

## 都市環境における鳥類の生活・繁殖リズムの変調とその意味

Significance of modulatory changes in the living and reproductive rhythms of birds under citted environments

代表研究者	名古屋大学農学部教授 Prof., School of Agriculture, Nagoya Univ. Koji SATO	佐藤 孝二
協同研究者	山階鳥類研究所室長 Chief, Yamashina Inst. for Ornithology Fumio SUGIMORI	杉森 文夫
	名古屋大学農学部助教授 Assoc. Prof., School of Agriculture, Nagoya Univ. Kiyoshi SHIMADA	島田 清司
	名古屋大学農学部助手 Res. Assoc., School of Agriculture, Nagoya Univ. Shizufumi EBIHARA	海老原 史樹文
	名古屋大学農学部研究生 Post-Doct. fellow (JSPS), School of Agriculture, Nagoya Univ. Itsuki OHSHIMA	大島 五紀

A flood of illuminations (light) might be most symbolic of the citted phenomena. Light and or lighting conditions, however, is one of the environmental factors, which profoundly effect on the living and reproductive rhythms of organism. It might be a good example that the feral pigeons (*Columba livia*) play at Shibuya-terminal in night. In this report, locomotor activities of the pigeons were biochronologically analyzed to reveal effect of light on the living rhythms. Further, data of the breeding seasons of common cormorants (*Phalacrocorax carbo*) and Java sparrows (*Padda oryzivoo*) at the wild and experimental conditions are collected.

1) As shown in a picture and Figure 2, the pigeons of Shibuya stayed at a place of feeding area until 7.30 to 8.00 PM even in conditions at 30 lux, while the pigeons of another 2 populations already left the place, where it was more bright before 5.00 PM.

Locomotor activities of the pigeons, indicated by floor movements and body temperature, were recorded. These activities were parallely changed by light-on and light-off conditions (LD). Light clearly entrained the rhythms. In cotrast, feeding limited for 2 hours did not work well for entrainment of the rhythms in 5 of 6 pigeons examined (Figure 3). It was one case (Figure 4) that their rhythms were entrained by feeding.

2) In the pigeons, their circadian rhythms are observed under constant lighting conditions at 0.2 lux (LLdim). If the light intensities are raised to 2,000 lux (LLbright), their rhythms have been abolished (Figure 5). In 2 of 6 cases, feeding behaviour kept their rhythms for a while under LLbright conditions.

3) The circadian oscillators (clocks) in the pigens might located at the pineal gland, retina and some nucleus of the hypothalamus (Figure 6). These three oscillators co-operatively work to establish the rhythms by way of humoral, such as melatonin, and neural connections. In LLbright conditions, the locomotor activities and melatonin rhythms totally disappeared. (Figure 7).

At Shibuya-terminal, 8 and 3 pigeons were captured at 10 AM and 6 PM, respectively. Plasma melatonin was determined by RIA (Figure 8). More rapid increase of melatonin levels at dark was

observed in the latter 3 pigeons captured when most of the pigeons left the place.

4) There is a difference in the breeding season between 2 populations of common cormorants, Mihama (Aichi) population, from January to August and Shinobazu-ike (Tokyo) population, from October to May. Java sparrows escaped from cages and lived at Yao (Ohsaka) reproduced one time at May. In experimental conditions, however, they showed short-day type of breeding, as shown in Figure 9.

It was already reported by Murton et al. (1973) that melanin-rich feathered type of the pigeons increased under the citted environments, probably based on their properties as the continuous-breeder.

5) It is discussed that melatonin will be a key of puzzle of modulatory changes in the living and reproductive rhythms of birds under the citted environments.

## 研究目的

一般に都市化が進むと、野生の生物の質（種）、量（数）に変化が生じる。多くの場合生物種は単純化し、数は減少して衰退・消滅の方向をたどるけれども、ドバトなどのように逆に数を増やしてきた生物もある。

ドバトは、本来家禽（イエバト、*Columba livia*）であるためか、ヒトを恐れず、建築物に掛をかまえ、営巣、繁殖する。しかも素囊からミルクを分泌するため、特に子育ての餌としての昆虫類を必要とせず、一方、都市には植物性の餌が極めて豊富であり、都市はハト社会を形成するうえで都合の良い環境なのであろう（山階研，1979）。

近藤（1985）は、実験動物学の観点から環境の適否を監視する指標生物は、その結果をヒトに外挿し得ることを前提とし、有羊膜亜門（Amniota）に属する動物種であること、適否判断の基準として世代の維持-繁殖-次世代への交替をあげ、3世代にわたる観察を妥当とした。ヒトと生存（活）環境を分かち、しかも、国際的な比較を可能とするためには分布域の広い動物種が適当で、その一つにドバトが挙げられる。さらにドバトの場合、捕獲や実験室での飼育も容易である。したがって、野外で得られた結果・推測を実験的に吟味できる点でも優れている。

我々は、ドバトなど鳥類を指標とした環境疫学的研究（佐藤他，1985）を実施し、ドバトの生態・生理・集団遺伝・汚染のメカニズム・汚染の状況などを調べた。その結果、ドバトは、比較的狭い地域で生活し、羽装（色）、Isozyme、血液型

