

## ハブ成体の最低捕食頻度の推定

西村昌彦・香村昂男

### Estimation of the Minimum Frequency of Predation for Adult Habu, *Trimeresurus flavoviridis*

Masahiko NISHIMURA and Takao KAMURA

**Abstract:** Minimum frequency of predation for adult Habu, *Trimeresurus flavoviridis*, was estimated under the two cases; constant body mass and standard growth and reproduction. The estimations were based on the following assumptions; food conversion efficiency and metabolic rate under rearing condition and one rat at one predation. The estimated frequency of predation per year for maintaining body mass (500 g) was four and those for standard growth and reproduction were five (male) and 11 (female).

**Key words :** Minimum frequency of predation, Standard metabolic rate, Conversion efficiency, Standard growth rate, Habu, *Trimeresurus flavoviridis*

#### I はじめに

ハブの捕食の頻度を推定することは、その生態学的な研究のみならず、飼育方法、ならびにハブの捕食行動を利用した駆除手段（ヘビ捕り器や疑似餌）の開発にとっても重要である。しかし、野外においてヘビの捕食行動の観察を通して、その頻度を推定することは困難である。ハブにおいては、採集後に排糞した個体の割合から、野外における捕食頻度を推定した研究があるが<sup>1)</sup>、その推定値の妥当性について別の資料を用い検討した仕事はない。

琉球列島に生息するハブは、雌成体（頭胴長約 90 cm以上）の約半数が7月に産卵し<sup>2)</sup>、孵化時期は8月後半から9月前半である。野外で採集された個体を材料とした齢査定にもとづいて推定された、加齢にともなう頭胴長の成長は、雌雄間で差がなく<sup>3)</sup>、同サイズの雌雄の成体では雌のほうが体重が大きい<sup>4)</sup>。

本報は、筆者らがハブをケージ内で飼育して得られた結果と、文献などに掲載された他の動物における摂食量や代謝率などの値を用い、いくつかの仮定を設定することによって、ハブ成体について、体重を維持する、または、標準的に成長と繁殖を行うという条件のもとで、年間の総摂食量と捕食回数の最低値を推定した。

#### II 方法と結果

1. 捕食頻度の推定と他種の結果との比較のための仮定  
捕食頻度を推定する対象として、標準サイズのハブ成

体（頭胴長 120 cm<sup>5)</sup>、体重 500 g）を設定した。また、標準的に成長と繁殖を行うために必要な摂食量を求めるさいには、雌成体は隔年繁殖とし<sup>2)</sup>、卵のエネルギー値はその他の器官の 2.3 倍とみなした<sup>6)</sup>。

最低の捕食頻度を推定するため、ハブが1回の捕食あたりに食べる餌として、ハブのおもな餌であり、かつ餌のなかでは大型である *Rattus*<sup>7,8)</sup> 1 個体とした。*Rattus* の体重は、沖縄諸島のハブの胃内から得られた未消化の 6 例<sup>8)</sup>、135, 125, 193, 205, 122, 108 g、の平均である 148 g に近い 150 g とした。また、餌の湿重あたりのエネルギー価は 2 つの報告<sup>9,10)</sup> の中間値を採用し、6 kJ/g とした。

なお、本報告での摂食量の計算には、飼育調査からえられた摂食率と体重の変化率（どちらも体重と年あたり）との関係を用いたが、似た係数として餌の転換効率（摂食量にたいする体重の増加量）があり、ハブでは、孵化後から飼育された個体における 1 年ごとの値が得られている<sup>11)</sup>。これらの値のなかで、今回おもな対象とした頭胴長 120 cm に相当する年齢における転換効率 0.15 を用い、摂食量の推定に用いた。

#### 2. 飼育方法と飼育個体

摂食率と体重の変化率との関係を求めるため、沖縄島の南部にあるハブ研究室の室内と屋外において、ハブを個別のケージ内で飼育した。飼育ケージの大きさは、室内：40×30×17 cm から 50×40×30 cm；屋外：150×90×90 cm で、中に水を入れた容器を置いた。給餌は、室

表1. 飼育場所・再計測月・頭胴長で分けたグループごとのハブの体の大きさと、体重の計測間隔、ならびに摂食したマウスの匹数と摂食率にたいする体重の変化率の回帰(図1)式の係数.

