

巨木を利用する森林性コウモリの活動に森林タイプが及ぼす影響

小山 里奈

京都府

1. はじめに

コウモリ類は、腕と手の指から後肢の足首と尾にまで広がる飛膜と呼ばれる膜でできた発達した翼を持つ、哺乳類の中で唯一の飛翔性の動物である。その飛翔能力は、食物の探索や捕食、環境の利用範囲の拡大など、さまざまな生存上の利点をもたらしてきた。コウモリ類は世界中の多様な生態系に広く分布しており、特に夜行性の昆虫食性コウモリは、夜間の生態系において重要な捕食者として機能している。さらに、昆虫食性コウモリの活動は、農業害虫を含む昆虫の個体数調整に寄与しており、その生態系サービスの価値は近年ますます注目されている。実際、農業分野においては、コウモリ類が害虫を捕食することで農作物への被害を軽減し、殺虫剤の使用量を抑制していると推定されている（Frank 2024 Science）。このような生態系サービスは、農業経営の持続可能性や生物多様性の保全にとって極めて重要であり、コウモリ類の存在が地域社会や人間活動にも大きな恩恵をもたらしているといえる。

また、コウモリ類には昆虫食だけでなく、果実食や花蜜食などの食性を持つ種も存在し、これらの種は花粉媒介や種子散布といった生態系機能にも関与している。特に熱帯・亜熱帯地域では、コウモリによる花粉媒介や種子散布が森林の再生や維持に欠かせない役割を果たしていることが報告されている（Kunz et al. 2011）。日本においても、コウモリ類は多様な生態系サービスを提供していると期待され、その保全は生態系全体の健全性維持に直結する重要な課題である。

日本国内には、現在 30 種を超えるコウモリ類が分布している。これは、国内に生息する哺乳類全体の中で最も多くのグループであり、齧歯類の種数を上回る多様性を示しているうえ、そのうち約 35% は日本固有種とされている（Preble et al. 2021）。しかしながら、このように多数の種が分布しているにもかかわらず、多くのコウモリについて食性、分布、繁殖行動、ねぐら利用などの正体に関する基礎的情報が十分に収集されていないのが現状である。特に、森林性コウモリ類については、どのような森林タイプや樹木構造が生息や活動に影響を及ぼしているのか、また種ごとの生息地選択や資源利用の特性についても未解明な点が多い。

保全上の観点からは、日本国内の多くのコウモリ類が絶滅を危惧される状況にある。環境省が発表したレッドリスト 2020 によれば、日本国内で絶滅危惧種（カテゴリー：絶滅危惧 IA 類(CR)、絶滅危惧 IB 類(EN)、絶滅危惧 II 類(VU)）として記載されている哺乳類 34 種のうち、53% にあたる 18 種がコウモリ類である（環境省生物多様性センター 2020）。さらに、情報不足とされる哺乳類 5 種のうち 4 種もコウモリ類であり、これらの種については分布や生態に関する情報が極めて乏しい状況にある。コウモリ類の多くは、森林伐採や土地利用の変化、農薬の使用増加、気候変動などによる生息地の喪失や劣化の影響を強く受けしており、特に森林性コウモリ類では大径木や樹洞の減少

が生息環境の悪化につながっていると考えられている。こうした背景から、コウモリ類の生態解明と保全対策の推進は、国内外で喫緊の課題となっている。

コウモリ類の生態研究においては、夜行性かつ高い飛翔能力を持つことから、直接観察だけでは情報を得ることが難しく、偶然に発見・観察された個体の記録に依存することも多くあるという課題があった。しかし、近年ではコウモリ類が発する超音波（エコーロケーション音）を利用した音響調査が普及しつつある。小型コウモリ類は、超音波を発してその反響音から周囲の環境や獲物の位置を把握するエコーロケーション（反響定位）能力を持つ。コウモリが発する超音波の周波数やその変調パターン（時間的に周波数と強さがどのように変化するか）には種によって異なるものがあり、コウモリ類の一部については検出器からの情報のみで種レベルの同定が可能である（Parsons & Jones 2000）。このため、超音波検出器を用いて記録された音響データを解析することで、種同定や活動パターンの把握が可能となる。超音波録音機を用いた音響調査は、夜間の広範囲な調査や、人の立ち入りが難しい環境でのコウモリ類の活動把握に非常に有効であり、近年のコウモリ類研究の発展に大きく貢献している（López-Baucells 2021；Furey et al. 2009）。

日本に生息する森林性コウモリ類の多くは、大径木に形成される樹洞をねぐらとして利用していると考えられている。特に、樹齢が高く、太い幹や枝を持つ巨木は、コウモリ類にとって重要な生息場所となる。しかし、こうした巨木や樹洞は、森林伐採や土地開発などによって減少傾向にあり、コウモリ類にとっての生息環境の悪化が懸念される。また、人工林では天然林に比べて樹種構成や林分構造が単純化されていることが多い上に、林業生産のために管理された人工林においては枝打ちなどの整備により、樹洞が形成されにくくなっていると考えられる。森林タイプ（構成樹種）の違いがコウモリ類の種組成や活動パターンにどのような影響を与えていているのかについては、国内外で注目されている研究課題の一つである（Froidevaux et al. 2021）。しかしながら、日本国内の多くの森林では、実際に生息しているコウモリ類の種組成や個体数、ねぐらの利用状況などが十分に把握されていない。こうした基礎的な情報の不足は、コウモリ類の効果的な保全施策の策定や、森林生態系の管理・再生における科学的根拠の提供を妨げている。

本研究は、京都府北部に位置する京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林を調査地とし、同地域に生息する森林性コウモリ類の生態を明らかにすることを目的として実施した。芦生研究林は、樹齢200年以上の巨木が多く残る天然林と、スギやヒノキを主体とした人工林が隣接・混在し、さらに天然のスギが落葉広葉樹林に混交する特徴的な森林環境を有している。このような巨木が存在する天然林と整備された常緑針葉樹が主体となる人工林が混在するような地域において、森林タイプごとのコウモリ類の利用状況や生態的特性を比較する研究例はこれまでになく、本研究により、森林タイプや林分構造の違いがコウモリ類の種組成や活動パターン、ねぐら利用にどのように影響するかを比較・検討することの意義は大きいと考えた。

