

水産資源管理談話会報

第44号

(財)日本鯨類研究所 資源管理研究センター

2010年 9月

翻訳・公表希望者は以下の手続きとり、著者の許可を得た上で
翻訳・公表する。

1. 翻訳・公表希望者は文章（FAX、手紙）で著者、表題および
会報の号を明記し、資源管理談話会事務局を通じて要請し、
著者の許可を得て翻訳・公表する。
2. 翻訳公表物を資源管理談話会事務局に送付する。

目 次

お知らせ

低次生態系モデルNEMUROの開発の歴史	伊藤進一	1
海洋低次生態系の温暖化に対する応答 ~ NEMUROによる予測 ~	橋岡豪人	21
北西太平洋におけるJARPNI I データを用いた EwE型生態系モデル構築の試み	森 光代	37

低次生態系モデル NEMURO の開発の歴史

伊藤進一（水産総合研究センター・東北区水産研究所）

1. 海洋生態系研究で何故モデルが必要か

ここでは、PICES(北太平洋の海洋科学に関する機関)のもとで開発された North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography (NEMURO, Kishi et al. 2007)の開発の歴史を紹介するが、その前に何故海洋生態系モデルが必要であるかを述べてから本論に入りたい。

Harte (2002) "Toward a synthesis of the Newtonian and Darwinian worldviews"の中で、彼は、物理学者(Newtonian)と生態学者(Darwinian)の対比を通じて、海洋生態系研究におけるモデル研究の必要性を述べている。Harteは生態学に基礎をおく研究者であるため、かなり生態学者を卑下するように記述しているきらいがあるが、興味深い記述内容なので、ここに紹介する。彼によれば、物理学者は普遍的な法則の明快さを求める"Physicist seek simplicity in universal laws"のに対し、生態学者は複雑な相互依存性に凝る"Ecologists revel in complex interdependencies"と特徴づけている。Harte (2002)は、さらに物理学者と生態学者の特徴を表1のようにまとめた。さらに、地球のおかれている現状そしてその将来を考えたとき、どちらか一方の考えだけでは不足していることを示唆し、「我々の惑星の持続可能な未来はおそらく両方から生命をみることを必要とするだろう」と指摘している。

表1. 物理学と生態学の比較。Harte (2002)より。

物理学	生態学
簡潔さを追求	複雑さを追求
初期値を重視	偶発性と複雑な歴史的要素を重視
普遍的パターンから法則を探求	法則の探求には気が進まず弱いトレンドを探求
予言的(カオスと量子力学を含んでいるにも係わらず)	ほとんど記述的、説明的
理想的なシステムに中心的な役割(理想気体, 調和振動子)	自然の模倣化を軽蔑する

生態学は生態系の静的な状態ではなく、動的な変化を包含する学問である。近年の地球環境を観測するネットワークの発達により、地球規模の気候変動が存在し、その生態系への影響は無視できないことが種々の研究によって明らかにされた。さらに、地球温暖化の影響が徐々に明らかになってきている。そして、生態系から気候へのフィードバックも無

視できない。従って、生態学は、これら地球規模の気候変動・変化の影響を考慮しなければならぬ Earth System Science の一つと位置づけられる。

Harte (2002)は、この Earth System Science の難しさとして、

- 1) 人間活動による擾乱は大きく、これまでに起きた現象が自然変動である確証がない
- 2) フィードバック、非線形相乗効果、閾値、不可逆性など複雑な要素が充満している
- 3) 地球システム上の実験は多くの場合不可能

という3点を指摘している。このように複雑な Earth System Science、そしてその一つである生態学をどのように理解していけばよいのであろうか。これは大きな問題である。近年の計算機能力の飛躍的な向上や、計算技術の発展、そして生態系の多数の部分的な理解の向上によって、実際の生態系を模倣した非常に複雑な Earth System Simulation (ESS) が行われるようになってきた。しかし、これら ESS モデルは Earth System の応答感を調べるためには有効であるが、複雑であるが故に、モデルの評価そのものが現実的には不可能である。例えば、モデル内で使用されているパラメーターは、地球上の生態系を代表する値として採用される場合がほとんどであるが、実際の生態系は場所によってその構成種もかわるため、そのパラメーターの代表性そのものを評価するためには無限の努力と時間が必要となる。これとは対照的なものとして、簡易モデルが存在する。簡易モデルとは、必要なメカニズム、要素だけを取り込んだモデルで、系全体の応答を思考実験的に考えるためのモデルである。このように、できるだけ簡易で重要なエッセンスだけを含んだ簡易モデルを用いて自然現象を理解する方法を Fermi approach と呼ぶ。Fermi approach は一種、物理学者の究極的なアプローチである。人間は兎角複雑かつ精巧な巨大数値シミュレーションを信じ勝ちであるが、自然現象を理解するという意味では簡易モデルは極めて有効である。そして、Harte (2002)は、Earth System Science の一つである生態学にはこの簡易モデルが必要不可欠であると述べている。つまり、静的な状態だけでなく、気候変動などに対する動的な応答を考えなければならない生態学にとっては、その応答メカニズムを思想的に理解する簡易モデルが必要ということである。

しかし、我々が対象としている海洋生態系においても、その構成要素は莫大であり、どのように簡易モデルを適用したらいいのだろうか。その一つの方法として、Rhomboidal approach (deYoung et al., 2004)が提唱されている。これは、ターゲットとする生物種を詳しく表現し(解像度を増やし)、ターゲット種と直接関連する生物種をその次に詳しく表現し、ターゲット外の生物種を簡易に取り扱う方法で、図1のように解像度がターゲット種を中心とする菱形構造を取る方法である。Rhomboidal approach によって、ターゲット種に注目したモデルの簡易化が可能となる。また、海洋に対する気候変動の影響を考えた場合、その影響は地理的な差異を持ち、ターゲットとする種によってその気候変動のどの地域の影響が変動に効くのかは異なる。特に、小型浮魚類のように広範囲な回遊を行うのに対し、減耗に重要となる産卵場、仔魚分布域が、局所的に限定されるような場合は、減耗過程にとって重要となる産卵場の変動の再現に重点を置くべきである。日本のように太平

洋の西岸に位置し、太平洋中央部の風応力場の変動によって励起されたロスビー波の伝搬によって変動が生じる海域では、太平洋全域を含むようなモデルを構築しなければならないが、生物機能の解像度と同じように、注目する領域の解像度を高くする方法がある。この方法を nesting もしくは downscaling と呼ぶ。このように生物機能あるいは空間方向の解像度の集中化によって、モデルの簡略化を行うことが有用な方法と考えられる。

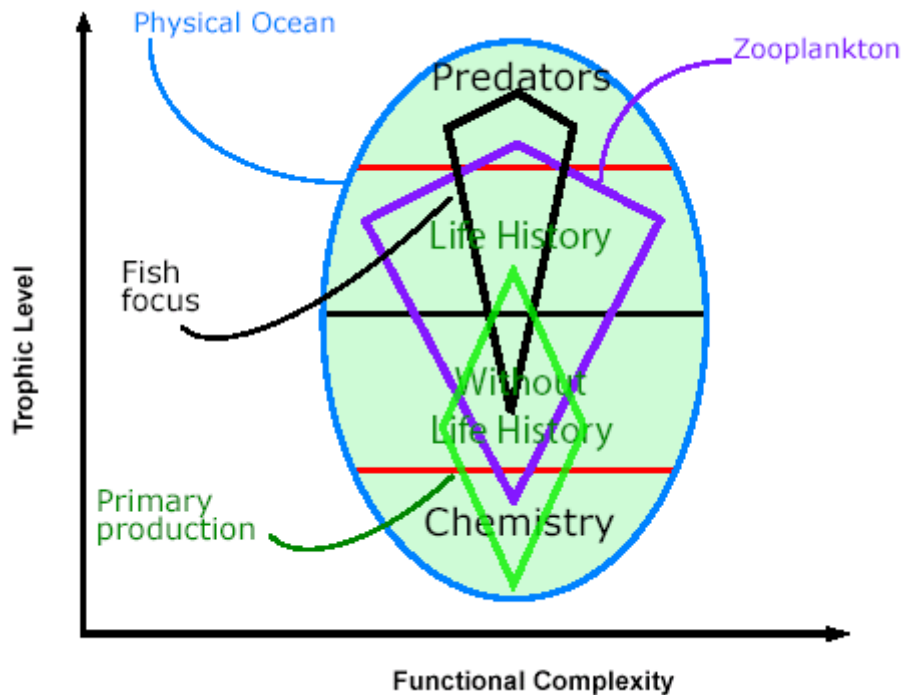


図1 . Rhomboidal approach の概念図。横軸を生態系機能の表現の複雑さに、縦軸を栄養段階に取り、モデルの複雑さを表したもの。ターゲットが基礎生産であれば、植物プランクトンのモデル解像度（機能の表現の詳細さ）を最大とし（緑線）、魚を対象とする場合には、高次栄養段階の解像度を増す（黒線）という方法。deYoung et al. (2004)より。

