

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	児島 庸介
論文題目	Active foraging for toxic prey and chemical protection of offspring by females of <i>Rhabdophis tigrinus</i> (ヤマカガシの雌による毒を用いた子の保護と毒餌の積極的探索)		
(論文内容の要旨)			
<p>生物は捕食に対抗する様々な防御機構を進化させてきた。中でも幅広い分類群で見られるのが、毒を用いて身を護る化学的防御である。毒は自分自身の捕食回避のためだけでなく、子を捕食者から護るのにも使われる。餌由来の毒を子の保護に利用する種では、一般に母親が摂取する毒の量が子に含まれる毒量と防御の有効性を決める。そのため、有毒な餌を捕食して積極的に毒を摂取する雌は、多量の毒をもつ捕食されにくい子を産むことができると考えられる。両棲類食のヘビであるヤマカガシは頸腺と呼ばれる特殊な器官をもち、そこに餌のヒキガエルから取り込んだ毒を貯蔵して捕食回避に利用している。また、本種の雌は自分がヒキガエルから得た毒を卵に供給することで、生まれつき頸腺に毒をもった子を産むことができる。本研究では一連の野外調査と室内実験によりヤマカガシの採餌生態を調べ、妊娠雌が子に与える毒を得るためにヒキガエルを積極的に捕食しているという仮説を検証した。</p> <p>第1章では、長期的ラジオテレメトリ調査により、ヤマカガシの空間的分布、行動圏サイズ、移動パターンを明らかにした。妊娠期にあたる5-6月のヤマカガシは雌雄ともに川沿いに集まる傾向があったが、雌だけが時おり川から離れた山中に移動することが分かった。第2章では、ヤマカガシの餌資源であるカエル類の各環境での相対的な密度と、ヤマカガシの環境利用パターンを明らかにした。その結果、ヒキガエルは森林に棲息し、タゴガエルやアオガエル類に比べて著しく密度が低いことが分かった。また、5-6月のヤマカガシの環境利用には性差があり、雄は草地を優先的に利用したのに対し、雌は草地と森林の両方をよく利用していた。このことから、妊娠雌が森林においてヒキガエルを積極的に探索している可能性が示された。第3章では、行動観察と胃内容物調査により、妊娠雌の各環境での行動と餌の構成を明らかにした。妊娠雌は森林では他の環境にいる時よりも頻繁に餌探索行動を示した。さらに、妊娠雌は森林では密度の低い餌であるヒキガエルを主に捕食していた。また、餌探索行動と餌の構成には妊娠雌の間で個体差があり、森林で餌探索をしてヒキガエルを主に捕食する個体と、ほとんど森林を利用せず、草地においてアオガエル類を主に捕食する個体がいることが明らかになった。第4章では、Y字型迷路を用いた行動実験により、餌への選好性を調べた。ヒキガエルの匂いとモリアオガエルの匂いをヤマカガシに提示した場合、妊娠雌は雄や非妊娠雌よりも有意に高い頻度でヒキガエルの匂いを選んだ。</p> <p>以上の結果から、ヤマカガシの雌は季節間で餌探索のパターンを変化させ、妊娠期にヒキガエルを積極的に捕食していることが明らかになった。母親によるヒキガエル毒の子への供給とそれに関連するヒキガエルの積極的探索は、子を捕食者から護ることに繋がる一連の適応的形質であると考えられる。毒を用いた子の保護は昆虫をはじめとする無脊椎動物で盛んに研究されているが、脊椎動物の系を対象とした生態学的研究はこれまでほとんど行われていない。ヤマカガシにおける生態的に統合された子の保護機構の例を示した本研究は、複雑な子の保護機構が無脊椎動物と脊椎動物において並行的に進化したことを示唆している。</p>			

(論文審査の結果の要旨)

