

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

工藤宏美^{†1}, 北川貴士¹, 木村伸吾¹, 渡辺達三²

Humans Trampling on the Nests of Loggerhead Turtle Hatchlings Affect Emergence Success on Yakushima Island, Japan

Hiromi KUDO^{†1}, Takashi KITAGAWA¹, Shingo KIMURA¹ and Satomi WATANABE²

The emergence success rates of loggerhead turtle hatchlings on Inakahama beach, Yakushima Island, Japan are decreasing. This phenomenon seems to be related to human interference on the beach. In order to investigate this relationship, locations and numbers of loggerhead turtle nests were recorded as well as the numbers of visitors to the beach. Furthermore, pressure, temperature, and CO₂ concentrations were measured in the nests and some were excavated to check the developmental stage of the embryos. Mean emergence success rates in nests located in "high traffic" areas proved lower than those in more remote areas. In addition, these rates were negatively correlated with accumulated pressure from trampling during the period from nesting to emergence. This suggests that the trampling of nests by visitors negatively affects the emergence of turtle hatchlings and our results show that trampling of a nest by more than 650 people could lead to a 50% reduction of hatchlings, and that more than 1200 people could lead to the complete mortality of the hatchlings of the nest. Lowered heat conductivity of their nests due to visitor's trampling effect led to overheating of the nests because of their metabolic heat production and resulted in a retardation of hatchling emergence. Therefore, it is proposed that beach visitors should be prohibited from entering the conserved loggerhead nesting area during the nesting season in order to ensure a high emergence rate of hatchlings from their nests.

Key words: loggerhead turtle, emergence, trampling pressure, accumulated temperature.

はじめに

アカウミガメ *Caretta caretta* は温帯から亜熱帯の沿岸域に広く分布しているが、北太平洋の主要な産卵場は日本列島に限られる (Dott, 1988). 近年アカウミガメの上陸・産卵個体数はわが国を含め世界的に減少傾向にあるため (Dott, 1988; Kamezaki *et al.*, 2003), 環境省のレッドデータブックで本種は絶滅危惧種に指定されている (IUCN, 1996). ウミガメ類の主な減少原因として、海洋での混獲のほか、産卵する砂浜の減少および自然浸食が考えられている (Kamezaki *et al.*, 2003). これらに加え、国内で産卵上陸頭数が最も多い南西諸島屋久島では、孵化幼体の巣からの脱出率の低下と近年のエコツーリズムなどによる島内の観光客数の増加との関連性が指摘されてきており (大牟田,

1999), 孵化幼体の脱出過程に影響を及ぼす要因を把握することは、希少動物保護・海洋生物多様性の保全のためだけでなく、1) 多様性のある生物環境を維持していくことで、漁業生産性の維持にもつながり、2) 海洋性レクリエーション（エコツーリズム）を持続可能なものにして、漁村の生活環境を改善・活性化させるとといった観点から水産海洋学的にも重要であるといえる。

アカウミガメは、5月上旬から7月下旬に屋久島の砂浜海岸に上陸し、巣穴を掘って、その中に50~150個程度の卵を落として埋める (Nishimura, 1967; 亀崎・吉岡, 2000). 産卵から孵化までの期間の死亡要因で他の生物によるものは、被食、細菌による感染、海岸植物地下茎の産卵巣内への侵入などが挙げられている (Fowler, 1979; Cornelius, 1986; Witherington, 1986; Wyneken *et al.*, 1988; Ragotzkie, 1959; Stancyk, 1995; Phillott and Permenter, 2001; Engeman *et al.*, 2003). 物理的な要因としては、高波や大雨による冠水、砂浜の浸食による卵の流出、台風などによる土砂の堆積などが考えられている (Ragotzkie, 1959; Bustard and Greenham, 1968; McGehee, 1979; Kraemer and Bell, 1980; Peters, 1994).

2004年3月24日受付、2004年7月5日受理

[†] 東京大学海洋研究所

Ocean Research Institute, University of Tokyo, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan

[‡] 東京大学大学院 新領域創成科学研究科

Graduate School of Frontier Sciences, University of Tokyo, Bunkyo, Tokyo 113-8657, Japan

[†] haguki96@nifty.com

卵は60日前後で孵化するが (Schroeder *et al.*, 2003), 孵化から幼体の脱出する期間にかけては、砂中温度の上昇 (Matsuzawa *et al.*, 2002), 砂の乾燥により巣内に砂が入りこむ Cave-in 現象 (Mortimer, 1990), 砂の密度の増加 (Peters, 1994) などの巣内上部にかかる圧力の増大が主たる死亡要因であるとされている。しかし、巣内上部にかかる圧力の変化が、孵化幼体にどのような影響を及ぼして脱出率の低下・死亡に繋がっているのかについては分かっていない。

