

マガモ羽装アヒルを用いた羽装の季節的二型性に関する研究 —羽装変化に伴う色素細胞, テストステロン, α -MSH の 周年における動態について—

渡邊 潤^{1,2)}・青山真人²⁾・杉田昭栄²⁾

¹⁾ 東京農工大学大学院連合農学研究科, 東京都府中市 183-8509

²⁾ 宇都宮大学農学部, 栃木県宇都宮市 321-8505

鳥類の雄には季節によって羽装が変化する季節的二型性を持つ種が存在する。季節による羽装変化にテストステロンが関与していることは、雄マガモの去勢手術や去勢個体へのテストステロン投与の実験からも明らかにされている。しかし、その作用機序については不明な点が多い。本研究は羽装の季節的二型性の機序解明を目的とし、羽装変化に伴う組織学的、内分泌学的な要因がどのように変動しているかについて調べた。実験には羽装の季節的二型性の特徴を有するマガモ羽装アヒルを用いた。実験は周年における変化を知るため3年間をかけて行った。各月における毛包部皮膚組織におけるメラニン含有細胞の組織学的動態、また血中 α -メラニン細胞刺激ホルモン (MSH)、テストステロン濃度をエンザイムイムノアッセイ法、ラジオイムノアッセイ法を用いて測定した。組織学的変化は観察されたメラニン細胞及び色素の組織像を点数化して解析した。メラニン細胞及び色素の得点は繁殖期に増加し、換羽期に減少した。血中テストステロン濃度は繁殖期に最も高い値となり、その後換羽期に向けて急激に減少し、換羽期に最も低い値であった。 α -MSH 濃度は繁殖期など婚礼羽期には低い値を示していた。 α -MSH 濃度は婚礼羽から隠蔽羽へと変化していく時期に急激な増加が認められ、6月に最も高い値を示し、テストステロン濃度の推移と逆転していた。その後緩やかな減少を示した。すなわち、繁殖期における血中テストステロン濃度の増加、その1ヶ月後に血中 α -MSH 濃度が増加する関係が認められた。本研究より、羽装変化に伴いメラニン細胞および色素の動態が確認された。婚礼羽から隠蔽羽へと羽装が移行していく時期に血中 α -MSH 濃度の増加が認められたことより、 α -MSH が羽装変化に関与しているとも考えられる。

キーワード: α -メラニン細胞刺激ホルモン, メラニン細胞, 羽装, 季節的二型, テストステロン

緒 言

多くの鳥類において雄の羽装が鮮やかに発達していることが知られている。その理由としては、鳥類の雌が交尾相手として、より美しく鮮やかな羽装のを好んで選択する為と言われている(長谷川, 1992)が、現在も議論されているところである。

一方、鳥類の中には鮮やかな羽装を婚礼羽、換羽期には外敵から見つかりにくい隠蔽羽に生え変わる季節的二

型の特性をもつ種が存在し、代表的なものとしてカモ類の雄があげられる。マガモ雄に見られる一般的な羽装の婚礼羽は、頭部は金属光沢をもつ緑色、胸部は赤茶色、腹部は灰色、背部は黒色と体の各部位が全く異なる配色で非常に鮮やかである。一方、周年におけるわずか約1ヶ月間の換羽期は、全身に茶色で地味な雌の羽装によく似た隠蔽羽である。マガモにおいて、このような色を主とする羽装の変化が起きる理由について以下のように考えられている。マガモは、短い夏の間に交尾、抱卵、育雛等の繁殖活動を行い、そして渡りに備えて換羽を行う必要がある。その為、効率的に短期間で換羽を行わなければならない。一度に多くの飛行に必要な風切羽などが抜け落ち、一時的に飛べなくなる。この際鮮やかな婚礼羽では外敵から見つかり易い為、隠蔽羽となり、水辺で外敵

2002年10月15日受付 2003年1月31日受理

連絡者: 渡邊 潤

〒321-8505 宇都宮大学農学部動物機能形態学研究室,
栃木県宇都宮市峰町 350

Tel 028-649-5438

から逃れながら過ごす (Lack, 1976).

雄マガモに去勢を施すと、羽装の変化が起きなくなる (Hasse ら, 1992). また、去勢雄マガモにテストステロンを投与すると、婚礼羽から隠蔽羽への羽装の変化が誘起され、少量のテストステロン投与では、わずかに隠蔽羽が混在した羽装であるが、投与量を多くしていく程、隠蔽羽へ近づく事が報告されている (Hasse ら, 1992) ことから、テストステロンが羽装の変化に関与しているとみなされている。

様々な鳥類種においてその羽装の色がどのように造り出されているかという点についていくつかの報告がある (Auber, 1957; Chandler, 1916). 前述の Hasse ら (1995) はマガモを用いて羽装の状態によりメラニン色素の含量が異なっていたことを報告している。また、最近の報告として、マガモの婚礼羽、頭部における金属光沢をもつ緑色の部分は、羽毛の羽枝が特別な形に変形している事に由来しており、羽枝中のメラニンの粒子からなる層が水の表面に浮かんだ油のように光を分光する事により生み出される (Attenborough, 2000). あるいは屈折率の異なる薄膜が重なって造られ、メラニン色素顆粒により反射する光が吸収されることによりその色は明瞭となり表現される (梅鉢, 2000) などの考え方がある。羽装の季節的二型性をもつハタオリドリ的一种であるホウオウジャクへの性腺刺激ホルモンである間質細胞刺激ホルモンと妊馬血清の投与実験からは、羽髄中のメラニン色素分布範囲が広がる事が報告されている (Ralph ら, 1967). これらのことから、テストステロンがメラニン細胞の動態に関与する事が推察された。しかし、どのような機序によりメラニン細胞及び色素の動態に関与しているのかについては未だ不明な点が多く残されている。