2 . 海洋生態系モデルの歴史

実際に海洋生態系モデルの歴史を振り返ってみると、最初に微分方程式を用いたモデルを用いたのは、Riley (1946)と思われる。彼は Georges Bank の植物プランクトンブルームの発生機構を調べるために、栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトンの3つのコンパートメントから構成される NPZ モデルを開発した。そして、見事に春季ブルームが成層形成によって生じることを示したのである（図2）。今日、多くの場合、海洋生態系モデルというと動物プランクトンまでの栄養段階のみを含んだモデルを意味するのは、この最初のモデルが NPZ モデルであったためではないかと推測する。また、今日においても60年以上も前に開発されたものと基本的には同じ NPZ モデルが多くの研究者によって使用されているのは特筆すべきことであろう。

この生態系モデルの父とも言える Riley が、一緒に観測を行った H. Bigelow の「プランクトン変動の 10%以上を予測できている人間は大馬鹿野者で、単なる運のいい奴だ」という発言に対し、「確かに私は一度もモデルが現実と同じだという振りをしたことはない。唯一言えることはモデルが私たちが考えることを助けるということ。」という答えを後に綴っている。つまり、Riley は、生態系モデルを自然現象の再現のためではなく、理解のために簡易モデルとして生態系モデルが必要と考えていたのである。これはまさに、Fermi approach に通ずるものである。

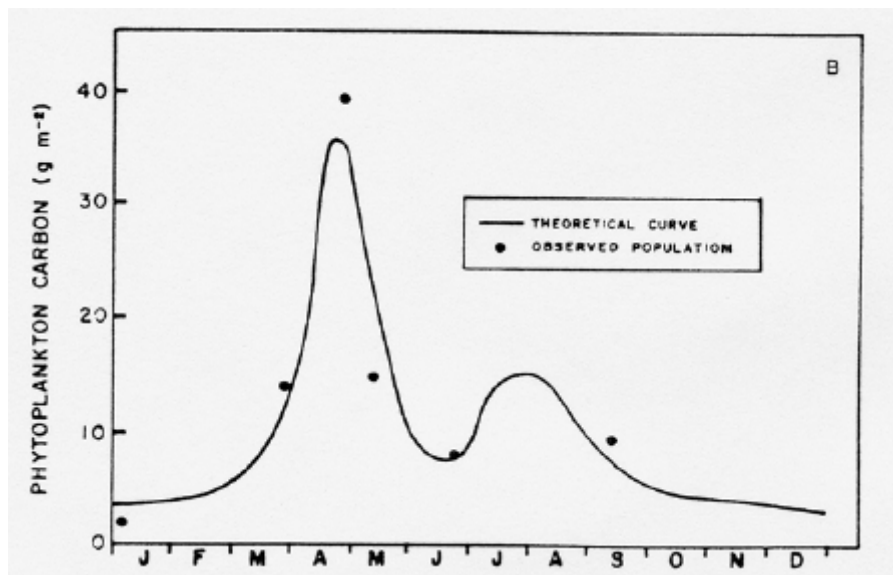


図2 . Riley (1946)における NPZ モデルで計算された植物プランクトン現存量の季節変化 (実線) と観測値 (黒点)。

Riley (1946)の後、Steele (1974)、Evans and Parslow (1985)などのモデルを経て、Fasham et al. (1990)や Fasham (1995)によって NPZD モデル (NPZ モデルにデトリタスが加えられたもの) が提示され、現在の海洋生態系モデルの基礎が確立された。多くの海洋生態系モデル (ここでは動物プランクトンまでを含む狭義の意味で) は、この Fasham のモデルに準拠していると言っても過言ではない。

3 . NEMURO の開発

Fasham の海洋生態系モデルが確立されつつあるころ、PICES の科学プロジェクトとして CCCC (気候変動と環境収容力) が 1993 年からスタートした。この中で、"Conceptual theoretical modeling studies Task Team" (MODEL-TT) が 1995 年に結成され、北太平洋で共通に使用できる生態系モデルの開発を目標として、2000 年に根室市で MODEL-TT ワークショップが開催された。このときに、開発されたのが NEMURO である。ワークショップ開催にあたり、多大な協力をして下さった根室市に感謝の意を表し NEMURO と名付け

た。以後、10回を超える会合を経て開発が継続され、2007年に Ecological Modelling に特集号としてその成果が刊行された。

NEMURO の基本構成 (図 3) は、Fasham モデルと大きくは変わらない。NPZD モデル同様、栄養塩である窒素 (硝酸塩とアンモニア) の循環を表現したモデルとなっている。NEMURO ではこれに加えて、北太平洋の植物プランクトンの優占種である珪藻の動態をよく表現できるようにケイ素 (ケイ酸塩) の循環が加えられている。植物プランクトンとしては、上記の珪藻を代表する大型植物プランクトン (PL) とその他の植物プランクトンを代表する PS の 2 種類が組み込まれている。そして、これらの植物プランクトンを摂餌して成長する動物プランクトンとして、小型 (ZS) , 大型 (ZL) , 肉食系 (ZP) 動物プランクトンが考慮されている。ここで、ZL は北太平洋亜寒帯域で優占するネオカラヌス属 3 種を代表しており、生活史に伴った年周鉛直移動 (春季に表層に浮上し、秋季に深層へと沈降する) を行うように設定されている。この ZL の年周鉛直移動が陽に組み込まれているのが、NEMURO の大きな特徴の一つである。また、ネオカラヌス属よりも小型の動物プランクトンを代表するものを ZS とし、ZS と ZL を捕食するオキアミやヤムシを代表するものとして ZP を設定した。これ以外に、粒子状有機窒素として PON を、溶存態有機窒素として DON を、そしてケイ素の有機粒子として Opal を設定し、全部で 11 コンパートメントから構成されるモデルとなっている。従って、NEMURO は、栄養塩 3 種類、植物 2 種類、動物プランクトン 3 種類のモデル (3N2P3Z3D モデル) となっており、動物プランクトンに比較的主眼が置かれているのがわかると思う。動物プランクトンに主眼が置かれているのは、後述するように魚類生産につながるモデルを想定して開発されたためである。

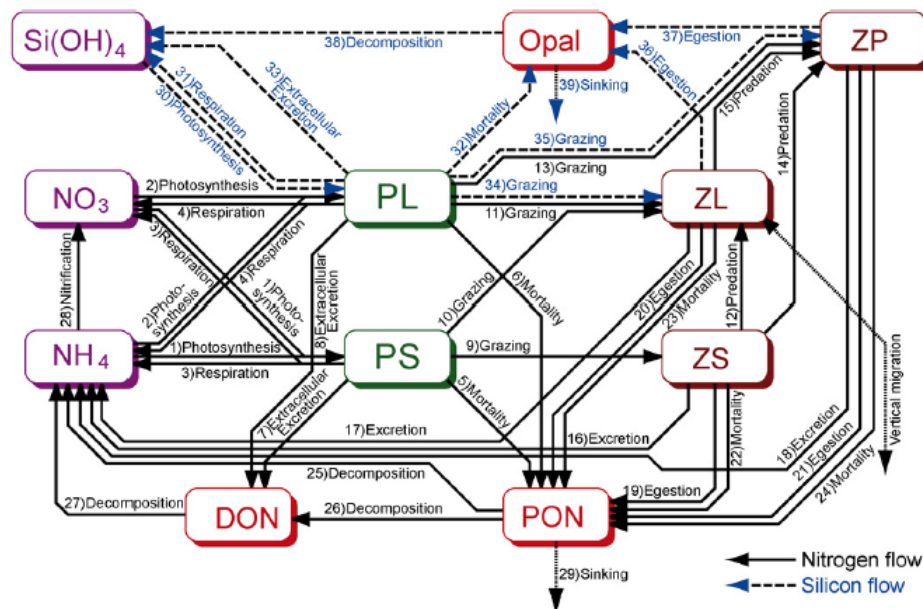


図 3 . NEMURO の概念図 (Kishi et al., 2007 より) 。黒矢印が窒素の循環を、青矢印がケイ素の循環を示している。

モデルの基本構成は、Fasham モデルと大きく違わないと述べたが、支配方程式も同様に、古典的によく使用されてきた一般的な式を基本としている。例えば、小型植物プランクトン (PS) の増殖は、

