

2019～2020 年度

瀬戸内海の環境保全・創造に係る
研究委託事業

栄養塩類の働きを踏まえた高次生態系までの統合
シミュレーションモデル構築のための課題整理

瀬戸内海環境保全知事・市長会議

1 研究背景及び目的

瀬戸内海の水質改善と逆行する形で、水産資源の漁獲量は減少している。その要因として、栄養塩濃度の減少が懸念されているが、栄養塩濃度と水産資源量の関係は明らかになっていない。そこで、本事業では、栄養塩濃度と水産資源量の関係性の解明を図り、ひいては「豊かな瀬戸内海」の実現に資することを目的とし、栄養塩の働きを踏まえた高次生態系までの統合シミュレーションモデル（以下、統合モデルと呼ぶ）構築のための課題整理を実施する。

2 研究内容、実施方法

現状、類似の統合モデルが存在しないことから、モデル構築に向けた勉強会を総合的な沿岸生態系研究検討会として実施する。勉強会（WG）では、沿岸海域における生態系モデルの研究者だけではなく、沿岸生態系、水産資源解析、陸水域など関連する分野の研究者も招聘し、意見交換を行い、統合モデル構築の可能性について検討を行う。

3 高次生態系モデル課題整理勉強会の開催

今年度は、2回の勉強会（WG）を開催し、4名の専門家を招聘し、ご講演いただくと共に意見交換を実施した。その他の会議を含めた今年度の活動は、以下の通りである。

- | | |
|-------|--|
| 09/08 | 課題整理検討委員会（神戸） |
| 11/16 | 第1回勉強会（WG）（神戸/web）
知事・市長会議との第1回意見交換 WG
1 「日本周辺における仔稚魚期の食性研究の現状と課題」
岡崎雄二 主任研究員（国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産資源研究所塩釜庁舎）
2 「瀬戸内海におけるメソ動物プランクトン研究の現状と課題」
田所和明 主幹研究員（国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産資源研究所塩釜庁舎） |
| 11/30 | 第2回勉強会（WG）（神戸/web）
知事・市長会議との第2回意見交換 WG
3 「瀬戸内海における魚類の初期生残過程の研究の現状と課題」
米田道夫 主任研究員（国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産技術研究所）
4 「高次生態系モデルの現状とブレークスルーへの課題」
伊藤進一 教授（東京大学大気海洋研究所） |
| 01/26 | 知事・市長会議委託研究に係る打合せ（神戸/web） |
| 02/01 | 知事・市長会議との第3回意見交換 WG（神戸/web） |

4 得られた知見等（研究の成果、今後の方向性）

昨年度は、栄養塩濃度と水産資源の関連性について、世界のさまざまな沿岸域や湖沼での観測データをもとにした研究から、栄養塩濃度と漁獲量の間には大まかな正の相関

関係が認められるが、同程度の栄養塩環境においても資源量には最大で千倍程度の変動幅があり（e.g. Nixon 1982, Downing et al. 1990）、単純に栄養塩濃度から漁獲量を推定する場合には非常に大きな不確実性を含んでいることが示された。また、栄養塩濃度が増加し、ボトムアップ効果により植物量と基礎生産量が増加したとしても、それが魚類の餌料として重要な動物プランクトンの変動には繋がらず、魚類資源量の増加には繋がらない事例があることが示された（McQueen et al. 1989）。

これらから、本事業の背景にある栄養塩変動が水産資源変動とリンクしている可能性は示唆されるが、この大きな変動幅の要因やボトムアップ効果がどの程度魚類の餌料環境変化に繋がっているのかを解き明かさない限り、行政や漁民が求める精度の漁業変動予測は難しいこと明らかとなった。また、瀬戸内における水産資源変動とその要因に関する研究からは、カタクチイワシの経年変動には、漁業の影響よりも環境の影響の方が大きいことや、資源変動に大きな影響を及ぼすとされる初期生残過程については未解明な部分が多いことが示された。特に、初期生残過程には水温や魚類仔稚魚の餌料であるメソ動物プランクトンとの関連性が重要である可能性が高いが（e.g. 高橋 2001, Zenitani et al. 2009, 2011）、未だ知見が十分とは言えないことが示された（河野ら私信）。低次生態系から高次生態系までを含む世界の様々なタイプが異なる統合（End-to-End）モデルを用いた研究のレビュー（Ito et al. 2018）からは、統合モデルには以下のような問題点があることが明らかとなった。BGC（生物地球化学モデル）モデルと IBM（個体群動態モデル）モデルを組み合わせた統合モデルでは、定性的な再現性は高いが定量性が低いこと（e.g. Rose et al. 2015）。Atlantis（Fulton 2014）のような極めて複雑な統合モデルでは、数多くの不確実性の高い生理パラメータを内在するため、原理的にシミュレーション結果の不確実性が高いこと。また、陸水域（琵琶湖）での複雑さが異なる統合モデルを用いた研究からは、栄養塩負荷の変動に対するシミュレーション結果が、モデル中の生態系構造や生理パラメータの違いにより大きく異なり、シミュレーション結果の不確実性が高いことが示された（佐藤・早川 2019）。

