

斜里町におけるヒグマの頭蓋骨のサイズおよび成長

能勢 峰*・野別 貴博

(公財) 知床財団, 099-4356 斜里郡斜里町大字遠音別村字岩宇別 531

NOSE Takane* & NOBETSU Takahiro: Size and growth of the skull of the brown bear in Shari, Japan

*✉ retarawatara@gmail.com

Keywords *Ursus arctos*, morphometrics, food resource, Shiretoko Peninsula, Hokkaido

はじめに

ヒグマ *Ursus arctos* は、日本国内において北海道のみに生息し、最大体重がメスで約 150 kg、オスで 400 kg を超える性的二型が顕著な大型哺乳類である (米田・阿部 1976)。Ohdachi et al. (1992) は、本種の頭蓋骨の成長について精査し、雌雄差が 1 歳から認められ、2 歳以降に顕著となることを示している。また、北海道の生息地を北東エリア、中央エリアおよび南エリアに区分して頭蓋骨サイズを比較し、南エリアよりも中央エリアが、中央エリアよりも北東エリアの方が大型化することを示した上で、エリア間の成長差は餌資源 (質と量) および気候の差異によるものではないかと推測している。

斜里町は、北海道東部の知床半島北西側に位置しており、ヒグマの一大生息地の一部とみなされ、近年になり安定同位体分析を用いた食性、遺伝子分析を用いた血縁関係、捕獲個体数と遺伝子情報からの個体数推定、GPS 発信機を用いた行動圏推定などをはじめとした、多分野の研究が盛んに行われている (Matsubayashi et al. 2016; Shimozuru et al. 2019; Itoh et al. 2012, 小平ら 2008)。一方で、当町のヒグマの頭蓋骨を用いた研究は Ohdachi et al. (1992) の中で一部として扱われて以降、行われていない。また、1990 年代以降、斜里町ではヒグマの駆除頭数が増加傾向にあることから (山中ら 2016)、ヒグマの生息環境の変化に伴った成長差が認められる可能性がある。

本研究では斜里町内において有害駆除を中心に、

狩猟、交通事故および自然死亡により得られたヒグマの頭蓋骨標本を計測し、Ohdachi et al. (1992) が示した斜里町を含む北東エリア個体群の計測値と比較を行った。また斜里町内において、ウトロ地区の一部を除き大部分が森林である半島部と、農地が広がる基部に区分して頭蓋骨成長の差異について分析することにより生息環境、特に餌資源による影響について考察した。

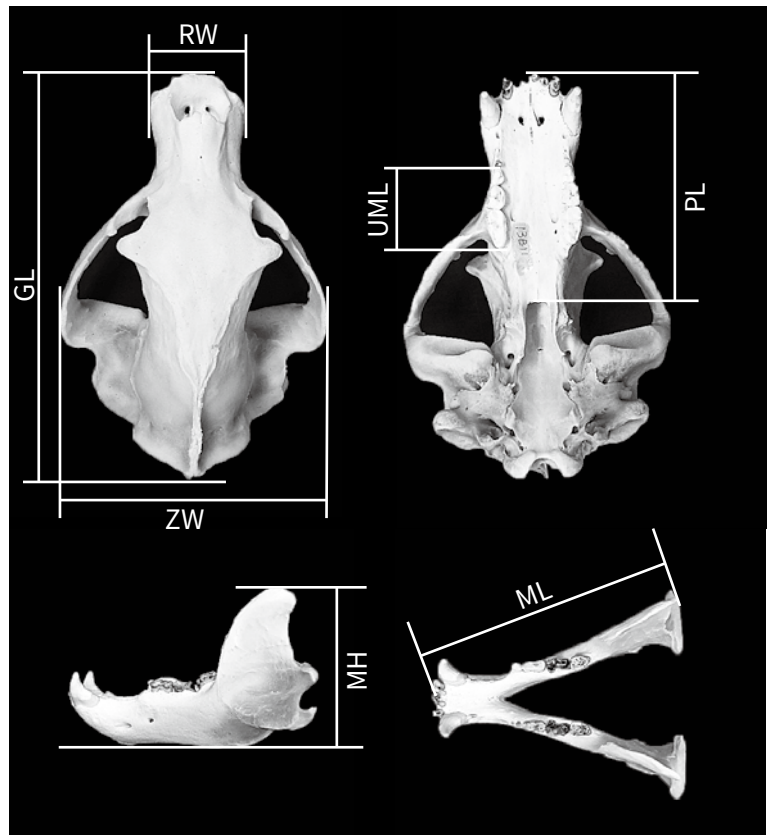
方法と材料

本研究で用いた頭蓋骨標本は、斜里町において 1989 年から 2016 年までの 28 年間に有害駆除、狩猟、交通事故および自然死 (銃痕や交通事故など人為的な傷がなく、死亡要因が特定できない状態) で得られたヒグマから収集したものである。それぞれ個体数は、有害駆除 122 個体、狩猟 48 個体、事故 3 個体、自然死 4 個体の計 177 個体、雌雄ではオス 92 個体、メス 85 個体である。なお、性別不明および頭骨の一部に欠損のある標本は本研究の対象から除外した。

