

課題名 4-1304 島嶼－サンゴ礁－外洋統合ネットワーク系動態解明に基づく石西礁湖自然再生への貢献

課題代表者名 灘岡 和夫（国立大学法人東京工業大学 大学院情報理工学研究科 教授）

研究実施期間 平成25～27年度

累計予算額 110,194千円（うち平成27年度：35,486千円）
予算額は、間接経費を含む。

本研究のキーワード 石西礁湖、統合ネットワーク系、サンゴ礁、島嶼、オニヒトデ、数値シミュレーション、メタゲノム解析、集団遺伝解析、connectivity、サンゴ初期生活史

研究体制

- (1)数値シミュレーションモデル解析と現地調査に基づく「島嶼－サンゴ礁－外洋」統合ネットワーク系の構造解明（東京工業大学）
- (2)メタゲノム解析による生物多様性の把握とサンゴ礁レジリエンス過程の観察（国立研究開発法人水産総合研究センター）
- (3)石西礁湖を中心としたサンゴ礁生物のreef-scape connectivityの解明（宮崎大学）
- (4)石西礁湖におけるサンゴ礁性生物の再生産及び関連する環境動態の把握（国立研究開発法人水産総合研究センター）

研究協力機関

国立研究開発法人水産総合研究センター、宮崎大学

研究概要

1. はじめに（研究背景等）

石西礁湖はわが国で最大規模のサンゴ礁海域であり高い生物多様性を誇っているが、近年、生態系の衰退が顕著になっている。石西礁湖自然再生に向けての鍵となるのは、近年目立って減退しつつある**生態系の回復力（レジリエンス）の原因解明**、そして、それに基づく**有効な再生方策の提言**である。石西礁湖及び周辺沿岸海域は、外洋と直接面しており、浮遊幼生期を持つサンゴ礁生物は、異なるサンゴ礁間で互いに生物的に連結している（サンゴ礁間連結性、reef connectivity）。しかし、現状では、石垣島等の島嶼部からの陸源負荷に起因すると考えられる周辺沿岸域のサンゴ群集の衰退による供給源（ソース）の幼生供給能力の減退、そして、加入先（シンク）の環境劣化によって、ソース－シンク連結構造がサンゴ群集の維持に十分機能しない状況が現れている。また、一方で、赤土や栄養塩等の負荷物質も同様の連結性によって広域的に運ばれる構造が存在すると考えられる。したがって、環境負荷－生態系応答の関係を対象海域全体について明らかにするには、これらの環境ストレスの発生源である島嶼部も含んだ「島嶼－サンゴ礁－外洋統合ネットワーク系」として対象を捉え、その実態を解明する必要がある。このような観点は、この海域で最近猛威をふるっているオニヒトデの大量発生・維持機構の解明にも有効である。

2. 研究開発目的

本研究は、石西礁湖及び周辺海域におけるサンゴ礁生態系の広範な衰退現象とその背後にある回復力（レジリエンス）の減退をもたらしているメカニズムを明らかにするべく、そのキーとなる、石西礁湖周辺海域における島嶼からの環境負荷及びサンゴ礁生物の分散・再生産過程を“島嶼－サンゴ礁－外洋統合ネットワーク系”の観点から解明することを目的とする。そして、それに基づいて、有効な石西礁湖自然再生策につながる科学的知見を提供する。

3. 研究開発の方法

(1)数値シミュレーションモデル解析と現地調査に基づく「島嶼－サンゴ礁－外洋」統合ネットワーク系の構造解明

本サブテーマでは1)石西礁湖におけるサンゴ被度の長期変遷パターンと環境要因との関係の解析、2)石西礁湖周辺海域の主に夏季における水質、流動特性、および石垣島主要河川の水質に関する現地調査、3)サンゴやオニヒトデの幼生分散過程における生化学的効果のモデルへの取込みも含めた、石西礁湖における数値モデル群の開発・高度化に取り組んだ。

石西礁湖周辺では1983年より海中公園センター及び環境省によって、石垣島周辺では1998年から環境省に

よってサンゴ礁モニタリングが実施されてきた。本モニタリングから1998年と2007年には大規模サンゴ白化現象が報告され、2008年以降はオニヒトデの大発生、また台風によるサンゴ破壊の被害も度々観測されている。長期的モニタリングデータの解析から、サンゴ群集がいつ、どこで、どのように変化してきたか、また観測された様々な攪乱要因がサンゴ群集にどのような影響を与えたかを明らかにすることができる。ここではサンゴ被度の時系列データをクラスター解析によりいくつかのグループに分類し、各グループのサンゴ被度の平均的なふるまいと、ミドリイシ新規加入数、オニヒトデ個体数、サンゴ白化率、および2003年に観測された透視度との関係性を検討した。

オニヒトデの大量発生は石西礁湖のサンゴ群集の減衰を引き起こした大きな要因の一つである。オニヒトデ幼生の生残率は餌となる植物プランクトンの濃度(Chl-*a*)に非常に強く依存することが知られている。植物プランクトンの発生は陸域からの栄養塩流入によって引き起こされることが多いため、オニヒトデの大量発生と栄養塩との関係性が示唆されている(『栄養塩仮説』)。そこで、この『栄養塩仮説』の妥当性を検証し、また陸源負荷の石西礁湖海域への波及過程を把握するために、石西礁湖海域の広域多点一斉採水を、石西礁湖内外、合計約30地点というこれまでにない規模の数の地点(地点は図1に示す)で、全サブグループ共同で2013年～2015年の間に合計8回実施した。また石垣島の主要河川流域における出水時・平常時の水質観測を実施した。

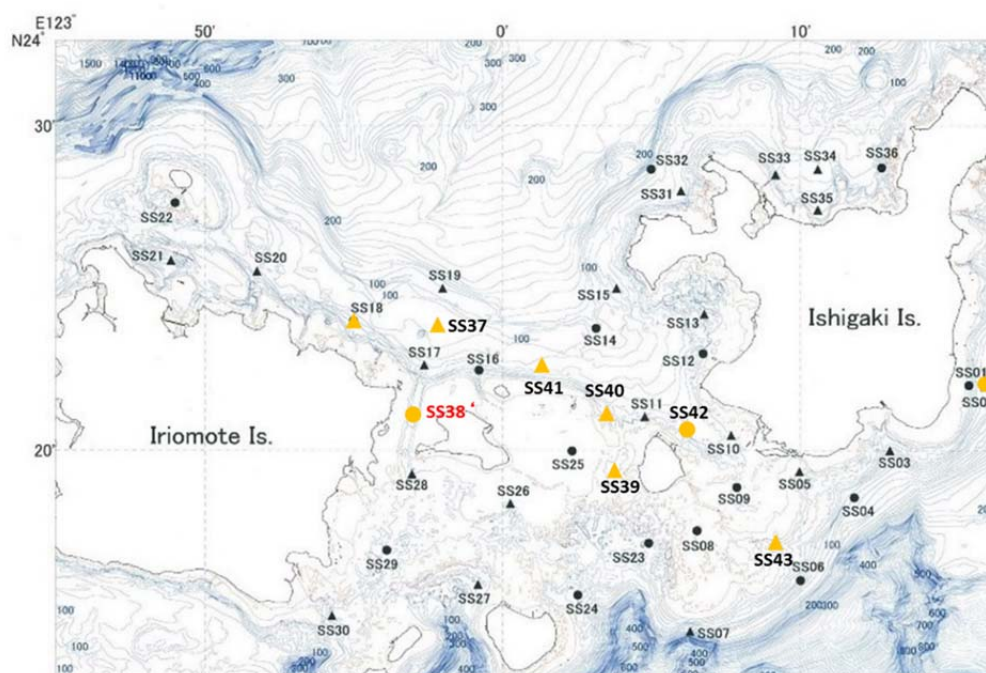


図1 全サブテーマ共同で実施した広域多点一斉採水地点。2013年～2015年に調査した全地点を示す。●は採水・AAQ観測地点、▲は採水・AAQ観測・プランクトンネット採集地点を表す。黄色のシンボルは2015年に新たに追加した地点を示す。

オニヒトデの大量発生に関する『栄養塩仮説』の検証および、大量発生における人為影響を定量的に評価するために、これまでに類を見ない「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムを開発した。この統合モデルシステムは陸域からの栄養塩流入など人為的な影響を評価するための陸源負荷モデル、海域への陸源負荷の広がりや海域でのオニヒトデ幼生の餌となる植物プランクトンの増殖およびオニヒトデやサンゴ幼生の分散過程を知るための3次元流動-低次生態系モデル、オニヒトデ幼生の減耗過程を組み込んだ幼生分散モデル、オニヒトデ動態モデルおよびサンゴ群集動態モデルから構成される。このモデルシステムは、陸域からの栄養塩負荷に伴うオニヒトデやサンゴ群集の動態の予測や、陸源負荷影響の定量的な評価、シナリオ解析を可能とするモデル体系となっている。

(2) メタゲノム解析による生物多様性の把握とサンゴ礁レジリエンス過程の観察

本サブテーマでは、1) 石西礁湖内外における島嶼からの陸源負荷が生物多様性に及ぼす影響評価のためのメタゲノム解析、2) サンゴ礁レジリエンス過程の観察のためのサンゴ着底板のメタゲノム解析に取り組んだ。

石西礁湖周辺海域に出現するプランクトンの基本的な生物多様性・出現種やその季節性の把握のため、石西礁湖の4地点(図は省略)において、環境調査を実施、5mのホースを鉛直に降ろして鉛直採水し、海水1～3L中に出現したプランクトンのメタゲノム解析を実施した。また全サブグループ共同で実施した広域多点一斉採水に参加し、海水中に出現するプランクトンのメタゲノム解析を実施した。さらに、オニヒトデ幼生の胃内容物調査

のために、オニヒトデ親個体から採卵誘発して、幼生を人為的に大量に作出し、ネットで濃縮した天然プランクトンを餌として与え、胃内容物をメタゲノム解析により同定する手法の確立を試みた。

サンゴの白化後のレジリエンス過程を観察するため、サンゴ幼生の着底後の成長、初期減耗に影響する要因解明を目的としたサンゴ着底板に付着する生物のメタゲノム解析を実施すべく、2013年度に4回(6、7、10、11月)、複数の地点に設置した着底板を約10枚ずつ回収し(合計29サンプル)、着底板に付着した生物を金属のスクレーパーを用いてそぎ落とし、50 mLの遠沈管に入れ、凍結保存した。

(3) 石西礁湖を中心としたサンゴ礁生物のreef-scape connectivityの解明

本サブテーマでは、1)集団遺伝解析用の研究試料を採集し、アオサンゴ類の種境界とconnectivityの推定、クシハダミドリイシ類の遺伝子による種の同定と集団遺伝解析、ハナヤサイサンゴ類の遺伝子による種同定と集団遺伝解析に取り組んだ。また2)オニヒトデの遺伝子マーカー開発と集団遺伝解析、オニヒトデのconnectivity解明のための野外幼生調査と遺伝学的解析、に取り組んだ。

まず野外の形態観察ではわからない隠ぺい種の分布を明らかにし、隠ぺい種の分布を決める環境要因を統計モデルにより明らかにした。各種について集団遺伝解析を行い、石西礁湖内における各種のconnectivityを空間遺伝構造から推定した。さらに種間で共通している石西礁湖内における遺伝構造から、ひとつの独立した海域として保全した方がよい空間を保管理ユニットとして同定した。

形態では判別できないオニヒトデ幼生を遺伝子により判別する技術を確認し、現場海水中から得られたプランクトンネット試料に応用した。

(4) 石西礁湖におけるサンゴ礁性生物の再生産及び関連する環境動態の把握

本サブテーマでは、1)ミドリイシ属サンゴの幼生加入調査およびミドリイシ属サンゴの着生直後の生残比較試験、2)オニヒトデ浮遊幼生期の餌環境調査の為に石西礁湖の定期海洋観測調査を実施した。

サンゴ礁生物の回復に欠かせない再生産プロセスに注目し、モデル化にあたって実測値の情報が得られていない部分を、野外での実験および観測によって明らかにした。まず、サンゴ礁生態系の中心となっている造礁サンゴでは、幼生供給と加入が重要な再生産エネルギーとなるが、幼生が着底した後の1年間は、野外での発見が困難で生残・成長に関する情報が不足していた。そこで、本研究では、格子状基盤に人工的に作出した幼生を一定数着生させて、その後の生残および成長を15か月間追跡した。

オニヒトデの産卵期におけるオニヒトデ浮遊幼生の餌環境(植物プランクトン)を詳細に観測した。

4. 結果及び考察

(1) 数値シミュレーションモデル解析と現地調査に基づく「島嶼－サンゴ礁－外洋」統合ネットワーク系の構造解明

モニタリングサイト1000のサンゴ被度データ(1998年～2013年、202地点)をクラスター解析することにより、変動パターンを大きく3グループに分類できた(図2)。1998年の大規模サンゴ白化の影響により観測当初の被度はことなるが、比較的高い被度が維持、もしくは高い被度に到達した高被度グループ、低い被度だが安定している低被度グループ、2007年の大規模白化により被度が大きく減少し、その後低迷している減少グループに分けられることが分かった。石西礁湖および周辺海域のサンゴ群集の状態を考える上で、重要なのは回復力が大幅に減退している減少グループの存在である。減少グループは主に石西礁湖中央部、南部に多く分布していた。

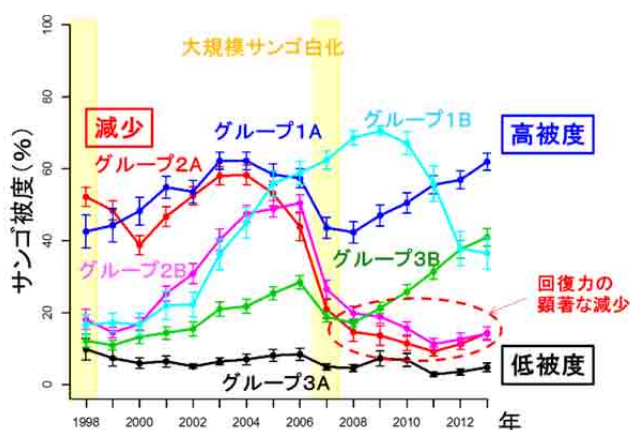


図2 クラスター解析で類別化された3つのグループのサンゴ平均被度の年変化

8回の広域多点一斉採水の結果を平均的に見ると、Chl-*a*は多くの海域でオニヒトデ幼生が餓死する水準を超えていた。特に石垣沿岸や西表沿岸で超えていた。また石垣沿岸で、より時間的に密に採水を行った結果、平常時から常にChl-*a*が高めの海域(石垣港周辺)、台風による出水後にChl-*a*が高くなる海域(名蔵湾)が認められた。

次に、陸域からの栄養塩(NO_3^- と PO_4^{3-})の負荷を(1)現状の栄養塩負荷を再現したシナリオ(Nx1)、(2)栄養塩負荷を現状の75%に削減したシナリオ(Nx0.75)、(3) 栄養塩負荷を現状の50%に削減したシナリオ(Nx0.5)、(4) 栄養塩負荷を現状の25%に削減したシナリオ(Nx0.25)、および逆に(5) 栄養塩負荷が現状の2倍に増加したシナリオ(Nx2)の5段階の栄養塩負荷シナリオを用意し、「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムによるシナリオ解析を行った(図3)。これらのシナリオの下で20年分のシミュレーションを行った結果、高栄養塩負荷の Nx2 シナリオにおいては、広範囲にわたってオニヒトデが分布し、いくつかの地域で大量発生が起きている(図3c)。また、大量発生に伴う二次発生や三次発生も見られ、大量発生が慢性化している様子も見られた。サンゴ被度も全体的に低く、サンゴ被度がほぼ0%になっている部分も見られた(図3d)。現状の栄養塩負荷を再現した Nx1 シナリオや現状の75%に削減した Nx0.75 シナリオでも一部大量発生が見られ(図3e,g)、名蔵湾周辺の一部海域ではサンゴ群集が全滅した(図3f,h)この大量発生の傾向は、栄養塩負荷が減少するほど少なくなり、 Nx0.5 シナリオや Nx0.25 シナリオではオニヒトデ密度は低く抑えられている(図3i,k)。それに伴い、これらのシナリオではサンゴ群集へのダメージは限定的であり(図3j,l)、 Nx0.25 シナリオではその影響はほとんど見られない。これらのことから、石西礁湖海域においてもオニヒトデ大量発生の原因と考えられる『栄養塩仮説』が支持されることが分かった。また、今後オニヒトデの大量発生を抑え、サンゴ礁生態系を保全していくためには、積極的に陸域からの栄養塩負荷を減らしていくことが求められる。

(2)メタゲノム解析による生物多様性の把握とサンゴ礁レジリエンス過程の観察

現場海域におけるオニヒトデ幼生の出現密度があまりに低いこと、もし、探し当てたとしても、身体に他のプランクトンが突き刺さっていたりして、餌生物の同定が困難である。このため、人工的に飼育した幼生に、天然のプランクトンを餌として捕食させることにし、胃の内容物をメタゲノム解析で同定する手法を開発した。まずは、飼育したビピンナリア幼生に、緑藻および珪藻を食べさせたところ、胃の中に、大量の藻類を確認することができた。赤色の自家蛍光がそれを示す。次いで、天然のプランクトンをネットで集めて食べさせたところ、胃の中に、その自家蛍光を確認することができた。これら複数の幼生から、メタゲノム解析の技術により、胃内容物の検出を試みたところ、渦鞭毛藻36%、珪藻36%、繊毛虫10%、クリプト藻、ハプト藻10%、原生動物9%を検出することに成功した。また、コペポダ等の動物プランクトン24%も検出された。幼生の捕食可能な餌サイズ($<20\mu\text{m}$)であることから考えて、動物プランクトンの死骸断片等のデトリタスを捕食している可能性も示唆された。

海水3L中に出現したプランクトンについて、メタゲノム解析を行ったところ、渦鞭毛藻、動物プランクトン、珪藻で70-85%を占めることが判明した。この値は、富栄養化した沿岸域や内湾の組成とよく似ており、解析結果は、石西礁湖周辺海域が生物多様性の高い海域であることを示した。広域多点調査の結果から、水平的には場所により、多様性の高い場所と低い場所があり、これは栄養塩の供給と密接な関係にあることが示唆された。また、石垣島の東部から南部にかけて、また、東部から石西礁湖の内部へ入り込む流れのあることが、シミュレーションにより確認されており、その影響があることを示唆する結果が得られた。

珪藻は、ケイ酸塩を利用して増殖するので、その多様性と出現密度の多い海域を特定することで、陸域からの栄養塩の負荷起源が推定できると考え、メタゲノム解析データから、珪藻の多い地点を抽出した結果、石垣島南部が最も多いという結果が得られた。この結果は、降水後に、石垣島南部の河川から大量の栄養塩が石西礁湖内に流入することを示唆するものである。これらの河川水に注目する必要があることを明らかにした。

さらに、サンゴ着底板のメタゲノム解析を行った結果、配列数の上位は、ほとんど海藻で占められることが判明した。種類数としては、動物プランクトンやベントスが複数検出された。今後、海藻の種類や繁茂量と、稚サンゴの成長との関係について注目して研究を進める必要があることを示唆した。また、稚サンゴの成長の良好な地点と不良な地点に設置した着底板のメタゲノム解析を行うことで、さらに生物相の何らかの差異を検討する必要があることが示唆された。

