



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけ問題に関する社会生態学的研究：人間社会と野生動物との共存・共生
Author(s)	塚田, 英晴
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(行動科学)
Dissertation Number	甲第3981号
Issue Date	1997-03-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3122139
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51399
Type	doctoral thesis
File Information	000000307330.pdf



知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけ問題

に関する社会生態学的研究

-人間社会と野生動物との共存・共生-

塚田 英晴

①

学 位 申 請 論 文

知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけ問題

に関する社会生態学的研究

—人間社会と野生動物との共存・共生—

北海道大学文学研究科 博士後期課程

行動科学専攻

学生番号 05046304

塚 田 英 晴

【目 次】

第1章	序 論	1
1-1.	はじめに	1
1-2.	研究の背景	4
1-3.	本研究の目的	10
1-4.	本論文の構成	10
第2章	調査対象・調査地の設定, 調査地概要及び調査方法	12
2-1.	調査対象の設定	12
2-2.	調査地の設定	12
2-3.	調査地概要	13
2-4.	調査方法	14
第3章	キタキツネの採食生態に餌づけが及ぼす影響	16
3-1.	緒 言	16
3-2.	調査方法	17
3-3.	結 果	21
3-4.	考 察	26
第4章	餌づけがキツネの行動域利用および人間との接触形態に及ぼす影響	33
4-1.	緒 言	33
4-2.	方 法	34
4-3.	結 果	37
4-4.	考 察	41
第5章	エサねだり行動の成立に関連する要因	48
5-1.	緒 言	48
5-2.	方 法	49
5-3.	結 果	50
5-4.	考 察	52
第6章	総合考察	57
6-1.	知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけ問題の実証的検討	57
6-2.	キタキツネの観光餌づけとニホンザル・ツル類の餌づけとの違い	59
6-3.	キタキツネの餌づけ問題と今後の検討課題	62
第7章	結 語	65
	謝 辞	66
	摘 要	67
	引用文献	70
	Appendix 1	84
	Appendix 2	86

第1章 序論

1-1. はじめに

1-1-1. 野生動物と人間との共存

今日、多くの野生動物が人間の諸活動の影響によって個体数の減少や分布域の縮小、あるいは逆方向での混乱を余儀なくされている。地球規模で見ると、一説では、毎日1種の割合で種の絶滅が生じていると考えられている（小原 1996）。このような現状のもとで、野生動物と人間の共存問題は今や国際的課題として認識されるようになった（菊地 1992, 小原 1996, Tolba et al. 1992）。1980年代以降、日本でもワシントン条約¹、ラムサール条約²、生物多様性条約³といった野生動物保全に関連した国際条約が次々と締結され、野生動物との共存はわが国の国家政策の重要課題の一つとして認識されるに至っている。また、研究者集団の間では、野生生物と人間との共存を目標とする保全生物学が学問領域として拡大し、定着しつつある（樋口 1996, 鷲谷・矢原 1996）。さらに日常生活の世界においても、共存や共生といった言葉を耳にする機会が増え、現代社会を語る重要なキーワードの一つとなっている。

野生動物との共存といっても、そのあり方には多様な形態が存在する。大きく分けると二つのタイプに分類することができるだろう。一つは、従来からの、保護区などを設置して人間からの野生動物に対するインパクトを軽減するタイプのものである。これらは、基本的に人間の生活の場と野生動物の生息域とを分離することによって実現されるため、「分離型共存」と呼ぶことができる。ユネスコのMAB計画⁴の生物圏保護区のアイデアなどは、これに該当する。一方、野生動物の生息域と人間の生活の場とが重なる場所での共存も考えられる。例えば人間の手が加えられた雑木林は、人間の生業活動がおこなわれる場と野生動物の生息域が重なり合った場所である（守山 1988, 1991）。意識的ではないにせよ、日本では古くからこのような場所が維持されてきた。また、イエネ

ズミ類などは、人間が望まないにせよ、およそ人間が都市という空間を作り出して以来、そこで人間と共生（寄生）している動物といえる。これらは、野生動物の生息域と人間の生活の場とが重複しているため、「重複型共存」と呼ぶことができる。

特に後者の「重複型共存」は、人間の生活の場が拡大し、野生動物の保護区を大面積で設置することが難しくなっている状況においては重要性を増しつつあるだろう。日本のように狭い国土に人口が密集しているような国では、「分離型共存」を考えること自体が、限られた地域以外では現実的ではない。近年では、都市のように人間の生活が優先すると考えられる環境であっても、工夫して野生生物の住める環境、生物の多様性の高い条件を創造することも模索されている（池谷 1993, 前田 1996, 杉山 1993）。また、このような共存を通じて、身近な環境に生息する野生動物との多様な交流を楽しみ、自然教育に役立っている傾向も大都市内部まで拡がりつつある（中村 1993, 島田 1990）。

1-1-2. 重複型共存の特徴

「重複型共存」には2つの大きな特徴がある。1つは、人間が作り出した環境における野生動物との共存を前提としているため、人間の改変が加えられた環境でも生息可能な動物でなければ、このような概念自体が成り立たない。人間が生活のために畑を切り開いたり、集落を作ることによって、ある動物種の生息環境が完全に喪失してしまい、人間の生業活動がその動物種の生活を根本的におびやかすような場合、それらの動物種が人間の生活する場に隣接して生きながらえることはありえない。そのため有史以来、人間による環境改変の中でも生き延びてきた種や人間の集落の近隣で生活してきた種が、このようなタイプでの共存を考える上で、まず最初に考えられるべき対象となる。これらは、従来、普通種⁵や里山の動物、あるいは害獣として認識されてきた野生動物である。すなわち「重複型共存」では、あまり共存の対象として（すなわち「分離型共存」の対象として）これまで見向きもされなかった動物に焦点をあてるこ

とになる。

次に、「重複型共存」では、人間と野生動物とが同じ空間で生活・生息することを前提とするため、両者の間での接触がどのような形態であれ、増大する傾向にある。このような接触は、野生動物にとっては、狩猟や駆除、心理的ストレスなどの人間による影響を受ける可能性があり、逆に人間にとっては、野生動物から危害や被害、病気などの影響を被る危険性も含まれる。これとは全く逆に、両者ともメリットを被ることも考えられる。例えば、人間にとっては野生動物の接触はレクリエーション機会の増大や、生活に潤いをもたらす要因となる。一方、一部の動物にとって人間への接近は、食料や居住空間などの生存に必要な資源を、人間に接近できない動物種からの影響を被ることなく利用できる状況をもたらす。

「重複型共存」をすすめる上で重要な点は、人間と野生動物との接触が増加する条件の中で生じる双方にとっての悪影響をいかにして軽減してゆくことができるかである。野生動物と共存することの重要性を認識していても、野生動物によって自分の畑を荒らされたり、襲われて大怪我した経験のある人にとっては、それらの野生動物と共存することをイメージすることは難しいだろう。また、人間との接触が野生動物に家畜由来の病気の流行をもたらし、個体数の減少につながってしまっても共存は難しい。すなわち、「重複型共存」を実現するための鍵は、野生動物と人間との具体的な接触場面において、野生動物に与える人間の影響や野生動物が人間に及ぼす影響を特定し、その効果的なコントロール方法を創造してゆくことだといえる。

1-1-3. 共存形態としての餌づけ

野生動物と人間とが接触する形態は、観察、狩猟、害獣駆除、餌づけなど様々である。なかでも、野生動物への餌づけは、実際に生きている野生動物と近距離でしかも親密な関係で直接交流することができる点で他の接触とは異質な形態といえる。普段、野生動物をみる機会がない人も、エサ台の野鳥を目にした

り、都市公園で野鳥にエサを撒いたことのある人は少なくないだろう。また、ニホンザルが餌づけされている野猿公苑では、野生のニホンザルをまるで動物園にでもいるかの如く、目にしたり交流したりすることができる。餌づけは、このように野生動物とふれあうことの興奮と喜びを感じることができる一方で、我々人間とは全く異なる世界で生きている動物とかかわることの難しさを同時に感じさせる貴重な機会でもある。例えば、いくらエサ台にエサを設置して様々な小鳥を呼び寄せようとしても、鳥の生態をよく理解しないと、いつまでたってもスズメしか現れないという状況に陥りうる（例えば、唐沢 1989）。また、ニホンザルのように、餌づけによって予期せぬ程の社会問題を引き起こすこともある（詳細後述）。したがって、餌づけという形態は、我々が野生動物と身近な距離でどのように関わるべきかを、またその難しさを体験を通じて具体的に考える契機となりうる。すなわち、野生動物の餌づけを考えることは、野生動物と生活空間を共有しながらも共存してゆく課題の、最も身近な実践の場と考えることができるだろう。

1-2. 研究の背景

1-2-1. 日本における野生動物への餌づけの起源とその経過

i) 鳥類

日本において、野生動物への餌づけが本格的に開始されたのは 1940 年代後半から 1950 年代にかけての時期からである。野生動物に対する餌づけの主たるものが始まった年代をみると、参照する文献によって多少の前後はあるものの、1947 年から鹿児島県出水ではツル類が（市田 1985）、1949 年から上野動物公園でカモ類が（鎌奥 1978）、1950 年から新潟県の瓢湖でハクチョウ類が（吉川 1981）、1952 年から北海道の鶴居でタンチョウが（橋本 1985、正富 1985）、それぞれ餌づけられ始めた。餌づけの動機は、対象となる種によって多少異なるものの、多くは冬期のエサ不足を補うためや絶滅の危機を救うため

であり、対象動物の保護もしくは愛護的な目的であった。

これらの餌づけの結果、多くの種で個体数の増加が確認された。鹿児島県出水のツルでは、1947年にはマナヅル 25 羽、ナベヅル 25 羽だったのが、給餌によって1984年の冬にはマナヅル 1212 羽、ナベヅル 6029 羽に増加し（市田 1985）、1989年にはマナヅル 1439 羽、ナベヅル 7106 羽にまで増加した（大迫 1990）。北海道の釧路湿原のタンチョウも、1924年にわずか 10 数羽の生存しか確認されなかったものが、1992年には 600 羽を越す程まで増加した（藤巻・米田 1995）。さらに、東京の不忍池でも、わずか 11.5ha しかない池に、コガモ、オシドリ、オナガガモ、ホシハジロ、キンクロハジロなどのカモ類、カワウなどが、合計 6000～7000 羽も飛来するようになった（福田 1983, 1985, 1987）。

ii) ニホンザル

ニホンザルの餌づけは、1952年から宮崎県幸島で、研究を目的として始まった（河合 1969, 三戸 1971, 和田 1989a）。その後全国各地で次々と野猿公苑が開苑され、組織的な餌づけが開始された。これらの野猿公苑の開苑動機は様々だが、主なものとして 1)（観光を見込んだ）経済効果、2) 保護増殖、3) 研究、4) 自然教育などの理由が挙げられている（三戸 1995）。1950年代頃から公苑数は増加してゆき、1972年には全国で 37 苑にまで達した。しかし、経済的に採算が合わないことなどからそれ以後は閉苑が相次ぎ、現在では 20 苑ほどにまで減少した（三戸 1995）。

iii) その他の動物種

上述した動物に遅れて、1980年代以降には新たな動物を対象とした餌づけも報告されるようになった。上述した餌づけが特定の箇所では組織的におこなわれる傾向が強いのに対し、東京の都市近郊や北海道の都市近郊及び市街地などでは、タヌキやアナグマ、キツネといった中型哺乳動物に対する餌づけが、個人の手によって小規模におこなわれ、その分布は広域にわたる（例えば、今泉 1994, 谷地森・山本 1992, 宮崎 1992, 中嶋 1995, 木村 1987, 渡邊 1996）。

1-2-2. 餌づけに付随する諸問題の発生とその深刻化

鳥類を対象とした餌づけによる個体数の増加は、当初、保護増殖の成果や観光資源として重宝された。実際、ツル類の個体数の増加は、絶滅を防止する危急の対策としては効果をあげたといえる。しかしその一方で、ナベヅルやマナヅルなどでは、餌づけに伴う習性上の変化が報告されるようになった。鹿児島県出水のこれらツル類では、ねぐらとしていた地域で給餌することにより、朝採食のために各地に散り、夕方にそこに戻ってくるといった採食行動が、終日給餌場の田圃の中で過ごすように変化した（市田 1985, 又野 1990, 溝口 1985, 大迫 1990, Ohsako 1994）。また、個体数こそ増加したものの、それは特定のエサ場に限定され、逆にその他のエサ場や越冬地での個体数は減少していることも報告されており（Eguchi et al. 1993）、高密度の給餌場での病気の蔓延による大量死も危惧されている（大迫 1990）。さらに、個体数の増加に伴い、エサ場の周辺地域の農作物への食害も報告されるようになった。

一方、ニホンザルでも、餌づけの進展にともない、当初は予想だにできなかった様々な弊害が噴出した。主たる問題点は、a) ニホンザル自体への影響、b) 自然環境への影響、c) 地域住民への影響である。

ニホンザル自体への影響としては、顕著な習性の変化が挙げられる。極端な遊動域の減少、人に対する許容距離の減少、食物リストの単純化、個体間距離の減少などが認められる（和田 1989b）。また豊かなエサ条件やそれに付随して生じる高い個体数密度は、社会構造にも変化を及ぼす。初期の霊長類学者によるニホンザルの社会学に関する研究で強調された概念の一つに順位性

（*dominance hierarchy*）があるが、これは野生群ではほとんど確認されておらず、餌づけによって人為的、二次的に生じたものだと考えられている（伊沢 1982, 杉山 1984）。また、野生群では見られない新奇な習慣や行動が餌づけ群では顕著に認められる。宮崎県幸島の海水を用いたイモ洗い行動や麦の砂金採集法（河合 1969）、嵐山、高宕山、高崎山などの一部の餌づけ群では“石遊び”が発生

し、その頻度は給餌の低下とともに減少したという報告もある (Huffman 1984, ハフマン 1991)。

餌づけの影響は行動上の変化にとどまらず、肉体的にも変化をもたらした。餌づけられたニホンザルでは、齧蝕歯 (むし歯) や湿疹の発症が認められ (和田 1989b), 給餌したエサに残留していた農薬に起因すると考えられる奇形が確認されている (ニホンザル奇形問題研究会 1979)。

さらに、多くの地域の餌づけニホンザルで、個体数の増加が確認されており (Fukuda 1983, 三戸 1995, Mori 1979, Sugiyama and Ohsawa 1982, 杉山・大沢 1988), この増加が、以下に示すように、栄養状態の向上に伴う繁殖率や生存率の増加、初産年齢の低下によって生じていることが明らかにされている。屋久島のニホンザルでは、純野生状態の群れと餌づけされた群れとの比較から、餌づけによって、出産後 6 カ月以上、子を育てた割合が 0.32 から 0.48 にまで有意に増加し、変動係数は 0.27 から 0.19 に減少したことが示された (揚妻 1995)。Sugiyama and Ohsawa (1982) は、滋賀県霊仙山のニホンザルの同一地域個体群で、給餌のおこなわれていた時期 (1969-73 年) と給餌をやめた時期 (1974-80 年) の間の様々な個体群パラメーターを比較した。その結果、餌づけ時には、非餌づけ時と比べて、体重の増加、初産年齢の低下、出生率の増加、幼児死亡率の低下、メス成獣の生存率の増加、個体群成長率の増加、オスの群れ落ち年齢の上昇が確認された。これらの変化は、全個体に一様ではなく、特に社会的に優位な個体で顕著な栄養条件の向上が認められた。餌づけによる同様な個体群パラメーターの変化の一部は、幸島 (Mori 1979), 高崎山 (杉山・大沢 1988), 箱根 (Fukuda 1983) でも認められている。

餌づけによって個体数が増加することにより、間接的に自然環境へも悪影響を及ぼした。高崎山のニホンザルでは、エサ場周辺の林地の林床が踏み固められ、発芽阻止と若木の生長阻害といった森林への悪影響が確認されている (杉山ら 1995)。滋賀県の地獄谷でもエサ場から半径 500m 以内の若齢・成熟スギ人工林に樹形変化や枯死が生じているという (和田 1989a)。

また、餌づけによってエサ場周辺の地域社会へも大きな影響を及ぼした。野猿公苑における餌づけによって人馴れしたサルが他の群れに移籍することにより、自然群の人馴れが促進され（和田 1989b），エサ場の周辺地域において、サルによる農作物被害にも深刻な影響を及ぼした。さらに、野猿公苑での給餌量の減少が、周辺部の群れや時には餌づけ群そのものを周辺耕作地へと出没させて猿害に荷担した（杉山ら 1995）。このような餌づけによる直接的もしくは間接的な猿害の拡大により、対症療法的措置として一群の全個体の間引きという事態も招いた（牧野ら 1977）。現在では、間引きという最悪の事態を避けるために、給餌量の削減や猿害防止策が議論されている（川村ら 1982, 杉山ら 1995, 和田 1989a）。

このように野猿公苑におけるニホンザルでみられた餌づけの問題の深刻化は、他種を対象とした餌づけでも同様の事態が発生する可能性があることを示唆する。しかしながら、ニホンザルとツル類を除けば、餌づけによる影響が具体的に検討されている事例は少ない。とくに、1980年代以降報告されるようになった、個人による小規模の餌づけや観光地における不特定多数の人間による餌づけなどは、散発的で不安定な性格のため、長期にわたる組織的調査はおこなわれていない。そのため、その経緯や影響の実態についてはほとんど明らかにされていない。けれども、これらの不特定多数の人間による餌づけにおいても、ニホンザルやツル類で確認されている問題が同様に生じ、対象動物の基本的習性に変容を強いたり、それによる生態系の混乱や人間社会の問題となる恐れも考えられる。

1-2-3. キタキツネの観光餌づけ

鳥類やニホンザルの場合と比較して、キタキツネは、近年になってから餌づけの対象となった代表的な動物である。主に北海道の観光地で、観光客によって餌づけられることが多く、北海道観光のマスコットまたはアイドルとして親しまれている。その一方で、キツネは、北海道において人間に包虫症をひきお

こすエキノコックス *Echinococcus multilocularis* の終宿主であり、彼らとの過度の接触や、キツネが高頻度で利用する地域での人間活動は、この病気の人体への感染を高める危険性が従来から指摘されている。いくつかの観光地でキツネの餌づけがおこなわれている北海道東部域では、14.4~18.6%のキツネが人に包虫症をもたらすエキノコックスを保有しており、中には保有率が57%に達する地域もある（大林 1985）。したがって、ニホンザルやツル類などで報告されているような餌づけの影響がキタキツネでも認められるのであれば、給餌されたエサに強く依存するキツネによって、キツネと人間との接触機会が増加することが予想される。近年では札幌の市街地にもキツネが出没するようになり、餌づけが都市部にも拡大する傾向にある。

さらに、希少な生態系が残存する地域におけるキタキツネの餌づけは、エキノコックス症の問題ばかりでなく、深刻な環境破壊を招く可能性が考えられる。先述したように、餌づけは、対象となった動物の個体数を著しく増加させ、その動物が生息する地域の環境の劣悪化を招くことが一般的である。キツネのような捕食動物の場合、その個体数の増加は、エサとなる被食動物の個体数を減少させることが危惧される。また、キツネと同じエサを利用する競合種への圧迫も問題となるだろう。知床国立公園は、日本でも有数の原生的自然環境が良好に残された地域であるが（大泰司・中川 1988, 島田 1988）、観光のための道路が1970年に開通して以来、訪れる観光客によるキタキツネの餌づけがおこなわれるようになった（渡邊・塚田 1995）。この国立公園には、日本の国立公園の中では異例なことに、自然環境を保全する事を第一の目的として設立された歴史的経緯があり（俵 1988）、実際にその地域を保全することの重要性は、「知床伐採問題」の全国規模での反響からも容易に推測される（例えば、本多 1987, 野生生物情報センター 1988）。キタキツネの餌づけによる被食動物や競合種への影響は、研究者によっても危惧されている（大泰司・中川 1988）。けれども、キタキツネに対するこのような餌づけが実際にニホンザルやツル類で報告されているような動物の習性やその生息環境への影響があるかどうかについては、

これまで検証されることはなかった。

1-3. 本研究の目的

本論文では、知床国立公園において、日本各地の野生動物に対する餌づけで報告されているような変化が、キタキツネの餌づけにおいても実際に生じているか否かを1) 採食生態の変容、2) 行動域利用の変容、の点で明らかにし、3) 餌づけが発生するメカニズムを、キツネの行動習性や環境要因から検討する。さらにその結果にもとづき、餌づけによるキツネ自体への影響、生態系への影響、地域住民への影響の可能性を議論し、自然環境の保全が最優先されるべき知床国立公園の管理原則上、適切かどうかを検証する。さらに、観光客による餌づけが、キタキツネに及ぼす影響を他の野生動物に対する餌づけの影響と比較し、大きな相違が認められる場合には、その要因について考察し、野生動物の餌づけに関する今後の研究課題を明示する。

1-4. 本論文の構成

本論文は全7章で構成される。第1章では、本論文の目的と研究の背景を明らかにする。第2章では、調査対象及び調査地の選択理由、調査地の概況と本研究で用いた方法についてのべる。第3章では、観光客の給餌がエサ資源としてキツネにどのように利用されているかを明らかにし、餌づけがキツネの採食習性やキツネを中心とする食物連鎖を通じて生物群集へ及ぼす影響を検討する。第4章では、餌づけによってキツネの行動域の利用がどのように変化するかを明らかにし、病気を含めた地域住民への影響を検討する。第5章では、キツネが餌づいてしまう過程に働く要因を検討し、エキノコックス症感染に関連する課題を提示する。第6章では、それまでの章で得られた結果にもとづき、観光客によるキタキツネの餌づけが、知床国立公園の生態系保全の管理原則上、適

切か否かを検証する。さらに、観光客によるキツネの餌づけが、ニホンザルやツル類の餌づけと同様の影響を及ぼすのか否かを比較し、影響の現れ方が異なる場合には、その要因について議論する。その際には、今後の検討課題についても触れる。第7章では、本論文でおこなった議論のまとめを提示する。

1 野生動植物の国際取引の規制を輸入国と輸出国とが協力して実施することにより、絶滅のおそれのある野生動植物の種の保護をはかることを目的とした条約。日本は1980年に加盟。

2 渡り鳥を含む水鳥が湿地を生息地、渡来地として利用していることに着目し、その水鳥を生態系の象徴的な主として、それらの住む湿地の多様な生態系を保護しようとした条約。日本は1980年に加盟。

3 生物の多様性を生態系、種、遺伝子のそれぞれのレベルで保全し、その構成要素の持続的な利用とそこから生じる利益の公平な配分を規定した条約。日本は1992年に加盟。

4 人間と生物圏計画 (Man and Biosphere) を指す。ユネスコの主要活動計画の一つ。中核地区・緩衝地帯・移行地帯の3層からなる自然保護地区の理想的なあり方を示した。

5 比較的数の多い生物や、近年になってむしろ増加して農林業に被害を及ぼしている動物で、絶滅に瀕している種や近縁減少している種 (希少種) に対比される一群の動物を指し、人里近くにいる動物や人里近くにはいないが条件によっては個体数が増加しやすい動物を含む (高槻1996)。

第2章 調査対象・調査地の設定，調査地概要及び調査方法

2-1. 調査対象の設定

保護や愛護を目的とした鳥類の餌づけでは，当初の目的である増殖については一応の成功を見たものの，個体数の増加に伴うトラブルの増加や習性の変化などが問題となりつつある。一方，ニホンザルでは，特に観光を目的とした野猿公苑での餌づけによって，開始当初には予期していなかった様々な影響（ニホンザル自体への影響，環境への影響，経済的・人的被害の発生など）が顕在化し，大きな社会問題となりつつある。このように古くからおこなわれてきた，ニホンザルや鳥類の餌づけに関しては，餌づけによる大小様々な影響が確認されているが，近年新たに餌づけられ始めた本州のタヌキや，北海道のキタキツネなどの動物種では，餌づけの影響の実証的な検討はほとんどなされていない。そのため，今後様々なトラブルが発生することも予想される。とくにキタキツネは，北海道においてエキノコックス症の主要な媒介者であることから，餌づけがこの病気に感染する危険性を高めることが危惧されている（Fig. 2-1）。さらに，渡邊（1996）によれば，北海道におけるキタキツネの餌づけは，近年さらに増加する傾向にある。したがって，キタキツネは，餌づけの影響の実証的な評価が課題となる動物の中でも，とくにその必要性が高く，かつ緊急性がある種と考えられる。以上のような理由から，本研究はキタキツネを対象とした。

2-2. 調査地の設定

野生動物の餌づけ問題は，対象となる動物への影響，人間社会への影響，自然環境への影響に大別することができる。前二者については地域による違いなく起こりうる影響だが，最後の条件については，自然環境への影響が評価できる地域，つまり自然環境の質が高く，さらにその保全価値の高い地域で検討することが望ましい。知床国立公園は，その点で望ましい条件を兼ね

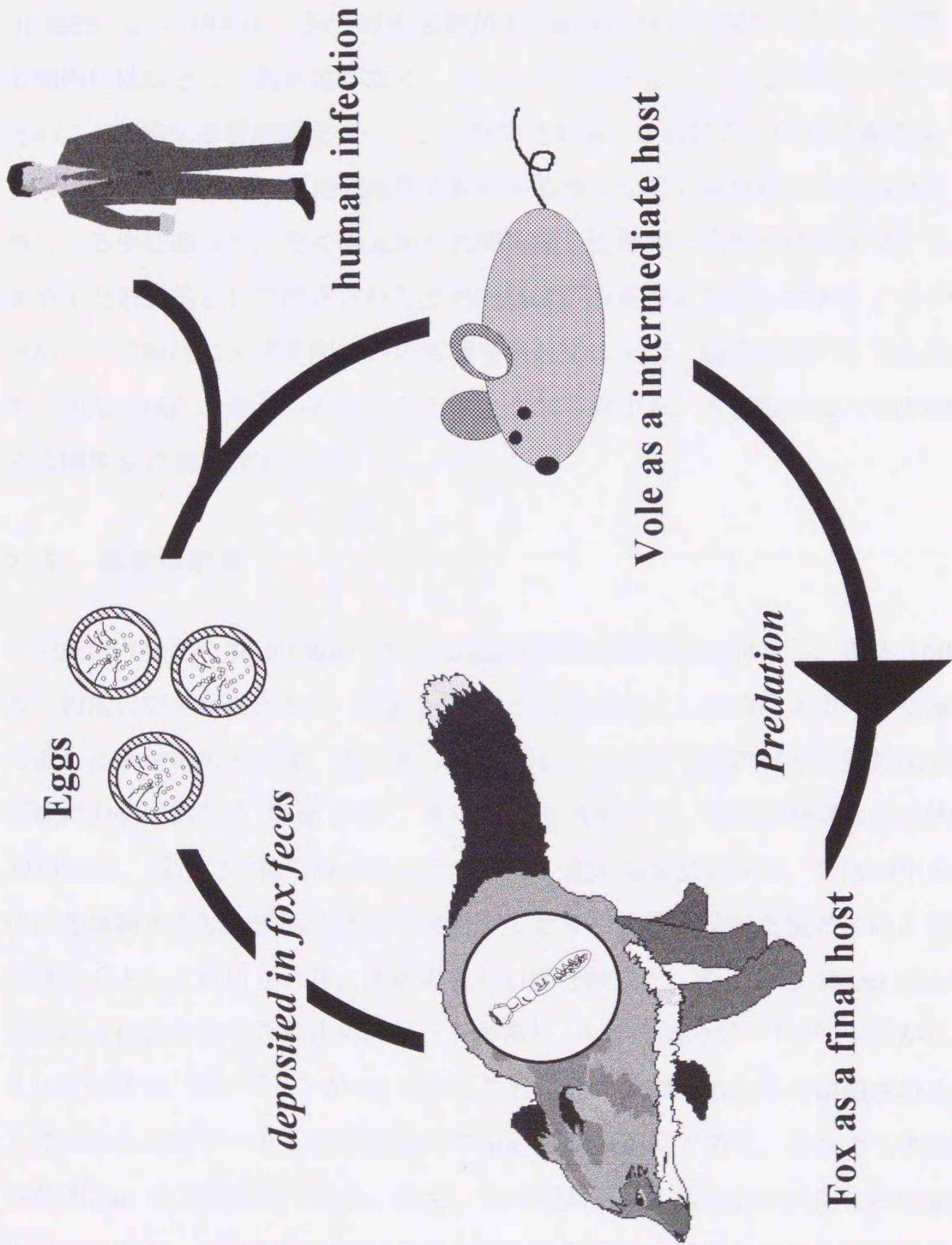


Fig. 2-1 A schema of life-cycle of *Echinococcus multilocularis*

備えた地域である。キツネに及ぼす影響を評価する上で、餌づけ以外の人間活動による影響はなるべく小さいことが望ましいが、知床国立公園は日本国内でも有数の原生的自然環境が良好に残された地域であるため（大泰司・中川 1988, 島田 1988），餌づけの影響がより直接的な形で現れやすい。実際、公園内にはほとんど私有地がなく、一年を通じて生活している人間がいないため、人為的な影響が観光シーズンに限定される。さらにこの国立公園には、日本の国立公園の多くが地域振興を期待する地元からの陳情によって設立されている中であって、全く地元からの陳情無しに純粹に自然環境を保全する事を主たる目的として設立された歴史的経緯がある（俵 1988, 1990）。そのため、自然環境に及ぼす餌づけの影響を検討する上で、国立公園の中でも最も適切な地域だと考えられる。以上のような理由から、本研究では、知床国立公園を調査地に選定した。

2-3. 調査地概要

知床国立公園（38,633ha）は、北海道東部の知床半島に位置し、毎年 150 万人程度の観光客が訪れる（Fig. 2-2）。主な調査地としたのはオホーツク海に面した斜里側の地域で、海に平行に 19.9km にわたってのびる道道知床公園線の沿線にあたる（Fig. 2-2）。年平均気温は約 6°C、年間平均降水量は約 1100mm、低地での積雪は 1-2 m に達する。道道知床公園線は、公園の中央山系を横断する知床横断道路から分岐しており、公園に訪れた観光客の主要な移動路として利用される。道路の入り口の分岐点と、そこから 10km ほど奥の地点にはそれぞれ車止めのゲートがあり、入り口側のゲートが 11 月から 4 月下旬まで、奥のゲートが 10 月から 5 月下旬まで積雪のために閉鎖される。入り口から奥のゲートまでは幅員約 7.5m の舗装道路であり、それより奥は幅員約 5m の未舗装路である。なお、知床横断道路も観光客が利用する主要道路であるが、開通期間が短いことや悪天候の際には閉鎖されるなどの条件から長期間にわたる調査には適さないと考え、調査範囲から除外した。

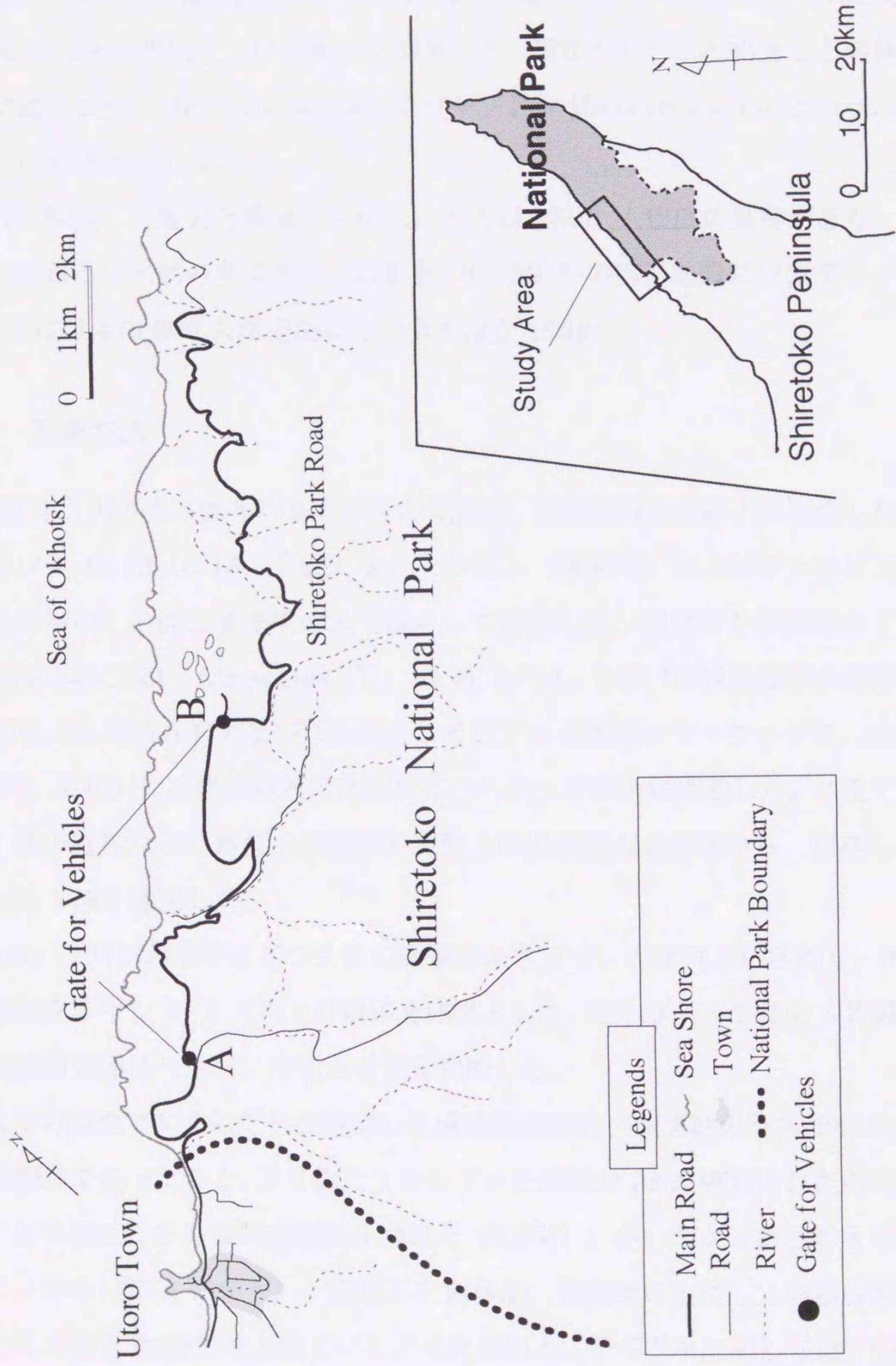


Fig. 2-2 Map of study area, showing the main road from which tourists could feed the foxes.

