# 第 6 章

# 兵庫県におけるツキノワグマの行動圏の変異と その要因

横山真弓・斎田栄里奈・江藤公俊・中村幸子・森光由樹

#### 要点

- ・兵庫県におけるツキノワグマの行動圏の特徴を分析するため、有害捕獲と錯誤捕獲、学 術研究捕獲により捕獲されたツキノワグマのオス 11 頭とメス 11 頭から GPS データを 取得した。
- ・最外郭法 (MCP) と固定カーネル法 (95%Khr、50%Khr) により行動圏を算出した。
- ・未利用地を排除して算出される行動圏 95%Khr の平均は 19.3~62.8km²となり、移動を伴わず放獣したメスで最も狭く、移動放獣されたオスで最も広い行動圏を示した。
- ・行動圏面積は個体差が大きく、雌雄ともに MCP で  $100 \text{ km}^2$  を超えるものもあったが、 生息コアエリアを表す 50% Khr は  $4.2\sim11.1$  km² といずれの個体でも狭かった。
- ・同一個体において、堅果類の豊作年と凶作年の秋に追跡できたメス2頭では、凶作年の MCPは、豊作年の3倍~17倍に拡大していた。
- ・同一地域で捕獲されたメス 3 頭の行動圏は狭い範囲で重複しており、生息コアエリアも 同時的に重複している個体がいた。
- ・近畿圏に生息するツキノワグマは人為的撹乱や資源不足がない場合 10~30 km² ほどの 行動圏をもつものと考えられたが、状況に応じて柔軟に行動圏を拡大させる能力がある ことも示された。

Kew words: GPS 首輪 現地放獣 移動放獣 固定カーネル法 最外郭法

#### 1. はじめに

ツキノワグマ(Ursus thibetanus)は本州で最大級の大型哺乳類であり、多様な環境を必要とし、広域的に移動することが知られている。また、学習能力も高いと考えられており、同一個体でも経験により行動が変化するなど個体差・年次差があることが知られている。ツキノワグマの行動について、これまでに報告されているものとしては、行動圏の雌雄による特徴(秋田県 1986; Oi & Yamazaki 2006)や季節的な移動(羽澄 1986)、あるいは標高移動(Izumiyama & Shiraishi 2004)などがあるが、西日本での研究事例は少ない(片山 1999;島根県 2001;玉谷ほか 2001)。特に、人の生活圏とツキノワグマの生息域が隣接している地域が多い近畿圏では、ツキノワグマの行動に関する情報は極めて少なく、基本的な情報の集積が必要な段階である。

兵庫県では、2003年より特定鳥獣保護管理計画に基づいて、ツキノワグマの捕獲と放獣を積み重ねてきた(兵庫県 2009; 稲葉 2011)。この計画に基づき有害捕獲の際には、捕殺以外の方法として、忌避条件付け放獣(学習放獣)を実施してきた(兵庫県 2009; 横山ほか 2008)。また錯誤捕獲時にも放獣することにより、人為的な捕殺を避ける対策を実施してきた。これらの対策では、有効性を検証することが必要であるため、放獣後の行動や通常の行動圏と出没時の行動圏との関係についてモニタリングを続けている(横山ほか 2008; 横山 2009)。しかし、ツキノワグマが行動する山間部においては、地上波を用いた調査は、地形や反射波が発生することが多く、追跡可能なエリアも限定されるため、ツキノワグマの行動圏を適切に把握するためのデータ収集が困難であった。個体差や年次差の大きいツキノワグマの行動特性を理解し、保全管理に反映させるためには、十分な追跡個体数や追跡頻度などが必要である。そこで、移動放獣直後のツキノワグマの行動や、行動圏に関する詳細な情報を収集するため、GPS 首輪を用いた追跡を 2005年より開始した。

