

日本産ヘビ類の群集生態学

— 同所的に生息するヤマカガシ, シマヘビ, ニホンマムシの資源利用様式について —

門 脇 正 史

Ecology of a Japanese snake community

— Resource use patterns of the three sympatric snakes, *Rhabdophis tigrinus*,
Elaphe quadrivirgata and *Agkistrodon b. blomhoffii* —

Seishi KADOWAKI

目 次

序 論	78	3. 生息場所	114
材料と方法	82	a) 大生息地	114
1. 調査地	82	b) 微小生息場所	114
2. 野外調査法	83	4. 活動時の気温と体温および 体温調節	121
3. データ解析法	88	5. 活動時間	126
結 果	89	考 察	131
1. ヘビ類の群集構造と自然誌	89	1. 群集構造と多様性	131
a) ヘビ類の群集構造	89	2. 食物資源の利用と重複度	133
b) 体の大きさと肥満度	91	3. 生息場所とその重複度	135
c) 繁殖状態	96	4. 温度生態	137
d) 気候の変動と個体数の変化	97	5. 活動時間とその重複度	138
e) 生残率	98	総 合 考 察	140
f) 潜在的餌動物と捕食者	98	謝 辞	142
2. 食物資源の利用	100	Summary	142
a) 食物の型	100	引用文献	143
b) 食物の大きさ	110		

序 論

群集生態学，特に種間関係の研究の概説

Gause (1934, 1935) は、3種のゾウリムシを用い、室内で競争の飼育実験を行った。*Paramecium aurelia* を *P. caudatum* と同時に飼育した時は、前者が生存し、後者が絶滅した。また、*P. caudatum* と *P. bursaria* を同時に飼育したときは、お互いに単独で飼育したときよりよりはるかに低密度で平衡を保ちながら共存した。しかし、詳細にみると、前者は、水中に漂うバクテリアを摂食し、後者は底に沈んだイーストを摂食していたことがわかった。これらの結果から、安定した環境下では同じ生態を有する2種は同時に同じ場所では生存できない、それらの種が共存する場合には、種間に生態的分化（資源分割）がなければならない、という競争排除説 competitive exclusion principle が提唱されるに至った。ここでいう資源とは、食物 food, 生息場所 habitat, 活動時間 time of activity などであり、これらを Pianka (1975) は重要な3大資源とみなした。Schoener (1974) は、重要な資源をさらに、食物の型 food type, 食物の大きさ food size, 大生息地 macrohabitat, 微小生息場所 microhabitat, 季節的活動時間 seasonal time of activity, 日周的活動時間 diel time of activity の6つに区分した。この競争排除説に適合する有名な例としては、以下のものがある。

同所的に生息する5種のアメリカムシクイ (*Dendroica* 属) の針葉樹における、空間的利用には独特のパターンがみられた (MacArthur, 1958)。それは、針葉樹の各部位を各種が採餌のために利用する時間の長さとして評価されたが、樹の先端を多く利用するもの、中間部を利用するもの、根元を利用するものと様々であった。

スコットランドの海岸の岩礁地帯に生息する2種のフジツボ (*Chthamalus stellatus* と *Balanus balanoides*) は、しばしば同時に見い出される。しかし、成体の *Chthamalus* は潮間帯の上部を、成体の *Balanus* は下部を占めており、潮間帯下部に侵入した幼体の *Chthamalus* は、*Balanus* に排除されることが観察された (Connell, 1961)。

以上の例では、共存する種間に資源分割が明瞭に観察されたが、1つの資源（ニッチ）に着目したときには、しばしば確認できない場合がある。しかし、通常、種は複数の資源を利用しているので、他の資源軸に沿った種間の資源利用様式も観察する必要がある。ビミニ島のアノールトカゲの群集内においては、種間で摂食する食物の大きさの重複度が高い組合せでは、利用する微小生息場所に分化がみられ、逆に微小生息場所の重複度が高い組合せでは、摂食する食物の大きさにほとんど重複がみられなかった (Schoener, 1968)。このように、ある資源軸に重複がみられる種の組合せでは、他の資源軸において重複がほとんどみられないというニッチ次元の相補性がしばしば生じる (Schoener, 1974; Pianka, 1988)。

Begon et al. (1986) によると競争排除則は、直感的に合理的であることや、Lotka-Volterra モデルという理論的な根拠があるために広く認められていると言う。しかし、種間競争は、しばしばニッチの分化と関連ある過程であるが、それは他の過程からも生じうるし、種間競争が必ずしもニッチの分化を引き起こすとも限らないと述べている。

このような、競争—平衡を前提とした群集の考えが、群集研究の中心であったが、1975年頃から非平衡群集の考えが台頭してきた（武田，1986）。これは、野外の生物群集の多くは、通常、環境条件や天敵により平衡に達していないというものであり、捕食や共生関係といった競争以外の種間関係や環境要因についての研究の必要性も説いた（Connell and Sousa, 1983）。

捕食の効果により、非平衡群集となりその多様性が保たれている例には Paine (1966) がある。マッカウ湾の岩礁の潮間地帯で、最上位の捕食者であるヒトデ *Pisaster ochraceus* を除去した処理区と対照区を比較したところ、処理区ではイガイ *Mytilus californicus* が優占する単純な群集となった。この実験により、ヒトデが餌動物のうち空間をめぐる競争に優位な種を選択的に摂食することにより特定の種による独占が妨げられ、群集の多様性が捕食者の働きにより維持されていることが明らかになった。

近年まで、競争—平衡を前提とした群集論が主流を占めてきたが、生物群集にみられる様式は、競争といった1つの原因だけからは説明されない。群集を理解する上で、構成種の個体群の在り方と各種の個体群を支えている生活場所の環境の把握は不可欠であり、そのような意味で、群集生態学は次の段階にさしかかっているという（武田，1986）。

上述したように、群集生態学の全体的経過を述べた。群集とは、空間的、時間的に同時に生息する種個体群の集合と定義されるが、一般には、群集内の特定の分類群（例えば鳥類や昆虫類）や特定の活動性のある集団（例えば植食性動物や腐食性動物）に注目して研究がなされてきた。分類群別にみると、特に齧歯類（e.g. Brown 1973 ; Brown and Lieberman, 1973）、鳥類（e.g. LacK, 1971 ; Diamond, 1975）、トカゲ類（e.g. Pianka, 1986）、サンショウウオ類（e.g. Hairston, 1987）などで特に研究が進められた。

爬虫両生類の資源分割

爬虫両生類の資源分割については Toft (1985) が総括している。他の動物群にみられるように（Schoener, 1974）、一般に爬虫両生類においては、生息場所が最初に分割される次元であるという。特に、トカゲ類やサンショウウオ類はこの説によく適合していた。しかし、例外も2つあった。一方は、両生類の幼生であり、季節的時間を分割していた。他方は、ヘビ類であり、最も重要な次元は食物、とりわけ食物の型で、それを分割することにより種間競争を減少させているという。但し、この原則に適さない例もある。アメリカのガーターヘビ *Thamnophis sirtalis* と *T. elegans* において、2種が重複して生息する川沿いでは食物も重複していたが、*T. sirtalis* の大部分は沼地周辺に生息していて、生息場所はほとんど重なっていなかった（White and Kolb, 1974）。また、オーストラリアに生息するコブラ科のヘビは一般的に生息場所を違えていたが、東部の高地に生息するコブラ科のヘビは同所的であり、摂食する食物の型は類似していたが、その大きさには違いがあった（Shine, 1977）。このように共存するヘビ類は、必ずしも食物の型を分割しているとは限らないが、その場合でも他の資源を分割することが報告されてきた。

従来、競争が単独で資源分割を引き起こすと考えられ、しばしば競争と資源分割は同義に用いられてきた。しかし、実際は資源分割を引き起こす様々な機構があり、それらが単独で作用する

ことは稀で、複数の機構が同時に複雑な方法で作用するという (Toft, 1985)。例えば、*Plethodon* 属のサンショウウオの空間的分割は、競争と乾燥に対する生理的耐性という独立した2つの機構に作用されていると考えられるし、オタマジャクシの季節的時間的分割は、生息場所の乾燥、捕食圧、競争等の要因と関連があると述べている。すなわち、生理的、形態的制約、競争または捕食等の要因が個々の種に独立に作用するために資源分割をするのだという。

日本産ヘビ類の資源分割

日本における爬虫両生類の資源分割の研究は、極めて少ない。ヘビ類の資源分割の研究について言えば、Hasegawa and Moriguchi (1988) や門脇 (1992) があるのみである。しかし、興味深い事実も明らかになった。シマヘビ *Elaphe quadrivirgata* とヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus* は、日本本土とその付近の島々に広く分布し、個体数も多く、最も普通に見られる種である (中村・上野, 1963; 千石, 1979) が、主にカエル類を摂食し、その生息場所にも重複がみられる (Fukada 1958, 1959, 1992; 深田, 1972)。門脇 (1992) は、この2種の食物資源の重複度を定量的に調査したが、その値は極めて高かった。また、季節的活動時間の重複度も高く、摂食する餌動物の大きさや微小生息場所の利用にも重複している可能性があることが示唆された。さらには、Mori et al. (1992) によるとその2種は、しばしば採餌場所、採餌法、採餌時間まで一致していた。このことは、ヘビ類が共存するためには、食物、特に食物の型を分割することが重要だとする Toft (1985) の説に反するものである。Toft (1985) が挙げた例では、食物資源が重複する場合でも、他の資源を分割するといったニッチの相補性のようなことが認められた。したがってこれらのことを考えると、シマヘビとヤマカガシの資源利用様式は極めて特異な例であるかもしれない、さらに詳細な資源利用様式の研究が求められる。

シマヘビとヤマカガシの資源利用様式におけるわずかな違いは、季節的活動パターンであり、そのピークはそれぞれ4月と7, 9月であった (門脇, 1992)。Schoener (1974) は、類似した食性をもち、且つ類似した生息場所を利用する近縁の捕食者は、異なる時間に活動することにより競争を緩和するという。このような観点からみるとシマヘビとヤマカガシも競争を避けるために、季節的活動時間を少し違えている可能性もある。しかし、外温動物の場合、体温を外界の温度に依存しているため、それによって生息場所や活動時間も制限されることが考えられる。実際、外温動物は、各種でほぼ一定の好みの体温 preferred body temperature をもつことが知られている (Lillywhite, 1980, 1987)、体温調節の程度も種により異なる (Huey et al., 1977; Mushinsky, et al. 1980)。これらは、種の内在的な生理的、行動的、遺伝的特徴を反映するものと思われる。

上述した体温調節の程度とは、外界の温度とその種の体温の関係を回帰直線の傾きとして表わしたものである (Huey and Slatkin, 1976)。その直線の傾きは、各種で0から1までの値を取ることが想定されているが、体温調節の程度はその0と1とを両極端とする連続体として表わされる。すなわち、傾き0の種は、外界の温度の変化に依存せず、ほぼ一定の体温を保つことが可能な体温調節者 thermoregulator であり、傾き1の種は、逆に外界の温度とともに体温が従属的

に変化する体温従属者 thermoconformer と呼ばれる (Fig. 1)。

また、ヘビの活動性は交尾時期のようなその種に備わった行動的特性からも影響を受けることが知られている (Oliver, 1947)。

以上のことから考えると、外温動物の場合、共存する 2 種間に、活動パターンの違いがみられても、それを競争回避のためと単純にみなすことができない。したがって、シマヘビとヤマカガシの種間関係を考える際にも、2 種の好みの体温や体温調節の程度および種に備わった行動的特性（特に交尾時期）の点からも調査されなければならない。これらのことを背景とし、本研究ではシマヘビ、ヤマカガシの 2 種にニホンマムシ *Agkistrodon blomhoffii blomhoffii* を加えた 3 種の野外における資源利用様式について詳細な調査をした。ニホンマムシは、シマヘビやヤマカガシとしばしば同所的に生息するし (森口, 1982), カエル類を多く摂食することが報告されているので (三井ら, 1977), この 2 種との資源利用における重複も期待される。今回の報告の中心は以下の通りである。

- 1) 種数, 各種の個体数, 多様性, 均衡性を指標とした, ヘビ類群集の構造の時間的安定性及び永続性。
- 2) シマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの摂食する食物の型とその種間の重複度, また摂食していた食物の大きさの 3 種間の差異。
- 3) シマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの利用する, 大生息地と微小生息場所及びその種間の重複度。
- 4) シマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの季節的活動時間と日周的活動時間及びその種間の重複度。
- 5) シマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの野外における活動時の体温及び各種の体温調節の程度。

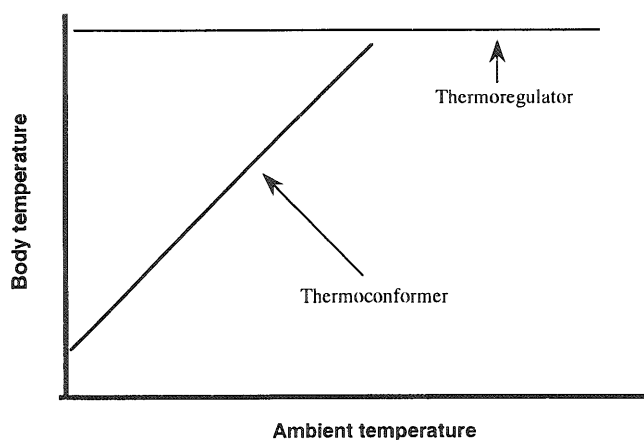


Fig. 1 Diagram of two types of thermoregulation: thermoregulator and thermoconformer.

これらの中でも微小生息場所の利用様式は、とりわけ大きな関心事である。なぜならば、シマヘビとヤマカガシの2種間では、摂食する食物資源に大きな重複が認められたので、従来の競争—平衡を前提とした理論から考えるとニッチの相補性として、利用する微小生息場所に種間の分割が生じていることも推測されるからである。また、シマヘビとヤマカガシの季節的活動パターンには若干の違いが認められたが、これは競争を緩和するためなのか、あるいはただ単にその種の生理的・遺伝的・行動的特徴を反映しているだけなのか、それらの可能性について、各種の活動時の体温や体温調節の程度および種の行動的特性の点からも検討することは大変興味深い。

従来の群集の研究では、群集構造が時間的に一定であり、競争—平衡の状態を前提として進められてきたが(武田, 1989), 群集構造の時間的安定性を検証することは重要であり、群集の多様性や群集を構成する種の個体数を年次的変動を調査することは有意義であるという。すなわち、本研究においては、群集の動態や各種の資源利用様式の結果を基に、日本産ヘビ類群集は、従来の競争—平衡群集のパターンに適合するのかあるいは非平衡群集のパターンに適合するのか検討する。さらに、その群集パターンを維持している要因について考察する。

材 料 と 方 法

1. 調 査 地

野外調査は、主として茨城県つくば市小田で行い、これを主調査地とした。他に、山形市平清水、宮城県金華山島でも行ったが、これを準主調査地、副調査地とした。以下つくば市小田の結果を中心に述べ、山形市平清水や宮城県金華山島で得られた結果は、補助的に述べる。これらの調査地の位置や概観、調査期間は以下の通りである(Fig. 2)。

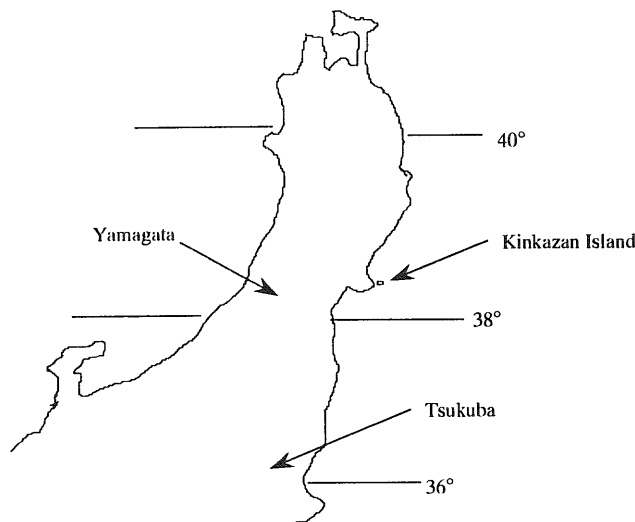


Fig. 2 Geographic distribution of study sites.

茨城県つくば市小田

つくば市（36°8'N, 140°2'E）の通称小田山の麓に広がる水田地帯（約53.8 ha）である。南側は、舗装道路で区切られ、東西北側は、クヌギやアカマツ等の林で囲まれていた。3つのため池があった。水田の一部では、区画整備や水路のU-字溝化がなされていたが、それ以外では従来の水田の景観を呈していた。イネは、5月初旬から9月末まで栽培されており、一部の水田では裏作としてエンドウやムギ、ソバ等が栽培されていた。過去5年間（1983-1987）の気象データはTable 1に示した（筑波大学演習林, 1986, 1987, 1988, 1989）。

調査は5年間（1988-1992）、ヘビ類の活動している4月から11月まで行った。一日の調査時間は、主に7時から19時までの間だった。1990年の冬は、異常に暖かかったので、その年の調査は12月初めまで続けられた。また、1989年と1992年の春は、例年よりも早く暖かくなったので、3月末より調査が始められた。Table 2に詳細な調査日程を示した。1990年から1992年までは、夜のカエル類の個体数調査と並行して、月に1、2度主に18時から22時の間に予備的な夜間調査も行った。つくば市小田の調査結果の1部はKadowaki（1994）として公表されている。

山形市平清水

山形市（38°10'N, 140°2'E）郊外の戸神山の麓に開けた水田地帯（約30 ha）であり、南と北側は、住宅地に接し、西側は舗装道路で区切られ、東側はミズナラやスギで被われた戸神山に接していた。水田は階段状に傾斜した構造をしており、水路にU-字溝は使われていなかった。11月下旬から3月までは、積雪に被われており、裏作はなされていなかった。イネは、5月半ばから9月下旬まで栽培されていた。過去10年間の気象データをTable 3に示した（気象庁, 1982）。

調査は1983年から1986年まで行った。1983年と1984年には、ヘビの活動期である4月から10月まで通して行い、1985年には7、8月だけ、1986年には4月から9月まで行った。調査は昼間のみ行ったが、その時間帯には季節により多少偏りがあった。山形市平清水で行った調査結果の1部はすでに門脇（1992）として公表されている。

宮城県金華山島

金華山島（38°16'N, 141°35'E）は、宮城県牡鹿半島から最短距離で約700 m離れた、南北約5.1 km, 東西約3.7 km, 面積約1000 haの島である。その大部分は、ブナを中心とした落葉広葉樹とモミ、アカマツなどの針葉樹の混成した自然林に被われていた（伊沢, 1985）。

調査は1985年と1986年に行い、1985年には、4月、6月、9月、10月にそれぞれ5-6日、1986年には4月-9月に、それぞれ2-4日、主に8時から18時までの間に行った。気象データは、宮城県石巻市で測定されたものを示す（Table 4, 気象庁, 1982）。

2. 野外調査法

探索法

雨の日に、ヘビはほとんど活動していなかったため、調査は主として晴れか曇りの日に行われ

Table 1. The climate in Tsukuba City during 1983–1987. Data were calculated from University Forest, University of Tsukuba (1986, 1987, 1988, 1989).

	Month													
	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total	
Mean air temperature	(°C)	1.6	3.0	6.1	12.1	17.1	19.9	24.1	26.2	21.8	15.7	9.5	4.2	13.4
Mean max air temperature	(°C)	8.4	9.0	11.6	18.3	22.8	24.4	28.8	31.5	26.4	21.0	15.8	10.9	19.1
Mean min air temperature	(°C)	−4.5	−2.6	0.8	6.4	11.9	16.0	20.6	22.3	18.5	11.1	4.1	−1.5	8.6
Mean relative humidity	(%)	61.0	60.0	66.0	72.0	74.0	80.0	83.0	79.0	79.0	75.0	73.0	67.0	72.0
Mean precipitation	(mm)	12.2	49.0	80.0	75.1	82.8	163.8	97.3	113.2	148.2	91.8	34.3	33.2	980.9

Table 2. Days and time (hours) spent on the survey in Tsukuba during five years.

	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total
1988	0(0.0)	6(34.6)	13(60.3)	12(50.9)	14(67.3)	8(41.7)	6(26.0)	13(69.2)	10(51.4)	0(0.0)	84(401.4)
1989	4(12.2)	15(82.7)	10(73.7)	6(47.8)	9(63.2)	6(50.0)	9(69.6)	10(62.6)	11(42.9)	0(0.0)	80(504.8)
1990	0(0.0)	6(34.8)	10(61.5)	4(21.7)	5(25.9)	5(14.4)	5(19.4)	8(24.5)	8(54.5)	5(16.3)	56(273.0)
1991	0(0.0)	10(64.2)	6(30.9)	1(4.5)	3(10.1)	5(13.7)	3(5.0)	6(35.0)	3(12.8)	0(0.0)	37(176.2)
1992	2(7.0)	5(33.4)	3(16.3)	2(8.0)	3(2.2)	2(6.7)	4(10.8)	2(7.7)	2(9.2)	0(0.0)	25(94.9)
Total	6(19.2)	42(249.7)	42(242.7)	25(132.9)	34(168.7)	26(126.5)	27(130.8)	39(200.0)	34(170.7)	5(16.3)	280(1450.3)

Table 3. The climate in Yamagata City during 1971-1980 (The Meteorological Agency, 1982).

	Month													
	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total	
Mean air temperature	(°C)	−0.6	−0.6	2.6	9.4	15.2	19.8	23.2	24.1	19.3	12.9	7.0	19.3	11.2
Mean max air temperature	(°C)	2.9	3.3	7.5	15.6	21.7	25.1	28.5	29.7	24.5	18.4	11.9	5.7	16.2
Mean min air temperature	(°C)	−3.9	−4.1	−1.6	3.6	9.1	15.2	18.9	19.7	15.1	8.3	2.7	−1.5	6.8
Mean relative humidity	(%)	62.0	79.0	70.0	64.0	64.0	75.0	78.0	77.0	79.0	78.0	78.0	82.0	76.0
Mean precipitation	(mm)	78.6	77.8	62.8	59.1	78.9	93.7	151.0	149.8	123.8	71.6	87.3	89.3	1123.6

Table 4. The climate in Ishinomaki City during 1971-1980 (The Meteorological Agency, 1982).