PS の増殖 = 光合成 - 細胞外分泌 - 呼吸 - 枯死 - 被食
で表現され、光合成 G_{ppPSn} は、

$$G_{ppPSn} = V_{maxS} * \left(\frac{NO3}{NO3 + K_{NO3S}} \exp(-\Psi_S * NH_4) + \frac{NH_4}{NH_4 + K_{NH4S}} \right) * \exp(k_{GppS} * TMP) * \int_{-H}^0 \frac{I}{I_{optS}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{optS}}\right) dz * PSn$$

で表わされる。ここで、 V_{maxS} は、0 における光合成最大速度で、それに掛る制限項として、栄養塩律速、水温依存項、光制限項が積算され、最後に現存量 PSn が掛っている形になっている。栄養塩律速は Michaelis-Menten の式が使われており、硝酸塩の半飽和定数 K_{NO3S} やアンモニアの半飽和定数 K_{NH4S} によって、図 4 のように栄養塩濃度による光合成依存性が定義されている。さらに、アンモニアの方が取り込みやすいというグルメ効果 (Wroblewski, 1977) が取り込まれている。

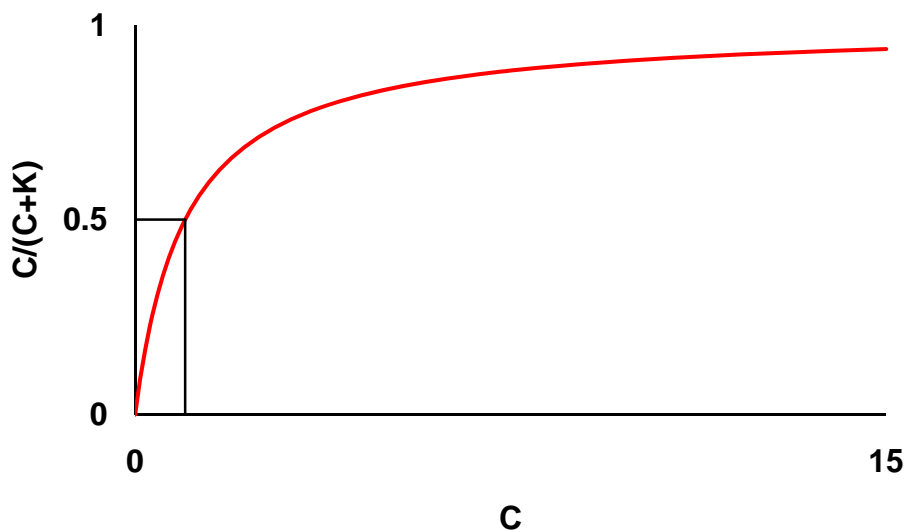


図 4 .Michaelis-Menten の曲線。栄養塩濃度を C、半飽和定数を K とすると $C=K$ の時に、 $1/2$ となり、栄養塩濃度が無限大になると 1 に近づく関数となっている。K の与え方によって栄養塩依存性が変化する。

水温依存項は、いわゆる Q_{10} 関数と呼ばれる 10 水温が上昇すると値が 2 倍になるように指数関数 (Eppley, 1972) があてはめられている (図 5)。

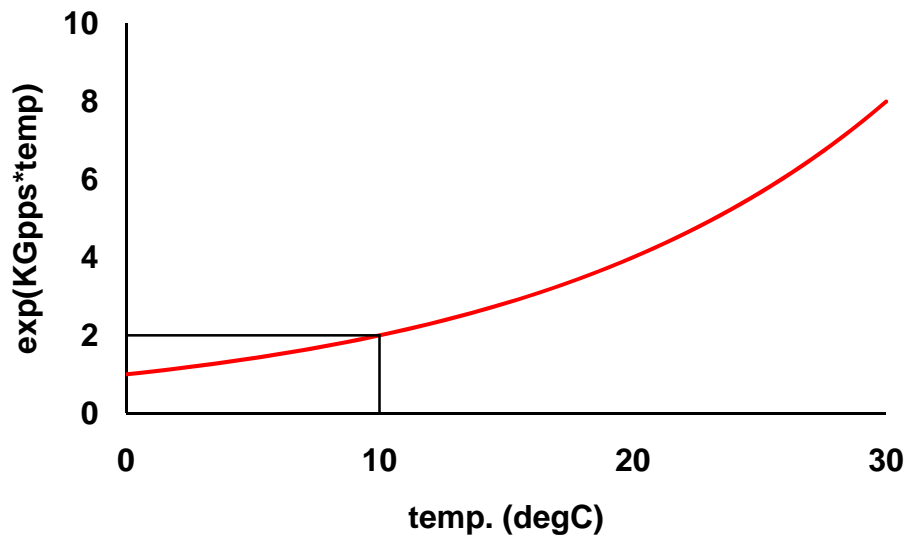


図5. 水温依存の曲線。10 水温が上昇すると値が2倍になる指数関数。

光依存項は Steel(1962)の式を用いており、図6のように最適な光条件で最大となり、それよりも強すぎる場合には、強光阻害が起こるように設定されている。また、光依存項の中の光強度 I は以下のように定義されている。

$$I = I_0 \exp(-\kappa|Z|)$$

$$\kappa = \alpha_1 + \alpha_2(PSn + PLn)$$

ここで、 I_0 は表面での光強度、 κ は光の消散係数で、植物プランクトン濃度に依存するように定義されている。

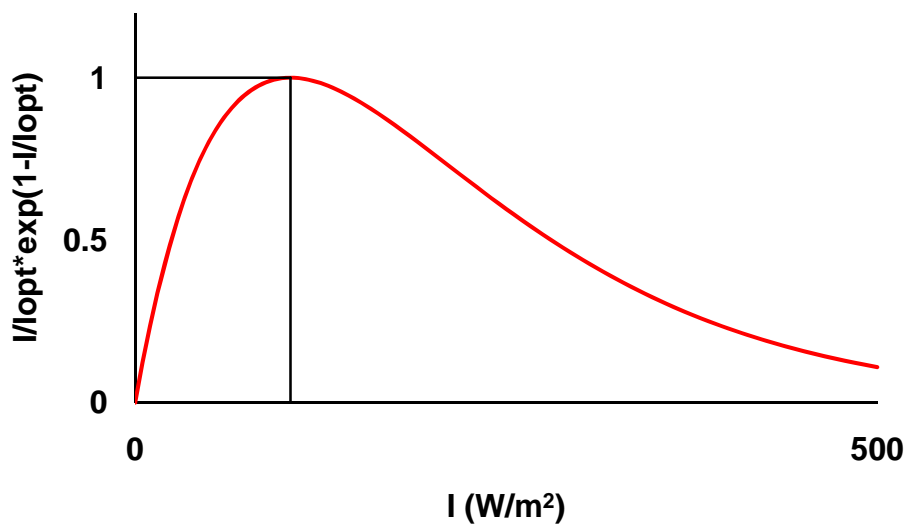


図6. 光依存の曲線。最適光条件下で最大となり、強光阻害の効果が取り入れられている。

また、動物プランクトンからの被食については、水温依存項と餌密度依存性が次式のように考慮されており、餌密度依存性については Ivlev 関数が適用されている。Ivlev 関数によって、ある閾値よりも餌となるプランクトンが少ない場合は、捕食されず、絶滅を逃れるように設定されている（図7）。

$$GraPS2ZSn = \text{Max} \left[0, GR_{\text{max}} Sps * \exp(k_{Gras} * TMP) * \left\{ 1 - \exp(\lambda_s * (PS2ZS^* - PSn)) \right\} * ZSn \right]$$

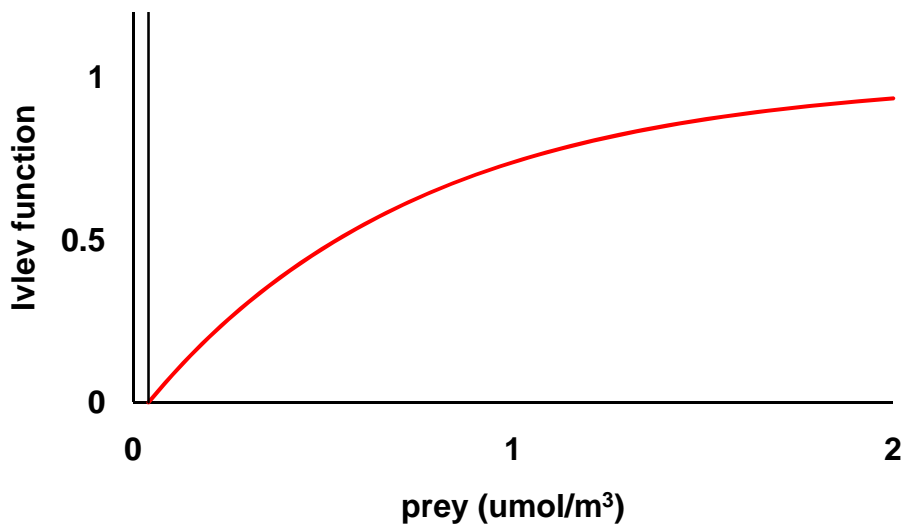


図7. 動物プランクトンから植物プランクトンへの捕食の植物プランクトン濃度依存性。閾値となる濃度よりも植物プランクトン濃度が低ければ、捕食が0となり、絶滅しないように設定してある

