

漁場環境と生物資源系のモデリング

Modeling of Ecological Systems Related to Fishery and Bio-resource Production in the Coastal Water

中 田 英 昭

Hideaki NAKATA

1. はじめに

沿岸浅海域の生態系は、一般に多様性の高さと生産性や安定性の大きさによって特徴づけられる。多くの有用魚介類は、そうした生態系の特性に育まれながらそこを生息の場として、また産卵場や幼稚仔期の育成場として利用している。一方、沿岸浅海域の環境は時間的・空間的に変動性に富み、そこに生息する生物は常に大きな環境変動にさらされている。したがって、複雑多様で変動性に富む沿岸浅海域の環境に適応した生物生産のメカニズムを明らかにすることは、健全な漁業生産を持続的に営むためにもきわめて重要な課題である。さらに周知の通り、沿岸における人間活動の活発化にともなう浚渫・埋め立てや陸上からの汚染負荷の流入などの人為的なインパクトの増大は、上記のような沿岸浅海域の生態系の機能を著しく損なってきた。大都市近くの閉鎖性の強い海湾が、頻発する赤潮や底層水の貧酸素化による生物被害などの深刻な問題をかかえている現状はそのことを端的に示している。また沿岸の漁業や増養殖業にしても特定の有用生物の生産増大を目標とする余り、海域の総体としての生態系の保全や利用という視点に立った事業の展開はこれまで十分になされていない。漁業も含めたさまざまな人間活動が沿岸海域のとりわけ高次栄養段階の生物生産や生態系に与える影響について、継続的な調査を進めることが重要な課題となってきた。

上記のような資源生物の数量変動や生産のメカニズムの解明、あるいは人間活動の影響評価に向けて研究を推進していくためには、これまでの定性的な構造の把握を中心とする生態系の研究を、より定量的で動的な要素を取り込んだ生態系の研究へ発展させていくことが必要である。そのための道具の一つとしてモデリングが必要不可欠であることはいうまでもない。わが国ではこれまで、物質循環や生態系のモデルが環境アセスメントのための現象の再現と予測に利用されているケースはあるが、現在の段階では生態系の高次生産までつながりを持ったシステムの全体を対象としたものはきわめて少なく、漁場環境や生物資源系のモデリング手法を確立していくことはこれからの重要な課題の一つである。

一方、将来に向けての食糧資源生産の場として沿岸海域の豊かな生産力に対する期待はますます高まるであろう。その期待に応えるためには現存の生態系の機能を保全しそれを最大限に生かすと同時に、機能が低下している部分についてはそれを回復・再生させ、資源生物の生産量や蟄集・滞留の度合を増大させることが必要である。集約すれば、高次栄養段階の資源生物に対する沿岸海域の環境収容力を高めることが今後の重要な課題となる。一般的には、沿岸海域の環境収容力は表1に示したように、生息可能なスペースや餌の量などその上限を規定する要因と、対象海域での移出入や成長・死亡など収容力の利用可能度を規定する要因に分けて整

表1 生物生息場の環境収容力を規定する要因
(中田, 1991a)

環境収容力の上限を規定する要因：

1. 利用可能な空間の大きさ
 1. 1 底質（粒径組成など）
 1. 2 水質（水温、溶存酸素など）
2. 餌の利用可能度
 2. 1 餌生物の量
 2. 2 餌生物の種類組成

環境収容力が利用される程度を規定する要因：

1. 輸送（滞留）
 1. 1 受動的な輸送
(流れ、渦、海水循環など)
 1. 2 生物の行動（移動・回遊など）
2. 成長
 2. 1 環境条件（水温など）
 2. 2 餌生物の量
3. 死亡
 3. 1 捕食生物の数量
 3. 2 環境汚染
 3. 3 漁獲の強度

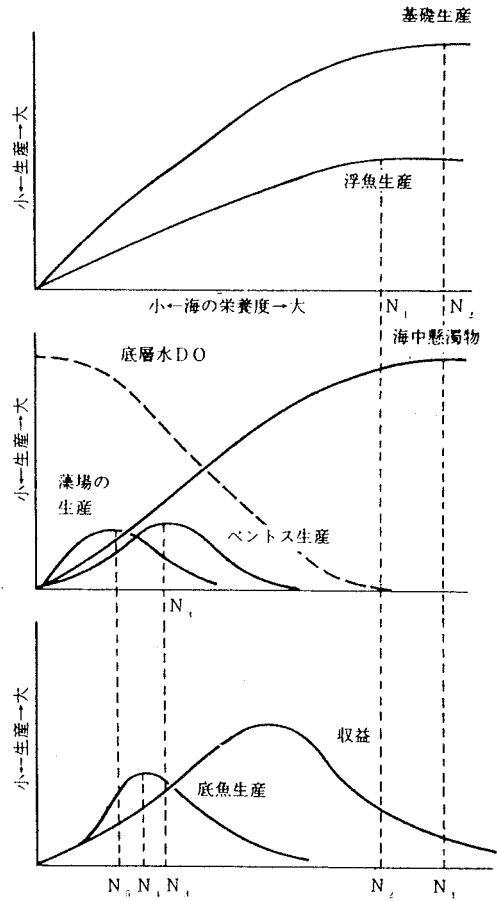


図1 栄養負荷の増減に伴う生態系の変化
(Kurimoto and Kuramoto, 1989)

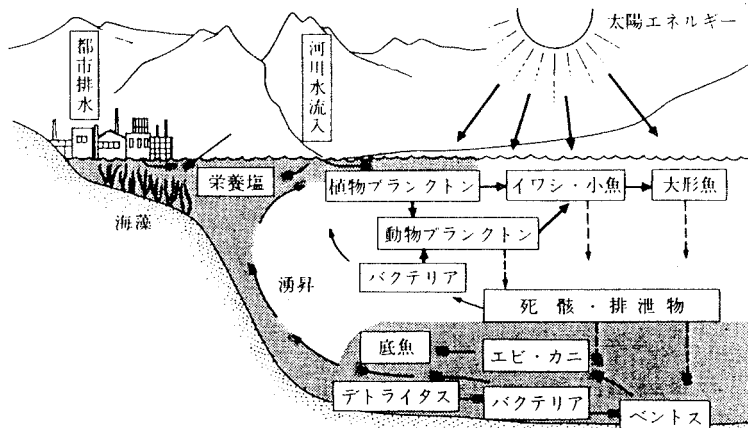


図2 沿岸漁場の生態系と物質循環

理することができる（中田，1991a）。すなわち環境収容力の増大をはかるには、資源生物の生態に適する水質・底質条件や餌密度を持った海域のスペースを増やし収容力の上限を高めるとともに、生物量の収支において死亡より成長、移出より移入を大きくしていくことが必要である。高次生態系のモデリング手法は、こうした環境収容力の評価にとっても非常に有用であり、主に次の4つの側面でその威力を発揮することが期待される。

- （1）高次栄養段階の生物の生産・成長にかかわる食物網や物質循環系の解析
- （2）資源生物の数量を基本的に規定する発育初期の加入過程の解析
- （3）資源生物の遊泳行動や移動・回遊機構の解析
- （4）人為的な環境変化の影響予測および評価（環境収容力的人為的な増大・減少の定量化）

これらはいずれも、沿岸海域の生物生産システムにかかわる環境の現状診断・変化予測ならびに評価を行う際にその基礎をなす事項である。

本稿では、この4つの側面に関する応用例を中心として以下に幾つか国内外の研究事例を紹介し、この方面の研究の現状と課題についてとりまとめる。なお、環境の影響をほとんど考慮に含めない生物資源そのものの動態解析モデル（松宮，1993など）はここでは取り上げない。

2. 漁場環境の構造とそのモデル化：構造モデル法

沿岸海域への栄養物質の負荷の増減に対する生態系の応答を魚介類との関連で見れば、一般に栄養負荷の増加に伴いプランクトンやそれを餌にする浮魚類の生産は増大するが、底棲の魚介類の生産は過剰の有機物の供給による底層の溶存酸素濃度の低下やそれに伴う底棲生物量の減少などの影響を受けて、ある時点から逆に減少傾向をたどる（図1）。実際に大阪湾では、エビ・カニ類やカレイ・ヒラメ類の年間の漁獲量とその年のリンの負荷量との間にそのような関係がみられ、それぞれリンの日平均負荷量にして4トンと14トンあたりを境にして減少し始めることが報告されている（城，1991）。図2はさらに一般的に、漁業生産と結びついた沿岸海域の生態系の構造を模式的に描いたものである。漁場環境の変化や生物資源の育成・生産の機能を評価するためには、このような漁業生産を支える生態系の基本的な構造やその動的な変化の仕組みを明らかにしておくことが重要である。

