ジャンガリアンハムスターの daily torpor と シリアンハムスターの冬眠にみられる 季節適応の比較考察¹

滋賀大学 井深信男

Comparative discussion of the seasonal adaptation in daily torpor of
Djungarian hamsters and hibernation of Syrian hamsters

NOBUO IBUKA

Department of Psychology, Shiga University, Otsu 520

はじめに

本稿は辻 敬一郎教授企画による「哺乳類の種特異的行動」のシンポジウムでのプレゼンテーションをもとに、私たちの最近の研究を中心にまとめたものである。従って、引用文献も最小限にとどめてある。

比較心理学は、長らく、種を超えて共通する原理、法則を見だし、これを確立すべく、多年努力してきた。いわゆる、心理学の「学習理論」は、このような考えにたち、立場は異なっても、ハト、ネズミ、イヌ、サル、等の動物を超えた普遍的法則を求め、これをヒトにも適用することを意識していた。このようにして確立された行動の法則を、新しい種の個別の行動に適用し、その意味を考えるやり方は、科学においては、正統的、常道的なアプローチともいえ、多大の成果をあげ、心理学の発展に大きく貢献してきた。

一方、これとは対照的に、ある動物種に固有な、特異的な行動の進化の由来、個体発達、適

応的意味、生理機構、などを調べることにより、その行動のもつ生物学的意味を知ろうとするアプローチは、心理学よりもむしろヨーロッパで盛んなエソロジーが得意とした。種に特異的な個別事例から、行動の普遍的意味を探ることも、行動研究にあつて、重要なアプローチである。

これから述べるジャンガリアンハムスターとその近縁種に特徴的に観察される daily torpor とシリアンハムスターの冬眠から、動物が厳しい冬を生き抜くために、いかに知恵を働かせ、これらの行動を進化させてきたかの事例を知ることが出来よう。

I. Daily torpor とは何か

小型齧歯類にみられる冬期の適応行動に daily torpor がある。自然環境が過酷になるこの季節、これらの動物の餌となる木の実類は不足し、陽は短く、気温はきわめて低くなり、時として降雪をみる。デイリー・トーパーはこの厳しい季節を生き抜くために進化させた行動として、理解される。デイリー・トーパーは、日内休眠といってもよいが、時として単にトーパーということもある。しかし、この言い方は後述の理由により、避けた方がよい。夜行性のジャンガリアンハムスターでは、夜明け頃より、

¹本稿は日本動物心理学会第57回大会(滋賀大学, 1997年4月27日)で開催された, シンポジウム「哺乳類の種特異的行動」において発表した内容を中心にまとめたものである。

代謝活動を抑制し、体温を徐々に下げ始め、数時間かけて最低体温に達する。そして、非活動期にあたる昼間の間この低体温を維持し、夕方近くに再び高体温を取り戻す。この間、動物は巣のなかで丸くなって、身をたたみ、外気に触れる体表面をできるだけ小さくする。このとき動物に触れると、深い状態であれば動かないが、多くの場合、刺激に対してすばやい運動協応がとれず、まるでスローモーションの映画を見ているかのような緩慢な動作をする。

ジャンガリアンハムスターを自然の冬を模した人工気象室に入れて、数か月すると動物は外の季節に関係なくデイリー・トーパーを示し始める。冬に必要な自然条件は日の出から日没までの日長の短縮と気温の低下である。一般に性腺の活動を維持するのに必要とされる最小日長を臨界日長あるいは限界日長とよび、この臨界日長より短い光環境をその動物にとっての短日環境とよぶ。この臨界日長は、動物種により、また同じ種であっても生息地の緯度により異なる。例えば、ジャンガリアンハムスターの場合、

Figure 1. 短日 (LD 8 : 16), 寒冷 (15度 C) の実験室環境に動物を暴露し、2 か月ほど経過したときに見られたジャンガリアンハムスターのデイリー・トーパー。体温は、腹腔に慢性的に埋め込んだカプセルの発信機よりテレメトリー・システムでパソコンに取り込んだ。この場合、体温は38度 C から19.2度 C まで降下し、トーパーは5時間50分続いた (Ibuka, Barnes, & Zucker, 1986)。