メラニン細胞、色素の動態の制御に関しては内分泌性、神経性様々な要因がある (梅鉢, 2000) が、中でも α -メラニン細胞刺激ホルモン (MSH) の作用が特によく知られている。 α -MSH は 13 個のアミノ酸残基からなり、その配列は、哺乳類と鳥類では同じことが明らかになっている (Hayashi ら, 1991). また、 α -MSH の生理作用としては、色素細胞刺激作用の他、炎症、免疫反応抑制作用、高次中枢機能への関与、その他多彩な機能を持っていることが哺乳類では明らかになっている (竹内, 1997). 鳥類では、 α -MSH を投与することにより摂食抑制作用が認められることがニワトリを用いて報告されている (Tachibana ら, 2001) もの、鳥類の羽毛やくちばしなどの色彩には α -MSH は関与していないとの報告もある (梅鉢, 2000). また一方では、 α -MSH が羽装の色彩に関与しているとの報告 (小林, 1975) もあり、

未だ明確になっていない。しかし、羽装の変化に伴ってメラニン細胞及び色素の動態変化が知られていること、は虫類等ではメラニン細胞への作用が最も強いとされる α -MSH (梅鉢, 2000) が関与している可能性は否定できない。また、これまで、婚礼羽から隠蔽羽といった羽装変化に伴うメラニン細胞等の毛包部の組織学的な動態と性ホルモンをはじめとする内分泌学的要因との関連についてマガモの他多くの季節繁殖性の鳥類種についてその経時的な部分は調査されておらず、未だ不明な点が多く残されている。そこで本研究では、羽装の季節的二型性の機序解明の第一段階として、雄のマガモ羽装アヒルを用いて、羽装の色を表現していると考えられるメラニン細胞及び色素の動態、および変化を誘導していると推察されるホルモン濃度のモニタリングを周年において行うことを目的とした。

材料および方法

1. 供試動物

本実験には、香川県十鳥孵化場より導入 (1999, 2000 年) した初生羽から成羽まで、マガモ同様の羽装の色、変化を示す雄のマガモ羽装アヒル (白アヒルに 3 世代以上に渡って雄マガモを交雑させることにより作出)、および 1999 年導入個体を種個体とし、2000, 2001 年宇都宮大学附属農場において交配、作出された個体を用いた。動物の飼育に際して自然光条件下、飼料と水は自由摂取とし、飼料は市販の養鶏用飼料を給与した。実験には、繁殖可能になったと判断される孵化次年度の 4 月より供試した。

2. 羽装と繁殖期の定義

周年における動物個体の羽装を、婚礼羽 (一年間で最も長期間観察される羽装で、頭部は金属光沢をもつ緑色、胸部は赤茶色、腹部は灰色、背部は黒色)、隠蔽羽 (換羽期における全身に茶色で地味な雌の羽装によく似た羽装)、婚礼羽から隠蔽羽への移行期 (繁殖期後にみられ、婚礼羽に隠蔽羽の茶色い羽根が混在している)、隠蔽羽から婚礼羽への移行期 (換羽期後にみられ、隠蔽羽に婚礼羽の羽毛が混在している) の計 4 つの羽装型に分類した。

動物個体の季節繁殖周期は、雌雄に活発な交尾行動が見られ、雌個体群に断続的な産卵活動が確認された 3-5 月を繁殖期とし、換羽期を含む、繁殖期以外の全ての時期を非繁殖期とした。換羽期は、動物個体群の羽装が完全な隠蔽羽を示している時期とした。

3. 皮膚の採取および標本作製

1 年の各月において各 5 羽の成雄マガモ羽装アヒルに、ネブタール注射液 (大日本製薬株式会社) により

麻酔 (0.1 ml/kg) を施した後、頭部より約 1 cm² の皮膚を切除し、直ちに 10% ホルマリン溶液またはブアン固定液 (ピクリン酸飽和水溶液 15 ml + ホルマリン原液 5 ml + 氷酢酸 1 ml) を浸潤させ、固定期間は 2 週間以上とした。その後、パラフィン包埋または樹脂包埋 (ライカ社ヒストレジン包埋) を施した。薄切は、輪切断面の組織が得られるよう想定して行った。機器は各々の包埋方法について適したマイクローム (パラフィン包埋についてはサクラ滑走式マイクローム IVS-400, 樹脂包埋についてはライカ 2125 ローテーションマイクローム) により 5~10 μm で行った。切出された切片は、スライドガラスに間接貼布法により貼り付けた。染色は、ヘマトキシリン-エオジン (HE) 染色を行った。作製した標本は光学顕微鏡により観察を行った。