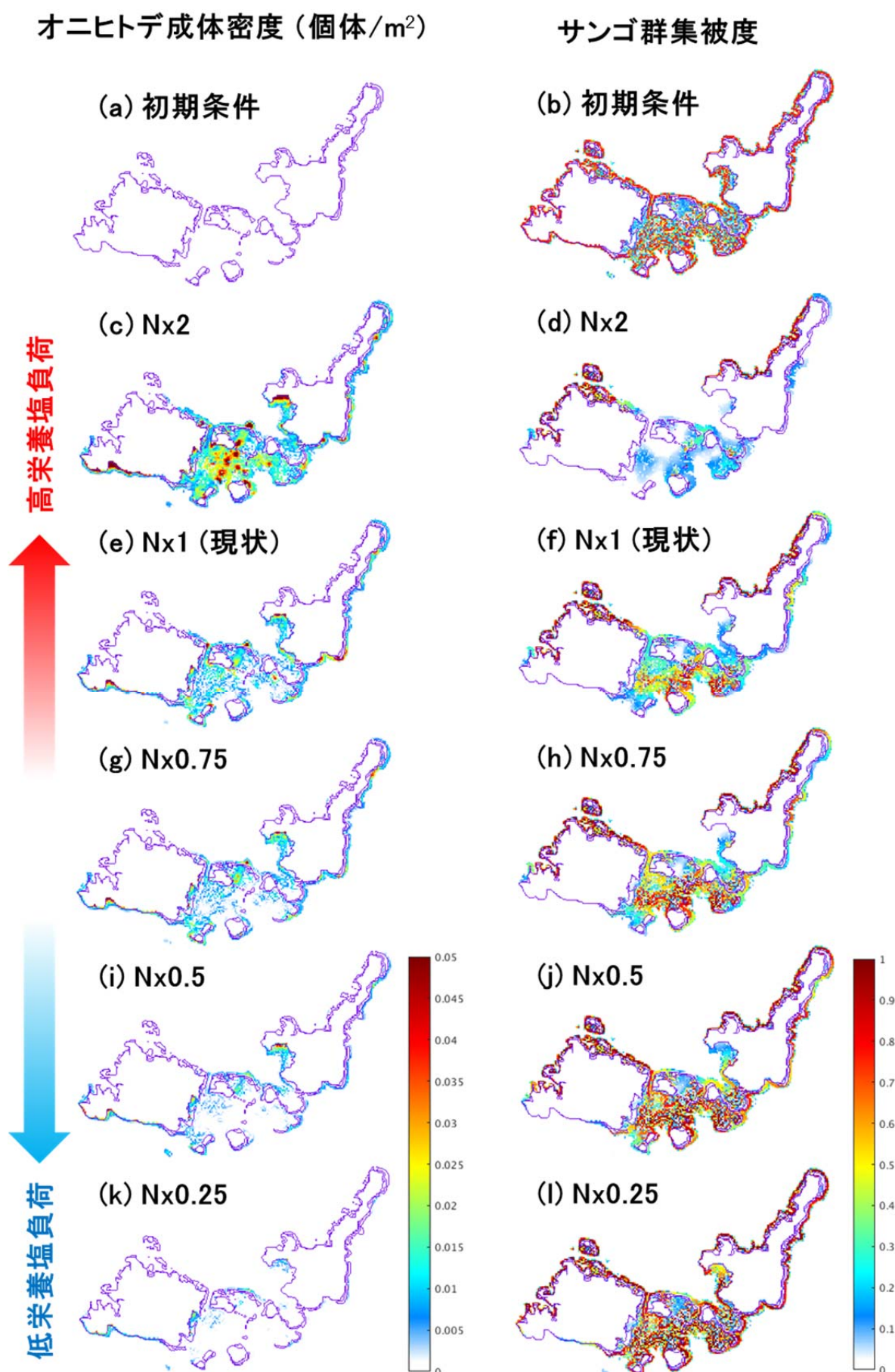


図3 統合モデルシステムの初期条件に用いたオニヒトデ成体密度(a)およびサンゴ群集被度(b)および、統合モデルシステムによって計算された各栄養塩負荷シナリオ(Nx2, Nx1, Nx0.75, Nx0.5, Nx0.25)下におけるオニヒトデ成体密度(それぞれc, e, g, i, k)およびサンゴ群集被度(それぞれd, f, h, j, l)のシミュレーション結果

(3) 石西礁湖を中心としたサンゴ礁生物のreef-scape connectivityの解明

広域多点一斉採水時に石西礁湖周辺海域で、他の全てのサブテーマグループと共同でオニヒトデ幼生の野外調査を行い、どのような場所に集中しているのかを調べた。その結果ヨナラ水道において、50個体/m³を超える高密度のオニヒトデ幼生を世界で初めて発見した。着底直前のブラキオウリア幼生が多く、もしこれらが大量に幼生加入を起こすことで、オニヒトデの大量発生につながる可能性が明らかになった。また台風後は高密度集団が消滅していたことから、八重山地方では台風の影響で大量発生が起こる確率が低下する可能性が示唆された。

合計9種の造礁サンゴ類を石西礁湖周辺海域において集団遺伝解析した結果、まず、これまであいまいであった代表的な造礁サンゴの種について、遺伝的・生態学的に明らかにすることに成功した。それにより、個々の種の分布を明らかにした上で、個々の種がどのような環境下を好むのかについて、統計モデルにより明らかにした。これらの知見は、絶滅危惧種のリストアップや今後の環境かく乱による生物分布の変化を予測するために有効である。

また、サンゴ礁生物について石西礁湖内において、長い時間スケールで、当海域のサンゴがどのようにconnectivityをもち個体群を維持しているのかを明らかにした。十分数を採取できた6種の造礁サンゴサンプルを解析した結果、それぞれの特徴的な遺伝的分化構造が明らかになった。中でも、幼生分散期間が長い放卵放精型のサンゴ種では概して遺伝的分化の程度が低いのに対して、分散期間が短い保育型のサンゴ種では、有意な遺伝的分化構造が存在し、空間的にいくつかのユニットに分けられることが明らかになった。このことは、異なるユニット間では遺伝的な流動(つながり)が弱く、仮にあるユニット内で当該種のサンゴが何らかの原因で死滅した場合、他のユニット海域からの幼生供給による群集の回復・維持が期待できなくなることを意味する。したがって、保全戦略上、そのような構造を有するサンゴ種については、各ユニット毎の群集の維持を図る、というアプローチが重要になる。そのような空間構造を有する典型例として、アオサンゴに関して保全ユニット区分図を描いたものを図4に示す。今回の研究により、保全ユニットとしたほうが良い空間の中で全く海域公園がない場所が、西表島の北東および南東に見つかった。それぞれの範囲内で新たに海域公園などサンゴの破壊を制限する海洋保護区が設置されるとよいと考えられる。さらに、アオサンゴ類を中心に石西礁湖の詳細なソース・シンクの関係性を親および稚サンゴの起源同定も用いて調べた結果、特に重要なサンゴ群集を明らかにすることができた。

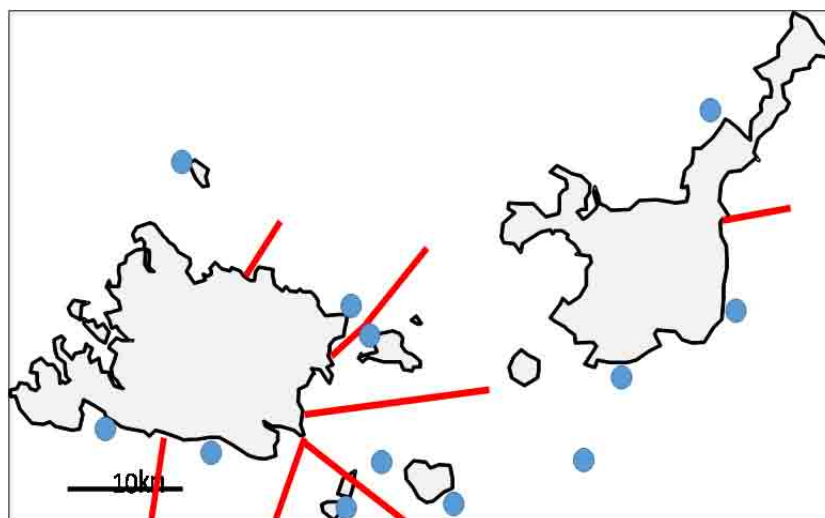


図4. 地域絶滅の危険度の高い保育型の繁殖生態をもつアオサンゴの遺伝子解析に基づく保全管理ユニット；隣り合わせの集団であるにも関わらず遺伝的に離れている集団間は幼生分散が少ないため、赤いバリアーの線が引かれている。(青丸がサンプル採集地点)。ただし、空間的ユニット構造は、ユニットとしての保全の必要性が高い保育型のサンゴに限っても、種ごとに多少とも異なる空間構造を有するため、今後解析対象種をさらに増やして情報を蓄積していく必要がある。今後さらにサンプル数を増やすとともに、幼生分散シミュレーション結果と組み合わせた分析を行うなどして、区分精度を高め、図の更新をしていく必要がある。

(4) 石西礁湖におけるサンゴ礁性生物の再生産及び関連する環境動態の把握

これまで漠然とサンゴが回復しない場所では着生後の生残も低いと考えられていたのに対し、着生後15か月間は周辺のサンゴ回復状況とは関係なく一定レベルで推移した。一方、サンゴの成長は違いがみられ、サンゴが回復していない場所では成長が遅かった。これは、海底を覆う藻類が場所によって異なり、稚サンゴに届く光量に影響していることが原因と示唆された。

石西礁湖の中で、クロロフィルa濃度が特に高かった石垣島沿岸に注目し時空間的に細かく調査したところ、

平常時には石垣市街地に最も近い石垣港のみ有意に高くなっていた。これは生活排水等の影響が予想される。台風後には、名蔵湾の一部で高い値がみられ、河川からの栄養塩流入の影響が示唆された。

[考察]

モニタリングデータの解析で得られたサンゴ被度減少グループでは、2008年以降オニヒトデが比較的多く観察されたことから、オニヒトデの捕食によりサンゴ被度の回復が抑圧されたと考えられる。また、ミドリイシ科サンゴの加入数が2007年以降相対的に減少したことも、サンゴの回復が妨げられた要因だと思われる。このように、サンゴの回復力が失われている地点は全体の約40%にのぼっており、オニヒトデの大発生が回復力の減退の大きな要因となっていることが示唆された。

石垣島沿岸では、オニヒトデ幼生の餌となる植物プランクトンが台風後に一時的に高くなる自然サイクルのみならず、常に植物プランクトンが高濃度に存在する場所が人為的な影響によって出現していると考えられる。オニヒトデ幼生がこのようなエリアを通過することで大発生につながるとすれば、石西礁湖においても大発生の頻度の増加に人為的影響が関与している可能性がある。また台風後は高密度の集団が消滅していることから、沖縄では台風の影響で栄養塩が流出して生存率が高くなる可能性以上に、幼生が分散してしまい、大量一斉加入を防ぐ可能性が示された。今回の調査では、栄養塩やクロロフィル a 量と幼生の分布には直接の相関はなく、幼生が能動的に餌の多い場所に集中することはないと考えられた。しかし栄養要求が大きいのはビンナリア期なので、そのころに十分量の餌環境に遭遇すると生存率が高くなる可能性はある。このことから、陸域の栄養塩負荷を減らすことで、オニヒトデの大量発生 of 長期化や被害の抑制に対し一定の効果があると期待される。実際、河川を通した栄養塩流入をなくした統合モデルをもちいたシナリオ解析からは、オニヒトデの発生が抑制され、サンゴ被度の減少も抑えられることが示された。同統合モデルの高精度化により、クロロフィル a 量を適正な範囲に抑えるための陸源負荷の具体的な値を示すことができると考えられる。

5. 本研究により得られた主な成果

(1) 科学的意義

近年、世界のさまざまな地域でサンゴ群集の計画的モニタリング調査が実施されてきたが、科学的知見を得るための解析が行われた例は少ない。石西礁湖および周辺海域で行われてきた16年間のモニタリング調査を詳細に解析し、サンゴ群集の被度変化パターンの類別化と、その原因となる攪乱要因を特定した本研究は、長期モニタリングデータの貴重な応用例である。また、2007年以降サンゴ群集の回復力が低下している地域を特定できたことにより、今後、生物的要因と物理的環境要因をさらに分析し、回復力の低下をもたらした原因を解明するためのターゲットエリアが明確となった。

オニヒトデの大発生メカニズム解明に関して、本研究では、『栄養塩仮説』を検証する上で必要不可欠な野外での浮遊幼生の分布および餌である植物プランクトン環境を、全サブテーマ共同での合同一斉調査やサブテーマ(4)の観測から明らかにした。その結果、石垣港周辺では、他と比べて常に植物プランクトン濃度が高く、生活排水の影響で植物プランクトン密度を $0.2 \mu\text{g/L}$ から $0.5 \mu\text{g/L}$ と2倍以上に上昇していることが示された。一方、名蔵湾では、台風通過後のみ高く、河川の増水という一時的な陸水の影響で、瞬間的に植物プランクトンが高密度になっていることが推定された。こうした石垣島南部海域での高密度プランクトンの出現特性は、サブテーマ(2)によるメタゲノム解析の結果とも整合的だった。栄養塩に関しては、植物プランクトンの増殖の結果を反映していることが多く、栄養塩単独では餌環境のモニタリング指標には適さないと判断できる。しかし、オニヒトデ幼生が多く出現したのは、植物プランクトンが高密度であった石垣港周辺ではなく、むしろ植物プランクトン密度は低い方であった竹富島北(K5)であり、餌の供給源と幼生の出現場所は分けて考える必要があると提言できる。

野外オニヒトデ幼生を検出するための技術を確立し、オニヒトデ幼生の高密度集団を世界で初めて発見することに成功した。こうした幼生の高密度集団が大量発生を引き金となっている可能性を明らかにした。またオニヒトデ幼生を人工的に大量作出し、約1週間程度飼育した後、これに天然のプランクトンを餌として与え、24時間経過した幼生の胃内容物のメタゲノム解析を行うことで、餌生物を特定する方法を、世界で初めて開発した。約500個体について解析を行ったところ、OTU数の割合として、渦鞭毛藻36%、珪藻36%、動物プランクトン24%、繊毛虫10%、クリプト藻・ハプト藻10%、原生動物9%を検出することに成功し、オニヒトデ幼生が微細藻類を中心にデトライタスを捕食している可能性のあることが示された。本法により、『栄養塩仮説』が正しいかどうかの検証が可能になり、重要な餌生物の特定に貢献できる。

世界初となる「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムの開発に成功したことで、陸域からの栄養塩負荷がどの程度、またどのように海域に広がり、生態系にどのような影響を及ぼすかを初めて定量的に示すことができるようになった。これによって、実際に陸域からの栄養塩負荷がオニヒトデの大量発生に繋がっていること明示され、『栄養塩仮説』が裏付けられた。さらには、栄養塩負荷の程度に応じたオニヒトデ密度やサンゴ群集被度を定量的に示すことが可能となった。

石西礁湖周辺海域において、サンゴ類に関して、これまで明らかにならなかった種境界を明らかにし、それら隠ぺい種の分布を予測する環境要因をそれぞれの種について明らかにした。このような景観遺伝学的解析は世界的に見てもまだ数が少なく、大きなインパクトがある。アオサンゴに関して、それまで1目1科1属1種とされていたところ、隠ぺい種を発見し、それらの好む環境因子の違いや産卵期などの生態学的な違いを明らかにした。サンゴの隠ぺい種は近年遺伝学的手法で見つかったはいるものの、このような生態学的な違いまで明らかにした例は少ない。また八放サンゴでしばしば種判別や系統解析に用いられるITS2領域において、隠ぺい種2種間で極めて珍しい進化を遂げていることを発見し、IFの比較的高い雑誌に報告することができた。

これまで未解明であったサンゴの着生直後1年間の生残について、格子状基盤および人工的に作出した幼生を用いることによって、着生後1年間の生残率をエリアごとに評価することができた。その結果、これまで、サンゴの回復が遅い場所は、初期生残率も低いと考えられてきたが、サンゴの回復の有無にかかわらず1年3か月後の生残率は15%程度であることが明らかとなった。しかし、石西礁湖の外側の外洋に面した場所に関しては、6か月後までは20%程度で維持されていたが、1年3か月後には1%程度まで急激に低下した。これは、稚サンゴが被覆状から枝が立ち上がる段階で捕食圧以外のストレスがかかっている証拠である。

(2) 環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

<行政が活用することが見込まれる成果>

石西礁湖および周辺海域で現在サンゴ群集の状態が良い場所、攪乱により被度が低下したがミドリイシ新規加入数が多く素早い回復が見込まれる場所、2007年以降サンゴ群集の回復がみられない場所などが特定できた。これらの地理的情報は、対象海域のサンゴ群集の保全政策を立案する上で重要な知見となる。

本研究で開発に成功した「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムによって『栄養塩仮説』が裏付けられた。このことから、サンゴ礁生態系保全のためには陸域からの栄養塩負荷の積極的な削減が必要であることが示された。この統合モデルシステムによって栄養塩負荷の削減率とサンゴ被度回復効果との関係性を定量的に示すことが可能となったことから、サンゴ被度回復目標を設定する際に、科学的な根拠を基にした栄養塩負荷の削減目標を提案するための行政支援ツールとしての活用が見込まれる。

栄養塩や赤土流入などのローカルな環境負荷に加えて、今後、海水温上昇や海洋酸性化などのグローバルな環境変動がより顕在化していくものと予想されている。本研究で明らかにした各攪乱要因がサンゴ群集の構造や被度に与える影響を統合型モデルシステムに組み込むことで、このようなローカル・グローバルの複合的な環境負荷のもとでのサンゴ群集動態の将来予測を行うことが可能になる。それは、本研究の成果が、様々な環境負荷シナリオのもとでのサンゴ礁生態系保全の可能性を検討するための支援ツールとして活用できる可能性を示すものである。

石西礁湖周辺海域における広域多点一斉調査等より、当該周辺海域におけるプランクトン出現種の組成や生物多様性の程度が明らかとなり、また、陸源負荷の影響評価のため、河川由来のケイ酸塩を利用して増殖する珪藻に着目して解析したところ、石垣島南部（特に石垣港周辺）を中心に高頻度の分布が見られたことから、陸源負荷の起源が、主に石垣島南部にあることを示すことができた。これにより、今後、河川水や生活排水由来の陸源負荷をどの様に軽減していくか、行政サイドと連携を深めていくデータを提示することができた。

地域絶滅の危険度が高い保育型のアオサンゴのデータを中心に、connectivityから推定された保全管理ユニットの提案ができた。本研究で提示した異なる保全管理ユニットでは幼生分散がごく限られてしまい回復の見込みがないと考えられることから、それぞれの海域において地域絶滅が起らないように保全していく必要がある。また石西礁湖周辺海域におけるソース・シンクの観点から、西表北東ユシグチ周辺や黒島と新城島の間の礁周辺など特に重要なサンゴ群集の絞込みに成功した。

6. 研究成果の主な発表状況

(1) 主な誌上発表

<査読付き論文>

- 1) N. YASUDA, K. KAJIWARA, S. NAGAI, K. IKEHARA, and K. Nadaoka: Galaxea, Journal of Coral Reef Studies, 17, 1, 15-16 (2015) First report of field sampling and identification of crown-of-thorns starfish larvae
- 2) 安田仁奈、灘岡和夫、長井敏：日本プランクトン学会報, 62, 1, 33-38 (2015) サンゴ礁無脊椎動物における集団遺伝解析による種分化および幼生分散の推定
- 3) N. YASUDA, C. TAQUET, S. NAGAI, M.D. FORTES, F. TUNG-YUNG, S. HARI, T. YOSHIDA, Y. SAITO, and

K. NADAOKA: Molecular Phylogenetics and Evolution, 93, 161–171 (2015) Genetic diversity, paraphyly and incomplete lineage sorting of mtDNA, ITS2 and microsatellite flanking region in closely related *Heliopora* species

4) Y. SAITO, M. UENO, Y. F. KITANO, and N. YASUDA: Bulletin of Marine Science, 91, 397–398 (2015) Potential of different reproductive timing between sympatric *Heliopora coerulea* lineages southeast of Iriomote Island, Japan

5) Y. F. KITANO, S. NAGAI, M. UENO, and N. YASUDA: Galaxea, Journal of Coral Reef Studies, 17, 1, 21–22 (2015) Most *Pocillopora damicornis* around Yaeyama Islands are *Pocillopora acuta* according to mitochondrial ORF sequences

6) G. SUZUKI, N. YASUDA, K. IKEHARA, K. FUKUOKA, T. KAMEDA, S. KAI, S. NAGAI, A. WATANABE, T. NAKAMURA, S. KITAZAWA, L.P.C. BERNARDO, T. NATORI, M. KOJIMA and K. NADAOKA: Diversity, 8, 9 (2016) doi:10.3390/d8020009 Detection of a High-Density Brachiolaria-Stage Larval Population of Crown-of-Thorns Sea Star (*Acanthaster planci*) in Sekisei Lagoon (Okinawa, Japan)

(2)主な口頭発表(学会等)

1) L. C. BERNARDO, A. WATANABE, T. NAKAMURA and K. NADAOKA: 第16回日本サンゴ礁学会大会 (2013) “Hydrodynamic trends derived from short-term and long-term oceanographic sensor developments in Sekisei Lagoon and Shiraho Reef, Okinawa, Japan.”

