

タイトル：飼育条件下におけるタイマイの繁殖生態

ランニングタイトル：飼育タイマイの繁殖

小林真人,^{1,2*} 奥澤公一,³ 征矢野清,^{2,4} 與世田兼三⁵

¹ (独) 水産総合研究センター西海区水産研究所石垣支所, ² 長崎大学大学院生産科学研究科, ³ (独) 水産総合研究センター養殖研究所, ⁴ 長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター, ⁵ (独) 水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所

Reproductive ecology of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in captivity

MASATO KOBAYASHI,^{1, 2*} KOICHI OKUZAWA,³ KIYOSHI SOYANO⁴ AND KENZO YOSEDA⁵

¹ *Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Ishigaki, Okinawa 907-0451* ² *Graduate School of Science and Technology, Nagasaki University, Nagasaki, Nagasaki 852-8521,* ³ *National Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency, Minami-ise, Mie 516-0193,* ⁴ *Institute for East China Sea Research, Nagasaki University, Nagasaki, Nagasaki 851-2213,* ⁵ *National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan*

*Tel:81-980-88-2136. Fax:81-980-88-2138. Email:masakoba@affrc.go.jp

飼育条件下におけるタイマイの繁殖生態

小林真人（水研セ西海水研，長大院生産），奥澤公一（水研セ養殖研），征矢野清（長大海セ），與世田兼三（水研セ瀬水研）

要旨

飼育条件下でのタイマイの繁殖生態を明らかにするため，2006年から2009年にかけて交尾と産卵行動，産卵数，産卵回数，ふ化率を調査した。ビデオカメラで交尾や産卵行動を観察した結果，交尾時間は50～150分，交尾から初回産卵までの日数は 29.6 ± 3.4 日であった。産卵は雌4頭が合計16回行い，産卵数と産卵回数は， 135.9 ± 25.2 個と 3.5 ± 0.7 回であり，既報の野生タイマイの事例と比較して大差はなかった。ふ化率は野生個体よりも低かったが，ふ化仔ガメの直甲長と体重は野生個体とほぼ一致した。

キーワード：ウミガメ，交尾，産卵，飼育，タイマイ，繁殖

Reproductive ecology of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in captivity

MASATO KOBAYASHI, KOICHI OKUZAWA, KIYOSHI SOYANO AND Kenzo YOSEDA

In order to reveal the reproductive ecology of captive hawksbill caught from the wild, we investigated the mating and nesting behavior, clutch size, number of clutch and hatching rate from 2006 to 2009. We used a video camera system in order to determine the date and time of mating and nesting. Mean mating duration ranged from 50 to 150 minutes, and the period from mating to the 1st nesting was 29.6 ± 3.4 days. As for nesting, 4 females nested a total of 16 times between 2006 and 2009. Mean clutch size and number of clutches were 135.9 ± 25.2 eggs and 3.5 ± 0.7 clutches, respectively. These results closely correlated with data from wild populations. Hatching rate of captive eggs was markedly lower compared to wild eggs. However, the straight carapace length and body weight of hatchlings in captivity were comparable to the wild ones.

タイマイ *Eretmochelys imbricata* は、熱帯から亜熱帯の珊瑚礁域に生息しているウミガメで、海綿を主食としている。¹⁾ 本種は、古くから食用や工芸品の原料として利用されてきたが、乱獲などによって生息数は減少し、1968年に国際自然保護連合 (International Union for Conservation of Nature) の「絶滅のおそれのある種のレッドリスト (The IUCN Red List of Threatened Species)」に絶滅のおそれのある種 (Endangered species) として初めて記載され、1996年には絶滅危惧 I A 類 (Critically endangered) に再評価された。²⁾ このことから、タイマイを保護するために世界各地では漁獲規制などの対策が取り込まれる一方、より積極的な資源回復の施策として、仔ガメの放流による本種の資源回復の取り組みも行われてきた。³⁻⁵⁾ その効果はまだ十分に検証されていないが、アオウミガメ *Chelonia mydas* やケンプヒメウミガメ *Lepidochelys kempii* では成長した放流個体が天然海域で成熟して産卵した事例が報告され、^{6,7)} 放流効果が実証されている。日本における本種の分布は、太平洋側は伊豆半島以南、日本海側は能登半島以南であるが、産卵の北限は南西諸島である。⁸⁾ しかし、日本国内で年間に産卵する個体数は極めて少なく、⁹⁾ 本種を含むウミガメ類を保護するため、漁業調整規則等によってウミガメやその卵の捕獲は厳しく制限されている。

独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所石垣支所 (以下、当研究所と略す) では、絶滅の危機に瀕しているタイマイの資源を種苗放流によって回復させることを目指し、1999年から本種の増殖技術の開発に取り組んでいる。⁵⁾ 種苗放流を実施するためには、安定的に仔ガメを確保することが不可欠である。仔ガメを確保するため、野生個体が産卵した卵を採捕する方法や成熟した野生個体を捕獲して飼育条件下で産卵させる方法などが行われている。^{7,12-14)} しかし、日本で産卵する本種の数是非常に少なく、成熟個体や卵を採捕することは、野生個体の生息数に悪影響を与えることが懸念された。そこで、当研究所では八重山諸島周辺海域に比較的多く生息している未熟な野生個体を捕獲

し、これらを飼育条件下で養成して成熟させ、それらを親ガメとして使用することとした。1999年から2002年に沖縄海区漁業調整委員会の許可を受けて、未熟な野生のタイマイ 25 個体を捕獲した。2004年には雌雄とも成熟がみられたので、成熟した雄 1 個体と雌 3 個体を用いて人工繁殖を試みたところ、雌 2 個体が雄との交尾に成功し、2 個体から合計 894 個の卵を得ることに成功した。

¹⁰⁾ 2006年には2004年に産卵した雌 2 個体が再び成熟して産卵し、飼育条件下における本種の交尾から産卵に至る一連の行動を観察でき、¹¹⁾ 飼育条件下で人工繁殖が可能であることが明らかとなった。しかし、Kobayashi *et al.*¹¹⁾ の報告では、飼育条件下で養成された個体の交尾や産卵生態と野生個体との相違については言及されていない。

飼育条件下でのウミガメ類の産卵に関する研究では、アオウミガメやケンプヒメウミガメにおいて産卵数やふ化率が野生個体と異なる事例が報告されている。^{12,14,15)} 一方、本種では、野生個体の産卵調査は世界各地で行われているが、^{1, 16-25)} 飼育条件下における本種の産卵に関しては、当研究所での事例以外に報告されていないのが現状である。^{10,11)} また、交尾に関しても、Márquez¹⁾ が野生個体の事例を取りまとめ、数時間のマウント行動が観察されたという報告しかなく、飼育条件下では Kobayashi *et al.*¹¹⁾ の報告以外は公表されていない。