13時間、シリアンハムスターでは12.5時間である。

私たちの実験では、短日として明暗比 LD 8 : 16 (明期 9—17 時)、室温を 15 度 C に維持した。Figure 1 に動物をこの環境において数か月したときのデイリー・トーパーを示した。デイリー・トーパーの場合、何度以下の体温を低体温とするか、定義はないがこの場合、ジャンガリアンハムスターの平常体温がおおよそ 38 度 C なので、33 度 C 以下を低体温期とした。この個体例では、明期開始の少し前から、体温が降下しはじめ、33 度 C になった時刻は 8 時 10 分であった。その後も体温は降下を続け、4 時間 35 分かけて最低体温に到達した。この時の最低体温は 19.2 度 C であり、時刻は 12 時 45 分であった。この状態をしばらく維持した後、体温は再び急激に上昇し始め、14 時 0 分に 33 度 C にもどり、この日のデイリー・トーパーは終了した。従ってこの時の低体温期は 5 時間 50 分になる。この例では最低体温に到達するまでに要した時間は 4 時間 35 分、最低体温から再び高体温に戻るまでの時間は 1 時間 15 分であり、前者は必ずといってよいほど後者に比べ長い時間を要する。

このように考えると、デイリー・トーパーの強さは低体温期の長さ (時間) と到達した最低体温で表すことができる。デイリー・トーパーにみられた低体温期の長さとは最低体温は、実験室の日長と気温が同じなのにもかかわらず、あたかも自然の冬の深まりを感じているかのように、実験室に動物を暴露した後の日数経過につれて、長く低くなり、やがて再び短く、浅くなり、最終的にはデイリー・トーパーそのものが出現しなくなる (Figure 2)。この個体の場合、最初のデイリー・トーパーから最後のそれまでの長さは約 4 か月であった。また、これとは別に、最低体温と低体温期の長さが同じであれば、ある期間内にみられたデイリー・トーパーの頻度もその強さの目安となろう。この個体の場合も、短日寒冷環境へ暴露した最初のステージで

Figure 2. 短日寒冷の実験室環境でみられたジャンガリアンハムスターのデイルー・トーパーの経過。動物を1/19にこの環境に移した。縦軸：体温，横軸：日数で5日分。図最上段より，4/1-4/5，4/5-4/10，5/6-5/11，5/26-5/31，6/25-6/30，7/5-7/10，7/10-7/15，の各5日に示されたデイルー・トーパーを示してある。図の作成の都合上，途中の経過を省いてある。トーパーは最初の頃は浅く短い，あたかも季節の深まりを感じるかのように，実験室環境においても，徐々に深く，長くなり，そして瀕回に発生する。その後，再びトーパーは浅く短くなり，最終的に止む。この個体例ではトーパーの期間は約4か月であった (Ibuka, Barnes, & Zucker, 1986)。

は，あまりデイルー・トーパーは発生しなかったが，短日寒冷の実験室暴露後2-3か月で，頻回に発生し，4か月で再び発生率は低下し，最終的に停止した。

このように，代謝活動を抑制し，体温を下げることの最大の生物学的意義は，エネルギー消費の節約にある。気温が体温よりずっと低くなる冬において，37.8度Cの体温を維持するためには，絶えず餌を摂取し，これをエネルギー源として，熱を産生しなくてはならない。このことは，丁度冬期の風呂をイメージすれば，一目瞭然である。冬にお湯の温度を40度Cに保つには，絶えずガスや石炭などの燃料を確保し，これを燃やし続けなければならない。ところが，お湯の温度をこれよりずっと低い10数度Cに保つのでよいのなら，燃やすエネルギーはずっと少なくて，済むはずである。

動物も餌の不足する冬，いたずらに餌を求めて，動き回ってエネルギーを使うより，冬との全面対決を避け，眠って過ごした方が得策である。もし，代謝を抑制し，生理活動や内分泌活動の働きを低下させ，体温を10数度Cにまで下げることが可能であるならば，エネルギーの消費は，平常体温を維持した時に比べ，何十分の一ですむだろう。これが小型齧歯類が進化させたデイルー・トーパーの季節的な適応戦略なのである。

II. 冬眠との比較

一般に，冬眠とは動物が活動期の高体温を放棄し，環境温度近くまで体温を下げ，この低体温状態を維持している状態，と考えられている。しかし，より正しくは，冬眠とは低体温 (hypothermic, あるいは異体温 heterothermic) のトーパー期と，周期的な目覚めによる高体温 (euthermic) の覚醒期の二つを含めた季節中の行動の全過程を指す。トーパーは動物種により2日から10数日に及ぶ。この時の1回のトーパーの持続時間 (日) をバウト (bout) とよんでいる。デイルー・トーパーの場合，バウトは数時間か