などの遺伝的形質の発現が地区集団（個体群）ではほぼ一定していることなどを明らかにした。さらに、ハトの羽、臓器などにその地区のPb、Cdなどの重金属汚染がよく投影されていることも判明した。したがってドバトは、ヒトの日常的産業的活動の影響を直接的にあるいは間接的に受けて生活を営んでおり、環境監視動物として有用である（大井ら，1985）。

以上、ドバトを中心とした研究を実施した際、渋谷・新宿などの餌場には夜遅くまでハトが滞在することに気付いた（佐藤，1985）。あるいは、ツバメなど夜間でも照明下、捕虫活動をする例も多数知られている。

都市化の象徴としていくつかの因子が挙げられるが、その一つとして光（照明）の氾濫がある。電気、照明技術の獲得は、ヒトの生活・行動・意識を変革し、ヒトの社会の進歩・発達を加速した。夜の失われた社会が都市化の最たるものであろう。宇宙から見た夜の地球でも、東京・ニューヨークなどの明るさは際立っている。しかしながら、光は生物の行動・生活あるいは繁殖に最も大きな影響を与える因子であり、換言すれば、生物は光によって規制されて生活・繁殖し、ひいては、世代の交替を行っている。

都市に住む生物の生活や繁殖の変調については、既にいくつかの報告があるけれども、現象面の指摘にとどまり、その原因や意味などはあまり検討されていない。

我々はまずハトについて、渋谷でみられたドバトの夜遊び現象を時間行動学的方法で解析し、

さらに光（照明）と行動との関連について検討した。また、ブンチョウ (*Padda oryzivora*) やカワウ (*Phalacrocorax carbo*) など、実験室や野外における繁殖に関する資料の集積に努めた。

### 研究の経過

#### 1. 生活のリズム

ドバトは餌場を取り巻き、周辺に峙を構えている。神社など餌場（食-職）と峙（住）が同一な場合や、やや遠方の峙から餌場へ通勤してくる場合

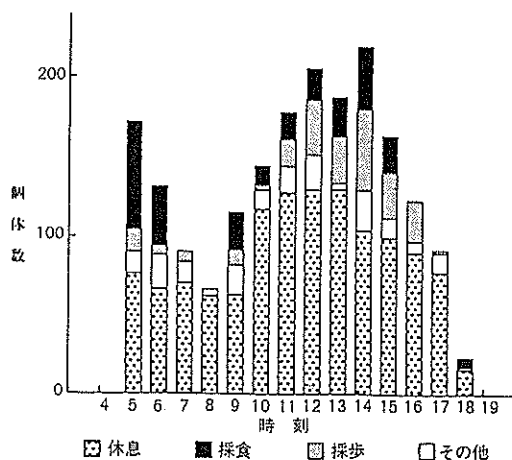


図1. 日中（5月25日）におけるドバトの生活行動。（行動型別の観察個体数で示す）。多摩動物園（山階鳥研，1979）

とがある。後者でも、餌場を中心とした約2 km ぐらいの範囲に峙していることが多い。

ドバトは普通、日の出約1時間ぐらいの間に餌場にあらわれて採餌（食）し、あるいは周辺で休息・求愛などで過ごし、日没約1時間前に餌場から峙へと引き揚げてしまう。例えば、平和公園（広島）では、ドバトは3:00 PM ごろから資料館の窓の下の峙へ移り、5:00 PM には餌場に1羽もみられなくなった。その後の餌場にスズメが多数見られた。図1に杉森らが多摩動物園（東京）で観察したドバトの1日（5月25日，1978）を示した。この観察でも、5:00~6:00 PM に個体数が減少し、6:00 PM 以降は餌場に1羽も滞在していない。

しかし、渋谷（東急の渋谷駅から東急パンテオンに通じる連絡歩道の下）のドバトは、7:30 PM ~8:30 PM まで日没後、かなり暗くなっても餌場に滞在した（写真）。採餌行動を示すハトもあるが、そうでないハトも多かった。この、遅くまで滞在する例としては、ほかに新幹線京都駅、豊橋駅やJR上野駅、新宿（歌舞伎町）などがあるけれども、渋谷の場合よりも明るい場所で、しかも、1~数羽程度と数も少ない。

だが、1987年にはハトを追放することも目的の一つとして、連絡歩道の改修が行われ、一時ハ



写真 渋谷、連絡歩道下のドバト，8:00 PM.

