



Title	クマ類の冬眠：繁殖との関係
Author(s)	坪田, 敏男; Tsubota, Toshio
Description	第二章：恒温動物（哺乳類）
Citation	低温科学, 81, 173-180
Issue Date	2023-03-20
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.81.173
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/89098
Type	departmental bulletin paper
File Information	18_p173-180_LT81.pdf



クマ類の冬眠 —繁殖との関係—

坪田 敏男¹⁾

2022 年 12 月 12 日受付, 2023 年 1 月 11 日受理

クマ類の冬眠は, 体温の降下度が小さい, 中途覚醒がない, 筋肉や骨の退行がない, インスリン抵抗性になる, などの特徴を有する. オスでは, 冬眠中 (2~3 月) に精子形成が再開し, メスよりも早く冬眠から覚める. メスは, 初夏の交尾後に着床遅延を維持するが, 冬眠導入期 (11 月下旬~12 月上旬) に着床する. その後約 2 ヶ月で胎子発育を完了し, 冬眠中間期の 1 月下旬~2 月上旬に出産する. さらに冬眠後半期に新生子を哺育するが, 母グマのみ冬眠を継続する. ヒグマやツキノワグマと違ってホッキョクグマでは, メスだけが出産・哺育のために冬眠するが, 雌雄共に夏~秋にはほぼ飢餓状態になるため“歩く冬眠”と呼ばれる冬眠様生理状態に切り替える.

Hibernation in bears — Relations with reproduction

Toshio TSUBOTA¹

Hibernation in bears is characterized by slight drop in body temperature, no periodic arousal, no muscle or bone regression, and insulin resistance. Males resume spermatogenesis during hibernation (February-March) and emerge from hibernation earlier than females. Females maintain delayed implantation after mating in early summer and implant embryos at the time of hibernation induction (late November-early December). Female bears then complete fetal development in about two months and give birth in the mid-hibernation period (late January to early February), followed by nurturing their neonates in the late hibernation period, when only the mother bear continues to hibernate but not neonates do. Unlike brown bears and black bears, only females of polar bears hibernate to give birth and nurture their young, but both male and female polar bears switch to a hibernation-like physiological state called “walking hibernation” from summer to autumn, when they get starvation.

キーワード: クマ, 冬眠, 精子形成, 着床遅延, 歩く冬眠

bear, hibernation, spermatogenesis, delayed implantation, walking hibernation

世界には 3 属 8 種のクマ類 (ホッキョクグマ *Ursus maritimus*, ヒグマ *U. arctos*, ツキノワグマ *U. thibetanus*, アメリカクロクマ (以下, クロクマと略) *U. americanus*, アンデスグマ (メガネグマ) *Tremarctos ornatus*, ナマケグマ *U. ursinus*, マレーグマ *U. malayanus* およびジャイアントパンダ *Ailuropoda melanoleuca*) が現存するが, そのうち冬眠することが明らかな

のは, 北半球に生息するホッキョクグマ, ヒグマ, ツキノワグマおよびクロクマの 4 種である. 本稿では, これら 4 種のクマ類, とくに日本に生息しているヒグマとツキノワグマについて (本文中とくにことわりがなければクマはヒグマ, ツキノワグマまたはクロクマのいずれかを指す), これまでにわかっている冬眠の生態や生理について繁殖との関係を中心に述べていく.

連絡先

坪田 敏男

北海道大学大学院獣医学研究院野生動物学教室

〒060-0818 札幌市北区北 18 条西 9 丁目

Tel. 011-706-5101

e-mail: tsubota@vetmed.hokudai.ac.jp

1) 北海道大学大学院獣医学研究院野生動物学教室

Laboratory of Wildlife Biology and Medicine, Faculty of Veterinary Medicine, Hokkaido University

〒060-0818 札幌市北区北 18 条西 9 丁目

Kita 18 jo Nishi 9 chome, Sapporo, Hokkaido 060-0818

1. クマの冬眠の特徴

かつてクマの冬の眠りは冬眠ではなく冬ごもりと呼ばれていた。それは、体温をさほど下げずに、いつでも覚醒できるのでそうと呼ばれていた。しかし、その後、クマも他の冬眠性哺乳類（シマリス、ジリス、ハムスターなど）と同じように、冬になると体温や代謝を下げ、冬眠状態になることがわかった（図1）（宮崎，下鶴の稿参照）。ただし、体温の降下度は小さく、およそ4~6℃しか低下しないのは他の冬眠性哺乳類とは異なる点である。逆に、それがクマの冬眠の特徴ともいえる。クマは体サイズが大きいので体積に対する体表面積の小ささや、厚い体脂肪による断熱効果が関係していると考えられる。さらには、いったん体温を大幅に低下させてしまうと、覚醒時に体全体を温めるコストが大きいことも関係しているのであろうが、詳細な理由は未だ明らかにされていない。これまでに、体温以外では心拍数（40~50回/分から8-10回/分に）や代謝率（100%から20-50%に）が低下していることが報告されている（Folk et al., 1976; Stenvinkel et al., 2012）。さらに、糖代謝、脂肪代謝及び蛋白質代謝が、冬眠とともに大きく変化することもわかっている。

