

沖縄県北西部リーフ海域におけるサンゴ浮遊幼生の三次元コネクティビティについて

竹安 希実香¹・内山 雄介²・張 旭¹・松下 晃生¹・御手洗 哲司³

¹ 学生会員 神戸大学 大学院工学研究科市民工学専攻 (〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1)

² 正会員 神戸大学教授 大学院工学研究科市民工学専攻 (〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1)

E-mail: uchiyama@harbor.kobe-u.ac.jp (Corresponding Author)

³ 沖縄科学技術大学院大学准教授 海洋生態物理学ユニット (〒904-0495 沖縄県国頭郡恩納村字谷茶 1919-1)

4段ネスト高解像度3次元海洋流動モデルとサンゴ卵・幼生を模した3次元 Lagrange 中立粒子追跡により、沖縄県北西部のリーフ海域におけるサンゴの浮遊幼生の短距離間での輸送過程を定量的かつ3次元的に評価した。中立粒子約750,000個を放流してLagrange解析を行なった結果、海域の閉鎖度に影響を受けつつも時間の経過とともに粒子が分散していき、特に解析領域の中央に位置する本部半島の北側から放流された粒子の多くが領域外へと輸送された。また鉛直輸送解析結果から、mesophotic zone と呼ばれる水深30m以深の水深帯と浅海域との間に有意なコネクティビティが確認された。

Key words: Lagrangian analysis, connectivity, coral larvae, mesophotic coral, ROMS

1. はじめに

琉球諸島周辺海域を含む熱帯や亜熱帯の海岸に広く分布する造礁サンゴは、その高い生物多様性から地球上で最も重要な生態系の一つと位置づけられている。サンゴ礁には9万種を超える生物が生息すると言われ、生物多様性の保全という観点から適切な管理・保護を行うことが肝要である。しかしながら、近年、海水温上昇などの影響により世界中の海においてサンゴの白化現象が生じている。これに対して、水深30~150m程度の亜表層に生息する「mesophotic coral」と呼ばれるサンゴは、水温上昇の影響を比較的受けにくいことから、浅海サンゴ種の避難場所となる可能性が示唆されている¹⁾²⁾。沖縄県周辺海域においても、浅海域に生息する白化に敏感なサンゴの遺伝子型の多様性の保存場所として mesophotic coral ecosystems (MCEs) が効果的に機能している事例が報告されている (Sinniger ら³⁾)。

沖縄本島周辺海域に生息する造礁サンゴの主要種であるミドリイシ類は、5月下旬から6月下旬の大潮の夜に一斉に産卵し、その後2~6週間の浮遊期間を経て、生育に適切な環境に到達できた幼生のみがそこで成長する。mesophotic coral の生態や産卵形態などについては未解明な部分が多いため、本研究ではミドリイシ類と概ね同様の生態学的特徴を有すると仮定する。浮遊期のサンゴは

遊泳力の小さな卵もしくは幼生として周囲の海流に対して受動的に振る舞うため、産卵場所とは異なる場所に着底し生育する可能性が高い。よって、サンゴの保護のためには実際にサンゴが生育する海域のみならず、産卵場所を特定し、保護することが重要となる。このような空間的に離れた場所に生息する親個体と子個体のネットワーク構造を定量的に評価する指標として、コネクティビティ (C_{ij}) の概念が広く用いられる。コネクティビティの同定には遺伝子解析による類似度評価に加え、数値海洋流動モデルとラグランジュ粒子追跡を用いて、任意の2地点*i*と*j*の生物学的なリンクを客観的に評価する方法が用いられる⁴⁾⁵⁾⁶⁾。

小谷ら⁵⁾、内山ら⁶⁾は、後者の方法に基づき、JCOPE2-ROMS 海洋モデリングシステムによる3次元流速を用いたラグランジュ粒子追跡解析を行い、南西諸島・沖縄本島周辺海域における長・中距離のサンゴ卵・幼生輸送を評価した。その結果、沖縄本島周辺海域においては、閉鎖性海域で非常に強い粒子捕捉が生じることや、産卵場所の近傍においては確率的に短距離リンクが重要であることなどが示された。しかしながら、既往の研究ではコネクティビティの水平構造のみに焦点が当てられ、MCEsを含む複数の水深帯での3次元的なサンゴ輸送やコネクティビティについては全く手つかずであった。

