

Ⅱ 総 説

霊長類学への展望

適応生理学の立場から

大 沢 済

1. 動物生理学の二つの側面

動物生理学は一般生理学 (general physiology) と比較生理学 (comparative physiology) という二つの側面をもっている。前者は、生理機能の根底にあるメカニズムを、動物の種を越えた普遍的な原理として解明することを目的としている。これは生理学の本来の姿勢であって、すべての生理機能は生命現象発現の単位である細胞の属性に還元し得るという意味においては、一般生理学は細胞生理学 (cell physiology) と同義である。

これに対して、比較生理学の意図するところは、それぞれの生理機能の特性が種によって、また同じ種のなかでも地域集団によって異なっているという事実に焦点をあて、その特性の差が環境との関連において、生活の単位としての個体や生殖の単位としての種の維持にどのような意味をもっているかを探り出すことである。この学問分野は、より歴史の古い分野である比較形態学と密接な関係を保ちながら発達してきたが、その過程で比較生化学 (comparative biochemistry) という新しい分野を産み出した。これらの学問分野の根底にある理念は「適応」である。

2. 適応という言葉をめぐる

「適応」は生物学の語彙のなかではもっとも重要なものの一つであるが、その意味するところは極めて広く、端的に定義することは困難である。現象の存在様式を指すこともあれば、生起過程を意味する場合もある。適応という言葉には常に目的論的な概念、つまり価値判断の要素を伴うために、その用法には慎重にならざるを得ない。

環境の変化に対応して起こる生体の特性の変化を一般に適応と呼ぶが、これには時間的に言っても、受容器で生じる閾値の変化のように1秒以下の長さから数分程度のもので、個体の寒冷抵抗性の変化のように数時間から数十日を要するものもあれば、確立するまでに数多くの世代、おそらく数千年から数十万年もかかるであろう系統発生的な適応もある (Fisher, 1958)。そこで、適応という言葉を広義に使用することによって生じる混乱を避けるために、実験的研究にたずさわっている人達の間で用語

の整理が試みられている。その代表的なものは Prosser (1958) の提唱である。動物個体の一生の間に、環境の変化に対応して起こる、原則として可逆的な生理特性の変化は生理的適応 (physiological adaptation) と呼ばれるが、実験室において温度などの単一の環境要因を変化させることによって生じるこのような適応的变化を順応 (acclimation) と名づけ、それまで使われてきた acclimatization という語は、自然環境下で見られる種内の季節のおよび地理的変異に限定して使用するというのが彼の提案である。現在ではほとんどの研究者がこの用語法に同調するようになっている。自然環境下で観察される変化、たとえば種々の温度特性の季節的あるいは地理的変異を考察するに当たっては、その主な誘起要因が温度とみなされる場合でも、それに必然的に随伴して変化する他の諸要因、とくに光周期や食物などを無視することはできない。時には後者の要因のほうが主動的な役割を果たしていることもある。

Precht (1949, 1955, 1958) は温度適応について、成長過程にある個体、すなわち変化系 (sich ändernde Reaktionssysteme, changing reaction systems) に生ずる不可逆的な適応的变化と、成体、すなわち不変化系 (sich nicht verändernde Reaktionssysteme, unchanging reaction systems) における原則的には可逆的な適応的变化とを区別して取り扱った。また彼は、正常な温度範囲における生理機能の温度依存性が生活環境の温度によって変化する現象を能力性適応 (Leistungsadaptation, capacity adaptation)、極端な低温または高温にたいする抵抗性が生活環境の温度によって変化する現象を抵抗性適応 (Resistenzadaptation, resistance adaptation) と名づけた。しかし、これは単に現象面のみから見た区分であって、本質的な意味をもつものではないと考えられる。

3. 適応生理学の動向

この総説の副題とした適応生理学 (adaptational physiology) という呼び名は一般的ではない。むしろ環境生理学 (environmental physiology) といったほうが通りがよいであろう。しかし、この分野はもともと医

学に関連して発達してきたという理由のためか、動物生理学の領域ではこの名称はまだあまり普及していない。比較生理学では環境というものがつねに論議の背景として登場してくるために、ことさらにこれに力点を置く必要を認めないのかも知れない。筆者がとくに適応生理学という言葉を選んだのは、この分野の研究が、単に種や地域集団の生理特性と環境との関係を明かにするだけに止まらず、実験的環境条件のもとで順応の能力を評価すること、順応のメカニズムそのものを究明することによって、系統発生の所産である種のレベルでの適応と、個体レベルにおける順応の問題についての総合的な理解をめざすべきであると考えているためである。