ヒグマの頭蓋骨標本の作製は八谷・大泰司 (1994) に従い、頭部の表皮を剥いだ上で肉を削ぎ、煮沸したのちタンパク質分解酵素を用いてクリーニングして乾燥させた。本研究で用いた頭蓋骨標本は、公益財団法人知床財団に保管されている。

ヒグマの年齢査定は、米田 (1976) の手法に従った。当歳および 1 歳については、永久歯の萌出状況と犬歯の成長状況 (0 歳: 乳歯から永久歯に完全に交

図1. ヒグマ *Ursus arctos* の頭蓋骨の計測箇所。



GL: greatest length of cranium 最大頭蓋長. PL: palatal length 口蓋長. RW: rostral width 吻幅. ZW: zygomatic width 頭蓋幅. ML: length of mandible 下顎長. MH: height of mandible 下顎高. UML: length of upper molar row 上顎白歯列長.

換していない。1歳：犬歯が萌出中で歯根の象牙質の成長が1/2程度)に基づいて判別し、2歳以上については、上顎犬歯の縦断面切片の生物顕微鏡でセメント質の層を計数した。

また、Ohdachi et al. (1992) で扱われた北海道の北東エリアの群の頭蓋骨計測値と本研究における計測値を比較するため、ヒグマをI (0-5箇月)、II (6-11箇月)、III (12-17箇月)、IV (18-23箇月)、V (2-3歳)、VI (4-7歳)、VII (8-10歳)、VIII (11歳以上)の8年齢集団(クラス)に分類した。

頭蓋骨の計測はOhdachi et al. (1992) に従い、最大頭蓋長 (GL)、口蓋長 (PL)、吻幅 (RW)、頬骨幅 (ZW)、下顎長 (ML)、下顎高 (MH)、上顎白歯列長 (UML) について、ノギスを用いて0.1 mm単位で行った(図1)。

ヒグマの加齢に伴う頭蓋骨の成長を調べるため、最大頭蓋長および頬骨幅上顎と年齢をもとにロジス

ティック曲線にあてはめ成長式を算出した。

$$L(t) = K / [1 + A \cdot \exp(-b \cdot t)]$$

L (t) はt年におけるサイズ、Kは漸近値、Aは積分定数、bは成長率を表す。また、成長の早い2歳以下のヒグマの年齢を年単位で示すため、Ohdachi et al. (1992) に従い、出生日を1月31日と仮定し死亡年月日から月齢を推定した上で、生後0-5箇月を0歳、6-11箇月を0.5歳、12-17箇月を1歳、18-23箇月を1.5歳と定義した。

斜里町のヒグマの頭蓋骨サイズに地域差があるか検証するため、死亡場所の情報から半島部と基部に便宜的に分類し、各年齢クラスの平均値を比較した。知床半島ヒグマ管理計画(環境省ら2017)のゾーニング図を参考とし、ヒグマの捕獲が法的に規制されている国立公園およびその周辺地域であるオチカバケ

川より北東側を半島部とし、住宅地と農地が多く経済活動が盛んなエリアである同河川より南西側を基部とした(図2)。

半島部はウトロ地区に至るまで住宅地と農地がなく森林が続いており、ウトロ地区よりさらに北東側は知床国立公園に指定され、ヒグマが人為的影響を受けにくい環境となっている。一方、基部では小麦、甜菜、馬鈴薯を主体とした農業が行われており、ヒグマは農作物に被害を与える害獣として有害駆除の対象となっている。そのため基部のヒグマは半島部より人為的影響を受けやすい。

結果

1. 雌雄間の比較

雌雄それぞれの計測部位について成長曲線をあてはめ、最小二乗法により誤差の二乗の和が最小になる成長係数bと定数Aを求めた(表1)。漸近値KはクラスVIIIの平均値とした。

最大頭蓋長(GL)の成長係数はオス0.77、メス1.06となりメスの方が速く漸近値に達した(図3)。オスは4.3歳で漸近値の95%、6.4歳で99%に達し、メスは2.8歳で漸近値の95%、4.3歳で99%に達した。頬骨幅(ZW)は雌雄共に最大頭蓋長(GL)より成長係数が小さく、オス0.40、メス0.46となり、オスは8.2歳で漸近値の95%、12.2歳で99%に達し、メスは5.1歳で漸近値の95%、7.9歳で99%に達した(図3)。口蓋長(PL)、吻幅(RW)、下顎長(ML)についてもオスよりメスの成長係数が高く、メスの方が速