そこで本研究では、沖縄本島北西部周辺リーフ海域を

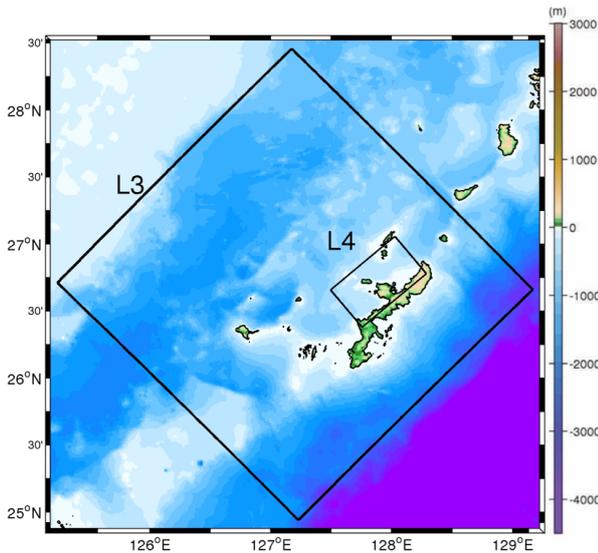


図-1 JCOPE2-ROMS ダウンスケールシステムによる4段階ネスト流動モデル領域。沖縄本島周辺海域の拡大図を示している。外側の黒枠はROMS-L3 (水平解像度 250m)、内側はROMS-L4 (同 50m) のモデル領域を表している。背景カラーは水深 (m) である。

対象として新たに開発した水平解像度 50 m の 4 段階ネスト海洋モデルを用いて、サンゴの産卵期間に適合させた約 3 ヶ月間の 3 次元流動シミュレーションと、サンゴ浮遊幼生に対するラグランジュ粒子追跡計算を実施する。通常の水平コネクティビティの同定に加えて、特に MCEs の形成に関係する近距離間での 3 次元輸送特性を定量的に評価することを主たる目的とする。具体的には、水深 2 m (浅海域) と水深 30 m (Mesophotic Zone, 以下 MPZ) それぞれの水深帯に約 750,000 個の中立粒子を放流して移流時間 31 日までの粒子追跡を行ない、隣接するリーフ海域間の水平コネクティビティを定量化する。さらに、流動の水深依存性に伴う水深帯別輸送特性、海洋表層での鉛直混合効果などに着目した 3 次元 Lagrange 輸送解析を行った結果を紹介する。

2. 研究方法

(1) 4 段階ネスト領域海洋モデル

本研究では、内山ら⁹⁾の ROMS-L3 モデルに対してもう一段階のネスティングを行い、水平解像度 50m、鉛直 32 層の ROMS-L4 モデルを構築し、2013 年の 4 月 20 日から 7 月 20 日までの流動再解析を行なった (計算領域は図-1、計算条件は表-1 を参照)。L4 モデルの初期条件および側方境界条件は L3 モデルの 2 時間平均値出力を時空間的に線形内挿して与えた。その他の計算条件は L3 モデルを踏襲している。

表-1 ROMS-L4 モデル計算条件

計算期間	2013 年 4 月 20 日~7 月 20 日
格子数	1376×800
水平解像度	50m
鉛直解像度	32 層
時間ステップ	1.5 (sec)
風応力	気象庁 GPV-MSM (1 時間平均値)
海面フラックス	COADS (月平均気候値)
海表面水温、塩分	JCOPE2 (20 日平均値)
地形	SRTM30_PLUS + J-EGG500
境界条件	ROMS-L3 (2 時間平均値)

