

学位論文題名

数値モデルを用いた大型カイアシ類
(*Neocalanus cristatus*) の生活史の研究(Studies on life history of large Copepoda (*Neocalanus cristatus*) using the
numerical model)

学位論文内容の要旨

北太平洋亜寒帯域に生息する *Neocalanus cristatus* は、表層の植物プランクトンおよび微小動物プランクトンを摂餌する主要な大型カイアシ類である。この *N. cristatus* は魚介類等に捕食され、基礎生産から高次栄養段階生物へ生物生産を橋渡しする重要な役割を担っている。これまで海洋観測や飼育実験により、生活史や各成長ステージの体重と体長など、明らかになっている。しかしながら、常に変動する環境中の生態系や、生活史を持続的に発生させているメカニズムについて、明らかになっていない。これらを観測や飼育実験で明らかにすることは難しく、数値モデルを利用した研究が必要である。

本研究の目的は、変動する海洋環境中における *N. cristatus* の生態を解明するため、*N. cristatus* の鉛直移動を含めた詳細な生活史を再現可能な生態系モデルを開発し、モデルの結果から北太平洋亜寒帯域の環境が *N. cristatus* の生活史にどのような影響を与えているのか調べる事である。本研究では、まず簡易なパラメータ設定を用いた数値モデルで一年性の生活史の再現を行い、成長ステージの発達と海洋生態系の関係を明らかにした。次に産卵されてから死亡するまでの成長履歴を追跡可能な数値モデルに発展させ、北太平洋亜寒帯域の環境が *N. cristatus* の成長にどのような影響を与えているのか調べた。また各個体群の成長履歴を比較することで、個体群の間で成長の差異が生じる理由について調べた。そしてモデルの感度解析を行うことで生活史が成立するメカニズムについて考察した。

N. cristatus の数値モデルを開発するにあたり、基礎とした低次生態系モデルは NEMURO (North Pacific Ecosystem Model Used for Regional Oceanography) である。NEMURO は、北太平洋海洋科学機構(PICES)のモデルタスクチームによって開発された、表層の低次生態系を再現した窒素ベースの生物エネルギーモデルである。この NEMURO に、*N. cristatus* の詳細な数値モデルを組み合わせることで、変動する海洋環境中の *N. cristatus* の生態の再現を試みた。

N. cristatus の生活史を個体群ごとに再現するために利用した数値モデルは Population Dynamics Model (PDM)と、Lagrangian Ensemble Model (LEM)である。これらの数値モデルは、従来の生物エネルギーモデルでは再現できない、段階的な成長を伴う個体群の発達や鉛直移動を含めた連続的な生活史を再現可能である。PDM の個体群は、成長ステージとその成長ステージ中の年齢により区分されている。成長ステージの違いは、成長ステージごとの生息する深度や餌の種類の違いを表現する。年齢の違いは、同じ成長ステージの生息期間の違いを表現する。同時に存在する複数の年齢群の成長を個別に計算可能であり、ステージの発達に伴う

個体群の変化を表現できる。しかし PDM はステージの発達過程で個体群が混ざり合ってしまう。そのため、個体群ごとに成長履歴を追跡することはできない。LEM は、同時に生まれた個体群をコホートとして表現した数値モデルである。各コホートは一個体あたりの体重、発達ステージ、年齢、誕生日と個体群あたりの密度を記録している。これら記録された情報を基に各個体群の摂食、排泄、排出、成長、死亡、捕食、産卵の過程が計算される。そのため、LEM は各コホートの成長履歴を追跡可能である。

PDM は、Copepodite 期の発達が春季ブルームに合わせて行われていることを示した。Copepodite 期の成長は夏に終わり、鉛直移動により深層へ生物量は転送されていた。冬季になると、*N. cristatus* は産卵を開始し、一年性の生活史を終えた。この結果は、観測から予想された生活史シナリオとほぼ一致していた。Copepodite 期の餌選択により、小型植物プランクトンの発達が抑えられた。その結果、大型植物プランクトンは優先的に栄養塩を利用でき、生産量を一気に増大させていた。発達した C5 期は、増大した大型植物プランクトンを主要な餌とし、表層での成長を速やかに終わらせていた。一方で、Copepodite 期の成長期間を、観測から推定された値と比較すると、早すぎる結果となった。これはモデル中の餌の供給量が多く、摂餌量が常に最大摂餌量に達してしまうためだった。この結果を踏まえ、LEM では餌の設定を見直した。

LEM は、Copepodite 期の成長が *N. cristatus* の表層へ鉛直移動した時期と春季ブルームの時期に影響されていることを示した。特に表層における成長期間を短縮化するためには、早く表層へ鉛直移動して摂餌を開始するよりも、鉛直移動した時に春季ブルームと遭遇できるかどうかの方が重要であることを示した。春季ブルーム前に表層へ鉛直移動したコホートは、水温が低く餌が少ない環境から成長を開始していた。水温と餌濃度は時間と共に好転していくため、遅れて鉛直移動したコホートほど良い環境下で成長を開始でき、成長期間は短縮化していった。このため、春季ブルーム前に表層へ鉛直移動したコホートは、それぞれ異なる時期に表層へ鉛直移動したにも関わらず、表層での成長をほぼ同時に終了させていた。実際の海洋では、異なる時期に表層へ鉛直移動しても成長期間を短縮化することで、同時に成体へ成熟し、成体の集団を形成していると予想される。

