

本原稿は著者らにより学術誌「哺乳類科学」へ投稿した際の元原稿
(出版社による編集がなされていないプレプリント)です。ご参考
までにご利用ください。なお、論文掲載後(J-stageによるオープン
アクセス)はそちらを参照してください。

5

なお、電子付録は以下からダウンロード可能です

<http://pub.idisk-just.com/fview/Fr99YI->

[Tg1BR8q_wbDq0mpGxpaYpsPTSneQvX5JiAZ0nGe4O7_O2g8KGh7-
xqq_N](http://pub.idisk-just.com/fview/Fr99YI-Tg1BR8q_wbDq0mpGxpaYpsPTSneQvX5JiAZ0nGe4O7_O2g8KGh7-xqq_N)

10

ニホンジカの低密度管理の実現を目指した
ボイストラップ法の有効性

15

江成広斗¹, 江成はるか^{1,2}

¹山形大学農学部

²雪国野生動物研究会

20

簡略表題: シカ低密度管理のためのボイストラップ法

和文摘要

生態系への不可逆的な影響をもたらさうるニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカ) の分布拡大と個体数増加は, 生息不適地と従来考
25 えられてきた東北地方の多雪地においても懸念されはじめた. しかし, 多雪地における低密度のシカは, 従来の個体数モニタリング手法では検知が困難で, 予防的なシカ管理の実現に課題が残されている. そこで, 筆者らは, シカが発する鳴声により個体を検知するボ
イストラップ法を開発した. ボイストラップ法はシカの鳴き返し行
30 動を応用した能動的なモニタリング手法 (active acoustic monitoring; AAM) と, 自発的に発せられるシカの鳴声を検知する受動的なモニタリング手法 (passive acoustic monitoring; PAM) の2つに分けられる. 本総説は, 生態音響情報を活用した従来のモニタリング手法を概観する作業を通して, シカへの応用の利点と課題を整理すること
35 を目的とした. シカを対象とした AAM として, オスが発情期に発する howl という咆哮に対する鳴き返し行動を利用し, 対象地に侵入した優位オスを検知する簡便法を解説した. PAM として, 侵入初期から定着初期にみられるシカの分布段階の変化を検知することを目的に, 2種の咆哮 (howl, moan) の半自動検出手法を解説した. カメ
40 ラトラップやスポットライトカウントなどの従来手法と比べて, ボイストラップ法は検知率が高いこと, 特に PAM については, その検知範囲の広さと, 検知の半自動化により, 非専門家を含めた多様な担い手によって支えていくことが期待される広域的なシカのモニタリング体制の構築に大きな利点があることを紹介した. ~~~~~

ニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下シカと略記) の採食による農林業被害や森林生態系の不可逆的な改変は広く知られるようになった。その結果、深刻化する被害の軽減、さらには被害拡大の予防を目的に、シカ個体群の適切な管理に向けた国民的関心は高まりつつある。その機運は、2013年に公表された「10年間で全国のシカ個体数を半減させる」という政府方針（環境省・農林水産省 2013）に如実に示されている。

シカの分布拡大は、生息不適地と従来考えられてきた多雪地（Takatsuki 1992; 高槻 1992; Kaji et al. 2000）にも見られ始めている（図 1; 環境省自然環境局 2016; 古澤ほか 2016）。多雪地が多くを占める東北地方の日本海側では、2010年以降になってからシカの分布がはじめて確認された地域がほとんどである。そこで、秋田県と青森県ではシカを対象とした第二種特定鳥獣管理計画を2017年度に策定し、両県ともにシカ不在の生態系を通常と考え、徹底したシカの排除を試みている。しかし、東北日本海側において、多くの地域でシカ分布は確認されているものの、後述するように、従来の個体数モニタリング手法（スポットライトカウントやカメラトラップを用いたものなど。これらの方法は後述する）では検知できる段階にはなく（Enari et al. 2017）、より具体的な管理目標の策定や達成度評価は困難である。

上述のように、侵入初期のシカ低密度地域において、「個体数」を指標とした管理は困難で、分布という在/不在情報に依存せざるをえない。しかし、個体数として検出不可能な低密度状態を含めて、分

70 布には異なる「段階」が存在することにここでは注目していき
たい。すなわち，シカの分布は，千葉県（浅田 2013）とイギリス（外
来種として分布する地域；Ratcliffe 1987；Swanson and Putman 2009）
における長期的な観察例や，侵入初期段階にある山形県（古澤ほか
2016）と岩手県（出口・村山 2016）における断片的な観察例をもと
75 に，以下の 3 つに区分可能である。

【段階 1：侵入初期】1～3 歳程度の若齢オスが分散行動によって新
たな生息地へ侵入し，優位オス（侵入したオスが成熟し，高順位に
なった個体）が見られ始める段階。

80 【段階 2：定着初期】優位オスの数が増加し，発情期には縄張りを形
成する定着個体もみられはじめると同時に，徐々に分布を広げる少
数のメスもその生息地に到達しはじめる段階。

【段階 3：繁殖増加】オスーメス比が同程度になって個体数が顕著に
増加する段階。

シカの個体群動態で見れば，段階 1 は遅滞相，段階 3 は増加相，
85 段階 2 はそれらの移行期とみなせる。ちなみに千葉県の例では，増
加相と遅滞相の境界密度は 5.6 頭/km²とされている（浅田 2013）。増
加相への移行を抑止するシカの遅滞相管理（浅田 2013）を具現化す
るためには，シカ分布に関するこれらの段階変化をモニタリングす
ることが重要である。段階 2 から 3 への移行検知（定着段階以降の
90 事後対応）については，従来の個体数モニタリング手法がそのまま
適応できる（Uno et al. 2006；濱崎ほか 2007；飯島 2017）。一方で，
初期の予防的対応に求められる，個体数として定量化困難な段階 1
を検知したり，段階 1 から 2 への移行を検知したりすることは従来
技術では困難である。たとえば，筆者らは 2016 年にカメラトラップ

95 (Reconyx 社 HC500 を使用) を用いたシカの分布段階に関する予備
的評価を白神・十和田, 朝日山系北部, 朝日・飯豊山系の 3 地域
(それぞれカメラ 32 台を非積雪期に設置) で行ったところ, シカ 1
頭を撮影するために要する調査努力量(カメラ台数×設置日数)はい
100 ずれの地域でも 2,000 台日を超え, カメラトラップによる継続的なモ
ニタリングの困難さが露呈した(江成ほか 未発表).