毛包部の組織学的観察とメラニン細胞および色素の点数化評価

毛包における一定の部位の組織を採取するため、観察部位を以下のように設定した。1) 結合組織性毛包及び毛小皮が確認できるもの。2) 毛皮質と毛髄質との境界が層として区切られているものを選択した。得られた毛包組織のメラニン細胞及び色素の組織について以下のような基準を設け、点数化し評価した。0: 色素がみられないもの (図1A)。1: 色素は観察されるが、茶褐色でぼやけてみえるもの (図1B)。2: 明らかに 1 よりも細胞および色素が強く見られるもの (図1C)。3: 黒色を呈したメラニン細胞および色素が明瞭に観察されるもの (図1D) とした。

4. 血漿検体の採取

1 年各月 5 羽より行った。尺側皮静脈より注射器 (5

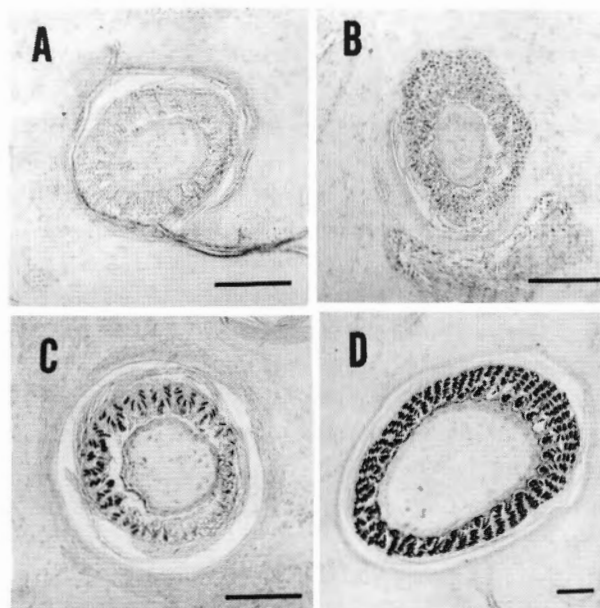


図 1. 毛包部メラニン細胞および色素の段階評価

組織観察の対象として、毛皮質と毛髄質が細胞層の境界により区切られているものを選択。メラニン細胞および色素の状態から 0-3 の 4 段階に分類した。1A は 0: 色素がみられないもの。1B は 1: 色素は観察されるが茶褐色でぼやけてみえるもの。1C は 2: 明らかに 1 よりもメラニン細胞および色素が強くみられるもの。1D は 3: 黒色を呈した区域が観察されるもの。スケールバーは 100 μm に相当する。

Fig. 1. Evaluation of level of melanocyte and pigment

Values of stained melanocytes are categorized in to four grade by its darkness. 1A is level 0: Melanocyte and pigment can't be seen. 1B is level 1: Some melanocytes and pigment are observed, but these are not clear. 1C is level 2: Obviously darkness is stronger than level 1, but it weaker than level 3. 1D is level 3: Many melanocytes and pigment are clearly seen. Calibration bars are 100 μm.

ml, 22G 針) により 2-3 ml 採取した。その後直ちに抗凝血剤であるカプロシン注 (三井製薬工業株式会社, ヘパリンカルシウム 1000 単位/1 ml) を 20 μ l 分注済みのプラスチック遠心管へ移入, 攪拌, 続いて冷却遠心分離機 (1400G, 15 分, 4°C) により血漿を分離, 採取した。その後 -20°C で測定まで保存した。

(1) 血漿中テストステロン濃度の測定

測定はラジオイムノアッセイ法により, Diagnostic Products Corporation トータルテストステロンキット (株式会社ヤマトロン) を用いて行った。測定は -20°C により凍結保存していた検体を解凍し行った。二重測定とし, 同一検体について 2 本ずつ行いその平均値を検体値とした。本測定キットの最小検出濃度は約 0.04 ng/ml, 測定内再現性は 11.2% 以下 (5 種類の検体を各々 20 回測定, 0.74 ± 0.08 ng/ml; 平均値 $\pm$ 標準偏差), 測定外再現性は 11.8% 以下 (5 種類の検体を 2 重測定で, 各々 20 回測定, 0.93 ± 0.11 ng/ml; 平均値 $\pm$ 標準偏差) であった。本測定キットの抗テストステロン抗体に対する他の代表的物質の交叉率は, コルチコステロン 0.002%, コルチゾル 0.005%, 5 α -ジヒドロテストステロン 3.3%, エストラジオール-17 β 0.02% であった。

(2) 血中 α -MSH 濃度の測定

測定はエンザイムイムノアッセイ法により Phoenix Pharmaceuticals 社 α -MSH 測定キット (株式会社フナコシ, EK-043-01) を用いた。-20°C により冷凍保存しておいた検体を解凍し行った。二検体法を用いて測定した。本測定キットの検出濃度範囲は 0-10⁵ pg/ml, 測定内再現性は 5% 以下, 測定外再現性は 14% 以下 (5 種類のヒト血漿検体を使用) であった。本測定キットの抗 α -MSH 抗体に対する他の代表的物質の交叉率は, β -MSH 0%, γ -MSH 0%, 副腎皮質刺激ホルモン 0%, β -エンドルフィン 0% であった。