安定的に仔ガメを確保するためには、本種の交尾や産卵などの繁殖生態を解明することは重要である。本論文において著者らは、2006年から2009年にかけて当研究所で実施したタイマイの人工繁殖から明らかになった、交尾時間、産卵数、産卵回数、産卵間隔およびふ化について報告するとともに、これまで報告されている野生タイマイの繁殖生態と比較した。ここで得られた知見は、野外調査では観察できない生態学的な情報を補完する上でも極めて重要である。

試料および方法

供試個体 沖縄海区漁業調整委員会の許可を受けて 1999 年から 2002 年にかけて八重山諸島周辺海域で未熟な野生タイマイ 25 頭（雌 11 頭，雄 14 頭）を捕獲した。捕獲した個体は直ちに当研究所へ搬入し，60～400 kL 水槽に収容した。搬入時の雌雄の平均直甲長（± 標準偏差）と平均体重（± 標準偏差）は，それぞれ 56.0 ± 10.4 cm と 53.0 ± 10.2 cm， 23.6 ± 14.5 kg と 17.4 ± 11 kg であった。供試個体には外部標識（ジャンボタグ，特定非営利活動法人日本ウミガメ協議会製）と内部標識（ID-100A，サージミヤワキ(株)製）を装着して個体識別を行った。本研究で使用した供試個体は，上述した個体の中から次に述べる方法で選別した。雄は，前年の 4～5 月の交尾期に交尾行動を示した個体を使用した。なお，本研究における交尾行動とは，Márquez¹⁾ の報告に準じ，雄が雌の背中に乗って前後の鰭で雌を掴み，尻尾を曲げてペニスを挿入しようとする行動と定義した。雌は，携帯用の超音波診断装置（180PLUS Ultrasound System，(株)ソノサイト・ジャパン製）を用いて腹腔内を観察し，各年の交尾期前の 1～3 月に卵胞（卵巣内にある排卵前の卵子を含むほぼ球形の細胞の集合体，vitellogenic follicle）が観察された個体のみを試験に供した。上述の超音波診断装置はモニターが付属した本体と超音波を送受信するプローブで構成されており，この装置を用いた観察は次のように行った。産卵期には，水槽から取り揚げた雌を淡水が満たされた浅い水槽に収容し，水中で後鰭の付け根から腹腔に向けてプローブを当てて観察した。産卵期以外は，取り揚げた雌を緩衝材の上に仰向けにし，後鰭の付け根に超音波診断用のゲル（高粘性トワゲル，東和テクノス(株)製）を塗布し，その上からプローブを当てて観察した。プローブから得られたデータはモニター上にエコー画像として表示され，卵胞は白色の円形の像として識別でき，またその直径を内蔵されている電子測定機能によって画面上で測

定することも可能である (Fig. 1)。なお、この装置では直径 1.0 cm 未満の卵胞は識別できなかった。供試個体の直甲長と体重は、1~2 カ月間隔で測定した。直甲長はノギス (MA1270BLUE, Haglöf Inc. 製) で 1 mm 単位まで、体重は台ばかり (DS-100 型, 大和製衡(株)製) で 0.1 kg 単位まで、それぞれ計測した。本研究では各年の 1 月に測定したデータをその年の供試個体の大きさとした。

親ガメ養成 供試個体の養成方法は、與世田, 清水⁵⁾ と Kobayashi *et al.*¹¹⁾ に準じた。本研究における養成方法の概要を Table 1 に示した。飼育水槽は、人工海浜付き閉鎖循環型 250 kL (10 × 10 × 2.5 m) コンクリート製水槽 1 基 (Fig. 2), 200 kL (10 × 10 × 2.0 m) コンクリート製水槽 1~2 基および 110 kL (12 × 8 × 1.2 m) コンクリート製水槽 2~4 基を使用した (以下, 250 kL 水槽, 200 kL 水槽, 110 kL 水槽と略す)。250 kL 水槽に付属する人工海浜の大きさは、長さが 13 m, 幅が 4.7 m, 面積が 61.1 m² であった。また、砂は当研究所の敷地内に堆積した地先海岸由来の砂を使用し、砂の層は 1 m とした (Fig. 2)。

飼育水は砂ろ過海水を用いた。水温は 200 kL 水槽および 110 kL 水槽では自然条件としたが、250 kL 水槽では収容した雌の成熟を促進させることを目的とし、11~3 月の間の最低水温を 25~26°C に維持した。光周期は自然条件とした。石垣島の日の出と日の入り時間から算出した試験期間中の明期は 10.6~13.6 時間であった。餌料はカタクチイワシ *Engraulis japonicus* とマツイカ *Illex argentinus* を用いた。タイマイは水温 24°C 以下では摂餌量が減少することから、給餌量は水温 24°C 以上では供試個体の体重の 2%, 水温 24°C 未満では 1% とした。また、ビタミン類やカルシウムを補うため、総合ビタミン剤 (ヘルシーミックス-2, 大日本製薬(株)製) とカルシウム剤 (ナグラシ 0 号, コーラルインターナショナル(株)製) をそれぞれ給餌量の 2.5% を展着させた。給餌は 1 週間あたり 3~5 日とした。

Table 1

Fig. 2

交尾と産卵の観察 雌雄を同居飼育し、雌 1 個体が複数回の交尾をした場合、どの日時の交尾で実際に雄が射精して受精に成功したのかを特定することは極めて困難である。そこで、本研究では、原則として雌 1 個体と雄 1 個体を同居させて交尾行動を観察し、交尾した場合は雌雄を隔離し、後述する方法で交尾の成否を確認した。なお、2006 年は雌雄を隔離することができなかつたため、後述する方法で 24 時間交尾行動を観察した。

各年に供試した雌雄個体の直甲長と体重を Table 2 に示した。2006 年の交尾行動の観察は、2 台の超高感度ビデオカメラ (ICD-878, 池上通信機(株)製) で水槽側壁にある 2 つの観察窓から水槽内の行動を 24 時間撮影し、その映像データをデジタルレコーダー (AV-S7004W, (株)システム エイ・ブイ製) に記録した。2007~2009 年は、110 kL 水槽に雌雄を 1 頭ずつ収容し、1~2 台の赤外線付き水中ビデオカメラ (IR-6000, (株)ダイワインダストリ製) で水槽内の行動を撮影し、その映像をデジタルレコーダーに記録した。記録した映像データは、後日再生して、交尾の有無を確認し、交尾した場合には交尾日と時間を記録した。交尾の成否は、與世田、清水⁵⁾ の報告に従い、超音波診断装置によって雌の腹腔内を定期的に観察し、卵殻卵 (oviductal egg) の有無で判断した。すなわち、交尾成功は雌の腹腔内に卵殻卵を有する場合、交尾不成功は卵殻卵が観察されない場合とした。なお、本研究では、卵巣から排卵された卵子に卵白層 (albumen) と卵殻 (calcified egg shells) が形成された卵を卵殻卵 (Fig. 1 参照) と定義した。