本稿では、兵庫県におけるツキノワグマの行動圏の特徴について、主に GPS 首輪を用いた 追跡により、性別、捕獲・放獣時の処理、堅果類の豊凶と行動圏の広さとの関係を分析し、 兵庫県におけるツキノワグマの行動の特徴について明らかにすることを目的とした。

### 2. 調査地と方法

#### 調査地

調査は、兵庫県北部の東中国個体群及び北近畿個体群が分布する地域を中心に行った(口絵2参照)。兵庫県では、有害捕獲許可に基づく捕獲と、イノシシの捕獲許可にもとづく箱わなやくくりわなに誤ってツキノワグマがかかった場合(錯誤捕獲)に、保護管理計画に基づいて放獣している(兵庫県2009; 稲葉2011)。学術研究捕獲は、兵庫県と鳥取県の県境に位置する氷ノ山(1510m)山系の兵庫県側において、2007年から2010年にかけて実施した。

#### 位置データの取得と行動圏の算出

有害捕獲及び錯誤捕獲と、学術研究捕獲により捕獲された 22 頭(オス 11 頭、メス 11 頭)のツキノワグマに GPS 首輪(Lotek 4400S: Lotek 社製)を装着し、放獣後に追跡を行った。有害捕獲では、被害を発生させた可能性がある場合、忌避条件付けを行い、移動放獣を行った。錯誤捕獲では、原則的に忌避条件付けを行っていないが、被害を発生させた可能性がある場合は、忌避条件付けを行った。また、被害発生とは関係のない場合でも人為的環境に近い地域で捕獲されることが多いため、全て移動して放獣した。学術研究捕獲では、人為的環境から離れた場所での捕獲であるため、その場で放獣した。以後、移動を伴って放獣された有害捕獲及び錯誤捕獲個体を「移動」、移動放獣を伴わない学術研究捕獲を「現地」とする。

GPS 首輪の測位プログラムは 2 時間おきとし、1 年後にタイマーにより脱落するように設定した。ツキノワグマが捕獲された際に麻酔による不動化を行い、GPS 首輪を装着した。使用した位置データは、3 D データのみとし、ディファレンシャル補正を行ったデータを解析に使用した。得られた GPS データは、地理情報システム(GIS)(Esri 社 ArcGIS9.3)上において、最外郭法(Minimum convex polygon method: MCP)及び固定カーネル法(Fixed

Kernel method: Khr) (Worton 1989) により、行動圏サイズを算出した。固定カーネル法では、95%行動圏サイズ (95%Khr) と生息コアエリアを表す 50%行動圏サイズ (50%Khr) を

表1 追跡した個体の属性データと追跡期間

捕獲理由	個体ID	性別	年齢	豊凶年	追跡開始	追跡終了	追跡日数
	1	∂¹	5	豊	2005/11/21	2006/8/10	262
	11	♂	14	豊	2007/11/16	2008/4/30	166
	12	♂ <sup>1</sup>	3	豊	2007/11/18	2008/6/17	212
	3	♂	9	×	2006/8/17	2006/11/14	89
	5	♂	12	×	2006/10/7	2007/7/6	272
	6	♂	17	×	2006/10/10	2007/4/19	191
	7	♂	7	×	2006/10/10	2007/6/22	255
管理	8	♂	5	×	2006/11/8	2007/6/1	205
日生	18	♂	3	×	2008/10/9	2009/7/17	281
	20	♂	9	×	2008/10/22	2009/7/2	253
	13	우	16	豊	2007/11/22	2008/7/20	241
	4	우	13	×	2006/9/14	2006/11/23	70
	14	우	9	×	2008/11/24	2009/5/15	172
	15a	우	8	×	2008/7/16	2008/11/17	127
	21	우	5	×	2008/9/4	2009/5/31	269
	22	우	3	×	2008/10/1	2009/7/15	287
	G	ð	2	豊	2008/7/10	2008/10/16	98
	15b	우	9	豊	2009/6/14	2009/11/27	167
学術	Ot	우	17	豊	2007/8/21	2008/7/16	330
	D	우	10	豊	2007/10/1	2008/6/18	261
	Н	우	6	X	2010/7/23	2010/12/15	145
	Ob	우	5	X	2010/7/8	2010/10/15	99

