

サンゴ礁生物群集動態のシミュレーション研究 : 差分モデル (SIMREEF)

工藤 君明*¹ 山野 博哉*²

サンゴ礁は、地形-物理環境-生物が互いに密接に結びついた系である。環境変動に対する造礁サンゴ群集の応答を定量的に評価するために、シミュレーションモデル (SIMREEF) を開発した。このモデルにおいて6種の造礁サンゴ型 (ミドリイシ・コモンサンゴ・ハナヤサイサンゴ・キクメイシ・ハマサンゴ・ニオウミドリイシ) を代表として選び、それぞれ加入率・成長率・攪乱に対する死亡率・種間競争の強弱に関する特性値を持っているとした。環境要因として水深・濁度・波浪・光量を考え、データは沖縄周辺海域の月間平均値を用いた。攪乱として濁度・波浪・台風などのイベントを考え、これらについては変数を様々に組み合わせて、各攪乱に対する造礁サンゴ群集の応答を評価した。時間増分は1カ月とした。加入-成長-死亡をシミュレーションし、結果を各造礁サンゴ型の被度として表現した。その結果、以下のことが明らかとなった。

- (1) イベントのない場合、サンゴ群集は数十年で平衡に達する。
- (2) イベントにより群集構造は変化し、群集の持つ潜在的な被度より小さい値をとり、成長の速い種が優占するようになる。
- (3) 波力が増大すると、ニオウミドリイシ型が卓越するようになる。濁度が増大すると、成長の遅いハマサンゴ型が卓越するようになり、群集が平衡に達するまでの時間が長くなる。
- (4) モデルによるサンゴ群集分布は観測されたものをよく説明している。このモデルにより、環境変動に対する造礁サンゴ群集の応答を定量的に評価できる。
- (5) 空間をめぐる種間競争を直接表現したり基盤の違いをモデル化するためには平面モデルが必要である。

キーワード: サンゴ礁, 造礁サンゴ, 差分モデル, シミュレーション

Simulation Coral Reef Study : Differential Equations Model (SIMREEF)

Kimiaki KUDO*³ Hiroya YAMANO*⁴

* 1 海域開発・利用研究部

* 2 東京大学理学部, 日本学術振興会特別研究員

* 3 Coastal Research Department

* 4 Faculty of Science, University of Tokyo, Reserch Fellow for the Promotion of Science

On the ecosystem, coral reefs are closely related to environmental topography. A simulation model, SIMREEF, was established to determine structural changes in coral reefs in response to the environment, using *Acropora*, *Montipora*, *Pocilloporidae*, *Faviidae*, *Porites*, and *Acropora palifera*. Each coral was assigned a recruitment, a growth, and mortality rates in consequence of environmental factor such as depth, wave height and period, turbidity, water temperature, and irradiance. Waves, turbidity, sedimentation and catastrophic events were considered mortality factors. The period of this study was 1 month. We set uniform substratum which were suitable for larval settling, and the biological process of recruitment-growth-death of hermatypic corals were simulated under various physical conditions. The coverage was adopted to describe the abundances of coral communities. The results are as follows:

1. Coral communities reach their equilibrium at a decadal scale.
2. Catastrophic events caused structural change.
3. Waves had least effect on the dominance of *Acropora Palifera* type. Increase in turbidity resulted in permanent reef destruction.
4. The simulated distribution of corals well explained the present results and thus should be applicable to the zonation of coral.
5. A surface model should be established to explain coral competition and effects of the substratum.

Key Words : Coral reef, Hermatypic coral, Differential equations model, Simulation

1 はじめに

サンゴ礁は、造礁サンゴなどの造礁生物によって地形が作られ、それによって波、水深などの物理環境が変化し、さらにそれによって生物の分布が規定されているという点において、地形-物理環境-生物が互いに密接に結びついた系である。環境変動に対するサンゴ礁の応答に関しては、生態学的な観測に基づく1-10年の時間スケールと、地質・古生物学的な1,000年以上の時間スケールのアプローチがなされてきた。しかし、海面上昇など将来の環境変動に対するサンゴ礁の応答に最も必要とされているのは、10-100年の時間スケールでの変動である。しかし、このスケールでの変動を先述のアプローチから直接的に求めることは難しい。これら時間スケールの違いを埋めるのに、シミュレーションモデルは有効であり、陸域の植生変化などにおいて様々なモデルが構築されている¹⁾。

造礁サンゴ群集の変動に関するシミュレーション方法には2通りあり、一つは造礁サンゴが固着性の生物であることに着目し、一定の空間を仮定し、その中のグリッドを生物が埋めていくというモデル(平面モデル)、もう一つは群集の被度増加を成長量の差分で表すモデル(差分モデル)である。

平面モデルに関しては、Mangure and Porter (1997)²⁾ は6種のサンゴ種について加入・成長・種間競争をパラメータとして与え、各パラメータが生物群集の変動に与える影響について論じた。その結果、幼生定着後の初期段階においては、成長の速い種が卓越し、成熟した系においては競争力に優る種が卓越することを示し、成長率と種間競争が大きく影響を与えることを示した。この研究では、種間競争は直線状 ($A > B$, $B > C$, $A > C$) であるとしている。Connell (1978)³⁾ による中規模攪乱説の提唱以降は、多様性に影響を与える要因をシミュレーションによって抽出・検証する研究が始まった。Karlson (1981)⁴⁾, Karlson and Jackson (1981)⁵⁾ は種間競争としてサイクル状の競争 ($A > B$, $B > C$, $C > A$) を考え、成長率と種間競争が大きく影響を与え、加入率の与える影響は小さいという結論を得ている。直線状の競争よりサイクル状の競争の方が多様性が増す。Karlson and Buss (1984)⁶⁾ はこれらに加え、攪乱を与え、攪乱の規模が小さいあるいは周期が長い場合は、サイクル状の競争が多様性を高める働きを示した。Reichelt et al. (1985)⁷⁾ は加入・成長・種間競争・攪乱を与え、Karlson and Buss (1984)⁶⁾ を支持する結果を示し、さらに、これらに造礁サンゴの大幅な被度減

少を招くハリケーンなど大きな攪乱（本研究ではイベントと称する）を与えることによって、それからの造礁サンゴの回復過程の多様性を示した。これらはパラメータの感度解析を行うことにより、どのパラメータが造礁サンゴ群集に影響を与えているかを評価するものであり、現実の生物分布との対応が不十分である。Crimp (1986)⁹⁾ は5つのサンゴ型を定め、これらのサンゴ礁生物群集にオニヒトデによるイベントが与える影響について論じた。造礁サンゴ群集はイベントに関係なく、20-30年でイベント発生前と同様の群集に回復することを示した。彼女は現実との対応を重視し、攪乱によるBackground mortalityを調節することによって現実の造礁サンゴ分布とモデルの出力結果を一致させている。しかしBackground mortalityの原因についてはふれられていない。したがって、様々な環境下における造礁サンゴ群集の応答を評価できない。

差分モデルに関しては、Hughes (1984)⁹⁾ がレスリーマトリックスを用いて群体の大きさに依存したモデルを作成している。レスリーマトリックスは、造礁サンゴに関して4つの群体サイズを定め、各サイズに関し、一つ上のサイズに移行する確率・そのままのサイズにとどまる確率・小さいサイズに移行する確率を定めたものである。サンゴ礁に方形枠を設置し、造礁サンゴ被度変化の観察を行ってこれらの値を定めている。大きいサイズの群体ほど死亡率が小さく、小さいサイズに移行する確率が小さい。系が平衡に達したときの群体のサイズには幼生の加入の効果が大きいと結論している。また、Done (1987)¹⁰⁾、Andres and Rodenhouse (1993)¹¹⁾ も同様にレスリーマトリックスを用い、Done (1987)¹⁰⁾ はハマサンゴ群集にオニヒトデが与える影響について論じ、幼生と成体の生存率が高い場合には群集は繰り返しオニヒトデの発生が起こっても回復できるとしている。Andres and Rodenhouse (1993)¹¹⁾ はハリケーンに対する造礁サンゴ群集の回復力を評価し、中型で、成長の速い種のコロニーが最も回復力が多いと結論した。これらはいずれも造礁サンゴの分布している環境について考慮していない。したがって、Crimp (1986)⁹⁾ のモデルと同様に、様々な環境下における造礁サンゴ群集の応答についてはほとんどふれられてない。Andres and Rodenhouse (1993)¹¹⁾ が人為的なストレスのあるサンゴ礁では小型のサンゴ群集は回復力が弱いことを示唆しているが、定量的評価は行っていない。また、造礁サンゴ群集は必ずあらかじめ定められたサイズになるため、成長が連続的に表現できない。以上により、従来のシミュレーション研究には造礁サンゴ群集の成立している環境を考慮したものが欠け

