



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	捕殺個体を利用したエゾヒグマ (<i>Ursus arctos yeasoensis</i>) の繁殖および栄養状態評価に関する研究
Author(s)	森脇, 潤
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(獣医学)
Dissertation Number	甲第13071号
Issue Date	2018-03-22
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k13071
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70467
Type	doctoral thesis
File Information	Jun_MORIWAKI.pdf



捕殺個体を利用したエゾヒグマ
(*Ursus arctos yesoensis*) の
繁殖および栄養状態評価に関する研究

2017 年

北海道大学大学院獣医学研究科

森脇 潤

目次

緒言.....	1
ヒグマの現状	1
ヒグマの保護管理	2
エゾヒグマの繁殖および栄養状態の研究手法	3
雌エゾヒグマの繁殖サイクル.....	5
エゾヒグマの食性と栄養状態の周年変化.....	7
本研究の目的	8
第一章 エゾヒグマの繁殖パラメータ推定ならびにその年次変化	10
背景.....	10
材料と方法.....	10
結果.....	13
考察.....	18
小括.....	26
第二章 エゾヒグマにおける体重および胸囲を利用した栄養状態の評価	35
背景.....	35
材料と方法.....	36
結果.....	40
考察.....	42
小括.....	46
本研究の要約.....	55
謝辞.....	59
参考文献	60
英文抄録	71

緒言

ヒグマの現状

ヒグマ (*Ursus arctos*) は、クマ類の中で最も生息域が広く、ヨーロッパ、アジアおよび北米にわたり (Servheen, 1990)、日本では北海道にのみ分布する日本最大の陸棲哺乳類である。北海道にはサハリンやシベリアと陸続きであった氷河期後期のおよそ 12,000 年前にすでに定着し、侵食により大陸から分断されて孤立した (大嶋, 1991)。当時は、本州までエゾヒグマが生息していたとされているが、最終氷期以降、本州では絶滅したと考えられている。北海道では、江戸時代には沿岸域から内陸にかけて広く分布していた (環境庁, 1990)。しかしながら、明治時代以降になると、開拓により標高が低い地域の森林は耕地や宅地の造成が進み、それに伴い生息地の縮小、さらには分断化が進んだ。近年のエゾヒグマの生息地は、1978 年から 1990 年ころにかけて縮小傾向にあったものの、現在は横ばいから拡大の傾向を示している (北海道, 2017b)。

エゾヒグマは単独生で行動圏が広いため、生息数の正確な動向を把握することは困難であるが、1967 年に芳賀の独自の調査に基づきエゾヒグマの生息頭数は 3000 頭と推定されている (芳賀, 1967)。その後に実施されたアンケート調査により、2000 年、2012 年において、それぞれ約 1800-3600 頭および約 2200-6500 頭と推定されており、北海道における一般的なエゾヒグ

マの生息数は 2002 年以降は増加傾向にあると推察されている（北海道, 2017b）。このようにエゾヒグマ個体数の増加が示唆されているものの、依然として正確な数は把握できないため現在でも上記の情報に依存している。

エゾヒグマの捕獲頭数は、1960 年代には年間 500 頭であったが、1990 年代には 200 頭にまで減少したため、1990 年には絶滅を危惧して春季の駆除（いわゆる春グマ駆除）が禁止された（北海道, 2017a）。しかしながら、捕獲に制限を設けたことで個体数は回復したものの、有害駆除が増加しており、1960 年代には捕獲の中で有害駆除が占める割合は 70%を超え、近年では約 90%に達している。捕獲数が記録に残る 1955 年以降で過去 2 番目に多かった 2011 年度の有害駆除は 600 頭を超える。有害駆除の原因には、農作物被害、家畜被害、人身被害、および人里への出没が挙げられるが、中でも農作物の被害額は 2010 年に 1 億 9000 万円に達している。また、人の存在を恐れず避けない個体が増加し、住民の生活圏においても出没するようになっており、2010 年以降、斜里町や札幌市など市街地でも出没が報告されている。こうして近年、人とヒグマの軋轢は、発生域の拡大、発生頻度や被害の増加、市街地への出没などの質の変化が進んでいる。

ヒグマの保護管理

広域的な保護管理方針として、北海道では 2014 年に北海道ヒグマ保護管理計画が策定され

た。地域協議会と学識経験者等からなる北海道ヒグマ保護管理検討会との連携によって、エゾヒグマによる人身被害を防止し、人里への出没を抑制し、さらに農業被害を軽減する取り組みをしつつ、エゾヒグマの地域個体群の存続が図られている。被害を起こす問題グマの多くは、学習によって生ごみや農作物などへの執着が強化されており、このような人の不適切な対応が問題個体発生大きな原因になっている。例えば、地域の危機管理が徹底されずに、地域住民や観光客などが餌付け（誘引）行為をすることで（意図的あるいは非意図的）、問題行動が引き起こされているため、今後の対策が課題である。また、問題個体と判断し捕獲を行っても、捕獲個体が問題個体だったのか、別の個体によるものだったのかがわからず、保護管理をするにも問題個体の特定や問題個体数の把握が困難なことから、問題解決となっていないケースが多いと考えられる。一方、エゾヒグマの対策をするための生物学的情報は依然として不足しているのも事実である。特に、栄養状態と繁殖の関連性は、冬眠前の栄養状態が雌エゾヒグマの繁殖の成功や失敗を決める要因とされており（Nelson *et al.*, 1983）、個体群動態に大きな影響を与えることから、最も基本的な情報の一つであると考えられる。

エゾヒグマの繁殖および栄養状態の研究手法

エゾヒグマの繁殖や栄養状態の研究手法には、野生個体を用いる方法、飼育個体を用いる方法、および捕殺された野生個体を用いる方法がある。野生個体を用いる方法では、個体を捕獲し、外貌上の特徴、および発信機・GPS および耳タグなどを装着することで標識して追跡する

調査が一般的である。行動圏や行動パターンなどを知るための研究が多くみられるが、捕獲の際に外部計測や採血などから栄養状態に関する知見を得たり、長年にわたり雌成獣を追跡し、連れ子の有無を目視して繁殖状況に関する知見を得たりすることもある。ただし、追跡調査は、本来の生息地におけるデータが直接的に得られるという大きな利点があるものの、捕獲と追跡の労力が大きく、多くの例数を得るには困難が伴う。また、エゾヒグマが単独生活を営む森林性の動物であるため、地形の急峻な山間部に生息することも、北海道における研究遂行上の大きな妨げとなっている。

飼育個体を用いる方法は、飼育による栄養管理上のバイアスが生じる可能性はあるものの、強制的に子別れをさせて繁殖行動を促すなどの介入実験ができる。ただし、実施には膨大な設備投資と労力が必要なため、野生個体を用いる方法と同様に多くの例数を得るには困難が伴う。

捕殺された野生個体を用いる方法は、本研究におけるアプローチである。捕獲者には、捕殺したクマに関する個体の外部計測値や、連れ子に関する情報の報告への協力が求められている（北海道, 2017a）。提供されるデータは北海道で一括して管理されており、必要に応じて雌性生殖器、歯の年齢査定および外部計測値などをヒグマ研究に利用することができる。このように捕殺個体を対象とする研究には、銃などで捕殺されやすい繁殖状況にある個体に偏ることでサンプリングバイアスが引き起こされる危険性が伴うものの（Mano, 1995）、捕殺データから読み取られる情報は北海道全体の傾向を反映していると考えられる。捕殺個体を利用する方法の最大の利点は、上記二つの方法に比べ多くの例数および細かな情報を収集できる点にあり、

解析技術の進歩に従い、将来的にさらなる詳細な研究の進展も期待できる。

エゾヒグマの繁殖や栄養状態を理解するには、上記に述べた三つの手法の長所短所をふまえて、それぞれを相補的に関連付けていくことが重要である。

雌エゾヒグマの繁殖サイクル

エゾヒグマの交尾期は5月上旬から7月初旬であり（坪田ら, 1985; 1986）、雌は交尾刺激により卵巣中に黄体が形成されるため、交尾排卵動物と考えられている（Boone *et al.*, 2004）（図序-1 参照）。エゾヒグマには妊娠成立後の着床遅延が知られており、子宮内で浮遊した胚は11月頃に着床する（Tsubota and Kanagawa, 1993）。出産は1月中旬から2月初旬に集中し（Sumiyoshi, 1973）、それとともに母親は授乳を開始する。哺乳期間は個体によりさまざまではあるが（Eiler *et al.*, 1989; Farley and Robbins, 1995）、期間中は泌乳に伴う繁殖抑制により、交尾期であっても発情や排卵が起こらないとされる（Erickson *et al.*, 1964; Hensel *et al.*, 1969; Spady *et al.*, 2007）。また、一般に母親は子別れまで交尾をしないことが知られており（Dahle and Swenson, 2003）、そのため子を連れる15–27ヶ月間（Mano and Tsubota, 2002）は交尾しないと考えられるが、北海道においては詳しく調べられていない。

クマ類において、産子数の増減に影響するのは冬眠前のボディ・コンディション（栄養状態）（Farley and Robbins, 1995; Hissa, 1997; López-Alfaro *et al.*, 2013; Robbins *et al.*, 2012）や秋の餌資源の豊凶（Kordek and Lindzey, 1980; Palomero *et al.*, 1997; Rogers and Allen, 1987）

とされている。雌ヒグマは着床、出産および哺育を冬眠中に行い、冬眠前に蓄えたエネルギーを自身の維持と繁殖に振り分けている (Brody and Pelton, 1988; Hissa, 1997; Robbins *et al.*, 2012)。また、冬眠明け後も引き続き自身の体維持に利用して (López-Alfaro *et al.*, 2013)、春から夏にかけての低栄養状態を乗り切るとされる (Eagle and Pelton, 1983; 北海道, 1992; 北海道環境科学研究センター, 1996)。したがって、秋の餌資源の豊凶により、冬眠前のボディ・コンディション、さらには繁殖パラメータに年次変化がもたらされることが予想される。しかし、これまでクマ類の繁殖パラメータの変化について、北米では秋の餌資源の不足に伴う胚の吸収説や (Rogers *et al.*, 1976)、産子数や出産間隔に関する地域差や年次差 (Free and McCaffrey, 1972; Lindzey and Meslow, 1977; McLaughlin *et al.*, 1994) といった報告があるものの、北海道のエゾヒグマについてはほとんど明らかにされていない。

捕殺個体を利用したヒグマの最近の繁殖履歴は、卵巣と子宮からなる雌性生殖器の肉眼観察から判断できる (Tsubota *et al.*, 1990b; Tsubota and Kanagawa, 1993)。卵巣に形成されている黄体 (CL) の数と子宮に残されている胎盤痕 (PS) の数は、それぞれ排卵数および着床数を示す。Robbins ら (2012) は、栄養状態が悪いと胚の着床が抑制されて、一部もしくはすべての胚のいくつかもしくはすべてが着床に失敗することで、一腹産子数が減少すると主張した。また、一腹産子数と出産間隔が年次変動することや、地域差があることもいくつかの研究から報告されている (Schwartz *et al.*, 2003)。しかしながら、クマ個体群の繁殖パラメータの変化についての報告はあるが、生殖器の解剖学的観察にもとづいて、クマ個体群の繁殖これらのパ

ラメータの年次変化を詳細に調べた研究はこれまでにない。

エゾヒグマの食性と栄養状態の周年変化

エゾヒグマの食性は、直接観察、痕跡（食痕）調査、胃内容分析ならびに糞内容分析により明らかにされている（阿部ら, 1987; Aoi, 1985; Sato *et al.*, 2005; Sato and Endo, 2006）。北海道のエゾヒグマは、春から夏にかけて草本類を、秋には果実類（ドングリやヤマブドウなど）を主に食べ、植物食に偏った雑食性である。また、動物質ではアリやハチなどの昆虫類を夏に利用するが、エゾシカも東部では利用されている。利用する食物が季節とともに変わること、栄養状態も季節により変動することが知られている。

エゾヒグマの栄養状態は、腎周囲脂肪指数（KFI）（羽澄ら, 1985; 北海道, 1992; 北海道環境科学研究センター, 1996; Yamanaka *et al.*, 2011a）、骨髄内脂肪量（羽澄ら, 1985; 北海道, 1992; 北海道環境科学研究センター, 1996; Yamanaka *et al.*, 2011a）、脂肪酸組成（Hissa *et al.*, 1998）、血液性状（Hellgren *et al.*, 1993）、および生物電氣的インピーダンス分析による体脂肪量測定（Farley and Robbins, 1994; Hilderbrand *et al.*, 2000; Nakamura *et al.*, 2008）などによって評価されてきた。しかしながら、上記手法のいくつかは死亡個体の利用が前提であるか、もしくは測定の際に特殊な道具や技術が必要である。これに対し、体重の測定はヒグマの栄養状態を調べるのにしばしば用いられる簡便な手法である。本手法は、個体の生死にかかわらずに適用できるが、性別や年齢、成長などが体重に与える影響を考慮する必要がある。また、

ヒグマの体重は、性成熟を迎えた後も成長により、雄では 8 歳まで、雌では 6 歳まで増加する (Glenn, 1980)。Kingsley ら (1983) は、性別、成長段階および季節に依存して体重が変化することを報告した。したがって、エゾヒグマの体重を栄養状態指標として利用するには、性差や成長を考慮した方法を確立する必要がある。

本研究の目的

北海道のエゾヒグマのより適正な保護管理に向けて、その生態、行動、生理、疾患、人とヒグマの関係等に関連する科学的知見の蓄積が必要である。特に、冬眠前の栄養状態が雌ヒグマの繁殖の成否を決める要因とされており (Nelson *et al.*, 1983)、繁殖と栄養状態の関係性を知るために、エゾヒグマの繁殖履歴と栄養状態を正確に推定できる手法が求められている。そこで本研究では、エゾヒグマの生物学的情報として基本的な情報である繁殖および栄養状態に焦点を当て、その評価方法を確立することを目的とし、北海道で捕殺されたエゾヒグマを用いて繁殖および栄養状態評価の指標を求め、性別、年次別、月別および繁殖状況別の変化を調べた。

第一章では、排卵数、着床数、および連れ子の数からなる繁殖履歴を明らかにし、黄体および胎盤痕を保有するエゾヒグマの割合を求め、2010 年から 2013 年までのこれら指標の年次変化を調べた。第二章では、性差や成長を考慮した北海道のエゾヒグマの栄養状態評価手法を確立し、それらの栄養状態を性別、月別、年次別、および繁殖状況別に比較した。

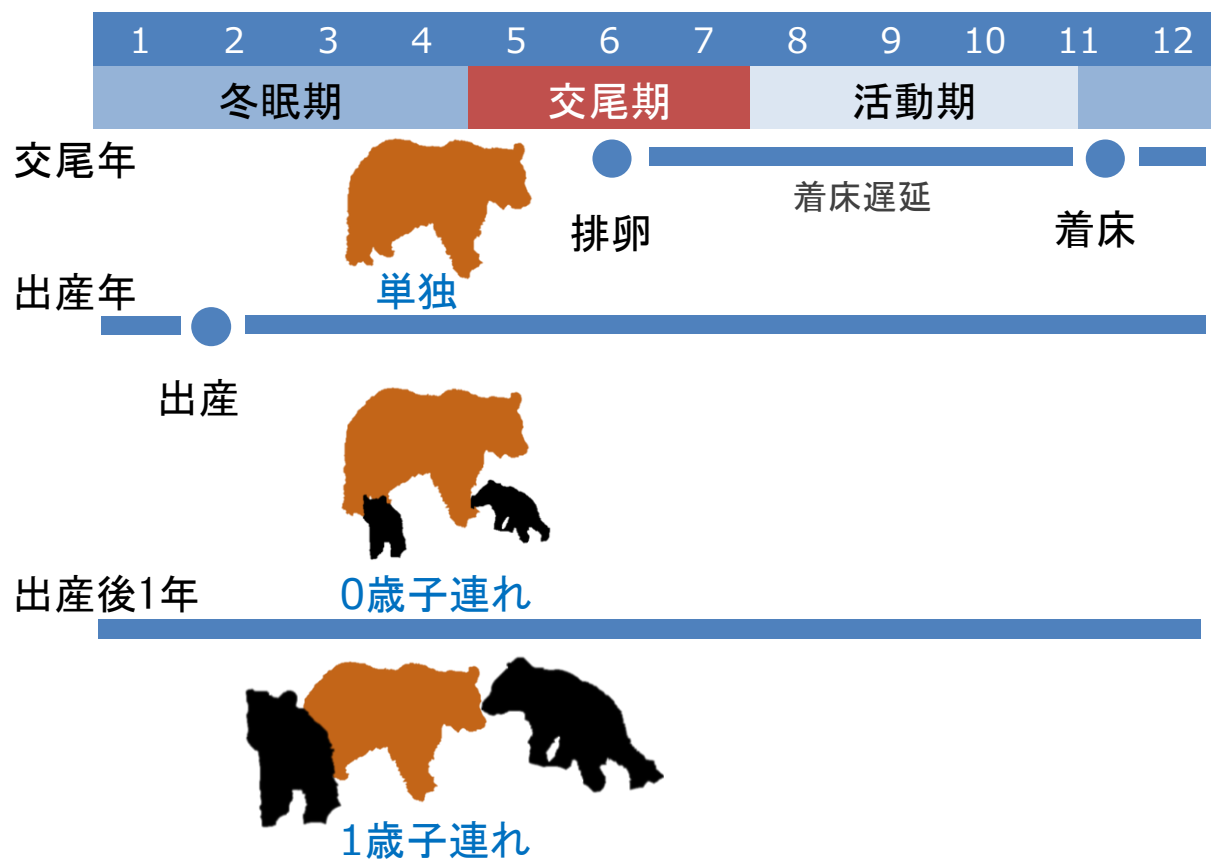


図 序-1 雌エゾヒグマの繁殖サイクルの模式図。最上段は月を示し、一般的には図に示したような連れ子状況に応じて 2-3 年周期のサイクルを持つと考えられている。例えば、図は 3 年周期を例とした場合の繁殖サイクルを示す。野外観察では、交尾年には単独雌として認められ、出産年には当歳子連れ、出産後 1 年目には 1 歳子連れで観察される。

