

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(中間報告)

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すため、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



図1. 調査地の場所。
星印は滝沢演習林を表す。

生態に関する先行研究が2000年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1,2)を調査地点に選定した。

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～6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6月にかけて、計8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。

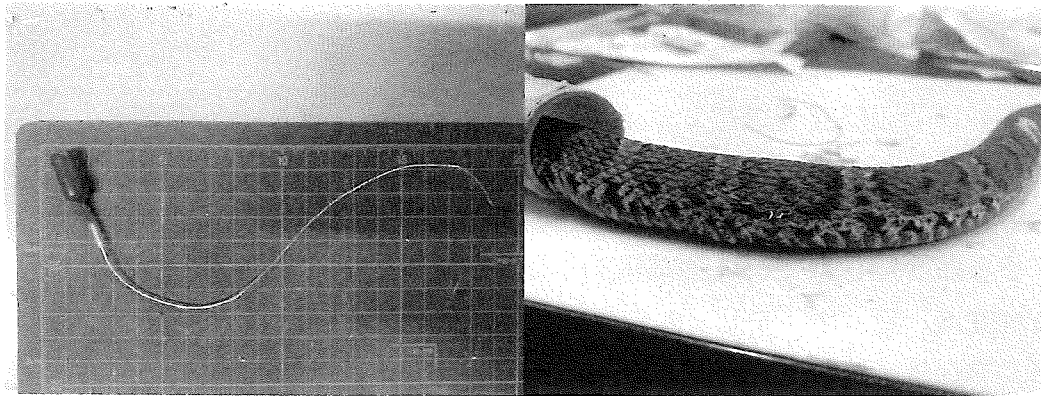


図2. 発信機(SB-2T) (左) とマムシの手術痕の様子 (右)。

表1. テレメ個体の体サイズ

Snake ID	SVL(mm)	TL(mm)	体重(g)	性別
GB015	545	106	105.2	オス
GB016	507	92	105.6	オス
GB017	520	92	107.2	メス
GB018	582	110	105.7	オス
GB020	565	96	171.1	メス
GB022	581	101	188.5	メス
GB023	545	90	124.8	メス
GB024	575	93	169.5	メス

2.4 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(Reinert 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, Sony社)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。これまでの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。2. 攻撃の有無：ニホンマムシが接近した餌動物に対し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した。3. 餌動物の回避行動の有無：マムシの攻撃に対し、餌動物が回避行動を取ったか否かをClark(2012)の手法に則り記録した。



図4. 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）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2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、 $P < 0.05$)。

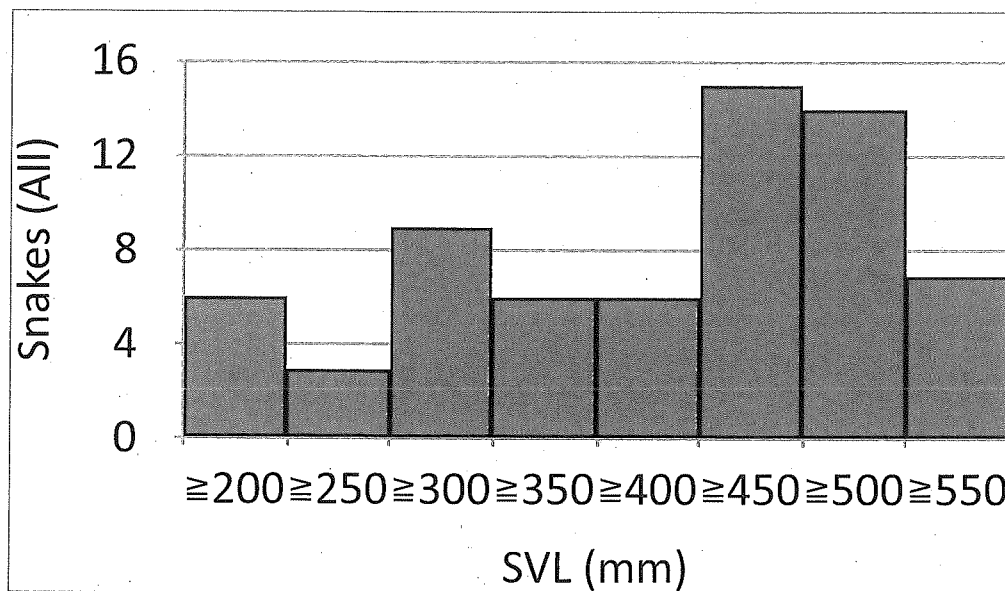


図5. ニホンマムシの頭胴長組成。

食性について、12個体から12個の消化管内容物が得られた(胃内用物11個、糞内容物1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. 得られた胃内用物および糞内容物のリスト。

