

毛 衣 の 多 様 性

近藤 敬治

北海道大学農学部, 札幌市 060

(1994. 12. 26 受理)

キーワード: 環境, 分類, 毛衣, 保護毛, 毛包, 毛周期

はじめに

外皮は生体を外部環境から保護すると言う動物の生存上重要な役割を担っている。その機能は幅広く、傷害や感染に対する防御、呼吸活動、体水分維持、体温保持におよんでいる。外皮の形態は動物間で異なっている。両生類の外皮は粘液で被われ、爬虫類では鱗、哺乳類は体毛を備えていることが大きな特徴である。巨大隕石によるものであれ、他の要因によるものであれ、中性代の末期に起こった地球環境の大きな変化によって恐竜類が減び、その空白となった生態系に哺乳類が分化、拡散して行った。地球環境の大きな変化にも関わらず哺乳類が生きのび、地上の支配者となり得たのは体毛を備えていたことがその要因のひとつと考えられている(コルバート, 1978)。

例えば、アカギツネ (*Vulpes vulpes*) は酷寒の北極から亜熱帯地方にまで分布している。また、夏と冬の大きな気温差にも適応している。アカギツネはこのような大きな環境変化への対応策のひとつとして、そのコート(毛衣)を変化させている。温暖な地域に生息するアカギツネは薄いコートを、酷寒の地のもは厚いコートを着込んでいる(Kaplan, 1971)。また、夏と冬の気温変化に対しては換毛で対応している。

1. 同定から分類へ

哺乳動物はその毛衣を変化させることで様々な環

境に適応しているが、毛衣の形状や色は動物の種によって様々である。ヒトや綿羊などを除いて動物の多くは上毛(以下保護毛と記述)と下毛(綿毛)とからなる二層構造の毛衣を持っており、我々が外見上種の特徴として認識しているのは保護毛の色や形態である。

保護毛が種の特徴を示すことはその毛色の特徴ばかりでなく、毛小皮(スケール)や毛髄質の形態観察からも明かである。

Wildmann (1954) および Appleyard (1960) は天然繊維として織布に用いられている各種動物毛を光学顕微鏡で観察し、毛の同定法に先鞭を付けている。彼らは cast 法 (Auber and Appleyard, 1951) を用いて、スケール先端部の形状やスケール間の距離、スケール全体の形状を観察している。さらに、全封入法を用いて毛髄質の形状を4種類に分類した上で、45種類の動物毛の特徴を記載している。Brazejら (1989) は走査電子顕微鏡を用いて51種類の毛皮動物毛の形態観察を行い、各種毛皮の特徴付けを行い、毛皮の同定にとって貴重な資料を提供している。生態学の分野でも毛、特に保護毛の形態が食性分析の同定手段のひとつとして利用されている。その立場から、Brunner and Coman (1974) はビクトリア(オーストラリア)地方に生息している有袋類36種を含む哺乳類77種の毛の形態を記載している。その後、Teerink (1991) も同様の立場から西ヨーロッパの哺乳類73種の保護毛の形態について詳細な記載を行っている。毛、特に保護毛の形態が動物種の同定

The Diversity of Pelage: Keiji KONDO (Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060, Japan)

Key words: environment, classification, pelage, guard hair, hair follicle, hair growth cycle.

上有効な手段であることは上述したとおりである。他方、毛を用いた系統分類学的試みも行われている。Tupinier (1973) はヨーロッパの翼手類 29 種の保護毛のスケールを走査電子顕微鏡で観察し、スケールの形態に系統分類学的な価値は少ないと発表している。他方、Kondo *et al.* (1986) は毛皮動物 32 種の毛を繊維軸方向に割断し、走査電子顕微鏡で毛髓質の形態を観察、分類している。すなわち、綿毛の毛髓質の形態には多様性が認められないが、保護毛の毛髓質には様々なタイプが存在し、同じ科に属する動物毛は同じタイプの毛髓質を持ち、保護毛の形態が動物分類学上の一形質として寄与し得る可能性を示唆している (図 1)。

