

博士論文

管理区域間の移動を考慮した
個体群行列モデルによる野生動物管理の解析：
エゾシカ(*Cervus nippon yezoensis*)
保護管理計画を例として

Wildlife management analysis using matrix population
models with trans-boundary migration: The case of
conservation and management plan for yezo deer
(*Cervus nippon yezoensis*), Japan

国立大学法人 横浜国立大学大学院
環境情報学府

井嶋 浩貴
Hirotaka Ijima

2015年3月

目 次

1. 序文	- 1 -
1.1. 野生動物管理と移動	- 1 -
1.2. エゾシカの生態と分布	- 3 -
1.2.1. エゾシカの生態	- 3 -
1.2.2. エゾシカの移動と分布	- 4 -
1.3. エゾシカ保護管理計画	- 5 -
1.4. 本研究の目的	- 9 -
1.4.1. 第4期エゾシカ保護管理計画の問題点	- 9 -
1.4.2. 本研究の目的と博士論文の構成	- 9 -
1.5. 本研究で使用したデータ	- 11 -
1.6. 引用文献	- 16 -
2. Efficient management for the Hokkaido population of sika deer <i>Cervus nippon</i> in Japan: accounting for migration and management cost	- 18 -
2.1. Introduction.....	- 18 -
2.1.1. Migration effects for wildlife management	- 18 -
2.1.2. The conservation and management plan for Sika deer	- 18 -
2.1.3. The goal of chapter 2	- 20 -
2.2. Methods	- 22 -
2.2.1. Matrix population model	- 22 -
2.2.2. Estimation of the catchability	- 26 -
2.2.3. Simulation outline	- 29 -
2.2.4. Management scenario	- 33 -
2.2.5. Success probability of the CMPS4	- 33 -
2.2.6. Rules for nuisance control	- 33 -
2.2.7. Cost-effectiveness of the CMPS4	- 34 -
2.3. Results	- 36 -
2.3.1. Probabilities of satisfying the target population number	- 36 -
2.3.2. Predicted mean total cost of the CMPS4	- 39 -

2.3.3.	Cost-effectiveness index of the CMPS4	- 40 -
2.3.4.	Migrated population number	- 43 -
2.3.5.	Relationship between success probability and total cost	- 45 -
2.4.	Discussion	- 47 -
2.4.1.	Condition of management success for the CMPS4	- 47 -
2.4.2.	Cost-effectiveness under the low budget condition	- 47 -
2.4.3.	Relationship between reward and incentive for nuisance control	- 48 -
2.4.4.	Biological parameter of sika deer	- 48 -
2.4.5.	Migration effect for the CMPS4	- 49 -
2.4.6.	Efficient management strategy for the CMPS4	- 49 -
2.5.	References	- 51 -
3.	野生動物管理における管理区域間移動の効果：行列モデルを用いた北海道エゾシカ(<i>Cervus nippon yezoensis</i>)保護管理計画の解析	- 56 -
3.1.	はじめに	- 56 -
3.1.1.	野生動物の移動とその管理の関係	- 56 -
3.1.2.	最近年のエゾシカ捕獲状況	- 56 -
3.1.3.	複雑な移動の影響	- 57 -
3.1.4.	第3章の目的	- 57 -
3.2.	解析対象地および方法	- 59 -
3.2.1.	解析対象地	- 59 -
3.2.2.	評価の概要	- 59 -
3.2.3.	個体群行列モデル	- 64 -
3.2.4.	確率論的シミュレーションにおける管理方策	- 66 -
3.2.5.	確率論的シミュレーションにおける移動シナリオ	- 67 -
3.2.6.	エゾシカ保護管理計画の管理目標値	- 67 -
3.2.7.	確率論的シミュレーションにおける仮定	- 68 -
3.2.8.	射影行列の弾力性解析	- 69 -
3.3.	結果	- 71 -
3.3.1.	確率論的シミュレーションの結果	- 71 -

3.3.2.	管理目標を達成する確率	- 74 -
3.3.3.	固有値の解析結果	- 77 -
3.3.4.	弾力性の解析結果	- 77 -
3.4.	考察	- 81 -
3.4.1.	管理目標を達成する確率	- 81 -
3.4.2.	効率的な捕獲	- 81 -
3.4.3.	移動と弾力性の関係	- 82 -
3.4.4.	均質化による移動	- 82 -
3.4.5.	個体数密度に依存する移動	- 83 -
3.4.6.	管理面積に依存する移動	- 83 -
3.4.7.	捕獲数と捕獲効率の関係	- 84 -
3.4.8.	今後の施策について	- 84 -
3.5.	引用文献	- 85 -
3.6.	付録	- 89 -
3.6.1.	付録 1：行列モデルの詳細	- 89 -
3.6.2.	付録 2：感度の計算方法	- 92 -
3.6.3.	付録 3：弾力性の定義	- 93 -
3.6.4.	付録 4：行列を構成する特定の要素の感度算出法	- 93 -
3.6.5.	付録：引用文献	- 94 -
4.	総論	- 95 -
4.1.	エゾシカ管理計画に対する管理区域間の移動の影響	- 95 -
4.2.	一般的な野生動物の管理における移動の影響	- 97 -
4.3.	野生動物管理における経済学的解析	- 99 -
4.4.	引用文献	- 100 -
5.	謝辞	- 101 -

1. 序文

1.1. 野生動物管理と移動

複数の管理区域に1つの種が分布しているとする。管理区域ごとに異なる個体群が存在し、区域間の移動がない場合と、個体群が管理区域をまたがって分布する場合が考えられる (Fig. 1.1) (Wootton and Bell 1992; Bhat and Huffaker 2007).

すなわち、個体群の分布範囲と行政境界は必ずしも一致しない。日本の多くの行政界は山地の稜線などに引かれる。ニホンジカ (*Cervus nippon*) などの場合、稜線は移動の障壁とはならない。Fig. 1.1 のように行政界をまたいで緩やかに移動するメタ個体群となる場合だけでなく、より緊密に交流する場合もあるだろう。

いずれにしても、個体群の分布域が行政界をまたぐ場合、様々な問題が生じることが考えられる。例えば、一方の管理区域だけが捕獲圧を高めると、捕殺を逃れて他方に移出したり、個体数が減って余った餌や住処を求めて他方から移入することが考えられる。結果として、移動を考慮しない場合とは異なる事態が出来るかもしれない。例えば、移動によって目標とする管理個体数を維持することができないことも考えられる。また、管理がうまくいかない場合、どこの管理区域の管理者に原因があるのか、明確にならないため管理者同士の軋轢が生じる可能性もある。しかし、このような状況で、どのように野生動物を管理すべきかの知見は少ない (Clutton-Brock et al. 2002).

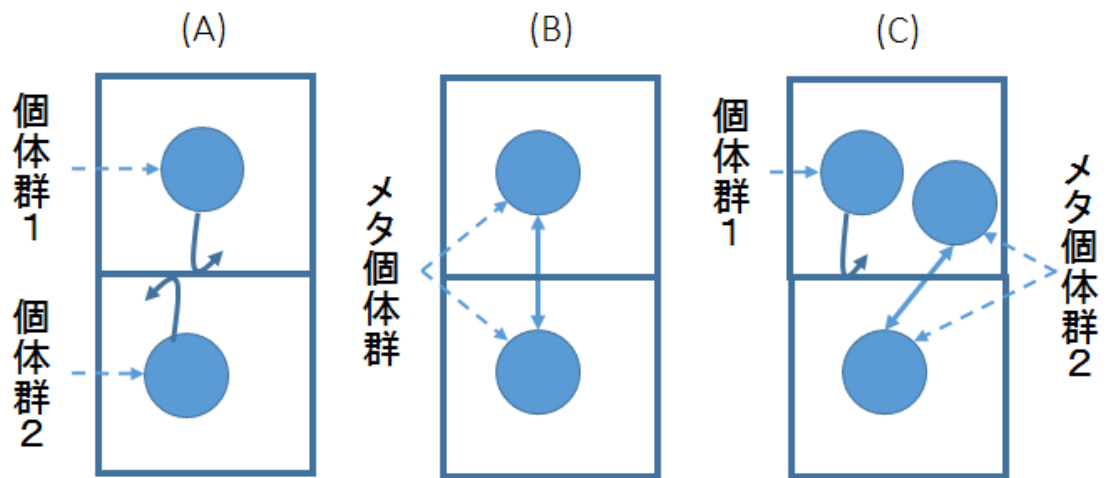


Fig. 1.1 野生動物の個体群の分布域と管理区域の関係の模式図. (A)管理区域と個体群の境界が一致し, 管理区域間の移動がない. (B) 2つの管理区域間に移動があり, 全体で一つのメタ個体群を形成する. (C) 一方の管理区域のみに分布する個体群と両方にまたがるメタ個体群がある場合.

1.2. エゾシカの生態と分布

1.2.1. エゾシカの生態

北海道に生息するエゾシカ(*Cervus nippon yezoensis*)(Fig. 1.2)は、ニホンジカの亜種の中でも最大級の体重まで成長する(北海道 2012)。エゾシカの分布や生態については、北海道立総合研究機構環境科学研究センターが、長年にわたって調査・研究を続けおり、以下の様な重要な生態学的知見が得られている(北海道 2012)。

- 2歳以上の雌ジカの妊娠率は極めて高く90%を超える。自然死亡率は、近年の暖冬の影響などで低下しており、捕獲されないことを想定した平均的な自然条件下では、年率15～20%程度の高い増加率を示す。
- 雌ジカの平均寿命は3～4歳であり、最長で20歳近くまで生きる。しかし、自然条件下では豪雪に弱く、積雪の量や期間によっては大量死が発生する恐れが指摘されている。
- 阿寒個体群の調査結果から、雌ジカの成獣の死亡率は約20%～40%であると推定されている。主な死亡要因は、狩猟や駆除による人為的なものであり、成獣の自然死亡率は、非常に低いと考えられる。
- エゾシカは、ほとんどの植物を食べる幅広い食性を持ち、林縁を主な生活場所とする。そのため、農林業被害を引き起こしやすい。また、生息密度が極めて高くなると、植生の著しい退行など森林生態系に大きな影響を与えることが指摘されている。

1.2.2. エゾシカの移動と分布

阿寒個体群の雌ジカは，ラジオ・トラック法によるエゾシカの追跡調査から，出産のための夏の行動圏と，越冬のための冬の行動圏の間を，毎年定期的に往復する「移動個体」と，年間を通して越冬地にとどまる「定住個体」の2つの種類に区分できることが判明している(Uno and Kaji 2000). 一方，1925年以降，エゾシカは日高，大雪，阿寒の3つの地域の個体群の分布が拡大した(Kaji et al. 2010). これらのエゾシカの分布には大雪と，ササの分布が関連しており，近年における分布の拡大は暖冬の影響によるものと考えられている(Kaji et al. 2010). また，最近のDNA調査から，現在の北海道は3つのエゾシカ個体群に分けられ，個体群間の移動は少ないものと考えられている(Ou et al. 2014). なお，個体群の1つは，脊梁山脈をまたいで分布しており，エゾシカの移動力が高いことが考えられる(Ou et al. 2014). これらの先行研究から，エゾシカの個体群は，環境の状況によってその大きさや形を変え，エゾシカの個体は，個体群の内部で季節的な移動をするものと考えられる.



Fig. 1.2 エゾシカ(*Cervus nippon yezoensis*, 佐々木茂樹博士提供).

1.3. エゾシカ保護管理計画

エゾシカの個体数は、1873年から減少の傾向が始まり、1879年の厳冬による大雪で、危機的な状況まで減少し、阿寒・日高・大雪の3地域まで生息範囲が縮小した(Kaji et al. 2010)。その後、1890～1900年と1920～1952年の間で、捕獲が禁止され、第二次世界大戦後には、エゾシカ個体群は大幅に回復をはじめた(Kaji et al. 2010)。1970年代中ごろには北海道東部全体に生息域を拡大し、1990年代には、北海道全域に生息するようになった(Kaji et al. 2010)。一方、生息域の拡大に伴い、エゾシカによる農業被害や森林被害も拡大し、1990年代後半には合計で約50億円まで増大した(Fig. 1.4)。このような状況を背景として、1994年以降、雄ジカのための捕獲から雌ジカの捕獲も許可されるようになった(Kaji et al. 2010)。雌ジカの捕獲は、個体数減少のために重要な要素である(Matsuda et al. 1999)。

1998年に北海道庁は、北海道を東部、西部、南部の3つの管理区域に分割し、東部区域に対して、エゾシカ保護管理計画を導入した(北海道 2002)。

エゾシカ保護管理計画には、順応的管理が適用された(Matsuda et al. 1999)。北海道のエゾシカの個体数は、精度の高い推定が難しいため、個体数指数としてライトセンサスの結果が使用されている。東部におけるエゾシカの順応的管理では、1993年の値を100とした個体数指数の相対値を用いている(Uno et al. 2006)。具体的な順応的管理では、個体数の状態を示す個体数指数に対して、4段階の管理が実施される。まず、個体数指数が50を大発生水準とし、それ以上の場合は、緊急減少措置をとる。次に、個体数指数25を暫定目標水準とし、個体数指数が25～50に収まるよう持続的利用措置を行う。最後に、個体数指数5を許容下限水準として、個体数指数が2～25の場合は暫定措置、5以下の場合は、緊急保護措置を行う(Fig. 1.5)。西部区域では、データが累積され個体数指数の推定が可能となった2012年から順応的管理が導入された。管理目標値は、2000年の個体数指数を100とした上限の値、200が設定されている(北海道 2012)。エゾシカ保護管理計画は、改善が加えられ、2012年からは第4期エゾシカ保護管理計画が実施されている。

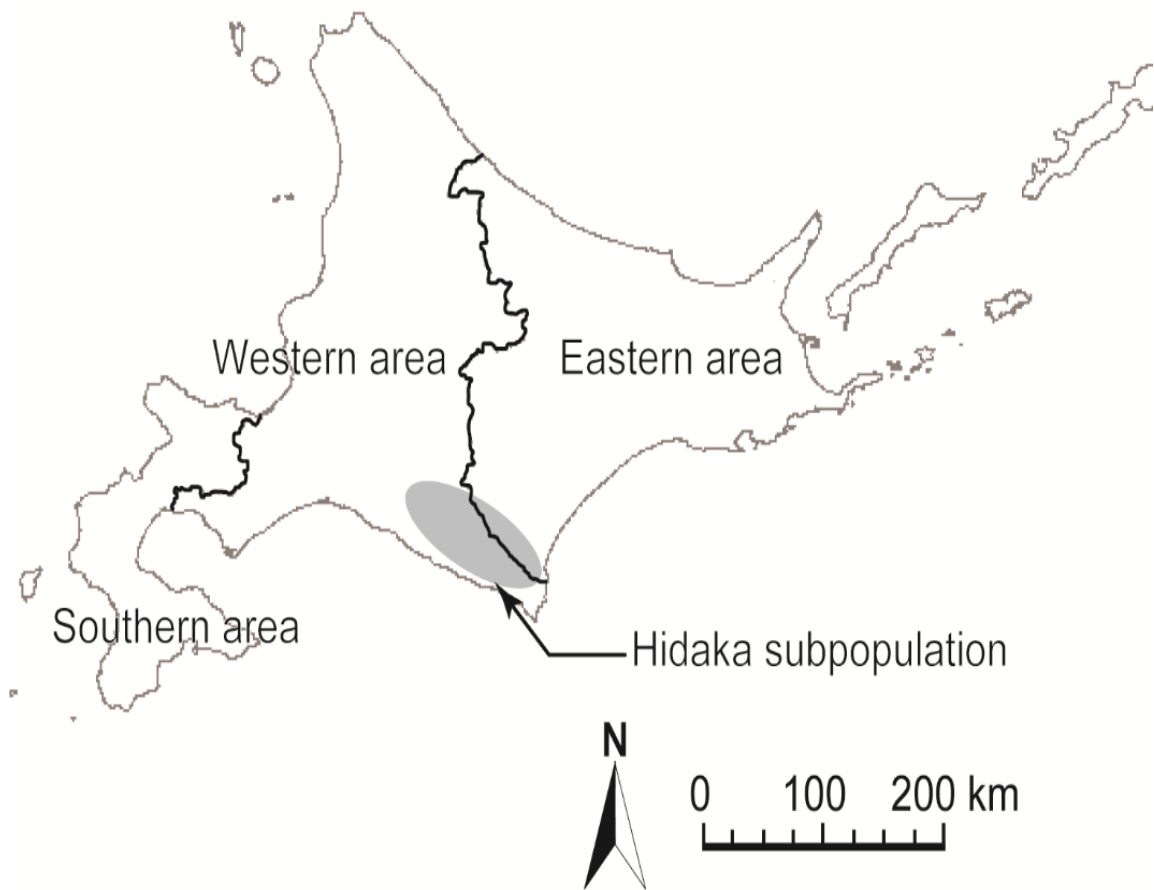


Fig. 1.3 北海道におけるエゾシカ管理区域(東部, 西部, 及び 南部). 日高個体群は, 東部と西部に分断されている.

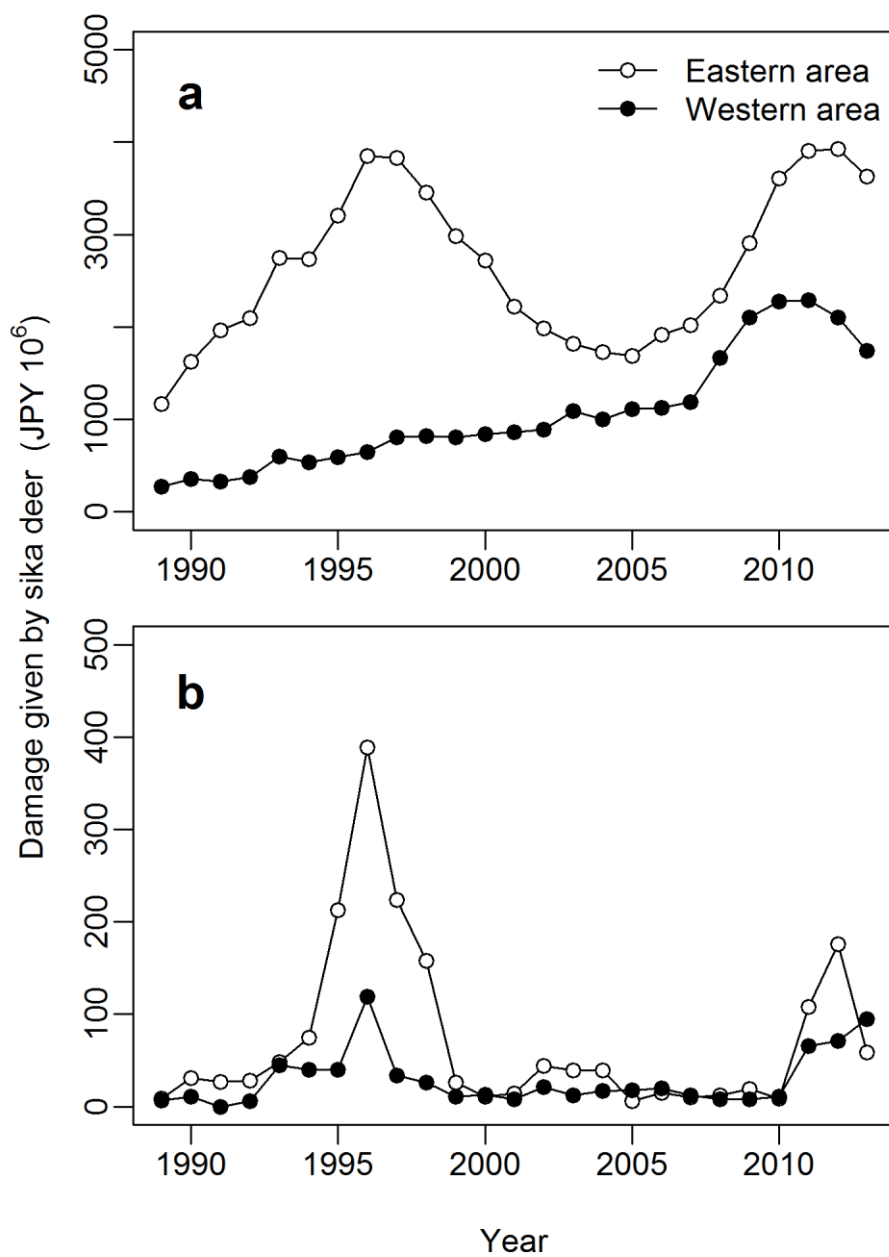


Fig. 1.4 エゾシカによる被害額. **a**: 農業被害, **b**: 森林被害(北海道立総合研究機構環境科学研究センター).

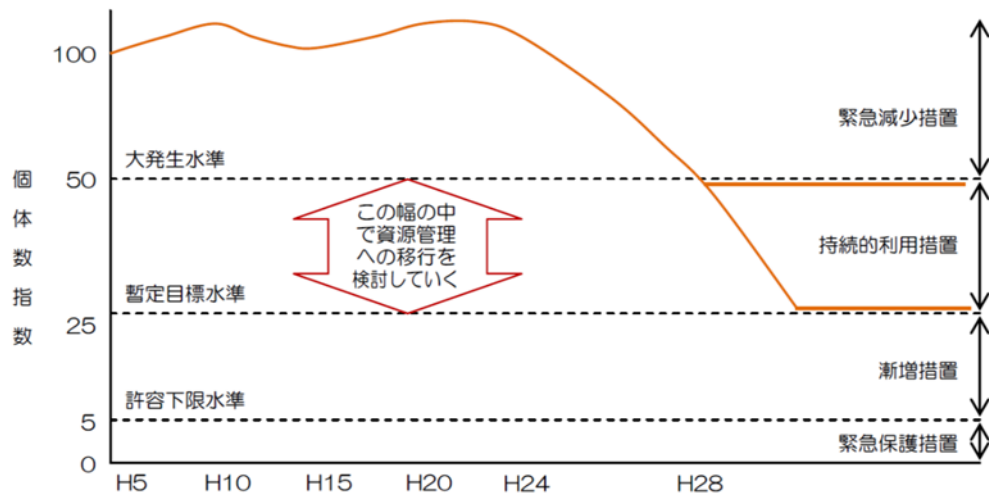


Fig. 1.5 北海道東部地域における，順応的管理方法の概略図(北海道2012).