道路脇には、開拓放棄地である草地が針広混交林の中にパッチ状に広がっている。森林地域には、シウリザクラ *Prunus ssiori*, エゾヤマザクラ *Prunus sargentii* などの果実をつける樹木も認められ、道路の縁や草地の縁などの林縁部には、コクワ *Actinidia arguta* やヤマブドウ *Vitis coignetiae* といったツル性の植物も認められた。

公園に隣接して観光と漁業を主体とした人口 1500 人程度の集落があり、公園を訪れる観光客の多くが、この集落内の 30 件の宿泊施設に宿泊する。1991 年には 478,000 人が宿泊した（合地ほか 1992）。

2-4. 調査方法

1992 年 5 月から 1994 年 9 月までの期間に、調査地内の道路上に出没したキタキツネ 43 頭（♂18, ♀25）を、ケタミン（麻酔剤）およびアトロピン（嘔吐抑制剤）の混合液を吹き矢で投与して捕獲した。捕獲した個体は全て外部計測をおこない（Appendix 1）、19 頭（♂11, ♀8）¹には首輪型の発信機（ATS, Co. U.S.A.）およびゴム製もしくはアルミ製のイヤータッグを、23 頭（♂7, ♀16）には個体識別のためにイヤータッグのみを装着した。加えて、毛色、傷の有無などの外見上の特徴や道路上の出没地点の分布から、捕獲しなかった 1 頭を識別した。

Harris (1978)の基準に基づく歯の磨滅度から 0 才、1 才以上に区別し、0 才の個体を子ギツネ、1 才以上の個体を成獣とした。毎年 5 月～7 月のメス個体の乳房の発達具合から、育児の有無を判断した。

第 5 章の調査でエサねだりを確認した成獣個体の延べ確認数のうち、98.9% は識別個体であったこと、エサねだりをしていた成獣が 28 頭確認されたのに対し、エサねだりをしない成獣は 3 頭ほど（9.6%）しかいなかったと考えられることから（第 5 章参照）、識別した個体が、調査地に定住している成獣個体全体のおよそ 90% を占めていたと考えられる。子ギツネに関しては、のべ 23 繁殖ファミリー中、エサねだりをおこなっていたのべ 11 繁殖ファミリ

一の個体しか確認できなかったため（第5章参照）、調査地内で繁殖ファミリーに見落としがないと仮定した場合、半数程度の子ギツネを確認していたと考えられる。

ただし、追跡の継続性、調査地とした幹線道道路沿いに定住していないなどの理由から、実際に位置データを分析した個体は、14頭（♂6, ♀8）である。Appendix 1も参照。

第3章 キタキツネの採食生態に餌づけが及ぼす影響

3-1. 緒言

ニホンザルやツル類などでは、餌づけによって習性に大きな変化を引き起こすことが知られている。例えば、給餌されたエサに依存する割合が強くなり、エサ場を離れない、エサ場を中心とした過密な社会構造が生じるなどの変化が報告されている（伊沢 1982, 大迫 1990, Ohsako 1994, 杉山 1984, 和田 1979, 1989b）。このような餌づけによる習性上の変化は、給餌されたエサへの過大な依存が引き金になっていると考えられる。

キタキツネでは、道路上に頻繁に出没して車で通行する不特定多数の観光客の注意を引き、観光客からのエサを獲得する現象が多く認められる。知床国立公園では、このように道路に出没するキツネが 1970 年から確認されている（渡邊・塚田 1995）。これらのキツネが道路脇で物乞いする姿は、非常にみすばらしく映るため、一種の施しとして給餌をおこなう観光客もいる。知床国立公園で餌づけに対する観光客の認識について調査した渡辺（1994）は、半数近くの人が、餌づけをすることが、「野生動物としてよくない」、
「その動物のためによくない」と認識していることを示した。また、知床国立公園で実際にキツネに出会った観光客に餌づけの及ぼす影響を尋ねた渡辺（1994）は、有効回答者の 40%が「自然の餌がとれなくなって冬に多くのキツネが餓死してしまう」、34.5%が「生態系のバランスが崩れ、自然環境の破壊につながる」と考えていることを明らかにした。これらの結果は、キツネ自身の習性およびキツネをとりまく環境に餌づけが悪影響を及ぼすと一般的に認識されていることを示している。実際、餌づけがおこなわれている知床国立公園は、日本でも有数の原生的自然環境が生物群集とともに残存している貴重な地域である。そのため、キツネへの餌づけは、キツネの習性を大きくゆがめてしまうことばかりでなく、被食動物（小哺乳類や鳥類）や、食物連鎖上で競合する他種への影響が研究者の間でも危惧されている（大泰司

1988, 大泰司・中川 1988)。けれども、キタキツネにおいて餌づけの影響がこれまでに実証的に検討されることはなかった。本章では、知床国立公園に生息するキツネが給餌されたエサをどのように利用し、それが他のエサ資源の利用とどのような関係にあるのかを検討する。そして、餌づけがキツネの採食習性に及ぼす影響や食物連鎖を通じて生物群集に与える影響を評価した。

3-2. 調査方法

3-2-1. 調査方法の設定

キツネの食性を調べるために、従来、以下の5つの方法が主に用いられてきた。1. 巣穴のまわりでのエサの残り物の採集 (Sargeant et al. 1984), 2. 足跡を追跡して痕跡から推定 (Scott 1943, Tinbergen 1965), 3. 胃内容分析 (Abe 1975, Englund 1965, Harris 1981, Kolb and Hewson 1979, 近藤ら 1986, Lever 1959, Southern and Watson 1941), 4. 糞分析 Calisti et al. 1990, Doncaster et al. 1990, Goszczyński 1974, Goszczyński 1986, Jedrzejewski and Jedrzejewski 1992, Luncherini. and Crema 1994, Macdonald et al. 1980, Scott 1943, Yoneda 1982), 5. 直接観察 (Macdonald 1980) である。1.や2.の方法は、キツネが営巣している時期や足跡が追跡できる積雪期のみ調査可能であり、データが得られる時期が限定されるため、年間を通しての食性の把握ができない。そのため、本研究ではこの方法を採用しなかった。3.の方法は、上述した5つの方法の中で、キツネの採食量とその内容物をもっとも正確に把握できる方法と考えられる。けれども、調査対象を殺さなければならないため、調査対象とする集団の社会構造を大きく乱すことは避けられず、しかも一頭につき1データしか得られないため、小面積の調査地で少数の個体を対象とする本研究では適さないと考えられた。それに対し、4.および5.の方法は調査個体に対する攪乱の度合いが小さく、しかも繰り返しの測定が可能のため、本研究のような条件では適切であると判断した。

4.の糞分析は、キツネが採食したエサを全て同時に把握することができ、さらに大きなサンプルサイズをもとに定量的な比較ができるため、現在では食性を把握する上での標準的な方法といえる。けれども、本研究で注目した観光客によって与えられるエサは、消化の良いスナック菓子類が多いため (Appendix 2)、基本的に未消化物をもとに採食物を分析する糞分析では、給餌されたエサの利用動向をとらえにくいことが予想された。そこで、実際にキツネが観光客にエサをねだる行動の努力量 (調査努力当たりのその行動の確認頻度) をもとに、行動観察によっても観光客によって与えられるエサの利用パターンを測定し、糞分析の結果と併せて検討した。

3-2-2. エサねだり行動の測定

知床横断道路の一部と道道知床公園線の全線を調査区間とし、そこを定期的に車輛で走行して、道路上もしくは道路脇に出没して観光客及び調査者が車輛で近づいても逃げてしまわない行動パターン (以後、エサねだり行動) を示すキツネの直接観察をおこなった。調査期間は、1993年及び1994年の2年間、調査区間が全線開通している6月から10月までとし、1ヶ月毎に2日間実施した。各日、7:00 am に調査区間の一端から出発して、時速20~40km/hの低速度で走行し、エサねだり行動をしているキツネを発見次第、車輛を止めて車中より双眼鏡を用いて個体の確認・記録し、全区間を走り終えた時点で一回の観察の区切りとした。そして、同様の観察を2時間おきに1日に6回繰り返した。土・日と平日との間で、観光客の交通量の差が季節により大きく変動したため、月間の比較が可能なように平日を選んで調査を実施した。「エサねだり頻度」として、全調査回数に対するエサねだり行動の観察回数の割合を個体ごとに算出した。

この「エサねだり頻度」は、個体レベルでの測定値であるが、測定のインターバルが2時間と、一回のキツネの採食バウト (通常は長くても数分単位) よりも十分に長く、行動頻度の測定というよりは、行動の状態を反映した測

定値である。そのため、現実的には、調査地において観光客から与えられるエサを採食している状態にあるキツネの延べ個体数を反映した値であり、調査地内で調査対象となったキツネ集団が人為物を利用する量を、糞分析の結果と同様に反映する値であると考えられる。

3-2-3. 糞分析

1994年の4月から1995年の2月までの間、12月を除いて、毎月末に1回、先述した全調査区間からキツネの出没があまり認められない区間を除く道路上を歩いて736個の糞を採集した (Table 3-1)。採集した糞は寄生虫の虫卵検査のために一部分を採取した後に1%ホルマリンと0.1%ツイーンの混合液に浸し、そのまま70°C/over nightで殺菌した後に未消化物の分析に供された。未消化物は、0.1mmメッシュの篩を用いて水で洗浄した後、肉眼および顕微鏡下で分類した。分類した試料は60°C/over nightで乾燥し、1/1000gの精度で計量した。これらの試料を、まず動物質と植物質に大別し、前者については、哺乳類、昆虫、鳥といった大まかなカテゴリーに分類した。ただし、これまでの研究からキタキツネにとって主要なエサであることが明らかになっているもの、例えばネズミなど (阿部 1971, Yoneda 1982) については別個に集計した。さらに植物についても、好んで利用することが明らかになっている漿果類を別個に集計した。また、人為物に関しては、動物や植物に拘わらず別個に集計した。その結果、最終的に17のカテゴリーに分類し、乾重量比と出現頻度をそれぞれ算出した。虫卵検査のために試料を一部分採取した糞については、元の重量に対する採取量の割合に応じて、乾重量の値を補正した。従来の研究では、乾重量に消化係数をかけて補正した値を実際の採食量として推定する方法が用いられてきた (Goszezyński 1974, 1986, Jedrzejewski and Jedrzejewski 1992, Yoneda 1983)。けれども、人為物の消化係数やその他キツネに利用されたエサの消化係数の値が不明であるため、本研究でこの方法による補正をおこなうことはできなかった。した

**Table 3-1 The number of feces collected
on the road at the study area in each month
from April 1994 to February 1995.**

<u>Month</u>	<u>Sample size</u>
Apr.	169
May	100
Jun.	129
Jul.	114
Aug.	39
Sep.	9
Oct.	60
Nov.	80
<u>Jan.-Feb.</u>	<u>36</u>

がって、キツネの食性の特徴は主に出現頻度に基づいて検討し、乾重量比で算出された結果と比較することで、出現頻度による食性が小型のエサを過大評価するバイアス (Kruuk 1989) を考慮した。

3-2-4. 資源量の推定

北海道でこれまでにこなされたキツネの食性に関する研究から、ネズミ・甲虫・鳥・漿果が主要なエサと想定された (阿部 1971, Abe 1975, 三沢 1979, Yoneda 1982)。これらのエサと人為物の資源量の月変動を以下の手順で、1994年4月から11月まで毎月推定した。

ネズミは、糞を採集した道路脇の4ヶ所で3日間、道路沿いに10m間隔で、一ヶ所につき25基、合計100基設置したシャーマントラップにより捕獲した。トラップは、毎日見回りをおこない、捕獲した個体は指切りによってマーキングした後に放逐した。ネズミの捕獲数は、再捕獲個体を除いて各地点毎に100TN(Trap Night)で算出し、それを月ごとに平均した。この月変動の値をネズミの個体数の月変動の指標とした。

甲虫は、糞を採集した道路脇の4ヶ所の林内に、道路に垂直な直線上に直径7cm、深さ13cmの糖蜜を入れたピットフォールトラップを1m間隔で20個並べて2日間放置し、捕獲をおこなった。各プロットの総捕獲数を月ごとに平均し、得られた値の月変動を個体数の月変動の指標とした。

漿果については、道の両脇に自生するコクワとヤマブドウの蔓合計47本にマーキングを施し、各蔓の漿果の実り具合を観察した。94年の4月から12月まで毎月、成熟した実が前の月と比べて落下した割合を目視によって算定し、それらの値を平均して平均落果率を求めた。この値の月変動を落下した漿果量の月変動の指標とした。

鳥については、松田 (未発表資料)¹ と中川 (1985) のデータを用いて個体数の季節変動を推定した。前者は、1992年と1993年の各夏期 (6~7月) および1993年と1994年の各冬期 (1~2月) に、調査地内で実施したセン

サス調査のデータであり、観察された鳥の種名とその確認個体数が与えられる。これら各鳥の個体数を便宜的に夏期（4月から11月）と冬期（12月から3月）の各月の推定生息数の指標とした。一方、後者は知床の鳥類相とその季節変動を記載したものである。この資料を元にして、前者の資料で確認された各鳥が知床で観察されていない時期には0、観察される時期には先述した推定生息数の指標を与え、月ごとに合計した。このようにして得られた値を鳥類全体の個体数の月変化の指標とした。

観光客からキツネに給餌されるエサの量は、観光客の数に比例すると仮定し、調査区間を通行する車輛の交通量を観光客から与えられるエサの資源量の指標とした。交通量は、1993年と1994年の6月から10月に、エサねだり行動を観察する際にすれ違った車輛数を数え、1時間あたりに換算して算出した。これにくわえて94年の5月と11月は、ゲートB (Fig. 2-2 参照) が閉鎖されたために、全調査区間の半分の地域の交通量を算出した。

また、1992年から1994年までの間に、以上の観察の他に、観光客がキツネに与えたエサが何であったかを、アドリブサンプリング (Lehner1979) により観察・記録した。なお、本論文では春、夏、秋、冬の四季の区分をそれぞれ、3~5月、6~8月、9~11月、12~2月とした。また、観光シーズンを6月から10月まで、非観光シーズンをそれ以外の時期とした。

3-3. 結 果

3-3-1. エサねだり頻度の変化

全調査期間中に合計30頭（各個体の最初の捕獲時点での区分では、成獣20頭、子ギツネ10頭）、のべ頭数に換算して557頭、のキツネがエサねだり行動を示した。成獣のキツネのエサねだり頻度を平均し、性別と繁殖状態の違いによって年度毎に比較したものがTable 3-2である。両年とも性別や繁殖状態の違いによるエサねだり頻度の有意な差は認められなかった。また、オス成獣と繁殖メス、オス成獣と非繁殖メスとの間でもエサねだり頻度に有

Table 3-2 Frequency of food begging by adult foxes are compared between sexes or between reproductive conditions of female foxes. Mean with standard error are given. Sample sizes are shown in parentheses

	1993	1994	U-test
Adult males	0.16 ± 0.04 (n=8)	0.13 ± 0.02 (n=4)	ns
Adult females	0.23 ± 0.04 (n=12)	0.15 ± 0.02 (n=11)	ns
Female in reproductive condition	0.23 ± 0.04 (n=9)	0.14 ± 0.03 (n=6)	ns
Female in non-reproductive condition	0.22 ± 0.07 (n=3)	0.19 ± 0.02 (n=4)	ns

ns: statistically non-significant ($p > 0.05$)

意差は認められなかった。

2年にわたりエサねだり行動が確認された成獣12頭について、一年を通じてのエサねだり頻度を比較すると、93年が $0.27 \pm 0.03SE$ 、94年が $0.15 \pm 0.02SE$ で93年の方が有意に高かった (Wilcoxon sign rank test, $z=-2.76$, $p<0.01$)。ところが両年の月ごとの交通量を比較すると、93年よりも94年の方が逆に有意に多かった (Wilcoxon sign rank, $z=-2.12$, $p<0.05$)。Fig. 3-1は、成獣のキツネのエサねだり頻度を月ごとに平均して、交通量の月変化と比較したものである。エサねだり頻度は6月にもっとも高く、以後は単調的に減少した。この傾向は2年間にわたって変わらず、両年の間には高い相関関係が認められた ($r_s=0.96$, $p<0.06$, $n=5$)。一方、交通量は8月にピークをもつ凸型の変動パターンを示し、エサねだり頻度とは有意な相関は認められなかった。

子ギツネは、93年のみ個体ごとの集計をおこなった。6月から10月までの総エサねだり頻度は、93年には個体ごとの平均で $0.18 \pm 0.03SE(n=8)$ であり、同年の成獣の値 ($0.27 \pm 0.03SE$, $n=12$) と有意差は認められなかった。エサねだりをおこなう子ギツネの大半は巣穴が道路脇 (路肩から見通しの利く10~20m程度の幅の地域) にあり (第5章参照)、巣穴の近くにとどまっていることが、結果的にエサねだり行動になっていた。1992年から1994年までに繁殖が確認されたのべ26ファミリー中、巣穴が道路脇になかったのべ12ファミリーでは、8月になるまで子ギツネのエサねだり行動は一例も観察されなかった。Fig. 3-2にエサねだり行動が観察された子ギツネの調査当たりの平均出現頻度を月ごとに示した。93年と94年を比較すると、93年の方が、有意に多くの子ギツネがエサねだりをしていた (Wilcoxon sign rank test, $p<0.05$)。また、93年には、秋になるほどエサねだり行動の観察頻度が増加し、個体ごとのエサねだり頻度で見ても同様だった (Fig. 3-2)。この傾向は、上述した成獣のエサねだり行動とは顕著に異なっていた (Fig. 3-1)。しかし、94年にはこのような傾向は認められず、6月に出没していないことを除けば、

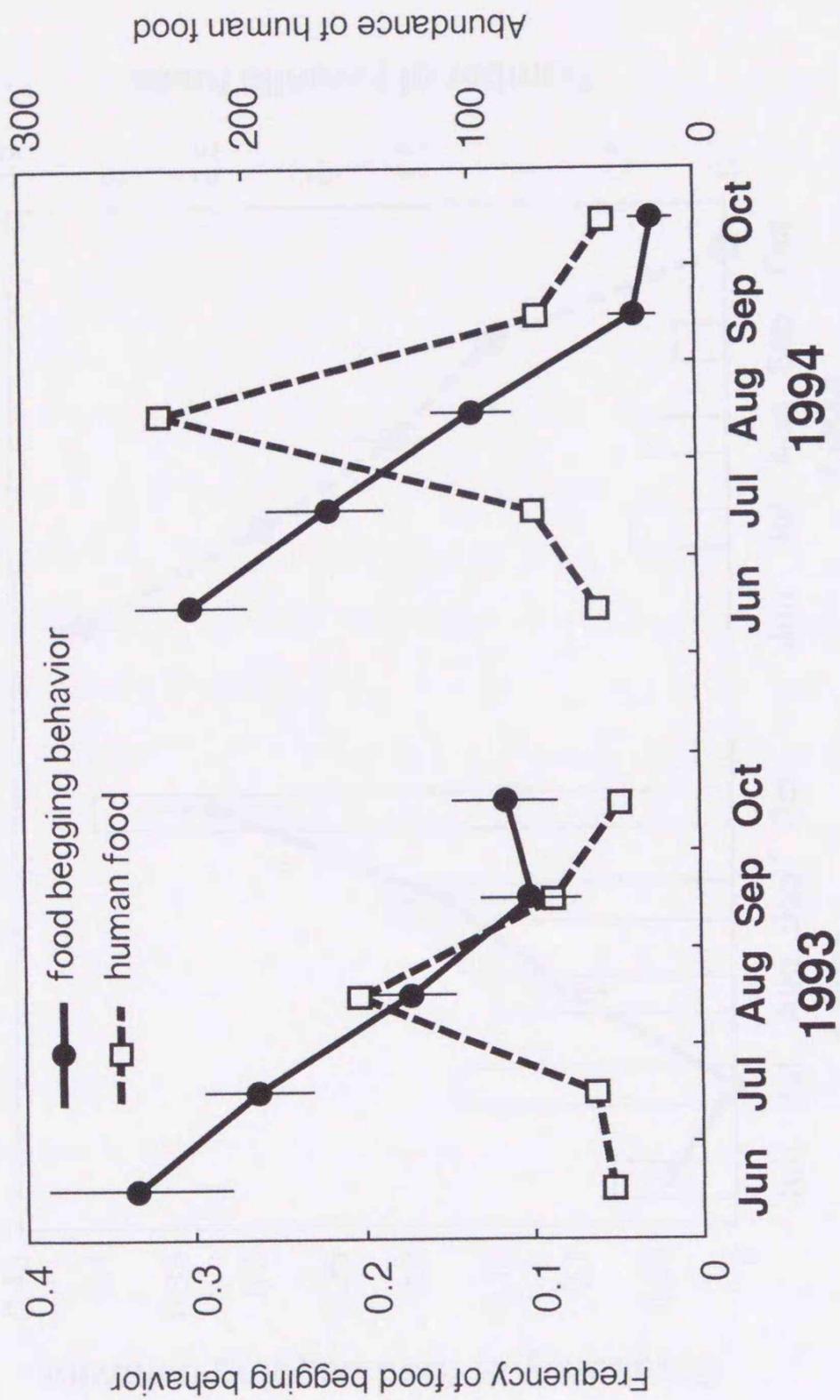


Fig. 3-1 Monthly change in frequency of food begging among adult foxes and abundance of human food in the study area. The mean frequency per observation with standard error were calculated among 20 adult foxes in 1993 and 15 adult foxes in 1994. Abundance of human food are shown in number of vehicles per hour on the road.

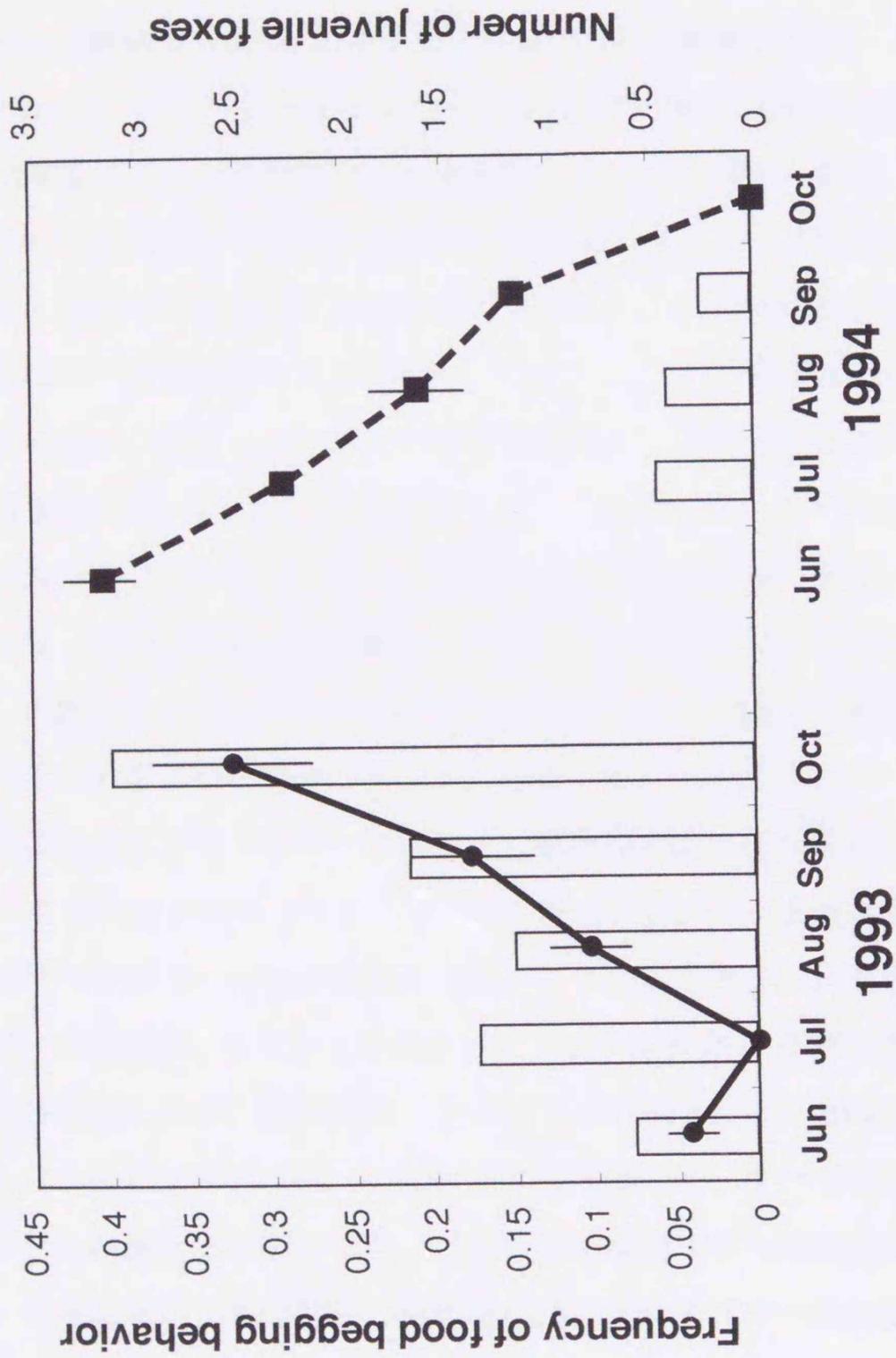


Fig. 3-2 Monthly change in frequency of food begging among eight juvenile foxes in 1993 (shown in solid line and circles) and two of them in 1994 (shown in broken line and squares). The mean frequency per observation with standard error are calculated. The histogram indicates the monthly change in average number of juvenile foxes showing food begging behavior observed per km of total distance of a trip in 1993 and 1994.