さらに、日本産食虫類 14 種の毛の同定に関する報

告では保護毛の形態観察、特に毛の太さに対する毛髓質の比率 (毛髓質比率) の測定と個々のスケールの計測値の組み合わせが種のレベルでの同定にとって有効なキーとなることを示した (近藤ら, 1990)。一方、相良は日本産食虫類について、保護毛の本数と綿毛の本数との比率から毛衣の特徴付けを行い、保護毛の出現頻度はコウベモグラ (*Mogera kobae*) などモグラ属で 0.4%–0.9% と少なく、ジャコウネズミ (*Suncus murinus*) で 4.8% を示すと述べている (相良, 1986)。

毛、特に保護毛は種特有な形態を示すことから、毛の形態観察は様々な分野で取り組まれてきた。毛の形態観察の目的は繊維関係者がその素材を同定する必要性が大きかった。近年では生態学の方針での利用が目ざされている。筆者は水生適応が毛髓質の退化を促す可能性をイタチ科の動物で認め、現在検討中である。また、Tupinier (1973) によって部分的に否定されたが、保護毛の形態が分類上の一形質として有効であるか否かも再検討の価値があらう。

2. 毛衣は環境によって変化するか?

哺乳類は北極から熱帯地方まで様々な気象条件下に生息している。これを可能にしている要素のひとつは熱の伝導をさげざる体毛 (毛衣) を備えていることにある。哺乳動物の断熱性はその毛衣に取り込まれる熱伝導度の低い空気量に依存しているから、断熱性は毛の量 (密度と長さ) によって決定されることになる。

熱帯から亜熱帯地方で飼育されているセブ牛 (*Bos indicus*) は温暖な地域で飼育されているヨーロッパ牛 (*Bos taurus*) に比べ短く、疎らな毛衣で被われており、熱放射に効果的である (Hayman and Nay, 1961)。Walker (1960) は皮膚の厚さを比較し、アフリカの牛 (*Bos indicus*) はヨーロッパ牛 (*Bos taurus*) より薄い乳頭層 (thermostat layer と呼ばれている) を持つこと、すなわち体温調節器官である脂腺、立毛筋、汗腺などが皮膚表面の近くに存在することで、熱の放射に都合よくできていると述べている (図 2)。

同様のことを Jenkinson and Nay (1972,

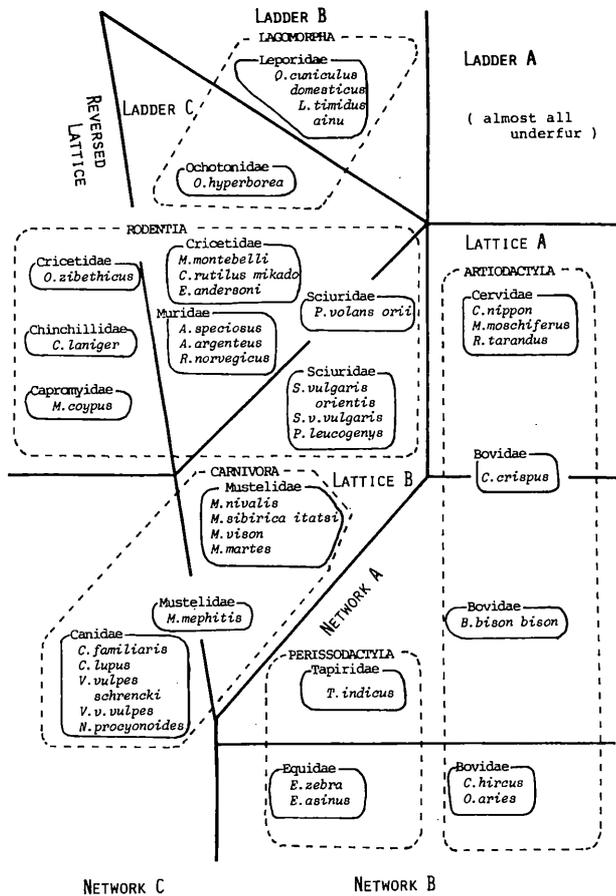


図 1. 保護毛の髓室のタイプと哺乳動物の分類との関係 (KONDO *et al.*, 1985)

