動物と照明

Animal and illumination

昭和40年3月九州大学卒業、農学博士。現在、農林水産省・畜産試験場生理部・生理第五研究室長および筑波大学大学院生物科学系兼任教授。動物環境生理学、動物代謝調節学、糖鎖生物学に興味を持ち、主に、家禽を用いて恒温動物の高温耐性、熱ショック反応、ストレススタンバク質や糖鎖の生理機能および家禽・家畜の生産機能などについての研究に従事している。

山田 眞裕
Masahiro Yamada

◀キーワード：光情報、視覚、光受容器、家畜・家禽、生理・生産機能、生体リズム、体内時計

1. はじめに

照明の生物学的意義を動物の生理反応や行動・生態に基づいて述べる時、その記述内容は目的とする動物の種類や生理特性によって顕著に異なる。例えば、陸生動物と水生動物、昼行性動物と夜行性動物、家畜と野生動物、高等動物と下等動物、産業動物とコンパニオン動物などのように進化に伴って獲得したおのおのの遺伝形質およびおのおのが生息している光環境と生活様式が異なる時、同じ照明処理を行ってもその光刺激効果および生理学的意義は動物種によって顕著に変わる。屋外照明の主な目的は自然界での夕刻から夜間における人間の社会生活や経済活動および美的感覚の高揚などに便利な人工的な光環境を提供することと考えるが、主に自然の光環境で生活している他の多くの動物にとっては必ずしも人間と同様な事象が起こるとは考えにくいし、また、これらの動物によって容易に受け入れられる光処理とは思えない。しかし、月の光以上の強度を持つ光を夜間に照射するとなんらかの反応を示すことはあらゆる動物に共通している。特に、自然環境で生活しているいろいろな動物にとって屋外照明は日常の自然環境において彼らがあまり経験しない人工的で異常な光環境と同質と考えられる。それゆえ、ここでは比較的自然的な光環境とは異なった照明の効果についての研究や応用実験がなされている哺乳動物や鳥類および産業動物としての家禽や家畜の生理反応・生産機能と生体リズムを中心として動物と照明の関係について述べる。

2. 光環境と動物反応

2.1 光要因の特性

動物をとりまく外部環境要因のうちで光要因は地球上に生命が誕生して以来いろいろの生物の生存や進化に重要な影響を及ぼして来ている。太陽からの光放射を受けて動物はおおのの生活環境に適した形態と機能を備えた高性能の光受容器を発達させ、自己の生存や行動に必要な光感覚を持っている。光放射が動物に及ぼす影響は単に光受容器を通じての視覚などの光感覚にとどまらず、図1¹⁾のように高等動物の生体内でのいろいろな生理機能や行動までに及ぶので、代謝調節や物質生産機能の点からも光要因は重要である。

光要因は通常的光環境では一連の生理反応における初

図1 高等動物における光受容器と繁殖・代謝機能の概要 (吉田, 1992¹⁾)

発反応の引き金として作用するかあるいは電磁波として紫外や赤外域で特異的な生物作用を示す。特に、家禽や家畜の生理・生産機能が光放射の影響を受けることを考えるといろいろな動物における光情報の利用と光環境の調節技術の開発によって新しい生物産業の発展も期待される^{1,2)}。

2.2 動物の光受容器と視覚

2.2.1 光受容器と視物質

動物の視覚は光受容器を経由した外部環境における光情報の再生画像であり、この視覚形成の初発反応は光受容器に存在する視物質の光吸収反応である。昆虫から人間に至るまでいろいろの光受容器と視物質が存在することが知られている。動物の可視波長域は動物種によって異なり、昆虫類ではナミアゲハチョウなど赤色部を感じることができる品種の例外を除くと約300nm-600nm、鳥類以上の人間を含んだ高等動物では約400nm-700nmの範囲が可視波長域である^{1,3,4)}。