5. データの解析

本実験により得られたデータの解析は, 一元配置分散分析を行った後, Tukey の方法を用いて検定を行った (吉田, 1998)。

結 果

方法 2 の羽装と繁殖期の定義に基づき, 目視による動物群全体の 90% 以上の個体が各特徴を示した期間という判断基準を設け, 周年における羽装及び時期を分類した。その結果, 繁殖期婚礼羽期 (4 月), 婚礼羽 $\rightarrow$ 隠蔽羽期 (6 月), 換羽期隠蔽羽期 (8 月), 非繁殖期婚礼羽 (11, 12, 1 月) の 4 群に分類された。尚, 隠蔽羽 $\rightarrow$ 婚礼羽期は, 8 月から 9 月の間にあたり, 特定の月により示すことはできなかった。

1. 毛包部のメラニン細胞および色素の動態

毛包部のメラニン細胞は, 毛根部上方の毛皮質内側に存在していた。その大きさは大小様々で, 色素を活発に放出しているメラニン細胞は毛皮質外側の小羽枝の区域へ突起を伸ばしている様子が観察された。メラニン細胞が多く見られる毛根部上方の部分は, 毛髄質と毛皮質の境界は存在せず, 羽毛の中部でもその境界は明瞭ではなかった。さらに上部になると, 小羽枝の区域は羽毛の下部に比べ細分化し, 毛髄質と毛皮質の境界には細胞層が存在し, 髄質と皮質を明らかに分類する事が可能となっていた。上部の組織では外側より結合組織性毛包, 毛小皮, 毛皮質, 毛髄質と分類する事が可能であり, 以上の各部位が存在する事を組織観察の基準とした (図 1A, B, C, D)。

毛包部の点数は 3 月が最も高く 2.2 ± 0.58 , $n=6$ (平均値 $\pm$ 標準誤差, 例数), 8 月が最も低く 0.5 ± 0.5 , $n=2$ であった。周年における推移を経時的に追ってみると, 1 月の 1.3 ± 0.68 , $n=3$ より繁殖期に向けて増加し, 3 月から 5 月の繁殖期間中は約 2 で推移した。その後, 換羽期隠蔽羽の期間中の 3 ヶ月間, 最も低かった 8 月に向けて減少していく傾向が認められた。9 月には再び 2 に増加が認められ, 10 から 12 月は約 1.5, $n=3-6$ で推移した。尚, 各月間について統計処理を行ったが, 有意な差 ($P < 0.05$) は認められなかった (図 2A)。また, 羽装季節別に比較をしてみたが, 有意差は認められなかった。しかし, 隠蔽羽時に比べ婚礼羽時に得点は 3 倍高いものであった (図 2B)。

2. 周年における血中テストステロン濃度の変動

周年における血中テストステロン濃度は, 2 月に減少が認められたものの, 1 月から繁殖期に向けて増加し, 4 月に最も高い値 (4.56 ± 0.7 ng/ml, $n=3$; 平均値 $\pm$ 標準誤差, 例数) を示した。その後急激に減少し, 7 月に最も低い値 (0.92 ± 0.24 ng/ml, $n=3$) を示した。8 月には約 2.0 ng/ml まで増加し, その後その濃度レベルで推移した (図 3A)。季節, 羽装状態より分類した 4 群間について一元配置分散分析により統計解析を行ったところ, 繁殖期婚礼羽期 (4 月) が婚礼羽 $\rightarrow$ 隠蔽羽期 (6 月; 1.35 ± 0.68 ng/ml, $n=3$) に比べ有意 ($P < 0.05$) に血中テストステロン濃度が高かった。繁殖期婚礼羽期 (4 月) と換羽期隠蔽羽期 (8 月; 2.4 ± 0.83 ng/ml, $n=3$), 非繁殖期婚礼羽期 (11, 12, 1 月; 2.5 ± 0.36 ng/ml, $n=3$) の間には有意差は認められなかった (図 3B)。

3. 周年における血中 α -MSH 濃度の変動

周年における α -MSH 濃度は, 婚礼羽 $\rightarrow$ 隠蔽羽期である 6 月に最も高い値を示し, 950 ± 274 pg/ml, $n=4$ (平均値 $\pm$ 標準誤差, 例数, 以後同様に表記) であった。1 月