用いた。行動圏算出には、ArcGIS のアドイン用ソフト Hawth's Analysis Tools を用いた。同一個体の複数年比較は、GPS データのほか、地上波による探索データを用いた。地上波発信器は、有害捕獲時に装着されており(稲葉 2011)、定期的に探索が行われている。行動圏の比較は、一元配置の分散分析(ANOVA)を用い、多重比較には Tukey HSD 法による有意水準の調整を行った。行動圏サイズの比較は、9 月から 11 月(秋)のデータがあり、60 日以上追跡した個体を対象とした(表 1 )。このうち、15 個体は追跡期間に約 3 ヵ月間の冬眠期間を含んでいた。

#### 3. 結果

#### 捕獲理由と性別ごとの行動圏サイズ

最外郭法(MCP)及び固定カーネル法(95%Khr、50%Khr)による平均行動圏サイズを表 2に示した。「現地」では、オスが 1 個体のみであったため、行動圏の比較は、「移動オス」と「移動メス」及び「現地メス」の 3 グループで行った。 3 群比較では、いずれの行動圏サイズにおいても有意差が認められた(MCP: F=6.8, P<0.01; 95%Khr: F=10.6, P<0.01; 50%Khr: F=8.5, P<0.01)。多重比較を行ったところ、95%Khr では、 3 群のどの組み合わせでも有意差が認められ(P<0.01)(表 2)、MCP と 50%Khr は、「移動オス」と「現地メス」で、有意差が認められた(P<0.01)(表 2)。

「移動オス」「移動メス」「現地メス」の各グループで 2 頭ずつ、合計 6 頭の空間的利用および行動圏を、図  $1\sim3$  に示した。「移動」については、移動ルートが分かるように放獣後 2 週間の測位位置についても表示した(横山ほか 2011)。「移動」では、オスメスとも放獣後に大きく移動しており、95%Khr は 2 つに分割される傾向にあった(図 1 、2 )。しかし、「現地」においては、放獣地点付近から大きく移動することはなく、 $11.3\sim19.3~{\rm km}^2$  の行動圏サイズとなった(図 3 、表 2 )。

表2 捕獲理由別・性別の行動圏サイズ

60日以上追跡した個体について、最外郭行動圏 (MCP)、95%カーネル行動圏 (95%Khr)、50%カーネル行動圏 (50%Khr)の平均値と標準偏差 (km²)を示した。

	性	N	MCP 95%Khr			50%Khr		
移動	ð	9	97.6±63.3	а	62.8±23.6	d	11.1±3.8	g
19 到	우	6	60.7±28.3	ab	48.2±14.3	е	8.0±3.0	gh
現地	ð	1	24.6		22.6		2.9	
<b>光</b> 地	우	6	11.3±10.2	bc	19.3±9.4	f	4.2±2.3	hi

<sup>\*</sup>異なるローマ字は有意差 (P<0.01) があることを示している。

### 堅果類の豊作年と凶作年の行動圏の比較

豊凶の判定は、藤木ほか(2011)に従った。同一個体において、豊作年と凶作年の 2 カ年にわたり追跡できた個体は、成獣メス 2 頭であった(表 3)。個体 ID 「15」については、豊作年と凶作年の 2 ヵ年にわたり GPS 首輪による追跡が可能だったため、測位地点と MCP を図 4 a に示した。また、個体「E」については、豊作年の 10 月を含めた  $1\sim2$  ヶ月間の GPS データと、凶作年における地上波データがそれぞれ得られたため、測位地点と MCP を図 4 b に示した。いずれの個体も、豊作年は  $4\sim6\mathrm{km}^2$  の行動圏を示したが、凶作年は行動圏が拡大した。個体 ID 「15」は、豊作年、凶作年とも約 4 ヶ月間の追跡であったが、凶作年には行動圏(MCP)は 102  $\mathrm{km}^2$  となり、豊作年の 17 倍の広さとなった。行動を大きく変更させていたのは、10 月 1 日から 11 月 9 日までの約 1 ヶ月間のみであり、その後はほぼ豊作年に利

