

第5章 産卵浜内の集団構造

第1節 背景と目的

近年、日本産アカウミガメでは、同一砂浜で産卵する個体の中にも摂餌場として外洋域を利用する個体と主に東シナ海などの沿岸域を利用する個体の2タイプが存在し、両タイプ間では体サイズが異なることが知られるようになった (Hatase et al. 2002a)。摂餌場が互いに遠く離れた場所であることから、産卵浜至近の交尾場 (Limpus et al. 1992) への到達に時間的なズレが生じ、両タイプ間で遺伝子流動の抑制、遺伝的分化が起こっている可能性がある。もしも同一産卵浜内に分集団構造が存在するならば、産卵浜間の集団解析を行う際の解析単位の設定などはそれらを考慮せねばならない。現在報告されている生活史多型が果たして異なる繁殖集団によってなされているものなのか否かを確認する必要がある。

そこで本章では産卵浜内の生活史多型の遺伝的背景を明らかにすることを目的とし、既にこの生活史多型が報告されている屋久島と南部の産卵雌について mtDNA および核 DNA の解析結果をもとに分集団構造の存在を検討した。

第2節 材料と方法

第1項 産卵雌のグループ分け

日本産アカウミガメでは各個体の摂餌域利用は卵の炭素および窒素の安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) から推定でき、 $\delta^{13}\text{C} \leq -18 \text{ ‰}$ かつ $\delta^{15}\text{N} \leq 12 \text{ ‰}$ を示す個体は外

洋域を、それ以外の値を示した個体は浅海域をそれぞれ摂餌域とする傾向があることが分かっている (Hatase et al. 2002b, Hatase et al. 2002c)。1999年に屋久島で採取されたDNAサンプルは同一個体が産んだ卵の安定同位体比が既に Hatase et al. (2002b) によって調べられているので、これをもとに安定同位体比が $\delta^{13}\text{C} \leq -18 \text{ ‰}$ かつ $\delta^{15}\text{N} \leq 12 \text{ ‰}$ を示した個体を“外洋グループ”に、それ以外の安定同位体比を示した個体を“浅海グループ”に分類した。

第2項 核DNAマイクロサテライトの解析

1999年に屋久島で採取された産卵雌48個体および1994～1995年に南部で採取された産卵雌115個体のマイクロサテライト5領域 (Cc7、Cc117、Cc141、Cm72、Cm84、Ei8) を第4章の方法に従って解析した。1994年と1995年に南部で採取された産卵雌115個体 (直甲長 $840 \pm 43\text{mm}$, $755\text{-}952\text{mm}$) は卵の安定同位体分析が行われていないので、外洋、浅海のグループ分けは行わなかった。

第3項 分集団構造の検討

遺伝的差異の検定

安定同位体比によって分類された屋久島の外洋グループと浅海グループについて、2つの標本が任意交配を行う同一繁殖集団に含まれる確率を遺伝子型頻度の対数尤度 G を統計量として用いた検定 (Genotypic goodness of fit test; Goudet et al., 1996) で10000回のrandomizationにより求めた。標本内でHardy-Weinberg平衡が成立していない場合にも利用可能なことがこの手法の選定理由である。これにはFSTAT ver.2.9.3.2. (Goudet et al., 2002) を利用した。

分集団数の推定

南部および屋久島のマイクロサテライト解析結果をもとに、ベイズ法による所属確率推定のためのソフトウェアSTRUCTURE2.0 (Pritchard et al. 2000) を用いて各産卵浜が内部にもつ分集団数を推定した。まず、分集団数 (K_i) を仮定した場合の事後確率 ($\text{Pr}(X|K_i)$) を、100,000回のマルコフ連鎖モンテカルロ法によって分集団数1～5個 ($K_i=1\sim 5$) まで順次求めた。次に、それらの事後確率をベイズの法則に基づいて以下の式で1-5までの各分集団数となる確率 ($\text{Pr}(K_i)$) を求めた (Pritchard and Wen 2004)。

$$\Pr(K_i) = \Pr(X|K_i) / \sum \Pr(X|K_i)$$

第3節 結果

第1項 産卵雌のグループ分け

1999年に屋久島で産卵した48個体（平均直甲長±標準偏差：849 ± 44 mm，範囲741-915 mm）のうち安定同位体比により8個体が外洋グループに、残りの40個体が浅海グループにそれぞれ分類された（Fig.5.1.）。各グループに分類された個体の直甲長は外洋グループが平均826±45mm、範囲763-902mm（N=8）、浅海グループが平均854±43mm、範囲741-915mm（N=40）で、両者に有意差はなかった（ $P > 0.05$, Mann-Whitney test）。

第2項 遺伝的差異

屋久島の産卵雌はどのマイクロサテライト領域においても2グループ間で遺伝子型出現頻度（Fig.5.2.）に差がなかった（ $P = 0.400-0.792$, G test; Table 5.1.）。mtDNA調節領域は外洋グループでは8個体中7個体がタイプBで残りの1個体がタイプC。浅海グループでは40個体中35個体がタイプBで残りの5個体がタイプCであった。2ハプロタイプの出現頻度はグループとも全く同じ（Haplotype B:C = 7:1）で、両グループ間に遺伝的差異は認められなかった。

第3項 分集団数の推定

遺伝子型をもとにした所属確率推定（STRUCTURE2.0）では、屋久島では分集団数が2つである確率（ $K=2$ ）が最も高く73.8%だったが、分集団数が1である確率（ $K=1$ ，つまり分集団が存在しない）も14.9%あった。南部では分集団数が1である確率（ $K=1$ ）が100%であった（Table 5.2.）。

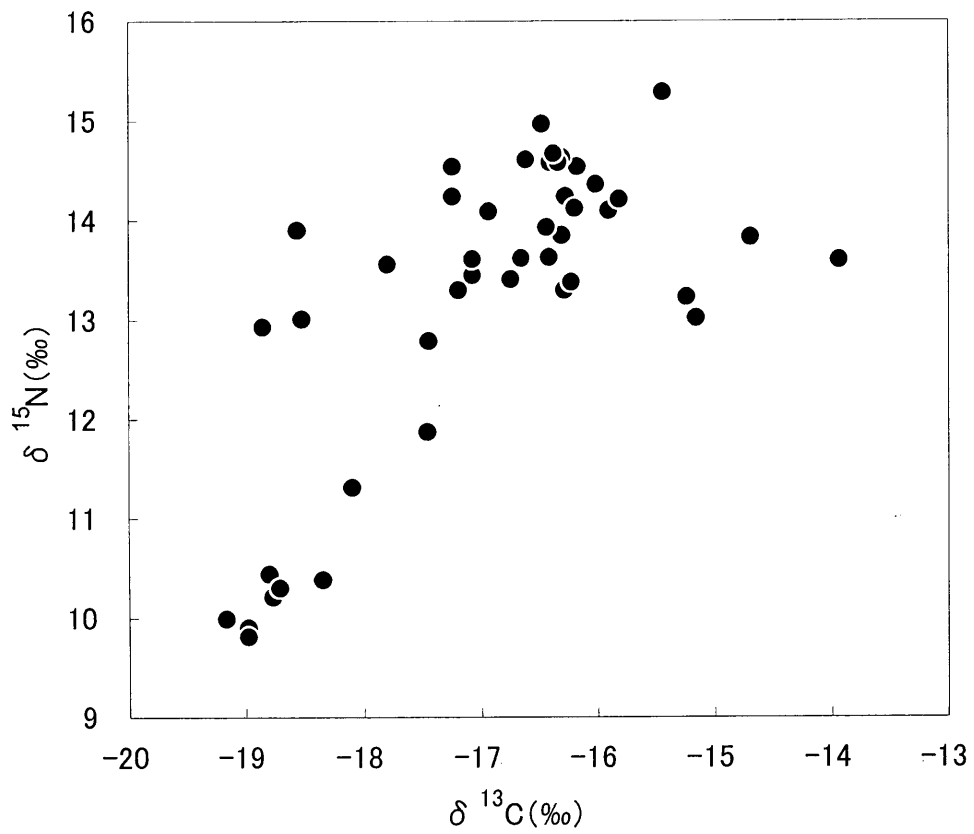


Fig.5.1. $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ map for eggs collected at Yakushima
Data was referred from Hatase et al. 2002

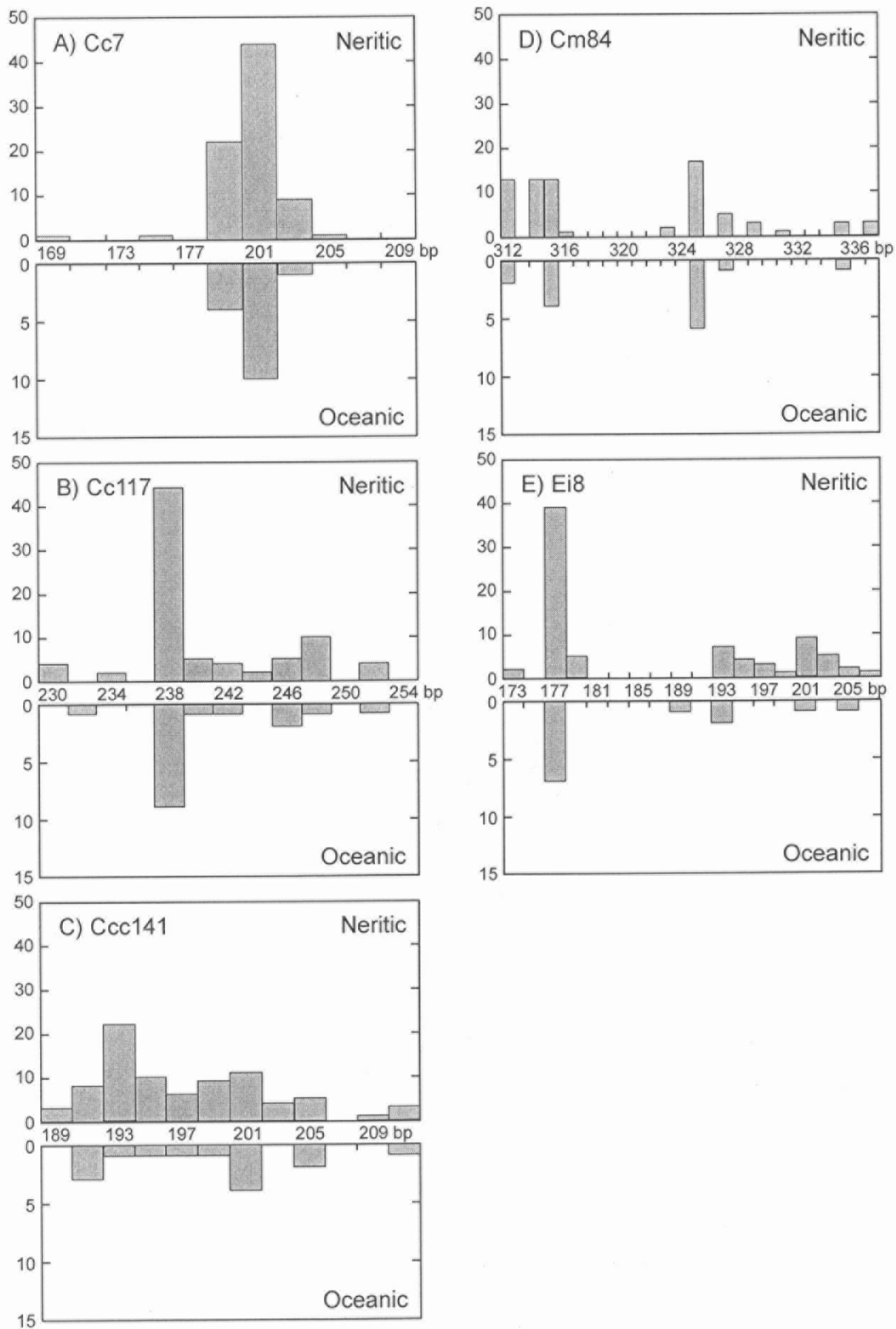


Fig.5.2. Allelic frequencies in oceanic and neritic loggerhaed turtles at Yakushima

Table 5.1. Summary of genetic variability measures at Yakushima

Loci	Group	n	allele	<i>He</i>	<i>Fis</i>	<i>P</i>
Cc7	oceanic	8	4	0.58	0.139	0.945
	neritic	40	7	0.62	0.026	
Cc117	oceanic	8	7	0.69	0.291	0.732
	neritic	40	9	0.67	-0.040	
Cc141	oceanic	8	8	0.84	-0.043	0.392
	neritic	40	11	0.87	0.081*	
Cm84	oceanic	7	5	0.76	0.262	0.920
	neritic	37	10	0.79	0.012	
Ei8	oceanic	6	5	0.67	0.000	0.488
	neritic	39	11	0.72	0.080	

He: expected heterozygosity; *P*: P values for population differentiation G test implemented in FSTAT ver.2.9.3.2(Goudet 2001)

Fis: Weir and Cockerham's(1984) fixation index.; *Indicates the significant heterozygote deficit from H-W expectation at 5% significance level based on U test(GENEPOP ver3.4, Ramond and Rousset 1995) with sequential Bonferroni correction(Rice 1989)

Table 5.2. Eestimation of the number of populations.

	N	K	LnPr(X K)	Var. of LnPr(X K)	Pr(K)
Yakushima1999	48	1	-812.6	12.8	0.149
		2	-811.0	13.6	0.738
		3	-813.1	16.9	0.090
		4	-814.8	24.8	0.017
		5	-815.7	21.3	0.070
Minabe1994,1995	115	1	-1902.2	23.3	1.000
		2	-1957.6	238.6	0.000
		3	-2308.4	906.6	0.000
		4	-1920.7	68.7	0.000
		5	-2271.7	868.0	0.000

LnPr(X|K) were estimated using STRUCTURE 2.0(Pritchard et al., 2000). The admixture model was selected for the ancestry model, the correlation model was adapted for the allele frequency model. MCMC simulation was conducted with 10,000 length of burnin period and 100,000 MCMC reputations after burnin.

第4節 考察

第1項 産卵浜内の集団構造

屋久島では安定同位体比でグループ分けした外洋グループと浅海グループの間に核DNA マイクロサテライト、mtDNA 調節領域のどちらにおいても遺伝的差異は認められなかった。また所属確率推定では分集団数 1-5 までの中で分集団数 2 (K=2) が最も高い確率を示したが、分集団が存在しない確率も 14.9%であったこと、分集団数を 2 としたときの各分集団への個体の所属確率が 50%前後と全く頑強でなかったことから、Pritchard and Wen (2004) のガイドラインに従い、分集団は存在しないと解釈された。分集団数 2 の確率が 73.8%も出てしまったのは、解析したマイクロサテライトマーカーの数が少ないことが原因と考えられた (Pritchard et al. 2000)。これら屋久島の結果に加え、南部でも分集団数が存在しないことが示されたことから、日本産アカウミガメでは産卵浜内の集団分化は生じていないと結論できる。このことから地理的な集団構造を考える際に各産卵浜を地域集団の最小単位として扱っても良いことが確認できた。

第2項 摂餌域利用グループ間の遺伝子流動

外洋と浅海という異なる摂餌域利用を示す個体の間に mtDNA でも核 DNA マイクロサテライトでも遺伝的差異が認められず、両グループ間に集団分化を生じさせないだけの遺伝子流動があることが示された。遺伝子流動が生じる原因として、まず摂餌域利用を変更する個体の存在が考えられる。雌アカウミガメは性成熟後にほとんど成長しないことを考えれば (Hatase et al. 2004)、畑瀬 (2005) が指摘するように小型個体が成長して大型となると摂餌域を外洋から浅海に移すことは確かに考えにくい。しかし、1 世代に 1 個体以上の移住があれば遺伝的な分化は妨げられるので (Wright 1931)、両グループの体サイズ組成を乱さない程度の少数個体の移住 (摂餌域変更) でも遺伝的には均一となる。この場合、小型の個体が外洋に、大型の個体が浅海にそれぞれ定着していても本研究のような結果となる。

もしもこのような摂餌域を変更する個体が存在しないならば両グループの交尾場への到達時期を一致させるような何らかの機構が存在することが考えられる。しかし、ウミガメの摂餌場から交尾場への回遊を開始させる至近要因は全く分かっていない。そのうえ、日本の個体群では交尾の報告例はほとんどなく、交尾場の位置も良く分かってい

ない(興 2001)。まずはオーストラリアの個体群(Limpus et al. 1992)と同様に産卵浜の近辺に交尾場が存在するか否かを確認する必要がある。

第3項 ウミガメにおける生活史二型の意義

本研究により、アカウミガメの産卵雌の間に見られる摂餌域利用の差異は同一の繁殖集団内で起きているものであることが明らかとなった。Gross (1996) は同一個体群内の同性個体が繁殖のために二つ以上の代替手段をもつとき、それらを代替繁殖表現型(alternative reproductive phenotypes)と呼んだ。これは繁殖行動以外の表現型の多型も指すので(小関・Fleming 2004)、日本産アカウミガメの生活史二型にも適用できるだろう。

代替表現型は昆虫、爬虫類、魚類、鳥類、そして哺乳類を含む主要な分類群のほとんどにおいて報告されており(Gross 1996)、動物界に広く見られる現象と言える。その中でも代替表現型の進化に関するモデルの発展やその実証研究に特に大きな役割を果たしてきたのがサケ科魚類である(Gross 1985)。多くのサケ科魚類では、雄で成長の早い個体が小さいサイズのまま成熟するジャックや河川残留型(パー)になることが知られ(Fleming 1998, 小関・Fleming 2004 に総説)、雌でも成長の早い個体が残留雌となる場合のあることがタイセイヨウサケ(Bagliniere and Maisse 1985)で報告されている。

Hatase et al. (2002b) は、このようなサケ科魚類で得られている知見を日本産アカウミガメにも適用し、外洋を摂餌域とする小型個体は日本近海への加入時に良好な成長を示して外洋に残留した若齢成熟個体であると推察した。しかし、サケ科魚類では降海する個体がスモルト化のような劇的な変態を伴うのに対し、アカウミガメでは外洋域と浅海域で生理的な変化は必要とされず、体サイズの差異もわずかなものに過ぎない。遺伝的基盤をもち適応進化で説明されるサケ科魚類(Heath et al. 1994)のような多型とは異なる可能性もある。Gross (1996) が定義した代替表現型の分類によれば、遺伝的基盤を持たない条件戦略(conditional strategy)に相当し、適応進化とは無縁なものかもしれない。

第6章 日本産アカウミガメの集団構造

第1節 背景と目的

ほぼ全ての生物種の個体群がその地理分布にわたって何らかの遺伝的な異質性を示す (Ehrlich and Raven 1969)。Selander (1970) がイエネズミ *Mus musculus* で農場の納屋間という微小空間スケールの遺伝的な異質性をアロザイムマーカーによって示したのを皮切りに、分子生物学的手法を用いてこのような遺伝的集団構造を解明する試みが数多くなされてきた (Avice 2004)。Ward et al. (1992) は 321 種もの動物で行われたアロザイム解析の結果を総括し、動物では移動性 (mobility) が小さな種ほど遺伝的に分化しやすいと結論した。このように集団構造はその生物種の生態的特性を色濃く写し出すことが多いため、逆に集団構造を把握することでこれまで通常の研究手法では分からなかった生態的側面を知ることができる。また、他の集団との間に遺伝子流動のない、遺伝的に独立した集団を管理単位 (management units) として他の集団から独立して管理することも提唱されており (Moritz 1994)、保全生物学的立場からも集団構造の把握は重要な課題である。

日本産アカウミガメでは成体の摂餌場と産卵浜の間でおこなわれる産卵回遊に関して、標識再捕やテレメトリー調査など個体レベルの研究は実施されてきたが、保全に不可欠な集団レベルの理解が欠けている。確かに大西洋、地中海のアカウミガメや他種のウミガメ類を含めれば、これまでに多くの集団構造に関する研究がなされてきた (Table 6.1.)。しかし、いずれも対象は産卵上陸頭数の多い大規模な産卵浜に限られていた。絶滅が危惧される小規模な産卵浜こそ、遺伝的情報をもとに効果的な保全をおこなっていく必要があるが、その遺伝的組成は全く明らかにされていない。特に日本産アカウミガメは世界中のアカウミガメの中でも最も個体群サイズが小さく、今後の動向が注目されているにも関わらず、核 DNA における遺伝子流動の実態は全く把握されていない。

Table 6.1. Studies on genetic population structures of sea turtles.

Species	Localities	References	DNA	Methods
Loggerhead Turtle	Eastern Australia	Gyuris and Limpus(1988)	allozyme	electrophoresis
	North Atlantic and Mediterranean	Bowen et al.(1993a)	mtDNA	RFLP
	world wide	Bowen et al.(1994)	mtDNA	RFLP
	Pacific Ocean	Bowen et al.(1995)	mtDNA control region	PCR-RFLP
	Australia	FitzSimmons et al.(1996)	mtDNA control region, microsatellite	sequence, fragment
	Mediterranean	Schroth et al.(1996)	mtDNA control region, nDNA, ascnDNA	sequence, RAPD, RFLP
	Atlantic and Mediterranean	Bolten et al.(1998)	mtDNA control region	sequence
	Atlantic and Mediterranean	Encalada et al.(1998)	mtDNA control region	sequence
	Atlantic and Mediterranean	Laurent et al.(1998)	mtDNA control region	sequence
	Japan	Hatase et al.(2002a)	mtDNA control region	sequence, PCR-RFLP
	Southern Coast of USA	Bowen et al.(2005)	microsatellite, mtDNA control region	fragment, sequence
	Atlantic and Indo-Pacific	Bonhomme et al.(1987)	allozyme	electrophoresis
	Hawaii, Careibbean, Ascension	Bowen et al.(1989)	mtDNA	RFLP
	Caribbean Sea	Meylan et a.(1990)	mtDNA	RFLP
	world wide	Bowen et al.(1992)	mtDNA	RFLP
	world wide	Karl et al.(1992)	ascnDNA	RFLP
	Florida and Costarica	Allard et al.(1994)	mtDNA control region	PCR-RFLP
	Australia	Norman et al.(1994)	mtDNA control region, allozyme	PCR-RFLP
	Australia	FitzSimmons et al.(1996)	mtDNA control region, microsatellite	sequence, fragment
	Atlantic and Mediterranean	Encalada et al.(1996)	mtDNA control region	sequence
Costarica and Florida	Pearre and Parker(1996)	minisatellite	sequence	
Australia	FitzSimmons et al.(1997a)	mtDNA control region	fingerprint	
Australia	FitzSimmons et al.(1997b)	ascnDNA, microsatellite, mtDNA control region	sequence, PCR-RFLP	
Caribbean Sea	Lahanas et al.(1998)	mtDNA control region	RFLP, fragment	
Northern Cyprus	Kaska et al.(1998)	mtDNA control region	sequence	
Arabian Gulf	D'Aloia and Al Ghais(2000)	mtDNA	sequence	
Northern Cyprus	Kaska(2000)	mtDNA control region	SSCP	
Mexico(East Pacific)	Chassin-Noria et al.(2004)	microsatellite, mtDNA control region	sequence	
world wide	Roberts et al.(2004)	microsatellite	fragment, sequence	

Table 6.1 (continued). Studies on genetic population structures of sea turtles.

Species	Localities	References	DNA	Methods
Hawksbill Turtle	Australia	Broderick et al.(1994)	mtDNA control region	PCR-RFLP
	Caribbean Sea	Bass et al.(1996)	mtDNA control region	sequence
	Caribbean Sea	Bowen et al.(1996)	mtDNA control region	sequence
	Australia	Broderick and Moritz(1996)	mtDNA control region	sequence
	North Caribbean Sea	Diaz-Fernandez et al.(1999)	mtDNA control region	sequence
	Indo-pacific and Caribbean Sea	Okayama et al.(1999)	mtDNA control region	sequence
	Caribbean Sea and Japan	Koike and Diaz-Fernandez(2000)	mtDNA control region	sequence
	Cuba	Espinosa Lopez et al.(2000)	mtDNA control region	sequence
Ridley Turtles(Olive and Kem's)	world wide	Bowen et al.(1998)	mtDNA control region	sequence
Leatherback Turtle	world wide	Dutton et al.(1999)	mtDNA control region	sequence
	Mexico and Costa Rica(East Pacific)	Barragan and Dutton(2000)	microsatellite, mtDNA control region	fragment, sequence
	Atlantic	Dutton et al.(2003)	microsatellite	fragment
Flatback Turtle	Australia	FitzSimmons et al.(1996)	mtDNA control region, microsatellite	sequence, fragment

産卵個体数が大幅に激減してしまった産卵浜を含む日本の個体群全体の遺伝的組成と遺伝子流動の実態が早急に把握される必要がある。

そこで、本章では mtDNA の調節領域と核 DNA マイクロサテライトを用いて集団解析を実施する。この結果をもとに日本産アカウミガメにおける産卵浜間の遺伝子流動の実態を明らかにし、本種の回遊生態と母浜回帰性について考察する。さらに今後の保全活動のために保全遺伝学的な視点から遺伝的多様性について考察する。

第2節 材料と方法

第1項 ミトコンドリア DNA の集団構造

mtDNA の解析

蒲生田については、第 5 章で判別された未知の産卵雌 13 個体のうち 10 個体に対応する孵化幼体 (Table 4.13.) と上陸した産卵雌から直接肉片を採取できた 10 個体 (Table 4.7.) の mtDNA のハプロタイプデータを使用した。これに和歌山県南部 (千里浜、岩代の浜)、宮崎海岸、屋久島 (田舎浜、前浜)、吹上浜の既知のデータ (Hatase et al., 2002a) 計 259 個体を加えた計 281 個体 (Table 6.2. A) で新たに集団解析した。各ハプロタイプの塩基配列は Bowen et al. (1995) の 350bp で代表させた。対象とされた南部、宮崎、屋久島、吹上浜は 1998 年、1999 年の記録では日本国内全体における産卵回数のうち半分近くを占めており、日本の産卵個体群を代表している (Table 6.3.)。

産卵浜間の遺伝的差異

まず分子データに対する分散分析法である AMOVA (analysis of molecular variance; Excoffier et al. 1992) を 5 産卵浜全体に対して実施し (one group of populations)、産卵浜間に集団構造があるかどうかを検討した。次にどの産卵浜間で遺伝的分化が生じているのかを知るために、2 つの産卵浜が任意交配を行う同じ繁殖集団に含まれる確率をマルコフ連鎖 100,000 step、dememorization 10,000 step の正確確率検定 (Exact test of population differentiation; Raymond and Rousset, 1995b) により求めた。また、産卵浜間における遺伝的分化程度の指標となる固定指数 F_{st} (Wright, 1951) の不偏推定値 θ (Weir and Cockerham, 1984) を算出して有意性 (θ

Table 6.2. Nesting beaches and specimens used for analysis of the genetic population structures

Nesting beaches	Year	(A) mtDNA	(B) Microsatellite
		n	n
Minabe	Total	102	115
	1994	51	62
	1995	51	53
Kamoda	Total	10	10
	2002-2004	10	10
Miyazaki	Total	46	46
	1995	19	19
	1999	27	27
Yakushima	Total	89	91
	1995	27	29
	1999	62	62
Fukiage	Total	22	21
	1997	14	13
	1999	8	8

Table 6.3. Number of loggerhead nests recorded on the beaches in 1998 and 1999

Locality	Beach	1998	1999	Reference
Minabe	Minabe Senri Beach	29	85	Goto (2002a)
	Minabe Iwashiro Beach	26	17	Goto (2002b)
	Total	55	102	
Miyazaki	Miyazaki Beach	106	83	Miyazaki Wild Animal Research Group (2002a)
	Myojinyama • Oida Beach	70	47	Miyazaki Wild Animal Research Group (2002b)
	Shintomi Beach	51	78	Miyazaki Wild Animal Research Group (2002c)
	Horinouchi Beach	55	57	Miyazaki Wild Animal Research Group (2002d)
	Total	282	265	
Yakushima	Inakahama Beach	367	405	Omuta (2002a)
	Maehama Beach	335	198	Omuta (2002b)
	Yotsuse Beach	-	39	Omuta (2002c)
	Total	702	642	
Fukiage	Fukiage Beach (Kaseda)	12	14	Kaseda municipal office & Kagoshima Prefecture Office (2002)
	Fukiage Beach (Fukiage • Kinpo)	30	18	Sea Turtle Research Group of Kagoshima University(2002)
	Fukiage Beach (Hiyoshi)	36	53	Baba (2002)
	Fukiage Beach (Higashiichiki)	6	4	Kitayama (2002)
	Fukiage Beach (Kushikino)	18	5	Maegata et al. (2002)
Total	102	94		
Total (4 regions)	1,141	1,103		
Japan (all nesting beaches)	2,479	2,255	Kamezaki et al. (2003)	

> 0) を 10,000 回の permutation test により検定した。この結果をもとに複数の産卵浜をまとめるグループ構造の存在を仮定して (several groups of populations) 再度 AMOVA を実施することでグループ間の多様度 (among groups)、グループ内の集団の多様度 (among population within groups)、集団内の個々の多様度 (within populations) を検定した。これら全ての解析は Arlequin ver.2.001 (Schneider et al., 2000) を用いておこなった。塩基配列間の遺伝的距離推定法としては Kimura の二変数法 (Kimura's two parameter method; Kimura 1980) を採用し、遺伝置換速度の分布をあらわすガンマ分布の形状変数 α にはヒトの mtDNA の D-loop で Kimura の二変数法をもとに算出された $\alpha=0.168\pm 0.036$ (Yang and Kumar 1996) より、 $\alpha=0.17$ と設定した。

第2項 核 DNA の集団構造

核 DNA の解析

南部、蒲生田、宮崎、屋久島、吹上浜の 5 つの産卵場から得た計 283 の試料 (Table 6.2.B) について 5 マイクロサテライト領域の遺伝子型を決定して使用した。このうち蒲生田については第 4 章で、南部 2 年分と屋久島の 1999 年分については第 5 章で既に遺伝子型を決定済みである。残る試料の遺伝子型決定も第 4 章と同じ方法によった。2 年度分ある 4 産卵浜に関してはまず、年度ごとに別々に解析した。

標本内の遺伝的変異性の指標として、対立遺伝子のサイズと数、およびヘテロ接合体率の観察値 (H_0) と期待値 (H_E) を求めた。蒲生田や吹上浜のように試料数が 50 未満の産卵場もあるため、ヘテロ接合体率の期待値 (H_E) は以下の式で与えられる不偏推定値 (Levene, 1949; 根井, 1990) を用いた。

$$H_E = 2n(1 - \sum x_i^2) / (2n - 1) \quad ; x_i: \text{観察された対立遺伝子頻度、} n: \text{標本数}$$