このように可視波長域に差が認められることは光受容器に含まれる視物質の種類およびそれらの化学的組成や

分光学的性質が異なるからである。高等動物の光受容器の種類と機能は動物種によって多少異なっている。例えば、ニワトリでは、(1)網膜光受容器、(2)脳光受容器、(3)松果体の3種類が存在し、これらの光受容器からの情報によって性腺刺激作用やいろいろの内因性リズムや代謝を外部環境の明暗周期に同調させている。ヒト、ウシ、ブタ、ラット、マウスなどでは網膜光受容器と松果体の存在は確実であるが、脳光受容体の存在とその部位については不明な点が多い^{1,5)}。

高等動物の網膜光受容器における光吸収物質としての視物質は桿体と錐体外節の層状の網膜構造に局在し、桿体の光感度は錐体の光感度より約100倍程度高い。色覚を有する動物には、赤錐体、緑錐体、青錐体の3種類が存在するが、おのおのの色覚色素の吸収極大波長は動物種によって異なる。色覚色素を持つ生物は比較的少なく、多くの哺乳動物は色の認識ができない。すべての高等動物に存在する視物質はロドプシンと呼ばれるタンパク質である。ロドプシンは分子量約4万で1本のポリペプチドからなり、七つの α ヘリックス構造を持っている糖タンパク質であり、桿体細胞のディスクに多量存在する膜結合性タンパク質である⁶⁾。ロドプシンが光量子を吸収してから最初に起こる変化は発色団11-シスレチナールのオールトランス形への光異性化反応であり、このレチナールの立体構造の変化が引き金となり、連続的に多くの反応が起こる。

最近、視興奮の発生機構に関する生化学や電気生理学的研究が進展し、高等動物の視細胞における光から電気への変換に関する分子機構が明らかになった⁷⁾。他方、色覚に関しては、スペクトル吸収極大が異なる赤、緑、青感受性の錐体視物質が存在する。特に、鳥類や爬虫類の錐体視細胞には、赤、橙、黄色などの油滴が存在し、油滴の色に特異的な3種類の錐体が識別可能である。また、錐体視細胞のスペクトル感度はレチナール1を発色団とする鳥類や哺乳類とレチナール2を発色団とする魚類、両生類、爬虫類との間には分光学的な差がある⁸⁾。

鳥類において眼以外の部位に光受容器が存在することは、正常な鳥の眼球を摘出した後に生殖腺の動態を検討することにより発見された。アヒルをはじめとしてスズメ、ニワトリ、ウズラを用いて多くの研究がなされ、正常な鳥から眼球全体を摘出しても長日照によって精巣や卵巣は発育したが、頭部に黒布を被せて外部の光を遮断すると正常な鳥はもとより眼球を摘出した鳥も長日処理に反応せず生殖腺の退縮をもたらすことが確認された。つぎに、外部から脳の各部位に局所照射を行うと、生殖腺刺激効果が認められる脳光受容器の存在部位は正中矢状面に沿った前交連下部に限定され、視床下部以外に脳での光受容部位はないと現在言われている⁹⁾。特に、視床下部基底部で最大の生殖腺刺激効果が認められた。

局所的な照射実験で、もう一つの光受容器である松果体の関与が考えられるが、松果体摘出ウズラでも視床下部への光刺激で正常ウズラと同程度の精巣発育が認められたので、脳光受容器への松果体の直接的な関与は少ないと推測された。

松果体は間脳の第3脳質背側壁が隆起して生じた器官であり、系統発生の過程で光受容器から内分泌器官へと変化している。魚類や両生類の松果体では外節が良く発達し、インパルスは神経節細胞を介して脳内に伝達される。爬虫類や鳥類の松果体では外節は退化傾向を示すが、なお光受容機能は維持されている。さらに、分泌細胞が増加しているので活発なメラトニン代謝が行われている。メラトニンは松果体においてトリプトファンからセロトニンを經由して合成されるホルモンであり、ヤツメウナギ、硬骨魚類、両生類などの松果体に存在することが認められた。鳥類の松果体は生物時計を内蔵し、松果体で受容した光情報をメラトニン代謝の形で発現している。これに対し、哺乳類のメラトニン産生は生物時計の存在する視交叉上核と上頸神経節を通る交感神経系から送られるインパルスによって制御される。松果体のメラトニン含量は夜間に高く、昼間に低いこと及び外界の照明条件に依存したリズムを示すことは鳥類や哺乳類に共通している。