ら、最高に長くても10数時間で2日を超えることは決してない。そもそも、デイリー・トーパーが日内休眠とよばれる理由は低体温期が1日以内で完了するからである。

バウトの最大の長さは動物種によって異なる(Daan, 1973)。例えば、ジリス類では10数日、シリアンハムスターでは6—7日、ヤマネの類では2—3日である。また、冬眠の進行によっても長くなる。私たちの実験室で得られたシリアンハムスターのデータでは、冬眠が観察され始める11月の中ごろではバウトは1日であり、これが冬の訪れとともに2, 3日になり、最も寒い1月末から2月初旬で5—6日になる。この時の動物は巣の中で丸くなり、体温は外気温に近く、完全に冷たくなり、まるで仮死状態という言葉がぴったり当てはまり、触っても全く動かない。その後トーパーは再び短くなり、最終的には3月末までには冬眠は終了することが多い。これまで、シリアンハムスターでは、どんなに気温が低くても大津の私たちの実験室(最低気温4度C)では6日を超えることはなかった。これは、丁度デイリー・トーパーにおいて、冬が深まるにつれて、トーパーの持続時間が長くなっていくことに対応する。

冬眠研究では、初めてのトーパーが観察された時期、最後のトーパーが観察された時期、最初のトーパーから最後のトーパーのまでの期間、この期間中のトーパーの発生率、バウトの長さ、などの指標がよく用いられる。実験室では、観察を開始してから最初のトーパーが観察されるまでの長さ、いわゆる prehibernation period もよく用いられる。本質的には、デイリー・トーパーにも同じ指標が使える。

III. 動物種

動物は一年を通じ体温が一定の恒温動物(homeotherms)と、季節により体温が変化する変温動物(poikilotherms)に分類され、前者に哺乳類と鳥類、後者には虫類や両生類、魚類などを含めている。時として、前者は温血動物、

後者を冷血動物とよぶこともある。しかしながら、温熱生理学の立場からは、むしろ、体温を維持するのに必要とされる熱源を個体自身で産生するという意味から、恒温動物を内温性動物(endotherms)、熱源を太陽熱などの外部に求めるという意味で、変温動物を外温性動物(ectotherms)ということが多い。この時、デイリー・トーパーを示すジャンガリアンハムスターや冬眠動物のシリアンハムスターのように、内温性動物でありながら、季節により体温を大幅に変化させる動物を、特に異(体)温動物(heterotherms)とよんでいる。

デイリー・トーパーを示す動物と冬眠動物とは異なり、はっきりと区分される。前者は、一般に小型で代謝活動が激しい。齧歯類に限っていえば、ジャンガリアンハムスター(シベリアンハムスターともいう、*Phodopus sungorus*)、シロアシハツカネズミ(*Peromyscus leucopus*)、ポケットマウス(*Perognathus hispidus*)などで、いずれも冬の体重は20g以下となるのがほとんどである。一方、これに対し冬眠動物については多くの齧歯類が報告されているが、実験に用いられる代表的な種であるマントハタリス(キンイロジリス、*Spermophilus lateralis*)やシリアンハムスター(ゴールデンハムスター、*Mesocricetus auratus*)、マーモット(*Marmota marmota*)、ウッドチャック(*Marmota monax*)、シマリス(*Tamias striatus*)、等々が知られている。これらの動物は、一般にデイリー・トーパー動物にくらべると、ずっと大型で、マントハタリスでは季節により体重が200—400gの間で変化する。

冬眠動物は、Jansky (1986) の分類に従えば、obligatory hibernator と permissive hibernator とに分けられる。前者の動物は、気温、日長を一年を通じて一定に維持しても、ある時期になると冬眠に入り、一定時間経過後再び、冬眠から目覚めるという内因性の自律的な概年リズムをもつ。一方、後者の動物はシリアンハムスターのように、短日、寒冷といった環境の状

態に依存して、冬眠を開始する。最近では、これらの動物は spontaneous hibernator と facultative hibernator とよばれることもある (Harlow, 1995)。いうなれば、自発的冬眠動物と、環境条件次第で冬眠に入るかどうかを決める日和見冬眠動物といったところである。

また、摂餌といった別の基準に従うと、冬眠動物を feeder と non-feeder に分けることもある (森田, 1995)。前者は冬眠中に目覚めたとき、巣穴に貯蔵した餌を食べる。シリアンハムスターはこのタイプの動物である。一方、後者は木の実類の餌の豊富な時期に、これらを食べられるだけ食べ、肥満することで体内に白色脂肪をエネルギー源として蓄え、冬眠中これを利用する。多くのジリス類はこのタイプである。

IV. 平行現象

ジャンガリアンハムスターを短日、寒冷に暴露して2か月もすると、体重が徐々に減少し、同時に野鼠色の毛が薄くなり、やがて白が混じり始める。毛は長くなり、密度も濃くなる。さらに、性腺の萎縮が始まり、雄では精巣が顕著に小さくなる。精巣から分泌されるテストステロン量もこれと平行して減少する。これらの外見上の体変化と生理現象は、季節の深まりにつれて進行し、ジャンガリアンハムスターでは、デイルー・トーパーが深く、頻発する時期において、体全体が真っ白になり、体重も20g程度と最低になる。この時、精巣は夏場の五分の一程度の数十mgとなり、テストステロン分泌は最小になる。

