

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	松本 和将
論文題目	Foraging strategy and social behavior of a snake (<i>Lycodon semicarinatus</i> , Colubridae) feeding on sea turtles (ウミガメを捕食するアカマタ (ナミヘビ科) の採餌戦略および社会行動の解明)		
(論文内容の要旨)			
<p>一般的に、爬虫類は他の脊椎動物に比べて社会性が低いとされる。爬虫類の中でも、ヘビは最も社会性が乏しく、野外において社会行動が定量的に観察されたことはほとんどない。しかし、ヘビの食物としては特殊なウミガメを採餌する種において、社会行動を示唆する現象が先行研究によって報告された。本研究では、ヘビの社会行動を定量的な観察に基づいて解明するために、沖縄島でウミガメを採餌するアカマタを対象に野外調査を実施した。</p> <p>アカマタは、中琉球の島々に生息する夜行性のヘビである。ほとんどの陸生小型脊椎動物を食べる広食性であり、砂浜ではウミガメの卵および孵化幼体を採餌する。第1章では、ルートセンサスと定点ビデオカメラ撮影を用いて、砂浜にパッチ状に分布するウミガメの産卵巣を利用するための採餌行動を調べた。その結果、アカマタは採餌するのに適した産卵巣を砂浜で探し回る採餌戦術のみを使うことが観察され、単一採餌戦略者であることが確認された。一方、慶良間諸島では、砂上に出てくる孵化幼体を待ち伏せる採餌戦術も併用する混合採餌戦略者であることが報告されている。したがって、アカマタの採餌戦略には地理的変異があることが示された。また、産卵巣で採餌に成功しなかった場合、常に約5分でその産卵巣を放棄する行動が観察された。この決まった時間でパッチを諦める行動は、最適採餌理論の一つとして予測されている理論モデルである 'Giving-up time rule' を支持した。</p> <p>ウミガメの産卵巣には複数のヘビが集まり、個体間干渉が頻繁に生じる。第2章では、この個体間干渉を定点ビデオカメラによって撮影し、定量的な野外データに基づいてアカマタの社会行動を評価した。その結果、アカマタは以下の5つの社会システムを発現させていることが分かった。1, なわばり制: ウミガメの産卵巣上でコンバットダンス (儀式的闘争) によって他個体を排除して、餌資源を防衛した。2, 順位制: 産卵巣の占有者に攻撃するか否かは相手によって異なった。その意思決定は、相手のにおいに基づいた個体認知が関係していると考えられた。3, 順番待ち行動: 占有者に攻撃せずに離れたヘビは、相手が食べ終わるまで近くで待機した。4, 専門化 (社会的な集団による採餌は、一部の個体が特定の役割を担うことで、集団に属するメンバー全体の利益が増す): 大型のヘビが産卵巣で採餌することで、地中の卵群まで通じるトンネルが形成された。これを利用することで、その他の多くの個体が大きな利益を得た。5, 社会的忌避: 産卵巣で孵化幼体を捕獲すると、それを啜えたまま植生帯内へと持ち去った。これは、他個体との過度な接触を避けるためと考えられ</p>			

た。

第3章では、アカマタによる集団形成を明らかにするために、複数のヘビの移動パターンと行動圏をラジオテレメトリー法によって追跡した。その結果、ヘビの年間の活動域は基本的に内陸部の森林内であったが、ウミガメの産卵期（4月から9月）には砂浜をしばしば訪れることが分かった。さらに、砂浜では複数のヘビが集中する場所が稀に発生し、小集団が短期的に形成された。この集団形成には、トンネルが掘られているなどの特定の条件を有した産卵巣が関与していることが示唆された。

本研究は、単独性のヘビが一時的な小集団の中で社会行動を発現していることを定量的な野外観察に基づいて示した。この発見は、ヘビの社会性を再評価する機会だけでなく、動物の社会研究においてヘビが特別な役割を担う可能性があることを示した。例えば、特定の条件下でのみ社会行動を発達させるヘビは、“どのように動物の社会が誕生するのか？”という問いの解決の一助になると考えられる。

(論文審査の結果の要旨)

動物は基本的に、その生涯の中で同種他個体との何らかの行動的干渉を持つ。配偶に関わるとき以外には他個体との干渉をしない種もあれば、高度な「社会」を形成している種もあり、そのような違いを生み出した進化的要因の探究は、動物行動学や進化生物学における大きなテーマのひとつである。

現生種が1万種に及ぶ爬虫類では、恒常的に集団で生活する種はまれであるが、なわばりなどの社会関係を示す種は少なくない。しかし、爬虫類の約4割を占めるヘビ類は基本的に単独生活者で、繁殖期以外に他個体と干渉を起こすことはまれであり、配偶相手以外の資源を防衛する種はほとんど知られていない。

アカマタは琉球列島中部に固有の比較的大型のヘビである。先行研究により、無人島の特殊な餌環境下に生息するアカマタが餌を巡っての闘争行動を示すことが報告されていたが、アクセスが難しい離島での現象であるため、定量的な観察はなされておらず、また、他の生息域での調査もなされていなかった。そのような中で、申請者は沖縄本島の北端の海岸域で類似の現象が生じていることに気付き、長期野外調査を実施して、ヘビ類ではこれまでに知られていない特異的な個体間干渉が起きていることを明らかにした。

第1章では、アカマタの採餌行動を目視とビデオ撮影により詳細に観察し、夜間に浜辺に出現しているアカマタは、ウミガメの産卵巣を見つけ出してその中の卵や孵化直後の幼体を襲って食べていること、その際には、先行研究で報告されているような待ち伏せ型の採餌は行わず、探索型の採餌様式のみを使っていること、最適採餌戦略の一つとして提唱されている「Giving-up time rule」の理論モデルを支持する採餌パターンを示すことを明らかにした。

第2章では、ウミガメの産卵巣での採餌の際に起こっているアカマタの個体間干渉を分析し、5つの社会的干渉を確認した。すなわち、餌資源を防衛するためのなわばり制、順位制、順番待ち行動、作業の専門化、および、社会的忌避である。また、これらの社会的行動が生じる要因として、砂中深くにある産卵巣の餌にたどり着くためにトンネルを掘ること、さらに、巣に届くまでのトンネルを掘ることができるのは大型個体だけであることをあげ、本調査地で特異的な社会的行動が生じている原因を考察した。

第3章では、年間を通したウミガメへの依存度を明らかにするために、アカマタの移動パターンと行動圏をラジオテレメトリー法により調べた。これにより、アカマタの行動圏は基本的に内陸部の森林内であり、ウミガメが餌として利用できる時期にのみ断続的に砂浜に移動し、この際に複数個体が特定の巣に集中することが起因して、様々な社会的干渉が生じていることを示した。

ヘビ類は隠棲的な動物であり、一般に生息密度も高くないため、自然状況下でその行動を継続的、定量的に観察することは非常に難しい。特に、個体間の干渉を野外で頻繁に観察するのは極めて困難である。申請者は、追跡しやすい開けた砂浜に出現

し、ウミガメの巣というピンポイントにおいて採餌活動を観察できる利点を活かし、ビデオによる定点撮影を駆使した長期観察を続け、へビ類の行動においてはこれまでに類を見ない定量的野外データを得た。さらに、単独生活者であると考えられているへビ類では予想されていなかった興味深い社会的行動を発見し、その起因についての考察を行っている。これにより、なぜへビ類では社会的行動が生じにくいのか、あるいは、どのような条件がそろえば生じ得るのかを推考しており、爬虫類、ひいては動物一般における社会制の進化の考察につながり得る興味深い成果をあげた。

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6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