	Month													
	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total	
Mean air temperature	(°C)	0.5	0.6	3.4	9.1	14.0	18.1	21.6	23.2	19.6	14.1	8.2	3.0	11.3
Mean max air temperature	(°C)	4.4	4.6	7.9	13.5	18.3	21.6	25.0	26.8	23.3	18.5	12.8	7.1	15.3
Mean min air temperature	(°C)	−3.0	−2.9	−0.5	4.8	10.1	15.3	18.9	20.3	16.3	9.9	3.9	−0.6	7.7
Mean relative humidity	(%)	7.1	7.2	6.8	6.9	7.3	8.1	8.3	8.0	8.0	7.6	7.3	7.2	7.5
Mean precipitation	(mm)	47.8	57.5	65.9	78.9	105.8	94.7	119.2	133.7	161.1	110.2	70.1	33.0	1123.6

た。イネが栽培されている期間には、水田を無作為に歩き、ヘビを探索したが、イネが栽培されている期間には、畔道伝いに歩き探索した。宮城県金華山島では、主に登山道沿いを歩き探索した。ヘビを目撃したら、その場で瞬時に種を同定し、素早く手で捕獲した。また、水田に置いてあるトタン板や石の下、比較的まばらな草むらの中なども適宜探索し休息中のヘビもなるべく捕獲するように努めた。

外界の温度と体温

つくば市小田において捕獲したヘビの総排泄口に横河インストールメンツ製のデジタル式温度計（モデル 2455 02）のプローブ（モデル 2459 06）の先端を挿入することにより体温を測定した。体温測定後すぐに、ヘビのいた場所の気温をプローブの先端に直射光が当たらないようにして、地上1.5 mの高さの気温 air temperature upper (ATU)と地上5 cmの高さの気温 air temperature lower (ATL)を測定した。ヘビが土壌の上にいたときは、約1 cmの深さで地中の温度 substratum temperature (ST)を測定した。

食物資源

捕獲したヘビの腹部を指で触診し、胃内容物を含んでいるときは、指で強制嘔吐させ、取り出した。それらは、完全に消化されて液状になっている場合を除いて可能な限り種まで同定された。胃内容物は、2つの段階で分類された。一方は、餌動物の型 food type (例えば、ネズミ類、トカゲ類、カエル類、オタマジャクシ等)を基準とする方法であって大項目 major categories とし、他方は主に種を基準とする方法で小項目 minor categories とした。ヘビ類の共存においては、食物の型を分割することが重要だといわれているが (Toft, 1985), 食物の型に重複が認められたときに、さらにある型の中で種の段階からみた場合食物資源の利用に分割があるかどうか、詳細に検討するために2段階の基準を用いた。原則的には、ヘビ1個体の胃内容あたりの1餌動物は、1例として扱った。但し、1つの巣穴にいたと思われるネズミの子や集中分布する変態直前のオタマジャクシまたは変態直後のカエルの子は、一塊の餌とみなせるので複数個体が検出されても1例として扱った。

検出したネズミ類やトカゲ類の頭胴長 (SVL) や尾長を巻尺を用いて1 mm単位で測定した。つくば市小田ではそれらの頭幅やカエル類の頭胴長、頭幅、前腕長、大腿長等はノギスで0.01 mm単位で測定した。山形市平清水では、巻尺を用い1 mm単位でカエルの頭胴長を測定した。秤量50 gと100 gの銀秤（小型のてんびん秤）を用いその餌動物の重さに応じて、0.2 g (20 gまで)、0.5 g (50 gまで) または1 g (100 gまで) 単位でそれぞれ体重を測定した。山形市平清水において餌動物の体重の測定したのは1985年からであった。

つくば市小田においては、カエル類の個体数調査を月に1, 2度、4月から11月まで、1988年と1989年には昼間に、1990-1992年には夜間（主に18時から22時まで）に行った。探索方法は、ヘビ類の調査と同様で水田を歩き、目撃したカエルを瞬時に同定し、その数をかぞえ、1時間あたりの目撃数を個体数の指標とした。

大生息地

ヘビの生息場所の構造（例えば、水田、森林、河原等）とそのヘビ類群集の種構成や個体数に関連があるかどうか試みた。本調査地だけではサンプルサイズとして不十分なので他の報告も引用し、同時に検討した。

微小生息場所

微小生息場所の調査と解析は、Pianka (1986) の方法を参考にして行った。目撃したヘビが最初にいた場所の特徴を項目（例えば、草地、裸地、森林、リター、石または岩等）に分けて記録した。ヘビが1つの微小生息場所にいた場合は、その微小生息場所の項目に得点1を与えた。ヘビが2つ以上の微小生息場所の境界や2つ以上の項目の微小生息場所の識別困難な複合体にいた場合は、得点1を項目数で除した値を各項目に得点として分配した。例えば、ヘビが草地と裸地の境界にいた場合は、草地と裸地にそれぞれ得点1/2を与えた。また、ヘビのいた場所が、リター、石、藪の混合地帯なら、各項目に得点1/3を与えた。イネ等の作物は、成長段階に応じて草地や藪として扱った。なぜならば、ヘビには作物と雑草の区別ができるとは思われないからである。

各種のヘビの観測地点または捕獲地点を、つくば市小田や山形市平清水では5000分の1地形図にプロットした。

活動時間

ヘビを目撃したときの時刻、年月日、その日の調査時間を記録した。これらを基にして、各種の単位時間あたりの目撃数を算出し、1日の時刻、各季節（各月）の活動性の指標とした。ヘビが障害物のない地表面に出現していて、観測できる状態にあるものを活動とみなし、トタン板の下や草むらの中に完全に潜んでいた個体は活動とみなさなかった。

体の大きさ、繁殖状態、標識法

捕獲したヘビの頭胴長 (SVL) を巻尺を用いて1 mm 単位で、頭幅をノギスで0.1 mm 単位で測定した。体重は、ヘビの体の大きさに応じて、前述した銀秤やバネ秤で測定した。バネ秤の秤量は、それぞれ200 g, 500 g, 1000 g であり、その最小単位は、それぞれ2 g, 5 g, 10 g であった。山形市平清水では、これらの秤を用いて測定したのは1984年からであった。

雌の場合、腹部を指で触診して、卵の有無を確認し、その数をかぞえた。これを繁殖状態の指標とした。

捕獲した個体の尾下板を1-3枚、鋭利なハサミで切除して標識とした。切除した尾下板の肛板からの順位の組合せでもって、個体識別が可能となった (Blanchard and Finster, 1933)。すべての計測と記録を終え、標識をつけた個体は、その日か、遅くとも2, 3日後に捕獲地点に放逐された。

3. データ解析法

群集の構造

群集は、時間的、空間的に同時に生息する種個体群の集団として定義される (Begon, 1986)。この定義に基づくと、前述 (序論参照) したように日本産ヘビ類の集団は群集とみなせる。群集の構造の特徴は、種数、個体数、多様性、均衡性で評価された。種数は、調査期間中に捕獲できた種の数である。個体数は、次のように表わした。各年における個体数は、その年に捕獲できた個体数であり、年内の再捕は重複してかぞえなかった。全体の個体数は、全調査期間を通じて捕獲した数であり、再捕は一切重複してかぞえなかった。多様性と均衡性は、Shannon-Wiener の関数 H' と Pielou の指数 J' をそれぞれ用いて測定した。 H' は、群集内で、独占的な種に属する個体数が相対的に少ない (多様性が大きい) ととき増大し、独占的な種に属する個体数が相対的に多い (多様性が小さい) ととき減少する。しかし H' は群集内での種数が増大するときには、その値も増大する傾向にあるので、各種の群集内での個体数の割合の均衡性を表わすために J' を用いる (木元, 1976)。 H' と J' が同時に用いられるのが通例である。

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad J' = H' / \log_2 S$$

S は捕獲した種数であり、 P_i は全体の個体数に対する i 番目の種の占める割合である。各種の個体数の割合が完全に均一ならば、 J' は 1 になる。 H' 、 J' は食物の型、微小生息場所の構造、活動時間のニッチの幅を計測するのにも同様に用いられた。

各年の間の群集の種構成の類似度を測定するのに、 C_λ (Morisita, 1959) の修正式である C_Π (Kimoto, 1967; 木元, 1976) を用いた。

$$C_\Pi = 2 \sum_{i=1}^S n_{1i} \cdot n_{2i} / (\sum \Pi_1^2 + \sum \Pi_2^2) N_1 \cdot N_2 \quad 0 \leq C_\Pi \leq 1$$

$$\sum \Pi_1^2 = \sum n_{1i}^2 / N_1^2 \quad \sum \Pi_2^2 = \sum n_{2i}^2 / N_2^2$$

n_{1i} と n_{2i} は年 1、年 2 においてそれぞれ捕獲できた i 番目の構成種の捕獲数であり、年内における再捕は含まなかった。 N_1 と N_2 は年 1 と年 2 においてそれぞれ捕獲した総捕獲数であり、年内の再捕は含まなかった。 S は 2 年間にける総種数である。

ニッチの重複度

食物の型、微小生息場所の構造、活動時間の種間のニッチの重複度を求めるのに、Whittaker and Fairbanks (1958) と Schoener (1970) の重複度指数 C_o を用いた。

$$C_o = 1 - 0.5 \left(\sum_i |p_{xi} - p_{yi}| \right)$$

p_{xi} 及び p_{yi} は、種 x 及び y が資源状態 p 上で発見される個体数である。 C_o は、種 x , y が全く異なる資源を利用するときは 0 となり、完全に同一の資源を利用するときは 1 となる。

統計処理には、手計算に加えて、Macintosh 対応の Stat View, Super ANOVA を適宜用いた。ニホンマムシのサンプルサイズは、ヤマカガシやシマヘビと比べて小さく、十分に解析できない

部分もあった。そこで、データの解析結果は、ヤマカガシとシマヘビを中心に述べた。

結 果

1. ヘビ類の群集構造と自然誌

a) ヘビ類の群集構造

つくば市小田では、5年間（1988–1992）で6種が観測された。それらは、ヤマカガシ、シマヘビ、アオダイショウ、ジムグリ、ニホンマムシ、ヒバカリである（Table 5）。5年間でヤマカガシが最も優占的な種であり、シマヘビ、ニホンマムシはそれぞれ第2、第3の優占種であった。これに対して、アオダイショウとジムグリは稀少種であり、ヒバカリは最稀少種であった。ヤマカガシとニホンマムシの捕獲数と単位時間あたりの捕獲数は、1989年のヤマカガシの捕獲数を除けば1988年から1992年まで減少した。1992年のヤマカガシの単位時間あたりの捕獲数は1988年のおよそ半分であった。ニホンマムシは1992年に夜間に1個体だけ捕獲されたが、昼間は捕獲されなかった。シマヘビの単位時間あたりの捕獲数は1988年から1991年まで増加し、1991年の単位時間あたりの捕獲数は1988年の約1.8倍であった。ジムグリとヒバカリは、それぞれ1990年および1988年、1990年、1992年に捕獲できなかった。各年のヘビ類全体の単位時間あたりの捕獲数は1988年から1992年まで多少の変動はあるが徐々に減少した。

5年間の群集内での各種の占める割合の変化は、各種の単位時間あたりの捕獲数の変化と同調的であった（Fig. 3）。1988年から1990年までヤマカガシが最優占種であったが、残りの2年間はシマヘビが最優占種であった。この2種は、各年でいつもヘビ類群集の70–90%を占めていた。

山形市平清水では、4年間（1983–1986）で6種が観測された。それらは、つくば市小田と同じである（Table 6）。シマヘビとヤマカガシが優占種であり、この2種で全体の80%以上を占めた。アオダイショウとジムグリは希少種であり、ニホンマムシとヒバカリが最も希少な種であっ

Table 5. The number of snakes captured in each year (1988–1992). Parentheses indicate catch per unit effort (number/hour). Total number for each species does not include recaptures. RT=*Rhabdophis tigrinus*; EQ=*Elaphe quadrivirgata*; AB=*Agkistrodon b. blomhoffii*; EC=*E. climacophora*; ECON=*E. constricta*; AV=*Amphiesma v. vibakari*

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Total
RT	71 (0.178)	78 (0.153)	45 (0.155)	22 (0.121)	9 (0.089)	184 (0.127)
EQ	41 (0.103)	58 (0.114)	37 (0.128)	34 (0.187)	18 (0.177)	148 (0.102)
AB	36 (0.090)	14 (0.028)	7 (0.024)	2 (0.011)	0 (0)	59 (0.041)
EC	3 (0.008)	12 (0.024)	10 (0.035)	1 (0.006)	4 (0.039)	27 (0.019)
ECON	1 (0.003)	6 (0.012)	0 (0)	2 (0.011)	1 (0.010)	10 (0.007)
AV	0 (0)	3 (0.006)	0 (0)	1 (0.006)	0 (0)	4 (0.003)
Total	152 (0.381)	171 (0.336)	99 (0.341)	62 (0.342)	32 (0.315)	432 (0.299)

た。ここでは、ニホンマムシが最希少種となっている点が、顕著な特徴であった。

宮城県金華山島では、2年間で4種観測された(Table 6)。それらは、シマヘビ、アオダイショウ、ニホンマムシ、ヤマカガシであった。シマヘビが優占種であり、全体の約65%を占め、アオダイショウとニホンマムシは、同率で第2の優占種であった。他の2地域では優占種となっていたヤマカガシは、ここでは希少種であった。

つくば市小田では、1989年に種の多様性と均衡性が最も高かったが、その年の後、年毎に減少した(Table 7)。山形市平清水と宮城県金華山島の調査期間全体の種の多様性と均衡性それぞれ1.716と0.664, 1.487と0.744であった。3地域では、つくば市小田で種多様性が最も高く、均衡性は、宮城県金華山が最も高かった。

つくば市小田において、ヘビ類群集の種構成の年間の類似度はTable 8に示した。平均の類似度は高く(mean=0.909, SD=0.073, n=10), 最大と最小の類似度は、それぞれ1989年と1990年および1988年と1992年であった。年間の距離が離れれば離れるほど類似度は小さくなった。こ

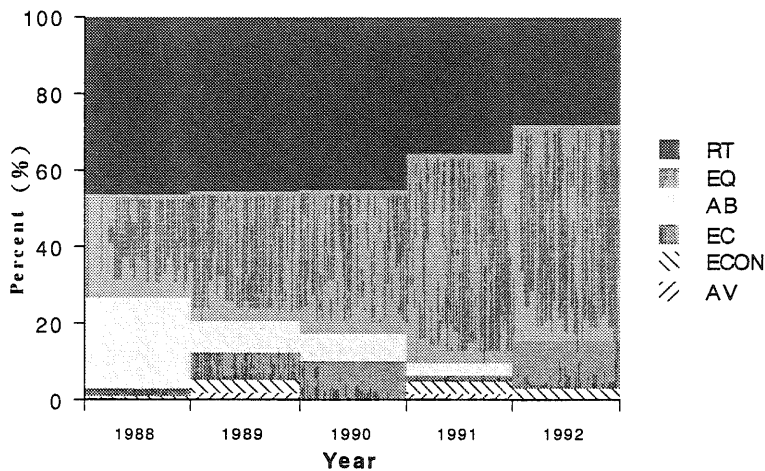


Fig. 3 The change of a snake community in Tsukuba during five years (1988–1992).

Table 6. The number of captured individuals in each species in Yamagata (1983–1986) and Kinkazan Island (1985–1986). Parentheses indicate the proportion (%) of each species to the total number of captured snakes.

Species	RT	EQ	EC	ECON	AB	AV	Total
Yamagata	98(42.1)	96(41.2)	18(7.7)	18(7.7)	2(0.9)	1(0.4)	233
Kinkazan	9(8.2)	71(64.5)	15(13.0)	0(0.0)	15(13.0)	0(0.0)	110

RT=*Rhabdophis tigrinus*; EQ=*Elaphe quadrivirgata*; EC=*E. climacophora*; ECON=*E. conspicillata*; AB=*Agkistrodon b. blomhoffii*; AV=*Amphiesma v. vibakari*

のことは、ヘビ類群集の種構成が年とともに連続的に変化することを意味するかもしれない。クラスター分析 (セントロイド法, 例えば藤井, 1988) によると, 各年のヘビ群集は1988-1990と1991-1992の2つのクラスターに分かれた (Fig. 4)。すなわち, 1988-1990と1991-1992である。1988-1990と1991-1992では種構成はかなり変わったことを示す。

b) 体の大きさと肥満度

つくば市小田において, シマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの頭胴長 (SVL) と体重の頻度分布をそれぞれ Fig. 5 と 6 に示した。シマヘビは, 頭胴長および体重とも3種の中で最も大きく,

Table 7. Species diversity (H' : Shannon-Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of the snake community in Tsukuba in each year. Total does not include recaptures.

	1988	1989	1990	1991	1992	Total
H'	1.675	1.883	1.652	1.518	1.513	1.885
J'	0.648	0.728	0.639	0.587	0.585	0.729

Table 8. Similarity (C_n) of the snake community between years from 1988 to 1992.

Year	Year			
	89	90	91	92
88	0.952	0.936	0.829	0.752
89		0.995	0.922	0.879
90			0.936	0.907
91				0.978

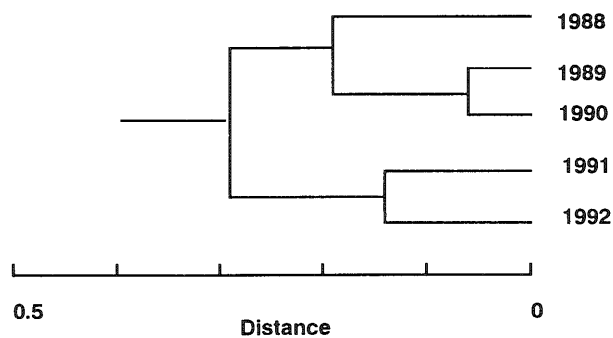


Fig. 4 Dendrogram of snake communities in Tsukuba during five years (1988-1992). Unweighted pairgroup centroid method (UPGMC, see e.g. Fujii, 1988) was used.

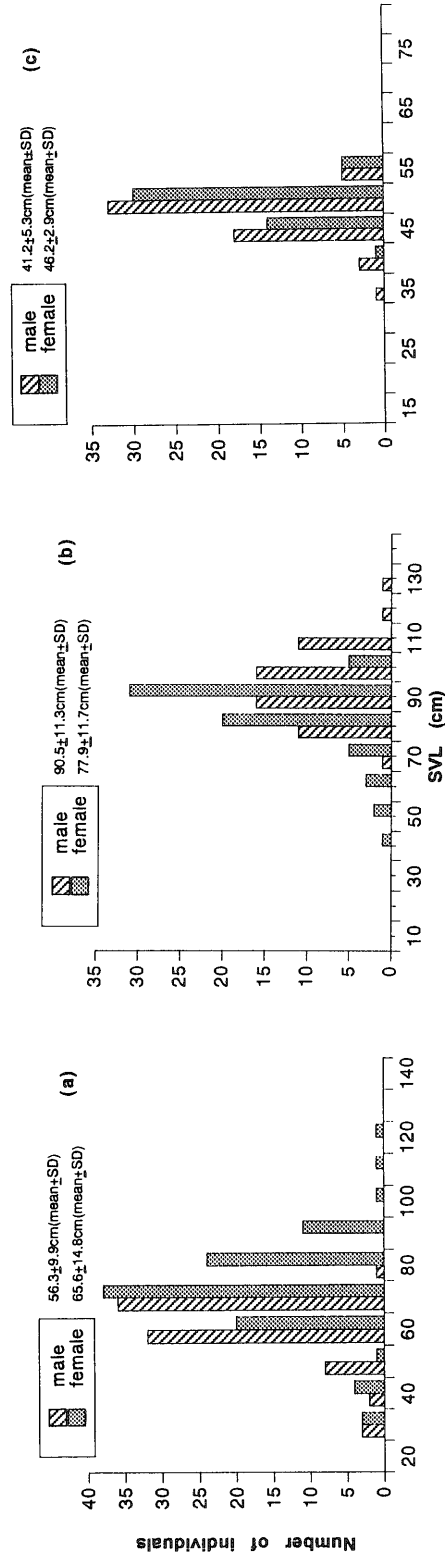


Fig. 5 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) of three snake species in Tsukuba during 1988-1992.
(a): *Rhabdophis tigrinus*; (b): *Elaphe quadrivirgata*; (c): *Agkistrodon b. blomhoffii*

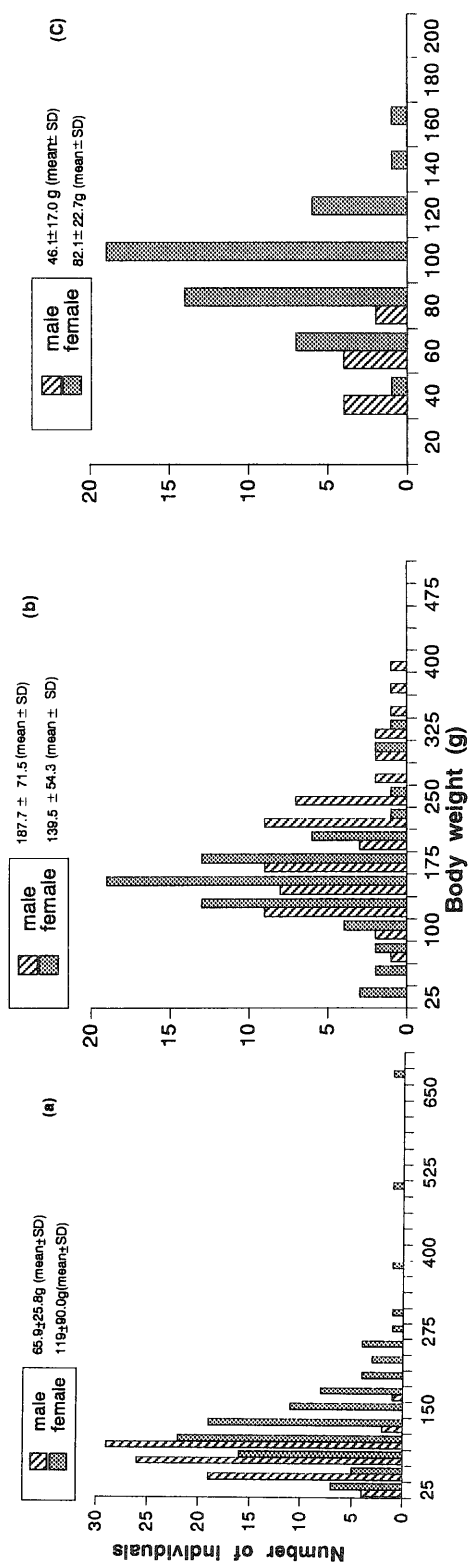


Fig. 6 Frequency distribution of body weight of three snake species in Tsukuba during 1988-1992.
(a): *Rhabdophis tigrinus*; (b): *Elaphe quadrivirgata*; (c): *Agkistrodon b. blomhoffii*

次いでヤマカガシ、ニホンマムシの順であった。山形市平清水では、シマヘビとヤマカガシの、宮城県金華山島ではシマヘビのみの頭胴長と体重の頻度分布をそれぞれ Fig. 7 と Fig. 8 に示した。山形市平清水でもシマヘビの方がヤマカガシよりも頭胴長と体重の両方において大きかった。

栄養状態の指標とするため、肥満度（体重/頭胴長³×100）を測定した（Table 9）。つくば市小田では、シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの3種について各年の肥満度を求めた。3種とも年毎に肥満度は減少し、シマヘビの5年間の肥満度には分散分析 ANOVA によると有意差がみられた（ANOVA, $F_{4,219} = 4.642$, $p < 0.05$ ）。しかし、ヤマカガシとニホンマムシの肥満度には有意差がなかった（ANOVA, $F_{4,258} = 2.238$, $p > 0.05$; $F_{3,56} = 2.075$, $p > 0.1$ ）。

山形市平清水ではシマヘビとヤマカガシについて、宮城県金華山島では、シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの3種について調査期間全体の肥満度を求めた（Table 10）。シマヘビとヤマカガシの肥満度は、2種とも金華山島のものが3地域で最も大きく、つくば市小田のものが最も

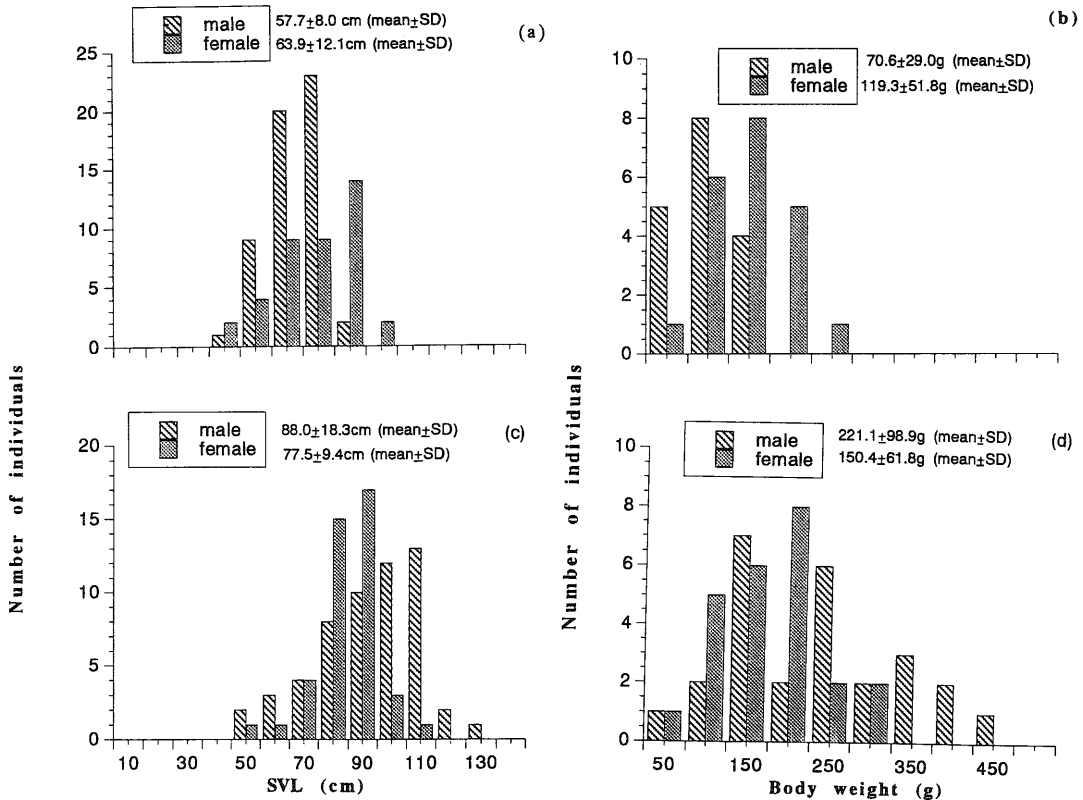


Fig. 7 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) and body weight (BW) of *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ) in Yamagata during 1983-1986 (SVL) and 1984-1986 (BW). (a) and (b): SVL and BW of RT; (c) and (d): SVL and BW of EQ

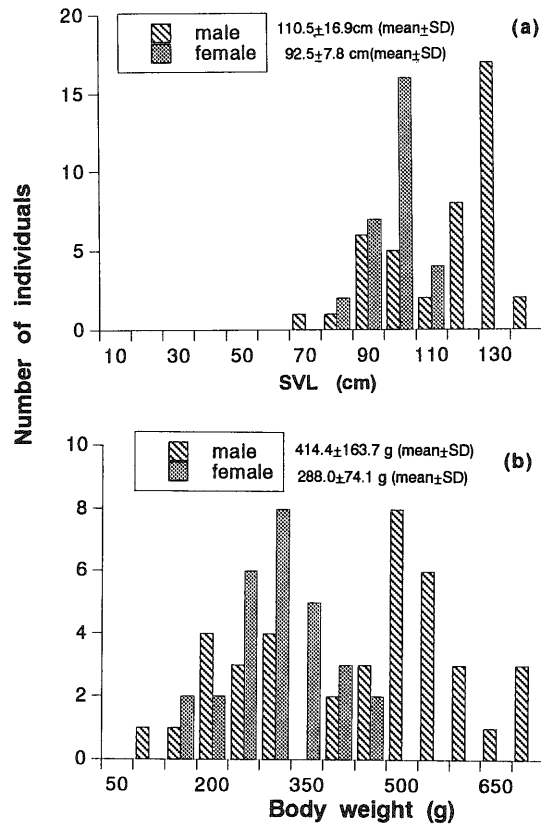


Fig. 8 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) and body weight (BW) of *Elaphe quadrivirgata* in Kinkazan Island during 1985–1986. (a): SVL; (b): BW.