用していた範囲から逸脱しなかった(図4a)。個体「E」については、豊作年の秋には山間部に生息していたが、凶作年になると  $15.3 \, \mathrm{km}^2$  と MCP は約3 倍に拡大し、人の生活圏への侵入が認められた(図4b)。

個体ID	1	5	E		
堅果類の豊凶	豊作	凶作	豊作	凶作	
最外郭行動圏サイズ	6.0	101.8	5.7	15.3	
発信器種別	GPS	GPS	GPS	地上波	
追跡開始	2009/6/14	2008/7/16	2007/10/4	2010/9/9	
追跡終了	2009/11/27	2008/11/17	2007/11/8	2010/11/12	
追跡日数	167	127	35	64	

表3 豊作年と凶作年の2ヵ年にわたり追跡した個体の追跡情報

#### 行動圏の重複

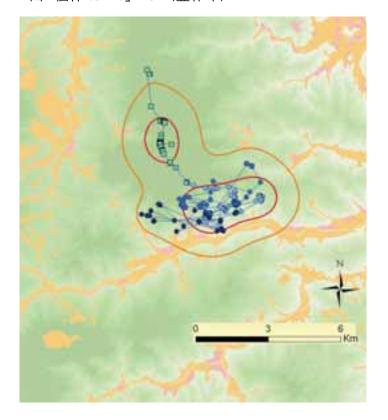
ほぼ同一地点で捕獲放獣された「現地メス」 3 頭(個体 ID「 H」、「Ob」、「15b」)(表 1)について、測位地点を図 5 に示した。生息コアエリアである 50% Khr は大きく重複し、各個体の MCP は 6 km²以下であった。個体 ID 「H」と「Ob」については、2010 年の凶作年の追跡結果であり、追跡期間もほぼ重複していた(表 1)。この 2 頭については、人為的環境との境界である林縁部に測位地点があるが、集落内での測位は得られなかった。「15b」については、2009 年の豊作年の追跡結果であるが、隣接集落を通過していた。この個体は、2010年 11 月に別の近隣集落で捕獲された。

### 4. 考察

行動圏サイズの計算方法は複数あるが、ツキノワグマをはじめとする大型獣の行動圏には、最外郭法と固定カーネル法が一般的に用いられている(尾崎・工藤 2002)。最外郭法による行動圏サイズは、未利用地を行動圏に含む(Worton 1987)ために、実際の動物が日常的に利用する範囲を過大評価する欠点があるものの、過去のデータとの比較が可能であるため、現在でもよく利用されている。一方で、近年、測位地点密度により行動圏サイズを算出する固定カーネル法がよく利用されている(Powell et al. 1997; White & Garrott 1990)。未利用地の多くを排除した 95%Khr は行動圏サイズを、50%Khr は集中利用地域(生息コアエリア)をより適切に表していると考えられている。本研究では、日常的に利用する行動圏や放獣後の行動圏の特徴と、他地域で算出されたツキノワグマの行動圏との比較を行うため、3 種類の行動圏を算出した。

本研究で得られた行動圏サイズのうち、50%Khr は比較した 3 群で 10 km²程度と大型獣としては極めて狭い範囲であった(表 2)。MCP や 95%Khr では個体差が大きいが、生息コアエリアを表す 50%Khr は、性別や人為的撹乱の有無などの違いによらず、狭いことが明らかとなった。既存の研究(羽澄ほか 1997)から、ツキノワグマのメス同士のコアエリアは排他