(2) ラグランジュ粒子追跡モデル

ROMS-L4 モデルの 3 次元流速 2 時間平均出力値を用いて、ラグランジュ中立粒子追跡計算をオフラインで行なった。この追跡モデルは小谷ら⁴⁾、内山ら⁹⁾によって南西諸島および沖縄周辺の海域に対して用いられた実績があり、粒子の位置で時空間線形内挿された Euler 流速を用いて 3 次元的な移流効果のみを考慮する。本研究では、挙動モデルの導入による不確実性を極力排除するため、粒子の自発的な挙動やランダムウォークなどは考慮していない。粒子の放流は、浅海域のサンゴの産卵を想定した水深 2m からと、MCEs の産卵を想定した水深 30m からの 2 パターン行なった。粒子の放出源 (ソースパッチ) は半径 500m の円とし、水深 2m から放流する場合には 57 個、水深 30m から放流する場合には 54 個のパッチをそれぞれの等深線周辺に配置した (図-2)。各パッチ内には約 500 個の粒子を等間隔で配置し、サンゴの産卵期間に概ね対応させて、2013 年の 5 月 20 日から 1 ヶ月間にわたって 1 日 1 回放流し続けた。また、エリア間のコネクティビティを同定するために、ソースパッチを 6 エリア (2m 放流) と 5 エリア (30m 放流) に分類した。粒子の追跡は、移流時間が最大 31 日となるか、または粒子が計算領域外に出るか、陸地に漂着するまで行った。

(3) コネクティビティ

コネクティビティは、移流時間ごとの粒子の平面位置ベクトルに関する確率密度関数 (Lagrangian PDF) を用いて、ソースパッチ x_i からシンクパッチ x_j へ至る結合確率として次式のように定義される。

$$C_{ij}(\tau) = f_x(\xi = x_i; \tau, \mathbf{a} = x_j)(\pi R^2) \quad (1)$$

\mathbf{a} は粒子の初期位置、 τ は移流時間、 f_x は空間フィルター操作後の Lagrangian PDF、 ξ は粒子位置の標本空間関数、 R はパッチ半径である。本研究ではパッチごとに定義される C_{ij} をエリアで総和を取ってエリアごとのコネクティビティを求め、コネクティビティマトリクスの形

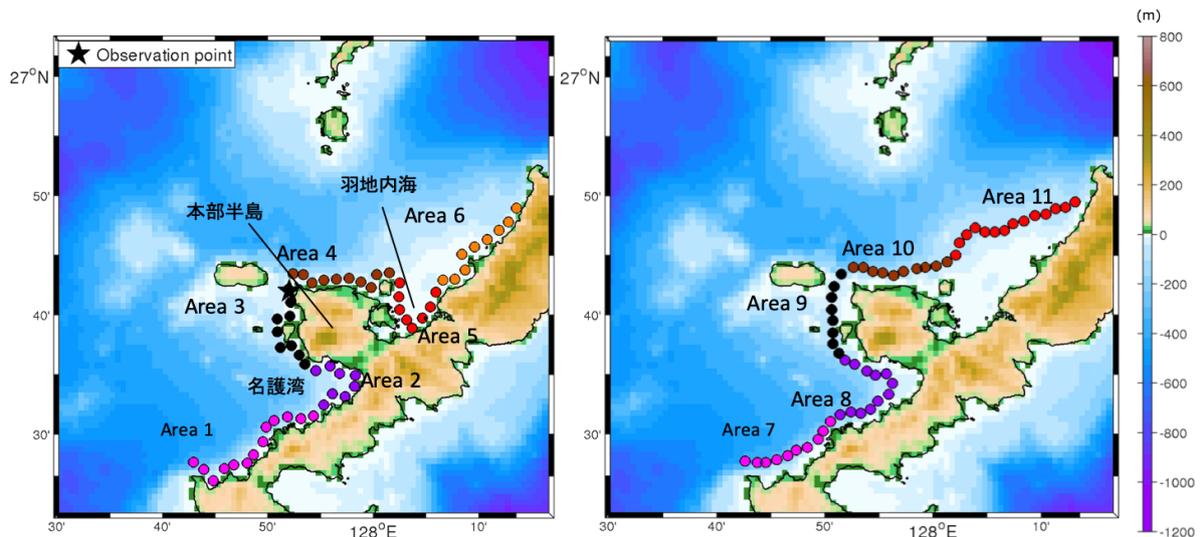


図-2 (左) 沖縄本島北西部海域 (L4 領域および周辺域を表示) における水深 2m (浅海域) から粒子を放流する場合のソースパッチの位置. 複数のパッチを海域ごとにまとめて Area 1~6 に分類している. 黒星印は図-3 に用いる国頭郡本部地先地点の位置 (北緯 26.7 度, 東経 127.867 度). (右) 同海域における水深 30 m (MPZ) から粒子を放流する場合のソースパッチの位置. 左図と同様に Area 7~11 に分類している. いずれも背景カラーは水深 (m).

