

極度に悪性かつ、危険度の高い毒について：スローロリスが持つ毒の生物化学、生態学、そしてその進化

K Anne-Isola Nekaris^{1*}, Richard S Moore^{1,2}, E Johanna Rode¹ and Bryan G Fry³

要旨

哺乳動物の中でも毒を持つ動物は7種類しかいない。その中の1種がスローロリス（ニクチセブス属）である。ニクチセブス属の中でも毒を持つという独自の環境適応は、進化において重要な意味を持つが、スローロリスの毒に関する構造や機能は近年になり研究が始められたばかりである。本論文ではスローロリスが持つ毒の化学構造について論評する。スローロリス8種のうち3種からのサンプルから抽出した毒の化学構造は **Fel-d1**（通称 猫アレルギー）のジスルフィド結合されたヘテロ二量体構造と類似することが判明した。*N.pygmaeus* や *N.coucang* と比較すると、**212** と **68** の化合物（コンパウンド）がそれぞれ発見されている。上腕部腺より分泌される液体と唾液を混ぜることにより毒性を持ち、小動物を死亡させ、人間にもアナフィラキシー性ショックを与えたり、死に致らせることがある。スローロリスの毒の機能性に関して4つの仮説を研究する。ロリスの毒は獲物を捕らえるために進化したという確証は仮説からは考えにくい。本来の毒の機能は寄生虫や同種から身を守るためのものと見られるが、嗅覚を頼りに捕食する動物を追い払うためのものとも考えることができる。蛇のような動きを可能にする余分にある脊柱椎骨や、ヘビと類似する鋭い啼鳴、背中にある長い黒色の縞模様と毒をなどヘビとの数ある共通点を考慮し、我々はこのスローロリスの進化をコブラ属 (*Naja* sp.) に擬態するためのものと考え。スローロリスとコブラが東南アジア域を移動していた中新世において、捕食動物から身を守る為、インドコブラをミューラー擬態する形で環境適応することにより毒を持つ進化を遂げた可能性が考えられる。

キーワード：毒、生態学、霊長目、種内競争、捕食、外寄生生物、インドコブラ

序論

無脊椎動物やヘビ、トカゲ、カエルなどの動物の毒素組成に関する研究は、捕食動物、獲物、競争相手との関係性を理解する上で有益な情報を提供するだけでなく、薬物発展を通じ医学発展に貢献している [1]。哺乳動物の攻撃的、防御的な毒素組成は極めて稀であり、他の動物に比べ殆ど認知されていない。毒を持つと知られる、もしくは持つのではないかと研究

されている種の動物でも、ミズトガリネズミ (*Neomy fodiens*) やブラリナトガリネズミ (*Blarina brevicaudia*) の持つ毒に関する研究は主に標識再捕法に限られていて、研究者たちはヨーロッパハリネズミ (*Erinaceus europaeus*) が本当に毒を持った動物であるかも未だに解っていない [2,3]。カモノハシ (*Ornithorhynchus anatinus*) の最近の詳細な研究では、爬虫類と哺乳類の毒素組成に強い収斂性があることが判明している [4]。吸血コウモリ口内の分泌液についても最近になって積極的な研究が始まり、複雑な毒性タンパク質組織が発見された [5]。ウィットントン (Whittington *et al.*) とその他研究者等は、毒素の化学的、遺伝的要素の研究は哺乳類の特性の進化の稀少な事例を説明する手助けとなると指摘している。ダフトン (Duffton) [6] は哺乳動物の毒性に関する知識はまだ初期の段階にあり、さらに多くの哺乳動物が毒を持つ環境適応した可能性を持っているといった意見を持っている。

