総 説

鯨 類 の 年 令 査 定*

大 隅 清 治

(1967 年 3 月 20 日受理)

Age Determination of Cetacea

Seiji OHSUMI*

生物の生態研究における年令査定の意義については、言をまたない。資源学的見地からも、資源診断に要する種々の資源特性値の算定には、年令査定が基礎となる。

大型捕鯨業の対象とする鯨類の近年における資源量の減少傾向は著しいものがあり、その資源診断と、それを基礎とした資源管理方策の樹立が急務となり、これに伴ない、年令査定法の研究と、その国際的統一の必要性が要請され、最近になつて、鯨類の年令査定法はようやく固まりつつある。一方、戦後、イルカ類を主とした小型鯨類の飼育が、米国、日本などで盛んになり、年令査定法の基礎的研究の場が与えられるようになった。

ところで、鯨類の年令査定に関する知識は普及されておらず、特に最近発表された多くの報告は、一般にはほとんど紹介されていない状態にあるといえよう。

本総説は、鯨類の年令査定に関する最近までの報文により、鯨類において用いられて来た年令形質と、それに基づく年令査定に関する現在までの考え方を紹介し、読者の理解に役立てたいと考える。

鯨類の年令形質

年令形質には、連続的年令形質、つまり連続的に増加または減少する形質と、周期的年令形質、つまり生活周期が表現される形質とがある。また、各年令の新生部分が長期間明瞭に認識される形質と、それが漸減して、遂には認識ができなくなるものとある。さらに、生涯の一時期にのみ、年令形質として有用な形質もある。人工的に体内、外に形質をつけることがある。これは厳密には年令形質とはいえないが、人工的年令形質として扱ふことができよう。

Table 1. 鯨類の年令形質とその分類

		長期間認識される	不明瞭となる
周期的形質	終 生 的	耳垢栓, マッコウクジラ科歯, アカボウクジラ科歯	マイルカ科歯, ゴンドウクジラ科歯
	一 時 的	白 体	くじらひげ板, 下顎骨
連続的形質	終 生 的	眼球水晶体	体長, 各部比, 傷痕
	一 時 的		発育段階
人工的形質		標 識	鉛塩, テトラサイクリンなどの沈着物質

* 東海区水産研究所 (Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo)

鯨類の年令形質として報告されている形質を、上の分類によつて整理すると、Table 1 のようになる。年令形質としては、周期的で、終生的であり、長期間認識が可能で、しかも採集、処理および年令査定が容易である形質が望ましい。

体長 鯨類の体長は上吻端と体軸上の尾鰭後縁とを結ぶ直線距離で表わす。Petersen 法⁸⁾による年級群の検出が鯨類についても試みられた^{1,2)}が、成長率が小さく、寿命が長く、個体変異が大きく、肉体的成熟以後は成長の停止する鯨類には、初期年令を除いては、この方法は適用されない。それゆえ、体長は鯨類の年令形質としては有用でないと考えられるが、この形質は長年に亘る資料が得られており、平均体長の変化はある程度平均年令の変遷を考える上に役立てられており、年令・体長相関表により、体組成を年令組成に変換して、資源診断がなされている³⁾。

傷痕 皮膚には年令と共に傷痕が増加することは、多くの動物について観察されている。鯨類の皮膚にも、原生動物¹⁾、ヤツメウナギ^{4,5)}、外部寄生虫、餌料⁶⁾、闘争⁵⁹⁾などに起因する種々の傷痕がみられ、しかも鯨類にはほとんど体毛が存在しないゆえ、傷痕は明瞭に観察される。傷痕の中で最も一般的であり、全身に亘るものは、原生動物の寄生によつて生ずるとされている白色傷痕¹⁾である。傷痕の量と、他の年令形質との関係が調べられている⁷⁾。傷痕の量と年令との相関関係は高いが、個体変異が大きく、主観的な目視判定によつており(3～4段階にしか分けられていない)、老若のおよその判定は可能であるが、年令形質としては有用とされていない。

発育段階 年令査定の困難な動物は、発育段階により、概略の年令区分をされることがある。鯨類の発育段階の区分について、いくつかの報告があり^{1,6,9,10,11)}、筆者はそれを Table 2 のように区分できると考える。

哺乳期の個体は、胃内容または腸内容により判定される。鯨類の離乳期は確然としない¹²⁾。性成熟は生殖腺の成熟によつて判定される。雄の性成熟は睾丸の組織検査により判定すべきであるが、通常はそれを基礎として決定された睾丸重量によつて判定されている。雌は卵巣中に黄体または白体の存在する個体を性成熟としているが、それらが存在していなくとも、成熟卵胞がみられる個体は、性成熟と認めるべきであろう⁹⁾。雌は性成熟と性活動開始とはほぼ一致し、ヒゲクジラ類の雄も同様と考えられているが、ハクジラ類では思春期が永いと考えられる^{13,64)}。肉体的成熟は発育の停止を意味する。鯨類のそれは、脊椎骨骨端軟骨の化骨状態 (Fig. 1 G) により判定する^{1,10,11,14)}。

発育段階は区分が多いほど、また判別が容易であるほど、年令査定法として有効である。しかしながら、各発育段階の年令幅は、これのみによつては判別できず、しかもその幅は大きく、かつ等しくないなど、年令査定に利用するには欠点が多い。発育段階は種の生活の把握の面から研究されねばならない。

鯨体各部比 体形は年令と共に変化し、鯨体各部比の変化は年令の函数としてとらえられるはずである。実際的には各部比は個体変異が大きく、また多くの部位の計測は繁雑であり、年令査定の目的には有用といえない。各部比とは別に、相対成長の研究^{15,16)}により、その変移点が発育段階と密接に関係することが示されている。鯨類の各部比の調査は年令査定の目的ではなく、分類学的目的により行なわれている⁴⁷⁾。