Table 9. Fatness index of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during five years (1988–1992). Data of *A. b. blomhoffii* in 1991 and 1992 are combined because of small sample size.

	<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. Blomhoffii</i>	
	Mean ± SD	N	Mean ± SD	N	Mean ± SD	N
1988	0.038 ± 0.007	80	0.028 ± 0.006	47	0.082 ± 0.015	36
1989	0.036 ± 0.005	92	0.026 ± 0.004	75	0.077 ± 0.033	13
1990	0.034 ± 0.035	51	0.026 ± 0.004	40	0.078 ± 0.022	7
1991	0.033 ± 0.008	30	0.025 ± 0.004	40	0.063 ± 0.010	4
1992	0.033 ± 0.007	10	0.024 ± 0.003	22	—	—
Total	0.036 ± 0.008	263	0.026 ± 0.005	224	0.079 ± 0.016	60

小さい傾向にあった。ニホンマムシの肥満度は、金華山島の方がつくば市小田より少し小さかったが、大差はなかった。

c) 繁殖状態

つくば市小田において、5年間のヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの3種の妊娠雌の初認日と終認日はTable 11の通りであり、その期間を妊娠期間とみなした。またその期間の妊娠雌と非妊娠雌の割合を繁殖率とし(Table 12)、栄養状態の指標の1つとした。5年間全体の繁殖

Table 10. Fatness index of *Rhabdophis tigrinus* and *Elaphe quadrivirgata* in Yamagata during 1984–1986, and *R. tigrinus*, *E. quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Kinkazan Island during 1985–1986.

	<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. Blomhoffii</i>	
	Mean±SD	N	Mean±SD	N	Mean±SD	N
Yamagata	0.037±0.003	41	0.030±0.027	60	—	
Kinkazan	0.042±0.005	9	0.035±0.008	76	0.078±0.013	14

Table 11. The day of the first and last observed gravid females in *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during five years (1988–1993).

Species	The first observed day	The last observed day
EQ	15-May	21-Jul
RT	15-May	14-Jul
AB	8-May	19-Sep

Table 12. The rate of gravid females of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* to captured females in the gestation period in Tsukuba during five years (1988–1992).

	<i>R. tigrinus</i>			<i>E. quadrivirgata</i>			<i>A. b. blomhoffii</i>		
	Number			Number			Number		
	gravid	non-gravid	rate	gravid	non-gravid	rate	gravid	non-gravid	rate
1988	7	1	0.88	6	3	0.67	23	5	0.82
1989	8	6	0.57	5	9	0.35	6	3	0.67
1990	5	7	0.42	5	3	0.75	2	3	0.40
1991	4	2	0.67	3	4	0.43	1	1	0.50
1992	1	0	1	1	6	0.14	0	1	0
Total	25	16	0.63	20	25	0.44	32	13	0.71

率は、ニホンマムシが最も高く、シマヘビが最も低かった (χ^2 検定, $\chi^2 = 6.72$, $df = 2$, $p < 0.05$)。ヤマカガシ, シマヘビ, ニホンマムシの各種の年毎の繁殖率にはいずれも有意差がなかった (χ^2 検定, $\chi^2 = 5.05$, $df = 4$, $p > 0.1$, $\chi^2 = 5.14$, $df = 4$, $p > 0.1$, $\chi^2 = 7.24$, $df = 4$, $p > 0.1$)。触疹により確認されたつくば市小田のシマヘビ, ヤマカガシ, ニホンマムシの平均の卵数または仔数は, ヤマカガシが多く, ニホンマムシが最も少なかった (Table 13)。

山形市平清水では, シマヘビの1983年と1984年の平均卵数は7.6 (SD = 1.5, N = 5) であり, ヤマカガシは, 1983年に1個体のみ卵をもっており卵数は11個であった。宮城県金華山島では卵をもったヘビは採集できなかった。

d) 気候の変動と個体数の変化

つくば市小田における各年の平均気温と降水量の変化を Fig. 9 に示した。この気候因子の変化

Table 13. Clutch size or litter size of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during five years (1988–1992).

	<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. blomhoffii</i>	
	mean \pm SD	N	mean \pm SD	N	mean \pm SD	N
1988	11.0 \pm 4.5	7	5.3 \pm 2.5	6	3.5 \pm 3.5	17
1989	9.1 \pm 2.7	7	6.3 \pm 1.0	4	4.0 \pm 1.0	3
1990	9.5 \pm 1.9	4	4.8 \pm 0.8	5	—	1
1991	11.3 \pm 4.3	4	8.3 \pm 2.3	3	—	1
1992	—	1	—	1	—	0
Total	10.0 \pm 3.4	23	5.8 \pm 2.2	19	3.6 \pm 1.12	21

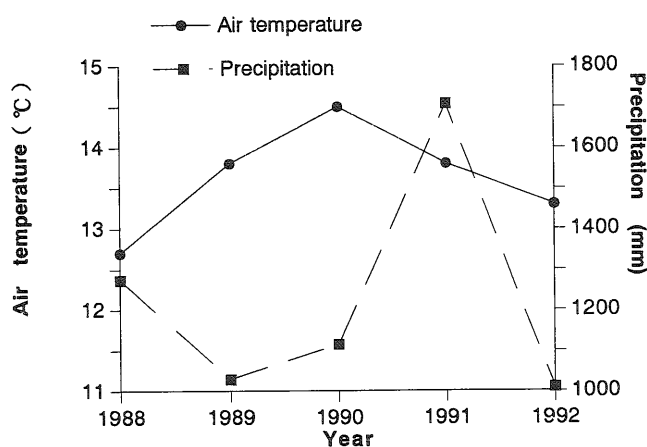


Fig. 9 Change of mean annual air temperature and annual precipitation in Tsukuba over five years (1988–1992).

とヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの各年の個体数の変化の間でSpearman順位相関係数を求めたが、いずれも有意でなかった（ヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの順で、平均気温： $r_s = -0.025, 0.375, -0.175$ 、降水量： $r_s = 0.400, 0.100, 0.300$ 、いずれも $N = 5, p > 0.1$ ）。サンプルサイズが小さかったので、重回帰分析等の多変量解析は使用できなかった。

e) 生残率

つくば市小田において、各年に新たに捕獲されたヤマカガシとシマヘビの生残率を Table 14 に示した。生残率は2種とも年毎に減少していった。1991年から1992年までの値を除けば、ヤマカガシの生残率はシマヘビよりも低い傾向にあった。ニホンマムシの経年的再捕は得られなかったので生残率は示せなかった。

f) 潜在的餌動物と捕食者

つくば市小田において観察できたヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの潜在的な餌動物と考えられる種を Table 15 に挙げた。それらは、小型哺乳類、小型鳥類、爬虫類、両生類、魚類等である。また、直接観察した潜在的捕食者と考えられる種は Table 16 に掲げたものがあるが、大中型哺乳類やワシタカ類、大型のカエル類である。

ヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの主要な餌は、カエル類とみなせる（本論文結果2．食物資源の利用参照）。単位時間あたりのカエル類の目撃数は、成体と幼体の両方とも5年間で変化した（Fig. 10）。それらは1990年に、急に減少し、1991年には回復した。しかし幼体の目撃数は1992年に再び減少した。

Table 14. Survivorship of *Rhabdophis tigrinus* and *Elaphe quadrivirgata* in Tsukuba during five years (1988-1992).

	1988	1989	1990	1991	1992
Species	N(%)	N(%)	N(%)	N(%)	N(%)
R. tigrinus	71(100)	14(19.7)	6(8.5)	4(5.6)	0(0)
E. quadrivirgata	47(100)	22(46.8)	13(27.7)	7(14.9)	3(6.4)
R. tigrinus		67(100)	12(17.9)	4(6.0)	1(1.5)
E. quadrivirgata		43(100)	12(27.9)	10(23.2)	2(4.7)
R. tigrinus			27(100)	2(7.4)	0(0)
E. quadrivirgata			18(100)	5(27.8)	3(16.7)
R. tigrinus				13(100)	1(7.7)
E. quadrivirgata				15(100)	1(6.7)

Table 15. Observed potential prey species of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba. Prey species in each snake are combined.

Mammals	Greater Japanese shrew-mole, <i>Urotrichus talpoides</i> Large japanese field mouse, <i>Apodemus speciosus</i> Japanese grass vole, <i>Microtus montebelli</i>
Birds	small birds*
Reptiles	Japanese lacertid lizard, <i>Takydromus tachydromoides</i> Japanese natricine snake, <i>Amphiesma v. vibakari</i> Japanese pond turtle, <i>Chinemys reevesi</i>
Amphibians	Japanese brown frog, <i>Rana japonica</i> Tokyo daruma pond frog, <i>Rana porosa porosa</i> Schlegel's tree frog, <i>Rhacophorus schlegelii</i> Japanese tree frog, <i>Hyla japonica</i> Japanese Azuma toad, <i>Bufo japonicus formosus</i>
Fish	Loach, <i>Misgurnus anguillicaudata</i>

*=not identified to species

Table 16. Observed potential predators of snakes.

Mammals	Eurasian wild boar, <i>Sus scrofa</i> Racoon dog, <i>Nyctereutes procyonoides</i> Japanese weasel, <i>Mustera itatsi</i> Masked palm civet, <i>Paguna larvata</i>
Birds	Black kite, <i>Miluvus migrans</i> Grey-faced buzzard eagle, <i>Butastur indicus</i>
Reptiles	Japanese striped snake, <i>Elaphe quadrivirgata</i> Japanese pit viper, <i>Agkistrodon b. blomhoffii</i>
Amphibians	Bull frog, <i>Rana catesbeiana</i> Tokyo daruma pond frog, <i>Rana porosa porosa</i> Japanese Azuma toad, <i>Bufo japonicus formosus</i>

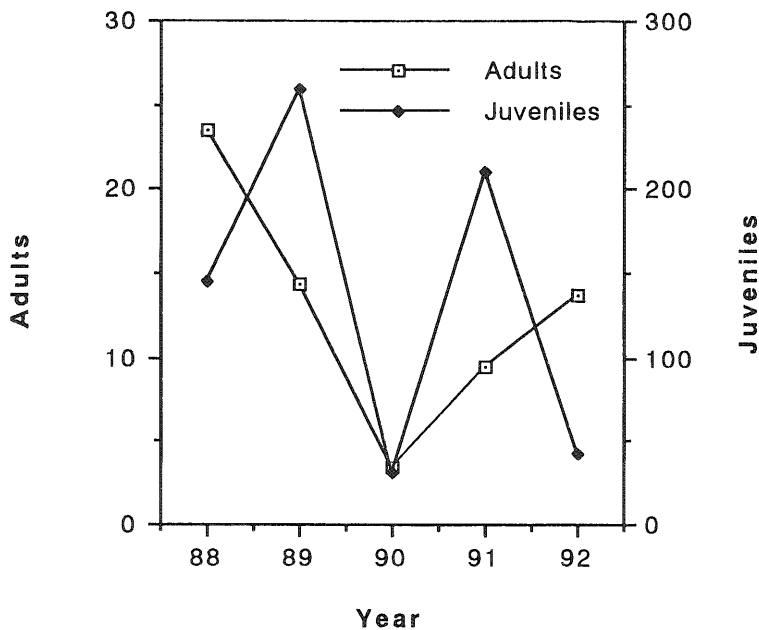


Fig. 10. Change of relative abundance of observed frogs in Tsukuba over five years (1988-1992).

2. 食物資源の利用

a) 食物の型

大項目

シマヘビはつくば市小田 Fig. 11 (a), 山形市平清水 Fig. 11 (b), 宮城県金華山等の両方においてほとんどすべてカエル類を摂食していた（それぞれ93.7%, 86.2%, 93.3%）。餌動物の項目数は、つくば市小田（6）で、山形市平清水（4）よりも少し多く、宮城県金華山島で最低であった（2）。つくば市小田では、トカゲ類、ヘビ類、爬虫類の卵が、山形市平清水では昆虫の幼虫がその地域においてのみ観察された特異な食物であった。ヤマカガシでも、カエル類は主要な食物資源であり、つくば市小田、山形市平清水でそれぞれ97.5%, 89.7%であった。両地域において、餌動物の項目数は3であったが、魚類、両棲類の幼生はそれぞれつくば市小田、山形市平清水においてのみ検出された餌動物であった Fig. 11 (a, b)。宮城県金華山島では、2例のみしか胃内容物が得られなかったが、すべてカエル類であった。ニホンマムシは、つくば市小田において、カエル類を最も多く摂食しており（42.9%）、次いで、ネズミ類（28.6%）、魚類（21.4%）であった。シマヘビやヤマカガシと同様にカエル類が主要な食物資源であることには変わらないが、過半数を占めるには至らなかった。餌動物の項目数は4であった。宮城県金華山島では、7例胃内容物が得られ、すべてカエル類であった。

つくば市小田において、各月の食性は、ヤマカガシは、カエル類を毎月摂食しておりその割合も

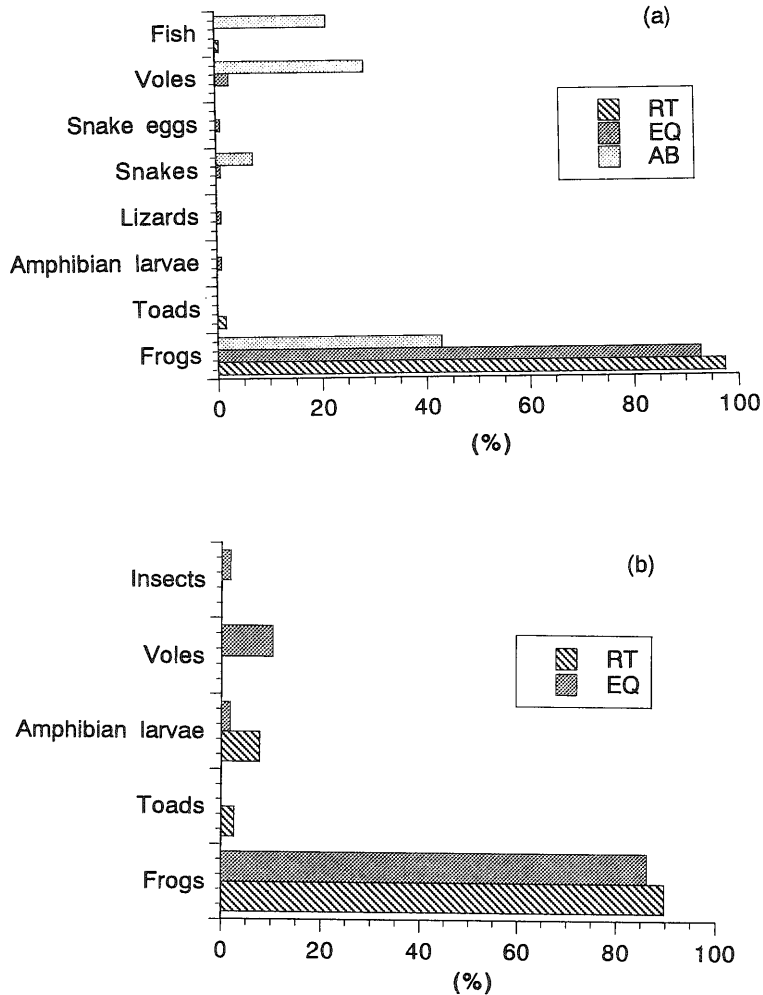


Fig. 11 Food items preyed by snakes in major categories. (a): Tsukuba (1988-1992); (b): Yamagata (1983-1986); RT: *Rhabdophis tigrinus*; EQ: *Elaphe quadrivirgata*; AB: *Agkistrodon b. blomhofii* See text for major categories.

大きかった (Table 17)。ヒキガエルは6, 9月に, 魚類は9月に摂食されていたがその割合は大きくなかった。シマヘビでも, カエル類の摂食は毎月みられその割合も大きかった。ネズミ類, トカゲ類, 両生類の幼生は5月にのみ, 爬虫類の卵, ヘビ類はそれぞれ8月, 10月にのみみられた。カエル類以外の餌動物が占める割合は大きくなかった。ニホンマムシでは, 4月, 5月, 7月, 10月にカエル類がみられたが, 7月, 10月において, その割合は小さかった。ネズミ類は, 5月, 7月, 8月, 10月にみられ, 魚類は7月にみられた。カエル類以外の餌動物でも, 複数の月に渡って観察されたのがニホンマムシの特徴であった。

Table 17. Monthly change of prey types eaten by *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1992.Upper figures: *R. tigrinus*; Middle figures: *E. quadrivirgata*; Lower: *A. b. blomhoffii*

	Prey types							
	Frogs	Voles	Lizards	Snakes	Snake eggs	Toads	Amphibian larvae	Fish
Apr	8	0	0	0	0	0	0	0
	16	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0
May	16	0	0	0	0	0	0	0
	12	3	1	0	0	0	1	0
	3	1	0	0	0	0	0	0
Jun	9	0	0	0	0	1	0	0
	13	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
Jul	6	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0	0	0
	1	1	0	0	0	0	0	3
Aug	6	0	0	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	1	0	0	0
	0	1	0	0	0	0	0	0
Sep	15	0	0	0	0	1	0	1
	10	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct	38	0	0	0	0	0	0	0
	8	0	0	1	0	0	0	0
	1	1	0	1	0	0	0	0
Nov	15	0	0	0	0	0	0	0
	38	0	0	0	0	0	0	0
	—	—	—	—	—	—	—	—
Dec	2	0	0	0	0	0	0	0
	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	115	0	0	0	0	2	0	1
	104	3	1	1	1	0	1	0
	6	4	0	1	0	0	0	3

小項目

シマヘビでは、つくば市小田と山形市平清水の両方においてニホンアマガエル *Hyla japonica* が最も多く摂食されていた（それぞれ46.8%，50.0%；Fig. 12）。つくば市小田では、山形市平清水に生息していないニホンアカガエル *Rana japonica* がニホンアマガエルに次いで多く摂食されていたが（31.2%），シュレーゲルアオガエル *Rhacophorus schlegelii* や山形市平清水に生息す

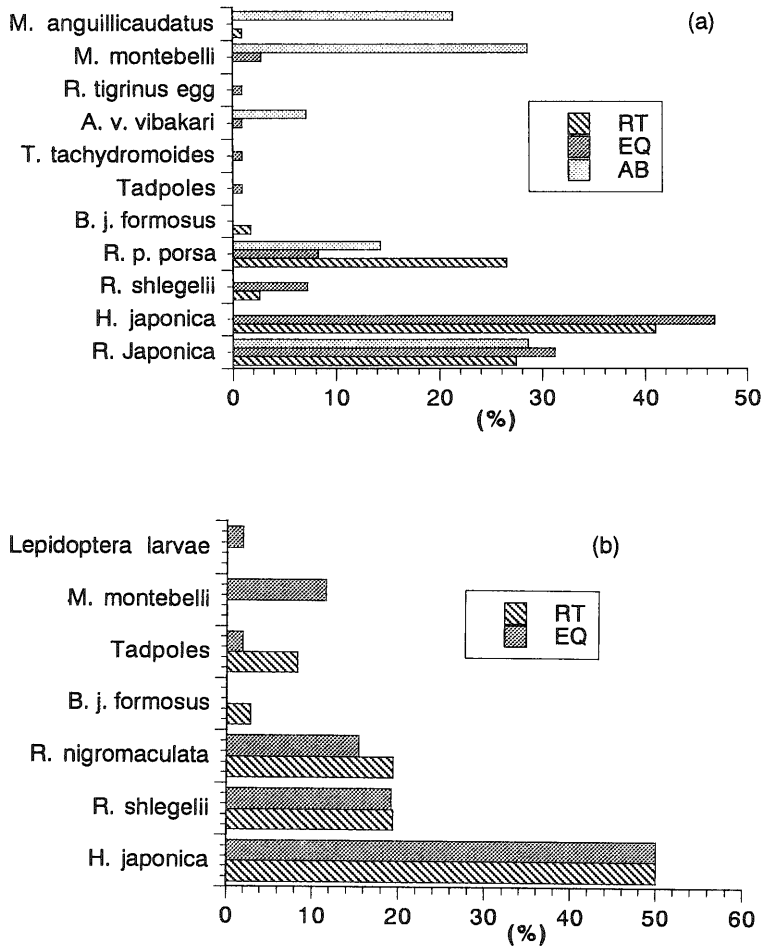


Fig. 12 Food items preyed by snakes in minor categories. (a): Tsukuba (1988-1992); (b): Yamagata (1983-1986); RT: *Rhabdophis tigrinus*; EQ: *Elaphe quadrivirgata*; AB: *Agkistrodon b. blomhofii* See text for minor categories.

