

鳥類の繁殖期は秋から始まる？

酒井 秀嗣^{1,2} 佐藤 恵^{1,2} 若林 修一^{1,2}

Does the breeding period of birds start in autumn?

Hidetsugu Sakai^{1,2}, Megumi Sato^{1,2} and Shuichi Wakabayashi^{1,2}

Abstract

Among the breeding periods of vertebrates in the high and middle latitudes, those of mammalian and avian species are believed to be regulated by photoperiods. However, the results of research into annual changes in gonadotropin and sex steroid levels in birds show that hormonal secretion is activated long before the days begin to lengthen. Re-examination of data obtained from common pheasants, bobwhites and mandarin ducks proved the existence of changes in hormone secretion during non-breeding periods, although hormonal activities were very low and lasted for only a short time. In the birds examined, the secretion of estradiol-17-beta by female individuals increased gradually and in small but statistically significant amounts. Some of the males showed temporarily high levels of luteinizing hormone or testosterone during the non-breeding period. This slight increase in hormone secretion may be ascribable to territorial song activities. These facts indicate that pre-breeding activity actually begins in late summer or autumn of the previous year.

Key words: Aves, breeding periods, photoperiod, sex steroid

緒 言

日本では、正月にウグイスを囀らせるために夜間に照明を点けて飼育する「ウグイスの夜飼い」が江戸時代から行われている。このように、日照時間を長くすると繁殖を早められることは、古くから経験的に知られていたと推測される。この現象の科学的な解明は1925年のRowanの研究¹⁾が嚆矢となり、同時期に植物の開花に関連して「光周期」という用語も提唱された²⁾。以後、光条件と鳥類の繁殖に関する多くの研究が行われ、日長が一定以上になると生殖

腺刺激ホルモンの分泌が活発になり、性腺の発達が促されて繁殖期を迎えることが明らかにされている。現在では、鳥類のみならず中・高緯度地方に生息する脊椎動物の繁殖期は日長によって規定されると“教科書”には記されている。

我々は、鳥類において内分泌系がどのように繁殖を調節しているかを、ホルモン分泌の周年変化から明らかにしようとしてきた。これらの研究の結果は種によってやや異なったものの、中高緯度地方の鳥類にはほぼ共通したものであった。つまり、生殖腺刺激ホルモンや性ホル

¹ 日本大学歯学部生物学教室

² 日本大学歯学部総合歯学研究所機能形態部門

〒101-8310 東京都千代田区神田駿河台1-8-13

(受理: 2005年9月30日)

¹ Department of Biology, Nihon University School of Dentistry

² Division of Functional Morphology, Dental Research Center
Nihon University School of Dentistry
1-8-13 Kanda-surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo 101-8310, Japan

モンの分泌は繁殖期前から活発になり、産卵、営巣期を経て雛が巣立つとそれらのホルモンの値は検出限界程度まで低下した。その頃に換羽が始まり、それらのホルモン濃度はこれから翌春までは低い値で推移した。

しかし、我々の測定結果では冬至を過ぎてはいるものの十分に日長が長いとは言えない時期から生殖腺刺激ホルモンなど分泌が活発になってきた。また、オスでは非繁殖期である秋に一時的にホルモン分泌が高まる現象が観察され、メスでも性ホルモンのわずかな変動が認められた。そこで、これらのホルモン変動が意味を持つものかどうかを検証してみた。

材料と方法

1. 実験動物

ニホンキジ (*Phasianus colchicus*)：埼玉県養鶏試験場の屋外ケージでオス 1 個体とメス 5 個体ずつで飼育されていた 1 歳齢の個体のうち、オス 5 個体、メス 15 個体から約 2 週間毎に採血し、血漿中の黄体形成ホルモン (LH), 濾胞刺激ホルモン (FSH) の濃度を測定した。さらに、オスではテストステロン (T), メスではエストラジオール- 17β (E_2) およびプロゲステロン (P_4) の濃度を測定した³⁾。

コリンウズラ (*Colinus virginianus*)：気温および日長が屋外の環境と同じになるよう窓を取り扱った小屋を藤沢市に設置し、性成熟に達した個体をつがいで飼育した。飼育個体を 2 群に分けて交互に隔週採血を行い、オスでは T, メスでは E_2 および P_4 の濃度を測定し、2 群を合わせて毎週採血したものとして結果を処理した。