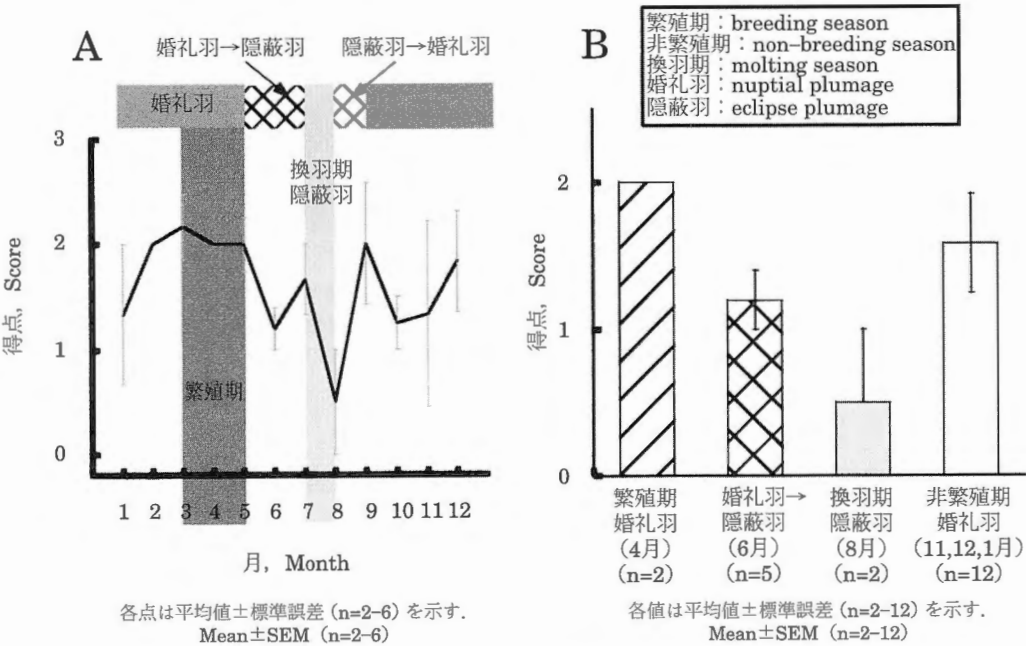


図 2. 周年における毛包部メラニン細胞および色素の動態変化
Fig. 2. Variation of darkness level of melanocyte and melanin pigment in annual cycle

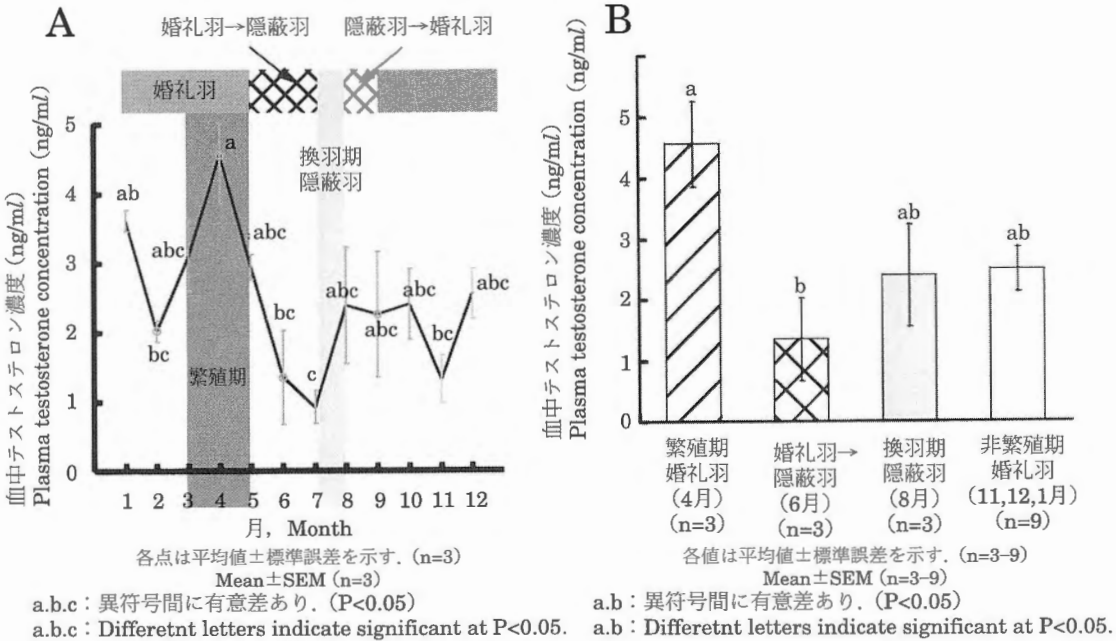


図 3. 周年における血中テストステロン濃度の変動
Fig. 3. Variation of plasma testosterone concentration in annual cycle

が最も低い値を示し 390 ± 51 pg/mL, $n=5$ であった。1 月から 4 月の α -MSH は周年で最も低い濃度を示し $390-470$ pg/mL で推移し、平均は 440 pg/mL であった。5 月に 801 ± 97 pg/mL, $n=4$ まで急激に増加が認められ、6 月の最も高い値 (950 pg/mL) まで増加した。5-7 月の平均は 849 pg/mL で、1 年の中で最も低い値を示していた 1-4 月の濃度の約 2 倍にまで増加していた。その後 12 月に向けゆるやかな減少傾向を示しながら推移した (8-12 月の平均 588 pg/mL) (図 4A)。季節、羽装状態より分類した 4 群間について一元配置分散分析により統計解析を行ったところ、婚礼羽→隠蔽羽期 (6 月; 950 ± 274 pg/mL, $n=4$) が繁殖期婚礼羽期 (4 月; 430 ± 35 pg/mL, $n=4$)、非繁殖期婚礼羽期 (11, 12, 1 月; 474 ± 31 pg/mL, $n=13$) に比べ有意 ($P<0.05$) に血中 α -MSH 濃度が高かった (図 4B)。

考 察

本研究ではマガモの頭部羽装が婚礼羽から隠蔽羽へと変化する現象は、繁殖期に急激な濃度増加が認められるテストステロン (Donham ら, 1979, Penfold ら, 2000) や、は虫類では色素細胞刺激ホルモンである α -MSH が体色変化に関わっている (梅鉢, 2000) ことから、このホルモンの変動に関わっているのではないかと推測