構造モデル法は、漁場環境の構造をできるだけ客観的にとらえ、その人為的なインパクトによる変化の程度を評価するための原理と手順を示したものである。沿岸海域の漁業生産は、流れや水質などの非生物環境と生物環境が密接に関連し合った一連の構造の上に成り立っており、人為的な環境変化の影響はそうした漁業資源をとりまく環境の種々の変化を通して漁業生産に伝達される。そこで、構造モデル法ではまず、影響評価の対象とする時点・範囲・漁業種類などを決定した後、漁業生産に関連する環境要因をもれなく抽出し、それら相互の関連性にもとづいて環境要因の連関構造モデルを組み立てる。要因間の関連性を整理するには、行と列にそれぞれ原因系と結果系の要因をとり影響の有無をその行列成分として表示した連関マトリックスを用いる。このマトリックスを順に読みとることによって、開発行為によるインパクトから漁業生産に至る影響伝達の構造（経路図）が得られる。要因間の関係の定式化と影響の計測には、現況を基準としてそれがどの程度損なわれずに保全されるかを表す残存率（現況そのままを1、最大のダメージを0として基準化）を変数として用いる。そして連関構造に含まれる要因間の関係の一つ一つについて、その具体的な内容を既存の文献・資料等にもとづいて

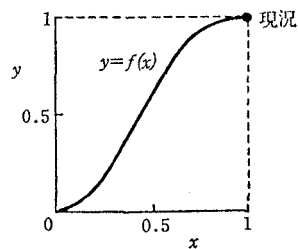
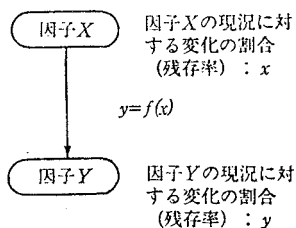


図3 構造モデル法における因子関係の関数化の考え方

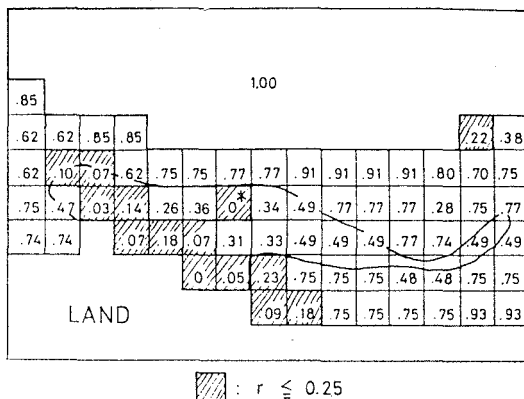


図4

構造モデル法による影響予測結果の一例
(浚渫による濁りの増加の小型エビ類漁獲量への影響) (Nakata and Hirano, 1989b)

各区画内の数値は残存率(r)を意味する。
細い実線は、エビ類に影響を与えられ
る高濃度の濁りの拡散範囲(シミュ
レーションによる予測にもとづく)

*印は濁りの発生源

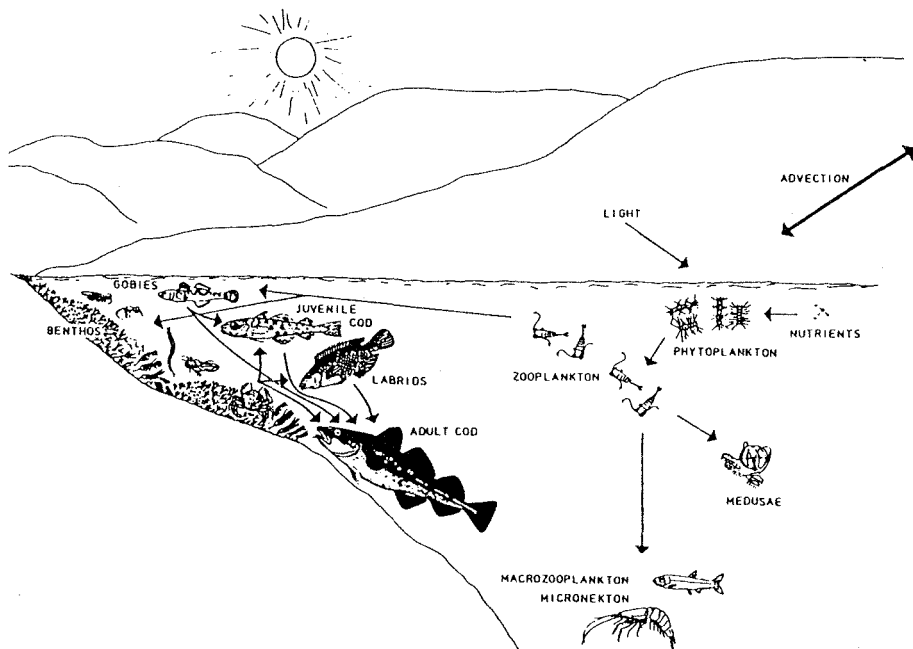


図5 ノルウェー西岸のフィヨルド海域における生態系食物網
(Salvanes et al., 1992)

検討し、残存率相互の関係(図3)の定式化を進める。こうして定量化した連関構造モデルに、開発行為によって直接に引き起こされる環境変化の程度を残存率の形で入力することによって、資源量や漁獲量の現況に対する相対的な変化の度合を影響伝達の流れに沿って見積もることが可能となる(Nakata and Hirano, 1989a; 1989b)。

図4には一例として、ある沿岸海域の埋め立て工事に伴って発生する濁りが小型エビ類の漁獲量に与える影響を、構造モデル法により見積もった結果を示した(計算過程の詳細については、Nakata and Hirano, 1989bを参照のこと)。各メッシュ区分ごとに漁獲量の残存率として影響度合が表示されている(数値が小さいほど影響は大きい)。影響が相対的に大きく出ている場所は、実線で表示されている高濃度の濁り(予測値)の拡散分布範囲と概ね一致している。また、この影響範囲は沿岸や沖合の島まわりにおける藻場の分布とよく対応していることから、濁りによる藻場の衰退がその主な原因となっていることが推定されている。このように影響の主要因を客観的に抽出したり、必要があれば推定のもととなった定式化の過程に立ち返ってその妥当性をさらに細かく検討することができる点がこの方法のメリットの一つである。

ただし、構造モデル法によって得られる影響度合は、あくまで複数の代替案の相互比較などに用いるための数量的な目安の一つであり、資源量などの変動予測を目的とするものではないことに注意が必要である。また、この方法で影響度合の計算が可能なのは、影響が一つの方向に伝わるような構造のものに限られ、生態系の物質循環や資源の再生産など本来的にフィードバック性の強い構造を持つものについては、計算に入る前に連関関係の具体的な内容を吟味した上で問題をある程度集約し、計算が可能なものにつくりかえることになる。このような取り扱い、基本的にダイナミックな特性を持つ現象をいびつな形で評価してしまう危険性を含んでいる。

なお、後述する生活史モデルは、この構造モデル法の考え方をよりどころとしながら、インパクトに対する環境と資源量の応答関係を数値的に吟味できるようにした環境-資源統合シミュレーションモデルの一環として検討されているものである。

3. 高次生態系モデルの事例

(1) 食物網と物質循環の解析

ノルウェー沿岸のフィヨルド海域では、マダラの種苗(幼魚)を人工的に添加して増殖をはかるための事業が計画されており、それに関連して生態系モデルを用いたフィヨルドの環境収容力に関する研究が行われている。ここでは西岸のベルゲン周辺に位置するMasfjordenにおける最近の研究例を一つ紹介する。

図5は、生態系モデル(Salvanes et al., 1992)に組み込まれた食物網を模式的に示したものである。大きくはプランクトン系列の食物網と沿岸のベントス系列の食物網に分かれ、プランクトン系列はさらにフィヨルドの沖合部とごく沿岸部(水深3~4mまで)に区分される。プランクトン系列では一次生産者は植物プランクトンで、その生産は光と水温、栄養塩に規定される。動物プランクトン(植食者)はハゼ類(gobies)に食べられ、ハゼ類はマダラの幼魚・親魚の餌になる。ベントス系列では、まず動物プランクトンがベントスに食べられ、それがマダラの幼魚・親魚とその競合者であるベラ類(labrids)に食べられる。マダラだけは細かく4つの年齢群に分けられており、幼魚(0歳魚)と1歳魚が2歳魚・3+歳魚に食べられる共食いの効果も考慮されている。