そこで, 初期の予防的対応に資する個体群モニタリング手法とし
て, 筆者らはシカが発する鳴声を用いた新たな検知技術「ボイスト
ラップ法」(名称は筆者らが考案)を開発した(Enari et al. 2017,
2019). ボイストラップ法はシカの鳴き返し行動(後述)を応用した
105 能動的なモニタリング手法(active acoustic monitoring, 以下 AAM)
と, 自発的に発せられるシカの鳴声を検知する受動的なモニタリン
グ手法(passive acoustic monitoring, 以下 PAM)の 2 つに大別され
る. そこで本総説では, 従来のモニタリング手法との比較を通し
て, AAM と PAM の利点を紹介する. またここでは, 利用者の視点
110 からボイストラップ法を実際に使用する際の手順を詳細に解説する
と同時に, 使用する際の注意点と残された課題について体系的に整
理する.

生態音響情報を活用した野生動物モニタリング: 概説

115

野生動物が発する音声(「生態系における様々なプロセスの中で生
じる環境音」である生態音響情報 ecoacoustics の一つ)を活用した野
生動物個体の検知技術の開発は, 直接観察が困難である一方で音声
コミュニケーションの発達した海棲哺乳類・鳥類・翼手目を対象に

- 120 1990年代から本格的に進められてきた歴史がある (Blumstein et al.
2011; Marques et al. 2013; Shonfield and Bayne 2017; Sugai et al.
2019). しかし, 非飛翔性の陸生哺乳類を対象とした関連研究は国内
外ともに極めて乏しい (Sugai et al. 2019). この理由として, これら
125 哺乳類の多くは, 直接観察, もしくはカメラトラップなどによる間
接的な観察が可能であるため, 「視覚情報を利用しない」という選択
肢が選ばれにくいことが考えられる. しかし, 特に PAM を利用した
調査において, たとえ観察可能な動物であっても, 生態音響情報を
活用する潜在的な利点はいくつか指摘されている.
- 130 1. 生態音響情報は, 視覚情報と比べて周囲の景観を構成する物理的
な構造による制約を受けにくく, より広範囲に位置する対象動物
を検知可能である (Marques et al. 2013; Sugai et al. 2019)
2. 音声を発する野生動物個体の検知能力が優れているため, 昼行
性・夜行性にかかわらず, 個体数が少ない種でも検知可能である
135 (Marques et al. 2013)
3. 音声を発する動物であれば複数種を同時にモニタリング可能で,
生物多様性の評価にも有効である (Sueur et al. 2008; Ross et al.
2018; Sugai et al. 2019)
4. 視覚情報と比べて比較的シンプルなアルゴリズムで種判定を自動
140 化できる (Aide et al. 2013; Heinicke et al. 2015; Kalan et al.
2015)
5. 検知範囲の広さ, さらには種判定の自動化により, 調査者の経験
の多寡に由来するバイアス (例えば, 器材設置場所の選択や種判
定にかかわるバイアス) を減少させられると同時に, その検知力

145 や誤判定率を明示できる (Digby et al. 2013; Kalan et al. 2015;
Enari et al. 2019)

6. 対象種から発される鳴声種やその発声様式によって, 対象種の在
/不在だけでなく, その個体や個体群の状態 (たとえば, 後述す
るようなシカ分布の段階) も判断できる (Enari et al. 2019; Sugai
150 et al. 2019)

ただし, こうした潜在的な利点を, 非飛翔性の陸生哺乳類を対象に
実際のフィールド研究から確かめられた事例は極めて少なく, マル
ミミゾウ (*Loxpdonta africana cyclotis*) (Thompson et al. 2010) や, コ
155 アラ (*Phascolarctos cinereus*) (Hagens et al. 2018), 一部の霊長類に
限られ (Heinicke et al. 2015; Kalan et al. 2015; Enari et al. 2019), 有
蹄類に関する検証例は後述する筆者らの取り組み以外に存在しな
い.

160 オスの鳴声の特徴と社会的意味

シカを対象にしたボイストラップ法を解説するに際して, まず個
体検知の指標としたシカ鳴声の特徴について解説したい. ほかの多
くの有蹄類と同様に, シカは同性ごとに群れを構築する (Main et al.
165 1996). しかし, 発情期 (8月下旬から11月中旬で, 10月にピーク
を迎える; 南 2008) に限ってはその社会構造が変化し, 優位オスが
繁殖のための縄張りを形成し, メスを囲い込む (Miura 1983). ただ
し, こうしたハーレムを形成する一夫多妻の繁殖形態だけではな
く, 乱婚型がみられる地域もある (Minami 1998; 南 2008). 発情期

170 におけるオス間もしくはオスメス間の個体間交渉の手段として、
幼獣以上のオスは通常 8 種類の異なる社会的な機能を持つ鳴声を発
声し、そのうち howl と moan の 2 種は高頻度かつ大音量で発声され
る咆哮である（図 2a と b; Minami and Kawamichi 1992; Minami
1998）。howl は平均 3 回連続して発声されることが多い一方で、
175 moan は単発で発せられる（Miura 1984; Minami and Kawamichi 1992;
Minami 1998）。両咆哮ともに大きな振幅数を持つ音であるため、自
然環境下における音声到達距離（＝人の可聴範囲）は howl では 120
～740 m ($n = 40$)、moan では 75～410 m ($n = 71$) に達し、その距離
の個体内差は少ない一方、個体間差は大きい（Minami 1998）。ま
180 た、howl は 8 月下旬から発せられはじめ、10 月中旬に発声頻度のピー
クを迎えること、moan の発生頻度も発情行動の頻度と強く相関す
ることも明らかにされている（Minami 1998）。