るトノサマガエル *Rana nigromaculata* の近縁種であるトウキョウダルマガエル *Rana porosa porosa* の利用は、それぞれ全体の7.2%, 8.3%であった。山形市平清水での、シュレーゲルアオガエルとトノサマガエルを摂食していた割合は、それぞれ19.2%, 15.4%であり、これらはつくば市小田のシュレーゲルアオガエルとトウキョウダルマガエルの割合の2倍強または2倍弱にあたる。また、ハタネズミ *Microtus montebelli* を摂食していた割合は、山形市平清水 (11.5%)の方が、つくば市小田 (2.8%) よりも高かった。宮城県金華山島では、大部分がタゴガエル *Rana tagoi tagoi* (93.3%) であり、残りはヒメネズミ *Apodemus argenteus* (6.7%) であった。餌動物の項目数は、つくば市小田で最も多く (9), 次いで山形市平清水 (6) であり、宮城県金華山島では最も少なかった (2)。つくば市小田のニホンカナヘビ *Takydromus tachydromoides*,

ヤマカガシの卵，ヒバカリ，また，山形市平清水の鱗翅目幼虫はその地域においてのみ検出された餌動物であった。ヒバカリは，宮城県金華山島に生息していないし，山形市平清水では極めて稀であったが（本論文結果1．群集構造と自然誌参照），どちらの地域においても代替的に他のヘビを餌動物とすることはなかった。

ヤマカガシにおいても，ニホンアマガエルがつくば市小田と山形市平清水の両方において主要な餌動物であった（それぞれ41.0%，50.0%）。つくば市小田では，次いでニホンアカガエル（27.4%）が，山形市平清水ではシュレーゲルアオガエルとトノサマガエル（19.4%）が多かったが，この傾向は各地域におけるシマヘビと類似していた。ニホンアマガエルを除けば，他のカエル（つくば市小田では，ニホンアカガエル，シュレーゲルアオガエル，トウキョウダルマガエル，山形市平清水では，シュレーゲルアオガエル，トノサマガエル）をほぼ均等に摂食する傾向があった。餌動物の項目数は，つくば市小田で6，山形市平清水で5であった。ドジョウ *Misgurnus anguillicaudata* あるいはオタマジャクシは，それぞれつくば市小田，山形市平清水においてのみみられた。宮城県金華山島では，2例ともタゴガエルであった。

ニホンマムシは，つくば市小田においてニホンアカガエルとハタネズミを最も多く摂食していた（28.6%）。次いでドジョウ（21.4%），トウキョウダルマガエル（14.3%）の順であった。宮城県金華山島では，7例すべてタゴガエルであった。

つくば市小田では，各月の食性をみると，ヤマカガシにおいて，ニホンアカガエルは12月を除いて毎月摂食されていた（Table 18）。特に6月と10月には多く検出されたが，5月と9月には少なかった。ニホンアマガエルは，5月と10月に多く検出されていたが，8月には利用されていなかった。シュレーゲルアオガエルは，4月と5月にのみ利用されていた。トウキョウダルマガエルは，9月と10月に多く検出されており，4月，6月，12月にはみられなかった。アズマヒキガエル *Bufo japonicus formosus* は6月と9月に，ドジョウは9月のみにみられたが，いずれもその数は少なかった。シマヘビでは，ニホンアカガエルは6月と11月に多く検出されたが，7月には摂食されていなかった。一方ニホンアマガエルは，4月，6月，11月に多く検出されていたが，8月には摂食されていなかった。トウキョウダルマガエルは，4-6月は利用されておらず，7月以降利用されはじめ，10月に検出される数も多かった。シュレーゲルアオガエルは，6-8月には全く摂食されておらず，その他の月も摂食数は低かった。ハタネズミ，オタマジャクシ，ニホンカナヘビは5月に，ヤマカガシの卵は8月に，ヒバカリは10月にそれぞれ摂食されていたが，いずれも少数であった。ニホンマムシでは，ハタネズミは，5月，7月，8月，10月の計4ヶ月に渡ってみられたが，他の餌動物は，1-2ヶ月においてのみみられただけだった。

山形市平清水において，ヤマカガシは7月と10月に，シマヘビは4，5，9，10月にニホンアマガエルを多く摂食していた（Table 19）。5月には両種ともシュレーゲルアオガエルを多く摂食していた。シマヘビにおいてハタネズミが検出されたのは4月と5月のみであり，ヤマカガシにおけるアズマヒキガエルは10月だった。

Table 18. Monthly change of prey species preyed by *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba. Data during 1988–1992 are combined. In March there were no snakes with food. Upper figures: *R. tigrinus*; Middle figures: *E. quadrivirgata*; Lower figures: *A. b. blomhoffii*

Prey species												
	Rj	Hj	Rs	Rp	Mm	Tt	Av	RtE	Bjf	Tadpoles	Ma	Total
Apr	3	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	8
	4	9	3	0	0	0	0	0	0	0	0	16
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
May	1	10	2	3	0	0	0	0	0	0	0	16
	4	5	2	0	3	1	0	0	0	1	0	16
	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4
Jun	6	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	10
	8	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jul	2	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	5
	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	3	5
Aug	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	6
	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3
	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Sep	1	4	0	10	0	0	0	0	1	0	1	17
	5	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	10
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct	13	13	0	12	0	0	0	0	0	0	0	38
	2	1	1	4	0	0	1	0	0	0	0	9
	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	3
Nov	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5
	10	26	1	1	0	0	0	0	0	0	0	38
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dec	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	32	48	3	31	0	0	0	0	2	0	1	117
	34	51	8	9	3	1	1	1	0	1	0	109
	4	0	0	2	4	0	1	0	0	0	3	14

RJ=*Rana japonica*; Hj=*Hyla japonica*; Rs=*Rhacophorus shlegelii*; Rp=*Rana porosa porosa*; Ms=*Microtus montebelli*; Tt=*Takydromus tachydromoides*; Av=*Amphiesma v. vibakari*; RtE=*Rhabdophis tigrinus* eggs; Bjf=*Bufo japonicus formosus*; Ma=*Misgurnus anguillicaudatus*

Table 19. Monthly change of prey species preyed by *Rhabdophis tigrinus* and *Elaphe quadrivirgata* in Yamagata. Data during 1983–1986 are combined. Upper figures: *R. tigrinus*; Lower figures: *E. quadrivirgata*

	Prey species							Total
	Hj	Rs	Rn	Bjf	Mm	Tadpoles	Ll	
Apr	1	0	1	0	0	0	0	2
	4	0	0	0	2	0	0	6
May	3	5	3	0	0	0	0	11
	5	10	2	0	4	0	0	21
Jun	0	0	2	0	0	0	0	2
	0	0	0	0	0	1	0	1
Jul	7	0	0	0	0	3	0	10
	1	0	0	0	0	0	0	1
Aug	0	0	1	0	0	0	0	1
	0	0	1	0	0	0	0	1
Sep	2	2	0	0	0	0	0	4
	7	0	4	0	0	0	0	11
Oct	5	0	0	1	0	0	0	6
	9	0	1	0	0	0	1	11
Total	18	7	8	1	0	3	0	37
	26	10	7	0	6	1	1	51

Hj=*Hyla japonica*; Rs=*Rhacophorus schlegelii*; Rn=*Rana nigromaculata*; Bjf=*Bufo japonicus formosus*; Mm=*Microtus montebelli*; Ll=Lepidoptera larvae

食物資源のニッチの幅と重複度

つくば市小田において、5年間の大項目のニッチの多様性はニホンマムシが最も高く、次いでシマヘビ、ヤマカガシの順であった (Table 20)。ニッチの均衡性も同様な順であった。5年間の食物ニッチの重複度 (Table 21) は、ヤマカガシとシマヘビの間で非常に高かったが、ヤマカガシとニホンマムシ及びシマヘビとニホンマムシの間では相対的に低く0.5未満であった。小項目でも、ニッチの多様性における種の順序は大項目と同じであった (Table 20)。ニッチの均衡性はニホンマムシが最も高く、次いでヤマカガシが高かった。小項目のニッチの重複度は、大項目と同様の傾向がみられヤマカガシとシマヘビの間で高かった (Table 21)。年毎にみると、大項目では、ヤマカガシの多様性、均衡性ともに1992年を除けば、1989年が最も高く、1988年、1990年、1991年においては多様性は最低で0 (カエル類のみ摂食) であった (Table 20)。1992年の値が高かったのは、サンプルサイズが小さい ($n=4$) ときにたまたま1個体が魚類を摂食していたためと思われる。シマヘビでは、1989年に多様性、均衡性がともに最高になり、1992年にはどちらも最低 (カエル類のみ摂食) であった (Table 21)。ニホンマムシでは1989年の方が1988年よりも多様性、均衡性ともに高かった。ヤマカガシとシマヘビの重複度は、1990年に最高で1992年に最低であった。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの重複度はどちらも

Table 20. Diversity (H' : Shannon-Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of food niche among *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during five years (1988–1992). See text for Major and minor categories.

		Species					
		<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. blomhoffii</i>	
		Major	Minor	Major	Minor	Major	Minor
1988	H'	0.000	1.679	0.362	1.976	1.449	1.842
	J'	—	0.649	0.140	0.623	0.724	0.793
1989	H'	0.281	1.786	0.570	1.727	1.585	1.891
	J'	0.177	0.691	0.221	0.545	0.793	0.814
1990	H'	0.000	1.494	0.297	1.503	—	—
	J'	—	0.578	0.115	0.474	—	—
1991	H'	0.000	1.592	0.323	1.574	—	—
	J'	—	0.616	0.125	0.497	—	—
1992	H'	0.811	1.500	0.000	1.281	—	—
	J'	0.512	0.580	—	0.497	—	—
Total	H'	0.196	1.846	0.474	1.997	1.788	2.189
	J'	0.124	0.714	0.183	0.630	0.894	0.943

Table 21. Food niche overlap (C_o , Whittaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ), *R. tigrinus* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB), and *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1992.

	RT vs EQ		RT vs AB		EQ vs AB	
	Major	Minor	Major	Minor	Major	Minor
1988	0.931	0.772	0.428	0.429	0.747	0.350
1989	0.911	0.650	0.334	0.333	0.334	0.359
1990	0.947	0.682	—	—	—	—
1991	0.941	0.319	—	—	—	—
1992	0.750	0.633	—	—	—	—
Total	0.938	0.793	0.432	0.464	0.465	0.406

Major: Major categories; Minor: Minor categories See text in detail.

1988年の方が1989年よりも高かった。小項目では、ヤマカガシの多様性、均衡性はともに1989年に最高で、1990年に両方とも最低であった。シマヘビでは、1988年に多様性、均衡性ともに最高であり、1992年に両方とも最低であった (Table 20)。ニホンムシでは、1989年の方が1988年よりも多様性、均衡性ともに高かった。重複度では、ヤマカガシとシマヘビにおいては、1988年

に最高であり、1991年には極端に低かった (0.319, Table 21)。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの重複度は、両者とも1988年と1989年の両方で低く、0.5未満であった。前者は、1988年の方が高く、後者は逆に1989年の方がわずかに高かった。

月毎にみると、大項目においては、ヤマカガシの場合、6月と9月を除き、多様性、均衡性ともに0（カエル類のみ摂食）であった (Table 22)。6月の多様性、均衡性がともに最高であった。シマヘビでは、5月、8月、10月を除くと、他の月では多様性、均衡性がともに0（カエル類のみ摂食）であった。5月における多様性、均衡性が最大であった。小項目においては、ヤマカガシ、シマヘビの両種とも、多様性、均衡性がいずれも5月に最高となった。それらの値が最低になったのは、ヤマカガシでは10月、シマヘビでは7月で両種間に違いがあった。

各月の重複度は、ヤマカガシとシマヘビでは、大項目において、4、6、11月の重複度は高く1（完全重複）となり、8月が最低であった (Table 23)。小項目では、11月に最高で9月に最低となった。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシでは、4月の大項目は1となったが、これはニホンマムシが1サンプル中1個体のカエルを摂食していたからである。8月に

Table 22. Monthly change of diversity (H' : Shannon-Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of food niche of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988-1992. See text for Major and minor categories.

		Species					
		<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. blomhoffii</i>	
		Major	Minor	Major	Minor	Major	Minor
Apr	H'	0.000	1.386	0.000	1.420	0	0
	J'	0.000	0.536	0.000	0.448	0	0
May	H'	0.000	1.502	1.277	2.352	0.811	0.811
	J'	0.000	0.581	0.494	0.742	0.406	0.349
Jun	H'	0.722	1.295	0.000	0.997	—	—
	J'	0.455	0.501	0.000	0.314	—	—
Jul	H'	0.000	0.971	0.000	0.918	1.371	1.371
	J'	0.000	0.376	0.000	0.290	0.685	0.59
Aug	H'	0.000	1.000	0.811	1.585	0	0
	J'	0.000	0.387	0.314	0.500	0	0
Sep	H'	0.640	1.172	0.000	1.761	—	—
	J'	0.404	0.453	0.000	0.556	—	—
Oct	H'	0.000	0.584	0.503	2.059	1.585	1.585
	J'	0.000	0.226	0.195	0.649	0.792	0.683
Nov	H'	0.000	1.449	0.000	1.158	—	—
	J'	0.000	0.560	0.000	0.365	—	—
Dec	H'	0.000	0.000	—	—	—	—
	J'	0.000	0.000	—	—	—	—

は、ヤマカガシとシマヘビのニホンマムシに対する重複度は、両項目とも 0 となり、7 月のシマヘビとニホンマムシの小項目の重複度も 0 となった。

山形市平清水では、大項目と小項目のニッチの多様性、大項目のニッチの均衡性においてシマヘビの方がヤマカガシよりも高い値を示したが、小項目のニッチの均衡性については、ヤマカガシの方が高かった (Table 24)。シマヘビとヤマカガシのニッチの重複度は、両項目とも極めて高かった (Table 25)。

宮城県金華山島では、シマヘビの大項目のニッチの多様性は、つくば市小田や山形市平清水と比べると低く、小項目ではその傾向はさらに顕著である (Table 20, Table 24)。ニホンマムシは、両項目において 1 項目しか利用しておらず、ニッチの多様性は 0 となった。シマヘビとニホンマ

Table 23. Monthly change of food niche overlap (C_o , Whittaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ), *R. tigrinus* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB), and *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1992.

	RT vs EQ		RT vs AB		EQ vs AB	
	Major	Minor	Major	Minor	Major	Minor
Apr	1.000	0.874	1.000	0.375	1.000	0.249
May	0.687	0.499	0.750	0.062	0.922	0.437
Jun	0.900	0.828	—	—	—	—
Jul	1.000	0.528	0.200	0.200	0.200	0.000
Aug	0.667	0.675	0.000	0.000	0.000	0.000
Sep	0.882	0.463	—	—	—	—
Oct	0.889	0.649	0.333	0.316	0.333	0.445
Nov	1.000	0.915	—	—	—	—

Major: Major categories; Minor: Minor categories See text in detail.

Table 24. Diversity (H' : Shannon–Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of food niche of *Rhabdophis tigrinus* and *Elaphe quadrivirgata* in Yamagata during 1983–1986 and *E. quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Kinkazan during 1985–1986. See text for Major and Minor categories.

		Species					
		<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadrivirgata</i>		<i>A. b. blomhoffii</i>	
		Major	Minor	Major	Minor	Major	Minor
Yamagata	H'	0.563	1.860	0.723	1.948	—	—
	J'	0.355	0.798	0.362	0.753	—	—
Kinkazan	H'	—	—	0.354	0.354	0	0
	J'	—	—	0.354	0.354	—	—

Table 25. Food niche overlap (C_o , Whittaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ) in Yamagata during 1983–1986 and between *E. quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Kinkazan during 1985–1986. See text for Major and Minor categories.

	EQ vs RT		EQ vs AB	
	Major	Minor	Major	Minor
Yamagata	0.879	0.875	—	—
Kinkazan	—	—	0.933	0.933

ムシのニッチの重複度は非常に高く、つくば市小田とは好対象であった (Table 21, 25)。

b) 食物の大きさ

Fig. 13と Fig. 14にはつくば市小田において、シマヘビとヤマカガシが摂食していたニホンアマガエル、ニホンアカガエル、トウキョウダルマガエルの頭胴長の頻度分布と両種が摂食していたニホンアマガエルの体重の頻度分布が示してある。シマヘビが摂食していたニホンアカガエルとトウキョウダルマガエルの頭胴長の平均値 (それぞれ $\text{mean} \pm \text{SD} = 45.67 \pm 11.30 \text{ mm}$, $43.76 \pm 9.89 \text{ mm}$) は、ヤマカガシのそれ ($\text{mean} \pm \text{SD} = 40.28 \pm 7.34$, $\text{mean} \pm \text{SD} = 40.70 \pm 11.19$) よりも大きい傾向にあったが、有意差はなかった (t 検定, $t = -1.420$, $\text{df} = 25$, $p > 0.1$; $t = 0.529$, $\text{df} = 20$, $p > 0.1$)。シマヘビのニホンアマガエルの頭胴長 ($\text{mean} \pm \text{SD} = 30.71 \pm 3.02 \text{ mm}$) は、ヤマカガシ ($\text{mean} \pm \text{SD} = 29.87 \pm 5.69 \text{ mm}$) よりもわずかに大きかったが、ニホンアマガエルの体重は、ヤマカガシ ($\text{mean} \pm \text{SD} = 2.5 \pm 1.3 \text{ g}$) とシマヘビ ($\text{mean} \pm \text{SD} = 2.5 \pm 0.7 \text{ g}$) の間に違いはなかった。統計的には両方とも有意差はなかった (t 検定, $t = 0.782$, $\text{df} = 71$, $p > 0.1$; $t = -0.97$, $\text{df} = 59$, $p > 0.1$)。シマヘビとヤマカガシの両種が摂食していたカエル類全体の頭胴長の頻度分布は Fig. 15の通りである。シマヘビの平均値 ($\text{mean} \pm \text{SD} = 36.01 \pm 9.78 \text{ mm}$)の方がヤマカガシ ($\text{mean} \pm \text{SD} = 34.17 \pm 9.76 \text{ mm}$) よりも少し大きい傾向にあったが、有意差はなかった (t 検定, $t = -1.046$, $\text{df} = 122$, $p > 0.1$)。また、Fig. 16には調査地で採集したニホンアカガエル、ニホンアマガエル、トウキョウダルマガエルの頭胴長とニホンアマガエルの体重の頻度分布を示した。調査地に生息していたニホンアマガエル、トウキョウダルマガエルの頭胴長及びニホンアマガエルの体重の平均値 ($\text{mean} \pm \text{SD} = 31.85 \pm 4.03 \text{ mm}$, $45.81 \pm 11.43 \text{ mm}$, $2.6 \pm 1.0 \text{ g}$) は、シマヘビやヤマカガシの摂食していたそれらの平均値よりも少し大きかったが、有意差はなかった (ANOVA, $F_{2,130} = 2.497$, $p > 0.05$; $F_{2,52} = 1.154$, $P > 0.1$; $F_{2,52} = 1.154$, $P > 0.1$)。しかし、ニホンアカガエルについては、調査地で採集した個体 ($\text{mean} \pm \text{SD} = 48.40 \pm 5.58 \text{ mm}$) と、シマヘビやヤマカガシが摂食していた個体には有意差がみられ (ANOVA, $F_{2,54} = 4.672$, $p < 0.05$)、ヤマカガシが摂食していた個体が採集した個体よりも有意に小さかった (Fisher's PLSD, $\text{mean difference} = -8.125$, $p < 0.01$)。シマヘビの平均値も採集した個体の平均値よりも小さかったが

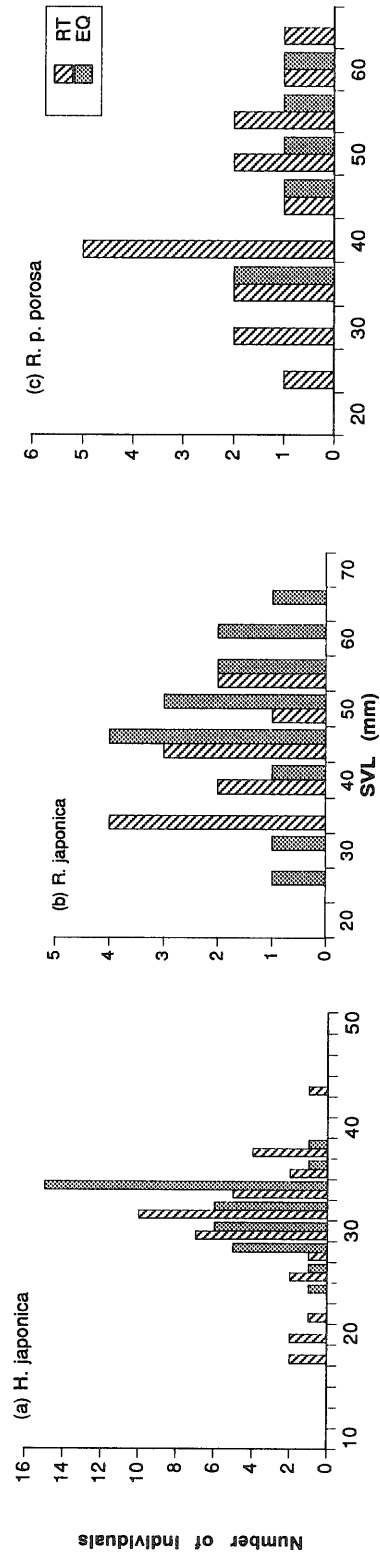


Fig. 13 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) of frogs preyed by snakes in Tsukuba during 1988-1992.
RT: *Rhabdophis tigrinus*; EQ: *Elaphe quadrivirgata*

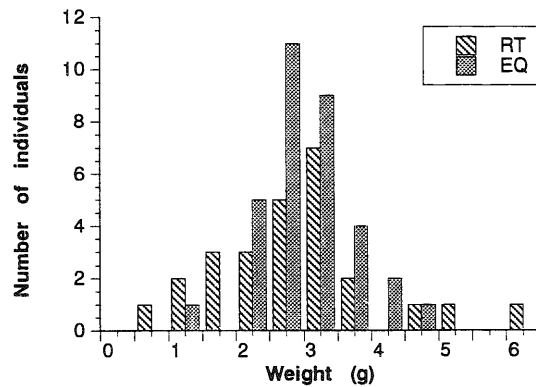


Fig. 14 Frequency distribution of body weight of *Hyla japonica* preyed by snakes in Tsukuba during 1988–1992. RT: *Rhabdophis tigrinus*; EQ: *Elaphe quadrivirgata*

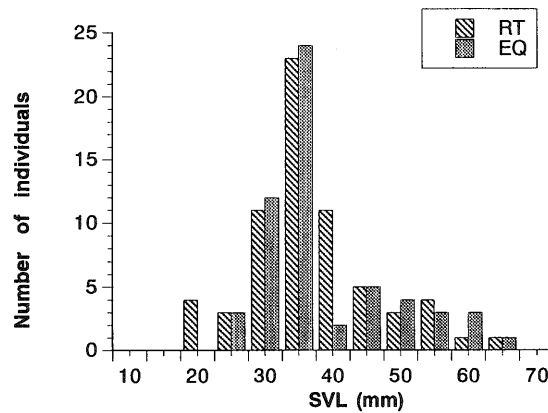


Fig. 15 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) of all species of frogs preyed by snakes in Tsukuba during 1988–1992. RT: *Rhabdophis tigrinus*; EQ: *Elaphe quadrivirgata*

有意差はなかった (Fisher's PLSD, mean difference = -2.758 , $p > 0.1$)。ニホンマムシの摂食していたカエルはサンプルサイズが小さいので他種との比較はなされなかった。

山形市平清水で、シマヘビとヤマカガシが摂食していたカエル類全体の頭胴長は、シマヘビの平均値 (mean \pm SD = 32.0 ± 10.4 mm) の方がヤマカガシ (mean \pm SD = 30.0 ± 11.3 mm) よりも少し大きかったが、有意差はなかった (t 検定, $t = 0.749$, $df = 73$, $p > 0.05$)。宮城県金華山島では、サンプルサイズが小さかったので、シマヘビとニホンマムシの間で摂食していたカエルの大きさの比較はできなかった。

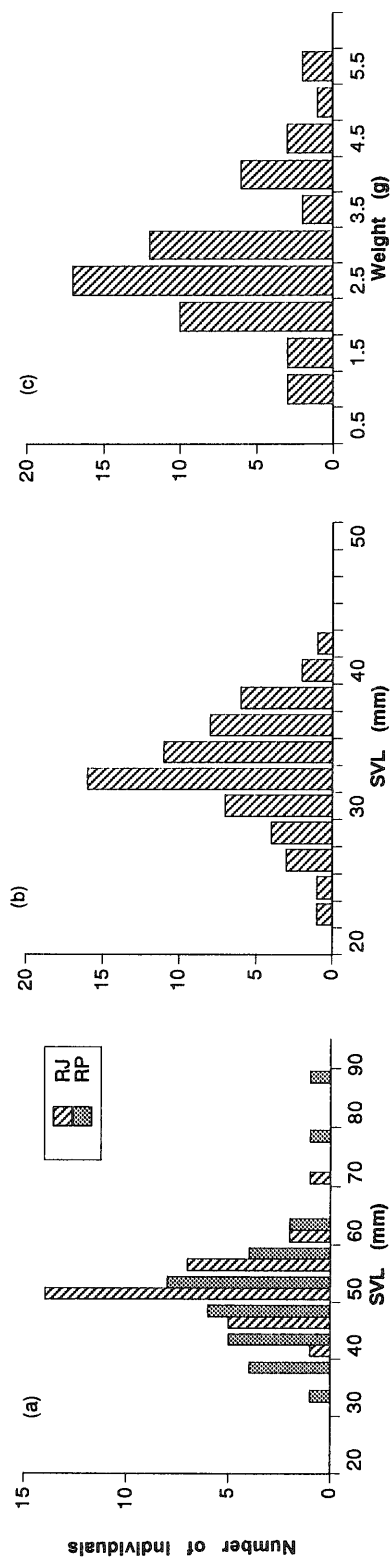


Fig. 16 (a) and (b): Frequency distribution of snout-vent length (SVL) of three free-ranging frogs in Tsukuba during 1988-1992. RJ: *Rana japonica*; RP: *Rana porosa porosa* HY: *Hyla japonica* (c): Frequency distribution of body weight of free-ranging *Hyla japonica* in Tsukuba during 1988-1992.

