

解 説

海の生物の雌雄を決定する上での熱・温度の影響

澤田 好史

近畿大学 大学院農学研究科・水産研究所

(受取日：2016年5月17日，受理日：2016年5月31日)

Effect of Heat and Temperature on Sex Determination of Marine Organisms

Yoshifumi Sawada

Graduate School of Agriculture and Aquaculture Research Institute, Kindai University

(Received May 1, 2016; Accepted May 31, 2016)

Sex determination is a fundamental process for organisms. There are two mechanisms for sex determination; genotypic sex determination and environmental sex determination. We, human beings, apply the environmental sex determination for the benefits of aquaculture production in some cases, but on the other hand, anthropogenic climate change, global warming, causes the changes of biomass and/or biodiversity which decrease the fishery production in the sea. In this paper, this bilateral character of the effect of heat and temperature on the sex determination in marine organisms is described and provided an explanation.

Keywords: sex determination, temperature, heat, marine organisms



澤田 好史
Yoshifumi Sawada
E-mail: yoshifumi.sawada@kindaisuiken.jp

1. はじめに

性決定、すなわち個体の雌雄の決定は生物の基本的プロセスであるが、性の在り方や性決定の方法には大きな多様性がある。例えば雌雄が別の個体である生物がいる一方で、同じ個体が雌であり同時に雄である、すなわち雌の生殖器官と雄の生殖器官を同一の個体が持つコケ植物やシダ植物、カタツムリやミミズなど雌雄同体の生物も存在する。海洋生物では軟体動物で日本の磯などで春によく見かけるアメフラシもそうである。さらに同じ個体の性が変わる、すなわち性転換する動物もいる。海産魚類ではクエやマハタなどハタ類やクロダイ、ブダイ、クマノミ類がそうである。高級食材として取引されることの多いクエやマハタなどハタ類はまず雌として成熟し、さらに成長すると雄に変わる。またクロダイは幼期は雄で、その後雌雄同体の時期を経て雄または雌へ分離するというパターンを有する。¹⁾ このようなバリエーションは、それぞれの種が最も良く生き残ることができるように進化してきた結果生じたものであろう。

生物の性決定には、遺伝によって性別が決まる遺伝性決定 (genetic sex determination) あるいは genotypic sex determination) と、個体を取り巻く環境によって性別が決まる環境性決定 (environmental sex determination) の2つの様式があり、温度依存性決定 (temperature-dependent sex determination) は、環境性決定の1つの様式である。環境性決定はいろいろな生物種に見られ、温度の他に、光周期 (日長)、栄養状態、生息密度などの環境要因が報告されている。²⁻⁶⁾ また生物の個体の性が決まる過程は、大きく3つの段階に分けられる。第1段階は遺伝的な性の決定で、受精時の性染色体の組合せによる。第2段階は第1段階で決まった遺伝子の型に従った生殖腺の性の決定 (未分化の生殖腺が精巣になるか卵巣になるかどうかの決定: 性分化) であり、第3段階は性腺等から分泌される性ホルモンによる体各部での雌雄差の確立である。

環境要因が性分化に与える影響のメカニズムやそれが有効な時期については、さまざまな研究がある。温度性決定におけるメカニズムでは、後述する温度感受性 (TRP) チャネルが、雄化に重要な遺伝子の発現を制御し、ワニの卵の高温での雄化に関与していることが知られている。また温度が性決定に影響を持つ時期としては、カメ、ワニ、トカゲなどは虫類では胚発生期の20-35%とされているが、⁶⁾ 魚類ではこれより遅く、卵から孵化した仔魚期に温度感受性の時期が存在する。例えばティラピアでは孵化後5-10日、⁷⁾ ヒラメ、マツカワ、ホシガレイ、トラフグなどでは孵化の後の仔魚期から稚魚期である。

