

概年リズムの位相反応曲線

西村知良¹⁾、宮崎洋祐²⁾、沼田英治²⁾

¹⁾ 京都工芸繊維大学繊維学部応用生物学科

²⁾ 大阪市立大学大学院理学研究科生物地球系専攻

概年リズムはさまざまな生物で見られ、約半世紀にわたって研究されてきたが、その実体はほとんどわかっていない。とりわけ、概年リズムを示す生物の体内に本当に約1年周期の振動体が存在するのかどうかは、残された大きな課題である。振動体の実体を探り出す方法の一つに、その振動体の位相反応曲線を調べるというものがある。位相反応曲線は、同調因子による刺激が振動体のどの位相に与えられたかによって位相変位が異なることを示しているのので、この曲線から、振動体の位相やその挙動を知ることができる。本稿では、ヒメマルカツオブシムシの蛹化の概年リズムにおいて得られた位相反応曲線を紹介する。その位相反応曲線は、大きな位相後退と位相前進がみられ、後退から前進へ不連続に移行するタイプ0に分類されるものであった。約1年の振動体の存在なしでは、タイプ0の位相反応曲線を説明できないことから、約1年の周期をもつ概年時計によって、概年リズムが生み出されていると考えられる。

1. はじめに

季節をめぐる1年の周期的な環境の変化に適応するために、動物はいくつかのしくみを持っている。多くの動物は、やがて訪れる季節をあらかじめ知るしくみとして、その時の日長を感じて、それに対して生理応答する「光周性」というしくみをもつ^{5),29)}。一方、約1年という非常に長い周期をもつ内因性リズムによって、季節の変化に対応するしくみを持つ動物がいる。このしくみは「概年リズム」と呼ばれ、19世紀よりその存在が推測されていたが、初めて実験によって示されたのは、PengelleyとFisherによるキンイロジリス (*Spermophilus lateralis*) の冬眠に関する研究であった²⁴⁾。彼らは、明暗12時間:12時間 (LD 12:12) の一定光周期、2℃の一定温度の条件下で約2年間キンイロジリスを飼育し、その体重の変化と冬眠に約1年の内因性リズムがあることを示した。これ以外にも、ニホンジカ (*Cervus nippon*) の角の成長と脱落のリズム⁷⁾、キタヤナギムシクイ (*Phylloscopus trochilus*) の渡りのいらだち行動や換羽に見られるリズム⁸⁾、淡水魚ホワイト

サッカー (*Catostomus commersoni*) の選好する水温のリズム¹³⁾などが知られている¹¹⁾。

無脊椎動物でも、ヒメマルカツオブシムシ (*Anthrenus verbasci*) の蛹化に、約1年の周期があることがBlakeによって示された^{2),3)}。ヒメマルカツオブシムシは、乾燥した動物性タンパク質を摂食する甲虫で、毛の衣類や動物性食品の害虫として知られている。日本やイギリスなどの温帯域では、成虫は野外で1年に一度、4~6月頃にのみ見られることが観察されている^{19),20)}。日本の個体群を用いた実験では、この虫を光周期 (LD 12:12)、温度 (20℃)、相対湿度 (66%) をすべて一定にした条件で飼育すると、第26週前後に蛹化する集団が見られる。しかし、その時期にすべての幼虫が蛹になるわけではない。残りの幼虫を飼育し続けると、第1グループの蛹化時期より約37週後に、第2グループが蛹化する。すなわち、約37週の周期で蛹化へのゲートが開く概年リズムが見られる。また、17.5℃から27.5℃のさまざまな一定の温度条件で飼育しても、蛹化が見られる時期はほぼ同じであり、蛹化までの期間はある

✉numata@sci.osaka-cu.ac.jp (〒558-8585 大阪市住吉区杉本3-3-138)

程度温度補償されていた²⁰⁾。概年リズムを示す小形哺乳類や鳥類のような恒温動物とは異なり、ヒメマルカツオブシムシは変温動物であるために、温度補償性を明確に示すことができた^{21, 24)・20)}。さらに、私たちはこの概年リズムにおける同調因子 (Zeitgeber) が、光周期の変化であることを明らかにした²⁰⁾。このように、ヒメマルカツオブシムシの蛹化時期を決めるしくみは、自律振動性と、温度補償性、そして同調因子の存在という生物リズムの三つの代表的な特徴をすべて示した。

2. 振動体の存在

「概」リズムと呼ばれる生物リズムには、太陽と地球、月の関係によってもたらされる物理的環境の周期的な変化に対応して、概潮汐リズム、概日リズム、概半月リズム、概月リズム、概年リズムの五つが存在する^{5, 1, 20)}。通常、生物リズムの研究では、それぞれのリズムの周期に対応する振動体があると仮定して研究が進められる。概日リズムについてはおよそ1日の周期で自律振動する実体が分子レベルで明らかになりつつある^{5, 1, 20)}。一方、他の周期のリズムでは、実際にそれぞれの周期で自律的に振動している実体が存在しているのかわかりかではない^{5, 1, 11, 17, 10)}。概年リズムでは、およそ1年の周期をもつ振動体によってではなく、環状につながったいくつかの段階が順次活性化されることで周期性がもたらされるというしくみや、概日時計によって概年リズムが生み出されているという仮説が提唱されて