Table 2

交尾の成功が確認された場合は、その雌を産卵場となる人工海浜が接続した 250 kL 水槽に移して、産卵行動を観察した。2006 年は 250 kL 水槽で交尾に成功したことから、そのまま観察を継続した。産卵行動の観察は、2 台の超高感度ビデオカメラ (ICD-878, 池上通信機(株)製) で人工海浜での行動を 24 時間撮影し、その映像をデジタルレコーダー (AV-S7004W, (株)システム エイ・

ブイ製) に記録した。映像データは、後日再生して産卵の有無を確認し、産卵日を特定した。また、産卵期間中は産卵前後の卵殻卵の有無を確認するため、超音波診断装置を用いて 1~2 週間の間隔で雌の腹腔内を観察した。なお、本研究では、産卵数 (clutch size) は雌 1 個体が 1 回に産卵した卵数、産卵間隔 (internesting interval) は産卵した翌日から起算して次回の産卵日の前日までの日数、産卵回数は雌 1 個体がある年の産卵期に産卵した回数とそれぞれ定義した。

卵管理とふ化 本研究では、供試個体が人工海浜に上陸して産卵巣を掘って産卵する場合と水槽内で卵を放出する場合は観察されたことから、前者を産卵 (nesting)、後者を水中放卵 (release) と定義した。人工海浜に産卵された卵は、原則として、全数掘り出して卵数を計数した。その後、光ファイバー照明装置 (KTX-100, (株)ケンコー製) を用いて卵に光を当て、透けて見える卵内の胚や血管の形成状態から卵の生死を判断した。掘り出した卵から死亡が確認された卵を除き、残りの卵をプラスチック容器 (直径 27 × 高さ 40 cm, TOS003, (株)トスロン製) に収容し、湿らせた人工海浜の砂で埋設した。卵管理時の温度を一定に保つため、恒温器 (内寸 60 × 58 × 62 cm, SSFR-116, (株)いすゞ製作所製) の中に卵を収容したプラスチック容器を設置した。しかし、恒温器が使用できなかった 2 例では、コンテナボックス (内寸 61 × 31 × 31 cm, サンボックス#75, 三甲(株)製) に淡水を満たしたウォーターバス式の恒温槽を用意し、その中にプラスチック容器を設置した。恒温器で管理する場合は、庫内温度を 29°C に維持し、庫内湿度は 100% 以上になるよう水道水を入れた容器を庫内に設置した。恒温槽で管理する場合は、水温を 29°C に維持し、湿度調整は行わず、砂の表面を 1 日数回霧吹きで湿らせた。なお、台風の最中に産卵した 1 事例においては、暴風雨のためビデオ観察でも産卵巣を特定できなかったため、人工海浜でそのままふ化まで卵管理した。人工海浜から卵を掘り出す時期は、掘り

出しや移動に伴うハンドリングの影響を避けるため、産卵から4～5週間後とした。ふ化仔ガメの直甲長はデジタルノギス（CD-20PM, (株)ミットヨ製）を用いて0.1 mm 単位まで、体重は台ばかり（HL-300WP-K, (株)エー・アンド・デイ製）を用いて1 g 単位まで計測した。

統計処理 産卵個体の直甲長および体重に対する産卵数との相関はピアソン相関係数検定を用い、交尾時間、産卵数および産卵回数とふ化率との相関はスピアマン順位相関係数検定を用い、いずれの場合も有意水準5%で検定した。また、産卵回次ごとの平均ふ化率、ふ化仔ガメの平均直甲長および平均体重の変動は、クラスカル・ワーリス検定を用い、有意水準5%で検定した。全ての検定は、表計算ソフト（エクセル 2002, マクロソフト(株)製）のアドインソフト STATCEL2（4Steps エクセル統計, (有)オーエムエス出版製）で行った。

結 果

交尾と産卵 Table 3 に各年に交尾に成功した雌雄個体の組み合わせと各個体の直甲長及び体重（各年の1月のデータ）、交尾日、交尾回数および交尾時間を示した。2006年は2個体（F-1, 2）、2007年は2個体（F-2, 4）および2009年は1個体（F-5）が交尾に成功し、産卵した。また、2008年に雌1個体（F-3）が交尾に成功して産卵したが、産卵期間中に死亡したため、この個体のデータは本研究では使用しなかった。

Table 3

交尾は、2006年は4月24日と5月3日に、2007年は5月17日と29日に、2009年は5月21日に観察された（Table 3）。交尾の平均時間（±標準偏差）は 90 ± 43.0 分（ $n = 5$ ）で、その範囲は50～150分であった。2006年は250 kL水槽で雄1個体（M-1）と雌2個体（F-1, F-2）を飼育し、雌2個体はいずれも交尾に成功した。その後、産卵期間中も引き続き雄と同居させたが、雌2個体はいずれも雄と1回ずつしか交尾しなかった。2007年以降は110 kL水槽で交尾に成功した後は、雄と隔離したことから交尾回数はいずれも1回であった。

各年の各雌個体の産卵の概要をTable 4に示した。2006～2009年に雌4個体が産卵し、F-2のみは2年連続で産卵したことから、合計5事例が観察された。産卵回数は合計16回、水中放卵の回数は合計6回であった。

Table 4

交尾から初回産卵までの平均日数（±標準偏差）は 29.6 ± 3.4 日（ $n = 5$ ）、その範囲は24～33日であった（Table 4）。初回産卵以降の平均産卵間隔（±標準偏差）は 20.9 ± 9.7 日間（ $n = 9$ ）、その範囲は15～46日間であった（Table 5）。他と比較して極端に長い46日間の産卵間隔は、2007年のF-4の3回目と4回目の産卵間隔であり、1例のみ観察された。この時の3回目から4回目の産卵までの期間、超音波診断装置による卵殻卵の観察を行ったところ、3回目の産卵後に形成された卵殻卵は13日後までは確認できたが、22日後に1度観察

Table 5

できなくなり、26日後に再び卵殻卵が確認され、46日後に産卵に至るという経過であった。

平均産卵数（±標準偏差）は 135.9 ± 25.2 個（ $n = 16$ ）で、その範囲は86～173個であった（Table 5）。産卵個体の直甲長および体重と産卵数との関係を Fig. 3 に示した。産卵個体の直甲長および体重と産卵数の間には有意な正の相関が認められた（直甲長； $r = 0.55, P < 0.05$ ，体重； $r = 0.71, P < 0.05$ ）。

Fig. 3

平均産卵回数（±標準偏差）は、水中放卵が観察された個体の事例を除いて算出したところ、 3.5 ± 0.7 回（ $n = 2$ ）で、その範囲は3～4回であった（Table 5）。また、産卵回数に対する産卵数はいずれの事例においても、初回産卵より2回目の方が多かった（Table 4, Fig. 4）。3回目以降は、個体によって、さらに産卵数が増加する場合と減少する場合に分かれた。

