

博士論文

北西太平洋域におけるウミガメ類の
代謝速度に対応した行動様式

木下 千尋

1. 序論	1
2. ウミガメ類の代謝速度	6
2-1. 背景	
2-2. 材料と方法	
2-2-1. 実験個体について	
2-2-2. 酸素消費速度の測定	
2-2-3. 活動時間割合と酸素消費速度との関係	
2-2-4. 絶食日数と酸素消費速度との関係	
2-2-5. 安静時の酸素消費速度における温度係数 Q_{10}	
2-2-6. 統計	
2-3. 結果	
2-3-1. アカウミガメ・アオウミガメ亜成体の酸素消費速度	
2-3-2. 水温、活動時間割合、絶食日数と酸素消費速度との関係	
2-3-3. 安静時の酸素消費速度とその温度係数 Q_{10} の個体群比較	
2-4. 考察	
2-4-1. 他分類群との休止代謝速度の比較	
2-4-2. 水温、活動時間割合、絶食日数と酸素消費速度との関係	
2-4-3. 安静時の酸素消費速度における温度係数 Q_{10} の個体群差	
2-4-4. 酸素消費速度に個体群差が生まれる要因	
3. 代謝速度が体温と潜水時間および移動様式に与える影響	34
3-1. 背景	
3-2. 材料と方法	
3-2-1. 体温	
3-2-2. 潜水時間と移動様式	
3-2-3. 統計	
3-3. 結果	
3-3-1. 体温	
3-3-2. 潜水時間と移動様式	
3-4. 考察	
3-4-1. 体温	

3-4-2. 潜水時間と移動様式	
4. ウミガメの遊泳速度に影響を与える要因	71
4-1. 背景	
4-2. 材料と方法	
4-2-1. 野外調査	
4-2-2. 行動データの解析手順	
4-2-3. 抵抗係数 (C_d) の推定	
4-2-4. 単位距離あたりのエネルギーコスト推定	
4-2-5. ウミガメ類の体重と最適遊泳速度・はばたき周波数の関係	
4-2-6. 統計	
4-3. 結果	
4-3-1. 形態計測	
4-3-2. 行動記録計を用いた野外放流実験	
4-3-3. ウミガメ類の最適遊泳速度と巡航遊泳速度の比較	
4-3-4. ウミガメ類の最適遊泳速度を左右する要因	
4-4. 考察	
4-4-1. ウミガメ類は最適遊泳速度で泳ぐか	
4-4-2. 体重と巡航遊泳速度・はばたき周波数との関係	
4-4-3. ウミガメの巡航遊泳速度を左右する2つの要因	
5. 総合考察	118
謝辞	123
引用文献	125
Appendix	144

1. 序論

1-1. 爬虫類の体温と代謝速度

動物の生理や行動, 表現型や適応度に影響を与える体温は (Angilletta, 2009; Lillywhite, 2014), 動物の体に入ったり出たりする熱エネルギーの収支によって決まる. 体内に入る熱量ないしは体内で生まれる熱量を増やし, 体の外へ失われる熱量を抑えることで, 動物は体温を環境温度よりも高く維持することができる.

動物は食料を酸化させることによってエネルギーを得ており, エネルギーを取り出す速度は代謝速度と定義される (Schmidt-Nielsen, 1997). 代謝速度は, 主に酸素を消費する速度によって求められる. 哺乳類や鳥類などの内温動物は, 高い休止代謝速度を維持することで多くの代謝熱を生み出し, 体温を好適な温度範囲に維持する (Schmidt-Nielsen, 1997). 休止代謝速度とは, 安静時の動物の体内で起こるエネルギーの産生速度のことであり, 生存するにあたって必要最低限のエネルギーコストともいえる. 哺乳類のピグミーポッサム (*Cercoartus nanus*) が, 環境温度の低下に伴って休止代謝速度を上昇させて体内の産熱速度を上げるように (Bartholomew and Hudson, 1962), 内温動物の多くは様々な温度環境下において好ましい体温を維持することができる (Schmidt-Nielsen, 1997). 一方, 外温動物は休止代謝速度が低く, 一般的に内温動物の 1/10 から 1/30 程度だとされている (e.g. Hemmingsen, 1960; Wallace et al., 2008). 外温動物である爬虫類は, 休止代謝速度が低いために体内で生まれる代謝熱の産生速度も小さい. また, 多くの爬虫類は, 熱を逃がさないための厚い脂肪層や羽毛を持ち合わせておらず, 放熱を低く抑えることができない (Schmidt-Nielsen, 1997). これらによって, 爬虫類の体温は環境温度変化と共に大きく変動する (Lillywhite, 2014). 体温を周囲の温度よりも高く維持する場合, 爬虫類は太陽放射エネルギーなどの外部の熱源が確保できる場所に移動するといった, 行動的体温調節を行わなければならない. そのため, 多くの爬虫類は温度環境によって生息範囲や活動期間が制限される (Angilletta, 2009).

しかし, 大きな体サイズを持つ動物は物理的特性によって高い熱慣性を保持することができる. 爬虫類であっても外部温度よりもいくらか体温を高く安定させることができる (Spotila et al., 1973). この性質は「巨体恒温性」と呼ばれ, 体重数十 kg のアカウミガメ (*Caretta caretta*) から約 1000 kg になるオサガメ (*Dermodochelys coriacea*) やイリエワニ (*Crocodylus porosus*) といった大型の爬虫類で確認されている (Paladino et al., 1990; Seebacher et al., 1999; Sato, 2014). 体温を外部温度よりもどの程度高く保てるかは, 体

サイズの他に、体の熱伝導率と体内で生まれる代謝熱の産生速度に左右される (Sato, 2014) . アカウミガメの場合、体温と水温の差 (ΔT_b) は 0.7–1.7°C であり、自身の代謝熱と大きな体サイズによってもたらされていることが実測されている (Sato et al., 1994; Sato, 2014) . 内温動物と外温動物の中間程度の代謝速度を持つことが知られているオサガメは (Wallece et al., 2008) , 爬虫類であるにも関わらず ΔT_b を 10°C 以上に保つことができ (e.g. James and Mrosovsky, 2004; Casey et al., 2014) , 熱帯から極域付近に跨る広い回遊範囲を持っている (Wallace et al., 2005) . このように、代謝速度は動物の体温と密接に関係しており、その動物の生息範囲などを左右していると考えられる.

1-2 水生動物の行動と代謝速度

水生動物を用いた研究例では、代謝速度が動物の行動を制御しているという報告が数多くある. 例えば肺呼吸を行う水生動物は、体重あたりの代謝速度、すなわち酸素を消費する速さが高い種ほど、潜水前に保有した酸素を使い切る時間が短くなるため、潜水時間が必然的に短くなる (Kooyman, 1989) . 代謝速度が高い内温動物の最大潜水時間は 138 分 (マッコウクジラ; Schreer and Kovacs, 1997) だが、代謝速度の低い外温動物では 614 分 (アカウミガメ; Broderick et al., 2007) にもなる. 遊泳速度もまた、代謝速度によって左右される. 魚類を対象とした研究によると、移動を目的とした持続的な遊泳速度、すなわち巡航遊泳速度は、部分内温性を持ち休止代謝速度が高いグループ (例; ネズミザメ類, マグロ類) の方が、外温性で休止代謝速度が低いグループ (例; メジロザメ類, タラ類) よりも高い (Watanabe et al., 2015) . それゆえ、休止代謝速度が高いグループは移動速度が速くなり、年間の回遊範囲が広い傾向にあった (Watanabe et al., 2015) . このように、代謝速度は水生動物の潜水時間や遊泳速度を左右していると考えられる. 従って、もし同種でありながら代謝速度に個体群差がある場合、それぞれの代謝速度に見合った行動様式の違いが現れると予想される.

1-3. ウミガメ類の地域個体群間における行動様式の違い

現生のウミガメ類は、オーストラリア周辺海域にのみ生息するヒラタウミガメ (*Natator depressus*) と大西洋固有種のケンブヒメウミガメ (*Lepidochelys kempii*) を除き、世界的に分布している (Wallace et al., 2010) . ウミガメ類は高いナビゲーション能力を持っており、生活史を通じて広範囲の海域を回遊しながら、自身が生まれた砂浜かそれに近い砂浜に戻って産卵を行う (Bowen and Karl., 1997, 2007; Hatase et al., 2002) . 本研究

の対象種の1つであるアカウミガメは、インド洋、大西洋、太平洋、地中海に広く分布する外洋性のウミガメである (Wallace et al., 2005) . 沿岸部の砂浜で生まれた孵化幼体は、外洋へ向かって泳ぎ、暖流に乗って生産性が高い高緯度域へ向かう (Carr, 1987; Bowen et al., 1995; Witherington, 2002) . その後、沖合で流れ藻などに隠れて漂流しながら、漂流物に付着した軟体動物や甲殻類等を捕食しながら成長する (Boyle and Limpus, 2008) . mtDNA のハプロタイプの分析や幼体の分散モデルによると、太平洋のアカウミガメは日本沿岸部で生まれた後に海流によって太平洋を横断し、メキシコ沿岸部まで回遊していると推察されている (Bowen et al., 1995; Okuyama et al., 2011) . アカウミガメは体サイズの増加とともに、咀嚼する力が強くなり、固い殻を持つ巻貝類やウニ類などの底生生物を捕食できるようになる (Marshall et al., 2012) . 本研究のもう1つの対象種であるアオウミガメ (*Chelonia mydas*) は、インド洋、大西洋、太平洋、地中海に広く分布する (Wallace et al., 2010) . 孵化した幼体は甲長約 25–30cm になるまで沿岸部で観察されることがほとんどなく、わずかな観察例 (Carr and Meylan, 1980) から沖合域で成長していると推察されている. 直甲長 40cm ほどになると沿岸部に滞在するようになり、海藻や海草類を食べつつ、クラゲ類などのゼラチン質プランクトンも捕食する (e.g. Fukuoka et al., 2019) . さらに成長が進むと主に植物食性となり、沿岸域に分布するようになる (石原, 2012) .

ウミガメ類の生活史に関する知見は、陸上で観察可能な産卵上陸雌や孵化幼体に関するものが以前は主流であった. しかし 1980 年頃から、超音波発信器や動物搭載型の記録計を個体に搭載する研究手法がはじまり、目視観察が難しかった水中での長期間追跡ができるようになった (佐藤, 2012) . その結果、亜成体や産卵期以外の成体の海中における基礎的な生態 (移動経路, 経験水温, 体温等) が多く報告されるようになり (e.g. Heithaus et al., 2002; Sato et al., 1994) , 個体間, 地域個体群間, 種間で生活様式の比較ができる程度まで知見が蓄積されつつある (e.g. Hochscheid et al., 2005; Mansfield et al., 2009; Southwood et al., 2003; Wallace et al., 2010) . 遺伝子に関する研究も飛躍的に進んだ. mtDNA や nDNA のハプロタイプを調べた研究によると、ウミガメは種内で遺伝的な隔離が起きていることが分かっている. 例えば、太平洋、インド洋、大西洋に広く分布するアカウミガメは、産卵場の分布範囲が異なる 8 つの地域個体群が確認されている (Bowen, 1994) . アオウミガメに関しては 5–10 の地域個体群が存在すると考えられている (Bowen et al., 1992, Karl and Bowen, 1999) . 近年、個体群によって行動様式が著しく異なることが分かってきた.

アカウミガメには冬季の水温低下に伴って不活発になる個体群と、通年に渡って活動性を維持する個体群が存在することが判明した (Hochscheid et al., 2005, Narazaki et al., 2015) . 地中海個体群のアカウミガメは、夏季の潜水時間の中央値は 5.5 分であるが、冬季は水温低下にともなって潜水時間が急増して冬眠に近い状態となり、最大潜水時間は 341 分になることが報告されている (Hochscheid et al., 2005) . 一方、北西太平洋個体群のアカウミガメは夏季と冬季の潜水時間に統計的な差が見られず、冬季も活動性を高く維持していた (Narazaki et al., 2015) . 両個体群とも、年間の経験水温の範囲は約 15–25°C と共通していたが、潜水時間と冬季の活動性や潜水時間が大きく異なっていた。この個体群差には何らかの生理的な基盤が関与していると考えられてきた (Narazaki et al., 2015) . その生理基盤が何かを明らかにすることは、ウミガメ類の回遊様式や遊泳行動を解釈する上で重要な要素であり、成長率や生存率に直結するものであるが、ウミガメ類の個体群間で比較研究した例はない。そこで本研究では、ウミガメ類は個体群ごとに休止代謝速度が異なるという仮説をたて、検証を行なった。

1-4. 本研究の目的と構成

本研究では、まずウミガメ類における休止代謝速度の個体群比較を行い、ウミガメ類の体温や潜水時間、移動様式、遊泳速度といった行動様式が、休止代謝速度あるいは活動代謝も含めた代謝速度にどの程度左右されるのかを明らかにすることを目的とした。供試個体として、北西太平洋海域に生息するアカウミガメとアオウミガメの亜成体個体を用いた。温帯域に位置する三陸沿岸域では、夏季のみアカウミガメとアオウミガメが来遊し、沿岸部の漁業者が設置した定置網内で生きたまま混獲される (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015) . 混獲された個体の糞からは、三陸沿岸域付近で食べたと考えられる餌生物が多く見られるため、夏季限定の餌場として利用していると考えられている (Fukuoka et al., 2016) . mtDNA を用いた出生地推定によると、三陸沿岸部に来遊するアカウミガメ亜成体の大半が屋久島生まれ、アオウミガメ亜成体の大部分が小笠原諸島生まれであった (Nishizawa et al., 2014a, 2014b) . 三陸沿岸部に来遊した一部の個体に衛星発信機を装着して回遊経路を追跡すると、水温が低下する冬季には比較的温暖な沖合か三陸沿岸部より南の海域に移動していた (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015) . したがって、三陸沿岸域は、北西太平洋海域におけるウミガメ類の生息地北限に近いと考えられる。アカウミガメとアオウミガメの混獲が発生する季節の三陸沿岸海域における海面水温は 12–24°C である (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015) . アカ

ウミガメは水温 10°C を下回ると低温失活を引き起こすと言われており (Milton and Lutz, 2003) , 地中海個体群のアカウミガメ亜成体は水温 15°C を下回ると極端に活動性が低下し, 冬眠に近い状態となることが報告されている (Hocscheid et al., 2005, 2007) . しかし, 三陸沿岸域では 15°C 以下の低水温でも混獲が発生し, どの個体も衰弱はしていないことから, ウミガメ類の北西太平洋個体群は何らかの生理基盤によって低水温耐性が高いと考えられる. 上述したとおり, 代謝速度は活動性や体温, 潜水時間, 遊泳速度などを左右する基盤となる可能性がある. 従って本研究では, 代謝速度がウミガメ類の行動様式の生理基盤になっていると考え, 以下の検証実験を行なった.

第 2 章では, 三陸沿岸域に来遊したウミガメ 2 種 (アカウミガメ・アオウミガメ) の亜成体を北西太平洋個体群として, 2 種が 1 年間に経験する水温帯 (15–25°C) で休止代謝速度の測定を行い, 水温が変化すると休止代謝速度がどの程度変化するかを調べた. さらに, 遺伝的・地理的に離れた他個体群 (地中海・オーストラリア) の亜成体と休止代謝速度とその温度依存性を比較した.

第 3 章では, ウミガメ類の (1) 体温と (2) 潜水時間を測定し, 第 2 章で測定した代謝速度に見合った値であるのか否かを検証した. 第 2 章で測定した休止代謝速度からアカウミガメの体温と水温の差 (ΔT_b) を推定し, 実測した ΔT_b と一致するか否かを調べた. 次に, 代謝速度と酸素保有量から予測した潜水時間と, 人工衛星対応型電波発信器で追跡した野外での潜水時間とが一致するか否かを検証した. 最後に, 北西太平洋個体群のアカウミガメの ΔT_b と潜水時間を他個体群 (地中海) のものと比較することで, それぞれの個体群が持つ休止代謝速度が, 体温と潜水時間に与える影響を調べた. また, 北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメの移動様式を明らかにし, 他個体群と比較を行なった.

第 4 章では, 第 2 章で求めた休止代謝速度と, 形態や抵抗係数の推定値を考慮しながら, ウミガメ類の単位距離あたりのエネルギーコストを最小化する速度, すなわち最適遊泳速度を見積もった. 数日間の野外放流実験で得られた巡航遊泳速度と見積もった最適遊泳速度を比較することで, ウミガメ類が自身の休止代謝速度や形態に見合った最適遊泳速度で遊泳しているかどうかを検証した. また, 他分類群の潜水動物の研究例を交えながら, ウミガメ類の巡航遊泳速度を左右する要因を調べた.

第 5 章では, 本研究で明らかになったことを踏まえ, 総合的な考察を行なった. 主にアカウミガメの個体群差に焦点を当て, 休止代謝速度が異なることに対する生態学的な考察を行った.

2. ウミガメ類の代謝速度

2-1. 背景

魚類, 両生類, 爬虫類などの外温動物の休止代謝速度は, 一般的に哺乳類や鳥類といった内温動物の約 1/10–1/30 とされ (e.g. Hemmingsen, 1960; Wallace et al., 2008), 環境温度の低下とともに下がる (Schmidt-Nielsen, 1997). 爬虫類であるウミガメ類も, 一般的な外温動物と同様に, 水温低下によって休止代謝速度と活動性が低下する (e.g. Davenport et al., 1982; Lutz et al., 1989; Penick et al., 1996; Southwood et al., 2003; Hochscheid et al., 2004). 動物が生存可能な温度範囲では, 休止代謝速度は体温に伴って概ね一定の様式で増加する. 例えば, 体温が 10°C 上昇すると休止代謝速度は一般的に 2–3 倍上昇する (Schmidt-Nielsen, 1997). 10°C の温度変化によって生じる様々な生命活動の速度上昇を温度係数 (Q_{10}) と呼び, 一般的な化学反応下では $Q_{10}=2-3$ の間をとる. Q_{10} が 2 ということは, 体温が 10°C 上昇したことにより生命活動の速度が 2 倍になったことを示す. しかし, ウミガメ類では環境温度が低下した際の休止代謝速度の低下率は, 研究例によって異なっている. 例えば, アオウミガメのオーストラリア個体群における活動による代謝をわずかに含む休止代謝速度は, 平均水温 26°C の夏季から 17°C の冬季にかけて 24–27% 低下する (Southwood et al., 2003) が, アカウミガメの地中海個体群における休止代謝速度は, 平均水温 25.4°C の夏季から 15.7°C の冬季にかけて 85% 低下する (Hochscheid et al., 2004). アオウミガメのオーストラリア個体群における活動による影響をわずかに含む休止代謝速度の Q_{10} は 1.40 (Southwood et al., 2003) であり, 一般的な値よりも低い温度依存性を示したが, アカウミガメの地中海個体群の Q_{10} は 5.36 (Hochscheid et al., 2004) と非常に高い温度依存性を示した. Q_{10} が低いアオウミガメのオーストラリア個体群は通年活動性を維持しているが (Southwood et al., 2003), Q_{10} が高いアカウミガメの地中海個体群は, 冬季に極めて不活発な状態になる (Hochscheid et al., 2005) ことが衛星発信機による追跡調査で分かっている. したがって, 代謝速度と水温の関係に見られた地域差は, 低水温下におけるウミガメ類の活動性と密接に関係している可能性がある. しかし, ウミガメ類の休止代謝速度と水温の関係について調べられた例は少なく (e.g. Lutz et al., 1989; Hochscheid et al., 2004), アカウミガメとアオウミガメに見られた休止代謝速度の Q_{10} の違いが, 種レベルでの特徴か, 個体群レベルでの特徴なのかは不明である.

爬虫類の休止代謝速度を議論する際, 水温だけでなく絶食日数も考慮する必要がある.

なぜなら、爬虫類の休止代謝速度は食べ物を消化しているか否かによって数倍変化するからである。例えば、ビルマニシキヘビ (*Python molurus*) は食べ物の消化時に休止代謝速度が 5–44 倍増加する (Secor et al., 1997)。摂餌後に見られる休止代謝速度の上昇は、特異動的作用 (specific dynamic action: SDA) と呼ばれ、食べ物の摂取と消化管内での処理に費やされるエネルギー量の増加を表す。爬虫類では、食後数日から 2 週間は、SDA の影響で休止代謝速度が上昇すると報告されている (Secor, 2008)。ウミガメ類では、アオウミガメを最大 15 日間絶食させると代謝速度が 52% 低下する様子が見られている (Jones et al., 2009)。また、オサガメは 15°C 以下の低水温環境下で活動性を維持する際、食物の消化に伴う代謝量の増加が体温維持のための重要な熱源になっているとされており、発生するエネルギー量は休止代謝速度の 3 倍と考えられている (Casey et al., 2014)。したがって、低水温下でも活動性を維持できるウミガメは、摂餌をしたことによる SDA によって代謝速度を上昇させている可能性がある。

近年、宮城県から岩手県の三陸沿岸海域に、アカウミガメとアオウミガメが来遊していることが明らかになった (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015)。三陸沿岸海域は、北西太平洋の温帯域に位置し、北方から流れてくる低水温で栄養豊富な親潮と、南方からの高水温で貧栄養な黒潮分岐流、さらに日本海側から津軽海峡を通ってくる高水温で貧栄養な津軽暖流の 3 つの海流が混じり合い、高い生産性を示す海域である (Lohrenz and Castro, 2006)。両種は海面水温が 12.0–23.8°C になる夏季に、沿岸部の漁業関係者が設置した定置網内で生きてまま混獲される (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015)。アカウミガメが低温失活する水温は 10°C 以下とされているが (Milton and Lutz, 2003)、本海域ではそれに近い海面水温 12°C から混獲が発生している。ウミガメ類は水温低下によって餌の摂取量が下がると報告されているが (Hochscheid et al., 2004)、混獲個体の消化管内容物調査やビデオカメラの映像解析から、両種は三陸沿岸海域付近で採餌を行なっていることが分かっている (Fukuoka et al., 2016)。さらに、三陸沿岸域から放流した両種は、比較的温暖な海域に移動して越冬していることが確認されており (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015)、本海域は両種の季節的な採餌場だと考えられている。アカウミガメの地中海個体群のように、水温 15°C で冬眠に近い状態まで活動時間割合が低下する個体群もいることを考慮すると、三陸沿岸海域に来遊する両種は、低水温下でも温度の影響を受けにくい特有の生理的基盤があると推察される。

本章では、三陸沿岸海域で混獲されるウミガメ類が低水温下で活動性を保つ生理的基盤として休止代謝速度が関与していると仮定し以下の実験を行なった。三陸沿岸海域で

夏季に混獲されるアカウミガメとアオウミガメの、(1) 水温と休止代謝速度の関係を調べた。また、SDAの代謝速度への影響を検証するために、(2) 絶食日数と休止代謝速度の関係をアカウミガメを用いて調べた。最後に、(3) 休止代謝速度速度の Q_{10} を個体群間で比較した。

2-2. 材料と方法

2-2-1. 実験個体について

本章の調査域である三陸沿岸海域 (38°55' – 39°40' N, 141°40' – 142°05' E: Fig. 2-1) では、海面水温が 12.0°C – 23.8°Cになる 6 月中旬から 11 月下旬頃、漁業者が設置した定置網でアカウミガメとアオウミガメ混獲される (Fig. 2-2; Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al. 2015 のデータに加えて 2019 年までの記録を追加)。三陸沿岸海域の定置網で混獲されるのは、標準直甲長 (Straight carapace length; SCL) が平均 69.2 cm (58.3 – 82.5 cm) のアカウミガメと、平均 49.4 cm (36.8 cm – 85.6cm) のアオウミガメである (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al. 2015)。これらの個体は、北西太平洋で産卵上陸する成体メスの最小サイズ (アカウミガメ, 69.2 cm, Kamezaki, 2003; アオウミガメ, 80.8 cm, Hirth, 1997) 以下の大きさの個体が多く、アカウミガメでは約半数、アオウミガメは 9 割を占める。そのため、三陸沿岸海域には、亜成体から成体サイズのアカウミガメとアオウミガメが来遊するとされている (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al. 2015)。混獲された個体を、魚市場で漁業者から引き取った後、岩手県大槌町に位置する東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターに車で搬入し、SCL や体重等の身体計測を行った。代謝速度実験を行うまでの間、室内の 1t 水槽 (縦 155 cm×横 115 cm×深さ 60 cm) で混獲個体を飼育した。本章では 2016, 2017, 2019 年の 7 月から 10 月にかけて混獲された個体のうち、アカウミガメ 13 個体 (SCL = 53.6 – 70.5 cm, BM = 26.0 – 57.5 kg) とアオウミガメ 12 頭 (SCL = 40.0 – 82.1 cm, BM = 7.5 – 84.0 kg) を亜成体個体とみなして代謝速度測定実験に用いた (Table 2-1, 2-2)。本海域で混獲されるアカウミガメとアオウミガメは、それぞれ屋久島と小笠原諸島由来とされている (Nishizawa et al., 2014a; 2014b) したがって、本研究では三陸沿岸域で混獲された個体はすべて北西太平洋個体群として扱った。

2-2-2. 酸素消費速度の測定

三陸沿岸海域に来遊する北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメの休止代謝速度と水温の関係を調べるために、彼らが野生下で経験する 15, 20, 25°Cの水温条件

下 (Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015) で酸素消費速度を測定した。アカウミガメを用いた先行研究によると、環境水温下に馴致して2日までは酸素消費速度が環境水温に対応せず、ある程度の温度順化期間が必要であるから (Lutz et al., 1989; Hochscheid et al., 2004) , 混獲個体を実験水温下で1週間以上馴致させてから測定を行った。酸素消費速度の測定は、室温が20°Cに調節されている飼育室内で行った。実験水温を15°Cないし25°Cに調節する場合、小型循環式クーラー (LX-250ESA1, REI-SEA) あるいはヒーター (チタンヒーター投げ込み式, REI-SEA) を用いた。ウミガメを飼育している1t水槽の水面部分に、呼吸孔 (縦45 cm×横45 cm) が空いたベニヤ板を被せた (Fig. 2-3) 。本章では、開放式の酸素濃度測定法に従い (Withers, 1977) , 直径約1 cmの換気孔が空いたアクリルチャンバー (縦45 cm×横45 cm×高さ30 cm; 以下チャンバー) を使用し、酸素分析計につながる管を繋いだ。チャンバーをベニヤ板の呼吸孔部分に被せ、ウミガメがチャンバーの中で呼吸できるようにした (Fig. 2-3) 。チャンバー底面から空気が入らないように、チャンバーと水面の間を密着させた。小型送風機をチャンバー内に装着して、空気が一様になるように攪拌した。チャンバーの内部に温度ロガー (TR-72nw, T&D Corporation) を設置し、30秒毎に気温を測定した。ポンプ (東京計装) を使って、ウミガメの呼気を含むチャンバー内の空気を3L min⁻¹の流量で吸引した。吸引した空気は、水分除去器を通して除湿した上で、エアフィルターを通して微細な不純物を取り除いた。酸素濃度を分析するために、吸引した3L min⁻¹の流量で吸引した空気のうち、150 ml min⁻¹に絞った空気を酸素分析計 (SERVOPRO 4000 Series Analyser, SERVOMEX 社製) に流し、酸素濃度を1秒毎に測定した。なお、実験前に外気 (酸素濃度=20.946%) と純窒素 (酸素濃度=0.000%) を用いて酸素分析計の校正を行った。

ウミガメの酸素消費量 (V_{O_2}) は、チャンバーの外から入ってくる空気の流量 (V_I) と酸素濃度 ($F_{I_{O_2}}$) の積と、チャンバーから出ていく空気 (ウミガメの呼気を含む) の流量 (V_E) と酸素濃度 ($F_{E_{O_2}}$) の積との差から求めた (Withers, 1977; Koteja, 1996) 。

$$V_{O_2} = (V_I \times F_{I_{O_2}}) - (V_E \times F_{E_{O_2}}) \quad (\text{式 2-1})$$

チャンバーから出ていく空気の流量 (V_E) は、 V_{O_2} と二酸化炭素排出量 (V_{CO_2}) を使って下のように表すことができる。

$$V_E = V_I - V_{O_2} + V_{CO_2} \quad (\text{式 2-2})$$

呼吸商 (Respiratory quotient: 以下, RQ) は, 代謝に使われたエネルギー源を調べることができる指標で, 生物の代謝によって生じる二酸化炭素と, 消費される酸素の比率である. 従って, RQ は二酸化炭素排出量 V_{CO_2} と V_{O_2} を用いて以下のようになる.

$$RQ = V_{CO_2} / V_{O_2} \quad \text{変形して,}$$
$$V_{CO_2} = RQ \times V_{O_2}. \quad \text{(式 2-3)}$$

さらに, (式 2-2) の V_{CO_2} に (式 2-3) を代入して,

$$V_E = V_I + (RQ - 1) \times V_{O_2}. \quad \text{(式 2-4)}$$

生物が脂肪を代謝に使っている時は $RQ = 0.7$, タンパク質の時は $RQ = 0.8$, 炭水化物の時は $RQ = 1.0$ とされるが (Schmidt-Nielsen, 1997), 代謝に使用されている栄養素の特定は難しい. 本章では, RQ が不明な状態で酸素費量を算出する際, 誤差が最も小さいとされる $RQ = 0.8$ を用いた (Koteja, 1996).

(式 2-4) を (式 2-1) に代入して得られた以下の (式 2-5) を用いて, ウミガメの 1 秒毎の酸素消費量を算出した (Withers, 1977).

$$V_{O_2} = V_E \times (F_{IO_2} - F_{EO_2}) / \{1 - (1 - RQ) \times F_{IO_2}\} \quad \text{(式 2-5)}$$

1 秒毎の酸素消費量を足し合わせることで実験時間内の総酸素消費量を算出し, それを計測時間で除することで 1 分ごとの酸素消費速度を算出した (Fig. 2-4). 動物の酸素消費速度はその動物の体重に伴って増加するが, 単純な比例関係にはならず, 一般的に体重の約 3/4 乗に比例するとされる (West et al., 1997). 従って, 単位体重あたりの酸素消費速度を算出する際には, 体重の違いを考慮する必要がある. 体重 0.3kg から 141.5kg のアオウミガメを用いた先行研究によると, ウミガメ類の酸素消費速度は体重の 0.83 乗に比例するとされている (Prange and Jackson, 1976). この補正指数は, ウミガメ類における代謝速度の研究で広く使われている (e.g. Southwood et al., 2003; Enstipp et al., 2016). 本章も過去の研究に従って, 単位時間あたりの酸素消費量を体重の 0.83 乗

で除することで酸素消費速度 (\dot{V}_{O_2}) を算出した (式 2-6) .

$$\begin{aligned} & \dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) \\ & = \text{総酸素消費量 (mlO}_2) / \text{計測時間 (min)} / \text{体重}^{0.83} (\text{kg}) . \quad (\text{式 2-6}) \end{aligned}$$

この段階で算出された \dot{V}_{O_2} は、測定時のチャンバー内の環境温度 T_a °C, 大気圧, 湿度 100% (Ambient Temperature ambient Pressure Saturated with water vapor; 以下, ATPS) という状況下の値であるため, 標準温度 0°C, 標準圧力 1 気圧, 標準湿度 0% (Standard Temperature standard Pressure and Dry; 以下, STPD) の状況下における値に変換する必要がある. 本章では以下の (式 2-7), (式 2-8) を用いて STPD 下での酸素消費速度を算出した (Appendix 2-1) .

$$\text{MR}_{\text{BTPS}} = \text{MR}_{\text{ATPS}} \times [(\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_a}) / (273 + T_a)] \times [(273 + T_b) / (\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_b})] . \quad (\text{式 2-7})$$

$$\text{MR}_{\text{STPD}} = \text{MR}_{\text{BTPS}} \times [(\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_w}) / (273 + T_w)] \times [273 / 760] . \quad (\text{式 2-8})$$

2-2-3. 活動時間割合と酸素消費速度との関係

ウミガメの酸素消費速度は測定中の活動時間割合 (%) によって左右される (Hochscheid et al., 2004) . 本章では, ウミガメの活動時間割合を考慮にいたした酸素消費速度のモデル式を算出するため, ウミガメの背甲に加速度ロガー (M190L-D2GT, リトルレオナルド社製, 直径 15 mm, 長さ 53 mm, 重さ 18 g) を装着し, ウミガメの前後方向の加速度を 1/16 秒毎に測定した. 解析には, 加速度エソグラム法 (Sakamoto et al., 2009) を用いた. この方法は, 加速度波形に連続ウェーブレット変換を施し, k -means 法 (Jain et al., 1999) でクラスター分けをすることで行動を自動的に分類するものである. 連続ウェーブレット変換とは, 様々な周期や振幅の変動が合わさって合成される信号を, 短い時間感覚で周期成分毎の振幅に分解することができる方法であり (Torrence and Compo, 1998) , 従来の行動解析に用いられてきたフーリエ変換に比べて, 周期性が刻々と変化していくような信号の検出に適していることが知られている (Percival, 1995) . 連続ウェーブレット変換により作成されたスペクトルを k -means 法を用いてクラスター分けすることで, ウミガメの行動パターンを事前情報なしに分類することができる. 加速度ロガーに記録される加速度データには, 重力と姿勢変化に由来する低周波の静的加速度と, ストロークなどの運動に由来する高周波の動的加速度の 2 つの成分が含まれ

ている。静的加速度は、地表面に垂直な重力ベクトルとウミガメに装着した加速度ロガーとがなす角（姿勢角）に応じて変化する。水槽内を泳ぐウミガメの加速度データの周波数成分を、パワースペクトル密度を用いて調べると、ストロークなどの運動を表す高周波成分のピークが見られ、それ以下は姿勢角を示す低周波成分として分割することができる。ハイパスフィルターを用いて低周波成分を取り除き、抽出された高周波成分をウミガメの動的加速度として活動時間割合（%）を求めた。前後方向の動的加速度はウミガメのストロークの有無によって変化するため、本章では前後方向の動的加速度を活動の指標として用いた。各個体の前後方向の動的加速度を 1/16 秒ごとに 2 つのクラスターに分け、活動性の高かった時間を「活動」、低かった時間を「休息」とし（Fig. 2-5）、酸素消費速度計測時間における活動時間割合（%）を算出した。加速度エソグラム法を用いたデータ解析には、Igor 内で作動する解析プログラム Ethographer (<http://site.google.com/site/ethographer>) を用いた（Sakamoto et al., 2009）。

2-2-4. 絶食日数と酸素消費速度との関係

SDA と酸素消費速度の関係を調べるために、4 個体のアカウミガメを用いて絶食実験を行った（Table 2-2）。Valente et al. (2008) によると、体重 4.4–22.2 kg のアカウミガメにおいては、餌が消化管を通過する速度は 13 ± 5 日だと報告されている。本研究では、実験に用いた 4 個体の体サイズが既往研究よりも大きいため（26.0–57.7 kg）、餌が消化管を通過する期間をやや長めに想定し 24–33 日間の絶食させた。絶食期間中、約 7 日間隔をあけて酸素消費速度を測定した（Table 2-2）。同一個体を用いて異なる水温下で絶食実験を行う場合、実験終了から次の実験に移るまで 1 週間以上あけ、その間は 1 日約 250 g のスルメイカ (*Todarodes pacificus*) を与えた。

2-2-5. 安静時の酸素消費速度における温度係数 Q_{10}

Hochscheid et al. (2004) は、体重 2.0–57.2 kg (24.7 ± 22.2 kg) のアカウミガメ亜成体 9 個体を用いて酸素消費速度を測定する際、加速度ロガーを用いて活動時間割合を測定し、活動時間割合と酸素消費速度の関係をモデル化した後、活動時間割合が 0% 時の値を安静時の酸素消費速度とした。本章でも、Hochscheid et al. (2004) に従って、加速度による活動時間割合を説明変数に含むモデル式を求めた上で、北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメの安静時の酸素消費速度を計算した。さらに、安静時における酸素消費速度の温度依存性を調べるために、15–25 °C における酸素消費速度の温度係数

(Q_{10}) を計算した。水温 T_1 の時の酸素消費速度を R_1 、水温 T_2 の時の酸素消費速度が値を R_2 とし、 T_1 から T_2 の水温間における酸素消費速度の Q_{10} を以下の (式 2-9) によって求めた (Schmidt-Nielsen, 1997)。

$$Q_{10} = (R_2 / R_1)^{10 / (T_2 - T_1)} . \quad (\text{式 2-9})$$

2-2-6. 統計

アカウミガメの酸素消費速度と水温、絶食日数、活動時間割合の関係を明らかにするために、一般化線形混合モデル (GLMM) によるモデル選択を行なった。また、絶食を行っていないアカウミガメ、アオウミガメについても同様に、GLMM を用いて酸素消費速度と水温、活動時間割合の関係を表した。北西太平洋個体群におけるアカウミガメとアオウミガメの休止代謝速度に種差があるか否かを明らかにするため、GLMM を用いて酸素消費速度と水温、活動時間割合、種との関係を表すモデルを作成した。モデル選択を行う際、応答変数には酸素消費速度、説明変数には水温、活動時間割合、絶食日数、種差を設定した。爬虫類の酸素消費速度は、致死水温帯を除いて、水温が高くなるにつれて指数関数的に増加することから (Lutz et al., 1989)、ガウス分布に従うと仮定し、リンク関数は log を用いた。以上、ウミガメ類の酸素消費速度を説明するのに単純かつもっともらしいモデルを判断するために、赤池情報量基準 (Akaike's information criterion: 以下 AIC) を計算し、最小となったモデルを選択した。解析には、統計フリーソフトである R (R project; <http://www.r-project.org/> ver. 3.6.1) と lme4 パッケージを用いた。また、アカウミガメの地中海と北西太平洋個体群における休止代謝速度と水温の関係を比較するために、共分散分析 (analysis of covariance: ANCOVA) を用いた。水温を共変量とし、休止代謝速度に個体群差があるか否かを検証した。有意水準は $p < 0.05$ とした。本章では、特に示されていない限り、結果の値は平均値±標準偏差で表した。

2-3. 結果

2-3-1. アカウミガメ・アオウミガメ亜成体の酸素消費速度

北西太平洋個体群のアカウミガメ 13 個体とアオウミガメ 12 個体を用いて、それぞれ 31 回、29 回 (合計 60 回) の酸素消費速度実験を行なった (Table 2-1)。1 回の測定時間は 108-317 分 (180.8 ± 21.2 分) であった。水温 15-25°C における酸素消費速度は、アカウミガメで $0.19-0.94 \text{ mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}$ (Fig. 2-6a)、アオウミガメで $0.21-0.94 \text{ mlO}_2 \text{ min}^{-1}$

kg^{-0.83} (Fig. 2-6b) であった。両種とも、高水温ほど酸素消費速度が高くなった。

2-3-2. 酸素消費速度と水温、活動時間割合、絶食日数の関係

酸素消費速度測定中のアカウミガメの活動時間割合 (%) は 1.6–86.0 % (28.6 ± 14.1 %) の範囲で変動した。そのうち、4 個体 (L1601, L1612, L1624, L1627; Table 2-2) は、絶食させた上で、水温 15, 20, 25°C で合計 33 回酸素消費速度の測定を行った (Table 2-2)。酸素消費速度を応答変数、水温と活動時間割合、絶食日数を説明変数とし、GLMM によるモデル選択を行うと、水温と活動時間割合を考慮したモデルが選ばれ、絶食日数は説明変数に選ばれなかった (AIC = -41.86; Table 2-3)。絶食させた個体 (Table 2-1) の酸素消費速度を応答変数として、水温と活動時間割合を説明変数として GLMM によるモデル選択を行うと、水温と活動時間割合を考慮したモデルが選出された (AIC = -49.56; Table 2-4)。水温と活動時間割合の係数を最尤推定法 (Maximum likelihood estimation; MLE) を用いて計算し、アカウミガメの酸素消費速度 (\dot{V}_{O_2}) のモデル式を求めると、以下の (式 2-10) が得られた。

$$\dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) = 0.1236 \exp (0.0522T_w + 0.0053A). \quad (\text{式 2-10})$$

式中の T_w は水温 (°C), A は活動時間割合 (%) とする。

酸素消費速度測定中のアオウミガメの活動時間割合 (%) は、10.9–92.5 % (45.8 ± 22.7%) の範囲で変動した。アオウミガメの酸素消費速度を応答変数として、水温と活動時間割合を説明変数として GLMM によるモデル選択を行うと、水温と活動時間割合を考慮したモデルが選ばれた (AIC = -40.65; Table 2-5)。MLE を用いて水温と活動時間割合の係数を計算し、アオウミガメの酸素消費速度 (\dot{V}_{O_2}) のモデル式を求めると、以下の (式 2-11) が得られた。

$$\dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) = 0.1200 \exp (0.0506T_w + 0.0026A). \quad (\text{式 2-11})$$

また、北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメにおける休止代謝速度に種差があるか否かを GLMM によるモデル選択で検証すると、種差は説明変数に選ばれなかった (AIC = -101.13; Table 2-6)。

Hochscheid et al (2004) に従い、活動時間割合を 0% とした時の北西太平洋個体群のア

カウミガメとアオウミガメの安静時の酸素消費速度を求める，以下の (式 2-12) ， (式 2-13) がそれぞれ得られた。

$$\dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) = 0.1236 \exp (0.0522T_w), \quad (\text{式 2-12; Fig. 2-6a 青線})$$

$$\dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) = 0.1200 \exp (0.0506T_w). \quad (\text{式 2-13; Fig. 2-6b 青線})$$

2-3-3. 安静時の酸素消費速度とその温度係数 Q_{10} の個体群比較

Hochscheid et al. (2004) によると，地中海個体群のアカウミガメ亜成体の安静時の酸素消費速度と水温の関係式は， (式 2-14) のように表される。

$$\dot{V}_{O_2} (\text{mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}) = 0.0025 \exp (0.1950T_w). \quad (\text{式 2-14; Fig. 2-7a 緑線})$$

(式 2-12) と (式 2-14) から，水温 15–25°Cの時の安静時の酸素消費速度を北西太平洋個体群と地中海個体群のアカウミガメで比較すると有意に高くなり ($p < 0.05$) ，北西太平洋個体群の方が 15°Cで 5.8 倍，25°Cで 1.4 倍高くなった (Fig. 2-7a) 水温 15–25°Cにおける温度係数 Q_{10} は，北西太平洋個体群で 1.8，地中海個体群で 5.4 であり，北西太平洋個体群のアカウミガメの方が温度依存性は低くなった。水温 15–25°Cにおける北西太平洋個体群のアオウミガメにおける安静時の酸素消費速度の Q_{10} は 1.6 であった。

2-4. 考察

2-4-1. 他分類群との休止代謝速度の比較

本研究において，北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメが消費した酸素 1L から生み出される熱量を 4.8 kcal，さらに 1 cal=4.184 J として，単位体重あたりの休止代謝速度 ($W \text{ kg}^{-1}$) を求めると，一般的な哺乳類 (Bennett, 1982) や鳥類 (MacKechnie et al., 2006) で報告されている値の 1/30–1/17 の値となった (Fig. 2-8) 。ウミガメ類の中で高い内温性を持つオサガメは，哺乳類・鳥類と爬虫類の中間くらいの休止代謝速度を示すが (Wallace et al., 1982) ，本章で測定したアカウミガメの休止代謝速度は，オサガメよりも低くなった。Bennett (1982) で報告されている爬虫類の代謝速度は 20–40°Cの温度条件下で測定されたものであるが，北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメの休止代謝速度は，一般の爬虫類よりもやや低い値となった (Fig. 2-8) 。

2-4-2. 水温、活動時間割合、絶食日数と酸素消費速度との関係

本章で測定した両種の酸素消費速度は、これまで報告されてきた他の個体群のアカウミガメやアオウミガメと同様に (Hochscheid et al., 2004, Southwood et al., 2003) , 水温と活動時間割合の上昇に伴って酸素消費速度が高くなる傾向が見られた (Fig. 2-6) . 一方, アカウミガメを用いた絶食実験では, 絶食日数経過による酸素消費速度の有意な低下は見られなかった (Table 2-3) . Jones et al. (2009) では, アオウミガメ亜成体に最大 15 日間の絶食を行うと代謝速度が 52%低下し, 25 日間の絶食後に給餌を行うと代謝速度が 2.1 倍上昇したことが報告されており, 餌の消化に多くのエネルギーを割り当てていると推察された. Jones et al. (2009) に報告されているような傾向が北西太平洋のアカウミガメ亜成体を用いた絶食実験で見られなかったのは, 本個体群あるいは本種が食べ物の消化に割り当てるエネルギー量が少ないか, 絶食の影響を計測する際のノイズが大きかったことが理由としてあげられる.

ウミガメ類の中で, オサガメは 15°C以下の低水温環境下において, 餌の消化に伴って増加した代謝熱が体温維持における重要な熱源になっていると推察されているが (Casey et al., 2014), 北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体では, 15°Cの低水温にさらされているにも関わらず, 給餌直後と長期の絶食後の酸素消費速度に有意な差が見られなかったことから, オサガメとは異なり SDA によって増加した代謝熱の体温維持に対する貢献は少ないと推察された. 北西太平洋個体群のアカウミガメの体温については第 3 章で詳しく述べる.