東南アジアに生息するスローロリス (ニクチセブス属) は毒をもつ進化を遂げた、唯一の霊長類である。通常、スローロリスは脅威を感じた時に上腕を頭上まで上げてそこから分泌液を出し、上腕リンパ節 (図1) からの液体と唾液が混ぜたものが毒液となる [7]。この一般的な防御姿勢 (図2) をとり、口を上腕リンパ節に動かし、液体を混ぜ合わせてから、それを頭角部に塗り付けて防御に役立てたり、口に含ませて噛みつく際に利用する [8]。オルターマン (Alterman) [8] の説明によると、スローロリスは平状の前部切歯 (楯状) を持ち、普段は餌付けやグルーミングに使用するが、毒の液体を先へと流し込む役割にも長けている。体の大きさは 300 g ~ 2 k g と小さいにも関わらず、噛む力は強く激痛を与える。人間や同種の動物にも治療に数週間かかる程の浮腫、化膿する傷を残し、その後も傷跡が残ったり、毛が生えてこないことがある。最悪の場合、噛まれた動物又は人がアナフィラキシー性のショックを受け、死に至る (9-11)。(Oxford Brooks University による Nocturnal Primate Research Group への研究報告) 霊長類における稀有な環境適応にも関わらず、その機能と化学に関しては多くのことが謎のままである。本論文では、ロリスの持つ毒に関する生態学、生物化学的知識を詳細にまとめ、その機能に関する最も可能性の高い仮説を説明する最新のデータを発表する。著者たちによる研究のすべては Oxford Brooks 動物研究倫理委員会により認可され、Animal Behaviour Society の定める基準に従い行われています。

レビュー

ダフトン (Dafton) [6] は、民間伝承される各地に残る話に着眼することが、新しい毒の分類群を解明する最も効果的な手がかりになると提案している。そのアプローチにより、ダンバチャー (Dumbacher *et al.*) 等その他は [12] 肌や羽毛に防御用の毒を隠し持ち、ニューギニアに生息する鳥ピトフーイの特性を明らかにした。人類学的知識をさらに掘り下げ、ダンバチャー等その他 [13] はズアオチメドリとその鳥に捕食され、毒素の元と考えられるメリーリッドビートル (Melyrid Beetles) が持つバラコトキシンも発見している。同じくタイ、ラオス、ミャンマー、インドネシア、カンボジア、中国、ベトナムにおける数百年にも

渡り民間伝承された話しを辿ると、ロリスの味の悪さや、有毒な牙についての記述を見つけることができた。興味深い情報であるが、今日まで、このような情報はその場しのぎ程度にしか収集されることはなかった。

Nekarisu [15] と Nijman、Nekaris [16] たちがジャワに伝わる民間伝承を体系的に集めると、スローロリスの毒に関する信仰が過去 6 つの摂政期により違うことが分かった。概ね、4~5 つの摂政期ではスローロリスにより噛まれれば重体、または死に至ると信じられていた。インドネシアのペット商人達もこのような知識を持ち、ペットとして売る際は買い手を噛まないように前歯を切り抜いていた [17]。スカブミ摂政期では、この抜かれた歯には黒魔術の特性があるとも信じられていた。6 つある摂政期のうち 5 つ時期においてスローロリスの血に人を死に至らせる効果があると語る話があった。例えば、スカブミ摂政期のある地域では、彼らの祖先は戦争に行く前に剣にスローロリスの血を塗ると地域住民は話した。血の塗られた剣で刺した後、その傷は化膿し敵は死に至るといふ。タシクマラヤとガルット摂政期ではスローロリスの血、または精液が地面に落ちれば、地滑りが起きると信じられ、一方でスカブミ摂政期ではスローロリスの胎盤が地面につけばその地は不毛の土地と化すと信じられていた。スメダンとシアミス摂政期では、ほとんどそのような言い伝えは無く、むしろ狩猟の対象として都合がよく、経済的な価値があったと考えられた。

地域による信仰はスローロリス毒の性質と機能を研究する手がかりにすぎない。オルターマン [8] は生体内実験によりスローロリスの毒に動物殺傷作用があると解明した最初の研究者である。グレイター・スローロリス (*N.couang*) の分泌液をネズミに注射するという数々の実験を通して、スローロリスの持つ液体は上腕リンパ節からの分泌液 (BGE-brachial gland exudates) と唾液が混じった時にのみ有毒となることを発見した。ネズミの死亡率は毒素を分解する液体により変化した。このことにより、オルターマンは、スローロリスは 2 種類の毒素を有する可能性がある結論付けた。一つは即効性のある水性の毒素、もう一つは循環系にゆっくりと入る種類のものだが、生物化学的に分類することはできていない。

(Pg2 図面内翻訳)

図1 スローロリスの上腕リンパ節 (肘の内側にある黒い楕円形箇所)

(Pg3 図面内翻訳)

図2 防御姿勢をとるスローロリス。頭上で腕を組み、上腕リンパ節の分泌液と唾液を混ぜる : *N.menagensis*, *N.javanicus*, *N.couang*