Fig. 4

本研究で観察された水中放卵には、2つのパターンがみられた。1つは、人工海浜に上陸するものの産卵には至らず、その後全ての卵殻卵が水槽内に放出され、しかもその水中放卵は産卵期間中に観察されるパターンで、3事例（Table 4, 2006年のF-1の3, 5回目, 2009年のF-5の3回目）が観察された。もう一つは、人工海浜に上陸することなく、長期間にわたって数個ずつ水槽内に放卵し、しかもその水中放卵は産卵終息期に観察されるパターンで、3事例（Table 4, 2006年のF-1の6回目とF-2の4回目, 2009年のF-5の5回目）が観察された。超音波診断装置を用いた腹腔内の観察結果では、前者の場合は水中放卵1～4日後には新たな卵殻卵の形成が確認されたが、後者の場合には新たな卵殻卵は観察されなかった。

ふ化 2006～2009年に合計2174個の卵が産卵され、合計495個体の仔ガメが得られた（Table 6）。全16回の産卵のうち、全くふ化しなかった事例が1回、残り15回の事例でふ化した仔ガメは1～83個体の範囲であった。全16回の平均ふ化率（±標準偏差）は $21.9 \pm 13.0\%$ ，その範囲は0.0～67.2%であった。交

Table 6

尾時間、産卵数および産卵回数とふ化率の相関を調べたが、有意ではなかった ($P > 0.05$)。また、産卵回数ごとの平均ふ化率 (\pm 標準偏差) は、1 回目では $17.7 \pm 28.1\%$ ($n = 5$)、2 回目が $23.8 \pm 25.4\%$ ($n = 5$)、3 回目が $33.0 \pm 28.0\%$ ($n = 3$)、4 回目では $19.1 \pm 18.5\%$ ($n = 3$) と、1 回目から 3 回目にかけて徐々に平均ふ化率は上昇し、4 回目で低下した。しかし、その変動に有意な差は認められなかった ($P > 0.05$)。

全ふ化仔ガメの平均直甲長 (\pm 標準偏差) は 37.5 ± 1.7 mm、平均体重 (\pm 標準偏差) は 12.9 ± 0.6 g であった。産卵回数ごとのふ化仔ガメの平均直甲長 (\pm 標準偏差) は、1 回目では 36.9 ± 2.5 mm ($n = 3$)、2 回目が 38.9 ± 2.7 mm ($n = 4$)、3 回目が 39.0 ± 0.5 mm ($n = 3$)、4 回目では 37.5 ± 1.7 mm ($n = 3$) と、1 回目よりも 2~3 回目の方が大きくなり、4 回目には再び小さくなった。また、産卵回数ごとのふ化仔ガメの平均体重 (\pm 標準偏差) も、1 回目では 12.4 ± 0.8 g ($n = 3$)、2 回目が 13.3 ± 1.6 g ($n = 4$)、3 回目が 13.6 ± 0.2 g ($n = 3$)、4 回目では 12.5 ± 1.2 g ($n = 3$) と直甲長と同様の変動を示した。しかし、いずれの変動にも有意な差は認められなかった ($P > 0.05$)。

考 察

交尾 本研究では、供試個体を個体識別し、交尾を雌雄 1 個体ずつの組み合わせとして 1 回の交尾に限定したことから、全ての雌個体の交尾や産卵の日時を特定することができた。その結果、平均交尾時間が 90.0 ± 43.0 分であること、交尾から初回産卵までの日数が 29.6 ± 3.4 日であることなどが明らかになった。Márquez は、¹⁾ 野生のタイマイでは雄が爪や尻尾を使って雌を押さえ込む状態を数時間続けると報告しているが、正確な時間は把握されていない。Wood and Wood は、¹²⁾ アオウミガメの雌 71 頭の飼育条件下における交尾と産卵行動を観察し、交尾後に雌が産卵した場合の平均交尾時間は 25.5 時間、産卵しなかった場合の平均交尾時間は 1.4 時間であったと報告している。また、Ulrich and Parkes は、¹³⁾ アオウミガメの雌 10 頭について交尾と産卵の観察を行い、交尾から初回産卵までの日数は 30~34 日にピークがあり、その範囲は 21~95 日であったと報告している。本研究では、交尾時間の範囲は 50~150 分と上述したアオウミガメよりも極めて短かったにもかかわらず、全個体が産卵した。また、交尾から初回産卵までの日数も 24~33 日とアオウミガメと比較して変動幅は小さかった。このことから、交尾時間や交尾から初回産卵までの日数は種によって差があると推察され、タイマイではアオウミガメよりも交尾時間は短いことが示唆された。

産卵 本研究では、2006~2009 年に雌 4 個体が交尾に成功し、合計 16 回の産卵が観察された。

野生のタイマイの平均産卵数は、セイシェル共和国クーザン島での観察事例では 163.3 ± 34.3 個 ($n = 127$)、¹⁶⁾ コスタリカ共和国 158 ± 29 個 ($n = 93$)、¹⁷⁾ サモア独立国ウポル島 149.6 ± 41.7 個 ($n = 23$)、¹⁸⁾ メキシコ合衆国ユカタン半島 149 個 ($n = 455$ 、以下「±標準偏差」を記していないデータは平均値のみ

を示す), ¹⁹⁾ キューバ列島 135.2 ± 0.7 個 ($n = 512$), ²⁰⁾ オーストラリア連邦キャンベル島 131.8 ± 22.9 個 ($n = 47$), ²¹⁾ マレーシアでは 105.3 ± 27.7 個 ($n = 5016$) ²²⁾ とそれぞれ報告されている。一方, 本研究の飼育個体の平均産卵数は 135.9 ± 25.2 個であり, 野生個体と大きな違いはなかった。また, 産卵個体の大きさと産卵数との関係は, 野生個体では直甲長が大きいほど産卵数は多くなる傾向が報告されている。^{21,26)} 飼育個体でも産卵個体の直甲長および体重と産卵数の間には正の相関が認められ, 野生個体の事例と一致していた。

野生のタイマイの平均産卵回数は, セイシェル共和国クーザン島での観察事例では 3.1 ± 1.7 回 ($n = 48$), ¹⁶⁾ マレーシア 2.7 回 ($n = 1161$), ²²⁾ メキシコ合衆国ユカタン半島では 2.4 回 ($n = 37$) ¹⁹⁾ とそれぞれ報告されている。また, Márquez¹⁾ がまとめた本種の主要な産卵地の平均産卵回数は 2.7 回であった。Wood and Wood は, ¹²⁾ 飼育条件下におけるアオウミガメの産卵回数は野生個体よりも 2~5 回も多いと報告している。しかし, 本研究の飼育個体の産卵回数は 3.5 ± 0.7 回と野生個体よりもわずかに多いものの, 大きな違いは認められなかった。

産卵数と産卵回数との関係を見ると, 本研究の飼育個体は初回産卵よりも 2 回目以降の産卵数が増加した。Limpus *et al.*²¹⁾ はオーストラリアにおける野生のタイマイの産卵調査において産卵回数が増加しても産卵数はほぼ一定であることを報告している。また, Wood¹⁶⁾ はセイシェル共和国における野生個体の調査結果から産卵回数が増えるとともに産卵数は減少する傾向があり, 5 回目からは急激に減少したと報告している。いずれの報告においても, 野生個体では産卵回数の増加に伴う産卵数の増加は認められていない。一方, 飼育条件下におけるアオウミガメでは, 初回産卵よりも 2 回目以降の方が産卵数は増加し, 2~3 回目以降は減少する傾向があることを報告されている。¹⁴⁾ これらのことから, 初回産卵よりもその後の産卵数が増加する傾向は, 飼育条件下のウミガメ類に

