

令和 4 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03719

研究課題名(和文)ヘビ類における新奇な防御器官の進化：頸腺の発生学的起源と餌毒利用の推移過程の解明

研究課題名(英文) Evolution of a unique defensive organ in snakes: Exploration of the developmental origin and the transitional process of prey toxin exploitation

研究代表者

森 哲 (Mori, Akira)

京都大学・理学研究科・教授

研究者番号：80271005

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：ヤマカガシは餌として食べたヒキガエルが持っている皮膚毒を取り込み、頸部背面にある頸腺という器官にその毒を溜め、自分自身の防御に再利用する。中国に生息するヤマカガシの仲間にはカエルを食べず、ミミズを主食とする種が存在する。これらの種も頸腺にヒキガエルの皮膚毒と似た物質を持つが、この毒はマドボタルの幼虫に由来することがわかった。すなわち、ヒキガエル毒の再利用からマドボタル毒の再利用への進化が中国産のヤマカガシ類で生じたことが示された。さらに、頸腺の形態は多岐にわたり、ヤマカガシ類で頸腺システムの多様化が進化していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

毒を持つ餌を食べ、その毒を自分自身の防御に再利用する種は昆虫をはじめとする多くの動物群で知られている。ヤマカガシは餌毒を蓄積するための頸腺という特殊な器官を持っているという点で、極めて珍しいヘビである。今回の研究により、毒源として利用する餌がヒキガエルからホタルへという、分類学的にも生態学的にもかけ離れた動物へ移行する進化が起こったことが示された。このような移行は他の動物群ではまったく知られていない極めて珍しい現象である。

研究成果の概要(英文)：A Japanese colubrid snake, *Rhabdophis tigrinus*, sequesters toxins from toads consumed as prey and stores them in the nuchal glands, which are embedded under the skin of the neck region, for the defensive use. Several congeneric species in China do not eat anurans and instead feed earthworms as main diet. We have revealed that these species also possess toxins similar to those of toads, but they sequester the toxins from fireflies, not toads. This implies that the evolution from toad-toxin utilization to firefly-toxin utilization has occurred in the ancestral species of *Rhabdophis* in China. In addition, we showed the morphological variation of the nuchal glands among species and clarified the diversity of the nuchal gland system in *Rhabdophis*.

研究分野：動物行動学

キーワード：防御機構 毒 進化 爬虫類 ホタル

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

頸腺はアジアに分布するヤマカガシ属の18種のヘビ類のみで知られている特殊な防御器官である。頸腺は頸部の皮下にある十数対の小粒状の組織で(図1)、その存在は1930年代に日本産のヤマカガシ(*Rhabdophis tigrinus*)で初めて報告されたものの(Nakamura, 1935; Smith, 1938)、その後、国内外の研究者からほとんど注目されてこなかった。ヤマカガシはカエル類を主食とし、皮膚毒を持つヒキガエルも好んで捕食する。一方、ヤマカガシの頸腺の成分はブファジエノライド(BD)と総称される強心ステロイドから成ることがわかってきた。そこで我々は1990年代後半から頸腺に関わる行動学的、形態学的、化学的視点からの総合的な研究に取り掛かり、頸腺中のBDは餌として食べたヒキガエルの皮膚毒に由来するという仮説を立て、これを実験的に証明した(Hutchinson et al., 2007)。すなわち、ヤマカガシは餌として食べたヒキガエルの皮膚毒を防御用の毒として再利用しているのである。

頸腺は餌から取り入れた毒を蓄積するための特異的な専用器官であるが、その進化史的起源は不明である。陸上脊椎動物が持つ一般的な皮膚腺が外胚葉に由来するのに対し、頸腺は中胚葉起源であると報告されている。さらに、同様の器官は他の脊椎動物では知られていないため、頸腺がどのような組織から進化してきたのかはまったく推測できない状態であった。