さらにこのモデルには、外力として非常に単純化した形ではあるが、フィヨルド内外および沖合部とごく沿岸部の間での移流による海水交換や、フィヨルド内の鉛直対流などの物理過程が組み込まれており、その点が生物種間の食物網の解析を目的としたこれまでのフィヨルドの生態系モデル（たとえば最近の例では、Bax and Eliassen, 1990など）と異なっている。以下に述べるように、実はこれがこのモデルの結論とつながる重要なポイントの一つである。また、こうしたモデリングの成否を大きく左右する可能性がある摂餌過程の定式化について、このモデルでは基本的にMichaelis-Mentenの式が用いられているが、その重要なパラメータとなる摂餌の最大速度と半飽和定数をそれぞれ成長のそれに置き換えて、最大成長速度を実験によってまた成長の半飽和定数は現場の餌密度と成長の関係の実測結果から推定し、できるだけフィールドの実態に近い形で定式化している。

図6には、移流（海水交換）の大きさ（a）とベントス生物量の初期値（b）を変えた場合に（いずれも基本ケースでは横軸の数値は1）、各年齢群のマダラとハゼ類の生産量が基本ケースに比べてどの程度の割合で増減するか、いわゆる感度解析を行った結果の一例を示す。また図7は、それらに加えてマダラの資源加入量（添加量）を変化させた場合に、年間のマダラの総生産量がどのような変化を示すかを計算したものである（基本ケースはb）。いずれについても、移流の大きさとベントス生物量の変化がマダラの生産量を大きく規定していることがわかる。とくに注目されるのは移流が大きいほどハゼ類やマダラの生産が増加する点である。基本的には、このフィヨルドにおける動物プランクトンの大部分がフィヨルドの外海から移流によって供給されており、それがマダラの餌となるハゼ類やベントスなどの生物量を大きく規定するためと説明されている。マダラ生産量のピーク（図7）はフィヨルドの収容力の極大を表すと考えられるが、これも移流の変化に応じてそのレベルが変わっている。基本ケース（b）でピークが3～7倍付近にできることから（現状は1）、マダラだけを考えれば現在の平均的な加入水準はまだ収容力以下と判断できるが、その他の競合者の存在を加味するとこのモデルの結果は、移流条件に恵まれた場合を除けばマダラ幼魚の人工的な添加にそれほど大きな効果が期待できないことを示唆している。

Salvenes et al. (1995) はその後さらに、この生態系モデルをMasfjorden周辺の5カ所のフィヨルドに適用し、外海（ノルウェー西岸）からの距離が大きくなるにつれて移流による海水交換が小さくなるため動物プランクトン量が減少し、それがプランクトン食の魚類の生産に大きな影響を及ぼしていること、マダラの人工的な添加により外海に近いフィヨルドではより大きな生産増が期待できるものの変動が大きく不安定であるのに対して、奥まったフィヨルドでは量的には小さいがより安定した生産が見込めることなどを推定している。このようなモデル解析の結果が、マダラなどの資源の人工的な増殖計画の立案などにきわめて有用であることはいうまでもない。

わが国でも、たとえば科学技術庁の振興調整費による「海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究」（1981～1985年度）で、瀬戸内海の周防灘や大阪湾あるいは日本海（新潟沿岸域など）の生物生産構造を解明するためのモデリングの試みがなされているが、生態系の構造の複雑さやデータの不十分さもあってまだ論文の形でとりまとめられたものはない。

（2）資源への加入過程の解析

生物資源の数量変動は、年々新たに資源に添加される加入量の多寡によって大きく左右され

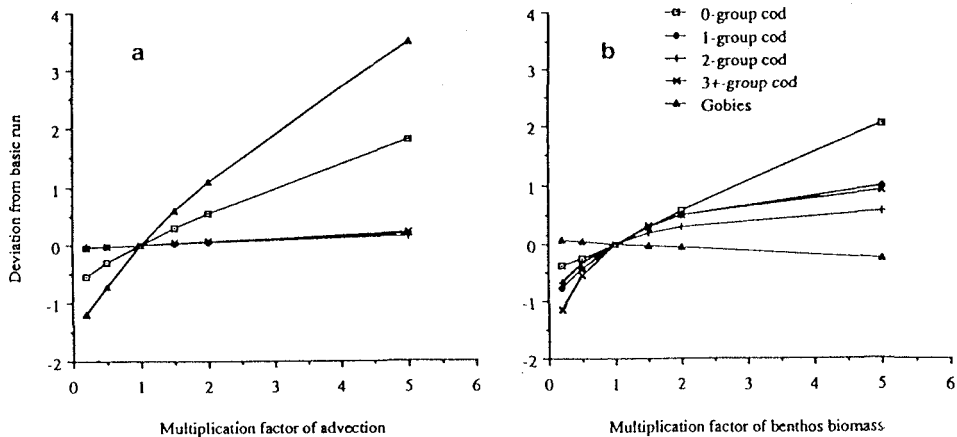


図6 移流の大きさ (a) とベントス生物量 (b) の魚類生産への影響に関する感度解析の結果 (Salvanes et al., 1992)

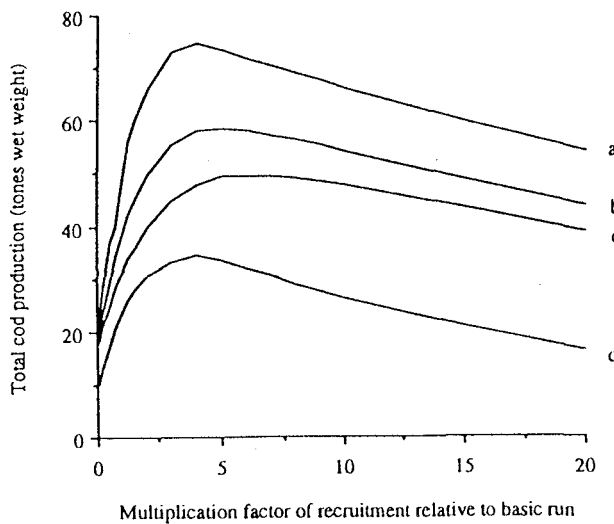


図7 加入量の水準を変化させたときのマダラ総生産量の変化
a: 移流を2倍
b: 基本ケース
c: 移流を1/2倍
d: ベントス生物量を1/2倍

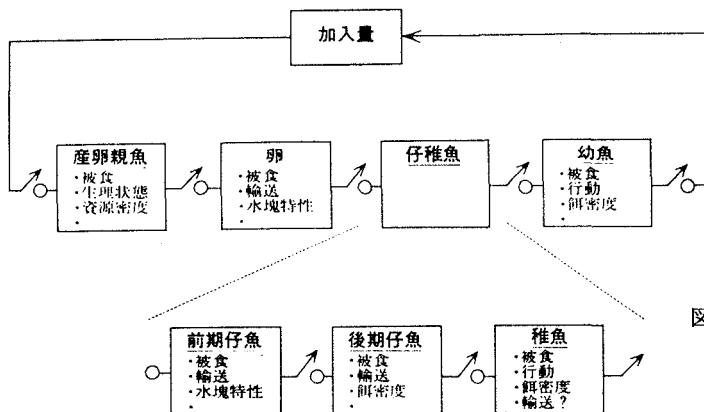


図8 スケトウダラの加入量変動機構に関する概念図 (US Department of Commerce, 1991)

る。図8はアラスカ湾のスケトウダラ資源の加入量変動機構に関する概念図であり、産卵から卵・仔稚魚・幼魚期を経て資源に加入するまでの回路のスイッチがすべてオンになれば資源は増加に向かうことを表している。各ステージごとに主たる死亡の要因が付記されており、遊泳力に乏しく最も死亡しやすいと考えられている卵・仔稚魚期には、流れによる輸送条件と摂餌・被食など生態的な条件がとりわけ重要であることが分かる。

そこで、流れの数値モデルを用いてこの卵・仔稚魚期の輸送や生き残りの過程をシミュレーションによって実験的に調べる試みがなされている。詳しくは中田(1991b)を、また最近の事例については中田(1994)を参照していただきたいが、卵や仔稚魚の発生・発育にともなう鉛直方向の挙動の変化と流れの鉛直シアとの相互作用や、ストームなど荒天条件下での流動変化の影響、さらには輸送過程での餌や捕食者との遭遇確率やそれに対応した成長や死亡などをフィールドで定量的にとらえることは不可能に近く、数値モデルを用いたアプローチはその意味できわめて有意義である。しかしながら、モデルの定式化やパラメータの設定などには当然のことながら不確定の要素が多く、フィールド情報にもとづく検証とモデルによる予測とをたえず機能的に連係させていくことが必要である。北海(North Sea)ではニシンの仔稚魚の輸送過程に関してそのような試みがすでになされている(Bartsch et al., 1989)。このモデルにおける分布の再現性は、仔稚魚の鉛直方向の挙動をいかに正確に把握できるかに依存しており、その点についてかなり細かいフィールド調査が行われている。