みられる特有な現象である可能性が高い。

野生のタイマイの平均産卵間隔は、キューバ列島での観察事例では 19.5 ± 1.6 日間 ($n = 4$) , ²⁰⁾ マレーシア 18.0 ± 7.1 日間 ($n = 1235$) , ²²⁾ メキシコ合衆国ユカタン半島 17.5 ± 2.4 日間 ($n = 27$) , ¹⁹⁾ コスタリカ共和国 16.4 ± 2.1 日間 ($n = 28$) , ¹⁷⁾ オーストラリア連邦キャンベル島 14.7 ± 1.0 日間 ($n = 27$) , ²¹⁾ セイシェル共和国クーザン島では 14.4 ± 1.1 日間 ($n = 82$) ¹⁶⁾ とそれぞれ報告されている。一方、本研究の飼育個体の産卵間隔は 20.9 ± 9.7 日間であり、野生個体の事例よりも長かった。しかし、本研究では 1 事例だけ 46 日間と最も長い産卵間隔があり、これは後述するように正常な産卵間隔ではない可能性があった。そこで、この 46 日間のデータを除いて計算すると産卵間隔は 17.8 ± 2.3 日間、その範囲は 15~21 日間となり、野生個体と同等の結果となった。Bjorndal *et al.*は、¹⁷⁾ カリブ海の野生のタイマイの産卵調査において産卵間隔が 29~49 日と長い事例を報告しているが、彼らはこの長期間の産卵間隔は 1 回の産卵間隔ではないと推論している。本研究でみられた 46 日という産卵間隔の場合は、産卵後に形成された卵殻卵が、途中で観察できなくなり、その後再び卵殻卵が観察されて 46 日後に産卵に至っている。前回の産卵から 46 日後に産卵するまでの間に産卵も水中放卵も確認されなかったため、途中で卵殻卵が観察できなくなった原因は明らかにできなかった。しかし、前回の産卵から 13~22 日後の間に卵殻卵が観察されなくなっていること、この時期はほかの産卵個体の事例から推測すると産卵予定にあたること、および産卵 28 日後に再び卵殻卵が観察されていることなどから、前回の産卵後に何らかの原因により産卵できず、卵殻卵が体内で吸収された可能性が高く、46 日間という産卵間隔は、2 回分の産卵間隔であると推察された。

飼育条件下では、餌、水温、光量や水深などの様々な環境要因が野生個体と異なっているが、飼育個体と野生個体の産卵数、産卵間隔および産卵回数には

大差はなかった。

本研究では、合計 6 回の水中放卵が観察され、これは産卵と水中放卵を合わせた 22 回のうちの約 27%に相当した。Beyneto and Delcroix は、²⁷⁾ 野生のタイマイやアオウミガメで水中放卵が観察されたことを報告しており、タイマイの事例では 20~25 分間に 100 個以上の水中放卵が観察されている。したがって、水中放卵は、飼育個体特有の現象ではないといえる。野生個体の水中放卵の頻度やその原因に関する報告はなく、Beyneto and Delcroix²⁷⁾ も水中放卵の原因までは特定していない。本研究では、産卵期間中の水中放卵では、放卵後に新たな卵殻卵が形成されていることから、何らかの原因で産卵できず時機を逸し、次の産卵に向けて新たな卵殻卵を形成する前に、不要となった卵殻卵を排出している現象と推測した。産卵の時機を逸する原因の一つとして、産卵場所の選択が考えられる。ウミガメの産卵に適した場所の条件として、自然の海浜では砂浜と陸上の海浜植物との境目が挙げられる。²⁸⁾ 実際に、沖縄県石垣島で 2007 年に調査したアカウミガメやアオウミガメの産卵巣は、砂浜と海浜植物の境目で多く観察された（小林真人、未発表）。一方、本研究で産卵場に供した人工海浜は、水槽から産卵場の奥まで傾斜がなく平坦であり、海浜植物もない。そのため、上陸したタイマイが産卵場所を特定することができないまま産卵予定日が経過し、結果的に水中放卵に至っているものと推察される。また、産卵終息期に観察された水中放卵では、人工海浜に上陸することもなく、長期間にわたって少量ずつ放卵した。この現象が起きる理由としては、水温の上昇や日照の短日化、雌タイマイ自身が卵形成や産卵を繰り返したことによって生じる内分泌系の変化などによって産卵が終了する時期に近づくと、卵殻卵を形成しても、体内の性ホルモン濃度の低下などにより、産卵のために上陸するという行動が起こらず、水中放卵したという可能性が考えられる。今後、安定的な卵を確保するためには水中放卵の原因を解明し、防止策を講ずる必要がある。

ふ化 2006～2009年に合計16回の産卵があり、そのうちの15回でふ化仔ガメが得られたが、ふ化率は $21.9 \pm 13.0\%$ と低く、その範囲は0.0～67.2%と大きく変動した。野生のタイマイの平均ふ化率は、メキシコ合衆国ユカタン半島での観察事例では87～92% ($n = 455$)、¹⁹⁾西インド諸島グアドループ島 $85.6 \pm 13.4\%$ ($n = 86$)、²⁵⁾サモア独立国ウポル島 $71.1 \pm 21.7\%$ ($n = 23$)、¹⁸⁾キューバ群島65.8～71.2% ($n = 390$)、²⁰⁾セイシェル共和国クーザン島では64.3% ($n = 256$)²³⁾とそれぞれ報告されており、本研究の飼育個体よりも明らかに高い。アオウミガメの場合は同じ方法で卵を管理しても、野生個体が産卵した卵の方が飼育個体のものよりもふ化率が高かったと報告されている。¹⁴⁾ また、ケンプヒメウミガメでは放流した仔ガメが天然海域で10年以上経過した後に産卵した卵のふ化率は、野生個体と比較して大差なかったが、放流せずに飼育条件下で成熟するまで養成した個体が産卵した卵のふ化率は、野生個体よりも低いとの報告がある。¹⁵⁾ これらのことから、飼育条件下で養成した雌が産卵した卵のふ化率が野生個体のものよりも低いという傾向は、養成したウミガメ類に共通した特性の一つである可能性が高い。その原因として、成熟するまでの餌料や環境条件が影響しているものと推察され、今後は親ガメの養成条件がふ化率に及ぼす影響を解明する必要がある。

