TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

セイウチ Odobenus rosmarus, シャチ Orcinus orca の繁殖と成長分析からみた飼育下海産哺乳類研究の有用性

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2018-06-15 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 荒井, 一利 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1558

博 士 学 位 論 文

セイウチ *Odobenus rosmarus*, シャチ *Orcinus orca* の繁殖と成長分析からみた 飼育下海産哺乳類研究の有用性

平成２９年度

（２０１８年３月）

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用環境システム学専攻

荒 井 一 利

博 士 学 位 論 文

セイウチ *Odobenus rosmarus*, シャチ *Orcinus orca* の繁殖と成長分析からみた 飼育下海産哺乳類研究の有用性

平成２９年度

（２０１８年３月）

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用環境システム学専攻

荒 井 一 利

第 1 章　緒言 1
1－1　水族館における研究 1
1－2　セイウチ 2
1－3　シャチ 2
1－4　本研究の目的 4
第 2 章　タイヘイヨウセイウチの繁殖と成長 7
2－1　背景・目的 7
2－2　材料と方法 7
2－2－1　供試個体 7
2－2－2　飼育施設 8
2－2－3　体長・上顎犬歯歯冠長測定 13
2－2－4　性成熟 16
2－2－5　妊娠期間・出産間隔 16
2－2－6　形態・行動観察 16
2－3　結果 16
2－3－1　繁殖 16
2－3－2　出生データと新生子の形態・行動発達 25
2－3－3　成長 31
2－4　考察 39
2－4－1　性成熟年齢 39
2－4－2　性成熟体長 39
2－4－3　交尾 40
2－4－4　妊娠期間・授乳期間 40
2－4－5　出産間隔・繁殖周期 45
2－4－6　成長 48
第 3 章　シャチの繁殖と成長 49
3－1　背景・目的 49
3－2　材料と方法 50
3－2－1　供試個体 50
3－2－2　飼育施設 50

3－2－3　体長測定 50
3－2－4　性成熟 51
3－2－5　交尾 51
3－2－6　妊娠期間・出産間隔 51
3－2－7　形態・行動観察 51
3－3　結果 58
3－3－1　繁殖 58
3－3－2　出生データと新生子の形態・行動発達 67
3－3－3　成長 75
3－4　考察 79
3－4－1　メスの性成熟年齢・初妊娠年齢・初産年齢 79
3－4－2　メスの性成熟体長 81
3－4－3　オスの性成熟年齢・体長 81
3－4－4　妊娠期間 82
3－4－5　授乳期間 83
3－4－6　出産間隔 83
3－4－7　成長 92
第 4 章　総合考察 93
第 5 章　謝辞 99
第 6 章　引用文献 100

第1章　緒言

1－1　水族館における研究

水族館の社会的意義は、①リクリエーション ②教育 ③調査研究 ④種の保存 とされ、水族館は、水生生物の飼育、調教、展示を通して、この 4 つの社会的意義をまっとうすることを目的としている。とりわけ、最近では、種の保存・生物多様性保全への貢献とそれらの理解に対する協力と普及啓発の重要性が指摘されている（環境省動植物園等公的機能推進方策のあり方検討会，2014; Millor *et al.*, 2015）

鴨川シーワールドの初代館長である鳥羽山照夫博士は、1961 年に伊東水族館に入社以来、40 年以上もの間、一貫して水族館経営に従事し、日本における海産哺乳類の飼育・調教・展示の基礎を築き、その発展に尽力された方である。また、鳥羽山博士は、水族館での研究の重要性を説き、自ら実践され、本来の多忙な業務のかたわら、イルカ類の摂餌生態に関する研究により、東京大学海洋研究所の故西脇昌治博士の下で 1974 年に博士号を取得された。飼育の現場を研究フィールドともとらえ、目の前にある「宝の山」を活用し生物学に貢献するため、研究者と対等にわたりあえるだけの知識と観察眼、論理的思考を要求した。飼育担当者は、研究者のためのサンプルのコレクターにならずに、自らの研究であることを自覚し、水族館の社会的意義のひとつである研究に積極的に取り組むよう指導された（鳥羽山, 2002）。

大隅（1971, 2000）は、鯨類を水族館で飼育することにより、莫大な情報が得られ、特に、生理学（代謝生理、感覚生理、循環生理）、生態学（成長、行動、種内種間関係）、心理学などの基礎研究に水族館の果たす役割は極めて大きいとしている。幸島ら（2008）は、 飼育個体を研究に利用する利点は、 ①形態や行動、生理の詳細な分析が可能であること ②多種間での比較が容易にできること ③実験的操作ができることとし、 近年発達した研究技術を十分に生かして野生動物研究を新たな段階に進めるためには、 飼育個体の研究が今後ますます重要になるとしている。Kuczaj (2010) は、 飼育下の海獣類を対象とした研究に関して、 ①研究に対する飼育動物の重要性 ②野生動物に対して実施された研究を飼育下で補足的に実施することの重要性 ③研究者が野生、飼育下にとらわれずに協力する重要性 ④飼育下の海獣類に関する解剖・行動・認知・会話・知覚・生理に関する研究の必要性について述べている。

また、Morisaka *et al.* (2010) は、 日本における飼育下の海獣類を対象とした研究結果を紹介し、バイオロギングサイエンスなど近年の技術開発は、 飼育下での基礎研究なしには達成できず、科学や保全の発展には、 野生と飼育下の研究の協力体制が必要であるとし、飼育下の海

獣類を対象とした研究の重要性が再認識されているとしている。内田（2006, 2014）は、水生動物の研究調査では野生動物と飼育個体を対象とするものが車の両輪であり、この 2 つの分野が相補って研究を進めることが重要であり、日本では水族館以外に海獣類を飼育している研究所や機関はないため、今後水族館の飼育個体の存在価値はますます高くなるとしている。

1－2　セイウチ

セイウチ *Odobenus rosmarus* は、北極周辺に生息し、タイヘイヨウセイウチ *O. r. divergens* とタイセイヨウセイウチ *O. r. rosmarus* の 2 亜種に分類され、ラプテフ海に生息する独立した個体群を亜種 *O. r. laptevi* とする説もあるが、現在のところ、タイヘイヨウセイウチに統合する説が有力である（Kastelein, 2009; Jefferson *et al.*, 2015; Committee on Taxonomy, 2016)。タイヘイヨウセイウチは、ベーリング海、チュクチ海、東部シベリア海、西部ビュホート海、およびラプテフ海に分布し、タイセイヨウセイウチは、カナダ東部極域、ハドソン湾からカラ海にかけて分布している（Fig. 1-1; Jefferson *et al.*, 2015)。本研究は、この 2 亜種のうちタイヘイヨウセイウチを対象としている。

タイヘイヨウセイウチは、17 世紀より捕獲が始まり、1860－1880 年には年間 15,000－20.000 頭が捕獲されたと推定されている(Fay, 1957)。アメリカでは 1972 年以降商業捕獲は禁止され、現在、アメリカとロシアの地域先住民による捕獲が行われ、2000－2008 年の捕獲頭数は、年間 5,285 頭と推定されている（Fay *et al.* 1989, 1997; Garlich-Miller *et al.*, 2011)。捕獲個体を利用した研究は 1952 年に始まり、その集大成として Fay（1982）により生物学に関する報告がなされている。また、タイセイヨウセイウチに関しても、捕獲個体を用いた解剖学的研究がなされているが、地域先住民がパックアイス上で食用として捕殺することを目的としており、地理的な制約により現地での標本採取が困難なため、特に繁殖生物学的研究が遅れているとの指摘もされている（Born, 2001)。タイヘイヨウセイウチに関しても同様の背景があると考えられ、繁殖や成長に関する詳細な情報が不足している。

1－3　シャチ

シャチ *Orcinus orca* は、赤道から両極の海氷域まで広く分布し、特に高緯度の沿岸海域に多く生息する（Jefferson *et al.*, 2015)。分類上、現在のところ、1 種としてあつかわれているが、北太平洋、北大西洋、北極海でエコタイプとよばれる、形態や生態の異なる複数のタイプが知られており、遺伝的な関係や分類学上の議論が進んでいる（Fig. 1-2; Bigg *et al.*, 1987; Rice, 1988;

Ford and Ellis, 1999; Ford *et al.*, 1994, 2000; Kraham *et al*., 2002, 2004; Pitman and Ensor, 2003; Burdin *et al*., 2004; Dahlheim *et al.*, 2008; LeDuc *et al*., 2008; Foote *et al.*, 2009; Morin *et al*., 2010; Pitman *et al.*, 2010; Foote, 2011; NOAA, 2011; Pitman, 2011; de Bruyn *et al*., 2012; Committee on Taxonomy, 2016; 加藤ら, 2016)。

本種は、歴史的に大規模な捕鯨の対象ではなかったため、捕獲データを用いた研究は極めて少なく、生物学的情報が得られている報告は、1938－1967 年と 1978－1989 年にノルウェー沿岸捕鯨による研究、1948－1957 年に日本沿岸捕鯨による研究、および 1961－1962 年、1979－1980 年に南極海捕鯨による研究に限られ（Nishiwaki and Handa, 1958; Mikhalev *et al.*, 1981; Christensen, 1982, 1984; Berzin and Vladimirov, 1983）、その知名度に比べ、資源生物学的解析は進んでいない。また、捕獲個体を用いた研究報告（Christensen, 1982, 1984）では、歯による年齢査定の精度に関する疑問や生活史や資源生物学特性値については不明確であるとの指摘もされている（Olesiuk *et al.*, 2005）。

東部北太平洋には、レジデント、トランジェント、オフショアとよばれる３つのエコタイプが知られている（Bigg *et al.*, 1987; Ford *et al.*, 1994, 2000; Matkin *et al.*, 1999; Dahlheim *et al.*, 2008）。これらのエコタイプは、分布は重なっているが、繁殖上は分離していて、遺伝的にも異なったグループに発展しつつあると考えられている（Hoelzel and Dover, 1991; Hoelzel *et al*., 1998; Barrett-Lennard and Ellis, 2001）。このうち、レジデントとよばれるエコタイプは、カリフォルニアからアリューシャン列島および南部ベーリング海にいたる東部北太平洋沿岸に分布している（Ford *et al.*, 1994, 2000; Matkin *et al.*, 1999)。このレジデントには、地理的に隔離した４つの個体群があり、北部レジデントは、バンクーバー島北部からアラスカのグレイシャー湾にかけてのエリア、南部レジデントは、バンクーバー島南部、ワシントン州からカリフォルニアにかけてのエリア、南部アラスカレジデントは、アラスカ南東部からコディアック島にかけてのエリア、西部アラスカレジデントは、アリューシャン列島、ベーリング海に分布している（Olesiuk *et al.*, 2005）。

北部レジデント、南部レジデント、南部アラスカレジデントに関しては、目視観察や写真撮影による個体識別を用いた個体群生物学に関する調査が進められている（Bigg *et al.*, 1976; Balcomb *et al.*, 1982; Bigg, 1982; Matkin and Leatherwood, 1986; Ford *et al.*, 1994, 2000; Dahlheim., 1997)。また、北大西洋には、タイプ 1 とタイプ 2 とよばれるエコタイプが知られており（Foote *et al.*, 2009; Foote, 2011; de Bruyn *et al*., 2012)、このうち、タイプ 1 に関しては、同様の調査が進められている（Kuningas *et al*., 2014)。しかし、野生個体の個体識別を用いた研究報告は、性成

熟や出産に関するデータが不十分であるとの指摘もされ（Robeck *et al*., 2015）、繁殖や成長に関する詳細な情報が不足している。

1－4　本研究の目的

本研究では、鴨川シーワールドにおける飼育を通して、タイヘイヨウセイウチ（*Odobenus rosmarus divergens*）とシャチ（*Orcinus orca*）の繁殖と成長に関して、妊娠期間、出産間隔、交尾間隔、性成熟年齢・体長、離乳齢、初摂餌年齢、歯萌出年齢、最短繁殖周期、新生子の成長などの生物学的特性値を明らかにするとともに、飼育下における海産哺乳類研究が野生個体の解剖学的研究や個体識別による観察を中心とした生態研究からでは得ることが困難な情報を補完する上で、有用であるかどうかを評価することを目的とした。

Fig. 1-1 Distribution of walrus (Modified from Jefferson *et al*., 2015).

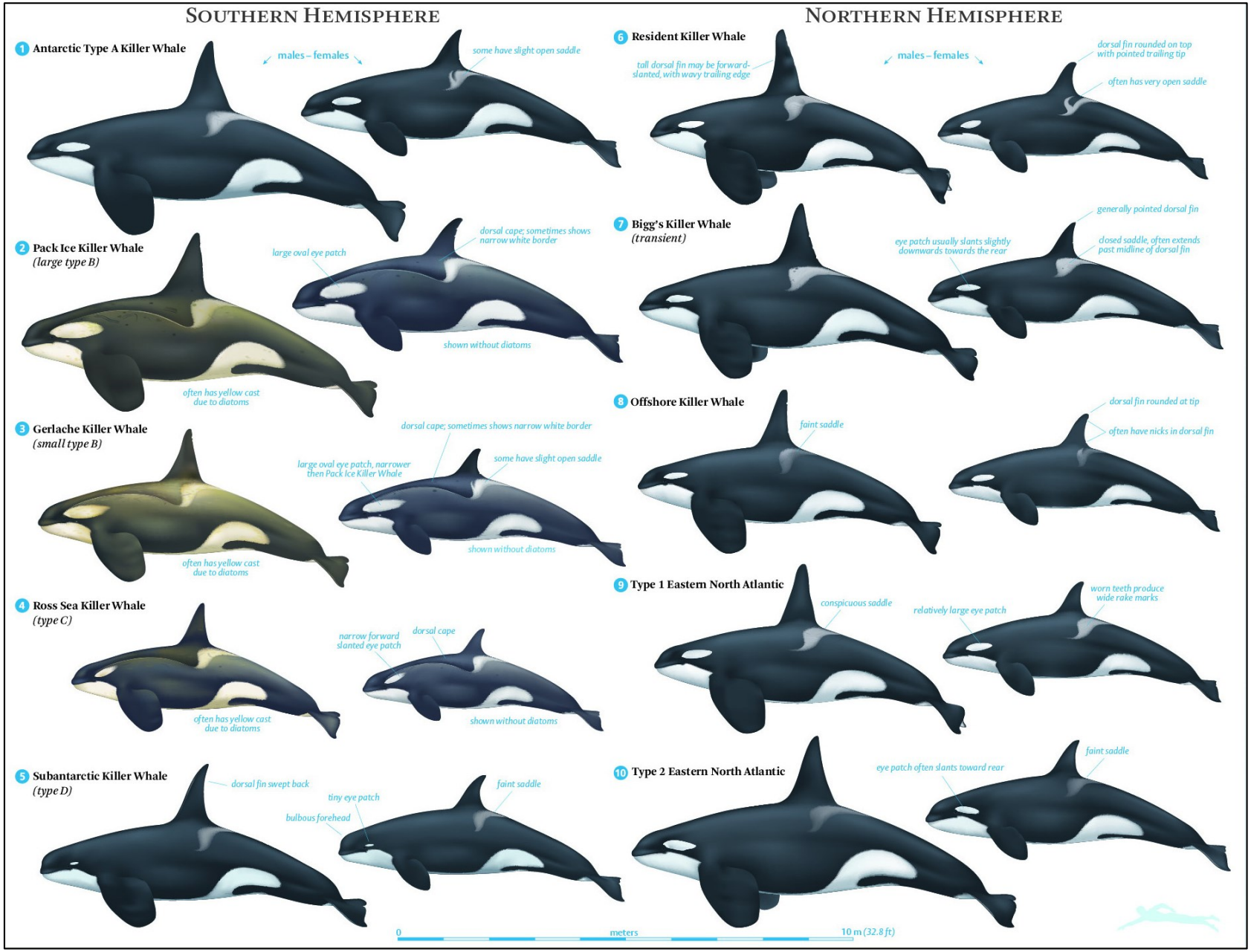

Fig. 1-2 Ecotypes and forms of killer whales (Modified from NOAA, 2011).

第 2 章　タイヘイヨウセイウチの繁殖と成長

2－1　背景・目的

17 世紀初頭にハンターが生け捕りしたセイウチの幼獣を家庭に持ち帰ったことが知られているが（Reaves and Mead, 1999）、1608 年にノルウェーのベア島で捕獲された雌雄のタイセイヨウセイウチの当歳獣がイギリスに運ばれ、オスがロンドンで展示された記録が残っている（Allen, 1880; King, 1983）。1932 年にサンディエゴ動物園で初めてタイヘイヨウセイウチが飼育され、2012 年までに 90 頭以上が飼育されている（Triggs, 2013）。日本では、1977 年に三津シーパラダイスで初めて飼育が行われ、2015 年 12 月 31 日までに 60 頭が飼育されている（日本動物園水族館協会, 2017）。現在、世界では、その他に中国、ロシア、オランダ、スペイン、ドイツ、カナダで飼育されている。本種の飼育の歴史は、鰭脚類の中では比較的長いといえるが（荒井, 2010, 2014）、飼育下での繁殖例は少ない。1975 年にアメリカのマリンランド・オブ・パシフィックで、世界で初めて繁殖に成功して以来、2012 年までにアメリカでは 12 例の繁殖があるが、1 年以上生存していた個体は 6 頭にすぎない（Triggs, 2013）。一方、日本では、1994 年に鴨川シーワールドで初めて繁殖に成功して以来、鴨川シーワールド 8 頭・小樽水族館で 3 頭・鳥羽水族館 1 頭が出生し、2016 年出生の 3 頭を除く 9 頭はすべて 1 年以上生存している。その他では、オランダのハルデルウェイク海獣公園、カナダのキベック水族館、ドイツのハンブルグ動物園で繁殖が認められているにすぎない。本種の飼育下繁殖個体に関する報告は少なく、オランダのハルデルウェイク海獣公園で 1995 年に出生した 1 頭に関するものだけである（Kastelein *et al.*, 2000, 2003, 2015）。

鴨川シーワールドでは、1983 年にロシアより搬入した雌雄各 1 頭の創始個体間および 2000 年に出生した個体の間で 8 頭の出産が認められ、このように多くの繁殖例は、他の施設では認められていない。そこで、本研究では、タイヘイヨウセイウチに関し、飼育下で得られた繁殖特性、形態・行動発達、成長について検討した。

2－2　材料と方法

2－2－1　供試個体

本研究に用いたデータは、創始個体である野生捕獲個体 2 頭、WFM1、WFF1（オス 1・メス 1; Table 2-1）、飼育下繁殖個体 8 頭、WCM1、WCM2、WCF1、WCM3、WCF2、WCF3、WCM4、WCF4（オス 4・メス 4; Table 2-2）の合計 10 頭より 1983 年 12 月 8 日－2016 年 12 月 31 日に得

られたものである。血縁関係を Fig. 2-1 に示した。WFM1 と WFF1 は、1983 年 12 月 8 日にロシアより搬入された個体で、搬入時の体長は、WFM1 が 125cm、WFF1 が 127cm であり、両頭ともに上顎犬歯の萌出が認められず、Fay (1982) の自然界におけるデータと比較して、両頭ともに 1983 年の出生個体と推定された。

2－2－2　飼育施設

鴨川シーワールドは、千葉県鴨川市東町 1464-18 に所在し、飼育施設は鴨川シーワールドの園内にあった。WFM1 と WFF1 は、搬入日から 1998 年 7 月まで屋内施設（陸地面積 54m^2・プール表面積 40m^2・水量 40m^3・水深 1m）で飼育され、WCM1 と WCM2 は本施設で出生した（Fig. 2-2A）。1998 年 7 月以降は、屋外施設（陸地面積 44m^2・プール表面積 60m^2・水量 136m^3・水深 1－2.5m）で飼育され、WCF1 以降の 6 個体は本施設で出生した（Fig. 2-2B）。1983 年 12 月～1998 年 6 月の屋内施設での気温は、平均 17.4℃（最高 31.0℃・最低－6.0℃）、水温は上限を 20℃として、冷却装置により冷却を実施し、平均水温は 17.4℃であった。また、1998 年 7 月－2016 年 12 月の屋外施設での気温は、平均 19.0℃（最高 32.5℃・最低 2.8℃）、水温は上限を 20℃として冷却を実施し、平均水温は 18.8℃であった。

Table 2-1 Founders of walruses in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Sex	Origin	Arrival date	Year at birth（Estimated）	Deceased date
WFM1	M	Wild	12/8/1983	1983	Alive
WFF1	F	Wild	12/8/1983	1983	12/19/2003

Table 2-2 Captive born walruses in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Sex	Date at birth	Deceased date	Transfered date	Sire（♂）	Dam（♀）
WCM1	M	6/6/1994	6/13/1999	－	WFM1	WFF1
WCM2	M	5/27/1997	－	1/30/2003	WFM1	WFF1
WCF1	F	5/3/2000	－	－	WFM1	WFF1
WCM3	M	6/1/2003	－	10/26/2012	WFM1	WFF1
WCF2	F	5/20/2007	－	－	WFM1	WCF1
WCF3	F	5/5/2010	－	1/15/2016	WFM1	WCF1
WCM4	M	4/23/2013	－	－	WFM1	WCF1
WCF4	F	5/1/2016	－	－	WFM1	WCF1

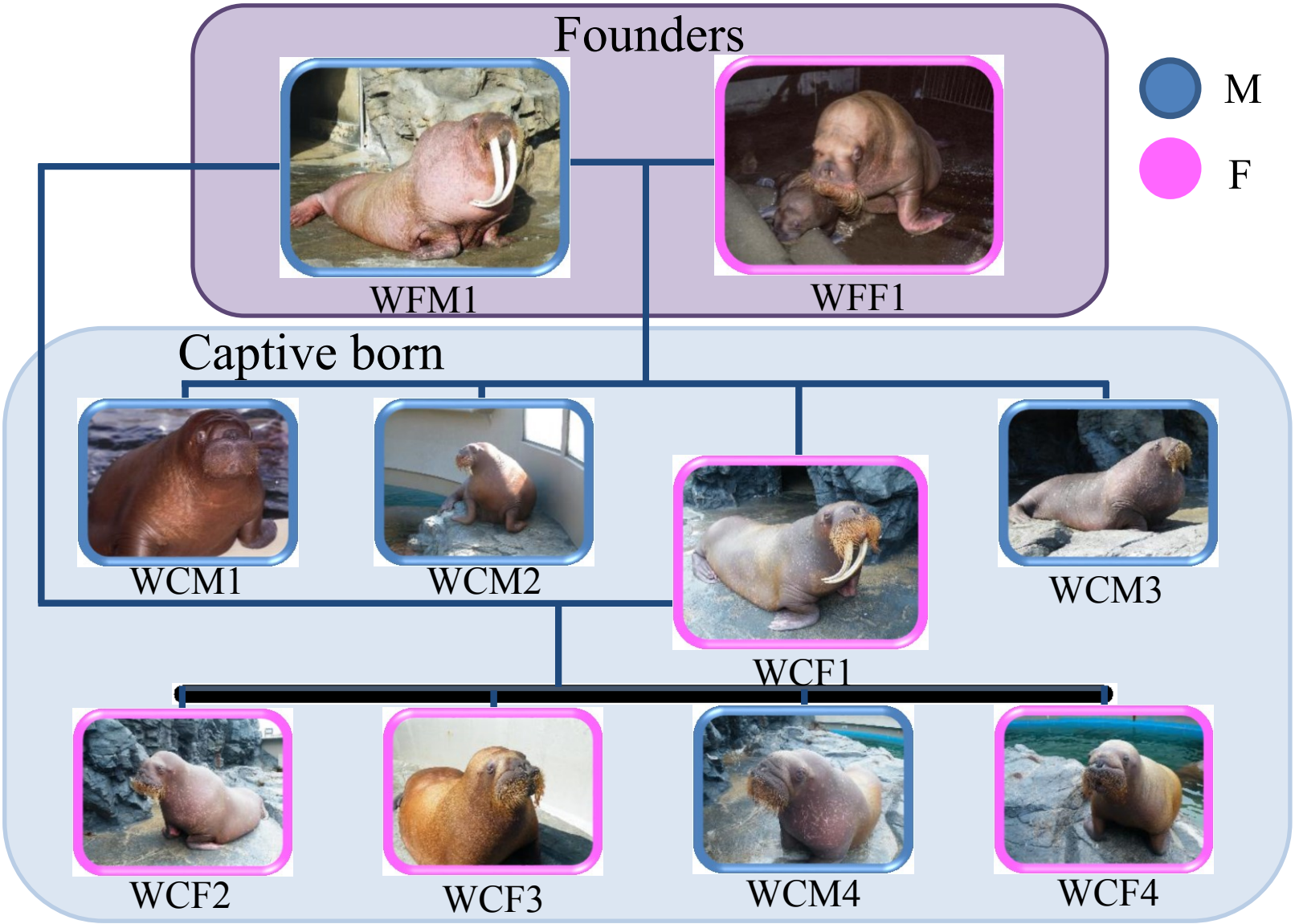

Fig. 2-1 A blood line of walruses in Kamogawa Sea World, as of December 2016.

