least risk of extinction again in near future. However, considering estimation errors in population parameters, the Japanese population may exhibit a population

growth rate far less than the estimated growth rate. Factors not considered in the presented models were discussed and further study necessary for PVA with more accuracy was appealed.

Key words Conservation, Individual-based model, Matrix projection model, Oriental White Stork, Population viability analysis, Stochastic population dynamics

はじめに

コウノトリ (*Ciconia boyciana*) は、日本では在来の個体群が存在しており、江戸時代には、東北地方から九州地方まで広く繁殖していたと考えられている。ところが、明治時代に、狩猟による乱獲で各地のコウノトリは次々と姿を消し、兵庫県の但馬地域と福井県の若狭地域にその分布は限られてしまった。その但馬地域では、非狩猟鳥や天然記念物に指定されて、一時、その個体数が回復したものの、生息環境の消失や悪化などにより再び減少し、それに伴う近親婚の増加と有機水銀を含む農薬の体内蓄積などによって、1971年に、日本産コウノトリは野生下で絶滅してしまった(池田 2000)。

このコウノトリをかつて生息していた場所へ戻し、野生下で存続可能な(又は自立した)個体群の確立を目標とした再導入(野生復帰)計画が、IUCNのGuidelines for re-introductions (IUCN 1998)に準拠して、2005年から兵庫県の豊岡盆地を中心とする但馬地域で進められており、2007年からは放鳥個体による野外での繁殖も始まっている(Ohsako 2011)。

絶滅のおそれのある種や再導入された種の個体群動態の予測には個体群存続可能性分析(PVA)が有効であり、鳥類ではアメリカシロゾル(*Grus americanus*)、カムリシロムク(*Leucopsar rothschildi*)、ヤンバルクイナ(*Gallirallus okinawae*)などの保全対策を計画するために活用されている(<http://www.cbsg.org/cbsg/workshopreports/display.asp?catid=23>)。

特にコウノトリのように複数年生存して繁殖する齢構造を持つ生物集団では、各年齢個体に関する繁殖力と年間生存確率の個体群パラメータを用いることで、齢構造集団の個体群動態予測が可能である(Akçakaya, et al.

¹ 奈良女子大学・研究院・自然科学系情報科学領域
630-8506 奈良県奈良市北魚屋西町

² 兵庫県立大学自然・環境科学研究所田園生態保全管理研究部門/兵庫県立コウノトリの郷公園田園生態研究部
668-0814 兵庫県豊岡市祥雲寺128

* E-mail: takasu@ics.nara-wu.ac.jp

1999, Caswell 2001). しかし, 本種の野生個体群の動態に関する資料はほとんど無く, そのような分析はこれまで不可能であった. 同様に, すでに絶滅した個体群を再導入する新潟県佐渡島におけるトキ (*Nipponia nippon*) においても, 日本個体群の資料はなく, 再導入個体群の存続可能性を分析するためには中国の個体群パラメータを使うしかなかった (永田・山岸 2011).

ところが, 兵庫県豊岡盆地で実施されているコウノトリの再導入計画では, すべての放鳥個体と野外生まれのほとんどの個体への標識によって, それらの性別, 年齢, 血縁関係などが把握でき, さらに, 各個体の継続したモニタリングによって, 繁殖年齢, 繁殖成績, 死亡年齢などの個体群パラメータも記録できているため, 個体群存続可能性分析が可能となってきた.

本論文では, 再導入個体群であるコウノトリ豊岡個体群に関して蓄積した個体群パラメータを, レスリー行列を用いた決定論的アプローチと, これを補完するアプローチとして個体ベースの確率論的個体群動態モデルの2つの手法に適用し, コウノトリの豊岡個体群の存続可能性分析を行う.

解析方法

個体群パラメータの推定

兵庫県立コウノトリの郷公園による2005年から2012年にわたる個体追跡調査により, コウノトリの豊岡個体群に関して, クラッチサイズ, 巣立ち率などの繁殖力に関するデータ, ならびに各個体が翌年まで生き残る年間生存確率などの個体群パラメータに関する詳細なデータの蓄積がある (大迫 未発表).

