

综 述

鲸类繁殖生物学的研究概况

祝茜¹ 王 一² 王克雄² 姜 波¹ 汤庭耀¹

(1. 山东大学威海分校海洋生物工程系, 威海 264209; 2 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

REVIEW OF THE RESEARCH ON REPRODUCTIVE BIOLOGY OF CETACEANS

ZHU Qian¹, WANG Ding², WANG Ke Xiong², JIANG Bo¹ and TANG Ting Yao¹

(1. Department of Marine Biology, Shandong University (Weihai), Weihai 264209;

2 Institute of Hydrobiology, The Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词: 鲸类; 性器官; 求偶; 交配; 怀孕; 分娩; 哺乳

Key words: Cetacea; Reproductive tract; Mating; Pregnancy; Parturition; Nursing

中图分类号: Q958.8 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2003)05-0542-005

生殖是生物繁殖自身的能力, 生殖过程包括生殖细胞(精子与卵子)的生成与成熟、受精过程、妊娠、胎儿的发育、分娩等环节。任何生物须经各种方式产生与自己相似的个体, 繁殖是物种得以延续的最基本前提。因此, 开展繁殖生物学的研究不仅在理论和学术上有重大的意义, 而且奠定了人工育苗和增殖的基础, 同时, 可为资源保护和利用提供可靠的科学依据。

由于鲸类终生生活于水中, 长期以来, 对它们的研究主要靠搁浅、渔民捕杀、误捕及商业捕鲸的动物来获取有关生物学方面的信息, 对其在自然环境中的了解非常有限, 繁殖生物学的研究尤其如此。每一种动物都需要维持足够的种群数量才能够长期的繁衍发展下去, 而对于那些濒于灭绝的物种来说, 科学可靠的饲养和人工繁殖更为重要, 这意味着必须搞清其繁殖生物学, 确保遗传的多样性和饲养个体的健康。

鲸类与其他陆生哺乳动物在繁殖方式上有相同之处, 即胎生和哺乳。但由于水环境与陆地存在很大的差异, 因此, 二者又有显著不同。本文就鲸类的繁殖生物学作一概述。

1 雌雄鉴别

由于完全适应了水生生活, 鲸类的外生殖器官也随之发生了相应的变化。在自然情况下, 雌雄在外形上难于区分,

因为雄性的阴茎勃起的时候, 一般是缩在包皮内。在外观上, 包皮的开口如一裂口, 和雌性的生殖裂非常相似。但若仔细观察鲸类的腹部就可发现: 雄性生殖裂与肛门的距离较雌性的长, 约是体长的百分之十, 而雌性的生殖裂非常靠近肛门。此外, 雌性在生殖裂两侧各有一乳沟, 乳头隐于其中, 只有在哺乳时乳头才伸出。仅个别鲸类在进入成熟期后有明显的性别特征差异, 例如, 抹香鲸 *Physeter catodon* 及领航鲸 *Globicephala melanaea*, 雄性的体型会明显大于雌性, 而虎鲸 *Orcinus orca* 除了雄性大于雌性外, 雄性的背鳍高而显著^[1]。

2 雄性生殖器官

与其他哺乳动物一样, 雄性鲸类的生殖器官包括睾丸、附睾、输精管、阴茎、前列腺等, 但所不同的是: 鲸类无尿道球腺(Bulbourethral gland)和精囊腺(Seminal vesicle), 而在其他哺乳动物中, 这些附属腺体除参加精液的形成外, 还能中和雌性阴道的酸性环境, 保护进入的精子。至于鲸类为什么缺乏此类腺体, 原因不清。江豚 *Neophocaena phocaenoides* 左右侧输精管交合处有一个开口于前列腺尿道窦的“T”形盲管, 该管直径 0.4—0.5cm, 最内层是厚的粘膜层, 有皱褶, 粘膜层之外是薄的纵肌层, 最外层是外膜。因为该管缺少环肌层, 同时纵肌层较薄, 收缩能力差, 所以该管状器官极可能是具有分泌功能的某种腺体^[2]。