日本海の佐渡海峡付近の陸棚海域に産卵するマガレイの浮遊卵・仔魚の輸送過程に関する最近の研究例(Nakata, 1995; 末永ほか, 1996; 末永ほか, 1998)を紹介しよう。日本海沿岸では潮流の影響は小さいので、このモデルでは現地観測の結果を参照しながら佐渡海峡に流入流速を与え、北側境界から自由流出させることにより流れの場を計算している。またマガレイの産卵場所の中心は、陸棚(100m以浅)の幅が佐渡海峡に向かって急に広がる海域の南端部(水深50~100m)にあり、およそ1ヶ月に及ぶ浮遊期間に沖合に逸散することなく、その北東部に位置する稚魚の着底・成育に適した場所(水深50m付近)に到達することが資源に加入するための要件となっている(図9)。地形の特徴から予想されるように、産卵場の中心から北東側は佐渡海峡から流入する流れの後流渦のような領域にあたるため流れは全体に小さく複雑であり、したがってこの領域に取り込まれるか否かで着底場への輸送の成否が決まる可能性が高い。実際にさまざまな輸送条件下で計算を行った結果、この取り込みの過程で吹送流と卵・仔魚の鉛直分布の発育に伴う変化がきわめて重要な働きをしていることが分かってきた。

マガレイの産卵盛期は毎年3月頃であり、その時期は概ね西風が強い。図10に、西風10m/sを吹かせた場合の流れによる卵・仔魚(鉛直的には中立状態)の産卵場からの拡散分布の様子を示す。上層では沿岸に堆積する傾向、下層では沖向きに流れる傾向が強まっていることが分かる。図11はさらに、産卵時期の平均風速に近い4m/sの西風を吹かせ、卵や仔魚の鉛直分布水深を変えた3つのケースについて、オイラー・ラグランジュ法により産卵場からの卵・仔魚の移動状況を追跡した結果を示したものである。産卵場から着底場までの輸送パターンがよく再現されたのは、現場の観測結果に比較的近い鉛直移動パターン(産卵の5日後に30m深から10m深まで浮上し20日後までその水深を維持、その後30m深まで下降)を与えたケースDのみであった。これらの計算結果から、マガレイが卵・仔魚期の鉛直分布を産卵時期に卓越する西風による流れの変化にうまく適応させながら、後流渦域に捕捉されやすい場所を選択して産卵しているのではないかという興味深い推論がなされている。もちろん卵・仔魚の鉛直分布変化

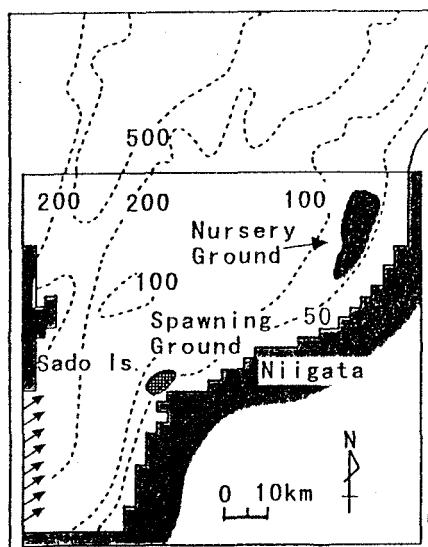


図9 佐渡海峡の海底地形と計算領域
(末永ほか, 1998)

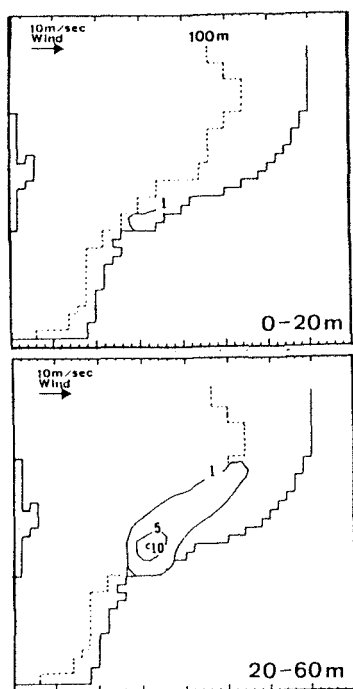


図10 西風10m/sの条件下での卵・仔魚
拡散分布(産卵グリッドに投入して
6日後の計算結果) (末永ほか, 1996)

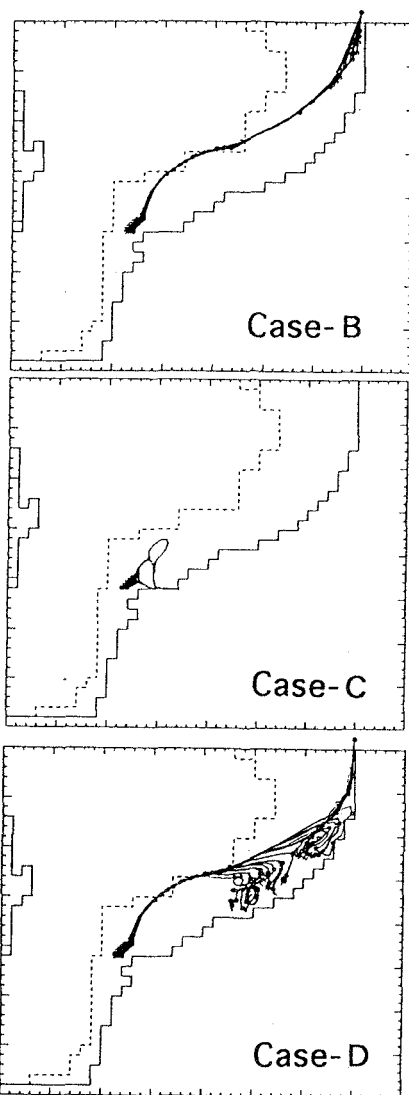


図11 産卵グリッドからの卵・仔魚追跡結果
(25個の粒子の投入後30日間の軌跡)
ケースB:産卵水深(30m深)を漂流
ケースC:仔魚の分布水深(10m深)
を漂流
ケースD:鉛直移動(詳細は本文参照)
すべて、西風4m/sの条件下で計算
(末永ほか, 1998)

の実態など現場の情報によるさらに詳細な検証が必要なことはいうまでもないが、まさにモデルによる解析の醍醐味を感じさせる例の一つである。なお、現実には4 m/sの西風が1ヶ月間にわたって吹き続けることはあり得ず、風の影響の度合は日々のスケールで大きく変動している。実際に西風の風速を変化させると、卵・仔魚の浅海域（水深100m以浅）への滞留率は、ある程度以上の強風条件下では鉛直移動を考慮しても著しく低下する。この点も現場での加入量変動要因の検討に重要な示唆を与えるものといえよう。

このような卵・仔稚魚の輸送過程のモデルにさらに水温や餌密度などの水平分布を組み入れることによって、仔稚魚の輸送期間の成長や死亡（飢餓などによる）の過程をモデルで直接計算することもできるが（Walters et al., 1992）、まだ計算式やそれに用いるさまざまなパラメータの設定などに問題が残されている。また、産卵から加入に至るまでの資源生物の生活史の全体を取り扱うことによって、資源動態のモデルを作成する試みもなされている。図12は、米国のオレゴン沿岸海域で産卵するEnglish soleについての資源動態シミュレーションの基本的な組み立てを示したものである。このモデルは産卵親魚の資源量や底層の水温条件等に規定される産卵サブモデルと、卵のふ化率（表層水温に依存）やエクマン輸送など卵・仔稚魚の輸送条件に規定される生残サブモデルの2つから構成されている。図中のa~eの各素過程を定式化することによって年々の加入量（この場合は沿岸に着底する稚魚数）を計算する仕組みになっている。仔稚魚の死亡要因としては沖合への逸散の影響が考慮されているだけで他の生物過程が含まれていないこと、輸送のサブモデルが経験的な流れの場を基礎としていることなど問題はあがあるが、このようなモデルを用いることによって、産卵からふ化、輸送・着底に至る一連の過程のどこで最も大きな減耗が起きたかを相対的に評価することができる点は魅力的である。ただし、モデルの検証のためには年々の資源量あるいは加入量に関する基礎データが必要であり、その精度がモデルの妥当性を大きく左右する。わが国でも瀬戸内海のイカナゴについて生活史の各ステージの生物量の変化のダイナミックスを追跡する試みがなされているが（Kishi et al., 1991；Kimura et al., 1992）、検証に耐えうるようなデータが十分でないため、資源変動にかかわる幾つかの素過程の寄与の度合などの検討が中心となっている。