中でも、他の冬眠性哺乳類と最も大きく異なる点は、中途覚醒が見られないことである。すなわち、シマリスやハムスターでは冬眠が始まっても数日間の持続的冬眠の後に中途覚醒がみられるが、クマは数ヶ月間、持続的冬眠だけを継続し、中途覚醒は一切ない。すなわちクマは、数ヶ月間、摂食飲水および排泄排尿をしなくてもやっていける生理機構を有している（Nelson et al., 1973）。冬眠中に必要なエネルギーは、すべて冬眠前に体脂肪として蓄える。この体脂肪を利用することによって必要なエネルギーや栄養素、さらには水を得ている。冬眠中クマは、体脂肪（中性脂肪）から遊離脂肪酸を動員して脂肪酸分解により得られるエネルギーを使っている。さらに、アミノ酸やグリセロールからの糖新生により血糖値を安定的に維持している。また、脂肪酸分解により代謝水も得られるので、一切の飲水がなくても脱水することはない。また、冬眠前に摂食した消化物を「止め糞」として肛門（直腸）に詰め、冬眠中に排泄をしない（坪田，2000）。さらに、尿については未だすべて解明されていないが、膀胱には濃縮した尿が溜まっているが外に出すことはない。蛋白質代謝産物である尿素を再利用してアミノ酸構築しているとされる（Ahlquist et al., 1976）。蛋白質の利用が少ないので血中尿素（U）濃度は低下し、血中クレアチニン（C）濃度が上昇している。その結果



図1：冬眠しているアメリカクロクマ（アメリカ合衆国ミネソタ州にて）

U/C 比が10以下にまで低下している（活動時は25以上）（Nelson et al., 1984）。

2つ目のクマの冬眠の特徴としては、数ヶ月間狭い冬眠穴の中ではほぼ不動化状態が続くにも拘らず筋肉や骨の衰えがないことである。筋肉については宮崎充功氏の別稿に委ねるが、冬眠中（130日間の不動化状態）でも活動時の77%もの筋力を維持している（人では同じ状態で10%しか維持できない）のは驚きである（Harlow et al., 2001）。一方、骨については、冬眠中の不動化が骨粗鬆症のように多孔の増大、ミネラルの減少、物理的な脆弱化などを引き起こすことがない。数ヶ月間もの不動化状態が続いても毎年春になると冬眠から覚め、しばらくの訓練期間はあるものの速やかに活動を再開することから大きなダメージはないと言っている。最近の報告によると、冬眠中のグリズリー／ヒグマは、骨形成も骨吸収も共に低いレベルで維持し、骨の代謝を低下させていることがわかっている（McGee et al., 2008）。一方、クロクマでは、冬眠中の骨の動作がない期間、骨吸収は進むが、冬眠覚醒時に速やかに骨形成が起こり、骨のカルシウム含量などが健康な状態に戻ると報告されている（Donahue et al., 2003）。冬眠中のツキノワグマ血清中に骨吸収を抑制する因子が含まれていることもわかっている（Nasoori et al., 2020）。

さらにもう一つクマの冬眠の特徴を上げるとしたら、インスリン抵抗性になっていることであろう。冬眠前の食欲亢進期には体脂肪を蓄積するためにインスリンに対する糖吸収反応が上昇しているが（体脂肪蓄積モード）、いったん冬眠に入ると今度は体脂肪から中性脂肪を動員して脂肪酸分解によりエネルギーや栄養素を得ている（体脂肪消費モード）。実際冬眠中のクマでは、血中アミノ酸およびグルコース濃度（血糖値）は安定的に維持さ

れている。この時、インスリンに対して敏感に体が反応しては、これらのことがうまく働かなくなるため、インスリン抵抗性となっているのであろう。実際、冬眠中に血中糖負荷試験を行うと血糖値は速やかに下がらず、血中インスリン濃度も高値を持続する (Kamine et al., 2012)。

日本のヒグマやツキノワグマは、毎年およそ11月下旬～12月上旬に冬眠に入る。山の餌資源が減り、気温の低下や降雪など環境条件が整うとクマは冬眠に入る。そこには生物リズムも関係しているかもしれない (Thiel et al., 2022)。しばらくは冬眠穴内で冬眠に入らず起きているが、数日後には眠りにつく (坪田, 1982)。数ヶ月の後、3月中旬～5月上旬に冬眠から覚めるが、その順番としてオス、単独メス、そして子連れメスと決まっている (Yamamoto et al., 2016)。オスの覚醒は生殖機能の活動と関係しており、第3項で解説する。妊娠メスは冬眠中に出産と哺育をするので (第5項参照)、覚醒が遅れる。Evans et al. (2016) によると、ヒグマの冬眠への導入には環境要因が強く効いているのに対して、冬眠の終了には生理的要因が強く効いているとされている。

2. 冬眠前に食欲亢進により体脂肪を蓄える

野外では、およそ10～11月にドングリ (ミズナラやコナラの種子) をはじめとする堅果類、さらにはヤマブドウやサルナシ (コクワ) などの液果類が実る季節を迎える (坪田・山崎, 2011)。これらは、クマにとって栄養価の高い重要な餌資源である。さらに、一部の地域 (北海道東部など) ではマスやサケが遡上するので蛋白源として利用されることになる (Shirane et al., 2021; Jimbo et al., 2022)。これらの高栄養価の餌を食することで、夏の時期まで落ち続けた体重および栄養状態の回復を図ることになる。いわゆる食欲亢進 (hyperphagia) により摂食量が増大し、体の維持や活動に必要なエネルギーを除き余剰分は体脂肪として蓄えられる。この時、体重にしておよそ30～40%増大するとされている (坪田・山崎, 2011)。また、野生下ほど餌の量が変化しない飼育条件下でも体重が増加することがわかっており (Hashimoto et al., 1999)、単に食物量が増えるだけではなく生体内の消化吸收や代謝メカニズムも変化している。とくに糖の吸収速度やインスリンの反応速度が、この時期早まっていることがわかっている (Kamine et al., 2012)。実際、体脂肪計を使って体脂肪量を測定してみると、この時期の増体量はほとんどが体脂肪によるものである (Nakamura et al., 2008)。クロクマの摂取カロリーは、