Table 1. Sizes of habu (*Trimeresurus flavoviridis*), the interval of weighing body, the number of consumed mice and the regression equation between the rates (/body mass/yr) of feeding and body mass increase (Fig. 1). SVL: snout-vent length.

ハブのグループ		n	頭胴長		体重		計測間隔		摂食したマウス		摂食率-体重増加率の回帰線			
Group of snakes			SVL		Body mass		Weighing interval		Consumed mice		Regression coefficients			
飼育場所 Cage	頭胴長		平均	レンジ	平均		平均	レンジ	平均	レンジ	傾き	y切片	x切片	R <sup>2</sup>
再計測月	SVL		Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range	Slope	Intercept		
Re-weighing	(cm)		(cm)	(cm)	(g)	(g)	(yr)	(yr)	(no.)	(no.)		y	x	
室内 Indoor	<90	32	83.4	69-89	157.4	83.8-224.6	0.46	0.27-0.56	4.4	0-12	0.260	-0.334	1.286	0.777
March	<90	21									0.259	-0.290	1.120	0.800
September	<90	11									0.260	-0.416	1.600	0.804
室内 Indoor	90-110	58	96.7	90-108	225.8	144.7-310.0	0.49	0.29-0.64	5.0	0-14	0.284	-0.360	1.268	0.563
March	90-110	32									0.374	-0.352	0.941	0.745
September	90-110	26									0.278	-0.458	1.647	0.533
屋外 Outdoor	90-110	16	99.8	90-108	249.6	155.9-332	1.27	0.65-2.66	19.2	6-40	0.172	-0.294	1.709	0.746
屋外 Outdoor	110-130	17	116.7	111-126	428.4	324.6-566.0	2.11	0.65-3.82	33.9	5-73	0.358	-0.403	1.126	0.645

内飼育の個体には、月に1, 2回の頻度で生きた, または死んだマウスを2個体与え, 屋外飼育の個体には, 月に1回生きたマウス2個体を与えた. 与えたマウスの重量は計測しなかったが, 室内では小さめのハブをのぞき, 実験用サイズのマウス(25g)を与え, 屋外ではそれより少し大きめのマウスを与えた. 本報告では, 与えたマウス1個体の重量を, 室内飼育で頭胴長が85cm未満とそれ以上のハブで, それぞれ20gと25gとし, 屋外飼育のハブでは30gとした. なお, 屋外のケージでは, 食べ残した餌をまれに見逃した可能性があり, その場合は摂食量が過大評価となる. 室内飼育に用いた部屋は, 夏期と冬期にそれぞれ冷房と暖房を行った(各月の気温は別報<sup>10)</sup>参照).

飼育したハブは沖縄島の野外で採集された個体を用いた. 体重の最初の計測は大部分の場合採集後まもなくで, 再計測は室内で飼育した個体では1990年9月と1991年の3月と9月に, 屋外で飼育した個体では1992年の5月7日に行った. 結果の分析にさいして, ハブを次のグループに分けて扱った. すなわち, 飼育場所: 室内と屋外; ハブの頭胴長(cm): 室内飼育では90未満と90-110, 屋外飼育では90-110と110-130; 再計測した月(室内飼育のみ): 3月と9月. グループごとのサイズの平均値などを表1に示す.

### 3. 飼育下におけるハブの摂食量と体重の変化

飼育実験の結果, 摂食率にたいする体重の変化率(いずれも重量/体重/年)の回帰は, 室内・屋外のいずれで飼育した個体においても, 雌雄間で差が認められなかった(ANCOVA, いずれもP > 0.05). したがって, 体重の較差をもとに必要とされる摂食量を推定するさいは,

雌雄で同じ回帰式を用いた.