成獣のエサねだり行動と似た変動傾向を示した。1993年に子ギツネだった個体のうち、2頭は1994年にも全調査期間にわたって調査地内での生息が確認された。これらの個体のエサねだり頻度は1994年の他の成獣と同様の傾向を示し、秋には著しく減少した (Fig. 3-2)。

3-3-2. 採食されたエサカテゴリーとエサ資源量の関係

Table 3-3 にすべての糞をまとめて各未消化物の出現頻度と重量比を算出した結果を示す。出現頻度では、植物質、ネズミ、昆虫、漿果、鳥、シカの順に多く、人為物は11.8%を占めていた。最上位にランクされた植物質については、枯れ木や枯れ葉、草本などで占められた。これらはこれまで調べられてきたギツネの食性リストの中に含まれておらず、重要なエサであったとは考えにくい。おそらく、他のエサの採食時に一緒に飲み込まれたものや、糞の採集時に混入したものと考えられる。したがって、以下ではこれをギツネの採食カテゴリーから除外して議論する。重量比では、漿果、ネズミ、昆虫、シカ、鳥の順に高い頻度を占め、これら5カテゴリーで全体の71%を占めた。人為物は4.3%を占めるのみにとどまった。重量比、出現頻度ともに高い割合を占めたのは、漿果、ネズミ、昆虫、鳥、シカだった。

利用されるエサカテゴリーの数やその構成は季節に応じて大きく変化した。Fig. 3-3 は利用されたエサカテゴリーの数と各月にもっとも高頻度で利用されたエサカテゴリーの出現頻度を月毎に示した図である。利用されるエサカテゴリーの種類は、4月から6月に多く、それ以降は9月まで減少した。11月に再度増加したが、厳冬期の1-2月には再び減少した。50%以上の割合で出現したエサカテゴリーは、4月と1-2月を除くと、すべての月で一つのカテゴリーしか確認されなかった。これらの代表的エサへの依存度を比較するため、各月にもっとも高頻度で利用されたエサカテゴリーの出現頻度を検討した。この値は、4月以降、9月を除いて11月まで増加してゆき、1-2月に激減した (Fig. 3-3)。9月の値は他の月と比べてやや異なる傾向を示したが、

**Table 3-3 Annual diet composition of fox feces
in the Shiretoko National Park (n=736).**

Food items	Occurrence (%)	Weight (%)
Rodents	40.1	12.2
Insects	40.1	11.7
Fruits	26.5	29.5
Birds	22.0	7.7
Deer	16.7	9.9
Fishes	9.5	6.2
Other mammals	5.7	2.5
Soil	4.1	5.1
Earthworms	3.4	4.3
Other animals	2.3	0.8
Reptiles	2.2	0.6
Shellfishes	0.5	0.2
Crustacea	0.3	0.1
Fungi	0.3	< 0.1
Unidentified	4.2	1.6
Roughage	44.6	3.3
Human foods	11.8	4.3

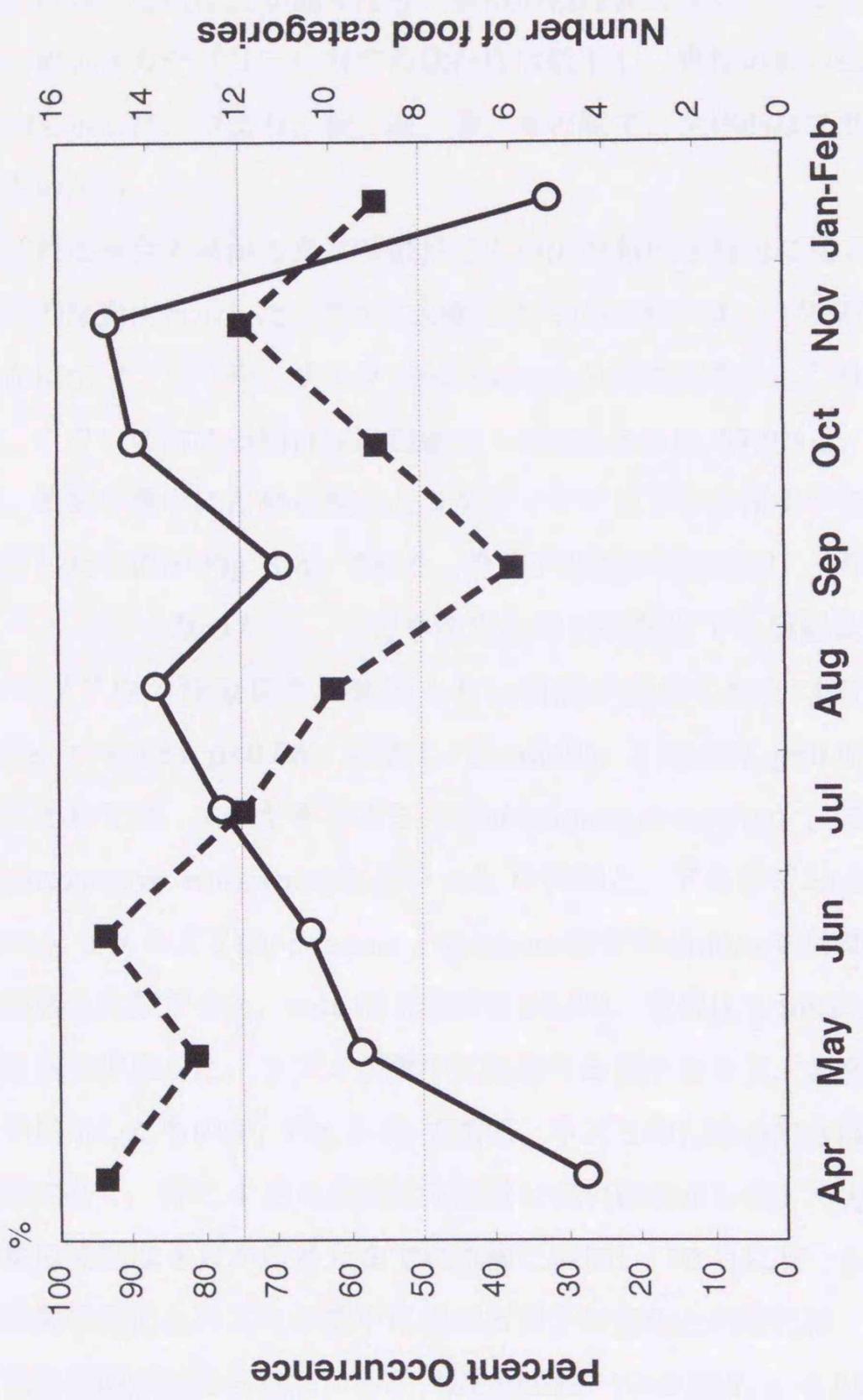


Fig. 3-3 Number of food categories occurring in feces and the highest percent occurrence of food category in each month. The broken line with solid squares indicates number of food categories and the solid line with open circles indicates the percent occurrence of food categories.

これはこの月のサンプルサイズが $n=9$ と、著しく小さいことが影響したかもしれない。したがって、キツネの食性の季節変化の大まかな傾向として、春には多くの種類のエサが少しずつ利用され、夏から秋にかけて一つのエサカテゴリーに対する依存度が高くなり、食性の幅は狭くなる。そして、厳冬期には一つのエサカテゴリーに対する依存度は低下し、食性の幅は狭いままである傾向を示した。つまり、秋、夏、春、冬の順で、全体的なエサ条件は悪化したといえる。

利用される割合の高かったエサの月ごとの出現頻度を個別に見てもその多くは季節的な変化を示した。漿果に分類したものの大半は、コクワの果実で、そのほかはヤマブドウや、サクラ *Prunus spp* の果実である。これら3種類の中で、コクワの占める割合は出現頻度・重量比ともに 87.9%と、極端に高かった。漿果が糞中に占める割合とコクワ・ヤマブドウの落果率を月ごとにプロットしたものが Fig. 3-4a である。漿果が出現する割合は、一年を通じて秋にもっとも高くなったが、この季節変化は出現頻度でも重量比でもコクワ・ヤマブドウの資源量の月変動と高い相関が認められた（出現頻度：Kendall's $\tau=0.681$, $p<0.05$ ；重量比：Kendall's $\tau=0.577$, $p<0.05$ ）。

ネズミとしては、エゾヤチネズミ (*Clethrionomys rutilus*)、ミカドネズミ (*Clethrionomys rufocanus*) などの vole の仲間と、アカネズミ (*Apodemus speciosus*)、ヒメネズミ (*Apodemus argenteus*) などの mouse の仲間が認められた。両者を比較すると、vole は出現頻度 91.8%、重量比で 90.2%を占め、圧倒的に多く出現した。ネズミが糞中に出現する割合をネズミの個体数の指標とともに示したものが、Fig. 3-4b である。ネズミの占める割合は4月から7月の間に高く、特に4月に重量比で顕著に高い値を示した。一方、ネズミの個体数の変動は4月から8月までに急激に増加し、10月にピークを迎えた。この個体数の変化とネズミが糞中に占める割合の変化との間には、出現頻度では有意な相関が認められなかった (Kendall's $\tau=-0.357$, $p>0.05$)。さらに、重量比では高い負の相関関係が認められ (Kendall's $\tau=-0.714$, $p<0.05$)、

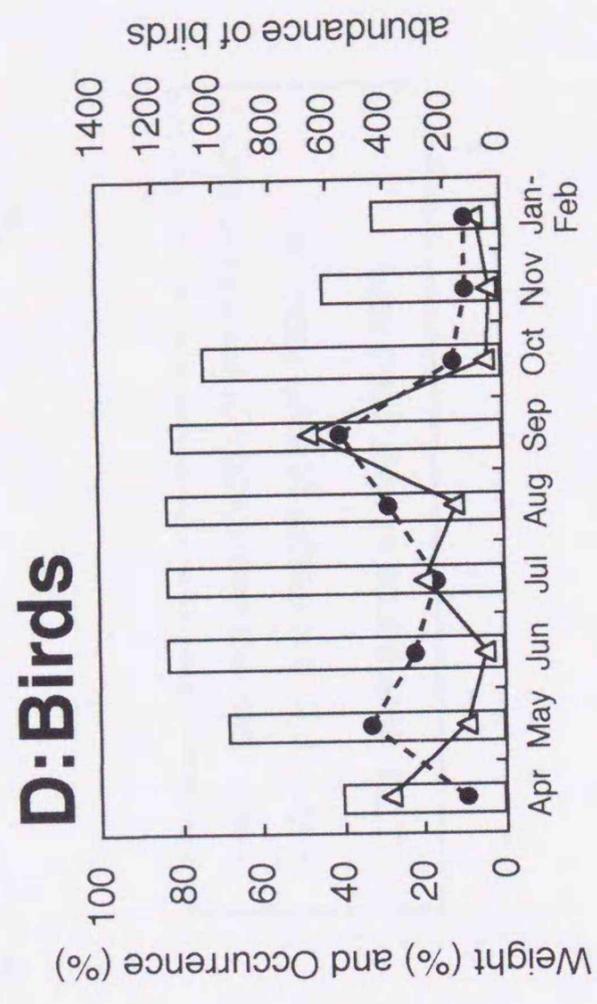
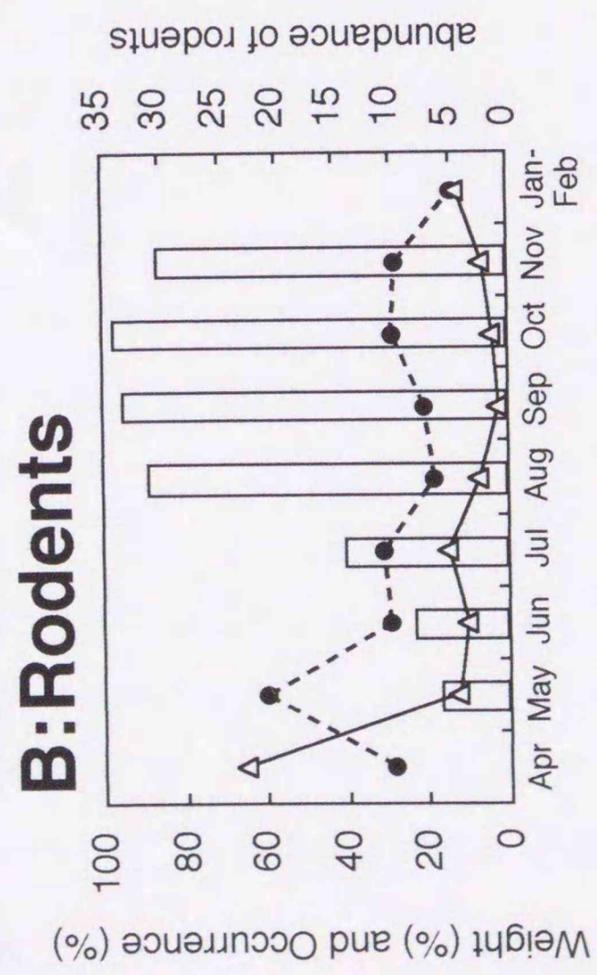
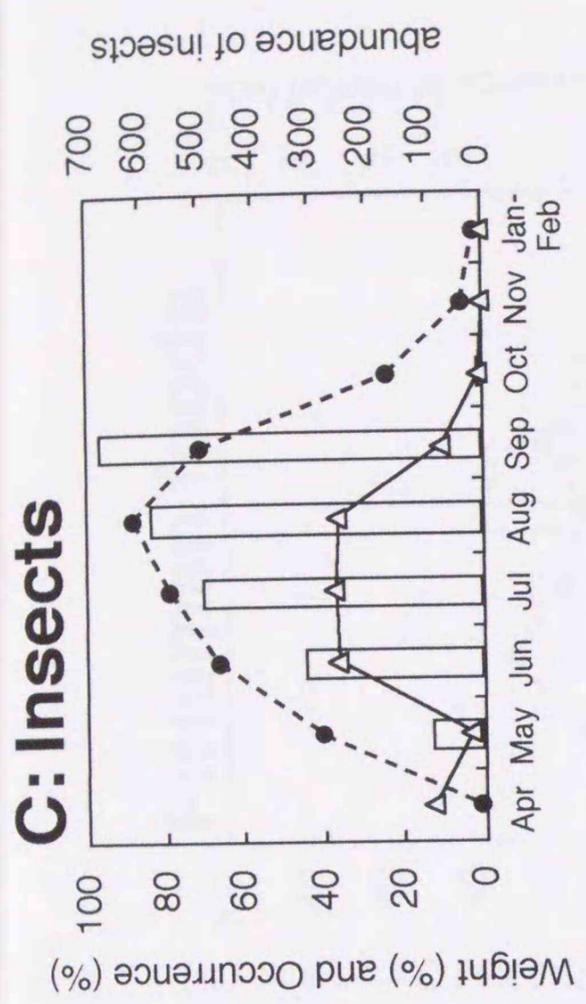
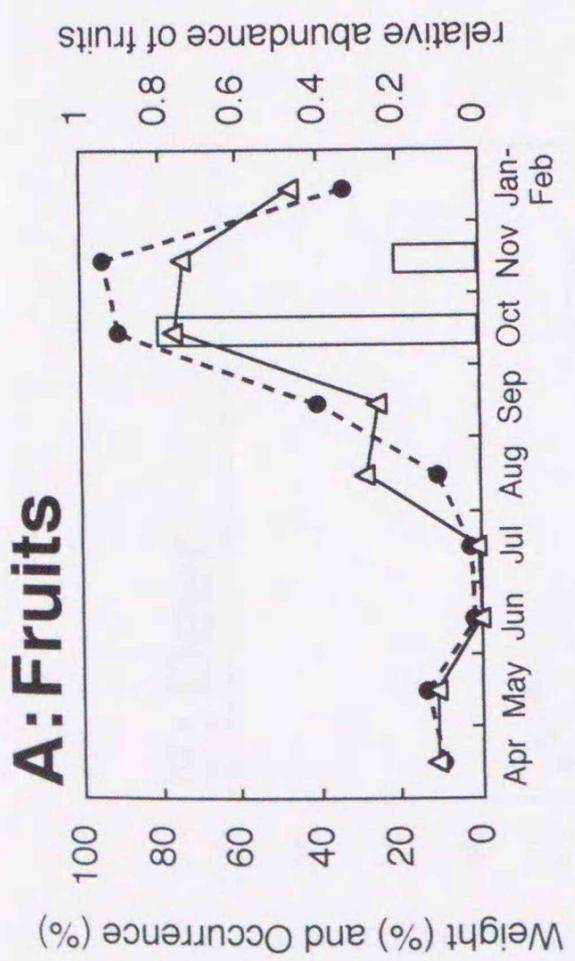


Fig. 3-4 Percent weight and percent occurrence of six food categories and their abundance in the study area are shown in each month. Relative abundance of fruits are shown in the proportion of dropped ripen fruits. Abundance of rodents are shown in number of animals captured per 100 Trap Night. Abundance of insects and birds are shown in number of animals. Abundance of human food are shown in the number of vehicles on the road per minute.

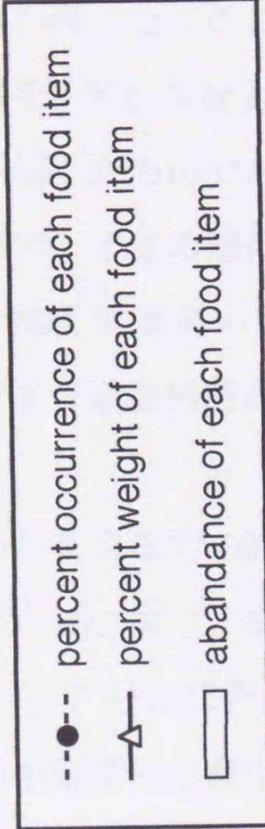
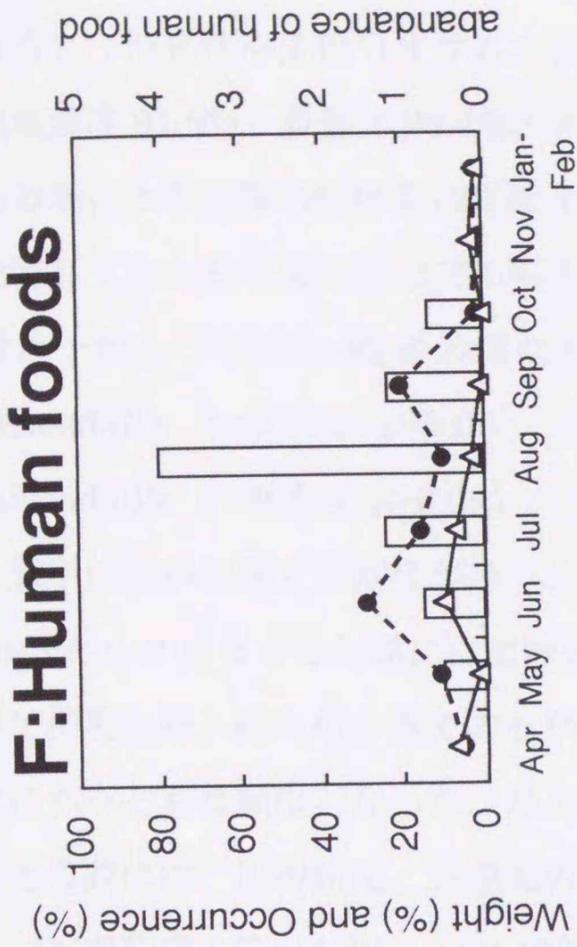
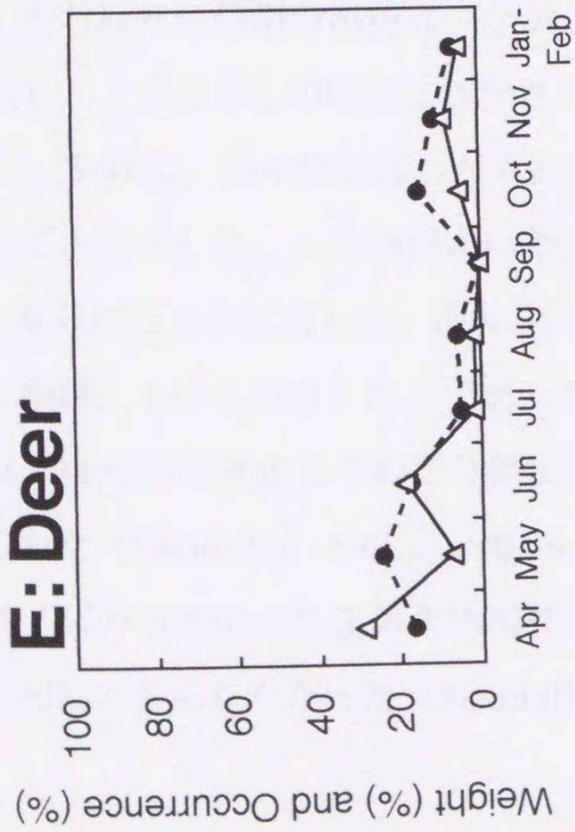


Fig. 3-4 (continued) Percent weight and percent occurrence of six food categories and their abundance in the study area are shown in each month. Relative abundance of fruits are shown in the proportion of dropped ripened fruits. Abundance of rodents are shown in number of animals captured per 100 Trap Night. Abundance of insects and birds are shown in number of animals. Abundance of human food are shown in the number of vehicles on the road per minute.

概ねネズミの個体数が少ない春に多く利用される傾向を示した。

昆虫としては、アリ・甲虫（幼虫も含む）・バッタが認められた。これらのうち、地表性甲虫類（オサムシ科、ゴミムシ科、センチコガネ科など）が出現頻度 91.9%、重量比 96.4%と大半を占めた。Fig. 3-4c は昆虫が糞中に占める割合と甲虫類の個体数の指標を月ごとに示したものである。昆虫が年間を通じてもっとも高い割合で出現するのは夏で、甲虫の個体数が多くなる時期と一致していた。両者の間には、出現頻度では高い相関が認められ（Kendall's $\tau=0.810$, $p<0.05$ ）、重量比では有意な相関が得られなかった（Kendall's $\tau=0.524$, $p>0.05$ ）。

糞中に鳥が出現する割合が高いのは4月から9月までの時期で、対照的に10月から2月までの時期には激減した(Fig. 3-4d)。特に、5月と9月に高頻度で出現した。ほんの少数であるが、5月から7月には卵の殻が出現し、5月にもっとも高頻度となった。鳥の個体数の季節変化と糞中の鳥の割合の変化との間には、出現頻度、重量比のどちらでも有意な相関は認められなかった（出現頻度：Kendall's $\tau=0.423$, $p>0.05$ ；重量比：Kendall's $\tau=-0.085$, $p>0.05$ ）。

シカ (*Cervus nippon*) は、4月から6月までの春期に集中的に糞中に出現し、それ以外の時期の出現は少なかった (Fig. 3-4e)。6月には小型の蹄が出現し、子ジカがこの時期に採食されていた事を示していた。

Fig. 3-4f に、糞中に出現した人為物の割合と給餌されるエサ資源量の指標を月ごとに示した。人為物が高い割合で出現するのは春から夏にかけてであり、6月にピークに達した。観光シーズンには、人為物の中身は、ビニール、紙、銀紙、トウモロコシなどであった。また、この時期の人為物の割合の変化は、94年の成獣のエサねだり頻度の変化との間に重量比では高い相関が認められた (Kendall's $\tau=1.0$, $p<0.05$, $n=5$)。けれども、出現頻度ではサンプルサイズの小さかった9月の出現頻度が前後の月と比べて増加しており、有意な相関は得られなかった (Kendall's $\tau=0.60$, $p>0.05$, $n=5$)。人為物の資

源量の変化は8月にピークを迎え、重量比、出現頻度のどちらから見ても人為物の割合との間に有意な相関関係は認められなかった（出現比：Kendall's $\tau = -0.143, p > 0.05$ ；重量比：Kendall's $\tau = -0.238, p > 0.05$ ）。その一方で、観光シーズン中の人為物の出現頻度は、各月にもっとも高頻度で利用されたエサの出現頻度との間に有意な負の相関関係が認められた（ $r = -0.96, p < 0.01$ ）。また、観光シーズン中の人為物の出現頻度と、出現したエサカテゴリー数との間には類似した減少傾向が認められたが、サンプルサイズの極端に小さかった9月のエサカテゴリーの数が前後の月と比べて極端に少なかった影響で有意な相関関係は示さなかった。けれども、人為物が利用される割合は、特定のエサへの依存が高くなるにつれて減少する傾向を示したといえる。非観光シーズンには、人為物は5月と4月に多く出現し、それらの64%の中から人參やワカメなどを含む家庭からの残飯が出現した。

3-4. 考 察

3-4-1. エサねだり頻度の変動条件

エサねだり頻度では性差およびメスの間の繁殖の有無による違いは認められなかった。このことは観光客から与えられるエサの利用に、繁殖状態や性別と関連した要因が影響していないことを示している。他地域での胃内容分析による食性の研究でも、やはり性差は認められていない(Englund 1965, Sequeria 1980)。

1993年の秋に成獣と子ギツネとの間で認められたエサねだり頻度の違いは、両者の採食行動全体の違いを反映していたと考えられる。成獣のエサねだり頻度は両年とも秋に減少したのに対し、子ギツネのエサねだり頻度は1993年の秋には増加した。さらに、1993年に子ギツネだった個体では、1994年には他の成獣と同様に秋にエサねだり頻度の減少が認められた。子ギツネは、おそらく7~8月ごろまでは成獣から給餌を受け、そのころから徐々に自力でエサを入手するようになったと考えられる。一般に、子ギツネは、独力

でエサをとるようになって間もない生まれた年の秋は、採食技術が未熟で採食経験自体も乏しいため、成獣と比べてより安易に入手できるエサ食物を利用することが知られている (Englund 1969, Sargeant et al. 1984)。そのため、秋に子ギツネのエサねだり頻度が成獣とは正反対に増加したのは、より安易に入手できるエサとして観光客からの給餌を利用したためと考えられる。1994年には、秋になっても子ギツネのエサねだりの頻度は増加していないが、丁度この年は、秋に集中的に利用されていたコクワの漿果が例年と比べて豊富に実った年に相当した (松田.私信)。さらに、詳細な分析はおこなっていないものの、1993年の10~11月に調査地で採集した糞にはわずかに33.8% (n=157) しかコクワが出現しなかったのに対し、1994年の同時期には92.1% (n=140)の糞からコクワが出現しており、両者の間には有意差が認められた ($\chi^2=106.3$, $df=1$, $p<0.001$)。したがって、1994年の秋に子ギツネはコクワをより安易なエサとして利用できたため、1993年とは異なり、1994年には子ギツネのエサねだり頻度が秋に増加しなかったのだと考えられる。

成獣のエサねだり頻度は、月や年度ごとの違いによって大きく変動した。しかし、その季節的変動パターンは2年に渡って安定していた。これらの変化が、エサ資源量に対応したものであれば、その指標である交通量と正の相関関係が認められるはずである。しかし実際にはそのような関係は認められず、年度間の変化に至っては、交通量の増加に対してエサねだり頻度が減少するといった正反対の関係を示した。したがって、キツネは、観光客から与えられるエサの資源量や獲得効率とは無関係に、別な条件に依存して変化するエサねだり行動をおこなっていたといえる。それでは、エサねだり頻度はどのような要因によって変化したのだろうか。

3-4-2. 食性とエサ資源量との関係

キツネの食性の特徴として、エサの得やすさに応じて、利用されるエサの種類や量が変化する、通称オポチュニスト(opportunist)であることが多いの

研究で指摘されている (ex. Calisti et al. 1990, Doncaster et al. 1990) 。本調査地では、キツネは各月に一つのエサカテゴリーに依存する傾向を示し、そのようなエサカテゴリーが季節的に変化した。このような主食となるエサカテゴリーの季節変化は、おそらくその得やすさに応じて変化していたと考えられる。エサの得やすさは、大別してそのエサの量とそのエサを獲得する効率または代価の 2 つの変数によって変化する。例えば、獲得するのに特殊な技術を必要としないエサでは、その獲得効率はほとんど変化しないと考えられるため、エサの量の変化に応じて利用する量も変化するだろう。本調査地でキツネの主要なエサ資源となっていた漿果や、昆虫では、そのありかを発見する以外に、特別な採食技術を必要としないエサと考えられる。実際、これらのエサがキツネに利用される割合の変化は、現存量の変動と一致していた。一方、狩猟をすることで初めて入手可能なエサの場合、エサの量だけでなく、捕獲効率の変化によっても利用量は左右されるだろう。ネズミが利用される割合はネズミの個体数が減少した春期にもっとも高くなったが、これは積雪や草本による地上のカバーが少なくなり、ネズミが得やすくなる時期に相当した。他地域でも、ネズミの利用の季節変化に同様の傾向が認められている (Jedrzejewski and Jedrzejewski 1992, Yoneda 1983) 。また、鳥が利用される割合も、傷病個体が増加する渡りの時期 (4, 9 月 : 松田 私信) や、営巣によってキツネの被食を受けやすい時期 (5~7 月) に増加した。さらに、シカの利用は、シカの自然死亡率が高くなる融雪期 (4~5 月 : 梶.私信) や、子ジカの出産期 (6 月 : 矢部 1995) に多かった。以上のように、知床のキツネも、主要なエサ資源については、その得やすさが高くなる時期に集中して利用していたと考えられる。

それに対し、糞中の人為物の割合は、エサねだり行動の頻度と同様の季節変化を示し、エサ資源量の変動とは無関係だった。さらに、人から供給されるエサが観光客の増減以外の要因で季節に応じた得やすさの変化が生じるとは考えにくい。したがって他のエサ資源とは異なり、人為物では、エサの得

やすさ (=資源量) との関連性は低かったと考えられる。そのかわり、観光シーズン中の人為物の出現頻度は、特定のエサカテゴリーへの依存が増加するにつれて減少した。裏を返せば、人為物の利用は特定のエサ資源への依存度が低下する時期に増加する傾向にあったといえる。特定のエサ資源への依存度の低下は、主食となる、得やすさ (availability) の高いエサが不足していることを示していると考えられ、本研究の結果はそれが4月から6月に生じることを示している。実際、4月および5月には、キツネが通常は好まないとされるトガリネズミが (Macdonald 1977) 糞から出現した (4月: 重量比 1.8%, 出現頻度 5.3%; 5月: 重量比 0.3%, 出現頻度 1.0%)。したがって、知床国立公園に生息する成獣のキツネは (おそらく子ギツネも含めて)、少なくとも観光シーズンの6月から10月には、エサねだりによって得られる人為物を、自然界で得られるエサの代替物として利用していたと考えられる。人為物が、自然のエサの不足を補う二次的なエサとして利用されることは、他の地域のキツネでも報告されている (Englund 1965, Lucherini and Crema 1994)。

けれども、キツネによる人為物の利用は、エサねだり行動によって入手されたものばかりではなかった。4月および1~2月に利用された人為物は、全てのゲートが閉鎖された時期にあたるため、明らかに観光客以外から入手したものだった。特に、4月には観光シーズン中の10月以上に高頻度で人為物が出現した。この時期の人為物は、糞を回収した地点の周囲に民家が存在しないことから、最大で約13km離れた国立公園に隣接する街までキツネが遠出して入手したものだと考えられる。実際、エサねだりをおこなう個体の一部は、3月から4月にかけてこのような大きな移動を集中的にすることが確認されている (第4章参照)。したがって、本調査地のキツネは、自然界のエサ条件が悪化する春には、かなりのコストをかけて人為物を利用していたと考えられる。

これまでの研究からキツネは小型齧歯類、ウサギ類、漿果、昆虫、鳥など

を主要なエサとして利用する (Ables 1975, Lloyd 1980, Sequera 1980) 。これらはいずれも多かれ少なかれ資源量が季節変動もしくは年次変動を起こし、特に冬期には多くの地域で減少するため、この時期のキツネの主食は乏しくなる傾向にある。すなわち、エサねだりによって獲得される人為物は自然のエサの代替物にすぎないが、他に変わるものがないとき (冬期や春期) には比較的重要なエサになると考えられる。

3-4-3. キツネを含む生物群集におよぼす餌づけの影響

キツネの食性リストの代替的なカテゴリーの一つが観光客からの給餌に置換したものの、その食性リストの構成に餌づけによる大きな変化は認められなかった。このことは、キツネの捕食によって影響を受ける被食動物に対し、キツネの餌づけが与える影響もさほど大きくなかったことを示唆する。しかし、キツネの食性リストの構成に大きな変化がなくとも、餌づけによってキツネの個体数が増加している場合には、被食動物に対するキツネの捕食圧も同時に増加していることになる。本調査地で生存が確認できた 1 才以上の成獣個体のみで一年毎の最低生存率 (実際には未確認個体がいるので、真の生存率はこれよりも高いと考えられる) を算出すると、92~93 年が 89.5% (n=19) , 93~94 年が 83.3% (n=24) , 94~95 年には 70.4% (n=27) であった。最後の年は疥癬症²の流行によって若干低い値を示したものの、道東における成獣の生存率が 61~67%であることと比較してかなり高い値を示した (Yoneda and Maekawa 1982, Uraguchi et al. 1991) 。また、これに匹敵する高い生存率は、年齢構成から得られる情報で比較する限り、確認されていない (Table 3-4) 。したがって、本調査地では、餌づけによってキツネの成獣個体の生存率が増加している可能性がある。一方、塚田 (1994) の値を用いて密度を他地域と比較すると、Table 3-5 のようになる。日本の中では、九州の矢部と比べて高い値を示すものの、北海道の根室の値に匹敵する。世界的に見れば、知床よりも 6 倍近く高密度の野生個体群がイギリスのブリス

Table 3-4 Yearly survival rates of foxes calculated from age distribution in various locations.

Locations	Juvenile	Adult¹⁾	reference
Denmark	0.15	0.70	Jensen & Nielson (1968)
Mid-Weales, UK	0.41	0.44	Lloyd (1980)
London, UK	0.52	0.57	Harris (1977)
London, UK	0.42	0.47	Harris & Smith (1987)
Bristol, UK	0.48	0.52	Harris & Smith (1987)
Netherlands	0.34	0.79	Haafem (1970)
Germany	0.26	0.55	Brömel & Zettl (1974)
Hakel, Germany	0.35	0.34	Stubbe (1980)
Tochigi, Japan	0.20	0.62	Takeuchi & Koganezawa (1994)
Eastern Hokkaido (1970-73)	0.15	0.67*	Yoneda & Maekawa (1982)
Eastern Hokkaido (1976-79)	0.17	0.61*	Yoneda & Maekawa (1982)
Hokkaido (1985-88)	0.15	0.61	Uraguchi et al (1991)
Rogow, Centeal Poland (1979-83)	0.40	0.36	Goszczyński (1989a)
Rogow, Centeal Poland (1984-87)	0.48	0.58	Goszczyński (1989a)

¹⁾ average during 1yr-5yr old

*calculated by the method of Chapman-Robson (1960)

Table 3-5 Comparison of population density in the red foxes at various locations.