本研究では、超音波検出器を用いた音響調査を中心に、落葉広葉樹林および常緑針葉樹林におけるコウモリ類の活動状況を記録・解析した。具体的には、森林タイプごとに複数地点に検出器を設置し、夜間の超音波検出データを収集することで、コウモリ類の活動頻度や時間帯ごとの利用パターン、森林タイプによる違いの把握を試みた。また、これまでの調査から、コウモリのエコーロケーション音からの種判別が課題として残されていた。上述の通り、コウモリが発する超音波の周波数やその変調パターンは種によって異なるとされ、北米、南米、ヨーロッパ、南アフリカに関しては、あわせて数十種のコウモリが既にエコーロケーション音から自動判別可能となっている

(Roemer et al. 2011)。しかし、日本国内に生息するコウモリについての研究例はまだ少なく (Fukui et al. 2004; 増田ら 2017)、全ての種判別に十分な情報が存在しないのが現状である。超音波検出器から得られた録音を対象に種同定を行うためには、種を確認できる状態で記録されたエコーロケーション音が必要である。このようなエコーロケーション音が得られれば、種同定における比較基準として有用であるのみならず、機械学習などで必要となる教師データとして用いることが可能である。そのために、本研究では調査地においてコウモリ類の捕獲を行い、種を確認した後、放獣時にエコーロケーション音を録音する調査を行った。

本研究を通じて得られた知見は、日本の森林性コウモリ類の生態解明に資するだけでなく、今後の生物多様性保全や森林管理施策の基礎資料としても重要な意義を持つと考える。特に、絶滅が危惧される種や情報不足の種については、分布や生態に関する新たなデータの蓄積が急務であり、本研究の成果が今後の保全活動や生態系サービスの持続的利用に貢献することが期待される。

2. 方法

調査地

調査は、京都府北部、南丹市美山町芦生に位置する京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林で行った (図 1)。調査地の気象条件は、年平均気温 12.0°C、平均年間降水量が 2,490mm で、12~1 月から 4 月上旬までは積雪が見られ、冬季の積雪深は 1~2m に達する。芦生研究林の公開データ (生物相; <https://fserc.kyoto-u.ac.jp/wp/ashiu/data/flora-and-fauna-list/%e5%93%ba%e4%b9%b3%e9%a1%9e/>) によると、2010 年にコウモリ類の捕獲調査が行われ、キクガシラコウモリ、テングコウモリ、コテングコウモリ、クロホオヒゲコウモリ、モリアブラコウモリの 5 種が確認されている (福井未発表、Hill 私信)。

芦生研究林内には、ブナ・ミズナラを中心とした落葉広葉樹林とスギ人工林が混在しており、林内の落葉広葉樹林 6 地点、常緑針葉樹林 6 地点の合計 12 地点を調査地点として設定した。それにおける林冠開空度を算出したところ、常緑針葉樹林の調査地点では季節的に開空度の変化がほとんど見られなかったのに対して、落葉広葉樹林の調査地点は開葉前の春季と開葉後の夏季で開空度が大きく異なることが確認された (図 1(b))。林冠開空度の算出は、360 度カメラ (THETA V, RICOH 製) で撮影した各地点の正距円筒図法の画像を等距離射影変換し (Honjo et al. 2019; 竹中 2021)、全天空画像解析用 R パッケージ hemispheR を用いて行った (Chianucci and Macek 2023)。

音響調査

本研究では、コウモリ類の活動を把握するため、音響調査を実施した。調査には U2 マイクロフォンを接続した超音波検出器 (SM4 BAT、Wildlife Acoustics 社製) を用いた。超音波検出器を上述の調査地点に配置し、マイクロフォンは地上約 2m の高さに設置し