解析領域の有効性を検討するために、Hardy-Weinberg 平衡からのズレの指標である近交係数 F_{is} (Weir and Cockerham, 1984) を算出した。Hardy-Weinberg 平衡からの有意なズレが観察されたときには、それがヌル対立遺伝子によるものであるのか否かを検証するために Micro-Checker ver.2.2.3. (Van Oosterhout et al, 2004) で randomization 1,000 回のモンテカルロシミュレーションを実施し、得られた結果の 99%信頼区間と比較することでヌル対立遺伝子およびエラーの可能性を検討した。

解析領域の独立性は連鎖不平衡 (linkage disequilibrium) の検定を実施することで確認した。

これらの各種基礎パラメータの算出および検定には GENEPOP 3.4 (Raymond and Rousset, 1995a) を用いた。また、検定数標本数が多い場合には多重比較によるタイプ I エラーに対処するため、5% α 水準の Bonferroni correction (Rice 1989) を施した。

標本間の遺伝的差異

まず、産卵浜間の遺伝的差異の有無を検討するために Arlequin ver.2.001 (Schneider et al., 2000) を用いて mtDNA の解析と同様に 5 砂浜全体に対しての AMOVA を実施した。

次に産卵浜間の遺伝的差異を詳細に検討するために、2 つの標本が任意交配を行っている同じ繁殖集団に含まれる確率を遺伝子型頻度の対数尤度 G を統計量として用いた検定 (Genotypic goodness of fit test; Goudet et al., 1996) で 10000 回の randomization により求めた。標本内で Hardy-Weinberg 平衡が厳密に成立していない場合にも利用可能なことがこの手法の選定理由である。これには FSAT ver.2.9.3.2. (Goudet et al., 2002) を利用した。遺伝的分化程度は mtDNA と同じく F_{st} の不偏推定値 θ (Weir and Cockerham, 1984) を Arlequin ver.2.001 (Schneider et al., 2000) で 10,000 回の permutation により算出した。マイクロサテライトの場合、変異率は領域ごとに異なるので $\alpha=0.0$ とした。さらに別の変異モデル (SMM; stepwise mutation model) に基づく指標である R_{st} (Slatkin, 1995) の不偏推定値 ρ_{st} (Rousset, 1996) も RSTCALC 2.2 (Goodman, 1997) を用いて 1,000 回の permutation により算出した。最後に階層的な集団構造を検討するために、産卵浜のグループ分けを仮定して AMOVA をおこなった。なお、マイクロサテライトは全領域のデータが揃っていない個体もデータとして含まれているため、本節の AMOVA では全て locus by locus AMOVA により領域ごとに変異量を算出し、最後に次式のように変異量を相加することで統合した (Excoffier 2003)。有意性は 10,000 回の permutation により検討した。

$$\Phi_{CT} = \sum \sigma_a^2 / \sum \sigma_T^2$$

$$\Phi_{ST} = (\sum \sigma_a^2 + \sum \sigma_b^2) / \sum \sigma_T^2$$

$$\Phi_{SC} = \sum \sigma_b^2 / (\sum \sigma_b^2 + \sum \sigma_c^2)$$

第3節 結果

第1項 ミトコンドリア DNA の集団構造

ハプロタイプの出現状況

屋久島で1個体だけAタイプが出現したほかは各産卵浜ともBとCの2タイプのみで構成されていた。Cタイプは宮崎で13個体、屋久島で11個体に見られるものの、他の産卵浜はほとんどBタイプで占められていた (Table 6.4, Fig. 6.1.)。

産卵浜間の遺伝的差異

AMOVAにより、全体の変異量のうち9.36% ($\Phi_{st}=0.0936$) が産卵浜間で生じており、産卵浜間に有意な遺伝的差異 ($P<0.001$) が存在することがわかった (Table 6.5.A.)。

2産卵浜による比較では、10組中5組で有意なハプロタイプの出現頻度の差が認められた。南部、宮崎、屋久島の3産卵浜間で互いに有意に異なっていたが ($P=0.000 \sim 0.039$)、蒲生田と吹上浜の2産卵浜はそれぞれ宮崎とのみ有意差を示し ($P<0.05$)、他の産卵場とは差異がみられなかった ($P>0.05$) (Table 6.6.)。宮崎は他の4産卵場全てとの間で有意な遺伝的差異を示した。

産卵浜間の遺伝的分化程度

遺伝的差異の検定結果と同じ5組の産卵場間で有意な遺伝的分化が認められた ($P<0.05$) (Table 6.7.)。有意となった $F_{st}(\theta)$ の中では南部-宮崎間が最も大きく ($\theta = 0.268$)、南部-屋久島間が最小だった ($\theta = 0.056$)。

階層的集団構造

宮崎が他の4産卵浜全てとの間で有意な遺伝的差異を示したため、宮崎とその他4産卵場 (南部、蒲生田、屋久島、吹上浜) の2グループからなる集団構造を仮定してAMOVAを実施したところ、グループ間の遺伝的差異 (Φ_{CT}) は有意でなく ($P>0.05$; Table 6.5.B.)、宮崎だけを異なるグループとするほどの明確な違いはないことがわかった。

Table 6.4. Frequency of mtDNA haplotype on 5 nesting habitats.

Nesting Beach	Haplotypes*			Total	References
	A	B	C		
Minabe		99	3	102	Hatase et al.(2002a)
Kamoda		21	1	22	This study
Miyazaki		33	13	46	Hatase et al.(2002a)
Yakushima	1	77	11	89	Hatase et al.(2002a)
Fukiage		21	1	22	Hatase et al.(2002a)

*Haplotypes were denominated by Bowen et al.(1995)

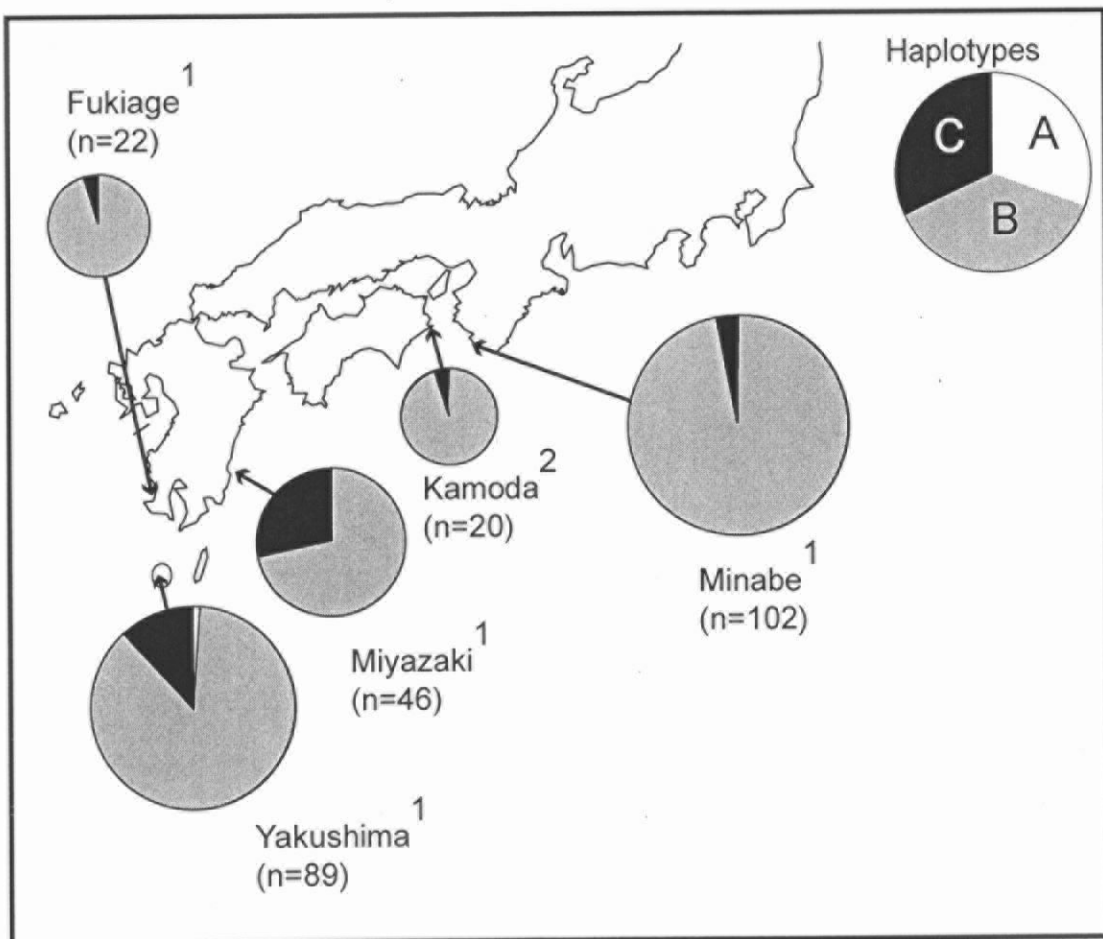


Fig.6.1. mtDNA haplotype frequencies on 5 nesting habitats. Area of circle is proportional to sample size. 1: Hatase et al.(2002), 2: This study.

Table 6.5. Analysis of molecular variance on mtDNA assuming the two groups.

(A) No Group

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	Φ-statistics	
					Φ _{ST}	
Among populations	4	12.302	σ_a^2 0.051***	9.36		
Within populations	274	135.293	σ_c^2 0.494	90.64		
Total	278	26.878	σ_T^2 0.099		0.0936***	

*** : $P < 0.001$. Results of 10100 permutation test. P-Value : σ_a^2 and Φ_{st} $P=0.000$. $\Phi_{ST} = \sigma_a^2 / \sigma_T^2$

(B) Two Groups (Group 1:Miyazaki, Group 2:Minabe, Kamoda, Yakushima, Fukiagehama)

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	Φ-statistics		
					Φ _{CT}	Φ _{ST}	Φ _{SC}
Among groups	1	3028.613	σ_a^2 35.606	18.30			
Among populations within groups	3	864.542	σ_b^2 2.627**	1.35			
Within populations	274	42831.22	σ_c^2 156.318***	80.35			
Total	278	46724.37	σ_T^2 194.552		0.1830	0.1965***	0.0165**

** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$. Results of 10100 permutation test. P-Values for each parameter: σ_c^2 (rand. value \leq obs. value) and Φ_{ST} $P=0.001$, σ_b^2 and Φ_{SC} $P=0.007$, σ_a^2 and Φ_{CT} $P=0.194$. $\Phi_{CT} = \sigma_a^2 / \sigma_T^2$, $\Phi_{ST} = \sigma_a^2 + \sigma_b^2 / \sigma_T^2$, $\Phi_{SC} = \sigma_b^2 / \sigma_b^2 + \sigma_c^2$

Table 6.6. Population differentiation among nesting habitats inferred from mtDNA haplotype frequencies

	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiagehama
Minabe	0.513	<u>0.000</u> **	<u>0.018</u>	0.542
Kamoda		<u>0.048</u>	0.557	1.000
Miyazaki			<u>0.039</u>	<u>0.026</u>
Yakushima				0.567

Above the diagonal are the *P*-values for population differentiation exact test based on 100,000 steps Markov chain by Arlequin2.001. Significant values ($P < 0.05$) were underlined. **indicates the significant value (α level of 0.01) after Bonferroni correction.

Table 6.7. Genetic partitions(θ) among nesting habitats based on mtDNA sequences

	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe		-0.024	<u>0.268</u> *	<u>0.056</u>	-0.024
Kamoda	1.000		<u>0.117</u>	-0.001	-0.05
Miyazaki	0.000	0.049		<u>0.060</u>	<u>0.128</u>
Yakushima	0.012	0.449	0.033		0.005
Fukiage	1.000	1.000	0.027	0.40600	

Above the diagonal are fixation index θ for pairs. Significant value($P < 0.05$) based on permutation tests are underlined. * indicate the significant value(α level of 0.05) after Bonferroni correction.
 Below the diagonal are P -Value for significance of F_{st} based on 10100 permutation tests estimated using Arlequin2.001

第2項 核 DNA の集団構造

標本内における変異

対立遺伝子の数 (N_a) は 3-13 の範囲だったが、Cc7 では 3-8 と最も対立遺伝子の種数が少なかった (Table 6.8.)。観察されたヘテロ接合体率 (H_o) も Cc7 で最小であった (1999 年吹上、 $H_o = 0.375$)。Cc7 で最低のヘテロ接合体率を示した 1999 年の吹上が Cc141 では全個体がヘテロ接合体となり最大値 1.000 を示したように、各産卵浜の遺伝的多様性は領域によってまちまちであった。

Hardy-Weinberg 平衡

9 標本 5 領域の計 45 標本のうち 10 標本で Hardy-Weinberg 平衡からの有意なズレが認められ ($P < 0.05$)、このうち 7 標本が Bonferroni correction 後も有意であった。特に 1995 年の屋久島では最も多い 4 領域でズレが確認され、補正後も Cc7、Cc117、Ei8 の 3 領域が残った。1995 年の南部では Cc7、Cc141、Ei8 の 3 領域が補正後も有意であった。領域別では Cc141 が 9 標本中 4 標本 (補正後は 1 標本) で、Cc7、Cc117、Ei8 はいずれも 9 標本中 2 標本でズレが確認された (Table 6.8.)。

マーカーの有効性

Hardy-Weinberg 平衡からのズレが認められた 10 標本を対象におこなった Micro-Checker ver.2.2.3. (Van Oosterhout et al, 2004) によるヌル対立遺伝子およびエラーの検定ではいずれの可能性も支持されなかった。また、ズレの原因がヌル対立遺伝子あるならば、ほとんどの標本において共通してズレが観察されると予想されるが、ズレが生じたのは最大でも Cc141 の 9 標本中 4 標本 (補正後は 1 標本) であった。これらのことから、観察された Hardy-Weinberg 平衡からズレはヌル対立遺伝子の存在によるものでなく、いずれの領域も集団解析において有効と判断した。

マーカーの独立性

各領域間の連鎖不平衡の検定では全 90 組 (${}_5C_2 \times 9$ 標本) の比較のうち、連鎖不平衡が有意となったのはわずかに 4 組で、Bonferroni correction 後も残ったのは 1995 年の南部における Cc117-Cc141 間 $P < 0.005$ のみであった (Table 6.9.)。これは、Cc141 が Hardy-Weinberg 平衡からズレていることが原因と考えられた。他の 3 組は Cc7-Cc117 (南部 1994 年, $P < 0.05$)、Cc7-Cc117 (屋久島 1999 年, $P < 0.05$)、Cm84-Ei8 (吹上 1997 年, $P < 0.05$) であった。各領域どうしが本当に連鎖しているならば、ほと

Table 6.8. Summary of genetic variability measures for each locus and year on 5 nesting habitats

(1) Cc7

	Minabe		Miyazaki		Yakushima		Fukiage		Kamoda
	1994	1995	1995	1999	1995	1999	1997	1999	2002-2004
N_i	56	49	13	27	24	62	13	8	10
N_a	6	6	4	5	8	7	5	3	4
H_o	0.607	0.571	0.538	0.667	0.583	0.597	0.846	0.375	0.500
H_E	0.636	0.688	0.532	0.662	0.723	0.626	0.732	0.592	0.642
H_o/H_E	0.955	0.830	1.013	1.007	0.806	0.953	1.155	0.634	0.779
Fis	0.045	<u>0.171</u>	-0.012	-0.008	<u>0.197</u>	0.047	-0.163	0.382	0.231

(2) Cc117

	Minabe		Miyazaki		Yakushima		Fukiage		Kamoda
	1994	1995	1995	1999	1995	1999	1997	1999	2002-2004
N_i	59	52	15	27	21	62	12	7	8
N_a	11	10	8	9	10	12	5	7	6
H_o	0.797	0.692	0.733	0.815	0.619	0.661	0.417	0.714	0.750
H_E	0.742	0.708	0.784	0.806	0.784	0.690	0.710	0.857	0.617
H_o/H_E	1.073	0.978	0.935	1.010	0.790	0.958	0.587	0.833	1.216
Fis	-0.074	0.022	0.067	-0.011	<u>0.215</u>	0.043	<u>0.424</u>	0.178	-0.235

(3) Cc141

	Minabe		Miyazaki		Yakushima		Fukiage		Kamoda
	1994	1995	1995	1999	1995	1999	1997	1999	2002-2004
N_i	60	50	15	27	20	61	13	8	9
N_a	11	11	8	9	9	11	8	8	8
H_o	0.850	0.680	0.800	0.889	0.700	0.852	0.615	1.000	0.778
H_E	0.838	0.809	0.805	0.772	0.812	0.863	0.785	0.875	0.908
H_o/H_E	1.015	0.841	0.994	1.151	0.863	0.988	0.784	1.143	0.856
Fis	-0.015	<u>0.1607</u>	0.006	<u>-0.155</u>	<u>0.141</u>	<u>0.012</u>	0.223	-0.155	0.152

(4) Cm84

	Minabe		Miyazaki		Yakushima		Fukiage		Kamoda
	1994	1995	1995	1999	1995	1999	1997	1999	2002-2004
N_i	60	49	17	27	15	58	11	7	9
N_a	10	9	5	7	3	10	7	6	6
H_o	0.767	0.816	0.706	0.741	0.533	0.793	0.909	0.857	0.889
H_E	0.756	0.756	0.736	0.754	0.641	0.763	0.835	0.791	0.817
H_o/H_E	1.014	1.080	0.959	0.982	0.832	1.039	1.088	1.083	1.088
Fis	-0.015	-0.081	0.042	0.018	0.173	-0.039	-0.093	-0.091	-0.094

(5) Ei8

	Minabe		Miyazaki		Yakushima		Fukiage		Kamoda
	1994	1995	1995	1999	1995	1999	1997	1999	2002-2004
N_i	60	52	16	27	20	57	13	8	10
N_a	11	13	7	10	8	12	5	7	5
H_o	0.750	0.712	0.563	0.741	0.550	0.684	0.769	0.625	0.600
H_E	0.720	0.822	0.484	0.703	0.729	0.692	0.649	0.750	0.511
H_o/H_E	1.042	0.866	1.163	1.054	0.754	0.989	1.185	0.833	1.175
Fis	-0.042	<u>0.1356</u>	-0.169	-0.055	<u>0.2509</u>	0.011	-0.194	0.177	-0.187

N_i : number of individuals studied; N_a : number of alleles; H_o : observed heterozygosity; H_E : expected heterozygosity

Fis: fixation index of Weir and Cockerham(1984) indicating deviations from H-W expectations, significant values ($P < 0.05$) are underlined. * and ** represent the significant values by H-W test in α level of 0.05 and 0.01, significance levels for multiple tests were adjusted using the sequential Bonferroni correction(Rice 1989)

Table 6.9. Result of the genotypic linkage disequilibrium tests.

(1) Minabe 1994

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		<u>0.022</u>	0.329	0.732	0.277
Cc117			0.737	0.489	0.335
Cc141				0.804	0.229
Cm84					0.337
Ei8					

(6) Yakushima 1999

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		<u>0.025</u>	0.670	0.770	0.838
Cc117			0.073	0.225	0.711
Cc141				0.689	0.165
Cm84					0.213
Ei8					

(2) Minabe 1995

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		0.292	0.545	0.154	0.536
Cc117			<u>0.003**</u>	0.897	0.305
Cc141				0.899	0.701
Cm84					0.007
Ei8					

(7) Fukiage 1997

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		0.257	0.635	0.401	0.528
Cc117			0.638	0.251	0.485
Cc141				0.524	0.834
Cm84					<u>0.015</u>
Ei8					

(3) Miyazaki 1995

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		0.366	1.000	0.308	0.356
Cc117			1.000	1.000	0.080
Cc141				1.000	0.886
Cm84					0.754
Ei8					

(8) Fukiage 1999

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		no info	1.000	no info	0.183
Cc117			no info	no info	no info
Cc141				no info	1.000
Cm84					no info
Ei8					

(4) Miyazaki 1999

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		0.562	0.080	0.178	0.228
Cc117			0.085	0.426	0.903
Cc141				0.528	0.614
Cm84					0.267
Ei8					

(9) Kamoda

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		1.000	no info	0.405	0.811
Cc117			no info	1.000	1.000
Cc141				no info	no info
Cm84					1.000
Ei8					

(5) Yakushima 1995

	Cc7	Cc117	Cc141	Cm84	Ei8
Cc7		0.271	0.767	0.696	0.816
Cc117			0.664	0.503	0.667
Cc141				1.000	1.000
Cm84					1.000
Ei8					

Above diagonal are the unbiased estimate of the P -value. Significant values ($P < 0.05$) were underlined. ** represents significant value in α level of 1% after sequential Bonferroni correction $k=10$ (Rice 1989). The null hypothesis H_0 is: "Genotypes at one locus are independent from genotypes at the other locus"

んどの標本で一貫して連鎖不平衡が見られるはずである。しかし、実際には Cc7-Cc117 において 9 標本中わずか 2 標本でしか連鎖が見られなかったことから、ここでみられた連鎖不平衡は領域の連鎖によるものでないと考えられる。この 2 標本は Bonferroni 補正後に有意ではなくなっているため、多くの組み合わせで検討したときに偶然生じる統計上のエラー（タイプ I エラー）である可能性が高い。従ってここで解析した各領域は互いに独立であると判断してよい。

年度間の遺伝的差異

南部、宮崎、屋久島、吹上の 4 産卵浜について年度間の遺伝的差異を検定したところ、領域別では南部の Cm84 ($P < 0.05$)、宮崎の Cc7 ($P < 0.05$)、屋久島の Cc141 ($P < 0.005$) の 3 つで年度間に有意な差異が認められ、屋久島の Cc141 のみが補正後も有意であった (Table 6.10.) が、これは 1995 年の標本が Cc141 で Hardy-Weinberg 平衡からズレていることが原因と考えられた。また、5 領域を合わせた結果ではいずれの産卵浜においても有意差は認められなかった ($P > 0.1$; Table 6.10.)。これらのことから、年度が異なっても各産卵浜は同じ繁殖集団によって利用されていると考えられ、以降の集団解析においては 2 年度分のデータをあわせたものを各産卵浜のデータとして用いても構わないことが明らかとなった。

産卵浜内の変異性

2 年度分のデータをあわせて、マイクロサテライト領域の変異性を再度求めると屋久島では 5 領域全てにおいて Bonferroni の補正 ($5\% \alpha$ 水準) 後も残る Hardy-Weinberg 平衡からのズレが観察された。また、南部も 5 領域中の 2 領域、Cc141 ($1\% \alpha$ 水準) と Ei8 ($5\% \alpha$ 水準) において Hardy-Weinberg 平衡からのズレが観察された (Table 6.11.)。これは屋久島と南部の両者とも 1995 年の標本において観察された Hardy-Weinberg 平衡からのズレ (Table 6.8.) が、2 年度分を合計したときにも影響しているものと考えられた。そのため、産卵浜間の集団構造を解析する際には、念のため南部については 1994 年分だけを屋久島については 1999 年分だけを用いたデータセットも解析することにした。以降、全産卵浜で複数年のデータセットを「データセット A」、南部と屋久島をそれぞれ 1994 年、1999 年の単年、他の産卵浜を複数年としたデータセットを「データセット B」として解析に用いていく。

Table 6.10. Population differentiation between nesting seasons on each nesting habitat

(1) Minabe

locus	(A) Multi locus			(B) Single locus		
	n		P	n		P
	1994	1995		1994	1995	
Cc7	54	46	0.470	56	49	0.479
Cc117	54	46	0.642	59	52	0.651
Cc141	54	46	0.492	60	50	0.480
Cm84	54	46	<u>0.035</u>	60	49	<u>0.023</u>
Ei8	54	46	0.226	60	52	0.229
all	54	46	0.163			

(2) Miyazaki

locus	(A) Multi locus			(B) Single locus		
	n		P	n		P
	1995	1999		1995	1999	
Cc7	11	27	<u>0.040</u>	13	27	<u>0.040</u>
Cc117	11	27	0.516	15	27	0.516
Cc141	11	27	0.780	15	27	0.812
Cm84	11	27	0.094	17	27	0.059
Ei8	11	27	0.660	16	27	0.497
all	11	27	0.254			

(3) Yakushima

locus	(A) Multi locus			(B) Single locus		
	n		P	n		P
	1995	1999		1995	1999	
Cc7	6	53	0.749	24	62	0.276
Cc117	6	53	0.841	21	62	0.790
Cc141	6	53	0.071	20	61	<u>0.005*</u>
Cm84	6	53	0.069	15	58	<u>0.038</u>
Ei8	6	53	0.489	20	57	0.621
all	6	53	0.119			

(4) Fukiage

locus	(A) Multi locus			(B) Single locus		
	n		P	n		P
	1997	1999		1997	1999	
Cc7	10	7	0.466	13	8	0.447
Cc117	10	7	0.366	12	7	0.349
Cc141	10	7	0.940	13	8	0.884
Cm84	10	7	0.457	11	7	0.427
Ei8	10	7	0.698	13	8	0.693
all	10	7	0.709			

P-values were estimated by the permutation of genotypes among samples using FSTAT ver.2.9.3.2(Goudet 2001)

Significant P-values(P<0.05) are underlined. * significant in α level of 5% after sequential Bonferroni correction K=5(Rice 1989)

Table 6.11. Summary of genetic variability measures for 2 years pooled.

(1) Cc7							
	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage	all-A	all-B
N_i	105	10	40	86	21	262	189
N_a	6	4	6	9	5	10	8
H_o	0.590	0.500	0.625	0.593	0.667	0.599	0.608
H_E	0.664	0.642	0.623	0.653	0.678	0.654	0.636
H_o/H_E	0.890	0.779	1.003	0.908	0.983	0.917	0.957
Fis	0.111	0.231	-0.003	<u>0.092</u> **	0.018	<u>0.083</u> **	0.043
(2) Cc117							
	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage	all-A	all-B
N_i	111	8	42	83	19	263	190
N_a	12	6	10	13	8	15	15
H_o	0.748	0.750	0.786	0.651	0.526	0.707	0.721
H_E	0.727	0.617	0.794	0.713	0.761	0.736	0.739
H_o/H_E	1.028	1.216	0.990	0.913	0.692	0.960	0.975
Fis	-0.029	-0.235	0.010	<u>0.088</u> **	0.314	<u>0.040</u> **	<u>0.025</u> **
(3) Cc141							
	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage	all-A	all-B
N_i	110	9	42	81	21	263	193
N_a	12	8	9	12	10	13	11
H_o	0.773	0.778	0.857	0.815	0.762	0.798	0.839
H_E	0.825	0.908	0.778	0.857	0.807	0.830	0.835
H_o/H_E	0.937	0.856	1.102	0.951	0.944	0.962	1.005
Fis	<u>0.064</u> **	<u>0.152</u>	<u>-0.104</u> *	<u>0.050</u> **	0.057	<u>0.038</u> **	-0.005
(4) Cm84							
	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage	all-A	all-B
N_i	109	9	44	73	18	263	189
N_a	11	6	8	10	9	13	13
H_o	0.789	0.889	0.727	0.740	0.889	0.745	0.783
H_E	0.765	0.817	0.753	0.753	0.813	0.732	0.764
H_o/H_E	1.031	1.088	0.966	0.982	1.094	1.018	1.025
Fis	-0.031	-0.094	0.035	<u>0.018</u> *	-0.097	-0.018	-0.025
(5) Ei8							
	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage	all-A	all-B
N_i	112	10	43	77	21	263	191
N_a	13	5	11	12	7	15	14
H_o	0.732	0.600	0.674	0.649	0.714	0.692	0.702
H_E	0.772	0.511	0.628	0.700	0.679	0.716	0.679
H_o/H_E	0.949	1.175	1.074	0.928	1.051	0.967	1.033
Fis	<u>0.052</u> *	-0.187	-0.075	<u>0.072</u> *	-0.053	<u>0.033</u> **	-0.034

N_i : number of individuals studied; N_a : number of alleles; H_o : observed heterozygosity; H_E : expected heterozygosity

Fis: fixation index of Weir and Cockerham(1984) indicating deviations from H-W expectations, * and ** represent the significant values by H-W test in α level of 0.05 and 0.01, significance levels for multiple tests were adjusted using the Bonferroni correction.

all-A:All samples contain two years.

all-B:Minabe 1994, Kamoda 2002-2004 Miyazaki 1995&99, Yakushima 1999, Fukiage 1997&1999

産卵浜間の差異

AMOVA の結果、産卵浜間で生じている変異量はデータセット A で 0.25% ($\Phi_{st} = 0.0025$, $P > 0.1$)、データセット B で 0.39% ($\Phi_{st} = 0.0039$, $P < 0.05$) で、データセット B でのみ産卵浜間の集団構造の存在が有意となった ($P < 0.05$) (Table 6.12.)。各産卵場について対立遺伝子の出現頻度は 5 産卵浜とも非常に似通っていた (Fig. 6.2.1~ Fig.6.2.5.)。産卵浜間の遺伝的差異はデータセット A、B の双方とも吹上浜で南部 ($P < 0.005$)、宮崎 ($P < 0.05$)、屋久島 ($P < 0.05$) の 3 産卵場との間で認められた (Table 6.13.)。領域ごとに見てみると、Cc117 のみで有意差が認められた (Table 6.14.)。

産卵浜間の遺伝的分化程度

$F_{st}(\theta)$ はデータセット A では南部-吹上浜間 ($\theta = 0.0091$, $P < 0.05$) と屋久島-吹上浜間 ($\theta = 0.0113$, $P < 0.05$) の 2 組で有意な値を示した (Table 6.15.A.)。データセット B では同じく南部-吹上浜間 ($\theta = 0.0150$, $P < 0.05$)、屋久島-吹上浜間 $\theta = 0.0120$, $P < 0.05$) とこれに南部-宮崎間 ($\theta = 0.0053$, $P < 0.05$) を加えた 3 組で有意な値を示した (Table 6.15.B.)。

一方で、 $R_{st}(\rho)$ はどの産卵場間でも有意な値を示さなかった ($P > 0.05$) (Table 6.16.)。

階層的集団構造

吹上浜のみ他の産卵場との間に遺伝子型頻度の有意差が認められたことから (Table 6.13.)、産卵浜を吹上浜とその他 4 産卵場 (南部、蒲生田、宮崎、屋久島) の 2 グループに分けて AMOVA を実施したところ、全体の変異量に占めるグループ間の変異量はデータセット A では 0.89% ($\Phi_{ct} = 0.0089$, $P > 0.1$) と有意でなかったが、データセット B では 1.06% ($\Phi_{ct} = 0.0106$, $P < 0.05$) と有意であった (Table 6.17.)。


第4節 考察

第1項 ミトコンドリア DNA による集団構造

mtDNA では産卵浜間に遺伝的集団構造が存在し (Table 6.5.A.)、全ての産卵浜が宮崎との間で遺伝的差異を示した (Table 6.6., Table 6.7.)。宮崎とその他 4 産卵浜を 2

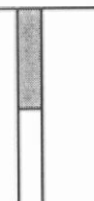
Table 6.12. Global analysis of molecular variance (locus by locus) on microsatellite loci.

