

H o w S n a k e s W o r k
: Structure, Function and Behavior of the World's Snakes

ヘビという生き方

Harvey B. Lillywhite

ハーベイ・B・リリーホワイト 著

細 将貴 監訳

福山伊吹・福山亮部・児玉知理・児島庸介・義村弘仁 訳

電子版

第3章

移動方法：ヘビはどう動くのか

第6章

体内輸送

目 次

第3章 移動方法：ヘビはどう動くのか

手足を使わずに動く／筋肉と骨格の適応／移動：ヘビはどのように動いているのか／水中での移動：水の中で泳ぐ／陸上での移動：多様な地形の上を移動する（蛇行運動／アコーディオン運動／直進運動／横這い運動／滑り押し運動）／地上での移動における、その他の特殊化した行動（穴掘り／跳躍）／林冠での生活：木登りと滑空（まっすぐ上へ下へ／滑空）／ヘビの移動のエネルギーコスト／ロボットとしてのヘビ／Additional Reading より深く学ぶために

第6章 体内輸送

酸素の必要性／心臓：中枢ポンプとシャントの制御装置／血管と血管分配系／血液の特性（血液量／血液酸素容量）／血行動態：血管流体系における流れの物理／重力と血液循環：すべてをまとめ上げる（重力の挑戦／ヘビ，姿勢，そして重力／ヘビの肺の構造と機能）／肺換気：ヘビはどのように呼吸するのか？（血液の呼吸特性と機能／肺の非呼吸性機能／気管囊の構造と機能）／おわりに／Additional Reading より深く学ぶために

移動方法：ヘビはどう動くのか

ヘビが一体どのようなやり方で移動しているのかについて、これまで様々な推測がなされてきた。そのスピード、力強さ、機敏さは驚くべきものである。そこには、手足を失いながらもやすやすと驚くべき器用さを発揮するヘビという生物を象徴する、特殊化の真髄が隠されている。

— *Raymond L. Ditmars, Snakes of the World (1943), p. 16*

手足を使わずに動く

ヘビがもつ特徴のなかでも最も驚異的なもののひとつが、高度に変化に富む生息環境の地形を手足なくして難なく越え、通り抜け、あるいは巻きついて移動できることである。ヘビには、水面を泳ぐ、潜水する、茂みや岩場をすばやく通り抜ける、取っ掛かりのない砂丘を這い回る、木の幹を垂直に登り樹上を動き回る、といったことが可能である。一部の種に至っては、見上げるような高さから飛び立ち、空中を滑空して無事に着地することさえできる。ヘビの見た目からすれば、彼らがただ地上を移動できるというだけでもとても不思議に思える。田舎道でヘビを探しているときに、アメリカレーサーやオレゴンガラガラヘビといった黒っぽい色のヘビが舗装道路を渡っていったときの様子を私は鮮明に覚えている。そのときのヘビの動きは道路にこぼれて流れ出す黒い油を彷彿とさせ、まるで地面との摩擦がないかのごとく滑らかであった。夜のカリフォルニア砂漠でヘビを探しながら自動車を徐行させていた際にも、同様の場面に出くわしたことが幾度もある。ヨコバイガラガラヘビは自動車のヘッドライトに照らされると白く輝いて見え、遠くから見るとまるで道路の上を滑空しているかのように見えた。道路から外れたヘビ探しでは、夏の乾いた草地で数え切れない程のカサカサという音を聴いたことを思い出す。それはレーサーやムチヘビが私の歩く前をすばやく逃げるときの音で、それらのヘビは乾いた草むらの中に消えて姿を現すことはなかった。私はただ彼らの波打つ細長い体が夏草の間をくぐり抜ける音を聞いて、彼らがそこにいることを知っただけであった。フロリダのネイブルズ付近のビーチでは、私は低いエンジン音に似た特徴的な音を聴いた。それは、大きく立派なバシヤムチヘビが近くの草むらに逃げ込もうと、体を波打たせながら湿った砂の上を這い進む音だった。私はヘビの腹板とビーチの砂とが出会って生まれた音を聞いて、驚きと同時に喜びを覚えたものだ。偶然の出会いがこのような特徴的な音の意味を教えてくれる。このような周囲の音に耳をすませば、夏のハイキングがさらに楽しくなるかもしれない。

ヘビがどう動いているのか、また変異に富む地形をすばやく華麗に移動するその能力について考えれば考えるほど、彼らの手足を使わない移動方法に対する畏怖の念が、ますます強くなる。それは実に驚異的で、俊敏で、また、一見すると労力がかかっているように見える。いったい、ヘビはいかにしてこの驚異的で印象的な芸当（そして、それは適切な条件下でなら誰でも目にすることができる）をやっているのか。当然ながら、この謎を解くためにはヘビの体の構造、特に骨格やそれに付随する筋肉、そしてそれらを覆う皮

膚についてより深く知る必要があるだろう。

筋肉と骨格の適応

ヘビの体は四肢がなく細長いが、こうした形質は脊椎動物の様々な系統で何度も進化してきた。たとえば魚類、サンショウウオ、トカゲの仲間である。しかし、ヘビは信じられないほどの多様性を示し、このような体型の完成形のように見える。ことを単純化するために、ヘビの体を一本の管であると考えるとよいかもしれない。その管は、細長い内臓を内包し、無数の骨とそれを動かす筋肉で支えられ、強靱かつ柔軟な皮膚で覆われている（図 2.2, 6.9, 6.12 参照）。4 本の脚で立つ脊椎動物に比べ、ヘビは体の重心が低く地面に近い。哺乳類などは足が地面と接触する 2 点あるいは 4 点に体重が集中するが、ヘビの四肢のない体は広い面積が地面と接触し、体重は広く分散される（ただし、下記参照）。

体を細長くすることの明らかな問題は、内臓を狭い体に収めながら機動力を保つために、臓器の形や配置を作り変えなければならないことである。そのため、ヘビの内臓の多くがほかの動物のものに比べて引き伸ばされたような形をしている（図 2.2）。なかでも肺、肝臓、腎臓、精巣においてこの特徴が顕著である。特別華奢な種が多い樹上棲のヘビでは、心臓も特に長く細くなっている。

ほとんどのヘビにおいて、内臓は細長い体腔の中に収まっており、その体腔は背面と側面を骨要素に包まれている。この骨要素は、椎骨とそれに付随する肋骨で構成される。多くの場合、肋骨は背側にある椎骨から外向き・下向きに湾曲して伸び、その先端はちょうど地面の上にくる腹面の外縁かその近くにある（図 1.3）。腹板は結合組織と筋肉によってヘビの下側に敷かれている。つまり、ヘビの内臓は腹面をのぞいて肋骨と脊柱に囲まれているのである。多くの地上棲のヘビでは、体腔のうちで地面と接する腹面が比較的広いが、ほかの一部の種類、たとえばウミヘビ類などでは遊泳のために体がかなり側扁しており、肋骨の先端同士が比較的近くなっている（図 3.1；図 5.7）。四肢のない細長い体を進化させた脊椎動物は、例外なく、よく発達した椎骨から成る長い脊柱をもっている。たとえば人間は 12 個の椎骨をもち、それと結合する肋骨が胸腔を保護しているが、これらの骨要素は人間の全長（脚を含めば）の大部分で欠けている。魚類では、多くの種が胴体と尾を合わせて 30~60 個程度の椎骨をもつ。それらとは対照的に、ヘビの多くは胴体だけで椎骨を 100 個以上もち、なかには頸から尾までに 400 個以上もの椎骨をもつものもある。その結果として、ヘビの体は非常に柔軟になっている。肋骨は体の大部分にあるが、尾にはない（図 1.3）。

ヘビがもつ椎骨の数は体の最大長と相関しているため、ヘビの椎骨数は体サイズへの自然選択に応答して進化してきたように思える。しかし、Lars Lindell 氏の研究は、体サイズだけでなく、行動や生態も椎骨数と関係していることを示している。たとえば、獲物を締めつける種はそうでない種に比べて単位長さ当たりの椎骨数が多く、地中に潜る種は単位長さあたりの椎骨数がほかの生息場所を利用している種より少ない。椎骨数はヘビの移動にも影響をおよぼす。一般に、椎骨の多いヘビは少ないヘビに比べて動きが遅い。

ヘビの動きはすべて、細長い骨格とそれに付随する筋肉の相互作用によって生まれる。

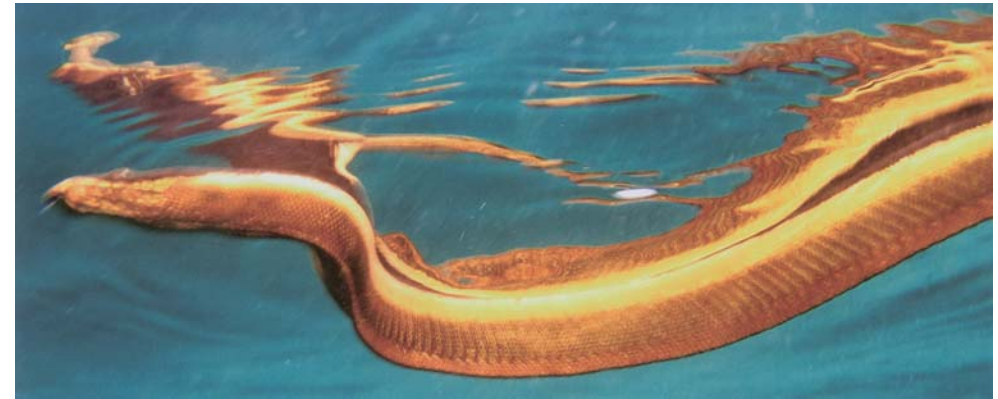


図 3.1

セグロウミヘビ (*Pelamis platura*) を水中から見た様子。海で泳いだり浮かんたりするヘビの側扁した体を表している。上の写真では肋骨が見え、下の写真（矢印）では幅の広い腹板が存在しないことがわかる。肋骨の下側の皮膚は平たくなり、腹側のキールを形成している。コスタリカにて Joseph Pfaller 氏撮影。

ヘビの移動方法の多く（すべてではない）に共通する特徴は、脊柱の屈曲が様々な方法で推進力を生み出すことだ。通常、体を波うたせることによる移動は横方向の屈曲が頭から尾まで伝わることによっておこなわれる。ヘビの椎骨には体のねじれに抗う付属物がいくつもあり、体を上下よりも左右に曲げやすいようになっている。例外としては、コブラがフードを広げる有名なディスプレイの際に頸を上にも曲げる能力（図 1.39）や、ラットスネーク、ムチヘビ、ボアといった様々な樹上棲のヘビで見られる枝を掴む尾があげられる（図 2.20）。

水棲のヘビや動きのすばやい地上棲のヘビの多くは、椎骨の関節間部に、関節突起と呼ばれる幅広で側面に張り出した構造を持っている（図 3.2）。この突起はおそらく脊柱を左右に曲げる運動を効率的にしていると考えられる。これらのヘビでは関節面が小さく、

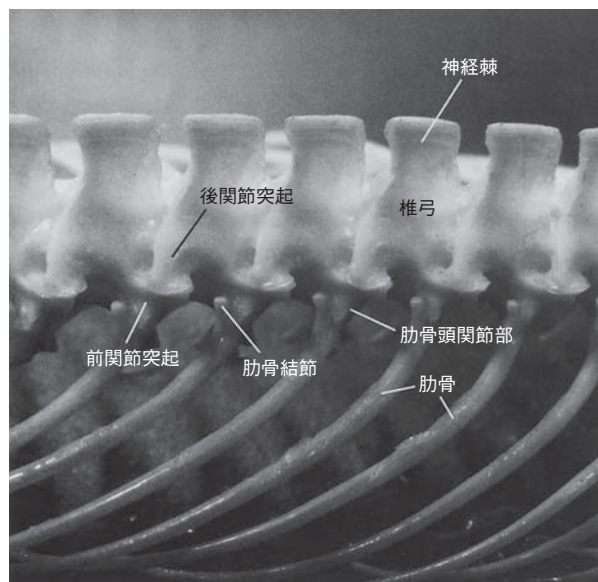


図 3.2
スママムシ (*Agkistrodon piscivorus*) の脊柱の一部分。いくつかの椎骨とそれに付随する肋骨を示している。それぞれの肋骨の頭（肋骨頭 capitulum）はひとつの椎骨と結合している。関節突起（zygapophyses）は隣接する椎弓の間の接合面を作り出し、横方向への動きをある程度許容しながら（縦方向にはあまり動かない）、過度のねじれを防ぐ。骨格はフロリダ自然史博物館の厚意による。著者撮影。

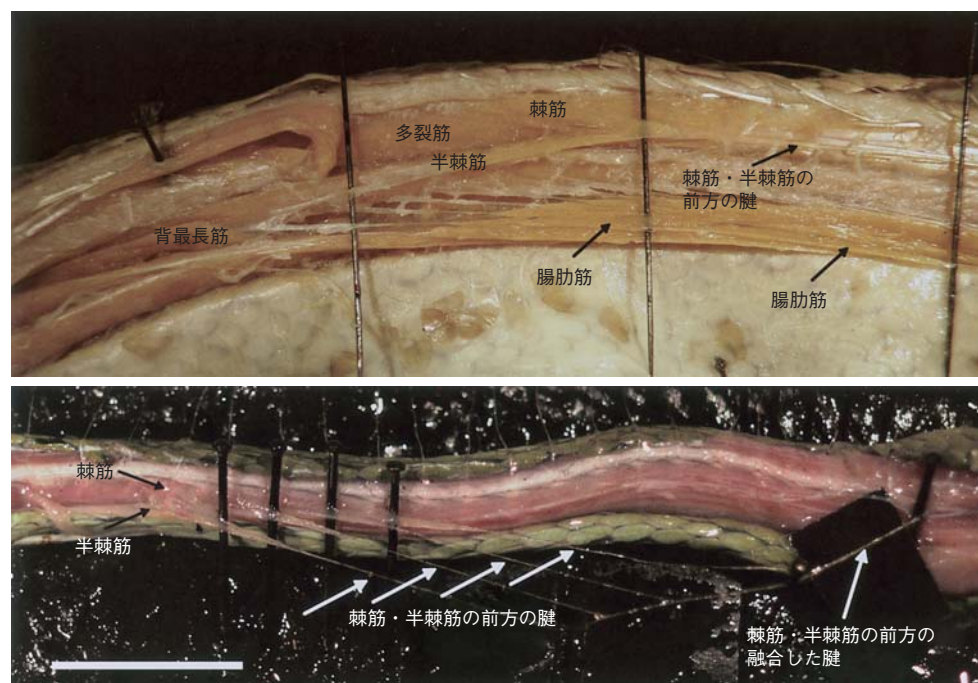


図 3.3
移動に使われる体軸筋。上の写真はセイブネズミヘビ (*Pantherophis obsoletus*) の固定標本を使った体軸筋の解剖の様子。下の写真はオオアオムチヘビ (*Ahaetulla prasina*) の固定標本を使った細かい解剖の様子で、融合した長い腱（矢印）が棘筋・半棘筋に結合している様子を示している。図中で、個々の筋肉ユニットがそれぞれの腱の左側に結合していることに注目してほしい。これは頭部近くの胴体で見られる特殊な形態であり、典型的なものではない。写真左下のスケールバーは 1 cm。解剖と写真は Phil Nicodemo 氏による。

椎骨も細くかつ長い傾向にある。樹上棲のヘビでは、関節突起が土台となり、付随する筋肉が働いて体を硬く固定することができる。そのために支えがなくても空中で体をまっすぐに保つことができ、離れた枝と枝との間を渡ることができる。

ヘビの体軸筋組織は極めて複雑で、たくさんの筋肉や腱が脊椎に対して様々な位置に起点や挿入口をもちながらはりめぐらされている（図 3.3）。集成的には、これらの筋肉は体の縦の柱を形作り、多くの肋骨をまたいで伸びている。考えてみれば、ヘビの中枢神経



図 3.4
コスタリカのグアナカステにてエリボシネコヘビ (*Leptodeira annulata*) が岩肌を垂直に登る様子。力が加えられる点（抵抗点と呼ばれる）が黒い矢印によって示されている。これらの地点では岩の表面の凹凸が「足掛かり」となり、ヘビの体の波がその点を通るときにそこを押すことで推進力が生まれる。これらの点での反力の合計によって、岩の表面でヘビが前や上に進む力のベクトルが生まれる。写真の中央付近にある抵抗点を拡大したものが左側に示されている。白い「x」はヘビの体が抵抗点を最も強く押している場所を示している。この点において、岩に力を加えるためにヘビの体が「縮まって」いることに注目してほしい。右下の写真は、別のヘビ (*L. nigrofasciata*) が岩肌を登っている様子を示している。ここでは一目でわかる抵抗点 (x と矢印) が示されており、岩肌にあるでっぱりが抵抗点として使われている。この様が拡大図の中で示されている（白い矢印参照）。こちらもコスタリカのグアナカステで撮影された。*Leptodeira annulata* と *L. nigrofasciata* の写真は、それぞれ Coleman M. Sheehy III 氏と Shauna Lillywhite 氏による撮影。

系は、移動中の地形の情報を統合し、同時に、移動に必要な筋肉を全身で適切に活動させるという驚くべき仕事をやってのける必要がある。特に、体の長い種では「司令塔」である脳からの距離が異なる様々な筋肉を正確なタイミングで動かすために、優れた神経的な制御が必要である。

筋肉はしばしば異なるもの同士で連動し、一体となって働く。たとえば、棘筋・半棘筋 (spinalis-semispinalis)、背最長筋 (longissimus dorsi)、腸肋筋 (iliocostalis) は互いに重なり合う部分を持ち、それが体の縦の柱を形成する (図 3.3)。これらは軸上筋 (epaxial muscles) と総称される筋肉群であり、屈曲運動に必要な力を生み出し、その動きを制御している。これらの筋肉の活動は体の屈曲を引き起こし、さらに体を横に曲げるときに肋骨が引っ張られるのを抑えて安定させる。これらの体軸筋の中には多数の椎骨をまたぐものがあり、長く伸びた腱がこれらの筋肉をつないでいる (図 3.3)。動きの速い種ではこのような筋肉と腱の鎖が 40 個以上の肋骨 (あるいは椎骨ユニット) をまたぐことがあるのに対し、動きの遅い種では 9 個以下の椎骨ユニットにしかおよばないこともある。短い筋肉ユニットは締めつける力を向上させると考えられており、動きの遅いヘビに多い傾向がある。獲物を締めつけるヘビは、すばやく動くヘビに比べ体が硬くなく、柔軟である。椎骨の数や短い筋肉の進化がこのような違いをもたらす要因となっているようだ。対照的に、すばやいヘビに特徴的な長い筋肉と腱のユニットは、蛇行運動の際により大きな波を生み出すことを可能にし、運動効率の増加に一役買っているかもしれない。理論的には、力点の数が少ないほどエネルギーの散逸を抑えられるためである (下記参照)。力 (ここではヘビの体から周囲の物体への力) が作用する点は、抵抗点 (resistance site) (図 3.4) と呼ばれる。腱が長ければ、筋肉と腱のユニットを長くしつつも筋肉 (腱よりも重い) を少なくすることができる。移動に使う筋肉の長さは、一般に、生息環境、体型、移動方法と深く関係していることが研究によって明らかにされている (下記参照)。

移動：ヘビはどのように動いているのか

ヘビの移動がいかに素晴らしい適応であるかが分かる簡単な遊びがある。地面に横になって腕を体にぴったりとくっつけ、その状態のまま手、腕、足を使わずに前に進もうとすることだ。これは単純でおそらく馬鹿らしく聞こえるが、しばらく真剣にやってみると、手足なしに動くにはそれに適した力が必要であり、ヒトにはそれが欠けていることが分かってくるだろう。ヒトの骨格と筋肉の構造はそのような動きには適していないのである。同様にこれを水中でも試すことができる。ヘビのように滑らかに前進しようともう一度真剣にやってみると、ヒトの体は腰で曲げることはできても、水中で体を波うたせて前方への推進力を生み出すのには向いていないことがわかるだろう。それでも、私たちは手足をもった生物なので、腕や脚を使って泳ぐことができる。これらの簡単で楽しい遊びをふまえて、ヘビが移動する様子をよく観察し、本章の内容と照らし合わせて、その驚くべき動作について考えてみてほしい。

水中での移動：水の中で泳ぐ

ワニ、カメ、トカゲ、そしてヘビを含む現生の水棲爬虫類は、いずれも陸棲の祖先から進化してきたので、彼らにとって泳ぎは二次的なものであると言える。興味深いことに、すべてのヘビが泳ぐことができる (上手い下手はある)。すべての種が水中で体を波うたせることができ、その際、多くは肺を膨張させて浮きながら頭を上を持ち上げることができる。ヘビが自ら目的をもって水に入る様子はときに驚くべきものである。たとえば、ヒガシダイヤガラガラヘビ (*Crotalus adamanteus*) は自発的に海に入ることが多く、フロリダ沿岸の島々の間を泳ぐ姿がたびたび目撃されている。実際に、本種の個体群のいくつかはフロリダのガルフコーストやイーストコースト沿いの小島に生息している。メキシコ湾の岸から 10 マイルも離れた場所で見つかったガラガラヘビもいる。南カリフォルニアではアカダイヤガラガラヘビ (*Crotalus ruber*) が降水の多い時期にときどき川に流される。そのような大雨の後で、彼らが沖合の海上で泳いでいたり砂浜に上陸しているところが目撃されている。しかし、アメリカ東部のガラガラヘビと異なり、本種は自ら好んで海に入ることはないだろう。

すべての水棲のヘビは、陸棲の近縁種が陸上で用いる移動方法に関わらず、波状運動 (undulation, 監訳者注：用語解説では「うねり」としているが、こちらがより適切である) と呼ばれる動きを使って泳ぐ。これは遊泳方法としては最もありふれたもので、脊椎動物では鳥類を除くすべての綱で見られる。ヘビは横方向の動きで波状運動をおこなう。これは、縦方向の波状運動をする海棲哺乳類とは対照的である。波状運動による移動はウミヘビの泳ぎを例に説明することができる。ヘビが滑らかに前進するとき、ヘビは体を波の形に曲げ、その波が体の後方へと移動していく (図 3.5)。連続する波が頭から尾へ移動するとき、体の各部は左右に動く。ひとつひとつの波が後ろに移動するとき、後方に面した体節によって、水が側方と後方に加速され、水を押し出すことで推進力が生まれる。ほぼ即座に、水は次にくる体の波によってさらに押し出される。

左右の動きの振幅は尾に向かうにつれて大きくなり、また、波うつ体がよりまっすぐ後方へと水を押すようになる。そのため、体の波は尾に向かうにつれてより大きな推進力を生み出す傾向がある。すなわち、進行方向に対する体の角度が増す傾向があり、これにより水を後ろに加速させるのだ。最終的には、水は体の全ての波に押し出された後で尾の先から後方へと押し出される (図 3.5)。移動に関するこれらの側面は、ヘビが池や小川をすばやく泳いでいく様子を漫然と見ているだけではよく分からないかもしれない。

スクリップス海洋研究所の Jeffrey Graham 氏率いる研究チームによって、セグロウミヘビ (*Pelamis platura*) の遊泳行動が研究されてきた。その泳ぎ方はウナギのものにとってもよく似ている (これをウナギ型遊泳 [anguilliform swimming] と呼ぶ)。海面近くを泳ぐとき、ヘビの体に沿って、尾の方にかけてその振幅を増していく 4 つの半波ができる。通常の遊泳速度は水面付近では最大で秒速 20 cm に達したが、水面下では秒速 1~8 cm ほどまで下がった。水面下での遊泳においては、このヘビは尾を上げ (これは他種のウミヘビでもよく見られる)、体の後部がほとんど真上を向くような姿勢を取った。この体勢