Location	Density (family/km ²)	Reference
Bristol, UK*	1.82	1, 2, 3, 4
London, UK	1.03	5
Oxford, UK	1.08	6
West-Wales, UK	1.30	7
Mid-Wales, UK	0.50	7
Deer forest, Scotland, UK	0.03	8
Grouse-deer, Scotland, UK	0.04	8
Grouse-agricultural, Scotland, UK	0.05	8
Denmark	0.50	7
Valkenberg, Holland	1.00	9
Nat.park Veluwezoom, Holland	0.70	9
Deelen, Holland	0.40	9
Dwingelloo, Holland	0.10	9
Revinge, Sweden	0.40	10
East.Germany	0.55	11
Minnesota, USA	0.22	12
Illinois & Iowa, USA	0.15	13
Yabe, Kyushyu, Japan	0.07-0.18	14
Koshimizu, Hokkaido, Japan	0.24	15
Nemuro, Hokkaido, Japan	0.23-0.38	16
Shiretoko, Hokkaido, Japan	0.31	17

1.Harris(1980); 2.Harris(1981a); 3.Harris & Smith(1987); 4.Harris & Trehwella(1988)

5.Page(1981); 6.Voigt & Macdonald(1984); 7.Lloyd(1980); 8.Hewson(1986)

9.Niewold(1980); 10.Schantz(1984); 11.Stubbe(1980); 12.Sargeant(1972)

13.Storm et.al.(1976); 14.Nakazono & Ono(1987); 15.Abe(1971); 16.Uraguchi(1988)

17. Tsukada(1994)

* mean

トルで確認されている。また、渡邊・塚田（1995）によれば、1980年以降調査地内のファミリーの分布に大きな変化はないため、個体数密度は現在のところ平衡状態にあると考えられる。したがって、成獣の高い生存率は、餌づけによって知床のキツネの個体数が餌づけのない状態よりも増加している可能性を示すものの、ファミリー密度で比較する限り北海道の他の地域の高密度個体群と同程度でとどまっていたと考えられる。以上の結果から、キツネのエサとなる動物や同じエサを利用する競合種への影響を通じて、餌づけが知床の生物群集に及ぼしている可能性が示唆された。けれども、その影響の程度については、人為物がこれらの高密度状態を支えるエサ資源としてどの程度関与しているかによって、影響の及ぼす程度は異なってくる。餌づけの影響を正確に把握するためには、人為物がキツネの個体数の増加に直接的にどの程度関与しているかを算出することが必要だろう。

以上をまとめると、餌づけによるキツネ自体への影響については、観光客からの給餌が自然のエサの代替として利用され、キツネの食性の一部が給餌されたエサに置換されているにすぎないため、キツネの採食生態自体を大きくゆがめる要素にはなっていないと考えられる。けれども、餌づけによるエサ条件の向上がキツネの成獣の生存率を高め、個体数密度を自然条件によって制限されている以上に押し上げていることが示唆された。そのため、エサとなる動物の個体数に与える影響を通じて、餌づけは、知床の環境、すなわち、生物群集に対して影響を及ぼしている可能性が考えられた。

¹ 松田（未発表資料）－自然トピアしれとこ管理財団が幌別地区（1992年の6月～7月、1993年の1月～2月）および岩尾別地区（1993年の6月～7月、1994年の1月～2月）において実施したラインセンサス法による鳥類の生息密度調査。財団職員、松田光輝氏によってまとめられた未発表の資料。

2 ヒゼンダニが皮下に寄生することによって引き起こされる皮膚病。重度になると全身の皮膚が肥厚し、脱毛などの症状を伴い、衰弱死することもある。個体間の接触によって感染する。

第4章 餌づけがキツネの行動域利用および人間との接触形態に及ぼす影響

4-1. 緒言

キツネは現存する食肉類の中で世界的にもっとも広く分布し、北緯30度から76度に至る、多様な環境に生息している。生息環境の違いにより空間利用や社会性も多様な変異を示すが、中でも行動域の大きさは、17~3420haまでと、非常に大きな地域差を示す(Jones and Theberge 1982, Saunders et al. 1993)。このような行動域の変異は、エサ資源の分布によって左右されると考えられている(Macdonald 1981, Voigt and Macdonald 1984)。また、食性も多様で、季節的に資源量が大きく変動するエサを得やすさに応じて利用する(Calisti et al. 1990; Cavallini and Lovari 1991, Doncaster et al. 1990)。したがって、行動域の大きさがエサの分布に左右されるのであれば、エサの分布の季節変化によって行動域もそれに対応した変化を示すことが予測される。けれども、キツネの空間利用が季節によって変化することは、これまでにいくつかの研究で指摘されているものの(Doncaster and Macdonald 1991, Kolb 1984, Takeuchi and Koganezawa 1992)、エサの分布の季節変化を把握することが難しいために行動域の変化とエサの分布との対応関係について直接言及したものは少ない(たとえば、Calisti et al. 1990)。

知床国立公園に生息するキツネにとって、観光客からの給餌は、ゲートの開閉によって利用できる期間や場所が限定されるため、分布が季節的に変動するエサとみなすことができる。また、この地域のキツネはサケ科魚類を採食しているが(塚田 1994)、これらのサケ科魚類は限られた時期に限られた流域のみに集中して遡上するため、同様の性質を持つエサとみなすことができる。とくに後者は、孵化増殖事業のおこなわれている河川が調査地内に一

ヶ所しかなく、さらに、河口から数百メートル上流にウライ（ダム的一种）があり、それ以上上流に魚が遡上できないため、非常に狭い地域にエサが集中するといった特異性を持つ。このような特徴をもつ調査地内の2つの餌資源の分布条件によって、キツネの行動域の利用様式が大きく影響されている可能性がある。そこで本研究では、その対応関係の実証的な検討を試みた。本章では、餌づけがおこなわれる時期や場所の変化に対応してキツネの行動域がどのように変化するかを検討し、それを通じて間接的ではあるが、餌づけによるエキノコックス汚染への影響を評価する。

なお、本研究では、「行動域」を *home range* と同義の概念を指す術語として用いる。*home range* の定義は、Burt (1943) の “that area which is traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating and caring for young” を採用した。ただし、この概念にはホームレンジを決めるのに重要な「時間の軸」及び、*normal activities* の定義がないため（土肥 1991）、この点に関しては次節の方法で操作的に定義した。

4-2. 方法

4-2-1. 調査期間

1992年6月から1994年12月まで調査を実施した。季節に応じて偏った分布を示す2つのエサ資源（観光客からの給餌とサケ科魚類）に注目し、それらの分布状況が変化する時点を境にして、以下の4つの期間に調査期間を分割した(Fig. 4-1)。ただし、サケ科魚類が分布する時期に生じた観光客による給餌の分布の変化（すなわちゲートの閉鎖）については、第3章の結果より、キツネのエサとしてほとんど利用されていない時期と判断されるため、特に区別することはしなかった。行動域の時間軸は、以上の調査期間を基準として設定し、各期間毎に算出した。

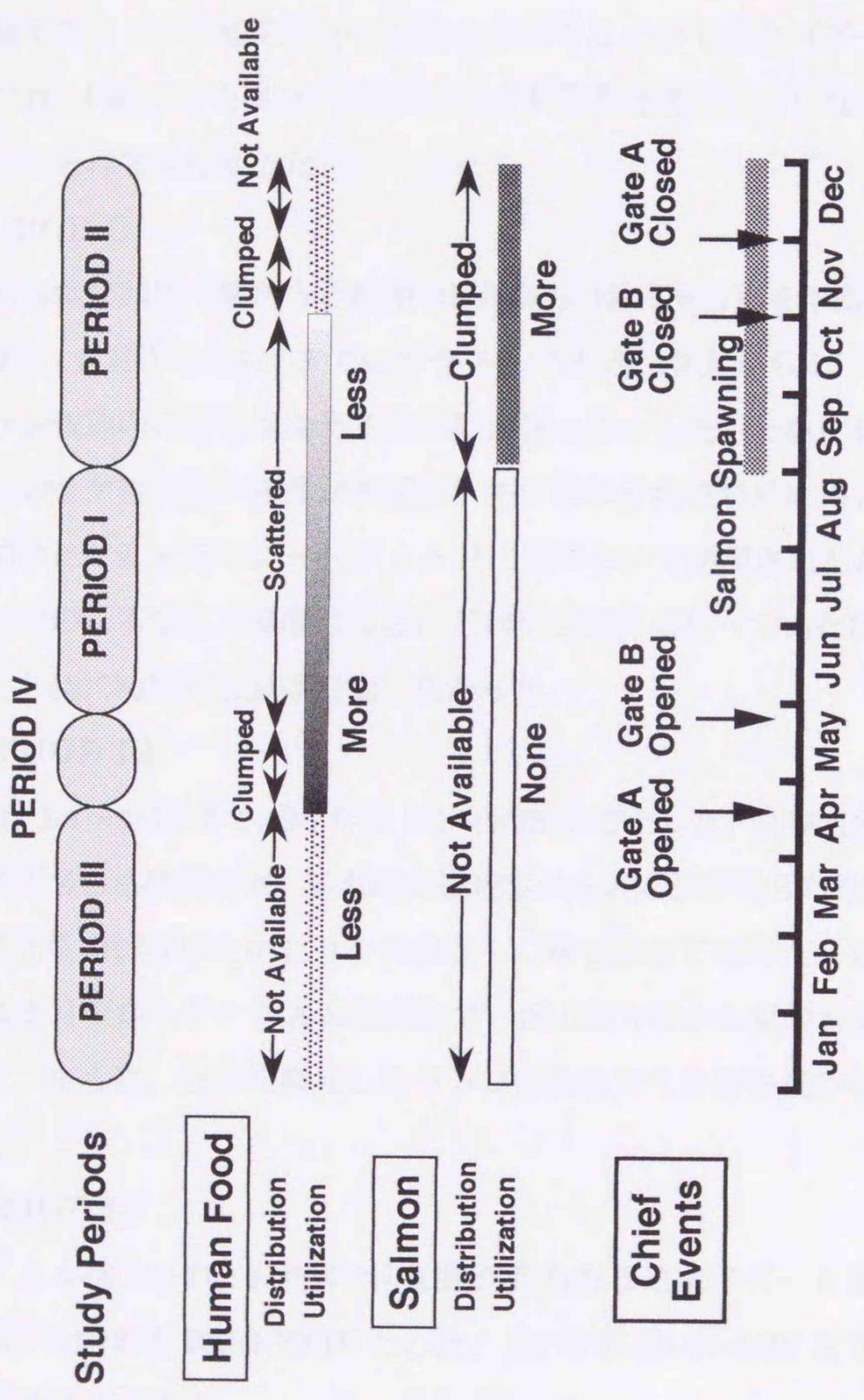


Fig. 4-1 A schematic of study periods of related food distribution, their utilization, and chief events.

i) PERIOD I

毎年、ゲート B が開放された日 (5/28-93, 5/27-94) から 8 月末日までとした。ただし 92 年は調査を開始した 6 月から 8 月末日までとした。この期間中、知床公園線にある 2 ヶ所のゲートがどちらも開放されて、調査地内のどの地域でもキツネが観光客から給餌を受けることができた (ゲートの位置については、Fig. 4-3 を参照)。また、サケ科魚類は遡上していなかったため、利用することはできなかった。

ii) PERIOD II

サケ科魚類が利用可能だった時期 (9 月から 12 月末日) を PERIOD II とした。毎年、9 月から 11 月までにカラフトマスが、10 月から 12 月までにシロザケが調査地内の孵化場のある河川に大量に遡上した。それに伴い、河原には大量のサケ科魚類の死体が累積し、キツネはそれを容易に採食できた。この期間中に、2 ヶ所のゲートが 1 ヶ月の間をおいて閉鎖されたが、先述したようにそのころには人為物はほとんど利用されなくなっていたため (第 3 章参照)、特に時期的区分は設定しなかった。

iii) PERIOD III

93 年は 1/1~4/13 まで、94 年は 1/1~4/25 までとした。公園内の 2 ヶ所のゲートがどちらも閉鎖され、基本的に観光客からの給餌が得られなくなった。また、遡上数の減少のためにサケ科魚類も利用できなくなった。しかし、実質的には 2 月頃からゲート A の南西側で一部の観光客から給餌を受けることができた。さらに、公園に隣接したウトロ市街地でも給餌を受けることは可能だった。

iv) PERIOD IV

ゲート A が開放され、観光客から給餌が得られる地域がゲート B の南西側まで拡大する時期を PERIOD IV とした。93 年が 4/14~5/27 まで、94 年が 4/26~5/26 までである。

4-2-2. 個体の位置データの収集法

一人の調査者が調査地内を車で移動し、4素子の八木アンテナと受信機 (FT-290mkII, YAESU 社製) を用いて最低2ヶ所から発信源の方位を測定し、発信機を装着したキツネの位置を特定した。

1992年のPERIOD IとPERIOD II, 1993年のPERIOD IIIとPERIOD IVには、合計5日間の位置測定を1時間おきに、5頭 (♂2, ♀3) の成獣キツネについて実施した。この結果、日中には大きな移動が見られないことが確認されたため、1993年のPERIOD Iからは日中の位置測定を一回だけに減らし、それを可能な限り毎日実施した。また、夜間の追跡は日の入りから日の出まで30分毎に実施した。オスの一頭は93年のPERIOD IIIの間に死亡した。93年のPERIOD Iからは調査個体を4頭 (♂1, ♀3) 加え、合計8頭を追跡した。エサと関連した夜間の行動は、短時間の大きな移動とエサの入手場所付近での長時間の滞在から成り、エサの分布と関連した季節的な行動域を把握するには、夜間に一回の位置測定を繰り返すことでも十分に可能だった。そこで、94年のPERIOD IIIから、日中に1回、日没後に1回の位置測定 (2回/日) を毎日実施するようにし、調査個体を新たに5頭追加し (♂3, ♀2) , 全部で11頭の個体を追跡した。しかし、この1994年には、調査地で疥癬症 (3章脚注参照) が流行して追跡個体の多くが死亡した。また、発信機が脱落した個体もいた。そのため、1994年の12月には、追跡個体は6頭にまで減少した。

発信機による位置測定データにくわえ、不定期に路上で観察された目視記録データも、30分以上離れていれば別の位置データとしてみなして、上述した位置データに加えて分析した。

すべての位置データを100m四方のグリッドごとに集計した。上述した4つの期間ごとに、位置データ数が20を超える個体について、95%Minimum Convex Polygon (すべてのポイントの算術平均点からもっとも遠いポイント

を、順番に全位置データ数の5%まで取り除いた Minimum Convex Polygon) を算出し、各個体の行動域とした。これは、Burt(1943)の行動域の定義の中にある、'normal activity' を操作的に定義したものである。95%という値自体には生物学的な根拠はないが、ホームレンジを扱った先行研究で多く用いられている値であり (Todd 1992) , 一定の基準で偶発的な移動を除去し、逆に頻繁に利用している地域を残すことができるため、本研究ではこの値を採用した。したがって、仮にエサの分布の変化によって行動域が変化した場合、5%以上の頻度でエサの分布の変化に基づく位置データの分布の変化が生じていたことになる。算出には位置データの解析プログラムである Wildtrak (Todd 1992)を用いた。また、一部の個体については、行動域間の重複の度合いを、Doncaster (1990)の Static Interaction に従って算出した。これは、グリッドごとに集計した行動域内の位置データの利用頻度分布が2頭の個体の間でどれくらい一致しているかをスピアマンの順位相関係数によって示したものである。

4-3. 結 果

4-3-1. 行動域の面積の変化とファミリーの分布

行動域の大きさは、エサの分布の変化に伴って大きく変化した。Fig. 4-2は、これらの行動域の平均面積を標準誤差とともに各期間ごとに示したものである。PERIOD Iにもっとも小さく、PERIOD IIIに最大になる変動を繰り返す傾向が認められた。また、変異幅も同様の変化を示した。

PERIOD Iの各個体の行動域は、著しく重複するものとほとんど重複しないで排他的に分布するものに2極化した。行動域がほとんど一致する個体同士では、共通の子ギツネの世話をしたり、相互に親和的なインターアクションが観察された。したがって、これらは同一のファミリーに属する個体であると判断した。このようにして分類したファミリーを Table 4-1 にまとめた。

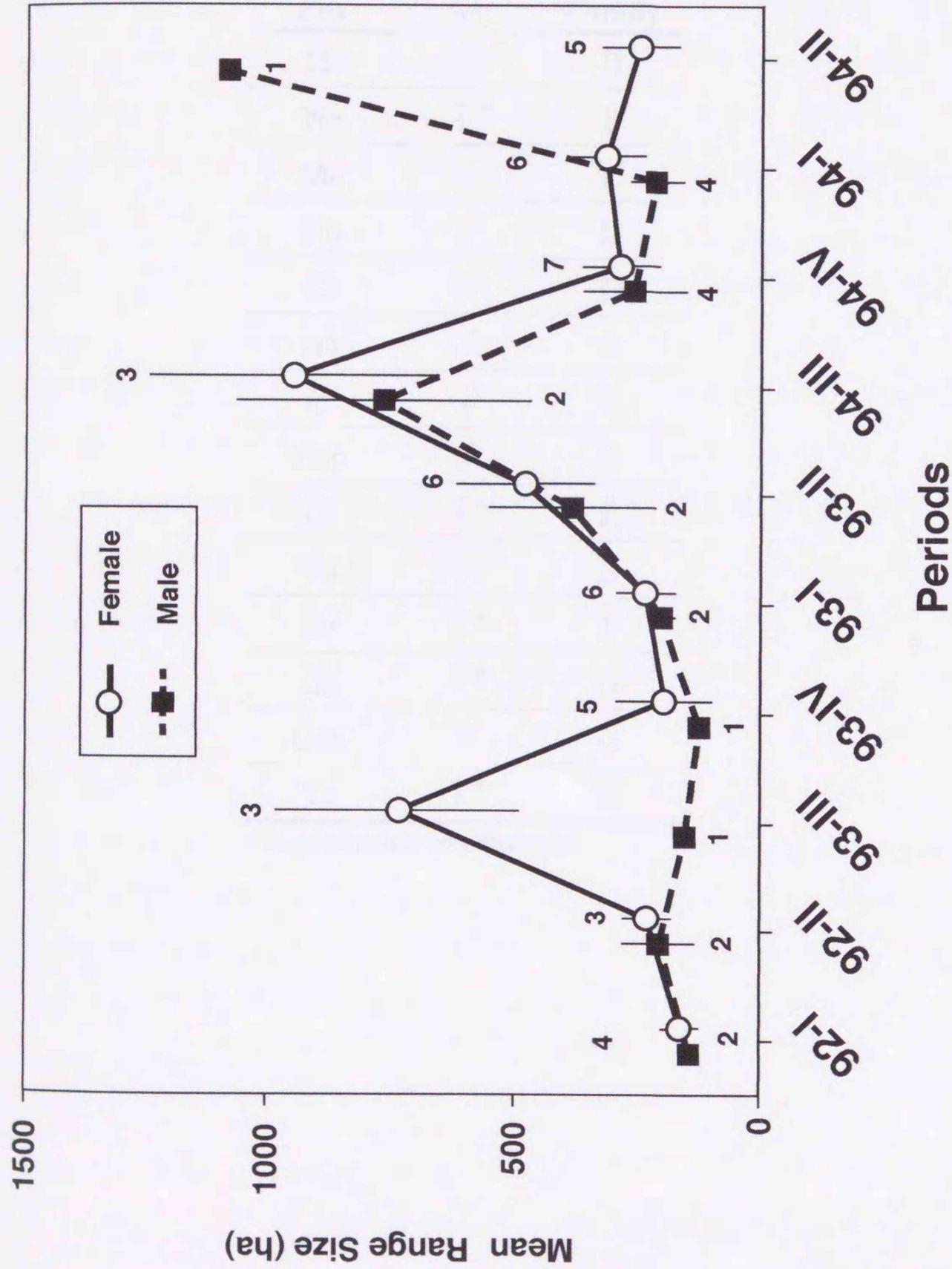


Fig. 4-2 Mean home range sizes (with SE) of the radio-collared foxes in each period. Each range is calculated by 95% MCP. The sample sizes of female and male foxes are shown above and under the markers, respectively.

Table 4-1 A classification of the radio-collared foxes into families

Fox	Sex	Family
Hi	♂	B
Ne	♀*	B
Mo	♂	C
No	♂	D
Ki	♀*	D
Na	♂	E
Ie	♂	E
Oap	♂	E
Oi	♀*	E
Tu	♀*	E
Se	♀*	F
Ga	♀*	G
Gdk	♀	G
Ya	♀*	H

*Reproduction was observed

4-3-2. PERIOD I の行動域利用

各個体の行動域は、ファミリー間では重複する部分が少なく、排他的な分布を示した(Fig. 4-3)。さらに、自分の行動域内に侵入する個体を直接排除する行動が、同じファミリーに属さない個体に対して観察された。1992年から1994年までの3年間にPERIOD I及びその前後で、異なるファミリーの個体同士での排他的インターアクションが11回観察され、その多くは行動域を隣接する個体間で性別にかかわらず発生した。また、その発生場所は、排他的な行動域の境界付近に分布していた (Fig. 4-4)。

1994年には、オスの定住個体(Mo)の死亡により、その個体の行動域が隣接ファミリーの行動域に吸収された。Fig. 4-5は7/23に死亡したと推定されるこの個体の生前の行動域と、その死亡日前後での隣接ファミリーの個体の行動域の配置を示したものである。Table 4-2は、2つの行動域の重複の度合いをDoncaster(1990)に基づき、スピアマンの順位相関係数で比較したものである。Moが生存中は、Moの行動域と隣接ファミリーの個体(No, Ki)の行動域は比較的分離した形で分布していた。しかしMoの死後、隣接ファミリーのKiとNoはMoが利用していた地域を利用するようになり、両者の行動域とMoの行動域の分離の度合いが小さくなった。また、Moの死亡前後でKi・Noの行動域の位置の変化を、行動域の重複の度合いで比較すると、どちらも重複の程度が小さくなり、行動域がシフトしたことを示した。この傾向は特にオスのNoで顕著だった。このようなKi・NoによるMoの行動域の吸収は、Moが死亡してから7日間は認められず、8日目から確認された。それ以後は、Moの行動域であった地域はKi・Noのファミリー全体によって利用されるようになった。

4-3-3. PERIOD II の行動域利用

93年・94年には、各個体の行動域は、サケ科魚類が遡上する河川の河口

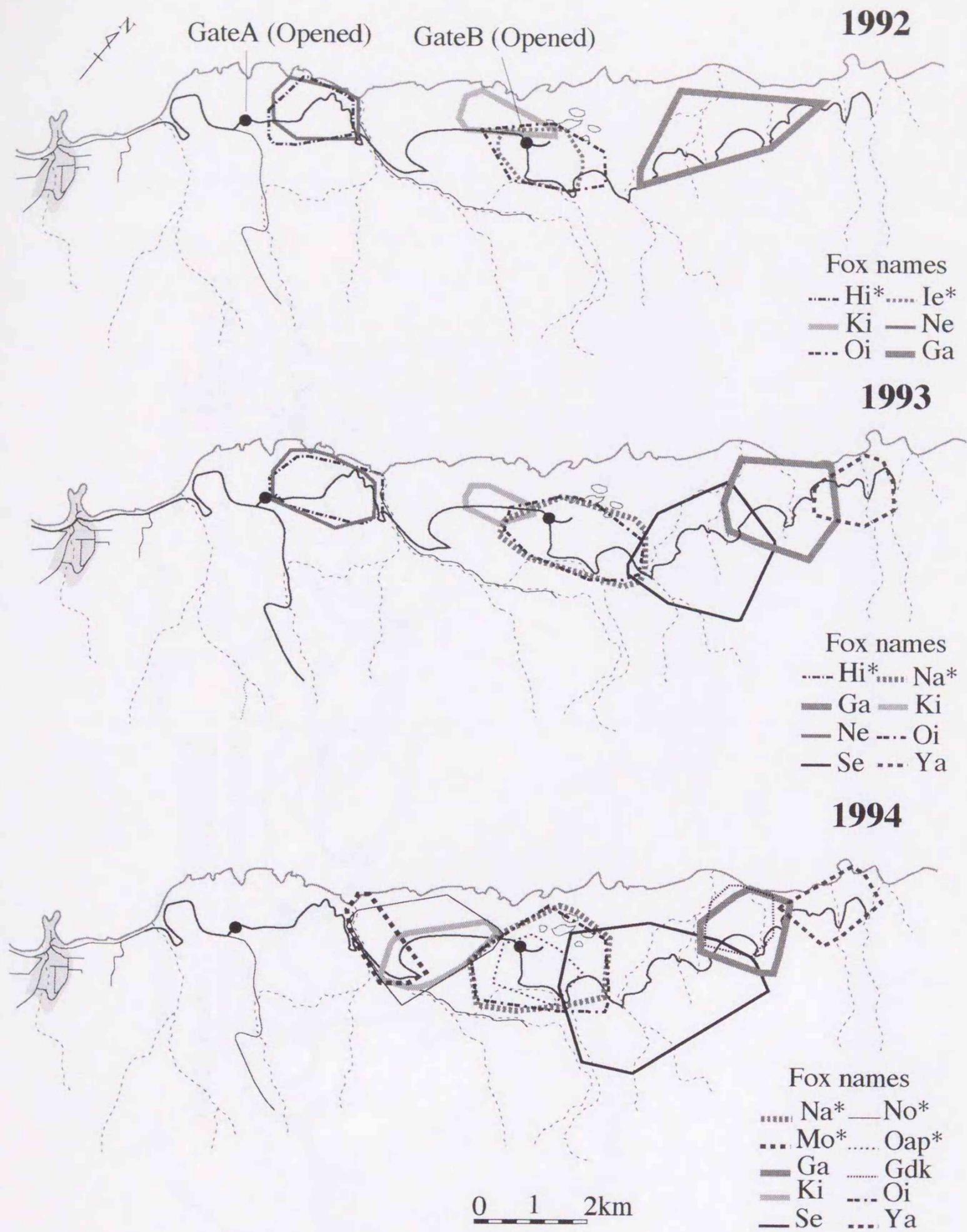


Fig. 4-3 Spatial distribution of radio-collared foxes in PERIOD I. Solid and dashed-lined polygons indicate their home ranges drawn by the 95% MCP. Male foxes are shown with asterisks. The legends are same as Fig. 2-2

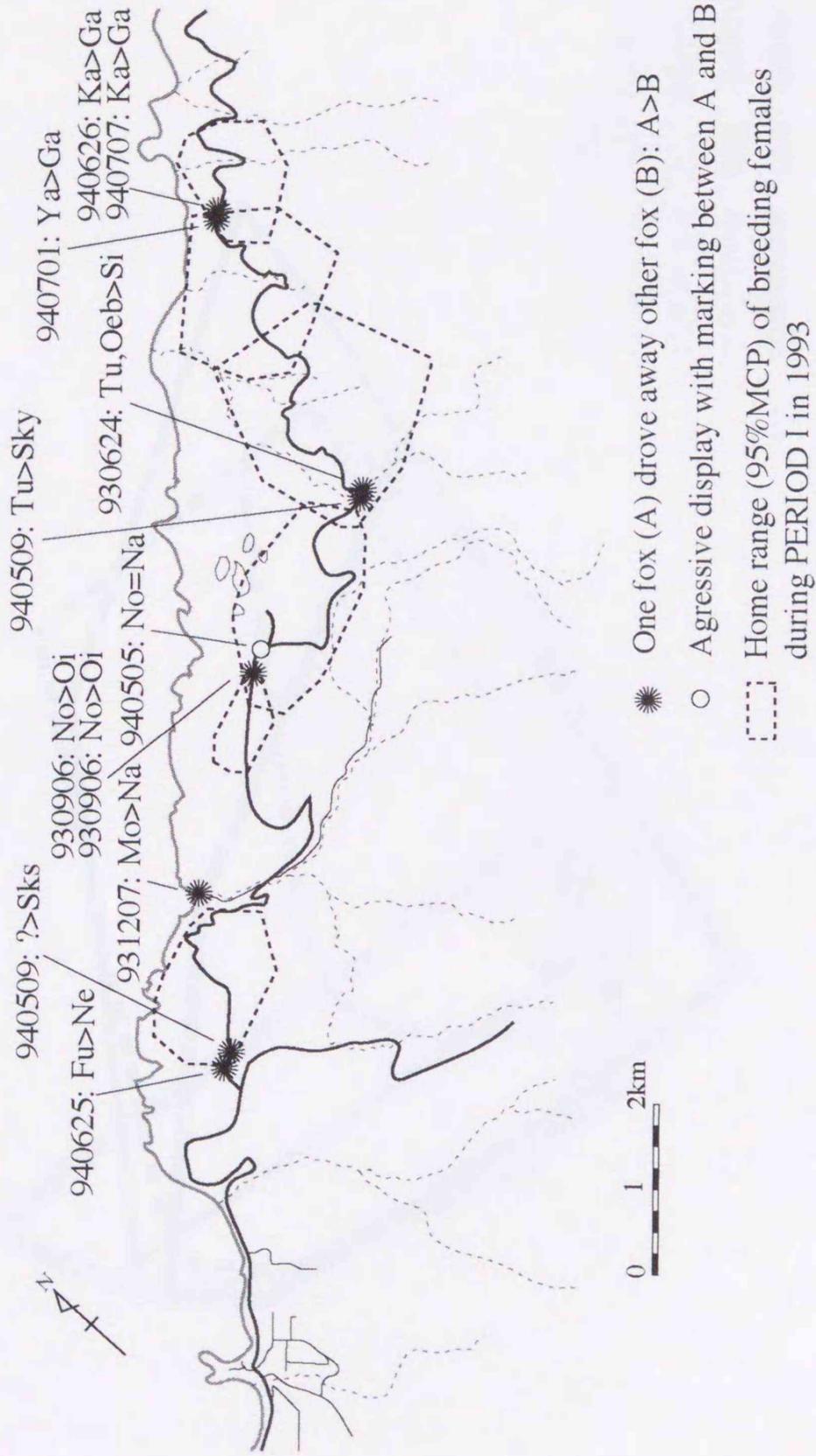


Fig. 4-4 The locations where aggressive interactions between foxes were observed.

