

## 鯨類の繁殖生理学（総説）

吉岡 基

三重大学生物資源学部

### Reproductive Physiology in Cetaceans (Review)

Motoi YOSHIOKA

Faculty of Bioresources, Mie University

#### Abstract

This paper briefly reviews some works on reproductive physiology in cetaceans with special reference to dolphins from the following aspects: estrous cycle in female dolphins, hormonal profiles during pregnancy, testosterone levels and seasonality in testicular activity, ovulation induction and sperm collection and freezing.

**Key words :** Whale, Dolphin, Reproduction, Hormone, Artificial Insemination

#### 緒 言

鯨類の繁殖生態の解明には古くから多くの研究努力が払われてきた。しかしながら、従来の研究は、漁業によって得られた死体から生殖器（精巣、卵巣）や副生殖器などの試料を採取し、それをもとに形態学・解剖学的観点から観察・研究が行われるのが中心であった。したがって、個体の繁殖活動のある一時間断面しか捉えられず、必ずしも十分に繁殖活動を追跡できているとは言い難かった。

また、一般に哺乳類の繁殖活動はホルモンという微量物質によってかなりの部分が制御されているが、こうしたホルモンが、鯨類の体内で繁殖活動に関連してどのように変動し、作用しているかについては、これまでほとんど明らかにされていなかった。そこで筆者らは、1982年より、陸上哺乳類で試みられた内分泌学的手法を鯨類に応用し、血中ホルモンの動態から生殖腺の活動を捉え、

それをもとに鯨類の繁殖生態やその生理機構の解明を行うことを試みている。また、これらの基礎的知見の応用として、飼育イルカの安定供給や絶滅危惧種（ヨウスコウカウイルカ *Lipotes vexillifer* など）を救済するための方策のひとつとして、イルカ類における人工授精技術の確立を目指し、現在もその研究を継続している。以下では、筆者らがこれまでに行ってきた、主に小型鯨類を対象とした繁殖生理学研究について概説する。

#### 雌イルカの発情周期

哺乳類の雌には、種固有の発情周期が存在する。この周期を鯨類においても明らかにするため、成熟雌とは隔離して飼育した3頭の成熟雌バンドウイルカ *Tursiops truncatus* から定期的に採血を行い、黄体ホルモンであるプロゲステロンと発情ホルモンであるエストラジオールおよび下垂体ホルモンのひとつ黄体形成ホルモン（LH）の血中濃度をラジオイムノアッセイ（RIA）法により測定し、その周年変動を調べた<sup>1)</sup>。その結果、春から

秋にかけて約30日を周期とするプロゲステロンの規則的な上昇がどの個体においても数回確認されるとともに、例数は少ないながら、卵胞期におけるエストロゲンサーズや排卵前のLHサーズも観察された。こうしたホルモン変化、およびこれと並行して行った行動観察の結果から、本種には明瞭な発情周期が存在し、排卵は春から秋に規則的かつ自発的に（すなわち、交尾排卵ではない）繰り返されることが明らかとなった。

なお、本種の発情周期については、多くの個体を用いたその後の研究により、その範囲は24～35日の間（平均約27日）であることが明らかになっている<sup>2)</sup>。

#### 妊娠個体のホルモン動態

陸上哺乳類では、妊娠時に雌の血中プロゲステロン濃度が大きく上昇する。このことを鯨類についても確認するため、漁業等によって捕獲されたスジイルカ *Stenella coeruleoalba*、イシイルカ *Phocoenoides dalli*、コピレゴンドウ *Globicephala macrorhynchus*、ミンククジラ *Balaenoptera acutorostrata* から、生殖腺と血液を同時に採取し、性状態（未成熟、休止、妊娠、排卵、泌乳等の別）とホルモン濃度との対応を検討した<sup>3-5)</sup>。その結果、いずれの種においても、卵巣に黄体がない個体では血中プロゲステロン濃度は1ng/ml以下の低いレベルにあったのに対して、排卵あるいは妊娠個体では数ng/mlから数十ng/mlのいずれも高い値を示した。さらにスジイルカでは、胎児体長と母体血中のホルモン濃度との関係から、妊娠期間中は30ng/ml前後の高値が分娩時までほぼ安定して維持されていることも明らかとなった<sup>3)</sup>。

また、こうした知見は、血中プロゲステロン濃度の測定を飼育鯨類を対象とした早期妊娠診断法として利用することへとつながった。すなわち、飼育鯨類の妊娠診断は、それまで、腹部の膨大や摂餌量の変化などをもとに経験的に行われることが多く、妊娠後期から末期にならないと妊娠判定が不可能であったが、現在ではプロゲステロン測定を行うことにより、交尾が観察されたあとの数ヶ月以内に早期の妊娠判定が可能となっている<sup>6)</sup>。但し、この方法においては、1回の検査のみでは、通常の排卵による黄体期との識別が困難であるため、数週間程度の間隔をあけてさらに数回の検査が必要である。また、

