

研究成果報告書（第27回学術研究助成）

2020年 4月7日

公益財団法人 藤原ナチュラヒストリー振興財団
理事長 野村茂樹 殿

所属機関名 京都大学理学研究科
職 名 修士課程一年生
氏 名 児玉知理

1. 研究課題

ツシママムシにおける特異な採餌生態と体型の特殊化との関係についての探求

2. 共同研究者:なし

3. 研究報告

I. 研究の目的

水は空気の40倍もの粘性および800倍もの密度をもつため、動物が水中を動く際非常に大きな抵抗力を生じる(Vogel, 1981)。このため、水環境を利用する動物において、水の抵抗を減らすため様々な形態的適応が見られる。例えば、完全水生の動物の多くは流線型の体型をしている。また、水中生活に強く依存しているミズヘビ類(Homalopsidae)は、水の抵抗が少ない縦扁な頭部を持つことが知られている。また、魚食性の強い一部のガーターズネークは比較的小さく弾丸型の頭部を持っており、他種に比べ魚食の際に水の抵抗を受けにくい(Alfaro, 2002)。一方、典型的なクサリヘビ科の頭部は相対的に大きく、水の抵抗を受けやすく魚食に不利であるため、クサリヘビ科のヘビ類において魚食種は極めて少ない。クサリヘビ科には350種にもものぼる種が含まれているが、活発に魚食を行う種は北米に生息するヌママムシ(*Agkistrodon piscivorus*)1種のみである(Young, 1991)。一方、水中および地上の餌に対する攻撃成功率を比較した研究は飼育下実験存在する(Savitzcky, 2009)が、実際に野外でクサリヘビ類の水中の餌に対する攻撃成功率を算出した研究は存在しない。従って、クサリヘビ科の魚食における制約を理解する上で、野外での魚食行動や捕食成功率や、それに寄与する要因の分析が求められている。

これまでの野外生態調査によって、対馬固有のクサリヘビであるツシママムシ(*Gloydus tsushimaensis*)の主な採餌場所は春季(4-6月)では山間部、夏季(8月)では河川であり、その主な捕食対象は、春季には流水性サンショウウオの成体およびその卵のうやカエル類、夏季にはアユを中心とした魚類であることが明らかになった。流水性サンショウウオの卵嚢は沢底の水中の石の下に産み付けられるため、卵嚢の捕食の際は水中の石の下の縦に狭い空間に入り込む必要がある。従って、流水環境での特異な採餌生態への適応として、ツシママムシは縦扁で小さく特殊化した頭部を独自に獲得したという仮説を立てた。

本研究は(1)野外調査により、本種の採餌生態、特に野外での各餌種に対する攻撃行動や採餌場所利用パターンと餌資源量の季節変動との関係等を詳細に記述すること、および(2)ツシママムシの頭部形態が小さく縦扁に特殊化しているかを検証することを目的とした。

II. 研究の方法

採餌生態調査

2019年4月~10月にかけて計90日間、長崎県対馬市上県町瀬田仁田川本流および付近の山間部において、標識個体およびラジオテレメトリー個体を用いて個体追跡調査および捕食行動の録画記録を行なった。また、各時期、各採餌場所における餌資源量を調査した。

・捕食行動の記録

外科手術により電波発信機を埋め込んだ11個体のツシマおよびペイントマーカーにより背部に標識を行なった個体について、Clark(2012)の手法に従い、夜間に陸上の餌種および水中の餌種に対する待ち伏せ行動の録画記録をおこなった。結果、居場所の確認時に待ち伏せをしていた

7匹の電波追跡個体と、13匹のペイント個体および8匹の未ペイント個体について、計116回の撮影を行った。解析では、各個体のデータをまとめ、撮影開始後15分以上待ち伏せをしていた録画データ(計321.31時間分)のみを用いた。

・餌資源量調査

ツシマが主に春季に利用する側溝において、現地滞在中毎晩ルートセンサスを行い、陸生の餌種の数を数えた。また、本流において、月に3日程度、潜水目視による魚類数を数えた。