各咆哮が個体間交渉の際に持ちうる社会行動学的な意味について
整理する。howl は優位オスのみが発する咆哮であるが、縄張りを持
185 たない優位オスもしばしば発する（Minami 1998）。そのため、howl
は縄張り主張のためというよりも、優位オス同士で互いの位置を主
張するための鳴声であると考えられている（Miura 1984; Minami and
Kawamichi 1992; Minami 1998）。一方で、moan は縄張りを形成する
優位オスのみが発する鳴声であり、5,000 回を超える観察例から、6
190 割近くのケースで囲い込んだメス（ハーレムを維持するため）、もし
くはオスとメスのペア（他の縄張りオスに対する自身の存在主張の
ため）に対して発せられることが報告されている（Minami 1998）。
すなわち、moan はその発声目的にかかわらず、メスが存在する蓋然
性が高いことを示している。それぞれの咆哮が持ちうる社会行動学

195 的な意味を踏まえると，howlのみが散発的に聴かれる地域は上述の
侵入初期（段階1）で，howlの発声頻度が高まると同時にmoanも聴
かれる地域は定着初期（段階2）へ移行した可能性があることを示唆
している．

200

AAMを用いたシカ検知手法

AAMとは，人工的に発せられた音響シグナルに対する反響エコー
によって対象動物を探知する技術（アクティブソナー）を利用した
モニタリング手法を意味する（Marques et al. 2013）．ただし，陸上動
205 物においても「鳴き返し法（playback survey）」という形で，人工的
な音声刺激に対する応答を探知することで対象動物個体を検知する
手法は以前から試みられており，鳥類（Watson et al. 1999; Conway et
al. 2005）をはじめ，霊長類（Gestich et al. 2017），ウサギ目（佐藤ほ
か 2009），齧歯目（Tamura et al. 2013）などを対象にこれまで応用さ
210 れてきた．

複数の有蹄類においても，「鳴き返し」という行動特性があること
はこれまでに確かめられている（Reby et al., 1999; Garcia et al.,
2014）．本研究で対象とするシカも，優位オスの場合，他個体が発し
たhowlを聞くと，その音源方向に直ちに頭を向けsnortという多音
215 節の鳴声を発したのち，同じくhowlにより鳴き返し（calling
exchange）を行うことが知られている（Minami 1993, 1998）．他個体
のオスのhowlに対して5分以内に返されたものを「鳴き返し」と定
義し，複数のオスがいる環境下で自発的に発声されたhowlを949回
観察したところ，その480回（51.0%）で鳴き返しが生じ，その頻度

220 は夕方（16：00~18:00）に高まることが報告されている（Minami
1998）。moan も 3 割程度の確率で鳴き返しは生じるが（Minami
1998），上述した音声到達距離も考慮し，howl を利用した鳴き返しに
よる検知手法の体系化を筆者らは試みた（AAM の作業手順は図 3
を参照；Enari et al. 2017）。

225 シカの鳴き返し行動は，オスの咆哮に似せた音声を発する笛（シ
カ笛）でも誘発できると考えられている（Minami 1993）。そこで，
筆者らは，異なる 3 種のシカ笛と，咆哮を模した電子音，さらには
録音した howl を出力 30W のスピーカ（TOA 製 ER-2830W）で再生
230 する方法を用いて，この鳴き返し行動を誘発させやすい音源を特定
する作業を，シカ密度の異なる複数の調査サイトで繰り返し試み
た。その結果，音源によって鳴き返し頻度に顕著な差はみられなか
ったものの，どの調査サイトにおいても，録音 howl の再生音が最も
安定した鳴き返し確率を得られたことを報告した（Enari et al.
2017）。

235 ここで示した筆者らの調査は，異なる音源に対する鳴き返し行動
の誘発確率を評価することを主目的としたものであったため，人工
的な咆哮を再生後，短時間（10 秒間）に発生した howl のみを「鳴き
返し」として扱った。しかし，Minami（1998）は，鳴き返し行動は
howl 発声後，1~4 分の間隔をあけて生じやすいことを報告してい
240 る。そのため，シカ低密度地域で AAM を実施する際には，録音
howl 再生後，4 分間程度は鳴き返しの有無を調査者は確認する必要
がある。

AAM は howl の再生音が届く範囲内に位置する優位オス（縄張り
を形成しているとは限らない）を検知する手法である。そのため，

245 howl の再生音量を大きくすることでより広範囲に位置するオスに鳴
き返し行動を誘発させることが期待される。しかし、鳴き返される
howl を捉える調査者の聴力に限界があることに注意が必要である。
そこで、2017 年 11 月 7 日に月山高原牧場（平坦な草地環境、気温
17.7 度、湿度 83.5%）において、録音した howl を 97dB（発声場所
250 から 1m 地点の howl 音圧の平均値; Enari et al. 2017）の音量で上述し
たスピーカにて再生し、調査者の可聴限界を測定した。その結果、
音源から 800 m 地点までは十分に確認できることが示された（加
藤・江成 未発表）。可聴範囲は howl 音の過剰減衰を高めることにな
る立木密度や樹種（Marten and Marler 1977）、さらには調査者による
255 咆哮判別を阻害する外部雑音にも影響を受けるものと考えられるた
め、この数値は最大値と考えるべきだが、AAM の有効半径を考える
一つの目安になる。