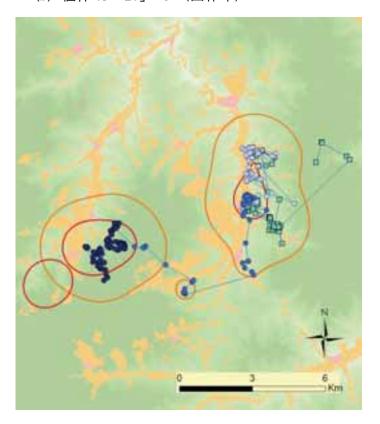
#### (a) 個体 ID「1」・ ð (豊作年)



#### 凡例

- 放獣から2週間
- 12月
- 4-5月
- 6-8月

(b) 個体 ID「20」・3 (凶作年)



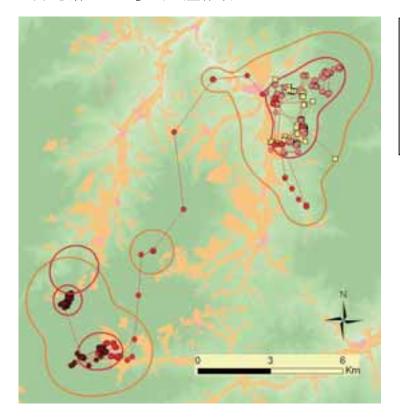
#### 凡例

- 放獣から2週間
- 11月
- 12月
- 3-4月

図1 移動放獣(有害捕獲および錯誤捕獲)によるオスの豊凶別の行動圏

95%カーネル行動圏 (橙ライン)、50%カーネル行動圏 (赤ライン) を示した。 背景図: ■集落、■耕作地、■森林

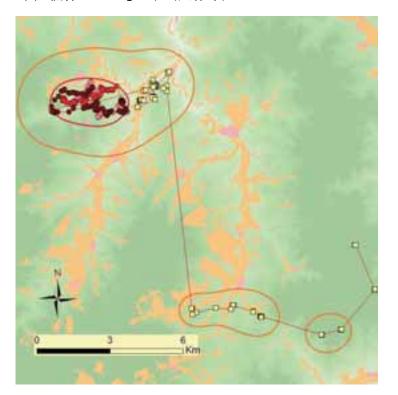
### (a) 個体 ID「13」・ 早 (豊作年)



#### 凡例

- 放獣から2週間
- 12月
- 1月
- 4月

(b) 個体 ID「14」・ ♀ (凶作年)