毛衣の多様性

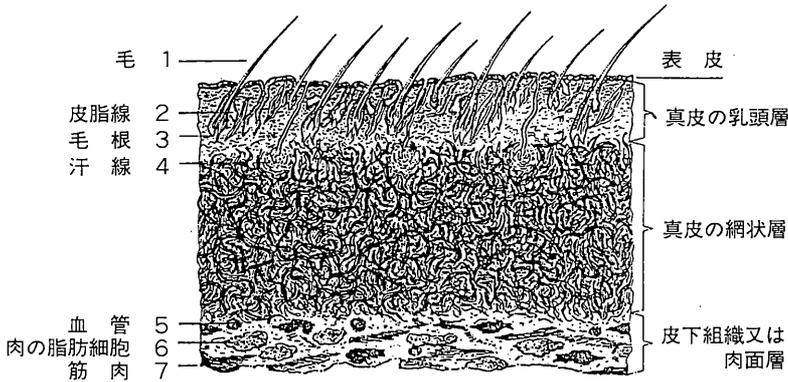


図2. 牛皮膚組織の模式図

1973) はアフリカ, アジア, ヨーロッパ牛の皮膚組織を比較し, 熱帯地域の牛の毛包は温暖な地域の牛のものより浅いと述べている. 牛のように汗腺が発達し, 発汗を冷却装置として利用して体温調節を図っているものでは暑い季節まばらで短い毛衣を持つことが都合が良い. Sokorov(1968)はヨーロッパバイソン (*Bison bonasus*) では汗腺の発達につれて夏のコートが疎らになると述べている.

反対に環境からの熱を防ぐために厚い毛衣を纏うことで体温調節を果たしている動物もいる. その格好な例が東アフリカのカモシカとオーストラリアのカンガルーに見られる. 汗腺の発達が悪く, “あえぎ” を体温調節装置として利用しているシカレイヨウ (*Alcelaphus buselaphus*) は体温調節を発汗作用に依存しているオオカモシカ (*Taurotragus oryx*) より長く, 密度の高い毛衣に被われている (Finch, 1972). また, オーストラリアの乾燥した砂漠地帯に生息している赤カンガルー (*Megaleia rufa*) の背部の毛の密度は mm^2 当り 62 本と, 暑い日中を洞穴や岩だなの陰で過ごすオオカンガルー (*Macropus robustus*) の毛の密度 19.2 本より多く, 太陽の輻射熱を防ぐのに適しているとの発表もある (Dawson and Brown, 1970).

同じ動物であっても環境の変化に対して毛衣を変化させて対応している例も見られる. Hayman and Nay (1961) は赤道付近で飼育している牛 (*Bos indicus*) を冬になる数カ月前に冷涼な地方 (南緯 38 度) に移動し, その毛衣の変化 (毛の長さ・毛の太さ) を観察している. 最初の冬の毛衣は移動による影響を十分には反映しなかったが, 翌年の冬にはかなりの順

化が毛衣の変化に見られたとしている. 一方, Korhonen (1991) はラクーン・ドッグ (*Nyctereutes procyonoids*) の断熱性について調べ, 温暖な海洋性気候の日本(九州地方)から導入したラクーン・ドッグの毛衣は貧弱で, フィンランドに古くから定着・順化しているものに比べその断熱性は著しく劣ると述べている. しかし, 日本産ラクーン・ドッグはその生息地域 (北海道-九州) によって毛衣の性状は異

なり, 北海道産のものは毛の長さ・密度が高いことが経験的に知られている. 毛の密度や長さは同一種であっても個体間で異なる (Kaszowski, et al., 1970; Kondo et al., 1989, 1991) ので選抜による順化が考えられ, 順化に要する期間は動物間で異なるにしろ毛衣の環境依存性が推察される.