し、これらのホルモンの動態と羽装の変化の関連について注目した。

マガモの婚礼羽と隠蔽羽の羽装の変化についてはこれまで、Hasse ら (1992, 1995) の去勢手術によって羽装変化のコントロールを試みたものや、また羽装の状態による羽毛中メラニン色素の含有量の違いについて調べた報告がある。

また、換羽と性腺ホルモンの関係についてもいくつかの報告がなされている (Groscolas ら; 1986, Hohn; 1970, Ralph; 1967, Zeman ら; 1990)。しかし、本研究のように羽装と組織学的変化の相互作用を経時的に調べた報告は著者の知る限り見られない。

マガモ頭部の金属光沢をもつ緑色の羽毛については、これまで小羽枝に入っていた色素が抜け落ちる事により小腔ができ、小腔に入った光が乱反射することにより表現されるとの報告 (内田, 1962) と、羽枝中のメラニン色素からなる層が水の表面に浮かんだ油のように光を分光する事により特有の光沢が生み出されるという報告 (Attenborough, 2000) がある。また、屈折率の異なる薄層が重なって造られる構造色で、メラニン色素顆粒により反射しない光を吸収することにより色がより明瞭になるという報告 (梅鉢, 2000) もある。本研究では毛包部組織観察の結果、各月とも色素が完全に消失することは

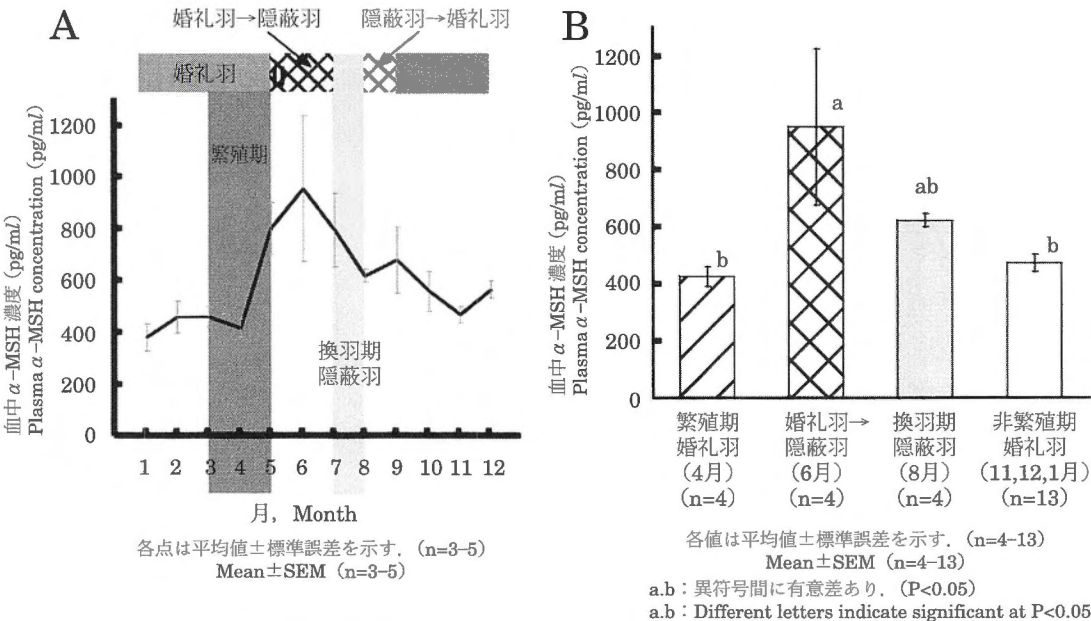


図 4. 周年における α -MSH 濃度の変動
Fig. 4. Variation of plasma α -MSH concentration in annual cycle

なく、また、さらに婚礼羽時にメラニン色素がより強く観察された。これらの結果は、最近の説 (Attenborough, 2000; 梅鉢, 2000) に沿うものと思われる。

観察された毛包部のメラニン細胞および色素の状態の点数化評価を行い、周年における変化を調査した。その結果、隠蔽羽期に比べ婚礼羽期に得点が増加する傾向が認められた。

次に内分泌学的調査結果について考察する。テストステロン、エストロゲンといった性ホルモン濃度は、育種、飼育環境条件によって変化しやすいことが知られている (Donham ら; 1979, Meijer ら; 1988)。また、血中 α -MSH 濃度は、微量であり測定方法により差異が出てくると考えられる。そこで得られた結果について、濃度の値について過去の報告等と比較するのではなく、季節的な変動について特に注目した。

