

4.1 空間明示モデルによるヘア・トラップ配置の検討および従来の個体識別ミス対策の有用性の検討

松田 裕之（横浜国立大学）・堀野 眞一（森林総合研究所）・太田 海香（横浜国立大学）・
深澤 圭太（自然環境研究センター）

1. はじめに

DNAによる個体識別の技術の発展とコストダウンにより、ヘア・トラップによる生息密度推定はクマ類の保護管理の現場においても一般的なモニタリングツールとなりつつある。ヘア・トラップによる生息密度推定は、現地調査、DNAの分析、統計解析という3つの段階から成る。すでにヘア・トラップを用いた個体群のモニタリングが各地で行われているにもかかわらず、いずれの段階においても方法論にはさまざまなバリエーションがあり、最適な選択肢に関するコンセンサスは得られていない。

現地調査においてしばしば問題となるのはトラップの空間的な配置である。一般的には、調査対象地域を格子状に区切り、各格子に含まれるトラップの数を一定にするという基準が採用されることが多い(Woods et al. 1999)。しかし、アクセスの困難さなどからそれが困難な場合も多い。トラップの空間分布の偏りが推定結果にどのような影響を与えるかについてはあまりよく知られていない。

また、DNAによる個体識別の際には、ジェノタイピングエラーによって同一個体に由来するサンプルを別個体としてみなしてしまう恐れがある。ジェノタイピングエラーを考慮せずに推定された生息数は過大評価となることが知られている(Knapp et al. 2009)。ジェノタイピングエラーの対策として、DNA標本の分析精度の向上を図る方法(Paetkau 2003)、Bimodality testなどの信頼性診断(McKelvey & Schwartz 2004)、統計モデルにジェノタイピングエラーの発生を組み込む方法(Lukacs et al. 2005; Knapp et al. 2009)の3通りがある。解析に用いた遺伝子座の多様性が十分である場合、日本においては、1回出現個体をすべてデータから除いて解析するという方法が試験的に用いられた事例(環境省自然環境局生物多様性センター 2009)もあるが、この方法に関する統計学的な裏付けはなされていない。

ヘア・トラップに基づく生息密度の推定においては、従来はLincoln-Petersen法(Chao & Huggins 2005)やOtis et al. (1978)の M_0 モデルなど、サンプルの採取率が一定という仮定に基づく方法が用いられてきた。しかしながら、クマは調査地にあるトラップに等しくアクセスできるとは限らず、クマの行動圏とトラップの距離が近いほどサンプルの採取率は大きくなると考えられる。したがって、毛が採取されるトラップは空間的に凝集し、行動圏内に利用可能なトラップが少ない個体は低い採取率となるのが現実的である。このような状況下で従来のモデルを用いて生息密度推定を行う場合には、何らかのバイアスが発生することが予想される。近年、採取率がクマの行動圏とトラップの位置関係によって変化するというより現実的な仮定に基づいた空間明示型標識再捕獲モデルが開発されており、それによりバイアスを除くことができる可能性が示唆されている(Gardner et al. 2009)。実際にどのようなモデルを用いるべきか判断するには、これらのモデルの推定精度を比較する必要がある。

しかしながら、フィールドにおける操作実験によってこれらの課題を検証することは非常に困難である。まず、個体群は時間的にも空間的にも不均一であるため再現性に乏しく、ヘア・トラップ調査の方法だけを変えた操作実験は不可能である。また、推定の正しさを検証するには、われわれが直接知ることのできない真の生息密度と推定された生息密度を比較することが必要とな

4. 空間明示モデル

る。そこで、本研究においては事前に設定した生息数の個体がそれぞれ固有の行動圏をもつ空間明示的な個体群をコンピュータ上で再現し、その仮想個体群を対象としたヘア・トラップによるデータ収集をシミュレーションによって再現した。当然ながら、この妥当性の評価はダミーデータは実際に得られるデータと同様の分布特性をもつことが前提となるが、生成されたダミーデータから推定された生息密度が事前に想定した値に近い値を得ることがわかれば、それに用いた手法の妥当性がわかるだろう。

本プロジェクトにおいては、平成 22 年度に岩手県青松葉山周辺を対象として、大規模ヘア・トラップ試験を行うことを予定している。トラップの設置の際には、2km×2km のメッシュに最低 1 つのトラップが設置されるように可能な限り配慮している。しかしながら、この地域の一部には密な植生の存在によりアクセスが困難な地域が存在しているため、実際のトラップ設置候補地(図 1b)は空間的に均一でない分布となっている。このような条件のもとでも高い精度で生息密度を把握できるかを事前に検討することが必要であると考えられる。