クレイン(Krane et al.)等研究者は動物園で長年飼育されていた *N.bengalensis* と見られる個体から唾液と混ざっていない BGE(上腕リンパ節からの分泌液)を摘出した。いくつかの手段を用いた中でも、高速液体クロマトグラフィー (HPLC) が検体の中から有機化合物を摘出するのに最も効果的であった。特に、BGE のタンパク質には猫アレルギーとして知られる Fel-d1 のジスルフィド結合されたヘテロ二量体構造と高度な配列類似性があることが

わかった。スローロリスによって嘔まれた際にある一部の個体に起こるアナフィラキシーショックの性質は、タンパク質のアレルギー源に対する反応度合いに関連があると解釈した。

この結果を受けて、ヘイギー等 (Hagey et al.) 研究者 [7] はピグミースローロリス (*N.pygmaeus*) 8 体とグレイタースローロリス (*N.coucang*) 8 体の研究を行った。GC/MS (ガス・クロマトグラフを直結した質量分析計) による検査 [7] では、揮発性と準揮発性化合物が BGE(上腕リンパ節からの分泌液)に含まれていた。ピグミースローロリスの液体からは 212 の異なる化合物が検出され、果実中心の食事摂取と一致する様々な芳香属化合物を確認、この化合物の化学薬品クラスの新陳代謝が困難であることも解った。その他の化合物には C4-C7 アルデヒド、ケトン、アセテートなどが検出された。グレイタースローロリスからは 68 の個々の化合物が確認され、その内 33 個 (48%) は種固有のものであることが判明した。解析には様々な手段がとられ、2 種のスローロリスからのサンプルはエレクトロスプレーイオン化質量分析 (ESI-MS) により解析された。糖質グルコース、ノイラミン酸、各種脂肪酸を発見したが、どれも分泌液を構築する十分な量ではなかった。リン脂質が検出されなかったことは特筆される。2 種類のスローロリスの BGE に対する液体クロマトグラフ質量分析計 (LC/MS) により、それぞれの種に、分子量 17.6k (図 3) の主要蛋白質成分が含まれることも判明した。両分類群は 2 つのイソ型を有している: ピグミースローロリスには 17671 と 17601 ダルトン、グレイタースローロリスには 17649 と 17610 ダルトン。17.6k ペプチドでのジスルフィド結合の低下から、より小さな 2 つのペプチドのヘテロ二量体であることがわかった、分子量 7.8kDa (α 鎖) と 9.8kDa (β 鎖)。が二つのジスルフィド結合により繋がっている。 α 鎖と β 鎖の配列から、スローロリスの上腕リンパ節からの分泌液ペプチドがセクレトグロビン科 (ウテログロビン/クララ細胞 10k) の新しい物質であることがわかる。クレイン等研究者達により発見されたように [18]、ロリスペプチドは亜科 4 に割り当てられ、Fel-d1 チェーン 1 ペプチド [19,20] (図 4 A,B) と近い配列相同性を持っている。セクレトグロビン科は哺乳動物の様々な分泌液の主たる構成要素である低分子親油性ペプチドによって分類されている。これらの蛋白質物質はすべて α / β ホモ、ヘテロ二量体であり、2 か 3 つの分子内システインジスルフィド結合により安定している。所謂、ウテログロビンフォールドでは、 α -、 β -モノマーは 4 α -ヘリックスにより形成され、(両モノマーのための) 結合された 8 α -ヘリックスバンドルは異なる疎水性分子同士が繋がるための空間 (ポケット) をつくる [21]。

(Pg3 図内翻訳)

図 3 ピグミー・グレイタースローロリスの LC/MS 図表と 4 A と B 配列アラインメントの比較 (上: ピグミースローロリス 下: グレイタースローロリス)

Acetonitrile (%) at elution =溶出時のアセトニトリル(%)

(Pg4 図内翻訳)