得られた摂食率と体重の変化率との回帰式を表1に, プロットと回帰直線を図1に示した. これらの回帰式をANCOVAを用いて比較した結果を, 以下に示す. 室内飼育のグループの間で回帰式を比べると, 3月に計測した2グループ間では, 傾きに有意差があり(頭胴長90-110cmのグループのほうが大きい, P < 0.05), 9月に計測した2グループ間では有意差がなかった(P > 0.05). また, 頭胴長90cm未満と頭胴長90-110cmの双方において, 3月に計測したグループに比べて9月に計測したグループのほうが位置が高かった(それぞれ, P < 0.05, P < 0.001). また, 屋外飼育の2グループ間では, 頭胴長90-110cmのグループに比べて頭胴長110-130cmのグループのほうが大きい傾きを示した(P < 0.05). いっぽう, 頭胴長90-110cmのグループについて, 室内と屋外飼育の間で比べると, 室内飼育のグループの回帰直線のほうが高い位置を示した(P < 0.05).

表1のy切片(レンジ: -0.458から-0.290)は摂食なしの場合の年間の体重の減少率を示す. つまり, ハブをケージ内で飼育した場合, 餌を食べないと1年間でおよそ1/3の体重を失う. 上記の回帰式のうち, 屋外飼育で頭胴長110-130cmのグループが, 標準サイズのハブ成体(体重500g)を代表すると仮定すると, このグループの回帰式におけるx切片, 1.126に体重500gを掛けた値, 563gが体重の増減がない場合の1年間の摂食量となる. この量をRattusでまかなうと, 4匹弱となる.

### 4. 平均の成長速度と必要摂食量

採集後1カ月以内の計測値をもとに推定された以下の

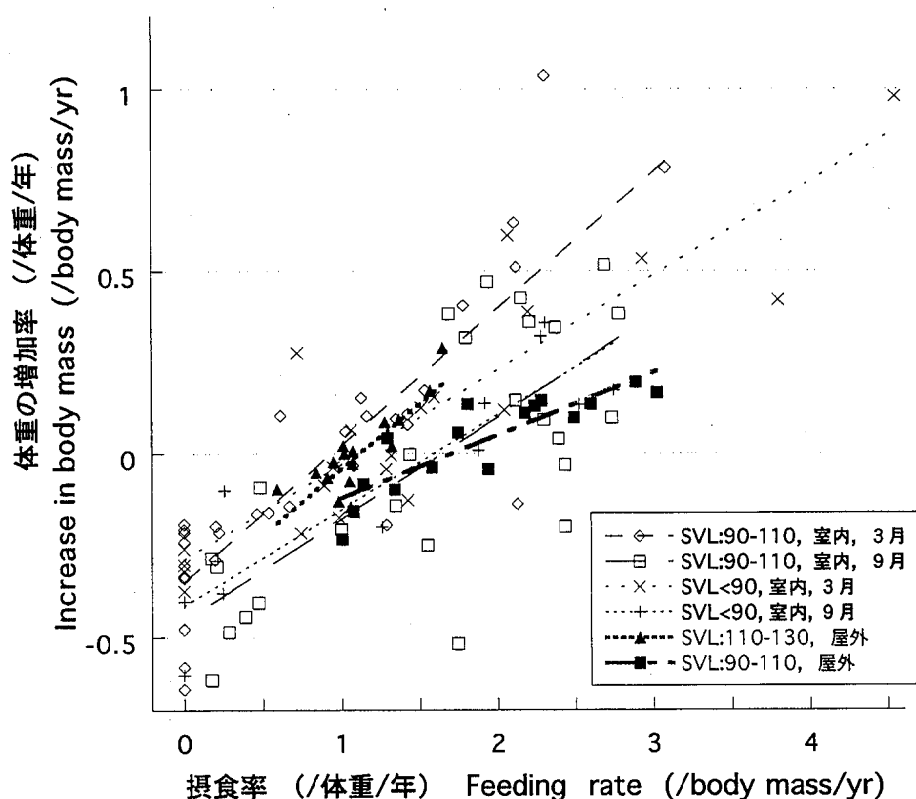


図1. 室内または屋外のケージで飼育したハブにおける、摂食率と体重の増加率。回帰式は表1に示す。SVL: 頭胴長 (cm)。

Fig. 1. Feeding rate and the increase in body mass of habu (*Trimeresurus flavoviridis*) reared in indoor (open symbol, "x" and "+", thin black line) or outdoor (closed symbol, light line) cage. See Table 1 for the regression equations. SVL: snout-vent length (cm).