1.4. 本研究の目的

1.4.1. 第4期エゾシカ保護管理計画の問題点

北海道庁が実施する第4期エゾシカ保護管理計画には、考慮されていない重要な問題点が2つ存在する。管理区域間の移動と、経済的な影響である。

管理区域間の移動に関しては、前記した通り、管理区域間の移動の可能性があるにもかかわらず、エゾシカがどの程度管理区域間で移動しているのかの知見がなく、個体数管理に対しても考慮されていない。移動の有無とその程度で、第4期エゾシカ保護管理計画の管理目標が達成されるかどうかの可能性は大きく変わる可能性があり、管理区域間の移動を考慮した、第4期エゾシカ保護管理計画の検討は必要不可欠である。

北海道庁は、限られた予算の中でエゾシカの管理を行っている。経済的な効果として、費用対効果を考慮した管理計画は、このような予算に制限のある政策において有益なものである。

1.4.2. 本研究の目的と博士論文の構成

本研究は、管理エリア間の移動が管理に及ぼす影響と費用対効果を評価することを目的とし、北海道のエゾシカ保護管理計画を例として解析を行った。具体的には、以下の2編の解析を行った。

第2章 Efficient management for the Hokkaido population of sika deer *Cervus nippon* in Japan: accounting for migration and management cost

第3章 野生動物管理における管理区域間移動の効果：行列モデルを用いた北海道エゾシカ (*Cervus nippon yezoensis*) 保護管理計画の解析

第2章では、単純な管理区域間の移動と上限のある管理予算を想定した個体群行列モデルを作成し、確率論的シミュレーションから、管理目標を

達成する確率と、費用対効果に対する管理区域間の移動の影響を評価した。この章で用いた個体群行列モデルは、エゾシカの生態、管理区域間の移動、狩猟や駆除の実施時期、予算により上限が決まる捕獲数などを考慮しており、北海道のエゾシカ管理の状況をほぼ正確に表現している。経済的な影響としては、エゾシカの管理に必要なコストと、エゾシカが農作物に与える被害がある。農作物に与える被害額は、おおむね個体数に比例しているが、詳しい関係性は分かっていない(Fig. 1.4, Fig. 1.8, Fig. 1.9)。そこで、本研究では、簡単のため、個体数管理の成功は、農作物被害の減少に繋がると仮定し、実際に必要管理コストと管理の成功率から、管理の費用対効果を算出した。

第3章では、第2章より複雑な移動を想定した個体群行列モデルを作成した。ここでは、移動の影響に着目した個体群行列モデルの増加率の解析(弾力性の解析)を行うこと目的として、予算の上限によって捕獲数が決まるという条件を除外した個体群行列モデルを作成した。この個体群行列モデルと、第2章から更新されたデータを用いて、管理目標を達成する確率と、どちらの管理区域に重点的に捕獲すべきか、成獣や仔の捕獲にどれだけ努力を払うべきか、などの効率的な管理法を、弾性力指数を用いて定量的に評価した。

第4章では、第2章と3章の結果についてまとめ、エゾシカ管理計画への提言や、一般的な野生動物の管理における移動の影響について議論した。

1.5. 本研究で使用したデータ

本研究では、様々な先行研究による調査結果のデータを用いた解析を実施した。具体的には、捕獲数のデータ、単位努力量当たりの捕獲数(CPUE)の観測結果、推定個体数の結果である(Fig. 1.6, Fig. 1.7, Fig. 1.8, Fig. 1.9)。

捕獲数のデータは、雌雄別、管理区域別、捕獲の種類(狩猟か有害駆除か)ごとに1993年～2013年まで集計・整理されている(山村ら 未発表)。近年の捕獲数は、東部西部共にデータがある中での最大値を示している(Fig. 1.6)。捕獲数のデータは、管理シナリオの策定に使用した。

CPUEの観測結果は、東部が1998～2008年、西部が2000～2008年までの観測値が整理されている(北海道立総合研究機構環境科学研究センター)。2000年以降のCPUEは、東部西部共に比較的類似した傾向を示している(Fig. 1.7)。CPUEのデータは、エゾシカの捕獲効率の推定に使用した。

エゾシカの個体数は、ベイズ法を用いて推定されている(Yamamura et al. 2008)。推定個体数は、2012年に推定された結果と、2013年に推定された結果を使用した(山村ら 未発表)。2013年に推定された個体数は、2012年の結果と比べ、近年の西部の不確実性が小さくなり、また西部の個体数も少なく推定されている(Fig. 1.8, Fig. 1.9)。東部の推定個体数は、1998年から減少の傾向を示している。これは、1998年～2000年にかけて、総捕獲数が多かったためと考えられる。推定個体数は、シミュレーションの初期値とエゾシカの捕獲効率の推定に使用した。

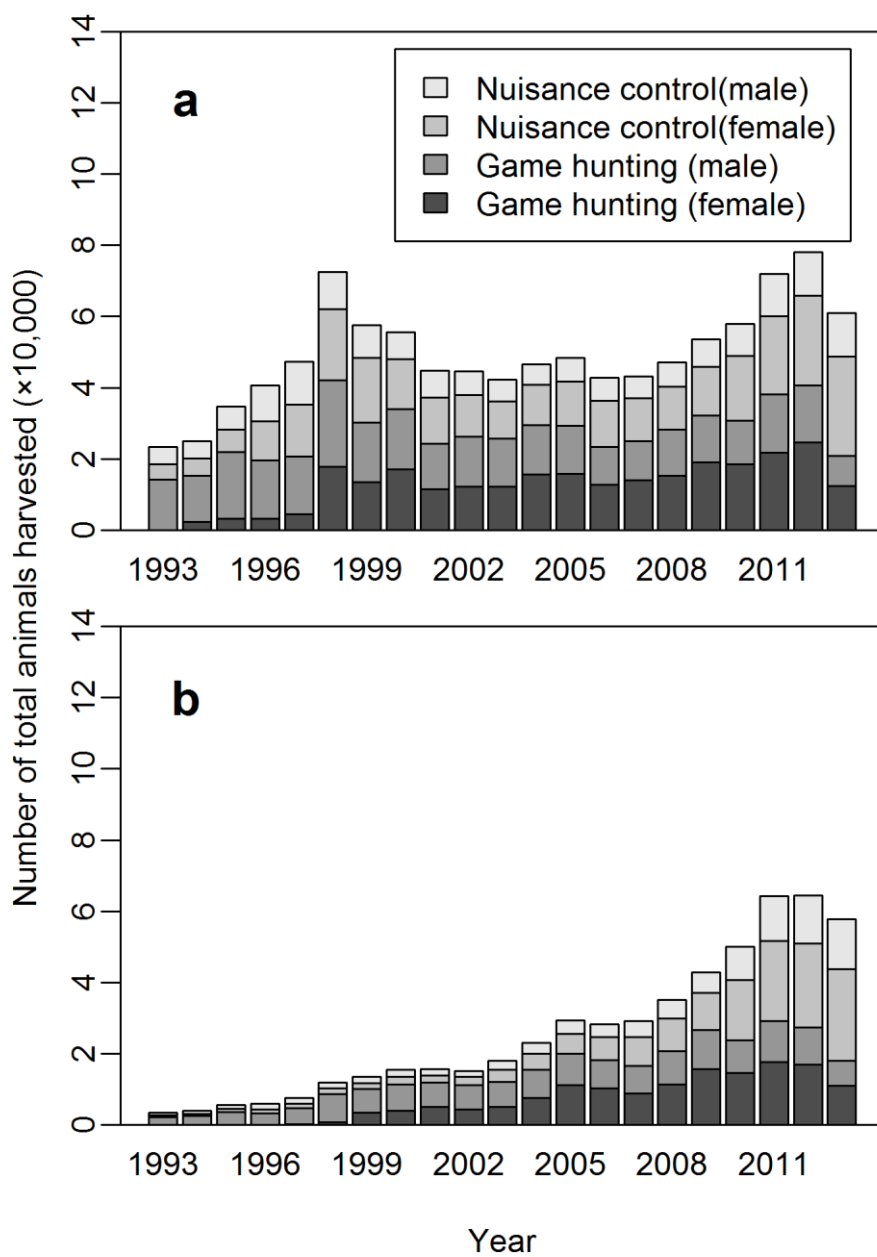


Fig. 1.6 1993年から2013年にかけての北海道におけるエゾシカ捕獲数の合計. **a**: 東部, **b**: 西部. (山村ら 未発表).

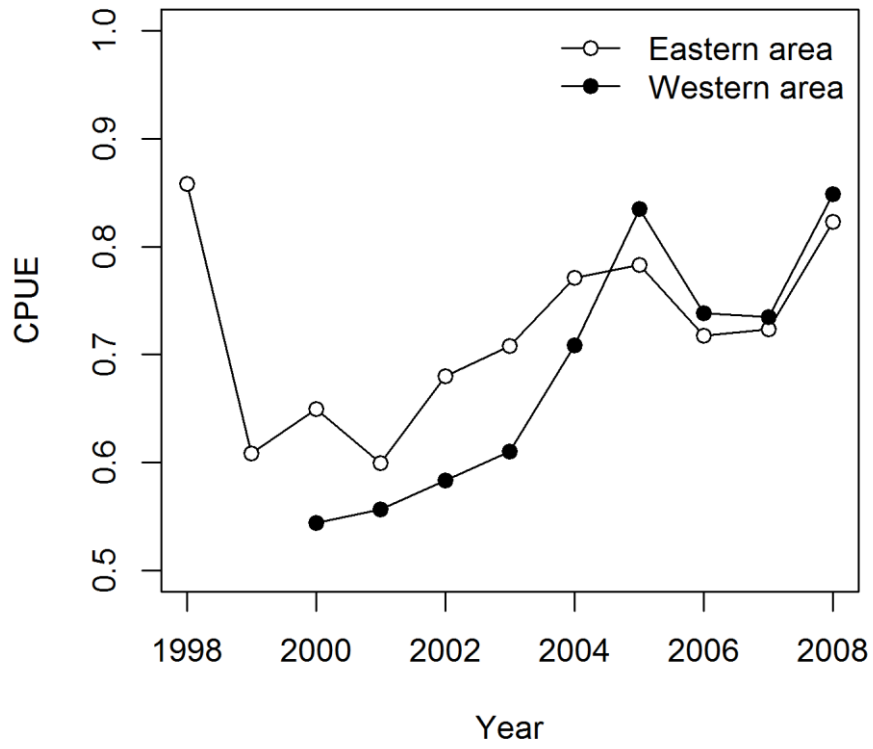


Fig. 1.7 単位努力量当たりの捕獲数(CPUE)観測結果(北海道立総合研究機構環境科学研究センター).

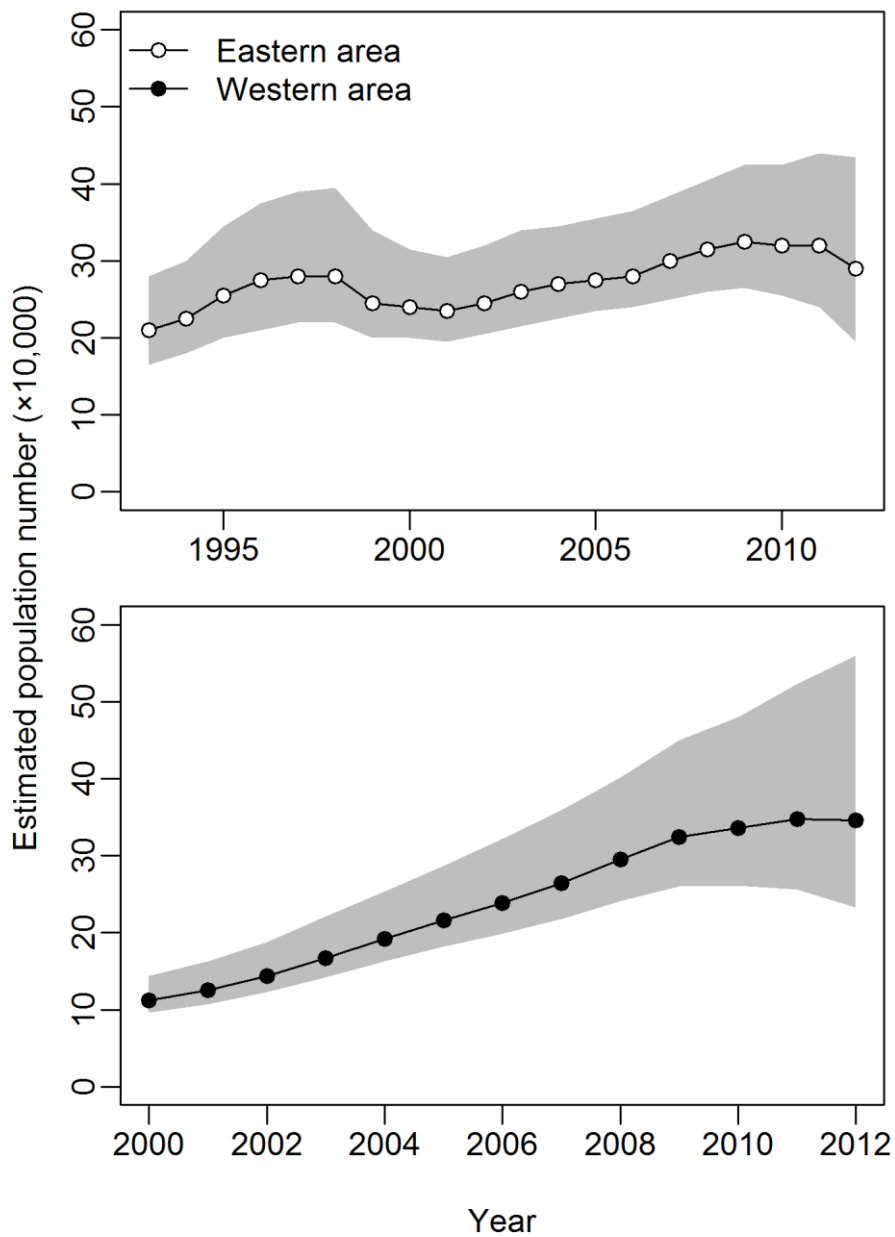


Fig. 1.8 2012年の個体数推定結果. 個体数は, ベイズ推定によって求められた. 灰色で塗りつぶされた箇所は, 事後分布の97.5%タイルと, 2.5%タイルの幅を示す(山村ら 未発表).

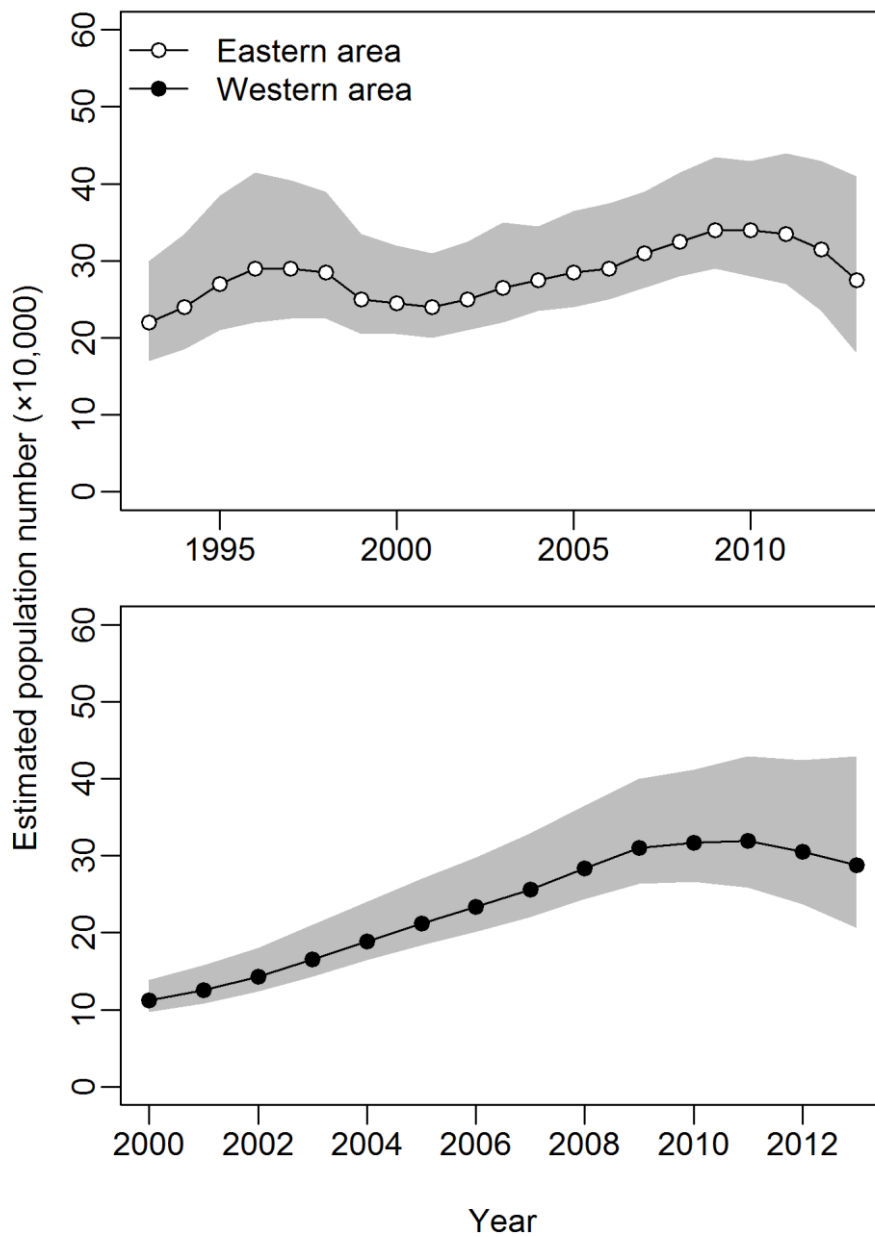


Fig. 1.9 2013年の個体数推定結果. 個体数は, ベイズ推定によって求められた. 灰色で塗りつぶされた箇所は, 事後分布の 97.5%タイルと, 2.5%タイルの幅を示す(山村ら 未発表).

1.6. 引用文献

- Bhat, MG. Huffaker, RG. (2007) Management of a transboundary wildlife population: A self-enforcing cooperative agreement with renegotiation and variable transfer payments. *Journal of Environmental Economics and Management* 53:54–67.
- Clutton-Brock, TH. Coulson, TN. Milner-Gulland, EJ. Thomson, D. Armstrong, HM. (2002) Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* 415:633–637.
- 北海道 (2002) エゾシカ保護管理計画. 8pp. 北海道
- 北海道 (2012) エゾシカ保護管理計画(第4期). 15pp. 北海道
- Kaji, K. Saitoh, T. Uno, H. Matsuda, H. Yamamura, K. (2010) Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: theory and practice. *Population Ecology* 52:373–387.
- Matsuda, H. Kaji, K. Uno, H. Hirakawa H, Saitoh T (1999) A management policy for sika deer based on sex-specific hunting. *Population Ecology* 41:139–149
- Ou, W. Takekawa, S. Yamada, T. Terada, C. Uno, H. Nagata, J. Masuda, R. Kaji, K. Saitoh, T. (2014) Temporal change in the spatial genetic structure of a sika deer population with an expanding distribution range over a 15-year period. *Population Ecology Online early publication*
- Uno, H. Kaji, K. (2000) Seasonal movements of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 25:49–57.
- Uno, H. Kaji, K. Saitoh, T. Matsuda, H. Hirakawa, H. Yamamura, K. Tamada, K. (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 12:624–632.
- Wootton, JT. Bell, DA. (1992) A metapopulation model of the peregrine falcon in California: viability and management strategies. *Ecological Applications* 2:307-321.

Yamamura, K. Matsuda, H. Yokomizo, H. Kaji, K.Uno, H. Tamada, K. Kurumada,
T. Saitoh, T. and Hirakawa, H. (2008) Harvest-based Bayesian estimation
of sika deer populations using state-space models. *Population Ecology*
50:131–144.

2. Efficient management for the Hokkaido population of sika deer *Cervus nippon* in Japan: accounting for migration and management cost

2.1. Introduction

2.1.1. Migration effects for wildlife management

The biological and economic implications of migration effects on wildlife management for the metapopulation where the subpopulations are connected have been previously addressed in many studies (Sanchirico and Wilen 1999; Sanchirico and Wilen 2005). However population or subpopulations is frequently divided by administratively and wildlife moves between management areas (Clutton-Brock et al. 2002; Bhat and Huffaker 2007). In the context of theoretical analysis on adaptive management for wildlife, these migration effects for management are not considered. Managers need to incorporate the effects of migration between management areas for the management plan because, if manager ignore migration effect, manager may fail to recognize management performance. Especially, probabilities of success meeting the management target and cost-effectiveness are significant information.

2.1.2. The conservation and management plan for Sika deer

In 2000, the Hokkaido government began implementation of the “Conservation and Management Plan for Sika Deer (*Cervus nippon*)” (CMPS) due to an increasing damage of agriculture with increasing sika deer (*Cervus nippon*) population (Hokkaido 2000). The CMPS uses a feedback control as a management policy aimed at the sustainable use of natural resources at an optimal level under uncertain parameters (Kaji et al. 2010), making this strategy useful for wildlife management. Feedback control for wildlife management was

originally developed by Tanaka (1982) for implementation in commercial whaling. To apply the feedback program to deer management in Hokkaido, the Hokkaido government developed an adaptive management model based on the relative population size, accounting for uncertainties (Matsuda et al. 1999), and divided Hokkaido into eastern, western, and southern management areas (Fig. 1.3) according to administrative boundaries (Hokkaido 2012). In this management program, deer are harvested by game hunting and nuisance control in the eastern and western areas. In the present study, I do not consider the southern area, where deer population density remains low.

In Japan, hunters must pay an annual registration fee to prefectural governments to participate in game hunting. Under normal management plans, game hunting is regulated by the period of the open season and bag limits that unit is deer hunted per hunter per day. In the case of the CMPS in Hokkaido, there is no bag limit on the number of female deer per day, but there is a bag limit of one male deer per hunter per day. In many regions of Hokkaido, the open season for deer is from October to February.

The number of game hunters can be estimated from the number of registered hunters in previous years. Hunters receive rewards from their municipal government for each deer culled during nuisance control periods, which are conducted mainly during the closed season from March to October. The allowable number of individuals culled through nuisance control depends on the fixed and limited budget of the municipality, with support from a prefectural government. In recent years, the total annual deer harvest has been rapidly increasing (Fig. 1.6). However, deer population density has not yet fallen within the target range specified by the CMPS (The Hokkaido government 2012). Considering of this situation, the Hokkaido government has published the 4th Stage of the CMPS (CMPS4) to adequately control the Hokkaido deer population (The Hokkaido government 2012). However, the government overlooked two fundamental problems when drafting the CMPS4. Firstly, the plan does not describe the cost-effectiveness of deer management, and secondly, it does not

account for migration of deer between management areas.

In an economic context, the CMPS4 does not explicitly calculate the average management cost to meet the CMPS4 target or the cost-effectiveness under possible scenarios. Estimating these pieces of economic information is difficult, but is significant to wildlife management (Hughey et al. 2003; Baxter et al. 2006; Naidoo et al. 2006).

Due to migration, the distribution of deer across Hokkaido has expanded rapidly since the 1950s (Kaji et al. 2010). Seasonal migration of deer has been recently observed in each Hokkaido subpopulation (Uno and Kaji 2000; Igota et al. 2004). In their study of the effects of migration for deer management in Hokkaido, Culling of one subpopulation on an adjacent subpopulation is not large because deer do not significantly change their breeding habitat (Ou et al. 2014). However, the boundary defined by the CMPS4 splits the Hidaka subpopulation into both the eastern and western areas (Fig. 1.3). The Hidaka subpopulation is one of the main subpopulations in Hokkaido (Kaji et al. 2010). Hence, it is significantly important to consider the migration between management areas in the CMPS4.

Analyses of Hokkaido deer have been previously carried out using matrix population models (Matsuda et al. 1999, 2002; Yamamura et al. 2008; Ueno et al. 2010); however, these models assumed no migration between the eastern and western areas and economical effect was not evaluated for deer management.

2.1.3. The goal of chapter 2

In this study, I constructed a stochastic matrix population model that accounted for migration between the management areas, uncertainties under insufficient information, and the limited total budget for deer management. The probability of achieving the CMPS4's stated target density depends on the available budget. The total actual cost is not determined as a result of uncertainties in the data,

especially those resulting from measurement error of the initial population size. To obtain an efficient strategy for implementing the CMPS4, I (1) devised fixed budget management options that reflected actual management conditions; (2) performed stochastic simulation to calculate the probability of meeting the target population for the CMPS4 and the total actual cost; and (3) evaluated the effects of deer migration on the CMPS4's cost-effectiveness.

2.2. Methods

2.2.1. Matrix population model

To evaluate the performance of the CMPS4, I constructed a stochastic matrix population model that includes uncertainties. The individuals within the Hokkaido deer population were considered three categories (calf, adult female, and adult male) and these categories were considered in the matrix. Biological and management events were sorted into 4 phases. In the first phase, deer are culled through game hunting (from late October to February) or die of natural causes (mainly in January to April). In the second phase, I presumed a migration event; in Hokkaido, deer show seasonal migration between their wintering and breeding habitats (Uno and Kaji 2000; Sakuragi et al. 2003; Igota et al. 2004). Wintering and breeding habitats exist in both the eastern and western management areas. I defined “migration” as a shift of breeding site from the site in the previous year between the eastern and western area. In the third phase, adult female deer birth their calves and calves born in the previous year mature into adults (Kaji et al. 2010). In the final phase, the Hokkaido government implements nuisance control after the breeding season (from March to late October).

I accounted for population structure, these management and biological events between census periods: winter survival, migration between management areas, reproduction and maturation, and nuisance control. The survival rates during wintering are given by the matrix \mathbf{L}_t . The migration event is given by the matrix \mathbf{M} . Reproduction and maturation events are given by the matrix \mathbf{G}_t . The nuisance control vector is given by \mathbf{C}_t . Overall transitions of individuals within the year are obtained by these three component matrices and one vector. Then I have the stochastic matrix population model

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{G}_t \mathbf{M} \mathbf{L}_t \mathbf{N}_t - \mathbf{C}_t. \quad (\text{Eq. 2.1})$$

This model starts in October and divides Hokkaido into two areas with elements

of three categories, thus the population vector in year t is:

$$\mathbf{N}_t = (N_{t,e,c}, N_{t,e,f}, N_{t,e,m}, N_{t,w,c}, N_{t,w,f}, N_{t,w,m})^T, \quad (\text{Eq. 2.2})$$

where $N_{t,i,j}$ is the number of deer in year t , area i ($i=e$ or w), and category j ($j=c, f, m$); T indicates matrix transposition, and area divisions (e, w) are the eastern and western management areas, respectively, as defined by the CMPS4; categories c, f , and m are calf, adult female, and adult male, respectively.

