

博士論文

タカチホヘビ (*Achalinus spinalis*) とシロマダラ (*Dinodon orientale*) の  
自然史・生態・保全

Natural history, ecology and conservation of the Japanese odd-scaled snake (*Achalinus spinalis*: Xenodermatidae) and Oriental odd-tooth snake (*Dinodon orientale*: Colubridae)

2018 年 3 月

帝京科学大学大学院 理工学研究科 先端科学技術専攻

山崎陽平

## 目次

第1章 はじめに.....	5
1-1 研究背景.....	6
1-2 研究目的.....	9
第2章 材料と方法.....	11
2-1 対象種.....	12
2-2 調査地.....	12
2-2-1 路上調査.....	12
2-2-2 自然歩道調査.....	13
2-3 複数の調査地・調査方法を用いる理由.....	14
2-4 捕獲したヘビの計測.....	15
2-5 解析.....	16
第3章 タカチホヘビの自然史 ―生活史と繁殖生態―.....	23
3-1 はじめに.....	24
3-2 調査方法.....	25
3-3 結果.....	28
3-3-1 季節活動パターン.....	28
3-3-2 抱卵雌の出現時期と卵.....	29
3-3-3 時間的分布.....	29
3-3-4 頭胴長・体重・BCIの分布.....	30
3-3-5 季節と頭胴長・体重・BCIの関係.....	31
3-4 考察.....	32
3-4-1 季節活動パターン.....	33
3-4-2 時間的分布.....	35

3-4-3 頭胴長・体重・BCIの分布と成長 .....	35
第4章 タカチホヘビの出現に影響する環境条件 ―気象・餌・生息環境― .....	52
4-1 はじめに .....	53
4-2 調査方法 .....	54
4-2-1 気象要因・餌要因 .....	54
4-2-2 生息環境要因 .....	56
4-3 結果 .....	59
4-3-1 タカチホヘビとミミズの季節活動パターン .....	60
4-3-2 出現に影響する気象要因・餌要因 .....	60
4-3-3 胃内容物と捕食行動の観察 .....	60
4-3-4 空間的分布 .....	61
4-3-5 出現に影響する生息環境要因 .....	61
4-3-6 人為的環境での生息状況 .....	62
4-4 考察 .....	63
4-4-1 出現に影響する気象要因・餌要因と季節活動パターンの関係 .....	63
4-4-2 空間的分布 .....	64
4-4-3 生息環境の選好性と人為的環境での生息状況 .....	65
第5章 シロマダラの自然史 ―生活史と繁殖生態― .....	80
5-1 はじめに .....	81
5-2 調査方法 .....	81
5-3 結果 .....	82
5-3-1 季節活動パターン .....	83
5-3-2 頭胴長・体重・BCIの分布 .....	83

5-3-3 季節と頭胴長・体重・BCIの関係 .....	83
5-4 考察 .....	84
5-4-1 季節活動パターン .....	84
5-4-2 頭胴長・体重・BCIの分布と成長 .....	85
第6章 総合考察 .....	90
6-1 本研究の意義 .....	91
6-2 タカチホヘビの生態と研究 .....	91
6-3 シロマダラの生態と研究 .....	94
6-4 地中性小型ヘビ類の保全 .....	95
摘要 .....	97
謝辞 .....	100
引用文献 .....	101

## 第 1 章

### はじめに

## 1-1 研究背景

生物は、進化と絶滅の歴史の中で、現在の種の繁栄にいたっている。これまで、生物の大量絶滅は、5度起きたとされており、古生代オルドビス紀（約4億4000万年前）・古生代デボン紀（3億7000万年前）・古生代ペルム紀（約2億5000万年前）・中生代三畳紀（約2億年前）・中生代白亜紀（約6500万年前）に起こったものとされている。それぞれ、種の $85 \pm 3\%$ ・ $82 \pm 3.5\%$ ・ $96 \pm 2\%$ ・ $76 \pm 5\%$ ・ $76 \pm 5\%$ が短期間のうちに地球上から姿を消したものと推定されている（Jablonski, 1991; Raup, 1994）。Ceballos et al. (2015) による、現代の人の活動が大量絶滅を引き起こしているのか評価した研究によると、ここ数世紀の間に、生物の多様性は急速に失われ、第6の大量絶滅は進行中であると推定しており、保全の重要性を論じている。

現生の爬虫類の中にも、すでに絶滅種として扱われている種が存在する。IUCN のレッドリストによれば、有鱗目 (Squamata) のヘビ類では4種、トカゲ類では13種、カメ目 (Testudines) では8種が絶滅種 (EX) とされている (IUCN, 2017)。さらにカメ目の2種は野生絶滅種 (EW) である。また、絶滅種としてリストアップされていないものの、おそらく絶滅したと考えられている種 (CR (PE)) が、ヘビ類で9種、トカゲ類で13種いるとされている。

ヘビ類においても、保全の重要性は検討されており、現代のヘビ類の減少や絶滅の大きな原因として、人による生息環境の破壊や分断、食糧やペットトレード、革製品のための乱獲や外来種の移入、気候変動などが影響していると考えられている (Weatherhead and Madsen, 2009)。ヘビ類の絶滅種4種に関しては、非常に限られた分布で小さな島に生息する種であった (Bauer and Günther, 2004; IUCN, 2017)。絶滅種と絶滅したと考えられているヘビ類を合わせると13種となるが、これらのヘビには限られた分布以外にも、現存する同属または同科の種から考えると、地中性または半地中性、リター層（堆積した落ち葉や枝の層）を生息環境としているなど、多くの種で共通した特徴がある (Inger and Marx, 1965; Raxworthy and Nussbaum, 1994; O'Shea, 1998; Measey, 2006; Torres, 2010; Ray et al., 2013; Wilson et al., 2014; Dal Vechio et al., 2015)。例えば、モーリシャス島の北北東に位置するラウンド島には、かつて、Round Island Burrowing Boa (*Bolyeria multocarinata*) という地中性または半地中性とされている種が生息していたが、人が持ち込んだウサギやヤギによる生息環境の破壊が原因で数を減らしたと考えられており、現

在では絶滅種として扱われている (Bauer and Günther, 2004)。このように、現代のヘビ類の減少や絶滅を引き起こす大きな原因は、直接的なものだけでなく、間接的にも人由来であることも多い。ヘビ類（特に、リター層や土壌を利用する地中性種）にとって、生息地の環境の保全は重要であることがうかがえる。そのため、保全に関する研究が重要であり、欠かすことのできないものとなっている。

日本における絶滅のおそれのある野生生物は、環境省レッドリスト 2017 (<http://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/MOERedlist2017.pdf>, 2017年10月14日アクセス) によりリスト化されている。国内において、爬虫類の絶滅種・野生絶滅種は確認されていないものの、絶滅危惧 IA 類 (CR) に 4 種、絶滅危惧 IB 類 (EN) には 9 種が記載されている。これら 13 種のうち、5 種がヘビ類となっている。絶滅危惧 IA 類にキクザトサワヘビ (*Opisthotropis kikuzatoi*)、絶滅危惧 IB 類にシュウダ (*Elaphe carinata carinata*)・ヨナグニシュウダ (*Elaphe carinata yonaguniensis*)・ミヤコヒバア (*Hebius conelarum*)・ミヤコヒメヘビ (*Calamaria pfefferi*) となっている。いずれも、南西諸島の小さな島という限られた環境にしか生息していない種である。ミヤコヒメヘビは、絶滅種のヘビ類でよくみられた堆積した落ち葉などを利用する地中性種という特徴も併せ持つ (千石, 1996b)。

日本におけるヘビ類の保全は、一部の種に限られている。よく知られたものとしては、沖縄県の天然記念物に指定され、種の保存法においても国内希少野生動植物種に指定されているキクザトサワヘビがおり (当山, 1996)、生息地も保護区に指定されている。また、山口県岩国市のシロヘビ (アオダイショウのアルビノ) は国指定の天然記念物となっている (千石, 1996b)。法律や条例による保全は有効な手段の 1 つであると思われるが、必ずしも爬虫類の個体群の維持や回復までが見込めるわけではない。例えば、キクザトサワヘビでさえ個体数維持のための有効な保全活動が行われているとは言い難い。限られた地域での活動を除けば、ワシントン条約・種の保存法・文化財保護法・文化財保護条例・都道府県や市などが独自に定めた希少種の保護に関する条例などによって規制があること以外に、日本産ヘビ類の保全に関して、生息環境の復元や野外における個体数の回復に関しての有効な対策はほとんどとられていない。ヘビ類に関する研究は、その調査の難しさから、保全の分野だけでなく基礎的な研究分野さえ進みにくい (Todd et al.,

2008; Braz et al., 2014)。そのため、保全の対象とすべきかどうかの判断さえ難しい。保全のためには、その種の基礎的な情報を蓄積し、さらに発展的な研究を行う必要がある。利用できる情報が少なければ、保全のための対策を検討することさえも難しい。例えば、ヘビが生息する環境や餌生物との関わり合いなどの基礎的な生態に関する情報がなければ、効率的な調査方法の立案や保全活動の計画は困難となる。

本州には、多くの地域で 8 種のヘビ類、タカチホヘビ (*Achalinus spinalis*)・ジムグリ (*Euprepiophis conspicillatus*)・アオダイショウ (*Elaphe climacophora*)・シマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*)・ヒバカリ (*Hebius vibakari vibakari*)・シロマダラ (*Dinodon orientale*)・ヤマカガシ (*Rhabdophis tigrinus*)・ニホンマムシ (*Gloydius blomhoffii*) が生息している。この中でも、採集が容易で、データを集めやすい昼行性種では、長期にわたる野外調査や飼育実験などが行われたことにより基礎的な情報が存在し、より発展的な研究も行われている (e.g. Fukada, 1992)。しかし、8 種の中でも夜行性種であるタカチホヘビとシロマダラの 2 種は、研究が進んでおらず、利用できる基礎的な情報さえも少ない。

タカチホヘビは、タカチホヘビ科 (*Xenodermatidae*) に属するアジア固有のヘビである。タカチホヘビ科のヘビは 6 属、約 18 種が報告されており (Cadle, 1987; Uetz and Hošek, 2017)、北は日本から南はインドネシア、西はインドにいたるまで広く分布している。日本にはタカチホヘビ属のヘビが 3 種のみ生息しており、南西諸島の奄美大島・沖縄本島などにアマミタカチホヘビ (*Achalinus wernerii*) が、石垣島・西表島などにヤエヤマタカチホヘビ (*A. formosanus chigirai*) が生息している。そして、本州・四国・九州と周辺の島々には、タカチホヘビが生息している (千石, 1996a)。タカチホヘビは、日本だけでなく中国 (南部・中央部)、ベトナム (北部) などにも分布していると考えられている (Orlov et al., 2000)。タカチホヘビの利用できる生態の情報は少ないものの、夜行性・地中性の小型ヘビであり乾燥・高温に特に弱い種と考えられている (山本, 1984; 大野, 1987; 千石, 1996a)。また主にミミズを捕食していることが知られている (Mori and Moriguchi, 1988)。卵をもった雌の捕獲情報から、おおよその産卵時期が推定されている (e.g. 山本・岡山, 1993; 東常・宇都宮, 1999)。



シロマダラは、ナミヘビ科 (Colubridae) マダラヘビ属 (*Dinodon*) のヘビで、この属では約 8 種が報告されている (Uetz and Hošek, 2017)。近年、マダラヘビ属はオオカミヘビ属 (*Lycodon*) のシノニムとして扱われる場合もある (Guo et al., 2013)。マダラヘビ属のヘビは、東は日本から西はインドにいたるまでアジアに広く分布している (Maki, 1931; Koshikawa, 1982; 鳥羽, 1996b; Orlov et al., 2000; Chettri and Bhupathy, 2009; Hecht et al., 2013)。日本では、奄美大島・沖縄本島などにアカマタ (*D. semicarinatum*)、宮古島・石垣島・西表島・与那国島などにサキシママダラ (*D. rufozonatum walli*)、対馬・尖閣諸島にアカマダラ (*D. r. rufozonatum*) が生息しており、シロマダラは日本固有種でマダラヘビ属の北限種である (鳥羽, 1996a,b)。北海道・本州・四国・九州とその周辺の島々の全国各地に分布する。シロマダラもまた、利用できる情報は少ないものの、夜行性の小型ヘビとして知られている。少ない観察例として日中に観察されたこともある (鳥羽, 1996b; 西海, 2013)。捕獲された抱卵雌の飼育観察の報告から、およその産卵時期・産卵数・孵化期間・幼体の体長などが知られている (e.g. Fukada, 1963; 徳田・本田, 2012)。

両種は、夜行性・小型種という発見しにくい特徴を持つためか、希少種であると考えられてきた (Fukada, 1992)。珍しいという印象が観察者の興味をかきたてるのか、単発的な発見報告は非常に多く存在する (大野, 1978a,b; 千石, 1996b)。しかし、両種の調査は、これまでに本格的に行われたことがなく、その詳しい生態は明らかになっていない。また、適切な評価が困難なためか各都道府県でのレッドデータブックにおいても情報不足 (DD) として記載されている場合も多く (e.g. 香川県, 2004; 宮城県, 2016)、本研究の調査地である山梨県のレッドデータブックにおいても、タカチホヘビ・シロマダラの 2 種は、情報不足として扱われている。

(<http://www.pref.yamanashi.jp/midori/documents/76466667366.txt>, 2017 年 10 月 14 日アクセス)。両種は、多くの日本産のヘビ類同様に保全に関して研究されたことはない。タカチホヘビは、絶滅種にみられる地中性の特徴を持つため、特に情報を収集すべき種である。

## 1-2 研究目的

そこで本研究では、タカチホヘビとシロマダラの自然史・生態に関する情報をまとめることを目的とした。調査では、効率的にヘビ類を発見できると考えられる車を使った路上でのルートセ

ンサスを実施するとともに、路上よりも自然環境に近い環境（自然歩道）も調査地とし、徒歩でのルートセンサスも行った（調査の概要については第 2 章で述べる）。捕獲された個体および捕獲時の情報をもとに、タカチホヘビとシロマダラの両種について、活動時期、繁殖期、季節活動パターン、幼体の活動時期、頭胴長・体重・肥満度の季節的分布など基礎的な自然史・繁殖生態について検討した（第 3 章・第 5 章）。また、自然歩道において、タカチホヘビの活動に影響する要因の特定を行うため、ヘビの出現個体数と気象要因・餌要因が関係しているのかについて、活動時期を初夏・夏・秋の 3 期に分けて解析を行い、より詳細な生態の解明を試みた（第 4 章）。さらに、生息地でのヘビの分布が集中するのかを調べるため空間的分布の集中度について判定した。また、生息環境の選好性を調べることを目的に、ヘビの出現個体数と生息環境要因との関係を調べた。加えて、人による自然環境の改変がヘビの出現に与える影響を評価するため、土壌の硬さ・コンクリート擁壁で覆われた斜面とヘビの出現の関係を論議した。そして、本研究により得られた知見をもとに、両種の生態と地中性小型ヘビ類保全の重要性について、総合考察の中で論議した（第 6 章）。

## 第 2 章

### 材料と方法

この章では、本研究で用いた材料と方法について、概要を述べる。それぞれの調査の詳細については該当する章で述べる。

## 2-1 対象種

本研究の調査対象種は、夜行性のヘビであるタカチホヘビ (Fig. 2-1a,b) とシロマダラ (Fig. 2-2a,b) の 2 種とした。また、補足的に同所的に生息するジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヒバカリ・ヤマカガシ・ニホンマムシも一部の調査で対象とした。

## 2-2 調査地

全ての野外調査は、山梨県上野原市内で実施した。上野原市の大部分の場所は山に囲まれた環境で、河川周辺や比較的低い場所を中心に住宅地や町などがある、山地と人工的な環境が混在した環境となっている。調査は大きく分けて 2 つの異なった環境（路上・自然歩道）で実施した。両調査地では、調査を開始する前年（路上調査では 2007 年、自然歩道調査では 2009 年）に、夜間の予備調査を行っており、タカチホヘビとシロマダラが生息することをあらかじめ確認している。この他にも、ジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヒバカリ・ヤマカガシ・ニホンマムシの生息が確認されており、本州産のヘビ類 8 種が全て生息している環境となっている。

### 2-2-1 路上調査

路上調査では、上野原市内の住宅地、山の周辺の林道などさまざまな環境を通る約 60 km の道路を調査ルートとして設定した (Fig. 2-3a,b)。林道周辺の環境は人工林（スギ *Cryptomeria japonica*・ヒノキ *Chamaecyparis obtusa*）と自然林が混在している。調査ルートの大部分は舗装されていたが、2008・2009 年の調査時には林道の一部（約 2.3 km）に舗装されていない区間があった。しかし、2010 年 4 月までには全ての林道が舗装された。調査ルートは山道でカーブが多く存在するため、調査地の最も離れた 2 点間の直線距離は約 11 km であった。調査地の標高は、低い場所で 205 m、高い場所では 855 m であった。本調査は 2008 年から 2011 年の 4 年間、各年の春から秋まで実施した。

調査は週に 2 回、夜間に、設定した調査ルートを車で巡回して行い、出現したヘビを捕獲した。

調査に用いた車には、フォグランプ（下向きの明るいライト）があり、このフォグランプとヘッドランプ（通常の車のライト）を必ず点灯し走行した。ヘッドランプは、安全確認が必要な場合のみハイビームを用いたが、基本的にロービームを用いて走行した。車を用いた路上調査では、比較的遅い速度（30～60 km/h 以下）が望ましいとされている（Willson, 2016）。2007 年の予備調査から、視界の悪い雨天時でも両種の幼体を発見できる速度を基準とし、本調査での走行速度は最も速い場合でも 45 km/h とした。また最低速度は定めなかった。

### 2-2-2 自然歩道調査

自然歩道調査では、上野原市内の自然林の林縁を通る舗装されていない 310 m の自然歩道を調査地として設定した。標高は約 300 m であった。路上調査の調査ルートとは別の場所になるものの、最も近い場所での距離は約 500 m であった。自然歩道は、北向きの自然傾斜面を掘削し造られた舗装されていない道であり、道の南側は自然林で構成された山となっている（Fig. 2-4）。

この調査地には 3 つの谷がある。最も大きな谷の傾斜はとても緩やかで水が流れている。残りの 2 つの谷は水が流れておらず、傾斜が急である。水が流れていない谷の 1 つは、落ち葉が薄く堆積し、小石が多く存在するガレ場のような環境となっているが、谷の端では土壌とリターが軟らかく堆積する（Fig. 2-5a）。もう 1 つの谷はより急な傾斜となっており、枯れ沢になっている（Fig. 2-5b）。この枯れ沢には、軟らかく堆積した土壌の上に、落ち葉や木の枝などから構成されたリターが厚く堆積する。雨量が多い時期には、枯れ沢に水が流れることがある。調査ルートの斜面の向きは、北向きから西向きに緩やかに変わり、水の流れている谷を境に、東向きとなる。北・西向きの斜面は東向きの斜面に比べ日当たりが悪い。

この自然歩道は自然傾斜面を掘削されて造られた環境のため、補強されコンクリート擁壁で覆われた人工傾斜面と、覆われていない人工傾斜面が混在する（Fig. 2-6a,b）。コンクリートで覆われていない人工傾斜面は、もろい岩と土壌で構成されており、この上に草本類がまばらに自生する箇所も多いが、木本類は少ない。コンクリート擁壁は、ブロック積み上げ型のものと思われ、約 75° の傾斜角度で設置されている。設置場所によってコンクリート擁壁の高さは異なっており、低い場所で 128 cm、高い場所では 280 cm ある。また、設定した調査ルートのうち、人工傾斜面

の高さ 3 m までのコンクリート擁壁で覆われた箇所の割合は 3 割程度となっている。コンクリート擁壁には、水抜き用の穴がある。コンクリート擁壁は、ヘビ類が生息場所として利用することが知られている（照井・徳田, 2014）。本調査地でもアオダイショウ・シロマダラが水抜き穴で発見されており、ジムグリ・アオダイショウ・ヒバカリ・シロマダラがコンクリート擁壁上を移動している様子を観察している。

自然歩道を造るために掘削された人工傾斜面よりも上（自然歩道から約 3 m～4 m 以上）と自然歩道よりも下には自然林が残っており在来の草本・木本類が多く自生している。自然歩道沿いには、植林されたと思われるサクラ（*Cerasus sp.*）や国外外来種であるハリエンジュ（*Robinia pseudoacacia*）も存在する。スギ・ヒノキは、本調査地には植林されていないものの周辺には存在する。

自然歩道の道幅は約 1.5 m から 3 m であり、場所によって異なる。舗装はされていないものの、設置の影響によるものなのか、人による長年の踏み固めの影響のためか、自然歩道の土壌は非常に硬く、年間を通して乾燥していることが多い。自然歩道と人工傾斜面の交わる場所では、斜面上から落ちた土壌・落ち葉・枝などが軟らかく堆積し、リター層が形成されている。堆積している土壌やリターの量は場所によって異なるものの、1 年を通して存在する。夜間には、このリター層、自然歩道、斜面上にミミズ類が出現する。

日中には散歩のため人が訪れることがあるが、夜間に人が訪れることはない。調査地の北には調整池があり、夜には調整池から冷気が流れ込んでくるため、周辺よりもこの調査地の気温は低い。なお、調整池が設置されてから 100 年以上が経過しており、調査地とした自然歩道も同じ時期に設置されたものと推察されるが、コンクリート擁壁の設置時期は不明である（上野原市, 1975）。

調査において、夜間に設定した自然歩道の調査コース（310 m）を、ゆっくり歩きながら 1 回往復し、自然歩道と人工傾斜面上に出現したヘビとミミズの個体数をカウントした。また、出現したヘビは捕獲した。

## 2-3 複数の調査地・調査方法を用いる理由

野外でのヘビ類の研究は難しく、ヘビ類の特性（とても上手に隠れる・観察者が遭遇できる頻度が低い・隠蔽色・隠蔽行動・長い期間活動しないなど）によって妨げられる場合も多い（Todd et al., 2008）。このため、昼行性種・大型種・特定の時期に集中して多く出現する種など、データ収集が比較的容易な種での研究は発展しやすい。対照的に、小型種・夜行性・隠匿性の高い種などの研究は進まず、自然史に関して利用できる情報が乏しい場合も珍しくない。

データ収集効率は、質の良い研究を行う上で考慮しなくてはならない。爬虫類の採集方法は大きく分けると、調査観察者が能動的に採集を行うものと、受動的に採集を行うものに分けられる（Willson, 2016）。能動的な方法の代表的なものは、徒歩や車を用いての直接観察法・カバーボードを用いた直接観察法などがある。いずれも、調査対象種を直接発見することを目的としており、調査場所や調査道具の使用の有無などが、対象種や調査地の状況により変わる。受動的な方法は、主にトラップを用いた方法で、ピットホールトラップ・ファンネルトラップ・ドリフトフェンスなどを併用し生息場所に設置して採集する方法である。これらの方法は、調査対象となる種の採集を行う上で最も適切なものを選ぶことが望ましい。

本研究の対象種は、両種ともに研究が進んでおらず、効率的な採集方法さえも明らかになっていない。また、調査地とした上野原市内での生息環境・生息地も明らかになっていないことから、本調査ではまず、広範囲を調査するのに適していると考えられる、車を用いた路上での直接観察法を選択した。しかし、さまざまな環境の中を通過し長距離の調査を行う路上調査のみで、実際の季節活動パターンや詳細な生息環境を明らかにすることは困難であるため、より自然環境に近く、狭い調査範囲に焦点を当てた調査地（自然歩道）での徒歩による直接観察を併せて行った。受動的な調査方法は、広範囲で調査を行う路上調査では困難であり、自然歩道調査においても散歩による人の往来を考慮し実施しなかった。

## 2-4 捕獲したヘビの計測

捕獲したヘビは、乾燥を防ぐため、捕獲場所の土や落ち葉などとともにチャック付きの厚手のビニール袋に入れ、湿度を保てるように努めた。そして、計測のため研究室に持ち帰り、性別・頭胴長・尾長・体重・卵の有無を記録した。頭胴長と体重から肥満度指数（BCI）を、 $[\text{体重}/(\text{頭}$

胴長)<sup>3]</sup>として算出した。

雌雄判別は、セックスプローブを用いて行った。また、個体識別のため腹板の切除を行った。触診により卵の有無を調べ、卵が確認された場合には卵数を記録した。本研究では、卵が確認された雌を抱卵雌、確認されなかった雌を非抱卵雌として扱った。計測が終わった個体は、捕獲した場所へ放した。路上調査では、次の調査日にダブルカウントのないように放し、自然歩道調査では、調査日または次の調査日の前日までに放した。タカチホヘビは、特に高温に弱いことから、捕獲されたヘビの調査地と研究室の移動は必ず夜に行った。

## 2-5 解析

解析の詳細については各章で述べる。本研究におけるデータ解析には、Program R (version 2.15.1) または Excel 統計を用いた。





Fig. 2-1. 調査対象種 タカチホヘビの成体 (a) と幼体 (b)





Fig. 2-2. 調査対象種 シロマダラの成体 (a) と幼体 (b)



Fig. 2-3. 路上調査 調査地 (a. 山間部の林道、 b. 住宅地周辺の道路)





Fig. 2-4. 自然歩道調査 調査ルート（赤線）と調査地の地形



Fig. 2-5. 自然歩道調査 調査地 水の流れていない2つの谷 (a. ガレ場、b. 枯れ沢)





Fig. 2-6. 自然歩道調査 調査地の人工傾斜面 (a. コンクリート擁壁で覆われた人工傾斜面、b. もろい岩・土壌・自然植生で構成された人工傾斜面)

## 第 3 章

### タカチホヘビの自然史 ー生活史と繁殖生態ー

### 3-1 はじめに

動物の自然史に関する情報は、より焦点を絞った研究を行うための基礎的な情報を提供する。自然史は、生態学の基礎的な情報であるパターンとその因果関係を明らかにすることを可能にする (Ricklefs, 1990)。また、質の良い自然史に関する情報は、生態学だけでなく、行動・進化・保全など様々な分野において研究の基礎となり、時代を問わず貴重な情報源となる (Greene, 1986)。Bury (2006) は、自然史と野外生態学は、爬虫類・両生類の保護と管理の成功に欠かすことのできないものとしている。McCallum and McCallum (2006) もまた、爬虫類・両生類の分野において自然史に関する研究は重要としており、生活史の貴重な情報を提供してきたとしているが、近年、自然史に関する研究は減少傾向にあると報告している。ヘビ類においても、自然史に関する研究を通して、生態について多くのことが明らかになってきた (Dorcas and Willson, 2009)。そのため、現代においても自然史的研究の重要性は変わらず、情報を蓄積すべき研究分野である。

有鱗目の爬虫類の中でも 28 %は地中性種とされている (Measey, 2006)。地中性の特徴を持つ爬虫類では、地表性種よりも発見と採集が難しいことから、研究自体が少なく、生態・保全の分野においても十分に研究されていない (Measey, 2006; Henderson et al., 2016)。ヘビ類の研究は、ヘビ類の特性（とても上手く隠れる・観察者が遭遇できる頻度が低い・隠蔽色・隠蔽行動・長い期間活動しないなど）によって妨げられる場合も多く、大型種や昼行性種などの研究は多いものの、地中性種・小型種・夜行性種などでの研究は少ない (第 1 章)。有鱗目の中でも、地中性のヘビ類の研究は特に困難なものなのか、地中性・小型体型の特徴を合わせ持つヘビ類の生態が研究されている地域も限られており、アメリカ・ブラジル・オーストラリアなどでは、研究されている種が少なからず存在するものの (How and Shine, 1999; Willson and Dorcas, 2004; Parpinelli and Marques, 2008)、アジアでは、ほとんど何も研究されていない。このような研究の進みにくい特徴を持つ種において、採集の際に得られる基本的な自然史の情報（日時・体サイズ・雌雄・卵の有無など）は特に重要であり、生態や保全など各分野のより発展的な研究の足掛かりとなる。

タカチホヘビ科のヘビは、その科全体にわたって詳しい生態が明らかになっておらず、利用できる自然史に関する情報さえも少ない (第 1 章)。タカチホヘビは、タカチホヘビ科の中では最も



利用できる情報が多いものの、その多くは偶発的な発見報告である（金井, 1969; 大野, 1978b）。少数のサンプルから、自然史に関する情報がまとめられたことはあるものの（山本, 1981; 山本, 1984; 金井, 1969）、夜行性・地中性・小型体型といった採集を困難にさせる特徴を併せ持つためか、野外調査が実施されても、多くのサンプルが得られたことはこれまでにない。そのため、詳しい活動時期（季節活動パターン・抱卵雌の活動時期・幼体の活動時期・冬眠期間）や活動時間帯などは明らかになっていない。発見報告の中には、卵をもった雌の捕獲の情報があり、おおよそその産卵時期は 6 月から 8 月頃と考えられている（山本・岡山, 1993; 千石, 1996a; 東常・宇都宮, 1999）。

この章では、路上調査・自然歩道調査で得られた情報から、タカチホヘビの出現時期・季節活動パターン・出現時間帯・雌雄別の頭胴長・体重・肥満度の組成と季節変化・抱卵雌についての情報など、研究の足掛かりとなる基礎的な自然史に関する情報として、特に生活史と繁殖生態をまとめることとした。なお、タカチホヘビは地中性であると考えられているが、林床や舗装された道路など地表で発見されることも多く（大野, 1987b）、地表での活動にも生態的に重要な意味合いがあると考えられるため、本研究の全ての調査において、地表で活動しているヘビを対象に調査した。

## 3-2 調査方法

### <調査>

路上調査は 2008 年から 2011 年の 4 年間実施した。調査期間は、2008 年は 5 月 3 日から 12 月 5 日（全 63 回）、2009 年は 4 月 11 日から 11 月 25 日（全 63 回）、2010 年は 4 月 9 日から 11 月 18 日（全 64 回）、2011 年は 4 月 11 日から 11 月 25 日（全 67 回）である。4 月または 5 月より調査を始め、その年の最後の出現個体が確認された日から少なくとも 30 日以上は調査を続けた。その後は、冬眠したものとし調査を終了した。本州において、タカチホヘビと分布の重なる他種、ジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヒバカリ・ヤマカガシが、11 月から 12 月には野外で観察されなくなることが報告されている（Fukada, 1992）。調査頻度は可能な限り週に 2 回とし、調査間隔は次の調査日まで 2 日以上空けるよう努めた。調査は、どの季節でも暗い時間帯