(A) All samples contain two years

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	Φ -statistics
					Φ_{ST}
Among populations	4	9.109	σ_a^2 0.005	0.25	
Within populations		953.09	σ_b^2 1.845	99.75	
Total		962.199	σ_T^2 1.850		0.0025

Results of 10100 permutation test. P-Value : σ_a^2 and Φ_{st} $P=0.112$. $\Phi_{ST} = \Sigma \sigma_a^2 / \Sigma \sigma_T^2$

(B) Minabe 1994, Yakushima 1999

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	Φ -statistics
					Φ_{ST}
Among populations	4	9.321	σ_a^2 0.007*	0.39	
Within populations		684.73	σ_b^2 1.821	99.61	
Total		694.051	σ_T^2 1.828		0.0039*

Results of 10100 permutation test. *: $P < 0.05$. P-Value : σ_a^2 and Φ_{st} $P=0.042$. $\Phi_{ST} = \Sigma \sigma_a^2 / \Sigma \sigma_T^2$

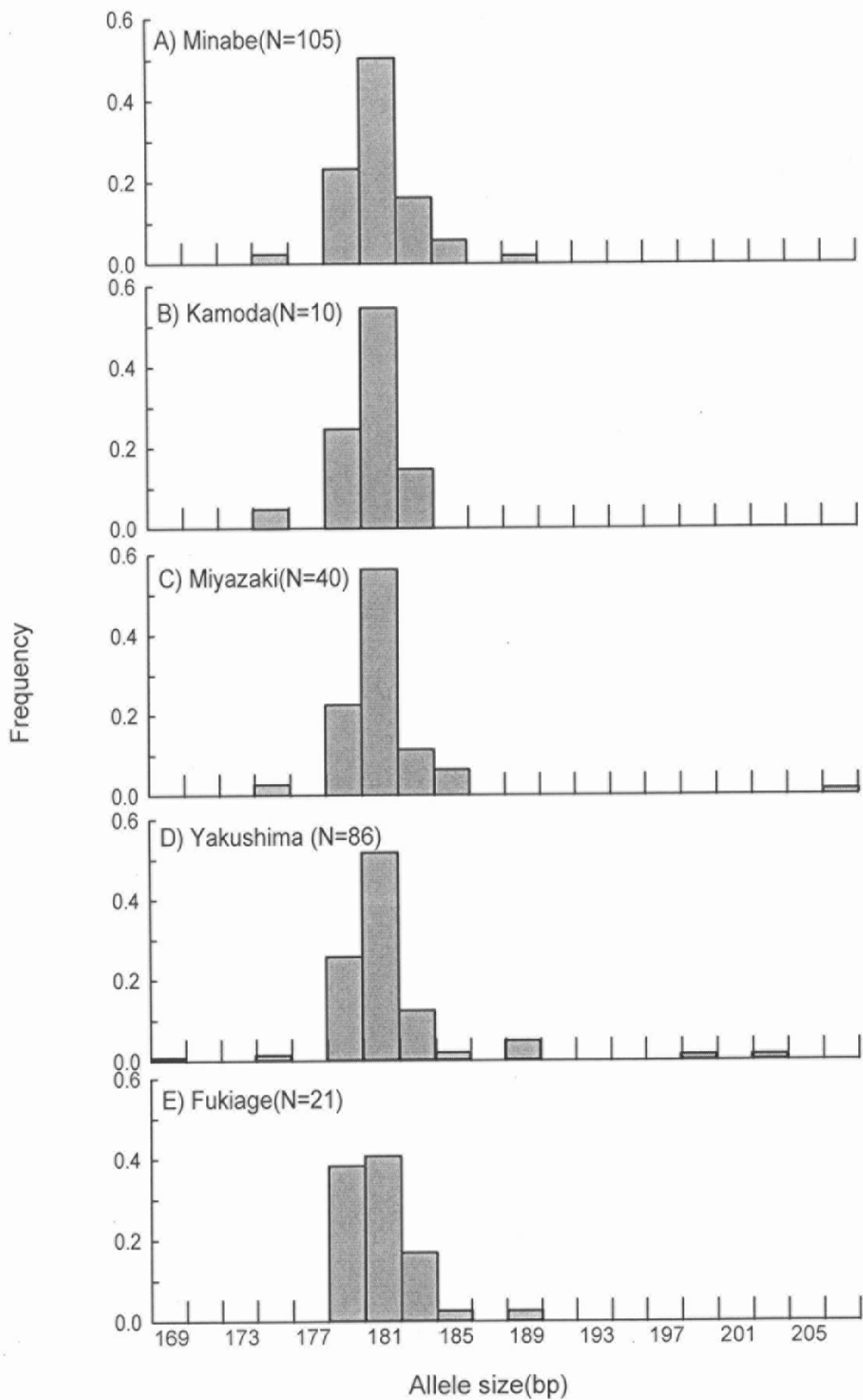


Fig. 6.2.1. Allele frequency histograms at the Cc7 locus on 5 nesting habitats.

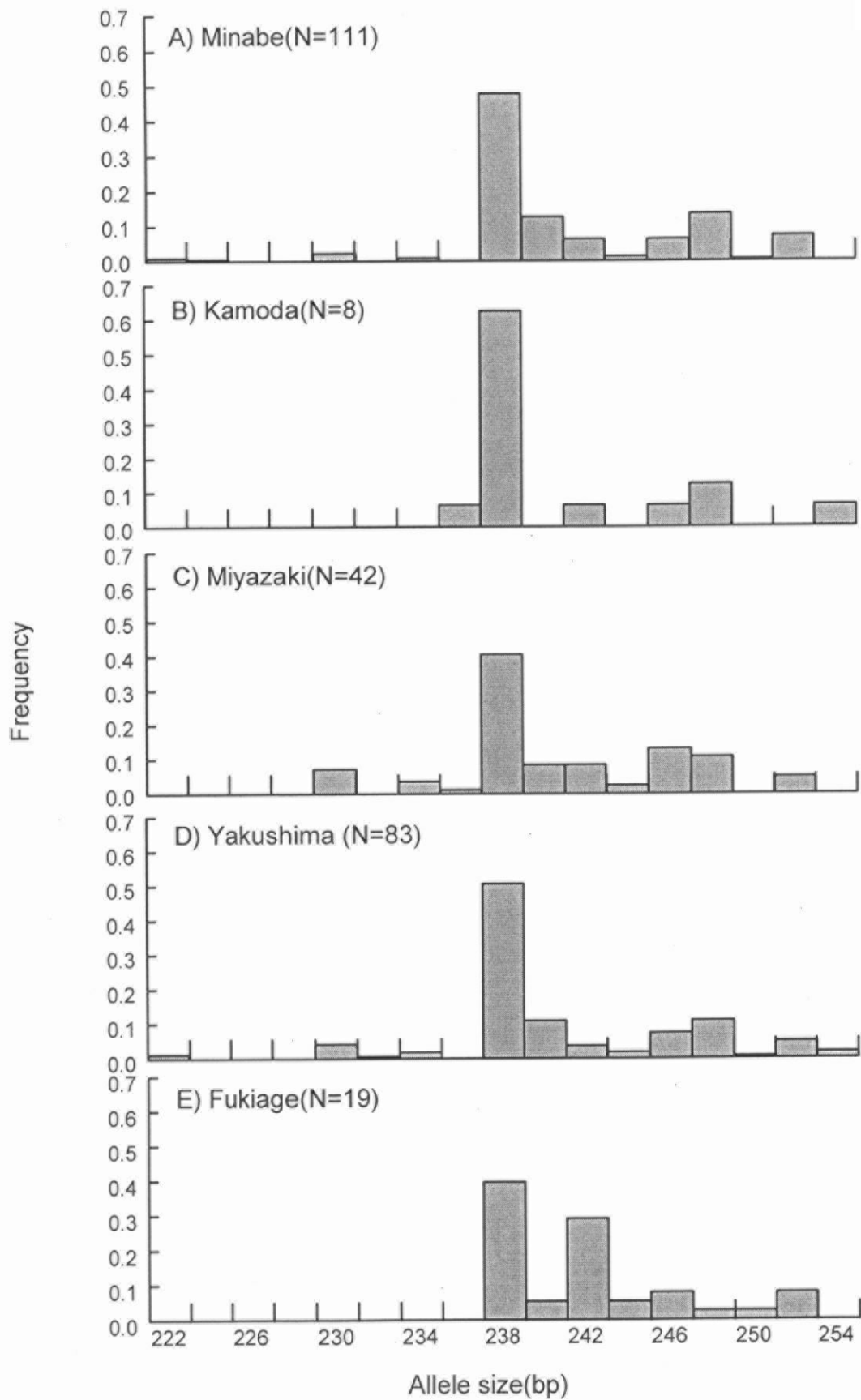


Fig. 6.2.2. Allele frequency histograms at the Cc117 locus on 5 nesting habitats.

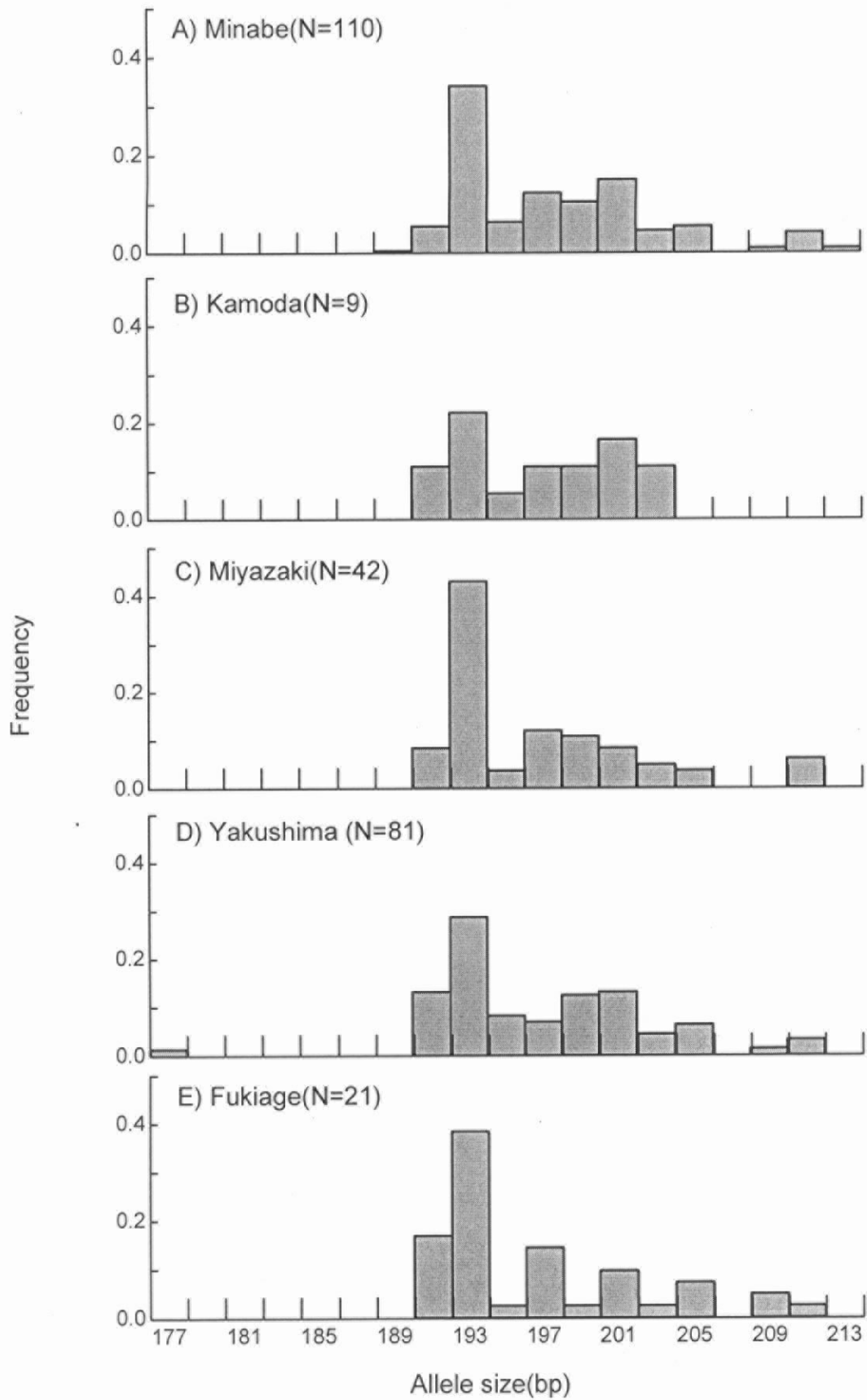


Fig. 6.2.3. Allele frequency histograms at the Cc141 locus on 5 nesting habitats.

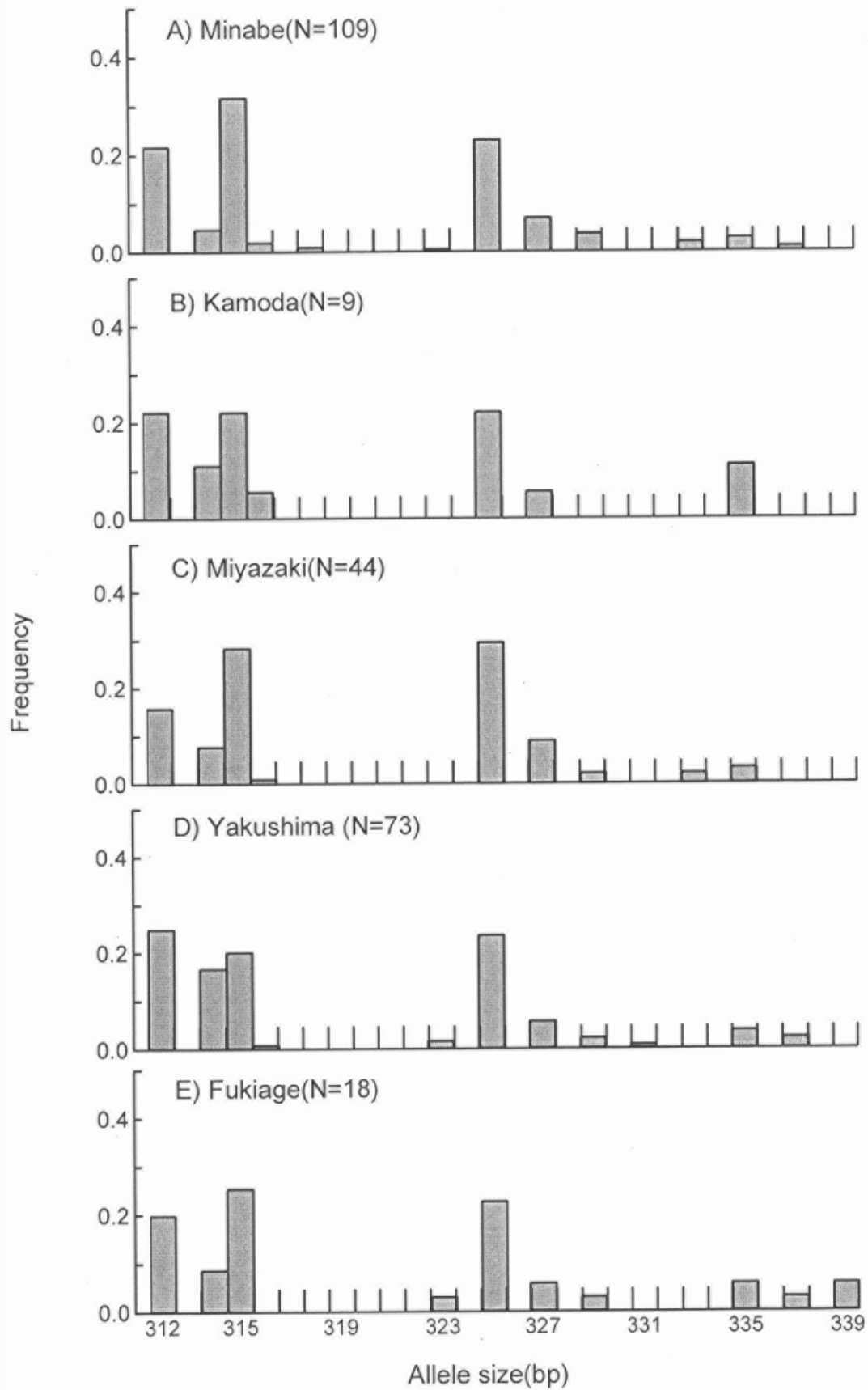


Fig. 6.2.4. Allele frequency histograms at the Cm84 locus on 5 nesting habitats.

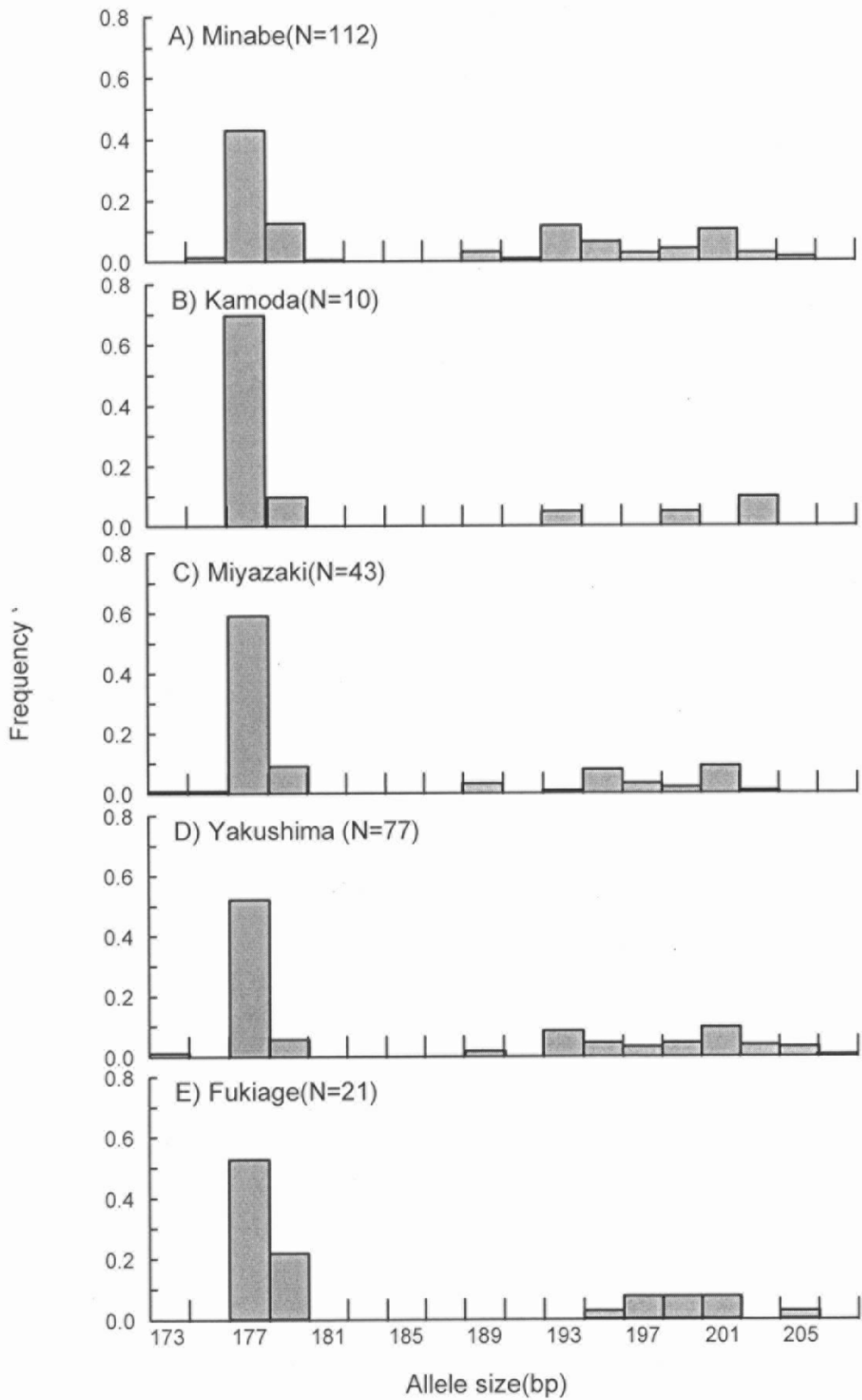


Fig. 6.2.5. Allele frequency histograms at the Ei8 locus on 5 nesting habitats.

Table 6.13. Population differentiation among 5 nesting habitats.

(A) All nesting habitats contain two years

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	100	0.465	0.370	0.320	<u>0.005</u> *
Kamoda	7		0.510	0.885	0.375
Miyazaki	38			0.085	<u>0.050</u>
Yakushima	59				<u>0.035</u>
Fukiage	17				

(B) Minabe 1994, Yakushima 1999

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima99	Fukiage
Minabe1994	54	0.625	0.105	0.18	<u>0.005</u> *
Kamoda	7		0.505	0.955	0.355
Miyazaki	38			0.125	<u>0.025</u>
Yakushima1999	53				<u>0.025</u>
Fukiage	17				

Above the diagonal are P -values for H_0 : "There is no genotypic differentiation between two beaches" obtained by log-likelihood statistics G test using FSTAT ver2.9.3.2. under 200 permutations. Significant value ($P < 0.05$) are indicated with under line. * indicates the significant value (α level of 0.05) after Bonferroni correction.

Table 6.14. Population differentiation among 5 nesting habitats on each loci.
(A) Multiple locus

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	100	0.465	0.370	0.320	<u>0.005*</u>
Kamoda	7		0.510	0.885	0.375
Miyazaki	38			0.085	<u>0.050</u>
Yakushima	59				<u>0.035</u>
Fukiage	17				

(B) Cc7

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	105	0.750	0.480	0.170	0.415
Kamoda	10		0.715	0.815	0.575
Miyazaki	40			0.235	0.135
Yakushima	86				0.825
Fukiage	21				

(C) Cc117

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	111	0.085	0.215	0.700	<u>0.020</u>
Kamoda	8		0.180	0.300	0.160
Miyazaki	42			0.570	<u>0.040</u>
Yakushima	83				<u>0.015</u>
Fukiage	19				

(D) Cc141

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	110	0.935	0.765	0.255	0.365
Kamoda	9		0.665	0.965	0.770
Miyazaki	42			0.215	0.375
Yakushima	81				0.460
Fukiage	21				

(E) Cm84

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	109	0.855	0.870	0.530	0.270
Kamoda	9		0.770	0.845	0.910
Miyazaki	44			0.415	0.340
Yakushima	73				0.690
Fukiage	18				

(F) Ei8

	n	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe	112	0.185	0.085	0.235	0.070
Kamoda	10		0.170	0.560	0.100
Miyazaki	43			0.160	0.255
Yakushima	77				0.070
Fukiage	21				

Above the diagonal are P -values for H_0 : "There is no genotypic differentiation between two beaches" obtained by log-likelihood statistics G test using FSTAT ver2.9.3.2. under 200 permutations. Significant value ($P < 0.05$) are indicated with under line. * indicates the significant value (α level of 0.05) after Bonferroni correction.

Table 6.15. Genetic partitions (θ) among nesting habitats based on five microsatellite loci.

(A) All habitats contain two years

	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe		-0.0071	0.0029	-0.0061	<u>0.0091</u>
Kamoda	0.752		-0.0091	-0.0134	0.0006
Miyazaki	0.122	0.697		-0.0001	0.0033
Yakushima	1.000	0.870	0.414		<u>0.0113</u>
Fukiage	0.048	0.396	0.217	0.032	

(B) Minabe 1994, Yakushima 1999

	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe		-0.0103	<u>0.0053</u>	0.0008	<u>0.0150</u>
Kamoda	0.794		-0.0091	-0.0207	0.0006
Miyazaki	0.048	0.699		0.0017	0.0033
Yakushima	0.298	0.993	0.217		<u>0.0120</u>
Fukiage	0.012	0.397	0.220	0.025	

Above the diagonal: fixation index θ for pairs, significant value ($P < 0.05$) based on permutation tests are underlined. There is no significant value (α level of 0.05) after Bonferroni correction. Below the diagonal are P -value for significance of $\theta > 0$ based on 10100 permutation tests by Arlequin2.001.

Table 6.16. Genetic partitions (ρ) among nesting habitats based on five microsatellite loci.

(A) All habitats contain two years

	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe		-0.0049	0.0040	0.0001	0.0064
Kamoda	0.533		-0.0191	0.0055	-0.0203
Miyazaki	0.203	0.807		0.0003	-0.0096
Yakushima	0.510	0.452	0.509		0.0092
Fukiage	0.224	0.702	0.777	0.275	

(B) Minabe 1994, Yakushima 1999

	Minabe	Kamoda	Miyazaki	Yakushima	Fukiage
Minabe		-0.0013	0.0051	0.0005	0.0146
Kamoda	0.383		-0.0166	-0.0123	-0.0201
Miyazaki	0.179	0.755		-0.0016	-0.0095
Yakushima	0.402	0.724	0.581		-0.0014
Fukiage	0.088	0.691	0.752	0.494	

Above the diagonal are fixation index ρ (estimator of R_{st}) averaging over variance for pairs. Below the diagonal are P -value for significance of ρ based on 1000 permutation tests by RSTCALC2.2.

Table 6.17. Analysis of molecular variance (locus by locus) on microsatellite loci assuming the two groups. Group 1:Fukiage, Group 2:Minabe, Kamoda, Miyazaki, Yakushima.