	種名	個数	割合
哺乳類	アカネズミ <i>Apodermus speciosus</i>	4	58.3%
	ヒメネズミ <i>Apodermus argenteus</i>	1	
	ヒミズ <i>Urotricus talpoides</i>	1	
	ネズミ科体毛(糞内容物)	1	
両生類	タゴガエル <i>Rana tagoi</i>	3	33.3%
	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	8.3%
計		12	

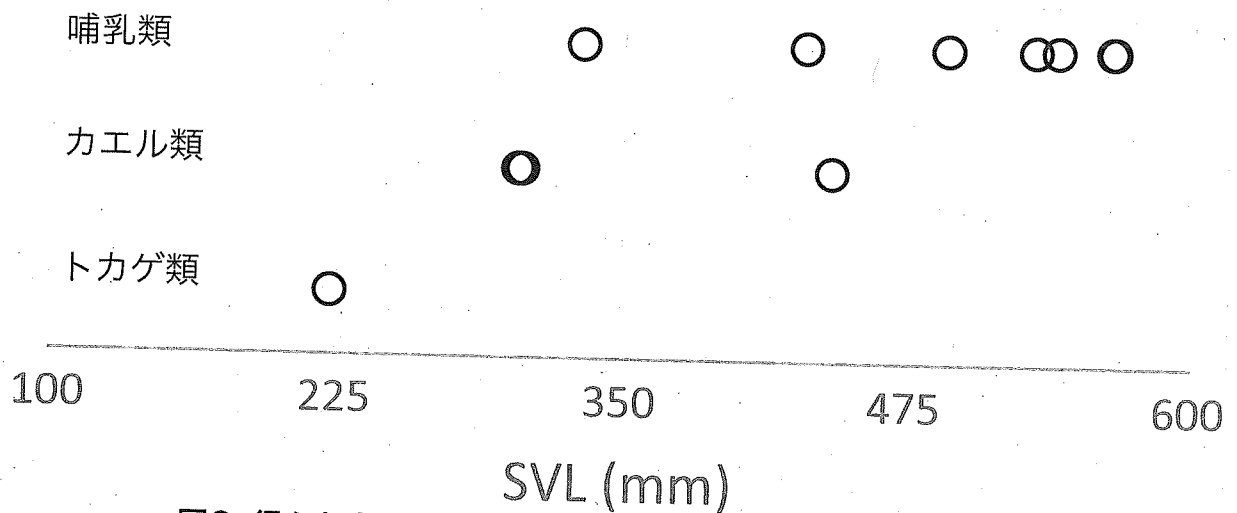


図6. 得られた食性情報とマムシのSVLとの関係。

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のSVL。

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は、現時点では解析できていないため、来年度の最終報告にて報告する。

3.3. 定点カメラ調査

記録したデータについて、日中に撮影したデータについては未だ解析できていない。そのため以下は2020年度9月から2021年度6月に撮影された、606h分の夜間の録画データから得られた結果を示す。

606hの夜間の録画記録の中で、餌動物との遭遇(ヘビと餌動物との距離がおよそ1m以内に接近した場合)を16回記録した(表3)。つまり、マムシは夜間におおよそ0.026prey/hの頻度で餌動物と遭遇していることになる。遭遇した餌種については、全て哺乳類であった。16回の遭遇のうち、餌動物に対する攻撃は3回確認され、その全てが失敗であった。いずれの攻撃においても、餌動物の回避行動が確認された(図7)。

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。



図7. ニホンマムシの攻撃とアカネズミの回避行動(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。
4. アカネズミ(黒枠内)が飛び跳ねて攻撃を回避した。



図7 (続き) .

