

令和 4 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06203

研究課題名(和文) 個体の生活史から群集動態まで：体サイズを軸とする水圏生態系モデルの新たな体系化

研究課題名(英文) From individual life histories to community dynamics: consistent organization of aquatic ecosystem models based on body size

研究代表者

山川 卓 (Yamakawa, Takashi)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授

研究者番号：10345184

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：水圏生態系では「小さな個体を大きな個体が喰う」ことの連鎖によって食物網が構成され、その経路に沿って物質・エネルギーのフローが生じる。一般に、水圏生物群集を構成する個体のサイズと個体数・バイオマスとの関係や、捕食者-被食者の体サイズ比は、サイズスケーリング則に従う簡単なべき乗式で表される。本研究では、体サイズやバイオマスに関するべき乗式を軸に、水圏生態系内での個体レベル(成長、繁殖等)から個体群レベル(生残率、再生産関係等)、群集・生態系レベル(系のマクロ動態、サイズスペクトル、種組成等)までの各過程で生じる現象を一貫してモデル化する新たな体系を提示するとともに、その有効性を検証した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

将来にわたる水圏生物資源の持続的有効利用のためには、従来型の単一種の資源動態モデルに基づく資源管理から脱却し、生態系内での群集動態に関する科学的知見や法則性を踏まえた総合的な管理を行っていく必要がある。従来、系内での捕食-被食に関する種間関係を基に食物網の構造と動態を再現しようとする群集・生態系モデルが提案されてきたが、そのようなモデルでは、系の構成種数が増えるに従って必要なパラメータ数が級数的に増えてモデルが複雑化し、挙動が不安定化してしまう。本研究は、体サイズを軸とするシンプルなモデルによって系の動態に関する高い再現性を可能にしたという点で、高い学術的意義と応用面での社会的意義を有する。

研究成果の概要(英文)：In aquatic ecosystems, food webs are composed of chains of "larger individuals eat smaller prey," and the flow of material and energy occurs along this pathway. In general, the relationship between body size of individuals constituting an aquatic community, population abundance and biomass, and the predator-prey mass ratio can be expressed by a simple power equation that follows the size-scaling law. In this study, a new system was proposed and validated that consistently models phenomena occurring at the individual (growth, reproduction, etc.), population (mortality rate, stock-recruitment relationship, etc.), and community (macro-dynamics of the system, size spectrum, species abundance distribution, etc.) levels within an aquatic ecosystem, based on the power equations for body size and biomass.

研究分野：水産資源学

キーワード：水圏生態系 べき乗則 サイズスケーリング サイズスペクトル 成長式 自然死亡 再生産関係 漁獲制御ルール

1. 研究開始当初の背景

- (1) 漁業や環境変化の影響を受ける海洋生物群集の動態を理解し、生態系に基づく漁業管理を支援するために、海洋生物群集の構造と動態をシミュレートするさまざまなモデルが開発されてきた。なかでも、系内での捕食-被食に関する種間関係を基に食物網の構造と動態を再現しようとする群集・生態系モデルは広く提案されている。しかし、そのようなモデルでは、系の構成種数が増えるに従って必要なパラメータ数が級数的に増えてモデルが複雑化し、挙動が不安定化してしまう。一方、系の構成個体の体サイズを軸としてモデル化するサイズ構成モデルでは、単一の軸に沿って系の動態を統一的にモデル化することが可能であるが、従来のモデルは系内での各過程に関する連続微分方程式に基づく複雑なものであり、現実問題への適用可能性が限定される。
- (2) 海洋生物群集の動態を正確に表すためには、対象とする個体群の減耗・死亡過程をどのようにモデル化するかが重要なカギとなる。一般に、水産資源管理のための資源評価においては、生活史初期における急激な減耗過程を確率的なブラックボックスとして表す一方、その後の過程については自然死亡係数 M が一定値であるとの仮定のもとでモデル化されてきた。しかし、自然死亡率に関する経験則的な研究により、自然死亡係数 M と体サイズの間には簡単なベキ乗関係が存在することが明らかになりつつある。しかし、そのような関係が生じるメカニズムについての研究や資源評価モデルへの適用は、殆どないのが現状である。
- (3) 海洋生物群集の持続的有効利用のためには、その再生産力を適切に評価する必要がある。水産資源管理においても、再生産関係、すなわち、親魚量-加入量 ($S-R$) の関係の推定が基本的な重要課題である。しかし、環境によってこれらの量が大きく変動する状況下で、両者の間に有意な定量的関係や密度依存効果が存在するか否かや、 $S-R$ 関係を表す最適なモデルが存在するか否かについて科学者間で見解が異なり、明確な結論が得られていない。

2. 研究の目的

- (1) サイズスケール則に基づく離散的で簡便なサイズ構成行列モデルを開発し、海洋生物群集の動態をシミュレートする現実的なモデルを提案する。
- (2) サイズスケール則の視点から自然死亡率と体サイズの間関係を明らかにするとともに、そのような関係が現れるメカニズムを考察する。
- (3) メタ解析法を用いて水産資源の再生産関係の統計学的再検討を行う。とくに、親魚量のベキ乗式に基づく再生産関係式の有効性を検証する。