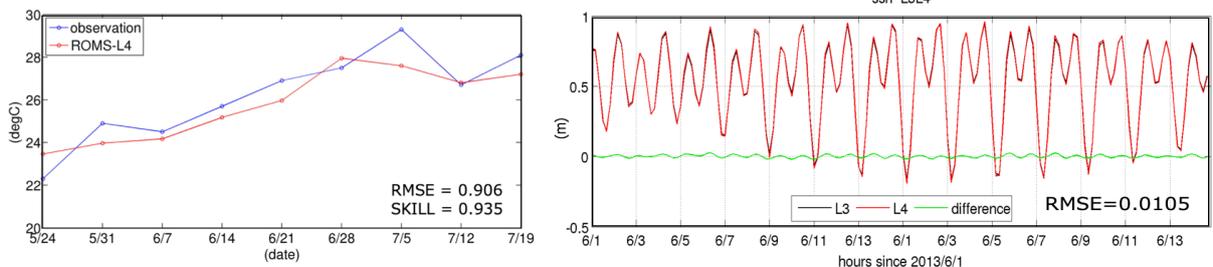


図-3 (左) 国頭郡本部地先水深 20 m 地点 (図-2 左星印参照) における亜表層水温時系列の比較. 青: 第 11 管区海上保安部による実測値, 赤: ROMS-L4 モデルによる計算結果. (右) 同地点における ROMS-L3 モデルと ROMS-L4 モデルによる水位の計算値の比較. 黒: L3 モデル, 赤: L4 モデル, 緑: 両モデルの差.

で表現する. 詳細については既報^{4),5),6)}を参照されたい.

3. モデルの再現性

親領域モデルの ROMS-L2, L3 モデルについては, 人工衛星による海面高度データ・表層地衡流速, 気象庁 PN ライン密度データ, 潮位計データによる水位変動, 水温の観測データなどとの比較から高い再現性が確認されている^{5),6)}. ここでは新たに開発した ROMS-L4 モデルについて, 国頭郡本部地先 (図-2 左) における水温と潮位の精度を確認する. 水温観測データは第 11 管区海上保安部による水深約 20 m における水温を用い, L4 領域中に駿潮所が存在しないため, 潮位に関しては再現精度が保証されている L3 モデル潮位と比較した. 水温の観測値は観測データが少ないものの, いずれも L4 モデルは観測値および L3 モデル計算値と良好に一致しており (図-3), L4 モデルの再現精度およびダウンスケーリング精度の両者が良好であることが確認された.

4. 粒子追跡計算結果

(1) エリア間水平コネクティビティ

水深 2 m (浅海) と 30 m (MPZ) から放流した場合のエリア間の水平輸送によるコネクティビティマトリクス C_{ij} を移流時間 7, 14, 21, 31 日後について求めた (図-4). 例えば, 水深 2 m から粒子を放流した場合, 移流時間 7 日で横軸 No.4, 縦軸 No.3 の C_{ij} が 10^{-3} (黄色系) であれば, エリア 4 から放出された粒子が 7 日後にエリア 3 へ到達する確率が 10^{-3} であることを意味する. つまり, 統計的にエリア 4 から放流される粒子 1,000 個のうち 1 個がエリア 3 へと輸送されることになる.

図-4 から, 放流直後は傾き 45 度の直線付近で C_{ij} が高く, 放流域近傍に多くの粒子が滞留しているものの, 移流時間の経過に伴って徐々に他のエリアへ分散する傾向が見られる. その中でもエリア 2 やエリア 8 (いずれも名護湾), エリア 5 (羽地内海), あるいはエリア 3 (名護湾北部) は, 他のエリアに比べて地形的に閉鎖性が強く (図-2), 粒子の残留率が高い傾向にある. また, 計算領