第一章 エゾヒグマの繁殖パラメータ推定ならびにその年次変化

背景

繁殖パラメータは、野生動物の個体群動態を理解する上で重要な指標であるとともに、生物学的情報として野生動物の保護管理の適正化に有用である (Akçakaya *et al.*, 1999)。一腹産子数や出産間隔といった繁殖パラメータは、年次差や地域差があり、さらには地域の食物資源や気候に影響される (Akçakaya *et al.*, 1999; Bieber and Ruf, 2005)。

繁殖パラメータの詳細な推定値は、エゾヒグマ (*Ursus arctos*) の保護管理を適正に押し進める上で重要な情報となる。本章では、北海道からデータ収集の許可を得て、適切な倫理ガイドラインを遵守しつつ (The Mammal Society of Japan, 2009)、春から秋にかけて有害駆除や狩猟で捕殺された雌エゾヒグマの卵巢と子宮を観察した。本章の目的は、排卵数、着床数、および連れ子の数からなる繁殖履歴、2010 年から 2013 年までのこれら指標の年次変化を明らかにすることである。

材料と方法

標本採取とデータ

2010 年 4 月から 2013 年 11 月にかけて、野生生物の保護と狩猟の適正化に関する法律の下、狩猟や有害駆除された 130 頭の成雌エゾヒグマの卵巢と子宮からなる生殖器を収集した。エゾ

ヒグマの多くは銃により捕殺されたが、一部のエゾヒグマは箱わなで捕獲され捕殺された。エゾヒグマが捕殺されると、直ちに卵巣と子宮を収集し、10%中性緩衝ホルマリン液もしくは10%非緩衝ホルマリンに保管した。また、地域の役場職員や猟師からの外部計測値（例えば体重、体長、頭蓋サイズ）、推定年齢、連れ子の存在、および連れ子の数および年齢などの報告書も参考にした。その際、捕殺された雌の連れ子の有無や、子の数を記載した。さらに、連れ子を年齢毎に当歳子（成獣雌が有害駆除や狩猟された年に生まれたもの；以後当歳子）、1歳子（有害駆除や狩猟された年の前年に生まれたもの）、あるいは連れ子年齢が不明であることを分類した。ただし、2歳の連れ子は観察されなかった。成雌の年齢は、歯のセメント質に形成される年輪を数えて決定した（米田, 1976）。同様に、連れ子の年齢についても推定した。ただし、歯が利用できない場合には、捕殺前の雌が連れていた子の年齢を、外部計測値（体重など）や、捕獲者の推定（10年以上の経験を積んだ猟師）に基づき決定した（末永, 1972a）。連れ子の情報に関して、連れ子の年齢や有無を知ることができたものを1つのグループ（すなわちグループ1）と、連れ子の年齢あるいはその有無を査定できなかったものをその他のグループ（すなわちグループ2）に区分した。胎盤痕を保有していたか、4歳以上の個体を成獣雌と定義し（Mano and Tsubota, 2002; Tsubota *et al.*, 1990a）、子宮が小さく、子宮内膜が薄く、縦ヒダがない未成熟の子宮を有するものや（Hensel *et al.*, 1969）、外部計測値や頭蓋サイズから未成熟と判定された個体を除外した（末永, 1972a, b）。

卵巣および子宮の解剖学的観察

まず初めに、卵巣と子宮を肉眼観察してそれぞれ黄体と胎盤痕の有無を調べた。

その際、5 mm の間隔で卵巣を連続して薄切し、重複しないように 1 対の卵巣のそれぞれから黄体の総数を数えた。また、子宮角を縦断して子宮内膜を露出させ、1 対の子宮角にある胎盤痕の数を数えた。同時に、Englund (1970) に基づいて、胎盤痕を輪郭、色調および明るさにより 5 つのステージに分類した。スコア 5 は赤みがかった褐色の O 型のリングもしくは円盤状で輪郭がはっきりしているもの；スコア 4 は不鮮明なリングあるいは円盤状を呈し、一部辺縁が消失しているもの；スコア 3 は不鮮明なリングあるいは円盤状で辺縁が不正なまだら状のもの；スコア 2 は黄色がかった褐色のリングあるいは円盤状を呈し、境界が不明瞭なもの；スコア 1 はまだら状を呈し、辺縁がとても不鮮明なもの（図 1-1）。さらに胎盤痕がないものはスコア 0 とした（すなわちステージ数は 6）。肉眼的に分類した胎盤痕を、連れ子の年齢が明確なものについて当年出産（当歳子を連れていた）あるいは前年出産（1 歳子を連れていた）に分類し、連れ子の年齢が不明の個体の繁殖歴推定に利用した。ただし、左右の子宮でスコアの異なる胎盤痕が認められた場合は、最近年形成されたものの中で最も高いスコアを代表値として、胎盤痕の数を数えた。当歳子の出産日をすべて 2 月 1 日と仮定し、連れ子年齢と出生後の経過日数を捕殺日からこの日を差し引いて求めた。

繁殖パラメータの推定

エゾヒグマは 5 月初旬から 7 月初旬に交尾し（坪田ら，1985）、交尾した雌には排卵後の 7 月から 1 月にかけて黄体が認められる。そこで、卵巢に黄体が形成された雌の割合を繁殖履歴それぞれで求めた（すなわち、当年出産、前年出産、および最近 2 年以内の出産がないもの）。次に、出産間隔が出産後 2 年以上と仮定して、次の式から出産間隔（年/サイクル）を推定した。

$$RI = \sum t \times p_t \times N_t \quad (1)$$

t は出産後の経過年数、 p_t は出産後 t 年目で黄体を保有するクマの割合、そして、 N_t は出産後 t 年目に出産しなかったエゾヒグマの割合を示す。例えば、出産してから 2 年および 3 年後に黄体を保有していたクマの割合が、それぞれ 0.6、1.0 であれば、出産間隔は $2 \times 0.6 + 3 \times 1.0 \times (1 - 0.6) = 1.2 + 1.2 = 2.4$ と見積もられる。 $t = 3$ の時点で N_t 値が 0 にならなかった場合は、 $N_t = 0$ になるまで $t = t + 1$ として計算を継続した。ただし、3 年を超える場合の N_t には最近 2 年以内の出産がないものの黄体保有割合である排卵確率を用いた。

最後に、2010 年から 2013 年間の繁殖パラメータの年次変化を調べた。Mann–Whitney U test および Peritz's method についての統計解析は、R を用いた（ver. 3.1.1; R Core Team, 2014; 青木, 2015）。

結果

子を連れていた雌と単独雌の割合

本研究において観察を行った 130 頭の雌エゾヒグマのうち、111 頭分の連れ子の目撃情報と

年齢推定が利用可能であった（グループ 1）。このうち、21 頭は当歳子連れ（19%）、14 頭は 1 歳子連れ（13%）、76 頭は単独雌（連れ子がない）（68%）であった。残りの 19 頭は年齢や連れ子に関する情報がなかった（グループ 2）。

胎盤痕スコアと出産後の経過日数との関連

連れ子の目撃及び年齢が明らかな 111 頭のグループ 1 の雌の中で、0 から 5 を示していた胎盤痕スコアを、繁殖履歴と関連付けした（すなわち、当年あるいは前年出産；表 1-1）。当歳子を連れていた雌はスコア 2-5、1 歳子連れの雌はスコア 1-2（例外として 1 頭はスコア 0）、単独雌はスコア 0-4 であった。一方、胎盤痕スコア 2 は、当歳子連れの雌の 21 頭中 4 頭、1 歳子連れの雌の 14 頭中 12 頭で観察された。

胎盤痕スコアは、出産後の経過日数に伴い減少した（図 1-2）。ただし、次のような例外が認められた。3 月 19 日に捕殺された出産後 15 カ月の雌には、胎盤痕を認めなかったのに対し、11 月以降に死亡した当歳子連れの雌 4 頭、さらには 4 月から 10 月にかけて死亡した 1 歳子連れの雌 12 頭において、胎盤痕スコア 2 を認めた。胎盤痕は最長で 10 月 18 日に捕殺された出産後 20 カ月の雌に認められた。本研究では、2 歳以上の子を連れていたエゾヒグマは含まれていないため、出産後 2 年を超えて胎盤痕が存在するかを調べるができなかった。

胎盤痕スコアに基づく繁殖履歴推定

111 頭分のグループ 1 に分類された雌を、それぞれの繁殖履歴に当てはまる 3 つのスコア範囲に分類した。さらに、連れ子の有無及びその年齢に関するデータがないグループ 2 のエゾヒグマ 19 頭を含めた 130 頭に、これらの特徴を当てはめたところ、次の 3 つのカテゴリーに分けられた。(1) 当年出産 (当歳子連れの雌あるいは胎盤痕スコアが 3-5 のもの、34%、 $n = 44$)、(2) 前年出産 (1 歳子連れの雌あるいは胎盤痕スコアが 1-2 のもの、30%、 $n = 39$)、および (3) 2 年以上出産していない単独雌 (スコア 0 で連れ子の目撃がないもしくは連れ子に関する情報がないもの、35%、 $n = 45$)。25 頭のエゾヒグマにおいて、同じ個体からスコアが 1 ポイント異なる胎盤痕を認めた (すなわちスコア 1 と 2、2 と 3、あるいは 3 と 4)。連れ子の年齢が明らかでない雌のうち、8 月 27 日に捕殺されたものには胎盤痕を認めなかったが、1 歳子を連れていた雌 1 頭 (5 月 19 日捕殺) の胎盤痕スコアが 0 であったことと、本研究では 2 歳子を連れる雌が観察されなかったことから前年出産に分類した。胎盤痕スコアが 2 であった雌 34 頭のうち、11 月以降に捕殺された 2 頭は、当年出産か前年出産かを区別できないため解析から除外した。以上の胎盤痕のスコア分類により、連れ子を認めなかった 74 頭の雌のうち、41 頭は単独雌、11 頭は当年出産、そして 22 頭は前年出産に分けられた (表 1-2)。

繁殖カテゴリー別の排卵率と黄体保有割合

黄体が認められた 128 頭中 58 頭のエゾヒグマから、一腹当たりの黄体数 (排卵数) は 2.21 ± 0.55 (平均 $\pm$ SD; 表 1-3) と求められた。黄体数は最大で 4 であり、1 頭のみに認められた。

2010 から 2013 年間で黄体数に有意な変化は認められなかった（表 1-3; Peritz's method）。

月毎に集められるサンプル数は限られていたが、黄体は 6 月から 1 月にかけて検出された（図 1-3）。黄体は交尾期に形成されることから、交尾期後（7 月以降）にデータを限定したところ（ $n = 111$ ）、75 頭の雌に黄体が認められ、その内訳として当年出産個体 39 頭中 3 頭（8%）、前年出産個体 28 頭中 16 頭（57%）、そして単独雌 44 頭中 38 頭（86%）で黄体が認められた（表 1-4）。前年出産の 28 頭のうち、9 頭は 1 歳子を連れていたが、そのうち 3 頭に黄体が認められた。2010 年には当年出産の 11 頭中 3 頭に黄体が認められたが、2013 年には 3 頭中 3 頭のすべてで黄体が認められた。単独雌のうち黄体を保有していた個体の割合、すなわち排卵確率は 86%と算定された。黄体を保有していた個体の割合は、70%（10 頭中 7 頭）～100%（14 頭中 14 頭）の範囲内で年次による差がみられた。交尾期後において、単独雌のうち 6 頭に黄体を認めなかった。それらの卵巢所見では、7 月 11 日以前に捕殺された 2 頭には ≥ 5 mm の卵胞を認め、9 月から 11 月に捕殺された残りの 4 頭のうち 3 頭には 5 mm の卵胞が、また 1 頭には卵胞嚢腫が認められた。

着床数と連れ子の数

当年出産のうち、胎盤痕数（着床数）は、 1.91 ± 0.74 （平均 $\pm$ SD; 範囲 = 1-4, $n = 44$; 表 1-3）であり、連れていた当歳子の数は 1.54 ± 0.51 （範囲 = 1-2, $n = 26$ ）であった。ただし、連れていた当歳子の数が不明の 2 頭を除いた。また、前年に出産を経験していた雌の中で、胎

盤痕数は 1.97 ± 0.90 (範囲 = 1-4, $n = 37$) であった。ただし、胎盤痕を認めなかった 2 頭を除いた。さらに、連れていた 1 歳子の数は 1.43 ± 0.65 (範囲 = 1-3, $n = 14$) であった。ただし、連れていた 1 歳子の数が不明な 2 頭を除いた。胎盤痕および連れていた子の数は当年出産と前年出産グループ間で差を認めなかったが、2010 年と 2012 年との間のみ年次差が認められた (表 1-3; Peritz's method, $P = 0.025$)。

排卵数、着床数の変化と出産

多重比較の結果、当年出産グループにおいて排卵数と連れ子の数間で、前年出産グループにおいて着床数と連れ子の数間で有意な差が認められた (Peritz's method, $P = 0.020$)。これら 3 つのパラメータの経年値は、排卵数 (2.21 ± 0.55) > 着床数 (1.91 ± 0.74) > 連れ子の数 (1.54 ± 0.51 ; 平均 $\pm$ SD, Mann-Whitney U test; $P = 0.017$ および $P = 0.041$) の順に減少した。排卵数と着床数の関係について、着床した年の黄体数と出産した年の胎盤痕数から年次変化を調べた。すなわち、2010 年の排卵数と 2011 年の着床数、2011 年の排卵数と 2012 年の着床数、2012 年の排卵数と 2013 年の着床数を比較した。ただし、対比できるデータがない 2010 年の着床数と 2013 年の排卵数を除外した。その結果、2010 年の排卵数と 2011 年の着床数、2012 年の排卵数と 2013 年の着床数との間には差を認めなかったが (それぞれで $P = 0.500$ および $P = 0.396$)、2011 年の排卵数と 2012 年の着床数との間に有意な差が認められた (表 1-3; $P < 0.001$)。

考察

胎盤痕のスコア分類

胎盤痕を形状に基づいて分類したところ、胎盤痕スコアは出産後の経過日数とともに低下した。胎盤痕スコアについて、当年出産個体はスコア 2-5 を、前年出産個体はスコア 1-2 を、2 年以内の出産しなかった個体はスコア 0 を示した。これらのスコア範囲は、当年出産(当歳子)、前年出産(一歳子)、あるいは 2 年以内の出産がない個体(単独)といった繁殖歴を示しており、連れ子の存在およびその年齢が明らかでない場合においてもスコア範囲より繁殖歴が推定できると考えられる。しかしながら、11 月以降に死亡した場合は、当年出産および前年出産のグループいずれにおいてもスコア 2 が検出されたために、スコア分類を適用することができない。

