

学 位 論 文 要 約

氏 名 富安 洵平

題 目 繁殖期のヒグマ嗅覚コミュニケーションにおける背部皮膚腺と
鋤鼻器の役割に関する研究

ヒグマは行動圏内の特定の木に体を擦りつけ、爪痕、歯形をつける行動を示すことが知られている。この行動は、①繁殖期に増加し、②成獣雄では多くみられるが、③亜成獣では匂いを嗅ぎにくるものの体を擦りつけない、という特徴があり、ヒグマの匂いコミュニケーションにおけるマーキング行動として考えられている。また、共通して認められるマーキングの姿勢として立位での背部を擦る行動(背擦り)が知られている。本研究では、ヒグマのマーキングの行動特性から「繁殖期の雄成獣では背部で皮膚腺が発達し、その分泌物を木に擦りつけている」と仮説を立て、匂い物質を分泌する皮膚腺および受容する感覚器について調べた。

第2章では、研究の始めに雄成獣ヒグマ背部における分泌物の存在について時期変化を調べた。その結果、繁殖期に雄ヒグマの背部正中線上で芳香を放つ油脂性物質の分泌が認められた。したがって、繁殖期における雄成獣ヒグマの背擦りでは、背部から分泌される油脂性物質を木に擦りつけていることが示唆された。次に、背部の皮膚を採取し組織学的探索を行った。観察の結果、繁殖期に背部で大きく発達した脂腺が認められた。背部脂腺は、油脂性物質が認められなかった非繁殖期には退縮していた。したがって、背部における油脂性物質の分泌には大きく発達した脂腺が関与していることが示唆された。さらに、脂腺の大きさと血中テストステロン濃度との間には相関が認められ、脂腺細胞ではアンドロジェン受容体の発現が認められた。また、去勢個体では繁殖期において背部脂腺の発達は確認されなかった。そのため、ヒグマの背部脂腺発達は、繁殖期に上昇するテストステロンにより調節されている可能性が考えられた。

第3章では、雄ヒグマの背部アポクリン腺の時期変化および背部分泌物との関係を調べた。繁殖期の無処置個体では、非繁殖期の無処置個体および繁殖期の去勢個体と比べて、アポクリン分泌が亢進し、アポクリン腺のサイズの増加が認められた。超微細構造観察の結果、繁殖期と非繁殖期との間で細胞内小器官の形態に差異が認められた。また、主な分泌様式は時期毎に異なり、繁殖期にはアポクリン分泌が亢進し、非繁殖期にはエクソサイトーシスの亢進が認められた。エクソサイトーシスは細胞間相互作用に利用され、アポクリン分泌は外部環境に対する情報伝達に利用されると考えられている。したがって、繁殖期の雄成獣ヒグマにおいて、背部アポクリン腺ではアポクリン分泌が亢進し、匂いシグナルを盛んに分泌していることが示唆された。以上の結果より、脂腺と同様にアポクリン腺も背部の油脂性物質の産生に関与している可能性が考えられた。

第2章および第3章の結果より、繁殖期において雄成獣ヒグマの背部では脂腺およびアポクリン腺のどちらも大きく発達し、分泌が亢進していることが明らかになった。二種の皮膚腺の分泌物は、揮発性の違いから伝達する情報が異なることが推察されている。雄成獣ヒグマの背部で二種の皮膚腺の分泌の亢進が認められたことから、分泌物の混合物である背部の油脂性物質は、多様な情報を伝達している可能性が考えられた。

第4章では、生殖行動に関わる匂いの受容器である鋤鼻器について形態学解析を行った。ヒグマの鋤鼻器は鼻腔内腹側の吻側に認められた。鋤鼻器の形態学的特徴は軟骨、感覚上皮、非感覚上皮などイヌの鋤鼻器の形態と類似していた。また、抗Gタンパク質 α サブユニット

の免疫組織化学染色の結果から、ヒグマはGαi2と共役する1型鋤鼻受容体を利用し空気中の匂い物質を受容している可能性が考えられた。以上の結果より、ヒグマにおいても鋤鼻器が機能的に匂いを感知していると考えられた。また、ヒグマでは鋤鼻腺、杯細胞に加えて多細胞性上皮内腺が認められ、それぞれの腺細胞の分泌顆粒の性質は、組織学的解析、組織化学的解析、超微細構造解析の結果、異なっていた。多細胞性上皮内腺は、これまでに報告がなく、腺細胞の発達ヒグマの特徴だと考えられた。発達した鋤鼻器の存在はヒグマが鋤鼻器を利用して匂い物質を受容していることの裏付けとなり、クマ科動物で観察されるフレーメンは、鋤鼻器に匂い物質を送りこむ行動だと考えられた。

