

野生ネズミ類の気候適応

柳 平坦 徳* · 上 田 五 雨*

* 信州大学医学部環境生理学教室

Climatic Adaptation in Wild Rodents

Yasunori YANAGIDAIRA and Gou UEDA

Department of Environmental Physiology, School of Medicine, Shinshu University, Matsumoto, Japan

はじめに

野生に生息する小哺乳動物は冬眠動物を除き四季を通じて36~41℃の体温を維持している。室温20℃前後で飼育されている実験用動物と異なり、冬期に-20℃にもなる高地に生息する野生小哺乳類の体温差は60℃となる。体重10~200g程度の小型のネズミ類にとってこれだけの体温差を防ぐためには自分達のからだを形態的、生理的に変化させ、寒さに対応していかなければならない。動物の体温は熱産生と放散のバランスによって保たれているから、寒冷環境下での体温低下を防ぐには、生存可能な栄養素があり、その栄養素を消費して代謝される①熱産生と②熱の放熱を防ぐ(防熱、断熱)ことが必要となってくる。①の熱産生は更にふるえ熱産生(Shivering thermogenesis)と非ふるえ熱産生(Non-shivering thermogenesis, NST)に分けられる。ふるえ熱産生は生体が寒冷に暴露された際、筋の緊張が亢進し、ふるえが発現し、この際、酸素消費量の増加が認められることから示される。NSTはふるえをとまわらないでも寒冷刺激時に酸素消費量が増加する場合をいう。②の防熱に関しては形態的断熱(Morphological insulation)および機能的断熱(Mechanical insulation)に分けることができる。前者は主として体の大きさ、体長、器官の大きさ、毛皮、皮下脂肪量などからだの形態的变化から熱の放散を防ごうとするものである。また後者は神経反射などによる皮膚血管の収縮による血流の減少から寒冷時における熱の放散を防ぐことが主となる。

以上動物には種々の観点から寒冷刺激に対する適応を推察することが可能である。我々は日本各地から集

められた野生ネズミ類を用いて動物が生息する外気温を中心とした動物の気候適応について以下の項目を主として考察してみた。まず熱産生に関しては、NSTの指標では熱産生器官の褐色脂肪組織(BAT)重量および動物の酸素消費量($\dot{V}O_2$)から求めた。また防熱に関する指標としては毛皮重量を中心として検討したので報告する。

1、ふるえ熱産生

野生ネズミ類のヒメネズミでは温度中性域が25℃以上にあると思われる。この温度中性域以下になると代謝は亢進してくるが、寒冷馴化されていない個体では体温調節性のNSTがほとんどみられないので、最初からふるえが主要な熱産生として発現される¹⁾。ふるえは骨格筋の伸筋および屈筋とも収縮と弛緩をくりかえすため、機械的仕事なしにエネルギーが熱に変わる。ふるえは皮膚表面の近いところで起こる。顔面、会陰、目および耳などの筋肉を除く全ての筋肉がふるえをおこすという²⁾。寒冷暴露によりふるえの始まる場所は咬筋、末梢、軀幹などから始まるが、測定か所は頸部および後肢などでおこなわれている³⁾。ふるえは通常筋の一部から、筋電図(EMG)で記録され、0.5~3 μ vの波高で5~12Hzの周波数を示すが、寒冷刺激により波高は20~70 μ vに増加する⁴⁾。一方周波数は寒冷刺激では変化しないが、その最大は50~75Hzにある⁵⁾。ふるえの大きさをあらわす単位としてはmv×Hz/minで示されることが多い⁶⁾。ふるえの熱は空気の対流によりその放散が増加するので、NSTより熱の効率は悪くなる。野生のラットにおいてはふるえの量は夏に増加し、冬に減少する。逆にノルアドレナリン(NA)

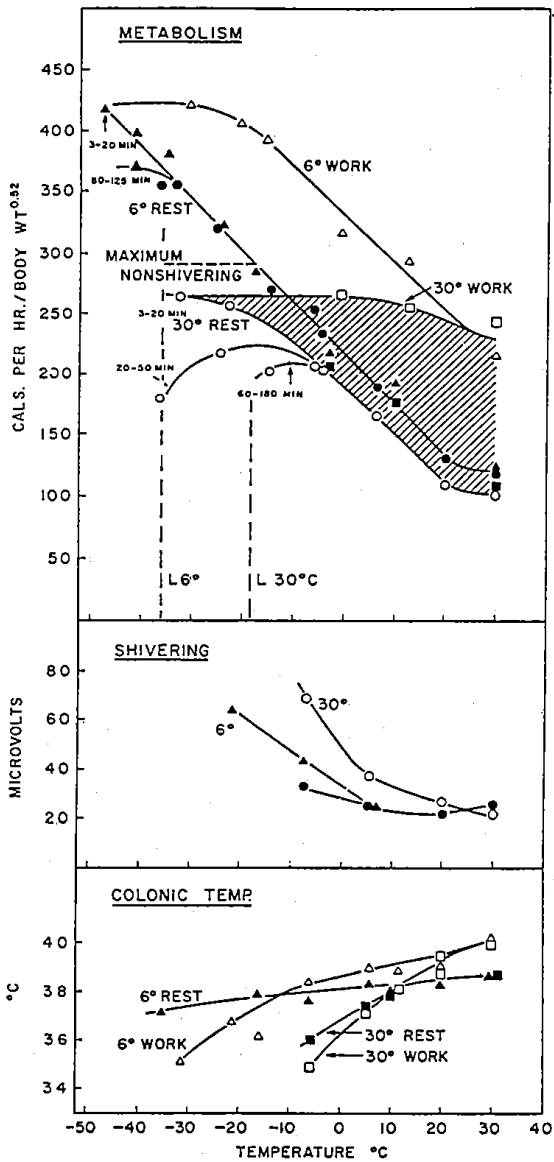


Fig.1. Heat production of Warm- (□ ○) and cold-acclimated rats (△ ▲ ●) during rest and work at different temperatures (upper section). Middle section gives electrical activity of muscle, lower section gives colonic temperatures. L6 and L30 represent the temperature limit for a survival time of 200min of rats acclimated to 6 and 30°C (From Hart and Janský, 10)).

投与による酸素消費量は冬に増加する⁷⁾。人でも同様な結果がえられ⁸⁾、その結果から、ふるえの量とNST量は反比例することが示唆される。寒冷反応は皮膚から刺激され、ふるえの受容器は視床下部⁹⁾、脊髓¹⁰⁾および腹部内臓¹¹⁾にもあるといわれている。その他にふるえ熱産生と発生機構が同一なものとして運動による熱産生がある。ふるえをおこさない時の代謝量に比較して

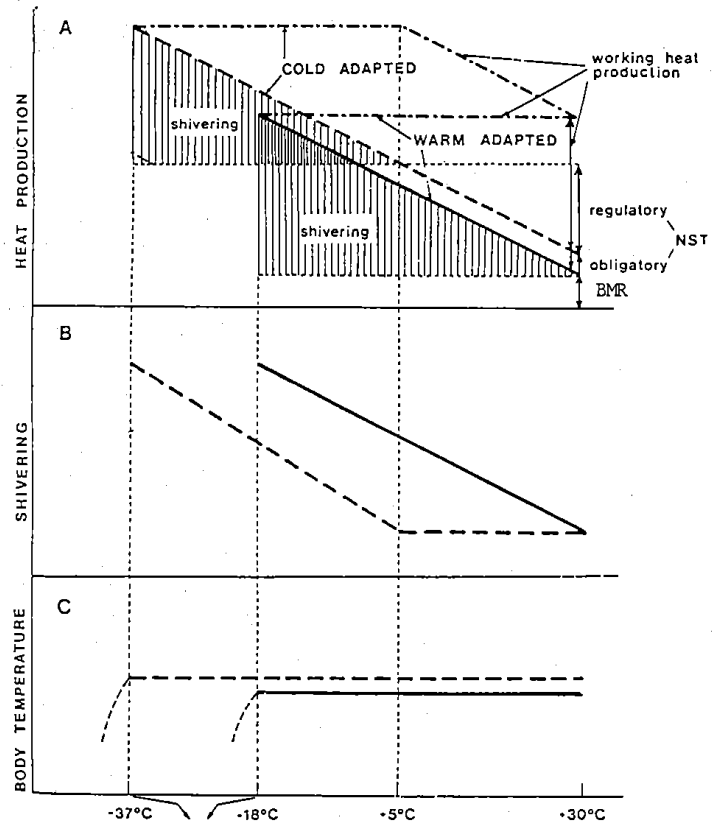


Fig.2. Mechanisms of heat production caused by cold exposure (From Janský, 13)).