そこで本研究では、屋久島において、浜における本種の産卵特性、孵化幼体の産卵巣からの脱出状況や人間の産卵浜への進入状況を調べ、これらの関連性について検討した。また、孵化幼体の巣からの脱出に影響を与える要因について、人間による巣の踏圧によって産卵巣上部で生じる圧力変化とそれに伴う巣内の温度環境変化から、脱出が阻害される過程を考察した。

調査方法

調査対象地として、屋久島で最も上陸頭数の多い、島の北西岸に位置する田舎浜（鹿児島県上屋久町永田区）を選定し、2001年6月1日～9月4日および2002年5月1日～9月1日に調査を行った。

調査区について、浜の一端の砂浜 (open sand) と植生帯 (vegetation) の境界を基準点 (reference point) にとり、汀線方向と沖岸方向に基準線を設定し、汀線方向に100m間隔に調査区 (area) を設定した（ただし600～650m区のみ

50 m）。また、沖岸方向の基準線を10m間隔の範囲帯 (zone) に区切った。2002年に汀線から植生帯付近までの地形を把握するために測量を行い、各調査区の標高を、基準面を大潮の干潮面 (± 1 時間) として範囲帯ごとに、ポケットコンパスと巻尺を用いて計測した。

巣の位置と人の入浜場所を調査区ごとに集計した。巣の位置は、基準点からの相対位置とした。1日あたりの累積入浜人数については、浜の3つの出入口をそれぞれA, B, Cとし (Fig. 1), すべての出入り口に計数カウンターを常時設置して、来場者が浜に入る際、そのカウンターのボタンを押してもらうことでその数を把握した。また、調査区ごとに入浜した人数を目視によって記録した。尚、夜間18:00～5:30の人数は、屋久島うみがめ館から提供を受けた（大牟田, 2001）。

各調査区でランダムに選んだ巣と後述する巣内温度、圧力測定を行った巣において、孵化幼体の脱出を確認した10日後に巣を掘り、巣内に残っている(1) 卵の体積の半分以上が残っている殻、(2) 割れていない卵 (developing embryo)、(3) 割れているが、卵内部に脊椎骨または鱗板が付着している卵 (pipping stage)、(4) 卵から完全に出ているが死亡している孵化幼体、(5) 卵から完全に出て生存している孵化幼体の割合を計算したのち、孵化率 (Hatching success rate)、脱出率 (Emergence success rate) を算出した。本研究では、孵化率を全卵 ((1)から(5)の総和) の中に殻から完全に出了した孵化幼体の割合 $((1)+(4)+(5))/((1)+(2)+(3)+(4)+(5))$