そして、瀬戸内海における食物網モデル（Ecopath with Ecosim モデル）を用いた研究（亘 2015）やカタクチイワシ仔魚期 IBM による研究（Zenitani et al. 2012）からは、高次生態系の再現性は高いが、物理・栄養塩・低次生産過程が適切に導入されていないという問題点が示唆された（亘ら私信）。

今年度は、以上のような問題の解決に向けて、2 回の勉強会（WG）を開催し 4 名の専門家を招聘（コロナ対策のためにリモート会議も実施）し、ご講演いただくと共に意見交換を実施した。伊藤氏からは、BGC モデルと IBM モデルを組み合わせた統合モデルを用いた研究事例として、北太平洋を囲む 8 海域において、過去約 50 年間の気候変動（水温や物理場）に伴う低次生態系（栄養塩 3 種・植物プランクトン 2 種・動物プランクトン 3 種）と高次生態系（ニシン）の応答を推定した研究（Ito et al. 2015）が紹介された。海域により気候変動への応答は異なるが、基本的には寒冷期にニシンの餌であるメソ動物プランクトンが増加し、ニシンの成長が好転することが示唆された（図 1）。

しかし、50 年間に 5 回生じたニシンの大規模変動の際には、餌密度の変化が直接影響していたものは僅か 25%にとどまっていた。このことから、高次生態系の大規模変動は低次生態系の変動と必ずしもリンクしていないことを示唆している。

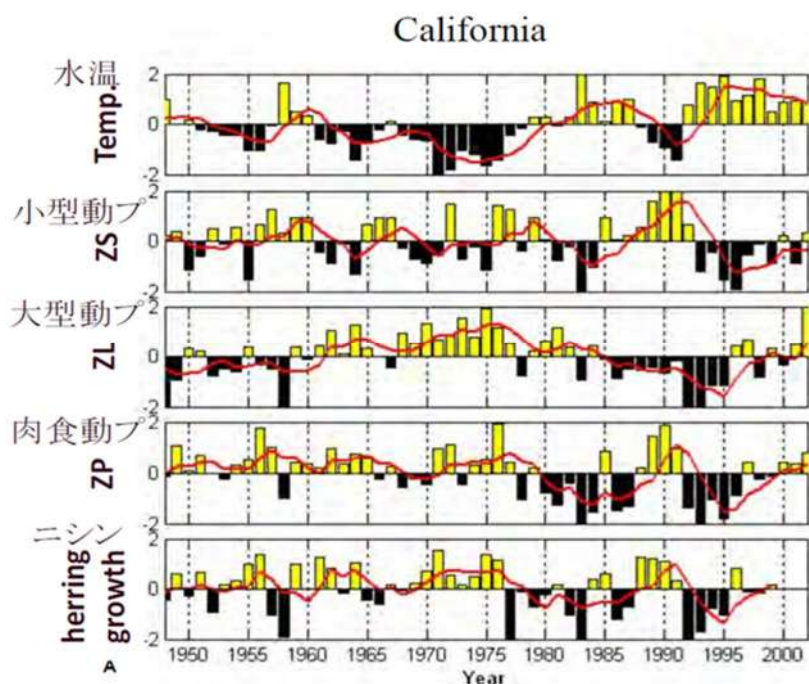


図1 カリフォルニア沖における水温と動物プランクトン3群とニシン5歳魚の成長率の経年変動
(Ito et al., 2015 を改変、数値は平年値からの偏差として表記)