である 20 時を開始時間とした。調査終了時間は定めなかったものの、多くの場合約 3 時間で終わり、23 時には調査を終了した。ヘビを発見した際には直ちに捕獲し、場所・時刻を記録した。轢死した個体を発見した際にも同様の記録を行い、死体は回収した。また、2008 年・2009 年は本研究の主な調査対象であるタカチホヘビとシロマダラ以外のヘビを発見した際にも同様の方法で記録を残した。

自然歩道調査は 2 年間実施し、2010 年は 5 月 4 日から 11 月 20 日（全 57 回）、2011 年は 5 月 1 日から 11 月 19 日（全 57 回）に行った。2009 年に行った予備調査に基づき、出現個体が確認される 20 日程前の 5 月上旬を調査開始時期とした。調査終了日は路上調査と同様に、その年の最後の出現個体が確認されてから 30 日後とした。その後は、冬眠したものとし調査を終了した。調査は週に 2 回、18 : 00 ~ 5 : 00 の時間帯内で 1 時間毎に行い、310 m の調査コースを、ゆっくり歩きながら 1 回往復（計 12 往復）し、自然歩道と人工傾斜面上に出現したヘビを捕獲した。自然歩道に出現したヘビはその全てを捕獲したが、人工傾斜面上に出現したヘビは高さ 3 m までのものを調査対象とし捕獲した。体の一部が地中やリター層の中に隠れている場合でも、出現したものとして捕獲し、捕獲時の時刻とその場の照度を記録した。さらに、照度は出現の有無に関わらず、調査地の始点（0 m 地点）・中間地点（155 m 地点）・終点（310 m 地点）で各時間帯に計測した。日長の季節変化によって、調査開始終了時刻は暗い時間帯のことも（活動している時間帯の可能性も）あるため、2010 年のみ補足的に追加調査を行った。追加調査の時期と時間は、8 月 14 日から 9 月 11 日までは 18 : 00 ~ 6 : 00（1 時間の調査時間帯を追加）、9 月 14 日から 11 月 20 日までは 17 : 00 ~ 6 : 00（2 時間の調査時間帯を追加）であった。追加調査も同様の方法で行った。雌雄判別はセックスプローブを用いて行ったが（第 2 章）、2008 年のみ、タカチホヘビの幼体の性判別が可能なサイズのセックスプローブを入手することができなかったため、頭胴長 133 mm 以下の小型個体は性別不明として記録した。2009 年以降は小型のセックスプローブを用いて、小型個体も全て性判別を行った。

< 解析 >

季節活動パターン

自然歩道調査によって捕獲されたタカチホヘビの季節的な出現数の変化の傾向を調べるため、平滑化スプラインを用いた非線形モデルである、一般化加法混合モデル(GAMM)を用いた(Wood, 2006a, b)。一般化加法混合モデルは、非線形のパターンまたは傾向を検出し、理解するために有効な方法であり(e.g. Shimazaki et al., 2011; Papastamatiou et al., 2013)、そのパターンは可視化される。一般化加法混合モデル(正規分布)を用いて、15日あたりの出現個体数と調査経過日数の関係を調べた。応答変数は、15日おきのタカチホヘビの出現個体数とし、説明変数は、調査経過日数とした。また、ランダム効果として年の要因を扱った。15日おきの調査回数は必ずしも一致しなかったため、オフセット項に15日おきの調査日数を設定した。路上調査においては、各年のサンプル数が十分に得られなかったことから、この方法を用いることができなかったため、各月の出現数を、ヒストグラムのみを用いて示した。

#### 時間的分布

自然歩道調査において、タカチホヘビの出現時間帯の分布が一様に分布しているか、ランダムに分布しているのか、集中して分布しているのかを明らかにするため、森下の分布集中度指数( $I_\delta$ )を用いて、分布集中度の判定を行った(Morisita, 1959)(式1)。 $I_\delta > 1$ ならば集中分布、 $I_\delta = 1$ ならばランダム分布、 $I_\delta < 1$ ならば一様分布となる。さらに $I_\delta$ が有意に1から異なるかどうかを、統計量 $F$ の有意性により判定した(式2)。 $F$ の値と、 $F$ 分布の第1自由度( $n-1$ )、第2自由度( $\infty$ )の値と比較し、算出した $F$ の値が大きければ有意に集中分布することになる。2010年・2011年の18時から翌朝5時までを1時間ごとに区分したデータを解析に用いた。

$$I_\delta = n \frac{\sum_{i=1}^n x_i(x_i - 1)}{N(N-1)} \quad \text{式 1} \quad F = \frac{s^2}{x} = \frac{I_\delta(N-1) + n - N}{n-1} \quad \text{式 2}$$

( $n$  : 時間区分数,  $N$  : 総出現個体数,  $x_i$  : 各時間区分での出現個体数)

### 3-3 結果

路上調査では、4年間で全150個体を捕獲した。2008年に34個体、2009年に56個体、2010年に29個体、2011年に31個体を捕獲した（路上調査では生体と轢死体が発見されたが、本研究ではこれを分けずに結果を示すため、回収された死体に関しても生体と合わせて捕獲という表現を用いた）。全ての個体は、舗装道路で捕獲され、未舗装道路での出現はなかった。雄が68個体、雌が72個体、性判別ができなかった小型個体が2008年に捕獲された10個体であった。再捕獲個体はいなかった。路上調査において捕獲されたヘビ類は7種であったが、タカチホヘビの捕獲数が最も多かった（Appendix. 1）。

自然歩道調査では、2年間の調査で全146個体を捕獲した。2010年が87個体、2011年が59個体であった。19個体が再捕獲され、2010年は雄が6個体、雌が0個体、2011年は雄が6個体、雌が7個体であった。これらの捕獲された個体のうち、3個体は2回再捕獲された。再捕獲の間隔は、6日から432日であった。再捕獲された個体は、全て自然歩道調査で捕獲された個体であり、路上調査で捕獲された個体が自然歩道調査で発見されることはなかった。

#### 3-3-1 季節活動パターン

路上調査におけるタカチホヘビの出現期間は、2008年が5月17日から10月24日、2009年が5月7日から10月14日、2010年が5月11日から10月25日、2011年が5月10日から10月20日であった。季節活動パターンは雌雄ともに二峰性を示した（Fig. 3-1）。雌雄ともに、出現時期は5月から10月であった。しかし、季節活動パターンの1つ目のピークの時期は雌雄で異なった。雄は6月に最初のピークがあり、年間を通しての出現数が最大となった。その後、7月・8月と出現数が減少するものの、9月・10月には増加した。雌は5月・6月と出現が確認されたものの少なく、7月・8月に1つ目のピークを示し、7月の出現数が最大であった。9月には出現数が減少したものの10月には再び増加した。月別の雌雄割合をみると、6月は有意に雄が多く出現した [binomial test (expected ratio = 0.5),  $P < 0.05$ ]。7月・8月は有意に雌が多く出現した [binomial test (expected ratio = 0.5),  $P < 0.05$ ]。その他の月には有意差がみられなかった [binomial test (expected ratio = 0.5),  $P > 0.05$ ]。

自然歩道調査におけるタカチホヘビの出現期間は、2010 年が 5 月 19 日から 10 月 23 日、2011 年が 5 月 21 日から 10 月 22 日であった。出現様式は初夏と秋にピークを持つ二峰性を示した (Fig. 3-2, 3-3)。初夏のピークは 5 月後半から 6 月前半となり、この時期に出現数の増加がみられた (Fig. 3-3)。6 月後半から 8 月前半にかけて徐々に出現数の減少がみられた。出現期間内では 8 月前半の出現数は最小となった。8 月後半から 9 月後半にかけて出現数が再び増加し、秋のピークがみられた。その後 10 月後半にかけて出現数が再び減少した。雌雄別にみると、雄は 6 月に最初のピークを示した (Fig. 3-2)。その後、7 月・8 月と出現数が減少するものの、9 月には再び増加した。雌は 6 月と 9 月にピークを示したが、9 月の出現数は 6 月の約 2 倍であった。月別の雌雄割合は、5 月に有意に雄が多かった [binomial test (expected ratio = 0.5),  $P < 0.05$ ]。その他の月には有意差がみられなかった [binomial test (expected ratio = 0.5),  $P > 0.05$ ]。

### 3-3-2 抱卵雌の出現時期と卵

路上での抱卵雌の出現期間は、2009 年が 7 月 23 日から 7 月 30 日まで、2010 年が 7 月 12 日から 8 月 5 日まで、2011 年が 7 月 24 日であった。4 年間で全 8 個体を捕獲した。2008 年は捕獲できなかった (Table 3-1)。

自然歩道での抱卵雌の出現期間は、2010 年は 5 月 28 日から 7 月 10 日まで、2011 年は 5 月 27 日から 7 月 26 日までであった。2 年間で 5 個体が捕獲された。

全ての調査を通して 6 月には抱卵雌が捕獲されることはなかった。頭胴長は最小で 295 mm、最大で 438 mm であった。卵数は、最少で 2 卵、最大で 6 卵であった。頭胴長と卵数の関係はみられなかった (Pearson's  $r$ ,  $r = -0.13$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 3-4)。

### 3-3-3 時間的分布

自然歩道でのタカチホヘビの出現時間は、最も早い時間では 2010 年 10 月 23 日の 18:01 であった。2010 年・2011 年の 2 年間の調査を通して、18 時台の出現は 4 回記録されたが、9 月に 1 回、10 月に 3 回と秋に限られていた。最も遅い出現時間は 2011 年 9 月 14 日の 4:56 であった。2010 年に追加調査をした時間帯のタカチホヘビの出現はなかった。本調査地は 18 時台から 19

時台、4 時台から 5 時台には、薄明るいまたは明るいこともあったが（最大 5230 lux）、20 時台から 3 時台の調査において 0.0 lux を超える照度は記録されなかった。2010 年・2011 年に捕獲された全 146 個体のうち 145 個体は照度 0.0 lux での出現であったが、1 個体のみ 0.1 lux で出現した。

タカチホヘビの時間的分布の様式は、有意な集中分布が確認された ( $I_\delta = 1.22$ ,  $F = 3.85$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 3-5a)。20・22・0 時台の出現個体数が多い傾向がみられた。雌雄別に解析を行うと、雌雄ともに有意な集中分布であった（雄:  $I_\delta = 1.18$ ,  $F = 2.28$ ,  $P < 0.01$ ; 雌:  $I_\delta = 1.20$ ,  $F = 2.20$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 3-5b)。雄は、0 時台の出現個体数が最大であったが、雌は 20 時台が最大となった。出現した時間帯の中では、雌雄ともに、18 時台の出現個体数が最少となった。5 時台の出現は確認できなかった。

また、タカチホヘビの季節活動パターンは二峰性を示し、そのピークは初夏と秋であることから、これらの時期の時間的分布様式を調べるため、初夏は、5 月 20 日前後の調査日から約 1 ヶ月間（2010 年 5 月 21 日から 6 月 21 日の全 10 回、2011 年 5 月 21 日から 6 月 20 日の全 10 回）、秋は 9 月 13 日または 14 日から約 1 ヶ月間（2010 年 9 月 14 日から 10 月 13 日の全 8 回、2011 年 9 月 13 日から 10 月 11 日の全 9 回）の 2 つの季節の解析を行ったところ、初夏の時間的分布様式は、雄では有意な集中分布が確認されたが、雌はランダム分布であった（雄:  $I_\delta = 1.31$ ,  $F = 1.86$ ,  $P < 0.05$ ; 雌:  $I_\delta = 1.31$ ,  $F = 1.38$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 3-6a)。雄は 0 時台の出現個体数が最大となり、22 時台の出現個体数も多かった。雌雄ともに、18 時台の出現は確認できなかった。秋は、雌雄ともにランダム分布であった（雄:  $I_\delta = 0.77$ ,  $F = 0.67$ ,  $P > 0.05$ ; 雌:  $I_\delta = 0.97$ ,  $F = 0.96$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 3-6b)。雌雄ともに出現個体数が多いといえる時間帯はなかった。初夏とは違い 18 時台にも出現があった。

### 3-3-4 頭胴長・体重・BCI の分布

路上調査における捕獲個体の頭胴長は、雄が 109 mm から 366 mm、雌は 118 mm から 437 mm であった。雄は 250 mm — 299 mm の群が最大となり、雌は 400 mm — 449 mm の群が最大となった (Fig. 3-7a)。自然歩道調査における捕獲個体の頭胴長は、雄が 105 mm から 335 mm、

雌は 117 mm から 477 mm であった (Fig. 3-8a)。雄は 250 mm — 299 mm の群が、雌は 350 mm — 399 mm の群が最大となった。路上調査において、150 mm — 199 mm の群に属する小型個体の捕獲は少なかったが、自然歩道調査においては 150 mm — 199 mm の群に属する小型個体も多く捕獲され、特に雄の捕獲数は 250 mm — 299 mm の群の次に多かった。

路上調査における捕獲個体の体重は、雄が 0.4 g から 13.0 g、雌は 0.7 g から 20.3 g であった (Fig. 3-7b)。雄は 6.0 g — 8.9 g の群が最大となり、雌は 3.0 g — 5.9 g と 6.0 g — 8.9 g の群が最大となった。自然歩道調査における捕獲個体の体重は、雄が 0.7 g から 12.8 g、雌は 0.8 g から 27.4 g であった (Fig. 3-8b)。雄は 0 g — 2.9 g の群が最大となり、6.0 g — 8.9 g の群も多く捕獲された。雌は 0 g — 2.9 g の群が最大となり 3.0 g — 5.9 g の群も多く捕獲された。自然歩道調査では、0 g — 2.9 g の群に属する個体の捕獲が多かった。

路上調査における捕獲個体の肥満度指数 (BCI) は、雄が  $2.2 \times 10^{-7}$  から  $6.9 \times 10^{-7}$ 、雌が  $1.3 \times 10^{-7}$  から  $6.0 \times 10^{-7}$  であった (Fig. 3-7c)。自然歩道調査における捕獲個体の BCI は、雄が  $2.6 \times 10^{-7}$  から  $6.9 \times 10^{-7}$ 、雌が  $2.2 \times 10^{-7}$  から  $6.1 \times 10^{-7}$  であった (Fig. 3-8c)。両調査ともに、雄は  $3.0 \times 10^{-7}$  —  $3.9 \times 10^{-7}$  の群が最大であったが、雌は  $2.0 \times 10^{-7}$  —  $2.9 \times 10^{-7}$  の群が最大であった。

路上調査と自然歩道調査において捕獲された全個体の中から、尾に欠損のあった個体と奇形個体を除き、頭胴長と尾長を対数変換し雌雄間で比較すると、傾き、切片ともに有意な差がみられた (ANCOVA, 傾き:  $F_{1,278} = 83.03$ ,  $P < 0.01$ ; 切片:  $F_{1,279} = 2137$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 3-9)。尾率 [(尾長/全長)  $\times 100$ ] を算出すると、雄の尾率は 20.4 % から 24.9 %、雌は 14.2 % から 18.7 % となり、雌雄で完全に分かれた。また雌雄判別ができなかった小型個体の尾率は 17.4 % から 23.0 % となり、18.7 % から 20.0 % に属する個体はいなかった。

雄と非抱卵雌の (頭胴長)<sup>3</sup> と体重の関係には、傾き、切片ともに有意な差がみられた (ANCOVA, 傾き:  $F_{1,258} = 18.9$ ,  $P < 0.01$ ; 切片:  $F_{1,259} = 37.8$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 3-10)。非抱卵雌と抱卵雌の (頭胴長)<sup>3</sup> と体重の関係には、傾き、切片ともに有意な差はみられなかった (ANCOVA, 傾き:  $F_{1,129} = 14.0$ ,  $P > 0.05$ ; 切片:  $F_{1,130} = 12.6$ ,  $P > 0.05$ )。

### 3-3-5 季節と頭胴長・体重・BCI の関係

路上調査で捕獲されたタカチホヘビのうち、頭胴長が小さいまたは体重の軽い小型個体は雌雄ともに 5 月に出現した (Fig. 3-11a,b)。雌雄判別できなかった小型個体も 5 月に出現が始まった。自然歩道調査においても雌雄ともに 5 月に最も頭胴長の小さいまたは体重の軽い小型個体の出現が始まった (Fig. 3-12a,b)。路上調査・自然歩道調査で捕獲された全個体のうち、10 日おきの最も小さい個体の頭胴長は季節が進むにつれ有意に大きくなった (Pearson's  $r$ ,  $r = 0.94$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 3-13)。小型個体を除いては、捕獲日と頭胴長または体重の関係には明確な傾向はみられなかった。

路上調査において最も肥満度指数 (BCI) の高かった個体は、5 月 7 日に出現した最も小さな雄 (頭胴長 109 mm) の  $6.95 \times 10^{-7}$  であった (Fig. 3-11c)。また、性判別できなかった幼体も BCI が高い個体が多かった。最も BCI が低かった個体は 8 月 10 日に出現した雌 (頭胴長 372 mm) の  $1.34 \times 10^{-7}$  であった。自然歩道調査において、最も BCI の高かった個体は 5 月 28 日に出現した最も小さな雄 (頭胴長 105 mm) で  $6.91 \times 10^{-7}$  であった (Fig. 3-12c)。最も BCI が低かった個体は 6 月 15 日に出現した雌 (頭胴長 433 mm) の  $2.16 \times 10^{-7}$  であった。両調査を通して、季節的な BCI の大きな変化はみられなかった。

### 3-4 考察

4 年間の路上調査においてタカチホヘビが 150 個体捕獲された。また、同様の方法で捕獲されたヘビ類は他にも 6 種いたものの、タカチホヘビの捕獲数が最も多かった。路上での採集は、タカチホヘビの捕獲方法としては有効な方法の 1 つであると考えられる。ヘビ類の路上での調査は、しばしば活動性を推測するための方法の 1 つとして用いられる (Fitch, 1987)。しかし、路上という限られた環境だけの採集結果は必ずしも正確な活動パターンを示しているとは限らない。Nakachi (1995) は、路上での採集は活動パターンの正確な分析には適さないものの、年間活動期間の概略を示し、最初の見積もりとしては有効であるとしている。本研究では、路上調査だけではなく、より自然環境に近い自然歩道調査を行い、多くの個体が捕獲された。路上調査と自然歩道調査の季節的な出現の傾向は似ていた。そのため、路上調査で得られた結果も、この種の一般的な活動傾向を議論するために適用できるものと判断した。



### 3-4-1 季節活動パターン

一般的に、温帯域のヘビは一峰性または二峰性の季節活動パターンを示す。二峰性の季節活動パターンを示す種は、春または初夏と秋に出現のピークを示し、夏は減少することが知られている (Gibbons and Semlitsch, 1987)。路上調査においてのタカチホヘビの出現数のピークは、雄は6月と10月であり、雌は7月または8月と10月であった。雌雄ともに第1ピークの後、出現数は減少した。自然歩道調査においてもタカチホヘビの出現は、初夏（5月後半から6月前半）と秋（8月後半から9月後半）にピークを持つ二峰性を示し、夏に減少した。路上調査と自然歩道調査では出現のピークの時期に違いがあるものの、どちらもよく似た二峰性のパターンを示した。この特徴は、温帯域に生息するヘビの季節活動パターンと一致する。地表でのタカチホヘビの季節活動パターンは二峰性であると考えられる。

4年間の路上調査を通して、タカチホヘビは5月10日前後に出現が始まり、10月20日前後に出現しなくなった。自然歩道でのタカチホヘビの活動期間は、2年間の調査を通して5月20日前後から10月20日前後であった。すなわち、本調査地におけるタカチホヘビの出現期間は5月中旬または下旬から10月下旬頃の約5ヶ月間であり、冬眠期間は10月下旬から翌年の5月中旬または下旬の約7ヶ月間であると推察される。タカチホヘビの活動期間は、本州に生息する昼行性種（ジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヤマカガシ）と比較すると (Fukada, 1992)、2ヶ月から3ヶ月ほど短いことになる。これには活動時間帯の違いによる温度の差が影響していると思われるが、本調査では、タカチホヘビの地中での活動を評価できていないため、実際のタカチホヘビの活動期間を過小評価している可能性がある。

路上調査において雌雄間での出現数のピークの時期には違いがみられ、6月は有意に雄が多く出現し、7月・8月は有意に雌が多く出現した。自然歩道調査では5月に有意に雄が多く出現した。雄の方が活発に活動する時期が早く、雌の方が遅いとみなすことができる。温帯域のヘビ類では冬眠明けの時期、繁殖のため、雄は雌よりも早く活動するまたは、活動性が増加することが知られているが、これは小型種・地中性種のヘビでも同様とされている (Gibbons and Semlitsch, 1987; Todd et al., 2008; Todd et al., 2008; Kärverno et al., 2011)。本研究の結果も、この特徴と一致し

ている。金井（1969）は本調査地から 20 kmほど離れた場所でタカチホヘビの調査を行い、5 月から 7 月は雌よりも雄がよく捕獲されたと報告している。タカチホヘビにおいても、雌雄での活動時期の違いには、繁殖要因が関係していると考えられるが、生殖腺発達の季節変動の検証や繁殖行動の観察などより詳細な調査が必要であろう。

本研究では、5 月下旬から 8 月上旬まで、抱卵雌を確認できた。路上調査では、ほとんどが 7 月に集中していたが、自然歩道調査では 7 月だけでなく 5 月にも抱卵雌が捕獲された。しかし、両調査ともに 6 月に抱卵雌は捕獲されなかった。これまでの野外での抱卵雌の発見報告と輸卵管内の卵についての報告によれば、6 月中旬から 8 月上旬に卵をもった雌が観察され、主に 6 月から 8 月が産卵期と推定されている（青木, 1974; 千石, 1996a）。本研究の結果もこれまでに推定された期間とほぼ一致する。本調査地でも、タカチホヘビは遅くとも 8 月上旬までには産卵するものと考えられるが、6 月に抱卵雌が全く発見されなかった理由は、本研究では明らかにできなかった。

京都府でのジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヒバカリ・ヤマカガシ・シロマダラの観察によれば、8 月中には産卵し、秋までには孵化することが知られている（Fukada, 1992）。これらの種と同様に考えるならば、タカチホヘビの幼体も遅くとも秋までには孵化していると考えられる。しかし、最も頭胴長の小さいタカチホヘビは、両調査ともに秋には発見されず、5 月に発見された。タカチホヘビは 5 月に孵化するのではなく、産卵された年の秋までには孵化し、その年は地表には出現せず、地中で冬眠し、翌年の 5 月に出現すると考えられる。タカチホヘビの幼体の出現時期については、温帯域に生息するヘビ類の幼体の出現時期と大きく異なる。数少ない類似した報告として、地中性のヘビであるワームスネーク（*Carphophis amoenus*）は、孵化の翌年以降に出現することがノースカロライナで観察されているものの、その要因は明らかになっていない（Willson and Dorcas, 2004）。本研究においてもこの要因は明らかにできなかったが、地中でのタカチホヘビの活動を評価するうえで興味深い課題となる。孵化したタカチホヘビの幼体は、最初の冬眠を経験し、翌年地表に出現する 5 月頃までには頭胴長 100 mm 以上に成長し、冬眠前の 10 月頃までには頭胴長 180 mm 以上に成長するものと考えられる。両調査で得られた個体のデータからは、2 回目の冬眠以降の成長パターンを推定できなかった。

### 3-4-2 時間的分布

タカチホヘビの時間的分布は集中分布しており、これを雌雄別に分けても集中分布が確認された。年間を通してのタカチホヘビの時間的分布は、特定の時間に集中分布するものと考えられる。特に 20 時台の出現個体数が最大となった要因は、どの時期でも日没後となる 20 時台がタカチホヘビの地表での活動開始時間と重なったのではないかと考えられる。18 時台や 4 時台の出現が少なかった要因は、薄明の時間帯を避ける習性があるためと考えられる。季節によっては明るい 18 時台・19 時台・4 時台でもタカチホヘビの出現が少数確認されたが、木々で斜面を覆われた環境にある本調査地では、その時間帯でも出現場所の照度が 0.1 lux を超えることはなかった。調査地周辺が薄明るくなっているにもかかわらず、出現場所が暗かったため観察されたものと考えられる。これまで観察者の経験により夜行性であると考えられてきた本種であるが、一方では暗い林床などで夜以外にも観察されることもあり、活動時間帯を検討する必要があった（金井, 1969; 千石, 1996b）。本研究では、夜行性であることを強く支持する結果が得られたが、出現場所の明るさも関係していることが示唆された。

タカチホヘビの二峰性のピークの時期である初夏と秋の季節を分けて時間的分布の集中度を解析すると、雄は初夏に集中分布が確認されたが、雌はランダム分布であった。雄の出現個体数は 22 時台と 0 時台が多く、初夏の雄の出現時間帯は真夜中に集中するものと考えられるが、23 時台が少なかった理由は不明である。秋のみの解析では、雌雄ともにランダム分布であった。秋の時間的分布は出現個体数が多いといえる時間帯はないものの、18 時台から 4 時台まで出現しており、初夏では確認されなかった 18 時台の出現が確認された。秋は、初夏よりも暗い時間帯が長く、タカチホヘビは季節的な日長の変化により、活動開始時間を変えている可能性がある。

### 3-4-3 頭胴長・体重・BCI の分布と成長

タカチホヘビの頭胴長と体重の分布は、雌雄で大きく異なり、雌の方が大きいまたは重い個体が多く捕獲された。タカチホヘビは性的二型を示す種であると考えられる。尾率は雌雄で完全に分かれ、雄の尾率は雌よりも大きかった。そのため、タカチホヘビは、尾率によって性判別が可

能であることを意味する。さらに、雄は頭胴長が大きくなるほど尾は長く、雌では短かった。ヘビの性的二型については多くの研究がなされており、性的二型を示す要因としては、繁殖、闘争、食性、生息場所の利用などがあると考えられている (Shine et al. 1993)。Shine et al. (1999) は、ガーターヘビ (*Thamnophis sirtalis parietalis*) において、雄の相対的な尾の長さはヘミペニスの大きさに影響を及ぼすこと、交尾の成功率に影響することを示唆している。タカチホヘビも、繁殖活動をより有利に進めるために、雌雄で体格に違いがあるものと考えられる。

肥満度指数 (BCI) の分布は雌雄で異なり、雄の値が高くなり、雌は低かった。これにも雌雄の体格の差が影響していると考えられる。BCI は、体重を (頭胴長)<sup>3</sup> で割った値を算出している。そのため、尾長に対して頭胴長の割合がより大きい雌の BCI はおのずと低い値となる。

雄と非抱卵雌の (頭胴長)<sup>3</sup> と体重の関係には、傾き、切片ともに有意な差がみられた。このことは、雌雄で成長にも違いがあり、雄は雌よりも成長とともに頭胴長に対しての体重が重くなることを意味する。非抱卵雌と抱卵雌の (頭胴長)<sup>3</sup> と体重の関係には、違いがみられなかった。タカチホヘビの雌は、卵を持っても体重が大きく変わらないものと考えられる。

Table 3-1. タカチホヘビの抱卵雌の記録

Date	Time	SVL	Number of eggs	Study site	Dead or alive
23 Jul 2009	1:41	421	2	road	dead
25 Jul 2009	21:30	424	2	road	dead
25 Jul 2009	22:29	398	5	road	alive
30 Jul 2009	21:16	366	5	road	dead
29 May 2010	4:10	396	4	nature path	alive
10 Jul 2010	23:37	438	4	nature path	alive
12 Jul 2010	22:11	326	4	road	dead
23 Jul 2010	20:37	397	2	road	alive
5 Aug 2010	20:37	425	2	road	alive
27 May 2011	21:21	392	5	nature path	alive
15 Jul 2011	21:17	410	6	nature path	alive
24 Jul 2011	20:46	295	3	road	alive
26 Jul 2011	23:03	387	6	nature path	alive