図4 ピグミースローロリスの α -、 β -鎖(上腕リンパ節分泌液の主要18kペプチドを構成)のNH₂末端アミノ酸配列

(A) ピグミースローロリスの α 鎖配列と α 鎖スーパーファミリーの各分岐群(クレード)メンバーとの比較: 1. セクレトグロビン (3288868); 2. マウスのだ液中アンドロゲンを結合するタンパク質 (19919338); 3. マウスの推定タンパク質 20948528; 4. ロリス上腕リンパ節分泌液; 5. 国内の猫アレルギー; 6. ヒトゲノム推定タンパク質; 7. ウテログロビン (6981694) 8. リポフィリン (5729909) 注: 数字はNCBI登録配列番号、灰色のハイライト箇所は相同アミノ酸を意味する。(B) ピグミースローロリスの β 鎖配列と類似 β 鎖の2つのメンバーとの比較: 1. 国内の猫アレルギー (423192); 2. ロリス上腕リンパ節分泌液 β 鎖; 3. マウスだ液タンパク質 (19353044)

(Pg4 続き 上部...molecules [21] .以降)

ウテログロビンフォールドのこの単純な構造モチーフは、前述のタンパク質グループに割り当てられる様々な生物活性とは際立って対象的である。ロリスの17.6kタンパク質に関して、ヘイギー等(Hagey et al.)研究者達は[7]、比較的小さい α 鎖がピラミッド状のような蓋の形をしていて、2つのジスフィルド架橋により端にそってより大きな β 鎖と繋がるヒンジの役目をしている可能性があり、シガーボックスのような形をした個体を形成していると仮説を立てた。 α サブユニットはその蓋状の浅い中央部に疎水性があり、 β 鎖ボックスでも同じ様であるが、そのポケットはより深いものであり、疎水性分子を受ける細胞受容体(スネア)を形成していると考えられる。ヘイギー等はヒトウテログロビンの結晶構造を利用し、プロゲステロン、ポリ塩化ビフェニル、レチノールなどの疎水性分子が似通った分子ドッキングをすることを確認したことを根拠に上記仮説の可能性を説いた[22]。「ヒンジ」の部分にあるジスフィルド架橋以外では、これらの疎水性箇所だけで箱の蓋の箇所を支えている。受容体(スネア)が分泌液の疎水性環境にある時、この蓋の部分の開閉が自由になり、箱の部分にシグナル分子を収めることが可能になる。この箱の機能の一つは種固有の情報を受け取るということが考えられる、種毎の α / β 鎖の多様な組成に関してもこの考えが当てはまる[23]。ネコは生存環境の辺り一面をFel-d1で囲む。ネコはタンパク質を、身を守る毒として利用するのではなく、種の分子認識として利用する[24]。ロリスの毒の自然界または実験環境での機能に対していかなる証拠があるのか? コミュニケーション手段以上の機能を持つものなのか? 我々は4つの仮説を段階的に検証する。

獲物

スローロリスは非常に多くの 2 次代謝産物を含め、様々な種類の動物と植物物質を食べる半果実食動物である [25,26]。鳥、コウモリ、トカゲ、メガネザルなど比較的大きな動物も簡単に捕らえる。毒は獲物を倒すのに効果的に利用される。多くの動物は本来持っている、または外部から得た毒素を獲物獲得のために利用する。その毒は大きくわけて興奮性毒素と鎮静毒素の 2 種類に分けられる [27]。興奮性毒素は持続的な収縮性麻痺を起こし、一方で鎮静毒素はゆっくりとした弛緩性麻痺を起こす。ブラリナトガリネズミは鎮静毒素を使い、獲物の動きを麻痺させ、後で食べるために保管場所へ移動させる [28]。興奮性毒素は獲物を一旦放して捕獲する捕食動物に適しているが、高い樹上などの場所では毒で動けなくなった動物が林床に落ちてわからなくなるのであまり役に立たない [29]。

今までの研究では上記の仮説を実証する証拠が得られていない。スローロリスの毒は小型の獲物を殺すことができるが、獲物を麻痺させるためには使われず、スローロリスが獲物を保管するという事例の情報は何もない [8]。何百時間もの現地調査と観察で、スローロリスは獲物を捕獲後にすぐに食べ、力強い顎と鋭い歯で効果的に消費するため、獲物を麻痺させる必要があるとは考えにくい。このことは、スローロリスが 2 次化合物を他の食物から取り入れている可能性を除外するものではない。