この他にも、デイルー・トーパーと冬眠に共通したいくつかの生理的な変化が観察されている。動物が冬眠により低体温になると、心臓血管系では心拍数の著しい低下、心臓よりの心拍出量と血流量の減少、内分泌系では脳下垂体前葉、性腺、甲状腺、副腎皮質などの機能低下が観察される。いわゆる、'血が騒ぐ'状態では動物は決して冬眠などできないのである。

V. 誘発要因

1) 環境要因

デイルー・トーパーと冬眠は、ともに餌の不足する寒い冬を生き抜くために、進化させた行動である。これらの行動は、代謝を抑制し、体温を下げることにより、エネルギー消費を節約するという点で、共通した生物的目的をもち、一つの連続した生物的過程とみることができよう。時間生物学的視点からみれば、これら二つは季節リズムである。従って、冬季の季節性行動を誘起する環境要因がここでも問題とされる。このとき、日長の短縮、寒冷、餌の欠乏、の三つが重要である。

季節行動一般について言えば、誘発因として寒冷よりむしろ日長の短縮がより重要である。例えば、シリアンハムスターの性行動の指標として、雄の精巣の変化を取り上げるならば、22度Cの常温を保っても、短日下に動物を置くと、短日暴露の関数として精巣は萎縮し始め、15週で最小になる。そして、20数週間後には、再びもとの大きさに自発的に戻る (Figure 3)。このことはシリアンハムスターだけでなく、ジャンガリアンハムスターでもよく知られている。季節の訪れを知らせる手がかりとして、寒冷より日長の短縮を動物が選んだ理由は、地球の物理学的変化によって毎年、きわめて正確に繰り返される日長の変化の方が、年ごとに変動の激しい気温より、有用であると考えられたからだろう。自然では秋から冬にかけ、陽の短縮と気温の低下は同時に進行し、複合した要因として動物に働くので、日長と気温のいずれが、季節行動を誘起させるのに重要かはわからないのが普通である。勿論、実験室でも短日と寒冷を加算した条件で、精巣の萎縮を観察すれば、萎縮の程度は、動物をそれぞれの条件に単独で置くよりも、ずっと大きい。

デイルー・トーパーや冬眠ではどうであろうか。これらの行動では、性行動とは異なり、寒冷が誘発条件として重要である。気温が低下するにつれトーパーの出現率は高まる (Figure 4,

Figure 3. シリアンハムスターの精巣の光周反応性。縦軸：体重100gあたりに換算した両精巣重量，横軸：常温のもとで短日(LD 8:16)光環境に暴露した後の週数。full adults は実験開始時、生後約1年，young adultsは約8週齢。短日暴露後，精巣は萎縮し始め，15週で最小になり，再び自発的回復の兆しを示す。注目すべきは，full adultsにおいて，短日による抑制が顕著なことである（井深の実験による）。

Ueda & Ibuka, 1995)。また，22度Cの常温の実験室でいくら日長を短縮しても，デイリー・トーパーや冬眠は誘起されない。逆に，日長を春型のLD 16:8において，気温を低下させると，トーパーは出現する（Figure 4）。これらから，この二つの行動の誘発因としては，寒冷が一時的で，日長の短縮が二次的である，と考えられよう。

確かに，デイリー・トーパーや冬眠が誘発されるためには，短日，寒冷に置かれ，性腺を中心とした内分泌機能が低下していることがバックグラウンドとして必要である。しかし，これに加えて，餌が欠乏するとこれらの行動の出現は加速され，餌の不足がより直接的なトリガーとなることが知られている。デイリー・トーパーの場合，餌を剥奪する時間を長くすると，トーパーの発生率が高まることが知られていたが（Tucker, 1962），冬眠ではどうかであろうか。

私たちの最近の報告（Ibuka & Fukumura, 1997）では，餌だけでなく水の欠乏，剥奪もまた冬眠の発生率を高めることがわかった。しかも面白いことに，数か月にわたる実験室で水を剥奪するとき，一日おきに規則的に水を剥奪す

Figure 4. 自然温度下の6か月の実験期間（10/1-3/31）にみられたシリアンハムスターの冬眠中のトーパー発生率。縦軸：トーパー発生率，横軸：YNP（若年自然日長暴露），YLP（若年長日暴露），ONP（老年自然日長暴露），OLP（老年長日暴露）の群。ここで長日環境とはLD 16:8であった。4群に共通して，気温が低下すると日長条件に関係なく，トーパーの発生率が高まることに注目（Ueda & Ibuka, 1995）。

