

ニホンマムシの場所利用パターンとそれを 引き起こす餌資源要因の解明

児玉 知理

秋田県

1. はじめに

有毒のヘビ類は、重篤な咬傷被害をもたらしうるため、捕殺されやすい。しかし、彼らは生態系中で影響力の強い上位捕食者である。従って、生態系や自然環境保全の観点からは、彼らの生態を詳細に解明し、人間側からの不慮の遭遇を避けることで、共存の道を探るべきである。実際に、欧米諸国では毒蛇の自然史研究が進み、重篤な咬傷を起こす種であっても法的保護の対象となっている(e.g. カリフォルニア州)。一方、日本では未だ野外生態の知見が乏しく、全国的に毒ヘビ類の捕殺が続いている。例えば、2021年5月に国際自然保護連合(IUCN)が世界自然遺産への登録を勧告した奄美・沖縄地方においてすら、現地の生態系内の最上位捕食者であるハブ(*Protobothrops flavoviridis*)の買い上げ事業が官民双方で行われ、毎年数千~数万個体が捕殺されている。このような現状を変えるためには、毒ヘビ類の詳細な生態情報に基づいた一般市民の啓蒙が求められるが、残念ながら我が国では毒ヘビ類の野外生態の知見は比較的乏しい。

ニホンマムシは日本本土に広く分布する身近な毒ヘビである一方、その採餌生態に関する情報は断片的な報告が多く、定量的な調査は少ない。特に、1個体あたりの行動圏サイズや活動パターン、採餌行動に影響を与える要因などについては全くわかっていない。

そこで本研究では、有毒種ニホンマムシ(*Gloydius blomhoffii*)に焦点を当て、その採餌生態を詳細に調査することで、彼らと人間との共存の礎となる知見を提供し、ひいては我が国の生態系・自然環境保全に寄与することを目的とした。

2. 研究方法

2.1 調査地

当初、計画段階では、ニホンマムシの採餌生態に関する先行研究が2000年代前半に行われている秋田県田沢湖にて調査を行う予定であった。しかしながら、実際に2020年5月に現地確認を行ったところ、ニホンマムシをほとんど確認できなかったため、調査地を変更した。東北大学川渡フィールドセンター、宇都宮大学農学部附属船生演習林、秋田県および岩手県の山間部で調査地点の検討を行い、最終的に岩手大学農学部附属滝沢演習林(図1)を調査地点に選定した。

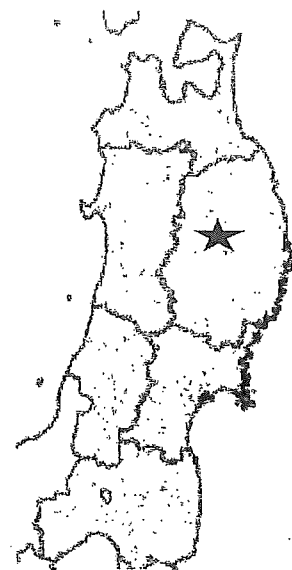


図1. 調査地の位置。
星印は調査地を表す。

2.2 調査期間

滝沢演習林において、2020年7月～9月および2021年3月～10月にかけて以下の野外調査を行った。

2.3 食性調査

日中および夜間に演習林内を歩き、ニホンマムシの採集を行った。捕獲時、ニホンマムシの体温および気温、地温、位置情報を記録した。その後調査基地へ持ち帰り、頭胴長(以下SVL, mm)、尾長(以下TL, mm)、体重(g)などを記録した後、強制嘔吐法および強制脱糞法により胃内容物および糞内容物の収集を行った。得られた消化管内容物については、可能な限り下位の分類群まで同定を行い、食性情報を収集した。マイクロチップ(トローバンISOミニ1.4、サージミヤワキ社)の埋め込みにより個体標識を施したのち、採集地点に放逐した。

2.4 テレメトリ調査

ニホンマムシの行動範囲や1日の活動サイクルを明らかにするため、電波発信機を用いた個体追跡調査を行った。捕獲したマムシに対し、Reinert and Cundall (1982)の手法に従い、体腔内に温度感受性のある電波発信機(SB-2T, 5,2g, Holohil社)を埋め込む手術(図2)を行い、1週間以内に採集地点に放逐した。2020年8月～2021年10月にかけて、計14個体のマムシに発信機を埋め込んだ(表1)。電波発信機の重さはマムシの体重の5%未満のものを用いた。放逐後、毎日2回以上居場所の確認を行い、微環境や位置情報の記録(以下、定位とする)を行った。