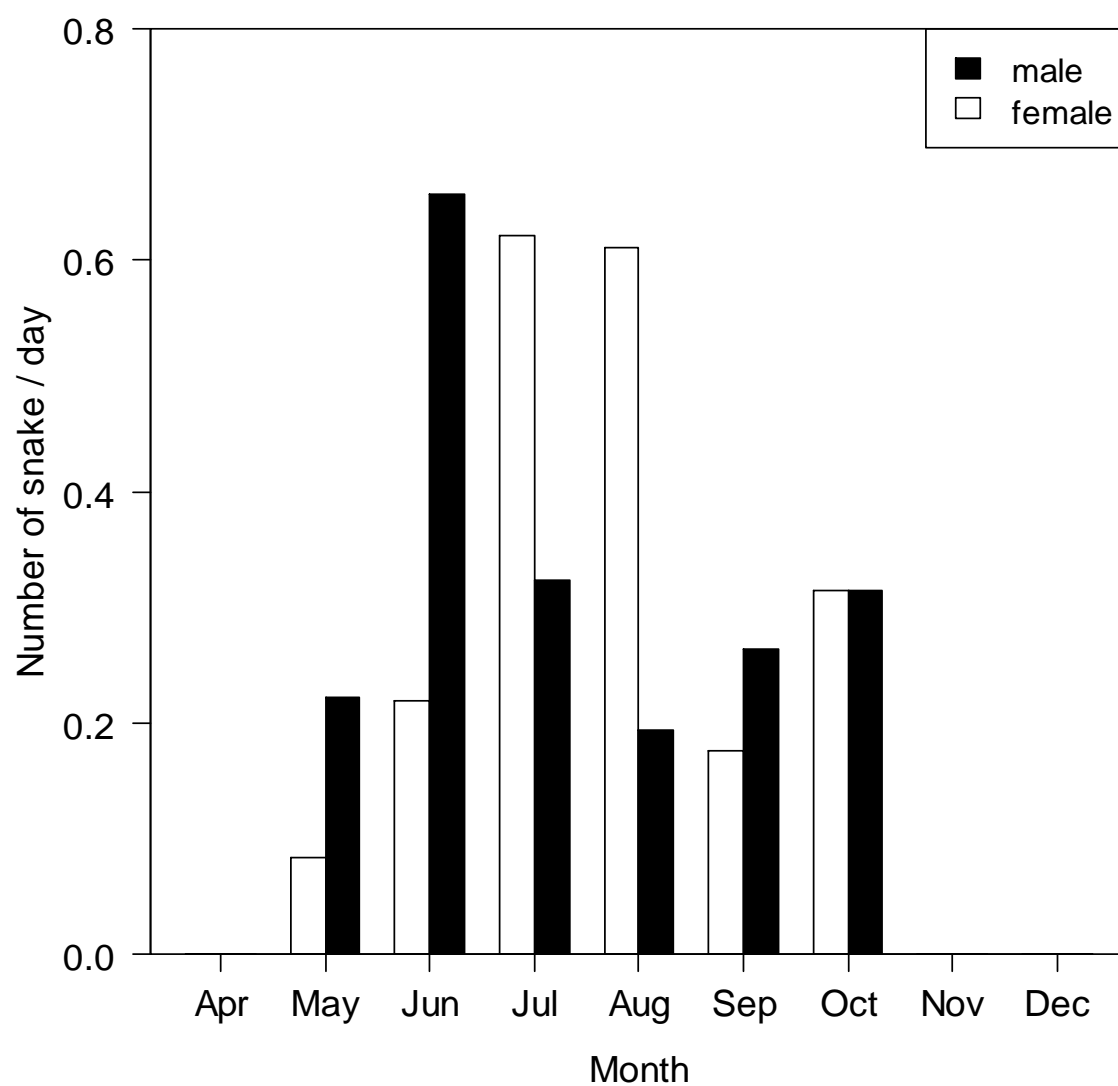


Fig. 3-1. 路上調査におけるタカチホヘビの月別出現頻度（2008年から2011年の捕獲データ）

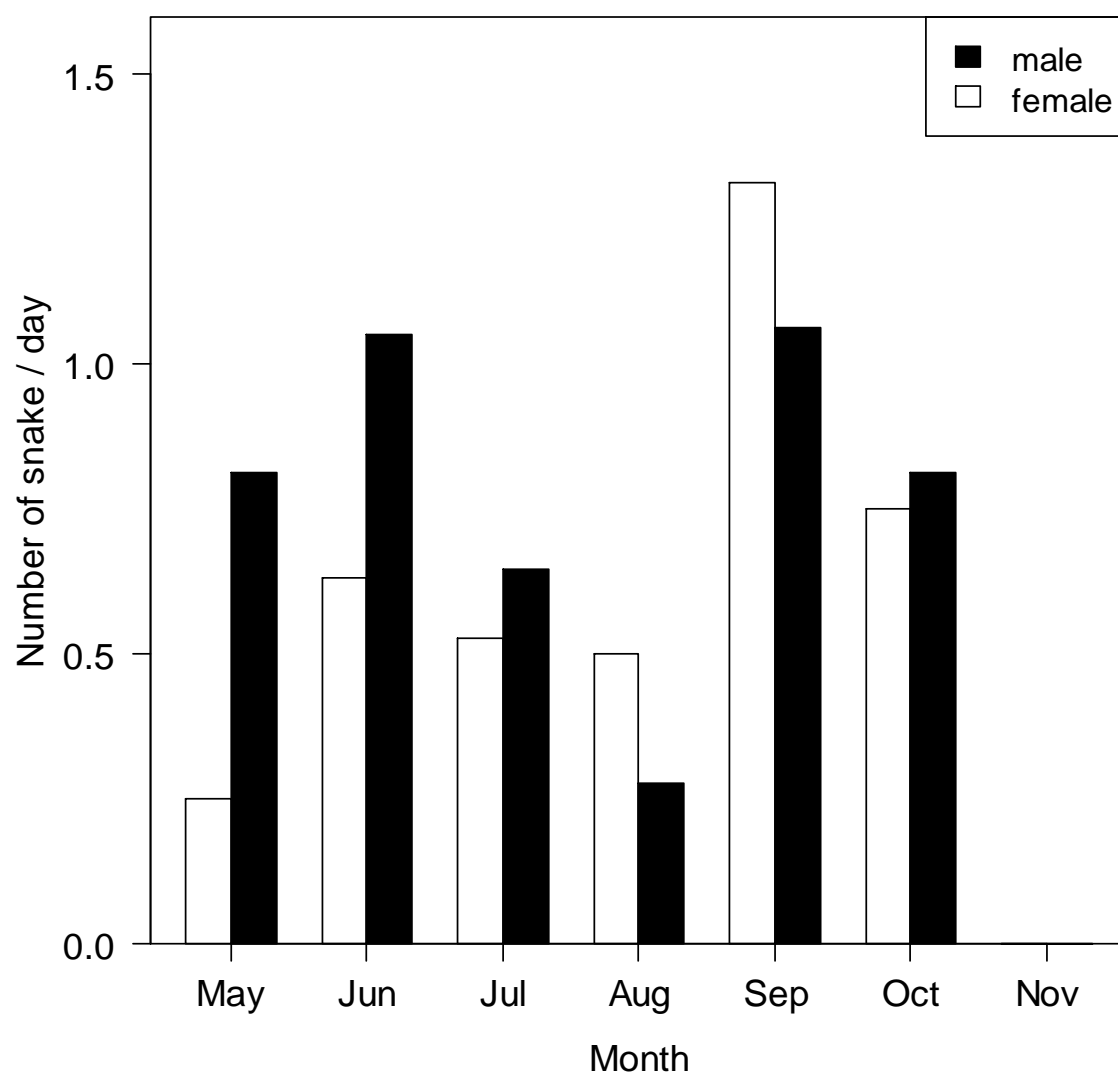


Fig. 3-2. 自然歩道調査におけるタカチホヘビの月別出現頻度（2010・2011年の捕獲データ）

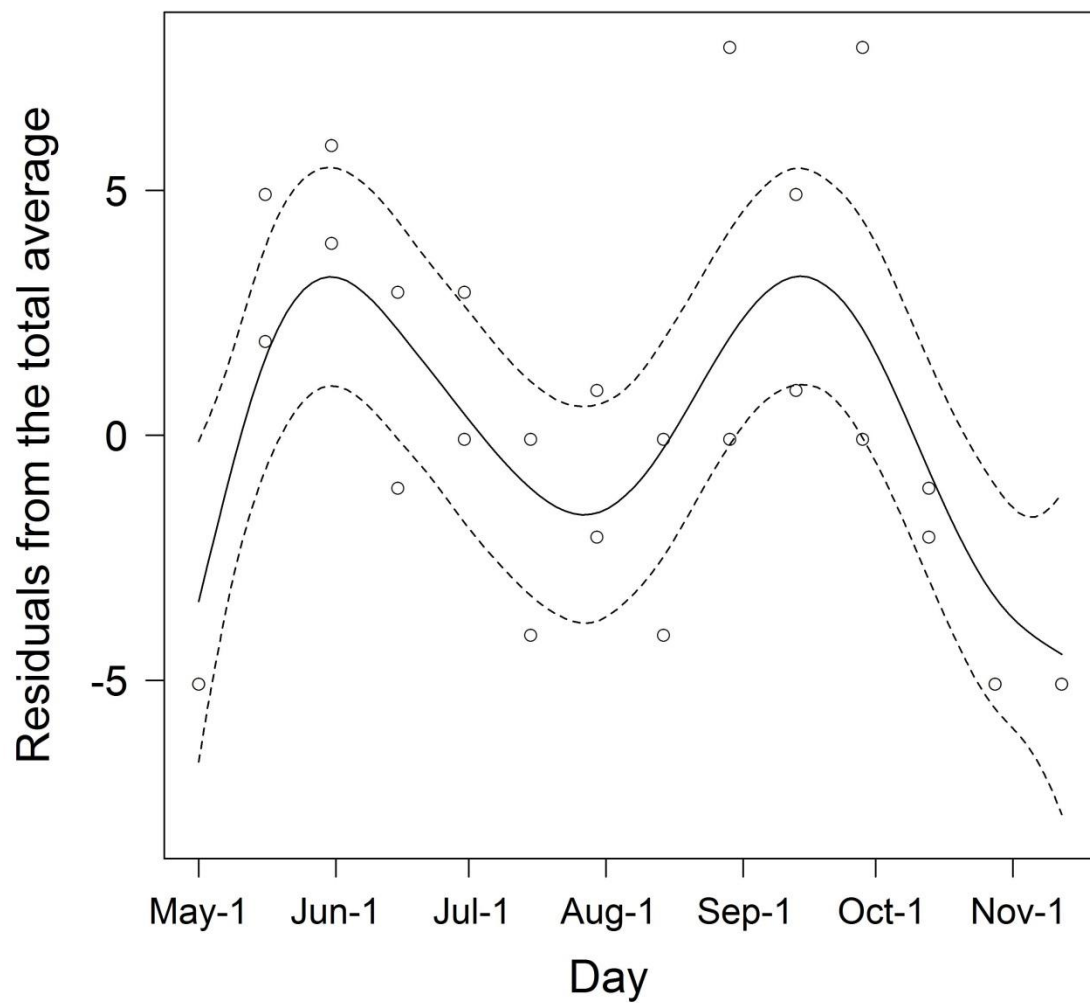


Fig. 3-3. 自然歩道調査におけるタカチホヘビの出現の偏残差プロット（2010 年・2011 年の捕獲データ）

実線は推定値、破線は 95 %信頼区間を示す。Y 軸の値は調査期間中に出現したタカチホヘビの平均値からの残差を示す（平均 = 5.07）。



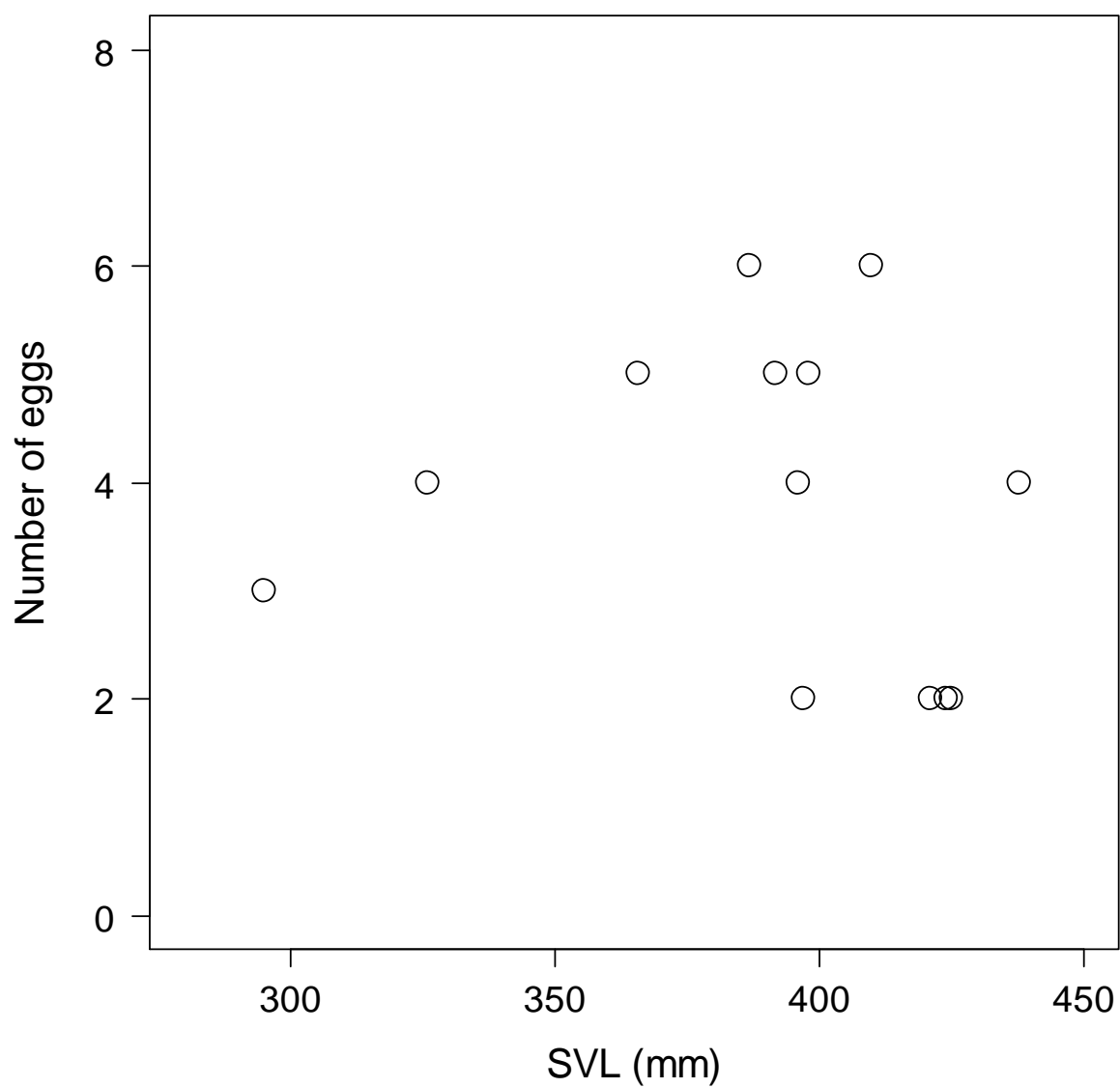


Fig. 3-4. タカチホヘビの抱卵雌の頭胴長と卵数の関係

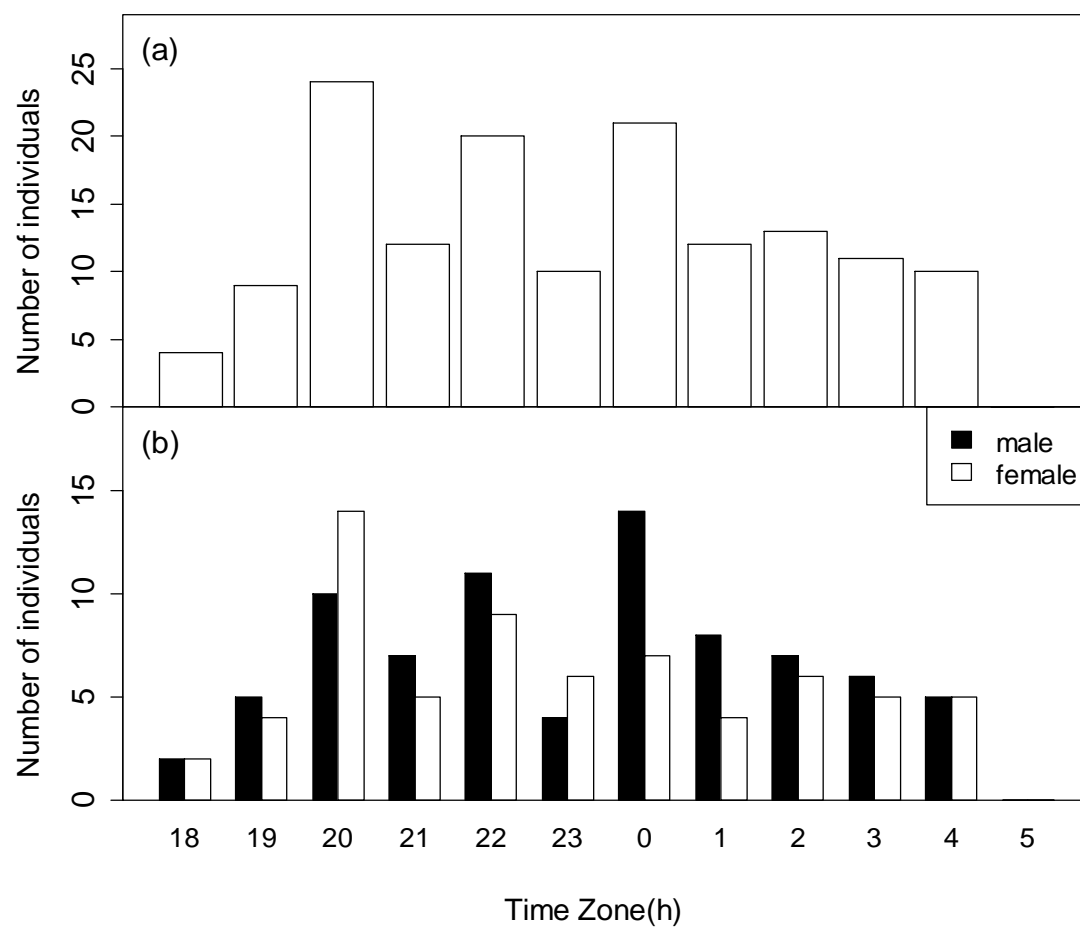


Fig. 3-5. 時間帯別のタカチホヘビの出現個体数 (a)、時間帯別雌雄別のタカチホヘビの出現個体数 (b)

2010 年・2011 年の 18 : 00 ~ 5 : 00 の調査データに基づく。

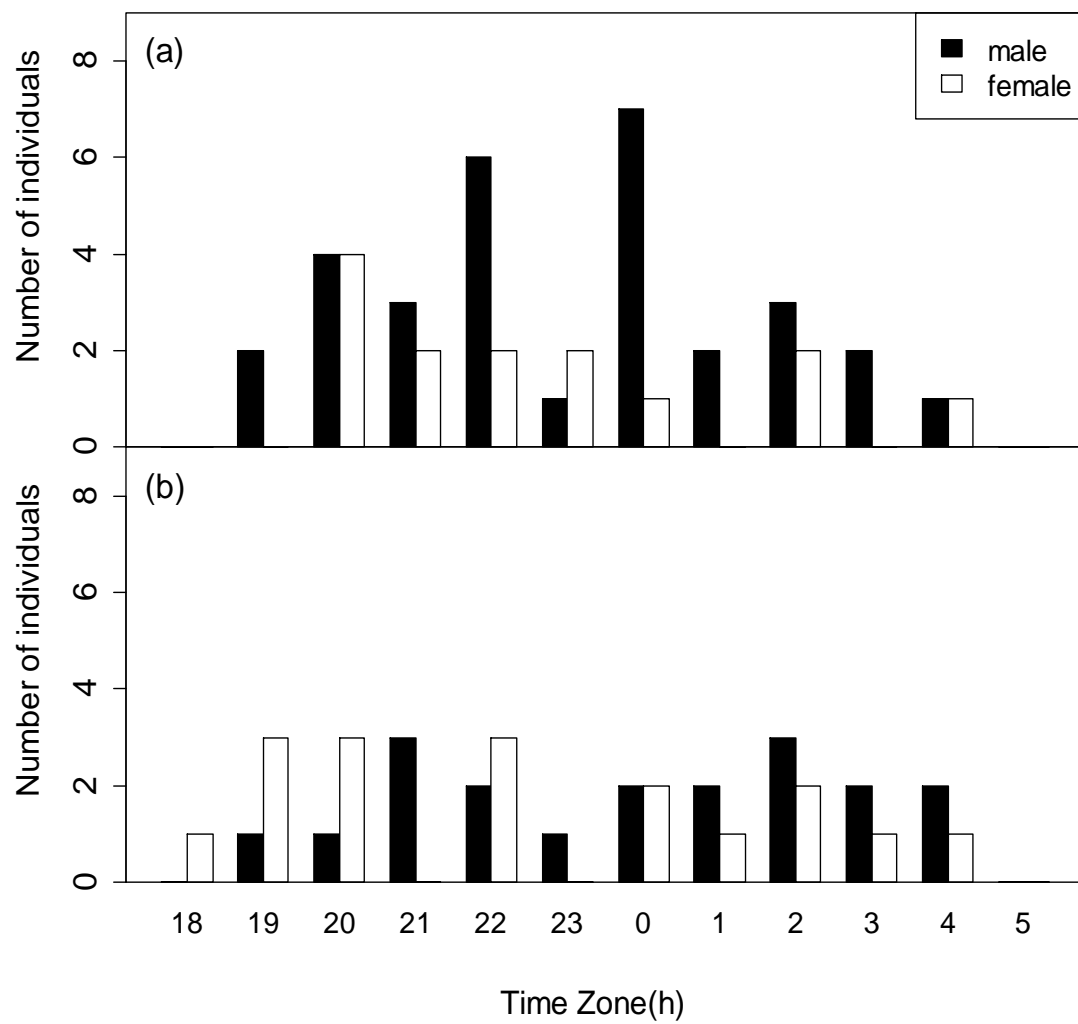


Fig. 3-6. 初夏と秋の時間帯別雌雄別のタカチホヘビの出現個体数

(a) は初夏、(b) は秋を示す。2010 年 5 月 21 日から 6 月 21 日 (全 10 回)・9 月 14 日から 10 月 13 日 (全 8 回)、2011 年 5 月 21 日から 6 月 20 日 (全 10 回)・9 月 13 日から 10 月 11 日 (全 9 回) の調査データに基づく。

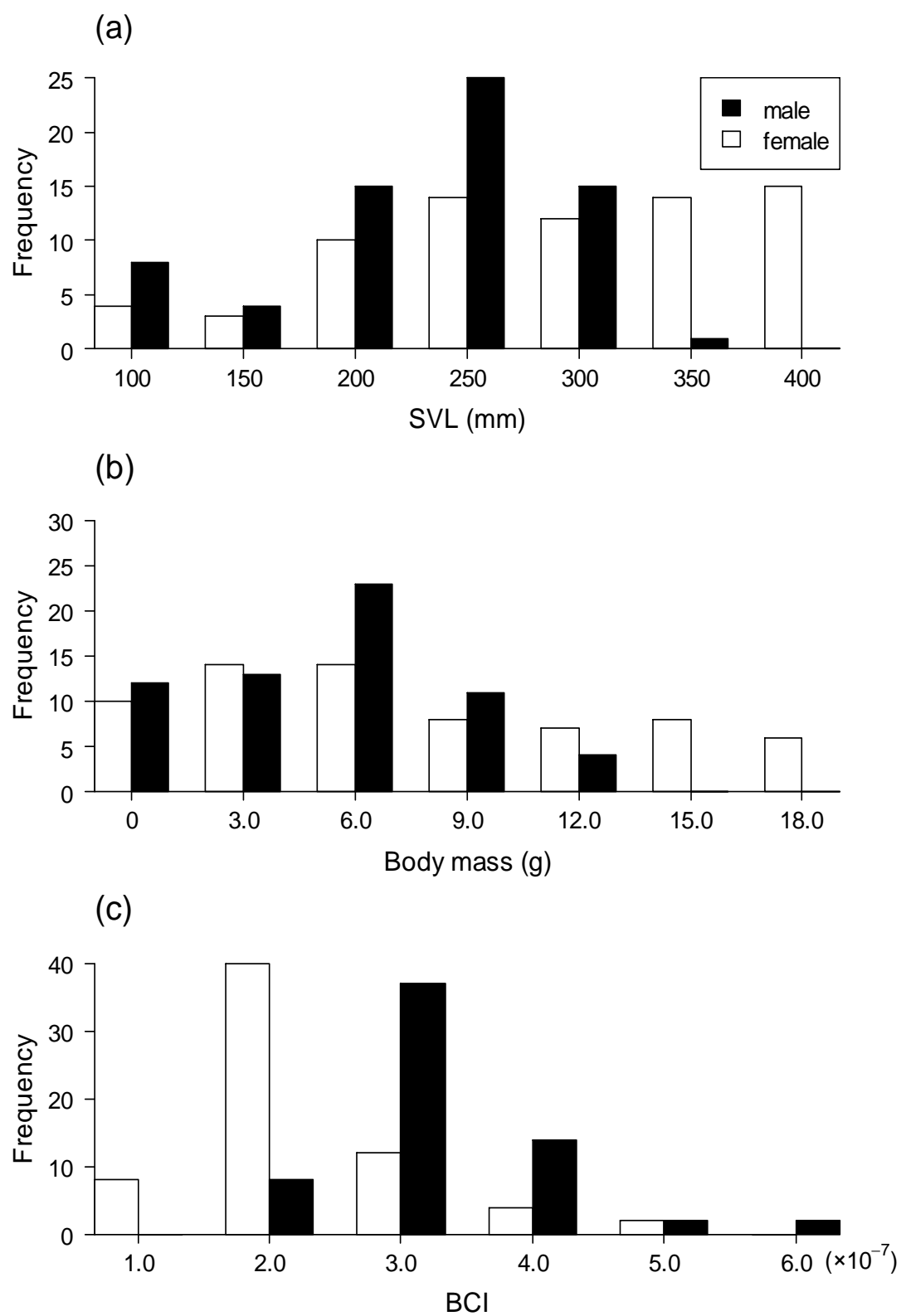


Fig. 3-7. 路上調査におけるタカチホヘビの頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/ (頭胴長)<sup>3</sup>] (c) の頻度分布

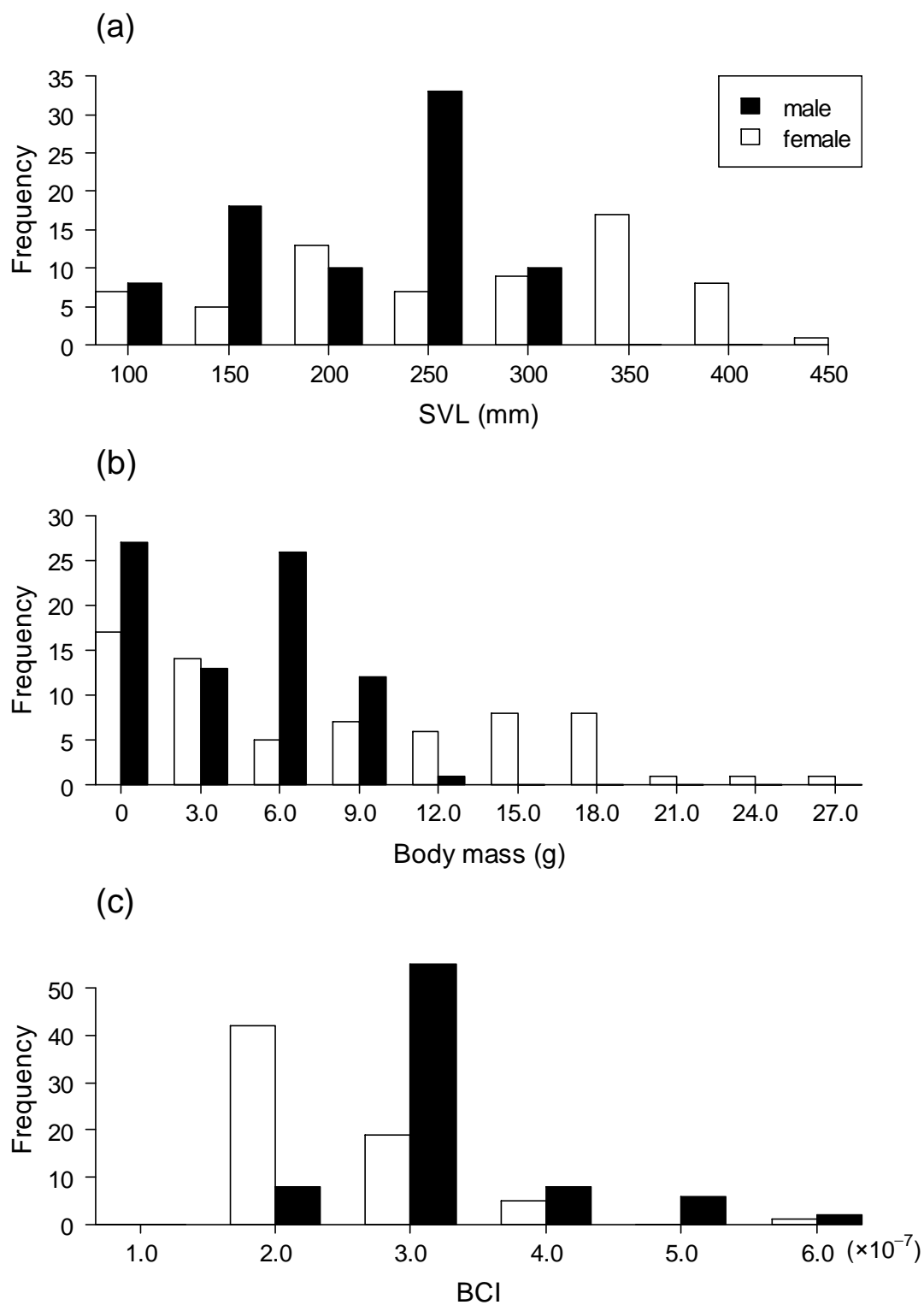


Fig. 3-8. 自然歩道調査におけるタカチホヘビの頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/(頭胴長)<sup>3</sup>] (c) の頻度分布