図2：冬眠前食欲亢進期の超肥満状態にあるヒグマ (北海道知床半島にて)

夏の平常時では8,000 kcal/日だったのが食欲亢進期には15,000～20,000 kcal/日まで増大している (Stenvinkel et al., 2012)。11月下旬になると、十分に飽食したクマは超肥満状態となり、冬眠の準備が完了する (図2)。

しかしながら、上に書いたようなシナリオが毎年同じように営まれるわけではない。というのは、堅果類や液果類、さらにはサケの遡上量には年による較差があるからである。とくに堅果類の豊凶はクマにとって深刻な問題であり、凶作年には餌を求めて人里に出没するクマの数が急増する (いわゆる大量出沒)。結果、人身事故が多発することになり、問題クマは駆除されるので捕殺数が顕著に増大する。このように食欲亢進期の餌資源がクマの行動を大きく左右するのは間違いないことである (坪田・山崎, 2011)。

クマでは、冬眠前に体脂肪を蓄え始めると、脂肪細胞から分泌されるレプチンの血中濃度が上昇し始める。体脂肪量がピークとなる11月下旬～12月上旬に血中レプチン濃度もピークとなり、その後急激に下降する。このような変化を見せるレプチンの生理作用については未だ解明されていないが、体脂肪量 (栄養状態) の変化を生殖系システムに伝達する役割があるのかもしれない (Tsubota et al., 2008)。すなわち、十分な体脂肪量を蓄えたことが着床遅延中の胚の再活性化と着床の成立につながり、その後の妊娠から出産までのプロセスがうまく進むと考えられる。

3. オスは冬眠中に精子形成を再開する

オスグマの繁殖サイクルとしては、毎年交尾期の前後に生殖能力を活性化させ、それ以外の期間は生殖能力が

低下する。それを精巣内の精子形成像で観察するとよくわかる。交尾期には精細管内の精細胞数が増え、精子までの分裂が盛んに行われている。すなわち、精祖細胞、一次精母細胞、二次精母細胞（精娘細胞）、精子細胞および精子が観察される（Tsubota et al., 1989）。セルトリ細胞も精子形成とともに機能が活性化する。とくに興味深いのは、冬眠中の2～3月に既に精子形成の再開がみられることである。すなわち、精細管にセルトリ細胞（支持細胞）と精粗細胞しか見られなかったのが、2～3月になると精粗細胞から細胞分裂（減数分裂）により精母細胞、精娘細胞および精子細胞が存在するようになる（Komatsu et al., 1997）。この時の精子形成の再開を調節しているのが性ホルモンである。とくに精子形成を促進する働きのある卵胞刺激ホルモン（FSH）とテストステロンが実際にこの時期に増加し始めることがわかっている（Iibuchi et al., 2010a）。このように冬眠中のクマは、他の代謝機能を低下させている中で精巣は機能を再開させている。その後精子形成が最も活性化する交尾期に血中テストステロン濃度も最高値を示す。さらに、テストステロン合成に必要なステロイド代謝酵素、P450scc, p450c17 および 3β HSD の局在について、ヒグマとツキノワグマで調べられた。免疫組織化学的手法により、これらの酵素発現が2～3月から交尾期までライディッヒ細胞（間質細胞）に認められる（Tsubota et al., 1997）。また、*in situ* hybridization 法により、ステロイド代謝酵素の mRNA 発現レベルが交尾期に増大していることがわかっている（Iibuchi et al., 2010b）。一方、近年オスの生殖能力の指標としてエストロジェンも重要と考えられるようになり、実際クロクマにおいてエストロジェン合成に必要な P450arom の発現がセルトリ細胞および精細胞に局在し、とくに冬眠中の2月にはセルトリ細胞で発現が見られ始め、血中エストラジオール濃度も上昇し始める（Tsubota et al., 1997）。このように、冬眠中の精子形成の再開にエストロジェンも関与していると考えられる。冬眠覚醒後1～2ヶ月後に訪れる交尾期に向けてオスはいち早く生殖能力を高め、メスの発情の到来を待ち続けるのである。

4. メスは冬眠導入期に着床する

クマの交尾期は概ね5～7月の初夏にみられる。ふだん単独生活しているクマが、交尾期に限りつがいを作り1～2週間行動を共にしながら交尾する（Craighead et al., 1969; Ludlow, 1976）。ジャイアントパンダ（自然排卵する）を除くクマ類の排卵様式は交尾排卵と考えられてお