これらのデータを用いて, 各年齢個体の年間生存確率を推定した. 以後, i 歳の雄個体と雌個体の年間生存確率 (i 歳から $i+1$ 歳になる確率) をそれぞれ S_{mi} , S_{fi} と記す. 年間生存確率を推定するデータでは, 6歳個体が7歳になる年間生存確率までしか得られていないので ($i=1, 2, \dots, 6$), 7歳以上の個体を7+歳集団としてひとまとめにして取り扱い, 7歳以上の年齢の個体の生存確率はすべて同一の仮定の値 S_{m7} , S_{f7} であるとした. また, 0歳個体の年間生存確率 S_{m0} , S_{f0} は, 巣立ち後の翌年までの生存確率とした.

1つがいから巣立った若鳥の数に巣立ち後の年間生存確率をかけたものが年齢別繁殖力となる. 平均巣立ち数 M は, これまでに観察したつがいから巣立った若鳥の数の分布から計算した. i 歳の雌の繁殖力を F_i とすると, コウノトリは3歳もしくは4歳以降に繁殖を開始するため

(佐藤稔 私信), $F_1=F_2=0, F_i > 0$ ($i=3, 4, \dots, 7$) となる. 繁殖開始後の巣立ち数は, 厳密に言えば, つがいを構成する雄と雌の年齢に依存すると考えられるが, 3歳以降で繁殖したつがいについて, 巣立ち数に年齢による違いが有意に見られないことから, 本論文では, 巣立ち数は年齢に依存しない定数 F であると仮定した.

行列モデルによる決定論的解析

まず最初に, 雄は十分な数が存在すると仮定して, 雌のみに注目した年齢構造を持つ個体群動態の解析を行った. 性比は1:1とした. 1歳集団から7+歳集団の個体群動態を記述するレスリー行列 A は, 各年齢の繁殖力と生存確率を用いて以下で与えられる (Caswell 2001).

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F/2 & F & F & F & F \\ S_{f1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_{f2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_{f3} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_{f4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & S_{f5} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & S_{f6} & S_{f7+} \end{pmatrix}$$

ここで, 3歳の雌個体は4歳以上の個体の半分の繁殖力を持つと仮定し, 4歳以降は一定の繁殖力 $F=MS_{f0}/2$ を持つとした (雌のみを考えるので繁殖力を2で割っている).

十分時間が経過した後の集団の増加率はレスリー行列 A の最大固有値 λ で与えられる (Caswell 2001). $\lambda > 1$ であれば, 集団は最終的に指数的に増加するが, $\lambda < 1$ であれば, 最終的には指数的に減少し集団は絶滅する.

感度分析

最大固有値 λ は個体群パラメータ, 年齢別繁殖力 F_i ならびに各年齢集団の生存確率 S_{fi} , に依存する ($i=1, 2, \dots, 7$). λ の個体群パラメータに対する感度は以下の感度行列で与えられる (Caswell 2001).

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{vw}{wv}$$

ここで a_{ij} はレスリー行列 A の (i, j) 成分, \mathbf{w} は行列 A の右固有ベクトル ($A\mathbf{w} = \lambda\mathbf{w}$), \mathbf{v} は左固有ベクトル ($\mathbf{v}A = \lambda\mathbf{v}$) である. 感度が正であれば λ はパラメータ a_{ij} の増加に伴い増加し, 負であれば減少する. 感度の絶対値が大きいほど λ は a_{ij} に敏感に左右される.

個体ベースモデルによる確率論的解析

行列モデルによる解析では, 各年齢の集団がレスリー行列に従って決定論的に時間変化することが暗に仮定さ

れている。さらに、各年齢の集団サイズは非負の実数としての集団サイズであり、最大固有値が1以下であっても集団サイズが時間の経過とともにゼロに漸近するだけであり、極論すれば時刻無限大で絶滅することしか言えないアプローチである。しかし現実の個体群動態、特に集団サイズが小さな集団では、非負の整数値としての個体数がゼロになった時点で絶滅が起こる (Akçakaya, et al. 1999, Shaffer 1981)。

行列モデルによる決定論的解析を補完するために、個体ベースの確率論的個体群動態モデルを構築した。繁殖と生存に影響する属性が各個体に割り当てられ、自分の属性に従って各個体が繁殖と生存を確率的に繰り返すモデルである。本研究では、各個体に、1) 性別 (0: 雄, 1: 雌), 2) 年齢 (0以上の整数値), 3) つがい形成の有無 (0: つがい無し, 1: つがいあり), の3つの属性を割り当て、以下のルールに従って生存と繁殖を繰り返すと仮定した。