3. 高等動物の繁殖および代謝機能

3.1 繁殖現象と光情報の伝達

外部環境からの光情報は光受容器に影響を及ぼすのみならず、生殖腺などの生理機能にもいろいろな影響を与えている。その例として、ウマ、ヒツジ、ヤギや多くの野生動物に季節繁殖動物が多い。ウマや多くの野生動物のように日照時間が長くなる時期に繁殖期を持つ動物を長日動物、ヒツジ、ヤギのように日照時間が短くなる時期に繁殖活動を営む動物を短日動物と言う。このように、季節繁殖現象の発現には日照時間が主要な要因である。他方、季節に関係なく繁殖可能な動物を周年繁殖動物と呼び、ヒト、ウシ、ブタ、ニワトリ、ヤラットなどの実験動物が含まれる。これらの動物においても、照明時間の長さは、成長、性成熟、内分泌機能などの生理機能に顕著な影響を与える。

3.2 光放射と代謝機能

光放射が動物の繁殖やいろいろの生理作用に影響を及ぼすが、その影響の程度、範囲及び分子論的な作用機序に関しては不明な点が多い。特に、生体内部の各種臓器における代謝に及ぼす光放射の影響に関してはあまり明らかでない。しかし、鳥類において光刺激後に生じる生殖腺の発達や短日条件での退縮現象は光情報の伝達経路として、光受容器—視床下部—下垂体—生殖腺系の存在を明示している。家禽や家畜の下垂体—生殖腺系の顕著

な変動や各種組織器官における生理機能の差異及び生体内での臓器相関などを考慮すると光刺激効果は多岐におよぶ。これまでに家禽を用いた実験結果が数多く報告されているが、それらの具体的な内容の記述は省略するので、参考文献^{1,10-12)}を参照して戴きたい。例として、ウズラやブロイラーの肝臓での酵素の活性が光放射の刺激により酵素分子種に特異的で質的にも異なつた影響を受けることを表1¹¹⁾および図2¹²⁾に示す。

4. 体内時計およびリズム機構

生物が生命活動を営んでいる環境には、昼夜の交代や潮の干満のようにある一定の時間間隔で繰り返される現象が存在する。また、生物の生命活動はいろいろの周期を持ったリズム機能の組み合わせで維持されている。生物体内でのリズム機構として、リズムを作る時計が生体内に存在すると考えられており、この時計を生物時計あるいは体内時計と呼んでいる。体内時計によって作られる生物のリズムが生体リズムである。いろいろの外部環境要因のうちで光放射は動物の生体リズムの形成と発達

表1 日本鶏の肝臓における酵素活性に及ぼす16L：8Dあるいは8L：16D照明条件の影響 [Yamada(1977)¹¹⁾より改変]

酵 素	比活性〔国際単位/mgタンパク質〕		P 値
	16L：8D	8L：16D	
ヘキソキナーゼ+グルコキナーゼ	0.020±0.002	0.021±0.002	N.S.
グルコース6-リン酸デヒドロゲナーゼ	0.011±0.002	0.022±0.008	0.01-0.02
6-ホスホグルコネート デヒドロゲナーゼ	0.050±0.006	0.043±0.006	N.S.
ホスホフラクトキナーゼ	0.016±0.005	0.024±0.007	N.S.
フルクトース1,6-ビスホスファターゼ	0.116±0.011	0.119±0.018	N.S.
フルクトース1,6-ビスリン酸アルドラーゼ	0.096±0.021	0.099±0.015	N.S.
細胞質性グリセロリン酸デヒドロゲナーゼ	0.602±0.026	0.321±0.021	<0.001
ビルビン酸キナーゼ	0.051±0.015	0.049±0.010	N.S.
乳酸デヒドロゲナーゼ	0.869±0.052	2.005±0.106	<0.001
リンゴ酸デヒドロゲナーゼ	0.459±0.076	0.401±0.063	N.S.
リンゴ酸炭酸脱水素	0.402±0.041	0.752±0.068	<0.001
NADP+イソクエン酸デヒドロゲナーゼ	0.235±0.040	0.464±0.047	0.001-0.01
グルタチオンレダクターゼ			
比活性〔国際単位/g肝臓〕			
	16L：8D	8L：16D	
コハク酸デヒドロゲナーゼ	4.672±0.494	8.949±0.898	<0.001
ミトコンドリアグリセロリン酸デヒドロゲナーゼ	0.196±0.053	0.194±0.036	N.S.
コリンデヒドロゲナーゼ	0.267±0.029	0.559±0.060	<0.001