3. 換毛による毛衣の変化

一部の例外を除いて全ての哺乳類の毛は毛包の周期的な活性変化にともなって抜け代わり, 成長する. その周期は動物種間で異なっている. マウス (*Mus musculus*) の毛周期は 15-20 日で, 特定の部位で換毛が始まり, 隣接した部位へと進行する (波型) (Ebling, 1965). ヒト頭髪の周期は 3-6 年と言われ (Corbett, 1976), 個々の毛包の活性周期は独立している (モザイク型) (ライダー, 1980). 野生哺乳類では季節的な換毛周期を示すものが多い (季節型).

毛周期に関する最初の詳細な報告は Dry (1926) によって行われた. 彼はマウス (*Mus musculus*) の毛衣を観察し, 毛包の活性周期を Anagen (活性期), Catagen (退行期), Telogen (休止期) の 3 相に分け, それぞれの相の特徴を詳述している. その後, 多くの研究が行われたが, 毛包の活性周期について行った Dry の名づけは現在も変わらず用いられている.

家畜化は季節変化にともなう換毛周期をなくす傾向にある. その最も端的な例がメリノ種にみられる. 選抜淘汰の結果, 一種類の毛 (ウール) を継続的に成長させ続け, 換毛現象はみられない. 一方, 野生羊のムフロン (*Ovis musimon*) は他の多くの野

生哺乳類と同様に保護毛と下毛とからなる二層構造の毛衣を持ち、季節換毛周期を示す(Ryder, 1973). 牛では春・秋に抜け毛が多く、季節的な換毛が見られる。しかし、春・秋より量は少ないが年間を通じて換毛し続けている。すなわち、野生の哺乳類にみられるように全ての毛包が休止することはない(Dowling and Nay, 1960). 一般に野生哺乳類は家畜に比べて季節変化に伴ってより大きな環境変化に曝されるが、季節に応じた換毛によって適応している。

季節換毛にはふたつのタイプが知られている。イヌ科の動物では一年一回の換毛で、春になると厚い冬のコートを手放して、夏の間に徐々に新しい毛を成長させ、冬の厚いコートを完成させる (Bassett and Llewellyn, 1948; Maurel *et al.* 1986). 多くの動物はもう一つのタイプである春と秋の年二回換毛する。このタイプの動物は季節によって極めて特徴的な毛衣を持つ。例えばミンク (*Mustela vison*) では、図3に示したように、冬の毛衣は夏のそれよりも単位面積当たりの毛の本数が多い、その増加は下毛数の増加によっている (Steven-son, 1962).

同様な変化がハタネズミ (*Microtus agrestis*; Khateeb and Johnson, 1971), シロアシマウス類 (Sealander, 1951), ヨーロッパトガリネズミ (*Sorex araneus*; Borowski, 1958), アカネズミ類 (Haitlinger, 1968) でも発表されている。このような季節変化は毛包の活性変化によるものであり、ハタネズミの換毛を観察した khateeb and Johnson (1971) はその様子を

模式図として示した(図4)。この図から春の換毛時には秋よりも休止している毛包の数が多い、また毛包が換毛時に長く伸張する様子が分かる。

夏と冬の毛衣にみられる大きな変化は毛包を含む皮膚構造の劇的な変化によってもたらされる。KONDO and NISHIUMI (1988) はミンク (*Mustela vison*) の毛周期にともなう皮膚構造の変化を定量形