一方、海外のヤマカガシ属数種ではこの器官が胴部全体にわたって分布しており、頸背腺とよばれる。その一部の種では主食がカエルからミズヘトに変化し、さらに毒の源としてヒキガエルではなくホタルを利用している可能性があることが我々のこれまでの調査により示唆されていた。

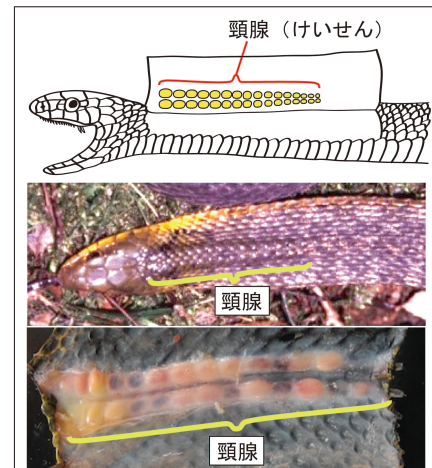


図1: ヤマカガシの頸腺の模式図(上)、背面写真(中央)、皮膚内側の写真(下)

### 2. 研究の目的

本研究では、頸腺を用いた防御システムの進化について、主に以下の3つの視点において発生学的、行動学的、化学的視点から解明することを試みた。

#### (1) ミズ食のヘビの頸背腺毒がホタル由来であることの検証

申請者らの最新の研究により、ミズ食のイツウロコヤマカガシ(*R. pentasupralabialis*)とミゾクビヤマカガシ(*R. nuchalis*)の頸背腺毒成分には、北米産のマドボタル類が持つ高分子BDとまったく同一あるいは極めて類似しているBD類が含まれていることが判明した。しかしながら、これらのヘビの食性情報は乏しく、ホタルを自然界で捕食しているかどうか、また、ホタルを摂食することによりBDを取り込むかどうかはわかっていなかった。さらに、これらのヘビ類が野外で出会うことのある中国産のホタルが高分子のBDを持っているかどうかを調べられていなかった。そこで、これらの2種のヘビの頸背腺毒がホタル毒に由来するかどうかを検証することを目的とした。さらに、他の近縁種についても、頸背腺成分の化学分析を行い、ホタル毒が蓄積されているかどうかを調べた。

#### (2) 頸腺の発生学的起源の解明

頸腺が中胚葉に由来することを検証するため、分子マーカーを用い、組織学的解析を行った。また、頸腺は神経堤細胞に由来するメラニン細胞を伴って形成されてくるため、頸腺自体も、第4の胚葉とも呼ばれる神経堤細胞に由来する可能性がある。そこで、頸腺源基における神経堤細胞マーカーの発現についても調べた。

#### (3) 食性および頸腺形態の進化過程の解明

頸腺を持つことが知られている18種(Mori et al. 2012, 2016)、および、頸腺の有無が未知であるヤマカガシ属の4種の合計22種を調査の対象とし、食性情報を集めるとともに、各種の頸腺毒の成分分析を行うことを目的とした。また、分子系統樹を作成するためにDNA分析用の組織サンプルを採取し、各形質の得られた結果と各種の系統関係に対応させることにより、頸腺形態の多様化の道筋を明らかにするとともに、主食としてのカエル食とミズ食、および、毒源とする餌としてのヒキガエル利用やホタル利用がどのような過程を経て進化して

きたかを解明することを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究を遂行する上では、アジアに広く生息するヘビ類を生きた状態で入手し、実験することが必要不可欠である。このため、アジア諸国の多くの研究者の協力を得て研究を進めた。

#### (1) ミズ食のヘビの頸背腺毒がホタル由来であることの検証

中国にてマドボタル類を採集し、それらが BD を持つかどうかを LC-MS (液体クロマトグラフ質量分析計) および NMR (核磁気共鳴装置) を用いて分析した。また、それらの主な成分の構造を決定し、イツウロコヤマカガシやミヅクビヤマカガシが頸背腺に蓄えている BD と同一であるかどうかを調べた。さらに、同様の化学分析法を用いて、近縁種の頸背腺毒成分を同定した。