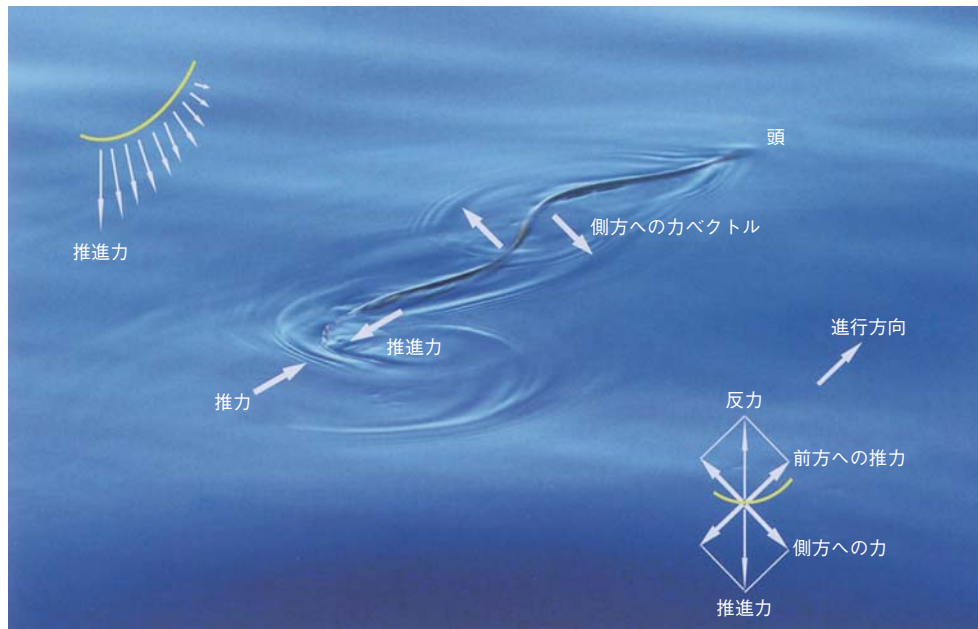


図 3.5
コスタリカのグアナカステ海岸の近くを泳ぐセグロウミヘビ (*Pelamis platura*)。水中での動きを生み出す力を示している。ヘビは筋肉を使って、頭からパドル状の尾へと体に沿って後方に伝わる体の波をつくりだす。体を伝わる波のひとつひとつが水を押しして推進力 (propulsive force) を生み出す。その一方で、水は反力を生み出し、それが逆方向に働くことで、前方への推力 (thrust) が生まれる。仮想の体の一部 (黄色) によって生み出される推進力の働く方向が、左の図の矢印で示されている。そのなかには、側方、つまり進行方向と垂直な横向きベクトル成分も含まれている。それぞれの力の大きさは矢印の長さによって表されている。体の波が頭から尾へ向かって進むときに、全体的な力は体の両側にたいい均等に働く。そのため、側方へのベクトル成分は互いに打ち消し合い、ヘビを前進させる推力には影響しない。ヘビの右下の線図はベクトル成分をさらに詳細に示しており、ここでは体の縁の部分に黄色い曲線によって表されている。同様に、ヘビの左側にある図からは、またしても黄色い線で表された体の湾曲部に相対した、推進力の方向と大きさの変化が、見てとれるだろう。右の線図では、力ベクトルのひとつだけが詳細に示されている。ヘビの横にできた小波は、ヘビの体が水を押すときの波状運動によって生み出されている。このような小波は体の後端近くで大きく幅も広がっていることに注目してほしい。体の後端では尾によってより大きな推力が生み出されており、この写真においても、尾が水を横向きではなく後ろ向きに押していることが見てとれる。写真とラベル表示は著者による。

で泳ぐ際には、単なる波打つ動きだけではなく、ねじれたり回転したりする動きも見られ、これらの動作も推力を生み出しているかもしれない。ウミヘビ亜科とエラブウミヘビ亜科の両方を含む他種のウミヘビの遊泳速度が Richard Shine 氏らによって計測されており、その平均値は秒速 23~141 cm の間で、オスはメスよりも速かった。水陸両棲のウミヘビは、陸上を這うより水中を泳ぐ方が速かった。

推力 (thrust) とは体にかかる前向きの力のことで、体を区切った各部分が生み出す前向きの力の総和に等しい。ヘビの体を好きなだけ細かく分割する様子を想像してほしい。その各部分は水と様々な角度で相互作用するはずである。それぞれの部分は等しく推力に寄与するわけではない。より体の後部にある部分の方が大きな振幅で動くため、体の後部はより長い距離を速く動き、より真後ろに近い方向に水を押し出す。したがってヘビの動きが生み出す力の中でも、大きい力ほど進行方向に近い向きになるのだ。この原理は図 3.5 で示されている。

推力の大きさは区切られた各部分に押された水の質量によって決まり、この質量は体型に依存する。体の高さ (あるいは幅) が大きいほど推進力は大きくなる。体の後部ほど推

力に貢献するため、後部の体高が高いと推進力を最大化できる。完全水棲種のウミヘビの多くが、まさにこの通りの体型をしている (図 3.6)。しかし、自然界の一般則にはほぼ必ず例外が存在するもので、セグロウミヘビ (*Pelamis platura*) は前だけでなく後ろに進むためにも波状運動をおこなう。本種は外洋性で海面に浮かんで過ごし、漂流物 (ウミヘビ自身も含む) の陰に隠れようとする魚類を捕らえるために待ち伏せをする。後向きに泳ぐのは獲物を騙す策略であるようで、本種に特徴的な均一な体型もそれで説明がつく (図 1.44)。

水棲動物の遊泳能力は、推力だけでなく、前進を妨げる力にいかにかち勝てるかにも依存する。前進を妨げるこのような力のことを抵抗 (resistance) と呼ぶ。抵抗の発生源は複雑であるが、いくつかの構成要素に分けることができる。一つ目は慣性 (inertia) 的な要素で、動物の体とその周りを取り巻く水の質量によるものである。慣性力は体が大きく、速度の遅い動物において特に重要である。二つ目は水の粘性に起因する抗力 (drag force) で、摩擦力に相当するものである。三つ目は重力に起因する鉛直力 (vertical force) である。体が水に沈みやすい動物の場合、この力は水底に向かって泳ぐ際の抵抗を小さくし、逆に、水面に向かって泳ぐ際の抵抗を大きくする。四つ目は遠心力 (centrifugal acceleration) で、動物が進む向きを変えるときにはこれが抵抗に加わる。この力は前進を妨げる力と直角に働く。これら 4 種類の力の大小は泳ぎ方によって異なる。慣性力が抗力を大きく上回る場合には、ちょうどボートがエンジンを切ったときのように、物体は推力を出すのをやめてもかなりの距離を進み続けるだろう。

前述の力のなかでは、抗力が最も複雑である。抗力は主に境界層 (ここでは泳いでいるヘビを瞬時に包み込む薄い水層を指す) の粘性効果によって生まれる。物理学的な言い方をすると、境界層とはその個体の体表に接している水の領域のことであり、その領域では、ヘビに対する流速が、ほぼゼロ (体表面) から周囲の攪乱を受けていない水の流速 (「自由流 (free stream)」速と呼ばれる) へと、ヘビから離れるにしたがって減少する (図 3.7)。別の言い方をすれば、ヘビの体表面から外側に向けて広がる流速の勾配があると言える。隣り合う水の「層」がずれることに抵抗する剪断応力によってエネルギーが失われる。言い換えると、隣り合う水の層が互いに「滑って」ずれるときに摩擦によってエネルギーが失われる。ここでいう摩擦は、隣り合う水の層を作る液体の粘性によって生まれる



図 3.6
クロガシラウミヘビ (*Hydrophis melanocephalus*) の全身 (左)。全体の形態を示すために板の上で撮影された。体の後ろに向かうにつれて体高が高くなり、尾が幅広で「パドル」状になっていることに注目してほしい。小さな頭と頸は、海底やサンゴの小穴や割れ目に頭を突っ込んで獲物を探す本種の食性に関連している。この個体はオーストラリアのグレートバリアリーフにあるヘロン島で撮影された。右のヘビは、同属の別種であるエレガンスホソウミヘビ (*H. elegans*) で、カーペンタリア湾のウェイバ付近で捕獲されたものである。この 2 匹のヘビは近縁な種間での体の形の変異を示している。すべてのウミヘビがクロガシラウミヘビのような極端な形態をもつわけではなく、ここでは、単に本文で説明されているいくつかの特徴を示すために使われている。著者撮影。

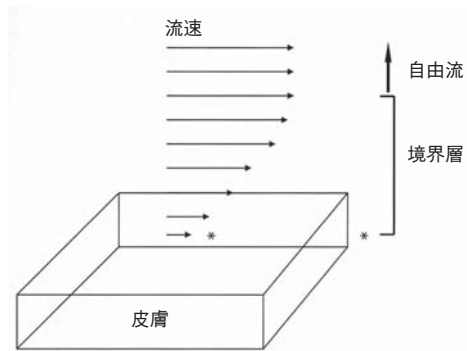


図3.7
皮膚と隣り合う流体の境界層の説明図。水平の矢印の長さは流体の速度を表す。流速は皮膚表面（*）から離れるほどに増すことがわかる。体から離れて流速が一定となるところで境界層は終わり、そこから先は「自由流（free stream）」と呼ばれる。

り動作の実際の速度は小さい。そのため、摩擦による抗力はスタートの時点では小さく、動きに対する抵抗の大部分は慣性力である。これから見ていくように、このことはとても大きな意味をもつことがある。

断続的な（止まっては進む）遊泳においては、推力を最大化することが、各部位が推進力を生み出すうえで有利である。加速中は摩擦による抗力が比較的小さいため、推進力を生む部位が大きな面積をもっていても抗力の点での代償が少ない。断続的な遊泳における主な抵抗の源は体の質量、正確には筋肉以外の「無駄な重り」である。無駄な重りを減らし、力を生む筋肉の部分の大きさを増やすことは加速能力を増加させる。その一方で、抗力は遊泳速度の二乗に比例して増加し、一定速度での長期的、持続的な遊泳における抵抗の主な源となる。

推力と、理論上の移動「効率」はともに、遊泳速度によって変わることがある。遊泳速度が上がると抗力が増すので、前進するためには推力も増やさなければならない。このような推力の増加は、波状運動の振動頻度の増加または振幅の拡大、あるいはその両方によって達成されている。最近の研究で、François Brischoux 氏率いる調査チームがエラブウミヘビ類（*Laticauda* spp.）に加速度計を取り付けて、遊泳速度が波状運動の振動頻度と振幅の組み合わせに依存することを明らかにした。これらの観察は、動きの分析に頼っていたそれまでの研究を裏づける結果となった。また、体の波状運動の振幅が頭から尾にかけて徐々に増すこともこれらの研究から裏付けられており、推進力を生む波が伝わる速さも頭から尾にかけて増すと考えられる。

加速および旋回時の推力と運動抵抗に影響を与える様々な要素は、性能を最大化するように定義することのできる、仮説的な最適形態という形で要約できる。その特徴は第一に体が比較的大きく、頭から尾にかけて体の面積が増すことである。第二の重要な特徴は体が柔軟で、泳ぐ際の波状運動の振幅が最大にできることである。これは遊泳するヘビの特性でもある。第三の特徴は体全体の質量に対して筋肉が占める割合が大きいことである。仕事率（power）は筋肉の体積（より厳密には断面積）に比例するのに対して、抗力は物体が水と接する面積に比例する。そのため、体の質量の多くが筋肉で構成されている場合

ものである。（この説明を理解するために、3次元のシートでできた水の層を想像してほしい。その層は特定の流速の水をすべて含んでおり、ヘビの体を包み込むように広がっている。次の隣接するシート、つまり層は、わずかに異なる流速で動いている。境界層の中ではそのようなシートがたくさん重なっている。）

抗力の大きさは、皮膚の摩擦特性、水と接する体表面積、および境界層が体の周りのほかの流れとどのように相互作用をするかに依存する。急激に加速するとき、境界層は徐々に厚くなっていく。はじめは、加速度は大きくても速さ、つまり

には、抗力に比して仕事率が大きくなる。これらの一連の特徴は、ウミヘビ類（*Hydrophis* spp.）で示したように（図3.6）、多くのウミヘビ類の体のデザインに見ることができる。しかしながら、すべての種のヘビを考慮すると、これらの一般論には例外が存在することに気づく専門家もいるだろう。

ウミヘビは泳ぐときに体全体を縦（矢状面または垂直の平面）に平らにする傾向がある。こうすることでウミヘビは、推力を生み出す、水との接触面積を大きくしている（図3.1）。このような垂直方向の扁平化は、非常に柔軟な体をもつヤスリヘビ類（*Acrochordus* spp.）や水棲傾向の強い一部のナミヘビ類が泳ぐ際の特徴でもある。また、一部の水棲種は肋骨先端の下にある皮膚を平たくして腹部にキールをつくる（たとえばセグロウミヘビ *Pelamis platura*、図3.1, 5.7）。さらに、ウミヘビの尾は側扁し、総排出腔より後方の組織のほとんどを構成するパドル状の構造物になっている（図3.8）。この特徴は遊泳中に体の後部における推力能力を増加させると考えられ、泳ぎの力強いヘビほど、筋肉が多く、縦に広い大きな「パドル」をもつ（図3.8）。Kate Sanders 氏らによる最近の研究によると、ウミヘビ属の完全水棲種は尾側の椎骨に特殊な延長部を進化させており、これが側扁した尾を支えるのに役立っている。このような原理をより広い視野で考えると、陸上から水中へ生息環境を移した様々な脊椎動物において、脚、鰭、あるいは尾に側扁した「パドル」が進化してきたことに気がつくかも知れない。

この現象に興味をもった Fabien Aubret 氏と Richard Shine 氏は、陸棲種であるタイガースネーク（*Notechis scutatus*）の幼蛇の尾に人工的なパドルを取り付ける研究をおこなった。その結果、比較的小さなパドル（尾長の35%）を付けると遊泳速度が25%増加したが、陸上を這う速さは17%減少した。驚くべきことに、より大きなパドル（尾長の84%）は遊泳速度の向上に関して小さいパドルの半分未満の効果しか与えなかった。当然ながら、このパドルは人工物であり、尾の堅さを増加させたことは間違いない。ウミヘビの大きなパドルは、推進力を生み出す筋肉と骨格の構造の適応的な変化があっただけで有効なのだ（図3.8）。ウミヘビのパドル状の尾が泳ぐことに関連して進化したのはほぼ



図3.8
水棲傾向の異なる3種のエラブウミヘビ属におけるパドルの形をした尾（上段の写真）。上から下に、水棲傾向の強いエラブウミヘビ（*Laticauda semifasciata*）、やや水陸両棲のヒロオウミヘビ（*L. laticaudata*）、水陸両棲だが陸上で長い時間を過ごすアオマダラウミヘビ（*L. colubrina*）である。水棲傾向の強い種（エラブウミヘビ）は縦に幅広い尾をもち、より筋肉質であることに注目してほしい（各種の詳しい習性は第1章参照）。筋肉質なのはおそらく力強い泳ぎのためである。矢印は各ヘビの総排出腔を指している。台湾の蘭嶼にて Coleman M. Sheehy III 氏撮影。下の写真は、完全水棲種のウミヘビの *Acalyptophis peronii* がもつ幅の広い尾を示している。オーストラリアにて著者撮影。エラブウミヘビ類は生活の一部を陸上で過ごす、後者の種は「真の」ウミヘビであり、完全に海棲である。エラブウミヘビ類と真のウミヘビは2つの独立した系統に属しているため、2つのグループに見られるよく似たパドル状の尾は収斂進化の好例である（Sanders *et al* 2012 を参照）。

間違いないが、パドルはほかの付随的な機能も果たしているかもしれない。海面近くにいるエラブウミヘビ (*Laticauda semifasciata*) が潜って逃げる直前に尾で水面を激しく叩くのを私は何度か目撃したことがある。ひょっとすると、これはほかのヘビに危機を知らせるか、あるいは潜在的な捕食者を驚かせるか混乱させる行動なのかもしれない。これは全くの推測であり、水面を叩くのは、すばやく潜水しようするヘビの試みの単なる偶然の結果かも知れない。

Bruce Jayne 氏は、半水棲で締めつけをしないナンプミズベヘビ (*Nerodia fasciata*) と陸棲で締めつけをするコーンスネーク (*Pantherophis guttata*) の遊泳能力を比較した。両種の間では、習性、肋骨数 (コーンスネークの仲間はミズベヘビ属より椎骨数が 50% も多い)、そしてその他の解剖学的な特徴が異なるため、この比較は興味深い。両種はよく似た波形で泳ぎ、最高速度も同程度で、大きなヘビで秒速 103~155 cm であった。どちらの種でも、最大前進速度はヘビの全長と正の相関があった。さらに両種において、横波運動の振幅と波長は、体の全長に沿って前から後ろへ増していった。これらの特徴の多くはウナギの遊泳とかなり似ていた。

別の研究で、Fabien Aubret 氏らは若いタイガースネーク (*Notechis scutatus*) を水中環境あるいは陸上環境で 5ヶ月間育てて、その運動を調べた。水中で育てられたヘビは、陸で育てられたきょうだいよりも 26%速く泳ぐことができたが、這う速度は 36%遅かった。したがって、ウミヘビに近縁なこのヘビの遊泳能力には表現型可塑性 (phenotypic plasticity) がある。このような可塑性が、陸上から水中や海中の環境への移行のような大掛かりな進化的移行を促進したという説を唱える者もいる。

陸上での移動：多様な地形の上を移動する

遊泳中のヘビの動きは陸上での移動ともかなり共通点があるが、浮力の欠如と地面の性質により、関わる原理は変異に富むものになっている。重力が動物の質量に応じて体を下向きに引っ張り、その結果として慣性力と地面との摩擦が生じるため、前に進むにはそれらを克服しなければならない。自然の環境で暮らす様々なヘビがこれをやすやすとやっけてのけるのには驚くほかない。ヘビの動きにはいくつかの基本的なパターンがあり、それらは移動の「様式 (mode)」と呼ばれる。ほとんどの種は周囲の環境や動く速さによって動きの様式を切り替えることができる。ヘビの動きは複雑で、状況によって異なる動き方をしたり、ときには、体の各部分が互いに異なる動きをすることもある。最近の研究によると、ヘビは加速するにつれて運動様式を変化させることがあるようだ。これは、生物力学的な差異にかかわらず、手足のある陸棲脊椎動物が速さによって足取りを変えるのとはよく似ている。

蛇行運動

より身近でよく知られたヘビの移動方法は蛇行運動 (lateral undulation, horizontal undulatory progression) と呼ばれるものである。ヘビの体が淀みなく進み続けるため、この動きの様式を「這いずる」と表現する人もいるかもしれない。この行動が逃避反応をよ

り効果的なものにし、ヘビを捕まえることに楽しさと難しさを加えるのだ！

蛇行運動の際にヘビの質量を支えるのは、地面と常に接している腹側と左右の体表面から伝わる力である。しかし、推進力は胴体の側面を通して働く。一連の波のような曲線が頭から始まって後ろへ通り過ぎ、後ろに面した体表面が地表の凸凹を押す (図 3.4)。体の屈曲した部分が石や土の小山のような地表の構造物と接触すると、それにぴったりと合うように体が局所的に変形し、そのような取っ掛かりに対して力を伝える (図 3.4)。地表に凸凹がなく摩擦が非常に小さいと、ヘビは前進できずに単にじたばたするだけになってしまうのだ！しかし、ほとんどの自然の地表には凸凹があり、私たちの目に留まらないような小さなものでもヘビには十分である。ヘビの体全体がこれらの取っ掛かりを滑って通り、それらの点で力が加えられる (図 3.4)。このような点には様々な名称があり、接触帯 (contact zone)、反応帯 (reaction zone)、プッシュポイント (push point)、あるいは抵抗点 (resistance site, site of resistance) と呼ばれる。

蛇行運動の際、ヘビの頭は地面の取っ掛かりを押し、それに続く体の部分は頭が通り過ぎた場所を通る。体の各部分は次々と頭が向かう方向に続く。ヘビは前進し、体の各点は一定の速さで正弦波に近い軌跡を描いて進む。ヘビは接触点に接するよう体を湾曲させ、それを体の後方へずらすことで推力を生み出している。体を湾曲させてできた波は後ろに伝えられ、地面の接触地点を横と後ろに押す。ヘビが同時に複数の接触地点を押すとき、左右に働く力のベクトルは打ち消し合い、結果として残るベクトルがヘビを前進させる。つまり、これらの力の総和が最終的な前方への推力を生み出すのだ (図 3.4, 3.9, 3.10)。それぞれの湾曲部は、物体を押し、その後に滑り出してそこから離れる。

蛇行運動は交互に起こる筋肉収縮の波によって生み出され、その波は頸から尾へと進む。このような動きには神経と筋

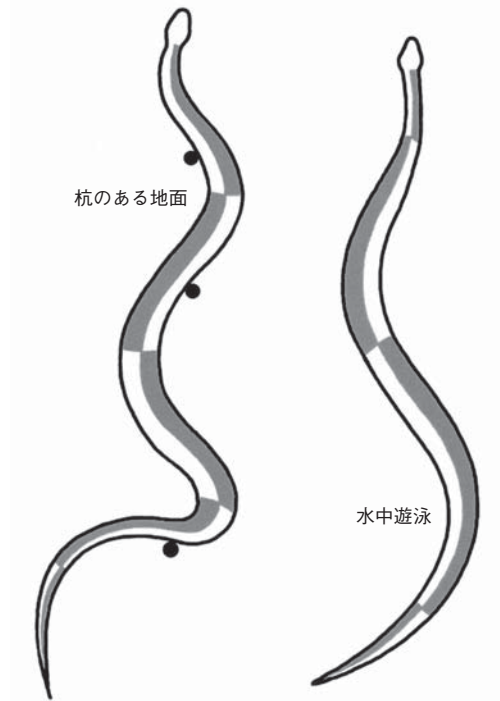


図 3.9
ヘビの蛇行運動における筋肉の活動 (灰色) の模式図。左のヘビは抵抗点 (黒い点) として与えられた杭を使いながら滑らかな表面の上を這っている。右のヘビは水中を泳いでいる。体の波は頭から尾へ向かって動き、筋肉の活動が始まる場所と終わる場所が、それぞれ灰色の領域の後ろと前の境界線で示されている。これらの図は筋電図測定で得られた軸上筋の活動データにもとづいている。どちらの種類の蛇行運動でも、筋肉の活動は前から後ろに向かい、体軸上のある部位について見ると、筋肉の活動は体の片側だけで、左と右で交互に起こる。地上での移動では、ヘビの体の筋肉の活動は、活動している側から見た凸面の頂点で始まり、凹面の頂点で終わる。それと対照的に、泳ぐ際には筋肉の活動が移行する速さが体の屈曲が移行する速さを上回る (これは魚類の泳ぎでも起こる) ために、体の屈曲に対する筋肉の活動のタイミングがヘビの体の中で推移する。フロリダ自然史博物館の Jason Bourque 氏作画 (B. C. Jayne, Muscular mechanisms of snake locomotion: An electromyographic study of lateral undulation of the Florida Banded Water Snake (*Nerodia fasciata*) and the Yellow Rat Snake (*Elaphe obsoleta*), Journal of Morphology 197: 159-181, 1988. の図 18 を引用)。

肉の正確な連携が必要である。ヘビが抵抗点を押すことで生じる推進力は体軸筋によって生み出される（図 3.3）。このような力は接触表面と直角に伝わる。全身が常に動いているので、抵抗点での地面との摩擦力が前方への運動に抗う力を生み出す。そのため、蛇行運動による前進は、押すことができる地点がある限りは、低摩擦表面で促進される。腹板の表面は、前方への移動を妨げる摩擦を減らすような形態と配置になっている（図 5.9, 5.13 参照）。ヘビの鱗に見られるこのような特徴は、ヘビの腹や背を手で前後になぞってみるとよく分かる。手でヘビの腹をなぞってみると、前から後ろの方向にずっと簡単に滑るはずである。

移動するヘビは、動きながら基質の凸凹を感じ取り、様々な配置で存在する抵抗点に接触するように体の曲線を調節する。多くの場合、移動中はヘビの頭は持ち上げられていて、基質からは離れている。体軸筋が、前方の持ち上げられた部分の重さを後方の地面と接触している部分へとシフトさせる。

ヘビの移動に関する研究は、動きの解析（キネマティクス [kinematics] と呼ばれる）と筋肉の活動電位の測定（筋電図記録 [electromyography] と呼ばれ、EMG と略される）の組み合わせによっておこなわれることが多い。後者は、電極を特定の筋肉に置き、それらの活動のタイミングと強度を記録するという方法でおこなわれる。このような研究の大半は蛇行運動をしているヘビを対象にしている。蛇行運動では、筋活動の波が胴に沿って体の後方へと伝わるような形で、軸上筋が体に沿って順々に活動する。このような筋活動のタイミングは、筋肉群の収縮やヘビの体の屈曲と一致する。

ヘビを取っ掛かりのない滑らかな平面の上に置き、いくつかの垂直な杭だけを抵抗点として与えて、ヘビの動きを観察した研究がある（図 3.9）。ヘビが杭の間を動く際、杭と接しているのは反対側の筋肉が活動してヘビの体を杭の方へ押し付ける。筋活動によって脊柱が杭を周りこむように屈曲し、そして、その杭の前側で体の曲線が反転する（図 3.9）。杭に作用する力の大部分は杭と接している体の屈曲部で生み出され、そこから離れた部位の筋肉はあまり運動に貢献しない。杭の周りでの体の屈曲の度合いと、その前方での逆向きの体の屈曲の度合いが、力が作用する向きと最終的なヘビの動きの方向を決める。

ヘビの体の特性上、それぞれの杭の周りにおいて、脊柱は比較的曲率の低い（半径の大きな）曲線を描き、体表はより曲率の高い（半径の小さな）左右非対称の曲線を描く。抵抗点の周りでの鋭い屈曲には、主に軸上筋によって生み出される複雑な動きが関係している。各抵抗点の前側における体表の強い屈曲には、脊椎の屈曲のほか、おそらく体軸のねじれや肋骨と体壁の動きも含めて、一連の様々な要因が関係していると考えられる。