母親による子の世話は動物界で広く見られる行動である。卵の保護や幼体への給餌などは典型的な事例である。一方、体に毒を持つことで身を守っている動物においては、母親が卵や胚に毒成分を供給することによって、子の生存率を上げている例が知られており、これも広義の母親による子の世話と見なせる。幼若期は特に捕食にさらされやすいため、十分な毒を備えていることは捕食回避において重要である。特に、毒を自分自身で生成できず、食物から取り入れる必要のある動物の場合は、摂食を開始する前の生まれてすぐの幼体にとって、母親からの毒の供給は極めて重要となる。申請者は、餌由来の毒を持つヘビであるヤマカガシに着目し、妊娠時期の母親が子に毒を十分に供給するために、積極的に採餌行動を変えているかどうかを野外調査と室内実験に基づき検証した。

ヤマカガシは、口腔内にある通常の毒腺とは個体発生的にも進化的にも由来が全く異なる頸腺と呼ばれる毒器官を頸部背面の皮下に持つ。頸腺に蓄えられている毒の成分はヒキガエルの皮膚毒の主成分と同じであり、ヤマカガシは餌として食べたヒキガエルから毒成分を取り入れていることが明らかにされている。さらに、ヤマカガシの妊娠雌は体内にある卵に毒成分を供給することが可能で、その供給量は母親が持つ毒量と関連することがわかっている。これらの事実から申請者は、ヤマカガシの雌は毒量の多い子を生産するために、妊娠時にはより積極的にヒキガエルを摂食するという仮説を立てた。

一般に、ヤマカガシはカエル類全般を主食としており、ヒキガエルはその食性の一部を占めるに過ぎない。また、ヒキガエルとそれ以外のカエル類では生息場所が異なる。そこで、まず申請者は、ヒキガエルを積極的に採餌するために、ヤマカガシ妊娠雌は採餌活動の場所やパターンを変えると予測した。これを検証するため、ヤマカガシに電波発信器を取り付け、芦生研究林において5年間に渡って合計22個体を追跡し、その行動圏と移動パターンを明らかにした。さらにこれと並行して、調査地におけるカエル類の分布を調べた。その結果、妊娠時期の雌は、妊娠時期以外の雌および雄とは異なった移動パターンや環境利用を示すことを明らかにした。また、これらの差異は妊娠雌がヒキガエルのより豊富に生息する森林域を利用していることを反映しており、実際、森林内においてはヒキガエルを積極的に捕食していることを示した。一方、室内においてY字迷路実験を行い、妊娠時期の雌はヒキガエルの匂いのついたトレールを選好することを示した。

母親から子への毒の供給は動物界全体では決して珍しい現象ではない。しかし、妊娠時期の雌が子へ毒を供給するためにその時期だけ積極的に採餌行動を変えていることを野外調査で示した例は皆無に等しい。申請者は、寿命が数年以上あり、野外での連続個体追跡が可能であるヘビを材料とすることにより、長期野外調査を敢行し、この課題に挑んだ。野外調査は、ただ単調に同じ内容を毎年繰り返すのではなく、得られたデータを随時解析しながら、仮説の検証へ向けて新たな調査方法を取り入れていくなど、創意工夫が見られる。また、長期調査と室内実験を同時並行で進め、観察と操作実験を巧み

に組み合わせることにより、仮説の検証へと導いている点は高く評価できる。さらに、妊娠雌によるヒキガエルの積極的な採餌は、より多く存在する他種のカエル類を無視したり、より体温調節に適切な場所から離れるという高いコストをかけてまで行われていることを示した。このように、豊富な餌資源を敢えて避けて、子のための毒源となる餌を採餌することに専念している行動は極めてユニークであり、母親による子の世話の貴重な野外研究事例と見なせる。また、これらの結果は、餌認知メカニズムの変化や嗜好性の変化など、関連分野にも新たな研究課題を投げかけるものである。

よって、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成26年1月20日に論文内容とそれに関連した口頭試問を行った結果、合格と認めた。なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： _____ 年 _____ 月 _____ 日以降