

## 研究報告書

### 「サンゴメタ集団の存続可能性と環境変動への応答予測」

研究タイプ: 通常型

研究期間: 平成 21 年 10 月～平成 25 年 3 月

研究者: 向 草世香

#### 1. 研究のねらい

サンゴ礁は、地球温暖化に伴う海水温の上昇や海洋酸性化など、地球規模の環境変動にさらされている。この 20 年間に世界各地で、サンゴ群集の減退とそれに伴うサンゴ礁生態系の崩壊が報告されている。しかも富栄養化などの地域的な環境悪化によってサンゴ群集の復元力が低下しており、サンゴ礁生態系は気候変動に対してより脆弱化していると懸念されている。

1998 年の夏、高水温によるサンゴ白化現象で、沖縄本島のサンゴ礁はほとんどが裸地となった。一方、沖縄本島の 30km 南西に位置する慶良間諸島では、白化は起こったもののサンゴの 80% 以上が生存した。沖縄本島のサンゴ群集は、従来の海産生物と同様に、慶良間など他地域から浮遊幼生が供給されることでいずれ回復すると思われていた。しかし 2001 年から慶良間諸島でサンゴ捕食者のオニヒトデが大発生し、残っていたサンゴの多くが捕食された。その結果、沖縄本島への幼生供給量が激減し、沖縄・慶良間海域のサンゴメタ集団全体が存続の危機に陥った。現在は、両地域でサンゴ群集の局所的な回復が観察されている。本研究では、幼生の分散能力の異なる 2 タイプのサンゴに着目し、メタ個体群の存続可能性を推定するとともに、デモグラフィーの変化が存続可能性に与える影響を明らかにする。この解析により、どのような状況がメタ個体群の存続に望ましいのか指針を得ることが可能になる。

また、サンゴ群集の再生を促すため、裸地へサンゴ片を移植する人為的修復が現在さかんに進められている。港湾工事などでサンゴ群集が破壊される場合は、群集の移転が望まれる。移植技術の確立が進む中、移植がサンゴ群集のダイナミクスにどのような影響を与えるかについては議論されていない。本研究では、移植サンゴのデモグラフィーや移植労力を考慮し、有効な移植計画の策定を目指す。

さらに、今後悪化すると予想されている地球温暖化にともない、サンゴ群集がどのように変遷するかを予測する。高水温によってサンゴは白化や病気、海洋酸性化によって繁殖率や成長率の低下など、様々な悪影響を受けるが、その影響は種によって異なると考えられている。本研究では、環境変動がもたらすデモグラフィーの変化が群集構造に及ぼす影響を予測する。

#### 2. 研究成果

##### (1) 概要

幼生の分散距離が短いハナヤサイサンゴ科トゲサンゴについて、個体の生活史を再現する個体ベースモデルを作成し、野外観測データからパラメータを推定、数値計算を行ったところ、今も残る慶良間個体群は幼生の自己加入率が高い場合はやがて消滅することが示された。また、裸地から個体群が回復するためには継続的な幼生供給が必要であったことから、局所絶滅の危機にある沖縄個体群の自然回復は望めないと考えられた。一方、幼生の分散距離が長

ミドリイシ科サンゴは沖縄本島でも幼生加入が観測されたが、同じ地域内でも加入量の地点差が大きかった。地域の孤立度が高い、あるいは近隣生息地との交流度が低い幼生分散ネットワークをもつメタ個体群では、局所個体群が攪乱から回復しにくいことを理論解析から明らかにした。

移植計画については、被度の早期回復を目標とする場合は成長の早い種を、種多様性を維持する場合は分散距離が短いもしくは成長の遅い種が望ましいことがメタ個体群モデルの解析から明らかとなった。また、破壊される群集を限られた労力のもとで移転させる最適計画は、移転先被度を最大にする場合は移植効率(被度増加量/移植労力)が高い種とサイズクラスから順に移植すること、被度と種多様性を考慮した森下の繁栄指数を最大化する場合は各種の生存率や移植コストの比に応じて計画が異なることが分かった。