トは1羽もいなくなったが、改修が終了し、工事の囲いが取り除かれるとともにハトは復帰してきた。現在は、かつてほどではないが、7:30~8:00 PM 頃まで、20~30羽程度のハトが滞在している。

図2に餌場のドバト数（滞在羽数/最大羽数×100）と照度の関係を示した。渋谷の例では、名古屋、広島の場合よりも低い照度まで滞在し、大部分のハトが去った暗くて見えにくい時点でも餌場に多数（30~60羽）のハトが見られた。名古屋（日泰寺）の例は、建物に金網をかけた罅防止策がと

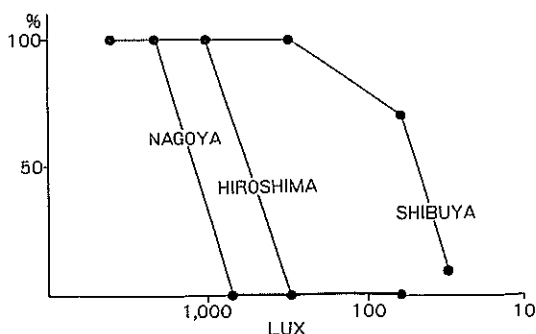


図2. ドバト3集団における餌場の羽数(%)と照度. 羽数%=羽数/最大羽数×100.

られており、ハトはすべて外部からの通勤バトであった。

## 2. 概日リズム

生物には、ほぼ24時間を周期とした固有（内因性）リズムがあり、概日リズム（Circadian rhythm）と呼ばれる。渋谷の夜の餌場でハトを2羽捕獲し、実験室にて床運動を行動の指標として概日リズムを測定したところ、一例は24.6hr、一例は23.4hrであった（佐藤, 1985）。行動を指標として求めたハトの概日リズムは、 $23.7 \pm 0.09$  (SE) (山田, 1988),  $23.84 \pm 0.27$  (大島, 1988)であり、24hrを超える例はほとんどなかった。

概日リズムは恒常的な環境条件下で発現し、明暗による光（照明）条件、あるいは餌の給与（給餌）に同調して変化する。広島や京都ではハトが餌場を引き揚げる頃、餌屋も引き揚げた。渋谷では夜間でも、餌（パン屑など）を与えにくる人がいる。そこで給餌が同調因子として働くかどうかを検討した。

捕獲したハトを1~2か月予備飼育した後、実験室に移し、温度  $23 \pm 1^\circ\text{C}$ 、湿度 60~70 RH%、雑音 (white noise) 約 70 db の条件下でハトを1羽ずつ木製の箱 (36×26×30 cm) に収容して6

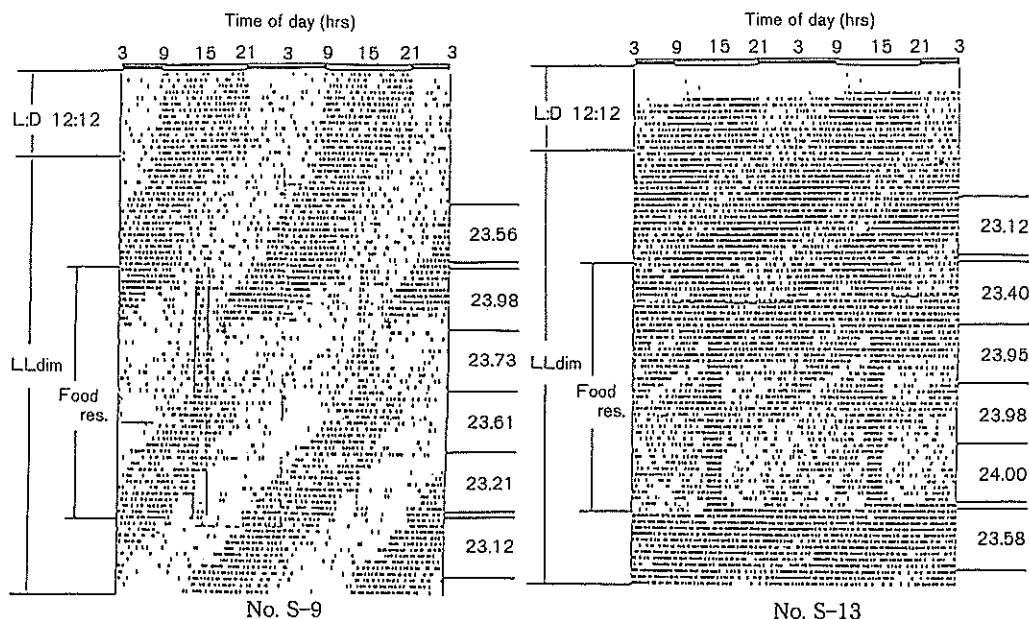


図3. ハト (No. S-9 と No. S-13) の行動リズムと給餌 (14時~16時) の影響.