3. 生息場所

a) 大生息地

シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの大生息地の利用については、今回の調査結果に加えて、既に公開されている結果も用いた (Table 26)。大生息地のカテゴリーは森林、水田、河原等であった。シマヘビとヤマカガシは、その個体数の比率は各調査地で異なるが、どの調査地においても観測できた。ニホンマムシは、京都の水田地帯では死体が1個体採集されただけであり (Fukada, 1992), つくば市柴崎の畑・林・水田の混合地帯では目撃されなかったが (門脇, 1987), その他の地域では群集内で占める割合に違いこそあれ観測された。これらのことから、シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの3種—特にシマヘビとヤマカガシ—は、概ね共通した大生息地をもつといえる。

b) 微小生息場所

観測地点

つくば市小田において、ヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの5年間 (1988-1992) の季節毎 (春, 夏, 秋) の観測地点を Fig. 17 に示した。ここでは便宜上、4-5月を春、6-8月を夏、9-11月を秋とみなした。1992年の3月には、シマヘビとヤマカガシが、1990年の12月にはヤマカガシが観測されているが、それらはそれぞれ春, 秋に含めた。各種の観測地点は、多少の不一致もみられるが、各季節とも重複は大きかった。また、どの種の観測地点も特定の場所に集中する傾向にあった。

山形市平清水では、1983年におけるシマヘビとヤマカガシの捕獲地点を Fig. 18 に示した。2種の捕獲地点の重複は大きく、特定の地点に集中する傾向はつくば市小田と同様であった。

微小生息場所の構造の特徴

つくば市小田において、5年間全体の各種の微小生息場所の利用状況は Table 27 のようになった。5年間全体では、ヤマカガシが利用した微小生息場所の項目数は14で、草地を最も多く利用しており (57.6%), 次いでリター (16.4%), 裸地 (8.6%) の順であった。シマヘビでは、利用していた項目数は16で、最も多く利用していた上位2項目は、ヤマカガシと同様であったが岩または石山を3番目に多く利用しており、その割合は、それぞれ55.5%, 17.8%, 10.2%であった。ニホンマムシでは、項目数は11で、最も多く利用していた上位3項目は、ヤマカガシと同様であり、その割合はそれぞれ42.4%, 17.8%, 9.6%であった。3種にとって、草地、リター、裸地、岩または石山が重要な微小生息場所の構造であることがわかる。

各月でみると、ヤマカガシでは、どの月でも草地を多く利用しており、それに次いでリター、裸地も重要な構造であった (Table 28)。石山または岩の利用は4月と5月に多かったが、その他の月では多くはなかった。水域の利用は多くはなかったが、6月、9月、11月を除いたすべての月にみられた。シマヘビでは、4月を除けば、どの月も草地の利用が最も多かった。リターや裸地もヤマカガシと同様に重要であった。4月には、石山または岩の利用が最も多かったが、そ

Table 26. Macrohabitat used by *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB).

Number and proportion (%) to community					
Macrohabitat	Species			Area	Sources
	RT	EQ	AS		
Paddy fields	163(56.4)	6(2.1)	1(0.4)	Eda, Yokohama	Moriguchi and Naito (1982)
	2408(50.5)	2059(43.2)	0(0.0)	Tanabashi, Kyoto	Fukada (1992)
	98(42.1)	96(41.2)	2(0.9)	Hirashimizu, Yamagata	Kadowaki (1992)
	184(42.4)	148(34.1)	61(14.1)	Oda, Tsukuba	Kadowaki (1994, This paper)
Forests	94(53.4)	31(17.6)	12(8.0)	Kiyosumi-Yama, Chiba Prefecture	Sengoku et al. (1975)
River beach	9(8.2)	71(64.6)	15(13.6)	Kinkazan-Island, Miyagi Prefecture	Kadowaki (1987)
	2(4.2)	40(83.3)	0(0.0)	Tone-River, Gyoda	Kusakabe and Sengoku (1974); Sengoku (1975)
	106(46.5)	28(12.3)	10(4.4)	Minase-River, Kanagawa Prefecture	Moriguchi (1982)
Mixed area with forests, plowed fields and paddy fields	38(79.2)	1(2.1)	0(0.0)	Shibasaki, Tsukuba	Kadowaki (1987)

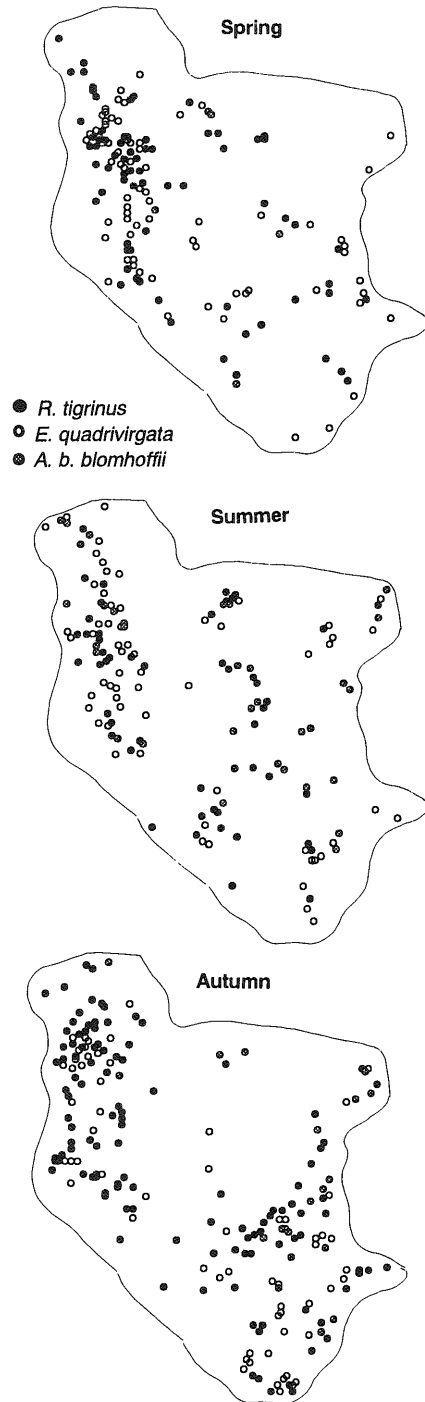


Fig. 17 Spatial distribution of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during five years (1988–1992). (a): spring; (b): summer; (c): autumn

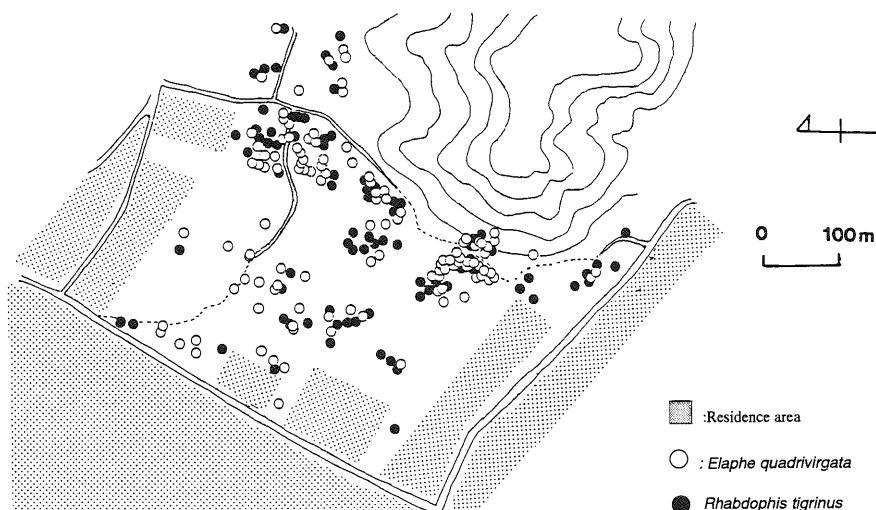


Fig. 18 Spatial distribution of *Rhabdophis tigrinus* and *Elaphe quadrivirgata* in Yamagata in 1983.

Table 27. Utilization of microhabitat among *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988–1992.

Microhabitat	Species					
	RT		EQ		AB	
	Scores	Percent	Scores	Percent	Scores	Percent
Grass	175 1/6	57.6	136 5/12	55.5	25 5/6	42.4
Bush	16	5.3	4 1/6	1.7	3 1/2	5.7
Open	26 1/4	8.6	23 1/6	9.4	5 5/6	9.6
Under galvanized iron sheets	4 1/2	1.5	2	0.8	4	6.6
Stones and rocks	18	5.9	25 1/6	10.2	4	6.6
Water area	6 1/3	2.1	4 5/12	1.8	4 1/2	7.4
Litter	49 1/2	16.4	43 5/6	17.8	10 5/6	17.8
Forest	5/6	0.3	1/2	0.2	1/2	0.8
Concreat	1	0.3	1/2	0.2	1/2	0.8
Logs	1/2	0.2	5/6	0.3	1/2	0.8
Under litter	1	1.0	1	0.4	1	1.6
Ongalvanized iron sheets	1	0.3	5/6	0.3	0	0.0
Under earth	1	0.3	1/2	0.2	0	0.0
Onthe tree	0	0.0	1	0.4	0	0.0
Moss	0	0.0	1/3	0.1	0	0.0
Others	1/2	0.2	1 1/3	0.5	0	0.0
Total	304		246		61	

Table 28. Monthly change of utilization of microhabitat among *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988-1992. Left figures: RT; Middle figures: EQ; Right figures: AB Data in March and December are combined with those in April and November respectively.

	Month																			
	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov												
Grass	15 1/4	15 1/2	—	30	40 5/6	3 20 3/4	10 5/6	1 15 1/6	14 1/2	12 1/2	7	9	2 23 1/6	9 5/6	5 1/3	30 5/6	22 1/3	1/2	33 15 5/6	—
Bush	2 1/2	—	2 5/6	5/6	0	0	1 1 1/2	0	0 1/2	0	0	0	1/2 1 5/6	1/2	1/2	3 5/9	1/3	0 5 1/2	1/2	—
Open	4 1/4	3 1/6	—	8 10 1/2	0	3 4	1 1/2	0 1/2	1 1 1/2	0	1 1/2	0	1 1/2 1 5/6	1 1/3	1/3	5 1/6	1 1/2	1 2 1/2	0	—
Under galvanized iron sheets	2 0	—	1 1/2	1	2	0	1 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Stones and rocks	11 1/2	20 5/6	—	3 2 2/3	1 0	0	0	1 1	1 1/2	0	0	0	0	0	0	1 1/2	1	0	1 1/2	1 1/3
Water area	1/2 0	—	3 1/2	2 1/2	0	0	1 1/6	1 1 1/3	0	0 1/2	1 1	0	0	0	0	2 1/2	0	1/2	0	—
Litter	5 1/2	4 2/3	—	2 5/6	10 1/6	0 2 1/4	6	0 5 1/2	2 4 1/2	1 4 1/2	1 6 1/6	1 1/2	5 1/6	3 5/6	3 1/3	17 1/6	5 5/6	2 10 1/2	4 1/2	—
Forest	1/2 1/2	—	1/3	1/3	0	0	0	0	0	0 1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Concreat	1/2 0	—	1/2	1	0	0	0	0	0	0 1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Logs	0 5/6	—	1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 1/2	0	0	0	0	0	0	—
Under litter	0 0	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 1/2	0	0	0	1/2	0	1/3	—
Ongalvanized iron sheets	0 0	—	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	—
Under earth	0 0	—	0 1/2	0	0	0	0	0 5 1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	0	1/2	—
Onthe tree	0 0	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	—
Moss	0 0	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	—
Others	0 0	—	—	0 1/3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
	0 0	—	—	0 1 1/3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	0	0	—
Total	42 42	—	—	54 69	6 26	24 8	25 18	20 20	10 20	8 33	16 31	60 6	53 22	—	—	—	—	—	—	—

れ以外の月ではあまり重要ではなく、7月や11月に少し利用されただけだった。シマヘビでも水域の利用は多くなかったが、5月、6月、7月と暖かい月にのみ集中していた。ニホンマムシでも6月を除くと草地の利用が多く、リターや裸地が重要であるのはヤマカガシやシマヘビと同様であった。6月にはトタン下の利用が最も多かった。

微小生息場所ニッチの幅と重複度

5年間全体でみると、ニホンマムシの微小生息場所の利用の多様性と均衡性が最も高く、ヤマカガシの方がシマヘビよりも微小生息場所の利用の多様性は極わずかに大きい均衡性はその逆であり、この2種間にはほとんど差がないといってよい (Table 29)。年毎にみると、ヤマカガシの微小生息場所利用の多様性と均衡性は、両方とも1988年に最高であり、それぞれ1990年と1992年に最低であった。シマヘビでは、多様性と均衡性は、両方とも1989年に最高で、1988年には両方とも最低であった。ニホンマムシにおいては、1991年以降はサンプルサイズが小さかったので計算しなかったが、多様性と均衡性の両方が1988年に最も高く1989年に最も低かった。

微小生息場所の重複度は、5年間全体では、ヤマカガシとシマヘビの間で最も大きく、シマヘビとニホンマムシの間で最も小さかったが、3種間の微小生息場所の重複度はいずれも大きいといえる (Table 30)。年毎にみると、ヤマカガシとシマヘビの重複度は、1992年に最高で、1989年に最低であったが各年とも高い値を示した。ヤマカガシとニホンマムシおよびシマヘビとニホンマムシの間の重複度の測定は、1991年以降のニホンマムシのサンプルサイズが小さかったので、1988-1990までしか行わなかったが、いずれも1988年が最も大きかった。

微小生息場所の各月の利用の多様性と均衡性は、Table 31のようになった。ヤマカガシでは、多様性と均衡性の両方が、4月に最高で、6月に最低であった。シマヘビでは、多様性は5月に、

Table 29. Diversity (H' : Shannon-Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of utilization of microhabitats among *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988-1992. Data of *A. b. blomhoffii* in 1991 and 1992 are combined and treated as ones in 1991 because of small sample size.

	Species					
	<i>R. tigrinus</i>		<i>E. quadriviragata</i>		<i>A. b. blomhoffii</i>	
	H'	J'	H'	J'	H'	J'
1988	2.054	0.573	1.509	0.369	2.737	0.791
1989	1.922	0.536	2.444	0.598	1.609	0.463
1990	1.733	0.483	1.836	0.449	2.085	0.603
1991	1.934	0.539	1.934	0.473	2.253	0.651
1992	1.921	0.536	1.921	0.470	—	—
Total	2.063	0.542	2.023	0.546	2.440	0.705

Table 30. Microhabitat niche overlap (C_o , Whittaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ), *R. tigrinus* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB), and *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1992.

	RT vs EQ	RT vs AB	EQ vs AB
1988	0.854	0.779	0.743
1989	0.808	0.739	0.738
1990	0.844	0.647	0.714
1991	0.830	—	—
1992	0.886	—	—
Total	0.927	0.840	0.816

Table 31. Monthly change of diversity (H' : Shannon–Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of utilization of microhabitats among *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988–1992.

		Month							
		Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov
RT	H'	2.407	2.234	0.925	1.621	1.319	1.268	1.880	1.581
	J'	0.759	0.646	0.583	0.698	0.660	0.634	0.627	0.681
EQ	H'	2.108	2.129	2.043	0.902	2.006	1.537	0.382	1.395
	J'	0.751	0.575	0.790	0.451	0.776	0.662	0.148	0.540
AB	H'	—	1.459	2.531	1.656	2.483	2.342	1.784	—
	J'	—	0.921	0.979	0.690	0.961	0.834	0.892	—

均衡性は6月に最高になり、10月には両方とも最低になった。ニホンマムシの1988年の4月に採集された1個体のデータは5月に含めた。多様性と均衡性はともに6月に最高になり、多様性は5月に、均衡性は7月に最低になった。微小生息場所ニッチの多様性と均衡性は3種とも各月で異なっていたし、その値が最大、最小となる月には種間で違いがみられた。

各月の微小生息場所の利用の重複度は、ヤマカガシとシマヘビでは9月に最高になり、6月に最低となったが (Table 32), どの月も比較的重複度は大きかった。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシでは重複度はいずれも7月に最高で、6月には最低となった。特に、ヤマカガシとニホンマムシでは極端に低かった。6月に、3種間のすべての組合せで重複度が最も低くなったのは大変興味深い。

Table 32. Monthly change of microhabitat niche overlap (C_o , Whittaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ), *R. tigrinus* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB), and *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1992.

	Month							
	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov
RT vs EQ	0.767	0.850	0.602	0.772	0.692	0.880	0.761	0.848
EQ vs AB	—	0.627	0.238	0.842	0.549	0.651	0.817	—
EQ vs AB	—	0.532	0.424	0.800	0.579	0.674	0.653	—

4. 活動時の気温と体温および体温調節

気温と体温

各種の活動時の地上1.5 mの高さの気温と体温、地上5 cmの高さと体温、地温と体温の相関関係は、Table 33に示してある。どの種においても相関係数はすべて有意であった。各種で地上5 cmの気温と体温の相関係数の2乗は、他の相関係数の2乗よりも大きかったので、地上5 cmの気温がヘビの体温に最も影響を与えると思われる。そこで地上5 cmの気温と体温の関係を詳細に分析した。また、地上5 cmの気温を以下単に気温と記す。

3種の体温の頻度分布はFig. 19に、また平均気温と平均体温はTable 34に示した。シマヘビとニホンマムシの平均気温と平均体温はヤマカガシよりも有意に高かったけれども (ANOVA, $F_{1,553} = 38.10$, $p < 0.001$; $F_{1,553} = 52.82$, $p < 0.001$), シマヘビとニホンマムシの気温と体温の間には有意差はなかった (ANOVA, $F_{1,279} = 0.03$, $p > 0.1$; $F_{1,279} = 2.08$, $p > 0.1$)。ヤマカガシの気温がシマヘビやニホンマムシより低かったのでそれに伴い体温も低かったとも考えられる。そこで共分散分析 ANCOVA により各種の修正平均体温を求め、比較した。ヤマカガシの平均修正体温 (27.0℃) は、ニホンマムシ (27.2℃) とは有意差がなかったが (ANCOVA, Tukey-Kramer 法, $p > 0.05$), シマヘビ (27.9℃) よりも有意に低かった (ANCOVA, Tukey-Kramer 法, $p < 0.01$)。

3種の体の大きさにはかなり開きがあり、シマヘビが最も大きく、ニホンマムシは最も小さかった (Fig. 5, 6)。各種の体の大きさの違いが各種の体温に影響を与えているかもしれないので、各種の体重と体温の相関係数を求めた。それらの値はすべて非常に小さく、有意ではなかった (ヤマカガシ, シマヘビ, ニホンマムシの順でそれぞれ, $r = 0.050, 0.013, 0.068$, $n = 271, 223, 54$, すべて $p > 0.1$)。これらのことより、各種の体温は単に体の大きさに基づくのではなく、その種に内在的な行動的、生理的、遺伝的機構を反映するものと推察される。

各種の体温調節

Huey and Slatkin (1976) の理論によると、気温と体温の回帰直線の傾きが0のものは体温

Table 33. Correlation coefficients between air temperature upper (ATU) and body temperature (BT), air temperature lower (ATL) and BT, and substratum temperature (ST) and BT of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB).

Species	ATU vs. BT			ATL vs. BT			ST vs. BT		
	r	r ²	N	r	r ²	N	r	r ²	N
RT	0.769**	0.591	170	0.814**	0.663	272	0.524**	0.275	260
EQ	0.762**	0.581	70	0.764**	0.584	226	0.535**	0.286	213
AB	0.748**	0.560	21	0.750**	0.563	55	0.418**	0.175	22

**=p<0.01

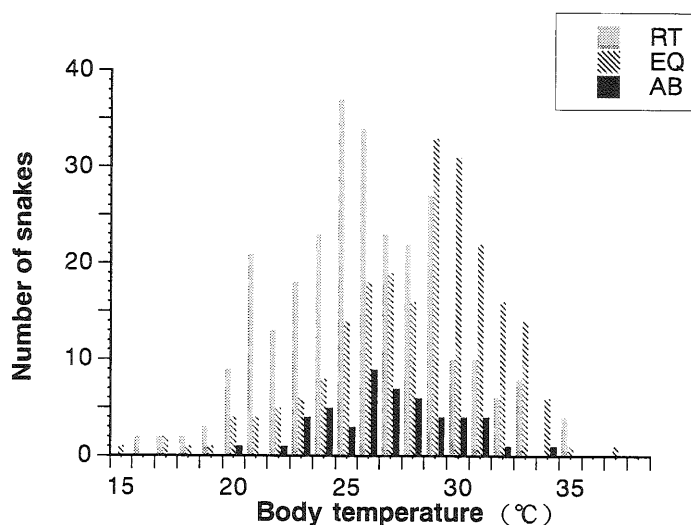


Fig. 19 Frequency distribution of body temperature of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988-1991.

Table 34. Ambient and body temperatures of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in activity.