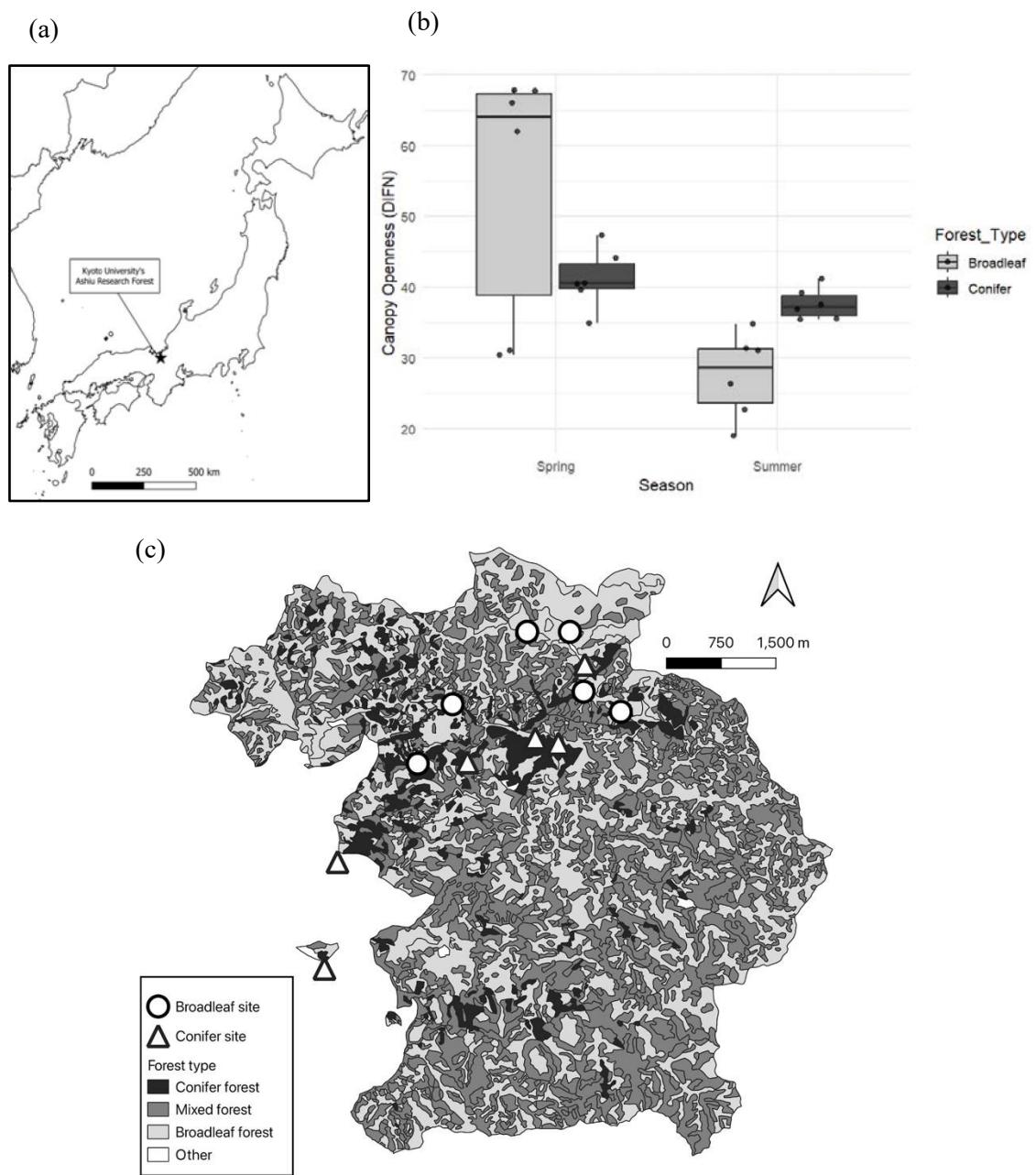


図 1 調査地の概要

- (a) 芦生研究林の位置 (b)検出器設置位置における林冠開空度の季節変化
- (c) 芦生研究林内における検出器設置位置



図 2 超音波検出器設置の状況
マイク（矢印部）の高さが約 2m となるように設
置した。

た（図 2）。超音波検出器は、日没 30 分前から日の出 30 分後までの時間帯に 12db を超える音を検出すると録音を開始するトリガーモードに設定して調査を行った。10~250 kHz の周波数帯域をフルスペクトル WAV 形式で記録した。コウモリの発する超音波の強度や周波数、周辺環境などの条件により、超音波検出器が検出可能な範囲は変化するが、おおよそ検出器から 20-40m 程度の範囲をコウモリが通過した場合にそのエコーロケーション音が検出されていたと期待される（cf. Roswag et al. 2025）。

利用可能な検出器が 6 台であったため、同時に稼働する調査地点は 6 か所とし、積雪期を除く 5 月から 11 月の調査期間中、2 週間ごとに検出器の設置場所を変更した。

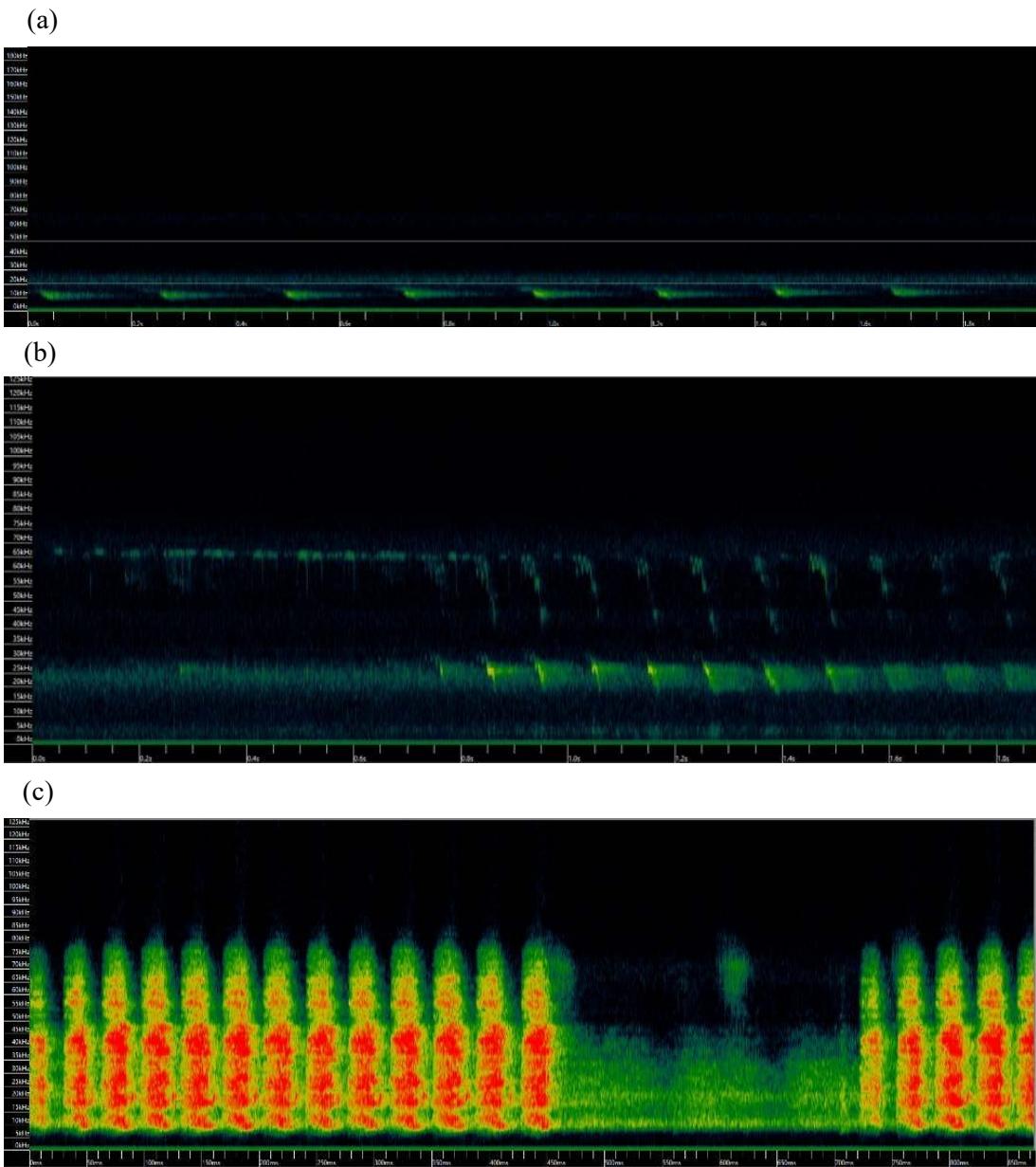


図3 超音波検出器による録音データをKaleidoscope Proで可視化したデータの例

(a) *Vespertilio sinensis* ヒナコウモリ (b) *Rhinolophus nippon* キクガシラコウモリ

(c) 昆虫の鳴音

横軸は時間、縦軸は周波数を示し、色が音圧を示す。ヒナコウモリの鳴音は周波数が低く、その変化が小さいのに対し、キクガシラコウモリは周波数が急激に変化するFMから周波数が一定で変化しないCFに変化し、再度FMが現れるという特徴がある。昆虫の鳴音は広帯域で人間の可聴域を含む。