ところで気温や水温など環境の温度を正確に感知することは、生物の生存に重要な機能の1つであるが、生物はどのようにして温度を感知するのだろうか? 温度センサーとしては、まず高等動物の皮膚に存在する神経が温度受容器としての役割を果たしている。温度の感知には、動物においても温度刺激を電気信号に変換する必要があり、温度刺激で電位差が起こるしくみが存在する。その代表的なものには「温度感受性 (Transient Receptor Potential: TRP) チャネル」であり、低温、平温、高温などそれぞれ温度の感受域を異にする多くのセンサー分子が存在するとともに、温度だけでなく機械的な刺激や浸透圧、痛みなども感受するものもある。TRPチャネルの刺激の感知機構としては、温度などを受容して細胞膜のイオンチャネルが開閉し、Ca²⁺、Na⁺などの陽イオンが神経細胞内に流入して脱分極を引き起こされ、それが神経細胞を興奮させると考えられている。⁸⁾ その他には細胞が熱ショックタンパク質 (Heat Shock Protein: HSP) の遺伝子発現・産生を通して直接熱を感知するしくみが知られている。HSPは、熱だけではなく、細菌

感染や炎症、活性酸素、重金属、紫外線、飢餓、低酸素状態などの細胞に対する様々なストレスにより誘導されることが知られており、温度などストレスに抗して産生されるタンパク質を助けて働かせる分子シャペロンとしてやストレスで機能しなくなったタンパク質を分解する酵素として働き、細胞を保護する役割をもっているが、同時に熱に対する細胞の応答を誘起する熱センサーの役割を果たしている。また、HSPその他が全身性の温度感知システムとして働き、それにより生育温度が記憶されるようなメカニズムも明らかにされている。⁹⁾ 生物はこのようにして温度を感知し、記憶するしくみを持っている。すなわち生物も温度データロガーを持っているのである。

2. 温度依存性決定機構の積極的な利用

魚類では生殖腺の性分化が水温などの環境条件に影響される種が知られているが、例えばヒラメ、¹⁰⁾ パタゴニアペヘレイ、¹¹⁾ メダカ、¹²⁾ ヒメマス¹³⁾などは環境水温が高温である場合に雄の生殖腺が分化する。さらに魚類では雌雄で市場価値が大きく異なるものがある。例えばサケ類では成熟した雌では卵 (筋子) を持つために雄よりも価値が高い。同様の理由でニシン、シシャモ、アユ、ホンモロコなどでは雌の価値が高い。反対にマダラやアンコウ、トラフグでは精巣 (白子) を珍重して食するために雄の価値が高い。

ヒラメやホシガレイ、マツカワなどカレイ類では雌の成長が速い種が多く知られている。そこでこれらの養殖ではできるだけ雌の割合を多くして飼育する方法が研究されている。^{14,15)} これらのカレイ類では雌の割合を高くしたいのであるが、高温で雄の割合が高くなるが、低温にしても雌の割合はそれほど高くないので、他の性統御法と組み合わせることにより、全雌の生産方法が開発されている。例えば、紫外線照射し不活性化した精子で卵を受精させ発生させると、あるいはその卵を高圧処理して第二極体の放出を阻止すると、精子のDNAに無関係に卵のDNAだけで染色体を2組持つ個体 (雌性発生二倍体という) になる。このような個体は遺伝的に雌であるが、それを育てると一部は成長の過程で性転換し、雄として機能するようになる。あるいはこの過程で高温で飼育するまたは雄性ホルモンで処理をすることで遺伝的雌個体を雄化することが行われる。そしてこのように遺伝的に雌でありながら雄化した個体にもともと雌である個体を交配させる (人工授精の場合もある) と、これによって生まれてくる個体は全て雌の遺伝子を持つことになる。こうして理論的には全雌の生産が可能である。しかしながら、この方法にはまだまだ課題も多い。例えば雌性発生二倍体を作る過程での生残率が低いこと、遺伝的に雌の個体が性転換して雄として成長することも多いことなどである。これらの課題はなかなか大きく、克服するための技術開発がなされてはいるものの、いずれの種においても大規模な実用化がなされていないのが現状である。

一方で低温で飼育することを性統御に積極的に利用するのがトラフグである。トラフグ (*Takifugu rubripes*) は太平洋北西部、日本海西部、黄海、東シナ海などに分布するフグ目フグ科に属する魚類である。日本では昔からフグ類が食用とされ、トラフグはそのなかでは最高級とされる。トラフグは他のフグ類同様、テトロドトキシンという猛毒の神経毒を持つため、日本では厚生労働省の通知により、可食部位が限定されているほか、調理には都道府県の免許が必要である。¹⁶⁾ 特に毒性が強い部位は肝臓と卵巣である。しかしながらトラフグの精巣は無毒であり (10 MU g⁻¹以下で致死的で無い。他のフグ類では有毒なものもある)、¹⁷⁾