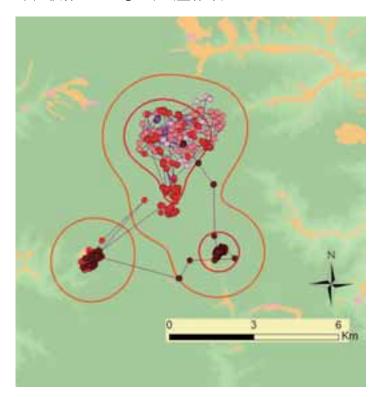
#### 凡例

- 放獣から2週間
- 12月
- 4月
- 5月

図2 移動放獣(有害捕獲および錯誤捕獲)によるメスの豊凶別の行動圏

95%カーネル行動圏 (橙ライン)、50%カーネル行動圏 (赤ライン) を示した。 背景図: ■集落、■耕作地、■森林

### (a) 個体 ID「0t」・ Q (豊作年)



凡例

8月
9月
10月
11月
4-5月

# (b) 個体 ID「H」・P (凶作年)

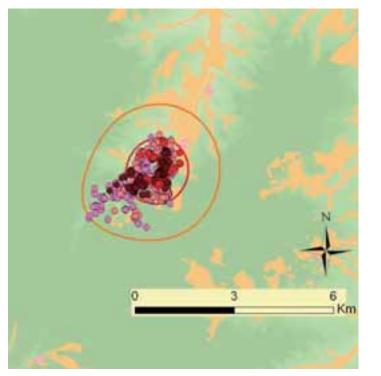




図3 現地放獣(学術研究捕獲)によるメスの豊凶別の行動圏

95%カーネル行動圏(橙ライン)、50%カーネル行動圏(赤ライン)を示した。 背景図: ■集落、■耕作地、■森林

#### (a) 個体 ID「15」

#### (b) 個体 ID「E」

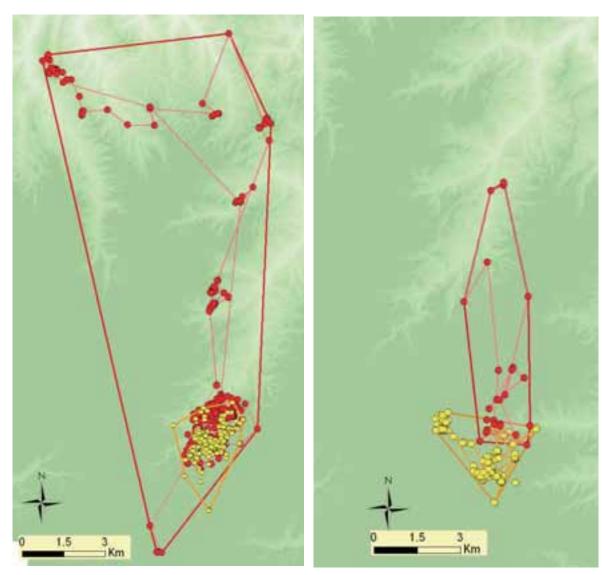


図4 同一個体における豊作年と凶作年の行動圏比較

最外郭法 (MCP) による行動圏と測位地点を示した。(a) 個体 ID「15」成獣メス、豊作年 (黄色)、凶作年 (赤色) とも GPS 首輪による測位地点。(b) 個体 ID「E」 成獣メス、豊作年 (黄色) は GPS 首輪による追跡結果。凶作年 (赤色) は地上波による追跡結果。

的であると考えられてきたが、本研究では、少なくとも 2 頭のメス(ID「H」と「Ob」)の生息コアエリアは時間的・空間的に大きく重複していた。また、前年のデータではあるが、ほぼ同一地域を複数年にわたり生息コアエリアとして利用してきた別のメス(ID 「15」)も確認された(図 5)。このエリアは冬眠場所としての利用も確認されている(横山 未発表)。本調査地域には、きわめて狭い範囲で複数のメスグマが同所的に生息していたことが示唆された。また、2010 年の秋に得られた ID 「H」と「Ob」については、耕作地などを通過していたが、隣接集落には出没しなかった(図 5)。この隣接する集落では、不要なカキの木等の伐採を長期間徐々に進めてきており、ツキノワグマの誘引物が他の集落に比べて少ない状況であった(鈴木ほか 2011)。このことから、複数のツキノワグマの生息コアエリアが隣接し