2-4-3. 安静時の酸素消費速度における温度係数 Q_{10} の個体群差

各個体群における安静時の酸素消費速度の Q_{10} と冬季の活動性

北西太平洋個体群の安静時の酸素消費速度の Q_{10} はアカウミガメが 1.8, アオウミガメが 1.6 であった (水温 15–25°C) . 地中海個体群のアカウミガメは, 水温 15–25°C間における安静時の酸素消費速度の Q_{10} が 5.4 (Hochscheid et al., 2004) であり, 北西太平洋のアカウミガメの値 ($Q_{10}=1.8$) とは大きく異なる高い温度依存性を示した (Fig. 2-7a) . 一方, 北大西洋個体群のアオウミガメの水温 17–26°C間における酸素消費速度 (routine) の Q_{10} は 1.4 であり (Southwood et al., 2003) , 本研究で測定した北西太平洋個体群のアオウミガメの安静時の酸素消費速度と近い値 ($Q_{10}=1.6$) を示した (Fig. 2-7b) . 本章の比較結果から, 安静時の酸素消費速度の Q_{10} は個体群差があり, 冬季の活動性が

関与していると推察される。 Q_{10} が低い個体群 (北西太平洋アカウミガメ, 北西太平洋アオウミガメ, 北大西洋アオウミガメ) は, 野外での冬季の経験水温が 15°C 付近まで低下し, 年間で約 10°C 経験水温が変動するにも関わらず, 通年活動性を維持している (Southwood et al., 2003; Fukuoka et al., 2015; Narazaki et al., 2015) . 一方, Q_{10} が高い地中海個体群のアカウミガメは, 経験水温 15°C 以下になる冬季は冬眠に近い不活発な状態になると報告されている (Hochscheid et al., 2005) . 従って, 冬季の活動性が保たれている個体群ほど Q_{10} が低くなり, 温度の影響を受けにくいことが考えられる.

代謝速度の Q_{10} が 3 を超える個体群について

温度上昇による化学反応下では, Q_{10} は一般的に 2-3 の範囲をとる (Schmidt-Nielsen 1997) . しかし, 地中海個体群のアカウミガメに見られた安静時の酸素消費速度の Q_{10} は 5.36 であり (Hochscheid et al., 2005) , 水温変動による影響だけでは説明しづらい. 地中海個体群のアカウミガメは, 水温が低下するにつれて採餌量が少なくなることが飼育環境下で報告されている. 体重 25 kg の個体は水温 25.4°C の時に平均 194 g day^{-1} のカタクテイワシ (*Engraulis encrasicolus*) を食べたが, 水温 15.7°C の時は平均 30 g day^{-1} となり, 採餌量が極端に低下する (Hochscheid et al., 2005) . 採餌量の低下は水温の影響も大きいと考えられるが, 消化器官の萎縮が関与している可能性がある. 例えば, 待ち伏せ型採餌を行うヘビ類では, 絶食期間中は一時的に消化器官を萎縮させ, 通常よりも休止代謝速度が約 50% 低くなることが知られている (Secor and Diamond, 2000; Ott and Secor, 2007) . これによってヘビ類は, 次に餌を得るまで使用しない器官のエネルギー消費量を抑制できる (Secor, 2008) . 越冬中の地中海のアカウミガメは冬眠に近い不活発な状態となるが (Hochscheid et al., 2005) , 野生下でほとんど採餌をしていないと仮定すると, ヘビ類に見られるような一時的な消化器官の萎縮が起こり, それによって安静時の酸素消費速度が低下している可能性がある. 対照的に, 北西太平洋個体群のアカウミガメは, 最大 33 日の絶食を行なっても安静時の酸素消費速度の有意な低下が見られなかったことから (Table 2-3) , 消化器官の萎縮は起こらないと考えられる. 両個体群において冬季と夏季の消化器官の重量を比較できれば, 冬季の採餌様式についてより詳細な議論ができる可能性がある.

また, 脊椎動物と無脊椎動物における安静時の酸素消費速度の Q_{10} の中央値は, おおまかに 2.2-2.7 の間に収まるが, 分類群間によっては Q_{10} が 3 を超える例は見られる. 例えば, 昆虫類は $Q_{10}=1.30-6.60$ の範囲となることが報告されており (Hodkinson, 2003) ,

甲殻類動物プランクトンでは $Q_{10}=1.92-5.41$ (Hirche, 1984) , 爬虫類では $Q_{10}=1.15-3.66$ (White et al., 2006) とされている。温度の低下とともに、何らかの生理的な制御が起こっているが故に、安静時の酸素消費速度の Q_{10} が 3 を超えるのかもしれない。

2-4-4. 酸素消費速度に個体群差が生まれる要因

北西太平洋と地中海のアカウミガメ亜成体の酸素消費速度を比較すると、北西太平洋の方が 15°C で 5.8 倍、 25°C で 1.4 倍高くなった (Fig. 2-7a) 。北西太平洋個体群のアカウミガメは、地中海個体群と産卵場を共有せず地理的に隔離されており、mtDNA のハプロタイプを用いた分析では遺伝的に分かれていると解釈されている (Bowen et al. 1994) 。地中海には、北大西洋産と地中海産のアカウミガメが混在するとされているが、前者はアフリカ北部の沿岸域に回遊範囲が集中し、後者はヨーロッパ北部の沿岸域に集中するとされている (Carreras et al., 2006) 。本章で比較した地中海のアカウミガメは、イタリア北部で混獲されたものであり、衛星発信機を装着して放流後の経路を追跡すると地中海外にでた例はなく (Hochscheid et al., 2005, 2007) , 地中海個体群である可能性が極めて高い。従って、異なる酸素消費速度を持つ背景には遺伝的要素が関与している可能性がある。ウミガメ類以外の外温動物でも個体群によって異なる休止代謝速度を持つことがある。例えば、陸棲爬虫類であるツノトカゲ科の一種、Eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*) には、地理的に隔離されている寒冷なニュージャージー州の個体群と、温暖な南部のサウスカロライナ州の個体群が存在する。同じ温度条件下で行われた代謝速度測定実験では、寒冷なニュージャージー州の集団の方が、休止代謝速度が 1.2 倍ほど高いことが報告されている (Angilletta, 2001) 。また、大西洋に広く分布するトウゴロウイワシ目の一種、Atlantic silverside (*Menidia Menidia*) は、南方の南カリフォルニア個体群よりも、北方のノバスコシアの個体群ほうが休止代謝速度が約 2 倍高く、成長率も高いと報告されている (Arnott et al., 2006) 。以上のように個体群によって休止代謝速度が異なる例は分類群を超えて見られている。本章の研究では、アカウミガメで見られた安静時の酸素消費速度の差が遺伝的要因だけで説明可能なのか、あるいはある程度環境要因による影響が含まれているのかは区別することはできない。また、安静時の酸素消費速度にどの程度可塑性があるかどうかは言及できない。飼育水温や給餌量を調節した実験を個体群間で行うことができれば、より詳細な議論ができると考えられる。

アオウミガメ亜成体の休止代謝速度と水温の関係を調べた既往研究がなかったため、直接の比較ができなかった。しかし、アオウミガメもまた、世界中の海域に分布を広げ、

5 から 10 の個体群を持つ種である (Bowen et al., 1992; Karl and Bowen, 1999; Bowen et al., 2010) . 休止代謝速度と温度の関係を個体群比較できれば, 越冬様式との傾向が見出されるかもしれない.

本章では, ウミガメ類の休止代謝速度とその Q_{10} には個体群差があり, 低水温下での活動性に関与している可能性を示した. 第 3 章では, 休止代謝速度が体温と潜水時間, 移動様式に与える影響について, 個体群間での比較検証を行う.

Table 2–1. Individual data of respirometric measurements

Species	Turtle ID	Capture date (year/month/day)	Capture T_w (°C)	Initial BM (kg)	Experimental temperature of $\dot{V}O_2$ (°C)
loggerhead	L1601	2016/6/30	16.5	35.5	15, 20, 25
loggerhead	L1612	2016/7/21	16.1	37.5	20
loggerhead	L1624	2016/8/1	19.0	36.0	25
loggerhead	L1709	2017/7/13	16.6	33.0	15, 20, 25
loggerhead	L1710	2017/7/13	16.6	26.0	15, 20, 25
loggerhead	L1715	2017/7/20	17.2	56.0	15, 20
loggerhead	L1728	2017/8/2	19.3	46.0	15, 20, 25
loggerhead	L1731	2017/8/3	20.0	57.5	15, 20, 25
loggerhead	L1740	2017/8/21	17.7	34.0	15, 20, 25
loggerhead	L1741	2017/8/21	17.7	51.0	15, 20, 25
loggerhead	L1743	2017/8/21	17.4	39.0	15, 20, 25
loggerhead	L1753	2017/9/13	20.0	37.0	15, 20, 25
green	G1720	2017/7/27	18.5	9.5	20, 25
green	G1725	2017/7/31	19.3	10.5	20, 25
green	G1733	2017/8/4	20.8	12.0	15, 20, 25
green	G1752	2017/9/12	18.8	11.0	15, 20, 25
green	G1919	2019/7/31	17.4	10.0	15, 20, 25
green	G1921	2019/8/5	20.4	15.0	15, 20
green	G1924	2019/8/20	21.2	9.0	15, 20, 25
green	G1934	2019/8/23	19.6	84.0	20, 25
green	G1936	2019/8/24	-	9.5	15, 20, 25
green	G1939	2019/8/31	20.2	14.0	15, 20, 25
green	G1940	2019/9/9	23.0	9.0	15, 25
green	G1944	2019/9/19	21.4	7.5	20

Table 2–2. Individual data of fasting experiments of loggerhead turtle

Turtle ID	Capture date (year/month/day)	Initial BM (kg)	Experimental temperature of \dot{V}_{O_2} (°C)	Measurement days (from the days of feed withdrawal)
L1601	2016/6/30	35.5	15	1, 7, 18, 25, 30, (0) *
L1601	2016/6/30	35.5	20	2, 16, 25, 30
L1601	2016/6/30	35.5	25	1, 7, 15, 21, 30
L1612	2016/7/21	37.5	20	1, 7, 14, 22, 32, (0) *
L1624	2016/8/1	36.0	15	12, 21, 28
L1624	2016/8/1	36.0	25	1,7,14,22,33
L1627	2016/8/4	24.0	15	7, 17, 24

*Measurement with feeding condition after fasting experiment

Table 2–3. A list of Akaike Information Criterion (AIC) selected by generalized liner mixed model (GLMM) investigation of the relationship between \dot{V}_{O_2} of loggerhead turtle, temperature, activity and days of fasting

Model	AIC	Δ AIC
$\dot{V}_{O_2} \sim$ days of fasting	-7.25	34.61
$\dot{V}_{O_2} \sim$ null	-7.91	33.95
$\dot{V}_{O_2} \sim$ activity + days of fasting	-31.97	9.86
$\dot{V}_{O_2} \sim$ activity	-33.92	7.94
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature	-37.58	4.28
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature + days of fasting	-38.51	3.35
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature + activity + days of fasting	-40.97	0.89
$\dot{V}_{O_2} \sim$temperature + activity	-41.86	

AIC, Akaike information criterion. Bold indicates the most parsimonious model.

Table 2–4. A list of Akaike Information Criterion (AIC) selected by generalized liner mixed model (GLMM) investigation of the relationship between \dot{V}_{O_2} of loggerhead turtle, temperature, activity and days of fasting

Model	AIC	Δ AIC
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{null}$	-15.55	34.01
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{activity}$	-33.01	16.55
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{temperature}$	-48.91	0.65
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{temperature} + \text{activity}$	-49.56	

AIC, Akaike information criterion. Bold indicates the most parsimonious model.

Table 2–5. A list of Akaike Information Criterion (AIC) selected by generalized liner mixed model (GLMM) investigation of the relationship between \dot{V}_{O_2} of green turtle, temperature, activity and days of fasting

Model	AIC	Δ AIC
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{null}$	-25.06	15.58
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{activity}$	-23.21	17.44
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{temperature}$	-39.69	0.96
$\dot{V}_{O_2} \sim \text{temperature} + \text{activity}$	-40.65	

AIC, Akaike information criterion. Bold indicates the most parsimonious model.

Table 2–6. A list of Akaike Information Criterion (AIC) selected by generalized liner mixed model (GLMM) investigation of the relationship between \dot{V}_{O_2} of turtles (loggerhead and green) temperature, activity and species

Model	AIC	Δ AIC
$\dot{V}_{O_2} \sim$ species	-45.67	55.46
$\dot{V}_{O_2} \sim$ null	-47.46	53.67
$\dot{V}_{O_2} \sim$ species + activity	-50.51	50.62
$\dot{V}_{O_2} \sim$ activity	-51.44	49.69
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature + species	-94.56	6.57
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature	-96.23	4.9
$\dot{V}_{O_2} \sim$ temperature + activity + species	-99.86	1.27
$\dot{V}_{O_2} \sim$temperature + activity	-101.13	

AIC, Akaike information criterion. Bold indicates the most parsimonious model.

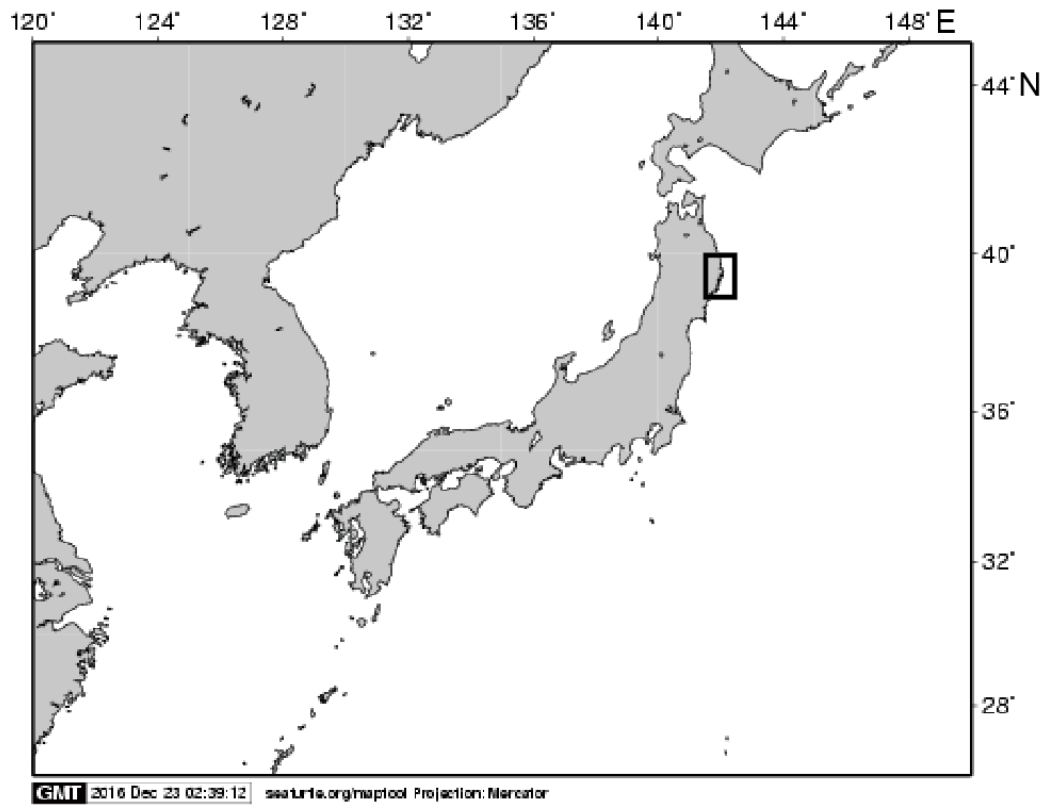
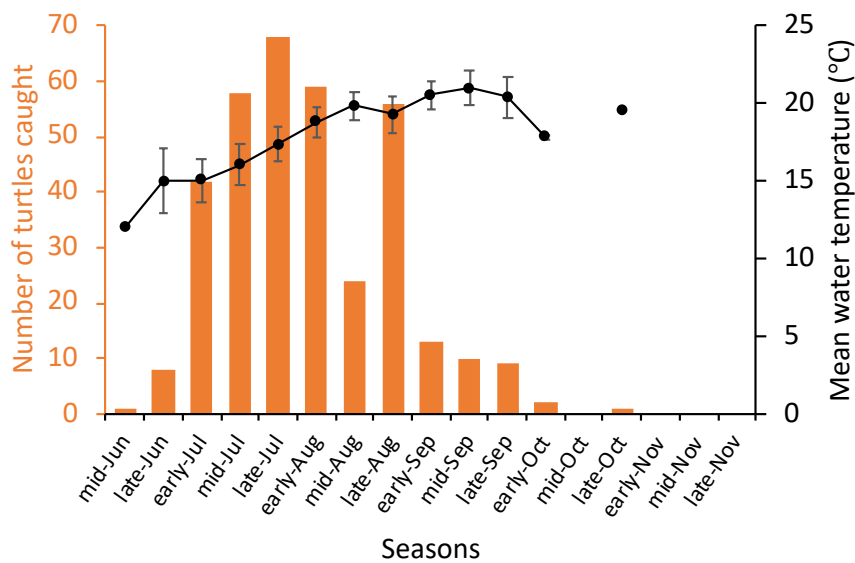


Fig. 2-1. Research area in this study. Area enclosed by an open square is study site in this research

(a)



(b)

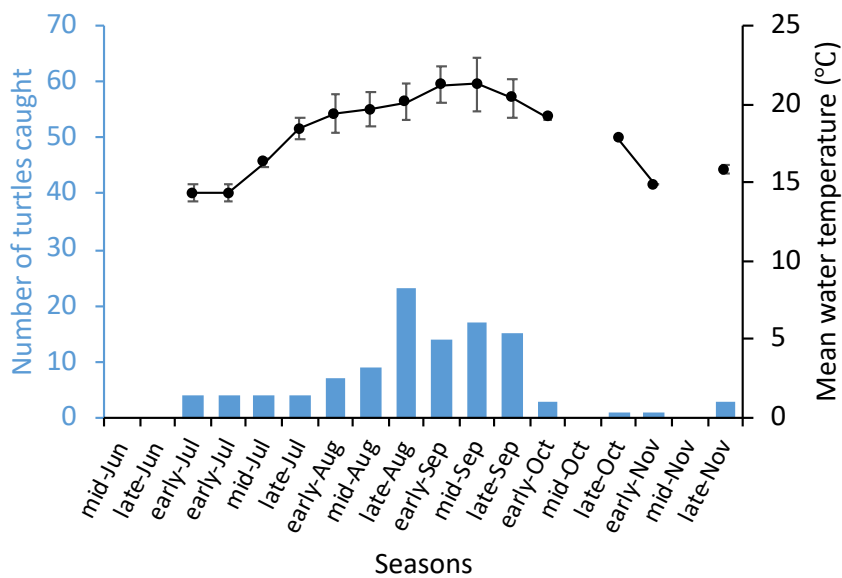


Fig. 2–2. Number of loggerhead turtles (a: N=351) and green turtles (b: N=109) caught in set nets from 2005 to 2019. Colored bars indicate number of turtles caught. Closed circles with line indicate mean (\pm SD) water temperatures when turtles were bycaughted in Sanriku coastal area. Added by-catch records up to 2019 in Fukuoka et al., 2015 and Narazaki et al., 2015.

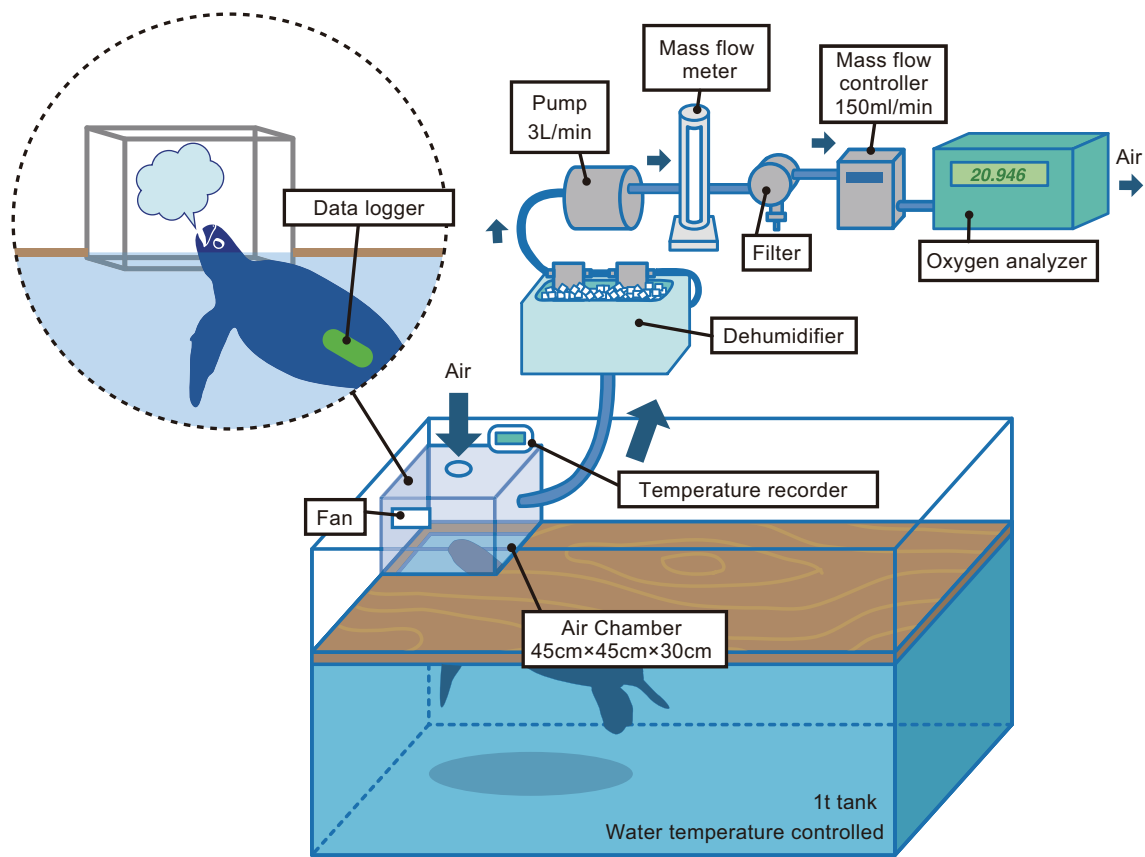


Fig. 2–3. Experimental design for the respirometry system. Oxygen concentration in the breathing hole was measured using an oxygen analyzer after air dehumidification. External (attached to the turtle carapace) data loggers recorded activity.

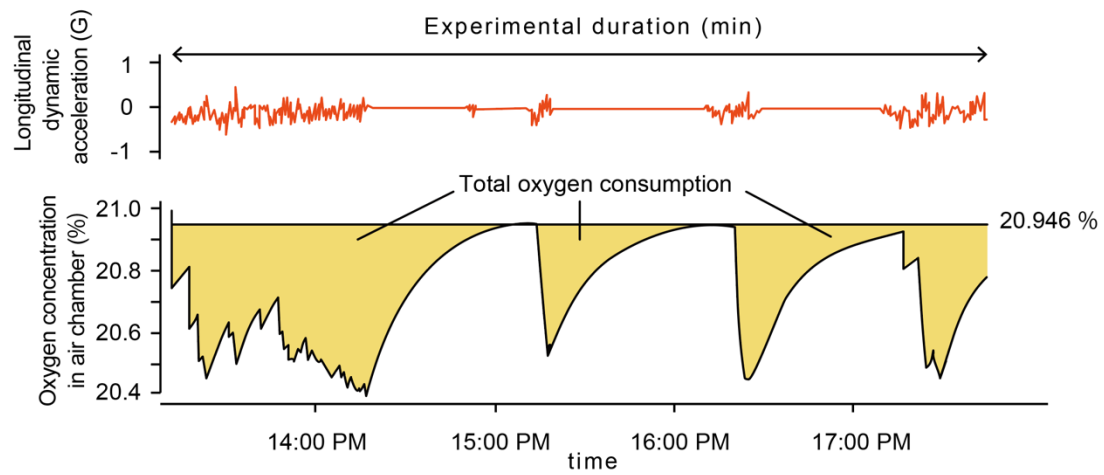


Fig. 2-4. A graph showing the changes in the longitudinal acceleration of the turtle in the tank (upper) and oxygen concentration in the chamber (lower) during the experiment. When the turtle breathes, oxygen concentration decreases. The yellow part at the lower figure represents the total oxygen consumption consumed by the turtle.

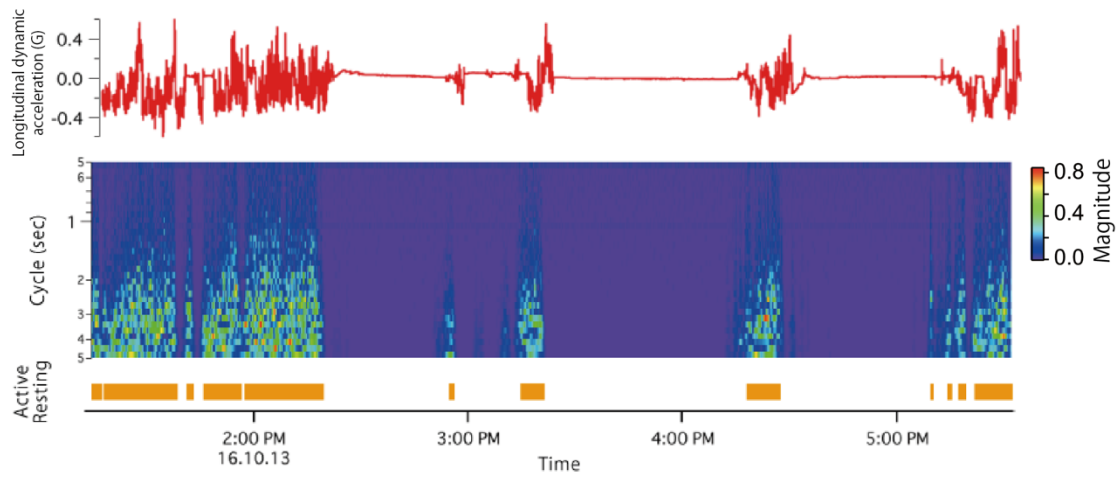


Fig. 2–5. A graph showing the example of longitudinal dynamic acceleration (upper), power spectral density (middle) and active time ratio calculated by clustering by k -means method (lower) of turtle during experiment. Warmer colours in the spectrogram represent stronger signals, whereas cooler colours represent weaker signals. The colour bar shows magnitude of spectrogram. The orange bars indicate active parts in the lower panel.

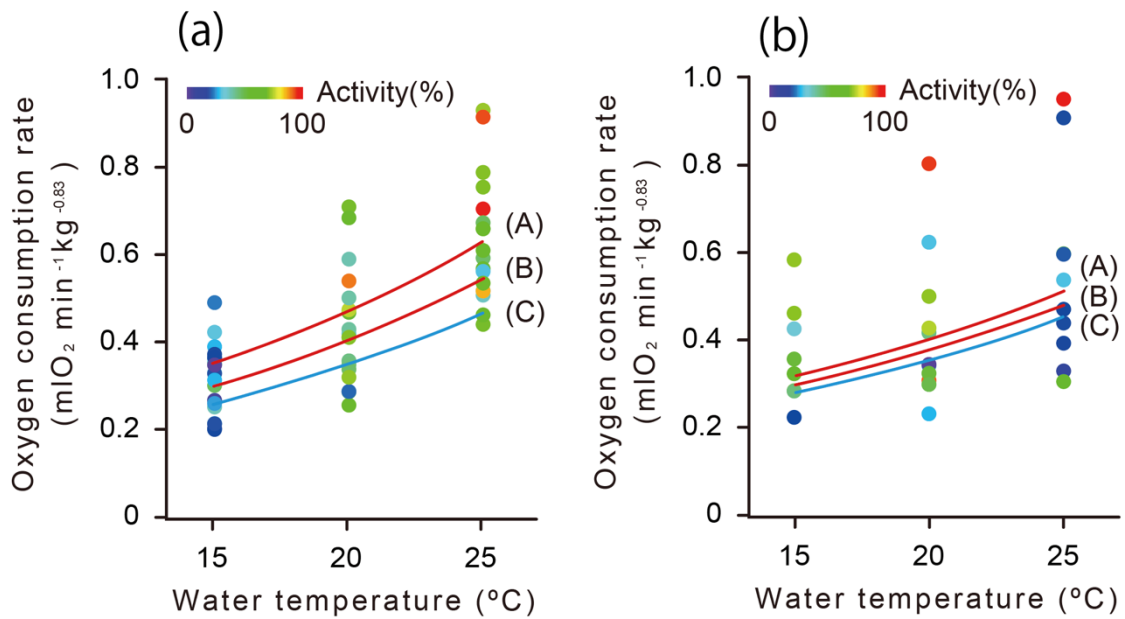


Fig. 2-6. Oxygen consumption rates (\dot{V}_{O_2}) of loggerhead (a) and green turtles (b) in North west Pacific at various temperatures and activity. Colored circles indicate \dot{V}_{O_2} of 12 in juvenile loggerhead turtles (31 trials) and 12 in juvenile green turtles (29 trials) in the North Pacific for each activity level. The colour bar shows degree of activity. Blue and red curves indicate estimated values for non-fasting turtles using Eqs. 2-10, Eqs. 2-11 under different the activity levels: (A) 40% (B) 20% (C) 0% activity. (C) is resting metabolic rate curve in each water temperature.

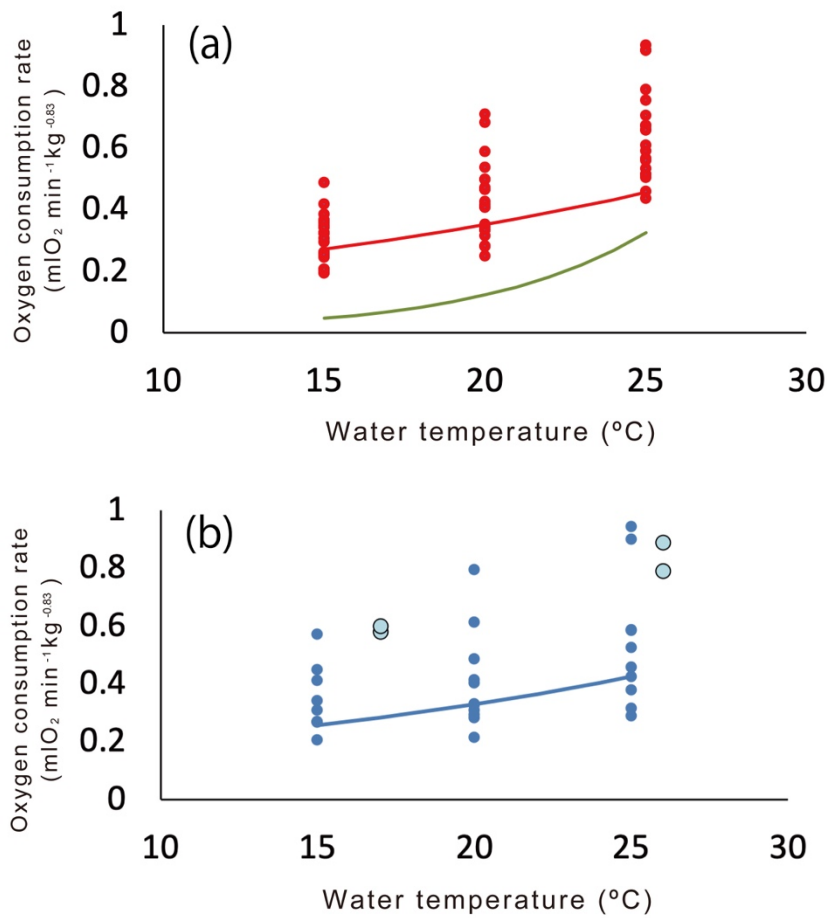


Fig. 2–7. Oxygen consumption rates (\dot{V}_{O_2}) of loggerhead (a) and green turtles (b) at various temperatures. (a) loggerhead turtle: the red circles indicate oxygen consumption rates with various activity ratios (%) in western North Pacific turtle population. The red line is resting metabolic rate in western North Pacific. The green line indicates resting metabolic rate in the Mediterranean population (Hochscheid et al., 2004). (b) green turtle: blue circles indicate oxygen consumption rate of green turtles in western North Pacific population. Blue line is resting metabolic rate of green turtle with various activity ratios (%) in western North Pacific population. Light blue circles indicate routine metabolic rate in the Australian population (Southwood et al., 2003).

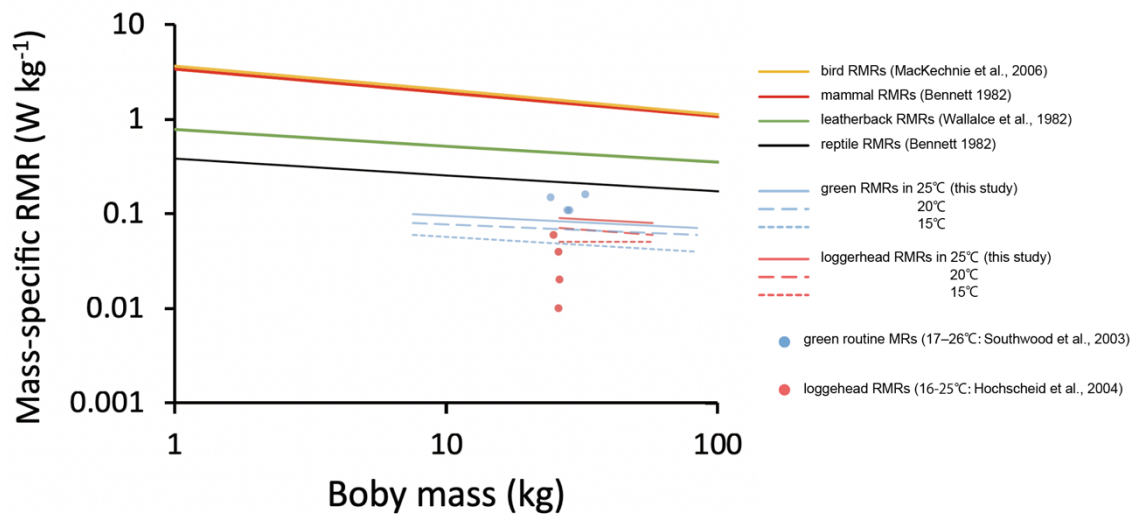


Fig. 2–8. The relationship mass-specific resting metabolic rate (RMRs, W kg⁻¹) and body mass (kg) (plotted on log-log scales) of various taxonomic animals. The orange, red, green and black lines indicate RMRs of bird, mammal, leatherback and reptile from previous studies. Blue and pink lines (solid and dashed) are RMRs of green (BM: 7.5–84.0 kg) and loggerhead turtles (BM: 26.0–57.5 kg) in western North Pacific. Red circles show RMRs (16–25°C) of loggerheads in the Mediterranean. The blue circles show MRs (routine: 17–26°C) of greens in the Australian.

3. 代謝速度が体温と潜水時間および移動様式に与える影響

3-1. 背景

体温

動物の体温と代謝速度は密接に関係している。動物と外部環境の間で起こっている熱交換には、生体に放射・伝導される熱エネルギー（直射日光，大気や水からの間接的な長波長の放射，地面からの熱伝導など），蒸発による熱の損失（陸上の場合），体外へ放射・伝導される熱エネルギーが含まれる（Lillywhite, 2014）。外部から入ってくる熱と体内で発生する代謝熱の合計が，失われる熱量と等しい時，体温は環境温度よりもいくらか高く保たれる。このように，動物の体温は，体内と体外を出入りする熱エネルギーの収支によって決定されている。爬虫類の体内で生産される代謝熱は一般的に内温動物の $10/1-1/30$ であり（e.g. Hemmingsen, 1960; Wallace et al., 2008），ほとんどの種が十分な断熱組織を持っていない（Schmidt-Nielsen 1997）。そのため，爬虫類は代謝熱を体内にとどめておくことができず，体温が外部温度の変化と共に変動する。しかし，大きな体積を持っている場合は，体温をある程度安定させることができる（Spotila et al., 1973）。一般的に動物の体重は体長の 3 乗，表面積は体長の 2 乗に比例する。また，動物が保持する熱容量は体長の 3 乗（=体積）に比例するが，動物の体外へ失われる熱の量は体長の 2 乗（=表面積）に比例する。つまり，体積が大きくなるほど相対的な表面積が減少するので，体温を外界よりも高い状態で保ちやすくなる。1970 年代に Spotila らのグループが行なった熱伝導に着目した理論研究によると，恐竜などの大型爬虫類は，大きな体サイズを有するだけで体温を安定させることができたと予測された（Spotila et al., 1973）。現生爬虫類の中でも大型種であるオサガメは，爬虫類と哺乳類の中間ほどの休止代謝速度と（Wallace et al., 2008），体重 600 kg 以上になる巨体（Rhodin et al., 1981）によって，体温を水温よりも 10°C 以上高く保つことができている（Paladino et al., 1990）。

本章の対象種であるアカウミガメは，体重が 56–118 kg の個体において，体温が水温よりも常時 $0.7-1.7^{\circ}\text{C}$ 高いことが報告されている（Sato et al., 1994）。この体温と水温の差 (ΔT_b) をもたらす熱源として，はじめは太陽放射エネルギーが貢献していると考えられた。しかし，日中だけでなく夜間もある程度の ΔT_b を保っており，大型の個体になるほど ΔT_b が大きくなる傾向があったことから，太陽放射エネルギーではなく体サイズが関与していると推察された（藤原ら, 2007; Sato et al., 1995）。そこで，アカウミガメの体を内部でゆっくりと熱を発する球体とみなし，熱拡散方程式を用いて数値計算を行な

ったところ、水温変化と共に変わる体表温度への熱伝達によって計算される体深部温度と実測された胃内温度が一致した (Sato, 2014) . つまり、アカウミガメは数十 kg という大きな体を持つだけで、産熱速度や放熱速度を生理的に調節することなしに、体温を水温よりもわずかに高く狭い温度幅に維持できることが明らかになった (Sato, 2014) . 第2章では、北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体は、地中海個体群のアカウミガメ亜成体よりも休止代謝速度が 1.4 から 5.8 倍高いことが明らかになった. 体内で産生された代謝熱によってアカウミガメが体温を水温よりもいくらか高く保っているのならば、それぞれの個体群が自身の代謝速度に見合った ΔT_b を保持し、体温と水温の温度差が個体群間で異なることが期待される.

潜水時間と移動様式

肺呼吸動物の潜水時間もまた、代謝速度によって左右されるものの1つである. 肺呼吸動物であるウミガメ類の最大潜水時間を種別に示すと、オサガメで 82 分 (Sale et al., 2006) , タイマイで 81 分 (van Dam and Diez et al., 1996) , アオウミガメで 330 分 (Fukuoka et al., 2015) とされる. ウミガメ類においてこれまで記録された中で最も長い潜水は、地中海に生息するアカウミガメ亜成体が冬季に行なった 614 分である (Broderick et al., 2007) . 同じく潜水を行う爬虫類のイリエワニ (体重 51.0 kg) は最長 30 分 (Grigg et al., 1985) , セグロウミヘビ (体重 0.1 kg) は最長 213 分 (Rubinoff et al., 1986) といった記録がある. 爬虫類の潜水時間は、内温性を持つ海棲肺呼吸動物のそれよりも長い傾向にある. 例えばエンペラーペンギンの最長潜水時間は 27.6 分 (Sato et al., 2011) , ウェッデルアザラシは 67 分 (Plötz et al., 2002) であり、マッコウクジラで記録された 138 分 (Schreer and Kovacs, 1997) が哺乳類と鳥類における最長の潜水時間である. したがって、内温性を持つ肺呼吸潜水動物の最大潜水時間は、アカウミガメが記録した潜水時間 (614 分) には及ばない. ウミガメ類の長時間潜水は、内温性の肺呼吸潜水動物に比べて低い酸素消費速度によって可能となっていると考えられている (Hochscheid et al., 2005) . キングペンギンの体重あたりの酸素消費速度は $29 \text{ mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Kooyman et al., 1992; Sato et al., 2002) , ウェッデルアザラシは $3.5 \text{ mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Kooyman, 1989) であるのに対して、ウミガメ類は $0.03\text{-}0.52 \text{ mlO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ (Hochscheid et al., 2004; 第2章) と極めて低い値を示す. ウミガメ類は外温動物であるため、水温によって代謝速度が左右される (Lutz and Bentley, 1985; Hochscheid et al., 2004; Southwood et al., 2003) . 北西太平洋個体群の一部海域、地中海個体群、北大西洋個体群に生息するアカウミガメでは、

冬季に潜水時間の増加が報告されている (e.g. Hatase et al., 2007; Hawkes et al., 2007; Hochscheid et al., 2005, 2007) . 特に, 地中海個体群のアカウミガメは, 水温が夏季から約 10°C 低下する冬季には, 潜水時間の中央値が 5.5 分から 341 分に急増する (Hochscheid et al., 2005) . 地中海個体群の酸素消費速度と, 潜水時に保有する酸素保有量から見積もられた潜水時間と, 実際の潜水時間は一致しており, 自身の代謝速度に見合った時間で潜水を切り上げていると見られている (Hochscheid et al., 2005) . 一方で, 北西太平洋個体群は冬季の水温低下に伴う潜水時間の顕著な増加は見られず, 冬季も活動性を維持していると考えられている (Narazaki et al., 2015) . 個体群間で潜水時間の違いを生じさせる生理基盤に代謝速度が関係しているのであれば, 第 2 章で測定した代謝速度から見積もられた潜水時間と実際の潜水時間とが一致すると予想される.

移動様式もまた, 代謝速度によって左右されるものの 1 つだとされる. Watanabe et al. (2015) では, 部分内温性を持ち休止代謝速度が高い魚類は, そうでない魚類よりも年間の移動範囲が広がる傾向を示している. これは休止代謝速度が高い種ほど巡航遊泳速度が速くなり, 単位時間あたりに移動できる距離が増えるためだと考えられている. 第 2 章で, アカウミガメは個体群間で休止代謝速度が最大 5.8 倍異なることを示しており, 年間回遊範囲が個体群間で異なると予想される.

本章の目的

第 2 章では, ウミガメ類の休止代謝速度とその Q_{10} には個体群差があり, 低水温下での活動性に関与している可能性を示した. そこで, 第 3 章では, ウミガメ類における個体群間での休止代謝速度の差によって, 体温と潜水時間, 移動様式が異なるか否かを検証することを目的とした. それにあたり, 本章では以下の 2 点について検証を行った.

1 つ目は, 北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体が自身の代謝速度と体サイズに見合った体温と水温の差 (ΔT_b) を持っているかという点である. 第 2 章で, 北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体は, 地中海個体群よりも休止代謝速度が 1.4 から 5.8 倍高いことが明らかになった. アカウミガメが体内で産生された代謝熱によって体温を水温よりもいくらか高く保っているのならば, 自身の代謝速度に見合った ΔT_b を保持しているはずである. そこで Sato (2014) で構築されたモデルと実測した代謝速度を用いてアカウミガメの予測された ΔT_b と, 体温計を胃内に挿入して実測した ΔT_b とを比較した. また, 地中海個体群のアカウミガメの ΔT_b を予測し, 実測された ΔT_b (Hochscheid et al., 2004) と比較することで, 体温に個体群差があるか否かを検証した.