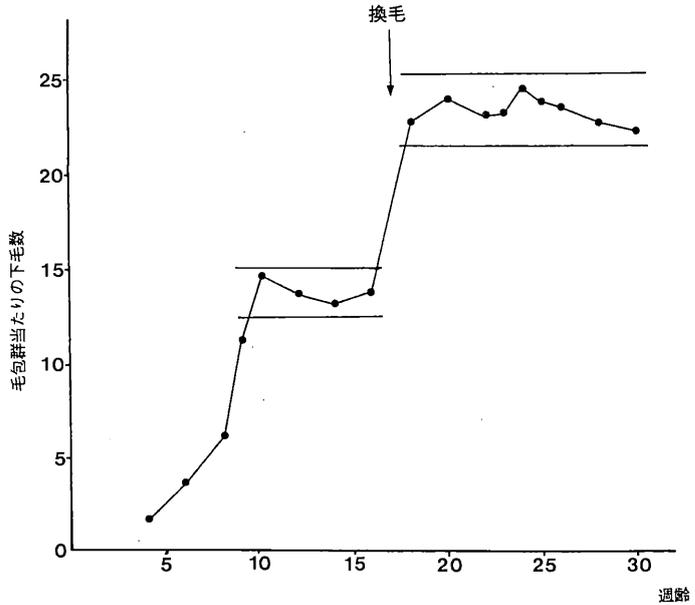


図3. 換毛に伴う下毛数の変化 (KONDO and NISHIUMI, 1988)

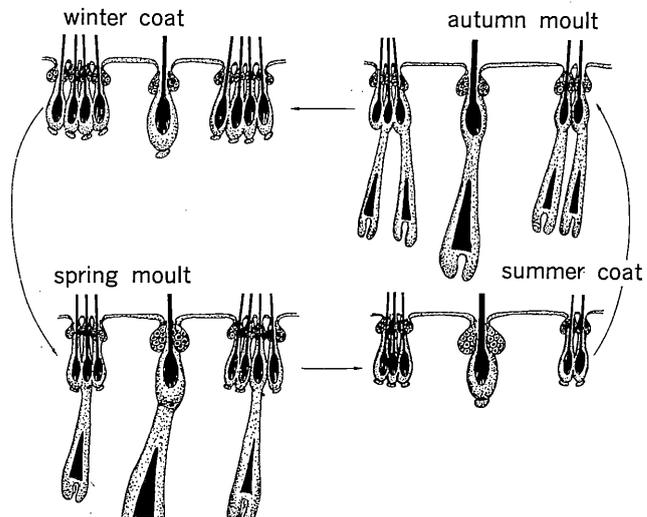


図4. ハタネズミ (*Microtus agrestis*) の夏から冬への毛包の移り変わり (KHATEEB and JOHNSON, 1971)

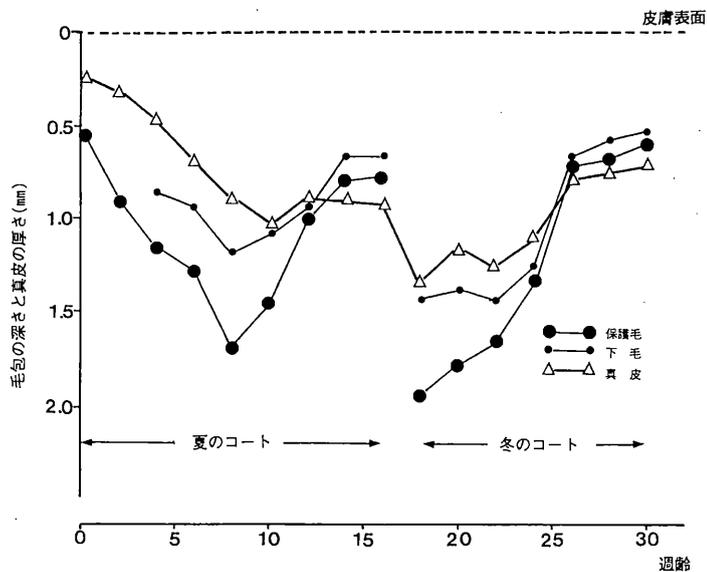


図5. 真皮と毛包の深さとの関係 (KONDO and NISHIUMI, 1988)