可食部位とされ、特に高値で取引されている。近年の我が国のトラフグを含むフグ類の消費量は年間約1万トンで、そのうち約4,000トンが養殖で、西日本を中心に卵から育てて生産されている。トラフグ養殖は、その単価が高くまた生産効率も高いことから、海面生簀だけでなく、施設費や維持管理・運転費用がかさむ陸上施設（水槽）でもなされている（Fig.1）。



Fig.1 Schooling of cultured Tiger Puffer in a land-based rearing tank.

環境の制御が可能な魚類の養殖生産では以前より性の統御技術の研究開発が行われてきた。例えば一般にカレイ類では雌の成長速度が雄に比べて大きいために雌の割合を高める技術開発がなされてきた。例えばヒラメでは性が分化する稚魚期に通常（20℃）より高水温（25-27.5℃）で飼育することにより、成長が雄に比べて1.5倍程度速い雌の割合を高める試みがなされている。¹⁸⁾ 同様の試みは同じカレイ目魚類のマツカワなどでも行われている。

近畿大学水産研究所では1998年から人工孵化して育てるトラフグの雄の割合を高める研究に取り組んできた。それには以下に述べるような背景がある。日本のトラフグ養殖の歴史は長く、1933年に山口県水産試験場で最初のトラフグ蓄養試験が行われている。¹⁹⁾ 蓄養とは野生の稚魚や幼魚、あるいは成魚を捕獲し、出荷まで短期間餌を与えて飼育することであり、例えば現在日本や地中海諸国、メキシコ、オーストラリアで行われている太平洋・大西洋クロマグロ、ミナミマグロなどマグロ類の養殖では、近畿大学で世界で初めて受精卵から育てる完全養殖が達成されているもの、^{20,21)} 未だこの形態が主流である。²²⁾ 野生の稚魚や幼魚を捕獲して養殖すればそれらを卵から育てる費用やそのために親魚を飼育する費用は不要となるが、それでもあえて養殖を人工孵化で行うことを目指す産業的な理由はいくつかある。その1つは計画的な生産である。稚魚や幼魚はいわば養殖では陸上の作物農業の苗（なえ）にあたるものであり、それを野生魚の捕獲に頼っていると、年によって豊漁・不漁があったり、捕れる時期が生産に適した時期でなかったりするので、計画的な生産ができない。他の大きな理由は品種改良である。養殖魚介類では、陸上の農業でのウシやブタ、ニワトリと同じように品種改良を行ってより美味で栄養が豊富、さらに安心安全な魚介類を効率的に生産する試みがなされている。ウシやブタを人類が飼育を始めて既に1万年が経過したとされているが、²³⁾ 養殖魚介類の品種改良はそれに比べればまだまだ始まったばかりと言える。しかしながら野生の作物や家畜を採集・捕獲して育成・飼育し、さらにそれらを繁殖させ継代育成して食糧や衣類や薬などの材料とすることは人類の文化であり、現在の文明の基礎であって、魚介類においても必然的に同

じ道筋をたどっている。

一方で人工孵化して魚介類を育てることには少なからぬ費用が必要となる。卵や仔稚魚を飼育するためには水槽が必要であるが、量産規模でのそれは20から100トン規模となり、それも少数の設置では採算が取れない。さらに、それらを収める建屋、河川水や海水の取水施設、取水した水のろ過施設や殺菌設備、水温を対象生物に最適な温度にするための加熱冷却設備などが必要で、それらを運営するには人件費、光熱費も必要である。これらは対象生物の販売価格に含まれることとなる。そこでより安価に品質の良い養殖魚介類を提供するためには、生産の効率化が欠かせないのである。