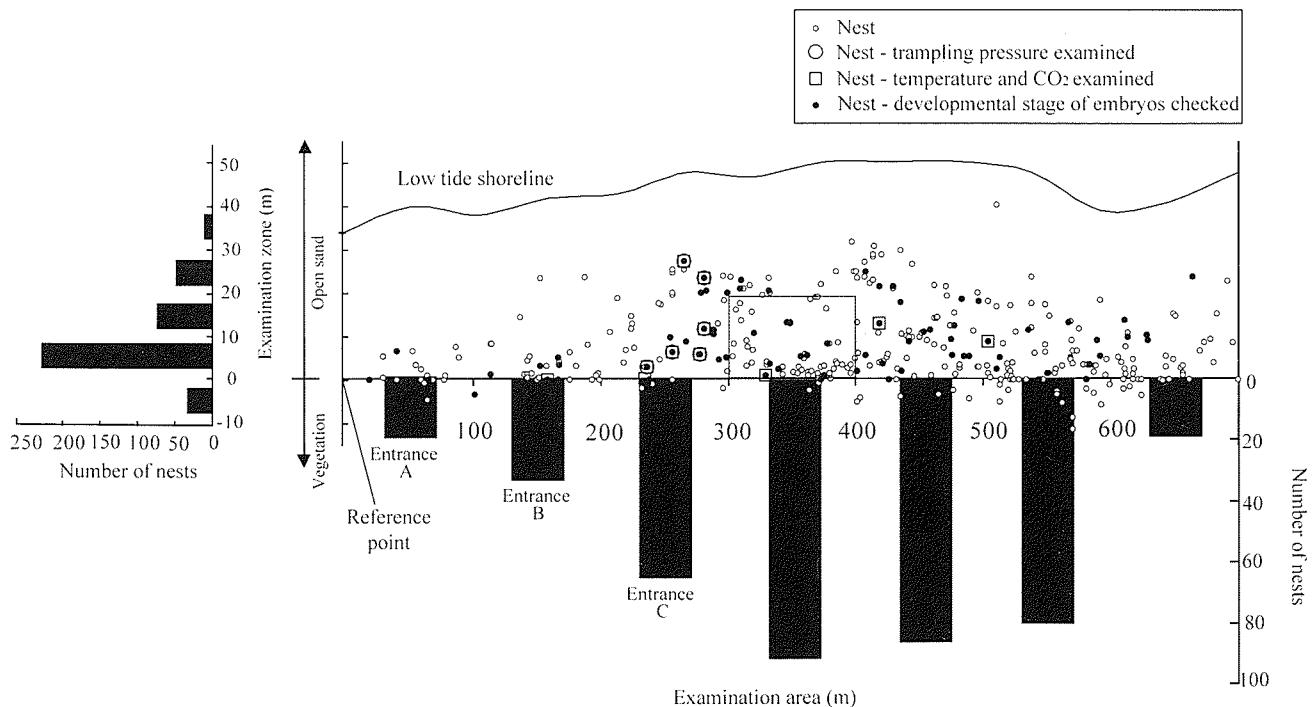


Figure 1. Distribution of loggerhead turtle nests in Inakahama beach on Yakushima Island. A dotted square indicates conservative area for nests.

(3)+(4)+(5))、脱出率を全卵中、巢穴から出た孵化幼体の割合 $((1)/((1)+(2)+(3)+(4)+(5)))$ と定義した。

入浜者の最も多かった調査区(200~300m区)で、出入口Cから約5m間隔でランダムに1つの巢を選択し、巢内の温度、圧力を計測した。温度センサー(熱電対、東京測器研究所)は卵塊に接触するように産卵巢上部中央に、圧力センサー(SSB-Tボタンセンサー、東京測器研究所)は、巢の約1cm直上の砂中に設置し、産卵から孵化幼体脱出終了時まで1秒間隔で測定した。測定された両方のデータは、地上に設置してある、センサーとはケーブルで繋がれたデータロガー(TDS-302、東京測器研究所)に記録された。さらに、2002年の調査では、巢内の卵・孵化幼体の代謝熱を調べるために、その指標となる各巢内の二酸化炭素濃度を、塩化ビニール管(直径25mm、長さ50cm)を巢の中心部に砂表面より挿入し、管から出てくる巢内の空気をサンプリングすることで、ガス検知管(GU-100S、ガステック)を用いて1週間間隔で計測した。また、砂表面から50cm下の巢内と40cm下の巢外の温度を、上記の温度センサーを用いて1時間間隔で計測し、巢上部の砂の熱伝導率を算出した。

結果と考察

田舎浜において、計数された総産卵巢数は733であり、そのうちの54%に相当する394巢の位置をFig. 1に示す。産卵巢数を調査区毎に比較すると、浜の中央付近である200~300m、300~400m、400~500mの各区で巢数は多く、浜の両端に近い0~100m、100~200m、600~650mの各区で少ない傾向にあった。また、最大標高(0~10m帯の標高)が高い区ほど巢数も有意に多い傾向にもあった($r^2=0.928$, d.f.=5, $p<0.05$, Fig. 2)。汀線から岸沖方向で比較すると、巢は植生帶(-10~0m帯)から30~40m帯まで広く分布していたが、特に植生帶と砂浜の境界付近(0~10m帯)の砂浜側に集中していた。ウミガメ類の産卵位置は、外部環境要因(外的要因)と生物的要因に影響されると考えられている(Mortimer, 1995)。特に外的要因として、砂浜の粒径組成、標高、幅や傾斜などとの関係が論じられており(Mortimer, 1990; Kikukawa *et al.*, 1999; Horrocks and Scott, 1991; Hays and Speakman, 1993; Wood and Bjorndal, 2000; Garmestani *et al.*, 2000)。アカウミガメの場合、植生帶と砂浜の境界付近の砂浜側に産卵巣が集中することが知られている(Hays and Speakman, 1993; Hays *et al.*, 1995; Wood and Bjorndal, 2000)。植生帶で産卵すると、海岸植物の地下茎の侵入、昆虫やスナガニ類による捕食、砂の温度の低下によって孵化・脱出率が低下する(Fowler, 1979; Wihterington, 1980; Peters, 1994; Carthy, 2003)。孵化幼体の生残率が低下するとも考えられる(Horrocks and Scott, 1991; Wood and Bjorndal, 2000)。実際、本種の産卵期の5月上旬から7月下旬は、屋久島では降水量が多く、台風による高潮などの被害も多い(湯本, 1995)。以上から、田舎浜でのアカウミガメは上陸後、植生帶と砂浜の境界を目指して浜を登り、境界より手前の海水の影響が少ない標高の高い後浜(back-shore)で産卵することで本種の適応度を高めているものと考えられる。