本研究においては、ダミーデータを用いた解析によって①トラップの空間的な配置、②1回出現個体の除去、および③推定に用いる統計モデルの選択が生息密度の推定精度に与える影響を明らかにし、今後のヘア・トラップによる個体群モニタリングの手法選択の参考となる情報を提供することを目的とする。また、得られた知見は、来年度に実施される予定の大規模ヘア・トラップ試験のための指針となることが期待される。

2. 方法

2-1. ダミーデータの生成

本研究においては、青松葉山における大規模ヘア・トラップ試験のトラップ設置候補地(図 1a)、および同じ範囲に均等に配置した同数のトラップ(図 1b)という 2通りの空間配置のもとでダミーデータを生成した。トラップ数は 262 個、試験地の面積は 674.74km²である。セッション数は 6 とした。この地域におけるツキノワグマの生息密度は知られていないため、過去のヘア・トラップ調査(岩手県 2007)に基づく北上山地の推定生息密度 0.195 個体/km²を真の値と仮定した。ダミーデータから推定された生息密度がこの値に近いほど望ましい結果であるということになる。

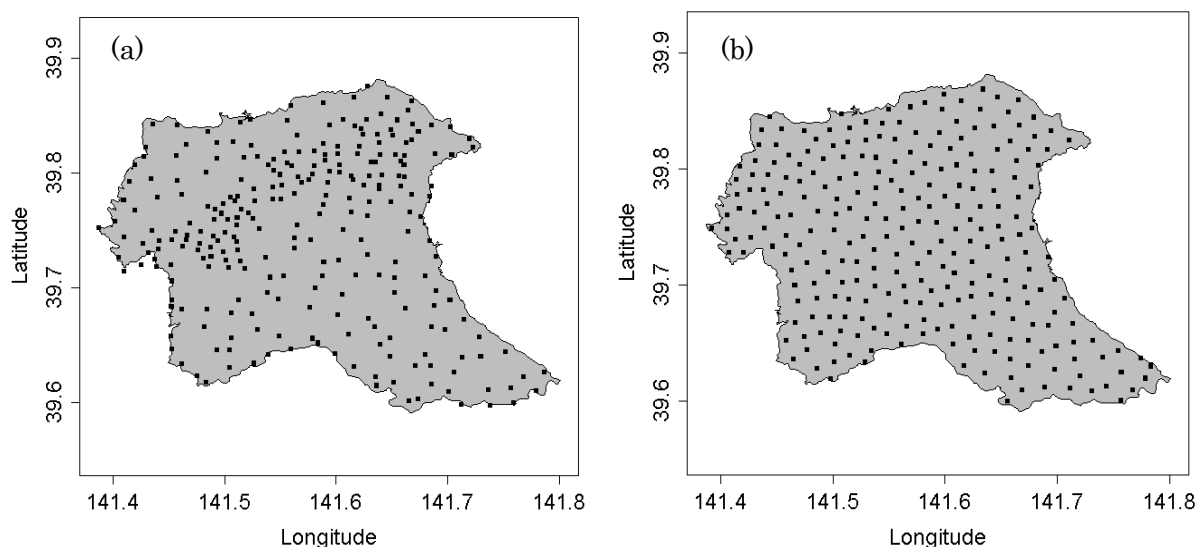


図 1 (a)青松葉山における大規模ヘア・トラップ試験のトラップ設置候補地、および(b)均等に配置した仮想的なトラップ位置図。黒い点がトラップの位置、灰色は調査地の範囲(674.74km²)を示す。

4. 空間明示モデル

解析に用いるダミーデータの生成においては、Gardner et al. (2009)の空間明示型標識再捕獲モデル(Boxを参照)を用いた。このモデルはクマの各個体が円形の行動圏を持つことを仮定しており、生成されるダミーデータは毛が採取されるトラップが行動圏の中心の周りで空間的に凝集するパターンをもつ。採取率と行動圏中心・トラップ間距離の関係を定めるパラメータ σ 、トラップ接触強度(Boxを参照)が $+\infty$ のときの採取率 p_0 、各個体の行動圏の中心座標 $\mathbf{s}_i=(s_{1i}, s_{2i})$ を与えれば、乱数によりダミーデータを生成することができる。

σ はGardner et al.(2009)がアメリカ・ニューヨーク州のアメリカクロクマのヘア・トラップデータから推定した2.77とした(図2)。距離による相対的な採取率の変化はクマの利用頻度に相当する。テレメトリー調査による既存の日本におけるツキノワグマの最外殻行動圏の報告は、円形行動圏を仮定した半径に換算すると1.27-6.26km(米田 1990; Izumiyama & Shiraiishi 2004、季節移動が明らかな例を除いた)の範囲であり、図2のパターンはその範囲に含まれる。