（3）資源生物の遊泳行動や移動・回遊機構の解析

魚類をはじめとする高次栄養段階の生物についてはその能動的な行動が生物量の収支に大きな影響を与える可能性がある。生物の行動機構は、外的な環境条件に加えて生物の成長段階や生理的な状態など内的な条件によっても左右されるきわめて動的なシステムであり、そのモデル化にもまだ多くの課題が残されている。

この分野の先駆者の一人であるBalchen（1979; 1994）は、快適度（comfort）という関数を導入することによって魚の行動をモデル化することを試みた。図13はその考え方を環境と魚の生理状態、魚の行動の相互関連のシステムとして表したものである。環境に何らかの変化が生じた場合、それは直接に魚の行動を引き起こすと同時にその生理状態にも変化をもたらす。一方、魚の生理状態が変われば、同じ環境でもその受け止め方が異なってくる。また、魚の行動（移動）の結果としてその魚の環境や生理状態はおのずと変化する。この図の中で行動の関数として用いられているCが快適度を示すもので、モデルの中の魚は快適度をできるだけ短期間に最大にすべく方向付けられた行動をとるようにプログラムされる。すなわち魚の環境（v）と生理状態（x）の両方を変数として快適度を定式化し、その空間分布を計算する。次に、魚

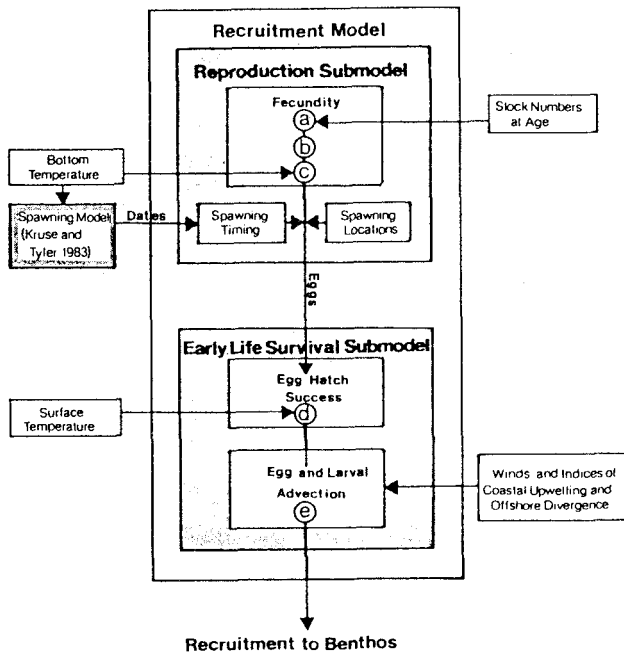


図12 English soleの加入量変動に関するモデルの構造 (Kruse and Tyler, 1989)

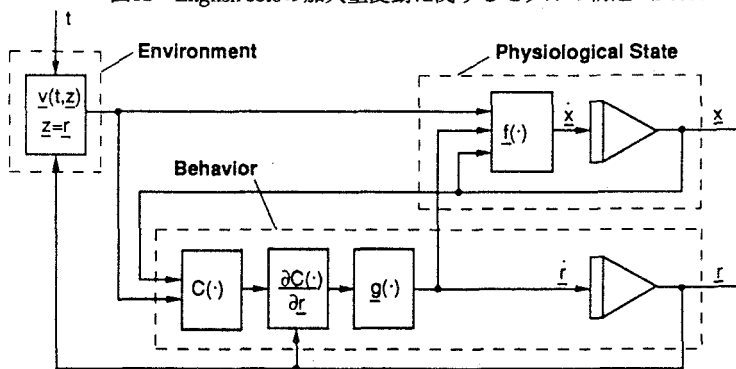


図13 魚の行動と環境、生理状態との相互関係のシステム (x : 生理状態、 r : 位置、 t : 時間、 C : 快適度) (Balchen, 1979)

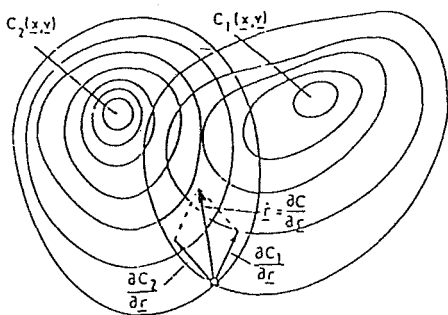


図14 2種類の快適度空間 (C_1 と C_2) に対する魚の移動についての考え方 (Balchen, 1979)

をその時の位置から快適度の空間勾配 ($\partial C / \partial r$) の最も急な方向へ、その勾配の大きさに応じた速度で移動させる。実際には、魚は複数の快適度空間にすることが多いので、その行動は幾つかの快適度に対応する移動ベクトルの和の形で与えられる(図14)。具体的には、環境要素(水温、餌密度、光、流れなど)と生理状態(各種ホルモンの状態や消化管の飽和度など)を適当に組み合わせながら、そのそれぞれについて快適度を定式化する。

図15には一例として、餌密度(v_1)と消化管の飽和度(x_1)とで決定された快適度 C_1 を図示した(Reed, 1983)。この場合、快適度は、 $C_1 = (\log v_1)^{1/2} / (1 + \alpha / x_1^2)$ で表されており(ただし $\alpha=0.4$)、餌に対する飽和度の高い(満腹に近い)魚ほどその行動の餌密度に対する依存度が弱まることを意味している。このモデルは、その後、ノルウェー北方のバレンツ海におけるカラフトシシャモの季節的な回遊行動の解析に応用されているが(Reed and Balchen, 1982)、快適度の定式化についてそれほど確かな根拠が得られないところが大きな問題である。

最近、Fiksen et al. (1995) は、同じくバレンツ海のカラフトシシャモの回遊について異なった視点からそのモデル化を試みている。このモデルでは、20kmの空間格子にそれぞれ魚の回遊を規定する要因として水温、餌となる動物プランクトン量および捕食による死亡リスクが与えられ、その中で魚は産卵量(成長と生き残りに依存する)を最大にすべく最適の経路を選択するようにプログラムされている。いいかえれば、魚はいかにして最大の子孫を残すかをいつも考えながら、捕食される確率が最も小さくかつ餌をたくさん食べて速く成長できる場所を選んで次々に移動する。さきに述べたBalchenらのモデルでは魚の動きが利他的でその時々利益の最大化をめざしていたのに対して、このモデルでは魚は子孫の繁栄など将来の利益の最大化をめざした最適戦略をとる。このようにモデル化に際して、魚が何のために何を求めて移動するのか魚の移動の定式化の基礎とする考え方の妥当性を、現場から得られる情報に照らし合わせながら十分に吟味することがモデルの成否を決定する重要な要素となる。最近では魚にも装着可能なマイクロデータロガーなどの技術開発が急速に進んでおり、現場での行動の実測とモデリングをうまく組み合わせることによってこの方面の研究が大きく進展することが期待される。

(4) 人為的な環境変化の影響予測

モデルによる予測にまだ十分の信頼性がないため、高次生態系に対する環境影響の診断や予測に生態系モデルが応用された事例はまだ限られている。注目されるのは、米国大西洋沿岸のジョージズバンクにおいて開発された油流出の漁業資源生物への影響評価モデルの事例である(Spauling et al., 1983)。図16にこの影響評価モデルの概念的な組み立てを示した。対象海域にはタラ類の産卵場が分布していることから、油流出の影響としてその卵・仔稚魚の死亡率の増加がとりあげられている。魚卵や仔稚魚は海表面で浮遊生活をしているので油にさらされる機会が多く、その死亡率の増加は直接的に資源量の変化に結びつく。影響評価モデルは、流出油および仔稚魚の輸送・拡散などを規定する水理モデル、流出油の海域での挙動に関するモデル、仔稚魚の死亡過程を評価するモデルおよび漁業資源モデルの4つのサブモデルで構成され、油との遭遇による卵・仔稚魚期の死亡率の増加によって資源量(漁獲量)が現状に対して相対的にどの程度変化するかを計算する仕組みになっている。影響を現状に対する相対的な変化度を指標にして評価する点は、さきに述べた構造モデル法の考え方と共通している。

図17には、油パッチと仔稚魚群の空間分布に関するシミュレーション結果の一例を示した。

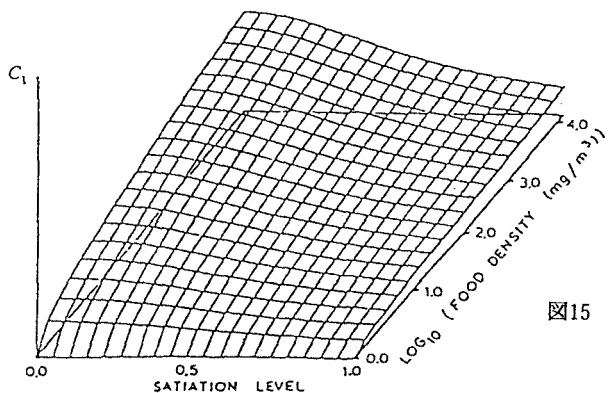


図15 快適度の関数表示の一例 (詳細は本文参照)
(Reed, 1983)

