

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 15 日現在

機関番号：17601

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2015

課題番号：24657018

研究課題名(和文)哺乳動物の季節繁殖制御機構に性差を構築するメカニズムの解明

研究課題名(英文) Study on mechanisms in constructing sex-specific variation in the response to environmental cues regulating seasonal reproduction.

研究代表者

坂本 信介 (Sakamoto, Shinsuke)

宮崎大学・農学部・講師

研究者番号：80611368

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：複数地域での野外調査や飼育下での繁殖生理状態の観察から、アカネズミの繁殖期の地域変異を確認した。餌の影響よりも、環境温度の影響で、このような多型が生じている可能性が示唆された。一方、室内での休眠実験の結果から、秋-春繁殖集団の個体でも、春-秋繁殖の個体同様、雌雄ともに冬季適応を示すことが分かった。つまり、通常の光周性を持つにも関わらず、繁殖期が環境条件に応じて適切な時期へとシフトしていると考えられる。繁殖期の多型は表現型可塑性で維持されている可能性が高い。また、オスの精子が熱に弱いとの一般論に反し、暑熱がメスの繁殖生理に強い影響を及ぼすことが、季節応答に雌雄差が生じる主要因だと考えられる。

研究成果の概要(英文)：Field studies on wild populations and observations on reproductive physiology of individuals from laboratory breeding stock could confirm geographical variation in breeding season of *Apodemus speciosus*. It is suggested that not food conditions but ambient temperature would strongly impact in causing such a unique variation. The patterns of daily torpor in laboratory condition indicate short-day breeders may demonstrate similar winter adaptations to long-day breeders. This suggests that short-day breeders have the same photoperiodic response as long-day breeders, although they have converse breeding physiological response. There is the possibility that hot stress will directly constraint female breeding condition, and male directly respond to female reproductive physiology.

研究分野：生態・行動

キーワード：性差 温周性 光周性 環境温度 繁殖 季節

1. 研究開始当初の背景

生物は季節変化を日長の変化によって感知し、これに応じて体内の生理調節を行う光周性を示す。哺乳動物は日長に応じメラトニンの分泌量を変えることで光周性を制御しているが、光周性が支配する形質には性差が存在する。例えば、ウマのオスは精子生産を通年行うが、メスの性腺活動は春のみ活発となり、齧歯類の休眠率はメスで高い。ヒトの季節性疾患には女性患者で重篤な場合があり、このような疾患の生起率は地域によって異なっている。これらの現象は、何らかの環境要因が性特異的な季節応答を制御することを強く示唆する。

育子を担うメスがオスより鋭敏な季節応答性を獲得することは極めて適応的である。近年、地球温暖化が動物の季節繁殖や生存に及ぼす影響が危惧されており、また、マウス系統でのメラトニン生成能の発見により、哺乳類の季節繁殖制御機構は注目されている。“光周性が支配する季節繁殖の原因が分からない性差”は、生物が示す多様な環境応答の進化を考える上で、新規研究課題になりうる。しかし、哺乳動物の繁殖研究の多くは実験動物や家畜で進められてきた。また、研究例が、生理応答が斉一なオスに偏っており、環境応答性が高い野生種での研究やメスでの研究が進んでいるとは言い難い。

これに関し、それぞれユーラシア大陸、北アメリカ大陸で適応放散を遂げた *Apodemus* 属、*Peromyscus* 属の齧歯類は繁殖期に地域変異を示し、このような変異の形成に環境温度の影響が指摘されてきた。古くから環境温度は脊椎動物の繁殖に何らかの影響を及ぼすと考えられてきたが、繁殖を誘導する役割を果たすかどうかについては未だに不明である。したがって、これらの動物はユニークな対象になりうるが、我が国固有のアカネズミ (*A. speciosus*) は室内導入による生理状態の攪乱が顕著で、また、小型種であるため血中ホルモン値の反復測定が不可能であり、生理応答の季節変化の抽出が課題であった。

2. 研究の目的

本研究は、季節繁殖の進化プロセスにおいて雌雄で異なる選択圧が作用するとの仮説を、繁殖期に希有な地理的変異を示す我が国固有の齧歯類アカネズミを用いて検証した。

具体的には、季節的な繁殖生理応答に性差

が存在するかをまず確かめた上で、繁殖期が形成されるメカニズムを検証し、「哺乳動物の季節繁殖制御機構に性差を構築する要因の解明」および「将来的な光周性研究に好適な齧歯類材料の探索」を目的とする。

3. 研究の方法

(1) 季節繁殖の地域変異の確認と繁殖期の環境温度への依存性の検証

アカネズミの季節繁殖の地域変異は、地域ごとの報告を総括して示唆されたものであり、同一研究グループが統一的な評価基準で評価したことがなかった。そこで、宮崎県の複数地点、茨城県つくば市、長野県上田市菅平高原の3地域で捕獲調査をおこない、繁殖期の地域変異を確かめた。つくば市と菅平高原は日照時間の季節変化は良く似ているが、高標高の菅平高原は寒冷で、北海道の札幌や旭川などと良く似た環境温度を示す。