3. 研究の方法

- (1) 海洋生物群集内で生じる捕食-被食、再生産、代謝、自然死亡の各プロセスを体サイズのベキ乗式で反映させたサイズ構成行列モデルを構築した。このモデルは、Mckendrick-von Foerster 方程式を離散化した式を行列によって簡潔かつ系統的に表現したモデルに相当する。体サイズを軸として生じる諸現象をモデル化したほか、種間の生活史特性値の違いを導入して種間相互作用も表現できるモデルとした。
- (2) 捕食-被食に伴う自然死亡過程内での個別要素を数式で表して統合することにより、仔稚魚期を含む生活史全体を包括する自然死亡係数モデルを導出する。さらに、既往データを集積して解析することにより、体サイズと自然死亡係数の間関係を検証する。
- (3) RAM Legacy Stock Assessment Database に掲載された世界の 92 資源のデータを利用したメタ解析によって、再生産関係に関する検討を詳細に行った。

4. 研究成果

- (1) 新たに開発したサイズ構成行列モデルを用いて計算された生物群集について、構成個体の体重-個体数の関係を両対数グラフ上で表すと、おおよそ -1 の傾きをもつ直線が得られ、現実的なサイズスペクトルを再現することができた。また、隣接するサイズ階級間のエネルギー転換効率の比の変化に伴って、サイズスペクトルの傾きが変化することを明らかにした。行列モデルは簡便かつ柔軟であるため、各プロセスの要素に関する仮定を自由に変更することが可能である。離散モデルによる個体成長の変異の組み入れと、自然死亡過程への密度依存効果の導入によって、サイズスペクトルの安定性が高まった。

一方、異なる繁殖戦略を有して相互作用する 8 種からなる仮想的な生物群集に対してモデルを適用した (図 1)。その結果、それぞれの種の資源量に関する季節的な動態や、成長、生残、繁殖、移動に関して創発する生活史特性を示すことができ、本モデルの有用性が示された。海洋保護区 (MPA) におけるモデルの適用例として、それぞれの種が季節的な回遊を行う場合、MPA の規模や季節的な運用設定が、潜在的な保全効果や漁業に対する経済効果に大きな影響を与えうることが示された。

さらに、東京湾における小型底曳網を用いた底生魚介類群集のモニタリングデータについ

て、サイズスペクトルの傾きに関する数十年単位の変化を解析した。その結果、過去（1977–1995年）の bottom-heavy な生態系ピラミッドから、近年（2003–2019年）の top-heavy なピラミッドへと、生物群集の構造が変化したことが明らかとなった。これは、シャコや小型カニ類などの甲殻類をはじめとする小型個体のバイオマスが減少したことから、アカエイやホシザメなどの板鰐類をはじめとする大型個体のバイオマスが増加したことに伴って生じた現象であることが示された。同湾の夏季における貧酸素水塊の出現が、底生小型個体の斃死をまねいて個体数を減少させることが、top-heavy ピラミッドの形成を誘起する要因として示唆された。生物群集内での捕食–被食を介したバイオマスバランスの視点から、top-heavy ピラミッドが維持されるメカニズムについて考察した。

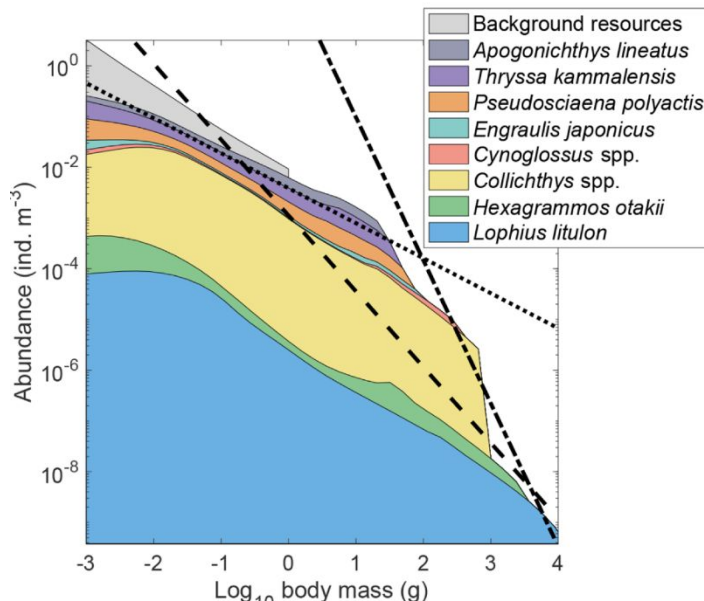


図1. 8種からなる生物群集へモデルを適用して得られたサイズスペクトルの例

(2) 捕食–被食に伴う自然死亡過程内での個別要素を数式で表して統合することにより、仔稚魚期を含む生活史全体を通じた自然死亡係数が、体サイズのべき乗式（サイズスケール則）に従うことを明らかにした。そして、そのメカニズムについて、生理学的、行動学的、生態学的側面から考察した。さらに、既往データを集積して解析することにより、体サイズと自然死亡係数の間にべき乗関係が実際に見られることを示した（図2）。