#### (2) 頸腺の発生学的起源の解明

日本産のヤマカガシを材料に用い、中胚葉の分子マーカー (*Brachyury* や *Flk1* など) が頸腺源基で発現するか否かを *in situ* ハイブリダイゼーション法により確認した。また、頸腺源基における神経堤細胞マーカー (*Foxd3* など) の発現についても調べた。胚サンプルを入手するため、5月から6月前半にヤマカガシの妊娠雌を野外で採集し、飼育した。遺伝子発現解析には頸腺形成の初期段階にある胚が必要であるため、産卵前の雌を開腹し、卵管内から胚を採取した。

#### (3) 食性および頸腺形態の進化過程の解明

海外共同研究者の協力を得ながらヘビをアジアの各地で採集し、強制嘔吐法により胃内容物を調べ、ヒキガエル食、ミズ食、ホタル食への依存度を評価した。採集したヘビからは頸腺毒成分を採取し、化学分析を行って、ヒキガエルタイプの BD を持つのか、ホタルタイプの高分子 BD を持つのかを明らかにした。また、海外共同研究者の所属する成都生物研究所、ベトナム国立自然博物館、サラワク大学、およびボゴール動物学博物館が所蔵する液浸標本を解剖し、胃内容物データを補充することを計画した。頸腺の有無が未知である 4 種については、解剖により頸腺の有無や形態の確認を試みた。

### 4. 研究成果

#### (1) ミズ食のヘビの頸背腺毒がホタル由来であることの検証

中国ではミヅクビヤマカガシ、イツウロコヤマカガシ、および、レオナルドヤマカガシ (*R. leonardi*) を、台湾ではタイワンヤマカガシ (*R. formosanus*) とスウィンホーヤマカガシ (*R. swinhonis*) を採集し、頸腺毒を採取、分析した。また、中国および台湾でマドボタル亜科とホタル亜科のホタルの幼虫を複数種採集し、化学分析を行った。その結果、マドボタル亜科は BD を持ち、特に、これまで動物では知られていなかった



図3 マドボタル亜科の1種(上)とチフンヤマカガシ(下)が共通持つ2種のブファジエノライドの構造式

たトランス型の BD を持つことがわかった(図2)。また、中国産のマドボタル属の1種は、これまでに報告されていない非常に

	ヒキガエル	ホタル幼虫
分子サイズ	低分子 	高分子 
立体構造	シス型 	トランス型 

図2：ブファジエノライドの特徴の比較

分子量の高い側鎖を有した BD を持つことが示唆された。一方、ホタル亜科の4属のホタルからは BD は検出されなかった。さらに、台湾産のマドボタルの1種である *Diaphanes lampryroides* はイツウロコヤマカガシと全く同一の構造をした BD を2つ持つことが明らかになった(図3)。ヘビに関しては、台湾産の2種とミヅクビヤマカガシはヒキガエル由来の BD を持ち、レオナルドヤマカガシはヒキガエルとホタルの両方の BD を持つことがわかった。また、イツウロコヤマカガシはホタル由来の BD を持つ個体群とヒキガエルとホタルの両方の BD を持つ個体群が存在することがわかった。このうち、ホタル毒由来の BD を持つイツウロコヤマカガシの個体群の1つは、分子遺伝学的な分析により隠蔽種であることがわかり、これをチフンヤマカガシ (*R. chiwen*) と命名して新種記載した。

以上のことから、ミズ食のヘビの一部の種では、頸背腺毒がホタル由来であることが検証された。

さらに、ホタルへの嗜好性を調べるために、イツウロコヤマカガシを用いて捕食実験を行ったところ、本種はBDを持っているホタルと持っていないホタルを区別し、前者のみを選食することが示された。また、ヤマカガシが、ヒキガエル類とホタル類が共通に持つBDを手がかりとして餌認知しているかどうかを実験的に確かめたが、これを支持する結果は得られなかった。そこでさらに、ホタルを極性の異なる溶媒に入れて体表物質を抽出し、それらに対するヘビの嗜好性を比較したところ、複数のBDの混合物またはBDの前駆物質を手掛かりにしている可能性が示唆された。