る場合と、剥奪する系列が予測できないようにランダムに水を抜くと、剥奪の割合が50%と同じであっても、後者においてトーパーの誘発率が高まることを見いだされた (Figure 5)。

これらのことから、餌や水が欠乏するといっても、一日おきに確実に入手できることが予測される場合には、動物にとってはあまりストレスにならない。一方、これらの欠乏が予測できない場合には、この不測の事態に備えて、エネルギーの消費を大いに節約する必要があり、頻繁にトーパーに入り、冬を乗り切らなければならないという冬眠の生物的戦略が推論されよう。餌や水がいつ剥奪されるかを予測できない事態は、心理的に大きなストレスとなることが考えられる。この意味からすると、心理的ストレスもまた、短日、寒冷といった環境要因と同

じようにトーパーの誘発を促進すると言えよう。

ただここで注意しなくてはならないのはマントハタリスのように、実験室で気温と日長を一年中同じにしている、ある時期になると冬眠が始まる内因性の概年リズムをもった動物の存在である。デイリー・トーパーではこのような動物の存在は知られていない。従って、事情はそう単純ではないのだが、実験的には季節を問わず、短日、寒冷環境に動物を暴露し、餌や水を剥奪すれば、数か月以内にジャンガリアンハムスターやシリアンハムスターのような異体温動物ではいつでも、デイリー・トーパーや冬眠を誘発できると言えよう。このとき、動物を剥奪を予測できない事態におくと、トーパーの発現は一層高められる。

ここで考えておかなければならないのが、デイリー・トーパーや冬眠の終了に関わる要因や機構である。一般には、動物が冬眠から目覚めるのは、春の訪れにより陽が長くなり、これにともなう気温の上昇による地熱の温まりを動物が感知して、目覚めると考えがちである。しかし実験室で動物を短日、寒冷におき続けても、ジャンガリアンハムスターのように、およそ4か月後にはひとりでにトーパーを止め目覚める。冬眠の場合も事情は同じで、実験室で短日寒冷の環境を維持しても、1年にわたりずっと冬眠状態を維持することは出来なく、ある期間を経過すると動物は必ず自発的に目覚めてしまう。冬眠から目覚める前にすでに雄では精巣が大きくなり、テストステロンの分泌が盛んに始まっている。この期間の長さは、自然での冬眠の期間に相当する長さと考えられる。

これらの事実から、デイリー・トーパーや冬眠に入る機構とこれらを終了し、抜けでるメカニズムや要因は異なる、ということがわかる。後者については、動物が何らかの測時機構により、時間の経過を計っていると考えられ、生物時計である視交叉上核や松果体などの関与が推論されているが、実体は不明である。

Figure 5. 水の剥奪により誘発されるシリアンハムスターのトーパーの高まり。縦軸：トーパー発生率。横軸：Control；水の剥奪なし，Regular；1日おきに水を剥奪，Random；実験期間中(11/15-3/31)，予測できない系列で50%の実験日にランダムに水を剥奪。水がいつ剥奪されるかを予測出来ないとき、トーパーの発生率は高まることに注目 (Ibuka & Fukumura, 1997)。

2) 個体内要因

デイリー・トーパーや冬眠誘発の個体内要因として内分泌器官がまず考えられる。いくつかの内分泌器官では、冬眠開始に先立ち、萎縮が始まる。なかでも、下垂体-性腺系、甲状腺、副腎などの機能の低下が顕著である。しかしながら、内分泌系の機能低下が、デイリー・トーパーや冬眠を始めるための原因なのか、あるいは冬眠に入ったことによりもたらされる結果なのか、しばしば議論になるところであり、必ずしも解決されたわけではない。

これらの内分泌器官の機能は、自然のもとでは、デイリー・トーパーや冬眠に入る1-2か月前から、低下しはじめ、冬眠の前半で最も抑制される。しかし、冬眠後半には、はやくもこれらの器官の機能は回復しはじめ、器官も大きくなる。そして、冬眠終了直後にこれらの内分泌器官は最も大きくなり、機能も活発になるのが普通である。

なかでも性腺はデイリー・トーパーや冬眠との関係で、よく研究されている。多くの研究で雄が使われているが、その理由の一つは、精巣は摘出しやすく、大きさの測定が容易である、ことによっている。冬眠と性腺との関係で問題とされるのは、冬眠の開始には性腺の萎縮が前提条件となるのか、また動物が冬眠を終了するためには、性腺機能が回復していなければならないのか、どうかの質問である。これまでも二三の研究があるが、問題は解決していない (Smit-Vis & Smit, 1970)。

私たちのこれまでの一連の研究から、シリアンハムスターでは、両精巣の重さが1g以下であることが、冬眠を開始あるいは維持するのに必要であることがわかってきた (Figure 6, Ibuka & Fukumura)。普通、冬眠期でない春にはこの動物の精巣は3.5-4g程度の重さがあるので、冬眠時には十分萎縮していると言える。従って、この時には血中のテストステロン量も減少していると推定される。