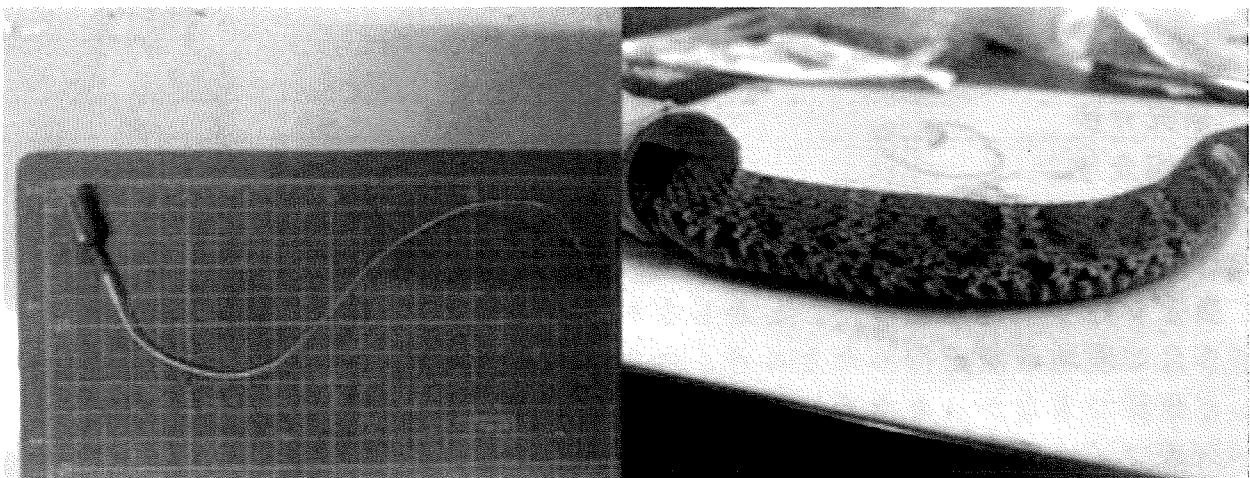


図2. 発信機(SB-2T) (左) とマムシの手術痕の様子 (右)。

表1. 追跡個体の体サイズ

ID	SEX	SVL (mm)	BM (g)
GB015	M	545	105.2
GB016	F	507	105.6
GB017	F	520	107.2
GB018	M	582	105.7
GB020	F	575	169.5
GB022	F	581	188.5
GB023	F	545	124.8
GB024	F	575	169.5
GB025	F	556	175.3
GB027	F	581	190.4
GB029	F	565	140.2
GB030	F	584	140.0
GB032	M	550	129.8
GB035	F	601	246.8

2.5 定点カメラ調査

マムシと餌動物間の捕食時の相互作用を解明するために、テレメ個体を用いた待ち伏せ行動の録画記録を行った。マムシが属するクサリヘビ科のヘビ類は主に待ち伏せ型の捕食者であり、待ち伏せ中はトグロを巻いて餌を待ち伏せすることが知られている(Reinnert and Cundal 1984)。従って、テレメトリ調査の定位の際、マムシが地表で、または穴の中で穴の入り口を向いた状態でトグロを巻いていた場合、待ち伏せをしていると判断した。待ち伏せしていると判断された個体に対しては、2m程度離れた場所にビデオカメラ(HC-VZX990M、HC-W850、Panasonic社)を設置し、待ち伏せ行動の録画記録を行った(60fps)。夜間の撮影では、ビデオカメラに赤外線投光器(HVL-LEIR1, Sonを取り付け、暗視撮影を行った。

得られた動画データについて、以下を記録した。

1. 餌種：マムシに接近した動物について、可能な限り下位の分類群まで同定を行った。これまでにニホンマムシの餌動物として知られている動物の場合、以下を記録した。
2. 餌動物との遭遇：餌動物がニホンマムシのおよそ1メートル以内に接近したか否かを記録した。ニホンマムシと比較的近縁なガラガラヘビ類における先行

研究(Clark 2012)では、ヘビおよび餌動物双方がおよそ1mの距離で互いの存在を認知できることが知られているため、餌動物が1m以内に接近した場合を遭遇とした。

3. 餌動物との距離：餌動物とマムシの吻端が最も接近した際(攻撃が生じた場合は攻撃直前時)における餌動物-マムシ吻端間の最短距離を、マムシの頭長をスケールとしてImageJを用いて5cm刻みで算出。

4. 攻撃範囲への侵入：攻撃範囲(調査期間を通じて攻撃が確認された、餌動物との最大距離、マムシ吻端から15cm)に餌動物が侵入したか否か、

5. 攻撃：攻撃を行なったか否か、また攻撃した場合、餌動物に当たったか否かを記録。

6. 攻撃後のハンドリング：咬みつき(毒の注入)直後、餌動物を放した場合はリリース、保持し続けた場合はホールドとして記録。

7. 体温：各イベント時の発信機のパルスの間隔から、マムシの体温を測定した。



図3. 定点カメラ撮影の様子。
定点カメラとテレメ個体(黒枠部)