統合モデルの問題点としては、低次生態系と高次生態系を繋ぐ鍵種である動物プランクトンについて、モデル中で簡素に表現されていることと、シミュレーション結果を検証するための観測データが他の生物項目に比べて不足していることが指摘された (Ito et al. 2010, 2015)。その背景としては、動物プランクトンについては、生物地球化学分野と水産学分野の境界領域に位置しており、両分野において知見が不足しているためと考えられている (図2)。

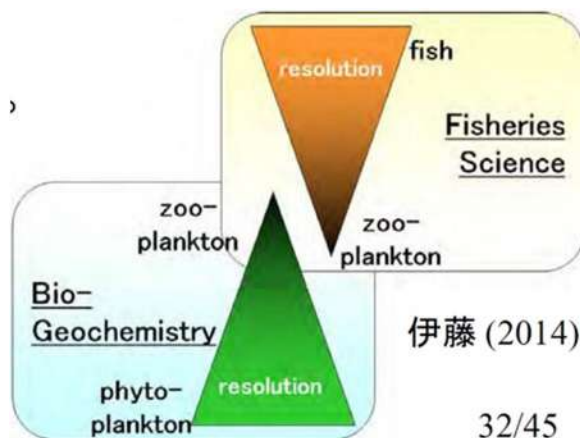


図2 生物地球化学分野と水産学分野の知見の概略図 (伊藤 2014)

世界の様々な BGC モデルを相互比較する研究 (Hashioka et al. 2013) からは、植物プランクトンの時空間変動が適切に再現されていたとしても、それらへの動物プランクトンの関わり方が、モデル内部での動物プランクトン表現法の違いに起因し、モデル毎に大きく異なることが示された。これを受けて、BGC モデルの動物プランクトン表現法の改良が期待されているが、海域や優占する生物群集により適切な表現法が異なることが予想され、更なる観測や実験による知見の集積が必要とされている。

先に紹介した BGC モデルと IBM を組み合わせた統合モデルでは、IBM の計算コストが増大するので多魚類間の相互作用を取り扱うことが難しいという問題点がある。そのため、BGC モデルを複雑な多魚種間相互作用に特化した食物網モデルと組み合わせる方が現実的であると考えられる。

つまり、BGC モデルを用いて、水温・流動場・栄養塩供給量などの環境変動に対する植物プランクトンや動物プランクトンの応答をシミュレートし、それらを食物網モデルに外力として与えることにより、魚種間の相互作用を考慮した生態系全体への影響評価が可能となる。このような食物網構造のシミュレーション結果は、アミノ酸安定同位体比を用いた角生物の栄養段階と餌起源の推定値を用いて検証されつつあり (e.g. Chikaraishi et al. 2009, Matsubayashi et al. 2020)、今後はこれらを測定できる分析化学者との連携が重要となるだろう。また、食物網モデルや IBM を適切に運用するためには、資源調査による現存量・胃内容物組成による食性・飼育実験による餌消費速度・各種生理パラメータなどの観測値が必要不可欠であり (伊藤私信, 亘私信)、研究分野の枠を超えた魚類・水産資源研究者らとの連携も重要である。

魚類の初期生残過程についての米田氏の講演では、有名な 3 つの初期生残仮説が紹介された。1 つ目はマッチミスマッチ仮説と呼ばれ、仔魚と餌の出現タイミングのミスマッチや量的なミスマッチが生じることにより生残率が下がるというものである (e.g. Cushing 1975, Hjort 1914)。2 つ目は成長関連仮説と呼ばれ、仔稚魚期の成長速度が速いほど遊泳能力・摂餌能力・逃避能力に優れ、初期生残率が上昇するというものである (Miller et al. 1988, Takasuka et al. 2003)。3 つ目は母性効果と呼ばれ、親魚の年齢や肥満度が高いほど卵の質が高まり、孵化後の体長が大きく・成長が早く・遊泳能力に優れ、初期生残率が上昇するというものである (e.g. Green 2008, Hixon et al. 2014)。この 3 つの仮説に関わる環境要因が変化することにより、初期生残率が変化し、資源となる加入量が大きく変化すると考えられている (図 3. 米田私信)。