[注] 1. 動物は35日齢から80日齢まで16L：8Dあるいは8L：16D照明条件で飼育したものをを用いた。
2. 値は5羽の平均値±標準偏差で表示している。
3. N.S.は有意差なしを意味する。

図2 3週齢まで8L：16D処理したブロイラーの肝臓 AspAT と AlaAT の活性におよぼすいろいろの照明の影響 [山田・田中(1995)]¹²⁾
*印は24L：0Dとの間に有意差あり (p<0.05)

に大きな影響を及ぼしている。

4.1 生体リズムの種類と光周性

リズムの周期には神経インパルスや脳波のように1秒以下のものから、家畜や家禽での季節繁殖活動のように年単位に及ぶものまである。通常、生体リズムの種類を周期の時間の長さによって区別している。1日は24時間であるが、24±4時間周期のリズムを、ほぼ(circa)1日(dies)というラテン語にもとずいて、サーカディアンリズム(circadian rhythm)または概日リズムと呼び、ヒトやいろいろの動物の多くの行動や生活様式がこれに入る。小動物の睡眠は60-90分の周期で繰り返されるが、このように24±4時間の周期よりも短いリズムをウルトラディアン(ultradian rhythm)と呼ぶ。雌ラットの性周期は4-5日であり、24±4時間周期よりも長いので、インフラディアンリズム(infradian rhythm)と呼び、ほぼ1年の周期の活動をサーカニアルリズム(circannual rhythm)または概年リズムと言う。いろいろな生体リズムのうちで、最も多く、かつ身近に感じられるものはサーカディアンリズムであろう。

4.2 生体リズムの時計機構と光受容器

各生物の体内時計はおのの地球の自転周期に近い独自のサーカディアン時計を持ち、昼夜サイクルにおいては約24時間の周期を示すが、その時刻修正の手がかりは光のサイクルである。体内時計は同調機構(リセット機構)、発振機構(計時機構)、出力機構の3機構から構成され、哺乳類、鳥類、昆虫類ではサーカディアン時計の同調機構や発振機構と光受容器との関連性が検討されている¹³⁾。現在、哺乳類の体内時計は視交差上核にあり、外部環境の光情報は眼で受ける。他方、ニワトリやスズメなどの鳥類では松果体が受容器と振動体の役割を果たしている主時計であり、視交差上核は副次的な時計と考えられている。しかし、鳥類の視交差上核が自律オシレータである可能性が示唆されている。最近、哺乳動物の体内時計の研究が進み、メラトニン受容体がクローニングさ

れ、体内時計のある視交差上核で高濃度に発現していることが明らかにされた¹³⁾。

4.3 生体機能のリズム

生体機能のリズムとして、睡眠-覚醒リズム、体温リズム、ホルモン分泌リズム、摂食や飲水行動リズム及び精神活動などに関する特有なサーカディアンリズムが存在し、これらのリズム形成には明暗サイクルが重要な役割を果たしている。人間などの高等動物に対して、時間的・空間的变化が生じると、異動先の生活リズムと生体リズムとの非同期が起こる。この非同期の状態が異動先の生活リズムに同調するまで心身の不調が継続する状態が、いわゆる時差ボケといわれる。人間の場合、時差ボケ症候群として睡眠障害、精神作業能力の低下などが指摘されている。最近、時差ボケ、うつ病、睡眠-覚醒リズム障害、痴呆老人で見られる夜間徘徊などはリズムそのもののリズム障害と考えられている。これらの生体リズム異常を治療する方法として、メラトニンなどの利用法が検討されている。

5. 家禽・家畜などの生産機能

家禽・家畜の繁殖や代謝機能が照明条件によって影響を受けるので、光放射が生産機能に影響を及ぼすことは容易に推察される。それ故、生産機能を十分に発揮させる光刺激の与え方、つまり、乳、肉、卵などの生産活動を行う家畜や家禽にとって適切な明期と暗期の設定方法を作成することが重要な課題となる。