胎盤痕のスコア分類は、雌が子を連れているかいないかにかかわらず、それぞれの繁殖履歴の推定に有効である。一方、連れ子情報のみで判断する野外での観察では正確な繁殖履歴の推定はできないのかもしれない。例えば、雌が連れていた当歳子の一部あるいはすべてを子殺し(Swenson *et al.*, 1997) や餓死(Zedrosser *et al.*, 2009) で失ってしまうと、観察される一腹産子数が不正確になる。つまり、エゾヒグマの最近の繁殖履歴の正確な推定には、連れ子情報とともに胎盤痕の観察が必要である。ここで、生殖器の収集は有害駆除や狩猟により雌が捕殺される個体群のみに限られることに注意する必要がある。つまり、本手法の適用は、人為的な

捕殺が規制されて捕獲数が少ない個体群には困難である。

子宮に胎盤痕を有していた 83 頭の雌のうち、25 頭は胎盤痕スコアが 1 ポイントだけ異なっていた（例えばスコア 4 と 5 など）。また、胎盤痕スコアは繁殖履歴、連れ子の年齢、および捕殺日もしくは捕殺月が同じ個体間でさえ異なっていた。本結果は、胎盤痕間や個体間で分娩後の胎盤痕の退色速度に差があることを意味している。退色速度に影響を及ぼす要因として、子宮の機能を制御するエストロゲンやグルココルチコイドの影響が考えられる。子宮内膜表面上にある胎盤痕には、ヘモジデリン色素を取り込んだマクロファージが多く含まれており (Martin *et al.*, 1976)、その遊走はエストロゲンにより刺激され、グルココルチコイドによって抑制される (Hunt *et al.*, 1998; Martin *et al.*, 1976; Nicol and Bilbey, 1958a, b)。これらのホルモンは、主に発情期や妊娠期間中に内分泌により循環系に分泌される。したがって、個体間や胎盤痕間でみられる胎盤痕スコアの経時的な減少は不連続 (Martin *et al.*, 1976; Nicol and Bilbey, 1958b) で、おそらく繁殖状況 (Ishikawa *et al.*, 2003; Sato *et al.*, 2000; Tsubota *et al.*, 1998; 2001; Wathen, 1983)、季節 (Harlow *et al.*, 1990; Palumbo *et al.*, 1983; von der Ohe *et al.*, 2004)、および利用可能な食物資源量 (Bourbonnais *et al.*, 2013; Harlow *et al.*, 1990; Hellgren *et al.*, 1993) によって分泌されるホルモン量が異なることによると考えられる。また、環境ストレス (Malcolm *et al.*, 2013; Wasser *et al.*, 2004) や採食様式 (植物エストロゲンあるいは動物質コルチゾールの摂取 ; Negus and Pinter, 1966; von der Ohe *et al.*, 2004) といった個体差も同様に、経過日数とともに低下する胎盤痕スコアの速度の不連続性に関係するのかもしれない。

れない。胎盤痕間でのスコアの違いは、同一個体の子宮でも認められた。同一個体の胎盤痕間で認められる胎盤痕のスコア差は、発情や妊娠時に局在するマクロファージが活性化してランダムに遊走することで引き起こされたものと考えられる (Arcuri *et al.*, 1999)。例えば、マクロファージの遊走がホルモンや IL-1 や IL-4 といったサイトカインの局所刺激により誘導されると (Arcuri *et al.*, 1999)、胎盤痕を形成するマクロファージの数が減少し、胎盤痕スコアに違いをもたらす、結果として、同一個体の胎盤痕間であっても退色速度に差がでるのだろう。

ただし、胎盤痕の退色が遅くなることも考えられるため、その場合は当年出産、前年出産を過大評価していることに注意が必要であるが、本研究におけるエゾヒグマの繁殖歴評価において、1 つの個体にスコアの異なる胎盤痕が認められた場合には高いほうのスコアを採用した。

繁殖履歴グループそれぞれの黄体保有割合

エゾヒグマは交尾排卵動物であることから、卵巣中に黄体を認めることは妊娠を強く示唆する。したがって、エゾヒグマに黄体を認めた場合は翌年（冬）出産すると仮定した。交尾期後（7 月以降）に、全体で 111 頭中 57 頭の雌に黄体が認められた。繁殖履歴グループ別にみると、当年出産グループのうち 8%が、前年出産グループのうち 57%が、単独雌のうち 86%が黄体を有していた。これらの繁殖歴の構成がエゾヒグマの捕獲されやすさ（狩猟や有害駆除による死亡）に影響されないと仮定すれば、8%の雌が交尾期までに連れていたすべての当歳子を失い交尾していたことになる（連年交尾および出産）。また、前年出産した雌では 57%が 2 年周期

で出産すること、単独雌では排卵確率が 86%であることを意味している。当年出産における黄体保有割合の低さは、子育て中の雌は子別れ前には交尾しないことを意味し、泌乳性無発情による繁殖抑制の結果と考えられる (Dahle and Swenson, 2003; Erickson and Nellor, 1964; Hensel *et al.*, 1969; Spady *et al.*, 2007)。したがって、雌において、黄体を有する個体の割合を把握することは、繁殖抑制が起こっているかを示すだけでなく、出産間隔の重要な決定要因になるかもしれない。

Yamanaka ら (2011b) のツキノワグマでの知見を参考にして、黄体を有する雌の割合から出産間隔を推定した。すなわち、繁殖履歴をそれぞれ当年出産、前年出産、および 2 年を超えて出産がない個体に分け、交尾期後 (7 月以降) の黄体を有するエゾヒグマの割合を求めた。黄体を有するエゾヒグマの割合は、前年出産グループで 57% (28 頭中 16 頭) であり、これらの個体は 2 年周期で出産することを示している。また、このうち 3 頭は 1 歳子を連れていたにもかかわらず黄体を有していた。これらの雌は交尾期に一時的に子を離していたが、交尾後に再び子と合流した可能性がある。ただし、Aune ら (1994) は、子別れ前の 1 歳子を連れていながらも交尾をする雌を数例報告しており、1 歳子を連れていても交尾する個体がいることも考えられる。一方、捕殺時に単独雌であった残りの 13 頭は、交尾期までにすべての子が死亡したか、1 歳子と子別れしたと考えられる。単独雌のように子育ての必要がなければ、一般に雌は発情が回帰することで交尾し、妊娠する。すなわちこれらの 2 例は 2 年周期で出産し (出産後 1 年経過した時点での雌の黄体保有率 : 0.57)、その他は 3 年以上の周期で出産する (出

産後 1 年経過した時点での黄体なしの雌の割合 0.43) ことになるため (ただし、2 年を超えて
出産しなかった、すなわち 3 年周期を超える雌が排卵・妊娠する排卵確率は 0.86)、出産間隔
の式より求めた期待値は 2.5 年と見積もられた。この推定値は、北海道東部 (2.4-2.5 年:
Shimozuru *et al.*, 2017) における報告と一致しており、また北米 (2.7 年: Aune *et al.*, 1994, 2.6
年: Case and Buckland, 1998; Schwartz *et al.*, 2003) やスウェーデン (2.4-2.6 年: Sæther *et al.*, 1998; Steyaert *et al.*, 2012 年のレビューによる) のヒグマ (*U. arctos*) 個体群のいくつか
と同等であったが、北米個体群の多くはより長い出産間隔を示すことから (たとえば、2.9-3.3
年: Craighead *et al.*, 1995; 4.4 年: Garshelis *et al.*, 2005)、世界的にみると出産間隔は短めで
あった。

エゾヒグマの交尾の最終観測日は、飼育下においておよそ 7 月 10 日と報告されているが (加
納, 1981)、野生下では秋季の交尾が 1 例報告されている (Kohira and Mori, 2010)。これを考
慮すれば、黄体を持たない単独雌数頭は 7 月以降の捕殺時点で排卵していなかったが、繁殖す
る時期を遅らせたのかもしれない。黄体が認められなかった単独雌は合わせて 6 頭で、そのう
ち 2 頭は 7 月 11 日以前に捕殺されており、 ≥ 5 mm の卵胞がいくつか認められた。残りの 4 頭
は 9 月以降捕殺されており、3 頭は 5 mm の卵胞が、もう 1 頭は卵胞嚢腫であった。これらは
いずれも成熟卵胞ではなかったが (すなわち 10-11 mm; Hensel *et al.*, 1969)、これらの卵胞
が成熟して排卵する可能性も考えられる。本研究では、7 月以降に捕殺された雌を対象に、黄
体の保有割合を求めたが交尾が遅れた個体が含まれる可能性があり、その場合排卵確率を過小

評価していることになる。

2010 年から 2013 年にかけての繁殖パラメータ

繁殖パラメータを推定した 2010 年と 2013 年の間で、連れ子数は排卵数（黄体数）よりも少なく、排卵数、着床数（出産年の胎盤痕数）、そして連れ子数の順で有意な減少を認めた。このことは、周着床期の胚または胎子の死あるいは出生後の死亡を示唆している。本手法では、胎盤痕が完全に消失した雌については情報が得られないため 1 つ以上胎盤痕を持つものあるいは当歳子を連れていたものを対象に着床率や連れ子数を推定した。したがって、過小評価している可能性がある。

本研究で求められた着床数（1.91）および連れ子数（1.54）は、先行研究でのそれぞれ 1.69 および 1.71（Tsubota *et al.*, 1991）に比べて着床率が高く連れ子数が小さかった。着床率が増加した理由は不明だが、連れ子数の減少はサンプリングの時期による違いを反映していると考えられる。すなわち、先行研究で集められたサンプルのほとんどは、交尾期前のものであったのに対し、本研究では交尾期を過ぎてからのものがほとんどであった。また、交尾期後に連れていた子が飢餓（Zedrosser *et al.*, 2009）あるいは他の原因で死亡した可能性や、Mano and Tsubota（2002）が考察するように、子育ての経験が少ない若い成雌（≤6 歳）が子育てに失敗したことが考えられる。この場合、今回雌を年齢によって区分できなかったが、捕殺される前に若い雌は連れ子数を減らしていたのかもしれない。

繁殖パラメータの年次変化

サンプル数は限られていたが、黄体を持つ雌の割合に年次差を認めたのは 2010 年と 2013 年との間であった。当年に出産したグループにおいて、2010 年には 11 頭中 3 頭が黄体を保有していたが、他の 3 年間は黄体の保有を認めなかった。一般に雌ヒグマは、出産した年には 1 年を通して哺乳するため、交尾も排卵もしない。しかしながら、これら 3 頭は、交尾期前に出産した当歳子のすべてを失ったために交尾して妊娠したのかもしれない。前年に出産したグループにおいて、黄体を保有する雌の割合は 2012 年の 5 頭中 0 頭、2013 年の 3 頭中 3 頭と差がみられた。このことは、2013 年の出産間隔が 2 年周期に短縮したことを示している。この年次変化は環境や個体の栄養状態によって出産間隔が変化する可能性を示している (Robbins *et al.*, 2012)。本研究において、黄体を保有している雌の割合は単独雌が高かった。単独雌における排卵確率は、当年および前年出産グループに比べて高かったが、単独雌のうち 10 頭中 3 頭は、泌乳や子育てをしていないはずであるのに交尾期に交尾しなかった可能性が高い。成雌が繁殖する割合は、雌の力関係による序列が周囲に生息する個体の出産間隔を延長させることで (Ordiz *et al.*, 2008)、エゾヒグマの繁殖が抑制されているのかもしれない。

排卵数や着床数は、2010 と 2011 年の間および 2012 と 2013 年の間で有意な差を認めなかったが、2011 と 2012 年の間では着床数は排卵数よりも低く、胚死滅が示唆された。エゾヒグマには、着床、分娩、および子育ての繁殖プロセスが冬眠の直前とその期間中に起こる。した

がって、雌は繁殖に配分するためのエネルギーを冬眠前に蓄えていなければならない (Brody and Pelton, 1988; Hissa, 1997; Robbins *et al.*, 2012)。利用可能な食物の年次変化、特に秋の実なりは冬眠前の母体の栄養状態さらには繁殖パラメータに影響する。北海道では、秋の主要な食物として、ミズナラ (*Quercus crispula*) の実 (いわゆるドングリ) やヤマブドウ類 (*Vitis coignetiae*) が挙げられる (Sato and Endo, 2006)。ミズナラの実なりは 2010 年および 2012 年には豊作であったが、2009 年、2011 年および 2013 年は不作であった (北海道, 2013)。また、ヤマブドウ類は 2011 年に不作であった。2011 年のドングリとベリー類の不作が重なったことが、2012 年の胚死減や出産数の低下に関係しているのかもしれない。

本研究では、連れ子の年齢と卵巣中の黄体および子宮角の胎盤痕の詳細な観察にもとづく繁殖履歴推定手法を確立し繁殖パラメータの年次変動を認めた。繁殖パラメータを多重比較したところ、エゾヒグマには着床前後の胚あるいは胎子死あるいは当歳子の出生後の死亡が起こっていることが強く示唆された。これらの要因が、個体群動態のモデル推定において、繁殖パラメータ推定値にバイアスをもたらすのかもしれない。本研究における繁殖履歴推定手法は、狩猟や有害駆除から得られた個体が必要なため利用が制限されるが、最近の繁殖履歴を個体毎に評価できる。サンプル数が大きければ、本研究のように黄体、胎盤痕および連れ子の観察による情報から、胚死減、連れ子の数の減少、および交尾の証拠が関係する繁殖パラメータの年次変化を推定することで、これまで推測が困難であった年加入数などの推測や個体群動態などの

エゾヒグマの保護管理の適正化に役立てることができるだろう。捕殺を必要とするサンプリングからの評価には、重要なバイアスを含むことがあることに留意する必要がある。今後、エゾヒグマにおける繁殖パラメータの年次変化や、その変動要因に関するさらなる詳細な調査が必要である。

小括

2010 年から 2013 年の間に、北海道で有害駆除により捕殺されたエゾヒグマ (*Ursus arctos*) 130 頭分の雌性生殖器を収集し、卵巢から黄体 (CL) および子宮角から胎盤痕 (PS) の有無および数を調べた。輪郭や色調による形状に基づき、PS を 0-5 の段階にスコア分類した。スコア分類により、当歳子を連れていることから当年出産と判断したものと、1 歳子を連れていることから前年に出産したと判断されるものとは特徴づけた。これにより、全 128 頭の観察から、44 頭が当年出産、39 頭が前年出産、45 頭が 2 年を超えて出産していない単独個体の 3 つの繁殖カテゴリーに分けられた。また、排卵数は 2.21 ± 0.55 (平均 $\pm$ SD)、着床数は 1.91 ± 0.74 、連れ子数は 1.54 ± 0.51 と推定された。2010-2013 年の 4 年間で、一般に着床数は排卵数に比べて少なく、着床数は年次変化していることが明らかになった。PS および CL の体系的な観察から、エゾヒグマの繁殖歴ならびに繁殖パラメータを推定し、それらの年次変化を明らかにした。

表 1-1 北海道において 2010 年から 2013 年に捕殺された雌エゾヒグマ 130 頭の胎盤痕スコア、連れ子の視認、および連れ子の年齢推定状況。

	Offspring	Placental scar score ^a						Total
	presence/age	5	4	3	2	1	0 ^b	
Group 1 ^c	0	3	7 (5)	7 (2)	4 (2)			21 (9)
	1				12 (4)	1	1	14 (4)
	None present		4	7 (3)	16 (4) ^d	8	41	76 (7)
Group 2 ^e	Unknown	1	2 (2)	4 (1)	1		1	9 (3)
	No data		2 (2)	3	1 (1)		4	10 (3)
Total		4	15 (9)	21 (6)	34 (11)	9	47	130 (26)

^a 括弧内内の値は、スコアの異なる胎盤痕が認められた雌の数の内数を示す。ただし、スコア範囲は 5（最も明瞭）から 0（見えない）である。

^b 胎盤痕を認めなかったもの。

^c グループ 1: 連れ子の有無及びその年齢が明らかなもの。

^d 11 月以降に連れ子なしで捕殺された 2 頭の雌を含む；1 頭は胎盤痕スコアが 2、もう 1 頭は胎盤痕スコア 1 および 2 であった。

^e グループ 2: 連れ子の有無あるいはその年齢に関する情報が明らかでないもの。

表 1-2 109 頭の繁殖歴の年次分布。狩猟者の目撃情報に基づく単独雌の胎盤痕スコアの内訳
(5 = 最も明瞭から 0 = 見えない)。サンプルは、2010 年から 2013 年間に北海道で捕殺され
たエゾヒグマから集められた。11 月以降に胎盤痕スコア 2 が検出された 2 頭は、当年出産か前
年出産かの区別がつかなかったため除外した。