蛇行運動をするヘビは、体を左右に曲げ、抵抗点を体側で押し、側面と腹面で動く滑り摩擦（sliding friction; ヘビの質量に摩擦係数 [coefficient of friction] を掛けた値にほぼ等しい）に打ち勝つのに十分な力を発揮しなくてはならない。滑り摩擦という用語は、動いている 2 つの物体が互いに接している点（あるいは面）において生じる運動に対する抵抗のことを指す。ヘビの前進への抵抗が大きいほど、ヘビの体の屈曲の度合いと筋肉群の活動は大きくなる。実験的にヘビの体に重さを足してやると、前進する動きに対する抵抗が増し、推進に必要な力が増加する。ヘビが発揮する力の増加は、筋電図記録における筋活動の増加によって観測できる。筋肉の活動にみられる別の特徴も重要な意味をもつ。体軸筋は最大限に引き伸ばされたとき、あるいはその直前に活動しはじめ、安静時の長さ、

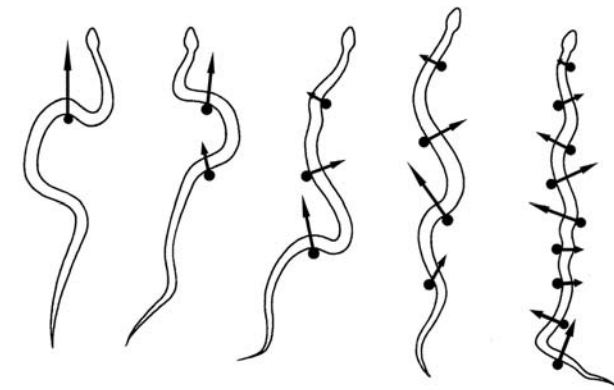


図 3.10

ヘビが様々な数の杭を使って平面上で蛇行運動をするときに生み出される力。各矢印は杭がヘビの体に加える反力を表し、これは杭に対してヘビの体に加える力と同じ大きさで向きが逆である。各矢印の長さは反力の相対的な大きさを表す。反力の総和は前向きベクトル成分となり、これがヘビの体を前進させる。杭の数が増えると、側方への力として失われるエネルギーが増す。体が長いヘビはより多くの接地点を利用でき、体が短い近縁種と比べて 3 点以上の抵抗点を使えることが多いだろう。おそらく、ヘビの大きさに応じた最適な接地点の数があるはずで、そのときに出力エネルギーあたりの前方への移動が最大化されるだろう。フロリダ自然史博物館の Jason Bourque 氏作画（J. L. Edwards, chapter 9 in M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem and D. B. Wake (eds.), Functional Vertebrate Morphology (Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1985). の図 9.5 を引用）。

つまり最短にまで縮んだときに活動をやめる。

初期の研究は、最小で 3 つの接触点（つまり後ろ向きのベクトル）があると蛇行運動が安定となることを示唆した。より最近の研究によって、接触点が 1 つだけの場合には体が横滑りしやすいものの、1 つでも接触点があれば蛇行運動による移動がうまくいくことが分かっている。安定した接触点を 1 つも見つけれない状況では、ヘビは横這い運動（sidewinding locomotion）やアコーディオン運動（concertina locomotion）といった別の運動様式に移行する（下記参照）。接触点が多くなるほど、摩擦が増し、前方への力に対して側方への力が大きくなる。しかし、杭を立てた滑らかな平面でヘビを這わせる実験によって、接触点が複数あると 2 つの利点があることが分かっている。まず、複数の杭と接触していると、側方へのベクトルを体全体で相殺することができ、横滑りに対して安定となる。次に、複数の杭と接触していると、ひとつひとつの杭における体の曲率が小さくなる（図 3.10）。これらの 2 つの効果によって、横滑りが少なく速い移動が可能になるようだ。接触点が非常に多いときには、横方向のベクトルが相対的に大きくなり、摩擦が増す。つまり、エネルギーの損失と移動速度の減少が起こる。レーザーやムチヘビのようなすばやく動くヘビは、より少なく、長く、浅い屈曲で動くという特徴をもつ。

最近、David Hu 氏と数学者たちが、完全に平らな面の上でのヘビの波状運動（「這いずる」動き）を調べた。この研究チームは、動画、数理モデル、ヘビの体表の摩擦係数の測定を用いて、ヘビが這いずる動きのメカニクスを調べた。滑らかな平面上を波状運動するとき、ヘビは腹が地面に押しつけられるように体重のかかる場所を動的に調節し、腹板が地面を押している特定の接触点に体重を「込めて」いた。体重を込める点は、体の曲率がゼロの場所であった。ヘビの体の全身が地面に接している時でも、体重のかかり方は不均一であった。より速く移動するときには、体の各部分が代わる代わる地面から持ち上げられ、そして地面についてを繰り返した。体は左右に波うって動いたが、ヘビの重心は一貫

して前方へ移動した。滑り摩擦が推進力を生み出すのに使われ、それが慣性力を一桁も上回ったからである。横方向の波状運動による慣性力は、筋肉が生み出す力に加えて、滑り摩擦の力の和によってバランスされる。Hu 氏と彼の研究チームによる重要な発見のひとつは、ヘビが前に進むときに比べ、横に滑るときに腹板の摩擦（動きへの抗力）が大きいということである。腹板が横には滑りにくいことで、石などの押せるものが無い平面の上で前に進むことができるようだ。バイオメカニクスに関するほかの研究によると、鱗の表面にあるナノスケールの微細構造が前方への動きの摩擦を小さくし、後方への動きに対するストッパーとして機能している（第5章参照）。

ヘビが様々な生息環境で蛇行運動をするときの動きは、実験室において杭の間を動いたり、取っ掛けりのない平面を這いずったりするときのやり方の組み合わせであると考えて間違いないだろうと私は思う。ヘビが腹板の角度や向きを能動的に変えることで地面との摩擦を動的に調節していると推測する機能形態学者もいる。

蛇行運動は多くの陸棲ヘビで広く用いられており、しばしばほかの移動様式と組み合わせて使われる。レーサー、ムチヘビ、ブラウンヘビといったすばやく動く種が見せる優雅でワクワクするような移動でも体を波うたせる動きが使われており、さらにマンバやムチヘビといったヘビが物の上に登ったり、藪や木のある立体的な環境の中で動くときにもそのような動きが使われる。多くの陸棲や樹上棲の種に見られる細長い体型は波状運動による移動に適しているが、太く重い種においては、この移動様式はより非効率的で困難になるだろう。蛇行運動をしているヘビは非常に速く動いているように見え、追いかけてくる人間からうまく逃げおおせるかもしれないが、レーサーやマンバといったすばやく這うヘビで知られている最高速度はおよそ時速 12 km から 13 km（秒速 3.33 m から 3.61 m）であり、ガーターヘビのようなほかの種はそれよりいくらか遅い。Bruce Jayne 氏と Alebert Bennet 氏による研究によると、短時間の速い移動（「スプリント」と呼ばれる）は、ヘビの全長が増すごとに速度を増す。ガーターヘビにおいて、遺伝的に決まるスプリントスピードが、生後1年目を除いて、自然界での生存率と相関していることが同じ研究チームによって明らかにされている。

ヘビにおける蛇行運動は高度に特殊化されており、素晴らしく統制された筋肉の動きを使うユニークな移動の仕方である。それに比べると、四肢のないトカゲ類は、体が抵抗点に沿って滑って前方に移動するとき、抵抗点との接触をヘビほど効果的に維持できない。トカゲは短い距離だけ抵抗点を押し、そして横に滑ってそこから離れるが、ヘビは頭から尾まで体と抵抗点の接触を保ち、抵抗点を押し続けることができる。抵抗点でおこなわれる局所的な体の曲線の調整は極めて繊細な筋肉の感覚的制御であり、それはおそらくヘビだけに見られる特徴である。

アコーディオン運動

ヘビに見られるこの移動様式では、体の静止した部位がアンカー（錨）として機能し、残りの部分を前に押す、または引っ張るために使われる（図3.11）。静止した部分にかかる静止摩擦（static friction）は、前方への進行を可能にする反力として使われる。このような動きは、筋肉の生み出す力が静止摩擦力を上回らない限りはうまく機能する。したがって、アコーディオン運動においては神経による筋肉の制御が大変重要になる。摩擦力は

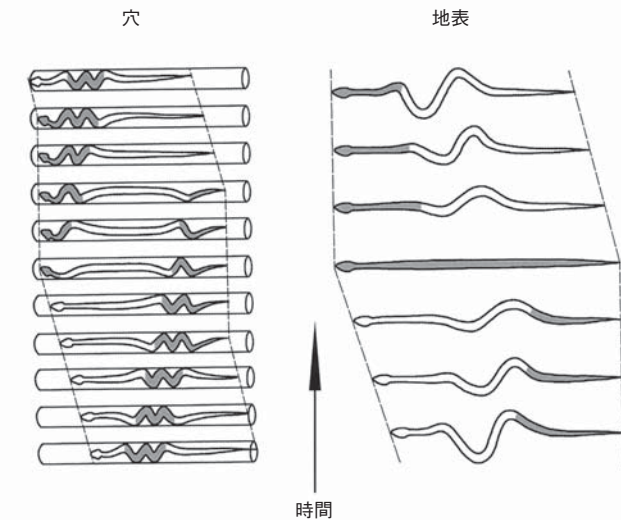


図 3.11

アコーディオン運動をするヘビの模式図。左は穴の中、右は平面上を動いている様子。それぞれの場合で、ヘビは右から左（前方）へ進む。ヘビは体の一部を穴の内壁や地表に固定し、固定した部分の前方の体を伸ばし、それから新たに体の前の方を固定させて、そちらに向けて体の後部を引っ張ることで進む。各ヘビの灰色の部分は、体の固定されている部分を表す。一連の動作の時間の流れは下から上へと進む（矢印）。穴の中を進むヘビでは、体の内部での体軸の骨格の屈曲が起きる。フロリダ自然史博物館の Jason Bourque 氏作画（J. L. Edwards, chapter 9 in M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem and D. B. Wake (eds.), Functional Vertebrate Morphology (Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press, 1985). の図 9.7 を引用）。

摩擦係数（地面の性質によって決まる）と質量の積によって決まる。そのため、ヘビの重さは、反力を生み出すのに十分なくらい重くなくてはならない。一方で、体の重さが増すにつれて、動いている部分にかかる滑り摩擦も増し、体を持ち上げるのに必要な労力も増す。ヘビは地中のトンネル（穴）の中を動くとき、トンネルの側壁を能動的に押して、動かないアンカーを作る。穴の内壁に体を固定させるために筋肉の力をかなり使っているかもしれないので、穴の中のアコーディオン運動で使うエネルギーは、平面上で動くヘビのそれとは異なる可能性が高い。穴の外の地表でのアコーディオン運動は、総説や本の中でしばしば言及されているが、実際には観察されることは稀である。最近、Matthew Edwards 氏と著者は、コスタリカのグアナカステで、人目に触れることの少ないメクラヘビの一種（*Leptotyphlops ater*）を石の下から見つけた。この小さなヘビは、アコーディオン運動を使って、繰り返し逃げ出ようと試みた。

アコーディオン運動で前進するとき、ヘビはアンカーを使いながら体を折りたたみ、次にアンカーを使いながら体を伸ばす。この交互の動きが繰り返される。体の一部分が地面や穴の内壁に固定されてアンカーとなり、そのすぐ後ろの部分がアコーディオンのように折りたたまれて体を前に「引っ張る」。一度前に進むと、元のアンカーよりも後ろの部分がアンカーとなり、そのすぐ前の部分が伸びて体が前に進む。このような動きがヘビの体全体で交互に、また、時間的にも交互に繰り返される。ヘビは体を引っ張って曲げ、それを前に伸ばす動きを交互におこなう。この動きを「ヘビがステップを踏む」と表現する者もいる。アコーディオン運動の平均速度は、およそ時速 0.1 km（秒速 2.78 cm）かそれ以下であり、環境（たとえば、ヘビの体に対する穴の大きさ）に依存する。

アコーディオン運動は三次元的に使われることもあり、木の幹や枝の上を動く樹上棲のヘビや、穴の中を動く地中棲・陸棲の種でしばしば用いられる。体の一部分をアンカーとして固定しておくことは、細いものや不安定で動くものの上を這うときにとても有利になるかもしれない。また、筋肉の力で枝を締めつけることで、静止摩擦を大きくすることもできる（図 2.20）。穴の中を這うとき、ヘビは複数の箇所をアンカーとして使うことがあり、また、静止摩擦はヘビの体の腹側だけでなく側面でも生み出される。スペースが小さく体の屈曲が制限されるため、たくさんの屈曲が使われるのが普通である。このような移動はエネルギー的な負荷が大きく、トンネルで長距離を這うときにヘビの持久力を下げるかもしれない。

アコーディオン運動と蛇行運動は、両方とも、太く短いヘビにとっては難しいと考えられる。そのような場合には、直進運動や横這い運動がそのような不利を補っていることが多い。

直進運動

直進運動（rectilinear movement）という用語は直線的な動きのことを指し、ヘビにお

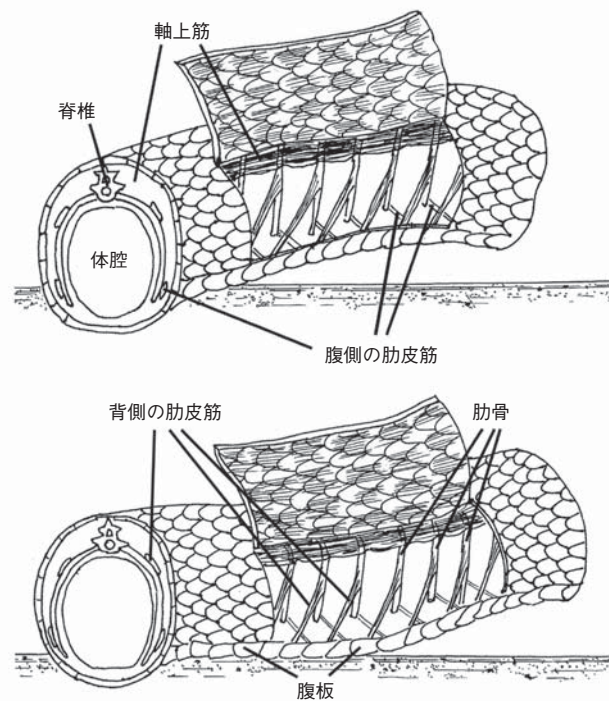


図 3.12

ヘビの直進運動の模式図。肋皮筋が肋骨と皮膚を繋ぎ、図でヘビが左から右に進むための力を与える。腹側の肋皮筋が腹板を地面に接した状態で固定し、隣接する腹板が同じ仕組みで接地面へと加わる（上段から下段の図へ）。これらの腹板が抵抗点となり、そこに筋肉が作用してヘビは前に進む。接地面において腹側の肋皮筋が肋骨と脊柱を前方に引っ張り、一方で、背側の肋皮筋が接地面の前方の腹板を持ち上げ、それを前方に引っ張る。両方の筋肉群の働きが脊柱に連続的な勢いを与え、ヘビの背部は一貫して前に進む。ヘビの腹側においていくつかの異なる部分が交互に地面に固定され、それから持ち上げられて地面から離れ、そして体の背部に「追いつく」ためにすばやく前方に加速する。腹板は、持ち上げられて前方に引っ張られ、下方と後方に押されるという動きを交互に繰り返す。このような動きでは皮膚の柔軟性が重要である。Dan Dourson による描画（C. Gans, Biomechanics. An Approach to Vertebrate Biology (Philadelphia: J.B. Lippincott, 1974) の図 3.34 を改変）。

いては、筋肉の働きと腹板の動きによってヘビがかなりゆっくりと前進する動きである。このような動きは、皮膚の柔軟性と、左右対称な筋肉の使用に依存している（図 3.12）。腹板は地面から少し持ち上げられてから前に引っ張られ、そして地面に置かれてから後ろに押される。この動きが交互に繰り返される。腹板が地面に触れて静止しているとき、体は腹板の上で前方へ引っ張られる。鱗が伸びきるまで体が前方に引っ張られてから、またそのサイクルが繰り返される。そのため、腹板が地面と接触して静止した後に、シャクトリムシのように腹面を局所的に伸ばす動きが続く。これらの動きは体の複数の箇所において同時に起こる。ヘビの背面は一定の速度で進み、体重が継続的に移動することで勢いが保たれる。しかしその動きは遅く、おそらくすべてのヘビがこのような移動が可能であるにもかかわらず、典型的にはクサリヘビ、ボア、ニシキヘビといった重い体をしたヘビがこのような動きをおこなう。体が前から後ろへと優雅に波打つのではなく、ヘビはほとんど一直線のままで動き、まるで何らかの見えない力で動いているように見える。ヘビのこのような移動は、とても正確で、静かで、見ていてとても楽しいものである。

直進運動に使われる主な筋肉のひとつが、肋骨と皮膚とを繋ぐ肋皮筋（costocutaneous muscles）である（図 3.12）。体軸上のある部位において、下側にある筋肉群が腹板を引っ張って地面に固定し、ほかの筋肉が働く基点をつくる。このすぐ後ろの部位で、同じような筋肉が脊柱を前方に引っ張り、同時に、一緒に引っ張られた腹板を基点として固定する。基点の前方で、上側にある筋肉群が腹板を地面から持ち上げ、基点の前方へと引っ張る。その結果、ヘビの体軸上に複数ある基点が、それぞれ体の後方へと移動していく。そのような一連の筋肉の動きが脊柱に連続的に勢いを与え、ヘビの体の背側は一定の速度で前進する。

それと同時に、ヘビの腹側は、地面に固定され、地面から持ち上げられ、背側に追いつくようにすぐに前方へと引っ張られる、という動きを交互に繰り返す。腹板は持ち上げられて前に引っ張られ、下と後ろに引っ張られる動きを交互に繰り返す。このときには皮膚の柔軟性が極めて重要になる。ほかの移動様式の場合と同様に、直進運動で這うヘビ、特に重いヘビを観察すると、ヘビの体が地面の凹凸に合わせて動き、鱗の動きはダイナミックかつ多様であることがわかるだろう。

横這い運動

この移動様式は広く知られており、西部劇や砂漠での生命の危機を語る物語において、やや空想的に扱われてきた。すぐに思い浮かぶのはヨコバイガラガラヘビ（*Crotalus cerastes*）であるが、アフリカやアジアにいるほかの砂漠棲のクサリヘビ（そして、さらにそれ以外の種）も、平らで、取っ掛かりがなく、滑りやすい表面上を動くために横這い運動を使う。たとえば、ミズヘビ科のヘビは干渴の上を移動するために横這い運動を使うことがあるし、様々な昼行性のヘビが熱すぎる地面から体を持ち上げるときに同じような行動をするかもしれない。様々な種類の表面には摩擦の大小があるが、横這い運動はそれでも機能する。

横這い運動による移動では、ヘビは頭を持ち上げて体の前部を進行方向に動かし、それから体を地面に下ろして静止させる。次に、頭と尾の両方が地面に接触して固定されている状態で、体の中央部が進行方向に向かって持ち上げられ、その地点から出ていく。それ

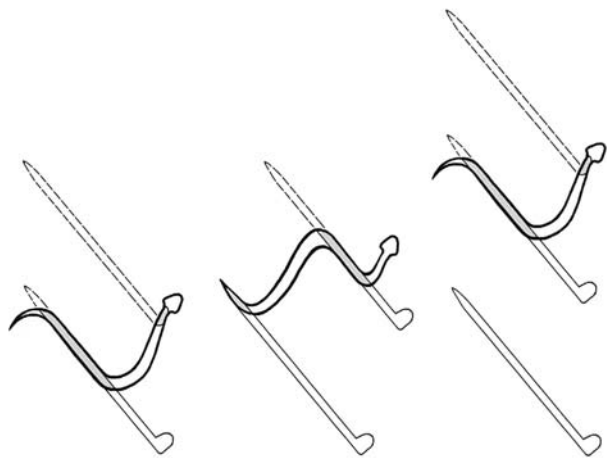


図 3.13
ヨコバイガラガラヘビ（*Crotalus cerastes*）の移動の模式図。図の上方へと横這い運動によって移動している。体の灰色の部分は地面（砂）に接しており、白抜きの部分は地面から上に持ち上げられている。どの瞬間においても、基本的にはヘビは地面に接している部分を2つもち、地面から離れている部分を2つもつ。詳しい説明は本文参照。Jason Bourque 氏作画（J. L. Edwards, chapter 9 in M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem and D. B. Wake (eds.), *Functional Vertebrate Morphology* (Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press, 1985). の図 9.8 を引用）。



図 3.14
ヨコバイガラガラヘビ（*Crotalus cerastes*）が砂に残した痕跡。ヘビは矢印の方向に向かって砂の小山を登っていった。そのヘビは小山の頂上の低木の下でとぐろを巻いている状態で発見された。この痕跡は特に深く刻まれており、そのヘビが上り坂を横這いするために砂に対してかなりの力を加えなくてはならなかったことがわかる。南カリフォルニアのアンザ・ボレゴ砂漠にて著者撮影。

から、再び頸が曲げられ、持ち上げられ、進行方向へと動いて、一連の動作が繰り返される（図 3.13）。これらの動作の最中には、ヘビの体は複数の面に沿って曲げられる場合がある。動きのメカニズムには静止摩擦と地面の凹凸が関係しており、それらは物理的な環境要素として存在していることもあれば、ヘビ自身によって作り出されることもある。たとえば、ヘビは砂を押すことで小さなうねを自らつくりだすかもしれない（図 3.14）。ヘビの動きは地面に対して垂直と後ろ向きの圧力を与え、これが反力を生み出して、ヘビの体は滑ったり横ずれすることなく前方へと動く。

横這い運動においては、基本的に蛇行運動と似たような方法で体軸筋群が使われる。ただし、地面から持ち上げられている部分の筋肉が左右両側で活動する点は蛇行運動と異なる。横這い運動のキーポイントは、体が地面に触れている箇所がどんどん変化する中で、それに合わせて体重を支える部分を移行させられることである。そのような動作は体軸筋の極めて精密なコントロールがあってはじめて可能になる。横這い運動に特化した種（たとえばヨコバイガラガラヘビ *Crotalus cerastes*）は、ほかのヘビと比べて椎骨が少なく、体軸筋が短く、体が小さく、やや太くて尾が短い。

横這い運動においてヘビは体の一部を持ち上げるため、それぞれの接地点で生まれる横方向の力が不均衡になり、ヘビは前方だけでなく横方向にも動く。横這い運動をするヘビは特徴的な這い跡を残し、それは進行方向から 30° 程の角度で並んだ短くて途切れ途切れの模様となる。個々の模様を見ると、片方の端は頭と頸によって形成された「J」の形、もう一方の端は尾によって形成された「T」の形をしている。J の鉤の向きはヘビの進行方向を示しており、新しい痕跡があれば容易にヘビの後を追うことができる（図 3.14）。

Bruce Jayne 氏と Stephen Secor 氏による研究は、横這い運動は力学的に優秀でエネルギー消費が少ないというかねてからの推測を裏付けた。おそらく中型のヘビはすべて横這い運動をすることができるが、この移動様式に特化し日常的に用いているのは砂漠棲のクサリヘビ類と一部のミズヘビ科だけのようだ。横這い運動をおこなうヘビの最大速度はおおよそ時速 3.7 km（秒速で大体 1 m）である。

滑り押し運動

滑り押し運動は、激しい波状運動と体の滑りを使った地上での移動様式である。この動きは機能的に蛇行運動と横這い運動の中間であり、水中で泳ぐヘビの波状の動きにも似ている。先述の 2 つの移動様式の要素を備えてはいるが、Carl Gans 氏はこの動きを別の移動様式として記載し、滑り押し運動（slide-pushing）という用語を用いた。（この動きを大変分かりやすく表した別名として slipping undulation がある）。蛇行運動もしくは横這い運動で這おうとしているものの、地面の摩擦が非常に低いために作用点を押そうとしても体が後ろに滑ってしまうヘビを思い描いてほしい。何が起こるかと言うと、体の後部の接触点が、前進速度の数倍の速さで後ろに滑るのだ。ヘビは前に進むが、その速度は遅い。頭と頸は比較的安定したペースで前に進み、それと共に頭は胴体ほどではないが前後に振れる。

滑り押し運動では、素速い波状運動によって伝えられる局所的な力が推進力として使われる。体表面が地面に接触すると滑り摩擦が生じるが、その力は非対称的である。体の前部では体の腹側の鱗が地面に接する。後部では体のねじれがあり、胴体の側面も地面と接

触する。体の背側・側面の鱗は摩擦係数が比較的高いため、体の縦の軸に対して直角方向の滑りはやや小さくなる。滑りへの抵抗は摩擦係数と質量の積に比例し、これらはどちらも体の後ろの方でより大きいのが普通である。そのため、ヘビの体はゆっくりと低摩擦の平面上を前へ進み、多くの場合、進行方向は一定となる。滑り押し運動と蛇行運動の間のもっとも重要な違いは、蛇行運動をするヘビでは体の後部の抵抗点が固定されているのに対し、滑り押し運動においては抵抗点が後ろに動くことである。