ていると考えられる。Connell (1997)¹²⁾ が述べているように、環境によって造礁サンゴの回復過程は異なっている。筆者らは、

- ① 環境条件に対応した造礁サンゴ群集の分布の再現
- ② 環境変動に対する造礁サンゴ群集の応答
- ③ 各環境条件下における造礁サンゴ群集に対するイベントの影響

を評価するため、生物データ・環境データに基づいて造礁サンゴ型の加入-成長-死亡を月単位でシミュレーションし、10-100年のスケールで造礁サンゴ群集の応答を定量的に把握するシミュレーションモデル (SIMREEF) を研究開発したので、以下に報告する。

2 モデルの概要

2.1 環境に対する造礁サンゴ群集の応答のモデル化

造礁サンゴは固着性の生物であるため、群集の現存量の記載方法として、一定面積中の生サンゴの割合を示す被度を用いる。造礁サンゴについては以下の典型的なサンゴ型により表現した。

- ① *Acropora* (ミドリイシ) 型：枝状の群体。成長が速く、多くの幼生を放出し、競争に強い。
- ② *Montipora* (コモンサンゴ) 型：成長・競争ともに中程度。
- ③ *Pocilloporidae* (ハナヤサイサンゴ) 型：成長・生殖・競争ともに中程度だが、一年を通じて繁殖する。
- ④ *Faviidae* (キクメイシ) 型：塊状にゆっくりと成長するが、競争に強い。
- ⑤ *Porites* (ハマサンゴ) 型：塊状にゆっくりと成長する。競争には最も弱い。
- ⑥ *Acropora palifera* (ニオウミドリイシ) 型：競争には強いが、成長するために多量の光と海水の流動を必要とする。

各造礁サンゴ型の加入-成長-死亡に関して、各ステップにおいて造礁サンゴの被度増加の差分を計算し (図1)、総被度増加を計算する。時間増分は1カ月である。上記のサンゴ型は、生物データとして、おのおの、加入率・成長率・攪乱に対する死亡率・種間競争における優劣について特性値を持っているとし、本研究ではこれらに文献による推定値^{9),13),14)} を用いた (表1, 表2)。環境要因は、水深・波高・波長・濁度・水温・光量を考えた。石垣島におけるこれらの観測値は限られているため、波高・波長の基準値、水温・光量・濁度については海上保安庁

水路部日本海洋データセンターとClaereboudt (1990)¹⁵⁾の沖縄周辺海域の値を用いた(図2)。計算を行う回数(月数)、水深、波高・濁度要因については変更可能とした。波高・濁度要因については外洋の値を基準として倍率をそれぞれF_wave, F_sedとした。また、サンゴ礁生物群集に壊滅的な打撃を与えるイベントの周期に関しても変更可能とした。

2.1.1 加入

沖縄では、幼生の大部分は夏の初めに定着する¹⁶⁾。シミュレーションでは、6月を含む期間においてはすべての種の加入が同時に起こるとした。そして一年中幼生を放出する種については、加入の期間は一年中であるとした。加入率は種ごとに一定の値を持つとし、Crimp (1981)⁸⁾に基づいて加入率を定めた。幼生は定着する時に1 cm²の面積を占めると仮定し、造礁サンゴの存在しない基盤に定着した場合のみ幼生は生存できるとした。したがって、加入は造礁サンゴの被度が増加するにしたがって減少する。