また、 $p_0 = 0.165$ とした(図3)。これは、(サンプルが採取されたトラップ・セッション・個体数 / 全トラップ・セッション数)がおおよそ0.1になるように調整した値である。実際にはこの値は数倍大きい場合が多い(例えば、Miura & Oka (2003)の北上山地における調査では0.289)。採取率が低い条件下においても正しく個体密度が把握できるならばより採取率が高い状況においてもよい推定が得られると考えられるため、ここではあえて悲観的なシナリオを想定した。各個体の行動圏の中心座標は一様乱数により決定した。各個体の行動圏の中心座標がとりうる範囲は、ヘア・トラップ位置座標の上限と下限を囲む長方形の上下左右10kmの内部とした。

得られるダミーデータの構造は、どの個体が、どのトラップで、どのセッションに捕獲されたかを示す3列の行列となる。

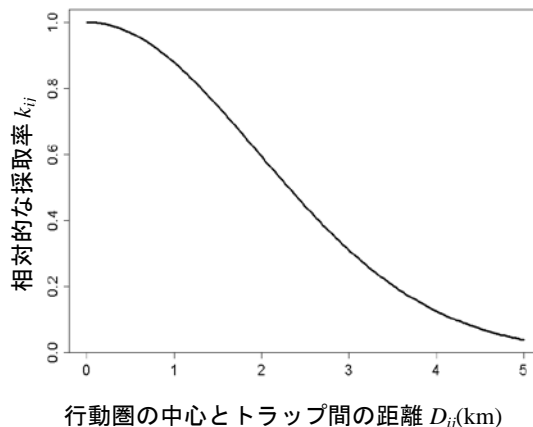


図2 ダミーデータ生成の際に用いた、相対的な採取率 k_{ij} と行動圏の中心からトラップまでの距離 D_{ij} の関係。Gardner et al. (2009)がアメリカ・ニューヨーク州のアメリカクロクマのデータから推定した値($\sigma=2.77$)に基づく。

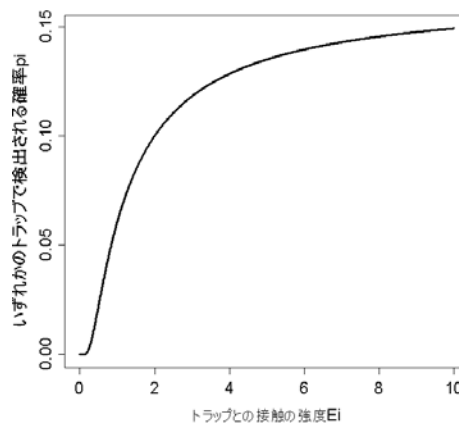


図3 ダミーデータ生成の際に用いた、いずれかのトラップで検出される確率 π_i とトラップ接触の強度 E_i の関係($p_0=0.165$)。

Box 1. Gardner et al. (2009) の空間明示型標識再捕獲モデル

このモデルは、各個体は同じサイズの円形の行動圏を持ち、行動圏の中心座標が定義できることを仮定している。また、セッション間で採取率は変化せず、1セッションの中で1個体の毛が複数のトラップで採取されることはないとは仮定されている。

調査対象とする個体群中には I 個体のクマが存在するとし、その中には調査中に1回以上毛が採取された個体と、1回も採取されなかった個体がいる。後者については、採取されていないため何個体存在するのか我々は直接知ることができない。このモデルを含め、標識再捕獲法のモデルの第一の目的は、捕獲されなかった個体がどの程度存在するかを推定することである。そのためには、おのおのの個体が1セッションでどれくらいの確率でサンプルが採取されるのかを明らかにする必要がある。このモデルでは、個体ごとの捕獲率が、行動圏の中心とトラップ間の距離によって決まるとしている。

i ($1 \sim I$)番目のクマが j ($1 \sim J$)番目トラップで採取される確率は、行動圏の中心座標 $\mathbf{s}_i = (s_{1i}, s_{2i})$ とトラップの座標 $\mathbf{x}_j = (x_{1j}, x_{2j})$ の距離が大きくなるほど減少すると考えられる。行動圏の中心にトラップがあるときの採取率を1としたときの相対値(相対的な採取率) k_{ij} は図2のようなS字型曲線に従って減少すると仮定する。このような関係は、次の式で表現できる。

$$k_{ij} = \exp\left(\frac{-D_{ij}^2}{\sigma^2}\right), D_{ij} = \sqrt{(s_{1i} - x_{1j})^2 + (s_{2i} - x_{2j})^2}$$