2.4 餌資源調査

滝沢演習林におけるニホンマムシの潜在的な餌種を把握するため、調査中に目視で確認された潜在的な餌種を記録した。また、2021年3月8日から3月13日にかけてシャーマントラップ(LFA, H.B. Sherman Traps社)を用いた小型哺乳類相の調査を行なった。シャーマントラップ100個を林内に約10mおきに直線上に並

べて設置した。5夜連続で調査を行い、一日3回（夕暮れ前、深夜、早朝）の見回りを行なった。罠の餌にはオートミールを用いた。また、罠にかかったネズミ類の凍死防止のため、罠内には綿を入れた。捕獲された哺乳類は調査基地に持ち帰り計測後、基本的に24時間以内に採集地点に放逐した。

3. 結果

3.1. 食性調査

調査期間中、合計66個体のニホンマムシが捕獲された。また、これらの個体のうち再捕獲された個体はいなかった。捕獲した66個体の頭胴長組成は図4のようになった。また、頭胴長(以下SVL)400mm以下の個体を除いてSVLの平均値を性別間で比較したところ、メスの方が有意に大きかった(T検定、 $P < 0.05$)。

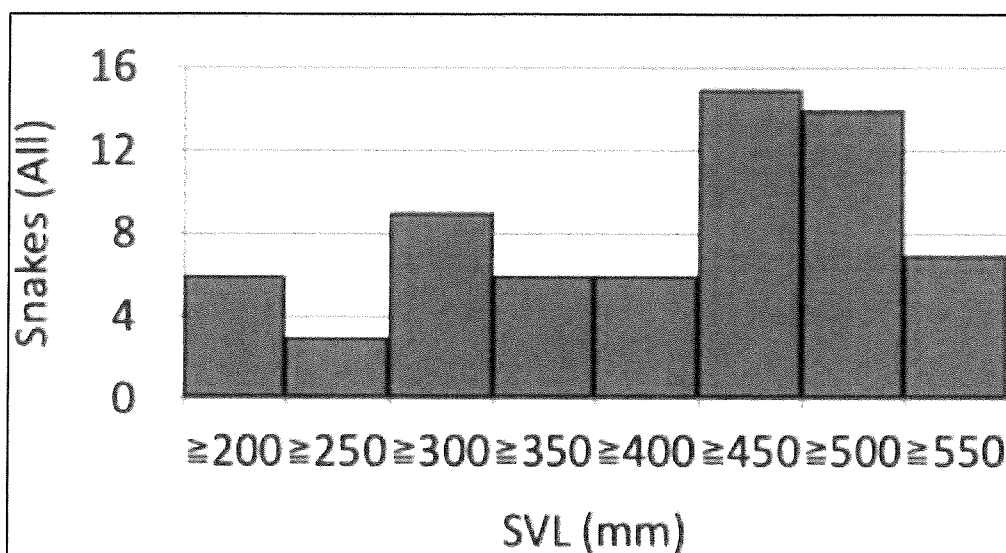


図4. ニホンマムシの頭胴長組成。

食性について、13個体から13個の消化管内容物が得られた(胃内用物11個、糞内容物2個)。この内訳を表2に示す。滝沢演習林において、ニホンマムシの食性のおよそ6割をアカネズミ (*Apodemus speciosus*) を中心とした哺乳類が占めていることが明らかになった。また、得られた食性情報と頭胴長(SVL)の関係を図6に示した。ニホンマムシの食性は成長段階ごとに異なり、SVL450mm程度以下の個体はトカゲ、カエル、哺乳類と多様な餌種を捕食する一方、SVL450mm以上の個体は齧歯類を専門的に捕食している傾向が見られた。

表2. 得られた消化管内容物のリスト。

Prey type	Species	N	%
哺乳類	アカネズミ <i>Apodermus speciosus</i>	4	61.5%
	ヒメネズミ <i>Apodermus argenteus</i>	1	
	ヒミズ <i>Urotricmus talpoides</i>	1	
	ネズミ科体毛 (糞内容物)	2	
両生類	タゴガエル <i>Rana tagoi</i>	3	30.8%
	ツチガエル <i>Grandirana rugosa</i>	1	
爬虫類	ニホンカナヘビ <i>Takydromus tachydromoides</i>	1	7.7%
計		13	