回帰式をもとに、野外における頭胴長 90 cm以上のハブについて、各齢における（雌については産卵期である7月における値）平均の頭胴長と体重、また、繁殖雌が造るクラッチの平均重量を求めた（表2）。

[雌雄<sup>3)</sup>]:

$$\text{Log}_{10}(\text{頭胴長}) = 0.360 \times \text{Log}_{10}(\text{年齢}) + 1.794$$

[非繁殖雌<sup>4)</sup>]:

$$\text{Log}_{10}(\text{体重}) = 3.18 \times \text{Log}_{10}(\text{頭胴長}) - 3.93$$

[産卵前の繁殖雌<sup>4)</sup>]:

$$\text{Log}_{10}(\text{体重}) = 3.28 \times \text{Log}_{10}(\text{頭胴長}) - 4.04$$

[雄<sup>4)</sup>]:

$$\text{Log}_{10}(\text{体重}) = 3.37 \times \text{Log}_{10}(\text{頭胴長}) - 4.33$$

[繁殖雌: 西村, 未発表]:

$$\text{Log}_{10}(\text{クラッチ重}) = 2.96 \times \text{Log}_{10}(\text{頭胴長}) - 3.84$$

これらの推定値をもとに算出された体重の年平均成長速度（表2の $f_i$ ）と、表1の屋外の飼育下における摂食率と生長率との関係式から、頭胴長90 cm以上で平均の成長速度を持つ個体における摂食量を求めた（表2の $j_i$ ）。また、参考値として、0.15と仮定した転換効率からも摂食量を求めた（表2の $m_i$ ）。

これらの方法により求めた平均的な成長と繁殖を行うために必要な1年間の推定摂食量は、標準サイズ（頭胴長120 cm）に近い年齢で（約6歳）、雌で1600 g、雄で782 gであった。上記と同様に、この量を*Rattus*でまかなうと、それぞれ10.7匹と5.2匹分となる。

### III 論議

今回の飼育結果では、室内における9月の再計測グループを除き、同じ方法で飼育した場合には、頭胴長が大きいグループのほうが、摂食率にたいする体重の増加率が高い傾向があった。これは、体重にたいする代謝率の回帰の傾きが1より小さいこと<sup>13, 14)</sup>による。また、室内の同じサイズグループ内では、9月再計測のグループより3月のもののほうが、体重の増加率が高いのは、気温の差<sup>15)</sup>がもたらした代謝率の差が原因と推測される。頭胴長90-110 cmのグループについて、室内飼育に比べて屋外飼育のほうが体重の増加率が低かった原因として、ケージが大きく運動量が多かった、ハブが食い残し、かつ発見できなかった餌が多かった、餌のマウス1個体の体重を過大評価した、などが考えられるが、いずれがお

表2. 産卵(雌)または孵化(雄)の季節におけるハブ成体の標準サイズと、1年後(雄)2年後(雌)までに必要とする体重の増加分から推定した年間の摂食量。  $e_i = b_{i+2} - c_i + (2.3 - 1) b_{i+2}$ 。  $j$ は表1の屋外飼育における回帰式をサイズ別に適用して求めた。その他の回帰は、推定された標準サイズにおける値(本文参照)。

Table 2. Standard size and the estimated feeding rate for adult *T. flavoviridis* of each age (at ovipositional season for females). I assumed the biennial reproduction for the females and the energy value of clutch as 2.3 times of that of body<sup>6)</sup>. The feeding rate is estimated by calculating the increase in body mass ( $f_i$ ) and regressing the feeding rate by the equations of snakes reared in the outdoor cages in Table 1. SVL: snout-vent length; BM: body mass; ovip.: oviposition.