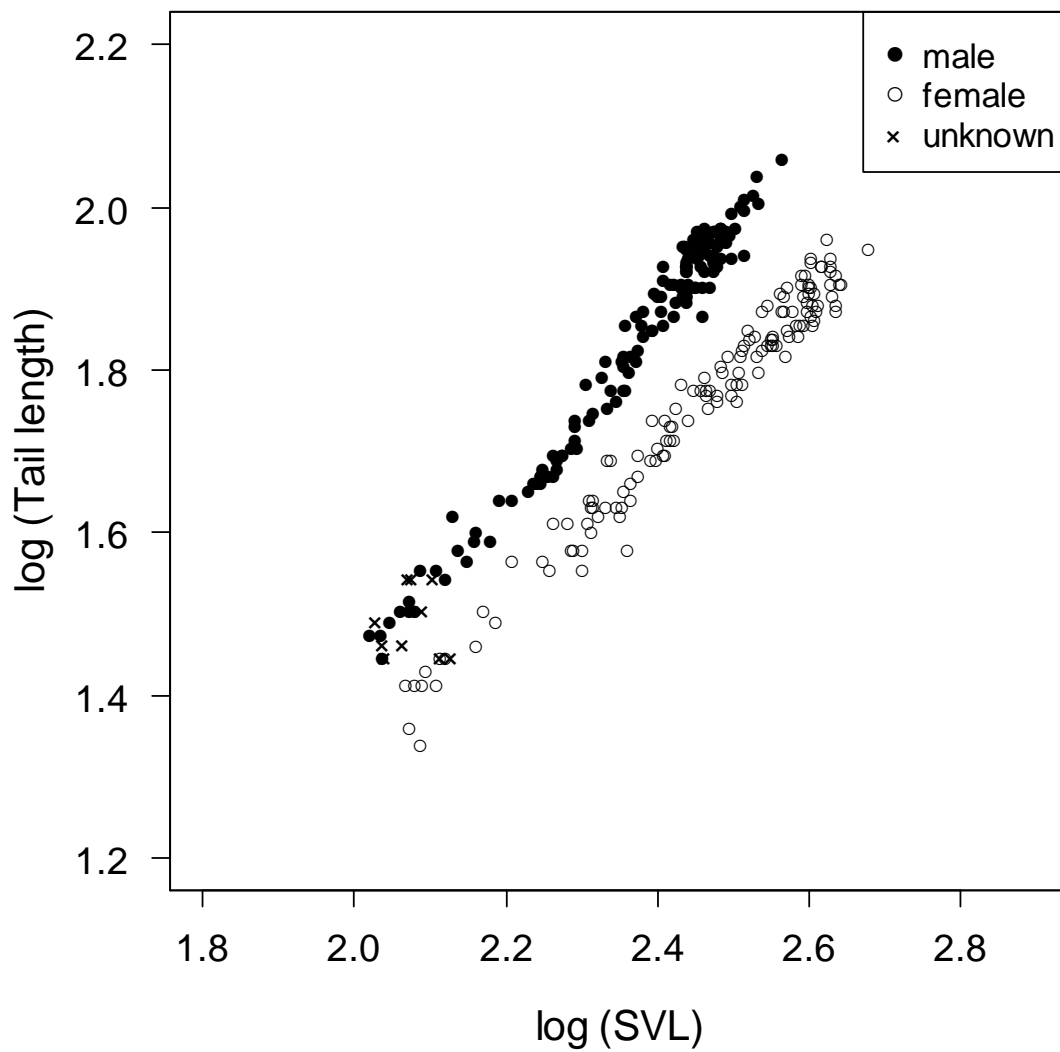


Fig. 3-9. タカチホヘビの雌雄別の  $\log$  (頭胴長) と  $\log$  (尾長) の関係

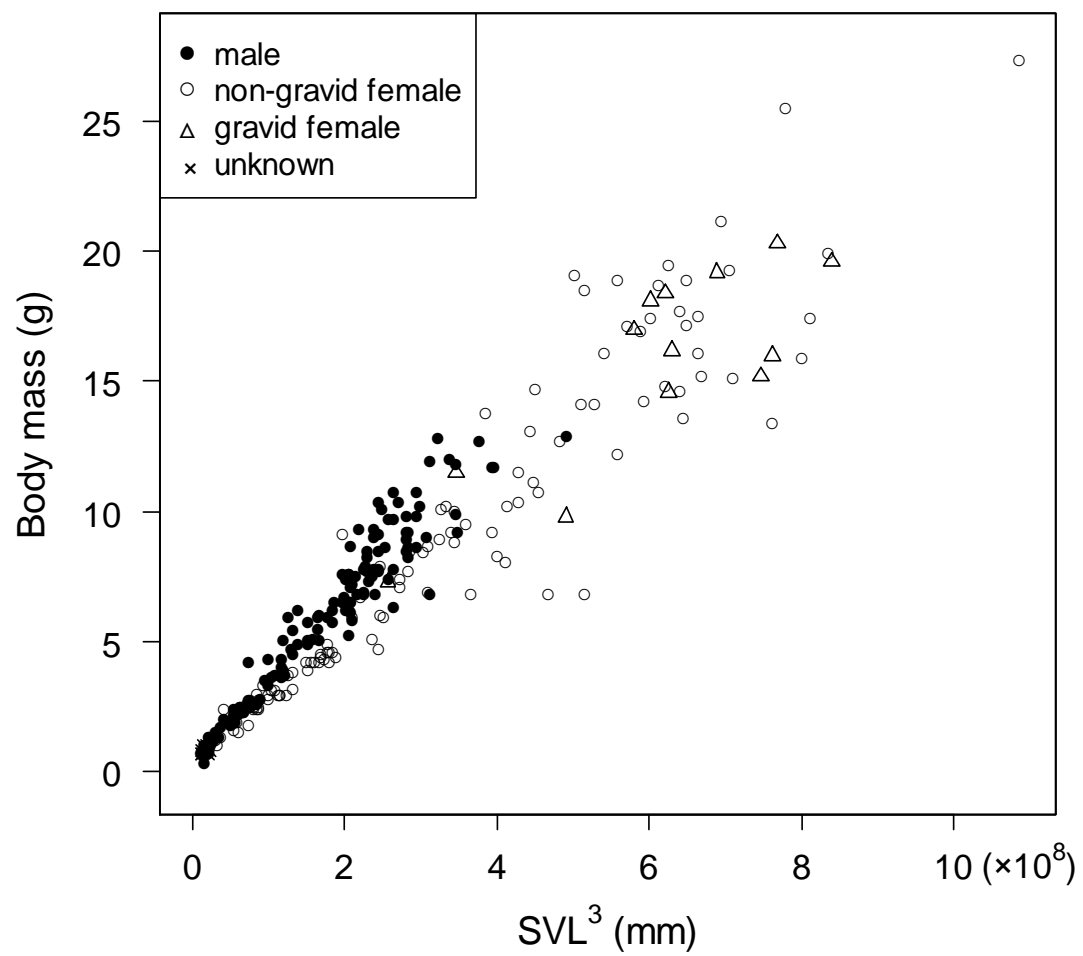


Fig. 3-10. タカチホヘビの雄・非抱卵雌・抱卵雌の体重と（頭胴長）<sup>3</sup>の関係

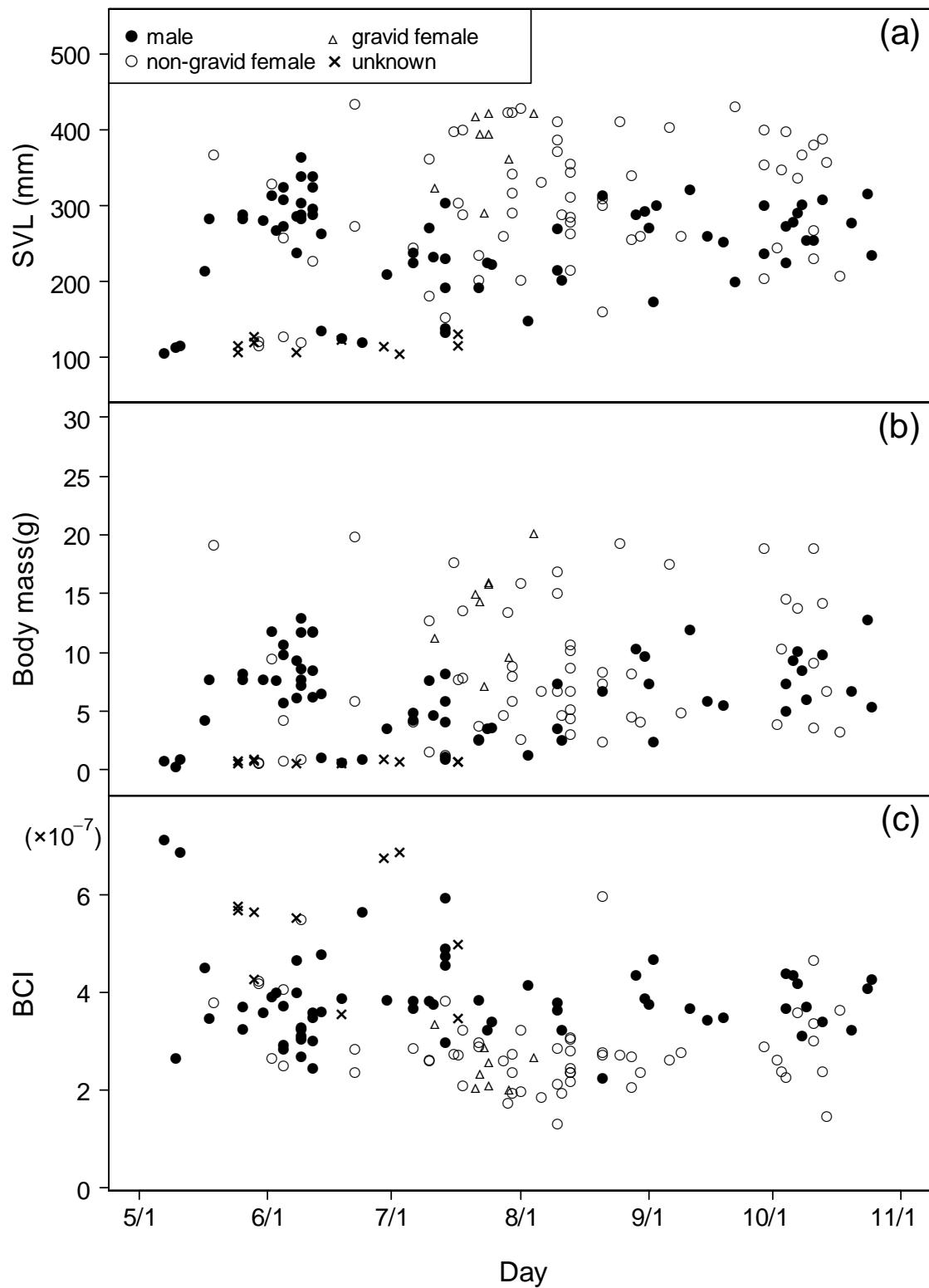


Fig. 3-11. 路上調査における頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/(頭胴長)<sup>3</sup>] (c) と捕獲日の関係



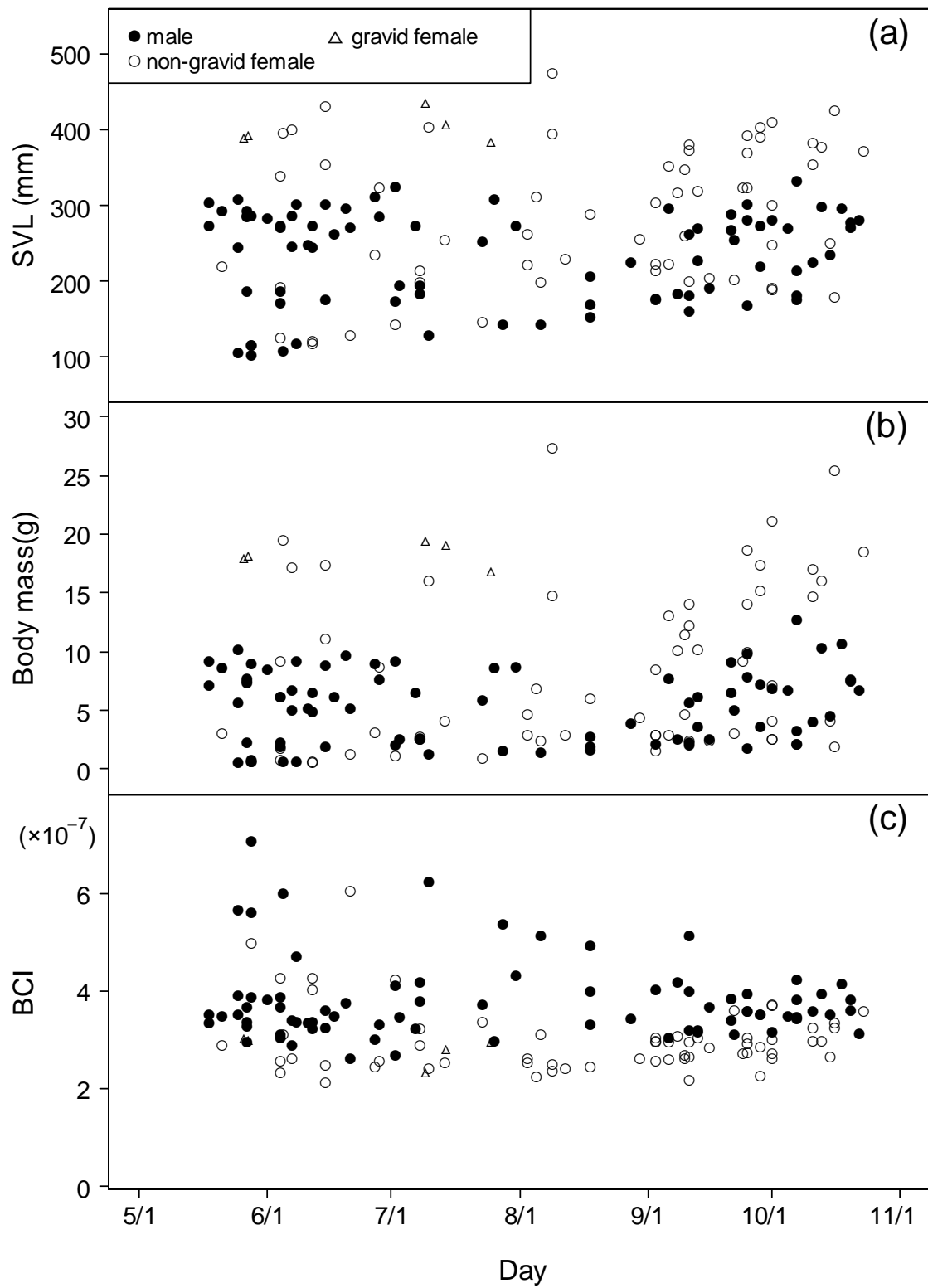


Fig. 3-12. 自然歩道調査における頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/ (頭胴長)<sup>3</sup>] (c) と捕獲日の関係

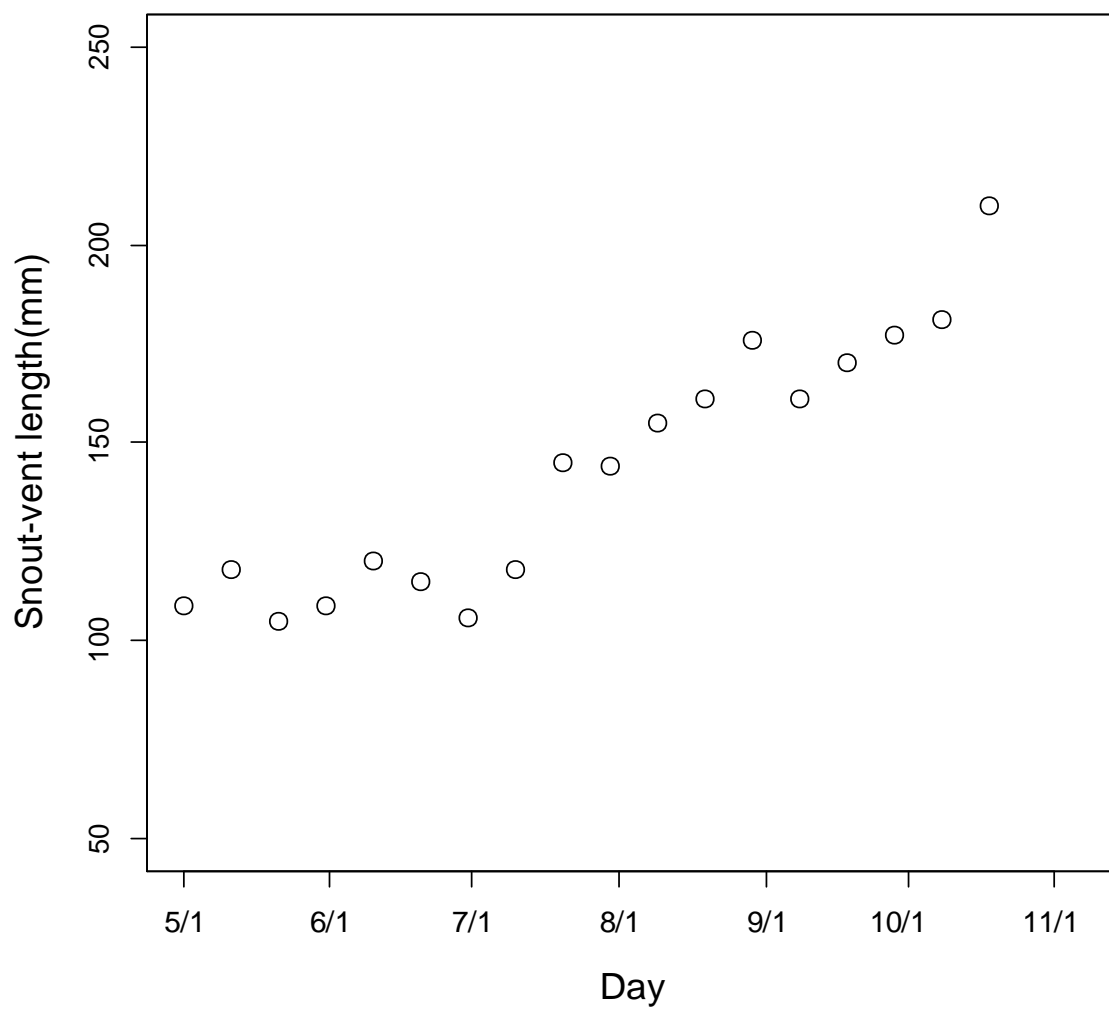
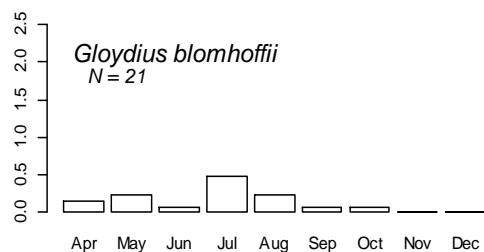
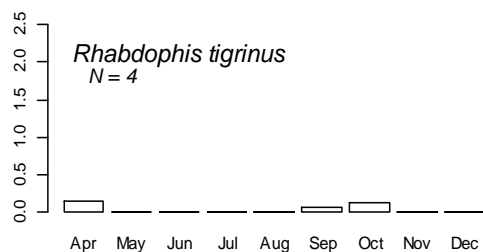
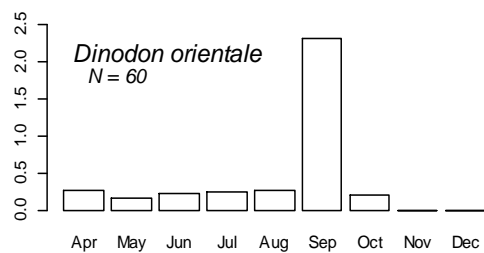
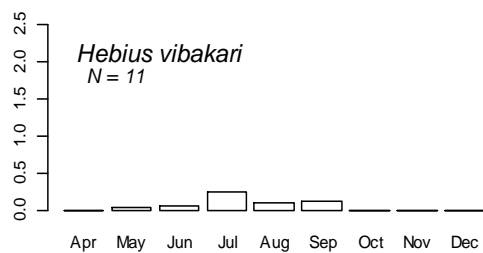
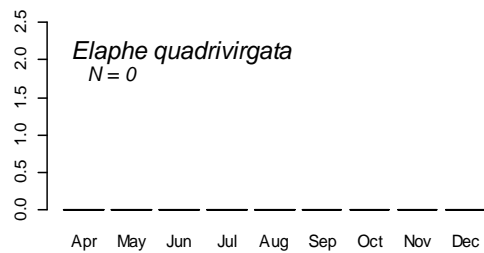
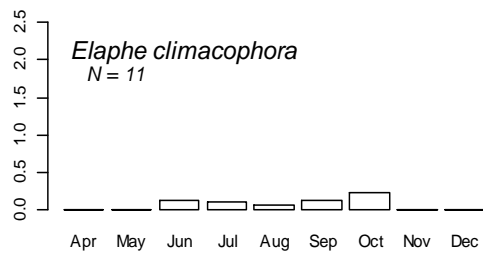
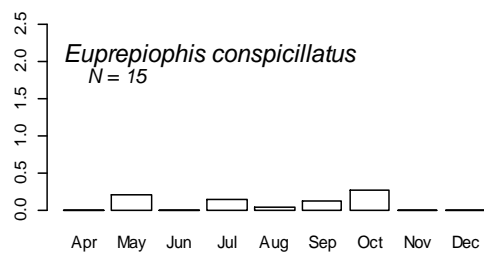
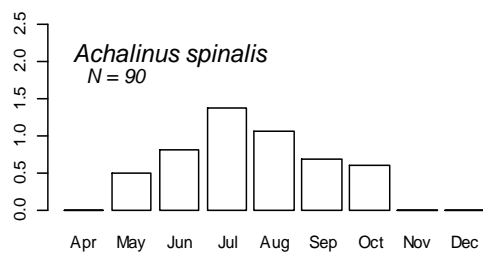


Fig. 3-13. 10 日おきの最小個体の頭胴長と捕獲日の関係



Appendix. 1. 2008・2009年の路上調査の捕獲データに基づく、同所的に生息するヘビ類8種の月別出現頻度（捕獲個体数/調査日数）

## 第 4 章

タカチホヘビの出現に影響する環境条件

－気象・餌・生息環境－

#### 4-1 はじめに

動物の季節または日々の適応的な活動パターンは、天気や利用できる餌などの環境条件によって変化する。これは、動物が生存していくため、子孫を残していくためには欠かせない (Damme et al., 1987; Sperry, 2013)。動物の活動パターンは、繁殖・成長・冬眠など、その動物にとって欠かすことのできない生活史に関する重要なイベントの時期にも関係する (Sinsch, 1990; Cavallini and Lovari, 1991; Delaney et al., 1999)。

ヘビの活動パターンも、採餌活動、配偶相手探し、産卵、冬眠場所・採餌場所への移動などの生活史に関する重要なイベントと関係するが、ヘビは外温性の捕食者であるため、温度などの環境条件に強く影響を受ける (Gibbons and Semlitsch, 1987; Marques et al., 2001)。ヘビの体温は、周辺の環境温度によって決定し、発生・生理・行動など多くの過程（例えば、誕生までの日数、採餌の必要条件、咬みつく速さなど）に影響すると考えられている (Peterson et al., 1993)。温帯域や標高の高い場所など、寒い地域に生息するヘビは、暖かい地域に生息するヘビよりも、低い温度に対して敏感な反応をみせる。例えば、寒い地域に生息するヘビは低温・捕食者回避のために冬眠し、暖かい時期になるまで活動を制限する (Gregory, 1982)。ヘビが利用できる餌生物もまた活動に季節性をもっている。例えば、シマヘビ・ヤマカガシは、餌として利用するカエルの季節的な活動に合わせて、利用する種を変える (Hirai, 2004)。さらに、ヘビの活動性には、気象要因・餌要因のどちらもが同時に関係していることも考えられる。Sun et al. (2001) は、ヘビの活動性と風速の関係を調べ、強い風は餌となる動物の活動性を妨げる点と、冷却と乾燥の影響からヘビの活動を妨げるという点で、餌を探しにくくなることを示唆している。このように長期的な季節変化だけでなく、短期的な日々の環境条件の変化も、ヘビの生態を理解するうえで重要な意味を持っている場合がある。

動物の活動は、生息環境とも密接に関係しており、生息環境を明らかにすることはまた生態を解明するうえで重要な意味を持つ。ヘビ類の生息環境には、餌生物の生息場所や冬眠場所、隠れる場所の有無など、その種が生存するための要素が必要となる。タカチホヘビは、林床などで見つかることもあるが、人為的に作られた環境での発見も多い (金井, 1969; 大野, 1987b)。特定の生息環境を強く選り好みすると考えられており、頻繁に見つかったり、複数個体が同時に発

見されたりする地域があるとされ、森林の切通し道路では発見が多いとされている(千石, 1996a)。本調査地における、斜面を掘削され造られた自然歩道調査では、2年間の調査で146個体と多くのタカチホヘビが捕獲され、これまでの報告と似た特徴を示す調査地である。路上調査においては、コンクリートで舗装された路上に出現したタカチホヘビを捕獲し、4年間で150個体を記録した(第3章)。タカチホヘビは、舗装された路上だけでなく、道路脇のコンクリート製の側溝の中で発見されることもある(東常・宇都宮, 1999)。このように、これまでに知られているタカチホヘビの出現場所や発見場所は、人為的に改変された環境の中、もしくはその周辺であることも多い。

タカチホヘビ科全ての種において詳しい生態が調べられたことはなく、活動や生息に影響する要因(気象要因・餌要因・生息環境要因など)が検討されたことはない。そこで本章では、気象条件・ミミズの出現とタカチホヘビの出現の関係を調べた。タカチホヘビの出現に季節性があったように、ミミズの出現にも季節性があることが考えられるため、ミミズの季節活動パターンも調べた。また、自然環境と人工的な環境が入り混じる自然歩道において、出現に影響する生息環境要因を明らかにするため、まず出現場所が集中するのかを検討した。さらに、人による生息環境の破壊または改変がどのように影響するのか、生息環境の選好性、ヘビの出現場所と人工的な環境の関係を調べた。

## 4-2 調査方法

### 4-2-1 気象要因・餌要因

#### <調査>

調査地は自然歩道のみとした。調査期間は、2010年5月4日から11月20日(全57回)、2011年5月1日から11月19日(全57回)である。調査においては、18:00~5:00の1時間毎に、310mの調査コースをゆっくり歩きながら1回往復し、自然歩道と人工傾斜面の地表に出現したヘビとミミズの個体数を記録した。自然歩道上での出現では、全てのヘビ・ミミズをカウントしたが、人工傾斜面上での出現は高さ3mまでのものとした。ヘビは、体の一部が地中やリター層の中に隠れている場合でも、地表に出現したものとして扱いカウントした。タカチホヘビが捕食

するミミズの種は詳しく明らかになっていないため、ミミズは大きさを問わず、自然歩道または人工傾斜面上に完全に体を出している個体を全てカウントした。ヘビの捕獲時には、胃内容物の有無を強制嘔吐法によって確認した。

調査地の始点（0 m 地点）・中間地点（155 m 地点）・終点（310 m 地点）では、毎時間ごとの環境条件（気温・地温・湿度・土壌水分量）を記録した。気象データは、気温・地温・湿度・土壌水分量の他に降水量・風速を計測した。気温・地温・湿度・土壌水分量は調査時に実際に観測したデータを用い、3 地点の平均値をその時間あたりの値として使用した。18 時から翌朝 5 時までの 1 時間毎に記録したデータの平均値を 1 日の値とした。降水量と風速は調査地で自動観測されているデータを東京電力株式会社より提供していただいたものを使用した。降水量は、調査日の 7 時から翌朝 6 時までの合計を、風速は 18 時から翌朝 5 時までの 1 時間毎のデータの平均値を 1 日の値とした。2010 年 5 月に行った 8 回の調査のうち 5 回は土壌水分量のデータが記録できなかったため、2010 年 5 月からは残りの 3 回の調査データを用いた。

#### <解析>

捕獲されたミミズの季節的な出現数の変化の傾向を調べるため、一般化加法混合モデル（GAMM）を用いた（第 3 章）。GAMM（正規分布）を用いて、15 日おきのミミズの出現個体数と調査経過日数の関係を調べた。応答変数は、15 日おきのミミズの出現個体数とし、説明変数は、調査経過日数とした。また、ランダム効果として年の要因を扱った。15 日おきの調査回数は必ずしも一致しなかったため、オフセット項に 15 日おきの調査日数を設定した。ミミズの季節活動パターンをタカチホヘビの季節活動パターンと比較するため、第 3 章のタカチホヘビの季節活動パターンも再度示した。

タカチホヘビの地表での出現と、環境要因（気象要因・餌要因）の関係を調べるため、一般化線形混合モデル（GLMM）を用いた。この解析に先立ち、平均気温・平均地温・平均湿度・平均土壌水分量・累積降水量・平均風速の気象データについては、単純化のため因子分析を行い、得られた各因子を気象に関する因子として用いた。因子分析の結果から、固有値が 1.0 よりも大きい 2 因子を 2010 年・2011 年ともに抽出した（Table 4-1）。因子 1 は、2010 年・2011 年ともに、

気温と地温からなる温度に関わる変数を強く読み込んでおり、因子 2 においては、2010 年は湿度・土壌水分量・降水量を、2011 年は湿度・土壌水分量・降水量・風速からなる水分量に関わる変数を強く読み込んでいた。因子 1・因子 2 を合わせて 2010 年は 54.58 %を説明し、2011 年は 57.14 %を説明していた。これらの 2 つの気象に関する因子と、それぞれの調査日に出現したミミズ合計数を説明変数、応答変数をそれぞれの調査日に出現したタカチホヘビの合計数とし、GLMM（ポアソン分布）を用いて解析した。また、ランダム効果として年の要因を扱った。タカチホヘビは、季節により出現数が変化するため（第 3 章）、初夏（5 月・6 月）・夏（7 月・8 月）・秋（9 月・10 月）と、時期を 3 つに分けて解析した。それぞれの調査回数は、30 回、35 回、33 回であった。適合度の評価には赤池情報量基準（AIC）を用いた。

#### 4-2-2 生息環境要因

##### <調査>

本調査も、気象要因・餌要因の調査と同時に自然歩道で行った。調査期間は、2010 年 5 月 4 日から 11 月 20 日（全 57 回）、2011 年 5 月 1 日から 11 月 19 日（全 57 回）であった。2013 年に追加調査を行い、調査期間は 5 月 19 日から 6 月 16 日と 9 月 13 日から 10 月 12 日の（全 44 回）とし、夏季の調査は行わなかった。2010 年・2011 年は 18 : 00～5 : 00 の 1 時間毎に調査を行ったが、2013 年は、20 : 00～0 : 00 の 1 時間毎に調査を行った。タカチホヘビには出現数の多い季節と時間帯があることから（第 3 章）、2013 年は、調査時期と調査時間を変更した。

310 m の調査ルートを、ゆっくり歩きながら 1 回往復し、自然歩道と人工傾斜面の地表に出現したヘビの出現場所を記録した。自然歩道上での出現では全てのヘビを対象としたが、人工傾斜面での出現は高さ 3 m までのものとした。ヘビは、体の一部が地中やリター層の中に隠れている場合でも、地表に出現したものとして扱った。ヘビの出現した位置を記録するため、調査地全 310 m を 10 m 間隔で区切った 31 エリアを設定し、大まかな出現エリアを記録した。また、2011 年・2013 年はさらに詳細な出現位置情報を記録した。自然歩道調査で設定したルートの始点からの距離、斜面の高さ、人工傾斜面と自然歩道の交わる場所を基準とした奥行きを計測し、三次元の位置情報として記録した。これは、タカチホヘビの頭の位置を基準とし計測した。調査地の人工傾



斜面は、コンクリート擁壁で覆われた斜面と、覆われていない斜面が混在するため、そのどちらに出現したのかを分けて記録した（本章では、便宜的に、前者をコンクリート擁壁、後者を自然壁として表す）。捕獲したヘビはダブルカウントを防ぐため、捕獲と同時に調査地から取り除き、調査終了後、もしくは次の調査の前日までに捕獲場所に放した。

#### ＜環境要因の計測＞

タカチホヘビの生息に影響する要因を調べるために、2013 年 9 月 30 日から 10 月 6 日に、リター層の深さ・土壌硬度・水の流れていない谷からの距離・コンクリート擁壁の面積を計測を試みた。

リター層の深さは、斜面と自然歩道の交わる地点である斜面沿いに堆積している落ち葉や枝から形成されるリター層の深さを、自然歩道の長さ 310 m にわたり 1 m 間隔で計測した（全 310 地点）。葉や枝の形状が確認できるものを対象とし、分解がすすみ腐葉土と区別できない葉は土として計測には含まなかった。

土壌硬度は、山中式土壌硬度計を用いて土壌硬度指数（mm）を記録した。斜面と自然歩道の交わる地点である斜面沿い（斜面からの距離 0 cm 地点）の土壌硬度を、310m にわたり 1m 間隔で計測した。加えて、自然歩道の土壌硬度も同様の方法で計測し、斜面からそれぞれ 50 cm、100 cm、150 cm 離れた 3 地点の土壌硬度も、310 m にわたり同様の方法で計測した。これらの全 1240 地点の土壌硬度計測地点のうち、48 地点は石が露出しているなどの理由で計測できなかったため、計測不可能地点として記録した。1192 地点は問題なく土壌硬度が記録できた。各地点の土壌硬度は 3 回計測し、平均値をその地点の値として算出した。

本調査地に存在する 3 つの谷のうち、水の流れている谷とその付近には斜面が存在しない場所があり、斜面が存在する場所とは環境が大きく異なることから、水の流れていない谷からの距離を計測した。