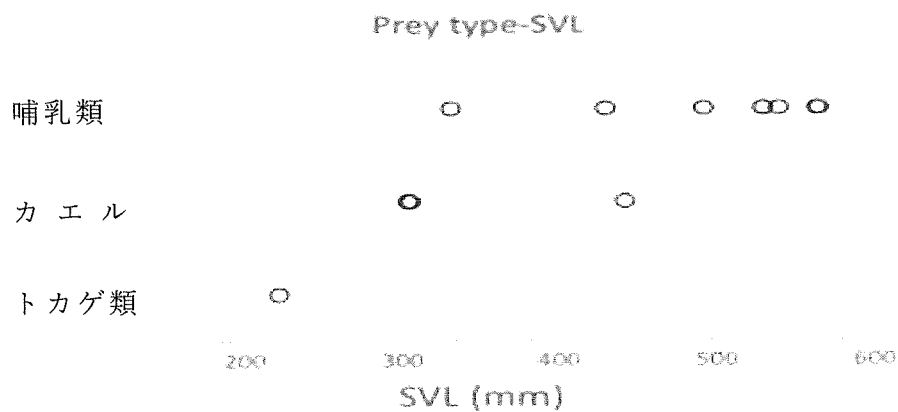


図6. 得られた食性情報とマムシのSVLとの関係。丸印は食性情報が得られた個体のSVLを表す。上段から順に哺乳類、カエル類、トカゲ類を捕食していた個体。

3.2.テレメトリ調査

テレメトリ調査により得られた各個体の移動データについて、現時点では解析が完了していないが、以下のことが明らかになった。1年間を通じた同一個体の行動範囲について、直線距離で最大1km程度の範囲で移動が確認された。また、1日あたりの最大移動距離は250m程度であった。

3.3. 定点カメラ調査

全期間を通じて、計4290hの録画記録を行なった。記録したデータについて、現在までに1971h分のデータを解析した。

図7のような相互作用が記録できた。記録された餌動物との相互作用を表3にまとめた。合計で遭遇47回、攻撃範囲内への侵入が29回、攻撃発生が14回、攻撃成功が4回確認された。攻撃成功はネズミ類、カエル類に対してそれぞれ2回ずつ確認された。攻撃後のハンドリングについては、ネズミ類に対してはリリース、カエル類に対してはホールドしていた。また、餌と遭遇する時間帯については、図8のようになった。餌との遭遇は夜間に集中しており、特に23時と2時代にピークが見られた。また、攻撃成功の頻度および待ち伏せ時間から、ニホンマムシは1週間あたりおよそ0.54匹の餌動物に対して攻撃成功していると推定された。攻撃範囲内に餌動物が侵入した際のマムシの体温と攻撃発生の有無、および攻撃成功との関係を図10に示す。マムシは14.5—28度と幅広い体温で攻撃発生が見られた一方、攻撃成功は高体温帯に偏って見られた。一方、攻撃発生時の体温と餌動物との距離の関係を図9に示す。18℃以下の低体温条件では、攻撃距離が短い傾向が見られた。



図7. ニホンマムシとアカネズミの相互作用(GB022, 2021/4/29夜間撮影)。

1から4までわずか7/60秒(フレームレートから算出)。

1. アカネズミ(黒枠内)が待ち伏せ中のニホンマムシ(写真中央)の前に現れる。
2. マムシが口を開け、攻撃を始める。
3. マムシの頭部がアカネズミに接近する。

アカネズミ(黒枠内)が飛び跳ねて攻撃を回避した。



図 7. つづき。

表3. 餌動物との相互作用。

餌種	遭遇回数	攻撃範囲内に接近した回数	攻撃発生回数	攻撃成功回数	攻撃成功率 (%)
アカネズミ	26	15	8	2	22.2 (2/9)
ヒメネズミ	2	1	0	0	
哺乳類 ハタネズミ	1	1	1	0	
ヒミズ	1	1	0	0	
不明哺乳類	6	3	0	0	
カエル類					40 (2/5)
タゴガエル	6	3	2	1	
アマガエル	1	1	1	1	
不明カエル	2	2	2	0	
鳥類					-
ツグミ	2	2	0	0	
合計	47	29	14	4	28.6