ふるえがおきた際の代謝量は人を含めた動物では2~5倍の増加となる。しかし運動により3~10倍に増加し、さらに運動選手の例では20倍以上にも増加するといわれている¹²⁾。しかしこのような運動による熱産生と寒冷時における体温維持との関係はまだ明らかではない。Fig.1には安静時および運動時における熱産生量とNST、ふるえおよび結腸温の関係が外気温度変化とともに示されている¹³⁾。温暖馴化ラットの熱産生は外気温が低下するとふるえ熱産生がすぐにおこり、運動時熱産生は外気温12°C付近からそれ以下の温度では変化しない。一方寒冷馴化ラットでは外気温低下および運動とともに熱産生は増加し続ける。この違いはNST量の両群間の差によるものであることは容易に推測される。

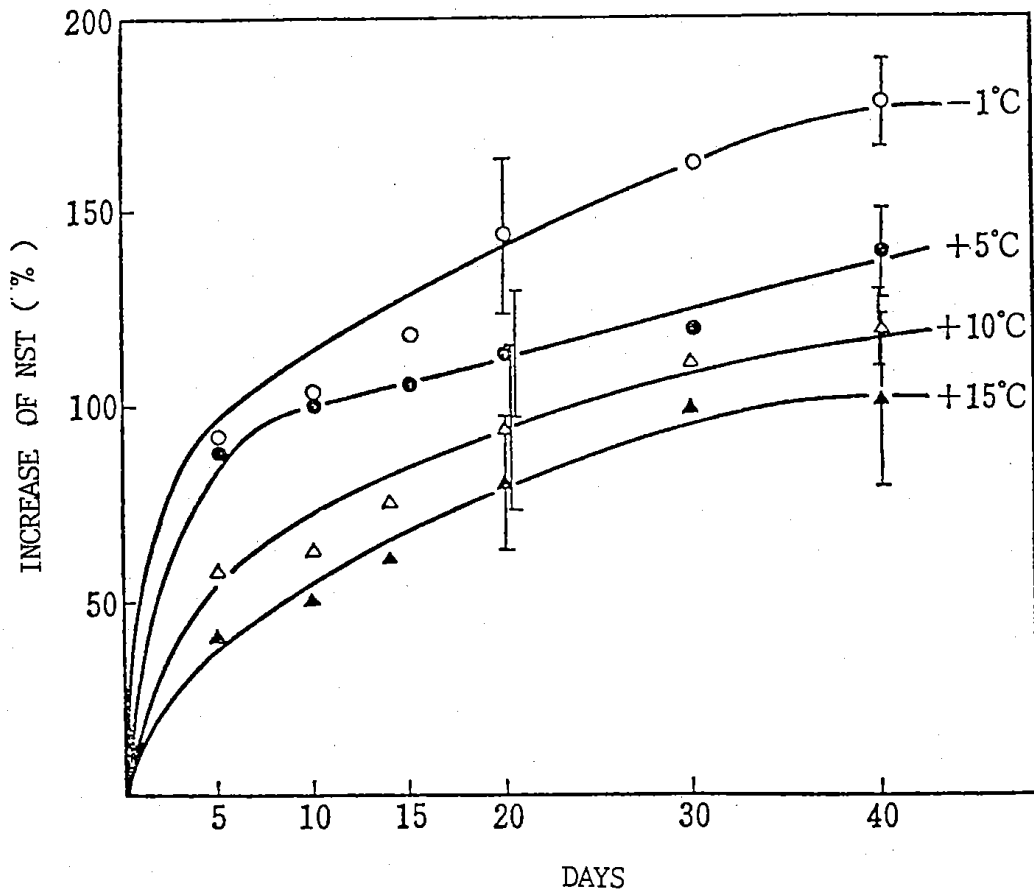


Fig.3. The rate of increase in $\dot{V}O_2$ induced by noradrenaline administration with a dose of 40 g/100g body weight (From Janský etc., 15)).

2、非ふるえ熱産生 (NST)

NSTはふるえの入らぬ熱産生で基礎代謝 (BMR)、不可避的NST(obligatory NST)および調節性NST(regulatory NST)とからなる。(Fig.2)¹³⁾。NST熱産生に関してはノルアドレナリン (NA) 投与による熱産生の促進が主なNSTを示すものであることが1950年代から知られている¹⁴⁾。Fig.3はNA筋注後の熱産生量を約40日間観察したものである¹⁵⁾。この図からラットの寒冷馴化は飼育温度の低いほどまたその馴化の長いほどNAに対するNSTが増強されていることがわかる。NAの他には、アドレナリン、甲状腺ホルモン、グルカゴンなどのホルモンがNSTに関与するといわれている¹⁶⁾。ただしNAによるNSTをみる際には寒冷環境下での値は温度中性域より小さくなるため、熱産生量は種々の温度環境下で全体の $\dot{V}O_2$ 値を観察すべきであろう。NSTの発現部位に関しては褐色脂肪組織 (BAT)、骨格筋、内臓などが挙げられているが、その量的な割合は未だ明らかにはされていない。

(1)褐色脂肪組織 (BAT)

BATは哺乳動物のみがもつ脂肪組織¹⁷⁾で熱産生を主とした器官であることが知られている。特に人の新生期、冬眠動物、齧歯類によく発達しており、寒冷馴化されたラットのBAT熱産生は全体のNSTのうち60%以上になることが報告されている¹⁸⁾。この組織はチトクロームが多く褐色を呈し、血管や神経の分布が豊富である。細胞質にはミトコンドリアが多く、脂肪は多数の小滴に分かれている。これに対し白色脂肪組織は脂肪が単胞状に細胞体のほとんど全体を締め、ミトコンドリアも少ない¹⁶⁾。野生ネズミ類にもBATは肩甲骨間、腋窩部、頸部、腎周囲に見出されている¹⁹⁾。

我々は摘出が容易で測定誤差の少ない肩甲骨間BATを用い、その重量をNSTの指標として取り扱った。なぜならばBAT重量と動物の寒冷耐性には次のような関係が認められているからである。a、寒冷下での体温低下はBAT重量と逆相関する¹⁶⁾。b、BAT重量の多い個体は凍死実験下においてその重量の少ない個体より長