リター層の深さ・水の流れていない谷からの距離・コンクリート擁壁の面積は 2013 年に計測できたが、土壌硬度のみ 2014 年に再度計測した。土壌硬度は土壌水分により変化する。計測期間内に雨が降った場合、計測場所によって相対的な土壌硬度の値が大きく変化する可能性がある。

2013 年の計測では、安定した土壌硬度を計測できなかったため、2014 年 7 月 17 日から 7 月 28 日に再び土壌硬度を計測した。なお、2013 年に雨の影響なく計測できた 608 地点の土壌硬度と、翌年同じ地点で計測した土壌硬度は有意な正の相関を示した (Pearson's  $r$ ,  $r = 0.76$ ,  $t = 29.1$ ,  $df = 606$ ,  $P < 0.001$ )。したがって、解析に 2014 年の計測データを用いたことは妥当だと考えられる。

#### <解析>

##### 空間的分布

タカチホヘビの出現場所の分布が、一様に分布しているか、ランダムに分布しているのか、集中して分布しているのかを明らかにするため、第 3 章の時間的分布の集中の解析同様に、森下の分布集中度指数 ( $I_\delta$ ) を用いて、空間的な分布集中度の判定を行った (式 3, 4)。この解析では、調査期間と時間帯が同じである 2010 年・2011 年のデータは合わせて解析し、調査期間と時間帯が異なる 2013 年は 2010 年・2011 年のものと分けて解析した。

$$I_\delta = n \frac{\sum_{i=1}^n x_i(x_i - 1)}{N(N-1)} \quad \text{式 3} \qquad F = \frac{s^2}{x} = \frac{I_\delta(N-1) + n - N}{n-1} \quad \text{式 4}$$

( $n$  : エリアの区分数,  $N$  : 総出現個体数,  $x_i$  : 各エリア区分での出現個体数)

##### 出現に影響する生息環境要因

あるエリアのヘビの出現個体数と生息環境の関係を調べるため、一般化線形モデル (GLM) を用いたモデル選択を行った。2013 年に各エリアに出現したヘビの総出現個体数を応答変数、リター層の深さ・土壌硬度・水の流れていない谷からの距離・コンクリート擁壁の面積を説明変数とし、GLM (ポアソン分布) を用いて解析した。リター層の深さと土壌硬度は、自然歩道の斜面沿いで計測した値から各エリアの平均値を算出したものを用いた。水の流れていない谷からの距離は、水の流れていない 2 つの谷を対象とし、谷の端から、各エリアの中央地点である 5 m 地点までの距離を計測したものを各エリアでの値として扱った。2 つの谷に挟まれたエリアでは、最も

近い谷からの距離とした。コンクリート擁壁の面積は、各エリアのコンクリート擁壁の高さと横幅を計測し、単純な表面積を算出し使用した（コンクリート擁壁の細かな凹凸は考慮しなかった）。適合度の判定には AIC を用いた。また本調査地の環境は水の流れている谷を境として、斜面の向きが大きく変わるために、全エリアを対象としたモデルだけでなく、北・西向きの斜面（1～20 エリア）を対象としたモデル、東向き斜面（21～31 エリア）を対象としたモデルを作成した。

#### 斜面の基質別の出現状況と自然歩道の土壌硬度

自然壁またはコンクリート擁壁上の出現状況を調べるために、調査地の斜面全体のコンクリート擁壁の占める面積の割合を算出し期待値を調整した 2 項検定を行い、コンクリート擁壁上と自然壁上のどちらにヘビが出現するのか解析した。この解析には、2011 年・2013 年に捕獲され正確に位置が記録されていた 149 個体を用いた。

斜面の基質による斜面下（人工傾斜面と自然歩道が交わる場所）の土壌硬度の違いを明らかにするため、コンクリート擁壁下と自然壁下に堆積している土壌の土壌硬度を Brunner-Munzel 検定を用いて比較した。また、自然歩道の土壌硬度を調べるため、斜面からの距離を基準とした 4 地点（0 cm・50 cm・100 cm・150 cm）の土壌硬度の違いを、Friedman 検定を用いて比較した。

### 4-3 結果

3 年間の調査で、のべ 244 個体を捕獲した。2010 年が 87 個体（雄 49 個体・雌 38 個体）、2011 年が 59 個体（雄 30 個体・雌 29 個体）、2013 年は 98 個体（雄 64 個体・雌 34 個体）であった。2010 年 7 月 20 日、モグラのトンネル内を地表から確認できる場所で、トンネル内にいるタカチホヘビを発見したが、体の一部も地表に出ていなかったため、記録から除外した。ミミズは、2010 年に 294 個体、2011 年に 177 個体が観察された。各月のミミズの平均出現個体数と標準偏差は 5 月が  $2.3 \pm 2.9$ 、6 月が  $4.9 \pm 3.0$ 、7 月が  $7.8 \pm 7.4$ 、8 月が  $7.0 \pm 8.3$ 、9 月が  $2.6 \pm 3.0$ 、10 月が  $2.2 \pm 2.6$ 、11 月が  $0.6 \pm 1.7$  であった。調査日の夜間の平均気温は 5 月が 11.1 °C、6 月が 16.2 °C、7 月が 20.1 °C、8 月が 20.3 °C、9 月が 17.6 °C、10 月が 11.1 °C、11 月が 6.7 °C であった。

#### 4-3-1 タカチホヘビとミミズの季節活動パターン

タカチホヘビの出現期間は、2010 年が 5 月 19 日から 10 月 23 日、2011 年が 5 月 21 日から 10 月 22 日であった。出現様式は、初夏と秋にピークを持つ二峰性を示した (Fig. 4-1a)。初夏のピークは 5 月後半から 6 月前半となり、この時期に出現数の増加がみられた。6 月後半から 8 月前半にかけて徐々に出現数の減少がみられた。出現期間内では、8 月前半の出現数は最小となった。8 月後半から 9 月後半にかけて出現数が再び増加し、秋のピークがみられた。その後 10 月後半にかけて出現数が再び減少した。

ミミズの出現期間は、2010 年が 5 月 7 日から 11 月 2 日、2011 年が 5 月 9 日から 11 月 5 日であった。ミミズの出現様式は、夏にピークを持つ一峰性を示した (Fig. 4-1b)。5 月前半から 7 月後半または 8 月前半にかけて徐々に出現数が増加した。その後、11 月前半にかけて徐々に出現数は減少した。

#### 4-3-2 出現に影響する気象要因・餌要因

初夏 (5 月・6 月) は、Null モデルよりも AIC の値の低いモデルには全てミミズの出現個体数が含まれていた (Table 4-2)。ミミズの出現個体数が多いと、タカチホヘビの出現個体数が多い傾向がみられた。秋 (9 月・10 月) は、Null モデルよりも AIC の値の低いモデルには全て因子 1 (温度に関する因子) が含まれていた。温度が高いとタカチホヘビの出現個体数が多い傾向がみられた。夏 (7 月・8 月) は、ミミズの出現個体数を含んだモデルの AIC の値が最も低かったが、上位モデルに Null モデルが含まれ、AIC の値は大きく違わなかった。

#### 4-3-3 胃内容物と捕食行動の観察

強制嘔吐法により、8 個体のタカチホヘビから胃内容物が得られた (Table 4-3)。胃内容物をもったタカチホヘビの半分は 6 月に捕獲された。8 個体中 7 個体は 1 個体のフトミミズ科のミミズを餌としていた。2010 年 10 月 6 日に捕獲されたタカチホヘビのみ 3 個体の小さなミミズが確認されたが、消化が進んでおり、フトミミズ科のミミズであるか特定できなかった。捕食行動は 2 例記録された。地表でミミズの体の中央部に咬みつき、二つ折りにしながら捕食する様子と、ミ

ミズの穴にタカチホヘビが頭を入れ、ミミズを穴から引き出すように捕食する様子の、2つの異なる捕食行動が観察された。胃内容物の吐き戻しの際、8例中6例は、ミミズの体の後部から吐き戻され、頭部は後に出現した。

#### 4-3-4 空間的分布

2010年・2011年の空間的分布の様式は、有意な集中分布であった( $I_\delta = 1.75$ ,  $F = 4.60$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 4-2a)。特に11・13・19エリアの出現個体数が多く、15・16エリアでの出現個体数も多い傾向がみられた。さらに雌雄別にみても、ともに有意な集中分布が確認された(雄:  $I_\delta = 1.89$ ,  $F = 3.32$ ,  $P < 0.01$ ; 雌:  $I_\delta = 1.55$ ,  $F = 2.22$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 4-2b)。雄は11・13・19エリアでの出現が多く、雌は19エリアでの出現が最大となり、11~17エリアでの出現が多い傾向がみられた。

2013年の空間的分布様式も有意な集中分布であった( $I_\delta = 2.43$ ,  $F = 5.63$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 4-3a)。19エリアの出現が最大であった。11~21エリアでの出現が多い傾向がみられた。雌雄別にみても、ともに有意な集中分布が確認された(雄:  $I_\delta = 2.95$ ,  $F = 5.10$ ,  $P < 0.01$ ; 雌:  $I_\delta = 1.60$ ,  $F = 1.66$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 4-3b)。雄は19エリアでの出現が最大となり、11・13エリアの出現も若干多い傾向がみられた。雌は13・14・16エリアと19エリアの出現が多い傾向がみられた。

初夏の空間的分布様式は、雌雄ともに有意な集中分布であった(雄:  $I_\delta = 1.89$ ,  $F = 3.07$ ,  $P < 0.01$ , 雌:  $I_\delta = 1.65$ ,  $F = 1.72$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 4-4a)。雄は11~19エリアでの出現が多く、19エリアの出現個体数が最大となった。雌は12~20エリアでの出現が多い傾向がみられた。秋の分布様式は、雄は集中分布であったが、雌ではランダム分布であった(雄:  $I_\delta = 3.25$ ,  $F = 2.50$ ,  $P < 0.01$ , 雌:  $I_\delta = 1.09$ ,  $F = 1.05$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 4-4b)。雄は、19エリアでの出現個体数が最大となった。雌は、16エリアでの出現個体数が最大であったものの、他のエリアと出現個体数は大きく違わなかった。

#### 4-3-5 出現に影響する生息環境要因

調査地全てのエリアを対象としたモデル選択の結果、土壌硬度と水の流れていない谷からの距離を含むモデルのAICの値が最も低かった(Table 4-4)。上位5モデルには、全てに水の流れていない谷からの距離が含まれていた。また、上位モデルの説明変数には、正の効果としてリター

層の深さ、負の効果として土壌硬度・水の流れていない谷からの距離・コンクリート擁壁の面積が含まれていたが、AIC の値は土壌硬度を取り除いたモデルでの変化が大きかった。

北・西向き斜面のみの解析でも、全てのエリアを対象としたモデル選択と同じような結果が得られた。最も AIC の低いモデルは、リター層の深さ・土壌硬度・コンクリート擁壁の面積を含むモデルであった。上位 5 モデルには、必ずリター層の深さが含まれた。

東向き斜面の結果は、上記の 2 つのモデル選択結果と異なった。最も AIC の値の低いモデルは、リター層の深さ・水の流れていない谷からの距離を含んだものであった。全てのエリアを対象としたモデル選択と北・西向き斜面を対象としたモデル選択では、リター層は正の効果であったが、東向き斜面の結果では、負の効果であった。水の流れていない谷からの距離は負の効果として表れていた。上位 5 モデルには Null モデルが含まれ、Null モデルと他 4 モデルの AIC の値は大きく違わなかった。

#### 4-3-6 人為的環境での生息状況

タカチホヘビの斜面上での分布をみると、コンクリート擁壁上よりも自然壁上で有意に多く発見された [binomial test (expected ratio = 0.29) ,  $P < 0.001$ , Fig. 4-5]。また、コンクリート擁壁上の発見位置は、コンクリート擁壁の縁であることが多く、全身がコンクリート擁壁上にのっている個体は非常に稀であった。数少ない例としては、雨で濡れたコンクリート擁壁上に幼体が張り付くように登る様子が観察された。また、コンクリート擁壁の溝などに付着した苔などをつたいコンクリート擁壁下部まで登っていた個体が観察された。多くの場合、頭または胴の前部など体の一部のみがコンクリート擁壁上に位置しているときに観察されたものであった。コンクリート擁壁上の出現は少なかったものの、コンクリート擁壁周辺で観察された個体は多かった。特に、コンクリート擁壁と自然歩道が交わる場所（コンクリート擁壁の高さ 0 cm）ではタカチホヘビがよく観察された。自然壁上では、高さ 3 m 近くの間所でも出現がみられた。

コンクリート擁壁下と自然壁下に堆積した土壌の土壌硬度を比較すると、有意に自然壁下の土壌が軟らかかった (Brunner-Munzel test,  $BM = -9.91$ ,  $df = 294.4$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4-6)。自然歩道の土壌硬度は、場所によって違いがみられた (Friedman test,  $\chi^2 = 70.82$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4-7)。

特に斜面と自然歩道が交わる場所である斜面からの距離 0 cm の位置で計測した土壌硬度は、50 cm・100 cm・150 cm よりも有意に軟らかかった (Scheffe's Paired Comparison,  $P < 0.001$ )。また、斜面からの距離 50 cm は、100 cm との間に有意差がみられ、斜面からの距離 50 cm の方が軟らかかった (Scheffe's Paired Comparison,  $P < 0.01$ )。50 cm と 150 cm、100 cm と 150 cm の対比較では有意な差はみられなかった。自然歩道に出現したタカチホヘビを、斜面からの距離 20 cm ごとに分けて示した (Fig. 4-8)。斜面からの距離 200 cm までの全ての位置でタカチホヘビの出現が確認された。その中でも、斜面からの距離 0 cm から 20 cm の出現個体数が特に多かった。

#### 4-4 考察

##### 4-4-1 出現に影響する気象要因・餌要因と季節活動パターンの関係

ヘビの活動は、餌生物の活動と関係していることが知られている (Brown and Shine, 2002; Hirai, 2004; Kadota, 2011)。モデル選択の結果では、タカチホヘビの出現個体数は初夏 (5 月・6 月) にミミズの出現個体数と関係がみられた。そして、タカチホヘビの季節活動パターンの最初のピークは 5 月から 6 月であった。また、胃内容物の記録は 6 月が半数を占めた。これらの結果は、初夏にタカチホヘビの地表での活動が増加する要因の 1 つとして、餌となるミミズの地表での活動の増加が影響することを示唆している。この調査地の 6 月の夜間の平均気温は 16.2 °C であり、タカチホヘビの地表での活動に適した温度であると考えられる。

ミミズが最も多く観察された時期は 7 月であり、タカチホヘビの初夏 (5 月・6 月) のピークの時期とは違っていた。また、タカチホヘビとミミズの出現個体数の関係がみられた時期は初夏に限られていた。このことから、一年の中で、ミミズの地表への出現が多い時期に合わせて、タカチホヘビの出現が多くなるのではなく、初夏に限って、ミミズの出現が多い日にタカチホヘビの出現が多いことを示唆する。ミミズの出現のピークである 7 月とタカチホヘビの出現のピークの時期は一致せず、7 月・8 月のタカチホヘビの出現は減少した。調査地の夜間平均気温は 7 月が 20.1°C、8 月が 20.3°C であり、8 月前半のタカチホヘビの出現は最も少なかった。タカチホヘビは、特に高温に弱いヘビであることが知られている (山本, 1984)。タカチホヘビも、夏期の高温

を避けるために地表での出現が少なかったと考えられる。夏の高温回避は、多くのヘビ類に共通する行動とされている (e.g. Nakachi, 1995; Krysko, 2002)。

タカチホヘビの地表での出現数は、夏の終わりに再び増加し、秋（9 月）に 2 回目のピークを示した。9 月の夜間平均気温は 17.6 °C と、初夏のピークを示した 6 月の気温 16.2 °C よりも若干高かった。秋のピークである 9 月の夜間の温度は、タカチホヘビにとって最適な温度帯であることが推測され、9 月はタカチホヘビの地表での活動に適した時期であることが示唆される。9 月に秋のピークを示した後、タカチホヘビの出現数は徐々に減少し、10 月後半には出現しなくなった。また 10 月の夜間平均気温は 11.1 °C と、9 月から大きく気温が下がった。より低い温度は、ヘビの活動に負の影響を与えと考えられる (Gibbons and Semlitsch, 1987; Peterson et al, 1993)。モデル選択の結果では、秋（9 月・10 月）はタカチホヘビの出現個体数と因子 1（温度に関する因子）との関係性がみられ、正の効果が確認された。これは、温度の高い夜に出現が多いことを意味する。この地域は、9 月から 10 月にかけて徐々に気温が下がるため、タカチホヘビは暖かい夜に活動的であることを示唆する。

#### 4-4-2 空間的分布

タカチホヘビの空間的分布は、2010・2011 年、2013 年の 2 つの解析において集中分布しており、これを雌雄別に分けても全て集中分布であった。また、初夏と秋の季節を分けて解析すると、雄は初夏・秋ともに集中分布、雌は初夏のみ集中分布であった。本調査地でのタカチホヘビの空間的分布は、年・季節・雌雄を問わず基本的に集中分布するものと考えられる。

分布の集中するエリアは、全ての解析において共通しており、11 エリアから 19 エリアの出現個体が多かった。特に 11・13・19 エリアでの出現が多く、19 エリアでの出現個体数が最も多かった。これらのエリアの斜面の向きは、北・西向きであり、特に日当たりの悪いエリアである。タカチホヘビは、乾燥に弱い種であると考えられている (千石, 1996a)。出現が多かったエリアは、日当たりの悪い環境となっており、他のエリアよりも土壌の湿度を保ちやすいことがタカチホヘビの生息にとって適しているものと考えられる。タカチホヘビは、土の中・落ち葉の下・ガレ場・水場の周辺で発見されることがある (金井, 1969; 千石, 1996b; 松井・田辺, 2001)。本調



査において、最も出現の多かった 19 エリアは、水の流れていない谷の 1 つである、枯れ沢がある位置と完全に一致し、次に出現の多かった 13 エリアは、14 エリアに位置するもう 1 つの水の流れていない谷（ガレ場）の隣のエリアであった。枯れ沢の環境は、年間を通して落ち葉・枝・土壌が厚く堆積しており、日当たりの悪いエリアの中でも特に湿度を保ちやすい環境であることが予想され、これが集中分布の要因と考えられる。もう 1 つ水の流れていない谷の環境は、19 エリアの枯れ沢のように、リターや土壌が多く堆積しておらず、小石が多い環境となっている。しかし、この谷の端に軟らかな土壌や落ち葉が多く堆積しリター層が形成されていることから、隣のエリア・近隣エリアでの出現が多くなったものと考えられる。また、19 エリアにおいて、モグラのトンネル内で活動するタカチホヘビを確認した。もし、タカチホヘビがこのような穴を移動に頻繁に利用しているとすれば、地表への出現場所は特定の場所になることも考えられる。また、コンクリート擁壁が設置されていない谷の周辺は、地表への出現を阻害する物がなく、おのずと地中から地表へ出現しやすい環境となっていることも影響していると考えられる。

#### 4-4-3 生息環境の選好性と人為的環境での生息状況

全てのエリアを対象としたモデル選択の結果、上位モデルには、正の効果としてリター層の深さ、負の効果として土壌硬度・水の流れていない谷からの距離・コンクリート擁壁の面積が含まれていたため、リター層が深く、土壌が軟らかく、谷からの距離が近く、コンクリート擁壁の面積が小さいエリアでのタカチホヘビの出現が多かったことを意味する。上位 5 モデルの全てに、説明変数である水の流れていない谷からの距離が含まれていたこと、土壌硬度を取り除いたモデルでの AIC の値の変化が大きかったことから、この 2 つの説明変数は、特に重要な意味を持つと考えられる。北・西向き斜面の結果でも、全てのエリアを対象としたモデル選択と同じような結果が得られたものの、上位 5 モデルにはリター層の深さが必ず含まれており、重要な説明変数であると考えられる。東向き斜面の結果は、上位モデルに説明変数を何も含まないモデルが入っており、AIC の値も最上位のモデルと大きく違いはないため、良いモデルではないと考えられる。

タカチホヘビは、落ち葉の堆積した場所またはその周辺で発見されることがあり、落ち葉などから形成されるリター層や土壌は主要な生息地と考えられている（e.g. 東常・宇都宮, 1999; 江頭

他, 2013)。本調査地でも、落ち葉が深く堆積している環境での出現が多い結果となり、リター層は、タカチホヘビにとって重要な生息環境の 1 つであると考えられる。また、タカチホヘビは鱗が重ならない体のつくりであるため、乾燥に弱い種とされている（千石, 1996b）。落ち葉が深く堆積した環境は、湿気が保持されやすく、乾燥を防ぐ効果があるものと考えられる。

爬虫類の生息環境選択の研究としての土壌硬度が計測されることがあり、いくつかの種では、硬い土壌よりも、軟らかい土壌を選択したと報告されている（Greenville & Dickman, 2009; Refsnider et al., 2010）。軟らかい土壌は、硬い土壌よりも、掘ることが容易なため、エネルギーの消費を少なくする効果があると考えられている。タカチホヘビにおいても、軟らかい土壌付近で活動することは、地中に潜り込むためのエネルギー消費を少なくする効果があるものと考えられる。また、素早く地中に潜り込むことが可能であると考えられ、地表の捕食者回避の面においても重要である。

水の流れていない谷からの距離が近いほど出現が多いという結果が得られた。傾斜の急な谷には、落ち葉や土・枝などが降り積もり、軟らかく堆積しやすいため、深く堆積したリター層、軟らかい土壌を好むタカチホヘビにとって重要な生息環境になっているものと考えられる。

コンクリート擁壁の面積が大きいエリアでのタカチホヘビの出現は少ないという結果が得られた。本調査地の自然壁には土壌が存在し、落ち葉も堆積する。しかし、斜面をコンクリート擁壁で覆うことで、地表付近の土壌は存在せず、落ち葉も堆積しなくなる。これによって、タカチホヘビの生息にとって重要な土壌・リター層が奪われ、出現が少なくなると推測される。タカチホヘビのコンクリート擁壁上の発見は非常に少なかった。雨の後や、体を支えられるもの（例えば、コンクリート擁壁の溝に付着した苔など）がある場合など、特殊な条件でなければコンクリート擁壁で覆われた人工傾斜面をうまく移動できない可能性がある。また、コンクリートで覆われた人工傾斜面は、地中・地表間の移動を妨げていると考えられる。同様に餌となるミミズの地中・地表間の移動も妨げていると思われ、ミミズの存在しにくい場所への採餌を目的とした移動は考えにくい。これらのことにより、タカチホヘビのコンクリート擁壁上の出現が少なくなったものと考えられる。その一方で、コンクリート擁壁下ではタカチホヘビがよく発見された。ヘビの調査方法としてドリフトフェンスを用いた捕獲方法がある。この方法は、ヘビが這い上がることの

できない壁をつくり、ヘビの動きを制御し壁伝いに移動させ、トラップへ誘導するために用いられる (Willson, 2016)。本調査地では、コンクリート擁壁がドリフトフェンスと同じ働きをし、コンクリート擁壁を登ることができないタカチホヘビがコンクリート擁壁下で多く発見されたものと考えられる。

コンクリート擁壁下の土壌は自然壁下の土壌よりも有意に硬かった。コンクリートで覆われていない人工傾斜面では、傾斜によって土や小石などが徐々に下に落ちてくるため、軟らかく降り積もった土壌が堆積する。一方、コンクリート擁壁の上部は平らになっているため、その場所で土や小石などが堰き止められてしまい、下まで落ちてくるのが難しくなっている。軟らかい土壌を好むと考えられるタカチホヘビにとって、コンクリート擁壁下は、地中へ潜り込むことの難しい環境となっているものと考えられる。

タカチホヘビの自然歩道上での出現は、斜面に近い場所での捕獲個体数が多かった。また、自然歩道の土壌は、斜面に近い場所では軟かったが、遠い場所では硬かった。軟らかい土壌を好むタカチホヘビにとって、硬い土壌である自然歩道は生息しにくいものと考えられる。

自然歩道とコンクリート擁壁で覆われた斜面の交わる場所では、斜面に登ることもできず、自然歩道にも出られず、地中に潜り込むことも難しい、行き場をなくしたタカチホヘビが地表で多く観察されていることが示唆される。

Table 4-1. 2010 年・2011 年の気象データに基づく因子分析結果

	2010		2011	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
Eigenvalue	2.05	1.22	2.00	1.43
Percentage variation explained	34.17	20.41	33.27	23.87
Factor loading values				
Air temperature	0.99	0.10	0.98	0.15
Ground temperature	1.00	0.04	0.99	0.09
Relative humidity	-0.09	0.77	-0.07	0.63
Soil moisture	0.25	0.60	0.18	0.62
Rainfall	-0.05	0.51	0.09	0.61
Wind speed	0.06	-0.05	0.11	0.50

Table 4-2. 初夏・夏・秋の一般化線形混合モデル (GLMM) の結果

各表は、説明変数として気象条件 (因子 1, 2) とミミズの出現個体数の要素を入れた上位 5 モデルを AIC の低い順に示している。表中の+は正の効果、-は負の効果、○は Null モデルを表す。

	Factor 1	Factor 2	Earthworm	Null	AIC	$\Delta$
Early summer			+		69.4	0.0
(May-Jun)	-		+		69.4	0.0
		-	+		69.9	0.5
				○	70.6	1.2
	-	-	+		70.7	1.3
Summer			-		55.0	0.0
(Jul-Aug)				○	55.2	0.2
		-	-		57.0	2.0
	+		-		57.0	2.0
	+				57.1	2.1
Autumn	+				55.1	0.0
(Sep-Oct)	+	-			56.6	1.5
	+		+		56.9	1.8
	+	-	+		58.4	3.3
				○	61.5	6.4

Table 4-3. 自然歩道調査においてタカチホヘビから得られた胃内容物と捕食行動の記録

Date	Time	Prey item	Number of stomach contents	Direction of swallow	Note
9 Jun 2010	1:23	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	
15 Jun 2010	23:24	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	
8 Jul 2010	1:24	<i>Megascolecidae</i>	1	mid-body section first	Snake preyed upon a folded earthworm on the ground
25 Sep 2010	21:06	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	When we found , snake was putting head in to the earthworm hole, and pulling earthworm out of the ground with head in to the earthworm hole.
6 Oct 2010	0:07	earthworm	3	unknwon	
8 Jun 2011	0:09	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	
27 Jun 2011	23:47	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	
30 Aug 2011	19:13	<i>Megascolecidae</i>	1	head first	

Table 4-4. 全てのエリア（エリア 1-31）、北・西向き斜面（エリア 1-19）、東向き斜面（エリア 20-31）の一般化線形モデル（GLM）の結果

各表は、説明変数として各環境要因の要素を入れた上位 5 モデルを AIC の低い順に示している。表中の+は正の効果、-は負の効果、○は Null モデルを表す。

	Leaf litter	Soil hardness	Trough	Concrete wall	Null	AIC
All areas		-	-			107.36
(area from 1 to 31)	+	-	-	-		107.88
		-	-	-		108.13
	+	-	-			108.20
	+		-	-		111.58
North and west facing slope areas	+	-		-		70.32
(area from 1 to 19)	+	-	-	-		71.06
	+			-		72.33
	+		-	-		72.34
	+	-	-			72.34
East facing slope areas	-		-			34.13
(area from 20 to 31)			-			34.47
	-					35.19
					○	35.48
	-	+	-			36.12

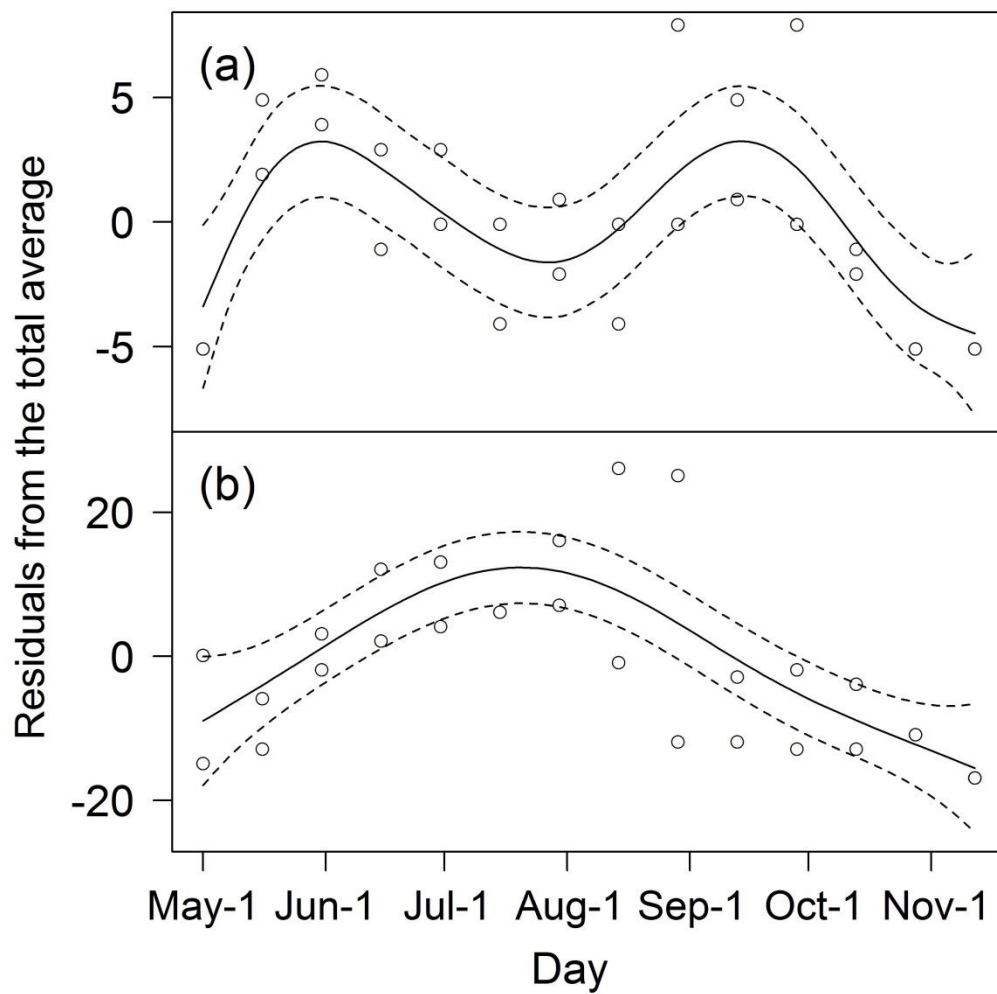


Fig. 4-1. 自然歩道調査におけるタカチホヘビ (a)、ミミズ (b) の出現の偏残差プロット (2010年・2011年の捕獲データ)