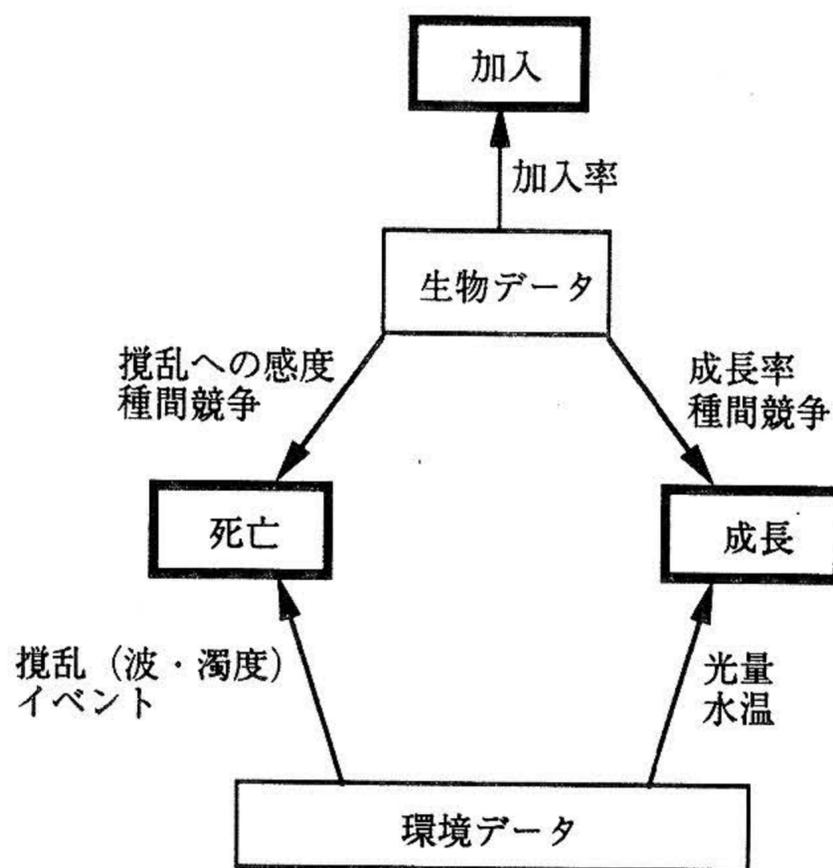


図1 SIMREEFのモデル概要
Fig.1 Modelling of SIMREEF

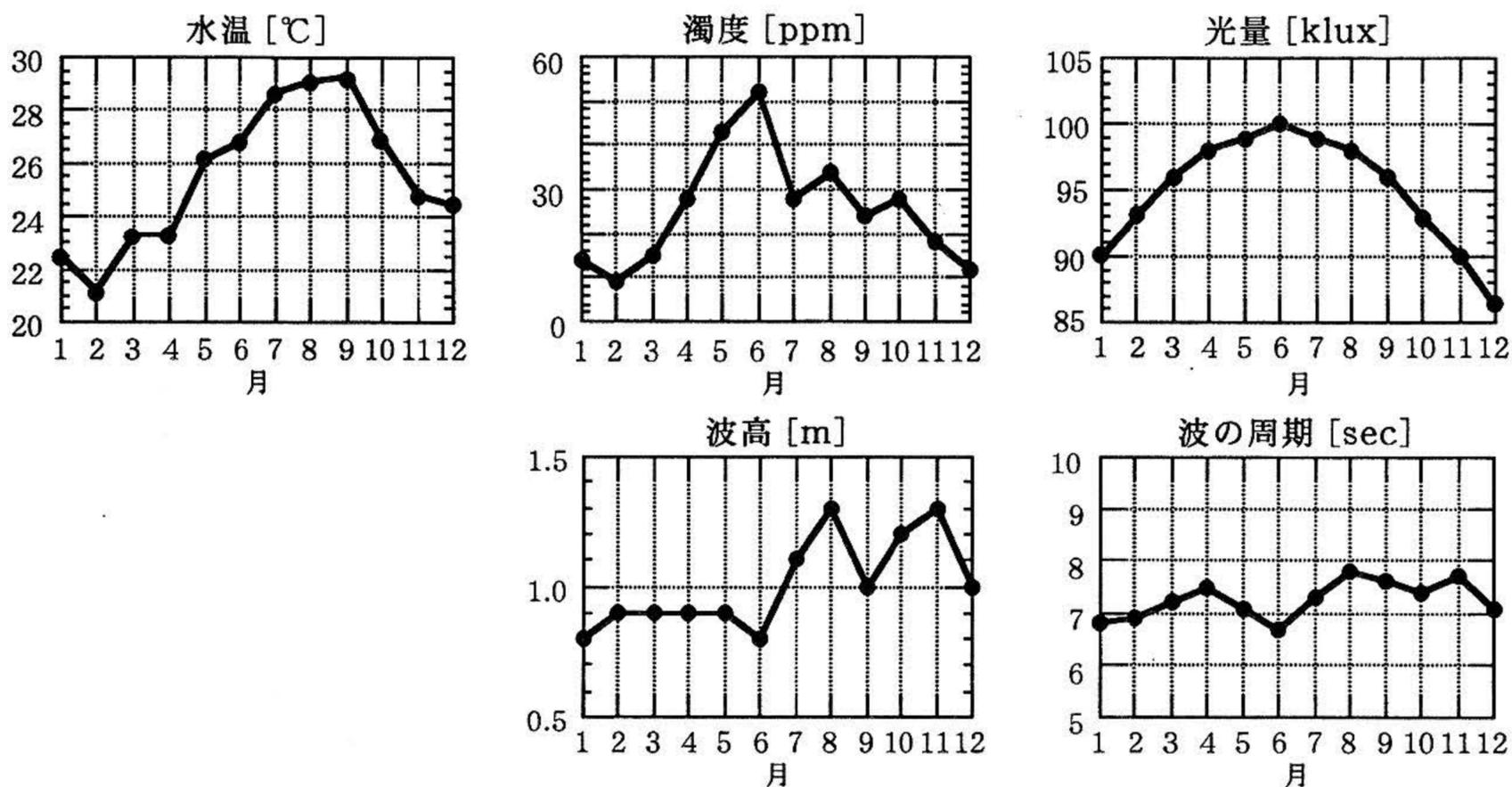


図2 環境データの月平均値
海洋データセンターとClaereboudt (1990)による
Fig.2 Monthly-mean environmental data.
Data from Ocean Data Center and Claereboudt (1990)

表1 各造礁サンゴ型の生物データ。各係数については2章を参照

Table 1 Biological data for each type of coral. Each coefficient is described in chapter 2

造礁サンゴ型	加入率 R [m ² /m ²]	成長率 Grmax [cm/month]	光量		50%が死亡する攪乱のレベル			造礁サンゴ型の特徴
			Ik	Ic	濁度 [ppm]	d50 流速 [m/sec]	セディメント [mg/l]	
<i>Acropora</i>	1.20E-04	0.583	55	6	200	2	140	枝状の群体。成長が速く、多くの幼生を放出し、競争に強い。
<i>Montipora</i>	8.00E-06	0.417	30	4	200	2	185	成長・競争ともに中程度。
<i>Pocilloporidae</i>	3.20E-05	0.25	30	4	250	3	185	成長・生殖・競争ともに中程度だが、一年を通じて生殖する。
<i>Faviidae</i>	4.00E-06	0.083	25	4	275	5	250	塊状にゆっくりと成長するが、競争に強い。
<i>Porites</i>	3.60E-05	0.083	10	2	650	5	350	塊状にゆっくりと成長する。競争には最も弱い。
<i>Acropora palifera</i>	1.20E-04	0.333	45	7	200	3.5	140	競争には強いが、成長するために多量の光を必要とする。

表2 造礁サンゴ型の種間競争における優劣と競争マトリックス

Table 2 Linear hierarchical dominance pattern between six species and competition matrix

	Faviidae	>	<i>Acropora</i>	>	<i>Pocilloporidae</i>	>	<i>Porites</i>
			↓ <i>A. palifera</i>		↓ <i>Montipora</i>		
造礁サンゴ型	<i>Acropora</i>		<i>Montipora</i>		<i>Pocilloporidae</i>		<i>Faviidae</i>
<i>Acropora</i>	1		1		1		0
<i>Montipora</i>	0		1		0.5		0
<i>Pocilloporidae</i>	0		0.5		1		0
<i>Faviidae</i>	1		1		1		1
<i>Porites</i>	0		0		0		0
<i>A. palifera</i>	0.5		1		1		0

2.1.2 成長

成長率は種ごとに固有の値があるとし、文献¹⁴⁾により推定した。実際の成長率は環境要因（光量、水温）と生物的要因（競争）に支配されるとした。造礁サンゴの石灰化と光量はtanhで近似し¹⁷⁾、水深が大きくなると光量は濁度による消散係数にしたがって減少する。水温に対する成長係数はシグモイド曲線によって求めた。造礁サンゴ型は自らより競争力の優る種の分布するところには成長できないとした。造礁サンゴは群体の周縁部で成長するため、実際の成長量は群体の周縁長に成長率をかけたものとして表現した。

2.1.3 死亡

造礁サンゴの死亡を招く要因は以下のものが考えられる¹⁸⁾。

- ① 波による攪乱：波のうねりによって海底での流れが引き起こされ、その最大値が造礁サンゴの成長の制限要因になっている¹⁹⁾。強い流れによってサンゴ群体の一部または全部が破壊されてしまう。この攪乱は、水深が大きくなると小さくなる。

- ② 濁りによる攪乱：濁りによって海水の透明度が減少し、サンゴに影響を与える。また、濁り自体が造礁サンゴに影響を与える。

- ③ 懸濁粒子の堆積による攪乱：懸濁粒子の堆積がサンゴに影響を与える。懸濁粒子の堆積は、流速が、懸濁粒子を浮遊させておくだけの流速以下になったときに生ずる。堆積する量は、浮遊している懸濁粒子の量に依存する。理論的にはすべての浮遊している懸濁粒子は堆積できるが、実際には80%未満の範囲でランダムに生サンゴの上に堆積すると仮定した。

- ④ イベント：オニヒトデの大発生・白化現象・巨大な台風などによる大きな攪乱。一定の周期で起こるとし、周期は変更可能とした。

- ⑤ 種間競争：種間競争に劣る種が勝る種によって殺されてしまう。

①から④までの攪乱のレベルは環境データ及びその倍率により計算し、攪乱と死亡率の関係はシグモイド曲線で表した。群集の50%が死亡するレベルを文献により推

定した。イベントの規模は0から1までの乱数に100を乗じることによって求め、各サンゴ型において、群集の50%が死亡するレベルは50とした。⑤の種間競争による死亡量は、競争力において勝る種の成長が重なる量で表した。

2.2 アルゴリズム

図3にSIMREEFのフローチャートを示す。各時間増分における総成長量の差分を以下の式で表す。

$$\Delta N = R + G - D$$

R：各時間増分における加入量

G：各時間増分における成長量

D：各時間増分における死亡量

以下に加入-成長-死亡の計算方法について説明する。

2.2.1 加入

加入に関係する要因は生物的要因である加入率及び造礁サンゴの総被度である。幼生は造礁サンゴの存在しない基盤に定着した場合のみ生存できる。したがって、加入は造礁サンゴの被度が増加するにしたがって減少する。