2つ目は、代謝速度から予測される潜水時間と実際の潜水時間とを比較し、ウミガメが自身の代謝速度に見合った時間で潜水を切り上げているかどうかという点である。休止代謝速度が高い北西太平洋個体群のアカウミガメは、地中海個体群のアカウミガメよりも短い時間で潜水を切り上げるはずである。これを検証するために、北西太平洋個体群のアカウミガメに衛星発信機を装着して潜水行動を200日以上にわたって追跡した。実測された潜水時間が、記録された経験水温から予測される潜水時間に何%程度収まるかを検証した。また、この結果を地中海個体群の既往研究値と比較した。それと同時に、両個体群の移動様式を比較し、代謝速度の違いが行動様式にどの程度関与しているかを考察した。

3-2. 材料と方法

3-2-1. 体温

ΔT_b の測定

2016年から2017年の7月から9月にかけて、三陸沿岸海域 (Fig. 2-1) に設置された定置網内で混獲された野生のアカウミガメを用いて体温測定を行なった。測定は水温が15, 20, 25°Cに調節された1 t水槽 (縦155 cm×横115 cm×深さ60 cm) で行なった (Table 3-1)。ウミガメの体内に体温計を挿入する手順は Sato et al. (1994) に従い以下のように行なった。釣り糸を結びつけた体温計 (D2GT2000, リトルレオナルド社製, 直径17 mm, 長さ75 mm, 重さ30.3 g, 精度0.1°C) をウミガメの胃に到達する部分まで挿入し、釣り糸の另一端を鼻孔から外へ出し、ボタンを使っていつでも取り出せるように固定した (Fig. 3-1)。ウミガメの胃内温度は体深部温度 (体温) とみなすことができるとした先行研究 (佐藤, 1995) に従い、本章でもウミガメの胃内温度を体温とみなした。記録された体温と実験水温との差を ΔT_b とした。また、体温測定中の活動時間割合 (%) を調べるため、背甲に加速度ロガー (M190L-D2GT, リトルレオナルド社製, 直径15 mm, 長さ53 mm, 重さ18 g) を装着した。活動時間割合 (%) は第2章と同様の方法で算出した。なお、本調査域で混獲されるアオウミガメは、体サイズが小さく体温計の挿入が困難であったため、測定に至らなかった。

熱拡散方程式を用いた ΔT_b の推定

アカウミガメの体を同じ比重の物体からなる同じ質量の球体と見なした時、体温の決

定機構は非平衡の熱拡散方程式で説明することができる (佐藤, 1995) . 球体の熱拡散方程式は

$$\frac{\partial T_b(r,t)}{\partial t} = \chi \left\{ \frac{2}{r} \frac{\partial T_b(r,t)}{\partial r} + \frac{\partial^2 T_b(r,t)}{\partial r^2} \right\} + \frac{Q}{\rho C_p} \quad (\text{式 3-1})$$

と表される. 左辺はウミガメ体温の単位時間あたりの変化量, つまり体温の変化速度を示す. $T_b(r, t)$ は球の中心から r (m) 離れたところの, 時刻 t (sec) における体温である. χ はウミガメの熱拡散率 ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) で, r や t によらず一定であると仮定した. 次に, ウミガメを球体と見なし, ウミガメの比重 (kg m^{-3}) と体重 (kg) から同じ質量の球体の半径 r_b (m) を求めた. 比重 ρ の値は, 42.7 kg と 71.5 kg の飼育下のアオウミガメから得られた $\rho=1046.5 \text{ kg m}^{-3}$ を用いた (Sato, 2014) . Q はウミガメの産熱速度 ($\text{J s}^{-1} \text{m}^{-3}$) で r や t によらず一定であると仮定した. C_p はウミガメの比熱 ($\text{J kg}^{-1} \text{°C}^{-1}$) である. (式 3-1) の熱拡散方程式より, 体温変化がない定常状態と仮定して式を展開していくと, 以下の (式 3-2) が得られる (Appendix 3-1) .

$$\Delta T_b = \frac{Q}{6K} r_b^2. \quad (\text{式 3-2; Sato, 2014})$$

(式 3-2) は, ウミガメの体温と水温の差 (ΔT_b) を産熱速度 Q , 熱伝導率 K ($\text{J s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{°C}^{-1}$), および球の半径 r_b で表す式である (Sato, 2014) . ウミガメの体の熱伝導率 K は, 体型と素材の両方の影響を含めた値である 1.2 を用いた (Sato, 2014) . 第 2 章で得られた酸素消費速度 (式 2-10) より, 酸素 1 L あたり 4.8 kcal, さらに $1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$ として産熱速度 Q ($\text{J s}^{-1} \text{m}^{-3}$) を求め, (式 3-2) より北西太平洋個体群の ΔT_b を推定した. 比較対象として, 地中海個体群の ΔT_b を, (式 3-2) と休止代謝速度と水温の関係式である (式 2-14) から推定した. ΔT_b の実測値と推定値を比較し, 両個体群のアカウミガメが自身の代謝速度に見合った ΔT_b を持っているか, また個体群によってどの程度 ΔT_b 差があるかを調べた.

3-2-3. 潜水時間と移動様式

人工衛星対応型電波発信器を用いた長期間追跡

北西太平洋個体群のアカウミガメとアオウミガメの移動距離, 潜水時間, 経験水温を記録するために, 人工衛星対応型電波発信器 (Satellite Relay Data Logger, Sea Mammal Research Unit 製; 以下 SRDL) を両種に取り付けた (Fig. 3-2) . 2009 年から 2018 年の 7 月から 9 月にかけて, 三陸沿岸海域 (Fig. 2-1) の定置網内で混獲された野生のアカウミ

ガメ 12 頭 (SCL 58.0–82.5 cm; 体重 35.5–81.5 kg) とアオウミガメ 4 頭 (SCL 45.0–76.8 cm; 体重 15.5–60.5 kg) を供試個体とした (Table 3–2) . 2014 年以前のデータは研究室内で蓄積されている共有データを用いた. エポキシパテ (セメダイン社) 2 本を用いてウミガメの背甲に合うような土台を作成し, グラスファイバー製の布およびエポキシ接着剤 (LoctiteE-60NC, Henkel 社) を用いて, 背甲に SRDL を固定した. 岩手県大槌町の国際沿岸海洋研究センターの屋外水槽で混獲個体を 1 週間–2 ヶ月ほど飼育した後, 大槌湾および船越湾より放流した.

ウミガメに装着された SRDL は, アルゴシステムを介して装着個体の位置情報や深度, 温度情報, 潜水時間を送信する. これらの情報は Sea Mammal Research Unit のウェブサイト (www.smru.st-and.ac.uk) より取得した. 得られた緯度経度情報には, 7 種類の精度情報が与えられる. 3, 2, 1, 0 の数字が与えられているものはそれぞれ, 誤差 150 m 以下, 350 m 以下, 1 km 以下, 19 km 以下である (Baba et al., 2000) . A, B, Z という表記に関しては厳密な誤差の定義がないとされる. 本研究では Narazaki et al. (2015) に従い, 3, 2, 1, 0 の精度情報が与えられている位置情報のみを解析に用いた. また, 1 日の移動速度を求めるために, SRDL の位置情報を線形補完してその日を代表とする位置を算出した. なお, Hochscheid et al. (2007) に従って, 遊泳速度が 9 km h^{-1} 以上となっているものは異常値とみなし, 解析からは除外した.

SRDL には, 圧力センサー, 温度センサー, 水切りセンサー (海中か空気中かを判断する) が搭載されており, 4 秒毎の潜水深度と潜水経過時間を記録している. SRDL は, 深度 3 m 以深かつ水切りセンサーが水面下であることを感知した時刻を潜水開始点と定義する. 同様に, 深度 3 m 以浅かつ水切りセンサーが水面に浮上したと認識した時刻を潜水終了点と定義する. 潜水開始時刻から潜水終了時刻までの時間を, その潜水の潜水時間とされる. 潜水が終了してから次の潜水が始まるまでの時間は潜水後の海面滞在時間とされ, 最長 30 分まで記録することができる. SRDL は, 潜水深度と潜水時間の情報から, 潜水プロファイルを表す変曲点を 5 点抽出し保存する. 5 点のうち, 最も深い深度が最大潜水深度とされる. さらに, SRDL は 4 秒毎に 0.1°C の精度で周囲の水温を記録する. ウミガメが潜水した深度までの範囲で, 規定のアルゴリズムによって選ばれた 12 点の深度と水温情報が, アルゴシステムを経由して 1 日に最大 4 回送信される. SRDL が水温を記録できる最も浅い深度は 2 m であるため, 本研究では, 深度 2 m における水温をウミガメが経験した海面水温とし, 海面水温の 1 ヶ月の平均値を月別平均経験表層水温とした. ただし, 短時間で終了する呼吸の際に送信できる情報量に

は制限があるため、全ての潜水情報（深度・時間）、潜水後の海面滞在時間および水温データを取得できるわけではない。季節における経験水温、移動距離、潜水時間を比較するために、Narazaki et al., (2015) に従い、5–10 月を夏季、11–4 月を冬季と定義した。沖合域と沿岸域を区別するため、水深 200 m より深い海域を沖合域、200 m 以浅の海域を沿岸域とした。

有酸素潜水限界時間 (cADL) の算出と実際の潜水時間との照合

北西太平洋個体群のアカウミガメが、自身の酸素消費速度に見合った時間内で潜水を行っているかどうかを検証するために、有酸素潜水限界時間の計算値 (calculated ADL; cADL) を推定した (Costa et al., 2001)。活動時間割合と水温を考慮した酸素消費速度のモデル式 (式 2–10) を用いて、月別の平均経験表層水温に対する酸素消費速度を算出した。潜水中のアカウミガメは常に活動しているとみなし、活動時間割合は 100%として計算した。(式 2–10) は、水温 15°C から 25°C までの水温帯で測定したものであるが、野生下では 15°C 以下、あるいは 25°C 以上の水温も経験することがある。アカウミガメは水温 10°C 以下になると低温失活を引き起こすことが報告されている (Milton and Lutz, 2003)。また、陸生のカメ類を用いた実験によると、正常に行動する上限の温度は 37.5°C とされる (Faulkner and Binger, 1972)。したがって、本研究ではウミガメ類の酸素消費速度は 10–37.5°C の間では指数関数的な増加になると仮定し、10°C から 15°C、25°C から 30°C の間の酸素消費速度は (式 2–10) を外挿して求めた。アカウミガメは肺に 15.5 ml O₂ kg⁻¹、血中に 5.9 ml O₂ kg⁻¹、筋肉中に 0.8 ml O₂ kg⁻¹ の酸素を保有し、合計で 22.2 ml O₂ kg⁻¹ の酸素を保有するとされている (Lutz and Bentley, 1985)。Costa et al. (2001) に従い、以下の (式 3–3) からアカウミガメの cADL (min) を算出した。例えば、体重 X kg のアカウミガメであれば cADL は、

$$\text{体重 } X \text{ kg の個体の cADL (min)} = \frac{\text{酸素保有量 (22.2 ml O}_2 \text{ kg}^{-1}) \times X \text{ (kg)}}{X \text{ kg の個体の酸素消費速度 (ml O}_2 \text{ min}^{-1})} \quad (\text{式 3-3})$$

と求めた。地中海個体群のアカウミガメの cADL を酸素消費速度 (Hochscheid et al., 2004) から算出し、水温が 15–25°C まで変化した時の cADL の変化率を個体群間で比較した。アカウミガメの酸素保有量は調べられた例がないため、参考値としてアカウミガメの酸素保有量 (Lutz and Bentley, 1985) を使って cADL を算出した。アカウミガメの cADL 推定と同様に、活動時間割合は 100%として計算した。

SRDL で記録された月ごとの平均海面経験水温から cADL を推定し、その時の潜水時間と cADL を比較して、北西太平洋個体群兩種が行なった全潜水のうち何%の潜水が cADL 内に収まっているかを検証した。また、経験水温と cADL、潜水時間を月ごとに区切り、地中海個体群のアカウミガメの既往研究値と比較した。

3-2-3. 統計

ウミガメ類の 1 日の移動距離の夏季と冬季の平均値をウィルコクソンの符号付順位和検定により比較した。また、夏季と冬季間における潜水時間と経験水温の違いを明らかにするために、ウィルコクソンの順位和検定で比較した。本研究における有意水準は $p < 0.05$ とした。すべての検定は、フリーソフトである R (<http://www.r-project.org/>) を用いて行った。本章では、特に示されていない限り、結果の値は平均値±標準偏差とした。

3-3. 結果

3-3-1. 体温

北西太平洋個体群のアカウミガメで実測された ΔT_b

北西太平洋個体群のアカウミガメ 13 頭 (BM: 26.0–57.5 kg) を用いて、15, 20, 25°C の水温下で合計 31 回の体温測定を行なった (Table 3-1)。全ての個体が体温を水温よりも高く保っており、測定された ΔT_b の範囲は 0.3–1.1°C であった (Fig. 3-3: 赤線)。体温測定中の活動時間割合は 1.6–86.0% であった。

アカウミガメの代謝速度から推定した ΔT_b と実測した ΔT_b の比較

北西太平洋個体群の代謝速度から推定した ΔT_b と、実測した値 ΔT_b はよく一致し (Fig. 3-3; 白丸および赤線)、推定値と実測値の差は 0.2°C 未満となった。また、地中海個体群の ΔT_b の推定値は、北西太平洋個体群で推定される ΔT_b よりも小さくなっており (Fig. 3-3; 青線)、地中海個体群で報告されている実際の ΔT_b と一致した (Hochscheid et al., 2004; Fig. 3-3; 青破線)。

3-3-2. 移動様式と潜水時間

長期間追跡時のアカウミガメの移動様式

アカウミガメ 12 個体に装着した SRDL から、合計 4,229 日分 (212–558 日/個体) の

位置情報と経験水温, 全 46,674 回 (2042–6368 回/個体) の潜水行動データを取得した。アカウミガメの経験海面水温は, 夏季が 10.3–30.4°C (21.7±3.1°C), 冬季が 10.3–25.6°C (19.5 ± 2.6°C) であり, 冬季のほうが有意に低くなった (ウィルコクソンの順位和検定: $W=3826734, p<0.05$) (Fig. 3–4ac)。測定された中で最も低い水温は, L1410 が深度 75m で経験した 0.8°Cであった。三陸沿岸域から放流されたアカウミガメは, すべての個体が水深 200 m 以深の沖合域へ移動した (Fig. 3–5)。また, 夏季は 42°N から 26°N の沖合域と沿岸域, 冬季は 39°N から 25°N の沖合域と沿岸域を利用しており, 夏季のほうが高緯度域まで進出していた (Fig. 3–6ab)。個体の位置情報から算出した 1 日の平均移動速度は 0.58–214 km day⁻¹ (31.0 ± 5.4 km day⁻¹) であり, 夏季 (31.7 ± 10.2 km day⁻¹) と冬季 (31.1 ± 5.8 km day⁻¹) で有意な差は見られなかった (ウィルコクソンの符号付順位和検定: $p=0.60$)。1 年の間に放流地点から最も遠くまで行った個体 (L1411) は, 放流地点からの直線距離が 3,733km の地点まで移動していた (Fig. 3–5e)。全個体が行なった 46,674 回の潜水を, 50 分ごとに区切って潜水時間割合を調べると, 49 分以下の潜水は, 夏季が 90.8%, 冬季が 82.3%であり, 年間を通して 49 分以下の潜水が最も多くなった (Fig. 3–9a)。100 分を超える潜水は夏季も冬季も 1%未満であった。夏季の潜水時間は 17.8 ± 20.5 分, 冬季の潜水時間は 23.5 ± 28.7 分であった。Narazaki et al., (2015) の結果とは異なり, 冬季のほうが有意に長くなった (ウィルコクソンの順位和検定: $W=257303654, p<0.05$)。

長期間追跡時のアオウミガメの行動様式

4 個体のアオウミガメに装着した SRDL からは, 合計 1313 日分 (246–474 日/個体) の位置情報と経験水温, 全 6,844 回 (3,241–614 回/個体) の潜水行動データが得られた。アオウミガメの経験海面水温は, 夏季が 12.9–25.1°C (21.1±1.6°C), 冬季が 13.7–22.2°C (18.9 ± 2.0°C) であり, 冬季のほうが有意に低くなった (ウィルコクソンの順位和検定: $W=5674754, p<0.01$) (Fig. 3–4bd)。放流したアオウミガメのうち, 3 個体 (G1220, G1359, G1501) は追跡期間を通じて沿岸域にとどまったが, G1426 のみ沖合域に滞在していた (Fig. 3–7)。沿岸にとどまった 3 個体は越冬中にほとんど移動することがなく, G1501 は千葉県南房総市付近に, G1220 と G1359 は東京都大島町付近の海域で越冬した (Fig. 3–8b)。すべての個体の潜水時間を 50 分ごとに区切って潜水時間割合を調べると, 49 分以下の潜水の割合は夏季が 87.7%, 冬季が 60.3%であり, 年間を通して 49 分以下の潜水割合が最も多くなった (Fig. 3–9b)。100 分を超える潜水は夏季に 2.3%, 冬

季に 19.3%確認された。4 個体の全潜水記録 (6,844 回) のうち、夏季の平均潜水時間は 21.8 ± 28.0 分、冬季の平均潜水時間は 54.8 ± 63.3 分であり、冬季のほうが有意に長くなった (ウィルコクソンの順位和検定: $W=657893124$, $p<0.05$) .

cADL と実際の潜水時間との比較

SRDL で取得したアカウミガメの潜水時間のうち何%が cADL 内に収まるかを調べた (Fig. 3-10) . 全てのアカウミガメの潜水データを統合すると、全 46,669 回 ($N=12$) の潜水中、41,769 回 (89.5%) の潜水が cADL 内に収まっていた (Table 3-2) . cADL の計算によると、潜水時間は水温低下に伴って増加することが予想されており、実際に月の平均経験水温の低下に伴って潜水時間が増加する事例も見られた (Fig. 3-10) . 個体別で見ると、潜水時間が cADL 内に収まった潜水回数の割合は 86.6% (L1410; Fig. 3-10j) から 96.9% (L1215; Fig. 3-10f) であった (Table 3-2) . L1408 は cADL が 72.9 分の時に cADL を 227.1 分超えた 300 分の潜水を行っていた (Fig. 3-11) . この潜水の最大深度は 37.5 m、潜水を行なった日の海面表層水温は 12.8°C であった。SRDL の特性上、潜水終了後の海面滞在時間は約 30 分しか記録されないが、L1408 は 300 分の潜水が終了したあと、28 分間海面に滞在し、次の潜水を行なっていたと考えられる記録が得られていた。記録された全潜水をみると、長時間潜水後の海面滞在時間が必ずしも長くなるといった結果は得られなかった (Fig. 3-12) .

水温が 25°C から 15°C まで低下したときのアカウミガメ (体重 50 kg を想定) の cADL を個体群間で比較したところ、地中海個体群は cADL が 5.4 倍増加 (15°C : 395.9 分, 25°C : 73.7 分) したのに対し、北西太平洋個体群は 1.8 倍の増加 (15°C : 77.7 分, 25°C : 43.5 分) にとどまった (Fig. 3-13) . 両個体群からそれぞれ 1 個体を抜き出し、月ごとの平均海面経験水温と潜水時間、cADL を図示すると、どちらも経験水温の低下に伴って実際の潜水時間が増加する様子が見られたが、その程度は個体群によって異なっていた (Fig. 3-14) . 水温低下による cADL の上昇が地中海個体群と比べて小さい北西太平洋個体群は、潜水時間も大幅に伸びていなかった。

アカウミガメの酸素保有量の既往研究値 (Lutz and Bentley, 1985) を用いてアオウミガメ 4 個体の cADL を算出すると、全 6,844 回の潜水中、6,077 回 (88.8%) の潜水が cADL 内に収まった (Table 3-2) . cADL の計算によると、潜水時間は水温低下に伴って増加することが予想されており、実際に月の平均経験水温の低下に伴って潜水時間が増加する様子が見られた。個体別で見ると、潜水時間が cADL 内に収まった割合が最も多かつ

たのが 97.2% (G1220; Fig.3-15a) , 最も少なかったのが 70.1% (G 1501; Fig. 3-15d) となった。

3-4. 考察

3-4-1. 体温

代謝速度と ΔT_b

北西太平洋個体群のアカウミガメを用いて実測した ΔT_b と、代謝速度 (活動時間割合; 0-100%) と体サイズ (平均 42.0 kg; 範囲 26.0 -57.5 kg) から予測した ΔT_b は、近い値を示した (Fig. 3-3; 赤線と白丸) . 従って北西太平洋個体群は、自身が持つ高い代謝速度と体サイズに見合った ΔT_b を持っていたと解釈できる. 一方、地中海個体群のアカウミガメの実測 ΔT_b は、体重 42kg の個体を想定した場合、水温 15°C の時に $\Delta T_b = 0.03^\circ\text{C}$, 25°C の時に $\Delta T_b = 0.22^\circ\text{C}$ であり (Hochscheid et al., 2004; Fig. 3-3 青破線) , 地中海個体群の代謝速度から推定された ΔT_b と近い値を示した (Fig. 3-3: 青破線). 地中海個体群の休止代謝速度からは、北西太平洋個体群のような高い ΔT_b は実現できなかったことから、それぞれの個体群が代謝速度に見合った ΔT_b を持っているとして解釈された。

アオウミガメの場合、過去の報告例によると、体重 134, 140 kg の個体の ΔT_b は 1.4-1.8°C であったと報告されている (Sato et al., 1998) . 第 2 章で測定したアオウミガメの代謝速度から、熱伝導率 $K=1.2 (\text{J s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1})$ とし、体重 110-140 kg のアオウミガメの ΔT_b を推定すると、 $\Delta T_b = 1.1-1.2^\circ\text{C}$ と見積もられた (水温 25°C, 活動時間割合 50% の場合) . Sato et al. (1998) で報告された ΔT_b (1.4-1.8°C) と近いを示すことから、アオウミガメもまた、自身の代謝速度と体サイズに見合った体温を保持している可能性がある。

ウミガメ類に見られる内温性の違い

本章では、アカウミガメが自身の代謝速度に見合った ΔT_b を保持していたことを明らかにし、Sato (2014) で示されていたように、代謝速度と体サイズによって ΔT_b が左右されることを裏付ける結果となった。北西太平洋個体群のアカウミガメは、代謝熱によって体温を常に 0.3-1.1°C 高く維持していたことから (Fig. 3-3) , 内温性と捉えられるような性質を持ち合わせていると解釈できた。しかし、オサガメを除くウミガメ類の ΔT_b は、体重 60-140 kg の個体を用いて測定された $\Delta T_b = 1.8-2.5^\circ\text{C}$ が最大であり (Heath and Mcginns, 1980; Standora et al., 1982; Sato et al., 1998) , 哺乳類や鳥類、オサガメに見られ

るような、外部温度よりも 10°C以上度高い体温を維持するような内温性は持ち合わせていない。例えば、体重 467 kg のオサガメは環境水温が 14°Cの時に水温よりも 10°C以上高い体温を維持していたが (Casey et al., 2014) , 同じ体重のアカウミガメがオサガメと同じ体温差を実現させようとする、第 2 章で測定した値よりも約 3 倍高い代謝速度を要する。オサガメは実際に、爬虫類と哺乳類・鳥類の中間くらいの代謝速度を示すだけでなく (Paladino et al., 1990; Wallace et al., 2008) , 背甲の下部から頭頸部全体に広がる脂肪層によって熱損失を抑え (Davenport et al., 2009) , 前肢の基部にある対向流熱交換器 (Greer et al., 1973) および血流調整 (Bostrom et al., 2010) により、水中での熱損失を制御できるとされる。オサガメは熱産生と熱損失のバランスを調節することで、好適な体温を維持することができ、爬虫類でありながら寒冷な水温帯に進出できると考えられている (Casey et al., 2014) 。アカウミガメやアオウミガメは、オサガメのように熱産生を高めたり、熱損失を低く抑えたりすることが難しいために、制御を行うことが難しく、体温を水温よりも 10°C以上高く保つことができないのであろう。

体温をある程度一定に保つことの利点

ウミガメ類が体温をある程度一定に保つ利点として、生存に不適な温度環境に一時的に到達できるようになり、活動範囲が広めることができることが挙げられる。ウミガメ類は 1 日のうちに、採餌、移動、休息などの目的で潜水を行う (Houghton et al., 2002) 。北西太平洋個体群のアカウミガメやアオウミガメが生息する温帯域は、海面付近は太陽光で温められているが、深度が深くなるに従って水温が低下する (Pinet, 2006) 。SRDL を使って北西太平洋個体群のアカウミガメの経験水温を追跡すると、一時的ではあるが深度 75m で 0.8°C (L1410) という低水温を経験していた。アカウミガメが低温失活を起こす水温は 10°Cとされるが (Milton and Lutz, 2003) , 高い熱慣性を持っていれば、体温が水温とすぐに追従するのを防ぐことができる (Sato 2014) 。それによって、一時的に 10°C以下の低水温域に進出できると考えられる。大きな体サイズを持つことで、生存に不適な温度環境に一時的に進出する例は、魚類のマンボウ (*Mola mola*) でも見られている。時に 400 kg を超える巨体を持つマンボウは、水温 5–10°Cになる深度帯でクラゲ類を捕食する。しかし、そのような深度帯はマンボウの適水温よりも低いと考えられている。そのため、マンボウは採餌中に下がった体温を上げるために海表面に戻り体を温める必要がある。体が大きなマンボウほど保持した熱を失いにくくなり、深場に滞在できる時間が伸ばすことができ、結果として体の大きいマンボウほど採餌効率を上げること

ができると考えられる (Nakamura et al., 2015) . アカウミガメはマンボウと同じように海中に漂うクラゲ類などのゼラチン質プランクトンを捕食していることが知られ (Fukuoka et al., 2016) , 時に深度 340m 以上の潜水を行う (Narazaki et al., 2015) . ゼラチン質プランクトンは、様々な深度に不連続に分布し、時には水温が急激に変わる温度躍層よりも深い場所で分布極大となる (市川 2006) . 大きな体サイズを獲得し、生存に不適な水温環境下でも一時的に滞在できるようになることは、ウミガメ類の鉛直方向の餌探査範囲の拡大に繋がり、クラゲ類などの採餌効率を上げることができると推察される.

3-4-2. 潜水時間と移動様式

実際の潜水時間と代謝速度から推定した cADL

SRDL で取得した北西太平洋のアカウミガメ (N=12) における全 46,669 回の潜水中 41,769 回 (89.5%) は、代謝速度から推定された cADL 内に収まった (Table 3-2) . 9 割近くの潜水が cADL 内に収まっていたことから、自身の代謝速度に見合った時間で潜水を終えていると推察された. 北西太平洋と地中海個体群の代表個体における実際の平均潜水時間は、水温約 15°C でそれぞれ 12 分, 260 分, 約 25°C でそれぞれ 8 分, 30 分であった (Fig. 3-14ab). さらに、地中海個体群の潜水時間は、冬季に最長 410 分になるにも関わらず、代謝速度から推定された cADL 内に収まっている (Hochscheid et al., 2004, 2005) . 従って、両個体群における潜水時間の違いは、それぞれの個体群が持つ代謝速度によるものであると考えられる.

しかしながら、北西太平洋個体群のアカウミガメが行なった 46,674 回の潜水のうち、4,900 回 (10.5%) は cADL を超えた潜水時間を示した. その中には、cADL の 4 倍以上の長さ (300 分) となった潜水があった (L1408; Fig. 3-10i; Fig. 3-11) . cADL は、使用可能な酸素がすべて消費されるまでの時間と定義され (Costa et al., 2001) , この時間を超えると、通常の酸素代謝から無酸素代謝に移るとされる (Kooyman, 1989) . 潜水中に無酸素代謝に移った場合、体内に乳酸が蓄積され、それを解消するためにある一定の時間水面に滞在しなければならない (Kooyman, 1980) . しかし、動物はいつも cADL 内で潜水を切り上げているわけではない. オットセイ類やペンギン類などの肺呼吸動物は野生下で度々 ADL を超えた潜水を行うことが報告されている (Costa et al., 2001, Ponganis et al., 2007) . 例えば、エンペラーペンギンは ADL (ADL_M; 体内に乳酸が排出されはじめるまでの実測潜水時間) が 5.6 分と予測されているにも関わらず、最長で 27.6 分の潜水を行なった (Sato et al., 2011) . 長時間の潜水後、5.9 分間は起き上がることができず、

その後 20 分間は立ったまま静止していた (Sato et al., 2011) . ADL を大幅に超えた場合、潜水終了直後に筋肉中から血液中に乳酸が排出される (Kooyman, 1980) . 肺呼吸潜水動物は、ADL を超える潜水を行なった場合、乳酸を分解するために海面滞在時間を設ける必要があるとされている。アカウミガメ (L1408) が 300 分の潜水を行なった直後には、28 分の海面滞在時間をとっていたことが SRDL の記録により判明した (Fig. 3-11) . したがって、アカウミガメ L1408 も、長時間潜水後に蓄積した乳酸を解消していた可能性がある。しかし、cADL を超えた潜水後の海面滞在時間が、常に長いという傾向は見られなかった (Fig. 3-12) . アカウミガメは蓄積された乳酸を潜水後の水面滞在時間だけでは分解できず、ガラパゴスオットセイのようにいくつかの海面滞在時間に分散させて分解している可能性がある (Horning, 2012) . この検証には、潜水時間とそのあとの海面滞在時間の連続したデータが必要であり、SRDL の断片的なデータからは議論することができない。今後連続した潜水データが長期的に取得できるようになれば、より長期的な視点で cADL と実際の潜水時間の関係を解釈することができるだろう。

個体群別にみたアカウミガメの cADL と水温の関係

北西太平洋個体群のアカウミガメの cADL は、地中海個体群のアカウミガメよりも水温低下に伴う変化が小さくなった (Fig. 3-13) . 体重 50kg のアカウミガメを仮定すると、水温 25°C の時は両個体群の cADL 差は小さいが (43.3 分; 北西太平洋, 73.8 分; 地中海) , 水温が下がるにつれてその差は大きくなった (15°C で 77.7 分; 北西太平洋) , 395 分; 地中海) . これは、それぞれの個体群が持つ休止代謝速度の温度係数 Q_{10} と密接に関係しているためである。北西太平洋個体群のアカウミガメの休止代謝速度の Q_{10} (1.79) は、地中海個体群の Q_{10} (5.36) よりも低いことを第 2 章で示した (水温 15–25°C) . 水温低下にともなって休止代謝速度 (あるいは活動量の影響も含めた代謝速度) が下がりにくければ、潜水時間は年間を通してある範囲内に収まると予想される。実際に、休止代謝速度の Q_{10} が低い北西太平洋個体群のアカウミガメは、夏季と冬季で潜水時間に有意差が見られなかった (Narazaki et al., 2015) . 一方、休止代謝速度の Q_{10} が高い地中海個体群のアカウミガメは、水温低下に伴って潜水時間が増大すると予想され、実際に冬季は夏季の 6 倍以上の潜水を行っていた (Hochscheid et al., 2005) . 従って、両個体群間にみられた潜水時間の違い (Fig. 3-14) は、休止代謝速度 (あるいは活動量の影響も含めた代謝速度) とその温度係数 Q_{10} の差によるものであると考えられた。

アオウミガメの代謝速度から推定した cADL と潜水時間

アカウミガメの酸素保有量からアオウミガメの cADL を参考値として推定した。SRDL を装着したアオウミガメ 4 個体が行なった全 6,844 回の潜水中、6,077 回 (88.8%) の潜水が cADL 内の時間で切り上げられていた (Table 3-2)。アオウミガメもまた、自身の代謝速度に見合った時間内で潜水を切り上げていることが示唆された。しかし、一部の個体 (G1501) では cADL を超えた潜水が全体の 4 分の 1 以上を占めた。特に、冬季に cADL を大幅に超える潜水が見られた (Fig. 3-15d)。cADL は、アオウミガメの潜水時間を解釈する指標となり得るかもしれないが、より詳細な議論を行うには、アオウミガメの酸素保有量を正しく測定するとともに、潜水中の活動時間割合や、越冬中に体内で起こり得る変化 (心拍数の極端な低下等) を記録する必要があると考えられる。

冬季の移動様式

北西太平洋個体群のアカウミガメは、冬季も夏季とほぼ同様の潜水時間を示した (Fig. 3-9; Narazaki et al., 2015)。また、水平方向に $31.0 \pm 5.4 \text{ km day}^{-1}$ 移動していたことから (Fig. 3-5ac)、狭い範囲にとどまらず通年回遊を続けていると考えられた。夏季は 42°N から 26°N 、冬季は 39°N から 25°N に滞在し、どちらの季節も沿岸域と沖合域を利用していた。12 個体の経験表層水温の幅は $10.3\text{--}30.4^{\circ}\text{C}$ であり (Fig. 3-4ac)、低温失活になる水温 10°C 以下 (Milton and Lutz, 2003) の海域を避けながら、活動性を維持していると考えられた。もし、アカウミガメにとって十分な量の餌が一年を通じて北西太平洋海域に存在し、移動のコストを上回るエネルギーが得られるならば、冬季も活動性を高く維持するのは有利だと考えられる。一方、地中海個体群は、冬季は水平方向にほとんど移動せず (最大で 13 km day^{-1})、連続した長時間潜水を行なう (Hochscheid et al., 2005, 2007)。潜水中のアカウミガメの深度変化をみると、海底で休息する時の型 (Houghton et al., 2002) に類似していた (Hochscheid et al., 2005)。アカウミガメは活動性を低下させ、休息潜水の割合を増やすことで、その期間中の消費エネルギーを節約できると考えられている (Hays et al., 2000)。地中海個体群は、北西太平洋個体群とは対照的に、エネルギー節約を目的として活動性の低い越冬様式を選択していると推察された。地中海南部には、冬季でも水温が 20°C 以上になる温暖な海域があるにもかかわらず、地中海個体群は水温約 15°C の狭い海域にとどまっていた (Hochscheid et al., 2007)。地中海の多くの海域は、冬季でもアカウミガメが低温失活を起こす水温 10°C まで下がらないため、低温失活の心配はない (Hochscheid et al., 2005)。しかし、温暖な海域に移動せず一

定の狭い場所にとどまって、不活発な状態になるのは何故か。これには、餌環境が関与していると考えられる。地中海は初春のプランクトンブルーム時を除くと、年間を通じて生産性が低いことが知られている (Pinet, 2006) 。もし、冬季に十分な餌の獲得が見込めないとすると、休止代謝速度を下げて、移動コストをかけず狭い範囲に留まり越冬する戦略をとったほうが、地中海個体群にとって適応的であろう。従って、アカウミガメの越冬様式は水温だけでなく、餌環境にも左右されている可能性がある。

Watanabe et al. (2015) では、部分内温性を保ち休止代謝速度が高い魚類は、そうでない魚類よりも巡航遊泳速度が速く、単位時間あたりに移動できる距離が増えるために、年間の移動範囲が広がる傾向が示されている。アカウミガメの個体群間では、休止代謝速度が 1.4-5.8 倍異なることが第 2 章で明らかになったが、年間回遊範囲の最も遠い 2 点間の距離を最大移動範囲として個体群間で比較すると、北西太平洋個体群は最大 3,733 km (第 3 章) , 地中海個体群は最大 982 km (Casale et al., 2013) であった。したがって、休止代謝速度が高いほど年間の移動範囲が広がる傾向は、ウミガメ類の個体群レベルでも共通している可能性があることを本章で示した。第 4 章では、第 2 章で測定した代謝速度を用いてウミガメ類の最適遊泳速度 (単位距離を移動するのにエネルギーコストが最も小さくなる速度) を算出し、実際の巡航遊泳速度と一致するか否かを検証する。

Table 3–1. Summary of individual data measured body temperature

ID	Capture Date (year/month/day)	SCL* (cm)	BM (kg)	Experimental temperature (°C)
L1601	2016/7/31	59.6	35.5	15
L1610	2016/8/4	65.0	43.5	20
L1618	2016/8/3	60.9	38.5	20
L1624	2016/8/9	60.7	36.0	25
L1709	2017/7/13	58.7	33.0	15, 20, 25
L1710	2017/7/13	53.6	26.0	15, 20, 25
L1715	2017/7/20	73.6	56.0	15, 20, 25
L1728	2017/8/2	64.3	46.0	15, 20, 25
L1731	2017/8/3	70.5	57.5	15, 20, 25
L1740	2017/8/21	62.0	34.0	15, 20, 25
L1741	2017/8/21	67.3	51.0	15, 20, 25
L1743	2017/8/21	56.3	39.0	15, 20, 25
L1753	2017/9/13	61.8	37.0	15, 20, 25

* SCL: straight carapace length

Table 3–2. Summary of satellite-tagged loggerhead and green turtles

ID	BM (kg)	SCL ^{※1} (cm)	Day of release (year/month/day)	Tracking duration	No. of dives	No. of <cADL (%)
L0910	33.5	58.5	2009/8/20	282	2495	94.4
L0912	40.5	63.3	2009/8/20	402	5176	84.9
L1004	59.0	77.8	2010/7/23	451	5022	96.6
L1005	77.7	82.5	2010/7/23	254	3629	92.3
L1209	57.0	72.8	2012/9/11	212	3382	89.4
L1215	58.0	73.2	2012/9/30	309	2037	95.2
L1305	72.0	77.6	2013/7/14	289	3447	91.3
L1310	81.5	78.2	2013/7/14	360	4005	94.9
L1408	48.0	64.3	2014/8/4	351	3140	84.4
L1410	70.0	80.4	2014/8/17	365	4832	89.9
L1411	73.5	80.7	2014/8/17	558	6368	88.1
L1452	76.5	80.9	2014/9/24	396	3136	96.0
G1220	60.5	76.8	2012/9/29	336	3241	97.2 ^{※2}
G1359	19.5	49.5	2013/9/21	474	2162	78.9 ^{※2}
G1426	18.5	53.7	2014/9/15	257	827	84.8 ^{※2}
G1501	15.5	45.8	2015/8/26	246	614	70.1 ^{※2}

※1 SCL: straight carapace length

※2 cADL of green turtle is reference value estimated by oxygen store of loggerhead turtle (Lutz and Bentley, 1985).

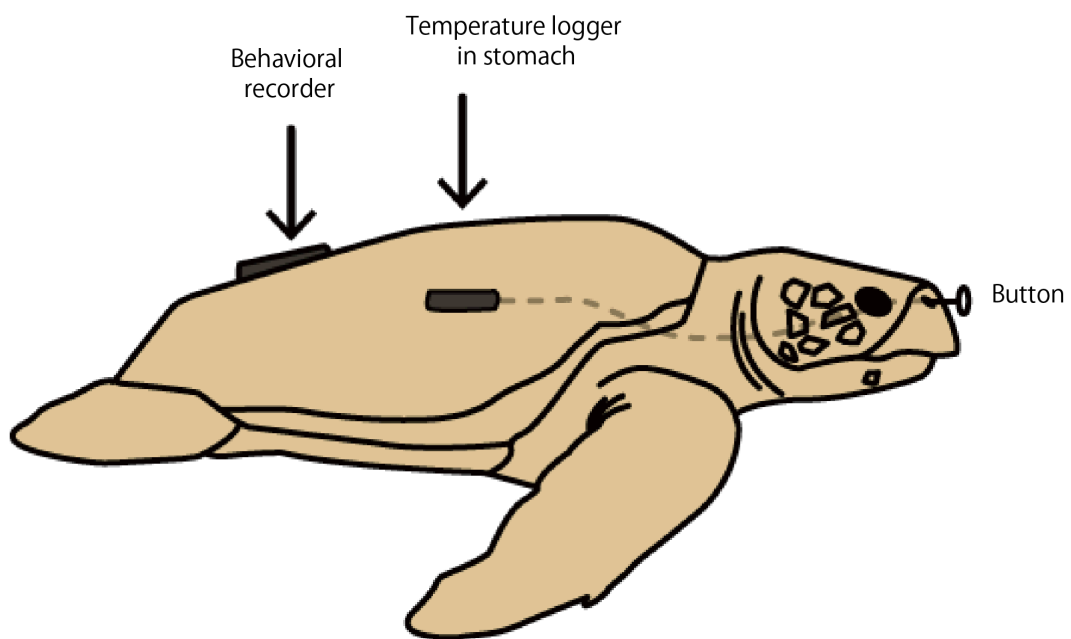


Fig. 3-1. A temperature recorder tied with a thread was inserted into the stomach. A behavioral recorder (biaxial acceleration, temperature and depth) was attached on the back of a turtle.

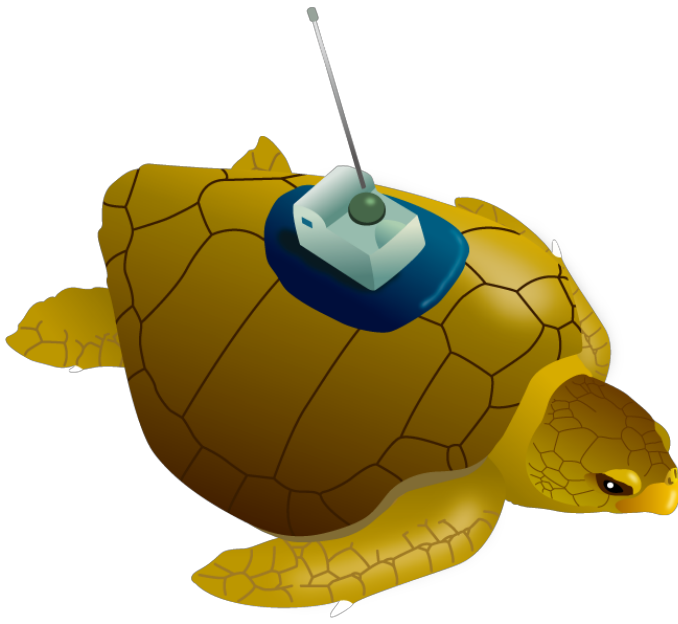


Fig. 3–2. A satellite relayed data loggers (SRDL) was attached on the back of a turtle.

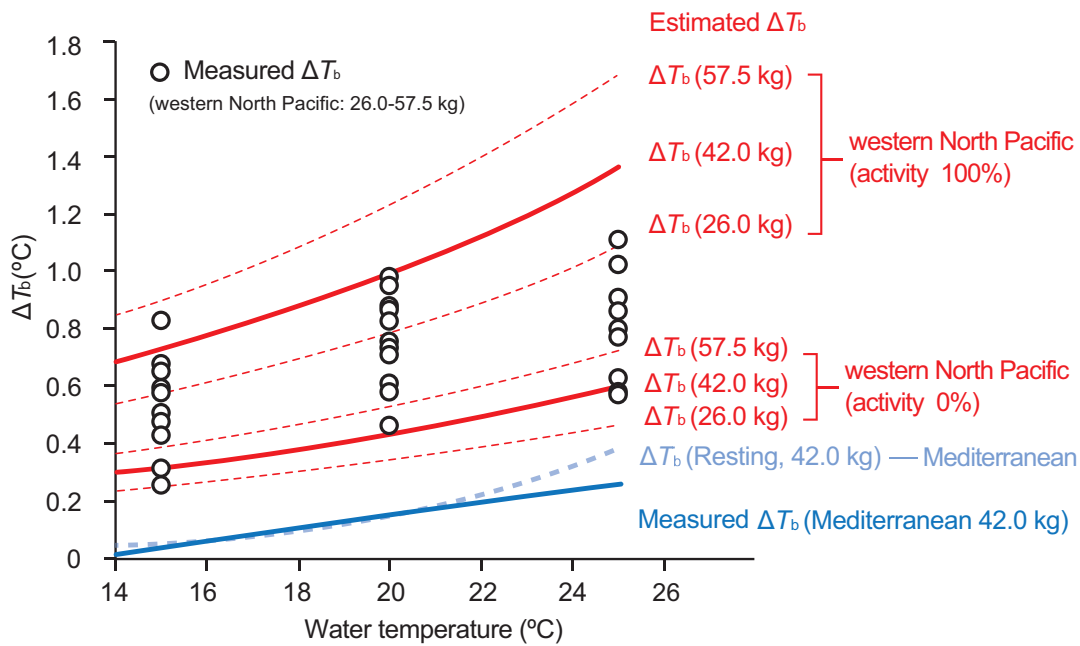


Fig. 3–3. Relationship between estimated and measured differences between core body and ambient temperature (ΔT_b). The estimated ΔT_b (red lines) for each body mass and activity level (0 to 100%) and measured ΔT_b (open circles) from 13 juvenile loggerhead turtles in the western North Pacific (31 trials) are shown. The red solid and dashed lines show average body mass and maximum and minimum body mass, respectively. The dashed and solid blue lines indicate estimated ΔT_b from RMR and measured ΔT_b of juvenile loggerhead in the Mediterranean Sea, respectively (Hochscheid et al., 2004).

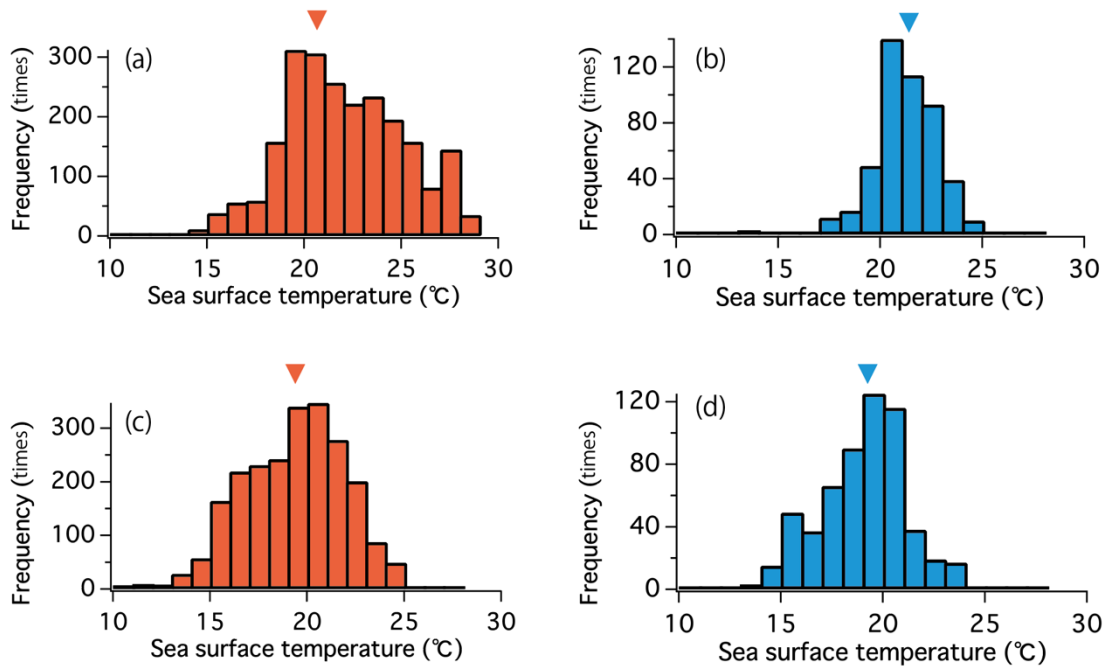


Fig. 3–4. Distribution of experienced sea surface temperature from 12 loggerhead and 4 green turtles during summer (May-October) and winter (November-April) season. (a) and (b) indicate summer experienced temperature in loggerhead and green, respectively. (c) and (d) indicate winter experienced temperature in loggerhead and green, respectively. Closed triangle is median value in each panel.