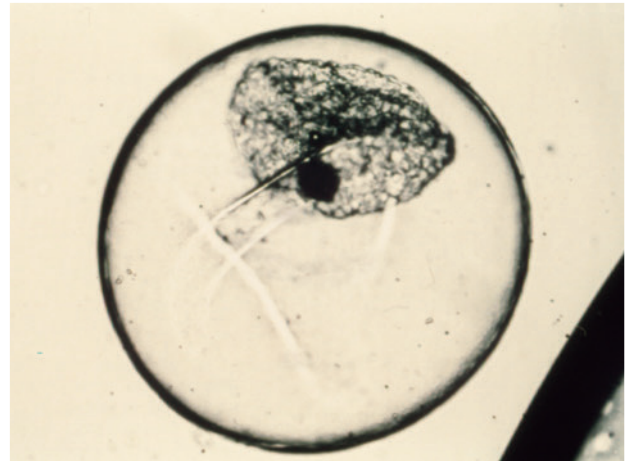


図3：着床遅延中のツキノワグマ未着床胚（胚盤胞の段階で子宮腔に浮いた状態で生存を続ける）

り（Boone et al., 2004）。排卵のためには複数回の交尾刺激（オスの臭いへの暴露を含む）が必要である。その時に受精が成立し妊娠を開始すると、他の哺乳類と同様に胚盤胞まで胚の分化が進むが、その段階で発達がほぼ止まる。すなわち、着床が誘導されずに未着床胚が子宮腔内に浮遊した状態で維持される（図3）（Tsubota and Kanagawa, 1993）。これを着床遅延あるいは胚の発育停止と呼んでいる。日本のツキノワグマおよびヒグマであれば、およそ11月下旬～12月上旬のちょうど冬眠に入るタイミングに合わせて着床が起きるので、着床遅延期間は4～5ヶ月ということになる（Tsubota et al., 1987）。着床遅延期間中、排卵後に形成された黄体からのプロゲステロンの分泌は続けられるが、血中濃度は1～5 ng/ml と低いレベルで維持されている（Sato et al., 2001）。この時、黄体細胞でプロゲステロン合成が行われていることが確認されている（Tsubota et al., 2001）。着床遅延期間中、胚は発育をほぼ停止するが、細胞の数は増え胚の大きさ（直径）もおよそ3 mm にまで大きくなっている（Tsubota et al., 1991）。着床のタイミングに合わせて血中プロゲステロン濃度は顕著に上昇する（Sato et al., 2001）。着床から約2ヶ月間で胎子の発育を完成させる。スカンジナビアのヒグマでは胎子発育期間が56日という報告がある（Friebe et al., 2014）。ヒグマの胎子は、S字状曲線を描くようにして発育することがわかっている（Tsubota et al., 1987）。では、着床を誘発する因子は何であろうか。クマでは直接的な証明はされていないが、他の哺乳類（ミンクやスカンク）ではプロラクチンを着床遅延期間に人為的に投与すると着床が誘発されたことが報告されている（Mead, 1993）。クマでも着床前時期にプロラクチン濃度が上昇しており、プロ

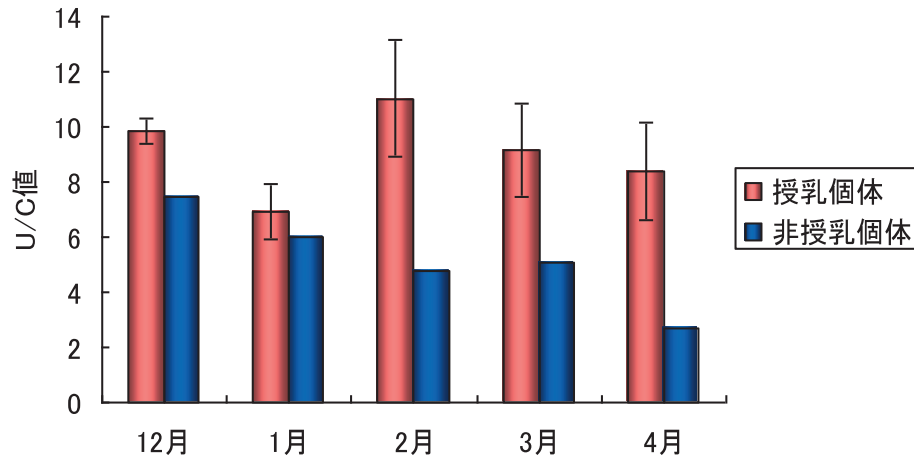


図4：飼育下ツキノワグマにおける授乳メス個体と非授乳メス個体の血中尿素／クレアチニン濃度比（U/C 比）の比較

ラクチンが着床を誘発する因子と考えられている (Sato et al., 2001). なお、ヒグマでは冬眠中であっても妊娠中に活動量（体勢を変える程度）が上昇することが報告されている (Fribe et al., 2013). では、クマはなぜ着床遅延という特殊な生理機構を進化させたのであろうか。おそらく胎子発育期間が固定される中、交尾期と出産期を最適な時期にもってくるための調節期間として発達したのであろう。クマでいえば交尾期は初夏、出産期は真冬、さらに胎子発育期間が約2ヶ月という制約を、着床遅延を行うことによりうまく調節できたのであろう (坪田, 2020). その結果、冬眠導入期と着床時期がほぼ一致することで、冬眠前の体脂肪蓄積により着床の成否が決定することになった。実際ヒグマでは、体脂肪率20%以下だと繁殖に失敗する（子を連れない）ことがわかっている (Robbins et al., 2012).