生理学の領域での適応の本格的な研究は1940年代よりぼつぼつ発表されはじめ、その後の30年間の成果はかなりの量に達している。生理的適応をテーマとしたシンポジウムも幾度か開かれ、その記録が出版された(Prosser, 1958; Hart, 1969; Yousef, 1972)。そのほか、適応を主題としたモノグラフや教科書も多い(Precht, 1955; Gordon, 1963; Dill 1964; Schmidt-Nielsen, 1964, 1972)。研究の対象として取り上げられた環境要因のなかで、大きな比重を占めるのはなんといっても温度である。温度適応は、現象面から見ても、また生起機構から考えても、変温動物と定温動物の間にかかなりの違いがあり、それぞれ独立に研究が進められてきた。変温動物については、ドイツの Precht, アメリカの Prosser, ソ連の Ushakov などを中心とする研究グループの業績がとくにめざましい。適応機構の解析は組織・細胞レベルよりさらに下り、最近では構造タンパクの熱安定性とか酵素活性の温度特性とか、分子レベルの現象にまで及んでいる(Hochachka と Somero, 1973)。

定温動物の温度適応の研究も歴史は古いが、本格的な比較生理学的研究としては、Irving, Scholander などのグループが1947年よりアラスカにおいて着手した極地動物の寒冷適応についての一連の研究をまず挙げるべきであろう(Irving, 1972)。彼等はまた、パナマにおいて熱帯性の動物を対象として同じような測定を行なって、極地動物と比較した。これらの画期的な研究成果に刺激されて、1950年代になると極限的な環境条件下に生活する動物の生理に続々と探究の手がのびていった。その代表的なものに Schmidt-Nielsen の砂漠の動物の研究がある(Schmidt-Nielsen, 1964)。砂漠の場合は、暑熱と水の欠乏とに対する複合的な適応という極めて興味深い問題が提起されている。そのほか、海生動物の水の代謝、潜水動物の呼吸、山岳動物の低酸素圧にたいする適応などについても、多くの業績が発表されている。

4. 霊長類の温度適応

人間を理解するために、霊長類の研究は極めて重要で

あることはいうまでもないが、その生理に関する知見は、たとえば大脳生理学などの分野は例外として、まだ甚だお粗末である。資料も、アカゲザルのような医学研究用の実験材料として大量に使用されている種に関するものがほとんどで、人間を含む霊長類の分類群としての生理的特質を論議したり、種間において、環境と生理特性を関連づける比較生理学的考察を行なうためには余りにも貧弱である。このように研究がおくれているのは、材料動物の入手が困難であること、飼育にかかなりの費用と人手が必要な上に繁殖力が小さいこと、いわゆる小型哺乳類とはちがって実験上の取り扱いが簡単でないことなどの理由によるのであろう。体温調節や温度適応などを取り扱う熱生理学(thermophysiology)の分野を例にとると、これまでの膨大な知見はほとんどがネズミ、ハツカネズミ、ウサギ、ネコ、イヌなどを実験材料としたものである。Myers (1971)はこの分野で今世紀初頭以降、実験材料として使用されたサル類の個体数は450頭を越えないであろうと推定している。これは実に驚くべき数字であるが、その7~8割はアカゲザルと考えられる。

霊長類研究所に生理研究部門が設けられたのは1971年であるが、そのとき部門の研究テーマとして選ばれたのが適応と生殖の生理学であった。広い生理学の領域のなかからとくにこのような問題が取り上げられたのは、霊長類の行動・生態・社会・系統の基礎としての生理学への強い要請の故であろう。適応の生理学といってもその範囲は広いが、霊長類の場合、自然環境下においてとくに重要な要因は温度・湿度・水・食物と考えられる。そこで、まず温度に対する適応をテーマとして研究計画が練られた。これは、筆者がそれまで、魚類やネズミを材料として温度適応の仕事が続けてきたことにもよるが、研究所としても生理部門の設置以前の1969年度から、寒冷環境への適応を共同利用研究の重点課題の一つに選んでおり、当時すでにこの方面の研究の推進者であったサル施設の登倉尋実氏(現奈良女子大助教授)や形態基礎部門の岡田守彦氏(現東京教育大助教授)などの協力が得られたことが研究グループの実現のための大きな力となった。また、ニホンザルはその分布の特異性から見て、温度適応の研究対象としてもっとも重要な種であるため、われわれはその寒冷適応の研究を基礎とし、漸次他の種との比較研究へ進むという方針を立てた。