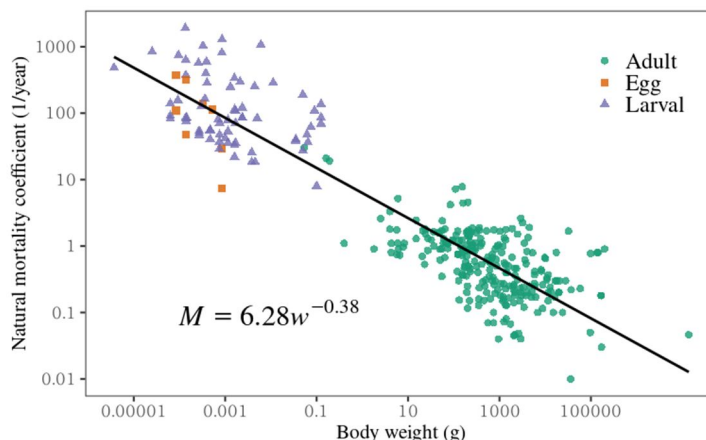


図2. 既往データでの体サイズと自然死亡係数 M の関係

(3) 検討を行った92資源の時系列データのうち、90.2%の資源に関して親魚量（SSB）と再生産成功率の対数値（ $\ln(RPS)$ ）の間に有意な負の相関が検出され、広範な資源で密度効果が存在することが確認された。さらに、4つの親魚量（ S ）–再生産成功率（ RPS ）モデル（Beverton–Holt, Ricker, Deriso–Schnute, Pella–Tomlinsonモデル）について、 y 変数のみが誤差を有すると仮定した標準モデル（SM）回帰、および、 x 変数と y 変数の両方の誤差を考慮した測定誤差モデル（MEM）回帰での当てはめを行った結果、親魚量のべき乗式に基づくPella–Tomlinsonモデルが最も低いAICcを示すとともに、同モデルが広範囲のSSBに対して最も正確で安定した当てはめ性能を示すことが、残差分析によって明らかとなった。一方、Beverton–HoltモデルではSSBが高い範囲において、Rickerモデルでは最大の加入量を与えるSSB付近において、それぞれ、加入量を過大評価することが明らかとなった（図3）。Pella–Tomlinsonモデルは全資源に関する $\ln(RPS)$ の分散の40.8%を説明し、これは過去の文献で報告された S – R 関係の説明力（5–15%）よりも大幅に高い値であった。以上の結果は、Pella–Tomlinsonモデルが多くの資源の再生産関係を評価するための最も妥当性の高いモデル候補として利用できることを示すものである。

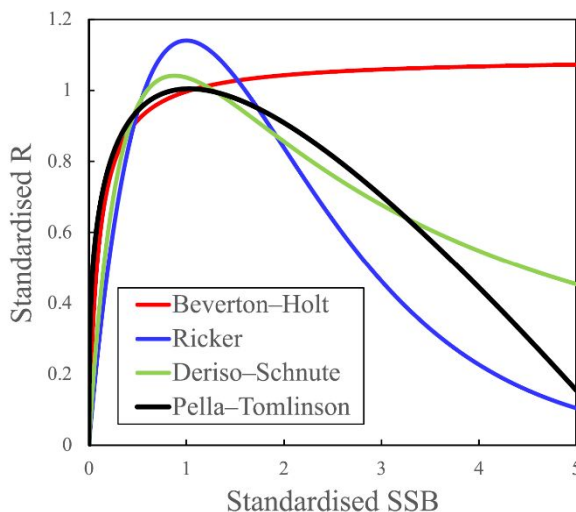


図3. 検討を行った再生産関係モデルの形状

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Xia Shujuan, Yamakawa Takashi	4. 巻 453
2. 論文標題 A multispecies size-structured matrix model incorporating seasonal dynamics	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecological Modelling	6. 最初と最後の頁 109612
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ecolmodel.2021.109612	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Xia Shujuan, Yamakawa Takashi, Kuroki Mari, Horiguchi Toshihiro, Kodama Keita, Shiraishi Hiroaki, Shimizu Makoto	4. 巻 203
2. 論文標題 Multidecadal changes in the demersal community structure in an urban bay: Shift from a bottom to a top-heavy pyramid	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Progress in Oceanography	6. 最初と最後の頁 102767 ~ 102767
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.pocean.2022.102767	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yang Yingxi, Yamakawa Takashi -	4. 巻 79
2. 論文標題 Re-examination of stock-recruitment relationships: a meta-analysis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 ICES Journal of Marine Science	6. 最初と最後の頁 1380 ~ 1393
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/icesjms/fsac061	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件／うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Manabe Akihiro, Yamakawa Takashi
2. 発表標題 Revisit the mechanism: why is natural mortality coefficient size-dependent?
3. 学会等名 CAPAM (Center for the Advancement of Population Assessment Methodology): Natural Mortality Workshop (国際学会)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担 者	黒木 真理 (Kuroki Mari) (00568800)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・助教 (12601)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------