種*i*の加入による種*i*の被度増加 ΔA_i は次のように定められる。

$$\Delta A_i = R_i \cdot (1 - C_c)$$

C_c ：造礁サンゴの総被度

R_i ：種*i*の加入率

2.2.2 成長

成長率は光量・水温・種間競争に支配される。以下に各要因が成長に与える影響を示す。

(1) 光量の与える影響

光量は水深により減少し、減少率は次式で表される。

$$I_r = I_{r0} \cdot \exp(-kd)$$

I_r ：水深 d (m)における光量

I_{r0} ：水面における光量

k ：消散係数(濁度により算出)

造礁サンゴの石灰化と光量の関係は次式で近似される¹⁷⁾。

$$G_r = G_{rmax} \cdot \tanh [(I_r - I_c) / (I_k - I_c)]$$

G_r ：成長率

G_{rmax} ：最大成長率

I_r ：光量

I_c ：補償光量

I_k ：光量が0のときの曲線の接線が漸近線と交わる値

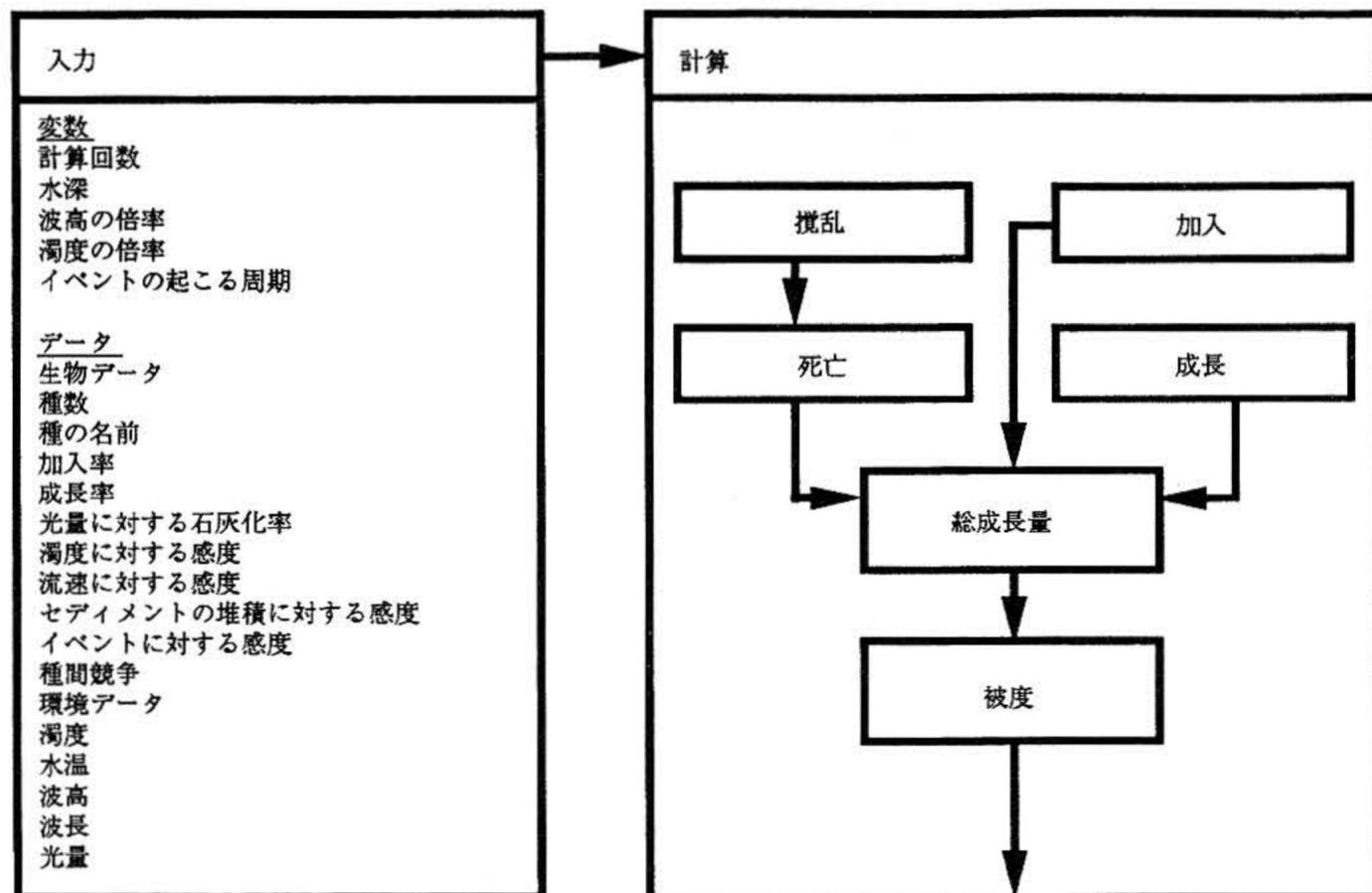


図3 SIMREEFのフローチャート。生物データに関しては表1, 2, 環境データに関しては図2を参照

Fig.3 Flowchart of SIMREEF, see Table 1,2 and Fig.2 for the biological data and the environmental data, respectively

(2) 水温の与える影響

水温要素Tfを次式で与え、これを成長率に乗じることによって実際の成長率を求めた。

$$Tf = 1 / [1 + \exp \{ a - b \cdot (T - 15) \}]$$

$$a = \ln (1 / 0.00002 - 1)$$

$$b = a / (23 - 15)$$

T : 水温

(3) 競争の与える影響

種間競争の優劣をn行*n列の表 (COMPET) で表す (表2)。compet (j,i) は種jが種iの成長に与える影響を表す。影響が1の場合は種jが種iに競争力において勝ることになる。0.5の場合は引き分けである。種iより競争力において勝る種の被度 $\beta(i)$ は、以下のように表される。

$$\beta(i) = \sum_{j=1}^n \text{compet} (j,i) \cdot A_j$$

compet (j,i) : 種jが種iに与える影響

競争力の弱い種は、競争において優る種が存在するとrにしたがって成長できる空間が減少する。したがって、種iの成長と競争による被度増加は、次のように計算される。

$$\Delta A_i = Tf \cdot G_{ri} \cdot k_g \cdot A_i \cdot (1 - \beta(i))$$

G_{ri} : 種iの成長率

A_i : 種iの被度

k_g : 形状定数

造礁サンゴは群体の周縁部で成長するため、成長量は群体の周縁長に成長率をかけたものとなる。造礁サンゴが円状に成長すると仮定すると、種の被度の平方根と群体の周縁長に比例関係が成り立ち、k_g=3.54となる。正方形では4.0、形状が複雑になるとこの定数は大きくなる。本研究では造礁サンゴが必ずしも同心円状には成長しないことを考慮し、k_g=6.2を用いた。

2.2.3 死亡

環境要因による攪乱と死亡率の関係は、シグモイド曲線で表した。

$$P = 1 / \{ 1 + \exp (a - b \cdot \text{Dist}) \}$$

$$a = \ln (1 / n_0 - 1)$$

$$b = a / d_{50}$$

P : 死亡率

Dist : 攪乱のレベル

d₅₀ : 群集の50%が死亡する攪乱のレベル

n₀ : 攪乱に対する感度

攪乱のレベルDistは環境データ及びその倍率 (F_{wave}, F_{sed}) により計算する。群集の50%が死亡す

る攪乱のレベルは、平均がd₅₀、分散がd₅₀/10の正規乱数で与える。以下に各攪乱のレベルの算出方法について述べる。

(1) 波による物理的な破壊

海底での流速の最大値は、環境要因である波の高さ、周期、そして水深によって推定できる。

$$U_{\max} = \pi H / \{ T \cdot \sinh (\theta) \}$$

U_{max} : 海底での流速の最大値

H : 波高

T : 波の周期

$$\theta = 2 \pi d / L$$

L : 波長

d : 水深

水深が小さく砕波するところ (d/L=0.05, H/d=0.78) では、海底での流速の最大値は、次のようになる。

$$U_{\max} = 0.5 H d \sqrt{g / d}$$

H_b : 砕波の波高

なお、H_bは、水深によって以下のように変化する。

(a) 非常に浅いところ (d/L<0.05)

$$H_b = 0.78d$$

(b) 中間の水深

$$H_b = 0.14 \tanh (2 \pi / L)$$

(c) 深いところ (H/d<0.5)

$$H_b = 0.142L$$

波高Hは、外洋からの波高H₀と水深d、波長Lにより計算する。

$$H = H_0 \cosh (\theta) \{ \theta + \sinh (\theta) \cdot \cosh (\theta) \}^{-1/2}$$