收稿日期: 2002-08-07; 修订日期: 2002-10-02

基金项目: 美国资助发展中国家海洋哺乳类研究项目; 山东大学资助项目

作者简介: 祝茜, (1966—), 男, 山东烟台人; 博士, 教授; 主要研究方向为鲸类的保护生物学和视觉生物学

雄鲸类的睾丸位于体腔内肾脏的后方,而非体外的阴囊内,属于隐睾型(Testicondy),表面光滑,被以鞘膜,呈长圆柱形。性成熟前较小,随体长的增加而渐增大,临近成熟期则增长迅速,如未成熟的海豚的睾丸重约 20g,但至成年,显著加长加粗,重约数公斤。睾丸大小随种类、年龄和季节不同而异,如蓝鲸 *Balaenoptera musculus* 睾丸长 75cm,重 45kg;抹香鲸 10kg;长须鲸 *Balaenoptera physalus* 5kg;体长 12.39m 的灰鲸,睾丸重(一对)4.7kg;宽吻海豚 *Tursiops truncatus* 左睾丸长 12.5cm,最大宽 2.6cm;体长 1.9—2.06m 的白豚 *Lipotes vexillifer*,左右睾丸共重 14—60g;江豚未成熟个体双侧睾丸重 18.1—35.0g,成熟个体双侧睾丸重 277.0—411.0g,有些成熟个体双侧睾丸重达 1.2kg;亚河豚 *Inia geoffrensis* 未成熟个体双侧睾丸重 14.3—27.6g,成熟个体双侧睾丸重 356.5—613.0g,有些成熟个体双侧睾丸重达 1.4kg^[1-17]。某些种类具明显的发情季节,此时的睾丸增大明显。另外,睾丸白膜的厚度变化也与动物性成熟状况有关。江豚未成熟个体的白膜厚度为 200—300 μ m,而成熟个体的白膜厚度达 900—1400 μ m^[2]。

精子在睾丸形成,然后进入附睾。雄鲸的附睾不甚发达,由结缔组织连在睾丸上,在发情期,附睾也随之增大。附睾增大主要是附睾管分支增多,管径增大。

白豚和江豚雄性生殖系统均未见明显的贮精囊,但是它们的输精管在接近射精管时都不同程度膨大,同时管壁增厚,有弹性。这段膨大的输精管极可能具贮精功能,并可能具分泌功能,能分泌某种抑制精子活动的物质^[2]。

鲸类的阴茎与反刍动物的相似,属于弹性纤维型,由海绵体和大量的弹性纤维组织构成,无阴茎骨,位于包皮内,向身体前方延伸不远就弯曲呈 S 型。大型须鲸的阴茎长可达 3m 左右^[7]。

哺乳动物的精液有一部分是由不同的附属性腺分泌而来。鲸类体内惟一的一种附属性腺是前列腺,在幼体时很小,随着年龄增大会变大。尽管鲸类体型庞大,但它们的精子很小,如抹香鲸的精子长仅 41 μ m,而人的精子长 51 μ m^[7]。

3 雌性生殖器官

雌性鲸类的生殖器官包括卵巢、输卵管、子宫和阴道等。卵巢位于肾后方,呈长方形,卵巢内有许多处于发育不同阶段的卵细胞,卵细胞的四周有滤泡(Follicles)。繁殖季节(Breeding season)时,滤泡破裂,排出卵子。排卵后,滤泡壁增厚,里面形成一新的组织——黄体(Corpus luteum)。卵受精后,黄体变大,可分泌助孕素(Progesterone)及其他激素,促进胎儿发育和母体乳腺分泌。产仔后,黄体退化呈白色,称为白体(Corpus albican)。未成熟时,卵巢表面光滑,性成熟后,呈葡萄状,此系卵泡,直径 3—5cm。长须鲸的卵巢重约 10kg;蓝鲸的卵巢重 16kg 以上,最高达 59.4kg。鲸类的卵子极小,直径 0.1—0.2cm。蓝鲸的黄体直径 20cm 左右,平均重 2.6kg(最小 800g,最大 7.5kg);长须鲸的黄体直径约 30cm,重约 910g^[7];白豚的黄体大小约为 20—30 μ m,最大 4 μ m^[8,9]。