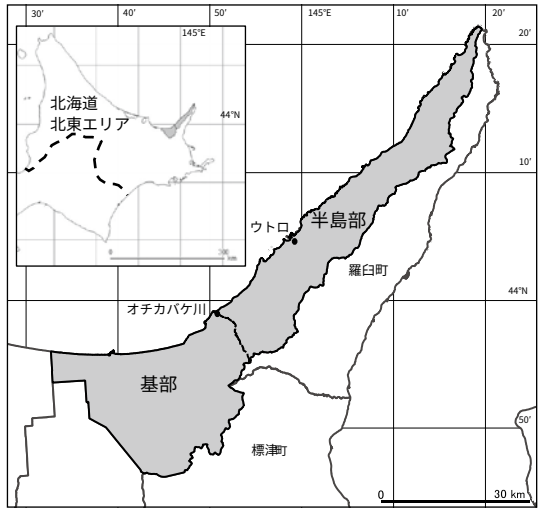


図2. 北海道北東エリアにおける斜里町的位置と、知床半島の半島部および基部の位置。オチカバケ川より北東を半島部、南西を基部とした。

く漸近値に達する傾向があり、メスは3-4歳、オスは4-5歳で漸近値の95%に達した。漸近値の99%に達する年齢は部位により異なったが、メスは5歳、オスは6-7歳で達した。下顎高(MH)は成長係数に明確な雌雄差がなく、漸近値の95%に達する年齢はオス4.7歳、メス4.5歳となり雌雄共に約7歳まで成長を続けた。上顎臼歯列長(UML)は加齢による成長が見られなかった。

2. 斜里町と北海道北東エリアの比較

年齢クラスV(2-3歳)とクラスVIII(11歳以上)か

表1. 1989-2016年に斜里町より得られたヒグマの最大頭蓋長および頬骨幅から推定した雌雄別の成長曲線(ロジスティック曲線)のパラメータ。オス: 92個体。メス: 85個体。

部位	性別	漸近値 (K)	定数 (A)	成長係数 (b)	R2乗値	漸近値の95%に達する年齢	漸近値の99%に達する年齢
最大頭蓋長 (GL)	オス	376.3	1.34	0.77	0.99	4.3	6.4
	メス	305.2	1.00	1.06	0.99	2.8	4.3
頬骨幅 (ZW)	オス	236.6	1.37	0.40	0.99	8.2	12.2
	メス	185.2	0.90	0.46	0.99	5.1	7.9
口蓋長 (PL)	オス	184.7	1.50	0.82	0.99	4.1	6.1
	メス	153.5	1.00	0.88	0.99	3.4	5.2
吻幅 (RW)	オス	84.8	1.00	0.61	0.99	4.8	7.5
	メス	68.5	0.81	0.88	0.99	3.1	5.0
下顎長 (ML)	オス	253.7	1.30	0.78	0.99	4.1	6.2
	メス	211.1	1.00	0.95	0.99	3.1	4.8
下顎高 (MH)	オス	138.9	1.70	0.74	0.99	4.7	6.9
	メス	102.3	1.19	0.70	0.99	4.5	6.8

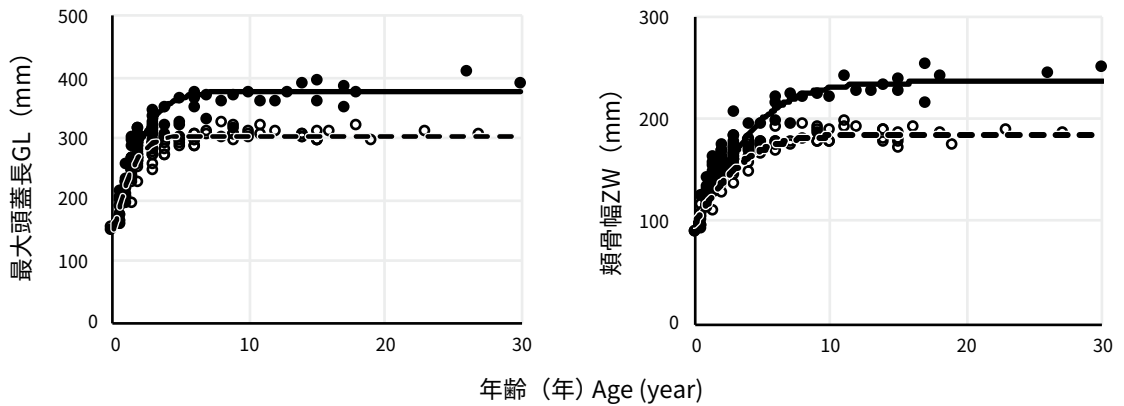


図3. 1989–2016年に斜里町より得られたヒグマの最大頭蓋長GL(左)および頬骨幅ZW(右)の推定成長曲線。実線: オス、破線: メス。●: オスの計測値。○: メスの計測値。