A

B

Fig. 2-2 Walrus facilities at Kamogawa Sea World. A: Arrival date - July, 1998
B: After July, 1998.

2－2－3　体長・上顎犬歯歯冠長測定

（1）　体長

体長の測定は、American Society of Mammalogists（1967） にしたがい、腹上静止時の上顎先端から尾の先端までの直線距離とし、主としてオペラント条件付け*を用いた訓練により本姿勢を維持させ、不定期に実施した（Fig. 2-3）。本姿勢の行動形成以前は、本姿勢でなくても上顎先端から尾の先端までの直線距離を正確に測定可能な場合は随時、測定をし、そのデータも用いた。

タイヘイヨウセイウチの成長曲線式の報告は、Fay（1982）と Krylov（1970）のデータを用いて算出した McLaren（1993）のみであり、タイセイヨウセイウチでは、Mansfield（1958）のデータを用いて算出した McLaren（1993）および Knutsen and Born（1994）、Garlich-Miller and Stewart（1998）が知られている。McLaren（1993）は、von Bertalanffy の成長曲線式の精度をより向上させた Generalized von Bertalanffy の成長曲線式を用い、Garlich-Miller and Stewart（1998）もこれを支持し、Constrained Richards の成長曲線式と表現して用いている。本研究報告では、McLaren（1993）と Garlich-Miller and Stewart (1998)にしたがい Generalized von Bertalanffy（Constrained Richards）の以下に示す成長曲線式を用いた。

$$L = A\left(1 - e^{-k\left(t-(-0.87)\right)}\right)^{m}$$

ここで、A：最大体長　k：成長係数　t：年齢　m：曲線係数を示す。

（2）　上顎犬歯歯冠長

左上顎犬歯歯冠長の計測は、トレーニングにより計測可能となった 14 ヶ月齢から 55 ヶ月齢にかけて開始し、WCF1 以降の繁殖個体の関しては、ほぼ、2 週間に 1 度、定期的に測定し、それ以外の個体は不定期に測定した。測定方法は、Fay (1982）にしたがい、歯冠の基部から先端までの前面に沿った曲線長とした（Fig. 2-4）。成長曲線式は、五利江（2001）を参考に MS-Excel のソルバーを用い、非線形最小二乗法および最尤法により求めた。

＊オペラント条件付け：動物トレーニングでの基本で、トレーナーが求める行動が起こった後に強化子を与え、その行動の自発頻度を高めていくこと（日本動物園水族館協会飼育ハンドブック編集委員会, 2010）

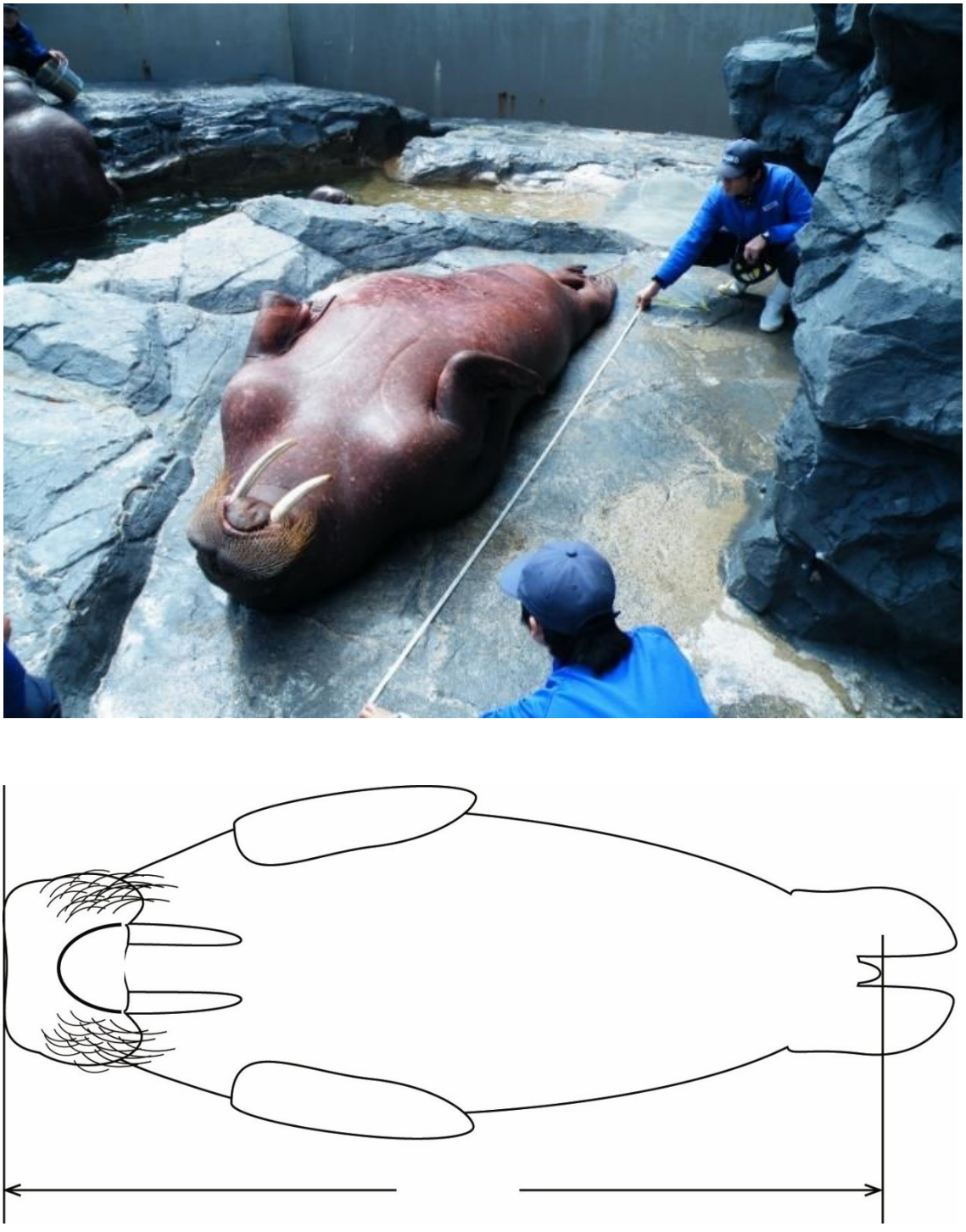

Fig. 2-3 Measurement of body length of walrus through training by operant conditioning.

Fig. 2-4 Measurement of length of clinical crown of left tusk of walrus through training by operant conditioning.

2－2－4　性成熟

初めて交尾が確認された年齢を性成熟年齢と推定した。性成熟体長は、交尾日の最短の測定値とした。

2－2－5　妊娠期間・出産間隔

交尾確認日から出産日までの日数を妊娠期間とし、交尾行動が 2 日間にわたって確認された 1 例においては、2 日目からの日数とした。出産間隔は、連続して出産が認められた場合の間隔とした。

2－2－6　形態・行動観察

通常は日中の時間帯の観察とし、出産兆候が確認されてから新生児の授乳が安定するまでの期間は、24 時間観察を継続した。

2－3　結果

2－3－1　繁殖

父獣、母獣の性成熟に関するデータを Table 2-3 に示し、繁殖データ（年齢・出生年月日・交尾日・妊娠期間・出産間隔・交尾間隔）を Table 2-4 に示した。また、父獣、母獣の個体ごとの繁殖歴を Table 2-5・2-6・2-7 に示し、繁殖データの要約を Table 2-8 に示した。

父獣は創始個体 WFM1 で、1983 年 12 月 8 日に搬入され、初めての交尾が確認されたのが 1992 年で、この時に性成熟に達したものと考えられた。その時の年齢は 9 歳と推定され、体長は 285cm であった。交尾は 2 月下旬から 3 月下旬にかけて 10 回確認され、8 頭の子獣が誕生した。

母獣の 1 頭は創始個体 WFF1 で、1983 年 12 月 8 日に WFM1 とともに搬入され、初めての交尾が確認されたのが 1992 年で、この時に性成熟に達したものと考えられた。その時の年齢は 9 歳と推定され、体長は 256cm であった。出産歴は 4 回で 5 月上旬から 6 月上旬にかけて行われた。

2 頭目の母獣は繁殖個体 WCF1 で、2000 年 5 月 3 日に出生し、初めての交尾が確認されたのが 2006 年で、この時に性成熟に達したものと考えられた。その時の年齢は 6 歳で、体長は 231cm であった。出産歴は 4 回で 4 月下旬から 5 月中旬にかけて行われた。

Table 2-3 Age and body length at sexual maturity of walruses kept in Kamogawa Sea World

Sex	*n*	Age	Body length (cm)
Male	1	9	285
Female	2	6, 9	231, 256

Table 2-4 Reproductive record of walrus in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Dam（♀）	Age	Sire（♂）	Age	Date at copulation	Date at birth	Gestation period (day)	Calving interval (day)	Copulation interval (day)
WCM1	WFF1	11	WFM1	11	3/22/1993	6/6/1994	441	―	―
WCM2	WFF1	14	WFM1	14	3/13/1996	5/27/1997	441	1086	1087
WCF1	WFF1	17	WFM1	17	2/26/1999	5/3/2000	431	1072	1080
WCM3	WFF1	20	WFM1	20	3/22/2002	6/1/2003	436	1124	1120
WCF2	WCF1	7	WFM1	24	3/21･22/2006	5/20/2007	425	―	―
WCF3	WCF1	10	WFM1	27	3/28/2009	5/5/2010	403	1081	1102
WCM4	WCF1	13	WFM1	30	3/6/2012	4/23/2013	413	1084	1074
WCF4	WCF1	16	WFM1	33	3/18/2015	5/1/2016	410	1104	1107
						Mean	425.0	1091.8	1095.0
						SD	14.7	18.9	17.5

Table 2-5 Reproductive contribution of male walrus, WFM1 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Copulation interval (day)	Calving date	Corresponded age
3/1/1992	9	―	―	―
3/22/1993	10	386*	6/6/1994	11
3/13/1996	13	1087	5/27/1997	14
2/26/1999	16	1080	5/3/2000	17
3/22/2002	19	1120	6/1/2003	20
3/21・22/2006	23	―	5/20/2007	24
3/28/2009	26	1102	5/5/2010	27
3/6/2012	29	1074	4/23/2013	30
3/18/2015	32	1107	5/1/2016	33
	Mean	1095.0		
	SD	17.5		

*: Not included in mean and SD.

Table 2-6 Reproductive contribution of female walrus, WFF1 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Date at delivery	Corresponded age	Gestation period (day)	Calving interval (day)
3/1/1992	9	—	—	—	—
3/22/1993	10	6/6/1994	11	441	—
3/13/1996	13	5/27/1997	14	441	1086
2/26/1999	16	5/3/2000	17	431	1072
3/22/2002	19	6/1/2002	20	436	1124
			Mean	437.2	1094.0
			SD	4.7	26.9

Table 2-7　Reproductive contribution of female walrus, WCF1 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Date at delivery	Corresponded age	Gestation period (day)	Calving interval (day)
3/21・22/2006	6	5/20/2007	7	425	―
3/28/2009	9	5/5/2010	10	403	1081
3/6/2012	12	4/23/2013	13	413	1084
3/18/2015	15	5/1/2016	16	410	1104
			Mean	412.7	1089.6
			SD	9.1	12.5

(1)　性成熟年齢・初交尾年齢

メスの発情時の行動変化は顕著で、オスはそれに対して敏感に反応し、短いメスの発情期間中（1－2 日間）の両個体の行動は通常と比べ明らかに異なるため、交尾日は容易に判別できる。妊娠にはいたらなかったものの、WFM1 と WFF1 では、9 歳で交尾行動が初めて確認され、WCF1 では、6 歳で初めて確認されたので、行動観察による性成熟年齢は、オスが 9 歳、メスが 6－9 歳と考えられ、性成熟時の体長は、オスが 285cm、メスは 231cm と 256cm であった。

(2)　初妊娠年齢・初産年齢

出産につながる交尾は、WFM1・WFF1 が 10 歳、WCF1 が 6 歳時で観察され、初妊娠年齢は 6－10 歳で、オスが初めて交尾相手を妊娠させた年齢は 10 歳だった。初産年齢は 7 と 11 歳、相手が初めて出産した時のオスの年齢は 11 歳であった。

(3)　妊娠期間

2 個体 8 例の妊娠期間は、425.0 ± 14.7 日（13.9 ヶ月）、範囲は 403－441 日（13.2－14.5 ヶ月)であった。

(4)　出産間隔

連続した妊娠は 2 個体で 6 例確認され、出産間隔は 1091.8 ± 18.9 日（2.9 年）、範囲は 1081－1124 日（2.9－3.0 年）であった。

(5)　交尾間隔

交尾は水中で行われ（Fig. 2-5）、オス 1 頭とメス 2 頭との間で 8 例確認された。メスが育児中の場合の交尾間隔は、1095.0 ± 17.5 日（3 年）、範囲は 1074－1120 日であった。妊娠しなかった場合の交尾間隔は 1 例確認され、386 日であった。

Fig. 2-5　Copulation of walrus. Left upper position is female and right bottom is male.

Table 2-8 Summary of reproductive parameters estimated from walruses in Kamogawa Sea World.

Item	*n*	Period month/date	Range	Mean	SD	CV
Date at copulation	9	2/26-3/28				
Date at birth	8	4/23-6/6				
Gestation period (day)	8		410-441	425.0	14.7	0.03
Copulation interval (day)	6		1080-1120	1095.0	17.5	0.01
Calving interval (day)	6		1072-1124	1091.8	18.9	0.01

2－3－2　出生データと新生子の形態・行動発達

繁殖個体 8 頭の出生データと形態・行動発達を Table 2-9、およびその要約を Table 2-10 に示した。

(1)　出生データ

出産は陸上で行われ、出生時の胎位は 4 例で確認され、足位（後肢からの出生）が 2 例、頭位（頭からの出生）が 2 例であった。

出生を確認できた 5 例のうち 2 例は、破水と同時に出生し、破水から出生が完了するまでの平均所要時間は、39.6 分であった。

(2)　形態の発達

新生子に残った臍帯は、徐々に縮小したが、3.3 ± 1.5 日齢（2－7 日齢）で完全に消失した。上顎犬歯は 173.8 ± 62.2 日齢（91－245 日齢）で萌出が始まった（Fig. 2-6）。

(3)　行動の発達

授乳は 4 つの乳頭から陸上で行われるが、水中でも確認された（Fig. 2-7）。出生後 161.8 ± 62.1 分（227－96 分）で初めて確認され、813.8 ± 197.0 日齢（509－1120 日齢）まで約 2.2 年（1.3－3.0 年）続いた。WCM3 は、授乳期間中に母獣が死亡したため、データには含めていない。WCF1 は、次子である WCM3 の出生 4 日前まで授乳が認められたが、その他はそれ以前に離乳をしている。離乳後も子の母獣への精神的依存は続き、母獣もそれに応じるが、新生子の誕生と同時に前回の子を排除し、次第に母子の関係は消失した。初めての摂餌は、154.0 ± 27.4 日齢（90－176 日齢）で確認された。その後は、授乳をしながら摂餌し、最終授乳確認時の摂餌量は、10.4 ± 4.2kg（7－17kg）であった。

Table 2-9 Physical and behavioral development of walrus calves born in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Date at birth	Time at birth (Confirmed)	Labor presentation	Labor duration (min)	Falling of umbrical cord (day)	Body length (cm) (Mesured day after birth)
WCM1	6/6/1994	6:30（Confirmed）	—	—	7	105（13）
WCM2	5/27/1997	5:30（Confirmed）	—	—	2	100（0）
WCF1	5/3/2000	5:40（Confirmed）	—	—	2	105（0）
WCM3	6/1/2002	14:40	Breech	124	4	107（1）
WCF2	5/20/2007	11:52	Cephalic	58	4	105（0）
WCF3	5/5/2010	21:28	Cephalic	At the same time as water breaking	3	110（1）
WCM4	4/23/2013	17:55	Breech	16	3	110（1）
WCF4	5/1/2016	3:42	—	At the same time as water breaking	2	100（5）
Range	4/23-6/6	—	Breech2・Cephalic2	0-124	2-7	100-110 (0-13)
Mean	—	—	—	66.0	3.3	105.2
SD	—	—	—	54.4	1.5	3.5

Table 2-9 Physical and behavioral development of walrus calves born in Kamogawa Sea World (Continued).

Individual No.	First nursing (minutes after birth)	Last observed nursing (day)	First eating of solid food (day)	Solid food consumption at last nursing (kg/day)	Upper tusk erupting (day)
WCM1	—	679	132	13	121
WCM2	—	977	176	9	—
WCF1	—	1120	160	17	91
WCM3	227	198*	174	3*	—
WCF2	208	509	168	7	—
WCF3	182	821	161	12	245
WCM4	96	777	171	12	242
WCF4	96	Still nursing	90	—	170
Range	96-227	509-1120	90-176	7-17	91-245
Mean	161.8	813.8	154.0	10.4	173.8
SD	62.1	197.0	27.4	4.2	62.2

*: Nursing terminated due to death of dam.

Fig. 2-6　Umbilical cord on the ventral surface of walrus calf born in Kamogawa Sea World.

A

B

Fig. 2-7 Nursing behavior of walrus calf born in Kamogawa Sea World.
A : On land B : Underwater.

Table 2-10 Summary of physical and behavioral development of walrus calves born in Kamogawa Sea World.

