

博士学位論文

学位論文内容の要旨および審査結果の要旨

氏名 MANAYEVA KARINA

学位の種類 博士（農学）

学位授与の条件 酪農学園大学学位規程第3条第4項に該当

学位論文の題目 Migration patterns and habitat use of the Tibetan antelope  
(*Pantholops hodgsonii*) based on Argos tracking in  
Qinghai-Tibetan plateau, China

審査委員

主査 教授 星野 仏方（植物資源生産学）

副査 教授 吉田 剛司（動物資源生産学）

副査 准教授 伊吾田 宏正（野生動物学）

副査 教授 大泰司 紀之（北海道大学）

副査 教授 Nurtazin Sabir（アルーフアラビカザフ国立大学）

## 【目的】

本研究の目的は、衛星追跡システムのアルゴス (Argos) の発信器から送信される情報を用いて、チベットアンテロープ (チルーと呼ばれる、*Pantholops hodgsonii*) の季節移動パターンと生息地の環境利用を明らかにすることである。

有蹄類動物の大集団での長距離の季節移動がよく知られている。チベットアンテロープは中国チベット高原 (青蔵高原) の寒冷且つ半乾燥の草原地帯に生息する固有種であり、IUCN (国際自然保護連合) に登録されている絶滅危惧種でもある。メスのチルーは群れを構成し、出産のために長距離の季節移動を行う。本研究は捕獲した9頭のメスのチルーに Argos 衛星追跡システム (PTT) の首輪を装着し、衛星追跡を行い、チルーのホームレンジ、行動パターン、環境利用等を監視して、精密座標補正によって、生息地の環境要因に関する高解像度の衛星データベースを構築し、また Argos データにおける精度情報 (location class) から高精度 (class=G, 3, 2, 1) のグランドシグナルだけを選び、チルーの季節移動や行動圏に関する衛星追跡のデータベース (デジタル) を初めて構築した。最後にこれらのデータベースを用いてホームレンジ (HR) モデルと生息地モデル (MaxEnt) を構築し、モデル解析によって、チルーの生息地 (越冬地・中継地・及び繁殖地) での環境利用を地理的、地形的、季節的要因から分析し、生息地での環境利用と行動のパターンを明らかにした。

## 【手法】

チベット高原横断鉄道 (青海—西蔵鉄路) の五道梁 (Wu-Dao-Liang) ステーション近くの鉄道の下に設置した動物通路の Wu-Bei Underpass (五北 : N35° 15' ; E93° 09' ; 標高 4597m) 付近でメスのチルー9個体 (内訳はそれぞれ 2007年8月に2個体 ; 2009年8月に2個体 ; そして 2010年8月に5個体) を捕獲し、Argos 衛星追跡システム (Argos Platform Transmitter Terminals, PTT 発信器、model ST-20 A-3210, Telonics Inc., USA) の首輪を装着した。3日毎 (その詳細は : 4h on / 92h off または 6h on / 90h off) に位置情報などのグランドシグナル (緯度・経度・標高、location class 等) が送信されるようにシステムを設定した。送られてきた Argos シグナルデータに精度分析を行い、最大誤差が 1km 以内である (class=G, 3, 2, 1) データのみを使用し、生息地を越冬地、繁殖地 (出産場所) とそれらを結ぶ中継地に分類し、詳細な行動圏の分析を行った。

空間解析ソフトウェアの ENVI 5.0; ArcGIS10.2 などを使用し、NASA, METI、及び USGS らが無償で提供されている衛星データ (Terra/MODIS 衛星データ等)、ASTER Global Digital Elevation Model (GDEM) から生息地環境要因 (environmental layers) を抽出し、チルーの Argos グランドシグナル (samples layer) とオーバーレイをして解析を行った。DEM からは topographic modelling によって、傾斜度 (slope)、斜面方位 (aspect)、陰指数 (shaded index) などの地形的パラメーターを算出した。また、チルーの滞在場所、滞在時間、移動距離、行動範囲などホームレンジに関する行動パターンに関する解析は local convex hull