ら算出したそれぞれの計測部位の成長率は、北東エリアと同様、上顎臼歯列長(UML)以外の数値でオスがメスを上回った(表2)。斜里町と北東エリアとの成長率の差は最大で0.10であり、オスの下顎高(MH)で斜里町が高くなった。

各年齢クラスの平均値と標準偏差を雌雄別に斜里町と北東エリア(NE)で比較した(図4)。北東エリアの数値はOhdachi et al. (1992)のデータを使用した。t検定の結果、オスはすべての年齢クラスの平均値で北東エリアと有意差が見られなかった。メスは最大頭蓋長(GL)のクラスVIで有意差が見られ($P < 0.05$)、北東エリアより平均値が8.3 mm小さかった。また頬骨幅のクラスVで有意差が見られ($P < 0.05$)、北東エリアより平均値が6.8 mm大きかった。

表2. 斜里町および北海道北東エリアにおけるヒグマ頭蓋骨の成長率。成長率は年齢クラスVIII(11歳以上)の平均値に対する年齢クラスV(2-3歳)の平均値の比率。

		GL	PL	RW	ZW	ML	MH	UML
オス	斜里町	1.28	1.22	1.25	1.47	1.22	1.44	0.99
	NE	1.26	1.27	1.20	1.42	1.22	1.34	0.99
メス	斜里町	1.12	1.10	1.12	1.22	1.11	1.16	0.99
	NE	1.15	1.14	1.14	1.26	1.13	1.23	0.97

GL: 最大頭蓋長 greatest length of cranium, PL: 口蓋長 palatal length, RW: 吻幅 rostral width, ZW: 頬骨幅 zygomatic width, ML: 下顎長 length of mandible, MH: 下顎高 height of mandible, UML 上顎臼歯列長 length of upper molar row. NE: 北東エリア個体群(Ohdachi et al. 1992)。

3. 斜里町半島部と基部の比較

斜里町を半島部と基部に分類し、年齢クラスごとに最大頭蓋長と頬骨幅を比較した。標本が限られているため、オスではクラスIV, V, VIIIのみ分析した。クラスIV(18-23箇月)で有意差が見られ(t検定, $P < 0.01$)、最大頭蓋長の平均が半島部276.2 mm, 基部246.1 mm, 頬骨幅の平均が半島部148.9 mm, 基部136.8 mmとなり、これら2つの半島部のヒグマ頭蓋骨計測値がそれぞれ基部のものより大きかった(表3)。

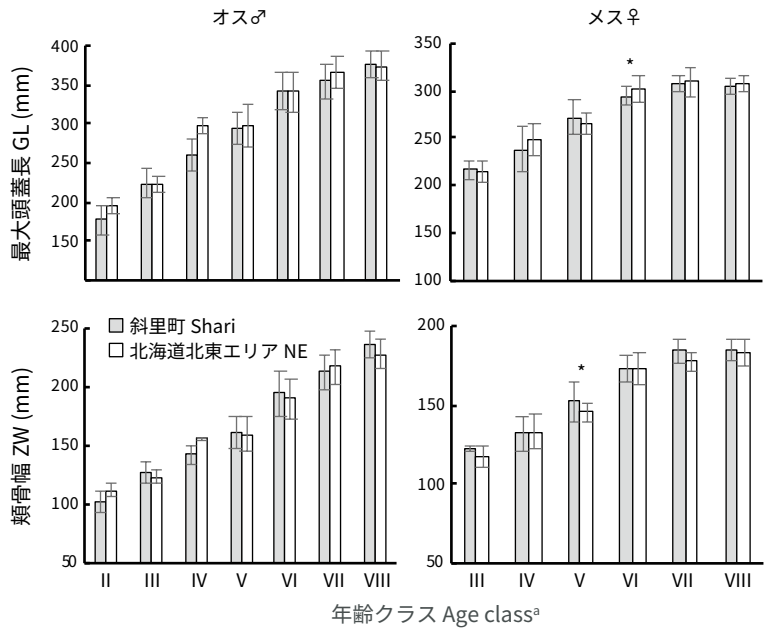
メスではクラスV-VIIIで比較した結果、クラスV(2-3歳)およびクラスVIII(11年以上)で有意差が見られた(t検定, $P < 0.05$)。クラスVは最大頭蓋長の平均が半島部277.0 mm, 基部254.8 mm, 頬骨幅の平均が半島部155.4 mm, 基部140.6 mmとなり、それぞれ半島部が基部より大きかった(表3)。クラスVIIIにおいても半島部が基部より大きく、最大頭蓋長の平均が半島部311.6 mm, 基部301.4 mm, 頬骨幅の平均が半島部191.1 mm, 基部181.7 mmとなった。

考察

1. 雌雄間の比較

1989-2016年に斜里町より得られたヒグマの頭蓋骨の成長を雌雄で比較した結果、メスはオスより漸近値が小さく、また漸近値に達する年齢が低かった。頭蓋骨の成長曲線は、メスでは8歳以上、オスでは

図4. 斜里町と北海道北東エリア (NE) におけるヒグマの各年齢クラスの最大頭蓋長 (GL: greatest length of cranium) と頬骨幅 (ZW: zygomatic width) の平均値, エラーバーはSD.