霊長類の体温調節機構、とくに視床下部における神経化学的調節機構に関しては Myers の研究グループその他によって注目すべき成果が挙げられている(Myers, 1971)。これに対して、個体レベルでの体温調節反応やエネルギー代謝、順応の過程や能力などについての比較生理学的研究は哺乳類の他の群に比べると甚しくおくれ

ている。対象となった種も、アカゲザル・ヒヒ・リスザルなど数種にすぎない（たとえば、Chaffee ら, 1966, 1973, 1975; Gale ら, 1970; Newman ら, 1970; Stitt と Hardy, 1971; Hildwein と Goffart, 1973; Muller, 1975）。ニホンザルについては、中山・堀・登倉らによって、5°~38°C の種々の外温における体温調節反応を測定するという本格的な研究が初めて行なわれた（Nakayama ら, 1971）。われわれの研究グループはこの研究成果を基礎として、ニホンザル、カニクイザル、アカゲザル、ブタオザル、マントヒヒ、パタスザル、リスザル、ロリスなどの比較研究を続けている（Tokura ら, 1975）。また、屋外で飼育されているニホンザルについて、体温調節反応の季節変化、すなわち seasonal acclimatization の研究も進行中である。温度順応させるために長期間飼育できるように人工気象室がないために、それぞれの種の順応能力を比較することができないのは残念であるが、どの種も約 23°C に順応した個体を用いて比較してみると、温帯に住むニホンザルと他の熱帯産の近縁種との差、同じ熱帯でも熱帯雨林に特有な種と半砂漠地帯に住むマントヒヒやサバンナに住むパタスザルの違いが、実験結果の上に明らかに反映しているようである。ただ、おのおの種の生息環境の気象条件や、それと関連する行動に関するデータが極めて乏しいために、論議が中途半端に終わってしまううらみがある。

霊長類における温度順応に関する実験的研究は、Chaffee ら（1966, 1973, 1975）によるもの以外、挙げるに足るものは見当たらない。この方面の研究の対象としてニホンザルはもっとも興味ある種に違いないが、われわれは前述の、理由から手をこまねている有様である。哺乳類の温度順応についての研究、とくにその生起機構の分析は、おもにネズミやハツカネズミのような小型の動物を材料として進められてきており、膨大なデータの蓄積がある。最近の興味ある成果は、チェコの Janský らによって行なわれた「ふるえによらない産熱、(NST, nonshivering thermogenesis) に関するものであろう（Janský, 1973）。これは筋肉や褐色脂肪組織における脂肪の分解によると考えられる産熱であって、ノルエピネフリンによって誘発される。Janský はノルエピネフリン投与に対する反応としての産熱増加量を、寒冷順応の指標とみなしうることを示した。しかし、このノルエピネフリンに対する産熱反応は、大型の哺乳類では、齧歯類のような小型の動物ほど顕著ではない。筆者らはヤクザルについてこの反応の季節的变化を調べたが、明瞭な結果は得られなかった。Itoh と Hiroshige (1967) はニホンザルに褐色脂肪組織のあることを報告している。和田ら（1975）は冬季事故死した志賀高原のニホンザルを解剖したが、褐色脂肪組織を発見することができ

なかった。Chaffee ら（1975）は、アカゲザルを寒冷に順応させると、褐色脂肪組織が明らかに増大すること報告している。NST や褐色脂肪組織は温度順応に関連して、極めて重要な研究課題である。

これまでの実験結果によると、少なくとも *Macaca* 属のサルは比較的暑熱に弱いと推測される。これは高温における有効な放熱手段である発汗の能力が低く、また panting の機能ももっていないためであると考えられる。ところが、この点に関して極めて注目すべき事実が最近大原（1974）によって見出された。すなわち、アカゲザルとカニクイザルを1日に1時間 38°C に置くという heat training を2週間行なった結果、発汗機能の明らかな増進が観察されたのである。この成果は順応に関して今後の研究方針を検討する上で示唆するところが大きいと考えられる。

サルの生活にとっては、高温や低温における体温の調節は基本的な問題であることは勿論であるが、直接に水や雪に触れる手足の局所耐寒性も重要である。この観点から、Kondo ら（1971）および Okada ら（1975）は *Macaca* 属のサルの手指の寒冷血管拡張反応 (cold-induced vasodilatation) を比較し、種の間に明らかな差のあることを示した。手指に限らず、皮膚の血液循環はこれからの重要な研究テーマとなるであろう。