このように他の生態系モデルとあまりかわらない方程式系を用いている NEMURO であるが、その最大の特徴は前述した通り、年周鉛直移動である。この年周鉛直移動によって、植物プランクトンのブルームの様式が変化することが NEMURO によって示されている。例えば、混合層を一つのボックスとして扱ったボックス型 NEMURO を用いて、北海道厚岸沖の A-line 観測線の A7 における低次栄養段階生態系の変動を計算した例を図8に示す。図8では、1月中旬から3月中旬にかけての大気冷却による混合層の深化に伴い、栄養塩濃度が上昇していることがわかる。4月に入り、成層すると、急激に栄養塩が消費され、珪藻 PL のブルームが生じ、栄養塩の減少とともにブルームが終息していく。このような様子は、古典的な変動であり、他の NPZD モデルでも再現されるものであるが、NEMURO では大型動物プランクトン ZL の年周鉛直移動が含まれているため、古典的な変動とは別の変動も表現されている。例えば、ブルームの時期に、ZL が表層に現れるため、PL の増大とともにそれを捕食する ZL も増え、その結果 ZL による捕食圧が増し、PL のブルームを栄養塩

が枯渇する前に早期に終わらせている。一方、8月の終わりにZLが深層に潜ると、捕食圧が減るため、PLが秋季ブルームを発生している。このような大型カイアシ類の年周鉛直移動に伴う珪藻ブルームの変化が表現されているのがNEMUROの特徴である。

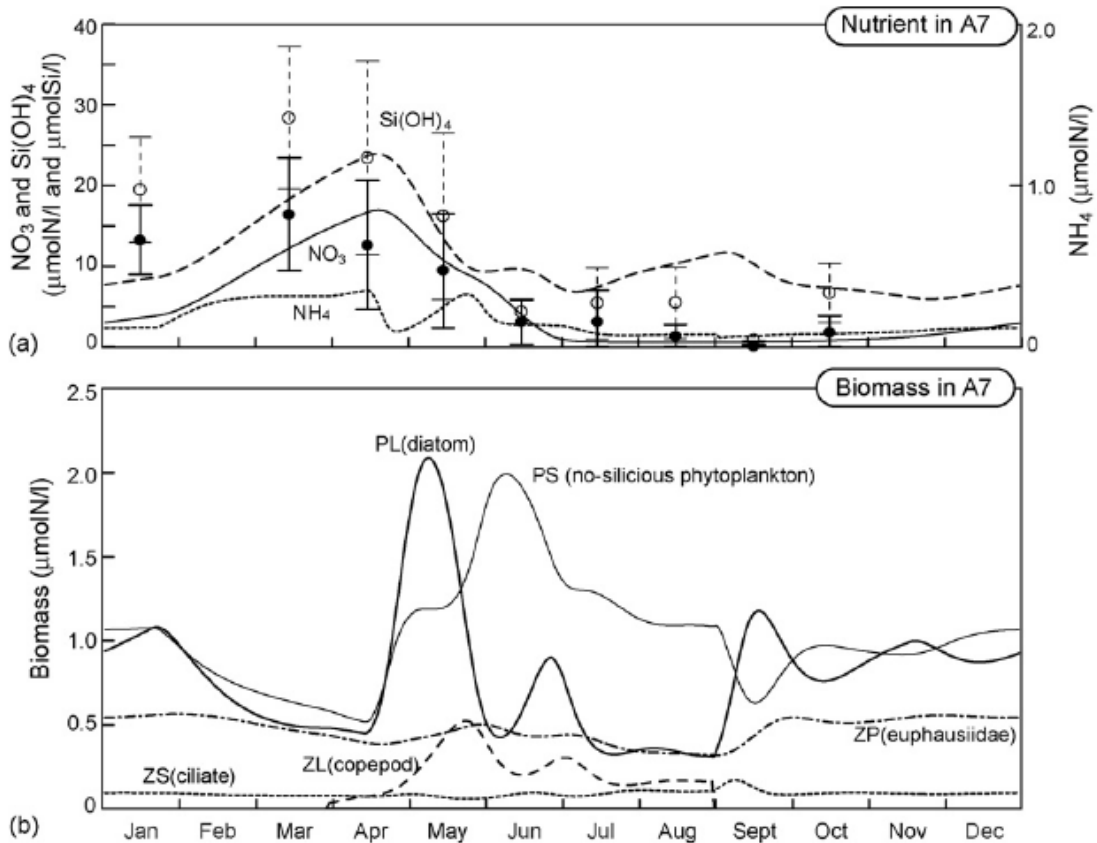


図8 ボックス型NEMUROを用いたA7におけるシミュレーション結果(Yoshie et al. 2007より)。 (a)栄養塩、 (b)プランクトン現存量。 (a)における丸印は観測値を示す。

Fujii et al. (2002)は、NEMUROを鉛直1次元モデル(1D-NEMURO)に拡張させ、Station KNOT (Kyodo North Pacific Ocean Time Series, 44N, 155E)の基礎生産の季節変動を解析している。この中で、炭素循環がNEMUROに組み込まれているのも大きな特徴である。Yamanaka et al. (2004)とYoshie et al. (2003)は、同様の1D-NEMUROをA7に適用し、春季ブルーム時の混合層深度と基礎生産の関係を解析している。その結果、春季ブルーム時に混合層が深くなると光条件が限定される一方で、希釈効果によって動物プランクトンからの摂餌圧が抑制されることを示している。Fujii et al. (2007)は、1D-NEMUROをKNOT, A7, St.Pに適用させ、3地点での炭素循環を比較している。その中で、鉄律速の重要性を示している。さらに、Smith et al. (2005)は、1D-NEMUROにバクテリアなどを考慮した微生物環を組み合わせ、ハワイ周辺の熱帯域へのモデル適用に成功している。

一方、Wainright et al. (2007)はポートランド沖の湧昇域にNEMUROの鉛直2次元モデ

ル (2D-NEMURO : NEMPORT) を適用し、湧昇に伴う基礎生産の季節変動を解析している。

また、Aita et al. (2003)は、NEMURO を 3 次元の海洋大循環モデルと結合させ (3D-NEMURO)、年周鉛直移動を考慮したケースと考慮していないケースの数値実験を行っている。その結果、年周鉛直移動を考慮すると亜寒帯域の基礎生産が増加し、亜熱帯域の基礎生産が減少することを示している。Kishi et al. (2004)は、NEMURO と他の生態系モデルの比較を 3 次元大循環モデル上で行っている。Aita et al. (2007)は、3D-NEMURO を用いた 1950 年代からの再現実験を行い、PDO (Pacific Decadal Oscillation) に伴う大洋規模の低次栄養段階生態系の変動を記述している。残念ながら、3D-NEMURO は植物プランクトンや動物プランクトンの絶対量を再現するほどのレベルにはなく、モデルの中では海域によって過小評価や過大評価されている。しかしながら、大洋規模の変動については、1976-77 年のレジームシフトに対する変動など観測で捉えられている変動などが比較的よく再現できている (図 9)。このモデル結果を用いて、PDO と基礎生産の関係を調べると図 10 のように北太平洋中央部、黒潮続流域、西部亜寒帯循環の北側域で高い正相関、カルフォルニア海流域、アラスカ湾沿岸、西部亜熱帯循環域で負相関を示した。PDO が正偏差のときには、アリューシャン低気圧および偏西風が強化され、北太平洋中央部で水温が低下し、鉛直混合が盛んになるため、栄養塩供給量が増加し、基礎生産が増加する。このような変動が 3D-NEMURO で表現することができている。