これにより、複数の森林タイプや環境条件下でのコウモリ類の活動を効率的に記録した。

録音されたコウモリの超音波音声データを対象に、音響解析ソフトウェア Kaleidoscope Pro (Ver.5.6.8、Wildlife Acoustics 社製) を用いてクラスタ解析を行った。クラスタ解析後、すべてのクラスタについて目視で音声波形を確認し、種の同定を行った。

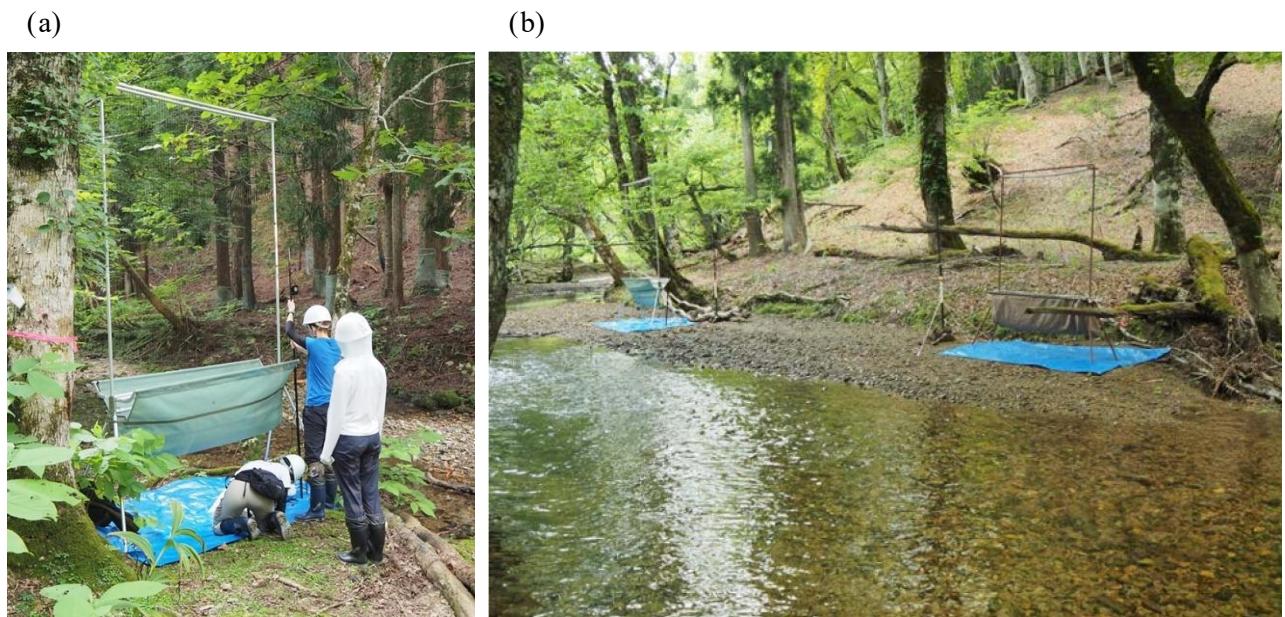


図4 捕獲用トラップの設置状況

(a) ハープトラップの設置作業 (b) ハープトラップ 2台とその間にかすみ網を川に面して設置した様子

ハープトラップは約 2m 角の枠にハープのように縦糸を配置し、下部に返しのついた捕獲袋がついた構造を持つ。音響ルアーに誘引されたコウモリが縦糸に接触すると羽ばたきが妨げられて落下する。落下したコウモリは捕獲袋に入り、捕獲袋には返しがついているため脱出できない。捕獲調査中は、捕獲調査では、動物への負荷軽減の観点から、頻回に（かすみ網については 15 分に一度、ハープトラップについては 30 分に一度）捕獲状況を確認する。

た（図3）。また、検出数について、森林タイプ間および設置場所間での比較を行った。コウモリは飛行中、連続して超音波パルスを発し続ける。本研究では、0.5秒以上の間隔を空けることなく連続して発せられる一連のパルスを検出と定義し、その回数を検出数とした。同種の個体を識別して検出をカウントすることは困難であるため、検出数は検出可能な範囲内へのコウモリの往来回数を示しており、コウモリの個体数を反映するものではない。

捕獲調査

種を特定した状態でのエコロケーション音を収集するために、捕獲調査を行った。捕獲は2台のハープトラップと1枚のかすみ網を組み合わせて実施した（図4）。その際、コウモリを誘引するためには音響ルアーAutoBat を用いた。AutoBat は、英国サセックス大学で開発された携帯型のコウモリ

用音響誘引装置で、超音波マイクロプロセッサー、周波数発生器、アンプを備えたマイコン制御装置であり、録音されたコウモリのソーシャルコールなどの鳴音を元に合成した音声信号を発生させる機能を持つ。これまでに様々な環境において、音響ルアーがコウモリの捕獲効率を上昇させることができが示されている (Hill & Greenaway 2005 ; Aylen et al. 2022)。コウモリが捕獲された場合、種、性別、繁殖状況、体サイズ（前腕長と体重）を記録した（図 5）。ただし、妊娠中のメスあるいはその可能性が高い個体であった場合には直ちに放獣し、その他の計測などは行わなかった。放獣時に、携帯型超音波録音機（Echo Meter Touch 2、Wildlife Acoustics 社製）を用いてエコーロケーション音を録音した（図 6）。2024 年 5 月から 11 月までの期間に計 9 回の捕獲調査を行い、各回の捕獲は、日没 30 分前に開始し、日没 3 時間後に終了した。調査中は、かすみ網を 15 分に一度、ハープトラップの捕獲袋を 30 分に一度確認し、コウモリが捕獲されていた場合にかかる負荷をできるだけ軽減するようにした。捕獲にはかすみ網を用いたため環境省の捕獲許可（環近地野許 第 2403074 号-1-4）を取得し、その他に京都府からの野生鳥獣の捕獲許可（06 京都府 0001-0004 および 6 自然第 41 号）を得て行った。