各個体は年齢と性別に依存する年間生存確率で翌年まで生存する。7歳以上の集団は仮定の生存確率 S_{m7} , S_{f7} で生存する。繁殖年齢 (3歳もしくは4歳) に達した雌はつがいを形成して繁殖する。3歳の雌は確率0.5で、4歳以上の雌は常につがい形成を試みる。ただし、つがいは一夫一妻とし、雌の数が雄の数を上回る場合は、つがうことができない雌が生じ、これらのあふれ雌は繁殖しない。つがいを形成した雌は、抱卵、育雛を経て、 M 羽の巣立ち個体を持つ。 M は観察された巣立ち数の確率分布にしたがう確率変数とする ($M=0, 1, 2, 3$ となる確率をそれぞれ P_0, P_1, P_2, P_3 で与える。 $P_0+P_1+P_2+P_3=1$)。巣立ち個体は確率0.5で雄か雌とし、これらは性別に依存した年間生存確率 S_{m0} , S_{f0} で翌年まで生存する。

すべての過程 (翌年まで生存するかしないか、何羽の子供が巣立って翌年まで生き残るか) は確率的に決まるため、同一の初期状態から開始しても、同じ個体群動態を示すとは限らない。同一条件の個体群動態を多数回繰り返し、平均的な振る舞いと一定時間経過後の個体数分布をシミュレーションによって求めた。

結果

個体群パラメータの推定

各年齢の年間生存確率を表1に示す。0歳 (巣立ち後の翌年まで) の生存確率が雄雌ともに低く、雄の生存確率は雌よりも低い。1歳以上の個体の年間生存確率は、高年齢についてはサンプル数が少ないものの、雄雌ともにほぼ1に近い。5歳雌の年間生存確率が低いのは、サ

表1. 年齢依存の年間生存確率

年齢 i	0	1	2	3	4	5	6
年間生存確率 雄 S_{mi}	0.7	1	1	0.88	1	1	1
母数	20	16	13	8	5	1	1
年間生存確率 雌 S_{fi}	0.91	0.96	0.95	1	1	0.5	1
母数	32	25	19	13	8	2	1

表2. 巣立ち個体数の分布

巣立ち個体数 i	観察例	確率 P_i
0	14	0.368
1	8	0.211
2	10	0.263
3	6	0.158

ンプル数が小さいことによる誤差であると考えられる。

巣立ち個体数の頻度分布を表2に示す。観察された11のつがいについて、のべ38回にわたる繁殖機会について巣立ち個体数をプールしたものである。巣立ち個体数がゼロであった繁殖機会が36.8%あったが、巣立ち数の平均値は1.21、標準偏差は1.12であった。

最大固有値 λ ならびに感度分析

推定された個体群パラメータ値ならびに、7歳以上の生存確率として仮定値 $S_{f7}=1.0$ を用いると、最大固有値は $\lambda=1.215$ と算出された。この個体群パラメータが維持される限り、個体群は最終的に年間21.5%で増加する。 λ は1を大きく超えているが、算出に用いた生存確率がほぼ1に近いことを考慮すると、必ずしもこの個体群が年間20%という高い率で増加し続けることは保証されない。この点は考察にて議論する。

λ の個体群パラメータに対する感度を表3に示す。すべての感度は正となり、パラメータを増加されれば λ も増加する。絶対値が大きなのは、6歳と7歳以上の雌の繁殖力 F_6 , F_7 であり、次に6歳と7歳以上の生存確率 S_{f6} , S_{f7} が続く。

確率論的個体群動態

推定された個体群パラメータ値、ならびに7歳以上の生存確率 (S_{m7} , S_{f7}) を1.0と0.9とした二通りのシナリオを用いた確率論的個体群動態の振る舞いを図1に示す。初期条件として、2011年3月における豊岡個体群の構成、雄7個体 (6歳, 6歳, 4歳, 4歳, 5歳, 11歳, 7歳), 雌7個体 (10歳, 7歳, 4歳, 8歳, 5歳, 13歳, 10歳) の総個体数14を設定し、15年にわたるシミュ

表3. 感度分析

生存確率に関する感度	S_{f1}	S_{f2}	S_{f3}	S_{f4}	S_{f5}	S_{f6}	S_{f7}
	0.113	0.112	0.118	0.101	0.037	0.293	0.293
繁殖力に関する感度	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5	F_6	F_7
	0.143	0.181	0.232	0.243	0.216	0.367	0.367