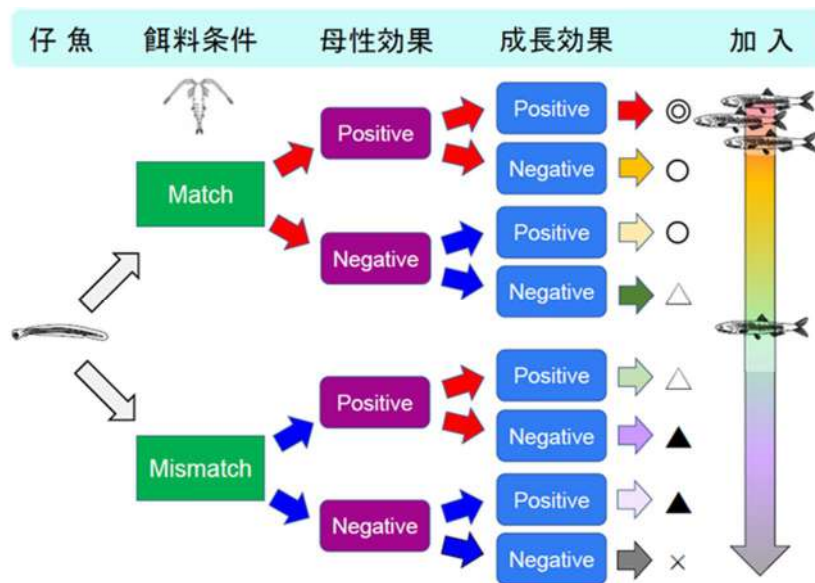


図3 初期生残過程に影響する要因と加入量との関連性の概略図
(米田氏発表資料を改編)

このように、母性効果を考慮すると仔稚魚だけではなく親魚の餌料環境も重要であるが、成長段階に応じて魚類がどのような生物を餌としているのかについて、岡崎氏が講演された。魚類の成長段階に応じた餌料は、さまざまな要因により大きく変化する可能性があるが (Nunn et al. 2012)、これまでの研究からカタクチイワシとイカナゴについては、以下のようにまとめられた (図4. Hirakawa et al. 1997, Yasue et al. 2011, 山本・片山 2012, Nagano et al. 2001, Kang 2020, Nanjo et al. 2017, 松本・田中 2001, Okazaki et al. 2019, 岡崎私信)。カタクチイワシに注目すると、仔稚魚の食性は、季節や海域によらず特定の動物プランクトンに依存し、主にカラヌス目 (Paracalanus) やポエキロストム目 (Oncaea, Corycaeus) のカイアシ類を摂餌する傾向がある。一方で、環境中に多く存在したとしても、キクロプス目 (Oithona) カイアシ類は見つけにくく食べにくい行動様式をとるため摂餌されにくいと考えられる (Mitsuzawa et al 2017, Peppin and Penny 1997, Henriksen et al. 2007, Liu et al. 2018)。死亡率の高い前期仔魚は、カイアシ類のノープリウス幼生を摂餌し、稚魚期以降はカイアシ類だけではなく尾虫類・オキアミ類・その他の甲殻類幼生・翼足類なども捕食し、餌のサイズは 0.4~0.8mm 程度である。そして、生涯を通してカタクチイワシにとって最も重要な餌料生物は、メソ動物プランクトンのカラヌス目カイアシ類であり、イカナゴにおいても同様の傾向がうかがわれる。



図4 カタクチイワシ・イカナゴの成長段階に応じた餌料生物の概略図
(岡崎氏発表資料を改編)

以上から、瀬戸内海における重要な多獲性浮き魚（カタクチイワシ、イカナゴなど）にとって、メソ動物プランクトンの中でもカラヌス目カイアシ類が重要な餌料生物であることが明らかとなったが、過去から現在にかけてそれらの時空間変動について、田所氏が講演された。瀬戸内海全域を対象としたカイアシ類群集構造の時空間変化解析からは、近年のカイアシ類群集は、大まかには4つのグループに分類することができ、空間的な海域差よりも季節的な時間変化の方が大きいことが示唆された。一般的に用いられてきた個体密度ではなく、魚類の餌料生産量や物質収支計算に重要なカイアシ類の生産速度を、Ikeda and Motoda (1978) の手法を用いて水温と体長から推定し、時空間変動を調べたところ、7月から9月にかけての夏季の生産速度が大きいことが明らかとなった。また、海域差は、広島湾と大阪湾の生産速度が特に高いことが示された。季節変化パターンの経年変化については、先に魚類の餌料として重要とされたカラヌス目カイアシ類 *Paracalanus* の出現時期が遅れ、近年ではカラヌス目カイアシ類 *Calanus* も出現時期が限られる傾向が紹介された (Hirota 1962, 弘田 1979, Uye et al. 1987, Uye et al. 1997, 田所ら私信)。これらから、近年では、春から夏（4～7月）にかけて、仔稚魚の餌料環境が悪化してきている可能性が示唆された。