先に述べたヒラメやトラフグ養殖における性統御技術の開発にはこのような産業原理的な背景がある。さらにトラフグ養殖には特有の問題もある。トラフグ養殖は日本で始まり人工孵化しての種苗の生産も1960年に成功している。¹⁹⁾ しかし、トラフグの人工孵化技術は日本で開発されたが、1990年代から中国の遼寧省、山東省などで養殖が大規模におこなわれるようになり、中国ではフグ食が禁止されているため、現在では数千トンの養殖トラフグのほぼ全てが日本や韓国に輸出されている。日本のトラフグ養殖業はこの影響を少なからず受けており、限られた日本市場の獲得競争、価格面での競争を強いられている。したがって、より付加価値の高いトラフグの生産が求められているのである。このような背景から付加価値が高いトラフグ雄の優占生産技術開発が始められた経緯がある。

近畿大学で開発したトラフグ雄化技術は、トラフグの性決定が温度依存性を有することを利用したもので、遺伝的に雌である稚魚についても飼育水温を変えることでもともと雄である個体と合わせて全体で80%以上の確率で雄化するものである。この技術は先述のヒラメでの雌化技術と原理は基本的に同じであるが、ヒラメの雌化は高温飼育で行うのに対し、トラフグの雄化は低温飼育で行う。すなわち性決定（性分化）が生理的になされ、環境水温の影響を受けるごく限られた時期に低水温で飼育することにより、遺伝的に雌である個体の生理的な性決定を雄優占に導くものである。トラフグの場合一旦性が決定されると性の可塑性が失われて、決定された性がその後変わることはない。²⁴⁾

その技術について述べると、トラフグは一般に15℃前後で産卵するが、人工孵化飼育は通常それより少し高温の18から21℃で行われる。近畿大学では生存に重要な諸器官が急速に発達する孵化後15日までは18℃で飼育し、その後15℃で性分化が確認される孵化後120日まで飼育することにより、雄の割合を通常の50%から80%程度に高めることに成功した（Fig.2）。さらにこのようにして雄性化したトラフグ群を飼育して販売サイズになるまで試験飼育したところ、性比が変わることはなく、白子も対照群と比べて遜色なく発達した。これにより雄性化トラフグの、付加価値の高い養殖トラフグとしての利用が期待されるようになった。

しかしながら、このような温度依存性決定の産業化には、先に述べた技術的な問題以外に、採算性に関する課題もある。まず、飼育環境を人為的に変えるにはそれ相応のコストが必要である。例えば、養殖における人工孵化・種苗生産では飼育水として大量に海水や淡水を取水するが、それを加熱・冷却するためには多大なエネルギーコストが必要で、しばしば経営を圧迫する。これについては、通常の繁殖期と異なる時期に繁殖させ、性統御に適切な時期に種苗生産を行うなどが考えられる他、適切な温度の地下海水や温泉水、冷水源として海洋深層水の利用なども検討すべきである。近畿大学水産研究所富山実験場には、水深100m

の海水を揚水できる施設があり、それを冷水源として利用し、トラフグの低温飼育を行った。その他には、通常環境と異なる環境を与えて飼育することによるストレスが原因の成長遅延や形態異常（異常な発育）の問題がある。トラフグの場合も低温刺激による成長遅延が認められ、その期間が長いことが課題である。これらについては、対象とする生物で水温などの環境要因で性の分化が影響されるメカニズムや性分化のクリティカルが発育段階などの詳細を明らかにし、ストレス強度やそれを与える期間を最小限に軽減することが必要である。さらには、用いる環境要因により敏感な、すなわちより強度の低いストレスで性が統御できるような家系の発見も将来は有効な手段となろう。生物は個体により、また遺伝的に共通の特徴を持つ家系や系群により、環境変化に対する耐性が異なる例は沢山知られている。これを積極的に捉えて、例えばトラフグでは低温でより雄化し易い家系を見つけて品種として固定することが考えられる。

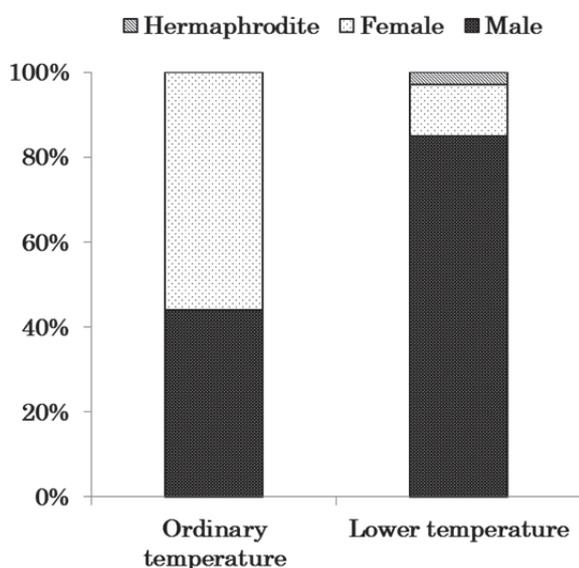


Fig.2 Sex ratio example of Tiger Puffer (*Takifugu rubripes*) masculinized by lower temperature rearing.