態学的立場から捉えている。毛周期に伴う変化は毛包の長さや活性毛包の数などの表皮系器官だけでなく、真皮の厚さも大きく変化し、活性期には休止期の約2倍(0.7-1.4 mm)となる。一方、毛包の深さは活性期には休止期の約3倍(0.6-1.9 mm)となり、その結果、活性期の毛包は真皮を貫通し、皮下組織に到達する。しかし、休止期の毛包は真皮内に納まると述べている(図5)。上記のことは牛や綿羊など厚い真皮を持つものでは見られない現象である(図2参照)。

季節変化に伴う換毛を誘発する要因は何であるか? 気温変化を察知するのか、それとも光の影響か。これに対する最初の解答は Bissonnette (1935) により行われた。すなわち、フェレット (*Mustela putorius*) の換毛時期が日長と関係していることを示した。ミンク (*Mustela vison*) についても同様な見解が示された (Bissonnette, 1939)。その後、Harvey と MacFarlane (1958) はフェレットを用いた実験で、性周期と毛周期が共に日長と相関していることを明らかにした。しかし、その後も光以外にも温度の関与が検討された。Rust (1962) はオコジョ (*Mustela erminea*) の春の換毛開始は冷室におかれたもので遅延すると述べている。ヤマウサギ (*Lepus timidus scoticus*) の換毛は日長変化によって誘発されるが、その進行速度は気温、雪の有無も関与するとの見解がある (Jakes and Watson, 1975)。一方、大津(1967)

は独自の立場から、トウホクノウサギ (*Lepus brachyurus angustidens*) の換毛に関与する要因が光、温度、周囲環境の白色のいずれであるかについて詳細な実験を行い、トウホクノウサギの換毛に関与する要素は光だけであることを明らかにした。その他、ハタネズミ (khateeb and Johnson, 1971)、シカ類 (French *et al.* 1960; Lincoln and Guinness, 1972) でも換毛は日長変化によって誘発されることが明かにされた。

日長変化の生体への伝達は松果体分泌ホルモンであるメラトニンがその役割を担っている。短日化は血中メラトニン濃度を

上昇し秋の換毛を誘発する。一方春の換毛は長日化に伴うメラトニンの血中濃度の低下によって起こる。メラトニンを用いた人為的換毛処理を初めて行ったのは Rust and Meyer (1969) であった。その後多くの実験が行われてきたがその詳細は福永 (1994) に譲り、ここではミンクについて当研究室で行った実験例を挙げるに止めたい。徐放性埋没剤からのメラトニン放出速度を調節し、メラトニンを夏至から2カ月だけ放出させると2度の秋季型換毛を誘発させた (Fukunaga *et al.*, 1992)。人為的換毛に関する報告は数多くあるが、Fukunaga *et al.* (1992) によって示されたこの実験は世界で初めてのものと共に、換毛機序解明に新たな切り口を与えるものとして関心を集めている。

おわりに

動物は季節の移り変わりを日長変化から察知し、暑熱、寒気から生体を保護するためにそれぞれの季節に即した毛衣で身を包み環境適応している。その有り様は種により様々である。毛色にはまったく触れなかったが、色を含めると毛衣の多様性はさらに広がりを見せる。毛衣の多様性を理解する上では生態学的アプローチは当然のことながら、一本一本の毛の形態や毛衣の組成(保護毛と下毛の比率)と言った基本的なことを積み上げていくことの大切さに思い至っている。