く生存する²⁰⁾。c、NA投与によりBATが増加、耐寒性が増強される²¹⁾²²⁾。d、肩甲骨間BAT摘出ラットは耐寒性が減弱する²¹⁾²³⁾などの理由による。Table 1にはハジキワナを使い、日本各地で集められたヒメネズミ (*Apodemus argenteus*, Aa) の肩甲骨間BAT重量を季節、高度、平均外気温、緯度などの違いからBATの絶対値、相対値、および体重に対する相対成長係数(α)の値があらわされている²⁴⁾。BAT重量は大体外気温と逆相関している。例えば絶対値では外気温10℃以上の地区では最小30.6mg(扉峠7月、21℃)から最大50.2mg(八ヶ岳7月、16.3℃)までの値をとるのに対し、10℃以下では最小46.6mg(扉峠10月、8℃)から最大75.1mg(乗鞍11月、0.5℃)となっている。一方体重に対する相対値でも10℃以上の外気温地区では、最小、最大値は絶対値の場合と同じ地区で求められ、10℃以下でも最小値は絶対値と同様扉峠10月に求められた(2.9mg/g)。しかし最大値では扉峠の1月(-4.6℃)に求められ、その値は5.2mg/gであった。この値は最小値1.7mg/gに対し約3倍である。このようにBATの絶対値、相対値ともに生息外気温との間に逆相関性が認められる。また高度、緯度はともに外気温の変化にとって重要な要素である。例えば外気温は高度100m上昇するにつれて大体0.6℃低下することが知られている。また季節、高度が同じであれば当然緯度の低い地域の方が緯度の高い地域より気温は高くなる。BATの重量を生息外気温が近く、標高の著しく異なる二地点、例えば扉峠7月(標高1000m、外気温8℃)と富士山7月(標高2550m、外気温8.5℃)で比較してみると、後者の値は前者の値を有意に上回っている。このように標高の高いところに生息する個体は低いところの個体よりBAT量が多い傾向がありそうである。標高の違いによるBAT量の違いはアカネズミ (*Apodemus speciosus*, As)²⁵⁾ およびラットの慢性的低圧実験(未発表)でも認められた。同様に生息外気温が同じで緯度の異なる水平的地理的変異からみたBAT量には、はっきりした差は認められていない。体重に対して、BAT量を両対数にプロットしてみると、それらの点はほぼ直線上にのり、アロメトリー式 $Y = b x^{\alpha}$ ($\log y = \alpha \log x + \log b$)が適応でき、最小自乗法により定数 α および $\log b$ が算出される(Table 1)。この α は相対成長係数と呼ばれ体重の成長と比較した際、 $\alpha > 1$ ならば体重よりBAT量の成長が優成長であることを示し、 $\alpha = 1$ は等成長、 $\alpha < 1$ は劣成長であることを示す。Table 1より $\alpha > 1$ の優成長を示したのは扉峠1月1.9、乗鞍11月1.5、富士山11月1.6といずれも外気温が1℃以下の地

域で採集された個体が占める。これは体重の少ない個体より体重の大きい個体の方がBAT量が相対的に多いことをも意味している。ウサギ²⁶⁾、モルモット⁶⁾などの実験用動物では新生時期に多量のBATをもち、生体の熱産生に寄与するが、このAaにおいてはラット同様、生体時にもBATが重要な熱産生器官であることを示唆している。平均外気温3~4.8℃の個体群では $\alpha = 1$ の等成長が求められた。またそれ以上の外気温下で採集された個体群はすべて $\alpha < 1$ の劣成長であった。これらの結果はAaのBAT量の成長も生息外気温の変化と逆相関することを示し、特に寒冷環境下(1℃以下)では体重の成長より優位であった。Fig.4は扉峠(標高1000~1100m)で1年間毎月採集されたAaとスミスネズミ (*Eothenomys smithi*, Es)の体重に対するBAT重量を月別にあらわしたものである。両種ともに冬期にBAT重量を増加させ、夏期に最小値を示す。しかしAaでは冬期の値は夏期の3倍以上になるのに対し、Esの方では2倍弱で、BAT重量の季節変化には種の違いが認められた。その他の種ではAsもAaと同様なBAT量の変化を示す¹⁹⁾²⁵⁾。またドブネズミ (*Rattus norvegicus*, Rn)¹⁹⁾²⁵⁾、ハタネズミ (*Microtus montebelli*, Mm)¹⁹⁾²⁵⁾²⁷⁾、ヤチネズミ (*Clethrionomys andersoni*, Ca)はほぼEsの値とほぼ同程度のBAT相対量をもっている。これらの野生ネズミ類もまた外気温の低下にともなってBAT量は増加していく。実験用ラットを低温飼育するとBAT量が著しく増加するが、この増加に関して二つの条件が関与すると考えられる。一つは交感神経系の興奮、他は食物条件(摂食量の増加)である。前者は各種交感神経刺激ホルモンの投与²⁸⁾²⁹⁾、後者は脂肪食³⁰⁾その他特別食³¹⁾などの摂取からBAT増加が示されている。野生ネズミ類のBAT量の変化を推定するにはこれらの条件を加味して考察することが必要となる。種間における違いを再検討してみると寒冷期におけるAs, AaのApodemus属のBATの増加量はEs, Ca, MmおよびRnより著しく大きい。これを各種にみられる生活様式の違いから検討してみたい。As, Aaが地上、樹上、地下などの場所に生活し、寒冷に暴露される機会が多いのに対し、Es, CaおよびMmのようなMicrotus属はほとんどが地下中心の生活であるため³²⁾、寒冷暴露時間が少ないと考えられる。また食性もApodemus属が種実、昆虫食が主となるのに対しMicrotus属は草食性である。このような食性の違いは前述した如く、BAT量に反映する。また人工飼育されたネズミ類のBAT量はCaでも著しく増加する³³⁾。以上の結果からBAT量は環境の変化にともなって急激

Table 1. Geographical and seasonal variations in allometric growth constants of BAT to body weight, and absolute and relative weights of BAT and body weight in wood mice, *Apodemus argenteus*, captured at various places of Japan.

Region	Months	Alt. (m)	Temp. (°C)	Lat. (° · ')	a	log b	BW (g)	BAT (mg)	BAT (mg)/BW (g)	N
Mt.Hakkoda	July	920	16.2	40 · 40	0.71	0.80	15.8±2.6	42.8±10.2	2.7±0.3	21
	August	1500	17.9	36 · 13	0.38	1.20	16.8±2.1	46.9±10.9	2.8±0.8	76
Kamikochi	October	"	4.8	"	1.06	0.51	15.5±3.6	73.3±18.2	4.7±0.3	10
	January	1000	-4.6	36 · 12	1.90	-0.30	14.5±1.0	70.8±20.0	5.2±1.2	7
Tobira pass	April	"	7.0	"	0.50	1.22	16.0±2.1	64.1±10.2	4.0±0.7	15
	July	"	21.0	"	0.49	0.88	18.3±2.0	30.6±7.8	1.7±0.3	8
	October	"	8.0	"	0.81	0.71	16.6±1.8	46.6±11.0	2.9±0.6	16
	November	"	4.2	"	0.98	0.63	14.7±1.7	57.7±7.9	3.9±0.6	9
Mt.Norikura	November	1500	0.5	36 · 6	1.51	0.11	15.0±1.8	75.1±16.0	5.0±0.8	29
	April	1400	4.8	36 · 5	0.96	0.66	16.9±1.0	72.4±12.6	4.4±0.9	7
Mt.kirigamine	August	"	18.8	"	0.65	0.81	17.0±4.2	44.2±11.9	2.7±0.6	8
	April	1700		35 · 58	1.06	0.53	15.1±1.7	58.7±10.8	3.9±0.4	8
Mt.Yatsugatake	July	"	16.3	"	0.45	1.13	17.7±1.0	50.2±15.5	2.9±0.7	40
	July	2550	8.5	35 · 22	0.60	1.00	16.5±1.6	61.8±12.9	3.7±0.9	34
Mt.Fuji	July	950	18.5	"	0.66	0.80	14.6±2.0	38.4±8.7	2.6±0.7	37
	November	2550	-0.9	"	1.60	-0.01	14.0±1.7	68.1±15.0	5.0±0.8	7
	November	950	9.1	"	0.75	0.82	15.2±2.4	51.2±12.0	3.4±0.8	22
Mt.Amagi	August	800	21.2	34 · 10	0.25	1.21	16.5±2.5	33.2±8.6	2.0±0.6	9
Mt.Hiko	April	1100	6.5	33 · 29	0.68	0.93	16.6±3.4	59.5±13.7	3.6±0.7	11
	August	1350	18.8	31 · 56	0.88	0.37	17.0±1.6	33.6±9.1	2.0±0.5	17

Alt. : above sea level, Temp. : average environmental temperature, Lat : latitude

BW : body weight, BAT: brown adipose tissue, N : No. of individuals,

* : Values are means±SD.