図5 コウモリの捕獲から測定までの様子

(a)ハープトラップの捕獲袋に入ったコウモリ (b) 全体を観察し、種、性別や繁殖状況などを記録 (c) 前腕長の測定

観察時に妊娠が確認された場合、およびその可能性が高い個体であると見られた場合はその時点で測定などを中断して放獣した。

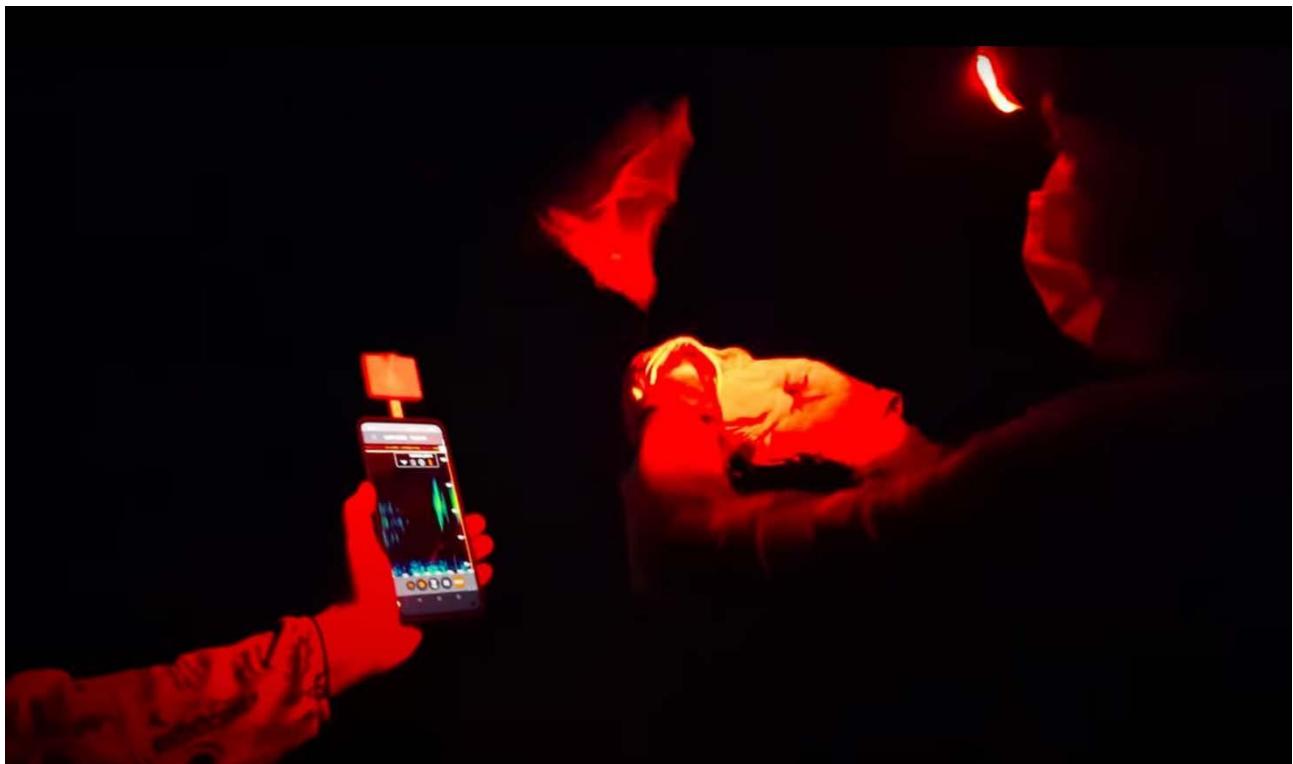


図 6 放獣時のエコーロケーション音の収集

観察と計測が完了した個体は、15-30 分程度布製の袋に入れて沈静させた後、放獣した。

放獣の際に携帯型超音波検出器 Echo Meter Touch (Wildlife Acoustics 社製) を用いて放獣個体が発する超音波を録音した。

3. 結果と考察

音響調査により 10 種を種レベルで、1 種を属レベルで確認した (表 1)。捕獲調査では 4 種が捕獲されたが、2010 年に行われた先行研究で捕獲されたキクガシラコウモリは本研究による調査では捕獲されなかった。しかしながら、少なくとも 11 種が芦生研究林に生息するか、少なくとも飛来していることが確認され、7 種が本調査地において初めて記録された。この結果は、音響調査によるコウモリの検出は、コウモリ相の把握において捕獲調査よりも効率的に機能したことが示す。音響調査では、*Murina* 属の検出が認められたが、種を同定することはできなかった。しかし、捕獲調査により、*Murina* 属 2 種 (*Murina hilgendorfi* テングコウモリ・*Murina ussuriensis* コテングコウモリ) が確認された。

表 1 音響調査および捕獲調査により本研究の調査地で確認された種。

種	音響調査による 確認	捕獲による確認	
		本研究	先行研究 [†]
<i>Rhinolophus nippon</i> [‡] キクガシラコウモリ	○		○
<i>Rhinolophus cornutus</i> コキクガシラコウモリ	○		
<i>Nyctalus aviator</i> ヤマコウモリ	○		
<i>Pipistrellus abramus</i> アブラコウモリ	○		
<i>Pipistrellus endoi</i> モリアブラコウモリ	○	○	○
<i>Vesptilio sinensis</i> ヒナコウモリ	○		
<i>Myotis macrodactylus</i> モモジロコウモリ	○		
<i>Myotis pruinosus</i> クロホオヒゲコウモリ	○	○	○
<i>Murina hilgendorfi</i> テングコウモリ	Murina 属を確認	○	○
<i>Murina ussuriensis</i> コテングコウモリ	Murina 属を確認	○	○
<i>Miniopterus fuliginosus</i> ユビナガコウモリ	○		
<i>Tadarida insignis</i> オヒキコウモリ	○		