$$e_i = b_{i+2} - c_i + (2.3 - 1) b_{i+2}.$$

年齢 Age	頭胴長 SVL	体重 BM			クラッチ重 Clutch mass	体重差 BM deviation			摂食率/年 Feeding rate			
		非繁殖 Non-breed	産卵前 Pre-ovip.	産卵後 Post-ovip.		/BM			/体重 No. rats			
$i$	$s_i$	$a_i$	$b_i$	$c_i$	$d_i$	$e_i$	$f_i$	$h_i$	$j_i$	$k_i$	$m_i$	
(yr)	(cm)	$S_i$ から回帰 (g)	$S_i$ から回帰 (g)	$b_i$ (g)	$S_i$ から回帰 (g)	(g/2 yr)	$e_i/2$ (g/yr)	$f_i/a_i$ (g/g/yr)	$h_i$ から回帰 (g/g/yr)	$a_i/j_i$ (g/yr)	$f_i/0.15$ (g/yr)	$k_i/150$ (/yr)
雌 Female												
2.9	91	201	246	155	91	512	256	1.271	9.10	1831	1705	12.2
3.9	101	283	350	225	125	600	300	1.059	7.87	2230	2002	14.9
4.9	110	369	459	299	160	689	345	0.935	3.74	1377	2297	9.2
5.9	118	456	572	377	195	778	389	0.852	3.50	1600	2592	10.7
6.9	125	547	689	458	230	866	433	0.792	3.34	1825	2887	12.2
7.9	131	639	809	542	266	955	477	0.747	3.21	2052	3182	13.7
8.9	137	732	931	629	302	1043	522	0.712	3.12	2281	3478	15.2
9.9	142	828	1056	718	339	1132	566	0.684	3.04	2513	3774	16.8
雄 Male												
3	92	198					83	0.418	4.14	821	553	5.5
4	103	281					87	0.311	3.52	989	583	6.6
5	111	369					91	0.248	1.82	670	609	4.5
6	119	460					95	0.206	1.70	782	631	5.2
7	125	555					98	0.176	1.62	897	650	6.0
8	132	652					100	0.154	1.55	1014	668	6.8
9	137	752					103	0.136	1.51	1134	684	7.6
10	143	855					105	0.123	1.47	1255	699	8.4

もな原因であるか不明である。

今回推定した捕食頻度のなかで、500gの体重を維持するための値、約4回/年(563g/年)がもっとも仮定が少なく信頼性が高いものである。ケージ内において体重を維持するための摂食率は、標準代謝率に近いと推定される。他種における標準代謝率の推定値から、体重500gの摂食量(g/年)を求めると、20℃における変温動物で437<sup>13)</sup>、30℃におけるヘビで776<sup>14)</sup>、20℃におけるヘビで517<sup>15)</sup>、23℃におけるガラガラヘビで348<sup>9)</sup>となる。ちなみに、那覇の年間平均気温は22.4℃、ヘビの $Q_{10}$ は1.5-3.0<sup>16)</sup>である。したがって、ハブの標準代謝率は他のヘビや変温動物のものに近い。

なお、恒温動物も含めて野外における代謝率は、基礎代

謝率の1.6-3.5倍とみなされる<sup>13)</sup>(動きの少ないヘビでは2倍以下と推測される)。いっぽう、2種のヘビ(待ち伏せ型の*Crotalus cerastes*と探索型の*Masticophis flagellum*)について野外で推定された代謝量は、冬眠期のぞき、標準代謝量の2.7-4.3倍であった<sup>9)</sup>。仮に野外におけるハブの代謝量を、今回得られたケージ内における値の2.5倍とすると、ハブは最低でも野外で約9回/年(約1400g/年)の捕食を行うことになる。いっぽう、野外で採集後に、個別に保管したハブを用いて、日あたりの排糞率を推定した報告では、排糞率は、大きい個体で、また、冬と春に低く、頭胴長90cm以上の推定値は、2.58%/日(9.4回/年)であった<sup>1)</sup>。これは過小推定値でなく、餌は*Rattus*より小さいものを含

む。今回の捕食回数の推定値がこの排糞率に近いということは、ハブは野外において、餌の必要量（代謝率）がケージ内のそれと近いこと、*Rattus* かそれに近い大きさの動物をおもに捕食することを示唆する。