波長Lは、次のように表される。

$$L = (g T^2 / 2 \pi) \tanh (\theta)$$

波高の分布は、レイリー分布によって与えられる。環境要因である波高の最大値に乱数を乗じて、その波高をHとすると、波高Hの波を観測する確率は以下の式で表される。

$$\text{prob}(H) = (H / 4 \sqrt{m_0}) \exp (-H^2 / (8 m_0))$$

prob(H) : 波高Hの波を観測する確率

m₀ : 波高分布の平均値

なお、m₀と波高の月平均値H_{moy}の関係は次式であり、環境データにより与える。

$$H_{\text{moy}} = 2 \pi m_0$$

0から1までの乱数を発生させ、その乱数が波高Hの波を観測する確率より小さい場合に波高Hを与え、これをH₀とする。

(2) 濁り

濁りによる攪乱のレベルは、環境データに変数F_{sed}を乗じて求める。濁りにより、海水の消散係数は以下の式にしたがって増大する。この値により、光量を計算する。

$$k = \text{Turb} / 400$$

Turb : 濁りによる攪乱のレベル

(3) 懸濁粒子の堆積

懸濁粒子の堆積は、流速が、懸濁粒子を浮遊させておくだけの流速以下になったときに生ずる²⁰⁾。

$$U_{sed} = \{ 0.21g (Q_s - Q) / Q \sqrt{(DT/\pi)} \}^{0.67}$$

U_{sed} : 懸濁粒子が堆積する流速

Q_s : 懸濁粒子の密度

Q : 海水の密度

T : 波の周期

D : 懸濁粒子の直径

懸濁粒子の堆積が起きるとき、堆積する量は、浮遊している懸濁粒子の量に依存する。懸濁粒子の量は環境データに変数F_{sed}を乗じて求める。理論的にはすべての浮遊している懸濁粒子は堆積できるが、実際には80%未満の範囲でランダムに生サンゴの上に堆積すると仮定した。

(4) イベント

イベントの規模は0から1までの乱数に100を乗じることによって求め、各サンゴ型において、群集の50%が死亡するレベルは50とする。また、周期に関しては、分散が周期の1/10の正規乱数で与える。

以上により、各タイムステップにおいて、攪乱による種iの死亡量ΔD_iは以下の式で表される。

$$\Delta D_i = A_i (P_{turb} + P_{sed} + P_{wave} + P_{ext})$$

A_i : 種iの被度

P_{turb} : 濁りによる死亡率

P_{sed} : 懸濁粒子の堆積による死亡率

P_{wave} : 波による破壊による死亡率

P_{ext} : イベントによる死亡率

(5) 種間競争

種iにおける種間競争による死亡量は、種iに、競争力において勝る種の成長が重なる量で表した。

$$\Delta D_i = A_i \{ \sum_{j=1}^n \text{compet}(j,i) Gr_j \cdot kg \cdot A_j \}$$

Gr_j : 種jの成長率

A_j : 種jの被度

3 結果及び考察

3.1 1種の系

図4に1種のみでの計算結果を示す。水深を2 mに設定し、環境要因は図2の値を用い、攪乱は与えていない。被度はAcropora, Montipora, Pocilloporidae, Acropora palifera型サンゴでは約40年, Faviidae, Porites型サンゴでは約150年で被度が100%に達する。

3.2 6種の系

水深を2 mに設定し、波・濁りの倍率を変化させ、各サンゴ型についてシミュレーションを行った。シミュレーションを行う地点として、沖縄県石垣島川平サンゴ礁を想定した。礁縁は外洋に面しており、海水流動が大きく、濁度は小さい。これに対し、礁池内は波が礁嶺によって遮蔽されるため、海水流動は小さく、濁度は大きい。水路寄りでは海水流動は大きくなる^{21), 22)}。モデルでは、この物理環境の違いを考慮し、礁池内を表現する地点においては波高要因F_{wave}を0.1から0.2, 濁度要因F_{sed}を0.2から0.3にし、礁縁を表現する地点においては波高要因・濁度要因ともに1とした。図5-aに計算結果を示す。すべての系は100年以下で平衡に達している。

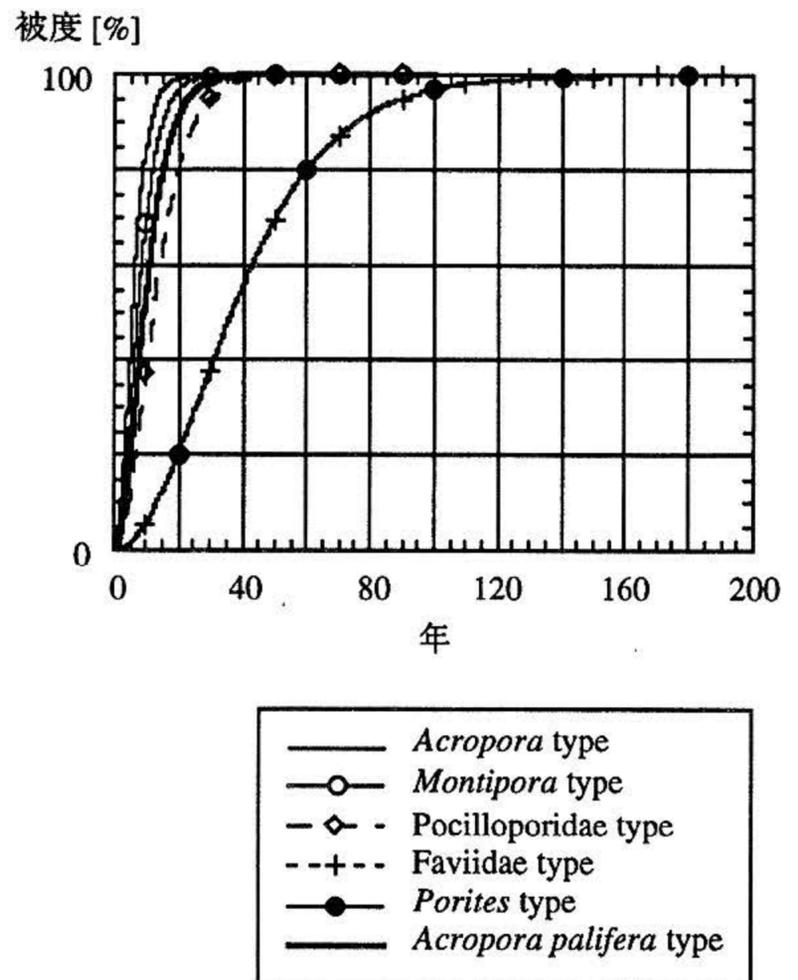


図4 攪乱なしの条件における各造礁サンゴ型の被度変化。1種のみで計算を行い、結果をまとめている

Fig. 4 Evolution of a single species community under a condition of no disturbance. Results on each type of coral are comprehended