羽飼養した。餌と水は自由摂取とした。ハトの動きに伴う床の動揺を電気的な信号に変え、イベントレコーダーあるいはコンピューターに接続して行動を記録した(大島, 1988)。実験によっては、体温(腹腔内にセンサーを設置)のリズムも同時に記録した。

図3に示すとおり、ハトの行動は明期(L, 300 lux)に増加し、暗期(D)減少し、明暗(LD)によく同調している。次に、恒薄明条件(LLdim, 0.2 lux)にすると行動の概日リズムが出現した。以上の経過は、体温のリズムともよく一致している。リズムが確立した後、採餌を14時から16時の2時間に制限(給餌)した。No. S-9の例の様に行動のリズムはほとんど変わらず、制限給餌はリズム

の同調因子とはならなかった。調べた6例中5例、いずれも給餌に同調して行動のリズムが変わるということではなかった。しかし、その中、制限給餌期に行動量が著しく増加し、採餌活動が行動の概日リズムの進行と無関係に発現した例がNo. S-13のほか1例あった。給餌が同調因子として働いたと思われるのは図4に示した1例である。行動、体温、いずれのリズムも、制限給餌期に変化を示し、自由摂取に戻すと、その時点を基準にして概日リズムが再開された。

### 3. 恒明条件下における行動

ハトでは、恒薄明条件により、行動や体温の概日リズムが発現されるけれども、照度を上げていくとリズムが乱れてくる。300 luxの恒明条件下

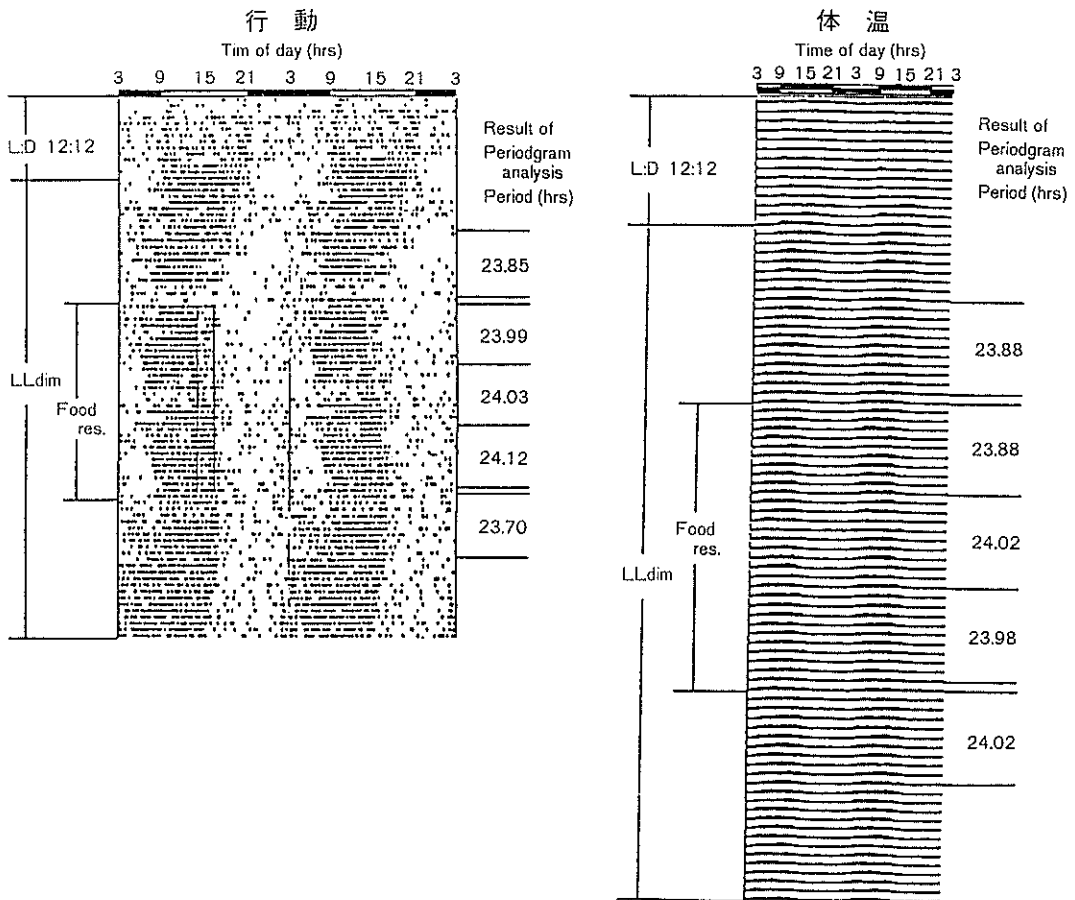


図4. ハト(No. S-12)の行動と体温リズムに対する給餌(14時-16時)の影響。

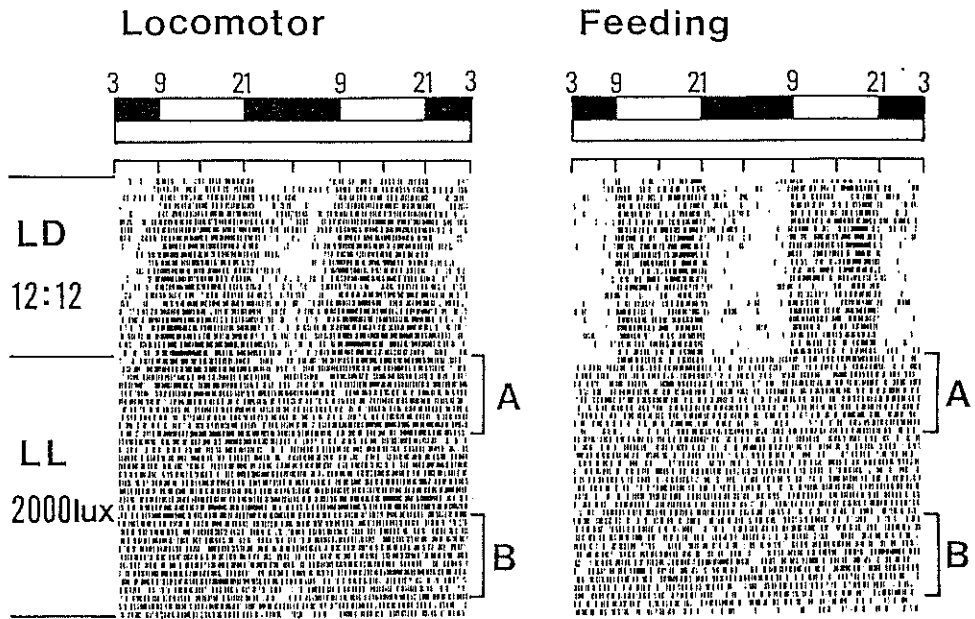