いる^{11, 10)}。そこで、振動体の挙動を時計の針を見るように直接観察できれば、振動体の存在の有無を検証し、振動体が存在する場合にはその周期を特定することができる。しかし、恒常条件下で観察しても、観察している現象が起こったとき以外の振動体の位相は見えない。つまり、生物時計の針の動きを常に観察することはできない。そこで、振動体の位相を連続的に把握するために、同調因子による刺激を振動体に与えると、刺激を与えられた位相に依存して位相が変位する、という性質を利用する方法がある。たとえば、概日リズムの場合、全暗条件におかれた個体は、その概日振動体の主観的昼に光パルスを与えられても、振動体の位相はほとんど変化しないが、主観的夜の前半に光パルスが与えられると、位相が遅れ (位相後退)、主観的夜の後半に光パルスが与えられると位相が進む (位相前進)。つまり、光パルスが与えられた位相に依存して、位相の変化の方向と大きさが変化する。そして、横軸に光パルスを与えた位相、縦軸にそれによってもたらされた位相変位をとって描いた曲線を、位相反応曲線と呼ぶ^{12)・25)・26)・29)}。位相反応曲線を得るためには、刺激の与え方によって6種類の方法がある¹⁾。上記のように、概日リズムでは、全暗条件下で自由継続しているリズムのさまざまな位相に光パルスを一度だけ与える方法が使われることが多い。これによって得られた位相反応曲線は、振動体の存在を明示するとともに、その周期を反映しており、振動体の性質を知ることができるとなる。このような方法で得られた概日

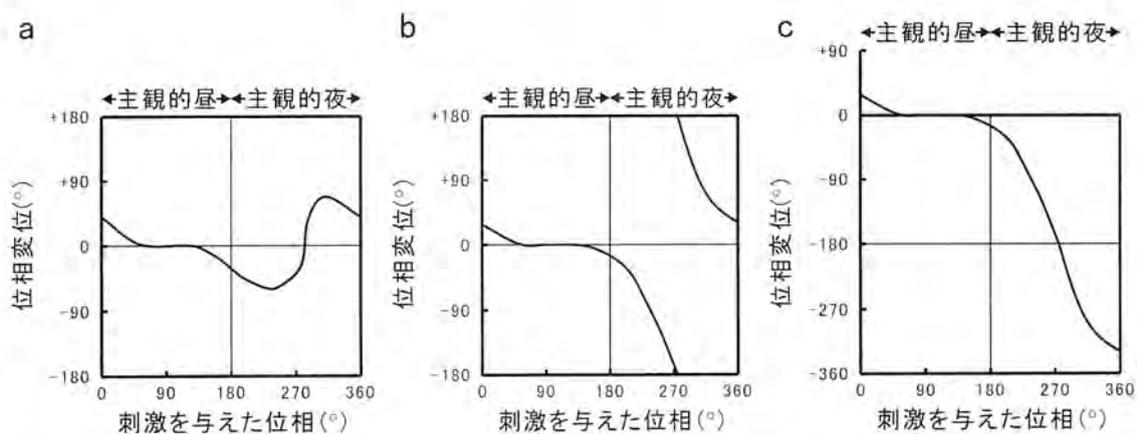


図1 概日リズムの位相反応曲線の模式図

位相反応曲線は、比較的小さな位相変位を示し、 $Y=0$ を二度通るタイプ1と (a)、大きな位相変位を示し $Y=0$ を一度しか通らず、位相後退から位相前進へと不連続に移行するタイプ0に分けられる (b)。タイプ0の位相反応曲線では、大きな位相変位が見られ、位相変位なしの状態を経ずに位相後退から位相前進へと移行しているように見える (b)。しかし、 -180° の位相後退は $+180^\circ$ の位相前進と区別がつかないため、縦軸を位相変位 0° から位相後退の方へ 360° として位相反応曲線を描くと、位相前進と位相後退が連続的に推移する (c)。

リズムの位相反応曲線は、タイプ1とタイプ0の二つに分けられる。タイプ1の位相反応曲線は、どの位相においても比較的小さな位相変位（通常90°以下）しか引き起こさず、主観的夜の中ほどで位相後退を起こす位相から位相前進を起こす位相へと、位相後退も前進も起さない位相を経て、連続的に移行してゆく（図1 a）。それに対してタイプ0では、非常に大きな位相変位が見られ、この曲線における位相後退から位相前進への移行は、主観的夜の中央付近で不連続に起こる^{12), 30)}（図1 b）。一方、概年リズムでは、これに相当する方法で位相反応曲線が得られたことはなかった¹¹⁾。