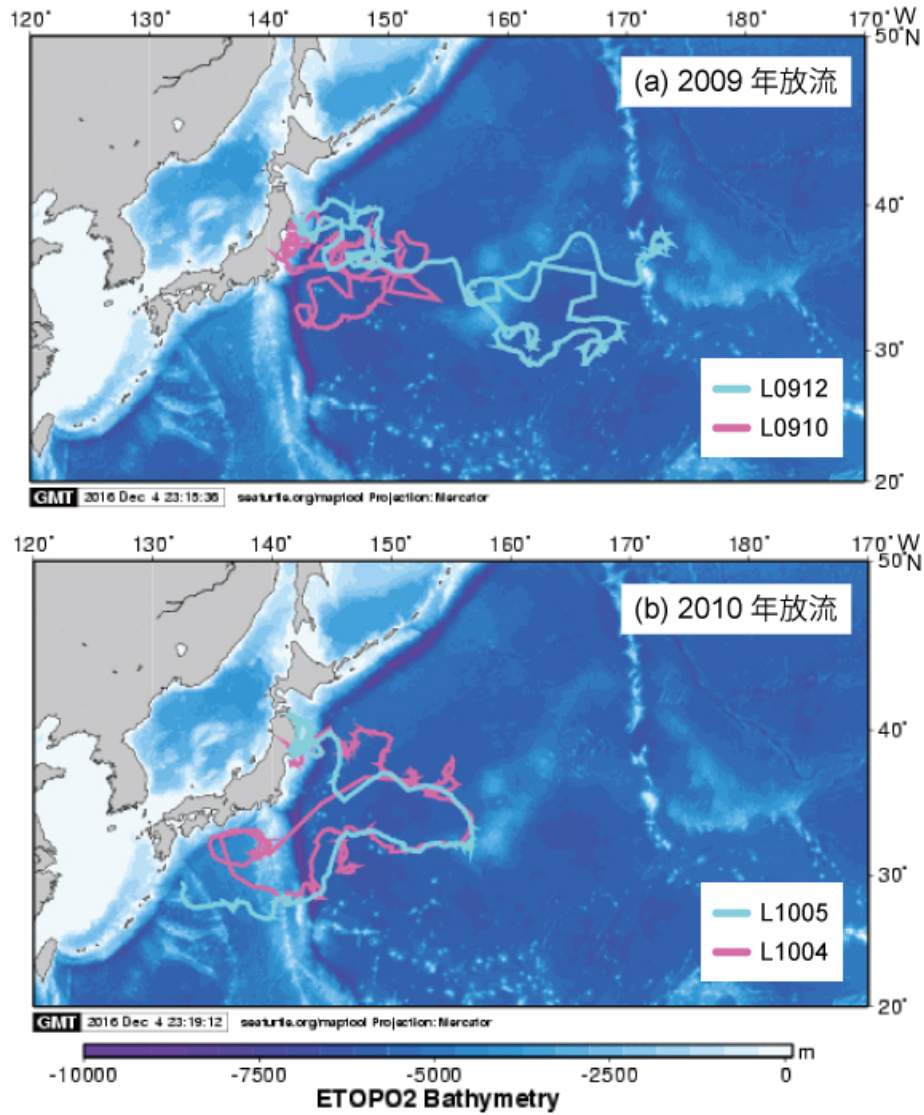
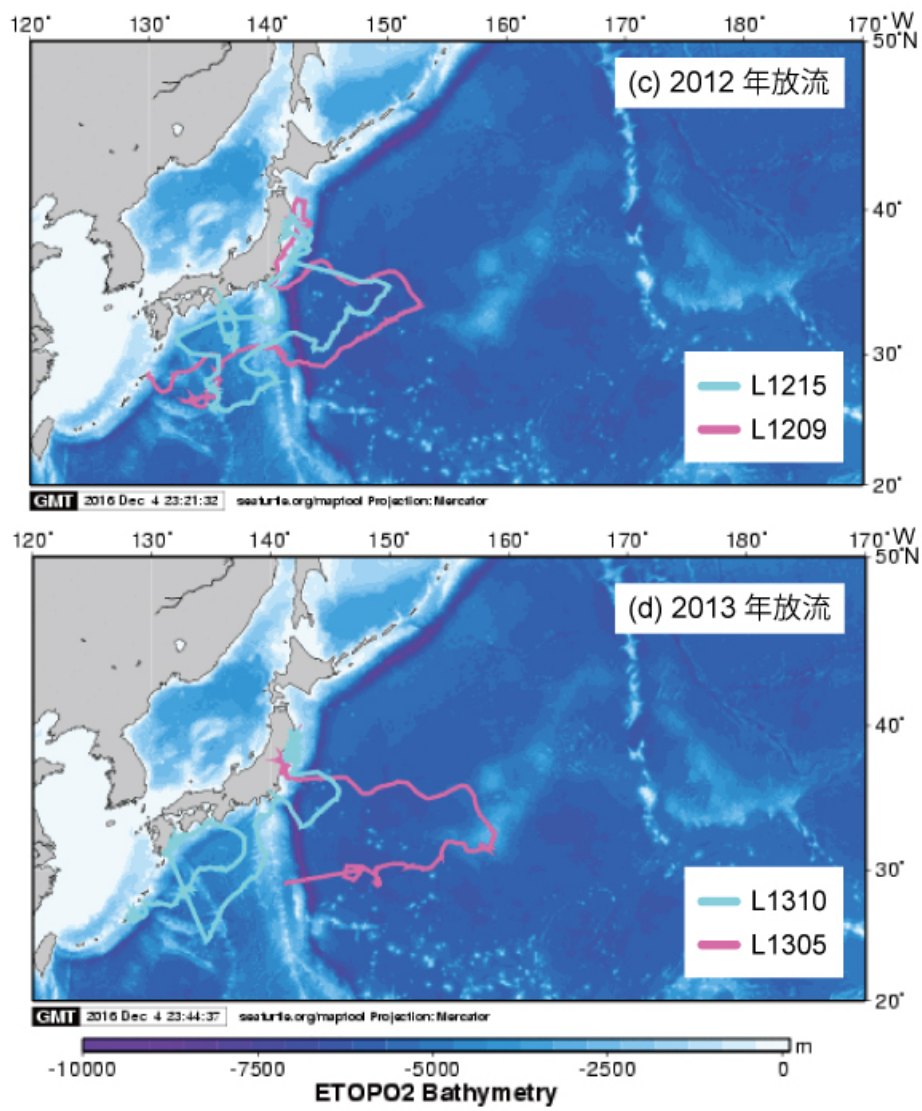
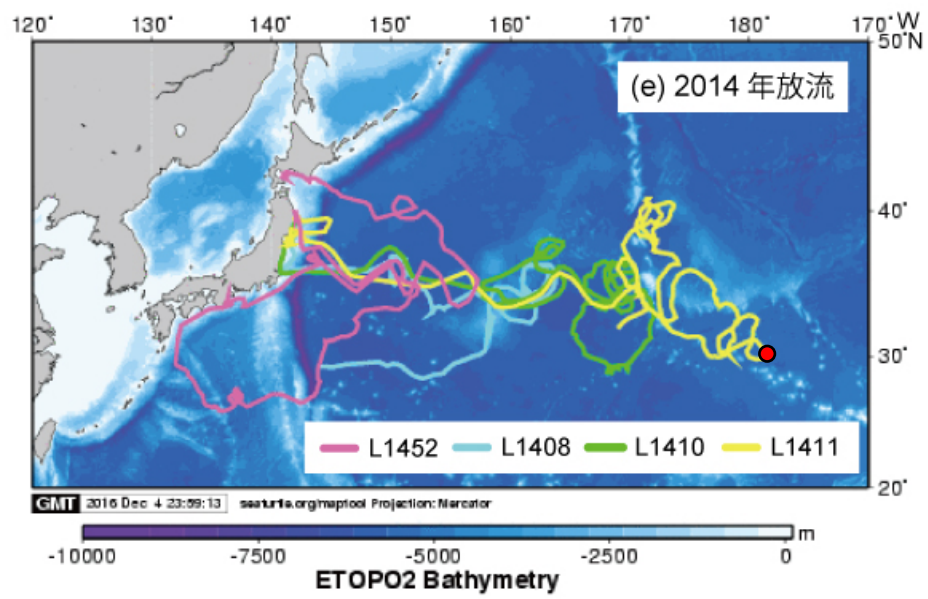


Fig. 3–5. Satellite tracks of 12 loggerhead turtles in western North Pacific. Each panel indicate the tracks of (a) L0912 and L0910, (b) L1004 and L1005, (c) L1209 and L1215, (d) L1305 and L1310, (e) L1408, L1410, L1411 and L1452.

(continued)



(continued)



Red circle indicates the farthest point from release point

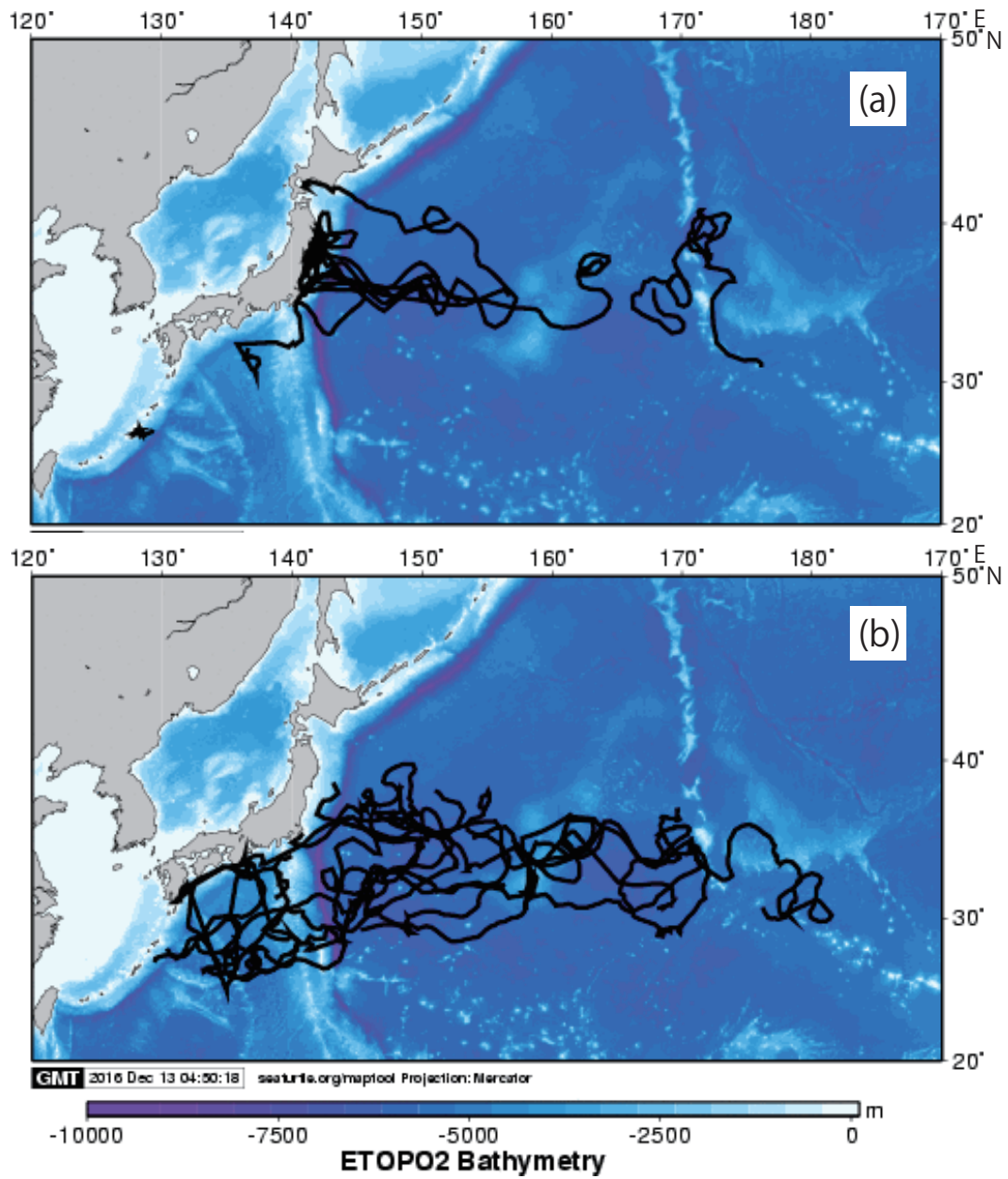


Fig. 3–6. Satellite tracks of 12 loggerhead turtles in western North Pacific during (a) summer and (b) winter.

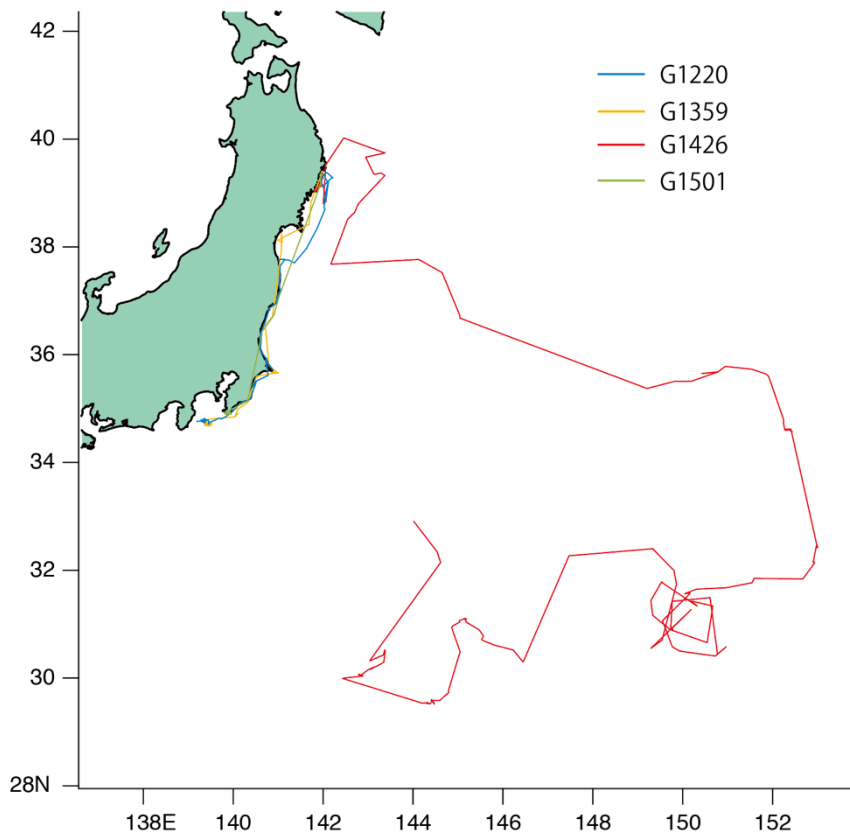


Fig. 3–7. Satellite tracks of 4 green turtles (G1220, G1359, G 1426 and G1501) in western North Pacific.

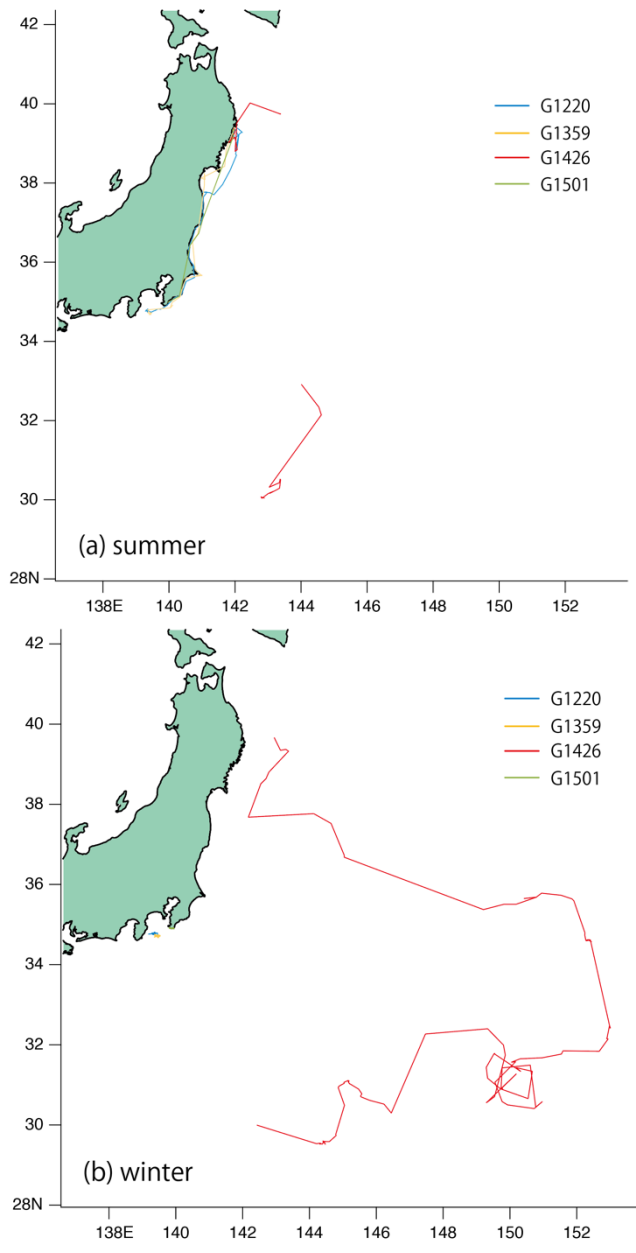


Fig. 3–8. Satellite tracks of 4 green turtles (G1220, G1359, G 1426 and G1501) in western North Pacific during (a) summer and (b) winter.

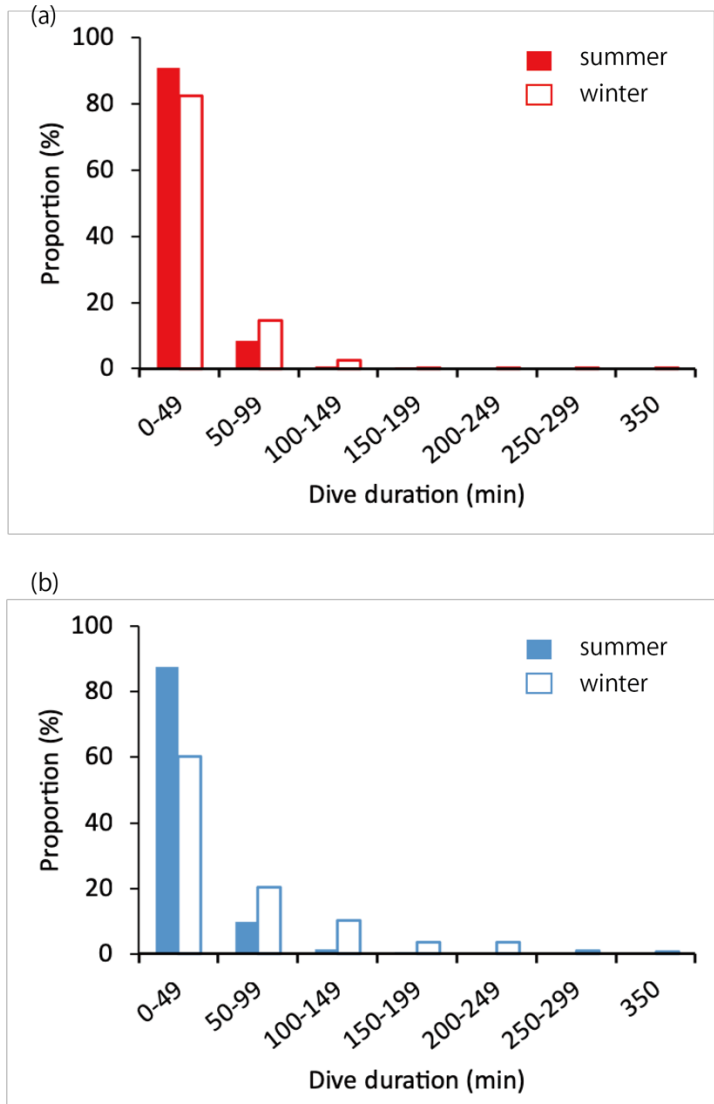


Fig. 3-9. Proportion of dive duration from (a) 12 loggerhead turtles and (b) 4 green turtles. Closed bars and open bars indicate dive durations in summer (May-October) and winter (November–April), respectively.

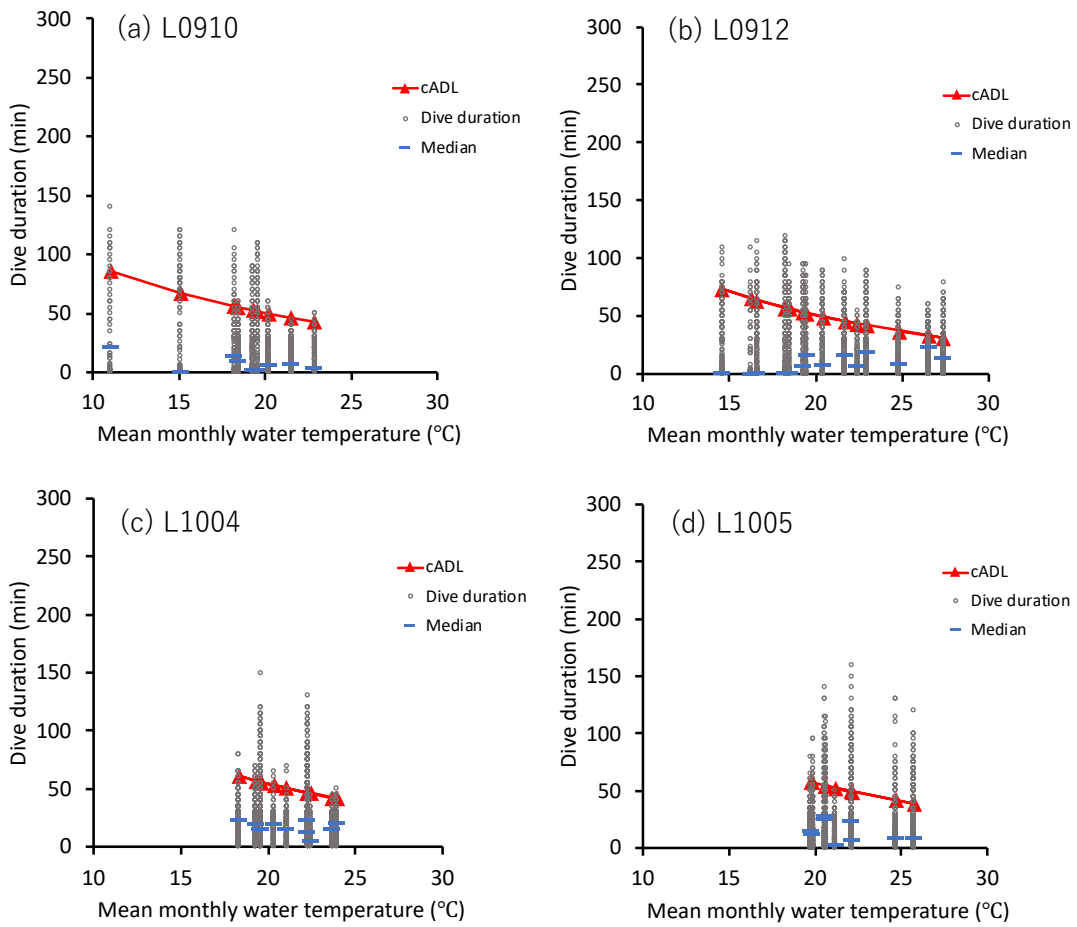
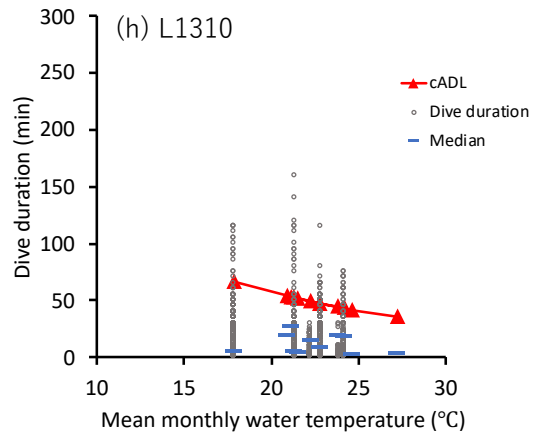
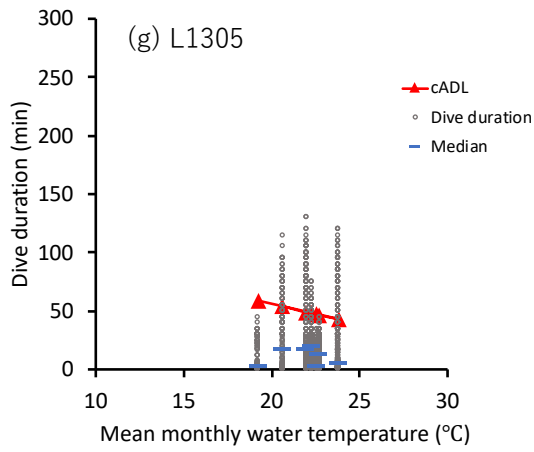
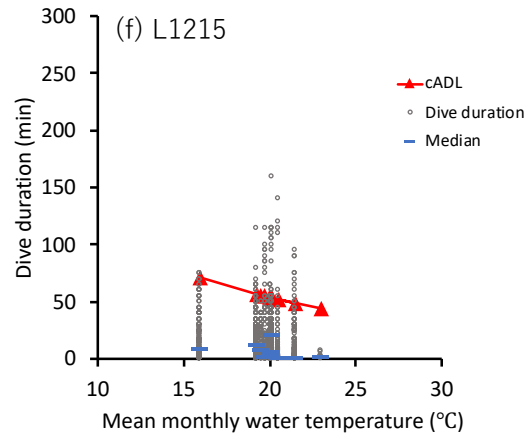
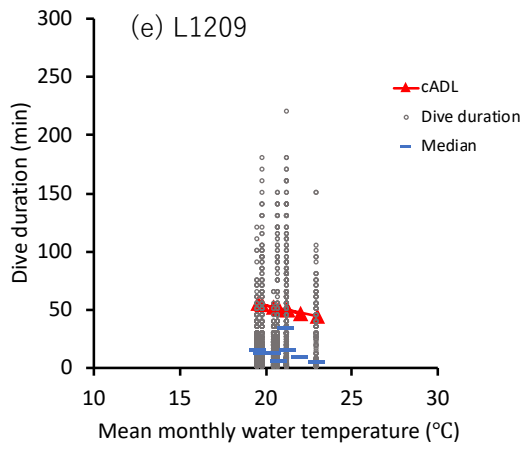
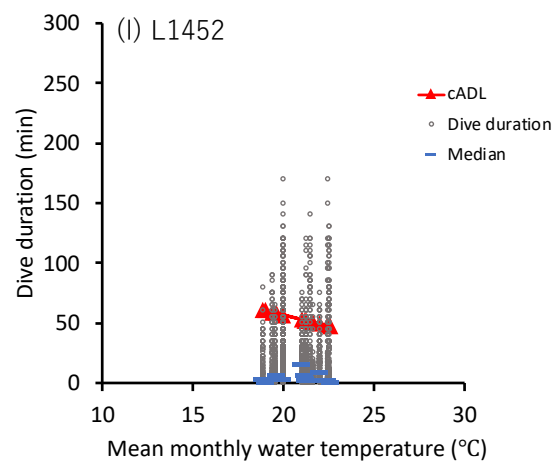
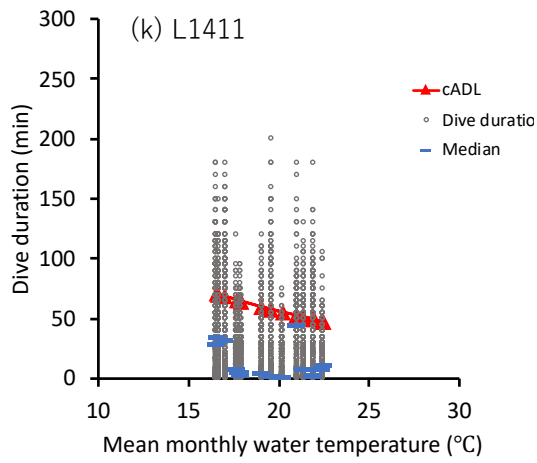
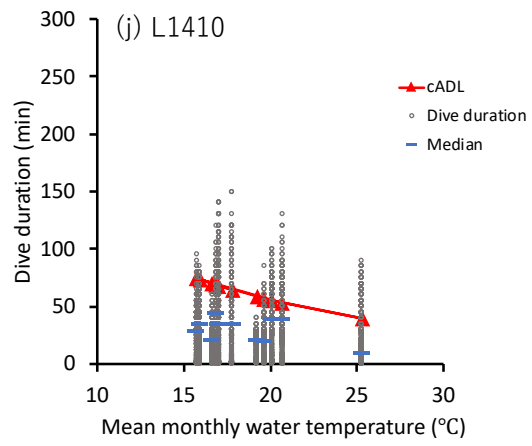
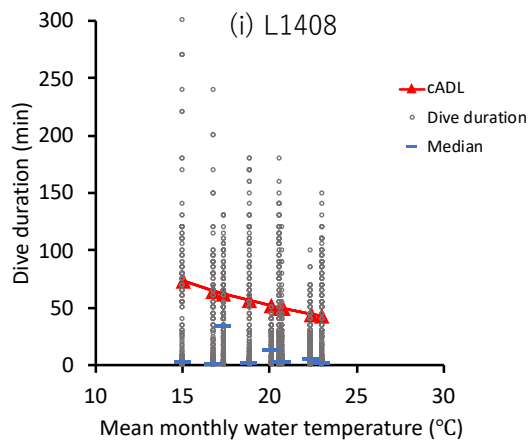


Fig. 3–10. The relationship among dive duration, experienced sea surface temperature (SST) and calculated aerobic dive limit (cADL) in each month of 12 loggerhead turtles ((a) – (e)). Closed triangles, open circles and blue bars shows cADL, dive duration, and median dive duration respectively.

(continued)



(continued)



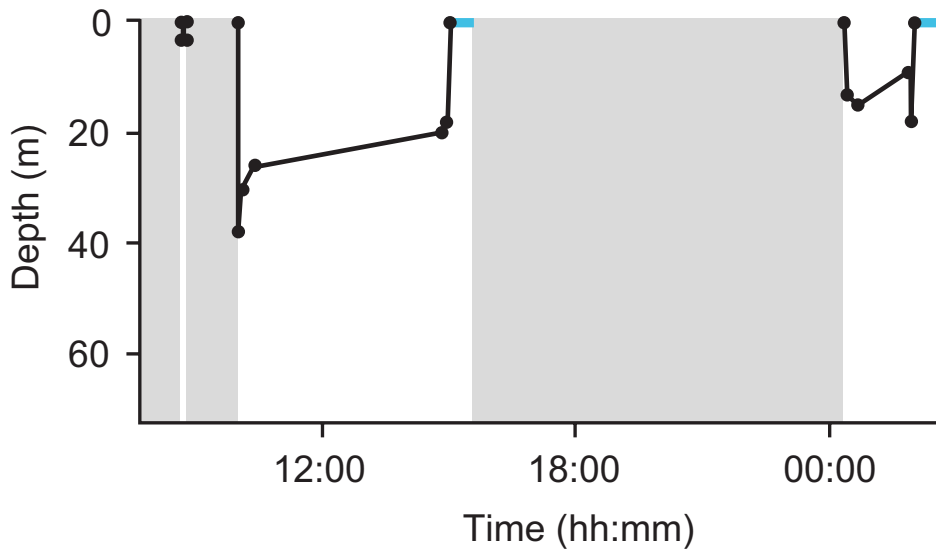


Fig. 3–11. Record of the longest dive profiles (300 min). The longest dive was recorded for turtle L1408 experiencing a sea surface temperature (SST) of 12.8°C in February. The pre- and post-dive periods are also indicated. After the 300 min dive, there was long post-dive surface time (28 min; indicated by blue lines). No dive profile data were transmitted during the shaded periods.

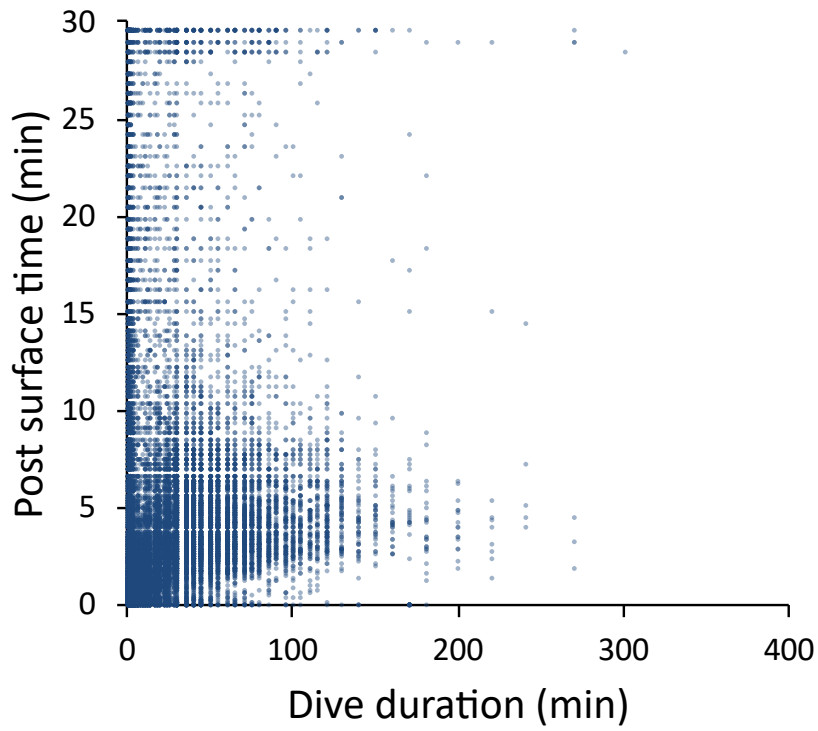


Fig. 3–12. The relationship between dive duration and post surface time of 4 loggerhead turtles (L1408, L1410, L1411 and L1452) released in 2014.

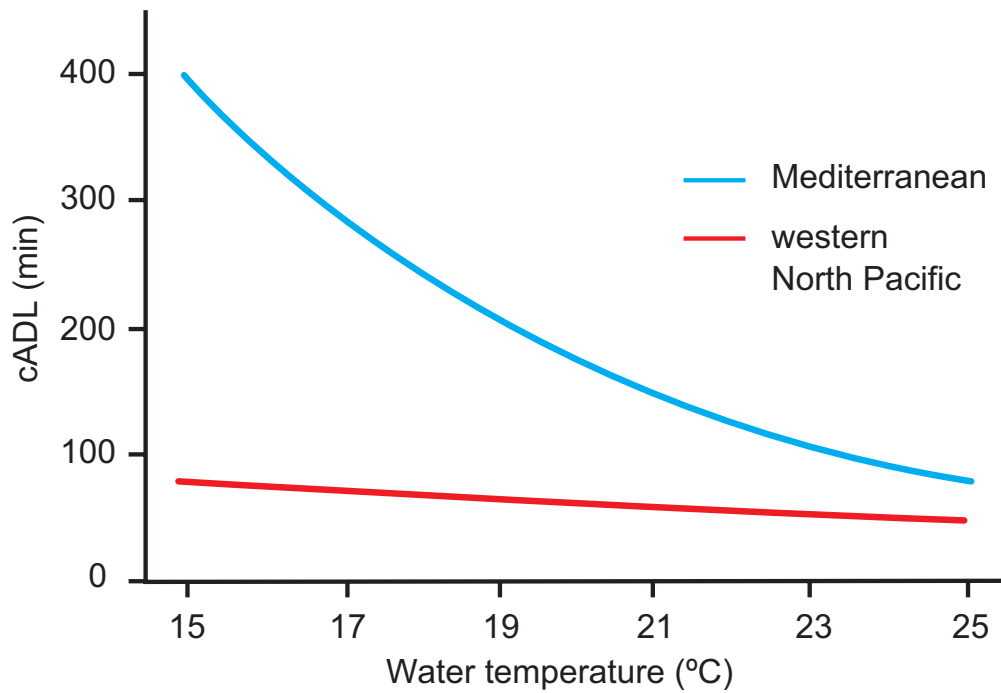


Fig. 3–13. Effect of water temperature on cADL estimated for loggerhead turtles in two populations. The blue line indicates the cADL of a turtle in the Mediterranean Sea (M_b 50 kg) from $\dot{V}O_2$ data in Hochscheid et al. (2004) and the red line indicated the cADL of a turtle in the western North Pacific (M_b 50 kg; present study).

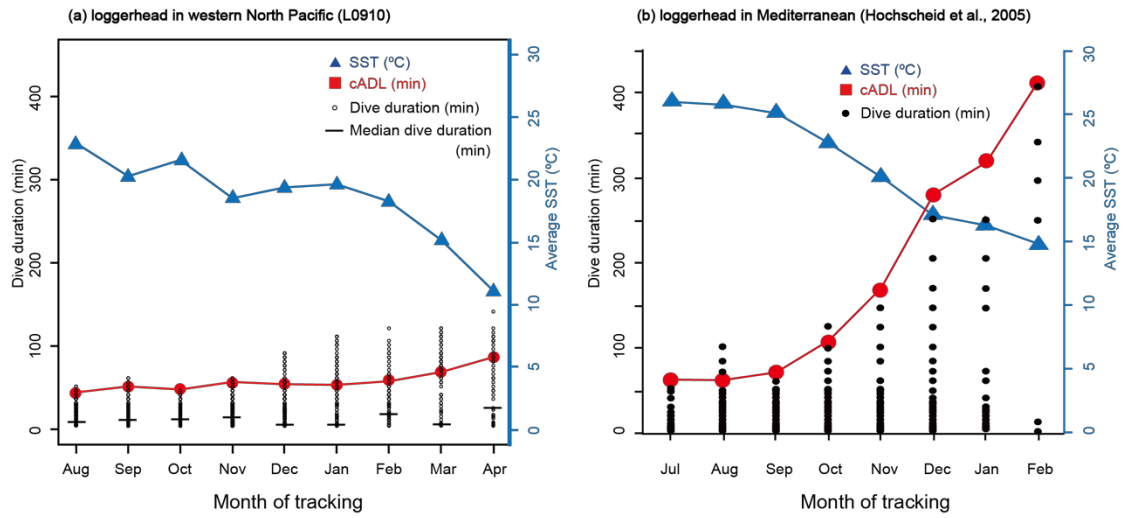


Fig. 3–14. Dive duration (open and closed circles), average sea surface temperature (blue triangles) and cADL (red circles) of a loggerhead turtles recorded in different month during the tracking periods between two populations (western North Pacific and Mediterranean (Hochscheid et al., 2005)).

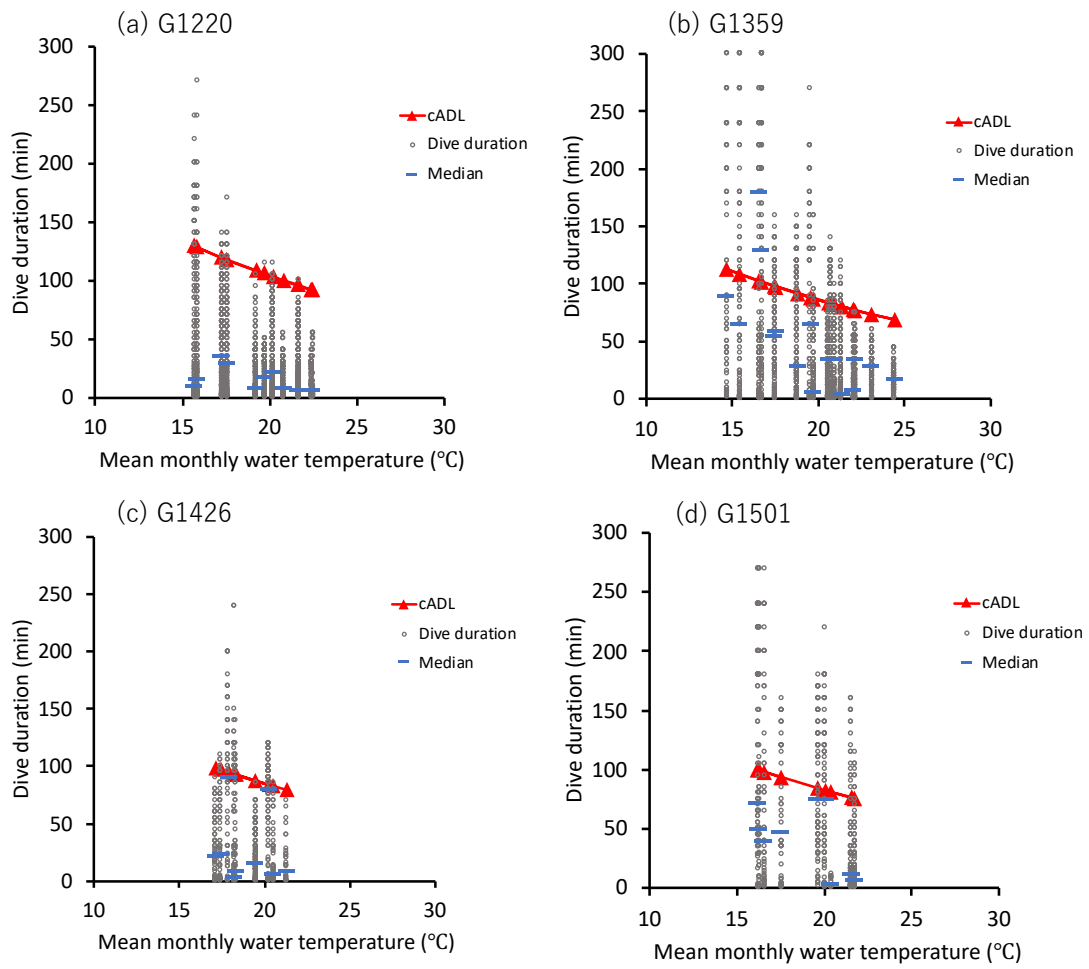


Fig. 3–15. The relationship among dive duration, experienced sea surface temperature (SST) and calculated aerobic dive limit (cADL) in each month of 4 green turtles (a-d). cADL is reference value using oxygen store of loggerhead turtle (Lutz and Bentley, 1985). Closed triangles, open circles and blue bars shows cADL, dive duration, and median dive duration respectively.

4. ウミガメの遊泳速度に影響を与える要因

4-1. 背景

水生動物は移動や採餌, 捕食者からの回避など, 目的によって様々な遊泳速度を示す. 例えば, 餌を捉えようとしているキングペンギン (*Aptenodytes patagonicus*) は, 一時的に 3 m s^{-1} の速度で泳ぐ (Ropert-Coudert et al., 2000) が, これは持続的な遊泳速度ではない. 獲物の追跡や捕食者からの逃避等を除く, 主に移動中に見られる持続的な速度を巡航遊泳速度と言う. Sato et al., (2007) によると, 体重が 0.5 kg の海鳥から $30,000 \text{ kg}$ の海棲哺乳類までの動物の巡航遊泳速度は, 体重に関わらず $1\text{--}2 \text{ m s}^{-1}$ という狭い範囲に収束していることが示されている. 詳細に検証すると, 海鳥と海棲哺乳類 (体重 $0.5\text{--}90,000 \text{ kg}$) の巡航遊泳速度は体重の 0.09 乗に比例していたが (Watanabe et al., 2011), やはり約 $1\text{--}2 \text{ m s}^{-1}$ の狭い速度範囲に収束している. これは, 水生動物が移動を目的として継続的に遊泳する際, 単位距離あたりを移動するのに必要なエネルギーコスト (Cost of transport: COT) が最も小さくなる速度 (最適遊泳速度) で遊泳しているからだと考えられている (Sato et al., 2009; Watanabe et al., 2011). COT は動物の移動効率を議論する際の指標であり, 移動にかかるパワーを遊泳速度で割ることによって求められる (Fig. 4-1a). 遊泳速度とパワーの曲線に引いた接線部分の速度が, 最適遊泳速度となる (Fig. 4-1a). 動物が一定の距離を進む時, 遊泳速度が高ければ抵抗によりコストが大きくなり, 低ければ移動に要した時間増加分の休止代謝コストが加算される. すなわち, 一定の距離を移動する水生動物にとっては, 速度が高くても低くてもエネルギーロスが大きく, 中くらいの速度 (最適遊泳速度) がエネルギーコストが最小となる (Fig. 4-1b).

最適遊泳速度とその時のエネルギーコストを具体的に推定するために, 遊泳中の動物にかかる力学的なエネルギーと生理的なエネルギーをそれぞれ計算して求める方法が考案されている (Sato et al., 2009). 例えば, 体重 30 kg のエンペラーペンギンが深度 400 m まで遊泳する時, 最適遊泳速度は休止代謝速度, 抵抗係数と表面積の積に左右される. 潜降時の体軸角度が浅ければ, 深度 400 m まで到達するのに時間を要するので合計のエネルギーコストが高くなるが, 最適遊泳速度は体軸角度にかかわらず $1.5\text{--}2.0 \text{ m s}^{-1}$ の間に収束する (Sato et al., 2009). そして, この速度はペンギン類の実際の巡航遊泳速度 ($1.8\text{--}2.3 \text{ m s}^{-2}$) と一致する (Sato et al., 2007). 他の水生動物でも, 抵抗係数と体の表面積の積, 休止代謝速度によって最適遊泳速度が左右されると考えられる.