図5. 恒明条件下(LL, 2000 lux)におけるハトの床運動と採餌のリズム。

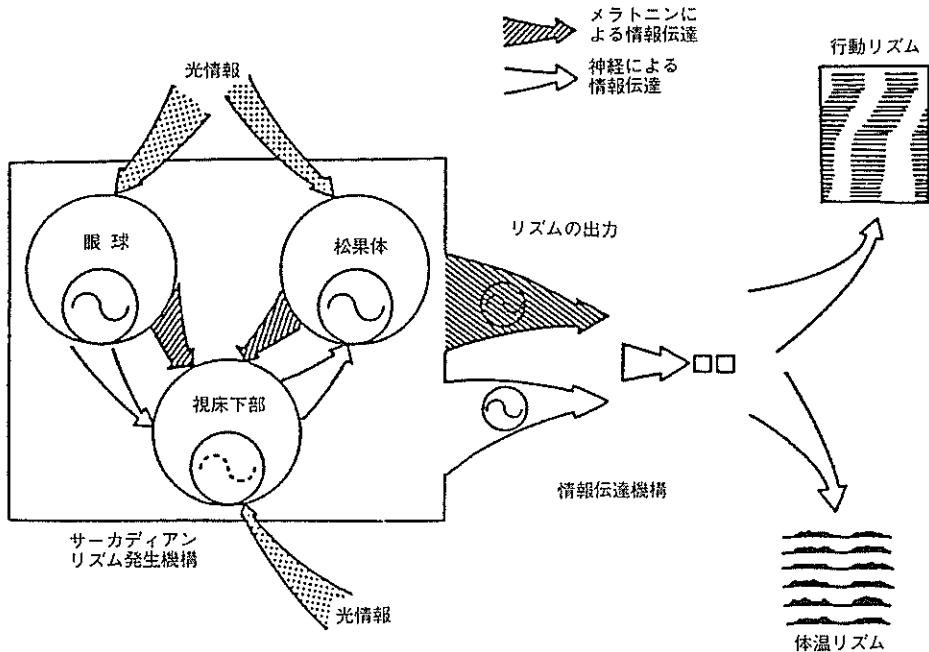


図6. ハトにおけるサーカディアンリズム制御機構のモデル、⊖はオシレーターの存在を示す、○はオシレーターが存在する可能性を示す。

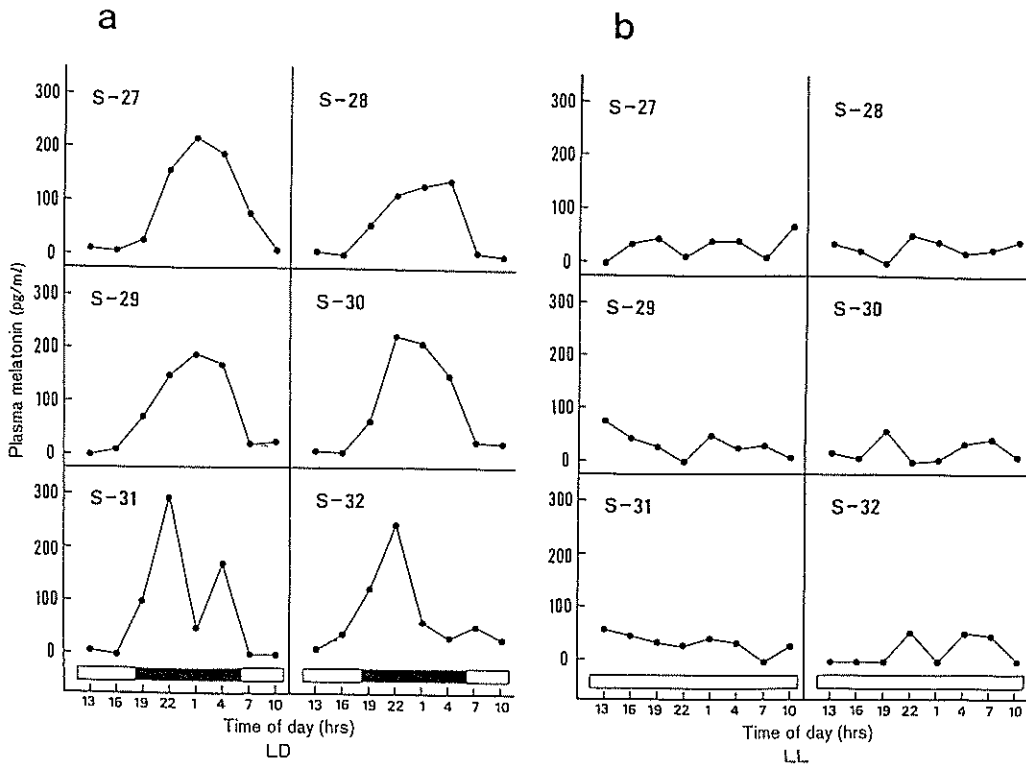


図7. 血漿メラトニンの日周(LD)リズムと光(LL, 2,000 lux)の抑制効果.

でリズムが乱れ、2,000 lux では床運動のリズムは全例(6例)で消失した(図5)。しかし、採餌行動のリズムは、6例中2例のハトでは暫くの間、継続的に観察された。

#### 4. メラトニンリズムと渋谷のハト

概日リズムと計時機構(体内時計)は、当初、松果体にあると考えられていたが、その後の研究により網膜や視索上核にも存在することがわかった。ハトでは、この三者が相補って働くと考えられている(図6, 大島, 1988, Ohshima ら, 1986<sup>b</sup>)。リズムの制御因子としてメラトニンが注目されている(Ohshima ら, 1989<sup>a</sup>)。

これらの機構から、メラトニンが産生分泌されるが、血中のメラトニンレベルは明期に低下し、暗期に増加するリズムを示し、恒明条件ではリズムが消失した(図7, Yamada ら, 1988)。

渋谷で餌場のハト8羽を午前中(10:00 AM)に捕獲、ケージに収容して、2:00 PM から2時