## (2) 頸腺の発生学的起源の解明

ヤマカガシ胚における頸腺発生の研究では、一連の発生ステージの胚の外部形態の観察から、ステージ 32 において、頸部背面に前後軸に沿って整列した 3~5 対の黒色の頸腺組織が現れることがわかった。比較対象種であるシマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*) およびマムシ (*Gloydius blomhoffii*) の相当ステージの胚では同様の構造は認められなかった。ステージ 32 のヤマカガシ胚、ならびに同ステージのシマヘビ胚およびマムシ胚の頸部組織で発現する遺伝子を RNA-seq 法を用いて網羅的に比較し、ヤマカガシ胚の頸部のみで強く発現する遺伝子を 40 個ほど特定した。そのうち、頸腺の形成に関与していると予想された *CADMI*、*NGFR*、*PDGFRA*、*AZIN2* の 4 つについて、ヤマカガシより配列断片を単離し、*in situ* ハイブリダイゼーションによる mRNA の発現解析を行ったが、組織標本の状態や染色プロトコールが十分でなかったことから、mRNA の局在を確認することができなかった。現在 mRNA の局在を確認するための分析を継続中である。

## (3) 食性および頸腺形態の進化過程の解明

中国においては、レオナルドヤマカガシの胃内容物から *Pyrocoelia* 属のホタルを初めて検出した。さらにイツウロコヤマカガシをはじめとする近縁種がミズ食を主食としていることを野外食性によって確認した。しかしながら、他の国の対象種については、調査許可取得の事務的手続きに時間がかかったことや、コロナ禍のために海外調査が中断したことなどがあって、野外食性データはほとんど得ることができなかった。

ミゾクビヤマカガシ、チフンヤマカガシ、およびレオナルドヤマカガシを対象に、捕食に関連した頭部形態と食性との関係を調べるために、頭骨要素および歯の形態をマイクロCTスキャンで撮影したところ、それぞれの種がかなり異なる形状を待つことが明らかになった。特に、ミズ食やホタル食への依存度が高まるに従い、後牙の大きさや頭幅が縮小する傾向があることがわかった。

インドネシアではボゴール動物学博物館を訪問し、液浸標本および生体を用いて、アカクビヤマカガシ (*R. subminiatus*)、ズアカハブモドキ (*R. flaviceps*)、アオクビハブモドキ (*R. rhodomelas*)、およびシロハラヤマカガシ (*R. chrysargoides*) の頸部形態を詳細に調べた。その結果、インドネシア固有種であるシロハラヤマカガシはこれまでに知られていた同属種とはまったく異なる形状の構造物を持つことを発見し、さらに、外圧がなくても頸腺液を滲出するメカニズムを持つことがわかった。

さらに、インドネシアでは、アカクビヤマカガシを対象として、頸腺に依存した対捕食者行動と体長との関連を実験的に調べ、小さな個体ほど頸腺に依存した防御を行う傾向が高いことを明らかにした。

各協力国に分布する 9 種からこれまでに採取した頸腺液の化学分析を行い、種によって毒組成に差がみられることを明らかにし、祖先的な種に特異的な BD 成分を 4 つ特定した。それらの特徴からヤマカガシ属の頸腺成分の進化と多様性について考察を行った。

一方、日本産ヤマカガシの頸腺毒成分についての地理的変異の分析を行った結果、その変異パターンは頸腺毒の由来であるヒキガエルの皮膚毒の変異パターンにおおむね類似していたが、ヤマカガシ独自の変換も行っていることが示唆された。