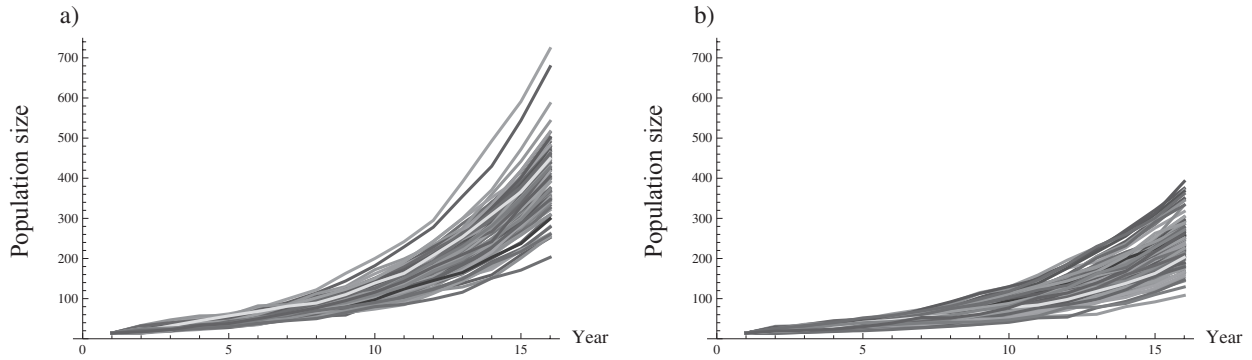


図1. 個体ベース確率論的個体群動態モデルのシミュレーション結果. a) 7歳以上集団の年間生存確率を $S_{m7} = S_{f7} = 1.0$ とした場合, b) $S_{m7} = S_{f7} = 0.9$ とした場合. 初期条件は文中を参照 (初期集団サイズ14個体). 100回のシミュレーション結果を重ねて表示してある. これら100回の平均としての平均集団サイズの対数を取り, 直線回帰して傾きの指数をとることで, 最終的に集団サイズは年間, a) では1.229倍, b) では1.196倍に増加する.

Fig. 1. Stochastic population dynamics simulated for the Oriental White Storks. Annual survival rates for individuals aged over six were assumed that $S_{m7} = S_{f7} = 1.0$ in a) and $S_{m7} = S_{f7} = 0.9$ in b). See text for initial population used (fourteen individuals). 100 realizations are superimposed. Linear regression of the logarithm of the average over 100 realizations shows that the population size eventually increases with annual growth rate of 1.229 in a) and 1.196 in b).