このように環境要因による性統御の積極的利用には課題があるとはいえ、環境要因による性統御の積極的な利用は、遺伝子改変や性ステロイドホルモン等の使用による性統御とは異なり、生態系への影響や、これを食糧とする場合の人間への影響を懸念する必要がないことが大きな利点である。現在の水産養殖では遺伝子を改変した生物の産業的な飼育は一部の例外を除いて認められていない。それは、海面や湖沼・河川の生簀でそのような生物を飼育する場合、常に逃亡の危険があるからであり、遺伝子が改変された生物が逃亡した場合、周辺の生態系に与える影響が予測できないからである。さらに将来の食材に対して、飼育過程で人間にも効力を有することが多いホルモン剤を用いることは、それらが残留した場合の危険性が懸念され、通常の養殖においてもそれは禁止されている。近畿大学では、対象とする養殖魚が本来持つ性質を積極的に利用し、染色体の操作や遺伝子の改変を必要とせず、食品としての安全生や生態系への影響の懸念がない方法で、付加価値を高めるまたは生産効率を向上させることを原則としてトラフグ雄性化のさらなる技術開発に取り組んでいる。

3. 自然界における生物の性決定におよぼす熱・温度の影響

これまで述べたように生物によっては環境要因が個体の性を決定する。したがって環境に大規模で持続的な変化が起これば、その生物の雄と雌の比率すなわち性比が大きく変わり、その種の存亡に関わるものが考えられる。地球規模での気候変動が現実のものとして認識され、その将来的な影響が危惧されている気候変動による気温や水温の変化の性決定攪乱は、海洋に放出される人工化学物質（環境ホルモン）による性決定の攪乱とともに人間活動による生態系への大きな影響の1つになりうる根拠が数多く示されるようになってきた。例えば地球規模の気候変動の海洋生態系への影響は、温度に限ってみても、水温上昇によるサンゴ礁の白化現象や、大洋での水温成層が強化され鉛直方向の海水混合が起きにくくなるために、大洋底層の栄養塩豊かな海水が上層に運ばれず上層での生物の生産量が減少し漁獲量も減ること、²⁵⁾あるいは魚類やウミガメ、クジラなどの回遊経路や分布が違ってくることなどが懸念されているが、²⁶⁾環境温度の変化により性比が変わることも大きな問題として認識されつつある。²⁷⁾その例を以下に挙げる。

ウミガメの性は産卵された砂浜の温度によって決まることが報告されており、²⁸⁾地球温暖化で気温が上昇すると砂中温度も上がるためにある種のウミガメでは雌の比率が極端に高くなっていることが報告されている。²⁹⁾このように性比が極端に偏る場合、そのウミガメの繁殖に将来的に大きな影響を与えることが予想され、絶滅の危険も危惧されている。^{30,31)}

地球温暖化による水温の上昇が温度依存性決定のしくみを通して魚類に与える影響については、生息域の変化、³²⁾低酸素環境下での温度耐性の変化、³³⁾種間の相互作用のミスマッチ³⁴⁾などが報告されているが、水温上昇が性決定に及ぼす影響、すなわち性比の変化を通して繁殖に悪影響を与えることが懸念されている。³⁵⁻³⁷⁾魚類では虫類などに比べて温度依存性決定様式を持つ種が少ないと言われていたものの、³⁵⁾今後多くの種でそれについて調べる必要がある。特に沢山漁獲され、食糧として利用されている魚でそのようなことがあれば、地球温暖化の影響が食糧生産に大きな悪影響を与えることになる。