オシドリ (*Aix galericulata*)：東京都井の頭自然教育園で飼育されている個体群から 2 つがいを選び、屋外ケージで飼育した。採血は毎週実施し、さらにオスでは T, メスでは E_2 および P_4 の濃度を測定した。

2. ホルモンの測定

いずれのホルモンも 2 抗体法による放射免疫検定法 (RIA) によって測定した。LH および FSH は Sakai と Ishii⁴⁾ の方法によって行った。また、キジの性ステロイドホルモンは血漿からジエチルエーテルで抽出後、Sephadex LH-20 (Pharmacia, Uppsala) によるカラムクロマトグラフィーによって得た分画を試料とし、帝国臓器 (川崎) 製の抗血清と Amarsham International (Buckinghamshire) のトリチウムラベルのホルモンをトレーサーに用いた。コリンウズラおよびオシドリのホルモンは市販のキットを用い、佐藤と酒井の方法^{5,6)}によって測定した。

統 計

統計パッケージ SPSS 8.0.1 J for Windows (SPSS, Chicago) を用いた。また、フリードマンの検定は石居⁷⁾および市原⁸⁾に従って計算プログラムを作成した。

結 果

キジの産卵は 4 月下旬から 7 月上旬まで観察された。メスの FSH 以外のホルモンは、産卵終了前後に年間のほぼ最低値に近い値まで減少した (図 1)。8 月上旬から翌年の 2 月上旬まで、 E_2 は低い値のまま推移していたが、この期間の値を用いて回帰分析を行った。この結果、直線回帰は有意 ($p < 0.05$) で、回帰直線の傾きは 4.44 (2.52–6.31) (平均値および 95% 信頼区間) であった。一方、オスでは、9 月あるいは 10 月に LH の値が非常に高くなる個体があった。フリードマンの検定の結果、この変動は有意 ($p < 0.05$) であった。また、産卵終了とほぼ同時期に T が低下したが、年間の最低値が得られた 12 月下旬に至るまでの期間は、低いながらもその数倍の水準で推移していた。

オシドリは、2 月から性ホルモンの分泌が高

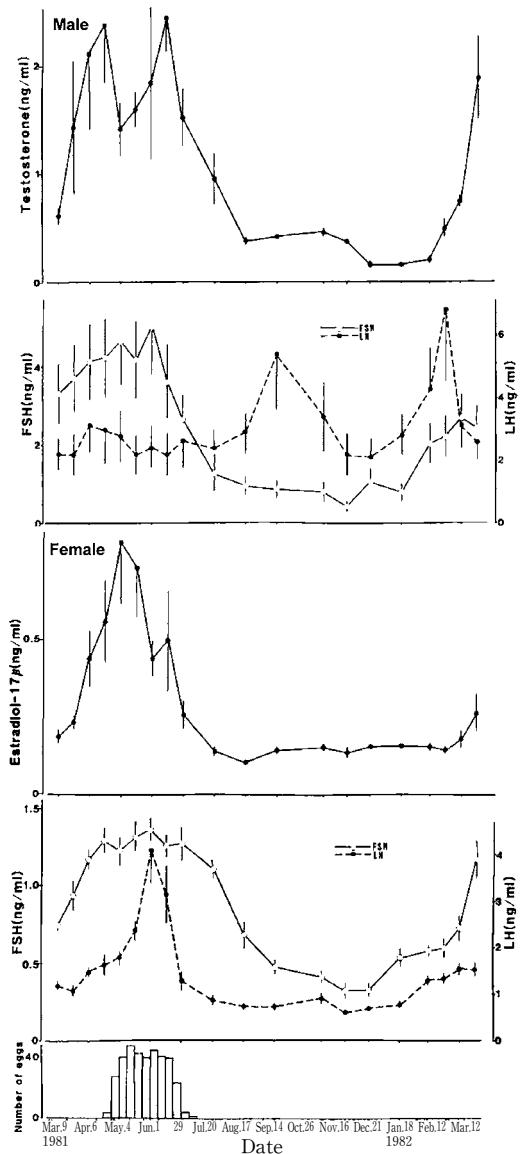


図1 キジの血中ホルモン濃度および産卵数の変化

オスのテストステロン(上段), オスの黄体形成ホルモン(破線)および滌胞刺激ホルモン(実線)(2段目), メスのエストラジオール-17 β (3段目), メスの黄体形成ホルモン(破線)および滌胞刺激ホルモン(実線)(4段目), メス15個体の1週間毎の産卵数(下段)(Sakai and Ishii, 1986より改変)