* t検定, P < 0.05.

^a II: 6-11 箇月, III: 12-17 箇月, IV: 18-23 箇月, V: 2-3 年, VI: 4-7 年, VII: 8-10 年, VIII: 11 年以上.

12 歳以上でほとんどの計測部位が漸近値に達した。部位別には、雌雄共に最大頭蓋長の成長が最も早く漸近値に達し、頬骨幅の成長が最も遅く漸近値となった。このように頭蓋骨長が4-5歳までに著しく伸長した後、頬骨幅が伸長し続ける傾向は、Ohdachi

et al. (1992) の示した北海道の北東エリアのヒグマと同様の傾向であり、差異は認められなかった。

2. 斜里町と北海道北東エリアの比較

斜里町より得られた年齢クラス VIII (11 歳以上)

表3. ヒグマ *Ursus arctos* オスの斜里町半島部と基部の比較.

部位	エリア	年齢クラス ^a	オス			メス			
			IV	V	VIII	V	VI	VII	VIII
最大頭蓋長 (GL)	半島部	平均 (mm)	276.2	293.4	380.0	277.0	296.0	308.7	311.6
		標準偏差	17.21	22.37	17.51	17.17	9.39	10.81	5.71
		標本数	7	19	6	16	14	6	6
	基部	平均 (mm)	246.1	296.6	372.0	254.8	290.8	304.2	301.4
		標準偏差	8.39	19.73	15.92	15.56	10.45	3.50	6.83
		標本数	9	16	5	5	8	4	10
P 値	0.003**	0.656	0.449	0.029*	0.265	0.377	0.007*		
頬骨幅 (ZW)	半島部	平均 (mm)	148.9	161.6	238.9	155.4	174.0	183.0	191.1
		標準偏差	7.97	14.64	13.46	11.13	9.01	7.14	3.70
		標本数	7	19	6	16	14	5	6
	基部	平均 (mm)	136.8	160.0	233.9	140.6	170.7	185.1	181.7
		標準偏差	4.49	11.69	6.59	8.55	7.56	6.32	5.92
		標本数	9	16	5	5	8	4	10
P 値	0.006**	0.722	0.447	0.013*	0.372	0.655	0.002*		

* t検定, P < 0.05.

** t検定, P < 0.01.

^a IV: 18-23 箇月, V: 2-3 年, VI: 4-7 年, VII: 8-10 年, VIII: 11 年以上.

のヒグマの頭蓋骨は、北海道の北東エリアのものと比較してサイズに有意差がなく、雌雄共に到達する最大サイズは同様と考えられた。ただしメスの年齢クラスVI (4-7歳)の最大頭蓋長とV (2-3歳)の頬骨幅で平均値に差が検出されたことから、頭蓋骨の成長率は一定ではなく、地域や年代間によって成長の差が生じている可能性がある。

Moriwaki et al. (2018) は北海道で捕獲されたヒグマの体重と胸囲から栄養状態指標値を年次ごとに算出し、メスの栄養状態が年によって大きく変動することを示した。ヒグマの頭蓋骨の成長も栄養状態を反映し、栄養状態が悪かったヒグマの頭蓋骨は良かったヒグマよりも小型になる可能性がある。

Moriwaki et al. (2018) は2012年に捕殺されたメスが、2000年と2003年および2008年に捕殺されたメスと比較して栄養状態指標値が低かったことを示している。山中ら (2016) は、斜里町を含む知床半島において、2012年にヒグマの出没および有害駆除件数が顕著に多かったことを報告している。Ohdachi et al. (1992) で扱った標本の年代と本研究で扱った標本によって年齢クラスの一部で有意差が検出されたのは、2012年以降に有害駆除で捕獲された試料が多かったためであり、ヒグマの生息環境が年代間で違いがあったことを示唆しているかもしれない。

3. 斜里町半島部と基部の比較

半島部と基部の比較では、オスの年齢クラスIV (18-23箇月)とメスのクラスV (2-3歳)およびVIII (11歳以上)の最大頭蓋長および頬骨幅の平均値に有意差が検出された。基部のオスの年齢クラスIVの最大頭蓋骨長および頬骨幅は、半島部のものより平均値が小さかったが、それ以外の年齢クラスでは有意な差が見られなかった。