眼球水晶体 西脇^{17,18,19)}は鯨類の水晶体が、年令と共に色調に変化を来す現象に着目し、その遮光率を測定し、水晶体の着色度が年令によつて増加し、増加率はほぼ一定であることを見出した。しかしながら、着色度は連続的であり、個体変異があり¹⁹⁾、遮光度測定機¹⁷⁾を用いて現場で測定しなければならないなどの欠点を有している。

哺乳類の眼球水晶体の重量が年令査定に用いられるとする報告²⁰⁾があるが、鯨類についてはまだこの種の報告はなされていない。

下顎骨 下顎骨は鼓室骨と共に、緻密な骨の一つである。海産哺乳類の下顎骨の断面に輪模様がみられ

Table 2. 鯨類の発育段階

発育事象		発育段階
受 精	}	胎 児 期
出 生		哺 乳 期
離 乳		幼 児 期
性 成 熟	}	思 春 期
性活動開始		成 熟 期
肉体的成熟		完 成 期

(Fig. 1 F), これが年令形質となることが報告され²¹⁾, 鯨類について追試がなされた結果²²⁾, ハクジラ類ではそれがかなり明瞭であるが, ヒゲクジラ類の下顎骨は多孔質で不明瞭であることが判明した。マッコウクジラの下顎骨の年令形質の意義が検討され²³⁾, 輪数と歯の象牙質成長帯数とは1:1に対応するが, 輪数14以上の個体では, 下顎骨が外縁部で輪数を増すと同時に, 下顎孔では骨組織が吸収されて行くことが示された。したがって, 下顎骨は年令形質としては両性に用いられ, 周期的形質であるが, ある年令以上の個体では役に立たなくなり, また採集も容易とはいえないことが欠点である。

Fig. 1. 鯨類の主要な年令形質の模式図

- A: 耳垢栓の断面, B: マッコウクジラの歯の断面, C: マイルカ科の歯の断面
 D: 卵巣の断面, E: くじらひげ板, F: マッコウクジラ下顎骨の断面
 G: 脊椎骨の断面 (左: 化骨しない脊椎骨, 右: 化骨した脊椎骨)
 hc: 外覆部, cr: 中心部, c: セメント質, d: 象牙質, e: エナメル質, od: 骨象牙質, cl: 黄体, ca: 白体, of: 卵胞, gl: “歯肉”線, f: ふさ毛 (角質管), dc: 歯槽, mf: 下顎孔, ep: 骨端板, ct: 軟骨層, ce: 椎体

くじらひげ板 ヒゲクジラ類の上顎口蓋の左右に櫛状に垂下するくじらひげ板の表面にみられる横じわが年令と関連性がある可能性については古くから指摘され^{24,25,26,27)}ていたが, 1940年代に入つて, RUUD^{28,29)}, TOMILIN³⁰⁾, 西脇³¹⁾によつて再評価された。彼らはいくじらひげ板の横じわの厚さを記録する装置により, その周期的成長を測定し, 年令形質の意義を追求した。

くじらひげはひげくじら類特有の口器であり, くじらひげ板の形は不等辺三角形であり, 最長辺には毛のような角質管が生える (Fig. 1 E)。その形, 大きさ, 色調は鯨種により異なる。くじらひげは皮膚の変化したもので, 構成成分は角質であり, 角質管が多数配列している髄質層と, その外側を薄く覆う, 被覆層とに分けられ, その“根”は“歯肉 (gum)”の中に埋没している^{32,33)}。

くじらひげ板の成長部分は歯肉中の皮膚にあり、髄質層はその乳頭の表皮組織により形成され、被覆層は歯肉表皮により形成される³⁸⁾が、RUUDら^{22,30,31,33)}は髄質層の厚さは一定であり、くじらひげ板の厚さの変化は、歯肉表皮の角質化にのみ起因するとしているのに対し、市原³⁴⁾は髄質層にも厚さの変化があり、年令査定にはその変化の方が重要であると述べている。

くじらひげ板の横じわの厚みの周期性による年令査定^{29,29,30,31,35)}に対し、平田³⁶⁾は縦断面の屈曲の周期性に注目し、市原³⁴⁾はこの屈曲が髄質層の厚みの変化に起因すると報告している。

くじらひげ板にはいずれにせよ、周期的成長の記録がみられ、年令形質の一つであることは明らかである。また本形質は採集、保存が容易であり、両性共に用いられる利点を有する。一方、本形質の年令形質としての最大の欠点は、ある年令以後は、先端から欠損して行き²⁹⁾、年令査定に役立たなくなる点である。しかしながら、本形質は、若年個体、セミクジラなどのくじらひげ板の長く、成長周期数の多い種類については今後も年令査定に利用すべきであり、くじらひげ板の成長機構を生理学的関連性^{37,38)}において研究すべきであろう。

表面のしわによる年令査定とは別に、角質管の横断面にみられる輪状模様が年令形質となるとの報告³⁹⁾があるけれども、その有用性については疑問がある。

卵巣の黄体および白体 哺乳類の卵巣中の卵胞は成熟すると、排卵が行われ、黄体 (corpus luteum) が形成され、黄体は次いでその機能を停止して白体 (corpus albicans) となる。鯨類の白体は退行速度がおそく、終生その存在を確認できるとされている^{11,40,41,42,43)}。つまり、卵巣の左右の黄・白体の数を数えることにより、その個体の捕獲されるまでの排卵数を知ることができる (Fig. 1 D)。