2) 齊藤佑太、長井敏、灘岡和夫、波利井佐紀、上野光弘、安田仁奈: 第16回日本サンゴ礁学会大会 (2013) 「石西礁湖周辺海域におけるアオサンゴおよび共生褐虫藻の遺伝構造」 (2013年12月09日 – 2013年12月13日, 沖縄OIST)

3) 池原浩太、安田仁奈、齊藤佑太、長井敏、鈴木豪、福岡弘紀、山下洋、亀田卓彦、甲斐清香、中村隆志、渡邊敦、L. C. BERNARDO、北沢駿介、灘岡和夫: 第16回日本サンゴ礁学会大会 (2013) 「オニヒトデ幼生広域分布調査のための簡易ソーティング方法の探索と応用」

4) 安田仁奈、池原浩太、長井敏、山川英治、岡地賢: 第16回日本サンゴ礁学会大会 (2013) 「大量発生したオニヒトデの詳細遺伝構造-フレンチポリネシアと沖縄の比較」

5) 亀田卓彦、山下洋、福岡弘紀、鈴木豪、甲斐清香: 第16回日本サンゴ礁学会 (2013) 「石西礁湖における海洋環境モニタリング」

6) 福岡弘紀、山下洋、鈴木豪、亀田卓彦、佐川清香、中村 隆志、L. P. C. BERNARDO、北沢駿介、長井敏、安田仁奈、齋藤佑太、池原浩太、渡邊敦、灘岡和夫: 第16回日本サンゴ礁学会 (2013) 「2013年オニヒトデ産卵期の石西礁湖および周辺水域におけるクロロフィルa濃度分布」

7) 鈴木豪、甲斐清香、山下洋: 第16回日本サンゴ礁学会 (2013) 「八重山諸島におけるミドリイシ属サンゴの幼生加入について」

8) 中村隆志、灘岡和夫、山本高大、渡邊敦: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「サンゴポリプモデルの拡張に基づくリーフスケール白化シミュレーション」

9) 向草世香、中村隆志、鈴木 豪、灘岡和夫: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「モニタリングサイト1000データに基づく石西礁湖および周辺沿岸海域のサンゴ被度変遷の解析」

10) L. C. BERNARDO, K. NADAOKA, T. NAKAMURA, A. WATANABE: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) “Investigation of hydrodynamic circulation in Sekisei Lagoon, Okinawa, Japan during normal and typhoon conditions using oceanographic sensors and numerical simulations”

11) 中林朗、長井敏、上野光弘、名取竜哉、北野裕子、安田仁奈: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「石西礁湖におけるクシハダミドリイシの詳細集団遺伝解析」

12) 湯浅英知、小椋義俊、林哲也、長井敏、C. BIRS、M. HART、R. TOONEN、安田 仁奈: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「オニヒトデの受精関連遺伝子を用いた系統地理解析」

13) 池原浩太、安田仁奈、長井敏、鈴木豪、福岡弘紀、山下洋、亀田卓彦、甲斐清香、中村隆志、渡邊敦、L. P. C. BERNARDO、北沢駿介、灘岡和夫 : 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「オニヒトデ幼生の同定 2013 年と2014 年の調査結果の比較」

14) 齊藤 佑太、長井敏、灘岡和夫、波利井佐紀、上野光弘、谷中絢貴、安田仁奈: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「アオサンゴ隠蔽種2種は何か違うのか? -遺伝的 生態学的な比較-

15) 北野裕子、中林朗、谷中絢貴、湯浅英知、上野光弘、長井敏、安田仁奈: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「石西礁湖を中心としたハナヤサイサンゴの集団遺伝構造の比較」

16) 福岡弘紀、山下洋、亀田卓彦、鈴木豪、渡邊敦: 第17回日本サンゴ礁学会 (2014) 「石垣島沿岸域におけ

るオニヒトデ産卵期の植物プランクトン環境」

17) 鈴木豪、山下洋：第17回日本サンゴ礁学会(2014)「異なる環境下におけるミドリイシ属サンゴの着生後生残比較」

18) 本郷悠貴、安田仁奈、田邊晶史、長井敏：NGS現場の会(2015)「現場の温度変化に呼応して発現・抑制するサンゴの遺伝子探索」

19) 渡邊敦、中村隆志、北沢駿介、L. P. C. BERNARDO、鈴木豪、福岡弘紀、亀田卓彦、藤倉佑治、本郷悠貴、安田仁奈、北野裕子、向草世香、R. SITH、瀧戸健太郎、江川遼平、田野倉佑介、安藤航、竹内傑、天野慎也、長井敏、宮島利宏、灘岡和夫：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「島嶼－石西礁湖－外洋間における栄養塩・有機物動態特に大規模水道部に着目して」

20) 中村隆志、L. P. C. BERNARDO、天野慎也、渡邊敦、R. SITH、向草世香、福岡弘紀、鈴木豪、安田仁奈、長井敏、灘岡和夫：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「オニヒトデの生活史のモデル化と発生予測の試み」

21) 向草世香、斎藤衛、中村隆志、灘岡和夫：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「石西礁湖および周辺海域のサンゴ被度変遷の傾向分類と要因検討～16年間のモニタリングデータに基づく解析～」

22) 天野慎也、中村隆志、渡邊敦、L. P. C. BERNARDO、R. SITH、福岡弘紀、鈴木豪、灘岡和夫：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「石西礁湖におけるオニヒトデ発生予測のための低次生態系モデルの開発」

23) 齊藤佑太、長井敏、灘岡和夫、波利井佐紀、上野光弘、北野裕子、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「石西礁湖周辺海域におけるアオサンゴ2種の遺伝構造の比較」

24) 北野裕子、上野光弘、長井敏、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「八重山におけるハナヤサイサンゴ属の分布」

25) 野口七海、北野裕子、上野光弘、鈴木豪、長井敏、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「石西礁湖周辺海域における着定稚サンゴの種組成と遺伝子型分布」

26) 中林朗、井口亮、北野裕子、上野光弘、長井敏、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「黒潮流域におけるクシハダミドリイシおよびナンヨウミドリイシの遺伝子流動解析」

27) 小島萌々香、長井敏、鈴木豪、福岡弘紀、亀田卓彦、中村隆志、渡邊敦、灘岡和夫、北沢駿介、L. P. C. BERNARDO、池原浩太、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「オニヒトデ幼生の水平分布?石西礁湖のどこにいる?」

28) 谷中絢貴、波利井佐紀、香川浩彦、上野光弘、北野裕子、斎藤佑太、安田仁奈：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「アオサンゴ隠蔽種 2種における産卵期推定～同じ海域で同時に産卵しているのか?」

29) 福岡弘紀、鈴木豪、山下洋、亀田卓彦、藤倉祐治、渡邊敦：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「石垣島沿岸域におけるオニヒトデ浮遊期幼生の出現と海洋環境」

30) 鈴木豪、山下洋：第18回日本サンゴ礁学会(2015)「ミドリイシ属サンゴの着生後1年間の生残についてー環境間および種間比較ー」

7. 研究者略歴

課題代表者：灘岡 和夫

東京工業大学大学院理工学研究科土木工学専攻修了、工学博士、現在、東京工業大学 環境・社会理工学院 教授

研究分担者：

2) 長井 敏

水産大学校増殖学科卒業、農学博士、現在、国立研究開発法人水産研究・教育機構
中央水産研究所 水産生命情報研究センター 環境ゲノムグループ長

3) 安田 仁奈

東京工業大学情報理工学研究科情報環境学専攻修了、宮崎大学農学部海洋生物環境学科助教
現在、宮崎大学テニユアトラック推進機構 准教授

4) 鈴木 豪

京都大学農学研究科応用生物科学専攻博士課程修了、現在西海区水産研究所亜熱帯研究センター
研究員

4-1304 島嶼－サンゴ礁－外洋統合ネットワーク系動態解明に基づく石西礁湖自然再生への貢献

(1) 数値シミュレーションモデル解析と現地調査に基づく「島嶼－サンゴ礁－外洋」統合ネットワーク系の構造解明

国立大学法人東京工業大学

大学院情報理工学研究科教授 灘岡和夫（研究代表者）

大学院情報理工学研究科講師 中村隆志（平成26年度より）

大学院情報理工学研究科助教 渡邊敦

平成25～27年度累計予算額：35,428千円（うち平成27年度：11,410千円）

予算額は、間接経費を含む。

[要旨]

石西礁湖はわが国で最大規模のサンゴ礁海域であり高い生物多様性を誇っているが、近年、生態系の衰退が顕著になっている。衰退の原因を明らかにするには、環境ストレスの発生源である島嶼部も含んだ島嶼－サンゴ礁－外洋統合ネットワーク系として対象を捉え、その実態を解明する必要がある。本研究ではまず、過去に得られたサンゴ群集モニタリングデータの解析により、石西礁湖のサンゴ群集の時空間動態の解明をおこなった。サンゴ被度データ（1998年～2013年、202地点）をクラスター解析することにより、変動パターンを「高被度グループ」、「低被度グループ」、「減少グループ」に分けた。石西礁湖および周辺海域のサンゴ群集の状態を考える上で、重要なのは2007年の大規模白化により被度が大きく減少し、その後低迷している減少グループである。減少グループは主に石西礁湖中央部、南部に多く分布していた。減少グループでは2008年以降オニヒトデが比較的多く観察されたことから、オニヒトデの捕食によりサンゴ被度の回復が抑圧されたと考えられる。また、ミドリイシ科サンゴの加入数が2007年以降相対的に減少したことも、サンゴの回復が妨げられた要因だと思われる。サンゴの回復力が失われている地点は全体の約40%にのぼっており、オニヒトデの大発生が回復力の減退の大きな要因となっていることが示唆された。全サブテーマ共同で実施した広域多点一斉採水の結果を平均的に見ると、クロロフィルa濃度は多くの海域でオニヒトデ幼生が餓死する水準を超えていた。こうした状況がオニヒトデの大量発生に及ぼす影響を定量的に評価するためのツールとして、人為影響まで定量的に評価できる世界初の「**陸域－海洋－生態系**」統合型モデルシステムの開発を行った。このモデルを用い陸域からの栄養塩負荷を変えたシナリオ解析を行ったところ、陸源の栄養塩負荷を半分程度に減らすと、オニヒトデによるサンゴ群集への影響は非常に限定的となることが明らかとなった。このことから、陸源の栄養塩負荷の削減は、オニヒトデの大量発生の抑制に非常に有効であると言える。

[キーワード]

石西礁湖、統合ネットワーク系、サンゴ礁、島嶼、オニヒトデ

1. はじめに

石西礁湖はわが国で最大規模のサンゴ礁海域であり高い生物多様性を誇っているが、近年、生態系の衰退が顕著になっている。石西礁湖自然再生に向けての鍵となるのは、近年目立って減退しつつある生態系の回復力（レジリエンス）の原因解明、そして、それに基づく有効な再生方策の提言である。石西礁湖及び周辺沿岸海域は、外洋と直接面しており、浮遊幼生期を持つサンゴ礁生物は、異なるサンゴ礁間で互いに生物的に連結している（サンゴ礁間連結性, reef connectivity）。しかし、現状では、石垣島等の島嶼部からの陸源負荷に起因すると考えられる周辺沿岸域のサンゴ群集の衰退による供給源（ソース）の幼生供給能力の減退、そして、加入先（シンク）の環境劣化によって、ソース-シンク連結構造がサンゴ群集の維持に十分機能しない状況が現れている。また、一方で、赤土や栄養塩等の負荷物質も同様の連結性によって広域的に運ばれる構造が存在すると考えられる。したがって、環境負荷-生態系応答の関係を対象海域全体について明らかにするには、これらの環境ストレスの発生源である島嶼部も含んだ「島嶼-サンゴ礁-外洋統合ネットワーク系」として対象を捉え、その実態を解明する必要がある。このような観点は、この海域で最近猛威をふるっているオニヒトデの大量発生・維持機構の解明にも有効である。

2. 研究開発目的

本研究は、石西礁湖及び周辺海域におけるサンゴ礁生態系の広範な衰退現象とその背後にある回復力（レジリエンス）の減退をもたらしているメカニズムを明らかにするべく、そのキーとなる、石西礁湖周辺海域における島嶼からの環境負荷及びサンゴ礁生物の分散・再生産過程を“島嶼-サンゴ礁-外洋統合ネットワーク系”の観点から解明することを目的とする。そして、それに基づいて、有効な石西礁湖自然再生策につながる科学的知見を提供する。

本サブテーマでは、過去に得られたサンゴ群集モニタリングデータの解析により、石西礁湖内外のサンゴ群集の時空間動態の解明をおこなった。サンゴ被度の変遷に効くと考えられるミドリイシの新規加入数、オニヒトデ個体数、サンゴ白化率との関係を考察した。つぎに陸源負荷物質の海域での広がりや、サンゴやオニヒトデの幼生のConnectivityを解明する為に必要な、海水流動や水質分布特性に関する現地観測を実施した。さらにサンゴやオニヒトデの幼生分散過程における生化学的効果のモデルへの取込みも含め、研究代表者の研究室で開発してきた石西礁湖における数値モデル群を進化させた。他のサブテーマの成果も含める形で、石西礁湖周辺海域における島嶼からの環境負荷及びサンゴ礁生物の分散・再生産過程を“島嶼-サンゴ礁-外洋統合ネットワーク系”の観点から包括的に解明することを試みた。

3. 研究開発方法

（1）モニタリング調査によるサンゴ群集の時空間動態の解明

石西礁湖周辺では1983年より海中公園センター及び環境省によって、石垣島周辺では1998年から環境省によってサンゴ礁モニタリングが実施されてきた。2003年度からはモニタリングサイト

1000事業として、同じ観測地点での調査が継続して行われている。2013年度現在202観測地点で、(1)サンゴ生息状況：サンゴ被度・サンゴ生育型・ミドリイシの新規加入数、(2)サンゴ攪乱要因：オニヒトデ個体数（密度）・オニヒトデ優占サイズ・サンゴ食巻貝発生階級・テルピオス・サンゴ全体の白化率・白化によるサンゴ全体の死亡率・腫瘍の有無・Black Band Diseaseの有無・White Syndromeの有無・台風の影響度、(3)生育環境：水深・底質・SPSS階級・地形などが年に1度調査されている。とくに1998年と2007年には大規模サンゴ白化現象が報告され、2008年以降はオニヒトデの大発生、また台風によるサンゴ破壊の被害も度々観測されている。

長期的モニタリングデータの解析から、サンゴ群集がいつ、どこで、どのように変化してきたか、また観測された様々な攪乱要因がサンゴ群集にどのような影響を与えたかを明らかにすることができる。昨年度は、1998年～2013年のサンゴ被度の年変化をクラスター解析により類型化し、(1)高被度グループ、(2)2007年減少グループ、および(3)低被度グループの3つに分けられることを明らかにした。今年度はその結果をより詳細に解析し、類別された各グループのサンゴ被度の平均的なふるまいと、ミドリイシの新規加入数、オニヒトデ個体数、サンゴ白化率、および2003年にのみ観測された透視度との関係性を検討した。

(2) 石西礁湖の水質分布特性と海水流動に関する現地観測

オニヒトデの大量発生は石西礁湖のサンゴ群集の減衰を引き起こした大きな要因の一つである。オニヒトデ幼生の生残率は餌となる植物プランクトンの濃度に非常に強く依存することが知られている。植物プランクトンの発生は陸域からの栄養塩流入によって引き起こされることが多いため、オニヒトデの大量発生と栄養塩との関係性が示唆されている（『栄養塩仮説』）。そこで、『栄養塩仮説』の妥当性を検証し、また陸源負荷の石西礁湖海域への波及過程を把握するために、石西礁湖海域の広域多点一斉採水を、石西礁湖内外、合計約30地点（地点は図(1)-1、表(1)-2に示す）で、他の全サブグループと共同で2013年～2015年の間に合計8回実施した。調査は4隻のボートを使用し、同時に4海域をカバーした。採水項目は、栄養塩(NO_2 , NO_3 , NH_4 , PO_4 , SiO_2)、全溶存態窒素・リン(TDN・TDP)、溶存態有機炭素(DOC)、炭酸系(全アルカリ度TA, 全炭酸DIC, pH)、クロロフィルa濃度(Chl-a)、メタゲノム用サンプルである。採水は基本的に表層および水深7mの二層で実施した。また、各地点で直読式総合水質計(AAQ、JFEアドバンテック株式会社)を用い、鉛直プロファイル測定もおこなった。プランクトンネットによるオニヒトデ幼生サンプリングを実施した。メタゲノム用サンプルについてはホースを使い、表層から水深約5mまでの水柱からサンプリングをおこなった。

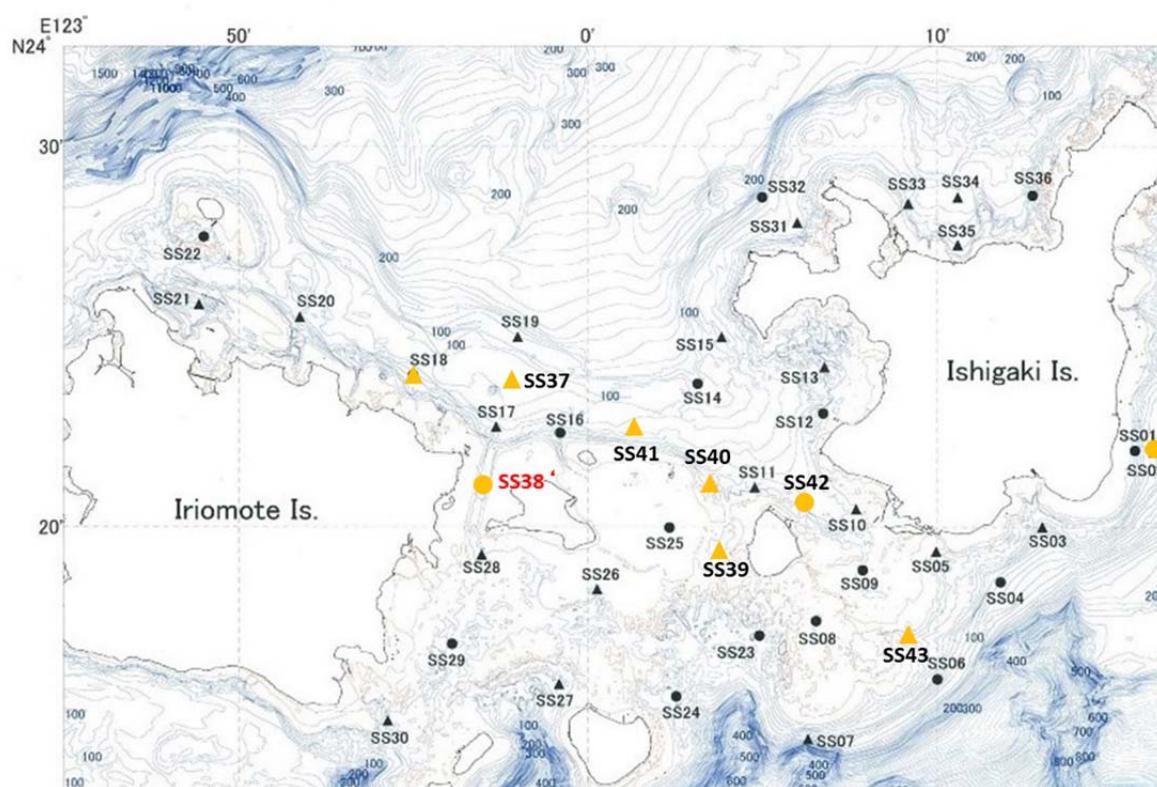
2013年度の観測でオニヒトデ幼生が多く確認されたヨナラ水道（図(1)-1のSS17）および竹富島西部水道（タキドゥングチ、図(1)-1のSS11）に着目し、2015年6月22日12時から23日12時にかけて24時間採水をおこない、栄養塩や有機物量、Chl-a等の水質環境とこれら水道部の流動等との関係を解析した。採水は3時間おきに実施した（採水深0, 10, 20m）。多項目水質計を用いた水温、塩分等の観測は1時間おきに実施した。また22日12時、23日0時、6時、12時の計4回、表層、10m、20mの3深度にてプランクトンネットを用いたオニヒトデ幼生採集もおこなった。