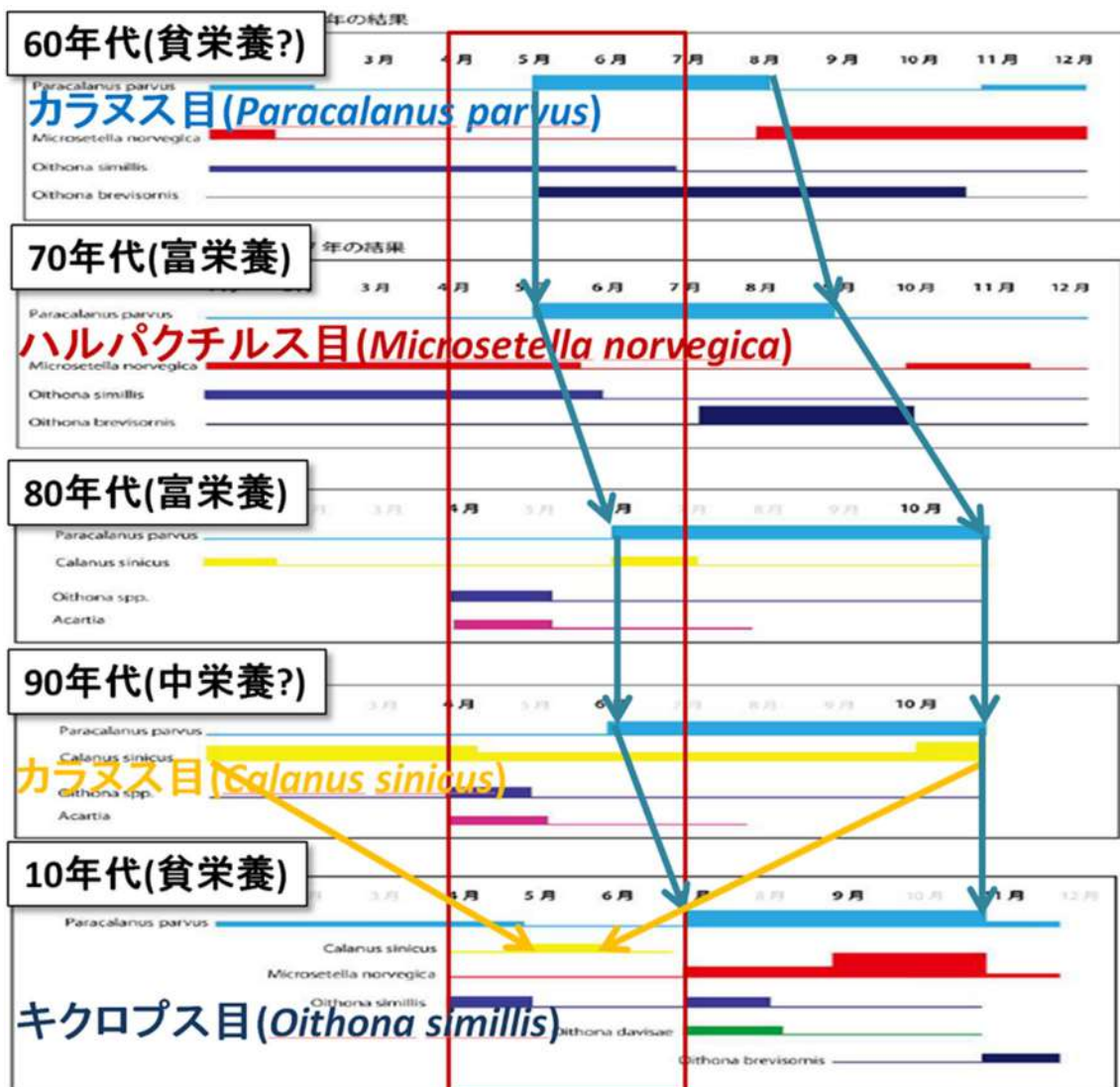


図5 過去50年間ににおける主要なカイアシ類の出現時期の推移
(田所氏発表資料を改編)