環境変動に対する応答については、長期野外観測データの解析から、群集の優占種である樹枝状ミドリイシとテーブル状ミドリイシは台風によって成長が阻害されること、樹枝状ミドリイシは台風の翌年が最も生存率が低かった一方で、テーブル状ミドリイシは白化によって生存率が著しく低下すること、しかし生存個体の成長率は白化時ほど減少しないことが明らかとなった。この結果をもとに個体ベースモデルで白化、台風、海洋酸性化(成長率が2%減と仮定)の影響を評価したところ、樹枝状では高頻度で台風が発生する場合もともと被度が減少したのに対し、テーブル状では3つの影響に顕著な差は見られなかった。また、被覆状コモンサンゴや塊状サンゴは台風や白化の影響はほとんど受けないこと、藻類は攪乱によって増加することが明らかとなった。

## (2) 詳細

### 研究テーマ A「沖縄・慶良間海域のサンゴメタ個体群の存続可能性」

海洋生物の大半は、生活史の初期を浮遊幼生として過ごし、海流に乗って別の生息地へと分散する。沖縄・慶良間海域を7地域×各3~7地点に分けた階層的調査法によって2003年~05年に調べられた幼生加入量を階層的ベイズ法により解析したところ、幼生の分散距離が長いミドリイシ科サンゴは沖縄本島でも慶良間と同程度の加入があるものの、地点差が大きく、同じ地域内でも数km離れると加入量に違いがあることが示唆された。一方、幼生の分散距離が短いハナヤサイサンゴ科サンゴは慶良間の加入量は多い一方で、沖縄本島の加入量はごく僅かであった。

そこで、とくに分散距離が短いハナヤサイサンゴ科トゲサンゴについて、現在も残る慶良間個体群の存続可能性と、局所絶滅の危機にある沖縄個体群の回復可能性を検討した。慶良間座間味島に設置した定点方形区の画像データを解析し、トゲサンゴ個体の生存率や成長率、部分死亡率、幼生と破片の加入量を推定した。得られた結果にもとづいて、幼生着底から生存、部分死亡、成長、幼生生産という個体の生活史を再現する個体ベースモデルを構築し(図1a)、トゲサンゴ個体群の動態を予測した。2010年の個体群構造を初期値とすると、幼生の外部からの供給率が高ければ個体群は維持されるが(図1b  $r=0$  or  $r=0.5$ )、自己加入率が高い場合はやがて消滅することが明らかとなった(図1b  $r=1.0$ )。また、裸地から個体群が回復するためには継続的な幼生供給が必要であったことから(図1c)、沖縄本島では今後もトゲサンゴの回復は望めないと考えられた(投稿中)。

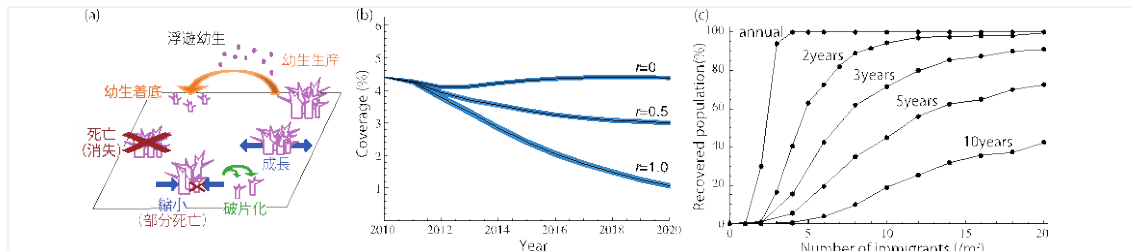


図1 (a)トゲサンゴの生活史(b)2010年個体群の時間変化と幼生の自己加入率  $r$ 。平均値と95%信頼区間を表示(c)平均的に数年に1度幼生が供給されときの個体群の回復可能性(回復は10年後の被度 $>0.44\%$ と定義)。