3. 概年リズムの位相によって異なる位相変位

ヒメマルカツオブシムシの蛹化に関する概年リズムでは、同調因子である日長の変化を与えると、与えられた位相によって異なる位相変位が見られた²⁰⁾。そこで、この虫の位相反応曲線を調べる前の段階として、短日（LD 12:12）で概年リズムが自由継続している幼虫に、一定期間の長日（LD 16:8）を与えた。なお、自由継続リズムというのは、環境から何ら時間を示す信号の与えられない状態で、内因性の振動にしたがって起こるリズムのことである。一定の光周期では1日の長さを示す信号が与えられているため、そこで見られるリズムは厳密には自由継続リズムの定義からはずれずる。しかし、概年リズムの場合1年を示す信号のない一定光周期下でのリズムを自由継続リズムと呼ぶことが多いので、本稿でもそれにしよう。ここでは、短日の背景に与えた一定期間の長日を長日パルスと呼ぶ。まず、長日パルスが、十分な位相変位をもたらすにはどの程度の期間が必要なのかを、ほぼ同じ位相に、長さの異なる長日パルスを一度与えて調べた。長日パルスを与える時期は、さまざまな時期に長日から短日へ移した実験の結果から²⁰⁾、十分大きな位相後退を観察できると考えられる時期を選んだ。

幼虫を、孵化から20℃・短日一定条件で飼育すると、第23～33週に最初のグループの蛹化が見られ、中央値は26週であった。そのときに蛹化しなかった幼虫の多くは、第51～80週に蛹化し、中央値は64週であった（図2 a）。そこで、長日が幼虫の第9週に終わるように、1週から4週の長日パルスを一度だけ与えた。第9週の1週だけを長日にした場合、第1グループの蛹化時期の中央値は1週遅れた（以後、蛹化時期の比較はすべてそのグループの中央値で行う）。しかし、第2グループの蛹化時期は、短日一定

条件の場合と同じであった（図2 b）。第8および第9週の2週を長日にした場合、第1グループの蛹化も第2グループの蛹化も、短日一定の場合より3週遅れた（図2 c）。さらに、4週間の長日パルスを第6～第9週に与えた場合、第1グループの蛹化は、短日一定条件より7週遅れ、第2グループの蛹化は9週遅れた（図2 d）。日長が減少する長日パルスの終わりは、どの長日パルスでも第9週の終わりであり、日長の増加を与える長日パルスの開始は、長日パルスの期間が長くなるほど、早い時期に幼虫に与えられていることから、単に長日パルスの開始や終了と平行に蛹化が遅れているのではない。また、長日パルスが長くなると、長日の持続期間よりも大きく蛹化時期が遅れたことから、長日の期間だけ、蛹化に向けた何らかの過程が停止していたという解釈は成り立たない。このような現象は、概日時計の位相反応において、光パルスの持続時間に応じて、位相変位の大きさが変化することとよく似ている^{5), 29), 30)}。そして、この結果から、概年リズムの長

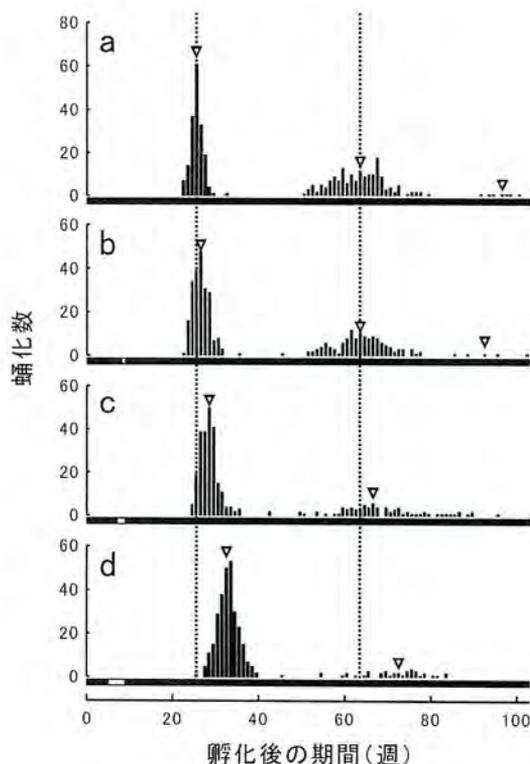


図2 短日一定条件におけるヒメマルカツオブシムシの蛹化の概年リズムに対する、さまざまな期間の長日パルスの効果（原図）

20℃・LD 12:12条件（黒いバー）で飼育している幼虫を、第9週（b）、第8～9週（c）、または第6～9週（d）のみLD 16:8（白いバー）にさらした。三角形はそれぞれのグループの蛹化時期の中央値、点線はLD 12:12一定条件（a）における蛹化時期の中央値を示す。

日パルスに対する位相反応曲線を調べる際には、4週間の長日パルスを与えれば十分であろうと予測した。

次に、長日パルスを与える位相によって、位相変位の大きさや方向が変化するかどうかを調べた。4週間の長日パルスを与える時期として、短日一定条件の蛹化時期を基準に、蛹化の終わった直後、蛹化が始まる直前、蛹化リズムの周期のほぼ中央、の三つの位相を選んだ。図2dに示した第6～第9週に長日パルスを与えた実験では、短日一定の最初のグループの蛹化の20週前に長日パルスを与えたことになる。短日一定の場合の1周期（最初のグループと第2グループの蛹化時期の中央値の差）は38週であった（図2a）ことから、図2dの実験は、38週の周期のほぼ中央の位相に長日パルスを与えたことになる。この場合には、すでに述べたように、蛹化は7～9週遅くなった（図2d、3a）。最初のグループの蛹化が終わった直後の第29～第32週に長日パルスを与えると、第2グループの蛹化に大きな変化は見られなかった（図3b）。それに対して、第2グループの蛹化が始まる直前の第49～第52週に長日パルスを与えると、第2グループの蛹化は短日一定のとき