Yr (no. F bears)	With cubs (<i>n</i>)	With yearlings (<i>n</i>)	Solitary			Total PS (<i>n</i>)
			Score 3–5 (<i>n</i>)	Score 1–2 (<i>n</i>)	Score 0 (<i>n</i>)	
2010 (40 ^a)	8	8	2	13 ^a	9	24
2011 (29)	8	2	2	4	13	19
2012 (22)	2	2	5	3	10	18
2013 (18)	3	2	2	2	9	13
Total	21	14	11	22 ^a	41	74
% of F bears (<i>n</i> = 109)	19.3	12.8	10.1	20.2	37.6	67.9

^a 11 月以降に捕殺された連れ子なしで胎盤痕スコアが 2 であった雌 2 頭を除く。

表 1-3 128 頭分の雌エゾヒグマの排卵数と胎盤痕の年次分布。サンプルは、2010 年から 2013 年間に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。11 月以降に胎盤痕スコア 2 が検出された 2 頭は、当年出産か前年出産かの区別がつかなかったため除外した。

Year (<i>n</i>)	Ovulation rate			Implantation rate		
	Mean	SD	<i>n</i>	Mean	SD	<i>n</i>
2010 (45 ^a)	2.24	0.44	21	2.25	0.87	12
2011 (33)	2.16 ^{***}	0.50	19	2.08	0.67	12
2012 (27)	2.25	0.89	8	1.42 ^{***}	0.51	12
2013 (23)	2.20	0.63	10	1.88	0.64	8
Total (128)	2.21	0.55	58	1.91	0.74	44

^a 11 月以降に捕殺された連れ子なしで胎盤痕スコア 2 であった雌 2 頭を除く。

*** $P < 0.001$ (Mann–Whitney *U*-test)。対比較は、2010 年の排卵数–2011 年の着床数間、2011 年の排卵数–2012 年の着床数間、2012 年の排卵数–2013 年の着床数間で行った。

表 1-4 交尾期後（7 月以降; $n = 111$ ）に黄体を保有する雌エゾヒグマの割合の年次変化。サンプルは 2010 年から 2013 年間に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。11 月以降に胎盤痕スコア 2 が検出された 2 頭は、当年出産か前年出産かの区別がつかなかったため除外した。

Year (n)	Current-year parturition-cubs			Previous-year parturition-yearlings			Solitary ^a		
	No. CL present	No. CL absent	Total (%)	No. CL present	No. CL absent	Total (%)	No. CL present	No. CL absent	Total (%)
2010 (36 ^b)	3	8	11 (30.6)	9 ^c	6	15 (41.7)	9	1	10 (27.8)
2011 (30)	0	11	11 (36.7)	4	1	5 (16.7)	14	0	14 (46.7)
2012 (26)	0	11	11 (42.3)	0	5	5 (19.2)	8	2	10 (38.5)
2013 (19)	0	6	6 (31.6)	3	0	3 (15.8)	7	3	10 (52.6)
Total % of F bears ($n = 111$)	3 (7.7)	36 (92.3)	39 (100.0) 35.1	16 (57.1)	12 (42.9)	28 (100.0) 25.2	38 (86.4)	6 (13.6)	44 (100.0) 39.6

^a 胎盤痕を認めなかったもの（スコア 0）でかつ連れ子なしあるいは連れ子に関する情報がないもの。

^b 11 月以降に捕殺された連れ子なしで胎盤痕スコア 2 であった雌 2 頭を除く。

^c 連れ子年齢が不明な雌で胎盤痕を認めなかった 1 頭を含む。前年出産グループの胎盤痕スコアは 0 あるいは 1-2 であった。本研究では 2 歳子をつづける雌が観察されなかった。

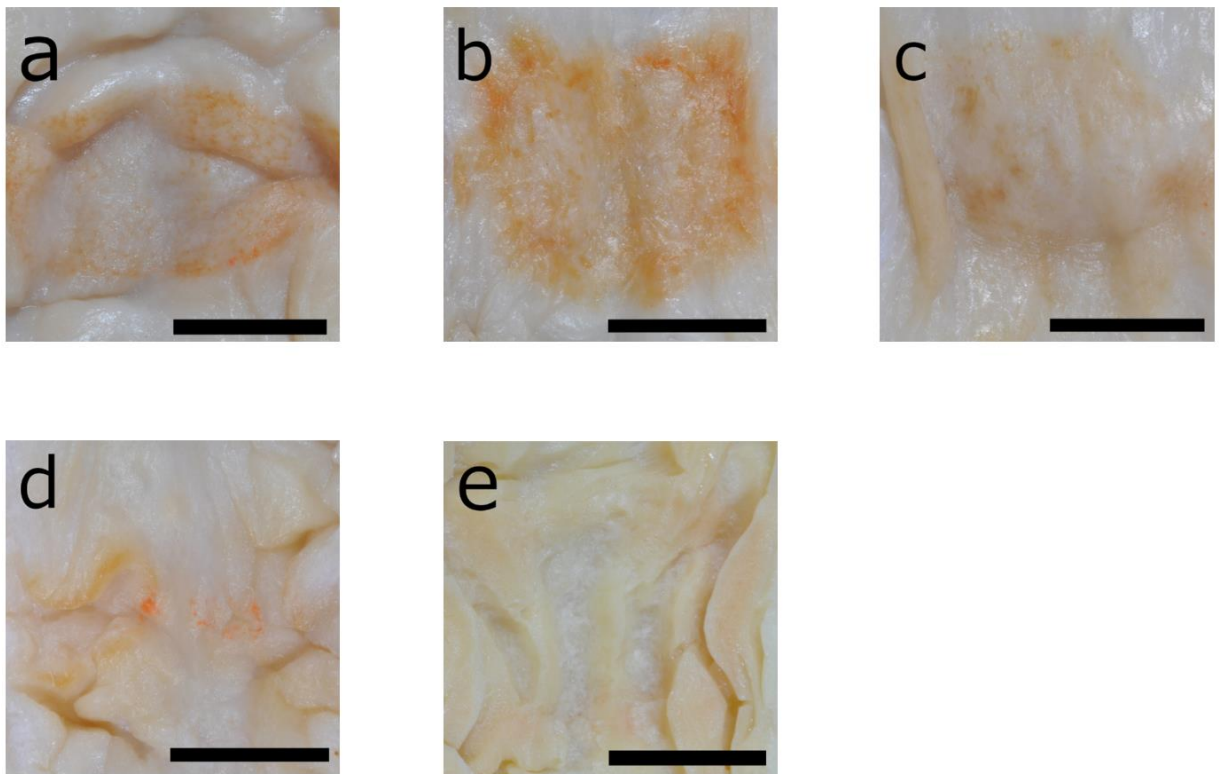


図 1-1 2010 年から 2013 年に捕殺されたエゾヒグマの 130 頭分の雌性生殖器の観察にもとづく胎盤痕スコアの分類例。スコア 5 は (a) 赤みがかった褐色の O 型のリングもしくは円盤状で輪郭がはっきりしているもの。スコア 4 は (b) 不鮮明なリングあるいは円盤状を呈し、一部辺縁が消失しているもの。スコア 3 は (c) 不鮮明なリングあるいは円盤状で辺縁が不正なまだら状のもの。スコア 2 は (d) 黄色がかった褐色のリングあるいは円盤状を呈し、境界が不明瞭なもの。スコア 1 は (e) まだら状を呈し、辺縁がとても不鮮明なもの。スケールバーは 5 mm を示す。

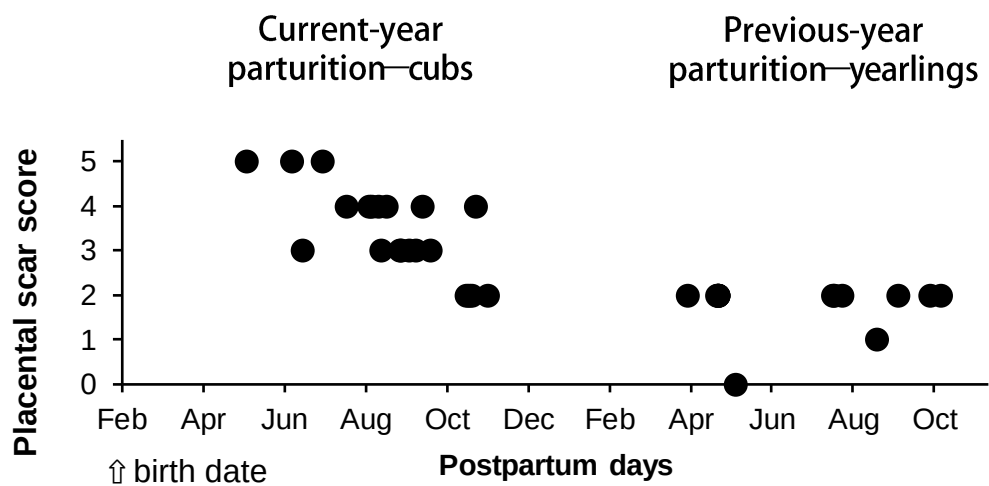


図 1-2 連れ子の年齢が明らかな 35 頭の成雌から認められた胎盤痕スコア (5 = 最も明瞭、0 = 見えない) と出産後の日数の分布 (当歳子の出生日をすべて 2 月 1 日と仮定した場合の日数を計算)。サンプルは、2010 年から 2013 年間に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。

Reproductive history	Offspring sighting	Month bear was euthanized									
		Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan
Current-yr parturition–cubs	–						○○				
			○○			○○	○○	○	○	●	
						○○	○●				
							●				
	+										
			○○	○	○○	○○	○○	○○	○○		
					○	○○	○○	○	○○		
						○○	○○		○		
Previous-yr parturition– yearlings	–						○○				
			○	○○	●	○○	●●				
				●		○●	●●	●●			
						●●	●●	●●			
	+		○○								
		○	○○		○○	○●	○○	○○			
						● ^a					
			○○								
Solitary ^b	–						○○				
							●●	○●			
							●●	●●			
					○○		●●	●●	○●		
				○	●●	●●	●●	●●	●●	●	
					●●	●	●●	●●			●
							●●	●●			
							●●	●			
							●●				
							●●				



図 1-3 連れ子の目撃情報および繁殖履歴にもとづく 128 頭の成雌に認められた黄体の月別分布。サンプルは、2010 年から 2013 年間に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。11 月以降に生まれた雌で、胎盤痕スコア 2 を示したために当年出産か前年出産かの区別がつかない 2 頭を除く。○および●は、それぞれ黄体を持たない雌と黄体を保有する雌を示す。^aは、連れていた子の年齢が不明で胎盤痕を認めなかったが、前年出産の胎盤痕スコアが 0 あるいは 1-2 であったことから前年出産と判定された 1 頭を含む。本研究では 2 歳子を連れる雌は含まれなかった。^b胎盤痕なし（スコア 0）で、連れ子を認めなかったかもしくは連れ子に関する情報がないもの。

第二章 エゾヒグマにおける体重および胸囲を利用した栄養状態の評価

背景

エゾヒグマの体重を栄養状態指標として利用するには、性差や成長を考慮した方法を確立する必要がある。Bartareau ら（2012）は、ヒグマの標準体重の推定に成長曲線を利用し、実測体重と標準体重との差から栄養状態を評価した。ただし、本手法は体重に関連する正確な情報が利用できる場合に限って栄養状態の推定が可能となる。しかしながら、野外での体重測定には困難を伴う。体重測定用測りや電子体重計をフィールドに持ち運ぶのが難しいのと、大型のエゾヒグマを持ち上げる人手を確保するのが難しいことである。

エゾヒグマの体重は、雄で 400 kg、雌で 150 kg に達する（Sato, 2009）。北海道では、捕殺者は捕殺したエゾヒグマの体重の実測値あるいは推定値の報告が求められているが（北海道, 2017）、これらの体重のデータのほとんどは、計測されずに外貌から推定されている。一方、体長、体高、胸囲などの他の外部計測値は北海道のエゾヒグマでは比較的容易に利用できる。もし、これらの外部計測値から体重を推定する手法が確立されれば、体重の計測値を使わずにエゾヒグマの栄養状態を評価できることになる。Maeda and Ohdachi（1994）は、エゾヒグマの胸囲と体重（の成長）に相関があることを見出した。このような関係性は、北米やスウェーデンのヒグマでも報告されている（Glenn, 1980; Swenson *et al.*, 1987）。また、アカシカ（*Cervus elaphus*）およびヒツジ（*Ovis aries*）など他の動物種でも同様の関連が報告されて

いる (Afolayan *et al.*, 2006; Cook *et al.*, 2013; Riney, 1955)。前章では繁殖パラメータの年次変化を明らかにしたが、本章では栄養状態に焦点を当て、性差と成長を考慮した北海道のエゾヒグマの胸囲と体重を用いた栄養状態評価手法を開発し、それらの栄養状態を性別、月別、年次別、および繁殖状況で比較した。

材料と方法

1991年8月から2012年12月の22年間にわたり、狩猟や有害駆除したエゾヒグマから体長、胸囲、および体重の外部計測値を収集した ($n = 3,576$; 雄 2,347 頭および雌 1,229 頭)。体長 (cm) は、鼻の先端から肛門までを測定し、胸囲 (cm) は、肩甲骨からすぐ尾側の腋窩周囲を測定した。体重 (kg) は、バネばかりでつるすか、電気式はかりで計測した。また、地域の振興局や狩猟者による、連れ子の存在、連れ子の数、および推定年齢に関する報告も収集した。収集された情報には、雌の連れ子について、連れ子あり、なし、あるいは不明 (連れ子に関する利用可能な情報がない) に分けられている。さらに連れ子を当歳子、1歳子、2歳子、3歳子、あるいは連れ子年齢不明に分けた。成獣雄や成獣雌の年齢には歯のセメント質に形成される年輪の数を数えて確認した (米田, 1976)。さらに、連れ子の年齢も同様にして推定した。当歳子の誕生日をすべて2月1日と仮定し、捕殺日から連れ子の日齢を差し引いた経過日数で求めた。

胸囲に基づく体重推定

胸囲による体重の推定には（雄 1,705 頭；雌 913 頭）、Kolenosky ら（1989）が述べる方法を参考に、雄、雌のデータそれぞれの体重—胸囲に（対数変換した）一般化線形モデルを当てはめて回帰した。すなわち対数変換した体重の変数を説明変数とし、対数変換した胸囲を応答変数としてモデルに当てはめた（体重の実測と胸囲が計測された雄 602 頭；雌 305 頭）。ただし、体重の対数変換した値はガンマ分布に従うと仮定した。

栄養状態の評価

栄養状態は年齢毎に体重から次の式で計算した。

$$body\ condition = W_{ia} - W_i, \quad (1)$$

W_i は、年齢 i で捕殺されたエゾヒグマの標準体重（kg）を成長曲線から推定したものを、 W_{ia} は、年齢 i で捕殺されたエゾヒグマの体重（実測あるいは胸囲から推定したもの）をそれぞれ示す。栄養状態の信頼性の評価には、ヒグマの栄養状態評価に用いられる他の指標である body condition index（BCI）（Cattet *et al.*, 2002）との相関を調べた。

$$BCI = \frac{\ln BM - 3.21 \times \ln BL + 11.64}{0.29 - 0.017 \times \ln BL} \quad (2)$$