5. メスは冬眠の中間期に出産する

クマは、冬眠の中間期、およそ1月下旬～2月上旬に出産する。交尾期が5～7月のおよそ3ヶ月と長期間にわたるのに対して、出産期はおよそ2週間と限定される。かつて、のほりべつクマ牧場（北海道登別市）のヒグマの出産日を調べたところ、1月17日～2月5日の20日間に91%のメスが出産していた (Tsubota et al., 1994). 一方、野生下ではスウェーデンのヒグマの平均出産日は1月26日であったが、43日ものレンジがあったと報告されている (Fribe et al., 2014). また、クロクマでは、12月下旬から2月中旬までの53日間にみられた (Bridges et al., 2011). 餌環境が変わらない飼育下では、妊娠の成立は個体によって時期に差（2ヶ月以上）があるものの、着床のタイミングがほぼ同じなので胎子発育開

始がリセットされるのであろう。ただし、妊娠メスの栄養状態（体脂肪の蓄積程度）によって多少着床時期がずれるようである (Robbins et al., 2012). 着床（プロラクチン分泌の増大）のタイミングが何によって規定されるのか未解明であるが、冬眠への導入と同様、環境要因（日長や気温）または概年リズム（内的要因）によって個体共通の要因が働いている可能性が高い。前述したように、レプチンによる栄養状態のシグナル伝達も関係しているかもしれない。クマは1回に2頭の子を産むのが一般的で、一腹産子数は平均1.80または1.76（レンジ1～3）といった報告がある (Mano and Tsubota, 2002; Shimozuru et al., 2017). 飼育下ツキノワグマでは、哺育中の母グマは単独グマに比べて34%も多くエネルギーを消費するが、子が1頭と2頭の場合でとくに差はない (Iibuchi et al., 2009). 環境中の餌資源量が一腹産子数を決める要因の一つになっている。時に父親が異なる異父同腹子も確認されている (Shimozuru et al., 2019). 出産前すなわち胎子発育期間には黄体からのプロゲステロン分泌により高温（37～38℃）を維持していたのが、出産すると血中プロゲステロン濃度が基底値まで低下し、それに伴って体温も通常の冬眠時の体温（35℃以下）まで下がる (Shimozuru et al., 2013).

出産後は、基本的には、母グマは冬眠を続けながら哺育を行う。すなわち新生子は覚醒していて乳を吸っている。実際哺育中のメスの活動量は増大しており、体温も少し高めである。また、血中U/C比は、活動期のそれよりは低いが、非妊娠メスよりやや高値を示す (図4). クマの乳成分は高脂肪高蛋白で、糖分は少ないことがわかっている (Iibuchi et al., 2009). ただし、クマ特有のオリゴ糖が見つかっており (Urashima et al., 1997, 1999), これら脂肪とオリゴ糖を使って約3ヶ月間冬眠穴の中で

子育てをする。4月下旬～5月上旬には、約10倍に体重を増やした子グマは母グマについて歩けるまで成長を遂げている。飼育下（のぼりべつクマ牧場）のヒグマでは、1日あたりの増体量は個体差が顕著で0.018～0.130 kg/日の範囲にあった（Tsubota et al., 1994）。また、ツキノワグマでは一腹産子数が1の時の方が2の場合より1日あたりの増体量が大きく、およそ1.65倍の差があった（Iibuchi et al., 2009）。

冬眠の覚醒を決める要因として気温や残雪量（融解程度）などの環境要因と生物リズムや体脂肪量などの内的要因が関係しているとされるが、内的要因の方が強く作用しているとされる（Evans et al., 2016）。

6. ホッキョクグマは冬眠するのか？

ホッキョクグマは、今から13万年ほど前、クマ類の中では最後にヒグマから分枝したとされる（Derocher, 2012；坪田・山中, 2014）。しかしながら、ヒグマとホッキョクグマとは食性に大きな違いがある。ヒグマがほぼ草食性（春～夏の草本、秋の堅果・液果など）なのに対して、ホッキョクグマはほぼ肉食性である（坪田・山崎, 2011）。ホッキョクグマは、冬から春にかけてアザラシ（主にワモンアザラシとアゴヒゲアザラシ）を捕食する（図5）。海水をブラットホームとして利用し、呼吸のために浮上してくるアザラシを数時間待ち伏せる。また、氷上の巣穴に隠れているアザラシの幼獣を狩ることもある。捕らえたアザラシを食べるが、肉よりも脂肪を好んで食することがわかっている。したがって、ヒグマと違って冬に餌環境が豊富なので冬眠する必要がない。実際ホッキョクグマは冬～春の時期、5日に1頭の割合でアザラシを捕食することがわかっている（Derocher, 2012）。この間に、その後訪れる飢餓期間に備えて大量の体脂肪を身につける。すなわち、夏場にはアザラシ狩りができないこともあって餌が不足することになる。海鳥や海鳥の卵、さらに海藻や花などの植物まで食して飢えを凌ぐのである。この時、採食等の活動を続けながら体の機能を変えている。すなわち、冬眠時のように代謝を低下させてエネルギー消費を節約するのである。この時、実際、血中 U/C 比を測定すると、ヒグマの冬眠時のように、その値が10近くまで低下していることがわかっている（Derocher et al., 1990）。これを“歩く冬眠（walking hibernation）”と呼び、餌の不足に合わせて可塑的に代謝機能を調節できる仕組みを有している。このようにホッキョクグマは最も洗練された生理を獲得したといえる。