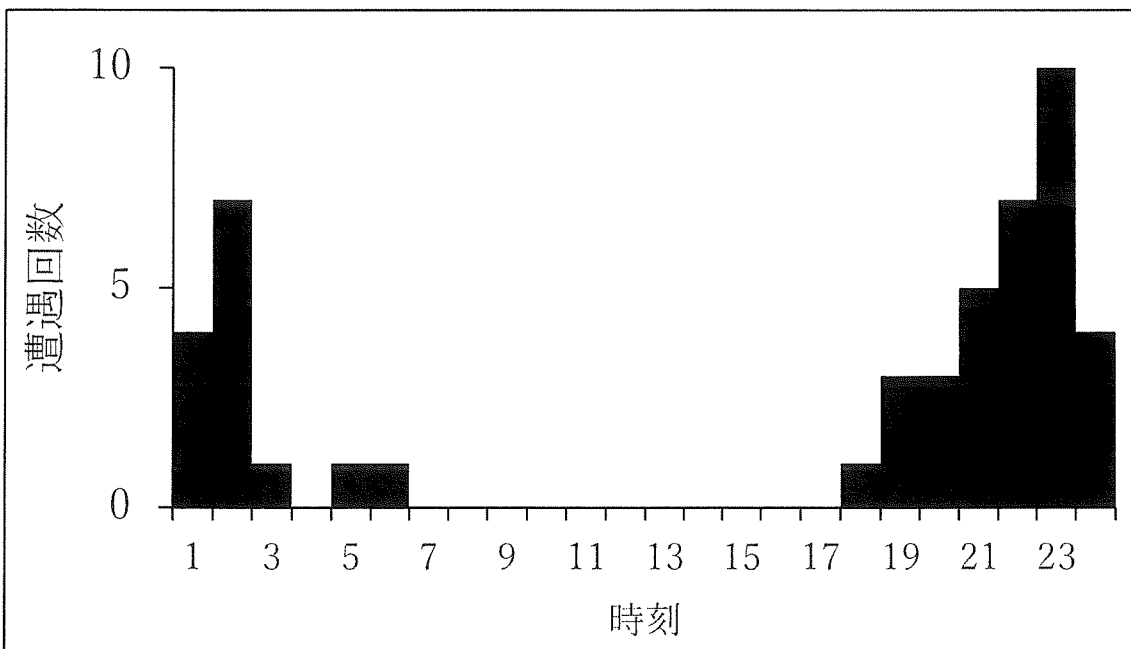


図8. 餌動物と遭遇する時刻のヒストグラム。

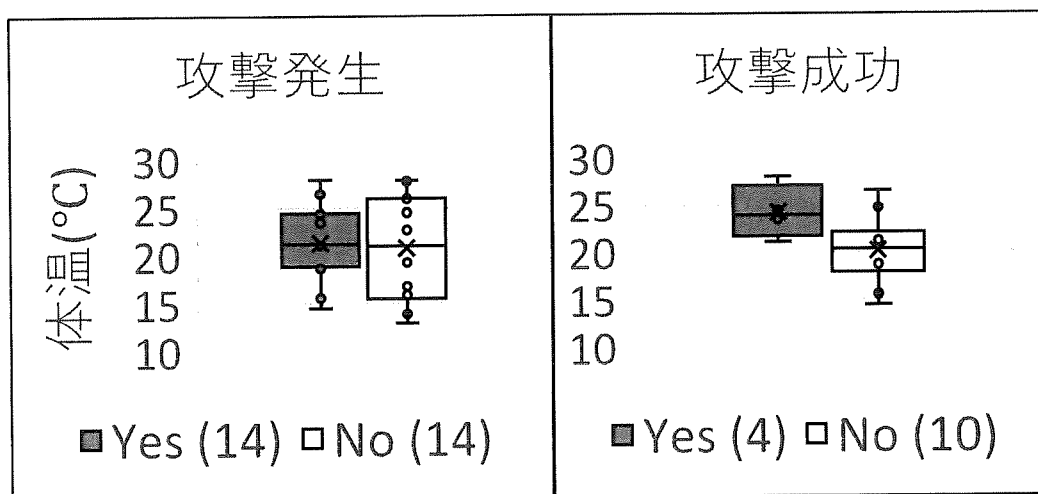


図9. 体温と攻撃発生(左)と攻撃成功(右)との関係。

攻撃発生時の体温は、 $21.38 \pm 1.03^{\circ}\text{C}$ (14.5-28.0). 攻撃が生じない場合の体温は、 $20.79 \pm 1.42^{\circ}\text{C}$ (13.0-27.9)。

攻撃が成功した際の体温は、 $24.25 \pm 1.43^{\circ}\text{C}$ (21.1-28.0)。 攻撃が失敗した際の体温は、 $20.23 \pm 1.16^{\circ}\text{C}$ (14.5-26.5)。