(LoCoH)モデルを用いて分析した。LoCoH 法とは、点の分布に基づいて K (最近傍の数) の値を選択し、等値線 (Isopleth) を作成する手法であり、Isopleth の値によって生息域の利用可能性をランク付けすることができる。動物の存在が確認されたポイントの最外郭を結び、凸多角形を作成する最外郭法 (The minimum convex polygon method) と比較して、LoCoH 法 (Getz and Wilmers. 2004) は行動圏を過大評価するリスクが低いとされている。チルールの行動圏 (home range, HR) および利用分配 (utilization distribution, UD) などのパラメーターを構築するのに最適方法であることが示唆された。潜在的な生息地の予測は最大エントロピー法である Maximum Entropy models (MaxEnt Model analysis) を用いて、推定を行った。MaxEnt は種の存在データと環境データを使用するモデルであり、生き物の生息データと、その場所の環境データ (標高、植生等) から、対象地域内での生息確率を予測するツールである。即ちある地域における種のいる／いないの情報から、その種が必要とする環境を確率モデルにより推定を行い、生息に適している地域を予測する手法である。計算された生息確率が、どの環境データにどれくらい依存しているのか、またそれぞれの環境データの値の変化が、生息確率にどのように影響を与えているのかを計算結果として出力できる。本研究では MaxEnt を使って、チルールの生息地 (越冬地・繁殖地) での環境依存と生息地選択の要因を解析した。

## 【結果】

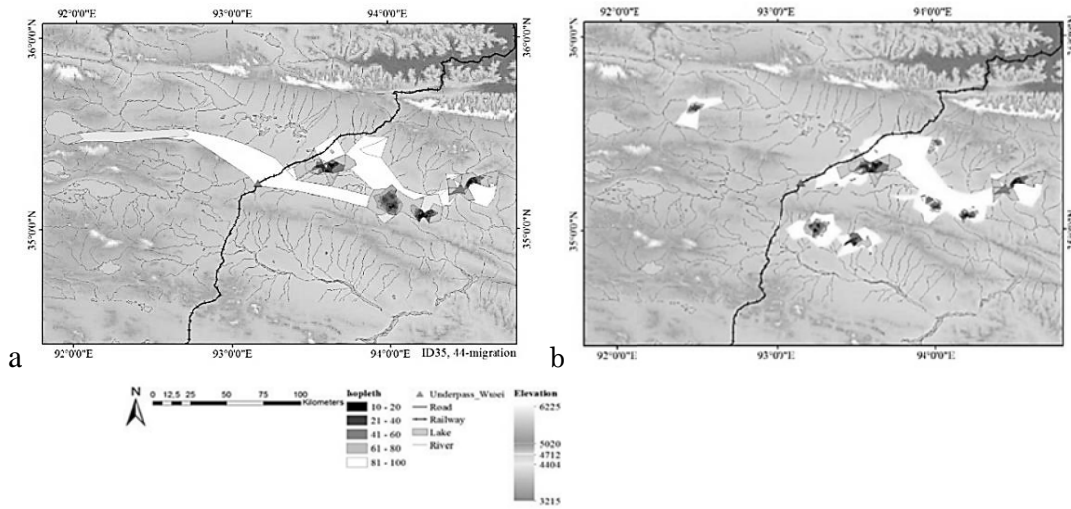
本研究は初めて、Argos の衛星追跡システムの利用によって正確にチルールの生息・行動に関する時・空間的パターンを明らかにした。今までは目視観察によってチルールの繁殖時期は早くて5月下旬、通常は6月から8月上旬であり、特に6月末から7月初頭の数日間に集中して出産を行うとされてきたが、Argos による衛星追跡からは、三江源に生息するメスのチルールの5月24日前後移動を開始し、主な繁殖地である可可西里 (Kekexili) 自然保護区へ向かって揃って集団での大移動を行っており、7月23日頃には繁殖地を離れて再び越冬地へ向けて移動していることが明確になった。季節移動を行う要因として、繁殖地の地形が平坦であること、水場である淡水湖が存在すること、短い繁殖の季節に餌資源が豊富であることや天敵に襲われにくいことなどが考えられる。MaxEnt モデルの結果によって、繁殖地では標高は4400mから4500mの地域で、湖からの距離は200m以内の地域においてチルールの生息適合度が高くなっていることから、チルールの高原性の動物であり、標高の高い場所を好んで生息していると推定し、チベット高原の可可西里周辺はチルールの最適生息地であると予測された。つまり、越冬地における結果と比較して、湖からの距離による生息適合度への影響が強くなっており、このことは先行研究においても指摘されている (Sugiyama, 2014)。この原因として、子育ての時期に水場の重要性が高くなること、また冬季においては雪から水分を補給しているために相対的に水場の重要性が低くなることと考えられる。また越冬地と比較して標高の高い地域を利用する原因として、捕食者や寄生虫の影響が挙げられており (Schaller et al., 2006)、このことは出産を行う時期にこれらのリスクを最小限にするためのチルールの生存戦略だと考えることができる。中継地にはチベット横断鉄道を横断する必要がある。チルールの季節移動における鉄道の影響に関して、チベット高原の三江源を越冬地とするチルールのわざわざ20kmほどの迂回をして、五北