何匹かの動物では精巣の大きさが大きいま

Figure 6. 実験終了時の3月末に摘出したシリアンハムスターの両精巣重量とトーパー発生との関係。一つのドットが1個体を示す。縦軸：両精巣重量、横軸：図5の説明と同じ。図中矢印の個体は、実験期間中全くトーパーを示さなかった個体。また、精巣が2g以上の個体は、すべて3月末以前にすでにトーパーを示すのを停止していた。また3月末でも1g以下の個体の多くは、なおトーパーを示し続けた (Ibuka & Fukumura, 1997)。

ま、一年を通じ変化することがなかったが、これらの個体は全く冬眠しなかった (Figure 6)。また、実験終了時の3月末にサクリファイスしたとき、精巣の重さが2g以上の個体は、それ以前にすでにトーパーを示すのをやめて、冬眠を終了していた。しかし、逆に数は1例と例外的ではあったが、精巣が1g以下であっても、冬眠しなかった個体もいた (Figure 6)。これらを総合すると、シリアンハムスターでは、精巣が2g

以上と大きい場合には、全く冬眠しないか、すでに冬眠を終了していた、といえる。この意味で、冬眠を開始するには精巣の萎縮は必要である。しかし、萎縮した個体すべてが必ずトーパーを示すものでもない。従って、誘発因として性腺萎縮以外のより直接的な要因の関与が考えられる。

当然、冬眠やデイリー・トーパーを誘発する個体要因は多くあり、性腺の萎縮は、その内の一つにすぎないことに注意しなくてはならない。例えば、マントハタリスのような内因性の概年リズムを示す冬眠動物では、精巣を摘出した個体とインタクトな動物とで、冬眠に入る時期は変わらない。また、気温が20—27度Cといった高温では、冬眠は起こらなくなるが、この場合にも精巣の大きさは、冬眠とは独立に季節により変化するので、精巣が小さくなったから、直ちに冬眠をはじめのものでもない。しかし、そうは言うものの、多くの冬眠動物、特にシリアンハクスターのような permissive hibernator においては、精巣萎縮あるいは摘出は冬眠開始を促進するのが事実である。

甲状腺の機能もまた、冬眠開始前から低下する。その生物学的意味は、脂肪蓄積を容易にし、動物を肥満にすることを助ける、と考えられている。しかし、冬眠動物のなかでも小型種は、甲状腺機能が低下しなくても、冬眠するといわ

れているので、事情は単純ではない。他にも、松果体が下垂体一性腺系の働きを調節し、冬眠やデイリー・トーパーの季節性行動の発現に関係している。

VI. 生理機構

デイリー・トーパーと冬眠は季節サイクルを示すので、他の季節性行動である生殖行動、毛衣の色変化、体重変化等の発現や調節にかかわる生理機構の関与がここでも考えられる。自然では秋から冬にかけ陽が短くなると、松果体から分泌されるメラトニンの量が増し、また分泌時間も春に比べずっと、延長する。松果体は両生類や虫類では、光を直接感じるとされているが、ハムスターのような齧歯類では、眼に入った光情報は、網膜—視床下部路を通じて、生物時計である視交叉上核に達した後、いくつかの神経核を経由した後、上頸部交感神経節を経て、最終的に松果体に達する (Figure 7)。ここで陽の長さはメラトニン分泌の持続時間の長さに変換される。夜が長くなると、実験的には LD 8:16 のような短日環境なわけだが、メラトニンは暗の長さに対応して、長く量も多く分泌される。

メラトニンの生理作用は、いまだはっきりしていない部分が多いが、最近では時差ボケ、延命、はては癌治療等々、に効くといわれており、アメリカではドラッグストアで容易に入手で

Figure 7. ネズミ松果体への光伝達経路。眼より流入した光は、網膜より網膜—視床下部路 (RHT)、室傍核 (PVN)、内側前脳束 (MFB)、網毛体 (RF)、中間質外側部細胞柱 (IML)、上頸部交感神経節 (SCG)、下内頸動脈神経 (ICN) を経て、松果体に達する (本間・本間・広重, 1989 による)。

きる。しかし、古くから齧歯類などの春型繁殖動物に対しては、メラトニンが下垂体一性腺系に働きかけ、ゴナドトロピンの分泌を抑制し、性腺を萎縮させることがはっきりと知られている。冬にはメラトニンが多量に分泌されるので、ジャンガリアンハムスターやシリアンハムスターの雄の精巣は完全に萎縮する。