平均±標準誤差(範囲)で示す。

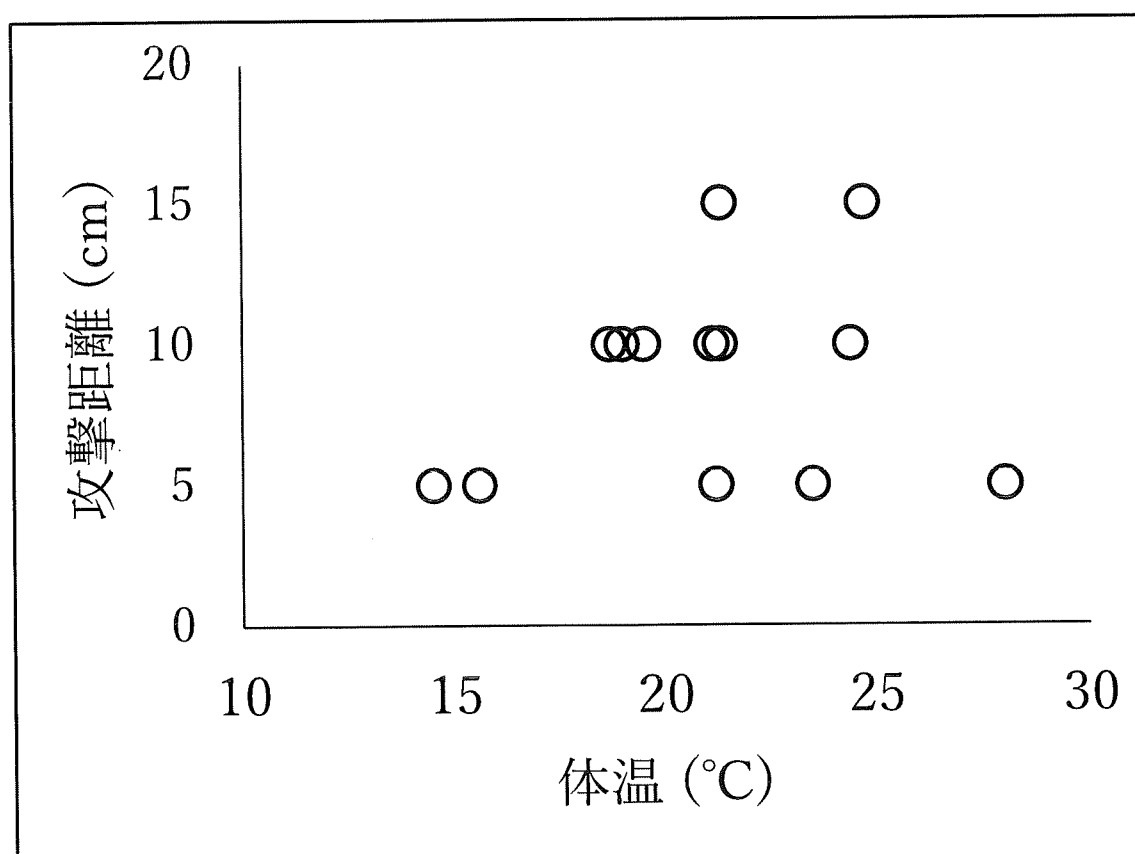


図10. 体温と攻撃距離(攻撃発生時点での餌動物との距離)の関係。

黒丸は攻撃の発生を表す。

3.4. 滝沢演習林におけるニホンマムシの潜在的な餌資源

罨かけ調査では、アカネズミ43個体、ヒメネズミ4個体、ヒミズ3個体、ハタネズミ1個体が捕獲された。目視調査では、両生類ではタゴガエル(*Rana tagoi*)、アマガエル(*Rana japonica*)、シュレーゲルアオガエル(*Rhacophorus schlegelii*)、ツチガエル(*Glandirana rugosa*)、ヒキガエル(*Bufo japonicus*)が確認された。また、爬虫類ではアオダイショウ(*Elaphe climacophora*)、ヤマカガシ(*Rhabdophis tigrinus*)、ジムグリ(*Euplephiophis conspicillatus*)、シマヘビ(*Elaphe quadrivirgata*)、ヒバカリ(*Hebius vibakari*)、ニホンカナヘビ(*Takydromus tachydromoides*)、ヒガシニホントカゲ(*Plestiodon finitinus*)が確認された。

4. 考察

4.1. 体格構成と滝沢個体群の特徴

これまでの先行研究では、いずれの個体群においてもニホンマムシはメスの方がオスより大型になることが知られている (Mori, 2021)。滝沢演習林においても、同様の傾向が見られた。また、ヘビ類における生態調査においては、一般に幼体が捕獲されることは非常に稀である。この理由としては、成体と幼体の微環境利用が大きく異なっていることや、幼体がより隠遁的であること等の理由が考えられているが、実際の理由はわかっていない。従って、本調査地においてSVL400mm以下の幼体も数多く捕獲されていることは非常に興味深い。この理由としては、本調査地のニホンマムシの産仔数が多いことや、繁殖頻度が高い可能性などが考えられる。養命酒製造株式会社 (1999) は、野外で採集されたニホンマムシのメスの妊娠率から、鹿児島県における野外でのニホンマムシの繁殖頻度が3年に1回であると推定した一方、飼育下で十分な餌を与えた場合は毎年出産可能であることを確認した。従って、本調査地における餌資源の豊富さがメスの繁殖頻度を高め、結果的に幼体の採集を容易にしているのかもしれない。

4.2. ニホンマムシの食性について

ニホンマムシは魚類、両生類、爬虫類、哺乳類などの脊椎動物全般から、時には無脊椎動物であるムカデを捕食することも知られている、ジェネラリスト (広食性捕食者) である (Mori 2021)。今回の調査により、滝沢演習林でも種レベルではこれまでに知られていた様に、哺乳類、両生類、爬虫類を捕食するという、ジェネラリスト的傾向が確認された。一方で、幼体も多く採集できるという本調査地の特徴により、個体群内でも成長段階ごとに食性幅が大きく異なり、幼体は爬虫類から哺乳類まで多様な餌種を捕食するジェネラリストである一方、成体は哺乳類のみを捕食するスペシャリストであることが示唆され