(Wu-Bei)アンダーパスを集中して利用している。またチルーは数十頭から数百頭の群れで鉄道・道路を横断するため、鉄道-道路間の距離が 200m ほどしか離れていないチュマルアンダーパスをほとんど利用せず、鉄道-道路間の距離が 1.5km ほど離れている五北アンダーパスを利用していることが明らかになった。チュマルアンダーパスは長さが 2.5km と五北アンダーパスの 200m と比較して大型であるが、チルーが利用しているアンダーパスはアンダーパスの幅（長さ）ではなく、道路からの距離で選択していることが初めて明らかになった。

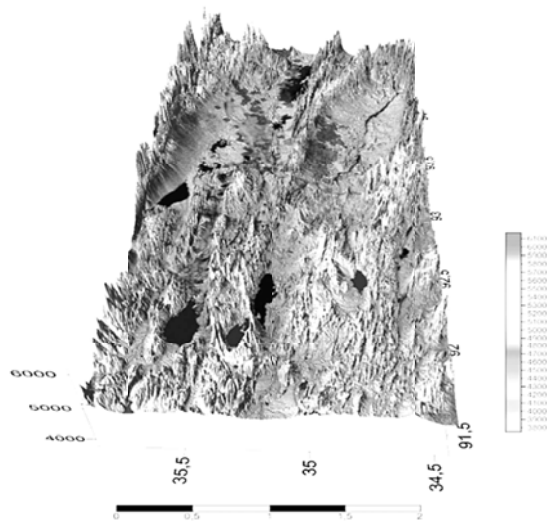
**第一章（序論）**では研究の目的を述べ、**第二章**では手法や研究対象地の情報を論じた。**第三章**ではチベット高原のような特殊な険しい環境における Argos システムの機能や精度分析を行った。位置情報の誤差は緯度方向に濃縮されるが、送信されてきたシグナルの中で全体の 67.52%のシグナルは有効であることが明らかになった。また、最大 1809 日の追跡データの解析から、Argos の標高データと ASTER の GDEM やスペースシャトルから撮られた SRTM に比較すると誤差は 58.7m であり、明らかに季節の間に有意差があることが認められた。Argos の値が DEM より低い値を示した。2010 年以後は Argos データの精度は明確に改善されている。**第四章**では生息地（標高、傾斜度、NDVI 等）の環境要因を解析した。チルーの季節移動ルート（ポイント）の平均傾斜度は 3~37° 範囲であり、大きいばらつきが見られるが、メインは 17~22° の急な斜面を利用していることがわかった。NDVI 値は繁殖地は越冬地より低い値を示しているが、チルーの滞在時期に限ってみると同じ場所では、チルーは一年中最も植物が活性な時期を選んで子育てをしていることが分かる。最高値は、中継地にあった。**第五章**ではチルーの季節移動に対する鉄道の影響を分析した。例えば、2 頭のメスチルーの追跡から平均して 2 週間（最大で 30 日間）の遅れが出た。チルーはアンダーパスの幅がわずか 200m しかない Wu-Bei の橋をよく利用していることが明らかになった。