ただし D_{ij} は行動圏の中心とトラップの座標の距離である。パラメータ σ は距離に対する k_{ij} の減少の程度を決めるパラメータであり、S字型曲線の変曲点における距離に相当する。よって、 σ の値はクマ個体の行動圏半径に比例し、大きな σ は遠くのトラップにアクセス可能であることを意味する。

そして、行動圏中心の近くにトラップが多いほど、その個体はトラップと接触する機会が多くなり、毛が採取されやすくなるはずである。各個体についてすべてのトラップの k_{ij} の値を足した値は、トラップとの接触の機会の多さを示す値となる。これをトラップ接触強度 E_i とする。いずれかのトラップで毛が採取される確率 p_i は、トラップと接触する機会が多いほど増加すると考えられ、トラップ接触強度 E_i と p_i は図3のような単調増加の関係を仮定している。これは次のような式となる。

$$p_i = p_0 \times \exp(-1/E_i)$$

パラメータ p_0 は $E_i = +\infty$ のときの毛の採取率であり、個体群全体の平均的な採取率に比例する値である。

次に考えるのは、個体 i がもしいずれかのトラップで採取されたときに、それがトラップ j における採取である確率である。この確率は、「いずれかのトラップで採取された」条件のもとでの確率なので、条件付き確率と呼ばれる。やはりここでも、行動圏の中心に近いトラップほど毛が採取されやすいと考えられる。距離で説明される採取率の相対値 k_{ij} をそれらの和である E_i で割れば個体 i がそれぞれのトラップ j で採取される条件付き確率を計算することができ、これを γ_{ij} とする。1セッション当たりのトラップ j における個体 i の採取確率 π_{ij} は、条件付き確率の公式から下記のように表される。

$$\begin{aligned} \pi_{ij} &= \text{いずれかのトラップで毛が採取された条件のもとでトラップ}j\text{で毛が採取される確率} \\ &\times \text{いずれかのトラップで毛が採取される確率} \\ &= \gamma_{ij} p_i \end{aligned}$$

1セッション中に1個体が複数のトラップで採取されることはないかと仮定しているため、各個体を取りうる状態は「どのトラップにおいても毛が採取されない」か、「 j 番目のトラップで採取される」という $J+1$ 通りである。それらの状態が発生する確率ベクトルは $(1-p_i, \pi_{i1}, \pi_{i2}, \dots, \pi_{ij})$ となる。捕獲履歴のデータは、セッションの回数だけこの確率にしたがっていずれかの状態がランダムに発生したものであるとみなすことができ、これは多項分布という確率分布としてあらわすことができる。

個体数の推定においては、この確率ベクトルがデータとして得られているすべての個体の状態に最も近づくように(採取されなかった個体については $1-p_i$ が大きくなるように、 j 番目のトラップで採取された個体については π_{ij} が大きくなるように)、パラメータ σ 、 p_0 、 \mathbf{s}_i を決定している。ここで注目すべきは、各個体の行動圏の中心が未知のパラメータとなっている点である。このように推定すべき未知数が多数となる場合、パラメータの推定にはギブスサンプリングという方法を用いる。この手法は、データに対して当てはまりがよい範囲でパラメータをランダムに動かして、その頻度分布(事後分布と呼ばれる)から区間推定値や点推定値を計算する方法である。ギブスサンプリングにおいては、サンプルが採取された個体の行動圏の中心は採取されたトラップの周囲をうろつくことになり、1度も採取されなかった個体については、行動圏の中心を決めることはできないので、調査地全体を自由に動き回ることになる。個体群中に1度も採取されなかった個体がどの程度存在するかは、Data Augmentation(データ付加)という手法により、これらのパラメータから逆算することができる(詳細はGardner et al.(2009)を参照)。なお、推定に際しては、すべてのトラップを含む長方形の範囲を個体数推定の範囲としてユーザが指定する必要がある。これは、計算上は行動圏の中心座標 \mathbf{s}_i がとりうる範囲の制約に相当する。生息密度の計算は、推定された個体数 / 長方形の面積として簡単に計算可能である。また、事前に σ 、 p_0 、 \mathbf{s}_i の値を与えれば、上記の確率ベクトルを計算して多項分布に従う乱数を発生させることでダミーデータを生成することができる。