デイリー・トーパーや冬眠が起こるためには、精巣が萎縮していることが必要であるので、これらの行動の出現にはメラトニン分泌の増大による脳下垂体一性腺系への積極的な関与が示唆される。事実、松果体を摘出した後に、動物を短日寒冷の環境に暴露しても、ジャンガリアンハムスターではデイリー・トーパーは見られなくなる (Vitale, Darrow, Duncan, Shustak, & Goldman, 1985)。しかし、シリアンハムスターで、松果体を摘出すると、寒冷下で冬眠そのものは出現し、ただ冬眠に入る時期が遅れるのみである (Jansky, 1986)。さらに、内因性の概年リズムをもった自発型のマントハタリスのような動物では松果体の摘出によって、冬眠が出現しなくなることがない、ことに注意する必要がある。

ただ、松果体摘出によるデイリー・トーパーの消失が、メラトニン分泌の停止による直接効果そのものか、どうか不明である。なぜなら、松果体を摘出すれば、ハムスターを短日寒冷に暴露しても、精巣の萎縮は見られなくなるので、その二次的結果として、デイリー・トーパーや冬眠が出現しなくなった、とも考えられるからである。つまり、松果体とそれより分泌されるメラトニンは、冬眠やデイリー・トーパーだけでなく、生殖を初めとする季節性行動全般をコントロールしている可能性がきわめて高いということである。松果体はいわば一年周期で変化する生理機能や行動を調節する季節時計と言える。

次に生物時計である視交叉上核の関与はどうかであろうか。視交叉上核については、睡眠-覚醒、摂食・飲水行動、松果体の NAT 酵素活性、

副腎コルチコステロン、などさまざまな行動や生理機能の発生源である生物時計としての位置が確立している。デイリー・トーパーと冬眠は、ともに季節性行動であるが、実験室の短日寒冷環境で誘発された前者は、恒常暗の環境に変えられても、約 24 時間の周期でフリーランする概日性リズムの特徴を示す。このとき、視交叉上核を破壊すると、ジャンガリアンハムスターにみられたデイリー・トーパーの出現は停止する (Ruby, Ibuka, Barnes, & Zucker, 1989)。しかし、この場合、松果体を摘出しても、フリーランするデイリー・トーパーの出現を止められない。

これらのことからデイリー・トーパーを誘発するまでは、季節性行動の発現に重要な松果体が関与し、一旦誘発された後には、概日性の性質を示すので、その発現には視交叉上核が基本的には深く関わっていることが示唆される。動物を短日寒冷に暴露する前に、予め視交叉上核を破壊しても、松果体は機能しなくなるので、デイリー・トーパーは出現しなくなることが予想されるが、実験的には検討されていないようである。

冬眠については、マントハタリスのような内因性の概年リズムの冬眠と、シリアンハムスターにみられる季節性の冬眠では、その機構は異なるが、前者では視交叉上核の破壊や松果体の摘出によって、その出現が停止することはない (Dark, Pickard, & Zucker, 1985)。一方、後者の動物では視交叉上核の積極的関与が考えられるが、この核の破壊と冬眠との関係は調べられていないようである。

VII. 生物の意味

ジャンガリアンハムスターのデイリー・トーパーと、シリアンハムスターの冬眠を比較すると、両者は、一つの連続した生物的過程と考えられ、ともに季節への適応戦略であるが、いくつかの相違にきづく。まず、前者では気温が 4 度 C ときわめて低くなくても、体温は十数度

までにしか降下しない。一方、冬眠では、体温は外気温に応じて変化し、外気温より1, 2度上の温度まで下がる。外気温が零度以下になると、トーパー中の動物は自発的に覚醒し、凍死を免れる。また、トーパーの持続についてみると、前者では最大でも十数時間を超えることはないが、冬眠では種により十数日に及ぶ。私たちのシリアンハムスターでは、6日であった。このように、デイリー・トーパーと冬眠では、トーパーは前者において浅く短く、後者において深く長い、といえよう。この意味で前者を shallow torpor, 後者を deep torpor ともいえる。

これらの行動は、いずれも、餌の不足する冬の寒い季節を生き抜くために進化したと考えられているが、エネルギー消費の節約という視点からすれば、冬眠の方が、ずっと効率がよく、節約が徹底している。それならば、なぜジャンガリアンハムスターは冬眠を進化させなかったのか、という問題が残る。ジャンガリアンハムスターがデイリー・トーパーを進化させたのには生物学的必然性があるにちがいない。