滑り押し運動は、蛇行運動と比べて進む距離に対する波状の動きの数がずっと多いため、とても非効率である。この移動様式は、特別に進化してきたものというよりは、単純に、手足を使わず移動するのが難しいような地面の状態のときに起こる大げさな動きであると考えるべきかもしれない。滑り押し運動は様々なヘビで見られ、滑りやすい地面を移動するときや、素早く逃げようとするときの動き始めに使われる。たとえば、家の中でヘビを見つけて驚いた住人がそのかわいそうなヘビを追ひ払おうとしたときに、リノリウムのような滑らかな床の上をのたうち滑りながら逃げようとするような場合である。そのような状況のヘビはまるでパニックになっているように見え、住人が隣人にその話を披露するときにはヘビは実際よりずっと大きかったものとして語られるだろう。あるいは、ヘビの逃げ込もうとしている隠れ家とヘビとの間に住人が偶然に入ってしまったときには、その誤解されがちな動物がその人を攻撃しようと向かってきたと解釈されるだろう。

地上での移動における、その他の特殊化した行動

穴掘り

多くのヘビが悪天候や捕食者から避難するために穴の中に入ったり、地中のトンネルを使ったりする。地下にある様々な洞窟状の空間が「巣ごもり」や越冬のために使われる。隠れ家を使うヘビは単独のときもあれば、何十、何百もの個体が集まった集団を形成するときもある。多くの場合、ヘビはほかの個体や動物と穴を共有するか、自ら穴を掘る。本当の意味で穴を掘ることができるヘビは、形態的に特殊化していることが多い。変形した



図 3.15
左の写真はメキシコパイソン (*Loxocemus bicolor*) の頭部。力強く、皿穴状にかみ合わさった顎がトンネルや動物の巣穴を掘るために使われる。右の写真は、ヘビが穴を掘り始めて頭と頸を土の中に突っ込んでいる様子。本種はイグアナ類が産卵した巣に入り込み、その卵を食べる。写真の2頭はそれぞれ違う個体である。コスタリカのグアナカステにて著者撮影。

頭部と吻端板、シャベル状の吻、粗い鱗や尖った鱗を持った尾などである（図 3.15；図 1.11-1.16, 1.20, 1.24, 1.49 を参照）。穴掘りは柔らかい土の中で体をくねらせたり、すきのように耕すことでおこなわれる。ときには、大きな吻端板で土を横にすくうこともある。ざらざらした尾はこのような動きの最中に体を固定させたり、穴を塞いで招かれざるほかの動物の侵入を防ぐために用いられる。頭部の特殊化については、頭骨が強化されていることが多く、穴掘りの際に加わる圧力を受け止める役割を果たしている。

ミジカオヘビ科やおそらくメクラヘビ科などのヘビは、自分自身よりわずかに大きな直径の穴や割れ目の中を移動するときに、特殊なタイプのアコーディオン運動をおこなう。これらのヘビは体の外側の部分とは独立に脊柱を曲げて、穴や割れ目の内壁に接するまで脊柱を広げることができる。そのような接触点が安定した支えとなり、体軸が接触点に対して前（あるいは後）に進むことができる。そのあとに接触点の位置をずらすことで、体を前は前に進む（図 3.11）。

砂漠の砂のある環境に生息するヘビは、ほかの動物が掘った穴を利用したり（たとえば、ヨコバイガラガラヘビは齧歯類の穴を利用する）、砂の中を泳ぐような動きで移動したりする。砂泳ぎ（sand swimming）をおこなうことで、サラサラとした砂の中をトンネルを作らずに動くことができる。この移動様式はあまり研究されていないが、水中の泳ぎと同様に、波状運動が体表全体に触れている砂つぶに反力を与え、それが推進に使われる。こ



図 3.16
クレオソートブッシュの下にいるヨコバイガラガラヘビ (*Crotalus cerastes*) が「クレータリング」によって部分的に砂に沈み込んでいる様子。周囲の砂に溶け込むヘビのカモフラージュに注目してほしい。目の上の「角」は、ヘビがより深く潜ったときに目に砂が入るのを防ぐ。写真の行動は、齧歯類やトカゲを餌とする本種によく見られる「待ち伏せ」行動である。カリフォルニアのボレゴバレーにて著者撮影。

の行動を日常的におこなうヘビは、弁の付いた鼻孔を持つことで呼吸の際の砂つぶの侵入を防ぎ、凹状にくぼんだ腹を持つことで体の周りの空間が埋まってしまうことを防ぎ、肺が空気を吸ったり吐いたりするときに体が膨らんだり縮んだりできるようにしている。砂の中を泳ぐ爬虫類や岩の間に棲む種では、垂直方向の動きを利用した呼吸がよく見られる。Kenneth Norris 氏と Lee Kavanau 氏はニシスキハナヘビ（*Chionactis occipitalis*）の穴掘り行動を調べ、穴掘りの最中に頭が軽く下向きに曲げられ、張り出した吻端板が砂のない空洞を作り出していることを明らかにした。頭部の付近に作り出されたこのような空洞で喉を垂直方向に動かすことにより、このヘビは砂の中で呼吸するのである。

「クレータリング（cratering）」と呼ばれる行動は穴掘りの変形である。砂漠のクサリヘビは砂の表面上でとぐろを巻き、とぐろの姿勢のまま継続的に体を動かすことで下にある砂を徐々にどけ、砂の下へと徐々に「沈み込む」。十分な労力をかければヘビは完全に体を埋めることができるが、通常、ヘビは両眼を砂の上に出したままにしておき、知らずに通りかかる獲物を待ち伏せする（図 3.16）。ヌママムシは（おそらく他種のヘビも同様に）低温や気温の低下に反応して落ち葉やその他の堆積物に体を深く沈み込ませることがある。

跳躍

驚くべきことに思えるかもしれないが、ある種・個体のヘビは、手足をもたないにもかかわらず、防御行動の際に実際に「跳びはねる」ことがある。この行動は一般的なものではなく、ほとんどのヘビは獲物や捕食者に咬みつくときには体の一部を固定しておこうとする。実際の「跳躍」においては、激しい咬みつきによって、加速された頭と胴体前部が付随する体を一瞬地面から持ち上げる。激しく興奮したヘビが不安定な地面や下り坂で咬みつくときに、前に滑ったり跳びはねるときもある。ホードアダー（*Bitis caudalis*）やフトリハブ類（*Atropoides* spp., 図 1.36）といった一部のヘビは、激しい咬みつきで前方に跳びはねるという特徴的な防御戦術をとる。ほかの例では、小さいヘビが必死の咬みつきや逃避行動の際に跳びはねることもあるし、一部の樹上種は空中を降下するために意図的に枝から跳び立つことがある（下記参照）。

ヘビの非常に興味深い行動のひとつとして、ある種・個体のヘビは、脅威から逃げているときにその方向を遮る者がいると、それに対して激しい攻撃行動を示すことがある。Bruce Means 氏はこれを「ブロックト・ファイト（blocked-fight）」攻撃と名付けた。誰かが逃げ道を塞いでいる場合には、ヘビは頭を持ち上げ、体を平たく広げ、口を開け、咬みつき、ときにはその人に向かって跳び掛かることもある。

林冠での生活：木登りと滑空

樹上での生活と移動は、様々な理由のために、簡単にはいかない。樹上棲（arboreal）とされているヘビのおそらく大半は、獲物を探したり、隠れたり、分散やその他の行動の際に地上を移動する。そのため、樹上での滞在は一時的または周期的であり、永続的ではない。しかし、一部のヘビは樹上棲が非常に強く、大抵の場合は（ほとんどの時間）地面

よりも上の低木や木の上にいる。一方で、陸棲で地表を這う種のなかにも、日光浴、獲物の探索、捕食回避などの様々な理由のために草木によく登るものが数多くいる。新世界の種では、様々なムチヘビ、レーサー、ラットスネークが日常的に木に登り、地面より上の草木の中をすばやく移動できる。同様に、旧世界のラットスネーク、マンバ、一部のコブラが同じような芸当をやっている。多くのヘビで、幼蛇のうちは樹上棲が強く、成長して体が長くなるにつれて、より地表棲に近い生活に切り替わる。そのような変化に関係する要因としては、捕食回避、食性の変化、あるいは、体が短いほど垂直の姿勢による心臓血管系（つまり、主要な動脈と静脈が形作る血液の柱）への負担が少ないこと（第 6 章参照）が挙げられる。

植生の中や枝の上を動くには、神経や筋肉の正確な連携と、小さく不安定な枝が体重を支えられるかどうかを感じとる能力が必要である。樹上では多様な移動様式が見られ、主に蛇行運動がアコーディオン運動と組み合わせて用いられ、稀に直進運動が使われる。現在、シンシナティ大学の Bruce Jayne 氏の研究室で、ヘビの木登りにおける行動とメカニクスに関する詳細な調査がおこなわれている。新しい発見として、コーンスネーク（*Pantherophis guttatus*）とボアコンストリクター（*Boa constrictor*）を円柱状の止まり木の上で水平あるいは斜め上に移動させると、それらのヘビは周期的な一時停止とグリップを含むような、アコーディオン運動の変形と言える特徴的な動きをすることがわかった。止まり木の上に杭がある場合には、それらの抵抗点を使って蛇行運動がおこなわれ、移動の速度が増した。移動の速さは、ヘビの体幅と同じくらいの直径の止まり木において最大となった。止まり木の傾きや直径が増すと前へ進む速度は小さくなり、直径の大きい止まり木を 45° または 90° に傾けると、ヘビは斜め上にも斜め下にも動けなくなった。これらの研究は、バランス、グリップ、止まり木への「当てはまり」のすべてが木登りの難易度に影響することを示している。

多くの陸棲のヘビ、特に樹上棲の種は、驚くべき片持ち梁（cantilever）の能力、つまり、支えなしに体の前部を水平に伸ばす能力を持っている。一部の細長い樹上棲の種（たとえばムチヘビやその仲間、図 1.48, 1.51）は、草木や地面のギャップを渡るときに体長の 50% 以上を支えなしに伸ばすことができる（図 3.17）。Bruce Jayne 氏の研究室で行なわれた最近の観察によると、驚くべきことに、ミナミオオガシラ（*Boiga irregularis*）は、自分のいる止まり木の真上にある 2 つ目の止まり木に接触するまで、頭胴長の 90% 近くを空中で支えられるそうだ！ Jayne 氏の研究室でおこなわれた最近の研究によって、水平距離に対して垂直方向の距離があると、ヘ



図 3.17
グレナダバンクツリーボア（*Corallus grenadensis*）。体の後部を木に固定しながら、空中で体を伸ばす姿が印象的である。

ビはより大きなギャップを渡ることができることがわかった。ギャップに垂直成分がある（つまり、ヘビが発する止まり木よりも到達点の方が高い、または低い）とき、重力が働く水平距離が短くなり、それによって、ヘビが筋肉の力でたわみを防ぐことがより簡単になる。

若いヘビは同種の成体よりも片持ち梁の能力が高く、これは体長に対して体が軽いためだと思われる。ヘビの筋肉の特徴や脊柱の骨格的な特徴は一般に進化的に安定であるが、椎骨とその周りにある軸上筋・腱における変化は、片持ち梁の能力と関連しているようだ。一般に、樹上棲の種は体が細長くて軽く、完全に地表性の近縁種に比べて平たい体型をしている（図 1.31, 1.48）。樹上棲の種の多くは、樹上棲でない近縁種と比べて体が短く、体が縦に平たくなっている（図 1.51）。それに加えて、一部の樹上棲のボア類とクサリヘビ類では、肋骨が外向きではなく下向きに伸びており、体の断面は幅が狭く高さが高い形をしている。このような特徴のおかげで、脊椎が上に凸の形に曲がってしまうことなく、体を水平方向に伸ばしやすくなる。

最近、マイアミ大学の Ron Rozar 氏もヘビの樹上での動きを研究している。彼は互いに近縁な地表棲と樹上棲の種のペア 8 組について、移動に関する行動とパフォーマンスを調べた。その結果、樹上棲の種はギャップを渡ったり細い止まり木の上を移動する能力に優れていることがわかった。さらに、樹上棲の種は地表棲の近縁種よりも木登りでの持久力が高かった。つまり、樹上棲の種はより長い時間にわたって木登りの動きを続けられた。全体的にみると、樹上棲のヘビは木に登る能力において地表棲の近縁種より優れていたが、水平な地面を這う能力では地表棲の種が勝っていた。この 2 つの生息環境における移動の能力には「トレードオフ」が存在しており、それは樹上棲のヘビの特徴である特殊化した



図 3.18
マツの木にしがみつくセイブネズミヘビ (*Pantherophis obsoletus*)。ヘビがこのような木の幹でうまく下向きに動けるのか、あるいは単に地面に（意図的に）落ちるだけなのかははっきりしていない。フロリダ中部にて Mac Stone 氏撮影。

形態に関係していると Rozar 氏は考えている。

まっすぐ上へ下へ

ほとんどの状況において、草木に登ったりその中を動くヘビはおそらく水平に近い動きをし、高さを変えるときには（山の斜面を上る道路のように）「スイッチバック」を用いるだろう。しかし、ヘビが完全に垂直の姿勢を用いて木に登る例がある。ひとつの例は、新世界のラットスネークがマツの幹をまっすぐ上へと登る動きである。これらのヘビは何十メートルもの高さまで垂直に登ることがあり、その理由のひとつが鳥の巣にある卵や雛を探すことである。完全に垂直な姿勢は血液循環を困難にするが、これについては第 6 章で詳しく説明する。それに加えて、ヘビは推力を生み出す抵抗点を得るために木の表面に凸凹を見つけなければならない。

そのような木登りをするヘビが一体どのようにして木から降りるのか、私は何度か尋ねられたことがある。この質問への答えははっきりしていない。登るときと同じように木の表面の取っ掛けりを使うことができるだろうし、あるいは、ヘビは単純に地面に落ちることもある（図 3.18）。このような状況でのヘビの意図は誰にもわからないが、故意の「落下」は、次に述べる滑空が進化するための前段階となった可能性がある。

滑空

ヘビの行動の中で最も驚くべきものは、滑空（gliding）かもしれない。円柱状の体型をした動物の多くが水中を泳げる一方で、トビヘビ属の「空飛ぶ」ヘビは、手足をもたないにも関わらず空中を滑空できる唯一の動物群である。モモンガや樹上棲のカエルをはじめ、滑空する動物のほとんどは、滑空中の揚力を生み出すために対になって広がった「翼」のような構造を用いる。しかし、ヘビは翼として機能したり空中移動の際の制御を助けるような付属物を持たない。それでも、パラダイストビヘビ (*Chrysopelea paradisi*) において研究された滑空は、ほかの動物の滑空に比肩するものであり、降下の方は驚くほど制御されている。このヘビは東南アジアの熱帯雨林に生息するナミヘビ科の種である。見たところ、滑空は主に逃げるためか獲物を追うため、あるいは単に木から木へと飛び移るためにおこなわれるようだ（図 3.19）。驚くべきことに、パラダイストビヘビはジャンプして離陸し、安定した滑空経路を保ち、



図 3.19
パラダイストビヘビ (*Chrysopelea paradisi*) の滑空の様々な局面。上段左の写真は、止まり木から「発射」した直後のヘビを背側みた様子。ほかの写真は、著しく扁平になった滑空中のヘビの形を背側と腹側から示している。Jake Socha 氏撮影。

滑空の方向を操り、怪我なく安全に着陸することができる。

John ("Jake") Socha 氏は、シカゴ大学の大学院生だったときに、この「空飛ぶヘビ」のキネマティクスを詳しく調べた。彼はシンガポール動物園の広場に立つ 10 m の塔の上に水平の枝を設置し、捕獲してきたパラダイストビヘビをそこから滑空させて動画を撮影することで、3 次元の滑空経路の全容を明らかにした。ヘビは枝からぶら下がりて体の前部を J の形に曲げ、「離陸」に備える体勢をとった。そして、ヘビは枝から遠ざかる方向の上方向へ加速してジャンプし、それと同時に、体をまっすぐに伸ばして、体を横に平たくした。体の幅は 2 倍近くになり、腹面はかすかに窪んだ形になった。体を横に平たくすることは、ヘビの滑空行動において鍵を握る特徴の一つである（図 3.19）。

ヘビが落下して加速すると、頭と尾が体の中間点の方に引き寄せられて体が S 字型になり、そして、ヘビは揚力を生み出すために体を横に波うたせ始めた。滑空の途中、体の前部は地面と平行に向いているのに対し、体の後部は垂直面を上下した。空中での蛇行運動は地上における典型的な波状運動を変形したものようで、波打ちの頻度は三分の一ほど低く、振幅はより大きかった。ヘビが腹の窪んだ形を維持するところを見ると、この妙技はおそらく地上での移動よりも複雑である。動きの連携や姿勢の調節には、かなり特殊化した神経・筋肉系のコントロールが必要とされるだろう。波状運動時の体形の維持に必要なとなる肋骨の可動性とコントロールは、草木を登る際の繊細なグリップのコントロールと関連して生まれたかもしれないと John Socha 氏は考えている。振幅の大きい波状運動は揚力を生み出すのに使える体の長さを最大化し、さらに、縦揺れや横揺れによる不安定さを制御する役割も果たしているかもしれない。

滑空するパラダイストビヘビは空中での操縦が驚くほど巧みである。滑空する動物の多くと違って、このヘビは横に傾くことなく鋭く曲がることができる。方向転換は、転換する方向へ頭を向けて体の前部を動かすことによっておこなわれる。動画に撮られていたあるヘビは滑空の途中で木を避けるために鋭く方向転換をおこなった。これらのヘビの飛行速度は、典型的な場合で、滑空の軌道全体を平均して秒速 8.1 m すなわち時速 29.2 km ほどであった。ヘビの最小の滑空角度は平均 28° で 13° から 46° の範囲にあった。より実的に言うと、これらのヘビの滑空能力はほかの滑空する脊椎動物とおおよそ同等である。

ヘビの移動のエネルギーコスト

四肢のない状態は脊椎動物のいくつかのグループで独立に進化しており、ヘビのほかに、サンショウウオ、ミズトカゲ、トカゲなどが含まれる。かつては、生物力学的な考察だけに基づいて、そのような動物の運動は四肢のある脊椎動物の運動よりもエネルギーコストが低いと推測されていた。その根拠として、重心が上下する（ヒトが歩いたり走ったりするときに起こるように）ことによるコストがかからないこと、手足（ヘビにはない）を加速、減速させるコストがかからないこと、そして体を支えるコストが比較的低いことなどがある。しかし、後の調査によって、ヘビの種や移動様式によって実際のエネルギーコストはかなり変動することがわかっている。

古くになされた推測とは異なり、蛇行運動で動くアメリカレーサー（*Coluber constrictor*）

の正味のエネルギーコストは、トカゲ、節足動物、哺乳類といった手足を持つ動物の走行と同等である。エネルギーコストは移動の純コスト（net cost of transport）と呼ばれる尺度でしばしば比較され、それはある重さの動物（たとえばグラム）をある距離（たとえば毎キロ）運ぶのに必要なエネルギーの量を意味する。移動に関するこのようなエネルギーコストは移動様式によって大きく変わる。たとえば、アコーディオン運動のエネルギーコストは蛇行運動の約 7 倍大きいことがわかっている。アコーディオン運動のエネルギーコストが大きいのは、動きの頻度が高いこと、1 サイクルの動作で進む距離が短いこと、滑り摩擦と静止摩擦などが関係しているかもしれない。同じヘビが蛇行運動とアコーディオン運動で動く場合を比較すると、アコーディオン運動では 1 サイクルの動作で進む距離が短く、動作 1 サイクル当たりのコストがより大きい。アコーディオン運動では体の一部が固定されて静止している必要があるため、動きのサイクルの中で体の各部位は加速と減速を交互におこなうことになる。理論的に、移動の各サイクルにおいてそのような勢いの損失があるとエネルギーが浪費される。

対照的に、横這い運動で動くヨコバイガラガラヘビ（*Crotalus cerastes*）における移動の純コストは、蛇行運動で動くアメリカレーサー（*Coluber constrictor*）におけるその半分よりもやや小さい。体の腹面と側面に滑り摩擦が働く蛇行運動と比較すると、体を持ち上げて動く横這い運動はエネルギー的に効率的であるようだ。ヨコバイガラガラヘビのような横這いの名手には解剖学的な形態の特殊化が見られるが、それが移動コストの軽減と関連しているかははっきりわかっていない。当然ながら、移動のエネルギーコストは地面の性質や道の傾斜に依存する（図 3.14）。

エネルギーコストに違いがあるにも関わらず、蛇行運動をおこなうレーサーと横這い運動をおこなうヨコバイガラガラヘビの間で、移動の持久性（endurance）にはさほど大きな違いはない。持久性という用語は、ある一定の移動の努力がどれくらいの長さ維持できるかを意味する。先述の 2 種のヘビが時速 0.6 km の速さで動いているなら、平均の持久性は約 73 分である。

ロボットとしてのヘビ

軍事、医療、およびその他様々な用途の文脈で、ヘビはロボット工学に興味深いテーマを提供してきた。そこでは、複雑な地形を越えたり狭い空間をくぐり抜けたりする動きが重要とされる。ロボットのヘビは、小さいものではヒトの胸腔の中で臓器の間をすり抜けられるほどのサイズであり、大きいものではカメラを搭載することができ、這ったり泳いだりして移動した後で木に登り、そのてっぺんから映像を発信することができる（図 3.20）。ロボットのヘビはスネークボット（snakebot）と呼ばれてきた。スネークボットにはほかのロボットよりも優れた点がいくつかある。（1）起伏のある地形を動く能力；（2）段差を登る能力；（3）柔軟かい物や入り組んだ物の上を動く能力；（4）ギャップを渡る能力；（5）狭く細いスペースに収まったり潜り込む能力；（6）分節が繰り返す構造をしており、一部分の交換が容易であること；（7）体の形を変える能力；（8）手足のような突出部が無いため過酷な環境でも壊れにくいこと、などである。スネークボットの不利な点



図 3.20

ロボットのヘビ，すなわち「スネークボット」。様々な地形の上を這い，木に登ることができる。このスネークボットは前方にカメラを搭載している。写真はカーネギーメロン大学のロボット工学研究所の教授であり，35歳以下で世界で最も革新的な100人に選ばれたHowie Choset氏の厚意による。

は，制御の問題，運搬できる荷重の限界，温度の制御，車輪のついたロボットよりも動きが遅いことなどがある。しかし，スネークボットには数多くの利点があるため，潜在的にかなり有用である。

どんなスネークボットも生きたヘビの実際の動きを正確に完全に真似ることはできないということは理解しておく必要がある。しかし，ロボットは様々な形や大きさにつくるこ

とができ，そのために，非常に多様な仕事をこなすことができる。スネークボットのとても賢い利用法の一例は，動物管理への応用である。スネークボットは危険な動物や侵略的外来種の動物（たとえば狂犬病のアライグマ）を追跡し，捕獲を助けることができる。そのような動物は近づいてくるスネークボットを攻撃するだろうが，そのときにスネークボットは電気ショックによってその攻撃的な動物を麻痺させることができる。現在，カーネギーメロン大学のバイオロボティクス研究室において，捜索や救出のためのスネークボットの開発が進められており，NASA エイムズ研究センターの技術者がスネークボットを新しいタイプの惑星間探査機として研究している。本物のヘビがこのような革新的な研究の着想の源となっているとは，なんと素晴らしいことか！

Additional Reading より深く学ぶために

Aubret, F, and R. Shine. 2008. The origin of evolutionary innovations: Locomotor consequences of tail shape in aquatic snakes. *Functional Ecology* 22:317- 322.

Aubret, F., X. Bonnet, and R. Shine. 2007. The role of adaptive plasticity in a major evolutionary transition: Early aquatic experience affects locomotor performance of terrestrial snakes. *Functional Ecology* 21:1154- 1161.

Brisçhoux, F., A. Kato, Y. Ropert- Coudert, and R. Shine. 2010. Swimming speed variation in swimming sea snakes (Laticaudinae): A search for underlying mechanisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 394:116- 122.

Byrnes, G., and B. C. Jayne. 2010. Substrate diameter and compliance affect the gripping strategies and locomotor mode of climbing boa constrictors. *Journal of Experimental Biology* 213:4249- 4256.

Cundall, D. 1987. Functional morphology. In R. A. Seigel, J. T. Collins, and S. S. Novak (eds.), *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. New York: McGraw- Hill, pp. 106- 140.

Dial, B. E., R. E. Gatten Jr., and S. Kamel. 1987. Energetics of concertina locomotion in *Bipes biporus* (Reptilia: Amphisbaenia). *Copeia* 1987:470- 477.

Gans, C. 1974. *Biomechanics: An Approach to Vertebrate Biology*. New York: Lippincott.

Gans, C. 1984. Slide- pushing: A transitional locomotor method of elongate squamates. *Symposium of the Zoological Society of London* 52:12- 26.