MACKINTOSH and WHEELER⁴⁾以来、多くの研究者により白体の年令形質としての意義が追求され、耳垢栓および歯が年令査定に用いられるまで、鯨類における最も有用な年令形質とされて来た。

黄体には、排卵黄体、妊娠黄体、附随黄体^{11,41,51)}が分類され、附随黄体は退縮卵胞に起因するもので、前二者とは容易に判別でき、黄白体数の中には含まない。排卵黄体は妊娠黄体に比して小さく¹¹⁾、白体の中で、妊娠黄体に由来するものと、単なる排卵黄体のそれとは判別できるとする説^{41,52)}があるが、現在ではこの考えは否定的である¹¹⁾。

鯨類の卵巣白体の蓄積率の規則性は、他の年令形質との比較^{11,14,19,35,40,42,53)}によつて示されている。ナガスクジラにみられるように、多排卵は年令の増加と共にわずかながら増加する傾向^{11,50)}があり、マッコウクジラでは年令と共に年間排卵数はやや減少する⁴²⁾。いずれにしても、更年期現象は鯨類には認められない。

鯨類の白体の年令形質としての特徴は、以上の他に、採集、測定が比較的容易である利点があるが、雌のしかも性成熟の個体のみの年令査定にしか用いられず、個体変異があり、また同一個体でも年令または年により排卵の変動があること、環境により、白体の蓄積率が変化する可能性があり、性成熟年令も、個体および環境により変異があることなどの欠点も有し、白体数による年令査定は成熟した雌の平均的な年令としてとらえるべきであり、これにより個体の正しい年令査定は不可能である。

しかしながら、白体数の調査資料は体長と並んで、長期間に亘る蓄積があり、年令組成の変遷を求める上に重要な形質であり^{11,45)}、また、鯨類の生殖生理の解明に役立つ形質でもある⁴²⁾。今後は他の年令形質による年令査定を基準として、鯨類の再生産に関する研究が、白体数を用いて発展するであろう。

歯 歯は多くの動物の年令形質となつている。ヒゲクジラ類では歯芽が胎生期の一時期に存在するが、まもなく消失するのに対し、ハクジラ類は歯を有し、しかも不換性であるので、歯はハクジラ類の年令形質として現在最も有用とされている。

歯はエナメル質、セメント質および象牙質から成り、象牙質には骨象牙質が没入していることがある。現生の鯨類の歯は同歯性であるが、形および構造は鯨種によつて若干異なる⁶⁰⁾。マイルカ科³⁷⁾、ゴンドウクジラ科⁶⁴⁾、ネズミイルカ科に属する種類ではエナメル質が発達し、セメント質の発達が悪く、歯根がある段階で閉じる (Fig. 1 C) のに対し、マッコウクジラ科⁶¹⁾、アカボウクジラ科⁵⁹⁾、イツカク科⁶⁰⁾では、エナメル質の発達がわるく、セメント質は比較的良好に発達し、歯根は前者に比して永く閉じない (Fig. 1 B)。歯根

が閉じた後もセメント質の堆積がなされる。

鰭脚類⁶⁷⁾では歯のセメント質の表面に周期的なしわがみられ、これが一つの年令形質とされているが、鯨類ではそのしわは顕著でなく、年令形質とならない。鯨類の歯の象牙質およびセメント質の断面に層状構造(成長帯)が存在することは古くから知られていた^{55,56)}にもかかわらず、永い間年令査定を目的として研究されなかつた。鰭脚類で歯の成長帯に着目^{67,68,69)}され始めたのと前後して、西脇・八木^{57,58)}はスジイルカの歯象牙質成長帯による年令を開始し、その後種々の鯨種について報告がなされて来た^{58,60)}。

歯はコラーゲンを主とした有機成分と、カルシウムを主とした無機成分からなる。象牙質およびセメント質にみられる成長帯は透明帯(反射光では暗帯)と不透明帯(反射光で明帯)の交替によって生ずるもので、不透明帯部分の無機成分は透明帯のそれに比して多い^{62,70)}。

エナメル質の発達のない歯は摩耗することが少ないのに対し、エナメル質の少ないマッコウジラなどでは、萌出した歯は次第に摩耗するため、年令査定に役立たなくなる⁷¹⁾。マッコウジラの上顎歯は退化して歯肉中に埋没している歯が高いので、これを用いることにより、年令査定が可能となつた⁹¹⁾。

歯は採集、処理が比較的容易であり、出生以後の年令が示され、両性共に用いられる利点を有するけれども、多くの種類では、歯根が閉じた後の年令査定が困難である点が欠点とされている。

耳垢栓 ヒゲクジラ類の外耳道に栓状の耳垢が存在することは古くから知られていたが、1955年にPURVES⁷²⁾が、その縦断面に現われる縞模様は年令形質となることを見出し、その後多くの研究者による追試および研究の発展^{11,34,35,53,73-81)}により、その有用性が明らかにされて来た。

耳垢栓(Ear plug)の形態および色調は鯨種によつて異なる^{72,74,78)}が、一般的には側面が押しつぶされた円椎形をしており、外覆部と中心部に分けられ、縞模様は中心部にみられる⁷²⁾(Fig. 1 A)。前者は外耳道の内壁上皮の角質化によつて形成されるのに対し、後者は glove-finger と称する構造の上皮細胞の角質化によつて蓄積される⁷¹⁾。耳垢栓の成分はヒトの耳垢に比して、角質が多く、類脂質が少なく、その中でも不飽和化合物、特にコレステロールの量が多い⁷²⁾。中心部の縞模様は glove-finger の上皮細胞の変性の結果生ずる耳垢の中で類脂質を多く含むものとそれが少ないものとの交替によつて生ずる⁷⁶⁾。また耳垢栓は胎生期にすでに形成が開始される⁹¹⁾。

