

令和元年6月18日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07505

研究課題名(和文) ウミガメの代替生活史：子供の量と質のトレードオフの探索

研究課題名(英文) Alternative life histories in a sea turtle population: exploring a trade-off between quantity and quality of offspring

研究代表者

畑瀬 英男 (HATASE, Hideo)

東京大学・大気海洋研究所・学術支援職員

研究者番号：10512303

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：アカウミガメの同一産卵群内には、浅海と外洋という大きく異なる摂餌域を利用する個体が共存している。浅海摂餌者は外洋摂餌者よりも2.4倍多く幼体を産出していることと摂餌者間での遺伝的構造の欠如から、両型は環境的に維持されていると強く示唆されている。しかし外洋摂餌者の産出する子供の生残率が2.4倍高ければ、適応度が釣り合うため、両型は遺伝的に維持されている可能性がある。本研究は、子供の生残率に関わる活動性や成長速度、及びこれらに大きな影響を及ぼす成体雌の選ぶ孵化環境に、摂餌者間で有意な違いがないことを示し、ウミガメ類の代替生活史が環境的に維持されていることをほぼ結論づけた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、アカウミガメの同一産卵群内にみられる利用する餌場の違い(浅海か外洋か)は、遺伝的なものではなく、環境的なものであることがほぼ確実となった。このことは、環境に応じて柔軟に生活を変化させる能力を獲得することでウミガメは一億年を超える進化史を生き延びてきたことを強く示唆する結果といえる。この世になぜ多様な生物が存在するのかの理解が深まった。

研究成果の概要(英文)：Oceanic (>200 m water depth) and neritic (<200 m water depth) foragers coexist in a nesting population of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). Because (1) neritic foragers produce 2.4 times more offspring than oceanic foragers, and (2) oceanic and neritic foragers are not distinct at the mitochondrial DNA and microsatellite DNA levels, the two types of foragers are suggested to be environmentally maintained. However, if the quantity of offspring is offset by its quality, fitness may be balanced between the two foragers, possibly leading to their genetic maintenance. The present study revealed that offspring quality measured as activity levels, growth rate, survival rate, and maternal nest site selection is similar between the two foragers, definitively suggesting their environmental maintenance.

研究分野：海洋生物学

キーワード：ウミガメ 生活史 多型 安定同位体分析 餌場 子供 トレードオフ 産卵場所選択

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物界に広くみられる代替生活史の維持機構を明らかにすることは、生物が長い進化史の中でどのように生存し適応してきたのか、またなぜこの世に多様な生物が存在するのかを理解する際の一助となる。本研究では、一億年を超える進化史をもつものの、絶滅が危惧されている大型海洋動物ウミガメ類を対象に、その代替生活史の維持機構の解明を試みる。そのためには各生活史の特性を詳細に把握する必要がある。

テレメトリーや生物地球化学分析などの個体レベルで行動を追跡できる手法の急速な普及に伴い、同一個体群に属していても行動や生活史が大きく異なる個体が存在する現象、すなわち個体群内変異が、かつては追跡不可能だった種において近年さかんに報告されてきた。一例を挙げると、同じ砂浜で産卵するウミガメ個体群内に、浅海(200m以浅)で主に底生生物を摂餌している個体と、未成熟期のように外洋(200m以深)で主に浮遊生物を摂餌している個体が共存している現象が、世界各地で発見されつつある(Hatase et al. 2002, 2006, 2007)。日本のアカウミガメ成体雌の場合、8割が浅海摂餌者、2割が外洋摂餌者である。