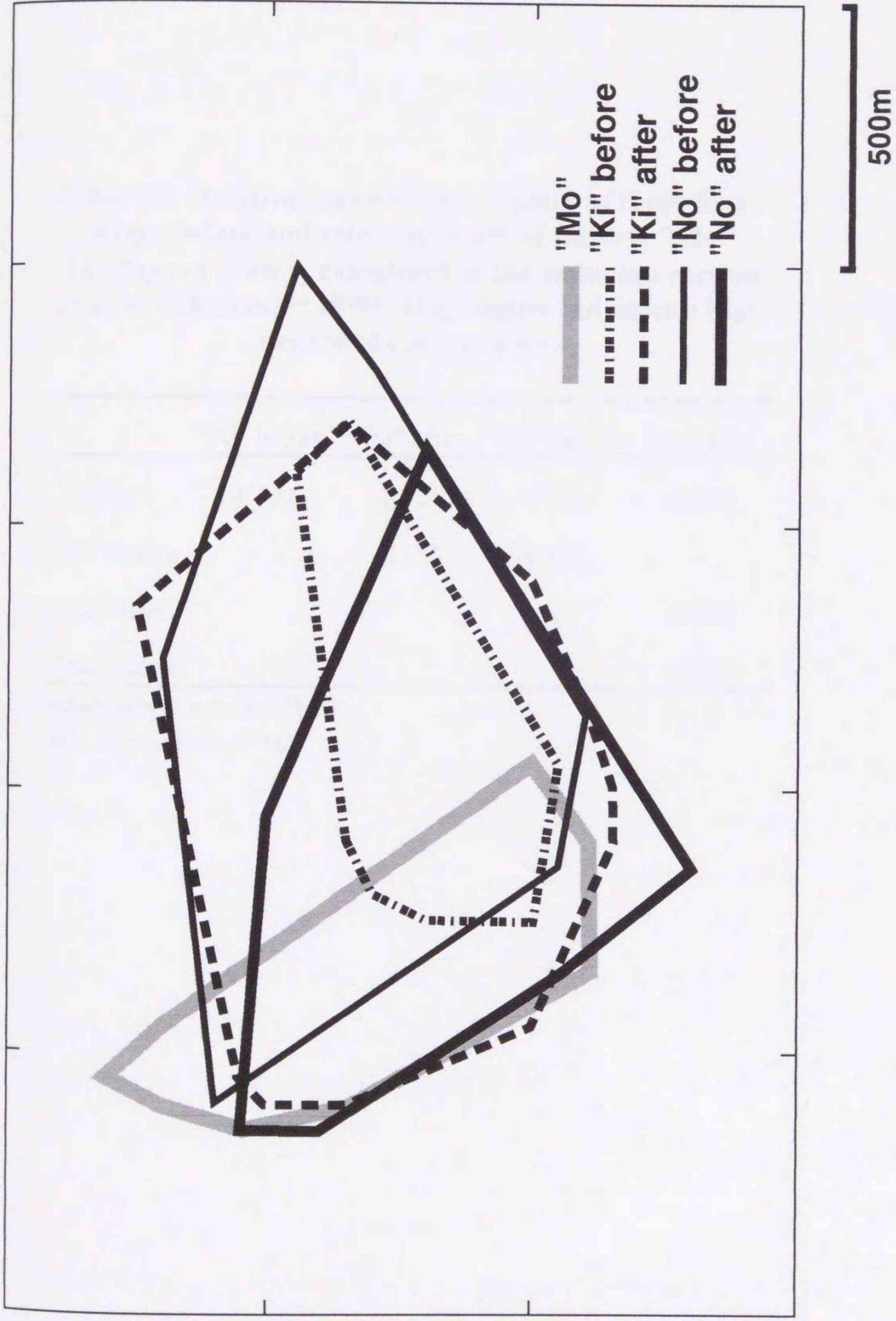


Fig. 4-5 Home range shapes of two foxes before and after the death of neighboring resident male fox, Mo. Each range is calculated by 95% MCP.

Table 4-2 Relative concordance of pairs of three foxes' ranges before and after the death of the fox, "Mo". The figures show r_s calculated in the static interaction analysis (Doncaster 1990). High figure indicates a high degree of concordance.

	"Ki" before	"Ki" after	"No" before	"No" after
"Mo"	-0.522	-0.221	-0.521	-0.396
"Ki" before		-0.365	0.427	-
"Ki" after			-	-0.202
"No" before				-0.561

before: before the death of "Mo"

after: after the death of "Mo"

を含み、互いに大きく重複した(Fig. 4-6)。92年には、他の年のような重複した行動域の配置を示さなかったものの(Fig. 4-6)、発信機を装着した個体は全て、サケ科魚類を利用するために低頻度で河口に訪れていた。

河口でサケ科魚類をキツネが採食するのは夜間に限られた。さらに、キツネがサケ科魚類の遡上する河口地域に訪れるのも夜間に限られた。多くの個体は、PERIOD Iに利用していた行動域から日没後に河口に訪れ、夜が明けの前に PERIOD Iに利用していた行動域へと戻っていった。

一部の個体では、この河口地域の利用自体が観察されなかった。Table 4-3は、PERIOD Iに河口地域を含まなかった個体が、PERIOD IIに河口に訪れたかどうかを、この時期に発信機による追跡が可能であった個体の中で比較した表である。この表から、Ga, Gdk, Yaのように PERIOD Iの行動域の位置が河口から最も遠い個体では、河口を利用していないことがわかる。河口を利用していたのは、行動域の位置がそれよりも近い、河口から7km以内の個体に限られた。

サケ科魚類の採食に訪れた異なるファミリーの個体同士が河原で遭遇する場面が、1993年には5回観察された。そのうち4回は互いに無関心な態度をとった。排他的なインターラクションは1回だけ観察された。それは、その事例が観察された河原を一年中行動域内に含んでいたオスの成獣個体 Mo が別ファミリーのオスの成獣個体 Na を攻撃したものだ。Mo が関与していた遭遇例はこの一回だけである。結局、Na は Mo に追い払われた。Mo は、この争いの後、近くの石に体をこすりつけ、さらにそこに排尿した。サケを利用することが観察されたのべ33頭(イヤータッグだけの個体も含む)のうち、河原で排尿(マーキング)や排便が確認されたのは2回だけであり、どちらもこの Mo だった。

4-3-4. PERIOD III の行動域利用

この時期、積雪のためにキツネの位置の測定ができる地域はゲート A の南

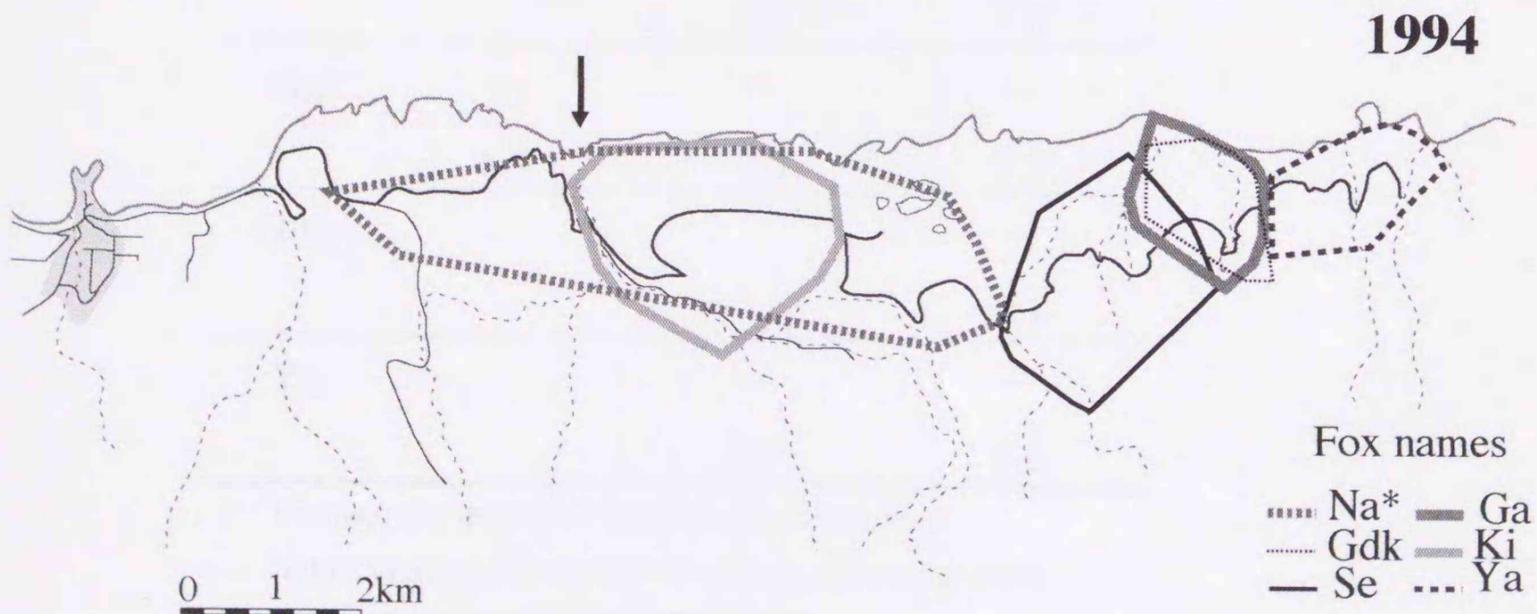
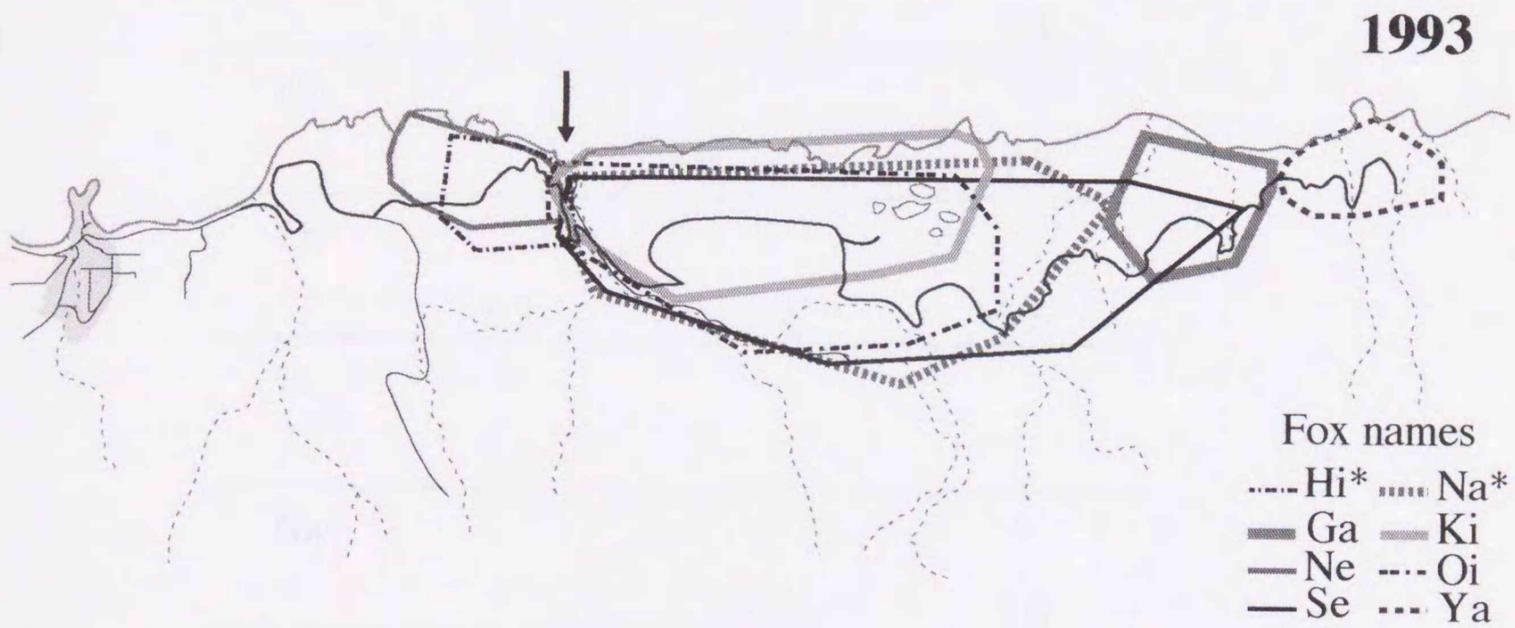
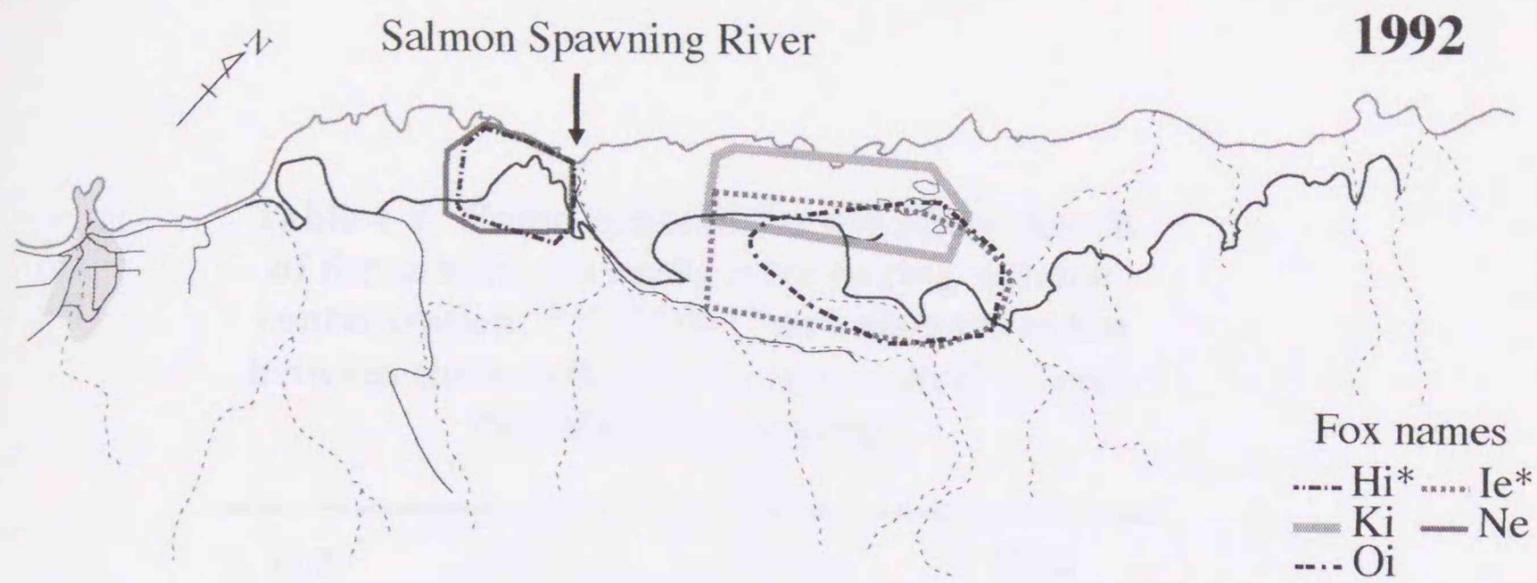


Fig. 4-6 Spatial distribution of the radio-collared foxes in PERIOD II. Solid and dashed-lined polygons indicate their home ranges drawn by the 95% MCP. Male foxes are shown with asterisks. The legends are same as Fig. 2-2

Table 4-3 Radio-collared fox use of the mouth of the salmon spawning river during salmon concentration: PERIOD II and distance in km between the mouth of river and center¹⁾ of each PERIOD I home range.

Fox	1992	1993	1994
Ki	—	+	+
	2.5	2.4	1.8
No			+
			1.9
Oi	+	+	+
	3.3	3.7	3.6
Ie	+		
	3.4		
Na		+	+
		3.7	3.6
Se		+	—
		5.7	5.8
Ga	—	—	—
	6.9	7.3	7.2
Gdk			—
			7.1
Ya		—	—
		8.5	8.6

+ : Visiting the mouth of salmon spawning river

— : Never visiting the mouth of salmon spawning river

¹⁾ Arithmetic mean of all located fixes.

西側に限定され、全期間にわたってキツネの位置を正確に特定することはできなかった。

この時期の行動域は、閉鎖されたゲート A よりも南西側、すなわち国立公園に隣接する市街地側の地域を含むような配置で相互に重複した(Fig. 4-7)。イヤータグだけの個体も含むと、93年に9頭の個体で、94年に8頭の個体で閉鎖されたゲートよりも南西側の地域の利用が観察された。このうち、発信機を装着した個体がこれらの地域を利用する割合は、93年には平均 $11.5 \pm 4.9\text{SE}\%$ (4個体, 26日の観察), 94年には平均 $11.9 \pm 2.8\text{SE}\%$ (5個体, 61日の観察) だった。このように、ゲート A の南西側の地域は常に利用されていたわけではなく、PERIOD I に利用していた行動域と往復する形で利用された。Table 4-4 に、ゲート A の南西側に現れていなくなるまでの期間 (以後、滞在期間) を、発信機を装着した個体において 1994 年に半日毎に確認した結果を示す。ゲート A の南西側の地域での 1 回当たりの滞在期間は、全頻度の 84% が 1 日以内であり、その大半は半日以内だった。最大でも 3 日だった。ゲート A の南西側の地域と戻って行く先の地域との位置関係を把握するため、PERIOD I の行動域の中心 (算術平均座標) とゲート A までの距離を比較すると、遠い個体ほど、一回当たりの滞在期間や滞在期間の総日数は長くなる傾向を示した (Table 4-4)。一方、この距離が 8km を超える Ga や Ya といった個体では、ゲート A の南西側の利用は全く観察されなかった (Table 4-4)。

4-3-5. PERIOD IV の行動域利用

この時期の行動域は、一部の個体で、閉鎖されているゲート B より南西側を含む形状に変化し、その地域を中心に重複した (Fig. 4-8)。一方、PERIOD I にゲート B より南西側の地域に行動域を構えていたファミリーでは、その時期とほとんど変わらない形状に行動域が変化した。93年には、Na の行動域は例外的に南西方向へのびていたが、これは、ゲートが開放されて間もな

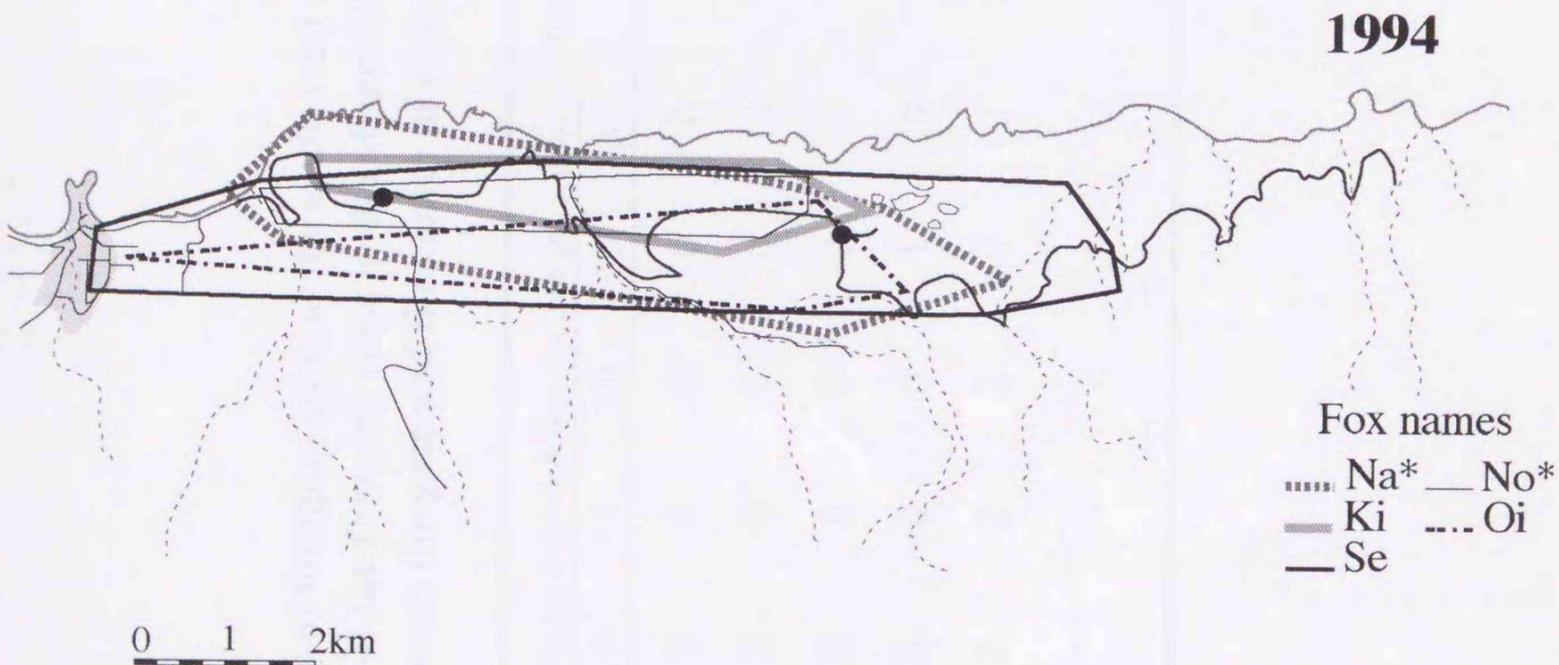
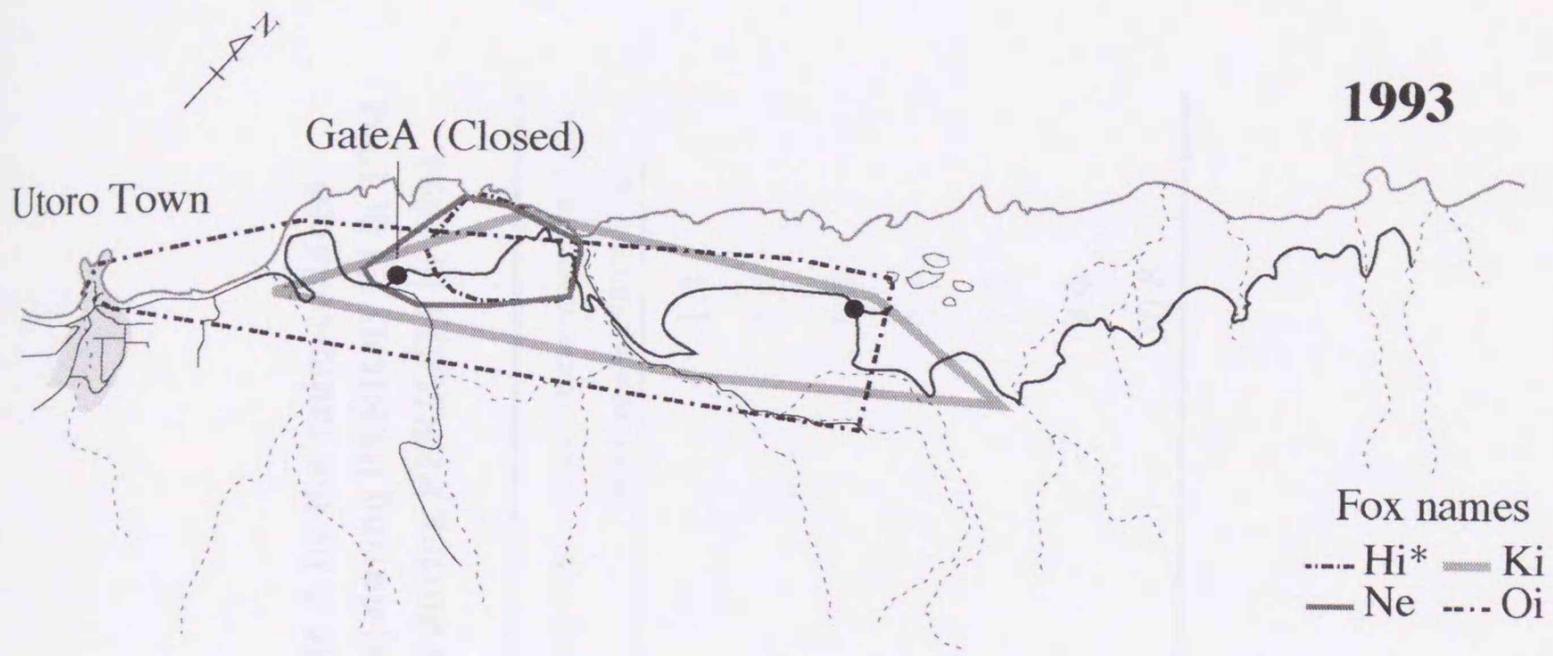


Fig. 4-7 Spatial distribution of radio-collared foxes in PERIOD III. Solid and dashed-lined polygons indicate their home ranges drawn by the 95% MCP. Male foxes are shown with asterisks. The legends are same as Fig. 2-2

Table 4-4 Frequency of foraging trips to the south west area from gate A by the radio-collared foxes, total duration of the foraging trips in the observation (61.5 days) during PERIOD III in 1994, and the distance between the gate and the center of their home ranges during PERIOD I in 1994.

Fox	Duration of a foraging trip to the south west area from gate A (day)						Total duration of foraging trips (days)	Distance between gate A and each home range in PERIOD I (km)
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0		
Ne	5	0	0	0	0	0	2.5	1.4
Ki	4	2	0	0	0	0	4.0	3.6
Na	7	2	0	0	0	0	6.5	5.7
Oi	7	5	0	0	1	0	11.0	5.7
Se	4	1	2	2	0	1	12.5	7.8
Ga	-	-	-	-	-	-	0	9.4
Ya	-	-	-	-	-	-	0	10.8

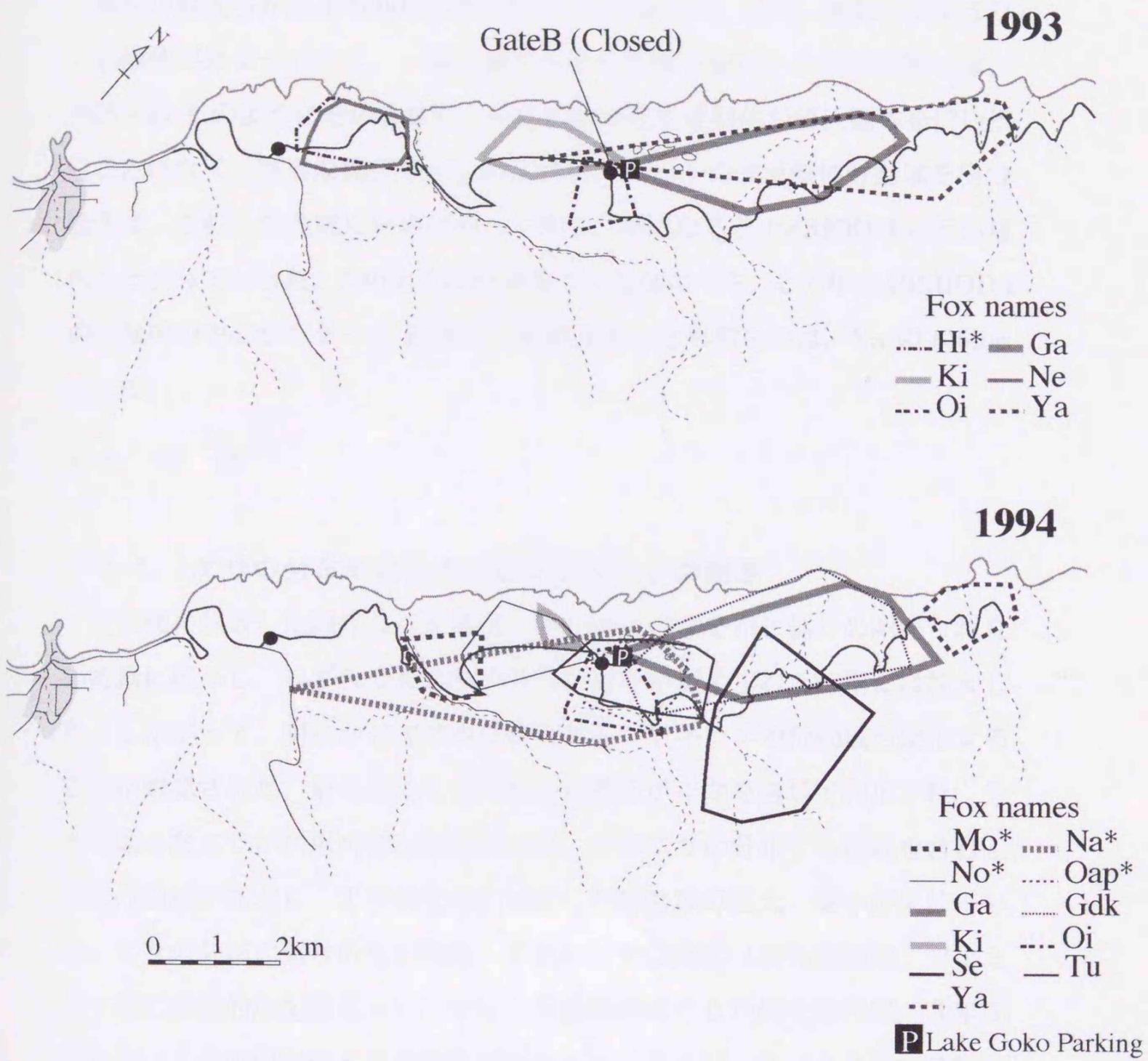


Fig. 4-8 Spatial distribution of the radio-collared foxes in PERIOD IV. Solid and dashed-lined polygons indicate their home ranges drawn by the 95% MCP. Male foxes are shown with asterisks. The legends are same as Fig. 2-2

い時期に、その南西側の地域を一時的に利用していたためだった。

多くの観光客が集まる知床五湖の駐車場 (Fig. 4-8) には、複数のファミリーの個体が集まってきて、一緒に観光客から給餌を受けた。この時期には、PERIOD I のようにその地域を一年中利用する定住個体が侵入個体を追い払うことはなく、寛容な態度を示した。特に、ゲートの北東側に行動域を持つ個体は、これらの地域に日中にやってきて、夜になると PERIOD I の行動域内へと戻っていった。このような行動をする個体のうち、その年の PERIOD I の行動域の中心からゲート B までの距離がもっとも遠いのは、Ya の 5.6km だった。

4-4. 考 察

4-4-1. エサの分布の変化と行動域の変化との関連

発振機を装着した個体の行動域は、2 つのエサの分布に偏りの認められない時期に縮小し、いずれかのエサの分布に偏りが認められる時期には拡大した。したがって、明らかにエサの分布に対応してキツネの行動域も変化することが確認された。最も縮小した時期の行動域が年間を通じて利用され、分布の偏ったエサが利用可能な時期にのみ、そのエサの分布する地域を含むように行動域が拡大し、エサの分布に対応した行動域の拡大・縮小が生じていた。エサの分布に偏りのない時期、すなわち PERIOD I の行動域は、ファミリー毎に排他的な配置を示し、定住した個体が死亡した例を除けば、3年間にわたってその配置に大きな変化はなかった。さらに、各ファミリーの行動域に侵入したファミリー外の個体に対して排除行動も観察された。したがって、PERIOD I の各ファミリーの行動域は、それぞれのファミリーが、一定の排他性を示しながら、年間を通じて安定した利用を示す地域であり、エサの分布に応じて拡大する行動域とは明確に区別できた。そこで本研究では、このようにファミリー単位で一定の排他性を示し、それが年間を通じてあるフ

ファミリーに占有されている地域を「定住域」と呼び、行動域とは区別して以下で論じることとする。具体的には、PERIOD Iの行動域が、「定住域」の定義を満たす地域に相当し、以下の議論では、ある年のPERIOD Iの行動域を便宜的に定住域とみなすこととした。このように、年間を通じてファミリー単位で占有されるタイプの行動域の存在は、多くの地域で報告されている (Ables 1969b, Doncaster and Macdonald 1991, Macdonald 1981, Murder 1985, Niewold 1980, Sargeant 1972, Sargeant et al. 1987)。