表3. 餌動物との遭遇時のニホンマムシの反応。-は攻撃が生じなかった場合を表す。

日付	Snake ID	餌種	攻撃成功/ 失敗	回避行動
2021/05/22	GB015	哺乳類(種不明)	-	-
2020/09/06	GB015	アカネズミ	-	-
2021/06/11	GB016	ハタネズミ	失敗	あり
2021/06/04	GB016	アカネズミ	-	-
2021/06/04	GB016	哺乳類(種不明)	-	-
2021/06/04	GB016	アカネズミ	-	-
2021/06/04	GB016	アカネズミ	失敗	あり
2020/09/18	GB016	アカネズミ	-	-
2020/09/16	GB016	アカネズミ	-	-
2021/06/04	GB022	哺乳類(種不明)	-	-
2021/06/05	GB022	哺乳類(種不明)	-	-
2021/04/29	GB022	アカネズミ	失敗	あり
2021/04/29	GB022	アカネズミ	-	-
2021/05/02	GB022	アカネズミ	-	-
2021/05/02	GB022	アカネズミ	-	-
2021/06/03	GB024	哺乳類(種不明)	-	-

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(1939) および養命酒造株式会社(1999)が挙げられる。内田・今泉 (1939) 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、各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(引用)。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. 各地域ごとのマムシの餌タイプの割合。括弧内にはサンプルサイズを示した。

*1: 内田・今泉(1939)より。*2: 本研究。

*3: 長谷川ら、未発表データ、*4: 門脇(1992)、*5Mori (2021)、*6:養命酒製造株式会社(1999)より

	東北地方全域 *1	岩手県滝沢 *2	秋田県田沢湖 *3	茨城県つくば *4	京都府芦生 *5	鹿児島県 *6
哺乳類	68.3% (41/60)	58.3% (7/12)	81.1% (9/11)	28.9% (4/14)	33.3 % (2/6)	8.7 % (18/207)
鳥類	0	0	0	0	0	0.5 % (1/207)
爬虫類	11.7% (7/60)	8.3 (1/12)	9.1% (1/11)	7.1% (1/14)	0	5.3 % (11/207)
両生類	20% (12/60)	33.3 (4/12)	9.1% (1/11)	42.9% (6/14)	66.6 % (4/6)	67.6 % (147/207)
魚類	0	0	0	21.4 % (3/14)	0	5.8 % (12/207)
節足動物 (ムカデ類)	0	0	0	0	0	5.8 % (12/207)
その他 (同定不能)	0	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

本研究により、ニホンマムシの野外での餌動物との遭遇頻度は非常に低いことが明らかになった。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。また、記録された餌動物との遭遇16回の内、3回のみ攻撃が見られ、その全てが失敗であったことから、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は生じず、また攻撃成功率も50%以下であった(Clark 2012; Putman et al. 2016)。このことから、捕食成功頻度の低さは待ち伏せ型のヘビ類に共通する特徴であると考えられる。また、Clark(2012)は、ガラガラヘビの野外での攻撃成功における最も重要な要因は餌動物側の回避行動の有無であることを明らかにした。今回記録された3回の攻撃失敗では、3回の攻撃全てにおいて餌動物による回避行動が観察された。ニホンマムシでも、攻撃成功において餌動物の逃避行動は重要な要因であると考えられる。一方で、餌動物との遭遇や攻撃のサンプルサイズが小さいため、ニホンマムシの攻撃可能な範囲等も算出できず、現状でこれ以上踏み込んだ議論をすることはできない。今後追跡個体数を増やした上で継続して調査を行うことで、サンプルサイズを増やし、ニホンマムシの攻撃範囲(記録された攻撃の内、餌動物との最長距離)を定義することや、攻撃時のニホンマムシの体温データを加えた解析を行うこと等を通じて、ニホンマムシの攻撃成功における要因を詳細に評価する必要がある。

4.4. ニホンマムシの行動圏および活動パターン

残念ながら、現時点ではテレメトリ調査により収集した各個体の場所利用情報の解析ができていない。今後、これらのデータを含めて解析を行うことで、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. 今後の研究計画

今後、以下の計画に沿って研究を実行する。

1. 食性調査

継続してニホンマムシの採集を行い、食性情報を収集する。

2. 個体追跡調査

現在追跡している8個体に加え、さらに7個体に発信機を取り付け、調査を継続する。

3. 定点カメラ撮影

継続して調査を行い、データ量を増やす。

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.
- ・ 門脇正史. 1996. ニホンさん蛇類の群衆生態学—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 organs 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.