ATU=air temperature upper; ATL=air temperature lower; ST=substratum temperature; BT=body temperature

Temperature (°C)	RT		EQ		AB	
	mean±SD	N	mean±SD	N	mean±SD	N
ATU	22.8±3.97	170	24.4±4.35	70	26.7±3.50	21
ATL	24.0±3.74	272	26.0±4.10	226	26.0±3.11	55
ST	22.8±4.62	260	25.5±4.75	213	24.5±3.03	22
BT	26.3±3.62	272	28.6±3.71	226	27.8±3.19	55

調節者とみなされ、その傾きが1のものは体温従属者とみなされた。シマヘビの回帰直線の傾きはヤマカガシやニホンマムシよりもわずかに小さかったが、その差は有意ではなかった (ANCOVA, $F_{2,252} = 1.22$, $p > 0.1$, Fig. 20, 各種の全体の回帰直線の傾きと切片の値は, Table

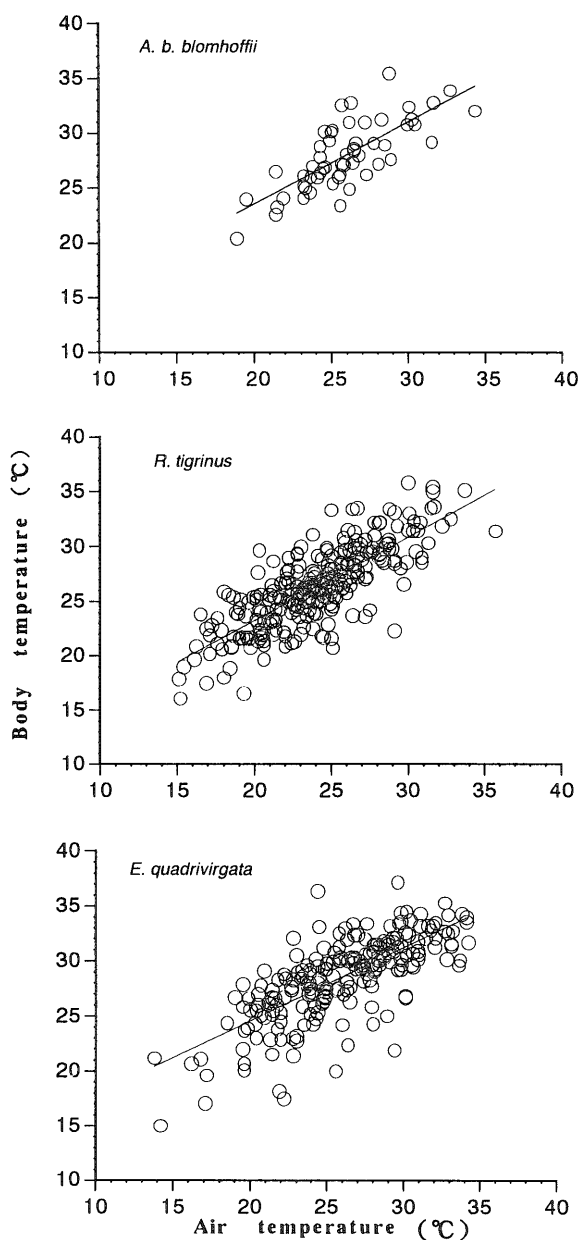


Fig. 20 The liner regression lines between air and body temperature (ATL and BT) of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1991.

35)。しかし、3種間で比べてみると、シマヘビは相対的に体温調節者、ヤマカガシとニホンマムシは体温従属者の傾向がある。回帰直線の傾きや切片、平均気温と平均体温の差を月毎にみるとこの傾向は一層明らかになる (Table 35, Fig. 21)。シマヘビでは、春と秋の回帰直線の傾きは大きく、対照的に夏の傾きは小さかった。また、平均気温と平均体温の差は春と秋で大きく、夏では小さかった。さらに、シマヘビの回帰直線の切片は、11月を除けば涼しい季節でも10℃より高く、他の2種よりも一般的に高かった。これらのことは、涼しい季節に回帰直線の傾きが大きくてもその時期に体温調節している (体温を上昇させている) ことを示す。ヤマカガシでは、回帰直線の傾きは夏に大きく、春と秋に小さかった。平均気温と平均体温の差は7月、10月、11月、12月に大きく、5月、6月、8月、9月には小さかったが (Fig. 21)、8月と12月のサンプルサイズは小さかった (それぞれ $n=9$, $n=8$) ので、それらの値はあまり信頼性がない。その差は、一般的に暑い季節には小さく、涼しい季節には大きかった。ニホンマムシの回帰直線の傾きはヤマカガシのように暑い月には大きかった。また、ニホンマムシの平均気温と平均体温の差は、シマヘビやヤマカガシと比べると各月でほぼ一定であり体温は気温に同調的だった。これらのことより、ニホンマムシは3種の中で最も体温従属的であるといえる。

妊娠雌と非妊娠雌の気温と体温

各種の、妊娠雌の初認日から終認日までの間を妊娠期間とした (Table 11)。その期間の各種の妊娠雌と非妊娠雌の平均気温と平均体温を比較した (Table 36)。シマヘビとヤマカガシの妊娠雌と非妊娠雌の間には有意な違いはなかった (それぞれシマヘビとヤマカガシの気温と体温の順で, ANOVA, $F_{1,39} = 0.30$, $p > 0.05$, $F_{1,39} = 1.25$, $p > 0.05$; ANOVA, $F_{1,39} = 0.59$, $p > 0.05$,

Table 35. Monthly linear regression coefficients between air and body temperatures of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB).

Month	RT			EQ			AB		
	Slope	Intercept	N	Slope	Intercept	N	Slope	Intercept	N
Apr	0.494***	13.777****	36	0.706****	10.340****	39	—	—	—
May	0.854****	5.723*	54	0.661****	11.594****	66	0.727NS	8.022NS	4
Jun	0.693****	10.309**	18	0.362**	19.581**	19	0.948NS	3.699NS	6
Jul	0.839****	6.655*	22	0.336NS	20.155**	18	0.706****	9.654**	20
Aug	0.509NS	15.951NS	9	0.385**	21.186****	21	0.962*	2.720NS	8
Sep	0.871****	5.044NS	23	0.623NS	12.914NS	13	0.430**	17.432***	11
Oct	0.736****	8.714***	57	0.655****	11.866****	30	-0.446NS	36.202***	6
Nov	0.661****	9.763****	45	0.884**	5.642NS	20	—	—	—
Dec	0.594***	11.396***	8	—	—	—	—	—	—
Total	0.760****	8.026****	272	0.667****	11.232****	226	0.770**	7.815****	55

*= $p < 0.1$, **= $p < 0.05$, ***= $p < 0.01$, ****= $p < 0.001$, NS=not significant

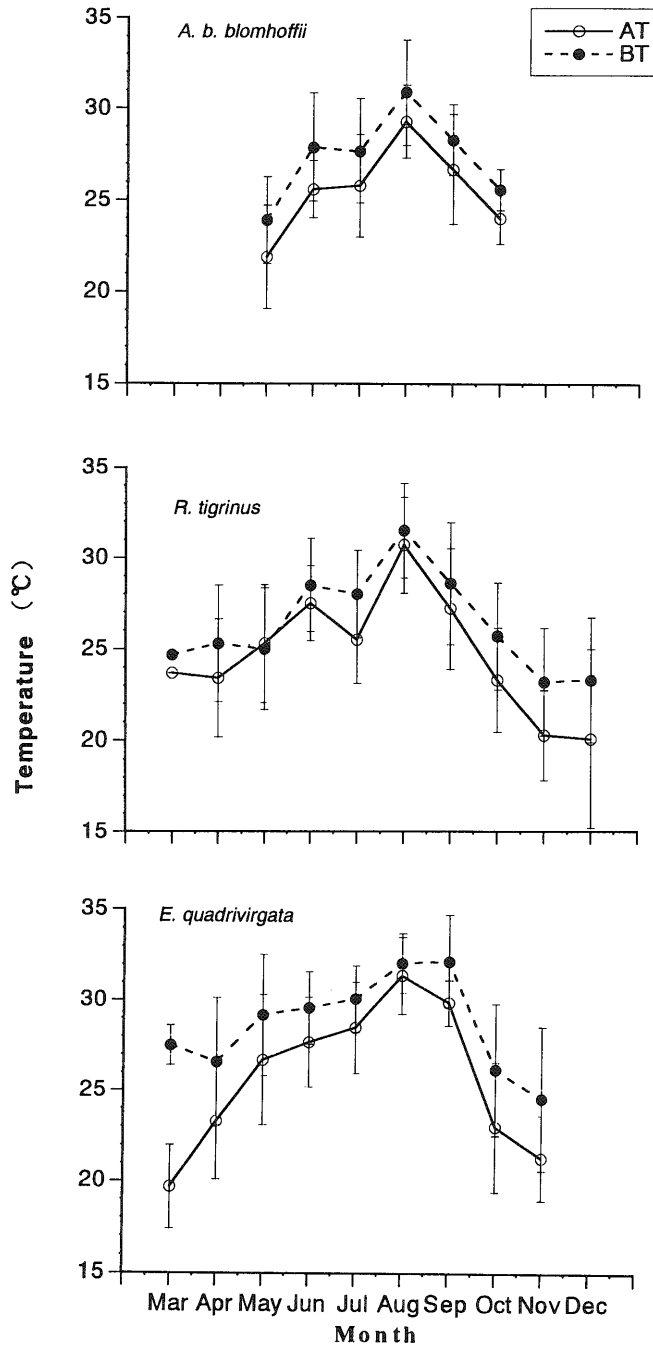


Fig. 21 Monthly change of mean air and body temperature (AT and BT) of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988–1991.

Table 36. Air and body temperatures (ATL and BT) of gravid and non-gravid females in *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB).

	RT		EQ		AB	
	gravid	non-gravid	gravid	non-gravid	gravid	non-gravid
mean ATL(°C)	24.8	25.6	27.5	26.9	25.3	27.8
SD	2.50	2.67	2.80	3.36	2.76	3.01
	NS		NS		**	
mean BT(°C)	27.1	27.5	29.6	28.6	27.6	29.1
SD	3.05	3.50	1.84	3.22	3.17	2.61
	NS		NS		NS	
N	23	18	18	23	30	9

**= $p < 0.05$, NS=not significant

$F_{1,39} = 0.16$, $p > 0.05$)。ニホンマムシでは、妊娠雌と非妊娠雌の間で平均体温には有意な違いはなかったが (ANOVA, $F_{1,37} = 1.76$, $p > 0.1$)、非妊娠雌の平均気温は妊娠雌の気温よりも有意に高かった (ANOVA, $F_{1,37} = 5.28$, $p < 0.05$)。興味深いことに妊娠雌の修正平均体温 (28.1°C) は、非妊娠雌 (27.6°C) よりも有意に高かった (ANCOVA, $F_{1,36} = 45.82$, $p < 0.0001$)。

5. 活動時間

季節的活動時間

活動期も便宜上3つの季節に分けた。すなわち、3-5月を春、6-8月を夏、9-11月を秋とした。1990年の12月にはまだヤマカガシが数個体活動していたが、これも秋に含めた。

つくば市小田では、3種とも2峰型の活動パターンを示した (Fig. 22)。シマヘビは、3月末または4月初めに現われ、5月に活動性が最高となった後、7月まで減少し、その後10月まで再び増加した。11月には再び減少し、11月末には消失した。ヤマカガシは、シマヘビと同様に3月末または4月初めに出現した。活動性は、5月まで増加した後、8月まで減少したが、その後再び増加し、10月と11月にはピークに達した。12月の活動性は最大となったが、それは1990年の12月のデータにのみ基づくものであった。その年の12月には季節はずれの台風が襲来したその影響で気温は異常に高くなった。数個体のヤマカガシは、ほとんど同じ場所で調査のたびに容易に観測できた。このことによりヤマカガシの12月における活動性が高いという結果になった。つくば市において通常の年では、11月の末には消失し、12月に観測されることはほとんどなかった。それゆえヤマカガシの1990年の12月の活動性は例外的であると思われる。ニホンマムシは、ヤマカガシやシマヘビよりもずっと遅く5月中旬頃に出現した。活動性のピークは7月であり、その後8月まで減少してから再び増加し、9月に第2のピークに達した。その後10月には減少し、10月末には消失したが、その時期もヤマカガシやシマヘビよりも早かった。

山形市平清水では、シマヘビ、ヤマカガシはともに4月初めに出現し、10月末にはどちらも消

失した (Fig 23)。両種とも 2 峰型の活動パターンを示したが、これはつくば市小田と共通であった。シマヘビの活動性は、4 月に最高でそれ以後概ね減少し続け、8 月に最低となり、9 月には第 2 のピークを迎えた。ヤマカガシでは、4 月から 7 月まで活動性は徐々に増加して 7 月に最高となった直後、8 月に最低になり、9 月にはすぐに第 2 のピークとなった。

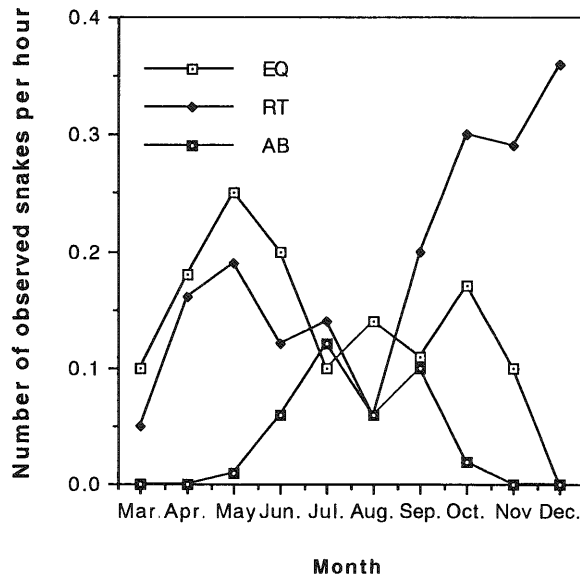


Fig. 22 Seasonal activity patterns of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988-1992.

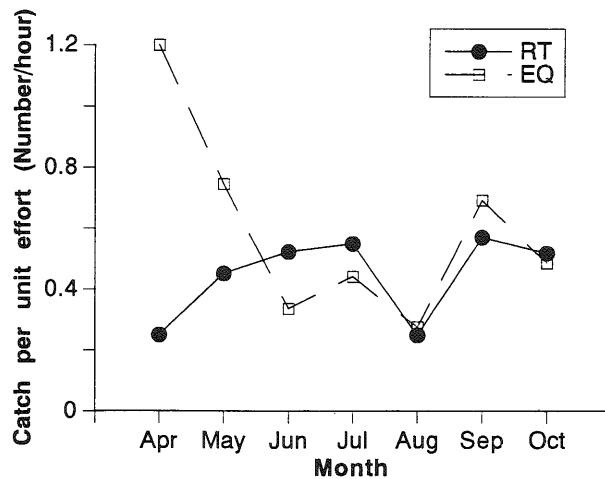


Fig. 23 Seasonal activity patterns of *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ) in Yamagata during 1983-1984.

日周的活動時間

つくば市小田において、夜間調査は予備的なものだったので、主として日中のヘビの活動性を対象として扱った。

春— シマヘビは8時台に出現し、その活動性は9時台に最高となり、10時台には少し減少したが、10時台から14時台まではほぼ一定の水準を保った (Fig. 24)。15時台から活動性は減少し、17時台には消失した。ヤマカガシは、8時台には出現し、シマヘビと同様に9時台に活動性は最高となった。その後10時台には減少し、振動しながら減少し続け、18時台には消失した。ヤマカガシの日中の活動性は、午後よりも午前中の方が高かった。ニホンマムシは、12時台にようやく出現した。15時台や17時台の活動性は高く、午前中よりも午後の方が活動性は高いといえる。

夏— シマヘビは、7時台には出現しており、活動性も最高であった。10時台まで活動性は低下した後、11時台には再び増加して第2のピークに達した。それから13時台まで減少し、さらに振動しながら減少して17時台には消失した。ヤマカガシは、8時台に出現し、9時台には第1のピークに達した。それ以後、13時台までなだらかに減少し、17時台には再び増加して最大のピークに達して、18時台には消失した。ヤマカガシは夏に、2峰型の活動パターンを示した。ニホンマムシは、8時台には出現し、活動性のピークに達していた。10時台まで減少したが、それ以後徐々に増加して13時台には第2のピークを迎えた。それ以降減少して消失したが、夜間に2個体が活動しているのを観測した (19時台と20時台)。

秋— シマヘビは、9時台に出現し活動のピークに達していた。それ以後少し減少したが11時台から13時台まではほぼ同じ水準を保ち、その後に減少して16時台までには消失した。シマヘビの秋の活動パターンは春と類似していた。ヤマカガシは8時台には出現し、その活動性は増加して10時台には最大になった。それ以後活動性は減少してほとんどの個体は17時台には消失した。しかし1個体のみが18時台にたまたま効率よく観測できたので、このことによりヤマカガシの活動性が18時台に再び高まる結果となった。そのことを除外すれば、ヤマカガシの活動性は単峰型であった。ニホンマムシは、8時台に出現しすでに活動のピークに達していた。9時台まで少し減少した後で10時台には再びピークに達し、その後なだらかに減少した。12時台から15時台までは活動性はほぼ同じ段階で留まり、16時台までには消失した。ニホンマムシの秋の活動性は、1日の時間によらずほぼ一定であった。

活動時間の幅と重複度

つくば市小田において、季節的活動時間の多様性はヤマカガシが、均衡性はシマヘビが3種の中で最も高かった (Table 37)。ニホンマムシは、多様性、均衡性ともに最も低く、ヤマカガシやシマヘビと比べると特定の月に活動性が集中する傾向にあるといえる。しかし、3種とも均衡性は高く、季節的活動時間をほぼ均等に利用していた (各月の活動性はほぼ均等)。季節的活動時間の重複度は、ヤマカガシとシマヘビの間で高く、ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの間では低く0.5未満であった (Table 38)。

1日の活動時間では、ヤマカガシにおいて春に多様性、均衡性が少し低かったが、夏と秋の1

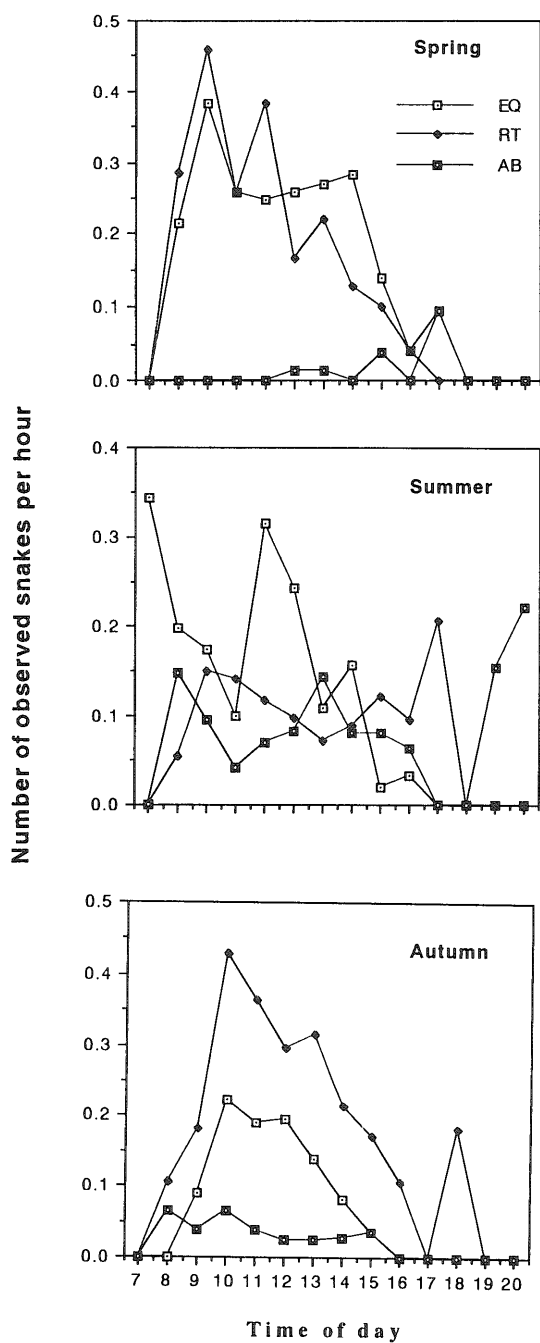


Fig. 24 Daily activity patterns of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ) and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba in three seasons (spring, summer and autumn) during 1988–1992.

Table 37. Diversity (H' : Shannon-Wiener function) and equitability (J' : Pielou's index) of seasonal and diurnal time niche of *Rhabdophis tigrinus* (RT), *Elaphe quadrivirgata* (EQ), and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB) in Tsukuba during 1988-1992. Diurnal time niche diversity and equitability are measured in three seasons (spring, summer and autumn).

		RT	EQ	AB
Spring	H'	2.929	3.160	1.539
	J'	0.847	0.914	0.416
Summer	H'	3.230	3.018	3.308
	J'	0.934	0.873	0.894
Autumn	H'	3.184	2.624	2.901
	J'	0.920	0.759	0.784
Seasonal	H'	3.116	3.106	2.301
	J'	0.938	0.980	0.890

Table 38. Seasonal and diurnal time niche overlap (C_o , Whitaker and Fairbanks, 1958; Schoener, 1970) between *Rhabdophis tigrinus* (RT) and *Elaphe quadrivirgata* (EQ), and *R. tigrinus* and *Agkistrodon b. blomhoffii* (AB), and *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* in Tsukuba during 1988-1992. Diurnal time niche overlap are measured in three seasons (spring, summer and autumn).