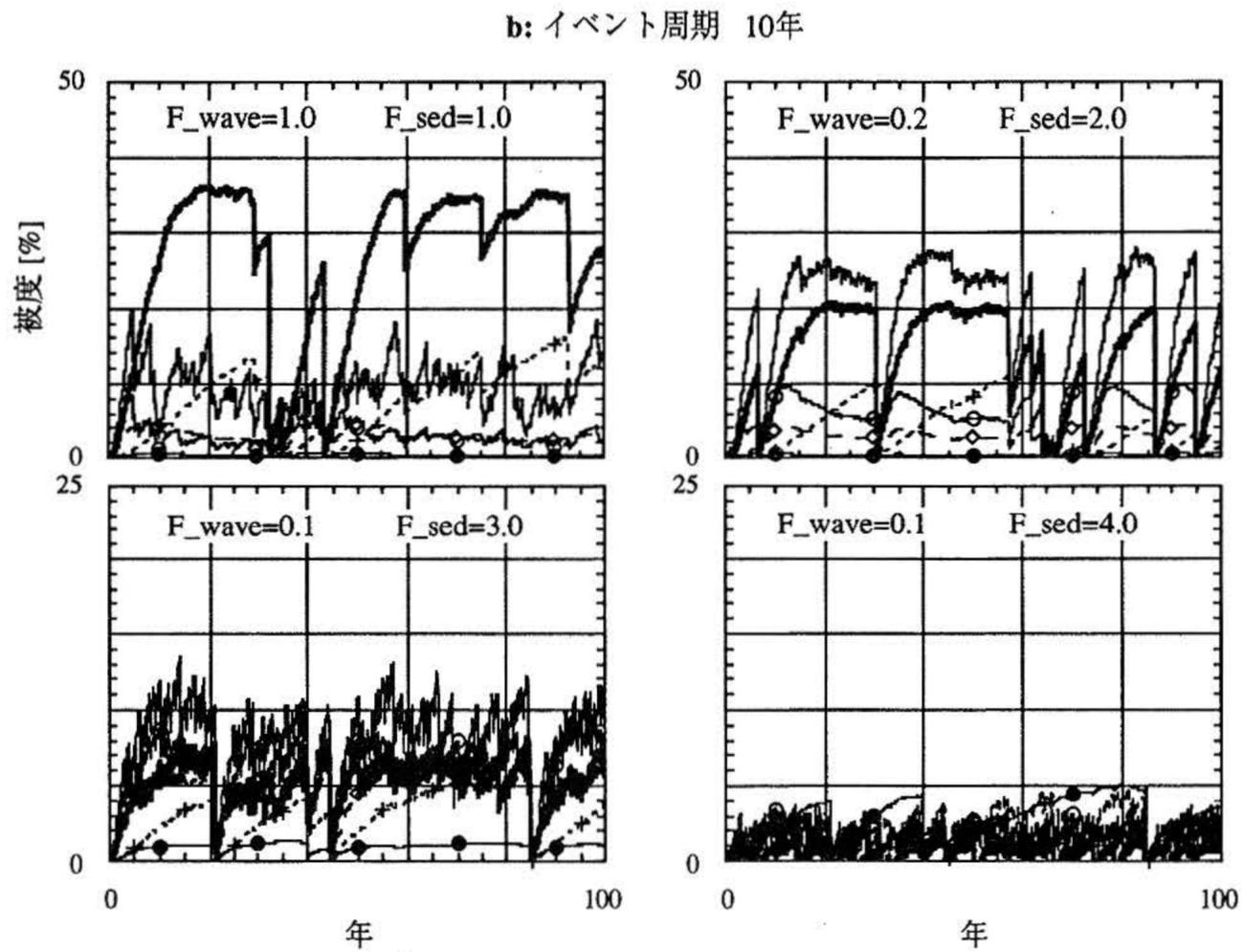
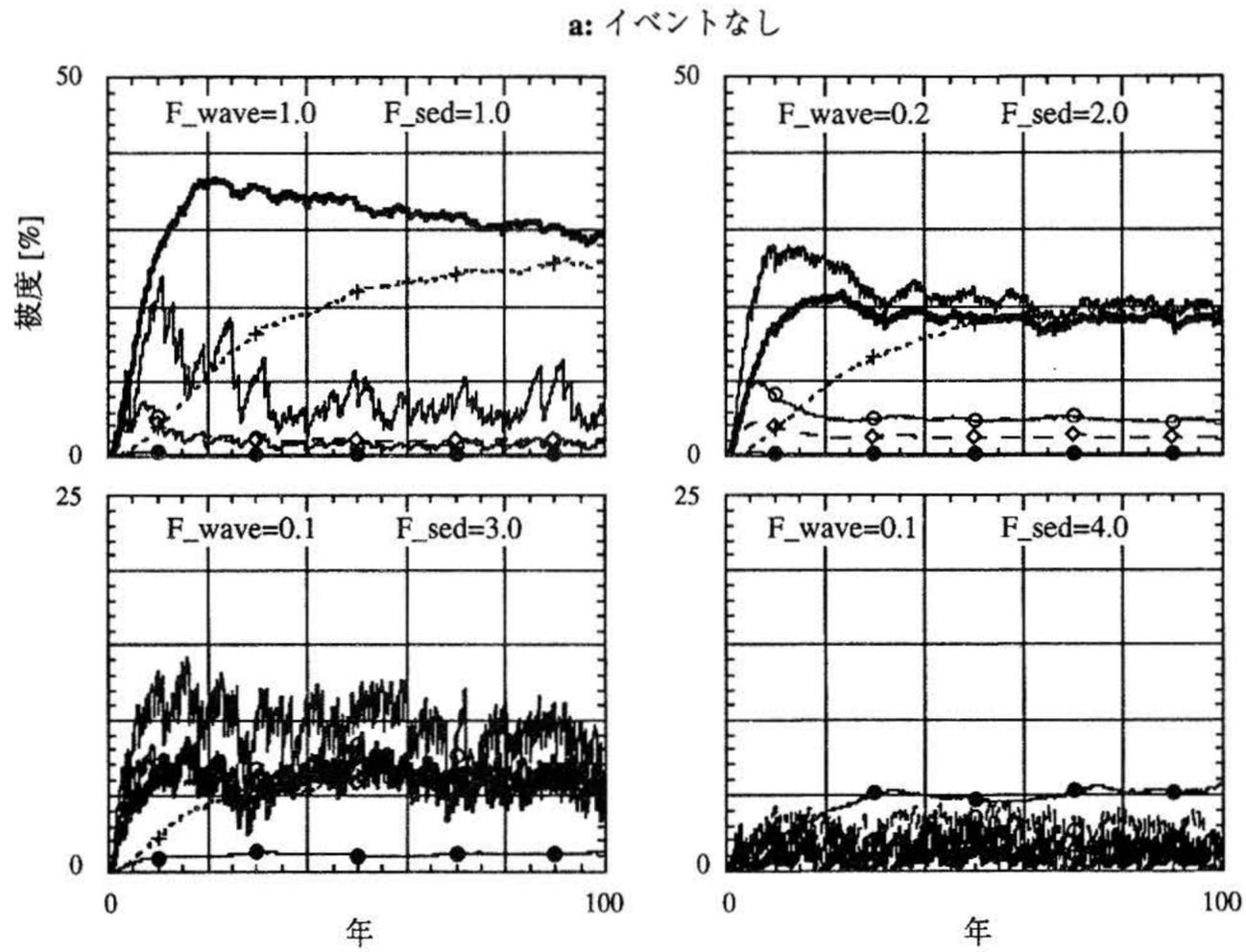
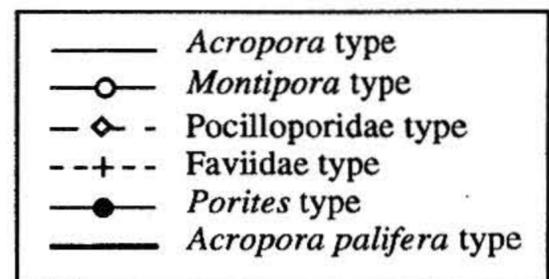


図5 さまざまな環境下における造礁サンゴ6種の系の発達
 a: イベントなし b: イベント周期10年

Fig. 5 Evolution of a 6 species community subjected to different levels of environmental disturbances.
 a: No event b: Event frequency=10 years