与其他哺乳动物所不同的是:雌鲸的白体不会被全部吸收,只是变小,如长须鲸的白体直径从最初的 7.5—14cm,渐萎缩为 0.6—1.3cm,而后会终生保存在卵巢。一个白体代表一次排卵,通过统计卵巢的排卵次数,便可知每个雌鲸的生殖史,生物学上常据此计算雌鲸性成熟以后的年龄,这也是鲸类种群结构和管理的重要依据^[7]。因此,国内外的研究内容主要集中在雌鲸性腺的结构上,研究手段主要是形态解剖和组织学,如蓝鲸和长须鲸属多次发情类型,雌性可自发排卵,无需交配的刺激。黄体分成功能性黄体 a 和无活性黄体 b。在通常情况下,鲸的个体越小,黄体的数量越少^[20]。后经进一步证明长须鲸的黄体可终生存在,在经过约十年的生殖盛期后,其卵巢开始变小,重量减轻,但即使很老的长须鲸仍具功能性卵巢,这意味着长须鲸无绝经期^[21]。Laurie 描述了黄体在许多雌蓝鲸的累积情况,发现第一个繁殖季节的黄体数平均为 1.91,随后每个繁殖季节为 1.31。同时强调,不同个体在第一个繁殖季节黄体的累积情况有别,数量在 1—7 不等。因此,做年龄鉴定时,用黄体数做年龄参数不适合单个个体,仅可用于群体,并认为雌蓝鲸也无绝经期。Slipper 对鲸类生殖系统的功能形态学作过较详细的综述;王和 Lockyer 对小鲸 *Balaenoptera acutorostrata* 卵巢的形状,大小,结构,生殖习性等进行了观察;Myrick 等对东太平洋雌白点原海豚 *Stenella attenuata* 的繁殖生物学进行了研究;Robeck 等对宽吻海豚的繁殖进行了研究,并指出先进的繁殖技术应用在宽吻海豚人工繁殖的可能性;Iwasa 和 Atkinson 对雌暗色斑纹海豚 *Lagenorhynchus obscurus* 的繁殖生物学进行了简述。Reese 和 George 对北极露脊鲸 *Balaena mysticetus* 卵巢的形状大小、结构、胎儿生长速度、哺乳期等进行了研究。

至于雌鲸的白体为何能终生保留于卵巢内,目前尚无定论,或许与初期的血液供应不充分,或退化过程中血液供应中断,或缺乏黄体溶介酶,或无适宜类型的巨噬细胞等因素有关^[7]。

鲸类的子宫为双角子宫,并随体长的增加而渐增大,大型鲸的左右子宫皆可育儿,但右侧稍多。小型齿鲸的胎儿则大部分位于左侧,右侧占很少的比例。子宫通过子宫角与输卵管相连,子宫茎则和阴道相接。阴道呈管状,前壁有许多皱褶,其作用据推测可能有以下两点,其一,交配后保存精液,防止其流出阴道;其二,当子宫茎张开时防止海水进入子宫。

鲸类的乳腺(Mammary gland)一对,分别位于腹部生殖沟的两侧,左右两个乳腺沿生殖裂向上延伸,在生殖裂前端汇合后,继续前伸,一直可达脐(Umbilicus),体长 2.26m 的白豚,左侧乳腺为 30cm×10.5cm×1.5cm,右侧乳腺为 27.5cm×9cm×0.8cm^[8,9],乳头隐于生殖裂两侧的乳沟中。乳腺与腹肌和皮肤肌相连接,据推测,这些肌肉通过收缩,可将乳汁有效地排入幼仔口中。