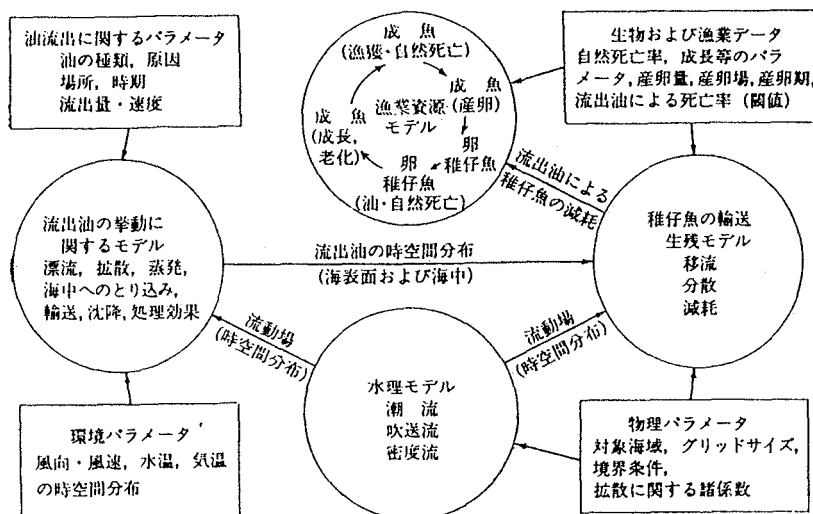


図16 流出油の漁業影響評価モデルの構成 (Spaulding et al., 1983)

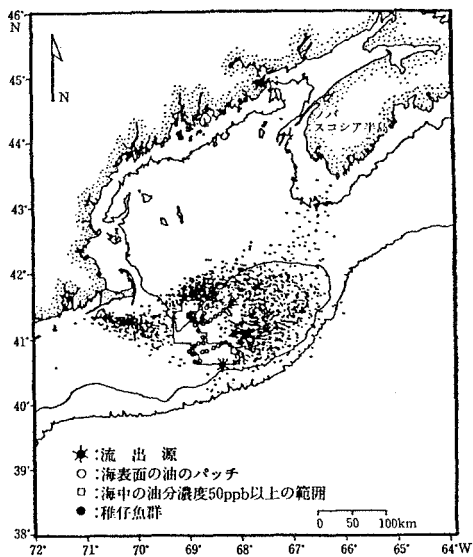


図17 油の流出開始から29日後の油および
仔稚魚の空間分布に関する計算結果
(Spaulding et al., 1983)

この事例では、バンクの南部（＊印）で発生した油田事故のため5月1日から30日間にわたって毎日27万トンの油が流出する場合が想定されており、それがこの海域で1月から4月の間に産卵するマダラの仔稚魚にどの程度の影響を与えるかが検討されている。したがって、図17は油のべ流出量が最大となった5月末の時点の様子を示したもので、海表面の油のPATCHや仔稚魚を死亡させる閾値（50ppb）以上の濃度を持つ海水と遭遇した仔稚魚はすべて死亡すると仮定して、毎日の仔稚魚の減耗率を計算し、それをさらに漁業資源モデルに入力する。ただし、漁業資源モデルには空間的なディメンジョンはなく、この海域で産卵された仔稚魚に由来する漁獲量の変化が計算対象となっている。図18には、年間の漁獲量に対する影響度合（現況に対する変化度）の計算結果を示した。漁業資源モデルには、資源の密度依存性（低密度になると死亡率が減少する）が考慮されているので、油の影響による漁獲量の変化度は一定の周期で変動しながら長期的にはもとのレベルに回復する。おそらくインパクトの直後の漁獲量の相対的な減少の程度や、変化度の積算値の長期的な水準の変化などにもとづいて影響が評価されるのであろう。なお、産卵の場所や時期は概ね定まっているので、油の流出場所やそれが発生する時期が変わればその影響の度合も大きく変化する（Spaulding et al., 1985）。また、資源変動にはこのような突発的な環境変化に加えてさまざまな環境要因が影響を及ぼしているので、それを確率的な変動過程として組み込むような試みもなされている（Reed et al., 1984）。

実際にはこのような仔稚魚への直接的な影響に加えて、生態系の構成要素のさまざまな部分に油の影響が及び、それが間接的に漁業資源に影響を与える可能性もある。それを影響評価に加えるためには漁業生産を支える生態系全体のモデル化が必要となるが、そうした生態系の高次栄養段階までつながりを持ったモデルの開発はまだその端緒についたところである。たとえばReed et al. (1986) は、ニューヨーク沖やメキシコ湾沿岸における廃棄物投棄にともなうPCB濃度の増加の生態系への影響についてモデル解析を試みている。このモデルでは水中のプランクトン系列の生態系とベントス系列の生態系が考慮されているが、PCBの場合は底質中に蓄積される傾向が強いのでとくにベントス系列に対して大きな影響が予測されている。一つ特徴的なのは、魚類などの動物群によるPCBの取り込みと体内での代謝の過程を定式化することによって、生物濃縮の影響を組み込んでいる点である（図19）。物理モデルによってPCBの濃度分布をできるだけ正確に予測することがまず必要なことは勿論であるが、モデルに用いた生物パラメータの感度解析の結果によれば、生物濃縮や生態系への影響に最もクリティカルに効くのは餌の摂取率である。しかもベントスなどの摂取率については情報が非常に少ないので、この点もモデルの妥当性を検討する場合に大きな問題となっている。また、PCBの濃度の増加にともなって死亡率は閾値以上の濃度で指数関数的に増加すると仮定されており、各生物群ごとにその閾値と半数致死濃度を与えて計算するようになっているが、その基礎となる低濃度のPCBの長期的な影響については生物試験のデータがほとんどないので、実際には短期間の試験データから外挿されている。

最近はさらに生態系モデルを、石油掘削の際に油水分離装置から出てくる産出水（produced water）の生物や生態系への長期的な影響予測に応用されている（Reed et al., 1997）。産出水の成分は微量な油滴のほか水に溶解した微量の原油、重金属類や各種の薬剤から成り、もともと低濃度である上に海水で希釈されるので短期的な影響は小さいと考えられているが、長期的に生物に濃縮されさらに食物網に取り込まれてその影響が増幅することが懸念される。そこで、北海の石油掘削井戸群を対象として、まず1990年からの5年間の流れの計算を行い、その期間

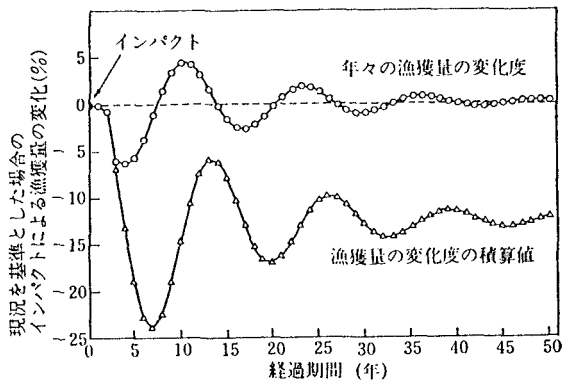


図18 流出油の漁業資源への影響評価結果の一例 (Spaulding et al., 1983)

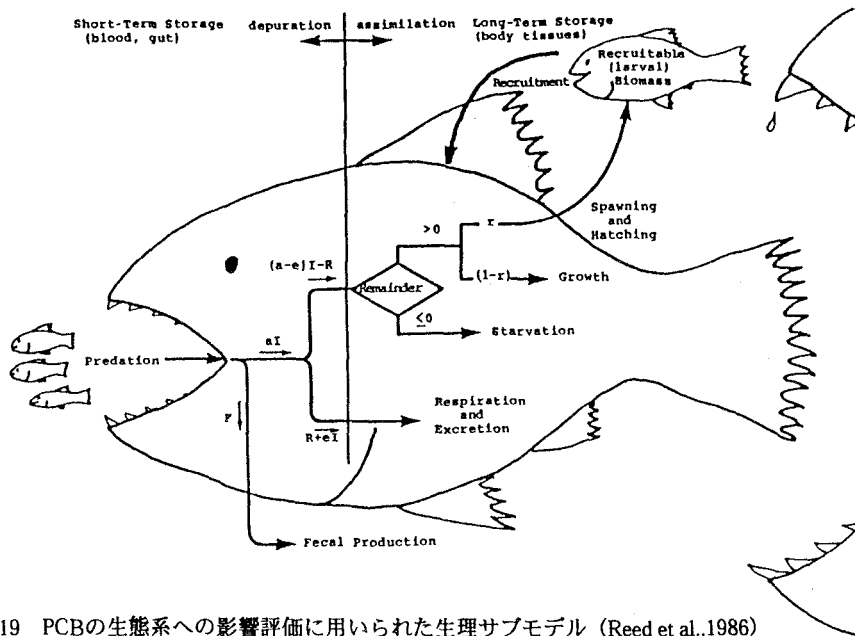


図19 PCBの生態系への影響評価に用いられた生理サブモデル (Reed et al., 1986)