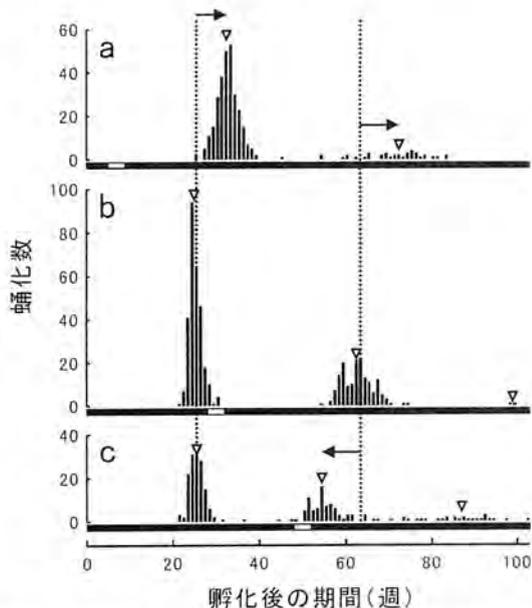


図3 短日一定条件におけるヒメマルカツオブシムシの蛹化の概年リズムに対する、さまざまな位相の4週間の長日パルスの効果（原図）

20℃・LD 12:12条件（黒いバー）で飼育している幼虫を、第6～9週（a、図2dと同じ結果）、第29～32週（b）、第49～52週（c）のみLD 16:8（白いバー）にさらした。三角形はそれぞれのグループの蛹化時期の中央値、点線は短日一定条件（図2a）の蛹化時期の中央値、矢印は短日一定条件下の場合より、蛹化時期が変化した向きと大きさを示す。

と比べて、9週早くなった（図3c）。これらのことから、短日で飼育している幼虫に、長日パルスを与えた場合、蛹化の位相の後退、前進、変位なし、と、パルスを与えた位相によって位相変位の方向と大きさが変わることが明らかになった。これは概年リズムの位相反応でも知られている現象で^{12),26),29),30)}、概年リズムで仮定された振動体と概年リズムの振動体に、共通の性質があることが示唆された。

4. 概年リズムの位相反応曲線

概年リズムの位相反応曲線は、これまでにニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) の産卵リズムで報告されており、私たちも以前にヒメマルカツオブシムシで報告したが、いずれも今回用いた長日パルスに対する応答ではなく、長日から短日への日長の減少という1段階の刺激に対する反応であった¹¹⁾⁻²⁰⁾。概年リズムの場合にあてはめると、明から暗に1回だけ移した実験に相当する。ニジマスの産卵およびヒメマルカツオブシムシの蛹化は、長日から短日へという刺激を与えた時期（位相）が遅くなればなるほど、遅れていった。これらの位相反応曲線は、ほぼ一様に右下がりになる。つまり、長日から短日への刺激は、振動体の位相がどこにあってもほぼ同じ位相へと変位させる。このような位相反応では、位相変位の大きさや方向が、振動体の位相を明確に反映しているようには見えない。これ以外に、自然日長下で飼育しているニジマスに2ヶ月の全明の期間（全明パルス）を与えて位相反応曲線を得た実験がある²⁷⁾。しかしこれは、位相反応曲線を得る条件を正しく満たしていない。なぜならば、自然日長の変化に同調しているリズムに対して刺激を与えたのでは、位相変位に対する自然日長の影響を取り除くことができないからである。したがって、自然日長下ではなく、自由継続しているリズムに刺激を与えて位相変位を測定する必要がある。また、実際に、2ヶ月の全明パルスは、ニジマスの産卵リズムの位相を、常に夏至付近の位相に変位させていたことから、位相変位の大きさや方向が正しく振動体の反応を反映してないのではないかと考えられる。これは強い光パルスを与えた場合の概年リズムの位相反応曲線に似ている^{12),28)}。

このように、これまでに報告されている概年リズムの位相反応曲線で用いられた長日から短日への日長の減少、または2ヶ月の全明パルスという刺激では、どの位相に刺激を与えても、ほとんど同じような位相に変位した。それに対して、先に述べた短日

一定条件で一度だけ長日パルスを与える実験では、長日パルスを与えてから蛹化が起こるまでの期間は、パルスを与えた位相に依存して大きく変化した(図3)。つまり、長日パルスによって変位した後の位相が一定ではないことから、私たちは、長日パルスを用いてさらに詳細に調べれば、この概年リズムの振動体の位相を反映した位相反応曲線を得られると考えた。そこで短日一定条件で飼育している幼虫に、第52週まで4週刻みで、4週の長日パルスを一度だけ与える実験を行い、位相反応曲線を得た¹⁶⁾(図4)。図4の横軸は、短日一定条件下での自由継続周期を360°として、どの位相で長日パルスを与えたのかを角度(°)で示してある。どの時期がどの角度に相当するかは、以下のように決定した。概年リズムの位相反応曲線では、12時間の明期を与えた後、暗期に移した時点を主観的夜の開始点、つまり180°としている。そこで、この概年リズムでも26週(半年)の長日を与えた後に短日に移した位相を180°とした。これまでの実験で、26週の長日の後、短日に移した場合、それから23週頃に蛹化が見られた²⁰⁾。一方、孵化から短日一定の場合も、蛹化は第24週頃に見られた。つまり、孵化直後の位相は180°であると考えられた。