5.1 産乳と光放射

乳牛による乳生産量は分娩後の時間経過によって変動する。普通分娩後、2-3ヵ月頃まで増加しその後徐々に減少する。この最高産乳量時期を経過した産乳減少期に光放射の有意な効果が認められた。図3のように、24時間連続照明での乳量の減少速度と比較して、16L：8Dでは産乳量の減少率も有意に低くなり、結局総生産量及び飼料の利用率が高くなった。1日1頭当たりの産乳量の差が2-3 kg/日とすると、年間300日の総産乳量は

図3 産乳量に及ぼす18L：6Dあるいは24L：0D照明の影響 (Marcek and Swarson)(1984)¹⁴⁾より改変)

600-900kg/頭の差が生じることになり、乳牛の飼養頭数によってはかなりの生産量の差になる。産乳量同様乳タンパク質量や無脂固形分量も16L：8Dや18L：6Dなどの長日条件で増加することが知られている¹⁴⁾。

5.2 産肉と光放射

産肉機能は家畜・家禽の成長と密接に関係する。ウシ、ヤギ、ヒツジ、ブタなどの成長にとって、自然日長や24時間連続照明よりも1日の照明条件を16L：8Dや14L：10Dのような長日照明で暗期の入った光放射がより有効であった。特に、若雌牛の成長に関しては、光放射を受ける若雌牛の発育ステージが重要である。性成熟前の若雌牛では、成長に対する長日と短日処理効果は有意で無かったが、性成熟後では8L：16Dの短日処理が増体量や脂肪量の蓄積速度において有意な影響を及ぼした¹⁵⁾。他方、家禽における肉生産は主にブロイラー養鶏でなされ、飼料効率の向上をねらった飼養管理体制が当初から模索された。実際の現場では、5-20lx程度の光を用いて23時間連続照明が実施されているが、最近、産卵鶏の場合と同様に、ブロイラーに1日当たり多周期の光放射を行う方が単周期処理よりも増体に効果的であることが報告された¹⁶⁾。増体量はブロイラーの成長の良き指標であるが、必ずしも屠体形質の良き指標とはならない。最近の厄介な問題の一つとして腹腔内脂肪の過剰蓄積がある。この現象は摂取した飼料が肉を構成するタンパク質に変換される比率が小さく、むしろ脂肪に変換される割合が大きいことから、腹腔内や他の個所に脂肪が蓄積することである。過度の腹部脂肪の蓄積は高温ストレス耐性を弱くし、さらに屠体解体処理に際して腹部脂肪の処理問題を生じている。現在、脂肪をタンパク質に変換し良質の肉を生産するために、照明条件、腹部脂肪量、肝臓酵素の活性、肝臓での脂肪とタンパク質への分配率などについての関係が鋭意検討されている。

5.3 産卵と光放射

一般的に、家禽の繁殖機能は1日当たりの明期時間が13-14時間以上の長日条件で活発になる。産卵機能も一種の繁殖機能であるので、長日条件で維持され短日条件で退行する。従って、採卵鶏に対するいろいろの照明方法が提唱された。長日条件を上手に設定し、その他の要因の管理により、比較的高い産卵率と安定した産卵持続性が達成された。しかし、生物機能の開発限界から判断すると必ずしも現在の結果が最高の状態とは言えず、まだ開発の余地があると判断される。最近、高性能の電子機器および環境制御装置を装備したウインドレス（無窓）鶏舎の普及に伴い、いろいろの光環境を設定することが実際に可能となり、実際の飼養現場に多くの照明システムが導入されている。これらの例の内容について述べることを省略するので他の文献を参照して戴きたい^{1,10,17)}。また、光の質も家禽の産卵機能や卵質に影響を

与える。いろいろの波長組成の光源を用いて七面鳥に照射すると、赤色光で卵重と卵白重、青色光で卵殻重が大きくなることは卵質が光の波長で制御されることを示唆している¹⁸⁾。