ナガスクジラの耳垢栓は縞模様が最も明瞭であり、ザトウクジラ、ニタリクジラ、コイワシクジラがこれに次ぐが、シロナガスクジラ、イワシクジラのそれは黒色で不明瞭であり、さらにイワシクジラの耳垢栓は外覆部の発達がわるいので、中心部が採集の際に欠けることが多い。またセミクジラの耳垢栓は柔かく、しかももろく、中心部の縞模様が個体によつては極めて不明瞭である。コイワシクジラ、イワシクジラの若い年令の耳垢栓は小さくしかも柔かく、採集および処理が困難である。

人工的年令形質 鯨類の人工的年令形質としては、標識、鉛塩、蛍光物質などが挙げられる。

標識は生態調査の多くの目的に利用されているが、生物体に標識を付した時点を示す一つの人工的年令形質としての利用法がある。大型鯨類の標識は、銃により、体内に射入する不銹鋼製のチューブのいわゆる標識銃^{84,86)}で、番号が刻印されており、捕獲時における回収により、その個体の標識してから再捕されるまでの正しい間を知ることができる。しかし泳いでいる鯨に射入するので、その鯨の標識されるまでの年令は、目測による推定体長による他はないのが欠点である。

筋肉中に鉛塩(酢酸鉛)を注射し、硬組織、特に歯に鉛を沈着させて、時刻描記をする試みが水族館で飼育しているイルカ類でなされ⁵⁷⁾、またテトラサイクリンのような蛍光物質を利用する方法も試みられた⁸⁵⁾。放射性同位元素の利用はまだ鯨類ではなされていない。野外での薬品による時刻描記実験には、標識も同時になされなければならない。

鯨類における年令査定検討の手段

鯨類は常住性水棲哺乳類であり、しかも多くの種類は外洋性であり、大型であるため、観察の機会が少なく、捕獲、採集、処理も容易でない。飼育は小型ハクジラ類の他は、現在では技術的にも困難であり、飼育

法による年令査定は限られた鯨種を除いてはなされていない。産業的に重要である大型鯨類については、漁期が制限されて、連続採集法は用いられないし、Petersen 法の適用も体長制限があるために不可能である。標識法も前述のような欠点がある。鯨類の年令査定は、年令形質法によらざるを得ない。

ここでは、鯨類の年令形質法による年令査定に当つての鯨類において用いられている年令形質の年令への変換の手段について述べる。

標識法 標識法は、標識してから再捕されるまでの正確な物理的時間を直接に知ることができるから、年令査定法の検討に有力な手段となり得る。もし標識時に年令形質の採集または計測がなされるならば、再捕時のそれらの値から標識時の値を減じた値を経過時間で除すれば、その間の平均の成長率が求められる。しかし、鯨類では年令形質の採集または計測は標識時にはできない欠点を有し、また出生時に標識する機会も極めて少ない。それにもかかわらず、今再捕時の年令形質の成長量を y 、経過年数を x 、標識時の年令を t_0 、年令形質の年間形成率を a とすれば、 $y = a(t_0 + t)$ 、したがって $y/t = a(t_0/t + 1)$ となるから、 t が大きければ大きいほど、また t_0 が小さければ小さいほど、 y/t は a に近い値となる⁵³⁾。つまり、標識経過時間が長く、標識されるまでの年令が小さい個体では標識法は標識時の資料が不足していても有効である。

鯨類の年令査定への応用としては、マッコウクジラの成長がそれまでの常識よりもおそい可能性が標識再捕結果から測定され⁶⁰⁾、若年鯨に対する標識により、ザトウクジラの耳垢栓およびくじらひげ板の形成率が検討されており、経過年数の永い再捕ナガスクジラ^{11, 53, 79, 89)}やマッコウクジラ⁶⁰⁾により、耳垢栓の縞数、歯の成長帯数、白体の年間形成率や、性成熟年令などが検討された。

標識法の応用に当つては、標識の生物に与える肉体的、心理的影響を考慮しなければならない⁵³⁾。

年令査定を目的とした標識にはなるべく若い個体を対象として実施すべきであり、また小型鯨類に対する標識法は大型鯨類のそれと異なつた方法⁹⁰⁾によらねばならない。小型鯨類の標識調査はおくれており、今後この方面の技術の開発が望まれる。

連続採集法 季節的に連続して、年令形質の採集を行ない、その形質の年間成長量・形成季、成長周期を求めることができる。鯨類におけるその応用例として、ナガスクジラ、シロナガスクジラのくじらひげ板、マッコウクジラ⁶⁰⁾、マゴンドウ⁶⁴⁾の歯の象牙質の成長帯、ナガスクジラの耳垢栓の縞模様⁹⁴⁾などについての研究がある。

大型鯨類には、漁期の制限が定められており、小型鯨類については、来遊期に限られている種類が多いので、1年を通じての資料を得るのは困難であり、これが鯨類へのこの手段の応用をはばんでいる。

飼育法 飼育した個体から出生した個体が得られれば、出生からの確実な年令の情報が得られる。

水族館で出生したタイセイヨウバンドウイルカの歯象牙質成長帯の年間形成率が研究された⁶²⁾。水族館におけるイルカ類新生児の成長を観察した報告^{12, 92)}もあり、この成長曲線と、捕獲鯨の体長、年令形質の調査との比較によつても年令査定法を検討できる。また飼育中の個体の年令形質に時刻描記を行なう^{57, 85)}ことによつて、年令形質の成長を研究する方法もあり、また種々の生理学的観察および実験と結びつけるなど、飼育法は、年令査定法の基礎研究に必要な手段である。