まり, 5月上旬に産卵を開始した。その後抱卵に入ったが, その時にはTやE₂の血中濃度は低下し, 6月から7月にかけて換羽した。次の繁殖までは, 両ホルモンとも低い値のままであった(図2)。1999年5月下旬から翌年2月上旬および7月下旬から12月中旬のメスのE₂の測定値を回帰分析したところ, 直線への回帰は前者は強度有意($p<0.001$)で回帰直線の傾きは0.57(0.15-0.70), 後者は有意($p<0.05$)に直線に回帰して傾きは0.26(0.16-0.36)であった。また, オスのTは, 多くの試料が検出限界以下であったが, 9月から12月上旬間での間に4ないし5回短期間でかつわざかな血中濃度の上昇が認められた。

コリンウズラは3月上旬からE₂およびTの濃度が上昇し, 5月にから7月下旬まで高い値を維持した。その後減少に転じて, 9月上旬あるいは中旬には最低値になった。以後, 翌年2月までは低い値が続き, オスのTはすべて検出限界以下であった。メスのE₂は, 10月上旬から2月中旬までの間にわずかずつ増加し, 直線への回帰は高度に有意($p<0.001$)で, 回帰直線の傾きは0.21(0.16-0.27)であった(図3)。

考 察

鳥類の生殖腺の発達には一定以上の日長が必要とされている^{9,10}。12月下旬の冬至を過ぎると日長は次第に長くなり, 3月中旬に至って12時間を超える。東京付近では, 春分以前から様々な鳥のさえずりが聞かれ, 巣作りも見られる。オシドリのオスは繁殖期特有の鳴き声を出し, メスを追尾する。キジのオスも「ケーン」という鋭い鳴き声を発し, 繩張りを睥睨するようになる。また, 目の周りの赤い肉垂が鮮やかになってくる。こうした行動が観察される以前から生殖腺刺激ホルモンや性ステロイドホルモンの分泌も活発になっている。産卵, 抱卵, 育雛といった直接的な繁殖行動は, ある程度日長が長く