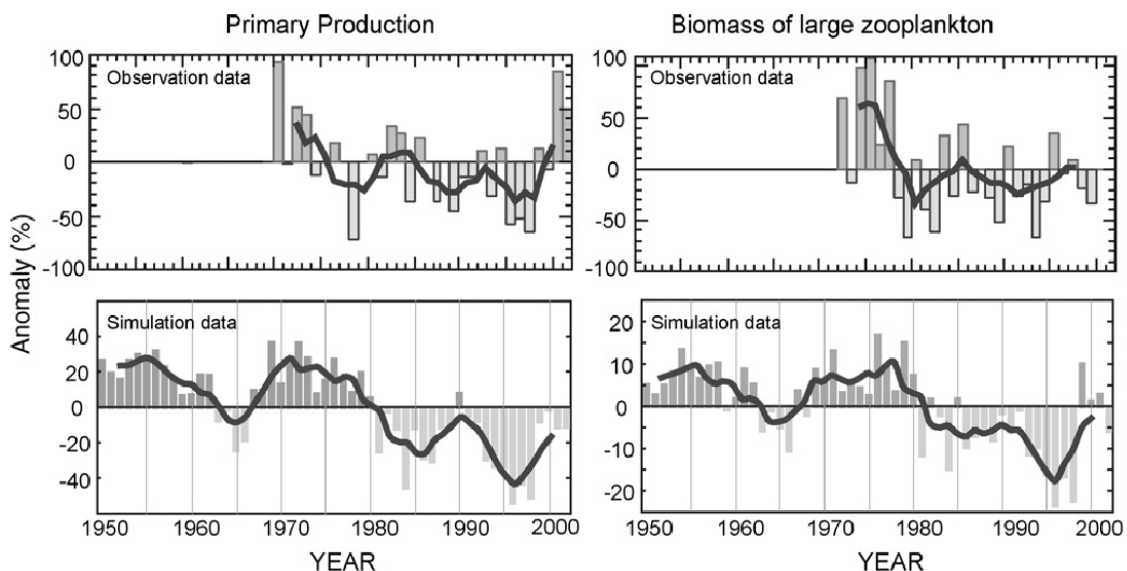


図 9 . 基礎生産 (左) と動物プランクトン現存量 (右) の年平均偏差の時系列 (Aita et al., 2007 より)。上段は気象庁 PH-line (41.3N, 144E-147E) の観測値、下段は 3D-NEMURO の (41N, 144-147E) の値。実線は 5 年移動平均を示している。

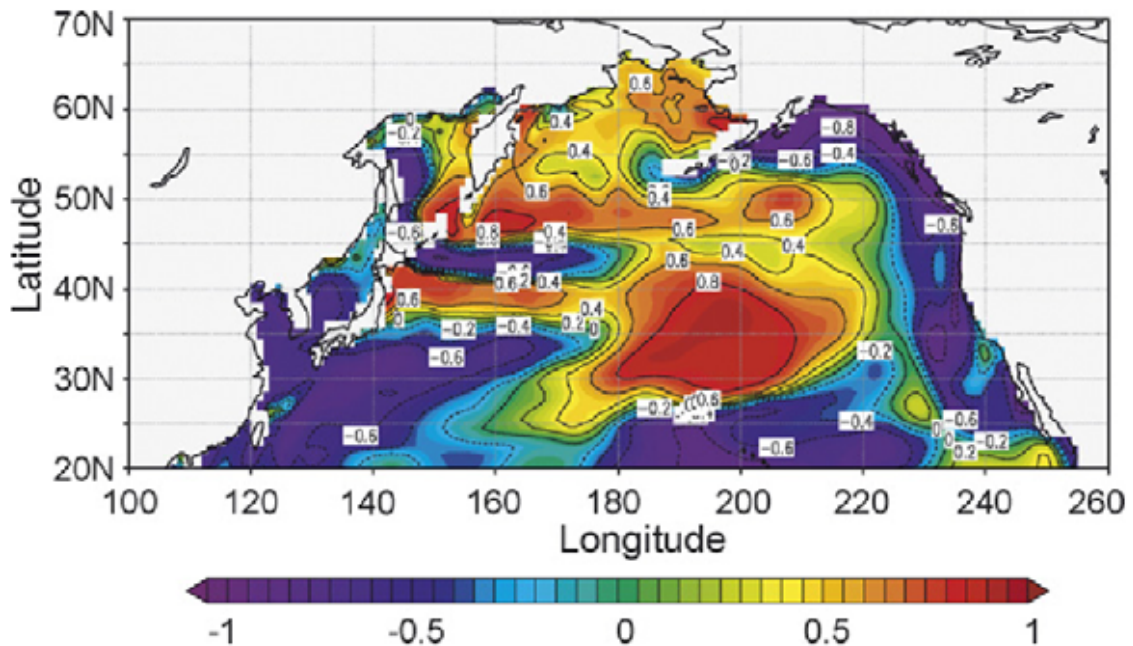


図 10 . PDO と 3D-NEMURO の基礎生産の 7 年移動平均時系列間の相関係数。

しかし、その一方で、モデルの絶対値にはまだ問題があり、また、同じ大気外力に対しても、モデルパラメーターの選び方によってその応答は変化する。本来、モデルパラメーターは十分な観測や実験に基づいて決定されているべきであるが、生態系モデルの場合、支配方程式の多くが経験的に依存しており、その経験式は生物種によって傾き、切片、曲率などが変わる。したがって 1D-NEMURO のようにある点にモデルを適用する場合には、その点で優占する生物種にあったパラメーターに変更する必要がある。しかしながら、多くの場合、その固有の優占種のパラメーターがすべてわかっていることはない。また、3D-NEMURO の場合、海域によって優占種が変わるにも拘わらず、統一的なパラメーターを使用しなければならない。従って、パラメーターの選択は曖昧にならざるを得ない部分がある。このように、パラメーターがすべて実証されていないことが多いため、パラメーターの感度実験が必要となる。Yoshie et al. (2007)は、パラメーターの感度実験を行い、NEMURO の中で感度の高いパラメーターを特定している。また、Kuroda and Kishi (2004)は、随伴法を用いたデータ同化手法によって、観測結果を再現するために最適な NEMURO のパラメーターの推定を行っているし、Rose et al. (2007)は同様の最適パラメーター推定を自動パラメーターチューニングソフトを用いて行っている。

4 . NEMURO family の紹介

前節で説明したように、ボックス型の NEMURO から 1D, 2D, 3D-NEMURO まで存在するが、それ以外にも NEMURO family と呼ばれるモデル群が存在する。図 11 に、横軸に生態系の記述の詳しさ(または含む栄養段階の多さ)を、横軸にモデルの空間分解能(ま

たは対象とする領域の大きさ)をとった平面上における NEMURO family の分布を示す。このように、数多くのモデルが開発されているが、これはまさに Rhomboidal approach を実践しているため、対象とする現象や生物種によってモデルを切り替えているためである。例えば、FeNEMURO は鉄制限を陽に組み入れたモデルであり、eNEMURO は亜熱帯で優占するより小さな生物種を考慮したモデルである。そして、これらのモデルが結合される物理モデルも、ボックスモデルから、データ同化を組み込んだ 1/16° 高解像度モデル CHOPE まで存在する。さらに、動物プランクトンを摂餌して成長する魚を結合させた NEMURO.FISH(NEMURO for Including Saury and Herring; Ito et al., 2004; Megrey et al., 2007a) も開発された。NEMURO.FISH の名前からわかるように、最初はプランクトン捕食者の代表として、サンマとにニシンが選ばれ、その 2 種の成長を記述する生物エネルギーモデルを NEMURO に結合することによって、プランクトンから魚までのエネルギーフローを表現した(図 12)。生物エネルギーモデルは、一般的なものであり、いろいろな魚種に適用することが可能である。実際に、サケ, スルメイカ, マイワシ, カタクチイワシなどに、NEMURO.FISH が適用されている。