爬虫類は、哺乳類や鳥類と比べて巡航遊泳速度とストローク（遊泳時に前肢を振り上げた後振り下ろす往復運動）の周波数が低い（Watanabe et al., 2011; Sato et al., 2007）。例えば、体重 32.0–94.5 kg のアカウミガメの巡航遊泳速度は水温約 20°C の環境下で 0.5–0.6 m s⁻¹ 程度であるのに対し（Narazaki et al. 2009, 2013），哺乳類や鳥類は 1–2 m s⁻¹ である。また、オサガメのストローク周波数は同程度の体重の哺乳類や鳥類の半分以下である（Sato et al., 2007）。休止代謝速度が低く抵抗係数が高い場合、その動物の最適遊泳速度は低くなると推察される（Fig. 4–2; Watanabe et al., 2011）。ウミガメ類が最適遊泳速度で遊泳していると仮定すると、哺乳類や鳥類よりも低い休止代謝速度と、高い抵抗係数を持っていることで遊泳速度が遅くなっている可能性がある。また、ウミガメ類のストローク周波数の低さも休止代謝速度に起因している可能性がある。Sato et al., (2009) では、体重と体長・体表面積・休止代謝速度の関係から、体重と最適遊泳速度・ストローク周波数の比例式を理論的に導き出し、実測値を一致していることをペンギン類 7 種を用いて検証した。したがって、ウミガメ類の巡航遊泳速度とストローク周波数は形態や代謝速度、抵抗係数等で理論的に説明できる可能性がある。第 2 章では、ウミガメ類の休止代謝速度を測定したが、鳥類や哺乳類ほど高いわけではなく一般的な外温動物に近い値を示した。従って、ウミガメ類の巡航遊泳速度やストローク周波数が哺乳類や鳥類と比べて低いのは、ウミガメ類の休止代謝速度に見合った速度で遊泳しているためだと考えられる。また、流線型に近い体を持つペンギン類とは形態が大きく異なり、ウミガメ類は甲羅を持ち遊泳時に高い抵抗がかかるために、巡航遊泳速度が低くなっている可能性もある（Fig. 4–2b）。

水生生物の移動にかかるエネルギーコストを定量的に見積もり、遊泳速度が決定される要因を明らかにすることは、その動物の移動様式やエネルギー収支を議論する上で重要な要素であり、ペンギン類やクジラ類、魚類では検証がなされてきた（e.g. Sato et al., 2007, 2009; Watanabe et al., 2019）。しかし、ウミガメ類の巡航遊泳速度やストローク周波数が決定される要因を定量的に検証した研究例はない。そこで本章では、まず、鳥類で構築されている遊泳時のエネルギーコストのモデル式（Sato et al., 2009）を改変し、ウミガメ類のモデル式を再構築した。第 2 章で求めたウミガメ類の休止代謝速度と、本章で行なう形態計測や野外での行動追跡実験から得られたデータとを用いて、ウミガメ類が様々な速度で泳いだ時にかかるエネルギーコストを推定した。エネルギーコストを最小とする速度を最適遊泳速度とし、野外追跡実験で実測した巡航遊泳速度が一致するか否かを検証した。さらに、ウミガメ類の体重と形態・休止代謝速度の関係式から導き

出される理論式と、体重と巡航遊泳速度・ストローク周波数の実測の関係式を比較検証した。最後に、ペンギン類の遊泳時にかかるエネルギーコストと比較することで、ウミガメ類の巡航遊泳速度がなぜ遅くなるのかを考察した。

4-2. 材料と方法

4-2-1. 野外調査

形態計測

野生のウミガメの前面投影面積、前肢の面積 (片腕)、参考値としてその他の形態 (胴回り、標準直甲長、前肢の長さ) を測定するために、2005–2019 年の 6–10 月に岩手県大船渡市から宮古市の海域に設置された定置網で混獲されたアカウミガメとアオウミガメを用いて写真撮影と形態計測を行なった (Fig. 4-3)。2014 年以前のデータは研究室に蓄積されていたものを利用した。10cm×10cm のスケール板と共に、ウミガメの左前肢と前面投影部を撮影し、Photoshop (Adobe Systems, Inc., San Jose, CA, USA) を用いてそれぞれの面積を算出した (Fig. 4-3ab)。また、前肢の付け根から先までを翼長とし、巻尺を用いて長さを測定した (Fig. 4-3c)。加えて、甲羅の先端から後端までの長さ (標準直甲長: straight carapace length, *SCL*) をノギスで、最も甲羅の幅が太い部分の 1 周の長さ (=胴回り; *m*) を巻尺で測定した (Fig. 4-3d)。ウミガメの形態 (*SCL*, 胴回り, 前面投影面積, 前肢の面積, 前肢の長さ) と体重 (*BM*: kg) との関係式を種ごとに算出した。

行動記録計を用いた野外での行動追跡

2010 から 2019 年 (2014 年以前のデータは、研究室に蓄積されたものを使用) の 7–10 月にかけて、三陸沿岸域の定置網にて生きたまま混獲されたアカウミガメとアオウミガメにリトルレオナルド社製の行動記録計 (W1000–3MPD3GT: 直径 26 mm, 長さ 166 mm, 重さ 132 g) を装着した (Table 4-1, Fig. 4-4)。行動記録計には、圧力、温度、加速度、地磁気のセンサーと対水速度を記録するプロペラが搭載されている。これらのセンサーによって、ウミガメ類が滞在した深度、環境温度、3 軸 (左右方向、前後方向、背腹方向) の加速度と地磁気、遊泳速度の記録を得た。本章では、ウミガメ類の滞在深度、環境温度、3 軸地磁気、遊泳速度を 1 秒ごとに、3 軸加速度を 1/32 秒 (2012 年以前) もしくは 1/16 秒 (2013 年以降) ごとに記録するように設定した。深度センサーは最大 1000

mまで測定でき、分解能は0.24 mである。また、温度、地磁気、加速度センサーの測定範囲はそれぞれ、 $-20\text{--}25^{\circ}\text{C}$ 、 $\pm 2.0 \times 10^{-5}$ nT、 ± 49.0 m s⁻²である (Narazaki et al., 2009)。

本研究で使用した行動記録計は、動物に搭載した後、データを取得するために回収する必要がある。一度放流したウミガメを再度捕獲することは困難であるため、本研究では時限式切り離しシステム (Watanabe et al., 2004) を採用した。既往研究 (Narazaki et al., 2009, Nakamura et al., 2015) に従い、行動記録計は時限式切り離し装置 (リトルレオナルド社製) および VHF 発信機 (Advanced Telemetry System 製) とともに浮力材に固定した。装置を埋め込んだ浮力材を「タグ」とし、空中重量 450g 以下 (ただしクリッターカムを使用した 2007 年と 2008 年は 2 kg 以下) となるように作成した (Fig.4-4a)。これに加えて、2013 年度以降は人工衛星対応型電波発信器 (SPOT5 ないし SPOT6: Wildlife Computer 製) も記録計回収のためにタグ内に固定した。タグは放流後 1-7 日後にウミガメから切り離されるように設定した。タグ装着による浮力変化や抵抗の増加が、動物の行動に影響を及ぼす可能性がある。本章で使用したタグはわずかに正となる浮力を持ち、背甲の表面に合わせた形状のものを作成し、浮力や抵抗をできるだけ小さくするように努めた。Narazaki et al., (2009) に従って、ウミガメにタグを装着した。初めに、背甲にメッシュ状のプラスチックネットを 5 分硬化型エポキシ接着剤で固定した。次に、タグと時限式切り離しタイマーとを接続した。最後に、結束バンドを使って、タグをプラスチックネットに取り付けた。実験個体は国際沿岸海洋研究センターの屋外水槽 (1-3 t) で混獲後 1 週間-1 ヶ月程度飼育したあと、大槌湾周辺海域 (大槌湾、船越湾、釜石湾) から放流した (Table 4-1, Fig. 4-5)。

放流後、ウミガメから切り離されて海面に浮上したタグは、VHF 受信機 (八重洲受信機、あるいは ATS 受信機) と指向性のある 3 エレメント八木アンテナを用いて VHF 発信機の信号強度が強い方向を調べ、チャーターした船でタグの浮かぶ現場に向かい回収した。2013 年以降は、初めに SPOT5 あるいは SPOT6 から発信された電波を元に得られた位置情報をアルゴスシステムのウェブサイト (<http://www.argos-system.org/>) で確認したあとに、八木アンテナで VHF 発信機の信号を確認しながら回収した。2010 年から 2019 年までに 44 個体 (アカウミガメ 24 個体、アオウミガメ 20 個体) の放流を行い、そのうち 42 個体 (アカウミガメ 23 個体、アオウミガメ 19 個体) に装着した記録計を回収した。そのうち、記録時間が 12 時間以上かつ記録計のデータ (対水速度、3 軸加速度、3 軸地磁気、深度、水温) が正常に記録され、3 次元の移動経路を作成できたアカウミガメ 16 個体、アオウミガメ 9 個体分を本章の解析に用いた (Table 4-1)。

4-2-2. 行動データの解析手順

プロペラの回転数と装着角度の補正

遊泳速度は、行動記録計前方のプロペラが回転することで計測される。プロペラの回転数と遊泳時の対水速度には強い相関関係があり (Akamatsu et al., 2002, Kawabe et al., 2004) , 回転数から遊泳速度を推定する回帰式を算出するために速度補正実験を行った。速度補正実験では、記録計を深度約 50 m より電動リールで引き上げるのに要した時間から、対水速度を計算し、その時のプロペラの回転数と照合することで回帰式を導いた。ただし、この関係式はプロペラの回転面に対してまっすぐに流れが当たっている時を想定している。行動記録計をウミガメに装着する際、ウミガメと行動記録計の間において、ヘディング (Y 軸回転) 角とピッチ (X 軸回転) 角にわずかなずれが生じ (Fig. 4-6a) , ウミガメの遊泳速度よりも過小評価した値を記録してしまう可能性がある。そこで、プロペラの回転数から求めた対水速度に、行動記録計の取り付け角度を考慮することで遊泳速度を算出した。ロール角は、ずれても影響がないため本章では考慮しないこととする。同時に装着するビデオカメラの取り付け角度を調節する際、行動記録計とウミガメの正中線との間にわずかなヘディング角のずれ h (°) が生じるが、ロガー装着時における真上からの写真から h (°) を求めた。また、ウミガメを水平面においた時の体軸角度と行動記録計のピッチ角とのずれ p (°) を行動記録計の背腹方向の重力加速度から求めた (Fig. 4-6 b) . ウミガメが動いた距離を 1 とすると、行動記録計が測定する対水速度は $\cos p \cosh$ と表される (Fig. 4-6 b) . 行動記録計が動いた距離の分プロペラが回転しているはずなので、本当のウミガメの遊泳速度 (以下: 真の遊泳速度とする) は、プロペラの回転数から求めた対水速度 : $\cos p \cosh$ = 真の遊泳速度 : 1 であり、

$$\text{真の遊泳速度 (m s}^{-1}\text{)} = \frac{\text{プロペラ回転数から求めた対水速度 (m s}^{-1}\text{)}}{\cos p \cdot \cosh} \quad (\text{式 4-1})$$

と導くことができる。本章では (式 4-1) で得られた値を、ウミガメの遊泳速度 (対水速度) として解析に用いた。また、行動記録計の測定限界 (プロペラが回転し始めるストールスピード) である 0.19 m s^{-1} 以下の値は解析からは除外した。

直線度 (SI) の算出

回収した行動記録計から得られた時系列データは、解析ソフト Igor Pro (version 6.36;

WaveMetrics Inc., Portland, OR, USA) を用いてグラフ化して解析した (Fig. 4-7) . 本章では, 遊泳速度, 潜水深度, 3 軸加速度および 3 軸地磁気のデータを用いて, 既往研究 (Narazaki et al., 2009, Nakamura et al., 2015) の方法に従って, 個々のウミガメの 3 次元移動軌跡を計算した. 行動記録計の加速度センサーは, 水中でのストロークなどによる動的加速度と重力に由来し, 姿勢角の変化を示す静的加速度の両方を記録している. 本章に用いたウミガメの巡航遊泳時における加速度の時系列データ (Fig. 4-8a) から求めたパワースペクトル密度を調べると, 0.25 Hz 付近にピークが見られ, 0.2 Hz 付近が谷となっていた (Fig. 4-8b) . したがって, パワースペクトル密度の谷となる周波数よりも高いものはストロークなどに由来する加速度変動の高周波成分である動的加速度, 低いものは姿勢変化に由来する加速度変動の低周波成分である静的加速度とみなし, それぞれの個体における周波数の谷の部分参照しながらローパスフィルターを用いてこれらを分割した (Fig. 4-9) . その後, 1 秒毎の潜水深度, 遊泳速度, 3 軸の静的加速度, 3 軸地磁気と Igor 上で作動する 3 次元経路計算構築マクロによって毎秒の進行方向や姿勢角を算出し, それにプロペラで測定した対水速度を足し合わせて 3 次元経路を算出した (Mitani et al., 2003; Wilson et al., 2007; Shiomi et al., 2008) . さらに, ウミガメの遊泳速度やはばたき周波数を求める際, ある程度直線的に泳いでいる部分を解析に用いるために, 潜水ごとの直線度 (Straight index: *SI*) を求めた (Benhamou, 2004, Narazaki et al., 2009) . *SI* とは, 潜水のはじまりと終わりの 2 地点区間を直線で結んだ水平距離を, 実際にウミガメが泳いで移動した距離で除して算出された指標で, どの程度まっすぐ泳いでいたのかを示す (Fig. 4-11). *SI* は 0-1 の値をとり, 1 に近いほどウミガメは直線的に移動したと解釈できる (Zar, 1998) . 本章では, *SI*=0.7 以上を示した潜水を移動目的であるとみなして解析した.

巡航遊泳速度とはばたき周波数の算出

ウミガメ類の巡航遊泳速度とはばたき周波数は, 潜水時に水平方向に泳いでいる部分から抽出した. ウミガメ類の潜水は大きく分けて 5 つの形に分類され, 移動や休息等目的が異なると推察されている (Houghton et al., 2002). 移動を目的とする場合, ウミガメは中性浮力となる深度まで潜水し, 浮力調節にかかるエネルギーコストを小さくしていると考えられている (Minamikawa et al., 2000) . アカウミガメとアオウミガメの巡航遊泳速度とはばたき周波数を測定するために, まずは, 30 秒以上かつ深度 3m 以深で過ごしている部分を 1 つの潜水として定義した. 潜降あるいは浮上時における動物の遊泳速

度とはばたき周波数は、その個体が持つ浮力の影響により変化する (Sato et al., 2002) . 行動記録計より得られた深度データのうち、潜水開始から潜降が終わる時点までを潜降、連続的な浮上を開始されてから潜水終了までを浮上とした。潜降と浮上の間の深度変化が少ない部分を潜水の底部とし、ウミガメが中性浮力となる深度で水平方向に泳いでいるとみなした (Fig. 4-10) . 10 秒以上続いた潜水底部の遊泳速度を平均し、1 潜水ごとの巡航遊泳速度 (m s^{-1}) を求めた (Fig. 4-10) . 加えて、潜水底部の動的加速度からウミガメのはばたきに由来する加速度を抽出し、はばたいた回数を算出した。はばたいた数を潜水底部の時間で除することで、潜水底部のはばたき周波数を 1 潜水ごとに求めた。従来のウミガメ類におけるバイオロギング手法では、放流直後のストレスによる異常行動を除外するために、放流後数時間から 6 時間ほどのデータを解析から除外する対策がとられている (Hazel et al., 2009, Thomson et al., 2012) . 本章でも、放流後すぐは遊泳速度が速くなる個体が多く、6-12 時間ほど経過すると遊泳速度が安定していたことから、放流後 12 時間以内のデータは解析から除外した (Fig. 4-7) . 行動記録計に搭載されている温度センサーから得られたデータのうち、放流後 12 時間を除き装置が個体から切り離されるまでの水温の平均値をその個体の経験水温とした。

4-2-3. 抵抗係数 (C_d) の推定

抗力 (D) とは、物体が流体の中を進む時に進行方向の反対方向へ向かって働く力であり、遊泳時のエネルギーコストを左右する要素の 1 つである。野生下の水生動物の抗力を調べる際、水平方向の移動時に前肢や後肢を動かすことなしに惰性で進んだ時 (グライディング時) の速度の減速率から求める手法が考察されている (Watanabe et al., 2006) . ウミガメがクラゲ類を捕食していると推定される部分は、一時的に水平方向のグライディングが見られる。その部分を無作為に抜き出し、Watanabe et al., (2006) に従って、速度の減速率から抗力を求めた (Fig. 4-12) . 抗力 (D) は、減速率を示す以下の式から求められる。

$$D = m_{\text{turtle}} m_e (U_t - U_{t+1}), \quad (\text{式 4-2})$$

m_{turtle} はウミガメの体重 (kg) , m_e はウミガメの遊泳時に体表にまわりついて一緒に移動する水を考慮するための乗数であり、体の長さとの最大幅の比を表す Fineness ratio 依存する。従って、水中を動く物体は、ウミガメ (m_{turtle}) に加えて共に移動する水の割合

(m_e) を掛け合わせて $m_{\text{turtle}}m_e$ と表される。本章では Fineness ratio が 5.0 の長楕円形の動物を想定された $m_e=1.06$ を用いた (Skrovan et al., 1999; Miller et al., 2004, Watanabe et al., 2006) . U はウミガメの遊泳速度 (m s^{-1}) であり, U_t と U_{t+1} は t および $t+1$ 秒間の時点における遊泳速度 (m s^{-1}) を示す. 抗力 (D) は, 流体 (海水) の密度 (ρ_{water}) に動物の前面投影面積 (S) と速度 (U) の 2 乗をかけた式と比例関係にある. したがって,

$$D = \frac{1}{2}C_d\rho_{\text{water}}SU^2, \quad (\text{式 4-3})$$

と表される. C_d は抵抗係数と呼ばれ, どの程度体が流線型かによって左右される. C_d は (式 4-3) より

$$C_d = 2D/(\rho_{\text{water}}SU^2), \quad (\text{式 4-4})$$

と書き換えることができる. D は (式 4-2) から求めた値を, 海水の密度 ρ_{water} は 1027 (kg m^{-3}) とした. S (m^2) は行動記録計部分も含めたウミガメの前面投影面積である. C_d は個体の前面投影面積だけでなく, 装着したタグの面積にも左右されることが知られている (Todd Jones et al., 2013) . そのため, 装着したロガーと個体の面積を足し合わせ値を前面投影面積 (S) とし, C_d を推定した. それぞれの個体にとりつけた機器は (Table 4-2) に示した. 別の実験の都合上, 一部の個体には行動記録計以外の機器 (人工衛星対応型電波発信器, 全天球カメラ) も装着した (Fig. 4-4c) . 水平グライディング部分を各個体 3-11 個ずつ無作為に抜き出し, 各個体の C_d を推定した (Table 4-2) .

4-2-4. 単位距離あたりのエネルギーコスト推定

本章では, ウミガメ類の単位距離あたりの移動コストを調べるために, エンペラーペンギンを想定して作られたエネルギーモデル (Sato et al., 2009) を参考にウミガメのエネルギーコストのモデル式を再構築した (式 4-5, Appendix 4-1) .

$$\frac{E_V}{\varepsilon_p \varepsilon_A} + M_V = \left(\frac{\rho_w \lambda C_D S U^2}{2} \right) \frac{H}{\varepsilon_p \varepsilon_A} + \frac{kH}{U}. \quad (\text{式 4-5})$$

E_V (J) は力学的エネルギー, M_V (J) は生理的なエネルギーコスト, ε_p は筋肉の動きを前方

の推進力に変換する推進効率, ε_A は化学エネルギーを筋肉の仕事に変換する効率, ρ_w は海水の密度 $1027 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$, λ は鰭を動かして遊泳する時とグライディングをする時の抵抗係数の比 (Hind and Gurney 1997), k は休止代謝速度 (W), H (m) はウミガメが中性浮力で水平方向に移動した距離である. (式 4-5) は, ウミガメが中性浮力で水平方向に H (m) 進む時にかかるエネルギーコストを示す (Fig. 4-13c). ε_p , ε_A , λ は, ペンギン類のエネルギーコストを推定した先行研究 (Sato et al., 2009) と同様に, それぞれ 0.85, 0.17, 0.58 とした (Hind & Gurney 1997). ウミガメ類の抵抗係数 C_d は行動記録計から求めた推定値 (Table 4-2) を, 前面投影面積 S (m²) は写真撮影を行って計算し, 移動距離 H は Sato et al., (2009) と条件を合わせるために 400 (m) とし, 休止代謝速度 k (W) は第 2 章の (式 2-12, 2-13) を変換して計算した. これらの値を用いて, それぞれの速度でかかるエネルギーコストを (式 4-5) から個体ごとに算出し, 単位距離あたりのエネルギーコストが最も低くなる速度を最適遊泳速度とした (Fig. 4-13c).

推定されたウミガメ類の最適遊泳速度と, 行動記録計を用いた野外放流実験で得られた実測の巡航遊泳速度から, ウミガメ類が最適遊泳速度で遊泳しているかを検証した. また, ウミガメ類の休止代謝速度 k や抵抗係数 C_d , 表面積 S をエンペラーペンギンの既往研究値と入れ替えることによって, ウミガメ類の最適遊泳速度の遅さは何に起因するかを調べた.

4-2-5. ウミガメ類の体重と最適遊泳速度・はばたき周波数の関係

(式 4-5) を遊泳速度 U で微分すると, エネルギーを最小化する速度である最適遊泳速度 U_{opt} が得られる (式 4-6, 7).

$$\begin{aligned} \frac{d(E_V/\varepsilon_p\varepsilon_A + M_V)}{dU} &= \frac{\rho_w\lambda C_D S H}{\varepsilon_p\varepsilon_A} U + k H U^{-2} \\ &= 0 \end{aligned} \quad (\text{式 4-6})$$

すなわち,

$$U_{\text{opt}} = \left(\frac{\varepsilon_p\varepsilon_A k}{\rho_w\lambda C_D S} \right)^{1/3}. \quad (\text{式 4-7})$$

(式 4-7) の ε_p , ε_A , λ , ρ は体重に依存しない定数である (Hind and Gurney 1997). ウミガメの休止代謝速度 k は体重の 0.83 乗に比するとされ (e.g. Southwood et al., 2003, Darveau & Jones 2003a, Enstipp et al. 2016), ある程度のレイノルズ数の範囲では C_d は-

1/5 乗に比例すると推定されている (Vogel 1994) . レイノルズ数とは、流れのスケール効果の特徴付ける無次元数であり (Vogel 1994) , LU/ν と表される. L は動物の体長 (m) である. また, ν は水の動粘性 ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) であり体重には依存しない. 体長 L と表面積 S が体重の α 乗, β 乗にそれぞれ比例する時, (式 4-7) から以下の最適遊泳速度 U_{opt} の比例式が得られる.

$$U_{\text{opt}} \propto (BM^{0.83} / BM^\beta (BM^\alpha U_{\text{opt}})^{-1/5})^{1/3}. \quad (\text{式 4-8})$$

α と β は, 本章で測定する形態 (SCL , 前面投影面積) と体重の関係式から得られた指数を用いることとする. ウミガメ類の巡航遊泳速度が体重の何乗に比例するのかを (式 4-11) を用いて推定し, 野外放流実験で得られた体重と巡航遊泳速度の関係式と比較した.

次に, ウミガメ類の前肢のはばたき周波数が体重の何乗に比例するかについて検証した. はばたき周波数とは前肢を振り下げた後に振り上げるのに要する周期の逆数である. 前肢を動かす周期は, 前肢が往復する距離を前肢を動かす速度で除したものである. すなわち, (はばたき周波数) = $1 / (\text{はばたき周期}) = (\text{前肢の往復速度}) / (\text{前肢の往復距離})$ と表される. 往復距離は長さの指標であり, BM の 1/3 乗に比例することが予測される. すなわち,

$$(\text{はばたき周波数}) \propto (\text{前肢の往復速度}) BM^{1/3} \quad (\text{式 4-9})$$

と表される. 前肢の往復速度は, ウミガメにかかる抵抗と推進力の関係に着目して次のように考える. 等速直線運動で遊泳するウミガメは抵抗と推進力が釣り合う. 抵抗は遊泳速度の 2 乗に比例して増加するため, 推進力も前肢を動かす速度の 2 乗に比例していると考えられる. 従って, 遊泳速度 U と前肢を動かす平均速度は比例関係にあると推察され,

$$U \propto (\text{前肢の往復速度}) \quad (\text{式 4-10})$$

と表される. (式 4-9) と (式 4-10) より,

$$(\text{はばたき周波数}) \propto U BM^{-1/3}. \quad (\text{式 4-11})$$

最適遊泳速度が体重の γ 乗に比例すると仮定すると、最適なはばたき周波数と BM の関係式として以下の (式 4-12) が得られる。

$$\text{最適はばたき周波数} \propto BM^\gamma BM^{-1/3}. \quad (\text{式 4-12})$$

γ は (式 4-8) から求めた。ウミガメ類のはばたき周波数が BM の何乗に比例するかを求めるとともに、野外における実測値と比較を行なった。

4-2-6. 統計

アカウミガメとアオウミガメの体重と形態 (SCL , 胴回り, 前面投影面積, 前肢の面積, 前肢の長さ) を, 説明変数である体重と応答変数である形態の誤差を考慮した上で比較するため Major axis estimation による回帰分析を行い, 95%信頼区間, 相関係数の算出を行なった。算出には統計ソフト R (R project, ver. 3.6.1) を使用した。アオウミガメとアカウミガメの体重とそれぞれの形態 (SCL , 胴回り, 前面投影面積, 前肢の面積, 前肢の長さ) に差があるかどうかは, 共分散分析 (analysis of covariance: ANCOVA) を用いた。体重を共変数とし, それぞれの形態 (SCL , 胴回り, 前面投影面積, 前肢の面積, 前肢の長さ) と行動 (巡航遊泳速度, はばたき周波数) に種差があるか否かの解析を行なった。説明変数である体重と応答変数である行動の誤差を考慮した上で比較するために, Major axis estimation による回帰分析を行なった。巡航遊泳速度・はばたき周波数と体重の傾きの推定値と実測値の検定は SMATR パッケージを用いて行なった (Warton et al., 2006)。本章で行なった検定の有意水準はすべて $p < 0.05$ とした。回収した行動記録計から得られたデータは, 解析ソフト Igor Pro 6.37 (WaveMetrics 社製, Portland, OR, USA) を用いてグラフ化した後に解析した。

4-3. 結果

4-3-1. 形態計測

アカウミガメ 404 個体 (BM :14–109 kg), アオウミガメ 144 個体 (BM :7–104 kg) から胴回り (m) の記録を, アカウミガメ 415 個体 (BM :14–109 kg), アオウミガメ 150 個

体 ($BM:7-104$ kg) から標準直甲長 ($SCL: cm$) の記録を得た。そのうち、アカウミガメ 17 個体 ($BM:14-97$ kg) とアオウミガメ 5 個体 ($BM:9-84$ kg) から前面投影面積 (m^2) を、アカウミガメ 19 個体 ($BM:14-97$ kg) とアオウミガメ 5 個体 ($BM:9-84$ kg) から前肢の長さ (m) を、アカウミガメ 19 個体 ($BM:14-97$ kg) とアオウミガメ 5 個体 ($BM:9-84$ kg) から胸ビレの面積 (m^2) の記録を得た (Table 4-3)。 BM を共変量とし、ANCOVA を用いてアカウミガメとアオウミガメの形態 (胴回り, SCL , 前面投影面積, 前肢の面積, 前肢の長さ) と BM の関係を群間比較した。その結果, 胴回り, SCL , 前面投影面積においては, 種間で形態的な差が見られた ($p < 0.05$)。従って, 上記 3 つは種ごとに回帰分析を行なった。

$$\text{胴回り(アカウミガメ)} = 0.426 BM^{0.290} \quad (\text{式 4-13: } R^2=0.9294, \text{ Fig. 4-14a})$$

$$\text{胴回り(アオウミガメ)} = 0.386 BM^{0.314} \quad (\text{式 4-14: } R^2=0.9818, \text{ Fig. 4-14b})$$

$$SCL(\text{アカウミガメ}) = 17.955 BM^{0.343} \quad (\text{式 4-15: } R^2=0.9218, \text{ Fig. 4-15a})$$

$$SCL(\text{アオウミガメ}) = 19.208 BM^{0.330} \quad (\text{式 4-16: } R^2=0.9803, \text{ Fig. 4-15b})$$

$$\text{前面投影面積(アカウミガメ)} = 0.005 BM^{0.737} \quad (\text{式 4-17: } R^2=0.9122, \text{ Fig. 4-16a})$$

$$\text{前面投影面積(アオウミガメ)} = 0.009 BM^{0.511} \quad (\text{式 4-18: } R^2=0.9726, \text{ Fig. 4-16b})$$

$$\text{前肢の長さ} = 0.145 BM^{0.268} \quad (\text{式 4-19: } R^2=0.7847, \text{ Fig. 4-17})$$

$$\text{前肢の面積} = 0.004 BM^{0.622} \quad (\text{式 4-20: } R^2=0.9434, \text{ Fig. 4-18})$$

BM と一部の形態 (SCL , アカウミガメの前面投影面積, 前肢の長さおよび面積) との関係式においてウミガメが相似形であるという仮定から予測される指数 (β) は, 実測値から計算された 95%信頼区間内に収まった (Table 4-3)。しかし, BM とその他形態 (胴回り, アオウミガメの前面投影面積) との関係式において予測される指数 (β) は, 計算された 95%信頼区間内に収まらなかった。

4-3-2. 行動記録計を用いた野外放流実験

2010-2019 年の間にかけて, アカウミガメ 14 個体 ($SCL: 42.8-88.7$ cm, $BM:14.0-97.0$ kg), アオウミガメ 9 個体 ($SCL: 43.7-72.2$ cm, $BM:11.5-55.5$ kg) から 1-6 日間の対水速度データを取得し, 巡航遊泳速度を求めた。1 潜水ごとに算出される巡航遊泳速度 (Fig. 4-10) を各個体で平均すると, 水温 $15.7-22.8^\circ\text{C}$ の環境下で $0.27-0.51 \text{ ms}^{-1}$ であった。 BM を共変量とし, ANCOVA を用いてアカウミガメとアオウミガメの巡航遊泳速度と

BM の関係を群間比較すると、種間で差が見られなかった ($p=0.92$)。ウミガメ類の平均の巡航遊泳速度は BM の 0.123 乗に比例し、

$$\text{巡航遊泳速度} = 0.228 BM^{0.123} \quad (\text{式 4-21: Fig. 4-19})$$

と表された ($R^2=0.2235$, $p=0.02$)。アカウミガメ 15 個体 ($SCL: 42.8\text{--}88.7$ cm, $BM: 14.0\text{--}97.0$ kg), アオウミガメ 9 個体 ($SCL: 42.8\text{--}88.7$ cm, $BM: 14.0\text{--}97.0$ kg) から得られた平均はばたき周波数 (Hz) は、水温 $15.7\text{--}22.8^\circ\text{C}$ の環境下で $0.19\text{--}0.43$ Hz であった。BM を共変量とし、ANCOVA を用いてアカウミガメとアオウミガメの巡航遊泳速度と BM の関係を群間比較すると、種間で差が見られなかった ($p=0.67$)。ウミガメ類の平均のはばたき周波数は BM の -0.116 乗に比例し、

$$\text{はばたき周波数} = 0.470 BM^{-0.116} \quad (\text{式 4-22: Fig. 4-20})$$

と示された ($R^2=0.2906$, $p<0.01$)。

さらに、ウミガメが水平方向にグライディングしている部分の遊泳速度から、各個体の抵抗係数 C_d を (式 4-2, 4) より推定した。アカウミガメ 16 個体 ($BM: 14.0\text{--}97.0$ kg) とアオウミガメ 9 個体 ($BM: 11.5\text{--}55.5$ kg) の前面投影面積は、装着されたタグと合わせて $0.0361\text{--}0.1513$ m² であり、それに対する抵抗係数は $0.22\text{--}0.70$ であった (Table 4-2)。L1914, L1915, L1916, G1921 は水平方向に減速している部分がなく、 C_d を推定できなかった。

4-3-3. ウミガメ類の最適遊泳速度と巡航遊泳速度の比較

(式 4-5) を用いて、ウミガメ類が $0.0\text{--}2.0$ m s⁻¹ の速度で遊泳するときにかかるエネルギーコストを推定し、(式 4-7) から各個体の最適遊泳速度を算出した。その結果、アカウミガメ 11 個体 ($BM: 30.0\text{--}97.0$ kg), アオウミガメ 5 個体 ($BM: 11.5\text{--}55.5$ kg) から推定された最適遊泳速度は $0.24\text{--}0.31$ m s⁻¹ であった (Figs. 4-21, 22)。それぞれの個体の最適遊泳速度と、行動記録計で実測した野生下における巡航遊泳速度のヒストグラム最頻値は近い値をとった (Figs. 4-21, 22)。また、本章では推進力を生み出すために重要な前肢 (左) が欠落した個体 (L1908) の巡航遊泳速度も測定した (Fig. 4-23)。平均巡航遊泳速度は 0.44 m s⁻¹ であり、推定された最適遊泳速度 0.30 m s⁻¹ よりわずかに高かつ

た.

4-3-3. ウミガメ類の体重と最適遊泳速度・はばたき周波数との関係

アカウミガメの SCL , 前面投影面積は BM の 0.343 乗, 0.736 乗にそれぞれ比例した (Table 4-3). また, アオウミガメの SCL と前面投影面積は BM の 0.330 乗, 0.511 乗にそれぞれ比例した (Table 4-3). したがって, (式 4-7) を用いて推定されるウミガメ類の最適遊泳速度は, アカウミガメの形態データを参照した場合,

$$U_{opt} \propto (BM^{0.83}/BM^{0.736} (BM^{0.343} U_{opt})^{-1/5})^{1/3} \\ \propto BM^{0.05}. \quad (\text{式 4-23})$$

あるいは, アオウミガメの形態データを参照した場合,

$$U_{opt} \propto (BM^{0.83}/BM^{0.551} (BM^{0.330} U_{opt})^{-1/5})^{1/3} \\ \propto BM^{0.13}. \quad (\text{式 4-24})$$

したがって, ウミガメ類の最適遊泳速度は体重の 0.05–0.13 乗に比例すると推定された (Table 4-3). この結果は, 実測された傾きと統計的に矛盾しない結果となった ($F=2.3$, $p=0.1$; $F=2.3$, $p=0.1$).

また, 最適遊泳速度が体重の 0.05–0.13 乗に比例するとした時のウミガメ類の最適はばたき周波数は, (式 4-12) を用いて,

$$\text{最適はばたき周波数} \propto (BM)^{0.05-0.13} (BM)^{-1/3} \\ \propto (BM)^{-0.28-0.21}. \quad (\text{式 4-25})$$

したがって, ウミガメ類の最適はばたき周波数は体重の -0.28–0.21 乗に比例すると推定された (Table 4-3). この結果は, 実測された傾きと一部統計的に矛盾する結果となった ($F=14.6$, $p<0.01$; $F=4.8$, $p=0.04$).

4-3-4. ウミガメ類の最適遊泳速度を左右する要因

本章で構築したウミガメ類の遊泳コストの推定式 (式 4-5) の休止代謝速度と抵抗係数と表面積の部分を入れ替え、どの要因がウミガメ類の最適遊泳速度を遅くしているか検証した。推定式 (式 4-5) に、(1) 海鳥類の休止代謝速度 (McKechnie et al., 2006) を入れた場合、(2) 休止代謝速度に加えて抵抗係数 C_d と表面積 S の積を入れた場合のエネルギーコストを算出して比較した (Fig. 4-24)。すべての個体の体重は 30kg とした。ペンギン類と同等の代謝速度を持つと仮定したモデル (1) の場合、最適遊泳速度は 0.9 ms^{-1} であり (Fig. 4-24, 緑線)、ウミガメ類より速くなったがペンギン類で報告されている巡航遊泳速度 $1.5\text{--}2.0 \text{ ms}^{-1}$ には届かなかった。休止代謝速度に加えて、抵抗係数と表面積の積をペンギン類と同等にしたモデル (2) の場合 (Fig. 4-24, 黄色線)、ウミガメ類の最適遊泳速度はペンギン類と同程度の範囲となった。

4-4. 考察

4-4-1. ウミガメ類は最適遊泳速度で泳ぐか

ウミガメ類の巡航遊泳速度は、個体ごとの休止代謝速度や抵抗係数、表面積から推定された個体ごとの最適遊泳速度と一致した (Fig. 4-21, 22)。したがって、ウミガメ類は単位距離あたりのエネルギーコストが最小となる速度 (最適遊泳速度) を選んで遊泳していると考えられた。ペンギン類も、それぞれの代謝速度と抵抗係数に応じた移動コストを最小とする速度で遊泳することから (Sato et al., 2009)、異なる分類群間であっても自身の休止代謝速度や形態に見合った速度で遊泳していると考えられる。本章では先行研究 (Sato et al., 2009) に従い、 $\lambda=0.576$ (Hind and Gurney 1997) として最適遊泳速度を計算したが、 λ は能動的な遊泳時とグライディング時の抵抗係数の比であり、先行研究例によっては 1 以上と設定している場合もある (Ribak, Weihs & Arad, 2005)。 (式 4-5) より λ を 0.576 以下にするとウミガメ類の最適遊泳速度は高くなり、それ以上だと低くなるという理論予測が得られる。しかしながら、 λ を 0.1–3.0 の範囲に設定してもウミガメ (体重 77.7 kg のアカウミガメの場合) の最適遊泳速度は $0.18\text{--}0.55 \text{ m s}^{-1}$ の間に収束し、内温動物に見られた巡航遊泳速度に近づくことはない。したがって、 λ の値はウミガメの最適遊泳速度を大きく左右するものではないと推察される。

また、アカウミガメ (L1980) は、前肢が欠損しているにも関わらず、推定された最適遊泳速度よりも約 0.1 ms^{-1} 速く遊泳していた (Fig. 4-23)。はばたき周波数がとりわけ高いわけでもなかった。本結果からは、理由を明らかにできなかったが、前肢がない

場合は後肢を使って推進力を生むことができるのかもしれない。

4-4-2. 体重と巡航遊泳速度・はばたき周波数との関係

アカウミガメ 14 個体とアオウミガメ 9 個体に行動記録計を装着して実測した巡航遊泳速度は、体重の 0.123 乗に比例し、大きな個体ほど高い傾向にあった (Fig. 4-19) . 本章で測定した *SCL*、前面投影面積、既往研究値で報告されている休止代謝速度 (Prange and Jackson 1976) と *BM* の関係式を考慮すると、ウミガメ類の最適遊泳速度は *BM* の 0.05–0.13 乗に比例すると予測され (式 4-23, 24) , 統計的にも矛盾しない結果となった。したがって、ウミガメ類の最適遊泳速度は、自身が持つ形態や休止代謝速度に見合った比例関係を持っていると推察された。水生哺乳類・鳥類もまた *BM* の 0.09 乗に比例して巡航遊泳速度が速くなることが報告されており、大きな個体ほど高いことが報告されている (Watanabe et al., 2011) . 巡航遊泳速度と *BM* との関係式は、水生哺乳類・鳥類の形態と休止代謝速度を考慮して予測された最適遊泳速度 $\propto BM^{0.05}$ (Watanabe et al., 2011) の関係式と統計的に有意に異なることはなかった (Table 4-3) . 従って、水生の哺乳類・鳥類・爬虫類は、異なる分類群間でもあっても、休止代謝速度と形態に見合った最適遊泳速度をもつと解釈できた。

ウミガメ類のはばたき周波数は、*BM* の -0.116 乗に比例し、小さな個体ほど速くはばたく傾向にあった (Fig. 4-20) . 水中を遊泳する哺乳類や鳥類もまた、はばたき (あるいは尾びれの振幅) 周波数が *BM* の -0.29 乗に比例し、小さな個体ほど速くひれを動かすと報告されている (Sato et al., 2007) . 最適遊泳速度と体重の関係 (式 4-26, 27) を考慮して、(式 4-15) からウミガメ類のはばたき周波数を求めると、*BM* の -0.28–-0.21 乗に比例すると推定された (式 4-28) . 実測した関係式 (はばたき周波数 $\propto BM^{-0.116}$) と推定された関係式 (はばたき周波数 $\propto BM^{-0.28-0.21}$) は近い値をとったが、実測値の体重の指数における 95%信頼区間 (はばたき周波数 $\propto BM^{-0.197-0.036}$) からは外れた (Table 4-3) . はばたき周波数は体サイズだけでなく、休止代謝速度の影響を受ける。今回は 15.7–22.8°C の水温環境下ではばたき周波数の測定を行なった (Table 4-1) . 7°C の水温差によって休止代謝速度が変化したことで、はばたき周波数のばらつきが大きくなっている可能性がある。加えて、装着した記録計の大きさなども関係しているかもしれない。本章のはばたき周波数の結果からは、体サイズが小さいウミガメ類ほど高周波で羽ばたく傾向があったという議論までしかできない。過去に報告された哺乳類と鳥類における *BM* とはばたき周波数の関係 (Sato et al., 2007) と、本章で計測しウミガメ類の関係を示す

と、ウミガメ類のはばたき周波数は同等の体重の哺乳類・鳥類よりも小さい (Fig. 4-25) . 哺乳類・鳥類と爬虫類は一般的に休止代謝速度が約 10 から 30 倍異なるとされており、はばたき周波数の違いは休止代謝速度に起因する可能性がある。

4-4-3. ウミガメの巡航遊泳速度を左右する 2 つの要因

ウミガメ類は、ペンギン類と比べて低い代謝速度に起因して最適遊泳速度が遅くなっていることが示された (Fig. 4-24) . 遊泳時にかかる抵抗のコストは動物の表面積と抵抗係数の積で表されるが、ウミガメ類の値 $C_d S$ (表面積と抵抗係数の積) はペンギン類よりも 8.6 倍高い。したがって、休止代謝速度だけでなく、 $C_d S$ も最適遊泳速度を遅くしている要因の 1 つだと考えられた。その証拠に、(式 4-5) を用いて、休止代謝速度 k を海鳥の値 (McKechinie et al., 2006) に置き換えてウミガメ類の最適遊泳速度を推定しても 0.9 m s^{-1} 程度におさまらず、ペンギン類のような速度 ($1.5\text{--}2.0 \text{ m s}^{-1}$) は実現できなかった (Fig. 4-24: 緑線) . k に加えて、 $C_d S$ をペンギン類のものと同じ値 (Clark and Bemis, 1979) にすると、最適遊泳速度が 1.7 m s^{-1} となり、ペンギン類と同等の速度となった (Fig. 4-24: 黄色線) . ウミガメ類は固い甲羅を持っており、ペンギン類のように凹凸のない流線型の体ではないため、抵抗係数が高いと考えられる。また、遊泳速度があがるにつれて力学的コストが速度の 2 乗に比例して加算されるため (式 4-4) , ウミガメ類の高い抵抗係数は、最適遊泳速度からはずれた時のコストの急激な増加を導く (Fig. 4-24: 青色線) . したがって、ウミガメ類はペンギン類よりも最適遊泳速度で泳ぐ制約が強いと考えられる。

ウミガメ類の一種であるオサガメは、哺乳類と爬虫類の間くらい代謝速度を示す (Wallace et al., 2005, 2008) . 野生下のオサガメにおける代謝速度の既往研究値 (Wallace et al., 2005) と (式 4-5) より推定された、体重 30 kg と 300 kg のオサガメの最適遊泳速度は 0.6 m s^{-1} と 1.3 m s^{-1} であった (Fig. 4-26: 緑線と黄色線) . これまで報告されている体重 267–363 kg のオサガメの遊泳速度と比較的近い値 ($0.6\text{--}0.9 \text{ m s}^{-1}$) を示した (Southwood et al., 2005, Sato et al., 2007) . 詳細に議論するには、オサガメ特有の $C_d S$ を調べる必要があるが、代謝速度の異なるオサガメもまた自身の代謝速度に見合った最適遊泳速度で泳いでいると推察された。

Table 4–1. Individual information of logger-deployment experiment. The initial letter of L and G in turtle ID indicate loggerhead turtle and green turtle, respectively.