捕食者

オルターマン [8] はスローロリスの毒は殆ど間違いなく捕食者から身を守るために利用され、自分達や子供の身を守るために体に塗り付けると考えている。彼の仮説を後押しするのは、ジャワスローロリスの母親が数時間子供の元から離れる際に子供の体に沢山の毒素液体を塗り付けたというスローロリスの持つ毒に関する生態学研究で 16 カ月の間に観察された一事例しか得られていない (Nekaris, pers. obs.)。スローロリスは通常は保護色により捕食者を避けると説明される [30]。頭部後方の解剖分析により判明した形態学的特徴により、身に迫る脅威が通過するまで、動かずに身を匿っていることができる。うなじの部分の皮が厚いのは、捕食者に襲われた場合の最終的な防御に役立つと考えられる。フォーベイ (Forbey et al.) 等研究者 [31] は、容易に捕獲者から逃げるできない機敏性に劣る動物は、高い有毒性の 2 次代謝組成物を利用し、カモフラージュして身を守ることがよくあると推測している。スローロリスの機敏性は 2 通りの形態学的な制限を受け「減少」させられる。食料が不足する季節には、定期的な活動麻痺の状態に陥る [10]。その期間は移動や社交的な活動は実質的に減少し、小グループの集団ではなく個別で睡眠をとる。親は 6 週間またはそれより年上の自分の子どもを他の親に預けることがある。運動の機敏性に関しては未発達な所があり、敵から素早く逃げることはできない。グルーミングの能力も限られていて免疫学的寄生虫防御機能は未だ完全なものでない。物をかじったり、舐めてだ液を体毛に付ける行為は多くの哺乳動物に観察することができる [32,33]。この行為により、化学的に防護された母親は子供に対しても同様の対処を施す [34,35]。本来有する、もしくは外

的に得た毒素は捕食者が口にすることを嫌う効果がある、つまり捕食者に遭遇した際も無傷でその場を去ることができる [36]。毒素を隠し持つことがカモフラージュの役割を果たすこともある。哺乳動物の多くは 2 次代謝組成物を摂取し、細胞の中に取り入れる。ピトフーイもメリーリッドビートル (Cleroidae) からバラコトキシンを集積する [12]。上記のような毒素が捕獲されたスローロリスから検出されることがなくても特に驚きはない。極めて有害なキオビヤドクガエルでさえ捕獲・飼育されれば毒素が検出されないことがある [13,37]。実験室と現場の両方から得た証拠から、スローロリスの毒は捕食者を追い払うことが考えられる。オルターマン [8] は BGE とだ液の混合物を捕食者対象動物の前に差し出した所、ある種のネコ科動物 (ヒョウ、トラ、ウンピョウ)、マレーグマ属クマ、ジャコウネコ科動物 (マレージャコウネコ、ビントロング) には効果が表れたことを確認した。ネカリス (未発表データ) は同実験をマレーグマ属クマ (n=2) とボルネオオランウータン (n=2) により再構築した。クマはどちらもスローロリスの毒素に浸された綿棒から素早く身を引くだけでなく、忙しく歩き回り始めた、その一方でスローロリスの捕食者と知られるオランウータン (Hardus et al. [38]) は綿棒とその他の葉などを食べてしまった。全ての実験において、効果は 1 分以内に見られ、匂いなどもなかった。

もしスローロリスの毒が嗅覚に頼る捕食者に対して効果があるのであれば、殆どの動物は上記に述べた捕食者に負ける事はないと考える。3 回に渡る長期の電波追跡を使用した現地調査の間、スローロリスが夜行性の哺乳動物捕食者に捕食されたことはなかった [26、40-42]。実際には、ジャコウネコなどや小型のベンガルヤマネコなどの近くを歩く姿や子供を連れて迷っているような態度で近くにいることも観察されている ([30]、Nekaris and Rode, 個人観察 - personal observation)。

外的寄生生物

哺乳類動物にとって毛皮は捕食者から身を守る最初の防御であり、化学物質の貯蔵場所にもなる [43]。霊長類などの社交性を持つ動物は、グルーミングにより寄生虫を取り除くことが一般的である。しかし、スローロリス特に単独で鈍麻状態にある期間であったり、子どもを預けている時間などの間は 2 次化合物を塗布することで基本的な防御構造を作ることができ、グルーミングができない箇所を守ることも可能である [45]。鳥は様々な方法で外的寄生生物を除去する。寄生虫を寄せ付けない効果のある葉を巣に形成時に取り入れたり、巣内の温度を調整するために形を工夫したりする [31,46]。巣を持たないスローロリスにとっては毒素を子供に塗り付けることで同様に効果的な化学的対策を取っていると考えられる。