基部の農地周辺ではヒグマは有害駆除となる場合が多く、オスはメスより広範囲に移動分散する (Shirane et al. 2018) ことから、半島部から基部へ分散していく若齢期に強い捕獲圧がかかっているのかもしれない。

釣賀・間野 (2008) は、北海道全体におけるヒグマの捕獲個体のうち64.5%がオスであり、うち1歳から4歳までの若齢個体の占める割合が56.7%である

と報告している。また山中ら (2016) は、斜里町における有害駆除頭数は2000年代に入って増加傾向にあり、近年では特に2011, 2012, 2015年の駆除頭数が22-47頭と特に多かったと報告している。

本研究で用いた1989-2016年の試料のうち2011年以降に捕獲された試料は全体の61.0% (108個体)を占めていた。そのうちの78頭は狩猟期前の3-9月に有害駆除で死亡していた。若齢個体のオスが捕獲されやすい傾向と有害駆除頭数の増加によって、成長途中の個体とその年の早い時期に死亡するため、頭蓋骨のサイズが見かけ上、小さくなっている一要因と考えられる。

一方で成長が停止する年齢である年齢クラスVIIIのメスで半島部の頭蓋骨サイズが大きくなったことは、Ohdachi et al. (1992) が述べているように食物資源 (質と量) の地域差が影響しているのかもしれない。成長途中であるクラスVで有意差が検出されたことから食物資源の差が初期成長に関与している可能性が考えられたが、その後のクラスVI, VIIでは平均値に有意な差が検出されなかった。

アラスカにおけるヒグマの頭蓋骨サイズにも地域差があり、ヒグマが大型化する地域はサケ科魚類や陸上の動物の餌資源としての入手可能性に影響されているとの研究事例 (McDonough et al. 2012) がある。アラスカにおける地域差は、性成熟したメスで最大頭蓋骨長に最大で約50 mmの差が報告されているが、斜里町における半島部と基部の差は平均10 mm程度であった。広大なアラスカと比較すると斜里町は狭く、半島部と基部で気象条件や植生、利用可能な食物資源に顕著な違いはないと考えられ、そのためアラスカのような顕著な地域差が生じないのかもしれない。

安定同位体比を用いた研究事例では、知床半島におけるヒグマのサケ科魚類の摂取量は、アラスカのヒグマと比較して少なく、またヒグマの性別、年齢、生息場所によって大きく異なることが示されている (Matsubayashi et al. 2014)。そしてヒグマがサケ科魚類を利用できない主な理由として人間による活動や開発が挙げられている。

知床半島の北東に位置する択捉島に生息するヒグマは、北海道のものより体サイズが大きく、その身体

的特徴はサケ科魚類の利用と関連していることが示されている (Matsubayashi et al. 2016)。斜里町においてもサケ科魚類を利用できる一部のエリアのみヒグマが有意に大型化している可能性が示唆された。

またオスの年齢クラス VIII では差が見られなかったが、これについてはオスは成長すると出生した場所から移動する傾向があり、死亡した場所と出生場所が異なることも一因と考えられる (Shirane et al. 2018; 山中ら 2016)。

本研究の結果から、斜里町のヒグマの頭蓋骨の成長が Ohdachi et al. (1992) が示した 1980 年代の北海道北東エリアの特徴と同様の特徴を有している一方で、半島部と基部に区分すると雌雄のいくつかの年齢クラスにおいて地域間で成長に差があった。ただしその差は限定的で、半島部の 2–3 歳のメスで約 20mm、11 歳以上のメスで約 10 mm 頭蓋骨サイズが大型化する程度の違いであった。

しかしこれらのことは、斜里町という狭いエリア内においても生息場所および年による利用可能な餌資源の種および量がヒグマの成長に影響を与えている可能性を示唆している。

今後、地球規模での気候変動によるサケ科魚類の利用可能量の変化や、エゾシカの生息密度低下によってヒグマの個体数のみならず、頭蓋骨を含む体成長に変化が生じる可能性を暗示している。斜里町では遺跡からヒグマの頭蓋骨が発見されることがあり (佐藤 2005)、年齢査定とともにサイズを計測できれば、過去と現代のヒグマを比較することで時系列の変化を見ることが可能となるだろう。

おわりに

知床半島ではヒグマの個体群を健全に維持するため知床半島ヒグマ管理計画 (環境省ら 2017) が運用されており、ヒグマを知床世界自然遺産地域の海域と陸域の生態系をつなぐ担い手として重要な役割を持つ存在であると位置づけている。知床半島においてヒグマがサケ科魚類を餌資源として利用できているか否かは遺産地域としての普遍的価値を維持する上で重要な項目の一つである。特に、知床におけるカラフトマスは極東において多数の遡上がある河川の南限付近に位置するため、気候変動の影響を強く受け、