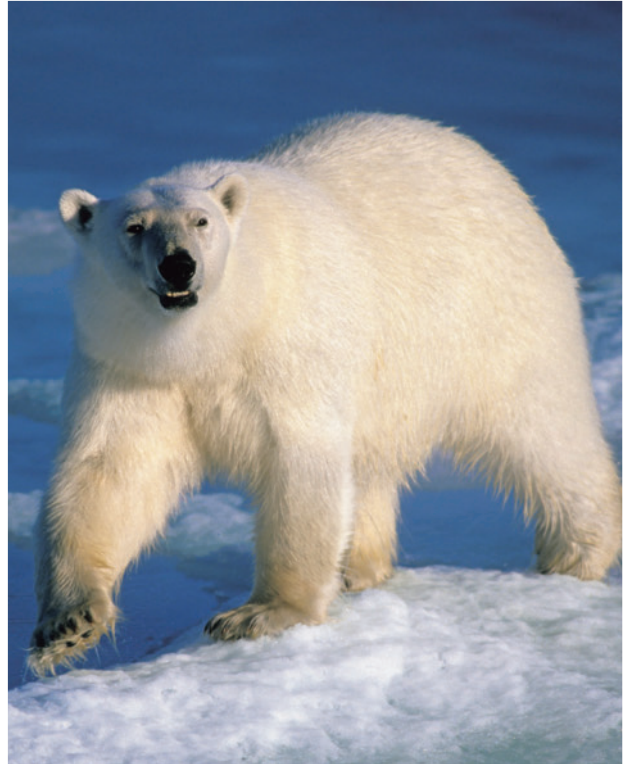


図5：地球温暖化の影響を受けているホッキョクグマ（Dr. Andrew Derocher 写真提供）

メスのホッキョクグマが妊娠した場合、他のホッキョクグマとは異なるライフサイクルとなる。すなわち、秋になると氷下の土に穴を掘るか、雪穴を掘るかして、出産のために穴の中で過ごす。ホッキョクグマは、11～1月の間に出産し、ヒグマと同じように引き続き穴の中で哺育をする。この時母グマはヒグマと同じように体温や代謝を下げて冬眠していることがわかっている。その時の体温は、ヒグマと同じように活動時の体温から少しだけ低下させている。母グマは眠りながら子育てを続け、3～4月に穴から出てきて野外での活動を再開する。したがって妊娠メスは通常の夏～秋の飢餓期間（4ヶ月）から続けて冬眠期間（4ヶ月）として絶食をするので、約8ヶ月間ほとんど餌を食べないで出産と哺育を行うことになる。ヒグマやツキノワグマよりさらに厳しい過酷な環境の中で子を育てるのである。このように餌資源の多寡に合わせて柔軟に生理機構を調節したり、8ヶ月もの長期間にわたってほぼ絶食状態を継続したりするホッキョクグマは環境の変化に敏感な動物ともいえる。近年の地球温暖化による海水の融解は、ホッキョクグマが適応できる以上のスピードで進んでおり、この種の将来は決して明るいものではない。