4. おわりに

生物が経験する熱、温度や、生物の体温の測定には特有の難しさがあるように思われる。生物の体温の測定では、まず非破壊的な方法、生物にできるだけストレスなど影響を与えない方法を用いることが必要である。動物でも植物でもその温度測定は体表面、体内など測定部位がさまざまに考えられ、経験温度や体温をどの部位で測定するかが問題となるし、微小な生物ではストレスを与えずに体内温度を測定することはとても困難である。さらに生物によっては経験する温度や熱を継続的に測定するには特殊な装置が必要である。例えば、大洋を大回遊するマグロ類やカジキ類、サメ類などの魚類や、クジラ、イルカ、アザラシやアシカ類など海棲ほ乳類、大きな規模で渡りを行う海棲鳥類では自記式の記録装置を装着して水温や大気温度、体温を記録することが行われているが、³⁸⁾装着する記録計がストレスを与えないように小型化することには限界もある。逆に非常に短時間で起こる現象の熱収支や温度変化を測定することもまた難しさを伴う。しかしながら、生物における熱や温度の影響を調べるためには生物に極力影響を与えずにそれらを測定する技術が必要である。これは非生物の対

象の熱や温度を測定することにおいても場合により必要とされる技術であろう。

そのような事情から、生物の温度測定においても、1つの細胞のなかでの温度差を、温度センサータンパク質などを用いて細胞や細胞内器官を損なうこと無く(非侵襲的に)検出し、温度依存性の遺伝子発現の解析や熱産生機構などの解析に役立てる技術開発が進んでいる。³⁹⁻⁴¹⁾この分野での研究をぜひとも熱測定学会会員の皆さまにもお願いしたい。

謝 辞

本稿寄稿の機会を頂いた藤枝修子お茶の水女子大学名誉教授をはじめ熱測定学会会員の皆様には深甚なる謝意を表す。また、本稿を纏めるにあたり資料を提供頂いた近畿大学水産研究所服部亘宏技術員に改めて御礼申し上げる。