ロリス科動物における外的寄生生物の侵入する範囲と度合いは他の霊長類動物と比べると極めて低いものである [47]。6 つの分類群の 9 回の現地調査のうち 8 回においてアカホソロリス、リデケリアヌスロリス (*L.lydekkerianus*)、L.I.ノルディカス (*L.I.nordicus*)、アジア東南部キツネザル (*nycticebus pygmaeus*)、ベンガルスローロリス、ジャワスローロ

リスから外的寄生生物が発見されることは殆ど皆無であった。ただ1回は雨季の湿った時期であり、スローリス (*n.coucang*) から他のすべての動物同様に少量のダニが検出された [48]。外的寄生生物に対するスローリスの毒の効果を測る事前実験では、ネカリス (未発表データ) はスローリスの上腕リンパ節分泌液とだ液の混合液を蒸留水で3倍に薄め、その液体を綿に染み込ませ12体のヒルをそこに置いた。現地の村でヒルは採集され、それぞれの個体の重さは0.03gであった。液体に触れるとどのヒルも死に絶えた。(128秒~480秒、平均=265秒±104.4)

同種の動物

スローリスの上腕分泌液は雄カモノハシの蹴爪の機能に類似していると考えられる、繁殖の限定された時期にのみ攻撃的な手段として利用されるように進化を遂げた。スローリスの毒の効果がある時期的な要素がある所も同様に説明できる [4]。種内における繁殖競争においても毒は利用されることがある。雄のスローリスは大きな精巣を持ち、その大きさと雌を勝ち取るかの指標になる。交尾が行われる数日間の間は雄と雌の競争と闘いで溢れかえる。1年を通して、雌の縄張り意識は高く保たれ、子供と1~3匹の雄くらいしかテリトリーに入る事を許さない [15]。実験室でも現地の自然環境においても噛まれた後の傷が疾病や死亡の原因となっていて、頭部の傷により死亡することが殆どである [26,49]。北アメリカにある動物園における30年間の疾病記録を見てみると、フラー等研究者 (Fuller et al.) [50] は大人、子供両方の動物の死亡の主要素はトラウマであることを発見した。実際には、慢性的に非治癒性の噛み傷を受け壊死、敗血症、肺水腫、蜂巣炎を患って死亡した。これら非治癒性の外傷はレスキューセンターでも同様に頻繁に原因となり、複数の獣医がスローリスに噛まれた動物は高い確率で死亡すると述べている [10]。

毒の生成は容易なものでなく、必要な時にのみ毒素を生み出すということが考えられる。人間がスローリスに噛まれてアナフィラキシー性ショックを受けた2つの事例うちの1つ [9] では、その事故の以前にも飼い主はスローリスに噛まれていたが、ショックを受けた時は他の同種のリスと合わせた所争いを始め、飼い主が2匹を引き離そうとした所毒性のある噛み傷を負ったと考えられた。ケガや傷跡は野生動物市場で売られる際によく動物に残っていることがわかる (EJR and KAIN, 個人観察—personal observation)。スローリスハンターたちからもケガや傷跡に関する情報を取得できる、傷のある商品は値が下がるため拒否する理由から事情に詳しい。ジャワ西部においてEJRとKAINにより16か月間行われたジャワスローリスの研究では、28体のうち13体 (46%) にはケガや傷跡があったり、指の骨折や損失が見られたり、指が動かなくなっていた。大人も大人になる前の動物にも違いは見られなかった ($\chi^2=3.1$, $df=1$, $p=0.543$, $n=25$)。4匹の大人の雄はすべて高いテスト量があり ($>3.5\text{mm}^2$)、同種間の争いによる怪我を負っていた。捕獲された29匹のスローリス (*Nycticebus coucang*) の内、52%の雄と12%の雌には新しくつけられた傷、または古い傷があった。その違いは顕著であった [48]。野生ジャワスローリス

