

(続紙 1)

| | | | |
|--|---|----|-------|
| 京都大学 | 博士 (理学) | 氏名 | 福田 将矢 |
| 論文題目 | Factors involved in the evolution of firefly toxin utilization in natricine snakes genus <i>Rhabdophis</i> : approaches from chemical recognition, morphology, and feeding behavior (ナミヘビ科ヤマカガシ属におけるホタル毒利用の進化に関わった要因：化学認知、形態、行動的形質からの探究) | | |
| (論文内容の要旨) | | | |
| <p>他の生物が作った毒を再利用し、自らの防御に用いるという毒の二次利用は、動物界で広くみられる現象である。東アジアから南アジアにかけて広く分布するヤマカガシ属ヘビ類はヒキガエルを捕食し、ヒキガエルが持つステロイド毒の1グループ(ブファジェノライド;以下BD)を自らの防御に用いることが知られている。近年の研究により、ヤマカガシ属の中で主食がカエルからミミズへと変化し、またミミズ食の一部の種において、毒源がヒキガエルからマドボタルの幼虫へと変化したことが明らかとなっている。本研究では、これらの種において新たな毒源の利用がどのようにして起こったのか、その要因を探ることを目的とした。</p> <p>ヘビ類では餌となる動物を認知する際に化学刺激を用いることが知られている。ヒキガエルからホタルという毒源の変化が起こった要因の一つとして、ヒキガエルとホタルに共通の化学物質が含まれている可能性を考え、第1章ではこの化学物質の探索を行った。第1-1章では、ホタルを毒源とするチフンヤマカガシに着目し、チフンヤマカガシはBDを持つマドボタル亜科ホタルとBDを持たないホタル亜科ホタルを区別するのかを調べるための行動実験を行った。その結果、チフンヤマカガシはマドボタル亜科のみに嗜好性を示した。第1-2章では、ヤマカガシ属の中で祖先的な食性形質を持つヤマカガシがヒキガエルを認知する際に利用する化学物質の特定を試みた。ヒキガエルの皮膚分泌物をヘキササン及びメタノールに溶解させヤマカガシに示したところ、BDの混合物が含まれる区画に最もよく反応した。このことから、ヤマカガシはBDの混合物を手掛かりとしてヒキガエルを認知することが推測された。</p> <p>第2章では、ヤマカガシ属の中で主食がミミズに変化した種では、ヒキガエルよりもホタル幼虫を毒源とする方が採餌面で有利という仮説のもと、形態および採餌行動の比較を行った。第2-1章では、カエルやヒキガエルなどの大きい餌を食べる種と、ミミズやホタル幼虫などの小さい餌を食べる種では頭部形態や呑み込める餌の最大サイズなどに差があると考え、食性および毒源の異なるヤマカガシ属4種を対象に形態比較を行った。その結果、カエルよりもミミズを食べるミゾクビヤマカガシ種群の方が小さい頭サイズを持つこと、ホタル幼虫を毒源とするチフンヤマカガシの方がヒキガエルを毒源とする種よりも方形骨の長さがより短いことが示された。さらに、チフンヤマカガシはリター層の下などに生息するミミズやホタル幼虫を探索するのに適応した頭部形態を持つことが示唆された。第2-2章ではチフンヤマカガシを対象に、ホタル幼虫およびミミズを採餌する際の行動の比較を行った。その結果、ヘビがホタル幼虫を呑み込む</p> | | | |

時間はミミズを呑み込む時間よりも長いことが示された。ヘビがホタル幼虫を呑み込む際、付属肢が口の端などに引っかかる様子が確認されたことから、これら付属肢の有無が呑み込み時間の違いに起因している可能性が考えられた。

本研究では、ヤマカガシ属においてホタルという新規の毒源の獲得に関わった要因として、ヒキガエルとマドボタルが持つ化学成分の類似性、また、ミミズとホタル幼虫における形態の類似性などを考えた。これらの仮説を支持する結果として、ヤマカガシはヒキガエルとマドボタルが共通に持つ毒成分であるBDの混合物に反応を示すこと、またチフンヤマカガシでは、ヒキガエルよりもサイズの小さいミミズやホタル幼虫に適した顎サイズを持つことが示唆された。ヤマカガシ属における毒利用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ミゾクビヤマカガシ種群を対象とした餌認知行動や頭部形態の比較などの今後の研究が必要である。