実線は推定値、破線は 95 %信頼区間を示す。Y 軸の値は調査期間中に出現したタカチホヘビ (平均 = 5.07) またはミミズ (平均 = 16.8) の平均値からの残差を示す。



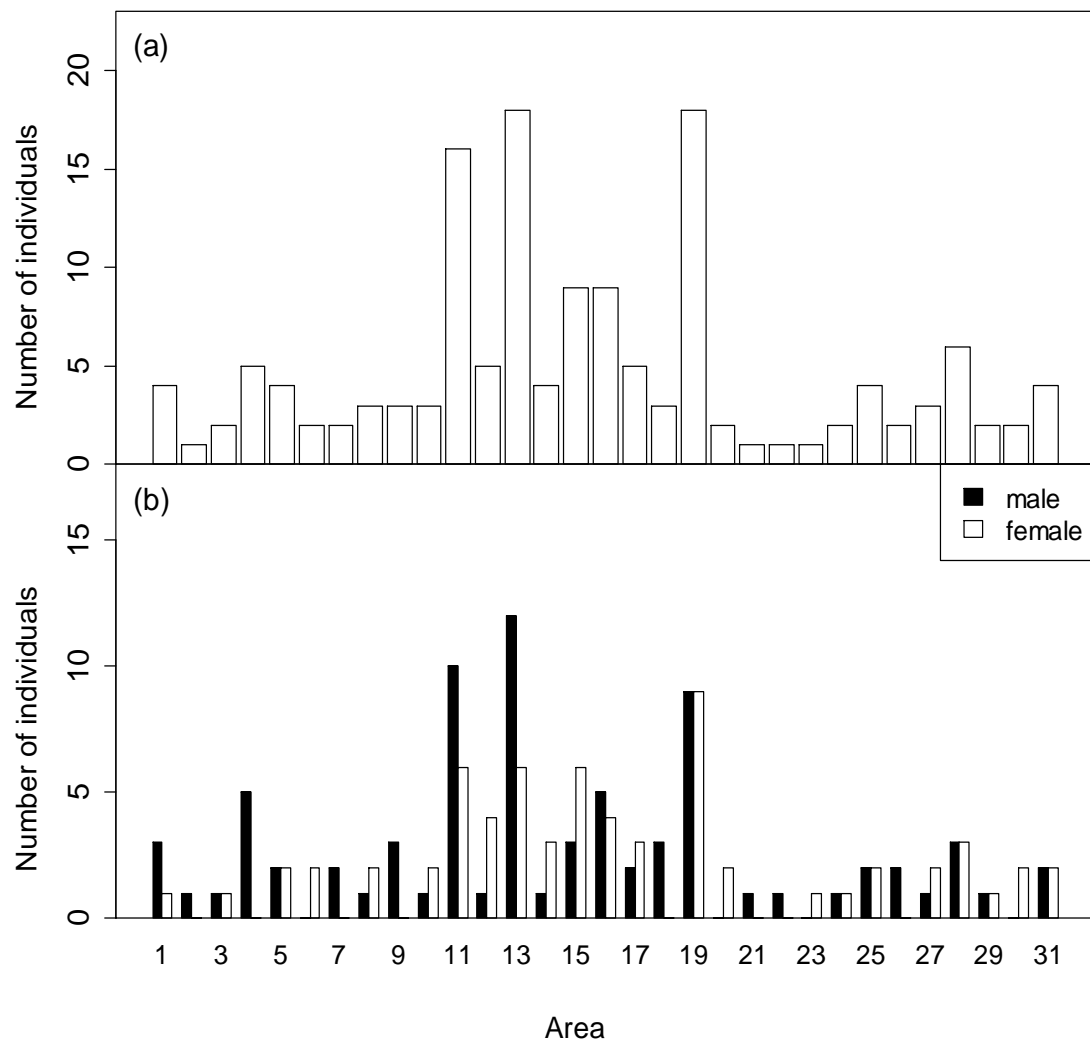


Fig. 4-2. 各エリアでのタカチホヘビの出現個体数 (a)、雌雄別のタカチホヘビの出現個体数 (b)  
2010 年・2011 年の 18 : 00 ~ 5 : 00 の調査データに基づく。

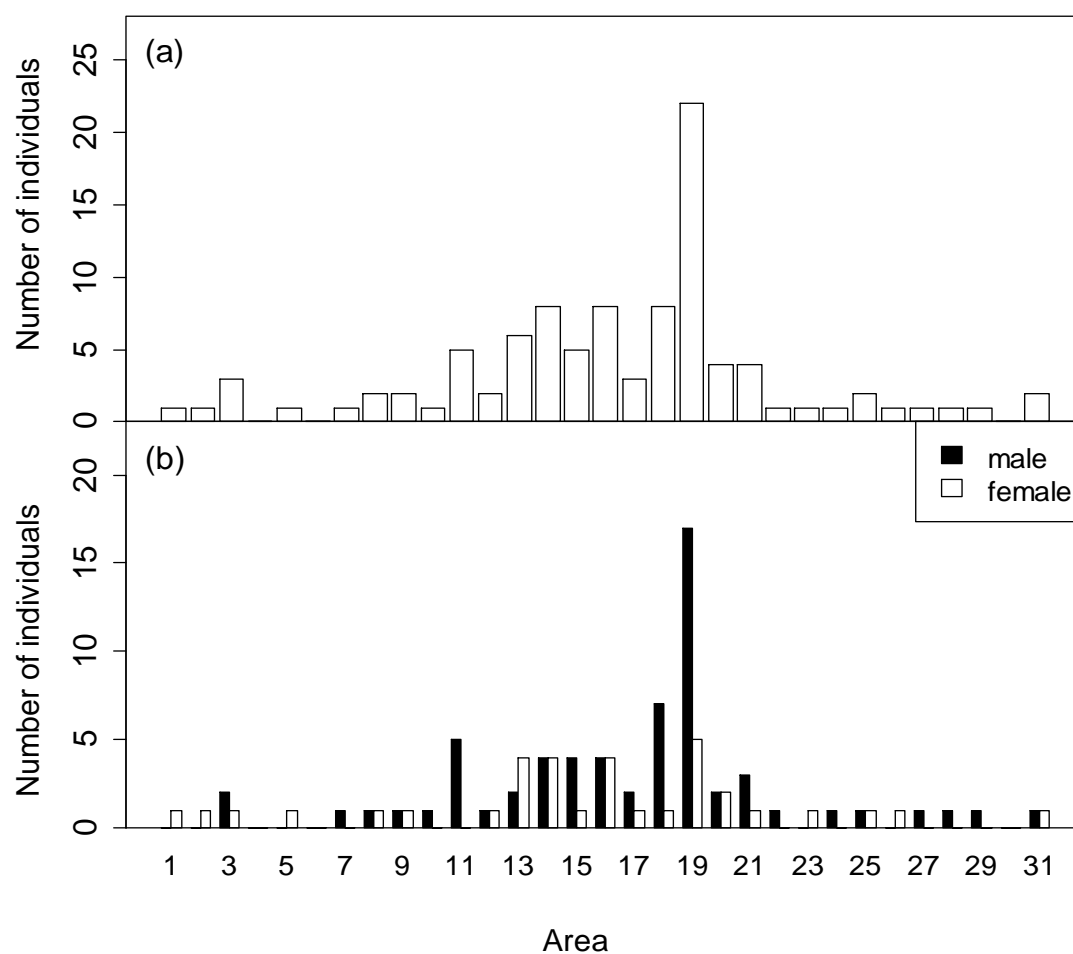


Fig. 4-3. 各エリアでのタカチホヘビの出現個体数 (a)、雌雄別のタカチホヘビの出現個体数 (b)

2013年5月19日から6月16日、9月13日から10月12日の調査データに基づく。

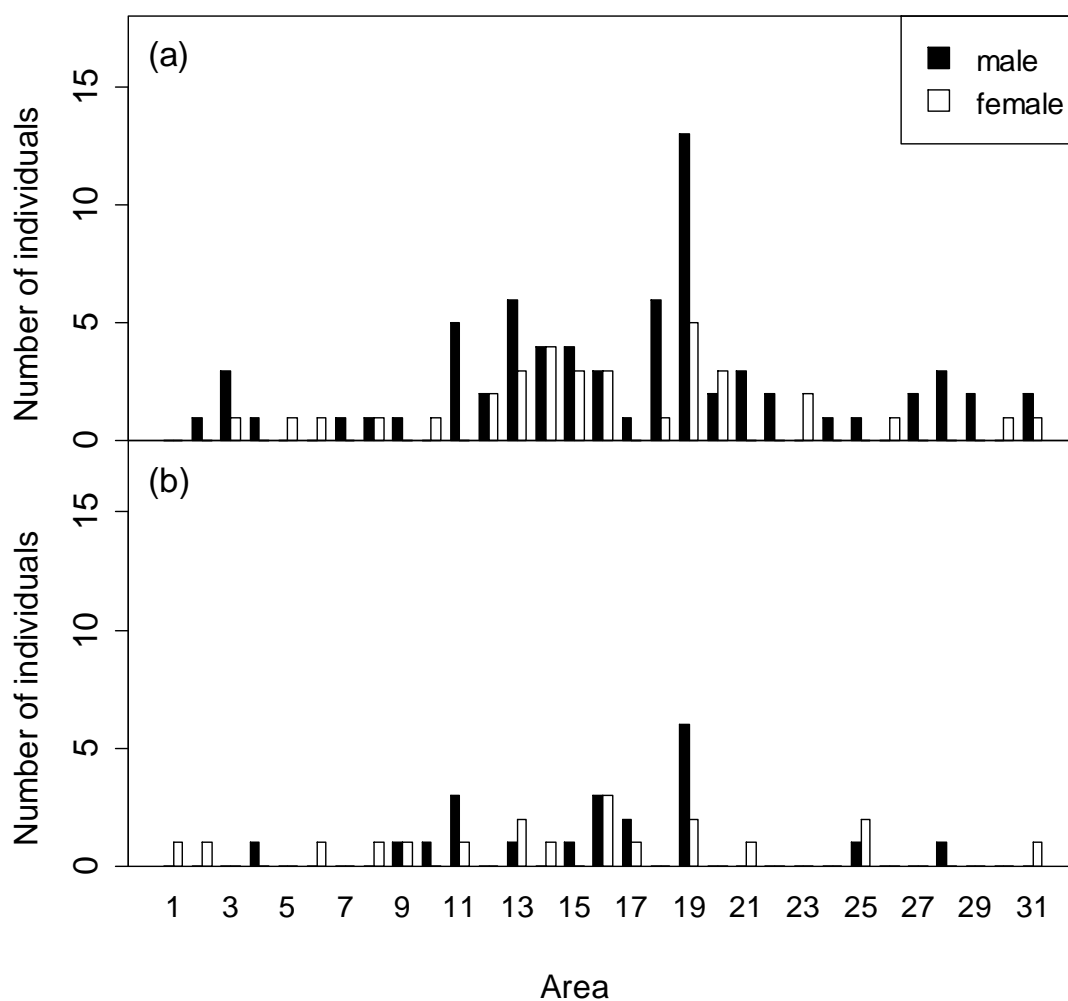


Fig. 4-4. 各エリアでの雌雄別のタカチホヘビの出現個体数

(a) は初夏、(b) は秋を示す。2010 年 5 月 21 日から 6 月 21 日 (全 10 回)・9 月 14 日から 10 月 13 日 (全 8 回)、2011 年 5 月 21 日から 6 月 20 日 (全 10 回)・9 月 13 日から 10 月 11 日 (全 9 回)、2013 年 5 月 19 から 6 月 16 日 (全 24 回)・9 月 13 日から 10 月 12 日 (全 20 回) の調査データに基づく。

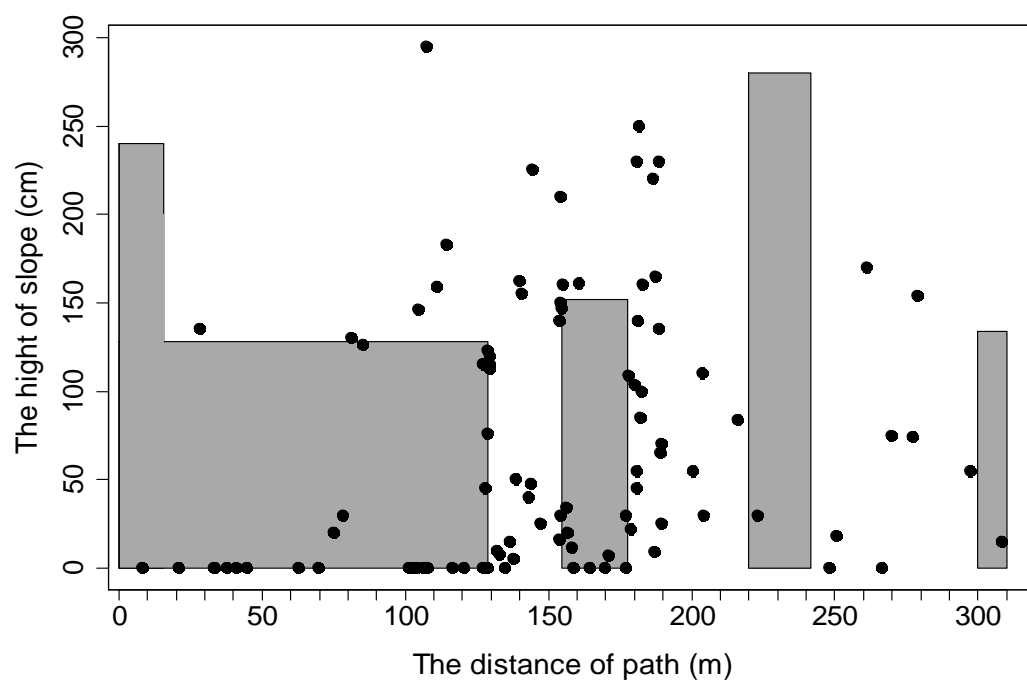


Fig. 4-5. 自然歩道の人工傾斜面上に出現したタカチホヘビの二次元プロット  
横軸は調査ルート距離、縦軸は斜面の高さであり、灰色はコンクリート擁壁を示し、その他は自然壁を表す。

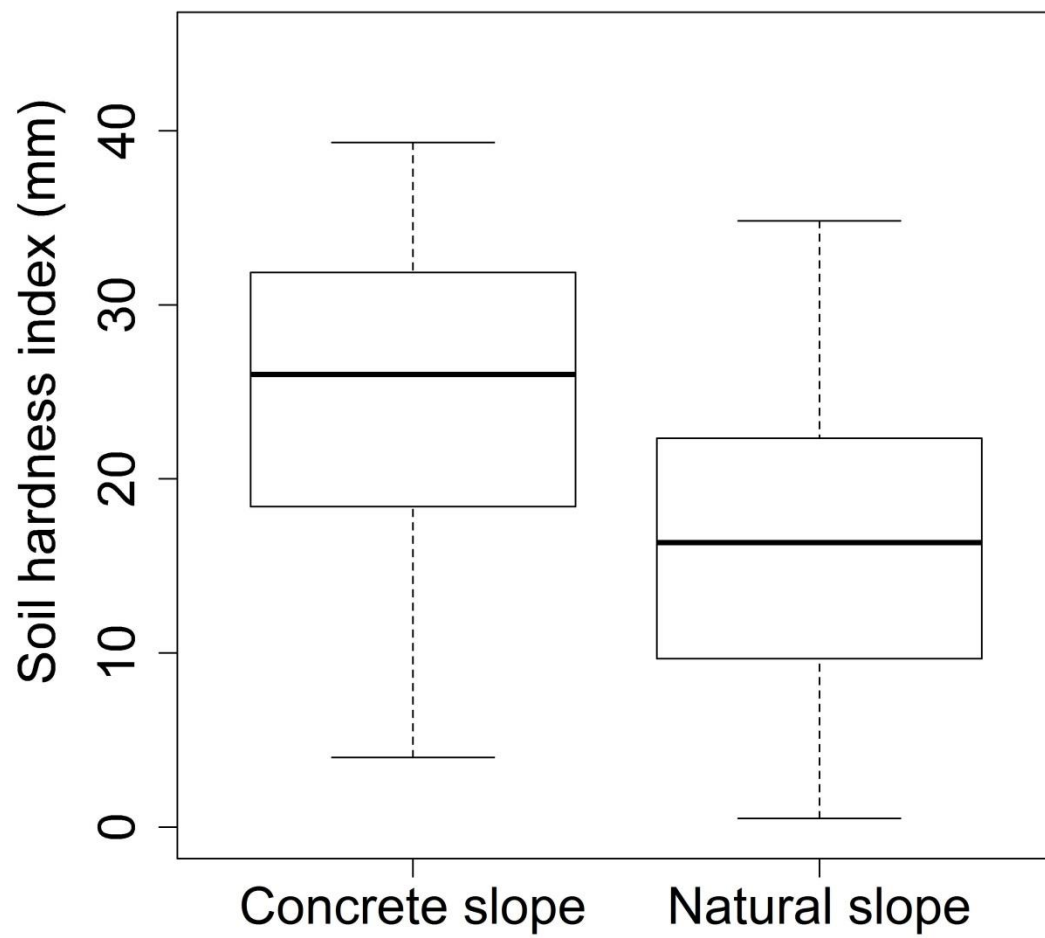


Fig. 4-6. コンクリート擁壁下と自然壁下（人工傾斜面と自然歩道の交わる位置）の土壌硬度

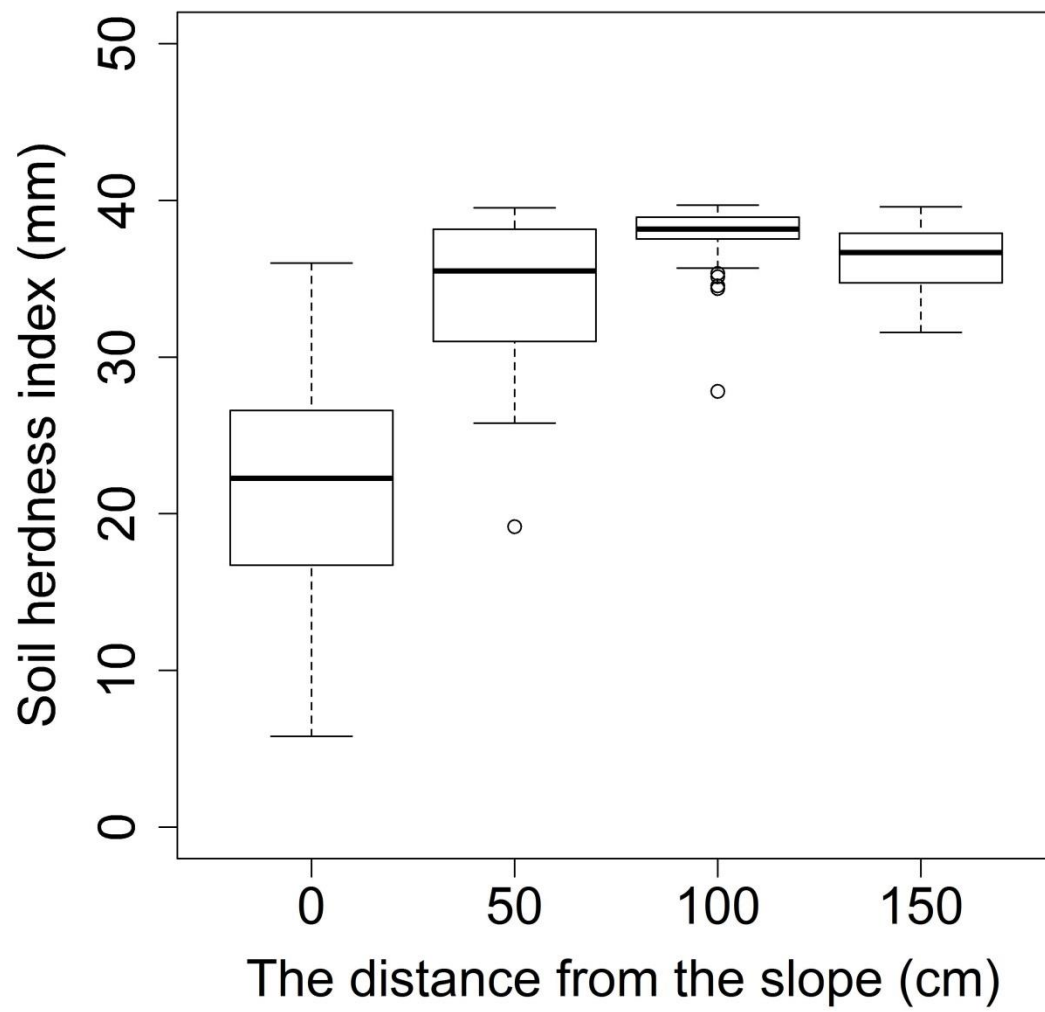


Fig. 4-7. 人工傾斜面から距離と自然歩道の土壌硬度

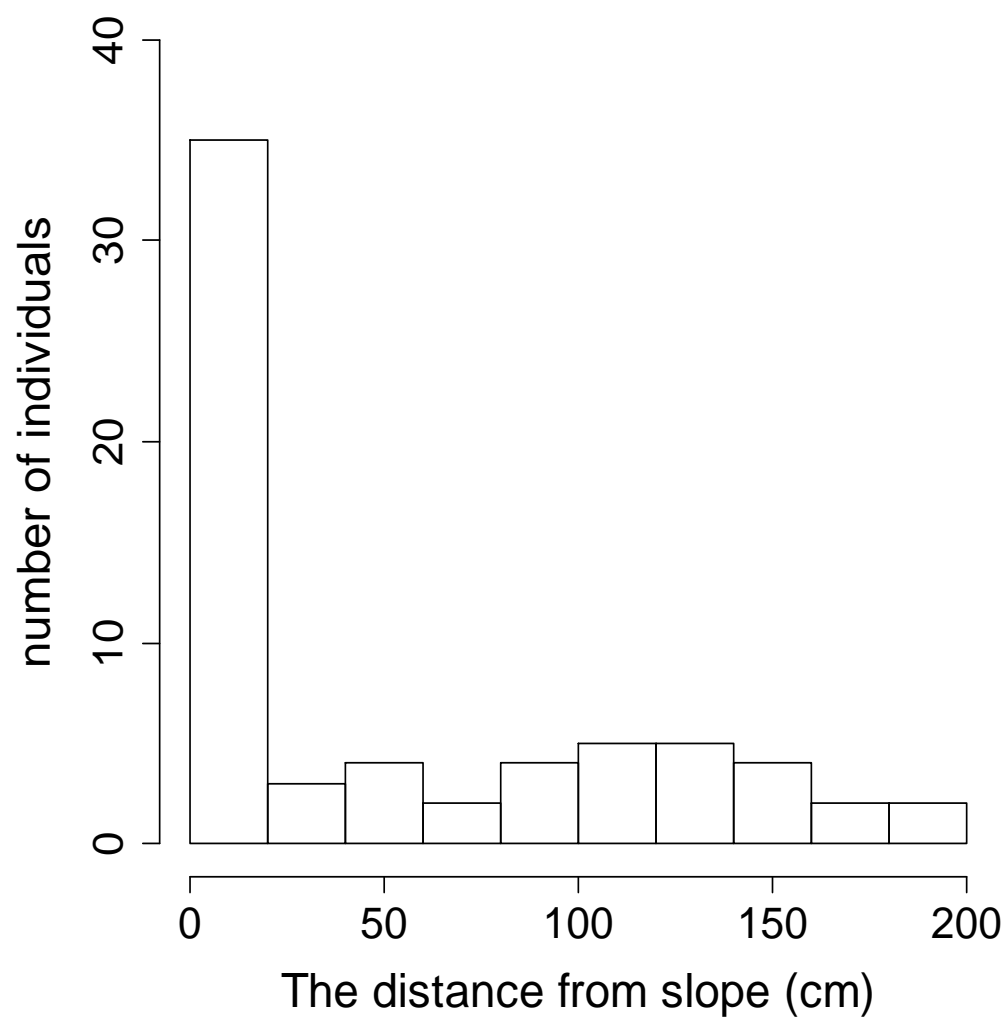


Fig. 4-8. 自然歩道に出現したタカチホヘビの人工傾斜面からの距離と個体数

## 第 5 章

### シロマダラ其自然史 ー生活史と繁殖生態ー



## 5-1 はじめに

マダラヘビ属 (*Dinodon*) は、種によって体サイズ・食性などが異なることが知られている (Maki, 1931; 鳥羽, 1996a,b)。大きい種では、頭胴長 1400 mm 程になる種もあり、小さい種では成体でも 600 mm 程度である。また主に爬虫類を餌とする種もいれば、脊椎動物を幅広く餌とする種も存在する (Mori and Moriguchi, 1988)。日本固有種であるシロマダラ (*D. orientale*) は、この属の北限種とされ、北海道・本州・四国・九州とそれら周辺の島々に分布する (大野, 1989a; 鳥羽, 1996b)。この種に関する情報の多くは、偶発的な発見による 1 個体または少数の個体に基づく捕獲時の情報と形態の計測値である。タカチホヘビ同様に、シロマダラも希少種であると考えられてきたが (Fukada, 1992)、詳細に調査されることがないため、確かなことはわかっていない。シロマダラはこの属の中では最も小型とされており、頭胴長 600 mm 程度の小型ヘビである (鳥羽, 1996b)。これまでの発見報告から、夜行性であると考えられているが、稀に日中に発見されることもある (鳥羽, 1996a; 西海, 2013)。シロマダラは、同属のヘビのように脊椎動物を幅広く餌にしているわけではなく、主に小型爬虫類を食べる (Mori and Moriguchi, 1988)。おおよそその産卵期・産卵数・孵化期間・孵化幼体のサイズは、数少ない抱卵雌の捕獲情報から得られており、初夏から秋に産卵し、産卵から 45 日程度で全長 20 cm ほどの幼体が孵化することが知られている (Fukada, 1963; 鳥羽, 1996b; 徳田・本田, 2012)。このような、日本各地で少数の個体発見例に基づく情報は存在するものの、1 つの地域での多くの個体に基づくシロマダラの研究が行われたことはなく、自然史に関しての情報がまとめられたことはない。夜行性の小型種であるシロマダラもまたタカチホヘビ同様に観察しにくい特徴を持つヘビであり、自然史に関する情報はより発展的な研究を行うための基礎を築く意味で重要である (第 3 章)。

この章では、4 年間の路上調査において捕獲された 110 個体のシロマダラから、出現時期と季節活動パターン、雌雄別の頭胴長・体重・肥満度の組成と季節変化・胃内容物・抱卵雌についての情報をまとめた。なお、自然歩道調査ではシロマダラは効率的に捕獲できなかったため、本研究では対象から除外した。

## 5-2 調査方法

調査は、第 3 章のタカチホヘビの研究と同時に、2008 年から 2011 年の 4 年間、上野原市内の路上で行った。調査は車で巡回し行った。調査期間は、2008 年は 5 月 3 日から 12 月 5 日（全 63 回）、2009 年は 4 月 11 日から 11 月 25 日（全 63 回）、2010 年は 4 月 9 日から 11 月 18 日（全 64 回）、2011 年は 4 月 11 日から 11 月 25 日（全 67 回）である。4 月または 5 月上旬を調査開始時期とし、調査終了時期は 11 月または 12 月とした。その年の最後の出現個体が確認された日から少なくとも 30 日以上は調査を継続した。その後は冬眠したものとし調査を終了した。可能な限り、調査頻度は週に 2 回とし、調査間隔は次の調査日まで 2 日以上空けるよう努めた。調査開始時間は、調査期間中に季節を問わず暗い時間帯である 20 時とした。調査終了時間は定めなかったものの、多くの場合約 3 時間で終わり、23 時には調査を終了した。ヘビを発見した際には直ちに捕獲し、場所・時刻を記録した。轢死した個体を発見した際にも同様の記録を行い、死体は回収した。

### 5-3 結果

調査期間中に全 110 個体を捕獲した。2008 年に 24 個体、2009 年に 36 個体、2010 年に 21 個体、2011 年に 29 個体捕獲した。再捕獲個体はいなかった。雄が 59 個体、雌が 49 個体、雌雄判別ができなかった個体が 2 個体であった。全ての個体は舗装道路で捕獲され、未舗装道路では確認されなかった。シロマダラにおいても、生体と轢死体が発見されたが回収された死体に関しても捕獲という表現を用いた（第 3 章）。

胃内容物が確認された個体と抱卵雌はそれぞれ全 110 個体中 1 例となった。2010 年 6 月 12 日に捕獲された個体（頭胴長 584 mm）から 4 卵を確認した。2010 年 7 月 10 日にシロマダラ（頭胴長 530 mm, 尾長 124 mm, 体重 27.0 g, 雄）の胃内容物としてタカチホヘビ（頭胴長 293 mm, 尾長 90 mm, 体重 9.2 g, 雄）を確認した。胃内容物として得られたタカチホヘビは消化が進んでおらず、もとの形状を留めていた。タカチホヘビの全長はシロマダラの頭胴長の 72.3 %の大きさであった。確認されたタカチホヘビ以外に、消化が進んだ胃内容物も全調査期間を通して確認されなかった。

### 5-3-1 季節活動パターン

シロマダラの出現期間は2008年が5月25日から10月17日、2009年が4月15日から9月25日、2010年が5月11日から10月14日、2010年が5月18日から10月23日であった。4月の出現は2009年の4月15日に出現した2個体だけであった。シロマダラの出現数は、雌雄ともに9月が最も多くなった (Fig. 5-1)。月別の雌雄割合は全ての月で有意な差はみられなかった [binomial test (expected ratio = 0.5) ,  $P > 0.05$ ] 。

### 5-3-2 頭胴長・体重・BCIの分布

頭胴長は、雄が187 mm から 584 mm (平均 342 mm)、雌は183 mm から 584 mm (平均 324 mm) であった (Fig. 5-2a)。雌雄ともに、頭胴長 200 mm — 249 mm と 450 mm — 499 mm にピークを持つ二峰性を示した。体重は雄が1.9 g から 41.1 g (平均 12.3 g)、雌は1.8 g から 47.5 g (平均 10.2 g) であった (Fig. 5-2b)。最も体重の重い個体は、抱卵雌であった。体重は5 g 未満の群が雌雄ともに最大となった。肥満度指数 (BCI) を [体重/ (頭胴長)<sup>3</sup>] によって算出したところ、雄は  $1.7 \times 10^{-7}$  から  $4.7 \times 10^{-7}$  (平均  $2.4 \times 10^{-7}$ )、雌は  $1.6 \times 10^{-7}$  から  $3.4 \times 10^{-7}$  (平均  $2.3 \times 10^{-7}$ ) であった (Fig. 5-2c)。BCIは雌雄ともに  $2.0 \times 10^{-7}$  —  $2.4 \times 10^{-7}$  の頻度が最も高くなった。 $4.5 \times 10^{-7}$  —  $4.9 \times 10^{-7}$  に1個体だけ分布した最もBCIが高い雄は頭胴長187 mm で、捕獲された雄の中では最小の個体であった。雄と非抱卵雌の (頭胴長)<sup>3</sup> と体重の関係には有意差はみられなかった (ANCOVA, 傾き:  $F_{1,104} = 2.81$ ,  $P > 0.05$ ; 切片:  $F_{1,105} = 1.87$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 5-3)。抱卵雌は1個体しか捕獲されなかったため、抱卵雌と非抱卵雌を比較することはできなかった。