2 個体のもっとも長い 6 年間の季節移動の追跡の記録の中で、平均 11±4 回 Wu-Bei アンダーパスを通過（往来）している。**第六章**では local convex hull (LoCoH) モデルを用いてメスチルー 9 個体の行動圏の解析を行った。9 頭のチルーは越冬地では大きく三つの生息地に分類されているが、繁殖地は Huiten Nur の一箇所である。一つ一つの生息地の面積は 2024~2409 平方 km の間であり、平均は 2908 平方 km である。越冬地における平均 HR は 441 平方 km である。生息地で利用している環境の平均標高は 4300~4600m で、越冬地は繁殖地より低い地形的に見ると繁殖のほうが平坦で、越冬地は山や谷で構成している。LoCoH モデルの Isopleth の値からチルーは越冬地・繁殖地のほかに鉄道の左側（越冬地から繁殖地に向かう側）でも長時間滞在していることが明らかになった。**第七章**では MaxEnt モデルによる生息地予測を行った。チルーは繁殖地では湖（淡水湖）を中心比較的平坦な環境を利用し、越冬地では河川近くの山の斜面を利用している。特に冬季は山の急斜面や頂上を利用している。積雪が少ない場所はチルーの餌場になっていると考えられる。冬季は雪も食べることから、水場は制限環境要因になっていないことも読み取られる。また中継地として比較的地形が低い河川沿いや旧河川（ワジ）を利用して移動していることが明らかになった。

最後に、本研究からは、チルーの行動パターンと生息地における環境利用が明らかにな

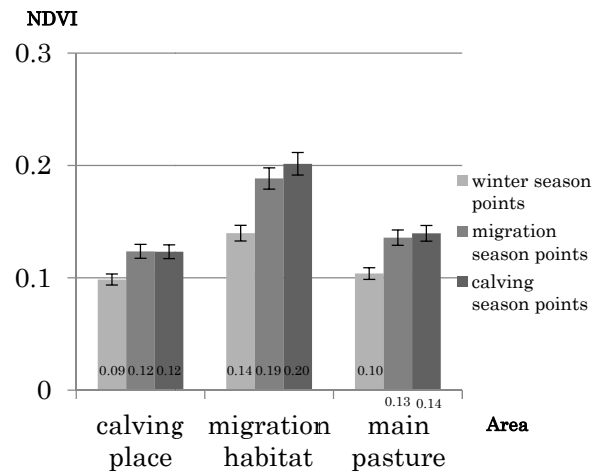
った。また、チルーと人間の衝突がピークになる期間と場所についても明らかになった。また、チルーが一部のアンダーパスを集中して利用し、他のアンダーパスをあまり利用しない原因についても推察を行うことができた。これらの結果を踏まえ、チルーが横断する機会が多い道路のポイントにおいてアンダーパス等の通路の設置、また、道路の迂回工事等により道路とアンダーパス・河川の距離を広げることで五北(Wu-Bei)以外のアンダーパスの利用機会を増加させるといった対策が考えられる。