さらに、Cattet ら（2002）を参考に、栄養状態指標 hBCI を推定した。

$$hBCI = \frac{BM - a \times BL^b}{c} \quad (3)$$

BM は体重 (kg) を、 BL は体長 (cm) をそれぞれ示し、 BL と BM から未知のパラメータ a 、 b および c を求めた。

年齢—体重の成長曲線への当てはめ、統計解析

体重が最も大きくなる時期の年齢を調べ、年齢に基づく標準体重を求めるため、それぞれの性別について、年齢と体重を 4 つの成長モデルの式 4) von Bertalanffy (1938)、5) ロジスティック、6) Gompertz (1825)、および 7) Richards (1959) に当てはめた。

$$A(t) = A_{\infty} \cdot [1 - e^{-K(t-T)}]^3, \quad (4)$$

$$A(t) = A_{\infty} \cdot [1 + e^{-K(t-T)}]^{-1}, \quad (5)$$

$$A(t) = A_{\infty} \cdot e^{-e^{-K(t-I)}}, \quad (6)$$

$$A(t) = A_{\infty} \cdot [1 + be^{-Kt}]^{-(1/m)}, \quad (7)$$

これら方程式では、次の変数を使用した。 $A(t)$ は年齢 t における体重 (kg)、 A_{∞} は、収集した個体群の平均漸近体重を示し、 K は漸近体重に近づく時点での相対成長率パラメータあるいは成熟指標を示し (years^{-1})、 T はすべての年齢を当てはめた場合に方程式で推測される体重ゼロの時点での理論年齢を、 I は理論上、成長が最大になる時点 (変曲点) での年齢を示し、 b は時間スケールパラメータの積分定数を示し、 m は $-1 < m < \infty$ の範囲で変化する変曲点での形状パラメータを示す (Bartareau *et al.*, 2011)。

体重の実測値あるいは推定値は、4つのモデル式に当てはめ、Akaike's information criterion (AIC) が最も小さいモデルを最良のモデルとした。年齢推定 (Harshyne *et al.*, 1998) および外部計測 (Eason *et al.*, 1996) による誤差を考慮して、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した (年齢対体重データ) (Tukey, 1977)。また、Glenn (1980) を参考に成長による体重増加を考慮して、雄では箱ひげ図に含めた年齢カテゴリーを 8 歳まで、雌では 6 歳まではそれぞれの年齢とし、雄では 9 歳以上、雌では 7 歳以上は一つのグループとした。

栄養状態に影響する主要な要因の評価には、対比較の Mann-Whitney *U* test と多重比較 (MANOVA) を用い、それらを性別、年次別、捕獲月齢、および年齢別の栄養状態の比較に利用した。有意差が認められた場合には、Peritz's method による多重比較を行った。さらに、成獣雌の栄養状態を、それぞれの繁殖状況である連れ子年齢毎 (当歳子、1 歳子、および連れ子年齢不明) あるいは連れ子に関する情報なし (単独雌) で比較した。また、雌の年齢クラスを、0-5 歳、6-10 歳、11-15 歳および 16 歳以上のグループに分けた。Peritz's method の統計解析は、有意水準を $P < 0.05$ として R ver. 3.1.1 を用いて行った (R core team, 2014; 青木, 2015)。また、von Bertalanffy、Gompertz、および logistic 成長曲線の当てはめには FSA (Fisheries stock assessment; Ogle, 2015a)、FSAdat (Ogle, 2015b)、および nlstools (Baty *et al.*, 2015) を用いた。

結果

3,576 頭のうち、体重（体長）および胸囲が利用可能だったのは雄 602 頭、雌 305 頭で、胸囲のみが利用可能だったのは雄 1,705 頭、雌 913 頭であった（表 2-1）。これらの測定値のうち、体重は雄で 3-520 kg ($n = 642$)、雌で 8-204 kg ($n = 316$) で、それぞれの体長は 45-260 cm ($n = 2,347$) および 54-280 cm ($n = 1,229$) で、胸囲は 23-250 cm ($n = 2,307$) および 28-240 cm ($n = 1,218$) であった。年齢が 0-3 歳（若齢）と査定されたのは雄で 1,266 頭、雌で 529 頭であり、4 歳以上（成獣）はそれぞれ 1,081 頭および 700 頭で、最高齢は 30 歳および 27 歳であった。706 頭中 225 頭の雌（3 歳の雌 6 頭を含む）は連れ子を伴っており、93 頭が当歳子連れ、78 頭が 1 歳子連れ、8 頭が 2 歳子連れ、3 頭が 3 歳子連れで、さらに 43 頭は連れ子の年齢が不明であった。残りの 481 頭は連れ子の目撃情報のない単独雌であった。栄養状態指標 $hBCI$ は、 $hBCI = (BM - 0.000348 \times BL^{2.54}) / 38.0$ と推定された。

対数変換した体重の測定値 (BM) と胸囲 (CG) 間の正の相関から、エゾヒグマの体重は雄で $BM = \exp^{(-5.61 \pm 0.17) + (2.23 \pm 0.04) \times \ln(CG)}$ 、雌で $BM = \exp^{(-4.52 \pm 0.25) + (1.98 \pm 0.06) \times \ln(CG)}$ と推定された ($\text{mean} \pm \text{SE}$)（図 2-1）。

体重の測定値と推定値を当てはめた成長曲線モデルにおいて、AIC 値に大きな差は認められなかった（表 2-2）。最も当てはまりが良いとされたのは von Bertalanffy 式で、標準体重は雄で $BM = (245 \pm 5) \times [1 - \exp^{(-0.24 \pm 0.01) \times \{age + (2.79 \pm 0.23)\}}]$ 、雌で $BM = (114 \pm 2) \times [1 - \exp^{(-0.47 \pm 0.04) \times \{age + (1.61 \pm 0.26)\}}]$ ($\text{mean} \pm \text{SE}$) と推定された（図 2-2）。95 %漸近体重時の年齢は、雄で 14.2

歳、雌で 7.1 歳であった。

栄養状態指標値を、実測体重（胸囲を含む）と von Bertalanffy 式を用いた標準体重との差から求めたところ、変動幅は雄では-169 から 188 kg、雌では-65 から 88 kg であった。BCI 値の変動幅は雄、雌すべてで-9.2 から 12.7、hBCI では-9.2 から 7.3 であった。自然対数変換した栄養状態指標値との相関を見たところ（正の値にするために 200 を足した）、他の指標と正の相関を示した（BCI および hBCI）。相関係数は BCI よりも（雄、0.292; 雌、0.399）、hBCI で大きかった（雄、0.456; 雌、0.509）（図 2-3）。

結果から、エゾヒグマの栄養状態指標値は年次や性別よりも（ $P = 0.058$ および 0.905 ）、捕獲月及び年齢クラスに依存していた（ $P < 0.001$ および $P = 0.043$ ）。さらに、3 月から 12 月間の栄養状態指標値の月次変化は雄で-193 から 194 kg、雌で-77 から 96 kg で、それぞれの変動幅は平均で 33 kg および 26 kg であった。3 月から 9 月にかけての栄養状態指標値の変化は雌でわずかであった（ -10.0 ± 8.5 kg から -0.9 ± 1.7 kg の間）。一方、雄の栄養状態指標値は 4 月に 8.1 ± 4.5 kg と増加したが、8 月に低下しており（ -10.5 ± 2.3 kg）（図 2-4）、9 月は雌よりも低かった（Mann-Whitney U test; $P = 0.018$ ）。しかしながら、10 月から 12 月にかけて雄、雌両者で有意な栄養状態指標値の回復が認められ（Peritz's method; いずれも $P < 0.05$ ）、栄養状態指標値は雄で 5.6 ± 2.9 kg から 17.1 ± 3.3 kg、雌で 4.0 ± 2.1 kg から 16.4 ± 2.6 kg に上昇した。栄養状態が最も良好なのは 11 月であった。

一年を通じて、雌は年齢クラス別や繁殖状態別においても、栄養状態指標値に有意な差を認

めなかった(図 2-5; Peritz's method, $P > 0.05$)。栄養状態指標値は、当歳子連れで 1.9 ± 3.1 kg、1 歳子連れで -0.1 ± 3.3 kg、連れ子年齢不明で 8.0 ± 5.4 kg、あるいは単独雌で -0.7 ± 1.5 kg であった。

年次別にみると、雄の栄養状態指標値には差を認めなかったが、雌では 1992 年、2000 年、2003 年および 2008 年の値は高いが (24.1 ± 9.2 kg, 19.0 ± 6.8 kg, 8.9 ± 3.6 kg および 5.2 ± 3.7 kg)、1999 年、2004 年、2010 年、および 2012 年では低かった (-5.0 ± 3.5 kg, -8.1 ± 3.7 kg, -4.3 ± 2.6 kg および -11.6 ± 2.5 kg)。結果から、1992 年と 1999 年間、2000 年と 2004 年間、2000 年と 2010 年間、2000 年と 2012 年間、2003 年と 2012 年間、および 2008 年と 2012 年間に有意な差が認められた (図 2-6; Peritz's method、比較できる総数が限られていたため 1991-2003 年のグループあるいは 2000-2012 年のグループ間で比較、 $P < 0.05$)。

考察

本研究では、捕殺時の測定あるいは胸囲に基づく推定体重と標準成長曲線上の体重との差から栄養状態を推定した。より信頼の高い栄養状態推定値を得るには、正確な体重推定値を得ることが重要であったが、飼育下 (Maeda and Ohdachi, 1994) や野生下 (Glenn, 1980; Swenson *et al.*, 1987) で報告されているように、野生下のエゾヒグマにおいても体重は胸囲の x 乗で導かれることから、本研究では、体重データがなくても胸囲に基づく推定体重から栄養状態が評価できることを示した。

本研究では4つの成長曲線から推定されたエゾヒグマの成長パターンはいずれも類似していた。また、体重の成長パターンには性差があり、雌は雄の体重の半分にも満たなかった。さらに、95%漸近体重時の年齢から、雄も雌も性成熟後であっても体重は成長を続けた（雌で2-3年、雄で8-11年）(Tsubota *et al.*, 1990a)。ただし、雌は雄よりも成長により増加した体重がプラトーに達するのが早かった。すなわち、これら性差や年齢による体重の成長パターンの違いを、栄養状態評価では考慮しなければならないことになる。

栄養状態評価には、ただ一つの標準体重からの体重変化の程度を評価することが必要である。ただし、BCI 式は日本のニホンツキノワグマ (*Ursus thibetanus japonicus*) やエゾヒグマには当てはまりが悪かった。これは、ニホンツキノワグマ (Oi and Furusawa, 2008) で報告されているのと同様、本研究で求めた BCI においても、栄養状態指標値との相関は低く、当てはまりがよくなかったためである。したがって、栄養状態の解析には BCI は利用できないため、Cattet ら (2002) の式に基づき hBCI を求めたところ、栄養状態指標値が低いデータを除き、hBCI はエゾヒグマの栄養状態指標値と高い相関を示した。性別や加齢による生理的活動レベルに伴うエネルギー要求と相関して成長は変化する。その上、エゾヒグマにおいては、体脂肪の蓄積や消費も、性別や年齢により異なる (北海道環境科学研究センター, 1996; Yamanaka *et al.*, 2011a)。

本研究では、サンプルサイズが小さいため、栄養状態指標値の地域差を考察することはできず北海道全体で栄養状態を比較した。その結果、雄の栄養状態には年次変化を認めなかったが、

雌には年次変動が認められた。雌の栄養状態指標値は、1992 年、2000 年、2003 年および 2008 年において 5 kg よりも高く、1999 年、2004 年、2005 年および 2012 年において -4 kg よりも低かった。雌の栄養状態は、ミズナラ (*Quercus crispula*) の実 (ドングリ) やマタタビ (*Actinidia* spp.) およびヤマブドウ (*Vitis coignetiae*) の果実などの秋の実なりの量を反映していると考えられる (Sato and Endo, 2006)。豊作年の秋にはエゾヒグマはドングリを主体として食べるが、ドングリが凶作になると、果実や農作物へと食物を切り替えている (Sato and Endo, 2006)。また、秋に蓄積した脂肪は冬眠時 (絶食) に消費されるだけでなく、春から秋にかけての負のエネルギーバランス時にも消費される (羽澄ら, 1985)。栄養状態は前年の秋の実なりの量に依存しており、冬眠期間の延長により絶食期間が長引いたり、夏期の食物不足により負のエネルギーバランスの期間が長引くと、栄養状態は急激に低下する。

本研究では、栄養状態指標値 (肥満度) が季節変化することを示した。体重は肥満度と体格としての体サイズからなるため、本研究では体重から体格 (標準体重) を引いて肥満度を求めた。この体格は年齢により決定され、季節変化することなく若い時に成長する。したがって、残りの肥満度が季節変化しているものと考えられる。また、Belant ら (2006) が報告したように、クマで認められる 2 つの時期に起こる栄養状態の変化を示していた。それは除脂肪体重の増加 (すなわち春から夏にかけて) と脂肪体重の増加である (秋)。本研究で用いた栄養状態評価手法は、過去の報告で示されたように (Hashimoto and Yasutake, 1999; Nelson *et al.*, 1983)、雌雄での秋の過食期の脂肪重量の増加と、雌の春から夏にかけてのわずかな増加を捉

えたと考えられる。また、Belant ら（2006）が報告したように、雌は春から夏に栄養状態指標値が微増で維持されていた。一方、雄の栄養状態指標値は夏に低下した。このことは4月から7月にかけての行動量の増加が影響しているのかもしれない（北海道, 2017）。成獣雄の1年間の行動圏は10–500 km²であり、雌の行動圏よりも10倍大きく、交尾期（およそ5～7月）には成獣雄は活動量が増加することから、この時期に栄養状態指標値が低下した可能性が考えられた（北海道, 2017）。

北米において、雌では当歳子や1歳子を連れているときの栄養状態の低下が知られている（Hilderbrand *et al.*, 2000）。しかしながら、本研究では当歳子連れ、1歳子連れ、連れ子年齢不明、および単独雌間の栄養状態に変化は認められなかった。また、雌の年齢グループ間においても栄養状態に差を認めなかった。これらの結果は、雌は栄養状態が閾値以上の時にのみ出産することを示しているのかもしれない（Samson and Huot, 1995）。なお、連れ子の目撃情報に基づく繁殖状況が、捕殺時点であることに注意しなくてはならない。雌の中には、出産したのに子殺しや餓死によって単独雌とみなされることがあるためである（Moriwaki *et al.*, 2016）。第一章で示したように、単独雌の分類が真の繁殖歴を反映していない可能性を含んでいる。繁殖情報による雌の栄養状態の変化を明らかにするにはより詳細な研究が必要である。すなわち、雌性生殖器が十分な数手に入るのであれば、卵巣中の黄体や子宮に残される胎盤痕を用いた妊娠や出産の証拠を加えることにより、さらに深い考察を与えられと考えられる。

本研究では胸囲および体重を用いた栄養状態評価手法を確立し、エゾヒグマの栄養状態を性

別、年次別、月別および繁殖状況別に比較した。栄養状態指標値は性別、月別、および年次別（雌）で差がみられたが、繁殖状況間や雌の年齢クラス間での差は認められなかった。さらなる適正な保護管理のため、今後、栄養状態の性別、月別および年齢クラス別の地域別評価を年次で比較するなどの生物学的情報が不可欠である。

小括

1991-2012年に北海道で捕殺された3,576頭分のエゾヒグマの胸囲と体重から栄養状態を評価する方法を確立し、性別、月別、年次別および連れ子状況別に栄養状態を比較した。体重が計測されていない場合、胸囲から体重を推定した。体重の測定値および推定値を合わせて、年齢毎に体重を推定する成長曲線から平均漸近体重（雄で247 kg、雌で110 kg）と95%漸近体重時の年齢（雄で13.3歳、雌で6.7歳）を求めた。エゾヒグマの栄養状態指標値を、捕殺時の体重から成長曲線で推定した標準体重を減じて（kg）推定したところ、栄養状態指標値は雄で夏に低下し、雄雌の両方で過食期にあたる秋に高まる季節変化を示した。9月には、雌の方が雄より栄養状態が良好であった。栄養状態指標値の年次変化が雌には認められたが、単独雌と連れ子を有する雌（当歳子、1歳子、あるいは連れ子年齢が不明）の間での栄養状態指標値に有意な差は認められなかった。性差や成長を考慮したエゾヒグマの胸囲と体重を用いて栄養状態を評価する本手法は、性差、年次差、および季節差を調べるのに有用であることがわかった。

表 2-1 エゾヒグマの胸囲および体重の外部計測値の計測内訳 ($n = 3,576$) : +、計測あり; -, 計測なし。サンプルは 1991 年から 2012 年にかけて北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。

Sex	Chest Girth	Body Mass		Total
		+	-	
Male	+	602	1,705	2,307
($n = 2,347$)	-	40	0	40
Female	+	305	913	1,218
($n = 1,229$)	-	11	0	11