餌の不足する寒い季節との全面対決を避け、むしろこの季節と調和しながら、うまくやり過ごす戦略として、体温降下によるエネルギー消費の節約とは別な適応も考えられる。その一つがボディサイズの縮小である。からだを小さくすれば、生存に必要とされるエネルギー量も少なくてすむはずである。このようなやり方で適応した動物がハタネズミ (*Microtus pennsylvanicus*) である。この動物は冬眠しないが、冬季自発的に体重を著しく減少させる。この減少は、まだ餌が十分存在する秋から始まるので、冬季に対する積極的な適応と考えられよう。ジャンガリアンハムスターとその近縁種でも陽の短くなる秋口から、体重を減らし、真冬では最大時の半分程度になる。これらの動物では、体が小さいため、トーパーを数日以上も持続するのに十分な量の脂肪を皮下に蓄えることが恐らく出来なかったのであろう。小型動物は、一般に代謝が活発で、絶えず餌を必要とし、数日

の餌の剥奪で死亡するので、数日にわたってずっと眠り続けることはできないであろう。

これに対し、シリアンハムスターでは実験室の短日下で体重を増加するといった冬眠動物の特徴を示す (Ibuka, 1992; Ibuka, Ichikawa, & Nishioka, 1993)。このような動物では越冬のためのエネルギー源として、脂肪を皮下に備蓄するだけの余裕が見られるのが普通である。このように、デイリー・トーパーと冬眠の進化を分けた要因の一つにボディサイズが考えられよう。

これ以外にも、餌が欠乏する冬季に対処する生物学的戦略として、ある種のリズに見られるように、越冬のための餌を地面に埋め、冬の間、これらを取り出し、食べることにより、冬眠せずにこの季節を乗り切ることも可能である。いずれの行動をとるかは、その動物種がおかれている生態学的環境に大きく左右されただろう。

引用文献

- Daan, S. 1973 Periodicity of heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L). *Netherlands Journal of Zoology*, **23**, 237-265.
- Dark, J., Pickard, G. E., & Zucker, I. 1985 Persistence of circannual rhythms in ground squirrels with lesions of the suprachiasmatic nuclei. *Brain Research*, **332**, 201-207.
- Harlow, H.J. 1995 Fasting biochemistry of representative spontaneous and facultative hibernators. *Physiological Zoology*, **68**, 915-934.
- 本間研一・本間さと・広重 力 1989 生体リズムの研究 北海道大学図書刊行会
- Ibuka, N. 1992 Photoperiodic regulation of body weight in Syrian hamsters: Effects of prior photoperiodic history. *Japanese Psychological Research*, **34**, 126-134.
- Ibuka, N., Barnes, B., & Zucker, I. 1986 A paper presented at Japan-US seminar on biological rhythms (Honolulu).

- Ibuka, N., & Fukumura, K. 1997 Unpredictable deprivation of water increases the probability of torpor in the Syrian hamster. *Physiology and Behavior*, **63**, 551-556.
- Ibuka, N., Ichikawa, S., & Nishioka, H. 1993 Stress suppresses testicular and body weight in young Syrian hamsters under short photoperiod. *Physiology and Behavior*, **53**, 917-922.
- Jansky, L. 1986 Gonads and hibernation. In H. C. Heller, X. J. Musacchia, & L. C. H. Wang (Eds.), *Living in the cold : Physiological and biochemical adaptations*. New York : Elsevier. Pp. 331-340.
- 森田哲夫 1995 哺乳類の冬眠に関する生態生理学の最近の展開 哺乳類科学, **35**, 1-20.
- Ruby, N. F., Ibuka, N., Barnes, B., & Zucker, I. 1989 Suprachiasmatic nuclei influence torpor and circadian temperature rhythms in hamsters. *American Journal of Physiology*, **357**, R210-215.
- Smit-Vis, J. H., & Smit, G. J. 1970 Hibernation and testis activity in the golden hamster. *Netherlands Journal of Zoology*, **20**, 502-506.
- Tucker, V.A. 1962 Diurnal torpidity in the California pocket mouse. *Science*, **136**, 380-381
- Ueda, S., & Ibuka, N. 1995 An analysis of factors that induce hibernation in Syrian hamsters. *Physiology and Behavior*, **58**, 653-657.
- Vitale, P. M., Darrow, J. M., Duncan, M. J., Shustak, C. A., & Goldman, B. D. 1985 Effects of photoperiod, pinealectomy and castration on body weight and daily torpor in Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Journal of Endocrinology*, **106**, 367-375.

参考文献

- 井深信男 1990 行動の時間生物学 朝倉書店
- 井深信男 1992 眠る・覚める 心理学評論, 35, 381-399.
- 井深信男 1995 光と成長 佐藤愛子・利島 保・大石 正・井深信男(編) 光と人間の生活ハンドブック 朝倉書店 Pp. 121-133.
- 井深信男 1997 Daily torpor—もうひとつの眠り— 特集: 眠りのバイオロジー LISA (Life Support and Anesthesia) 増刊号 (印刷中)