I constructed a survival matrix for winter in each area. When a mother dies in winter, her calf cannot survive until spring (Matsuda et al. 1999). The winter survival matrix \mathbf{L}_t can be expressed as

$$\mathbf{L}_t = \begin{bmatrix} L_{t,e,c}L_{t,e,f} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & L_{t,e,f} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & L_{t,e,m} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & L_{t,w,c}L_{t,w,f} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & L_{t,w,f} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & L_{t,w,m} \end{bmatrix}, \quad (\text{Eq. 2.3})$$

where $L_{t,i,j}$ is the survival rate in winter in year t at area i of category j . In winter, deer die from both game hunting and natural causes. I assumed that the survival rate under natural conditions is the same in both management areas. Therefore, the survival rate $L_{t,i,j}$ can be expressed as

$$L_{t,i,j} = (1 - q_{i,j}E_{t,i,j})\rho_j S_t, \quad (\text{Eq. 2.4})$$

where $\rho_j S_t$ is the survival rate under natural conditions in year t of category j ; S_t and ρ_j are the adult female survival rate under natural conditions and a multiplier to convert the female survival rate to another category, respectively; ρ_j was calculated from the estimated average survival rate given in a report by an investigative commission on deer (Yamamura et al. unpublished). Observations to estimate S_t were performed at the Shiretoko Peninsula, Hokkaido (Kaji et al. 2004). However, observations from several other studies have reported different mortality values for different environments, such as those with severe winter (Takatsuki et al. 1994; Uno et al. 1998). To reflect

these variations, I assumed that S_t follows a beta distribution with mean value and variance of S and $S^2/300$, respectively (Yamamura et al. 2008). The parameters of the beta distribution are α_S and β_S ($\alpha_S = 17.06$, $\beta_S = 1.0889$, Yamamura et al. 2008). $(1 - q_{i,j}E_{t,i,j})$ is the survival rate against game hunting in year t at area i of category j and $q_{i,j}$ indicates game hunting efficiency (catchability) at area i of category j . $E_{t,i,j}$ denotes hunting effort in year t at area i of category j .

Many previous studies have provided examples of matrix population models accounting for migrations that can be used to evaluate wildlife management (e.g., Hunter and Caswell 2005; Mantzouni et al. 2007). The migration matrix \mathbf{M} is given by

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 1-m & 0 & 0 & m & 0 & 0 \\ 0 & 1-m & 0 & 0 & m & 0 \\ 0 & 0 & 1-m & 0 & 0 & m \\ m & 0 & 0 & 1-m & 0 & 0 \\ 0 & m & 0 & 0 & 1-m & 0 \\ 0 & 0 & m & 0 & 0 & 1-m \end{bmatrix}, \quad (\text{Eq. 2.5})$$

where m is the probability that an individual of a given category moves to a neighboring area after the breeding season. The migration matrix describes the probabilities of individual migration to the neighbor management area. However, it is difficult to estimate the migration rate for each category and area because of the lack of observation data regarding dispersal between the eastern and western areas. For simplicity, I used fixed migration rates with the same value for each category and area.

In Hokkaido, density dependence in the mortality or reproduction rate of deer does not appear until the population is close to carrying capacity (Kaji et al. 1988). Therefore, I did not include density dependence in the model. The reproduction and category transition matrix \mathbf{G}_t is

$$\mathbf{G}_t = \begin{bmatrix} 0 & 2r_t & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2r_t & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (\text{Eq. 2.6})$$

The sex ratio among calves is 1:1 (Takatsuki 1998). The reproduction rate r_t follows a beta distribution with an expected value of $2r$ and variance of $r^2/75$ (Yamamura et al. 2008). These beta distribution parameters are α_r and β_r ($\alpha_r = 29.1, \beta_r = 3.2333$) (Yamamura et al. 2008).

I reflected realistic management by nuisance control, rather than by game hunting in the CMPS4. The vector of the number of nuisance control \mathbf{C}_t is

$$\mathbf{C}_t = (C_{t,e,c}, C_{t,e,f}, C_{t,e,m}, C_{t,w,e}, C_{t,w,f}, C_{t,w,m})^T, \quad (\text{Eq. 2.7})$$

where $C_{t,i,j}$ is the level of nuisance control (i.e., number of animals culled) in year t at area i of category j . The level of nuisance control $C_{t,i,j}$ is defined into three components

$$C_{t,i,j} = \phi_t \gamma_{i,j} C_i^{\max}, \quad (\text{Eq. 2.8})$$

where ϕ_t is the management multiplier (0 or 1) given by the nuisance control rule and $\gamma_{i,j}$ is the allocation rate of nuisance control of category j area i . These values were calculated from observed nuisance control data for 2004–2008. C_i^{\max} is the allowable number of animals culled via nuisance control at area i . Considering category-specific nuisance control, management is usually "tailored" (Gordon et al. 2004) to the age and sex structure of the population, rather than to simple population counts. The importance of harvesting female deer has been previously mentioned (Matsuda et al. 1999; Milner et al. 2006). Hokkaido government started aggressive female harvesting in 1998 (Kaji et al. 2010). In recent years, the total harvest number (i.e., both nuisance control and game hunting) of female deer has been larger than that of male deer (Fig. 1.6). I therefore assumed that in recent years female deer have

been sufficiently hunted. The allowable number of animals culled through nuisance control at area i depends on the governmental budget. In principal, the budget for nuisance control is exchangeable between each area because the reward for nuisance control is significantly supported by the government. The total number of animals culled through nuisance control in each management area is

$$C_i^{\max} = \begin{cases} \mu \frac{B}{P} & i = e \\ (1 - \mu) \frac{B}{P} & i = w \end{cases}, \quad (\text{Eq. 2.9})$$

where B is the total budget per one year for nuisance control, μ is the allocation ratio of the budget to the eastern area ($0 \leq \mu \leq 1$), and P is the reward paid to hunters for one deer. In this study, the reward was set to 5,000 Japanese yen (Hokkaido government unpublished data).

2.2.2. Estimation of the catchability

I estimated $q_{i,j}$ by the maximum likelihood method (see below). In the estimation process, I used the catch per unit effort (CPUE) data and estimated deer population size reported by the Hokkaido government and the Eastern Hokkaido Wildlife Research Station, Nature Conservation Department, Hokkaido Institute of Environmental Sciences (Table 1). CPUE is an indicator that can be used to determine hunting efficiency (Uno et al. 2006). I calculated the log-likelihood given by the relationship between CPUE and the estimated size of deer population:

$$CPUE_{t,i,j} = q_{i,j} N_{t,i,j} \exp(\varepsilon_{t,i,j}^{\text{CPUE}}), \quad (\text{Eq. 2.10})$$

where $\varepsilon_{t,i,j}^{\text{CPUE}}$ is observation error in year t at area i of category j , which follows a lognormal distribution with mean 0 and variance $\sigma_{\text{CPUE},i,j}^2$. Hence, log-likelihood can be expressed as a function of the number of observations n :

$$LL_{i,j} = -\frac{n}{2} \ln(2\pi) - \frac{n}{2} \ln(\sigma_{\text{CPUE},i,j}^2) - \frac{1}{2\sigma_{\text{CPUE},i,j}^2} \sum_t [\ln(CPUE_{t,i,j}) - \ln q_{i,j} - \ln N_{t,i,j}]^2$$

(Eq. 2.11)

I used the R (Ver. 3.0.1) software package “optim” to estimate parameter values. All estimated parameters are statistically significant ($p < 0.001$) (Fig. 2.1). I consider the process error in hunting effort, $E_{t,i,j}$

$$E_{t,i,j} = \bar{E}_{i,j} \exp(\varepsilon_{t,i,j}^E - 0.5\sigma_{E,i,j}^2), \quad (\text{Eq. 2.12})$$

where $\bar{E}_{i,j}$ is the average effort at area i of category j , $\varepsilon_{t,i,j}^E$ follows normal process error on a logarithmic scale in year t at area i of category j with mean 0 and variance $\sigma_{E,i,j}^2$, and $-0.5\sigma_{E,i,j}^2$ is a bias correction term for lognormal errors (Haltuch et al. 2008). I calculated these average efforts and process errors from observed data for the period 2004–2008 as reported by the Institute of Environmental Sciences, Hokkaido Research Organization (unpublished data).

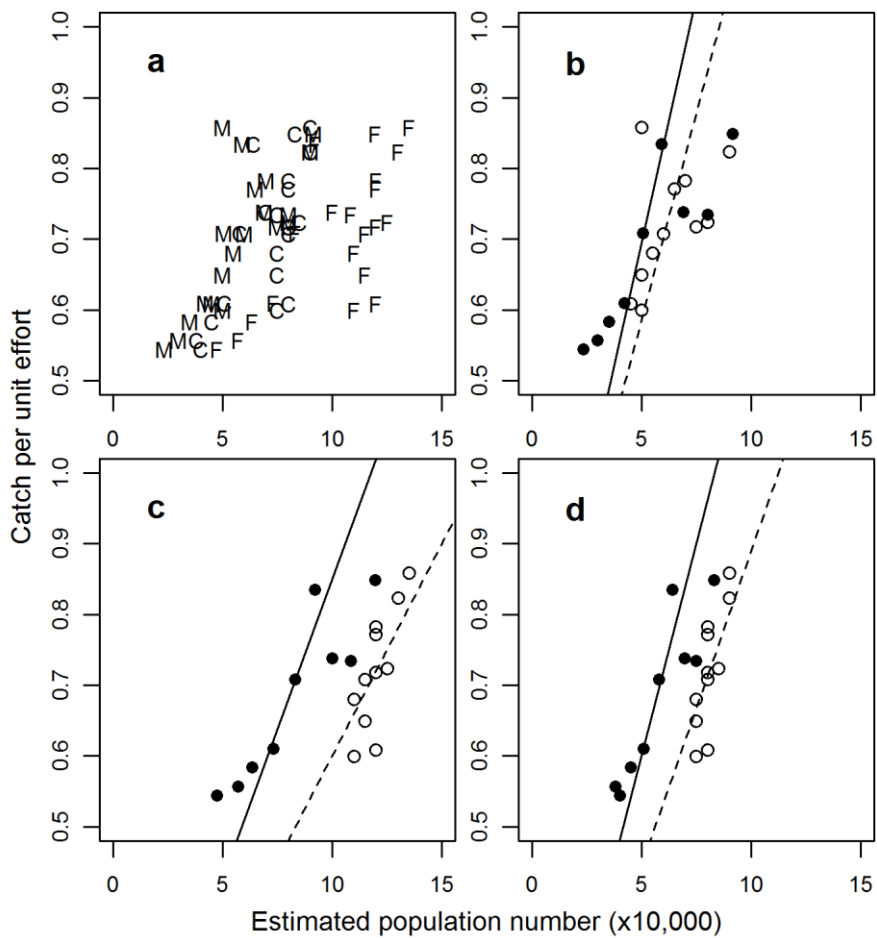


Fig. 2.1 Parameter fitting for hunting efficiency that were calculated by estimated mean population number and catch per unit effort, (a) comparison of all data set (C:calf, F:female and M:male), (b) Male, (c) Female and (d) calf. Open circle is observed data and dashed line is model estimation in Eastern area. Closed circle is observed data and solid line is model estimation in Western area.

2.2.3. Simulation outline

Hokkaido government set target of the CMPS4, which was measured by the population index obtained by spotlight counts (Kaji et al. 2010). In the eastern area, the target is between 25% and 50% of population index in 1993; in the western area, the target is under 200% of population index in 2000 (Hokkaido 2012). I use the limit of the target population N_i^{TN} ($N_e^{\text{TN}} = 200,000$, $N_w^{\text{TN}} = 110,000$) that corresponds to the target population index.

To evaluate the feasibility of the CMPS4 targets, I simulated population by a stochastic matrix population model. I used several data sets in the stochastic simulation and parameter estimation (Table 2.1). Estimated parameter values were set for each area and category (Table 2.2). The simulation begins at 2012 and the evaluated period is the same as the CMPS4 period (2013–2017). The uncertain parameters are initial population for 2012 (\mathbf{N}_{2012}), female survival rate under natural conditions (S_t), reproduction rate (r_t), process error of game hunting effort ($\varepsilon_{t,i,j}^E$), and estimated population number ($N_{t,i}^{\text{EST}}$). Hokkaido government estimated population number of deer using Bayesian estimation method and I used posterior probability distribution for \mathbf{N}_{2012} (Yamamura et al. unpublished). Using MATLAB R2009b software, I assumed 4 management scenarios and ran 1,000 trial simulations to calculate the management success probability and cost-effectiveness of the CMPS4 (Fig. 2.2).

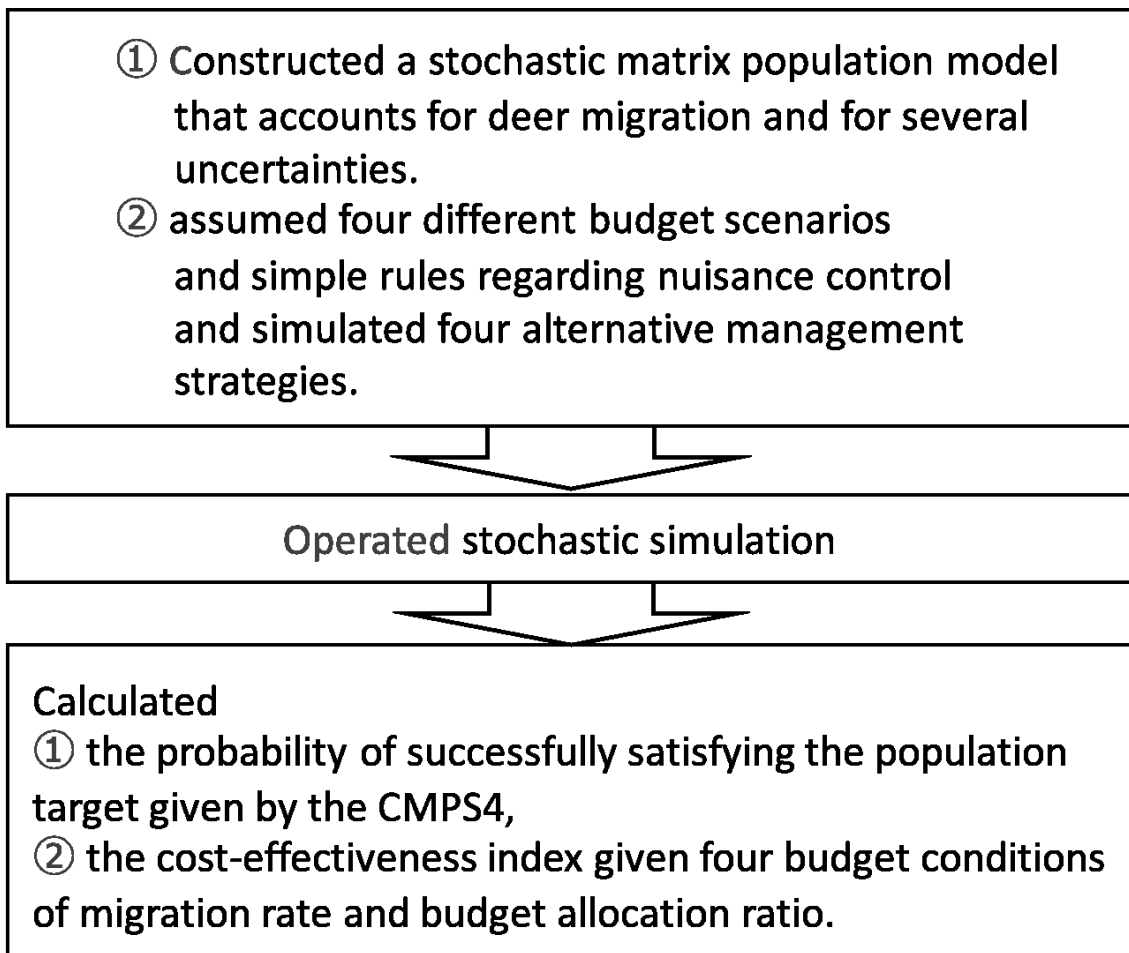


Fig. 2.2 Analysis flow of the section 2.

Table 2.1 Data sources

Data	Year	Sources
Catch per unit effort	East: 1998–2008 West: 2000–2008	HIES* unpublished data
Numbers of animals culled through nuisance control and game hunting	1993–2011	Yamamura et al. unpublished
Estimated population	East: 1998–2012 West: 2000–2012	Yamamura et al. unpublished

*HIES: Hokkaido Institute of Environmental Sciences

Table 2.2 Estimated parameter values for the stochastic simulation

Parameter	Description	Eastern area			Western area		
		Calf	Female	Male	Calf	Female	Male
$q_{i,j}^{*1}$	Hunting efficiency in area i of category j	0.089	0.060	0.117	0.120	0.085	0.139
ρ_j^{*2}	Weight of survival rate in category j	0.819	1.000	0.893	0.819	1.000	0.893
$\bar{E}_{i,j}^{*3}$	Average hunting effort in area i for category j	0.767	1.618	1.653	0.421	0.868	0.928
$\sigma_{E,i,j}^2^{*3}$	Variance of the hunting effort in area i for category j	0.030	0.015	0.064	0.009	0.071	0.007
$\gamma_{i,j}^{*3}$	Allocation rate of nuisance control for area i of category j	0.230	1.000	0.530	0.240	1.000	0.600

*¹ Estimated value using the catch per unit effort (CPUE) data (HIES unpublished) and estimated deer population (Yamamura et al. unpublished).

*² Calculated from values given by the estimated average survival rate (Hokkaido 2013).

*³ Calculated from values given by the CPUE (HIES unpublished) data and the numbers of animals culled through game hunting (Yamamura et al. unpublished)

HIES: Hokkaido Institute of Environmental Sciences

2.2.4. Management scenario

In the stochastic simulation, I defined 4 alternative scenarios that were based on the fixed and limited management budget. The management budget in scenario 1 is the average cost from 2004 to 2008 (about 147 million Japanese yen), calculated by average number of animals culled through nuisance control and the reward per animal. The management budget in scenario 2 is twice that of scenario 1. Similarly, scenario 3 and scenario 4 represent a budgets respectively 3-fold and 4-fold the budget of scenario 1.

2.2.5. Success probability of the CMPS4

I assumed two success situations for the CMPS4. Firstly, the management success is thought that population of deer at least one area (eastern or western) below the target of the CMPS4. Secondly, it is thought that eastern and western population of deer below the target of the CMPS4 simultaneously. According to these success situations, I calculated the success probability to satisfy the target at least one area (SP_{one}) and to satisfy the targets both areas (SP_{both}) simultaneously. I presumed that the success probability of each management areas would be different by the management strategy.

2.2.6. Rules for nuisance control

The Hokkaido government designed an adaptive management program in which the number of animals to be culled through nuisance control is set according to predicted population indices (Kaji et al. 2010). Current management status is the emergent population phase in which the control pressure is as high as possible (Hokkaido 2012). The number of animals allowed to be culled through nuisance control, however, depends on budgetary constraints. I therefore set two simple and realistic rules for nuisance control: (1) total management budget (B) does

not change during the management period, and (2) when the estimated population number at area i in year t ($N_{i,t}^{\text{EST}}$) is below the upper limit of the target population (N_i^{TN}), the government will stop nuisance control. After stopping nuisance control, if $N_{i,t}^{\text{EST}}$ exceeds N_i^{TN} , the government will re-implement nuisance control:

$$\phi_t = \begin{cases} 0 & \text{if } N_{i,t}^{\text{EST}} \geq N_i^{\text{TN}} \\ 1 & \text{if } N_{i,t}^{\text{EST}} < N_i^{\text{TN}} \end{cases} \quad (\text{Eq. 2.13})$$

I did not know the actual population size. The estimated population size ($N_{i,t}^{\text{EST}}$) therefore includes estimation error

$$N_{i,t}^{\text{EST}} = \left(\sum_j N_{t,i,j} \right) \exp(\varepsilon_{t,i}^{\text{N}} - 0.5\sigma_{\text{N},i}^2), \quad (\text{Eq. 2.14})$$

where $\sum_j N_{t,i,j}$ is total population number in area I , $\varepsilon_{t,i}^{\text{N}}$ is estimation error,

which follows a lognormal distribution with mean 0 and variance $\sigma_{\text{N},i}^2$, $-0.5\sigma_{\text{N},i}^2$ is a bias correction term for lognormal errors, and $\sigma_{\text{N},i}^2$ was calculated according to the estimated population in 2012 ($\sigma_{\text{N},e}^2 = 0.043$, $\sigma_{\text{N},w}^2 = 0.050$, Yamamura et al. unpublished).

2.2.7. Cost-effectiveness of the CMPS4

There are many studies that focus on the costs of wildlife management and conservation (e.g., Nugent and Choquenot 2004; Hilborn et al. 2006; Ross and Pollett 2007; Yokomizo et al. 2007, 2009, 2014; Duca et al. 2009). To compare each management scenario, I attempted cost-effectiveness analysis (Macmillan et al. 1998; Drechsler et al. 2007), which can be used to find the least-cost means to meet a conservation object or biological standard while tracking a single measure or effect (Hughey et al. 2003). In the management plan, the Hokkaido government can cut the management budget when the size of the deer population falls below the upper limit of the management target. Thus, total actual management cost (T^{cost}) is given as the reward for management P and

the number of animals culled through nuisance control $C_{t,i,j}$,

$$T^{\text{cost}} = \sum_t \sum_i \sum_j PC_{t,i,j} (1 + \delta)^{-t}, \quad (\text{Eq. 2.15})$$

where δ is the economic discount rate and t is the year with $t = 0$ as 2012. Economical discount rate is usually used in environmental economics (e.g., Yokomizo et al. 2004). It means human mind that a future economic burden tend to be felt lower than present expenditure. Consequently, the economic discount rate is important for an analysis of long term investigation. I assumed a present-value discount rate of 5% per year.

Lindsey et al. (2005) defined a cost-efficiency index for wild dog conservation in South Africa. To evaluate cost-effectiveness in the present study, I defined a cost effectiveness index (CEI) that was a success probability (SP) per unit cost. In this study, SP_{one} and SP_{both} correspond to CEI_{one} and CEI_{both} . If the government does not fund the CMPS4, SP_{one} is 0.4% and SP_{both} is 0%. Therefore, I simply calculated CEI as success probability (SP_{one} and SP_{both}) per T^{cost} .

2.3. Results

2.3.1. Probabilities of satisfying the target population number

Focusing on the probabilities of satisfying the target population number in at least one area, SP_{one} decreased with the increase of migration rate (m) into that management area under unbalanced budget allocated management (Fig. 2.3). In scenario 1–3, SP_{one} increased with the increase of budget allocated (Fig. 2.3 a–c). In scenario 1, SP_{one} was lower than 20% in every situation (Fig. 2.3 a). In scenario 3, SP_{one} was maximized when the entirety of the budget was allocated one area and was decreased as much as 25% with increased migration rate (m) (Fig. 2.3 c).

In scenario 1, SP_{both} was less than 1% for all migration rates and budget allocation ratios (Fig. 2.4 a); however, in scenarios 2–4, SP_{both} was high (scenario 2: 4–7%; scenario 3: 26–34 %; and scenario 4: 57–66 %) when the budget allocation ratio (μ) was 0.50–0.65 (Fig. 2.4). SP_{both} in scenario 4 was much larger than that in other scenarios (Fig. 2.4). In scenarios 3 and 4, the maximum SP_{both} did not remarkably differ with migration (Fig. 2.4 c–d). SP_{both} shows dome shaped probabilities that are not bilateral symmetry because target population number of western area is higher than eastern area (Fig. 2.4). These probability lines are not smooth that reason was thought the effect of simulation trial times.