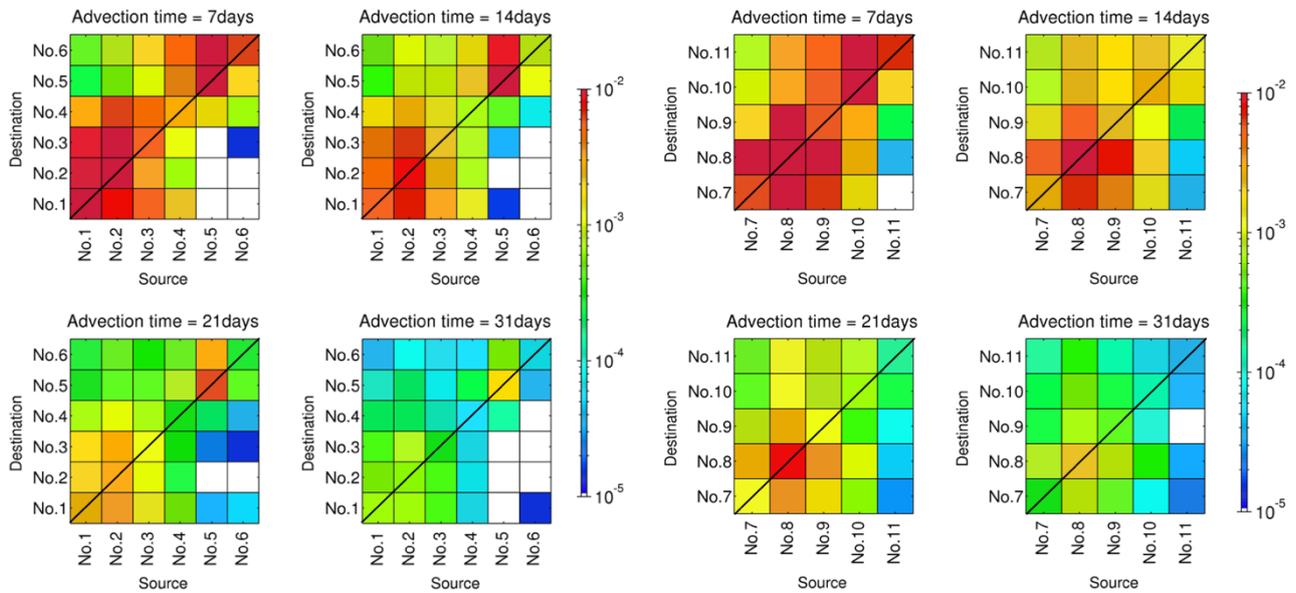


図-4 移流時間 7, 14, 21, 31 日における水平コネクティビティマトリクス C_{ij} , 横軸はソースエリア, 縦軸はシンクエリアを示している. 左図は水深 2m から, 右図は水深 30m から粒子を放流したケースの結果である.

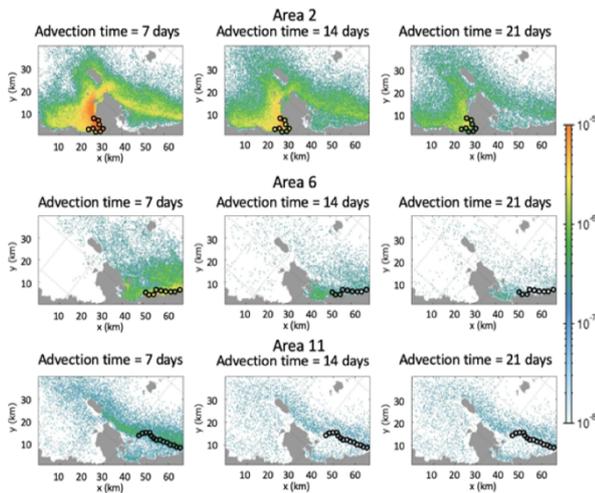


図-5 上から順にエリア 2, 6 (水深 2m), 11 (30m) から放流された中軌粒子の Lagrangian PDF の時間発展. 図中の丸印はソースパッチ, 左から順に移流時間 7, 14, 21 日後の値を示す.