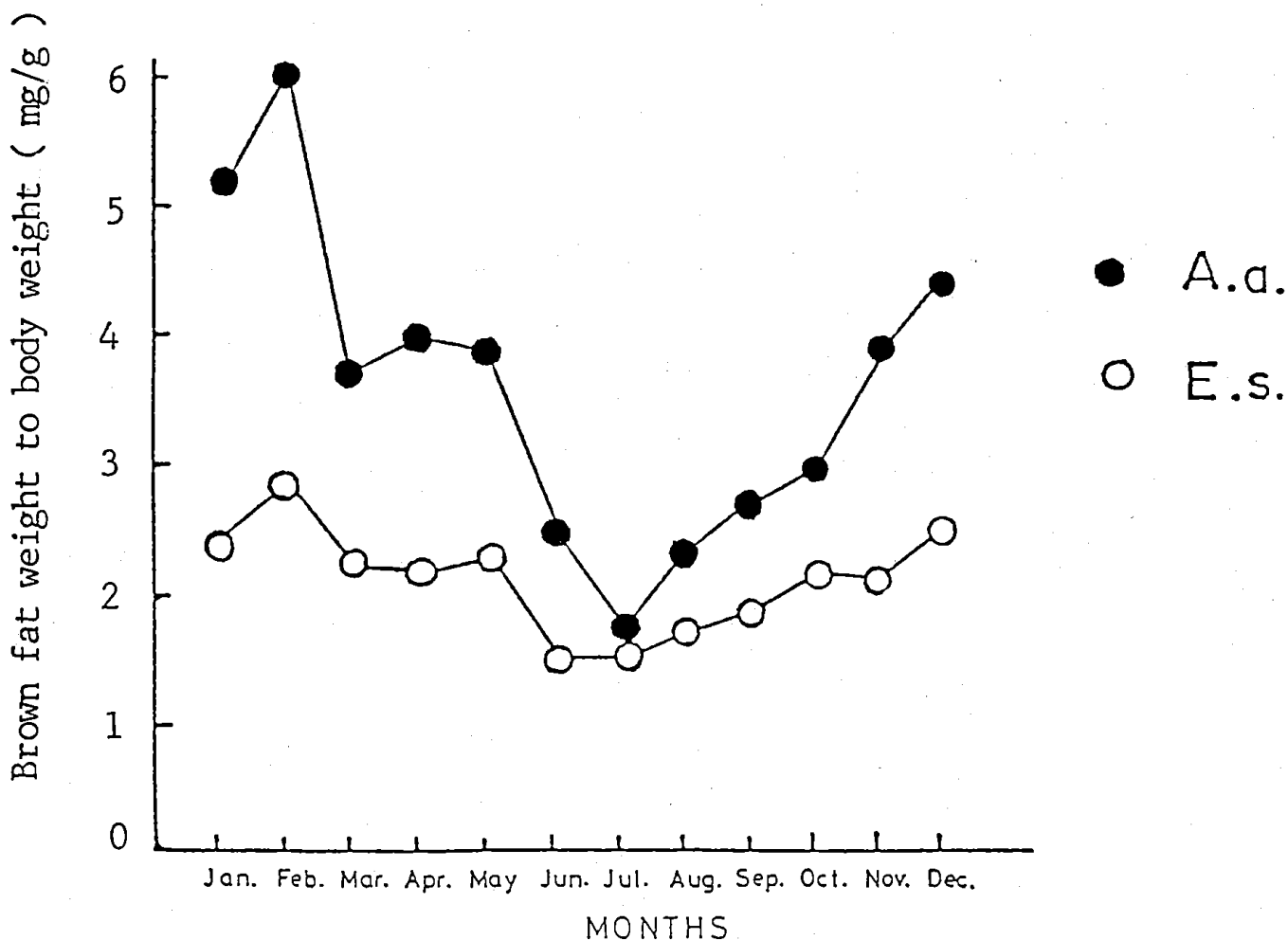


Fig.4. Monthly changes of brown adipose tissue to body weight of *Apodemus argenteus* (A.a.) and *Eothenomys smithi* (E.s.).

に変化するものであることがうかがえる。

(2)骨格筋

寒冷馴化ラットの筋の酸素消費量は寒冷によって2倍以上に増加し³⁴⁾、また寒冷馴化ラットを機能的内臓摘出してもNA投与によるNST増加が認められること³⁵⁾から筋ではNSTの50%程度を占めるのではないかと推測されていた³⁶⁾。しかし組織血流計から再検討された実験から、寒冷馴化ラットの骨格筋における熱産生は10%程度にしかならなかった¹⁸⁾。事実、骨格筋の安静時代謝は非常に低く、また寒冷馴化によってその重量も減少することから、NSTの割合はそんなに高くないものと考えられる。

(3)内臓諸器官

内臓におけるNSTの占める割合は現在あまり重視されていない。しかし寒冷馴化動物の内臓重量は温暖馴化動物のそれより著しく増加し、酸素消費量も増加する。全チトクロームオキシダーゼ活性を各種動物で

測定し、その値が全代謝量と相関が高かったことから推定されたNSTの割合は肝臓22.5%、腎臓4.8%、心臓2.3%程度であった³⁴⁾。寒冷暴露時の血流量、酸素消費量などが正確に測定されるようになれば、各種臓器にもかなり高いNSTが存在するものと考えられる。

3、酸素消費量 ($\dot{V}O_2$)

動物の熱産生量は酸素消費量によってあらわされる。この熱産生は前述した非ふるえ熱産生とふるえ熱産生の和である。しかし温暖馴化ラットでは調節性NSTをほとんどもっていない (Fig.1,2参照)。また寒冷馴化動物はふるえの出現が遅れてくるため、温度中性域から外気温が低下し、ふるえが出現するまでの間の産熱はNSTだけによるものと解釈される。Fig.5は生捕りされたAaをその採集地で2週間飼育後、人工気象室内で30、20、10、0および-10℃の外気温 (T_a) で測定した $\dot{V}O_2$ を示したものである。横軸に生息外気温 (T_e) をとり、縦軸に $\dot{V}O_2$ 値をあらわした。この図からもわか