表 2-2 エゾヒグマの体重の雄、雌別成長曲線パラメータ： A_{∞} , 漸近体重; K , 相対成長率パラメータ; AIC, 評価に用いた値および標準誤差 ($\pm$ SE)。年齢推定および計測誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。サンプルは、1991 年から 2012 年にかけて北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。

Sex	Model	A_{∞} (kg)		K (years ⁻¹)		AIC
Male ($n = 2,225$)	von Bertalanffy	244.75	(± 4.58)	0.24	(± 0.01)	23638.04
	Richards	265.63	(± 11.18)	0.14	(± 0.03)	23628.94
	Gompertz	240.17	(± 4.12)	0.28	(± 0.01)	23646.34
	Logistic	231.81	(± 3.36)	0.41	(± 0.02)	23674.48
Female ($n = 1,158$)	von Bertalanffy	113.78	(± 1.61)	0.47	(± 0.04)	11004.72
	Richards	114.05	(± 1.95)	0.45	(± 0.09)	11006.66
	Gompertz	113.30	(± 1.55)	0.52	(± 0.04)	11005.13
	Logistic	112.30	(± 1.44)	0.68	(± 0.05)	11007.72

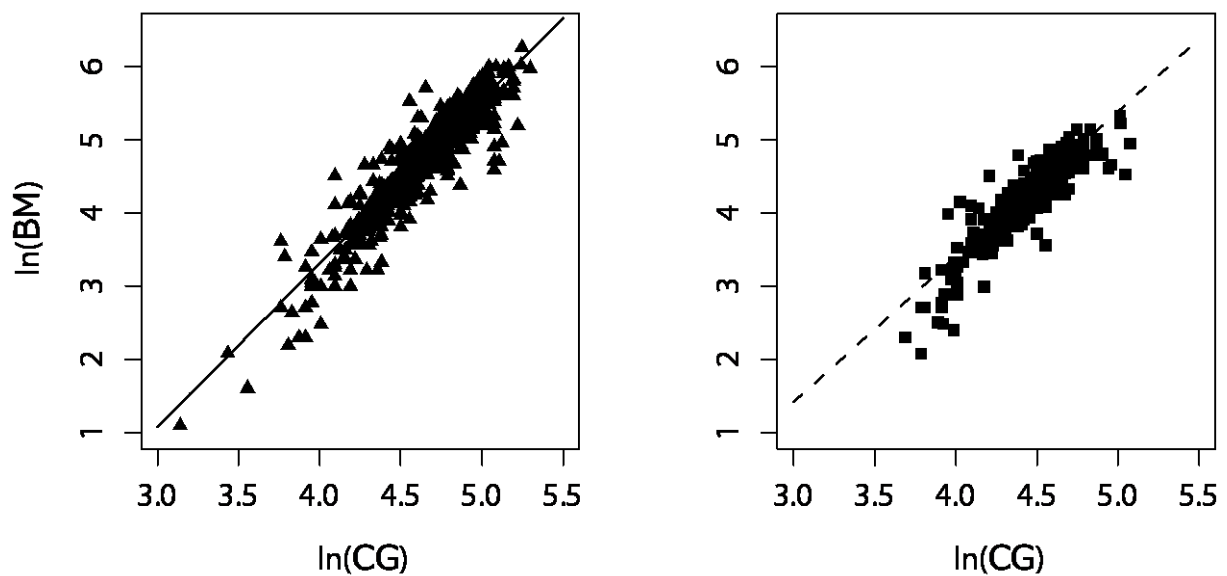


図 2-1 エゾヒグマの胸囲（CG）と体重（BM）の関係。実線および点線はそれぞれ測定値の

平均予測値を示す：▲，雄（ $n = 602$ ）；■，雌（ $n = 305$ ）。それぞれの予測値は雄で $BM = \exp(-$

$5.61 \pm 0.17) + (2.23 \pm 0.04) \times \ln(CG)$ 、雌で、 $BM = \exp(-4.52 \pm 0.25) + (1.98 \pm 0.06) \times \ln(CG)$ （mean $\pm$ SE）と求め

られた。サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。

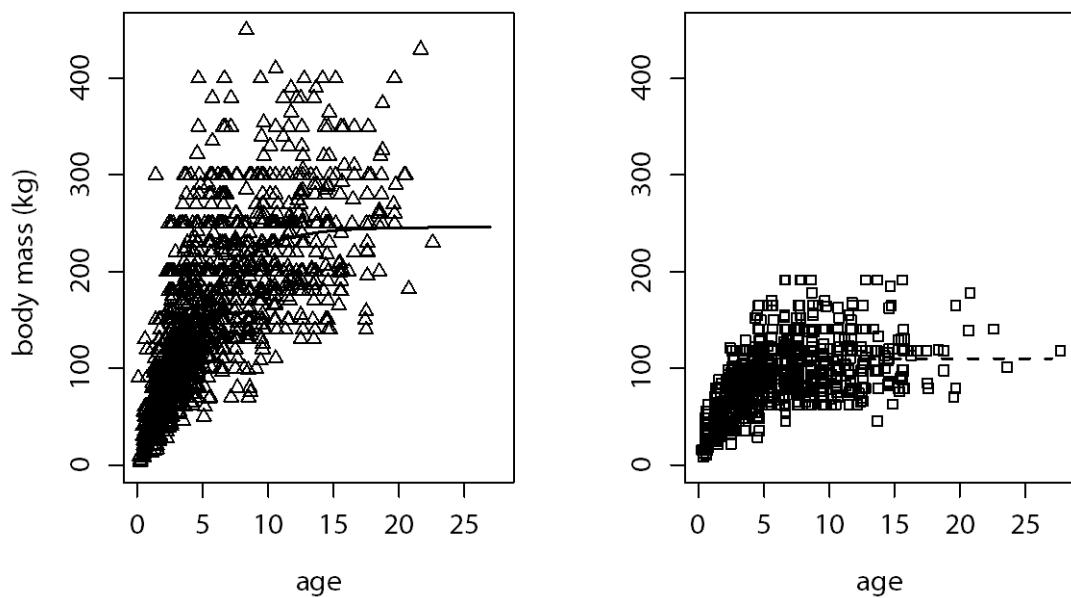


図 2-2 エゾヒグマの年齢—体重 (BM) 分布。サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。塗りつぶされた記号は *BM* の測定値を、塗りつぶされていない記号 *BM* は胸囲からの推定値を示す：▲、雄 ($n=2,225$)；■、雌 ($n=1,158$)。von Bertalanffy 成長曲線に当てはめた体重の推定値は雄で $BM = 244.8 \times \{1 - \exp^{-0.24 \times (age + 2.79)}\}^3$ 、雌で、 $BM = 113.8 \times \{1 - \exp^{-0.47 \times (age + 1.61)}\}^3$ であった。年齢および測定誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。

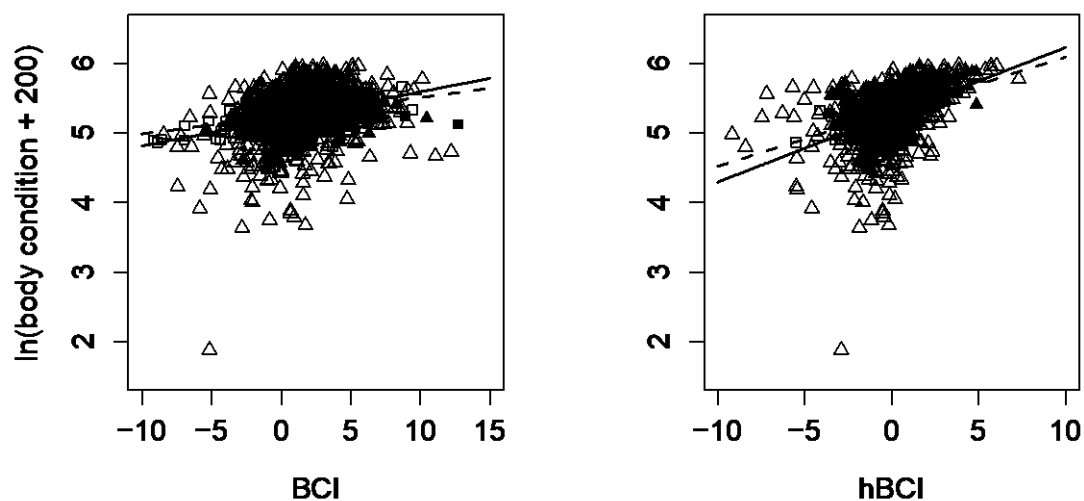


図 2-3 エゾヒグマの栄養状態指標値—栄養状態指標(BCI)あるいは hBCI との相関。サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。便宜的に正の値にするために、栄養状態指標値には 200 を加え、自然対数変換した。塗りつぶされた記号は *BM* の測定値を、塗りつぶされていない記号 *BM* は胸囲からの推定値を示す。▲、雄 ($n = 2,223$ 、体長が不明な 2 頭を除く)；■、雌 ($n = 1,158$)。BCI の相関係数は雄で 0.292、雌で 0.399、hBCI の相関係数は雄で 0.456、雌で 0.509 であった。年齢や測定誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。

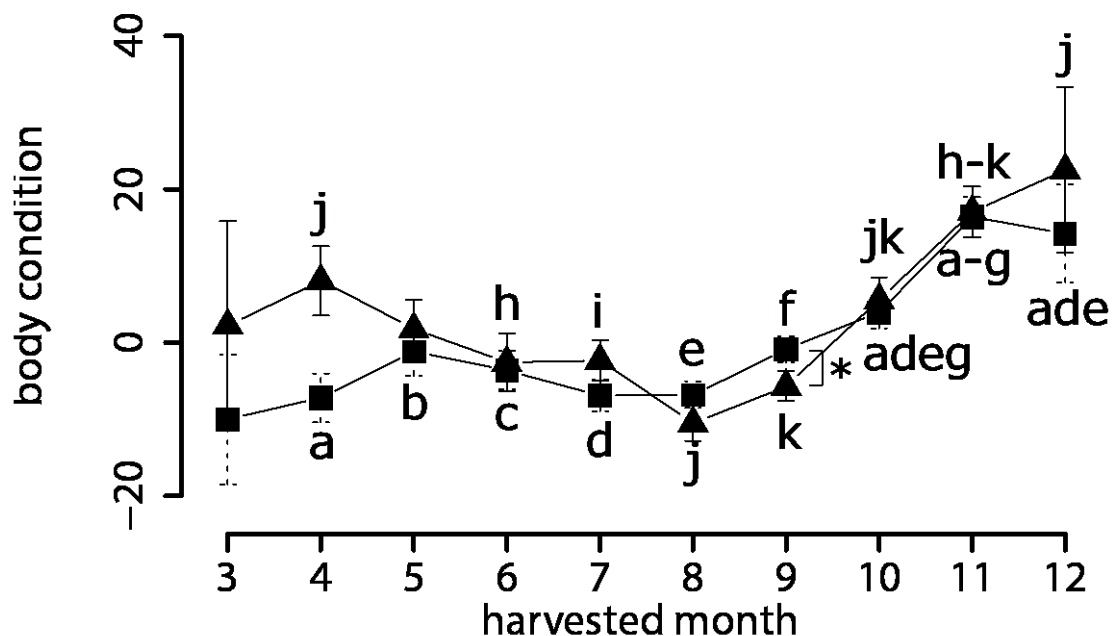


図 2-4 エゾヒグマの栄養状態指標値の月別変化：▲、雄（ $n=2,221$ ）；■、雌（ $n=1,152$ ）。

サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。それぞれの記号から延びる上下の棒は標準誤差を示す（ $\pm$ SE）。1 月から 2 月に捕殺された個体は少ないため分析から除外した（ $n=10$ ；雄 4 頭、雌 6 頭）。^{a-j}: 同じ文字は有意差を示す（a, 雌の 4 月対 10 月、11 月および 12 月；d, 雌の 7 月対 10 月、11 月および 12 月；e, 雌の 8 月対 10 月、11 月および 12 月；j, 雄の 8 月対 4 月、10 月、11 月および 12 月；k, 雄の 9 月対 10 月および 11 月、多重比較による（Peritz's method, $P < 0.05$ ）。有意な性差は 9 月に認められた（Mann-Whitney U test；*： $P=0.018$ ）。年齢や測定による誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。

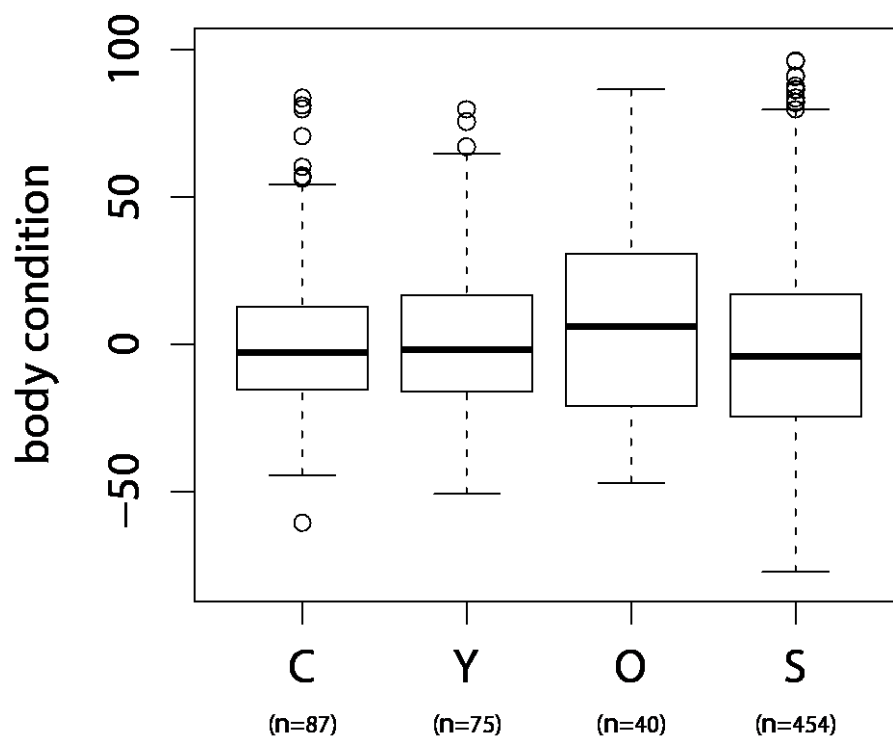


図 2-5 雌エゾヒグマの繁殖状況別の栄養状態指標値。サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。それぞれの箱から上下に伸びる棒は標準誤差を示す ($\pm$ SE) : C、当歳子連れ ; Y、1 歳子連れ ; O、連れ子年齢不明 ; S、単独雌 (いずれも捕殺直前)。括弧内の値はサンプル数を示す。2 歳あるいは 3 歳子連れの雌 ($n = 11$) は、サンプル数が少ないため栄養状態指標値の比較から除外した。繁殖状況間での有意差は認められなかった。年齢や測定誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。