分布に偏りのあるエサの利用には、幾つかの特徴が確認された。エサ場と定住域とが離れて存在し、両者の間を往復してエサ場でのみエサを採食する採食様式を想定した場合、エサ場と定住域との間を一回往復するときエサ場で滞在できる時間は、エサ場と定住域との間の距離に反比例して短くなる。そのため、移動のコストをなるべく少なくして効率よく一定量のエサを摂取するためには、一回往復するときエサ場で滞在して採食に費やす時間を長くして、エサ場と定住域との往復回数を減らすことが望ましい。しかしながら、PERIOD II, III, IVのいずれの時期においても、エサ場近辺で滞在する期間は、PERIOD単位から見れば十分に短い期間にとどまり、その大半は1日以内、多くても3日という範囲にとどまっていた。そのため、定住域とエサ場とを1つのPERIOD期間内で、何度も往復していた。

二つ目の特徴は、分布に偏りのあるエサが、定住域から7~8km以上離れた地域に分布している場合には、利用されなかったことである。エサまでのアプローチが長くなれば、その分だけ移動のためのコストがかかる。したがって、定住域を利用しつづける限り、ある程度の距離以上離れた地域のエサを利用しないことに疑問の余地はない。けれども、なぜそれが7~8kmでなければならぬのだろうか。キツネの移動距離に関する報告では、比較的長距離の移動をおこなうことが予想されるエサの乏しい冬期や分散期には、平均して14~15km程一日に移動する (Goszczyński 1989b, Storm et al. 1976)。特定の場所へ往復するケースを考えた場合、片道7~7.5kmの道の

りとなる。これは、偏って分布しているエサを利用しなくなる定住域までの距離にほぼ匹敵する。すなわち、キツネが利用しなかった偏って分布するエサは、定住域から日帰りで利用できる範囲内にはないエサであり、定住域を離れてこれらのエサを利用していた所要時間の8割以上の傾向と一致する。したがって、二つの異なるパラメーターによる観察結果から、偏って分布するエサの利用には次のような特徴が指摘できる。すなわち、知床のキツネは、エサが日帰りで利用できる範囲内であれば、それが定住域の外側に分布していても基本的に利用した、と考えられる。

なぜこのような制約条件のもとで、定住域の外側に分布するエサをキツネは利用していたと考えられるのだろうか。有力な仮説として考えられるのが、定住域の防衛のために定住域を離れる期間を短くする必要性があったことである。そもそも定住域は、年間を通じて利用されていただけでなく、他ファミリーのキツネの侵入を排除し、排他的な配置を示したことから考えて、防衛される地域であったことは確かである。さらに、定住域の外側に分布するエサを利用するためには、そのエサを利用している間、定住域を離れなければならない。その結果、定住域を離れる時間が長くなる程、他の個体はその定住域に定着してしまう危険性が生じる。実際、定住個体(Mo)の死亡した8日後には、隣接する個体はその定住域を吸収することが観察された。定住個体の死後、その定住域に隣接個体が行動域を拡大する現象は、他にもSargent(1972)やTakeuchi and Koganezawa(1992)が報告している。したがって、定住域を維持するためには、少なくとも7日以内のインターバルで防衛することが必要だったと考えられる。しかし実際には、キツネは1日以上定住域を留守にすることは少なく、長くても7日の半分程度の3日までだった。これらの個体では定住域が3年間にわたって維持されていたことを考えると、留守期間を一日以内にとどめることが確実に定住域を防衛できる範囲なのかもしれない。他地域での研究では、キツネは定住域全域をほぼ毎日(Niewold 1980, Sargeant 1972)、または1~5日間隔で見回りしている

(Voigt and Macdonald 1984) ことが報告されている。また、通常利用している地域を離れて遠出する行動 excursion の多くは一晩以内の短期間にとどまっている (Harris 1980, Macdonald et al. 1980, Zimen 1984)。さらに、これまでに報告されているキツネの最大行動域は 3420ha であるが (Jones and Theberge 1982), これにしても、一晩で往復可能な直径 8km の円内におさまる (5026.5ha)。したがって、キツネが定住域を離れて利用するエサの分布には、概ね一晩で往復可能な範囲内という共通の制約が存在し、それは定住域の防衛と関連していたと考えられる。

4-4-2. 餌づけが観光客及び地域住民におよぼす影響とその可能性

キツネは、北海道においてエキノコックス症の主要な媒介者である (山下 1978)。したがって、キツネとの直接的な接触、もしくはキツネが頻繁に利用してエキノコックスの虫卵をまき散らした場所を人間が利用することは、エキノコックス症に人間が感染する機会を増加することといえる。キツネの巣穴でエゾヤチネズミのエキノコックス感染率を調べた高橋ら (1989) は、キツネが繁殖に使用した巣穴では、繁殖に使用しなかった巣穴よりも高いネズミのエキノコックスへの感染が発生していることを報告している。また、土井ら (1987) は、北海道東部に居住する狩猟家を対象としたエキノコックス抗体保有率の検討から、酪農・畜産業者に抗体保有率が高くなることを報告し、中尾ら (1988) は、旭川市の養豚業の従事者にエキノコックス抗体の陽性率が高いことを報告している。いずれの研究も、畜産廃棄物や飼料がキツネの餌となり、キツネを引き寄せていることが高い陽性率の要因だと推察している (鈴木・池田 1985 も参照)。

キツネの餌づけが、人間が頻繁に利用する地域をキツネが高頻度で利用するようになる条件を作り出しているのであれば、それは人間がエキノコックスに感染する危険性を自ら高めていると判断できる。すなわち、餌づけによってキツネの行動域の利用の仕方がどのように変化しているかを明らかにす

ることが、餌づけによるエキノコックス感染への影響を判断する手がかりとなる。

PERIOD IV にみられた行動域の変化は、ゲートが閉じられている地域に定住域をもつ個体が、観光客の訪れる日中に観光客の訪れる地域まで移動していたためであり、明らかに餌づけによって直接引き起こされたものである。このようなキツネの行動パターンの変化によって、観光客が訪れるようになった地域では、本来そこに定住している数以上のキツネが道路に出没してエサねだりをした。特に、ゲート B が閉鎖されているときに観光道路の終着点となる知床五湖駐車場には、5 頭の成獣のキツネが一緒に出没することもあった。渡邊（未発表）によれば、出没するキツネの頭数が多い方が、より観光客の注意を引きつけてキツネへの給餌を引き起こしやすい傾向にある。そのため、観光客の訪れる一部の地域にキツネが集中してエサねだりすることは、人間とキツネとが接触する機会を増やし、観光客がエキノコックス症に感染する危険性を一時的であれ、高める効果があると考えられる。

全てのゲートが閉鎖され、観光客からの給餌が公園内の観光道路でおこなわれなくなった PERIOD III には、知床国立公園に隣接した市街地までキツネが遠出することが確認された。冬期には自然のエサが不足して人為物が補助的エサとして重要となり易いことや（第 3 章）、ホテル街から出る残飯が市街地には豊富にあることから、キツネによる市街地への遠出する行動自体は、餌づけの影響を直接受けたものではないかもしれない。けれども、このような遠出行動を示した個体の中には、ホテルの玄関に現れてエサねだりをおこなう個体があり、間接的には明らかに餌づけの影響が現れている。このようなケースでは、餌づけによって宿泊客や地域住民とキツネとの接触が発生し、その結果、知床国立公園に隣接した市街地でも人間がエキノコックス症に感染する危険性が高められていると考えられる。エサねだりをする個体が、周辺地域に広がることによって、キツネと人間との接触頻度が増加してしまう可能性は、こうした遠出行動ばかりでなく、生まれた場所から離れたところ

へ移動する分散行動によっても発生するだろう。

子ギツネの多くは、通常、0才の秋から冬にかけて分散する。北海道の根室では平均してオスの62.1%が、メスの47.7%が分散し（浦口1991）、北米やヨーロッパの研究では、オスで76~100%が、メスで27~77%が1才になるまでに分散する（Trehwella and Harris 1988）。多少のばらつきはあるものの、餌ねだり行動を獲得した子ギツネの大半が分散してゆくと考えられる。これらの個体の分散距離を標識再捕法（mark-recapture method）によって得られた平均直線移動距離から比較すると、北海道の根室ではオスが7.5km、メスが2.3km、最大で50kmであり（浦口1991）、ヨーロッパと北米ではオスが2.3~39.8km、メスが0.8~17.5km（Trehwella and Harris 1988）、最大で395kmだった（Ables 1965）。1992年に本調査地から分散した1頭のオスのキツネは、捕獲地点から直線距離で27km離れた地点で子連れで出沒し、キャンプをしていた人間に近寄ってきたことが確認された（浦口私信）。さらに、同じ年に本調査地から分散した別のオスのキツネは、捕獲地点から直線距離で47km離れた地点でハンターに捕獲された。捕獲時の様子を捕獲したハンターに尋ねたところ、他のキツネと異なり、この個体はハンターの方へ近づいてきたという。いずれも餌ねだりをする直接的な証拠は得られていないが、人に馴れた態度を示したことは明らかである。したがって、キツネのもつ高い分散能力によって餌ねだり行動は広域に拡散し、餌づけと関連した問題も同様に拡大することが予想される。

以上をまとめると、餌づけによって生じたエサの分布の季節変化は、キツネの行動域の季節変化をもたらすことが確認された。けれども基本的な行動域の利用や分布パターンは、ファミリー毎に排他的な分布をもとに構成されており、これまでにキツネで報告されている行動域利用の特徴と一致していた。しかし、餌づけによって生じたキツネの行動域の変化は、観光客や地域

住民がキツネと直接的または間接的に接触する機会を増やし、エキノコックスに感染する危険性を増やすという影響が認められた。

第5章 エサねだり行動の成立に関連する要因

5-1. 緒言

北海道において、観光客によるキタキツネの餌づけは、多くの観光地で目にする一般的な現象である。これまでの章では、餌づけの問題を知床国立公園という特殊な土地条件を念頭に置いて検討してきたが、その様な特殊性を除いても、観光客による餌づけが公衆衛生上の問題を引き起こす可能性は、北海道の観光地に共通して存在する。キタキツネは、人に包虫症を引き起こすエキノコックスという寄生虫の終宿主となるが、キツネの糞と一緒に排出された寄生虫卵が経口感染によって人に包虫症を引き起こす(山下 1978; Fig. 2-1 参照)。そのため、極端に人になれて、人の手から直接給餌を受けるキツネにいたっては、キツネの体表に付着した虫卵が給餌した人の手に付着して誤って体内に取り込まれる恐れがあり、病気を媒介する危険性がある(鈴木 1996)。

「重複型共存」を実現するためには、人間と動物とが接触する場面で生じる問題をコントロールすることが必要である。したがって、餌づけによって発生するこうした公衆衛生上の問題に対して、解決のための具体的なアプローチが必要である。ひとつのアプローチは、餌づけをおこなう観光客への対策であり、もう一方のアプローチは、餌づけられるキツネへの対策である。特に後者については、従来、駆除することが唯一の解決方法であった。けれども、この方法は、野生動物と人間との共存を重視する考え方に基本的に反するだけでなく、農業被害などを直接被る人々の間でさえも容認が得られなくなりつつある(たとえば、渡辺・小倉 1996)。そのため、抜本的な方法の見直しが迫られているといえる。けれども、観光客による餌づけという現象が、キタキツネにおいてどのようにして発生し、維持されているかといった基礎的な情報は、これまでに明らかにされていない。そのため、抜本的な対

策の見通しは立っていない。本章では、キツネが餌づけられる上で重要な要因を明らかにし、エキノコックス症の人間への感染に寄与しうるキツネがどのように発生しているのかについて検討し、今後の課題を議論する。

5-2. 方法

5-2-1. エサねだり行動の観察

1992年から1994年まで、2箇所ゲートとも開放されている6月から10月に、毎月2日間、各日6回づつ、計12回/月、調査地内の道路を車で往復し、観察された個体ごとにエサねだりの有無を記録した(第3章参照)。観察はこれ以外に不定期にも実施した。むしろ、後者の観察回数の方が前者よりも圧倒的に多くを占めた。特に92年の観察は必ずしも定期的ではなかった。各月の観察日数は、Table 5-1に示す。

5-2-2. ファミリーの識別

知床のキツネは、ファミリー毎に年間を通じて安定して利用する地域である定住域を持っていた(第4章参照)。したがって、餌ねだりをおこなう地点が重なる個体は、同じファミリーに属すると判断した。ただし、出没地点の分布が他の個体と比べて極端に広い個体については、ファミリーに属さない放浪個体と判断した。各ファミリーが繁殖をおこなった場合、それらを「繁殖ファミリー」と呼び、集計の際には、同じファミリーであっても年が違えば別の繁殖ファミリーとして処理した。

1993年および1994年の1月から3月の積雪期に、足跡のトラッキングによって、出産に使用したと考えられる営巣場所の発見につとめた。さらに、道路脇(道路の路肩から見通しの利く10~20 m程度の幅の区域)に営巣地を構える繁殖ファミリーがいたため、各年とも、育児のためにキツネが営巣地を利用する5月から8月までの間、キツネが出没していた地点の道路脇を

**Table 5-1 Total number of observation
conducted each month and year**

month	1992	1993	1994
Jun	19	7	22
Jul	13	24	26
Aug	21	28	20
Sep	13	12	24
Oct	14	12	23

探索して営巣地の発見につとめた。その結果、全期間に確認できた営巣地の総数は、92, 93, 94年にそれぞれ4, 11, 11箇所だった。

5-2-3. 「人馴れ度」の測定

1994年の6月から10月に、調査者がエサねだりをおこなっているキツネに近づき、キツネが逃走を開始する際のキツネと調査者との距離から「人馴れ度」を測定した。Table 5-2に示した判断基準によって、キツネの反応の違いを6段階に分けて評価した。得られた値は個体ごとに中央値で示し、人馴れ度の指標とした。

5-3. 結果

総延べ観察個体数は3366頭であり（このうち延べ不明個体数は37頭）、50頭のキツネでエサねだりが確認された。そのうち、調査期間内に成獣として確認された個体が28頭（オス12, メス16）で、0歳のときのみエサねだりが確認された個体は22頭いた。これらの個体は、8つのファミリー及びその定住域に区別できた（Table 5-3）。ここでは、もっとも多くファミリーの行動域が測定された93年のPERIOD Iの行動域を定住域とした。調査地内に生息していた各ファミリーの定住域の大まかな配置をFig. 5-1に示す。定住域I~IVは、幅員約7.5mの舗装路を挟むように位置し、定住域V~VIIIは、幅員約5mの未舗装路を挟むように位置していた(Fig. 5-1)。

エサねだりをする個体の数やその持続期間は、各ファミリーの定住域間で異なっていた。定住域I~IIIでは、繁殖ペアの一方、もしくは双方しかエサねだりをする成獣がいなかったのに対し、定住域V, VII, VIIIでは、繁殖ペアとそれ以外の非繁殖成獣個体がエサねだりをおこない、多い年には4頭の成獣が確認された。定住域IV, VIでは、繁殖ペアと非繁殖成獣個体、もしくは繁殖ペアの片方と非繁殖成獣個体がエサねだりをおこない、多い年で成

Table 5-2 The scores and criteria of degrees of tolerance to humans in foxes.

Scores	Criteria
1	Fox begins to flee when a vehicle approaches
2	Fox begins to flee when the researcher gets out of the vehicle at ≥ 5 m.
3	Fox begins to flee when the researcher approaches to a distance ≥ 5 m.
4	Fox begins to flee when the researcher approaches to a distance ≥ 3 and < 5 m.
5	Fox begins to flee when the researcher approaches to a distance ≥ 1 and < 3 m.
6	Fox begins to flee when the researcher approaches to a distance ≤ 1 m or does not to flee.

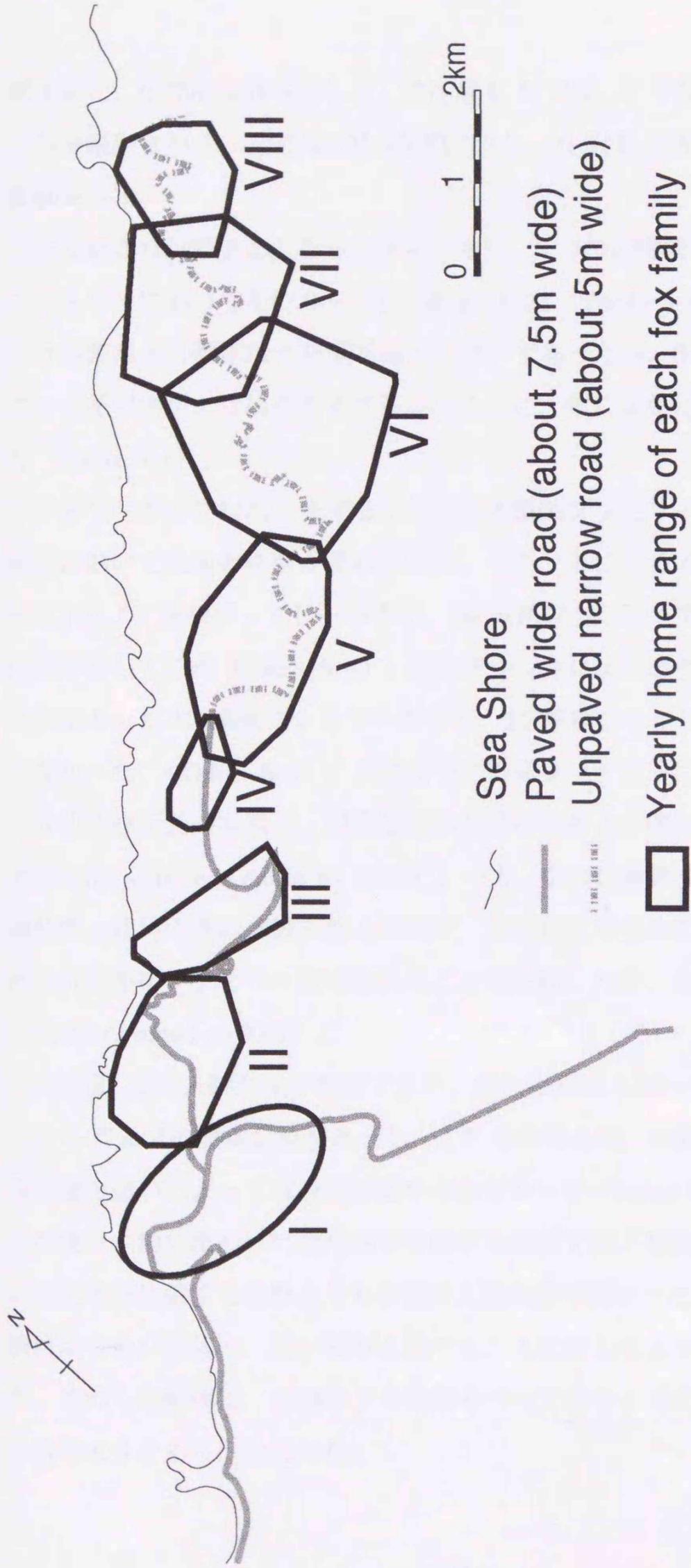


Fig. 5-1 Distribution of yearly home ranges of fox families in Shiretoko National Park. Yearly home ranges II, IV, V, VI, VII and VIII were drawn by 95% Minimum Convex Polygons (MCP) of all location of radio collared female foxes in reproductive condition from May to August, 1993. Yearly home range III was drawn by 95% MCP of all locations of a radio collared male fox from May to August, 1994. Yearly home range I was subjectively drawn from many irregular observations of foxes resident in the home range.

獣 3 頭と、中間的な値を示した。定住域 I, II では、エサねだり行動が 8 月までしか観察されず、定住域 IV~VIII では、10 月まで継続して観察された (Table 5-3)。

エサねだり行動をおこなった子ギツネは、5 つの定住域で、のべ 11 の繁殖ファミリーにおいて主に 6~7 月に確認された (Table 5-4)。同一定住域における繁殖メス個体は 3 年間を通じて同一であったが、8 つの定住域の 5 つで、子ギツネがエサねだりをするかどうか、年によるばらつきが認められた (Table 5-4)。

子ギツネがエサねだりをするようになる繁殖ファミリーには、営巣場所の選択において共通の特徴が認められた。子ギツネによるエサねだり行動が観察された 11 繁殖ファミリーのうち、10 繁殖ファミリーでは、営巣地を道路脇に移動していた (Table 5-4)。逆に子ギツネによるエサねだり行動が観察されなかった 12 繁殖ファミリーのうち、11 繁殖ファミリーが道路脇で営巣しなかった (Table 5-4)。このように繁殖ファミリーにおける子ギツネのエサねだり行動の有無と、道路脇での営巣の有無との間には有意な連関が認められた (Fisher's exact $p < 0.01$)。一方、2 つの道路タイプ、幅員の広い舗装路と幅員の狭い未舗装路との間で、エサねだりをおこなう子ギツネが確認された繁殖ファミリー数を定住域ごとに比較したが、有意な差はなかった (Fisher's exact $p > 0.05$)。

成獣 21 頭で人馴れ度が測定できた。平均得点は $3.60 \pm 0.28SE$ 点で、1 点から 6 点までの個体変異があった。これらの得点は、年齢クラス・性別・繁殖状態の違いによって有意差は認められなかった (Table 5-5)。けれども、幅員の狭い未舗装路沿いに定住域が位置する個体では、幅員の広い舗装路沿いに定住域が位置する個体よりも有意に人馴れ度が高かった (Table 5-5)。人馴れ度の高い個体は、低い個体と比べて、人に対してより大胆な態度を示した。これらの個体は、道路の中央に寝そべって車を止めたり、観光客の手から直接エサをもらうなどした。

Table 5-4 Whether a reproductive family had less than one juvenile fox showing the food begging behavior or not, and its den was moved to the roadside (10-20 m of each shoulder of the road) or not, are shown in each yearly home range. The first observation dates are shown in parentheses.

Home range		1992	1993	1994
I	Juveniles begged human foods	<i>no</i>	<i>yes</i>	<i>yes</i>
	Denning at the roadside	<i>no</i>	<i>yes(7/17)</i>	<i>yes(6/22)</i>
II	Juveniles begged human foods	—	<i>no</i>	<i>no</i>
	Denning at the roadside	—	<i>no</i>	<i>no</i>
III	Juveniles begged human foods	<i>no</i>	<i>no</i>	<i>no</i>
	Denning at the roadside	<i>yes (8/6)</i>	<i>no</i>	<i>no</i>
IV	Juveniles begged human foods	<i>no</i>	<i>yes</i>	<i>yes</i>
	Denning at the roadside	<i>no</i>	<i>yes (7/20)</i>	<i>yes (7/12)</i>
V	Juveniles begged human foods	<i>yes</i>	<i>yes</i>	<i>yes</i>
	Denning at the roadside	<i>yes (5/29)</i>	<i>yes (6/9)</i>	<i>no</i>
VI	Juveniles begged human foods	<i>no</i>	<i>yes</i>	<i>no</i>
	Denning at the roadside	<i>no</i>	<i>yes (6/24)</i>	<i>no</i>
VII	Juveniles begged human foods	<i>yes</i>	<i>yes</i>	<i>yes</i>
	Denning at the roadside	<i>yes (7/3)</i>	<i>yes (6/23)</i>	<i>yes (6/29)</i>
VIII	Juveniles begged human foods	<i>no</i>	<i>no</i>	<i>no</i>
	Denning at the roadside	<i>no</i>	<i>no</i>	<i>no</i>

Table 5-5 The degree of tolerance to humans among adult foxes which showed food begging behavior in 1994, comparing age, sex, reproductive condition of females, and road-type along which foxes had yearly home ranges.

fox categories	n	mean \pm SE	U-test
1 year old	5	4.60 \pm 0.36	
more than 1 year old	16	3.28 \pm 0.32	p > 0.05
adult male	6	3.25 \pm 0.33	
adult female	15	3.63 \pm 0.36	p > 0.05
female in reproductive condition	8	3.38 \pm 0.42	
female in non-reproductive condition	6	4.17 \pm 0.55	p > 0.05
living along wide paved road	7	2.29 \pm 0.38	
living along narrow unpaved road	14	4.10 \pm 0.26	p < 0.01

一部の定住域では、餌ねだりをおこなわない成獣が確認された。定住域 I, II, III, IV では、人との接触を避ける成獣個体が少数回であるが目撃された。一方、ファミリーに属する個体の内、調査期間の 2 年目 (1993 年), 3 年目 (1994 年) にあらたにエサねだり行動が観察されるようになった成獣個体は 8 頭いた (Table 5-4)。その内、6 頭は子ギツネの時にエサねだりが確認された個体だった。残りの 2 頭の内、一頭はオスの成獣 Ka であり、1993 年の 5 月に閉鎖されたゲート B の奥の地域で初めて確認された。このとき、まだ観光客と接する機会がなかったにもかかわらず、調査者の車に近づいてきた。それ以来、この個体は高頻度でエサねだりをおこない、人馴れ度は 4 点と高い値を示した。もう一頭の個体はメスの成獣 Th であり、1993 年の 4 月以来、エサねだり行動が確認されるようになった。しかし、この個体のエサねだりは、道路には出沒するものの、車で近づくだけで逃走し、道路から離れたところに留まって観光客からの給餌を待った。1994 年に入っても人に馴れる傾向は認められず、観察個体中最低の人馴れ度、1 点を示した。

5-4. 考 察

5-4-1. エサねだり行動の獲得要因

子ギツネが餌ねだりをするようになることと、道路脇に営巣することとの間には、繁殖ファミリーにおいて強い関連性が認められた。8 月の中旬頃までは子ギツネの活動域は巣穴の近くに限定されるため、道路脇での営巣と子ギツネのエサねだり行動とに対応関係があっても不思議ではない。けれども、子ギツネの活動域が営巣地付近に限定されなくなると考えられる 9 月以降でも、エサねだりをおこなうのは道路脇に営巣した繁殖ファミリーの子ギツネに限定される傾向にあった。したがって、道路の近くで営巣するかどうか、子ギツネがエサねだりをするようになるかどうかを左右する重要な条件だったと考えられる。

さらに、定住域 I, IV の繁殖オス、定住域 II の繁殖メスは、同じ定住域に生息している他の成獣個体がエサねだりをおこなっているにもかかわらず、3年間にわたってエサねだりをする事はなかった。また、子ギツネの時にエサねだりをおこなうことが確認された個体を除いた定住している成獣 18 頭中、成獣になってからエサねだりを新たにおこなうようになった個体はわずかに 2 頭だけしか確認されなかった。そのうちの一頭のオスの成獣個体、Ka については、素性は不明である。もう一頭の個体、Th は、1993 年以降エサねだりをするようになったものの、人馴れの度合いが観察個体中最も低く（1点）、観察者が車で近づいただけで逃げ出した。しかも、このような人に対する人馴れ度の低さは 1994 年になっても変化しなかった。したがって、本調査地におけるエサねだり行動は、子ギツネの時にその行動を獲得した個体によって維持されていたと考えられる。

5-4-2. 人馴れ度の変異に関連する要因

成獣個体のエサねだり行動には、その行動を示す期間の長さ、人への馴れ方の点でファミリー間に違いがあった。エサねだり行動の季節変化は他に利用できるエサの得やすさによって左右されるため（第 4 章参照）、エサねだり行動の出現する期間のファミリー間での違いは、利用可能なエサ資源の違いを反映していたと考えられる。実際、各ファミリーはそれぞれ異なる場所に定住域を構えていた。このようなわずかな場所の違いによる環境の違いが、隣接ファミリー間の食性の違いに反映することも報告されている（Macdonald 1981）。

成獣の人馴れ度の定住域間での違いは、定住域内に含まれる道路タイプの違いと関連していた。すなわち、幅員の狭い未舗装路沿いの定住域に生息する個体は、幅員の広い舗装路沿いの定住域に生息する個体よりも人馴れ度が高かった。

このようなことが生じる理由として、2通りの説明が可能である。1つ目は、

人に馴れた個体が幅員の狭い未舗装路沿いに選択的に定住した（もしくは人に馴れていない個体が幅員の広い舗装路沿いに選択的に定住した）可能性が考えられる。2 つ目に、幅員の狭い未舗装路沿いでエサねだりをすると、人に馴れやすくなる（もしくは幅員の広い舗装路沿いでエサねだりをしても、人に馴れにくい）ことが考えられる。前者は、人馴れ度の異なる個体同士が、自由に定住する環境を選択をした結果、特定の環境を巡る競争によって人馴れ度の高い個体が幅の狭い未舗装路沿いに定住することを前提としている。しかし実際には、エサねだりをしている個体は、ファミリー毎に特定の定住域をもって定着的生活をしており、それは3年にわたって維持されていた（第4章参照）。さらに、人馴れ度が測定された個体の多くを占めるメスの成獣は、隣接ファミリーと排他的関係にあり（第4章参照）、分散率も低い（Trewhella and Harris 1988）ことから、ファミリー間での個体の移動はほとんどないと考えられる。仮に、現在のようなファミリーの分布が決定された最初の段階で、上述した競争が起こっていたと考えれば、その後メスのファミリー間での移住がないため、人馴れ度が遺伝的に決定されていてそれがファミリー間で異なっている必要がある。しかし実際には、同腹子のメスの子ギツネの人馴れの程度を観察する限り、人に全く馴れない個体から良く馴れる個体まで、大きな変異が存在する。したがって、前者の可能性は低いと考えられる。

一方、後者については、エサねだり行動を学習する状況に違いがあった可能性が考えられる。幅員の狭い未舗装路では、路肩に木本類が繁茂しており、道路以外の地域の見通しが悪い。そのため、幅員の広い舗装路と比べるとより近距離までキツネに接近しなければ、観光客は車中よりキツネを確認できない。さらに前者の道路は、後者と比べて路肩が狭く、距離をおいてキツネに給餌することが物理的に困難である。そのため、より近くにまで観光客がキツネに接近しない限り、キツネに給餌することは難しい。このような理由により、幅員の狭い未舗装路では、キツネが人により馴れる条件で餌づけら

れたのだと考えられる。物理的環境要因が野生動物の人馴れの程度に影響することについては、杉浦ら（1993）が屋久島のニホンザルにおいて路肩の構造との関連性を指摘している。

5-4-3. エキノコックス症の発生に関連する餌づけの条件

エキノコックス症に観光客が感染する危険性をもたらすキツネは、観光客と直接接触して給餌を受ける個体であり、本研究でいえば、人馴れ度が5~6点にランクされた個体であった。これらの個体は、調査個体全体（21頭）の23.8%をしめるにすぎず、決して多くはなかったが、全ての個体が、観光客からの視認性が悪い幅員の狭い未舗装路沿いでエサねだりをしていた。したがって、エキノコックスに関連した問題を考える際、餌づけられる場所の物理的構造には注意する事が必要だろう。特に観光客からの視認性が悪い地域では、エサねだりをするキツネが人馴れしやすい可能性が示唆される。

また、エサねだり行動の獲得が、主に子ギツネに限定され、しかも道路脇で営巣することと強く関連していたことから、エサねだり行動の獲得には、子ギツネのある時期の生育環境の条件によって左右されていたと考えられる。一種の臨界期が存在していた可能性も考えられる。養弧場のキツネでは、人に対する慣れの形成に臨界期が存在することが報告されており（Belyaev et al. 1985）、これらの現象との比較は今後の研究課題である。また、母ギツネによる営巣地の選択は、子ギツネがエサねだり行動を獲得するかどうかを左右する。これまでの報告では、キツネは複数の巣穴を一回の繁殖の際に営巣地として利用し（Nakazono and Ono 1987）、営巣地への物理的、人為的攪乱が巣穴の移動を引き起こすことが知られている（Henry 1986, Lloyd 1980, Sargeant et al. 1984, Stubbe 1980）。また、営巣地の移動は攪乱のない場合に発生することが報告されており、その要因としてエサ場への接近（Haltenorth and Roth 1968, 池田・塚田 1993）、子ギツネの発達の促進（Burrows 1968）などの仮説が提出されている。また、そもそも営巣地が道