るように、まず T_a の低下にともない $\dot{V}O_2$ は著しく増加することがわかる。また T_e と $\dot{V}O_2$ との関係は T_e 0℃の点を境とし、これ以下の T_e で $\dot{V}O_2$ の著しい増加が認められる。このことはより寒い地域に生息する個体は代謝量が多いことをあらわしている。前述したBAT量と体重との関係で T_e が1℃以下の個体群で著しい増加を始めることはBAT量と $\dot{V}O_2$ 量との間には厳しい冬の時期に正の相関があることを示す ($r=0.90$ 、 $P<0.001$)。しかし T_e 0℃以上の個体群では T_e と $\dot{V}O_2$ の間に有意の相関が認められていない。Aaの温度中性

域は25℃よりやや高いので、生息外気温の最も高い時期(23℃)においてもAaの熱産生は始まっていることになる。それは前述したBAT重量と生息外気温との関係からも明らかである。しかし実際には T_e 0℃以上の個体群ではBAT重量と $\dot{V}O_2$ との間に相関は認められない。この解釈については後述する毛皮の重量から検討したい。Fig.6はAa (Apodemus) とCa (Clethrionomys) を採集後2日以内で $\dot{V}O_2$ (測定気温0℃)を測定し、 T_e との間の関係を示したものである。Caでは T_e との間に有意な逆相関が認められたが、Aaでは

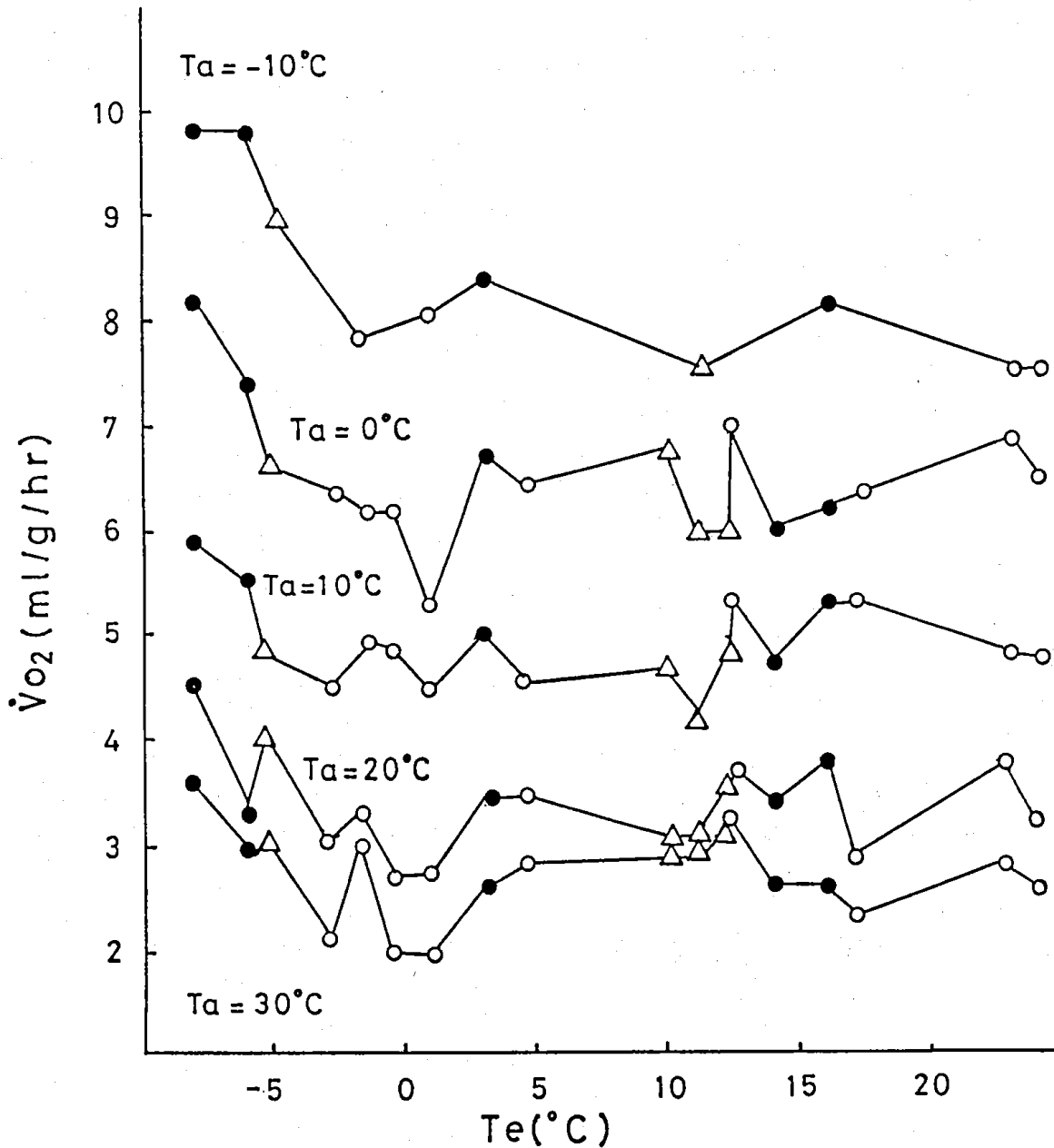


Fig.5. The relationship between oxygen consumption($\dot{V}O_2$) of *Apodemus argenteus* (A. a.) measured at various ambient temperatures (T_a) and environmental temperature(T_e) measured at the sites where they were captured and raised.

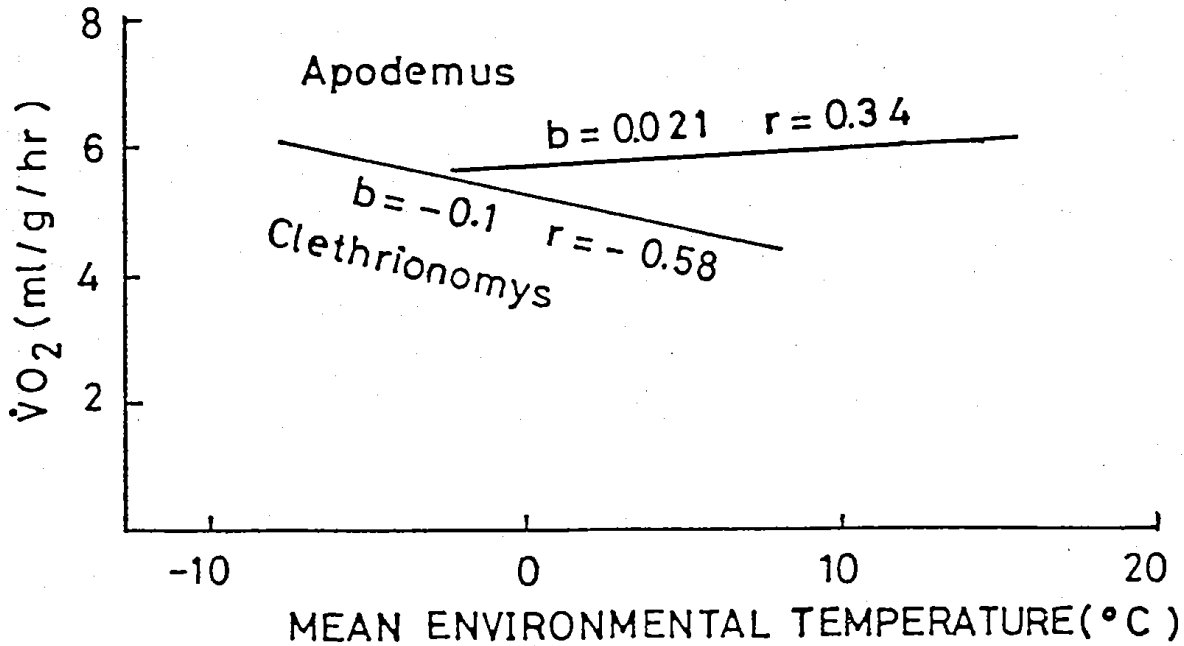


Fig.6. $\dot{V}O_2$ vs environmental temperature (T_e).