引用文献

- Appleyard, H. M. (1960) Guide to the Identification of Animal Fibers. Wool Research Association. Leeds.
- Auber, L. and Appleyard, H. M., (1951) Surface cells of Feather Barbs. *Nature*, **168**: 736.
- Bassett, C. F. and Llewellyn, L. M. (1948) The moulting and fur growth pattern in the adult silver fox. *Am. Midl. Nat.*, **39**: 579-601.
- Bissonnette T. H. (1935) Relations of hair cycles in ferrets to changes in the anterior hypophysis and to light cycles. *Anat. Rec.*, **63**: 159-168.
- Bissonnette T. H. and Wilson, E. (1939) Shortening daylight periods between May 15 and September 1 and the pelt cycle of the mink. *Science*, **89**: 418-419.
- Borowski, S. (1958) Variations in the density of coat during the life cycle of *Sorex araneus*. *Acta. Theriol.*, **2**: 286-289.
- Brazej, A., Galatik, A., Galatik, J. Krul, Z. and Mladek, M. (1989) Atlas of Microscopic Structures of Fur Skins 1. Elsevier. Amsterdam.
- Brunner, H. and Coman, B. (1974) The Identification of Mammalian Hair. Inkata Press. Melbourne.
- Corbett, J. F. (1976) The Chemistry of hair-care products. *J. Soc. Dy. Color.*, **92**: 285-302.
- Dawling, D. F. and Nay, T. (1960) Cyclic changes in the follicles and hair coat in cattle. *Aust. J. Agric. Sci.*, **11**: 1064-1071.
- Dawson, J. J. and Brown, G. D. (1970) A comparison of the insulative and reflective properties of the fur of desert kangaroos. *Comp. Biochem. Physiol.*, **37**: 23-38.
- Dry, F. W. (1926) The coat of the mouse (*Mus musculus*). *J. Genet.*, **16**: 287-340.
- Ebling, F. J. (1965) Systematic Factors Affecting the periodicity of hair follicles. in *Biology of the skin and hair growth*. eds. by Lyne, A. G. and Short, B.F. pp. 507-524. Angus & Robertson Ltd.
- Finch, V. A. (1972) Thermoregulation and heat balance of the East African eland and hartbeest. *Am. J. Physiol.*, **222**: 1374-1379.
- French, C. E., McEwen, L. C., Magruder, N. D., Rader, T., Long, T. A. and Swift, R. W. (1960) Responses of white in *Lepus timidus*. *J. Mammal.*, **41**: 23-29.
- Fukunaga, S., Kohno, K., Nakamura, F. and Kondo, K. (1992) Two autumn molts in mink skin caused by melatonin treatment. *Anim. Sci. Technol. (Jpn.)*, **63**: 694-703.
- 福永重治 (1994) ミンクの秋季換毛に関する研究—チロシナーゼを指標としたメラトニンの作用機序—。博士論文 (北海道大学)
- Haitlinger R. (1968) Seasonal variation of pelage in representatives of *Apodemus* found in Poland. *Zoologica. Pol.*, **18**: 330-345.
- Hart, J. S. (1956) Seasonal changes in insulation of the fur. *Can. J. Zool.*, **34**: 53-57.
- Harvey, N. E. and MacFarlane, W. V. (1958) The effects of daylength on the coat shedding cycles, body weight and reproduction of the ferret. *Aust. J. Biol. Sci.*, **11**: 187-199.
- Hayman, R. H. and Nay, T. (1961) Observations on hair growth and shedding in cattle. *Aust. J. Agric. Re.*, **12**: 513-527.
- Jackes, A. D. and Watson, A. (1975) Winter whitening of Scottish mountain hares (*Lepus timidus scoticus*) in relation to daylength, temperature and snow lie. *J. Zool. Lond.*, **176**: 403-409.
- Jenkinson, D. M. and Nay, T. (1972) The sweat glands and hair follicles of european cattle. *Aust. J. Biol. Sci.*, **25**: 585-597.
- Jenkinson, D. M. and Nay, T. (1973) The sweat glands and hair follicle of Asian, African, and South american cattle. *Aust. J. Biol. Sci.*, **26**: 259-275.
- Kaplan, H. (1971) *Furskin Processing*. 1st ed. 48-52. Pergamon Press Oxford.
- Kaszowski, S., Rust, C. C. and Shakelford, R. M. (1970) Determination of hair density in the mink. *J. Mammal.*, **51**: 27-34.
- Khateeb, A. A. and Johnson, E. (1971) Seasonal