Gasc, J.- P., D. Cattaert, C. Chasserat, and F. Clarac. 1989. Propulsive action of a snake pushing against a single site: It's combined analysis. *Journal of Morphology* 201:315- 329.

Graham, J. B., W. R. Lowell, I. Rubinoff, and J. Motta. 1987. Surface and subsurface swimming of the sea snake *Pelamis platurus*. *Journal of Experimental Biology* 127:27- 44.

Gray, J. 1946. The mechanism of locomotion in snakes. *Journal of Experimental Biology* 23:101- 120.

Hazel, J., M. Stone, M. S. Grace, and V. V. Tsukruk. 1999. Nanoscale design of snake skin for reptation locomotions via friction anisotropy. *Journal of Biomechanics* 32:477- 484.

Hirose, S. 1993. *Biologically Inspired Robots: Snake- Like Locomotors and Manipulators*. Oxford: Oxford University Press.

Hu, D. L., J. Nirody, T. Scott, and M. J. Shelley. 2009. The mechanics of slithering locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 106:10081- 10085.

Jayne, B. C. 1982. Comparative morphology of the semispinalis muscle of snakes and correlations with locomotion and constriction. *Journal of Morphology* 172:83- 96.

Jayne, B. C. 1985. Swimming in constricting (*Elaphe guttata*) and nonconstricting (*Nerodia fasciata*)

pictiventris) colubrid snakes. *Copeia* 1985:195- 208.

Jayne, B. C. 1986. Kinematics of terrestrial snake locomotion. *Copeia* 1986:915- 927.

Jayne, B. C. 1988. Muscular mechanisms of snake locomotion: An electromyographic study of lateral undulation of the Florida Banded Water Snake (*Nerodia fasciata*) and the Yellow Rat Snake (*Elaphe obsoleta*). *Journal of Morphology* 197:159- 181.

Jayne, B. C. 1988. Muscular mechanisms of snake locomotion: An electromyographic study of the sidewinding and concertina modes of *Crotalus cerastes*, *Nerodia fasciata* and *Elaphe obsoleta*. *Journal of Experimental Biology* 140:1- 33.

Jayne, B. C., and A. F. Bennett. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44:1204- 1229.

Jayne, B.C., and A. F. Bennett. 1990. Scaling of speed and endurance of garter snakes: A comparison of cross- sectional and longitudinal allometries. *Journal of Zoology (London)* 220:257- 277.

Jayne, B. C., and J. D. Davis. 1991. Kinematics and performance capacity for the concertina locomotion of a snake (*Coluber constrictor*). *Journal of Experimental Biology* 156:539- 556.

Johnson, R. G. 1955. The adaptive and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution* 9:367- 388.

Kelley, K. C., S. J. Arnold, and J. Gladstone. 1997. The effects of substrate and vertebral number on locomotion in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Functional Ecology* 11:189- 198.

Lillywhite, H. B., J. R. LaFrentz, Y. C. Lin, and M.- C. Tu. 2000. The cantilever abilities of snakes. *Journal of Herpetology* 34:523- 528.

Lindell, L. E. 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8: 708- 719.

Means, D. B. 2010. Blocked- flight aggressive behavior in snakes. *IRCF Reptiles and Amphibians* 17: 76- 78.

Moon, B.R., and C. Gans. 1998. Kinematics, muscular activity and propulsion in gopher snakes. *Journal of Experimental Biology* 201:2669- 2684.

Norris, K. S., and J. L. Kavanau. 1966. The burrowing of the Western Shovel- nosed Snake, *Chionactis occipitalis* Hallowell, and the undersand environment. *Copeia* 1966:650- 664.

Ruben, J. A. 1977. Morphological correlates of predatory modes in the coachwhip (*Masticophis flagellum*) and rosy boa (*Lichanura roseofusca*). *Herpetologica* 33:1- 6.

Sanders, K. L., A. R. Rasmussen, and J. Elmberg. 2012. Independent innovation of paddle- shaped tails in viviparous sea snakes (Elapidae: Hydrophiinae). *Integrative and Comparative Biology* 52:311- 320.

Secor, S. M., B. C. Jayne, and A. F. Bennett. 1992. Locomotor performance and energetic cost of sidewinding by the snake *Crotalus cerastes*. *Journal of Experimental Biology* 163:1- 14.

Shine, R., H. G. Cogger, R. N. Reed, S. Shetty, and X. Bonnet. 2003. Aquatic and terrestrial locomotor speeds of amphibious sea snakes (Serpentes, Laticaudidae). *Journal of Zoology (London)* 259: 261- 268.

Shine, R., and S. Shetty. 2001. Moving in two worlds: Aquatic and terrestrial locomotion in sea snakes (*Laticauda colubrina*, Laticaudidae). *Journal of Evolutionary Biology* 14:338- 346.

Socha, J. J. 2002. Gliding flight in the paradise tree snake. *Nature* 418:603- 604.

Socha, J. J. 2011. Gliding flight in Chrysopelea: Turning a snake into a wing. *Integrative and Comparative Biology* 51:969- 982.

Walton, M., B.C. Jayne, and A. F. Bennett. 1990. The energetic cost of limbless locomotion. *Science* 249: 524- 527.

体内輸送

よく知られているように、ヘビには非常に狭い場所に身を隠す傾向があり、比較的小さな穴や管を通り抜けることができる。古くに指摘されたことだが、換気のために要求される直径の変化は、気嚢によって縮められている。この文脈においておそらくより重要なのは、身体の一部の領域が完全に動かせなくなっているも、自由に動かせる領域だけで換気は維持できるという事実である。機械仕掛けのレバーと加圧式の呼吸記録器を用いて呼吸運動を記録しようとする試みにより、ほとんどのヘビは肋骨にかかる圧力に非常に敏感であることがわかった。加圧帯と接触している領域は動くのを止め、換気がほかの場所で行われるようになるのは、ほとんど必ずと言ってよいほどである。ヘビが狭い通路を通過するときにこれと同様の反応を自然に起こすと仮定するのは理にかなっている。

— Harry S. McDonald, *Herpetologica* 15 (1959) : 195

酸素の必要性

ほかの脊椎動物と同じく、生命を維持するためにヘビは酸素（O₂）を必要とする。酸素は細胞呼吸に必要である。最も厳密な意味で、細胞呼吸は、酸素分子による有機基質の細胞内酸化のことを指す。これに連動して続くのが、ATP の分子形態に閉じ込めることで使用可能となるエネルギーの生成である。この有機基質を構成するのは、ヘビの摂取した食べ物の消化と吸収の過程で生じる高分子である。呼吸の副産物として二酸化炭素（CO₂）と水（H₂O）が生じることはよく知られている。後者は代謝水と呼ばれるが、実はその個体の水の獲得にわずかながら、しかしときに重要な貢献をしている（第 2 章参照）。より行き渡った一般的な使用法では、「呼吸」という用語は、動物とその環境の間で酸素と二酸化炭素が交換される過程の名前としてしばしば（不正確に）用いられている。外呼吸という用語が息をすることを指して使用されることもあるが、息をすることは、より正確には換気と呼ばれるべきである。

酸素は環境から得られ、二酸化炭素は体外に出て環境中に放散する。どちらの過程も生命にとって基本的に不可欠である。これらはまとめてガス交換（gas exchange）と呼ばれ、このタスクのために特別に進化した器官はガス交換器（gas exchanger）と呼ばれる。ヘビの場合は肺であるが、水生生物の中には肺での交換（pulmonary exchange）を補うために、皮膚を通していくらか酸素を吸収し、二酸化炭素を放散するものもある。体内では血液循環によって酸素が全身に運ばれ、体のさまざまな組織から肺や皮膚に CO₂運ばれる（図 6.1）。

拡散 vs 移流：ポンプの必要性

O₂や CO₂のような気体分子の移動は、肺の内面をまたぐ拡散によるものである。この拡散は、毛細血管から、酸素の関わる酸化過程が起こる細胞中のミトコンドリアに向かう

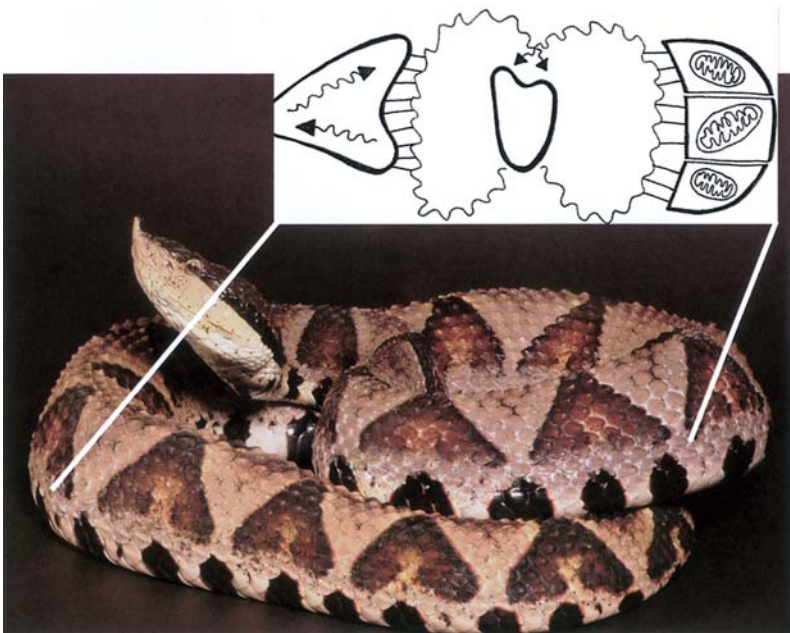


図 6.1
肺換気、血液循環、肺と血液間および血液と組織間における呼吸ガス（酸素と二酸化炭素）の移動を表す模式図。波線は環流（あるいはバルク流による輸送）によるガスの移動を表し、直線は拡散によるガスの移動を表している。つまり、酸素は肺から血液へ（左側）、血液から組織やミトコンドリアへ（右側）。二酸化炭素はそれぞれ反対方向。血液の循環は、心臓の筋肉によるポンプ機能によって行われる（模式図中央）。特に理由なくこの模式図を適用したヘビは、台湾で杜銘章氏が撮影したヒャップボダ（*Deinagkistrodon acutus*）である。ガス輸送の模式図は Shauna Lillywhite 氏により描かれた。

ものである。拡散という用語は、温度と濃度勾配に依存したランダムな動きによる分子の運動を意味する。正味の移動は高濃度から低濃度（気体の場合は高分圧から低分圧）へと起こる。しかし、拡散はゆっくりとした過程であり、中程度の大きさのヘビ、たとえば 3.4 メートルの長さのボアでは、動物の前 1/4 の位置にある肺から尾部の組織まで酸素が拡散するには、字義通り何年もかかる！したがって、あらゆる脊椎動物を含め、数センチメートル以上の大きさの動物は、対流の過程により、体の周りにある気体分子や他の物質の動きを加速している（図 6.1）。

対流（convection）とは、何らかの物体が空気、水、血液などの媒体に運ばれる際の、ひとかたまりでの運動のことを指す。あなたが屋外にいて、家の前に立っていると想像してみてください。外気が完全に静止していて、通りの向こう側にいる隣人が外で香水瓶を開いたとしても、あなたがそれを嗅ぐことはない。揮発する香水分子の運動は、発生源からの拡散のみによる場合には、ゆっくりとした過程になる。しかしながら、穏やかでも風が吹けば、気化した分子が隣人からの空気の運動によって運ばれ、香水を嗅ぐことができる。もちろん、風が正しい方向に吹いていると仮定した場合である。同様に、池や湖といった水域に一滴垂らされたときの、染色液の誇張された運動を想像することができる。流れが（たとえば攪拌によって）水中を移動することがなければ、染色液はそう速くは分散しないであろう。これが、動物で循環系が進化した本質的な理由である。実際、生理学に関する本のなかには、血液循環のことを「輸送系」と呼んでいるものもある。それは、体

の中のいろいろなものをある場所から別の場所へと動かす働きを、まさに血液循環がしているからである。それらに含まれるのは呼吸ガスだけでない。血液細胞、各種イオン、栄養素、老廃物、ホルモン、水、そして熱でもある。

ヘビの循環系は、中心にある筋肉のポンプである心臓と、血液（輸送媒体）を体中に送り出す分配血管（distributing vessel）で構成されている。血液が赤いのは、ヘモグロビンを含む赤血球のためである。このヘモグロビンと呼ばれる色素は、可逆的に酸素と結合し、別な方法（つまり、単純な解決策）で可能な分量よりもはるかに大量の酸素を運搬することができる。

このように、肺で血液が酸素添加されると大部分の酸素分子はヘモグロビンに結合し、赤血球の内部に運ばれるが、その赤血球は血漿中に浮遊しながら自由に移動する。血漿は血液の液体部分であり、赤血球や栄養素などのさまざまな溶解物質を含み、血管を流れていく。組織に血液を供給する最小の血管である毛細血管（capillary）では、酸素はヘモグロビンから放出され、呼吸の過程において酸化基質である細胞の内部へと拡散する。

ヘビやほかの陸生脊椎動物の血液循環には、基本的な回路が 2 つある。肺循環（pulmonary circulation）は、心臓から肺に血液を運ぶすべての血管で構成されており、その血液は肺毛細血管で酸素添加されたのちに心臓に戻り、ほかのすべての体組織へと送り出される。体循環（systemic circulation）は、酸素添加された血液を心臓から体組織へと運ぶすべての血管からなる。その体組織では、体毛細血管において酸素が二酸化炭素と交換されている。理想的には、この循環系が四室の心臓をもつ哺乳類のように作動すると、肺から来る酸素添加された血液のすべてが体組織へと送り込まれ、体組織から心臓に戻る比較的酸素添加されていない（脱酸素化した）血液のすべてが再度の酸素添加のために肺へと送り込まれることになる。この循環系では、血液は体循環回路から心臓を流れて肺に流れ込み、再び体組織に戻るために心臓へと戻っていく。血液は肺血管から体血管へと引き続き流れ込み、肺血管へと戻っていく。そうして 2 つの回路の血液は分離されている。しかし、ワニ類、鳥類、哺乳類以外の脊椎動物では、解剖学的に 2 つの別々の部屋に分離していない心室の内部で 2 つの血流が混合する可能性がある。

心臓：中枢ポンプとシャントの制御装置

心臓は筋肉でできたポンプであり、血管系を循環する血液に動きを与えるという重要な役割を果たしている（図 6.2）。血液は静脈と呼ばれる血管を流れて心臓に戻る。これにより、筋肉が弛緩している間、心臓は血液で満たされる。心筋（cardiac muscle, heart muscle）が収縮すると、血液の大部分は、血液をさまざまな動脈へと運ぶ流出血管を流れて心室から放出される。心室に入る前に、血液は 2 つの心房（atria；単数形は atrium）へと静脈から流入する。この心房は、静脈と心室の間に位置し、筋収縮することができる。しかしながら、強力な筋肉を持ち、血管系全体に動きを引き起こすための力を最も強く血液に与えるのは、心室である。

ヘビの心臓は、基本的にはほかの有鱗目やカメの心臓と似ているが、ワニや鳥類、哺乳類の心臓とはかなり異なっている。静脈洞（sinus venosus）は、体静脈からの静脈血を

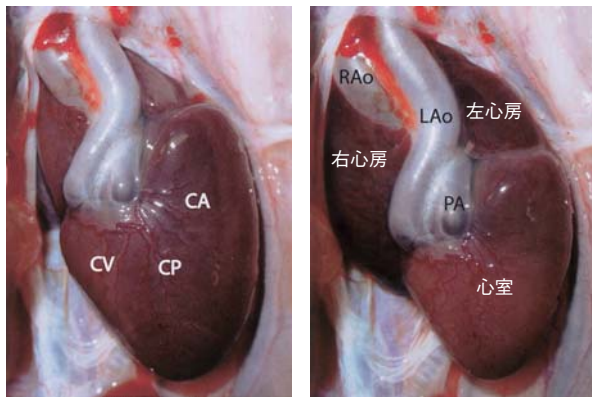


図 6.2
フロリダヌママムシ (*Agkistrodon piscivorus conanti*) の心臓。ヘビの体重が 656 g だったのに対し、心臓は 1.6 g だった。左に示しているのは心拡張期の心室で、心房は心室を血液で満たしながら収縮している。右に示した心収縮期に心室は収縮し、心房は新たな静脈血で満たされている。CA：動脈腔 (cavum arteriosum), CP：肺動脈腔 (cavum pulmonale), CV：静脈腔 (cavum venosum), LAo：左大動脈弓 (left aortic arch), RAo：右大動脈弓 (right aortic arch), PA：肺動脈弓 (pulmonary arch)。CA, CP, CV の各略号はそれぞれ心腔の該当部位の上に置かれているが、部位そのものは内部にあるため見えていない。心室の表面上で枝分かれしている小さな血管として見える冠動脈に注意。著者撮影。

受け取る最初の心腔であり、収縮を開始し、タイミングを決定するペースメーカーをもっている。血液はここから右心房へ入る。「原始的な」(基底的な)初期の脊椎動物のものと比べると、静脈洞は縮み、元来ひとつだけだった心房は 2 つの別々な心房に分かれている。2 つの心房は筋肉質の心室によって接続しており、その心室の部屋にある 2 つの入り口はそれぞれの房室弁によって閉じられている。血液は、心室から 3 本の大動脈へと放出される。なお、この 3 本の血管の基部は、進化学的には原始的な動脈円錐 (conus arteriosus) から派生してきた。この 3 本の動脈流出血管は、分岐して肺動脈幹 (pulmonary trunk) および左と右の大動脈弓 (aortic arch) を構成している。これらのうち、左右の大動脈弓が血流を体循環の組織に送っている。隣接する大動脈弓は、弁をもつ大動脈間孔 (inter-aortic foramen) によって基部でわずかにつながっている。この開口部がシャント、つまり大動脈弓の一方から他方への血液の移動を可能にしているのだが、この接続の機能的意義は、ヘビでは十分に研究されてこなかった。3 つの流出路の基部付近には収縮性筋組織が集結しており、肺へと流れ込む血液に対する肺動脈幹の抵抗を制御する上でこの組織は特に重要である。

右心房は、体循環の組織から戻ってきた脱酸素化された血液を受け取り、左心房は、肺から戻ってきた酸素添加された血液を受け取る。心房が収縮すると、心室内のいくぶん離れた領域がそれぞれの血流によって満たされ、続いてその血流は適切な流出路へと放出される。すなわち、脱酸素化された血液は肺動脈幹と肺動脈を介して肺へ、酸素添加された血液は大動脈弓を介して体へと流れ出る。心室内部における血流の移動と分離は複雑であり、幅広い生理学的要求に応じて様々に変動しがちである。

心室は解剖学的には単一の部屋であり、心臓から出る主幹動脈分枝に血液を送り込むための単一のポンプとして機能している。しかしながら内部的、機能的には、心室は互いに連結した 3 つの区画へとさらに分けられる (図 6.3)。動脈腔 (cavum arteriosum) は酸

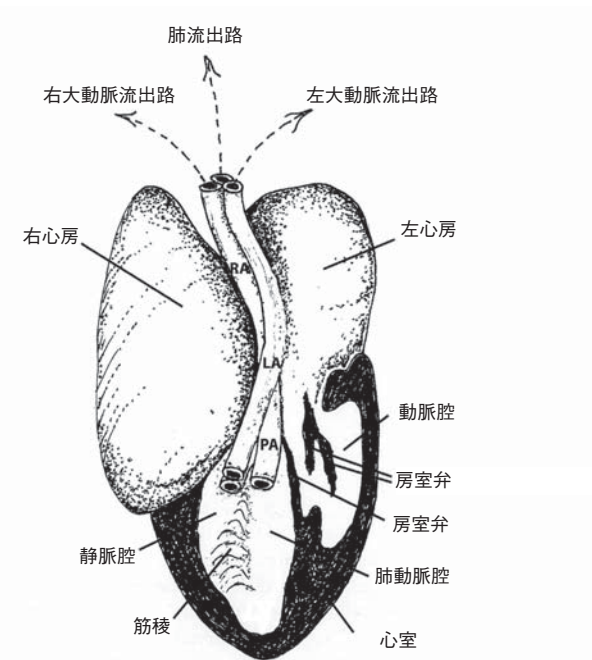


図 6.3
一般化されたヘビの心臓の模式図。この図は心房から流入する血液を受け取る心室の 3 つの部屋と流出血管への接続を示している。ラベルの略号は、LA：左大動脈弓 (left aortic arch), RA：右大動脈弓 (right aortic arch), PA：肺動脈 (pulmonary artery)。詳細については本文参照。Dan Dourson 氏と著者による作画。

素添加された血液を左心房から受け取るが、流出路には直接つながっていない。脱酸素化された血液は、右心房から出て静脈腔 (cavum venosum) と呼ばれる空洞に入り、筋稜 (muscular ridge) をまたいで肺動脈腔 (cavum pulmonale) と呼ばれる第三の空洞に入る。筋稜は筋肉でできた不完全な中隔であり、これが肺動脈腔を動脈腔と静脈腔から区分することによって心室を部分的に分割している。後者 2 つの部屋は、垂直中隔 (vertical septum) と呼ばれる構造物によって部分的に分割され、二者の間を連絡する室間管 (interventricular canal) によってつながれている。心室が血液で満たされている間 (心弛緩期) には、右房室弁が開き、室間管への開口部をさえぎって一時的に閉鎖する。こうして室間管が弁構造物によって閉塞されている間、酸素添加された血液が左心房から大動脈に入ってそこにとどまる。心室が収縮している間 (心収縮期) には、房室弁が閉じて心房に戻る血液の逆流を防ぐ。これにより、室間管の物理的な閉塞も解除される。したがって、動脈腔内の血液は室間管を通過して静脈腔に入り、この区画から大動脈弓へと放出される。心室の収縮はまた、反対側の壁に向かって筋稜を圧迫し、これにより静脈腔を肺動脈腔から分離する。肺動脈腔内に存在する脱酸素化された血液は、心室を出て肺動脈幹 (さらには肺動脈) を通り、肺へと向かう。しかしこの血液の一部には、筋稜を越えて漏れ、左心房に流入する可能性がある。

心室筋の収縮はどこも同時に起こるわけではなく、酸素添加された血液が心室から放出されるより先に、脱酸素化された血液が肺動脈へと送り込まれる。酸素添加された血液は、直近の心室壁の収縮により圧迫されると、脱酸素化された血液でほぼ満たされた肺動脈幹で、大きな抵抗に遭う。したがって、酸素添加された血液は、抵抗がより小さいこともあ

って大動脈弓に入り込むことになる。

ヘビのもののような単一の心室は、体循環から肺循環、またはその逆方向への血液の心内シャント（intracardiac shunt）が潜在的に起こることを示す。シャントとは、本来、代替経路のことを指す用語である。たとえば、体組織から戻って通常なら肺に向かう血液の一部は、代わりに体循環へと「シャント」されることにより体のほうへ戻っていくことがありえる。そのいっぽうで、肺から戻って通常なら全身に向かう、酸素添加された血液の一部は、代わりに肺へと「シャント」されることがありえる。こうした状況は心内シャントと呼ばれる。心内シャントは、単一の心室を通過する血液の一部を巻き込むことにより、肺循環バイパスまたは体循環バイパスのいずれか（あるいは両方）を引き起こすことがある。

部分的あるいは完全な肺循環バイパスは、右左シャント（R-L シャント）と呼ばれ、部分的あるいは完全な体循環バイパスは左右シャント（L-R シャント）と呼ばれる。シャントの規模と方向を制御する仕組みには、肺循環流出路および体循環流出路における抵抗や圧力の相対的な違いに対する神経制御が含まれる。たとえば肺血管抵抗の増加は、肺循環から体循環への血液の部分的な移行を促進する。すなわち、通常なら肺動脈幹を通過して心室から出る血液が抵抗の増大に遭うことにより、出る方向を体循環流出路（R-L シャント）へと変えるのだ。このような仕組みは、プレッシャーシャント（pressure shunting）と呼ばれている。また、別の受動的な仕組みによるシャントもある。これに巻き込まれるのは、心室内のある空間（この空間は、心周期のなかの異なる位相で肺循環にも体循環にも使われる）に位置し、その後、正しい方向に移動している血液を流入または流出させることによって「間違った」循環に「ウォッシュ」される血液である。この状態はウォッシュアウトシャント（washout shunting）と呼ばれている。プレッシャーシャントとウォッシュアウトシャントは、ほとんどの、あるいはすべての種のヘビにおいておそらく様々な条件下で起こっている。しかし、この課題はカメ類、ワニ類、トカゲ類以外の爬虫類ではあまり研究されていない。さらに、心室内での混合は、両方のシャントを同時に起こすことができる。