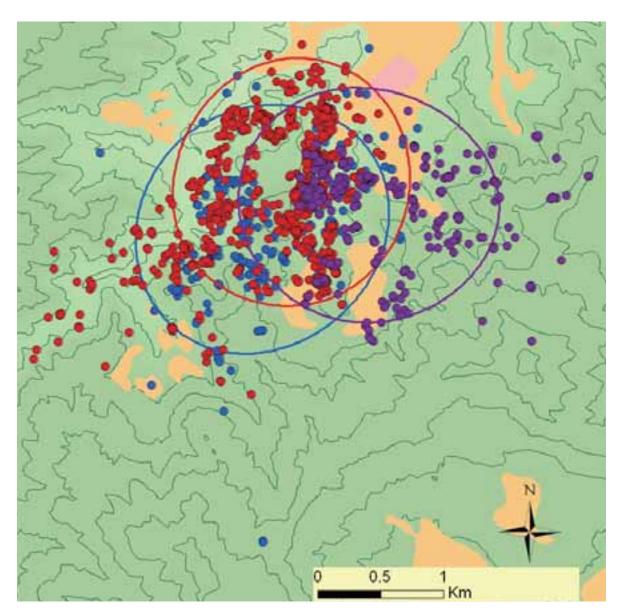


図5 現地放獣(学術研究捕獲)による成獣メス3頭の測位地点と行動圏

測位地点は、取得されたすべての 3 D データを示した。生息コアエリア (50 %カーネル行動圏: 円) および測位地点を示した。個体 ID 「H」(紫) (図 3b と同一)、個体 ID 「0b」(赤)、個体 ID 「15b」(青) (図 2 a 黄色と同一)で示した。背景図には、■集落、■耕作地■森林を示した。

ていても、誘引物の管理が適切であれば、ツキノワグマの集落への出没は抑制できることを 示す事例となった。

その一方、堅果類の凶作による資源不足や移動放獣などの人為的な影響を受けると、生息コアエリアとは異なる場所を広範囲に移動するという傾向が、多くの個体で明らかとなった(図1,2,4)。利用する空間スケールは、95%Khrの平均で $50~\mathrm{km}^2$ 以上、MCPでは $60~\mathrm{km}^2$ 以上となった。MCPが $100~\mathrm{km}^2$ を超える個体も、オスで $3~\mathrm{gg}$ 、メスで $2~\mathrm{gg}$ 認められ、ツキノワグマの成獣は雌雄ともに、状況に応じて行動圏を拡大させる能力を備えていることが示された。また、同一個体であっても、環境の変動に応じて、利用する範囲を柔軟に拡大、縮小させる能力が認められた(図4)。

- Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Northern Japan Alps. Mammal Study 29:1-8.
- 片山敦司 1999 東中国山地におけるツキノワグマの生態調査. 第8期プロ・ナトゥーラ・ファンド助成成果報告書, pp.49-53. 日本自然保護協会.
- Oi T, Yamazaki K 2006 The status of Asiatic black bears in Japan. In Understanding Asian bears to secure their future, Japan Bear Network ed., pp.122-133, Japan Bear Network.
- 尾崎研一・工藤琢磨 2002 行動圏: その推定法、及び観察点間の事故相関の影響. 日本生態 学会誌 52: 233-242.
- Powell RA, Zimmerman JW, Seaman DE 1997 Ecology and Behavior of North American Black Bears: Home ranges, habitat and social organization. Chapman & Hall, London, 224pp.
- 島根県 2001 島根県におけるツキノワグマに関する調査(I) 生息、被害および 対策 の実態-. 島根県農林水産部森林整備課, 52pp.
- 鈴木克哉・横山真弓・藤木大介・稲葉一明 2011 ツキノワグマの誘引要因としてのカキの木分布様式と対策手法の検討.「兵庫県におけるツキノワグマの保護管理の現状と課題」, 兵庫ワイルドライフモノグラフ3号,pp.139-152. 兵庫県森林動物研究センター.
- 玉谷宏夫・小林勝志・高柳敦 2001 近畿北部におけるニホンツキノワグマ (Ursus thibetanus japonicus) の行動特性と生息環境利用の季節変化. 森林研究 73:1-11.
- Worton BJ 1987 A review of models of home range for animal movement. Ecological Modelling 38:277-298.
- Worton BJ 1989 Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70:164-168.
- White GC, Garrott RA 1990 Analysis of Wildlife Radio Tracking Data. Academic Press, Sandiego, California 383pp.
- Yamazaki K 2009 *Ursus thibetanus*. *In* The Wild Mammals of Japan, Ohdachi SD, Ishibashi Y, Iwasa M, Saitoh T, eds., pp.235-237, Shoukadoh, Kyoto.
- 横山真弓 2009 ツキノワグマー絶滅の危機からの脱却一. 「動物たちの反乱」,河合雅雄・ 林良博編,pp.129-158. PHP サイエンス・ワールド新書.
- 横山真弓・坂田宏志・森光由樹・藤木大介・室山泰之 2008 兵庫県におけるツキノ ワグマの保護管理計画およびモニタリングの現状と課題. 哺乳類科学 48:65-71.
- 横山真弓・坂田宏志・関香菜子・斎田栄里奈・中村幸子・森光由樹 2011 捕獲・放獣条件の 違いによるツキノワグマの行動特性.「兵庫県におけるツキノワグマの保護管理の現状と 課題」, 兵庫ワイルドライフモノグラフ 3 号, pp.84-93. 兵庫県森林動物研究センター.