### 5-3-3 季節と頭胴長・体重・BCIの関係

頭胴長と体重の頻度分布の第1のピークに対応する、小さい個体 (頭胴長約200 mm、5 g 未満) は雌雄ともに9月上旬から10月下旬にかけて集中的に捕獲された (Fig. 5-4a,b)。4月中旬から7月下旬までは、9月上旬から10月下旬に集中的に捕獲された小さな個体と同程度の頭胴長または体重の個体が捕獲された。しかし、頭胴長311 mm から 390 mm、体重7.1 g から 11.5 g に分布する個体は7月下旬まで発見されなかった。頭胴長183 mm の最も小さな個体は9月上旬に見つ

かった。肥満度指数（BCI）の季節的な傾向は U 字型のパターンを示した。BCI は活動の始まる時期（4 月から 5 月）と活動の終わる時期（9 月）に捕獲された個体が高く、7 月に最も低くなった（Fig. 5-4c）。雌雄別にみると、雄では 9 月 11 日に捕獲された個体（頭胴長 187 mm）の BCI が最も高く、6 月 30 日に捕獲された個体（頭胴長 411 mm）が最も低かった。雌では 4 月 15 日に捕獲された個体（頭胴長 221 mm）が最も高く、7 月 7 日に捕獲された個体（頭胴長 443 mm）が最も低かった。抱卵雌の BCI は同じ時期に捕獲された個体と大きく変わらなかった。

## 5-4 考察

### 5-4-1 季節活動パターン

一般的に、温帯域のヘビの季節活動パターンは一峰性または二峰性を示し、一峰性の季節活動パターンを持つ種は、春の終わりと夏の終わりにピークを示すとされている（Gibbons and Semlitsch, 1987）。本研究のシロマダラの出現のピークは雌雄ともに 9 月のみであった。また 9 月上旬から 10 月上旬には体サイズの最も小さい個体が多く捕獲された。このことから、シロマダラは 9 月にピークを持つ一峰性を示す種であり、9 月に幼体が活動を始めることにより起こるものと考えられる。9 月の幼体の出現は、産卵と孵化に関するこれまでの報告の時期と一致する（Fukada, 1963; 徳田・本田, 2012）。

4 年間の調査期間中、4 月に出現した個体は 2 個体と稀であった。秋は、2009 年のみ 9 月までしか出現がなかったものの、他 3 年間は 10 月まで出現した。年によって活動時期に若干の違いがみられるものの、この地域での活動時期は、主に 5 月上旬から 10 月下旬までと思われる。11 月には出現が確認できなかったため、主に 11 月から翌年の 5 月上旬までの約 6 ヶ月が冬眠期間であると考えられる。本州において、シロマダラと分布の重なる昼行性種（ジムグリ・アオダイショウ・シマヘビ・ヤマカガシ）と活動期間を比較すると 2 ヶ月程度短いことになる（Fukada, 1992）。夜行性であるシロマダラは、昼行性種とは活動時間帯が異なるため、夜間の低い温度の影響を受け、活動期間が短くなるものと考えられる。

月別の雌雄割合に差はみられなかったことから、雌雄間での季節活動パターンの違いはないものと考えられる。

#### 5-4-2 頭胴長・体重・BCI の分布と成長

シロマダラの頭胴長と体重の分布はどちらも 2 つの群があった。1 つ目の群は主に 9 月までに孵化した幼体で構成され、もう 1 つの群は主に成長した成体によって構成されているものと考えられる。頭胴長・体重の分布には雌雄間で違いがみられず、頭胴長と体重の関係においても雄と非抱卵雌では差がみられなかった。この結果は、近縁種での研究結果と異なる。Takiguchi (2006) は、近縁種であるアカマタの性的二型の研究において、雄の最大個体が頭胴長 1337 mm に対し、雌の最大個体は 838 mm であったと記録し、雄は雌よりも大型であることを明らかにしている。シロマダラでは、アカマタの様に明確な雌雄間での頭胴長の違いはみられず、雄も雌も同じように成長し、同程度の頭胴長約 600 mm に達するものと考えられる。

捕獲日と頭胴長または体重の関係も雌雄ともによく似た傾向を示した。孵化したばかりの幼体と考えられる 9 月に出現した頭胴長約 180 mm の小型個体は、雌雄ともに 10 月下旬の冬眠前までに 250 mm 程度に成長することが示唆される。その後、11 月から 4 月まで冬眠し、冬眠明けの時期である 4 月または 5 月に出現した個体は、雌雄ともに 2 回目の冬眠に入る前に頭胴長 350 mm 程度に成長するものと考えられる。2 回目の冬眠以降の成長を推測することはできなかった。

肥満度指数 (BCI) の頻度分布は、頭胴長や体重と違い 2 群に分かれず、雄も雌も同じような分布を示したことから、BCI は雌雄で大きく変わらないものと考えられる。捕獲日と BCI の関係では、秋と春が高く、夏は低かった。この種の BCI は季節が影響していると考えられる。これには、利用できる餌が関係していると推測される。また、雌雄ともに BCI の最も高い個体は頭胴長が小さく、BCI が最も低い個体は頭胴長が比較的大きな個体であったことから、孵化した幼体が多く捕獲された秋に BCI が高い傾向がみられた可能性がある。シロマダラの肥満度に影響する要因を調べるためには、さらに詳細な調査が必要となる。

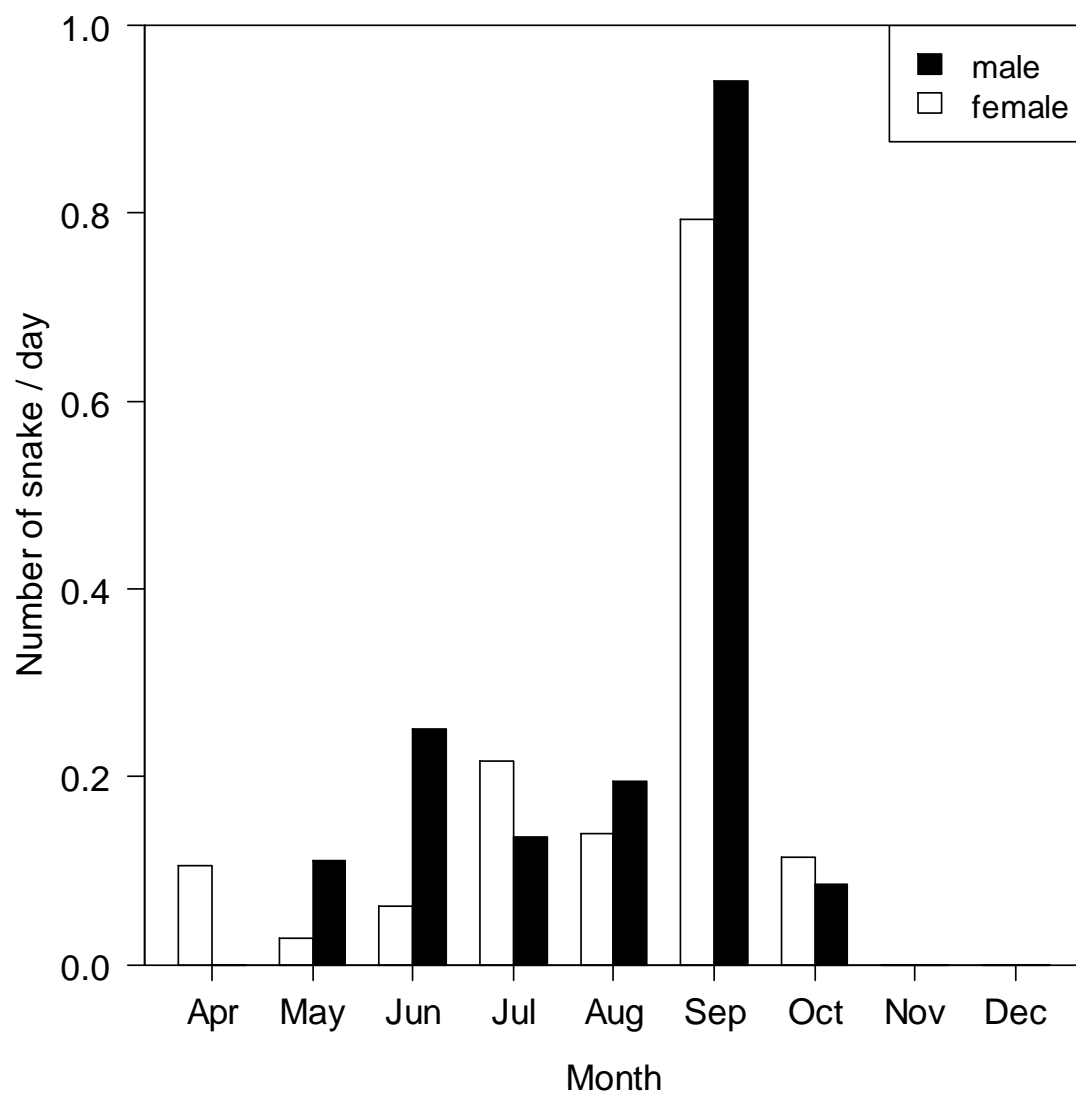


Fig. 5-1. シロマダラの月別出現頻度

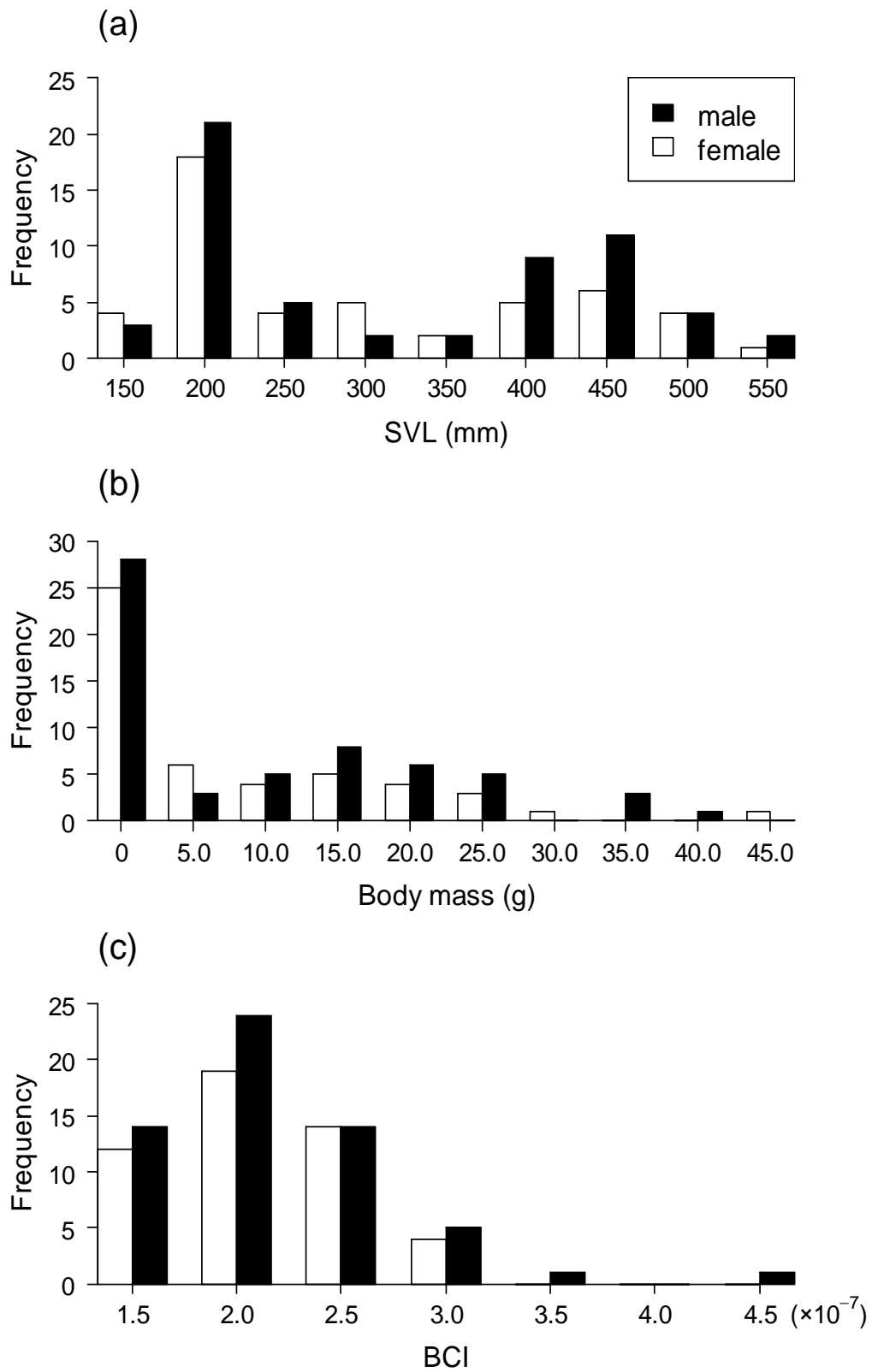


Fig. 5-2. シロマダラの頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/ (頭胴長)<sup>3</sup>] (c) の頻度分布

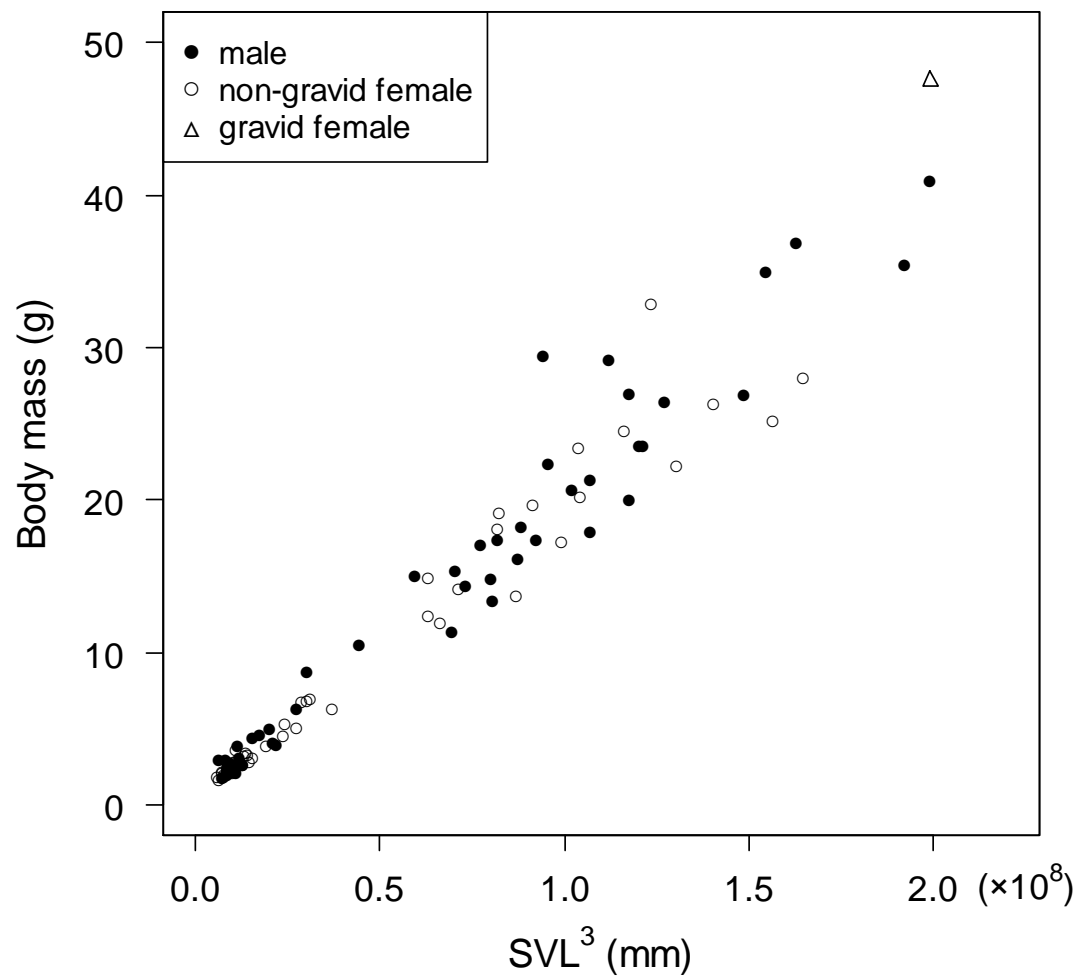


Fig. 5-3. シロマダラの雄・非抱卵雌・抱卵雌の体重と（頭胴長）<sup>3</sup>の関係



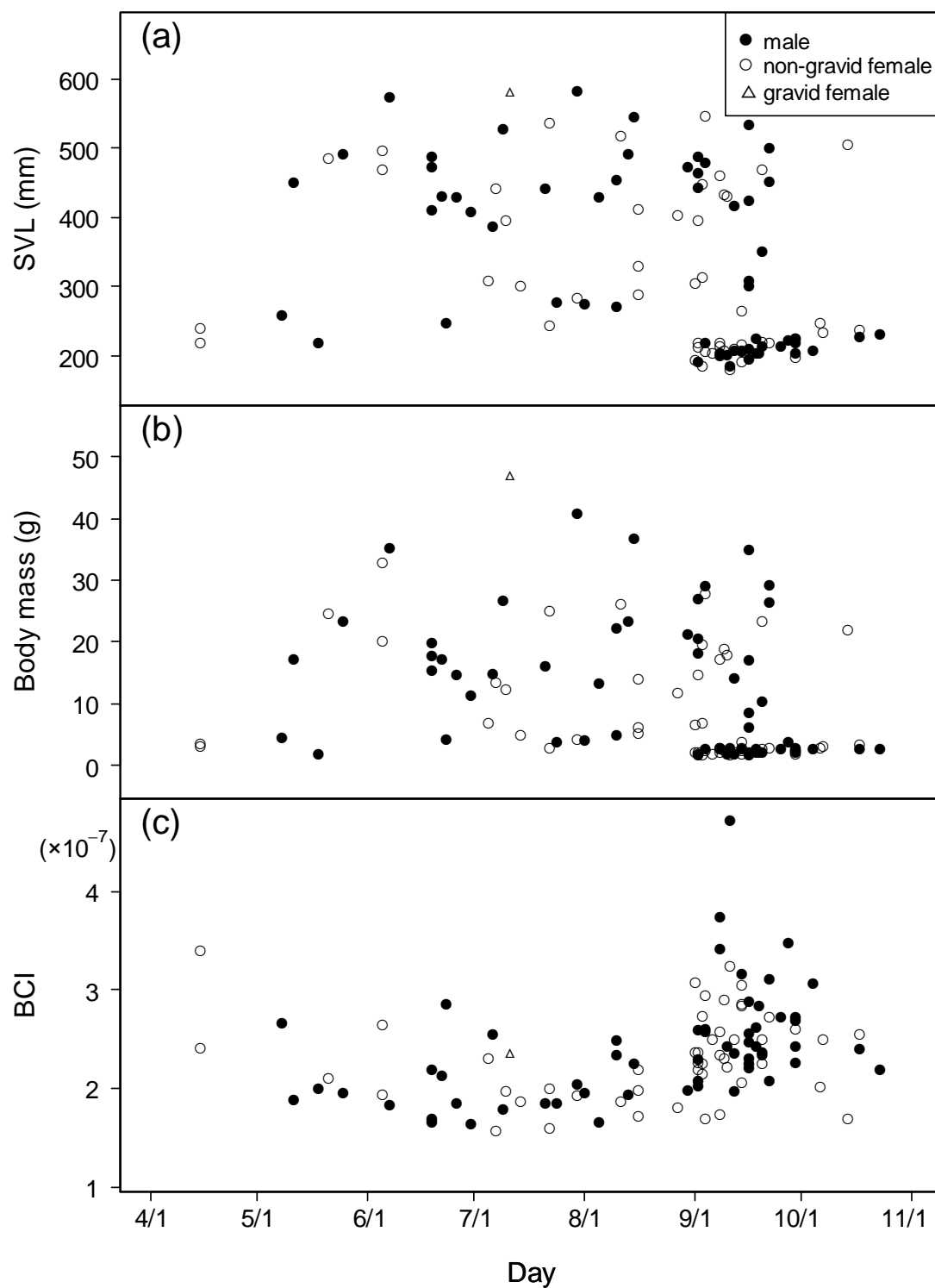


Fig. 5-4. シロマダラの頭胴長 (a)、体重 (b)、肥満度指数 [BCI: 体重/(頭胴長)<sup>3</sup>] (c) と捕獲日の関係

## 第 6 章

### 総合考察

この章では、本研究で対象とした夜行性小型ヘビ類であるタカチホヘビ・シロマダラの生態について総合考察を行い、タカチホヘビの生息環境と地中性小型ヘビ類の保全に関して検討を行う。

## 6-1 本研究の意義

本研究では、研究の進んでいなかったタカチホヘビとシロマダラを対象とし、野外調査を行った。その結果、多くサンプルを得ることに成功し、両種の季節活動パターン、頭胴長・体重・肥満度指数（BCI）の分布と季節性、活動期間・繁殖期・孵化時期の推定、幼体の成長など、より発展的な研究の基礎となる重要な知見を多く得ることができた。

特に多くのサンプルの得られたタカチホヘビでは、時間的分布、空間的分布、地表への出現に影響する要因（気象・餌・生息環境）と、より詳細な生態を明らかにすることができた。アジアに広く分布するタカチホヘビ科のヘビにおいて、多くのサンプルに基づく自然史・生態に関する研究は、本研究が初の報告となる。また、地中性ヘビ類において、地表に出現する要因として気象・餌・生息環境が検討された研究もこれまでにないものと思われる。シロマダラについても詳細な自然史・生態が研究されたものとしては初の報告となる。

また、これまでに国内の他地域で行われたヘビ類の路上調査において、タカチホヘビ・シロマダラがこれほど効率的に得られたことはない（e.g. 丸野内, 2009; 高村他, 2009; 林, 2012）。周辺を山に囲まれた環境での車を用いたルートセンサスは、夜行性の小型ヘビ類の調査において、有効な方法であることを証明した。これらが本研究の意義といえる。

## 6-2 タカチホヘビの生態と研究

本研究では、多くのタカチホヘビが捕獲され、4年間の路上調査で150個体、3年間の自然歩道調査で244個体（再捕獲個体を含めたのべ数）となり、のべ394個体が捕獲された。限られた調査地域でこれほど多くの個体が発見されたことは、これまでに前例がない。過去には、希少種として扱われていたタカチホヘビであるが（Fukada, 1992）、本調査で多くの個体が捕獲されたこと、自然歩道での調査ルートの距離は310mと短い距離であることなどを考えれば、希少種と考えるよりも、場所によっては高密度で分布する種と考える方が妥当である。地中性の小型ヘビ

類の中には、高密度で分布することが知られている種もいる (Fitch, 1975; Clark and Fleet, 1976; Russell, 1999; Willson and Dorcas, 2004)。これらのヘビやタカチホヘビは、体サイズが小型であること、ミミズのような現存量の多いものを捕食することなどの特徴を持つ、または併せ持つことによって、大型のヘビよりも高密度で分布することが可能になるものと考えられる。

路上調査・自然歩道調査の結果から、タカチホヘビの活動期間・冬眠期間・幼体の出現時期は、分布の重なる他のヘビ類と異なり、タカチホヘビの地表での活動期間は短く、冬眠期間は長いことが示唆された (第3章)。これは、この種に特徴的な生態が影響していることが考えられる。タカチホヘビは夜行性であるため、昼行性のヘビ類とは活動時間帯が違い、低い温度の影響を受けやすくなる。また、地中性であることにより、地中で活動できるまたは地中に留まる期間が長くなるなどの理由で、分布の重なる他のヘビ類と異なる活動をしているものと考えられる。

季節活動パターンは路上調査・自然歩道調査ともに初夏と秋にピークを持つ二峰性を示した。路上調査でのタカチホヘビの出現のピークは、雄は6月と10月に、雌は7月または8月と10月にあった。雌雄ともに夏の出現数は減少した。4年間を通して、路上では5月10日前後に出現が始まり、10月20日前後に出現しなくなった。自然歩道調査での初夏のピークは5月後半から6月前半、秋のピークは8月後半から9月後半であり、8月前半の出現数は最少になった。また出現期間は、5月20日前後から10月20日前後であった。この傾向は2つの調査に共通していたため、タカチホヘビの地表での季節活動パターンは二峰性であることを強く支持する。

気象と餌生物の出現はタカチホヘビの出現と関係し、初夏はミミズの出現個体数が多いとヘビの出現個体数が多く、秋は温度が高いとヘビの出現個体数が多い傾向を見出した (第4章)。これらの季節活動パターン、および、気象・餌生物とのヘビの出現の関係は、一般的な温帯域に生息する陸生のヘビ類と類似している。地表でのタカチホヘビの活動は、地表で活動する陸生種と同じような傾向を示すものと考えられる。

自然歩道調査の結果から、タカチホヘビの生息に適した環境条件が明らかになった (第4章)。軟らかい土壌と、堆積した落ち葉などからなるリター層の深さは生息に重要であると考えられ、このリター層の形成に適していると考えられる水の流れていない谷 (枯れ沢) とその周辺は特に重要な生息環境であることが示唆された。人為的に造られた環境に、タカチホヘビは影響を受け

ていると考えられ、コンクリート擁壁の設置は、地中・地表間の移動を妨げるだけでなく、斜面上での生息までも困難にさせるものであることが示唆された。また、自然歩道の土壌は硬く、地中へ潜り込むことは困難であると考えられたことから、舗装されていない歩道の設置もタカチホヘビの地中・地表間の移動を困難にさせるものであることが示唆された。しかし、人工傾斜面と自然歩道の交わる箇所でのタカチホヘビの捕獲数は多かった。これらの人工的に造られた環境での影響と観察例から、タカチホヘビの生息に以下のような影響があることが考えられる。まず、人工傾斜面下（特にコンクリート擁壁下）の環境は、地表での活動中に行き場をなくした個体が集中するものと考えられる。自然歩道を造るために斜面を掘削しなければ、自然植生の連続した緩やかな傾斜の自然傾斜面となる。リター層もより均等に斜面上に存在し、本種の地表での活動時に利用できる環境は多くなると予想される。つまり、本来の生息環境は、地中・地表間の移動も容易で、隠れられる場所も多く、観察者は発見することが難しいはずである。タカチホヘビが多く発見される場所は、必ずしも本種の生息にとって条件の良い環境ではないと考えられる。次に、斜面へのコンクリート擁壁の設置は、同所的に生息する他種よりもタカチホヘビの生息に大きく影響するものと思われる。コンクリート擁壁の水抜き穴では、ヘビが観察されることがある（照井・徳田, 2014）。本調査地でも、アオダイショウ・シロマダラが水抜き穴で発見されており、調査中には、ジムグリ・アオダイショウ・ヒバカリ・シロマダラがコンクリート擁壁上を移動している様子を観察している。これらのヘビ類では移動することができ、時には留まることもあるコンクリート擁壁は、必ずしも悪いものではないのかもしれない。その一方で、タカチホヘビの場合、コンクリート擁壁上の発見が少なく、コンクリート擁壁上で発見された個体も縁に近い位置での発見が多いことを考えると、本種にとってコンクリート擁壁は、生息しにくい環境であり、斜面という生息環境を大きく損なっている可能性がある。本調査地では、重要な生息場所と考えられる枯れ沢周辺にはコンクリート擁壁がなかった。すなわち、コンクリート擁壁が斜面全てを覆っておらず、生息に重要であると考えられる環境が残っていることによって、タカチホヘビが生息できているものと考えられる。

本研究の路上調査では、調査地周辺に生息する 8 種のヘビ類のうち 7 種が捕獲された。中でも特に捕獲数が多い種は、タカチホヘビであった。本調査地のような山地を中心とした住宅地や林

道で夜間に集中的な調査を行うことで、他地域でも効率的なデータ収集がなせる可能性がある。

タカチホヘビは、自然歩道調査においても多くの個体が捕獲されたため、徒歩での直接観察法も有効な方法であると考えられる。地中性である本種のさらなる生態の解明には、地中での活動も明らかにしていかななくてはならない。しかし、地中性小型ヘビ類の地中での活動を効率的に観察する方法はこれまでのところ明らかになっていない。メクラヘビの仲間や地中性の爬虫類では、掘削調査において地表より約 30 cm の土を掘り下げることで発見できることから、地中性の爬虫類において重要な生息環境は、堆積した落ち葉と地表から数 cm の土壌であるとされている (Henderson et al., 2016)。一般的な地中性爬虫類と同様に考えるのであれば、タカチホヘビにおいても比較的浅い土壌深度は重要な生息環境となっていることが予想される。その一方で、タカチホヘビは、パワーショベルを用いた掘削作業中に発見されることがあり (山本, 1981; 山本, 1984)、より深い地中での環境も生息環境として無視できない。地表に近いリター層と深さのある土壌環境を実験空間内で再現することで、地中での活動を調べるのが可能になると考えられる。研究を困難にさせる特徴を併せもつヘビ類においても、いくつかの調査地を設けるまたはいくつかの調査方法を用いることで、データ収集は可能になるものと思われる。

### 6-3 シロマダラの生態と研究

シロマダラもタカチホヘビ同様に、過去に希少種であると考えられていた夜行性の小型ヘビ類である (Fukada, 1992)。本研究の路上調査において、タカチホヘビに次いでシロマダラが多く捕獲され、4 年間で 110 個体となった。シロマダラもまた希少種ではないことが示唆された。胃内容物が確認された個体は 110 個体中わずかに 1 個体だけであった。路上での調査では、胃内容物の回収は難しいものと考えられる。

シロマダラの活動期間・冬眠期間は、分布の重なる他種とは異なったが、タカチホヘビとは類似していた。夜行性のヘビ類であるシロマダラもまた、夜の低温の影響をより大きく受けることによって、活動期間が短くなり、冬眠期間が長くなるものと考えられる。しかし、シロマダラの活動と温度の関係性は明らかにすることができなかったため、この解釈には更なる調査を必要とする。