また、宮崎市の集団で撒き餌をおこない、季節繁殖パターンが餌条件によって変わるかを確かめた。

(2) 飼育下繁殖コロニーの確立

物理的環境条件の季節変化に対する繁殖生理応答を直接検証するためには、飼育下で環境条件を制御した実験アプローチが有効である。しかし、アカネズミは飼育下で難繁殖であり、このような実験に用いることが非常に困難とされてきた。そこで、まず半野外施設で雌雄の繁殖生理状態の季節変化を詳細に調べ、その上で、飼育下でも良い繁殖状態を示す個体を選抜し、本種の継続的な繁殖を試みた。

(3) 物理的環境条件の季節変化に対する繁殖生理応答の直接的検証

(2) で作出した飼育下繁殖コロニーから選抜した個体と野外から採集した個体を用いて、光周性自体に性差があるのかあるいは日長以外の要因による光周性への修飾作用が雌雄で異なるのかを室内・半野外実験で調べた。

(4) 繁殖と休眠の使い分けの検証

哺乳類の光周性と温周性は冬眠などの休眠現象で良く調べられてきたため、繁殖生理応答を調べると同時に休眠現象を調べること、季節変化に対する生理応答をより詳細に検討することが出来る。そこで、秋-春繁殖集団の休眠現象を実験室下で調べた。

その後、野外で自由活動する個体の体温変

動を調べ、秋-春に繁殖する集団では、実際に冬季の野外で、休眠と繁殖をどのように使い分けているかを確認した。

4. 研究の成果

(1) 季節繁殖の地域変異の確認と繁殖期の環境温度への依存性の検証

宮崎県の複数地点、茨城県つくば市、長野県上田市菅平高原の3地域で、アカネズミの繁殖期に地域変異があることが確認出来た(ただし、つくば市のデータは過去に自身が採集したものをを用いた)。宮崎県の平地では秋から春にかけての年一峰型、つくば市では夏と冬に繁殖を休止し、春と秋に繁殖する年二峰型、菅平高原では春から秋にかけて繁殖する年一峰型の繁殖期を持っていた。

宮崎市の集団では撒き餌をおこなっても季節繁殖パターンが変わらなかった。なお、つくば市の場合も、撒き餌によって繁殖期が変化しない事を過去に確認している。餌の影響がみられなかったことに加え、つくば市と菅平高原は日照時間の季節変化は良く似ているが、菅平高原の方がかなり寒冷であることから、両者の繁殖パターンの違いには環境温度の影響が極めて強いことが示唆された。さらに、年二峰型の繁殖パターンを持つ、つくば市の集団ではオスのみが夏季も繁殖状態を示すことが確認された。このことから、オスよりもメスの方が夏季に繁殖状態を抑制していると考えられた。

(2) 飼育下繁殖コロニーの確立

餌条件や日長と環境温度の季節変化など、さまざまな環境条件を変化させた飼育方法を試した。その結果、中蓋を用いた飼育法によって、恒常条件の飼育下で難繁殖である本種を継続的に繁殖させることに成功した。

(3) 物理的環境条件の季節変化に対する繁殖生理応答の直接的検証

飼育下繁殖コロニーから選抜した個体と野外から採集した個体を用いて、光周性自体に性差があるのかあるいは日長以外の要因による光周性への修飾作用が雌雄で異なるのかを半野外・室内実験で調べた。光周性による繁殖の制御はメスよりもオスで斉一で、暑熱はメスの繁殖生理に強く影響するが、オスには強い影響を与えず、反対に冬季はメスよりもオスの繁殖能が若干下がる傾向にあった。

(4) 繁殖と休眠の使い分けの検証

秋-春繁殖集団の休眠現象を実験室下で調べたところ、雌雄ともに短日・寒冷下で最も休眠を発現した。

野外で自由活动する個体の体温変動から、秋-春に繁殖する個体が、実際に冬季の野外で休眠と繁殖をどのように使い分けているかを確認した結果、野外では冬季に休眠をせず、オスは冬季になるに従って体温を下げたが、メスはむしろ高い体温を保ち、生殖腺を発達させ続けた。

【まとめ】

複数地域での野外調査や飼育下での繁殖生理状態の詳細な観察から、野外での繁殖生理の季節応答は、確かに地域集団で異なっており、餌の影響よりも、環境温度が生理状態に影響を与えることによって、このような多型が生じている可能性が示唆された。一方、室内での休眠実験の結果から、秋-春繁殖集団の個体でも、春-秋繁殖の個体同様、雌雄ともに冬季適応を示すことが分かった。つまり、通常の光周性を持つにも関わらず、繁殖期が環境条件に応じて適切な時期へとシフトした状態であると考えられる。繁殖期の多型は表現型可塑性で維持されている可能性が高い。また、オスの精子が熱に弱いとの一般論に反し、暑熱がメスの繁殖生理に強い影響を及ぼすことが、季節応答に雌雄差が生じる主要因だと考えられる。

一連の研究を通じて、申請者は、我が国固有のアカネズミの繁殖期の地理的変異は、メスの鋭敏な季節応答性とオスのメスへの応答性によって生じることを示した。目的にしていた「哺乳動物の季節繁殖制御機構に性差を構築する要因の考察」および「光周性研究に好適な齧歯類材料の探索」を実施できた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 7 件)

1. The effects of maternal presence on natal dispersal are seasonally flexible in an asocial rodent.

Sakamoto SH, Eto T, Okubo Y, Shinohara A, Morita T, Koshimoto C.