AAM は対象とした森林域に、その場に定着する可能性がある優位
オスが侵入したか否かを、事前準備なしで即座に確認できる簡便法
260 として有益である。これにより、これまでシカ不在と考えられてい
た飯豊-朝日山系の山岳地帯において、シカの検知に筆者らは成功し
た。さらに、2017 年 10 月に筆者らが栃木県那須町で行った評価実験
では、次で紹介する PAM では検知できない咆哮頻度の低いオスにつ
いても、AAM では検知可能であることを示した（江成ほか 未発
265 表）。ただし、AAM は文字通り能動的な調査手法であるがゆえに、
広域の調査対象域（たとえば市町村単位のモニタリングなど）に運
用するのは、それに要する労力と時間を考えると現実的ではない。
広域的なモニタリングには、次で紹介する PAM が有利である。AAM
を使用する場合のその他の注意点として、(1) 近くにオスがいる状

270 態で howl 音を再生した場合，調査者に対して興奮したシカが突発的に
に接近するリスクがあること，(2) 近隣に住宅地が分布する地域で
AAM を実施する場合，事前に地域住民への周知と理解が必要である
こと，(3) 大きな環境雑音が生じている条件下における調査（たと
275 えば，降雨や強風を伴う日の調査，交通量の多い道路近くでの調
査）では検知率が低下しやすいこと（Enari et al. 2017），(4) AAM
は発情期（特にそのピークを迎える 10 月）にみられる季節利用域を
評価するモニタリング手法であるため，季節移動を行うシカ
（Sakuragi et al. 2003）の行動圏（すなわち通年の利用域）の評価は
できないこと，があげられる．これらの注意点に配慮して AAM を活
280 用することが望まれる．

PAM を用いたシカ分布段階の評価

1. PAM の概説

285 カメラトラップと同様に，調査対象地に複数の器材を設置して，
受動的なアプローチでシカを検知するボイストラップ法が PAM であ
る．この節では，陸生動物を対象として 1990 年代から開発されはじ
めた PAM（Sugai et al. 2019）の一般的な特徴について概説する．

PAM において，対象種が発する鳴声を検知するために，自立型の
290 録音機（autonomous recording units; 以下，ARUs）が用いられる．
ARUs とは，マイクロフォン（通常は無指向性），アンプ，デジタル
ストレージを備えた録音機材を指し，家電としても流通している
「リニア PCM（pulse code modulation）レコーダ」を用いることがで
きる．ちなみに，後述する鳴声検出のための解析において，一般的

295 には非圧縮の音声データフォーマット（WAV形式など）が用いられる。一方で、音声の圧縮が鳴声検知率に及ぼす影響が不明なため、非可逆圧縮音声（MP3形式など）でしか録音できないICレコーダの利用は現時点では推奨されない。また、一般的なりニアPCMレコーダは、限られたバッテリー容量であると同時に、野外環境（降雨や寒冷/高温環境）における耐久性に課題があり、野外に設置するには調査者独自の工夫が必要である。そこで、近年では、専用に開発されたARUsが用いられることが多い（たとえば、北米のWildlife Acoustics社が販売するSong meterシリーズ）。こうした専用ARUsは、対象種の発声特徴にあわせた録音スケジュールや音声周波数帯域、サンプリングレート（一秒間あたりに記録される音声信号の数）、アンプの利得（音声信号の増幅率）などの詳細な設定だけでなく、録音地点の不要な環境雑音をカットするフィルタ機能、クマ類からの攻撃から器材を守るためのプロテクタ、盗難防止ケーブルなどが備え付けられているものもある。ちなみに上述したSong meter

300

305

310 シリーズのSM4であれば、最大4TBのデジタルストレージ（SDXCカードを2枚）の搭載が可能で、標準的に装填可能な単一電池4本で最大450時間の録音が可能である。ただし、この数値は設定により変動する。添付されている器材調整用のソフトウェアで、任意の設定で使用した場合の最大録音可能時間を予め調べることができ

315

る。PAMではカメラトラップと同様に、調査地に任意の設置密度で等間隔、もしくはランダムにARUsを配置し、連続的に録音したり、もしくは対象動物の発声頻度の時刻変化を考慮した録音スケジュールで使用したりする。

録音データから鳴声を検出する作業に際して、録音音声を視覚化

320 し、音響的特徴（時間、周波数、信号成分の強度）を抽出するため
に、高速フーリエ変換を用いて音声をスペクトログラム（図 2 はそ
の一例）に変換する。初期の PAM では、録音データのスペクトログ
ラムを人の目や耳で直接確認し、対象とする鳴声を検出するマニ
325 アル法がよく利用されてきたが、現在では検出作業の自動化が試み
られている（Sugai et al. 2019）。自動化のためには、検出対象とした
鳴声がある音響的特徴を事前に明らかにする必要がある。PAM が
よく利用されてきた鳥類において、`xeno-canto` と呼ばれる音声識別に
利用可能なオープンアクセスのオンラインリポジトリ
（<https://www.xeno-canto.org/> 2019 年 7 月 20 日確認）がすでに公開
330 されており、2019 年 6 月現在でその種数は 1 万種を超えている。し
かし、著者らの知る限り、シカを含む非飛翔性の哺乳類についての
リポジトリは存在しないため、PAM を利用する際には、対象種の鳴
声が高頻度で録音可能な環境で事前に数多くの学習データ（`training`
`data`）を集積する必要がある。その後、機械学習（決定木、ランダム
335 フォレスト、隠れマルコフモデルなど）や、より複雑な音声識別を
可能にする深層学習（畳み込みニューラルネットなど）を利用し
て、集積された学習データから鳴声を効率的に検出可能な分類器
（`sound recognizer` や `sound detector` と呼ばれる）を構築し、すべて
の録音データから対象とする鳴声だけを自動検出する（Shonfield and
340 Bayne 2017; Stowell et al. 2019）。こうした一連の検出作業を進める
ためのソフトウェアはすでに開発されており、オープンソースの R
パッケージとして配布されている `monitoR`（相互相関分析や `binary`
`point-matching` という手法が利用可能; Katz et al. 2016）や `warbleR`
（上述の `xeno-canto` を用いた相互相関分析に有益; Araya-Salas et al.