その関係は得られなかった。これは $T_e 0^\circ\text{C}$ 以下の時期にほとんどAaが採集されなかったことが原因しているのかもしれない。また 30°C の T_a で測定されたCaの $\dot{V}O_2$ 値も T_e と有意な逆相関を示しており、NSTそのものも寒冷環境下に生息する個体ほど大きくなってゆくことを示していた(未発表)。さらにCaの熱産生量とBAT量との間には有意な正の相関が認められる($r = 0.68$, $P < 0.01$)。CaにおいてAaの実験結果とや、異なる熱産生を示したことにについては個体数、飼育期間の違いなどを挙げることもできるが最も大きな違いは種における特徴としての生活様式の違いからくる寒冷適応の差を考えてみたい。Caは生息外気温が 15°C 以上の地域、標高1000m以下の地域ではほとんど採集されない。それに形態的生理的にみて寒さに強く、暑さに弱いという特徴がCaにはある³⁷⁾。Aa同様、Caの温度中性温は $20-30^\circ\text{C}$ の間にあると考えられる。そのため常時寒冷に対する抵抗のための熱産生を行わなければならない。Caが寒さに強いのはからだの大きさがAaより大きいのみならず、外気温の低い地域に生息し、寒冷により馴化しているためでもあろう。

4、形態的断熱

放熱量は物理的にはNewtonの冷却の法則であらわされる。 $C = A(T_0 - T_1)S$ ——(1)、 C は放熱量、 A は環境の冷却恒数、 T_0 は物体温、 T_1 は周囲温、 S は物体の表面積である。また生体の熱貫流率(C_t)は次

式であらわされる。

$$C_t = \frac{M - E}{T_R - T_s} \quad (\text{Cal}/\text{m}^2/\text{hr}/^\circ\text{C}) \quad \text{---(2)}$$

M は代謝率、 T_R は直腸温、 T_s は平均皮膚温、 E は蒸発温である。そして有毛動物ではこの式から E が省略され T_s は環境温(T_a)に変換され $C_t = \frac{M}{T_R - T_a}$ ——(3)で求められ、この C_t はthermal conductanceと呼ばれ、動物のinsulationの指標となっている。しかし野生のネズミ類の直腸温(実際には結腸温)に大きな差がない限り、 M の値に大きく左右されてしまい、小動物のthermal conductanceはあまり意味のないものになってしまう。そこで小動物の全断熱性と体表組織との間で何が相関があるかをみると(Table 2)³⁸⁾各系統マウスでは毛の重量と全断熱性が寒冷馴化によって増強されることが示された。そこで我々も毛皮について全体の毛皮重量、毛の重量、皮膚の重さについてAsを用いて生息外気温との関係を調べてみたのがFig.7である³⁹⁾。この図からもわかるごとく、寒冷環境下に生息する個体ほど全毛皮重量、毛の重量が増加しており、それらの関係は生息外気温と有意な逆相関を示した。しかし皮膚の重さには生息外気温との間で相関が認められなかった。また全毛皮重量と毛の重量との間の相関は $r = 0.91$ ($P < 0.001$)という関係にあり、寒い地域に生息する個体は毛の増加によって全毛皮重量を増加させているということが推定された。また毛は上毛、中毛および下毛などに分類することができる⁴⁰⁾。我々もAsの上毛と下毛を分類してみたところ、冬期には下

Table 2. Amount per cent by which experimental mice(-3°C acclimated) differed from control mice(21°C acclimated). (From Barnett, 38)).

	A 2 G	A	C57BL
Skin + hair, weight	- 5.7	- 5.1	-6.5
Cropped skin, weight	- 8.5	- 8.1	-8.3
Hair, weight	+18.0	+28.7	+9.0
Insulation, total	+ 2.9	..	+5.5
Insulation, cropped skin	-11.6	..	-8.6

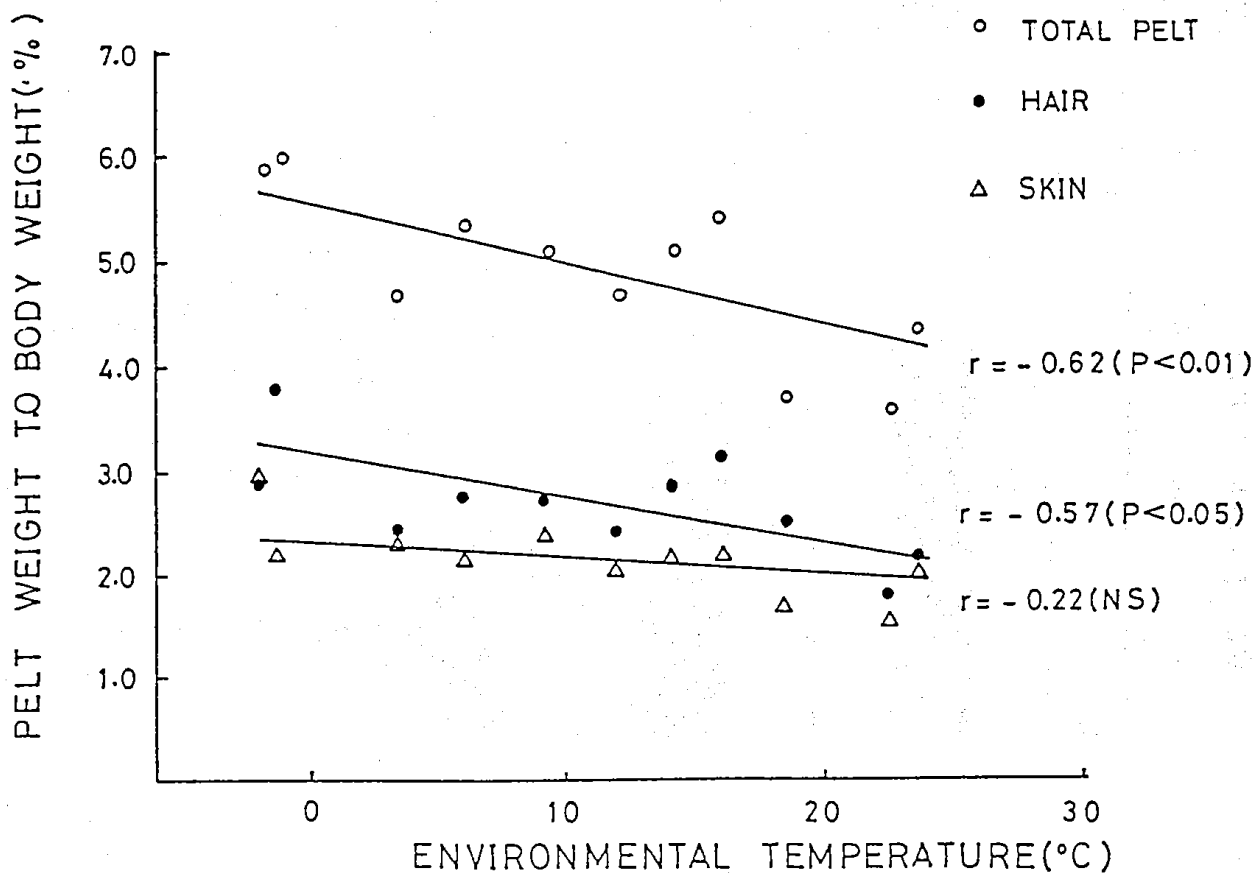


Fig.7. Relationship between total pelt, hair and skin weight to body weight and mean environmental temperature at the sites where field mice (As) were captured.

