

スローロリスの化学的毒素は鳥類捕食者を追い払うのか？

G.Fuller (A,B), V.Nijman (A, D), W.Wirdateti(C), K.A.I. Nekaris

(A- B 所属は本文に同じ)

要旨

猛禽類はアジアに生息し、咬むことで毒を与える唯一の霊長類スローロリス(*Nycticebus* spp.)の捕食者として確認されている。毒の機能として捕食者から身を守るために使用されることが考えられる。脅威を感じたスローロリスは揮発性の化合物を分泌し、捕食者に対して自身が毒性を持つことを伝えている可能性がある。カンムリワシ(*Spilornis cheela*)はカワリクマタカ(*Nisaetus cirrhatus*)は毒性のヘビや小型哺乳動物を捕食する為、スローロリスの潜在的な捕食者であると知られている。スローロリスの持つ毒に捕食者に対抗する機能があるのかを確かめるため、グレイタースローロリス(*Nycticebus coucang*)の毒をスワブに含め、鶏肉と合わせたものをカワリクマタカ 10 体とカンムリワシ 5 体との前に置く実験をした。タカはスローロリスの毒に対してスワブを確かめたり、匂いを嗅いだりといった行動反応を示した。両方のタカは毒とその匂いのする鶏肉を食べた後、顔をなでるような行動をとった。実験データはスローロリスの毒には捕食者を撃退する作用はないが、捕食者から身を守るために役立つような作用があることを示唆する。スローロリスの匂いによりタカが追い払われることはないが、毒に触れると不快感を感じるため、スローロリスに対するタカの嗜好性を狭めていることが考えられる。

キーワード：化学感受性行動、インドネシア、カワリクマタカ、カンムリワシ、毒性哺乳動物

2016 年 3 月受領、2016 年 4 月 25 日承認、インターネット発行 dd mmm yyyy

序論

猛禽類はアジアに生息するスローロリスの数少ない捕食者の一つである。注意深く、ゆったりとした動きが特徴的なスローロリスは哺乳動物では稀であり、霊長類としては唯一、毒を生成するという独特の特徴を持つ (Ligabue-Braun et al. 2012; Nekaris et al. 2013)。スローロリスは上腕のリンパ節部から分泌される液体とだ液を混ぜ合わせ毒を生成することができ、その毒は節足動物、齧歯動物、同種の競争相手、稀に人間をも致死させる (Alterman 1995; Madani and Nekaris 2014; Grow et al. 2015)。夜行性のスローロリスの体重は 0.3~2.1kg になり、毒の標本は 22kg までのビントロング (*Arctictis binturong*) と 64kg までのマレーグマ (*Helarctos malayanus*) に対して忌避行動を起こさせた (Alterman 1995)。スローロリスが毒

を生成するに至った進化の仮説の一つとして、毒が捕食者から身を守ることが考えられる (Rode-Margono and Nekaris 2015)。スローロリスの毒は強い刺激臭を放ち、動揺した際などに分泌される。この効果として捕食者や同種の競争相手に対してコミュニケーション機能を持つと考えられる (Hagey et al. 2007)。防御表現は一般的に外見や聴覚、稀に嗅覚に訴えて様々な捕食者に対してメッセージを伝える (Caro 2005; Rowe and Halpin 2013)。捕食者に対する刺激臭の直接作用 (呼吸器炎症や不快感) は、目立つ警戒色や生存のためと思われる有毒な特性が獲物となる種の動物に備わるという進化の謎を解明する鍵と成り得る (Gohli and Hogstedt 2009)。そのため、スローロリスの毒とその刺激臭は嗅覚への多様な警鐘シグナルの一つであり、警鐘機能があると考えられる。

我々の実験では、スローロリスの毒が鳥類の捕食者、特にカワリクマタカ、カンムリワシを寄せ付けないという仮説を検証する。カワリクマタカはヘビやスローロリスを含む小型哺乳動物を獲物とすることが知られている (Nijman 2004; Naoroji 2007)。カンムリワシは小型哺乳動物やヘビを捕食する (Ferguson-Lees and Christie 2001; Naoroji 2007)、その捕食対象には毒性を持つ動物が含まれる (例: ラッセルクサリヘビ (*Vipera russelli*), ニシキブロンズヘビ (*Dendrelaphis formosus*), コブラ (*Naja spp.*) : Sody 1989; Naoroji 2007)。カンムリワシがスローロリスを捕食するという記録見つけられなかった。カワリクマタカの足は毛で覆われている一方、カンムリワシの足は厚い皮のみであり、毛は獲物が出す毒から身を守る効果をもたらしている (図 1)。カワリクマタカとカンムリワシの両方とも日中にじっと待ち獲物を捕らえる方法を取る。