異なる摂餌域を利用することは、遠く離れた産卵場での繁殖特性に強い影響を及ぼしている。すなわち繰り越し効果が見られる。屋久島で産卵するアカウミガメの場合、大型の浅海摂餌者と小型の外洋摂餌者の間で、孵化幼体の巣からの脱出成功率を除いて、一腹卵数、一産卵期内の産卵頻度、繁殖頻度、回帰間隔(年数)などのほとんどの繁殖特性に有意な違いが見られ、浅海摂餌者は外洋摂餌者よりも2.4倍多く幼体を産出することが明らかにされている(Hatase et al. 2013)。このことから適応度は浅海摂餌者の方が高いと考えられている。また摂餌者間ではミトコンドリアDNA調節領域350塩基の配列やマイクロサテライトDNA5座位などの中立マーカーにおいて遺伝的構造がみられない(Watanabe et al. 2011)。ゆえにこの多型は条件戦略で維持されていると強く示唆されている(Hatase et al. 2013)。

2. 研究の目的

アカウミガメの回遊多型の維持機構は条件戦略であると強く示唆されているものの、外洋摂餌者が産出する子供の、地上に出現してから最初の繁殖までの期間の生残率が、浅海摂餌者のものより2.4倍高ければ、2.4倍の生産性の違いが相殺され、摂餌者間で適応度が釣り合う可能性がある。すなわち子供の量と質にトレードオフがあった場合、多型は遺伝的基盤をもつ代替戦略として維持されているのかもしれない。以前に用いた遺伝子マーカーの解像度が低かったため、型間に遺伝的構造が見出せなかった可能性がある。実際、アイスランドのホッキョクイワナにおいては、多型間で中立マーカーの変異に分化がみられないものの、同一環境で飼育した仔魚の成長・成熟が型間で異なるため、多型への遺伝の関与が示唆されている(Skúlason et al. 1996)。

子供が地上に出現してから最初の繁殖に至るまでの間の生残率には、卵質、初期体サイズ、活動性、成長速度、繁殖開始齢などが関わる。先行研究によると、摂餌者間で卵のサイズや栄養成分含量、及び同一環境で孵化させた幼体の体サイズに違いがなかった(Hatase et al. 2014, 2015)。そこで本研究では、子供の他の特性、すなわち活動性と成長速度に焦点を絞り、産卵雌の餌場が違えばこれらの特性に差異を生じるのかを検証する。成長に関しては、水族館での同一環境での飼育を通じて調べる。また幼体の特性には孵化環境が大きな影響を及ぼすので、産卵雌が砂浜において微少規模で産卵場所を選んでいるのかどうかを検証する。得られた結果を総合し、アカウミガメにおける代替生活史の維持機構が、条件戦略によるのか代替戦略によるのか、すなわち環境なのか遺伝なのか結論づける。

また本研究では、上述した母親の餌場間での子供の量と質のトレードオフの探索に加え、同一産卵期間での子供の量と質のトレードオフの探索も試みる。すなわち他の生物で確認されているように、ウミガメも環境の季節変化に応じて適応的に卵サイズや一腹卵数を変化させているのか検証する。

3. 研究の方法

(1) 孵化幼体の活動性及び成長特性

母親の餌場が違えば子供の質にどのような影響があるのかを明らかにすべく、孵化幼体の生残率に深く関わる活動性及び成長特性を、安定同位体比に基づき正確に判別した浅海と外洋の摂餌者の間で比較した。

成体雌調査

2016年7月上旬に、北太平洋最大のアカウミガメの産卵場である鹿児島県屋久島永田浜において、NPO 法人屋久島うみがめ館(大牟田一美代表)と共同で、産卵個体調査を每晚実施した。産卵個体の甲長・甲幅をノギスで測定し、プラスチック製標識を後肢に装着、PIT タグを左前肢に挿入して個体識別した。同位体比で判別した際にほぼ同数の外洋と浅海の摂餌者を得るために、小型(標準直甲長 <800mm かつ標準直甲幅 <630mm)と大型(甲長 ≥800mm かつ甲幅 ≥630mm)、各10頭ずつ、計20個体を標本とした。安定同位体分析用に、1個体につき卵を1個採取した。卵は-20℃で凍結保存した。一腹卵数を記録し、いなか浜の浜上部の植生手前の砂地へ卵塊を移植した。移植前に5個の卵を無作為に選んで、卵重を秤で測定した。60cmの深さの穴を掘り、卵塊を埋設した。木片と番号札を80cmのビニルひもで結びつけた目印を用いて移植巣を位置づけた。また移植