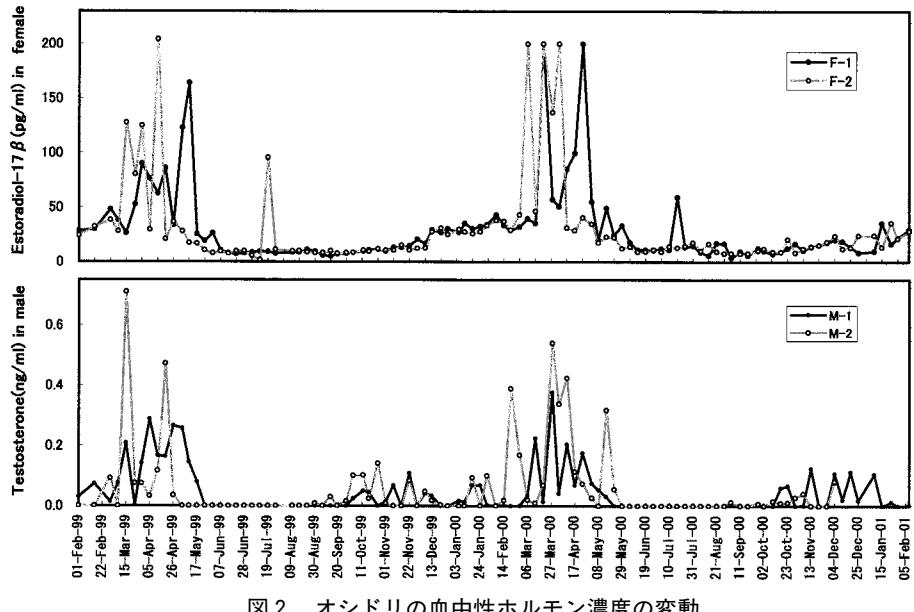


図2 オシドリの血中性ホルモン濃度の変動

2つがいのうちメスのエストラジオール-17 β （上段）およびオスのテストステロン（下段）の変動

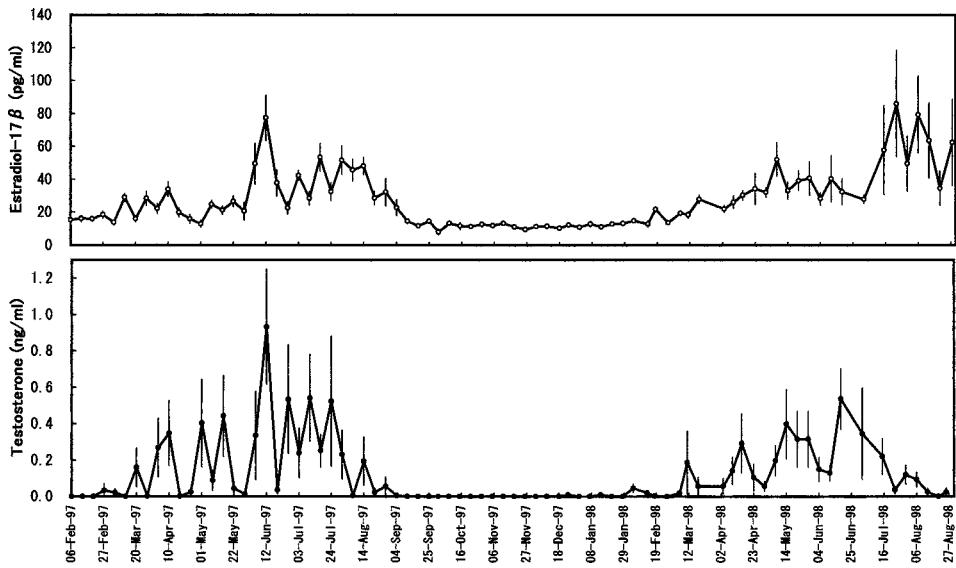


図3 コリンウズラの血中性ホルモン濃度の変動

メスのエストラジオール-17 β （上段）およびオスのテストステロン（下段）の変動、縦棒は標準誤差

なってから見られるが、それに至るまでの行動
はまだ日照時間が時期から始まっている。さら
に、繁殖終了後にホルモン分泌は低下して翌年

の繁殖まで低いまま推移するが、この期間にも
微妙に変化していることが判明した。

本研究で解析したキジ、オシドリ、コリンウ

ズラの3種とも、この期間にメスのE₂がわずかずつ増加していることが、回帰分析によって明らかになった。いずれも直線回帰は統計的に有意で、回帰直線の傾きは正の値が得られた。また、キジのオスでは秋に一時的にLHの分泌が高まり、同時期にTもわずかに分泌されていた。同様に、オシドリのオスもTがわずかな上昇ではあるが、繰り返し観察されていた。一方、コリンウズラは1週間毎の測定にもかかわらず、Tの変動は全く検出されなかった。

秋にオスのホルモン分泌が高まることは、古くは1953年にGreeleyとMeyer¹¹⁾がキジの別の亜種で、脳下垂体の生殖腺刺激ホルモンの分泌活性が高まるが精巣は退縮したままであると報告している。この研究は、キジのLHの分泌が活発であったがTはそれほど分泌が増えていないことと一致するものと言える。更に、1970年代からマガモ^{12,13)}やミヤマガラス¹⁴⁾はじめ、類似の例が多数報告されている。また、秋に繁殖期と同じようなさえずりが聞かれることは、「モズの高鳴き」という言葉があるほどに広く知られている。同時期に縄張りを獲得したり、オスがメスを追いかける行動も様々な種で報告されている。これらの繁殖期に見られる行動が秋に見られることに対して、氷河期以前の温暖な時期に有していた長期にわたる繁殖期が冬の出現によって分断されたため、痕跡的に見られる現象、という説明もされた。しかし、秋のホルモンの変動は産卵に先立つ繁殖期の行動につながるものと見ることができる。特にメスのE₂の増加はわずかであるが、繁殖期に向けて連続的な変化をしている。また、Lincolnら¹⁴⁾は秋期にオスで見られLHの分泌はつがい形成に関連していると説明している。中村¹⁵⁾も、秋に繁殖地に渡った直後に縄張りが形成され、春の繁殖につながっていくことをカワラヒワで報告している。