このモデルは、行動圏の中心座標がとりうる範囲の制約(事前分布またはパラメータモデルと呼ばれる)、行動圏の中心とトラップの位置関係により採取率が決まるプロセス(プロセスモデルと呼ばれる)、確率ベクトルと実際に得られるデータの関係(データモデル)、という3段階の階層によって成り立っている。このようなモデル化の枠組みはベイズの定理と深いかかわりをもつことから、一般に「階層ベイズモデル」と呼ばれる。標識再捕獲モデルに限らず、近年の生態学においては、階層ベイズモデルに基づく新たなデータ解析手法の開発が急速に進んでいる。

4. 空間明示モデル

2-2. 空間明示モデルと捕獲率均一モデルの比較

大規模ヘア・トラップ試験のトラップ設置候補地と均一トラップ配置の下で生成された2種類のダミーデータを用いて、Gardner et al.(2009)の空間明示モデル(**Box 1**を参照)と従来の空間非明示捕獲率均一モデルによる生息密度の推定精度を比較した。空間非明示モデルはOtis et al.(1978)の M_0 モデルを使用した。このモデルは初回の捕獲と再捕獲が同じプロセスによって行われた標識再捕獲データの解析に適した方法であり、ヘア・トラップによる標識再捕獲データはそれに合致していると考えられる。

これらのモデルは階層ベイズモデルとして実装し、パラメータの推定にはフリーソフトWinBUGS 1.4によるギブスサンプリング(**Box**を参照)を用いた。ギブスサンプリングによって、データが与えられた下ですべてのパラメータがとりうるパラメータの値の分布(事後分布)を得ることができる。

いずれのモデルにおいても、パラメータ値の収束は良好であった。得られた事後分布の中央値はパラメータの点推定値として解釈することができる。また、事後分布の95%が含まれるパラメータの範囲(95%信用区間)を調べることで、パラメータの値がとりうる範囲を評価することができる。2つのトラップ配置、2つのモデルの計4通りで生息密度の事後分布中央値と95%信用区間を計算し、真の値である $0.195/\text{km}^2$ と比較した。

空間明示モデルを用いると任意の長方形の範囲における生息数が算出されるため、生息密度は自然に導出される。一方、 M_0 をはじめとする空間非明示モデルでは、推定された個体数がどの範囲に生息する個体群を対象としたものなのかは自明ではない。これまでの生息密度の母数には、トラップ設置位置の凸包の面積やトラップ設置位置から経験的に決めた距離のバッファに含まれる面積など、さまざまなバリエーションがある。ここでは、便宜的に調査地面積 674.74km^2 を個体密度計算の際の分母とした。

2-3. 一回出現個体の除外が生息密度推定に与える影響の評価

1回出現個体を解析から除外するという従来のジェノタイピングエラー対策の有効性を検証するため、生成したダミーデータから1回しか出現しなかった個体を除いたデータを用いた解析を行った。推定は、2種類のトラップ設置位置、空間明示モデルと空間非明示モデルの組み合わせ計4通りで行った。

3. 結果

ダミーデータは乱数によって生成されるため、得られるデータは毎回異なるものとなる。識別された個体数は平均100個体を超えていた。生成されたダミーデータのうち、例として9個体のサンプル採取位置を**図4**に示した。複数回採取された個体については、採取されたトラップが空間的に凝集しているパターンが観察された。複数のダミーデータで統計解析を行ったところ、生息密度の推定結果のばらつきは大きくなかったため、以降の議論は1回の解析結果をもとに進めていく。