(A) All samples contain two years

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	F-statistics		
					F _{CT}	F _{ST}	F _{SC}
Among groups	1	3.137	σ_a^2 0.016	0.89			
Among populations within groups	3	5.972	σ_b^2 0.001	0.07			
Within populations		953.090	σ_c^2 1.845	99.04			
Total		962.199	σ_T^2 1.863		0.0089	0.0096	0.0007

Results of 10100 permutation test. P-Values for each parameter: σ_c^2 (rand. value \leq obs. value) and Φ_{st} $P=0.111$, σ_b^2 and Φ_{sc} $P=0.374$, σ_a^2 and Φ_{ct} $P=0.055$. $\Phi_{CT} = \sum \sigma_a^2 / \sum \sigma_T^2$, $\Phi_{ST} = \sum \sigma_a^2 + \sum \sigma_b^2 / \sum \sigma_T^2$, $\Phi_{SC} = \sum \sigma_b^2 / \sum \sigma_b^2 + \sum \sigma_c^2$

(B) Minabe 1994, Yakushima 1999

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	F-statistics		
					F _{CT}	F _{ST}	F _{SC}
Among groups	1	3.343	σ_a^2 0.020*	1.06			
Among populations within groups	3	5.978	σ_b^2 0.002	0.12			
Within populations		684.730	σ_c^2 1.821*	98.82			
Total		694.051	σ_T^2 1.843		0.0106*	0.0118*	0.0012

Results of 10100 permutation test. *: $P < 0.05$. P-Values for each parameter: σ_c^2 (rand. value \leq obs. value) and Φ_{st} $P=0.043$, σ_b^2 and Φ_{sc} $P=0.254$, σ_a^2 and Φ_{ct} $P=0.027$. $\Phi_{CT} = \sum \sigma_a^2 / \sum \sigma_T^2$, $\Phi_{ST} = \sum \sigma_a^2 + \sum \sigma_b^2 / \sum \sigma_T^2$, $\Phi_{SC} = \sum \sigma_b^2 / \sum \sigma_b^2 + \sum \sigma_c^2$

グループに分割するほどの明確な差異はなかったが (Table 6.5.B.)、宮崎を中心に C というハプロタイプが多く見られ、吹上や蒲生田、南部など宮崎から距離的にはなれた産卵浜ではハプロタイプ C が出現しにくくなるという地理的な傾向が見られた (Fig.6.1.)。

mtDNA の集団構造には現在および歴史的な過去の遺伝子流動の状態が映し出されている (Bossart and Prowell 1998; Avise 2000)。このうち、集団の分断化のように外的環境による遺伝子流動の抑制は、フロリダ半島で多くの分類群が東西に分かれる集団構造を持つように、同じような地理分布を示す生物に共通してみられる場合がある (Avise 2000)。一方で、同じ地理分布をもつ生物であってもその種がもつ生態の違いによって異なった集団構造を示す場合もある。例えば、南大西洋のニザダイ科魚類が種によって異なった集団構造を示すのは、生息場所に対する選択性の強さが違うことが原因とされている (Rocha et al. 2002)。このように同じ地理分布をもつ生物の集団構造を比較したときに、現在および過去に経験した環境に起因したものは共通部分として、種の生態の違いに起因したものは集団構造の差異として現れる。そこで、本研究で得られた集団構造を解釈するために、本研究で扱った 5 産卵浜が位置する紀伊半島から鹿児島までの太平洋沿岸における他の分類群の集団構造を見てみる。

まず、両側回遊魚の中で最も集団解析の知見が蓄積されているアユ *Plecoglossus altivelis* では、本州・四国・九州にわたって遺伝的に均質で明瞭な集団分化が認められないことがアロザイム分析 (Nishida and Takahashi 1978; Nishida 1986; 関ら 1988) および mtDNA 分析 (Iguchi et al. 1997, Iguchi et al. 1999) で示されている (西田 1999)。両側回遊魚では他にもボウズハゼ *Sicyopterus japonicus* (渡邊ら 2004)、海産魚ではヒラメ *Paralichthys olivaceus* (朝日田ほか,1998)、マダイ *Pagrus major* (Taniguchi and Sugama 1990)、マアナゴ *Conger myriaster* (木村 2003)、甲殻類ではイセエビ *Panulirus japonicus* (杉本ほか 2005) などもアユと同様に太平洋沿岸の黒潮の影響を受ける範囲で遺伝的分化が見られない。このように複数の分類群が共通して遺伝的分化を示さないことは、この範囲の海域に海洋生物の交流を妨げるような物理的な障壁が存在しないことを示唆する。これらの生物はいずれも沿岸に生息し強い定着性を持ちながらも、幼生時期の移動分散性によって広い範囲にわたる遺伝子流動を達成している (西田 1999)。これに対し日本産アカウミガメは幼期にカリフォルニア沿岸まで渡洋回遊することが知られているように (Uchida and Teruya 1991, Bowen et al. 1995, Dutton et al. 1998, Resendiz et al. 1998)、これらの生物に比べてはるかに高い移動性を持つ。それにも関わらず太平洋沿岸で集団構造が形成されているのは、生態に

遺伝子流動を抑制するような要素があるからに他ならず、ウミガメ類では母浜回帰性 (natal homing) がこれにあたりと考えられる。Hatase et al. (2002a) は年度によって各産卵浜のハプロタイプ頻度が変化しないこと、各産卵浜のハプロタイプ頻度が有意に異なることを根拠に、日本産アカウミガメは母浜回帰性を持つと結論したが、ここで示したような他分類群との顕著な集団構造の違いも日本産アカウミガメにおける母浜回帰性の存在を支持する。この母浜回帰性については新たに加わった蒲生田の mtDNA 解析結果と 5 産卵浜の核 DNA 解析結果を踏まえて後の項であらためてこの母浜回帰性について詳細に考察する。

次に本研究で得られた mtDNA による集団構造を詳細に見ていく。2 つの産卵浜どうしで比較した結果、遺伝的差異の検定 (Table 6.6.) と遺伝的分化程度 (Table 6.7.) の双方とも 10 組のうち 5 組で遺伝的な差異が見られるという結果で一致した。各産卵浜間の距離を地図上で計測し、算出された遺伝的分化程度との相関をみると、最も距離的に近い南部・蒲生田間 (約 50km) や屋久島・吹上間 (約 120km) で遺伝的差異はなく、180km を超える宮崎・屋久島間ではじめて遺伝的差異が現れている。これは地理的に離れた集団どうしほど遺伝的分化が大きいという "Isolation by distance" と合致する (例えば Forbes and Hogg 1999)。しかし、さらに遠く離れた蒲生田・屋久島間 (約 540km) や蒲生田・吹上間 (約 650km)、南部・吹上間 (約 700km) では地理的には宮崎・屋久島間 (約 180km) よりもはるかに離れているにも関わらず遺伝的な差異が認められなかった (Table 6.6.)。この点については 3 つの可能性が考えられる。1 つ目は解析した個体数が少ないことによって差異を検出できなかった可能性。2 つ目は現在この産卵浜間で遺伝子流動がある可能性。3 つ目は何らかの歴史的な背景によって遠く離れた産卵浜が遺伝的な類似性を示したという可能性である。

このうち 1 つ目については、確かに有意差の出なかった 3 組がいずれも蒲生田 (n=20) や吹上 (n=22) といった試料数の少ない産卵浜を含んでいたことから考え得る。この場合、両産卵浜の試料をさらに採取して増やして再解析する必要がある。2 つ目については mtDNA の場合、雌の産卵浜変更や母浜回帰しない個体の迷入が考えられるが、これについては総合考察で触れる。3 つ目については地中海のアカウミガメで考えられているのと同じように (Schroth et al. 1996)、ハプロタイプ B と C という異なる 2 系統が歴史的にそれぞれ別々のタイミングで日本に加入した可能性が考えられる。しかし、これについては更に多くの産卵浜で mtDNA のハプロタイプを解析する必要がある。

第2項 Hardy-Weinberg 平衡からのズレ

核 DNA マイクロサテライトの解析では、1995 年の屋久島および南部で補正後も残る有意な Hardy-Weinberg 平衡からのズレが認められた。近親交配、同類交配、自然淘汰、集団の細分化といった要因が集団内に存在すると Hardy-Weinberg 平衡の状態からずれることが知られている（根井 1990）。このうち、集団の細分化によるズレは、ワールント効果（Wahlund's effect）と呼ばれる。また、使用するマーカーが不適当な場合に第 4 章で述べたようなヌル対立遺伝子の影響で見かけ上ずれることもある。

本章で使用したマーカーは第 4 章における有効性の検証と本章の Micro-Checker による検証の結果より、ヌル対立遺伝子による影響は否定できる。第 5 章で産卵浜内における分集団存在も否定されているので、ワールント効果も考えにくい。マイクロサテライト領域は淘汰に対して中立とされるので、自然淘汰や同類交配とも関係ない。近親交配の可能性だけは否定できない。そこで本章では 1995 年の南部および屋久島のデータが何らかのバイアスを含んでいる可能性も考慮して、これら 2 標本を除いたデータセットでも解析をおこなった。結果的にはどちらのデータセットでも集団解析の結果は大きく違わなかったが、1995 年の南部および屋久島のデータは近親交配の存在など何らかの重要な意味を含んでいる可能性もあるので、今後も注意深く扱う必要がある。

第3項 核 DNA による集団構造

核 DNA マイクロサテライトでは、吹上と他の産卵浜間でのみ遺伝的差異が認められた（Table 6.13.）。蒲生田・吹上間では遺伝的な有意差は検出されなかったが、これは蒲生田の試料数が少ないために検出されなかった可能性もある。遺伝的分化程度 $F_{st}(\theta)$ も同じく吹上のみが生産浜との間で有意な値を示し、 $R_{st}(\rho)$ も南部・吹上、屋久島・吹上で高い値を示した（Table 6.15., Table 6.16.）。

$F_{st}(\theta)$ と $R_{st}(\rho)$ の違いは前提とする変異モデルにある。前者は突然変異が常に新しい対立遺伝子を生み出すと仮定している（IAM; Infinite Allele Model）のに対して、後者は突然変異が対立遺伝子を大きさの 1 段階異なる既存の対立遺伝子に変異させると仮定している（SMM; Stepwise Mutation Model）。SMM はマイクロサテライトに適した変異モデルとして考案されたが（Slatkin 1995）、実際の野外集団では IAM もマイクロサテライトによくフィットするという報告もある（井鷲, 2001）。解析した領域が少ない場合には IAM モデルに基づく F_{st} のほうがより信頼性が高いとされている。

る (Gaggiotti et al. 1999, Excoffier 2003)。さらに第 4 章で Cm84 と Cc141 は SMM モデルに従わないことが確認されていることから、本研究では F_{st} の結果を重視する。

吹上と他 4 産卵浜によるグループ構造はデータセット A で有意でなかったが、南部と屋久島を単年度分のみ使用したデータセット B で吹上と 4 産卵浜 (南部、蒲生田、宮崎、屋久島) のグループ間の差異が有意となった。吹上と他の産卵浜との差異の中でも顕著なものは、Cc117 における長さ 242bp の対立遺伝子の出現頻度だが、この対立遺伝子は Cc117 において最も高頻度で出現する 238bp から 4bp 大きい。フラグメント解析に伴うエラーは第 3 章で示したように 2bp のズレとして生じることが多いので、この 242bp の対立遺伝子はエラーとは考えにくい。両グループ間に何らかの遺伝的構造があるのは確かであろう。ただし、グループ間の変異が全体の変異のうちのわずかに 1.06% ($F_{CT} = 0.0106$) に過ぎないことを考えれば、集団構造は確かに存在するものの非常に軽微であると解釈するのが妥当である。この結果は前節で mtDNA により出されたものと異なるが、これについては次の項で検討する。

第4項 ミトコンドリア DNA と核 DNA で見られた集団構造の違い

本研究では mtDNA と核 DNA で異なる集団構造が得られた。マイクロサテライトは mtDNA の塩基配列よりも進化速度が早いために集団解析における解像度が高いとされ (松井・小池 2003)、実際に多くの生物において mtDNA 解析では検出することのできなかった僅かな遺伝的差異がマイクロサテライト解析によって検出されている (McLean and Taylor 2001; Wirth and Bernatchez 2001)。しかし本研究では、mtDNA で 10 組中 5 組の遺伝的差異が検出できたのに対して、マイクロサテライトでは 10 組中 3 組の差異しか検出されなかった (Table 6.6., Table 6.13.)。

mtDNA が核 DNA よりも高い遺伝的分化を示す原因として、両 DNA の有効集団サイズの違いがある。これは、核 DNA が両系遺伝の二倍体 (diploid) なのに対して mtDNA が母系遺伝の一倍体 (haploid) であるため、mtDNA の有効集団サイズが核 DNA の 4 分の 1 しかなく、核 DNA よりも遺伝的浮動が起こりやすいことによる (Birky et al. 1983, 渡辺・西田 2003, 鈴木 2003)。

しかし、本研究で得られた 5 産卵浜全体の遺伝的分化程度は、mtDNA で $\Phi_{ST} = 0.0934$ (Table 6.5.) であったのに対して、マイクロサテライトでは $F_{ST} = 0.0025 \sim 0.0039$ (Table 6.12.) と mtDNA のほうが 24~37 倍も分化が大きかった。これだけの

違いが有効集団サイズの違いだけで生じるとは考えにくい。ウミガメ類に特有な何らかの生態に起因するものと考えられる。

母系遺伝である mtDNA の集団構造には雌の生態的特性しか反映されないが、両系遺伝である核 DNA マイクロサテライトには雌雄双方の生態的特性が反映される。ウミガメ類では雌は産卵のために砂浜に上陸しなければならない一方で、雄は砂浜に上陸する必要がないため、行動に性差が生じうる。行動の違いに伴う遺伝子流動の性差が集団構造の違いとして検出された可能性が高い。

遺伝子流動の性差を表す指標

そこで遺伝子流動の性差についてさらに検討するため、mtDNA と核 DNA の分化程度の違いを表すあらたな指標 $F_{fm} = \Phi_{ST}(f) / F_{ST}(m)$ を定義する。ここで、 $\Phi_{ST}(f)$ は mtDNA で算出された集団間全体の遺伝的分化程度 Φ_{ST} を指す。 $F_{ST}(m)$ は核 DNA について算出された遺伝的分化程度 F_{ST} を指す。 Φ_{ST} も F_{ST} も解析試料全体の変異量に占める集団間の変異量の割合をあらわすものだが、mtDNA の場合にはハプロタイプ間の遺伝的距離も考慮された Φ_{ST} を用いる。 F_{ST} や Φ_{ST} は解析対象とする地点の選択にも依存するため、文献間で値を比較するのが難しい。しかし、この F_{fm} では $\Phi_{ST}(f)$ と $F_{ST}(m)$ の比をとることで、地点選択の影響が相殺され、遺伝子流動の性差を定量的に比較できる。遺伝子流動は一世代あたりの移住個体数 Nm として推定することも可能だが、この場合は集団が島モデルに従うという仮定を経るので、直接 F_{ST} を使うほうがバイアスは少ないと考えた。

海洋動物における遺伝子流動の性差

ウミガメ類と同様に母川回帰性が知られているサケ科魚類では F_{fm} は 2.7-6.4 程度でしかなく、既に述べた核 DNA と mtDNA の有効集団サイズの違いで説明できる範囲である。一方で、社会行動を示す鯨類は 7.8~17.1 (Rosel et al. 1999, Brown Gladden et al. 1997, 1999, Escorza-Treviño and Dizon 2000)、雄がハーレムを形成するミナミゾウアザラシは 22.5 と非常に高い F_{fm} を示し (Hoelzel et al. 2001)、雄による遺伝子流動が卓越していることがわかる (Table 6.18.)。本研究で求められた日本産アカウミガメの $F_{fm} = 24 \sim 37$ という値はこれらの動物をさらに上回っている。オーストラリアのアオウミガメでも $F_{fm} = 58.6$ であることを考えると (FitzSimmons et al. 1997b)、ウミガメ類も雄で遺伝子流動が促進される生態を有するものと推測される。

日本産アカウミガメでは性比が雌に偏っているという報告が多く (松沢ほか 1996, 平手 1999, 菅沼ほか 2002, 菅沼ほか 2003, 大鹿ほか 2003, 田中ほか 2005, 岩本ほ

Table 6.18. Comparison of F_{st} (ϕ_{st}) between mtDNA and microsatellite

	F_{st} (ϕ_{st})		F_{fm}	Reference
	MtDNA	Microsatellite		
Chum salmon	N.S.	0.021	-	1
Coho salmon	0.586	0.091	6.4	1
Atlantic salmon	0.540	0.150	3.6	2, 3
Sockeye salmon	0.295	0.088	3.4	4
Pink salmon	0.016	0.006	2.7	5
Sockeye salmon	0.334	0.071	4.7	5
Harbour porpoise	0.014	0.0018	7.8	6
Beluga	0.409	0.047	8.7	7
Dall's porpoise	0.1197	0.007	17.1	8
Southern elephant seal	0.563	0.025	22.5	9
Green sea turtle	0.820	0.014	58.6	10
Loggerhead sea turtle	0.0934	0.0025	37.4	This study

1:Olsen et al.(2004), 2:Nielsen et al.(1996), 3:Nielsen et al.(1999), 4:Allendorf et al.(2000),
 5:Seeb et al.(1998), 6:Rosel et al.(1999), 7:Brown Gladden et al.(1999), 8:Escorza-Trevino and
 Dizon(2000), 9:Hoelzel et al.(2001), 10:FitzSimmons et al.(1997b)

か 2005)、多くの雌が交尾相手の雄を共有する一夫多妻型の配偶システムを有することが予想される。しかし、筆者らが 2003 年に実施した孵化幼体の父性解析では、蒲生田の個体群は予想に反して一夫一妻であった(酒井 2005)。蒲生田だけでなく、他産卵浜の雄も蒲生田の成熟雌との繁殖に参加することで、雄の不足が解消されているのかもしれない。もちろん性比のみならず、繁殖開始齢や繁殖サイクルの雌雄差など明らかにされねばならない点が残されているが、雄が様々な産卵浜の成熟雌と交尾をすることで産卵浜間の遺伝子流動が行われている可能性が高い。

オーストラリアのアオウミガメを研究した FitzSimmons et al. (1997b) も雄が遺伝子流動を促進しているのだと集団解析の結果を解釈した。さらに遺伝子流動が促進される原因として、1) 交尾場に対する固執性がオスでは低い、2) 様々な産卵浜由来のオスが混在する摂餌場にいるときに交尾がおこなわれている、3) 摂餌場からの回遊途中で交尾が起きている、の 3 つの可能性の中から、オスの交尾場固執性がメス同様に高いこと (FitzSimmons et al. 1997a, Limpus 1993)、メスによる精子の受容期間が 2 週間以下と非常に短いこと (Comuzzie and Owens 1990) を理由に回遊途中での交尾が最も有力であると結論した。

精子の受容期間は日本産アカウミガメでも 2 週間以下であることが飼育下で確認されている (酒井 2005)。また、東シナ海が重要な摂餌域のひとつであるため(亀崎ら 1997)、太平洋側の砂浜で産卵する個体にとって、屋久島周辺海域は産卵回遊の重要な回遊路となっている (Hatase et al. 2002b)。南部、蒲生田や宮崎の産卵雌が、回遊途中で屋久島の雄と交尾を行っている可能性はある。この場合、吹上の個体は屋久島周辺海域を通過する必要がないために遺伝的交流が起こらないと考えれば、マイクロサテライトで見られた吹上と他産卵浜間の遺伝的分化も説明できる。

ただし、この仮説を認めるには雄の母浜回帰性が確認されなければならない。オスの繁殖場への固執性に関してはオーストラリアのアオウミガメの他にはハワイのアオウミガメ (Dizon 1982) で報告されているのみであるので (畑瀬 (1998) に総説)、ウミガメ類に一般的な性質とまでは言えない。日本産アカウミガメでも繁殖期の雄を対象とした集団解析が行われる必要があるが、日本産アカウミガメでは野外での交尾目撃例が非常に少なく (例えば、興 (2001))、交尾場の位置すら分かっていないのが現状である。まずは交尾場が確定され、そこでの繁殖行動生態が解明されることが先決であろう。本研究では雄が関与することで遺伝子流動が促進されていることは確認されたものの、それを引き起こす具体的な行動生態の解明は今後の課題として残された。

第7章 総合考察

本論文ではここまで、孵化幼体の初期分散、分子生物学的手法の検討、母性解析、産卵浜内の分集団構造、産卵浜間の遺伝子流動の実態を明らかにし、日本産アカウミガメの回遊生態を論じてきた。そこで本章総合考察においては、第1節でこれまでの第2～6章の生態調査や遺伝的解析から得られた結果と既往の知見を総合して、まず日本産アカウミガメの集団構造について考察した。第2節では、本研究で得られた集団解析の結果をもとに、ウミガメの回遊生態に特徴的な母浜回帰性について考察した。ここではウミガメの母浜回帰性に関して行われてきたこれまでの研究をまとめ、本研究の結果とあわせて日本産アカウミガメの母浜回帰性について考察した。そしてアカウミガメで明らかになった母浜回帰性を他のウミガメ類と比較することで、ウミガメ類の母浜回帰性の進化について考察した。第3節では、本研究の結果を実際の保全に生かすための提言をおこなった。最後の第4節では、ウミガメの回遊生態をより深く理解するために必要な今後の研究課題を提案した。

第1節 日本産アカウミガメの集団構造

本研究では核DNAマイクロサテライトを用いた集団解析により、日本産アカウミガメは南部から屋久島に至る範囲では遺伝的に均一であることが明らかとなった(第6章)。吹上と他の産卵浜との間には遺伝的な違いが認められたが、違いの程度は日本産アカウミガメ全体が有する変異のうち0.89-1.06%とわずかであった。標識調査では吹上と他の産卵浜との間に雌の産卵浜変更が報告されていること(第2章)、吹上だけ形態形質や生活史などが異なるという生態的知見が全く得られていないことから、現段階では吹上のみを明確に異なる繁殖集団とみなすことはできないと考えられた。

亀崎ほか(1995)は屋久島、宮崎、南部における産卵雌1000個体以上の体サイズ(直甲長、直甲幅)を測定し、すべての地域間で直甲長が有意に異なることを明らかにした。

Hatase et al.(2002a)は mtDNA に認められた遺伝的分化と併せてこれを、各産卵浜が遺伝的に独立している証拠と解釈した。屋久島で平均直甲長が大きいのは、南部に比べて餌資源の豊富な東シナ海を摂餌域とする個体の割合が多いことが原因と考えられている(Hatase et al. 2002a)。しかし本研究では、摂餌域利用の違いに遺伝的背景がない可能性が示された(第5章)。これは、遺伝的組成が同じであっても摂餌域利用の違いが生じ、それが体サイズの違いとなって現れる場合もあることを意味する。つまり、必ずしも各集団が遺伝的に独立している必要はない。

マイクロサテライトによる解析結果は各産卵浜の独立性を否定するものであった。しかしこれは、必ずしも日本産アカウミガメが完全に任意交配な単一繁殖集団であることを意味するものではない。Hatase et al. (2002a) および本研究では mtDNA で産卵浜間に遺伝的分化が認められ、これは雌の母浜回帰性を反映したものと考えられた。もしも日本でもアカウミガメの交尾が産卵浜の至近において行われるならば(内田 1973)、交尾場は日本の産卵浜の分布域全体にわたって多数存在することになる。雌が母浜回帰性により母浜近くの交尾場に集まるのはもちろんだが、雄もオーストラリアのアオウミガメのように母浜近くに集まる可能性がある(FitzSimmons et al. 1997a)。この場合、交尾期には各地に多数の繁殖集団が形成されるものの、わずかな雄によって各繁殖集団間の遺伝子流動が行われることで遺伝的に均一化されていると考えることもできる。これは、日本のアカウミガメ個体群を単一繁殖集団ではなく、メタ個体群とみなす考え方であり、より現実的な集団構造のモデルであると言える。ただし、現段階では単一繁殖集団とメタ個体群のどちらか断定することはできない。既に第6章でも述べたが、交尾場の解明とそこでの繁殖生態が明らかにされる必要がある。

第2節 母浜回帰性

第1項 ウミガメの母浜回帰性に関する研究

ウミガメ類において母浜回帰説を初めて提唱したのは Carr(1967)とされている。Carr(1967)は、孵化幼体には生まれた砂浜の臭いが刷り込まれており(Olfactory imprinting)、その臭いによって生まれ故郷の砂浜を認識し、そこに戻って産卵するのではないかと述べた。しかし、Carr(1967)の説の根拠は、産卵時に標識を装着された

ウミガメがその後何年にもわたって同じ砂浜に産卵に来るという産卵場固執性の観察結果でしかなかった。標識装着された孵化幼体を実際に母浜に戻ってきて産卵するのを確認したわけではない。確かに雌が成熟後に初めて産卵をする際に、全く来訪経験のないはずの産卵浜に到達出来ることに対する説明として、母浜回帰説は魅力的である。しかしこの初産時の産卵浜への回遊は、既に Hendrickson(1958)が提唱していた社会促進説 (Social Facilitation Model) でも説明がつくため、ウミガメが母浜回帰性をもつ必要はない。社会促進説とは、交尾を経験していない雌が、摂餌場で偶然出会った産卵経験済みの雌につき従って産卵浜を訪れることで、産卵浜の位置を知り、以降の産卵でその産卵浜を利用し続けるというものである。

母浜回帰説と社会促進説の果たしてどちらが正しいのかを検証するためにまず注目されたのが、Carr(1967)が母浜回帰のための機構として挙げた嗅覚刷り込み (Olfactory imprinting) であった (Owens et al.(1982), Grassman et al.(1984), Grassman and Owens(1987)。亀崎 (1989) に総説)。孵化幼体が孵化した砂浜の砂を通した海水に選好性を示すこと (Grassman et al. 1984)、卵内発生中と孵化後のどちらの時期における刷り込みも選択性に寄与することなどが示された(Grassman and Owens 1987)。しかしこれらの実験は、刷り込みをして間もない孵化幼体を用いて選択実験をおこなった結果であるので、ここで示された刷り込みが母浜回帰に必要な長い年月に渡って保持される刷り込みと同一か疑問である。成熟したあと、雌成体が一度産卵に使った砂浜に回帰するのに使われる短期的な刷り込みとも解釈できる。

分子生物学的手法が生態研究で利用されるようになると、遺伝学的なアプローチから母浜回帰説を検証する試みがなされるようになった。もしも母浜回帰説が正しければ各砂浜間で遺伝的な交流が起らず、産卵個体の mtDNA には産卵場によって遺伝的な違いが生じているはずであると期待され研究がおこなわれた (Awise et al., 1987; Meylan et al. 1990)。まず、Bowen ら(1989)がアオウミガメで砂浜ごとに mtDNA ハプロタイプが異なることを RFLP 法により明らかにし、母浜回帰性を裏付ける証拠であるとした。次に Meylan ら(1990)は摂餌域を共有するカリブ海周辺 3 産卵場間にも遺伝的差異があることを示し、社会促進説 (Hendrickson, 1958; Owen et al., 1982) を棄却した。その後、世界中の産卵場を対象に大規模に行われた調査でも、同様の結果が RFLP 法で示され (Bowen et al., 1992)、アオウミガメが母浜回帰性を持つという結論は広く受け入れられるようになった。アカウミガメについても北大西洋 (Bowen et al. 1993a)、地中海 (Schroth et al. 1996)、日本 (Hatase et al. 2002a) で同じ手法により産卵浜間の遺伝的差異が示され、母浜回帰性が存在すると結論された。この他にも母浜回帰性

の検証というよりも保護ユニット設定に生かすことに目的で、ウミガメ類 7 種中 6 種において数々の集団遺伝学的研究が行われ (Table 6.1.1., 6.1.2.)、母浜回帰性の存在を示唆する集団構造の存在が確認されている。このように、母浜回帰性はウミガメ類全般に共通する回遊特性であることが広く認識され、支持されるに至っている。しかし、サケ科魚類では広く母川回帰率まで把握され (Quinn and Fresh 1984, Tallman and Healey 1994)、種による回帰性の違いなども定量的に議論されている (例えば小泉・山本 2004 など) ことを考えれば、ウミガメ類の母浜回帰性に関する研究は大きく立ち遅れている。今後は例えばどのような地理的範囲で母浜回帰性が見られるかなど、より具体的な母浜回帰の実態に踏み込んだ研究を行う必要がある。また、母浜回帰性を十分に支持する研究結果は今のところ遺伝的集団研究からしか出されていない。他の分野からの母浜回帰性に関する研究も行う必要がある。

第2項 日本産アカウミガメの母浜回帰性

本研究で得られた結果をもとに、日本産アカウミガメの母浜回帰性について詳細に検討してみる。母系遺伝で組換えのない mtDNA による集団構造が雌の母浜回帰性を最も反映していると考えられるので、ここでは本研究 (第 6 章) および Hatase et al. (2002a) で得られた mtDNA の集団構造を元に考察を進めていく。

ハビタット間の動物の移動・分散様式は遺伝子流動のパターンを見ることで推測できる (Avise 2004)。そこでまず、日本産アカウミガメの遺伝子流動のパターンを知るために産卵浜間の地理的距離と遺伝的分化の関係を見ると、産卵浜間が約 400km までの範囲では概ね相関関係が見られるのに対して、それ以上の距離では相関関係が見られない (Fig.7.1.A)。集団遺伝学では遺伝子流動のモデルがいくつか提示されているが、その中でも島モデル (island model) と距離による隔離モデル (isolation-by-distance model, 以下 IBD モデル: Wright 1943, 1946) の 2 つがよく使われる。島モデルは局所集団間の移住がランダムに起こるとするもので、集団間の地理的距離と遺伝的分化の間に相関関係がない (Fig.7.2.A.)。IBD モデルは、より近い集団間ほど移住が起こり易いとするもので、集団間の遺伝的距離と遺伝的分化は相関関係を示す (Fig.7.2.B.)。

このモデルにあてはめると、約 400km 以下で認められた遺伝子流動パターンは IBD モデルに従うものと解釈される。一般に IBD モデルは移動・分散の距離が能力的もしくは生態的に限定されている生物で見られることが多い (Epperson 2003)。母川回帰性によって河川に拘束されているサケ科魚類では IBD モデルに従う場合が多く、迷入

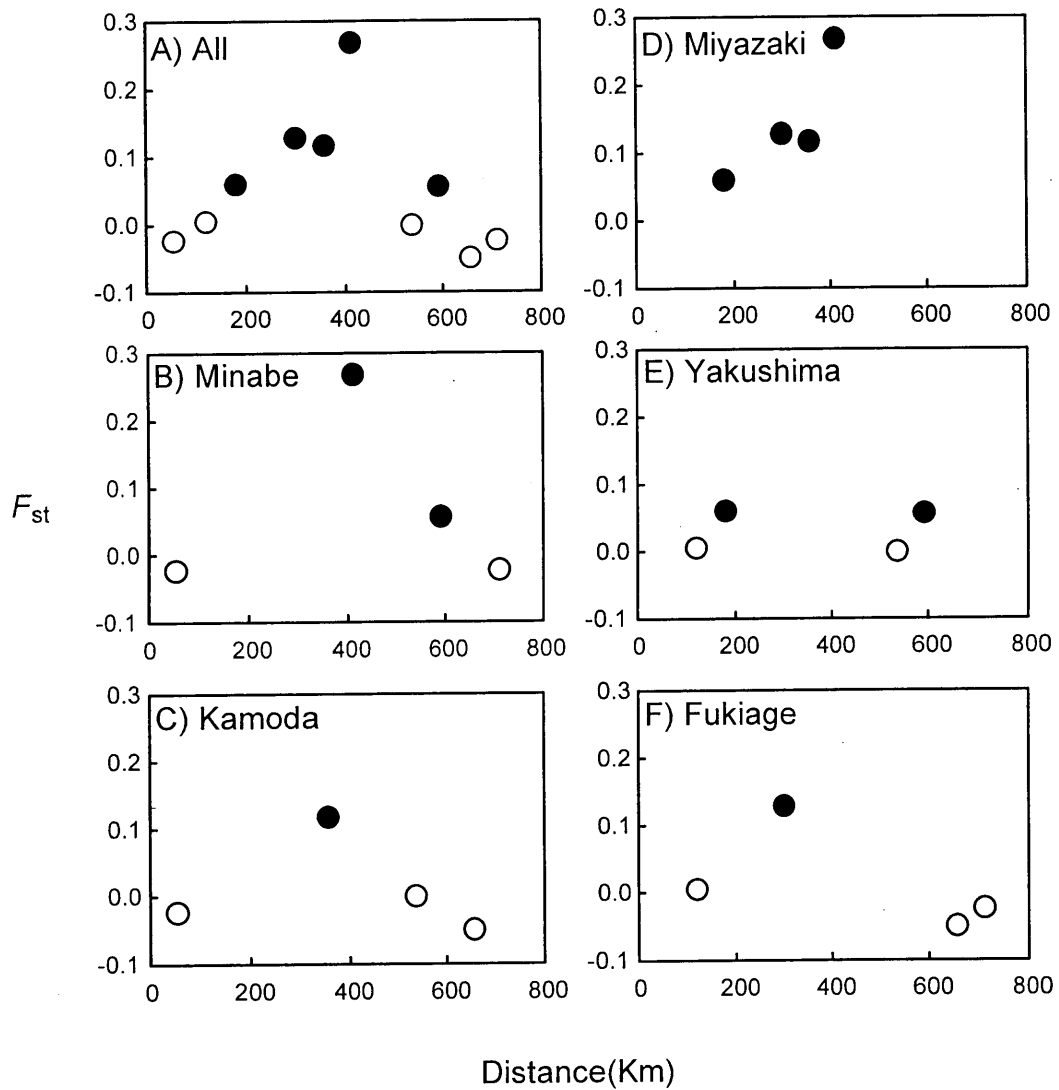
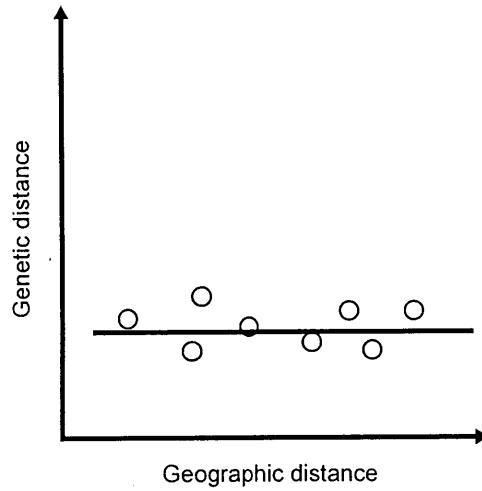
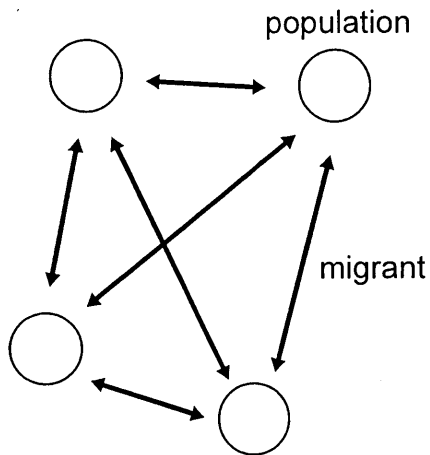


Fig. 7.1. Relationship between genetic difference and geographical distance among nesting beaches. Significant values ($P < 0.05$) are plotted by closed circles.