Turtle ID	SCL (cm)	BM (kg)	Release day (year/month/day)	Experimental duration (h)	Temperature ^{※3} (°C)
L1005	82.5	77.7	2010/7/23	111.9	21.9
L1310	78.2	81.5	2013/7/14	60.0	17.3
L1401	72.4	54.0	2014/8/17	59.5	21.0
L1411	80.7	65.0	2014/8/17	57.5	20.5
L1644	69.4 ^{※1}	68.0	2016/9/23	100.2	20.7
L1740	62.0	34.0	2017/10/3	58.1	18.2
L1901	85.2	87.0	2019/7/18	21.3	15.7
L1908 ^{※2}	88.7	97.0	2019/7/18	29.9	15.7
L1904	68.5	49.5	2019/8/22	33.7	21.9
L1913	59.0	30.0	2019/7/1	41.0	22.2
L1914	61.8	40.0	2019/7/26	91.0	18.0
L1915	67.3	47.0	2019/8/22	52.5	22.0
L1916	42.8	14.0	2019/8/30	86.1	21.8
L1918	82.0	91.0	2019/8/31	57.8	20.3
L1922	69.7	49.0	2019/8/23	50.8	19.9
L1935	63.9	38.0	2019/8/30	61.7	21.8
G1210	44.3	11.5	2012/9/21	41.1	22.8
G1356	48.4	15.0	2013/9/17	152.8	22.5
G1454	47.3	16.5	2014/9/26	68.3	20.0
G1514	48.8	15.0	2015/9/11	135.8	20.3
G1506	72.2	55.5	2015/9/12	35.6	20.1
G1605	45.2	13	2016/7/14	157.3	18.1
G1742	43.7	12.0	2017/9/28	91.9	18.4
G18105	49.2	16.0	2018/9/6	86.2	19.9
G1921	47.6	15.0	2019/9/15	82.8	21.8

※1 The carapace is partially lacked

※2 limbless (left flipper) turtle

※3 Averaged experienced water temperature during experiment

Table 4–2. Deployment summary in each experiment, frontal area (turtle + attached tags) and averaged drag coefficient (C_d) in each turtle

ID	Data loggers ^{※1}	Frontal area of turtle + tags (m ²)	Averaged C_d
L1005	3M, SRDL	0.1276	0.31
L1310	3M+DVL, SRDL	0.1340	0.27
L1401	3M+DVL, SRDL	0.1005	0.32
L1411	3M+DVL, SRDL	0.1144	0.32
L1644	3M+DVL	0.1177	0.31
L1740	3M+DVL+ Fast Loc2, SRDL	0.0752	0.37
L1901	3M+DVL+Fast Loc2	0.1421	0.32
L1908	3M+DVL	0.1513	0.24
L1904	3M+DVL, SRDL	0.0946	0.49
L1913	3M+DVL	0.0690	0.41
L1914	3M+DVL	0.0815	_* ^{※2}
L1915	3M+DVL, SRDL	0.0913	_* ^{※2}
L1916	3M+DVL	0.0406	_* ^{※2}
L1918	3M+DVL+Fast Loc2	0.1446	0.34
L1922	3M+DVL, SRDL	0.0940	0.52
L1935	3M+DVL	0.0730	0.31
G1210	3M+Fast Loc2	0.0361	0.47
G1356	3M+DVL	0.0416	0.22
G1454	3M+DVL	0.0434	0.25
G1514	3M+DVL	0.0416	0.25
G1506	3M+DVL, THETA, SRDL	0.0781	0.70
G1605	3M+DVL	0.0390	0.50
G1742	3M+Fast Loc2	0.0368	0.46
G18105	3M+DVL, THETA	0.0448	0.64
G1921	3M+DVL	0.0379	_* ^{※2}

※1 Abbreviations were used for logger type: 3M (W1000-3MPD3GT), DVL (DVL400L), SRDL (Satellite relay data logger), THETA (Omnidirectional camera), Fast Loc2 (GPS receiver). Frontal areas of each buoy (include loggers) are as follow: 3M=0.003634 (m²), SRDL=0.000288 (m²), THETA=0.002034 (m²), 3M+DVL=0.005668 (m²), 3M+fastloc=0.004770 (m²), 3M+DVL+fastloc=0.007702 (m²).

※2 No horizontal glide

Table 4–3. Summary of allometric relationships in morphological and behavioral comparisons. (Allometric equation were calculated using mean values of *SCL* (m) , straight carapace length (m) ; *GL*, girth length (m) ; *FL*, flipper length (m) ; *FA* flipper area (m²) ; *S* frontal area (m²) ; *U*, swim speed (m s⁻¹) ; *F*, average stroke frequency (Hz=s⁻¹) ; *BM*, body mass (kg) in two turtle species.

relationship	Species	N	Measured		
			Scaling exponent β	95% CI for β	Predicted β
<i>morphology</i>					
<i>SCL</i> vs BM^β	loggerhead	415	0.343	0.333–0.352	1/3
	green	150	0.330	0.323–0.338	1/3
<i>GL</i> vs BM^β	loggerhead	404	0.289	0.281–0.297	1/3 ^{※2}
	green	144	0.314	0.306–0.322	1/3 ^{※2}
<i>FL</i> vs BM^β	all ^{※1}	24	0.268	0.205–0.333	1/3
<i>FA</i> vs BM^β	all ^{※1}	32	0.623	0.565–0.678	2/3
<i>S</i> vs BM^β	loggerhead	24	0.736	0.633–0.840	2/3
	green	7	0.511	0.412–0.609	2/3 ^{※2}
<i>behaviour</i>					
<i>U</i> vs BM^β	all ^{※1}	23	0.123	0.020–0.242	0.05–0.13 ^{※3}
<i>F</i> vs BM^β	all ^{※1}	24	-0.116	-0.204– -0.036	-0.28– -0.21 ^{※2,3}

※1 Include loggerhead and green turtles (No significant difference between species)

※2 Different from 95% CI for measured scaling exponent β

※3 Estimated by measured scaling exponent β of morphology in chapter 4

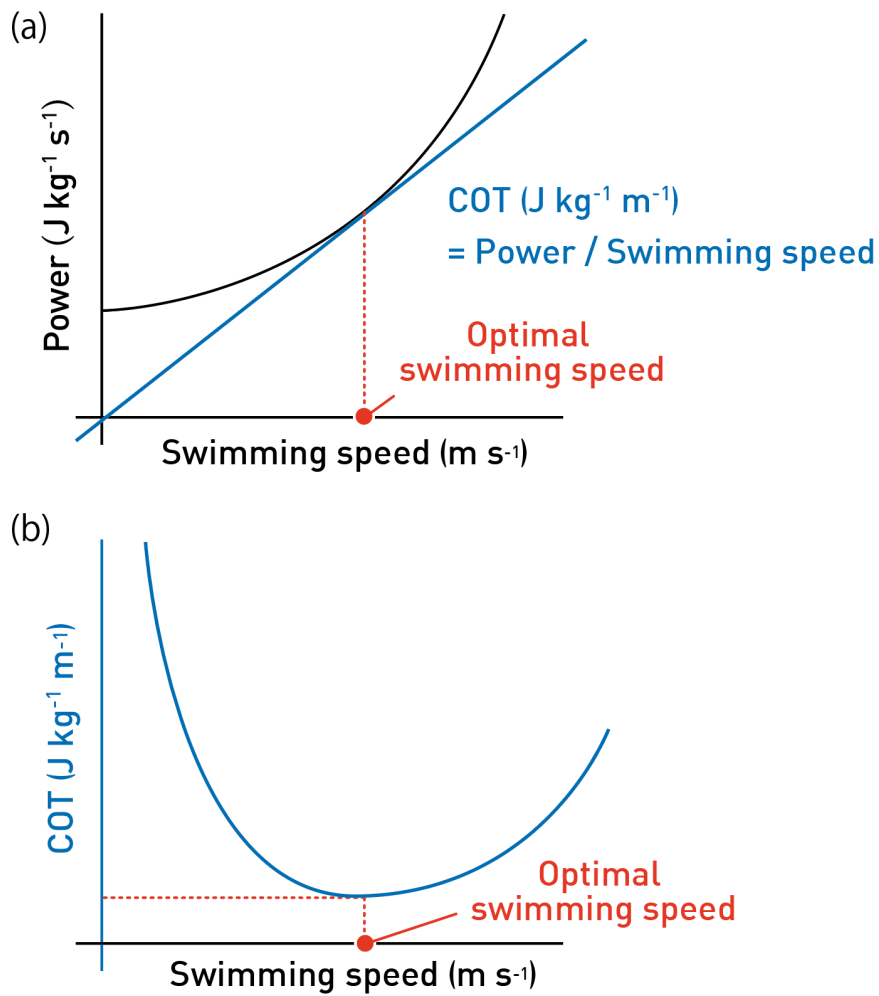


Fig.4–1. Conceptual diagram of optimal swimming speed. (a) The cost of transport (COT) is obtained by dividing the power ($\text{J kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) by swimming speed (m s^{-1}). Optimal swimming speed is obtained by the tangent line from the origin to the power curve. (b) The relationship between the COT and swimming speed is a U-shaped curve. In slow speed, energy cost increases due to resting metabolic rate. In fast speed, energy cost also increases due to drag.

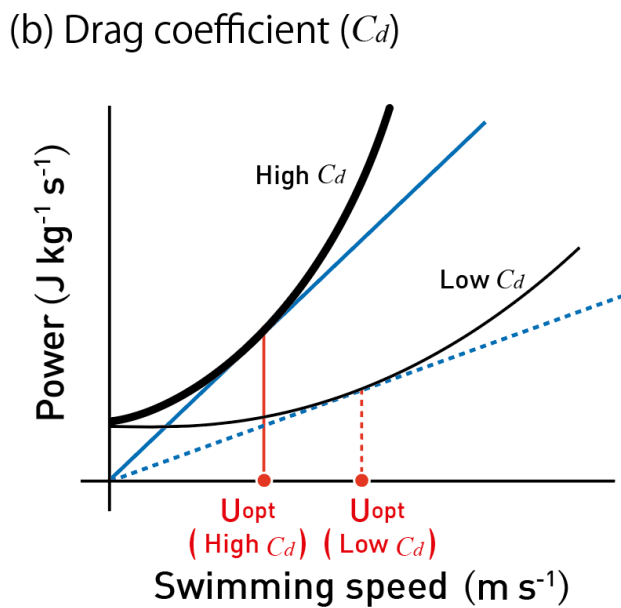
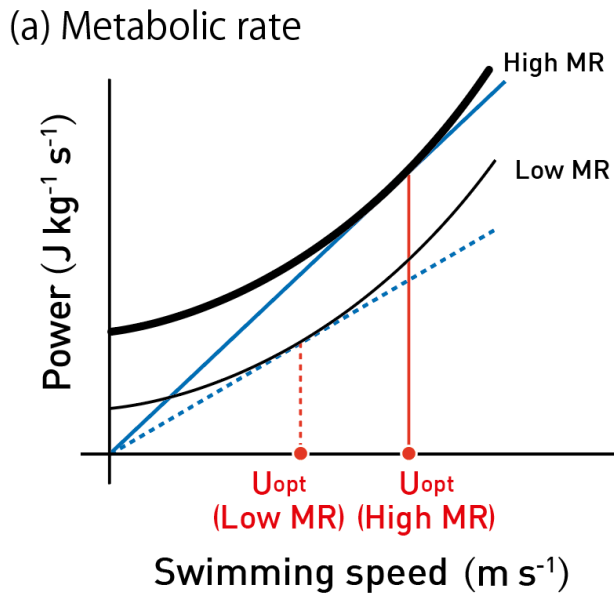


Fig.4–2. Conceptual diagram of optimal swimming speed under various condition. (a) animals with high resting metabolic rate is represented by the elevation of the power curve. Therefore, the tangent line gives relatively fast optimal temperature (U_{opt}). (b) animals with high drag coefficient (C_d) show relatively slow U_{opt} (Partially modified Watanabe et al., 2011, Fig. 3).

(a)



(b)



(c)



(d)



Fig. 4-3. The example photos of (a) front and (b) fore flipper to measure frontal and flipper area (m^2), respectively. The area was calculated by placing a 10×10 cm scale. The length from base of the flipper to the tip is flipper length (cm) as (c). The length of one round of maximum width of carapace (pink line) is girth as (d).

(a)



(b)



(c)



Fig. 4-4. (a) The tag includes the behavioral data logger, video logger, VHF transmitter and SPOT tag embedded in the buoy. (b) A loggerhead turtle with tag. (c) A loggerhead turtle with tag and SRDL.

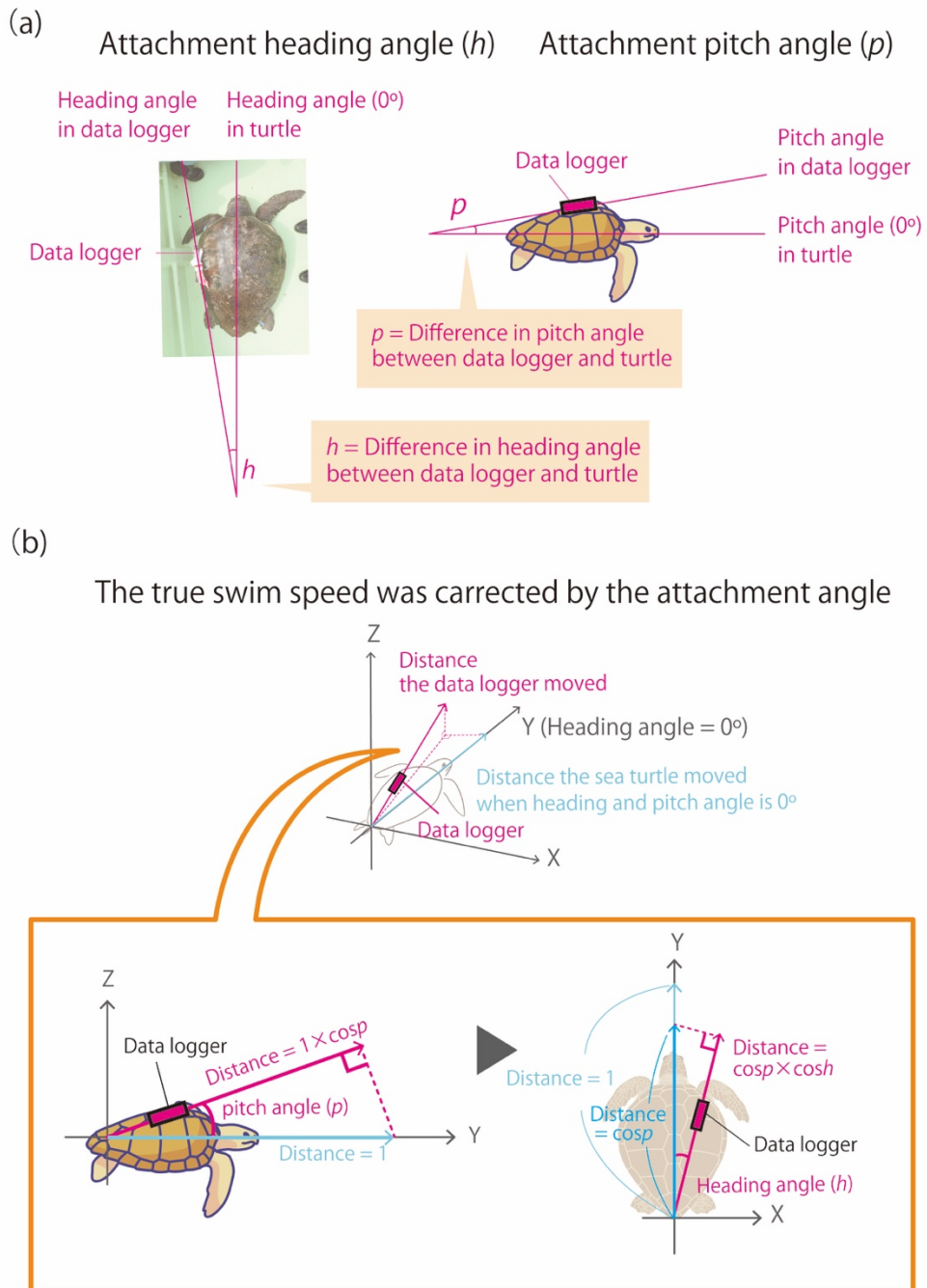


Fig. 4–6. The conceptual figure of swimming speed correction of pitch angle and heading angle

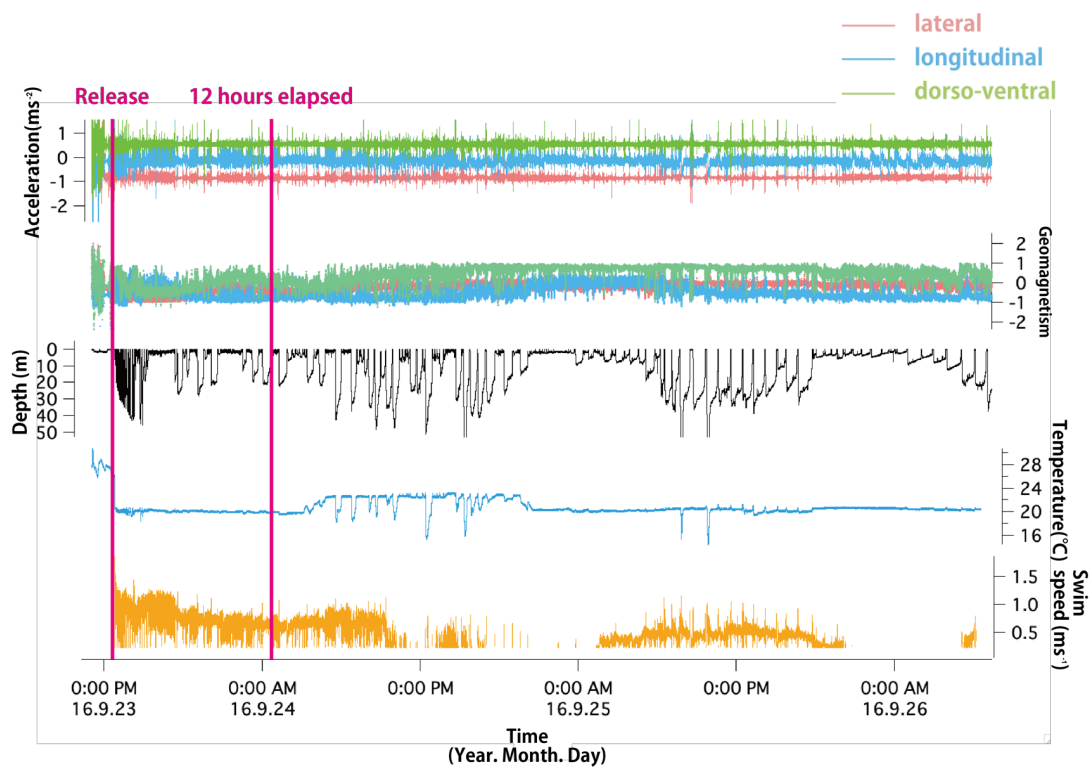


Fig. 4–7. An example of time-series data of tri-axis (lateral: red, longitudinal: blue, dorso-ventral: green) accelerations (G), tri-axis ((lateral: red, longitudinal: blue, dorso-ventral: green) geomagnetism (nT), depth (m), temperature ($^{\circ}\text{C}$), and swim speed (m s^{-1}) from a released loggerhead turtle (L1644). Pink lines indicate duration of high-speed swimming period after release which was considered by handling stress.

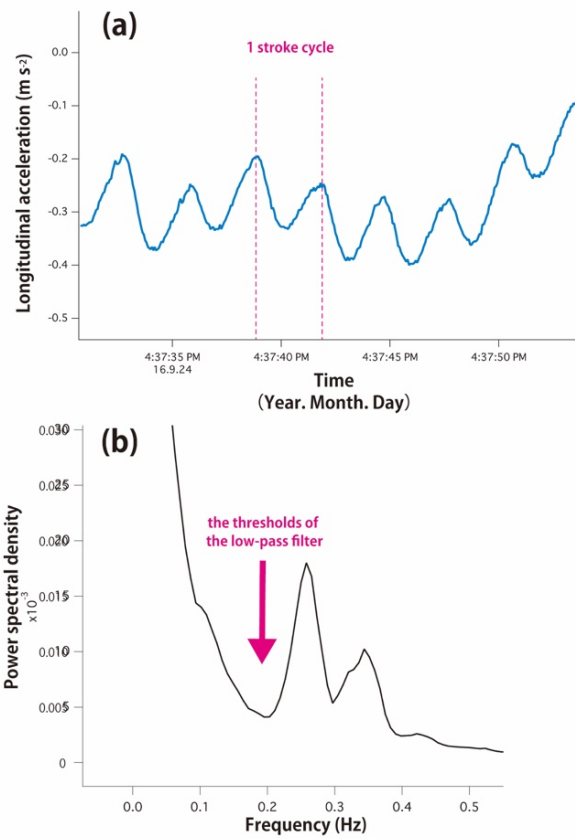


Fig. 4-8. (a) An example of Time-series longitudinal acceleration (Y axis) data of a loggerhead turtle. The dashed line indicates a 1 stroke cycle. (b) A power spectral density of longitudinal acceleration data calculated by Fast Fourier Transformation. The arrow indicates the trough, of which value was used as the thresholds of the low-pass filter to extract static components of acceleration

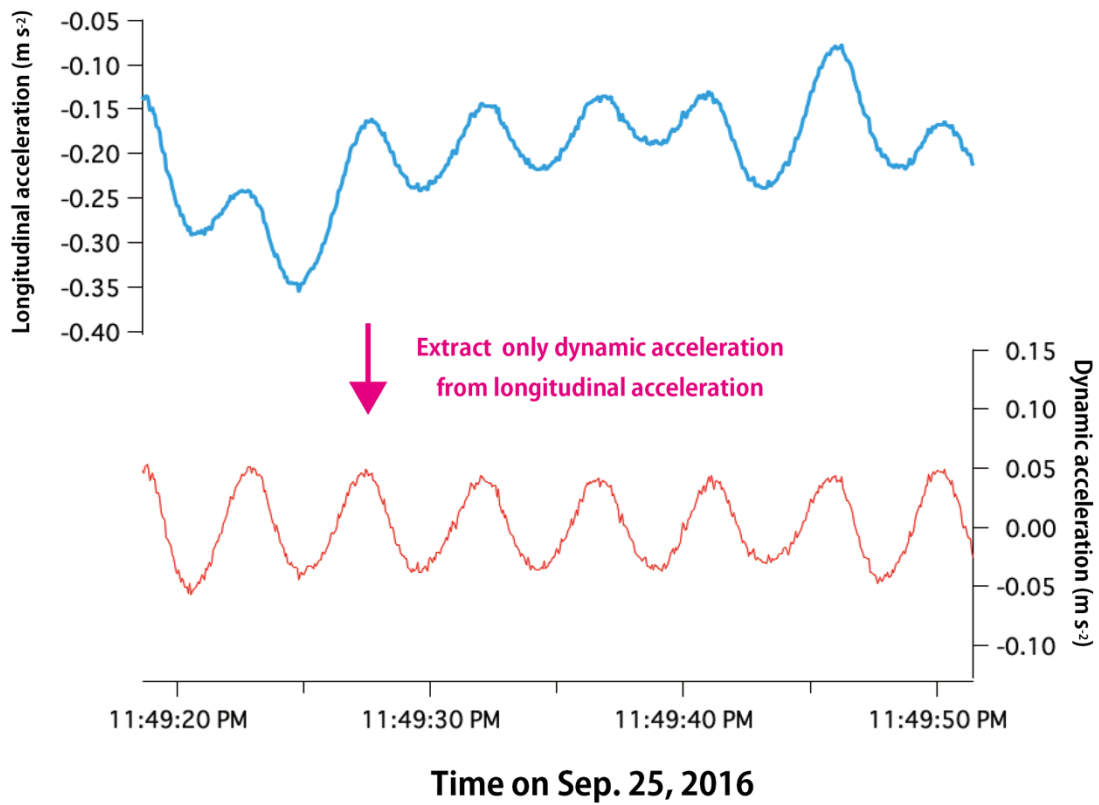


Fig. 4–9. The conceptual figure of dynamic acceleration separated from longitudinal-axis acceleration.

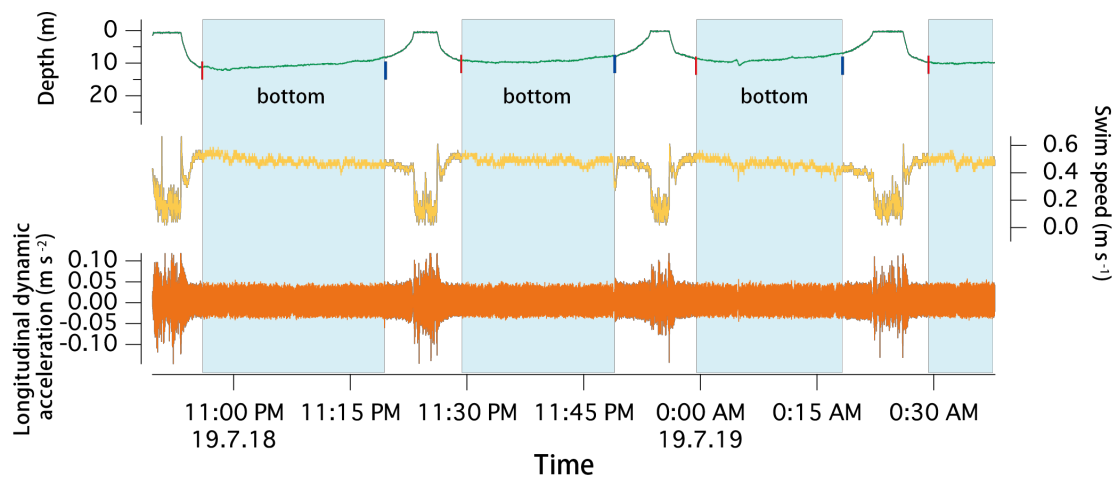


Fig. 4–10. Time-series behavioral data showing each gradual ascent dive of loggerhead turtle (L1908). The average speed of the bottom part during dive considered as the swimming speed. Red and blue lines on the depth profile indicate the beginning and end of diving, respectively.

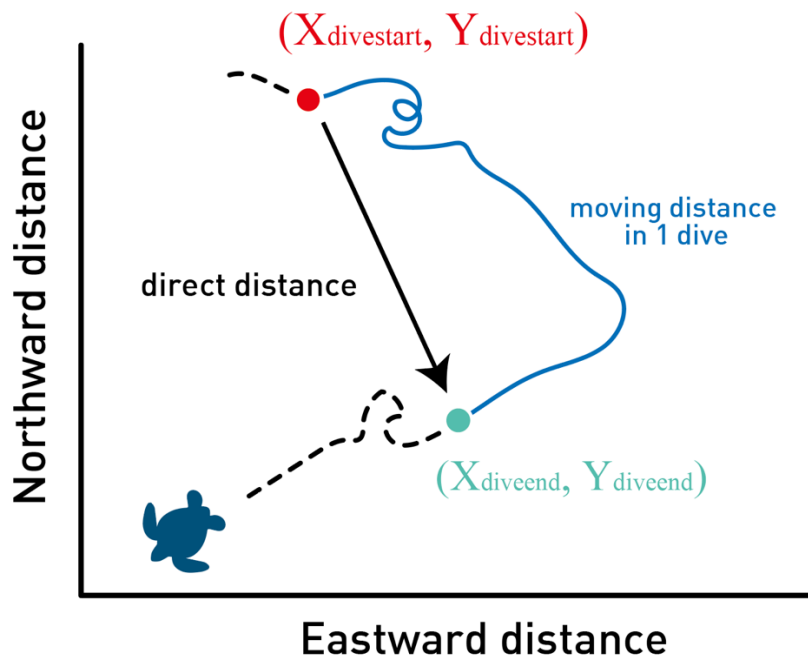


Fig. 4–11. A schematic diagram of the horizontal movements of turtle. The red and blue circles indicate start point and end point of one dive. The straight index (*SI*) shown by direct distance dividing moving distance in each dive.

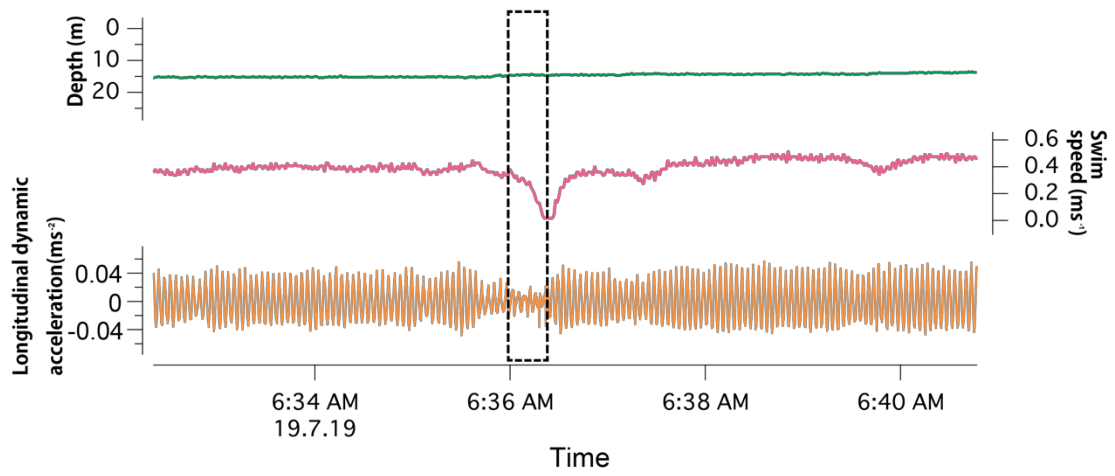


Fig. 4-12. Time-series behavioral data showing a conspicuous drop (dashed box) in swim speed during gradual ascent dive from L1908.

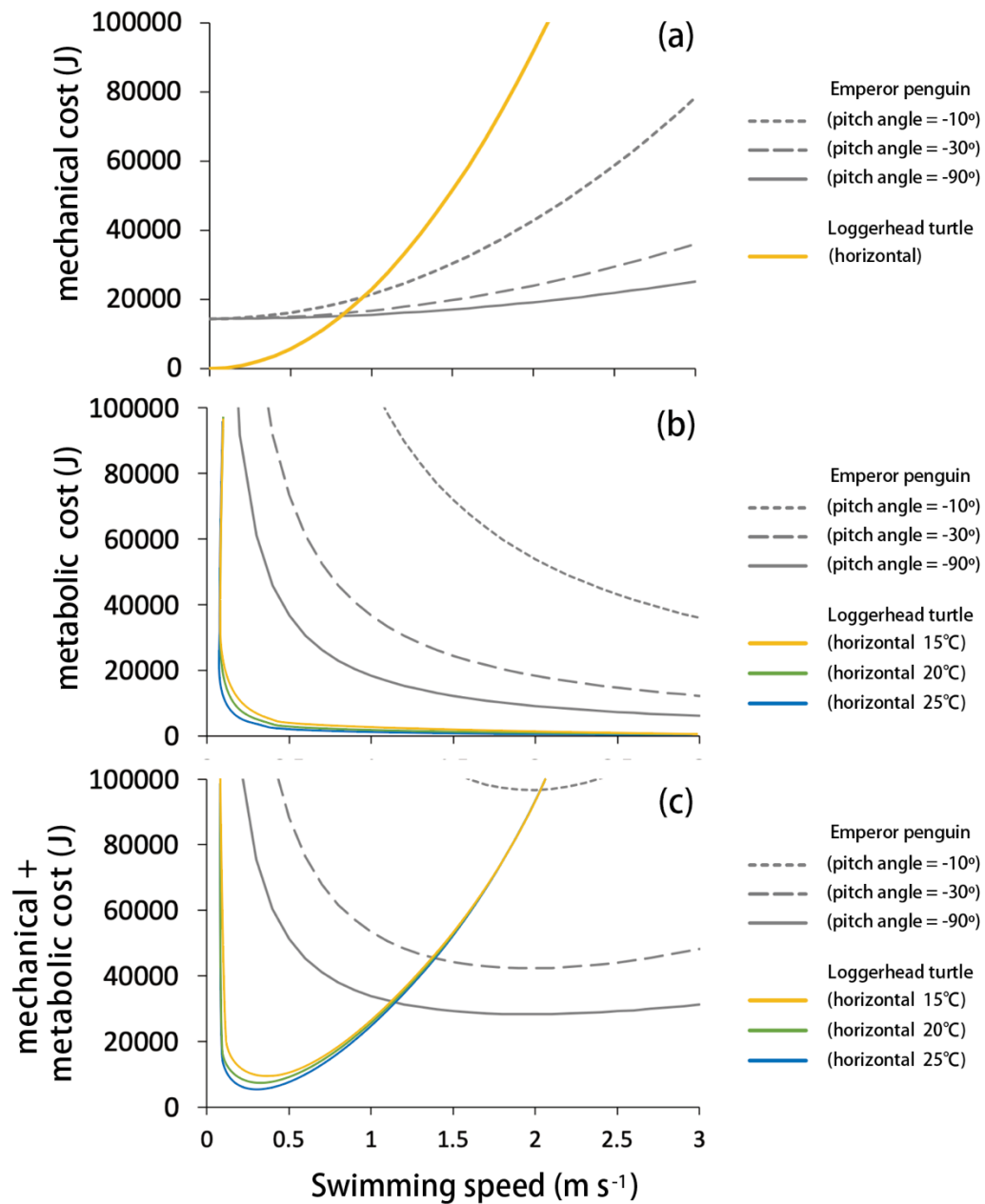


Fig. 4-13. (a) Effect of swim speed on mechanical energy, (b) metabolic cost, and (c) mechanical + metabolic cost during descent to depth $V=400$ m (penguin) or migrate $H=400$ m (turtle). In case of penguin, the cost of descent under several pitch angles ranging from -10° to -90° is shown. In case of loggerhead turtle, the cost of migration under several water temperature ranging from 15°C to 25°C is shown. The speed that shows the minimum value of the power curve is the optimal swimming speed.

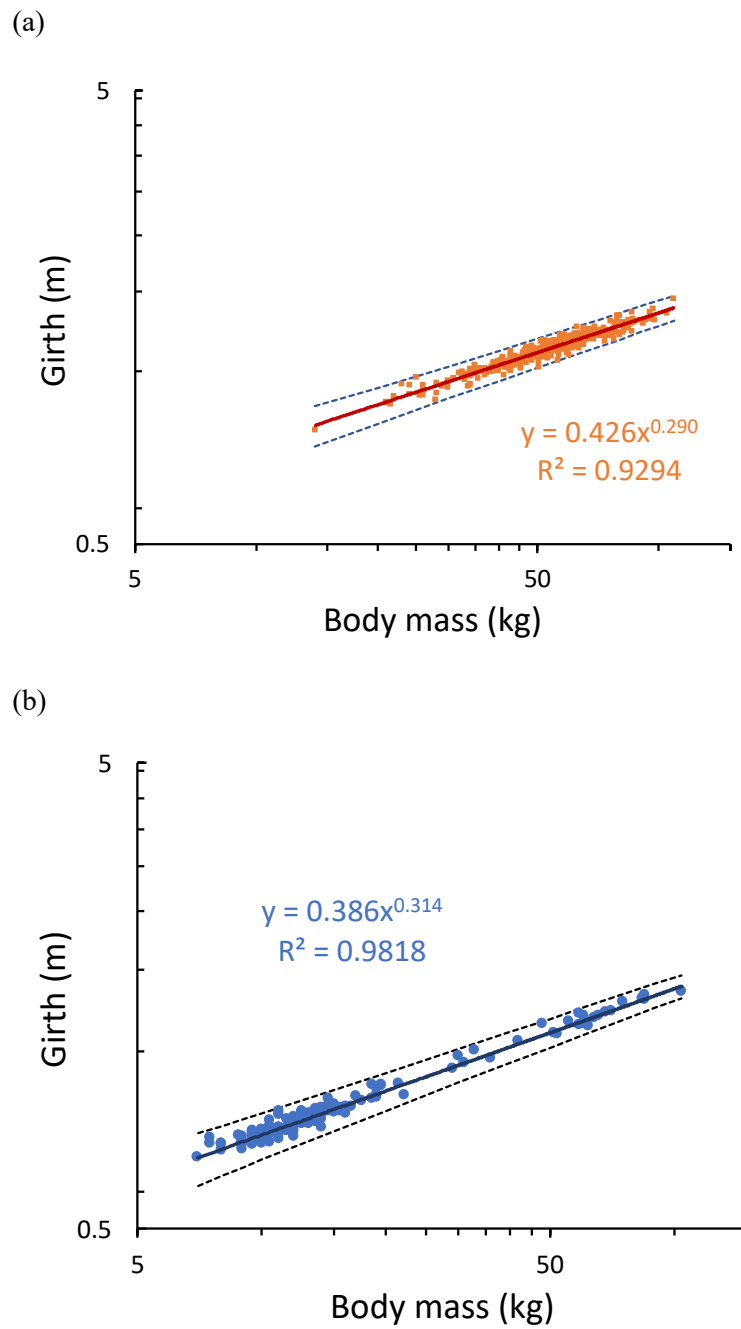


Fig. 4–14. Relationship between body mass (kg) and girth (m) in (a) 404 loggerhead turtles and (b) 144 green turtles. The blue and orange dots indicate green and loggerhead, respectively. The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

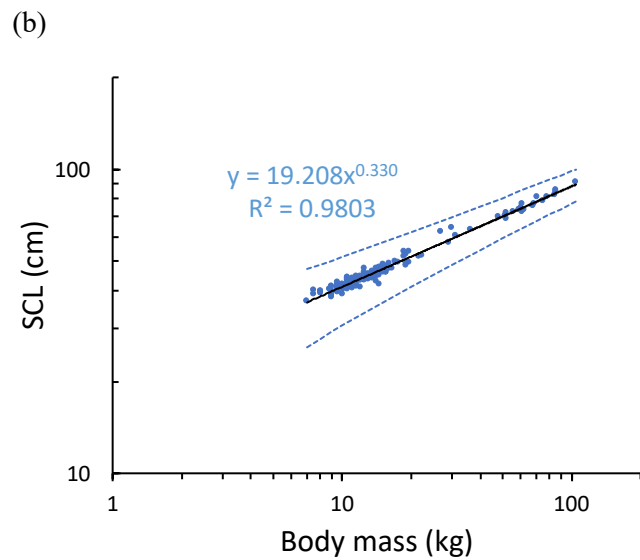
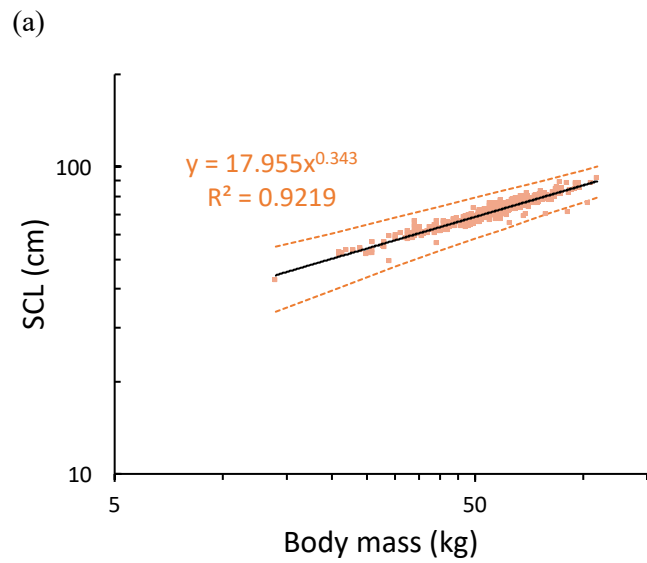


Fig. 4–15. Relationship between body mass (kg) and SCL (cm) in (a) 415 loggerhead turtles and (b) 150 green turtles. The blue dots and orange squares indicate green and loggerhead, respectively. The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

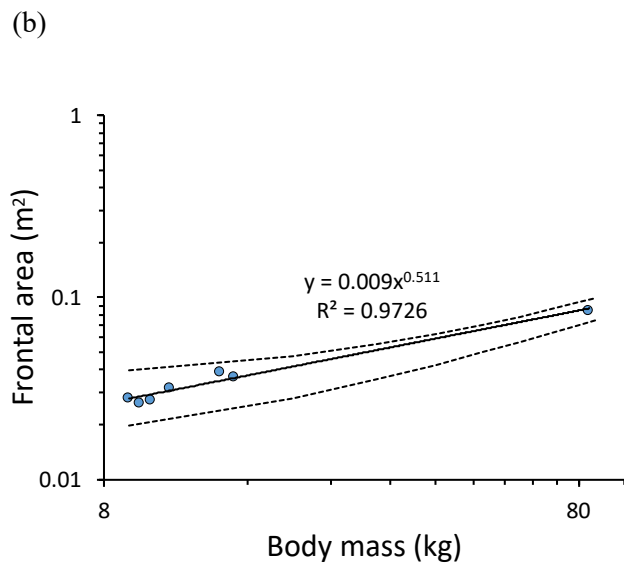
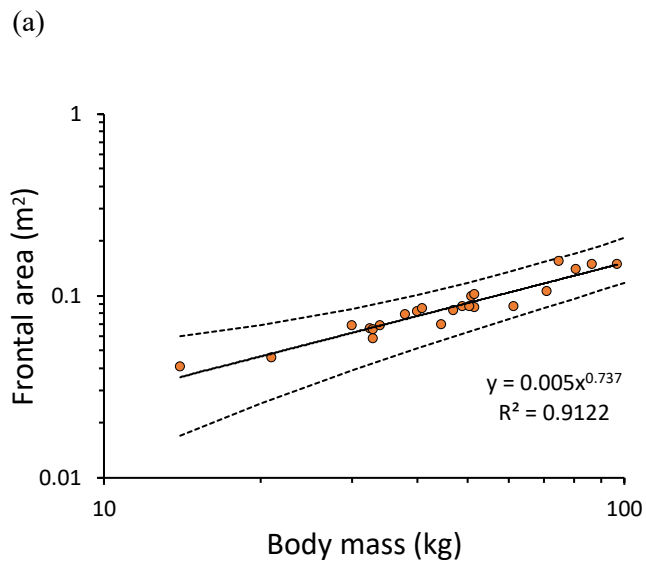


Fig. 4-16. Relationship between body mass (kg) and frontal area (m²) in (a) 23 loggerhead turtles and (b) 7 green turtles. The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

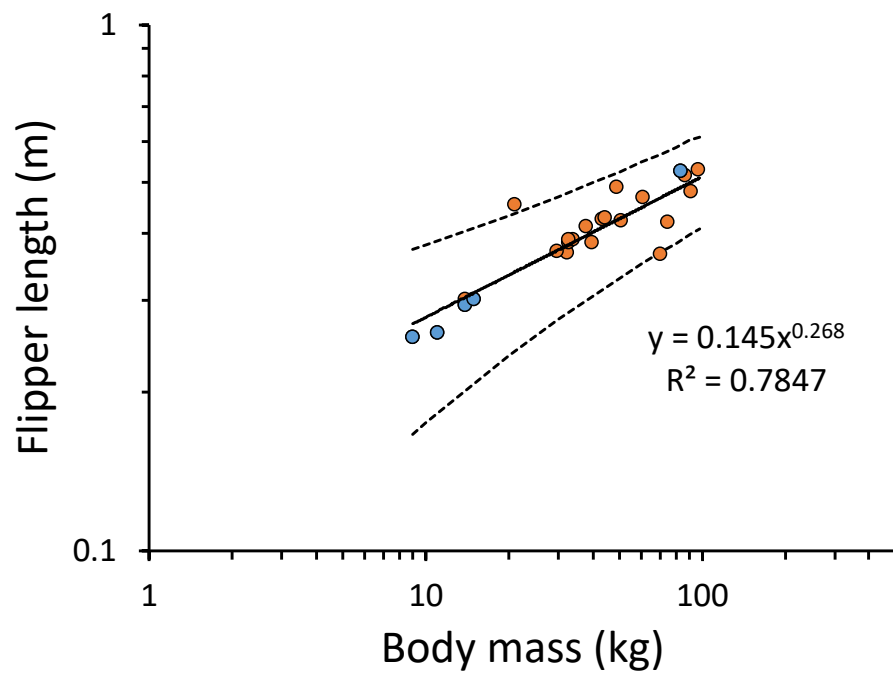


Fig. 4–17. Relationship between body mass (kg) and flipper length (m) in two species of turtles (24 loggerheads and 5 greens). The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

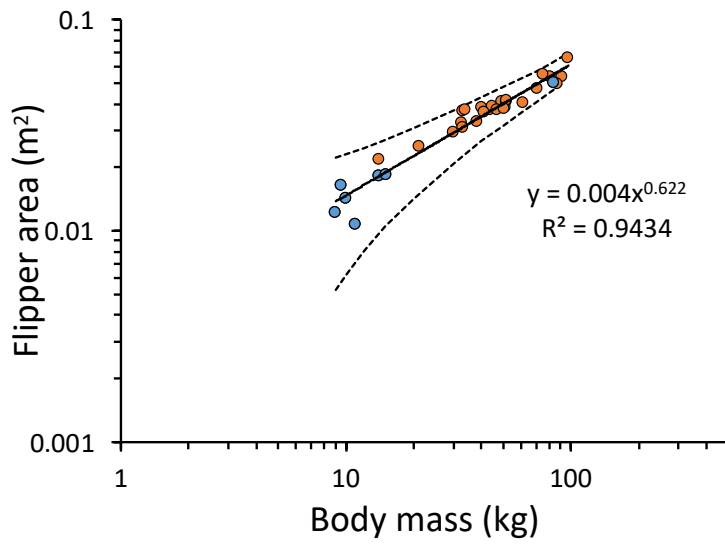


Fig. 4–18. Relationship between body mass (kg) and flipper area (m²) in two species of turtles (25 loggerheads and 7 greens). The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

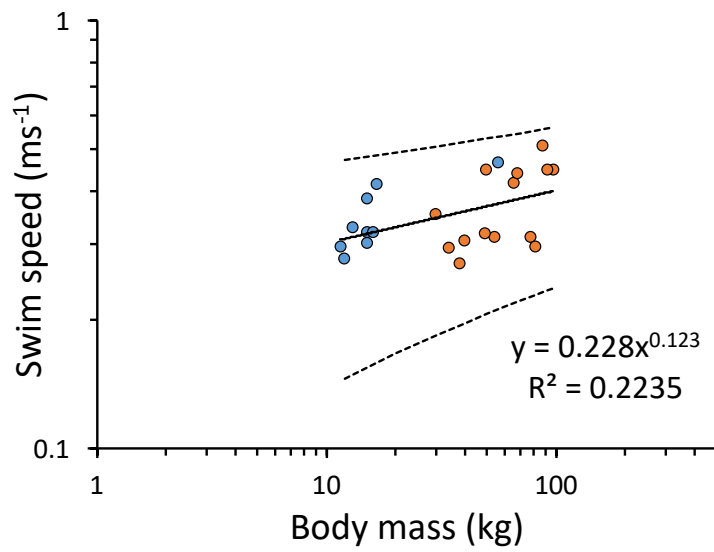


Fig. 4–19. The relationship BM vs swim speed of turtles. The orange and blue dots indicate 14 loggerhead and 9 green turtles, respectively. The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

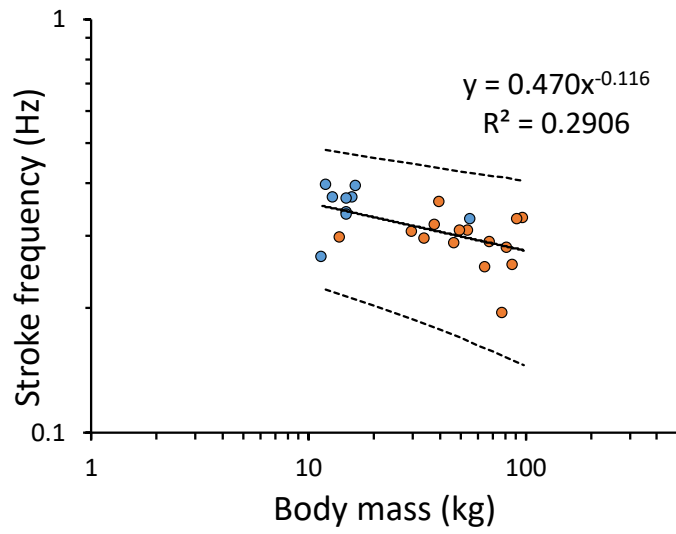


Fig. 4–20. The relationship BM vs stroke frequency of turtles. The orange and blue dots indicate 15 loggerhead and 9 green turtles, respectively. The solid and dashed lines indicate regression line and 95% CI of the values, respectively.