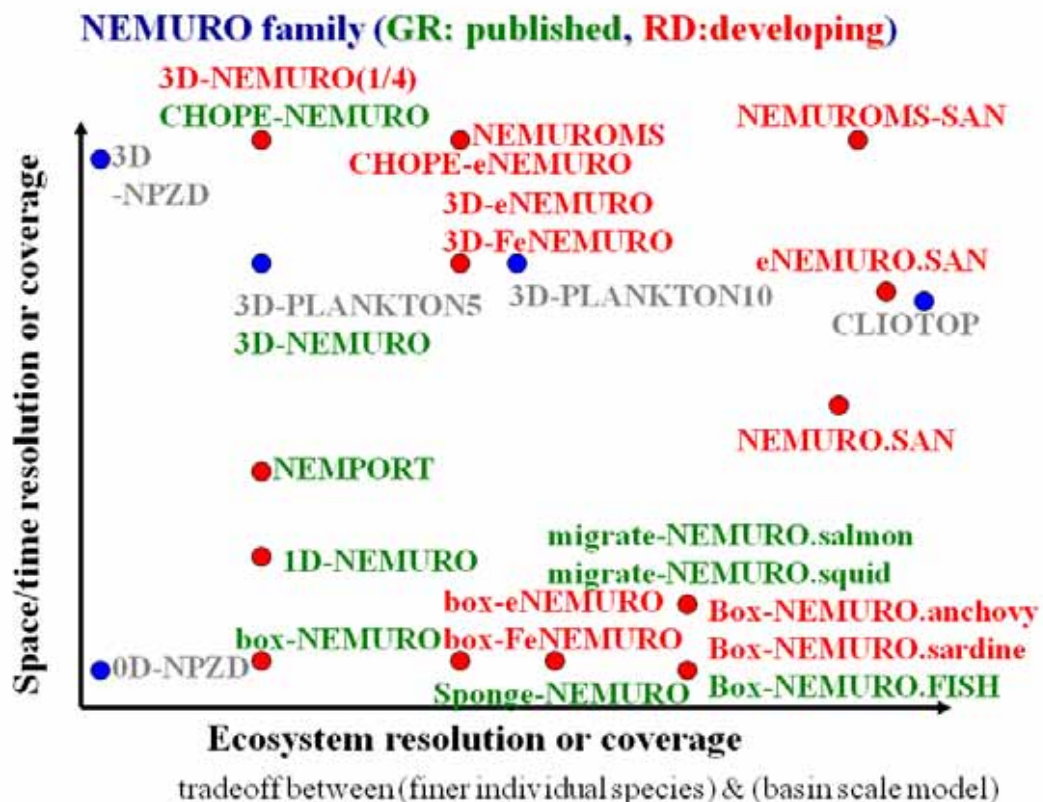


図 11 . 横軸に生態系の記述の詳しさ(または含む栄養段階の多さ)を、縦軸にモデルの空間分解能(または対象とする領域の大きさ)をとった平面上における NEMURO family の分布。基準のために、青点で他のモデルを記述してある。赤点が NEMURO family のモデルの位置を表し、緑色の字で示してあるものが既に査読論文として発表されており、赤色

の字で示してあるものが現在開発中のものである。

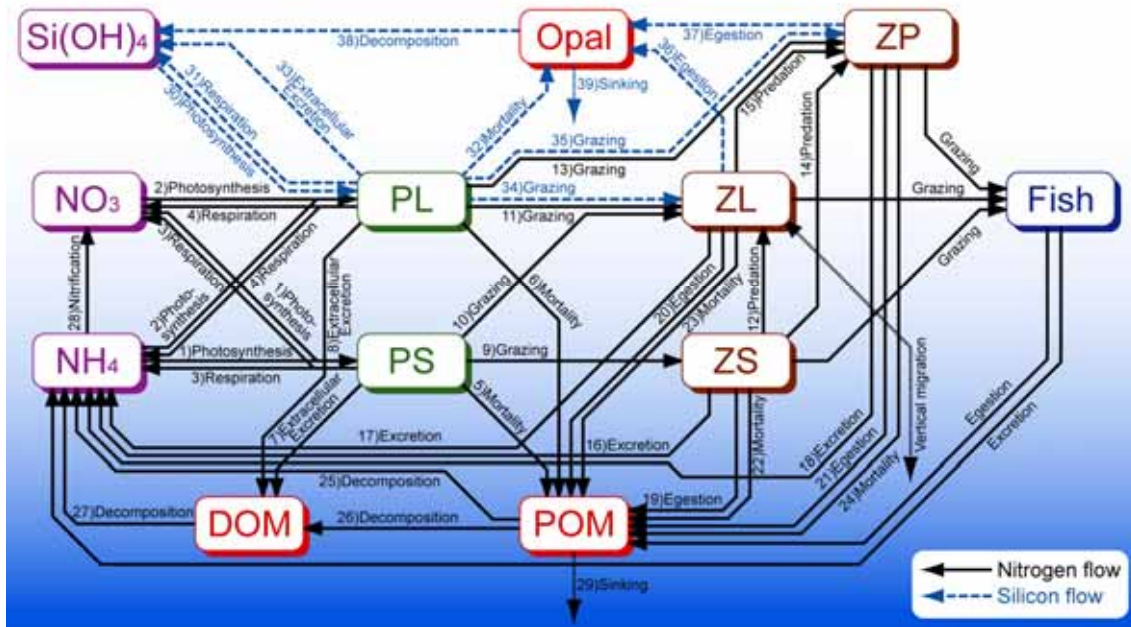


図 12 . NEMURO.FISH の概念図 (Megrey et al., 2007a より)。図 3 の NEMURO に魚の部分追加され、NEMURO の中で計算される餌動物プランクトンを捕食して魚が成長する。

NEMURO.FISH に組み込まれている生物エネルギーモデルの中では、魚の体重 W ($g\text{-fish}$: 湿重量) の増加は、単位湿重量当たりの体重増加率として、

$$\frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = [C - (R + S + F + E + P)] \frac{CAL_z}{CAL_f}$$

のように、摂餌量 C ($g\text{-prey}$) と他の消費項との差で計算される。ここで、 R は呼吸代謝によるエネルギー消費、 S は消化に使うエネルギー消費、 F は糞による排出、 E は尿による排泄、 P は産卵による体外排出であり、これら 5 つの項は、一日あたり、魚単位体重当たりの動物プランクトン量 ($g\text{-prey } g\text{-fish}^{-1} \text{ day}^{-1}$) として表わされる。右辺の括弧の中は、動物プランクトン量の単位を基礎として計算されるため、魚の湿重量ベースに変換するため、右辺の最後に、動物プランクトンと魚の単位湿重量当たりのカロリー比を掛けている。この中で、エネルギー摂取項となる C は、水温、餌密度、餌選択性、体重などの複雑な関数として表現されている。これに対し、 S, F, E の 3 項の和は、摂餌量 C に一定の比例定数を掛けた値となり、呼吸以外の非同化効率を表している。一方、呼吸代謝 R は、体重、遊泳速度、水温の関数となっており、 C と R が水温や餌条件による影響を表現する形となっている。各項の詳しい内容については、Ito et al. (2004) や Megrey et al. (2007a) を参照されたい。

Ito et al. (2004)では、サンマが回遊する黒潮域、混合域、親潮域を3つのボックスにおき、NEMURO を駆動し、その中をサンマが成長にあわせて回遊することでサンマの成長をモデル化した(図13)。このモデルは比較的簡単なモデルであるが、現実的なサンマの成長を表現することができた(図14)。ここで問題となるのが、モデルパラメーターの選択である。図14aのように、ある一つの予測変数(ここでは体重)が観測に合うようにモデルパラメーターを調整することは比較的容易である。その際、重要なのは、独立な観測データと比較し、モデルの整合性があるかどうかを確かめることである。前述した通り、NEMURO.FISHの中で重要となる項としては、摂餌量Cであるので、Cの観測値とモデル値の比較を行うことがモデルの整合性を確かめる上で重要となる。その比較を行うと図14bのようになり、秋季の再現性はあまり良くないが、その他の季節では観測値と整合的であることがわかる。

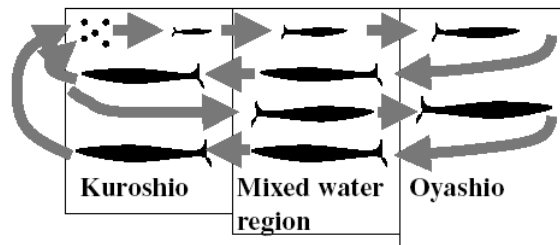


図13. サンマを対象とした3-box型NEMURO.FISHの概念図(Ito et al. 2004より)。黒潮域で産卵されたサンマが成長とともに混合域、親潮域と回遊する。

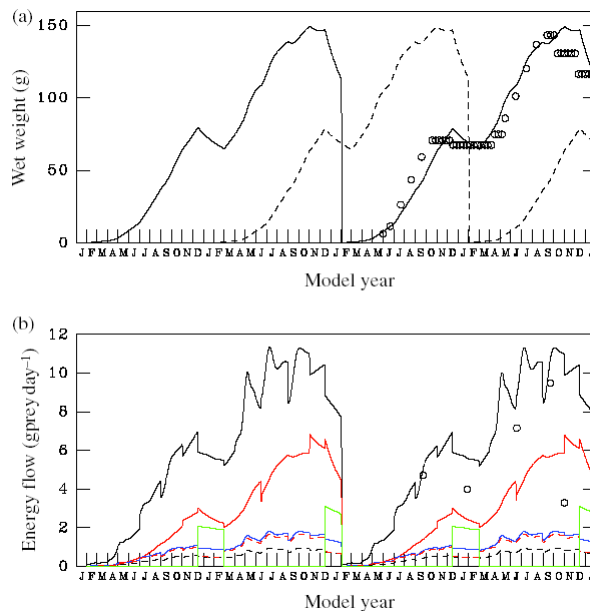


図14. NEMURO.FISHの出力結果(Ito et al. 2004より)。(a)サンマ湿重量(g-fish)と観測値(白丸)。(b)生物エネルギーモデル各項の値(C:黒、R:赤、F:青、E:黒点線、S:赤点線、P:緑)と摂餌量の観測値(白丸)。