間ごとに採血した。また、別に6:00 PM にハト3羽捕獲、採血した。血漿を分離し、RIA法によりメラトニンを測定した。その結果を図8に示した。餌場の照度が73~90 lux になるころ、メラトニン値は上昇した。しかも、多くのハトが餌場から去った後でも、なお餌場にいたハト3羽のメラトニン値は、午前中捕獲したハトの値よりも高い値を示している(図8)。

#### 5. 繁殖性

都市に住む鳥類で繁殖期(季節)が通常からずれている例としてカワウがある。我が国のカワウの約90%が生息している美浜町(愛知県, 知多郡)のコロニーでは、繁殖期は1~8月である(佐藤, 富田, 1989)。一方、不忍池(東京都, 上野動物園)のカワウは、10月から翌年の5月までといわれ、美浜個体群と繁殖期のずれが明らかである。

籠鳥として飼育されているブンチョウが逃げ、

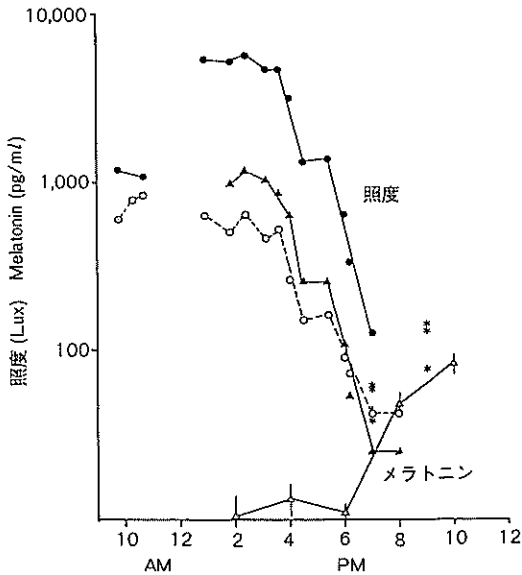


図8. 渋谷の餌場の照度とハトの血中メラトニン。  
照度：● 歩道の外，▲ 歩道の下，○ ケージの位置  
メラトニン：△ 10:00 AM 捕獲 (8羽)，\* 6:00 PM 捕獲 (3羽)。

野外で繁殖した例（八尾神社，大阪府）では年1回5月に繁殖するといわれている（広瀬，1975）。しかし，実験室で調べてみるとブンチョウの生殖器は明らかに日長時間の短くなる秋に発達し，性ホルモンのレベルも上昇した（図9，野村，1989）。弥富（愛知県）における手乗り文島の繁殖も，11月から始まっている。したがって，厳密な実験条件下ではブンチョウは短日型の繁殖を示す。しかし，一般の飼養書では，ブンチョウは周年繁殖と記してある。ブンチョウはジャワ原産なので，おそらく，ブンチョウは光周性に乏しく，野外では餌条件の良好な春に繁殖すると考えられる。