本研究におけるふ化仔ガメの大きさは、平均直甲長 37.5 ± 1.7 mm、平均体重は 12.9 ± 0.6 gであった。一方、野生個体の場合、セイシェル共和国クーザン島の個体の体重は15.3～15.5 g ($n = 31$)、¹⁶⁾オーストラリアキャンベル島では平均直甲長 41.1 ± 0.1 mmおよび平均体重 14.3 ± 1.1 g ($n = 70$)、²¹⁾キューバ群島では平均直甲長 40.1 ± 0.5 mm ($n = 500$)、²⁰⁾サモア独立国ウポル島では平均直甲長 39.6 ± 0.1 mmおよび平均体重 12.7 ± 0.5 g ($n = 23$)、¹⁸⁾マレーシアでは平均直甲長 37.4 ± 1.3 mmおよび平均体重 11.4 ± 0.9 g ($n = 186$)²²⁾であった。また、Márquez¹⁾が取りまとめた世界の主要な産卵地での本種のふ化仔ガメの大きさの

範囲は、直甲長が 38～46 mm、体重が 8.0～17.9 g と地域によってばらつきがみられた。これら野生個体のデータと比較すると、飼育個体の大きさは野生個体の地域間の差の範囲内に収まっている。

本研究の結果、飼育条件下におけるタイマイの交尾時間および交尾から初回産卵に至るまでの日数など、野外調査では得にくい貴重な交尾生態に関する知見を明らかにすることができた。また、産卵生態に関しては、飼育個体の産卵数、産卵間隔、産卵回数は野生個体のものと差はなく、飼育条件下であっても野生個体の産卵生態と比較して大きな違いは認められなかった。さらに、ふ化仔ガメの直甲長や体重も野生個体の事例と比較して差がなかった。このことは絶滅に瀕しているタイマイの保護増殖に人工繁殖が活用できる可能性を示している。一方、水中放卵は野生個体でも報告はあるものの、飼育条件下ではしばしば観察された。また、ふ化率は野生個体の事例と比較すると著しく低く、飼育条件下で養成した他のウミガメ類に共通して観察された。安定的に仔ガメを確保するためには、今後はこれらの原因究明と対策が急務である。

謝 辞

研究を行うにあたり、独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所石垣支所の職員各位には暖かい激励と有益なご意見をいただき、深く感謝申し上げます。

文 献

- 1) Márquez MR. FAO species catalogue, Vol.11 sea turtles of the world. An Annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date. FAO, Rome, 1990.
- 2) Meylan AB, Donnelly M. Status justification for listing the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) as critically endangered on the 1996 IUCN red list of threatened animals. *Chelonian Conserv. Biol.* 1999; **3**: 200-224.
- 3) Sato F, Madriasau BB. Preliminary report on natural reproduction of hawksbill sea turtle in Palau. *Marine Turtle Newsletter.* 2001; **55**: 12-14
- 4) National Marine Fisheries Service and U.S. Fish and Wildlife Service. Recovery plan for U.S. Pacific populations of the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*). National Marine Fisheries Service, Maryland. 1998.
- 5) 與世田兼三, 清水智仁. 希少種であるウミガメ類の産卵, ふ化管理および放流技術の開発. 日水誌 2006; **72**: 476-479.
- 6) Bell CD, Parsons J. Cayman turtle farm head-starting project yields tangible success. *Marine Turtle Newsletter.* 2002; **98**: 5-6.
- 7) Fontaine C, Shaver DJ. Head-starting the Kemp's ridley sea turtle, *Lepidochelys kempii*, at the NMFS Galveston laboratory, 1978-1992: a review. *Chelonian Conserv. Biol.* 2005; **4**: 838-845
- 8) Uchida I, Nishiwaki M. Sea turtles in the waters adjacent to Japan. In: Bjorndal K (ed). *Biology and Conservation of Sea Turtles*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.. 1982; 317-319.
- 9) Kamezaki N. The nesting sites of sea turtles in the Ryukyu Archipelago and Taiwan. *Current Herpetology in East Asia.* 1989: 342-348.
- 10) Shimizu T, Asami K, Yamamoto K, Dan S, Yoseda K. Successful spontaneous

nesting of the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) at Yaeyama station, National Center for Stock Enhancement, Japan. Proc. 2nd Int. Symp. SEASTAR2000 and Asian Bio-logging Science, Kyoto University, Kyoto, 2005; 69-74.

- 11) Kobayashi M, Shimizu T, Yoseda K. Mating and nesting behavior of hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) in captivity. Proc. 3rd Int. Symp. SEASTAR2000 and Asian Bio-logging Science, Kyoto University, Kyoto, 2006; 13-15.
- 12) Wood JR, Wood FE, Reproductive biology of captive green sea turtles *Chelonia mydas*. *Amer. Zool.* 1980; **20**: 499-505.
- 13) Ulrich GF, Parkes AS. The green sea turtle (*Chelonia mydas*): further observations on breeding in captivity. *J. Zool.* 1978; **185**: 237-251.
- 14) Simon MH, Ulrich GF, Parkes AS. The green sea turtle (*Chelonia mydas*): mating, nesting, and hatching on a farm. *J. Zool.* 1975; **177**: 411-423.
- 15) Shaver DJ, Wibbels T. Head-starting the Kemp's ridley sea turtle. In: Plotkin PT (ed). *Biology and conservation of ridley sea turtles*. The Johns Hopkins University Press, Maryland. 2007; 297-323.
- 16) Wood VE. Breeding success of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* at Cousin Island, Seychelles and the implications for their conservation. *Biol. Conserv.* 1986; **37**: 321-332.
- 17) Bjorndal KA, Carr A, Meylan AB, Mortimer JA. Reproductive biology of the hawksbill *Eretmochelys imbricata* at Tortuguero, Costa Rica, with notes on the ecology of the species in the Caribbean. *Biol. Conserv.* 1985; **34**: 353-368.
- 18) Witzell WN, Banner AC. The hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Western Samoa. *Bull. Mar. Sci.* 1980; **30**: 571-579.
- 19) Xavier R, Barata A, Cortez PL, Queiroz N, Cuevas E. Hawksbill turtle

- (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus 1766) and green turtle (*Chelonia mydas* Linnaeus 1754) nesting activity (2002-2004) at El Cuyo beach, Mexico. *Amphibia Reptilia*. 2006; **27**: 539-547.
- 20) Moncada F, Carrillo E, Saenz A, Nodarse G. Reproduction and nesting of the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in the Cuban Archipelago. *Chelonian Conserv. Biol.* 1999; **3**: 257-263.
 - 21) Limpus CJ, Miller JD, Baker V, McLachlan E. The hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata* (L.), in north-eastern Australia: the Campbell Island rookery. *Aust. Wildl. Res.* 1983; **10**: 185-197.
 - 22) Pilcher NJ, Ali L. Reproductive biology of the hawksbill turtles, *Eretmochelys imbricata*, in Sabah Malaysia. *Chelonian Conserv. Biol.* 1999; **3**: 330-336.
 - 23) Hitchins PM, Bourquin O, Hitchins S. Nesting success of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) on Cousine Island, Seychelles. *J. Zool.* 2004; **264**: 383-389.
 - 24) Rérez-Castañeda R, Salum-Fares A, Defeo O. Reproductive pattern of the hawksbill turtle *Eretmochelys imbricata* in sandy beaches of Yucatan Peninsula. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2007; **87**: 815-824.
 - 25) Kamel SJ, Delcroix E. Nesting ecology of the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, in Guadeloupe, French West Indies from 2000-07. *J. Herpetol.* 2009; **43**: 367-376.
 - 26) Witzell WN. Variation of size maturity of female hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*), with speculations on life-history tactics relative to proper stock management. *Japanese Journal of Herpetology*. 1985; **11**: 46-51.
 - 27) Beyneto S, Delcroix E. Underwater oviposition by a hawksbill turtle in Guadeloupe, French West Indies. *Marine Turtle Newsletter*. 2005; **107**: 14.