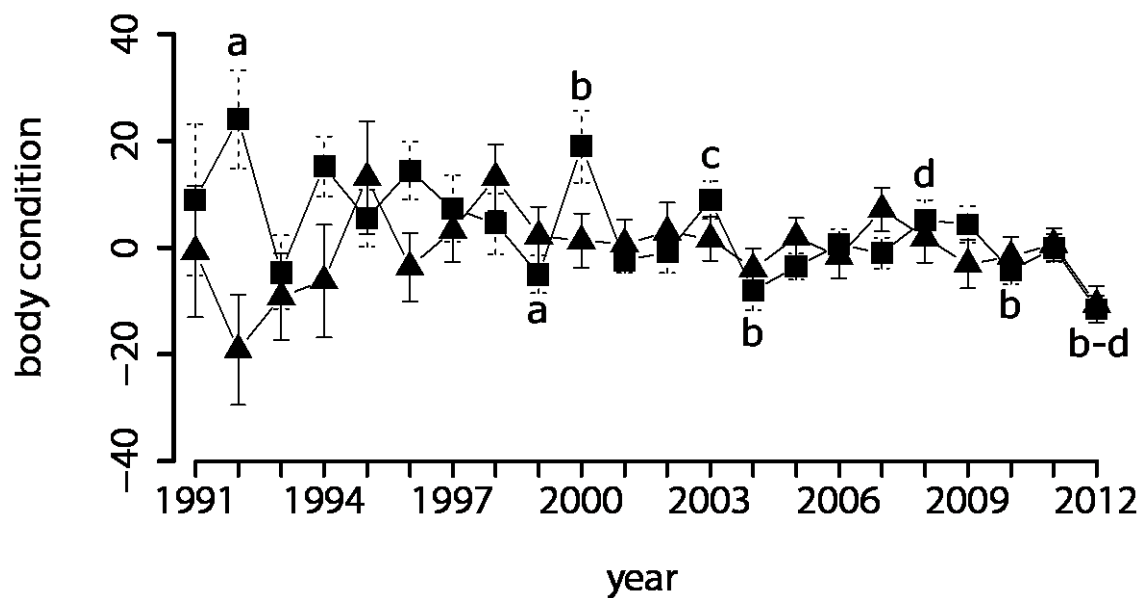


図 2-6 エゾヒグマの年次別の栄養状態指標値：▲、雄 ($n = 2,221$)；■、雌 ($n = 1,152$)。サンプルは、1991 年から 2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマから集められた。1 月から 2 月に捕殺された個体は分析数が少ないため除外した ($n = 10$ ；雄 4 頭、雌 6 頭)。それぞれの記号から上下に伸びる棒は標準誤差 ($\pm SE$) を示す。^{a-c}：同じ文字は有意差を示す (a、雌の 1992 年対 1999 年；b、雌の 2000 年対 2004 年、2010 年および 2012 年；c、雌の 2003 年対 2012 年；雌の 2008 年対 2012 年、多重比較による (Peritz's method、比較できる総数が限られているため 1991-2003 年あるいは 2000-2012 年のグループ間で比較、 $P < 0.05$)。年齢推定や測定誤差を考慮し、箱ひげ図を用いて外れ値を除外した。

本研究の要約

エゾヒグマ (*Ursus arctos yesoensis*) は北海道に生息する最大の陸生哺乳類である。地域個体群の個体群動態の詳細は明らかにされていないが、個体数は増加しており、農作物被害や都市への出没といった人とエゾヒグマの軋轢は年々増大している。近年、北海道ではエゾヒグマの保護管理計画を策定し、ヒトとエゾヒグマの軋轢の根絶と地域個体群の存続に取り組んでいる。北海道の適正な保護管理に向けて、エゾヒグマの生態、行動、生理、疾患、ヒトとエゾヒグマの関係等に関連する科学的情報の蓄積が必要である。特に、栄養状態と繁殖との関連性として、冬眠前の栄養状態が雌エゾヒグマの繁殖の成功や失敗を決める要因とされており、エゾヒグマの栄養状態や繁殖を正確に推定する有用な手法が求められている。

本研究では、捕殺個体を利用してエゾヒグマの繁殖および栄養状態を評価することを目的とした。捕殺個体を利用した場合のエゾヒグマの繁殖履歴は、卵巢と子宮からなる雌性生殖器の肉眼観察から判定できる。例えば、卵巢に形成されている黄体 (CL) の数と子宮に残されている胎盤痕 (PS) の数は、それぞれ排卵数および着床数を示す。第一章ではこれらの観察から推測される繁殖パラメータの年次変化を詳細に調べた。

2010 年から 2013 年の間に、北海道で有害駆除により捕殺されたエゾヒグマ 130 頭分の雌性生殖器を用いた。まず、卵巢から黄体 (CL) および子宮角から胎盤痕 (PS) の有無および数を調べた。次に、輪郭や色調による形状に基づき、PS を 0-5 の段階にスコア分類した。スコ

ア分類により、当歳子を連れていることから当年出産と判定したものと、1歳子を連れていることから前年に出産したと判定されるものとを特徴づけた。これにより、全128頭の観察から、それぞれの繁殖カテゴリーは44頭が当年出産、39頭が前年出産、45頭が2年を超えて出産していない単独個体の3つに分けられた。排卵数は 2.21 ± 0.55 、着床数は 1.91 ± 0.74 、連れ子数は 1.54 ± 0.51 と求められた（平均 $\pm$ SD）。2010-2013年の間で、着床数は排卵数に比べて少なく、年次変化を示した。また、エゾヒグマには着床前後の胚あるいは胎子死あるいは当歳子の出生後の死亡が起こっていることが強く示唆された。PSおよびCLの体系的な観察から、エゾヒグマの繁殖歴並びに繁殖パラメータを推定し、それらの年次変化を明らかにした。

体重の測定は、ヒグマの栄養状態を調べるのにしばしば用いられる手法である。北海道では、捕殺者は捕殺したエゾヒグマの体重の実測値あるいは推定値の報告への協力を求めているが、これらの体重のデータのほとんどは計測されずに外貌から推定されている。一方、体長、体高、胸囲などの他の外部計測値は、北海道のクマでは比較的容易に利用できる。これら外部計測値から体重を推定する手法を確立できれば、体重の計測値を使わずにエゾヒグマの栄養状態を評価できる。ただし、エゾヒグマの体重を栄養状態指標として利用するには、性差や成長を考慮した方法を確立する必要がある。そこで第二章では、性差や成長を考慮しつつ、エゾヒグマの胸囲と体重から栄養状態を評価する方法を確立し、性別、月別、年次別および連れ子状況別に栄養状態を比較した。

1991-2012 年に北海道で捕殺されたエゾヒグマを対象に、胸囲と体重から栄養状態を評価する方法を確立し、性別、月別、年次別および連れ子状況別に栄養状態を比較した。体重が計測されていない場合、胸囲から体重を推定した。体重の測定値および推定値を合わせて、年齢毎に体重を推定する成長曲線から平均漸近体重（雄で 247 kg、雌で 110 kg）と 95%漸近体重時の年齢（雄で 13.3 歳、雌で 6.7 歳）を求めた。エゾヒグマの栄養状態指標値を、捕殺時の体重から成長曲線で推定した標準体重を減じて（kg）推定したところ、雄で栄養状態指標値は夏に低下し、雄雌の両方で過食期にあたる秋に高まる季節変化を示した。9 月の雌の栄養状態は雄の栄養状態よりも良好であった。栄養状態指標値の年次変化が雌には認められたが、単独雌と連れ子を有する雌（当歳子、1 歳子、あるいは連れ子年齢が不明）の間での栄養状態指標値に有意な差は認められなかった。性差や成長を考慮しつつエゾヒグマの胸囲と体重を用いて栄養状態を評価する本手法は、性差、年次差、および季節差を調べるのに有用であることが分かった。ただし、本研究では連れ子の目撃情報に基づく繁殖状況が、捕殺時点であることに留意する必要がある。出産したのに子殺しや餓死によって単独雌とみなされることがあるためである。第一章で示したように、単独雌の区分は真の繁殖歴を反映していない可能性を含んでいる。繁殖状況による雌の栄養状態の変化を明らかにするには、十分な数の雌性生殖器を確保するなどしてより詳細な研究が必要なのかもしれない。

本研究では、捕殺個体を利用した繁殖履歴や栄養状態の評価法を確立し、その上で繁殖パラメータや栄養状態の変化に関して基礎的な知見を得ることができた。捕殺を必要とするサンプ

リングからの評価には、重要なバイアスを含むことに注意する必要がある。本手法は、狩猟や有害駆除から得られた個体が必要なため利用が制限されるが、最近の繁殖履歴や栄養状態を個体毎に評価できる。サンプル数が大きければ、本研究のように繁殖パラメータや栄養状態の年次変化を推定することで、これまで推測が困難であった年加入数などの推測や個体群動態などのエゾヒグマの保護管理の適正化に役立てることができるだろう。今後、さらなるエゾヒグマの適正な保護管理に向けて生物学的な情報を得るため、繁殖パラメータや栄養状態の年次変化や、その変動要因に関するさらなる詳細な調査が必要である。本研究の成果は、エゾヒグマの研究ならびに保護管理に新たな展開をもたらすものとする。

謝辞

本研究の遂行にあたり、終始温かいご指導・ご鞭撻を賜りました北海道大学大学院獣医学研究科野生動物学教室の坪田敏男教授、ならびに下鶴倫人准教授に感謝いたします。また、論文の審査およびご高閲を賜り、有益なご指摘を頂いた同研究科繁殖学教室の片桐成二教授に感謝いたします。北海道総合研究機構の間野 勉博士、釣賀一二三博士には、論文の審査およびご高閲のみならず、データの提供、研究の実行面においても様々なご援助をいただきました。ここに感謝いたします。

本研究のサンプル収集に当たっては、知床財団 事務局長増田 泰氏をはじめ、北海道の各地域振興局およびハンターの皆様に、多大なご協力を賜りました。深く感謝いたします。

野生動物学教室の職員および学生の皆様には、私が博士課程の期間、いろいろな面で支えてくださったことに感謝いたします。

最後に、私の人生の遠回りに付き合ってくれた家族に、心より感謝したいと思います。

本研究は、北海道大学獣医学研究科が文部科学省から獲得した実施課題「博士課程教育リーディングプログラム：One Health に貢献する獣医科学グローバルリーダー育成プログラム (F01)」の一部として実施された。

参考文献

- 阿部永, 青井俊樹, 坪田敏夫, 間野勉, 園山慶, 矢部恒晶, 大舘智志, 占部千恵子, 安江健, 寺内方克, 戸塚裕子. 野生動物分布等実態調査報告書: ヒグマ生態等調査報告書. 北海道生活環境部自然保護課, 1987.
- Afolayan RA, Adeyinka IA, Lakpini CAM. The estimation of live weight from body measurements in Yankasa sheep. *Czech J Anim Sci* 51, 343–348, 2006
- Akçakaya HR, Burgman MA, Ginzburg LR, editors. *Applied population ecology: Principles and computer exercises using RAMAS® EcoLab 2.0*. Second edition. Sinauer Associates Incorporated, Sunderland, Massachusetts, USA. 1999.
- Aoi T. Seasonal change in food habits of Ezo Brown Bear (*Ursus arctos yezoensis* LYDEKKER) in Northern Hokkaido. 北海道大學農學部 演習林研究報告 42, 721–732, 1985
- 青木繁信. Rによる統計処理. 2015. <http://aoki2.si.gunma-u.ac.jp/R/index.html>. Accessed 16 Dec 2017.
- Arcuri F, Cintorino M, Vatti R, Carducci A, Liberatori S, Paulesu L. Expression of macrophage migration inhibitory factor transcript and protein by first-trimester human trophoblasts. *Biol Reprod* 60, 1299–1303, 1999
- Aune KE, Mace RD, Carney DW. The reproductive biology of female grizzly bears in the Northern Continental Divide Ecosystem with supplemental data from the Yellowstone Ecosystem. *Int Conf Bear Res and Manage* 9, 451–458, 1994
- Bartareau TM, Cluff HD, Larter, NC. Body length and mass growth of the brown bear (*Ursus arctos*) in northern Canada: model selection based on information theory and ontogeny of sexual size dimorphism. *Can J Zool* 89, 1128–1135, 2011
- Bartareau TM, Larter NC, Cluff HD, Leone EH. Body condition and growth dynamics of American black bears in northern Canada. *Ursus* 23, 12–20, 2012
- Baty F, Ritz C, Charles S, Brutsche, M, Flandrois J, Delignette-Muller M. A toolbox for nonlinear regression in R: The package nlstools. *J Stat Softw* 66, 1–21, 2015 URL

<http://www.jstatsoft.org/v66/i05/>. Accessed 30 Nov. 2015.

- Belant JL, Kielland K, Follmann EH, Adams LG. Interspecific resource partitioning in sympatric Ursids. *Ecol Appl* 16, 2333–2343, 2006
- Bieber C, Ruf T. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: Ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *J Appl Ecol* 42, 1203–1213, 2005
- Boone WR, Keck BB, Catlin JC, Casey KJ, Boone ET, Dye PS, Schuett JS, Tsubota T, Bahr JC. Evidence that bears are induced ovulators. *Theriogenol.* 61, 1163–1169, 2004
- Bourbonnais ML, Nelson TA, Cattet MRL, Darimont CT, Stenhouse GB. Spatial analysis of factors influencing long-term stress in the grizzly bear (*Ursus arctos*) population of Alberta, Canada. *PLoS ONE* 8, e83768. 2013. doi: 10.1371/journal.pone.0083768.
- Brody AJ, Pelton MR. Seasonal changes in digestion in black bears. *Can J Zool* 66, 1482–1484, 1988
- Case RL, Buckland L. Reproductive characteristics of grizzly bears in the Kugluktuk area, Northwest Territories, Canada. *Ursus* 10, 41–47, 1998
- Cattet MRL, Caulkett NA, Obbard ME, Stenhouse GB. A body-condition index for Ursids. *Can J Zool* 80, 1156–1161, 2002
- Craighead JJ, Sumner JS, Mitchell JA. Reproductive biology. Pages 155–192 in Craighead JJ, Sumner JS, Mitchell JA, editors. *The grizzly bear of Yellowstone: Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959–1992*. Island Press, Covelo, California, USA. 1995.
- Cook RC, Cook JG, Vales DJ, Johnson BK, Mccorouodale SM, Shipley LA, Riggs RA, Irwin LL, Murphie SL, Murphie BL, Schoenecker KA, Geyer F, Hall PB, Spencer RD, Immell DA, Jackson DH, Tiller BL, Miller PJ, Schmitz L. Regional and seasonal patterns of nutritional condition and reproduction in elk. *Wildl Monogr* 184, 1–44, 2013
- Dahle B, Swenson JE. Family breakup in brown bears: Are young forced to leave? *J*

- Mammal 84, 536–540, 2003
- Eagle TC, Pelton MR. Seasonal nutrition of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. *Int Conf Bear Res and Manage* 5, 94–101, 1983
- Eason TH, Smith BH, Pelton MR. Researcher variation in collection of morphometrics on black bears. *Wildl Soc Bull* 24, 485–489, 1996
- Eiler JH, Wathen WG, Pelton MR. Reproduction in black bears in the southern Appalachian Mountains. *J Wildl Manage* 53, 353–360, 1989
- Englund J. Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (*Vulpes vulpes*), 1961–63 and 1966–69. *Viltrevy* 8, 1–82, 1970
- Erickson AW, Nellor, J. Breeding biology of the black bear. Pages 5–45 in Erickson AW, Nellor J, Petrides GA, editors. *The black bear in Michigan*. Michigan State University, Agricultural Experiment Station, East Lansing, Michigan, USA. 1964.
- Farley SD, Robbins CT. Development of two methods to estimate body composition of bears. *Can J Zool* 72, 220–226, 1994
- Farley SD, Robbins CT. Lactation, hibernation, and mass dynamics of American black bears and grizzly bears. *Can J Zool* 73, 2216–2222, 1995
- Free SL, McCafferey E. Reproductive synchrony in the female black bear. *Bears: Their Biol and Manage* 2, 199–206, 1972
- Garshelis DL, Gibeau ML, Herrero S. Grizzly bear demographics in and around Banff National Park and Kananaskis Country, Alberta. *J Wildl Manage* 69, 277–297, 2005
- Glenn LP. Morphometric characteristics of brown bears on the central Alaska Peninsula. *Int Conf Bear Res and Manage* 4, 313–319, 1980
- Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and a new mode of determining the value of live contingencies. *Philos Trans R Soc Lond* 115, 513–583, 1825
- 芳賀良一. ヒグマの繁殖について. 帯広畜産大学学術研究報告 5, 37–44, 1967
- Harlow HJ, Beck TDI, Walters LM, Greenhouse SS. Seasonal serum glucose, progesterone,

- and cortisol levels of black bears (*Ursus americanus*). Can J Zool 68, 183–187, 1990
- Harshyne WA, Diefenbach DR, Alt DR, Matson GM. Analysis of error from
cementum-annuli age estimates of known-age Pennsylvania black bears. J Wildl
Manage 62, 1281–1291, 1998
- Hashimoto Y, Yasutake A. Seasonal changes in body weight of female Asiatic black bears
under captivity. Mammal Study 24, 1–6, 1999
- 羽澄俊裕, 丸山直樹, 水野昭憲、鳥居春巳、米田一彦. ツキノワグマの栄養診断. 森林環境の
変化と大型野生動物の生息動態に関する基礎的研究: 環境庁自然保護局. pp. 80–84.
1985.
- Hellgren EC, Rogers LL, Seal US. Serum chemistry and hematology of black bears:
Physiological indices of habitat quality or seasonal patterns? J Mammal 74, 304–
315, 1993
- Hensel RJ, Troyer WA, Erickson AW. Reproduction in the female brown bear. J Wildl
Manage 33, 357–365, 1969
- Hilderbrand GV, Schwartz CC, Robbins CT, Hanley TA. Effect of hibernation and
reproductive status on body mass and condition of coastal brown bears. J Wildl
Manage 64, 178–183, 2000
- Hissa R. Physiology of the European brown bear (*Ursus arctos arctos*). Ann Zool Fennici 34,
267–287, 1997
- Hissa R, Hohtola E, Tuomala-Saramäki T, Laine T, Kallio H. Seasonal changes in fatty
acids and leptin contents in the plasma of the European brown bear (*Ursus arctos
arctos*). Ann Zool Fennici 35, 215–224, 1998
- 北海道. 野生動物分布等実態調査報告書—ヒグマ及びエゾシカの生物学的調査—. 北海道保健
環境部自然保護課. 1992.
- 北海道. 平成 25 年秋の山の実なり調査結果. 2013.
- 北海道. ヒグマ捕獲テキスト. 2017a.
- <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/higuma/mokuzi.htm>.