このようにサンマの現実的な成長を再現できる NEMURO.FISH を用いて、生まれ季節によって起こる成長の差異が産卵形態にかかわること (Mukai et al., 2007) や混合域の餌量と親潮域の水温がサンマの成長に最も重要であること (Ito et al., 2007) などが示された。また、ニシンを対象とした NEMURO.FISH (Megrey et al., 2007a) によって、高緯度のニシンは水温の影響が重要であるのに対し、低緯度のニシンは常に餌不足に遭遇しているため、餌の変化に敏感であることが示された (Rose et al., 2007; Rose et al., 2008)。また、ニシンとサンマの NEMURO.FISH を同じ海域条件で駆動して、それぞれの応答比較も行った (Megrey et al., 2007b)。このような種による応答の比較を行う上で、NEMURO.FISH は有効なツールであろう。

一方で、Ito et al. (2007) では、1980 年代のサンマの肥満度の減少が NEMURO.FISH ではうまく再現できていないことがわかった。その原因を調べると、環境条件だけを考慮した NEMURO では、1980 年代に餌量プランクトンが減少していることを再現できていないことがわかった。1980 年代はマイワシの資源量がピークに達したときである。この影響を調べるため、NEMURO にマイワシの捕食圧を加えて計算すると、1980 年代に動物プランクトンの減少が起こることが示された (図 15)。この結果は、単魚種だけをモデル化してきた NEMURO.FISH には限界があり、魚種間の競合などを考慮したモデルが必要であることを示唆している。

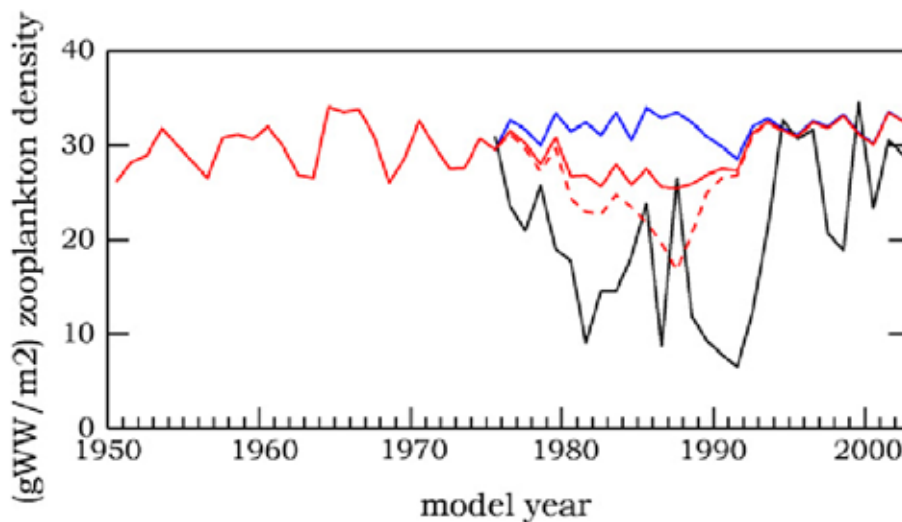


図 15 . NEMURO で計算された親潮域の大型動物プランクトン量。黒 : Odate Collection による親潮域大型動物プランクトン量、青 : 環境条件だけで駆動した場合、赤 : マイワシの摂餌量を体重の 2.5% とした場合、赤点線 : 3.5% とした場合。

5 . 今後の展望

図 15 で示した通り、ある種の魚類の成長や生物量変動を考える際に、他魚種との競合な

どが無視できない場合がある。特にマイワシは、非常に大きな生物量を示す場合があり、他魚種への影響を無視できない。そのマイワシとほぼ逆位相の資源量変動を示す魚類としてカタクチイワシが有名である (Lluch-Belda et al., 1992)。さらに、太平洋の黒潮 - 親潮域、カルフォルニア海流域、フンボルト海流域でマイワシの資源量変動が同期していることが示された (Kawasaki and Kumagai, 1984)。マイワシ・カタクチイワシの資源変動は、人類が利用している水産資源の中で、最も大きく、この資源が太平洋の各地で同期して変動することは、人類のタンパク源供給に不安定性要素を与える。幸いなことに、マイワシとカタクチイワシが逆位相を示し、また大西洋と太平洋のマイワシが同期していないため、最悪の事態は免れているが、そのメカニズムを解明しなければ、将来の環境変動によってどのように資源変動が起きるか予測することはできない。これらの観点から、NEMURO.FISH を拡張し、マイワシ・カタクチイワシの魚種交替のメカニズムを調べるためのモデル (NEMURO.SAN: NEMURO for Sardine and Anchovy) の開発に取り組むことが合意された (Ito et al., 2006)。NEMURO.SAN には、餌料プランクトンの動態、餌量プランクトンへの魚類摂餌圧の効果、魚種間の餌競合が含まれており、さらにマイワシ、カタクチイワシの捕食者が含まれている。このように、低次から高次までの栄養段階をすべて含むモデルを end-to-end-model と呼ぶが、NEMURO.SAN もその一つであり、図 11 に示した通り、最も生態系の対象範囲が広いモデルである。今後は、このような end-to-end-model を用いて、生態系としての環境変動への応答を調べていくことが重要になると思われる。

end-to-end model はより複雑なモデルという意味で、最初に述べた Fermi approach と一見相反するよう見えるが、NEMURO family モデルはあくまでも段階を踏んで開発を進めており、段階毎の解釈の上に次の段階の問題に挑戦している。この意味で、まさに Rhomboidal approach を実践しており、Fermi approach にも通ずるものである。

NEMURO.SAN の第 1 段階として、マイワシの回遊モデルが Okunishi et al. (2009) によって開発され、マイワシの基本的な回遊と成長を再現できるモデルが構築された (図 16)。このモデルを用いた数値実験によって、マイワシ資源量が増えた密度効果によってマイワシの成長が阻害され、分布密度も拡大することが示されつつある。このように一つ一つの問題をクリアーしながら、次の問題に挑戦していくことが必要であろう。今後の究極的な挑戦としては、より包括的な生態系を扱うことができるモデルへと発展させることである。その方法として ECOPATH/ECOSYM のような biomass モデルとの結合が有効であろう。また、より発展させた形として、経済モデルとの結合も重要であろう。

その一方で、飼育実験や野外調査などを繰り返し、モデルのパラメーターを絶えず見直す試みが行われている。モデルの最適パラメーターを、データ同化手法などを駆使して求める一方で、地道な室内実験と野外調査が必要不可欠である。NEMURO family モデルの大きな特徴の一つは、このような室内実験や野外調査を行う研究者とモデル開発者の対話がよく行われている、もしくはその両者が同一の人物である点である。この意味で、最も