モデルの水温について感度解析を行ったところ、春季ブルームの時期が変動した。その結果、変動前の環境下で生存していたコホートの一部は春季ブルームに遭遇できず死亡した。一方で、変動前の環境下で春季ブルームに遭遇できず死亡していたコホートが、変動後の環境下で春季ブルームに遭遇可能になり生存していた。実際の海洋環境は常に変動しており、春季ブルームの開始時期は毎年一定ではない。そのため、複数回にわたり長期間の産卵活動を行うことで次世代の個体群が春季ブルームに遭遇できるようにしている生存戦略だと考えられる。

本研究で明らかにしたステージの発達時期や各コホートの成長の違いは、北太平洋亜寒帯域の代表的な季節変動パターンから導き出された。一方で *N. cristatus* は北太平洋亜寒帯域に広く分布しており、産卵された海域によって遭遇する環境条件は異なる。同時に卵の空間的な位置は物理的な移流と拡散に強く影響される。空間的な影響を含めた、*N. cristatus* の生態を明らかにするためには、3次元海洋物理モデルと組み合わせる必要があるだろう。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 岸 道 郎
副 査 教 授 門 谷 茂
准教授 工 藤 勲
助 教 上 野 洋 路
准教授 山 口 篤 (大学院水産科学研究院)

学 位 論 文 題 名

数値モデルを用いた大型カイアシ類 (*Neocalanus cristatus*) の生活史の研究

(Studies on life history of large Copepoda (*Neocalanus cristatus*) using the numerical model)

*Neocalanus cristatus*は、北太平洋亜寒帯域に生息する主要な大型カイアシ類で、基礎生産から高次栄養段階生物へ生物生産を橋渡しする重要な種である。過去に、定期的な船舶による海洋観測や室内における飼育実験により、*N. cristatus*の生活史や各成長段階の体重や体長などが、明らかにされてきた。しかしながら、変動する海洋環境中における*N. cristatus*の生態や、生活史を周年的に継続させているメカニズムについて、明らかにされていない。これらを解明することは、海洋観測や飼育実験による研究は時間的および空間的に限りがあるため難しく、数値モデルを利用した研究が必要であった。

本研究は、変動する海洋環境中における*N. cristatus*の生態を解明するため、*N. cristatus*の成長段階の発達に伴う季節的鉛直移動を含めた、個体群レベルの詳細な生活史を再現可能な数値モデルを開発し、北太平洋亜寒帯域における周期的な環境変動が*N. cristatus*の成長および生存にどのような影響を与えているのか調べた。数値モデルによって再現された生活史は、観測から予想された*N. cristatus*の季節的な生活史のシナリオとほぼ一致しており、生活史を完了できた*N. cristatus*の表層における成長率および出現期間は、観測によって推定された値の範囲内であった。そして、数値モデルにおいて、周年的に安定して発生する個体群の成長段階の発達は、大型植物プランクトンによる春季ブルームの時期とほぼ一致して行われていることを示した。*N. cristatus*の表層における成長期間は、*N. cristatus*が表層に出現した時期と、春季ブルームの開始時期とに大きな関連があり、特に表層における成長期間を短縮化するためには、早く鉛直移動して摂餌を開始するよりも、鉛直移動した時に春季ブルームと遭遇できるかどうか重要であった。春季ブルームの開始前に早く表層へ鉛直移動した*N. cristatus*の個体群は、餌の少ない環境から成長を開始するため、成長期間が長期化していた。一方で春季ブルーム中に表層へ鉛直移動した*N. cristatus*の個

体群は、餌の多い環境中で成長を行うため、成長期間が短縮化する。そのため、成長期間が短縮化した*N. cristatus*の個体群は、これらより早く表層へ鉛直移動した*N. cristatus*の個体群に成熟時期が追いつくことができ、同時に深層へ鉛直移動していた。実際の海洋でも、異なる時期に表層へ鉛直移動しても成長期間を短縮化することで、同時に成体へ成熟し成体の集団を形成しているであろうことを、数値モデルから予想した。春季ブルームに遭遇できなかった*N. cristatus*はすべて死亡した。感度解析において、春季ブルームの時期を変化させた場合も、同様にその変化したブルームに遭遇した個体群が生存可能であった。したがって、春季ブルームに遭遇できずに死亡した*N. cristatus*の個体群が、深層に数多く存在するであろうことを数値モデルによって示すことができた。実際の海洋環境は常に変動しており、春季ブルームの開始時期は一定ではない。*N. cristatus*の長期間におよぶ複数回の産卵活動は、次世代の*N. cristatus*が春季ブルームに遭遇できるように行っている生存戦略であることを、このモデルによって示すことができた。

以上のように、*N. cristatus*の個体群レベルの詳細な生活史を再現可能な数値モデルを作成することで、連続的に変動する海洋環境中における生態と生活史を周年的に継続させているメカニズムを明らかにした。実際の*N. cristatus*は北太平洋亜寒帯域に広く分布し、鉛直移動によって海洋表層出現した海域によって遭遇する餌環境は異なっている。同時に*N. cristatus*は物理的な移流と拡散に強く影響されるため、広大な海洋における空間的な影響を含めた*N. cristatus*の生態を明らかにするためには、3次元海洋物理モデルと組み合わせる必要性も示した。

このように精密に作られた数値モデルを用いて生活史を再現することにより、北太平洋亜寒帯域における生物資源のキーストーン種である、大型カイアシ類の生活史に立脚した生存戦略を解析でき、さらに地球環境の変化に対応した生態系の変化について精密な予測につながることを期待される。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。