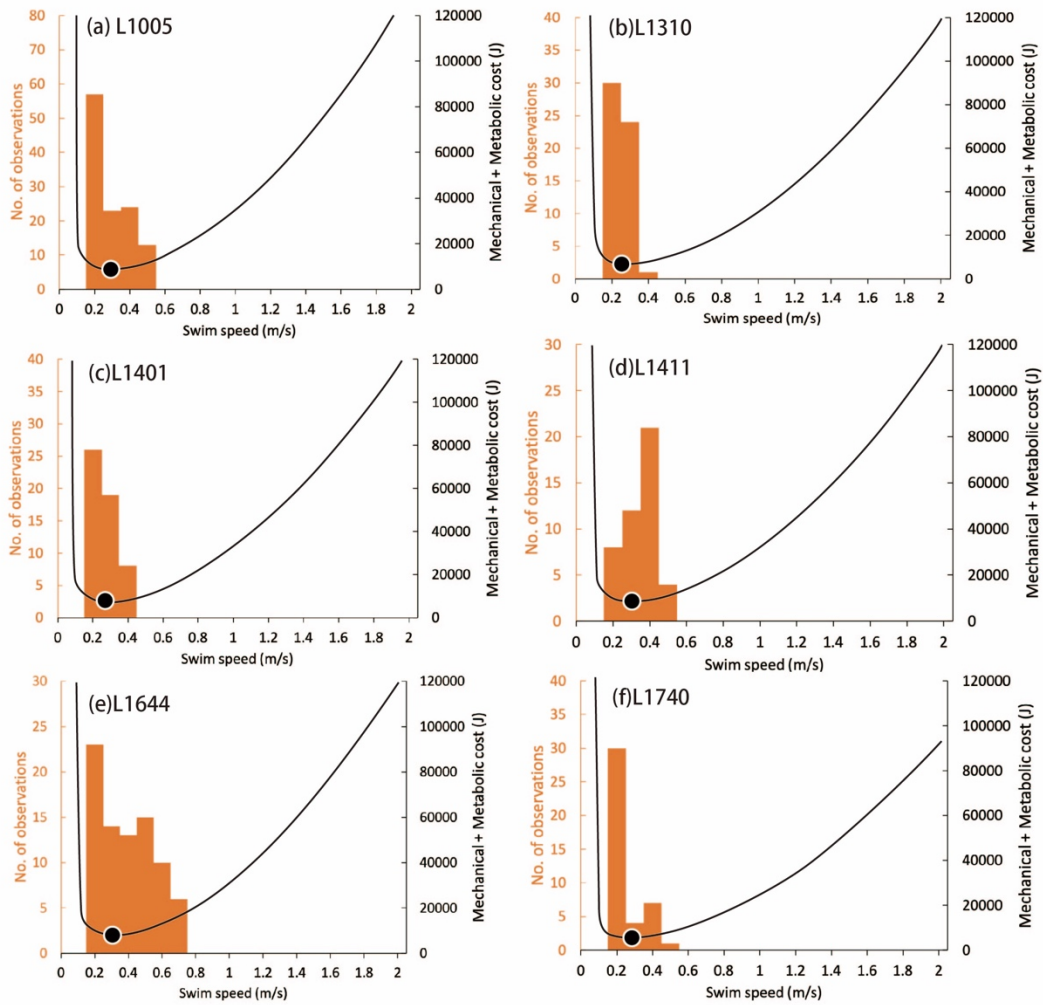
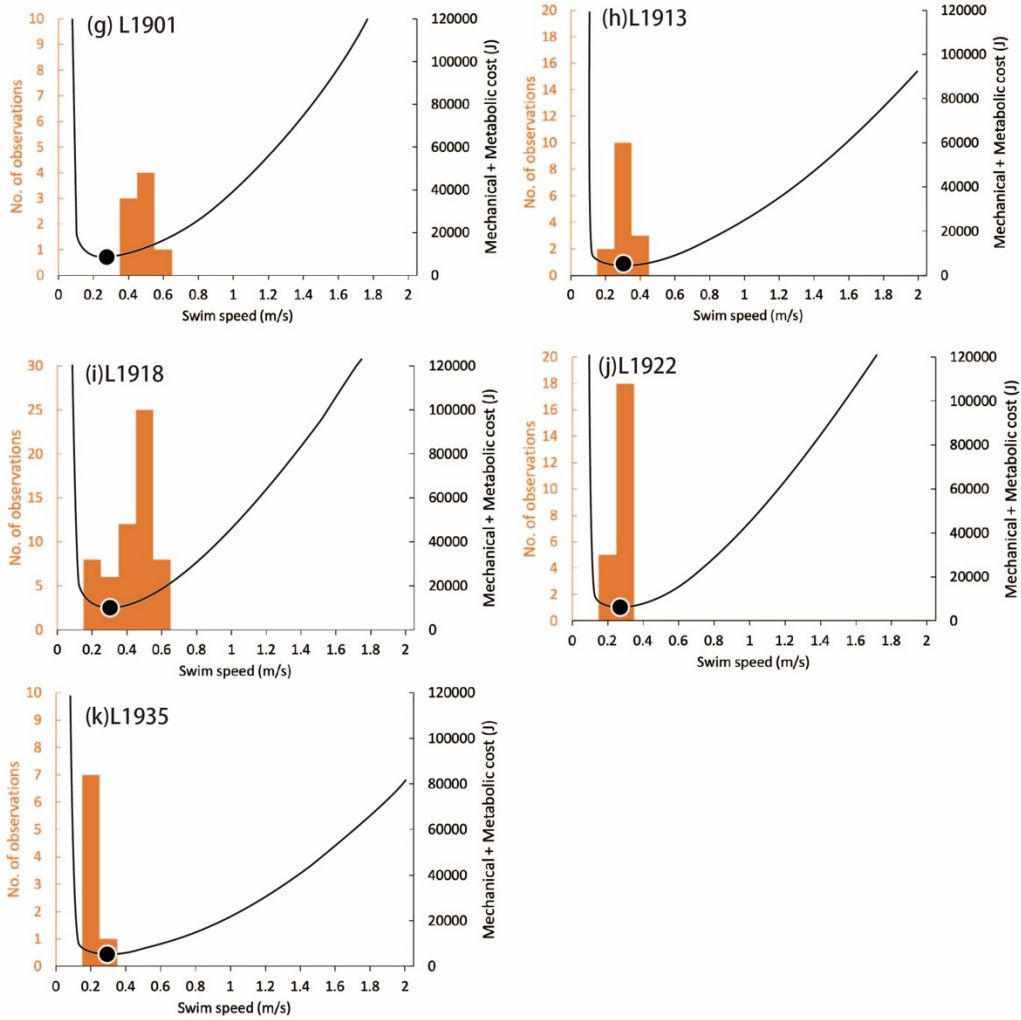


Fig.4–21. Cruising swim speed of 11 loggerhead turtle (a-k). Histograms indicate number of observations of cruising speed. The curve is total energy cost (mechanical + metabolic) each swimming speed when turtle swam 400 m. The closed circle indicates the optimal swimming speed.

(continue)



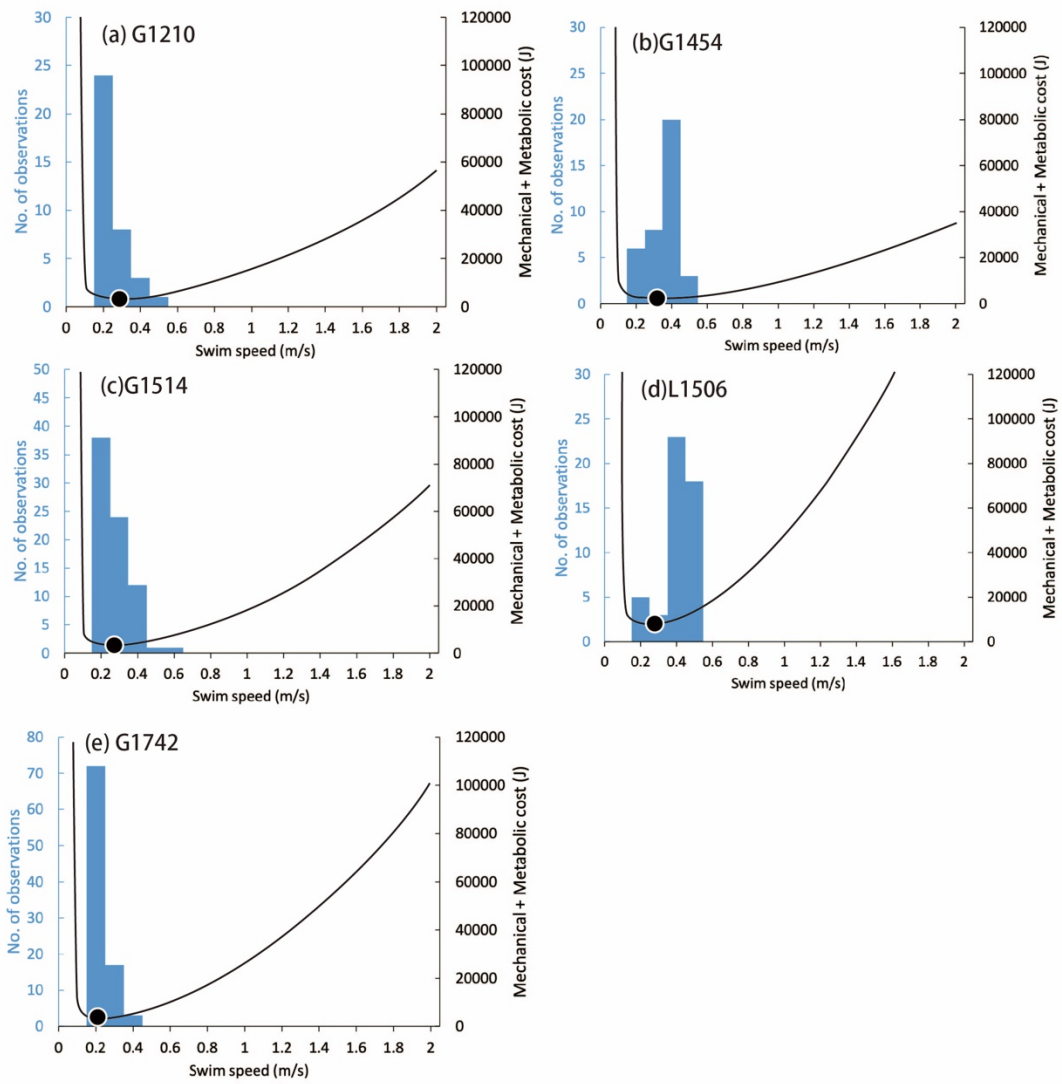


Fig. 4-22. Cruising swim speed of 5 green turtles (a-e). Histograms indicate number of observations of cruising speed. The curve is total energy cost (mechanical + metabolic) each swimming speed when turtle swam 400 m. The closed circle indicates the optimal swimming speed.

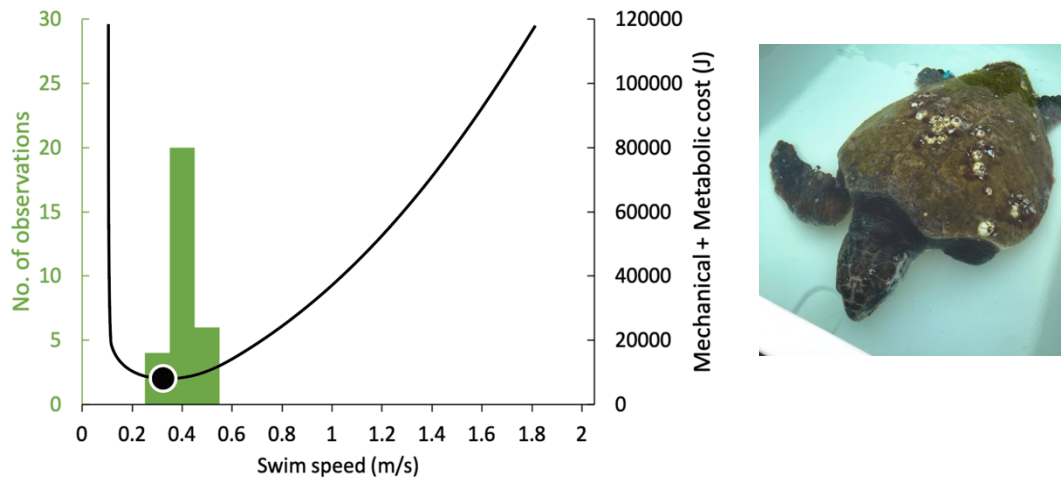


Fig. 4–23. Cruising swim speed of limbless loggerhead turtle (L1908). Histograms indicate number of observations of cruising speed. The power curve is total energy cost (mechanical + metabolic) each swimming speed when turtle swam 400 m. The closed circle indicates the optimal swimming speed. This figure shows that cruising swimming speed did not slow despite the lack of forelimb.

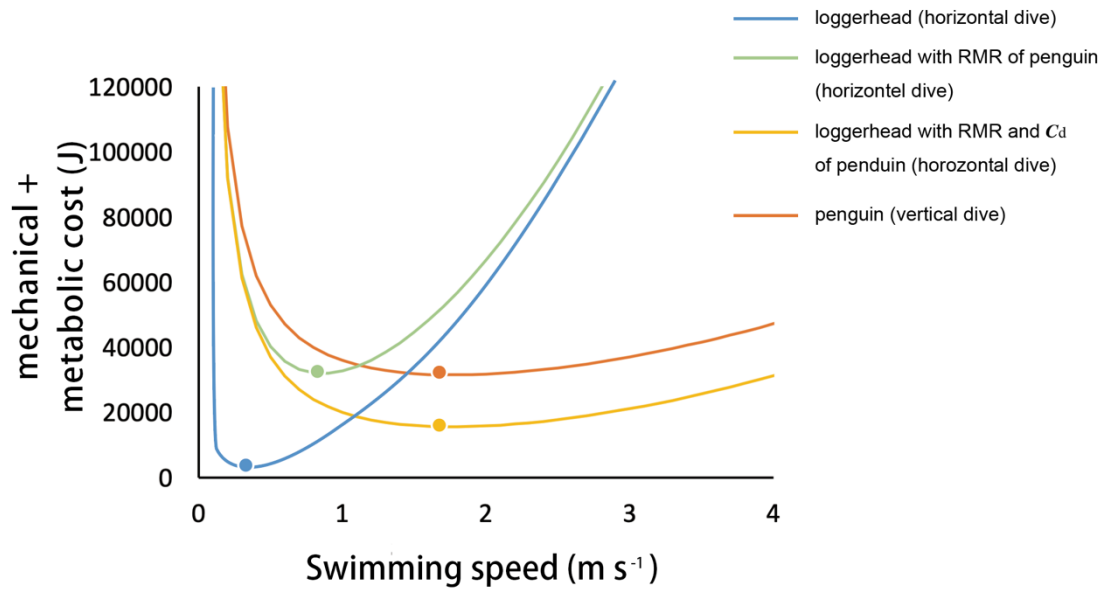


Fig. 4–24. The energy costs of loggerhead turtle and emperor penguin under various condition. The blue lines indicate the energy cost when turtles swim 400 m horizontally with neutral buoyancy. The green and yellow lines indicate the energy cost when turtles swim 400 m horizontally (neutral buoyancy) with the same metabolic rate as penguin and with the same metabolic rate and drag coefficient as penguin, respectively. The orange line indicates the energy cost when penguin descent 400 m vertically (pitch angle= -90°) (Sato et al., 2009). All individuals were assumed to be 30 kg. Each colored circle indicates the optimal swimming speed.

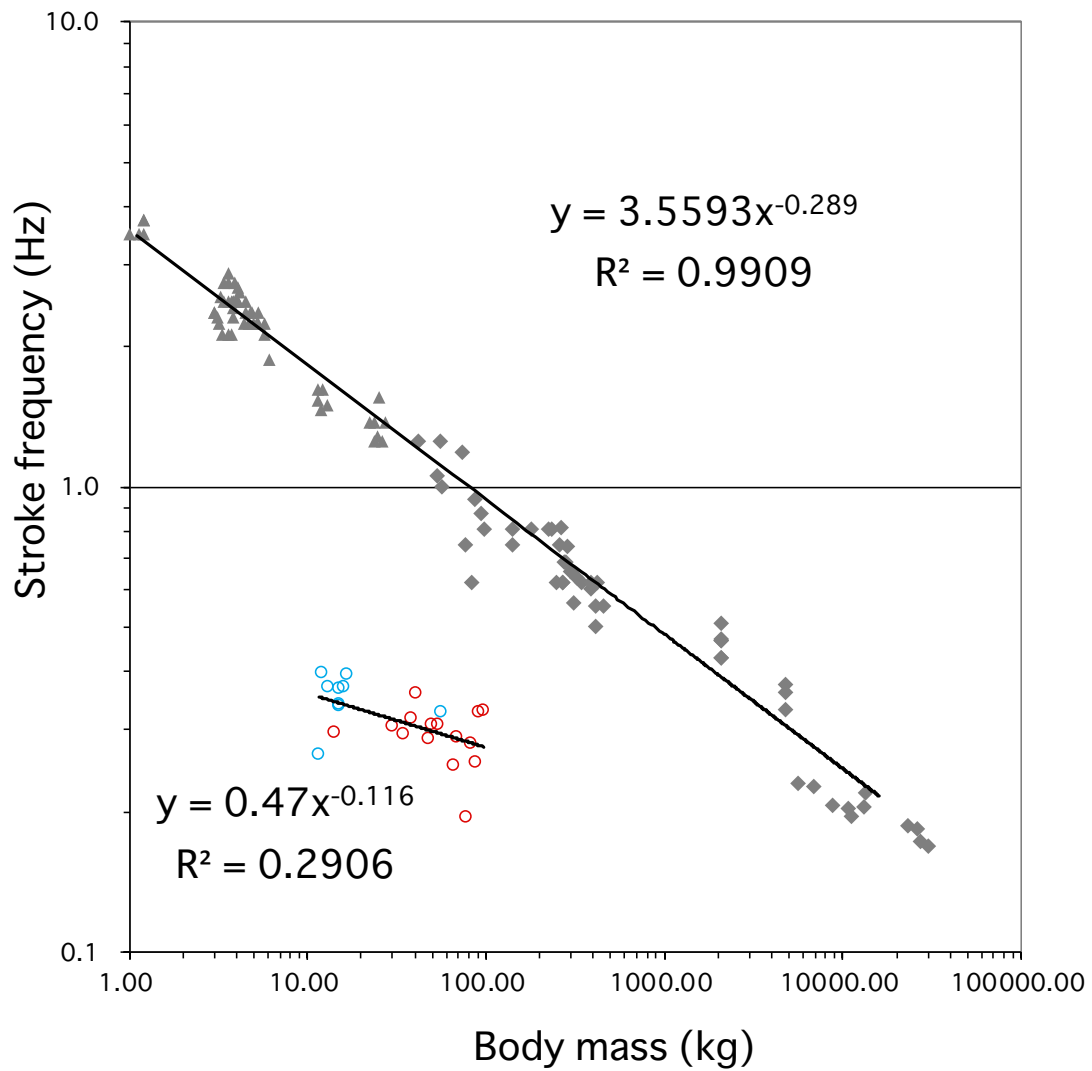


Fig. 4-25. Relationship between body mass and dominant stroke cycle frequency of each animals. The grey coloured points indicate the data in marine mammals and penguins as endothermic animals (Sato et al., 2007). The blue and red open circles indicate green and loggerhead turtles, respectively.

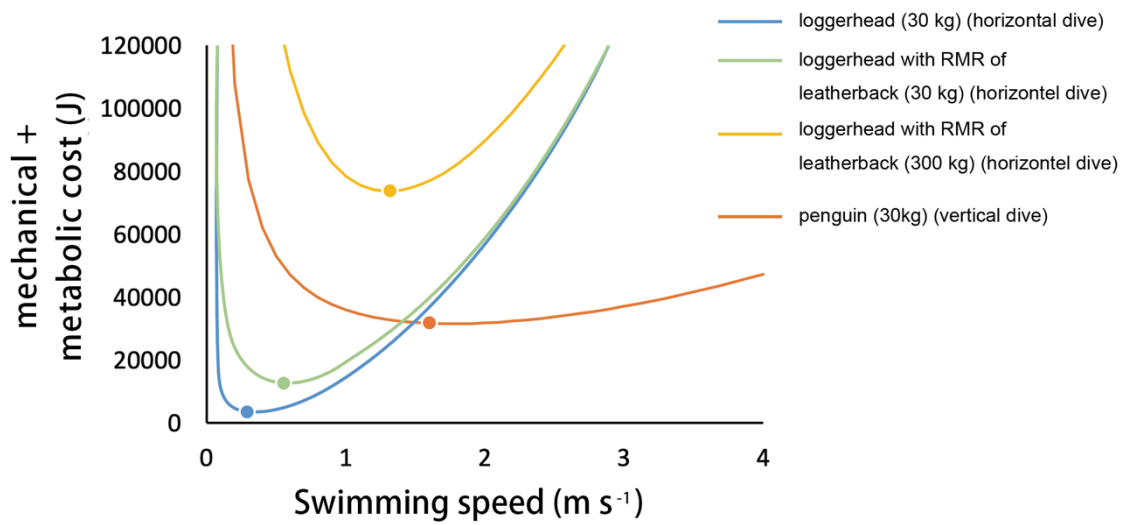


Fig. 4–26. The energy costs of turtle (loggerhead and leatherback) and emperor penguin under various condition. The blue lines indicate the energy cost when loggerhead turtles (30 kg) swim 400 m horizontally. The green and yellow lines indicate the energy cost when smaller leatherback turtles (30 kg) and bigger leatherback turtle (300 kg) swim 400 m horizontally with metabolic rate of leatherback (Wallace et al., 2005). The orange line indicates the energy cost when emperor penguin (30 kg) descent 400 m vertically (pitch angle= -90°) (Sato et al., 2009). Each colored circle indicates the optimal swimming speed.

5. 総合考察

5-1. 生理基盤としての代謝速度

ウミガメ類の代謝速度に関する研究は、1976年に Prange らが報告したアオウミガメの酸素消費速度測定から始まり、様々な種、成長段階で行われてきた (e.g. Prange, 1976; Lutz et al., 1989; Clusella Trullas et al., 2006; Jones et al., 2007) . 亜成体を用いた代謝速度の研究報告例では、個体群によって代謝速度の温度依存性が異なり、冬季の活動性と関与していることを示唆するものもあったが (Southwood et al., 2003) , 具体的な比較研究には至っていなかった。また、亜成体を用いて代謝速度と温度の関係を調べた研究はこれまで3報のみであった (Lutz et al., 1989; Hochscheid et al., 2004; Southwood et al., 2003) . 本研究では、アカウミガメとアオウミガメの亜成体を用いて休止代謝速度を測定し、個体群差があるかを明らかにした。さらに、代謝速度がウミガメ類の体温や行動を制御するか否かについて焦点をあてて、実測値と推定値の比較研究を行なった。

第2章では、北西太平洋域のアカウミガメ・アオウミガメ亜成体の休止代謝速度を測定し、他個体群の既往研究値と比較した (Hochscheid et al., 2004; Southwood et al., 2003) . 一年を通じて活動時間割合を維持する北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体は、冬季に不活発になる地中海個体群よりも水温 15–25°Cの範囲で休止代謝速度が 1.4–5.8 倍高く (Fig. 2-6a) , 温度係数 Q_{10} が低くなった ($Q_{10}=1.68$, 北西太平洋; $Q_{10}=5.36$, 地中海, Hochscheid et al., 2004) . つまり、北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体は、水温が低下しても休止代謝速度が低下しづらいことが示された。北西太平洋個体群とオーストラリア個体群 (Southwood et al., 2003) のアオウミガメ亜成体は、休止代謝速度の Q_{10} が同程度であった ($Q_{10}=1.40$, 北西太平洋; $Q_{10}=1.65$, オーストラリア) . 両個体群とも冬季に活動性が極端に低下しないことから (Southwood et al., 2003, Fukuoka et al., 2015) , ウミガメ類の休止代謝速度の Q_{10} は冬季の活動性と関連していると考えられた。

第3章では、ウミガメ類が自身の代謝速度に見合った体温と潜水様式を持つか否かを検証した。第2章で測定したアカウミガメの代謝速度から推定した体温と水温の温度差 (ΔT_b) は 0.3–1.4°Cであり、実測した ΔT_b (0.3–1.1°C) と近い値をとった。従って、アカウミガメの体温と水温の温度差は自身の代謝熱によってもたらされていることが分かった (Fig. 3-3) . また、北西太平洋と地中海個体群のアカウミガメにおいて、冬季の潜水時間が異なることに着目し、それぞれの個体群の代謝速度から推定される潜水時間 (cADL) を求めた。両個体群とも、cADL で示された時間内でほとんどの潜水を切り上

げていた。したがって、潜水時間の個体群差は、代謝速度に起因すると考えられた (Fig. 3-14, Table 3-2)。

第4章では、ウミガメ類の巡航遊泳速度は体重の0.12乗に比例し、形態計測を用いて予測したスケーリング指数の予測値(0.05–0.13)と矛盾しない結果であることを示した (Table 4-3)。また、単位距離あたりのエネルギーコストが最も低くなる速度(最適遊泳速度)は、ウミガメ類の抵抗係数と表面積の積($C_d S$)と休止代謝速度によって大きく左右されたが、ウミガメ類は推定された最適遊泳速度に近い速度を選んで遊泳していることが示された (Figs. 4-21, 22)。最後に、ペンギン類とウミガメ類の最適遊泳速度を比較し、低い休止代謝速度と、高い $C_d S$ の両方がウミガメ類の巡航遊泳速度を小さくなる要因に関与していることを示した (Fig. 4-24)。

5-2. 休止代謝速度が個体群間で異なる生態学的意義

本研究では、アカウミガメの休止代謝速度が個体群によって最大5.8倍異なることが示された。その生態学的意義について、餌環境、移動範囲、世代時間に着目して以下に考察する。北西太平洋個体群のアカウミガメ亜成体が低水温でもエネルギーコストを払って休止代謝速度を高く保持し、1年を通して活動時間割合を維持する背景には、北太平洋海域の冬季の餌量が関与していると推察する。北西太平洋のアカウミガメの移動経路を追跡すると、冬季に沖合の亜熱帯フロント帯(28°N–34°N)まで南下していた (Narazaki et al., 2015, 第3章)。このあたりの海域は、偏西風と貿易風によって発生したエクマン輸送により、表層水が収束している (Roden 1980)。そのような場所では植物プランクトンが集積してクロロフィルフロントを作り、動物プランクトンやクラゲなどの浮遊性のゼラチン質プランクトンが集まることが知られている (Olson et al 1994)。アカウミガメは外洋ではゼラチン質プランクトンを餌として捕食していることが知られる (e.g. Dodd 1988, Narazaki et al. 2013)。北西太平洋のアカウミガメは冬季でも生産性が高い場所に移動し、特定の場所に収束したクラゲ類を食べ続けられるならば、通年活動時間割合を維持させた方が成長に有利だと推察される。一方、地中海は表層水の水分の蒸発によって塩分が高くなっており、密度が高くなった表層水が沈降することが知られている (Pinet 2006)。沈降流によって表層にはほとんど栄養塩が配給されず、地中海は初春のプランクトンブルームを除いて生産性が低い海域とされている。地中海個体群のアカウミガメ亜成体は、生産性が低下する冬季は活動性を極力低下させ、できるかぎり消費エネルギーを抑えながら生存に不適な期間を乗り切る戦略をとっている

と示唆される。つまり、各個体群のアカウミガメが異なった餌環境下で獲得エネルギーから消費エネルギーを差し引いた純獲得エネルギーを最大化させるために振舞った結果、同種内における休止代謝速度の違い、ひいては越冬様式の違いを生み出した可能性がある。餌が十分にある環境下では、高い休止代謝速度によって餌の消化吸収が促進し、成長率が高くなる (Burton et al. 2011)。一方、餌の少ない状況が一時的に発生するような環境では、休止代謝速度が低いほうが、エネルギーコストを低く抑えられ、生存上有利である (Killen, Marras and McKenzie, 2011)。これらはまとめて“Context dependent”仮説 (Burton et al. 2011) と呼ばれおり、生物の休止代謝速度が環境によって変化し得ることを示している。アカウミガメの個体群間における休止代謝速度の違いが遺伝的なものか環境要因によるものか、どの程度可塑性があるものなのかは、今後の課題とする。

第4章では、ウミガメ類の休止代謝速度が高くなるほど、巡航遊泳速度が速くなることが示された (Fig. 4-24)。巡航遊泳速度は水生動物の年間の回遊範囲と関係している可能性がある。Watanabe et al. (2015) では、休止代謝速度が高い魚類は、そうでない魚類よりも巡航遊泳速度が速く、年間回遊範囲が広がる傾向が示されているが、その傾向はアカウミガメの2個体群間でも見られている (第3章)。地中海個体群の巡航遊泳速度を測定した研究例はないが、個体群間でも巡航遊泳速度が異なることが予想される。種内だけでなく、近縁種でも同様の傾向が見られる。アカウミガメよりも休止代謝速度が高いオサガメ (Wallace et al., 2005) は、さらに年間回遊範囲が広く 4,900 km であった (James et al., 2005)。これらをまとめると、休止代謝速度はウミガメ類の巡航遊泳速度と密接に関係しており、種間あるいは個体群間レベルで年間の移動範囲に違いを生みだしていると考えられる。回遊範囲が異なれば、食べる餌の種類や質、量も変わり、エネルギー収支も変化することが考えられ、生活史多型を生じさせる基盤となるかもしれない。

個体群間における休止代謝速度の違いは、世代時間を左右している可能性がある。Gillooly et al. (2001) は、化学反応の速さと動物のスケーリング則に基づいて、体温と体重の影響によって動物の代謝速度を説明する一般モデルを発表した。体内で起こる化学反応の速さは温度に依存し、ボルツマン定数 k を用いて $e^{-E_i/kT}$ と表すことができる (Gillooly et al., 2001)。 e は自然対数、 T は絶対温度 (単位: ケルビン)、 E_i は活性化エネルギーである。また、動物の休止代謝速度 (M) は一般的に体重の $3/4$ 乗に比例する (West et al., 1997)。したがって、体重と体温の要素を考慮すると、生物の休止代謝速度は $M^{3/4} e^{-E_i/kT}$ と表される (Gillooly et al., 2001)。動物が成体サイズまで体を成長させる

ための時間 (生物学的時間) はその動物の成体の体重 M を休止代謝速度 $M^{3/4} e^{-E_i/kT}$ で割った値と表現できる。つまり生物学的時間 $\propto M^{1/4} e^{E_i/kT}$ となる (Gillooly et al., 2001)。この理論は、休止代謝速度の低い動物ほど、生物学的時間が伸び寿命が長いことを示唆している。地中海と北西太平洋個体群のアカウミガメはそれぞれが持つ休止代謝速度の違いによって、体温が最大 0.5°C 程度異なることがわかった (第 3 章)。個体群間の体温差あるいは休止代謝速度差が、寿命の違いを生んでいる可能性があるが、ウミガメの年齢を特定する手法はまだ確立されていない。近年、ウミガメ類の上腕骨の輪紋から年齢を特定する試みがある (e.g. Snover and Hohn, 2004)。この手法が確立され、個体群間で寿命を比較できるようになれば、休止代謝速度や体温が個体群で異なることの生態学的意義を、長期的な視点から考察できるかもしれない。

5-5. 今後の課題

本研究では、代謝速度がウミガメ類の体温や移動様式、潜水時間、巡航遊泳速度を左右する重要な基盤の 1 つとなることを示した。また、アカウミガメの異なる個体群 (北西太平洋・地中海) において、同種内であるにもかかわらず休止代謝速度が最大 5.8 倍異なり、それに応じて体温や移動様式、潜水時間も異なることを明らかにした。しかしながら本研究は、北西太平洋域で混獲された小笠原諸島寄与とされるアオウミガメと屋久島寄与とされるアカウミガメ (Nishizawa et al., 2014a, 2014b) を、他個体群 (オーストラリア、地中海) と比較したにすぎない。現生のウミガメ類は世界中の海域に分布し (Wallace et al., 2010)、多くの地域個体群に別れている (Bowen et al., 1992, 1994, Karl and Bowen 1999)。成熟すると定住型になる個体群、生涯を通じて回遊する個体群、回遊型と定住型が混在する個体群など、生活史多型が確認されているアカウミガメのような種もいる (e.g. Mansfield et al., 2009, Caeste et al., 2013)。過度な漁獲により絶滅した個体群だが、カリフォルニア湾には冬眠を行うアオウミガメが存在したとされ (Felger et al., 1976)、アカウミガメの地中海個体群よりも長い潜水を行っていた可能性がある。ウミガメの潜水時間に違いが生じるのは、その個体群独特の生理基盤を持っていることを考察した研究例は多々あったが (e.g. Southwood et al., 2003, Felger et al., 1976)、本研究では代謝速度が潜水時間や活動性を左右する生理基盤の 1 つであることを明らかにすることができた。しかし、同種内における行動様式の違いが、休止代謝速度の違いによって生じていることをより詳細に証明するには、様々な個体群の休止代謝速度と水温の関係を測定し、行動様式や体温とともに比較する必要があるだろう。また、休止代謝速

度の違いが遺伝的・環境的要因のどちらによって決まっているのかについては、現時点では明らかになっていない。その個体群が生息地にどのように適応してきたかを解釈する上で、上記の問いは重要な視点になると期待される。

謝辞

本研究を行うにあたり、研究計画から論文の執筆に至るまで、手厚いご指導ご鞭撻を賜りました東京大学大気海洋研究所行動生態計測分野の佐藤克文教授に心から感謝いたします。東京大学大学院農学生命科学研究科の金子豊二教授、岡山理科大学生物地球学部生物地球学科の亀崎直樹教授、東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターの北川貴士准教授、国立極地研究所研究教育系生物圏研究グループの渡辺佑基准教授には、論文審査に関して多くのご助言を賜りました。ここに深くお礼申し上げます。大気海洋研究所行動生態計測分野の檜崎友子博士、大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターの福岡拓也博士には、岩手県大槌町での野外調査において、ウミガメの混獲調査に始まり、研究計画や解析方法、実験機器の使用方法や日々の研究姿勢まで、多くのことをご教授頂きましたことを深く感謝致します。名城大学農学部生物環境科学科環境動物学研究室の新妻靖章教授には、酸素消費速度測定機器を提供していただいた事に加え、代謝速度測定方法と解析手順について細かくご指導頂きました。ここに深く感謝いたします。大気海洋研究所行動生態計測分野の阿部貴晃氏（現長野大）には、大槌で実験装置を立ち上げるにあたって、機器の設置や使い方など多くの面で相談にのって頂きました。心より感謝申し上げます。

本研究は、2011年3月に発生した東日本大震災と2016年の台風10号、2019年の台風19号で甚大な被害を受けて復興中であつたにも関わらず、調査に協力していただいた漁業関係者の皆様の存在なしには成し得ませんでした。船越湾漁協定置網協福丸の乗組員の皆様には、混獲調査のために定置網漁に同行させて頂きました。大船渡市、釜石市、大槌町、山田町、宮古市の各魚市場の皆様、有限会社道下漁業正伸丸、釜石東部漁協箱崎丸、新おおつち漁協定置部久美愛丸および瀬谷丸、佐々木漁業生産組合神恵丸、山一定置網漁業生産組合大和丸、重茂漁協根滝丸には、混獲個体を提供していただきました。深く御礼申し上げます。岩手県下閉伊群山田町の田代次雄氏、阿部辰男氏、阿部貴範氏、宮城県気仙沼市の菊池敏男氏、石巻市の遠藤輝慶氏、阿部英則氏、塩釜市の菊池弘貴氏には、動物搭載型記録計回収の際に快く船を出していただきました。深く感謝致します。

岩手県釜石市にある岩手県水産技術センターの後藤友明博士（現・岩手県農学部食料生産環境学科水産システム学コース）と武田達也氏には、実験をするにあたってウミガメの飼育水槽を提供していただきました。心から感謝申し上げます。鴨川シーワールド

の勝俣浩氏、勝俣悦子氏、齋藤純康氏、大澤彰久氏、吉村智範氏、そして魚類展示科の皆様には、実験のために忙しい仕事の合間を縫って作業を支援していただきました。ここに深く御礼申し上げます。東京大学大気海洋研究所国際沿岸センターの平野昌明氏、黒沢正隆氏、岩間信彦氏、鈴木貴悟氏には、ウミガメの飼育水槽の準備や不具合が生じた際に修理していただきました。心より感謝申し上げます。同センターの職員の皆様には、慣れない大槌での長期調査期間中、常に気をかけてくださり、おかげで安全に楽しく調査を遂行できました。ここに深く御礼申し上げます。岩手県大槌町の越田鮮魚店の皆様には、ウミガメの餌となるスルメイカだけでなく、新鮮な魚介類の差し入れをいただきました。心より感謝申し上げます。

大気海洋研究所行動生態計測分野の宮山大氏、新村誠也氏、工藤宏美氏には共に岩手県でのウミガメ調査を行うにあたり、多方面に渡って補助をしていただきました。ここに深く感謝申し上げます。元大気海洋研究所生物資源再生分野の中村乙水博士（現・長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター）、大気海洋研究所行動生態計測分野の後藤佑介氏、米原善成氏、坂尾美帆氏、富山嶺氏、Aran Garrod 氏、山本青氏、上坂怜生氏には、調査中の補助のみならず、生活面で多くの支援をしていただきました。心より感謝申し上げます。

本研究は、日本学術振興会の科学研究費補助金 (17H00776) ならびに特別研究員奨励費 (DC2)、東京大学バイオリギングプロジェクト (Bio-logging Science, the University of Tokyo: UTBLS)、東北マリンサイエンス拠点形成事業 (Tohoku Ecosystem-Associated Marine Science: TEAMS)、ナショナルジオグラフィックアジア研究予算、academist のクラウドファンディングによる支援で遂行することができました。

最後に、長期の調査中に連絡が頻繁に取れず疎遠になってしまっても、常に体調などを気にかけてくださった両親と祖父母の助けがなければ、この調査はできませんでした。ここに深く感謝致します。

引用文献

- Abe, T. K., Kitagawa, T., Makiguchi, Y., and Sato, K.** (2019). Chum salmon migrating upriver adjust to environmental temperatures through metabolic compensation. *Journal of Experimental Biology*, **222**, jeb186189.
- Akamatsu, T., Wang, D., Wang, K., Wei, Z., Zhao, Q., and Naito, Y.** (2002). Diving behaviour of freshwater finless porpoises (*Neophocaena phocaenoides*) in an oxbow of the Yangtze River, China. *ICES Journal of Marine Science*, **59**, 438-443.
- Angilletta Jr, M. J.,** (2001). Variation in metabolic rate between populations of a geographically widespread lizard. *Physiol Biochem Zool*, **74**, 11-21.
- Angilletta Jr, M. J., and Angilletta, M. J.** (2009). Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.
- Arnott, S. A., Chiba, S., and Conover, D. O.** (2006). Evolution of intrinsic growth rate: metabolic costs drive trade-offs between growth and swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution*, **60**, 1269-1278.
- Baba, N., Nitto, H., and Nitta, A.** (2000). Satellite tracking of young Steller sea lion off the coast of northern Hokkaido. *Fish Sci*, **66**, 180-181.
- Bartholomew, G. A., and Hudson, J. W.** (1962). Hibernation, estivation, temperature regulation, evaporative water loss, and heart rate of the pigmy possum, *Cercaertus nanus*. *Physiological Zoology*, **35**, 94-107.
- Benhamou, S.** (2004). How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension?. *Journal of theoretical biology*, **229**, 209-220.
- Bennett, A.F.,** (1982). The energetics of reptilian activity. In: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, **13**, Academic Press, New York.
- Bostrom, B. L., Jones, T. T., Hastings, M., and Jones, D. R.** (2010). Behaviour and physiology: the thermal strategy of leatherback turtles. *PLOS ONE*, **5**, e13925.

- Bowen, B. W., Abreu-Grobois, F. A., Balazs, G. H., Kamezaki, N., Limpus, C., and Ferl, R. J.** (1995). Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**, 3731-3734.
- Bowen BW, Kamezaki N, Limpus CJ, Hughes GR, Meylan AB, and Avise JC** (1994). Global phylogeography of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) as indicated by mitochondrial DNA haplotypes. *Evolution*, **6**, 1820-1828.
- Bowen, B. W., and Karl, S. A.** (1997). Population genetics, phylogeography, and molecular evolution. *The Biology of Sea Turtles*, Volume I, CRC Press.
- Bowen, B. W., and Karl, S. A.** (2007). Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular ecology*, **16**, 4886-4907.
- Bowen, B. W., Meylan, A. B., Ross, J. P., Limpus, C. J., Balazs, G. H., and Avise, J. C.** (1992). Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution*, **46**, 865-881.
- Boyle, M. C., and Limpus, C. J.** (2008). The stomach contents of post-hatchling green and loggerhead sea turtles in the southwest Pacific: an insight into habitat association. *Marine Biology*, **155**, 233-241.
- Broderick, A.C., Coyne, M. S., Fuller, W. J., Glen, F., and Godley, B. J.** (2007). Fidelity and over-wintering of sea turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1533-1538.
- Burton, T., Killen, S. S., Armstrong, J. D., and Metcalfe, N. B.** (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 3465-3473.
- Calder, W. A.** (1984). *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Carr, A.** (1987). New perspectives on the pelagic stage of sea turtle development. *Conservation*

Biology, **1**, 103-121.

Carr, A., and Meylan, A. B. (1980). Evidence of passive migration of green turtle hatchlings in Sargassum. *Copeia*, **2**, 366-368.

Carreras, C., Pont, S., Maffucci, F., Pascual, M., Barcelo, A., Bentivegna, F., and Aguilar, A. (2006). Genetic structuring of immature loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Mediterranean Sea reflects water circulation patterns. *Marine Biology*, **149**, 1269-1279.

Casale, P., Freggi, D., Cina, A., and Rocco, M. (2013). Spatio-temporal distribution and migration of adult male loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in the Mediterranean Sea: further evidence of the importance of neritic habitats off North Africa. *Marine Biology*, **160**, 703-718.

Casale, P. and Tucker, A.D (2017). *Caretta caretta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T3897A119333622. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T3897A119333622.en>. Downloaded on 04 January 2020.

Casey, J. P., James, M. C., and Williard, A. S. (2014). Behavioral and metabolic contributions to thermoregulation in freely swimming leatherback turtles at high latitudes. *Journal of Experimental Biology*, **217**, 2331-2337.