4 性成熟

动物的种类不同,其性成熟年龄存在着一定程度的差

异,鲸类也是如此,如雄性抹香鲸在18—21岁才达到性成熟,但要真正参与生育,通常还要等上几年,直到体格足够健壮,才能被雌性所接纳^[3,7]。而雌性鼠海豚在约3岁时就可达到性成熟,随后就可繁殖后代^[2]。通常情况下,雌性的性成熟较早,如分布于大西洋的宽吻海豚,雌海豚的性成熟年龄在5—12岁,而雄海豚的则为10—12岁^[18,29];生活在长江中的江豚雌豚的性成熟年龄为4岁,而雄豚的则为4—5岁^[5,6,8,9]。另外,鲸类达到性成熟的年龄并非一成不变,当其种群数量因各种原因变化时,性成熟的年龄则提前,反之则拖后。如在南极海域的长须鲸,在1910—1920年数量较多时,要10年或更晚的时间才成熟,而在1940—1950年由于过度捕捞数量变少时,6—7年就可达性成熟,这主要是来自捕捞的压力缩短了代与代之间的繁殖周期,加速了进化过程。生活在不同水域的江豚,其性成熟年龄有差异。南海和长江江豚最低性成熟年龄小于黄海江豚最低性成熟年龄^[8]。

血清生殖激素的变化可以真实地反映动物的性成熟情况。性成熟雄性江豚血清睾酮浓度为2.64—9.40ng/mL。雌性未成熟江豚不能测出血清雌二醇,而成熟个体均能测出这一激素^[10]。

5 求偶和交配

由于鲸类终生生活在水中,人们很少能观察到它们的交配行为,因此,对此所知甚少。至少某些鲸类的交配活动全年均可进行,但在某段时间会出现盛期,如北半球宽吻海豚的交配在春季较为活跃^[24]。通过对太平洋短吻海豚 *Lagenorhynchus obliquidens* 和真海豚 *Delphinus delphis* 的研究发现,雄性的一些结构特征可作为性节律的征候,性活动较活跃时,坐骨海绵体肌和球海绵体肌会变大,睾丸、附睾和前列腺也增大。须鲸类的雄性终年也可显示性活动,尤以在雌鲸发情期最活跃,雌鲸发情的高潮期可持续1—2个月^[24]。

和其他动物一样,鲸类求偶可能要持续较长的时间,雌雄常彼此一上一下或一左一右相互追逐,身体摩擦,甚至用吻部爱抚对方,如座头鲸会有一系列的相应行为:水中转体,胸鳍拍水,尾鳍击浪,跃身击浪等;长江江豚交配前也会有一系列行为:追逐、伴游、触碰、相蹭,这些行为共历时20—35min^[8]。但交配时,阴茎勃起迅速,交配时间通常很短,仅几秒钟^[22,23],如从饲养的宽吻海豚发现,雄性的阴茎插入后只持续2—10s。交配的方式也不尽相同,如海豚在交配时,通常采取腹部相对的方式,有时雄性会从雌性的下方游上来,二者身体会保持一定的角度,利于阴茎的插入。大型鲸类,如座头鲸则相互间保持协调的游泳速度,然后腹部相对一起上浮,在越出水面时完成交配活动。有的在交配结束后就散开,有的可重复交配若干次。雌鲸在发情期可与数头雄性进行交配,雌性也可能通过阻挠受精(如腹部朝上)来进行配偶选择,只有体格健壮和敏捷持久的雄性才能获得交配的机会,但不同雄性向雌性体内射入精液后,不同的精液尚要进行竞争,目的是冲走或至少稀释其他精液,从而获得受精的机会,这也是为什么雄鲸在所有海洋哺乳动物中睾丸占身

体比例最大的主要原因之一^[27]。最新的资料表明:有时雄海豚之间会形成一联盟,数量可从两个、几个、甚至几十个不等,目的是为了俘虏雌海豚,并将俘虏后的雌海豚围在中间,轮流看管,这样做的目的就是防止雌海豚与其他雄性交配,增加自己当父亲的机会。联盟之间常发生争夺雌海豚的争斗,为了加强竞争势力,联盟间也会联合成一超级联盟,这样可以击败其他联盟,在生殖中占到上风。雌海豚也有自己的繁殖策略,尽管雄海豚会限制雌海豚与其他雄海豚的交配,但它们仍可伺机寻求更多的性伴侣,增加交配的机会,确保受孕^[3]。