345 2017) から, シェアウェアの Avisoft-SAS Lab Pro (ドイツの Avisoft
Bioacoustics 社が販売), Kaleidoscope Pro (北米の Wildlife Acoustics
社が販売) や Raven Pro (北米の The Cornell Lab of Ornithology が販
売) などがあげられる.

現在用いることができる機械学習や深層学習を利用した鳴声の自
350 動検出において, 第一種過誤 (= 偽陽性. 録音データから鳴声でな
い音声を誤って検出してしまう) や第二種過誤 (= 偽陰性. 録音デ
ータに存在するはずの鳴声を検出できない) を完全に回避すること
は難しい (Buxton and Jones 2012; Digby et al. 2013; Zwart et al.
2014). 特に, 録音データに検出対象の鳴声の出現頻度が乏しい場
355 合, 第一種過誤は生じやすい (Miller et al. 2012). そこで, 分類器
によって鳴声候補として検出された音声を対象に, 真の鳴声である
か否かを判断するためのスクリーニング作業が取り入れられること
が多い (通常は人の目や耳による確認作業である. こうした人手に
よるマニュアル作業が一部加わる PAM を半自動化法と呼ぶ; Sugai et
360 al. 2019). また, PAM は第二種過誤が含まれる不完全な在データの
検出 (imperfect detection) であることを前提に, 個体数推定にしば
しば用いられる distance sampling 法や mark-recapture 法をベースにし
た統計処理 (Marques et al. 2013), さらにサイト占有率モデルを利用
した個体数モニタリング手法への応用 (Wood et al. 2019) が可能
365 である.

2. 低密度のシカを対象にした PAM の有効性と注意点

上述したように侵入初期 (段階 1) や, 定着初期 (段階 2) への移
行期にみられる極めて低密度のシカを検知することは従来手法では

370 難しいことが予想された。そこで、筆者らは、東日本各地のシカ個
体数密度が異なる地域を対象に、カメラトラップやスポットライト
カウント（夜間に車を低速走行させ、その両サイドからスポットラ
イトを照射し、シカを探索する方法）を用いた従来手法と、PAMに
375 によるシカ個体の検出確率を繰り返し比較した（Enari et al. 2017,
2019）。ここで採用したPAMの調査設計は図4に示した。筆者らの
先行研究では、上述したオスが発する howl と moan のほかに、警戒
声（alert bark）も検知対象とした。警戒声は主に成獣メスが発する
ことが知られているため（Minami and Kawamichi 1992）、対象地への
メスの侵入を検知するために有益と考えたためである。ただし、
380 （1）オスも警戒声を発することが経験的に知られている地域もあ
ること、（2）一音節の単純な音響特性を持つ警戒声についてはPAM
による検知率を高めることが難しいこと、からその有効性には懸念
がある。そのため、ここでは警戒声の説明は除外した。

主な結果として、再現率（recall rate：実際に録音されていた鳴声
385 のうち、分類器で検出された割合）は howl で 85%、moan で 72%で
あり、その検知率（「調査努力量＝設置器材数×設置日数」あたりの
検知数）はカメラトラップの数十倍から100倍以上に達することが
明らかとなった（Enari et al. 2019）。この検知率の高さは、ARUsの
優れた検知範囲に起因することが考えられる。たとえば、howl の検
390 知範囲は直線距離にして190m、面積にして11.3 ha となり（Enari et
al. 2019）、検知面積は0.002～0.032 ha 程度のカメラトラップ（Meek
et al. 2012）をはるかに凌ぐ。同様に、福島県会津地方で行った評価
実験では、スポットライトカウントではシカ不在と判断された山城
においても、PAMではシカ分布は侵入初期（段階1）であることが

395 特定された (Enari et al. 2017). スポットライトカウントは, シカ採食による下層植生の衰退が発生していないシカ低密度地域 (すなわち採食ラインが形成されていない見通しの悪い景観を持つ山域) では, カメラトラップ以上にシカ分布評価が困難であることも示された.

400 このように, howl と moan の 2 つの咆哮の有無だけで, シカの低密度個体群を対象とした分布段階の判断は可能であることを考えると, PAM によるシカの個体群モニタリングへの応用は有益であると判断される. ただし, PAM を使用する際には次の注意点と課題があることを列記しておきたい.

405

- AAM と同様に, PAM は発情期にみられるシカの季節利用域を評価する手法であり, 行動圏の評価には使用できない

- カメラトラップ同様にクマ類による器材への攻撃は散発的に発生する. そのため, クマ類の密度が高い地域では頑丈なプロテクタ

410 をつけることが推奨される

- 物理的に保護することが困難な ARUs のマイクロフォンは, カモシカなどにかじられ損傷することがある. そのため, 可能な限り高い位置に ARUs を固定する必要がある

- 可能な限り高い位置に ARUs を設置することは, 地上近くにおいて顕著に発生しやすい音声の過剰減衰を回避することにもつながる (Marten and Marler 1977)

415

- howl と moan の発声頻度には共通した時刻変化がある. 具体的には, 2 種の咆哮ともに日の出と日の入りに頻度が最大となる明瞭なピークがあると同時に, 深夜 1 時ごろにも頻度が高まりやす

420 い．そのため，こうした頻度変化にあわせた録音スケジュールが
PAM を長期運用する場合は有益である．たとえば，発声頻度のピーク時のみ録音する方法（10月であれば午前3～7時と午後4～6時に録音）や，オフピーク時以外を録音する方法（午前7時から午後3時に録音）があげられる．前者設定の場合，設置地点の

425 ARUs が検出可能なすべての咆哮の4割，後者であれば9割が録音されていることが期待される（Enari et al. 2019）

- 強雨や強風などに由来する環境雑音の大幅な増加は，分類器の再現率の低下をもたらしうるため（加藤・江成 未発表），悪天が続く期間は PAM を実施するべきではない