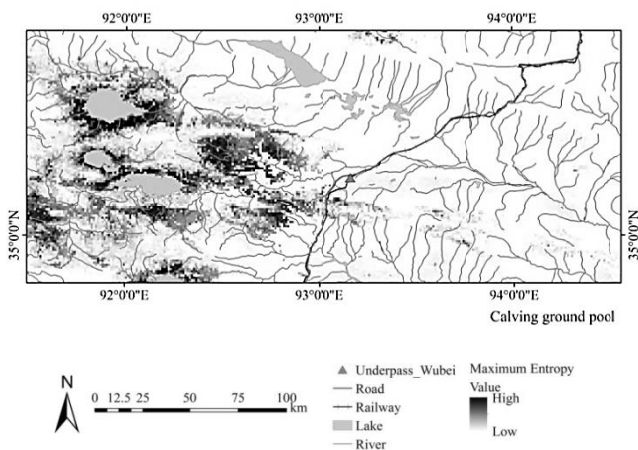
**Fig. 1.** Hull LoCoH home ranges of wintering pastures of the Tibetan antelope. (a) annual home ranges of ID44 (migration included) and ID35; (b) home ranges of all studied individuals.



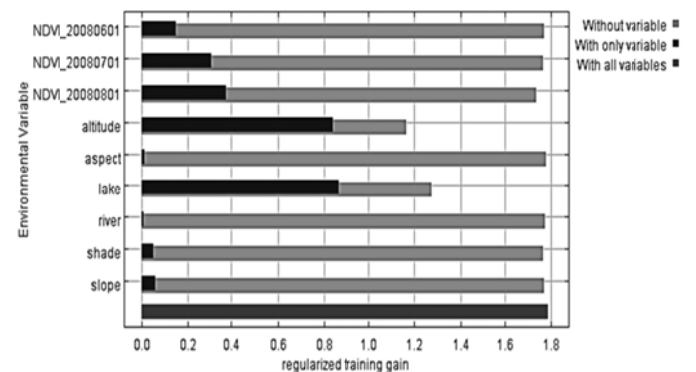
**Fig. 2.** The Tibetan antelope habitat. Main pastures and migration route are shown with points.



**Fig. 3.** NDVI value of habitation areas of the Tibetan antelopes.



**Fig. 4.** Maximum Entropy of the calving area.



**Fig. 5.** Jackknife of regularized training gain for the calving pool, Maximum Entropy model.

## 論文の概要について

### 研究の背景と目的について

対象となるチベット・カモシカ (*Pantholops hodgsonii*、通称：チルー、以下はチルー)は青海―チベット高原の固有の偶蹄目ウシ科の動物で、IUCN（国際自然保護連合）に登録されている絶滅危惧種でもある。長年に渡る密猟や生態環境の悪化などにより、その生息数が過去のピーク時の百万頭ぐらいから数十年の間に激減し、最近推定生息数は7万頭～10万頭である。さらにこれに拍車をかけているのが2006年運行を始めたゴルムドーラサ間のいわゆるチベット高原横断鉄道（青蔵鐵路）である。メスのチルーは繁殖のために集団で通常数百キロの移動を行い、ココシリのフイテン湖周辺で出産を行うが、ルートが鉄道に分断されたチルーの群は鉄道を横断しなければならない。しかし長年密猟され攪乱されたチルーの警戒心は強い、鉄道の下に設置された通路 (animal underpass) を容易には通らない。長距離の季節移動を行う有蹄類、とりわけ生息数が激減しているチルーの生息状況、行動パターン、生態環境についてはほかにも様々なナゾに包まれている。本研究はこれらの背景を踏まえ、捕獲された9個体のチルーに衛星追跡 Argos 発信器を装着し、初めてチルーの季節移動、越冬地、繁殖地、及び中継地での行動パターン、環境利用を明らかにした。