Pg2 図内翻訳

図 1. 本研究で使用される種の動物 (西ジャワ、Cikangana Wildlife Rescue Center)

: (a) グレイタースローロリス (*Nycticebus coucang*) (b) カンムリワシ (*Spilornis cheela*) (c) カワリクマタカ (*Nisaetus cirrhatus*)

続き、2pg 1 行目 strategy. 以降)

スローロリスは種全体として夜行性である。野生動物に取り付けられた活動記録機では日中時間のおよそ 10~15%の間活動、または動いている (K.A.I. Nekaris, unpubl.data), そのため日中に猛禽類に発見される可能性は高くなる。獲物を狙うタカ科の鳥類は一般的に高い視力を持ち (Jones et al. 2007)、紫外スペクトルを含め (Cuthill et al. 2000、鋭い聴覚を持つ (Cobb 1968)。このことから、匂いは獲物を探す時に重要な役割を果たしていないが、刺激臭を嗅げば、実際にスローロリスがどこにいるか殆ど明白にわかるだろう、近い距離にいればほぼ確実に認知することができる。

スローロリスの毒が鳥類の捕食者を追い払うのであれば、タカには通常の匂い、スローロリスの匂い、毒の臭いを嗅ぎ分ける能力があると推測した。この推測は、近づくまで待っている時間、近接時間、関連する臭いを持った食べ物を食べる意欲、毒に近づけられた場合の忌

避行動により観察される。

方法

動物研究とサンプル収集

実験手順のすべては Oxford Brooks University の Animal Welfare Subcommittee of the University Research Ethics Committee により承認されている。実験対象は西ジャワにある Cikananga Wildlife Rescue Center にいる 10 体のカワリクマタカである。実験に使われるタカはすべて健康であり、ジャワもしくはスマトラで生まれ育ったものだ。屋外の隣接する個別のケージで飼育され、フロアはコンクリートになっていて、2 つの高い止まり木が中にある。タカは 2 日に 1 回餌を与えられ、餌は 175g の鶏肉または他の動物の生肉がであった。実験はすべて食事を与えられない日に行われた。主な種はスマトラのグレイタースローロリス (*Nycticebus coucang*) > 60 体であり、毒素のサンプルをそれらからデウォーミング (de-worming) または他の方法で採取した。上腕リンパ節分泌液をコットンスワブでスローロリスの肌よりふき取って採取し、すぐにそのスワブを凍結した。フィルムでバナナ味がつけられた子供用サリメトリックスワブを使い、だ液サンプルを採取した。ケージ越しにスワブを渡されたスローロリスは積極的に舐めた。サンプルのだ液は実験使用まで凍らせて保存された。臭いのサンプルはケージ内の糞尿が貯まった場所をコットンスワブでふき取り採取した。

実験手順

実験ではタカを 3 種の嗅覚観察環境におき、反応を観察した。理論的には捕食者は毒を、臭いを手掛かりに知ることができる (Eisner and Grant 1981)、そのため毒の他、ケージで採取した臭いのサンプルも使用し実験した、スローロリスの上腕リンパ節分泌液またはだ液と培養されたもの (以降、毒と表記) とスローロリスのケージで採取した臭いサンプル (以降、ロリス臭と表記) の 2 種類をコントロール (スワブのみカラベンダーの香りを染み込ませたスワブ (以降、中性臭と表記)) に対して使用した。実験使用前、スローロリスの上腕リンパ節分泌液を 200ul のスローロリスのだ液にて 15 分間常温で培養させた。我々は被験者内、反復測定計画にて様々な嗅覚テスト条件を組合せ、それぞれのタカに実験を行った。実験処理の手順を無作為に変えて、一匹のタカに対して実験は毎回 1 回のみ行われた。どのタカも同じセットの実験処置が施され、最低 2 日間連続的に複数回実験は行われた。(カワリクマタカの平均実験日数 - 5.2 日、カンムリワシの平均実験日数 - 6.2 日)

捕食者が獲物被験品目に対して接近したり、捕食するのは意欲的な状態によるところがあると考えられる。Weldon and Mcnease (1991) は獲物被験品目に同様の化合物を塗り、ヘビの回避特徴に関して調べた。我々は鶏肉といった餌とスワブを用いた嗅覚テストを合わせて行いこのアプローチを応用した。太い竹棒に実験スワブをとりつけ、その先に鶏肉 (~

50g) を刺して固定した。

テストの事を知らないレスキューセンターの職員により、実験のために準備が施された竹棒をタカのケージ内に入れて本実験を開始した。各実験は距離の離れた場所で双眼鏡を使って観察記録された。我々は 20 分間のあいだにタカが竹棒に近づくまでの時間、鶏肉を食べるかどうかを記録した。毎分ごとにスキャンサンプリングによりタカの行動記録を取り、嗅覚的行動や異常行動など竹棒に対して示した行動の全てを記録した（行動分類のリストに関してはオンラインの補足資料 表 S1 を参照）。