た。今回の結果と他の個体群を対象にした研究と比較すると、ニホンマムシの食性は日本本土において南部の個体群ほどカエル類が多く、北部の個体群ほど哺乳類が多いという傾向が見られる(表4)。この理由として、各餌動物の生息密度の差異やニホンマムシの嗜好性の地理的変異などが考えられる。

ニホンマムシの成長段階ごとの食性の変化に言及した研究としては、内田・今泉(1931)および養命酒造株式会社(1999)が挙げられる。内田・今泉(1931)は、東北地方全域を中心にニホンマムシの胃内用物を調べ、幼体期には爬虫類、両生類、哺乳類をおよそ等しい割合で捕食している一方、成長するに従い爬虫類の割合が急激に減少し、哺乳類が主食となることを明らかにした。一方、養命酒造株式会社(1999)によると、鹿児島県では幼体期にはカエル類を中心に捕食し、食性の幅が狭い一方、成長するに連れて多様な餌種を捕食するようになるとしており、滝沢演習林のニホンマムシの食性とは大きく異なっている。以上の先行研究と本研究の結果を踏まえると、ニホンマムシ成体の食性は地域ごとに大きく異なると同時に、成長段階ごとの食性も地域ごとに大きく異なると考えられる。

地域ごとに食性が大きく異なるという特徴は、疫学的観点からも重要であると考えられる。ヘビ毒は非常に変異に富む形質であり、さまざまな種において、種間、個体群間、個体間、成長段階間で毒の組成が異なることが知られている。これらの変異は一般に食性に対する適応とされ、例えば、Mackessy(1988)はガラガラヘビ(*Crotalus oreganus helleri*)の幼体と成体の毒のトカゲに対する毒性を比較し、トカゲを主食とする幼体の毒性がより高いことを示した。また、*Crotalus oreganus helleri*は毒の成分組成が顕著な地理的変異を示し、地域ごとに血清治療の効果が異なり、上実際に疫学上の問題となっている(Sunagar et al. 2014)。ニホンマムシの毒に関して、種内の変異に着目した研究は皆無であるが、食性の変化に対応した毒の変異が潜在的に見られる可能性は高い。ニホンマムシ咬傷では現在でも年間数人の死者が発生しており、マムシ咬傷治療の効率化のためにも、今後マムシ毒の変異に関する研究が求められている。

表4. マムシの食性の地理的変異。

*1：内田・今泉 1931; *2：長谷川ら、未発表; *3：門脇 1996 ; *4：Mori 2021 ; *5：養命酒製造株式会社 1999。

	Tohoku* ¹	Akita* ²	Ibaraki* ³	Kyoto* ⁴	Kagoshima* ⁵
Mammal	68.3% (41/60)	81.1% (9/11)	28.9% (4/14)	33.3 % (2/6)	8.7 % (18/207)
Aves	0	0	0	0	0.5 % (1/207)
Reptile	11.7% (7/60)	9.1% (1/11)	7.1% (1/14)	0	5.3 % (11/207)
Amphibi an	20% (12/60)	9.1% (1/11)	42.9% (6/14)	66.6 % (4/6)	67.6 % (147/207)
Fish	0	0	21.4 % (3/14)	0	5.8 % (12/207)
Centiped e	0	0	0	0	5.8 % (12/207)
Other	0	0	0	0	13 % (13/207)

4.3. 野外におけるニホンマムシと餌動物との捕食時の相互作用について
 遭遇した餌種の組成は概ね罨かけ調査で捕獲された種組成と類似していた。また、マムシがある地点で待ち伏せしている間に複数回餌動物と遭遇した例もあることから、ニホンマムシは複数種を含む複数個体の餌動物が通る場所を待ち伏せ場所として利用していることが考えられる。餌動物との遭遇は全て夜間であったことから、少なくとも本調査地においては、ニホンマムシの採餌は夜間に行われると考えられる。また、記録された餌動物の攻撃範囲への侵入29回のうち、攻撃発生は14回のみ確認され、攻撃成功はわずか4回のみであったことから、ニホンマムシが捕食成功する頻度は極めて低いことが明らかになった。ガラガラヘビを対象にした多くの研究においても、餌動物との遭遇のうち半数以上は攻撃を生じず、また攻撃成功率も50%以下であった(Clark 2012 ; Putman et al. 2016)。また、シンリンガラガラヘビ(*Crotalus horridus*)の先行研究では、24時間あたり0.124匹の餌動物を捕食していると推定されており(Clark 2006)、捕食頻度の低さは待ち伏せ型ヘビ類に広く共通する特徴であると考えられる。また、攻撃後の餌動物のハンドリングについては、齧歯類とカエル類で差異が見られた。これは、鋭い歯や爪を持つ齧歯類のような、潜在的に危険な餌動物に対しては毒液注入後に即座に解放し、その後死亡した後で飲み込む