域の中央部付近で北西方向に突き出た地形 (本部半島) を中心として, コネクティビティの出現傾向が大きく変化している. 本部半島の南西部側 (図では左側) のエリア 1~3 と, 北東部側 (右側) のエリア 5, 6 にそれぞれ C_{ij} 値のピークが形成されている. これは本部半島を超える粒子の輸送が統計的に少ないことに対応する. さらに, エリア 5, 6 をソースにもつ粒子は移流時間 31 日経過後も他のエリアへの流入頻度が低く, 北東から南西方向への粒子輸送はかなり少ないことが示されている. しかしながら, 水深 30m (MPZ) から放流した場合のほうが浅海放流の場合よりも本部半島北西部 (右側) への C_{ij} 値が高く, 水深帯によって本部半島周辺の粒子輸送とコネクティビティ特性が大きく異なることが示唆される.

(2) Lagrangian PDF 水平分布の時間変化

図-5 に, エリア 2 および 6 (水深 2m), エリア 11 (水深 30m) をソースとする粒子の Lagrangian PDF 分布の経時変化を示す. 名護湾に対応するエリア 2 から放流した場合, 移流時間 7 日経過後では名護湾内に多くの粒子が残留し, それらが時間の経過とともに東西両方向の他エリアへ分散していく. 本部半島北東部 (図では右側) のエリア 6 (水深 2m) とエリア 11 (水深 30m) から放流した結果を比較すると, エリア 6 (浅海) から放流した場合は粒子の大多数は本部半島を超えずにさらに北側 (右側) の領域外へと輸送されるが, エリア 11 (MPZ) から放流した場合は領域外への輸送も多いものの, 少なからぬ粒子が本部半島を超えて南西 (図の左側) へと輸送されている. その結果, 水深 2m から放流した場合よりも領域内に残留する粒子の割合が増加している.

(3) Lagrangian PDF 鉛直分布の時間変化

粒子の鉛直輸送過程を考察するため, 検査領域 (Area A) を設定し検査領域内に滞留する粒子の Lagrangian PDF の鉛直分布の時間変化を移流時間 14 日まで求めた (図-6). 図中の黒実線は領域内で空間平均した 6 月平均混合層深さを, 点線はその標準偏差 ($\pm \sigma$) を表している.

水深 2m (浅海域) から粒子を放流した場合 (図-6a) は大部分が表層から 40m 前後までの水深帯に滞留している. 表層付近の Lagrangian PDF が 10^2 程度であるのに対し, 水深 40m 付近では 10^3 と, 表層よりも一桁小さい. 本海域におけるサンゴ産卵時期 (6 月) の混合層深さは 30m 前後であることから, 浅海放流された粒子の混合層以深への輸送は著しく制限されていることが分か