	RT vs EQ	RT vs AB	EQ vs AB
Spring	0.823	0.215	0.221
Summer	0.614	0.544	0.553
Autumn	0.791	0.749	0.727
Seasonal	0.655	0.383	0.498

日の活動時間の多様性, 均衡性にはほとんど違いはなかった (Table 37)。シマヘビにおいては, 春の1日の活動時間の多様性, 均衡性が夏よりも少し高く, 秋には多様性, 均衡性とも最低となった。ニホンマムシでは, 夏の1日の活動時間の多様性, 均衡性が最も高かった。一方, 春のそれらの値は最も低く, 特定の時間帯に活動が集中することが示された。ニホンマムシの春の1日の活動時間の多様性, 均衡性を除けば, 各種のそれらの値は各季節で一般的に高く, どの時間帯

でも比較的均等に活動していたといえる。

山形市平清水におけるヤマカガシとシマヘビの季節的活動時間の多様性と均衡性は、それぞれ 2.762 と 0.984, 2.646 と 0.943 であり、ヤマカガシの方が少し高かった。

1 日の活動時間の重複度は、ヤマカガシとシマヘビの間では、春に最も高く、次いで秋、夏の順に高かった (Table 38)。各季節においてその値は 0.5 以上あり、重複度は 3 つの組合せの中で最も高かった。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの重複度は、秋、夏、春と昇べきの順に高かった。その 2 つの組合せの重複度は各季節とも類似しており、春の重複度は非常に低く、秋にはかなり高かった。

山形市平清水におけるヤマカガシとシマヘビ季節的活動時間は、0.778 と高い値を示した。

考 察

1. 群集構造と多様性

日本各地のヘビ類群集の特徴

つくば市小田では、ヤマカガシが最優占種で、シマヘビとニホンマムシがそれぞれ 2, 3 番目の優占種であり、アオダイショウとジムグリが稀少種、ヒバカリが最稀少種であった。山形市平清水では、シマヘビとヤマカガシが優占種で、アオダイショウとジムグリが稀少種、ニホンマムシとヒバカリが最稀少種であった。また、宮城県金華山島では、シマヘビが最優占種であり、アオダイショウとニホンマムシは 2 番目の優占種、ヤマカガシは稀少種であった。他のいくつかのヘビ類群集においても、ヤマカガシかシマヘビのどちらかが最優占種となっていた (千石ら, 1975; 森口, 1982; 森口・内藤, 1982; Fukada, 1992; 門脇, 1992; Kadowaki, 1994)。アオダイショウとヒバカリは、神奈川県皆瀬川や荏田においてそれぞれ優占種となっていたが (森口, 1982; 森口・内藤, 1982), これらの例外を除くと他の調査地域では、アオダイショウは通例稀少種であり (千石ら, 1975; 森口・内藤, 1982; 門脇, 1987; Fukada, 1992; 門脇, 1992; Kadowaki, 1994), ヒバカリも稀少種であった (千石ら, 1975; 門脇, 1987; Fukada, 1992; 門脇, 1992; Kadowaki, 1994)。また、ジムグリも稀少種であった (千石ら, 1975; 森口, 1982; 森口・内藤, 1982; Fukada, 1992; 門脇, 1992; Kadowaki, 1994)。ニホンマムシが群集内で占める割合が高いのが、つくば市小田や宮城県金華山島における特徴の 1 つであった。他の報告では、ニホンマムシは稀少種か最稀少種であった (千石ら, 1975; 森口, 1982; 森口・内藤, 1982; 門脇, 1992)。これらの傾向は、日本本土のヘビ類群集において普遍的な傾向であるかもしれない。ヘビ類各種の個体数が地域群集の特徴を反映するかどうかは不明である。なぜならば、各種の個体数の地域間の違いを引き起こす要因は多くあるからである。それらは、物理化学的条件、利用可能な資源の程度、その生物の生活環、または競争者、捕食者、寄生者等の影響などである (Begon et al., 1986)。

群集構造の動態

つくば市小田において、5年間のヘビ類群集の構造は時間的に変動していた。5年間の平均類似度指数から判断する限りでは、年間の類似度は大きいといえるが、各年の種構成は2つの大きなクラスター（1988-1990と1991-1992）に分けられるし、多様性と均衡性は年を経るとともに減少していった。このことは、1991年以降のヤマカガシとニホンマムシの減少およびシマヘビの増加という種構成の変化が原因となり生じたのだろう。群集を構成する種の個体数の変動も同調的ではない。シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの年毎の個体数に変化を生じさせた要因には以下のようなものが考えられる。しかし、いくつかの要因がヘビ類群集に複雑に関わっていると思われるので、どの要因が最も影響を与えているかは現在のところ不明である。

1) カエル類は、シマヘビとヤマカガシの両種の主要な食物資源であり、2種間の重複度は大きい(Fukada, 1992; 門脇, 1992; 門脇, 本論文結果2.)。ニホンマムシもカエル類を摂食していた(三井ら, 1977; 門脇, 本論文結果2. 食物資源の利用と重複度)。カエル類の年毎の個体数は変動しており、このことと関連して、シマヘビの肥満度は年毎に低下したのかもしれない。しかし、カエルの個体数とヘビの個体数の間に有意な相関関係はなかった。餌動物とヘビの個体数の変動の関係を明らかにするため、将来、さらに詳細な調査が望まれる。

2) 天候は、ある種の個体数のピークを決定するときに、重要で決定的な役割を演じるという(Begon et al, 1986)。シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシ等は、気候の変動などにより、各種の個体数が独立に変動する *opportunistic species* (MacArthur, 1960) であるかもしれない。ヘビの個体数の変動と気候の変動の間には有意な相関関係は得られなかったが、これらの関係を解析するには5年間だけでは不十分で、さらに長期の調査を要すると思われる。

3) ヘビ類の捕食者の個体数の変動により、ヘビ類の群集構造も変動したことが考えられる。今回の調査では、ヘビ類の捕食者となり得る種を列挙したに過ぎなかったので、ヘビと捕食者との被食-捕食の関係を将来明らかにしなければならない。

4) 本調査地の水田でも農薬や化学肥料が使われていた。ヘビ各種の農薬に対する耐性の違いにより、種構成が年を経るにつれて変化していったのかもしれない。また、蛇商人が来て大量のニホンマムシを捕獲していたし、ニホンマムシは有毒で有害なため農民に殺されていた。特にニホンマムシの個体数の減少には、生物学的要因よりも人為的要因の影響の方が大きいかもしれない。農田も広がりつつあり、その結果として水田の物理的構造の変化も生じている。

グレートベイスン砂漠のヘビ類群集でも、人による捕殺のため、1940年代には優占種であった *Crotalus viridis* や *Masticophis taeniatus* は大幅に減少し、1969-1973の調査では *Coluber constrictor* にとって換わられていた(Brown and Parker, 1982)。また、京都市丹波橋の水田でも、農地の改変に伴い、1955-1960まで第1の最優占種であったヤマカガシが1961年以降第2の優占種であったシマヘビにとって換わられた(Fukada, 1992)。したがって、これらの人為的影響も重要だと思われる。

ところが、Gregory (1984) が調査したガーターヘビ群集の種構成には時間的に有意な変化は

なかった。Vitt (1987) が述べているようにヘビ類群集を扱った研究は少ないので、ヘビ類群集の動態を明らかにするためにさらに多くの研究の蓄積が必要である。

2. 食物資源の利用と重複度

食物ニッチの多様性と均衡性

大項目と小項目の両方において、ニホンマムシでは、多様性および均衡性の値が大きく、3種の中では最も何でも屋 generalist であるといえるだろう。シマヘビとヤマカガシは、大項目の多様性の値を除けば、他の値はほとんど大差がなく、ニホンマムシの多様性や均衡性と比べると明らかに低いので、この2種はカエル食の専門家 specialist といえるだろう。大項目の多様性がシマヘビで高かったが、この値は項目数の増加とともに高くなる。ヤマカガシとは均衡性においてはあまり差がなかったことと合わせて考えると、このことはシマヘビの摂食していた項目数がヤマカガシよりも多かったことに起因するであろう。

食物資源の重複度

つくば市小田においても、門脇 (1992) と同様に、シマヘビとヤマカガシはカエル類を主に摂食しており、食物の型には、大きな重複があることが明らかになった。Fukada (1992) でも、重複度が定量的に示されているわけではないが、両種とも主にカエル類を摂食していた。これらのことより、シマヘビとヤマカガシは、日本本土においてカエル類を主な食物資源とし、その重複度も高いということが普遍的な事実であるかもしれない。さらに、各月のシマヘビとヤマカガシの食物の大項目をみると重複度が非常に高く、しばしば重複度が完全に一致する月 ($C_0 = 1$) さえみられ、両種とも季節を通じてカエル類に非常に大きく依存していることを示す。小項目においては、重複度が0.5未満の月もあったが、全体的には重複度は大きく、両種とも季節毎に共通したカエルの種を摂食していたといえるだろう。これらのことから、シマヘビとヤマカガシは食物資源を、季節を違えて利用することはないと考えられる。山形市平清水でも、シマヘビとヤマカガシの各月の餌動物には大きな違いはみられなかった。

つくば市小田において、シマヘビとヤマカガシの摂食していたカエル類の全体の大きさには、大きな違いがみられず、門脇 (1992) と同様な結果となった。さらには、両種が摂食していたニホンアカガエル、ニホンアマガエル、トウキョウダルマガエルの各種について体の大きさを比較したが、大きな違いがなかった。これらのことより、シマヘビとヤマカガシの摂食する食物の大きさにも大きな重複があるといえる。つくば市小田において、ニホンマムシもカエル類を摂食していたがその割合は50%未満であり、ヤマカガシやシマヘビよりも依存度は低い。ハタネズミやドジョウの占める割合は、シマヘビやヤマカガシの割合よりも高く、その2種よりも小型哺乳類や魚類を摂食する傾向は強いと言えるであろう。ニホンマムシとヤマカガシおよびニホンマムシとシマヘビの食物の重複度（それぞれ大項目と小項目の順で、0.432と0.464, 0.465と0.406）は、シマヘビとヤマカガシのそれと比べると小さいが、Gregory (1978) のガーターヘビ *Thamnophis sirtalis* と *T. ordinoides*, *T. sirtalis* と *T. elegans* の食物の重複度（それぞれ、0.367, 0.057）と

比べるとその値は決して小さくはないということがわかる。

宮城県金華山島では、シマヘビとニホンマムシの食物の重複度は非常に大きかった。ヤマカガシの胃内容物は2例しか検出されなかったが、本来カエル類を専食する種なのに加えて宮城県金華山島にはカエル類が1種(タゴガエル)しか生息していないので、ニホンマムシとヤマカガシの食物の重複度は大きいと推察される。ニホンマムシは、その生息場所の餌動物の種類や利用可能性に応じて、しばしば、シマヘビやヤマカガシと類似した食物を摂食することが有り得るのであろう。

Toft (1985) は多くの文献を総括し、ヘビ類では共存するために種間で食物、特に食物の型を分割することが重要だという仮説を提出した。同様なことを Henderson (1974) も述べている。また、Shine (1977) はオーストラリア東部の高地に同所的に生息するコブラ科のヘビは、トカゲやカエルを摂食しており、食物の型には重複がみられたが、その代わりに摂食する食物の大きさに違いがみられたと報告している。ところが、シマヘビとヤマカガシは Toft (1985) と Henderson (1974) の説には全く適合しないし、Shine (1977) が報告しているように、種間で食物の型が重複している地域では、代わりに食物の大きさを分割するという、他の次元の代替的分割も認められなかった。

Gregory (1978) は、バンクバー島で3種のガーターヘビの食性を調べ、*T. ordinoides* と *T. elegans* の食物資源の重複は大きいと報告した。さらに、Gregory (1984) は、バンクバー島の8ヶ所で調査をし、*T. ordinoides* と *T. elegans* の食物の型は地域全体で重複は大きい、ニッチの相捕性があり、その2種の相対的個体数には調査地点間で負の相関があると同時に生息場所にも違いがあったという。しかし、その原因は種間競争よりは、各地点における食物の利用可能性の違いであると彼は考えている。また、Kephart (1982) によると、生息場所の型や餌動物の利用可能性のような環境の属性に各種のヘビは独立に反応し、種間の食性の違いは競争の影響を受けていないという。

実際、食物の利用可能性がヘビ類の個体群の成長を制限するということとは実証されていない(Mushinsky, 1987) ので、競争により食物の型の分割が生じているとは、直ちに考えられない。

Mushinsky and Hebrard (1977) は食物の型を分割している例としてミズヘビ群集を挙げている。しかし、彼の結果を詳細にみると *Nerodia fasciata*, *N. cyclopion*, *N. rhombifera* は魚類を摂食し、ザリガニを専食する *Regina grahamii* とは食物に違いがみとめられるが、*Nerodia* 属の食物は類似していた。同様の傾向は、Henderson (1974) にもみられる。*Carphophis vermis*, *Diadophis punctatus*, *Storeria dekayi*, *Virginia valeriae* はミミズを、*Natrix sipedon* と *Thamnophis sirtalis* はカエル類を、*Elaphe obsoleta*, *Agkistrodon contortrix*, *Crotalus horridus* は哺乳類を摂食していた。その同じ食物の型を摂食する種のグループ内では、しばしば餌動物の種まで共通であった。したがって、実際には1つの群集内で種間における食物の分割がある一方で種間の重複があるにもかかわらず、共存する種間は平衡-競争状態にあり、資源分割がなければ共存できないという概念が前提として考えられていたため資源分割をしている種同士だけが強調されすぎる傾向にあった。その結果、資源の重複する種同士が存在したとしても言及されずに無視され、

共存するヘビ類では食物資源を分割することが必要だとする報告が流布した可能性もある。したがって、あるヘビ類群集において食物資源を分割する種の組合せが存在したとしてもその群集では食物資源を分割していると安易に結論せずに、その群集内で類似した食性をもつ種の組合せが存在するか否かも検討される必要がある。

このような観点から考察されれば、食物資源の重複が大きい種の組合せが認められる可能性は、シマヘビとヤマカガシの組合せ以外にも多分にあるかもしれない。事実、共存するガーターヘビの種間で、摂食する食物に違いはない、という報告もある (Jordan, 1967 ; Hart, 1975)。また、Brown and Parker (1982) によるとグレートベイスン砂漠で共存する3種のヘビ (*Coluber constrictor*, *Masticophis taeniatus*, *Pituophis malanoleucus*) は、異なる食物を摂食しており、それぞれトカゲ類やネズミ類を主食とする *Masticophis* と *Pituophis* の間では、あまり重複度は低くなかった (0.467) が、この2種と、昆虫を主食とする *Coluber* の間では重複度は非常に低かった (それぞれ、0.013と0.102)。しかし、競争により食物資源の分割が生じているというためには、そのことが証明されなければならないと彼等は述べている。Wiens (1977) によると競争が作用していることを実験的に証明せずに、種間の生態的分化を競争による排他的作用に帰着させることは注意を要するといい、特に群集が不規則な気候の変動を受けており、連続的な競争作用が生じないときは、一層注意を要するという。Brown and Parker (1982) における3種のヘビの属が異なることを考えると、独立に進化した種がたまたま共存し、異なる食物を摂食していたという可能性もある。したがって、一見競争により食物資源を分割しているように見えるヘビ類群集についても、競争による資源の分割という点だけではなくこのような系統発生に基づく各種の内在的食性の違いの点からもアプローチされる必要がある。

3. 生息場所とその重複度

3種の大生息地における生息状況

シマヘビとヤマカガシは、10地域すべてで確認された。この2種は、あらゆる種類の大生息地に棲めるであろうし、大生息地は概ね重複しているといえる。ただし、2種ともヘビ類群集内での個体数の割合には、地域間で違いがあった。このことは、各地域の主要な餌動物 (カエル類) の個体数に伴なって、2種間の競争の強さも変化し、2種のうちどちらか一方が優勢になるとも考えられる (Shine, 1977 ; 門脇, 1987)。しかし、ヘビ類は、生息場所の型や餌動物の利用可能性のような環境の属性に各種が独立に反応し、競争には影響されない (Kephart, 1982) という説もあるので、シマヘビとヤマカガシの群集間における個体数の割合の変化は、競争により生じているとは、直ちにいけないであろう。ニホンマムシは、10地域中3地域において生息が確認されなかった。しかし、特定の種類の生息地にのみ生息が確認されたというわけではなく、ほとんどの種類の生息地に生息していた。したがって、ニホンマムシも、シマヘビやヤマカガシとしばしば大生息地が重複するといえる。ニホンマムシは、同じ種類の生息地 (水田や河原等) でも、生息が確認された地域とされなかった地域があるので、大生息地の構造そのものよりは、餌動物の利用可能性や気候といった生息場所の属性がニホンマムシの生息にはもっと重要である

と思われる。また、ニホンマムシは、有害なので、人為的淘汰を受けやすく、このこともこの種の生息状況に大きな影響を与えるであろう。

大生息地内の分布

山形市平清水の大生息地内で、シマヘビとヤマカガシの空間的分布には重複がみられた（門脇，1992）。つくば市小田では、各季節を通じて2種の空間的分布には重複がみられた。このことは、京都市丹波橋の水田地帯におけるシマヘビとヤマカガシの空間的分布と同じ傾向であった（Fukada, 1958）。したがって、シマヘビとヤマカガシは、大生息地を時間的（季節的）に棲み分けてはいないように見える。つくば市小田におけるニホンマムシの夏の空間的分布は、シマヘビ、ヤマカガシと重複していた。サンプルサイズは小さいが、春秋の空間的分布も、やはりシマヘビ、ヤマカガシのそれと大きな違いはない。ニホンマムシの春秋の空間的分布のサンプルサイズが小さいのは、シマヘビやヤマカガシと比べて、ニホンマムシは春遅く出現し、秋に早く消失するといったその種独特の活動性によるものである（本論文結果5．活動時間参照）。

微小生息場所

つくば市小田において利用された微小生息場所の多様度や均衡性は、ニホンマムシが最も高く、シマヘビやヤマカガシよりも微小生息場所の利用には選考性が少ないように思われる。微小生息場所の重複度は3種間でそれぞれ高く、特にシマヘビとヤマカガシの重複度が最も高かった（0.6以上）。このことは、シマヘビとヤマカガシの微小生息場所の利用にも大きな違いがないだろうという門脇（1992）の示唆を裏付ける結果となった。年毎にみても、月毎にみても、6月のヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの重複度を除けばみな値は高く（0.5以上）、ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの組合せにおいても微小生息場所の重複度は、それらの食物の重複度と比べるとはるかに高い値を示した。食物の重複度よりも微小生息場所の重複度が高いという傾向は、グレートベイスン砂漠の3種のヘビ（*Coluber*, *Pituophis*, *Masticophis*）の資源利用様式（Brown and Parker, 1982）と類似していた。しかし、Brown and Parker（1982）では、3種間の食物の重複度が低い代わりに微小生息場所の重複度が高かった。このことは、異なる食物を摂食する種同士では、生息場所の重複度が高いという食物－生息場所のニッチの相補性（Schoener, 1974）として解釈された。Carpenter（1952）のガーターヘビやMushinsky（1980）でもこのSchoener（1974）のニッチの相補性を支持していた。本研究における、シマヘビとヤマカガシでは、食物の重複度が高いのに加えて、微小生息場所の重複度も高く、ニッチの相補性を示さない特殊な例といえる。ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシでは、食物の重複度が低く、微小生息場所の重複度が高かったので、ニッチの相補性を示すともいえるが、Brown and Parker（1982）の*Coluber*と*Pituophis*, *Coluber*と*Masticophis*のニッチの相補性と比べると顕著な傾向とはいえない。

4. 温度生態

Fukada (1985, 1989, 1992) はシマヘビとヤマカガシの野外における平均体温はそれぞれ 28.7℃, 26.8℃であると報告した。それらは本研究におけるシマヘビ (28.6℃) とヤマカガシ (26.3℃) の平均体温に極めて近かった。このことより、28℃台、26℃台がそれぞれシマヘビとヤマカガシの好みの体温であると考えられる。Brattstrom (1965) や Bont et al. (1986) もまた活動時の野外の平均体温を好みの体温と定義していた。シマヘビの好みの体温が高いことは、ヤマカガシよりも致死体温が高いと考えられるので暑い月の活動に有利であろう。逆に、ヤマカガシの好みの体温が低いということは、あまり体温を上昇させる必要がないので寒い月の活動には有利であろう。シマヘビは、暑い季節には体温調節していたが（夏、回帰直線の傾きは小）、涼しい季節には気温に対して受動的であった（春と秋：回帰直線の傾き大）。この傾向は Schwaner (1989) のタイガースネーク *Notechis ater niger* と類似していた。彼は、タイガースネークは、体温を気温よりも高く維持しており、気温と体温の回帰直線の切片は 0 よりも大きかった（この特徴はシマヘビと共通）ので、涼しい季節でも体温調節をしていると示唆した。それゆえ、本研究においてもシマヘビは涼しい季節でも体温調節をしていたと思われるし、このことはシマヘビが暑い季節と涼しい季節の両方において活動するのに有利であろう。シマヘビとは対照的に、ヤマカガシは涼しい季節に体温調節的であり、暑い季節には体温従属的であった。このようなヤマカガシの温度に対する反応は、暑い季節には容易に体温が上昇して致死体温に達するので、合理的ではないように思われる。ニホンマムシでは、大部分の月で体温は高かったが、気温には従属的で、気温と体温の差も小さかった。すなわちニホンマムシは完全な体温従属者であった。ニホンマムシは本来半夜行性であり、交尾は夜間に行われると報告された（守屋ら, 1981; 五十川, 1993）。このように、ニホンマムシは採餌活動のような基本的活動を夜間に行っていて、活動時の体温が低いと思われる。夜間には熱源がないので、ニホンマムシは十分な体温調節機構を備えていないのかもしれない。上記のことから判断すると、シマヘビは 3 種のなかで最も正確に体温調節しているようにみえる。

ガーターヘビの一種 (*Thamnophis sirtalis*) では、体温と頭胴長には有意な相関関係はなかった (Gibson and Falls, 1979)。本研究においても、シマヘビ、ヤマカガシ、ニホンマムシの体温と体重の間には有意な相関はなかった。したがって、各種において体温に対する体の大きさの影響はないようにみえる。

ガーターヘビの 1 種 *T. sirtalis* では、妊娠雌と非妊娠雌の間で体温は有意に違わなかった (Gibson and Falls, 1979)。本研究でも、この 2 つの繁殖カテゴリーの雌の間では体温に有意な違いはなかった。しかし、ニホンマムシにおいては、妊娠雌の修正平均体温は、非妊娠雌の体温よりもずっと高かった。すなわち、妊娠雌はその個体がいた場所の気温の割には高い体温を有していた。一方、昼間活動していたニホンマムシは、ほとんど雌 (80%) であり、そのうちの 70% は妊娠していた。それとは対照的に夜間活動していたニホンマムシは、ほとんど雄であったという (五十川, 1992)。すなわち、ニホンマムシの妊娠雌は、昼間に出現して胚の発生の促進のため体温を高めていたと考えられる。

温帯のへびは、地面上で活動するよりも退却場所に潜伏して過ごす時間の方が多いため、へびの退却場所の選択や退却場所での温度生態にもっと注目すべきだという (Huey and Porter, 1989)。ヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシにおける退却場所の選択やそでの温度生態の比較的研究は興味と思われる。

5. 活動時間とその重複度

季節的活動パターン

ヤマカガシ、シマヘビ、ニホンマムシの3種の季節的活動パターンは、Gibbons and Semlish (1987) のカテゴリーに適合した。彼等は温帯におけるへび類の1年の活動パターンを単峰型と2峰型の2つに分類した。この活動パターンはFukada (1958) や門脇 (1992) と類似していた。シマヘビは春や秋の気候を好むようにみえるし、春に活動性が高まるのは、その時期に行われる交尾行動とも関係があるだろう。シマヘビの8月における活動は低下するが、それでもヤマカガシやニホンマムシの活動性よりは高かった。夏におけるシマヘビの気温と体温の回帰直線の傾きは、他の季節やヤマカガシ、ニホンマムシの傾きと比べても、極端にゆるやかであった (本論文結果4. 温度生態)。このことは、シマヘビが体温が上昇することを防いでいるので暑い季節でもあまり活動性が低下しないということを示唆する。へびは行動的または生理的に体温調節するといわれる (Lillywhite, 1987)。Fukada (1985) は、シマヘビの行動的な体温調節パターンを観念的に示したが、実際シマヘビがどのようにして体温調節するのかほとんど知られていない。それゆえ、シマヘビの体温調節に仕方については、将来さらに研究される必要がある。

ヤマカガシは、活動のピークが5月、10・11月にある2峰型の活動パターンを示した。シマヘビと同様に、春、秋の気候はヤマカガシにとっても最適なのであろう。シマヘビとは対照的に活動の最大のピークは秋だった。このことは、ヤマカガシは主に秋に交尾することを反映していると思われる。

ニホンマムシでは、前述したように活動していた個体の多くが妊娠雌だったことから、日光にさらされることにより胚の発生を促進していたと考えられる (本論文考察4. 温度生態)。季節的活動パターンは、このことを反映しているのであろう。すなわち、妊娠雌は5月にはすでに活動しており、活動は9月半ばまで続いた。ニホンマムシの妊娠期間と活動期間はほぼ一致していた。8月におけるニホンマムシの活動性の低下は、体温調節の程度の低いことの結果 (体温の上昇をうまく制御できない) として生じるのであろう。今回、夜間調査は予備的だったのでニホンマムシの夜間の活動性についてはほとんど分からなかった。次回は、徹底した夜間調査も必要である。

ヤマカガシとシマヘビの季節的活動パターンのピークは異なっていたがこれらは各種の内在的行動の特性や温度生態の点からよく説明できる。

日周的活動パターン

シマヘビにおいて春はね10時台から14時台までの間が活動性も高くプラトー (高原) のように

ほぼ一定であった。その時間帯の日射はシマヘビが体温を好みの体温まで効果的に上げて維持するのに好ましいのであろう。夏には、日中よりも早朝の方がシマヘビにとって涼しく適しているので、早朝に活動性が高まると思われる。正午頃は、気温が非常に高く、体温も上昇しやすいと考えられるので、このことにより活動性も低下すると思われる。夏の日周的活動パターンは、活動性の上昇と低下を繰り返して振動していたが、このことは、シマヘビが暑い場所と涼しい場所を往復することにより行動的に体温調節していることを意味するかもしれない。しかし、テレメトリー法による個体の日周的活動パターンの追跡がなされなければこのことは明らかにならない。秋にシマヘビは10時台から13時台まで活動的であり、春と類似したプラトーの活動パターンを示した。すなわち、春と同じ説明が可能である。

ヤマカガシの春と秋の活動性のピークはそれぞれ9時台と10時台であった。春の11時台の高い活動性を除くと、ヤマカガシの活動パターンは春と秋には単峰型の活動パターンを示した。ヤマカガシは、シマヘビよりも内在的な好みの体温が低いので涼しい時期でもシマヘビよりは活動できるのであろう。実際、ヤマカガシの早朝や夕方活動性はシマヘビより高かった。夏には早朝や夕方に活動性が高まる2峰型の活動パターンを示した。日中の気温が高いことによりその時間帯の活動性が低下すると思われる。夏にヤマカガシの体温調節は体温従属型になっているので、ヤマカガシは体温の上昇を十分に抑制することができないのであろう。ヤマカガシの夏の日周的活動パターンは、体温調節の点から首尾よく説明できる。