標準サイズ（体重 500 g）のハブにとっての、体重維持、標準的な成長、成長と 2 年ごとの繁殖（雌）という条件下でのおよその最低捕食回数（それぞれ 4, 5, 11 / 年）から、以下の仮定のもとに活動期間における捕食間隔を推定する。仮定：おもな活動期は、3-11月の9か月間（270日）、その間の非活動期間として、年3回<sup>9)</sup>の脱皮前と、推定された回数の捕食後のそれぞれに、5日間とする（西村昌彦の観察からの推定）。すると、捕食回数が  $z$  回の場合の捕食間隔（日）は、次式で示され、

$$(270 - 5 \times 3 - 5 \times z) / z$$

捕食回数が 4, 5, 11 回 / 年の捕食間隔の推定値は、それぞれ 59, 46, 18 日となる。なお、体重 500 g の変温動物では、摂食量は 2322 g / 年、成長量 / 摂食量は 0.21、大きい餌を食う種の餌 1 個体の体重と捕食頻度はそれぞれ 49 g, 102 回 / 年と計算される<sup>13)</sup>。

ハブをケージ内で飼育した場合、餌を食べないと 1 年間で失う体重が全体のおよそ 1/3 という今回の推定結果は、400 g のハブで 20% / 年を失うという推定値<sup>16)</sup> よりやや大きい。後者の調査では例数が少なく、かつ転換率の計算の根拠も弱いから、前者のほうが妥当であろう。

### <謝辞>

野外ケージにおける給餌と記録を担当していただいた、新垣敏・平良成仁・野原祥克・當銘訓啓・森山泉・上里豊・城間篤の各氏に、厚く感謝する。

### IV 参考文献

- 1) 西村昌彦・香村昂男 (1992) 採集直後のハブの水飲みと排泄の頻度とそれにもなう体重の変化—野外における水飲みと摂食の頻度の推定の試み—。両生爬虫類研究会誌, (40): 1-13.
- 2) Nishimura, M. and Kamura, T. (1995) Proportion of reproductive females in habu, *Trimeresurus flavoviridis*, on Okinawa Island. Biol. Mag. Okinawa, 33: 1-9.
- 3) 西村昌彦 (1993) 沖縄島の中・南部と水納島におけるハブの年齢構成の推定。日本生態学会誌, 43: 155-161.
- 4) Nishimura, M. and Kamura, T. (1994b) Body mass

- condition in *Trimeresurus flavoviridis* (Viperidae) from the Okinawa Islands—regional differences with the examination of the sampling methods. Ann. Rep. Okinawa Pref. Inst. Heal. Env., 28: 95-101.
- 5) Nishimura, M. (1998) Relative organ masses with applications of a new index in the viperid snake, *Trimeresurus flavoviridis*, especially in relation to the body mass condition. Biol. Mag. Okinawa, 36: 59-68.
- 6) Shine, R. and Schwarzkopf, L. (1992) The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. Evolution, 46: 62-75.
- 7) 三島章義 (1966) ハブに関する研究。奄美群島産ハブの食性について。衛生動物, 17: 1-21.
- 8) 新城安哲・上田博之・川島由次・西村昌彦 (1991) 沖縄群島におけるハブの餌 1. Akamata, (7): 13-24.
- 9) Secor, S. M. and Nagy, K. A. (1994) Bioenergetic correlates of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. Ecology, 75: 1600-1614.
- 10) Bozinovic, F. and Rosenmann, M. (1998) Energetics and food requirements of the female snake *Phyllodryas chamissonis* during the breeding season. Oecologia, 75: 282-284.
- 11) 香村昂男・島村賢正 (1981) ハブ (*Trimeresurus flavoviridis*) の実験室内飼育 (第二報) —7年間の飼育状況について—。沖縄県公害衛生研究所報, 14: 59-73.
- 12) 香村昂男 (1998) ハブ (*Trimeresurus flavoviridis*) の実験室内飼育 (第4報) —10才以降の飼育と成長の記録。沖縄県衛生環境研究所報, 32: 55-59.
- 13) Peters, R. H. (1983) The Ecological Implications of Body Size. Cambridge U.P., Cambridge, 329pp.
- 14) Dmi'el, R. (1986) Intra- and interspecific allometry of oxygen consumption in snakes. J. Herpetol., 20: 265-267.
- 15) Lillywhite, H. B. (1987) Temperature, energetics, and physiological ecology. In R. A. Seigel, J. T. Collins and S. S. Novak (eds.) Snakes, Ecology and Evolutionary Biology. Macmillan, New York, pp.422-477.
- 16) 西村昌彦 (1986) 飼育下におけるハブ, *Trimeresurus flavoviridis* の体重の変動. Snake 18: 92-100.