この位相反応曲線において、周期の前半には、長日パルスにあまり反応しない位相があり、その後、位相後退が起こる位相と位相前進する位相が見られた(図4)。これは概年リズムで一般に見られる位相反応曲線に似ている。概年リズムの位相反応曲線では、0~180°の主観的昼には、光パルスを与えても、位相は大きく変化しない。そして180~360°の主観的夜では、その前半で光パルスは日暮れの信号として作用し、位相が後退する。続いて、主観的夜の後半では、光パルスは夜明けの信号として作用し、位相が前進する^{12), 25), 29)}。これに対して、概年リズムの位相反応曲線において、0~180°を主観的夏、180~360°を主観的冬、とすると、長日パルスによる位相変位は次のように解釈できる。主観的冬の前半における長日パルスは、秋の信号として作用し、位相が後退する。続く主観的冬の後半の長日パルスは春の信号として作用し、位相が前進する。また、春に蛹化が起こった後の主観的夏に与えられた長日パルスは、ほとんど位相変位をもたらさない。

今回得られた概年リズムの位相反応曲線は、主観的冬の中ほどに位相後退から位相前進へと不連続に移行している点がみられ、位相変位も大きい。またこの主観的冬の中央付近では、長日パルスによって

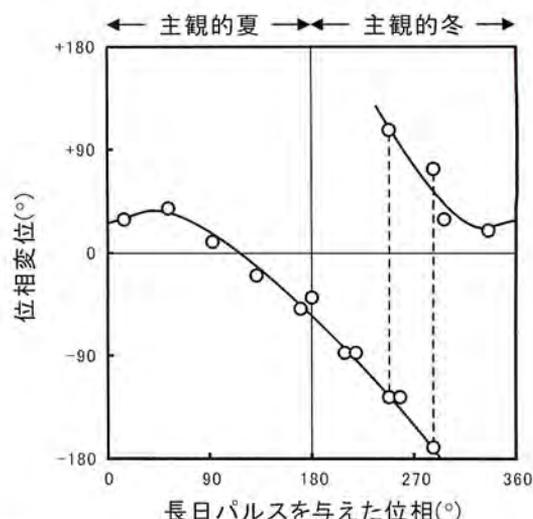


図4 ヒメマルカツオブシムシの蛹化の概年リズムにおける4週間の長日パルスに対する位相反応曲線(Miyazakiら¹⁶⁾を改変)

20°C・LD 12:12条件下で飼育している幼虫を、さまざまな位相において4週間LD 16:8にさらし、蛹化の位相変位を調べた。破線は、蛹化集団が位相前進したものと位相後退したものに分離したことを示す。詳細は本文を参照。

一つの蛹化グループから、大きく位相前進するものと、大きく位相後退するものの二つのグループに分かれた(図4破線)。これは、もともと幼虫集団中の個体間に周期のばらつきがあり、少しだけ位相が進んでいた個体は大きく位相前進し、遅れていた個体は大きく位相後退した、と考えられる。つまり、集団内のばらつきの範囲内で、位相変位が大きく二分されてしまうほど、位相後退から位相前進への移行は急激に、不連続的に起こっているのである。もし、タイプ1の曲線であるなら、この付近の位相に長日パルスが与えられた場合、変位0付近にばらついて蛹化が見られるはずである。これらのことから、この概年リズムの位相反応曲線は、概年リズムにおけるタイプ0の位相反応曲線(図1b)と非常によく似ていることがわかった。

5. 位相反応曲線と振動体のしくみの関係

位相反応曲線のタイプと振動体のしくみには密接な関係がある。ここでは、Lankin-Thomas¹⁵⁾によって整理された議論にしたがって紹介する。タイプ1の位相反応曲線(図1a)は、もっとも単純な周期を示す振動体のしくみ(単純時計モデル)によって説明できる。単純時計モデルは、ある段階が次の段階を活性化し、最後の段階が最初の段階を活性化する、