2013年～2015年の間に実施した全8回の広域多点一斉採水のデータをもちい、栄養塩等の水質パラメータに関し平均値・標準偏差のグリッドデータを作成した。グリッドデータを作成する際の空間補間には、GMT (Generic Mapping Tools) の曲率最小化アルゴリズムを使用した。この際、

テンションレベルとして0.25をもちい、データを外挿しないようマスキング処理をおこなった。

採水時を含めたオニヒトデ幼生浮遊期間中の時系列流動・水質データを取得するために、ローガータイプの水温計や流速計、波高計、塩分計、クロロフィル-濁度計を多点設置することにより、各項目の長期データを取得した（図(1)-2および表(1)-1）。ここで得られたデータは、海水流動モデル、沿岸低次生態系モデルや陸源負荷モデルの開発・検証に用いられる。

2015年8月下旬に台風15号が八重山地方を直撃した（8月24日最接近）。この台風襲来直後（8月25日）と平常時に戻ったと考えられる約1週間後（8月30日）に、出水時および平常時の栄養塩負荷の空間分布を把握するための採水調査を、石垣島の主要河川および沿岸域において実施した。この際、栄養塩類濃度、電気伝導度、水温等を測定した。採水は、陸水の影響を見やすい様になるべく最干潮時を中心に3、4時間程度で終えるようにした。

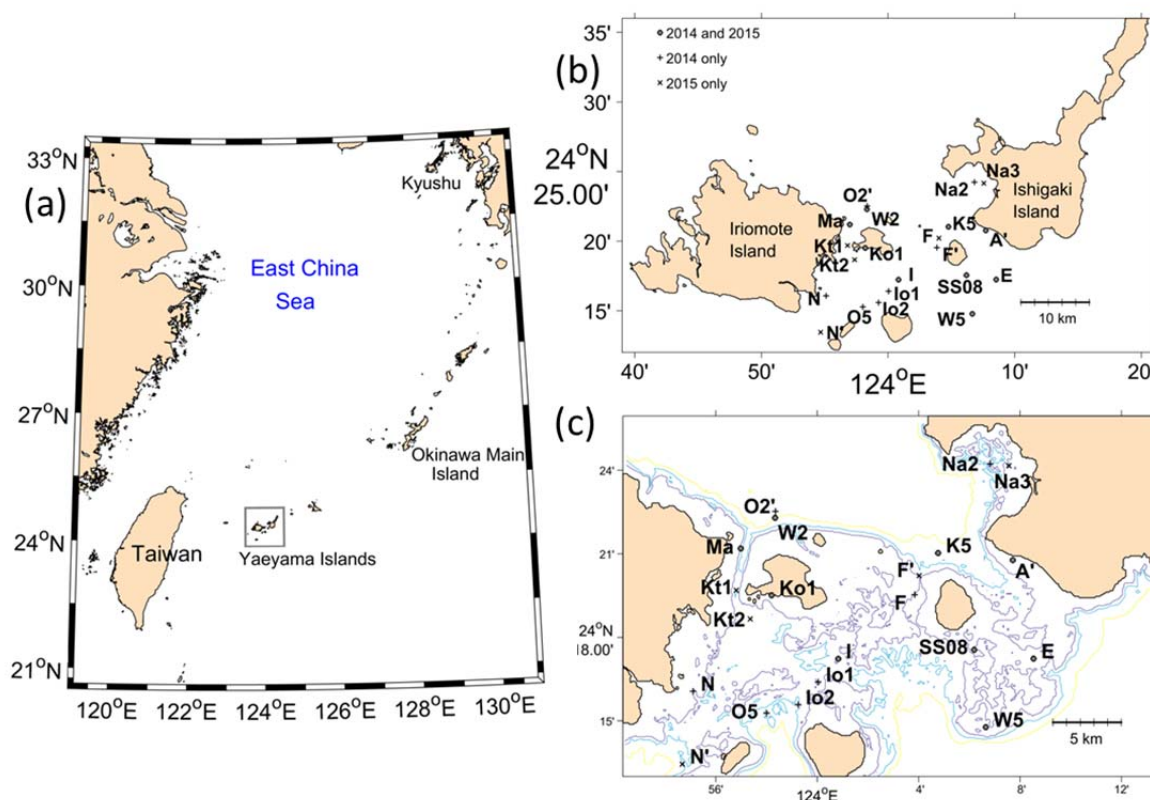


図(1)-1 広域多点一斉採水実施地点。2013年～2015年に調査した全地点を示す。●は採水・AAQ観測地点、▲は採水・AAQ観測・プランクトンネット採集地点を表す。黄色のシンボルは2015年に新たに追加した地点を示す。各年度に実施した調査地点は表(1)-1にまとめてある。

表(1)-1 石西礁湖広域多点一斉採水の実施時期等。黒丸は新月、黄色丸は満月をあらわす。

調査時期	調査地点(数)	潮	備考
2013年6月17日	SS01～30 (30)	小潮	
2013年6月18日	SS01～30 (30)	長潮	
2013年6月21日	SS08～36 (29)	中潮	台風直後
2013年8月27日	SS01～36 (36)	中潮	
2013年9月5日	SS01～36 (36)	大潮●	台風後
2014年6月7日	SS01～30 (30)	長潮	出水翌日
2014年6月13日	SS03～30 (28)	大潮●	
2015年6月25日	SS02～43* (31)	長潮	

*ただし、SS01, 06, 15, 21, 22, 27, 31～36の12点除く。



図(1)-2 2014年度および2015年度、ロガータイプ・センサーの設置地点図。海域に設置したセンサー類は表(1)-2、3にまとめた。また仲間川、名蔵川、宮良川、新川川、轟川に水位計を設置し出水のタイミングを把握した。

表(1)-2 観測地点および設置測器の情報(2014年度)

地点名	経度	緯度	水深(m)	設置センサー
A'	124.130044	24.347423	12.0	流速計、クロロフィル濁度計、塩分水温計
E	124.137933	24.287183	8.3	流速計、クロロフィル濁度計、塩分水温計
I	124.013055	24.286917	15.0	流速計
Ko1	123.970216	24.325462	6.0	水位計、溶存酸素計
La1	124.031391	24.330499	8.0	水位計
Ma	123.950185	24.348757	19.0	流速計、溶存酸素計
N	123.918910	24.268283	約3	クロロフィル濁度計、塩分水温計
Na2	124.126475	24.400832	約3	クロロフィル濁度計、塩分水温計
O2'	123.970433	24.382839	約40	水温計アレー(5m, 10m, 20m, 30m, 40m)
O5	124.130542	24.252808	約40	水温計アレー(5m, 10m, 20m, 30m, 40m)
SS08	124.102883	24.293037	6.0	水位計
W2	123.974400	24.372583	11.0	波高計、多層流向・流速計(ADCP)
W5	124.024918	24.216148	10.0	波高計、流速計
Sk	124.166860	24.322360	約5	流速計、クロロフィル濁度計、塩分水温計
K5	124.079690	24.350750	約5	クロロフィル濁度計、塩分水温計
F	124.064130	24.325770	15.8	流速計
Io1	124.000590	24.273250	7.5	水温計
Io2	123.987440	24.259630	18	水温計

表(1)-3 観測地点および設置測器の情報(2015年度)

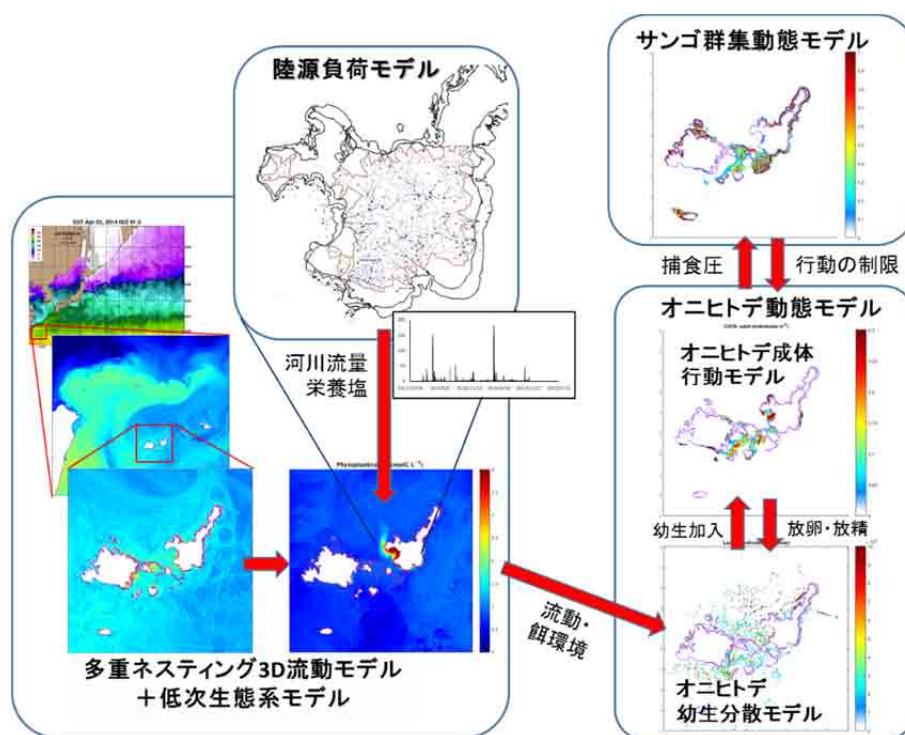
地点名	経度	緯度	水深(m)	設置した測器類
A'	124.128610° E	24.346240° N	3.0	クロロフィル濁度計、塩分水温計、溶存酸素計
E	124.142250° E	24.287220° N	10.0	流速計、水温計
I	124.013850° E	24.287150° N	9.0	流速計、水温計
Ko1	123.970000° E	24.325150° N	5.0	水位計、溶存酸素計
Ma	123.949750° E	24.353180° N	23.0	多層流向・流速計、水温計
N'	123.911739° E	24.223773° N	2.0	クロロフィル濁度計、塩分水温計(CTW)
Na3	124.125844° E	24.402694° N	5.0	クロロフィル濁度計、塩分水温計(CTW)
SS08	124.103200° E	24.292550° N	8.0	水位計
W2	123.972290° E	24.371530° N	9.4	波高計、流速計、水位計
W5	124.110900° E	24.246200° N	8.0	波高計、流速計、水位計
K5	124.079520° E	24.350490° N	10.0	流速計、水温計
F'	124.066994° E	24.336697° N	~12	多層流向・流速計、水温計
Kt1	123.947225° E	24.328592° N	~10	水温計
Kt2	123.955802° E	24.311854° N	~20	水温計
Q	123.929714° E	24.385297° N	10	溶存酸素計、クロロフィル濁度計、塩分水温計、流速計
WL1	124.019176° E	24.365895° N	1	水位計
WL2	124.040137° E	24.306566° N	1	水位計
WL3	124.051356° E	24.297702° N	1	水位計
WL4	124.108919° E	24.308038° N	1	水位計
WL5	124.150284° E	24.265762° N	1	水位計
WL6	124.012921° E	24.212141° N	1.0	水位計
YEM2'	123.947308° E	24.353578° N	5	流速計、水温計
YEM4'	123.953294° E	24.352675° N	10	流速計、水温計

(3) 数値シミュレーションモデル開発

1) 「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムの概要

オニヒトデの大量発生時の『栄養塩仮説』の検証および、大量発生における人為影響を定量的に評価するために、これまでに類例のない「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムを開発した。このモデル開発において、いくつかの欠かすことの出来ない重要なプロセスがある。オニヒトデ

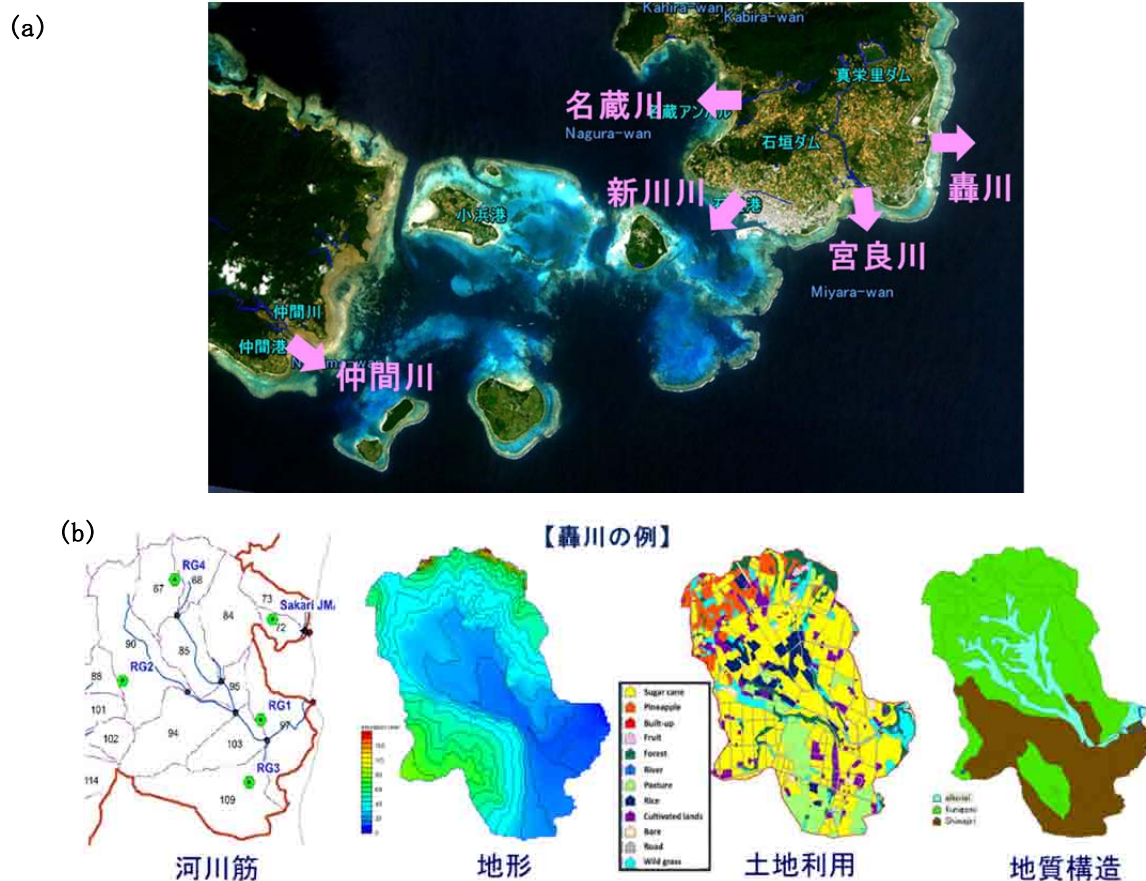
はその生活史において、まず2週間から6～7週間程度の浮遊幼生期間を経て着底し、サンゴ藻食の稚ヒトデを経て、3年程度で成体となる。オニヒトデの発生を予測するためには、オニヒトデがどこで産卵し、浮遊幼生が海流に運ばれながらどの程度生残してどこに着底するか？その後、稚ヒトデや成体がどのように移動し、次世代をどこで産卵するか？といった生活史全体を考慮した個体群動態モデルが必要となる。これらを解決するために図(1)-3に示すような陸域-海洋-生態系統合型モデルシステムを構築した。この統合モデルシステムは陸域からの栄養塩流入など人為的な影響を評価するために、陸域での土地利用などを考慮した陸源負荷モデルを組み込んでいる。陸源負荷モデルによって計算された陸源負荷が石西礁湖海域にどのように広がっていくかを再現するために石西礁湖周辺海域の海流を再現する3次元流動モデルが組み込まれている。この3次元流動モデルは、石西礁湖海域の植物プランクトン動態を再現するために開発・チューニングを行った低次生態系モデルと結合している。これらによって計算された流動環境・オニヒトデの餌環境（植物プランクトン密度）をインプットデータとして用いて、オニヒトデ動態モデルおよびサンゴ群集動態モデルを駆動する。オニヒトデ幼生の分散過程をラグランジュ的な粒子追跡シミュレーションを応用し、餌環境の時空間変動に応じた幼生の減耗過程を計算する。これによって、陸域からの栄養塩負荷がオニヒトデ幼生の生残にどのように影響するかを推定することができるようになる。幼生分散シミュレーションの着底ポイントと加入量の計算後、オニヒトデの行動モデルによってオニヒトデの移動やサンゴ捕食が計算され、それらの影響を組み込んだサンゴ群集動態モデルによって最終的なサンゴ群集被度変遷が計算される。それぞれのサブモデルの詳細については以下に述べる。なお、この統合モデルシステムは人為影響を陽に組み込んだモデル体系となっているため、陸源負荷を変化させたシナリオ解析なども実施することができる。



図(1)-3 「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムの模式図

2) 陸源負荷モデル

オニヒトデの餌環境を把握し、栄養塩仮説を検証するためには、栄養塩負荷の最も上流側である陸域からの栄養塩のインプットを見積もる必要がある。そのためにオープンソースソフトウェアであるSWAT (Soil & Water Assessment Tool) を用いた陸源負荷モデルの開発を行った。モデル化は、石西礁湖域に流入する石垣島の4河川（名蔵川、新川川、宮良川、轟川）および西表島の仲間川を対象とした（図(1)-4a）。このモデルによって、流域の地形や地質構造、土地利用に応じた（図(1)-4b）、降雨後の河川からの出水や栄養塩の流出などを計算することができる。

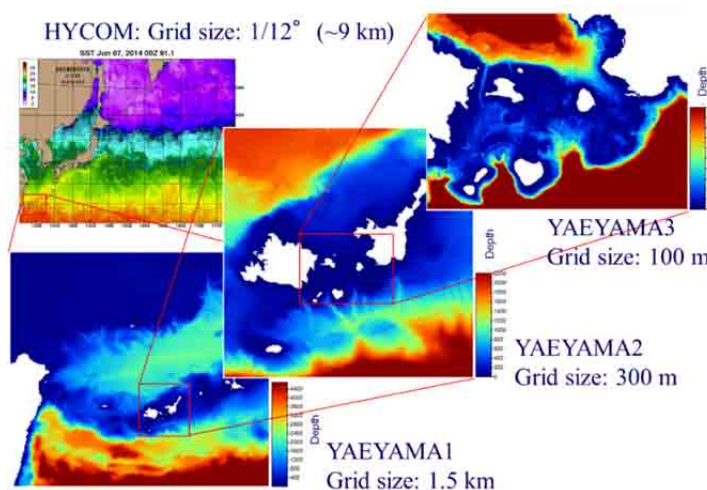


図(1)-4 陸源負荷モデルの対象河川 (a)、および轟川を例とした陸源負荷モデルのインプットデータの概要 (b)