しかしながら、鯨類の飼育は、現在十数種の小型鯨類に限られており、人為的環境におかれるため、自然と異なる危険性を考慮しなければならない。今後鯨類の飼育法はさらに技術を発展させて、大型鯨類の飼育を可能にさせるべきである。

他の年令形質との比較 二つの年令形質の相関関係を求めて、年令形質の有用性を検討したり、一つの年令形質の形成率がわかっている場合に、上の関係から他の年令形質の形成率を求める方法などが、鯨類の年令査定の研究において行なわれている。くじらひげ板^{53, 75)}や下顎骨²³⁾がある年令以上の個体では年令形質としては用いられないことは、他の年令形質との相関々係から証明されている。また白体の蓄積率が、耳垢栓⁵³⁾や歯⁴²⁾の縞数との相関々係により検討されている。

資源学的知識との比較 年令査定の一目的は資源診断への応用であり、年令査定により、年令組成を求め、自然死亡率や漁獲率などの資源特性値を計算する。逆に、他の方法により得られた特性値から年令

査定法を検討することができる。ナガスクジラ⁵⁸⁾、マッコウクジラ⁶⁶⁾についてこの方法により、年令査定法の検討がなされた。

年令形質の形成に関連する生理学的、生態学的要因 年令形質の形成機構の解明が、年令査定法の基礎的手段であることは論をまたないが、鯨類においては實際上、形成機構の研究には多くの難点がある。

年令形質の形成は、代謝の結果であるゆえ、代謝の変化は年令形質の形成に変化を来すと考える。代謝に関係する要因としては、摂餌が最も大きいと考えるが、耳垢栓の縞模様が雄に比して雌が複雑である現象は、生殖生理も、年令形質の形成機構に関与していることを示すものである³⁸⁾。したがって、生活周期に関する知識は、年令形質に現われる周期性の解明に役立つと考える。そこで、鯨類にみられる生活周期について検討する。

1) 索餌期 一般にヒゲクジラ類は季節と一致した年周期移動を行ない、春・夏期には高緯度へ索餌を目的として移動し、秋・冬期に暖海に生殖を目的とした移動を行なうのが普通とされている^{41,98)}。ハクジラ類ではヒゲクジラ類にみられるような顕著な回游は明らかにされていないが、移動に周期性があることは認められる。

ヒゲクジラ類が索餌海域を離れている時季には餌をほとんど摂取しないことは胃内容物の調査からも推定され⁴⁶⁾、脂皮の厚さが夏の始めに薄く、次第に肥厚し、採油量も秋に増加する傾向からも証明される。したがってヒゲクジラの栄養摂取は年周期性を有するといえ、これが年令形質の形成に大きく影響すると考えられる。しかしながら、鯨類の移動は、性、年令、生理状態、海況などの条件によつて、その範囲および規則性が変化する。マッコウクジラの成熟した雄のみが高緯度にまで回游する現象⁹⁴⁾は性および年令による移動範囲の変化の典型であり、ナガスクジラ⁹⁵⁾、イワシクジラ⁶⁹⁾でも、性・年令による分布域の分離傾向がみられる。またナガスクジラでは、未成熟個体がおそく索餌海域に到着し、妊娠鯨および高年令の個体は早く索餌海域を去る^{11,97)}。未成熟鯨の移動が不規則である傾向より、索餌の不規則性を推定し、未成熟個体は中緯度海域で年々2回索餌期を持つ個体の存在の可能性を指摘した論文もある³⁴⁾。

2) 生殖周期 繁殖期(交尾期と分娩期に差がある種類があり⁴⁵⁾、ここでは交尾期をいう)は、一般には1年1回で、ヒゲクジラ類では冬期、ハクジラ類では春・夏期とされている^{45,46)}が、後者の中には秋に繁殖期がある種類もある⁴⁷⁾。また低率ではあるが、1年に2回の繁殖期があることを示した報告がある^{14,47,48,49)}。

鯨類の一繁殖期における発情周期は、始め多周期性と考えられていた^{1,13)}けれども、現在では1周期性^{11,42)}とする学説が支配的である。多排卵の出現率は極めて低い^{45,50)}。

妊娠期、哺乳期、休止期により典型的な1繁殖周期を形成する。妊娠期間はヒゲクジラ類で10~11ヵ月⁴⁵⁾、ハクジラ類は体長の大きな鯨種になるにしたがつてそれが永く⁴⁶⁾、最長のマッコウクジラでは16~17ヵ月である。哺乳期間についてはまだ定説はないといえるが、ヒゲクジラ類では6~10ヵ月^{1,11,34,44)}とする報告が多く、ハクジラ類はこれよりも永く、水族館で飼育したバンドウイルカ属では18ヵ月¹²⁾の例があり、分娩後2年6ヵ月で死亡した雌の乳腺が依然乳分泌中であつた例⁹⁸⁾もある。マゴンドウでは22ヵ月⁶⁴⁾、マッコウクジラ類では11~24ヵ月^{6,41,42)}に亘ると考えられている。休止期についても定説はなく、鯨種によつても、また妊娠の有無によつても相異なるが、典型的な繁殖周期の場合として0~8ヵ月の範囲と考えられる。繁殖周期はしたがってヒゲクジラ類では2年、ハクジラ類では3~4年となる。繁殖周期はもちろん個体によつて変化があり、資源の状態によつて変化する現象も推定されている¹¹⁾。

排卵は休止後の繁殖期に行なわれるのが正常と考えるが、分娩直後^{6,11,44)}、哺乳中^{41,42)}、離乳直後¹¹⁾の排卵の可能性を論じた報告がある。排卵しても妊娠しなければ、その個体の繁殖周期は短くなる。