頭部形態測定

ツシマムシはニホンムシ(*Gloydus blomhoffii*)、タンビムシ(*Gloydus brevicaudus*)、ウスリームシ(*Gloydus ussriensis*)の計4種で構成されるニホンムシ種群と呼ばれるクレードに含まれることが知られている(以下それぞれツシマ、ニホン、タンビ、ウスリー)。したがって、ツシマの頭部形態の進化の傾向を明らかにするにはこのクレード内で頭部形態について種間比較をすることが望ましい。今回、ツシマ20個体(全長±SE, Range(mm) : 584.3±8.23, 492-655)、ニホン15個体(508.2±15.45, 397-584)、タンビ15個体(698±47.69, 611-768)について頭部形態の測定および種間比較を行った。ツシマおよびニホンは野外で採集した個体を用いた。タンビは、日本蛇族学術研究所の長期飼育個体を用いた。

各個体の以下の部位をメジャー、ノギスおよびハイトゲージで測定した：頭胴長(SVL)および右上顎長(RJL)、眼間長(BEL)、頭幅(HW)、眼高(EH)、頭高(HH) (図1)。頭部体積(HV)、側頭部面積(HSA)をそれぞれ以下の式を用いて算出した： $HV = \{\sqrt{RJL^2 - (HW/2)^2} * HW/2 * (EH + HH)/2$, $HSA = RJL * (EH + HH)/2$ 。各値のSVLに対する相対値について種間比較を行った。統計解析はボンフェローニ法によるStudentのT検定を行った。

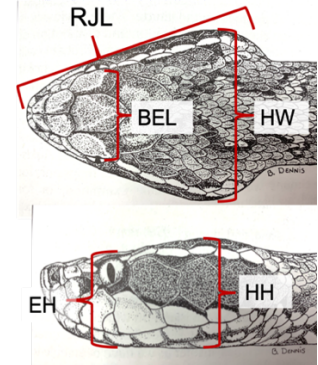


図 1. 頭部計測

III. 研究結果

採餌生態

1. 餌種ごとの捕食成功率

計321.31時間の総待ち伏せ時間の中で、計93回(潜在的餌種に対する攻撃：51回)の攻撃が確認された。このうち、水中の餌種に対する攻撃成功率は2.32%(1成功/43失敗)、陸上の餌種に対する攻撃成功率は25%(2成功/6失敗)であった。一方、攻撃の発生頻度については、陸上では0.075(回(t)/待ち伏せ時間(h))、本流では0.547(t/h)であった(表1)。また、本流での攻撃頻度のピークは8月であった。

表 1. 各季節の各待ち伏せ場所での攻撃頻度(攻撃回数/待ち伏せ時間)

	6月	7月	8月	9月	10月	合計
側溝	0.069 (2/28.90)	-	0.070 (4/56.49)	0.097 (2/20.61)	-	0.075 (8/106.01)
本流	0.29 (2/6.95)	0.31 (5/16.34)	0.7 (36/51.21)	-	0 (0/4.06)	0.547 (43/78.56)
林内	0.099 (1/20.65)	0	0	-	0	0 (0/136.74)

2. 餌資源量の季節変動について

各採餌場所での餌資源量の季節変動は、図2のようになった。本流での餌資源量のピークは6月末であり、本流での攻撃頻度のピーク(8月)とは一致しなかった。

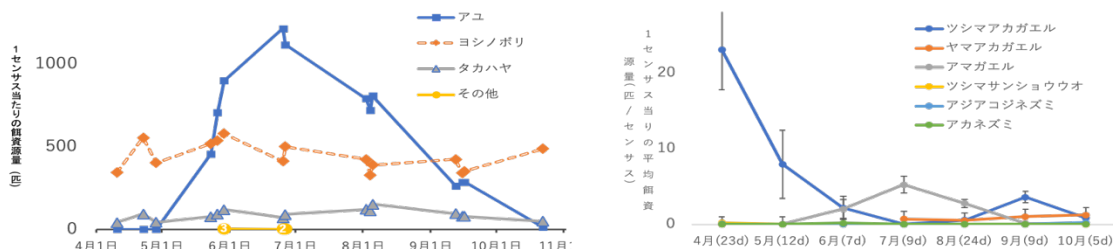


図 2. 餌資源量の季節変動(左:本流、右:側溝)