430 ● ニホンザル（*Macaca fuscata*）でみられるような鳴声の音響特性の地域差（Koda and Sugiura 2010）がシカにおいても存在するかは不明である．そのため，鳴声検出率の地域差については今後検討する必要がある

- PAM により侵入初期（段階1）と判断された飯豊-朝日山系において，シカ一頭を検知するために必要とされた調査努力量

435 （ARUs 数×設置日数）は平均で約100台日であった（Enari et al. 2019）．この数値と上述の ARUs 一台の検知範囲を考慮すると，ある1km²の調査地をくまなく評価するセンサス調査を考えた場合，9台の ARUs を等間隔に設置し，発情期間中（8月下旬から

440 11月中旬）は連続的に録音をする必要がある．また，調査地が広域の場合，ARUs 一台を設置する標本調査区を系統的にもしくはランダムに抽出することが現実的で，標本抽出数はその調査に求められる確度によって決定されることになる（標本抽出の考え方については，以下が参考になる；江成 2015）．

おわりに

本論では，シカの低密度管理を目的とした分布の段階変化の判定に資するボイストラップ法を解説した．紹介した2つの手法とも，
450 低密度のシカ個体群においても一定の検知確率が担保されると同時に，AAMは着手のしやすさが，PAMはモニタリングに要する人的労力の節約が大きな利点となる．特にPAMにおいては，カメラトラップと比べて検知範囲が広いこと，さらには検知を半自動化できることにより，調査や解析の経験多寡に由来する調査者間バイアスを抑
455 制しやすい．この利点は，非専門家を含めた多様な担い手によって支えていくことが期待される広域的なシカのモニタリング体制の構築において魅力的なものである．

本論で紹介したボイストラップ法は，低密度状態のシカを検知するという社会ニーズに応えることを主目的としており，個体数の密度指標としての応用は現段階では検討していない．ただし，一
460 個体が一日当たりに自発的に発声する回数が安定している howl

(Minami 1998) については，その発声数をオスの密度指標として活用できる可能性はあると筆者らは考える．シカ低密度以上の地域におけるボイストラップ法の活用の幅を広げるためには，シカの咆哮
465 に関する行動学的な評価（特に咆哮の発生頻度や発声音量に及ぼす外部要因の特定）や，景観構造（植生や地形など）と咆哮の検知可能範囲の関係性についての整理が必要であるだろう．

上述したように，これまでシカの生息不適地と考えられてきた多雪地を含め，シカの分布回復と高密度化に関する懸念は広がって

470 る。繁殖増加（段階3）に入る前の予防的対応の必要性が叫ばれるよ
うになった今だからこそ，こうした新規技術の普及は喫緊の課題と
なる。ただし，ボイストラップ法はシカの分布段階をとらえる「手
段」であり，実施することは「目的」ではないことに注意が必要で
ある。各分布段階に達した場合の具体的な行動計画（予防的対応の
475 ために採りうる管理施策）の策定が先にあるべきことは論を俟たな
い。残念ながら，シカ分布の新規回復地域の多くは，人口減少時代
を迎えた日本のなかでも特に過疎地域が多く，採りうる管理施策は
限定的かもしれない。シカとの付き合いは5年や10年で終わるわけ
ではない。鳥獣行政にかかわる関連予算の拡充は進められてきた
480 が，一過性の予算だけに依存した対症療法では意味がない。長期的
な展望のなかから，実現可能な管理施策を見極め，それを円滑に進
める一助としてボイストラップ法を活用して頂きたい。

謝辞

485

ボイストラップ法の開発に際する野外評価実験において，奥田 圭
博士（広島修道大学），奥田 加奈氏（当時 岩手大学大学院），丸山
哲也氏（当時 栃木県林業センター），加藤 亜沙美氏・久納 拓哉
氏・菅原 江理氏・斎藤 昌幸博士（以上は山形大学農学部）に協
490 力いただいた。また，本論をまとめるに際して，シカ鳴声にかかわ
る貴重な研究資料を南 正人博士（麻布大学）より提供いただい
た。なお本研究は，（公財）自然保護助成基金第28期（2017年度）
プロ・ナトゥーラ・ファンド助成，科学研究費補助金（若手研究
A）26701007，山形大学 先進的研究拠点 YU-COE（C）の研究助成

495 により実施されたことを申し添える。

引用文献

- Aide, T. M., Corrada-Bravo, C., Campos-Cerqueira, M., Milan, C., Vega,
500 G. and Alvarez, R. 2013. Real-time bioacoustics monitoring and
automated species identification. PeerJ 1: e103.
- Araya-Salas, M., Smith-Vidaurre, G. and Golding, N. 2017. warbleR: an
R package to streamline analysis of animal acoustic signals. *Methods
in Ecology and Evolution* 8: 184-191.
- 505 浅田正彦. 2013. ニホンジカとアライグマにおける低密度管理手法
「遅滞相管理」の提案. *哺乳類科学* 53: 243-255.
- Blumstein, D. T., Mennill, D. J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K.,
Patricelli, G., Deppe, J. L., Krakauer, A. H., Clark, C. and
Cortopassi, K. A. 2011. Acoustic monitoring in terrestrial
510 environments using microphone arrays: applications, technological
considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology* 48: 758-
767.
- Buxton, R. T. and Jones, I. L., 2012. Measuring nocturnal seabird
activity and status using acoustic recording devices: applications for
515 island restoration. *Journal of Field Ornithology* 83: 47-60.
- Conway, C. J., Gibbs, J. P. and Haukos, D. 2005. Effectiveness of call-
broadcast surveys for monitoring marsh birds. *The Auk* 122: 26-35.
- 出口善隆・村山恭太郎. 2016. 新規分布地域におけるニホンジカの生
息地利用および性別割合. *哺乳類科学* 56: 37-41.