†：芦生研究林の公開データ（生物相：<https://fserc.kyoto-u.ac.jp/wp/ashiu/data/flora-andfauna-list/%e5%93%ba%e4%b9%b3%e9%a1%9e/>）に掲載されている 2010 年捕獲調査で確認された種

‡：ヨーロッパ・北アフリカから東アジアにかけて分布する *R. ferrumequinum* と同一種と考えられてきたが、形態学的・分子系統学的研究により別種とする見解が発表されている（Ikeda et al. 2020；Ikeda & Motokawa 2021）

1 日あたりの検出数を検出器の設置場所間で比較したが、落葉広葉樹林と常緑針葉樹林には、大きな差は認められなかった（図 7 (a)）。個々の設置場所間で比較しても食性タイプによる傾向は認められなかった（図 7 (b)）。また、同一森林タイプ内で、1 日あたり検出数には検出器設置場所によって変動に大きな差があり、優占する樹種が落葉広葉樹であるか常緑針葉樹であるかだけでなく、標高や渓流までの距離などの他の環境要因も考慮に入れる必要があることが示唆された。また、今後、コウモリの種ごとの比較も行う予定である。

1 日あたり検出数は、落葉広葉樹林、常緑針葉樹林とともに 8-9 月に多く、調査期間の開始直後の 5 月および終了直前の 11 月には少なかった（図 8）。これは、5 月および 11 月には夜間の気温が低く、10°C 以下になることも多かったことから、低温によりコウモリの活動自体が不活発になったことと、餌となる昆虫類の活動も低下していたことに

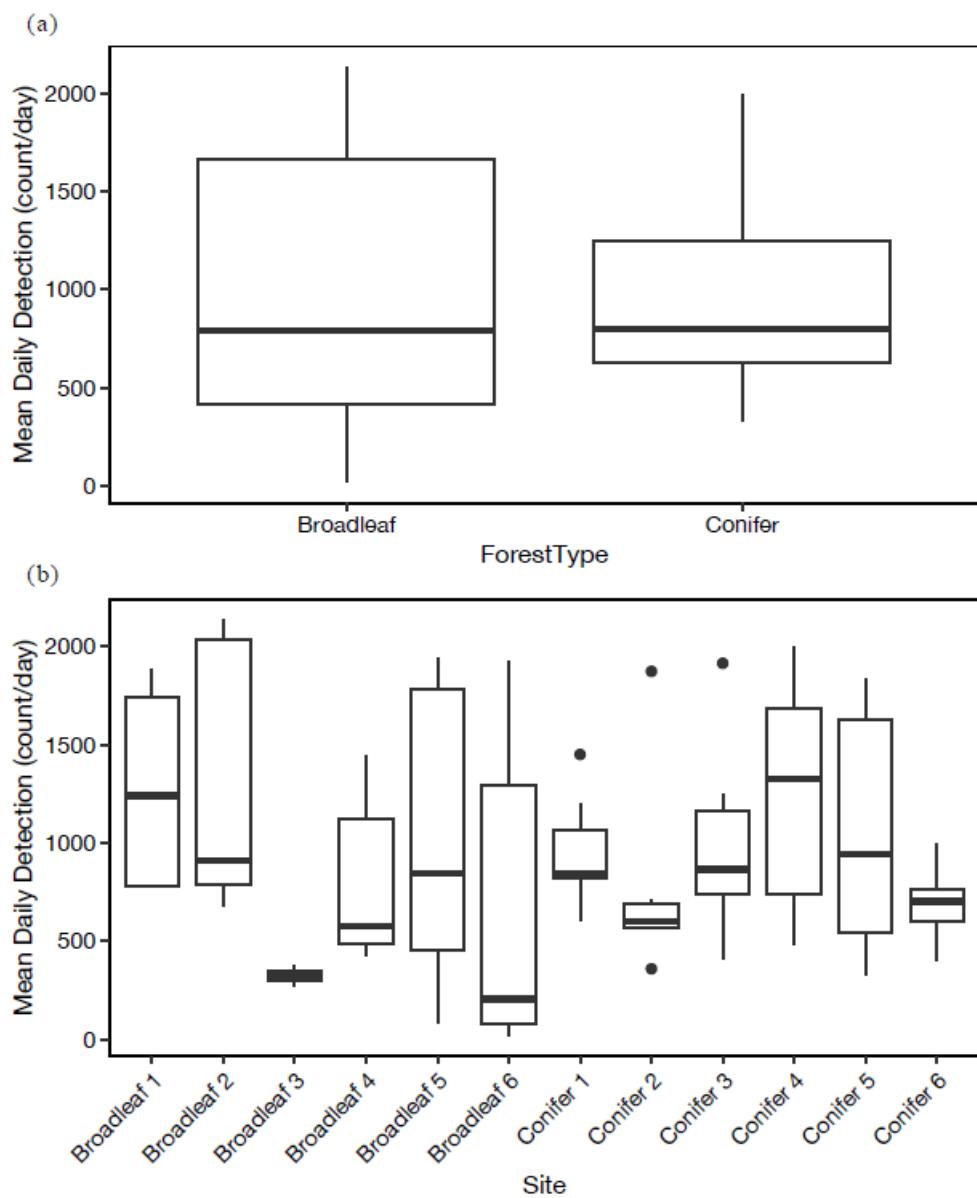


図 7 超音波の日平均検出数の森林タイプ間および検出器設置場所間の比較

(a) 落葉広葉樹林と常緑針葉樹林における超音波の検出数 (b) 落葉広葉樹林 6 カ所と常緑針葉樹林 6 カ所の検出器設置場所ごとの超音波検出数
設置場所の位置については図 1 (c) を参照。