3) 多重ネスティング三次元流動モデル

石西礁湖海域の流動環境や温熱環境は、北西に流れる黒潮や台風など比較的大領域からの影響を受けるため、石西礁湖海域だけのローカルに閉じた系として扱うことは出来ない。そのため、多重ネスティングによって大領域から影響を陽に取り入れ、大領域からローカルスケールまでを扱えるモデル体系にすることが不可欠である。そこで、最新の三次元流動モデルの一つであるROMS (Regional Ocean Modeling System) をベースに多重ネスティング3次元流動モデルの開発を行った。ネスティングは、台湾から宮古島までをカバーし、グリッドサイズ1.5kmの計算領域(YAEYAMA1)、次に石垣島から西表島全域をカバーしたグリッドサイズ300mの計算領域(YAEYAMA2)、石西礁湖

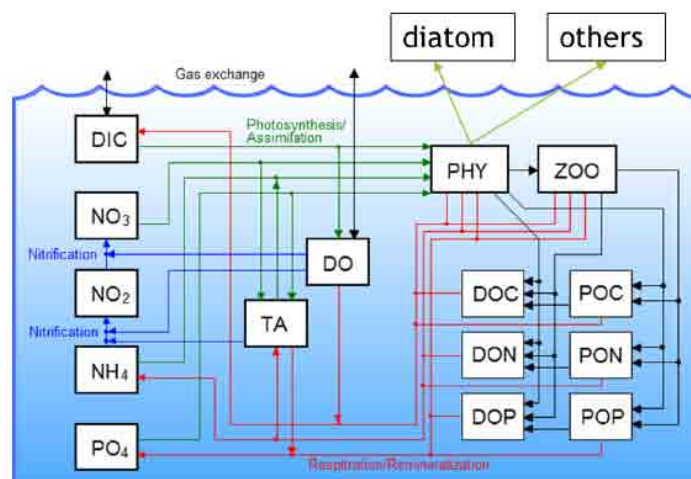
にフォーカスしたグリッドサイズ100mの計算領域（YAEYAMA3）の3段階である（図(1)-5）。さらに、YAEYAMA1の境界条件は全球海洋モデルHYCOM (<http://hycom.org/>)からのoff-lineネスティングによって与えた。また、気象条件は、京大生存圏研究所が整備した気象庁のメソスケール気象モデルによる短期予報のアーカイブ(<http://database.rish.kyoto-u.ac.jp/arch/jmadata/>)を空間内挿することで時空間グリッドデータを整備した。前述の陸源負荷モデルのアウトプットは、この3次元流動モデルの河口で淡水や栄養塩の流入のインプットとして与えられ、陸源負荷の海域への移流・拡散が計算される。



図(1)-5 多重ネスティング3次元流動モデルの計算領域

4) 低次生態系モデル

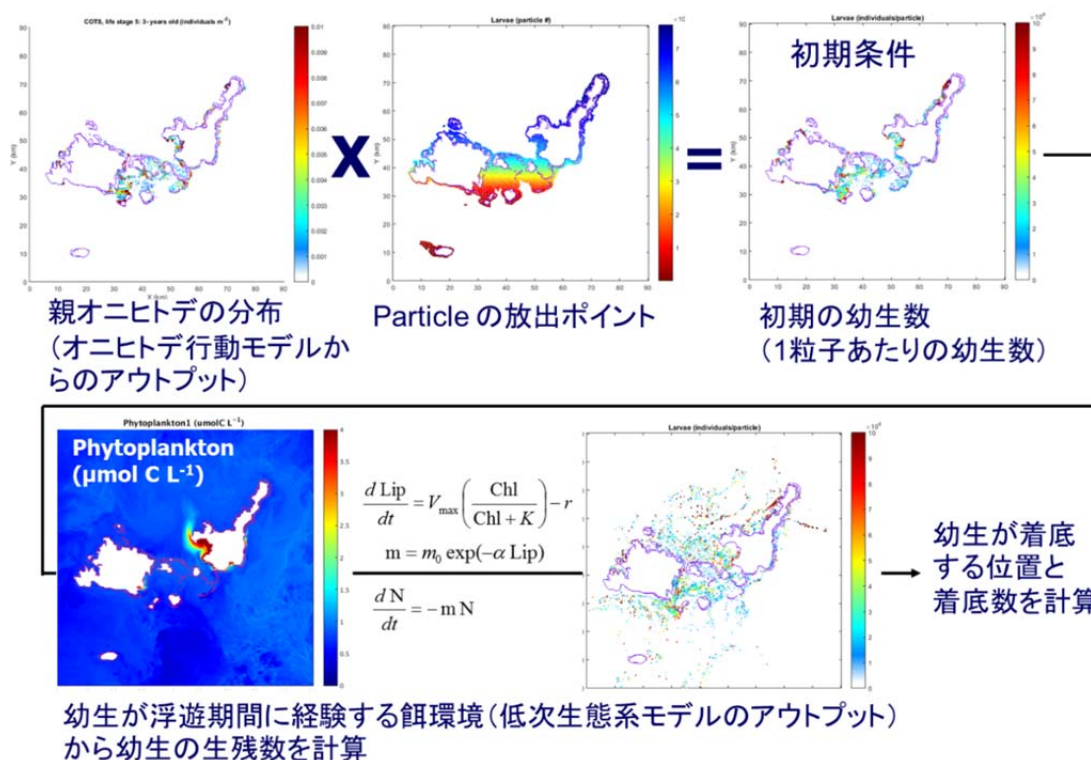
オニヒトデ幼生の餌環境の時空間変動を理解し再現するために、石西礁湖の植物プランクトンの動態を再現できる低次生態系モデルを開発した。このモデルは栄養塩 (NO_3 , NH_4 , PO_4)、炭酸系 (DIC, TA)、溶存/粒子態炭素 (DOC/POC)、溶存/粒子態窒素 (DON/PON)、溶存/粒子態リン (DOP/POP)、植物/動物プランクトン (PHY/ZOO)、溶存酸素 (DO) がコンパートメントに含まれている（図(1)-6）。植物プランクトンについては、珪藻の動態がオニヒトデの餌環境において重要であるという結果が、前年度のサブテーマ(2)のメタゲノム解析結果およびサブテーマ(4)の観測結果から指摘されていたため、植物プランクトンのコンパートメントを珪藻とそれ以外の植物プランクトンの二つに分離した。このモデルを石西礁湖の植物プランクトン動態へ最適化するために、石西礁湖周辺海域で採取した植物プランクトンを含む海水を用いて飼育実験を行い、モデルのチューニングを行った。この低次生態系モデルは前述の3次元流動モデルと結合させることで、石西礁湖におけるオニヒトデ幼生の餌である植物プランクトンの時空間変動を再現できるようにした。



図(1)-6 低次生態系モデルの模式図

5) サンゴ群集-オニヒトデ動態モデル

サンゴ被度の変遷を明らかにするためには、サンゴ被度の減少に大きく関わっていると考えられるオニヒトデの動態を明らかにする必要がある。それを実現するためのオニヒトデ動態モデルは、オニヒトデ行動モデルとオニヒトデ幼生分散モデルからなっている。この二つのサブモデルは非常に複雑に連結している。まず、オニヒトデ行動モデルによって計算された成ヒトデの分布パターンを基にオニヒトデ幼生の放出ポイントおよび放出量を決定し、そこから3次元流動モデルのアウトプットをベースとしたラグランジュ的な粒子追跡手法により幼生分散を計算する。このとき、幼生の分散過程で経験する餌環境は、前述の三次元流動-低次生態系モデルにより再現されたものを用い、Fabricius et al. (2010)¹⁾ や Wolfe et al. (2015)²⁾ のオニヒトデ幼生飼育実験の結果を基に導いた餌環境の履歴に応じた生残率の算出式を用いる。この幼生分散モデルによってオニヒトデの新規加入場所および加入量を計算する。着底後の行動は、オニヒトデ行動モデルを用いて予測を行う。この行動モデルはサンゴ群集の被度を再現するサンゴ群集動態モデルと対になっており、サンゴを捕食しながらサンゴ被度が低い方から高い方へと移動することを基本的な行動原理とし、その動きを移流-拡散型の方程式で表現している。この行動モデルで再現されたオニヒトデの分布は、幼生分散モデルの幼生放出ポイントとして引き継がれ、次世代の一連のライフサイクルが計算される(図(1)-7)。ここで連結されたサンゴ群集動態モデルは、幼生の新規加入、増殖、死亡、オニヒトデによる被食などの基本的なプロセスを含んだものとなっており、これによってサンゴ被度の変遷を計算することができるようになっている。



図(1)-7 オニヒトデ幼生分散モデルにおける幼生の初期放出量およびその後の生残率の計算プロセス

6) 統合モデルシステムを用いたシナリオ解析

上述の統合モデルシステムが開発されたことによって陸域からの栄養塩流入など人為的な陸源影響がオニヒトデの大量発生にどの程度影響するかを定量的に評価することが初めて可能となった。そこで、陸域からの栄養塩 (NO_3 と PO_4) の負荷程度を(1)現状の栄養塩負荷を再現したシナリオ (Nx1 シナリオ)、(2)栄養塩負荷を現状の75%に削減したシナリオ (Nx0.75 シナリオ)、(3) 栄養塩負荷を現状の50%に削減したシナリオ (Nx0.5 シナリオ)、(4) 栄養塩負荷を現状の25%に削減したシナリオ (Nx0.25 シナリオ)、および逆に(5) 栄養塩負荷が現状の2倍に増加したシナリオ (Nx2 シナリオ) の5段階の栄養塩負荷シナリオを用意した。そして、自然状態のオニヒトデ密度 (0.0002 個体/ m^2 と設定) および健全なサンゴ被度状態を初期条件として20年分の数値シミュレーションを行い、それぞれの栄養塩負荷シナリオにおいてオニヒトデの大量発生が誘発されるかを確認した。数値シミュレーションには東工大のスーパーコンピューターTSUBAME2.5を用いた。なお、計算時間や計算コストの制約から2013年の6月1日～8月11日までのそれぞれのシナリオにおける流動-低次生態系モデルの計算結果を繰り返し用いて20年分の計算を実施した。

4. 結果及び考察

(1) モニタリング調査によるサンゴ群集の時空間動態の解明

1) サンゴ被度年変化のグループ化

全ての観測地点間で各観測年におけるサンゴ被度の差の二乗値の総和 (ユークリッド距離の二

乗和)を計算し、非類似度の指標としてクラスター解析を行った。デンドログラムの結果から、3つのグループはそれぞれ2つのサブグループから構成されていることがわかった。

サンゴ平均被度と空間分布

サブグループ1Aは、観測期間中高いサンゴ平均被度(約40%-60%)を維持しており(図(1)-8-(1)、青線)、ヨナラ水道など石西礁湖の外縁部に多かった(図(1)-8-(2)、青36地点)。サブグループ1Bのサンゴ平均被度は、1998年の白化後、回復し高被度に到達したものの、2010年以降減少した(図(1)-8-(1)、水色線)。このグループは調査海域の北側の地点に多かった(図(1)-8-(2)、水色25地点)。一方、サブグループ3Aは観測期間中低いサンゴ平均被度(約10%)を維持しており(図(1)-8-(1)、黒線)、小浜島の東側や内湾部に多くみられた(図(1)-8-(2)、黒20地点)。サブグループ3Bのサンゴ平均被度は2007年に減少が見られたものの、緩やかに回復しており、現在は約40%に到達している(図(1)-8-(1)、緑線)。石垣島の東部や、高被度グループ1の内側に多かった(図(1)-8-(2)、緑42地点)。また、サブグループ2Aのサンゴ平均被度は1998年の白化の影響はほとんど受けず高い値であったが、2007年の白化により急激に減少し、その後回復が見られなかった(図(1)-8-(1)、赤線)。石西礁湖中央部、石垣島周辺に多く見られた(図(1)-8-(2)、赤38地点)。サブグループ2Bのサンゴ平均被度は1998年以降回復したものの、2007年に減少し、その後回復が見られなかった(図(1)-8-(1)、ピンク線)。石西礁湖の南部、東部、および石垣島の北部に多く見られた(図(1)-8-(2)、ピンク41地点)。

ミドリイシの新規加入数

6つのサブグループはほぼ共通の年トレンドを示していた(図(1)-9-(1))。サブグループ1Bが観測期間中最も多く、サブグループ1Aが2番目に多かった。サブグループ2Aと2Bは中間の加入数であったが、2008年から2011年まではそれ以前の年トレンドから予想される数よりも少ない傾向が見られた。また、サブグループ3Aのミドリイシ加入数は少なかった。

オニヒトデ観察個体数

1998年から2006年まで、海域全体でオニヒトデはほとんど観察されなかった(図(1)-9-(2))。2007年にサブグループ2Aと2Bで観察されはじめ、2011年まで中程度の個体数が報告された。サブグループ1Bでは2008年から観察個体数が増加し、2011年は非常に多くの個体数が報告された。同様にサブグループ1Aでも2011年に個体数のピークが見られる。一方、サブグループ3Aと3Bではオニヒトデはほとんど見られなかった。

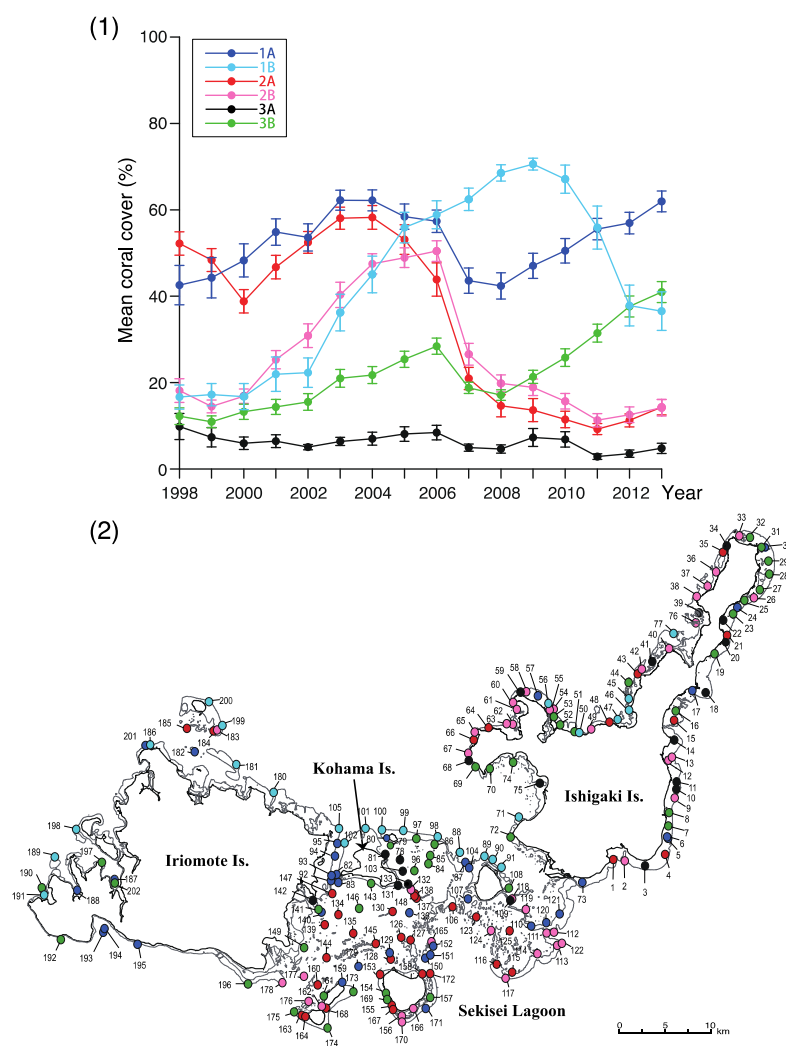
サンゴ白化率

白化率の年変化はサブグループ1Bを除き、5つのサブグループ間で共通していた(図(1)-9-(3))。2007年はサブグループ2A、2B、3Bでサンゴ白化率が50%以上と高かった。また、中程度(20%-40%)の白化率は2001年、2003年、2005年および2008年以降も観測されていた。サブグループ2Aは常に高い白化率を示す一方、サブグループ1Bでは白化率は低かった。

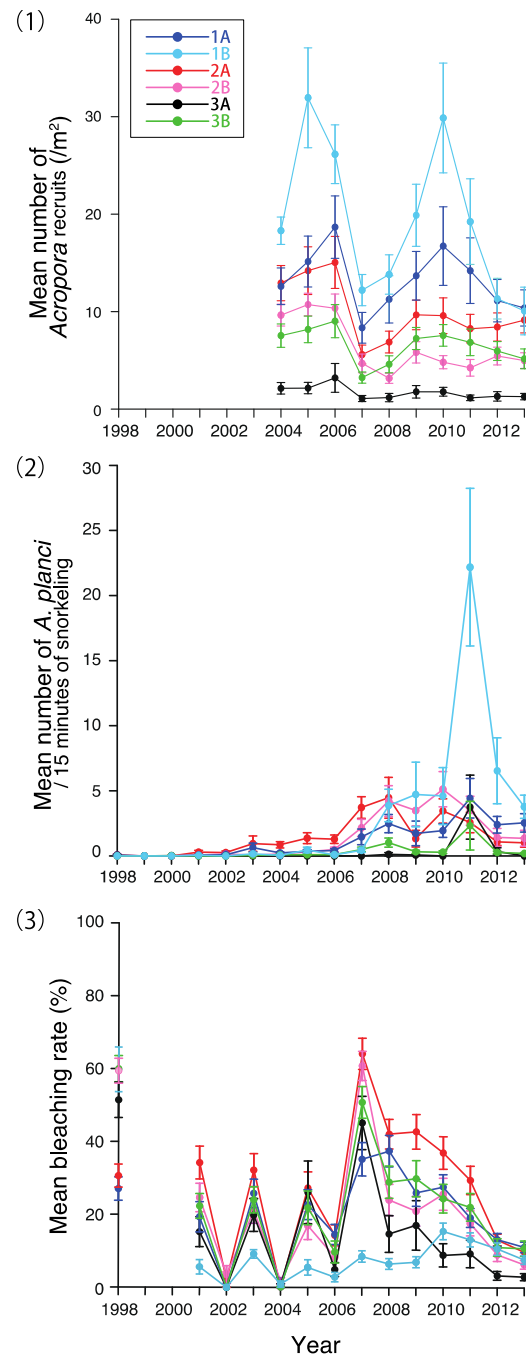
透視度

2003年の透視度は多くの地点でランク1($11m \leq x \leq 15m$)であったが、サブグループ3Aではランク2($6m \leq x \leq 10m$)とランク3($x \leq 5m$)の合計が51.6%を占めていた(図(1)-10)。

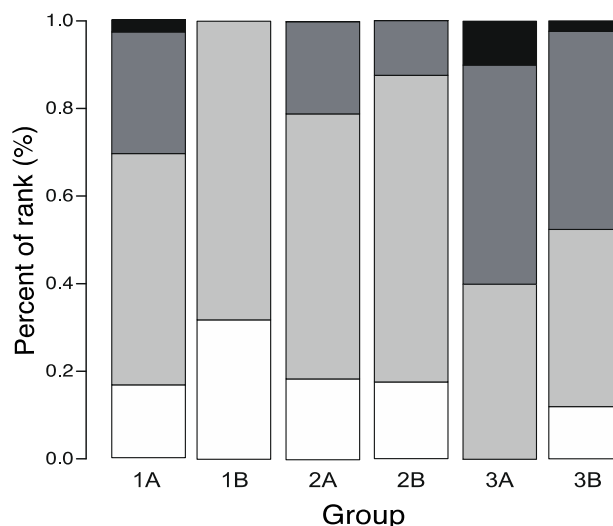
以上の解析をまとめると、2007年のサンゴ白化以降サンゴ平均被度が回復していないサブグループ2Aと2Bに属する地点では、サンゴの回復力が失われていると考えられる。とくに石西礁湖の中南部、東部、および石垣島北部に多く位置しており、その数は全体の約40%を占めた。サンゴ平均被度が回復しない要因は、2008年から2011年に中程度のオニヒトデ大発生があったためと考えられる。また、同時期に成長が早く被度の増加をもたらすミドリイシの新規加入数が少なかったことも、要因の一つだったと思われる。一方で、2011年にオニヒトデが大発生して被度が減少したサブグループ1Bでは、ミドリイシの新規加入数が多いため速やかにサンゴ平均被度が回復すると期待できる。また、サンゴ平均被度が常に低い地点では透視度が低い傾向があり、ミドリイシの新規加入が妨げられる、もしくは成長が進まない環境下にあることが示唆された。