- 520 Digby, A., Towsey, M., Bell, B. D. and Teal, P. D. 2013. A practical
comparison of manual and autonomous methods for acoustic
monitoring. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 675-683.
- 江成広斗. 2015. 個体数の評価. 野生動物管理のためのフィールド調
査法: 哺乳類の痕跡判定からデータ解析まで(關 義和・江成広
525 斗・小寺祐二・辻大和, 編), pp. 313-351. 京都大学学術出版会,
京都.
- Enari, H., Enari, H., Okuda, K., Yoshita, M., Kuno, T. and Okuda, K.
2017. Feasibility assessment of active and passive acoustic
monitoring of sika deer populations. *Ecological Indicators* 79: 155-
530 162.
- Enari, H., Enari, H.S., Okuda, K., Maruyama, T. and Okuda, K.N. 2019.
An evaluation of the efficiency of passive acoustic monitoring in
detecting deer and primates in comparison with camera traps.
Ecological Indicators 98: 753-762.
- 535 古澤優佳・斉藤正一・千葉 翔・高橋文. 2016. 山形県におけるニホン
ジカ侵入初期の目撃情報及び目撃地の特徴. *東北森林科学会誌* 21:
66-70.
- Garcia, M., Wyman, M. T., Charlton, B. D., Fitch, W. T. and Reby, D.
2014. Response of red deer stags (*Cervus elaphus*) to playback of
540 harsh versus common roars. *Naturwissenschaften* 101: 851-854.
- Gestich, C. C., Caselli, C. B., Nagy-Reis, M. B., Setz, E. Z. F. and da
Cunha, R. G. 2016. Estimating primate population densities: the
systematic use of playbacks along transects in population surveys.
American Journal of Primatology 79: e22586.

- 545 Hagens, S. V., Rendall, A. R. and Whisson, D. A. 2018. Passive acoustic surveys for predicting species' distributions: Optimising detection probability. *PloS one* 13: e0199396.
- 濱崎伸一郎・岸本真弓・坂田宏志. 2007. ニホンジカの個体数管理にむけた密度指標（区画法，糞塊密度および目撃効率）の評価. *哺乳類科学* 47: 65-71.
- 550 Heinicke, S., Kalan, A. K., Wagner, O. J., Mundry, R., Lukashevich, H. and Köhl, H. S. 2015. Assessing the performance of a semi-automated acoustic monitoring system for primates. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 753-763.
- 555 飯島勇人. 2017: シカの管理目標のあり方. 日本のシカ—増えすぎた個体群の科学と管理（梶 光一・飯島勇人，編），pp. 224-239. 東京大学出版会，東京.
- Kaji, K., Miyaki, M., Saitoh, T., Ono, S. and Kaneko, M. 2000. Spatial distribution of an expanding sika deer population on Hokkaido Island, Japan. *Wildlife Society Bulletin* 28: 699-707.
- 560 Kalan, A. K., Mundry, R., Wagner, O. J., Heinicke, S., Boesch, C. and Köhl, H. S. 2015. Towards the automated detection and occupancy estimation of primates using passive acoustic monitoring. *Ecological Indicators* 54: 217-226.
- 565 環境省. 2016. 特定鳥獣に係る保護管理施策推進のための人材育成研修及び対応等調査・検討業務報告書. 環境省自然環境局，東京，361pp.
- 環境省・農林水産省. 2013. 抜本的な鳥獣捕獲強化対策. 環境省・農林水産省，東京，6pp.

- 570 Katz, J., Hafner, S. D. and Donovan, T. 2016. Tools for automated
acoustic monitoring within the R package *monitoR*. *Bioacoustics* 25:
197-210.
- Koda, H. and Sugiura, H. 2010. The ecological design of the affiliative
vocal communication style in wild Japanese macaques: behavioral
575 adjustments to social contexts and environments. In (N. Nakagawa,
M. Nakamichi, and H. Sugiura, eds.) *The Japanese Macaques*, pp.
165-190. Springer Japan, Tokyo.
- Main, M. B., Weckerly, F. W. and Bleich, V. C. 1996. Sexual segregation
in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy* 77:
580 449-461.
- Marques, T. A., Thomas, L., Martin, S. W., Mellinger, D. K., Ward, J. A.,
Moretti, D. J., Harris, D. and Tyack, P.L. 2013. Estimating animal
population density using passive acoustics. *Biological Reviews* 88:
287-309.
- 585 Marten, K. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance
for animal vocalization: I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology
and Sociobiology* 2: 271-290.
- Meek, P. D., Ballard, G. and Fleming, P. J. S. 2012. An introduction to
camera trapping for wildlife surveys in Australia. *PestSmart Toolkit*
590 Publication, Canberra, Australia, 85pp.
- Miller, D. A., Weir, L. A., McClintock, B. T., Grant, E. H. C., Bailey, L.
L. and Simons, T.R. 2012. Experimental investigation of false
positive errors in auditory species occurrence surveys. *Ecological
Applications* 22: 1665-1674.

- 595 Minami, M. 1993. Similarity of instrumental sounds to vocalization of
sika deer *Cervus nippon*. Journal of the Mammalogical Society of
Japan 18, 69-77.
- Minami, M. 1998. Vocal repertoire and the functions of vocalization in
the rutting season in sika deer, *Cervus nippon*. Doctoral dissertation
600 at Faculty of Science, Osaka City University, Osaka, 119pp.
- 南 正人. 2008. 個体史と繁殖成功—ニホンジカ. 日本の哺乳類学：
②中型哺乳類・霊長類 (高槻成紀・山極寿一, 編), pp. 123-148.
東京大学出版会, 東京.
- Minami, M. and Kawamichi, T. 1992. Vocal repertoires and classification
605 of the sika deer *Cervus nippon*. Journal of the Mammalogical Society
of Japan 17, 71-94.
- Miura, S. 1983. Grouping behavior of male sika deer in Nara park, Japan.
Journal of the Mammalogical Society of Japan 9: 279-284.
- Miura, S. 1984. Social behavior and territoriality in male sika deer
610 (*Cervus nippon* Temminck 1838) during the rut. Zeitschrift für
Tierpsychologie 64: 33-73.
- Ratcliffe, P. 1987. Distribution and current status of sika deer, *Cervus
nippon*, in Great Britain. Mammal Review 17: 39-58.
- Reby, D., Cargnelutti, B. and Hewison, A. 1999. Contexts and possible
615 functions of barking in roe deer. Animal Behaviour 57: 1121-1128.
- Ross, S. R. P. -J., Friedman, N. R., Dudley, K. L., Yoshimura, M.,
Yoshida, T. and Economo, E. P. 2018. Listening to ecosystems: data-
rich acoustic monitoring through landscape-scale sensor networks.
Ecological Research 33: 135-147.