路の近くに構えられることが多い傾向も幾つかの地域で報告されている (Dekker 1983, Roman 1984, Sargeant et al. 1987) このようなキツネの営巣習性の特性の理解は、キツネの餌ねだり行動の獲得をコントロールすることに応用可能な基礎研究として役立つと考えられる。

以上のように、本調査地においてキツネがエサねだりをするようになる主要なプロセスは、道路の近くに営巣することを通じて、子ギツネの時にエサねだり行動を学習してしまうことであり、成獣になってからでは、人に対する馴れの程度がエサねだりをおこなう場所によって影響されるものの、決して子ギツネのように容易にエサねだり行動を新たに学習することはなかったと考えられる。また、給餌の際に観光客と直接接触してエキノコックス症を感染させる恐れのある個体は、幅員の狭い未舗装路沿いを中心に生息しており、具体的な対策はこれらの個体を中心におこなうことが効果的だと考えられる。また、キツネの営巣習性の理解は、エサねだり行動の獲得をコントロールするための基礎として重要である。

第6章 総合考察

6-1. 知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけ問題の実証的検討

ここでは、日本の国立公園の特性を改めて整理し、知床国立公園という土地の性格とその原則を確認する。そして、本研究で得られた結果がその原則に許容されうるものか否かを判断する。

日本の国立公園は、その制度の設立の当初から、利用と保全という相矛盾する目標が設定された地域であった（俵 1987）。そのため、利用と保全のどちらを重視すべきかについて、長い間論争がおこなわれてきた。現在でも結論に至ってはいないが、個々の国立公園の特色に応じてどちらを重視するかが判断されている。したがって、一方の極には人間による利用が最優先される‘庭園的’国立公園があり、別の極には自然環境の保全が最優先される‘特別自然保護区的’国立公園があるといえる。そのタイプ分けの基準は、国立公園の指定の内容によって異なる。例えば、富士箱根伊豆国立公園や、瀬戸内海国立公園のようないわゆる景勝地であれば、厳密な意味で自然保護・保全上の問題が大きくクローズアップされることは少なく、レジャーを中心とした利用を重視したタイプの国立公園になるだろう。一方、人為的影響に対して脆弱な生物群集や人の手の加わっていない原生的自然環境が国立公園の指定理由にあたる場合には、保全を重視すべき後者のタイプの国立公園になるだろう。

知床国立公園は、設立の経緯から見ても、規模や質の面から見ても日本の中でもっとも自然環境「保全」が優先されるべき国立公園とみなせる。知床国立公園は、昭和36年の自然公園審議会で、自然保護を重視する立場から候補地に選定されており、他の国立公園で見られる観光事業を前提とした地元からの陳情は一回もなかった（俵 1988, 1990）。また、日本の国立公園の中で、手厚い保護の網がかかっている特別保護地区の面積の割合が高い、植生自然度が高い、国有林の占める割合が高いなど、国際的にも National Park として通用する性

格を有しており（俵 1988, 1990, IUCN1994），北海道でも有数の原生的自然環境と動物群集が良好な状態で残されている地域でもある（大泰司・中川 1988）。したがって，知床国立公園は，自然環境「保全」に大きく抵触する恐れのある「利用」は厳しく制限されるべき‘特別自然保護区的’国立公園であるといえる。

以上のような観点に基づき，観光客によるキタキツネの餌づけという現象を実証的に評価した結果，キタキツネの採食生態に及ぼす影響は，強く現れていないものの（第 3 章参照），被食動物や競合種に対しては，キツネの個体数の増加による影響の可能性が示唆された（第 3 章参照）。また，行動域の利用（第 4 章参照）や人に対する馴れの進行（第 5 章参照）などの点で，餌づけによる行動上の変化が認められた。したがって，観光客によるキタキツネの餌づけは，知床国立公園の自然環境「保全」という原則に反する行為であると判断される。

一方，観光客による餌づけ問題一般を国立公園という地域に拡大して考えた場合には，自然環境の「保全」となる国立公園のもう一つの特徴である，「利用」という点からも評価しなければならない。観光客によるキツネの餌づけは，国立公園の自然資源であるキツネを，レジャーとして魅力のあるものにする利用形態の一つと考えられる。けれども，すべてのレジャー行為が無秩序に容認されるわけではなく，甚だしく公園の環境を破壊する行為や人身に危険が及ぶ行為は許容されるものではない。3 章および 4 章で示したように，キツネ自体に及ぼす影響，環境に及ぼす影響に関しては，ニホンザルの餌づけで報告されているほど甚大で極端な変容は確認されなかった。したがって，この点のみで餌づけが許容され得るかどうかの判断は微妙なところである。けれども，第 4 章や第 5 章で示したように，餌づけによるキツネの行動域利用の変化や，人慣れの促進などにより，地域住民や給餌をおこなう観光客自身への影響として，キツネが媒介するエキノコックス症に感染する危険性が高まることが予測された。このような餌づけに付随した公衆衛生上の影響は，国立公園の「利用」の形態としてキツネを餌づけることが容認されない要素として働く。けれどもこの点

に関する結論は、国立公園の「利用」の基準が明確でないため、本論の結果からは導き出すことはできない。

6-2. キタキツネの観光餌づけとニホンザル・ツル類の餌づけとの違い

知床国立公園におけるキタキツネの観光餌づけは、キツネ自身やその生息環境に対して一部の影響を及ぼすことが確認された。ただし、その影響の現れかたは、ニホンザルやツル類の餌づけで報告されているほど顕著ではなかった。ニホンザルやツル類では、給餌により、エサ場への強い執着性（例えば終日エサ場の周辺地域にとどまって生活する）、行動域の極端な縮小などの現象が発生している（市田 1985, 又野 1990, 溝口 1985, 大迫 1990, Ohsako 1994, 和田 1979）。しかし、知床のキツネでは、給餌されたエサの利用は、自然のエサの代替物としての利用にとどまり、行動域の利用もエサが与えられた場所のみに縮小することはなかった。また、個体数についても、ニホンザルでは、高崎山で 35 年間に 250 頭から 1911 頭に増加（杉山・大沢 1988）、幸島で 24 年間に 20 頭から 104 頭にまで増加（Mori 1979）、マナヅルでは 42 年間で 25 羽から 1439 羽、ナベヅルでは同じ期間に 25 羽から 6029 羽にそれぞれ増加する（市田 1985, 大迫 1990）など、爆発的な増加傾向を示したのに対し、知床のキツネでは、成獣の生存率こそ 70.4–89.5%と、これまでの各地の報告（34–79%）と比較して増加していたものの、生息密度（0.31family/km²）は北海道根室の高密度地域（0.23–0.38family/km²）に匹敵する程度にとどまっており、最近 10 年ぐらいの間に顕著な増加傾向を示すことはなかったと考えられる（渡邊・塚田 1995）。このような餌づけの影響の顕著な違いはどのような要因によって生じたと考えられるだろうか。以下にあげるように、給餌の主体、給餌の方法、給餌の対象の 3 つの要因が考えられる。

1) 給餌主体の目的の相違

第一に、餌づけをする主体となった人々の目的が大きく異なっていたことが

挙げられる。ニホンザルの餌づけでは、研究者や観光業者が主体となって餌づけを開始したが、研究者としては、個体間の関係を中心とした動物社会学的な興味のために、個体を近距離で観察して識別できるような状態にすることが必要であった。また、観光業者としては、持続的なサービスを提供するために観光客から観察しやすい条件の場所に終日わたってサルがいることが必要であった。すなわち、そもそもの餌づけの目的が、ニホンザルを一定のエサ場に集中させ、そこに定着させることであった。一方、ツル類の餌づけは、個体数の減少した鳥類を保護し、増殖させることを目的として当初は行われた。個体数が増加して当初の目的に対して一定の成果が得られると、観光や自然教育活動に役立てる目的が付加されて継続された。それに対し、知床国立公園での観光客によるキツネの餌づけは、キツネと一時的であれ、近づくこと、もしくは接触することを主要な目的としていたと考えられる。このように、主体となる人間が抱く餌づけの目的は、ニホンザルの場合のような持続的な動物との接触を求めるもの、知床の観光客の場合のように一過性の動物との接触をもとめるもの、これら2つのような人間の都合に基づく目的ではなく、ツル類の場合のように動物のためによかれと思っで行うものに区別することができる。このような目的の違いは、目的に応じた様々な工夫を通じて餌づけられた動物に及ぼす影響に違いをもたらしたと考えられる。

2) 給餌方法の相違

第2に、このような人間の目的とは独立して、給餌方法の違い自体が、対象となった動物に与える影響に違いをもたらした可能性が考えられる。ニホンザルやツル類の餌づけでは、対象動物が好むエサを選択的に、一カ所で、大量に、しかも定期的に与えていた。一方、知床のキツネに対する観光客による餌づけでは、たまたま所持していた食べ物を、不特定の場所で、少量ずつ、しかも不定期に与える傾向にあった。したがって、動物にとって前者は、供給量の多い安定したエサ資源（強度の給餌）であり、それと比べれば後者は、供給量が少ない不安定なエサ資源（弱度の給餌）だったと考えられる。一般的に、エサ資

源の分布の仕方や、資源量の変化は、動物の個体群や社会構造に大きな影響を及ぼす (Boutin 1989, Macdonald 1983) 点からも、給餌方法の違いが影響の現れ方の違いを引き起こす要因とした働いたことが示唆される。

3) 種間の相違

第 3 に、餌づけの対象となる動物種が異なっていたことも、餌づけの影響の現れ方に違いをもたらした要因として無視できない。たとえば、ニホンザルやツル類は基本的に群居性の動物であり、採食を単独よりは集団で行う傾向が強い。そのため、同種間での強いエサの競合が、給餌されたエサのような採食効率の良いエサへ依存することを加速している可能性がある。一方、キツネは前者の動物と比べれば基本的に単独性の動物であり、採食を複数で行うことが希である。また、血縁ファミリーを中心とするテリトリー制による資源の分割や、貯食による短期的なエサの欠乏に対する採食戦略 (Macdonald 1976, Henry 1986) などをもっており、特定のエサをめぐる競合が回避されやすい傾向があると考えられる。

以上のように、野生動物に対する餌づけの影響の現れかたは、餌づけをおこなう主体の目的、その方法、対象などの違いによって変化すると考えられる。したがって、野生動物の餌づけの問題は、一律に扱うべきではなく、これらの条件の違いに応じて個別に議論してゆくことが必要である。キツネが餌づけられるケースを、上述した餌づけを行う主体の目的、方法の違いに応じて単純に区別した場合でも、Table 6-1 に示すように 6 つの条件が考えられる。勿論、方法などは非常に大まかな条件分けのため、さらなる細分化が可能であるが、ここでは議論の整理のためにこれ以上の区別は割愛する。

本論文で実証的な検討がなされたのは、このうちのわずかに 1 条件のみであり (Table 6-1 の Type VI に相当)、それ以外の 5 つの条件では、今後の実証的な検討を待たねばならない。以下では、それぞれの条件が、北海道において具体的にどのような現実場面が想定され、どのような検討がなされるべきかを整理する。

Table 6-1 Some types of provisioning of wild animals: its purpose, intensity and actual situations

Type	Purpose of provisioning			Intensity of Provisioning		Actual situation expected
	Protection ¹⁾	C. Contact ²⁾	T. Contact ³⁾	heavy ¹⁾	light ⁱⁱ⁾	
I	+			+		not actually ^{a)}
II		+		+		resort hotels ^{b)}
III			+	+		tourist resorts ^{c)}
IV	+				+	not actually ^{a)}
V		+			+	owner's house ^{d)}
VI			+		+	this study

¹⁾ protection of provisioned wild animals

²⁾ to keep continuous contact with provisioned wild animals

³⁾ to keep temporary contact with provisioned wild animals

ⁱ⁾ heavily feeding wild animals at one site constantly

ⁱⁱ⁾ lightly feeding wild animals at unspecified sites intermittently

^{a)} This situation seems not to be actual.

^{b)} a sort of resort hotel provisioned wild animals for a tourist attraction.

^{c)} many tourists enjoyed provisioning wild animals at a year-round tourist resort.

^{d)} animal lovers provisioned wild animals at their own house yards.

6-3. キタキツネの餌づけ問題と今後の検討課題

6-3-1. 餌づけ問題のタイプ

Table 6-1 の Type I は、保護を目的として強度な給餌をおこなう餌づけである。ツル類でおこなわれた餌づけがこれにあたる。キタキツネは、現在、北海道において個体数の増加が大きな社会問題となっている動物であり、基本的に個体群の減少が危惧される対象ではない。そのため、当面の間、北海道においてキタキツネの保護を目的とした餌づけがおこなわれることは考えにくい。したがって、保護を目的として弱度の給餌をおこなう Type IV の餌づけを含めて、北海道のキタキツネの餌づけ問題としては具体的に検討する必要はないといえる。

Type II は、動物との持続的な接触の維持を目的として強度な給餌をおこなう餌づけであり、全国各地でおこなわれた野猿公苑でのニホンザルの餌づけはこれにあたる。キタキツネでは、観光客を呼び込むために観光地のホテルや民宿などで餌づけするものがこれに相当するだろう。キタキツネは北海道の観光のマスコットとして人気の高い動物であるが、野猿公苑のような施設の存在は耳にしない。したがって、北海道のキタキツネの餌づけ問題として具体的に検討する必要性は少ない。

Type III は、動物との一過性の接触をはかることを目的として、強度な給餌をおこなう餌づけである。これは、観光地のように人が集まりやすい場所で、年間を通じて不特定多数の観光客による自然発生的な餌づけがおこなわれる場合が考えられる。本研究で実際に検討したケースにあたる Type VI との違いは、本研究のケースが、観光シーズンが特定の時期に限られたり、給餌場所が特定の場所に限定されない点である。Type III のケースは、北海道では、主要な観光地で認められる。渡邊 (1996) は、北海道の 204 市町村の役場や旅館、民宿などを対象としたアンケート調査から、77 市町村でキツネの餌づけがおこなわれ

ていることを報告した。もちろん、これらの餌づけの全てが Type III の餌づけに相当するわけではないが、それらの餌づけの形態の一部であることは間違いない。したがって、北海道におけるキタキツネの餌づけ問題の全容を考える上で、このタイプの給餌の実態とその影響を把握することは重要であり、本研究結果との比較から影響のあらわれやすい給餌方法を特定することが、その際に必要になると考えられる。

Type V は、動物との持続的な接触をはかることを目的として、弱度の給餌をおこなう餌づけである。これは、動物好きの個人が、少量のエサを給餌をするケースにあたる。北海道の住宅地では、近隣の人々のエキノコックス症に対する不安やそれに付随した苦情を覚悟の上で餌づけをしている人間が少なからず存在する（渡邊 1996）。池田（1987）は、これに相当する条件の 1 ファミリーのキタキツネを観察した。この事例では、対象ファミリーの行動域内にある一軒の家庭が定期的にキツネに給餌していた。給餌を受けたキツネは、給餌された餌以外にもネズミや昆虫などを利用しており、数百 ha の行動域をもって生活していた（池田私信）。また、親ギツネが給餌を受けていても、その子どもにあたるキツネが人間からの給餌を受けるようになるとは限らず、営巣地の立地条件によって変化した（池田・塚田 1993）。給餌を受けていたキツネは人によく馴れており、調査者が個体の後を徒歩で追跡する事が可能だった。断片的な情報ではあるものの、このようなタイプの餌づけでは、キツネの行動域が極端に縮小したり、給餌されたエサに極端に依存すること（実際には、それだけのエサが供給されていなかったことも十分あるが）は観察されなかった。しかし、例数が少ないことから（一例にすぎない）定性的な比較しかできず、さらにサンプルサイズを増やして実証的なデータを蓄積する必要がある。

6-3-2. 種間比較の必要性

以上のようなタイプ別の餌づけ問題の具体的検討の他に、餌づけに対する野生動物の反応の種間差を明らかにすることは、キツネに対する餌づけの特徴を

理解し、餌づけ問題を含む野生動物との適正な共存の在り方を議論するためにも重要である。北海道において、餌づけの対象となっている野生動物はキツネだけではない。野鳥やリス類をはじめとして、キツネと同じイヌ科に属するエゾタヌキや、イタチの仲間、にわかには信じがたいが、知床国立公園ではヒグマに給餌する人さえ（希なケースであるが）存在した。けれども、野鳥を除く陸生哺乳動物に限れば、圧倒的に多くの事例は、キタキツネを対象とした餌づけである。この背景には、単なる生息密度の要因だけでない、種に特異的な要因が働いていると考えられる。同所的に複数の動物種が生息し、それらの動物種に対して選択的でなく、同じタイプの餌づけがおこなわれている事例において、影響の現れ方の種間差をあきらかにする研究が今後必要である。民宿や旅館などでは、同じエサ場に複数種の中型哺乳類が出没する事例があるので、このような事例を比較することは一つの検討方法だろう。

序論で触れたように、今日では、人と野生動物が生活空間を共有しながらも共存する、「重複型共存」の重要性が高まっている。そのような条件下では、野生動物と人間との接触機会が高まり、餌づけという形態での接触も当然発生するだろう。「重複型共存」の様々な在り方を模索してゆく上でも、個々の野生動物の餌づけが実際にどのような問題を引き起こしているのかを実証的に検討し、そのうえで可能な解決方法を議論してゆくことが必要だろう。

第7章 結 語

本論文では、知床国立公園において、他の野生動物に対する餌づけで報告されているような変化が、キタキツネの餌づけにおいても実際に生じているか否かを 1) 採食生態の変容、2) 行動域利用の変容、の点で明らかにし、3) 餌づけが発生するメカニズムを、キツネの行動習性や環境要因から検討した。

その結果、餌づけによるキツネ自体への影響としては、採食生態自体を大きくゆがめる要素にはなっていなかったものの、行動域の季節変化をもたらし、人になれて道路に出没するようになる行動の維持に寄与していた。また、餌づけによる自然環境への影響としては、餌づけによるキツネの個体数の増加がエサとなる動物の個体数に与える影響を通じて、生物群集に対して影響を及ぼしている可能性が考えられた。一方、餌づけによる地域住民への影響としては、餌づけによって生じたキツネの行動域の変化や人に対する慣れの変化により、観光客や地域住民がキツネと直接的または間接的に接触する機会を増やし、結果的にエキノコックスに感染する危険性を増大する可能性が認められた。

したがって、自然環境の保全が最優先されるべき知床国立公園の管理原則上、観光客による餌づけが、キツネの行動の変容をもたらし、キツネの個体数の増加による生態系へ影響をおよぼすことも示唆されたために、適切でないと判断される。

また、観光客による餌づけが、キタキツネに及ぼす影響をニホンザルやツル類に及ぼす餌づけの影響と比較したところ、大きな相違が認められた。違いをもたらした要因として、餌づけ主体の目的上の相違、給餌法上の相違、対象種の相違など、3 要因が抽出された。以上の 3 要因に基づき、今後の検討課題を議論した。

謝 辞

本研究をまとめるのにあたり、斜里町知床自然センター管理事務所の山中正実氏には本研究を実施する機会を与えていただき、また、研究を進める上で多大な便宜を図っていただいた。自然トピアしれとこ管理財団の松田光輝氏には、調査地の野鳥に関する教示および未発表データを使用させていただいた。さらに、昆虫の資源量の調査に協力していただいた。斜里町知床自然センター管理事務所の岡田秀明・大沼学氏（現在：National Park & Wildlife Section, Malaysia）はキツネの捕獲作業を手伝っていただき、現地調査の様々な場面で便宜を図っていただいた。北海道大学獣医学部寄生虫学講座の野中成晃助手には、糞の採集と処理、データのまとめにおいて協力していただいた。また、同講座の教官・院生・学生の方々には糞の採集と処理を手伝っていただいた。北海道大学行動科学科社会生態学講座の渡邊圭君には、実地調査の様々な点で協力していただいた。また、餌づけの社会的側面についての実りのある議論につきあっていただいた。知床自然センターの職員の方々には施設の利用と調査の便宜を図っていただいた。酪農学園大学の浅川満彦助教授、北海道大学農学部応用動物学教室の阿部永教授および同講座の信太照夫氏にはネズミの捕獲をする上で助言と援助をいただいた。また、知床ボランティアレンジャーの方々には、現地調査のお手伝いをしていただいた。

北海道大学文学部地域システム科学講座の鈴木延夫助教授には、本研究のご指導をいただき、本論文の度重なる校閲をたまわった。北海道立衛生研究所の浦口宏二氏、北海道環境科学研究センターの間野勉氏、北海道大学文学部地域システム科学講座の池田透助手には、草稿の一部を読んでいただき、貴重なコメントをいただいた。北海道大学文学部社会生態学講座の院生・学生諸氏には、日頃から有益な議論やアドバイスをいただいた。とくに、同僚の中田篤氏には、細かな議論におつき合いしていただいた。最後に、北海道大学実験生物センターの上野吉一助手には、本稿をまとめる上で有益なアドバイスや助言をいただいたばかりでなく、なかなか進展しないまとめの作業を長期にわたって叱咤激励し、サポートしていただいた。ここに記して感謝の意を表します。

なお、本研究の一部は平成5,6,7年度斜里町委託事業『知床国立公園におけるキタキツネの生態とその自然教育への活用に関する調査』および、財団法人日本科学協会の笹川科学研究助成によって実施された。

摘 要

1. 今日、野生動物と人間との共存の重要性が認識され、とりわけ、人間と野生動物との生活・生息空間が重なる状況での「重複型共存」の重要性が高まっている。野生動物の餌づけは「重複型共存」を考えるにあたり、重要な課題である。

2. 本論文では、環境の保全が優先されるべき知床国立公園において観光客によるキタキツネへの餌づけがおこなわれている問題を取り上げ、そのような餌づけが及ぼす影響を、1) 採食生態の変容、2) 行動域利用の変容、の点から明らかにし、3) 餌づけが発生するメカニズムを、キツネの行動習性や環境要因から検討した。そして、a) キツネ自体への影響、b) 自然環境への影響、c) 地域住民への影響の3つの点の評価から、知床国立公園という地域の管理原則上、観光客によるキツネの餌づけが適切か否かを判断した。さらに、以上の結果を、キタキツネ以外の動物の餌づけで報告されている影響と比較して、その違いの要因を議論した。

2. 餌づけがキツネの採食習性と生物群集に及ぼす影響やその可能性を行動観察と糞分析から検討した。観光客から給餌されたエサは、得やすさとは無関係に、主食となる自然のエサの不足する時期に利用が増加した。したがって、給餌は代替的エサの一つとして利用されているにとどまり、キツネの採食習性に与える影響は小さいと考えられる。けれども、餌づけによって成獣の生存率が高まり、その結果、キツネの個体数密度が増加していることが示唆され、エサとなる動物種や競合種との関係を通じて生物群集に影響を及ぼしている可能性が示唆された。

3. 季節的に大きく偏った分布を示す2つのエサ資源、観光客からの給餌とサケ科魚類、とキツネの行動域との対応関係から、エサの分布の変化がキツ

ネの行動域変化に及ぼす影響を検討した。さらに、間接的に、餌づけによってエキノコックス汚染が地域にどのような影響を及ぼすかを評価した。キツネの行動域は、エサの分布の変化に対応して拡大縮小したが、その内側には、年間を通じてファミリー単位で占有される定住域が存在した。また、エサに分布に対応した行動域の拡大は、定住域から日帰りで往復可能な範囲までに限られる傾向が認められ、定住域の防衛と関連していると考えられた。したがって、餌づけを通して行動域変化に影響を与えているものの、排他的な定住域をもつ基本的な行動域の利用様式が維持されていることが確認された。また、エサの分布と関連した行動域の拡大により、実際に餌づけされている地域の周辺まで、エキノコックス汚染が拡大する可能性が示唆された。

4. 観光客とキツネとの間で発生する可能性のあるエキノコックス症の問題に関連する要因を明らかにするため、キツネが餌づけられる要因を行動観察を通じて検討した。観光客にエサをねだり行動自体は、成獣よりも子ギツネで獲得される割合が高く、その獲得には道路脇で営巣することが強く影響していた。また、給餌場面でキツネが人に対して示す態度には変異があり、給餌の際に観光客と直接接触してエキノコックス症を感染させる恐れがあるほど人に馴れた個体は、幅員の狭い未舗装路沿いを中心に生息していた。したがって、具体的な対策はこれらの個体を中心におこなうことが効果的だと考えられる。また、キツネの営巣習性の理解は、キツネのエサねだり行動の獲得をコントロールするための基礎として重要だと考えられる。

5. 餌づけは、キツネ自体やその生息環境に対して一部ではあるが確実に影響を及ぼしていた。そのため、知床国立公園における観光客の餌づけは、自然環境の「保全」を優先する知床国立公園の管理原則上、適切でないと判断される。

また、餌づけがキツネに及ぼす影響とニホンザルやツル類に及ぼす影響と

を比較した結果、両者の間には違いが認められ、その要因として、餌づけ主体の目的の相違、餌づけ方法の相違、餌づけ対象の相違の3つの要因が抽出された。この要因に基づき、北海道におけるキタキツネの餌づけ問題の課題を整理した。

引用文献

- 阿部 永. 1971. 道東方面におけるキツネの生態研究. (自費出版) 23pp.
- Abe, H. 1975. Winter food of the red fox, *Vulpes vulpes schrencki* Kishida (Carnivora: Canidae), in Hokkaido, with special reference to vole populations. *Appl. Ent. Zool.* 20: 40-51.
- Ables, E. D. 1965*. An exceptional fox movement. *J. Mammal.* 46: 102.
- Ables, E. D. 1969a. Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* 33: 145-153.
- Ables, E. D. 1969b. Home-range studies of red foxes (*Vulpes vulpes*). *J. Mammal.* 50: 108-120.
- Ables, E. D. 1975. Ecology of the red fox in North America. *In The Wild Canids: their systematics, behavioral ecology and evolution.* (M. W. Fox ed.) pp. 216-236. Van Nostrand Reinhold, New York.
- 揚妻直樹. 1995. 屋久島・安房林道において餌付いたサルの社会構成と繁殖状態—野生動物保護に必要な観光客に対する指導と道路管理. *霊長類研究*, 11: 1-7.
- Belyaev, D. F., I. Z. Plyusnina, and L. N. Trut. 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes vulpes* DESM): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13: 359-370.
- Boutin, S. 1989. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can. J. Zool.* 68: 203-220.
- Bright, P. W. 1993. Habitat fragmentation—problems and predictions for British mammals. *Mammal Rev.* 23: 101-111.
- Brömel, J. and K. Zetzel. 1974*. Beitrag zur Altersbestimmung beim

- rotfuchs (*Vulpes vulpes* L., 1758). Z. Jagdwiss. 20: 96-104.
- Burrows, R. 1968. Wild fox. David & Charles, Devon. 邦訳: R. バローズ (高島幸男訳, 1975) 野ギツネ. 思索社, 東京, 310pp.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals J. Mamm. 24: 346-352.
- Calisti, M., B. Ciampalini, S. Lovari, and M. Lucherini. 1990. Food habits and trophic niche variation of the red fox *Vulpes vulpes* (L., 1758) in a Mediterranean coastal area. Rev. Ecol. 45: 309-320.
- Cavallini, P. and S. Lovari. 1991. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. J. Zool. 223: 323-339.
- Chapman, D. G. and D. S. Robson. 1960*. The analysis of a catch curve. Biometrika 16: 354-368.
- Dekker, D. 1983. Denning and foraging habits of red foxes, *Vulpes vulpes*, and their interaction with coyotes, *Canis latrans*, in Central Alberta, 1972-1981. Canad. Fiel. Nat. 97: 303-306.
- 土肥照夫. 1991. ホームレンジ. (朝日 稔・川道武男編著: 現代の哺乳類学) pp.167-187. 朝倉書店, 東京.
- 土井陸雄・中尾 稔・稲岡 徹・大西健児・久津見晴彦・荒川圭二・天羽一夫・石丸 修・妹尾秀雄・福山祐三. 1987. 北海道における多包虫症の疫学(1) 狩猟家を対象とした抗体保有率調査. 日本公衛誌, 34: 357-365.
- Doncaster C. P. 1990. Non-parametric estimates of interaction from radio-tracking data. J. Theor. Biol. 143: 431-443.
- Doncaster, C. P., C. R. Dickman, and D. W. Macdonald. 1990. Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. J. Mammal. 71: 188-194.
- Doncaster C. P. and D. W. Macdonald. 1991. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. J. Anim. Ecol. 60: 423-439.

- Eguchi, K., M. Takeishi and H. Nagata. 1993. Conservation of wintering hooded cranes in Yashiro, Japan. 山階鳥研報, 25: 157-165.
- Englund, J. 1965. Studies on food ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Sweden. Viltrevy 3: 378-473.
- Englund, J. 1969. The diet of fox cubs (*Vulpes vulpes*) in Sweden. Viltrevy 6: 1-39.
- 藤巻裕蔵・米田政明. 1995. 野生動物の保護管理. (田名部雄一・和秀雄・藤巻裕蔵・米田政明, 著: 野生動物学概論) pp.182-202, 朝倉書店, 東京.
- Fukuda, F. 1983. Influence of artificial food supply on population parameters and dispersal in the Hakone T troop of Japanese macaques. Primates 29: 477-492.
- 福田道雄. 1983. 不忍池におけるカモ類の飛来状況の変化. 遺伝, 37: 26-28.
- 福田道雄. 1985. 都心に生きるカワウ. 動物と自然, 15: 11-15.
- 福田道雄. 1987. 不忍池のカモ変遷記. 野鳥, 52: 14-17.
- 合地信生・松田 功・増田 泰. 1992. ウトロの自然と歴史. 斜里町立知床博物館, 斜里, 47pp.
- Goszczyński, J. 1974. Studies on the food of foxes. Acta Theriol. 19: 1-18.
- Goszczyński, J. 1986. Diet of foxes and martens in Central Poland. Acta Theriol. 31: 491-506.
- Goszczyński, J. 1989a. Population dynamics of the red fox in central Poland. Acta Theriol. 34: 141-154.
- Goszczyński, J. 1989b. Spatial distribution of red foxes *Vulpes vulpes* in winter. Acta Theriol. 34: 361-372.
- Haafteem, J. van. 1970*. Fox ecology in the Netherlands. Trans. IX Internat. Cong. Game Biologists, Moscow.
- Haltenorth, T. T. & H. H. Rome 1968: Short review of the biology and ecology of the red fox *Canis (Vulpes) vulpes* Linnaeus 1758. Säuget

- Mitt. XVI: 339-352.
- Harris, S. 1977. Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Rev.* 7: 25-39.
- Harris, S. 1978. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) – an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *J. Zool.* 184: 91-117.
- Harris, S. 1980. Home ranges and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area, as revealed by radio tracking. In *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* (C. J. Amlaner and D. W. Macdonald eds.) pp. 685-690. Pergamon Press, Oxford.
- Harris, S. 1981a. An estimation of the number of foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Bristol, and some possible factors affecting their distribution. *J. Appl. Ecol.* 18: 455-465.
- Harris, S. 1981b. The food of suburban foxes (*Vulpes vulpes*), with special reference to London. *Mammal Rev.* 11: 151-168.
- Harris, S. and G. C. Smith. 1987. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *J. Appl. Ecol.* 24: 75-86.
- Harris, S. and W. J. Trewhella 1988. An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *J. Appl. Ecol.* 25: 409-422.
- 橋本正雄. 1985. タンチョウの保護と歴史の現状. *野鳥*, 50: 19-21.
- Henry, J. D. 1986. *The Red Fox—the catlike canine.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 175pp.
- Hewson, R. 1986. Distribution and density of fox breeding dens and the effects of management. *J. Appl. Ecol.* 25: 531-538.
- 樋口広芳 (編著) 1996. *保全生物学.* 東京大学出版会, 東京, 253pp.
- 本多勝一 (編著) 1987. *知床を考える.* 晩聲社, 東京, 342pp.