本実験より周年におけるテストステロン濃度は、2月から繁殖期最盛期である4月へ向けて増加し、4月に最も高い濃度 (4.56 ng/ml) を示し、その後換羽期である7月に最低値 (0.92 ng/ml) となった。その後血中濃度は7月に比べ2倍以上である約 2.0 ng/ml まで増加し、12月まではほぼ同様の濃度で推移した。この結果から、繁殖期の周年で最も高い濃度レベルまで急激に増加する期間、その後急激に減少する期間、そして婚礼羽への変化と共に血中濃度がわずかに増加し、その濃度レベルが持続する期間の3つの期間に分けられる。Donham ら (1979)、Penfold ら (2000) が行った野生のマガモ、オナガガモの周年におけるテストステロン濃度の変化の調査では、繁殖期最盛期へ向けて急激な濃度の増加が認められ、その後繁殖期の終了と共に血中濃度は急激に減少し、血中にテストステロンが認められなくなり、次の繁殖期を迎えるまで血中にテストステロンが認められない状態が持続すると報告されている。過去の結果でも増加、減少、安定の3つの期間があるようであるが、減少後の安定の期間において本実験では濃度が繁殖期の約 1/2 程度まで増加し、その濃度が持続したのに対し、過去の報告では減少後の増加は認められなかった。この濃度の減少がなぜ起こらなかったのかは不明である。しかし、野生のマガモとその家禽化されたものでは性ホルモンの血中濃度が異なるとの報告 (Donham ら, 1979) があること、チョウゲンボウにおいて野生下と人工飼育下のものでは、ホルモンの変動パターンが異なると報告 (Meijer ら, 1988) されていることから、外部環境に対しての生体の反応が、飼育条件の違いにより異なってくると考えられる。

本研究の組織学的変動の結果と併せてみると、メラニン細胞及び色素の得点と血中テストステロン濃度の変動

が類似していた。つまり 1) 繁殖最盛期 (4月) へ向けての増加、2) その後の換羽期隠蔽羽に向けての減少、3) 婚礼羽期へ向けての再増加、が挙げられる。このようにテストステロンが毛包部のメラニン細胞および色素の動態に何らかの関与があるのではないかと推察される。テストステロンをはじめとする性腺ホルモンと羽毛との関連を示唆する報告としては、Kovacs ら (1986) がニワトリにおける毛根部の細胞質ゾルへの性腺ホルモンの結合を調査したものがあり、その結果ではテストステロンに比べ、エストロゲンやプロゲステロンの方がより多く結合することが分かっている。また、ヒト、ラット、マウス、ハムスター類において皮膚の色素沈着の増加を誘導し、去勢すると色素沈着が低下することが明らかになっている (梅鉢, 2000)。しかしマガモにおいては、現在のところテストステロンがメラニン細胞に作用する機序については明らかになっていない。

この点について本研究より、興味ある結果として、 α -MSH 濃度はテストステロン濃度と全く逆方向の動態が認められた。すなわち1月から繁殖期である4月まで平均 440 pg/ml の非常に低い濃度で推移し、5月には急激な濃度の増加が認められ婚礼羽→隠蔽羽期である6月には周年で最も高い値 (平均 950 pg/ml) を示し、この値は繁殖期 (4月)、非繁殖期婚礼羽期 (11, 12, 1月) に比べ有意 ($P < 0.05$) に高いものであった。その後12月にむけゆるやかな減少傾向を示しながら推移した。この α -MSH 濃度の変動をメラニン細胞および色素の動態と照らし合わせてみると α -MSH 濃度の低い時期はメラニン色素の得点は高く、 α -MSH 濃度の高い時期は得点が低下していることがわかる。 α -MSH のメラニン色素顆粒の拡散作用から、得点が高いと評価されたものは色素が凝集している状態にあったため、黒々とした組織像が観察され、得点が低いと評価されたものは色素が拡散した状態にあり、全体的に茶褐色のぼんやりとした組織像が観察されたと考えられる。 α -MSH とテストステロンの関連については、テストステロンと α -MSH の動態は互いに逆方向であった結果から両者は相反関係にあるとも考えられる。しかし Hasse ら (1992) が行った雄マガモへ去勢を施すと婚礼羽から隠蔽羽への羽装の変化が起きないという結果とも併せると、繁殖期における血中テストステロン濃度の増加がその後の血中 α -MSH 濃度を増加させている可能性がある。つまり、これまでテストステロンがどのような機序により羽装変化、メラニン細胞および色素の変動を誘導しているかについては明らかではなかったが、本研究よりマガモの婚礼羽から隠蔽羽への羽装変化に繁殖期におけるテストステロン濃度の増加後1ヶ月おくらせて増加する α -MSH が関与する可能