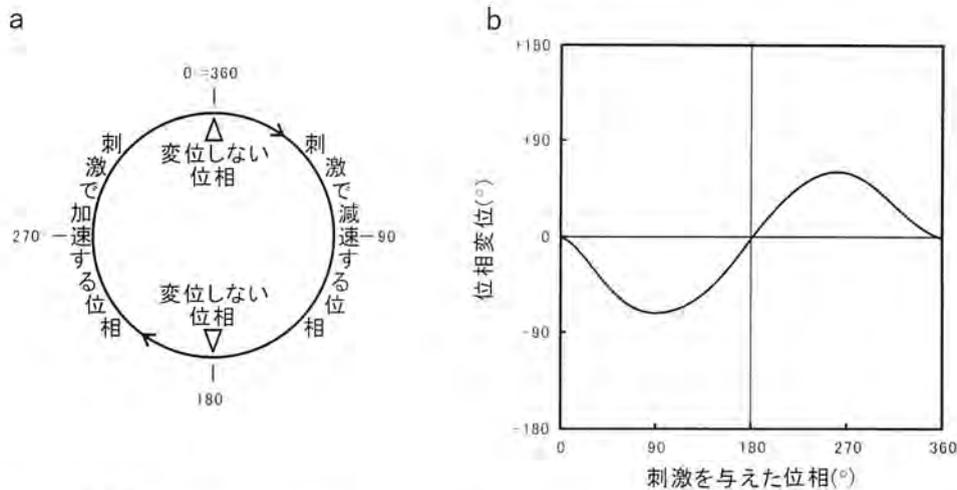


図5 単純時計モデル

このモデルでは位相は円周上のみを移動し、一つの変数（角度）によって表すことができる（a）。円周上の矢印は位相の進行方向を示す。この場合、位相反応曲線は変位しない点を二度通らなければならないため、タイプ1の位相反応曲線しか得ることができない（b）。

という一連の段階によって構成されたものである。一連の段階のうちで、そのときに活性化されている段階という一つの変数が、そのときの位相を示す。この振動体において、タイプ1の位相反応曲線を説明する位相変位のしくみは、位相の進行（角速度）が刺激によって加速や減速されることで説明できる（図5）。しかし、タイプ0の位相反応曲線の場合（図1b）、この単純な振動体の位相の加速と減速では説明できない。まず、タイプ1の位相反応曲線をこの振動体で説明する場合、すべての位相は、加速（前進）、減速（後退）、そして変位しない、という3種類の反応に分類できる。このとき、加速を示す位相と減速する位相の間には、かならず加速も減速もしない位相が存在することになる。その結果、タイプ1の位相反応曲線は、位相変位が0（ $Y=0$ ）の軸を少なくとも2回横切ることになる（図5b）。ところが、タイプ0の位相反応曲線は、この $Y=0$ の直線を一度しか横切らない（図1b）。なぜなら、位相前進から位相後退への移行は $Y=0$ の直線を通らずに不連続に起こるからである。しかし、これは位相反応曲線が、通常、位相変位 $0 \pm 180^\circ$ を縦軸の上限と下限として描かれるために起こる見かけ上の不連続である。たとえば、 180° の位相前進と 180° の位相後退は、実は同じ位相を示している。そこで、位相変位0から1周期分の位相後退（ -360° ）までを縦軸としてプロットすると、タイプ0の曲線は連続した軌跡を描くことがわかる（図1c）。つまり、タイプ0の位相反応は、位相後退から位相前進へと $Y=0$ の直線を横切らずに「連続的」に移行してゆく。

このとき、どこまでが位相後退でどこからが位相前進であるかを区別することはできない。したがって、位相の進行の加速と減速の二つのしくみのみからなる振動体のしくみでは、大きな位相前進と大きな後退が「連続的」に移行するタイプ0の位相反応を説明できない。

それではタイプ0の位相反応を説明できる振動体とは、どのようなものであろうか。それは振り子のようなしくみ（振り子モデル）である。振り子の位置は、 -1 から 1 の間を振り子固有の周期で振動する。このとき、もう一つの物理量である運動量も同じ周期で振動している。たとえば、振り子が最も高い位置に来たとき、つまり -1 （左端）か 1 （右端）のとき運動量は0である。また、振り子が左から右に移動していく途中で位置が0になったとき、振り子の運動量は右向きに最も大きくなり、その値はここでは 1 になる。その逆に、振り子が左から右に移動していく途中で位置が0になったときには、運動量は左向きにもっとも大きくなり -1 となる。この位置と運動量の値はそれぞれ正弦曲線を描いて変化してゆくが、それらは同期しているのではなく、その間に 90° の位相角が存在する（図6a）。そして、位置を横軸、運動量を縦軸にとって平面上に図示すると円になる（図6b実線）。このような関係にある振り子の位置と運動量という二つの変数が与えられると、円周上のある一つの点が決まる。振動体の位相は、このように、二つの変数を変化させながら円周上を移動していく。そして、この振り子の振動に位置を変えないように外部から力が加えられると、運