(A) Island model



(B) Isolation by distance model (stepping stone)

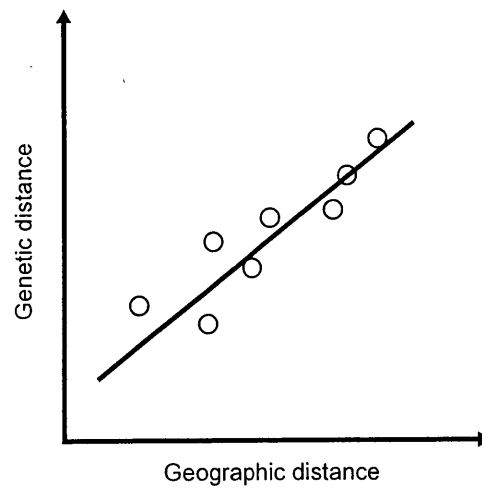
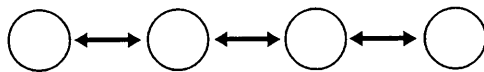


Fig.7.2. Gene flow models, relationships between genetic distance and geographical distance. (after Koizumi and Yamamoto 2004)

が河川間の距離に応じて起こることが分かっている (Nielsen et al. 1999, Hansen and Mensberg 1998; 小泉・山本 2004 に総説)。400km 以下の距離でみられた IBD モデルに従う遺伝子流動パターンは特定の地域へ拘束されることによるもの、すなわちウミガメがもつ母浜回帰性によるものと考えられる。

どれだけ産卵浜間が離れば遺伝的に分化するのかを見ると、南部・蒲生田 (約 55km)、屋久島・吹上 (約 120km) で mtDNA の差異は認められず、宮崎・屋久島間の約 180km 以上でようやく差異が出現した。他のアカウミガメ個体群の集団研究で遺伝的差異が認められた最小距離は、地中海ではキプロス島北部・トルコ南岸間の約 80km (筆者が地図より海路の最短距離を計測, Laurent et al. 1998)、トルコ南岸に沿った東西約 100km (Schroth et al. 1996)、北大西洋ではやはり約 100km となっている (Bowen et al. 2003)。遺伝的分化が起きはじめる距離が約 100km と 3 個体群 (地中海、北大西洋、日本) で良く一致することを考えると、この距離が集団構造の形成にとって重要な意味を持っている可能性がある。

約 100km という距離は主に沿岸を流れる黒潮分枝流などの空間スケールに相当する。遺伝的な分化が認められなかった南部と蒲生田はいずれも沖を紀南分枝流が流れ、蒲生田から出た孵化幼体はその流れを使っていた (第 3 章)。同じく遺伝的分化のなかった屋久島・吹上についても、吹上の沖から南下して屋久島周辺を通過する流れが存在する (Fig.7.3. , 日本海洋学会・沿岸海洋研究会編 1990)。この約 100km という範囲は蒲生田にとっての紀南分枝流のように、孵化幼体の初期分散を支配する海流系と関係があると考えられるが、この点について検証するにはより多くの産卵浜を対象に集団解析をおこなう必要がある。今後、この約 100km という範囲がどのような産卵浜周辺の環境的な要素に対応しているのかを考えることで、母浜回帰性に関する新たな知見が得られるものと期待される。

次に 400km 以上の距離で見られた遺伝子流動パターンについて考える。このパターンがハプロタイプの数少さが原因で偶然生じたもの、もしくは何らかの地史的な背景を反映したもので、現在の遺伝子流動と何ら関係がない可能性はある。しかし、他の個体群の結果を見てみると、地中海では約 1100km 離れたギリシアとキプロス島との間では差異がなく (Schroth et al. 1996, Laurent et al. 1998)、北大西洋西部では約 2000km も離れたノースカロライナとフロリダ半島西岸北部との間に違いがない (Encalada et al. 1998)。このように遠く離れた産卵浜間で遺伝的組成が一致してしまう例のあることが 3 個体群で共通していた。遠く離れた産卵浜との間で遺伝子流動が起こるメカニズムも存在するのかもしれない。例えば産卵回遊の初期に目的の海流への乗り違いや渦

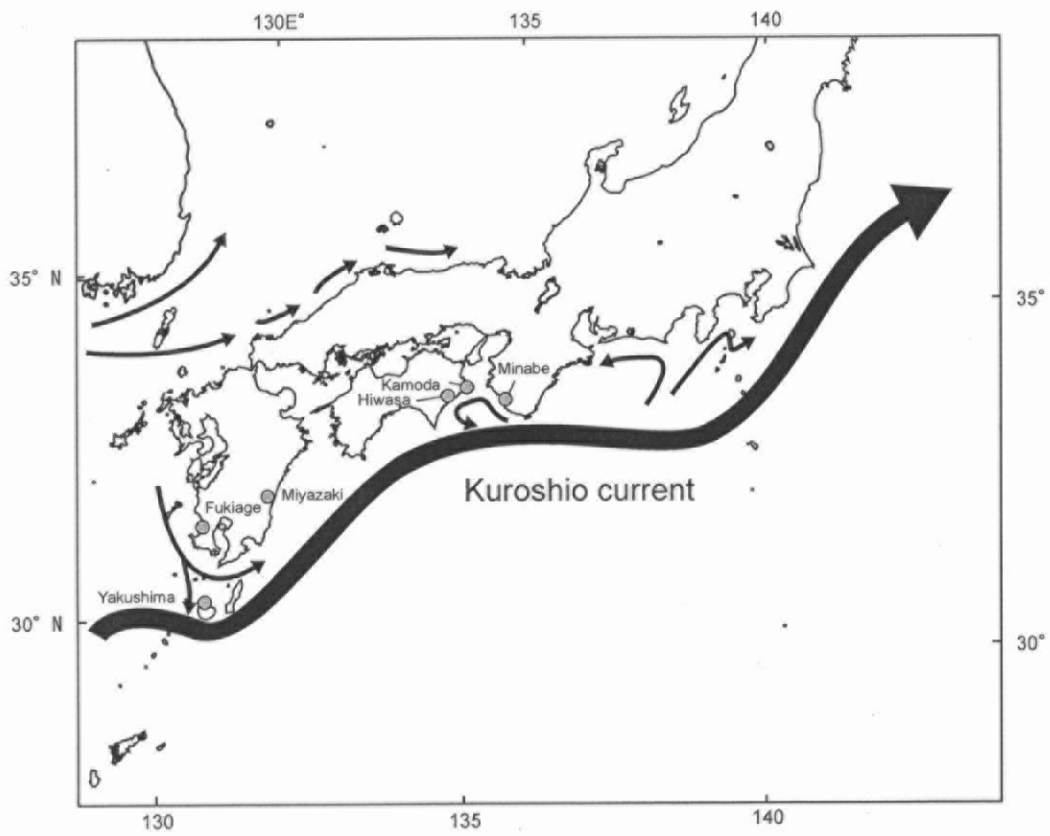


Fig.7.3. Sea surface currents around Japan
 (after The Ocenographic Society of Japan eds.1990)

流域へのトラップによる回遊時間のロスにより本来の産卵浜から遠く離れた所で産卵がおこなわれる可能性も考えうる。ウミガメは産卵場までの距離によってナビゲーションを使い分けており、遠距離では Lohmann and Lohmann (1996a) が提唱したような地磁気を、近距離では匂いか音を利用しているのではないかとする意見もある(Hays et al. 2003)。たとえば、外洋域から地磁気を利用して沿岸域に近づく段階でミスが生じることで、遠く離れた産卵浜周辺への迷入は起こりうる (Fig.7.4.)。

第3項 ウミガメ類における母浜回帰性の進化

日本産アカウミガメのような高い母浜回帰性はどのように進化してきたのであろうか。距離や空間的な要素を別にすれば、サケやウミガメに限らず多くの動物が特定の場所へ行き、そして帰ってくる帰巣本能 (homing) を有する。定常的に繰り返される地点間の往来や、ホームレンジから飛び出した後の回帰、そして回遊行動など、そのいずれも慣れ親しんだ、特定の場所へ到達することを目的とした行動であるという点で本質的には同じであり、homing と考えることができる (Papi 1992)。

ウミガメ類で最も原始的な種がオサガメ *Dermochelys coriacea* であることが分子系統学的に明らかになっている (Fig.7.5.; Bowen et al. 1993b, Dutton et al. 1996, Bowen and Karl 1997)。従来の分類でもオサガメのみがオサガメ科に分類され、他のウミガメ 6 種がウミガメ科に分類されていることから、このことは間違いないであろう。オサガメの mtDNA による集団解析では遺伝的分化が認められた最も距離的に近い産卵浜の組み合わせはカリブ海のバージニア諸島 St.Croix とトリニダードトバコであり (Dutton et al. 1999)、この産卵場間の距離は約 580km である。アカウミガメの 100-200km と比較するとこの距離は大きく、オサガメはアカウミガメよりも母浜回帰性が低いことを示唆する。実際にオサガメは産卵場固執性も低いとされており (Dutton et al. 1999)、西太平洋ではインドネシア周辺にしか産卵場をもたないにも関わらず日本の奄美大島で産卵した例もオサガメの産卵場固執性の低さを示す事例とも考えられる (水野ら 2002)。ミトコンドリア DNA の ND4-Leucine tRNA と調節領域の塩基配列をもとに作成された分子系統によれば、オサガメに続いてアオウミガメ *Chelonia mydas*、ヒラタウミガメ *Natator depressus*、タイマイ *Eretmochelys imbricata* と分化し、5 番目に分化したのがアカウミガメ *Caratta caretta* であり、アカウミガメはウミガメ類の中でも最近に分化した種といえる (Fig.7.5.) (Dutton et al. 1996)。ウミガメの場合もサケ科魚類と同様に分化に従って母浜回帰性が強くなる方向

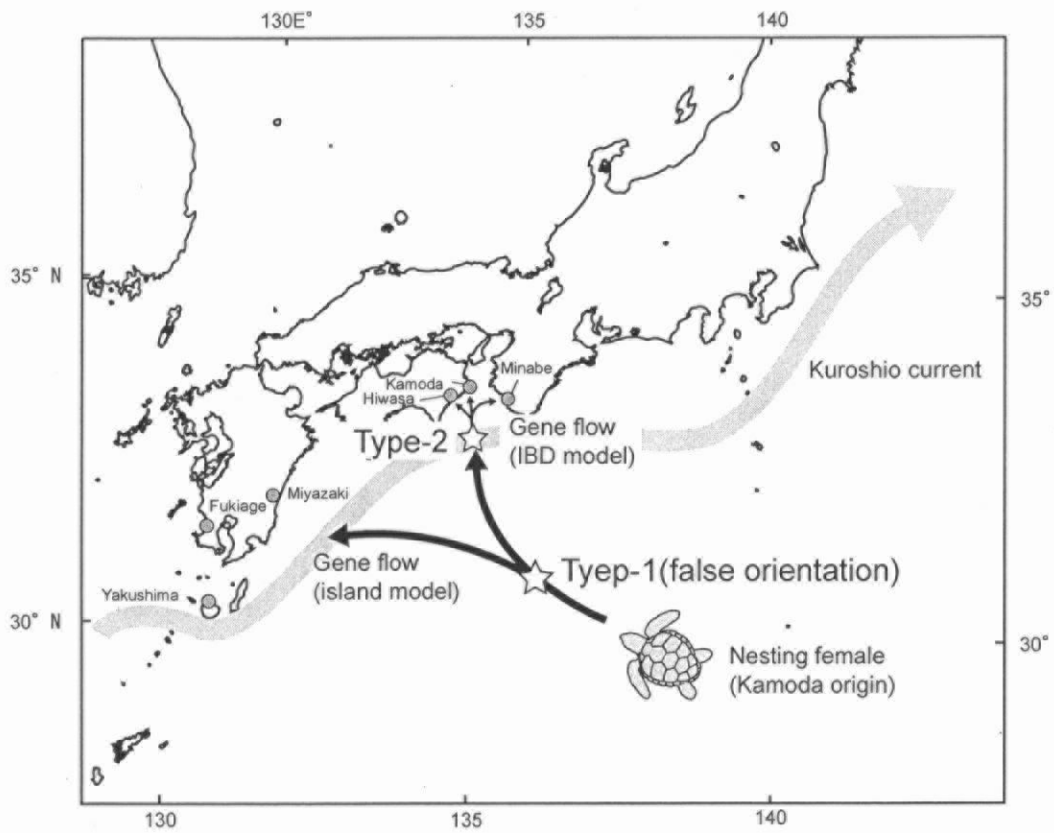


Fig.7.4. Two types of geneflow between nesting site.

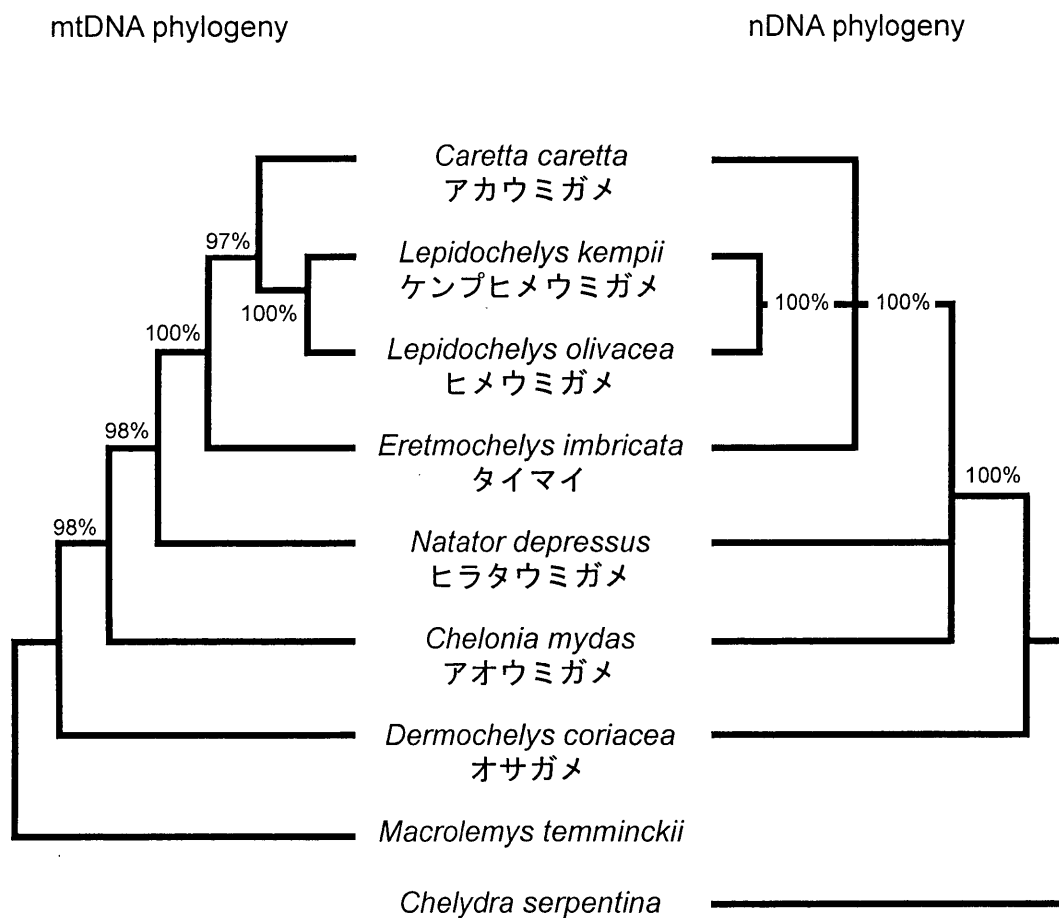


Fig.7.5. Molecular phylogeny of sea turtles.(after Dutton et al. 1996, Bowen and Karl 1996)

に進化してきたのかもしれない。そうであれば、アカウミガメよりも最近に分化したヒメウミガメ *Lepidochelys olivacea*、ケンプヒメウミガメ *Lepidochelys kempii* はアカウミガメよりもさらに高い母浜回帰性を有することが予想される。ヒメウミガメは産卵浜によっては、1つの砂浜で100万個体以上が一斉に産卵する「アリバダ」という特異な産卵行動を起こすことで有名な種である。もしかしたら、このアリバダという現象はアカウミガメよりもさらに強い母浜回帰性を獲得したからこそ生じ得た現象なのかもしれない。

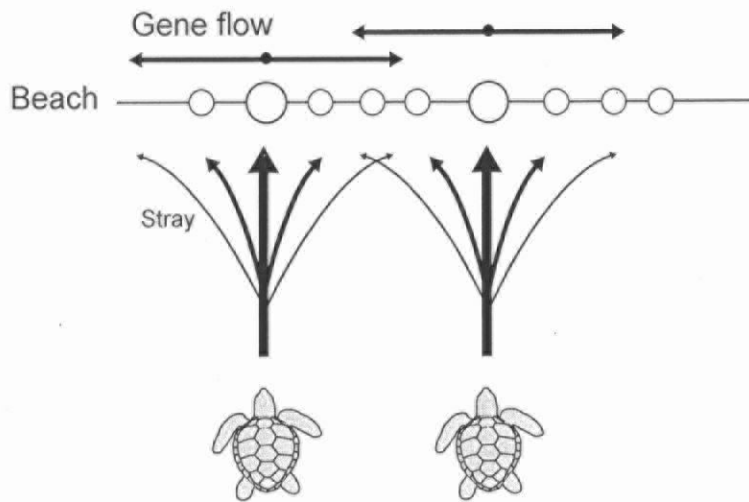
ウミガメのような高い遊泳能力を有する動物にとって、物理的な障壁の少ない海洋では種分化につながるほどの隔離が生じることはごく稀であろう。さらに、アカウミガメとアオウミガメ (Karl et al. 1995, 亀崎ほか 1996)、アカウミガメとタイマイ (亀崎 1983, 亀崎・並河 1984)、アカウミガメとヒメウミガメ (Karl et al. 1995) の雑種の存在が確認されているように (Bowen 2003 に総説)、生殖器官の分化による生殖的隔離は起きていない。このような生物では母浜回帰性が低くなるような変化は集団間の隔離をより一層生じにくくさせるので、母浜回帰性に進化が起これば回帰性が厳密になっていく方向にしか進化しえなかったものと考えられる (Fig.7.6.)。

ただし、現段階でこの仮説には不確かな部分が多すぎる。現在出されているウミガメ類の mtDNA による分子系統関係は Cytochrome *b* (Bowen et al. 1993b)、ND4-Leucine tRNA と調節領域 (Dutton et al. 1996) の1~2遺伝子座だけを解析した結果に基づいている。まずは、mtDNA 全領域による分子系統関係が解明されねばならない。さらに、アカウミガメ以外の種についても少なくとも50~100km程度から段階的に遺伝的分化程度を検討できるような詳細な集団解析が行われる必要がある。

第3節 遺伝的多様性

遺伝的に隔離された小集団は遺伝的多様性が失われやすく、それに伴って環境の変化に対する適応能力も失われる危険性があることが知られている (Pullin 2002)。動物の集団における多様性の急速な消失と近交弱勢を短期的に避けるためには最低でも50~500個体以上の集団サイズが必要と提案されている (Franklin 1980)。しかし、日本産アカウミガメの場合は過去10年間に年間10回以上の産卵が1シーズン中におこなわれた産卵浜はわずかに15しか存在しない (Kamezaki et al., 2003)。MtDNA の解析では、日本産アカウミガメは産卵浜間で遺伝的分化が見られることが明らかとなった。

(A) No variation in natal homing ability



(B) One population developed strict natal homing ability

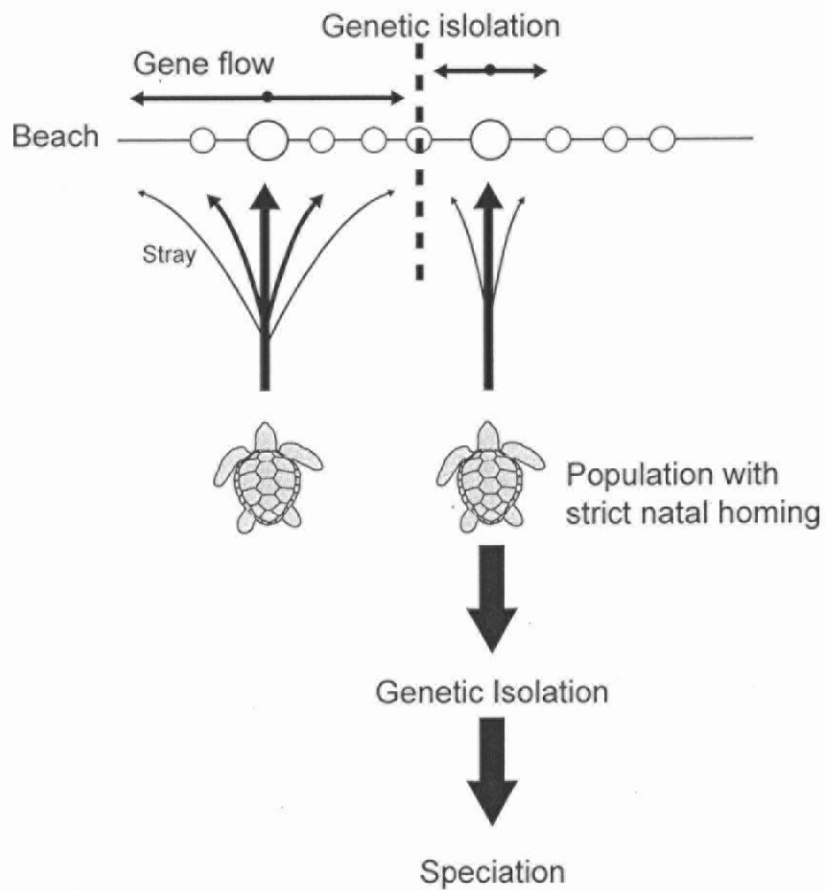


Fig.7.6. Evolution of strict natal homing. Under no physical barrier, if population has no variation in homing ability (A), stray turtle inhibit genetic isolation. Genetic isolation can take place only when population developed strict natal homing (B).

日本産アカウミガメの雌が示す母浜回帰性は各産卵浜を遺伝的に分断する作用があるため、多くの産卵浜の雌個体群は遺伝的多様性が喪失していることが懸念される。実際に mtDNA では蒲生田で少なくとも 19 個体が全く同じ塩基配列を示し mtDNA の遺伝的多様性が極めて低いことが示された（第 4 章）。しかし、生存に直接関わる核 DNA では、蒲生田は現在も産卵個体数が圧倒的に多い屋久島と遜色ないだけの遺伝的多様性が保持されていることが本研究により明らかとなった（第 6 章）。これは雄が関与することで産卵浜の遺伝的な分断化が避けられていることの証拠といえる（Table 6.11.）。

一旦産卵のために上陸した砂浜を変更することが容易ではない雌のウミガメにとって、繁殖成功の実績のある母浜へ回帰することは未知の産卵浜を使うリスクや好適な産卵浜探索のコストを軽減させる大きな利点がある。しかしその一方で、上記のとおり母浜回帰性は産卵浜間の遺伝的な交流を分断する欠点もある。核 DNA マイクロサテライトを解析することでわかった雄による産卵浜間の遺伝子流動は、遺伝的に脆弱な小集団に個体群が分断化されるのを抑制する機構として日本産アカウミガメの繁殖生態の進化過程で備わってきたものと考えられる。

実際に北大西洋西部のアカウミガメでも本研究と同様に mtDNA と核 DNA マイクロサテライトによる集団解析から、雄による遺伝子流動が存在すると結論されている（Bowen et al., 2005）。オーストラリアのアオウミガメでも雌の母浜回帰性と雄による遺伝子流動の存在が示されている（FitzSimmons et al. 1997b）。また、地球規模の集団解析でも、アオウミガメ（Karl et al. 1992, Roberts et al. 2004）で雄による遺伝子流動が大きいことが示唆されている。地中海のアカウミガメに限っては mtDNA と核 DNA の集団構造に違いが見られず、雄による遺伝子流動は遺伝的な分化を妨げるほどではないと結論されている（Schroth et al., 1996）。しかしこの研究では、核 DNA の解析に RAPID 法を用いているため、これが地域的な特異性と結論するにはマイクロサテライトを用いた再検討を待たねばならない。

第4節 ウミガメ類の進化

第1項 海洋への進出

約3億年前、両生類の中の一群が卵のなかの胚を陸上での乾燥から防ぐ羊膜を獲得することで、爬虫類へと進化し、脊椎動物で初めて水場への呪縛から解放された。水場を離れることで、陸上という広大なニッチを手に入れた爬虫類はその後、1億年以上も続く恐竜時代を築き上げた。ウミガメは恐竜全盛の時代に再び海へ戻ることを選んだが、もはや一度獲得した羊膜卵を捨て去ることは出来なかった。これが海洋を生活の場としながらも、産卵場である砂浜に縛られて生きねばならないウミガメの宿命の始まりであった。

しかし、そんな不合理なように見える宿命も、ウミガメ類が1億年以上にもわたって基本的な体制を変化させずに生き延びてきた事実を考えれば、適応的だったのかもしれない。孵化幼体の海への降海を容易にするために選んだ砂浜という空間は陸上の他の空間に比べれば、大型動物のあまり利用しないウミガメの独壇場となった。また、陸上生活を経ることで成し遂げた卵・孵化幼体の大型化は、海に留まり続けた硬骨魚類とは比較にならないくらい高い初期生残を可能にした。

第2項 大回遊の獲得

再び海に進出したウミガメは浮遊生活期を持つようになる。この浮遊生活期の獲得が海流系依存的（第3章）な大規模な成長回遊の形成に大きな役割を果たしたのは間違いない。しかし、母浜回帰性によって最終的に母系の集団構造を形成することを考えれば（第6章）、幼期に広く分散することは無駄と思われる。

小卵多産を繁殖戦略とすることが多い海産魚類ならば、初期に浮遊生活を送ることは不可避である（Fuiman 2002, 渡邊 2005）。しかし、日本産アカウミガメで降海時の体サイズが約40mmSCL（第2章）であったように、ウミガメ類の孵化幼体は浮遊生活を余儀なくされるような体サイズではない。さらに、淡水ガメの多くが孵化後すぐに底生生活に移行するのに対して、日本産アカウミガメでは十年以上も浮遊生活期が続くことは奇異である（Zug et al. 1995）。浮遊生活に何らかの適応的な意義があったに違いない。実際に、外洋における浮遊生活期の生残率が非常に高いという報告もある（Bjorndal et al. 2003）。ウミガメが海への進出した時、既に生物のハビタットとして

飽和に達していた沿岸域のに対して、外洋の表層はニッチとして残されており、長い浮遊生活期の獲得につながったのかもしれない。

第3項 分布域の拡大

長い浮遊生活期の獲得とそれに続く大規模な回遊の形成は、分布域の拡大を可能にした。母浜に縛られながらも時々起こる長距離の産卵浜変更（本章第2節）や迷入が新規産卵浜開拓の役割を担ったと考えられる。わずかな個体によって形成されたばかりの産卵浜も、雄が元の産卵浜集団から遺伝子を運んでくることで（第6章）、遺伝的に脆弱になるのを避けることができた。そして、孵化幼体の海流依存的な初期分散は（第3章）、開拓先で新たな“回遊環”（Tsukamoto et al. 2002）を成立させるのに好都合であった。

オサガメは現生のウミガメ類で最も系統的に古いにも関わらず、世界中に存在する現在の集団が分岐し始めたのは約90万年前よりも最近であることがmtDNAの解析によりわかっている（Dutton et al. 1999）。これはオサガメよりも遥かに新しい種であるアカウミガメが、大西洋、インド洋に続いてようやく太平洋の集団を誕生させたのとほぼ同時代である。そのため、現在のオサガメは更新世初期の氷河期をインド-太平洋に存在したわずかなレフュージア（避難地）で生き延びた集団が拡散していったものと解釈されている（Dutton et al. 1999）。

母浜回帰性により特定の産卵浜に束縛されながらも、時々起こる長距離の産卵浜変更によって進化的な時間スケールでは分布域を柔軟に変化させることが出来た。このことこそ、現生のウミガメ類が幾度にもわたって地球上の生物を襲ってきた気候変動を経験しながらも今日まで生き延びることができた要因なのかもしれない。

第5節 ウミガメの保全

蒲生田における上陸回数の減少要因

蒲生田における上陸回数の減少要因を考えると、集団構造が把握できていないために地域的な変動要因を特定しにくいという問題があった（第2章）。mtDNAの集団構造によれば、産卵雌はある程度の母浜回帰性をもつことが示唆された（第6章）。これ

は初期分散の段階で地域限定的に経験した極端な減耗も、いずれ地域限定的な産卵雌減少となってあらわれることを意味する。井口ら（2005）が指摘したような徳島県北部の産卵雌の減少が、この地域で過去に起きた初期減耗増大の結果である可能性も新たに浮上してきた。徳島県の蒲生田以北の産卵浜では、紀伊水道から外洋へ抜けるには表層流による輸送が重要な役割を果たしている（第3章）。しかし、潮汐によって流況が変化しやすい海域なので、紀伊水道内で滞留し高い捕食圧にさらされる危険性もある。局地的な流動環境の変化、フレンジー期を無視した放流、孵化幼体の小型化などが徳島県北部では紀伊水道内からの脱出阻害という形で他の地域以上に影響を与えた可能性が考えられる。

また、mtDNAの集団構造は、屋久島などの他地域で特異的に生じた産卵雌の変動が蒲生田まで波及する可能性の低いことも示唆する。そのため、屋久島や宮崎で産卵回数が回復傾向にあったとしても蒲生田は独自に保全対策を講じ続けていく必要がある。個体群サイズが小さくとも遺伝的多様性は保持されているので（第6章）、産卵雌の数を増やすことさえできれば遺伝的劣化の心配なく個体群は回復する。

実際は上陸回数の減少には様々な要因が複合的に絡んでいるのであろうが、本研究で核DNAとmtDNAの両面から集団構造を把握したことで、今後の保全策を考えるための土台を固めることができた。