おわりに

これまでに、動物と照明に関して、光放射の特性、動物の光受容器と視覚、高等動物の繁殖及び代謝機能、体内時計およびリズム機構、家畜・家禽の生産機能などについて述べた。これらの内容は特別の人為的操作が入らない自然環境あるいは家畜・家禽の生産機能を発揮させるための光環境の造成を前提とした時の結果である。本特集で取り扱っている屋外照明は自然の光環境における人為的な夜間照明あるいは暗期の人為的な光中断に相当し、いろいろの光刺激効果をもたらすと思える。しかし、動物の生理・生産機能は多様性に富むので、すべての動物に良い効果のみをもたらす統一的な照明方法を作出する事は非常に困難である。むしろ、突然の閃光や長期の屋外照明によって、動物の生体リズムへの悪影響、あるいは家畜・家禽の飼養環境の乱れによる生産機能の低下や動物個体の驚きや異常行動による損耗が懸念される。それゆえ、どうしても屋外照明を行う時には自然生態系の維持は勿論のこと、屋外照明の範囲で生活している動物の生理特性や生産形質などを事前に慎重に検討することが必要である。特に、人間生活の便利性のみにもとずいて屋外照明を実施しないことが重要であるし、他の生物の生理・生態を考慮した照明技術の開発が必須である。

参考文献

- (1) 山田眞裕：高等動物と光放射「光バイオリングストーリー」(照明学会編) オーム社, pp.43-67 (1992)
- (2) 山田眞裕：家畜の代謝と生産機能におよぼす温度および光環境の影響, 「農業生産と環境システム」(第4回) 講演要旨集, pp. 11-28 (1988)
- (3) 立田栄光ら：昆虫の神経生物学, 培風館, p.251 (1979)
- (4) 富永佳也編 昆虫の脳を探る, 共立出版 p.280 (1995)
- (5) 山田眞裕：家禽の生理機能における光放射の意義, 第21回照明学会全国大会講演論文集, pp.146-149 (1988)
- (6) 吉沢透・吉田真平：視物質の退色過程, 生体の科学38-4, pp. 261-268 (昭62)
- (7) 市川一寿：桿体外節における光情報伝達機構の理論モデル, 38-4, pp.276-283 (昭58)
- (8) 大塚輝爾：油滴を持つ錐体視細胞の色光感度, 蛋白質核酸・酵素(臨時増刊) 34-5, pp.605-613 (平元)
- (9) 本間運隆：鳥類の生殖腺活性リズムと光感受性, 蛋白質・核酸・酵素(臨時増刊) 27-2, pp.355-364 (昭57)
- (10) 山田眞裕：動物生産と環境調節, 新版「生物環境調節ハンドブック」(日本生物環境調節学会編) 養賢堂, pp.234-248 (1995)
- (11) M. Yamada: Photoperiod dependent activities of cytoplasmic L-glycerol 3-phosphate dehydrogenase and other enzymes in liver and kidney of male Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*, *Comp. Biochem. Physiol.* 57A, 231-236 (1977)
- (12) 山田眞裕・田中正仁：プロイラーの成長と肝臓酵素の活性におよぼす照明時間の影響, 農林水産省畜産試験場 研究成果情報(畜産) 9, 55-56 (1995)
- (13) 柴田重信：光による体内時計リセットの情報伝達機構蛋白質・核酸・酵素, 40-16, 2408-2417 (1995).
- (14) J. M. Marcek, L. W. Swanson: Effect of photoperiod on milk production and prolactin of Holstein dairy cow, *J. Dairy Sci.* 67, 2380-2388 (1984)
- (15) S. A. Zinn et al.: Effects of photoperiod on growth, carcass composition, prolactin, growth hormone and cortisol in pre-pubertal and postpubertal Holstein heifers, *J. Animal Sci.* 63, 1804-1815 (1986).
- (16) N. A. Cave: The effect of intermittent light on carcass quality, feed efficiency and growth of broilers. *Poult. Sci.* 60, 956-960 (1981)
- (17) K. W. Rowland: Intermittent lighting for laying fowl. *World's Poult. Sci. J.* 41, 5-19 (1985)
- (18) R. Pyrzak, T. D. Siopes: Effect of light quality on erratic egg laying of caged turkey hens, 65, 795-800 (1986).