コリンウズラのオスでは、非常に細かい試料

採取を行ったにもかかわらず、秋にTの変化は認められなかった。キジもオシドリも5月頃から産卵を開始するが、夏至あるいはそれ以前にホルモン分泌が低下して、産卵は停止してしまう。こうした光不応と言われる現象は、中・高緯度地帯の多くの種で認められる。しかし、コリンウズラはこの光不応の性質を持たず、長日条件を維持すると産卵を継続する。実際、自然日長下でも9月になって性ホルモンが低下した。ホルモン分泌が低下して一定の期間が過ぎた後に、秋の一時的なホルモン分泌が起こるのであれば、遅くまで繁殖期のホルモン分泌が続いたコリンウズラでは、その時期が秋よりももっと遅くなるとも考えられる。テストステロンの分泌が活発になる少し前の、2月上旬に見られたわずかな分泌がこれに相当するのかもしれない。

以上述べたように、繁殖期が終了した後からわずかずつ増加するホルモンホルモン分泌は、繁殖期の直前から始まる急激な増加につながる一連の変化と考えられる。この時期の分泌量は非常に少なく、顕著な生理現象が生じているとは考えられない。しかし、E₂は確実に分泌が増加している。また、オスでのホルモン分泌が見られる時期には、それに呼応した行動が認められている。これらの事実は、何らかの意味を持ったホルモン分泌と言うことができよう。つまり、鳥類の体内ではその時期から繁殖の準備を進めていると考えられる。繁殖期を広義に捉えるならば、鳥類の繁殖期は秋から始まる、と言えるのではないだろうか。

謝 辞

本研究は平成16年度日本大学歯学部佐藤奨学金の助成を受けた。

文 献

- Rowan W (1925) Relation of light to bird

- migration and developmental changes. Nature 115, 494-495
- 2) Garner WW, Allard HA (1920) Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J Agr Res 18, 553-606
- 3) Sakai H, Ishii S (1986) Annual cycles of plasma gonadotropins and sex steroids in Japanese common pheasants, *Phasianus colchicus versicolor*. Gen Comp Endocrinol 63, 275-283
- 4) Sakai H, Ishii S (1983) Radioimmunoassay for avian FSH. In Mikami S, Homma K, Wada M eds Avian Endocrinology, Japan Sci Soc Press/Springer-Velag, Tokyo/Berlin, 125-134
- 5) 佐藤恵, 酒井秀嗣 (1996) 市販の性ステロイドホルモン放射免疫検定キットの応用. 日大・歯・紀要, 24, 49-55
- 6) 佐藤恵, 酒井秀嗣 (1997) 市販の甲状腺ホルモン放射免疫検定法キットの応用. 日大・歯・紀要, 25, 86-91
- 7) 石居進 (1975) 生物統計学入門, 培風館, 東京
- 8) 市原清志 (1990) バイオサイエンスの統計学, 南江堂, 東京
- 9) Follett BK, Mattocks PW Jr, Farner DS (1974) Circadian function in the photoperiodic induction of gonadotropin secretion in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. Proc Natl Acad Sci USA 71, 1666-1669
- 10) Urbanski HF, Follett BK (1982) Photoperiodic modulation of gonadotrophin secretion in castrated Japanese quail. J Endocrinol 92, 73-83
- 11) Greely F, Meyer RK (1953) Seasonal variation in testis-stimulating activity of male pheasant pituitary glands. Auk 70, 350-358
- 12) Hasse E, Sharp PJ, Paulke E (1975) Seasonal changes in plasma LH levels in domestic ducks. J Peprad Fert 44, 591-594
- 13) Donham RS (1979) Annual cycle of plasma luteinizing hormone and sex hormones in male and female mallards (*Anas platyrhynchos*). Gen comp Endocrinol 29, 152-155
- 14) Lincoln GA, Racey PA, Sharp PJ, Klandorf H (1980) Endocrine changes associated with spring and autumn sexuality of the rook, *Corvus frugilegus*. J Zool (London) 190, 137-153
- 15) 中村浩志 (1981) 10日間の不思議なできごと カワラヒワのつがい形成のしくみ. アニマ 103, 10-17