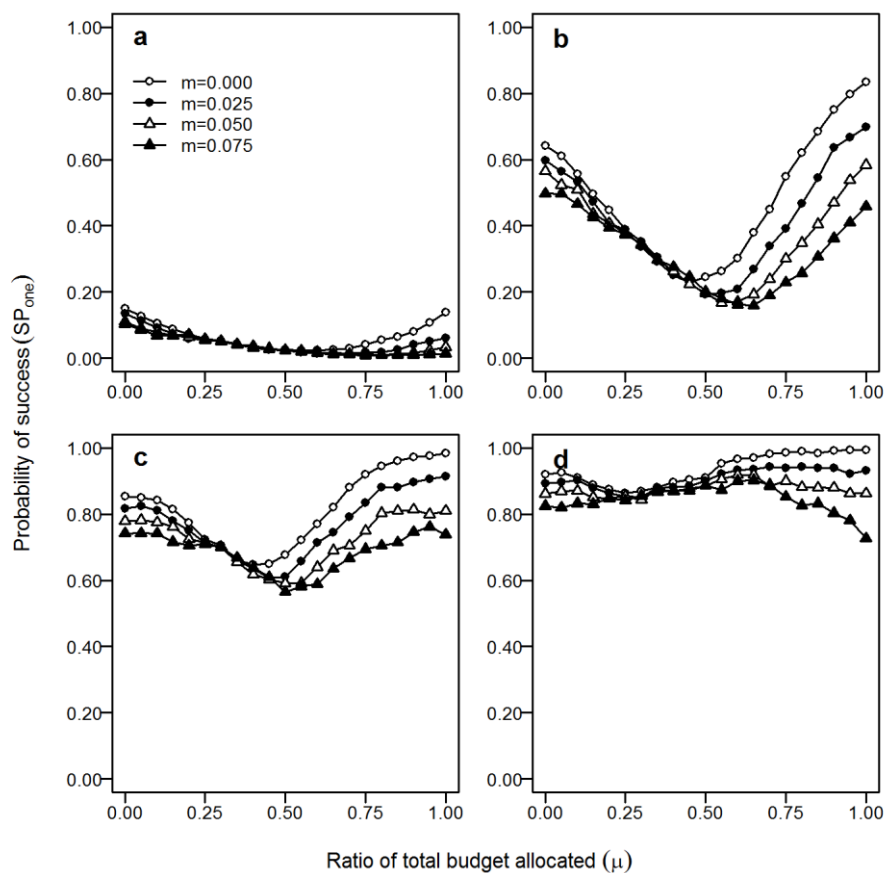


Fig. 2.3 Probabilities of success meeting the target population number in at least 1 area (SP_{one}) for management scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 4 conditions of migration rate ($m=0.000, 0.025, 0.050, \text{ and } 0.075$) and various budget allocation ratios for the eastern area μ (0–1 in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

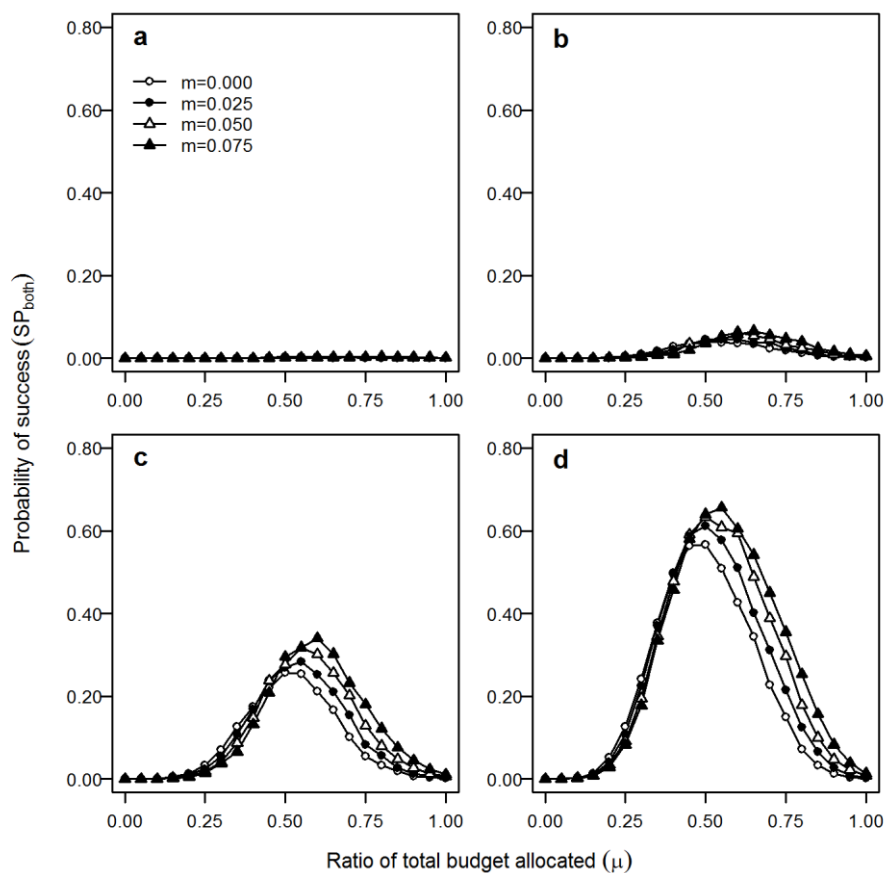


Fig. 2.4 Probabilities of success meeting the target population number in both management areas (SP_{both}) for management scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 4 conditions of migration rate ($m=0.000, 0.025, 0.050,$ and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ ($0-1$ in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

2.3.2. Predicted mean total cost of the CMPS4

Comparing T^{cost} in different management scenarios, mean T^{cost} was minimized when the entirety of the budget was invested in the western area (Fig. 2.5). The maximum T^{cost} in scenario 4 was approximately same as the budget in scenario 3 (Fig. 2.5 c,d). T^{cost} was maximized when SP_{both} was maximized (Fig. 2.4, Fig. 2.5).

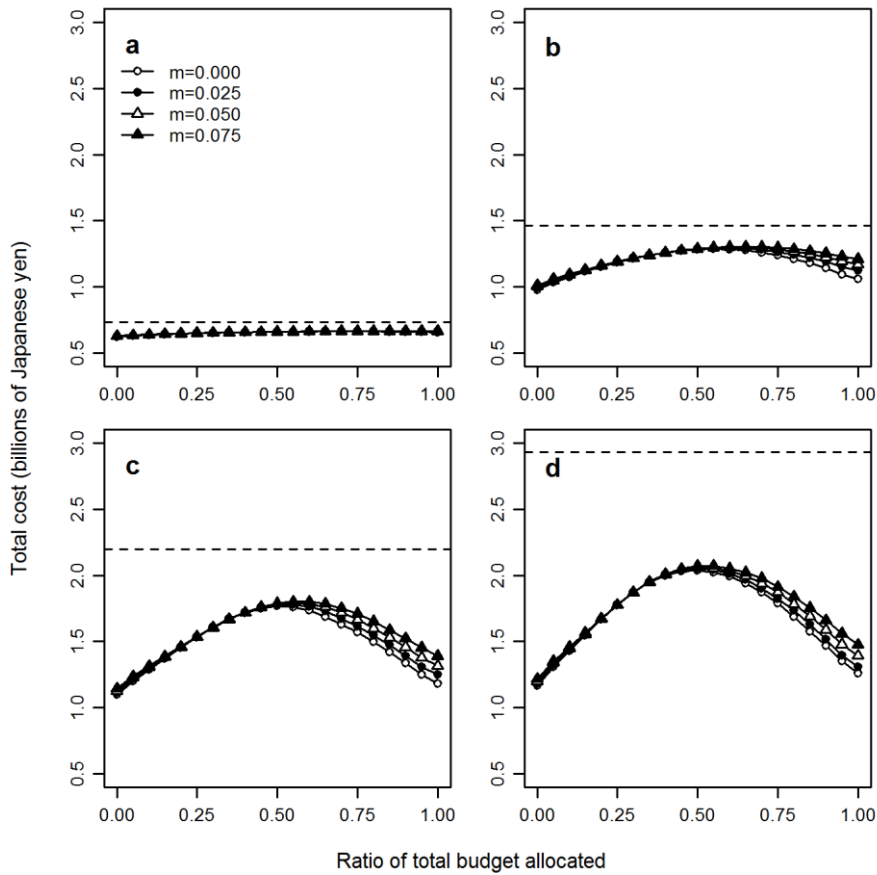


Fig. 2.5 Predicted mean total cost during the management period 2013–2017 for scenarios 1– 4 (a, b, c, and d) with 4 cases of migration rate ($m=0.000$, 0.025, 0.050, and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ (0–1 in steps of 0.05). I assumed a 5% discount rate. The dashed line indicates the total management budget (B) for each scenario.

2.3.3. Cost-effectiveness index of the CMPS4

CEI_{one} was maximized when the entire budget was invested into that area (scenario 1: $1.63\text{--}2.40 \times 10^{-8}$; scenario 2: $4.92\text{--}7.89 \times 10^{-8}$; scenario 3: $6.48\text{--}8.34 \times 10^{-8}$; and scenario 4: $6.76\text{--}7.90 \times 10^{-8}$) (Fig. 2.6). The maximum CEI_{one} decreased with increasing migration rate (m) under unbalanced budget allocated management (Fig. 2.6). In scenarios 3 and 4, the maximum CEI_{one} were approximately the same (Fig. 2.6 **c,d**). CEI_{both} increased with the increase of budget (scenario 1: $0.05\text{--}0.06 \times 10^{-8}$; scenario 2: $0.32\text{--}0.51 \times 10^{-8}$; scenario 3: $1.45\text{--}1.89 \times 10^{-8}$; and scenario 4: $2.78\text{--}3.16 \times 10^{-8}$) when the budget allocation ratios (μ) were 0.50–0.80 (Fig. 2.7).

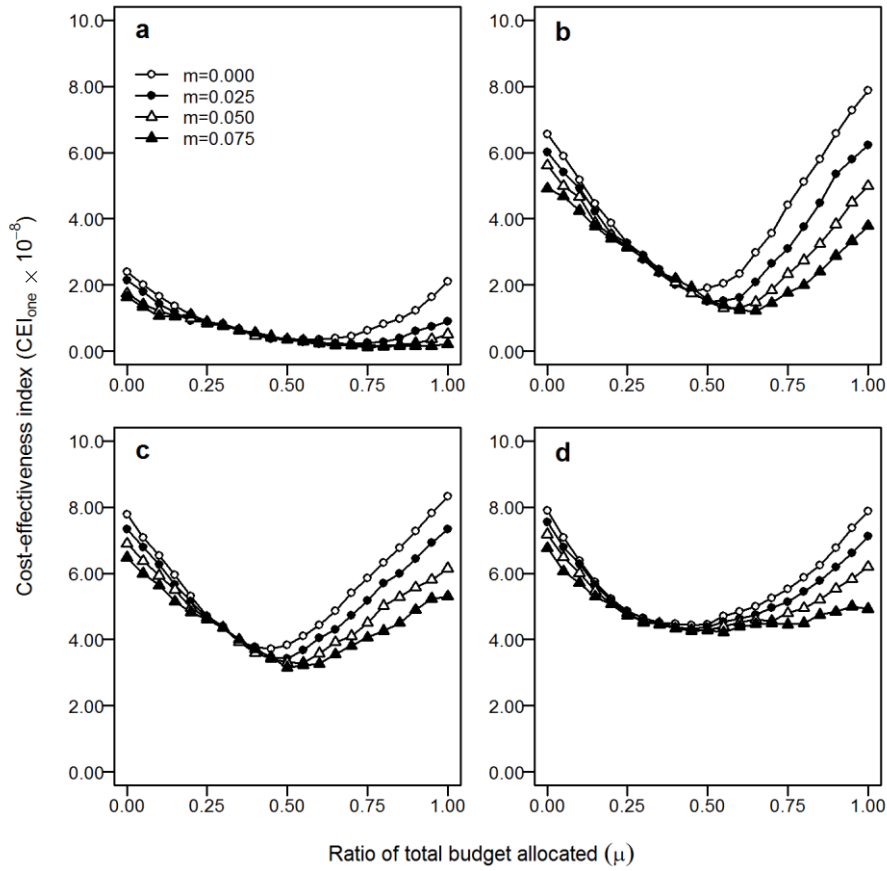


Fig. 2.6 Cost-effectiveness index for managing at least one area (CEI_{one}), calculated as the probability of success in at least one area divided by mean total cost, for scenarios 1–4 (**a**, **b**, **c**, and **d**) with 4 cases of migration rate ($m=0.000$, 0.025, 0.050, and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ (0–1 in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

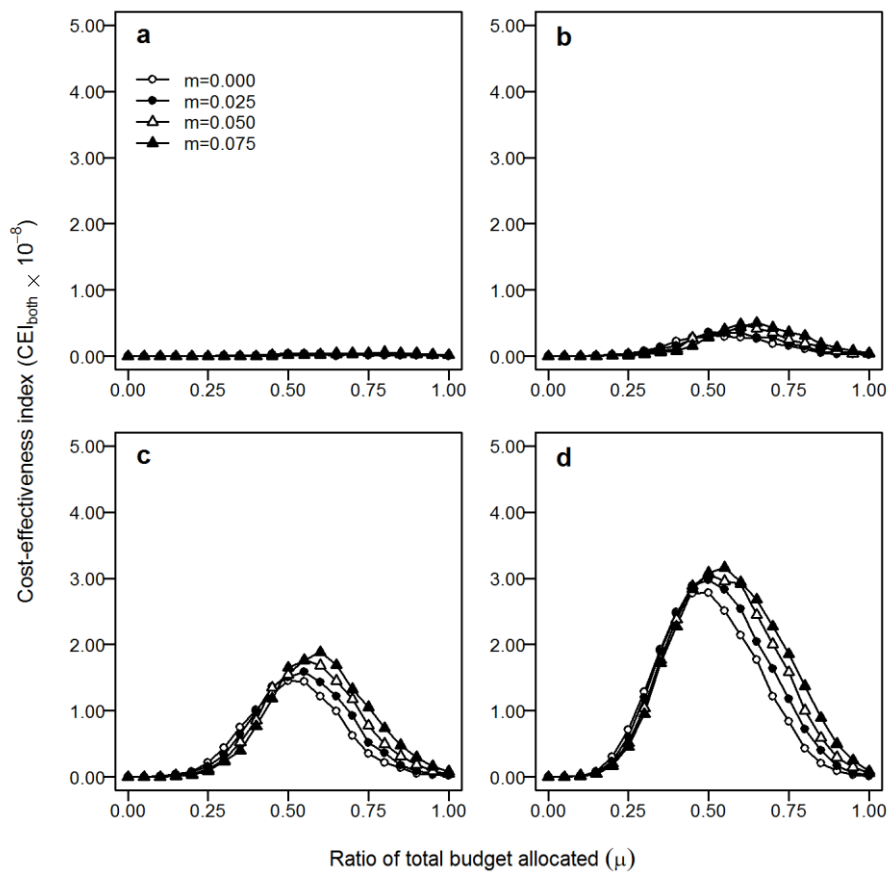


Fig. 2.7 Cost-effectiveness index for managing both areas (CEI_{both}), calculated as the probability of success in both areas divided by mean total cost, for scenarios 1–4 (**a**, **b**, **c**, and **d**) with 4 cases of migration rate ($m=0.000$, 0.025 , 0.050 , and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ ($0-1$ in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

2.3.4. Migrated population number

Migrated population number increased with migration ratio in each area (Fig. 2.8, Fig. 2.9). Migrated population number of eastern to western area decreased with budget allocation ratios for the eastern area μ (Fig. 2.8). Migrated population number of western to eastern area increased with budget allocation ratios for the eastern area μ (Fig. 2.9).

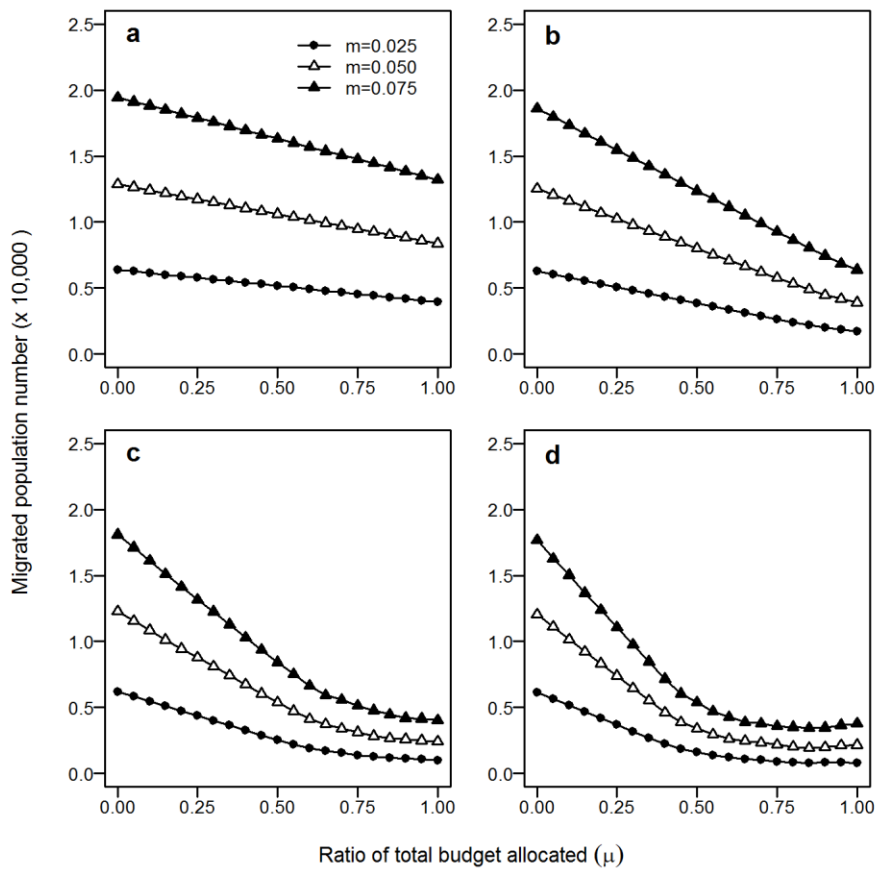


Fig. 2.8 Population number which migrated eastern to western area in 2017 (median), for scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 3 cases of migration rate ($m= 0.025$, 0.050 , and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ ($0-1$ in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

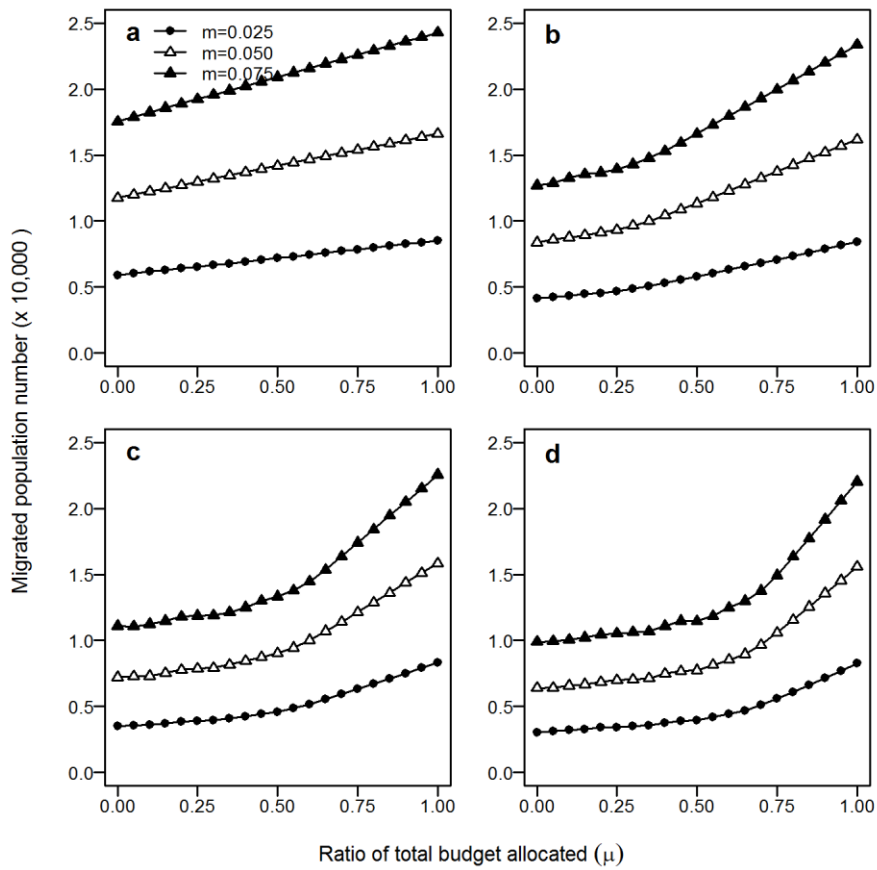


Fig. 2.9 Population number which migrated western to eastern area in 2017 (median), for scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 3 cases of migration rate ($m=0.025$, 0.050 , and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ (0–1 in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

2.3.5. Relationship between success probability and total cost

There were no differences between success probability and total cost in any migration situation (Fig. 2.10, Fig. 2.11). In the scenario 1-3, total cost were minimized around maximum success probability at least one management area (Fig. 2.10). Maximum cost corresponded to maximum success probability both management areas (Fig. 2.11).

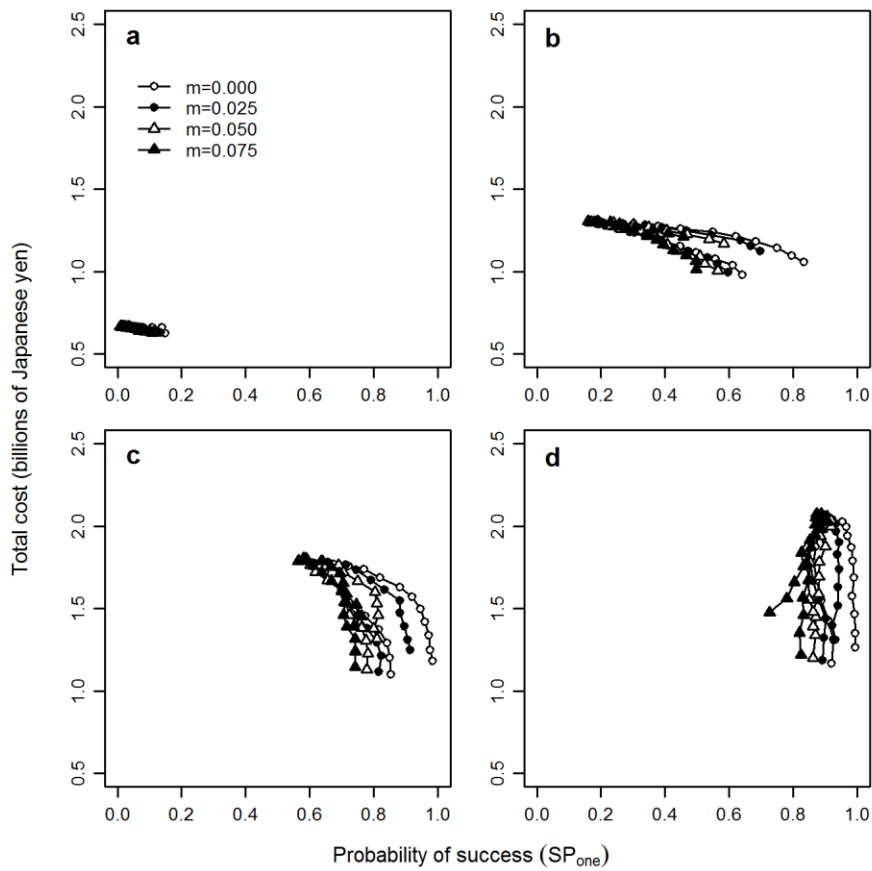


Fig. 2.10 Relationship between probability of success for at least one management area (SP_{one}) and total cost, for scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 3 cases of migration rate ($m= 0.000, 0.025, 0.050,$ and 0.075) and various budget allocation ratios for the eastern area μ ($0-1$ in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

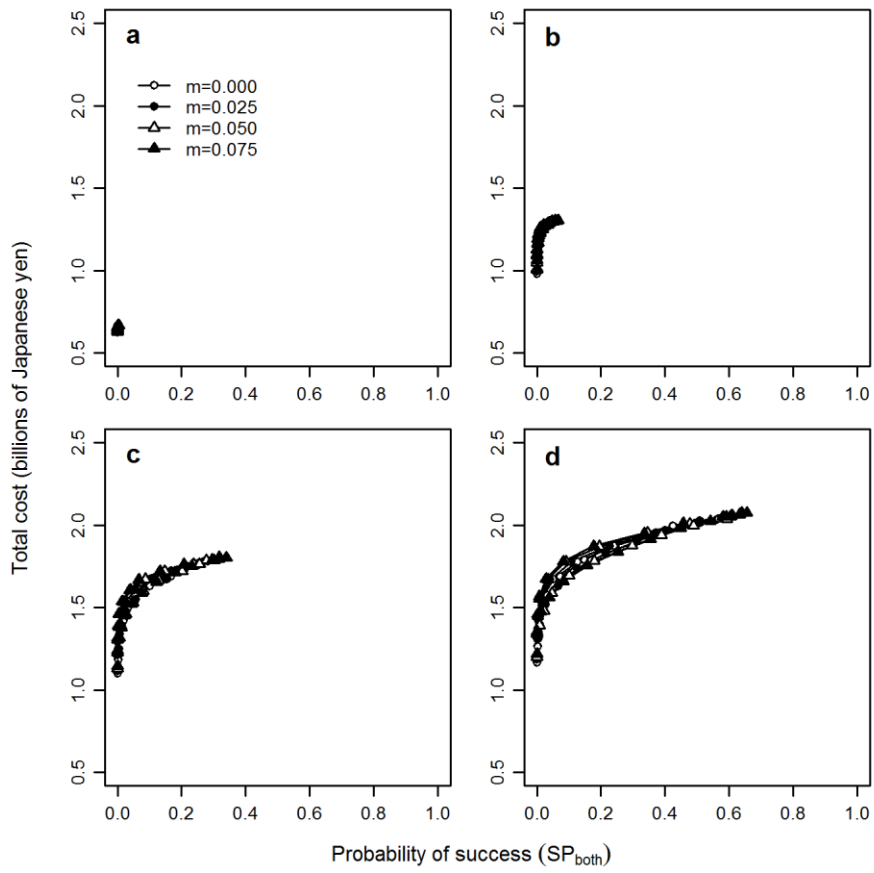


Fig. 2.11 Relationship between probability of success for both management areas (SP_{both}) and total cost, for scenarios 1–4 (a, b, c, and d) with 3 cases of migration rate ($m= 0.000, 0.025, 0.050, \text{ and } 0.075$) and various budget allocation ratios for the eastern area μ (0–1 in steps of 0.05). The budget of scenarios 1–4 are about 147, 293, 440 and 586 millions Japanese yen.