北海道. 北海道ヒグマ保護管理計画. 2017b.

<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/higuma/higuma.htm>.

北海道環境科学研究センター. ヒグマ・エゾシカ生息実態調査報告書 II; 野生動物分布等実態調査 (ヒグマ: 1991–1995 年度). 北海道環境科学研究センター, 札幌. 1996.

Hunt JS, Miller L, Platt JS. Hormonal regulation of uterine macrophages. *Dev Immunol* 6, 105–110, 1998

Ishikawa A, Sakamoto H., Katagiri S, Takahashi Y. 2003. Changes in sexual behavior and fecal steroid hormone concentrations during the breeding season in female Hokkaido brown bears (*Ursus arctos yesoensis*) under captive condition. *J Vet Med Sci* 65, 99–102, 2003

加納菜穂子. エゾヒグマの集団飼育とその観察. *動物と自然* 11, 20–26, 1981

環境庁. II. 絶滅の恐れのある大型野生鳥獣の地域個体群の保護手法 (ツキノワグマ・ヒグマに関する研究); 人間活動との共存を目指した野生鳥獣の保護管理に関する研究. 環境庁自然保護局. (財) 日本野生生物研究センター. 1990

Kingsley MCS, Nagy JA, Russell RH. Patterns of weight gain and loss for grizzly bears in northern Canada. *Int Conf Bear Res and Manage* 5, 174–178, 1983

Kohira M, Mori S. Reported mating of Hokkaido brown bear in autumn. *Ursus* 21, 192–194, 2010

Kolenosky GB, Lunn NJ, Greenwood CJ, Abraham KF. Estimating the weight of polar bears from body measurements. *J Wildl Manage* 53, 188–190, 1989

Kordek WS, Lindzey JS. Preliminary analysis of female reproductive tracts from Pennsylvania black bears. *Bears: Their Biol and Manage* 4, 159–161, 1980

Lindzey FG, Meslow EC. Population characteristics of black bears on an island in Washington. *J Wildl Manage* 41, 408–412, 1977

López-Alfaro C, Robbins CT, Zedrosser A, Nielsen SE. Energetics of hibernation and reproductive trade-offs in brown bears. *Ecol Modell* 270, 1–10, 2013

Maeda N, Ohdachi S. Growth and body measurements of Hokkaido brown bear in captivity.

- Proc. of the Second East Bear Conf. pp. 68–76, 1994.
- Malcolm KD, McShea WJ, Van Deelen TR, Bacon HJ, Liu F, Putman S, Zhu X, Brown JL. Analyses of fecal and hair glucocorticoids to evaluate short- and long-term stress and recovery of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) removed from bile farms in China. *General and Comparative Endocrinol* 185, 97–106, 2013
- Mano T. Sex and age characteristics of harvested brown bears in the Oshima Peninsula, Japan. *Jpn J Wildl Manage* 59, 199–204, 1995
- Mano T, Tsubota T. Reproductive characteristics of brown bears on the Oshima Peninsula, Hokkaido, Japan. *J Mammal* 83, 1026–1034, 2002
- Martin KH, Stehn RA, Richmond ME. Reliability of placental scar counts in the prairie vole. *J Wildl Manage* 40, 264–271, 1976
- McLaughlin CR, Matula GJ, O'Connor, RJ. Synchronous reproduction by maine black bears. *Int Conf Bear Res and Manage* 9, 471–479, 1994
- Moriwaki J, Shimozuru M, Tsuruga H, Mano T, Tsubota T. Estimation of reproductive parameters and their annual variation in brown bears of Hokkaido, Japan. *Ursus* 27, 99–109, 2016
- Nakamura S, Okano T, Yoshida Y, Matsumoto A, Murase Y, Kato H, Komatsu T, Asano M, Suzuki M, Sugiyama M, Tsubota T. Use of bioelectrical impedance analysis to measure the fat mass of the Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicas*). *Jpn J Zoo Wildl Med* 13, 15–20, 2008
- Negus NC, Pinter AJ. Reproductive responses of *Microtus montanus* to plants and plant extracts in the diet. *J Mammal* 47, 596–601, 1966
- Nelson RA, Folk GE, Pfeiffer EW, Craighead JJ, Jonkel CJ, Steiger, DL. Behavior, biochemistry, and hibernation in black, grizzly, and polar bears. *Int Conf Bear Res and Manage* 5, 284–290, 1983
- Nicol T, Bilbey DLJ. Elimination of macrophage cells of the reticulo-endothelial system by way of the bronchial tree. *Nature* 182, 192–193, 1958a

- Nicol T, Bilbey DLJ. Substances depressing the phagocytic activity of the reticulo-endothelial system. *Nature* 182, 606–606, 1958b
- Ogle DH. FSA: Fisheries stock analysis. R package version 0.8.3. 2015a
- Ogle DH. FSAdat: Fisheries stock analysis, datasets. R package version 0.3.2. 2015b
- Oi T, Furusawa H. Nutritional condition and dietary profile of Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*) killed in western Japan in autumn 2004. *Mammal Study* 33, 163–171, 2008
- 大嶋和雄. 第四紀後期における日本列島周辺の海水準変動. *地学雑誌* 100, 967–975, 1991
- Ordiz A, Støen OG, Swenson JE, Kojola I, Bischof R. Distance-dependent effect of the nearest neighbor: Spatiotemporal patterns in brown bear reproduction. *Ecology* 89, 3327–3335, 2008
- Palomero G, Fernandez A, Naves J. Reproductive rates of brown bears in the Cantabrian Mountains, Spain. *Int Conf Bear Res and Manage* 9, 129–132, 1997
- Palumbo PJ, Wellik DL, Bagley NA, Nelson RA. Insulin and glucagon responses in the hibernating black bear. *Int Conf Bear Res and Manage* 5, 291–296, 1983
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2014. <http://www.R-project.org>.
- Richards FJ. A flexible growth function for empirical use. *J Exp Bot* 10, 290–301, 1959
- Riney T. Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*), with special reference to New Zealand. *N Z J Sci and Technol* 36, 429–463, 1955
- Robbins CT, Ben-David M, Fortin JK, Nelson OL. Maternal condition determines birth date and growth of newborn bear cubs. *J Mammal* 93, 540–546, 2012
- Rogers LL, Kuehn DW, Erickson AW, Harger EM, Verme LJ, Ozoga JJ. Characteristics and management of black bears that feed in garbage dumps, campgrounds or residential areas. *Bears: Their Biol and Manage* 3, 169–175, 1976
- Rogers LL, Allen AW. Habitat suitability index models: black bear, upper Great Lakes region. *Biol Report* 82, USFS, Washington, 1987.

- Sæther BE, Engen S, Swenson JE, Bakke O, Sandegren P. Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos*, populations: The effects of uncertain parameter estimates. *Oikos* 83, 403–416, 1998
- Samson C, Huot J. Reproductive biology of female black bears in relation to body mass in early winter. *J Mammal* 76, 68–77, 1995
- Sato M, Tsubota T, Yamamoto K, Komatsu T, Hashimoto Y, Katayama A, Hazumi T, Kita I, Kudo T. Serum progesterone and estradiol-17 β concentrations in captive and free-ranging adult female Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). *J Vet Med Sci* 62, 415–420, 2000
- Sato Y. *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. In: The Wild Mammals of Japan, First ed. Ohdachi SD, Ishibashi Y, Iwasa MA, Saitoh T. eds. Shoukadoh, Kyoto. pp. 232–234, 2009.
- Sato Y, Endo M. Relationship between crop use by brown bears and *Quercus crispula* acorn production in Furano, central Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 31, 93–104, 2006.
- Sato Y, Mano T, Takatsuki S. Stomach contents of brown bears *Ursus arctos* in Hokkaido, Japan. *Wildl Biol* 11, 133–144, 2005
- Schwartz CC, Miller SD, Haroldson MA. Grizzly bear. Pages 556–586 in Feldhamer GA, Thompson BC, Chapman JA, editors. Wild mammals of North America: Biology, management, and conservation. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 2003.
- Shimozuru M, Yamanaka M, Nakanishi M, Moriwaki J, Mori F, Tsujino M, Shirane Y, Ishinazaka T, Kasai S, Nose T, Masuda Y, Tsubota T. Reproductive parameters and cub survival of brown bears in the Rusha area of the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. *PLoS ONE* 12, e0176251, 2017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176251>
- Spady TJ, Lindburg DG, Durrant BS. Evolution of reproductive seasonality in bears. *Mammal Rev* 37, 21–53, 2007
- Steyaert SMJG, Endrestøl A, Häcklander K, Swenson JE, Zedrosser A. The mating system of the brown bear *Ursus arctos*. *Mammal Rev* 42, 12–34, 2012

末永義圓. エゾヒグマ頭蓋の形態学的研究: I. 頭蓋の成長について. 日本獣医学雑誌 34, 17–28, 1972a

末永義圓. エゾヒグマ頭蓋の形態学的研究: II. 縫合および軟骨結合の消滅順位について. 日本獣医学雑誌 34, 71–78, 1972b

住吉 尚. のぼりべつクマ牧場におけるヒグマの繁殖記録. 日本動物園水族館雑誌 15, 65–67, 1973

Swenson JE, Kasworm WF, Stewart ST, Simmons CA, Aune K. Interpopulation applicability of equations to predict live weight in black bears. Int Conf Bear Res and Manage 7, 359–362, 1987

Swenson JE, Sandegren F, Söderberg A, Bjärvall A, Franzén R, Wabakken P. Infanticide caused by hunting of male bears. Nature 386, 450–451, 1997

Tsubota T, Howell-Skalla L, Boone WR, Garshelis DL, Bahr JM. Serum progesterone, oestradiol, luteinizing hormone and prolactin profiles in the female black bear (*Ursus americanus*). Anim Reprod Sci 53, 107–118, 1998

坪田敏男, 金川弘司. 少数飼育下におけるエゾヒグマの性行動. 家畜繁殖誌 32, 184–187, 1986

Tsubota T, Kanagawa H. Morphological characteristics of the ovary, uterus and embryo during the delayed implantation period in the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yezoensis*). J Reprod Dev 39, 325–331, 1993

Tsubota T, Kanagawa H, Aoi T, Mano T. Sexual maturity of the Hokkaido brown bear. Asiatic Bear Conf 1, 1–9, 1990a

Tsubota T, Kanagawa H, Mano T, Aoi T. Corpora albicantia and placental scars in the Hokkaido brown bear. Int Conf Bear Res and Manage 8, 125–128, 1990b

坪田敏男, 金川弘司, 高橋健一, 安江健, 福永重治. エゾヒグマの飼育条件下における性行動の観察. 家畜繁殖誌 31, 203–210, 1985

Tsubota T, Mano T, Aoi T, Kanagawa H. Reproductive parameters of the Hokkaido brown bear. Pages 214–216 in Maruyama N, Bobek B, Ono Y, Regelin W, Bartos L, Ratcliffe

- PR, editors. Wildlife conservation-present trends and perspectives for the 21st century. Japan Wildlife Research Center, Tokyo, Japan. 1991.
- Tsubota T, Taki S, Nakayama K, Mason JI, Kominami S, Harada N, Kita I. Immunolocalization of steroidogenic enzymes in the corpus luteum and placenta of the Japanese black bears, *Ursus thibetanus japonicus*, during pregnancy. *Reprod* 121, 587–594, 2001
- Tukey JW. Box-and-whisker plots. In: Exploratory data analysis. Tukey JW. ed. Addison-Wesley, USA. pp. 39–43, 1977.
- von Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II.). *Hum Biol* 10, 181–213, 1938
- von der Ohe, CG, Wasser SK, Hunt KE, Servheen C. Factors associated with fecal glucocorticoids in Alaskan brown bears (*Ursus arctos horribilis*). *Physiol and Biochem Zool* 77, 313–320, 2004
- Wasser SK, Davenport B, Ramage ER, Hunt KE, Parker M, Clarke C, Stenhouse G. Scat detection dogs in wildlife research and management: Application to grizzly and black bears in the Yellowhead Ecosystem, Alberta, Canada. *Can J Zool* 82, 475–492, 2004
- Wathen WG. Reproduction and denning of black bears in the Great Smokey Mountains. Dissertation, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, USA. 1983.
- Yamanaka A, Asano M, Suzuki M, Mizoguchi T, Oi T, Shimozuru M, Tsubota T. Evaluation of stored body fat in nuisance-killed Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). *Zool Sci* 28, 105–111, 2011a
- Yamanaka A, Yamauchi K, Tsujimoto T, Mizoguchi T, Oi T, Sawada S, Shimozuru M, Tsubota T. Estimating the success rate of ovulation and early litter loss rate in the Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*) by examining the ovaries and uteri. *Jpn J Vet Res* 59, 31–39, 2011b
- 米田政明. エゾヒグマの年齢査定と年齢構成. 哺乳動物学雑誌 7, 1–8, 1976

Zedrosser A, Dahle B, Støen OG, Swenson JE. The effects of primiparity on reproductive performance in the brown bear. *Oecologia* 160, 847–854, 2009

Study on reproduction and body conditions evaluation of the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yezoensis*)
using samples from carcasses

Jun Moriwaki

Laboratory of Wildlife Biology and Medicine, Department of Environmental Veterinary
Sciences, Graduate School of Veterinary Medicine, Hokkaido University

The reproductive tracts of 130 adult brown bears (*Ursus arctos*) in Hokkaido, Japan, euthanized during 2010–2013 for conflict management, were examined for the presence and number of corpora lutea (CL) in the ovary and placental scars (PS) in the uterine horns. We scored PS on a 0–5 scale based on morphological features including their rim and color. They were characterized as representing either current-year parturition, as determined by accompanying cubs, or previous-year parturition, as determined by accompanying yearlings. In total, 128 females were divided into 3 reproductive categories: 44 females with current-year parturition, 39 with previous-year parturition, and 45 solitary females that had not given birth for >2 years. The estimated ovulation rate was 2.21 ± 0.55 (mean $\pm$ SD), the implantation rate was 1.91 ± 0.74 , and the litter size was 1.54 ± 0.51 . Implantation rates were lower than ovulation rates and changed annually during 2010–2013. Systematic observation of PS and CL allowed us to evaluate the reproductive history and parameters in Hokkaido brown bears and ascertain their annual variation.

Chest girth and body mass of 3,576 brown bears (*Ursus arctos yezoensis*) harvested for conflict management in Hokkaido, Japan during 1991–2012 were used to establish methods to assess body condition and to compare the body condition of bears by sex, month, year, and reproductive status. The body mass was estimated based on the chest girth in

cases with no measurements of the bear body mass. Using the measured and estimated body mass, a growth curve by age was demonstrated to ascertain the mean asymptotical body mass (245 kg for males, 114 kg for females) and ages at 95% asymptotic body mass (14.2 years for males, 7.1 years for females). The body condition value of bears was evaluated as body mass difference (kg) between the individual body mass and the standard body mass as estimated from the growth curve. Body condition value changed seasonally with a low in summer and the highest in the autumnal hyperphagic period. Female body condition value was higher than the males during September. Fluctuation in annual body condition value was found for females; however, there was no difference between solitary adult females and females with offspring (cubs, yearlings, or offspring of unknown age). No significant fluctuation was found for males. Our body condition evaluation method using chest girth and body mass of brown bears is useful to elucidate different trends across sex, year, and season.