最近では放射性同位元素を必要としない家畜用の簡便な酵素免疫測定法（EIA）によるプロゲステロン測定キットも市販されており、特別な実験設備のない飼育施設でも短時間でホルモン検査が可能となっている。

一方、こうした飼育個体における妊娠中から分娩後のホルモン値の変化から、イルカ類においても、分娩にもなってプロゲステロンが急激に1ng/ml以下に低下することも明らかとなった<sup>4, 6, 7)</sup>。

#### 雄イルカの性ホルモン動態

鯨類の雄の精巣活動については、いろいろな季節に採取された精巣標本をもとに、重量変化や組織学的観察により、精巣活動の季節性が論じられきた。しかし、1971年に、HARRISON and RIDGWAY<sup>8)</sup>が、1頭のバンドウイルカの血中テストステロン濃度の変化を2年間にわたって追跡したのを最初に、その後約10年の研究の空白期間を挟んで、飼育下のバンドウイルカやハシナギイルカ *Stenella longirostris* でこのホルモン濃度の季節変化が追跡されるに至った<sup>9-11)</sup>。筆者らも、成熟バンドウイルカ1頭とカマイルカ *Lagenorhynchus obliquidens* 2頭から、5～7年間血液を採取し、テストステロン濃度の季節変化を調べた<sup>4, 12)</sup>。その結果、バンドウイルカでは、テストステロンは春から夏にかけて高値を示し、その後徐々に低下する傾向が見られた（この変化は、雌の発情周期が春～秋に見られたこととほぼ呼応する）。一方、カマイルカでは、ホルモン値は5～6月期に限って上昇し、他の時期にはきわめて低いレベルにあった。このことは、バンドウイルカに比べて寒冷水域を好むカマイルカの繁殖期がかなり短いことを示唆している。

また、南極海で夏季に捕獲された196頭の雄ミンククジラの血中テストステロン濃度を測定してみると、未成熟個体はもちろん、性成熟と判定される大きさの精巣をもつ個体でも、大半の個体のホルモン濃度は1ng/ml以下とかなり低い値であった。これは、採餌期にあたる夏季には、ミンククジラの精巣活動がきわめて不活発であることを示唆している<sup>5)</sup>。

#### 排卵誘発と精子凍結保存

イルカ類における人工受精技術の確立を目指すために、

筆者らは、雌については排卵誘発の試みを、また雄については精液採取とその凍結保存を行っている。

イルカ類を対象とした排卵誘発実験はSAWYER-STEFFAN *et al.*<sup>15)</sup>によって初めて報告されたが、これとほぼ並行して、米国海軍海洋システムセンターでも同様の実験が行われた(対象はいずれもバンドウイルカ)<sup>2)</sup>。これらの実験では、排卵誘発剤として妊馬血清性腺刺激ホルモン(PMSG)とヒト絨毛性性腺刺激ホルモン(hCG)が使用され、いずれも排卵誘発には成功している。しかし、報告を見る限り、投与実験は本種の繁殖期に行われており、非繁殖期におけるこれら薬剤に対する卵巣の感受性については明らかではなかった。そこで筆者らは、同じバンドウイルカを対象に、冬季に同じホルモン剤を投与して排卵誘発を試みた。その結果、エストラジオールの上昇に続いて、プロゲステロンの上昇が見られるとともに、行動上でも発情を示す変化が観察された。したがって、この投与法は非繁殖期における排卵誘発に対しても有効であることが確認された<sup>16)</sup>。しかしながら、このときの性ホルモンの変動パターンは、通常の発情周期のものとは比べると、ピーク時の濃度がかかなり高く、また高濃度を維持する期間も長かったため、過剰刺激の可能性があった。したがって、これらホルモン剤の投与量や投与間隔についてはさらに検討が必要である。

一方、精液採取については、動物へのストレスや精液性状への影響を考慮し、野生動物で広く用いられる電気刺激法ではなく、手法が用いられるようになっている。これは、1986年にKELLER<sup>17)</sup>によって初めて報告された方法で、動物に自発的に腹上姿勢をとらせ、射精させるというものである。筆者らもこの方法によって、バンドウイルカとカマイルカ各1頭について訓練を行い、いずれも1ヶ月程度の訓練で安定した精液採取が可能となった。これまでに両個体あわせて約400の精液試料が得られ、それらの分析によってイルカ精液の一般性状(精液量、精子濃度、精子総数、生存率等)や射精パターンが明らかになりつつある。例えば、1回の射精あたりの平均精液量は、バンドウイルカで13ml、カマイルカで4mlであり、精子濃度は各々約8億/mlと4億/mlであった。また、バンドウイルカではある程度の精子濃度を有する精液が1年中採取されるのに対して、カマイルカでは5~10月にしか精子を含む精液が採取されず、前述のテストステロン濃度の結果と同様、これら2種に