巣には、日付と産卵個体の標識番号を記した牛乳パック片を、折り畳んで入れた。

孵化幼体調査

2016年8月下旬に、アカウミガメの孵化・脱出調査を行った。脱出が予定される5日程前に、移植巣を直径30cmのプラスチックざるで囲った。毎晩脱出状況を調べ、脱出してきた幼体10頭を無作為に選び、甲長・甲幅をノギスで、体重を秤で測定した。幼体をひっくり返して元に戻るまでの時間(自己修正時間)及びひっくり返して元に戻ろうとする傾向(自己修正傾向)を記録し、幼体の活動性を調べた(Read et al. 2012)。ひっくり返して10秒以内に元に戻らなければ、30秒の休息を与えて再度ひっくり返した。一頭につき最小3回から最大6回実施した。3回自己修正に成功するか、6回全て失敗するまで繰り返した。数日後に巣を掘り返して孵化・脱出成功率を調べた。

幼体飼育

活動性の測定に用いた幼体のうち1頭につき1頭、総計20個体を水族館での飼育用標本とした。背甲に塗料で番号を記すことで個体識別した。幼体を愛知県美浜町にある南知多ビーチランド(伊藤幸太郎主任補佐)へ輸送し、温度、給餌頻度、餌の種類などの飼育環境を同一にして飼育した。2ヶ月に1度、甲長・甲幅をノギスで、体重を秤で計測し、成長特性を調べた。また生残状況を記録した。

安定同位体分析

既報(Hatase et al. 2002, 2006)に従い、分析を行った。解凍した卵から卵黄を取り出し、脱脂・粉碎した。元素分析計と接続した質量分析計を用いて、炭素・窒素安定同位体比(^{13}C ・ ^{15}N)を測定した。 ^{13}C が $<-18.0\%$ かつ ^{15}N が $<12.0\%$ の個体は外洋浮遊生物食、それ以外の値をもつ個体は浅海底生生物食と考えられるので(Hatase et al. 2002)この二群間で特性を比較した。

(2) 成体雌の産卵場所選択

母親の餌場と微小規模での産卵場所選択の関係を明らかにすべく、孵化幼体の特性並びに生残率に大きな影響を及ぼす産卵雌の砂浜における孵化環境選択を、安定同位体比に基づき正確に判別した浅海と外洋の摂餌者の間で比較した。

海岸線に対して水平な産卵場所選択調査

2011年4~8月に、屋久島永田のいなか浜と前浜において屋久島うみがめ館が取得した、アカウミガメの産卵個体調査データを解析した。安定同位体比に基づいて餌場を判別した155個体(Hatase et al. 2013)が、海岸線に沿って分けた浜の6つの区画のうち、どの区画で産卵したのかを調べた。

海岸線に対して垂直な産卵場所選択調査

2017年5~7月に、屋久島永田のいなか浜において、屋久島うみがめ館と共同で、アカウミガメの産卵個体調査を実施した。産卵個体の甲長・甲幅をノギスで測定し、プラスチック製標識を後肢に装着、PITタグを左前肢に挿入して個体識別した。安定同位体分析用に、1頭につき卵を1個採取した。卵は -20°C で凍結保存した。計78個体を標本とした。GPS受信器で巣の緯度経度を記録した。月に一度、GPS受信器を持って浜の植生線と大潮時の満潮線の上を歩くことで、各線の位置を記録した。位置データをGoogle Earth Proへ取り込んだ。海岸線に対する垂線上で、各巣から植生線及び大潮満潮線までの距離を測定した。