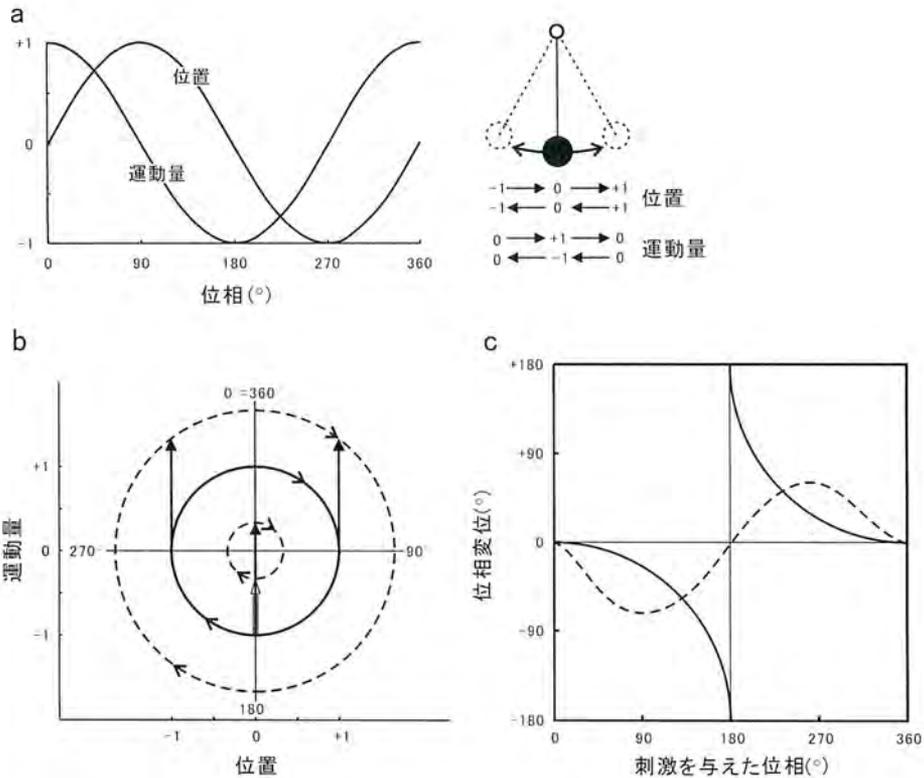


図6 振り子モデル

振り子における位置と運動量の二つの変数は 90° の位相角を保ちながら変動してゆく (a)。これを平面に表すと円として描ける (b)。円周上の矢印は位相の進行方向を示す。ある瞬間の位相はこの二つの変数によって決められる。位相変位は振り子の状態に変化を与えたときの二つの変数の変化で表されるために、円周上に限らず平面を移動する (矢印) ことができる (実線円は変位前の振動体、破線円は変位後の振動体の状態の軌跡を示す)。このとき、位相変位は前進と後退の区別なく、振り子の振動の変化という一つのしくみによって説明できる。このモデルによってタイプ0およびタイプ1の位相反応曲線を説明することができる (c)。詳細は本文を参照。

動量が変化し (図6 b矢印)、新たな運動量の値から、同心円上で振り子の振動が始まる (図6 b破線)。実際に、振り子に力を加えた場合にも、このような変化が見られる。なお、振り子モデルでは刺激の前後で振幅が異なる結果になるために、これを改良したりリミットサイクルモデルが提案されているが^{(15), (30)}、本稿では議論を単純にするためにこれには触れない。さて、このように、振り子モデルでは、刺激が加えられると、もとの円周上からはずれた平面上の一点に移動する。位相反応をもたらすしくみがこのようなものであった場合、位相前進と位相後退を異なるしくみではなく、一つのしくみとして説明できる。たとえば、図のように 270° の位相のときに運動量を正の方向に変化させる刺激を与えると、運動量が変化し 320° 付近という、前進した位相から新しい振動が始まる (図6 b左の矢印)。それに対して、同じ刺激を 90° のときに与えると、同じく運動量は正の方向に変化するが、その結果、位相は後退し、 40° 付近から新しい振動が始まる (図6 b右の矢印)。このよう

にある刺激で、同じように位相を決める変数が変化しても、与えられる位相によって、位相変位の方法が異なる。さらに、 180° の位相で、同じく運動量を正の方向に変化させる刺激を与えると、位相は 0° ($=360^\circ$) になる (図6 b中央の黒矢印、図6 c実線)。このとき、位相は時計回りでも反時計回りでもなく、平面上を移動して 180° 反対側に移る。この位相変位は前進とも後退とも判断することはできない。つまり、円周の下側では、 180° の位相変位を示す位相を通して、円周の右側の位相後退から左側の位相前進へと移行していく。その結果、刺激によって位相変位しない ($Y=0$) 位相は 0° ($=360^\circ$) のみとなる。位相後退と位相前進の間で $Y=0$ の直線を一度しか横切らないタイプ0の位相反応曲線は、振り子モデルでは、このように説明することができる⁽¹⁵⁾。また、振り子モデルでは、与えられる力が小さい場合には、タイプ1の位相反応曲線が得られることになる (図6 b白矢印、図6 c破線)。