温暖になった場合に遡上数が著しく減少する可能性もある。そのため餌資源により変化する可能性のある体サイズの指標となる頭蓋骨サイズを継続的に計測することは、ヒグマ個体群の安定的な維持に対し重要なモニタリング項目であると考えられる。今後も羅臼町、標津町も含め捕獲されたヒグマの頭蓋骨計測や年齢査定を継続的に実施し、個体群の動向を把握することが重要である。

謝辞

本研究を進めるにあたり、斜里町環境課および北海道猟友会斜里分会より多くのヒグマ試料提供をいただきました。またヒグマの頭蓋骨標本を作製するにあたり、大勢のインターン学生に助力いただきました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- 八谷昇・大泰司紀之. 1994. 骨格標本作製法. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Itoh T, Sato Y, Tsuruga F, Mano T, Kohira M, Yamanaka M, Kasai S, Kobayashi K & Iwata R. 2013. Estimating the population structure of brown bears in eastern Hokkaido based on microsatellite analysis. *Acta Theriol* 58: 127–138.
- 環境省釧路自然環境事務所・北海道森林管理局・北海道・斜里町・羅臼町・標津町. 知床半島ヒグマ管理計画. 環境省釧路自然環境事務所, 釧路.
- 小平真佐夫・葛西真輔・増田泰・山中正実・中西将尚・岡田秀明. 2008. 知床キムカムイプロジェクト: GPSテレメトリー調査最終報告. 知床財団, 斜里.
- Matsubayashi J, Morimoto J, Mano T, Aryal A & Nakamura F. 2014. Using stable isotopes to understand the feeding ecology of the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos*) in Japan. *Ursus* 25: 87–97.
- Matsubayashi J, Otsubo K, Morimoto J, Nakamura F, Nose T & Tayasu I. 2016. Feeding habits may explain the morphological uniqueness of brown bears on Etorofu Island, Southern Kuril Islands in East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 99–105.

- McDonough T & Christ A. 2012. Geographic variation in size, growth, and sexual dimorphism of Alaska brown bears, *Ursus arctos*. *Journal of Mammalogy* 93: 686–697.
- Moriwaki J, Omori R, Shimozuru M, Tsuruga H, Mano T & Tsubota T. 2018. Evaluation of body condition using body mass and chest girth in brown bears of Hokkaido, Japan (*Ursus arctos yesoensis*). *Japanese Journal of Veterinary Research* 66: 71–81.
- Ohdachi S, Aoi T, Mano T & Tsubota T. 1992. Growth, sexual dimorphism, and geographical variation of skull dimensions of the brown bear *Ursus arctos* in Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 17: 27–47.
- 佐藤孝雄. 2005. 斜里町以久科北海岸遺跡のヒグマ頭骨. 知床博物館研究報告 26: 71–76.
- Shimozuru M, Shirane Y, Tsuruga H, Yamanaka M, Nakanishi M, Ishinazaka T, Kasai S, Nose T, Masuda Y, Fujimoto Y, Mano T & Tsubota T. 2019. Incidence of multiple paternity and inbreeding in high-density brown bear populations on the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. *The Journal of Heredity* 110: 321–331.
- Shirane Y, Shimozuru M, Yamanaka M, Tsuruga H, Hirano S, Nagano N, Moriwaki J, Nakanishi M, Ishinazaka T, Nose T, Kasai S, Shirayanagi M, Masuda Y, Fujimoto Y, Osada M, Akaishi M, Mano T, Masuda R, Sashika M & Tsubota T. 2018. Sex-biased natal dispersal in Hokkaido brown bears revealed through mitochondrial DNA analysis. *European Journal of Wildlife Research* 64: 65.
- 釣賀一二三・間野勉. 北海道渡島半島におけるヒグマ保護管理計画とモニタリング. 2008. 哺乳類科学 48: 91–100.
- 米田政明・阿部永. 1976. エゾヒグマ (*Ursus arctos yesoensis*) の頭骨における性的二型および地理的変異について. 北海道大学農学部邦文起要 9: 265–276.
- 米田政明. 1976. エゾヒグマの年齢査定と年齢構成. 哺乳動物学雑誌 7: 1–8.
- 山中正実・増田泰・石名坂豪. 2016. 知床国立公園におけるヒグマの保護管理の近年の進展と課題. 知床博物館研究報告特別号 1: 55–78.

附表. 斜里町における年齢クラス別のヒグマ *Ursus arctos* 頭蓋骨計測値 (1989–2016年). 単位は mm.