## (4) まとめと今後の展望

分子系統学的解析から、頸腺は約 1900 万年前に一度だけ進化したことが推察された(図 4)。また、頸背腺は少なくとも 2 度独立に生じたことが示された。外群との比較から、カエルを主食とする特性は祖先的な形質であり、ミズ主食のクレードは頸背腺を持つ祖先種から進化したと考えられた。さらに、ヒキガエル毒の利用は祖先的な形質であり、ヒキガエル毒からホタル毒の利用への移行が中国のミズ食のクレードの一部で進化したことが推察された。

現在、BD を持つことが知られている動物は、世界中でもヒキガエルを含む一部のカエル類とマドボタル類のみである。ヒキガエル食からホタル食に移行した祖先種は、なぜ、どのようにしてヒキガエル類と同様に BD を持

つマドボタル類を特定して利用できるようになったのかは現在のところ謎である。これには生態学的、行動学的、生化学的要素など多様な要因が関わっていると考えられる。今後の研究では、餌毒利用の推移過程に関わった要因を探究していくことを目標とする。

また、頸腺の形態には頸背腺だけでなく、多様なタイプがあることを明らかにした。今後は、詳細な形態分析を継続するとともに、捕食者からのどのような刺激に対して、どのようにして毒液を出すかなどのメカニズムの比較研究も実施していく予定である。

頸腺の個体発生に関わる遺伝的メカニズムと進化的起源に関しては、今回は具体的な答えを出すことができなかった。この点については、今後さらに追求し、脊椎動物の中でも極めて特殊な防御器官である頸腺システムがどのようにして進化してきたかを解明することを目指す。

<引用文献>

Hutchinson, D. A., Mori, A., Savitzky, A. H., Burghardt, G. M., Wu, X., Meinwald, J., and Schroeder, F. C. 2007. Dietary sequestration of defensive steroids in nuchal glands of the Asian snake *Rhabdophis tigrinus*. PNAS 104(7): 2265-2270.

Mori, A., Burghardt, G. M., Savitzky, A. H., Roberts, K. A., Hutchinson, D. A., and Goris, R. C. 2012. Nuchal glands: A novel defensive system in snakes. Chemoecology 22: 187-198.

Mori, A., T. Jono, H. Takeuchi, L. Ding, A. de Silva, D. Mahaulpatha and Y. Tang. 2016. Morphology of the nucho-dorsal glands and related defensive displays in three species of Asian natricine snakes. J. Zool. 300: 18-26.

Nakamura, K. 1935. On a new integumental poison gland found in the nuchal region of a snake, *Natrix tigrina*. Mem. College Sci. Kyoto Imperial Univ. Ser. B. 10: 229-240, 1 pl.

Smith, M. A. 1938. The nucho-dorsal glands of snakes. Proc. Zool. Soc. Lond. Ser. B. 100: 575-583.