Item	*n*	Range	Mean	SD
Labor presentation	4	Breech2・Cephalic2		
Labor duration (min)	5	0-124	66.0	54.4
Body length in cm (mesured day)	8	100-110 (0-13)	105.2	3.5
Falling of umbrical cord (day)	8	2-7	3.3	1.5
First nursing (minutes after birth)	5	96-227	161.8	62.1
Last observed nursing (day)	6	509-1120	813.8	197.0
First eating of solid food (day)	8	90-176	154.0	27.4
Solid food consumption at last nursing (kg/day)	6	7－17	10.4	4.2
Upper tusk erupting (day)	5	91－245	173.8	62.2

2－3－3　成長

（1）　体長

WCM4 を除くオスの個体ごとの成長曲線を Fig. 2-8、WCF4 を除くメスの個体ごとの成長曲線を Fig. 2-9 に示した。また、雌雄の創始個体と繁殖個体の成長曲線を Fig. 2-10、2-11 に示した。

（2）　上顎犬歯歯冠長

WFM1 の上顎犬歯を Fig. 2-12 に示した。8 歳より摩耗が始まった WCM3 を除くオスの個体ごとの成長曲線を Fig. 2-13 に示した。WFF1 は、萌出確認後すぐに摩耗が認められ、測定をしなかったので、WFM1 と WCF4 を除くメスの個体ごとの成長曲線を Fig. 2-14 に示した。

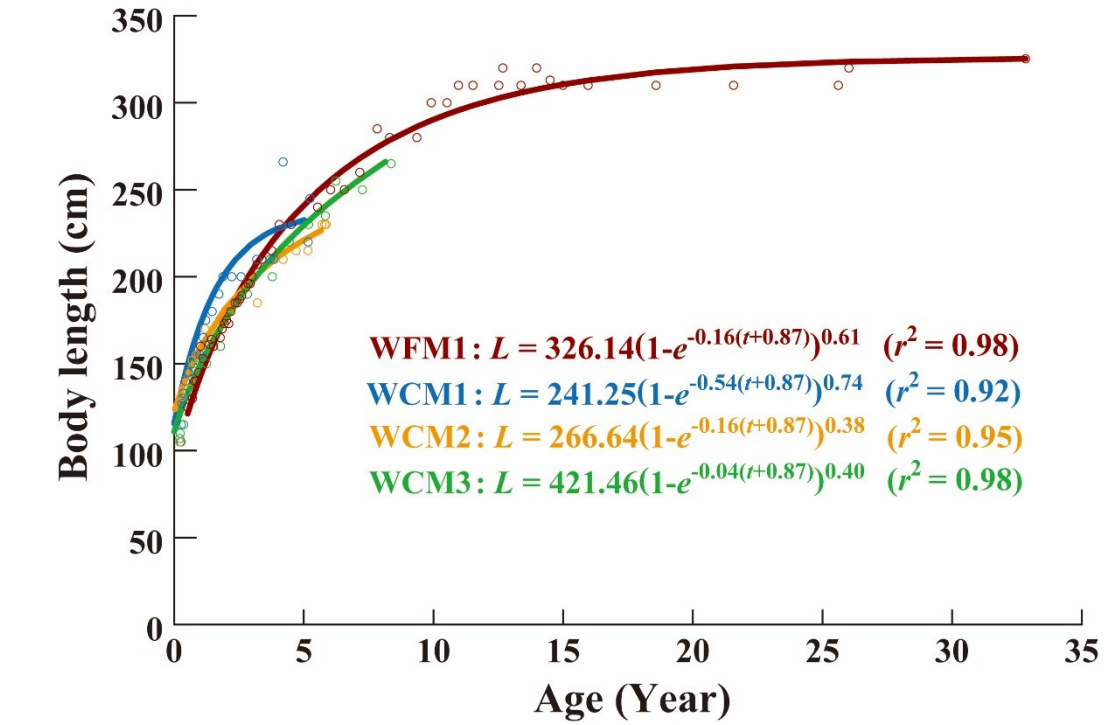

Fig. 2-8 Growth of four male walruses kept in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by von Bertalanffy growth formula.

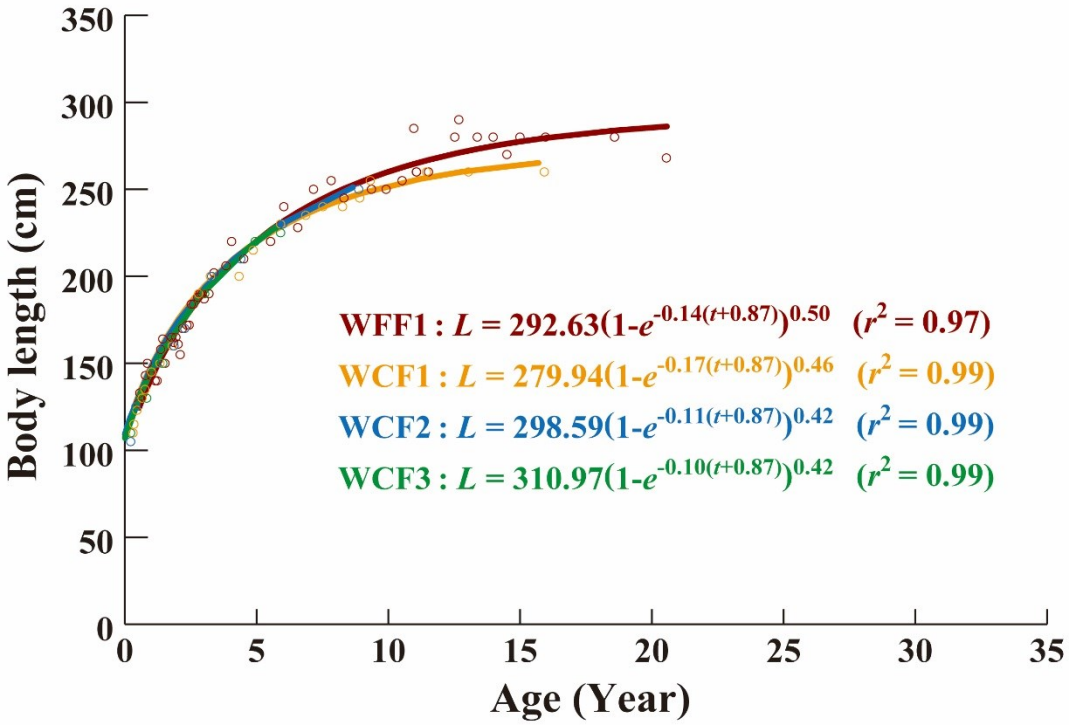

Fig. 2-9 Growth of four female walruses kept in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by von Bertalanffy growth formula.

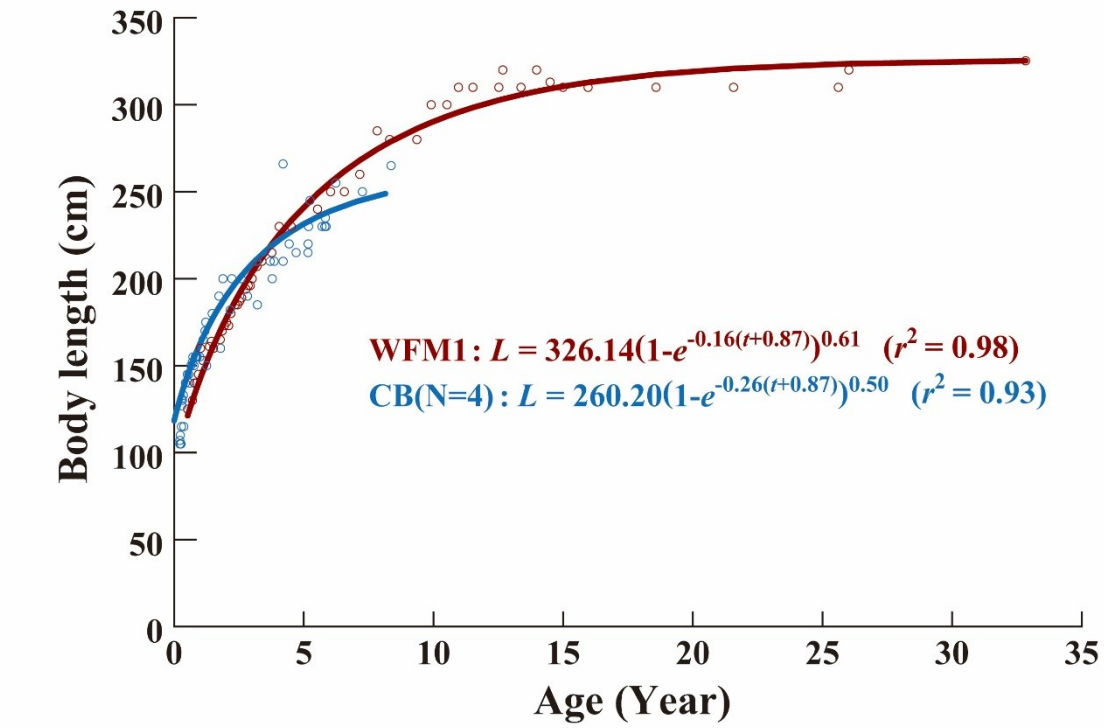

Fig. 2-10 Growth of male walruses, WFM1 and four captive born males in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by von Bertalanffy growth formula. CB : Captive born animals.

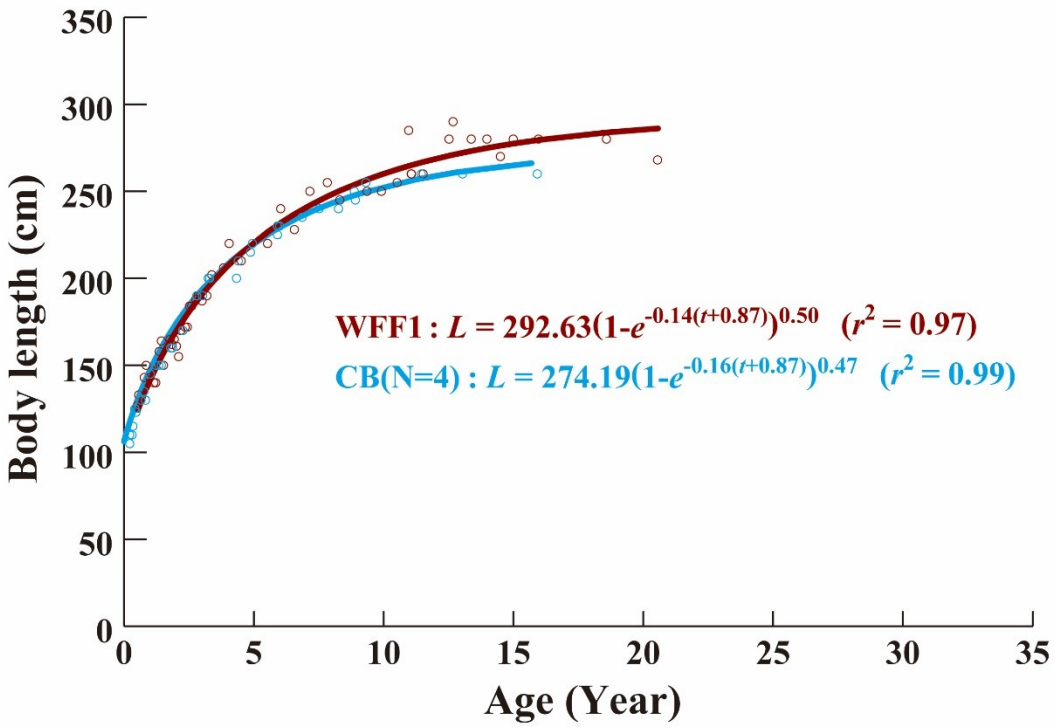

Fig. 2-11 Growth of female walruses, WFF1 and four captive born females in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by von Bertalanffy growth formula. CB : Captive born animals.

Fig. 2-12　Upper task of male walrus, WFM1 kept in Kamogawa Sea World. It is considered to be unusally long than wild.

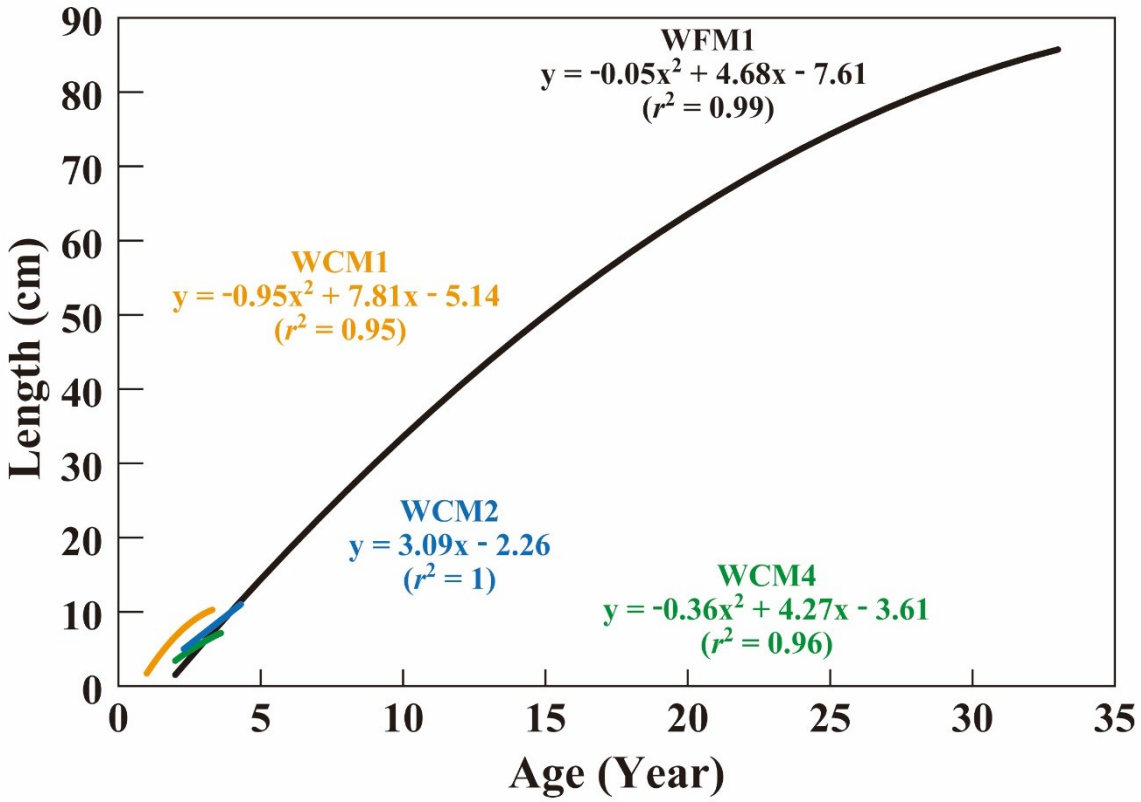

Fig. 2-13 Length of clinical crown of left upper task of four male walruses kept in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitting by non-linear least squares and maximum likelihood method.

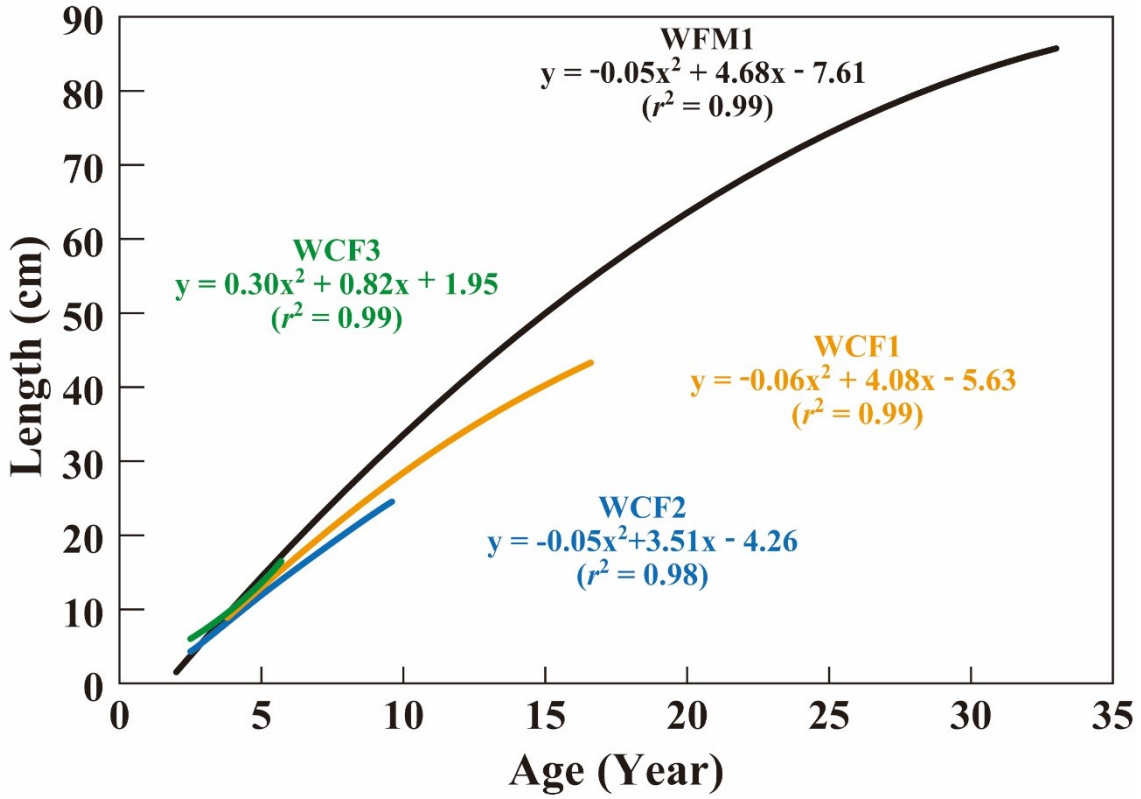

Fig. 2-14 Length of clinical crown of left upper task of walruses, WFM1 and three captive born females in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitting by non-linear least squares and maximum likelihood method.

2－4　考察

2－4－1　性成熟年齢

性成熟年齢に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 2-11 に示した。

タイヘイヨウセイウチに関する野生捕獲個体における解剖学的研究によると、メスは 4 歳で 10%、6 歳で 68%、10 歳で 100%が排卵をし、オスは 7－10 歳で性成熟に達するものの、15 歳まで繁殖には参加できないとしている（Fay, 1982）。タイセイヨウセイウチでは、メスは 5－10 歳（Mansfield, 1958; Born, 1990）、5－12 歳（Garlich-Miller and Stewart, 1999）、平均 6.1 歳（4－7 歳）（Born, 2001）、オスは平均 6 歳（Masfield, 1958）、平均 10.9 歳（7－10 歳）（Born, 2003）、と報告されている。本研究結果では、メスは 6 歳と 9 歳、オスは 9 歳で性成熟に達し、メスの性成熟年齢は Fay（1982）の報告と一致した。飼育下における繁殖例の報告は、鴨川シーワールド以外ではオランダのハルデルウェイク海獣公園における 1 例の繁殖例のみであり、それによると、メスは 5 歳で性成熟に達し、12 歳で初めての出産をしている（Kastelein *et al.*, 2015）。また、飼育下のメスの血中プロゲステロン濃度を用いた研究によれば、6－7 歳で性成熟に達したものと考えられおり（Kinoshita *et al.*, 2012）、本研究結果ともほぼ一致した。オスの性成熟年齢は、Fay（1982）の範囲内であるが、社会的性成熟年齢は若い結果となった。アメリカのマリンランド・オブ・パシフィックでは、雌雄各 1 頭の飼育環境下でオスは 10 歳の時に妊娠にいたる交尾をしており、（Fay, 1982）、本研究も雌雄各 1 個体という飼育下の特殊環境のため、オスは社会的性成熟が不必要であり、性成熟に達した後、メスの発情にともない交尾にいたったものと考えられた。

2－4－2　性成熟体長

性成熟体長に関する既知の野生分析値との比較表を Table 2-12 に示した。

タイヘイヨウセイウチ、タイセイヨウセイウチともに性成熟体長に関する報告は、本研究以外にはない。Fay（1982）の体長成長曲線を用いて、オスの性成熟年齢 7－10 歳、社会的性成熟年齢 15 歳、メスの性成熟年齢 4－10 歳より推定し、オスの性成熟体長は 250－270cm、社会的性成熟体長は 320cm、メスの性成熟体長は 230－260cm とした。本研究結果では、オスの性成熟体長は 285cn、メスは 231cm と 256cm で、メスの体長は、野生での推定値の範囲内であったが、オスの性成熟体長は、野生個体よりも長い結果となった。

2－4－3　交尾

野生での交尾期は 12 月－3 月で、交尾は水中で行われるとされ（Fay, 1982; Fay *et al.* 1984）、本研究結果では、8 例すべての交尾は水中で認められ、交尾日は 2 月 26 日－3 月 28 日であり、この報告と一致した。野生生息地と鴨川シーワールドでは、環境温度や日照時間はかなり異なると考えられるが、その影響は受けないものと考えられた。Fay（1982）は、アメリカの水族館の例として飼育下では 1 年中交尾が確認されているとしている。本研究でも雌雄の間で交尾に類似する行動は遊戯行動として確認されたが、メスの発情による妊娠につながる交尾行動とは全く異質の行動であり、アメリカでの行動観察は遊戯行動の誤認と考えられた。メスの発情は 1 回で、1－2 日で終了し、1 回の交尾が成立した後には、これらの雌雄間の交尾行動が見られなくなり、受精につながる交尾行動はこの時に行われるものと考えられた。また、妊娠にいたらなくても交尾は 1 回だけしか確認されなかったこともあわせて、単発情と考えられた。

2－4－4　妊娠期間・授乳期間

妊娠期間と授乳期間に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 2-13 に示した。

セイウチには着床遅延がなく、妊娠全期間は 11－12 ヶ月といわれていたが（Scheffer, 1958; Asdell, 1964）、Fay（1982）は、タイヘイヨウセイウチにおいて、胚盤胞と胎児の発達から着床遅延の存在を明らかにし、その期間を 4－5 ヶ月と推定し、着床後の妊娠期間を 10－11 ヶ月、妊娠全期間を 15－16 ヶ月と修正した。タイセイヨウセイウチに関して、Mansfield（1958）は、出生直前と思われる胎児の確認により平均 12.5 ヶ月（11.8－12.8 ヶ月）とし、Born（1990）は、着床遅延期間は明らかにしていないが、着床後 10－11 ヶ月と推定している。本研究結果では、出産は 4 月 23 日から 6 月 6 日に陸上で行われ、野生での出産期である 4 月中旬－6 月中旬に一致した（Fay, 1982）。オランダのハルデルウェイク海獣公園における 1 例の繁殖例では、15 ヶ月であったが（Kastelein *et al.*, 2015）、本研究では、13.2－14.5 ヶ月であり、Fay（1982）の報告よりも若干短い結果となった。

Fay（1982）によると、野生のタイヘイヨウセイウチの授乳期間は約 2 年間とされ、タイセイヨウセイウチでは 25－27 ヶ月との報告がある（Fisher and Stewart, 1997）。オランダのハルデルウェイク海獣公園における 1 例の繁殖例では、18 ヶ月とされている。本研究結果では、平均 26.7 ヶ月で約 2 年間であったことから、野生の研究結果と一致したが、最長は 36.8 ヶ月で 3 年間であった。出産間隔とも関連するが、親子関係は次子の誕生まで継続し、最長の授乳期間は

次子が誕生する直前まで継続することが本研究結果で示唆された。

Table 2-11 Age at sexual maturity for walrus in captivity and wild.