の新しく負った怪我や古い傷跡を著者が観察した 5 つケースでは、次の捕獲時にはそれらの動物の傷は完治していた。このケースには致命的な傷を負っていた 2 匹も含まれる：頭頂部から耳にかけて頭の半分にも及ぶ肉が削がれていた雌スローロリスの頭部損傷と傷の経過が図 5 にてわかる大人の雄スローロリスの 2 匹である。これらの殆ど傷は繁殖期の争いによるものであり、ジャワでの 18 カ月滞在の間でも、敵対行動は殆ど見られず、繁殖期に限定されていた。戦闘時には、雄のスローロリスは頻繁に上腕リンパ節を舐め、体に毒性と見られる液体（付属ファイル 1）を塗りたい。おそらく最初の内は、毒素は威嚇として利用されるが、時間が経つにつれ、相手に実際に使用する毒へと変わる。最も傷つきやすい頭部を相手から敵を守るよう素早い動きで頭を守る姿勢を取りながらそのような行為が行われるのである。

毒の進化

現地、実験室における研究はまだ途中であり、研究者達はスローロリスの毒の機能と生態学的役割の解明に努めている。さらに、野生スローロリスの毒素の初めてのサンプルの解析は本評で発表された研究に不足する点を説明するものである。しかし、スローロリスの進化の歴史においていかなる課程で毒素を持つようになったのか？ 欺く行為は擬態化の進化基盤となる。多くの動物は自然の保護色を持ち、他のもの変装することで捕食者から身を守る [51,52]。擬態化は昆虫によく見られ、毛ムシ (lepidopteran larvae) の多くは様々な種類のヘビと外見的、動作的にも非常に類似する偽装をすることができる [54]。脊椎動物の擬態化はあまり一般的でなく、哺乳動物には殆ど見ることができない。自然界においては不完全な擬態化は良く見られる。身を守るために、擬態化が完璧である必要はない、捕食者の頭の中に不確かさを与える程度の類似性があればよい [55,57]。警戒性、嗅覚、聴覚のどれかまたはそのすべてを使って擬態を行い、能力万能型、特化型両方の捕食者の頭の中に不確かさを与えることが究極目的であり、気配を消して獲物を取る時も同様になる。

スティル (Still) のスレンダーロリス (*Loris sp.*) とコブラとの類似性に関する解釈 [58] は事例を含む、洞察に優れたものであった。

(Pg6 図内翻訳)

図 5 雄の野生ジャワスローロリス (ジャワ、ガルット近辺のシパガンティ) 2012 年 4 月、2012 年 11 月、2013 年 2 月に継続して捕獲された。左から同種からの攻撃を受ける前、攻撃を受けた直後、3 か月後の写真。

(続き、7 p g 冒頭...cobra. 以降)

以降、他の著者たちもロリスの防御姿勢 [59,60] や歩様 [61-63] などヘビと類似する特性について所見を述べている。スローロリス [59,64,65] とスレンダーロリス [58,60] が遭遇して興奮状態にある時、息を吐きながらうめく音は威嚇ポーズをとるコブラが鋭い息の

音に著しく類似している [66]。さらに、スローロリスの顔の様子はインドコブラの目玉模様や周辺の模様と酷似していることは否定することはできない (図 6)。2 種類のロリスの背中にあるコントラストのかかった縞模様は、特に上から見た場合ヘビの体に良く似ている。我々はスローロリスの進化の中で、インドコブラをミューラー擬態することで優れた環境適応を果たしたと考える。ミューラー擬態が効果的である条件には、動物のとり擬態が捕食者 (又は同種) の動物に他の反抗的、または不愉快な存在であることを示すことが不可欠である。他の種の警告シグナルの擬態は攻撃される可能性を減らす [67,68]。捕食者が獲物に対して不快で攻撃をためらうのならば、その捕食者は獲物の不快な特性に対してすでに認識を持っていることになる [67]。従って、捕食者と獲物の両者の進化の過程において、モデル種と複製種との間にある程度の特性的交換が行われていた可能性が考えられる [53,57,69]。ある種に擬態が表れる一方で近い種に同じような擬態が見られない場合、その 1 種に対して特定の環境学的な抑圧要因があり、そのような他に見られない独自の擬態特性を促したのだろう [53,68]。