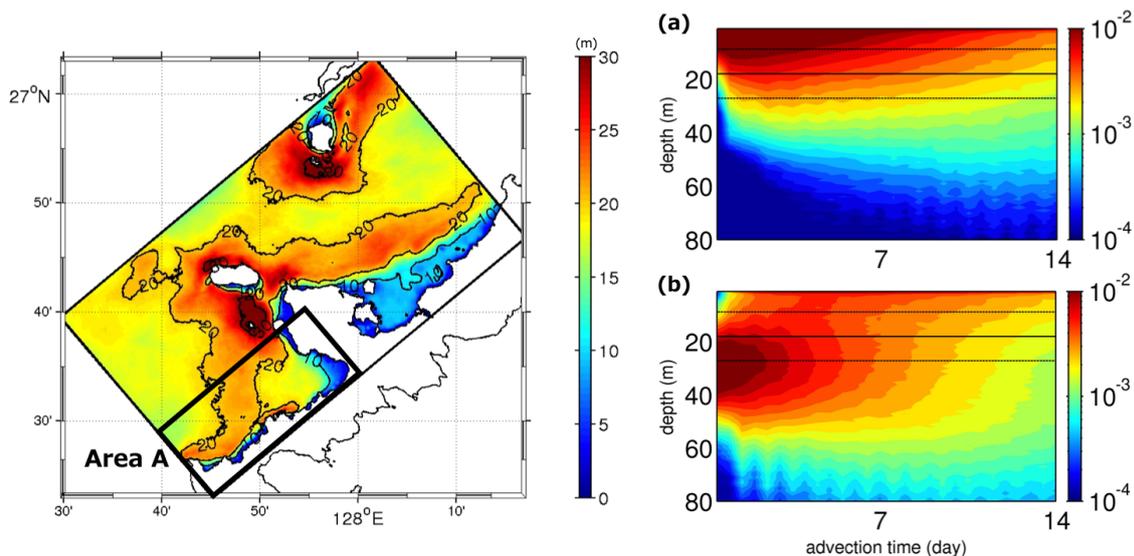


図-6 (左) 検査領域の範囲 (領域左下部の黒枠, Area A). カラーは6月平均の混合層深さ (m). (右) 左図で示した検査領域内で水平方向に平均した Lagrangian PDF 鉛直分布の時間変化. (a) 水深 2 m, (b) 水深 30 m から放流した場合の Lagrangian PDF, 黒実線: Area A で空間平均された 6 月平均混合層深さ, 点線: その標準偏差を示す.

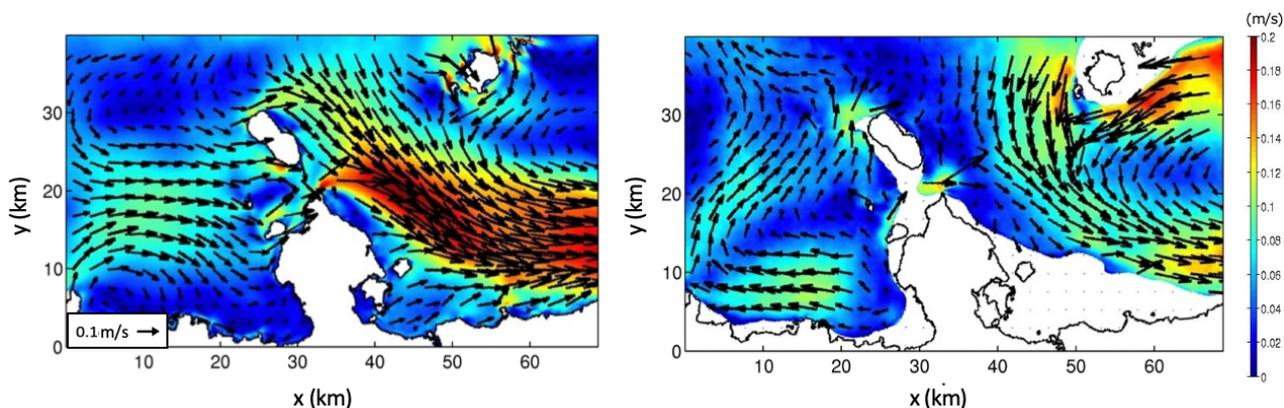


図-7 2013年6月の月平均流速分布. (左) 表層, (右) 水深40mでの水平流速ベクトルとその絶対値 (カラー, m/s).

る. そのため, 表層から放流される粒子は混合層内の海洋表層における水平流動の影響を強く受けることになる.

他方, 水深 30 m (MPZ) から粒子を放流した場合は (図-6b), Lagrangian PDF ピークが亜表層 (水深 30 m 前後) に出現し, 水深約 80 m まで粒子が到達する. ただし, その PDF は $10^{-3.3}$ 程度 (2000 個を放流したとき 1 個が到達する程度) で, それほど高いわけではない. また, 移流時間初期には上下方向へ均等に輸送されるが, 時間の経過とともに上方輸送の割合が増大し, 海表面近傍に浮上する粒子が多くなることがわかった. このとき, 混合層深さは 30 m 前後であるが, この水深は MPZ と浅海域の境界に概ね対応する. 本解析ではこの境界水深から粒子を放流したため, 有意な数の粒子が表層混合層内で強い鉛直混合作用を受けて上方輸送されたものと解釈される. 以上の結果から, 浅海域と MPZ 間でのサンゴ卵・幼生の交換 (3 次元コネクティビティ) は確実に生じ得ること, 混合層水深が 30 m 前後であることが原因となり, 浅海

から MPZ への下方輸送よりも, MPZ から浅海への上方輸送のほうがより顕著に生じることが明らかとなった.