4. 空間明示モデル

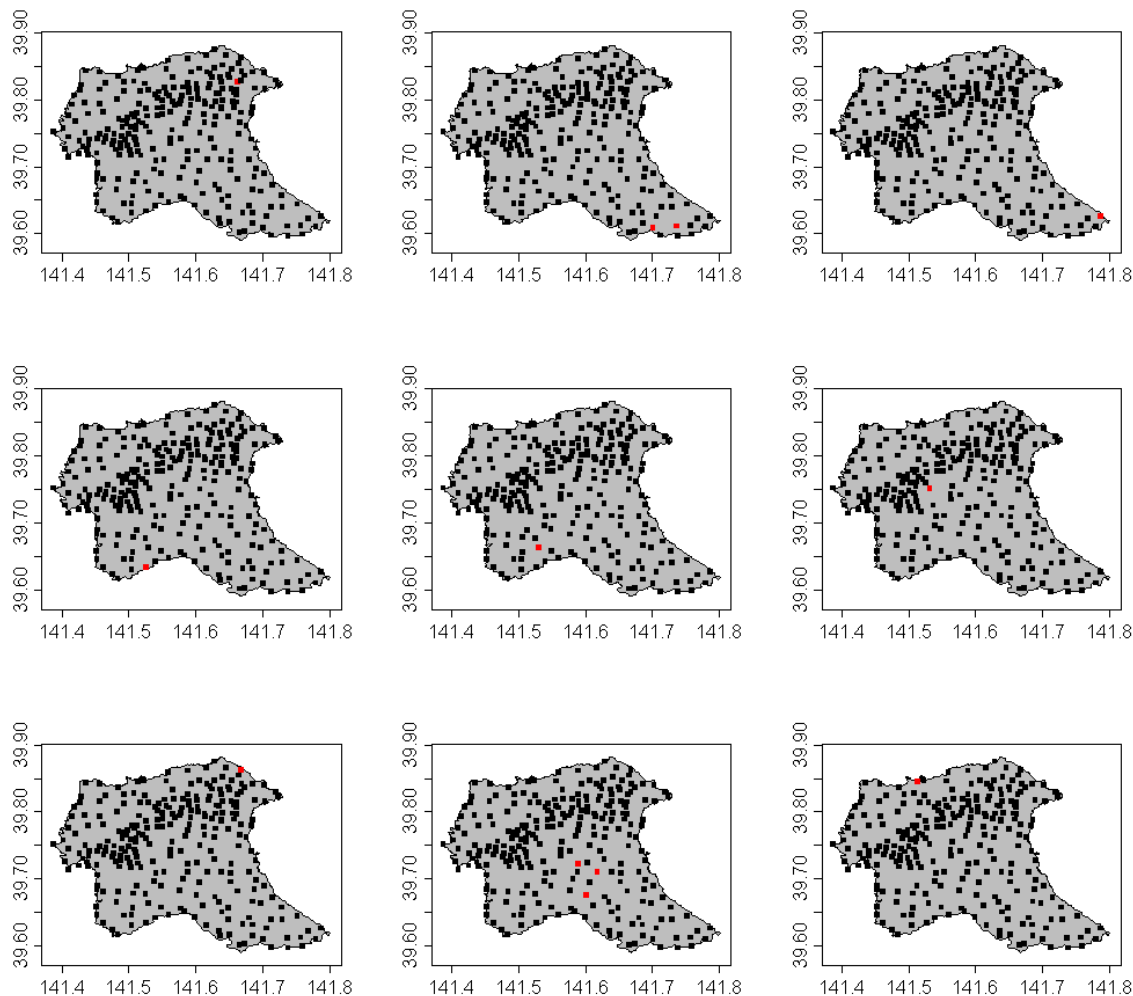


図4 生成されたダミーデータの一例。1枚の図は識別された1個体を示しており、6セッションの間に毛が採取されたトラップを赤い四角形で表している。黒い四角形はサンプルが採取されなかったトラップを示している。実際には、ダミーデータ生成により平均100個体以上の識別個体が得られたが、ここでは9個体のみを示した。

2種類のトラップの配置・空間明示モデルと空間非明示モデルの推定結果を図5に示した。トラップの配置によらず、空間非明示モデルは実際よりも高い生息密度が推定された一方、空間明示モデルの推定値は真の値に近い推定が得られた。また、空間非明示モデルを用いた場合、均一トラップ配置ではトラップ設置予定地よりも大きな生息密度が推定された。

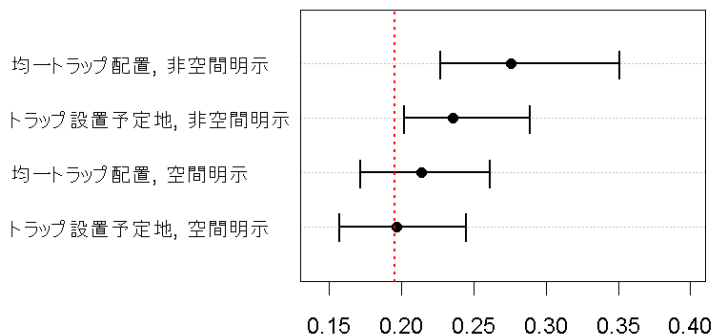


図5 トラップ設置予定地、均一トラップ配置における、空間明示モデルと空間非明示モデルの生息密度推定値。黒点は事後分布中央値、エラーバーは95%信用区間を示す。赤破線は真の個体密度(0.195/km²)を示す。

4. 空間明示モデル

一回出現個体を除外した推定結果を図 6 に示した。いずれのトラップの配置やモデルにおいても、推定された生息密度は真の値の 1/4 程度であり、大幅な過小評価となった。