今後の産卵浜再生の可能性

本研究で得られた核DNAレベルで日本の産卵浜全体が緩やかに繋がっているという結果は日本産アカウミガメ個体群にとって朗報と言える。わずかな産卵雌の移入であっても、雄によって他の産卵浜と核DNAの遺伝子流動が行われているので、移入によって形成された産卵浜は高い遺伝的多様性を保持することができる。一度産卵個体群の崩壊した砂浜が復活するのに、必ずしも大量の雌個体が移入する必要がないことは、現在既に産卵個体群が絶滅した砂浜にとって大きな期待を抱かせる。ただし、mtDNAの解析結果によれば、少なくとも半径約100kmの範囲に雌個体を供給できるような産卵浜が存在しなければ、産卵雌の迷入もしくは産卵浜変更による産卵雌の移入が起きる可能性は極めて低い。現存の産卵浜からの移入が起こるような範囲に産卵に利用可能な状態の砂浜が確保されるようにする必要がある。

海岸管理

2000年に建設省、農林水産省、運輸省によって、海岸保全基本計画を立てるための海岸の区分が新たに策定された（建設省河川局ほか2000）。この区分は地形・海象面

の類似性及び沿岸漂砂の連続性をもとに策定されたものであり、必ずしもそこを利用する生物に適合した区分であるとは限らない。今後は生物の集団構造をもとに導き出される管理単位（management units: MU, Moritz 1994）と、行政上の管理単位をいかに刷り合せていくか慎重な議論が必要であろう。

放流事業

本研究では、蒲生田の孵化幼体が流れの存在する沖へ到達するのに自身の遊泳力が寄与するものの、紀伊水道から抜け出るには表層流に流されることも必要であることがわかった（第3章）。つまり、孵化幼体の遊泳能力と表層流況が絶妙なバランスにあることで紀伊水道からの脱出が達成されている。魚類の稚魚放流を模倣したヘッドスターティングでは、ある程度成長して遊泳力のついた産卵浜から放流されるが、高すぎる遊泳力はむしろ紀伊水道からの脱出を阻害する可能性がある。実際に1年間飼育した後に蒲生田から放流された個体が、瀬戸内海で捕獲されてしまった例もある（内田 1975）。飼育した幼体を産卵浜から放流する場合には、孵化脱出直後の個体を放流する時以上に外洋へ流れ出やすいような時間帯を吟味して放流する必要がある。

また、水槽実験では走光性により移動・遊泳する段階を模した条件付けがその後の孵化幼体の定位方向に影響を与えていた（第3章）。放流時に自然状態と同様、走光性に従って浜を歩く段階を設けることの重要性が改めて確認された。

個体群のモニタリング

本研究で開発した母性解析法により孵化幼体・死亡卵から産卵雌を識別できるようになった。これにより、長期間にわたる夜間調査を実施せずとも昼間の数時間の産卵巣調査で産卵雌の遺伝的情報を得ることができるので、今後は日本の産卵浜全体を網羅するような大規模な集団解析の実施が可能となる。また、集団解析以外にも産卵個体数の推定やシーズン内の複数回産卵、産卵浜変更などの実態を把握するのにも利用することができる。これまで調査の行き届かないことの多かった産卵頻度の少ない産卵浜から質の高い産卵情報を得られるようになれば、ウミガメの保全と生態の理解は急速に進むものと期待される。

第6節 今後の課題

日本産アカウミガメの個体群を保全していくには、各産卵浜における個体群動態を解明し、これまでに起きた、そしてこれからも起きる可能性のある産卵回数減少の要因を突き止めねばならない。個体群動態解明のためには、雌個体が生涯にわたってどのように産卵浜を選択し、利用しているのかについての知見がまず不可欠である。本研究で考案した母性解析法は夜間調査のおこなわれていない産卵浜で産卵した個体が果たして他にどこで産卵した個体であるのかを判定するのにも使用でき、応用性が高い。しかし、そのアルゴリズムには未熟な部分も多数あり、今後解析例数を増やしていくことで改良されていく必要がある。

また、成体の衛星追跡が可能となった今、未だに“Lost age”と呼ばれ続けているアカウミガメの初期浮遊期の生態は早急に解明されねばならない課題である。本研究のトラッキングで、将来的に孵化幼体の自動追跡を可能とするための基礎知見、アイデアを得ることができたが、実現化するにはもう一段の技術革新が必要である。

アカウミガメは7種いる現生ウミガメ類の中でも最も研究の進んでいる種であるが、未だに解明されていない部分は多い。しかし、従来の調査方法に加えて、分子生物学的手法やテレメトリーといった新技術が登場することで、着実にその穴は埋められてきた。アメリカやオーストラリアに比べて個体群が貧弱な日本のウミガメ生態研究の中ではこれらの最新の手法を駆使して個体群にダメージを与えないよう注意しながら研究を遂行していく必要がある。

謝辞

本研究の遂行にあたり、研究の機会を与えていただき、4年間終始暖かい御指導を賜った東京大学海洋研究所の塚本勝巳教授に深く感謝の意を表す。東京大学農学生命科学研究科の青木一郎教授、東京大学海洋研究所の西田睦教授、宮崎信之教授、佐藤克文助教授には、本論文の審査を引き受けて頂き、有益な御助言を数多く賜った。ここに厚く御礼申し上げる。

東京大学総合文化研究科の高橋正征教授（現 高知大学）には、修士課程まで在籍した広域科学科にて3年間にわたる御指導を賜った。また同研究科の清野聡子助手には、広域科学科在学中からこれまで、公私にわたって御指導を賜った。この時に得た現地調査の手法や海岸関係者との間のネットワークは本研究を遂行する際に非常に有益であった。また本研究の過程で暖かい励ましを頂いた。厚く御礼申し上げる。国土交通省国土技術総合研究所の宇多高明研究総務官（現 財団法人土木研究センター）には数々の海岸調査に同行させていただき、砂浜における現地調査の手法をご教授いただいた。心より感謝申し上げます。

東京大学海洋研究所行動生態計測分野の青山潤助手には、本研究全般にわたり暖かい励ましと貴重な御助言、御指導を頂いた。また、畑瀬英男博士には各地の標本およびデータの使用を快諾していただいたばかりでなく、7年前の屋久島でお会いして以来、ウミガメに関する知識と調査技術を御指導、さらには本研究の様々な局面で有益な御助言をいただいた。さらに、同分野の M.J. Miller 博士には、論文作成に際して多くの貴重な御指導をいただいた。ここに厚く御礼申し上げます。

東京大学海洋研究所行動生態計測分野の大矢真知子技官、同分野の稲垣正博士には、公私にわたり暖かいご援助と激励をいただいた。その他、同分野のポスドク研究員および大学院生諸氏にも多くの助力をいただいた。木村呼郎博士には分子生物学実験に関する知識と技術を御指導いただいたばかりでなく、本研究の様々な局面で有益な御助言をいただいた。さらに、トラッキング調査にも参加していただいた。酒井英恵氏（現 エプソンアクアスタジアム）には蒲生田で採取した標本の一部を修士論文の中で解析していただいたのに加え、トラッキング調査への参加、GPS ブイ作成時の携帯電話の提供など数多くのご助力をいただいた。篠田章博士、川上達也氏にはトラッキング調査に参加いただいた。峰岸有紀氏には mtDNA の解析に関する技術を御指導いただいた。小竹朱氏、黒木真理氏には GPS ブイ作成時に携帯電話を提供していただいた。ここに改めて御礼申しあげる。

元蒲生田小学校教諭の鎌田武氏には現地でも多くの方々を紹介して下さっただけでなく、孵化調査や海岸環境調査の際に作業を手伝っていただいた。徳島市の井口利枝子氏には蒲生田で調査を開始するにあたり多くの御助言を賜っただけでなく、交通の便の悪い現地へ車で送って下さったり、現地調査の作業を手伝っていただいた。徳島県北の脇市の新居順子氏には車による現地への送迎を快く引き受けて下さっただけでなく、調査の手伝い、さらに現地における生活面の支援もしていただいた。蒲生田の岡本増夫氏、岡本喜和子氏、阿南市椿町中学校の土肥理氏には蒲生田における毎朝の上陸調査にご一緒していただいた。また、同中学校の生徒の皆さんには孵化調査の際にお手伝いいただいた。田村利主計氏には蒲生田滞在中の面倒を見ていただいたうえに、孵化幼体のトラッキング調査の際には船長を務めていただいた。徳島県椿泊新漁連の太居氏、椿町の棚橋金次郎氏にはトラッキング調査の際の船長をつとめていただいた。姫路市立水族館の栃本武良館長には蒲生田の過去のウミガメ調査についてご教授いただいた。同水族館の三木徹技術主任、清水邦一氏には蒲生田における同館の産卵調査研修に同行させていただき、蒲生田におけるウミガメ産卵調査手法をご教授いただいた。ここに厚く御礼申しあげる。

日本ウミガメ協議会の亀崎直樹会長、松沢慶将主任研究員、島達也研究員には研究を遂行するうえで数々の貴重な御助言を頂いた。同協議会の通事太一郎氏（現竹富町商工観光課）、水野康次郎事務局長、朽見健一郎総務部長、には調査機材の購入や文献の入手の便宜、標識再捕情報の提供など多くのご支援をいただいた。本研究はウミガメ協議会のネットワークがなければ成立しえなかった。心から御礼申しあげる。NPO 法人エバーラスティング・ネイチャーの菅沼弘行代表には静岡県相良町におけるストランディング調査やマレーシア、コスタリカでのウミガメ国際会議参加の際に公私にわたって御指導いただいた。宮崎野生動物研究会の中島義人氏には宮崎で現地調査する機会お与えていただいたばかりでなく、貴重な資料の提供や、暖かい励ましをいただいた。厚く御礼申しあげる。

徳島県教育委員会文化財課の田村信幸係長、森江孝志氏、湯浅利彦氏には徳島県の天然記念物現状変更許可を取得する際に便宜をはかっていただいた。徳島県水産課漁業調整室和田隆史氏には蒲生田海岸のアカウミガメ特別再捕許可の申請にあたってご協力いただいた。徳島県阿南市教育委員会総務課の岸本又則課長、小谷寿之主事、遠藤績課長補佐、永田浩一氏には蒲生田海岸における現地調査の際に蒲生田小学校の教員宿舎を使用する便宜をはかっていただいた。同教育委員会文化振興課の広井正明課長、石本祐

一主事および文化振興課の皆様には、蒲生田海岸におけるウミガメの特別再捕許可および天然記念物現状変更許可を徳島県に申請するにあたりご協力いただいた。

ウミガメの調査以外にも、生活面全般にわたって多くの蒲生田、阿南市、徳島県の方々にお世話になった。岡本弘氏常会長には蒲生田滞在中の面倒を見ていただいた。LESの武知和一代表、徳島県サーフィン連盟の宮本雅司理事長、新居徹也氏には蒲生田の波、沿岸環境について御教授いただいた。草野裕作氏をはじめとする徳島県由岐町伊座利の皆様には、徳島滞在中に生活面でご支援いただいた。ここに厚く御礼申しあげる。

SEAFDECのAhmad Bin Ali氏、石川智士博士（現 東京大学大学院農学生命科学研究科）にはマレーシアのアオウミガメ産卵場を訪れる機会を与えていただいた。名古屋港水族館の内田至館長、呉羽和男課長には蒲生田におけるウミガメ調査研究の体験を拝聴させていただき、現地で調査するうえで非常に有益な情報を得ることができた。また、同水族館の吉井誠技師、中村仁技師にはウミガメからの血液採取法を御指導いただいた。

NPO 法人屋久島うみがめ館の大牟田一美氏には7年前にウミガメ研究を開始する際に屋久島で産卵調査を経験させていただき、生まれて初めてウミガメを目にする機会を与えていただいた。さらに、屋久島産卵個体のDNA標本の使用を許可していただいた。宮崎野生動物研究会の竹下完会長には宮崎のDNA標本の使用を許可していただいた。和歌山県みなべ市の後藤清氏には南部千里浜で採取されたDNA標本の使用を許可いただいた。鹿児島大学ウミガメ研究会の田中幸記氏（現黒潮生物研究所）には吹上浜のDNA標本の使用を許可いただいた。豊橋市アカミガメ保護調査会の牧野伸一氏には豊橋の産卵場を案内していただき、死亡した孵化幼体の標本をご提供いただいた。京都大学大学院農学研究科の木下政人助手には京都大学に保管されていた標本を使用するにあたり便宜をはかっていただいた。ここに改めて深く御礼申しあげる。

カメハメハ王国の山本明男氏は修士時代に相良町で調査した際に毎朝産卵調査に同行させていただきだけでなく、ウミガメの生態調査、保護活動について多くの御指導をいただいた。同王国の増田茂夫氏には相良調査中に調査を手伝っていただいただけでなく、ご自宅に泊めて頂いたりもした。

（有）海岸研究室の芹沢真澄氏、三波俊郎氏、古池鋼氏、東京大学大学院総合文化研究科の渡辺宗介氏（現千葉大学医学部）には、海岸環境に関する調査をサポートしていただいただけでなく、公私にわたって研究生生活を御指導いただいた。

東京大学海洋研究所の吉永龍起博士（現 北里大学）、渡邊俊博士、笹井清二博士（現越前松島水族館）、井上潤博士（現 フロリダ州立大学）、篠田章博士には、多くの貴重

な御助言と暖かい励ましをいただいた。また、学生生活を共に過ごした同期の皆川源氏をはじめ、東京大学海洋研究所行動生態計測分野の大学院生諸氏の方々にも多くのご協力を頂いた。心より感謝する。

最後に、研究生生活を支え暖かく見守ってくれた両親と妹に深く感謝する。

引用文献

- Abe, O. Y. Takada, T. Shibuno, K. Hashimoto, H. Ishii and Y. Funakura(2000):Swimming behaviour of green turtle hatchlings in a lagoon of Ishigaki Island, Southwestern Japan, In: Sea turtles of the Indo-Pacific, (eds. N. Pilcher and G. Ismail, pp.167-175, ASEAN Academic press, London.
- Adams, B. K. and J. A. Hutchings(2003):Microgeographic population structure of brook charr: a comparison of microsatellite and mark-recapture data, *Journal of Fish Biology*, 62, 517-533.
- Adams, R. I., K. M. Brown and M. B. Hamilton(2004):The impact of microsatellite electromorph size homoplasy on multilocus population structure estimates in a tropical tree(*Corythophora alta*) and an anadromous fish(*Morone saxatilis*), *Molecular Ecology*, 13, 2579-2588.
- Allard, M. W., M. M. Miyamoto, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten and B. W. Bowen(1994):Support for natal homing in green turtles from mitochondrial DNA sequences, *Copeia*, 1, 34-41.
- Allendorf, F. W. and L. W. Seeb(2000):Concordance of genetic divergence among sockeye salmon populations at allozyme, nuclear DNA, and mitochondrial DNA markers, *Evolution*, 54(2), 640-651.
- Angers, B., A. Estoup and P. Jarne(2000):Microsatellite size homoplasy, SSCP, and population structure: a case study in the freshwater snail *bulinus truncatus*, *Mol. Biol. Evol.*, 17(12), 1926-1932.
- Applied Biosystems(2004):GeneMapper™ ソフトウェア v3.5 ユーザーガイド.
- 朝日田卓・斎藤憲治・山下洋・青沼佳方・小林敬典 (1998) : ミトコンドリア DNA の制限酵素切断型分析によるヒラメ天然集団の遺伝的変異, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 64(3), 377-383.
- Avise, J. C.(2000):Phylogeography: The history and formation of species, Harvard University Press, Cambridge, 447p.
- Avise, J. C.(2004):Molecular markers: Natural history and evolution (2nd ed.) , Sinauer Associates, Sunderland, 684p.
- Avise, J. C. J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb and N. C. Saunders(1987):Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489-522.
- 馬場学 (2002) : 吹上浜 (日吉町) . 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」 (亀崎直樹ほか, 編) , pp.56-57, 日本ウミガメ協議会,大阪, 162p.

- Bagliniere, J. L. and G. Maisse(1985):Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Aromorican Massif, France, *Aquaculture*, 45, 249-263.
- Baldwin, R., G. R. Hughes and R. I. T. Prince(2003):Loggerhead turtles in the Indian Ocean, In: *Loggerhead Sea Turtles* (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.218-232, Smithsonian Books, Washington D.C.
- 坂東武治 (1997) :アカウミガメの産卵場固執性と回遊に関する基礎的研究, 京都大学大学院農学研究科 修士学位論文.
- Barragan, A. R., P. H. Dutton(2000):Genetic population structure of the leatherback turtle in the eastern Pacific: conservation implications, In: *Proceedings of the Eighteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, pp.154, U.S. Dept. Commerce. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-436, 293p.
- Bartol, S. M. and J. A. Musick (2003): Sensory biology of sea turtles, In: *The biology of sea turtles volume II* (eds. Lutz P. L., Musick J. A. and Wyneken J.), pp.79-102,CRC, Bca Raton, Fla.
- Bass, A. L., D. A. Good, K. A. Bjorndal, J. I. Richardson, Z. M. Hillis, J. A. Horrocks and B. W. Bowen(1996):Testing models of female reproductive migratory behaviour and population structure in the Caribbean hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, with mtDNA sequence, *Molecular Ecology*, 5, 321-328.
- Batschelet, E.(1981):Circular statistics in biology, Academic Press, London.
- Birky et al. (1983) :An approach to population and evolutionary genetic theory for genes in mitochondria and chloroplasts, and some result, *Genetics*, 103, 513-527.
- Bjorndal, K. A., A. B. Bolten and H. R. Martins (2000): Somatic growth model of juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*: duration of pelagic stage, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 202, 265-272.
- Bjorndal, K. A., A. B. Bolten and H. R. Martins(2003):Estimates of survival probabilities for oceanic-stage loggerhead sea turtles(*Caretta caretta*) in the North Atlantic, *Fish. Bull.* , 101, pp.732-736.
- Blankenship, S. M., B. May and D. Hedgecock(2002):Evolution of a perfect simple sequence repeat locus in the context of its flanking sequence, *Mol. Biol. Evol.*, 19(11), 1943-1951.
- Blouin, M. S.(2003):DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations, *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (10), 503-511.
- Bohonak, A. J.(1999):Dispersal, geneflow, and population structure, *The Quarterly Review of Biology*, 74(1), 21-45.
- Bolten, A. B. and Balazs, G. H.(1995):Biology of the early pelagic stage - the "lost year", In: *Biology and conservation of sea turtles*(ed.Bjorndal, K.) ,pp.579-581, Smithsonian Institution Press, Washignton D. C.
- Bolten, A. B., K. A. Bjorndal, H. R. Martins, T. Dellinger, M. J. Biscoito, S. E. Encalada and B. W. Bowen(1998):Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis, *Ecological Applications*, 8(1), 1-7.

- Bolten, A. B.(2003):Active swimmers - Passive drifters: The oceanic juvenile stage of loggerheads in the Atlantic system, In :Loggerhead Sea Turtles (eds. A. Bolton and B. W. Witherington), pp.63-78, Smithsonian Books, Washington and London.
- Bonhomme, F., S. Salvidio, A. LeBeau and G. Pasteur(1987):Comparaison genetique des tortues vertes(*Chelonia mydas*) des Oceans Atlantique, Indian et Pacifique, *Genetica*, 74, 89-94.
- Bonin, A., E. Bellemain, P. B. Eidensen, F. Pompanon, C. Brochmann and P. Taberlet(2004):How to track and assess genotyping errors in population genetics studies, *Molecular Ecology*, 13, 3261-3273.
- Bossart, J. L. and D. P. Prowell(1998):Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions, *Trends Ecol. Evol.*, 13, 202-206.
- Bowen, B. W.(2003):What is a loggerhead turtle? The genetic perspective, In: Loggerhead Sea Turtles (eds. Bolton, A. B. and B. E. Witherington), pp.7-27, Smithsonian Books, Washington D.C.
- Bowen, B. W. and S. A. Karl(1997): Population genetics, phylogeography, and molecular evolution, In: The biology of sea turtles (eds. Lutz P. L. and Musick J. A.) ,pp.29-50 ,CRC, Boca Raton, Fla.
- Bowen, B. W., A. B. Meylan and J. C. Avise(1989):An odyssey of the green sea turtle: Ascension Island revisited, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86, 573-576.
- Bowen, B. W., A. B. Meylan, J. P. Ross, C. J. Limpus, G. H. Balaz, and J. C. Avise(1992):Global population structure and natural history of the green turtle(*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny, *Evolution*, 46(4), 865-881.
- Bowen, B. W., J. C. Avise, J. I. Richardson, A. B. Meylan, D. Margaritoulis and S. R. Hopkins-murphy(1993a):Population structure of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) in the northwestern atlantic ocean and mediterranean sea, *Conservation Biology*, 7(4), 834-844.
- Bowen, B. W., W. S. Nelson and J. C. Avise(1993b):A molecular phylogeny for marine turtles: Trait mapping, rate assessment, and conservation relevance, *Proceedings of Natural Academy of Science USA*, 90, 5574-5577.
- Bowen, B. W., N. Kamezaki, C. J. Limpus, G. R. Hughes, A. B. Meylan, and J. C. Avise(1994):Global phylogeography of the loggerhead turtle(*Caretta caretta*) as indicated by mitochondrial DNA haplotypes, *Evolution*, 48(6), 1820-1828.
- Bowen, B. W., F. A. Abreu-Grobois, G. H. Balazs, N. kamezaki, C. J. Limpus, and R. J. Ferl(1995):Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle(*Caretta caretta*)demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proceedings of Natural Academy of Science USA*, 92, 3731-3734.
- Bowen, B. W., A. L. Bass, A. Garcia-Rodriguez, C. E. Diez, R. van Dam, A. Bolten, K. A. Bjorndal, M. M. Miyamoto, R. J. Ferl(1996):Origin of hawksbill turtles in a Caribbean feeding area as indicated by genetic markers, *Ecological Applications*, 6(2), 566-572.

- Bowen, B. W., A. M. Clark, F. A. Abreu-Grobois, A. Chaves, H. A. Reichart and R. J. Ferl(1998):Global phylogeography of the ridley sea turtles (*Lepidochelys* spp.) as inferred from mitochondrial DNA sequence, *Genetica*, 101, 179-189.
- Bowen, B. W., A. L. Bass, S. Chow, M. Bostrom, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, T. Okuyama, B. M. Bolker, S. Epperly, E. Lacasella, D. Shaver, M. Dodd, S. R. Hopkins-Murphy, J. A. Musick, M. Swingle, K. Rankin-Baransky, W. Teas, W. N. Witzell and P. H. Dutton(2004):Natal homing in juvenile loggerhead turtles(*Caretta caretta*), *Molecular Ecology*, 13, 3797-3808.
- Bowen, B. W., A. L. Bass, L. Soares and R. J. Toonen(2005):Conservation implications of complex population structure: lessons from the loggerhead turtle(*Caretta caretta*), *Molecular Ecology*, 14, 2389-2402.
- Bowring, B. R. (1996) :Total inverse solutions for the geodesic and great elliptic, *Survey Review*, 33, 261, 461-476.
- Broderick, D., C. Moritz, J. D. Miller, M. Guinea, R. I. T. Prince and C. J. Limpus(1994):Genetic studies of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata*: evidence for multiple stocks in Australian waters, *Pacific conservation biology*, 1, 123-131.
- Broderick, D. and C. Moritz(1996):Hawksbill breeding and foraging populations in the Indo-Pacific region, , In: *Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Genetics* (eds. Bowen, B. W. and W. N. Witzell), pp.119-128, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-396, 173p.
- Brongersma, L. D.(1961): Notes upon some sea turtles, *Zool. Verh.(Leiden)*, 51, 1-45.
- Broquet, T. and E. Petit(2004):Quantifying genotyping errors in noninvasive population genetics, *Molecular Ecology*, 13, 3601-3608.
- Brown Gladden, J. G., M. M. Ferguson, M. K. Friesen and J. W. Clayton (1999): Population structure of North American beluga whales (*Delphinapterus leucas*) based on nuclear DNA microsatellite variation and contrasted with the population structure revealed by mitochondrial DNA variation, *Molecular Ecology*, 8, 347-363.
- Brykov, V.A., N. Polyakova, L.A. Skurikhina and A. D. Kukhlevsky(1996):Geographical and temporal mitochondrial DNA variability in populations of pink salmon, *Journa of Fish Biology*, 48, 899-909.
- Callen, D. F., A. D. Thompson, Y. Shen, H. A. Phillips, R. I. Richards, J. C. Mulley and G. R. Sutherland(1993):Incidence and origin of "null" alleles in the (AC)_n Microsatellite Markers, *Am. J. Hum. Genet.*, 52, 922-927.
- Carr, A. F.(1967):*So Excellent a Fishe: a Natural History of Sea Turtles*, Scribner, New York.
- Carr, A.(1975):The Ascension island green turtle colony. *Copeia*, 3, 547-555.
- Carr, A. F.(1980): Some problems of sea turtle ecology, *American Zoologist*, 20, 489-498.
- Carr, A. F. (1986) : Rips, FADS, and little loggerheads, *Bioscience*, 36, 92-100.
- Chaloupka, M. (2004):Stochastic simulation modeling of loggerhead population dynamics given exposure to competing mortality risks in the Western

- South Pacific, In: Loggerhead Sea Turtles (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.274-294, Smithsonian Books, Washington D.C.
- Chassin-Noria, O., A. Abreu-Grobois, P. H. Dutton and K. Oyama(2004):Conservation genetics of the east Pacific green turtle (*Chelonia mydas*) in Michoacan, Mexico, *Genetica*, 121, 195-206.
- Comuzzie, D. K. C. and D. W. Owens(1990): A quantitative analysis of courtship behavior in captive green sea turtles (*Chelonia mydas*), *Herpetologica*, 46, 195-202.
- D'Aloia, M. A. and S. M. Al Ghais(2000):Preliminary genetic analysis of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Arabian Gulf using mitochondrial DNA, *Zoology in the Middle East*, 21, 47-54.
- Delmotte, F., N. Leterme and J. C. Simon (2001): Microsatellite allele sizing: difference between automated capillary electrophoresis and manual technique, *BioTechniques*, 31, 810-818.
- Diaz-Fernandez, R. T. Okayama, T. Uchiyama, E. Carrillo, G. Espinosa, R. Marquez, C. Diez and H. Koike(1999):Genetic sourcing for the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in the Northern Caribbean region, *Chelonian Conservation and Biology*, 3(2), 296-300.
- Dizon, A. E. (1982) : Hawaiian green turtles at their breeding colony, *Mar. Fish. Rev.*, 44(5), 13-20.
- 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, Vol. 88(14), 1-110.
- Dutton, P. H.(1996):Methods for collection and preservation of samples for sea turtle genetic studies, In: Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Genetics (eds. Bowen, B. W. and W. N. Witzell), pp.17-24, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-396. 173p.
- Dutton, P. H., S. K. Davis, T. Guerra and D. Owens(1996):Molecular phylogeny for marine turtles based on sequences of the ND4-Leucine tRNA and control regions of mitochondrial DNA, *Molecular phylogenetics and evolution*, 5(3), 511-521.
- Dutton, P. H., G. H. Balazs and A. E. Dizon (1998):Genetic stock identification of sea turtles caught in the Hawaii-based pelagic longline fishery, In: Proceedings of the 17th annual sea turtle symposium (compilers S. P. Epperly and J. Braun),pp. 43-44, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-415.
- Dutton, P. H., B. W. Bowen, D. W. Owens, A. Barragan and S. K. Davis(1999):Global phylogeography of the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*), *J. Zool. Lond.*, 248, 397-409.
- Dutton, P. H., S. Roden, L. M. Galver and G. Hughes (2003): Genetic population structure of leatherbacks in the Atlantic elucidated by microsatellite markers, In:Proceedings of the Twenty-Second Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, pp.44-45, U.S. Dept. Commerce, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-503, 308p.