図(1)-8 クラスタ解析で類別化された6つのグループの(1)サンゴ平均被度の年変化と(2)空間分布。青はサブグループ1A、水色はサブグループ1B、赤はサブグループ2A、ピンクはサブグループ2B、黒はサブグループ3A、緑はサブグループ3Bを示す。



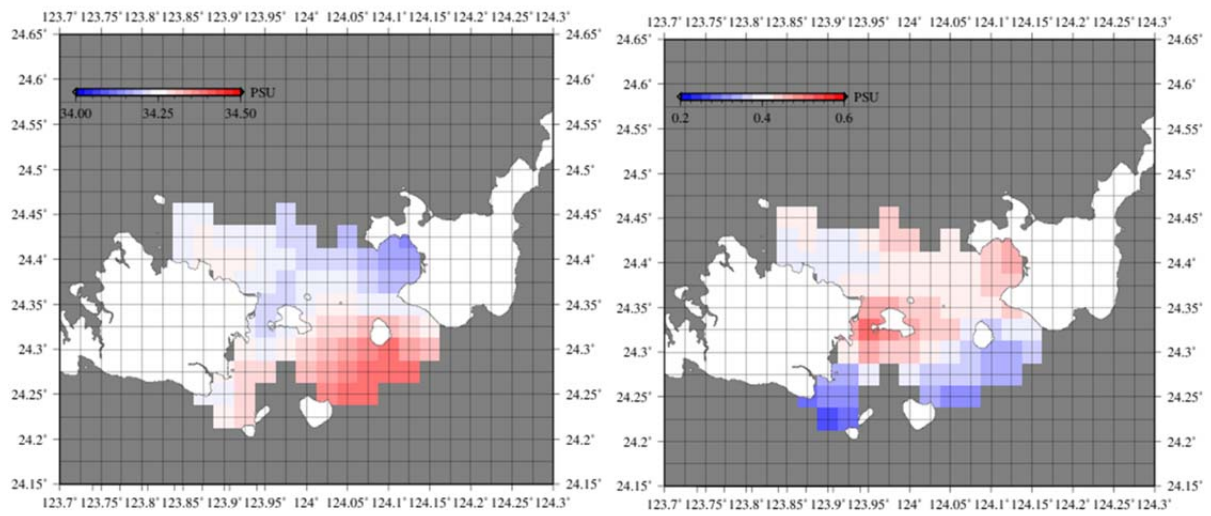
図(1)-9 6つのグループの(1)ミドリイシの平均新規加入数、(2)オニヒトデ観察個体数と(3)サンゴ白化率の年変化。



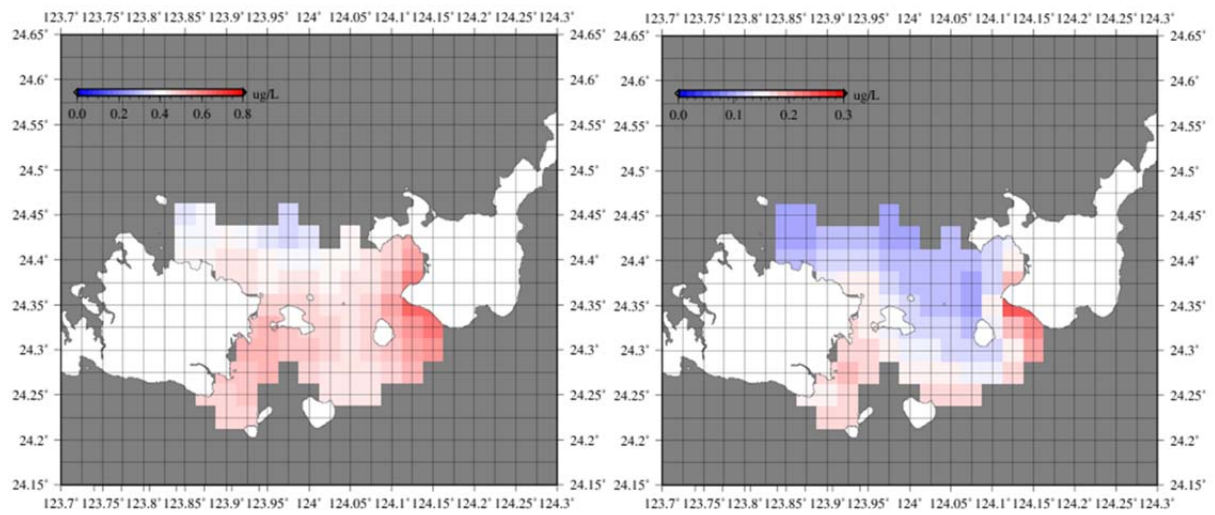
図(1)-10 6つのグループの透視度ランクの割合。白が ランク 0 ($16m \leq x$)、薄いグレーがランク 1 ($11m \leq x \leq 15m$)、グレーがランク 2 ($6m \leq x \leq 10m$)、そして黒がランク 3 ($x \leq 5m$)。

(2) 石西礁湖の水質分布特性と海水流動に関する現地観測

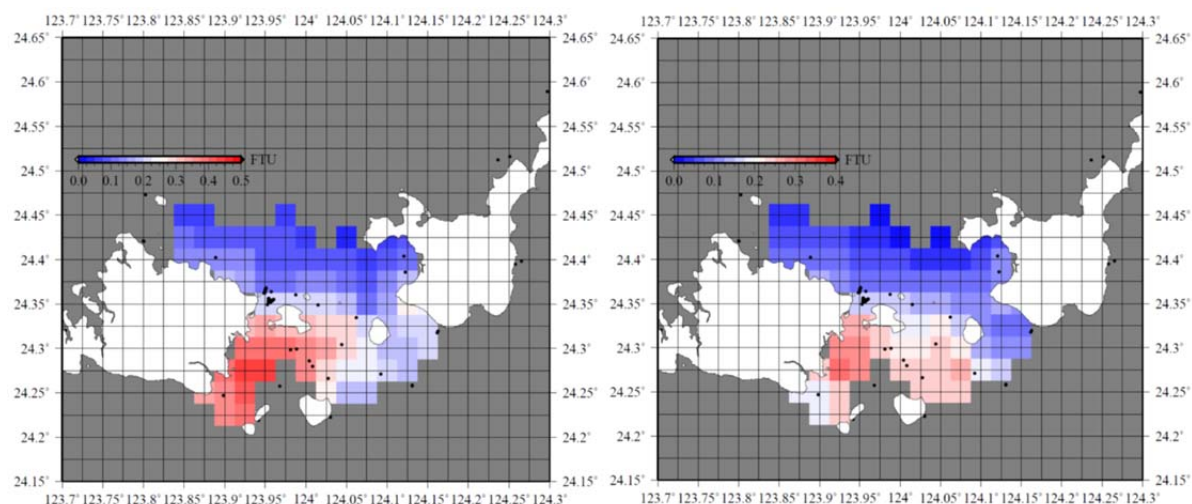
2013年から2015年に実施した全8回の広域多点一斉採水の結果を用い作成した表層塩分、Chl-*a*、濁度、 $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ のグリッドデータを図(1)-11～14に示す。全8回の採水のうち、6回は6月に、1回は8月に、1回は9月に実施した(表(1)-1)。図(1)-11より塩分は石西礁湖の南で高く、北に行くにつれ低くなる傾向が認められた。これは石垣島南西部や西表島南東部の河川からの淡水や降水が、この季節に卓越する南風や潮汐流の影響で北部に輸送されやすいためと考えられる。また塩分は小浜島周辺や名蔵湾で変動が大きいことが分かった。これは台風時等の出水の影響を受けやすいためと考えられる。図(1)-12よりChl-*a*は石垣沿岸や西表沿岸で高めになる傾向が認められた。オニヒトデ幼生の餌として重要といわれる $2\mu\text{m}$ 以上の植物プランクトンについても、2013年では石西礁湖の40%以上の海域でオニヒトデ幼生が餓死する水準($0.25\mu\text{g/L}$)を超えていた³⁾。Chl-*a*の時間変動は石垣島南西部や西表島南東部で大きくなっており、これは出水後などに陸から供給された栄養塩を利用して植物プランクトンが増殖しやすい場であるためと考えられる。図(1)-13より濁度は、石西礁湖内の南西部、西表島と小浜島の間あたりでやや高めの値が平均的にみられた。また標準偏差もこの海域で高めだったことから、出水等の影響も受けやすいと考えられる。図(1)-14より硝酸+亜硝酸態窒素 NO_x は、石西礁湖内部から北礁にかけてと西表島の南東部で平均的に高めの濃度がみられた。これは浅い地形条件により海水に海底面(堆積物や底生生物)の影響が及びやすいこと、また竹富島と小浜島間の海域などはお盆状の地形により栄養塩類が蓄積しやすいことなどが原因と考えられる。航路浚渫の影響等も考えうる。一方、 NO_x の変動は西表や石垣沿岸、特に西表北岸でたかくなっている。西表北岸については平均的には NO_x が低めだが、出水時に船浦港などを通して河川や干潟から NO_x が供給されるためと考えられる。なおアンモニア態窒素 NH_4 は、コンタミネーションと考えられる異常値を示すことがあったため、ここでの解析には用いなかった。



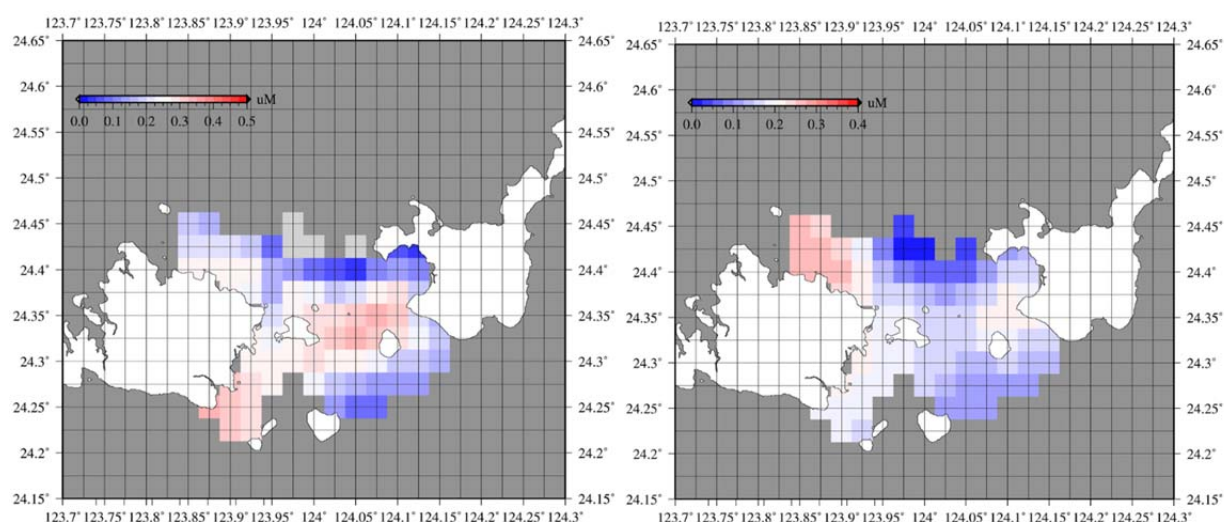
図(1)-11 表層塩分の平均値（左）と標準偏差（右）



図(1)-12 表層Chl-aの平均値（左）と標準偏差（右）

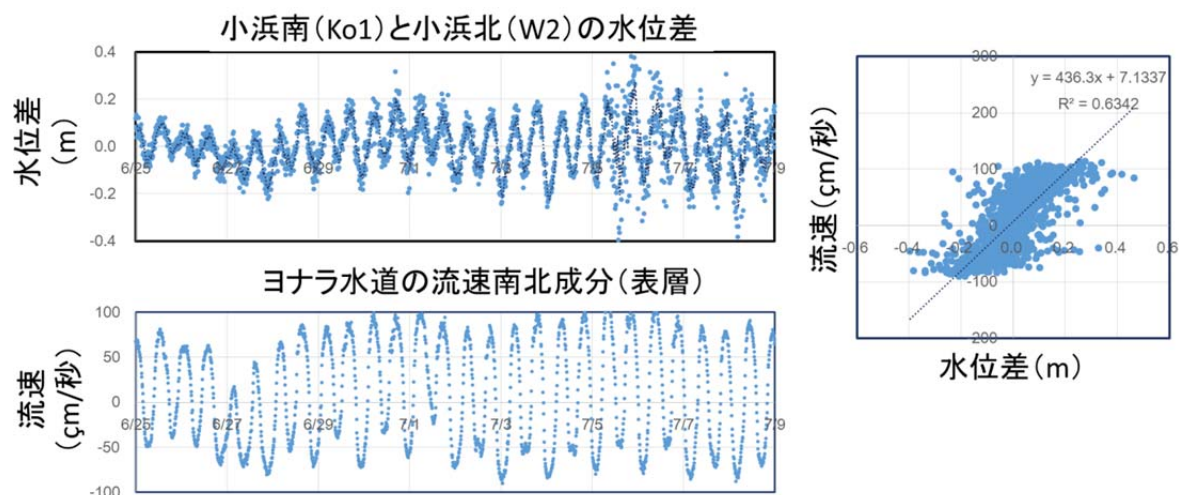


図(1)-13 表層濁度の平均値(左)と標準偏差(右)。図中の黒点は、サブテーマ3が遺伝子解析用のサンゴ試料を採取した地点をあらわす。



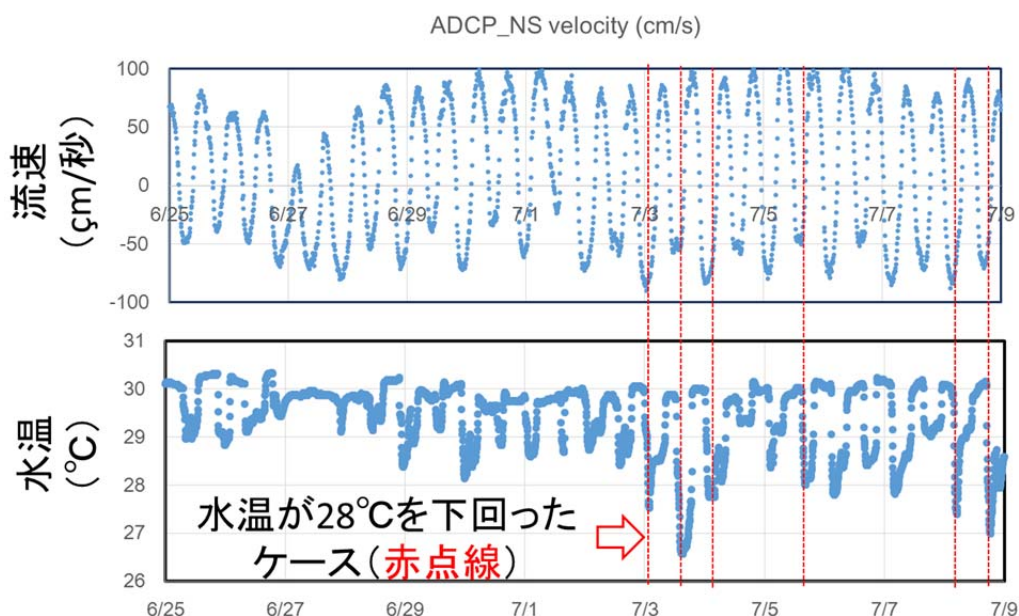
図(1)-14 表層NO_xの平均値(左)と標準偏差(右)

次に石西礁湖と外洋との物質フラックスを考える上で重要と考えられるヨナラ水道を対象に、流動場の観測とそれを支配する要因としてヨナラ水道南北の水位差を観測した(図(1)-15)。これを見ると小浜島南側の水位が高いとヨナラ水道では南から北向き(礁湖から外洋向き)の流れが見られ、逆に小浜島南側の水位が低いとヨナラ水道では北から南向き(外洋から礁湖内へ)の流れが見られることがわかる。



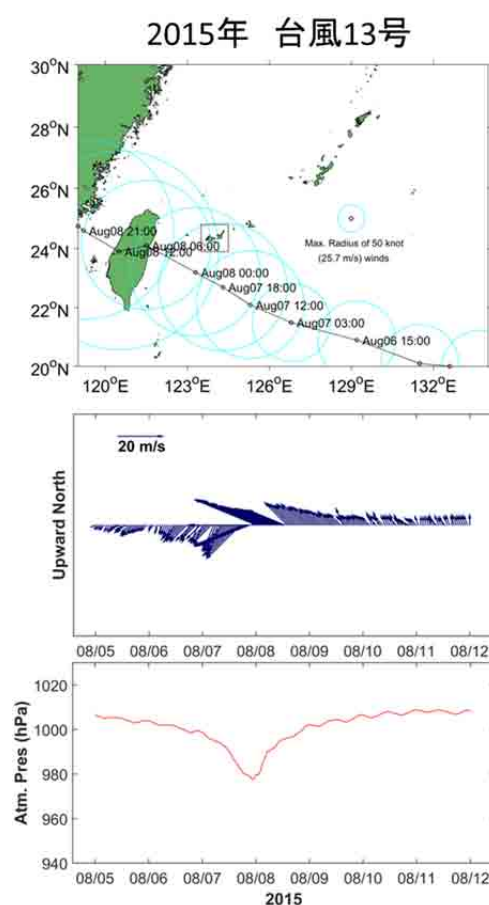
図(1)-15 小浜島南 (Ko1) と小浜島北 (W2) で観測された水位差、ヨナラ水道中央部 (Ma) で観測された表層付近の流速の南北成分 (正の値が北向きの流れ)、および上記水位差と流速の関係。観測地点については図(1)-2を参照。

次にヨナラ水道中央部 (Ma) での南北流速と底層 (水深約25m) で観測された水温との関係を図(1)-16に示す。南向き (外洋から礁湖向き) の流れが強くなる際に、水温が28℃を切る低水温化が時折認められた。ヨナラ水道から入った低水温水塊は、数時間遅れで石西礁湖内部 (Kt1やKt2、図(1)-2参照) に達することも確認された。また同様の低水温水塊は、2015年夏季にタキドングチ (F、水深12m程度) でも規模はやや小さいが観測された。こうした低水温水塊は高い栄養塩濃度を持つことが多いため、水道部を通して外洋のやや深い場所から栄養塩が礁湖内部に間欠的に供給されている可能性が示唆された。