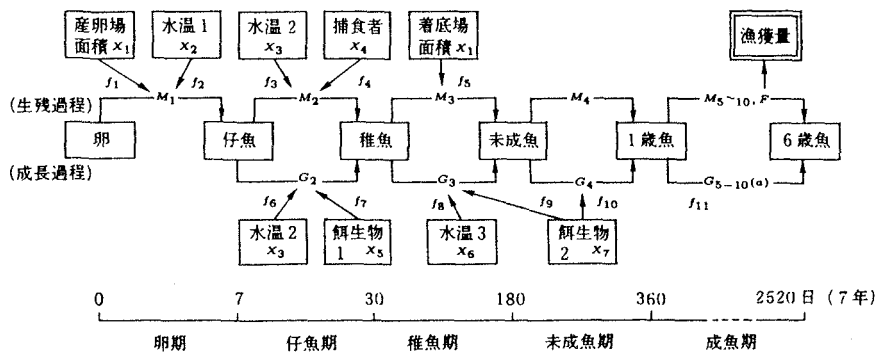


図20 生活史モデルの構成 (大阪湾のマコガレイの事例) M_i : 死亡率, G_i : 成長率, X_i : 環境要因

に井戸から排出された産出水の累積的な広がりや濃度分布をシミュレーションし、それをさらに生態系モデルに入力して生物への蓄積や生物間の転送の過程を定量化することによって、北海の生態系に対する影響の現状を診断しようとしている（中田，1997）。

わが国ではまだ高次の生態系モデルを上記のような影響予測に応用した事例はないが、環境の動的な特性やそれに対応した資源生物の動態を表現できるようにした漁場環境容量モデルが提案され（平野，1992）、その資源動態に関するサブモデルとして、資源生物の卵から親に至る生活史の各段階ごとの成長と死亡をそれぞれパラメータとして環境の影響を数量化し、その生物の成長と個体数変動を計算する生活史モデル（図20に大阪湾のマコガレイの例を示す）が開発されている（堀家ほか，1992）。最近この方法を福島県沿岸のホッキガイや東京湾のトリガイに適用する試みがなされ、流れや波浪、水温、DOなどの環境変動に対応した着底稚貝の数量や漁獲量・資源量などの年々の変動をある程度再現できることが確かめられている（堀家，1995；田ほか，1996；田・清水，1998）。この貝類の事例では、モデルの基本式は下記のように、殻長と体重の変化を表す成長式（1，2）、個体数の変動（生残と漁獲による）を表す資源動態式（3～6）および再生産（産卵数の変動）を表す再生産式（7～9）で構成される。

$$[\text{成長}] L_t = \exp\{(1 - e^{-G_1}) \cdot \ln La_1 + e^{-G_1} \cdot L_{t-1}\} \quad (1.1)$$

（稚貝 Gompertz の成長式）

$$L_t = \ln La_2 \cdot (1 - e^{-G_2}) + e^{-G_2} \cdot L_{t-1} \quad (1.2)$$

（成貝 Bertalanffy の成長式）

$$W = f(L) \quad (2)$$

$$[\text{生残}] \frac{dN_i}{dt} = -(M_i + F) \cdot N_i \quad (3)$$

$$F = q \cdot X \cdot Q \quad (\text{禁漁期：2月～5月}) \quad (4)$$

$$Q = f(L) \quad (5)$$

$$[\text{漁獲}] \frac{dY}{dt} = F \cdot N \cdot W \quad (6)$$

$$[\text{再生産}] H = \sum_{i=2}^5 s_i \cdot MTR_t \cdot h_i \cdot N_t \quad (7)$$

$$h = f(L) \quad (8)$$

$$MTR = f(L) \quad (9)$$

ここで、 W ：個体重、 L ：殻長、 La ：極限殻長、 N ：資源尾数、 Y ：漁獲量、 H ：産卵量、 G ：成長係数、 M ：自然死亡係数、 F ：漁獲係数、 q ：漁具能率、 X ：漁獲努力量、 Q ：利用度（ $0 \leq Q \leq 1$ ）、 s ：雌の割合（ $s = 0.5$ ）、 MTR ：群成熟度（ $0 \leq MTR \leq 1$ ）、 h ：孕卵数、 x ：環境要因、 t ：年齢（ $0 \leq t \leq 5$ ）、 i ：発育段階（ $i = 0, 1, 2$ ）、 a, b ：定数。

生活史モデルでは、成長係数（ G ）と自然死亡係数（ M ）をそれぞれ適当な環境要因の関数とすることによって、環境変化による重量と個体数（両者を掛け合わせたものが資源量）の変化を推定するので、この関数化の過程が最も重要である。基本的には、既存の情報にもとづいて基準となる G や M の数値を決定し、環境要因の平均値からのゆらぎの程度と G や M の基準からの偏差との関係を定式化する。このような定式化の考え方や G と M の変化を全く独立のものとして推定するところが生活史モデルの特徴の一つであるが、適用しようとする事例にそれが妥当であるかどうか検討を要する。また、この貝類の事例でも確かめられているように、資源の数量はその発育初期の死亡係数の与え方に最も敏感に反応するので、その点についてどの程度確かな情報が得られるかがモデルによる予測の成否を決定づける要素となる。いずれにしても、資源への影響予測や資源管理などの実用に供するまでにはまだ多くの事例についてモデルの妥当性の検証を進めることが必要である。

4. おわりに

漁場環境や生物資源系のモデルといえども、その基盤となるのは流れや波浪、水温などの物理環境や水質・底質を含めた低次生態系のモデルである。とくに、影響評価を目的とする場合には、その基礎となる環境予測の妥当性にその判断の大部分が依存することになる。その意味で重要なのは、高次生態系モデルによる検討に入る前に、その基盤となっている物理環境や低次生態系のモデルの再現性の程度や条件設定などを細かくチェックすることである。著しく大きな変化を生じたり、これまでの知識や経験からみて特異的な予測結果が示されている場合には、その原因について計算過程を十分に吟味する必要がある。さらに、モデルの境界条件や初期条件には、ある期間の平均的な状態が用いられるのが一般的であるが、実際にはそうした諸条件は絶えず大きな変動をくり返しており、そうした変動そのものが生物の生息環境条件や生物生産と重要なかわりを持っている可能性がある。変化予測に用いられたモデルの前提条件を明確にしておくことは、その予測結果の適用範囲を知るためにもきわめて重要である。海洋現場での現象解析によってモデルに組み込む必要がある重要なプロセスをしっかりと同定すること、事後のモニタリングによって綿密にモデルの検証をくり返すことが、有用な予測モデルを開発・確立していくために必要不可欠であることをあらためて強調しておきたい。

一方、低次生態系モデルとの結びつきについて考えてみると、多くの場合、高次栄養段階の生物による捕食の効果は単純な強制関数の形で組み込まれている。また、それを含まないモデルでは動物プランクトンなどの死亡率を調整することによって被食の影響が実質的に評価される。このような扱いは生態系の物質循環を低次のレベルでショートカットすることになり、循環の速度やフラックスの見積りの妥当性にも影響を与える可能性がある（Suzuki et al., 1987）。研究例はまだ少ないが、たとえば夏季の伊勢湾ではマイワシの来遊量がマクロ動物プランクトンの現存量に大きな影響を与えることが報告されており、大量に来遊した年にはプランクトン現存量は極端に減少してマイワシ自身の成長も低下するという（船越, 1996）。確かに魚類をはじめとする高次消費者は低次の生物群に比べて寿命が長く、また移動・回遊する能力が大きいので、その成長、分布・移動などのダイナミックスを低次生態系のモデルに含めることは容易ではない。しかしながら、北海で開発されているERSEM（European Regional Seas Ecosystem Model）では、高次消費者として魚類を加えることによってシステムが安定化することが確かめられており、現在さらに、強制関数として魚類を組み込む（Fish static loadings）だけでなく魚類そのものの変動のダイナミックスを組み込む（Dynamic fish module）方向で検討が進められている（Bryant, 1993）。