生殖生理の研究は、白体の蓄積率による年令査定法の検討に直接関連することはもちろん、性ホルモンと代謝生理との関連性からみても、他の年令形質の形成と結びつけて検討されるべきである。くじらひげ板のしわの厚みの変化から排卵の記録を読みとろうとした報告もある⁹⁸⁾。

実用されている年令形質による年令査定法

鯨類の年令形質として報告されている諸形質の中で、ヒゲクジラ類に対しては耳垢栓が、ハクジラ類に対しては歯が最も有用であると考えられる。そこで、これらの二形質について、年令査定法を紹介する。

耳垢栓 耳垢栓の採集方法は鯨体の解体方法により異なる^{78,82,83)}。日本では簡便な採集方法が見出され⁸²⁾、これにより大量採取が実施されている。採集した標本はフオルマリンで固定、保存する。固定された標本は、砥石で研磨して、長軸面を現わし、低倍率に拡大して中心部の縞数を読む。縞の読みに客観性を与え、記録を取つて、周期性を解析する目的をもつて、光測的器械が開発された^{34,80)}。また読みの国際的統一を期するため、各国間で標本の交換が行なわれている。

PURVES⁷¹⁾ によつて耳垢栓が新年令形質として登場した時、彼は鯨が南北への洄游移動時に餌を完全に摂取しないので成長が停止され、耳垢栓の横縞がこれにより形成されると考えた。つまり各縞は6カ月の成長期を示す(2輪説)ことになる。その後この仮説を支持したいいくつかの報告がある^{11,73,75,77,78)}。しかし、その間にも、この仮説に疑問を持った論文⁷⁶⁾もみられた。近年、標識後の経過年数の大きい再捕鯨の耳垢栓縞数の検査^{70,87)}により、2輪説では説明のつかない事例が現われ、大隅⁹³⁾は再捕標識鯨の経過年数と縞数との関係、他の年令形質との相関、資源解析学的検討などを総合して2輪説を否定し、縞の年間形成率は1またはこれに近い値でなければならないことを立証した。市原³⁴⁾はさらに、くじらひげ板との関係、縞の形成期、細胞分裂活動などの研究により、出生後の最初の縞は哺乳期に形成され、未成熟期には1輪、2輪およびその混合の3種の形成率が考えられ、平均1.5輪とし、性成熟後は1輪で規則的な形成が行なわれるが、肉体的成熟後は再び不規則となり、形成率が増加する可能性があるとして述べている。

耳垢栓の縞は glove-finger 上皮の変性によつて形成されるものであるから、その形成機構は上皮細胞の変性の生理学的研究により進められるべきである。

耳垢栓による年令査定法は上述のように、まだ確立したとはいえない。また耳垢栓の研究はナガスクジラを主としてなされて来たものであり、他の鯨種についての研究は極めて不足している。今後は形成機構の生理学的研究と共に、生活の実体——发育段階、生活周期——の解明への努力を押し進めなければならない。特に未成熟期の生活の研究を進展させる必要がある。

歯 歯の採集に当つては、摩耗が少なく、歯根の閉じにくい部位の歯を採集すべきである。マッコウクジラは歯肉中に埋没している上顎歯の歯列中央部が年令査定用に最適である⁶¹⁾が、下顎歯先端部は中央部よりも摩耗が少なく、上顎歯よりも大型で形も整つており、採集し易いので、摩耗していない個体ではこの歯も用いられる。採集した歯は乾燥または塩蔵して保存し、煮て歯肉を除き、長軸面を現わすかまたは両面を研磨して薄片を作り、象牙質の成長帯を読む。透明帯と不透帯を判別するために、アリザリンレッド⁵⁷⁾、ヘマトキシリン・エオシン^{59,62)}、硝酸銀¹⁰⁰⁾、などで染色したり、弱酸で表面を脱灰⁹⁹⁾して凸凹をつけたりすることがある。

西脇・八木⁵⁷⁾は飼育したスジイルカに鉛塩を注射して歯に鉛を沈着させ、象牙質の成長を求めたが、飼育期間が短いため結論を得るに至らなかった。SERGEANT⁶²⁾は水族館で出生したタイセイウバンドウイルカの歯を用いて、成長帯の年間形成率は1本であり、透明帯は春期形成されると報告している。彼はさらにマゴンドウの歯の成長を連続採集法により求め、同じ結論を得た⁶⁴⁾。マッコウクジラについては、始め既往の知識と関連させて、1年に2本形成されると考えられて来た⁶¹⁾が、大隅・粕谷・西脇⁶⁶⁾は連続採集法により象牙質成長帯の成長を求めて、透明帯が冬期に形成され、形成率は1年1本であることを見出し、再捕標識鯨の歯、および資源学的検討により、この結果を裏付けた。鰐脚類は鯨類とは分類学的にも生態的にも異なるが、歯の成長帯の構造は類似しており、前者の歯の成長帯の形成率は1年1本であることが確かめられている^{67~70)}。また、バンドウイルカの性成熟に達する個体の歯の成長帯数と、水族館で飼育した個体の性成熟年令とが一致する結果も得られている¹²⁾。