28) ウミガメ保護ハンドブック. 特定非営利活動法人日本ウミガメ協議会, 大阪. 2007.

図説明

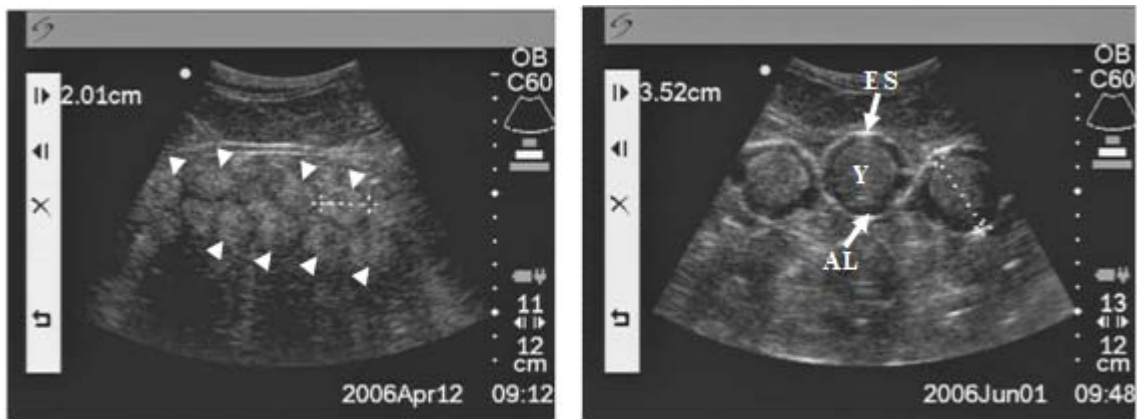


Fig. 1 Echo images of vitellogenic follicles (left) and oviductal eggs (right) detected by the 180PLUS Ultrasound System. Vitellogenic follicles were identified from the echogenic yolk (arrowheads). Oviductal eggs were identified from the echogenic yolk (Y), anechoic layer (albumen, AL) and echogenic ring (calcified egg shells, ES).



Fig. 2 Photographs of the 250 kL rearing tank (left) and the artificial sandy beach (right). A black arrow shows directions from the 250 kL rearing tank to the artificial sandy beach. The tank and the beach are connected by a gradual slope under the rearing water level so that the female turtles can come up onto the beach for nesting.

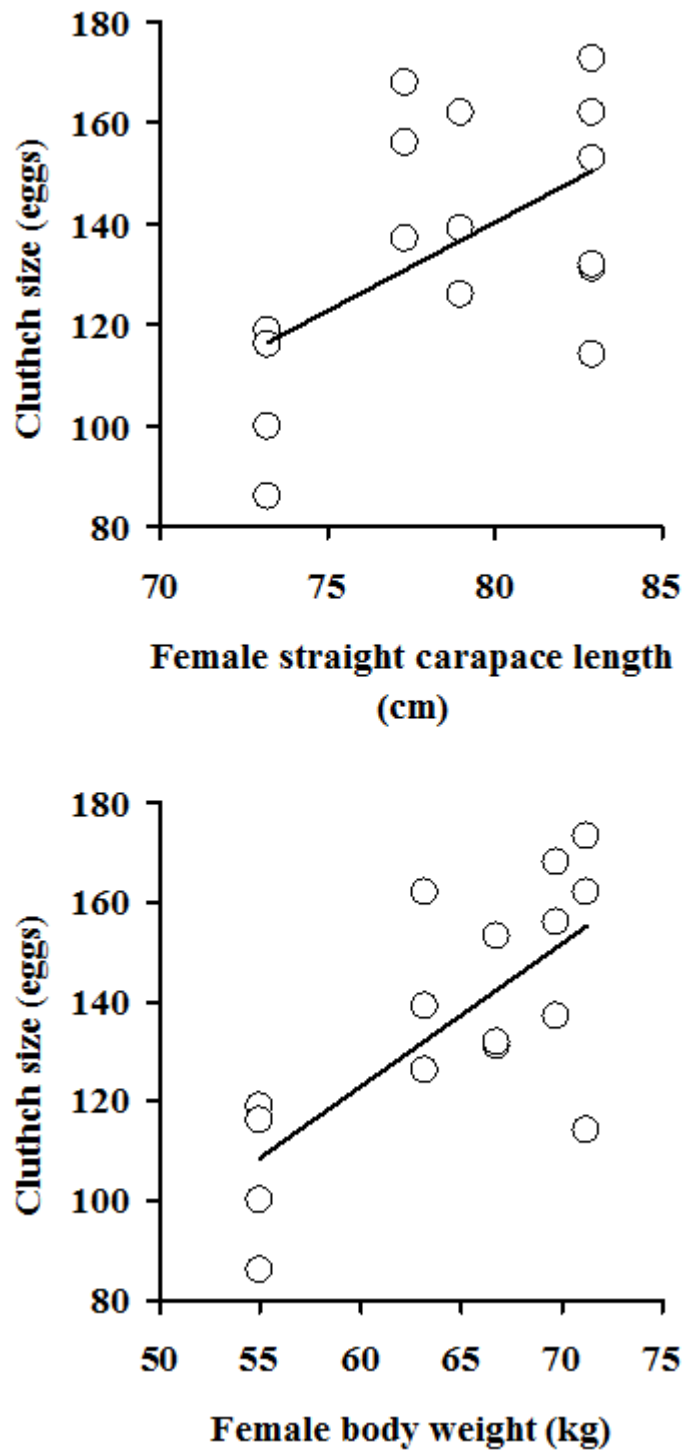


Fig. 3 Relationships between female straight carapace length (upper) and body weight (lower) and clutch size of the hawksbill turtle in captivity. Nesting behaviors ($n = 16$, see Table 4) were observed in the breeding seasons from 2006 to 2009.