おける繁殖の季節性の違いがここでも示唆されている。

また、上記2個体から得られた精液については、錠剤法による精液の長期凍結保存を試みている。前述の排卵誘発と同様、バンドウイルカの精液の凍結保存については、米国ですでに成功例が報告されているが<sup>2, 16)</sup>、筆者らは、既報の希釈液の組成などを再検討しつつ、カマイルカも含めて独自に実験を継続している。最近、凍結から約3年経過した錠剤をいくつか解凍したところ、70%以上の精子生存率が得られ(凍結前90~95%)、凍結保存についてもかなり目的がたった段階にある。

以上がこれまでの研究の概要であるが、今後は排卵誘発と凍結精液による人工授精を行い、本技術の早期確立を目指すとともに、鯨類の繁殖生理学における基礎的知見のさらなる収集に努めていきたいと考えている。

本稿を終えるにあたり、多くの試資料の提供をいただいた鴨川シーワールド館長・鳥羽山照夫博士、財団法人日本鯨類研究所・藤瀬良弘博士に感謝する。

## 要 約

鯨類、とくにイルカ類の繁殖生理学研究について、以下の観点から概説する：雌イルカにおける発情周期、妊娠中のホルモン動態、テストステロン濃度と雄の精巣活動の季節性、排卵誘発と精液採取・凍結保存。

## 文 献

- 1) YOSHIOKA, M., E. MOHRI, T. TOBAYAMA, K. AIDA and I. HANYU. Annual changes in serum reproductive hormone levels in the captive female bottlenosed dolphins. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 52, 1939-1946 (1986).
- 2) SCHROEDER, J.P. and K.V. KELLER. Artificial insemination of bottlenose dolphins, in *The Bottlenose Dolphin* (ed. by S. Leatherwood and R.R. Reeves, Academic Press, San Diego, California), p447-460 (1990).
- 3) YOSHIOKA, M., K. AIDA and I. HANYU. Correlation of serum progesterone levels with reproductive status in female striped dolphins and short-finned pilot whales. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55,

- 475-478 (1989).
- 4) 吉岡 基. 鯨類の繁殖生態に関する内分泌学的研究. 学位論文, 東京大学, 東京, 130pp. (1991).
  - 5) YOSHIOKA, M. and Y. FUJISE. Serum testosterone and progesterone levels in southern minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*). Paper SC/44/SH B13 presented to the Scientific Committee, International Whaling Commission, June 1992, 4 pp.
  - 6) 毛利悦子, 鳥羽山照夫, 吉岡 基. ホルモン測定による飼育鯨類の妊娠診断. 動水誌, 30, 67-70 (1988).
  - 7) OZHAROVSKAYA, L.V. The female reproductive cycle of Black Sea bottlenose dolphins as revealed by analysis of plasma progesterone levels. *Rep. int. Whal. Commn.*, 40, 481-485 (1990).
  - 8) HARRISON, R.J. and S.H. RIDGWAY. Gonadal activity in some bottlenosed dolphins *Tursiops truncatus*. *J. Zool., London*, 165, 355-366 (1971).
  - 9) WELLS, R.S. Reproductive behavior and hormonal correlates in Hawaiian spinner dolphins, *Stenella longirostris*. *Rep. int. Whal. Commn.*, (special issue 6), 465-472 (1984).
  - 10) KIRBY, V.L. Endocrinology of marine mammals, in *Handbook of Marine Mammal Medicine: Health, Diseases, and Rehabilitation* (ed. by L.A. Dierauf, CRC Press, Boca Raton, Florida), p303-351 (1990).
  - 11) SCHROEDER, J.P. and K.V. KELLER. Seasonality of serum testosterone levels and sperm density in *Tursiops truncatus*. *J. Exp. Zool.*, 249, 316-321 (1989).
  - 12) 勝俣悦子, 鳥羽山照夫, 吉岡 基, 会田勝美. 飼育下の雄バンドウイルカにおける血中テストステロン濃度の季節変化. 動水誌, 35 (3), 73-78 (1994).
  - 13) SAWYER - STEFFAN, J.E., V.L. KIRBY and W.G. GILMARTIN. Progesterone and estrogens in the pregnant and nonpregnant dolphin, *Tursiops truncatus*, and the effects of induced ovulation. *Biol. Reprod.*, 28, 897-901 (1983).
  - 14) 吉岡 基, 鳥羽山照夫, 勝俣悦子. 鯨類の繁殖生理学: これまでの研究と今後の課題. 国際海洋生物研究所報告, 4, 33-41 (1993).
  - 15) KELLER, K.V. Training of Atlantic bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) for artificial insemination. *14th Ann. IMATA Conf. Proc.*, 22-24 (1986).
  - 16) SCHROEDER, J.P. Reproductive aspects of marine mammals. in *Handbook of Marine Mammal Medicine: Health, Diseases, and Rehabilitation* (ed. by L.A. Dierauf, CRC Press, Boca Raton, Florida), p353-369 (1990).