3.3 イベントの影響

イベントの影響を評価するため、6種の系において、イベントの周期を10年に設定して計算を行った。結果を図5-bに示す。全体的に被度はイベントがない場合(図5-a)に比べて低下している。また、造礁サンゴが攪乱前の被度を回復するために要する時間は、濁度が増大するとともに増大する。このことは、礁池内の造礁サンゴ群集は礁縁部の群集と比較して回復力が弱いことを示唆する。また、Connell (1997)¹²⁾によって示された、恒常的な攪乱からの回復が遅いことも整合的である。イベントを与えた場合には成長率の大きい種(本研究では、*Acropora*型)が卓越するようになる。このことは、イベントにより群集構造が変化することを示している。

3.4 各環境条件における優占種

水深2mに設定し、波・濁りの倍率を変化させ、各サンゴ型についてシミュレーションを行い、モデルの出力結果が平衡状態に達したときの優占種を図に表した(図6)。波力が増加するにしたがって*Faviidae*、*Acropora*型の群集は*Acropora palifera*型の群集へと変化し、濁度が増加するにしたがって*Acropora Palifera*型の群集は*Pocillopora*型、*Porites*型へと変化していくことが示された。

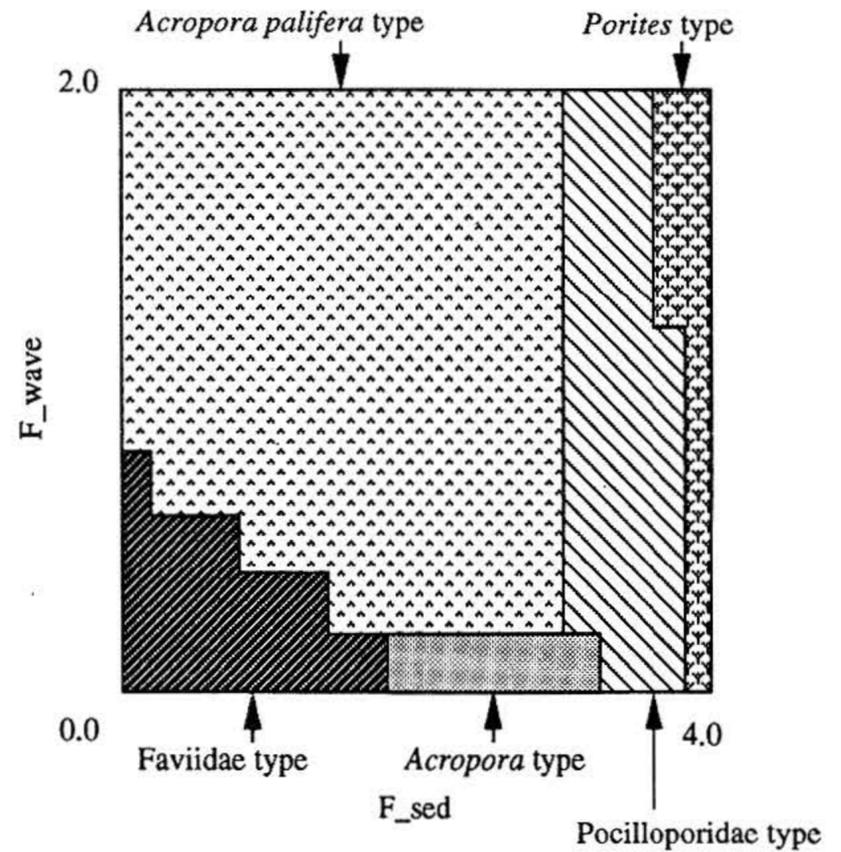
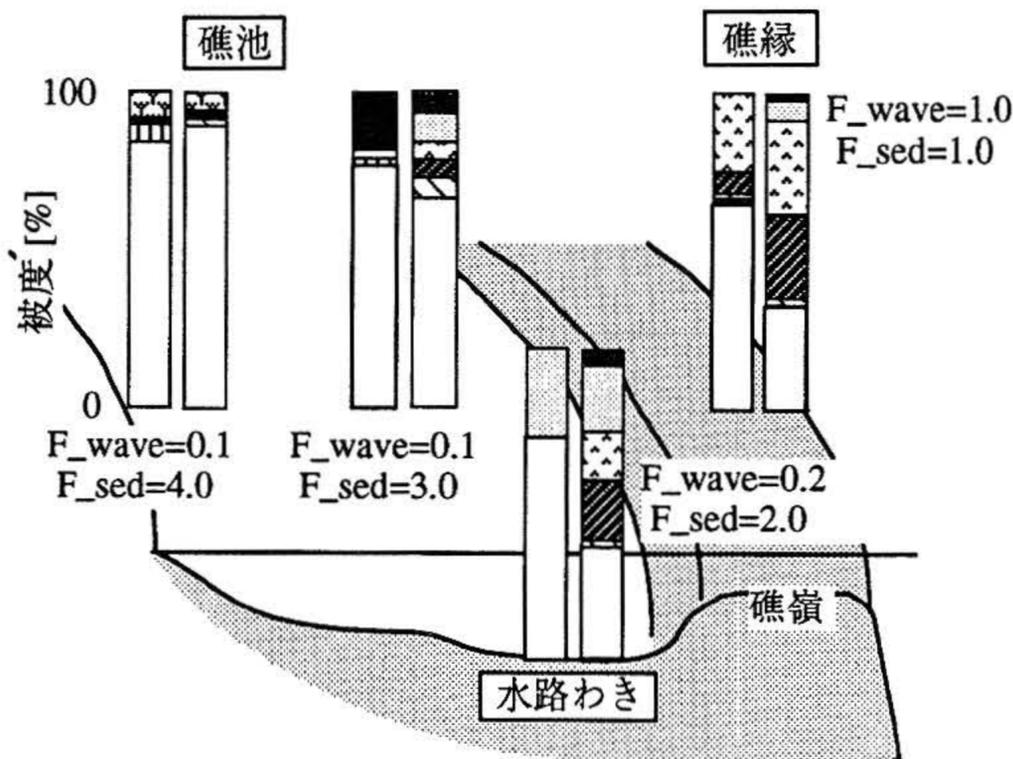
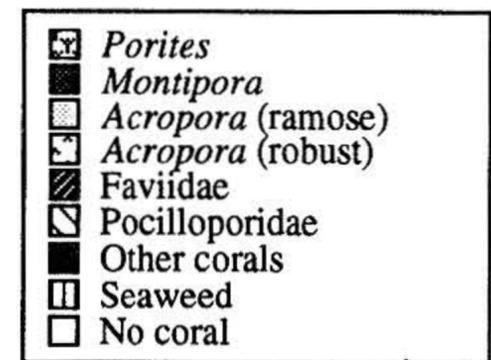


図6 各環境条件下における優占種

Fig.6 Conditions of sediment and wave under which each type becomes dominant



左：観測結果



右：シミュレーション結果

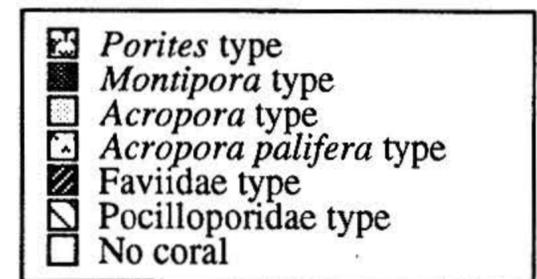


図7 川平サンゴ礁における観測結果とシミュレーション結果の対応。観測結果は山野(1996)による

Fig.7 Coverage of corals in Kabira Reef and calculated coverage of each type of coral