Status		Pacific region			Atlantic region
		Captivity **(Present study)**		Wild	Wild
Male	Sexual	**9**	–	7-10[(1)]	6-10[(2)(3)]
	Social	**9**	–	15[(1)]	–
Female		**6, 9**	5-7[(4)(5)]	4-10[(1)]	4-12[(2)(6)(7)(8)]

(1) Fay, 1982; (2) Mansfield, 1958; (3) Born, 2003; (4) Kastelein *et al*., 2015; (5) Kinoshita *et al*., 2012; (6) Born, 1990; (7) Garlich-Miller and Stewart, 1999; (8) Born, 2001

Table 2-12 Body length (cm) at sexual maturity for walrus in captivity and wild.

Status		Pacific region	
		Captivity **(Present study)**	Wild
Male	Sexual	**285**	250-270[(1)]
	Social	**285**	320[(1)]
Female		**231, 256**	230-260[(1)]

(1) Fay, 1982

Table 2-13　Reproductive parameters for walrus in captivity and wild.

Item	Pacific region					Atlantic region
	Captivity **(Present study)**				Wild	Wild
	n	**Mean (Range)**	*n*			
Gestation period (month)	**8**	**13.9 (13.2-14.5)**	1	15[(1)]	15-16[(2)]	12.5[(3)]
Nursing period (month)	**6**	**26.7 (16.7-36.8)**	1	18[(1)]	24[(2)]	25-27[(4)]
Calving interval (year)	**6**	**2.9 (2.9-3.0)**		－	2[(2)]	2-3[(3)(5)]

(1) Kastelein *et al*., 2015;　(2) Fay, 1982;　(3) Mansfield, 1958;　(4) Fisher and Stewart, 1997;　(5) Garlich-Miller and Stewart, 1999

2－4－5　出産間隔・繁殖周期

出産間隔に関する既知の野生分析値との比較表を Table 2-13 に示した。

Boyd *et al.*（1999）の海産哺乳類の繁殖に関するレビューによれば、鰭脚類のほとんどの種が 1 年周期であるが、オーストラリアアシカとセイウチが例外であるとしている。つまり、出産・排卵・交尾・受精・着床遅延・胎児発育の鰭脚類における基本パターンは、セイウチに関しては、1 年で完結しないことを意味する。

Fay（1982）によると、タイヘイヨウセイウチの排卵間隔は 1 年未満が 0.6%、1 年が 18%、2 年が 62%、3 年が 16%、3 年以上が 3%で、通常は 2 年とし、排卵間隔は、前回の妊娠可否の影響や加齢による影響を受け、特に加齢とともに排卵間隔が延長する傾向を示した。また、タイヘイヨウセイウチの繁殖率は、捕獲数や環境の変遷にともない、変化していることが指摘されている（Fay *et al*., 1997; Taylor and Udevitz, 2015）。一方、Mansfield（1958）は、タイセイヨウセイウチの解剖学的研究より出産間隔は基本的には 2 年であるが、妊娠可否の影響により 3 年になるとしている。また、Garlich-Miller and Stewart（1999）は、タイセイヨウセイウチの発情回帰は不明とし、結論を避けながらも 3 年の繁殖周期を示唆している。基本的には、タイヘイヨウセイウチもタイセイヨウセイウチも繁殖生態には大きな相違はないと考えられ、セイウチの繁殖周期は、Fay（1982）の 2 年説を基本に議論がされているが、現在のところ、結論が出されていない。

Stewart and Lavigne（1984）は、繁殖周期は、排卵・授精・着床・出産・離乳の状況と母獣の生理的メカニズムにより決定されるとしている。

タイヘイヨウセイウチおよびタイセイヨウセイウチに関する先行研究結果も考慮し、本研究結果よりセイウチの最短繁殖周期は 3 年であり、最短繁殖周期モデルについて以下のように提唱する（Fig. 2-15）:

① 非妊娠雌の発情（排卵）は年に 1 回（単発情）
② 出産後の発情（排卵）は 2 年後に回帰する（出産の翌年は排卵をせず、出産２年後の交尾期に排卵をする）
③ 育児中に排卵し、交尾をする
④ 交尾期は 2～3 月
⑤ 着床遅延期間は 4～5 ヶ月
⑥ 出産期は 4 月中旬～6 月中旬

⑦ 妊娠期間は 13〜15 ヶ月

⑧ 授乳期間は 1.3〜3 年、最長、次子出産の直前まで継続する

⑨ 離乳後も次子出産まで母子の精神的依存は継続する

⑩ 新生子は 3〜6 ヶ月で摂餌を開始し、摂餌安定後も授乳は継続する

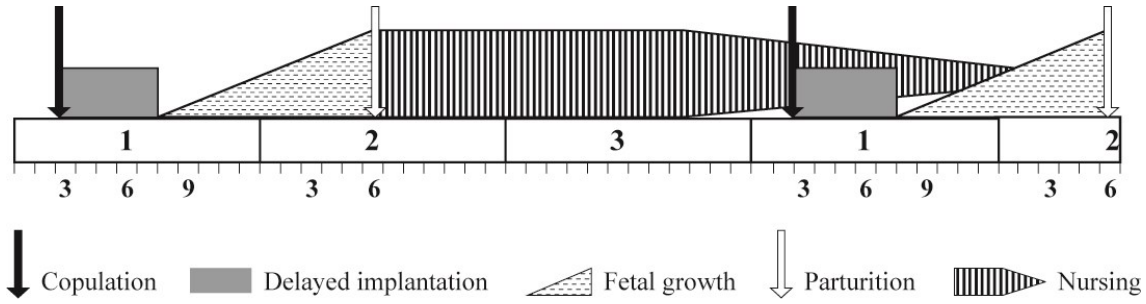

Fig. 2-15 The shortest reproductive cycle of female walrus.

2－4－6　成長

(1)　体長

創始個体の WFM1 は、Fay（1982）、McLaren（1993）が指摘する二次性徴の成長加速は認められなかった。雌雄各 1 個体という飼育下の特殊環境のため、オスは社会的成熟が不必要であり、顕著な二次性徴が現れなかったものと考えられた。生理的成熟により交尾にいたったものと考えられた。本個体の成長曲線式による最大体長は 326.1cm であり、McLaren（1993）によるとアラスカ産の最大体長は 300.3cm、ロシア産が 361.4cm であり、ほぼロシア産の範囲内と考えられた。オスの繁殖個体の飼育年数は、WCM3 が 9.4 年でそれ以外は、6 年以下のため、野生個体の成長曲線式とは比較ができない。

メスは創始個体と繁殖個体では、ほぼ同様の成長経過となった。最大体長は、279.9－310.9cm となり、McLaren（1993）によるとアラスカ産は、259.8cm、ロシア産が 309.1cm であり、本研究結果はロシア産に近い結果となった。

(2)　上顎犬歯歯冠長

本研究では、成長曲線は雌雄ともにほぼ直線に近い曲線となった。WFM1 は 33 歳で 85cm となり、WCF1 の差は、16 歳で約 10cm となった。Fay（1982）によると、上顎犬歯は雌雄ともに生涯成長し続けるが、摩耗も継続するので、オスは 15 歳より伸長が鈍くなり、最大 75cm に達し、メスは 15 歳で外見上の伸長がほぼ停止し、最大 68cm になるとしている。オスがメスより長く、差は 20 歳で 3－4cm、それ以降は 10cm 程度と報告している。また、セイウチは二枚貝など海底に生息する無脊椎動物を中心に摂食し、摩耗は、索餌時に犬歯の前方先端付近が海底と接触するときにおきると考えられている（Fay, 1982）。飼育下では索餌の必要がなく、それにともない、摩耗もおきないため、雌雄ともにほぼ直線に近い成長を示すと考えられた。

第 3 章　シャチの繁殖と成長

3－1　背景・目的

1961 年にアメリカのニューポート港に迷入し捕獲されたメスがマリンランド・オブ・パシフィックに搬入され、翌日、死亡した。これが世界で初めてのシャチ飼育例である（Neiwert , 2015; Andrews and Robeck, 2016）。その後、1964 年に雌雄の個体がカナダのバンクーバー水族館に搬入され、メスは 3 日間で死亡したが、オスは 87 日間、生存した（Burgess, 1968; Neiwert, 2015）。1965 年にオスがアメリカのシアトル水族館に搬入され、4 ヶ月後に雌が搬入され、同じプールで飼育された。メスはその後、アメリカ・シーワールドに輸送され、アメリカ・シーワールドでのシャチ飼育が始まった（Burgess, 1968; Griffin and Goldsberry, 1968; Duffield *et al.*, 1995; Andrews and Robeck, 2016）。アメリカ・シーワールドは、1965－1976 年にかけて北太平洋産の個体を 11 頭、1977－1978 年に北大西洋産の個体 6 頭を搬入し、北大西洋産のメス、北西太平洋産のオスの間で 1985 年に初めて繁殖に成功した（Asper and Cornell, 1977; Asper *et al.*, 1988; Duffield *et al.*, 1995; Andrews and Robeck, 2016）。アメリカ・シーワールドでは、積極的に飼育個体を用いた研究がなされ、本種の繁殖や成長に関する情報を提供している（Cornell, 1983; Asper *et al.*, 1988; Walker *et al.*, 1988; Duffield *et al.*, 1995; Clark and Odell, 1999a, 1999b; Robeck *et al.*, 1993, 2004, 2011, 2015, 2016; Clark *et al.*, 2000; Robeck and Monfort, 2006; Robeck and Nollens, 2013; Guarino *et al*., 2017）。

鴨川シーワールドでは、1970 年にシャチの飼育を開始し、1985 年と 1988 年に搬入したオス 2 頭、メス 2 頭の創始個体および 1988 年に出生した個体の間で、9 例の出産が認められた。創始個体は、いずれも北大西洋で捕獲された個体であり、Foote（2011）、de Bruyn *et al.*（2012）が今日、指摘する東部北大西洋タイプ 1 のエコタイプに属するものと推察される。同海域における資源生物学的特性値に関する研究報告は、捕獲個体の解剖学的研究（Christensen, 1982, 1984)と個体識別を用いた研究（Kuningas, 2014）が知られているが、当然ながら十分な情報とはいえない。

アメリカ・シーワールドで行われた研究報告は、北大西洋産と北西太平洋産の個体、およびそれらの間で繁殖した個体のものであり、単一のエコタイプのものではないと考えられる（Duffield and Miller, 1988; Andrews and Robeck, 2016）。本研究では、シャチのエコタイプのうち、東部北大西洋タイプ 1 を対象とし、飼育下で得られた繁殖特性、形態・行動発達、成長について検討をした。

3－2　材料と方法

3－2－1　供試個体

鴨川シーワールドでは、1970 年よりシャチを飼育している。本研究に用いたデータは、創始個体である野生捕獲個体 4 頭、KFM1、KFM2、KFF1、KFF2（オス 2・メス 2; Table 3-1）、飼育下繁殖個体 9 頭、KDF1、KAM1、KCF2、KCF3、KCF4、KCF5、KCM1、KCF6、KCF7（オス 2・メス 7; Table 3-2）の合計 13 頭（オス 4・メス 9）より 1985 年 11 月 4 日－2016 年 12 月 31 日に得られたものである。血縁関係を Fig. 3-1 に示した。個体番号 KFM1 と KFF2 は、2011 年 12 月 14 日以降、KCF5 は、2011 年 12 月 14 日－2015 年 12 月 8 日、KCM1 は、2015 年 12 月 8 日以降、他園館の施設（名古屋港水族館）で飼育されている。また、KCF7 に関して、母獣（KFF2）は、鴨川シーワールドで妊娠し、妊娠中に他園館に移動し、他園館で出生している。4 頭の創始個体はいずれもアイスランド沖で捕獲された個体で、年齢は、鴨川シーワールドで出生した個体より求めた体長成長曲線式を用いて推定した。なお、KCF7 については、母獣に関する妊娠期間のみを本研究に用い、KFM1、KFF2、KCF5、KCM1 ついては、他園館飼育中の体長測定値と血中ホルモン濃度などの本研究関連事項を本研究に用いた。

3－2－2　飼育施設

鴨川シーワールドは、千葉県鴨川市東町 1464-18 に所在し、飼育施設は鴨川シーワールドの園内にあった。飼育施設は、屋外海水プールで、展示プールと予備プールの 2 つの施設で構成されている（Fig. 3-2）。展示プールは 33m × 25m × 6m（深さ）・水量 3500m^3 、予備プールは 22m × 15m × 4m（深さ）・水量 1300m^3 で、日長および外気温は自然状態で飼育水は、高温時には冷却装置により冷却をし、期間中の気温は、平均 18.7℃（最高 36.0℃・最低－5.5℃）、水温は平均 17.0℃であった。他園館の施設（名古屋港水族館）は、愛知県名古屋市港区港南 1-3 に位置し、屋外海水プール No.1：22m × 18m × 9m（深さ）・水量 2488m^3 、No.2：34m × 18m × 9m（深さ）・水量 3850m^3、半屋外海水プール No.3：16m × 11m × 7.3m（深さ）・水量 1087m^3 で、2011 年 12 月 14 日－2016 年 12 月 31 日の気温は平均 18.5℃（最高 36.0℃・最低 0℃）、水温は平均 16.5℃であった。

3－2－3 体長測定

体長の測定は、上顎先端から尾鰭分岐点までの直線距離とし、主としてオペラント条件付け

を用いた訓練により腹上静止姿勢を維持させ実施した（Fig. 3-3）。行動形成完成後は、通常、月に 1 回、測定をし、本姿勢の行動形成以前でも、可能な場合は随時、測定をし、そのデータも用いた。

成長曲線式は、ハクジラ類の成長に関する研究では、Gompertz の成長曲線式が多く用いられており（Perrin and Henderson, 1984; Doidge, 1990; Read and Gaskin, 1990; Read *et al.*, 1993; Ferrero and Walker, 1995; Fernandez and Hohn, 1998; Clark *et al.*, 2000; Robeck *et al.*, 2005）、先行研究との比較をするために本研究でも同様の以下に示す成長曲線式を用いた。

$$L = Ae^{-be^{-kt}}$$

ここで、A：最大体長　b：統合係数　k：成長係数　t：年齢を示す。

3－2－4　性成熟

先行研究（Robeck *et al*., 1993; 勝俣, 2008）にしたがい、2 週間ごとに採血をし、オスは血中テストステロン濃度、メスでは血中プロゲステロン濃度の持続的上昇（1ng/ml 以上）により性成熟に達したものと判断をした。性成熟体長は、性成熟確認日の最短の測定値とした。

3－2－5　交尾

実際の交尾を確認した日以外に、ペニスの露出や雌のスメア内に精子を確認した日も含めた(Fig. 3-4)。これらの事例が断続的に確認された場合は、確認初日から最終確認日までの期間とした。

3－2－6　妊娠期間・出産間隔

妊娠診断は、2 週間ごとに実施する血中プロゲステロン濃度の上昇により行い、先行研究（Duffield *et al.*, 1995; Robeck *et al.*, 2004; Robeck and Nollens, 2013）にしたがい、血中プロゲステロン濃度上昇前の最終測定日と上昇後の測定日の中間日を妊娠日とし、妊娠期間を算定した。出産間隔は、連続して出産が認められた場合の間隔とした。

3－2－7　形態・行動観察

通常は日中の時間帯の観察とし、出産兆候が確認されてから新生児の授乳が安定するまでの期間は、24 時間観察を継続した。

Table 3-1 Founders of killer whales in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Sex	Origin	Arrival date	Year at birth (Estimated)	Transfered date	Deceased date
KFM1	M	Wild	11/4/1985	1982	12/14/2011	8/2/2014
KFM2	M	Wild	3/29/1988	1985	—	12/20/2012
KFF1	F	Wild	3/29/1988	1983	—	10/7/1997
KFF2	F	Wild	3/29/1988	1987	12/14/2011	—

Table 3-2　Captive born killer whales in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Sex	Date at birth	Transfered date/Loan period	Deceased date	Sire（♂）	Dam（♀）
KCF1	F	3/3/1995	—	3/3/1995	KFM1	KFF1
KAM1	M	10/5/1997	—	Premature	KFM1	KFF1
KCF2	F	1/11/1998	—	—	KFM1	KFF2
KCF3	F	2/8/2001	—	—	KFM1	KFF2
KCF4	F	5/31/2003	—	4/26/2006	KFM1	KFF2
KCF5	F	2/25/2006	12/4/2011-12/8/2015**	—	KFM1	KFF2
KCM1	M	10/13/2008	12/8/2015***	—	KFM2	KCF2
KCF6	F	7/19/2012	—	—	KFM2	KCF2
KCF7	F	11/13/2012*	—	—	KFM1	KFF2

*：Born at other facility

**：Loan period at other facility

***：Transfered date

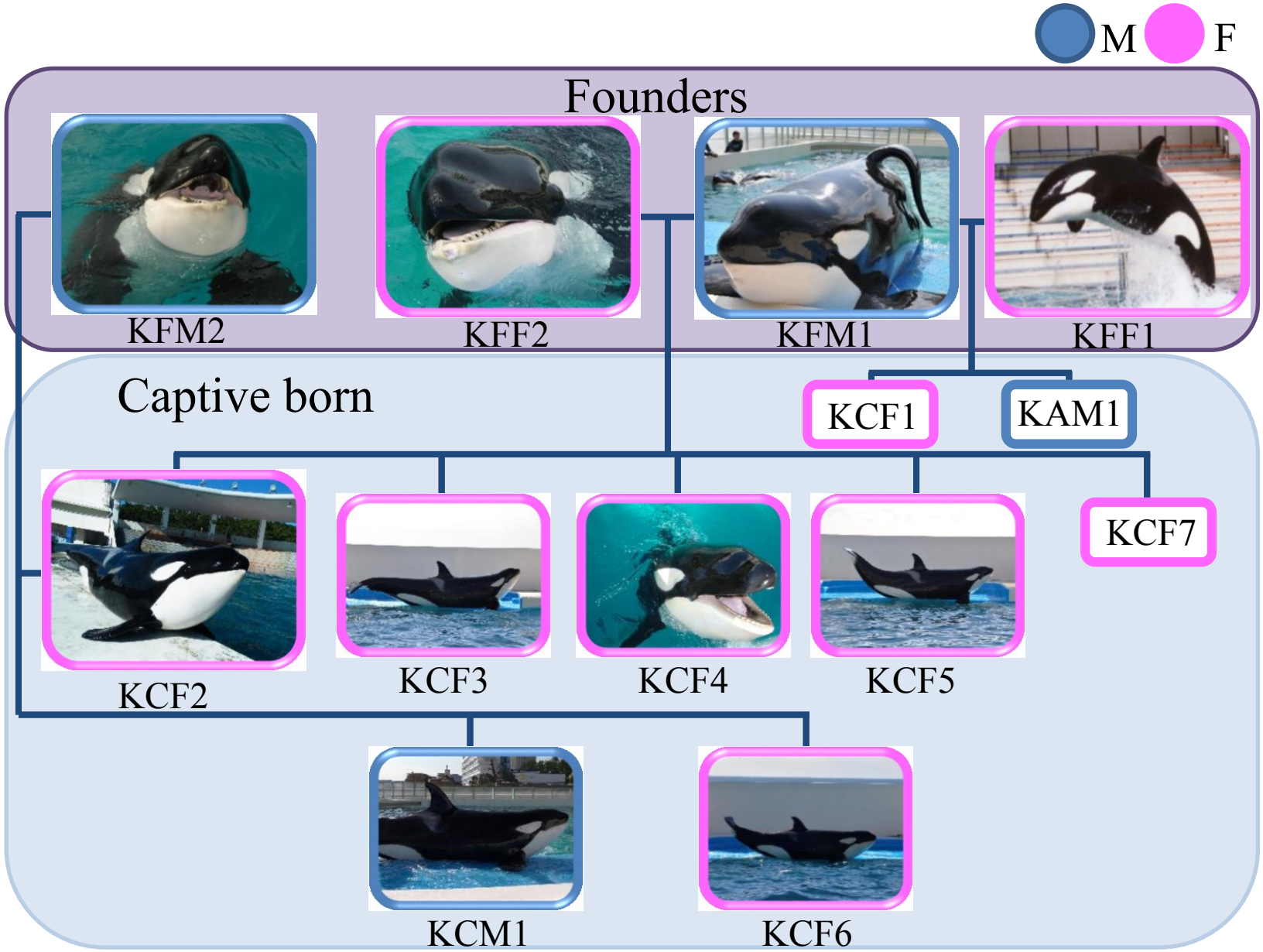

Fig. 3-1 A blood line of killer whales in Kamogawa Sea World, as of December 2016.

Fig. 3-2　Killer whale facility at Kamogawa Sea World during present study.

Fig. 3-3　Measurement of body length of killer whale through training by operant conditioning.

Fig. 3-4　Copulation of killer whale. Left upper position is female and right bottom is male.

