

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	Syahfitri Anita
論文題目	The nuchal gland system in Indonesian snakes: insights from function, structure, and evolution (インドネシア産ヘビ類の頸腺システム：機能、構造、および進化的視点からの考察)		
(論文内容の要旨)			
<p>捕食者に対する防御のために毒物質を体内に蓄えている動物は多くの分類群で知られている。毒物質はその動物自身が生合成する場合と、餌が持つ毒を取り込んで二次的に利用する場合とがある。後者については、ドクチョウをはじめとする無脊椎動物やヤドクガエル類などの脊椎動物を対象に多くの研究がなされてきた。頸腺はアジアに分布する約20種のヤマカガシ属ヘビ類でのみ知られている特異的な防御器官であり、餌のヒキガエルやホタルから取り入れた毒物質(ブファジエノライド類)を貯蔵する。餌毒を再利用する他のほとんどの動物の場合は、取り込んだ毒は筋肉などの既存の組織に蓄積されるのに対し、頸腺は取り込んだ毒の貯蔵専用に進化した頸部背面皮下に位置する特殊な器官であり、ヤマカガシ属の祖先種で1度だけ進化したと考えられている。</p> <p>インドネシアは高い生物多様性を示す地域であり、ヤマカガシ属を含むユウダ亜科ヘビ類の種数も多いが、インドネシア産ヘビ類の頸腺システムに関わる研究はこれまでほとんどなされていない。そこで、本論文では、インドネシア産ヤマカガシ属において頸腺に関わる4つの側面から調査を行った。</p> <p>第1章では、アカクビヤマカガシの対捕食者行動を調べ、どのような要因が頸腺に依存した防御反応の頻度を高めるかを実験的に調べた。その結果、小型の個体ほど頸腺依存の行動を示す傾向があること、特に、体長あたりの体重が小さい個体ほどその傾向が顕著であることがわかった。</p> <p>第2章では、アカクビヤマカガシにおける餌由来の体表化学物質に対する選好性を調べた。その結果、野外食性として知られている無尾類への選好性が高いこと、特にヒキガエル類を好むことが明らかになり、頸腺の毒源としてヒキガエル類を利用していることが推察された。さらに、ヒキガエル科の中でも選好性に違いがあることを発見した。</p> <p>第3章では、ヤマカガシ属の複数種を対象に頸腺の形態を解剖により調査した。また、これらの頸腺液、および、ヒキガエルの耳腺毒に含まれる化学成分を分析した。その結果、インドネシア産ヤマカガシ属の形態は多様であること、特に、スラウェシ島固有種はこれまで報告されていない部位に特殊な形態の器官を持っていることが明らかになった。一方、化学成分分析の結果、これらのヘビ類とヒキガエル類は極めて多様なブファジエノライド類を持つことがわかり、また、インドネシア産ヤマカガシ類はヒキガエルの毒成分をそのまま再利用する場合と、部分的に化学変換する場合とがあることが推察された。</p>			

第4章では、インドネシア産ヤマカガシ属の分子系統樹を作成し、ヤマカガシ属全体の系統関係は概ね既存の報告と一致することを確認した。また、インドネシア産の複数種において隠蔽種が存在することが示された。一方、スラウェシ島固有種は、これまでに知られていた頸腺を持つ種のクレードとは別のクレードに位置することが示され、頸腺システムの進化はこれまで考えられていたように1回だけではなく、独立に複数回生じた可能性があることが示唆された。

以上のことから、インドネシア産ヤマカガシ属の持つ頸腺システムはこれまでに知られていない特徴を持つことが明らかとなり、頸腺システムの進化起源や多様化についての解釈を改めて見直す必要があることが示された。

(論文審査の結果の要旨)

防御のために化学物質を使用する動物は多くの分類群で知られている。防御用の化学物質は自分自身で生合成する場合と、餌が持つ毒物質を取り入れて再利用する場合とがある。後者では、毒成分は筋肉や臓器などの既存の器官に蓄えられることが普通であるが、アジアに広く分布するヤマカガシ属のヘビ類には、餌毒を貯蔵するための専用器官である頸腺と呼ばれる特殊な構造物を持っている種が存在する。現在、約20種が頸腺に相当する器官を持っていることが知られており、これらは共通祖先種において一度だけ進化したと推測されている。しかしながら、頸腺の詳細な形態や構造、含まれる毒の化学成分とその由来、関連した防御行動の詳細な観察などは、日本産のヤマカガシを含むごく一部の種でしか明らかにされていない。インドネシアはヤマカガシ属の分布域の南東限であり、8種が分布している。しかし、これらの種の頸腺に関する情報は極めて少なく、固有種である4種に関してはその有無すら確認されていない。申請者は、インドネシア産のヤマカガシ類に着目し、頸腺の有無を調べ、形態観察を行うとともに、頸腺に関与する行動学的、化学的分析を行った。さらに、分子系統解析を行うことにより、頸腺システムの進化についての再検討を試みた。

第1章と第2章では、これまで広域分布種とされていたが、分子遺伝学的解析により、2年前に複数種に分割され、現在ではインドネシア固有種となったアカクビヤマカガシを対象に、行動学的実験を行なった。第1章では、頸腺に依存していると考えられる特異的な防御行動に着目し、体サイズ(年齢)と頸腺への依存度との関係を調べた。頸腺に蓄えられる毒は餌から得ているため、より成長した個体ほど毒を多く溜めていることが予測されるので、体サイズと頸腺への依存度は正の相関を示すという仮説を立てた。しかしながら、予想に反し、小さな個体ほど頸腺に依存した防御行動をする頻度が高いことを示した。

第2章では、餌の体表化学物質に対する反応性を比較することにより、潜在的な餌動物への選好性を比較した。その結果、毒源となっていると考えられるヒキガエル科にもっともよく反応するものの、ヒキガエルの中でも選好性に高低があることを見出した。

第3章では、頸腺の有無を確認し、特にスラウェシ島固有種において、これまでに知られていなかった部位、すなわち頭部側面および後頭部に特殊な構造物を発見した。さらにその部位からの滲出液の化学成分を分析し、ヤマカガシ同様にヒキガエル由来と考えられるブファジエノライド類を含んでいることを確認した。これに加え、他種においても独特な形状をした頸腺を確認し、頸腺と総称される器官の形態はこれまで考えられていた以上に多様化していることを明らかにした。

第4章では、上記のスラウェシ島固有種を含むヤマカガシ属の分子系統関係を調べ、本種はこれまで知られていた頸腺を持つ種のクレードには含まれないことを示した。このことから、頸腺に相当する器官は単一起源ではなく、2回独立に進化してき

た可能性が高いことを示唆した。

本研究では、情報が皆無に近かったインドネシア産ヤマカガシ類の頸腺システムを形態学的、行動学的、化学的側面から明らかにしただけでなく、既知の情報や考えから予測されるのとは異なる意外な結果をそれぞれの側面において見出した。申請者は、これらの予想外の発見に対しての可能な解釈や仮説を提言し、今後の研究のさらなる展開につながる考察をしている。特に、単一起源と見なされていた頸腺システムが独立に2回生じた可能性を支持する発見は、従来の見解の根本的見直しの必要性を意味するとともに、今後の進化発生学的研究を促す重要な成果である。

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5年1月13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