2.4. Discussion

2.4.1. Condition of management success for the CMPS4

I explored 4 alternative management scenarios for the CMPS4. SP_{one} and SP_{both} are positively related to the total budget in scenarios 2–4 (Fig. 2.3, Fig. 2.4). Scenario 1 is the base case in the assessment, under which the total budget is taken as the average of the budget in 2004–2008. To increase SP_{one} or SP_{both} , the government must raise the budget to higher than this average cost. Specifically, to satisfy the CMPS4's target in at least in one management area, the Hokkaido government needs to budget more than 441 million yen (scenario 3), which should be invested into only one area (Fig. 2.3). To maximize SP_{both} , the government needs over 586 million yen (scenario 4), and SP_{both} will total about 60% for any migration rate (m) (Fig. 2.4).

2.4.2. Cost-effectiveness under the low budget condition

I performed stochastic simulations according to a simple management rule: when the population number satisfies the CMPS4's target, the government will halt nuisance control. As a consequence, the CEI_{both} increased with the budget (Fig. 2.7). This is intuitively easy to understand, because the nuisance control is frequently halted, thereby removing the government's need to fund it. Increasing the budget is a cost-effective way to satisfy the CMPS4's target. The differences of maximum value of CEI_{one} between scenarios 2, 3, and 4 were not large (Fig. 2.6). These CEI_{one} decreased with migration rate (m) (Fig. 2.6). These results suggest that allocating all budgets to focusing on one area is cost-effective under conditions of low budget but that the effectiveness will be lower when migration rate is high.

2.4.3. Relationship between reward and incentive for nuisance control

For the sake of simplicity, I assumed a fixed reward for nuisance control and the number of culled individuals was determined by the total budget. However, this reward has been changed in the past. Presumably this model may need to incorporate the correlation between reward and effort invested in nuisance control, because a higher reward offers a greater incentive for nuisance control. This assumption would decrease any implementation errors (Kotani et al. 2011) in this analysis.

2.4.4. Biological parameter of sika deer

In previous studies of deer management in Hokkaido (Yamamura et al. 2008), biological parameters (survival rate, reproduction rate, and sex ratio) were assumed not to differ between the eastern and western areas. I also assumed no bias in migration westward or eastward. However, in its 2013 population estimates, the Hokkaido government assumed that natural mortality in the western area is 30% lower than that in the eastern area, as indicated by different population indices estimated from spotlight counts in the Hidaka and Iburi regions (Yamamura et al. unpublished). I can therefore consider several additional factors for empirical adjustment, such as observation error of population index, natural mortality, and biased migration. For example, I can define an area-dependent female survival rate under natural conditions (S_i). It is also possible that the migration rate (m) depends on population density and habitat quality. Using an area-dependent S_i and the matrix model, I can compute a future projection with similar assumptions as the population estimation in 2013 or estimate an appropriate migration rate (m). However, I could not estimate variation in migration rate by year, due to the lack of observation data regarding bias and historical change in the migration rate (m).

2.4.5. Migration effect for the CMPS4

I also assumed that the migration rate (m) was constant for each category, management area, and year. The migration rate (m), however, might vary by category and year. Greenwood (1980) discussed the importance in promoting sex differences in mammal dispersal. For deer, Clutton-Brock et al. (2002) concluded that migration of male red deer from their natal areas increased with female density. The complex combination of migration rates (m) seen in sika deer would lead to different results in this assessment. The migration rate of female deer has important implications for population control, because when focusing on only one management area, the maximum probabilities differed directly by more than 25% given different migration rates (m) (Fig. 2.3). In the future, I therefore must estimate migration between management areas by, for instance, using radio tracking or mark-recapture, which have proven useful to understanding such deer migration in Hokkaido (e.g., Uno and Kaji 2000; Sakuragi et al. 2003; Coulson et al. 2004; Igota et al. 2004).

2.4.6. Efficient management strategy for the CMPS4

The Hokkaido government has begun implementing special management measures related to nuisance control for the period 2011–2015. In 2011, total harvests (game hunting and nuisance control) in the eastern and western areas were about 69,000 and 60,000, respectively (Fig. 1.6); however, during 2004–2008 these totals averaged 46,000 (eastern) and 29,000 (western) annually. If the number of deer culled by game hunting in 2011 was equal to that in 2004–2008, the number of animals culled through nuisance control in 2011 would be 2.88 fold that for 2004–2008; during these periods, the budget allocation ratio was approximately 0.50. Scenario 3, with $\mu=0.5$, corresponds to the present management situation, where SP_{both} was 25.7–29.5 % (Fig. 2.4). Generally, culling a large number of individuals in the early management stage

is more effective to decrease in deer reproduction, because this value is proportional to the female deer population. When the government sets a higher budget in the early management stage, actual costs in later management stages could be reduced. This is why T^{cost} per budget became smaller as the management budget increased in this simulation (Fig. 2.5). These factors suggest that investing a high budget in early management stage is an efficient strategy for meeting the targets set by the CMPS4. I therefore recommend that the Hokkaido government invest a higher proportion of its current total budget in the early management stages to manage the Hokkaido population of sika deer in a cost-efficient manner.

2.5. References

- Baxter, PWJ. McCarthy, MA. Possingham, HP. Menkhorst, PW. Mclean, N. (2006) Accounting for management costs in sensitivity analyses of matrix population models. *Conservation Biology* 20:893–905.
- Bhat, MG. Huffaker, RG. (2007) Management of a transboundary wildlife population: A self-enforcing cooperative agreement with renegotiation and variable transfer payments. *Journal of Environmental Economics and Management* 53:54–67.
- Clutton-Brock, TH. Coulson, TN. Milner-Gulland, EJ. Thomson, D. Armstrong, HM. (2002) Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* 415:633–637.
- Coulson, T. Guinness, F. Pemberton, J. Clutton-Brock, TH. (2004) The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85:411–422.
- Drechsler, M. Wätzold, F. Johst, K. Bergmann, H. Settele, J. (2007) A model-based approach for designing cost-effective compensation payments for conservation of endangered species in real landscapes. *Biological Conservation* 140:174–186.
- Duca, C. Yokomizo, H. Marini, MA. Possingham, HP. (2009) Cost-efficient conservation for the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) in the Cerrado, central Brazil. *Biological Conservation* 142:563–574.
- Gordon, IJ. Hester, AJ. Festa-Bianchet, M. (2004) The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 41:1021–1031.
- Greenwood, PJ. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Haltuch, MA. Punt, AE. Dorn, MW. (2008) Evaluating alternative estimators of fishery management reference points. *Fisheries Research* 94:290–303
- Hokkaido Government (2000) Conservation and management plan for Sika deer

- (*Cervus nippon*) in Hokkaido. Hokkaido Government, Department of Health and Environment, Sapporo, Japan (in Japanese)
- Hokkaido Government (2012) Conservation and management plan for Sika deer (*Cervus nippon*) in Hokkaido (4th stage). Hokkaido Government, Department of Health and Environment, Sapporo, Japan (in Japanese)
- Hilborn, R. Annala, J. Holland, DS. (2006) The cost of overfishing and management strategies for new fisheries on slow-growing fish: orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) in New Zealand. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63:2149–2153
- Hughey, KFD. Cullen, R. Moran, E. (2003) Integrating economics into priority setting and evaluation in conservation management. Conservation Biology 17:93–103.
- Hunter, CM. Caswell, H. (2005) The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models. Ecological Modelling 188:15–21.
- Igota, H. Sakuragi, M. Uno, H. Kaji, K. Kaneko, M. Akamatsu, R. Maekawa, K. (2004) Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. Ecological Research 19:169–178.
- Kaji, K. Koizumi, EJ. Ohtaishi, N. (1988) Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on Nakashima Island, Hokkaido. Acta Theriologica 33:187–208
- Kaji, K. Okada, H. Yamanaka, M. Matsuda, H. Yabe, T. (2004) Irruption of a colonizing sika deer population. Journal of Wildlife Management 68:889–899.
- Kaji, K. Saitoh, T. Uno, H. Matsuda, H. Yamamura, K. (2010) Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: theory and practice. Population Ecology 52:373–387.
- Kotani, K. Kakinaka, M. Matsuda, H. (2011) Optimal invasive species management under multiple uncertainties. Mathematical Biosciences 233:32–46
- Lindsey, PA. Alexander, R. Du Toit, JT. Mills, MGL. (2005) The cost efficiency

- of wild dog conservation in South Africa. *Conservation Biology* 19: 1205–1214.
- Macmillan, DC. Harley, D. Morrison, R. (1998) Cost–effectiveness analysis of woodland ecosystem restoration. *Ecological Economics* 27: 313–324
- Mantzouni, I. Somarakis, S. Moutopoulos, DK. Kallianiotis, A. Koutsikopoulos, C. (2007) Periodic, spatially structured matrix model for the study of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) population dynamics in N Aegean Sea (*E. Mediterranean*). *Ecological Modelling* 208:367–377.
- Matsuda, H. Kaji, K. Uno, H. Hirakawa, H. Saitoh, T. (1999) A management policy for sika deer based on sex–specific hunting. *Population Ecology* 41:139–149
- Matsuda, H. Uno, H. Tamada, K. Kaji, K. Saitoh, T. Hirakawa, H. Kurumada, T. Fujimoto, T. (2002) Harvest–based estimation of population size for Sika deer on Hokkaido island, Japan. *Wildlife Society Bulletin* 30:1160–1171
- Milner, JM. Bonenfant, C. Mysterud, A. Gaillard, JM. Csányi, S. Stenseth, NC. (2006) Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43:721–743.
- Naidoo, R. Balmford, A. Ferraro, PJ. Polasky, S. Ricketts, TH. Rouget, M. (2006) Integrating economic costs into conservation planning. *Trends in Ecology and Evolution* 21:681–687.
- Nugent, G. Choquenot, D. (2004) Comparing cost–effectiveness of commercial harvesting, state–funded culling, and recreational deer hunting in New Zealand. *Wildlife Society Bulletin* 32:481–492.
- Ou, W. Takekawa, S. Yamada, T. Terada, C. Uno, H. Nagata, J. Masuda, R. Kaji, K. Saitoh, T. (2014) Temporal change in the spatial genetic structure of a sika deer population with an expanding distribution range over a 15–year period. *Population Ecology Online early publication*
- Ross, JV. Pollett, PK. (2007) On costs and decisions in population management. *Ecological Modelling* 201:60–66.
- Sakuragi, M. Igota, H. Uno, H. Kaji, K. Kaneko, M. Akamatsu, R. Maekawa, K.

- (2003) Seasonal habitat selection of an expanding sika deer *Cervus nippon* population in eastern Hokkaido, Japan. *Wildlife Biology* 9:141–153
- Sanchirico, JN. Wilen, JE. (1999) Bioeconomics of spatial exploitation in a patchy environment. *Journal of Environmental Economics and Management* 37:129–150.
- Sanchirico, JN. Wilen, JE. (2005) Optimal spatial management of renewable resources: matching policy scope to ecosystem scale. *Journal of Environmental Economics and Management* 50:23–46.
- Takatsuki, S. Suzuki, K. Suzuki, I. (1994) A mass-mortality of Sika deer on Kinkazan Island, northern Japan. *Ecological Research* 9:215–223.
- Takatsuki, S. (1998) The twinning rate of sika deer, *Cervus nippon*, on Mt. Goyo, northern Japan. *Mammal Study* 23:103–107.
- Tanaka, S. (1982) The management of a stock-fishery system by manipulating the catch quota based on the difference between present and target stock level. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish* 48:1725–1729
- Ueno, M. Kaji, K. Saitoh, T. (2010) Culling Versus Density Effects in Management of a Deer Population. *Journal of Wildlife Management* 74: 1472-1483.
- Uno, H. Yokoyama, M. Takahashi, M. (1998) Winter mortality pattern of Sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) in Akan National Park, Hokkaido (in Japanese with English summary). *Honyurui Kagaku (Mammalian Science)* 38:233–246
- Uno, H. Kaji, K. (2000) Seasonal movements of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 25:49–57.
- Uno, H. Kaji, K. Saitoh T, Matsuda H, Hirakawa H, Yamamura K, Tamada K (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 12:624–632.
- Yamamura, K. Matsuda, H. Yokomizo, H. Kaji, K. Uno, H. Tamada, K. Kurumada, T. Saitoh, T. Hirakawa, H. (2008) Harvest-based Bayesian

- estimation of sika deer populations using state–space models. *Population Ecology* 50:131–144.
- Yokomizo, H. Haccou, P. Iwasa, Y. (2004) Multiple-year optimization of conservation effort and monitoring effort for a fluctuating population. *Journal of Theoretical Biology* 230:157–171.
- Yokomizo, H. Haccou, P. Iwasa, Y. (2007) Optimal conservation strategy in fluctuating environments with species interactions: resource-enhancement of the native species versus extermination of the alien species. *Journal of Theoretical Biology* 244:46–58.
- Yokomizo, H. Possingham, HP. Thomas, MB. Buckley, YM. (2009) Managing the impact of invasive species: the value of knowing the impact-density curve. *Ecological Applications* 19:376–386
- Yokomizo, H. Coutts, SR. Possingham, HP. (2014) Decision science for effective management of populations subject to stochasticity and imperfect knowledge. *Population Ecology* 56: 41–53.

3. 野生動物管理における管理区域間移動の効果：行列モデルを用いた北海道エゾシカ(*Cervus nippon yezoensis*)保護管理計画の解析

3.1. はじめに

3.1.1. 野生動物の移動とその管理の関係

野生動物の生息範囲を人為的に分断して管理をしている事例は多数ある (Fujimaki et al. 査読中). しかし, 人為的な管理区域分けが野生動物の管理に与える影響についての解析は少ない. 例えば, 管理区域間の移動が管理の効果に対してどのように影響を及ぼすかについての知見は多くない (Clutton-Brock et al. 2002; Bhat & Huffaker, 2007).

北海道では, エゾシカの増加に伴う農業被害が問題となっており, 1998年から東部地域を対象に管理を定めた「道東地区エゾシカ保護管理計画」, 2000年から北海道全体を対象とした「エゾシカ保護管理計画」が実施されている (北海道, 2002). 現在, エゾシカ保護管理計画は第4期に入り, 北海道は北海道全域を3つの管理区域(東部・西部・南部)に分割し管理区域ごとに捕獲計画を策定し実施している (北海道, 2012).

3.1.2. 最近年のエゾシカ捕獲状況

第2章では, 2008年までの捕獲数を用いて, 北海道のエゾシカ個体数が目標水準に達成する確率がかなり低いことを示し, 目標水準達成のためにはより一層の捕獲が必要であることを明らかにした. そして, 実際に北海道は2011年度と2012年度に捕獲数を大幅に増やすことに成功した. ただし, 北海道のエゾシカ保護管理計画では2017年までの目標達成を標榜しており, まだ楽観できない. 本章では, この2013年度と2012年度相当の捕獲数を用いて, 北海道のエゾシカ管理が目標を達成する可能性を再吟味する. 同時に, さらに捕獲数を増やした方策を解析し, 2017年までの目標達成の

可能性を分析する。

3.1.3. 複雑な移動の影響

北海道は、管理区域ごとに個体群が異なると仮定し、東、西、南部の管理区域をまたぐ移動を考慮していない。エゾシカは遺伝的に複数の個体群が確認されており、個体群間の移動は少ない (Ou et al. 2014)。しかし、最も大きな個体群である日高個体群は、東部と西部をまたいで分布している (Fig. 1.3)。Ijima et al. (2015)は、これらの移動の影響について個体群動態モデルを用いて解析したが、東西の移動率を等しいと仮定しており、移動率の偏りが効果的な駆除方法に与える影響を検討していない。

北海道は、3つの管理区域を一つの行政で管理している。しかし、複数の管理区域をまたいで分布する野生動物の管理において、管理区域ごとに管理者が違う場合もある。この場合、管理者同士の軋轢が起こることも考えられる (Bhat & Huffaker, 2007)。その際には、いくつかの管理方策の中から、より効果的な管理方策を選ぶ必要が生じる。本研究では弾力性と呼ばれる指標を用いる (Caswell et al. 1984)。管理区域ごとの捕獲率、または雌雄及び仔の捕獲率を上げた場合に、個体数増加率がどの程度下がるかを、弾力性により評価する。これにより、東部と西部のどちらの管理区域に重点的に捕獲するべきか、成獣に対して仔の捕獲にどれだけ努力を払うべきかなどを定量的に評価することができる。これらの知見は、管理計画に策定に際して有用な情報となるだろう。

3.1.4. 第3章の目的

野生動物の管理において、行列モデルが良く使用されている (Crouse et al. 1987; Cross & Beissinger, 2008; Ezard et al. 2010; Fieberg & Ellner, 2001)。個体数だけでなく、その齢構成も将来の個体数の増減を大きく左右するからである。さらに、ニホンジカなどの野生動物管理の場合、雌雄別に捕獲できるために、雌雄の成獣個体数を分けて考えることが有効である。個体数

の減少を抑制しつつ狩猟による捕獲数を確保するためには、雄の捕獲が有効であり、逆に限られた捕獲数で個体群を減らすためには、雌の捕獲が有効である (Matsuda et al. 1999)。本研究では、さらに地域間の移動を考慮した行列モデルを作成する。この行列モデルを用いて、まず、不確実性を考慮したシミュレーションを実施する。そのうえで、生存率など個体群パラメータの不確実性を考慮した、固有値に対する有害駆除の弾力性を評価する。これらの解析結果から、管理目標の達成確率と移動の関係、移動を考慮した場合の効果的な駆除方法を求めた (Fig. 3.1)。

3.2. 解析対象地および方法

3.2.1. 解析対象地

解析対象地は、エゾシカ保護管理計画で設定されている、東部地域と西部地域とした (Fig. 1.3)。管理区域の面積は、東部が 31,017km²、西部が 36,531km²、南部が 10,873km² である。現在の南部地域は、個体密度が低い状況である。そのため、今回の解析では南部地域を除外した。東西の管理区域の面積には、大きな偏りはない。

3.2.2. 評価の概要

本章の評価の流れを Fig. 3.1 に示す。本章では、前章と同様に、管理区域間の移動と様々な不確実性(パラメータの不確実性や、管理の実行誤差など)を考慮した確率論的個体群行列モデルを作成した。また、管理方策と、考えられる移動のシナリオを想定し、弾力性の計算と確率論的シミュレーションを実施した。

本章では様々な変数とパラメータを設定した (Table 3.1, Table 3.2)。パラメータと変数のうち、2013 年度のエゾシカ個体数については北海道エゾシカ対策協議会による推定結果を用い、エゾシカの生物学的なパラメータは先行研究で用いられている値を使用した(

Table 3.3)。

個体数変動の確率論的シミュレーションは、管理方策と移動シナリオを設定し、第 4 期エゾシカ保護管理計画が完了する 2017 年に管理が成功できるかどうかの確率を、行列モデルを用いて算出した。また、中期的な管理の効果も評価するために、同じ管理方策と移動シナリオで 2020 年に成功する確率も算出した。管理が成功するかの基準は、エゾシカ保護管理計画の管理目標に到達するかどうかで判断し、評価年に①少なくともどちらか片方の管理区域が管理に成功する確率と、②同時に東西の管理区域が管理に成功する確率を算出した。

有害駆除では，狩猟者に行政から直接報奨金が支払われるため，管理方策の影響が大きい．本章では，シミュレーションで用いた行列モデルを用い，有害駆除の弾力性を分析した．

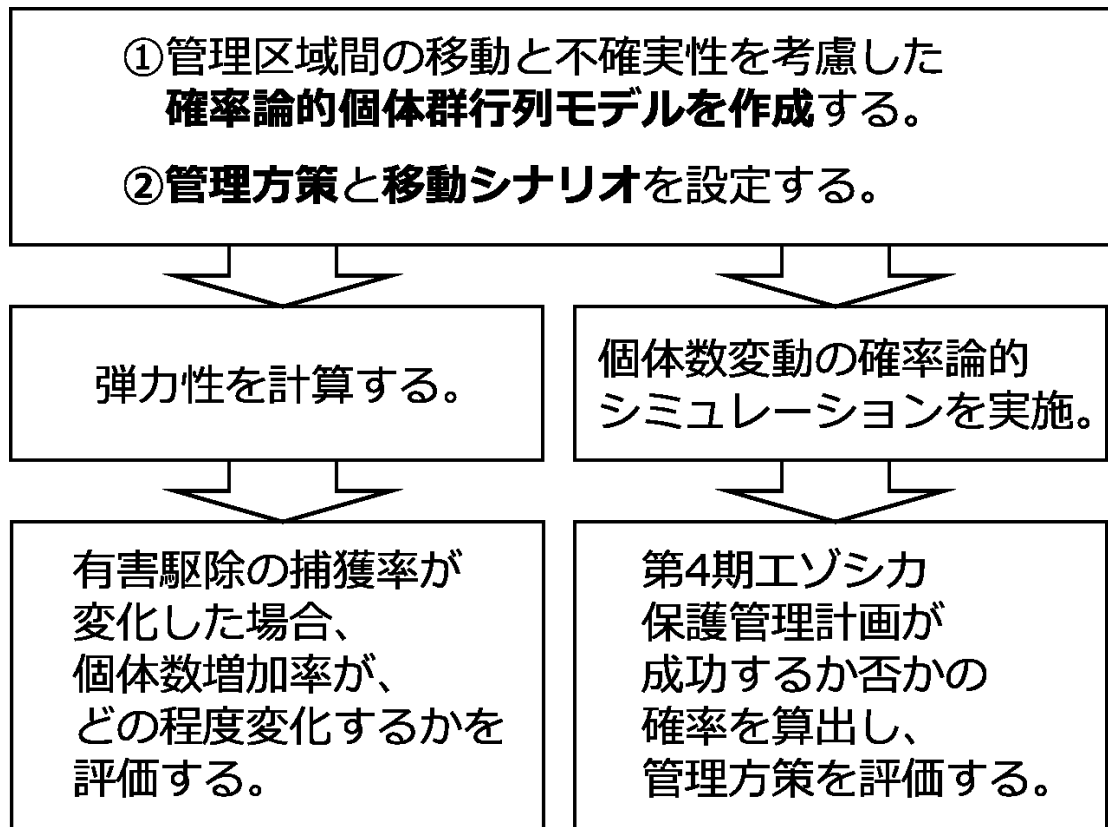


Fig. 3.1 第3章における第4期エゾシカ管理計画の評価の流れ.

Table 3.1 変数とパラメータの定義一覧.

シンボル	定義
N_t	t 年における個体数ベクトル
A_t	t 年における射影行列
L_t	t 年における冬季の生存率行列
P	ベクトルの並べ替え行列
M	管理区域間の移動行列
C_t	t 年における有害駆除生存行列
S_A	射影行列の感度行列
S_C	有害駆除生存行列の感度行列
E_C	有害駆除生存行列の弾力性行列
λ	固有値
a_{ij}	射影行列の i 行目 j 列の要素
s_{ij}	感度行列の i 行目 j 列の要素
e_{ij}	弾力性行列の i 行目 j 列の要素
$N_{t,k,l}$	t 年, 管理区域 k , 個体の区分 l における個体数
$N_{t,k,l}^*$	t 年, 管理区域 k , 個体の区分 l における有害駆除前の 個体数
$N_{t,k,l}^{EST}$	t 年, 管理区域 k , 個体の区分 l における個体数の推定値
N_k^{TN}	管理区域 k における目標個体数
$L_{t,k,l}$	t 年, 管理区域 k , 個体の区分 l における冬季の生存率

Table 3.2 変数とパラメータの定義一覧(続き).

シンボル	定義
$S_{t,l}$	t 年, 個体の区分 l における自然生存率
ρ_l	雌の自然生存率に対する, 他の個体の区分別の生存率比
f_t	t 年における雌の自然生存率
α_f	ベータ分布に従う雌の自然生存率の分布のパラメータ
β_f	ベータ分布に従う雌の自然生存率の分布のパラメータ
$C_{t,k,l}$	t 年, 管理区域 k , 個体の区分 l における有害駆除からの生存率
$m_{e \rightarrow w}$	東部から西部への移動率
$m_{w \rightarrow e}$	西部から東部への移動率
r_t	t 年における雌一頭当たりが産む雌の仔ジカの期待値
α_r	ベータ分布に従う雌一頭当たりが産む雌の仔ジカの期待値のパラメータ
β_r	ベータ分布に従う雌一頭当たりが産む雌の仔ジカの期待値のパラメータ
$H_{k,l}^H$	管理区域 k , 個体の区分 l の狩猟による捕獲予定数
$H_{k,l}^C$	管理区域 k , 個体の区分 l の有害駆除による捕獲予定数
$\varepsilon_{t,k,l}^H$	t 年, 個体の区分 l における狩猟の実行誤差
$\sigma_{H,k,l}^2$	t 年, 個体の区分 l における狩猟の実行誤差の分散
$\varepsilon_{t,k}^N$	管理区域 k における個体数推定誤差
$\sigma_{N,k}^2$	管理区域 k における個体数推定誤差の分散
k	管理区域を示す添字(東部: e, 西部: w)
l	エゾシカの個体の区分を示す添字(仔: c, 雌: f, 雄: m)

Table 3.3 使用したパラメータの値一覧.