起因すると推測される。一方で、森林タイプにかかわらず、全体としての検出数

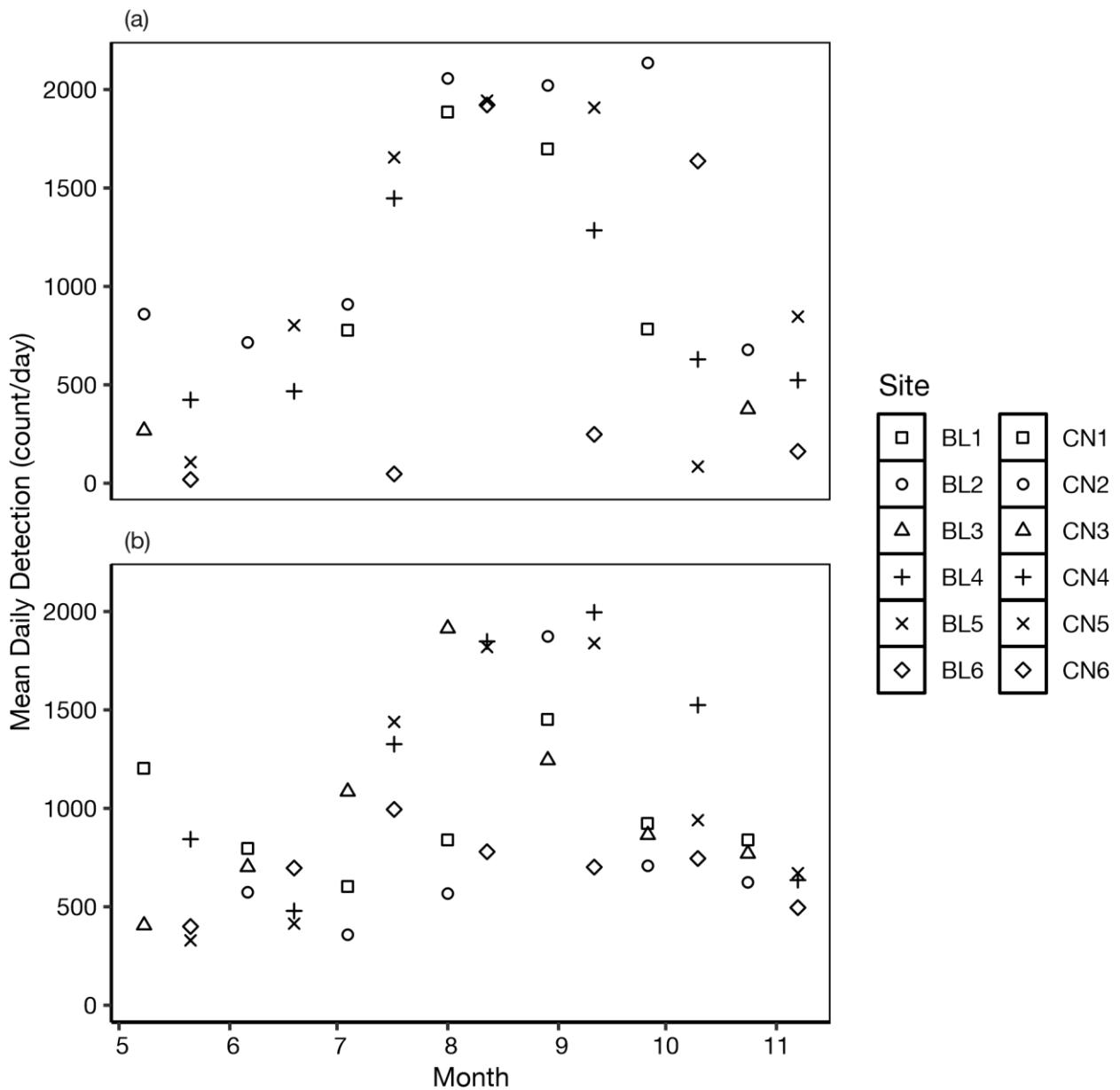


図 8 検出器設置場所ごとの一日あたり検出数の季節変化

(a) 落葉広葉樹林 (BL) (b) 常緑針葉樹林 (CN) における検出数を検出器設置場所ごとに示す。

は 8 月および 9 月に多かったことは、コウモリ類の多くの種が初夏から夏にかけて出産・授乳を行い、夏季に幼獣が巣立つという生活史と関係すると考えられる。活動の季節変化に関しても、今後、種ごとの解析を行う予定である。

本研究の調査地である芦生研究林では、ニホンジカの個体数増加の影響を受け、森林の状況が大きく変化しつつあることが、森林の更新動態や物質循環に影響を及ぼしていることが調査されてきている (Sakata & Yamasaki 2015 ; Fukushima et al. 2017)。しかし、コウモリ類については、他の森林と同様これまでほとんど調査されてきておらず、2010 年に捕獲調査の例があるのみである。本研究により、森林を利用するコウモリ類の種組成についての新しい知見がもたらされた。コウモリ類の出現・行動に影響を及ぼす環境条件については、今後、得られたデータに対して種ごとの解析をす

すめ、今後も継続すると予想される森林動態の変化がコウモリ類に及ぼす影響と保全上必要な施策を検討する。森林動態の変化が、絶滅のおそれがある動物の生態に及ぼす影響を明らかにすることは、対象種の保全上の必要のみならず、森林生態系の総合的な理解と、将来起こり得る様々な環境の変化による影響の予測、森林の維持管理が希少種の保全に果たす役割の評価にも寄与するを考える。

[成果]

本研究の成果はこれまでに、以下の通り、公表された。

Fay TAYLOR, Heungjin RYU, David HILL, Lina KOYAMA, A Tale of Two Bats: Exploring the Vocal Parallels of *Myotis pruinosus* and *Pipistrellus endoi* in Ashiu Forest, Japan, 日本生態学会第 72 回全国大会, 2025.03.18. 札幌

大原夕奈, TAYLOR Fay, 小山里奈, 音声で探る芦生研究林のコウモリ：コキクガシラコウモリとキクガシラコウモリについて / A tale of two bats: What ecological traits impact the conservation statuses of *Rhinolophus cornutus* and *R. nippon* in Ashiu Forest, Japan? 日本生態学会第 72 回全国大会, 2025.03.18. 札幌