という、クサリヘビの典型的な採餌戦略として知られている (Glaudias et al. 2017)。攻撃と体温の関係に関して、今回、14.5-28.0°Cという幅広い体温で攻撃発生が確認された一方、攻撃成功は高体温域に偏っていた。これは、低温度条件がニホンマムシの攻撃の加速度などに負の影響を与えている可能性を示唆する。また、ヘビ類において、一般に攻撃の距離が短いほど攻撃の成功率は高くなることが知られている。従って体温が低くなるにつれて攻撃距離が短くなる傾向についても、上記の温度による制約により、マムシがより餌が近づくまで待ってから攻撃することにより生じている可能性が考えられる。しかしながら、観察数が少なく、現状では結論を出すことはできない。今後、動画解析を継続し、観察例を増やし、より詳細な解析を行う予定である。また、捕食成功における温度の効果を検証する上では、攻撃行動のみではなく、攻撃が成功した際に注入される毒量と温度の関係についても今後検討していく必要がある。

4.4. ニホンマムシの行動圏および活動パターン

今回、ニホンマムシは1年を通じ、直線距離で1 kmも移動することが明らかになった。従って、山林や田んぼなど、マムシの採餌場所の付近の民家であれば、マムシが家の庭先に出現することは十分に考えられる。実際に今回の調査でも、発信機を取り付けたマムシの一部は演習林内および隣接する民家の敷地内どちらも利用していた。今回得られたデータを引き続き解析することで、ニホンマムシの場所利用パターンについての新たな知見を得られるだろう。

5. 今後の展望

今後、以下の計画に沿って研究を進めていく予定である。

1. これまでに得られたデータの解析する
2. 野外実験および室内実験を行い、マムシが餌に注入する毒量における温度の効果の解明する

6. 謝辞

本研究は、京都大学動物実験委員会の承諾を受けて行なった(許可番号:202118)。また、野生哺乳類の捕獲については、盛岡広域振興局の承諾を受けて行なった(許可番号:盛広保第7078-67号)。また、調査の実行に際しては、京都大学理学研究科動物学教室の森哲氏、岩手県立大学総合政策学部の櫻井麗賀氏および岩手大学寒冷フィールドサイエンス教育研究センターの職員並びに滝沢演習林スタッフの方々に多大な便宜を図っていただいた。深く感謝申し上げます。

7. 引用文献

- Akira Mori. 2021. Ecological traits of a common Japanese pit viper, the Mamushi (*Gloydius blomhoffii*), in Kyoto, with a brief geographic comparison. *Current herpetology* 40, 92-102.
- Clark, R.W., Tangco, S., Barbour, M.A., 2012. Field video recordings reveal factors influencing predatory strike success of free-ranging rattlesnakes (*Crotalus spp.*). *Animal Behavior*. 84, 183–190.
- Clark, R.W., 2006. Fixed videography to study predation behavior of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus*. *Copeia* 2006, 181–187.
- Glaudas X, Kearney TC, Alexander DJ. 2017. To hold or not to hold? The effects of prey type and size on the predatory strategy of a venomous snake. *Journal of Zoology*. 302, 211–218.
- 門脇正史. 1996. 日本産蛇類の群衆生態学—同署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—. 筑波大学演習林報告 12, 77-148.
- Mackessy, S.P. 1988. Venom ontogeny in the Pacific rattlesnakes *Crotalus viridian helleri* and *C.v. oregonus*. *Copeia* 1988, 92-101.
- Putman, B.J., Barbour, M.A., Clark, R.W., 2016. The foraging behavior of free-ranging rattlesnakes (*Crotalus oregonus*) in California ground squirrel (*Otospermophilus beecheyi*) colonies. *Herpetologica* 72, 55–63.
- Reinert, H.K., Cundall, D., 1982. An improved surgical implantation method for radio-tracking snakes. *Copeia* 1982, 702–705.
- Sunagar K., Undheim E. A. B., Scheib H., Gren, E. C. K., Cochran C., Person C.E., Koludarov I., Kela W., Hayes W.K., King G.F., Antunes A., Fry B.G., 2014. Interspecific venom variation in the medically significant Southern pacific rattlesnake (*Crotalus oregonus helleri*): Biodiscovery, clinical and evolutionary implications. *Journal of proteomics* 2014, 68-83.
- 内田清之助・今泉吉典. 1931. 蛇類の食性に関する調査成績. 鳥獣調査報告 9, 143-208.
- 養命酒製造株式会社. 1999. マムシの生体と繁殖. 養命酒製造株式会社中央研究所, 長野.

以上