頭部形態測定

SVLに対するHVについては、ツシマ、ニホン、タンビの順に小さかった(Student T test with Bonferroni correction、全ての組み合わせで $p<0.01$)。また、SVLにするEHについては、ニホンが大きく、ツシマとタンビ間には有意差は見られなかった(Student T test with Bonferroni correction、ニホン対ツシマ： $p<0.01$ 、ツシマ対タンビ： $p>0.05$ 、ニホン対タンビ： $p<0.05$)。一方で、SVLに対するHHは、ツシマ、タンビ、ニホンの順に小さかった(Student T test with Bonferroni correction、全ての組み合わせで $p<0.01$)。SVLに対するHSAについては、ニホンが最も大きく、タンビとツシマでは有意な差がなかったが、ツシマの方が小さい傾向が見られた(Student T test with Bonferroni correction、ニホン対ツシマ： $p<0.01$ 、タンビ対ツシマ： $p=0.058>0.05$ 、タンビ対ニホン $p<0.01$)。

IV. 考察

本研究により、クサリヘビ科のヘビにおける、野外での魚食成功率の低さが世界で初めて実証された。攻撃成功率2.3%という数値は、ヘビ類の様々な餌種に対する攻撃成功率に関する先行研究の中でも、おそらく最も低いと考えられる。また、今回の結果より、ツシママムシにとって、水中の餌種と陸上の餌種の捕食の間には、攻撃成功率および攻撃頻度において明確なトレードオフが存在していることが明らかになった。魚食の際、攻撃成功率の低さを攻撃機会の多さで補償していると考えられる。一方で、餌資源量の季節変動と攻撃発生頻度、ツシママムシの本流利用のピーク(8月)は一致しなかった。これは、特に初夏の撮影時間の少なさが影響している可能性が考えられる一方で、以下のような生態学的に重要な示唆を含んでいる。過去のデータによると、6月および8月に河川で採集したツシママムシの体温はそれぞれ 19.56 ± 0.236 , 25.71 ± 0.097 (平均 \pm SE)であった。クサリヘビ科の他種における研究では、体温が低いほど攻撃潜時(餌が目の前に現れてから攻撃発生までの時間)が長くなることが知られている(Vinsent and Mori, 2008)。従って、ツシママムシは、どの餌種を待ち伏せするかという意思決定を、単に餌の豊富さだけではなく、温度条件を加味して行なっている可能性や、過去の採餌成功経験と採餌場所、季節および温度条件の連合学習することで採餌場所利用パターンを形成している可能性が考えられる。

本研究により、ニホンママムシ種群内でも頭部形態が多様化していることが明らかになった。頭部の大きさ(体積)や最大頭高に関して、タンビママムシはニホンママムシとツシママムシの中間的な形質を持っていることが示唆された。また、側頭部の面積については、ツシママムシとタンビママムシで有意差は見られなかったものの、ツシママムシの方が小さい傾向が見られた。今回の結果とニホンママムシ種群内の系統関係(Laura et al., 2016)を踏まえると、タンビママムシは祖先的な形質(中間的な頭高および頭部体積)を保持しており、ニホンママムシとツシママムシの共通祖先がタンビママムシとウスリーママムシの共通祖先から分岐したのち、ツシママムシが小さく縦扁な頭部を、ニホンママムシは大きく高さのある頭部をそれぞれ獲得した可能性が考えられる。以上のことから、ツシママムシは対馬で独自に進化させた採餌生態に合わせて小さく縦扁な頭部形態を独自に獲得した可能性が示唆された。

V. 成果発表

児玉知理. ツシママムシにおける餌種ごとの『捕獲難易度』-資源利用の季節変動との関係性-. 第67回日本生態学会. 名古屋. 2020年3月.

VI. 今後の課題

今後、春季および初夏の待ち伏せ行動のデータを蓄積することで、各時期の餌動物および採餌場所利用パターンを決定する諸要因をさらに詳細に検討することが求められる。また、本研究では当初、流水生サンショウウオに対する捕食行動の記録を内視鏡を用いて行う予定であったが、残念ながら今年度はサンショウウオの卵囊の捕食の現場に遭遇することができなかった。サンショウウオの卵囊捕食時にはツシママムシは探索型の採餌様式を採用すると予想され、野外での観察は確率的に困難である可能性が高い。今後は室内での行動実験を通じて、サンショウウオ卵囊の捕食行動の観察や、魚食行動の種間比較を行い、ツシママムシの特異な採餌生態に関してさらに知見を集積していきたい。今回の測定に用いた個体は成体に偏っていたため、相対成長を考慮することができなかった。今後は様々なサイズの個体を測定し、相対成長を考慮した種間比較を行うことが望まれる。加えて、今回の研究ではニホンママムシ種群の4種の内ウスリーママムシの測定ができていないため、今後の研究ではウスリーママムシも含めて種間比較を行うことが必要である。