現在、沖縄本島北部ではミドリイシ属サンゴの回復が観測されているが、一部の地点に限られている(Cabitan et al. in press)。これは、本研究で明らかとなった比較的小さな空間スケールの幼生動態が関係しているかもしれない。また、メタ個体群モデルの理論的解析から、地域の孤立度が高い、あるいは近隣生息地との交流度が低い幼生分散ネットワークをもつメタ個体群では、局所個体群が攪乱から回復しにくいことを明らかにしている。今後は、実際の海水流動にもとづく幼生分散ダイナミクスと生活史特性を考慮した数理モデルを立案し、ミドリイシ属サンゴのメタ個体群存続可能性解析に取り組む予定である。

#### 研究テーマ B「サンゴ群集の回復を促進する有効なサンゴ移植方法」

サンゴ群集の人為的回復の手段としてサンゴ移植が注目されている。移植が群集遷移に与える影響を検討するために、生息空間を巡って競争する局所群集が幼生分散によって結ばれるメタ個体群モデルを作成し、沖縄を代表する4属のサンゴを想定して数値計算を行った。移植による群集修復の目標を(1)被度の早期回復とした場合は成長の速いミドリイシやハナヤサイサンゴが望ましい、(2)メタ個体群の種多様性を考えた場合は幼生の分散距離が短いハナヤサイサンゴや成長の遅いキクメイシが良く、ミドリイシは種多様性を著しく低下させる、(3)1998年の白化以降局所絶滅が危ぶまれるハナヤサイサンゴの自然回復はミドリイシやハマサンゴの移植によって妨げられる、ことが明らかとなった。本研究から、移植作業を始める前に修復目標を十分議論し、それに応じた移植種を選定する必要があることが示された(Muko and Iwasa 2011a)。

岩盤に固着するサンゴの場合、人為的開発によって破壊される群集を救うためには安全な場所へ移転させるしかない。そこで、移転労力が限られているとき、どのような種をどれだけ移転すれば良いのか最適計画を求めた。移植片が大きいほど移植後の生存率は高くなる一方で、移植の手間は増大する。サンゴのサイズと生存率、移植コストを考慮したサイズクラスモデルを解析したところ、移転先の被度を最大にする場合は、移植効率(被度増加量/移植労力)の高い種とサイズクラスから順に労力が尽きるまで移植することが最適となった。これは移植効率が悪い種は選ばれず、消失することを意味する。一方、種多様性と被度を考慮した森下の繁栄指数を最大化する場合は、各種のパラメータの比に応じて最適計画が異なった(図2)。本研究から、移植サンゴの生存率を高くするために群体全体の移植が望まれること、移植コストの点からやむを得ず破片化する場合はいくらでも損傷をおさえ、大きい移植片を用いること、など移転事業に関する指針が得られた(Muko and Iwasa 2011b)。



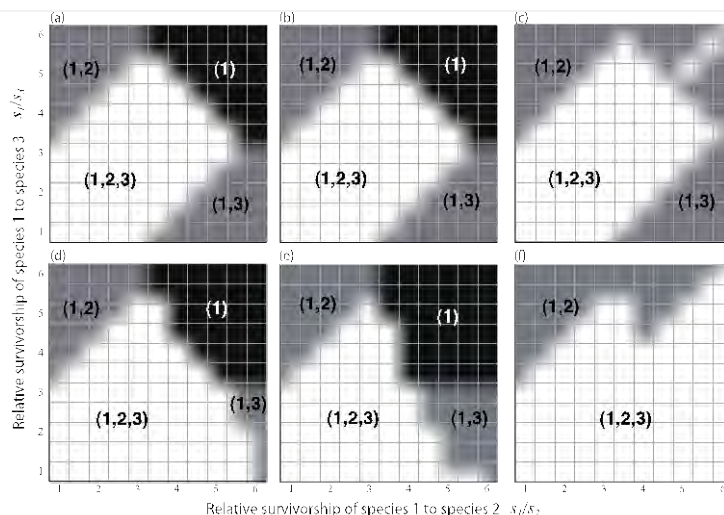


図 2 生存率の比に対応した 3 種の最適移転計画 (括弧内の数字は選択される種を示す)。個体数が同じ場合 (a) 移植労力が少ない (b) 中程度 (c) 多いとき。種 3 の個体数が少ない場合 (d) 移植労力少ない (e) 中程度 (f) 多いとき。