3－3　結果

3－3－1　繁殖

オス、メスの性成熟に関するデータを Table3-3 に示し、繁殖データ（年齢・出生年月日・交尾日・妊娠期間・出産間隔）を Table 3-4 に示した。また、父獣、母獣の個体ごとの繁殖歴を Table 3-5・3-6・3-7・3-8・3-9 に示し、繁殖データの要約を Table 3-10 に示した。

父獣の 1 頭は創始個体 KFM1 で、1985 年 11 月 4 日に搬入され、1992 年にはすでに性成熟に達しており、その時の推定年齢は 10 歳、体長は 569cm であった。交尾は 4 月から 8 月に多く確認されたが、12 月にも確認されている。2 頭のメスとの間で 7 頭の子獣が誕生した。

2 頭目の父獣は創始個体 KFM2 で、1988 年 3 月 29 日に搬入され、1997 年に性成熟に達し、その時の推定年齢は 12 歳、体長は 495cm であった。交尾は 2 月中旬から 4 月中旬に確認された。1 頭のメスとの間で 2 頭の子獣が誕生した。

母獣の 1 頭は創始個体 KFF1 で、1988 年 3 月 29 日に搬入され、1993 年に性成熟に達し、その時の推定年齢は 10 歳、体長は 496cm であった。KFM1 との間で 2 頭の子獣を出産した。

2 頭目の母獣は創始個体 KFF2 で、1988 年 12 月 8 日に搬入され、1996 年に性成熟に達し、その時の推定年齢は 9 歳、体長は 477cm であった。KFM1 との間で 4 頭の子獣を出産した。

3 頭目の母獣は繁殖個体 KCF3 で、1998 年 1 月 11 日に搬入され、2006 年に性成熟に達し、その時の年齢は 8 歳、体長は 478cm であった。KFM2 との間で 2 頭の子獣を出産した。

メス繁殖個体 KCF3、KCF5 は、それぞれ 11 歳、6 歳の時に性成熟に達し、その時の体長はそれぞれ 504、446cm であったが、交尾はしておらず未妊娠であった。

（1）　性成熟年齢

オスの創始個体 KFM1 は、血中テストステロン濃度の測定を開始した 1992 年 12 月にはすでに 3.9ng/ml と高い濃度を示していたため、この時点（10 歳・体長 569cm）ではすでに性成熟に達していたものと考えられた。KFM2 は、1992 年 12 月－1997 年 7 月の血中テストステロン濃度は、0.1－2.2ng/ml と低い濃度で推移したが、1997 年 9 月には 4.9ng/ml に上昇し、この時点（12 歳・体長 495cm）で性成熟に達したものと考えられた。メス 5 頭の性成熟は、いずれも血中プロゲステロン濃度の上昇により判明し、性成熟年齢は、8.8 ± 1.9 歳（6－11 歳）、性成熟時の体長は、480.2 ± 22.3cm（446－

Table 3-3 Age and body length at sexual maturity of killer whales kept in Kamogawa Sea World.

Sex	*n*	Age			Body length (cm)		
		Range	Mean	SD	Range	Mean	SD
Male	2	≦10-12			495, 569		
Female	5	6-11	8.8	1.9	446-504	480.2	22.3

Table 3-4 Reproductive record of killer whale in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Dam(♀)	Age	Sire(♂)	Age	Date at copulation	Date at birth	Gestation period (day)	Calving interval (day)
KCF1	KFF1	11	KFM1	13	—	3/3/1995	551	—
KCF2	KFF2	12	KFM1	16	7/8-28/1996	1/11/1998	541	—
KCF3	KFF2	15	KFM1	19	8/6-28/1999	2/8/2001	541	1124
KCF4	KFF2	17	KFM1	21	12/2/2001	5/31/2003	539	842
KCF5	KFF2	20	KFM1	24	8/15-20/2004	2/25/2006	549	1001
KCM1	KCF2	10	KFM2	23	4/14-16/2007	10/13/2008	537	—
KCF6	KCF2	14	KFM2	27	2/14/-3/7/2011	7/19/2012	507	1375
KCF7	KFF2	25	KFM1	27	4/4-6/22/2011	11/13/2012*	526	—
						Mean	536.3	1085.5
						SD	14.1	194.7

*: Born at other facility

Table 3-5 Reproductive contribution of male killer whale, KFM1 kept in Kamogawa Sea World.

Date at Copulation	Corresponded age	Calving date	Corresponded age
Not Observed	12	3/3/1995	13
6/8, 9/1996	14	10/5/1997	15
7/8-28/1996	14	1/11/1998	16
8/6-28/1999	17	2/8/2001	19
12/2/2001	19	5/31/2003	21
8/15-20/2004	22	2/25/2006	24
4/4-6/22/2011	29	11/13/2012	30

Table 3-6 Reproductive contribution of male killer whale, KFM2 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Calving date	Corresponded age
4/14-16/2007	22	10/31/2008	23
2/14-3/7/2011	26	7/19/2012	27

Table 3-7 Reproductive contribution of female killer whale, KFF1 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Date at delivery	Corresponded age	Gestation period (day)
Not observed	10	3/3/1995	11	551
6/8-9/1996	13	10/5/1997	14	483*

*: Premature

Table 3-8 Reproductive contribution of female killer whale, KFF2 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Date at delivery	Corresponded age	Gestation period (day)	Calving interval (day)
7/8-28/1996	9	1/11/1998	11	541	—
8/6-28/1999	12	2/8/2001	14	541	1124
12/2/2001	14	5/31/2003	16	539	842
8/15-20/2004	17	2/25/2006	19	549	1001
4/4-6/22/2011	24	11/13/2012	25	526	—
			Mean	539.2	989.0
			SD	8.3	12.5

Table 3-9 Reproductive contribution of female killer whale, KCF2 kept in Kamogawa Sea World.

Date at copulation	Corresponded age	Date at delivery	Corresponded age	Gestation period (day)	Calving interval (day)
4/14-16/2007	9	10/13/2008	10	537	—
2/14-3/7/2011	13	7/19/2012	14	507	1375
			Mean	522.0	

504cm）であった。

(2)　初交尾年齢

オスの創始個体 KFM1 は、推定年齢 12 歳の時に KFF1 を妊娠させたが、交尾は未確認であった。KFM2 は、推定年齢 12 歳で性成熟に達したと考えられたが、初めて交尾が確認されたのは、22 歳であった。また、メスの創始個体 KFF1 は、推定年齢 10 歳で妊娠したと考えられたが、交尾は未確認であった。KFF2 は血中プロゲステロン濃度により性成熟が確認された直後の排卵時に初めての交尾が確認され、妊娠にいたった。KCF2 は、9 歳時に初めて交尾が確認されたが、性成熟後、合成プロゲステロン製剤を投与し避妊をしていたため、性成熟と交尾の関係は不明確であった。

(3)　初妊娠年齢・初産年齢

妊娠経験のある 3 頭の平均年齢は 9.3 歳（9 – 10 歳）、初産年齢は平均 10.6 歳（10 – 11 歳）であった。

一方、オスの KFM1 が初めてメスを妊娠をさせた年齢は 12 歳で、相手のメスが出産をした時の年齢は 13 歳、KFM2 はそれぞれ、22、23 歳であった。

(4)　妊娠期間

早産 1 例を除く 3 頭 8 例の妊娠期間は、536.3 ± 14.1 日（17.6 ヶ月）、範囲は 507－551 日（16.6－18.1 ヶ月）であった。

(5)　出産間隔

連続した妊娠は、2 頭で 4 例確認され、出産間隔は 1085.5 ± 194.7 日（2.9 年）、範囲は 842－1375 日（2.3－3.7 年）であった。

Table 3-10　Summary of reproductive parameters estimated from killer whales in Kamogawa Sea World.

Item	*n*	Seasonality	Range	Mean	SD	CV
Date at copulation	―	Opportunistic				
Date at birth	8	Opportunistic				
Gestation period (day)	8		526-551	536.3	14.1	0.02
Calving interval (day)	4		842-1375	1085.5	194.7	0.17

3－3－2　出生データと新生子の形態・行動発達

繁殖個体 9 個体のうち、早産個体（KAM1）、出生後短時間で死亡した個体（KCF1）、他園館で出生した個体（KCF7）を除く 6 個体について出生データと形態・行動発達を Table 3-11、およびその要約を Table 3-12 に示した。

（1）　出生データ

出生時の胎位は、尾位（尾ビレからの出生; Fig. 3-5A）が 5 例、頭位（頭からの出生; Fig. 3-5B）が 1 例であった。

破水から胎子の一部が出現するまでの時間は、87.6 ± 67.8 分（11－185 分）で、破水から出生が完了するまでの分娩所要時間は、228.0 ± 90.0 分（71－330 分）であった。

（2）　形態の発達

新生子に残った臍帯は、徐々に縮小したが、16.6 ± 5.7 日齢（9－25 日齢）で完全に消失した。新生子の体表に残ったシワ（胎児痕）は、新生子の体型の発達とともに徐々に消失するが、平均 99 日（88－110 日）で消失した（Fig. 3-6）。上顎歯は 77.6 ± 5.5 日齢（70－86 日齢）、下顎歯は 116.1 ± 16.2 日齢（101－143 日齢）で萌出が始まった（Fig. 3-7）。

（3）　行動の発達

授乳は出生後 2878.0 ± 1880.5 分（903－6226 分）で初めて確認され、658 ± 118.1 日齢（418－787 日齢）まで約 1.8 年（1.1－2.1 年）続いた（Fig. 3-8）。初めての摂餌は、116.6 ± 10.4 日齢（96－129 日齢）で確認され、母獣が与えた餌を自ら飲み込んだ。その後は、授乳をしながら摂餌し、最終授乳確認時の摂餌量は 23.0 ±6.3kg（9－27kg）であった。

Table 3-11 Physical and behavioral development of killer whale calves born in Kamogawa Sea World.

Individual No.	Date at birth	Time at birth	Labor presentation	Water breaking time	Duration between water breaking and fetus protrusion (min)	Labor duration (min)	Falling of umbrical cord (day)
KCF2	1/11/1998	8:01	Caudal	5:11	11	170	25
KCF3	2/8/2001	7:25	Caudal	1:59	49	326	14
KCF4	5/31/2003	18:18	Caudal	12:48	185	330	9
KCF5	2/25/2006	8:11	Cephalic	3:10	150	301	19
KCM1	10/13/2008	11:44	Caudal	8:35	120	189	22
KCF6	7/19/2012	18:24	Caudal	17:13	11	71	11
Range	—	—	Caudal 5・Cephalic 1	—	11-185	71-330	9-25
Mean	—	—	—	—	87.6	228.0	16.6
SD	—	—	—	—	67.8	90.0	5.7

Table 3-11 Physical and behavioral development of killer whale calves born in Kamogawa Sea World (Continued).

Individual No.	First nursing (min after birth)	Last observed nursing (day)	First eating of solid food (day)	Solid food consumption at last nursing (kg/day)	Fetal lines disappeared (day)	Upper teeth erupting (day)	Lower teeth erupting (day)
KCF2	3264	674	118	25	—	86	111
KCF3	6226	640	129	25	—	70	143
KCF4	2248	750	116	27	—	79	103
KCF5	3147	787	125	27	110	80	134
KCM1	1480	679	116	25	88	80	101
KCF6	903	418	96	9	—	71	105
Range	903-6226	418-787	96-129	9-27	—	70-86	101-143
Mean	2878.0	658.0	116.6	23.0	99.0	77.6	116.1
SD	1880.5	118.1	10.4	6.3	—	5.5	16.2

A

B

Fig. 3-5 Labor presentation at delivery of killer whale in Kamogawa Sea World.
A : Caudal B : Cephalic.

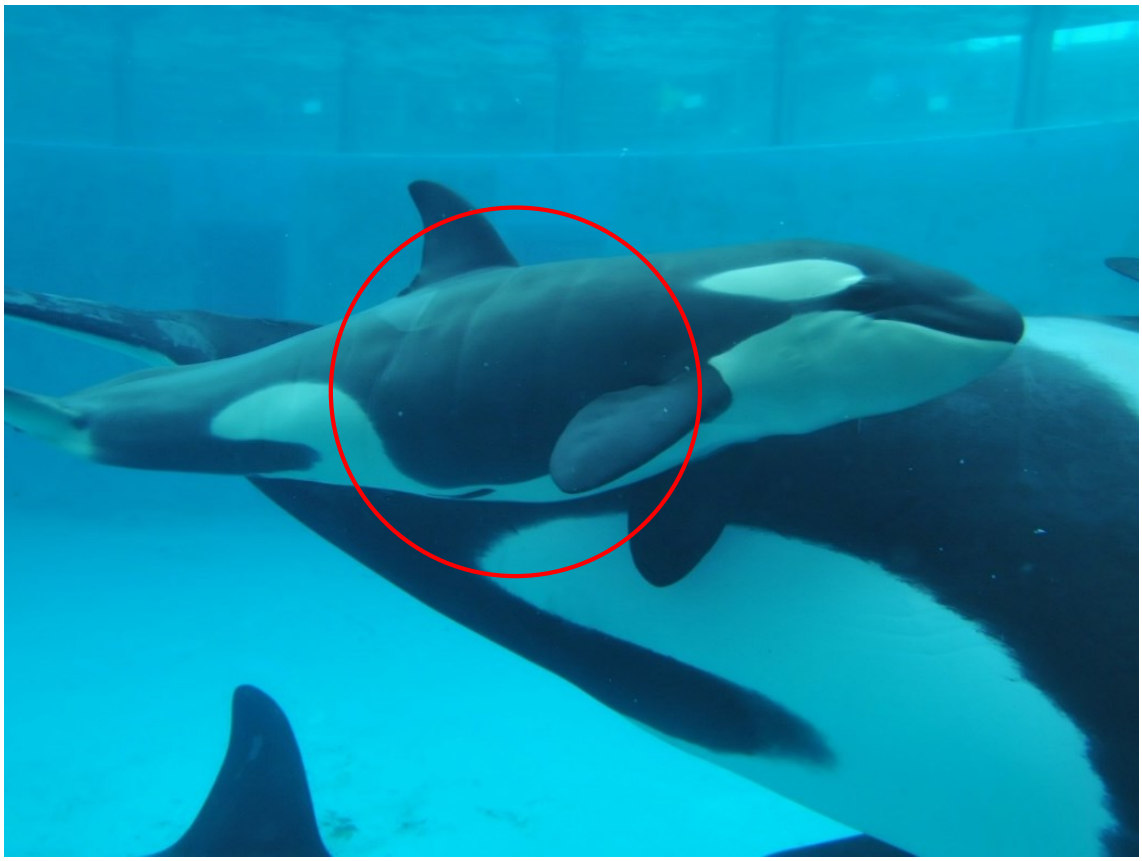

Fig. 3-6 Fetal lines of new killer whale calf born in Kamogawa Sea World. Ventral lines are remained from fetal stage before birth.

A

B

Fig. 3-7 Teeth of killer whale kept in Kamogawa Sea World. A : Calf (KCF6) B : Adult (KCF3).

Fig. 3-8　Nursing behavior of killer whale calf born in Kamogawa Sea World.

Table 3-12 Summary of physical and behavioral development of killer whale calves born in Kamogawa Sea World.

Item	*n*	Range	Mean	SD
Labor presentation	6	Caudal 5・Cephalic 1		
Duration between water breaking and fetus protrusion (min)	6	11-185	87.6	67.8
Labor duration (min)	6	71-330	228.0	90.0
Falling of umbrical Cord (day)	6	9-25	16.6	5.7
First nursing (min after birth)	6	903-6226	2878.0	1880.5
Last observed nursing (day)	6	418-787	658.0	118.1
First eating of solid food (day)	6	96-129	116.6	10.4
Solid food consumption at last nursing (kg/day)	6	9－27	23.0	6.3
Fetal lines disappeared (day)	2	88－110	99.0	
Upper teeth erupting (day)	6	70－86	77.6	5.5
Lower teeth erupting (day)	6	101－143	116.1	16.2

3－3－3　成長

オスの個体ごとの体長成長曲線を Fig. 3-9、メスは Fig. 3-10 に示した。また、メスの創始個体と繁殖個体 4 頭の体長成長曲線を Fig. 3-11 に示した。オス創始個体の KFM1 と KFM2 間で、体長に差が認められたが、KFM2 と飼育下繁殖個体 KCM1 は、ほぼ同様の体長を示した。一方、メスでは、全個体に顕著な差は認められなかった。

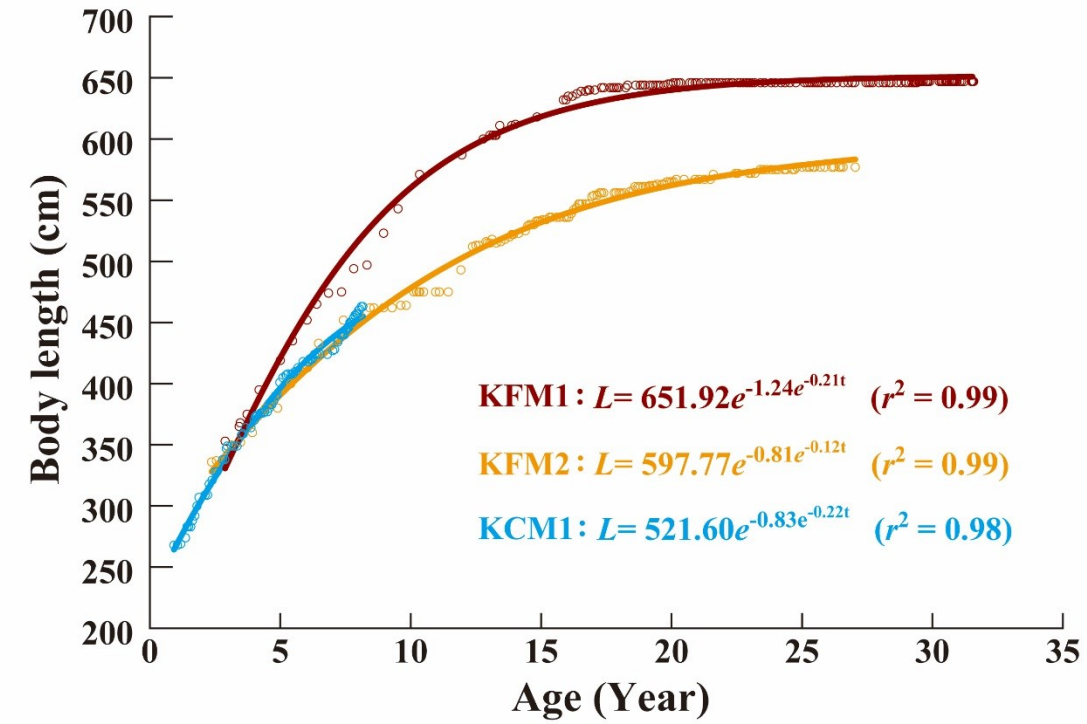

Fig. 3-9 Growth of male killer whales kept in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by Gompertz growth formula.

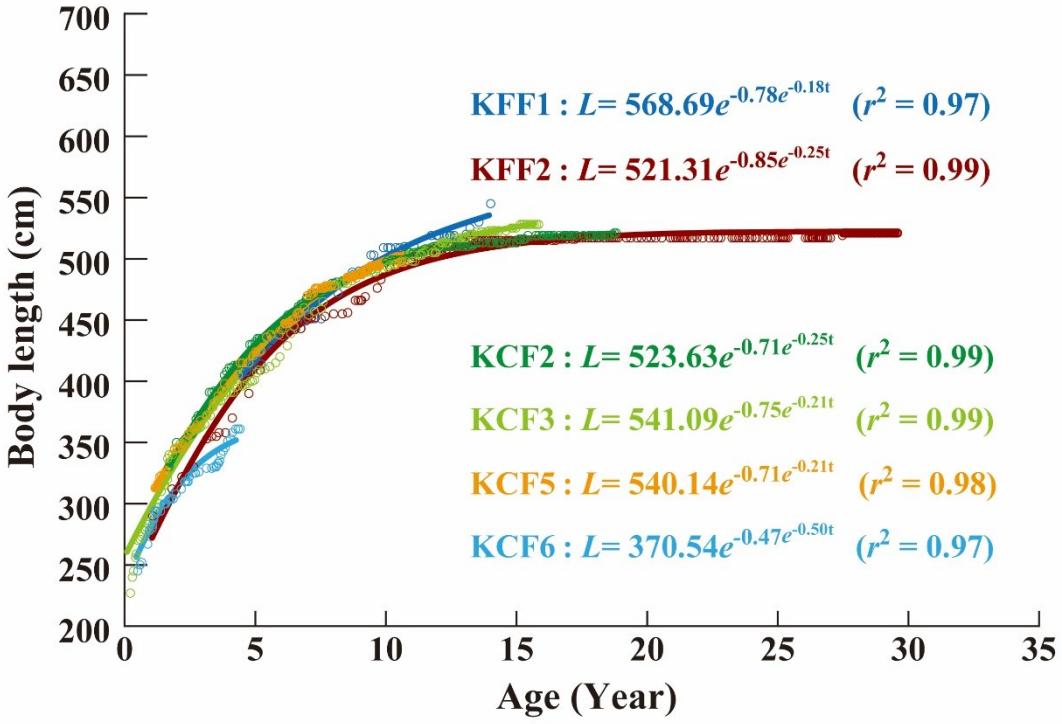

Fig. 3-10 Growth of female killer whales kept in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by Gompertz growth formula.