- 620 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.
- 佐藤周平・柳川 久・石山浩一・谷津繁芳. 2009. 大雪山系低標高域
625 におけるエゾナキウサギによる小規模岩塊地の利用. *森林野生動
物研究会誌* 34: 31-36.
- Shonfield, J. and Bayne, E. 2017. Autonomous recording units in avian
ecological research: current use and future applications. *Avian
Conservation and Ecology* 12: 14.
- 630 Stowell, D., Wood, M. D., Pamuła, H., Stylianou, Y., Glotin, H. and
Orme, D. 2019. Automatic acoustic detection of birds through deep
learning: The first Bird Audio Detection challenge. *Methods in
Ecology and Evolution* 10: 368-380.
- Sueur, J., Pavoine, S., Hamerlynck, O. and Duvail, S. 2008. Rapid
635 acoustic survey for biodiversity appraisal. *PloS one* 3: e4065.
- Sugai, L. S. M., Silva, T. S. F., Ribeiro Jr, J. W. and Llusia, D. 2019.
Terrestrial passive acoustic monitoring: review and perspectives.
Bioscience 69: 15-25.
- Swanson, G.M. and Putman, R.J., 2009. Sika deer in the British Isles. In
640 (D. R. McCullough, S. Takatsuki and K. Kaji, eds.) *Sika Deer:
Biology Conservation, and Management of Native and Introduced
Populations*, pp. 595-614. Springer, Tokyo.
- Takatsuki, S. 1992. Foot morphology and distribution of Sika deer in
relation to snow depth in Japan. *Ecological Research* 7: 19-23.

- 645 高槻成紀. 1992. 北に生きるシカたち—シカ, ササそして雪をめぐる生態学. どうぶつ社, 東京, 262pp.
- Tamura, N., Kasahi, T., Kaneda, M., Mitarai, N., Shigeta, M., Shigeta, Y., Yamasaki, F., Morisaki, M., Tsuda, T. and Ono, S. 2013. Sound playback surveys to reveal the distribution of invasive alien Pallas's
- 650 squirrels, *Callosciurus erythraeus*. Mammal Study 38: 97-103.
- Thompson, M. E., Schwager, S. J. and Payne, K. B. 2010. Heard but not seen: an acoustic survey of the African forest elephant population at Kakum Conservation Area, Ghana. African Journal of Ecology 48: 224-231.
- 655 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.
- Watson, J. W., Hays, D. W. and Pierce, D. J. 1999. Efficacy of northern goshawk broadcast surveys in Washington state. Journal of Wildlife
- 660 Management 63: 98-106.
- Wood, C. M., Popescu, V. D., Klinck, H., Keane, J. J., Gutiérrez, R. J., Sawyer, S. C. and Peery, M. Z. 2019. Detecting small changes in populations at landscape scales: a bioacoustic site-occupancy framework. Ecological Indicators 98: 492-507.
- 665 Zwart, M. C., Baker, A., McGowan, P. J. and Whittingham, M. J. 2014. The use of automated bioacoustic recorders to replace human wildlife surveys: an example using nightjars. PloS one 9: e102770.

Abstract

670 Efficacy of voice trap to realize lag-phase management of
 sika deer population

Hiroto Enari^{1*}, Haruka S. Enari^{1,2}

675 ¹ Faculty of Agriculture, Yamagata University, 1-23 Wakabamachi,
Tsuruoka, Yamagata, 997-8555, Japan

² Snow Region Wildlife Research Group, 1-23 Wakabamachi, Tsuruoka,
Yamagata, 997-8555, Japan

680 *E-mail: h_enari@hotmail.com

Expanding populations of sika deer (*Cervus nippon*) have presented new
threats to native biodiversity conservation. Now, their populations are
about to reach heavy-snow regions in northern Japan, which was once
685 thought of as unsuitable habitat for the species. Given that there is fast-
growing demand for precautionary measures against the further
expansion of deer, we invented two population monitoring techniques
using ecoacoustics during the rut—active acoustic monitoring (AAM) and
passive acoustic monitoring (PAM). This review intended to highlight the
690 advantages and remaining challenges of both techniques through
comparing to the traditional monitoring methods. The AAM is a playback
survey and attained by behavioral features of adult male deer, i.e., vocal

response that can be elicited by audio playbacks. The current PAM
enables a new way to monitor the distribution changes of deer with lag-
695 phase of population increase by detecting loud deer-calls through the use
of autonomous recording units and a machine learning algorithm. Both
methods showed higher detection rates of deer, compared to the existing
methods. In particular, the PAM has the high potential value to promote a
large-scale population monitoring of deer because of its high detection
700 area and user-friendliness supported by semi-automated detection
procedures.

Keywords: active acoustic monitoring, ecoacoustics, howl, moan, passive
acoustic monitoring

705 江成広斗，〒997-8555 山形県鶴岡市若葉町1-2-3 山形大学農学部
FAX: 0235-28-2925 E-mail: h_enari@hotmail.com

江成はるか，〒997-8555 山形県鶴岡市若葉町1-2-3 山形大学農学部，雪国野生動物研究会