(3) 卵特性における季節及び年変異

過去に屋久島永田浜で実施したアカウミガメの産卵特性調査から、利用する餌場に関係なく、産卵期後期ほど卵が有意に重くなり、一腹卵数が減少する傾向が確認された。本種が環境の季節変化に応じて適応的に卵サイズを変化させている可能性が考えられた。しかし異なる年の卵重・卵数を比較したもので、この傾向が真に季節的なものなのか、もしくは年変異なのかは不明であった。そこで同一産卵期内の調査を2年間行い、本種の卵重の季節的増加、及び卵重と卵数の間にトレードオフが存在するのかを検証した。次に5年間のデータを基に、卵重と卵数が有意に年変異しているのか検証した。

2017年5~7月の各月に15日ずつ、また2018年の5月と7月に21日ずつ、屋久島永田のいなか浜において、屋久島うみがめ館と共同で、本種の産卵個体調査を実施した。前後肢に標識を装着して個体識別し、ノギスで標準直甲長を測定した。巣に産出された一腹卵数を調べ、無作為に5卵の重さを量った。解析には5卵の平均値を用いた。また2014~2016年のデータを上記2年のデータに加えて、卵重と卵数の年変異を検証した。

4. 研究成果

(1) 孵化幼体の活動性及び成長特性

卵黄の ^{13}C ・ ^{15}N に基づくと、2016 年は外洋摂餌者が 10 個体、浅海摂餌者が 10 個体いた(図 1)。2014 年や 2015 年には差はなかったものの、2016 年は外洋摂餌者由来の幼体の方が、甲長・甲幅・体重が有意に小さかった。これは 2016 年に標本採取した外洋摂餌者が他の年に比べ著しく小さかったことに起因していると考えられた。また他の年には差はなかったものの、2016 年は外洋摂餌者由来の巣からの幼体の脱出成功率が有意に高かった。2016 年は産卵期後期の暑い時期に孵化実験を行ったので、一腹卵数の多い浅海摂餌者由来の巣の方が代謝熱や貧酸素の影響をより被ったことによると考えられた。しかし自己修正傾向及び時間に摂餌者間で有意差はなかった。また 4 ヶ月に亘る同一環境での飼育下での幼体の成長速度と死亡率にも摂餌者間で有意差はなかった。これらの結果は、摂餌者間での適応度の不釣り合いや、回遊多型の後天性を強く示唆した。

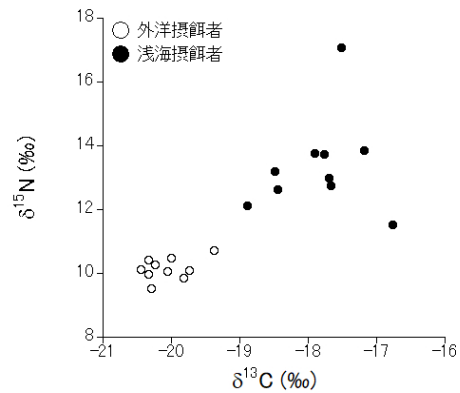


図1. アカウミガメ卵黄の炭素・窒素安定同位体比

(2) 成体雌の産卵場所選択

^{13}C ・ ^{15}N に基づくと、2011 年は、外洋摂餌者 13 頭が 38 巣、浅海摂餌者 142 頭が 488 巣産んでいた。両摂餌者とも幅の広いいなか浜でより多く産卵しており、区画 5 での産卵が最も多かった。摂餌者間で砂浜及び区画の利用頻度に有意な違いはなかった。2017 年は、外洋摂餌者 20 頭が 22 巣、浅海摂餌者 58 頭が 66 巣産んでいた。摂餌者間で巣から植生線までの距離に有意差はなかった(図 2)。外洋摂餌者の方が有意に大潮満潮線に近いところで産卵していたが、浜幅を補正すると有意差は消えた。これらの結果は、両摂餌者由来の子供の陸上での生残率に違いがないことを示唆し、適応度の不釣り合いや回遊多型の後天性を強く支持した。