- changes of pelage in the vole (*Microtus agrestis*) I. The correlation with changes in the endocrine glands. Gen. Comp. Endocr., **16**: 217-228.
- Kondo, K. and Nishiumi, T. (1988) The pelage development in young mink (*Mustela vison*). IV th Int. Sci. Cong. in Fur Anim. Prod., : 397-407.
- Kondo, K. Araki, E. and Ohsugi, T. (1986) An Observation of the Morphology of the Medulla in Mammalian Hairs Using a Scanning Electron Microscope. J. Mamm. Soc. Japan, **10**: 115-121.
- Kondo, K., Kohno, K., Nishiumi, T., Jing, S., Shimizu, Y. and Ohsugi, T. (1989) Determination of hair density in mink (*Mustela vison*). Scientifur, **13**: 15-18.
- Kondo, K., Fukunaga, S., Nkamura, F. and Takenouchi, K. (1991) Measuring hair length in mink (*Mustela vison*) using a new method. Scientifur, **15**: 15-20.
- Korhonen, K., Mononenn, J. and Harri, M., (1991) Evolutionary comparison of energy economy between Finish and Japanese raccoon dogs. Comp. Biochem. Physiol., **100 A**: 293-295.
- 近藤敬治, 渡辺文夫, 大杉次男, (1989) 日本産食虫類の毛の分類. 日本畜産学会第 81 回大会.
- コルバート, E. H., 田隅本生訳, (1978) 脊椎動物の進化 (下). 第 1 版. 築地書館. 東京.
- Lincoln, G. A. and Guinness F. E. (1972) Effect of altered photoperiod on delayed implantation and moulting in roe deer. J. Reprod. Fert., **31**: 165-167.
- Maurel, D., Coutant, C., Boissin-Agasse, L. and Boissin, J. (1986) Seasonal moulting patterns in three fur bearing mammals: the european badger (*Meles meles*), the redfox (*Vulpes vulpes*), and the mink (*Mustela vison*). A morphological and histological study. Can. J. Zool., **64**: 1757-1764.
- 大津正英 (1967) トウホクノウサギの生態に関する研究, 第 3 報 毛色変化に及ぼす要因. 応動昆., **11**: 37-42.
- Rust, C. C. (1962) Temperature as a modifying factor in the spring pelage change of short tailed weasels. J. Mammal., **43**: 323-328.
- Rust, C. C. and Meyer, R. K. (1969) Hair color, molt, and testis size in male, short tailed weasels treated with melatonin. Science, **165**: 921-922.
- Ryder, M. L., (1973) The structure of growth cycles in the coat of wild mouflon sheep (*Ovis musimon*) and their crosses. Res. Vet. Sci., **15**: 186-196.
- ライダー, M. L., (加藤淑裕, 木村資亜利訳) (1980) 毛の生物学, 66, 朝倉書店. 東京.
- 相良直彦, (1986) 日本産食虫目の体毛の型, とくに直毛 (刺毛) の存在について. 哺乳動物学雑誌, **11**: 57-64.
- Sealander, J. A. (1951) Survival of *peromyscus* in relation to enviromental temperature acclimation at high and low temperatures. Am. Midl. Nat., **46**: 257-309.
- Sokolov, V. (1962) The structure and seasonal variability of skin in aurochs (*Bison bonasus*). Acta. Biol. Cracov Ser. Zool., **5**: 295-302.
- Teerink, B. J. (1991) Hair of wesr european mammals. 1-224. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Tupinier, Y. (1973) Morphologie des poils de Chiropteres d'Europe occidentale par etude du microscope electronique a balayage. (Cited by Teerink, 1991)
- Walker, C. A., (1960) The skin characters of some breeds of indigenous African cattle. J. Agric. Sci. Camb., **55**: 119-121.
- Wildman, A. B., (1954) The Microscopy of Animal Textile Fibers. Wool Research Association. Leeds.