引用文献

- Ahlquist, D., Nelson, R. A., Jones, J. D., and Ellefson, R. D. (1976) Glycerol and alanine metabolism in the hibernating black bear. *Physiologist*, **19**, 107.
- Boone, W. R., Keck, B. B., Catlin, J. C., Casey, K. J., Boone, E. T., Dye, P. S., Schuett, R. J., Tsubota, T., and Bahr, J. M. (2004) Evidence that bears are induced ovulators. *Theriogenology*, **61**, 1163–1169.
- Bridges, A. S., Vaughan, M. R., and Fox, J. A. (2011) American black bear estrus and parturition in the Allegheny mountains of Virginia. *Ursus*, **22**, 1–8.
- Craighead, J. J., Hornocker, M. G., and Craighead, F. C. (1969) Reproductive biology of young female grizzly bears. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, **6**, 447–475.
- Derocher, A. E. (2012) *Polar Bears -A Complete Guide to Their Biology and Behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Derocher, A. E., Nelson, R. A., Stirling, I., and Ramsay, M. A. (1990) Effects of feeding on serum urea and serum creatinine levels in polar bears. *Marine Mammal Sci.*, **6**, 196–203.
- Donahue, S. W., Vaughan, M. R., Demers, L. M., and Donahue, H. J. (2003) Serum markers of bone metabolism show bone loss in hibernating black bears. *Clinical Orthopaedics and Related Research*, **408**, 295–301.
- Evans, A. L., Singh, N. J., Friebe, A., Arnemo, J. M., Laske, T. G., Frobert, O., Swenson, J. E., and Blanc, S. (2016) Drivers of hibernation in the brown bear. *Front. Zool.*, **13**, 7.
- Friebe, A., Evans, A. L., Arnemo, J. M., Blanc, S., Brunberg, S., Fleissner, G., Swenson, J. E., and Zedrosser, A. (2014) Factors affecting date of implantation, parturition, and den entry estimated from activity and body temperature in free-ranging brown bears. *PLoS ONE*, **9**, e101410.
- Friebe, A., Zedrosser, A., and Swenson, J. E. (2013) Detection of pregnancy in a hibernator based on activity data. *Eur. J. Wildl. Res.*, **59**, 731–741.
- Folk, G. E., Jr., Larson, A., and Folk, M. A. (1976) Physiology of hibernating bears. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, **3**, 373–380.
- Harlow, H. J., Lohuis, T., Beck, T. D. I., and Iaizzo, P. A. (2001) Muscle strength in overwintering bears. *Nature* **409**: 997.
- Hashimoto, Y., and Yasutake, A. (1999) Seasonal changes in body weight of female Asiatic black bears under captivity. *Mammal Study*, **24**, 1–6.
- Iibuchi, R., Kamine, A., Shimozuru, M., Nio-Kobayashi, J., Watanabe, G., Taya, K., and Tsubota, T. (2010a) Changes in plasma gonadotropins, inhibin and testosterone concentrations and testicular gonadotropin receptor mRNA expression during testicular active, regressive and recrudescence phase in the captive Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*). *Jpn. J. Vet. Res.*, **57**, 185–196.
- Iibuchi, R., Nakano, N., Nakamura, T., Urashima, T., Shimozuru, M., Murase, T., and Tsubota, T. (2009) Change in body weight of mothers and neonates and in milk composition during denning period in captive Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). *Jpn. J. Vet. Res.*, **57**, 13–22.
- Iibuchi, R., Shimozuru, M., Kamine, A., Nio-Kobayashi, J., Iwanaga, T., and Tsubota, T. (2010b) Localization of five steroidogenic enzyme mRNAs in Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*) testes during the mating season by in situ hybridization. *J. Reprod. Dev.*, **56**, 236–242.
- Jimbo, M., Ishinazaka, T., Shirane, Y., Umemura, Y., Yamanaka, M., Uno, H., Sashika, M., Tsubota, T., and Shimozuru, M. (2022) Natal habitat influence on lifelong foraging strategies in solitary large mammals. *Ecosphere*, **13**, e4105.
- Kamine, A., Shimozuru, M., Shibata, H., and Tsubota, T. (2012) Changes in blood glucose and insulin responses to intravenous glucose tolerance tests and blood biochemical values in adult female Japanese black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). *Jpn. J. Vet. Res.*, **60**, 5–13.
- Komatsu, T., Tsubota, T., Yamamoto, Y., Atoji, Y. and Suzuki, Y. (1997) Seasonal changes in the immunolocalization of steroidogenic enzymes in the testes of the Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*). *J. Vet. Med. Sci.*, **59**, 521–529.
- Ludlow, J. C. (1976) Observations on the breeding of captive black bears, *Ursus americanus*. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, **3**, 65–69.
- Mano, T., and Tsubota, T. (2002) Reproductive characteristics of brown bears on the Oshima Peninsula, Hokkaido, Japan. *J. Mammal.*, **83**, 1026–1034.
- McGee, M. E., Maki, A. J., Johnson, S. E., Nelson, O. L., Robbins, C. T., and Donahue, S. W. (2008) Decreased bone turnover with balanced resorption and formation prevent cortical bone loss during disuse (hibernation) in grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*). *Bone*, **42**, 396–404.
- Mead, R. A. (1993) Embryonic diapause in vertebrates. *J. Exp. Zool.*, **266**, 629–641.
- Nakamura, S., Okano, T., Yoshida, Y., Matsumoto, A., Murase, Y., Kato, H., Komatsu, T., Asano, M., Suzuki, M., Sugiyama, M., and Tsubota, T. (2008) Use of bioelectrical impedance analysis to measure the fat mass of the Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*). *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.*, **13**, 15–20.
- Nasoori, A., Okamatsu-Ogura, Y., Shimozuru, M., Sashika, M., and Tsubota, T. (2020) Hibernating bear serum hinders osteoclastogenesis *in-vitro*. *PLoS ONE*, **15**(8), e0238132.
- Nelson, R. A., Wahner, H. W., Jones, J. D., Ellefson, R. D., and Zollman, P. E. (1973) Metabolism of bears before, during and after winter sleep. *Am. J. Physiol.*, **224**, 491–496.
- Nelson, R. A., Beck, T. D. I., and Steiger, D. L. (1984) Ratio of serum urea to serum creatinine in wild black bears.