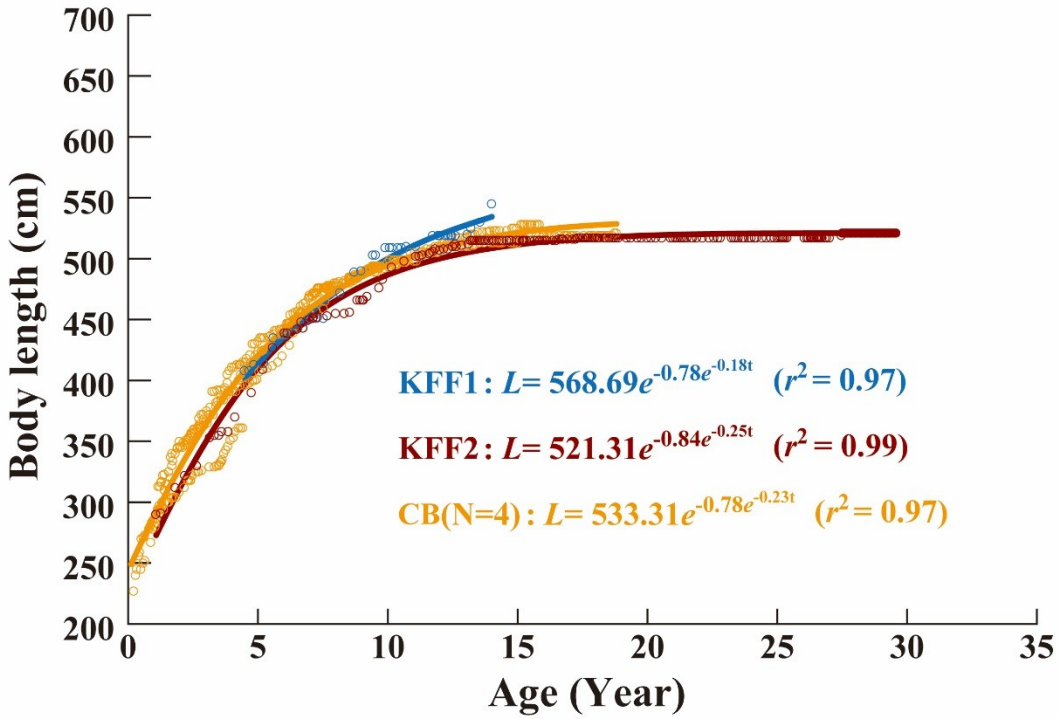

Fig. 3-11 Growth of female killer whales, KFF1, KFF2 and four captive born females in Kamogawa Sea World, respective growth curves fitted by Gompertz growth formula. CB : Captive born animals.

3－4　考察

3－4－１　メスの性成熟年齢・初妊娠年齢・初産年齢

メスの性成熟年齢に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 3-13 に示した。

個体識別を用いた野生での研究では、北太平洋北部・南部レジデントの初産年齢とは、第 1 子を連れた母獣が初めて確認されたときの年齢と定義し（Olesiuk *et al.*, 1990, 2005）、それ以前に死産や流産あるいは、発見時に新生子が死亡したものは含まれない。この条件下で調査した出産年齢より飼育下で確認された妊娠期間である 1.4 年を減じた年齢を性成熟年齢とし、10.6－16.6 歳および 10.6－15.6 歳としている（Olesiuk *et al.*, 1990, 2005）。また、Matkin *et al.*（2013）は、これらと同じ定義を用い、北太平洋南部アラスカレジデントの初産年齢は、平均 12 歳とし、性成熟年齢を 10.6 歳とした。一方、Christensen（1982, 1984）は、北大西洋個体群における捕獲個体の解剖学的研究による性成熟年齢を 6－8 歳としている。飼育下のアメリカ・シーワールド における性成熟に関する報告は数例あり、それによると、平均 8.3 歳（8－9 歳）、9.0 歳（5.8－12.0 歳）、7.5 歳（5.7－8.5 歳）であった（Robeck *et al.*, 1993, 2001, 2015）。勝俣（2008）と Katsumata（2010）は、本研究結果の一部を用いた既往報告で 9 歳と報告し、本研究報告ではデータを追加し、平均 8.8 歳（6－11 歳）であった。その結果、飼育下分析値と野生下分析値とでは性成熟年齢に相違が認められ、飼育下は野生下よりも性成熟年齢が若いことが示唆された。

Perrin and Reilly（1984）は、小型ハクジラ類の生物学的特性値の推定方法に関するレビューの中で、メスの性成熟は、1 度でも排卵が起こった確証があった時と定義している。粕谷（2011）は、メスの性成熟年齢の指標として、初排卵年齢と初産年齢（黄体もしくは白体の存在）があり、生活史の研究においては前者、個体群動態学では後者を使用することが多いとしている。一方、個体識別を用いた野生下の研究では、性成熟年齢と初妊娠年齢は等しいことを前提としている。本研究結果とアメリカ・シーワールドにおける飼育下の報告では、血清または尿中プロゲステロン値の測定結果により、初めて排卵があった時を性成熟としており、性成熟の定義が曖昧である。

性成熟に達した時点では必ずしも妊娠するとは限らないので、性成熟年齢と初妊娠年齢を同一にすることは厳密には正確ではない。しかし、粕谷（2011）は、鯨類では過半数のメスが最初の排卵で妊娠するので、初排卵から初産までの時間差は、ほぼ 1－2 年と考えられるとし、アメリカ・シーワールドの例では、成熟オスと同居している場合、初回または２回目の排卵時

に妊娠をするとしている（Robeck *et al.*, 2015）。本研究結果では、KFF1 が初めて妊娠をするまでの排卵回数は不明であるが、初排卵年に妊娠をし、KFF2 は性成熟後初めての排卵で妊娠をした。KCF2 は性成熟後初めての排卵時は、KFM1 と同居していたが、妊娠せず、その後合成プロゲステロン製剤による避妊をし、避妊を中止した後の初回排卵で同居していた KFM2 と交尾し妊娠をした。

鴨川シーワールドで得られた排卵周期は、平均 42.2 日（24－65 日）（勝俣、未発表）で、アメリカ・シーワールドでは、平均 45 日（Asper *et al.*, 1992）、平均 41.2 日（19－49 日）（Robeck *et al.*, 2004）、平均 42 日（36－47 日）（O'Brien and Robeck, 2010b）であることより、順調に排卵した場合は、3 ヶ月以内にほぼ 2 回排卵することになる。

これらの結果より、成熟オスが存在していれば、その後の数回の排卵時に交尾をし、妊娠をする可能性が高いので、単位を年齢とした場合、性成熟年齢と初妊娠年齢はほぼ等しいと考えられることが明らかになった。

個体識別を用いた野生個体の研究結果には、死産や流産あるいは、発見時に新生子が死亡したものは含まれない。Olesiuk *et al.*（1990, 2005）によると、太平洋北部・南部レジデントでの初めて出生した新生子の死亡率は約 40%としており、この死亡率は個体識別を用いた新生子の確認頻度にも影響するものと考えられ、この点は Robeck *et al.*（2015）でも指摘されている。また、この死亡率の高さは野生での餌料不足の可能性も示唆されている（Olesiuk *et al.*, 2005; Ford *et al.*, 2009）。

一方、捕獲個体を用いた解剖学的研究結果と飼育下での研究結果は、ほぼ一致する結果となったが、歯による年齢査定において、本種の 20－30 歳以上では、精度に問題があるとの報告もある（International Whaling Commission, 1980; Myrick *et al.*, 1988）。また、ミナミハンドウイルカ *Tursiops truncatus* の飼育個体の研究において繁殖履歴と卵巣内の白体数の不一致も指摘されており（Brook *et al.*, 2002）、解剖学的研究結果の欠点も明らかになってきている。

したがって、血清または尿中プロゲステロン値の測定結果による性成熟や妊娠の判定は、最も精度が高いと考えられ、飼育下でのデータ解析結果が生物学的特性値を検討する上では、重要であると考えられた。一方、飼育下の場合、メスの発情時の成熟オスの存在など、野生よりも妊娠しやすい群れ構成である可能性もある。また、何らかの近親交配を回避するシステムが存在すると考えられるが、本種の繁殖システムは未だ不明確であり、この繁殖システムが野生下と飼育下では、異なる可能性もある。また、飼育下での研究は、成熟オスとの同居や避妊など、飼育管理上の制約もあり、必ずしもその種の生態を反映していない部分もあるので、検討

が必要である。粕谷（2011）は、水族館という閉鎖的で配偶者も限定された特殊な環境下での性行動の解釈は、慎重でなければならないとしている。

3－4－2　メスの性成熟体長

メスの性成熟体長に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 3-14 に示した。本研究結果では、平均 480.2 cm（446－504cm）で、アメリカ・シーワールドの報告では、平均 483.7cm（435－523cm）であった（Robeck *et al.*, 2015）。一方、北太平洋北部・南部レジデントの個体識別による研究では、460－490cm で（Olesiuk *et al*., 1990）、飼育下の研究結果とほぼ一致した。

3－4－3　オスの性成熟年齢・体長

オスの性成熟年齢および性成熟体長に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 3-15、Table 3-16 に示した。

Bigg（1982）は、オスの成獣は二次性徴として背ビレの発達があり、春機発動時に背ビレの形態が変化するとし、北太平洋北部・南部レジデントの個体識別による研究では、この背ビレの形態より性成熟年齢を推定している。Olesiuk *et al.*（1990）は、性成熟年齢は 10.5－17.5 歳で、体長 580－610cm とし、その後の調査により、Olesiuk *et al.*（2005）は、最も若い個体で 9 歳、81%が 11－15 歳で背ビレの発達が始まり、最短 3 年、87%が 5－6 年で完了し、最終的に性成熟に達するのは 16－21 歳としている 。また、Matkin *et al.*（2013）は、北太平洋南部アラスカレジデントでも、最終的に性成熟に達するのは、12.3－18.3 歳としている。一方、北大西洋個体群の捕獲個体を用いた研究では、成長加速の二次性徴により、性成熟年齢は 15 歳で、体長は 550－660cm としている　(Christensen 1984)。アメリカ・シーワールドでは、メスの妊娠にともなう同居オスの年齢推定より 10 歳で性成熟に達していたが、最も若い年齢とはいえないと報告している（Robeck *et al.*, 2001）。本研究は、最も精度が高いと考えられる血中テストステロン濃度を用いており、1 例は 10 歳時にすでに春機発動が開始しており、その時の体長は 569cm であった。また、1 例は春機発動が 12 歳で開始し、その時の体長が 495cm であった。Katsumata（2010）も本例をオスの性成熟年齢と報告し、Robeck *et al.*（2001）もこれを引用し、オスの性成熟年齢を 10－12 歳としている。KFM1 は未確認ではあるが、12 歳時に交尾をしたと考えられ、相手の KFF1 は妊娠をしている。一方、KFM2 は、春機発動が確認された 10 年後の 22 歳時に初めて交尾が確認され、相手の KCF2 が妊娠をしている。KFF2 の２度目の妊娠に

つながる交尾は、1999 年に KFM1 との間で確認されているが、この時、KFM2 はすでに春機発動が始まっており、KFM1、KFF2 と同居していたが、KFF2 との交尾は確認されていない。KFM1 の方が優勢であり、交尾にはいたらなかったものと考えられた。その後、KFM2 は排卵個体とは同居せずに交尾は確認されず、初めて排卵個体と同居した 22 歳で初めて交尾が確認され、妊娠にいたった。また、体長に関しては、本研究結果では、性成熟時にオス 2 頭には 74cm の体長差が認められた。1 頭は、北大西洋の捕獲個体を用いた報告の範囲内であり、1 頭は小さい結果となったが、正常な範囲の個体差と考えられた。

Perrin and Reilly（1984）は、オスの性成熟は、精巣内で精子形成が始まった時としているが、繁殖状況を知る上では、社会的成熟も考慮する必要があるとし、大隅（1974）も種によっては、社会的成熟に達しないと繁殖には参加できないと指摘している。粕谷（2011）は、オスの性成熟とは、①睾丸のなかで精子が形成され始める段階　②メスを妊娠させることが生理的に可能となる段階　③メスをひきつけ、あるいは他の競争相手を排除してメスを妊娠させることが可能となる段階で、③の段階は社会的成熟とよばれるが、行動学的な定義なので、個体の行動観察と親子判定をしない限り、厳密な判断はできず、種によって生理的成熟と社会的成熟は峻別され、オスの繁殖成功度の解明は、これからの鯨類の行動学のテーマの 1 つとしている。また、船坂・石名坂（2017）は、哺乳類のオスの性成熟は、時間をかけて徐々に進行する過程であり、その定義はメスと比べて曖昧であり、明確な性成熟のタイミングがないとしている。

本研究を通して、本種のオスの性成熟年齢に関連して 3 つの研究手法が明らかになった。すなわち、本研究での血清テストステロン値測定による方法、捕獲個体による研究で用いられた体長測定による二次性徴発現年齢による方法、個体識別による野生下での研究で用いられた背ビレの測定による方法である。性成熟の判定には、ホルモン値によるものが最も正確と考えられるが、資源生物学的には繁殖への参加、すなわち、社会的成熟が重要であり、いずれの手法でも正確には把握できず、今後の課題と考えられた。

3－4－4　妊娠期間

正確な妊娠期間に関する報告は飼育下分析値しかなく、本研究結果とアメリカ・シーワールドの報告との比較表を Table 3-17 に示した。

本研究およびアメリカ・シーワールドにおける妊娠診断は、血中または尿中プロゲステロン濃度を用いている。アメリカ・シーワールドでの報告は数例あり、平均 515－536 日であった（Walker *et al.*, 1988; Asper *et al.*, 1992; Duffield *et al.*, 1995; O'Brien and Robeck, 2010b; Robeck and

Nollens, 2013; Robeck *et al.*, 2015)。本研究結果では平均 536 日（507－551）で、アメリカ・シーワールドの報告とほぼ一致しており、本種の妊娠期間は 17－18 ヶ月と考えられた。飼育下における出産確認が正確であることは当然であるが、受精日の正確な特定は困難である。アメリカ・シーワールドでは、排卵日の前後あわせて 72 時間以内（Robeck *et al.*, 1993）あるいは、前後 5－10 日に交尾が認められているが（Asper *et al.*, 1992)、本研究結果では、排卵日前後に交尾行動や交尾があったと推定される事例は複数回あり、それらの確認期間は、最長で 80 日だったことより、目視観察による交尾の推定は、妊娠期間の推定には精度が低く、アメリカ・シーワールドおよび本研究で実施している血中プロゲステロン濃度による推定方法がより正確と考えられた。また、この交尾確認例は、射精をともなう交尾をしても必ずしも受精しないことがあることと、受精後も交尾をすることを示唆している。

3－4－5　授乳期間

正確な授乳期間に関する報告は飼育下分析値しかなく、本研究結果とオランダのハルデルウェイク・ドルフィナリウムとアメリカ・シーワールドの報告との比較表を Table 3-18 に示した。本研究結果では 13.7－25.8 ヶ月、他園館では、15－24 ヶ月でほぼ同様の結果となった。

3－4－6　出産間隔

出産間隔に関する飼育下分析値と既知の野生分析値との比較表を Table 3-19 に示した。

北大西洋個体群の個体識別を用いた研究報告では、平均 5.06 年（3－14 年）（Kuningas *et al.*, 2014）であった。北太平洋北部・南部レジデントでは、平均 5.1 年（2－12 年）、5.1 年（3－9 年）、4.9 年（1－14 年）で（Olesiuk *et al.*, 1990, 2005; Robeck *et al*., 2015）、北太平洋南部アラスカレジデントでは、 平均 4.9 年（3－7 年）（Matkin *et al.*, 2013）と報告されている。飼育下のアメリカ・シーワールドでの報告は数例あり、平均 2.9 年（2.6－3.1 年）、3.3 年（2.7－4.8 年）、4.0 年（1－10 年）とされ（Asper *et al*., 1992; Duffield *et al*., 1995; Robeck *et al*., 2015）、本研究結果の平均 2.9 年（2.3－3.7 年）とほぼ同じであったが、飼育下分析値と野生分析値では相違が認められた。

Olesiuk *et al.*（1990）によれば、北太平洋北部・南部レジデントに関する調査中、出産の確認はなく、野生での出産確認例自体も２例のみである。野生での結果は、死産や流産あるいは、発見時にはすでに新生子が死亡していたものは含まれず、出産の確認に関する精度が低く、かつ、新生子の死亡率も高い。一方、飼育下での出産確認率はほぼ 100%と考えられ、野生下の

研究結果よりも精度は高いが、排卵時のオスの存在など妊娠しやすい環境があると考えられ、最短の出産間隔と考えられる。また、逆に避妊や隔離などの人為的な管理上の制約も含まれるので、さらなる検討が必要と考えられた。

Table 3-13 Age at sexual maturity for female killer whale in captivity and wild.

Captivity							Wild			
North Atlantic region **(Present study)**			North Atlantic & North Pacific regions				North Atlantic region		North Pacific region	
n	**Mean**	**Range**	*n*	Mean	Range	Source	Range	Source	Range	Source
5	**8.8**	**6-11**	6	8.3	8-9	(1)	6-8	(2)	10.6-16.6	(3)
			9	9.0	5.8-12.0	(4)			10.6-15.6	(5)
			9	7.5	5.7-8.5	(6)			10.6	(7)

(1) Robeck *et al*., 1993; (2) Christensen, 1984; (3) Olesiuk *et al*., 1990; (4) Robeck *et al*., 2001; (5) Olesiuk *et al*., 2005; (6) Robeck *et al*., 2015; (7) Matkin *et al*., 2013

Table 3-14 Body length (cm) at sexual maturity for female killer whale in captivity and wild.

Captivity							Wild			
North Atlantic region **(Present study)**			North Atlantic & North Pacific regions				North Atlantic region		North Pacific region	
n	**Mean**	**Range**	*n*	Mean	Range	Source	Body length	Source	Range	Source
5	**480.2**	**446-504**	9	483.7	435-523	(1)	520	(2)(3)	460-490	(4)

Robeck *et al*., 2015; (2) Christensen, 1982; (3) Christensen, 1984; (4) Olesiuk *et al*.,1990

Table 3-15 Age at sexual maturity for male killer whale in captivity and wild.

Captivity					Wild			
North Atlantic region **(Present study)**		North Atlantic & North Pacific regions			North Atlantic region		North Pacific region	
n	**Range**	*n*	Age	Source	Age	Source	Range	Source
2	**≦10-12**	1	10	(1)	15	(2)	10.5-17.5	(3)
							16-21	(4)
							12.3-18.3	(5)

(1) O'Brien and Robeck, 2010; (2) Christensen, 1984; (3) Olesiuk *et al*., 1990; (4) Olesiuk *et al*., 2005; (5) Matkin *et al*., 2013

Table 3-16 Body length (cm) at sexual maturity for male killer whale in captivity and wild.

Captivity		Wild			
North Atlantic region **(Present study)**		North Atlantic region		North Pacific region	
n	**Body length**	Range	Source	Range	Source
2	**495, 569**	550-610	(1)	580-610	(2)

(1) Christensen, 1984; (2) Bigg, 1982

Table 3-17 Gestation period (day) for killer whale in captivity.

North Atlantic region **(Present study)**			North Atlantic & North Pacific regions			
n	**Mean**	**Range**	*n*	Mean	Range	Source
8	**536**	**507-551**	2	515	509-520	(1)
			7	515	508-522	(2)
			10	517	468-539	(3)
			—	530	466-561	(4)
			12	536	509-563	(5)
			33	532	473-567	(6)

(1) Walker *et al*., 1988; (2) Asper *et al*., 1992; (3) Duffield *et al*., 1995; (4) O'Brien and Robeck, 2010; (5) Robeck and Nollens, 2013; (6) Robeck *et al*., 2015

Table 3-18 Nursing period (month) for killer whale in captivity.

North Atlantic region (Present study)			North Atlantic region			North Atlantic & North Pacific regions		
n	**Mean**	**Range**	*n*	Range	Source	*n*	Range	Source
6	**21.6**	**13.7-25.8**	2	18-24	(1)	1	18	(2)
						―	15-24	(3)

(1) Kastelein *et al*., 2003; (2) Asper *et al*., 1992; (3) Robeck *et al*., 2001

Table 3-19 Calving interval (year) for killer whale in captivity and wild.