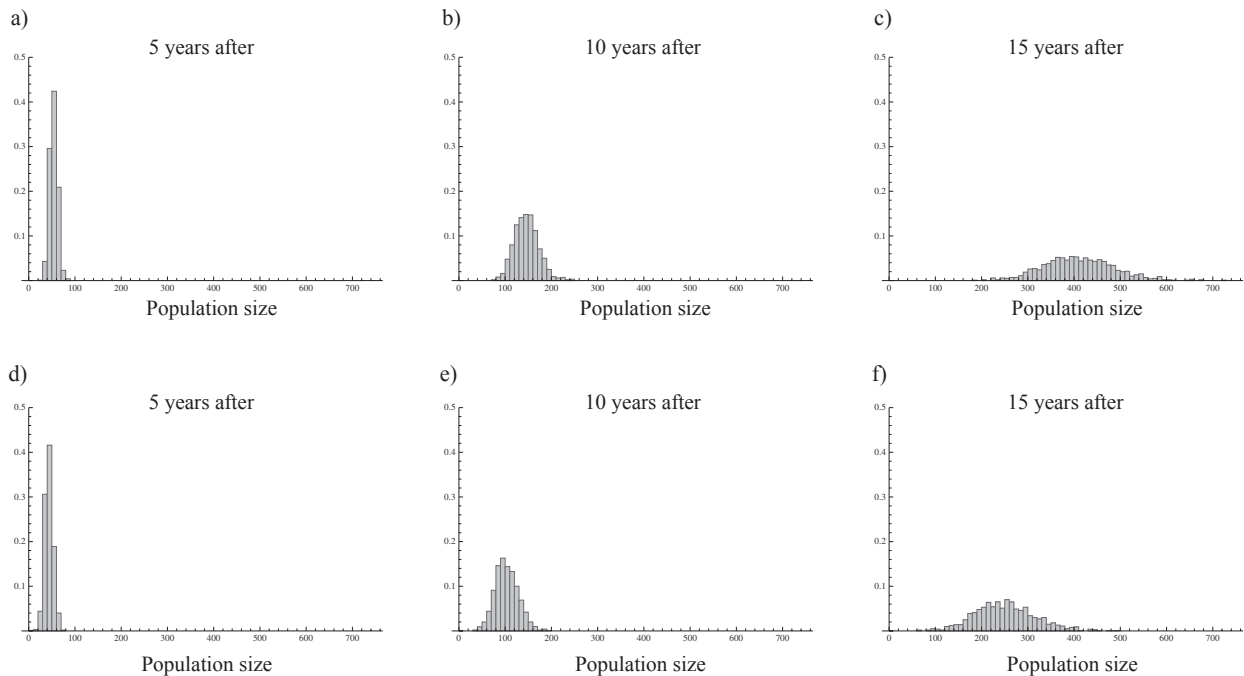


図2. 図1のシミュレーション結果を5年, 10年, 15年後の個体数の分布として表示したもの. 1,000回のシミュレーション結果に基づく. a) - c) は $S_{m7} = S_{f7} = 1.0$ の場合で, 個体数の最小値と最大値はそれぞれ25, 82 (5年後), 78, 247 (10年後), 186, 723 (15年後). d) - f) は $S_{m7} = S_{f7} = 0.9$ の場合で, 個体数の最小値と最大値はそれぞれ16, 73 (5年後), 31, 190 (10年後), 64, 498 (15年後).

Fig. 2. Distribution of population sizes after 5, 10, and 15 years obtained from 1,000 realizations of the stochastic population dynamics as shown in Figure 1. $S_{m7} = S_{f7} = 1.0$ in a), b), and c) with minimum and maximum population size as 25 and 82 (after 5 years), 78 and 247 (after 10 years), and 186 and 723 (after 15 years), respectively. $S_{m7} = S_{f7} = 0.9$ in d), e), and f) with minimum and maximum population size as 16 and 73 (after 5 years), 31 and 190 (after 10 years), and 64 and 498 (after 15 years), respectively.

レーションを100回繰り返したものである。初期個体数が14個体（雄7，雌7）であり，これらの個体の生存確率がほぼ1に近いことから絶滅（個体数がゼロ）は起こらず，総個体数は最終的には， $S_{m7}=S_{f7}=1.0$ としたとき毎年1.229倍， $S_{m7}=S_{f7}=0.9$ としたとき毎年1.196倍に増加した。同じ初期条件を用いて，5年後，10年後，15年後における個体数の分布を1,000回のシミュレーションを実行して示したものを図2に示す。時間の経過に伴い一定の増加率で集団サイズの平均値（ほぼ分布の中央値に一致）が増加するが，同時に分布の幅も広がってゆくため，長時間経過後の集団サイズは大きくばらつく。

考 察

コウノトリ豊岡個体群に関しては，現在得られている個体群パラメータを用いる限り，行列モデルを用いた解析からも，個体ベース確率論的個体群モデルの解析からも，1を大きく超える高い増加率で個体群が増加することが示された。このことから，近い将来に豊岡個体群が存続の危機に瀕する可能性はきわめて低いと考えられる。

年間20%以上という高い増加率は，豊岡個体群において成鳥の年間生存確率が1に近いことに因ると考えられる。感度分析が示すように，6歳と7歳以上の集団の繁殖力 F_6 ， F_7 ，年間生存確率 S_{f6} ， S_{f7} の λ に対する感度が際立って大きい。逆に言えば，これらの値が低下すると， λ は大きく低下し，1に近い値もしくは1を下回る可能性がある。具体的には， S_{f6} と S_{f7} がともに1.0から0.9に低下した場合， λ は， $0.293 \times 0.1 \times 2 = 0.0586$ 小さくなり， $\lambda = 1.215 - 0.0586 = 1.1564$ まで低下する。1.0という年間生存確率は現実的にはあり得ない値であり，実際にはある程度の死亡要因が存在するはずである。年間生存確率が集団サイズなどに依存しない定数の場合，年間死亡率（1から年間生存確率を引いたもの）の逆数が平均寿命に相当する。行列モデルによる解析において $S_{f7}=0.9$ とした場合は，7歳以上の集団に加入した後，平均して10年とどまることを意味し，このとき平均寿命は十数年となる（飼育下コウノトリの繁殖終了年齢の経験値は二十数年。佐藤稔 私信）。6歳以下の生存確率についても，今回1.0として計算したことはおそらく生存確率の過大評価となっていることが考えられる。高齢個体の年間生存確率の推定値には大きな測定誤差が含まれると考えられるため，今後とも，個体識別による調査を通じて，高齢個体の年間生存確率の正確な推定が必要である。繁殖についても同様で，今回の解析では7歳以上の個体は6歳までの個体と同じ繁殖力を持つと仮定した