Clarke, A. (2017). Principles of thermal ecology: Temperature, energy and life. Oxford University Press. 163-195.

Clark, B. D., and Bemis, W. (1979). Kinematics of swimming of penguins at the Detroit Zoo. *Journal of Zoology*, **188**, 411-428.

Clusella Trullas, S., Spotila, J. R., and Paladino, F. V. (2006). Energetics during hatchling dispersal of the olive ridley turtle *Lepidochelys olivacea* using doubly labeled water. *Physiological and Biochemical Zoology*, **79**, 389-399.

Coles, W. C., Musick, J. A. (2000). Satellite sea surface temperature analysis and correlation with turtle distribution off North Carolina. *Copeia*, **2**, 551-554.

Costa, D. P., Gales, N. J., and Goebel, M. E. (2001). Aerobic dive limit: how often does it occur

in nature? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **129**, 771-783.

Croll, D. A., Gaston, A. J., Burger, A. E., and Konnoff, D. (1992). Foraging behavior and physiological adaptation for diving in thick-billed murre. *Ecology*, **73**, 344-356.

Dalrymple, G. H., Hampp, J. C., and Wellins, D. J. (1985). Male-biased sex ratio in a cold nest of a hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*). *Journal of herpetology*, **19**, 158-159.

Davenport, J., Ingle, G., and Hughes, A. K., (1982). Oxygen uptake and heart rate in young green turtles (*Chelonia mydas*), *Journal of Zoology*, **198**, 399-412.

Davenport, J., Fraher, J., Fitzgerald, E., McLaughlin, P., Doyle, T., Harman, L., and Cuffe, T. (2009). Fat head: an analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Journal of Experimental Biology*, **212**, 2753-2759.

Dodd, C. K. Jr. (1988). Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus 1758). *US fish and wildlife service. Biological Report*, **88**, 1-110.

Eliason, E. J., Clark, T. D., Hague, M. J., Hanson, L. M., Gallagher, Z. S., Jeffries, K. M., et al. (2011). Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science*, **332**, 109-112.

Enstipp, M. R., Ballorain, K., Ciccione, S., Narazaki, T., Sato, K., and George, J. (2016), Energy expenditure of adult green turtles (*Chelonia mydas*) at their foraging grounds and during simulated oceanic migration. *Functional Ecology*, **30**, 1810-1825.

Faulkner, J. M., and Binger, C. A. (1927). Oxygen poisoning in cold blooded animals. *Journal of Experimental Medicine*, **45**, 865-871.

Frair, W., Ackman, R. G., and Mrosovsky, N. (1972). Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science*, **177**, 791-793.

Fukuoka, T., Narazaki, T., and Sato, K. (2015). Summer-restricted migration of green turtles *Chelonia mydas* to a temperate habitat of the northwest Pacific Ocean. *Endangered Species Research*, **28**, 1-10.

- Fukuoka, T., Narazaki, T., Kinoshita, C., and Sato, K.** (2019). Diverse foraging habits of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in a summer-restricted foraging habitat in the northwest Pacific Ocean. *Marine biology*, **166**, 25.
- Fukuoka, T., Yamane, M., Kinoshita, C., Narazaki, T., Marshall, G. J., Abernathy, K. J., Miyazaki, N., and Sato, K.** (2016). The feeding habit of sea turtles influences their reaction to artificial marine debris. *Scientific reports*, **6**, 28015.
- Fry, F. E. J.** (1947). Effects of the environment on animal activity. *Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory*, **68**, 1-63.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., and Charnov, E. L.** (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248-2251.
- Godfrey, M. H., D'Amato, A. F., Marcovaldi, M. Â., and Mrosovsky, N.** (1999). Pivotal temperature and predicted sex ratios for hatchling hawksbill turtles from Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1465-1473.
- Greer, A. E., Lazell, J. D., and Wright, R. M.** (1973). Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Nature*, **244**, 181.
- Grigg, G. C., Farwell, W. D., Kinney, J. L., Harlow, P., Taplin, L. E., Johansen, K., and Johansen, K.** (1985). Diving and amphibious behavior in a free-living *Crocodylus porosus*. *Australian Zoologist*, **21**, 599-606.
- Hatase, H., Kinoshita, M., Bando, T., Kamezaki, N., Sato, K., Matsuzawa, Y., et. al. and Sakamoto, W.** (2002). Population structure of loggerhead turtles, *Caretta caretta*, nesting in Japan: bottlenecks on the Pacific population. *Marine Biology*, **141**, 299-305.
- Hatase, H., Omuta, K., and Tsukamoto, K.** (2007). Bottom or midwater: alternative foraging behaviours in adult female loggerhead sea turtles. *Journal of Zoology*, **273**, 46–55.
- Hawkes, L. A., Broderick, A. C., Coyne, M. S., Godfrey, M. H., and Godley, B. J.** (2007). Only some like it hot—quantifying the environmental niche of the loggerhead sea turtle. *Diversity and distributions* **13**, 447-457.

- Hawkes, L. A., Witt, M. J., Broderick, A. C., Coker, J. W., Coyne, M. S., Dodd, M., Frick, M. G., Godfrey, M. H., Griffin, D. B., Murphy, S. R., Murphy, T. M., Williams, K. L., and Godley, B. J.** (2011). Home on the range: spatial ecology of loggerhead turtles in Atlantic waters of USA. *Diversity and Distributions*, **17**, 624-640.
- Hays, G., Adams, C., Broderick, A., Godley, B., Lucas, D., Metcalfe, J., and Prior, A.** (2000). The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. *Animal Behaviour*, **59**, 577-586.
- Hazel, J., Lawler, I. R., & Hamann, M.** (2009). Diving at the shallow end: green turtle behaviour in near-shore foraging habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **371**, 84-92.
- Heath, M. E., & McGinnis, S. M.** (1980). Body temperature and heat transfer in the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Copeia*, 767-773.
- Heithaus, M. R., McLash, J. J., Frid, A., Dill, L. M., & Marshall, G. J.** (2002). Novel insights into green sea turtle behaviour using animal-borne video cameras. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 1049-1050.
- Hemmingsen, A. M.** (1960). Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital (Copenhagen)*, **13**, 1-110.
- Hill, A. V.** (1950). The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Science Progress*, **38**, 209-230.
- Hind, A. T., and Gurney, W. S.** (1997). The metabolic cost of swimming in marine homeotherms. *Journal of Experimental Biology*, **200**, 531-542.
- Hirayama, R.** (1997). Distribution and diversity of Cretaceous chelonoids, *Ancient marine reptiles*, Academic Press, 225-241.
- Hirayama R** (1998). Oldest known sea turtle. *Nature*, **392**, 705-708.
- Hirche, H. J.** (1984). Temperature and metabolism of plankton—I. Respiration of Antarctic zooplankton at different temperatures with a comparison of Antarctic and Nordic krill.

Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, **77**, 361-368.

Hirth, H. F. (1997). Synopsis of the biological data on the green turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus 1758) (Vol. 2). Fish and Wildlife Service, US Department of the Interior.

Hochscheid, S., Bentivegna, F., Bradai, M. N., and Hays, G. C. (2007). Overwintering behaviour in sea turtles: dormancy is optional. *Marine Ecology Progress Series*, **340**, 287-298.

Hochscheid, S., Bentivegna, F., and Hays, G. C. (2005). First records of dive durations for a hibernating sea turtle. *Biology letters*, **1**, 82-86.

Hochscheid, S., Bentivegna, F., Speakman, J. R. (2004). Long-term cold acclimation leads to high Q10 effects on oxygen consumption of loggerhead sea turtle *Caretta caretta*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **77**, 209-222.

Hodkinson, I. D. (2003). Metabolic cold adaptation in arthropods: a smaller-scale perspective. *Functional Ecology*, **17**, 562-567.

Horning, M. (2012). Constraint lines and performance envelopes in behavioral physiology: the case of the aerobic dive limit. *Frontiers in physiology*, **3**, 381.

Houghton, J. D., Broderick, A. C., Godley, B. J., Metcalfe, J. D., and Hays, G. C. (2002). Diving behaviour during the interesting interval for loggerhead turtles *Caretta caretta* nesting in Cyprus. *Marine Ecology Progress Series*, **227**, 63-70.

藤原由紀子, 檜崎友子, 佐藤克文. (2007). 太陽放射エネルギーがウミガメ類の体温に及ぼす影響. *東京大学海洋研究所国際沿岸海洋研究センター研究報告*, **32**, 3-6.

石原孝. (2012). 生活史. ウミガメの自然史 (亀崎直樹 編). 東京大学出版会, 57-83

市川忠史, 瀬川恭平, 寺崎誠. (2006). VPRII を用いた親潮域および黒潮・親潮移行域中表層におけるクラゲ類, クシクラゲ類の現存量および鉛直分布特性. *水産海洋研究*, **70**, 240-248.

Jain, A. K., Murty, M. N., Flynn, P. J. (1999). Data clustering: a review. *ACM Computing*

Surveys, **31**, 266-323.

James, M. C., Mrosovsky, N. (2004). Body temperatures of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in temperate waters off Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1302-1306.

James, M. C., Myers, R. A., & Ottensmeyer, C. A. (2005). Behaviour of leatherback sea turtles, *Dermochelys coriacea*, during the migratory cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 1547-1555.

Jones, T., Hastings, M., Bostrom, B., Andrews, R. D., and Jones, D. (2009). Validation of the use of doubly labelled water for estimating metabolic rate in the green turtle (*Chelonia mydas* L.): a word of caution. *Journal of Experimental Biology*, **212**, 2635-2644.

Jones, T. T., Reina, R. D., Darveau, C. A., and Lutz, P. L. (2007). Ontogeny of energetics in leatherback (*Dermochelys coriacea*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtle hatchlings. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **147**, 313-322.

Kamezaki, N. (2003). What is a loggerhead turtle? The morphological perspective. In (Bolten, A.B. and B.E. Witherington, eds) *Loggerhead Sea Turtles*, Smithsonian Books, 28-43.

Karl, S. A., and Bowen, B. W. (1999). Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology*, **13**, 990-999.

Kawabe, R., Naito, Y., Sato, K., Miyashita, K., & Yamashita, N. (2004). Direct measurement of the swimming speed, tailbeat, and body angle of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *ICES Journal of Marine Science*, **61**, 1080-1087.

Killen, S., Marras, S., McKenzie, D. (2011). Fuel, Fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European seabass. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 1024-1033.

Kobayashi, S., Aokura, N., Fujimoto, R., Mori, K., Kumazawa, Y., Ando, Y., et. al. and Saito, T. (2018). Incubation and water temperatures influence the performances of loggerhead

sea turtle hatchlings during the dispersal phase. *Scientific reports*, **8**, 11911.

Kooyman, G. L. (1989). *Diverse Divers*, Springer-Verlag.

Kooyman, G. L., Cherel, Y., Maho, Y. L., Croxall, J. P., Thorson, P. H., Ridoux, V., and Kooyman, C. A. (1992). Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs*, **62**, 143-163.

Kooyman, G. L., Wahrenbrock, E. A., Castellini, M. A., Davis, R. W., & Sinnett, E. E. (1980). Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals *Leptonychotes weddelli*—evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology B*, **138**, 335-346.

Koteja, P. (1996). Measuring energy metabolism with open-flow respirometric systems: which design to choose? *Functional Ecology*, **10**, 675-677.

Lillywhite, H. B. (2014). How snakes work: structure, function and behavior of the world's snakes. Oxford University Press. (リリーホワイト H.B. 細将貴・福山伊吹・福山亮部・児玉知理・児玉庸介・義村弘仁 (訳) (2019) . ヘビという生き方, 東海大学出版会, 101-120)

Limpus, C. J., Couper, P. J., and Read, M. A. (1994). The loggerhead turtle, *Caretta caretta*, in Queensland: population structure in a warm temperate feeding area. *Memoirs of the Queensland Museum*, **37**, 195-204.

Lohrenz, S. E., Castro, B. M. (2006). Western ocean boundaries. In: Robinson AR, Brink KH (eds) *The sea, Volume 14A: the global coastal ocean*, Harvard University Press, 3-20.

Lusk, G. (1922). The specific dynamic action of various food factors, *Medicine* **1**, **2**, 311.

Lutcavage, M. E., Lutz, P. L. (1986). Metabolic rate and food energy requirements of the leatherback sea turtle, *Dermochelys coriacea*, *Copeia* **1986**, 796-798.

Lutcavage, M. E., Lutz, P. L., Baier, H. (1987). Gas exchange in the loggerhead sea turtle *Caretta caretta*. *Journal of Experimental Biology*, **131**, 365-372.

- Lutz, P. L., Bentley, T. B.** (1985). Respiratory physiology of diving in the sea turtle. *Copeia* **1985**, 671-679.
- Lutz, P. L., Bergey, A., Bergey, M.** (1989). Effects of temperature on gas exchange and acid–base balance in the sea turtle *Caretta caretta* at rest and during routine activity. *Journal of Experimental Biology*, **144**, 155-169.
- Nakamura, I., Goto, Y., Sato, K.** (2015). Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 590-603.
- Mansfield, K. L., Saba, V. S., Keinath, J. A., Musick, J. A.** (2009). Satellite tracking reveals a dichotomy in migration strategies among juvenile loggerhead turtles in the Northwest Atlantic., *Marine Biology*, **156**, 2555-2570.
- Marshall, C. D., Guzman, A., Narazaki, T., Sato, K., Kane, E. A., and Sterba-Boatwright, B. D.** (2012). The ontogenetic scaling of bite force and head size in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*): implications for durophagy in neritic, benthic habitats. *Journal of Experimental Biology*, **215**, 4166-4174.
- Matsuzawa, Y., Sato, K., Sakamoto, W., & Bjorndal, K.** (2002). Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology*, **140**, 639-646.
- McKechnie, A. E.** (2008). Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, **178**, 235-247.
- McKechnie, A. E., Freckleton, R. P., and Jetz, W.** (2006). Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 931-937.
- Miller, P. J., Johnson, M. P., Tyack, P. L., and Terray, E. A.** (2004). Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 1953-1967.

- Milton, S. L., Lutz, P. L.** (2003). Physiological and genetic responses to environmental stress. In: Lutz PL, Musick JA, Wyneken J (eds) *The Biology of Sea Turtles vol II*. CRC Press, 163-197.
- Minamikawa, S., Naito, Y., Sato, K., Matsuzawa, Y., Bando, T., Sakamoto, W.** (2000). Maintenance of neutral buoyancy by depth selection in the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Journal of Experimental Biology*, **203**, 2967-2975.
- Mitani, Y., Sato, K., Ito, S., Cameron, M. F., Siniff, D. B., & Naito, Y.** (2003). A method for reconstructing three-dimensional dive profiles of marine mammals using geomagnetic intensity data: results from two lactating Weddell seals. *Polar Biology*, **26**, 311-317.
- Morreale, S. J., Ruiz, G. J., and Standora, E. A.** (1982). Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. *Science*, **216**, 1245-1247.
- Mortimer, J. A. and Donnelly, M.** (2008). *Eretmochelys imbricata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T8005A12881238. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T8005A12881238.en>. Downloaded on 04 January 2020.
- Nakamura, I., Goto, Y., and Sato, K.** (2015). Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 590-603.
- Narazaki, T., Sato, K., Abernathy, K. J., Marshall, G. J., & Miyazaki, N.** (2009). Sea turtles compensate deflection of heading at the sea surface during directional travel. *Journal of Experimental Biology*, **212**, 4019-4026.
- Narazaki, T., Sato, K., Abernathy, K. J., Marshall, G. J., Miyazaki, N.** (2013). Loggerhead turtles (*Caretta caretta*) use vision to forage on gelatinous prey in mid-water. *PLOS ONE*, **8**, e66043. doi:10.1371/journal.pone.0066043.
- Narazaki, T., Sato, K. and Miyazaki, N.** (2015). Summer migration to temperate foraging habitats and active winter diving of juvenile loggerhead turtles *Caretta caretta* in the western North Pacific. *Marine Biology*, **162**, 1251-1263.

- Nishizawa, H., Narazaki, T., Fukuoka, T., Sato, K., Hamabata, T., Kinoshita, M., Arai, N.** (2014a). Genetic composition of loggerhead turtle feeding aggregations: migration patterns in the North Pacific. *Endangered Species Research*, **24**, 85-93.
- Nishizawa, H., Narazaki, T., Fukuoka, T., Sato, K., Hamabata, T., Kinoshita, M., Arai, N.** (2014b). Juvenile green turtles on the northern edge of their range: mtDNA evidence of long-distance westward dispersals in the northern Pacific Ocean. *Endangered Species Research*, **24**, 171-179.
- Olson, D. B., Hitchcock, G. L., Mariano, A. J., Ashjian, C. J., Peng, G., Nero, R. W., and Podestá, G. P.** (1994). Life on the edge: marine life and fronts. *Oceanography*, **7**, 52-60.
- Okuyama, J., Kitagawa, T., Zenimoto, K., Kimura, S., Arai, N., Sasai, Y., and Sasaki, H.** (2011). Trans-Pacific dispersal of loggerhead turtle hatchlings inferred from numerical simulation modeling. *Marine Biology*, **158**, 2055-2063.
- Ott, B. D., and Secor, S. M.** (2007). Adaptive regulation of digestive performance in the genus *Python*. *Journal of Experimental Biology*, **210**, 340-356.
- Paladino, F. V., O'Connor, M. P., and Spotila, J. R.** (1990). Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature*, **344**, 858.
- Penick, D. N., Paladino, F. V., Steyermark, A. C. and Spotila, J. R.** (1996). Thermal dependence of tissue metabolism in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **113**, 293-296.
- Percival, D. B.** (1995). On estimate of the wavelet variance. *Biometrika*, **82**, 619-631.
- Pinet, P. R.** (2006). *Invitation to Oceanography*, 4th edn. Burlington, US: Jones and Bartlett Learning.
- Plötz, J., Bornemann, H., Knust, R., Schröder, A., & Bester, M.** (2002). Foraging behaviour of Weddell seals, and its ecological implications. In *Ecological Studies in the Antarctic Sea Ice Zone* (pp. 148-156). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Starke, L. N., Kooyman, C. A., & Kooyman, T. G.** (1997).

Post-dive blood lactate concentrations in emperor penguins, *Aptenodytes forsteri*. *Journal of Experimental Biology*, 200, 1623-1626.

Ponganis, P. J., Stockard, T. K., Meir, J. U., Williams, C. L., Ponganis, K. V., Van Dam, R. P., & Howard, R. (2007). Returning on empty: extreme blood O₂ depletion underlies dive capacity of emperor penguins. *Journal of Experimental Biology*, **210**, 4279-4285.

Prange, H. D. (1976). Energetics of swimming of a sea turtle. *Journal of Experimental Biology*, **64**, 1-12.

Prange, H. D. and Jackson, D. C. (1976). Ventilation, gas exchange and metabolic scaling of a sea turtle. *Respiration Physiology*, **27**, 369-377.

Rhodin, A. G., Ogden, J. A., and Conlogue, G. J. (1981). Chondro-osseous morphology of *Dermochelys coriacea*, a marine reptile with mammalian skeletal features. *Nature*, **290**, 244.

Ribak, G., Weihs, D., and Arad, Z. (2005). Submerged swimming of the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* is a variant of the burst-and-glide gait. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 3835-3849.

Roden, G. I. (1980). On the subtropical frontal zone north of Hawaii during winter. *Journal of Physical Oceanography*, **10**, 342-362.

Ropert-Coudert, Y., Sato, K., Kato, A., Charrassin, J. B., Bost, C. A., Maho, Y. L., and Naito, Y. (2000). Preliminary investigations of prey pursuit and capture by king penguins at sea. *Polar Bioscience*, **13**, 101-112.

Rubinoff, I., Graham, J. B., and Motta, J. (1986). Diving of the sea snake *Pelamis platurus* in the Gulf of Panamá. *Marine Biology*, **91**, 181-191.

Sakamoto, K. Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S. (2009). Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLOS ONE*, **4**:e5379.

Sale, A., Luschi, P., Mencacci, R., Lambardi, P., Hughes, G. R., Hays, G. C., et. al. and Papi,

- F. (2006). Long-term monitoring of leatherback turtle diving behaviour during oceanic movements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **328**, 197-210.
- 佐藤克文 (1995). 産卵期アカウミガメの海洋における体温決定機構に関する研究. 博士学位論文, 京都大学.
- 佐藤克文 (2012). 潜水. ウミガメの自然史 (亀崎直樹 編). 東京大学出版会, 165-194.
- Sato, K. (2014). Body temperature stability achieved by the large body mass of sea turtles. *Journal of Experimental Biology*, **217**, 3607-3614.
- 佐藤克文, 大槻真理子, 盛田孝一, 黒沢正隆, 高田順一 (2007). 海象・気象観測結果 (2006 年度版). 東京大学海洋研究所国際沿岸海洋研究センター報告書, **32**, 37-47.
- Sato, K., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Bando, T., Minamikawa, S., Sakamoto, W., and Naito, Y. (1998). Internesting intervals for loggerhead turtles, *Caretta caretta*, and green turtles, *Chelonia mydas*, are affected by temperature. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 1651-1662.
- Sato, K., Naito, Y., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., Charrassin, J. B., C.-A. Bost, Handrich, Y. and Le Maho, Y. (2002). Buoyancy and maximal diving depth in penguins. *Journal of Experimental Biology*, **205**, 1189-1197.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., and Naito, Y. (1994). Correlation between stomach temperatures and ambient water temperatures in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Marine Biology*, **118**, 343-351.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Minamikawa, S., and Naito, Y. (1995). Body temperature independence of solar radiation in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*, during internesting periods. *Marine Biology*, **123**, 197-205.
- Sato, K., Shiomi, K., Marshall, G., Kooyman, G. L. and Ponganis, P. J. (2011). Stroke rates and diving air volumes of emperor penguins: implications for dive performance. *Journal of Experimental Biology*, **214**, 2854-2863.
- Sato, K., Shiomi, K., Watanabe, Y., Watanuki, Y., Takahashi, A., and Ponganis, P. J. (2009).

Scaling of swim speed and stroke frequency in geometrically similar penguins: they swim optimally to minimize cost of transport. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 707-714.

Sato, K., Watanuki, Y., Takahashi, A., Miller, P. J., Tanaka, H., Kawabe, R., et. al. and Mitani, Y. (2007). Stroke frequency, but not swimming speed, is related to body size in free-ranging seabirds, pinnipeds and cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 471-477.

Seminoff, J.A. (2004). *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>.

Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.

Schreer, J. F., and Kovacs, K. M. (1997). Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 339-358.

Secor, S. M., & Diamond, J. (1997). Determinants of the postfeeding metabolic response of Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiological Zoology*, **70**, 202-212.

Secor, S. M. (2008). Digestive physiology of the *Burmese python*: broad regulation of integrated performance. *Journal of Experimental Biology*, **211**, 3767-3774.

Secor, S. M., and Diamond, J. M. (2000). Evolution of regulatory responses to feeding in snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, **73**, 123-141.

Seebacher, F., Murray, S. A., Else, P. L. (2009). Thermal acclimation and regulation of metabolism in a reptile (*Crocodylus porosus*): The importance of transcriptional mechanisms and membrane composition. *Physiological Biochemical Zoology*, **82**, 766-775.

- Shiomi, K., Sato, K., Mitamura, H., Arai, N., Naito, Y., & Ponganis, P. J.** (2008). Effect of ocean current on the dead-reckoning estimation of 3-D dive paths of emperor penguins. *Aquatic Biology*, **3**, 265-270.
- Skrovan, R. C., Williams, T. M., Berry, P. S., Moore, P. W., and Davis, R. W.** (1999). The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). II. Biomechanics and changes in buoyancy at depth. *Journal of Experimental Biology*, **202**, 2749-2761.
- Snover, M. L., and Hohn, A. A.** (2004). Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. *Fishery Bulletin*, **102**, 682-692.
- Southwood, A. L., Andrews, R. D., Paladino, F. V., and Jones, D. R.** (2005). Effects of diving and swimming behavior on body temperatures of Pacific leatherback turtles in tropical seas. *Physiological and Biochemical Zoology*, **78**, 285-297.
- Southwood, A. L., Darveau, C. A. and Jones, D. R.** (2003). Metabolic and cardiovascular adjustments of juvenile green turtles to seasonal changes in temperature and photoperiod. *Journal of Experimental Biology*, **206**, 4521-4531.
- Spotila, J. R., Lommen, P. W., Bakken, G. S., and Gates, D. M.** (1973). A mathematical model for body temperatures of large reptiles: implications for dinosaur ecology. *The American Naturalist*, **107**, 391-404.
- Standora, E. A., Spotila, J. R., & Foley, R. E.** (1982). Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas*. *Journal of Thermal Biology*, **7**, 159-165.
- Thomson, J. A., Cooper, A. B., Burkholder, D. A., Heithaus, M. R., and Dill, L. M.** (2012). Heterogeneous patterns of availability for detection during visual surveys: spatiotemporal variation in sea turtle dive-surfacing behaviour on a feeding ground. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 378-387.
- Todd Jones, T., Van Houtan, K. S., Bostrom, B. L., Ostafichuk, P., Mikkelsen, J., Tezcan, E., ... & Seminoff, J. A.** (2013). Calculating the ecological impacts of animal-borne instruments on aquatic organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 1178-1186.

- Torrence, C., Compo, G. P.** (1998). A practical guide to wavelet analysis. *Bulletin of the American Meteorological society*, **79**, 61-78.
- Ultsch, G. R.** (2006). The ecology of overwintering among turtles: where turtles overwinter and its consequences, *Biological Reviews*, **81**, 339-367.
- Valente, A. L., Marco, I., Parga, M. L., Lavin, S., Alegre, F., and Cuenca, R.** (2008). Ingesta passage and gastric emptying times in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Research in Veterinary Science*, **84**, 132-139.
- Van Dam, R. P., and Diez, C. F.** (1996). Diving behavior of immature hawksbills (*Eretmochelys imbricata*) in a Caribbean cliff-wall habitat. *Marine Biology*, **127**, 171-178.
- Vogel, S.** (1994). Life in moving fluids: the physical biology of flow. Princeton University Press.
- Wallace, B. P., DiMatteo, A. D., Hurley, B. J., Finkbeiner, E. M., Bolten, A. B., Chaloupka, M. Y., et. al. and Bourjea, J.** (2010). Regional management units for marine turtles: a novel framework for prioritizing conservation and research across multiple scales. *PLOS ONE*, **5**, e15465.
- Wallace, B. P., and Jones, T. T.** (2008). What makes marine turtles go: a review of metabolic rates and their consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **356**, 8-24.
- Wallace, B.P., Tiwari, M. and Girondot, M.** (2013). *Dermochelys coriacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T6494A43526147. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T6494A43526147.en>. Downloaded on 04 January 2020.
- Wallace, B. P., Williams, C. L., Paladino, F. V., Morreale, S. J., Lindstrom, R. T., and Spotila, J. R.** (2005). Bioenergetics and diving activity of interesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 3873-3884.
- Ward, P.** (1983). The extinction of the ammonites. *Scientific American*, **249**, 136-148.
- Watanabe, K. K., Hatase, H., Kinoshita, M., Omuta, K., Bando, T., Kamezaki, N., et. al. and**

- Takeshita, H.** (2011). Population structure of the loggerhead turtle *Caretta caretta*, a large marine carnivore that exhibits alternative foraging behaviors. *Marine Ecology Progress Series*, **424**, 273-283.
- Watanabe, Y., Baranov, E. A., Sato, K., Naito, Y., and Miyazaki, N.** (2004). Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night. *Marine Ecology Progress Series*, **279**, 283-289.
- Watanabe, Y., Baranov, E. A., Sato, K., Naito, Y., and Miyazaki, N.** (2006). Body density affects stroke patterns in Baikal seals. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 3269-3280.
- Watanabe, Y. Y., Goldman, K. J., Caselle, J. E., Chapman, D. D., and Papastamatiou, Y. P.** (2015). Comparative analyses of animal-tracking data reveal ecological significance of endothermy in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 6104-6109.
- Watanabe, Y. Y., Sato, K., Watanuki, Y., Takahashi, A., Mitani, Y., Amano, M., et. al. and Miyazaki, N.** (2011). Scaling of swim speed in breath-hold divers. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 57-68.
- West, G. B., Brown, J. H., and Enquist, B. J.** (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**, 122-126.
- White, C. R., Phillips, N. F., and Seymour, R. S.** (2005). The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. *Biology Letters*, **2**, 125-127.
- Wibbels, T. and Bevan, E.** (2019). *Lepidochelys kempii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T11533A155057916. Downloaded on 04 January 2020.
- Wilson, R. P., Liebsch, N., Davies, I. M., Quintana, F., Weimerskirch, H., Storch, S., et. al. and Zimmer, I.** (2007). All at sea with animal tracks; methodological and analytical solutions for the resolution of movement. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **54**, 193-210.
- Witherington, B.** (2002). Ecology of neonate loggerhead turtles inhabiting lines of downwelling near a Gulf Stream front. *Marine Biology*, **140**, 843-853.

- Withers, P. C.** (1977). Measurement of V_{O_2} , V_{CO_2} , and evaporative water loss with a flow through-mask, *Journal of Applied Physiology*, **42**, 120-123.
- Wyneken, J.** (1991). Comparisons of oxygen utilization by hatchling loggerhead, greens and leatherbacks during the swimming frenzy: sprinting vs. marathon strategies re-visited. *NOAA Tech Memo NMFS-SEFSC*, **232**, 131-132.
- Wyneken, J.** (1997). Sea turtle locomotion: mechanisms, behavior, and energetics. In: Lutz PL, Musick JA, (Eds.), *The Biology of Sea Turtles voll*, CRC Press, 165-198.
- Yntema, C. L., and Mrosovsky, N.** (1980). Sexual differentiation in hatchling loggerheads (*Caretta caretta*) incubated at different controlled temperatures. *Herpetologica*, 33-36.
- Zangeril, R.** (1953). The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 3. The turtles of the family Protostegidae. Part 4. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana, Geology Memoirs*, **3**, 61-277.
- Zangeril, R.** (1980). The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 5. An advanced cheloniid sea turtle, *Fieldiana, Geology Memoirs*, **3**, 281-312.
- Zar, J. H.** (1998). Biostatistical Analysis. 4th ed. New Jersey, Prentice Hall.

Appendix

List of symbols and abbreviations

A	activity ratio (%)
BM	body mass (kg)
cADL	calculated aerobic dive limit (min)
C_d	Drag coefficient of gliding animals
GLMM	Generalized linear mixed model
D	drag (N)
E_v	mechanical energy (J)
F	days of fasting
F_{EO_2}	oxygen concentration in effluent air
F_{IO_2}	oxygen concentration in influent air
H	moving distance (m)
k	basal metabolic rate (W)
K	thermal conductivity ($J s^{-1} m^{-1} ^\circ C^{-1}$)
M_v	basal metabolic energy (J)
MLE	maximum likelihood estimation
Q	rate of heat production ($J s^{-1} m^{-3}$)
Q_{10}	temperature coefficient
RMR	resting metabolic rate ($mlO_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}$)
r_R	radius of the considered spherical model (m)
S	wetted surface area (m^2)
SCLn-t	straight carapace length (cm)
SI	straight index
SRDL	satellite relay data logger
SST	sea surface temperature ($^\circ C$)
STPD	standard temperature standard pressure and dry
T_w	ambient water temperature ($^\circ C$)
U	swimming speed ($m s^{-1}$)
U_{opt}	optimal swimming speed ($m s^{-1}$)
\dot{V}_{O_2}	oxygen consumption rate ($mlO_2 \text{ min}^{-1} \text{ kg}^{-0.83}$)
\dot{V}_E	flow rate (ml)
ΔT_b	difference between body and ambient water temperature ($^\circ C$)
ϵ_A	the efficiency with which chemical energy is translated into muscular work

ϵ_p	the propeller efficiency with which muscular movement are translated into forward thrust
λ	the ratio of the drag of an active swimmer to that of a passive object
ρ_{water}	the density of the seawater (=1027 kg m ⁻³)

Appendix 2-1

ATPS 下から STPD 下に変換するにあたり、まず、ATPS 下から BTPS 下の値を算出し、次に BTPS 下から STPD 下の値を算出した。BTPS (Body Temperature ambient Pressure Saturated with water vapor; 以下、BTPS) は体温 (T_b) °C, 測定時の大気圧, 湿度 100% の状況下における値である。ウミガメの T_b は水温よりも 0.7 から 1.7°C 高いことが報告されている (Sato et al., 1994)。しかし、程度の小さい温度差であるため、本章ではウミガメの体温 T_b は水温と同じだとみなして BTPS を計算した。ATPS 下から BTPS 下、さらに BTPS 下から STPD 下への変換は一般的な物理法則に従って行う。Boyle の法則では、温度が一定の時、気体の体積 (V) は圧力 (P) の大きさに反比例する。つまり、気体に圧力 (P) をかけるほど、体積 (V) は小さくなる。状態 1 から状態 2 に変化した場合、 $P_1V_1=P_2V_2$ と表すことができる。一方、Charles の法則では、圧力が一定の時、気体の体積は絶対温度に比例するので、 $V_1/V_2=T_1/T_2$ と表すことができる。これらの法則を合わせた Boyle-Charles の法則により、温度、圧力、体積の関係は、 $P_1V_1/T_1=P_2V_2/T_2$ と表せる。ATPS 下の酸素消費速度 MR_{ATPS} から BTPS 下の酸素消費速度 MR_{BTPS} の変換には (式 2-7) を用いた。

$$[\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_b}] \times MR_{\text{BTPS}} / (273 + T_b) = [(\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_a}) \times MR_{\text{ATPS}} / (273 + T_a)] \text{ を変形し,}$$

$$MR_{\text{BTPS}} = MR_{\text{ATPS}} \times [(\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_a}) / (273 + T_a)] \times [(273 + T_b) / (\text{PB} - \text{PtH}_2\text{O}_{T_b})]. \quad (\text{式 2-7})$$

T_a は呼気チャンバー内の平均気温 (°C), T_w は水槽の設定水温 (°C), T_b はウミガメの体温 (°C) = T_w (本章ではウミガメの体温 = 水槽の設定水温とする), PB は大気圧 (mmHg) = 760 mmHg, $\text{PtH}_2\text{O}_{T_a}$ は T_a の時の飽和水蒸気圧 (mmHg), $\text{PtH}_2\text{O}_{T_w}$ は T_w の時の飽和水蒸気圧 (mmHg), $\text{PtH}_2\text{O}_{T_b}$ は T_b の時の飽和水蒸気圧 (mmHg) = $\text{PtH}_2\text{O}_{T_w}$, MR_{ATPS} は ATPS 環境下の酸素消費速度 (mlO₂ min⁻¹ kg^{-0.83}), MR_{BTPS} は BTPS 環境下の酸素消費速度 (mlO₂ min⁻¹ kg^{-0.83}), MR_{STPD} は STPD 環境下の酸素消費速度 (mlO₂ min⁻¹ kg^{-0.83}) とする。同様に、 MR_{BTPS} から STPD 下の酸素消費速度 MR_{STPD} (mlO₂ min⁻¹ kg^{-0.83}) の変換は、

以下の計算式 (式 2-8) を用いて行った.

$$MR_{STPD} = MR_{BTPS} \times [(PB - PtH_2O_{Tw}) / (273 + T_w)] \times [273 / 760]. \quad (\text{式 2-8})$$

Appendix 3-1

熱拡散方程式を用いた ΔT_b の導出

アカウミガメの体を同じ比重の物体からなる同じ質量の球体と見なした時, 体温の決定機構は非平衡の熱拡散方程式で説明することができる (佐藤, 1995). 球体の熱拡散方程式は

$$\frac{\partial T_b(r, t)}{\partial t} = \chi \left\{ \frac{2}{r} \frac{\partial T_b(r, t)}{\partial r} + \frac{\partial^2 T_b(r, t)}{\partial r^2} \right\} + \frac{Q}{\rho C_p} \quad (\text{式 3-1})$$

と表される. 左辺はウミガメの体温の単位時間あたりの変化量, つまり体温の変化速度を示す. $T_b(r, t)$ は球の中心から r (m) 離れたところの, 時刻 t (sec) における体温である. χ はウミガメの熱拡散率 ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) で, r や t によらず一定であると仮定した. Sato (2014) では, ウミガメを球体と見なし, ウミガメの比重 (kg m^{-3}) と体重 (kg) から同じ質量の球体の半径 r_b (m) を求めた. 比重 ρ の値は, 42.7 kg と 71.5 kg の飼育下のアオウミガメから得られた $\rho=1046.5 \text{ kg m}^{-3}$ を用いた (Sato, 2014). Q はウミガメの産熱速度 ($\text{J s}^{-1} \text{m}^{-3}$) で r や t によらず一定であると仮定した. C_p はウミガメの比熱 ($\text{J kg}^{-1} \text{°C}^{-1}$) である. (式 3-1) の熱拡散方程式より, 体温変化がない定常状態と仮定して式を展開すると,

$$\begin{aligned} \chi \left\{ \frac{2}{r} \frac{\partial T}{\partial r} + \frac{\partial^2 T}{\partial r^2} \right\} &= - \frac{Q}{\rho C_p} \\ \chi \left\{ \frac{1}{r^2} \frac{d}{dr} \left(r^2 \frac{dT(r)}{dr} \right) \right\} &= - \frac{Q}{\rho C_p} \\ \frac{d}{dr} \left(r^2 \frac{dT(r)}{dr} \right) &= - \frac{Q}{\rho C_p \chi} r^2 \end{aligned}$$

両辺を 0 から r まで積分し,

$$(\text{左辺}) = \int_0^r \frac{d}{dr'} \left(r'^2 \frac{dT(r')}{dr'} \right) dr' = r^2 \frac{dT(r)}{dr} \quad \dots (A)$$

$$(\text{右辺}) = \int_0^r \left(- \frac{Q}{\rho C_p \chi} r'^2 \right) dr' = - \frac{Q}{3\rho C_p \chi} r^3 \quad \dots (B)$$

(A) = (B) より,

$$\frac{dT(r)}{dr} = - \frac{Q}{3\rho C_p \chi} r$$

両辺を r_i から 0 まで積分し,

$$\text{(左辺)} = \int_{r_i}^0 \frac{dT(r)}{dr} dr = T^{(0)} - T^{(r_i)} = \Delta T_b \dots \text{(C)}$$

$$\text{(右辺)} = \int_{r_i}^0 \left(- \frac{Q}{3\rho C_p \lambda} r \right) dr$$

$$= - \left[\frac{Q}{6\rho C_p \lambda} r^2 \right]_{r_i}^0$$

$$= \frac{Q}{6\rho C_p \lambda} r_i^2$$

$\rho C_p \lambda = K$ とおく

$$= \frac{Q}{6K} r_i^2 \dots \text{(D)}$$

(C) と (D) より

$$\Delta T_b = \frac{Q}{6K} r_i^2 \quad \text{(式 3-2)}$$

が得られる (Sato, 2014). 第 3 章では (式 3-2) と第 2 章で測定した代謝速度を用いて、ウミガメの ΔT_b を推定した.

Appendix 4-1

エンペラーペンギンが潜降するときのエネルギーコスト推定

Sato et al. (2009) は, エンペラーペンギンがある程度の深さまで潜降するのに要するエネルギーコストを, 浮力や潜降時の体軸角度ごとに推定した. エンペラーペンギンの潜降時には, 休止代謝速度による生理的コストと浮力や抗力に対してなす仕事 (力学的なコスト) を足し合わせたエネルギーが消費される. エンペラーペンギンがある程度の深度まで潜るのにかかる時間は体軸角度 (θ) と遊泳速度 (U) に左右される.

エンペラーペンギンが深度 V (m) まで潜る時にかかる力学的コスト E_V は,

$$E_V = 10A_0\rho_w g \left(\ln \left| \frac{V}{10} + 1 \right| \right) + \left\{ \left(\frac{\rho_w}{\rho_t} - 1 \right) mg - \frac{\rho_w \lambda C_D S U^2}{2 \sin \theta} \right\} V. \quad \text{(式 A4-1)}$$

と示される (Sato et al., 2009). これは, 浮力と抵抗に対してなす仕事の合計で表されている. それぞれのパラメータは, A_0 は潜水前に吸い込んだ海面での空気量 (m^3), ρ_w は海

水の密度 $1027 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$, g は重力加速度 $9.8 \text{ (m s}^{-2}\text{)}$, ρ_t はエンペラーペンギンの体密度 $1020 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$ (Wilson et al., 1992) , m は体重 (kg) である。定数 λ は鰭を動かして遊泳する動物グライディング遊泳する動物にかかる抵抗係数の比である (Hind and Gurney 1997) . 本章では, 前肢をはばたかせて推進力を得るペンギン類で推定された $\lambda = 0.576$ (Hind and Gurney 1997) をウミガメ類の計算に用いた。 U は遊泳速度 (m s^{-1}) , θ は体軸角度であり, 潜降時には負の角度となる。例えば, 体重 30 kg のエンペラーペンギンが水面で 4 L の空気を吸い込み, $V=400\text{m}$ の深さまで潜降する時にかかる力学的コストは, 体軸角度が浅くなるほど深度 $V(\text{m})$ まで到達するのに距離を要し, コストが増加する (Fig. 4-13a) . また, 同じ体軸角度でも, 遊泳速度が速くなると速度の 2 乗分のコストが加算されるため, 指数関数的な曲線となる (Fig. 4-13a) .

次に, 生理的なエネルギーコスト M_V (J) は, 以下の式で表される。

$$M_V = k \frac{V}{-U \sin \theta} . \quad (\text{式 A4-2})$$

k は休止代謝速度 (W) であり, McKechnie et al. (2006) の海鳥の休止代謝速度を参照されている。体軸角度 θ が小さい (ピッチ角が -90° に近づく) ほど, 深度 V まで到達する時間が短くなり, 潜降にかかるコストが小さくなる (Fig. 4-13b) . 一方, 遊泳速度が 0 ms^{-1} に近くなると, 深度 $V(\text{m})$ まで到達するのに時間がかかるため, 消費されるエネルギーコストは, 動物の休止代謝速度の分上昇する (Fig. 4-13b) .

すなわち, エンペラーペンギンが深度 $V(\text{m})$ まで潜る時のエネルギーコストは, 力学的コスト (式 A4-1, Fig. 4-13a) と生理的成本 (式 A4-2, Fig. 4-13b) を足し合わせた以下の式で表すことができる (A4-3) .

$$\begin{aligned} \frac{E_V}{\varepsilon_p \varepsilon_A} + M_V = & \frac{10A_0 \rho_w g}{\varepsilon_p \varepsilon_A} \left(\ln \left| \frac{V}{10} + 1 \right| \right) \\ & + \left\{ \left(\frac{\rho_w}{\rho_t} - 1 \right) mg - \frac{\rho_w \lambda C_D S U^2}{2 \sin \theta} \right\} \frac{V}{\varepsilon_p \varepsilon_A} \\ & - \frac{kV}{U \sin \theta} . \end{aligned} \quad (\text{式 A4-3})$$

力学的エネルギー E_V は, 筋肉の動きを前方の推進力に変換する推進効率 ε_p と, 化学エネルギーを筋肉の仕事に変換する効率 ε_A の両方を用いて, 輸送の代謝コスト ($(E_V / (\varepsilon_p \varepsilon_A))$) と変換される (Hind and Gurney 1997) . ε_p と ε_A は定数で, それぞれ 0.85 , 0.17

とした (Hind and Gurney 1997) . (式 A4-3) で表される下に凸のエネルギー曲線で最もエネルギーコストが小さくなる速度が, 単位距離あたりのエネルギーコストを最小にする速度 (=最適遊泳速度) である (Fig. 4-13c) . 体重 30 kg のエンペラーペンギンの最適遊泳速度は $1.5\text{--}2.0 \text{ m s}^{-1}$ であり, 潜降時の体軸角度 θ によって変化しない (Sato et al., 2009) . 推定されたエンペラーペンギンの最適遊泳速度 ($1.5\text{--}2.0 \text{ m s}^{-1}$) は, 実測の巡航遊泳速度 (2.1 m s^{-1}) と同程度である (Sato et al., 2002) .

ウミガメ類のエネルギーコストモデルの作成

エンペラーペンギンは, 潜水前に最大 4L の空気を吸い込むため浮力に対してなす仕事が多い. そのため, 浮力を考慮にいたしたエネルギーコストにモデルを作成する必要がある. しかし, ウミガメは潜水時に中性浮力となる深度を選んで水平方向に遊泳する (Minamikawa et al., 2000) . 中性浮力とは, 重力と浮力が釣り合っている状態である. したがって, 中性浮力で水平方向に進む場合は浮力に対してなす仕事は無視できる. 本章の行動記録計を用いた放流実験では, ウミガメが水平方向に泳いでいる時の巡航遊泳速度として計算している. この時の深度を中性浮力だと考えると, エンペラーペンギンで構築されたエネルギーコストのモデル式 (式 A4-3) を改変する必要がある. 従って, (式 A4-3) の浮力に関する項をなくして (式 4-5) のように表される.

$$\frac{E_V}{\varepsilon_p \varepsilon_A} + M_V = \left(\frac{\rho_w \lambda C_D S U^2}{2} \right) \frac{H}{\varepsilon_p \varepsilon_A} + \frac{kH}{U} \quad (\text{式 4-5})$$