- Ede, A. J. and A. M. Crawford(1995):Mutations in the sequence flanking the microsatellite at the KAP8 locus prevent the amplification of some alleles, *Animal Genetics*, 26, 43-44.
- Ehrhart, L. M., D. A. Bagley and W. E. Redfoot(2003):Loggerhead turtles in the Atlantic ocean: geographic distribution, abundance and population status, In: *Loggerhead Sea Turtles* (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.157-174, Smithsonian Books, Washington D.C.
- Ehrlich, P. R. and P. H. Raven(1969):Differentiation of populations, *Science*, 165, 1228-1232.
- Eisen, J. A.(1999):Mechanistic basis for microsatellite instability, In: *Microsatellites* (eds. D. B. Goldstein and C. Schlotterer),pp.34-48, Oxford University Press, New York. 352p.
- Encalada, S. E., P. N. Lahanas, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, M. M. Miyamoto and B. W. Bowen(1996):Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas*: a mitochondrial DNA control region sequence assesment, *Molecular Ecology*, 5, 473-483.
- Encalada, S. E., K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, J. C. Zurita, B. Schroeder, E. Possardt, C. J. Sears and B. W. Bowen(1998):Population structure of loggerhead turtle(*Caretta caretta*) nesting colonies in Atlantic and Mediterranean as inferred from mitochondrial DNA control region sequences, *Marine biology*, 130, 567-575.
- Epperson, B. K.(2003): *Geographical genetics*, Princeton University Press, New Jersey. 356p.
- Escorza-Trevino, S. and A. E. Dizon (2000): Phylogeography, intraspecific structure and sex-biased dispersal of Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*, revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses, *Molecular Ecology*, 9, 1049-1060.
- Espinosa Lopez, G., G. Hernandez Aguilera, M. Jager, K. Olavarria Gamez, M. E. Ibarra Martin, M. Masselot and J. Deutch(2000):Genetic identification of a nesting colony of green turtles, *Chelonia mydas*, from the western Cuban shelf, In: *Proceedings of the Nineteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, pp.121-123, U.S. Dept. Commerce, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-443, 291p.
- Estoup, A., P. Jarne and J. Cornuet(2002):Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis, *Molecular Ecology*, 11, 1591-1604.
- Excoffier, L.(2003):Analysis of population subdivision (2nd ed.), In: *Handbook of Statistical Genetics* (eds. D. Balding, M. Bishop and C. Cannings), pp.713-750, Wiley & Sons Ltd. West Sussex, England.
- Excoffier, L., P. E. Smouse and J. M. Quattro(1992):Analysis of molecular variance inferred from metric distance among DNA haplotype: Application to human mitchondrial DNA restriction data, *Genetics*, 131, 479-491.
- Falconer, D. S.(1989):*Introduction to Quantitative Genetics*, Longman, London. (田中嘉成・野村哲郎 共訳 『量の遺伝学入門』, 蒼樹書房)

- FitzSimmons, N. N.(1998):Single paternity of clutches and sperm storage in the promiscuous green turtle(*Chelonia mydas*), *Molecular Ecology*, 7, 575-584.
- FitzSimmons, N. N., C. Moritz and S. S. Moore(1995):Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution, *Mol. Biol. Evol.* , 12(3), 432-440.
- FitzSimmons, N. N., C. Moritz, C. J. Limpus, J. D. Miller, C. J. Parmenter and R. Prince (1996):Comparative genetic structure of green, loggerhead, and flatback populations in Australia based on variable mtDNA and nDNA regions, , In: *Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics* (eds. Bowen, B. W. and W. N. Witzell), pp.25-32,NOAA Tech. Mem. NMFS-SEDFSC-396. 173p.
- FitzSimmons, N. N., C. J. Limpus, J. A. Norman, A. R. Goldizen, J. D. Miller and C. Moritz(1997a):Philopatry of male marine turtles inferred from mitochondrial DNA markers, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 8912-8917.
- FitzSimmons, N. N., C. Moritz, C. J. Limpus, L. Pope and R. Prince(1997b):Geographical structure of mitochondrial and nuclear gene polymorphisms in Australian green turtle populations and male-biased gene flow, *Genetics*, 147, 1843-1854.
- FitzSimmons, N., C. Moritz and B. W. Bowen(1999):Population identification, In: *Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles* (eds. Eckert, K. L., Bjorndal, K. A., Abreu-Grobois, F. A. and Donnelly, M.), pp.72-79, IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication, 4. 235.
- Fleming, I. A.(1998):Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon(*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(1), 59-76.
- Forbes, S. and J. T. Hogg(1999):Assessing population structure at high levels of differentiation: microsatellite comparisons of bighorn sheep and large carnivores, *Animal Conservation*, 2, 223-233.
- Franklin, I. R.(1980):Evolutionary change in small populations, In: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (eds. M. E. Soule and B. A. Wilcox) , pp.135-159,Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Frick, J.(1976):Orientation and behavior of hatchling green turtles(*Chelonia mydas*) in the sea, *Anim. Behav.*, 24, 849-857.
- Fuiman, L. A. (2002): Special considerations of the fish eggs and larvae. In: *Fishery Science* (eds. L. A. Fuiman and R. G. Werbner), pp.1-32, Blackwell Publishing, Oxford.
- 福田径子・楠美香・後藤清・佐藤克文・亀崎直樹 (1993) : 孵化直後のアカウミガメの幼体の遊泳距離の推定(第3回日本ウミガメ会議講演要旨), *うみがめニューズレター*, 15, 11-12.
- Gaggiotti, O. E., O. Lange, K. Rassmann and C. Gliddon(1999):A comparison of two indirect methods for estimating average levels of gene flow using microsatellite data, *Molecular Ecology*, 8, 1513-1520.
- Gagneux, P., C. Boesch and D. S. Woodruff(1997):Microsatellite scoring errors associated with noninvasive genotyping based on nuclear DNA amplified from shed hair, *Molecular Ecology*, 6, 861-868.

- Garza, J. C. and N. B. Freimer(1996):Homoplasy for size at microsatellite loci in human and chimpanzees, *Genome Research*, 6, 211-217.
- Goldstein, D. B. and C. Schlotterer(1999):*Microsatellites*, Oxford University Press, New York, 352p.
- Goodman, S. J.(1997):Rst Calc: a collection of computer programs for calculating estimates of genetic differentiation from microsatellite data and determining their significance, *Molecular Ecology*, 6, 881-885.
- 後藤清 (2002a) : 南部千里浜. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編) , pp.110-111, 日本ウミガメ協議会,大阪, 162p.
- 後藤清 (2002b) : 南部岩代の浜. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編) , pp.112-113, 日本ウミガメ協議会, 大阪,162p.
- Goudet, J., M. Raymond, T. Meeus and F. Rousset (1996): Testing differentiation in diploid populations, *Genetics*, 144, 1933-1940.
- Goudet, J., N. Perrin and P. Waser (2002): Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers, *Molecular Ecology*, 11, 1103-1114.
- Grassman, M. A., D. W. Owens, J. P. McVey and R. Marquez-M. (1984): Olfactory-based orientation in artificially imprinted sea turtles, *Science*, 224, 83-84.
- Grassman, M. A., D. W. Owens (1987): Chemosensory imprinting in juvenile green sea turtles, *Chelonia mydas*, *Animal Behaviour*, 35, 929-931.
- Gross, M. R.(1985):Disruptive selection for alternative life histories in salmon, *Nature*, 313, 47-48.
- Gross, M. R.(1996):Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes, *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 92-98.
- Gyuris, E. and C. J. Limpus(1988):The loggerhead turtle, *Caretta caretta*, in Queensland: population breeding structure, *Aust. Wildl.* ,15, 197-209.
- 浜崎敏明 (2003) :ウミガメ速報 (02-19) , うみがめニュースレター, 57, 23.
- 浜崎敏明 (2005) :ウミガメ速報 (04-21) , うみがめニュースレター, 65, 20.
- Hancock, J. M.(1999):Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms, In: *Microsatellites* (ed. D. B. Goldstein & C. Schlotterer), pp.1-9, Oxford University Press, New York, 352p.
- Hanotte, O., T. Burke, J. A. Armour and A. J. Jeffreys(1991):Hypervariable minisatellite DNA sequences in the Indian peafowl *Pavo Cristatus*, *Genomics*, 9, 587-597.
- Hansen, M. M. and K. -L. D. Mensberg (1998): Genetic differentiation and relationship between genetic and geographic distance in Danish sea trout(*Salmo trutta* L.) population, *Heredity*, 81, 493-504.
- Harbel, M. and D. Tautz(1999):Comparative allele sizing can produce inaccurate allele size differences for microsatellites, *Molecular Ecology*, 8, 1347-1350.
- Hartl, D. L. and A. G. Clark(1997):*Principes of Population Genetics*(Third Edition), Sinauer Associates, Canada, 542p.
- 畑瀬英男 (1998) : 知られざるオスのウミガメの生態, うみがめニュースレター, 37, 3-4.
- Hatase, H., M. Kinoshita, T. Bando, N. Kamezaki, K. Sato, Y. Matsuzawa, K. Goto, K. Omuta, Y. Nakashima, H. Takeshita, W. Sakamoto(2002a):Population structure of loggerhead turtles, *Caretta caretta*, nesting in Japan: bottlenecks on the Pacific population, *Marine Biology*,141,299-305.

- Hatase, H., N. Takai, Y. Matsuzawa, W. Sakamoto, K. Omuta, K. Goto, N. Arai and T. Fujiwara(2002b):Size-related differences in feeding habitat use of adult female loggerhead turtles *Caretta caretta* around Japan determined by stable isotope analyses and satellite telemetry, Marine Ecology Progress Series, 233, 273-281.
- Hatase, H., K. Goto, K. Sato, T. Bando, Y. Matsuzawa and W. Sakamoto(2002c):Using annual body size fluctuations to explore potential causes for the decline in a nesting population of the loggerhead turtle *Caretta caretta* at Senri Beach, Japan, Marine Ecology Progress Series, 245, 299-304.
- Hatase, H., Y. Matsuzawa, W. Sakamoto, N. Baba and I. Miyawaki(2002d):Pelagic habitat use of an adult Japanese male loggerhead turtle *Caretta caretta* examined by the Argos satellite system, Fisheries Science, 68, 945-947.
- Hatase, H., Y. Matsuzawa, K. Sato, T. Bando and K. Goto(2004):Remigration and growth of loggerhead turtles(*Caretta caretta*) nesting on Senri Beach in Minabe, Japan: life-history polymorphism in a sea turtle population, Marine Biology, 144, 807-811.
- 畑瀬英男 (2005) :ウミガメ類の回遊生態, 「海の生物資源」(渡邊良朗編), 東海大学出版会, 神奈川.
- 林旦雄 (2005) :ウミガメ速報 (04-22) , うみがめニュースレター, 65, 23.
- 林旦雄・松沢慶将・後藤清・江口英作・東城剛建・西坂大樹 (2005) : 和歌山県南部町千里浜におけるアカウミガメの産卵・孵化状況(第15回日本ウミガメ会議 講演要旨), うみがめニュースレター, 63, 19-20.
- Hays, G. C., S. Åkesson, A. C. Broderick, F. Glen, B. J. Godley, F. Papi and P. Luschi(2003): Island-finding ability of marine turtles, Proc. R. Soc. Lond. B, 270, 5-7.
- Heath, D. D., R. H. Devin, J. W. Heath and G. K. Iwama (1994) : Genetic, environmental and interaction effects on the incidence of jacking in *Oncorhynchus tshawytscha* (chinook salmon), Heredity, 72, 146-154.
- Hendrickson, J. R.(1958):The green sea turtle, *Chelonia mydas*(Linn.) in Malaya and Sarawak, Proc. Zool. Soc. London, 130, 455-535.
- Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davis, E. A. Zimmer(1996):Nucleic acids. IV. Sequencing and cloning. In: Molecular systematics, (2nd edn.) (eds. Hillis, D.M., Mable B.K. and Moritz C.),pp.321-384, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- 疋田努 (2002) :「爬虫類の進化」, 東京大学出版会, 東京, 234p.
- 平手康市 (1999) : 沖縄県北東部沿岸に回遊するアカウミガメ (第9回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 39, 14-15.
- Hirth, H. F.(1971):Synopsis of the Biological Data on the Green Turtle, *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758, FAO, Rome.
- Hoelzel, A. R., C. Campagna and T. Arnbohm (2001): Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations, Proc. R. Soc. Lond. B., 268, 325-332.
- 井田斎・奥山文弥 (2002) :サケ・マス魚類のわかる本, 山と溪谷社, 東京, 247p.
- 生見 (鹿児島県環境生活部野生生物係) (2002) :ウミガメ速報 (01-07) , うみがめニュースレター, 54, 13.

- Iguchi, K., Y. Tanimura and M. Nishida (1997): Sequence divergence in the mtDNA control region of amphidromous and landlocked forms of ayu, *Fisheries Science*, 63(6), 901-905.
- Iguchi, K., Y. Tanimura, H. Takeshima and M. Nishida (1999): Genetic variation and geographic population structure of amphidromous ayu *Plecoglossus altivelis* as examined by mitochondrial DNA sequencing, *Fisheries Science*, 65(1), 63-67.
- 井口利枝子・長楽美保・池淵正明・太田尚子・大梅謙治・小笠富喜子・岡本増夫・加賀見忠平・加島祐二・小石尚眞・坂井賢二・重村卓・土肥理・百々治・新居順子・乃一繁・平井幾子・森井宏行・綿谷春代・鎌田武・近藤康男・中崎一・藤井栄・藤井隆司・宮崎光一・浜崎敏明・蔵田智哉・村上英司・溝口靖・市原眞一・亀崎直樹・水野康次郎・谷本里彩 (2005): 2004年の徳島県におけるアカウミガメの産卵状況, うみがめニュースレター, 63, 31-32.
- Ireland, L. C., J. A. Frick and D. B. Wingate (1978): Nighttime orientation of hatchling green turtles (*Chelonia mydas*) in open ocean, In: *Animal Migration Navigation and Homing* (eds. Schmidt-Koenig K. and Keeton W.T.), pp.420-429, Springer-Verlag, Berlin.
- Irwin, W. P. and K. J. Lohmann (2003): Magnet-induced disorientation in hatchling loggerhead sea turtles, *The Journal of Experimental Biology*, 206, 497-501.
- 井鷲裕司 (2001): マイクロサテライトマーカーで探る樹木の更新過程, 「森の分子生態学」(種生物学会編), pp.59-84, 文一総合出版.
- Ishibashi, Y., T. Saitoh, S. Abe and M. C. Yoshida (1996): Null microsatellite alleles due to nucleotide sequence variation in the grey-sided vole *Clethrionomys rufocanus*, *Molecular Ecology*, 5, 589-590.
- Ishikawa, S., J. Aoyama, K. Tsukamoto and M. Nishida (2001): Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing, *Fisheries science*, 67, 246-253.
- 巖佐庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会 編集 (2003): 生態学事典, 共立出版, 東京, 682p.
- 岩本太志・亀崎直樹・加藤弘・若月元樹・松沢慶将・日野明德 (2005): 日本沿岸で見つかったアカウミガメの胃内容物に関する研究 (第15回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 63, p.28.
- 岩本太志・亀崎直樹・石原孝・大鹿達弥・若月元樹・宮形佳孝・松沢慶将・仲村貴生・山崎千亜希・山下傑・山下昌・日野明德 (2006): 室戸岬沿岸に來遊するアカウミガメ (*Caretta caretta*) の出現傾向 (第16回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 67, 15-16.
- Iwamoto, T., M. Ishii, Y. Nakashima, H. Takeshita and A. Itoh (1985): Nesting cycles and migrations of the loggerhead sea turtle in Miyazaki, Japan, *Jap. J. Ecol* (日生態会誌), 35, 505-511.
- Jones, A. G. (2005): GERUD 2.0: a computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents, *Molecular Ecology Notes*, 5, 708-711.
- 鹿児島大学ウミガメ研究会 (2002): 吹上浜 (吹上町・金峰町). 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.54-55, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.

- 鹿児島大学ウミガメ研究会 (2005) :鹿児島県吹上浜におけるアカウミガメの上陸・産卵および孵化状況について(第 15 回日本ウミガメ会議 講演要旨), うみがめニュースレター, 63, 30-31.
- 鎌田武 (1994) :蒲生田海岸のウミガメ情報, 「日本のウミガメ産卵地」, pp.58-65, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 127p.
- 亀崎直樹 (1983) :知多半島でふ化したウミガメがアカウミガメとタイマイとの雑種の可能性について, 爬虫両棲類学雑誌, 10, 52-53.
- 亀崎直樹 (1989) :ウミガメ類の母浜回帰に関する研究について, うみがめニュースレター, 2, 8-11.
- Kamezaki, N. (2003): What is a loggerhead turtle? The morphological perspective, In: Loggerhead Sea Turtles (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.28-43., Smithsonian Books, Washington D.C.
- 亀崎直樹 (2003a) :進化, 紀伊半島ウミガメ情報交換会・日本ウミガメ協議会 共編 「ウミガメは減っているか ～その保護と未来～」 第 2 版, p.1, 紀伊半島ウミガメ情報交換会,和歌山.
- 亀崎直樹 (2003b) :ウミガメの減る原因, 紀伊半島ウミガメ情報交換会・日本ウミガメ協議会 共編 「ウミガメは減っているか ～その保護と未来～」 第 2 版, p.55, 紀伊半島ウミガメ情報交換会,和歌山.
- 亀崎直樹(2003c):ウミガメからみた沿岸域、特に砂浜海岸の現状と未来, 沿岸域, 16(1), 45-53.
- 亀崎直樹 (2003d) :ウミガメ用語辞典, 紀伊半島ウミガメ情報交換会・日本ウミガメ協議会 共編 「ウミガメは減っているか ～その保護と未来～」 第 2 版, pp.106-117, 紀伊半島ウミガメ情報交換会,和歌山.
- 亀崎直樹・並河鷹夫 (1984) :アカウミガメとタイマイの雑種の電気泳動法による判定, 爬虫両棲類学雑誌, 10, 108.
- Kamezaki, N. and M. Matsui (1997): Allometry in the Loggerhead turtles, *Caretta caretta*, Chelonian Conservation and Biology, 2(3), 421-425.
- 亀崎直樹・後藤清・松沢慶将・中島義人・大牟田一美・佐藤克文 (1995) :日本で産卵するアカウミガメのサイズ, うみがめニュースレター, 26, 12-13.
- 亀崎直樹・中島義人・石井正敏 (1996) :速報:宮崎堀之内海岸で孵化したアカウミガメとアオウミガメの雑種, うみがめニュースレター, 30, 7-9.
- 亀崎直樹,宮脇逸朗,菅沼弘行,大牟田一美,中島義人,後藤清,佐藤克文,松沢慶将,鮫島正道,石井正敏,岩本俊孝 (1997) :日本産アカウミガメ (*Caretta caretta*) の産卵後の回遊, Wildlife Conservation Japan, 3(1), 29-39.
- Kamezaki, N., Y. Matsuzawa, O. Abe, H. Asakawa, T. Fujii, K. Goto, S. Hagino, M. Hayami, M. Ishii, T. Iwamoto, T. Kamata, H. Kato, J. Kodama, Y. Kondo, I. Miyawaki, K. Mizobuchi, Y. Nakamura, Y. Nakashima, H. Naruse, K. Omuta, M. Samejima, H. Suganuma, H. Takeshita, T. Tanaka, T. Toji, M. Uematsu, A. Yamamoto, T. Yamato and I. Wakabayashi(2003):Loggerhead turtles nesting in Japan, In: Loggerhead Sea Turtles (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.210-217, Smithsonian Books, Washington D.C.
- Karl, S. A., B. W. Bowen and J. C. Avise(1992):Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia mydas*):RFLP analyses of anonymous nuclear loci, Genetics, 131, 163-173.

- Karl, S. A., B. W. Bowen and J. C. Avise (1995): Hybridization among the ancient mariners: Identification and characterization of marine turtle hybrids with molecular genetic assays, *Journal of Heredity*, 86, 262-268.
- 笠井亮秀・藤原建紀・多田光男 (2001): 紀伊水道の海洋構造と栄養塩輸送, *海岸工学論文集*, 48, 436-440.
- 加世田市役所・鹿児島県環境保健部 (2002): 吹上浜 (加世田市). 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.52-53, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- Kaska, Y. (2000): Genetic structure of Mediterranean sea turtle populations, *Turkish Journal of Zoology*, 24(2), 191-197.
- Kaska, Y., J. A. Sheos, B. L. Cohen and R. Furness (1998): Genetic sequence diversity in the mitochondrial DNA control region of the green turtle population of Northern Cyprus, *Proceedings of the Seventeenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, U.S. Dept. Commerce, pp. 223-225, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-415, 294p.
- 梶原武・内田至 (1974): 海亀の生態と保護, *海洋科学*, 6(5), 55-61.
- 建設省河川局・農林水産省構造改善局・農林水産省水産庁・運輸省港湾局 監修 (2000): 海岸保全基本方針, 全国海岸協会.
- 紀伊半島ウミガメ情報交換会・日本ウミガメ協議会共編 (2003): ウミガメは減っているか〜その保護と未来〜 第2版, 紀伊半島ウミガメ情報交換会, 117 p.
- 北山末吉 (2002): 吹上浜 (東来町・江口). 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.56-57, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- Kimura, M. (1980): A simple methods for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences, *J. Mol. Evol.*, 16, 111-120.
- 木村呼郎 (2003): マアナゴの集団構造に関する生態学的研究, 東京大学大学院農学生命科学研究科 博士学位論文.
- Kitaura, J., G. Yamamoto and M. Nishida (1998): Genetic variation in populations of the diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* as examined by mitochondrial DNA sequence analysis, *Fisheries Science*, 64(4), 538-542.
- 小池裕子・R., Diaz-Fernandez (2000): タイマイの分子系統樹と珊瑚礁発達史, *月刊海洋*, 32(4), 270-274.
- 小池裕子・松井正文 (2003): 生物多様性と保全遺伝学, 「保全遺伝学」小池裕子・松井正文 編, 東京大学出版会, 299p.
- 小泉逸郎・山本祥一郎 (2004): サケ科魚類の遺伝的構造, 「サケ・マスの生態と進化」(前川光司 編), pp.243-279, 文一総合出版, 東京.
- 小林雅人 (1993): 五島列島南部海域から太平洋岸への移動の容易性. -漂流ハガキの放流実験から(第3回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 15, 22-23.
- 小関右介・I. A. Fleming (2004): 繁殖から見た生活史二型の進化 ~性選択と代替繁殖表現型~, 「サケ・マスの生態と進化」(前川光司編), pp. 71-106, 文一総合出版, 東京.
- 工藤宏美・松沢慶将 (2002): 孵化調査項目の標準化と用語の定義について, うみがめニュースレター, 52, 18-20.
- 工藤宏美・北川貴士・木村伸吾 (2002): 脱出直後のアカウミガメ孵化幼体の遊泳行動 (第13回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 55, 30-31.

- 工藤宏美・北川貴士・木村伸吾・渡辺達三 (2004) :屋久島におけるアカウミガメ孵化幼体の脱出に与える踏圧の影響, 水産海洋研究, 68(4), 225-231.
- 黒柳賢治・亀崎直樹 (1993) :異なった温度環境で孵化したアカウミガメの成長, エコロケーション, 14, 5-6.
- Lahanas, P. N., M. M. Miyamoto, K. A. Bjorndal and A. B. Bolten(1994):Molecular evolution and population genetics of Greater Caribbean green turtles(*Chelonia mydas*) as inferred from mitochondrial DNA control region sequence, *Genetica*, 94, 57-67.
- Lahanas, P. N., K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, S. E. Encalada, M. M. Miyamoto, R. A. Valverde and B. W. Bowen(1998):Genetic composition of a green turtle(*Chelonia mydas*) feeding ground population: evidence for mutiple origins, *Marine biology*, 130, 345-352.
- Laurent, L., P. Casale, M. N. Bradai, B. J. Godley, G. Gerosa, A. C. Broderick, W. Schroth, B. Schierwater, A. M. Levy, M. Domingo, M. Hadjichristophorou, L. Kornaraky, F. Demirayak and CH. Gautier(1998):Molecular resolution of marine turtle stock composition in fishery bycatch: a case study in the Mediterranean, *Molecular Ecology*, 7, 1529-1542.
- Lehmann, T., W. A. Hawley, L. Kamau, D. Fontenille, F. Simard and F. H. Collins(1996):Genetic differentiation of *Anopheles gambiae* populations from East and West Africa: comparison of microsatellite and allozyme loci, *Heredity*, 77, 192-200.
- Liepelt, S., V. Kuhlenkamp, M. Anzidei, G. G. Vendramin and B. Ziegenhagen(2001):Pitfalls in determining size homoplasy of microsatellite loci, *Molecular Ecology Notes*, 1, 332-335.
- Levene, H.(1949): On a matching problem arising in genetics, *Ann. Math. Stat.*, 20, 91-94.
- Liew, H. C. and E. H. Chan(1995):Radio-tracking leatherback hatchlings during their swimming frenzy, In: *Procs. 12th Annual Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation*, NOAA, Tech. Memo., NMFS-SEFEC-361, 67p.
- Light, P., M. Salmon and K. J. Lohmann(1993):Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass, *J. exp. Biol.*, 182, 1-10.
- Limpus, C. J.(1993):The green turtle, *Chelonia mydas*, in Queensland: breeding males in the southern Great Barrier Reef, *Wildlife research*, 20(4), 513-523.
- Limpus, C. J. and D. J. Limpus(2003):Loggerhead turtles in the equatorial and southern Pacific ocean, In: *Loggerhead Sea Turtles* (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.199-209, Smithsonian Books, Washington D.C.
- Limpus, C. J., J. D. Miller, C. J. Parmenter, D. Reimer, N. McLachlan and R. Webb(1992): Migration of Green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) turtles to and from eastern Australian rookeries, *Wildl. Res.*, 19, 347-358.
- Lohmann, K. J.(1991): Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles(*Caretta caretta*), *J. Exp. Biol.*, 155, 37-49.
- Lohmann, K. J. and C. M. F. Lohmann (1994): Acquisition of magnetic directional preference in hatchling loggerhead sea turtles, *J. exp. Biol.*, 190, 1-8.

- Lohmann, K. J. and C. M. F. Lohmann (1996a): Detection of magnetic field intensity by sea turtles, *Nature*, 380, 59-61.
- Lohmann, K. J. and C. M. F. Lohmann (1996b): Orientation and open-sea navigation in sea turtles, *The Journal of Experimental Biology*, 199, 73-81.
- Lohmann, K. J., B. E. Witherington, C. M. F. Lohmann and M. Salmon(1997): Orientation, navigation, and natal beach homing in sea turtles, In: *The biology of sea turtles*(eds. Lutz P. L. and Musick J. A.) ,pp.107-135,CRC, Bca Raton, Fla.
- Lohmann, K. J. and C. M. F. Lohmann(2003):Orientation mechanisms of hatchling loggerheads, In: *Loggerhead Sea Turtles* (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.44-62, Smithsonian Books, Washington D.C.
- 前潟弘志・中村和一・前菌六男・若松憲三・永井又男・松元実政 (2002) : 吹上浜 (東来町・江口), 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.56-57, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 牧野伸一 (2003a) : 豊橋におけるアカウミガメの産卵 -2003 年の調査結果より-(第 14 回日本ウミガメ会議 講演要旨), うみがめニュースレター, 59, p.8.
- 牧野伸一 (2003b) : 2002 年豊橋市表浜海岸におけるアカウミガメ調査結果, うみがめニュースレター, 58, 10-16.
- Margaritoulis, D., R. Argano, I. Baran, F. Bentivegna, M. N. Bradai, J. A. Caminas, P. Casale, G. De Metrio, A. Demetropoulos, G. Gerosa, B. J. Godley, D. A. Haddoud, J. Houghton, L. Laurent and B. Lazar(2003):Loggerhead turtles in the Mediterranean Sea: Present knowledge and conservation perspective, In: *Loggerhead Sea Turtles* (eds. Bolten, A. B. and B. E. Witherington), pp.175-198, Smithsonian Books, Washington D.C.
- 松井正文・小池裕子(2003) : 生物進化と保全遺伝学, 「保全遺伝学」(小池裕子・松井正文編), pp.19-39. 東京大学出版会, 東京.
- 松沢慶将・坂東武治・福原富士美・佐藤克文・坂本亘・南川真吾・玉井研二・後藤清 (1996) : 1995 年千里浜のアカウミガメの孵化状況・孵化率低下の原因について-(第 6 回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 27, 29.
- 松沢慶将・坂本亘 (2002) : アカウミガメ孵化幼体のサイズに及ぼす孵化温度の影響(第 13 回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 55, 17-18.
- Matsuzawa, Y., K. Sato and K. A. Bjorndal (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.
- McLean, J. E. and E. B. Taylor(2001):Resolution of population structure in a species with high gene flow: microsatellite variation in the eulachon (Osmeridae: *Thaleichthys pacificus*), *Marine Biology*, 139, 411-420.
- Meylan, A. B., B. W. Bowen and J. C. Avise(1990):A genetic test of the natal homing versus social facilitation models for green turtle migration, *Science*, 248, 724-727.
- 道田豊 (2005) : GPS 搭載ブイを利用した海洋表層の粒子分散に関する研究, 国際沿岸海洋研究センター研究報告, 30, 14-15.
- 宮崎野生動物研究会 (2002a) : 宮崎市海岸. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.76-77, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.

- 宮崎野生動物研究会 (2002b) : 明神山・大炊田海岸. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.78-79, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 宮崎野生動物研究会 (2002c) : 新富海岸. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.80-81, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 宮崎野生動物研究会 (2002d) : 堀之内海岸. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編), pp.82-83, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- Miller, J. D. (1997): Reproduction in sea turtles, In: *The Biology of Sea Turtles* (eds. Lutz, P. L. and J. A. Musick), pp.51-81, CRC Press, Florida.
- Minegishi, Y., J. Aoyama, J. G. Inoue, M. Miya, M. Nishida and K. Tsukamoto (2005): Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34, 134-146.
- 水野康次郎・通事太一郎・興克樹・亀崎直樹・土井守 (2002) : 日本におけるオサガメの産卵の初記録, うみがめニュースレター, 55, 37-38.
- 水野康次郎・A. Resendiz and H. Peckham (2003): メキシコ沿岸におけるアカウミガメの生息状況 (第14回日本ウミガメ会議 講演要旨), 59, うみがめニュースレター, p.14.
- Moritz, C.(1994):Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review, *Molecular Ecology*, 3, 401-411.
- 向井貴彦・西田睦 (2003) : 日本産ミミズハゼにおけるミトコンドリア DNA の系統と地理的分化, 魚類学雑誌, 51(2), 157-161.
- Mukai, T., T. Suzuki and M. Nishida(2003):Genetic differentiation of the abrackish water goby, *Eutaeniichthys gilli* (Perciformes, Gobiidae), between the Japanese and the Ryukyu Archipelagos, *Biogeography*, 5, 49-53.
- Musick, J. A. and C. J. Limpus (1997):Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles, In: *The biology of sea turtles* (eds. P.L. Lutz and J.A. Musick) , pp.137-164, CRC Press, Florida.
- Naito, Y., W. Sakamoto, I. Uchida, K. Kureha and T.Ebisawa (1990): Estimation of migration route of the loggerhead turtle *Caretta caretta* around the nesting ground, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56(2), pp.255-262.
- 中原 (鹿児島県内之浦町役場) (2005) : ウミガメ速報 (04-21) ,うみがめニュースレター, 65, 20.
- 中野晋・片岡孝一 (2003) :太平洋沿岸の漁獲高とアカウミガメ上陸頭数の相関分析 (第14回日本ウミガメ会議 講演要旨) , うみがめニュースレター, 59, 25-26.
- 中野晋・片岡孝一・田所真路(2002):徳島沿岸におけるアカウミガメ上陸頭数の減少要因の検討,環境システム研究論文集, Vol.30, pp.437-446.
- 中島義人・中村豊 (1994) : 宮崎のアカウミガメ (*Caretta caretta*) の標識調査について, 「日本のウミガメの産卵地」(亀崎直樹・藪田慎司・菅沼弘行 編), pp.45-49., 日本ウミガメ協議会, 大阪, 127p.
- 中崎一 (2005) : ウミガメ速報 (04-36) ,うみがめニュースレター, 65, p.36.
- 根井正利(1990):分子進化遺伝学 (五條堀孝,斎藤成也 共訳, 根井正利 監訳・改訂) , 培風館.
- Nielsen, E. E., M. M. Hansen and V. Loeschcke (1996) :Genetic structure of European populations of *Salmo salar* L.(Atlantic salmon) inferred from mitochondrial DNA, *Heredity*, 77, 351-358.