が，現実には高齢個体の繁殖力は低下すると考えられる。個体群動態の正確な予測のためには，個体群パラメータの正確な推定値が必要であり，今後も長期的な研究が必要である。

個体群パラメータの推定に関して本研究では，野外でペアを形成した11のつがいのデータから繁殖力を推定したため，十分な数の雄が存在するにもかかわらず繁殖に参加しない雌の存在が考慮されていない。また，野外個体がコウノトリの郷公園へ飛来して採餌することが観察されており，このことは餌が乏しい冬期の生存確率や繁殖期の巣立ちヒナ数を高める効果を与えていると考えられる。従って，本研究が示した集団増加率は過大評価されている可能性があることに注意すべきである。つがい形成の確率と郷公園での餌供給がない場合の生存確率に関する今後の研究が必要である。

今回の解析では，個体数の増加に伴う密度効果は一切無視されている。しかし，個体数の増加に伴い，餌やなわばりの確保といった負の密度効果が働くものと考えられる。実際，コウノトリは相互に排他的ななわばりを形成して繁殖するため（大迫 未発表），集団サイズの増加に伴い，つがい間のなわばりを巡る競争といった要因が無視できない。今回構築した個体ベースの確率論的個体群動態モデルでは，各個体に営巣場所という場所の属性を割り当てることが可能である。また，各個体にはそれぞれ特有の遺伝情報を割り当てることが可能である。将来的には，位置情報や遺伝情報といった属性を新たに付与し，地理情報を用いて限られた空間内で最適な営巣場所や近親交配を避けるための方策のシミュレーション解析が必要である。

謝 辞

本研究は，文部科学省科学研究費基盤研究（B）（研究課題番号：24310033「アダプティブ・マネジメントによるコウノトリ野生復帰の研究と実行」）による研究補助を受けた。また，本論文で用いたコウノトリの個体群パラメータ推定のためのデータは，兵庫県立コウノトリの郷公園が，永年，収集・集計してきたものである。ここに感謝の意を表す。

摘 要

日本のコウノトリ豊岡個体群について，年間生存確率と年齢別繁殖力の個体群パラメータを推定し，これらの推定値を用いた個体群存続可能性分析（PVA）を行った。行列モデルを用いた決定論的アプローチと，個体ベースの確率論的個体群動態モデルの二つのアプローチから，

豊岡個体群動態の予測を行った。個体ベースモデルでは、繁殖と生存に影響を与える属性を個体に付与し、確率論的な個体群動態を個体ベースとして柔軟に再現する枠組みを構築した。現状の個体群パラメータが維持される限り、コウノトリ豊岡個体群は1を大きく超えた率で増加することが明らかになり、近い将来、存続の危機に陥る可能性はきわめて小さいと考えられる。しかし、今回用いた個体群パラメータ、特に高齢個体の年間生存確率と繁殖力、については大きな誤差が含まれると予想されるため、最終的な結論を下すためにはさらに精度の高い個体群パラメータの推定が必要である。

キーワード 確率論的個体群動態, コウノトリ, 個体群存続可能性分析, 個体ベースモデル, 行列モデル, 保全

引用文献

- Akçakaya HR, Rugerman MA, Ginzburg LR (1999) Applied population ecology using RAMAS Ecolab, 2nd ed. Applied Biomathematics. (邦訳: 楠田尚史・小野山敬一・紺野康夫 (訳) (2002) コンピュータで学ぶ応用個体群生態学. 文一総合出版, 東京, 325 p.)
- Caswell H (2001) Matrix population models, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, 402 Sunderland, Massachusetts, 722 p.
- 池田 啓 (2000) コウノトリの野生復帰をめざして. 科学, 70: 569-578.
- IUCN (1998) Guidelines for Re-introductions. Prepared by IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, 10 p.
- 永田尚志・山岸 哲 (2011) 新潟県佐渡島におけるトキの再導入個体群の存続可能性. 野生復帰, 1: 55-61.
- Ohsako Y (2011) Establishing an international cooperative strategy for the conservation of Oriental White Storks in Northeast Asia. Reintroduction, 1: 81-85.
- Shaffer ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. BioScience, 445 31: 131-134.

(2012年12月15日受理)