#### 研究テーマ C「今後予想される環境変動へのサンゴ群集の応答」

地球温暖化に伴う環境変動によってサンゴ群集が今後どのように変化するかを予測するためには、白化や台風といった攪乱に対する群集の応答を解明する必要がある。そこで、生息地の攪乱履歴や生物間相互作用がサンゴ群集のダイナミクスに与える影響を推定した。西表島の攪乱履歴の異なる 4 地点に設置された定点方形区で、2005 年～2008 年にとられた画像データの解析を行った。調査期間中、2006 年に地点 1 で台風の直撃、2007 年に地点 2 で白化現象が観察された。一方、地点 3、地点 4 では目立った攪乱は見られなかった。

まず、群集の優占種であるミドリイシ属サンゴについて、群体形状 (樹枝状、テーブル状、コリンボース状、指状) に応じて生活史特性を解析した。出現したサンゴを個体識別し、投影面積の変化から成長率を、個体の消失から生存率を一般化線形モデルで推定した。ここで、赤池情報量基準 (AIC) によるモデル選択から、もっとも観察データを説明する調査地点と調査年の組み合わせを求めた。テーブル状ミドリイシの成長率は最も高い値だったが、2006 年地点 1 では著しく低くなった。また、樹枝状ミドリイシの成長率も 2006 年地点 1 で低かったことから、両形状ともに台風による波浪の影響を受けやすいことが示唆された。また、樹枝状ミドリイシの生存率は台風の翌年が最も低く (図 3a)、これは波浪によって損壊した枝がやがて消失したことによると考えられる。一方、テーブル状ミドリイシの生存率は 2007 年地点 2 で著しく低く、白化によって多くの群体が死亡したことが分かった (図 3b)。しかし、生残個体の成長率は台風後ほど減少しなかった。このように、ミドリイシ属サンゴでは、白化と台風に対する応答は群体形によって大きく異なることが明らかとなった (Muko et al. 2012)。

この結果をもとに、白化、台風、海洋酸性化という環境変動に対するミドリイシの応答を、個体ベースモデルを用いて検討した。酸性化はサンゴの石灰化を妨げると言われており、成長率が 2% 減退すると仮定した (De' ath 2009 より推定)。環境変動がランダムに生じるシミュレーションを繰り返して 100 年後の個体群被度の平均値を求めたところ、白化もしくは台風の発生頻度が少ない場合は酸性化が最も被度を減少させた。樹枝状ミドリイシの場合、100 年間に 6 回以上の台風が起これば、他の環境変動よりも顕著に被度が減少した (図 3c)。一方、テーブル状ミドリイシでは、100 年に 10 回の高頻度でも白化、台風、酸性化の影響に顕著な差は見られなかった (図 3d)。今後は、環境変動のより現実的なシナリオを想定し、その影響を検討することが必要だと考えている。