ヘビにおけるプレッシャーシャントの劇的な例のひとつは、ヒメヤスリヘビ（*Acrochordus granulatus*）で起こっているものだ。このことは、私と、フロリダ大学の私の研究室でポストドク研究員をしていた John Donald 氏が研究してきた。このヘビはマングローブ湿地や熱帯の浅い水域に生息し、水に浸かって数時間も過ごす。ヘビが水没して静止している間、血流は、一時的に低流速で肺に向かう周期的な瞬間を除き、肺を完全に迂回する。肺動脈における抵抗の増加に起因するこの間欠的なシャントのパターンは、循環する酸素の分圧を低く保つ。この状態は、（水中における高い分圧から）皮膚を透過しておこなわれる酸素の取り込みを促進し、周囲の水の酸素濃度が低い場合には周囲の水へと酸素が失われていくことを抑制する。大雑把にいうと、このことは、肺における酸素の貯蔵量を「計量しながら供給すること」になぞらえられることができ、肺にある酸素を循環する血液へと低速度あるいは最小速度で移動させることを可能にしている。このように、ヘビ類の心臓がもつ心臓内シャントの能力には利点がある。哺乳類のように血液の肺循環と体循環の流れが完全に分離される場合には、これは不可能となろう。

高度なシャンティングは、ウミヘビ類にも起こっていることが示されている。ウミヘビ

はかなりの深さ（最深記録は 100 メートル）まで潜り、外洋の海面で断続的に呼吸する。非常に長時間にわたって潜水したままでいることができる種もいるが、それは「皮膚呼吸」（皮膚を通して拡散してくる酸素の取り込みと、その逆方向への二酸化炭素の放出）によるものである。

潜水に関連するもうひとつの重要な論点は、減圧症（「ベンズ」、つまりケーソン病としても知られる）の予防である。これは、肺にある空気から血液中に拡散した窒素が深部で加圧され、循環に「混ぜもの」を加えるときに生じることである。その後、血液が減圧されると気泡が形成され、ヘビが呼吸のために浮上するにつれ気体が溶液から出てくる。血液循環中に形成された小さな気泡は、それより小さな血管を塞ぎ、それによって組織損傷を引き起こすことがある。このことはしかし、減圧の問題がよく研究されているヒトやほかの哺乳類のものとは血管の大きさと特性が異なるかもしれないヘビやほかの爬虫類では、十分に評価されてこなかった。これは Roger Seymour 氏とその共同研究者らがおこなった優れた研究によって立証されたことだが、ウミヘビでは、肺から血液をシャントすること（つまり、肺のなかの加圧された気体から窒素の混ぜものが添加されるのを回避すること）と、皮膚を通して血中窒素を周囲の水へと減損させることの組み合わせにより、減圧の問題を回避している。肺のなかで血中に溶け込んだ窒素はすべて、皮膚から運ばれてきた貧窒素の血液と混合される。この窒素は全身へと放出されるが、窒素の圧力はベンズを引き起こすほどに上昇することはない。このように、皮膚を通して窒素を減損する能力を加えたシャントこそが、ベンズを防ぐ上で中心的なのである。

血管と血管分配系

心臓は驚くほど複雑な血管系につながっている。血管系は、血液を体中に分配し、哺乳類で生じているのとは本質的に似た決まりきった様式で、繰り返し送り出せるようその血液を取り戻す。心臓から血液を運び出す血管は動脈と呼ばれる。哺乳類のものと同様に、平滑筋と弾性組織の層からなる比較的厚い壁をもつことが特徴である。組織から心臓に血液を戻す血管は静脈と呼ばれる。一般に動脈より薄いですが、同じく筋肉と弾性組織を含んでいる。動脈より「伸縮性」のある静脈は、循環血液の大部分を格納することにより、血液の「貯蔵庫」としての役割を果たす。循環系で最も細い血管である毛細血管は、さまざまな組織の細胞を取り囲む間質液とともに、呼吸ガス、栄養素、イオン、およびその他の物質が交換

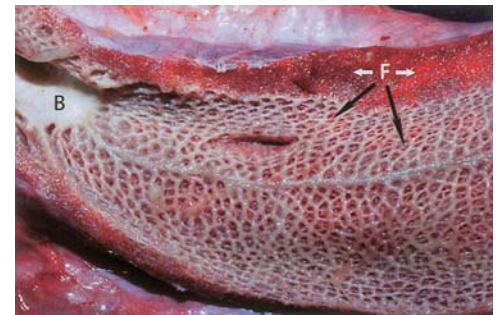


図 6.4

ビルマニシキヘビ（*Python molurus bivittatus*）の肺における、血管の発達した呼吸器部位。肺を切断して広げ、内部構造を露出させている（頭側は左）。気管支気道（bronchial airway；B）は肺の内部に開口しており、そこには内在性の空洞（ファベオリ faveoli；F）が見える。三次元的には、肺の壁を構成する、高度に血管の発達した赤い組織にこのファベオリは厚みを与える。高密度の毛細血管により、この組織は強い赤色を呈する。肺の内外で換気される肺中の空気に由来する酸素と二酸化炭素は、ファベオリの毛細血管とファベオリ内の肺の空気との間で交換される。John Roberts 氏撮影。

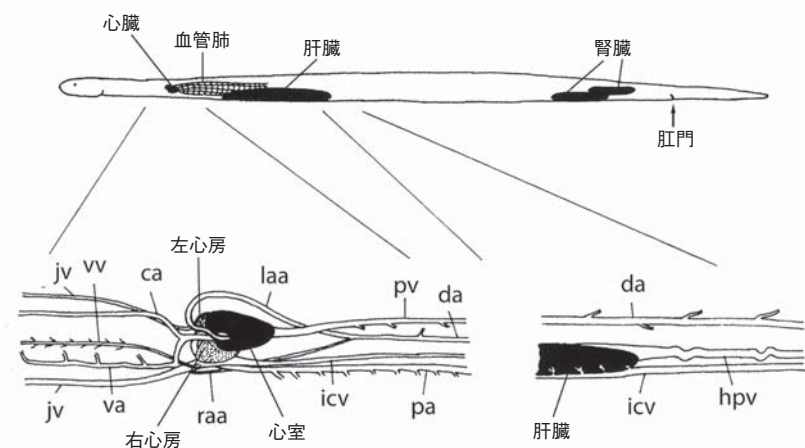


図 6.5
体の 2 つの部位における主要な血管を示すヘビの模式図。内部構造の配置はセイブネズミヘビのものに基づいており、心臓が比較的前方に位置している。心室、肝臓、および腎臓は黒色、心房は網点、血管肺は網目でそれぞれ示されている。血管の略号は、ca：頸動脈 (carotid artery)、da：背部大動脈 (dorsal aorta)、icv：下大静脈 (inferior caval vein)、jv：頸静脈 (jugular vein)、hpv：肝門脈 (hepatic portal vein)、laa：左大動脈弓 (left aortic arch)、pa：肺動脈 (pulmonary artery)、pv：肺静脈 (pulmonary vein)、raa：右大動脈弓 (right aortic arch)、va：椎骨動脈 (vertebral artery)、vv：椎骨静脈 (vertebral vein)。J. A. Donald and H. B. Lillywhite, Adrenergic innervation of the large arteries and veins of the semiarboreal rat snake *Elaphe obsoleta*, Journal of Morphology 198: 25-31, 1988 の図 1 を著者が改変したもの。

される場を形作っている。肺循環では、肺毛細血管において、血液と肺内の気室との間で酸素と二酸化炭素が交換される (図 6.4)。血液を毛細血管へと導く細い動脈は細動脈 (arteriole) と呼ばれ、毛細血管から送り出す細い静脈は細静脈 (venule) と呼ばれる。

心室からの動脈流出路には、右大動脈弓 (right aortic arch) と左大動脈弓 (left aortic arch) がある。これらは、典型的には心室から腹内側に向けて発し、食道の周辺で弓を描いて尾部に向けて走行する。心臓から遠く離れる前に、この 2 つの動脈弓は背側の正中線上で合流し、背部大動脈 (dorsal aorta) を形成する (図 6.5)。頸動脈 (carotid artery) は、心房の頭側末端近くにおいて右大動脈弓から発し、血液を頭部と脳に運ぶ。通常は左頸動脈 (left carotid artery) が優位な血管であり、典型的には右大動脈弓とほぼ同じ直径である。右頸動脈は直径が小さく、より進歩的なヘビ類 (Caenophidia) の一部では、欠損または退化していることがある。椎骨動脈 (vertebral artery) は、右大動脈弓が湾曲して後方に走行し始める箇所の付近で起始する。前椎骨動脈 (anterior vertebral artery) は、様々な距離を頭部に向けて走行し、椎骨間の筋肉組織で消失する。この血管の分枝は、体壁、皮膚、食道、肺筋膜 (lung fascia)、および頭部それぞれの筋肉を灌流する。逆向きに尾に向けて、一連の椎骨血管が、体腔の主要臓器に向かう顕著な分枝と同様に背部大動脈から発する。大動脈の尾節は尾のなかで終結する。

心室からの第三の動脈流出路は肺動脈 (pulmonary artery) を形成する (図 6.5)。肺動脈幹は 2 本の大動脈弓に隣接する心室に発するが、これら 3 本の血管は、同じ線維性筋膜の要素によって束ねられた状態で心室から現れ、1 本の動脈幹 (truncus arteriosus) として短い距離を走行する。最終的には肺動脈は分岐する。分岐の様式は分類群ごとに様々であるものの、通常、分枝は顕著なものが 1 本だけあるか、あるいはそれぞれ反対方向に

心臓から走行するものが 2 本あるかである。ほとんどの種で、前枝が優位かつ最長の肺血管であり、心臓に近い肺血管に便益を提供している (下記参照)。

肺から出た血液が心臓に戻る際に通る肺静脈は 1 本だけではなく、肺静脈還流 (pulmonary drainage) が肺動脈系 (pulmonary arterial system) と平行して存在している。肺静脈血は、肺から左心房に戻る。肺以外の組織からの前方還流は、通常は 2 本の頸静脈 (jugular vein) を通って心臓に戻る。頸静脈のうちの 1 本 (右頸静脈) が優位になっている場合と、その 2 本が一緒になって右心房に血液を運ぶ上大静脈 (superior caval vein) を形成する場合がある。下大静脈 (inferior caval vein) は、肝門脈 (hepatic portal vein) や多数の頭頂葉静脈 (parietal vein) と同様に 2 本の腎静脈 (renal vein) に由来し、血液を体腔後部から心臓に戻る。門脈は肝臓のなかでおびただしく分岐するだけでなく、血液を直接的に下大静脈へと運びもする。陸棲のヘビ類では、門脈の可変部が肝臓と同じ水平的位置とそのすぐ後方において「コルク抜き」構造を示すことがある (図 6.6)。この構造は、おそらく双方向性の弁としての役割を果たし、肝臓や血管内腔に関わる大量の血液が重力によって押し寄せてくることを防いでいる。下大静脈と肝門脈は、肝臓の後方において平行に近接して走行している。

ヘビには広範なリンパ管系があるが、それはしばしば血管周囲リンパ系として血管に平行している。たとえば主要な動脈は、それを覆い込むリンパ管の中を流れる液体中に浮かぶように通っていることもある。これらの管を満たすリンパ液 (lymphatic fluid あるいは lymph と) は血漿に似ており、毛細血管でろ過された過剰な体液に由来する。この液体は最終的に静脈系と合流して心臓に戻り、血液として再循環します。ヘビのリンパ管は構造的に複雑で魅力的であるが、十分には研究されていない。

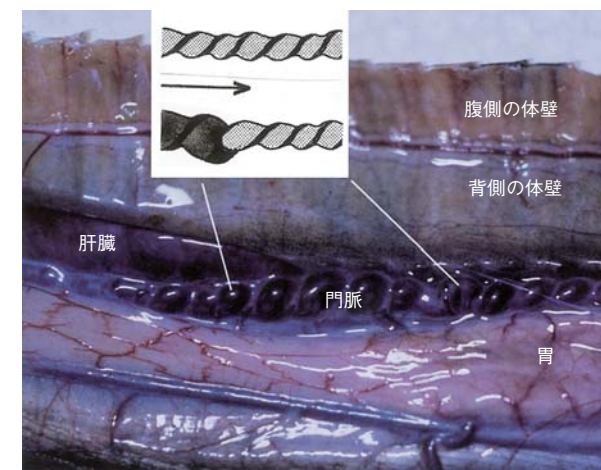


図 6.6
フロリダヌマムシ (*Agkistrodon piscivorus conanti*) における門脈のコルク抜き構造。門脈のこの部位における螺旋状のねじれが、写真では中央部、肝臓の後面に隣接して見えている。後方 (尾のあるほう) は図の右側で、挿入図では矢印で示されている。挿入図は推測に基づいた模式図で、たとえば重力によって血液が押し寄せることにより静脈内に逆行性 (逆向きで誤った方向) の血流が生じた場合に、移動する血液に対する「堰き止め」がどのようにして発生するかを示している。挿入図の下側では血液 (暗色の網点部) が「コルク抜き」のねじれの一つに集まっており、堰き止め効果が表されている。このねじれは押し寄せる血液の圧力のために虚脱している。心臓に戻る際の血流の通常の向きは右から左である。撮影と作画は著者による。

血液の特性

血液量

循環血液中に含まれる血液の量は重要なパラメータであり、それはもちろん、血管分配系における適切な圧力と流れにとって本質的である。循環血液量は数種の種のヘビで測定されており、おおむね体重の約 6% に相当する。ヤスリヘビ類 (*Acrochordus* spp.) はこの量の約 2 倍の血液量を有することがあるが、この余分な血液量は酸素の貯蔵を増進し、それによって本種の生息する熱帯の水域における潜水時間を延長していると考えられている (下記参照)。血管とその周囲の間質液との間における液体移動の測定値が一部のヘビについて計量されているが、その示唆するところによると毛細血管透過性は比較的大きい。そのため、血漿は毛細血管壁を比較的自由に通過でき、血液量は容易に変わりうる。たとえば、出血による血液の喪失がある場合には間質液を血液区画内に移動させるが、移動などの活動をおこなう場合には逆向きに血液を濾過し、一時的に (一部のガラガラヘビでは 17-22% もの) 血液量を減少させることができる。循環血液量は一時的に乱される可能性があるものの、実際のところ、この重要なパラメータは経時的にはよく調節されている。リンパ系には、両生類の場合のように、血液量の調節に寄与しうる重要な体液貯蔵庫としての機能もある。

血液酸素容量

血液中に存在する酸素の量は、血液の絶対量と、その特徴的な成分としてヘモグロビンを含む赤血球の循環量に関わっている。ヘビについてのデータはいくぶん乏しいが、それによると、血液中に存在する赤血球と酸素の量はほかの爬虫類のものとおおむね同じである。ヘマトクリット (Hematocrit) 値は単位血液量当たりの赤血球量のことで、海棲種はより高い値を示すものの、一般に 20 から 30% の範囲にある。例外的に高い値 (約 50%) が海棲のヤスリヘビ類で報告されている。最大酸素容量は約 10 vol% (全血の単位体積あたりの酸素量を百分率で表したもの) である。ここでもヤスリヘビ類 (*Acrochordus* 属) は高い値を示すが、それは潜水に関わる酸素の貯蔵に重要だと考えられている。

ヘモグロビンの分子特性もまた重要である。これは、血液が曝露される所要酸素圧力下におけるヘモグロビンの酸素親和性を決定する。典型的には、ヘモグロビンは、ヘビを含む空気呼吸をする脊椎動物が肺に吸い込む空気中の通常の酸素分圧において、その結合部位を飽和させるのに十分な量の酸素分子と結合する。潜水する水棲ヘビがもつヘモグロビンは、酸素親和性が若干高い可能性がある。それは、空気を吸うことができず肺が本質的に「閉鎖系」になる水中にいる間、酸素が相対的に欠乏している (よって酸素分圧が減少している) 肺の中の空気から酸素を抽出する必要があるためである。ヘモグロビンの酸素親和性における違いは、行動面での活動水準の違いや、まだ十分に研究されていないほかの要因にも関わっている可能性がある。

ヘビの血液特性は、体温、成長段階、栄養状況、活動内容によって大きく異なる。ヘビに関するデータは量が限られており、観測されたあらゆる変異の有意性は十分には評価さ

れていない。とはいえ、呼吸ガスの運搬は、ある種が進化してきた特定の環境において好適な体温で活動するのを維持するにあたり、最大、つまり「最適」になっていると、いくらかの但し書きを伴いつつも我々は結論することができる。このことは、さまざまな外温性脊椎動物で一般に当てはまるようである。

血行動態：血管流体系における流れの物理

血液循環の輸送機能は、体液が体中を適切な速度で移動することを必要とする。この機構はまた、動脈から毛細血管へと血液を分配する、心臓のポンプ作用と血管の特性に依存する。さらにポンプ輸送するべく血液を心臓に戻すには、静脈系に十分な血流がある必要もある。血管分配系、特に細動脈と毛細血管は血流に対して一定の抵抗を示すが、この抵抗を量的に表現したものを末梢抵抗と呼ぶ。抵抗は血管系の外形、特に分配血管の直径に依存する。直径の小さな管は、直径の大きな管よりも流れに対する抵抗が大きい。そのため、血流に対する抵抗の大部分は、細動脈や毛細血管を含む微小血管系で起こる。

血液の粘度は、血流に対する抵抗に影響するもうひとつのパラメータである。血液がどれだけよく移動するかを決定するのは流れる流体の粘度だが、ここで言う血液の粘度は実質的に、この粘度と血管の外形との間で生じる相互作用のことを指す。互い違いに移動していく、血液の同心円状の層の間には摩擦相互作用が生じるが、これは流速および血管の太さと長さによって変化する。血液の特性もまた重要である。血液の粘度は、赤血球が存在することによって水の粘度よりも大幅に増大する。赤血球もまた、周囲の血漿や、特に、赤血球の外壁または膜と接触する際に「ねばねばする」性質をもつ懸濁タンパク質との間に、摩擦相互作用を生じる。赤血球の数が多いほど、水に対する血液の相対的な粘度は高くなる。

心臓の心室における筋収縮は、その内部にある血液に圧力を生じさせる。この圧力により血液にエネルギーが付与され、それが血液に動きを与えて血液循環の原動力となる。心臓のポンプ作用のため、血液のエネルギー含量は動脈流出路で最も高く、末梢抵抗を克服しながらの流動の過程で放散されていく。このように、心臓から毛細血管へ、そして静脈へと、エネルギー勾配ができる。これが血流を引き起こす。静脈内の血圧は非常に低く、ほぼゼロである。心臓は、血液に再びエネルギーを付与して動脈への血流を持続させる。このシステムは、噴水塔を通る水の連続的な移動によく似ている。例えば、上向きに噴射された水が下方の静かな水たまりに落ちるシステムである。噴水塔における水流の噴出口には、水を加圧するポンプによって動力が供給される。水たまり内の水は比較的静止しており、低いエネルギーレベルでポンプに戻る。水はそこで再び加圧され、重力に抗して空気中に噴射される。

ヘビの循環系において最も生理学的に重要なパラメータは、体じゅうへの物質の輸送に当然必要とされる、血液の実際の流れである。関わるパラメータは血圧であり、これは血流にエネルギーを付与する。血圧は、個人における血液循環の全般的な健康と福祉の指標として医師が通常測定するものである。動脈圧は (心室収縮に関わる) 収縮期高値から (心室筋が弛緩し、心腔が血液で満たされているときの) 拡張期低値まで変化するが、心

臓のポンプ機能は、この動脈圧の「パルス」を再帰的に引き起こす。たとえば人間では、動脈収縮期血圧は約 120 mm Hg、拡張期血圧は約 80 mm Hg であり、幾何平均は約 100 mm Hg となる。収縮期血圧と拡張期血圧の平均値および差は、心拍数（心収縮の頻度）および血管の末梢抵抗の強度に関わる。ヘビにおける全身動脈圧の平均強度は、20-30 mm Hg の低値から 50-80 mm Hg の高値まで種ごとに様々である。肺動脈圧は約 15-30 mm Hg と低くなる（下記参照）。体循環と肺循環のいずれでも静脈圧は非常に低く、ほとんどゼロだが、移動、登攀、獲物の締め付けといった活動中に血管が体によって圧迫される場合は例外である。静脈が外部から圧迫されると、血圧は心臓の働きや動脈中の血圧とは無関係に一時的に上昇する。

部位や局所における血流の速度が組織の要求に対して十全になることを保障する仕組みは存在するが、中心動脈圧の調節には、これらの集合的な血流を供給する中心循環の全体的な能力が関わっている。動脈圧の主要な決定因子は、心室からの血液流出（心拍出量 cardiac output と呼ばれる）および末梢抵抗の強度である。これらのパラメータはどちらも主に神経系によって調節されているが、循環ホルモンや、血管の平滑筋に局所的に作用する組織の代謝産物や化学物質の影響によっても、それほどではないが重要な調節が行われている。

心拍出量は、心収縮の速度と強さによって決定されるが、それらを駆動するのは主にカテコールアミン（catecholamine）類と呼ばれる化学物質の効果である。カテコールアミン類は（「神経伝達物質 neurotransmitters」として）心筋の神経終末から放出され、副腎の髄質部（の深部で内部の部分）に由来するホルモンとして循環することもある。エピネフリン（epinephrine）とノルエピネフリン（norepinephrine）はよく知られたカテコールアミン類で、構造も作用も化学的に非常によく似ている。これらのカテコールアミン類は血管壁、特に細動脈の血管壁にある神経終末にも作用し、平滑筋の収縮状態に影響を与える。循環血中のカテコールアミン類には同様の作用があり、たいいていは平滑筋の収縮（血管収縮 vasoconstriction と呼ばれる）を引き起こすが、血管系の特定の部位では平滑筋の拡張や弛緩（血管拡張 vasodilation と呼ばれる）を引き起こすこともある。アセチルコリン（acetylcholine）は、心臓の神経終末から放出される別の化学物質で、心拍数を低下させる。一般に、心拍数はアセチルコリンとカテコールアミンのバランスあるいは「プッシュプル」作用によって決定される。

神経終末と副腎髄質は、これらの調節物質がいつ、どれだけ分泌されるかを、どのようにして知るのであろうか。調節を達成しているのは情報のフィードバックシステムであり、それに関与するものとして、動脈圧における一瞬一瞬の変化をモニターする圧受容器（baroreceptor）と呼ばれる感覚構造物がある。実際には、圧受容器は独立した神経終末の集合体であり、それらは中心動脈の流出血管の壁、特に肺動脈とおそらく頸動脈の基部の壁に配置されている。これらは伸縮を感知するが、その伸縮が血圧を間接的にモニターしている。血管壁には、圧力が上がるとわずかに伸長する傾向があり、圧力が下がると逆向きの効果を生じる。これらの神経終末からの情報は、神経信号（「インパルス」あるいは「活動電位」）を介して中枢神経系に送られる。そして脳の中でほかの神経と相互作用して、心臓、末梢血管、および副腎髄質の神経終末からの化学物質の放出量を変更するための神経信号の流出を指示する。たとえば、血圧が低下すると圧受容器は伸長分を減少さ

せ、脳に信号を送る。脳で統合されることにより、カテコールアミン類を心臓、血管、副腎髄質で放出する神経からの信号が増加する。また同時に、心臓に働きかけるほかの神経終末からのアセチルコリン類の放出が減少する。結果として、心拍の速度と強度が増大することで心拍出量が増加するとともに、末梢血管の血管収縮によって末梢抵抗が増加する。これらの作用が合わさることで、動脈圧が復帰（増加）傾向になる。いっぽうで（正常を超える）一過的な動脈圧上昇は、逆の作用をもたらす。

心臓付近の大血管には、間違いなく多数の圧受容器が存在する。哺乳類では、伸縮感受性の受容器は大動脈弓、頸動脈、心筋、および主幹静脈に配置されている。静脈を含む多くの血管には、血圧のモニタリングに関わる伸縮感受性がある程度あるかもしれない。ヘビでの状況もおそらく似たようなものだが、血圧の調節に関わるこれらの様々な受容体は、この脊椎動物の一群では十分に研究されていない。

重力と血液循環：すべてをまとめ上げる

重力の挑戦

重力は血液循環に重大な影響を及ぼすが、その影響は、直立姿勢で特に長大もしくは背の高い動物において顕在化する可能性がある。第三の「パスカルの法則」によると、流体圧は、任意の流体柱においても深さとともに増大する（図 6.7）。このような圧力は、その流体を加圧する心臓のポンピングのような他の力とは独立しており、重力圧（gravitational pressure）、あるいはより一般的に静水圧（hydrostatic pressure）と呼ばれる。また、流体柱の下部における圧力の増大は、柱の高さに依存することになる。したがって、柱の上部から下部への（重力に起因する）圧力勾配はその高さに依存する。圧力はまた、任意の角度で傾き、必ずしも完全に垂直にはなっていない流体柱の上部から下部に向けて増大する。流体柱の底部における圧力増加は、柱の長さと同様に傾斜角の両方に依存する。より具体的に言えば、任意の流体柱の底部における圧力の増加は、柱の絶対的な高さに依存する。血管などの流体柱を横から縦に置くと、圧力は柱の上部で低下し、下部で上昇する。流体柱の中央付近では、圧力が必然的に変化しない点もしくは水準があり、これを流体静水圧不変点（hydrostatic indifferent point）と呼ぶ。重要なことに、重力に起因する流体柱内の圧力におけるこれらの変化は、生きている動物の血管内でそうであるように、流体が停滞しているか循環しているかにかかわらず生じる。