性が示されたといえる。

参 考 文 献

- Attenborough D. 鳥たちの私生活 (浜口哲一, 高橋満彦訳). 155-160 頁. 山と溪谷社. 東京. 2000.
- Auber L. The structures producing "Non-Iridescent" blue colour in bird feathers. Proceedings of the Zoological Society of London. 129 : 455-486. 1957.
- Chandler CA. A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance. Zoology, 13 : 243-446. 1916.
- Donham SR. Annual cycle of Plasma luteinizing hormone and sex hormone in male and female Mallards (*Anas Platyrhynchos*). Biology of Reproduction, 21 : 1273-1285. 1979.
- Groscolas R, Jallageas M, Goldsmith A, Assenmacher I. The endocrine control of reproduction and molt in male and female emperor (*aptenodytes fosteri*) and adeli (*pygoscelis adeliae*) penguins. General and Comparative Endocrinology, 62 : 43-53. 1986.
- 長谷川真理子. クジャクの雄はなぜ美しい?. 9-36 頁. 紀伊国屋書店. 東京. 1992.
- Hasse E, Schmedmann R. Dose-dependent effect of testosterone on the induction of eclipse coloration in castrated wild drakes. Canadian Journal of Zoology, 70 : 428-431. 1992.
- Hasse E, Ito S, Wakamatsu K. Influences of sex, castration, and androgens on the eumelanin and pheomelanin contents of different feathers in wild mallards. Pigment Cell Research, 8 : 164-170. 1995.
- Hayashi H, Imai K, Imai K. Characterization of chicken ACTH and alpha-MSH : the primary sequence of chicken ACTH is more similar to *Xenopus* ACTH than to other avian ACTH. General and Comparative Endocrinology, 82 : 434-43. 1991.
- Hohn EO. Gonadal hormone concentrations in northern phalaropes in relation to nuptial plumage. Canadian Journal of Zoology, 48 : 400-401. 1970.
- 小林英司. 内分泌現象. 100-101 頁. 裳華房. 東京. 1975.
- Kovacs K, Peczely P, Szelenyi Z. Steroid binding to feather follicles in the chicken. Journal of Endocrinology, 109 : 187-191. 1986.
- Lack D. 一ガンカモ達の多様な世界— (阿部直哉, 樋口宏芳). 125-138 頁. 思索社. 東京. 1976.
- 松崎 貴. 毛髪を科学する. 79-100 頁. 岩波書店. 東京. 1998.
- Meijer T, Schwabi H. Hormonal patterns in breeding and nonbreeding Kestrels, *Falco tinnunculus* : field and laboratory studies. General and Comparative Endocrinology, 74 : 148-160. 1989.
- Penfold ML, Wildt ED, Herzog LT, Lynch W, Derrickson ES, Monfort LS. Seasonal patterns of LH, testosterone and semen quality in the Northern pintail duck (*Anas acuta*). Reproduction Fertility and Development, 12 : 229-235. 2000.
- Ralph CL, Daniel L, Grinwich, Peter FH. Studies of the melanogenic response of regenerating feathers in the Weaver Bird : Comparison of two species in response to two gonadotrophins. Journal of Experimental Zoology, 166 : 283-288. 1967.
- Tachibana T, Sugahara K, Ohgushi A, Ando R, Kawakami S, Yoshimatsu T, Furuse M. Intracerebroventricular injection of agouti-related protein attenuates the anorexigenic effect of alpha-melanocyte stimulating hormone in neonatal chicks. Neuroscience Letters, 305 : 131-134. 2001.
- 竹内 栄. ストレスとホルモン. 99-103 頁. 学会出版センター. 東京. 1997.
- 梅鉢幸重. 動物の色素—多様な色彩の世界—. 125-156 頁. 内田老鶴圃. 東京. 2000.
- 内田 亨. 動物系統分類学 10 (上). 5-20 頁. 中山書店. 東京. 1962.
- ヴェルシュ U. ストルヒ V. 146-149 頁. 動物の比較細胞組織学. 講談社. 東京. 1980.
- 吉田 実. 畜産を中心とする実験計画法. 85-86 頁. 養賢堂. 東京. 1998.
- Zeman M, Kosutzky J, Micek K, Lengyel A. Changes in plasma testosterone, thyroxine and triiodothyronine in relation to sperm production and remix moult in domestic ganders. Reproduction Nutrition Development, 30 : 549-557. 1990.

Study of the Seasonal Dimorphism in the Plumage of the Domestic Drakes with Wild Plumage Type

—The changes of melanocyte, testosterone and α -MSH in annual cycle—

Jun Watanabe^{1,2)}, Masato Aoyama²⁾ and Shoei Sugita²⁾

¹⁾ The United Graduate School of Agriculture Science, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu-Shi 183-8509, Japan

²⁾ Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Utsunomiya-Shi 321-8505, Japan

The males of many kind of birds have colorful plumage served as breeding behavior. In such species, changes of the color design of plumage synchronize with seasonal reproductive period. It is known that testosterone relates to the seasonal dimorphism in the plumage, and the pigment contents in the feather differed between the nuptial and eclipse plumage. However, how testosterone relate to the change of color plumage at the seasonal period, and how pigment contents in the feathers were changed from another plumage type, are not known.

The present study was aimed to analysis phenomena of the seasonal dimorphism in the plumage by histological and endocrinological methods.

The present study was set up the first step of the determination of mechanism of seasonal dimorphism in the plumage.

Domestic drakes with wild plumage type with the seasonal dimorphism were used for the present experiment. On the investigation in annual cycle, changes of the melanocyte in hair follicle part of the skin was observed histologically, and the seasonal changes of concentration of plasma α -melanocyte stimulating hormone (MSH) and testosterone were measured simultaneously using the enzyme- and radio-immunoassay methods.

The darkness level of stain in melanocyte and melanin pigment were increased in breeding season and it became faintly in molting season. Concentration of plasma testosterone was highest at the breeding season, and then rapidly decreased with passing over into the molting season.

Concentration of plasma α -MSH was low at the nuptial plumage season as well as breeding season. Rapid increasing of α -MSH was seen during the period of change from nuptial plumage to eclipse plumage and the highest peak of it was seen in July.

The increasing of concentration of plasma testosterone may play some role as a trigger of the increasing a concentration of α -MSH, after one month. In seasonal dimorphism, nuptial and eclipse periods might be induced low and high concentration of plasma α -MSH, respectively.

(*Japanese Poultry Science*, **40** : J57-J65, 2003)

Key words : alpha-MSH, melanocyte, plumage, seasonal dimorphism, testosterone