ハトでも，都市に住むドバトは周年繁殖性のドバトが増加するといわれる（Murton，1973）。これらのハトは，野生型（羽装）の灰二引よりもメラニン色素に富んだ黒胡麻などである。ドバトの個体群における羽装（色）の割合は，我々の調査でも（1985），地区により灰二引の率が異なっていた。

#### 今後の課題と発展

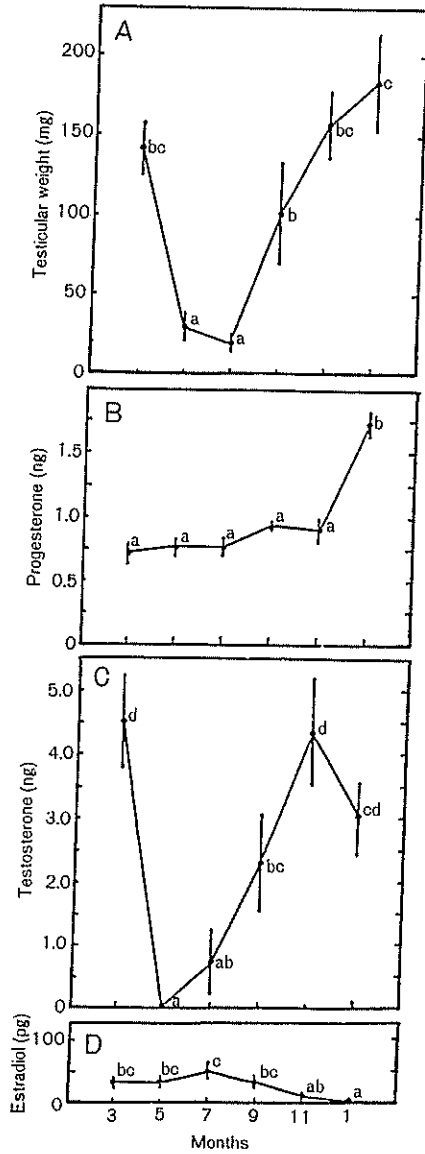
大島（1988）によると，ハトの概日リズムの制御機構は，眼球，松果体，視床下部が主要な構成要素であり，その中，前二者がリズムの発振器として，特に重要である。両者が受容した光情報（明暗リズム，照度）により，メラトニンの産生・分泌が行われてリズムが出力され，それを基づいて，行動や体温のリズムが招来される。さらに，液性の因子であるメラトニンのみならず，神経性因子によるリズム伝達系も介在すると考えられる。（図7）。多くの行動はメラトニンにより制御される系に基づいてリズム化するが，一方，採餌行動は行動リズムが消失した後も，しばらくみられ，採餌は，より神経性因子が加味された行動と考えられる。

光は同調因子として，メラトニン・行動のリズムを規制したが，給餌は多くのハトで同調因子とはならなかった。しかし，少数ではあるが，行動・体温のリズムとは無関係に給餌に同調して行動の盛んとなったハトも存在した。

鳥の集団生活は学習効果を高めるといわれる。採餌行動は，学習により獲得され発達する面もある。概日性の発振リズムが通常より長いハトや，メラトニンの制御とは無関係に採餌リズムを形成し得るハトなどの存在が，その他のハトに対する教師的役割を果たして，夜間の餌場に滞在させるなど，結果として環境に対するハト集団の適応性を高めているとも考えられる。

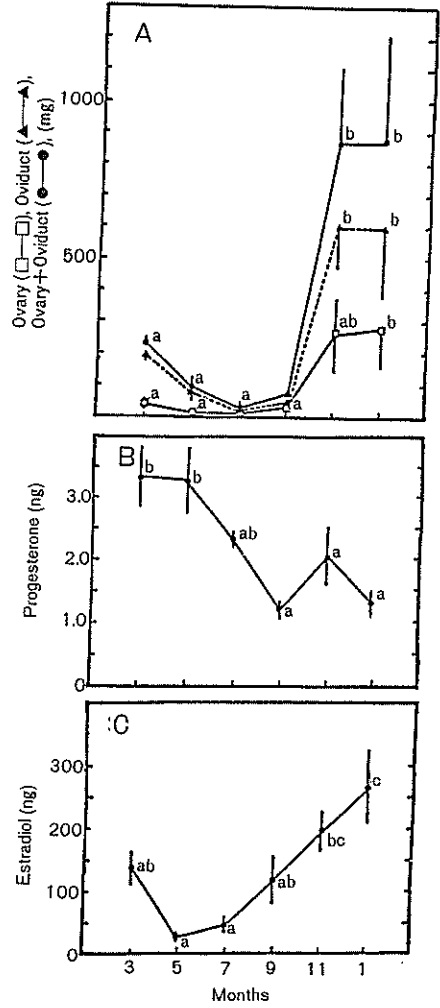
夜間，餌場で捕獲したハトは照度の低下に伴うメラトニン値の上昇がすみやかであった。当初，遅くまで餌場に滞在するハトはメラトニンの上昇が遅いと想像していた。したがって，この結果は，メラトニンは計時機構のリズム制御のみならず，個体の光感受性を高めるのではないかなど，メラトニンの生理的作用について新たな問題を提起していよう。一方，1日中明るい，照度2,000 luxの条件下では，メラトニンリズムや行動，採餌のリズムは消失した。ヒトでも2,500 luxの条件下ではメラトニンリズムが消失すると報告されている。おそらく，睡眠・覚醒のリズムが失われ，生活リズムは変調すると思われる。