パラメータ	値	引用元
$\sigma_{H,e,c}^2$	0.0060	単位努力量あたりの捕獲数
$\sigma_{H,e,f}^2$	0.0062	(北海道立総合研究機構環境科学研究センター, 未発表)および推定個体数(山村ら, 未発表)から算出.
$\sigma_{H,e,m}^2$	0.0350	
$\sigma_{H,w,c}^2$	0.0187	
$\sigma_{H,w,f}^2$	0.0277	
$\sigma_{H,w,m}^2$	0.0973	
$N_{2013,e,c}$	6.5	2013年の推定個体数の中央値.
$N_{2013,e,f}$	10.5	(山村ら, 未発表)
$N_{2013,e,m}$	9.5	
$N_{2013,w,c}$	7.15	
$N_{2013,w,f}$	10.7	
$N_{2013,w,m}$	10.9	
$\sigma_{N,e}^2$	0.043	推定個体数の事後分布から算出.
$\sigma_{N,w}^2$	0.050	(山村ら, 未発表)
ρ_c	0.8191	2013年の個体数推定で使用した値.
ρ_f	1.0000	(山村ら, 未発表)
ρ_m	0.8936	
α_f	17.06	
β_f	1.0889	
α_r	29.1	
β_r	3.2333	

3.2.3. 個体群行列モデル

エゾシカ保護管理計画については、個体群動態モデルを用いた、個体数の推定や管理方策の評価などの研究が行われてきた (Matsuda et al. 1999, 2002; Yamamura et al. 2008; Ueno et al. 2010; Ijima et al. 2015). 本章では、管理区域間の移動の影響を評価するため、個体が東西の管理区域を移動することを想定した行列モデルを作成した. この行列モデルは、 t 年における射影行列 \mathbf{A}_t と t 年における個体数ベクトル \mathbf{N}_t で表現される. 不確実性に取り組むことは、効果的な個体群管理方法を得るために欠かすことができない (Yokomizo et al. 2014). さらに、このモデルに様々な不確実性を考慮した.

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A}_t \mathbf{N}_t \quad (\text{Eq. 3.1})$$

エゾシカは 1.5 歳で成熟し、半年の妊娠期間を経て、2 歳からほとんどの雌個体が繁殖を始める. 北海道におけるシカの個体は、東西の管理区域ごとに 10 月時点で 0.5 歳の仔ジカ、1.5 歳以上雌成獣、雄成獣の 3 種類に区分することができる (Matsuda et al. 1999). 東西二つの管理区域を考慮した場合、 t 年における個体数ベクトル \mathbf{N}_t は、

$$\mathbf{N}_t = (N_{t,e,c}, N_{t,e,f}, N_{t,e,m}, N_{t,w,c}, N_{t,w,f}, N_{t,w,m})^T \text{ となる.}$$

このモデルでは、個体数を 10 月に数える. 生物学的なイベントと管理におけるイベントは、4 段階に区分される. まず、最初の段階では、狩猟と自然死亡が起こる. シカは 10 月から 2 月にかけて狩猟によって捕獲され、1 月から 4 月にかけてほとんどの自然死亡が起こる. 第 2 段階で、管理区域間での移動が起こることを想定した. 管理区域間での移動がいつ起こるのかは詳しい知見は無い. 北海道では越冬地から夏の生息地 (雌の場合、出産地) への移動が冬から春にかけて確認されている (Uno & Kaji, 2000; Sakuragi et al. 2003; Igota et al. 2004). 一方、越冬地は東部と西部で分断されている. そこで、出産地への移動後に管理区域間の移動が完了すると仮定した. 3 段階目では、出産と成熟が起こる. 雌は仔ジカを出産し、前年に生まれた仔ジカは成熟する (Kaji et al. 2010). 最終段階で、3 月から 10 月にかけて有害駆除が実施される. 本章では、これらの個体群の構造、生

物学的なイベントおよび管理のイベントを考慮した射影行列を作成した。

まず、第1段階として t 年における冬季の生存率は、行列 \mathbf{L}_t により与えられる。第2段階として管理区域間の移動は、行列 \mathbf{M} により与えられる。第3段階として t 年における出産と成熟は、行列 \mathbf{G}_t により与えられる。第4段階として t 年における有害駆除の生存率は、行列 \mathbf{C}_t により与えられる。

行列 \mathbf{M} は、個体の区分ごとに構成されているため、行列計算をする際、管理区域ごとに並べられているベクトル \mathbf{N}_t を個体の区分ごとに並べ替える必要がある。そこで、行列 \mathbf{P} を用いて個体数ベクトルを管理区域別から個体の区分別に並び替える。行列 \mathbf{G}_t は、管理区域別に構成されているため、行列 \mathbf{P} の転置行列 \mathbf{P}^T を用いて個体数ベクトルを個体の区分別から管理区域別にならび替える。

よって、射影行列は、以下のように表記することができる（行列の詳細は付録を参照）。

$$\mathbf{A}_t = \mathbf{C}_t \mathbf{G}_t \mathbf{P}^T \mathbf{M} \mathbf{P} \mathbf{L}_t \quad (\text{Eq. 3.2})$$

行列 \mathbf{L}_t において、狩猟の実行誤差は対数正規分布、冬季の自然生存率は、ベータ分布に従うと仮定し、行列 \mathbf{G}_t において、雌の出生率は、ベータ分布を想定することによって不確実性を考慮に入れた（

Table 3.3）。実行誤差とは、管理計画で想定した捕獲率や捕獲数と実際との差異を表す（Hilborn & Mangel 1997）。

3.2.4. 確率論的シミュレーションにおける管理方策

シミュレーションを実行するにあたり，管理方策と移動シナリオを検討した．管理方策は，北海道が想定している2つの管理方策を評価することとした(Table 3.4)．管理方策①では，2013年度レベルの捕獲を継続することを想定し，捕獲数は東部のほうが大きい．管理方策②では方策①より全体として捕獲数が多い，2012年レベルの捕獲数を想定したが，目標達成率を高めるため，2012年度の実績に比べて雌及び西部の捕獲数を多く設定した(Table 3.4)．なお，管理方策の実行にあたって，Ijima et al.(2015)では狩猟による捕獲数は個体数に比例する「捕獲率一定」モデルを用いたが，本稿では個体数の増減に関わらず一定の捕獲を続ける事と改定した．

Table 3.4 エゾシカ捕獲数(万頭)の管理方策(北海道，2014年エゾシカ対策協議会資料より)．

管理 方策	管理 区域	狩猟			有害駆除		
		仔	雌	雄	仔	雌	雄
①	東部	3.80	9.72	6.48	4.94	22.62	10.44
	西部	3.42	8.91	5.67	4.42	19.14	10.44
②	東部	5.89	14.58	10.05	5.46	25.23	11.31
	西部	6.65	17.01	11.34	5.46	23.49	13.05

3.2.5. 確率論的シミュレーションにおける移動シナリオ

野生動物の移動を考慮した個体群動態モデルは、様々な研究に用いられている (Mantzouni et al. 2007; Sæther et al. 1999). 前述の通り、シカの管理区域間の移動について詳細は分かっていないため、5つの移動シナリオを想定した (Table 3.5). すなわち、(a)移動がない場合、(b)移動率が東西間で等しく小さい場合、(c)西部から東部への移動率が大きい場合、(d)東部から西部への移動率が大きい場合、(e)移動率が等しく大きい場合の5つである.

Table 3.5 エゾシカの管理区域間の移動シナリオ.

移動シナリオ	東部から西部への移動率	西部から東部への移動率
a	0.00	0.00
b	0.04	0.04
c	0.02	0.08
d	0.08	0.02
e	0.08	0.08

3.2.6. エゾシカ保護管理計画の管理目標値

北海道のエゾシカ保護管理計画の管理目標値には、統計学的に推定された個体数指数が用いられている (Uno et al. 2006). 東部の目標個体数指数は、1993年の指数に対し25~50%が、西部の目標個体数指数は、2000年の指数に対し200%が設定されている (北海道, 2012). これらの個体数指数の上限値に対応する推定個体数, $N_k^{\text{TN}}(N_e^{\text{TN}} = 100,000, N_w^{\text{TN}} = 220,000)$ を本研究における管理目標値とした.

3.2.7. 確率論的シミュレーションにおける仮定

確率論的シミュレーションにおいて、現実的な管理方策の下で個体数を予測するために、本章では簡単な管理ルールとエゾシカの捕獲に関する仮説をおいた。管理ルールは、有害駆除前に各管理区域の個体数推定値 $N^{\text{EST}}_{t,k}$ が各管理区域の管理目標個体数 N^{TN}_k を下回った場合、有害駆除を停止するように設定した。このとき、有害駆除による死亡はないため、 t 年、管理区域 k 、個体の区分 l の生存率 $C_{t,k,l}$ は 1 となる。また、Ijima et al. (2015) と同様に、有害駆除では個体数の増減に関わらず予算に従って一定の捕獲を続ける事と仮定した。

$$N^{\text{EST}}_{t,k} = \left(\sum_k N^*_{t,k,l} \right) \exp(\varepsilon_{t,k}^N - 0.5\sigma_{N,k}^2) \quad (\text{Eq. 3.3})$$

$$C_{t,k,l} = \begin{cases} 1 & \text{if } N^{\text{EST}}_{t,k} < N^{\text{TN}}_k \\ \left[1 - (H^C_{k,l} / N^*_{t,k,l}) \right] & \text{if } N^{\text{EST}}_{t,k} \geq N^{\text{TN}}_k \end{cases} \quad (\text{Eq. 3.4})$$

ここで、 $N^*_{t,k,l}$ は有害駆除前の個体数であり、 $N^C_{t,k,l} / N^*_{t,k,l}$ は t 年、管理区域 k 、個体の区分 l における有害駆除による死亡率である。また、 $\exp(\varepsilon_{t,k}^N - 0.5\sigma_{N,k}^2)$ は t 年、管理区域 k 、個体の区分 l における個体数の推定誤差である。

本章では、狩猟において個体数密度が下がっても予定通り捕獲し続けることを想定した。しかし、管理が進むと捕獲予定数が実際の個体数を上回る場合が生じる。その際は、2014 年のレベルに近い捕獲圧がかかると仮定した。

$$L_{t,k,l} = \begin{cases} \left[1 - (H^H_{k,l} / N_{2013,k,l}) \exp(\varepsilon_{t,k,l}^H - 0.5\sigma_{H,k,l}^2) \right] & \text{if } H^H_{k,l} / N_{t,k,l} > 1 \\ \left[1 - (H^H_{k,l} / N_{t,k,l}) \exp(\varepsilon_{t,k,l}^H - 0.5\sigma_{H,k,l}^2) \right] & \text{if } H^H_{k,l} / N_{t,k,l} \leq 1 \end{cases} \quad (\text{Eq. 3.5})$$

ここで、 $N^H_{t,k,l} / N_{t,k,l}$ は t 年、管理区域 k 、個体の区分 l における狩猟の死亡率であり、 $\exp(\varepsilon_{t,k,l}^H - 0.5\sigma_{H,k,l}^2)$ は t 年、管理区域 k 、個体の区分 l における狩猟の実行誤差である。

3.2.8. 射影行列の弾力性解析

行列モデルの最大固有値 λ は、定常条件下での個体群の増加率を意味しており、様々な行列モデルの解析において使用されている (Caswell, 2001). また、行列モデルの要素 a_{ij} を少しだけ変化させた場合、どれだけ λ が変化するかも重要である。例えば、管理上の操作により a_{ij} が変化した場合、増加率がどのように変化するかを把握すれば、管理方策の効果を正しく理解することができる。これを行列の感度といい、 a_{ij} の感度 s_{ij} は、以下の値を計算すればよい (Caswell et al. 1984; Caswell, 2001). 詳細の計算方法は、付録 1 に記す。

$$s_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} \quad (\text{Eq. 3.6})$$

本研究で用いた射影行列 \mathbf{A}_t の計算は掛け算で処理されるため、感度を用いて係数を評価する際、真数スケールで影響を評価すると、掛け算される元の値に依存して効果が変わってしまう。具体的には、元の値が大きいと効果が大きくなり、逆に元の値が小さいと効果が小さくなる。そこで、実際の解析では、対数スケールで a_{ij} を少し変化させたときに、増加率 λ が対数スケールでどれだけ変化するかを評価することも多い (Mills et al. 1999; Cortés, 2002). この対数スケールの指数を弾力性という。 a_{ij} の弾力性 e_{ij} は、以下のように計算できる。詳細は付録 3 に記す。

$$e_{ij} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial \ln a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \quad (\text{Eq. 3.7})$$

両対数スケールで評価すれば、掛け算は足し算の形に変わり、元の値に関わらずに影響は一定になる。したがって、 a_{ij} の変化の影響をより正しく評価することができる。また、全ての弾力性行列の要素の合計は 1 となるため、パラメータ間の比較が容易である (Kroon et al., 1986).

$$\sum_{ij} e_{ij} = 1 \quad (\text{Eq. 3.8})$$

本研究では、複数の行列を掛け合わせた射影行列のうち、有害駆除の生存率に関する行列の弾力性を解析した。射影行列を構成する行列の感度と弾力性を求める方法は、Caswell & Trevisan (1994) や Hunter & Caswell (2005)

によって提案，応用されている．これらの方法を用いると，有害駆除の生存率に関する感度行列 \mathbf{S}_C は，射影行列の感度行列 \mathbf{S}_A を用いて，以下のよう
に計算できる．詳細は付録 4 に記す．

$$\mathbf{S}_C = \mathbf{S}_A \mathbf{L}^T \mathbf{P}^T \mathbf{M}^T \mathbf{P} \mathbf{G}^T \quad (\text{Eq. 3.9})$$

さらに (Eq. 3.7) より，有害駆除の生存率に関する弾力性行列 \mathbf{E}_C を得ることができる．

$$\mathbf{E}_C = \frac{1}{\lambda} \mathbf{C} \circ \mathbf{S}_C \quad (\text{Eq. 3.10})$$

ここで， \mathbf{E}_C は成分ごとの乗法によって定まる，アダマール積を用いて算出した．本章では，上記の数式を用いて，確率論的シミュレーションと同じ管理方策と移動シナリオの弾力性を解析した．また，有害駆除の平均的な影響を把握するため，解析には，各方策各シナリオのシミュレーションで算出された 2014 年のパラメータの中央値を用い，同時にシナリオごとの固有値も算出した．

3.3. 結果

3.3.1. 確率論的シミュレーションの結果

シミュレーションから予測された個体数の中央値は、どのような状況でも減少した(Fig. 3.2). 移動シナリオ a, b および e はエリア別, 管理方策別で比較しても大きな差はみられない(Fig. 3.2 の移動シナリオ a, b および e). 移動シナリオ c は, 西部の個体数が最も低くなる傾向を示し, 東部の個体数が最も大きくなる傾向を示す(Fig. 3.2 の移動シナリオ c). 移動シナリオ d は, 移動シナリオ c と逆の傾向を示す(Fig. 3.2 の移動シナリオ d).

シミュレーションから予測された有害駆除の努力量の中央値は, 2016 年以降減少する. 特に, 管理方策②では管理の後半では有害駆除をする必要が無い(Fig. 3.3). 東部の管理では, 最初の数年間予定駆除数を満たすために必要な努力量は増加する(Fig. 3.3).

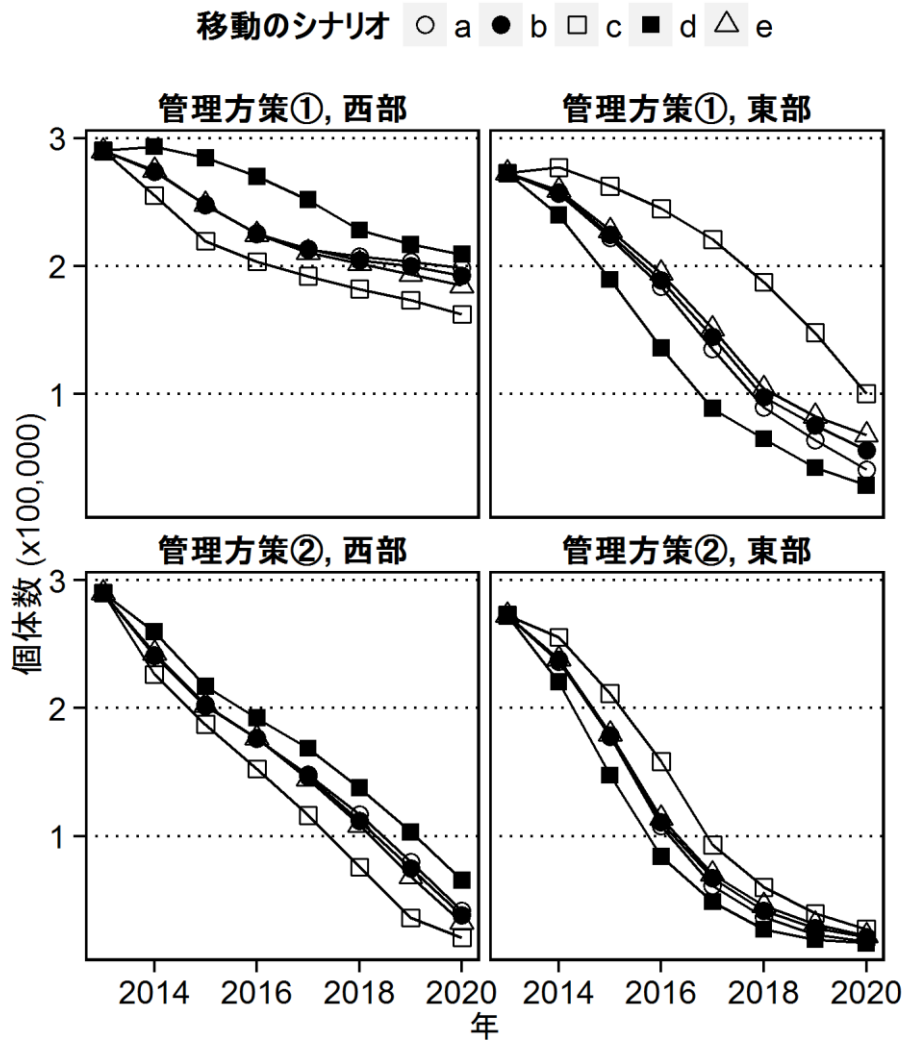


Fig. 3.2 管理方策ごとの個体数中央値の変動. 移動のシナリオはそれぞれ,
 a: 移動が無い状態, b: 東部西部共に 4%の移動率, c: 東部からの移動率が
 2%, 西部からの移動率が 8%, d: 東部からの移動率が 8%, 西部からの移
 動率が 2%, e: 東部西部共に 8%の移動率を想定.

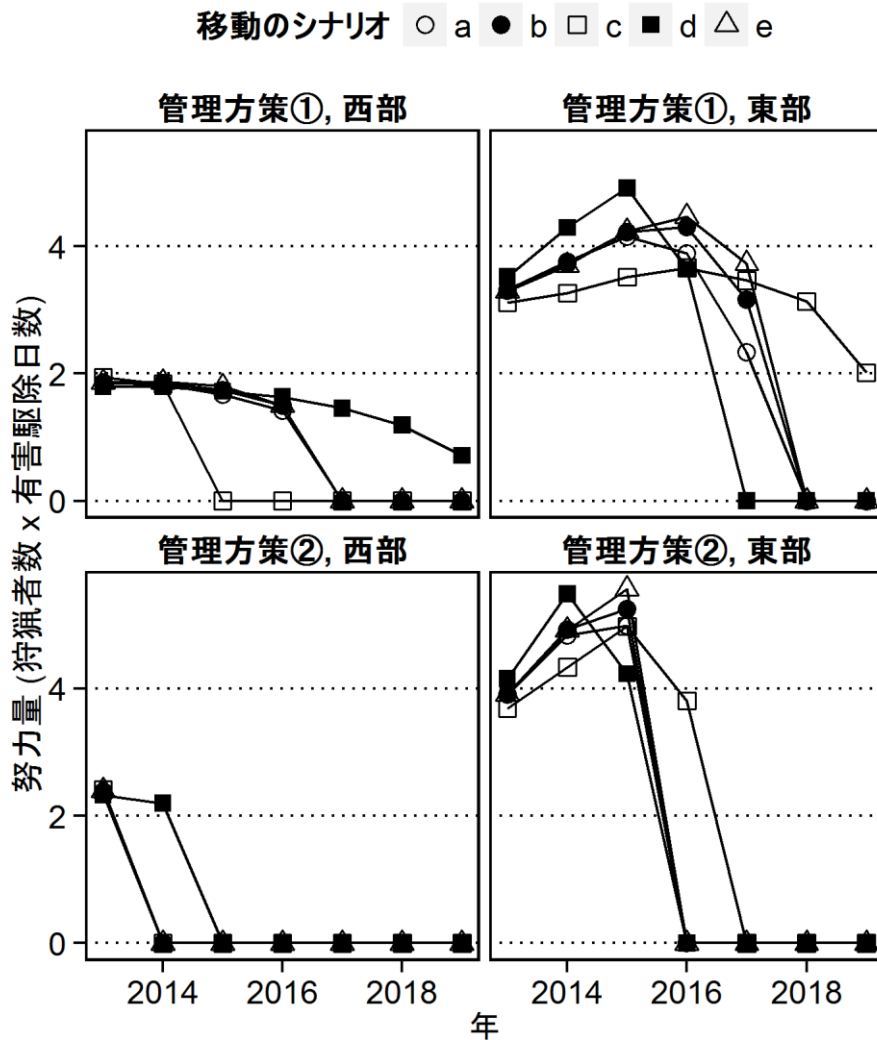


Fig. 3.3 管理方策ごとの有害駆除の努力量の中央値の変動. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b: 東部西部共に 4%の移動率, c: 東部からの移動率が 2%, 西部からの移動率が 8%, d: 東部からの移動率が 8%, 西部からの移動率が 2%, e: 東部西部共に 8%の移動率を想定.

3.3.2. 管理目標を達成する確率

目標の達成確率は、捕獲数の多い捕獲方策②のほうが高くなった(Fig. 3.4, Fig. 3.5). 2017年までに少なくともどちらかの管理目標が達成される可能性は、捕獲方策①では、西部から東部への移動率が高い場合(Fig. 3.4の移動シナリオc)以外は60-70%とほぼ等しい。捕獲方策②では移動に関係なくほぼ100%である(Fig. 3.5)。また、個体数は東西とも漸減傾向にあり、方策①でも2020年までに目標を達成する確率は100%に近くなる。このことから、2011年以後に捕獲数を増やしたことにより、それ以前のより悲観的な予測(Ijima et al. 2015)に比べて、少なくとも東西どちらか一方では、個体数調整に成功する可能性はかなり高くなったといえる。2017年に東西ともに個体数調整に成功する確率は、方策①ではどの移動シナリオでも31%以下と低い。しかし、中期的にみると、2020年には移動に関係無く50%以上成功する可能性がある。一方、方策②では西部から東部への移動率が高い場合(Fig. 3.5の移動シナリオc)以外は、2017年までに68%以上の成功確率が見込まれる。

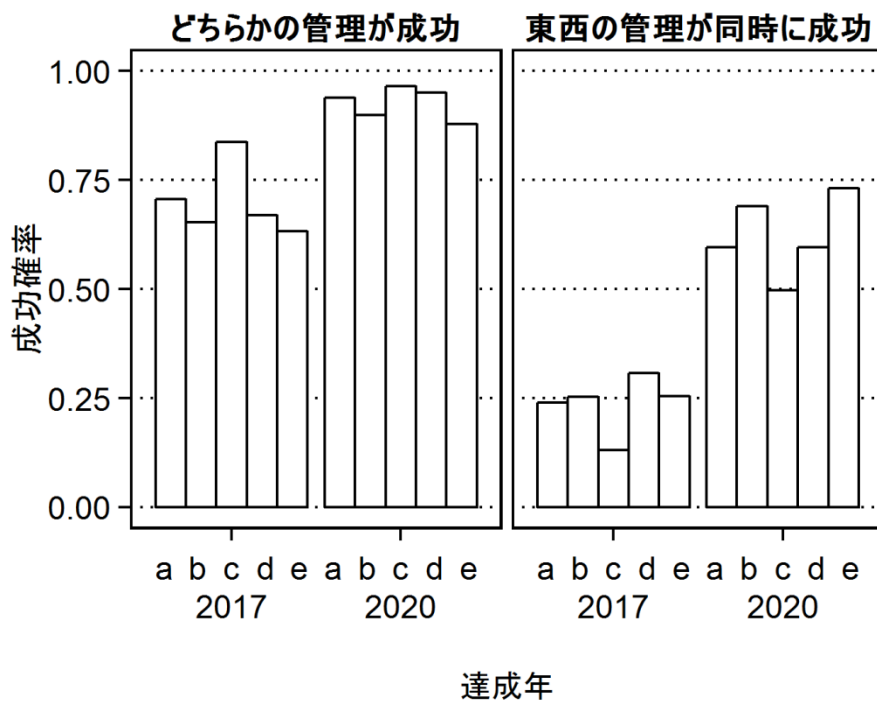


Fig. 3.4 管理方策①で管理目標を達成する確率. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b:東部西部共に4%の移動率, c:東部からの移動率が2%, 西部からの移動率が8%, d: 東部からの移動率が8%, 西部からの移動率が2%, e:東部西部共に8%の移動率を想定.