現在、鯨類の歯の成長帯の形成率は1輪説にかたまりつつあるが、歯組織の石灰化に関する基礎研究と、

種の生活を明らかにする生態研究とを進めてゆかねばならない。

む す び

鯨類の年令査定は、新たな年令形質の発見と、生物学的知識の積み重ねによつて、最近急速に発展し、これにより、既往の常識が次々に否定されて来た。

鯨類の科学的な年令研究は 1920 年代の後半に、MACKINTOSH and WHEELER¹⁾ によつて開始されたといつてよいが、この時には年令形質として、体長、発育段階、白体などがあげられ、これに基づき、ナガスクジラの性成熟年令は 2 年と考えられたが、1940 年から 50 年の前半にかけて、RUUD^{28, 29)}・西脇^{17, 18, 31)}らにより、くじらひげ板を年令形質とした年令査定の研究が始まると、性成熟年令は 4~5 年に変更された。1955 年に PURVES⁷²⁾ が耳垢栓の年令形質の意義を見出した後は多くの研究者による追試が行なわれ、1960 年代に入つて研究は発展し、その結果、現在ではナガスクジラの性成熟年令は 7~11 年^{34, 36, 53)}と考えられるに至つた。

以上の 1 例が示したように、年令査定法の発展にしたがつて、鯨の生物学に関する多くの知識はこの 30 年の間に、一変しているが、まだ年令査定法は確立したとはいえない段階にあり、今後の一層の研究の深まりが望まれる。

文 献

- 1) N. A. MACKINTOSH and J. F. G. WHEELER: *Discovery Rep.*, 1, 257~540 (1929).
- 2) 笠原 晃: 日本近海の捕鯨業とその資源, 日本水産研報, 4, pp. 103 (1950).
- 3) D. G. CHAPMAN: *14th Rep. Intern. Whaling Commiss.*, 39~112 (1964).
- 4) G. C. PIKE: *J. Fish. Res. Board Canada*, 8, 275~280 (1951).
- 5) T. NEMOTO: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 10, 69~77 (1955).
- 6) R. CRARKE: *Discovery Rep.*, 28, 237~298 (1956).
- 7) M. NISHIWAKI and K. OHE: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 5, 91~167 (1951).
- 8) 久保伊津男・吉原友吉: 水産資源学, 共立出版, pp. 345 (1957).
- 9) R. G. CHITTLEBOROUGH: *J. Mar. Freshw. Res.*, 6, 315~327 (1955).
- 10) S. OHSUMI, M. NISHIWAKI and T. HIBIYA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 13, 97~133 (1958).
- 11) R. M. LAWS: *Discovery Rep.*, 31, 327~486 (1961).
- 12) M. O. TAVOLGA and F. S. ESSAPIAN: *Zoologica*, 42, 11~31 (1958).
- 13) L. A. AGUAYO: *Montemar*, 11, 99~125 (1963).
- 14) J. F. G. WHEELER: *Discovery Rep.*, 2, 403~434 (1939).
- 15) S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 15, 17~84 (1960).
- 16) 西脇昌治・大隅清治: スジイルカの相対成長, 日本水産学会口頭発表 (1964).
- 17) M. NISHIWAKI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 4, 115~161 (1950).
- 18) M. NISHIWAKI: *ibid*, 7, 87~119 (1952).
- 19) M. NISHIWAKI: *ibid*, 12, 23~32 (1957).
- 20) W. M. LONGHURST: *J. Wildlife Management*, 28, 773~784 (1964).
- 21) R. M. LAWS: *Nature*, 187, 338~339 (1960).
- 22) 鯨類研究所: 未発表資料
- 23) M. NISHIWAKI, S. OHSUMI and T. KASUYA: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 50, 499~507 (1961).
- 24) W. SCOLESBY: An account of the Arctic regions. Vol. 1. Edinburg (1820).
- 25) D. F. ESCHRICHT and J. REINHARDT: *K. Danske Videnk. Selskabs. Skrifter*, 5, pp. 433 (1861).
- 26) D. F. ESCHRICHT and J. REINHARDT: *Proc. Ray. Soc. Lond.*, pp. 68 (1866).
- 27) T. TULLBERG: *Nova Acta Soc. Upsaliensis*, 11, 1~36 (1883).
- 28) J. T. RUUD: *Hvalradets Skrifter*, 23, pp. 24 (1940).
- 29) J. T. RUUD: *ibid.*, 29, pp. 69 (1945).
- 30) A. G. TOMLIN: *Acad. Nauk USSR*, 49, 460~463 (1945).
- 31) M. NISHIWAKI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 4, 162~183 (1950).