ヘビは、その細長い体形と多様な行動および生息場所ゆえに、血液循環に対する重力の効果を研究するうえで優れたモデル動物である。ひとつの極端な例は、樹上棲あるいは登攀性のヘビである。それらはときに完全に直立した姿勢をとるが、その際に血管は、その絶対的な高さに応じて重力圧の勾配を受ける、長い液柱となる。周囲の圧力は大気圧、つまり慣習によりゼロであるため、血管内の流体圧により血管壁は外側に押し広げられ、膨張しがちである。別の極端な例は、完全な水棲のヘビである。それらは液体の媒体中に存在するが、血液と水で液体密度がほぼ一致するため、そこでは水中における重力圧の垂直方向の勾配が、ヘビの血液循環におけるほぼ同一のそれを打ち消している。つまり、重力による血管内の流体圧力は（体組織を超えて作用する）外部水圧とほぼ正確に釣り合っ

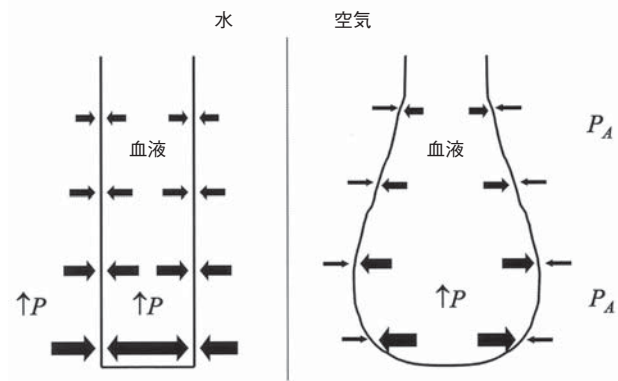


図 6.7

血管（たとえば静脈）の内部に保持されている血液などの液体に対する圧力の効果を表す模式図。矢印の太さは圧力の大きさを示す。どちらの液柱でも圧力は深さとともに増大する。体液で満たされた血管が水中にある場合、液柱のどの深さの点であっても、外圧は血管内部における血液の圧力にほぼ等しいので、血管壁の逆側に作用する圧力（P）は本質的に等しく、互いに相殺される（左図）。ところが血管が空気中にある場合には、血管の外部における周囲圧力はどこでも大気圧（慣習によりゼロ）だが、血管内部における血液中の圧力はパスカルの法則に従って深さとともに増大する。（空気柱においても圧力は深さとともに増大するが、水に対して相対的に空気の密度は低いため、このスケールでは影響が無視できる。）したがって血管が空気中にある場合（右図）、血管壁を（内側から外側へ）通過して作用する正味の圧力は、血管内での深さとともに増加する。この貫壁性（壁越しの）圧力の正味の増大により、血管はその下部で膨張し、「血液貯留（blood pooling）」と呼ばれる状態を生じる。詳細については本文を参照のこと。描画は著者による。

おり、それによって血管が膨張する傾向はない（図 6.7）。したがって、完全な水生生物がその進化の歴史の大部分を過ごしてきた水媒体においては、重力に対抗する心血管適応への選択圧が事実上存在しない（図 6.8）。

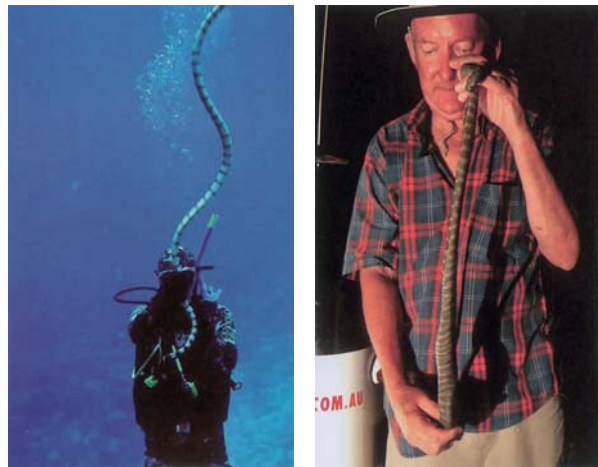


図 6.8

重力が体内の体液に及ぼす影響を表す 2 匹のウミヘビの写真。左の写真では、Arne Rasmussen 氏が海中でアオマダラウミヘビ（*Laticauda colubrina*）を縦にして保持しているが、この個体の中で血液が滞留している証拠はない。右の写真では、Warren Watkins 氏が水棲のヒメヤスリヘビ（*Acrochordus granulatus*）を水から出し、縦にして保持している。重力に応じた体液の貯留（特に血液貯留）による下半身の膨張が容易に確認できる。膨張の一部は内臓のたわみにもよると考えられる。これらの写真を図 6.7 の描画と比較せよ。左の写真はスラウェシ島にて Erik Frausing 氏撮影。右の写真はオーストラリアのヨーク岬にあるエンブリー川にて著者撮影。

ある。その上、この圧力は正でなければならない。なぜなら、もし血圧が動脈枝に沿ったどこかでゼロまで低下するか負になると、血管壁に作用するより大きな外圧のために血管がつぶれるからである。繰り返しになるが、この状況では血流が生じることはない。したがって、頭と脳への血流は、頭を上にして登る長いヘビにとっては試練となる。

重力が血液循環に突きつける第二の試練は、心臓より下方の血管、特に陸上四足動物の足と脚、および細長いヘビの尾部や尾端付近の血管において、圧力が増大する傾向である。これらの圧力は、毛細血管において血漿の過剰な濾過を引き起こし、それによって組織にむくみや腫れを生じさせ、そして膨張性や柔軟性に著しく富む血管、特に静脈において血液を「貯留」させる（図 6.7）。下方の血管に血液が溜まるこうした傾向により、心臓に戻る静脈血の速度が低下する。そしてその結果として、心室充満圧と心拍出量が減少する。この考え方に従うと、重度の血液貯留なら、あるいは中等度血液貯留でも、動脈圧を下げるのに十分な程に心拍出量を低下させかねない。

ヘビ、姿勢、そして重力

長いヘビが陸上の生息場所を三次元的に利用するにあたり、重力はあきらかに試練を与えている。この問題が軽減あるいは解消する状況は、2 つある。第一に、完全に水棲のヘビは血液循環の重力障害を免除される。姿勢を変える際に生じる重力圧の血管内勾配に一致する、外部静水圧による安定化効果（上記参照）のためである。第二に、比較的体長の短いヘビは（約 1 メートル未満）垂直姿勢をとる際にほとんど支障を来さない。血液柱の長さが限られており、したがって重力圧の勾配も限られているためである。しかし、生息場所の垂直次元を利用する多くの陸棲ヘビにとって、重力は、動脈圧を調節し、頭部やほかの重要な器官に向かう十分な血流を維持するヘビの能力に対する潜在的な試練となっている。

多くの種の陸棲ヘビ、特に登攀するヘビは、血液循環に対する重力の影響を防ぐ驚くべき防御機能を進化させてきた。ナミヘビ科（特にナメラ属 *Elaphe* またはクマネズミヘビ属 *Pantherophis* のラットスネーク類）とコブラ科の半樹上棲ヘビ類は、頭を上げた姿勢をとっている間、動脈圧を調節し、頭部への十分な血流を維持する能力を見せる。一部の個体ではこのような調節が非常に厳密で、体が完全に垂直であっても頸動脈血流は通常の水準のままである。頸動脈はヘビの頭部への主要な血流経路であることに注意。さまざまな登攀性の種における心血管の「性能」は、循環に働きかける重力に対抗するべくあきらかに共進化してきた一連の生理学的、形態学的特性と首尾一貫している。そして、ヒトやほかの哺乳類で研究されてきた、これらに相当する適応によく類似している。

血液循環に対する重力の影響を打ち消す適応形質の集積には、形態学的なもの、生理学的なもの、そして行動学的なものがある（図 6.9）。形態学的特徴には、頭部から体長の 11-12% ほどに位置する心臓の前方配置や、特に下半身の静脈に見られる、血管を取り囲んで血液貯留の傾向を打ち消す比較的「緊密な」組織がある。組織の緊密性には、皮膚や体壁のほか、（たとえば尾部の）特定の血管を直接取り囲む組織空間の特性が含まれる。頭部に近い心臓の配置は、頭を上げた姿勢をとっている間に心臓が対抗して作用しなければならない重力柱を短縮（圧力を縮小）し、身体姿勢のあらゆる角度で頭部および脳組織の適切な灌流を確保する効果をもつ。もちろん、このような心臓の位置は、ヘビが頭を下

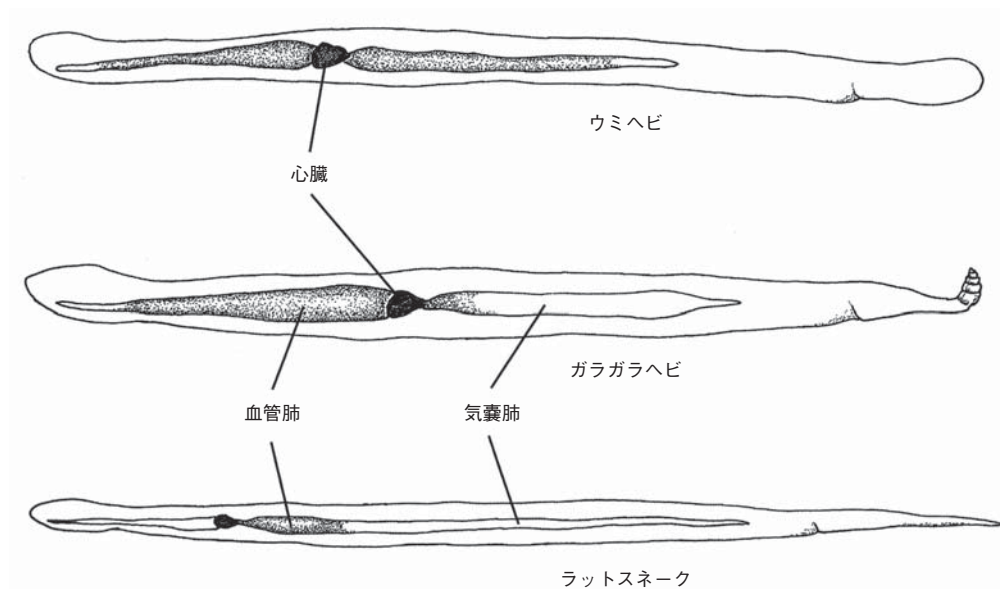


図 6.9
血液循環に対する重力攪乱を打ち消すヘビの特徴を模式的に示す図。上段の図は、細長い血管肺と比較的短い気囊肺区画を特徴とするウミヘビを表している。中段の図は、比較的心臓の位置が（長さに関して）中央にあり、細長い気管肺をもつ、地表棲のガラガラヘビを表している。肺の気囊区画は比較的短い、ウミヘビほどではない。下段の図は半樹上棲のラットスネークで、心臓を比較的前方にもち、その心臓の近くに非常に短い血管肺をもっている。気囊肺は肺構造の比較的細長い区画からなる。ラットスネークはほかのヘビよりも細く、血管周囲の組織が比較的「窮屈」で、血管収縮の神経制御に優れている（これらの特徴は示されていない）。H. B. Lillywhite, Circulatory adaptations of snakes to gravity, American Zoologist 27: 81-95, 1987 の図 6 をもとにした Dan Dourson 氏による作画。

にしているときには問題を増大させる。しかしながら、尾部や下半身の灌流は、脳の適切で途切れることのない灌流ほど重要ではない。ヘビの分類群間で位置の異なる心臓の進化的な移動について考えるのは興味深い。心臓の進化的な移動は、硬直した椎骨と肋骨に囲まれた胸腔に心臓が拘束されているほかの四足動物では、不可能だった可能性がある。

陸棲の登攀性ヘビ類とは対照的に、ヤスリヘビやウミヘビといった完全に水棲のヘビ類は、血管周囲の組織が全般により緩く、心臓の位置がより体の中心に寄る（頭部から体長の概ね 30-45% の位置にある）。ほかが同じであれば、細長い体の全体にわたって血液をポンピングするにあたり、心臓が中央に位置することはエネルギー的により効率的である。したがって、自然選択上はおそらく、重力の影響が少ない環境では中央に位置する心臓が有利になる。ヘビの種間に見られる心臓の位置の変異は、特定の生息場所に関連した淘汰圧に祖先種がさらされてきた時間の長さと相関している可能性が高い。もちろん、獲物の大きさや摂餌習性といったほかの要因がヘビの心臓の位置に影響を与えた可能性もある。

ヘビの平均（静止）動脈圧には、登攀性から水棲まで各種の行動様式により、高いもの（50-70 mm Hg）から低いもの（20-30 mm Hg）まで幅があることを、Roger Seymour 氏と私は示した。それから、動脈圧の調節は、樹上性・登攀性の種でより厳格である。最後に、陸生ヘビの平均動脈圧は、心臓と頭部の間の距離に正確に比例して上昇する。

ヘビの肺の構造と機能

ほかの脊椎動物と同じく、ヘビの肺は、個体の血液循環と外気との間で呼吸ガスを交換

するのに使われる。空気がシステムに出入りする際に介するのは鼻孔、すなわち鼻の開口部である。これは対になっており、外鼻孔（external nares；単数形は external naris）と呼ばれる。ウミヘビのように、鼻孔に勃起性組織からなる鼻弁をもつ種もある（図 6.10）。



図 6.10
ウミヘビの吻を上から見た図で、鼻孔のすぐ内側にある鼻弁を表している。左上段の写真はヒメヤスリヘビ（*Acrochordus granulatus*）の弁を示す。オーストラリアのクイーンズランド州にて著者撮影。肉厚の弁がともに垂直面に来ていることに注意。右上段の写真はトゲウミヘビ（*Lapemis cuius*）の閉じた肉厚の弁を示す。オーストラリアのクイーンズランド州にて著者撮影。下段の写真は、水の外で自然に呼吸している黄色い腹のセグロウミヘビ（*Pelamis platura*）を表している。空気を吸入する際に開く鼻弁（左）と呼吸の間隙に閉じる鼻弁（右）がとらえられている。コスタリカにて Coleman M. Sheehy III 氏撮影。

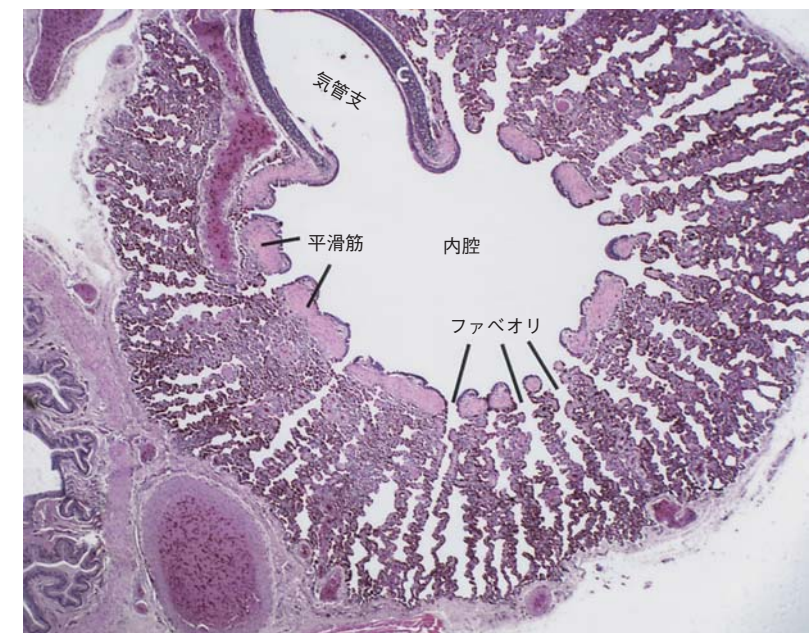


図 6.11
コモニングヘビ（*Lampropeltis getula*）の肺の組織切片。気管支の誘導気道は、多数のファベオリに向けて開口している中の内腔と連続している。気管支気道は肺にあるほかの構造物よりも弾性のある壁を備え、軟骨（白抜きの C で示した濃青色組織）で構成されている。隣接するファベオリは結合組織性の中隔によって隔てられており、各中隔の内腔側の端は平滑筋の束を含んでいる。組織切片染色はヘマトキシリン・エオジン（H & E）染色による。Elliott Jacobson 氏撮影。



図 6.12

右肺（優位な肺）の区画を特徴づける、カーベットニシキヘビ（*Morelia spilota spilota*）の前方体腔を腹側から見た図。呼吸に関わる肺の区画は血管肺（vascular lung）と呼ばれ、食道に接した肝臓の近くにある。血管肺は、ガス交換に関わる多数の毛細血管のために赤くなっている。血管肺が徐々に移行して気嚢肺（sacculi lung）になることに注意。気嚢肺には、三次元的なファベオリも、ガス交換に関与する血管もない。写真中央の遷移領域には、浅くなっていく個々のファベオリが見える。このヘビの頭と心臓は図の左側にある。Elliott Jacobson 氏撮影。

鼻腔は咽頭の頂部と連絡しており、顎が正常に閉じているときには、そこから空気が声門を通過して気管に入る（口を開けているときの声門は図 8.5 で見られる）。気管は、管状の気導系として気管支気道および肺の残りの部分と連絡する（図 6.4 の気管支気道を参照）。

肺そのものはいくぶん紡錘のような形をしており、内部は組織を含まず、大部分が中空（内腔）になっている（図 6.11）。内側の表面は、典型的には 3~4 mm に満たない非常に薄い組織層（柔組織 parenchyma）で覆われている。基本的に、肺は機能的に異なる 2 つの区画に分けることができる。まず、「呼吸」に関する区画は、高度に血管の張り巡らされた交換組織からなる。以後ではこの区画を血管肺（vascular lung）と呼ぶ。そして、ほとんどの場合、気嚢肺（sacculi lung）として知られる平坦で薄い上皮の単純な伸展部も存在する。血管肺は、ときに気管分節を含めて、呼吸ガス（酸素と二酸化炭素）交換で機能する肺の領域である。いっぽうで気嚢肺は栄養血液の供給を受けているだけで、ガス交換では機能しない（図 6.9, 6.12）。

ヘビの内臓のうち、肺は大きさと複雑さにおいておそらく最も変異に富んでいる。肺が左右対称に対をなすほかの脊椎動物とは異なり、ほとんどのヘビでは左肺が著しく縮退しているか退化しているいっぽうで、見ての通り右肺は伸長して単一の機能的な肺になっている。原始的な分類群と進歩的な分類群の両方を含むさまざまな種において、左肺は完全に失われている。肺がある場合、左肺の長さは頭胴長の 1-31%，右肺の長さは 8-82% の範囲で変異する。一部の原始的なヘビ（たとえばサンビームヘビ科やボア科）でのみ、肺は対になった構造物として機能している。Van Wallach 氏の『Biology of the Reptilia』シリーズには、ヘビ類の肺に関する定量的測定の優れた要約が掲載されている。

一部の水棲ヘビ類を除き（下記参照）、大部分の種において血管肺が最もよく発達しているのは心臓の近くである。始まるのは心臓か心室のところ、もしくはそのすぐ前方のことが多いが、後方に伸展する距離は様々である。加えて、現生するヘビの科の約半数には気管肺（tracheal lung）がある。これは肺の前方領域にあり、主要なガス交換器官として機能している。気管肺は、マムシ科のヘビ類では特によく発達している（図 6.9, 6.13）。

ヘビの肺は一般に葉巻状の形（紡錘形）をしており、その中央には、単一の装置一式として縦方向に配列された細長い管腔がある。この構造の例外のひとつは、水棲のヤスリヘビ類（*Acrochordus* 属）の肺である。この肺は 2 つまたは 4 つの縦方向に伸びる肺からなっており、それらは、それぞれに対応する 2 つまたは 4 つの気室を横断面に備えた単一の臓器へと融合している。

すべてのヘビにおいて、肺はその全体が体壁や付属する膜に付着し、ほかの内臓に囲まれている。内表面は、血管肺では層状または血管性の薄い組織に、気嚢肺では薄い膜組織にそれぞれ覆われている。肺の全長は、やや短い場合もあれば（たとえばミジカオヘビ属 *Uropeltis* では全長の 16%）、著しく長い場合もある（ヒメヤスリヘビ *Acrochordus granulatus* では全長の 94%）。肺の容積は非常に大きく、ヨーロッパのクサリヘビでは全身の体積の 30-53% にもなることがある。肺をいっばいに膨らませて防御的なディスプレイをとっているときには、肺の割合はより一層大きいはずだが、測定されたことがない。ヘビの換気状態により、肺の容積がいつでも大きく変化するのとは明白なことだ。水棲の種は、変わりゆく水深のなかで浮力を調節するために肺の容積を調節している（図 6.14）。

呼吸ガスは、血管肺の薄くて血管に富む柔組織をまたいで、肺の血液と換気される空気の間で交換される。交換のための表面積を増やすべく、柔組織には種ごとにさまざまな模様が刻まれている。柔組織表面の構造おける手の込みようは様々であり、多角形模様をとって肺壁上の並んだ浅浮き彫りの小柱または窪みの単一層から、幅よりも深さのある小部屋や区画を形成する壁または中隔の隆起で構成された多層ハニカム様構造まで、変異がある（図 6.4, 6.11, 6.13）。これらの構造物は哺乳類の肺に存在する肺胞（alveoli；単数形は alveolus）にいくぶん似ている。ただし、ヘビにおける柔組織の装置一式は相同な構造物ではなく、ハチの巣に似ていることからファベオリ（faveoli；単数形は faveolus）と呼ばれている（監訳者注：faveolate で「蜂の巣状の」の意味。用語解説では肺胞の訳語をあてたが、本章では単複問わずファベオリと表記する）。ヘビのファベオリ柔組織は非常に変異に富み、分断する壁もしくは中隔は 4 つもの段階を示す（図 6.4,

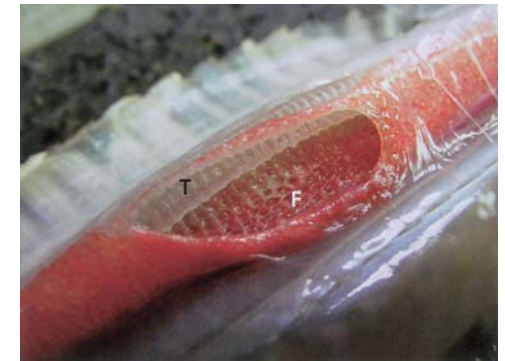


図 6.13

フロリダヌマムシ（*Aghistrodon piscivorus conanti*）の気管肺を腹側から見た図。肺の切開により、部分的に潰れたファベオリ（faveoli；F）を表す内側面とその上にある軟骨性気管（cartilaginous trachea；T）があらわになっている。気管と肺の内腔は連続している。ここに示した血管肺は、ヘビが正常な呼吸をしている間は外側に広がる。フロリダにて著者撮影。



図 6.14

エラブウミヘビ（*Laticauda semifasciata*）の鼻孔から気泡の流れが上昇していくのが見える。このヘビは、海水の入った水槽で潜水した後、空気を吐き出すことで浮力を調整している。台湾にて著者撮影。

6.11). 個々のファベオリを分離する中隔は両面に毛細血管を含み、コラーゲン線維とエラスチン線維からなる結合組織によって支えられている。個々のファベオリの直径は、典型的には数分の1 mm から数 mm (たとえばクサリヘビ科のブッシュバイパー属 *Atheris* とナイトアダー属 *Causus* では7 mm) まで様々である。血管肺のファベオリ柔組織には、種間だけでなく個体内にも変異がある。ファベオリ柔組織は心臓の近くで最も深く分割されるが、血管肺が気囊肺に移行するあたりでは、後方にいくにしたがって浅くなっていく陥凹または袋によってまばらに分割される (図 6.12)。

肺換気：ヘビはどのように呼吸するのか？

ヘビをはじめ爬虫類の肺は、肺への空気吸引を伴う機構によって充填される。肺は、筋肉の働きによって拡張され、これによりその個体の周囲における大気圧に対して陰圧となる。こうして、呼吸サイクルの流入期の間、空気は外部から内部への圧力勾配に応答して移動する。これは吸気 (inspiration) と呼ばれる。逆向きの空気の流出、つまり呼気 (expiration) は、肺を圧搾して空気の吐き出し助ける換気筋に加え、伸張した肺および周囲の組織における受動的な弾性反跳によって生じる。また重力が、広がった肋骨と隆起した胴体に対して下向きの力を生じさせることにより、呼気を受動的要素を補助している可能性もある。対になった肋骨は、肺をはじめとする内臓を囲い込み、ヘビでは体腔の長さ分だけ連なっている。隣接する肋骨間の肋間筋 (intercostal muscle) は、前方および外側に肋骨を動かすように作用し、それによって膨満中には肺と体壁を拡張する。そのいっぽうで、ほかの筋肉群は肋骨を内側に引っ張り、呼気の際に肺腔を圧迫する。