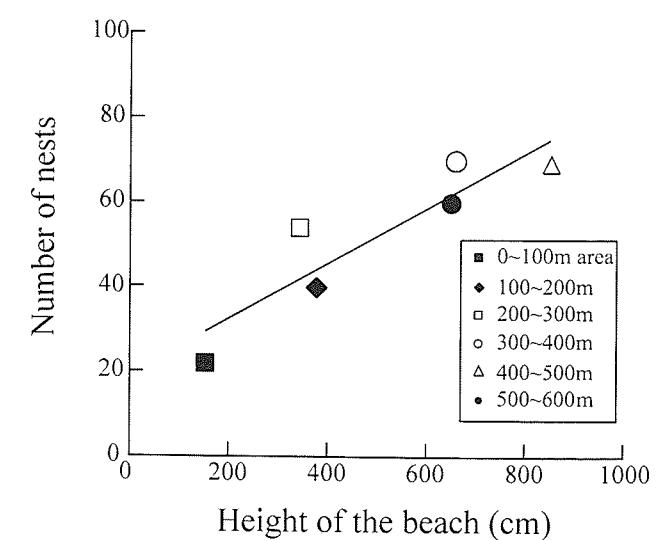


Figure 2. Relationship between maximum height of Inakahama beach and number of nests in the beach.

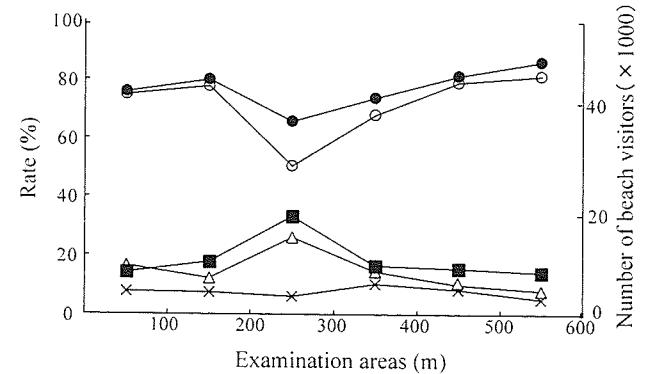


Figure 3. Comparison of rate of emergence success (solid circles), hatching success (open circles), survival of pipping stage (triangles) and survival of developing embryo (crosses), and number of beach visitors (solid squares) among examination areas.

1980; Peters, 1994; Carthy, 2003)、孵化幼体の生残率が低下するとも考えられる(Horrocks and Scott, 1991; Wood and Bjorndal, 2000)。実際、本種の産卵期の5月上旬から7月下旬は、屋久島では降水量が多く、台風による高潮などの被害も多い(湯本, 1995)。以上から、田舎浜でのアカウミガメは上陸後、植生帶と砂浜の境界を目指して浜を登り、境界より手前の海水の影響が少ない標高の高い後浜(back-shore)で産卵することで本種の適応度を高めているものと考えられる。

各調査区の平均孵化率、脱出率、死亡時期別の卵の割合、および調査区への入浜人数をFig. 3に示す。200~300m区以外では脱出率が68.1~85.5%であったのに対し、200~300m区では、50.6%と低い値になった。これは、この区

の入浜者数が最も多いことから、人間による入浜と低い脱出率との間の関連性を示唆するものである。さらに、この区では、孵化率も低く、脱出率と孵化率の差も大きくなつた (Fig. 3)。これは、胚の発達途中で死亡する個体や孵化はできても脱出できない個体が多数あったことを意味する。卵の死亡時の発生段階については、pipping stage (孵化する前に卵を割る行動が見られる期間) のものが他の区と比較して多いことが分かった。以上から、孵化幼体の死亡時期は、孵化直前から脱出までの期間であると推察された。