効率的かつ有効なモデル開発が進められてきた一例となっていると思う。今後もこのような協力体制を大事に開発を進めていきたいと考えている。

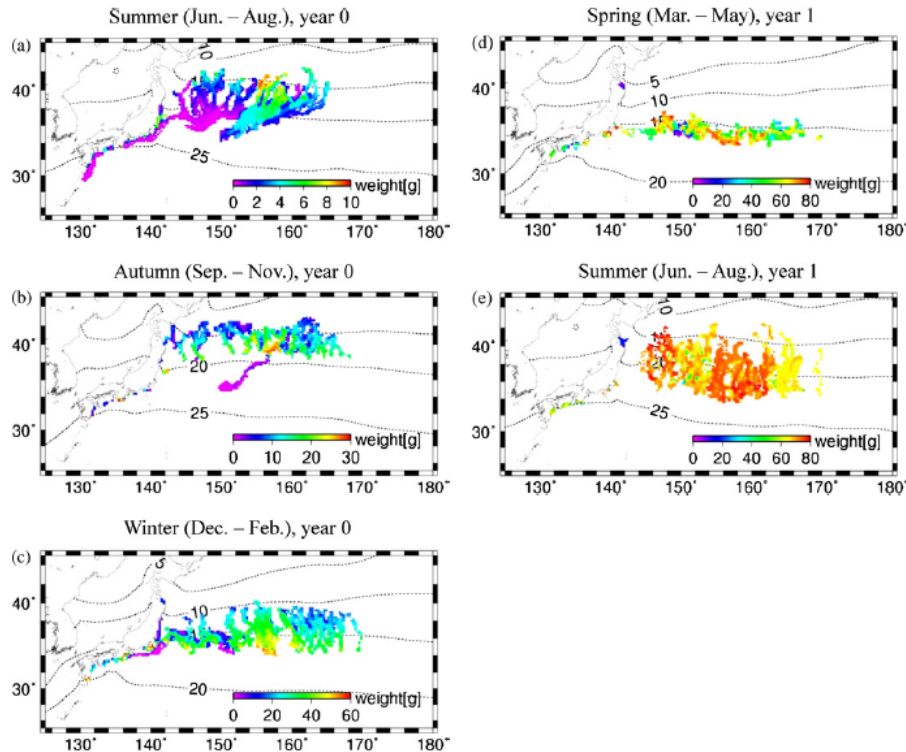


図 16 . Okunishi et al. (2009)で再現されたマイワシの1歳半までの策餌回遊の様子。

謝辞

NEMURO family モデルは、PICES や農林水産技術会議のプロジェクトなどのもと、多くの研究者の協力によって構築されてきたものである。ここに示した研究例は一部に過ぎないが、開発に尽力されてきた NEMURO Mafia と呼ばれる研究者達に改めて感謝の意を示す。また、本論文の生態系モデルの歴史については、Main 大学の Fei Chai 教授に多くを教わった。ここに感謝の意を表す。また、第 57 回水産資源管理談話会にお呼び頂いたことに深く感謝する。

参考文献

- Aita, M. N., Y. Yamanaka, M. J. Kishi (2003) Effect of ontogenetic vertical migration of zooplankton on annual primary production – using NEMURO embedded in a general circulation model. *Fish. Oceanogr.*, 12, 284-290.
- Aita M. N., Y. Yamanaka, M. J. Kishi (2007) Interdecadal variation of the lower trophic ecosystem in the northern Pacific between 1948 and 2002, in a 3-D implementation of the NEMURO model. *Ecol. Model.*, 202, 81-94.

- deYoung B., M. Heath, F. Werner, F. Chai, B. Megrey, P. Monfray (2004) Challenges of modeling ocean basin ecosystems. *Science*, 304, 1463-1466.
- Eppley R. W. (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, 70, 1063-1085.
- Evans G. T., J. S. Parslow (1985) A model of annual plankton cycles. *Biol. Oceanogr.*, 24, 483-494.
- Fasham M. J. R., H. W. Ducklow, S. M. McKelvie (1990) A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer. *J. Mar. Res.*, 48, 591-639.
- Fasham M. J. R. (1995) Variations in the seasonal cycle of biological production in sub-arctic oceans - a model sensitivity analysis. *Deep-Sea Res. Part I*, 42, 1111-1149.
- Fujii M., Y. Nojiri, Y. Yamanaka, M. J. Kishi (2002) A one-dimensional ecosystem model applied to time series Station KNOT. *Deep Sea Res. II*, 49, 5441-5461.
- Fujii M., Y. Yamanaka, Y. Nojiri, M. J. Kishi, F. Chai (2007) Comparison of seasonal characteristics in biogeochemistry among the subarctic North Pacific stations described with a NEMURO-based marine ecosystem model. *Ecol. Model.*, 202, 52-67.
- Harte J. (2002) Toward a synthesis of the Newtonian and Darwinian worldviews. *Physics Today*, 29, 29-34.
- Ito S., M. J. Kishi, Y. Kurita, Y. Oozeki, Y. Yamanaka, B. A. Megrey, F. E. Werner (2004) Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fish. Oceanogr.*, 13, Suppl. 1, 111-124.
- Ito S., M. J. Kishi, B. A. Megrey, K. A. Rose, F. E. Werner (2006) Workshop on sardine and anchovy fluctuations. *PICES Press*, 14, 16-17.
- Ito S., B. A. Megrey, M. J. Kishi, D. Mukai, Y. Kurita, Y. Ueno, Y. Yamanaka (2007) On the interannual variability of the growth of Pacific saury (*Cololabis saira*): A simple 3-box model using NEMURO.FISH. *Ecol. Model.*, 202, 174-183.
- Kawasaki T., A. Kumagai (1984) Food habits of the Far Eastern sardine and their implication in the fluctuation pattern of the sardine stock. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 50, 1657-1663.
- Kishi M. J., M. Kashiwai, D. M. Ware, B. A. Megrey, D. L. Eslinger, F. E. Werner, M. N. Aita, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. Kim, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko, V. I. Zvalinsky (2007) NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Model.*, 202, 12-25.
- Kishi M. J., T. Okunishi, Y. Yamanaka (2004) A comparison of simulated particle fluxes using NEMURO and other ecosystem models in the western North Pacific. *J.*

- Oceanogr., 60, 63-73.
- Kuroda H., M. J. Kishi (2004) A data assimilation technique applied to estimate parameters for the NEMURO marine ecosystem model. *Ecol. Model.*, 172, 69-85.
- Lluch-Belda D., R. A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock, R. J. M. Crawford (1992) Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fish. Oceanogr.*, 1, 339-347.
- Megrey B. A., K. A. Rose, R. A. Klumb, D. E. Hay, F. E. Werner, D. L. Eslinger, S. L. Smith (2007a) A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: Description, calibration, and sensitivity analysis. *Ecol. Model.*, 202, 144-164.
- Megrey B. A., K. A. Rose, S. Ito, D. E. Hay, F. E. Werner, Y. Yamanaka, M. N. Aita (2007b) North Pacific basin-scale differences in lower and higher trophic level marine ecosystem responses to climate impacts using a nutrient-phytoplankton-zooplankton model coupled to a fish bioenergetics model. *Ecol. Model.*, 202, 196-210.
- Mukai D., M. J. Kishi, S. Ito, Y. Kurita (2007) The importance of spawning season on the growth of Pacific saury: A model-based study using NEMURO.FISH. *Ecol. Model.*, 202, 165-173.
- Okunishi T., Y. Yamanaka, S. Ito (2009) A simulation model for Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) migrations in the western North Pacific., *Ecol. Model.* 220, 462-479.
- Riley G. (1946) Factors controlling phytoplankton population on Georges Bank. *J. Mar. Res.*, 6, 54-73
- Rose K. A., F. E. Werner, B. A. Megrey, M. N. Aita, Y. Yamanaka, D. E. Hay, J. F. Schweigert, M. B. Foster (2007) Simulated herring growth responses in the Northeastern Pacific to historic temperature and zooplankton conditions generated by the 3-dimensional NEMURO nutrient-phytoplankton-zooplankton model. *Ecol. Model.*, 202, 184-195.
- Rose K. A., B. A. Megrey, D. Hay, F. E. Werner, J. Schweigert (2008) Climate regime effects on Pacific herring growth using coupled nutrient-phytoplankton-zooplankton and bioenergetics models. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 137, 278-297.
- Smith L. S., Y. Yamanaka, M. J. Kishi (2005) Attempting consistent simulation of stn. ALOHA with a multi-element ecosystem model. *J. Oceanogr.*, 61, 1-23.
- Steel J. H. (1962) Environmental control of photosynthesis in sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7, 137-172.
- Steele J. H. (1974) *The Structure of Marine Ecosystems*, Blackwell Scientific

Publications, Oxford., 128pp.

- Wainwright T. C., L. R. Feinberg, R. C. Hooff, W. T. Peterson (2007) A comparison of two lower trophic models of the California Current System, *Ecol. Model.*, 202, 120-131.
- Wroblewski J. S. (1977) A model of phytoplankton plume formation during Oregon upwelling. *J. Mar. Res.*, 35, 357-394.
- Yamanaka Y., N. Yoshie, M. Fujii, M. N. Aita, M. J. Kishi (2004) An ecosystem model coupled with nitrogen-silicon-carbon cycles applied to station A7 in the Northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*, 60, 227-241.
- Yoshie N., Y. Yamanaka, M. J. Kishi, H. Saito (2003) One dimensional ecosystem simulation of the effect of vertical dilution by the winter mixing on the spring diatom bloom. *J. Oceanogr.*, 59, 563-571.
- Yoshie N., Y. Yamanaka, K. A. Rose, D. L. Eslinger, D. M. Ware, M. J. Kishi (2007) Parameter sensitivity study of the NEMURO lower trophic level marine ecosystem model, *Ecol. Model.*, 202, 26-37.