毛の割合が夏期に比較して著しく高いことがわかった³⁹⁾。下毛は細くて長く、冬期にその数が増加することまた上毛も冬になるとその長さが増すという⁴⁰⁾。このように動物の毛は寒さに対して適応的な変化をしているようである。一方実験用動物のラットは全毛皮重量の値はその馴化期間の長さに影響される⁴¹⁾。すなわち寒冷馴化期間が2ヵ月までは(Fig.8)⁴¹⁾全毛皮重量は対照動物のそれより有意に減少する。しかし15週間もの

長期的寒冷馴化によりその値は対照動物を上回ってくる。 $\dot{V}O_2$ は逆に寒冷馴化初期にその値が上昇し、長期間寒冷馴化によって対照群との差は少なくなってくる(Fig.9)⁴¹⁾。野生ネズミ類における気候適応はかなり長期的な適応と考えられるため、このようなラットにみられる長期的寒冷馴化に似たような変化を示しているのかもしれない。

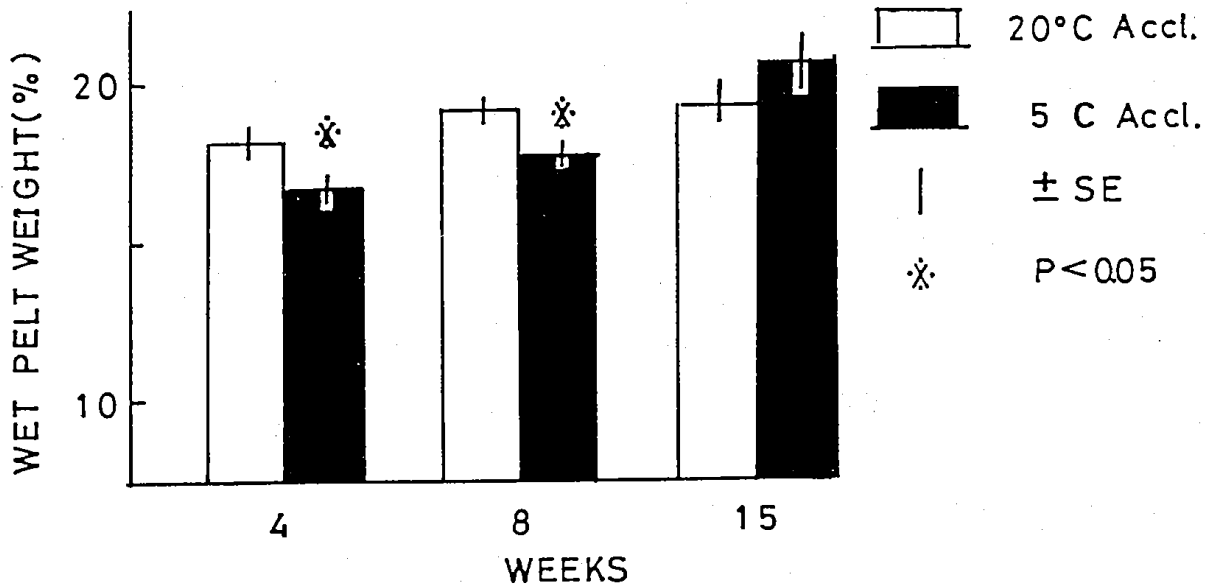


Fig.8. Changes of the ratio of pelt to body weight in rats during the time course of cold acclimation.

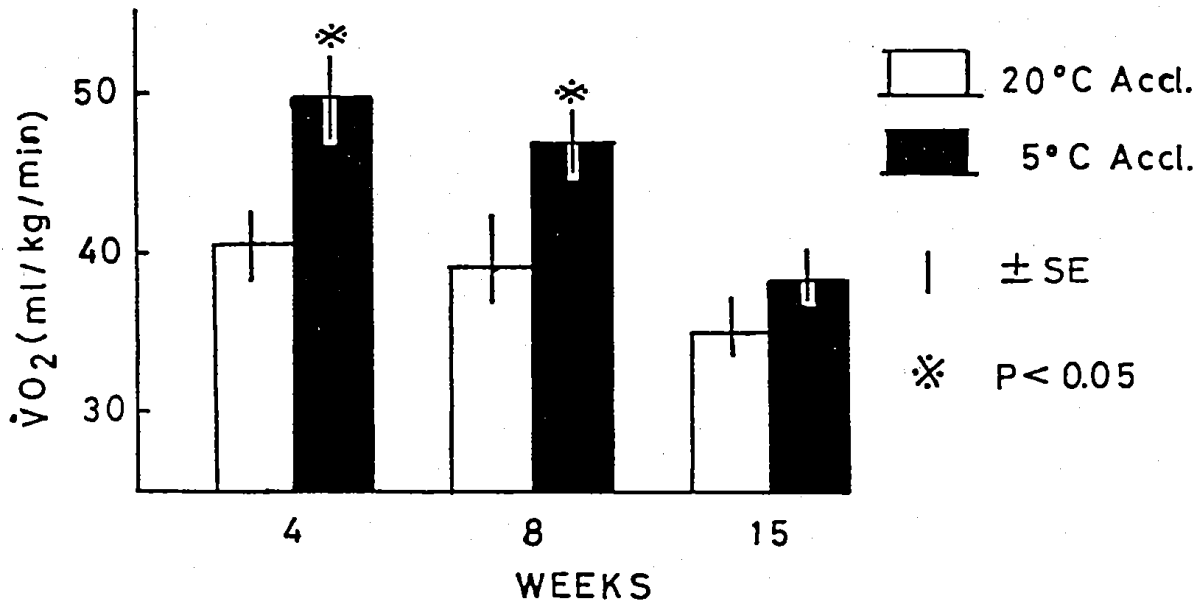


Fig.9. $\dot{V}O_2$ in rats measured at 5°C during the time course of cold acclimation.

5、機能的断熱

寒冷地区に生活しているエスキモー人⁴²⁾、中部オーストラリア原住民の皮下脂肪は白人のそれより多くない⁴³⁾。しかも彼らの夜間睡眠中における直腸温、皮膚温、足の温度、代謝量は白人より少ない。そのため熱貫流率も白人より小さい。これは寒冷時に皮膚血管の強い収縮がおこり(2)式のTsが低値となりCtが小になると考えられる。また代謝量、直腸温の低下は変温動物または冬眠動物に似た生理的变化を示すことになる。いずれにせよ形態的断熱および代謝量も少ない裸族な

どが寒冷環境下で生存できるのは、体表面からの放熱を少なくするために強い血管収縮反応をもっているからであろう。動物の場合は例えば尾、耳、手足などは重要な熱放散器官である。ラット、モルモットのからだを電氣的にあたためて、耳、尾、直腸などの温度を調べると、尾の温度は他の器官に比較して著しい上昇を示したという⁴⁴⁾。また尾の切断により尾からの熱放散が30%近くもあることが確認されている⁴⁵⁾。すなわち尾の存在は動物の運動器官のみならず多分血流を介しての体温調節に大きく寄与していると考えてよい。