- Nielsen, E. E., M. M. Hansen and V. Loeschcke et al. (1999) : Genetic variation in time and space: Microsatellite analysis of extinct and extant populations of Atlantic salmon, *Evolution*, 53, 261-268.
- 日本ウミガメ協議会 (2004) : ウミガメ速報 (03-31) , うみがめニュースレター, 61, p.29.
- 日本海洋学会・沿岸海洋研究会編 (1990) : 「続・日本全国沿岸海洋誌」, 東海大学出版会, 839p.
- Nishida, M.(1986):Geographic variation in the molecular, morphological and reproductive characters of the ayu *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) in the Japan-Ryukyu Archipelago, *Japanese Journal of Ichthyology*, 33(3), 232-248.
- 西田睦 (1999) : 魚類の集団構造と系統に関する分子進化学的研究, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 65(3), 373-377.
- Nishida, M. and Y. Takahashi(1978):Enzyme variation in populations of Ayu, *Plecoglossus altivelis*, *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 44(10), 1059-1064.
- 西田睦・大河俊之・岩田祐士(1998): ミトコンドリア DNA 分析による集団構造解析法, *水産育種*, 26, 81-100.
- Nishimura, S. (1967): The loggerhead turtles in Japan and neighboring waters (Testudinata: Cheloniidae), *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 15(1), 19-35.
- 西村和一郎・大牟田一美 (1993) : 屋久島におけるアカウミガメの産卵間隔等についての知見, うみがめニュースレター, 17, 308-314.
- 西岡篤史・大牟田一美・松沢慶将 (2003) : 屋久島に上陸するアカウミガメの甲長分布の推移 (第 14 回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 59, p.12.
- 野別貴博 (2004) : ウミガメ速報 (03-32) , うみがめニュースレター, 61, p.31.
- Norman, J. A., C. Moritz and C. J. Limpus(1994):Mitochondrial DNA control region polymorphisms: genetic markers for ecological studies of marine turtles, *Molecular Ecology*, 3, 363-373.
- 小島郁生 (1973) :カメ学入門 化石に見る二億年の歴史, アニマ (平凡社) , 3, 18-19.
- O'Hara, J.(1980):Thermal influences on the swimming speed of loggerhead turtle hatchlings, *Copeia*, 1980(4), 773-780.
- 大鹿達弥・若月元樹・笠井優介・宮形佳孝・尾原早苗・亀崎直樹・山下傑・山下昌司 (2003) : 高知県室戸沿岸におけるアカウミガメの生態 (第 14 回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 59, 13-14.
- 大牟田一美 (2002a) : 田舎浜. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編) , pp.28-29, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 大牟田一美 (2002b) : 前浜. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編) , pp.30-31, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 大牟田一美 (2002c) : 四ツ瀬の浜. 「日本のアカウミガメの産卵と砂浜環境の現状」(亀崎直樹ほか, 編) , pp.32-33, 日本ウミガメ協議会, 大阪, 162p.
- 大牟田一美・道廣友紀 (2005) : ウミガメ速報 (04-06) , うみがめニュースレター, 65, p.16.
- 岡本照彦 (2002) : 日和佐大浜海岸のうみがめ (第 13 回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 55, 14-15.
- Okayama, T., R. Diaz-Fernandez, Y. Baba, M. Halim, O. Abe, N. Azeno and H. Koike(1999):Genetic diversity of the Hawksbill turtle in the Indo-Pacific

- and Caribbean regions, *Chelonian Conservation and Biology*, 3(2), 362-367.
- 興克樹 (2001) : アカウミガメの交尾の観察例, うみがめニュースレター, 50, p.20.
- Olsen, J. B., W. J. Spearman and G. K. Sage, S. J. Miller, B. G. Flannery and J. K. Wenburg(2004):Variation in the population structure of Yukon River chum and coho salmon: Evaluating the potential impact of localized habitat degradation, *Transactions of the American Fisheries Society*, 133, 476-483.
- Owens, D. W., M. A. Grassman and J. R. Hendrickson(1982):The imprinting hypothesis and sea turtle reproduction, *Herpetologica*, 38(1), 124-135.
- Paetkau, D. and C. Strobeck(1995):The molecular basis and evolutionary history of a microsatellite null allele in bears, *Molecular Ecology*, 4, 519-520.
- Papi, F.(1992):General aspects, In: *Animal Homing* (eds. Chapman and Hall), pp.1-18,Cambridge.
- Peare, T. and P. G. Parker(1996):The use of multilocus minisatellite DNA fingerprinting to examine local genetic structure within green turtle rookeries, In: *Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Genetics* (eds. Bowen, B. W. and W. N. Witzell) ,pp.87-94, NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-396, 173p.
- Pemberton, J. M., J. Slate, D. R. Bancroft and J. A. Barrett(1995):Nonamplifying alleles at microsatellite loci: a caution for parentage and population studies, *Molecular Ecology*, 4, 249-252.
- Pilcher, N. J., S. Enderby, T. Stringell and L. Bateman (2000):Nearshore turtle hatchling distribution and predation, In: *Sea turtles of the Indo-Pacific* (eds. N. Pilcher and G. Ismail), pp.167-175, ASEAN Academic press, London.
- Pitman, R. (1990): Pelagic distribution and biology of sea turtles in the eastern tropical Pacific, In: *Proceedings of the 10th annual workshop on sea turtle biology and conservation* (compilers Richardson, T. H., J. I. Richardson and M. Donnelly), pp.143-148, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-278.
- Pritchard, J. K. and W. Wen(2004):Documentation for structure software: Version 2., <http://pritch.bsd.uchicago.edu>.
- Pritchard, J. K., M. Stephens and P. Donnelly(2000):Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics*, 155, 945-959.
- Pritchard, P. C. H.(1979):*Encyclopedia of turtles*, Neptune, N. J.: T. F. H. Publications.
- Pullin, A. S.(2002): *Conservation Biology*, (井田秀行・大窪久美子・倉本宣・夏原由博 共訳『保全生物学 生物多様性のための科学と実践』, 丸善, 378p) .
- Quinn, T. P. and K. Fresh(1984):Homing and straying in chinook salmon(*Oncorhynchus tshawytscha*) from Cowlitz River hatchery, Washington, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1078-1082.
- Raymond, M. and F. Rousset(1995a):GENEPOP(Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism, *The Journal of Heredity*, 86(3), 248-249.

- Raymond, M. and F. Rousset(1995b):An exact test for population differentiation, *Evolution*, 49(6), 1280-1283.
- Resendiz, A., B. Resendiz, W. J. Nichols, J. A. Seminoff and N. Kamezaki(1998):First confirmed east-west transpacific movement of a loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, released in Baja California, Mexico, *Pacific Science*, 52(2), 151-153.
- Rice, W. R.(1989):Analyzing tables of statistical tests, *Evolution*, 43(1), 223-225.
- Roberts, M. A., T. S. Schwartz and S. A. Karl(2004):Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green sea turtle(*Chelonia mydas*): analysis of microsatellite loci, *Genetics*, 166(4), 1857-1870.
- Rocha, L. A., A. L. Bass, D. R. Robertson and B. W. Bowen (2002): Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae), *Molecular Ecology*, 11, 243-252.
- Rosel, P. E., S. C. France, J. Y. Wang and T. D. Kocher(1999):Genetic structure of harbour porpoise *Phocoena phocoena* populations in the northwest Atlantic based on mitochondrial and nuclear markers, *Molecular Ecology*, 8, S41-S54.
- Rousset, F. (1996): Equilibrium values of measure of population subdivision for stepwise mutation processes, *Genetics*, 142, 1357-1362.
- 酒井英恵(2005):DNA 父性判別法によるアカウミガメの繁殖生態の解明, 東京水産大学修士学位論文.
- Sakai, H., K. Saeki, H. Ichihashi, H. Suganuma, S. Tanabe and R. Tatsukawa(2000): Species-specific distribution of heavy metals in tissues and organs of loggerhead turtle (*Caretta caretta*) and Green turtle (*Chelonia mydas*) from Japanese coastal waters, *Marine Pollution Bulletin*, 40, 8, 701-709.
- Salmon, M. and J. Wyneken(1987):Orientation and swimming behavior of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta* L. during their offshore migration, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109, 137-153.
- Salmon, M. and K. J. Lohmann (1989) : Orientation cues used by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) during their offshore migration, *Ethology*, 83, 215-228.
- 佐藤克文(1990):アカウミガメは産卵場所を変えるか?, うみがめニュースレター, No.6, 3-4.
- 佐藤克文 (1994) :和歌山県南部町千里浜におけるアカウミガメ調査に参加した人数の5年間の変遷, うみがめニュースレター, 22, 14-19.
- Sato, K., T. Bando, Y. Matsuzawa, H. Tanaka, W. Sakamoto, S. Minamikawa and K. Goto(1997):Decline of the loggerhead turtle, *Caretta caretta*, nesting beach in Minabe, Wakayama, Japan, *Chelonian Conservation and Biology*, 2(4), 600-603.
- 佐藤文彦・堀越和夫・山口真名美・小守桃世・菅原弘行・立川浩之 (1999) :小笠原諸島におけるアオウミガメの最多産卵回帰: 20年間に6シーズン産卵した雌亀(第9回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 39, 17-18.

- Schneider, S., D. Roessli and L. Excoffier(2000):Arlequin ver.2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Schroeder, B. A., A. M. Foley and D. A. Bagley(2003):Nesting patterns, reproductive migrations, and adult foraging areas of loggerhead turtles, In :Loggerhead Sea Turtles(eds. A. Bolton and B. W. Witherington), pp.114-124, Smithsonian Books, Washington and London.
- Schroth, W., B. Streit and B. Schierwater(1996):Evolutionary handicap for turtles, Nature, 384, 521-522.
- Seeb, J. E., C. Habicht, J. B. Olsen, P. Bentzen, J. B. Shaklee and L. W. Seeb(1998):Allozyme, mtDNA, and microsatellite variants describe structure of populations of pink and sockeye salmon in Alaska, North Pacific Anadromous Fish Commision Bulletin, 1, 300-318.
- 関伸吾・谷口順彦・田祥麟 (1988) : 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化, Nippon Suisan Gakkaishi, 54(4), 559-568.
- Selander, R. K.(1970):Behavior and genetic varitation in natural populations, Am. Zoologist, 10, 53-66.
- Slatkin, M.(1995):A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequences, Genetics, 139, 457-462.
- Small, M. P., T. D. Beacham, R. E. Withler and R. J. Nelson(1998):Discriminating coho salmon(*Oncorhynchus kisutch*) populations within the Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers, Molecular Ecology, 7, 141-155.
- 相馬正樹 (1994) : 私とウミガメとの出会い, うみがめニュースレター, 20, 3-6.
- 相馬正樹 (2000) : アカウミガメの行動追跡の歩み (第 10 回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 43, 11.
- 菅沼弘行・田中真一・松沢慶将・宮形佳孝・市毛勇 (2002) : 茨城県鹿島灘における集中ストランディングの考証 (第 12 回日本ウミガメ会議講演要旨) , 51, 18-19.
- 菅沼弘行・田中真一・石井雅之・東京海洋大学ウミガメ研究会 (2003) : 関東周辺におけるウミガメ類のストランディングの概要 (第 14 回日本ウミガメ会議講演要旨) , うみがめニュースレター, 59, 12-13.
- 杉本俊輔・池田実・谷口順彦 (2005) :イセエビの遺伝的集団構造と体色変異の関係, 平成 17 年度日本水産学会大会講演要旨集, p.83.
- 鈴木康平・松沢慶将・今井裕行・林真由美・後藤清 (2002) : 南部町千里浜におけるアカウミガメ未孵化卵の死亡原因に関する考察(第 13 回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 55, p.17.
- 鈴木仁 (2003) :小型哺乳類, 「保全遺伝学」(小池裕子・松井正文 編) , pp.159-174 東京大学出版会, 299p,.
- Stoneburner, D. L. et al. (1982) : Observations on the movement of hatchling sea turtles, Copeia, 1982(2), 963-965.
- Taberlet, P., S. Griffin, B. Goossens, S. Questiau, V. Manceau, N. Escaravage, L. P. Waits and J. Bouvet(1996):Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR, Nucleic Acids Research, 24(16), 3189-3194.
- Taberlet, P, L. P. Waits and G. Luikart(1999):Noninvasive genetic sampling: look before you leap, TREE, 14(8), 323-327.

- Tallman, R. F. and M. C. Healey(1994):Homing, straying, and gene flow among seasonally separated populations of chum salmon(*Oncorhynchus keta*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 577-588.
- 田中真一・鳴島浩二・浅川弘・市毛勇・小川昌三・北水慶一・小藤一弥・藤田健一郎・益子正和・中野秀樹・南浩史・東京海洋大学ウミガメ研究会・日本ウミガメ協議会・菅沼弘行(2005):関東周辺におけるウミガメ類のストラレンジング状況(第15回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 63, p.11.
- Taniguchi, N. and K. Sugama(1990):Genetic variation and population structure of red sea bream in the coastal water of Japan and the East China Sea, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56(7), 1069-1077.
- Templeton, A. R., E. Routman and C. A. Phillips(1995):Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*, *Genetics*, 140, 767-782.
- 殿谷次郎(1979):大型冷水塊形成による黒潮流及び徳島沿海の海況変動, 徳島県水産試験場事業報告, 128-135.
- 豊橋市環境部環境政策課編(2003):「とよはシアカウミガメのしらべ ウミガメ記録集(1992~2002年)」, 99p.
- 塚本勝巳(1994):ウナギー大回遊の成立, 「川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—」(後藤晃・塚本勝巳・前川光司 編), pp.42-58, 東海大学出版会, 東京, 279p.
- Tsukamoto, K., J. Aoyama and M. J. Miller(2002):Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 1989-1998.
- 上辻敬子・大富潤・有村成明・加倉正博・亀崎直樹(2002):鹿児島県吹上浜におけるアカウミガメ卵の食害の現状(第13回日本ウミガメ会議講演要旨), うみがめニュースレター, 55, 15-16.
- 内田至(1973):アカウミガメ—大洋航海の謎を追う, アニマ(平凡社), 3, 6-17.
- 内田至(1975):太平洋産アカウミガメの資源生物学的研究, 東京大学農学部博士学位論文, 146 p.
- 内田至(1981a):海ガメの生態と保護, *海洋と生物*, 14, 3(3), 160-161.
- 内田至(1981b):アカウミガメ-日本沿岸で産卵するウミガメの産卵生態-, 採集と飼育, 43(9), 472-476.
- 内田至(1982a):海ガメ学入門Ⅰ 現生ウミガメ類の形態と分類, *海洋と生物*, 22, 4(5), 333-339.
- 内田至(1982b):海ガメ学入門Ⅱ 繁殖の生態, *海洋と生物*, 23, 4(6), 402-410.
- 内田至(1986):海ガメ学ノート③-離岸堤の構築と海ガメの産卵上陸生態の変化, *海洋と生物*, 44, 8(3), 217-219.
- Uchida and Teruya (1991): Transpacific migration of a tagged loggerhead, *Caretta caretta*, and tag-return results of loggerheads released from Okinawa, Japan, In: International Symposium on Sea Turtles 1988 in Japan (ed.I, Uchida), pp.171-182, Himeji City, Japan: Himeji City Aquarium.
- Van Oosterhout, C., W. F. Hutchinson, D. P. Wills and P. Shipley(2004):MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data, *Molecular Ecology Notes*, 4, 535-538.

- Viard, F., P. Franck, M. Dubois, A. Estoup and P. Jarne(1998):Variation of microsatellite size homoplasy across electromorphs, loci, and populations in three invertebrate species, *Journal of Molecular Evolution*, 47, 42-51.
- Ward, R. D., D. O. F. Skibinski and M. Woodwark (1992): Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation, *Evolutionary Biology*, 26, 73-159.
- 渡辺勝敏・西田睦 (2003) : 淡水魚類, 「保全遺伝学」(小池裕子・松井正文 編), pp.159-174, pp.227-240 東京大学出版会, 299p.
- 渡辺国広・清野聡子・宇多高明(2001a):離岸堤の建設がアカウミガメの上陸・産卵行動へ与えた影響—徳島県蒲生田海岸の例—, *海岸工学論文集*, 48, 1196-1200.
- 渡辺国広・清野聡子・宇多高明(2001b):海浜部における堤防建設がアカウミガメの産卵に及ぼした影響, *海洋開発論文集*, 17, 381-386.
- 渡辺国広・清野聡子・宇多高明 (2002) : アカウミガメの産卵行動に影響を及ぼす前浜地形と海浜流の特性, *海岸工学論文集*, 49, 1151-1155.
- 渡辺国広・清野聡子・宇多高明・山本明男 (2003) : 海浜におけるウミガメ類の孵化に影響する砂中温度の分布と特性, *海洋開発論文集*, 19, 403-408.
- 渡邊俊・飯田碧・木村呼郎・塚本勝巳 (2004) : ボウズハゼ (*Sicyopterus japonicus*) は海を渡るか? ~仔魚の分散能力に関する分子遺伝学的検証~, 平成16年度公開シンポジウム 海洋生命系のダイナミクス 講演要旨集, p.93.
- 渡邊良朗 (2005) : 自然変動する生物資源, 「海の生物資源 生命は海でどう変動しているか」(渡邊良朗 編), pp.1-18., 東海大学出版会, 436p.
- Wattier, R., C. R. Engel, P. Saumitou-Laprade and M. Valero (1998): Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci: experimental evidence at the dinucleotide locus Gv1CT in *Gracilaria gracilis*(Rhodophyta), *Molecular Ecology*, 7, 1569-1573.
- Weir, B. S. and C. C. Cockerham (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure, *Evolution*, 38(6), 1358-1370.
- Wetherall, J. A., G. H. Balazs, R. A. Tokunaga, M. Y. Y. Yong (1994): 北太平洋の公海流し網によるウミガメ類の混獲と資源への影響, 北太平洋漁業国際委員会研究報告, 53, 413-428.
- Wirth, T. and L. Bernatchez (2003): Decline of North Atlantic eels: a fatal synergy?, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 270, 681-688.
- Witherington, B. E. (1991) : Orientation of hatchling loggerhead turtles at sea off artificially lighted and dark beaches, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*, 149(1),1-11.
- Witherington, B. E.(1995): Observations of hatchling loggerhead turtles during the first few days of the lost year(s), In:Proc. 12th Annu. Workshop on Sea Turtle Biology and Conservation, (Compilers. Richardson, J. I. and Richardson, T. H.) ,pp.154-157, NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-361, Miami, FL.
- Witherington, B. E. (1997) : The problem of photopollution for sea turtles and other nocturnal animals, In: Behavioral approaches to conservation in the wild (eds. J. R. Clemmons and R. Buchholz), pp.303-323, Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Witherington, B. E.(2002):Ecology of neonate loggerhead turtles inhabiting lines of downwelling near a Gulf Stream front, *Marine Biology*, 140, 843-853.

- Witherington, B. E. and M. Salmon(1992):Predation on loggerhead turtle hatchlings after entering the sea, *Journal of Herpetology*, 26(2), 226-228.
- Wright, S.(1931):Evolution in mendelian populations, *Genetics*, 16, 97-159.
- Wright, S.(1943):Isolation by distance, *Genetics*, 28, 114-138.
- Wright, S.(1946):Isolation by distance under diverse systems of mating, *Genetics*, 31, 39-59.
- Wright, S.(1951): The genetical structure of populations, *Ann. Eugen.*, 15, 323-354.
- Wyneken, J. (1997): Sea turtle locomotion: mechanics, behavior, and energetics, In: *The Biology of Sea turtles*.(eds. Lutz P. L. and Musick J. A) , pp.165-198, CRC, Bca Raton, Fla.
- Wyneken, J. and M. Salmon(1992):Frenzy and postfrenzy swimming activity in loggerhead, green, and leatherback sea turtles, *Copeia*, 2, 478-484.
- Wyneken, J., M. Salmon and K. J. Lohmann (1990) : Orientation by hatchling loggerhead sea turtles *Caretta caretta* L. in a wave tank, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 139, 43-50.
- 山本明男 (2004) : ウミガメ速報 (03-32) , うみがめニュースレター, 61, p.32.
- 山本繁幸 (2005) : ウミガメ速報 (04-21) , うみがめニュースレター, 65, p.20.
- 大和隆信 (2005) : ウミガメ速報 (04-17) , うみがめニュースレター, 65, p.16.
- 柳哲雄 (2001) : 「海の科学-海洋学入門 第2版」, 恒星社厚生閣, 東京, 137p.
- Yang, Z. and S. Kumar(1996):Approximate methods for estimating the pattern of nucleotide substitution and the variation of substitution rates among sites, *Mol. Biol. Evol.*, 13(5), 650-659.
- Zug, G. R., G. H. Balaz and J. A. Wetherall(1995):Growth in juvenile loggerhead sea turtles(*Caretta caretta*) in the north pacific pelagic habitat, *Copeia*, 1995(2), 484-487.

要旨

1990年代、日本各地でアカウミガメ (*Caretta caretta*) の産卵が激減した。このため本種は絶滅危惧種に指定され、現在早急な保全対策が求められている。ウミガメ類では成熟雌の産卵行動や孵化幼体の降海行動など、産卵が行われる浜（以下、産卵浜）における生態の知見は多い。しかし、海洋における移動・分散・回遊に関する知見は乏しいため、身近な産卵浜での保全対策のみが先行して来た。特に孵化幼体の放流事業は実施例が多いにも関わらず、産卵浜を離れた後の行動や初期分散過程さえよくわかっておらず、その効果は疑問視されている。成体の摂餌場と産卵浜の間でおこなわれる産卵回遊に関しても、標識再捕やテレメトリー調査など個体レベルの研究は実施されてきたが、保全に不可欠な集団レベルの理解が欠けている。特に近年では遺伝学的視座から希少生物の保全・管理を行うことが重要視されるようになり、移動・回遊に伴う産卵浜間の遺伝子流動の把握が急務となってきた。

そこで本研究では日本産アカウミガメを対象に、まず (1) 水槽実験と野外追跡調査から孵化幼体の初期分散過程を明らかにした。次に、(2) 核 DNA マイクロサテライトと mtDNA 調節領域を用いて、同一産卵浜内で異なる摂餌域利用を示す産卵個体群間に遺伝的分化が生じているか否かを検討した。さらに、(3) 日本産アカウミガメの産卵場全体を代表する 5 つの産卵浜を選び、それぞれに上陸する産卵個体群間の遺伝的差異を明らかにした。最後にこれらを総合して、(4) 日本産アカウミガメにおける集団構造と遺伝子流動の実態を明らかにし、産卵回遊時の母浜回帰性の有無について考察した。

1. 初期分散

Lohmann (1991) が提示した孵化幼体の地磁気定位仮説を検証するため、蒲生田（徳島県）において孵化脱出直後のアカウミガメ 12 個体（平均直甲長±標準偏差：40.5±0.9 mm）を用いて水槽実験を実施した。まず、当地においては脱出後の孵化幼体が産卵浜から海へ向かって方位 80° の針路をとる必要があるため、この方位へ LED を用いて条件付けした。これらの個体を視覚が全く効かない暗条件に置き、方位選択実験を行ったところ、あらかじめ条件付けされた方位付近に遊泳針路が集中することが明らかになった（平均選択方位 ± 95%信頼区間 115±50°、 $r = 0.51$ 、 $N=12$ 、 $P < 0.05$ 、Rayleigh test）。これにより Lohmann (1991) の仮説が日本産アカウミガメでも確認された。

次に野外において孵化幼体の分散過程を明らかにするため、電波発信機と発光体を曳航させた計 14 個体の孵化幼体を蒲生田から放流し、1~17 時間追跡した。その結果、放流直後は全個体が東方向へ移動したが、うち 11 個体は次第に南東方向へ針路を変え、残りの 3 個体は東方向への針路を維持した。追跡と同時に GPS ブイによる流況観測を実施した 7 個体中にも、針路を変更

する個体と変更しない個体が見られたが、いずれの場合もブイと挙動が一致していた。これより、孵化幼体の移動は表層流と同じ方向に流された結果であると考えられた。特に産卵浜の南東にある蒲生田岬を抜けた後の南西方向への急速な移動（最大 52.0 cm/s）は黒潮分枝流に乗ったためであることが GPS ブイの軌跡からわかった。これらのことから、水槽実験で示された孵化脱出直後の地磁気による東向きの定位は、分散のごく初期の段階にのみ働き、その後外海に面した流れの強い海域では主に海流の影響を受けて分散していくものと考えられた。

2. 産卵浜内の集団分化

日本産アカウミガメでは同一産卵浜で産卵する個体の中に、摂餌場として外洋域を利用する個体と沿岸域を利用する個体の存在が知られている。こうした生活史多型によって交尾時期・場所に違いが生じ、両者間で遺伝子流動の抑制と分集団化が起こっている可能性が考えられる。そこで、既にこの生活史多型が報告されている屋久島（鹿児島県）と南部（和歌山県）に上陸・産卵する個体群について、分集団の存在の可能性を検討した。屋久島の産卵個体を、それぞれが産んだ卵の炭素と窒素の安定同位体比をもとに外洋グループと沿岸グループに分け、マイクロサテライト 5 領域（Cc7、Cc117、Cc141、Cm84、Ei8）を解析した。

1999 年に産卵した 48 個体（平均直甲長 ± 標準偏差：849 ± 44 mm，範囲 741-915 mm）のうち $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ がそれぞれ 12‰ と -18‰ より低い値を示す 8 個体（平均 826mm）を外洋グループに、これ以外の 40 個体（平均 854mm）を沿岸グループに分類した。体サイズは外洋グループが若干小さかったが、両者に有意差はなかった（ $P > 0.05$, Mann-Whitney test）。遺伝子解析の結果、両者のマイクロサテライトのどの領域についても遺伝子型出現頻度に差は認められなかった（ $P = 0.39-0.94$, G test）。また mtDNA の調節領域において認められた 2 つのハプロタイプの出現頻度に差はなく（Haplotype B:C = 7:1）、外洋と沿岸の両グループ間に遺伝的差異は認められなかった。さらに遺伝子型をもとにした分集団数推定（STRUCTURE2.0）でも、屋久島 48 個体内に明確な分集団の存在は認められなかった。南部についても、115 個体（直甲長 840 ± 43mm，755-952mm）のマイクロサテライト 5 領域を解析して分集団数推定をおこなったが、複数集団に分割できる可能性はほぼ 0% と算出され、分集団は存在しないことが明らかになった。

これにより地理的な集団構造を考える際に少なくとも各産卵浜を地域集団の最小単位として扱っても良いことが確認された。

3. 産卵浜間の集団構造

日本におけるアカウミガメの総産卵回数の約半数近くが行われる南部、宮崎（宮崎県）、屋久島、吹上浜（鹿児島県）の 4 産卵浜に蒲生田を加えた計 5 産卵浜を対象に集団解析を行った。解

析に先立ち、産卵個体数の少ない蒲生田においてもなるべく多くのサンプル数を確保するために、孵化幼体の血液あるいは産卵巣に残った死亡卵から DNA を抽出し、母親を判別する手法を開発した。2002 年から 2004 年に蒲生田で産卵した 7 成熟雌に対応する 7 クラッチの産卵巣中の死亡卵 47 個と孵化幼体 134 個体（計 181 個体）から DNA を採取し、母親のマイクロサテライト 3 領域（Cc117、Cc141、Cm84）の遺伝子型推定を試みた。その結果、解析した 7 クラッチ 21 領域中の 16 領域で遺伝子型を推定でき、その全てが正しい母親の遺伝子型を含むことがわかった。これより本法は母親の判別に使用可能なことが明らかになった。

そこでこの手法を用いて 2002 年から 2004 年に蒲生田で採取した母親不明の 28 クラッチ 482 個体の死亡卵・孵化幼体を解析したところ、未知の母親 13 個体を特定できた。このうちの 10 個体に対応する孵化幼体の mtDNA 調節領域約 640bp の塩基配列を決定した。同時に、上陸した産卵個体から直接肉片を採取できた 10 個体についても、同様に mtDNA の塩基配列を決定した。これらに南部（n=102）、宮崎（46）、屋久島（89）、吹上浜（22）の既知のデータ計 259 個体分を加えて新たに集団解析を行ったところ、5 つの産卵浜全体で強い遺伝的分化が示された（ $F_{st} = 0.093$, $P < 0.001$ ）。2 つの産卵浜間の比較では、5 産卵浜内の組み合わせ計 10 組中 5 組においてハプロタイプ頻度に有意差が認められた。有意差のある組み合わせのうち最も産卵浜間の距離が小さかった屋久島-宮崎間（ $P < 0.05$ ）の距離約 180km は、千葉から八重山諸島まで約 2000km にもわたる本種の産卵場分布と比較して非常に小さく、遺伝子流動の著しい抑制が示唆された。このような抑制は、幼期にカリフォルニア沿岸まで渡洋回遊する日本産アカウミガメの大きな回遊・分散能力や、アユやマダイのように本種とほぼ同様な地理分布範囲をもつ他分類群の遺伝的均一性を考慮すると、ウミガメの分散能力の不足や物理的な障壁がその原因となっているのではなく、むしろ成熟雌が産卵回遊において示す母浜回帰性によるものと考えられた。

同様に、雄による遺伝子流動の実態を明らかにするため、雄の遺伝的関与を反映する核 DNA を解析した。南部（n=115）、蒲生田（10）、宮崎（46）、屋久島（91）、吹上浜（21）の 5 つの産卵浜から得た計 283 個体についてマイクロサテライト 5 領域を用いて集団解析した結果、5 産卵浜全体の遺伝的分化（ $F_{st} = 0.002$ ）は mtDNA による解析値（ $F_{st} = 0.093$ ）よりも大幅に低かったことから、雄が関与することで産卵浜間の遺伝子流動が促進されているものと考えられた。2003 年に蒲生田で行われた父性解析の結果（酒井 2005）も、成熟雄が別の産卵浜で産卵した複数の雌と交尾することを示唆しており、本研究の結果を裏付ける。

一旦産卵のために上陸した砂浜を変更することが困難な雌のウミガメにとって、繁殖成功の実績のある母浜へ回帰することは未知の産卵浜を使うリスクや好適な産卵浜探索のコストを軽減させる大きな利点がある。しかしその一方で、母浜回帰性は産卵浜間の遺伝的な交流を分断する欠点もある。雄による産卵浜間の遺伝子流動は遺伝的に脆弱な小集団に個体群が分断化されるの

を抑制する機構として日本産アカウミガメの繁殖生態の進化過程で備わったものと考えられた。

本研究の結果、アカウミガメの初期分散過程における地磁気定位能力と表層流の役割が初めて明らかになった。これは放流後の孵化幼体の生残や加入成功を考えるための重要な基礎知見となることが期待される。また、成体では遺伝子流動に性差があり、雄によって産卵浜間が遺伝的に連結されている証拠を日本産アカウミガメで初めて示すことができた。これらの知見は本種の個体群動態を考える上で重要なものであり、今後本種の保全対策の立案において新しい指針を提示するものと考えられる。