呼吸は断続的であり、肺に吸い込まれた空気は、吐き出されるまでの様々な期間、肺で保持される (無呼吸 apnea と呼ばれる)。任意の呼吸において吸ったり吐いたりされるのは肺の空気のごく一部であり、肺の空気を完全に「入れ替える」には、通常、数サイクルの呼吸が必要である。吸気の中中は声門が開いており、肺の内部空間が膨らむとそこに空気が流入する。空気の能動的吸気に続き、吸気筋が弛緩し声門が閉鎖する。肺の弾性反跳は、肺腔をわずかに圧迫するが、無呼吸の間、肺は部分的に膨満した状態を維持する。1 分間かそれ以上の時間が経過すると、声門が開いて肺から空気が吐き出される。肺は部分的に空になり、次の膨満サイクルのためにそれからすぐに膨らむ。陸棲のヘビは通常、一度に一回呼吸するが、それには必要に応じて様々な無呼吸期の間隔をあける。しかし水棲のヘビは、水中にいる間、長い無呼吸期間をもつ、つまり長時間息を止めているのが普通である。それらは、呼吸のために浮上すると、その個体が再び潜水するまでに数回またはそれ以上の呼吸をおこなう。

血液の呼吸特性と機能

ヘビの血液は、肺から体の組織へと酸素を運び、体の組織から肺へと二酸化炭素を輸送する。これらのガスは、血液と肺の内腔との間の薄い障壁、および血液と様々な身体組織の細胞との間の薄い障壁を越えて、自由に拡散する (図 6.1)。ガス交換は毛細血管の内部で行われる。毛細血管は、このような交換のために設計された薄くて非常に透過性の高

い血管壁を備えている。

そのままで血漿中に溶存できる呼吸ガスの量は、活動しているヘビほかの動物の要求量を満たすのに十分ではない。したがって、赤血球に内在して運ばれるヘモグロビンの役割は非常に重要である。酸素は、毛細血管壁を通して血漿中に拡散すると非常に速やかにヘモグロビンに拡散し、そこで特定の部位に結合する。ヘモグロビンの各「分子」は4つのサブユニットからなり、それぞれのサブユニットには鉄を含むヘム基がある。酸素がヘム部位のひとつに結合すると、ほかの部位が別の酸素分子と結合する確率が高まる。すべてのヘモグロビン分子においてすべての部位が結合しているとき、血液は酸素と「飽和した」とされ、最大の輸送能力を示す。大雑把に言うと、ヘモグロビンによる酸素の最大輸送量は、ヘモグロビンを含まない単純な物理的溶液 (血漿) で運ばれうる量の約 20 倍から 40 倍である。

どれだけの酸素を運ぶかを決定し、呼吸を可能にするヘモグロビンの物理的環境には、重要な特徴が2つある。第一に、酸素分子がヘモグロビンと結合する傾向は、血中の酸素分圧に依存する。典型的には、換気されたあとの肺の内部に生じる圧力下でヘモグロビンに酸素が結合し、肺血は血管肺柔組織を通過する間に酸素で飽和する。第二に、肺の空気から肺毛細血管への、あるいは全身性毛細血管から呼吸組織への酸素の物理的拡散は、酸素圧の勾配に依存する。つまり、酸素が拡散するためには酸素分圧に差がなければならず、酸素分圧は、圧力のより高い領域からより低い領域へと移動する。これが、肺換気が重要な理由である。肺換気は、酸素圧を大気中のものと近い値に維持し、肺毛細血管への拡散を促す圧力を最大にするからである。酸素は、全身性毛細血管を通過する間に一部が血液から除去されるので、酸素を再添加するために組織から心臓に戻されて肺に送られる、比較的酸素不足の血液は、肺の内腔にある空気のものよりも酸素圧が低い。したがって、酸素は肺の空気から肺内部の毛細血管へと拡散する。もう一方の端、すなわち全身組織では、細胞内部におけるミトコンドリアの呼吸によって酸素が除去されるため、酸素圧が体循環血液のものよりもかなり低くなる。そのため今度は、血液中の (肺内部の大気と平衡する) 圧力から、酸素の「シンク」として機能する組織におけるずっと低い圧力にまで、酸素は拡散する。

このように、肺では酸素に関して競合する2つの過程が起こっている。すなわち、血中への拡散は酸素圧を低下させる傾向があり、換気による酸素の更新は酸素圧を上昇させる傾向がある。ある時点での肺の内腔における実際の酸素圧は、これら2つの相反する過程のバランスによって決定される (図 6.15)。

ヘモグロビンの結合部位にある酸素は、血中酸素濃度には影響しない。このことを理解しておくことは重要である。したがって酸素圧は、ヘモグロビンを取り巻

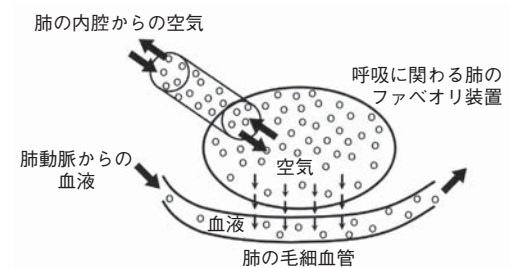


図 6.15

拡散による、肺の空気から肺毛細血管の血液への酸素輸送の模式図。図中にある気泡の密度は酸素分子の濃度と圧力を表している。それらは、ファベオリの交換装置の内外で空気が換気される場所において最大になり (図の左上部分)、酸素が毛細血管に拡散する場所では相対的に減少する。毛細血管は、体組織から (図中では左から) 戻ってくる比較的酸素の不足した血液を運ぶ。この血液は、肺のファベオリの交換装置を通過するにしたがって相対的に酸素添加されていく。著者作画。

く血漿の中にある遊離酸素の量によって決定される。この圧力がどの程度であれ、酸素圧の関わるヘモグロビンの結合特性によって決定される量まで、ヘモグロビンは飽和する。

ほかの脊椎動物と同様、多種多様なヘビでヘモグロビンは、その個体のガス環境、代謝速度、そして活動様式に適合して進化してきた特性に従って、酸素を積んだり運んだりするように適応している。しかし、それらは少数の種のヘビでしか研究されていない。ヤスリヘビ類 (*Acrochordus* 属) の血液は特異である。それは、全般に行動が緩慢で代謝率が比較的低く、とりわけ、捕食者を避けるためか引きこもりがちであるためである。ヤスリヘビ類の血液は、量が比較的多く、赤血球の（したがってヘモグロビンの）血漿に対する比率が高く、そして酸素に対する親和性が異常に高く、比較的低い酸素圧で酸素と結合できるヘモグロビンをもっている。この水棲ヘビは皮膚ごしに呼吸ガスの一部（酸素の 8-24%、および二酸化炭素の 33-76%）を交換するので、水中にあまねく存在するような低い圧力では酸素を放出しないヘモグロビンであることが重要である。ヘモグロビンの高い親和性は、肺の空気から引きつけるのと同じように、皮膚毛細血管近傍の水環境から酸素を引きつけること、そして酸素が欠乏しているかもしれない水の中への拡散による損失を最小限にすることを保証する。ヤスリヘビ型ヘモグロビンのこのような特徴に加え、皮膚毛細血管が結合している動脈には、皮膚に向けて、または皮膚から遠ざけるように血液をシャントすることができる。

フィリピンに生息するヒメヤスリヘビ (*Acrochordus granulatus*) の場合、生息地であるマングローブの林床で計測したところ、このヘビが現れる泥穴内の水中酸素濃度はほぼゼロだった。おそらくこのような状況では、血液から水に拡散することによる皮膚からの酸素の喪失を避けるために、血液は皮膚から遠ざけられるようシャントされる。いっぽう、こうしたマングローブの開けた水域では、特に 1 日の特定の時間帯に、高い酸素圧が生じる。この時間の間、血流は、二酸化炭素を拡散して排出するとともに周囲の水から酸素を奪うために、おそらく皮膚にシャントされている。これらの解説は推測であり、皮膚への血流パターンに関わる現象はさらなる研究を必要としている。ちなみに、ウミヘビは、より大きな割合の呼吸ガスを皮膚ごしに交換しており、おそらく、マングローブに生息するヤスリヘビよりも高い圧を酸素環境から受けている。

ここでは、呼吸の副産物として生じるガス、つまり二酸化炭素が、酸素について記述されてきた特徴とは逆のものを伴って血液中を運ばれるということを述べる必要がある。たとえば、二酸化炭素は呼吸している細胞から全身性毛細血管へと拡散し、そこから肺に流れ込む。肺では、血管の発達した肺柔組織を透過して内腔の空気へと拡散する。そして最終的には内腔から大気中へと換気される。ヘモグロビンと結合する二酸化炭素もあるが、結合様式が酸素とは大きく異なり、またはるかに少量である。ガスの大部分は水和し、重炭酸イオン (HCO_3^-) の形で血漿中を輸送される。二酸化炭素は水に溶けやすく、物理的な溶液中では気体として輸送されるのは比較的わずかな量である。二酸化炭素は水と結合して H^+ と HCO_3^- を形成するときに酸が生じるため、ヘモグロビンは血液の pH を緩衝するのにも重要な役割を果たす。

呼吸と血中ガス輸送の制御は、酸素を得る生理的要求と同じくらいに二酸化炭素を除去する生理的要求によっても推進される。また、二酸化炭素を除去する生理的要求は、血液やほかの体組織における pH 調整の必要条件に直結する。重炭酸イオン (HCO_3^-) を生成

する二酸化炭素の水和反応は酸 (H^+) も生成するため、呼吸には血液を酸性化する傾向がある。ただし、 H^+ が緩衝されたり取り除かれたりしない限りにおいてであり、この両方のプロセスが起きている。ヘモグロビンやその他の血液成分には H^+ を緩衝する傾向があるが、代謝によって生成された二酸化炭素はいずれは除去しなければならず、さもなければ pH は致死的な水準にまで低下してしまう。四足動物において換気の制御に主に重要なのは、血中 pH の低下と血中二酸化炭素の増加によって発せられる呼吸に関するシグナルだが、それには血中酸素濃度の低下も関与している。

肺の非呼吸性機能

肺の気嚢区画（古い文献では単に「気嚢 air sac」と呼ばれていた）には「咆哮」の機能がある。これは、肺全体の体積膨張により空気が「嚢」に引き込まれ、この空気が呼気の際に肺から排出されることによる。このため、比較的容積の大きな肺の気嚢区画は、実質的に血管肺ごしに空気を交互に「引き押し」することによって、血管肺の換気を助ける。気嚢区画はまた、空気の貯蔵を可能にする。この貯蔵は、血管肺内にあるものに加えてである。このことは、酸素が追加的に貯蔵されること意味し、この酸素は、拡散か、あるいはより効果的には体の動きや肺壁で起こる平滑筋の能動的な収縮によって生じる対流により、ファベオリの表面へと移動することができる。当然ながら、気嚢肺の咆哮機能と貯蔵機能は呼吸に間接的に関連している。

水棲あるいは半水棲のヘビでは、貯蔵機能は特に重要かもしれない。貯蔵機能により、息継ぎのために水面に出てくる必要がなくなり、潜水時間を長くできるからである。ウミヘビでは肺の気嚢区画終末が著しく肉厚で筋肉質になっている（図 6.16）。この部位はおそらく貯蔵に重要なのだが、筋収縮によって加圧空気を呼吸のための柔組織へと周期的に「注入」する能力をもっている。この特性が実際にウミヘビに使われているのか、どのよ



図 6.16

エラブウミヘビ (*Laticauda semifasciata*) における気嚢肺 (sacculi lung) の筋肉質な終末部。この臓器の白く不透明で肉厚な外観は、貯蔵のための機能を反映している。ガス交換のための血管があまり張り巡らされていない、多くの筋肉と厚い組織をもつからである。矢印は、ガス交換に関して機能する血管肺 (vascular lung) の終末部を指している。矢印の左側にある赤い肺組織は血管肺の後方部であり、矢印は肺動脈の終末部近くにおける気嚢肺への移行を示している。肺構造物の上には充血した門脈が見られ、体循環血液を肝臓経由で心臓に戻している。Coleman M. Sheehy III 氏撮影。



図 6.17
防御姿勢をとるニシダイヤガラガラヘビ (*Crotalus atrox*)。ヘビは肺を異常に膨張させて見た目の大きさを増大させており、そのせいで鱗の間隔が広がって鱗間の組織があらわになっている。このことは、図の下部前面で最も顕著である。テキサスにて著者撮影。

うに使われているのかは、誰も知らない。

全肺の膨張により、ヘビは体の大きさを増大させる。極端な膨張は、多くのマムシ類が防御ディスプレイ中に体を大きく見せるために用いるのが典型である。たとえば、ガラガラヘビは、怒るとガラガラと音を立てながら膨らんだ体を巻くのが特徴である (図 6.17)。また、防御に関連して、この

吸入された空気は、さまざまな種において大音響のヒッシングを発生させるために噴出されることがある (第 8 章参照)。膨満ディスプレイの詳細については、次の節で説明する。

生理学に関係するさまざまな機能が気嚢肺にあることが多くの爬虫両生類学者によって示されてきたが、Bayard Brattstrom 氏はその中でも最初期のひとりである。トカゲやほかの陸棲脊椎動物と同様に、ヘビは過熱状態になるとあえぎ始めることがある。あえぎ呼吸は、肺の湿った膜とそれに付随する気道ごしに空気を交換する、速くて浅い呼吸である。この環流が蒸発によって水分を除去し、その過程で蒸発面から熱も除去される。これは気化冷却 (evaporative cooling) と呼ばれるもので、体を冷却するため、あるいは少なくとも致死的な体温になるまでの昇温速度を遅くするために用いられる。日射からの熱の蓄積や温かい基質との接触によって温められると、体は周囲の空気よりも温かくなっている可能性が高い。したがって、肺を内外に移動する空気は、肺を取り巻く体組織からの内部伝導と放射だけでなく、(主に肺の前部と、気管などの関連した気道に含まれる) 肺柔組織の気化冷却によっても熱を除去しているのだろう。これらの現象のうち、気化冷却は最も顕著なものであろう (図 4.13, 第 4 章参照)。

気嚢肺は、オスのヘビでは精巣の温度を下げるのにも何らかの役割を果たしている可能性がある。精子の発達は温度に敏感である。また哺乳類では、熱によって誘導される不妊性が、精巣の下降した原因であると考えられている。下降することにより、精巣は深部体温より低い温度におおむね保たれているのだ。ヘビでは、気嚢肺後部で換気される冷えた



図 6.18
クイーンズランド州北部にてデスアダーの一種 (*Acanthophis rugosus*) が示す防御姿勢。上段の写真は、平らになる前のヘビの正常な体形を示している。下段の写真は、ヘビが防御姿勢をとって平らになっているところである。体型が極端に扁平になり、潜在的な捕食者には大きく見えるようにしていそうなことに注目。このヘビの色は、撮影した地域に特有の「赤い」土の色と一致している。Lauren Dibben 氏撮影。

空気が、精巣温度の調節に何らかの役割を果たしている可能性がある。

皮膚への付着を除けば肋骨が腹側で自由になっていることと、胸骨がないことを考えると、広範な気嚢区画を含む陸棲ヘビ類の肺全体は、体の支持を補助する上で重要であると思われる。肺から空気を完全に吸い出し、平坦な面の上で完全に伸ばすと、陸棲ヘビ類は極端に扁平になる (図 6.18)。肺の総容積を調節することは、浮力と方向性を制御するウミヘビの能力にとっても重要である。潜水中の海棲ヘビ類では、水柱の特定の場所に到着した後、過剰な空気を放出するという行動 (図 6.14, ヤスリヘビ属 *Acrochordus*) や、水面でのひと呼吸から潜水した直後にその垂直位置を調節するという行動 (セグロウミヘビ *Pelamis platura*) が観察されている。これらのヘビはおそらく、留まるか活動するかを選択したその特定の深度において適切な、中性の状態へと浮力を調整しているのだろう。

気管嚢の構造と機能

アジアに生息する 30 種以上のヘビには気管嚢 (tracheal air sac) がある。気管嚢とは、肺とは別に嚢状に気管が延長されたものであり、気管憩室 (tracheal diverticulum, neck sac, tracheal chamber など) とも呼ばれている。これは、多くのナミヘビ類、特にその樹上性の種や、キングコブラ (*Ophiophagus hannah*) に見られる。こうした構造物をもつすべての属、そしておそらくすべての種は、何らかの形で頸部を伸長するディスプレイをおこなうことがあり、またそのすべての生息域が中央および南アジアに限定されている。

図 6.19 に示したホソツラナメラ (*Gonyosoma oxycephalum*) の気管嚢は典型的である。この構造物は、気管のすぐ下の、体腔の腹側にある。これは気管気道から派生したものだが、肺系の二次的で附属的な部品である。気嚢は薄くてもろく、半透明で、血管があまり通っていない膜である。肺動脈からの血液を受け取っておらず、呼吸ガスの交換に重要な直接的役割を一切果たすことができない。個々の気嚢は、横断的な中隔によって隣接する気嚢から分離されており、11 から 15 個の気嚢が、気管に付随し、あわせて頭部から心臓まで (全長の約 16% にわたって) 伸びている。各気嚢の中の空気は、気管膜様部にある孔

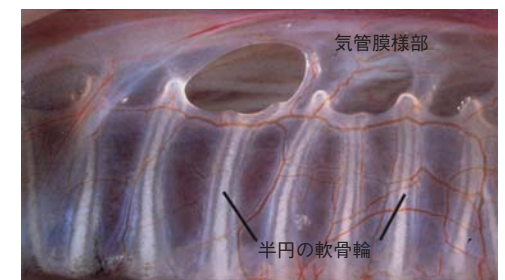


図 6.19
樹上棲のホソツラナメラ (*Gonyosoma oxycephalum*) における気管嚢による頸部の膨張。上段の写真は防御ディスプレイで首を膨らませているヘビを示しており、個々の気嚢を首の前方におけるはっきりとした膨らみとして見ることができる。中段の写真はいくつかの空気嚢を乾燥させたもの。うち一つのユニットを切り開き、内部の空洞と、気管気道を穿孔する個々の孔 (矢印) とその空洞との連絡をあらわにしている。下段の写真では、新鮮な組織における孔と気管軟骨輪が詳細に見える。孔は気管膜様部に開口し、直径約 3 mm である。著者撮影。

によって気管内の空気と連絡している。この孔は気管軟骨輪の先端のすぐ上にあり（図 6.19）、個々の気嚢に 1 つずつ存在する。

気嚢の膨張は、1 つの機構、もしくは 2 つの機構の組み合わせによって起こっている可能性がある。頸部の腹側への拡張が気嚢を拡大し、陰圧下あるその気嚢に空気を引き込んでいる可能性がある。あるいは、陽圧のメカニズムとなる気管と肺から空気が気嚢に押し込まれている可能性がある。防御ディスプレイの際に気嚢は膨らむように見えるので（図 6.19）、少なくともある状況では陽圧のメカニズムが機能するようである。また、膜性の気嚢は筋肉によって覆われているので、隣接する肺の圧力や体壁の動きによる制御に加えて、それらの筋肉の収縮活動が嚢膜に直接的に力を及ぼしている可能性がある。

ヘビの気管嚢にはもっともらしい機能が 2 つある。まず、Bruce Young 氏が実験によって示したことであるが、この嚢状構造、特にキングコブラのものは、ヒス音の音響特性を変化させる共鳴室として働く（第 8 章参照）。また、防御的な頸部ディスプレイの際に、気嚢は頸部を縦方向に大きく広げる。ホソツラナメラでは、攪乱されることで頸部ディスプレイが容易に誘発され、ディスプレイ中の極度の膨張によって気嚢が目立つようになる（図 6.19）。これら 2 つの機能、すなわち音響の改変と頸部の膨張は、ともに防御に関連している。

おわりに

血液がヘビの内部をどのように循環するのか、そして肺が酸素の供給を助けるためにどのように機能するのかについて考える人は、ほとんどいないだろう。それでも、これらはヘビの生活において絶対的に極めて必要なことである。そして循環機能と肺機能はいずれも、ヘビの細長い体、摂餌方法、そして移動方法ゆえに、通常機能とは一線を画する。たとえば、血液循環の物理学を理解することは、ヘビの行動に影響を与える環境的制約のことや、どのようにして水中環境と陸上環境で進化的適応がこうも大きく異なったものになりうるのかといったことへの理解に、目を開かさせることができる。うまくいけば、この章で説明されたテーマは、この魅惑的な爬虫類の身体構造と機能に関してより深く考えるよう仕向け、そして新しい疑問を夢想する助けとなることだろう。

Additional Reading より深く学ぶために

Brattstrom, B. H. 1959. The function of the air sac in snakes. *Herpetologica* 15:103-104.

Brischoux, F., G. E. A. Gartner, T. Garland Jr., and X. Bonnet. 2011. Is aquatic life correlated with an increased hematocrit in snakes? *PLoS ONE* 6(2): e17077. doi:10.1371/journal.pone.0017077.

Burggren, W., A. Farrell, and H. Lillywhite. 1997. Vertebrate cardiovascular systems. In W.H. Dantzler (ed.), *Handbook of Physiology*, Section 13: Comparative Physiology, Vol. I. Oxford University Press: New York, pp. 215-308.

Conklin, D.J., H. B. Lillywhite, B. Bishop, A. R. Hargens, and K. R. Olson. 2008. Rhythmic contractility in the hepatic portal “corkscrew” vein of the rat snake. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Part

A, 152:389-397.

Frenkel, G., and E. Kochva. 1970. Visceral anatomy of *Vipera palaestinae*: An illustrated presentation. *Israel Journal of Zoology* 19:145-163.

Graham, J. B., J. H. Gee, J. Motta, and I. Rubino. 1987. Subsurface buoyancy regulation by the sea snake *Pelamis platurus*. *Physiological Zoology* 60:251-261.

Jensen, B., A. S. Abe, D.V. Andrade, J. R. Nyengaard, and T. Wang. 2010. The heart of the South American Rattlesnake, *Crotalus durissus*. *Journal of Morphology* 271:1066-1077.

Jensen, B., J. M. Nielsen, M. Axelsson, M. Pedersen, C. Löfman, and T. Wang. 2010. How the python heart separates pulmonary and systemic blood pressures and blood flows. *Journal of Biology* 213: 1611-1617.

Jensen, B., J. R. Nyengaard, M. Pedersen, and T. Wang. 2010. Anatomy of the python heart. *Anatomical Science International* 85:194-203.

Lillywhite, H. B. 1985. Postural edema and blood pooling in snakes. *Physiological Zoology* 58:759-766.

Lillywhite, H. B. 1987. Circulatory adaptations of snakes to gravity. *American Zoologist* 27:81-95.

Lillywhite, H. B. 1995. Evolution of cardiovascular adaptation to gravity. *Journal of Gravitational Physiology* 2:P1-P4.

Lillywhite, H. B. 2005. Cardiovascular adaptations to gravity: Lessons from comparative studies of snakes. In A. Hargens, N. Takeda, and P. K. Singal (eds.), *Adaptation Biology and Medicine*, vol. 4, Current Concepts. New Delhi, India: Narosa Publishing House, pp. 68-81.

Lillywhite, H. B., J. S. Albert, C. M. Sheehy III and R. S. Seymour. 2012. Gravity and the evolution of cardiopulmonary morphology in snakes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 161: 230-242.

Lillywhite, H. B., and T. M. Ellis. 1998. Structure and function of tracheal air sacs in the Asian snake *Gonyosoma oxycephalum*. *Hamadryad* 23:121-126.

Pough, F. H., and H. B. Lillywhite. 1984. Blood volume and blood oxygen capacity of sea snakes. *Physiological Zoology* 57:32-39.

Rosenberg, H. I. 1973. Functional anatomy of pulmonary ventilation in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Journal of Morphology* 140:171-184.

Seymour, R. S. 1974. How sea snakes avoid the bends. *Nature* 250:489-490.

Seymour, R. S. 1982. Physiological adaptations to aquatic life. In C. Cans and F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 13, *Physiological Ecology*. New York: Academic Press, pp. 1-51.

Seymour, R. S. 1987. Scaling of cardiovascular physiology in snakes. *American Zoologist* 27:97-109.

Seymour, R. S., and J. O. Arndt. 2004. Independent effects of heart-head distance and caudal blood pooling on blood pressure regulation in aquatic and terrestrial snakes. *Journal of Experimental Biology* 207:1305-1311.

Seymour, R. S., and H. B. Lillywhite. 1976. Blood pressure in snakes from different habitats. *Nature* 264: 664-666.

Wallach, V. 1998. The lungs of snakes. In C. Gans and A. S. Gaunt (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol. 19. Ithaca, NY: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, pp. 93-295.

Young, B.A. 1991. Morphological basis of “growling” in the King Cobra, *Ophiophagus hannah*. *Journal of Experimental Zoology* 260:275-287.

Young, B. A. 1992. Tracheal diverticula in snakes: Possible functions and evolution. *Journal of Zoology (London)* 227:567-583.