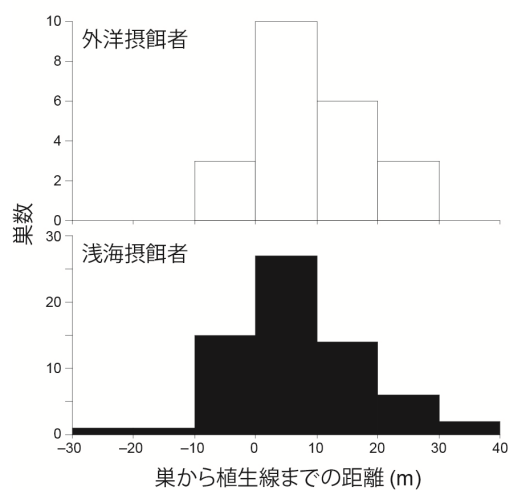


図2. アカウミガメの巣から植生線までの距離の頻度分布

(1)と(2)の結果から、アカウミガメの同一産卵群内にみられる利用する餌場の違い(浅海か外洋か)は、遺伝的なものではなく、環境的なものであることがほぼ確実となった。このことは、環境に応じて柔軟に生活を変化させる能力を獲得することでウミガメは一億年を超える進化史を生き延びてきたことを強く示唆する結果といえる。

衛星追跡と安定同位体分析を併用して、ウミガメ類の同一個体群内における回遊多型現象を、申請者らが 2000 年代初頭に最初に報告して以来、世界各地から同様の報告が相次いでいる。近年、母親の餌場の違いが、産み出す子供の「量」に及ぼす影響、すなわち「量」に関する繰り越し効果も徐々に明らかにされてきた。しかしながら、餌場の違いが子供の「質」に与える影響を詳細に調べて「量」とのトレードオフを検証し、適応度を正確に見積もって、ウミガメ類における代替生活史の維持機構を解明したのは本研究が初となる。

今後は、どのような環境条件がウミガメ類の生活史を分岐させるのか、すなわち多型の出現機構に焦点を当てた研究を行うことで、代替生活史の全貌が解明されると期待される。

(3) 卵特性における季節及び年変異

2017 年には 76 個体が産んだ 88 巣を調べた。2018 年には 71 個体が産んだ 77 巣を調べた。個体群及び個体レベル共に、両年とも月の間で、甲長を調整した卵重及び一腹卵数に有意な違いはみられなかった。回帰個体(経産個体)の方が新規加入個体(初産個体)よりも有意に重い卵を産

ことでウミガメは一億年を超える進化史を

生き延びてきたことを強く示唆する結果といえる。

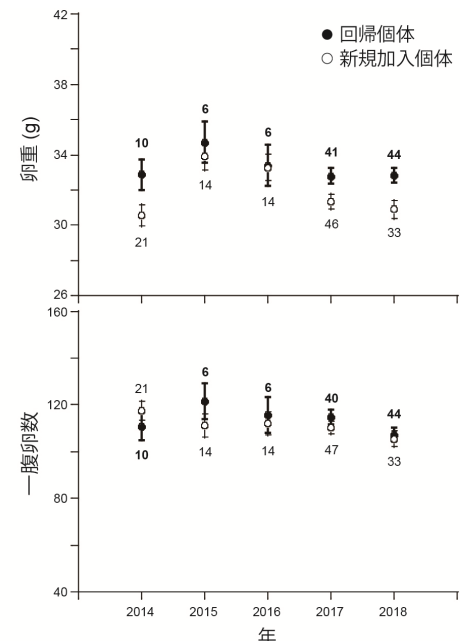


図3. アカウミガメの卵重と一腹卵数における年変異

んでいたが、卵数に違いはみられなかった。これらの結果は、過去の調査でみられた卵重の有意な「季節的」増加は年変異に起因しており、卵重と卵数の間にトレードオフは存在しないことを示唆した。実際、2014～2018年の間に、卵重に有意な違いがみられたが、卵数に違いはみられなかった(図3)。