ニホンマムシは、春には雌がまだ妊娠しておらず体温を高める必要はないので日中に出現する個体は少ないのだと思われる。夕方にそれらの活動性が高まるのは半夜行性であるという本来の活動性（守屋ら, 1981）を反映するものだろう。夏において13時台を除けば、早朝に活動性が高く日中に低下するのはヤマカガシやシマヘビと同様な理由で説明できるであろう。夜間に出現していた2個体は雄と非妊娠雌であったので本来の活動のためであろう。秋には、夏よりも気温が低いので加熱により致死的体温に達する機会はほとんどない。それゆえ活動性は8時台から15時台までほぼ一定であったのかもしれない。

海外において、数種のヘビ（例えば *Coronella austriaca*, Bont, 1986やガーターヘビの1種, *T. elegans vagrans*, Peterson, 1987）の体温や活動パターンの日周的变化は、温度受容体の付いた送信器を用いて研究されてきた。日本産のヘビの体温や活動性の日周的变化についてのさらに進んだ研究を行うためには、将来テレメトリー法を導入することが不可欠であろう。

活動時間の重複度

ヤマカガシとシマヘビの間の季節的活動時間、各季節の1日の活動時間の重複は全般的に高く、ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの値と比べてずっと高い。その2種間の1日の時間の重複度は、特に春において著しく高かった。前述したように、食物資源および微小生息場所の利用の重複度において、ヤマカガシとシマヘビの値が、ヤマカガシとニホンマムシ、シマヘビとニホンマムシの重複度よりも高いものだった。このようにある次元について重複度が高い種同士は、他の2次元についても重複度が高いという傾向があり大変興味深い。類似した食性

をもちかつ類似した生息場所をもつ近縁種は、異なる1日の時間帯に活動することにより競争を軽減するという(Schoener, 1974)。本研究のヤマカガシとシマヘビの関係はSchoener (1974)の説には適合しない結果となった。

ヤマカガシとシマヘビの季節的および日周的活動パターンには種間で少し違いはあったが、好みの体温や体温調節の程度には種間で違いがみられたし(本論文結果4. 温度生態参照)、前述したような内在的な行動パターンの種間での違いがあるので、それらが競争よりも各種の活動性に強く反映したと思われる。アメリカの南ルイジアナの低湿地に棲むミズヘビ群集において、*Nerodia cyclopion*と*N. Rhombifera*は、類似した食物を摂食しかつ類似した微小生息場所や季節的活動時間を利用していた(Mushinsky and Hebrard, 1977 a, b; Hebrard and Mushinsky, 1978)。しかし、飼育ケージで活動性を観測したところ、2種の1日の時間における活動パターンは同調しなかったし(Mushinsky and Hebrard, 1977 b)、野外において観測した1日の活動時間と生息場所の垂直的利用についても少し違いがみられた(Mushinsky et al., 1980)。Mushinsky et al. (1980)は、この2種の野外における活動時の体温が違うことに着目し、これらの違いはこの2種間の温度の分割の結果と考えた。さらに、彼等は生態的に類似した2種のミズヘビは、種間競争を減少するための機構として温度を分割しているのだと主張した。この例は確かにSchoener (1974)の説に適合するかのようにみえる。しかし、Mushinsky et al. (1980)のミズヘビ群集は、平衡に達しているという証拠もなければ競争が生じているという証拠もない。したがって、Mushinsky et al. (1980)のミズヘビ群集においても、本論文で論じているのと同様に、その種の遺伝的、生理的機構に基づく好みの体温や体温調節の程度の違いや種の内在的行動パターンを反映して、1日の活動時間や生息場所の垂直的利用に少し違いが生じていたのかもしれない。実際、各種のヘビは生息場所の型や餌動物の利用可能性といった環境の属性に独立に反応し、競争には影響を受けないともいわれている(Kephart, 1982)。

総 合 考 察

共存するシマヘビとヤマカガシの食物の種が重複していることは既に報告されていたが(Fukada, 1958, 1992; 門脇, 1992)、つくば市小田では生息場所や活動時間にも重複がみられ、この2種にはニッチの相補性もみられなかった。それではなぜ資源分割がほとんどないのに共存可能なのか。それは、ヘビ類の個体数が存在する各資源を十分に使い尽くす程多くなく(非平衡)、種間競争が生じるくらいの密度に達していないからだと思われる。

生息場所に関しては、水田を埋め尽くすほどのヘビが生息していたわけではないので明らかに空間的に余裕があるといえる。また野外において種内、種間を問わず他個体に対して攻撃的行動は観察されなかったし、縄張りがあるといった報告もない。年間の行動圏はシマヘビとヤマカガシの間で重複していた(門脇, 未発表)。飼育ケージに複数個体を同居させておいた場合も個体間で攻撃的行動はみられなかった。これらのことを考慮すると少なくとも干渉型競争 interference competitionはヘビ類にはなさそうだし、Reichenbach et al. (1980)もヘビの種間で

は干渉的行動の証拠はほとんどないと述べている。したがって占有している生息場所から他種の個体を追放したり、活動を妨害することはないと思われるから、シマヘビとヤマカガシの生息場所や活動時間の両方が大きく重複していても何ら矛盾はない。飼育ケージ内で1個体の餌動物をめぐり2個体以上のヘビが奪い合うことがしばしば観察されることはある。野外においても1個体の餌動物に2個体以上のヘビが同時に遭遇したときは種内、種間を問わず奪い合うことは有り得る。しかし、ヘビの生息密度は低いのでこのような場面が野外で生じることは極めて稀であろう。

ヘビ類にとって重要なのは、搾取型競争 *exploitative competition* の方である。搾取型競争の場合、生息場所や活動時間に比べて通常欠乏しやすい資源である食物と関連があるが、食物の種や大きさの重複は大きく、他のニッチを分割するという相補性もなかったので搾取型競争が生じるくらい食物が不足していたとは思われない。Fukada (1992) は、飼育下でヤマカガシが5月から10月までに摂食するカエルの個体数を調べたところ平均45個体 ($n=4$) であった。したがって、1個体のヘビが生育していくためには年間でおおよそ50倍のカエルの個体数が必要だが、つくば市小田での各年のカエル類の個体数は、ヘビ類の個体数の102-813倍あり、餌動物は豊富に生息するといえる。イギリスのウェールズ地方の池で同所的に生息する2種のイモリ *Triturus vulgaris* と *T. helveticus* の間でも食物の重複度は大きかったが、それは食物が豊富に存在するからだという (Griffith, 1986)。

次に、資源、特に食物が豊富にあるならなぜそれを利用し尽くすほどに個体数が増加しないのかという疑問が提出される。一般的には、野外では、気候の変動 (Wiens, 1977) や捕食圧 (Strong Jr., 1983) などにより個体数が制限されていると考えられている。本研究においては捕食者となりうる種を列挙したにすぎずそれらの種とヘビの種間関係については全く調査はできなかった。しかし、1番いのサシバ *Butastur indicus* は、育雛期に約40個体のヘビを捕食したという (小島, 私信)。つくば市小田にも少なくとも1番いのサシバが生息していたので、このヘビ類群集にかなりの捕食圧を与えていたことが推察される。他の種については、どの程度ヘビ類群集に捕食圧を与えるのか定量的報告はないが、その効果も全く無視できるものではないだろう。Fukada (1992) によると、飼育下で孵化したシマヘビとヤマカガシの幼体を放逐したところ、その翌年の再捕率はそれぞれ16.0%と20.1%で、さらにその翌年は11.8%と10.0%と低下していった。この再捕率の低さを彼は死亡と分散のためだと推量している。本研究においても、調査の初年度に捕獲したヤマカガシとシマヘビの成体は年とともに再捕率が低下していくことがわかった。その原因が分散にあるにしろ、捕食にあるにしろいずれにしても一定の生息場所から個体数が減少することには変わらないから、個体数が資源に対して平衡に達することはないと思われる。肉食性の捕食者の個体数の制限や群集構造の決定要因として、餌をめぐる競争が重要視されてきた (Hairston et al., 1960; MacArthur, 1972; Schoener, 1974)。しかし、ヘビ類の場合、従来考えられてきた以上に捕食圧等の影響を受けており、そのことが個体群の制限や群集構造の決定には種間競争よりも重要な意味をもつかもしい。Gregory (1984) は同所的に生息するガーターヘビの種間で餌動物に違いがみられても、その結果が競争により形成されることに懐疑的で

あった。前述したが, Kephart (1982) は, ガーターヘビ 2 種 *T. sirtalis* と *T. elegans* の食性が同所的な種間よりも同種内の地域間の方が大きいことに注目し, ガーターヘビの各種は, 餌動物のような環境条件に独立に反応し, 競争の影響はほとんど受けなかったとした。

以上のように, 同所的に生息するヘビ類, 特にヤマカガシとシマヘビは重要な 3 次元の資源すべてにおいて重複が大きいことが 9 年間の研究により分かった。地上生でかなり高次の栄養段階に属する動物においてこのような資源の重複がみられたことは, これまで例のない貴重な報告である。本研究においてはヘビ類とその捕食者の関係を定量的に調査できなかったのが今後このことには取り組まなければならないが, 非常に興味深い問題である。さらに, 将来は, ヘビの個体数や群集構造が気候の変動の影響をどの程度受けるか, 餌動物の個体数とヘビ類の群集構造の変動の関係をさらに詳細に研究していく予定である。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり, 金沢大学理学部大串龍一教授には, 終始懇切丁寧な御指導と御助言を頂いた。また, 本論文の御校閲もして頂いた。ここに心から厚く御礼申し上げます。

調査の際には, 金沢大学理学部中村浩二助教授, 筑波大学生物科学系藤井宏一教授, 山形大学理学部(現東北芸術工科大学)大津高教授, 同中谷勇助教授には便宜を図って頂き, 同時に親切な御助言を頂いた。心より深謝致します。

金沢大学理学部奥野良之助助教授, 筑波大学菅平高原実験センター林一六教授, 京都大学農学部武田博清助教授, 東京都立大学草野保助手には日頃から有益な御助言を頂いている。本論文の執筆に際しては, 筑波大学農林学系遠藤織太郎教授, 同山根明臣教授(現日本大学農獣医学部教授), 同内田煌二助教授, 同黒田吉雄講師らをはじめとする同学系の諸先生方には絶えず暖かい御鞭撻を頂いた。また, データの解析には, 筑波大学環境科学研究科藤井研究室の院生諸氏より並々ならぬ御支援, 御教示を頂いた。ここに感謝の意を表します。

Summary

Food, habitat and time of activity are the three major categories of resource dimensions for existence of organisms. Resource use patterns of *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe quadrivirgata* and *Agkistrodon b. blomhoffii* which often coexist were examined in the field. *Rhabdophis tigrinus*, *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* primarily preyed on frogs. Food niche overlap between *R. tigrinus* and *E. quadrivirgata* was greater than those between *R. tigrinus* and *A. b. blomhoffii*, and between *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii*. Grass was the most frequently used microhabitat by the three snake species. Microhabitat niche overlap between *R. tigrinus* and *E. quadrivirgata* was also greater than those between *R. tigrinus* and *A. b. blomhoffii*, and between *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii*. The

peaks of temporal activity were different among the three species. However, seasonal and daily time activity overlap niche between *R. tigrinus* and *E. quadrivirgata* was greater than other pairs. Thus three resource overlap between *R. tigrinus* and *E. quadrivirgata* was greatest, and niche complementarity was not observed between them. Since species diversity, equitability and relative abundance of each species in a snake community which included *R. tigrinus*, *E. quadrivirgata* and *A. b. blomhoffii* were not stable over five years, the snake community is considered to be non-equilibrium. Therefore, this would enable *R. tigrinus* and *E. quadrivirgata* to greatly overlap resource use.

引用文献

- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford., U. K.
- Blanchard, F. N., and E. B. Finster. 1933. A method of marking living snakes for further recognition, with a discussion of some problems and results. Ecology 14 : 334-337.
- Bont, R. G. de, J. J. van Gelder, and J. H. J. Olders. 1986. Thermal ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca* Laurenti, during spring. Oecologia (Berlin) 69 : 72-78.
- Bratstorm, B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. American Middle Natularist 73 : 376-422 (直接参照していない。Bont et al. 1986から引用)
- Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating rodents in sand dune habitats. Ecology 54 : 775-787.
- Brown, J. H., and G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. Ecology 54 : 788-797.
- Brown, W. S., and W. S. Parker. 1982. Niche dimensions and resource partitioning in a Great Basin Desert snake community. Pages, 59-81 in N. J. Scott, Jr., editors. Herpetological communities, U. S. Fish Wildlife Service. Wildlife Reserch Report 13.
- Carpenter, C. C. 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis s. sirtalis*), the ribbon snake (*Thamnophis s. sauritus*), and Butler's garter snake (*Thamnophis butleri*) in mixed populations. Ecological Monograph 22 : 235-258.
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chtamalus stellatus*. Ecology 42 : 710-723.
- Connell, J. H., and W. P. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. American Naturalist 121 : 789-824.
- Diamond, J. H. 1975. Assembly of species communities. Pages 342-444. in M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- 藤井宏一. 1988. 多変量解析－標本の特性が3つ以上の変数で示されている場合の統計的分析－ Pages 130-162 米澤勝衛・佐々木義之・今西 茂・藤井宏一著. 生物統計学. 朝倉書店, 東京.
- Fukada, H. 1958. Biological studies on the snakes. IV. Seasonal prevalence in the fields. Bulletin of the Kyoto Gakugei University Service B (13) : 22-35.
- Fukada, H. 1959. Biological studies on the snakes. V. Food habits in the fields. Bulletin of the Kyoto Gakugei University Service B. (14) : 22-28.
- Fukada, H. 1985. Body temperature of snakes in the fields. 1. *Elaphe quadrivirgata*. Japanese Journal of Herpetology 11 : 25-32.
- Fukada, H. 1989. Body temperature of snakes in the fields. 2. *Rhabdophis tigrinus*, *Elaphe climacophora*, *Amphiesma vibakari*, and *Elaphe conspicillata*. Japanese journal of Herpetology 13 : 29-34.
- Fukada, H. 1992. Snake life history in Kyoto. インパクト出版会, 東京.
- 深田 祝 1972. 蛇類数種の成長と成熟 (綜説). The SNAKE 4 : 75-83.
- Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Winkins, Baltimore (Reprinted 1964 by Hafner, New York). (直接参照していない。Begon et al. 1986より引用)
- Gause, G. F. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the number of animals. Journal of experimental biology 12 : 44-48. (直接参照していない。Begon et al. 1986より引用)
- Gibbons, J. W., and R. D. Semlitsch. 1987. Activity patterns. Pages 396-421 in R. A. Seigel, J. T. Collins and S. N. Novak, editors. Snakes: ecology and evolutionary biology. Macmillan Publishing Company, New York, USA.
- Gibson, A. R., and J. B. Falls. 1979. Thermal biology of the common garter snake *Thamnophis sirtalis* (L) I. Temporal variation, environmental effects and sex differences. Oecologia (Berlin) 43 : 79-97.
- Gregory, P. T. 1978. Feeding habits and diet overlap of three species of garter snakes (*Thamnophis*) on Vancouver Island. Canadian Journal of Zoology 56 : 1967-1974.
- Gregory, P. T. 1984. Habitat, diet, and composition of assemblages of garter snakes (*Thamnophis*) at eight sites on Vancouver Island. Canadian Journal of Zoology 62 : 2013-2022.
- Griffiths, R. A. 1986. Feeding niche overlap and food selection in smooth palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond Mid-Wales. Journal of Animal Ecology 55 : 201-214.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. American Naturalist 94 : 421-425.

- Hairston, N. G., SR. 1987. Community ecology and salamander guilds. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Hart, D. R. 1975. A quantitative comparison of the western plains garter snake (*Thamnophis radix haydeni*) and the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in allopatric and sympatric regions of Manitoba's Intertake district. Master of Science thesis, University of Manitoba, Winnipeg. (直接参照していない。Gregorry, 1978より引用)
- Hasegawa, M., and H. Moriguchi. 1989. Geographic variation in food habits, body size and life history traits snakes on the Izu Islands. Pages 414-432 in M. Matsui, T. Hikida and R. C. Goris, editors. Current Herpetology in East Asia, The Herpetological Society of Japan, Kyoto, Japan.
- Hebrard, J. J., and H. R. Mushinsky. 1978. Habitat use among five sympatric water snakes in a Louisiana swamp. *Herpetologica* 34 : 306-311.
- Henderson, R. W. 1974. Resource partitioning among the snakes of the University of Kansas Natural History Reservation: a preliminary analysis. *Milwaukee Public Museum Contribution in Biology and Geology* 1 : 1-11.
- Huey, R. B., E. R. Pianka, and J. A. Hoffman. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Karahari Lizards. *Ecology* 58 : 1066-1075.
- Huey, R. B., and W. P. Porter. 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70 : 931-944.
- Huey, R. B, and M. Slatkin. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51 : 363-384.
- 五十川清. 1992. 南九州産ニホンマムシ個体群の性比と雌の繁殖率. *爬虫両棲類学雑誌* 14 : 200. (講演要旨).
- 五十川清. 1993. 冬眠後に繁殖—マムシ. *週間朝日百科動物たちの地球*106 両生類・爬虫類⑩ コブラ・マムシほか : 5-306-5-308.
- 伊沢紘生. 1985. 金華山島のニホンザルと自然—自然教育のフィールドとして—. *東北の自然* : 3-7.
- Jordan, O. R. 1967. The occurrence of *Thamnophis sirtalis* and *T. radix* in the prairie-forest ecotone west of Itasca State Park, Minnesota. *Herpetologica* 23 : 303-308.
- 門協正史 1987. ヘビ類群集の種構成の地域差について. 筑波大学大学院修士課程環境科学研究科修士論文 : 1-58.
- 門協正史 1992. 水田地帯に同所的に生息するシマヘビ *Elaphe quadrivirgata* とヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus* の食物資源重複度. *日本生態学会誌* 42 : 1-7.
- Kadowaki, S. 1994. A preliminary study of ecology of a Japanese snake community-

- species composition over five years. Japanese Journal of Herpetology 15 : 126-130.
- Kephart, D. G. 1982. Microgeographic variation in the diets of garter snakes. *Oecologia* (Berlin) 52 : 287-291.
- Kimoto, S. 1967. Some quantitative analysis on the Chrysomelid fauna of the Ryukyu Archipelago. *Esakia* 6 : 27-54. (直接参照していない。木元, 1976より引用)
- 木元新作. 1976. 生態学研究法講座14 動物群集研究法 I - 多様性と種類組成 -. 共立出版, 東京.
- 気象庁. 1982. 気象庁観測技術資料第46号 全国気温・降水量月別平年値表 (1951-1978) 気象庁, 東京.
- Lack, D. 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U. K.
- Lillywhite, H. B. 1980. Behavioral thermoregulation in Australian elapid snakes. *Copeia*. 1980 (3) : 452-458.
- Lillywhite, H. B. 1987. Temperature, energetics, and physiological ecology. Pages 422-477 in R. A. Seigel, J. T. Collins and S. N. Novak, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. Macmillan Publishing Company, New York, USA.
- MacAthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39 : 599-619.
- MacAthur, R. H. 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist* 94 : 25-36.
- MacAthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper & Row Publishers, New York.
- 三井貞明・守屋 明・東園末男. 1977. マムシの食性 爬虫両棲類学雑誌 7 : 41-42 (講演要旨).
- Mori, A., M. Toda, S. Kadowaki, and H. Moriguchi. 1992. Lying in ambush for nocturnal frogs: field observations on the feeding behavior of three colubrid snakes, *Elaphe quadrivirgata*, *E. climacophora*, and *Rhabdophis tigrinus*. Japanese Journal of Herpetology 14 : 107-115.
- 森口 一 1982. 神奈川県皆瀬川におけるヘビ類の出現・移動と食性. *The SNAKE* 14 : 44-49.
- 森口 一・内藤 聡. 1982. ヒバカリ *Amphiesma vibakari* (Boie) とヤマカガシ *Rhabdophis tigrinus* (Boie) の活動性および食性. *The SNAKE* 14 : 136-142.
- Mushinsky, H. R. 1987. Foraging ecology. Pages 302-334. in R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. Macmillan Publishing Company, New York, USA.
- Mushinsky, H. R. and J. J. Hebrard. 1977 a. Food partitioning by five species of water snakes in Louisiana. *Herpetologica* 33 : 162-166.
- Mushinsky, H. R. and J. J. Hebrard. 1977 b. The use of time by sympatric water snakes.

- Canadian Journal of Zoology 55 : 1545-1550.
- Mushinsky, H. R., J. J. Hebrard, and M. G. Walley. 1980. The role of temperature on the behavioral and ecological associations of sympatric water snakes. *Copeia* 1980 (4) : 744-754.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similrity between communities. *Memoirs of Faculty of Science, Kyushyu University. Service E. (Biology)* 3 : 65-80. (直接参照していない。木元, 1976より引用)
- 守屋 明・三井貞明・内野道夫・久本茂丸・東園末男. 1981. 爬虫両棲類学雑誌 9 : 64. (講演要旨)
- 中村健児・上野俊一. 1963. 原色日本両生爬虫類図鑑. 保育社, 大阪.
- Oliver, J. 1947. The seasonal incidence of snakes. *American Museum Novitates* 1363 : 1-14.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100 : 65-75.
- Peterson, C. R. 1987. Daily variation in the body temperatures of free-ranging garter snakes. *Ecology* 68 : 160-169.
- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. Pages 114-141 in M. Cody and J. M. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Pianka, E. R. 1988. *Evolutionary ecology*. Forth edition. Harper & Row, Publishers, New York, USA.
- Reichenbach, N. G. and G. H. Dalrymple. 1980. On the criteria and evidence for interspecific competition in snakes. *Journal of Herpetology* 14 : 409-412.
- Schoener, T. W. 1968. The Anolis of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49 : 704-726.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51 : 408-418.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 : 27-39.
- Schwaner, T. D. 1989. A field study of thermoregulation in black tiger snakes (*Notechis ater niger*: Elapidae) on the Franklin Islands, South Australia. *Herpetologica* 45 : 393-401.
- 千石正一. 1979. 原色/両生・爬虫類. 家の光協会, 東京.
- 千石正一・大河内勇・青木良輔・吉村悦郎・鈴木祐一・井出裕子. 1975. 房総丘陵の爬虫・両生類. 房総丘陵清澄山・高宕山地域の自然と人為による影響 (第Ⅳ報) : 11-19.
- Shine, R. 1977. Habitats, diets, and sympatry in snakes: a study from Australia. *Canadian*

- Journal of Zoologist 55 : 1118-1128.
- Strong Jr., D. R. 1983. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *American Naturalist* 122 : 636-666.
- 武田博清. 1986. 群集生態学の最近の動向について－平衡と非平衡群集－ *日本生態学会誌* 36 : 41-53.
- 武田博清. 1989. 群集研究へのアプローチ. Pages 1-15 木元新作・武田博清著. 群集生態学入門, 共立出版, 東京.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985 (1) : 1-21.
- 筑波大学農林技術センター演習林. 1986. 気象月報. 筑波大学農林技術センター演習林報告 (2) : 77-114.
- 筑波大学農林技術センター演習林. 1987. 気象月報. 筑波大学農林技術センター演習林報告 (3) : 113-132.
- 筑波大学農林技術センター演習林. 1988. 気象月報. 筑波大学農林技術センター演習林報告 (4) : 187-206.
- 筑波大学農林技術センター演習林. 1989. 気象月報. 筑波大学農林技術センター演習林報告 (5) : 159-178.
- Vitt, L. J. 1987. Communities. Pages, 335-365 in R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak, editors. *Snakes: ecology and evolutionary biology*. Macmillan Publishing Company, New York, USA.
- Whittaker, R. H. and C. W. Fairbanks. 1958. A study of plankton copepod communities in the Colombia Basin, southeastern Washington. *Ecology* 39 : 46-65.
- White, M., and J. A. Kolb. 1974. Preliminary study of *Thamnophis* near Sagehen Creek, California. *Copeia* 1974 (1) : 126-134.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65 : 590-597.