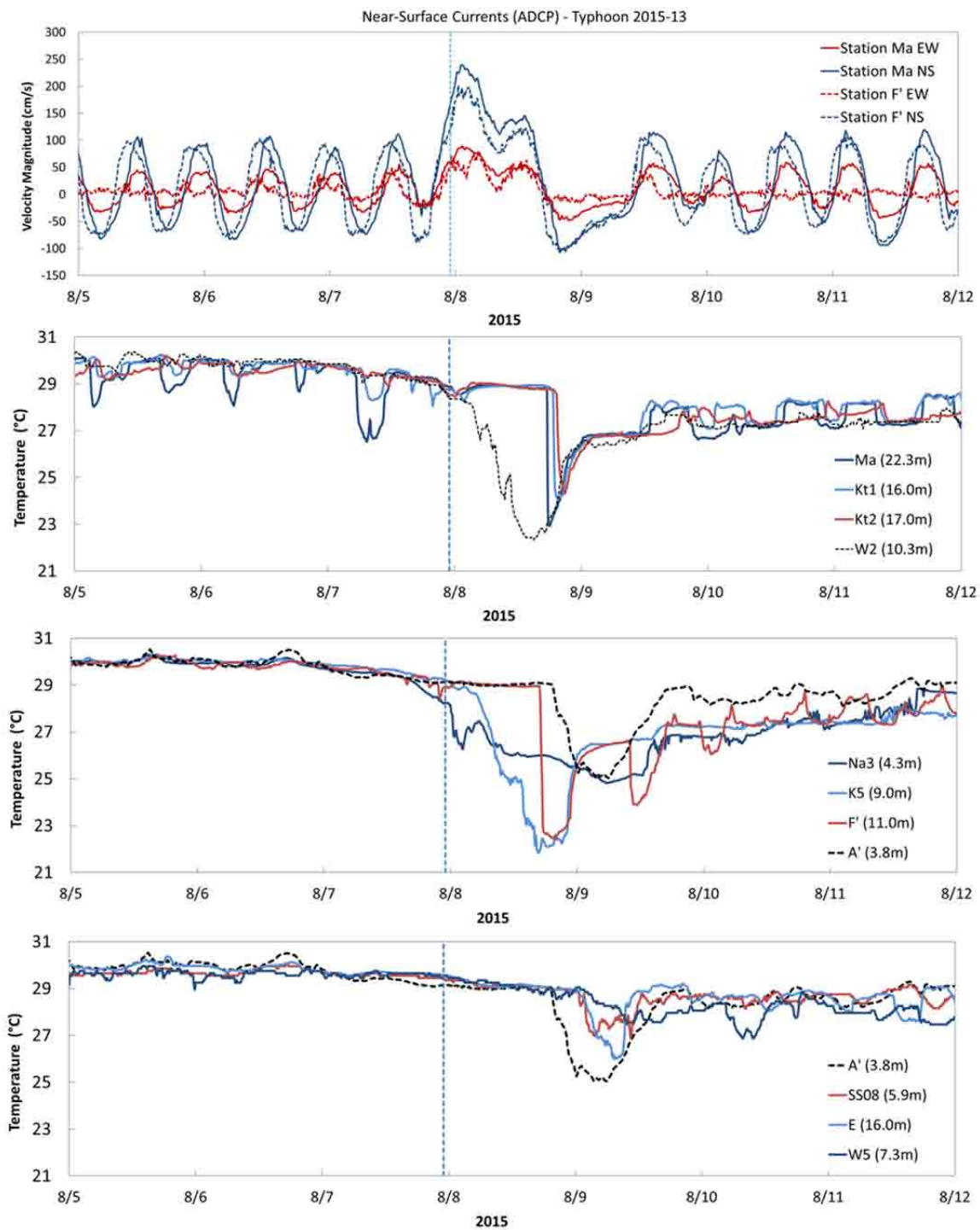


図(1)-16 ヨナラ水道における流動と底層水温の関係

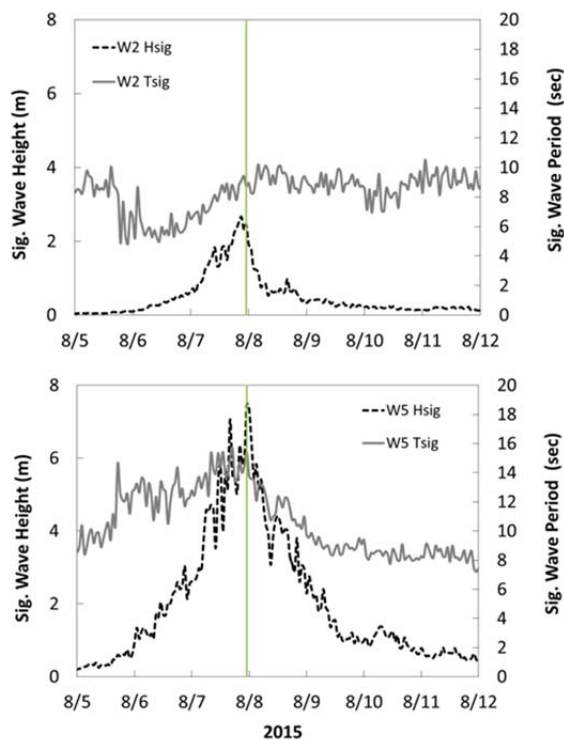
続いて台風が石西礁湖の流動場および水温場に及ぼす影響を、観測データより検討した。図(1)-17は2015年8月上旬に八重山地方に接近した台風13号の経路と、石垣島の气象台で観測された風速・風向および気圧を示す。この図より、台風が8月8日未明に石垣島に最接近し、その際気圧も最も低くなっていたことがわかる。またこの最接近を境に、それまで北東風だったのが南東風に変わったこともわかる。図(1)-18には台風13号接近前後の、ヨナラ水道（Ma）、タキドングチ（F'）での表層付近流速および石西礁湖内各地点における水温の時系列を示す。台風最接近後の8月8日には、ヨナラ水道、タキドングチともに北東向きの流れが強まり、ヨナラ水道より外洋に向けて海水が出続けていたことがわかる。またこの際、石西礁湖の北側・外側に位置するW2やK5、また名蔵湾内のNa3では8月8日に水温の急激な低下が見られたが、ヨナラ水道やタキドングチ、および石西礁湖内の各地点では、こうした低水温の流入が8月8日の夜まで見られなかった。これは石西礁湖から北側外洋に向かう強い北向きの流れが、北側外洋からの海水の流れ込みをブロックしていたためと考えられる。図(1)-19には石西礁湖北部と南部のW2, W5で観測された有義波高、有義波周期を示すが、台風が通過した石西礁湖南側は台風最接近時に8m近い有義波高が観測されたのに対し、北側では2m強の有義波高がみられた。台風が流動、波浪および湧昇にともなう低水温水塊の輸送パターンに及ぼす影響について、重要な観測データが取得できたと考えられる。



図(1)-17 2015年台風13号の経路と石垣島で観測された風速および大気圧

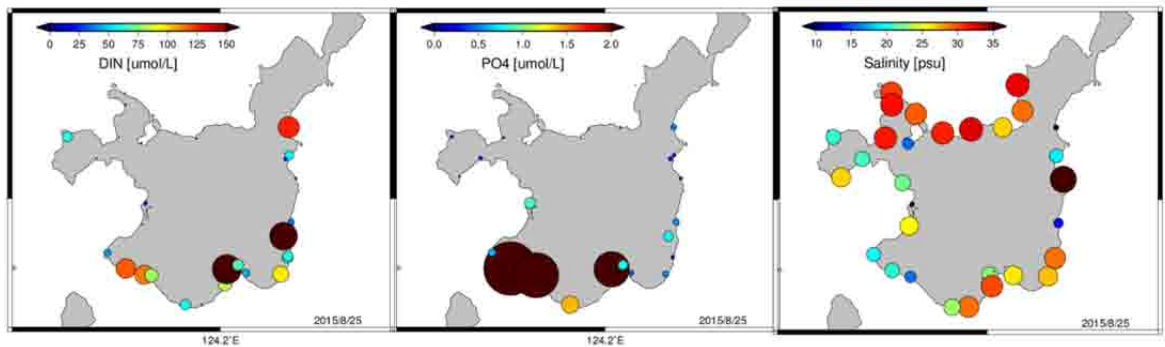


図(1)-18 2015年台風13号時にヨナラ水道 (Ma) およびタキドングチ (F') で観測された表層付近の流速と各地点における海水温の時系列。8月8日付近の点線は台風の再接近を示す。各地点の位置は図(1)-2を参照。

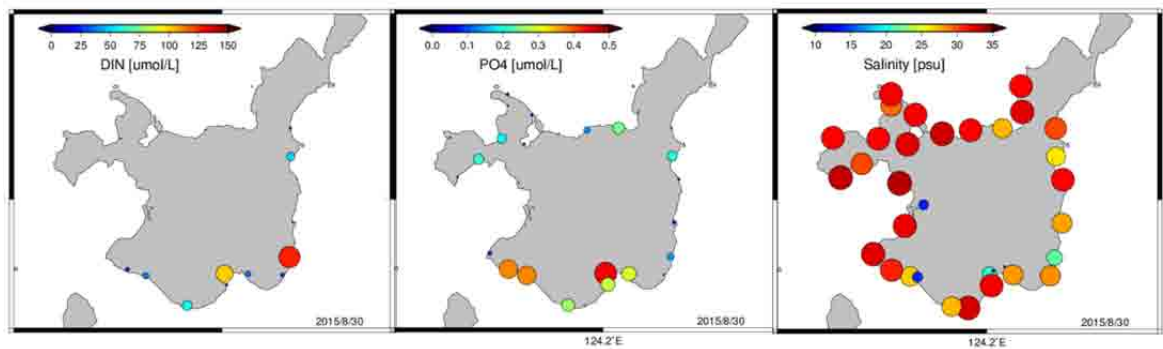


図(1)-19 2015年台風13号時にW2およびW5で観測された有義波高と有義波周期。W2とW5の位置は図(1)-2参照。

出水時に実際、石垣島の沿岸域に栄養塩類が供給されているかを、沿岸採水の結果より検討した。図(1)-20および図(1)-21は、台風15号による出水翌日および6日後の採水結果を示す。台風翌日には、石垣島南東部（轟川、宮良川流域）から南西部（新川川、名蔵川流域）にかけて低塩分の海域が多く、陸水の影響が伺われた。また轟川、宮良川流域の沿岸部でDIN濃度が高い傾向が見られたのに対し、新川川流域の沿岸部ではDINおよびリン酸濃度が高い傾向が、名蔵湾および観音崎ではリン酸が高い傾向が認められた。石垣島南東部から南部沿岸では出水時にDINが、石垣島南部から南西部沿岸ではDINおよびリン酸が出水時に多く陸域から供給されていることが示唆された。なお陸水ではアンモニア態窒素 NH_4 がDINに占める割合が平均で25%程度と高かったため、ここでは陸源負荷の指標として NH_4 も含むDINを用いた。



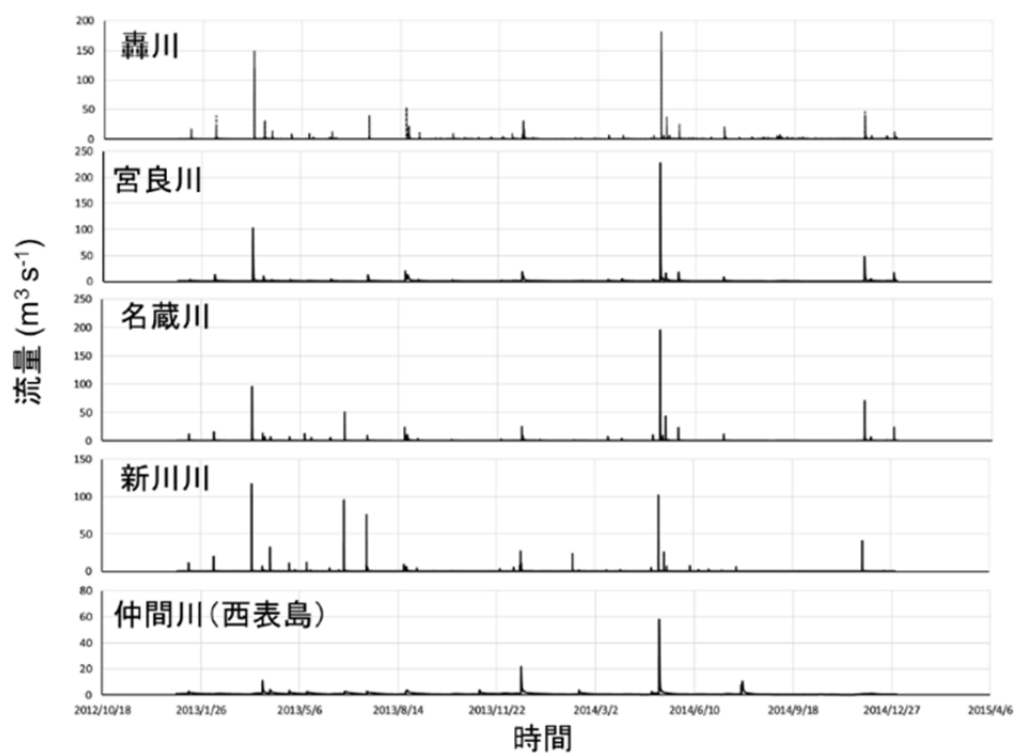
図(1)-20 2015年8月25日、台風15号襲来翌日の沿岸採水結果。左よりDIN（溶存態無機窒素）濃度、リン酸濃度、塩分を示す。



図(1)-21 2015年8月30日、台風15号襲来より6日後の沿岸採水結果。左よりDIN（溶存態無機窒素）濃度、リン酸濃度、塩分を示す。リン酸濃度の凡例が図(1)-22と異なる点に注意。

（3）数値シミュレーションモデル開発

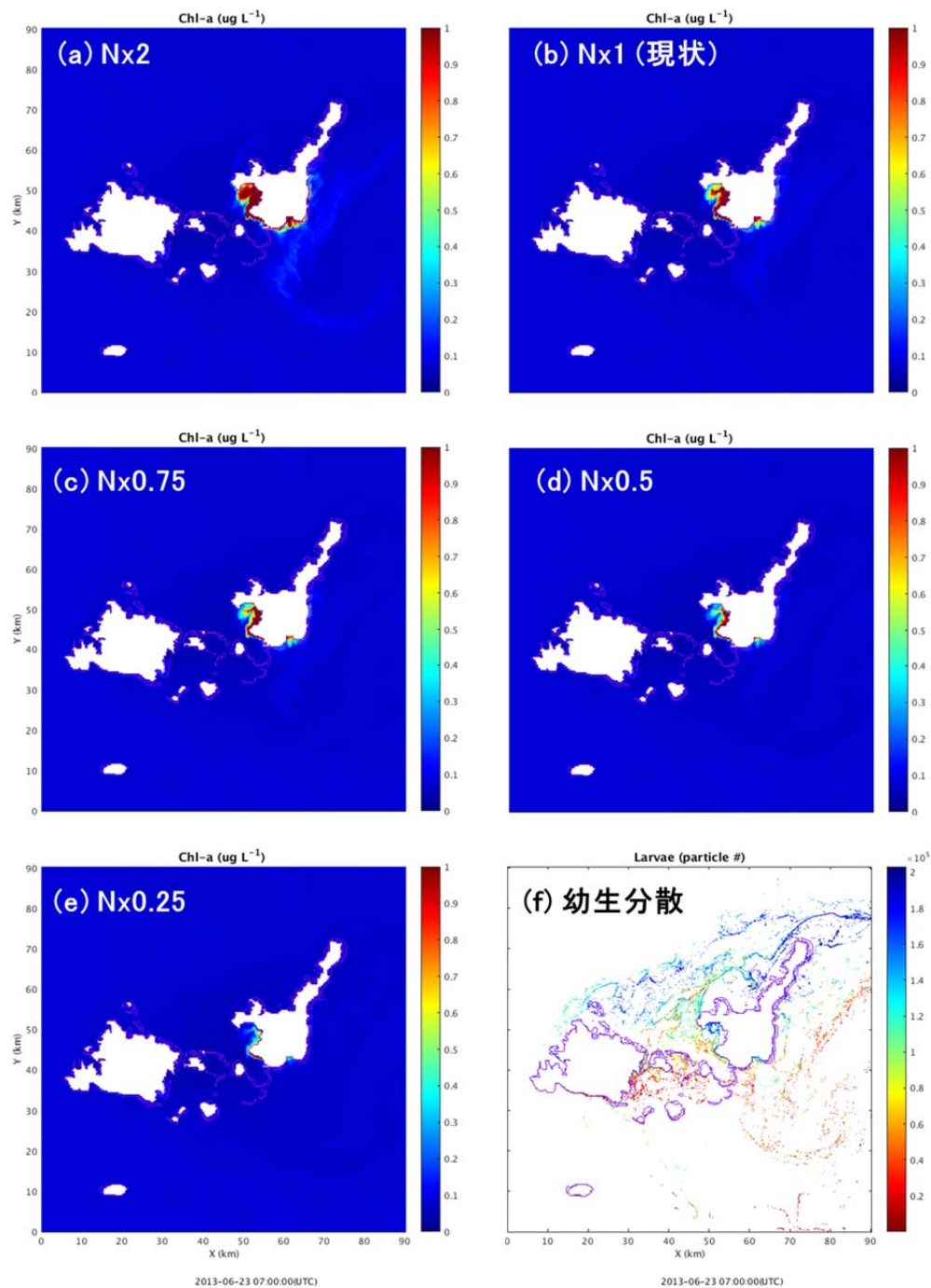
まず、陸源負荷モデルによる石西礁湖周辺海域に流入する主要5河川（轟川、宮良川、名蔵川、新川川および仲間川）の河川流量のシミュレーション結果の例を示す（図(1)-22）。このモデルのシミュレーション結果と現地観測結果を比較することで、このシミュレーション結果の妥当性が検証された。この河川流量のデータと、観測によって得られた河川水の栄養塩濃度のデータを基に、3次元流動－低次生態系結合モデルへの河川からの栄養塩負荷のインプットデータを作成した。



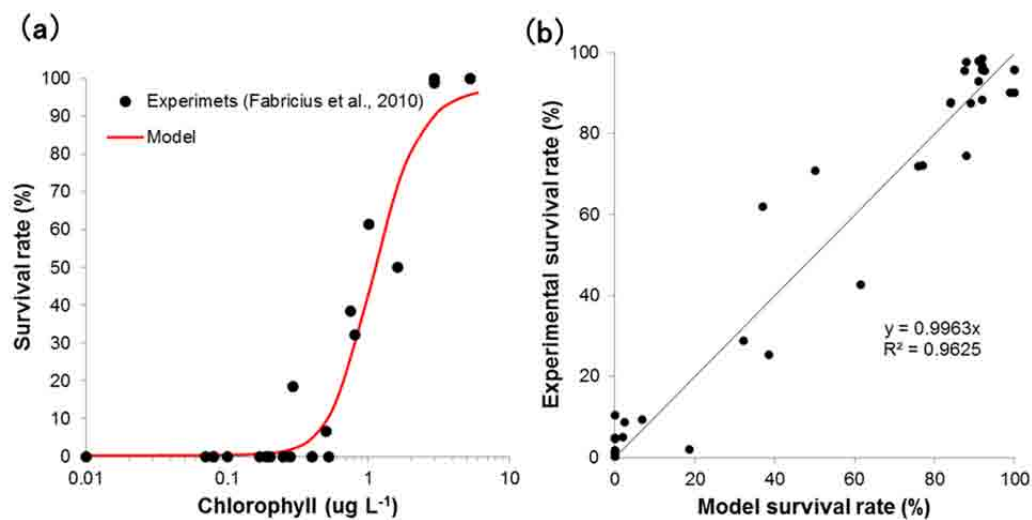
図(1)-22 陸源負荷モデルの計算結果の例。2013年1月1日から2014年12月31日までの各河川における河川流量。