データ解析

両方のタカのデータは個別に記録されており、被験品目に近づくまでの時間、行動を起している時間の割合（ビヘイビアルレート）を、一般線形モデルを使い反復測定を目的としそれぞれのデータを比較した。鶏肉を食べたかどうか、顔をこする動作をするかどうかなどを中世臭、スローロリス臭、毒素をとそれぞれの実験に分けて Fisher の直接確率検定で記録された複数の結果を比較した。一般線形モデル（GLM）は MANOVA の反復計測と共に、臭いに対する行動反応の違いを調べるために用いられた。スローロリスの毒は鳥類の捕食者を寄せ付けないという強い仮説と（毒に対しては強い反応を示し、スローロリス臭に対してはやや強い反応、中世臭には強い反応は殆どない）明確な推測のもと、片側検定で実験を行った。分析はすべて SPSS ver.21 で行い、 $P \leq 0.05$ の場合重要性を認めた。

結果

スローロリスの毒が鳥類捕食者を追い払うという証拠を見つけることはできなかった。カワリクマタカ、カンムリワシの両方の殆どはすぐに竹棒に近づき、付き去っている鶏肉を取り出し（食べる）たが、個々により大きな差があることがわかった。実験に使われた竹棒に近づく／近づかないといった観察では、2 種のタカの実験結果の割合に大きな違いは見られなかった（20/5 vs 31/19, フィッシャーの直接確率検定 $P = 0.09$ ）、また棒についた肉を食べる/食べないの 2 種の割合は（17/7 vs 28/22 フィッシャーの直接確率検定 $P = 0.17$ ）であった。カワリクマタカ（Kruskal-Wallis, $H = 3.801$, $P = 0.15$ ）、カンムリワシ（ $H = 2.594$, $P = 0.273$ ）の 2 種の実験では、3 つの実験環境で行った被験品目に近づくまでの時間を測るテストの結果にア著しい違いは見られなかった（表 1）。カンムリワシは被験品目の近くにカワリクマタカより長くいたが（中性臭の場合→24.5% vs 9.75, スローロリス臭の場合→27% vs 15%, 毒素の場合 14.5% vs 10%）、以上のような両種を観察したデータは重要な差異となるに至らなかった（Kruskal-Wallis, $H = 0.483$, $P = 0.786$ and $H = 0.810$, $P = 0.667$ （カンムリワシとカワリクマタカ））。それぞれの実験で鶏肉が食べられた割合は予想と反して様々な結果となった。中性臭における実験ではカンムリワシは肉の 70%を食べ、スローロリスの臭いの場合には 60%、毒素臭の場合には 70%であった。カワリクマタカの食した割合の結果も似ており、同じ順番に

55%, 60%, 55%という結果となった。

タカの試験環境における反応は個体ごとに大きく変わった、GLM は臭いを取り入れた実験で観察した反応結果について重要な差異を示さなかった（反復測定 MANOVA: カンムリワシ、Wilk's Lambda = 0.15, $F_{20, 40.749} = 1.572, P = 0.109$; カワリクマタカ, Wilk's Lambda = 0.463, $F_{20, 107.082} = 1.399, P = 0.139$ ）。全体のモデルに重要性が見られなかったため、個々の行動と統計的差異を報告していない。しかし、特筆すべき共通項があった。カンムリワシの間では 3 種類の実験において被験品目に近づくまでの時間に違いを見ることができ、結果が予想に反するのであった。

3 p g 図内翻訳

表 1. カンムリワシ 5 体とカワリクマタカ 10 体の鶏肉に対する各種臭いを含むスワブ毎の反応、(中性臭→スワブのみ、またはラベンダー) (グレイタースローロリス臭) (毒素臭→上腕リンパ節の分泌液のみ、もしくはだ液との混合液)

表内単語

Trials = 実験回数

Contact with sample = 被験品目とのコンタクト数

Latency in s (range) = コンタクトまでの秒数 (時間幅)

Face-rubbing following contact = コンタクト後に顔を拭いたケース

Eaten = 食べたケース数

Crested Serpent-eagle = カンムリワシ

-neutral scent = 中性臭

-slow loris scent = スローロリス臭

-venom = 毒素臭

Changeable Hawk-eagle = カワリクマタカ

-neutral scent = 中性臭

-slow loris scent = スローロリス臭

-venom = 毒素臭

(続き、p g 4 2 行目 Likewise...以降)