精巣重量および精巣中ステロイドホルモンの季節変動

- A: 精巣重量
- B: プロジェステロン
- C: テストステロン
- D: エストラジオール



卵巣・卵管重量および卵巣中ステロイドホルモンの季節変動

- A: 卵巣・卵管重量
- B: プロジェステロン
- C: エストラジオール

図9. ブンチョウにおける生殖器官の発達. (a-b-c p<0.05)

都市はヒトをも含めて、日長時間にあまり左右されない周年型の繁殖を示す生物にとって有利な場であろう。都市環境下では、羽装がメラニン色素に富む黒胡麻や黒のハトの割合が野生型の灰二引よりも多い。前者は周年型の繁殖を示すといわれる (Murton 他, 1973)。この説の当否は分明ではないけれども、我々の調査では地区の集団で灰二引の割合に差があり、鉛汚染地区の2集団では黒化したハトが多かった。

また不忍池 (東京) のカワウの繁殖は10月から翌年の5月であり、美浜町 (愛知県, 知多郡) のカワウの繁殖期 (1月~8月) と明らかにずれている。一方、野外に逃亡したブンチョウの繁殖は5月年1回 (八尾神社, 広瀬, 1975) とされている。しかし、実験室で調べてみるとブンチョウは秋に繁殖を始める短日型であった。都市と田園 (カワウ)、野外と実験室 (ブンチョウ) における繁殖性の差は光環境 (条件) のみならず、気候に伴う餌資源の量や質、気温 (温度環境) などの影響も考慮せねばならない。

ヤギには、短日型繁殖のザーネンと周年型のシバヤギとがある。しかし、両者とも日長時間を長くすると (16L:8D)、性周期が消失し、メラトニンを投与すると回復する。一方ハムスターやイタチでは、光はメラトニン産生を抑えることによって、生殖腺の発達を促すともいわれる。現在、光 (日長時間) と繁殖現象の間に、メラトニンが介在するとされているけれども、その機構についてはまだよく分かっていない。

今後の課題として、都市における生物の生活・繁殖リズムは、メラトニンの動態を通じて論ずべきであろう。血漿のメラトニン値の測定のみならず、松果体、網膜におけるメラトニン産生、分泌を検討する必要がある。また、そのような実験を通じて、ヒトに対する都市化、特に光 (照明) の影響を生物学的により詳細に解析することができ

よう。

## 文 献

- 広瀬一雄: 大阪府八尾神社におけるブンチョウの繁殖 (1975).
- 近藤恭司: 環境監視動物「環境科学」研究報告集, B229-R21-12, 1-4 (1985).
- Murton, R. K., N. J. Westwood and R. J. P. Thearle: Polymorphism and the evolution of a continuous breeding season in the pigeon, *Columba livia*. *J. Reprod. Fert. Suppl.*, 19, 563-567 (1973).
- 野村直子: ブンチョウ (*Padda oryzivora*) の性腺機能における季節変動, 昭和63年度名古屋大学農学部卒業論文 (1989).
- 大井 広, 関比呂伸, 森田昌敏: 都市型環境汚染生物指標としてのドバト, 「環境科学」研究報告集, B229-R21-12, 55-65 (1985).
- 大島五紀: ハト (*Columba livia*) におけるサーカディアンリズムの中枢制御機構, 名古屋大学農学部博士学位論文 (1988).
- Ohshima, I., H. Yamada, K. Sato and S. Ebihara: The role of melatonin in the circadian system of the pigeon, *Columba livia*. *J. Comp. Physiol. A.* in press. (1989<sup>a</sup>).
- Ohshima, I., H. Yamada, M. Goto, K. Sato and S. Ebihara: Pineal and retinal melatonin involved in the control of circadian locomotor activity and body temperature rhythms in the pigeon. *J. Comp. Physiol. A.* in press. (1989<sup>b</sup>).
- 山田英喜: 鳥類における計時機構の作動性, 昭和62年度名古屋大学農学部修士学位論文 (1988).
- Yamada, H., I. Ohshima, K. Sato and S. Ebihara: Loss of the circadian rhythms of locomotor activity, food intake, and plasma melatonin concentration induced by constant bright light in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Physiol. A.* 163, 459-463 (1988).
- 佐藤孝二: 生物学的な環境監視—MABステーション, 「環境科学」研究報告集, B229-R21-12, 87-96 (1985).
- 佐藤孝二, 富田文子: カワウ (*Phalacrocorax carbo*) の美浜个体群の繁殖状況, 応用鳥研集報, 印刷中 (1989).
- 杉森文夫: ドバトの生態的特性, 「環境科学」研究報告集, B229-R21-12, 5-14 (1985).
- 山階鳥類研究所: ドバト害防除に関する基礎的研究 (1979).