次に、3次元流動—低次生態系結合モデルおよびオニヒトデ幼生分散モデルのシミュレーション結果を示す（図(1)-23）。図(1)-23a-eは台風通過に伴う出水後の各栄養塩負荷シナリオにおける珪藻のクロロフィル a 濃度分布のスナップショットである。現状の栄養塩負荷化におけるクロロフィル a の数値シミュレーション結果（図(1)-23b）、石垣島南部や名蔵湾での顕著な珪藻の増殖が見られた。このシミュレーション結果はサブテーマ4の観測やサブテーマ2のメタゲノム解析の結果とも整合的である。特に名蔵湾での植物プランクトンの増殖が顕著であるが、これは高栄養塩濃度の新川川の河川水が名蔵湾に流入し、湾内で長期停留することが主な原因であることがシミュレーションの結果から明らかとなった。各栄養塩負荷シナリオにおけるクロロフィル a 濃度分布を比較すると、高栄養塩負荷のシナリオ（Nx2シナリオ；図(1)-23a）における高クロロフィル a 濃度の範囲は最も広く、栄養塩負荷を下げるに従い（順に、Nx1シナリオ；図(1)-23b、Nx0.75シナリオ；図(1)-23c、Nx0.5シナリオ；図(1)-23d、Nx0.25シナリオ；図(1)-23e）高クロロフィル a の範囲は狭くなり、Nx0.25シナリオ（図(1)-23e）においては、その影響範囲は非常に限定的であることが分かる。幼生分散シミュレーションの結果（図(1)-23f）から、石西礁湖内や礁斜面から放出された幼生の多くが外洋へと分散していくが、一部の幼生は名蔵湾などの湾内へと入り込み長期停留することが確認された。このように高クロロフィル a 濃度の名蔵湾に留まることで生残した幼生がやがて着底しオニヒトデの大量発生につながっている可能性がある。

低次生態系モデルによって再現された餌環境の時空間変動データに幼生分散モデルによる幼生の移流拡散の軌跡を重ねることで、幼生が経験した餌環境の履歴を知ることができ、これによって幼生の移流軌跡ごとの生残率の計算が可能となる。幼生の生残率は、摂餌による体内への脂質の貯蔵、呼吸や生物活動に伴う脂質の消費などの生体プロセスをベースに脂質保持量（飢餓率）と関連した生残率を計算している。上記のプロセスを組み込んだ幼生の生残モデルをFabricius et al. (2010)¹⁾ やWolfe et al. (2015)²⁾ のオニヒトデ幼生飼育実験の結果に非線形最小二乗法によってフィッティングさせることで、モデルの未知パラメータを推定した（図(1)-24）。この生残モデルを幼生分散モデルに組み込むことで、次世代のオニヒトデの着底ポイントとその加入量を計算し、オニヒトデ行動モデルへのインプットとした。表(1)-4は生残モデルを組み込んだ幼生分散モデルと各シナリオにおけるクロロフィル a のシミュレーション結果を用いて計算した、着底成功幼生の幼生平均生残率と生残率上位100位までの平均生残率の計算結果をまとめたものである。幼生粒子は203,070個放出したのに対し、着底に成功したものは27,534個であった。この着底に成功した幼生の平均生残率は高栄養塩負荷のNx2シナリオが最も高く1.4%であったが、低栄養塩負荷のNx0.25シナリオでも0.5%と大きくは変わらなかった。一方で、着底に成功した幼生のうち生残率の高い上位100位までの平均生残率を比べると、Nx2シナリオでは74%の幼生が生残したことが分かる。Nx0.25シナリオでは上位100位までの平均生残率は6.5%であり、高栄養塩負荷環境下においては高クロロフィル a 環境下を経験した一部の幼生が突出して高い生残率を示すことが分かる。



図(1)-23 Nx2シナリオ（栄養塩負荷が現状の2倍に増加したシナリオ）（a）、Nx1シナリオ（現状の栄養塩負荷を再現したシナリオ）（b）、Nx0.75シナリオ（栄養塩負荷を現状の75%に削減したシナリオ）（c）、Nx0.5シナリオ（栄養塩負荷を現状の50%に削減したシナリオ）（d）、Nx0.25シナリオ（栄養塩負荷を現状の25%に削減したシナリオ）（e）の各栄養塩負荷シナリオの下で3次元流動－低次生態系モデルによって計算された珪藻のクロロフィルa濃度、およびオニヒトデ幼生分散モデルによって計算されたオニヒトデ幼生（d）の空間分布のスナップショット

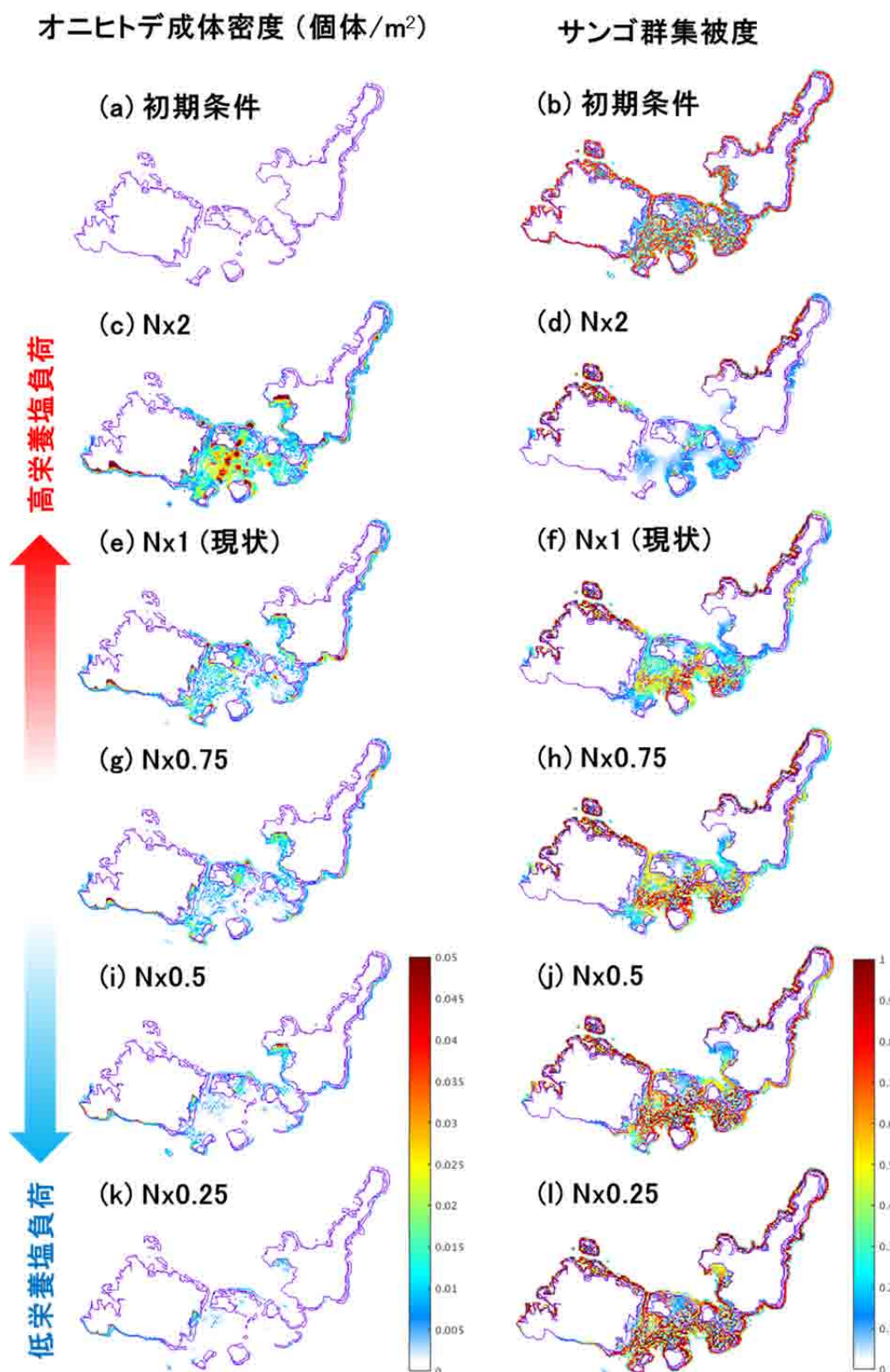


図(1)-24 Fabricius et al. (2010)¹⁾ の飼育実験によるオニヒトデ幼生の生残曲線へのモデルのフィッティング結果(a)と、飼育実験によるオニヒトデ幼生の生残率(Fabricius et al., 2010¹⁾; Wolfe et al., 2015²⁾) とモデルによって計算されたの生残率との比較(b)

表(1)-4 各シナリオにおける着底成功幼生の幼生平均生残率および、生残率上位100位までの平均生残率

	Nx2 シナリオ	Nx1 シナリオ	Nx0.75 シナリオ	Nx0.5 シナリオ	Nx0.25 シナリオ
平均生残率	1.4 %	0.89 %	0.75 %	0.61 %	0.50 %
生残率上位100位 までの平均生残率	74 %	37 %	26 %	15 %	6.5 %

次に、これらのシミュレーションモデルを統合した陸域-海洋-生態系統合型モデルシステムによるオニヒトデおよびサンゴ群集変遷の計算結果を示す(図(1)-25)。図(1)-25aおよび図(1)-25bはそれぞれシミュレーションの初期条件に用いたオニヒトデ成体密度とサンゴ群集被度である。また、統合モデルシステムによって計算された各栄養塩負荷シナリオ(Nx2, Nx1, Nx0.75, Nx0.5, Nx0.25)下における20年後のオニヒトデ成体密度(それぞれ図(1)-25c, e, g, i, k)およびサンゴ群集被度(それぞれ図(1)-25d, f, h, j, l)のシミュレーション結果も示している。この結果、高栄養塩負荷のNx2シナリオにおいては、広範囲にわたってオニヒトデが分布し、いくつかの地域で大量発生が起きている(図(1)-25c)。また、大量発生に伴う二次発生や三次発生も見られ、大量発生が慢性化している様子も見られた。サンゴ被度も全体的に低く、オニヒトデが集中している海域ではサンゴ被度がほぼ0%になっている部分も見られた(図(1)-25d)。



図(1)-25 統合モデルシステムの初期条件に用いたオニヒトデ成体密度 (a) およびサンゴ群集被度 (b) および、統合モデルシステムによって計算された各栄養塩負荷シナリオ (Nx2, Nx1, Nx0.75, Nx0.5, Nx0.25) 下におけるオニヒトデ成体密度 (それぞれ c, e, g, i, k) およびサンゴ群集被度 (それぞれ d, f, h, j, l) のシミュレーション結果。

現状の栄養塩負荷を再現したNx1シナリオや現状の75%に削減したNx0.75シナリオでも一部大量発生が見られ（図(1)-25e, g）、名蔵湾周辺の一部海域ではサンゴ群集が全滅した（図(1)-25f, h）。この大量発生の傾向は、栄養塩負荷が減少するほど少なくなり、Nx0.5シナリオやNx0.25シナリオではオニヒトデ密度は低く抑えられている（図(1)-25i, k）。それに伴い、これらのシナリオではサンゴ群集へのダメージは限定的であり（図(1)-25j, l）、Nx0.25シナリオではその影響はほとんど見られない。これらのことから、石西礁湖海域においてもオニヒトデ大量発生の原因と考えられる栄養塩仮説は支持されることが分かった。また、今後オニヒトデの大量発生を抑え、サンゴ礁生態系を保全していくためには、積極的に陸域からの栄養塩負荷を減らしていくことが求められる。

5. 本研究により得られた成果

（１）科学的意義

近年、世界のさまざまな地域でサンゴ群集の計画的モニタリング調査が実施されてきたが、科学的知見を得るための解析が行われた例は少ない。石西礁湖および周辺海域で行われてきた16年間のモニタリング調査を詳細に解析し、サンゴ群集の被度変化パターンの類別化と、その原因となる攪乱要因を特定した本研究は、長期モニタリングデータの貴重な応用例である。また、2007年以降サンゴ群集の回復力が低下している地域を特定できたことにより、今後、生物的要因と物理的環境要因をさらに分析し、回復力の低下をもたらした原因を解明するためのターゲットエリアが明確となった。

全サブテーマ共同による、石西礁湖全域をカバーする8回の広域一斉採水により、石西礁湖内の塩分、栄養塩類、濁度等の水質に加え、オニヒトデ幼生やメタゲノム解析データを収集することができた。一斉採水は夏季に限られるが、台風や出水直後のデータも含み、現状の夏季における石西礁湖の水質等のベースラインを与えるものとして科学的意義が高いと考えられる。また多くの台風襲来時における、外洋から石西礁湖内への低水温水塊の輸送パターンや、台風に伴う波浪や流動場の空間パターンを把握することができた。こうした情報も台風の正・負の影響を評価する上で貴重なデータになったと考えられる。

世界初となる「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムの開発に成功したことで、陸域からの栄養塩負荷がどの程度またどのように海域に広がり、生態系にどのような影響を及ぼすかを初めて定量的に示すことができるようになった。これによって、実際に陸域からの栄養塩負荷がオニヒトデの大量発生に繋がっていること明示され、栄養塩仮説が裏付けられた。さらには、栄養塩負荷の程度に応じたオニヒトデ密度やサンゴ群集被度を定量的に示すことが可能となった。

（２）環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

<行政が活用することが見込まれる成果>

本研究で明らかとなった各攪乱要因がサンゴ群集の構造や被度に与える影響を用いて、地球温暖化にともない攪乱が頻発すると予想されている条件下で、サンゴ群集の将来予測の精度を高めることができる。また、石西礁湖および周辺海域で現在サンゴ群集の状態が良い場所、攪乱により被度が低下したがミドリイシ新規加入数が多く素早い回復が見込まれる場所、2007年以降サンゴ群集の回復がみられない場所などが特定できた。これらの地理的情報は、対象海域のサンゴ群集の保全政策を立案する上で重要な知見となる。

本研究で開発に成功した世界初の「陸域-海洋-生態系」統合型モデルシステムによって栄養塩仮説が裏付けられた。このことから、サンゴ礁生態系保全のためには陸域からの栄養塩負荷の積極的な削減が必要であることが示された。その栄養塩負荷の削減率とサンゴ被度との関係は図(1)-25で示してある。どのレベルのサンゴ被度を目標とするかは行政や社会経済的な状況にもよるが、この統合モデルシステムは、その目標を設定する際に、科学的な根拠を基にした栄養塩負荷の削減目標を提案するための行政支援ツールとしての活用が見込まれる。

6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない。

7. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

特に記載すべき事項はない。

<その他誌上発表(査読なし)>

特に記載すべき事項はない。

(2) 口頭発表(学会等)

- 1) L. C. BERNARDO, A. WATANABE, T. NAKAMURA and K. NADAOKA: 第16回日本サンゴ礁学会大会(2013) “Hydrodynamic trends derived from short-term and long-term oceanographic sensor developments in Sekisei Lagoon and Shiraho Reef, Okinawa, Japan.”
- 2) 中村隆志, 灘岡和夫, 山本高大, 渡邊 敦: 第17回日本サンゴ礁学会(2014) 「サンゴポリブモデルの拡張に基づくリーフスケール白化シミュレーション」
- 3) 渡邊 敦, 中村隆志, 灘岡和夫, 宮島利宏, 茅根 創: 第17回日本サンゴ礁学会(2014) 「石西礁湖周辺海域における海洋酸性化の現状と炭酸系動態」
- 4) 向 草世香, 中村隆志, 鈴木 豪, 灘岡和夫: 第17回日本サンゴ礁学会(2014) 「モニタリングサイト1000データに基づく石西礁湖および周辺沿岸海域のサンゴ被度変遷の解析」
- 5) L. C. BERNARDO, K. NADAOKA, T. NAKAMURA, A. WATANABE: 第17回日本サンゴ礁学会(2014) “Investigation of hydrodynamic circulation in Sekisei Lagoon, Okinawa, Japan during normal and typhoon conditions using oceanographic sensors and numerical simulations”

- 6) T. NAKAMURA, K. NADAOKA, A. WATANABE, T. YAMAMOTO : The 3rd Asia-Pacific Coral Reef Symposium (2014) “Reef-Scale Modeling System for Evaluating and Predicting Coral Responses to Future Environmental Changes”
- 7) T. NAKAMURA : Moorea IDEA Physical Modelling Workshop (2015) “Circulation and coral polyp modelling”
- 8) 渡邊 敦, 中村隆志, 北沢駿介, L. P. C. BERNARDO, 鈴木 豪, 福岡弘紀, 亀田卓彦, 藤倉佑治, 本郷悠貴, 安田仁奈, 北野裕子, 向 草世香, R. SITH, 瀧戸健太郎, 江川遼平, 田野倉佑介, 安藤 航, 竹内 傑, 天野慎也, 長井 敏, 宮島利宏, 灘岡和夫 : 第18回日本サンゴ礁学会(2015) 「島嶼－石西礁湖－外洋間における栄養塩・有機物動態特に大規模水道部に着目して」
- 9) 中村隆志, L. P. C. BERNARDO, 天野慎也, 渡邊 敦, R. SITH, 向 草世香, 福岡弘紀, 鈴木 豪, 安田仁奈, 長井 敏, 灘岡和夫 : 第18回日本サンゴ礁学会(2015) 「オニヒトデの生活史のモデル化と発生予測の試み」
- 10) 向 草世香, 斎藤 衛, 中村隆志, 灘岡和夫 : 第18回日本サンゴ礁学会(2015) 「石西礁湖および周辺海域のサンゴ被度変遷の傾向分類と要因検討～16年間のモニタリングデータに基づく解析～」
- 11) 天野慎也, 中村隆志, 渡邊 敦, L. P. C. BERNARDO, R. SITH, 福岡弘紀, 鈴木 豪, 灘岡和夫 : 第18回日本サンゴ礁学会(2015) 「石西礁湖におけるオニヒトデ発生予測のための低次生態系モデルの開発」

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない。

(4) 「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 石西礁湖自然再生協議会内 学術調査ワーキンググループ報告会（平成25年度8月31日、沖縄県石垣市環境省国際サンゴ礁研究・モニタリングセンター）
- 2) 第17回石西礁湖自然再生協議会内 学術調査ワーキンググループ報告（平成26年度1月27日、沖縄県八重山合同庁舎、参加者54名）
- 3) 石西礁湖自然再生協議会内 平成26年度第1回 石西礁湖自然再生協議会学術調査ワーキンググループ報告（平成26年10月17日、沖縄県石垣市環境省国際サンゴ礁研究・モニタリングセンター）
- 4) 石西礁湖自然再生協議会内 平成26年度第2回 石西礁湖自然再生協議会 学術調査ワーキンググループ報告（平成27年1月23日、石垣市健康福祉センター 視聴覚室 参加者34名）
- 5) 石西礁湖自然再生協議会内 平成27年度 石西礁湖自然再生協議会 学術調査ワーキンググループ報告（平成28年2月13日 国際サンゴ礁研究・モニタリングセンター レクチャー室 参加者36名）
- 6) 平成27年度石西礁湖自然再生協議会 報告（平成28年2月14日、石垣市健康福祉センター 集団検診ホール 参加者63名）

(5) マスコミ等への公表・報道等

- 1) 八重山毎日新聞（平成26年1月28日、1頁、「サンゴ礁回復で協議」）
- 2) 八重山日報新聞（平成26年1月28日、6頁、「石西礁湖 全体として回復せず」）
- 3) 八重山毎日新聞（平成26年10月19日、1頁、「石西礁湖 サンゴ被度、回復傾向」）
- 4) 八重山毎日新聞（平成27年1月25日、9頁、「各種調査研究のとりまとめを」）

(6) その他

特に記載すべき事項はない。

8. 引用文献

- 1) K. E. Fabricius, K. Okaji, and G. De'ath: Three lines of evidence to link outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation. *Coral Reefs* 2010, 29: 593-605 DOI 10.1007/s00338-010-0628-z
- 2) K. Wolfe, A. Graba-Landry, S. A. Dworjanyn, and M. Byrne: Larval phenotypic plasticity in the boom-and-bust crown-of-thorns seastar, *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 539, 179-189.
- 3) G. Suzuki, N. Yasuda, K. Ikehara, K. Fukuoka, T. Kameda, S. Kai, S. Nagai, A. Watanabe, T. Nakamura, S. Kitazawa, L. P. C. Bernardo, T. Natori, M. Kojima and K. Nadaoka: Detection of a High-Density Brachiolaria-Stage Larval Population of Crown-of-Thorns Sea Star (*Acanthaster planci*) in Sekisei Lagoon (Okinawa, Japan). *Diversity* 2016, 8(2), 9; doi:10.3390/d8020009