- Science, **226**, 841–842.
- Robbins, C., Ben-David, M., Fortin, J. K., and Nelson, O. L. (2012) Maternal condition determines birth date and growth of newborn bear cubs. *J. Mammal.* **93**, 540–546.
- Sato, M., Tsubota, T., Komatsu, T., Watanabe, G., Taya, K., Murase, T., Kita, I., and Kudo, T. (2001) Changes in sex steroids, gonadotropins, prolactin and inhibin in pregnant and nonpregnant black bears (*Ursus thibetanus japonicus*). *Biol. Reprod.*, **65**, 1006–1013.
- Shimozuru, M., Iibuchi, R., Yoshimoto, T., Nagashima, A., Tanaka, J., and Tsubota, T. (2013) Pregnancy during hibernation in Japanese black bears: effects on body temperature and blood biochemical profiles. *J. Mammal.* **94** (3), 618–627, 2013.
- Shimozuru, M., Shirane, Y., Tsuruga, H., Yamanaka, M., Nakanishi, M., Ishinazaka, T., Kasai, S., Nose, T., Masuda, Y., Fujimoto, Y., Mano, T., and Tsubota, T. (2019) Incidence of multiple paternity and inbreeding in high-density brown bear populations on Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. *J. Heredity*, **110**(3), 321–331.
- Shimozuru, M., Yamanaka, M., Nakanishi, M., Moriwaki, J., Mori, F., Tsujino, M., Shirane, Y., Ishinazaka, T., Kasai, S., Nose, T., Masuda, Y., and Tsubota, T. (2017) Reproductive parameters and cub survival of brown bears in the Rurua area of the Shiretoko peninsula, Hokkaido, Japan. *PLoS ONE*, **12**(4), e0176251.
- Shirane, Y., Jimbo, M., Yamanaka, M., Nakanishi, M., Mori, F., Ishinazaka, T., Sashika, M., Tsubota, T., and Shimozuru, M. (2021) Dining from the coast to the summit: Salmon and pine nuts determine the summer body condition of female brown bears on the Shiretoko Peninsula. *Ecol. Evol.*, **11**, 5204–5219.
- Stenvinkel, P., Jani, A. H., and Johnson, R. J. (2012) Hibernating bears (Ursidae): metabolic magicians of definite interest for the nephrologist. *Kidney International*, **83**, 207–212.
- Thiel, A., Giroud, S., Hertel, A. G., Friebe, A., Devineau, O., Fuchs, B., Blanc, S., Støen, O.-G., Laske, T. G., Arnemo, J. M., and Evans, A. L. (2022) Seasonality in biological rhythms in Scandinavian brown bears. *Front. Physiol.*, **13**, 785706.
- 坪田敏男 (1982) 冬眠—眠りと出産—. pp.98–108, 北大ヒグマ研究グループ著 エゾヒグマ—その生活をさぐる—. 汐文社, 東京.
- 坪田敏男 (2000) クマ—生理的側面から—. pp.213–233 (冬眠する哺乳類; 川道武男, 近藤宣昭, 森田哲夫 編), 東京大学出版会, 東京.
- 坪田敏男 (2020) 哺乳類の生物学③生理 新装版. 高槻成紀, 粕谷俊雄編. 東京大学出版会, 東京.
- Tsubota, T., Howell-Skalla, L., Nitta, H., Osawa, Y., Mason, J. I., Miers, P. G., Nelson, R. A., and Bahr, J. M. (1997) Seasonal changes in spermatogenesis and testicular steroidogenesis in the male black bear *Ursus americanus*. *J. Reprod. Fertil.*, **109**, 21–27.
- Tsubota, T., and Kanagawa, H. (1989) Annual changes in serum testosterone levels and spermatogenesis in the Hokkaido brown bear, *Ursus arctos yesoensis*. *J. Mammal. Soc. Jpn.*, **14**, 11–17.
- Tsubota, T., and Kanagawa, H. (1993) Morphological characteristics of the ovary, uterus and embryo during the delayed implantation period in the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yesoensis*). *J. Reprod. Dev.*, **39**, 325–331.
- Tsubota, T., Maeda, N., and Kanagawa, H. (1994) Parturition and postnatal development in the captive Hokkaido brown bear, *Ursus arctos yesoensis*. *J. Mammal. Soc. Jpn.*, **19**, 75–82.
- Tsubota, T., Sato, M., Okano, T., Nakamura, S., Asano, M., Komatsu, T., Shibata, H., and Saito, M. (2008) Annual changes in serum leptin concentrations in the adult female Japanese black bear (*Ursus thibetanus japonicus*). *J. Vet. Med. Sci.*, **70**, 1399–1403.
- Tsubota, T., Takahashi, Y., and Kanagawa, H. (1987) Changes in serum progesterone levels and growth of fetuses in Hokkaido brown bears. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, **7**, 355–358.
- Tsubota, T., Takahashi, Y., Kanagawa, H., and Gohda, K. (1991) Embryo recovery during delayed implantation in the captive Hokkaido brown bear, *Ursus arctos yesoensis*. *J. Vet. Med. Sci.*, **53**, 141–142.
- Tsubota, T., Taki, S., Nakayama, K., Mason, J. I., Kominami, S., Harada, N., and Kita, I. (2001) Immunolocalization of steroidogenic enzymes in the corpus luteum and the placenta of the Japanese black bear, *Ursus thibetanus japonicus*, during pregnancy. *Reproduction*, **121**, 587–594.
- 坪田敏男, 山崎晃司 (2011) 日本のクマ—ヒグマとツキノワグマの生物学—. 東京大学出版会, 東京.
- 坪田敏男・山中淳史監訳 (2014) ホッキョクグマ—生態と行動の完全ガイド (アンドリュウ E. デロシェール著). 東京大学出版会, 東京.
- Urashima, T., Kusaka, Y., Nakamura, T., Saito, T., Maeda, N., and Messer, M. (1997) Chemical characterization of milk oligosaccharides of the brown bear, *Ursus arctos yesoensis*. *Biochim. Biophys. Acta*, **1334**, 247–255.
- Urashima, T., Sumiyoshi, W., Nakamura, T., Arai, I., Saito, T., Komatsu, T., and Tsubota, T. (1999) Chemical characterization of milk oligosaccharides of the Japanese black bear, *Ursus thibetanus japonicus*. *Biochim. Biophys. Acta*, **1472**, 290–306.
- Yamamoto, T., Tamatani, H., Tanaka, J., Oshima, G., Mura, S., and Koyama, M. (2016) Abiotic and biotic factors affecting the denning behaviors in Asiatic black bears *Ursus thibetanus*. *J. Mammal.*, **97**, 128–134.