我々はスローロリスの擬態はインドコブラとの接触があり、生存環境内の抑圧があった時期に進化したものと仮定する。コブラ属はアフリカにその起源を持ち、そこから多様化し、およそ 1600 万年前にユーラシア大陸を超えアジアへと渡ってきた (MYA) [70-72]。この時期は新世紀時代初期にアフリカからアジアの継続的なランドブリッジが起こっていた時期におよそ該当する [73]。アジアにおけるインドコブラの起源は 1000 万年前に遡り、今日もインド、パキスタン、スリランカ、バングラデシュに生息する [71,72]。アジアにおけるスローロリスの最古の化石は 800 万年前のものだ [74]。

進化における淘汰が起こっていた時期で、東南アジアの気候に多くの変動を経て、地域の植生が大きく変化した [74-77]。継続する陸橋の形成と同時期により乾いた、季節に順応する森林地帯がマレー半島北部からジャワにかけて広がり、地域の熱帯雨林を変えていった [76]。この生息地の変化により、サバンナのような地域から南へと移動する動物たちにとっては好都合であったが、他の動物には種を分ける境界線となった。スローロリスにとってこの生息環境のより開放され、サバンナ的な環境への変化は様々な捕食者をもたらし、結果として擬態化への進化を助長する初期要因になったと考えられる。

スローロリスは樹上に生息する霊長類であるが、移動可能な林冠が無い場所では地面を移動することがある [80]。地面の移動は攻撃される可能性が高いので、必要に迫られた状況に限られる [81,82]。更新世の気候変動と付随する熱帯雨林からより開放されたサバンナの牧草地への植生変化は、初期のスローロリスの地面を移動する必要性を増やしたと考えられる。結果的に、捕食者からの危機的抑圧が高まり擬態化進化が助長され、インドコブラのような捕食者に似るといった擬態能力が備わった。空からの捕食者にとっては、木と木の間を蛇行するインドコブラの様子をはっきりとみれば、去るもしくは最低でも攻撃することをやめるであろう。

(Pg7 図内翻訳)

図 6 ジャワに生息するインドコブラとベンガルスローロリスの類似 (1) ジャワスローロリス (2) インドコブラ (正面) (3) インドコブラ (背面) (4) ベンガルスローロリス

結論

本論文における理論的枠組みはスローロリスの持つ毒の生物化学、生態学的機能に関する仮説を支持するものである。地域情報、同種が受けた致命的な傷、被害を受けた人間とスローロリスの治療結果から、スローロリスの毒は生物学的に存在するものであり、毒のレシーバーにとって大きな危険となる [83]。以上の情報はスローロリス保護のために活動にも貢献することができる。生態学的な面では、生息地の利用や系統学的な関係性は殆ど解明できていない。今後のこのような分野における研究は本研究のさらなる解明に繋がる。スローロリスの捕食者と獲物、寄生主、種同士の関係性をより調査することは、今日見ることができるスローロリスの表現型進化を促した環境抑圧の複雑の組織を解明する大きな手掛かりとなる。

付随ファイル

付随ファイル 1: ビデオはスローロリスの毒素組織の化合物と雌を争う際に体に毒素を塗る雄を映している

利害関係

利害関係なし

オーサーコントリビューション

KAIN はスローロリスの毒に関する長期的研究を概念化し、原稿を作成した。ラボ研究の執筆、計画、実験は BGF により貢献された。EJR と RSM によりフィールドワークと原稿執筆に関する協力を得た。最終原稿は著者全員により確認、認可されている。

著者情報

KAIN は 1990 年代初頭より、捕獲または野生のスローロリスとスレンダー・スローロリスの生息する 9 カ国において全ての種の行動、生態学について研究を行い、現在、イギリス Oxford Books University の Primate Conservation にて教授を務めている。RSM は彼のスローロリスの進化と生態学に関する博士研究を行い、現在はインドネシアにある International Animal Rescue's slow loris rescue center のリサーチディレクターを務める。EJR はジャワにてスローロリスの持つ毒に関する生態学的機能に関する博士研究を行った。BGF は認知されていない種の毒素組成を生態学、進化論的、ゲノム機能解析などのアプロ

一チで解明するといった研究の先駆的な研究者である。彼の著書は毒の構成物質を再検討する機会になり、医薬の開発と発展への貢献を考えなおすきっかけとなった。

謝辞

以下の個人、団体からの未発行データ支援に感謝する。

(以下本文と同じ)

著者詳細

(以下本文と同じ)

受領：2013年8月8日、2013年9月10日

発行：2013年9月27日

References

(以下本文と同じ)