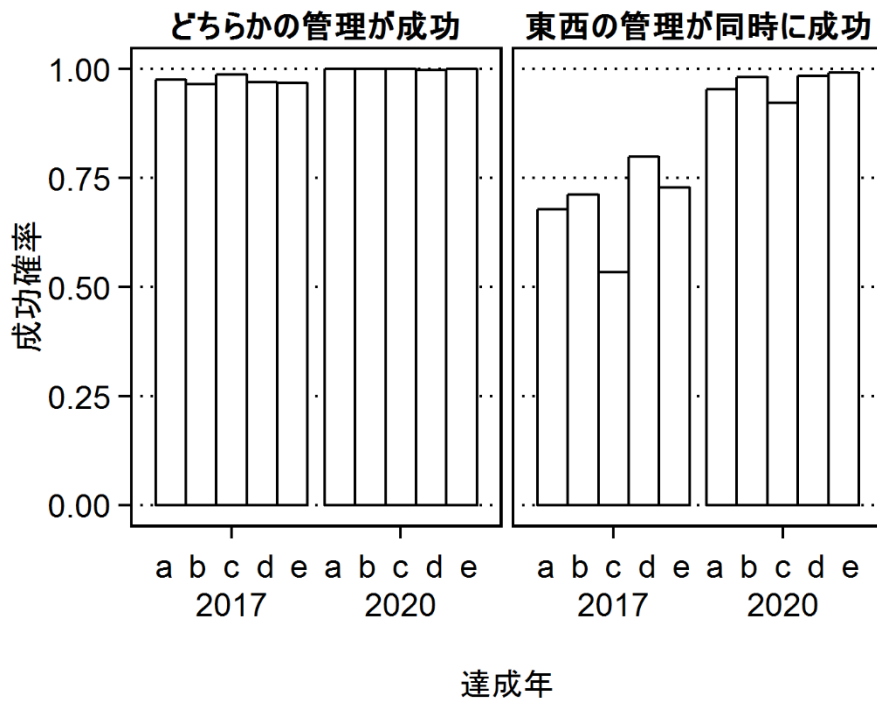


Fig. 3.5 管理方策②で管理目標を達成する確率. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b: 東部西部共に 4%の移動率, c: 東部からの移動率が 2%, 西部からの移動率が 8%, d: 東部からの移動率が 8%, 西部からの移動率が 2%, e: 東部西部共に 8%の移動率を想定.

3.3.3. 固有値の解析結果

2014年における，射影行列の固有値は管理方策①，②共に1を下回り，将来的に個体数が減少する傾向を示した(Fig. 3.6)．管理方策ごとに比較すると，捕獲数に対応して，固有値は管理方策②のほうが小さい(Fig. 3.6)．移動のシナリオに着目すると，移動シナリオcは，管理方策①では最も固有値が小さいが，管理方策②では固有値が最も大きくなる(Fig. 3.6)．

3.3.4. 弾力性の解析結果

移動率により有害駆除の弾力性は変化した(Fig. 3.7, Fig. 3.8)．雄の有害駆除の弾力性は，どのような状況でもほとんど0であった．管理方策①において，移動が無い場合，西部の雌の弾力性が最も大きく，東部の弾力性はほぼ0であった(Fig. 3.7の移動シナリオa)．移動率が東西間で同じであれば，西部の雌の弾力性が最も大きく，次に東部の雌の弾力性が大きくなった(Fig. 3.7の移動シナリオb, e)．西部から東部への移動率が高い場合，東部の雌の弾力性が最も高くなった(Fig. 3.7の移動シナリオc)．管理方策②における有害駆除の弾力性は，管理方策①の弾力性と逆の傾向を示し，東部から西部への移動率が高い場合以外，東部の雌の弾力性が高くなった(Fig. 3.8)．

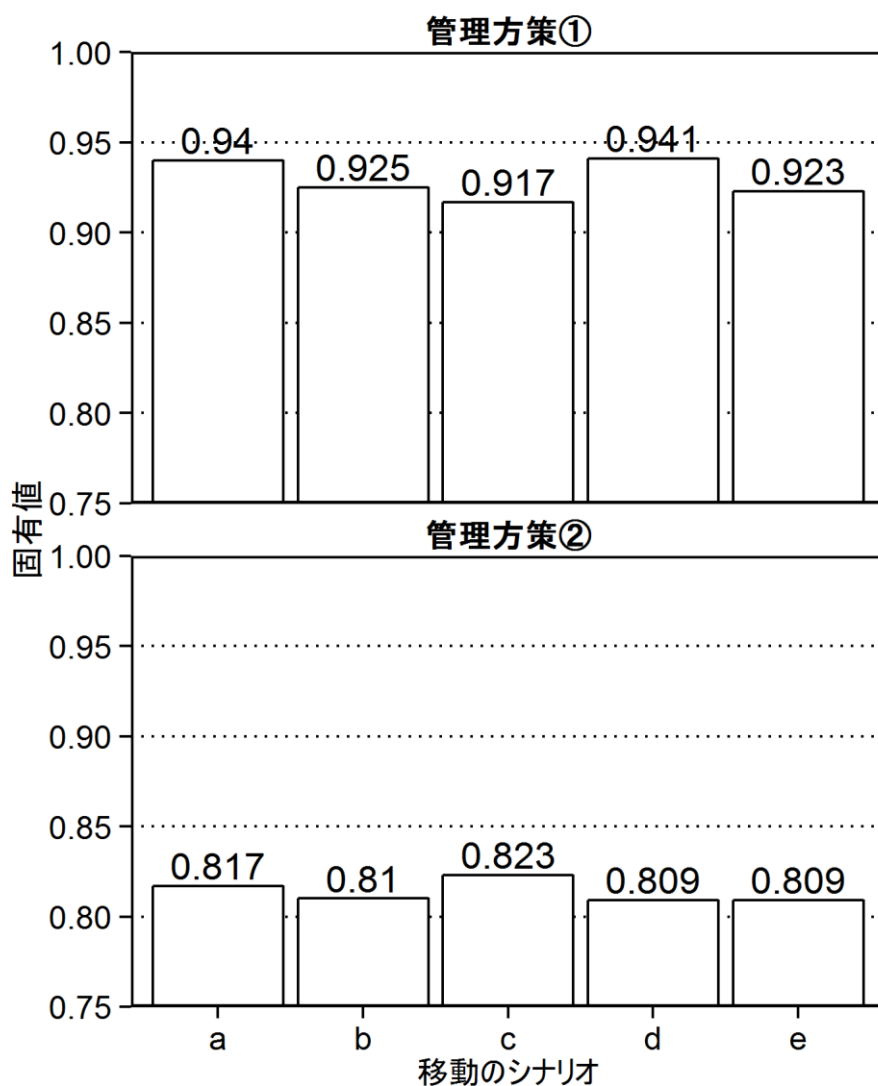


Fig. 3.6 管理方策ごとの 2014 年における固有値. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b: 東部西部共に 4%の移動率, c: 東部からの移動率が 2%, 西部からの移動率が 8%, d: 東部からの移動率が 8%, 西部からの移動率が 2%, e: 東部西部共に 8%の移動率を想定.

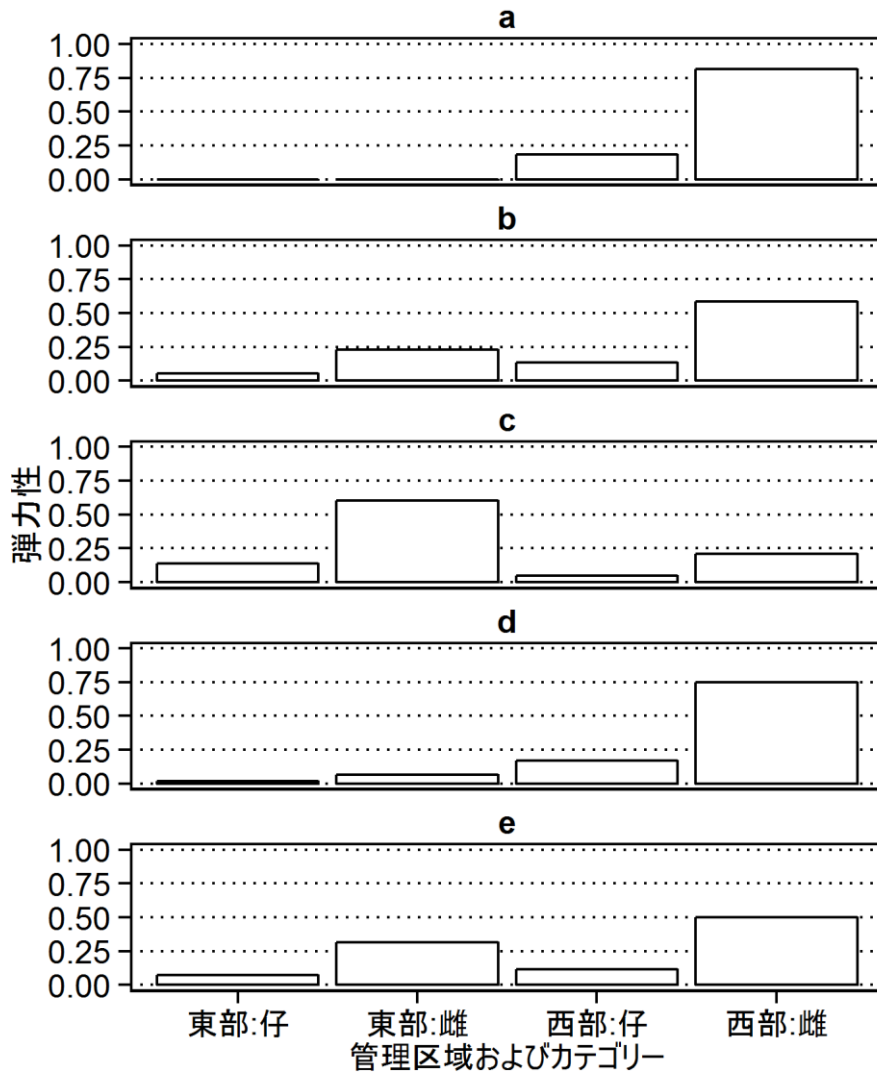


Fig. 3.7 管理方策①における2014年の有害駆除の弾力性. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b:東部西部共に4%の移動率, c:東部からの移動率が2%, 西部からの移動率が8%, d: 東部からの移動率が8%, 西部からの移動率が2%, e:東部西部共に8%の移動率を想定.

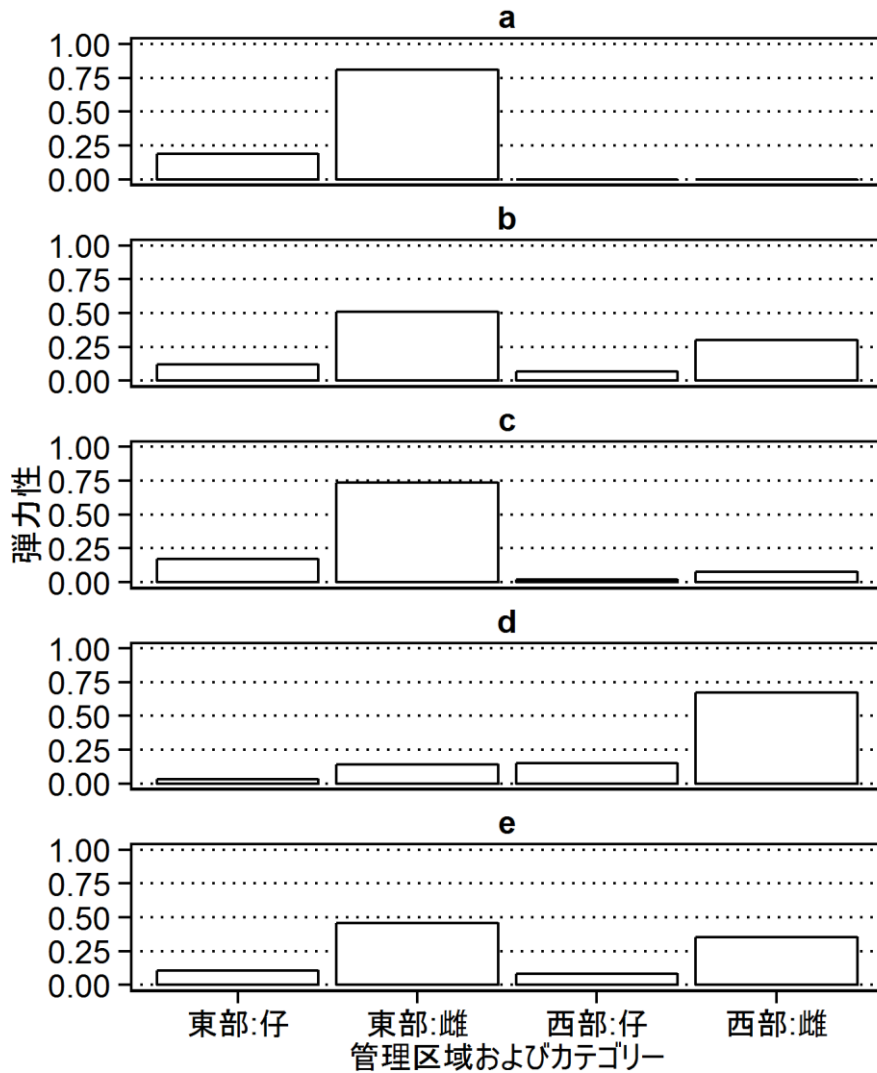


Fig. 3.8 管理方策②における2014年の有害駆除の弾力性. 移動のシナリオはそれぞれ, a: 移動が無い状態, b:東部西部共に4%の移動率, c:東部からの移動率が2%, 西部からの移動率が8%, d: 東部からの移動率が8%, 西部からの移動率が2%, e:東部西部共に8%の移動率を想定.

3.4. 考察

3.4.1. 管理目標を達成する確率

管理方策①と②を比較すると、全体の捕獲数は、管理方策②のほうが多い。東西の捕獲数をみると、管理方策①では東部のほうが多く、逆に管理方策②では、西部のほうが多い(Table 3.4)。管理方策②のように捕獲数を多く維持できれば、東西の管理区域で同時に目標を達成する確率は格段に上がる。この傾向は、西部から東部への移動率が高くなければ、どのような移動シナリオでも変わらない。西部から東部への移動率が高い場合 (Fig. 3.5 の移動シナリオ c) でも、2020 年までにはほぼ確実に東西両方で目標を達成できる。つまり、捕獲数が多いほど、東西の管理区域で同時に管理に成功する確率は高くなる。また、西部から東部への移動率が高い場合、達成率は低くなる理由は、西部のほうが管理目標の個体数が多いため、東部へ移動する個体数が高く維持されることによるものと考えられる。

3.4.2. 効率的な捕獲

弾力性解析は、東西どちらか、あるいは雌雄別の捕獲率を高めることが、どの程度効果があるかを分析する。雄の捕獲の効果がないことは、直観的に明らかである。仔の捕獲率の弾力性は、雌に比べておよそ 3 割程度である。雌雄ほぼ半々であることから効果が半分以下にはなるであろう。仔の生存率は 8 割程度であり、仔の捕獲が雌成獣を減らす効果は 1 年遅れで生じる。その間に自然増加率 2 割でシカは増えるとすれば、仔の捕獲の効果は雌成獣の効果に比べて 6 割余りにしかならない。

3.4.3. 移動と弾力性の関係

移動率と弾力性の関係については、そこまで自明ではない。東西どちらの捕獲数を増やすべきかについては、限られた管理努力を有効に配分するうえで重要な選択肢である。Fig. 3.7, Fig. 3.8 では、捕獲数が少なく、移動率が低い管理区域の雌の捕獲数を増やすことが有効であることが示された。移動率が低い管理区域で捕獲すれば、その管理区域の個体数を減らした後も他の管理区域からシカが移動し、新たな捕獲対象となる。弾力性は、東部と西部を合わせたエゾシカ個体群全体の増加率の変化に与える影響の大きさを示している。そのため、移動率が均一であれば、捕獲数が少ない管理区域の捕獲数を増やすことが増加率を下げるのに最も効果的である。

北海道の管理計画は、移動率に大きな偏りがある場合、まだ管理計画に改善の余地がある。移動率が低い管理区域の雌の捕獲率が低くなる場合、有害駆除の効率は低下しているので、この管理区域の捕獲数を増やす必要がある。また、目標達成後も移動率が低い管理区域の雌の捕獲数によって個体数の増減が決まるので、捕獲数と移動率のモニタリングが同時に必要である。例えば、レディオトラック法やマーク・リキャプチャー法を用いた調査は、管理区域間の移動の把握に有効であると考えられる (e.g., Uno & Kaji 2000; Sakuragi et al. 2003; Coulson et al. 2004; Igota et al. 2004)。

3.4.4. 均質化による移動

本研究では、東部から西部への移動率と西部から東部への移動率が同じ場合と違う場合を想定して評価を行った。東部から西部への移動率と西部から東部への移動率が同じ場合、両管理区域の個体数は均質化される。つまり、拡散による均質化が起こる。本研究では、第2章で想定した移動と第3章の移動シナリオ e が相当する。この場合、相対的に個体数の多い管理区域から少ない管理区域への移動個体数が増加する。

3.4.5. 個体数密度に依存する移動

ここまでは、移動率は個体ごとに等しいと仮定したが、餌条件などを反映して、個体数密度に応じて個体あたりの移動率が異なることも考えられる。これを密度依存拡散という（重定 1992）。北海道においては、道北地域のオホーツク海側から日本海側への密度依存的な拡散が確認されている（Oue et al. 2014）。また、捕獲を逃れるために移動する場合には、捕獲数が多い地域からの移動率が高くなるだろう。しかし、どの程度の効果があるかを実際の個体群から検出することは難しい。本稿では簡単のため密度依存的な拡散を考慮しなかった。

3.4.6. 管理面積に依存する移動

一般に、地域間の移動率は地域の面積にも依存する（Takashina & Mougi 2014）。面積が大きくなると、面積が大きい管理区域からの移動率は必然的に低下する。例えば同じ面積の3つの地域 A, B, C があり、それぞれの個体数が 1,000 個体とし、それぞれの地域間の移動率が等しく 10% であるとす。A と B を合わせて一つの地域とみなすと、AB にいる 2,000 個体のうち 200 個体が C へ移動するが、C にいる 1,000 個体のうち 200 個体が AB に移動する。つまり面積が大きい AB から C への移動率は 10% だが、面積の小さい C から AB への移動率は 20% である。北海道の場合、東部と西部の面積は大きな差がないため、面積に依存した移動率は考慮していない（Fig. 1.3）。管理面積に依存する移動については、個体の拡散が一定の状況である個体の均質化が起こっていることを前提としている。個体数密度に依存するような移動がおこっている場合、より複雑な移動が起こるものと考えられる。

3.4.7. 捕獲数と捕獲効率の関係

捕獲数が多くなると、シカの捕獲効率が低下し予定通りの捕獲が難しくなる可能性がある。ただし、有害駆除の報奨金は捕獲努力でなく捕獲数に比例する。本稿では、狩猟による捕獲率を一定とみなし、有害駆除による捕獲数を一定と仮定した。狩猟による捕獲数が想定より低くなっても、報奨金を増やせば有害駆除による捕獲数がそれを補うことができると期待される。

3.4.8. 今後の施策について

本章では、管理方策①より②のほうが、目標達成確率は増えると述べたが、実際には管理方策②は2012年度の捕獲実績に基づき、管理①は2013年度の捕獲実績に基づいている。管理方策②の実績を将来も維持できるという保証はない。それどころか、今後個体数が減った場合、管理方策①も維持できる保証はない。本稿では、むしろ移動率に焦点を当て、限られた管理努力を東西どちらに配分するかについて分析を行った。本研究では、捕獲数は2012年度または2013年度の捕獲数を維持できると仮定し、個体数の減少に伴い捕獲率を増加させたが、今後の経過次第では狩猟の捕獲率を一定とし、他方で有害駆除による捕獲数は報奨金によりほぼ維持できているなど、今後の実態に合わせた解析も必要になるかもしれない。

3.5. 引用文献

- Bhat, M.G. and Huffaker, R.G. (2007) Management of a transboundary wildlife population: A self-enforcing cooperative agreement with renegotiation and variable transfer payments. *Journal of Environmental Economics and Management* 53:54–67.
- Caswell, H. Naiman R.J. and Morin, R. (1984) Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. *Aquaculture* 43:123–134.
- Caswell, H. and Trevisan, M.C. (1994) Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75:1299-1303.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*, 2nd Edition. 722pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Clutton-Brock, T.H. Coulson, T.N. Milner-Gulland, E.J. Thomson, D. and Armstrong, H.M. (2002) Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature* 415:633–637.
- Cortés, E. (2002) Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16:1048–1062.
- Coulson, T. Guinness, F. Pemberton, J. and Clutton-Brock, T.H. (2004) The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology* 85:411–422.
- Cross, P.C. and Beissinger, S.R. (2001) Using logistic regression to analyze the sensitivity of PVA models: A comparison of methods based on African wild dog models. *Conservation Biology* 15:1335–1346.
- Crouse, D.T. Crowder, L.B. and Caswell, H. (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412–1423.
- Ezard, T.H.G. Bullock, J.M. Dalgleish, H.J. Millon, A. Pelletier, F. Ozgul, A. and Koons, D.N. (2010) Matrix models for a changeable world: The

- importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology* 47:515–523
- Fieberg, J. and Ellner, S.P. (2001) Stochastic matrix models for conservation and management: A comparative review of methods. *Ecology Letters* 4:244-266.
- 北海道 (2002) エゾシカ保護管理計画. 8pp. 北海道
- 北海道 (2012) エゾシカ保護管理計画(第 4 期). 15pp. 北海道
- Hilborn, R. and Mangel, M. (1997) *The Ecological detective: confronting models with data*. 315pp. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hunter, C.M. and Caswell, H. (2005) The use of the vec–permutation matrix in spatial matrix population models. *Ecological Modelling* 188:15–21.
- Igota, H. Sakuragi, M. Uno, H. Kaji, K. Kaneko, M. Akamatsu, R. and Maekawa, K. (2004) Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 19:169–178.
- Ijima, H. Fujimaki, A. Ohta, U. Yamamura, K. Yokomizo, H. Uno, H. Matsuda, H. (2015) Efficient management for the Hokkaido population of sika deer *Cervus nippon* in Japan: accounting for migration and management cost. *Population Ecology* online only.
- Kaji, K. Saitoh, T. Uno, H. Matsuda, H. and Yamamura, K. (2010) Adaptive management of sika deer populations in Hokkaido, Japan: Theory and practice. *Population Ecology* 52:373–387.
- Kroon HD, Plaisier A, Groenendaal JV, and Caswell H. (1986) Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* 67:1427–1431
- Mantzouni, I. Somarakis, S. Moutopoulos, D.K. Kallianiotis, A. and Koutsikopoulos, C. (2007) Periodic, spatially structured matrix model for the study of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) population dynamics in N Aegean Sea (E. Mediterranean). *Ecological Modelling* 208:367–377.

- Matsuda, H. Kaji, K. Uno, H. Hirakawa, H. and Saitoh, T. (1999) A management policy for sika deer based on sex-specific hunting. *Population Ecology* 41:139–149.
- Matsuda, H. Uno, H. Tamada, K. Kaji, K. Saitoh, T. Hirakawa, H. Kurumada, T. and Fujimoto, T. (2002) Harvest-based estimation of population size for Sika deer on Hokkaido island, Japan. *Wildlife Society Bulletin* 30:1160–1171.
- Mills, L.S. Doak, D.F. and Wisdom, M.J. (1999) Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology* 13:815–829.
- Ou, W. Takekawa, S. Yamada, T. Terada, C. Uno, H. Nagata, J. Masuda, R. Kaji, K. and Saitoh, T. (2014) Temporal change in the spatial genetic structure of a sika deer population with an expanding distribution range over a 15-year period. *Population Ecology* 56:311-325.
- Sakuragi, M. Igota, H. Uno, H. Kaji, K. Kaneko, M. Akamatsu, R. and Maekawa, K. (2003) Seasonal habitat selection of an expanding sika deer *Cervus nippon* population in eastern Hokkaido, Japan. *Wildlife Biology* 9:141–153.
- Sæther, B.E. Engen, S. and Lande, R. (1999) Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings: Biological Sciences* 266:113-118.
- 重定南奈子 (1992) 侵入と伝播の数理生態学. 155pp. 東京大学出版, 東京.
- Takashina, N. and A. Mougi. (2014) Effects of marine protected areas on overfished fishing stocks with multiple stable states. *Journal of Theoretical Biology* 341:64–70.
- Ueno, M. Kaji, K. and Saitoh, T. (2010) Culling versus density effects in management of a deer population. *Journal of Wildlife Management* 74: 1472-1483.
- Uno, H. and Kaji, K. (2000) Seasonal movements of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 25:49–57.