最も入浜者の多かった200~300m区のランダムに選定された産卵巣について、産卵から脱出終了までの、巣穴が人に踏まれていたことを表す積算圧力（測定された圧力の積算値、accumulated pressure）と脱出率の関係をFig. 4(a) に示す。積算圧力が高いほど脱出率が有意に低下する傾向がみられた (Spearman rank test $r_s = -0.829$, $n=6$, $p<0.01$)。これは、入浜した人が巣の上部を踏むことで、巣内に圧力がかかり、そのため孵化幼体が産卵巣から脱出できなくなり、積算圧力が約 65 kg/cm^2 で脱出率は 50% まで低下することを示している。この値は延べ約 650 人の踏圧に相当し、脱出率が 0% であった 120 kg/cm^2 では 1200 人に相当する（体重 50kg の踏圧は約 100 g/cm^2 程度であることが分かっている、個人的観察）。これらの人数は 200~300m 区に入った延べ 20380 人 (Fig. 3) のそれぞれ 3.2%, 5.9% にあたる。入浜した人が浜を歩いていた際、産卵巣の上を踏んでいた可能性があると考えられる。また、巣にかかる積算圧力と同期間の積算温度との関係を調べた結果、積算圧力が高いほど同期間の巣穴の積算温度も有意に高く ($r_s = 0.771$, $n=6$, $p<0.05$, Fig. 4(b))、また測定された最高値 (2448°C , 120 kg/cm^2) と最低値 (2159°C , 66 kg/cm^2) の差は 289°C もあり、一日あたりに直すと、巣内温度は約 4.8°C もの違いがあることが分かった。これらから踏圧による巣穴内の圧力変化によって、巣内の温度環境は大きく変わり、そのため孵化幼体の脱出率が大きく低下すると考えられる ($r_s = -0.943$, $n=6$, $p<0.01$)。

そこで、産卵巣内の温度上昇の過程を明らかにするために、巣内の積算温度 (accumulated temperature) と巣の熱伝導率 (thermal conductivity)、卵・孵化幼体の代謝の指標として巣内の二酸化炭素分圧 (CO_2 partial pressure)、および脱出率のうちの任意の 2 者の関係について検討した (Fig. 5(a)–(f))。巣内の積算温度と熱伝導率の間には負の相関関係があり ($r_s = -0.657$, $n=6$, $p<0.05$, Fig. 5(a))、熱伝導率と脱出率の間には正の相関関係がみられた ($r_s = 0.714$, $n=6$, $p<0.05$, Fig. 5(e))。特に、脱出率が 20% 以下だった 2 巢の熱伝導率 (0.125 , $0.253 \text{ calh}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) は脱出率が最高であった巣 ($2.44 \text{ calh}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) の 0.05~0.10 倍程度で、巣内の温度も一日あたり $2.6\text{--}4.5^\circ\text{C}$ 高くなっていた。これから、脱出率が 20% 以下になった巣では、人間が巣の上部

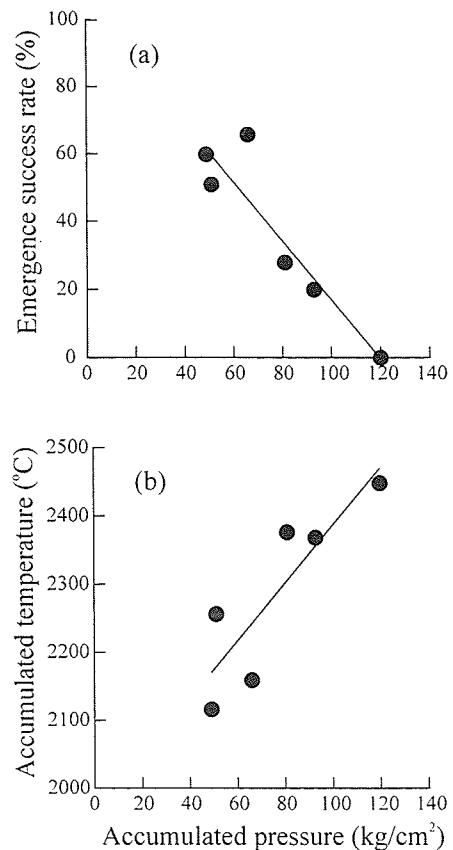


Figure 4. Relationships (a) between accumulated pressure and emergence success rate, and (b) between cumulative pressure and cumulative temperature.