Fay Taylor, Heungjin Ryu, Lina Koyama, Batmospheric conditions: Impacts of forest type and weather on bat activity in Ashiu's ancient forest / 芦生の原生林における森林タイプと天候がコウモリの活動に及ぼす影響, 日本哺乳類学会 2024 年度大会, 2024.09.07. 兵庫

Fay TAYLOR, Lina KOYAMA, Acoustic Monitoring of Bat Species Diversity in Ashiu Forest, Kyoto, 日本生態学会第 71 回全国大会, 2024.03.16. ハイブリッド（横浜・オンライン）

4. 謝辞

本研究は、2024 年度（第 39 回）タカラハーモニストファンドの支援を受けて実施された。ここに記して深謝する。調査は、京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林のスタッフ、京都大学情報学研究科生物圏情報学講座のメンバー、その他の調査協力者（Mariana Avalos 氏、Lazarina Giannakopoulou 氏、Catherine Hails 氏、Kasia Majewski 氏、Maria Perez 氏、田中寛子氏）の助力なくしては実施し得なかった。福井大博士には過去の同調査地におけるコウモリの捕獲調査についての情報とアドバイスを頂いた。また、David Hill 博士には調査にかかるアドバイスに加え、AutoBat の使用に関して多大なご協力を頂いた。ご協力頂いた全ての方々に感謝する。

5. 引用文献

- Aylen, O., Bishop, P.J., Bin Haji Abd Wahab, R., Grafe, T.U., 2022. Effectiveness of acoustic lures for increasing tropical forest understory bat captures. *Ecol. Evol.* 12, e8775.
- Chianucci, F., Macek, M., 2023. hemispheR: an R package for fisheye canopy image analysis. *Agric. For. Meteorol.* 336, 109470.
- Frank, E.G., 2024. The economic impacts of ecosystem disruptions: Costs from substituting biological pest control. *Science* 385, eadg0344.
- Froidevaux, J.S.P., Barbaro, L., Vinet, O., Larrieu, L., Bas, Y., Molina, J., Calatayud, F., Brin, A., 2021. Bat responses to changes in forest composition and prey abundance depend on landscape matrix and stand structure. *Sci. Rep.* 11, 10586.
- Fukui, D., Agetsuma, N., Hill, D.A., 2004. Acoustic identification of eight species of bat (mammalia: chiroptera) inhabiting forests of southern hokkaido, Japan: potential for conservation monitoring. *Zoolog. Sci.* 21, 947–955.
- Fukushima, K., Ishii, K., Yoshioka, T., 2017. Effects of deer grazing on soil C and N dynamics in *Miscanthus sinensis* grassland and *Quercus serrata* forest in Ashiu research forest, Japan. *Journal of Forest Research* 22, 309–313.
- Furey, N.M., Mackie, I.J., Racey, P.A., 2009. The role of ultrasonic bat detectors in improving inventory and monitoring surveys in Vietnamese karst bat assemblages. *Curr. Zool.* 55, 327–341.
- Hill, D.A., Greenaway, F., 2005. Effectiveness of an acoustic lure for surveying bats in British woodlands. *Mamm. Rev.* 35, 116–122.
- Honjo, T., Tzu-Ping LIN, Seo, Y., 2019. Sky view factor measurement by using a spherical camera. *J. Agric. Meteorol.* 75, 59–66.
- Ikeda, Y., Jiang, T., Oh, H., Csorba, G., Motokawa, M., 2020. Geographic variations of skull morphology in the *Rhinolophus ferrumequinum* species complex (Mammalia: Chiroptera). *Zool. Anz.* 288, 125–138.
- Ikeda, Y., Motokawa, M., 2021. Phylogeography of the Japanese greater horseshoe bat *Rhinolophus nippon* (Mammalia: Chiroptera) in Northeast Asia: New insight into the monophyly of the Japanese populations. *Ecol. Evol.* 11, 18181–18195.

Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats: Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1223, 1–38.

López-Baucells, A., Yoh, N., Rocha, R., Bobrowiec, P.E.D., Palmeirim, J.M., Meyer, C.F.J., 2021. Optimizing bat bioacoustic surveys in human-modified Neotropical landscapes. *Ecol. Appl.* 31, e02366.

Parsons, S., Jones, G., 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *J. Exp. Biol.* 203, 2641–2656.

Preble, J.H., Ohte, N., Vincenot, C.E., 2021. In the shadow of the rising sun: a systematic review of Japanese bat research and conservation. *Mamm. Rev.* 51, 109–126.

Roemer, C., Julien, J.-F., Ahoudji, P.P., Chassot, J.-M., Genta, M., Colombo, R., Botto, G., Negreira, C.A., Djossa, B.A., Ing, R.K., Hassanin, A., Rufray, V., Uriot, Q., Participants, V.C., Bas, Y., 2021. An automatic classifier of bat sonotypes around the world. *Methods Ecol. Evol.* 12, 2432–2444.

Roswag, M., Roswag, A., Roswag, M.S., Fietz, J., Taefi, T.T., 2025. Advancing bat monitoring: Assessing the impact of unmanned aerial systems on bat activity. *PLoS One* 20, e0314679.

Sakata, Y., Yamasaki, M., 2015. Deer overbrowsing on autumn - flowering plants causes bumblebee decline and impairs pollination service. *Ecosphere* 6, 1–13.

芦生研究林 芦生研究林公開データ、生物相リスト、哺乳類 [<https://fserc.kyoto-u.ac.jp/wp/ashiu/data/flora-and-fauna-list/哺乳類/>]. 参照: 2025-07-16.

環境省生物多様性センター（2020）環境省第4次レッドリスト（哺乳類）.
[<https://ikilog.biodic.go.jp/Rdb/env>] 環境省. 参照: 2025-07-16.

竹中明夫（2021）竹中明夫のページ、全天写真解析プログラム CanopOn 2（CanopOn 2 関連の補足情報） <http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/appendix.html> 参照: 2025-07-16.

増田圭祐, 松井孝典, 福井大., et al (2017) 機械学習法を用いたエコーロケーションコールによるコウモリの種判別. 哺乳類科学 57:19–33