- Uno, H. Kaji, K. Saitoh, T. Matsuda, H. Hirakawa, H. Yamamura, K. and Tamada, K. (2006) Evaluation of relative density indices for sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 21:624-632
- Yamamura, K. Matsuda, H. Yokomizo, H. Kaji, K. Uno, H. Tamada, K. Kurumada, T. Saitoh, T. and Hirakawa, H. (2008) Harvest-based Bayesian estimation of sika deer populations using state-space models. *Population Ecology* 50:131-144.
- Yokomizo, H. Coutts, S.R. and Possingham, H.P. (2014) Decision science for effective management of populations subject to stochasticity and imperfect knowledge. *Population Ecology* 56: 41-53.

3.6. 付録

3.6.1. 付録 1：行列モデルの詳細

本性において，エゾシカ管理における射影行列は， $\mathbf{A}_t = \mathbf{C}_t \mathbf{G}_t \mathbf{P}^T \mathbf{MPL}_t$ と想定した．行列 \mathbf{L}_t は t 年における冬季の生存率を示している．仔ジカは母ジカが死亡すると冬を越すことができない．

$$\mathbf{L}_t = \left[\begin{array}{ccc|ccc} L_{t,e,c}S_{t,c}L_{t,e,f}S_{t,f} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & L_{t,e,f}S_{t,f} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & L_{t,e,m}S_{t,m} & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & L_{t,w,c}S_{t,c}L_{t,w,f}S_{t,f} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & L_{t,w,f}S_{t,f} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & L_{t,w,m}S_{t,m} \end{array} \right]$$

(Eq. 3.11)

ここで， $L_{t,k,l}$ は本文式(Eq. 3.5)で与えられる狩猟期の生存率である． $S_{t,l}$ は個体の区分ごとに異なる越冬期の自然生存率であり， $S_{t,l} = \rho_{l,f,t}$ と表すことができる． ρ_l は雌の自然生存率に対する他の個体区分の生存率である(山村ら，未発表)． f_t は雌の自然死亡率であり，パラメータ α_f ， β_f のベータ分布に従う確率変数である(Yamamura et al., 2008)．

行列 \mathbf{P} はベクトル N_t を個体の区分別から管理区域別に並べ替える．

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (\text{Eq. 3.12})$$

\mathbf{P}^T は，行列 \mathbf{P} の転置行列であり，移動後の個体数ベクトル \mathbf{MPN}_t を管理区域別からステージ別に並べ替える．

行列 \mathbf{M} は、以下のように管理区域間の移動率を示す.

$$\mathbf{M} = \left[\begin{array}{cc|cc|cc} 1-m_{e \rightarrow w} & m_{w \rightarrow e} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ m_{e \rightarrow w} & 1-m_{w \rightarrow e} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 1-m_{e \rightarrow w} & m_{w \rightarrow e} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & m_{e \rightarrow w} & 1-m_{w \rightarrow e} & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & 0 & 1-m_{e \rightarrow w} & m_{w \rightarrow e} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & m_{e \rightarrow w} & 1-m_{w \rightarrow e} \end{array} \right] \quad (\text{Eq. 3.13})$$

行列 \mathbf{G}_t は、以下のようには出産および成長を示す.

$$\mathbf{G}_t = \left[\begin{array}{ccc|ccc} 0 & 2r_t & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & 0 & 2r_t & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 1 \end{array} \right] \quad (\text{Eq. 3.14})$$

ここで、 r_t は t 年における雌一頭当たりが産み育てる雌の仔ジカ数の期待値であり、パラメータ a_r , β_r のベータ分布に従う (Yamamura et al., 2008).

行列 \mathbf{C}_t は、有害駆除期間における生存率を示し式 (Eq. 3.4) で与えられる.

$$\mathbf{C}_t = \left[\begin{array}{ccc|ccc} C_{t,e,c} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & C_{t,e,f} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & C_{t,e,f} & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & C_{t,w,c} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & C_{t,w,f} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & C_{t,w,m} \end{array} \right] \quad (\text{Eq. 3.15})$$

これらの行列を掛け合わせると，射影行列 \mathbf{A}_t を得ることができる。

$$\mathbf{A}_t = \left[\begin{array}{ccc|ccc} 0 & 2C_{e,c,t}L_{e,f,t}(1-m_{e \rightarrow w})r_t S_{f,t} & 0 & 0 & 2C_{e,c,t}L_{w,f,t}m_{w \rightarrow e}r_t S_{f,t} & 0 \\ 0.5C_{e,f,t}L_{e,c,t}L_{e,f,t}(1-m_{e \rightarrow w})S_{f,t}S_{c,t} & C_{e,f,t}L_{e,f,t}(1-m_{e \rightarrow w})S_{m,t} & 0 & 0.5C_{e,f,t}L_{w,c,t}L_{w,f,t}(m_{w \rightarrow e})S_{c,t}S_{f,t} & C_{e,f,t}L_{w,f,t}m_{w \rightarrow e}S_{f,t} & 0 \\ 0.5C_{e,m,t}L_{e,c,t}L_{e,f,t}(1-m_{e \rightarrow w})S_{f,t}S_{c,t} & 0 & C_{e,m,t}L_{e,m,t}(1-m_{e \rightarrow w})S_{m,t} & 0.5C_{e,m,t}L_{w,c,t}L_{w,f,t}(m_{w \rightarrow e})S_{c,t}S_{f,t} & 0 & C_{e,m,t}L_{w,m,t}m_{w \rightarrow e}S_{m,t} \\ \hline 0 & 2C_{w,c,t}L_{e,f,t}m_{e \rightarrow w}r_t S_{f,t} & 0 & 0 & 2C_{w,c,t}L_{w,f,t}(1-m_{w \rightarrow e})r_t S_{f,t} & 0 \\ 0.5C_{w,f,t}L_{e,c,t}L_{e,f,t}m_{e \rightarrow w}S_{f,t}S_{c,t} & C_{w,f,t}L_{e,f,t}m_{e \rightarrow w}S_{f,t} & 0 & 0.5C_{w,f,t}L_{w,c,t}L_{w,f,t}(1-m_{w \rightarrow e})S_{c,t}S_{f,t} & C_{w,f,t}L_{w,f,t}(1-m_{w \rightarrow e})S_{f,t} & 0 \\ 0.5C_{w,m,t}L_{e,c,t}L_{e,f,t}m_{e \rightarrow w}S_{f,t}S_{c,t} & 0 & C_{w,m,t}L_{e,m,t}m_{e \rightarrow w}S_{m,t} & 0.5C_{w,m,t}L_{w,c,t}L_{w,f,t}(1-m_{w \rightarrow e})S_{c,t}S_{f,t} & 0 & C_{w,m,t}L_{w,m,t}(1-m_{w \rightarrow e})S_{m,t} \end{array} \right]$$

(Eq. 3.16)

3.6.2. 付録 2：感度の計算方法

行列 \mathbf{A} の要素 a_{ij} の感度 s_{ij} は，右固有ベクトルと左固有ベクトルの積から算出することができ，その公式は固有値の定義から求めることができる (Caswell, 2001).

$$\mathbf{A}\mathbf{w}_i = \lambda_i \mathbf{w}_i \quad (\text{Eq. 3.17})$$

$$\mathbf{v}_i^T \mathbf{A} = \lambda_i \mathbf{v}_i^T \quad (\text{Eq. 3.18})$$

ここで， \mathbf{w}_i は右固有ベクトル， \mathbf{v}_i は左固有ベクトルであり， T はベクトルを転置していることを示す。

Eq. 3.17 の両辺を微分すると，

$$\mathbf{A}(d\mathbf{w}) + (d\mathbf{A})\mathbf{w} = \lambda(d\mathbf{w}) + (d\lambda)\mathbf{w} \quad (\text{Eq. 3.19})$$

となり，さらに左固有ベクトル \mathbf{v} を Eq. 3.19 の両辺にかけると，

$$\langle \mathbf{A}(d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle + \langle (d\mathbf{A})\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = \lambda \langle (d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle + \langle (d\lambda)\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle \quad (\text{Eq. 3.20})$$

が得られる． $\langle \mathbf{A}(d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle = \mathbf{v}^T \mathbf{A}(d\mathbf{w})$ かつ， $\lambda \langle (d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle = \lambda \mathbf{v}^T (d\mathbf{w})$ なので，(Eq. 3.18)より， $\langle \mathbf{A}(d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle = \lambda \langle (d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle$.

よって (Eq. 3.20) は，

$$\langle (d\mathbf{A})\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = d\lambda \langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle \quad (\text{Eq. 3.21})$$

Eq. 3.21 を整理すると，

$$d\lambda = \frac{\langle (d\mathbf{A})\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} = \frac{\mathbf{v}^T d\mathbf{A}\mathbf{w}}{\mathbf{v}^T \mathbf{w}} \text{ が得られる.}$$

最後に，要素 a_{ij} に着目すると，

$$d\lambda = \frac{v_i w_j da_{ij}}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}, \text{ よって，行列 } \mathbf{A} \text{ の要素 } a_{ij} \text{ の感度は，}$$

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad (\text{Eq. 3.22})$$

となる．

3.6.3. 付録 3：弾力性の定義

行列 \mathbf{A} の弾力性 e_{ij} は，対数スケールで行列 \mathbf{A} の要素 a_{ij} を少し変化させたときに，増加率 λ が対数スケールでどれだけ変化するかを示している (Caswell, 2001; Kroon et al. 1986).

$$e_{i,j} = \partial(\ln \lambda) / \partial(\ln a_{i,j}) \quad (\text{Eq. 3.23})$$

ここで， $d \ln \lambda = \frac{1}{\lambda} d\lambda$ かつ $d \ln a_{i,j} = \frac{1}{a_{i,j}} da_{i,j}$. よって，

$$e_{i,j} = \frac{a_{i,j}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \quad (\text{Eq. 3.24})$$

また， e_{ij} の合計は Eq. 3.22 より，

$$\sum_i \sum_j e_{i,j} = \sum_i \sum_j a_{i,j} v_i w_j / \lambda \langle v, w \rangle \quad (\text{Eq. 3.25})$$

さらに，固有値の定義より， $\sum_j a_{i,j} w_j = \lambda w_i$ なので Eq. 3.25 は，

$$\begin{aligned} & \sum_i \sum_j e_{i,j} \\ &= \sum_i v_i \sum_j a_{i,j} w_j / \lambda \langle v, w \rangle \\ &= \sum_i v_i w_i / \langle v, w \rangle \\ &= 1 \end{aligned}$$

つまり，行列 \mathbf{A} の弾力性 e_{ij} の合計は，1 となる。

3.6.4. 付録 4：行列を構成する特定の要素の感度算出法

行列 \mathbf{B} と \mathbf{C} を掛け合わせることで得られる行列 $\mathbf{A}(\mathbf{A}=\mathbf{CB})$ から，行列 \mathbf{A} を構成する行列 \mathbf{B} の感度を算出する方法については，Caswell & Trevisan (1994) や Hunter & Caswell (2005) によって提案，応用されている。行列 \mathbf{A} , \mathbf{B} , \mathbf{C} を構成する要素をそれぞれ a , b , および c とすると，行列 \mathbf{A} の固有値に対する b_{ij} の感度は，以下のように表現できる

$$\frac{\partial \lambda}{\partial b_{ij}} = \sum_{kl} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{kl}} \frac{\partial a_{kl}}{\partial b_{ij}} \quad (\text{Eq. 3.26}).$$

ここで、 $a_{kl} = c_k \cdot b_l$ なので、 $l \neq j$ ならば、 $\partial a_{kl} / \partial b_{ij} = 0$ 。また、 $l = j$ ならば $\partial a_{kl} / \partial b_{ij} = c_{ki}$ 。よって、行列 \mathbf{A} の要素 a の感度を s とすると b_{ij} は、

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial b_{ij}} &= \sum_k s_{kj} c_{ki} \\ &= \langle \mathbf{s}_{\cdot j}, \mathbf{c}_{\cdot i} \rangle \end{aligned}$$

となり、

$$\mathbf{S}_B = \mathbf{C}^T \mathbf{S}_A \quad (\text{Eq. 3.27}),$$

が得られる。

3.6.5. 付録：引用文献

Caswell, H. and Trevisan, M.C. (1994) Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75:1299-1303.

Caswell, H. (2001) *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*, 2nd Edition. 722pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Hunter, C.M. and Caswell, H. (2005) The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models. *Ecological Modelling* 188:15–21.

Kroon HD, Plaisier A, Groenendaal JV, and Caswell H. (1986) Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology* 67:1427–1431

Yamamura, K. Matsuda, H. Yokomizo, H. Kaji, K. Uno, H. Tamada, K. Kurumada, T. Saitoh, T. and Hirakawa, H. (2008) Harvest-based Bayesian estimation of sika deer populations using state-space models. *Population Ecology* 50:131–144.

4. 総論

4.1. エゾシカ管理計画に対する管理区域間の移動の影響

本研究は、野生動物の生息範囲が、複数の管理区域にまたがって分断されている場合、管理区域間の移動が管理に対する影響を、北海道の東部と西部における、第4期エゾシカ保護管理計画(CMPS4)を例として評価した。

第2章では、東西の管理区域間の移動、管理の予算配分とその費用対効果に着目した。これらの要素を明確にするため、様々な不確実性と東西の管理区域の移動を考慮し、さらに、より現実を再現するため、予算によって有害捕獲数が決まるような、確率論的行列モデルを作成した。評価にあたって、2004年から2008年の捕獲数をベースケースとした4種類の予算シナリオと、簡単な有害駆除に対するルールを設定した。予算の配分比は0.05刻みで0~1.0までを想定した。管理区域間の移動については、知見がほとんどないため、東西の移動率が同じであると仮定し、4種類の移動率(0.000, 0.025, 0.050, および 0.075)を評価した。評価は、これらのシナリオと確率論的行列モデルを用いた、確率論的シミュレーションによって実施した。シミュレーションでは、第4期エゾシカ管理計画の管理目標を達成するかどうかの確率、実際に必要となるコスト、及び費用対効果の指標を、想定した予算とその配分、および移動率ごとに算出した。なお、費用対効果の指標は、単位コストあたりの成功率を計算した。シミュレーションの結果からは、次に示す2つの提言を得ることができた。①近年の管理状況では、両方の管理区ともに管理目標を達成する確率は26-30%と低い。もし、予算が低いままであるのであれば、殆どの予算をどちらかの管理区域に投資すれば、管理区域間の移動の状況に関係なく、少なくとも一つの管理区域の管理目標を達成する確率を最大化させることができる。しかし、移動率が高くなるほど、最大の成功確率は小さくなる。②本試算では、予算が多いほど実際に必要なコストは小さくなった。長期的な管理を考えた場合、北海道庁は管理期間の早い時期に多くの予算を投資すれば、管理目標を達成する確率が高くなり、費用対効果も高くなる。

第3章では、管理区域間の移動について、更に詳細な解析を行った。まず、第2章と同様に管理区域間をエゾシカが移動することを想定した行列モデルを作成した。次に、2つの管理方策と5つの移動のシナリオを設定した。管理方策は、現時点で得られる最新の予定捕獲数を満足することを想定した。移動のシナリオは、東西で偏りがある場合も想定しそれぞれ、a: 移動が無い状態、b: 東部西部共に4%の移動率、c: 東部からの移動率が2%、西部からの移動率が8%、d: 東部からの移動率が8%、西部からの移動率が2%、e: 東部西部共に8%の移動率とした。最後に、行列モデルとこれらの方策、およびシナリオを用いて、生存、繁殖、捕獲などが確率事象であることや、これらの平均値に不確実性があることを考慮した確率論的シミュレーションによる将来予測と、捕獲率など管理方針にかかわるパラメータの捕獲率を変化させた場合の、射影行列の最大固有値(自然増加率)に及ぼす弾力性の解析を行った。北海道庁は、エゾシカの個体数レベルに関する管理目標を設定している。そこで、シミュレーションでは、2017年と2020年にその目標が達成される確率を計算した。シミュレーションの結果から、2011年以降に捕獲数を増やしたことにより、少なくとも東西どちらか一方の管理区域で個体数調整に成功する可能性は、2013年レベルの捕獲でも60%以上となった。弾力性の結果からは、捕獲数が少ないか、または移出する個体の割合が低い管理区域の雌の捕獲数を増やすことが、管理目標の達成確率を高くするうえで有効であることが示された。目標達成確率は雌の捕獲数と移動率に左右されるので、管理目標の達成のためには、今後の捕獲数の推移の把握と正確な移動率の推定が必要である。

4.2. 一般的な野生動物の管理における移動の影響

本研究は、北海道庁が1つの個体群の生息域を分断し、別々の管理施策を実施していることを想定して評価を行った。しかし、一般的な事例をみると、複数の異なる行政または国が、1つの個体群の生息域を分断して利用・管理している場合が多い。そのような場合、今回想定した以上に、管理区域ごとに管理方策が違う可能性も考えられる。また、管理がうまくいかない場合、管理者同士での軋轢が生じることも想定される。つまり、管理区域間の管理方策がどのように影響を与えあっているかを把握することは、野生動物の管理において非常に重要であり、そのためにも、管理方策に対し対象動物の移動を考慮することは必要不可欠である。

本研究では、東部から西部への移動率と西部から東部への移動率が同じ場合と違う場合を想定して評価を行った。東部から西部への移動率と西部から東部への移動率が同じ場合、個体数の多い管理区域からの移動する個体のほうが多くなるため、両管理区域の個体数は均質化される。つまり、拡散による均質化が起こる。このような場合、移動率が大きくなると、どちらか片方の管理区域の管理目標を達成する確率と、費用対効果は小さくなる(第2章の結果)。個体数の均質化が生じない場合は、餌条件や保護区などの生息しやすいエリアに対して、個体数密度に応じて個体あたりの移動率が異なっていることも考えられる。このような場合、捕獲数が少ないか、移動率の低い管理区域の雌の捕獲率が個体群の増減に大きな影響を与える(第3章の結果)。また、一般的に、均質化が認められる場合、面積が大きくなると、面積が大きい管理区域からの移動率は必然的に低下する。

上記のとおり、野生動物の移動には、様々な状況が考えられ、その影響も様々である。第4期エゾシカ管理をより良く改善するためには、移動の状態を正確に把握して管理に反映させるか、個体群の分布に従った管理区域を設定する必要がある。同様に、他の野生動物に関する管理においても、管理区域間の移動を把握することは重要である。管理者間の軋轢を少なくするためにも、行政区域をまたいで移動が認められる場合、行政間で協力して同じ管理をする場合もある(Bunnefeld et al. 2011)。しかし、広域的な

管理ができない場合は，管理区域間の移動の情報と，本研究で実施した確率論的行列モデルを用いた評価手法を利用することにより，より効果的な野生動物の管理を実施することが可能になるものと考えられる．

4.3. 野生動物管理における経済学的解析

一般的に、野生動物の管理に対する経済学的な解析は、コストーベネフィット解析を行う場合が多い(Hilborn et al. 2006). しかし、エゾシカの場合、駆除をしたシカを販売したりして利用することは少なく、管理によって得られる利益はほとんどない. そこで本研究では、管理に対する費用対効果を評価することを目的とし、Cost-effectiveness index を新たに定義した. 個体群行列モデルを用いたこのような解析方法は前例がなく、学術的にも新しい.

本研究では様々な不確実性を考慮した、シミュレーションを用いた管理シナリオの解析を行った. 別の解析方法として、管理コストを最小化させるシナリオを探し出す決定論的な方法もある(Baskett and Waples 2012). しかし、現実の管理では、不確実性が大きいだけではなく、行政の事情から、管理コストが最小化される最適な管理が必ずしも選択される訳ではない. 場合によっては、管理者はコストが高くても、管理目標を達成することを優先することもありうる. 近年は、このような複雑な行政側の事情を考慮し、様々な状況を想定したシナリオから得られる、生態学的指標や経済的指標などの複数の評価指標のトレードオフを提示し、行政官に管理手法の決定を委ねる Management Strategy Evaluation (MSE) という方法論が用いられつつある(Bunnefeld et al. 2011; Punt et al. 2014). MSE は、シミュレーションの結果を元に、管理手法の候補のリスクを評価するリスクアセスメントであり、最近の野生動物の管理においては、本研究のように不確実性を考慮して複数の視点から管理手法を選択することが増えつつある(Bunnefeld et al. 2011; Punt et al. 2014). 本研究は、経済的な指標として費用対効果を想定した評価を実施した. この方法は、他の野生動物を管理する場合に、参考事例として有用なものになると考えられる.

4.4. 引用文献

- Baskett, ML. and Waples, RS. (2012) Evaluating Alternative Strategies for Minimizing Unintended Fitness Consequences of Cultured Individuals on Wild Populations. *Conservation Biology* 27:83–94
- Bunnefeld, N. Hoshino, E. Gulland, EJM. (2011) Management strategy evaluation: a powerful tool for conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 26:441–447
- Hilborn, R. Annala, J. Holland, DS. (2006) The cost of overfishing and management strategies for new fisheries on slow-growing fish: orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) in New Zealand. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 63: 2149–2153
- Punt, AE. Butterworth, DS. Moor, CL. Oliveira, JA. Haddon, M (2014) Management strategy evaluation: best practices *Fish and Fisheries Online* only.

5. 謝辞

本博士論文をとりまとめるにあたり，ご指導，ご鞭撻を頂いた，横浜国立大学環境情報学府，松田裕之教授に心より感謝申し上げます。筆者は，社会人経験後，一念発起して松田研究室の門を叩き，数理生態学を学びました。無謀にも仕事も退職してしまったため，再就職には大変苦労し，ご迷惑をお掛けしました。研究も思うように進まず，とても苦しい時期もありました。しかし，松田裕之教授は，私のような者にも，平等に様々なことに挑戦する機会を与えて下さいました。失敗することのほうが多かったかもしれませんが，最終的には，自分が最も苦手とする英語で投稿論文を執筆し，博士論文まで書くことができました。改めて，感謝申し上げます。

博士論文審査にあたり，貴重なご意見とご指導を頂きました，横浜国立大学環境情報学府，益永茂樹教授，中井里史教授，小池文人教授，及川敬貴准教授に感謝申し上げます。

本研究は，横浜国立大学環境情報学府の藤卷碧海様と太田海香博士との勉強会で行った解析をまとめたものです。お二人のご協力とご尽力のお陰で，定期的に打ち合せを行うことができ，筆者の未熟なアイデアを発展させることができました。お二人に心より感謝申し上げます。

本研究を投稿論文として取りまとめるにあたり，国立環境研究所環境リスク研究センター，横溝裕行博士，農業環境技術研究所生物多様性研究領域，山村光司博士，北海道立総合研究機構環境科学研究センター，宇野裕之博士に，多大なご協力を頂きました。横溝裕行博士には，論文の根幹となるモデルに関する点や，結果の表記の仕方など詳細にわたりご指導を頂きました。筆者の実力では，気がつくことの出来なかった重要な指摘もあり，大幅に改善された投稿論文を執筆することができました。心より感謝申し上げます。山村光司博士には，エゾシカの個体数推定結果を提供して頂きました。また，どのようにすると論文が分かりやすくなるか，さらに，個体群動態と移動の関係について基本的な考え方なども懇切丁寧にご教授して頂きました。心より，感謝申し上げます。宇野裕之博士には，捕獲数や CPUE などのデータ提供をして頂きました。論文を作成する際には，

現実と比較して、モデルの設定や挙動がおかしくないかどうかご意見を頂きました。筆者は、フィールド調査を行わなかったため、試算の結果が、現実的かどうか判断が難しい場合もありました。そのような時に、的確なご意見を頂いたため、自信を持って結果を公表することができました。心より感謝申し上げます。

独立行政法人水産総合研究センター国際水産資源研究所かつおグループの岡本浩明室長をはじめ、佐藤圭介博士、清藤秀理博士には、博士論文執筆のために、様々なサポートをして頂きました。心より感謝申し上げます。

横浜国立大学環境情報学府益永・中井&松田 研究室の秋庭はるみ博士と佐々木茂樹博士には、働きながら博士論文を執筆するまでの様々な問題について、相談に乗っていただきました。秋庭はるみ博士には、海外への短期留学への後押しをして頂きました。この留学がきっかけで、研究が進み、研究者としての道が開けました。心より感謝申し上げます。佐々木茂樹博士には、エゾシカの写真を提供して頂きました。また、私が勉強会を主催した際には、積極的に参加して頂き、私の至らない説明や運営をサポートして下さいました。心より感謝申し上げます。

九州大学理学部のマルコ ユスツ博士には、初めて数理生態学を学ぶ筆者にプログラミングの基本や、研究の面白さを教えて頂きました。どのようなことも楽しむ博士の姿勢は、大変感銘を受けました。ここに感謝を申し上げます。

最後に、帰宅後に博士論文の執筆を行い、余裕がなくなっている筆者を献身的に支えてくれた妻、友紀子と、とびきりの笑顔で筆者の心を温めてくれた娘の千南海に心から感謝します。