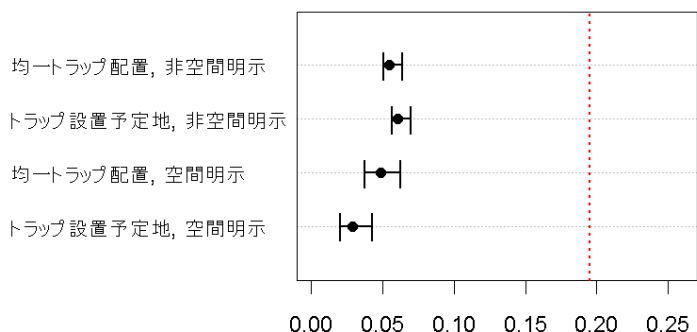


図 6 1 回出現個体をすべて解析から除外したデータによる生息密度推定値。黒点は事後分布中央値、エラーバーは 95%信用区間を示す。赤破線は真の個体密度(0.195/km²)を示す。

4. 考察

空間明示の標識再捕獲のモデルは、サンプルの採取がクマの行動圏とトラップの空間的な位置関係に影響を受ける状況においても真の生息密度に近い値を推定することができた。また、トラップ配置が推定に与える影響に対しては頑強であった。このことは、クマの行動圏とトラップの位置を明示的に組み込んでいることによって得られたものと考えられる。また、任意の範囲における個体数を計算可能であることは、生息密度の計算における面積の客観性を確保する上で非常に重要な特性である。

空間非明示モデルにおける生息密度推定のバイアスの原因は、大きく分けて 2 通りあると考えられる。1 つ目は、トラップの近くにいる個体ほどサンプルを得やすいという点を考慮せず、採取率を一定としてしまうことによるバイアスである。これまでの研究で、採取率が不均一であるときにそれを一定と仮定して推定された生息数は過小評価となることが指摘されている (Royle 2006)。2 つ目は、生息密度を計算する際の面積を過小または過大に見積もることによるバイアスである。本研究では、空間非明示モデルで推定された生息数は真の値よりも過大評価であったことから、生息密度を計算する際に用いた調査地面積(674.74km²)は過小であった可能性が高い。得られた推定値は調査地面積に由来すると考えられる過大評価の傾向が顕著であったため、採取率一定とすることによる生息数過小評価の程度を結果から読み取ることは困難であった。しかしながら、均一なトラップ配置と不均一なトラップ設置予定地の推定を比較すると、不均一なトラップ配置においてより小さい生息密度が推定されたことから、そのバイアスはトラップ配置が不均一であるときにより大きいと考えられる。このことは、過小評価の原因となる個体ごとの採取率のばらつきが、トラップ配置が不均一である条件下でより大きくなることによるものと考えられる。これらの 2 つのバイアス要因によって生息密度は過大評価にも過小評価にもなることから、一般性の高い補正方法を考えることはおそらく困難である。

ただし、実際のヘア・トラップのデータ解析においては、常に空間明示モデルの推定が良い結果を与えるとは限らない。行動圏の制約以外にも、実際の調査においては地形的な要因や季節変化などのさまざまな要因が採取率に影響を与えられられる。それらの影響については、現実を単純化したダミーデータによる検証は不可能である。そのような場合、空間明示モデルを用いても間違った推定が導かれる可能性があるため、注意が必要である。

1 回出現個体をすべて解析から除外した生息密度の推定値は実際の値よりも大幅に過小評価され、この方法はジェノタイピングエラー対策としては不適切であることが分かった。この操作が

4. 空間明示モデル

過小評価を招く理由は2つのものが考えられる。1つ目は、サンプルの除外によって識別される個体が大幅に減少することである。識別された個体数が少なければ、個体群全体のサイズも小さく評価されるのは当然のことである。2つ目は、1回出現個体を除外することで、セッション当たりの採取率が過大に見積もられてしまうことである。2回以上出現した個体のみの情報からは、当然ながら採取率は実際よりも高く見積もられる。推定においては、採取率が高いことは識別された個体は個体群全体をほぼ網羅していることを意味し、1度もサンプルが採取されなかった個体は少ないとみなされてしまう。このように、1回出現個体の除外は2重に生息数を過小評価する方向にバイアスを与えるだろう。

5. 本プロジェクトにおける次年度の大規模ヘア・トラップ試験について

来年度に実施を予定している大規模ヘア・トラップ試験においては、トラップの空間的に均一な配置が困難であると考えられており、それが生息密度推定に与える影響が懸念されていた。しかしながら、今回のダミーデータによる解析により、少なくともクマの行動圏とトラップの空間的な配置による影響は、空間明示モデルを用いて緩和することが可能であると分かった。