本研究によって、繁殖期において雄ヒグマの背部で脂腺およびアポクリン腺が発達し油脂性物質の分泌が認められたことから、雄成獣が繁殖期に匂いシグナルを利用し積極的に情報発信を行うことが示唆された。さらにヒグマが形態学的に発達した鋤鼻器を持っていたことから、分泌物に含まれる匂い物質を感受している可能性が考えられた。以上の結果より、雄成獣ヒグマの背部の分泌物は匂いコミュニケーションに利用されていると考えられた。

学 位 論 文 要 約

氏 名 TOMIYASU, Jumpei

題 目 Studies on Roles of Back Skin Glands and Vomeronasal Organs
Involved in Olfactory Communication among Brown Bears during the
Breeding Season
(繁殖期のヒグマ嗅覚コミュニケーションにおける背部皮膚腺と
鋤鼻器の役割に関する研究)

Brown bears exhibit complicated behavioral activities such as rubbing, biting and clawing trees. The frequency of such behavior exhibited by male adults increases during the breeding season, when sub-adult bears sniff but do not rub. Therefore, such behavior among male adult bears is regarded as marking for chemical communication. Male brown bears commonly mark by rubbing their backs against trees while standing upright on two back legs probably to communicate through the chemicals in secretions from back skin glands. The present investigation focuses on the back skin glands and vomeronasal organs that might be involved in chemical communication among brown bears.

Chapter 2 addresses seasonal changes in oily secretions from the back skin of male bears. These secretions become very odorous during the breeding season, implying that male bears rub them against trees as chemical signals. Histological findings of back skin have revealed well-developed sebaceous glands during the breeding season that shrivel during the non-breeding season. Furthermore, back skin secretions were not found during the non-breeding season. Therefore, the status of the sebaceous glands might be associated with the oily secretion. The size of sebaceous glands significantly and positively correlated with plasma testosterone concentrations in intact males, and their back sebaceous glands were positive for androgen receptors. Notably, sebaceous glands did not develop in the back skin of castrated males during the breeding season. These findings suggest that testosterone regulates the development of sebaceous glands in the back skin of male brown bears.

Chapter 3 describes an investigation into seasonal changes of apocrine glands to identify their relationships with secretions from the back skin. The apocrine glands of intact males were larger during the breeding, than the non-breeding season and larger than those of castrated males during the breeding season. Ultrastructural analysis revealed that the morphology of intracellular organelles differed between breeding and non-breeding seasons. Apocrine secretion and exocytosis were activated mainly during the breeding and non-breeding seasons, respectively. The primary function of exocytosis is intercellular communication, whereas that of apocrine secretion appears to communication with the external environment. Therefore, apocrine secretion seemed to be activated during the breeding season to secrete the chemical signals required for marking.

The key findings of Chapters 2 and 3 are that sebaceous and apocrine glands in back skin of male brown bears became enlarged and that secretory capacity was activated during the breeding season. The volatility of secretions from the two glands differs and thus, they might play different roles in chemical communication, as they seem to convey a variety of information.

Chapter 4 describes morphological analyses of the vomeronasal organs (VNO) of the brown bear, as they are associated with reproductive behavior. The morphological features of cartilage, secretory and non-sensory epithelia in the VNO were similar between brown bears and dogs. Our immunohistochemical findings of anti-G protein suggested that brown bears collect chemical signals via vomeronasal type 1 receptors coupled with G protein α -i2 subunit. Therefore, the VNO of brown bears seems to be functional. The present histological, histochemical, and ultrastructural findings showed that the bear VNO possesses three types of secretory cells; vomeronasal glands, multicellular intraepithelial gland cells and goblet cells. As far as we can ascertain, multicellular intraepithelial gland cells and an invaginated lumen in the VNO has never been identified in the vomeronasal organs of any other mammals. Therefore, the multicellular intraepithelial gland cells that are mainly located in the invagination of the ventral region, seem to be features of the brown bear VNO. The present study showed that the VNO, especially the secretory system, is well-developed in the brown bear. These findings suggest that the flehmen behavior of bears represents the uptake of pheromones into the VNO.

The present findings indicate that male brown bears use the oily secretions from apocrine and sebaceous glands in their back skin to spread information during the breeding season. Furthermore, brown bears appear to collect these chemical signals via well-developed vomeronasal organs. Secretions from the back skin of adult male brown bears seem to function as a means of chemical communication.