Huffman, M. A. 1984. Stone-play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: Transmission of a non-adaptive behavior. *J. Human Evolution*, 13: 725-735.

ハフマン, マイケル. A. 1991. 石遊び—子ザルが生んだ遊びの文化. (西田利貞・伊沢紘生・加納隆至, 編: サルの文化誌) pp. 492-504, 平凡社, 東京.

市田則孝. 1985. 野生鳥類への餌づけ. *動物と自然*, 15: 7-11.

今泉忠明. 1994. 狐狸学入門. 講談社, 東京, 304pp.

池田 透. 1987. 北海道都市近郊におけるキタキツネ (*Vulpes vulpes schrencki* KISHIDA) の生活様式. 昭和 61 年度北海道科学研究費補助論文. 9pp.

池田 透・塚田英晴. 1993. キタキツネ—その繁栄要因と人間社会. (東正剛・阿部永・辻井達一編: 生態学から見た北海道) pp.250-257, 北海道大学図書刊行会, 札幌.

池谷奉文. 1993. ビオトープとは. (自然復元研究会編: 自然復元特集 2. ビオトープ—復元と創造) pp. 3-11, 信山社サイテック, 東京.

IUCN. 1994. 1993 United Nations list of national parks and protected areas. WCMC and CNPPA, IUCN, GLAND, Switzerland, 315pp.

伊沢紘生. 1982. ニホンザルの生態—豪雪の白山に野生を問う. どうぶつ社, 東京, 418pp.

Jedrzejewski, W. and B. Jedrzejewski. 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Bialowieza National Park, Poland. *Ecography* 15: 212-220.

Jensen, B. and L. B. Nielson. 1968*. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) from canine tooth sections. *Dan. Rev. Game Biol.* 5: 3-15.

Jones, D. M. and J. B. Theberge. 1982. Summer home range and habitat

- utilisation of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat, northwest British Columbia. *Can. J. Zool.* 60: 807-812.
- 鎌奥哲夫. 1978. ガン・カモ類. (日本自然保護協会, 編: 野生鳥獣の餌づけを考える—餌づけから環境保護へ—), pp. 19-28, 日本自然保護協会, 東京.
- 唐沢孝一. 1989. スズメのお宿は街の中. 中央公論社, 東京, 260pp.
- 河合雅雄. 1969. ニホンザルの生態. 河出書房新社, 東京.
- 川村俊蔵・田中進・泉山茂之. 1982. 強煙火システムによる野生ニホンザルの耕地回避学習実験, その 1. *哺乳類科学*, 45: 53-70.
- 菊地邦雄. 1992. 地球環境問題としての野生生物保護. *環境研究*, 85: 86-92.
- 木村盛武. 1987. キツネ三題. *ワイルドライフ・レポート*, 6: 67-79.
- 国立公園協会. 1991. 自然体研活動推進方策検討調査報告書. 国立公園協会.
- Kolb, H. H. 1984. Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *J. Appl. Ecol.* 21: 161-173.
- Kolb, H. H. and R. Hewson. 1979. Variation in the diet of foxes in Scotland. *Acta Teriol.* 24: 69-83.
- 近藤憲久・高橋健一・八木欣平. 1986. 多包症流行地域におけるキタキツネ (*Vulpes vulpes schrencki* Kishida) の冬期の食性. 根室市博物館開設準備室紀要, 1: 23-31.
- Kruuk, H. 1989. The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore (*Meles meles*). Oxford University Press, Oxford. 155pp.
- Lehner, P. N. 1979. Handbook of Ethological Methods. Garland STPM, New York. 403pp.
- Leve, R. J. A. W. 1959. The diet of the fox since Myxomatosis. *J. Anim. Ecol.* 28: 359-375.
- Lloyd, H. G. 1980. The Red Fox. B. T. Batsford Ltd. 320pp.
- Luncherini, M. and G. Crema. 1994. Seasonal variation in diet and trophic

- niche of the red fox in an Alpine habitat. *Z. Säugetierkunde* 59: 1-8.
- Macdonald, D. W. 1976. Food caching by red foxes and some other carnivores. *Z. Tierpsychol.* 42: 170-185.
- Macdonald, D. W. 1977. On food preference in the red fox. *Mammal Rev.* 7: 7-23.
- Macdonald, D. W. 1980. The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, *Lumbricus terrestris*. *Z. Tierpsychol.* 52: 171-200.
- Macdonald, D. W. 1981. Resource dispersion and the social organization of the red fox (*Vulpes vulpes*). In *Worldwide furbearer conference proceedings vol. 2.* (Chapman, J. A. and Pursley, D. eds.) pp. 918-949, University of Maryland Press, Maryland.
- Macdonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.
- Macdonald, D. W., L. Boitani and P. Barrasso. 1980. Foxes, wolves and conservation in the Abruzzo mountains. In *Biogeographica* 18: red fox. (E. Zimen ed.) pp.223-235, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- 前田 琢. 1996. 生態系の保全. (樋口広芳, 編著: 保全生物学) pp. 71-102. 東京大学出版会, 東京.
- 牧野修司・阿野裕美・沢田正之・野村吉行. 1977. 箕面谷ニホンザルの現状と保護. *にほんざる*, 3: 100-108.
- 正富宏之. 1985. タンチョウの冬. 採集と飼育, 47: 517-521.
- 又野末春. 1990. 冬を越す出水のツル達. *野鳥*, 55: 10-14.
- 三沢英一. 1979. 生息環境の相違によるキタキツネ *Vulpes vulpes schrencki* Kishida の食性の変化について. *哺乳動物学雑誌*, 7: 311-320.
- 三戸サツエ. 1971. 幸島のサル. ポプラ社, 東京, 228pp.
- 三戸幸久. 1995. 野猿公苑の消長と将来. *野生生物保護*, 1: 111-126.

- 宮崎 学. 1992. 野生にいきる—伊那谷通信. 毎日新聞社, 東京, 221pp.
- 溝口文男. 1985. 出水のツルの抱える問題. 野鳥, 50: 19-21.
- Mori, A. 1979. Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates* 20: 371-397.
- 守山 弘. 1988. 自然を守るとはどのようなことか. 農山漁村文化協会, 東京. 260pp.
- 守山 弘. 1991. 東京近郊の原風景と生物相保全機能. 環境情報科学, 20: 27-31.
- Murder, J. L. 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population: some preliminary results. *Rev. Ecol.* 40: 133-138.
- 中川 元. 1985. 知床博物館第7回特別展図録 知床の鳥. 斜里町知床博物館, 斜里.
- 中嶋捷恵. 1995. 我が家にはいろいろな動物がやって来る. どうぶつ社, 東京, 166pp.
- 中村俊彦. 1993. 都市中のビオトープ 千葉県中央博物館生態園—構想, 設計, 整備の歩み. (自然復元研究会編: 自然復元特集 2. ビオトープ—復元と創造) pp. 114-123, 信山社サイテック, 東京.
- 中尾 稔・稲岡 徹・土井陸雄・久津見晴彦・荒川圭二・大西健児. 1988. 北海道における多包虫症の疫学(2) 狩猟家を対象とした抗体保有率調査. 日本公衛誌, 35: 184-192.
- Nakazono, T. and Y. Ono. 1987. Den distribution and den use by the red fox *Vulpes vulpes japonica* in Kyushu. *Ecol. Res.* 2: 265-277.
- Niewold, F. J. J. 1980. Aspects of the social structure of red fox populations: a summary. *In* Biogeographica 18: red fox. (E. Zimen ed.) pp. 185-193, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.

- ニホンザル奇形問題研究会. 1979. 奇形ザル—野猿公苑からの報告. 汐文社, 東京, 242pp.
- 小原秀雄. 1996. 人間は野生動物を守れるか. 岩波書店, 東京, 231pp.
- 大林正士. 1985. エキノコックス とくに多包条虫に関する最近の情報. 日本獣医畜産学会誌, 38: 423-427.
- 大迫義人. 1990. 人為給餌による野生動物への影響, ツルとニホンザルを例として. 採集と飼育, 52: 156-159.
- Ohsako, Y. 1994. Analysis of crane population change, habitat selection and human disturbance in Japan. In *The future of cranes and wetlands: proceedings of the international symposium held in Tokyo and Sapporo, Japan, in June 1993.* (H. Higuchi and J. Minton eds.) pp. 107-113. Wild Bird Society of Japan, Tokyo.
- 大泰司紀之. 1988. 知床の脊椎動物群集とその特徴. (大泰司紀之・中川元, 編著: 知床の動物) pp.249-263. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 大泰司紀之・中川元 (編著) 1988. 知床の動物. 北海道大学図書刊行会, 札幌, 394pp.
- Page, R. J. C. 1981. Dispersal and population density of the red fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London. *J. Zool.* 194: 485-491.
- Roman, G. 1984. The burrow construction strategy of foxes in the Bialowieza Primeval forest. *Acta theriol.* 29: 425-430.
- Sargeant, A. B. 1972. Red fox spatial characteristics in relation to waterfowl predation. *J. Wildl. Manage.* 36: 225-236.
- Sargeant, A. B., S. H. Allen, and R. T. Eberhardt. 1984. Red fox predation on breeding ducks in midcontinent North America. *Wildl. Monog.* 89, 1-41.
- Sargeant, A. B., S. H. Allen, and J. O. Hastings. 1987. Spatial relations between sympatric coyotes and red foxes in North Dakota. *J. Wildl.*

- Manage. 51: 285-293.
- Saunders, G., P. C. L. White, S. Harris and J. M. V. Rayner. 1993. Urban foxes (*Vulpes vulpes*): food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. Symp. Zool. Soc. Lond. 65: 215-234.
- Sequeira, D. M. 1980. Comparison of the diet of the red fox (*Vulpes vulpes* L., 1758) in Gelderland (Holland), Denmark and Finnish Lapland. In Biogeographica 18: red fox. (E. Zimen ed.) pp. 35-51, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- Schantz, T. von 1984. 'Non-breeder' in the red fox *Vulpes vulpes*: a case of resource surplus. Oikos 42: 59-65.
- Scott, T. G. 1943. Some food coactions of the northern plains red fox. Ecological Monographs 13: 427-479.
- 島田明英. 1988. 知床の自然. (野生生物情報センター編: 知床からの出発—伐採問題の教訓をどう生かすか) pp. 67-80, 共同文化社, 札幌.
- 島田正文. 1990. 都市における自然生態系の再生. 環境情報科学, 19: 35-42.
- Storm, G. L, R. D. Andrews, R. L. Phillips, R. A. Bishop, D. B. Siniff and J. R. Tester. 1976. Morphology, reproduction, dispersal, and mortality of midwestern red fox population. J. Wildl. Monog. 49: 1-82.
- Stubbe, M. 1980. Population ecology of the red fox *Vulpes vulpes* (L.1758) in the G. D. R. In Biogeographica 18: red fox. (E. Zimen ed.) pp. 123-176, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- Southern, H. N. and J. S. Watson. 1941. Summer food of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Great Britain: a preliminary report. J. Anim. Ecol. 10: 1-11.
- 杉浦秀樹・揚妻直樹・田中俊明. 1993. 屋久島における野生ニホンザルへの餌付け. 霊長類研究, 9: 225-233.
- 杉山幸丸. 1984. サルを見て人間本性を探る. 農山漁村文化協会, 東京,

263pp.

Sugiyama, Y and H. Ohsawa. 1982. Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to the effect of artificial feeding. *Folia primatol.* 39: 238-263.

杉山恵一. 1993. ビオトープ造りに関する諸問題について. (自然復元研究会編: 自然復元特集 2. ビオトープー復元と創造) pp. 18-29, 信山社サイテック, 東京.

杉山幸丸・大沢秀行. 1988. 高崎山に生息する餌づけニホンザル個体群の動態と管理. *霊長類研究*, 4: 33-43.

杉山幸丸・岩本俊孝・小野勇一. 1995. 餌付けニホンザルの個体数調整. *霊長類研究*, 11: 197-207.

須永伊知郎. 1993. 埼玉ピオトープ・ネットワーク構想. (自然復元研究会編: 自然復元特集 2. ビオトープー復元と創造) pp. 124-139, 信山社サイテック, 東京.

鈴木延夫・池田 透. 1985. 北海道に於けるエキノコックス症ー媒介動物の習性と今後の行政対策ー. *哺乳類科学*, suppl. 2: 1-34.

鈴木了司. 1996. 寄生虫の世界. 日本放送出版協会, 東京, 262pp.

高橋健一・八木欣平・浦口宏二・近藤憲久. 1989. キタキツネの巣穴周辺で捕獲したエゾヤチネズミの多包虫感染について. *道衛研所報*, 39: 5-9.

高槻成紀. 1996. 普通種の保全と管理. (樋口広芳, 編著: 保全生物学) pp. 191-220. 東京大学出版会, 東京.

Takeuchi, K. and M. Koganezawa. 1992. Home range and habitat utilisation of the red fox *Vulpes vulpes* in the Ashio Mountains, central Japan. *J. Mamm. Soc. Jap.* 17: 95-110.

Takeuchi, K. and M. Koganezawa. 1994. Age distribution, sex ratio and mortality of the red fox *Vulpes vulpes* in Tochigi, central Japan: an estimation using a museum collection. *Res. Popul. Ecol.* 36: 37-43.

- 俵 浩三. 1987. 北海道の自然保護—その歴史と思想. 北海道大学図書刊行会, 札幌, 326pp.
- 俵 浩三. 1988. 国立公園としての知床の自然保護のあり方. (野生生物情報センター, 編: 知床からの出発—伐採問題の教訓をどう生かすか—) pp. 81-99, 野生生物情報センター, 札幌.
- 俵 浩三. 1990. 北海道の自然保護を考える—II 国際的に通用する国立公園への道. 北海道の自然と生物, 2: 71-82.
- Tinbergen, N. 1965. Von den vorratsskammern des rotfuchses (*Vulpes vulpes*). Z. Tierpsychol 22: 119-149.
- Tolba, M. K., O. A. El-Kholy, E. El-Hinnawi, M. W. Holdgate, D. F. Mcmichael and R. E. Munn. (eds.). 1992. The world environment 1972-1992—two decades of challenge. Chapman & Hall, London. 884pp.
- Todd, I. A. 1992. WILDTRAK. Non-parametric home range analysis for Macintosh computers. Dept. of Zoology, University Oxford, U.K. 91pp.
- Trewhella, W. J. and S. Harris. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. J. Appl. Ecol. 25: 423-434.
- 塚田英晴. 1994. 知床国立公園におけるキタキツネの生態及びその自然教育への活用に関する調査報告書. 知床博物館研究報告, 15: 63-82.
- 浦口宏二. 1988. 繁殖状況調査. (北海道生活環境部自然保護課: 野生動物分布等実態調査報告書—キタキツネ生態等調査) pp.26-31. 北海道生活環境部自然保護課, 札幌.
- 浦口宏二. 1991. 北海道根室半島におけるキタキツネの分散行動. 日本哺乳類学会 1991 年度大会プログラム・講演要旨集. pp.31.
- Uraguchi, K., K. Takahashi and K. Maekawa, 1991. The age structure of

- the red fox population in Hokkaido, Japan. *In* Wildlife conservation. (N. Maruyama, B. Bobek, Y. Ono, W. Regelin, L. Bartos and P. R. Ratcliff eds.) pp.228-230, Japan Wildlife Research Center, Tokyo.
- Voigt, D. R. and D. W. Macdonald. 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta. Zool. Fennica*. 171: 261-265.
- 和田一雄. 1979. 野生ニホンザルの世界－志賀高原を中心とした生態. 講談社, 東京, 258pp.
- 和田一雄. 1989a. ニホンザルの餌付け論序説－志賀高原地獄谷野猿公苑を中心に－. *哺乳類科学*, 29: 1-16.
- 和田一雄. 1989b. ニホンザルの生活様式と餌付け. (伊沢久夫・清水悠紀臣, 編: 獣医学 1989) pp. 220-224, 近代出版, 東京.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門－遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 270pp.
- 渡邊 圭. 1994. 野生動物と人間の接触に関する一研究. 平成5年度北海道大学文学部卒業論文. 87pp.
- 渡邊 圭. 1996. キタキツネと人間の共存に関する研究. 平成7年度北海道大学大学院文学研究科修士論文. 128pp.
- 渡邊 圭・塚田英晴. 1995. 知床国立公園におけるキタキツネの餌づけの歴史的変遷及び餌づけの問題に対する観光業者の意識に関する調査. *知床博物館研究報告*, 16: 11-24.
- 渡辺 修. 1994. 野生動物に対する認識の実証的研究(1)－知床国立公園における意識調査について－. *知床博物館研究報告*, 15: 101-109.
- 渡辺 修・小倉聡子. 1996. 農村域における野生動物の価値意識と保護・管理政策への意向－愛知県東部農業「被害」地域における価値認識調査－. *野生生物保護*, 2: 1-15.

- 矢部恒晶. 1995. 野生動物の生息地管理に関する基礎的研究－知床半島におけるエゾシカの生息地利用形態と植生変化－. 北海道大学農学部演習林研究報告, 52: 115-175.
- 谷地森修二・山本祐治. 1992. 八王子市周辺のホンドタヌキの繁殖年周期と脱毛個体－聞き込み及びアンケート調査から－. 自然環境科学研究, 5: 33-42.
- 山下次郎. 1978. エキノコックス その正体と対策. 北海道大学図書刊行会, 札幌. 246pp.
- 野生生物情報センター (編) 1988. 知床からの出発－伐採問題の教訓をどう生かすか－. 野生生物情報センター, 札幌, 302pp.
- Yoneda, M. 1982. Influence of red fox predation upon a local population of small rodents II. food habits of the red fox. Appl. Ent. Zool. 17: 308-318.
- Yoneda, M. 1983. Influence of red fox predation upon a local population of small rodents III. seasonal changes in predation pressure, prey preference and predation effect. Appl. Ent. Zool. 18: 1-10.
- Yoneda, M. and K. Maekawa. 1982. Effects of hunting on age structure and survival rates of red fox in eastern Hokkaido. J. Wild. Manage. 46: 781-786.
- 吉川繁男. 1981. 瓢湖の白鳥たち. 動物と自然, 11: 5-8.
- Zimen, E. 1984. Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L. Acta Zool. Fennica 171: 267-270.

*印は原著未見

Appendix 1 A list of captured foxes in this study.

No.	Fox	Year	Date	Time	Sex ¹	Age Class	Wgt (kg)	H-B ² (cm)	Handling ³
1	Hi	1992	5/29	15:58	M	Adult	5.2	61	Radio collared
2	Oi	1992	6/1	15:22	F	Adult	4.4	64	Radio collared
3	Ga	1992	6/2	15:00	F	Adult	4.5	62	Radio collared
4	Ne	1992	6/6	15:13	F	Adult	5	65	Radio collared
5	Ie	1992	6/10	14:04	F	Adult	5.8	69	Radio collared
6	Ki	1992	6/12	16:45	F	Adult	4.8	60	Radio collared
7	Tu	1992	7/9	15:19	F	Adult	4.5	62	Ear tagged
8	Mi	1992	7/22	10:56	M	Adult	5.7	65	Ear tagged
9	Se	1992	7/22	12:22	F	Adult	4.9	62	Ear tagged
10	Na	1992	7/22	16:04	M	Adult	5.5	64	Ear tagged
11	Eb	1992	7/22	17:23	M	Juvenile	2.4	49	Ear tagged
12	Ty	1992	8/5	16:31	F	Adult	5.2	64	Ear tagged
13	Or	1992	8/6	8:17	F	Adult	4.3	61	Ear tagged
14	Ui	1992	8/7	18:30	M	Juvenile	2.1	51	Ear tagged
15	Ma	1992	8/8	15:26	M	Adult	5.5	65	Ear tagged
16	Si	1992	8/9	15:43	M	Adult	5.1	61	Ear tagged
17	On	1992	8/10	9:07	F	Adult	4.4	60	Ear tagged
18	Te	1992	8/10	16:20	M	Juvenile	2.6	46	Ear tagged
19	Mo	1992	8/27	16:31	M	Adult	4	64	Ear tagged
20	Hy	1992	8/28	9:21	M	Adult	6.5	67	Ear tagged
21	Ui	1992	8/28	16:22	M	Juvenile	3.7		Ear tagged
22	Ak	1992	8/29	9:03	F	Juvenile	3.3	55	Ear tagged
23	Oi	1992	8/31	9:13	F	Adult	3.8	68	Ear tagged
24	Mis	1992	10/26	14:36	M	Juvenile	4	62	Ear tagged
25	Sa	1993	3/10	12:03	F	Adult	4.4	61	Radio collared
26	On	1993	4/29	12:21	F	Adult	3.6	62	Ear tagged
27	Eb	1993	5/1	10:22	M	Adult	4.2	62	Ear tagged
28	Na	1993	5/1	16:19	M	Adult	6.7	67	Radio collared
29	Ya	1993	5/2	12:08	F	Adult	4.2	65	Radio collared
30	Ka	1993	5/5	11:35	M	Adult	5.2	60	Ear tagged
31	Hy	1993	5/5	16:30	M	Adult	5.3	64	Ear tagged
32	Tu	1993	5/8	11:53	F	Adult	4.2	63	Ear tagged
33	No	1993	5/8	14:38	M	Adult	6.8	66	Radio collared
34	Ty	1993	5/9	10:42	F	Adult	5.1	61	Radio collared
35	Si	1993	5/9	12:49	M	Adult	4.4	62	Ear tagged
36	Ak	1993	6/9	11:38	F	Adult		60	Ear tagged
37	Se	1993	6/9	15:44	F	Adult	5	61	Radio collared
38	Ki	1993	6/29	11:08	F	Adult	4.5	61	Radio collared
39	Hi	1993	7/17	14:08	M	Adult	5.9	63	Radio collared
40	Fu	1993	7/17	16:29	F	Adult	4.9	58	Ear tagged
41	Se	1993	7/18	13:26	F	Adult	5.1		Radio collared
42	Ko	1993	7/18	14:56	M	Adult	6.6+	67	Ear tagged
43	Ora	1993	8/7	10:43	F	Juvenile	2.2	51	Ear tagged
44	Knt	1993	8/7	14:20	F	Juvenile	2.5	47	Ear tagged
45	Gdk	1993	8/7	17:07	F	Juvenile	2.5	47	Ear tagged

Blank shows no measurement

¹ M: male, F: female

² Head and body length.

³ The location data of bold letters were not analyzed in this study.

Appendix 1 (continued)

No.	Fox	Year	Date	Time	Sex	Age Class	Wgt (kg)	H-B (cm)	Handling
46	Gks	1993	8/7	17:10	F	Juvenile	2.2	50	Ear tagged
47	Sks	1993	8/7	18:00	F	Juvenile	2.6	52	Ear tagged
48	Oap	1993	8/7	18:36	M	Juvenile	2.2	50	Ear tagged
49	Sky	1993	8/8	17:16	F	Juvenile	2.3	46	Ear tagged
50	Skr	1993	8/8	17:41	F	Juvenile	2.7	52	Ear tagged
51	Gdk	1993	8/14	9:14	F	Juvenile	2.6	50	Ear tagged
52	Shs	1993	8/14	13:47	F	Juvenile	2.4	50	Ear tagged
53	OKb	1993	8/14	16:29	M	Juvenile	2.3	50	Ear tagged
54	By	1994	3/7	10:33	F	Adult	4.5	62	Ear tagged
55	Ki	1994	3/18	15:40	F	Adult	4.6	64	Radio collared
56	No	1994	4/11	17:37	M	Adult	5.7	67	Radio collared
57	Oi	1994	4/14	16:21	F	Adult	5.1	62	Radio collared
58	Si	1994	4/15	15:27	M	Adult	4.5	62	Radio collared
59	Tu	1994	4/18	15:13	F	Adult	3.9	61	Radio collared
60	Mo	1994	4/19	15:53	M	Adult	5.4	6.5	Radio collared
61	Ne	1994	4/20	10:11	F	Adult	4.6	60	Radio collared
62	Gdk	1994	4/21	9:19	F	Adult	3.7	58	Radio collared
63	Ga	1994	4/21	13:51	F	Adult	5.5	63	Radio collared
64	Ko	1994	5/2	15:35	M	Adult	4.9	67	Radio collared
65	By	1994	5/6	9:22	F	Adult	4.8	62	Radio collared
66	Ne	1994	5/6	12:57	F	Adult	4.9		Radio collared
67	Ty	1994	5/8	8:52	F	Adult	3.8	61	Radio collared
68	Oap	1994	5/9	11:00	M	Adult	4.5	60	Radio collared
69	Oap	1994	6/21	13:34	M	Adult	4.4	61	Radio collared
70	Sa	1994	6/27	11:18	F	Adult	3.6		Radio collared
71	Ora	1994	7/8	8:32	F	Adult	4	60	Radio collared
72	Ki	1994	7/8	12:50	F	Adult	4.3	53	Radio collared
73	Fkm	1994	7/13	17:27	F	Juvenile	2	44	Ear tagged
74	Mo	1994	7/22	9:50	M	Adult			Radio collared
75	Na	1994	8/1	17:49	M	Adult	5.8	64	Radio collared
76	Kjy	1994	8/25	16:00	F	Juvenile	3.1	55	Ear tagged
77	Oir	1994	8/30	13:50	M	Juvenile	3	56	Ear tagged
78	Oir	1994	9/16	11:25	M	Juvenile	3.6	61	Ear tagged

Blank shows no measurement

¹ M: male, F: female

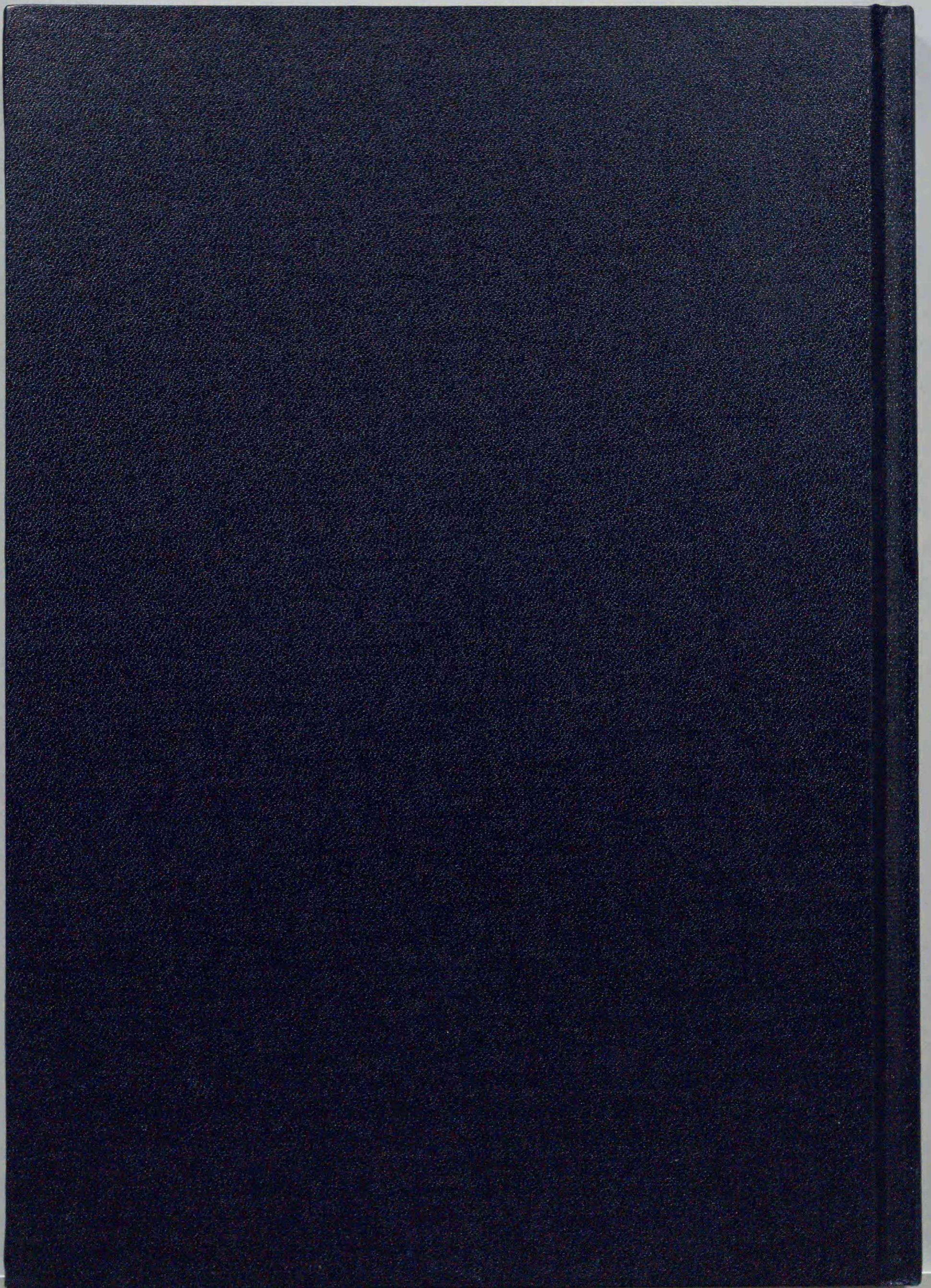
² Head and body length.

³ The location data of bold letters were not analyzed in this study.

Appendix 2

The list of food items which were given to foxes by humans from 1992 to 1994 in Shiretoko National Park. The data were collected by direct observation with ad libitum sampling.

Food items	Frequency of observation
bread	11
confections	9
dried sea foods	9
crackers	2
rice cookies	2
Ice cream corn	2
chocolates	2
boiled corn	2
sandwiches	2
Sausages	2
Japanese sweet buns	1
pop corn	1
fried chicken	1

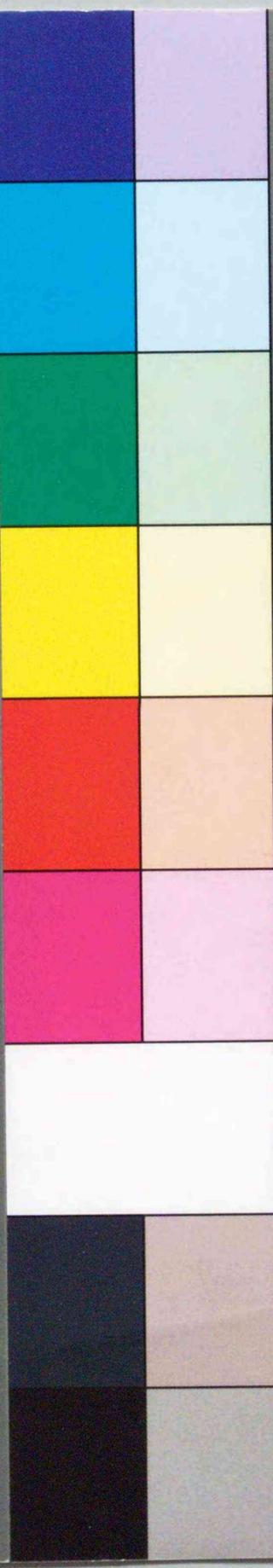


Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