文 献

- 1) 落合 明, 田中 克, 新版魚類学 (下), 恒星社厚生閣, 725-732 (1986).
- 2) H. Korpelainen, *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **65**, 147-184 (1990).
- 3) C. A. Struëmann, and R. Patiño, *Sex Determination, Environmental. In: E. Knobil, J. D. Neil (eds), Encyclopedia of Reproduction. Academic Press, New York, 402-409 (1999).*
- 4) J. J. Bull, *J. Biosci.* **32**, 5-8 (2008).
- 5) R.S. Hattori, J.I. Fernandez, A. Kishii, H. Kimura, T. Kinno, M. Oura, G. M. Somoza, M. Yokota, C. A. Struëmann, and S. Watanabe, *PLoS One* **4**, e6548(1-7) (2009).
- 6) T. Rhen, R. Fagerlie, A. Schroeder, and D. A. Crossley, *Differentiation* **89**, 31-41 (2015).
- 7) J. -F. Baroiller, I. Nakayama, F. Foresti, and D. Chourrouf, *Zool. Stud.* **35**, 279-285 (1996).
- 8) 富永真琴, 日本生理学雑誌 **65**, 130-137 (2003).
- 9) T. Sugi, Y. Nishida, and I. Mori, *Nat. Neurosci.* **14**, 984-992 (2011).
- 10) T. Kitano, K. Takamune, T. Kobayashi, Y. Nagahama, and S. I. Abe, *J. Mol. Endocrinol.* **23**, 167-176 (1999).
- 11) C. A. Struëmann, T. Saito, and F. Takashima, *Comp. Biochem. Physiol.* **119A**, 637-644 (1998).
- 12) Y. Hayashi, H. Kobira, T. Yamaguchi, E. Shiraishi, T. Yazawa, T. Hirai, Y. Kamei, and T. Kitano, *Mol. Reproduc. Dev.* **77**, 679-686 (2010).
- 13) T. Azuma, K. Takeda, T. Doi, K. Muto, M. Akutsu, M. Sawada, and S. Adachi, *Aquac.* **234**, 461-473 (2004).
- 14) 山本栄一, 鳥取水誌報告 **34**, 1-143 (1995).
- 15) T. Mori, S. Saito, T. Matsuda, T. Kayaba, C. Kishioka, Z. Lahrech, and K. Arai, *Aquac. Sci.* **59**, 375-382 (2011).
- 16) 服部亘宏, 宮下 盛, 澤田好史, フグ研究とトラフグ生産技術の最前線 (水産学シリーズ, 日本水産学会監修 島裕二, 村田 修, 渡部終吾編), 恒星社厚生閣 (2012).
- 17) 橋本周久, 野口玉雄, 魚類生理学 (板沢靖男, 羽生 功編), 恒星社厚生閣, 519-537 (1991).
- 18) E. Yamamoto, *Aquac.* **173**, 235-246 (1999).
- 19) 滝井健二, 水産増養殖システム 海水魚 (熊井英水編), 恒星社厚生閣, 111-141 (2005).
- 20) Y. Sawada, T. Okada, S. Miyashita, O. Murata, and H. Kumai, *Aquac. Res.* **36**, 413-421 (2005).
- 21) 澤田好史, 水産増養殖システム 海水魚 (熊井英水編), 恒星社厚生閣, 173-204 (2005).
- 22) 熊井英水, 近畿大学プロジェクト クロマグロ完全養殖 (熊井英水, 宮下 盛, 小野征一郎編), 成山堂書店, 1-21 (2010).
- 23) 正田陽一, 品種改良の世界史 家畜編 (正田陽一, 松川 正, 伊藤 晃編), 悠書館, 1-22 (2010).
- 24) 柿本芳久, 相田 聡, 荒井克俊, 鈴木 亮, 広島大学生物生産学部紀要 **33**, 103-112 (1994).
- 25) 田所和明, 杉本隆成, 岸 道郎, 海の研究 **17**, 404-420 (2008).
- 26) A. L. Perry, P. J. Low, J. R. Ellis, and J. D. Reynolds, *Science* **308**, 1912-1915 (2005).
- 27) F. J. Janzen, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**, 7487-7490 (1994).
- 28) P. S. Tomillo, D. Oro, F. V. Paladino, R. Piedra, A. E. Sieg, and J. R. Spotila, *Biol. Conser.* **176**, 71-9 (2014).
- 29) J.-O. Laloë, J. Cozens, B. Renom, A. Taxonera, and G. C. Hays, *Nature Climate Change* **4**, 513-518 (2014).
- 30) S. J. Kamel, and N. Mrosovsky, *Ecol. Appl.* **16**, 923-931 (2006).
- 31) L. A. Hawkes, A. C. Broderick, M. H. Godfrey, and B. J. Godley, *Global Change Biol.* **13**, 923-932 (2007).
- 32) A. L. Perry, P. J. Low, J. R. Ellis, and J. D. Reynolds, *Science* **308**, 1912-1915 (2005).
- 33) H. O. Pörtner, and R. Knust, *Science* **315**, 95-97 (2007).
- 34) P. A. Biro, J. R. Post, and D. J. Booth, *PNAS* **104**, 9715-9719 (2007).
- 35) N. Ospina-Álvarez, and F. Piferrer, *PLoS One* **3**, e2837 (1-11) (2008).
- 36) C. A. Struëmann, D. O. Conover, G. M. Somoza, and L. A. Miranda, *J. Fish Biol.* **77**, 1818-1834 (2010).
- 37) L. A. Miranda, T. Chalde, M. Elisio, and C. A. Struëmann, *Gen. Comp. Endocrinol.* **192**, 45-54 (2013).
- 38) バイオロギング研究会編, バイオロギング—最新科学で解明する動物生態学 (WAKUWAKU ときめきサイエンスシリーズ), 日本京都通信社, 223 (2009).
- 39) R. Tanimoto, T. Hiraiwa, Y. Nakai, Y. Shindo, K. Oka, N. Hiroi, and A. Funahashi, *Sci. Rep.*, doi:10.1038/srep22071 (2016).
- 40) S. Kiyonaka, T. Kajimoto, R. Sakaguchi, D. Shinmi, M. Omatsu-Kanbe, H. Matsuura, H. Imamura, T. Yoshizaki, I. Hamachi, T. Morii, and Y. Mori, *Nature Methods* **10**, 1232-1238 (2013).
- 41) G. Kucsko, P. C. Maurer, N. Y. Yao, M. Kubo, H. J. Noh, P. K. Lo, H. Park, and M. D. Lukin, *Nature* **500**, 54-58 (2013).