文 献

- 1) Hart, J. S. and Janský, L. : Thermogenesis due to exercise and cold in warm-and cold-acclimated rats. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 41 : 629-634, 1963
- 2) Janský, L. : Heat production. In : *Body Temperature* (Lomax, P. and Schonbaum, E. Eds.). pp.89-117, 1979
- 3) Kawamura, Y. : Neuromuscular organization of shivering. In : *Neural Aspects of Temperature Regulation. Symp. Biol. Arctic Med. I.*, J. P. Hannon and E. Viereck (eds) , pp.193-224, 1961
- 4) Hart, J. S., Héroux, O. and Depocas, F. : Cold acclimation and the electromyogram of unanesthetized rats. *J. Appl. Physiol.*, 9 : 404-408, 1956
- 5) Janský, L., Funke, E. and Hart, J. S. : Analysis of electromyograms in shivering rabbits. *Physiol. Bohemoslov.*, 19 : 397-402, 1970
- 6) Brück, K. und Wünnenberg, B. : Über die modider thermogenese beim neugeborenen warmiblüter. *Pflugers Arch.*, 282 : 362-375, 1965
- 7) Héroux, O. : Patterns of morphological physiological and endocrinological adjustments under different environmental conditions of cold. *Fed. Proc.*, 22 : 789-792, 1963
- 8) Horvath, S. M., Golden, H. and Wager, J. : Some observation on men sitting quietly in extreme cold. *J. Clin. Inverst.*, 25 : 709-716, 1946
- 9) Hammel, H. T. : Regulation of internal body temperature. *Ann. Rev.*, 41 : 521-606, 1968
- 10) Simon, E., Rautenberg, W. and Jessen, C. : Initiation of shivering in unanesthetized dogs by local cooling within the vertebral canal. *Experientia*, 21 : 477, 1965
- 11) Rawson, P. O. and Quick, P. : Evidence of deep-body thermoreceptor response to intraabdominal heating of the ewe. *J. Appl. Physiol.*, 28 : 813-820, 1970
- 12) Saltin, B. and Astrand, P. O. : Maximal oxygen uptake in athletes. *J. Appl. Physiol.*, 23 : 353-358, 1967
- 13) Janský, L. : Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biol. Rev.*, 48 : 85-132, 1973
- 14) Hsieh, A. C. L. and Carlson, L. D. : Role of adrenaline and noradrenaline in chemical regulation of heat production. *Am. J. Physiol.*, 190 : 243-246, 1957
- 15) Janský, L., Bartunkova, R. and Zeisberger, E. : Acclimation of the white rat to cold : noradrenaline thermogenesis. *Physiol. Bohemoslov.*, 366-372, 1967
- 16) 黒島晨汎 : 環境生理学. PP.61-66, 理工学社, 東京, 1981
- 17) Oliphant, J. W. : First observations of brown fat in birds. *Condor*, 85 : 350-354, 1983
- 18) Foster, D. O. and Frydman, M. L. : Tissue distribution of cold-induced thermogenesis in concious warm-or cold-acclimated reevaluated from changes in tissue blood flow : The dominant role brown adipose tissue in the replacement of shivering by nonshivering thermogenesis. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 57 : 257-270, 1979
- 19) 柳平坦徳 : 野生ネズミ類における褐色脂肪組織量の季節差ならびに標高差. *成長*, 11 : 33-37, 1972
- 20) 柳平坦徳 : ラットの褐色脂肪組織重量と耐寒性について. *信州医誌*, 22 : 143-149, 1974
- 21) 柳平坦徳 : ラットの耐寒性におよぼすカテコールアミン投与、褐色脂肪組織摘出、剃毛および寒冷暴露の影響. *信州医誌*, 26 : 7-20, 1978
- 22) Hsieh, A. C. and Wang, J. C. : Calorigenic responses to cold of rats after prolonged infusion of norepinephrine. *Am. J. Physiol.*, 221 : 335-337, 1972
- 23) 伊藤真次 : 動物はどのようにして寒さに耐えるか. *科学朝日*, pp. 44-48, 1969
- 24) 柳平坦徳 : ヒメネズミの褐色脂肪組織の地理的および季節的变化. *成長*, 20 : 156-164, 1981
- 25) 柳平坦徳 : 富士山の齧歯類の褐色脂肪組織. *富士山*, pp.845-848, 1971
- 26) Dawkins, M. J. R. and Hull, D. : Brown adipose tissue and the response of new-born rabbits to cold. *J. Physiol.*, 172 : 216-238, 1964

- 27) 柳平坦徳：低温飼育にみられるハタネズミの褐色脂肪組織量の経時的変化。成長, 14 : 82-88, 1975
- 28) LeBlanc, J.P. and Pouliot, M. : Importance of noradrenaline in cold adaptation. *Am.J.Physiol.*, 207 : 853-856, 1964
- 29) LeBlanc, J. P. and Villenmaire, A. : Thyroxine and noradrenaline on noradrenaline sensitivity, cold resistance, and brown fat. *Am. J. Physiol.*, 218 : 1742-1745, 1970
- 30) Arnold, J. and Richard, D. : Unaltered regulatory thermogenic response to dietary signals in exercise-trained rats. *Am. J. Physiol.* 252 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.*21) : R617-R623, 1987
- 31) Triandafillou, J. and Himms-Hargen, J. : Brown adipose tissue in genetically obese (fa/fa) rats : response to cold and diet. *Am. J. Physiol.* 244 (*Endocrinol. Metab.* 7) : E145-E150, 1983
- 32) 宮尾嶽雄：動物生態学入門。pp.145-178, 地域文化研究所, 船橋, 1970
- 33) Yanagidaira, Y. and Ueda, G. : Influences of natural and artificial conditions on brown adipose tissue in wild rodents. *Proceedings of the international union of physiological sciences 16, Vancouver, Abstract*, pp.25, 1987
- 34) Janský, L. : Body organ thermogenesis of the rat during exposure to cold and at maximal metabolic rate. *Fed.Proc.*, 25 : 1297-1302, 1966
- 35) Depocas, F. : Chemical thermogenesis in the functionally eviscerated cold-acclimated rat. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 155-202, 1958
- 36) Grubb, B. and Folk, Jr. G. E. : Effect of cold acclimation on norepinephrine stimulated oxygen consumption in muscle. *J. Comp. Physiol.*, 110 : 217-226, 1976
- 37) 柳平坦徳, 上田五雨：ヤチネズミとヒメネズミの寒冷適応。成長, 25 : 184-185, 1986
- 38) Barnett, S. A. : The skin and hair of mice living at a low environmental temperature. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 44 : 43-51, 1959
- 39) 柳平坦徳, 内川公人：アカネズミの毛皮重量と季節変化。成長, 26 : 19-27
- 40) Haitlinger, R. : Comparative studies on the morphology of hair in representatives of the genus *Apodemus* Kaup, 1829, found in Poland. *Zoologica Poloniae*, 18 : 347-380, 1968
- 41) Yanagidaira, Y. and Ueda, G. : Relationship between thermogenesis and thermal insulation to climatic and cold acclimation in small mammals. In : *High-altitude Medical Science*, ed. by G. Ueda, S. Kusama and N. F. Voelkel. *Shinshu Univ. Press* pp.381-385, 1988
- 42) Rennie, D. W., Covino, B. G., Blair, M. r. and Rodahl, K. : Physical regulation of temperature in Eskimos. *J. Appl. Physiol.*, 17 : 326-332, 1962
- 43) Hammel, H. T., Elsner, R. W., Le Messurier, O. H., Andersen, H. T. and Milan, F. A. : Thermal and metabolic responses of the Australian Aborigine exposed to moderate cold in summer. *J.Appl.Physiol.*, 14 : 605-615, 1959
- 44) Grant, R. T. : Vasodilatation and body warming in the rat. *J. Physiol.*, 167, 311-317, 1963
- 45) Mc Nab, B.K. : The metabolism of fossorial rodents : A study of convergence. *Ecology*, 47 : 712-733, 1966