

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	浜中 京介
論文題目	Feeding characteristics of a generalist pit viper, mamushi (<i>Gloydius blomhoffii</i>), to different prey types (広食者ニホンマムシにおける多様な餌タイプに対する捕食特性)		
(論文内容の要旨) <p>ある餌種に対応する採餌行動の特殊化は、特定の分類群を専食する動物において顕著である。しかしながら、異なる特徴をもつ様々な分類群を餌とする広食者であっても、しばしばその餌の種や大きさ等に合わせた行動をとることが知られている。多くの広食者は、どの餌に対しても普遍的に使われる単一の餌認知の方法や採餌行動よりも、それぞれの餌に対して最適な行動を選択することによって採餌の効率を上昇させていると考えられる。本研究では、多様な分類群の動物を餌とする広食性の毒ヘビであるニホンマムシ (以下マムシ) を用いて、様々な餌に対する餌認知や捕食行動といった採餌に関する特性の違いを検証した。</p> <p>マムシを含むマムシ亜科のヘビは、他のヘビ類と同様に餌認知において主に化学感覚を用いるが、それに加えてピット器官と呼ばれる熱感知器官によって、餌動物の体温にも反応することが知られている。第1章では、内温動物と外温動物それぞれに対するマムシの餌認知において、鋤鼻器によって感知する化学刺激とピット器官によって感知する温度刺激が異なった効果を持つ可能性を検証した。その結果、どちらの餌タイプに対しても化学感覚による餌種の認知が先行しておこなわれ、化学刺激が内温動物のものである場合にのみ温度感覚による反応が強く誘発されることが示唆された。</p> <p>第2章では、ヘビにとって危険な餌となり得るネズミを捕食する際、餌の大きさがマムシの捕食行動に与える影響について、マムシと近縁な広食者であるヒメハブとの比較を通して検証した。その結果、ヒメハブは餌への咬みつき後、大きさにかかわらずほとんどのネズミを顎で保持した一方、マムシは全てのネズミに対して、咬みついて毒を注入したあと、一旦放して毒が回るのを待つ行動を取るなどの種間での違いが見られた。さらにマムシは、大きいネズミほど咬みつく回数を増やすことが明らかになった。こうした捕食行動の違いは、野外においてヒメハブがカエルを主食とする一方、マムシはより高い頻度でネズミも捕食するという、食性の差に起因する可能性がある。</p> <p>第3章では、マムシの野外食性の中で唯一の無脊椎動物であるムカデに対して、マムシの毒がどの程度の効果をもつのかを調べた。その結果、マムシの毒はネズミやカエルといった他の餌と比べてムカデに対しては効果が非常に低いことが明らかになった。この結果は、餌となる動物に対して強い毒性を進化させると一般に言われるマムシ類においても、主要な餌と生理的機構が大きく異なる餌に対しては強い毒性が進化しにくいことを示唆している。</p>			

第4章では、マムシが他の餌とは異質なムカデをどのように認知し、捕食するのかを調べるため、化学刺激に対する嗜好性実験と対面実験をおこなった。その結果、マムシはムカデの体表の化学刺激や通常時のムカデにはほとんど反応せず、マムシのムカデ食が誘発されるには特定の条件が必要であることがわかった。すなわち、ストレス状態のムカデやその死体には比較的よく反応するという結果が得られ、マムシにとって潜在的に危険な餌であるムカデに対して、よりリスクの少ない捕食行動が発達している可能性が示唆された。

以上の研究により、幅広い分類群の動物を餌とするマムシにおいて、それぞれの餌に対応した餌認知方法や捕食行動が見られることが確認された。今後、マムシの広食者としての形質の進化をより深く理解するためには、今回調査した以外の分類群の餌に対する行動や、マムシと食性の異なる様々な近縁種との比較が必要である。

(論文審査の結果の要旨)