值得一提的是,鲸类的求偶及交配行为,不一定会最终怀孕,它常作为一种联络手段用来强化和维持联系。此外,某些饲养和野生的鲸类,雄性有时会与其他不同种类进行交配,偶尔会有下一代产出,但产下的后代往往不能存活。

6 怀孕、分娩和哺乳

许多鲸类的妊娠期并不为人所知,但一般在10—17个月不等^[3,7]。此外,妊娠期的长短并非根据动物体型的大小来定:如世界上最大动物的蓝鲸,其妊娠期约在11—12个月,而体型比蓝鲸小得多的一角鲸 *Monodon monoceros* 的妊娠期至少在14个月以上^[3]。血清孕酮浓度的变化能反映动物妊娠状况。对瓶鼻海豚和江豚来讲,孕酮低于1.0ng/mL为未受孕个体,高于3.0ng/mL,并能维持4—6周以上为怀孕个体,高于30—40ng/mL为妊娠末期^[10]。

鲸类的胎盘属于上皮绒膜胎盘,胎儿的尿囊和羊膜与母体子宫内膜结合不甚紧密,因此,胎儿出生时易于脱离母体,避免了子宫壁大量出血,有助于保存母体体力,同时,最低限度地降低了捕猎者(如鲨鱼)的潜在威胁^[21]。

鲸类临产可从其行为上加以判断:排便频繁,游速缓慢,在近水面处长时间保持一种姿势。临产雌豚的生殖裂、乳裂在临产前几天就逐渐涨大、张开,并且乳头外突。刚开始分娩时,胎儿的尾部先露出,接着,生产速度很慢,可持续1—2h,脐带与母体相连,一旦身体最大处(背鳍稍前处)通过,分娩则十分迅速,脐带在脐环处自动断开,胎儿脱离母体。胎儿在水下靠近水面的地方出生后,母鲸用头部或背鳍后侧方将其带出水面进行第一次呼吸。有时,新生儿会奋力向水面游动,而母豚则向相反方向游动,以便拉断脐带。海豚在分娩时,常有其他雌海豚伴随左右,这可能是一种保护本能,借以协助分娩中的海豚或防止敌害的入侵^[23]。

胎儿刚出生时,尾鳍和背鳍呈卷曲状(利于分娩),约48h后变硬,利于仔鲸在新环境下掌握运动的方向。此外,新生儿胎儿吻突两侧有触毛,随后几天大部分脱落;新生胎儿线(在母体子宫内由于身体卷曲导致胎儿皮肤的折痕)也将保持一段时间。鲸须或牙齿要等几个星期以后才能长出^[23]。

种类不同,出生时胎儿的体长也不相同,通常是母体体长的三分之一左右:如白豚新生胎儿的体长在70cm左右,宽吻海豚新生胎儿的体长在1m左右,而北极露脊鲸则在4m左右,蓝鲸约7.5m^[23]。通常情况下,鲸类是每胎一仔,偶见

双胞胎, 多胞胎可能发生但很稀少, 在商业捕鲸所捕获的鲸中, 曾观察到有三胞胎、甚至四胞胎, 但能否存活下来则不清楚^[7]。

胎儿一出生马上就开始吃奶。鲸类乳汁的营养含量十分丰富, 这有利于幼仔皮下脂肪的迅速积累, 促进生长发育, 提高生存能力^[7]。哺乳过程在水下进行, 母鲸靠近水面, 游泳缓慢, 仔鲸从后方接近乳头, 舌尖卷曲, 吸住乳头, 然后靠舌尖前端的乳突形成一紧密的封口, 防止海水的进入, 同时最大限度地降低了乳汁的流失。母鲸通过腹肌的收缩, 将乳汁喷射到仔鲸的口中。断奶为一个渐进过程, 有一个过渡时期, 此期间, 仔鲸既可吃奶, 又可在母亲的引导下, 自己摄食一些食物。此后, 仔鲸要和母鲸继续呆上几个星期, 几个月, 甚至几年, 时间的长短和鲸的种类不同有关: 齿鲸的时间较长, 而须鲸则较短^[3, 7]。