3.5 現実とモデルの出力結果の比較

沖縄県石垣島川平サンゴ礁において、モデルの出力結果と現実の造礁サンゴ分布との対応を行った。川平サンゴ礁ではこれは太平洋の他のサンゴ礁と同様に、造礁サンゴ分布の帯状構造がはっきりとしており、一般的な裾礁であると考えられる。外洋に面し、海水流動の大きい礁縁においては、テーブル状や被覆状の *Acropora* が卓越しており、これは本研究の *Acropora palifera* 型に相当する。海水流動が小さく、濁度の大きい礁池内においては、礁嶺側では枝状の *Montipora* が、岸側では枝状・塊状の *Porites* が卓越している。海水流動の大きい川平水路寄りでは枝状の *Acropora* が卓越する²³⁾。シミュレーションでは、これら①礁縁、②礁池内の礁嶺側、③礁池内の岸側、④川平水路寄りの4つの地点を想定して計算を行った(図7)。各地点において、水深は2m、パラメータは図5と同一である。現実の生物群集とモデルの比較は、モデルが平衡に達した時の値を用いた。優占種は礁池内の礁嶺側を除き一致している。礁縁、川平水路寄りの地点について造礁サンゴ類の総被度はシミュレーション結果の方が大きい。一般的な裾礁である川平サンゴ礁において、礁池内の岸側、礁縁、川平水路寄りの地点について、モデルによって現状の優占種が再現できることは、このモデルの妥当性を示すとともに、海水流動、濁度、種間競争を考えることにより、造礁サンゴの帯状構造を記載できる可能性を示している。礁池内の礁嶺側においては、現状では枝状 *Montipora* が卓越しているのに対し、シミュレーション結果では、遷移の段階においても *Montipora* の卓越は見られない。このことは、この地点にはモデルにない要因が強く効いていることを示す。枝状形態を持つ造礁サンゴは無性生殖によって生息域を拡大する²⁴⁾ ことから、この要因については枝状 *Montipora* の無性生殖が考えられる。

4 おわりに

造礁サンゴ型6種を選定し、シミュレーションモデルを作成した。このモデルは現実をよく再現できることが示された。系が平衡に達する、あるいは攪乱前までの被度を回復するまでの時間は100年以下であり、この値は過去のシミュレーション研究例^{2),4),11)}、観測結果¹²⁾の多くとも一致する。このことはサンゴ礁生物群集が様々な環境変動に対して、10から100年オーダーの時間スケールで応答している可能性を示唆する。したがって、このモデルは、生態学的な観測に基づく時間スケール(1-10年)と地質・古生物学的な時間スケール(1,000年-)

をつなぐものとして位置づけることができる。本研究におけるシミュレーションモデルは、何もない一定面積の定着に適した基盤を設定し、その基板上の造礁サンゴ群集の変化を再現するというものである。しかし、実際は基盤は地点ごとに異なり、礁池内では砂、礁縁部では礁岩となっている。砂地にはサンゴ幼生は定着しにくいことから、基盤の違いがモデルの出力結果に影響している可能性がある。また、このモデルは差分モデルであるため、造礁サンゴの形態や種間競争を直接的に表現することができない。また、基盤に関しても、死サンゴと基盤の区別がなされていない。死サンゴ上に藻類が繁茂することは一般的にみられることであり、今後、藻類についてもパラメータを定め、モデルを平面化する必要がある。また、群体の形状及び大きさがSIMREEFでは表現できない。群体サイズに依存したモデルの妥当性が主張されている^{9),11)}。以上のような観点から、筆者らは、現在平面モデル(SURFREEF)を研究開発中である。

謝 辞

本稿は1996年6月にパナマで行われた第8回国際サンゴ礁学会における発表内容²⁵⁾に加筆・修正したものである。本研究で用いたモデルの原型はSTAフェローシップとしてM.R.Claereboudt博士により開発された。東京大学理学部地理学教室の米倉伸之教授・茅根創助教授には数々の有益な助言を賜った。ここに記して感謝の意を表します。

参考文献

- 1) Costanza, R., H. F. Sklar and L.M. White : Modeling coastal landscape dynamics. *Bioscience*, **40**, 91-107. (1990)
- 2) Magure, L. A. and J. W. Porter : A spatial model of growth and competition strategies in coral communities. *Ecological Modelling*, **3**, 249-271. (1977)
- 3) Connell, J.H. : Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**(24), 1302-1310. (1978)
- 4) Karlson, R.H. : A simulations study of growth inhibition and predator resistance in *Hydractinia echinata*. *Ecol. Modelling*, **13**, 29-47. (1981)
- 5) Karlson, R.H. and J.B.C. Jackson : Competitive networks and community structure : a simulation study. *Ecology*, **62**, 670-678. (1981)

- 6) Karlson, R.H. and L.W. Buss : Competition, disturbance and local diversity patterns of substratum-bound clonal organisms : a simulation. *Ecological Modelling*, **23**, 243-255. (1984)
- 7) Reihcelt, R.E., D.G. Green and R.H. Bradbury : Discrete simulation of cyclone effects on spatial patterns and community structure of a coral reef. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, **3**, 337-342. (1985)
- 8) Crimp, O.N. : A computer simulation of the effects of Crown-of-Thorns starfish outbreaks on coral reef community structure, in *Australian Environmental Studies*. Thesis, Griffith University : Nathan, QLD. (1986)
- 9) Hughes, T.P. : Population Dynamics based on individual size rather than age : A general model with a reef coral example. *The American Naturalist*, **123**(6), 778-795. (1984)
- 10) Done, T.J. : Simulation of the effects of *Acanthaster Planci* on the population structure of massive corals in the genus *Porites* : evidence of population resilience? *Coral Reefs*, **6**, 75-90. (1987)
- 11) Andres, N.G. and N.L. Rodenhouse, Resilience of corals to hurricanes : a simulation model. *Coral Reefs*, **12**, 167-175. (1993)
- 12) Connell, J.H. : Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs*, **16** (Suppl.), S101-S113. (1997)
- 13) Chalker, B.E. : "Calcification by corals and other animals on the reef." In : *Perspective on Coral Reef*, Edited by D.J. Barnes. Brian Clouston, Australia : A.I.M.S. (1983)
- 14) Gomez, E.D., A.C. Alcalá, H.T. Yap, L.C. Alcalá and P.M. Alino : Growth studies of commercially important scleractinians. *Proc. 5th Int. Coral Reef*, **6**, 199-204. (1985)
- 15) Claereboudt, R.M. : Dynamic structure of coral reef communities : A simulation study. Unpublished report as a STA Fellowship. (1990)
- 16) Heyward, A., K. Yamazato, T. Yeemin and M. Minei : Sexual reproduction of corals in Okinawa. *Galaxea*, **6**, 331-343. (1987)
- 17) Barnes, D.J. and B.E. Chalker : "Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae" p 109-132. In : *Ecosystems of the world, Coral Reefs*. Edited by Z Dubinsky, Elsevier Scientific Publishing Company, Ramnat Gan, Israel. (1990)
- 18) Stoddart, D.R. : Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **44**, 433-98. (1969)
- 19) Geister, J. : The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 23-29. (1977)
- 20) Komar, P.D. : *Beach processes and sedimentation*, Prentice-Hall, New Jersey. (1976)
- 21) 中村 仁・工藤君明 : 川平サンゴ礁の海水流動におけるリーフによる流れのモデル化. *海洋科学技術センター試験研究報告*, **33**, 55-64. (1996)
- 22) Yamano, H., H. Kayanne, N. Yonekura, H. Nakamura and K. Kudo : Water circulation in a fringing reef located in a monsoon area : Kabira Reef, Ishigaki Island, Southwest Japan. *Coral Reefs*. (in press)
- 23) 山野博哉 : 石垣島川平サンゴ礁の帯状構造. *東京大学修士論文* 72pp. (1996)
- 24) Highsmith, R.C. : Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **7**, 207-226. (1982)
- 25) Kudo, K. and H. Yamano : Dynamic structure of coral reef communities : a simulation study. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 509-514. (1997)

(原稿受理 : 1998年1月5日)