また各年の回帰個体の割合と平均卵重の間に正の相関がなかったことから、有意な卵重の年変異は標本採取個体の繁殖履歴に起因したものではなかった。卵胞発達期である10～3月の餌場の平均表面水温と各年の平均卵重の間にも相関がなかったことから、本種の卵重の年変異は淡水ガメのように卵胞発達期の外部温度に起因したものでもなかった。各年の餌条件に起因しているのかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計4件)

- (1) Hideo Hatase & Kazuyoshi Omuta
Seasonal and annual variations in egg mass and clutch size for loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*): experienced females lay heavier eggs.
Canadian Journal of Zoology. 査読有り. 2019; doi: 10.1139/cjz-2019-0019
- (2) Hideo Hatase & Kazuyoshi Omuta
Nest site selection in loggerhead sea turtles that use different foraging areas: do less fecund oceanic foragers nest at safer sites?
Journal of Zoology. 査読有り. 2018; 305:232–239. doi: 10.1111/jzo.12557
- (3) Hideo Hatase, Kazuyoshi Omuta, Koutarou Itou & Teruhisa Komatsu
Effect of maternal foraging habitat on offspring quality in the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*).
Ecology and Evolution. 査読有り. 2018; 8:3543–3555. doi: 10.1002/ece3.3938
- (4) Jeffrey A. Seminoff, F. Albert Abreu-Grobois, Joanna Alfaro-Shigueto, George H. Balazs, Hideo Hatase, T. Todd Jones, Colin, J. Limpus, Jeffrey C. Mangel, Wallace J. Nichols, S. Hoyt Peckham, Alan Alfred Zavala Norzagaray & Yoshimasa Matsuzawa
The Pacific loggerhead, so excellent a connector.
SWOT Report. 査読無し. 2018; 13:12–17.
<https://www.seaturtlestatus.org/swot-report-13>

〔学会発表〕(計6件)

- (1) 畑瀬英男・大牟田一美、「アカウミガメの卵特性における季節及び年変異：卵重は繁殖経験と共に増加する」第66回日本生態学会大会、神戸国際会議場、兵庫県神戸市、2019年3月19日
- (2) 畑瀬英男・大牟田一美、「アカウミガメの卵重は季節的に増加する？」平成30年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学、東京都港区、2018年3月27日
- (3) 畑瀬英男・大牟田一美、「アカウミガメの産卵場所選択：少産の外洋摂餌者は安全な場所で産卵する？」第65回日本生態学会大会、札幌コンベンションセンター、北海道札幌市、2018年3月15日
- (4) Hideo Hatase & Kazuyoshi Omuta, Nest site selection in loggerhead sea turtles that use different foraging areas: do less fecund oceanic foragers nest at safer sites?, 38th annual symposium on sea turtle biology and conservation、神戸国際会議場、兵庫県神戸市、2018年2月21日
- (5) Hideo Hatase, Two dragon palaces: migratory and life-history polymorphism in a loggerhead turtle population、招待講演、38th annual symposium on sea turtle biology and conservation、神戸国際会議場、兵庫県神戸市、2018年2月20日
- (6) 畑瀬英男・大牟田一美・伊藤幸太郎・小松輝久、「ウミガメの代替生活史：子供の量と質のトレードオフの探索」第64回日本生態学会大会、早稲田大学、東京都新宿区、2017年3月15日

〔図書〕(計1件)

- (1) 畑瀬英男 (2016) フィールドの生物学 22 「竜宮城は二つあった—ウミガメの回遊行動と生活史の多型」、東海大学出版部、神奈川、248pp.

〔その他〕

ホームページ等

- (1) 野外調査のために共同研究機関であるNPO法人屋久島うみがめ館に滞在中、展示資料館での説明係や、一日ボランティアの方々の引率係を引き受け、自らの研究を一般の人々へ直に伝えるアウトリーチ活動に勤しんだ。
- (2) 2016年9月27日に、ジュンク堂書店池袋本店にて、著書「竜宮城は二つあった」の出版記念トークショーを行った。

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。