Age class ^a	GL	PL	RW	ZW	ML	MH	UML		
I ♂	N	1	1	1	1	1	0		
	Range	-	-	-	-	-	-		
	Mean	148.8	72.57	39.71	88.32	106.93	45.33		
	SD	-	-	-	-	-	-		
	♀	N	1	1	1	1	1	0	
		Range	-	-	-	-	-	-	
		Mean	151.8	74.96	38.97	89.86	105.7	46.95	
		SD	-	-	-	-	-	-	
II ♂	N	8	8	8	8	8	1		
	Range	211–160	102–77	53–41	124–94	153–114	48–67	-	
	Mean	177.5	86.8	45.7	102.1	128.6	56.6	68.1	
	SD	18.25	9.79	4.24	9.62	14.78	5.83	-	
	♀	N	3	3	3	3	3	1	
		Range	176–205	89–103	42–52	101–116	127–144	57–64	-
		Mean	189.4	94.4	45.5	108.1	134.8	60.3	66.9
		SD	11.98	5.88	4.48	6.23	7.07	2.53	-
III ♂	N	6	6	6	6	6	6		
	Range	196–255	100–134	50–58	113–142	138–187	63–85	68–80	
	Mean	224.3	115.8	54.3	127.0	163.1	72.7	71.7	
	SD	18.51	10.74	3.37	9.45	15.09	7.07	3.84	
	♀	N	6	6	5	6	6	6	
		Range	204–229	105–119	49–54	119–126	146–164	63–72	65–73
		Mean	215.8	112.2	51.5	122.1	155.6	68.2	68.2
		SD	8.97	4.85	2.04	2.46	6.55	2.69	2.78
IV ♂	N	16	16	16	16	16	16		
	Range	232–302	121–159	54–70	129–162	171–203	74–97	66–81	
	Mean	259.3	134.3	61.8	142.1	184.3	82.4	73.4	
	SD	19.80	9.79	4.42	8.68	10.28	6.97	3.64	
	♀	N	6	6	6	6	6	6	
		Range	193–267	99–141	46–59	111–149	143–187	64–85	64–70
		Mean	237.2	123.4	54.7	131.7	169.2	74.0	66.9
		SD	23.71	13.06	4.59	11.54	14.66	6.99	2.03
V ♂	N	35	35	35	35	33	31	34	
	Range	262–346	129–175	58–76	136–206	176–235	82–125	68–79	
	Mean	294.9	151.8	67.9	160.8	207.3	96.2	73.3	
	SD	21.26	11.00	4.35	13.40	13.11	10.37	2.60	
	♀	N	21	21	21	21	21	20	21
		Range	228–311	118–159	54–66	129–183	168–214	74–110	65–72
		Mean	271.7	139.9	61.3	151.9	190.4	88.1	68.8
		SD	19.27	9.32	3.50	12.30	12.26	8.53	2.19

附表. 続き.

Age class ^a	GL	PL	RW	ZW	ML	MH	UML		
VI ♂	N	11	11	11	11	11	11		
	Range	306-375	158-187	70-81	170-223	207-257	100-134	70-77	
	Mean	342.3	171.5	75.2	194.4	235.8	118.7	73.4	
	SD	23.16	10.32	3.44	18.40	15.65	10.86	2.07	
	♀	N	22	22	22	22	22	22	
		Range	271-309	140-158	60-70	149-192	184-215	91-109	65-74
		Mean	294.1	148.5	65.0	172.8	204.5	101.1	68.4
		SD	10.11	4.93	2.29	8.66	6.76	4.82	1.94
	VII ♂	N	4	4	4	4	4	4	
Range		317-372	164-192	72-84	186-224	222-250	110-138	70-74	
Mean		354.4	179.7	78.9	212.9	242.7	127.7	72.8	
SD		22.26	10.22	4.70	15.43	11.99	10.79	1.50	
♀		N	10	10	9	9	10	10	
		Range	295-323	146-164	60-71	176-194	204-223	92-113	63-76
		Mean	306.9	153.2	66.5	183.9	212.2	102.8	69.0
		SD	8.94	5.72	3.00	6.86	5.93	6.06	3.32
VIII ♂		N	11	11	11	11	11	11	
	Range	351-408	172-197	79-92	215-253	233-275	128-151	65-79	
	Mean	376.3	184.7	84.8	236.6	253.7	138.9	72.4	
	SD	17.27	7.39	3.74	11.16	11.91	7.57	3.94	
	♀	N	16	15	15	16	15	16	
		Range	293-319	149-161	65-72	172-198	198-221	93-111	65-74
		Mean	305.2	153.5	68.5	185.2	211.1	102.3	68.0
		SD	8.13	3.42	2.14	6.93	5.63	5.43	2.19

GL: 最大頭蓋長 greatest length of cranium, PL: 口蓋長 palatal length, RW: 吻幅 rostral width, ZW: 頬骨幅 zygomatic width, ML: 下顎長 length of mandible, MH: 下顎高 height of mandible, UML 上顎臼齒列長 length of upper molar row.

^aI: 0-5 箇月, II: 6-11 箇月, III: 12-17 箇月, IV: 18-23 箇月, V: 2-3 年, VI: 4-7 年, VII: 8-10 年, VIII: 11 年以上.