Behavioral Ecology & Sociobiology, Vol. 69, 1075-1084. 2015. (査読有)

2. Trap distance affects the efficiency and

robustness in monitoring the abundance and composition of forest-floor rodents.

Sakamoto SH*, Suzuki SN, Koshimoto C, Okubo Y, Eto T, Suzuki RO.

Journal of Forest Research, Vol. 20, 151–159. 2015. (査読有) *Corresponding author

3. Magnitude of food overabundance affects expression of daily torpor.

Eto T, Hayashi R, Okubo Y, Kashimura A, Koshimoto C, **Sakamoto SH***, Morita T.

Physiology & Behavior, Vol. 139, 519–523. 2015. (査読有) *Corresponding author (本研究を通じて得られた成果を間接的に用いました)

4. Chromosomal Aberrations in Wild Mice Captured in Areas Differentially Contaminated by the Fukushima Dai-Ichi Nuclear Power Plant Accident.

Kubota Y, Tsuji H, Kawagoshi T,..., **Sakamoto SH**, Yoshida S. (他 13 名, 17 番目)

Environmental Science & Technology, 49, 10074–10083. 2015. (査読有) (本研究を通じて得られた成果を間接的に用いました)

5. Huddling facilitates expression of daily torpor in the large Japanese field mouse *Apodemus speciosus*.

Eto T*, **Sakamoto SH***, Okubo Y, Koshimoto C, Kashimura A, Morita T.

Physiology & Behavior, Vol. 133, 22–29. 2014. (査読有) *Equally contributed authors (本研究を通じて得られた成果を間接的に用いました)

6. アカネズミ (*Apodemus speciosus*) の自然交配による繁殖を誘導できる飼育交配手法. 酒井悠輔, **坂本信介***, 加藤悟郎, 岩本直治郎, 尾崎良介, 江藤毅, 篠原明男, 森田哲夫, 越本知大.

哺乳類科学, 第 53 巻, 57–65. 2013. (査読有) *Corresponding author

7. Seasonal habitat partitioning between sympatric terrestrial and arboreal Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*, in spatially heterogeneous environment.

Sakamoto SH*, Suzuki SN, Degawa Y, Koshimoto C, Suzuki RO.

Mammal Study, Vol. 37, 261–272. 2012. (査読

有) *Corresponding author

[学会発表] (計 5 件)

1. Sex-specific variation in the response to environmental cues regulating seasonal reproduction.

Sakamoto SH.

The 7th EAFES (The East Asian Federation of Ecological Societies) International Congress, 2016 年 4 月 21 日, 韓国 (Daegu)

2. 暖地へのチャレンジが哺乳動物の繁殖・飼育ストレスに与える影響 (招待講演) .

坂本信介.

第 7 回日本暖地畜産学会 企画セミナー「畜産学のフロンティア」, 2014 年 9 月 25 日, 宮崎観光ホテル (宮崎県・宮崎市)

3. 南九州のアカネズミを用いて齧歯類の繁殖形質の可塑性に迫る (招待講演) .

坂本信介, 篠原明男, 越本知大.

第 32 回九州実験動物研究会総会・第 34 回日本実験動物技術者協会九州支部会研究発表会合同大会 シンポジウム「南九州の野生齧歯類」, 2014 年 9 月 25 日, 宮崎観光ホテル (宮崎県・宮崎市 (2 と同会場の別室にて開催))

4. 寒冷適応と社会関係の季節変化.

坂本信介 (企画) .

日本哺乳類学会 2014 年度大会 企画シンポジウム「フィールドでの現象を実験室で検証する」, 2014 年 9 月 5 日, 京都大学吉田キャンパス (京都府・京都市)

5. アカネズミのメスはときどき動く.

坂本信介 (企画) .

日本哺乳類学会 2012 年度大会 自由集会「うごくオス, うごかないメス」, 2012 年 9 月 23 日, 麻布大学 (神奈川県・相模原市)

[図書] (計 2 件)

1. アカネズミの社会行動——雌の分散行動の可塑性.

坂本信介.

日本のネズミ (本川雅治 編), 東京大学出版会, 2016 (240 頁)

2. 2-2 齧歯類, 2-2-3 その他の齧歯類, 4-4 行動解析, 5-5 学術研究上の目的で野生鳥獣の捕獲等に必要な手続き.

坂本信介.

大・中・小動物実験プロトコール (宮崎大学動物実験プロトコール編集委員会 編), 宮日文化情報センター, 2016 (146 頁)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

出願年月日:

国内外の別:

○取得状況 (計 0 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

取得年月日:

国内外の別:

[その他]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

坂本 信介 (SAKAMOTO, Shinsuke)

宮崎大学・農学部・講師

研究者番号: 80611368

(2) 研究分担者 なし

(3) 連携研究者 なし