を踏むことで、巣内の砂の熱伝導率が低下したため、巣内の気密性が高まって熱が巣外に拡散されない状態になり、その結果、巣内の温度が上昇し、孵化幼体の脱出率が極端に低下したものと考えられる (Fig. 5(d))。

また、積算温度と二酸化炭素分圧との関係を調べたところ、二酸化炭素分圧が高いほど積算温度も有意に高くなり ($r_s = -0.950$, $n=6$, $p<0.05$, Fig. 5(b))、さらに脱出率も低下したことから ($r_s = -1.000$, $n=6$, $p<0.05$, Fig. 5(f))、巣内の温度上昇をもたらした熱源は、卵・孵化幼体の代謝熱であることが示唆された。このことは、巣内温度の上昇に依存して体温も上昇してしまったことに加え、卵・孵化幼体が呼吸によって二酸化炭素分圧の増大した空気を体内に取り込むことで、動物の体内組織ではボア効果による酸素解離が進み (Ganong, 1993)、その結果、卵・孵化幼体の体温が上昇したものと推察される。死体のほとんどが腐敗していることから、体温上昇により活動性が低下した孵化幼体は結果的には巣内で細菌に感染して死亡した可能性がある (Wihterington, 1986; Cornelius, 1986; Stancyk, 1995; Phillott and Permenter, 2001; Engeman *et al.*, 2003)。Prange and Ackerman (1974), Ackerman (1980) は、巣内のガス交換性も好

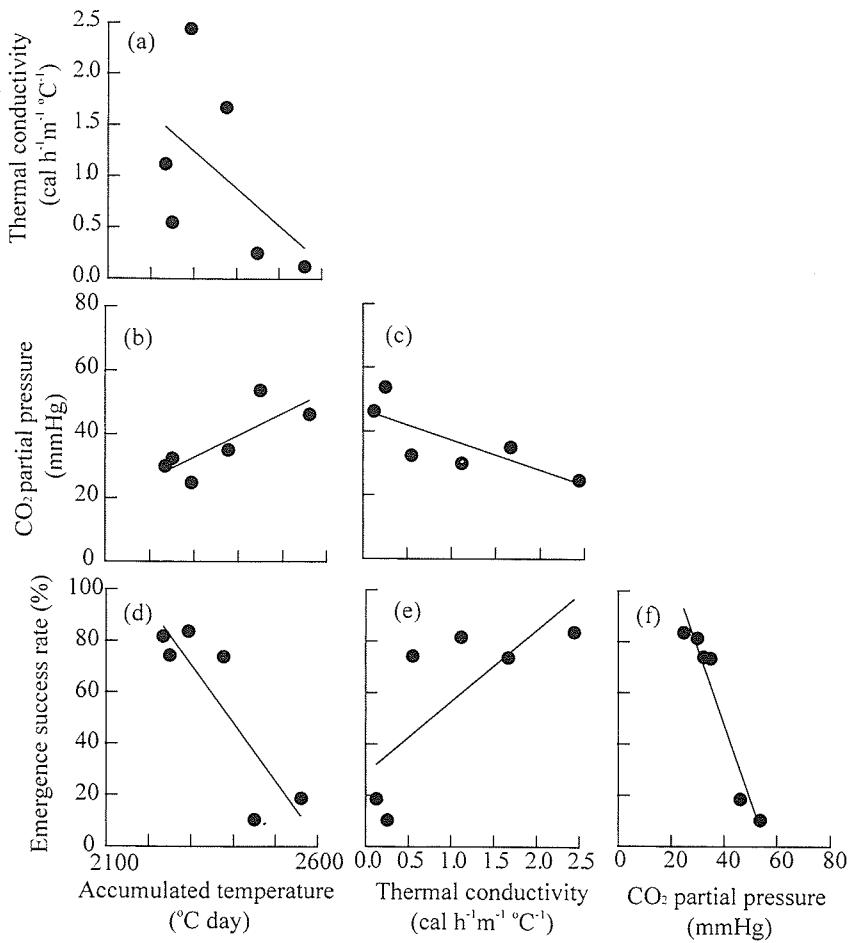


Figure 5. Pairwise comparisons of accumulated temperature, thermal conductivity, CO₂ partial pressure and emergence success rate.

適な孵化環境としての重要な要素であり、砂の気密性が増すと、巣内のガスが交換されにくくなり、酸素不足になることや、酸素を十分に含んだ空気が巣内に取り込まれなくなることで、細菌が増殖しやすい環境になることを指摘している。

以上から幼体の巣からの脱出が阻害される過程を仮説として模式図にまとめると (Fig. 6)，人間に踏まれた巣では、巣穴上部の砂の密度が高くなつて、巣内の気密性が高まるため、砂の熱伝導率が低下し、そのため巣内で卵・孵化幼体から放出された代謝熱によって巣内の温度が上昇する (Fig. 5(b), (c))。爬虫類の代謝速度は環境温度に比例し、高温環境下では代謝速度は高まるが、逆にウミガメ類では活動性が低下するため (O'Hara, 1980; Moran *et al.*, 1999)，孵化幼体は巣から脱出できず、細菌感染などを引き起こし、そこで死亡する (Fig. 6)。また延べ650回程度の踏圧で脱出率は50%まで下がり、1200人を超えると産卵巣内の孵化幼体の脱出は成功しない。これらの値は現在の入浜人数に比べると小さな値ではあるが、本研究の結果からは踏圧に