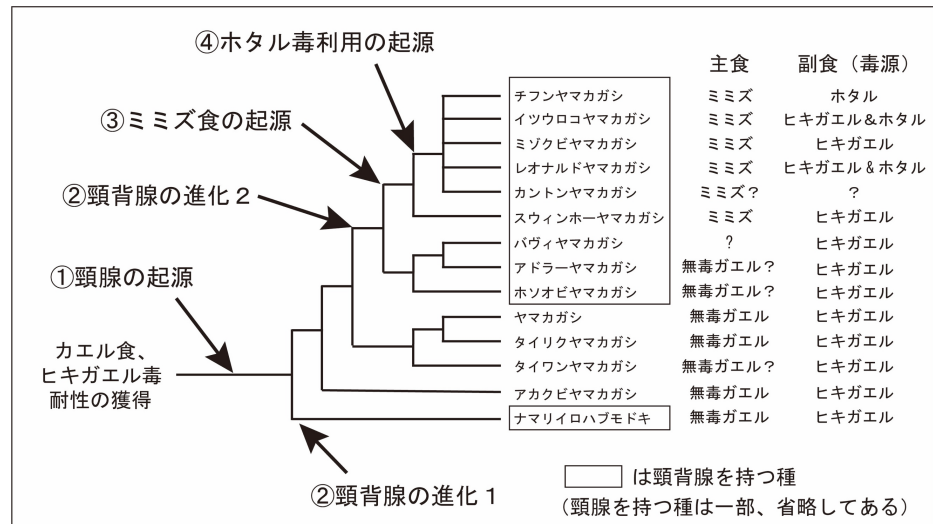


図4：頸腺を持つヘビの系統関係と食性、および、推定された進化過程

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 9件 / うち国際共著 8件 / うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 Fukuda Masaya, Mori Akira	4. 巻 40
2. 論文標題 Does an Asian Natricine Snake, <i>Rhabdophis tigrinus</i> , Have Chemical Preference for a Skin Toxin of Toads?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Herpetology	6. 最初と最後の頁 1-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5358/hsj.40.1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Inoue Takato, Nakata Ryu, Savitzky Alan H., Yoshinaga Naoko, Mori Akira, Mori Naoki	4. 巻 47
2. 論文標題 New Insights Into Dietary Toxin Metabolism: Diversity in the Ability of the Natricine Snake <i>Rhabdophis tigrinus</i> to Convert Toad-Derived Bufadienolides	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Chemical Ecology	6. 最初と最後の頁 915 ~ 925
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10886-021-01287-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Zhu Guangxiang, Yang Shijun, Savitzky Alan H., Cheng Yuqi, Mori Akira, Ding Li, Rao Dingqi, Wang Qin	4. 巻 166
2. 論文標題 Cryptic diversity and phylogeography of the <i>Rhabdophis nuchalis</i> group (Squamata: Colubridae)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 107325 ~ 107325
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ympev.2021.107325	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Tatsuya Yoshida, Rinako Ujiie, Alan H. Savitzky, Teppei Jono, Takato Inoue, Naoko Yoshinaga, Shunsuke Aburaya, Wataru Aoki, Hirohiko Takeuchi, Li Ding, Qin Chen, Chengquan Cao, Tein-Shun Tsai, Anslém de Silva, Dharshani Mahaulpatha, Tao Thien Nguyen, Yezhong Tang, Naoki Mori, and Akira Mori	4. 巻 117
2. 論文標題 Dramatic dietary shift maintains sequestered toxins in chemically defended snakes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 5964-5969
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1919065117/-/DCSupplemental	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Takeuchi, H., A. H. Savitzky, L. Ding, A. de Silva, I. Das, T. T. Nguyen, T.-S. Tsai, T. Jono, G.-X. Zhu, D. Mahaulpatha, Y. Tang, and A. Mori	4. 巻 8
2. 論文標題 Evolution of nuchal glands, unusual defensive organs of Asian natricine snakes (Serpentes: Colubridae), inferred from a molecular phylogeny	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 10219-10232
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.4497	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 該当する

[学会発表] 計24件(うち招待講演 2件/うち国際学会 7件)