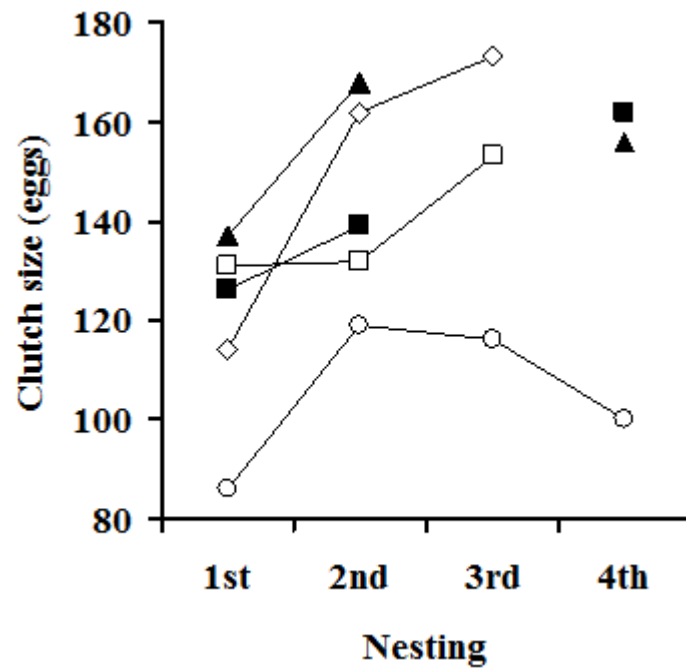


Fig. 4 Relationship between the number of nesting and clutch size of each captive female hawksbill turtle. The data were collected during the breeding seasons from 2006 to 2009. Different symbols indicate different females which laid eggs.

Table 1 Summary of rearing methods for hawksbill turtles

Rearing tank	Concrete tanks of volumes of 250 kL ^{*1} , 200 kL and 110 kL
Sea water	Sand filtered sea water
Water exchange rate	250 kL tank; 20-50%/day, 200 kL and 110 kL tanks; 100-200%/day
Sea water temperature	Natural condition ^{*2}
Photoperiod	Natural condition ^{*3}
Feed	Anchovy and squid, quantity of 1-2% of turtle body weight
Supplement	Vitamins and calcium powder, quantity of 2.5 % of feed weight
Feeding frequency	3-5 times per week

^{*1} 250 kL tank was connected with an artificial sandy beach and recirculating system.

^{*2} 250 kL tank was kept at 25-26 °C from November to March.

^{*3} Light periods ranged from 10.6 to 13.6 hours during the experimental periods.

Table 2 Mating combinations of female and male hawksbill turtles from 2006 to 2009 in captivity

Year	Female			Male		
	Ind.	Straight carapace length (cm)	Body weight (kg)	Ind.	Straight carapace length (cm)	Body weight (kg)
2006	F-1-3 (<i>n</i> = 3)	76.6 ± 6.7	63.1 ± 12.8	M-1 (<i>n</i> = 1)	82.6	75.2
2007	F-2,4 (<i>n</i> = 2)	78.1 ± 6.9	60.9 ± 8.3	M-1-5 (<i>n</i> = 5)	75.1 ± 4.4	57.0 ± 12.6
2008	F-2,3,5 (<i>n</i> = 3)	76.7 ± 6.6	58.7 ± 10.2	M-1-5 (<i>n</i> = 5)	75.1 ± 4.1	56.2 ± 10.7
2009	F-2,4,5 (<i>n</i> = 3)	78.2 ± 4.6	62.6 ± 6.1	M-1-5 (<i>n</i> = 5)	75.5 ± 3.9	55.2 ± 10.3
Mean		77.3 ± 5.2	61.4 ± 8.5		75.7 ± 4.1	57.3 ± 11.1

Values of straight carapace length and body weight are expressed as average ± standard deviations for January of each year.

Table 3 Summary of mating of captive hawksbill turtles from 2006 to 2009

Year	Combinations of female and male						Mating		
	Female			Male			Date	No. of times	Duration (minutes)
	Ind.	Straight carapace length (cm)	Body weight (kg)	Ind.	Straight carapace length (cm)	Body weight (kg)			
2006	F-1	77.3	69.7	M-1	82.6	75.2	4/24	1	70
	F-2	82.9	71.2	M-1	82.6	75.2	5/3	1	120
2007	F-2	82.9	66.8	M-1	82.8	77.2	5/29	1	60
	F-4	73.2	55.0	M-2	73.2	46.0	5/17	1	50
2009	F-5	79.0	63.2	M-2	74.2	45.8	5/21	1	150

Values of straight carapace length and body weight shown in the table are for the measurements in January of each year.

Table 4 Summary of egg laying by captive female hawksbill turtles during the breeding season from 2006 to 2009

Year	Ind.	1st			2nd			3rd			4th			5th			6th		
		Days after mating	No. of eggs	Status ^{*1}	Day after 1st	No. of eggs	Status ^{*1}	Days after 2nd	No. of eggs	Status ^{*1}	Days after 3rd	No. of eggs	Status ^{*1}	Days after 4th	No. of eggs	Status ^{*1}	Days after 5th	No. of eggs	Status ^{*1}
2006	F-1	31	137	Nesting	15	168	Nesting	21	Unknown	Release	14	156	Nesting	21	Unknown	Release	^{*2}	Unknown	Release
	F-2	33	114	Nesting	18	162	Nesting	18	173	Nesting	^{*2}	Unknown	Release						
2007	F-2	24	131	Nesting	21	132	Nesting	21	153	Nesting									
	F-4	30	86	Nesting	15	119	Nesting	17	116	Nesting	46	100	Nesting						
2009	F-5	30	126	Nesting	17	139	Nesting	23	Unknown	Release	14	162	Nesting	^{*2}	Unknown	Release			
Mean		29.6	118.8		17.2	144.0		18.7	147.3		24.7	139.3							

Mean values were calculated using only data of nesting.

^{*1} Nesting and release mean that female laid eggs on the artificial beach connected with rearing tank and female released eggs in the rearing tank, respectively.

^{*2} The release date could not be specified.

Table 5 Summary of nesting of captive female hawksbill turtles from 2006 to 2009 during the breeding season

	<i>n</i>	Mean \pm SD	Range
Clutch size (eggs)	16	135.9 \pm 25.2	86-173
Number of clutches per female *	2	3.5 \pm 0.7	3-4
Interesting interval (days)	9	20.9 \pm 9.7	15-46

* Data of females which released eggs in the rearing tank (see Table 4) were not included.

Table 6 Summary of hatching of the hawksbill turtle from 2006 to 2009

Year	Female	Total eggs	Hatchlings		Hatching rate		Hatchling size	
			Total	Range	Mean (%)	Range (%)	Mean Straight carapace length (mm)	Mean Body weight (g)
2006	F-1	461	71	15-38	15.5 ± 8.0	8.9-24.4	39.1 ± 0.3	13.5 ± 0.1
	F-2	449	126	0-78	24.9 ± 22.9	0.0-45.1	38.9 ± 0.5	13.6 ± 0.1
2007	F-2	416	172	3-83	40.8 ± 34.1	2.3-67.2	38.6 ± 1.2	13.2 ± 0.9
	F-4	421	97	1-78	21.2 ± 30.2	0.9-65.5	36.1 ± 0.2	12.0 ± 1.2
2009	F-5	427	29	5-18	6.9 ± 5.3	3.0-12.9	36.1 ± 1.9	12.3 ± 1.2
Mean					21.9 ± 13.0		37.5 ± 1.7	12.9 ± 0.6