シロマダラは、自然歩道調査においてはほとんど捕獲することができず、タカチホヘビほど詳細な生態を解明することは困難であった。シロマダラは、特に捕獲数が多い時期が限定的であるため、これ以上の生態の解明には、出現の多い時期に集中的な調査を行うことが有効であると考えられる。また、本種は小型ヘビとはいえ、成体では全長が 70 cm 程度に成長する。ヘビ類の調査方法には、捕獲した個体に発信器を入れ追跡するラジオテレメトリー法を用いることがある (Fitch, 1987)。体格の良い成体であれば、この方法も有効な手段であると思われる。

#### 6-4 地中性小型ヘビ類の保全

地中性爬虫類においては、生息地として重要な土壌や地形が人為的攪乱による危険にさらされており、局所的な絶滅が起こっているのではないかと懸念されている (Henderson et al., 2016)。本研究では、タカチホヘビ生息に影響する生息環境要因の一部を解明したに過ぎないが、この結果は本種の保全、さらに地中性ヘビ類の保全にとって重要な意味を持つ。

人為的に改変された環境は、タカチホヘビの生息環境に影響を及ぼす可能性が見出され、特にコンクリート擁壁はタカチホヘビの生息環境に多くの影響を与えている可能性が示唆された。人工物によるタカチホヘビへの影響は、コンクリート擁壁だけではないと考えられる。タカチホヘビはコンクリート製の側溝内で発見されることがあるが、落下し日光にあたれば、体の小ささと皮膚構造のため乾燥してしまうと考えられている (東常・宇都宮, 1999; 千石, 1996a)。本調査地では、約 75° の傾斜角度でコンクリート擁壁が設置されていたが、コンクリート製の側溝の側面は多くの場合、底面に対して垂直に設計されている。より角度の急なコンクリート製の側溝の登坂は困難であると考えられる。一方で、コンクリート擁壁で覆われていない斜面はよく利用していることから、地中性のヘビとはいえ斜面を登ることができる能力があるといえる。コンクリート製の側溝の中には、動物の落下に配慮した設計のものがあり、野生動物が脱出できるようスロープが設けられているものがある (渡部, 2014)。おそらくタカチホヘビにおいても、緩やかなスロープを設ける、側溝の側面の傾きを緩くする、側溝の側面を平面にせず凹凸を設けるなどの工夫によって、人為的な影響を改善できると予想される。しかし、コンクリート擁壁による斜面の崩壊防止や、コンクリート製側溝の水を流すという本来の役割を損ねる結果を招

く可能性もあり、人と動物の双方にとっての妥協点を模索する必要があるだろう。

本研究において舗装されていない歩道さえも、生息に負の影響を及ぼしていることが示唆された。この問題については、人が通行する道を別に設けることで改善できると考えられる。例えば、踏圧から植生を保護するために木道が設置されることがある (e.g. 小野崎, 2001)。また、人が通行する道路下に動物用の通路と柵をつくることがある (Langton, 2015)。タカチホヘビにとって重要な生息環境と思われる、日当たりの悪く、近くに谷（枯れ沢）がある環境の周辺では、大きく斜面を掘削し歩道を作るのではなく、斜面とリター層・土壌を可能な限り残し、歩道の基礎となる柱と木道などを設置することによって、歩道設置による影響を防ぐことができると考えられる。斜面を掘削しないことはコンクリート擁壁設置面積の減少にもつながるため、タカチホヘビが利用できる生息環境を残すことができるものと思われる。人と動物が利用する場所を分ける工夫が、この種の生息地の保全にも繋がるものと考えられる。上記方法を用いることで、タカチホヘビの側溝への落下、生息地の分断、生息環境の破壊を多少なりとも防ぐことができると予想される。

日本には、タカチホヘビ以外にも地中性かつ小型種という特徴に合致する在来種が生息する。タカチホヘビと同属であるアマミタカチホヘビ・ヤエヤマタカチホヘビ、またすでに絶滅した可能性のある *Calamaria prakkei* と同属であるミヤコヒメヘビ (*Calamaria pfefferi*)・ミヤラヒメヘビ (*Calamaria pavimentata miyarai*) は、同じような生態を持つことが予想され、土壌やリター層などの環境が重要となっていると考えられる。タカチホヘビ同様に、ヒメヘビ類も道路脇の側溝で乾燥し死亡した個体がよく発見される (千石, 1996b)。ヒメヘビ属 (*Calamaria*) のヘビにとっても側溝は、一度落下すれば脱出することのできない障害物となっていることが予想され、タカチホヘビのように保全を考えなくてはならない属といえる。多くの絶滅種に共通してみられる地中性種またはリター層を生息環境とする種や小型ヘビ類は、人による自然環境の破壊や改変の影響をより受けやすい種であると考えられる。ヘビ類を保全の観点からみれば、研究の進まない小型種・地中性種こそ優先して研究をすべき種であるといえるだろう。



## 摘要

動物の自然史に関する情報は、より焦点を絞った研究（生態・行動・進化・保全など様々な分野）を行うための基礎的な情報を提供する。ヘビ類においても、自然史に関する研究を通して、生態について多くのことが明らかになってきた。しかし、ヘビ類の生態に関する研究の多くは研究しやすい特徴を持つ種（大型種、昼行性種、隠匿性の低い種）で実施されたものである。対照的に、小型種・夜行性種・地中性種など研究を困難にさせる特徴を持った種での情報は限られている。本研究では、これらの特徴のいくつかを合わせ持つタカチホヘビ（*Achalinus spinalis*）とシロマダラ（*Dinodon orientale*）を対象に、まず基礎的な自然史に関する情報をまとめ、生態を解明することを目的とした。また本研究で得られた知見をもとに、保全の重要性についても議論した。

地中性のヘビであるタカチホヘビの出現期間は、5月中旬または下旬から10月下旬で、初夏と秋にピークを持つ二峰性の季節活動パターンを示した。初夏に雌よりも雄が有意に多く発見され、より活動的であることが示唆された。抱卵雌は、5月下旬から8月上旬まで捕獲され、産卵期は8月上旬までと推定された。タカチホヘビの出現に影響する要因を調べると、秋では環境温度とタカチホヘビの出現個体数が関係しており、夏に比して全体的に温度の下がる秋には、温度が高い日に出現していることが明らかになった。初夏に餌となるミミズの出現個体数とも関係しており、ミミズの出現個体数が多い日にタカチホヘビが出現していることが示唆された。また、確認された胃内容物は全てミミズであり、6月に観察されたものが全体の半分を占めていた。季節活動パターンや出現に影響する要因は、温帯域に生息するヘビ類の一般的な傾向とよく似ていたが、幼体の出現時期は異なった。タカチホヘビの最も小さな幼体の発見時期は5月であった。本州において分布の重なる他のヘビ類の孵化時期やタカチホヘビの産卵時期を考えると、秋には幼体が孵化していることが推定されるため、タカチホヘビの幼体は、孵化した年には地表に出現せず、地中に留まり冬眠し、翌年の初夏に地表に出現することが示唆された。幼体は、この時期までに頭胴長 100 mm 以上に成長し、2回目の冬眠前である10月頃までには頭胴長 180 mm 以上に成長するものと推定された。活動時間帯の時間的分布は、有意に集中分布しており、20時台に発見さ

れることが多く、0.1 lux を超える条件下での出現は確認できなかった。空間的分布も、有意に集中分布することが明らかとなり、北・西向き斜面の枯れ沢のある谷周辺で多くの個体が発見された。生息環境選好性を詳しく調査した結果、リター層が深く堆積し、土壌が軟らかく、谷からの距離が近く、斜面を覆うコンクリート擁壁の面積が小さい環境での出現が多いことが明らかになった。人為的に改変された生息環境の影響をより詳細に調べると、掘削された斜面に出現するタカチホヘビは、コンクリート擁壁で覆われた場所での出現が有意に少なく、コンクリート擁壁で覆われた斜面では生息しにくいことが示唆された。また、コンクリート擁壁下の土壌は、コンクリート擁壁で覆われていない斜面下よりも有意に硬かった。コンクリート擁壁下では、多くのタカチホヘビが発見されたが、コンクリート擁壁上を移動できず、土壌にも潜り込むことのできないタカチホヘビが集中して発見されている可能性が示唆された。地中性の特徴を持つタカチホヘビにとって、落ち葉などで形成されるリター層が生息には重要となり、この種の保全のためには、リター層とリター層の形成に適した枯れ沢の維持、斜面の掘削面積の削減やコンクリート擁壁の設置場所の検討が重要であると結論づけられた。地中性・小型体型などの特徴をもつヘビ類は、人による自然環境の破壊や改変の影響をより受けやすい種であると考えられ、保全の観点からみれば、研究の進まない地中性種・小型種こそ優先して研究をすべき種であると考えられた。

シロマダラの出現期間は5月上旬から10月下旬であり、9月にピークを持つ一峰性の季節活動パターンを示した。9月にはその年に孵化したと考えられる幼体が多く捕獲されたことから、幼体の出現が、このようなピークを示す要因であることが示唆された。月別の雌雄割合にはどの月にも差がみられず、雌雄での活動時期に違いがないことが示唆された。抱卵雌は、6月に4卵を持った1個体のみの確認であった。シロマダラの最も小さな個体は主に9月に出現した。秋に孵化し出現した幼体は、最初の冬眠前である10月下旬までに頭胴長250 mm程度に成長し、2回目の冬眠前までには頭胴長350 mm程度に成長することが示唆された。肥満度は、春と秋に高く、夏では低かった。頭胴長と体重は雌雄間で差が無く、性的二型は確認できなかった。シロマダラは、タカチホヘビほど多くの個体を捕獲できなかったため、詳細な生態の解明にはいたらなかった。

## Abstract

Little is known about natural history and ecology of *Achalinus spinalis* and *Dinodon orientale*. *A. spinalis* is small, nocturnal, and fossorial snake endemic to East Asia. *D. orientale* is a small, nocturnal, and endemic species in Japan. First, I investigated the natural history of both species including information on seasonal activity pattern, body size, body mass, and body condition associated with sex. Second, I examined the *A. spinalis* activity in relation to weather conditions and prey activity (earthworm). Finally, I also investigated the habitat selection of *A. spinalis* and effects of habitat loss caused by human activities.

The seasonal activity of *A. spinalis* showed a bimodal pattern, which peaked in early summer and autumn. Males were more active than females in early summer. Effect of ambient temperature on the snake activity was found in autumn, and a positive relationship between snake activity and prey abundance was detected in early summer. The annual activity pattern of *A. spinalis* was concordant with that in other species of temperate snakes. However, the activity of juvenile snakes is considerably different from that of other temperate snakes: hatchlings of *A. spinalis* supposedly remain underground and do not actively move after hatching until emergence from their first hibernation in early the following summer. *A. spinalis* may be found on the surface near small damp valley with abundant leaf litter. However, the beaten path and concrete wall may disrupt the habitat of this species.

Both sexes of *D. orientale* demonstrated a similar trend in the seasonal activity and body condition patterns. Seasonal activity peaked in both sexes in September, probably because of appearance of hatchlings in this month. Body condition was high at the beginning and end of the active season and low in summer. I did not observe sexual dimorphism in snout-vent length (SVL) or body mass in this species.

## 謝辞

本研究を実施するにあたり、予備調査の相談から博士論文の執筆にいたるまで、長年丁寧にご指導いただきました帝京科学大学大学院理工学研究科の森貴久教授に厚く御礼申し上げます。また、へび類の研究手法の御指導や研究結果の解釈の御助言をいただきました京都大学大学院理学研究科の森哲准教授、兵庫県立大学自然・環境科学研究所の太田英利教授、帝京科学大学アニマルサイエンス学科の藪田慎司教授、元帝京科学大学教授の福本幸夫先生、一般財団法人日本蛇族学術研究所の堺淳主任研究員、森ロー研究員、ミミズ類の研究手法の御助言をいただきました南谷幸雄博士、気象データの御提供をいただきました東京電力株式会社の俵昭氏、佐々木健一氏、元帝京科学大学職員の野崎直俊氏、博士課程1年次の指導教員である帝京科学大学教育人間科学部こども学科の花園誠教授には大変お世話になりました。ここに御礼申し上げます。佐々木隆馬氏、佐野誠氏、奥平智博氏には野外での動物調査やへび類の魅力を教えていただき、本研究の調査にも御協力いただきました。笠松美香、国府田努、平澤直人、吉橋敦、渡邊智之、伊佐朋之、井上拓哉、大浦絢奈、大友亮太、川村芙友美、中嶋勇司、山地正悟、加古敦子、中島文由加、中島舞佳、丸山正樹、矢光はるな、山下葉子、寒河江大亮、松本祐樹、山口風子、脇坂綾、朝倉健人、落合可奈子、西六平太、平良和志の諸氏には、タカチホヘビ・シロマダラのサンプルと捕獲場所の情報を御提供いただきました。また、調査地周辺の住民の皆様には、夜間の調査に対する御理解をいただきました。併せて感謝申し上げます。

## 引用文献

- 青木良輔. 1974. タカチホヘビの卵. 爬虫両棲類学雑誌 5:91.
- BAUER, A. M., AND GUNTHER, R. 2004. On a newly identified specimen of the extinct bolyeriid snake *Bolyeria multocarinata* (Boie, 1827). *Herpetozoa* 17:179–181.
- BRAZ, H. B., KASPEROVICZUS, K. N., AND ALMEIDA-SANTOS, S. M. 2014. Reproductive ecology and diet of the fossorial snake *Phalotris lativittatus* in the Brazilian Cerrado. *Herpetological Journal* 24:49–57.
- BROWN, G. P., AND SHINE, R. 2002. Influence of weather conditions on activity of tropical snakes. *Austral Ecology* 27:596–605.
- BURY, R. 2006. Natural history, field ecology, conservation biology and wildlife management: time to connect the dots. *Herpetological Conservation and Biology* 1:56–61.
- CADLE, J. E. 1987. Geographic distribution: problems in phylogeny and zoogeography. In : R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, p. 77–105. MacMillan Publishing Company, New York.
- CAVALLINI, P., AND LOVARI, S. 1991. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology* 223:323–339.
- CEBALLOS, G., EHRLICH, P. R., BARNOSKY, A. D., GARCÍA, A., PRINGLE, R. M., AND PALMER, T. M. 2015. Accelerated modern human – induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Sciences Advances* 1:1–5.
- CHETTRI, B., AND BHUPATHY, S. 2009. Occurrence of *Dinodon gammiei* (Blanford, 1878) in Sikkim, Eastern Himalaya, India. *Journal of Threatened Taxa* 1:60–61.
- CLARK JR., D. R., AND FLEET, R. R. 1976. The rough earth snake (*Virginia striatula*): ecology of a Texas population. *The Southwestern Naturalist* 20:467–478.
- DAL VECHIO, F., TEIXEIRA JR., M., RECODER, R. S., DE SENA, M. A., SOUZA, S. M., AND RODRIGUES, M. T. 2015. Distribution extension and revised map of *Erythrolamprus*

- pygmaeus* (Cope, 1868) (Serpentes: Dipsadidae). *Check List* 11:1–4.
- DAMME, R. V., BAUWENS, D., AND VERHEYEN, R. F. 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica* 43:405–415.
- DELANEY, D. K., GRUBB, T. G., AND BEIER, P. 1999. Activity patterns of nesting Mexican spotted owls. *The Condor* 101:42–49.
- DORCAS, M. E., AND WILLSON, J. D. 2009. Innovative Methods for Studies of Snake Ecology and conservation. In : S. J. Mullin and R. A. Seigel (eds.), *Snakes: Ecology and Conservation*, p. 5–37. Cornell University Press, New York.
- 江頭幸士郎・田邊真吾・市原眞一. 2013. タカチホヘビによるミミズ摂食行動の自然下での観察例. 爬虫両棲類学会報 2013:101-102.
- FITCH, H. S. 1975. A demographic study of the ringneck snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications* 62:1–53.
- FITCH, H. S. 1987. Collecting and life-history techniques. In : R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, p. 143–164. MacMillan Publishing Company, New York.
- FUKADA, H. 1963. Biological studies on the snakes X Eggs and young of *Dinodon orientale* (Hilgendorf). *Bull Kyoto Gakugei Univ, Ser B*:5–8.
- FUKADA, H. 1992. *Snake life history in Kyoto*. Impact Shuppankai Co. Ltd., Tokyo.
- GIBBONS, J. W., AND SEMLITSCH, R. D. 1987. Activity patterns. In : R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, p. 396–421. MacMillan Publishing Company, New York.
- GILLINGHAM, J. C. 1987. Social Behavior. In : R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary biology*, p. 184–209. MacMillan Publishing Company, New York.
- GREENE, H. 1986. Natural history and evolutionary biology. In : M. E. Feder and G. V. Lauder

- (eds.), *Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates*, p. 99–108. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- GREENVILLE, A., AND DICKMAN, C. 2009. Factors affecting habitat selection in a specialist fossorial skink. *Biological Journal of the Linnean* 97:531–544.
- GREGORY, P. T. 1982. Reptilian hibernation. In: C. Gans and F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol.13, p. 53–154. Academic Press, New York.
- GUO, P., ZHANG, L., LIU, Q., AND LI, C. 2013. *Lycodon* and *Dinodon*: One genus or two? Evidence from molecular phylogenetics and morphological comparisons. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68:144–149.
- 林義雄. 2012. 仙台市太白区における爬虫両棲類の路上死体の記録. 爬虫両棲類学会報 2012:114-116.
- HECHT, V. L., PHAM, C. T., NGUYEN, T. T., NGUYEN, T. Q., BONKOWSKI, M., AND ZIEGLER, T. 2013. First report on the herpetofauna of Tay Yen Tu Nature Re-serve, northeastern Vietnam. *Biodiversity Journal* 4:507–552.
- HENDERSON, R. W., POWELL, R., MARTÍN, J., AND LOPEZ, P. 2016. Arboreal and fossorial reptiles. In: C. K. Dodd Jr (ed.), *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*, p. 139–153. Oxford University Press, New York.
- HIRAI, T. 2004. Dietary shifts of frog eating snakes in response to seasonal changes in prey availability. *Journal of Herpetology* 38:455–460.
- HOW, R. A., AND SHINE, R. 1999. Ecological traits and conservation biology of five fossorial “sand-swimming” snake species (*Simoselaps*: Elapidae) in south-western Australia. *Journal of Zoology* 249:269–282.
- INGER, R. F., AND MARX, H. 1965. *The systematics and evolution of the oriental colubrid snakes of the genus Calamaria*. (E. D. Nash, Ed.) *Fieldiana. Zoology*, Vol. 49. Chicago Natural History Museum.
- IUCN. 2017. The IUCN red list of threatened species. International Union for Conservation of

- Nature and Natural Resources. Retrieved November 24, 2017, from <http://www.iucnredlist.org/>
- JABLONSKI, D. 1991. Extinctions: a paleontological perspective. *Science* 253:754–757.
- KADOTA, Y. 2011. Is *Ovophis okinavensis* active only in the cool season? Temporal foraging pattern of a subtropical pit viper in Okinawa, Japan. *Zoological Studies* 50:269–275.
- 香川県. 2004. 香川県レッドデータブック 香川県の希少野生生物. 香川県環境森林部環境・水政策課, 高松.
- 金井郁夫. 1969. タカチホヘビに関する諸調査. 東京都高尾自然科学博物館報 1:61–80.
- KÄRVEMO, S., CARLSSON, M., AND TUDOR, M. 2011. Gender differences in seasonal movement of dice snakes in Histria, southeastern Romania. In : K. Mebert (ed.), *The Dice Snake, Natrix tessellata: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species*, p. 245–254. DGHT, Rheinbach, Germany.
- KOSHIKAWA, A. 1982. Three new species of reptiles from Hainan Island, Guangdong province. *Smithsonian Herpetological Information Service* :1–9.
- KRYSKO, K. L. 2002. Seasonal activity of the florida kingsnake *Lampropeltis getula floridana* (Serpentes: Colubridae) in southern Florida. *The American Midland Naturalist* 148:102–144.
- LANGTON, T. E. 2015. A history of small animal road ecology. In : K. M. Andrews, P. Nanjappa, and S. P. D. Riley (eds.), *Roads and ecological infrastructure : concepts and applications for small animals*, p. 7–19. Johns Hopkins University Press, Maryland.
- MAKI, M. 1931. *A monograph of the snakes of Japan*. Dai-Ichi Shobo, Tokyo.
- MARQUES, O. A. V., ETEROVIC, A., AND ENDO, W. 2001. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 22:103–112.
- 丸野内淳介. 2009. 広島県東広島市二神山山麓におけるシロマダラとヤマカガシの路上死体の記録. 爬虫両棲類学会報 2009:106–108.
- 松井正文・田辺真吾. 2001. 溪流にいたヘビ2種. 爬虫両棲類学会報 2001:79–81.



- MCCALLUM, M., AND MCCALLUM, J. 2006. Publication trends of natural history and field studies in herpetology. *Herpetological Conservation and Biology* 1:62–67.
- MEASEY, G. J. 2006. Surveying biodiversity of soil herpetofauna: towards a standard quantitative methodology. *European Journal of Soil Biology* 42:103–110.
- 宮城県. 2016. 宮城県の絶滅のおそれのある野生動植物-RED DATA BOOK MIYAGI 2016-. 宮城県環境生活部自然保護課, 仙台.
- MORI, A., AND MORIGUCHI, H. 1988. Food habits of the snakes in Japan: a critical review. *The Snake* 20:98–113.
- MORISITA, M. 1959. MEASURING OF THE DISPERSION OF INDIVIDUALS AND ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION PATTERNS. *MEMOIRS OF THE FACULTY OF SCIENCE, KYUSHU UNIVERSITY, SER. E (BIOLOGY)* 2:215–235.
- NAKACHI, A. 1995. Seasonal activity pattern of the Colubrid snake, *Cyclophiops semicarinatus*, on Okinawajima Island, Ryukyu archipelago, Japan. *Japanese Journal of Herpetology* 16:1–6.
- 西海太介. 2013. 神奈川県横須賀市において観察されたシロマダラ. 爬虫両棲類学会報 2013:92–95.
- O'SHEA, M. T. 1998. The Reptilian Herpetofauna of the Ilha de Maracá. In: M. William and J. A. Ratter. (eds.), *Maracá: The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*, p. 231–262. John Wiley & Sons Ltd., New York.
- 大野正男. 1978a. 日本産主要動物の種別文献目録-3-シロマダラ. 東洋大学紀要 教養課程篇 21:79–92.
- 大野正男. 1978b. 日本産主要動物の種別文献目録-4-タカチホヘビとアマミタカチホヘビ. 東洋大学紀要 教養課程篇 21:93–104.
- 大野正男. 1987. 日本のタカチホヘビ. 日本の生物 1:49–80.
- 小野崎隆. 2001. 三重県および北海道におけるカワラナデシコ、エゾカワラナデシコの探索収集. 植物遺伝資源探索導入調査報告書 17:49–54.

- ORLOV, N. L., MURPHY, R. W., AND PAPENFUSS, T. J. 2000. List of snakes of Tam-Dao mountain ridge (Tonkin, Vietnam). *Russian Journal of Herpetology* 7:69–80.
- PAPASTAMATIOU, Y. P., MEYER, C. G., CARVALHO, F., DALE, J. J., HUTCHINSON, M. R., AND HOLLAND, K. N. 2013. Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. *Ecology* 94:2595–2606.
- PARPINELLI, L., AND MARQUES, O. A. V. 2008. Seasonal and daily activity in the pale-headed blindsnake *Liotyphlops beui* (Serpentes: Anomalepidae) in southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 3:207–212.
- PETERSON, C. R., GIBSON, A. R., AND DORCAS, M. E. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. In : R. A. Seigel and J. T. Collins (eds.), *Snakes Ecology and Behavior*, p. 241–314. McGraw-Hill, New York.
- RAUP, D. M. 1994. The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:6758–6763.
- RAXWORTHY, C. J., AND NUSSBAUM, R. A. 1994. A review of the Madagascan snake genera *Pseudoxyrhopus*, *Pararhadinaea*, and *Heteroliodon* (Squamata: Colubridae). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* NO. 182:1–37.
- RAY, J. M., DECERO, K., RUBACK, P., WEDOW, J. D., AND KNIGHT, J. L. 2013. Geographic distribution notes on *Trimetopon barbouri* Dunn 1930 from western Panama. *Check List* 9:1573–1575.
- REFSNIDER, J. M., DAUGHERTY, C. H., KEALL, S. N., AND NELSON, N. J. 2010. Nest-site choice and fidelity in tuatara on Stephens Island, New Zealand. *Journal of Zoology* 280:396–402.
- RICKLEFS, R. E. 1990. *Ecology 3rd edition*. Freeman and Company, New York.
- RUSSELL, K. R., AND HANLIN, H. G. 1999. Aspects of the ecology of worm snakes (*Carphophis amoenus*) associated with small isolated wetlands in south Carolina. *Journal of Herpetology* 33:339–344.

- 千石正一. 1996a. メクラヘビ・ナミヘビ類. *日本動物大百科 第5巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類*, p. 83–96. 平凡社.
- 千石正一. 1996b. メクラヘビ・ナミヘビ類種名表. *日本動物大百科 第5巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類*, p. 97–100. 平凡社.
- SHIMAZAKI, M., SASAKI, T., HIKOSAKA, K., AND NAKASHIZUKA, T. 2011. Environmental dependence of population dynamics and height growth of a subalpine conifer across its vertical distribution: An approach using high-resolution aerial photographs. *Global Change Biology* 17:3431–3438.
- SHINE, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. In: R. A. Seigel and J. T. Collins (eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*, p. 49–86. McGraw-Hill, New York.
- SHINE, R., AND MASON, R. T. 2001. Courting male garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*) use multiple cues to identify potential mates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:465–473.
- SHINE, R., OLSSON, M. M., MOORE, I. T., LEMASTER, M. P., AND MASON, R. T. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266:2147–2151.
- SINSCH, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology and Evolution* 2:65–79.
- SPERRY, J. H., WARD, M. P., AND WEATHERHEAD, P. J. 2013. Effects of temperature, moon phase, and prey on nocturnal activity in ratsnakes: an automated telemetry study. *Journal of Herpetology* 47:105–111.
- SUN, L., SHINE, R., DEBI, Z., AND ZHENGREN, T. 2001. Biotic and abiotic influences on activity patterns of insular pit-vipers (*Gloydus shedaoensis*, Viperidae) from north-eastern China. *Biological Conservation* 97:387–398.
- 高村裕二・前田洋一・村上裕. 2009. 愛媛県拝志川流域におけるヘビ類の生息状況. *爬虫両棲類学会報* 2009:7–11.

- TAKIGUCHI, I., AND OTA, H. 2006. Sexual Dimorphism in a Colubrid Snake, *Dinodon semicarinatum* (Reptilia: Squamata), from Okinawajima Island of the Central Ryukyus, Japan. *Current Herpetology* 25:79–92.
- 照井滋晴・徳田龍弘. 2014. 福島県南相馬市で確認されたシロマダラ (*Dinodon orientale*) の隠れ場所. 爬虫両棲類学会報 2014:89–92.
- TODD, B. D., WILLSON, J. D., WINNE, C. T., AND GIBBONS, J. W. 2008. Aspects of the Ecology of the Earth Snakes (*Virginia valeriae* and *V. striatula*) in the Upper Coastal Plain. *Southeastern Naturalist* 7:349–358.
- TODD, B. D., WILLSON, J. D., WINNE, C. T., SEMLITSCH, R. D., AND GIBBONS, J. W. 2008. Ecology of the Southeastern Crowned Snake, *Tantilla coronata*. *Copeia* 2008:388–394.
- 徳田龍弘・本田直也. 2012. 北海道産シロマダラ (*Dinodon orientale*) の産卵孵化について. 爬虫両棲類学会報 2012:6–9.
- 鳥羽道久. 1996a. メクラヘビ・ナミヘビ類. 日本動物大百科 第 5 巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類, p. 83–96. 平凡社.
- 鳥羽道久. 1996b. メクラヘビ・ナミヘビ類種名表. 日本動物大百科 第 5 巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類, p. 97–100. 平凡社.
- TORRES, S. C. 2010. *Borikenophis portoricensis* ( Puerto Rican Racer ). Distribution . *Caribbean Herpetology* 13:1.
- 東常哲也・宇都宮妙子. 1999. 鳥取県佐治村からのタカチホヘビ *Achalinus spinalis* Peters, 1869 について. 爬虫両棲類学会報 1999:5–7.
- 当山昌直. 1996. メクラヘビ・ナミヘビ類種名表. 日本動物大百科 第 5 巻 両生類・爬虫類・軟骨魚類, p. 97–100. 平凡社.
- 上野原市. 1975. 発電事業. 古谷武雄 (編), 上野原町誌 (中), p. 980–987. 甲陽書房, 山梨.
- UETZ, P., AND HOŠEK, J. 2017. *The Reptile Database*,. Retrieved November 22, 2017, from <http://www.reptile-database.org>
- 渡部恵司. 2014. コンクリート水路によるカエル類の移動障害と個体群保全 に関する研究. 農村

- 工学研究所報告 2014:63–104.
- WEATHERHEAD, PATRICK J., AND MADSEN, T. 2009. Linking behavioral ecology to conservation. *In*: S. J. Mullin and R. A. Seigel (eds.), *Snakes: Ecology and Conservation*, p. 149–171. Cornell University Press, New York.
- WILLSON, J. D. 2016. Surface-dwelling reptiles. *In*: C. K. Dodd Jr (ed.), *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*, p. 125–138. Oxford University Press, New York.
- WILLSON, J. D., AND DORCAS, M. E. 2004. Aspects of the ecology of small fossorial snakes in the western piedmont of north Carolina. *Southeastern Naturalist* 3:1–12.
- WILSON, L. D., TOWNSEND, J. H., AND LUQUE, I. 2014. *Omodiphas aurula*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2014:1–5.
- WOOD, S. N. 2006. *Generalized Additive Models: an introduction with R*. CRC press, Florida.
- WOOD, S. N. 2006. Low rank scale invariant tensor product smooths for generalized additive mixed models. *Biometrics* 62:1025–1036.
- 山本栄治. 1981. 愛媛県小田町におけるタカチホヘビ *Achalinus spinalis* Petersについて. *The Snake* 13:137–141.
- 山本栄治. 1984. 愛媛県小田町におけるタカチホヘビ *Achalinus spinalis* Petersについて II. *The Snake* 16:49–55.
- 山本栄治・岡山健仁. 1993. 愛媛県小田町で採集されたタカチホヘビの卵について. *The Snake* 25:145–146.