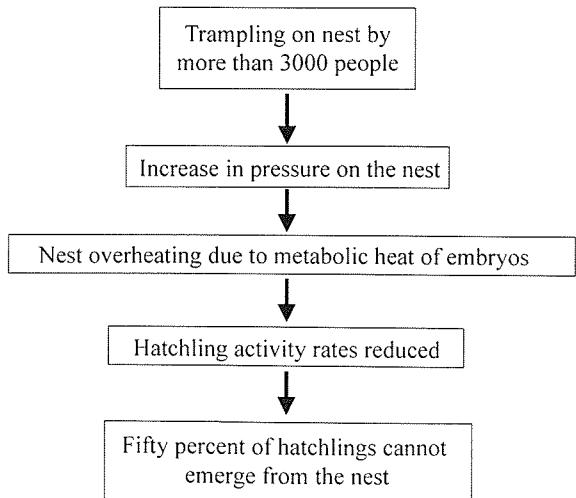


Figure 6. Schematic showing mechanisms affecting loggerhead turtle hatchling emergence.

よって子ガメの脱出は成功していない。したがって人間の踏圧によるアカウミガメ孵化幼体の産卵巣からの脱出率低下を軽減するには、可能な限り産卵巣の集中する浜の一部の区域付近を歩かないように保護区を設定する必要がある。できれば踏圧の影響を最も受ける孵化直前の期間だけでも産卵巣の集中する植生帶付近の砂浜部分10mほどを保護区に設定したほうがよい。本研究では、砂の水分含量の変化が巣穴上部の圧力変化に与える影響については、考慮に入れなかった。今後は、砂の乾燥によって巣内に砂が入り卵に圧力がかかるCave-in現象や(Bustard and Greenham, 1968; Peters, 1994; Mortimer, 1990)、水分含量の変化に伴う砂の物性の変化が脱出へ及ぼす影響にも着目する必要があるだろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、長年観察を行っている屋久島うみがめ館代表大牟田一美氏とボランティアの方々、鹿児島県上屋久町永田区の方々に多大なる協力とご助言を頂いた。また、大牟田一美氏には、夜間の入浜者数のデータ提供を頂いた。野外調査を行うにあたって、京都大学竜長類研究所附属ニホンザル野外観察施設屋久島観察ステーションを長期にわたり利用させて頂いた。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