7 生长

鲸类出生时, 须鲸的体长约为母体的 30%, 齿鲸占 45% 以上。体重所占比例也很高, 如长须鲸占母体体重的 5—6%, 海豚占 10—15%。由于鲸类之乳汁中含有丰富的脂肪及少量的蛋白质, 能使幼鲸快速生长, 因此, 鲸类出生后初期的生长速度十分惊人, 如蓝鲸在哺乳期的 7 个月中可增重达 17t, 几乎每天长 4cm, 体重长 80—90kg^[3, 7]。

由于受过度捕捞、栖息地减少和破坏、偶然误捕、污染等因素的影响, 鲸类资源日渐枯竭, 有的处于极度濒危状态, 如我国特有的白豚的数量已不足 100 头^[8], 几近灭绝。因此, 鲸类的保护和利用问题已成为世界各国共同关注的焦点和研究热点。从鲸类的繁殖特点来看: 性成熟晚, 孕期和哺乳时间长, 一胎一仔, 繁殖周期也长, 因此, 会直接导致种群数量增长缓慢, 这也是造成许多现存鲸类濒于灭绝的主要原因之一。而且, 对于极度濒危的种群, 近亲繁殖也会导致出生和遗传上的缺陷, 减少了生存活力。鉴于此, 在就地保护的基础上, 进行迁地保护和离体保护势在必行, 以期不久的将来能再建和复壮野生的种群。

参考文献:

- [1] Wang P. Studies on the feeding habits of the minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) in the Huanghai Sea [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1982, **13**(4): 338—345. [王丕烈. 黄海小鲸生殖习性的研究. 海洋与湖沼, 1982, **13**(4): 338—345]
- [2] Wang K, Liu R. On the anatomy of the male genital system in the Baiji (*Lipotes vexillifer*) and finless porpoise (*Nephocaena phocaenoides*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1998, **18**(1): 68—70. [王克雄, 刘仁俊. 江豚和白豚雄性生殖系统的解剖学研究. 兽类学报, **18**(1): 68—70]
- [3] Carwardine M (translated by Gao Y). Whales, dolphins and porpoises [M]. Shenyang: Liaoning Education Press, 2000, 250. [卡沃丁, (高云阁译). 鲸鱼与海豚. 沈阳: 辽宁教育出版社. 2000, 250]
- [4] Liu R. Reproductive pattern in the Baiji, *Lipotes vexillifer*. Symposium of the International Wildlife Conservation, 1989, 310—312. [刘仁俊. 白豚生殖规律的研究 c]. 国际野生动物保护学术会议论文集, 1989, 310—312]
- [5] Jiang X. Studies on the development and histological characteristics of testis of black finless porpoise, *Nephocaena phocaenoides* in the Yangtze River [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1998, **22**(4): 341—345. [姜新发. 长江江豚精巢发育和组织学特征的研究. 水生生物学报, 1998, **22**(4): 341—345]
- [6] Zhang X. Studies on the age determination, growth and reproduction of finless porpoise *Nephocaena phocaenoides* [M]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1992, **16**(4): 289—297. [张先锋. 江豚的年龄鉴定生长和繁殖的研究. 水生生物学报, 1992, **16**(4): 289—298]
- [7] Chen W, Zhen C, Zhang Q. Marine Mammals [M]. Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1993. 462. [陈万青, 郑长禄, 张起信. 海洋哺乳动物. 青岛: 青岛海洋大学出版社. 1993, 462]
- [8] Chen P, Liu R, Wang D Z, et al. Biology, rearing and conservation of *Lipotes vexillifer* [M]. Beijing: Scientific Press, 1997, 252. [陈佩薰, 刘仁俊, 王丁, 等. 白豚生物学及饲养与保护. 科学出版社. 1997, 252]
- [9] Chen P, Liu R, Ling K. Reproduction and reproductive system of *Lipotes vexillifer* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1982, **13**(4): 331—337. [陈佩薰, 刘仁俊, 林克杰. 白豚的生殖和生殖系统. 海洋与湖沼, 1982, **13**(4): 331—337]
- [10] Chen D, Zhao Q, Liu R. Preliminary study on some hormones of *Nephocaena asiaorientalis* in the Yangtze River [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1997, **17**(1): 43—47. [陈道权, 赵庆中, 刘仁俊. 长江江豚某些血清生殖激素的初步研究. 兽类学报, 1997, **17**(1): 43—47]
- [11] Chen P, Liu R, Harrison R J. Reproduction and reproductive organ in *Nephocaena asiaorientalis* from the Yangtze River [J]. *Aquatic Mammals*, 1982, **9**(1): 9—16
- [12] Chen P, Liu R, Lin K. Reproduction and reproductive system in the Baiji, *Lipotes vexillifer* [J]. *Reports of the International Whaling Commission* (Special Issue), 1984, **6**: 445—450
- [13] Harrison R J, Boice R C, Brownell R L Jr. Reproduction in wild and captive dolphins [J]. *Nature*, 1969, **222**(519): 1143—1146
- [14] Harrison R J, McBreath D A. Reproduction and gonads of the black finless porpoise, *Nephocaena phocaenoides* [J]. *Investigations on Cetacea*, 1973, **5**: 225—230
- [15] Harrison R J, Bryden M M, McBreath D A, et al. The ovaries and reproduction in *Pontoporia blainwilleri* (Cetacea: Platanistidea) [J]. *Journal of Zoology*, 1981, **193**: 563—580
- [16] Iwasa M, Atkinson S. Notes on the reproductive biology of female dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off the Patagonian coast [J]. *Marine Mammal Science*, 1997, **13**(2): 303—307
- [17] Laurie A H. The age of female blue whales and the effect of whaling on the stock [J]. *Discovery Report*, 1937, **15**: 223—284
- [18] Letherwood S, Reeves R R. The Sierra Club Book of Whales and Dolphins [M]. San Francisco: Sierra Club Book 1983
- [19] Lockyer C. Observations on the ovary of the southern minke whale [J]. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 1987, **38**: 75—89
- [20] Mackintosh N A, Wheeler, J F G. Southern blue and fin whales. IV. The reproductive organs [J]. *Discovery Report*, 1929, **1**: 379—471+

- pls. 25—44
- [21] Myrick A C Jr, Hohn A A, Barlow J, et al. Reproductive biology of female spotted dolphins, *Stenella attenuata* from the eastern tropical Pacific [J]. *Fishery Bulletin*, 1986, **84**(2): 247—259
- [22] Perrin W F, Brownell R L, DeMaster D P. Reproduction in Whales, Dolphins and Porpoises, Reports of the International Whaling Commission [M], London: Cambridge University Press, 1984
- [23] Reese C S, George J C. Estimates of fetal growth and gestation period in the bowhead whale, *Balaena mysticetus* [R]. Final Report to the Department of Wildlife Management, North Slope Borough, Barrow, AK 99723, 1998
- [24] Ridgway S H, Green R F. Evidence for a sexual rhythm in male porpoises, *Lagenorhynchus obliquidens* and *Delphinus delphis bairdii*. Norsk Hvalfangst Tid, 1967, 1: 1—8
- [25] Robeck T R, Curry B E, McBain J F, et al. Reproductive biology of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the potential application of advanced reproductive technologies [J]. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 1994, **25**(3): 321—336
- [26] Sergeant D E, Caldwell D K, Caldwell M C. Age, growth, and maturity of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) from northeast Florida [J]. *Journal of Fishery Research Board Canada*, 1973, **30**: 1009—1011
- [27] Norris K S. Whales, Dolphins and Porpoise [M]. California. University of California Press, 1996, 277—319
- [28] Wheeler J F G. The age of fin whales at physical maturity with a note on multiple ovulations [J]. *Discovery Report*, 1930, **2**: 403—434