Captivity							Wild							
North Atlantic region **(Present study)**			North Atlantic & North Pacific regions				North Atlantic region				North Pacific region			
n	**Mean**	**Range**	*n*	Mean	Range	Source	*n*	Mean	Range	Source	*n*	Mean	Range	Source
4	**2.9**	**2.3-3.7**	7	2.9	2.6-3.1	(1)	25	5.0	3-14	(2)	75	5.1	2-12	(3)
			4	3.3	2.7-4.8	(4)					150	5.1	3-9	(5)
			24	4.0	1-10	(6)					139	4.9	3-7	(7)
											174	4.9	1-14	(6)

(1) Asper *et al*., 1992; (2) Kuningas *et al*., 2014; (3) Olesiuk *et al*., 1990; (4) Duffield *et al*., 1995; (5) Olesiuk *et al*., 2005; (6) Robeck *et al*., 2015; (7) Matkin *et al*., 2013

3－4－7　成長

シャチはエコタイプによって形態が異なり、体長にも差があることが知られている（NOAA, 2011; Jefferson *et al.*, 2015）。本研究に用いた個体は、東部北大西洋タイプ 1 のエコタイプと考えられ、Christensen（1982, 1984）によると、性成熟体長は、オス 550－610cm、メス 460－520cm と報告されている。また、Foote *et al.* (2009）によると、オス成獣の平均体長は 630cm で最大体長は 650cm としている。Christensen（1982, 1984）は、成長曲線式を求めていないので、グラフから読みとると、おおよその最終体長はそれぞれ 670cm、550cm であった。本研究では、個体ごとの成長曲線式を求め､そのうち性成熟に達したオスの最終体長は､創始個体である KFM1 が 651cm、KFM2 が 597cm であり、両頭の差は 54cm であった。また、死亡時の実測体長は、KFM1 が 661cm、KFM2 が 577cm で、両頭の差は 84cm であった。この 2 頭は性成熟達成時には、それぞれ 569cm、495cm とすでに差があり、Christensen（1982, 1984）のグラフでは、22 歳で 670cm と 580cm の個体が認められることより、両個体の差は正常範囲の個体差によるものと推測された。一方、メスの創始個体 KFF1 と KFF2 の最終体長はそれぞれ 568、521cm、性成熟に達した繁殖個体 3 頭の最終体長は 523、541、540cm でほぼ同様の成長経過であったと考えられた。

第4章 総合考察

野生での情報が少ないタイヘイヨウセイウチとシャチに関して、飼育下での長期間にわたる詳細な観察により、生物学的特性値、特に出産間隔、妊娠期間、授乳期間、性成熟などの繁殖特性値や新生子の成長に関する詳細な情報を得ることができ、野生個体の解剖学的研究や個体識別を用いた観察を中心とした生態研究からでは得ることが困難な情報を補完する上で、飼育下における海産哺乳類研究が有用であることが明らかとなった。

本研究を含む飼育下研究と野生下研究の精度に関する分析の比較を Table 4-1、4-2 に示した。

セイウチの繁殖と成長に関する飼育下研究は進んでおらず、本研究が唯一の研究報告と考えられ、本研究を通して得られた妊娠期間、授乳期間、出産間隔に関しては、有意な情報が得られたと考えられた。性成熟に関して最も精度の高い情報は、内分泌学的研究と解剖学的研究と考えられ、今後は、飼育個体を用いた内分泌学的研究の発展が期待される。また、オスの社会的成熟に関しては、今後の課題と考えられた。

シャチの繁殖と成長に関する飼育下研究は、アメリカ・シーワールドにおける先行研究と鴨川シーワールドにおける先行研究および本研究があるが、野生個体に関する研究、特に個体識別を用いた観察を中心とした研究よりも、有意な情報が得られたと考えられた。特に性成熟に関する飼育下における内分泌学的研究は、本種の繁殖特性を知る上で有用である。一方、飼育環境での妊娠率の高さや飼育管理上の制約もあり、より精度の高い情報を得るためには、野生下での観察と飼育下での情報を総合的に集約する必要があると考えられた。

海産哺乳類研究は、捕鯨による調査など捕獲個体を用いた基礎的な研究結果の蓄積により発展してきた。近年、シャチやハンドウイルカ *Tursiops truncatus* など鯨類を対象とした野外観察を中心とした非致死的手法による研究が進んできているが、これらの解析には、捕獲個体や飼育個体から得られたデータが応用されている。

飼育下の閉鎖環境が野生での社会を正確に再現することは不可能である。しかし、飼育施設の改善や、飼育・医療技術の発展にともない、近年、飼育下海産哺乳類の生存率が向上し、シャチでは野生個体とほぼ同様、ハンドウイルカでは野生個体よりも高い生存率を示す施設も出現している（Venn-Watson *et al.*, 2011; Robeck *et al.*, 2015）。このことにより、長期飼育をした個体や年齢が確実に把握できる個体を用いた精度の高い研究が可能になってきている。また、本研究にも用いたオペラント条件付けによるトレーニングを活用する方法は、非侵襲的研究手法

でもあり、技術の進歩により、体重、体長の計測や各部位の外部計測、体温測定、血液、乳汁、尿、便、唾液、精液、膣スメアなどの採取、超音波画像検査やレントゲン撮影が可能となり、健康管理に応用するだけではなく、個体を対象とした長期間モニタリングにより精度の高い内分泌学的研究や繁殖生理・生態、形態、行動などに関する研究が可能になってきている（Ramirez 1994; Robeck *et al*., 2002; Brando, 2010; O'Brien and Robeck, 2010b）。

これらの飼育下での研究は、鯨類では進んでいて、血液や尿によるホルモン動態、生殖腺の超音波画像診断による飼育個体の研究により、本研究結果以外では、ハンドウイルカ：排卵周期・妊娠期間・初排卵（妊娠）年齢・オスの生理学的性成熟年齢・繁殖期（Urian *et al*., 1996; Robeck *et al.*, 2005; O'Braien and Robeck, 2006, 2010b）、ミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus*：排卵周期・妊娠期間・オスの生理学的性成熟年齢・繁殖期（Brook, 2001; Yuen *et al*., 2009; O'Braien and Robeck, 2010b）、シナウスジロイルカ *Sousa chinensis*：排卵周期・妊娠期間・繁殖期（Brook *et al*., 2004）、カマイルカ *Lagenorhynchus obliquidens*：排卵周期・妊娠期間・繁殖期（Dalton *et al*., 2005; Robeck *et al*., 2009; O'Braien and Robeck, 2010b）、オキゴンドウ *Pseudorca crassidens*：妊娠期間・初排卵（妊娠）年齢・繁殖期（Atkinson *et al*., 1999; Robeck *et al*., 2001; O'Braien and Robeck, 2010b）、ベルーガ *Delphinapterus leucas*：排卵周期・妊娠期間・初排卵（妊娠）年齢・オスの生理学的性成熟年齢・繁殖期（Robeck *et al*., 2005, 2010; O'Braien *et al*., 2008; Katsumata, 2010; O'Brien and Robeck, 2010a, 2010b）、ネズミイルカ *Phocoena phocoena*：排卵周期・初排卵年齢・繁殖期（Arai *et al*., 2017）などの生物学的特性値が明らかになってきている。これらは、限定された施設での結果であるが、今後、施設数や個体数が増えることにより、さらに未着手の項目も含めて精度の高い研究が実施可能である。また、日本の水族館ではこれらの種以外に、スナメリ *Neophocaena asiaeorientalis*、ハナゴンドウ *Grampua griseus* も数園館で飼育されているので、今後の発展が期待される。

Boyd *et al.*（1999）は、鰭脚類の繁殖に関するレビューの中で、鰭脚類の繁殖に関する研究は資源生物学上重要であるが、その研究には長時間を必要とし、繁殖特性値、特に妊娠率や性成熟年齢に関する情報が少なく、それには個体レベルの長期研究が必要であるとしている。セイウチを含め、極域に生息する鰭脚類の生物学的特性に関する研究は、地理的な制限があるため困難である。極域ではないが、日本周辺に生息する 5 種のアザラシ類のうち 4 種は流氷上で繁殖するため、繁殖特性値に関する情報が少ない。日本の水族館で最も多く飼育されているアザラシは、流氷上で繁殖するゴマフアザラシ *Phoca largha* で、飼育下繁殖も進んでいるので、今後、飼育下での研究が期待される。

Robeck *et al*.（2001）によると、鰭脚類の繁殖特性値においては、着床遅延に関する情報が少ないとしている。Kiyota *et al*.（1999）は、飼育下のキタオットセイに関する研究で、ホルモン濃度から着床遅延期間を明らかにしたが、妊娠との関連が不明確である。例数が少ないため、今後、さらに精度を高める必要があるが、トレーニングによるセイウチの血液や尿を用いたホルモン測定から、セイウチの妊娠診断や着床遅延に関する研究が進められており（勝俣、未発表)、今後は、本研究結果では得られなかった、より正確な繁殖に関するモニタリングが可能と考えられる。

血液採取自体が鯨類ほど容易ではなく、トレーニングにも危険がともなうため、トレーニングを用いた標本を採取する手法は、鰭脚類では鯨類ほどは発展していない。しかし、飼育下のトド *Eumetopias jubatus* を対象としたトレーニングにより採取した血液を用いた研究報告（Mellish *et al*., 2006）や 飼育下のカリフォルニアアシカ *Zalophus californianus* のホルモン動態に関する研究報告（Greig *et al.*, 2007）もあるので、日本の水族館で多く飼育され、繁殖も進んでいるトドやカリフォルニアアシカにおいても、鯨類のような精度の高い飼育下研究に発展することが期待される。

本研究でも用いた血液や尿中のホルモン濃度測定は信頼性の高い情報であり、O'Brien and Robeck（2010b）は、繁殖生物学上の理解を向上させるためには、飼育下の研究は不可欠であり、鯨類の野生個体群管理にも応用できるとしている。1970 年よりアメリカのフロリダ州で野生のハンドウイルカを対象に実施されている Sarasota Dolphin Research Program では、捕獲した個体の外部計測や血液採取を短時間で実施し、これまでは飼育下でしか得られなかった情報を野生個体から収集し、その後は野生へもどす非致死的研究が 1980 年代より続けられ、本種の生物学上の理解に成果が上がっている（Wells, 2009)。また、飼育下の研究で発展してきたホルモン濃度測定は、タイセイヨウセミクジラ *Eubalaena glacialis*、コククジラ *Eschrichtius robustus*、ザトウクジラ *Megaptera novaeangliae*、ミンククジラ *Balaenoptera acutorostrata* などのヒゲクジラ類やヒレナガゴンドウ *Globicephala melas*、ハンドウイルカの野生個体から非致死的に採集した標本を用いた研究にも応用されはじめている（Mansour *et al.*, 2002; Rolland *et al.*, 2005; Hunt *et al.*, 2006; Hogg *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2011）。

Wells（2009）は、飼育下研究の利点として、トレーニング技術を用い、特定個体を対象とした長期にわたる研究が可能であり、水中観察が可能な研究環境は、情報を収集する上で有効としている。また、Norris *et al.*（1994）によるハシナガイルカ *Stenella longirostris* の研究を例に、飼育個体と野生個体、両研究がイルカ類の生物学研究には重要としている。

飼育環境を整備し飼育技術をより向上させ、多くの個体を出生から寿命を全うするまで長期間飼育し、この間に多くの生物学的情報を収集し、飼育下の研究をより充実させ、野生での研究を補完し、海産哺乳類研究に寄与することが水族館の使命のひとつと考えている。

Table 4-1 Validities on reproductive parameters of walrus in captivity and wild.

	Captivity		Wild
	Present study		
Gestation period	**H**	L	M
Nursing period	**H**	L	L
Calving interval	**H**	–	L
Male sexual maturity	**M**	–	H
Male social maturity	**L**	–	M
Female sexual maturity	**M**	H	H

H: High M: Medium L: Low

Table 4-2 Validities on reproductive parameters of killer whale in captivity and wild.

	Captivity		Wild	
	Present study		Capture	Identification
Gestation period	**H**	H	–	–
Nursing period	**H**	L	–	–
Calving interval	**H**	H	–	L
Male sexual maturity	**M**	L	L	L
Female sexual maturity	**H**	H	H	L

H: High M: Medium L: Low

第5章 謝辞

本研究をとりまとめるにあたり、終始ご指導ご鞭撻をいただいた東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科の加藤秀弘教授に心より感謝の意を表する。

また、本稿のご校閲の労をとられ、ご指導をいただいた東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科の櫻本和美教授、同研究科鈴木秀和教授、同研究科鈴木直樹准教授、同研究科中村玄助教に深く感謝申し上げる。本稿をとりまとめるにあたり、ご助言をいただいた東京農工大学田谷一善名誉教授に厚く御礼申し上げる。

本研究に対しご協力をいただいた名古屋港水族館日登弘館長をはじめ、飼育展示第三課の皆様ならびに東京海洋大学鯨類学研究室の皆様に厚く御礼申し上げる。

本研究を進めるにあたり、ご支援、ご指導をいただいた沖縄美ら海水族館内田詮三名誉館長に心より御礼申し上げる。

鴨川シーワールド勝俣浩館長、勝俣悦子獣医、大澤彰久課長、中野良昭課長、金野征記課長、齋藤純康課長、宮川裕道マネージャー、武津かほり獣医をはじめ、飼育部門の皆様に心より御礼申し上げる。鴨川シーワールドの初代館長であった、鳥羽山照夫博士により築かれた、鴨川シーワールドの飼育・調教技術を基礎とする長期飼育と繁殖結果、ならびに博士のご指導により培われた鴨川シーワールドの研究に対する情熱と使命感がなければ、本研究を完遂することはできなかった。鳥羽山博士をはじめ、鴨川シーワールドの関係者の皆様に心より御礼申し上げる。

第6章 引用文献

Allen, J.A. 1880. History of North American Pinnipeds: A Monograph of the Walruses, Sea-Lions, Sea-Bears and Seals of North America. U. S. Geological and Geographical Survey of the Territories, Miscellane Publications. No.12. Governmental Printing Office, Washington, D.C., 784 pp.

American Society of Mammalogists. 1967. Standard measurements of seals. Journal of Mammalogy 48: 459-462.

Andrews, B. and T.R. Robeck. 2016. SeaWorld's killer whale program: a highly successful ex-situ megafauna breeding program and the future of zoological scientific endeavors with this increasingly threatened species. WAZA News. 3: 10-13.

荒井一利. 2010. 鰭脚類の飼育. 海獣水族館－飼育と展示の生物学 （村山司・祖一誠・内田詮三, 編）, pp. 92-106. 東海大学出版会, 秦野.

荒井一利. 2014. 哺乳類－鯨類・食肉類・海牛類. 日本の水族館（内田詮三・荒井一利・西田清徳, 著）, pp. 33-62. 東京大学出版会, 東京.

Arai, K., G. Nakamura, Y. Maeda, E. Katsumata, H. Katsumata, K. Taya and H. Kato. 2017. Growth and reproductive activity of a captive female harbor porpoise（*Phocoena phocoena*）from Japanese water. Open Journal of Animal Sciences 7: 305-314.

Asdell, S.A. 1964. Patterns of Mammalian Reproduction. Second Edition. Cornell University Press, Ithaca, NY. 670 pp.

Asper, E.D. and L.H. Cornell. 1977. Live capture statistics of killer whales (*Orcinus orca*) 1961-1976 in California, Washington and British Columbia. Aquatic Mammals 5: 21-26.

Asper, E.D., B.A. Andrews, J.E. Antrim and W.G. Young. 1992. Establishing and maintaining successful breeding programs for whales and dolphins in a zoological environment. IBI REPORTS 3: 71-84.

Asper, E.D., W.G. Young and M.T. Walsh. 1988. Observations on the birth and development of a captive-born killer whale. International Zoo Yearbook. 27: 295-304.

Atkinson, S., C. Combelles, D. Vincent, P. Nachtigall, J. Pawloski and M. Breese. 1999. Monitoring of progesterone in captive female false killer whales, *Pseudorca crassidens*. General and Comparative Endocrinology 115: 323-332.

Balcomb, K.C., J.R. Boran and S.J. Heimlich. 1982. Killer whales in greater Puget Sound. Reprts of the International Whaling Commission 32: 681-685.

Barrett-Lennard, L.G. and G.M. Ellis. 2001. Population structure and genetic variability in northeastern Pacific killer whales: Toward an assessment of population viability. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2001/065. 35 pp.

Berzin, A.A. and V.L. Vladimorov. 1983. Novyi vid kosatki (Cetacea, Delphinidae) iz vod Antaktiki. Zoologicheskii Zhurnal 62: 287-295. (In Russian.)

Bigg, M.A. 1982. An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. Reports of the International Whaling Commission 32: 655-666.

Bigg, M.A., G.M. Ellis, J.K.B. Ford and K.C. Balcomb. 1987. Killer Whales: A Study of Their Identification, Genealogy and Natural History in British Columbia and Washington State. Phantom Press, Nanaimo, BC, 79 pp.

Bigg, M.A., I.B. MacAskie and G. Ellis. 1976. Abundance and movements of killer whales off eastern and southern Vancouver Island with comments on management. Arctic Biological Station, Department of Fisheries and Environment, Ste Anne-de-Bellevue, Quebec.

Born, E.W. 1990. Distribution and numbers of Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus)* in Greenland. In (F.H. Fay, B.P. Kelly and B.A. Fay, eds.) Report of an International Workshop, 26-30 March 1990. Seattle, Washington, U.S.A. Final Report to the U.S. Marine Mammal Commission, Contract T 68108850.

Born, E.W. 2001. Reproduction in female Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) from north-west Greenland. Journal of Zoology, London. 255: 165-174.

Born, E.W. 2003. Reproduction in male Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) from the north water (N. Baffin Bay). Marine Mammal Science 19(4): 819-831.

Boyd, I.L., C. Lockyer and H.D. Marsh. 1999. Reproduction in marine mammals. In (J.E. Reynolds III and S.A. Rommel, eds.) Biology of Marine Mammals, pp. 218-286. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C.

Brando, S.I.C.A. 2010. Advances in husbandry training in marine mammal care programs. International Journal of Comparative Psychology 23: 777-791.

Brook, F.M. 2001. Ultrasonographic imaging of the reproductive organs of the female bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus aduncus*. Reproduction 121: 419-428.

Brook, F.M., R. Kinoshita and K. Benirschke. 2002. Histology of the ovaries of a bottlenose dolphin, *Tursiops aduncus*, of known reproductive history. Marine Mammal Science 18 (2): 540-544.

Brook, F.M., E.H.T. Lim, F.H.C. Chua and B. Mackay. 2004. Assessment of the reproductive cycle of the Indo-Pacific humpback dolphin, *Sousa chinensis* using ultrasonography. Aquatic Mammals 30: 137-148.

Burdin, A.M., E. Hoyt, H. Sato, O.A. Filatova and K.K. Tarasyan. 2004. Resident and transient-type killer whale, *Orcinus orca*, in southeast Kamchatka, Russia. IWC Scientific Committee (SC/56/SM15)

Burgess, K. 1968. The behavior and training of a killer whale. International Zoo Yearbook 8: 202-205.

Christensen, I. 1982. Killer whales in Norwegian coastal waters. Report of the International Whaling Commission 32: 633-642.

Christensen, I. 1984. Growth and reproduction of killer whales, *Orcinus orca*, in Norwegian coastal waters. Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 6: 253-258.

Clark, S.T. and D.K. Odell. 1999a. Nursing parameters in captive killer whales (*Orcinus orca*). Zoo Biology 18: 373-384.

Clark, S.T. and D.K. Odell. 1999b. Allometric relationships and sexual dimorphism in captive killer whales (*Orcinus orca*). Journal of Mammalogy 80: 777-785.

Clark, S.T., D.K. Odell and C.T. Lacinak. 2000. Aspects of growth in captive killer whales (*Orcinus orca*). Marine Mammal Science 16(1): 110-123.

Committee on Taxonomy. 2016. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on May 2016.

Cornell, L.H. 1983. Hematology and clinical chemistry values in the killer whale (*Orcinus orca* l.). Journal of Wildlife Diseases 19: 259-264.

Dahlheim, M.E. 1997. A photographic catalog of killer whales, *Orcinus orca*, from the central Gulf of Alaska to the southeastern Bering Sea. U.S. Department Commerce, NOAA Technical Report NMFS 131. 54 pp.

Dahlheim, M.E., A. Schulman-Janiger, N. Black, R. Ternulo, D. Ellifrit and K.C. Balcomb. 2008. Eastern temperate north Pacific offshore killer whales (*Orcinus orca*): Occurrence, movements, and insights into feeding ecology. Marine Mammal Science 24 (4): 719-729.

Dalton, L.M., H.C. Greger and M. Urby. 2005. Growth and development of 10 Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*). Proceedings of the International Marine Animal Trainers Association 36: 267-271.

de Bruyn, P.J.N., C.A. Tosh and A. Terauds. 2012. Killer whale ecotypes: is there a global model?

Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 88: 62-80.

Doidge, D.W. 1990. Age-lenrth and length-weight comparisons in beluga, *Delphinapterus leucas*. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences 224: 59-68.

Duffield, D.A. and K.W. Miller. 1988. Demographic features of killer whales in oceanaria in the United States and Canada, 1965-1987. Rit Fiskideildar 11: 297-306.

Duffield, D.A., D.K. Odell, J.F. McBain and B. Andrews. 1995. Killer whale (*Orcinus orca*) reproduction at Sea World. Zoo Biology 14: 417-430.

Fay, F.H. 1957. History and the present status of the Pacific walrus population. Transactions of the North American Wildlife Conference 22: 431-445.

Fay, F.H. 1982. Ecology and biology of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. North American Fauna 74: 1-279.

Fay, F.H., L.L. Eberhardt, B.P. Kelly, J.J. Burns and L.T. Quakenbush. 1997. Status of the Pacific walrus population, 1950-1989. Marine Mammal Science 13 (4): 537-565.

Fay, F.H., B.P. Kelly and J.L. Sease. 1989. Managing the explotation of Pacific walruses: a tragedy of delayed response and poor communication. Marine Mammal Science 5 (1): 1-16.

Fay, F.H., G.C. Ray and A.A. Kibal'chich. 1984. Time and location of mating and associated behavior of the Pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* Illigeer. In (F.H. Fay and G.A. Fedoseev, eds.) Soviet-American Cooperative Research on Marine Mammals, Volume 1, Pinnipeds. NOAA Technical Report NMFS 12.

Fernandez, S. and A.A. Hohn. 1998. Age, growth, and calving season of the bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, off coastal Texas. Fish Bull 96: 357-365.

Ferrero, R.C. and W.A. Walker. 1995. Growth and reproduction of the common dolphin, *Delphinus delphis* Linnaeus, in the offshore waters of the north Pacific Ocean. Fishery Bulletin 93: 483-494.

Fisher, K.I. and R.E.A. Stewart. 1997. Summer foods of Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus*, in northern Foxe Basin, Northwest Territories. Canadian Journal of Zoology 75: 1166-1175.

Foote, A.D. 2011. North Atlantic killer whales. Journal of the American Cetacean Society 40: 30-32.

Foote, A.D., J. Newton, S.B. Piertney, E. Willerslev and M.T.P. Gilbert. 2009. Ecological, morphological and genetic divergence of sympatric north Atlantic killer whale population. Molecular Ecology 18: 5207-5217.

Ford, J.K.B. and G.M. Ellis. 1999. Transients: Mammal-Hunting Killer Whales of British Columbia,

Washington, and Southern Alaska. UBC Press and University of Washington Press, Vancouver, BC and Seattle, WA, 96 pp.

Ford, J.K.B., G.M. Ellis, L.G. and K.C. Balcomb. 1994. Killer Whales: The Natural History and Genelogy of *Orcinus orca* in the Waters of British Columbia and Washington. University of British Columbia Press, Vancouver, BC, 102 pp.

Ford, J.K.B., G.M. Ellis, L.G. and K.C. Balcomb. 2000. Killer Whales: The Natural History and Genelogy of *Orcinus orca* in the Waters of British Columbia and Washington. University of British Columbia Press and University of Washington Press, Vancouver, BC and Seattle, WA, 104 pp.