### 研究手法について

メスのチルー9頭に Argos 衛星追跡システムの首輪を装着した。3日毎に位置情報などのグランドシグナル（緯度・経度・標高、location class 等）が送信されるようにシステムを設定した。送られてきた Argos シグナルデータに精度分析を行い、最大誤差が1km以内である (class=G, 3, 2, 1) データのみを使用し、生息地を越冬地、繁殖地（出産場所）とそれらを結ぶ中継地に分類し、詳細な行動圏の分析を行った。空間解析ソフトウェアの ENVI 5.0; ArcGIS10.2 などを使用し、NASA, METI、及び USGS らが無償で提供されている衛星データ（Terra/MODIS 衛星データ等）、ASTER Global Digital Elevation Model (GDEM) から生息地環境要因 (environmental layers) を抽出し、チルーの Argos グランドシグナル (samples layer) とオーバーレイをして解析を行った。DEM からは topographic modelling によって、傾斜度 (slope)、斜面方位 (aspect)、陰指数 (shaded index) などの地形的パラメーターを算出した。また、チルーの滞在場所、滞在時間、移動距離、行動範囲などホームレンジに関する行動パターンに関する解析は local convex hull (LoCoH) モデルを用いて分析した。LoCoH 法とは、点の分布に基づいて K（最近傍の数）の値を選択し、等値線 (Isopleth) を作成する手法であり、Isopleth の値によって生息域の利用可能性をランク付けすることができる。動物の存在が確認されたポイントの最外郭を結び、凸多角形を作成する最外郭法 (The minimum convex polygon method) と比較して、LoCoH 法 (Getz and Wilmers, 2004) は行動圏を過大評価するリスクが低いとされている。チルーの行動圏 (Home Range, HR) および利用分配 (Utilization Distribution, UD) などのパラメーターを構築するのに最適方法であることが示唆された。潜在的な生息地の予測は最大エントロピー法である Maximum



Entropy models (MaxEnt Model analysis)を用いて、推定を行った。MaxEnt は種の存在データと環境データを使用するモデルであり、生き物の生息データと、その場所の環境データ（標高、植生等）から、対象地域内での生息確率を予測するツールである。

本種が生息する地域において、種が必要とする環境を確率モデルにより推定を行い、生息に適している周辺地域を予測する手法を取った。計算された生息確率が、どの環境データにどれくらい依存しているのか、またそれぞれの環境データの値の変化が、生息確率にどのように影響を与えているのかを計算結果として出力した。

## 研究結果について

### (1) Argos システムの精度について

位置情報の誤差は緯度方向に濃縮されるが、送信されてきたシグナルの中で全体の 67.52%のシグナルは有効であることが明らかになった。また、最大 1809 日の追跡データの解析から、Argos の標高データと ASTER の GDEM やスペースシャトルから撮られた SRTM に比較すると誤差は 58.7m であり、明らかに季節の間に有意差があることが認められた。Argos の値が DEM より低い値を示した。2010 年以後は Argos データの精度は明確に改善されている。

### (2) 季節移動及び鉄道の影響について

すべてのアンダーパスを利用するのではなく、チベット高原の三江源を越冬地とするチルーは直近のアンダーパスから 20km ほど迂回をして、五北(Wu-Bei)アンダーパスを集中して利用している。またチルーは数十頭から数百頭の群れで鉄道・道路を横断するため、鉄道-道路間の距離が 200m ほどしか離れていないチュマルアンダーパスをほとんど利用せず、鉄道-道路間の距離が 1.5km ほど離れている五北アンダーパスを利用していることが明らかになった。チュマルアンダーパスは長さが 2.5km と五北アンダーパスの 200m と比較して長大であるが、チルーが利用しているアンダーパスはアンダーパスの幅（長さ）ではなく、道路からの距離で選択していることが初めて明らかになった。例えば、2 頭のメスチルーの追跡から平均して 2 週間（最大で 30 日間）の遅れが出た。2 個体のもっとも長い 6 年間の季節移動の追跡の記録の中で、平均 11 ±4 回 Wu-Bei アンダーパスを通過（往復）している。

### (3) 生息地の環境利用について

チルーの季節移動ルート（ポイント）の平均傾斜度は 3~37°範囲であり、大きいばらつきが見られるが、主として 17~22°の急な斜面を利用していることがわかった。NDVI 値は繁殖地が越冬地より低い値を示しているが、チルーの滞在時期に限ってみると、同じ場所では、最も植物の成長が活性な時期を選んで子育てをしていることが分かる。その最高値は、中継地にあった。