- 32) BRITISH MUSEUM: Handbook of R. H. Burne's cetacean dissection. *British Museum (Nat. Hist.)*, London, pp. 70 (1952).
- 33) W. L. van. UTRECHT: *Bijdr. Dierk.*, 35, 1~38 (1965).
- 34) T. ICHIHARA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 20, 17~82 (1966).
- 35) R. G. CHITTLEBOROUGH: *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 10, 125~143 (1959).
- 36) 平田森三: 鯨ひげのシワの写真による観察法, 14 回鯨研談話会口頭発表 (1958).
- 37) W. L. van. UTRECHT and C. N. van: UTRECHT-COCK *Rep. Sci. Committee IWC*, Mineographed (1955).
- 38) C. N. van. UTRECHT-COCK: *Bijdr. Dierk.*, 35, 39~100 (1965).
- 39) A. V. YABLOKOV and T. B. ANDREYEVA: *Nature*, 205, 412 (1965).
- 40) M. NISHIWAKI, T. HIBIYA and S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 13, 135~153 (1958).
- 41) E. S. CHUZHAVINA: *Trudi Inst. Mor. Zhivotmish A. N. SSSR*, 34, 33~55 (1957).
- 42) S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 19, 1~35 (1965).
- 43) R. G. CHITTLEBOROUGH: *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 5, 35~63 (1954).
- 44) R. G. CHITTEBOLOUGH: *ibid* 9, 1~18 (1958).
- 45) R. M. LAWS: *Discovery Rep.*, 29, 281~308 (1959).
- 46) N. A. MACKINTOSH: *The stocks of whales*. Fishing News Ltd, London, pp. 232 (1965).
- 47) H. OMURA, S. NISHIMOTO and K. FUJINO: Sei whales in the adjacent waters of Japan. *Fisheries Agency Jap. Gov.*, pp. 80 (1952).
- 48) C. E. NAAKTGEBOLEN, J. SLIJPER and W. L. van. UTRECHT: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 49, 113~119 (1960).
- 49) 西脇昌治・大隅清治: 未発表資料
- 50) S. KIMURA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 12, 103~125 (1957).
- 51) A. H. RAURIE: *Discovery Rep.*, 15, 223~284 (1937).
- 52) N. PETERS: *Zool. Anz.*, 127, 193~204 (1939).
- 53) S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 18, 49~88 (1964).
- 54) 根本敬久: 1963 年度北洋産鯨類資源調査報告書, 鯨類研究所, pp. 95 (1964).
- 55) F. R. LANKESTER: *Trans. Microscop. Soc. New. Ser.*, 15, p. 55 (1867).
- 56) 大村秀雄: 鯨の年令, 鯨研通信, 45, 1~6 (1955).
- 57) M. NISHIWAKI and T. YAGI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 8, 133~146 (1953).
- 58) M. NISHIWAKI and T. YAGI: *Proc. Jap. Acad.* 30, 399~404 (1954).
- 59) H. OMURA, K. FUJINO and S. KIMURA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 10, 89~132 (1955).
- 60) A. V. YABLOKOV: *Bull. MOIP, Otd. Biol.* 62, 37~48 (1958).
- 61) M. NISHIWAKI, S. OHSUMI and T. HIBIYA: *Sci. Rep. Whale Res. Inst.*, 13, 135~153 (1958).
- 62) D. E. SERGEANT: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 48, 273~288 (1959).
- 63) A. A. BERZIN: *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 139, 491~494 (1961).
- 64) D. E. SERGEANT: *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 132, pp. 84 (1962).
- 65) S. E. KLEINENBERG and G. A. KLEVEJAL': *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 145, 460~462 (1962).
- 66) S. OHSUMI, T. KASUYA and M. NISHIWAKI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 17, 15~35 (1963).
- 67) V. B. SCHEEFER: *Science*, 112, 309~311 (1950).
- 68) R. M. LAWS: *Sci. Rep. Falkland Is. Depend. Survey*, 2, 1~11 (1953).
- 69) R. M. LAWS: *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 120, 275~288 (1958).
- 70) K. KUBOTA *et al.*: *Okajimas Fol. Anat. Jap.*, 37, 389~419 (1961).
- 71) 大隅清治: マッコウクジの歯の話, 鯨研通信, 141, 1~16 (1963).
- 72) P. E. PURVES: *Discovery Rep.*, 27, 293~302 (1955).
- 73) R. M. LAWS and P. E. PURVES: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 45, 413~425 (1956).
- 74) H. W. SYMONS: *ibid.*, 45, 37~45 (1956).
- 75) M. NISHIWAKI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 12, 23~32 (1957).
- 76) P. E. PURVES and M. D. MOUNTFOLD: *Bull. British. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 5, 6~161 (1959).
- 77) M. NISHIWAKI, T. ICHIHARA and S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 13, 155~169 (1958).
- 78) T. ICHIHARA: *ibid.*, 14, 107~135 (1959).
- 79) S. OHSUMI: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 51, 192~198 (1962).
- 80) T. ICHIHARA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 17, 37~48 (1962).

- 81) T. ICHIHARA: *ibid.*, 18, 29~48 (1963).
- 82) H. OMURA: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 10, 279~283 (1963).
- 83) M. V. IVASHIN: *ibid.*, 54, 80~81 (1965).
- 84) G. W. RAYNER: *Discovery Rep.*, 19, 245~284 (1940).
- 85) T. YAGI, M. NISHIWAKI and M. NAKAJIMA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 17, 191~195 (1963).
- 86) H. OMURA and T. KAWAKAMI: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 45, 555~563 (1956).
- 87) W. H. DAWBIN: *Nature*, 183, 1749~1750 (1959).
- 88) R. G. CHITTLEBOROUGH: *ibid.*, 187, 164 (1960).
- 89) H. OMURA and S. OHSUMI: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 53, 90~112 (1964).
- 90) M. NISHIWAKI, M. NAKAJIMA and T. TOBAYAMA: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 20, 101~107 (1966).
- 91) M. NISHIWAKI: *ibid.*, 7, 87~119 (1951).
- 92) 中島将行・高橋和司・小倉政雄・沢浦弘二: 動物園水族館誌, 5, 16~22 (1963).
- 93) 根本敬久: ひげ鯨類の餌料, 鯨研叢書, 4, pp. 136 (1962).
- 94) S. OHSUMI: *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 20, 1~16 (1966).
- 95) J. L. BANNISTER and R. GAMBELL: *Norsk Hvalfangst-Tid.*, 54, 45~60 (1965).
- 96) 鯨類研究所: 昭和 40 年度北太平洋鯨資源調査報告, 鯨類研究所, pp. 68 (1966).
- 97) N. A. MACKINTOSH: *Discovery Rep.*, 23, 177~212 (1942).
- 98) 中島将行: 鯨研通信, 144, 1~7 (1963).
- 99) J. M. BOW and C. PURDAY: *Nature*, 205 (1966).
- 100) G. C. PIKE: Progress report on the study of sperm whales from British Columbia. *Background Paper of Special Sci. Meeting of IWC*, pp. 18 (1966).