Ford, J.K.B., G.M. Ellis, P.F. Olesiuk and K.C. Balcomb. 2009. Linking killer whale survival and prey abundance: food limitations in the oceans' apex predator? Biology Letters 6: 139-142.

船坂徳子・石名坂豪. 2017. 海棲哺乳類の保全・管理のための調査・解析手法（7）繁殖. 海洋と生物 39 (2): 163-174.

Garlich-Miller, J.L. and R.E.A. Stewart. 1998. Growth and sexual dimorphism of Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in Foxe Basin, Northwest Territories, Canada. Marine Mammal Science 14 (4): 803-818.

Garlich-Miller, J.L. and R.E.A. Stewart. 1999. Female reproductive patterns and growth of Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in Foxe Basin, Northwest Territories, Canada. Marine Mammal Science 15 (1): 179-191.

Garlich-Miller, J., J.G. MacCracken, J. Snyder, R. Meehan, M. Myers, J.M. Wilder, E. Lance and A. Matz. 2011. Status review of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*). U.S. Fish and Wildlife Service, Marine Mammals Management, Anchorage, AK. 155 pp.

五利江重昭. 2001. MS-Excel を用いた成長式のパラメータ推定. SUISANZOSHOKU 49(4): 519-527.

Graig, D.J., K.L. Mashburn, M. Rutishauser, F.M.D. Gulland, T.M. Williamd and S. Atkinson. 2007. Seasonal changes in circulating progesterone and estrogen concentrations in the California sea lion (*Zalophus californianus*). Journal of Mammalogy 88 (1): 67-72.

Griffin, E.I. and D.G. Goldsberry. 1968. Note on the capture, care and feeding of the killer whale. International Zoo Yearbook 8: 206-208.

Guarino, S., Hill, H.M. and J. Sigman. 2017. Development of sociality and emergence of independence in a killer whale (*Orcinus orca*) calf from birth to 36 months. Zoo Biology 36: 11-20.

Hoelzel, A.R. and G.A. Dover. 1991. Genetic differentiation between sympatric killer whale populations. Journal of Heredity 66: 191-195.

Hoelzel, A.R., M. Dahlheim and S.J. Stern. 1998. Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the eastern north Pacific and genetic differentiation between foraging specialists. Journal of Heredity 89: 121-128.

Hogg, C.J., T.L. Rogers, A. Shorter, K. Barton, P.J.O. Miller and D. Nowacek. 2009. Determination of steroid hormones in whale blow: it is possible. Marine Mammal Science 25 (3): 605-618.

Hunt, K.E., R.M. Rolland, S.D. Kraus and S.K. Wasser. 2006. Analysis of fecal glucocorticoids in the north Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). General and Comparative Endocrinology 148 (2): 260-272.

International Whaling Commission. 1980. Report of the workshop. Reports of the International Whaling Commission (Special Issue 3, Age Determination of Toothed Whales and Sirenians): 1-50.

Jefferson, T.A., M.A. Webber and R.L. Pitman. 2015. Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification, Second Edition. Academic Press/Elsevier, London. 608 pp.

環境省動植物園等公的機能推進方策のあり方検討会. 2014. 動植物園等の公的機能推進方策のあり方について 平成 25 年度報告書.

Kastelein, R.A. 2009. Walrus *Odobenus rosmarus*. In (W.F. Perrin, B. Wursig and J.G.M. Thewissen, eds.) Encyclopedia of Marine Mammals, Second Edition, pp. 1212-1217. Academic Press/Elesvier, London.

Kastelein, R.A., I.V.D. Belt, N. Jennings and R.D. Kruijf. 2015. Behavior and body mass changes of a mother and calf Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) during the suckling period. Zoo Biology 34: 9-19.

Kastelein, R.A., W.J.C. Klasen, J. Postma, H. Boer and P.R. Wiepkema. 2003. Food consumption, growth and food passage time in Pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* pups at Herderwijk marine mammal park. International Zoo Year Book 38: 192-203.

Kastelein, R.A., N.M. Schooneman and P.R. Wiepkema. 2000. Food consumption and body weight of captive Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*). Aquatic Mammals 26 (3): 175-190.

粕谷俊雄. 2011. イルカ－小型鯨類の保全生物学. 東京大学出版会, 東京, 640 pp.

加藤秀弘・中村玄・服部薫. 2016. 鯨類海産哺乳類学［第三版］. 生物研究社, 東京, 148 pp.

勝俣悦子. 2008. 飼育下におけるシャチの繁殖. 海洋と生物 30 (1): 50-57.

Katsumata, E. 2010. Study on reproduction of captive marine mammals. Journal of Reproduction and Development 56: 1-8.

King, J.E. 1983. Seals of the World. Second Edition. Oxford University Press, Oxford, 240 pp.

Kinoshita, K., M. Kiwata, R. Kuwano, N. Sato, T. Tanaka, M. Nagata, H. Taira and H. Kusunoki. 2012. Temporal association of serum progesterone concentrations and vaginal cytology in walruses (*Odobenus rosmarus*). Theriogenology 77: 933-939.

Kiyota, M., Y. Yamaguchi, F. Nishikawa and K. Kohyama. 1999. Cytological changes in vaginal smear and epithelium associated with the reproductive cycle in northern fur seal, *Callorhinus ursinus*. Bulletin of the National Research Institute of Far Seas Fisheries 36: 17-25.

Knutsen, L.O. and E.W. Born. 1994. Body growth in Atlantic walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*). Journal of Zoology, London 234: 371-385.

幸島司郎・小林洋美・久世濃子・関口雄祐・荒井一利・酒井麻衣・岩崎真里・松林尚志・喜安薫. 2008. 飼育個体の観察から何がわかるか？－サル, イルカ, マメジカ, サイの事例から. 哺乳類科学 48(1): 159-167.

Krahan, M.M., M.J. Ford, W.F. Perrin, P.R. Wade, R.P. Angliss, R.P. Hanson, B.L. Taylor, G.M. Ylitalo, M.E. Dahlheim, J.E. Stein and R.S. Waples. 2004. 2004 status review of southern resident killer whales (*Orcinus orca*) under the Endangered Species Act. NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-62, U.S. Depatment of Commerce, Seattle, Washington.

Krahan, M.M., P.R. Wade, S.T. Kalinowski, M.E. Dahlheim, B.L. Taylor, M.B. Hanson, G.M. Ylitalo, R.P. Angliss, J.E. Stein and R.S. Waples. 2002. Status review of southern resident killer whales (*Orcinus orca*) under the Endangered Species Act. NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-54, U.S. Depatment of Commerce, Seattle, Washington.

Krylov, V.I. 1970. Size-weight characteristics as indicators of age-sex dimorphism of the Pacific walrus. Byulletin Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii 75: 18-24.（In Russian.）

Kuczaj, S.A.II. 2010. Research with captive mammals is important: an introduction to the special issue. International Journal of Comparative Psychology 23 (3): 225-226.

Kuningas, S., T. Simila and P.S. Hammond. 2014. Population size, survival and reproductive rates of northern Norwegian killer whales（*Orcinus orca*）in 1986-2003. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 94 (6): 1277-1291.

LeDuc, R.G., K.M. Robertson and R.L. Pitman. 2008. Mitcondrial sequence divergence among Antarctic killer whale ecotypes in consistent with multiple species. Biological Letters 4: 426-429.

Mansfield, A.W. 1958. The biology of the Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus) in the eastern Canadian Arctic. Fisheries Research Board of Canada Manuscript Report Series in Biology 653. 146 pp.

Mansour, A.A.H., D.W. McKay, J. Lien, J.C. Orr, J.H. Banoub, N. Oien and G. Stenson. 2002. Determination of pregnancy status from blubber samples in minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*). Marine Mammal Science 18 (1): 112-120.

Matkin, C.O. and S. Leatherwood. 1986. General biology of the killer whale, *Orcinus orca*: a synopsis of knowledge. In (B.C. Kirkevold and J.S. Lockard, eds.) Behavioral Biology of Killer Whales. pp. 35-68. Alan R. Liss, New York, NY

Matkin, C.O., G. Ellis, P. Olesiuk and E. Saulitis. 1999. Association patterns and inferred genealogies of resident killer whales, *Orcinus orca*, in Prince William Sound, Alaska. Fishery Bulletin 97: 900-919.

Matkin, C.O., J.W. Testa, G.M. Ellis and E.L. Saulitis. 2013. Life history and population dynamics of southern Alaska resident killer whales (*Orcinus orca*). Marine Mammal Science 30 (2): 460-479.

McLaren, I.A. 1993. Growth in pinnipeds. Biological Review 68: 1-79.

Mellish, J.E., D.G. Calkins, D.R. Christen, M. Horning, L.D. Rea and S.K. Atkinson. 2006. Temporary captivity as a research tool: Comparehensive study of wild pinnipeds under controlled conditions. Aquatic Mammals 32: 58-65.

Mikhalev, Y.A., M.V. Ivashin, V.P. Savusin and F.E. Zelenaya. 1981. The distribution and biology of killer whales in the southern hemisphere. Report of the International Whaling Commission 31: 551-566.

Millor, D.J., S. Hunt and M. Gusset. (eds). 2015. Caring for Wildlife: The World Zoo and Aquarium Animal Welfare Strategy. WAZA Executive Office, Gland, 87 pp.

Morin, P.A., F.A. Frederick, A.D. Foote, J. Vilstrup, E.E. Allen, P. Wade, J. Durban, K. Parsons, R. Pitman, L. Li, P. Bouffard, S. C. A. Nielsen, M. Rasmussen, E. Willerslev. M.T. P. Gilbert and T. Harkins. 2010. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species. Genome Research 20: 908-916.

Morisaka, T., S. Kohsima, M. Yoshioka, M. Suzuki and F. Nakahara. 2010. Recent studies on captive cetaceans in Japan: working in tandem with studies on cetaceans in the wild. International Journal

of Comparative Psychology 23 (4): 644-663.

Myrick, A.C., P.K. Yochem and L.H. Cornell. 1988. Toward calibrating dental layers in captive killer whales by use of tetracycline levels. Rit Fiskideildar 11: 285-296.

Neiwert, D. 2015. Of Orcas and Men. Overlook Press, New York, NY. 305 pp.

日本動物園水族館協会. 2017. セイウチ国内血統登録 (2015). （公社）日本動物園水族館協会, 東京. 7 pp.

日本動物園水族館協会飼育ハンドブック編集委員会（編）. 2010. 新・飼育ハンドブック　水族館編　第 5 集　施設管理と運用・飼育施設における危機管理・トレーニング. （社）日本動物園水族館協会, 東京. 160 pp.

Nishiwaki, M. and C. Handa. 1958. Killer whales caught in the coastal waters off Japan for recent 10 years. Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo 13: 85-96.

NOAA (National Oceanic and Atmospheric Association). 2011. Killer whale, ecotypes and forms poster. Accessed February 2018 at: https://swfsc.noaa.gov/mmtd-killerwhale/

Norris, K.S., B. Wursig, R.S. Wells, M. Wursig, S.M. Brownlee, C.M. Johnson and J. Solow. 1994. The Hawaiian Spinner Dolphin. The Regents of the University of California, CA. 408 pp.

O'Brien, J.K. and T.R, Robeck. 2006. Development of sperm sexing and associated assisted reproductive technology for sex pre-selection of captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Reproduction Fertility and Development 18: 319-329.

O'Brien, J.K., K.J. Steinman, T. Schmitt and T.R. Robeck. 2008. Semen collection, characterization and artificial insemination in the beluga (*Delphinapterus leucas*) using liquid-stored spermatozoa. Reproduction Fertility and Development 20: 770-783.

O'Brien, J.K. and T.R. Robeck. 2010a. Preservation of beluga (*Delphinapterus leucas*) spermatozoa using a trehalose-based cryodiluent and directional freezing technology. Reproduction Fertility and Development 22: 653-663.

O'Brien, J.K. and T.R. Robeck. 2010b. The value of *ex situ* cetacean populations in understanding reproductive physiology and developing assisted reproductive technology for *ex situ* and *in situ* species management and conservation efforts. International Journal of Comparative Psychology 23 (3): 227-248.

Olesiuk, P.F., G.M. Ellis and J.F.B. Ford. 2005. Life history and population dynamics of northern resident killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. DFO Canadian Science Advisory Secretariat

Research Document 2005/045. 75 pp.

Olesiuk, P.F., M.A. Bigg and G.M. Ellis. 1990. Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12: 209-242.

大隅清治. 1974. クジラの資源について. 海洋学講座 13 資源生物論（西脇昌治, 編）, pp. 138-156. 東京大学出版会, 東京.

大隅清治. 1971. 大型鯨類の飼育を成功させよう. 鯨研通信 242: 85-91.

大隅清治. 2000. 21 世紀の鯨の夢. 鯨研通信 408: 1-7.

Parsons, K.M., J.W. Durban, A.M. Burdin, V.N. Burkanov, R.L. Pitman, J. Barlow, L.G. Barrett-Lennard, R.G. LeDuc, K.M. Robertson, C.O. Matkin and P.R. Wade. 2013. Geographic patterns of genetic differentiation among killer whales in the northern north Pacific. Journal of Heredity 104(6): 737-754.

Perez, S., A. Garcia-Lopez, R. De Stepanis. J. Gimenez, S. Garcia-Tiscar, P. Verborgh, J.M. Mancera and G. Martinez-Rodriguez. 2011. Use of blubber levels of progesterone to determine pregnancy in free-ranging live cetaceans. Marine Biology 158: 1677-1680.

Perrin, W.F. and J.R. Henderson. 1984. Growth and reproductive rates in two populations of spinner dolphins, *Stenella longirostris*, with different histories of exploitation. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6: 417-430.

Perrin, W.F. and S.B. Reilly. 1984. Reproductive parameters of dolphins and small whales of the family Delphinidae. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6: 97-134.

Pitman, R.L. and P. Ensor. 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. Journal of Cetacean Research and Management 5 (2): 131-139.

Pitman, R. 2011. Antarctic killer whales: top of the food chain at the bottom of the world. Journal of the American Cetacean Society 40: 39-45.

Pitman, R.L., J.W. Durban, M. Greenfelder, C. Guinet, M. Jorgensen, P.A. Olson, J. Plana, P. Tixier and J.R. Towers. 2010. Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters. Polar Biology 34: 303-306.

Ramirez, K. 1999. Animal Training: Successful Animal Management through Positive Reinforcement. Shedd Aquarium, Chicago, IL, 578 pp.

Read, A.J. and D.E. Gaskin. 1990. Changes in growth and reproduction of harbor porpoises, *Phocoena*

phocoena, from the Bay of Fundy. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 2158-2163.

Read, A.J., R.S. Wells, A.A. Hohn and M.D. Scott. 1993. Patterns of growth in wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Journal of Zoology 231: 107-123.

Reaves, R.R. and J.G. Mead. 1999. Marine mammals in captivity. In (J.R. Twiss, Jr. and R.R. Reeves, eds.) Conservation and Management of Marine Mammals. pp. 412-436. Smithonian Institution Press, Washington, D.C.

Rice, D.W. 1988. Marine mammals of the world. Systematics and distribution. Society for Marine Mammalogy Special Publication 4: 1-231.

Riesch, R., L.G. Barrett-Lennard, G.M. Ellis, J.K.B. Ford and V. B. Deecke. 2012. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? Biological Journal of the Linnean Society 106 (1): 1-17.

Robeck, T.R., S.L. Monfort, P.P. Calle, J.L. Dunn, E. Jensen, J.R. Boehm, S. Young and S.T. Clark. 2005. Reproduction, growth and development in captive beluga (*Delphinapterus leucas*). Zoo Biology 24: 29-49.

Robeck, T.R., K.J. Steinman, M. Yoshioka, E. Jensen, J.K. O'Brien, E. Katsumata, C. Gili, J.F. McBain, J. Sweeney and S.L. Monfort. 2005. Estrous cycle characterization and artificial insemination using frozen-thawed spermatozoa in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncates*). Reproduction 129 (5): 659-674.

Robeck, T.R. and S.L. Monfort. 2006. Characterization of male killer whale (*Orcinus orca*) sexual maturation and reproductive seasonality. Theriogenology 66: 242-250.

Robeck, T.R. and H.H. Nollens. 2013. Hematological and serum biochemical analyses reflect physiological challenges during gestation and lactation in killer whales (*Orcinus orca*). Zoo Biology 32: 497-509.

Robeck, T.R., S. Atkinson and F. Brook. 2001. Reproduction. In (L. Dierauf and F. Gulland, eds.) CRC Handbook in Marine Mammal Medicine, Second Edition, pp. 193-236. CRC Press, Boca Raton, FL.

Robeck, T.R., S.A. Gearhart, K.J. Steinman, E. Katsumata, J.D. Loureiro and J.K. O'Brien. 2011. In vitro sperm characterization and development of a sperm cryopreservation method using directional solidification in the killer whale (*Orcinus orca*). Theriogenology 76: 267-279.

Robeck, T.R., J.K. O'Brien and D.K. Odell. 2009. Captive breeding. In (W.F. Perrin, B. Wursig and J.G.M. Thewissen, eds.) Encyclopedia of Marine Mammals, Second Edition, pp. 178-183. Academic Press/Elesvier, London.

Robeck, T.R., K.J. Steinman, G.A. Montano, E. Katsumata, S. Osborn, L. Dalton, J.L. Dunn, T. Schmitt, T. Reiderson and J.K. O'Brien. 2010. Deep intra-uterine artificial inseminations using cryopreserved spermatozoa in beluga *(Delphinapterus leucas*). Theriogenology 74 (6): 989-1001.

Robeck, T.R., K.J. Steinman, K. Ramirez, M. Greenwell, B.W. Van, M. Yoshioka, E. Katsumata, L. Dalton, S. Osborn and J.K. O'Brien. 2009. Seasonality, estrous cycle characterization, estrus synchronization, semen cryopreservation and artificial insemination in the Pacific white-sided dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*). Reproduction 138 (2): 391-405.

Robeck, T.R., A.L. Schneyer, J.F. McBain, L.M. Dalton, M.T. Walsh, N.M. Czekala and D.C. Kraemer. 1993. Analysis of urinary immunoreactive steroid metabolites and gonadotropins for characterization of estrous cycle, breeding period, and seasonal estrous activity of captive killer whales (*Orcinus orca*). Zoo Biology 12: 173-187.

Robeck, T.R., K.J. Steinman, S. Gearthart, T.R. Reidarson, J.F. McBain and S.L. Monfort. 2004. Reproductive physiology and development of artificial insemination technology in killer whales (*Orcinus orca*). Biology of Reproduction 71 (2): 650-660.

Robeck, T.R., K. Willis, M.R. Scarpuzzi and J.K. O'Brien. 2015. Comparisons of life-history parameters between free-ranging and captive killer whale (*Orcinus orca*) populations for application toward species management. Journal of Mammalogy 96 (5): 1055-1070.

Robeck, T.R., K. Willis, M.R. Scarpuzzi and J.K. O'Brien. 2016. Survivorship pattern inaccuracies and inappropriate anthropomorphism in scholarly pursuits of killer whale (*Orcinus orca*) life history: a response to Frank *et al.* (2016). Journal of Mammalogy 97 (3): 899-905.

Rolland, R.M., K.E. Hunt, S.D. Kraus and S.K. Wasser. 2005. Assessing reproductive status of right whales (*Eubalaena glacialis*) using fecal hormone metabolites. General and Comparative Endocrinology 142 (3): 308-317.

Scheffer, V.B. 1958. Seals, Sea Lions, and Walruses, A Review of the Pinnipedia. Stanford University Press, Stanford, CA. 179 pp.

Stewart, R.E.A. and D.M. Lavigne. 1984. Energy transfer and female condition in nursing harp seals *Phoca groenlandica*. Journal of Mammalogy 61: 670-680.

Taylor, R.L. and M.S. Udevitz. 2015. Demography of the Pacific walrus（*Odobenus rosmarus divergens*）: 1974-2006. Marine Mammal Science 31(1): 231-254.

鳥羽山照夫. 2002. 鯨類飼育の歴史と今後の展望. 動物園水族館雑誌 43 (2): 35-44.

Triggs, L. 2013. Establishing Endocrine and Behavioral Parameters of Reproduction in Pacific Walrus (*Odobenus rosmarus divergens*). MSc thesis. University of Washington. 217 pp.

内田詮三. 2006. 研究. 新・飼育ハンドブック　水族館編　第 4 集　展示・教育・研究・広報 （日本動物園水族館協会教育指導部, 編）, pp. 151-158. 日本動物園水族館協会, 東京.

内田詮三. 2014. 水族館とはなにか. 日本の水族館（内田詮三・荒井一利・西田清徳, 著）, pp. 1-32. 東京大学出版会, 東京.

Urian, K.W., D.A. Duffield, A.J. Read, R.S. Wells and E.D. Shell. 1996. Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Journal of Mammalogy 77: 394-403.

Venn-Watson, S.K., E.D. Jensen and S.H. Ridgway. 2011. Evaluation of population health among bottlenose dolphins（*Tursiops truncatus*）at the United States navy marine mammal program. Journal of the American Veterinary Medical Association 238: 356-360.

Visser, I.N. and P. Makelainen. 2000. Variation in eye-patch shape in killer whales (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. Marine Mammal Science 16 (2): 459-469.

Walker, L.A., L. Cornell, K.D. Dahl, N.M. Czekala, C.M. Dargen, B. Joseph, A.J.W. Hsuech and B.L. Lasley. 1988. Urinary concentrations of ovarian steroid hormone metabolites and bioactive follicle-stimulating hormone in killer whales (*Orcinus orca*) during ovarian cycles and pregnancy. Biology of Reproduction 39: 1013-1020.

Wells, R.S. 2009. Learning from nature: bottlenose dolphin care and husbandry. Zoo Biology 28: 635-651.

Yuen, Q.W.H., F.M. Brook, R.E. Kinoshita and M.T.C. Ying. 2009. Semen collection and ejaculate characteristics in the Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*). Journal of Andrology 30 (4): 432-439.