(論文審査の結果の要旨)

毒を持つ餌を食べることによりその毒を体内に蓄積し、自分自身の防御に再利用する動物は、チョウなどの昆虫をはじめとする多くの動物群で古くから知られている。アジアに生息するヤマカガシ属のヘビ類は、餌毒を防御に再利用することが知られている唯一の爬虫類である。ヤマカガシ類は頸部背面の皮下に頸腺と呼ばれる特殊な器官を持ち、ここに餌から取り込んだ毒物質であるブファジェノライド類(BD)をためる。いわゆる毒ヘビが持つ毒は口腔上部にある毒腺で生合成され、獲物を殺すなどの捕食の補助を主な機能として進化してきたとされる。これに対し、頸腺の毒はまったく別の物質で、防御専用で使用される。

ヤマカガシ類の多くはカエルを主食とし、頸腺の毒はヒキガエル類の皮膚毒に由来する。ヤマカガシ属は約30種が知られているが、その中で派生的なクレードを成す中国産のミゾクビヤマカガシ種群はミミズを主食としている。さらに、本種群の一部の種は毒をマドボタル類の幼虫から取り入れる。自然界でBDを持つことが知られている動物群はヒキガエル類とマドボタル類のみであり、前者から後者へ毒源を移行する進化がヤマカガシ属の祖先種において生じたことが分子系統学的な知見から推察されている。申請者は、分類学的にも生態学的にもかけ離れたヒキガエルからマドボタル幼虫への毒源の移行はどのようなメカニズムが関与して起こったかを解明することを目的として、行動学的、化学的、形態学的分析を行った。

第1章では、申請者は餌の認知に関わる化学物質に着目した。一般にヘビ類は、化学感覚器により餌が持つ揮発性・非揮発性物質を検知し、自分が食べるべき餌を認知する。申請者は、ヒキガエルとマドボタルが共通に持つ物質として毒成分そのものであるBDに着目し、ヤマカガシ類はBDを餌の認知の手がかりとしていると考え、これが毒源移行を仲介する要因の一つとなったと予測した。そこで、カエル食またはミミズ食の種に、単体のBD、及び、ヒキガエル皮膚毒液から分画した様々な化学物質を提示した。また、チフンヤマカガシにBDを持つホタルと持たない他グループのホタルを提示し、その嗜好性を調べた。その結果、単体のBDに対する反応性は低いものの、BDの混合物または前駆物質への反応性が高いこと、BDを持たないホタルへの嗜好性が低いことを示し、BDが毒源移行に関わった可能性を示唆した。

第2章では、ミミズ食がマドボタル利用への橋渡しになったと予測し、ミミズの探索や捕食に適した頭部や歯の形態がマドボタル採餌を促進した可能性を調べた。形態比較の結果、カエル食の種に比べてミミズ食の種は、半地中生の餌を探索するのに適した頭部構造をしていることを示した。一方、ミミズ食の種は必ずしも効率よくホタルを呑み込めるわけではないという予想外の現象も発見した。

進化の過程で過去に生じた変化の駆動要因を探究することは簡単ではない。本研究では、現在利用している餌の持つ特性が新たな餌の獲得を促進する引き金となるという申請者の発想をもとに、ヒキガエルとマドボタルとの化学的共通性、ミミズ

とマドボタル幼虫の効果的な探索や採餌に共通する形態的、行動的特性に着目し、他の動物群では類を見ない、大きく隔った分類群間をまたぐ毒源の移行現象の解明に挑んでいる。その結果、毒源移行の進化メカニズムを解明する興味深い糸口を見つけ出した。これは、ヘビ類だけでなく、動物界で普遍的に見られる餌毒の再利用という現象の進化の理解にもつながり得る成果とみなせる。

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7月25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