ニホンザルのなかでも、下北半島や志賀高原といった極限的な寒冷多雪地域に生息する自然群の適応は、生理学の角度から見ても非常に魅力的な研究テーマである。1975年1月、上信越山岳地帯ニホンザル総合調査団によって、地獄谷野猿公苑で餌づけされている志賀A群全頭の捕獲調査が行なわれた（生理生態16(1)にその報告を特集）。これは、初めて現地において生理的な測定を行なうという画期的な試みも組み込まれた文字通り総合的な調査であったが、大阪大学の中山教授を中心とする生理班の見解によると、耐寒性に寄与しているのは産熱量の増大ではなく、被毛の保温性であると考えられる（中山ら, 1975）。寒冷適応の要素として行動の重要性も無視することはできないであろう。志賀高原の群の寒冷適応の生態学的側面については和田（1964, 1975）の報告がある。そのなかでは、生理的な問題として栄養と貯蔵脂肪の重要なことが指摘されている。これらの問題や、気象状態と行動との関係など、今後フィールドの研究者と実験室の研究者が協力しなければ解決できない多くの重要な課題がある。

5. 適応に関するその他の問題

最後に、温度以外の要因に関する適応の問題を見渡してみることにする。これらはどれもまだ本格的な研究の段階にはたち至っていないものである。

まず水の代謝の問題であるが、これは耐熱性と密接な

関係がある。ラクダやカンガルーネズミのような砂漠の動物については、乾燥と暑熱にたいする適応の実態の理解がかなり深まっている (Schmidt-Nielsen, 1964)。霊長類ではこの方面の研究がほとんど見当たらないが、水の手にいれやすさ (water availability)、水飲み、発汗と環境の湿度、温度、風などの要因との関係は興味がある。とくにパタスザルやヒヒなど日射の強いオープンな場所に住んでいる種は好個の対象であろう。水の代謝に関連して重要なのは塩類の代謝である。内陸に住むサル類の Na 要求や塩生植物を主食とする種の Na 処理などが問題となるであろう。

栄養に関しては、食性と消化酵素の関係などのほかに、とくに注目したいのは消化管内の共生微生物の問題である。ことにニホンザルの場合、樹皮や冬芽のような貧しい食物に頼って -10°C 以下の冬を過すわけで、貯蔵脂肪を考慮に入れても果たしてエネルギーのバランスが保たれているのかという疑問が生じる。体内でセルロースの発酵が行なわれているかどうかを明らかにすることが、この疑問を解くカギとなるに違いない。

循環系に関しては、われわれの研究グループの目片が、姿勢と血管の特性の関係を種間で比較する研究を準備中である。これは四足歩行から二足歩行への移行の基盤を生理機能のレベルで把握しようとする試みとして注目すべき方向であろう。