毒を持つ動物は多様な分類群で知られ、その毒の機能は大きく二つに分けられる。すなわち、自分の身を守るための防御の機能と、餌を食べる際の捕食補助の機能である。毒ヘビ類の毒は、後者を本来の機能として進化してきたと考えられている。毒ヘビが動物を襲う際に、どのように毒を使って獲物を殺し、捕食するかについては、北米産のガラガラヘビ類を対象にした多くの研究がなされてきた。一方、毒ヘビが防御のために二次的に毒を利用することも珍しくなく、ヒトが毒ヘビに咬まれるのはこのためであり、臨床医学的重要性から毒ヘビの毒性は多くの種で研究されている。

世界には数百種の毒ヘビが分布し、様々な脊椎動物が餌として利用され、小型の節足動物を食べる種も存在する。しかしながら、その捕食行動に関わる研究のほとんどは北米産の種を対象とし、ネズミ類を餌動物として扱ったものである。さらに、毒性の研究のほとんどは臨床医学的な視点によるため、実験用マウス（ハツカネズミ）に対する毒性検定に偏っている。申請者はこの知見の偏りに目をつけ、ネズミ類以外に、爬虫類、鳥類、両生類、オオムカデ類なども食べる広食者であるニホンマムシの餌認知や捕食行動、毒性に関する実験的研究を行った。

ヘビ類は、舌の出し入れにより外界の化学物質を口腔内の鋤鼻器に運び込むことによって餌を認知し、識別する。また、毒ヘビ類のうちマムシ亜科に属する種は、赤外線により温度を感知するピット器官を持つ。第1章では、内温動物であるネズミと外温動物であるカエルの化学刺激を異なる温度条件下でニホンマムシに提示し、化学感覚によりネズミ類であると感知した場合のみ、温度刺激に依存した詳細な餌の確認が行われることを示した。

第2章では、餌の大きさが捕食行動に与える影響を、近縁属の一種であるヒメハブとの比較を通して調べた。その結果、ニホンマムシは餌の大きさに関わらず、咬みついて毒を注入したあと、一旦餌を放して毒が回るのを待つ行動をとること、餌を呑み込む際に毒牙を餌の保持に使用しないことなどを明らかにした。一方、ヒメハブは基本的に餌をくわえたままで、まれには巻きつく行動もし、毒牙を利用して餌を呑み込むことを示した。

第3章では、オオムカデに対するニホンマムシの毒性を調べ、その毒はネズミやカエルに比べて効果が低く、一回の咬みつきだけではムカデを殺せないことを示した。

第4章では、ニホンマムシがオオムカデをどのように認知し、捕食するのかを調べるため、化学刺激に対する嗜好性実験と対面実験を行った。その結果、ニホンマムシはムカデの体表の化学刺激や通常時のムカデにはほとんど反応せず、ストレス状態のムカデやその死体に比較的よく反応することを示した。これにより、ニホンマムシにとって潜在的に危険な餌であるオオムカデに対して、よりリスクの小さい捕食行動が発達している可能性を示唆した。

毒ヘビの捕食行動に関する知識は、限定されたごく一部の分類群による特定の餌に対する観察に基づいており、また、多様な動物群を獲物とするにも関わらず、毒性の

研究はマウスに対するものに偏っていた。申請者は広食者であるニホンマムシを対象にすることにより、体温の高低などの餌の持つ特性に合わせて使用する感覚器の依存度を変えていること、捕食行動はこれまで報告されている典型的なパターンに当てはまること、どのような餌タイプにも効果的な毒を持つのではなく、毒の効果の低い危険な餌を利用する際には特異的な捕食手段を持つことなどを明らかにした。加えて、オオムカデ食はクサリヘビ科に属する多くの種で知られているものの、その認知手段や毒の効果調べたものは皆無であり、ヘビ類におけるムカデ食についての知見を飛躍させた。

以上のことから、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、令和4年1月14日に論文内容とそれに関連した口頭試問をおこなった結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： _____ 年 _____ 月 _____ 日以降