最後に、昨年度の成果も踏まえ統合モデルの現状について以下のようにまとめた。

現状の生態系モデルは、信頼性が確立された定説には至っておらず、利用可能な最上の科学 (Best Available Science: BAS) の段階にある (伊藤ら私信)。これは、今から数十年前の気象予報モデルの黎明期に、モデルによる天気予報が当たらなかった状況に似ている。気象予報モデルのような生態系モデルの発展には、モデル開発の努力と同時に、分野横断的に動物プランクトン・魚類・水産資源の研究者らと密に連携し、観測・室内実験・モデルを融合させ未解明の生物過程を少しずつ解明してゆくことが必要不可欠である。現在の体系的理解に基づいて栄養塩から高次生態系を含む統合モデルの構築は可能であり、ここでは BGC モデルと食物網モデルを組み合わせた統合モデルを提案する (図6)。図左の BGC モデルにより、水温・流動場・栄養塩供給量 (陸・外洋・海底の3つの供給源を考慮) などの環境変動に対する植物プランクトンや動物プランクトン

の応答を計算し、それらを右の食物網モデルに与えることにより、対象海域における多魚種間の複雑な相互作用を考慮した生態系全体への影響評価ができるだろう。しかし、現状ではまだモデルの不確実性は高く、行政が求める推定精度には達していない可能性があるため、モデルを政策に適用する際には、科学者と行政担当者が密に連携し、モデルの不確実性が政策の信頼性を毀損するリスクがあることを十分に注意した上で利用する必要があるだろう。

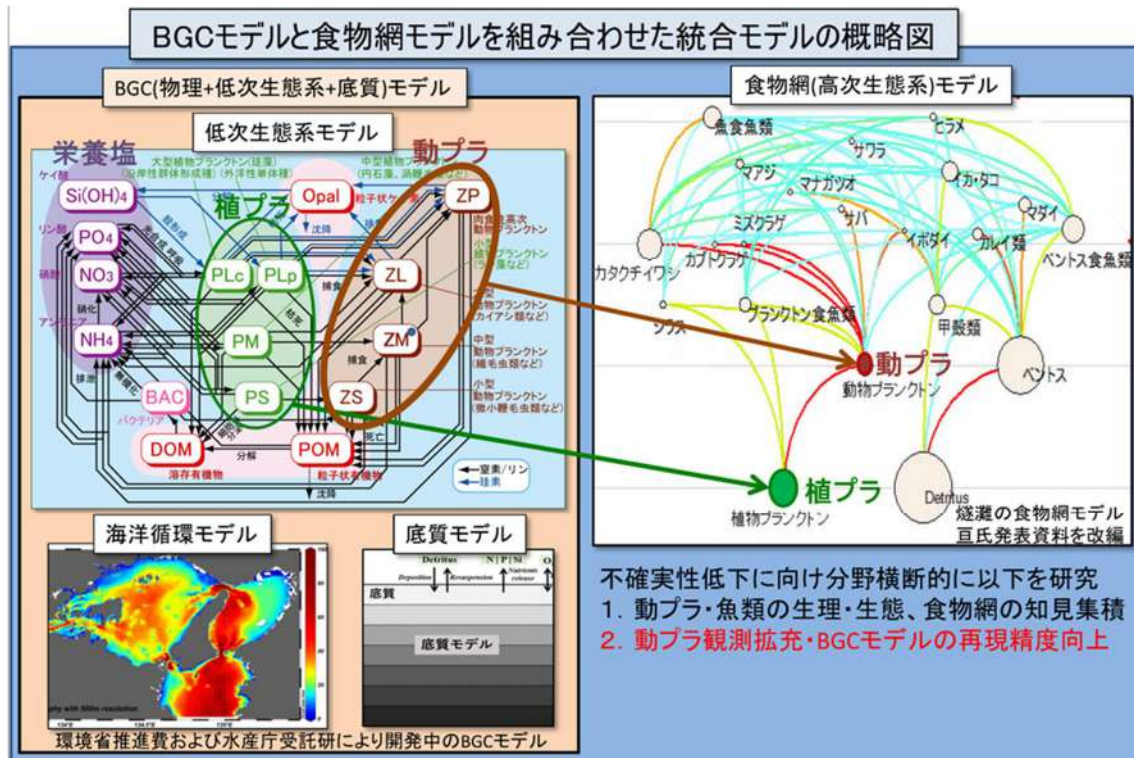


図6 栄養塩から高次生態系までを含む統合モデルの概略図