6. 概年リズムをもたらすしくみ

これまでに、概年リズムをもたらすしくみについて、三つの仮説が提唱されている。1番目は概日時計によって概年リズムが作り出される「周波数積算仮説」と呼ばれるものである⁹⁾。これは同調している概日時計によって測定した1日を足していき、それを数えているカウンターの数が一定に達したら1年と読み取るというしくみである。ほとんどの生物が概日時計をもっていること⁷⁾、またそれ以外の振動体を仮定しなくてもよいことから、この仮説は受け入れやすい。この仮説は、対象とする生物の概日時計を24時間ではない明暗サイクルに同調させて、概年リズムの周期を観察することによって検証することができる。概日時計の1日を足していった1年を測っているのであれば、24時間より短い明暗サイクル下では、概年リズムの周期が短くなり、24時間より長い明暗サイクル下では、概年リズムの周期が長くなるはずである。しかし、これまでに、このような実験の行われた動物では、ヒメマルカツオブシムシも含め、周波数積算仮説を支持する結果は得られていない^{11),16),21)}。2番目は、お互いにつながったいくつかの段階からなる過程が周期的に繰り返すことで約1年の周期性を生み出しているという「段階連鎖仮説」である¹⁸⁾。このしくみでは、たとえば、温度が高いほど進み方が早くなる段階と遅くなる段階から構成されていれば周期全体は温度補償され、同調因子の刺激によって次を活性化するまでの過程が加速するか減速するかが段階ごとに決まっていれば位相変位も説明できる。しかし、キンイロジリスにおいて概年リズムを示す体重の増加とその後に起こる冬眠をそれぞれ一つの段階と考え、体重増加を制限給餌によって抑制しても、冬眠に入る時期に大きな変化は見られず²²⁾、他の動物でもこの仮説を積極的に支持する結果は得られていない。これらの二つの仮説においては、ある瞬間の位相は、カウンターが数えている概日サイクルの数、あるいは進行中の段階という一つの変数で示される。つまり、単純時計モデルとみなすことができる。したがって、これらの二つの仮説による位相変位は、加速と減速という二つのしくみを持たざるを得ないため、今回得られたタイプ0の位相反応曲線を説明することはできない。3番目は約1年の周期をもつ振動体である概年時計が、概年リズムを生み出すという「概年時計仮説」である。この仮説は振り子モデルに該当するので、タイプ0の位相反応曲線を説明することができる。これまでの概年リズムの研究は、主とし

て恒温動物で行われてきたため、生物時計の重要な性質の一つである温度補償性を検証することが困難であった^{11),23)}。しかし、ヒメマルカツオブシムシは変温動物であるために、これを確かめることができた^{21),25),26)}。さらに、この概年リズムの位相反応曲線は、概日リズムのものとよく似たタイプ0の曲線であったので、ヒメマルカツオブシムシの概年リズムは、概日時計とよく似た性質を持つ振動体である概年時計によって作り出されていると結論したい。

参考文献

- 1) Aschoff J: Circadian Clocks, pp 95-111. North-Holland, Amsterdam (1965)
- 2) Blake GM: Bull Entomol Res 49:751-775 (1958)
- 3) Blake GM: Nature 183:126-127 (1959)
- 4) Carmichael MS, Zucker I: J Biol Rhythms 1:277-284 (1986)
- 5) Dunlap JC, Loros JJ, DeCoursey PJ (eds): Chronobiology - Biological Timekeeping. Sinauer, Sunderland (2004)
- 6) Duston J, Bromage N: J Comp Physiol A 164:259-268 (1988)
- 7) Goss RJ: J Exp Zool 170:311-324 (1969)
- 8) Gwinner E: Naturwissenschaften 54:447 (1967)
- 9) Gwinner E: J Reprod Fertil [Suppl] 19:51-65 (1973)
- 10) Gwinner E: Biological Clocks in Seasonal Reproductive Cycles, pp 153-169, John Wright & Sons, Bristol (1981)
- 11) Gwinner E: Circannual Rhythms. Springer, Berlin (1986)
- 12) Johnson CH: Chronobiol Int 16:711-743 (1999)
- 13) Kavaliers M: J Comp Physiol 146:235-243 (1982)
- 14) 桐谷圭治: 昆虫科学 23:92-98 (1958)
- 15) Lankin-Thomas PL: Biol Rhythm Res 26:216-232 (1995)
- 16) Miyazaki Y, Nisimura T, Numata H: J Comp Physiol A 19:883-887 (2005)
- 17) Morgan E: Chronobiol Int 8:283-306 (1991)
- 18) Mrosovsky N: Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis, pp 21-65. Academic, New York (1978)
- 19) Neumann D: Handbook of Behavioral Neurobiology vol 4, pp 351-380. Plenum, New York (1981)

- 20) Nisimura T, Numata H: *J Comp Physiol A* 187:433-440 (2001)
- 21) Nisimura T, Numata H: *Biol Rhythm Res* 33:255-260 (2002)
- 22) Pengelley ET: *Comp Biochem Physiol* 24:915-919 (1968)
- 23) Pengelley ET, Asmundson SM: *Comp Biochem Physiol* 30:177-183 (1969)
- 24) Pengelley ET, Fisher KC: *Nature* 180:1371-1372 (1957)
- 25) Pittendrigh CS: *Handbook of Behavioral Neurobiology* vol 4, pp 95-124, Plenum, New York (1981)
- 26) Pittendrigh CS, Minis DH: *Am Nat* 98:261-294 (1964)
- 27) Randall CF, Bromage NR, Duston J, Symes J: *J Reprod Fertile* 112:399-405 (1998)
- 28) Saunders DS: *J Comp Physiol* 124:75-95 (1978)
- 29) Saunders DS: *Insect Clocks*, 3rd ed. Elsevier, Amsterdam (2002)
- 30) Winfree AT: *J Theor Biol* 28:327-374 (1970)
- 31) Woodroffe GE: *Bull Entomol Res* 44:739-772 (1953)