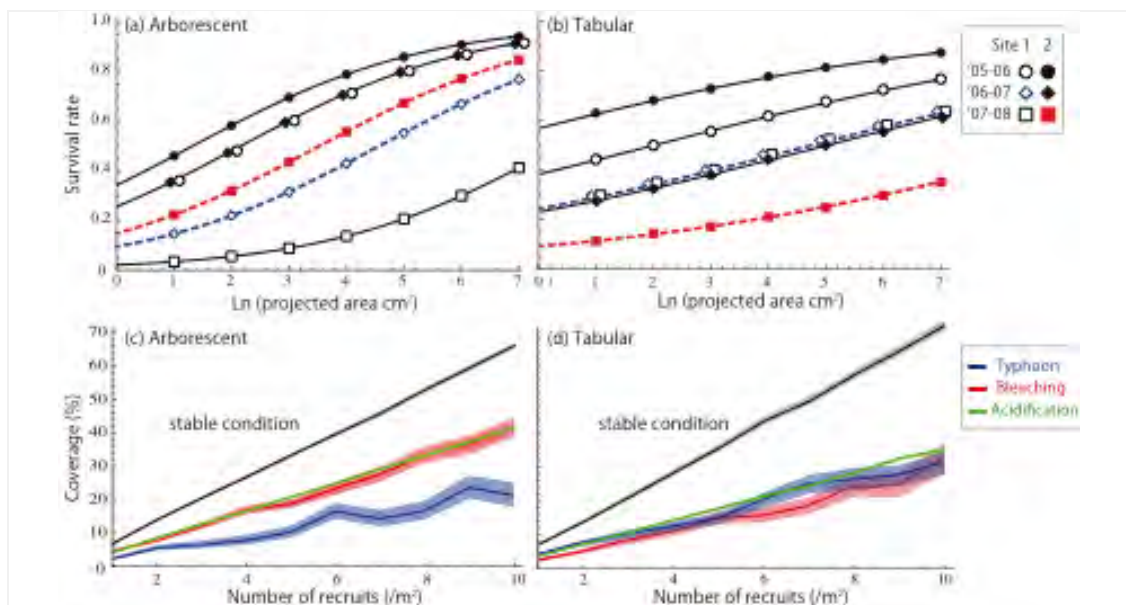


図3 生存率(a)樹枝状(b)テーブル状、および100年に10回の台風／白化が発生したときの平均被度と95%信頼区間(c)樹枝状(d)テーブル状。青は台風、赤は白化、緑は酸性化を示す。

次に、サンゴ群集全体の動態を知るために指状をのぞくミドリイシ3タイプと、被覆状コモンサンゴ、塊状サンゴ(ハマサンゴとキクメイシ)、藻類、空地を対象に、方形区を複数の格子に区切って在／不在を記録する解析を行った。動的占有モデル(Dynamic occupancy model)を用いた階層的ベイズ法により、コモンサンゴ、塊状サンゴの生残率と増加率は地点毎の違いはあるが撓乱の影響はほとんど受けないこと、藻類は撓乱によって増加することが明らかとなった。また、いずれのグループでも、生残率と増加率は周囲の格子の同じグループに強い正の影響を受け、とくにミドリイシや藻類は周囲の空地にも影響を受けた。一方で、同一格子内の他グループの有無は、コモンサンゴではミドリイシ全般が負、藻類は空地が正の顕著な影響を示したものの、ミドリイシや塊状サンゴは目立った影響は受けなかった(投稿準備中)。

一連の研究から、ミドリイシはサンゴ群集の主要な構成種群だが環境変動にともなう撓乱の影響を受けやすいこと、ミドリイシの死亡後生じた空地では藻類が急速に増加し、次いで周辺空間からミドリイシが成長する、という群集動態が明らかとなった。

### 3. 今後の展開

本研究課題では、長期野外観測データの解析と得られた結果にもとづいた数理モデルの構築から、より現実的なテーマに対して研究を進めることができた。メタ集団を考える際は、幼生の分散ダイナミクスをより現実的に即したものとして取り入れる必要がある。近年盛んに行われている、海水流動にもとづいて推定された幼生分散ネットワーク解析を石西礁湖で始めた。今後は、実際の幼生分散ダイナミクスを考慮したメタ集団モデルを構築し、存続可能性解析や複合的な環境変動へのサンゴ群集の応答を引き続き検討していく予定である。

野外のサンゴ群集を解析して、その時空間変動の大きさを改めて感じた。環境変動の影響のみならず、サンゴの種や個体によってもその応答はさまざまであり、まさに「ダイナミック」にダイナミクスは決定される。この変動や不確実性をどのように取り入れて数理モデルを立案するの