1. 発表者名 Masaya Fukuda, Qin Chen, Akira Mori
2. 発表標題 How predators recognize toxic animals as a toxin source: A case of chemical discrimination by an Asian snake that sequesters firefly toxins
3. 学会等名 International Conference on Herpetological Biodiversity and Conservation in Eurasian Countries ( (国際学会) )
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井上貴斗, 中田隆, Alan H. Savitzky, 吉永直子, 森哲, 森直樹
2. 発表標題 ヤマカガシにおけるヒキガエル由来毒素変換能力の多様性
3. 学会等名 日本農芸化学会 西日本・中四国・関西支部合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Fukuda M., Mori A., and Chen Q.
2. 発表標題 Does an Asian natricine snake recognize fireflies that have cardiac steroidal toxins?
3. 学会等名 The 36th International Ethological Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Naoki MORI and Akira MORI
2. 発表標題 Unexpected origins of defensive compounds in animals
3. 学会等名 The 10th Conference of Asia-Pacific Association of Chemical Ecologists (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Fukuda M., Mori A., and Chen Q.
2. 発表標題 Toads or fireflies? Which do Asian natricine snakes prefer as a source of steroidal toxins?
3. 学会等名 The 9th World Congress of Herpetology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Syahfitri Anita, Amir Hamidy, Misbahul Munir, Akira Mori
2. 発表標題 A study of Rhabdophis in Indonesia: an effort to identify presence of the Nuchal Gland
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第57回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 氏家 里奈子、竹内 寛彦、城野 哲平、チェン チン、ディン リー、タン イェチョン、ツァイ テインシュン、ツァオ チェンチャン、アラ ン サビツキー、油屋 駿介、青木 航、吉永 直子、森 哲、森 直樹
2. 発表標題 ヤマカガシ属ヘビ <i>Rhabdophis pentasupralabialis</i> が蓄積する毒性ステロイド bufadienolide の由来
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 Tatsuya Yoshida, Teppei Jono, Hirohiko Takeuchi, Rinako Ujiie, Naoko Yoshinaga, Li Ding, Yezhong Tang, Akira Mori, Naoki Mori
2. 発表標題 The chemical analysis of bufadienolides in defensive glands of the Asian Rhabdophis snakes
3. 学会等名 The Joint Meeting of the 33rd Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology and the 9th Meeting of Asia-Pacific Association of Chemical Ecology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Alan H. Savitzky, Shabnam Mohammadi, Susanne Dobler, Zachariah Gompert, Georg Petschenka, Akira Mori
2. 発表標題 Mechanisms of resistance to bufadienolide toxins in toad-eating snakes
3. 学会等名 The Joint Meeting of the 33rd Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology and the 9th Meeting of Asia-Pacific Association of Chemical Ecology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Rinako Ujiie, Tatsuya Yoshida, Hirohiko Takeuchi, Koshiro Eto, Teppei Jono, Naoko Yoshinaga, Akira Mori, Naoki Mori
2. 発表標題 Chemical analysis of bufadienolides in Japanese Lampyrine fireflies
3. 学会等名 The Joint Meeting of the 33rd Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology and the 9th Meeting of Asia-Pacific Association of Chemical Ecology (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	森 直樹  (Mori Naoki)  (30293913)	京都大学・農学研究科・教授    (14301)	

## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	土岐田 昌和  (Tokita Masakazu)  (80422921)	東邦大学・理学部・講師    (32661)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	サビツキー アラン  (Savitzky Alan)		
研究 協力者	ツァイ テイン-シュン  (Tsai Tein-Shun)		
研究 協力者	タン イエツォン  (Tang Yezhong)		
研究 協力者	チェンチュアン ツァオ  (Chengquan Cao)		
研究 協力者	ダス インドラニール  (Das Indraneil)		
研究 協力者	グエン ティエン タオ  (Nguyen Thien Tao)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	アニタ シャフィットリ  (Anita Syahfitri)		
研究協力者	ダルシャニ マハウルパタ  (Dharshani Mahaulpatha)		
連携研究者	竹内 寛彦  (Takeuchi Hirohiko)  (40726444)	京都大学・フィールド科学教育センター・研究員   (14301)	
連携研究者	児島 庸介  (Kojima Yosuke)  (90793026)	京都大学・理学研究科・研究員   (14301)	
連携研究者	江頭 幸士郎  (Eto Koshiro)  (10738826)	京都大学・人間・環境学研究者・研究員   (14301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
中国	成都生物研究所	楽山師範大学		
インドネシア	インドネシア科学院ボゴール動物学博物館			
米国	ユタ州立大学			
スリランカ	スリ・ジャヤワルデネブラ大学			
マレーシア	サラワク大学			

共同研究相手国	相手方研究機関			
台湾	国立ピントン科技大学			
ベトナム	ベトナム国立自然博物館			