- Ackerman, R. A. (1980) Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *American Zoology*, **20**, 575–583.
- Bustard, H. R. and P. Greenham (1968) Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle, *Chelonia mydas* (L.). *Ecology*, **49**, 269–276.
- Carty, R. R., A. M. Foley and Y. Matsuzawa (2003) Incubation environment of loggerhead turtle nests: effects on hatching success and hatchling characteristics. In: *Loggerhead sea turtles*, ed. A. B. Bolten and B.E. Witherington, Smithsonian Institute Press, 144–153.
- Cornelius, S. E. (1986) The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundacion de Parques Nacionales, San Jose, Costa Rica, 64 pp.
- Dott, C. K. Jr. (1988) Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), US Fish and Wildlife Service Biological Report, **88**, 110 pp.
- Engeman, R. M., R. E. Martin, B. Constantin, R. Noel and J. Woolard (2003) Monitoring predators to optimize their management for marine turtle nest protection. *Biol. Conserve.*, **113**, 171–178.
- Foley, A. M., S. A. Peck, G. R. Harman and L.W. Richardson (2000) Loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nesting habitat on low-relief mangrove islands in southwest Florida and consequences to hatchling sex ratios. *Herpetologica*, **56**, 433–445.
- Fowler, L. (1979) Hatching success and predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortugero, Costa Rica. *Ecology*, **60**, 946–955.
- Garmestani, A. S., H. F. Percival, K. M. Portier and K. G. Rice (2000) Nest-site selection by the loggerhead sea turtle in Florida's ten thousand Island. *J. Herpetol.*, **34**, 504–510.
- Ganong, W. F. (1993) Review of Medical Physiology (16th ed.). Appleton and Lange, Norwalk, Conn., 673 pp.
- Hays, G. C. and J. R. Speakman (1993) Nest placement by loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Anim. Behav.*, **45**, 47–53.
- Hays, G. C., A. Mackay, C. R. Adams, J. A. Mortimer, J. R. Speakman and M. Boerema (1995) Nest site selection by sea turtles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **75**, 667–674.
- Horrocks, J. A. and Scott, N. M. (1991) Nest site location and nest success in the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in Barbados, West Indies, **69**: 1–8.
- IUCN (1996) IUCN red list of threatened animals. IUCN, Gland, 368 pp.
- 龟崎直樹・吉岡 基 (2000) イルカとウミガメ。現代日本生物誌4, 岩波書店, 東京, 184pp.
- 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. Omura, 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*, ed. A.B. Bolten and B.E. Witherington, Smithsonian Institute Press, 210–217.
- Kikukawa, A., N. Kamezaki and H. Ota (1999) Factors affecting nesting beach selection by loggerhead turtles (*Caretta caretta*): a multiple regression approach. *J. Zool.*, **249**, 447–454.
- Kraemer, J. E. (1980) Bell R. Rain-induced mortality of eggs and hatchlings of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) on the Georgia coast. *Herpetologica*, **36**, 72–77.
- McGehee, M. A. (1979) Factors affecting the hatching success of loggerhead sea turtle eggs (*Caretta caretta*). M. S. Thesis. University of Central Florida, Orlando.
- Matsuzawa, Y., K. Sato, W. Sakamoto 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. *Mar. Biol.*, **140**, 639–646.
- Moran, K. L., K. A. Bjorndal and A. B. Bolten (1999) Effects of the thermal environment on the temporal pattern of emergence of hatchling loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **189**, 251–261.
- Mortimer, J. A. (1990) The influence of sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia*, **3**, 802–817.
- Mortimer, J.A. (1995) Factors influencing beach selection by nesting sea turtles. *Biology and conservation of sea turtles*, ed. K. A. Bjorndal, Smithsonian Institution Press, 45–51.
- Nishimura, S. (1967) The loggerhead turtles in Japan and neighboring waters (Testudinata, Cheloniidae). *Seto Mar. Biol. Lab.*, **15**, 19–35.
- O'Hara, J. (1980) Thermal influences on the swimming speed of loggerhead turtle hatchlings. *Copeia*, **1980**, 773–780.
- 大牟田一美 (1999) 屋久島におけるウミガメ上陸・産卵調査報告書(田舎浜・前浜・四ツ瀬浜)。屋久島うみがめ館・鹿児島県, 37 pp.
- 大牟田一美 (2001) 屋久島におけるウミガメ上陸・産卵調査報告書(田舎浜・前浜・四ツ瀬浜)。屋久島うみがめ館, 19–26.
- Peters, A., K. F. J. Verhoeven and H. Strijbosch (1994) Hatching and emergence in the Turkish Mediterranean loggerhead turtle, *Caretta caretta*: natural cases for egg and hatchling failure. *Herpetologica*, **50**, 369–373.
- Phillott, A. D. and C. J. Parmenter (2001) The distribution of failed eggs and the appearance of fungi in artificial nests of green (*Chelonia mydas*) and loggerhead (*Caretta caretta*) sea turtles. *Aust. J. Zool.*, **49**, 713–718.
- Prange, H. D. and R. A. Ackerman (1974) Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of green turtle (*Chelonia mydas*) eggs and hatchlings. *Copeia*, **1974**, 758–763.
- Ragotzkie, R. A. (1959) Mortality of loggerhead turtle eggs from excessive rainfall. *Ecology*, **40**, 303–305.

アカウミガメ孵化幼体の脱出に与える踏圧の影響

- Schroeder, B. A., A. M. Foley and D. A. Bagley (2003) Loggerhead turtles nesting in Japan. In: *Loggerhead sea turtles*, ed. A. B. Bolten and B. E. Witherington, Smithsonian Institute Press, 114–124.
- Stancyk, S. E. (1995) Non-Human predators of sea turtles and their control. In: *Biology and conservation of sea turtles*, ed. K. A. Bjorndal, Smithsonian Institution Press, Washington DC, 139–152.
- Witherington, B. E. (1986) Human and natural causes of marine turtle clutch and hatchling mortality and their relationship to hatchling production on an important Florida nesting beach. M.S. thesis, University of Central Florida, Orlando.
- Wood, D. W. and K. A. Bjorndal (2000) Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles. *Copeia*, **1**, 119–128.
- Wynneken, J., T. J. Burke, M. Salmon and D. K. Petersen (1988) Egg failure in natural and relocated sea turtle nests. *J. Herpetol.*, **22**, 88–96.
- 湯本貴和 (1995) 屋久島. 講談社, 東京, 16–19.