か、新たな研究課題として取り組んでいきたいと考えている。

#### 4. 自己評価

長期野外観測データの解析と得られた結果にもとづいた数理モデルの構築から、より現実的なテーマに対して研究を進めることができた。とくに、沖縄本島で局所絶滅が危ぶまれているトゲサンゴ個体群の存続可能性解析や、台風と白化という異なる攪乱がサンゴ群集に与える影響の統一的評価などは、野外データと数理モデルの統合が成功した研究例だと考えている。その一方で、幼生の分散ダイナミクスをより現実的に即したものとして取り入れる試みは、ターゲットとしていた沖縄・慶良間海域については十分な解析ができなかった。今後、海水流動にもとづいて推定された幼生分散ネットワークと生活史特性を考慮したモデルを立案し、メタ集団の存続可能性解析を引き続き進める予定である。また、サンゴ移植に関しては、魚類などの捕食による移植片の死亡が問題視されている。当初の計画では、捕食回避の効果をあげる移植量やコストを考慮した最適移植方法の提案を予定していたが、研究期間内では解析が出来なかった。今後、可能であれば実際の移植計画と連携し、具体的な事業提案ができることを願っている。

#### 5. 研究総括の見解

海水温上昇や海洋酸性化等の環境変動にさらされているサンゴ礁の存続可能性や効率的な移植計画、さらには高水温化や台風等の環境攪乱に対する応答について、長期野外観察データの収集とその解析結果にもとづいた数理モデルの構築によって、理論的予測や提言を行うという社会的にも意義のある研究課題に取り組んだ。サンゴの生活史を再現する個体ベースモデルを作成して野外観測データを取り込み、幼生分散ネットワークの違いによるメタ個体群の存続可能性を推定した結果や、台風、白化、海洋酸性化等の環境攪乱がサンゴ群集に与える影響を統一的に評価した結果は、野外データと数理モデルの統合を行った好例として評価できる。理論研究者ではあるが、野外データの取得に当たっては、期間中に本人自身も潜水士の資格を取り、実際に潜水して意欲的にデータ採取を行ったことも特記できる。

#### 6. 主な研究成果リスト

##### (1) 論文(原著論文)発表

1. Soyoka Muko, and Yoh Iwasa. Optimal choice of species and size class for transplant coral community. *Journal of Theoretical Biology*. 2011, 273, 130-137.
2. Soyoka Muko, and Yoh Iwasa. Long-term effect of coral transplantation: Restoration goal and the choice of species. *Journal of Theoretical Biology*. 2011, 280, 127-138.
3. Soyoka Muko, Seiji Arakaki, Masayuki Nagao, Kazuhiko Sakai. Growth form-dependent response to physical disturbance and thermal stress in *Acropora* corals. *Coral Reefs*. 2011. Published online.

##### (2) 特許出願

研究期間累積件数: 0件

(3) その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物、プレスリリース等)

1. 向草世香、巖佐庸. 群集修復の目標にあわせたサンゴ移植種選定の重要性. 第 57 回 日本生態学会大会. 2010.3.18.
2. 向草世香、巖佐庸. サンゴ群集の最適移転計画. 日本サンゴ礁学会第13回大会. 2010.12.3.
3. 向草世香,新垣誠司,玉井玲子,酒井一彦. トゲサンゴ個体群の存続可能性解析、幼生保育型サンゴ個体群の存続可能性: 野外データの解析と数理モデルによる将来予測. 日本生態学会第58回大会. 2011.3.9.
4. 向 草世香. 島嶼域サンゴ礁の幼生分散動態とメタ個体群モデルによる存続可能性解析. 日本生態学会第 59 回大会・第 5 回 EAFES(東アジア生態学会連合)大会 企画シポジウム「Seascape Ecology: 海の景観生態学への挑戦」. 2012.3.18.
5. Soyoka Muko, Seiji Arakaki, Reiko Tamai, Kazuhiko Sakai. Population viability analysis of the short dispersal coral *Seriatopora hystrix* in Okinawa. 12th International Coral Reef Symposium. 2012.7.11.