未利用地の多くを排除し算出された 95%Khr では、比較した「移動オス」「移動メス」「現地メス」の各グループ間でそれぞれ有意な差が認められたことから、雌雄と放獣方法は、個体の行動圏サイズに大きな影響を及ぼす要因であると考えられた。

片山(1999)は、東中国山地で 1994 年から 1998 年にかけて、ツキノワグマに地上波発信器を装着し行動追跡した結果、年間の平均 MCP は、オスで 31.5km² (N=18)、メスで 6.9 km² (N=15) と報告している。また、北近畿個体群の行動追跡を行った玉谷ほか(2001)は、メスの行動圏を約 20 km² と報告している。これらの報告は、移動放獣等を伴っていないものであり、本研究における「現地」の結果と合わせると、人為的撹乱や資源不足がない場合、近畿圏のツキノワグマの行動圏は 10~30 km² と非常に狭いと考えられた。これは、東日本における調査報告(羽澄ほか 1997; Izumiyama & Shiraishi 2004; Yamazaki 2009)とは大きく異なっていた。そのため、多様な日本の森林環境に生息するツキノワグマの能力としては、広範囲を行動圏にすることが可能であるが、西日本の環境においては、人為的撹乱がなければ、狭い範囲を日常の行動圏としていると考えられた。そのため、被害を及ぼす可能性のある地域に生息している個体を管理する場合、被害地の周囲 10~30 km² 程度で適切な出没対応を実施する必要があると考えられた。

### 謝辞

本研究を進めるにあたり、GPS 首輪の装着及び調査にあたり、㈱野生動物保護管理事務所の皆様にご協力をいただきました。また、この研究で利用したデータの一部は、平成17年~19年度科学研究費補助金(17688014)「絶滅危惧種ツキノワグマは、なぜ人里へ出没するのか?ー生理学的なアプローチからの出没要因の解明ー」の助成を受けました。

## 引用文献

秋田県 1986 ツキノワグマ生態調査報告書. 秋田県生活環境部自然保護課.

- 藤木大介・横山真弓・坂田宏志 2011 兵庫県内におけるブナ科樹木 3 種の堅果の豊凶とツキノワグマの餌資源としての評価.「兵庫県におけるツキノワグマの保護管理の現状と課題」, 兵庫ワイルドライフモノグラフ 3 号, pp.39-49. 兵庫県森林動物研究センター.
- 羽澄俊裕 1986 日光のツキノワグマ. 「日光の動植物」, 日光の動植物編集員会編, pp.290-296. 栃の葉書房.
- 羽澄俊裕 ・小山克巳・長縄今日子・敦賀一二三 1997 大型哺乳類とその保護Ⅲ ツキノワグマ. 「丹沢大山自然環境総合調査報告書」,神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団企画委員会編,pp.453-469.
- 兵庫県 2009 第2期ツキノワグマ保護管理計画. 兵庫県, 30pp.
- 稲葉一明 2011 兵庫県のツキノワグマの出没状況と対策. 「兵庫県におけるツキノワグマの 保護管理の現状と課題」, 兵庫ワイルドライフモノグラフ 3 号, pp.1-17. 兵庫県森林動物 研究センター.

Izumiyama S, Shiraishi T 2004 Seasonal changes in elevation and habitat use of the