6. 今後のヘア・トラップによる生息密度推定への提言

従来手法における生息密度の算出においては、母数となる調査地面積の決め方によって誤った生息密度を導いてしまう可能性が高いことが明らかとなった。また、従来手法はトラップの配置の不均一さに対して頑強でなく、不均一な配置のもとでは個体数が過小評価されてしまう可能性が示唆された。これらのことから、空間非明示のモデルは生息密度の推定手法としては不十分である。空間明示モデルはこれらの問題を解決しうる手法であり、今後の生息密度推定の有力な選択肢であると言える。

1回出現個体をすべて解析から除外することは、ジェノタイプピングエラー対策としては不適切である。この方法以外にも、使用するサンプルの選別や遺伝子型のピークの解釈、統計解析など、分析のさまざまな段階におけるジェノタイプピングエラー対策が提案されている。これらの方法については、湯浅・佐藤(2008)の総説を参照するとよい。

ヘア・トラップにより得られるデータは、本研究で示した行動圏による空間構造以外にも、クマの環境選択や行動の季節変化などのさまざまな要因によって影響を受けている可能性がある。現在、これらすべてを適切に考慮した統計モデルは確立されておらず、今なお発展を続けている段階である。統計解析の方法が変われば推定される個体数は大きく異なるため、推定された生息密度を開示する際には、使用した統計手法や密度を計算する際の調査地面積の定義などの情報も併せて示し、再現性を確保する必要があると考えられる。また、より適切な統計手法を用いて再解析ができるよう、元のデータを将来利用可能な形で保存する体制を作ることが望ましい。特に、空間明示モデルを用いる際には、トラップの位置情報はサンプル採取履歴と併せて必須の情報である。また、トラップの位置情報があれば、GIS データからトラップごとの環境要因を抽出することも可能となり、クマ個体の環境選択を推定する上でも重要である。

引用文献

- Chao, A.; Huggins, R., M. (2005) Classical closed-population capture-recapture models. In *Handbook of capture-recapture analysis* (eds. Amstrup, S. C.; McDonald, T. L.; Manly, F. J.). Princeton University Press, Princeton.
- Gardner, B.; Royle, J. A.; Wegan, M. T. (2009) Hierarchical models for estimating density from DNA mark-recapture studies. *Ecology* 90(4):1106-1115.
- Izumiyama, S.; Shiraishi, T. (2004) Seasonal changes in elevation and habitat use of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Northern Japan Alps. *Mammal Study* 29(1):1-8.
- 環境省自然環境局生物多様性センター (2009) 平成 20 年度自然環境保全基礎調査種の多様性調査 (山形県) 報告書.
- Knapp, S. M.; Craig, B. A.; Waits, L. P. (2009) Incorporating Genotyping Error Into Non-Invasive DNA-Based Mark-Recapture Population Estimates. *Journal of Wildlife Management* 73(4):598-604
- Lukacs, P. M.; Burnham, K. P. (2005) Estimating population size from DNA-based closed capture-recapture data incorporating genotyping error. *The Journal of Wildlife Management* 69(1):396-403.
- McKelvey, K. S.; Schwartz, M. K. (2004) DROPOUT: a program to identify problem loci and samples for noninvasive genetic samples in a capture-mark-recapture framework. *Molecular Ecology* 5(3):716-718
- Miura, S.; Oka, T. (2003) Evaluation of apple bait hair-traps for genetic tagging of Asiatic black bears in the Kitakami Highland, northern Honshu, Japan. *Mammal Study* 28(2):149-152.
- Otis, D. L.; Burnham, K. P.; White, G. C.; Anderson, D. R. (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:1-135.
- Paetkau, D. (2003) An empirical exploration of data quality in DNA-based population inventories. *Molecular Ecology* 12(6):1375-1387
- Royle, J. A. (2006) Site occupancy models with heterogeneous detection probabilities. *Biometrics* 62(1):97-102.
- Woods, J. G.; Paetkau, D.; Lewis, D.; McLellan, B. N.; Proctor, M.; Strobeck, C. (1999) Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin* 27(3):616-627.
- 米田一彦 (1990) 秋田県太平山地域におけるツキノワグマの生態・テレメトリー調査. In 人間活動との共存を目指した野生鳥獣の保護管理に関する研究 (eds. 財団法人日本野生生物研究センター). 環境庁自然保護局, 東京.
- 湯浅卓・佐藤喜和 (2008) ヘア・トラップを用いたクマ類の個体数推定法における課題~ 国内外の事例の比較検討~. *哺乳類科学* 48(1):109-118.
-