カワリクマタカにも同様に違いが見られたが、この結果に関しては想定内の結果である一方、統計的に重要なデータに至らなかった。臭いの違いによって、被験品目を握ったり、落

としたり、動かしたりすると言った結果にも重要な違いを確認することはなかった。タカの異常行動は殆ど見られなかった。しかし、タカが止まり木の上で顔をこする動作を確認することができた。すぐにこの行動はとられ、痒さに苛立ちを感じ顔をこすような行動であった。この行動結果は中性臭の実験では他の実験より著しく低い(中性臭→カワリクマタカ 4/6 回 vs 、カンムリワシ 6/10 回、スローロリス臭 vs 毒素臭→カワリクマタカ 4/6 回 vs 11/17 回、カンムリワシ 6/10 回 vs 9/10 回) (フィッシャーの直接確率検定, カワリクマタカ $P = 0.019$ 、カンムリワシ $P = 0.01$)。

考察

毒性をもつ獲物を捕食することは潜在的に危険である。スローロリスの毒をマウスに注射する実験(Alterman 1995)、クモ形網の昆虫に塗った実験(Grow et al. 2015)ではどちらも試験対象は絶命した。Madani and Nekaris (2014)はスローロリスに咬まれたことによってアナフィラキシーを起こした人間の医学的評価を受けた事例を再検討した。そして、スローロリスの毒は他の同種のロリスに対しても深刻な怪我を負わせたり、致死させる(Nekaris et al. 2013)。スローロリスを捕食しようとするタカにとって危険はないと考える根拠はない。カワリクマタカもカンムリワシもスローロリスの毒のついた肉を食べた後に止まり木で顔や嘴をなでつける行動を顕著にとった。捕食者は有害な獲物を避けるように学ぶことが必要である(Gohli and Hogstedt 2009)。嘴を拭うような行動は、他の鳥が不快な獲物を捕食した時にも同様にみることができる。例えば、ハゴロモカラス (*Agelaius phoeniceus*) はゴミムシダマシを食べた後よりもハチを食べた後により頻繁に嘴を止まり木に擦り付ける(Evans and Waldbauer 1982)、ホシムクドリ (*Sturnus vulgaris*) はキニーネ硫酸塩で身を覆われたゴミムシダマシを食べた後に頭を振ったり、嘴を拭おうとするような嫌悪行動をとる(Skelhorn and Rowe 2006)。顔を拭うような行動は、猛禽類の気管支に苦痛を感じていることを示し、眼窩下の副鼻腔にかかるストレスを和らげようとして顔を拭う行為をする(Orosz and Lichtenberger 2011)。このような鳥の行動は、スローロリスの毒に接したタカが不快感を感じているということを示唆している。

今回の実験におけるタカの場合、行動生態結果は毒に対して大きな反応がなかったということの理由とも考えられる。実験に使われた2種の猛禽類は日中(朝に活動のピークを迎える)活動する捕食者であり(Nijman 2004; Sano 2012)、獲物を捕らえるために静かに待ち続ける狩りの間、頻繁にスローロリスとの接触があるのだろう。今回得たデータではあまり認知されていない鳥類の嗅覚に対する行動について示唆する所があるが、実験の昼行性のタカにおいても例外ではない。スローロリスの毒がコブラと類似する様々なシグナルに属するものであれば(Nekaris et al. 2013)、視覚に頼る猛禽類を完全には追い払う程強烈ではない刺激であるために、スローロリスの警鐘提示から嗅覚に影響するような要素は取り除かれた可能性がある。上腕リンパ節分泌液のみで行われた過去の忌避性テストでは様々な肉食動物に対して有効性を示し、嗅覚は捕食行為において重要な役割を担うことを説明してい

る(Alterman 1995)。

スローロリスが捕食者に対して強い恐怖心による反応をとるかは明確でない。しかし、野生のスローロリスはジャコウネコ、小型ネコ、大型のフクロウが近くにいても平然としている(Nekaris et al. 2007)。スローロリスの毒の中に分泌される揮発性化学物質は種内での警鐘アラームとして機能し、嗅覚に訴える警鐘アラーム構造は致命的な状況における警鐘アラームとして効果があるが、タカなど視覚に頼る捕食者にはその効果は陰微である。

結論として、タカは毒素を含んだ被験品目に近づく時間は特に遅くなく、毒素の臭いのする物に対しても想定より早く離れることはなかったが、毒素に接触したあと顔を拭う行為に及んだ。明らかではないが、これらの結果は猛禽類は毒によって忌避される対象ではないことを示している。そして、スローロリスの行動学的、形態学的特性の進化における捕食者を回避する複雑な機能を解明することに貢献する。

謝意

(本文記載団体への感謝)

参考文献

(本文に同じ)