そのほか、適応という枠をはみ出すならば、周期性、老化、行動や性格と神経内分泌系の関係などが、霊長類の生理学では将来の重要な研究分野と考えられる。

文 献

- Chaffee, R. R. J., J. R. Allen, R. M. Arine, J. Fineg, R. H. Rochelle and J. Rosander (1975): Studies on thermogenesis in brown adipose tissue in temperature-acclimated *Macaca mulatta*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A : 303.
- Chaffee, R. R. J. and J. R. Allen (1973): Effects of ambient temperature on the resting metabolic rate of cold- and heat-acclimated *Macaca mulatta*. *Comp. Biochem. Physiol.* 44A : 1215.
- Chaffee, R. R. J., S. M. Horvath, R. E. Smith and R. S. Welsh (1966): Cellular biochemistry and organ mass of cold- and heat-acclimated monkeys. *Fedn Proc. Fedn Am. Soc. Exp. Biol.* 28 : 1177.
- Dill, O. B., E. F. Adolph and C. G. Wilber (eds.) (1964): Adaptation to the Environment. In *Handbook of physiology*. Sect. 4. Am. Physiol. Soc.
- Fisher, K. C. (1958): An approach to the organ and cellular physiology of adaptation to temperature in fish and small mammals. In *Physiological Adaptation*. Prosser, C. L. (ed.) Am. Physiol. Soc.
- Gale, C. C., M. Jobin, D. W. Proppe, D. Notter and H. Fox (1970): Endocrine thermoregulatory responses to local hypothalamic cooling in unanesthetized baboons. *Am. J. Physiol.* 218 : 193.
- Gordon, M. S. (1968): *Animal Function: Principles and Adaptations*. Macmillan Co.
- Hart, J. S., J. P. Hannon, J. L. Shields and R. Em. Smith (1969): Proceedings of the International Symposium on Altitude and Cold. *Fedn Proc. Fedn Am. Soc. Exp. Biol.* 28 (3).
- Hildwein, G. and M. Goffart (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A : 201.
- Hochachka, P. W. and G. N. Somero (1973): *Strategies of Biochemical Adaptation*. W. B. Saunders Co.
- Irving, L. (1972): *Arctic Life of Birds and Mammals Including Man*. Springer Verlag.
- Itoh, S. and T. Hiroshige (1967): Presence of brown adipose tissue in monkeys. *J. Physiol. Soc. Jap.* 29 : 322.
- Janský, L. (1973): Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. *Biol. Rev.* 48 : 85.
- Kondo, S., H. Tokura and N. Miwa (1971): A preliminary report on cold vasodilatation reaction of finger of macaques. *J. Anthropol. Soc. Nippon* 79 : 49.
- Muller, E. (1975): Temperature regulation in the slow loris. *Naturwiss.* 62 : 140.
- Myers, R. D. (1971): Primates. In *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Vol. I, *Mammals*. Whittow, G. C. (ed.) Academic Press.
- Nakayama, T., T. Hori, T. Nagasaka, H. Tokura and E. Tadaki (1971): Thermal and metabolic responses in the Japanese monkey at temperatures of $5-38^{\circ}\text{C}$. *J. Appl. Physiol.* 31 : 332.
- 中山昭雄・堀哲郎・登倉尋実・原文江・鈴木正利 (1975): 冬期地獄谷ニホンザルの熱平衡. 生理生態 16(1): 87-92.
- Newman, L. M., E. G. Cummings, J. L. Miller and H. Wright (1970): Thermoregulatory responses of the baboons to heat stress and scopolamine.

- Physiologist* 13 : 271.
- 大原孝吉 (1974) : アカゲザル, カニクイザルの heat response, 及び夫等の heat adaptive change について. 京大霊長研年報 4 : 36.
- Okada, M., H. Tokura and S. Kondo (1975) : Finger skin temperature responses during icewater immersion in macaque monkeys. In *Contemporary Primatology*, S. Kondo, M. Kawai and A. Ehara (eds), Karger, Basel, pp. 193-200.
- Precht, H. (1949) : Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. *Z. Naturforsch.* 46 : 26.
- Precht, H. (1955) : Wechselwarme Tiere und Pflanzen. In Precht, H., J. Christophersen u. H. Hensel : *Temperatur und Leben*. Springer Verlag.
- Precht, H. (1958) : Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of coldblooded animals. In *Physiological Adaptation*. Prosser, C. L. (ed.) Am Physiol. Soc.
- Prosser, C. L. (1958) : General summary : The nature of physiological adaptation. In *Physiological Adaptation*. Prosser, C. L. (ed.) Am. Physiol. Soc.
- Schmidt-Nielsen, K. (1964) : *Desert Animals : Physiological Problems of Heat and Water*. Clarendon Press.
- Schmidt-Nielsen, K. (1975) : *Animal Physiology : Adaptation and Environment*. Cambridge Univ. Press.
- Stitt, J. T. and I. D. Hardy (1971) : Thermoregulation in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J. Appl. Physiol* 31 : 48.
- Tokura, H., F. Hara, M. Okada, F. Mekata and W. Ohsawa (1975) : Thermoregulatory responses at various ambient temperatures in some primates. In *Contemporary Primatology*, S. Kondo, M. Kawai and A. Ehara (eds.), Karger, Basel, pp. 171-176.
- 和田一雄 (1964) : 志賀高原のニホンザル—積雪期の生態. 生理生態 12 : 151-174.
- 和田一雄 (1975) : 志賀高原の冬期におけるニホンザルの生態とその適応的意義. 生理生態16 (1) : 9-14.
- 和田一雄・森谷絜・原文江・大沢済 (1975) : 志賀高原のニホンザルの体脂肪について. 生理生態16 (1) : 104-107.
- Yousef, M. K., S. M. Horvath and R. W. Bullard (eds.) (1972) : *Physiological Adaptations : Desert and Mountain*. Academic Press.