### (4) チルーの行動パターンに関して

9 頭のチルーの越冬地では大きく三つに分かれているが、出産地は Huiten Nur の一箇所である。それぞれの越冬地の面積は 2024~2409 平方 km の間であり、平均 2908 平方 km である。越冬地における平均 HR は 441 平方 km である。生息地で利用している環境の平均標高は 4300~4600m で、越冬地は出産地より低い地形的に見ると出産地のほうが平坦で、越冬地は山や谷で構成している。LoCoH モデルの Isopleth の値からチルーは越冬地・繁殖地のほかは鉄道の東側

(越冬地から出産地に向かう側)でも長期間滞在していることが明らかになった。

#### (5) 生息地の予測について

MaxEnt モデルを用いた生息地予測の結果では、チルーは繁殖地では湖(淡水湖)を中心比較的平坦な環境を利用し、越冬地では河川近くの山の斜面を利用している。特に冬季は山の急斜面や頂上を利用している。積雪が少ない場所はチルーの餌場になっていると考えられる。冬季は雪も食べることから、水場は制限環境要因になっていないことも読み取られる。また中継地として比較的地形が低い河川沿いや旧河川(ワジ)を利用して移動していることが明らかになった。

以上、本研究より、チルーの行動パターンと生息地における環境利用が明らかになった。また、チルーと人間の衝突がピークになる期間と場所についても明らかになった。さらに、チルーが一部のアンダーパスを集中して利用し、他のアンダーパスをあまり利用しない原因についても推察を行うことができた。これらの結果を踏まえ、チルーが横断する機会が多い道路のポイントにおいてアンダーパス等の通路の設置、また、道路の迂回工事等により道路とアンダーパス・河川の距離を広げることで五北(Wu-Bei)以外のアンダーパスの利用機会を増加させる対策が考えられると示唆された。

### 研究の評価

#### 科学的意義と研究のオリジナリティ

チルーの生息に関して、今まで多くの謎に包まれている。本研究は初めて衛星追跡の高精度のデジタルデータに基づき、絶滅危惧種のチルーの季節移動、行動圏、行動のパターン、及び生息地の環境と資源利用について明らかにした。また、現地調査、及びカメラトラップによるモニタリングでチルーの季節移動に対する鉄道・道路の影響を明らかにした。さらに、空間統計モデルによる解析ではチルーのホームレンジを越冬地、繁殖地と中継地に分けて論じて、それぞれの地域での行動パターンとコアエリアを明確に分類することができた。生息地予測モデルの結果からチベット高原の固有種であるチルーの高原性動物である特徴を証明することができて、特殊な高原特有の地形がチルーの生息に大きい影響を与えていることが明確にされた。これらの結果はチルーの保護・管理、及び季節移動を行う種の保存に対する重要な科学的意義を有している。

#### 資源保全学的意義

チルーは1975年にはCITES(ワシントン条約)の付属書に記載され、その後1979年に付属書へと移されており、またIUCN(国際自然保護連盟)レッドリストのEN(絶滅危惧B類)に指定されるなど、国際的な保護の対象となっている。また「氷河期の生き残り」とされて世界的注目度が高い希少種である。さらに、対象地であるチベット高原は地球上の最も高いところに位置する高原で、「地球上の動物の最後の楽園」と呼ばれている。しかし、近年の開発によってこの「最後の楽園」から多くの動物が絶滅の危機に直面している。その意味で本研究はチルーの保護・管理、種の保存に取って貴重な基礎資料となり、重要な意義を持っていると評価される。

2014年9月11日

審査員

主査	教授	星野 仏方
副査	教授	吉田 剛司
副査	准教授	伊吾田宏正
副査	教授	大泰司紀之
副査	教授	Nurtazin Sabir