魚類そのもののダイナミックスを組み込むためには、ある程度対象を絞り込むとともに、その生活史の全体像を正確にとらえ、それぞれのステージごとに捕食・被食関係や成長・死亡にかかわる主要な要因を明らかにする必要がある。また、摂食速度など各種の生物過程の速度定数を何らかの形で見積もることが必要である。胃内容物組成や安定同位体比などに関する現場調査や各種の実験的なアプローチとの連携を強化しながら、わが国でもERSEMのようにモデリングを中軸として総合的に沿岸海域の環境や資源の保全と管理を進めるための基礎的な研究を推進していくことが強く望まれる。

引用文献

- Balchen, J.G. (1979) Modeling, prediction, and control of fish behavior. In, Control and Dynamic Systems (ed. C. T. Leondes), Academic Press, New York, 99-146.
- Balchen, J.G. (1994) Modeling of fish behavior. In, Predictability and Nonlinear Modeling in Natural Sciences and Economics (ed. J. Grasman and G. van Straten), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 282-293.
- Bartsch, J., K. Brander, M. Heath, P. Munk, K. Richardson and E. Svendsen (1989) Modelling the advection of herring larvae in the North Sea. *Nature*, 340: 632-636.
- Bax, N. and J.-E. Eliassen (1990) Multispecies analysis in Balsfjord, northern Norway: solution and sensitivity analysis of a simple ecosystem model. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 47: 175-204.
- Bryant, A., M. Heath, S. Hall, J. Ollason, W. Gurney and N. Broekhuizen (1993) Pelagic higher trophic levels: The fish modules. European Regional Sea Ecosystem Model, Some tentative results, 15-17 March, Brussels, 10-11.
- Fikaen, O., J. Giske and D. Slagstad (1995) A spatially explicit fitness-based model of capelin migrations in the Barent Sea. *Fish. Oceanogr.*, 4: 193-208.
- 船越茂雄 (1996) 伊勢・三河湾における動物プランクトンの変動—マイワシ来遊量との関係—。月刊海洋, 28: 142-149.
- 平野敏行 (1992) 環境からの視点. 漁場環境容量 (平野敏行編), 恒星社厚生閣, 東京, 9-19.
- 堀家健司・平野拓郎・細田昌広・平野敏行 (1992) 生活史モデル. 漁場環境容量 (平野敏行編), 恒星社厚生閣, 東京, 104-118.
- 堀家健司 (1995) 生活史モデル. 月刊海洋, 27: 204-209.
- 城久 (1991) 大阪湾の開発と海域環境の変遷. 沿岸海洋研究ノート, 29: 1-12.
- Kimura, S., M. J. Kishi, H. Nakata and Y. Yamashita (1992) A numerical analysis of population dynamics of the sand lance (*Ammodytes personatus*) in the eastern Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Oceanogr.*, 1: 321-332.
- Kishi, M. J., S. Kimura, H. Nakata and Y. Yamashita (1991) A biomass-based model for the sand lance (*Ammodytes personatus*) in Seto Inland Sea, Japan. *Ecological Modelling*, 54: 247-263.
- Kruse, G. H. and A. V. Tyler (1989) Exploratory simulation of English sole recruitment mechanisms. *Trans. Ame. Fish. Soc.*, 118: 101-118.
- Kurimoto, Y. and T. Kuramoto (1992) Improvement techniques for marine environment in the enclosed bay. Proceedings of the First International Conference on Fisheries and Ocean Industrial Development for Productivity Enhancement of the Coastal Waters, National Fisheries University of Pusan, 37-51.
- 松宮義晴編 (1993) 水産資源解析と統計モデル. 水産学シリーズ97, 恒星社厚生閣, 東京, 116pp.
- 中田英昭 (1991a) 生態系モデリングの資源量評価への有用性. 水産生物生息場造成ならびに沿岸開発に関する日米シンポジウム講演集, 47-52.
- 中田英昭 (1991b) 仔稚魚の輸送・生残・加入にかかわる沿岸海洋過程. 沿岸海洋研究ノート, 28: 195-220.
- 中田英昭 (1994) 輸送. 魚類の初期減耗研究 (田中克・渡邊良朗編), 恒星社厚生閣, 東京, 72-82.
- 中田英昭 (1997) ノルウェーにおける海洋環境の保全・改善に関する調査研究の現状. 海洋環境保全・改善調査研究報告書, 日本海洋協会, 1-68.
- Nakata, H. and T. Hirano (1989a) The use of the structural model for the assessment of environmental impact on coastal fisheries: Principles and procedures. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55: 273-278.
- Nakata, H. and T. Hirano (1989b) The use of the structural model for the assessment of environmental impact on coastal fisheries: An application. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55: 279-286.
- Nakata, H., Y. Suenaga and M. Fujihara (1995) Modeling the transport of brown sole eggs and larvae in and around the Sado Strait. Proceedings of International Conference on Ecological System Enhancement Technology for Aquatic Environments (ECOSSET'95), Tokyo, Oct. 29-Nov. 2, 1995, Vol. 1: 59-64.

- Reed,M. (1983) A multidimensional continuum model of fish behavior. *Ecol. Model.*, 20: 311-322.
- Reed,M. and J.G.Balchen (1982) A multidimensional continuum model of fish population dynamics and behavior: Application to the Barent Sea capelin (Mollotus villosus). *Modelling, Identification and Control*, 3: 65-109.
- Reed,M., K.Jayko, D.French, M.L.Spaulding, T.Isaji and J.Rosen (1986) A model system for estimating fate and effects of pollutants in marine ecosystems: applications and sensitivity analyses. *Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.ExplorMer*, 186: 80-103.
- Reed,M., S.Johnsen, A.Melbye and H.Rye (1997) PROVANN: Model system for chronic exposure of larval and adult fish to releases from offshore petroleum platforms. In, *Produced Water: Environmental Issues and Mitigation Technologies* (M.reed and S.Johnson, eds.), Plenum Press, New York (in press).
- Reed,M., M.L.Spaulding, S.B.Saila, E.Lorda, H.Walker and S.B.Saila (1984) Oil-spill fishery impact assessment modeling: The fishery recruitment problem. *Estuar.Coast.Shelf Sci.*, 19: 591-610.
- Salvanes,A.G.V., D.L.Aksnes and J.Giske (1992) Ecosystem model for evaluating potential cod production in a west Norwegian fjord. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*, 90: 9-22.
- Salvanes,A.G.V., D.L.Aksnes, J.H.Fossa and J.Giske (1995) Simulated carrying capacities of fish in Norwegian fjords. *Fish.Oceanogr.*, 4: 17-32.
- Spaulding,M.L., M.Reed, E.Anderson, T.Isaji, J.C.S.Swanson, S.B.Saila, E.Lorda and H.Walker, (1985) Oil-spill fishery impact assessment model: Sensitivity to spill location and timing. *Estuar.Coast.Shelf Sci.*, 20: 41-53.
- Spaulding,M.L., S.B.Saila, E.Lorda, H.Walker, E.Anderson and J.C.Swanson (1983) Oil-spill fishery impact assessment model: Application to selected Georges Bank fish species. *Estuar.Coast.Shelf Sci.*, 16: 511-541.
- 末永慶寛・中田英昭・藤原正幸・永澤亨 (1996) 佐渡海峡周辺におけるマガレイ卵・仔魚の輸送に対する風の影響の数値シミュレーション. *水産工学*, 32: 219-228.
- 末永慶寛・藤原正幸・中田英昭 (1998) マガレイ卵・仔魚の沿岸海域への滞留に対する風および鉛直移動の影響. *海岸工学論文集*, 45 (印刷中) .
- Suzuki,T., K.Ishii, K.Imao and Y.Matsukawa (1987) Box model analysis on the phytoplankton production and grazing pressure in a eutrophic estuary. *J. Oceanogr. Soc. Japan.*, 43: 261-275.
- 田永軍・大島巖・高橋美昭・都築進・広松和親(1996) ホッキガイ生活史モデルによる港湾施設設置の影響評価. *海岸工学論文集*, 43: 1066-1070.
- 田永軍・清水誠 (1998) 環境要因を考慮した生活史モデルによるトリガイ資源の動態解析. 平成10年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p.25.
- US Department of Commerce (1991) FOCI Fisheries-Oceanography Coordinated Investigations, status Report.
- Walters,C.J., C.G.Hannah and K.T.Thomson (1992) A microcomputer program for simulating effects of physical transport processes on fish larvae. *Fish. Oceanogr.*, 1: 11-19.