5. 粒子の水平輸送と流速場との関係

4.(1), (2)で示したように, 粒子の放流水深を変えると水平輸送パターンも有意に変化する. そこで, 水深帯別粒子の水平輸送機構を考察するために, 表層および水深 40 m での月平均流速分布を図-7 に示す. 表層流速分布からは本部半島の右側 (北部) において右 (北) 方向へ流速 0.2 m/s 程度の強い流れが生じている. これは前述した粒子の卓越輸送方向と一致しており, エリア 6 (表層 2 m) から放流された粒子の多くは表層に滞留し, 表層流の影響を強く受けて輸送されたことが分かる. また, 本部半島左側 (南部) でも右 (北) 方向への流れが卓越していることは, エリア 2 から放流された粒子が平均的に

右(北)側へ輸送されたこと(図-5)と一致する。水深40mでの流速は表層よりも弱く、流動の空間パターンも異なる。エリア11(水深30m)から放流された粒子はエリア6(水深2m)から放流した粒子よりも右(北)向き平均輸送が緩和され、潮流などに伴う分散作用をより強く受けた結果として、一定数の粒子が本部半島左側へと輸送されたと考えられる。

6. おわりに

本研究では、JCOPE2-ROMS システムに基づく4段階高解像度海洋数値モデルを用いた Lagrange 中立粒子追跡により、沖縄本島北西海域におけるサンゴ卵・幼生の3次元ネットワーク構造について定量的な評価を行なった。特に、浅海サンゴの遺伝子プールとして期待される mesophotic coral 生態系への応用を意識して、放流水深を水深2m(浅海域)と水深30m(MPZ)とした2パターンでの3次元 Lagrange 粒子追跡を行なった。本研究では観測値等との直接比較によりモデルの再現性が良好であることを確認しており、この結果を用いた粒子追跡についても一定の精度が担保されていると判断された。

閉鎖度が高い海域から放流された粒子は、他の海域と比較して、移流時間経過後も放流域周辺に残留する傾向が見られたが、時間の経過とともに徐々に分散した。全体的には北(右)向き輸送が卓越するが、本部半島を通過する粒子の割合は低く、半島両側間のリンクは弱い。しかしながら、MPZ から放流した場合は、本部半島を超えて南側へと輸送される粒子の割合が増加し、計算領域内に残留する粒子の割合が増加した。これは主に、MPZ の深度帯で北東向きの流れが表層よりも弱いことが原因であった。粒子の鉛直輸送解析の結果から、サンゴの産卵期間の混合層深さと、MPZ と浅海域との境界に当たる水深が同程度であることが本海域におけるサンゴ卵・幼生の鉛直輸送メカニズムに強く影響を及ぼすことが示唆された。つまり、浅海域から放流された粒子は概ね混合

層内にとどまり、表層流の影響を強く受ける一方で、MPZ から放流された粒子は混合層以深の影響を受けつつも、ある程度の上層輸送が生じ、表層に上浮する粒子が存在することがわかった。すなわち、MPZ と浅海域との間には有意なコネクティビティが存在しており、本研究の対象海域においては海水温上昇時に MPZ が浅海域のサンゴの避難場所として機能し得る可能性が示された。

なお、本研究では考慮されていない mesophotic coral の産卵形態や成長過程、また、沿岸部において物質輸送に大きく影響する可能性のある波の影響などとの関係については今後の課題であると考えている。

謝辞: 本研究は科学研究費(18H03798, 19H00782)の援助を受けた。

参考文献

- 1) Lesser, M. P., Slattery, M. & Leichter, J. J.: Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 375 (1-2), pp. 1-8, 2019.
- 2) Garavelli, L. *et al.*: Assessment of mesophotic coral ecosystem connectivity for proposed expansion of a marine sanctuary in the northwest Gulf of Mexico: larval dynamics. *Frontiers in Marine Science*, Vol. 5, 174, 2018.
- 3) Sinniger, F., Prasetya, R., Yorifuji, M., Bongaerts, P. & Harii, S.: Seriatopora diversity preserved in upper mesophotic coral ecosystems in Southern Japan. *Frontiers in Marine Science*, Vol. 4, 155, 2017.
- 4) 内山雄介, 小裕大地, 西井達也, 御手洗哲司: コネクティビティを用いた瀬戸内海全域における海洋生態系ネットワーク構造の解析. 土木学会論文集 B2(海岸工学), Vol. 70 (2), pp. I_1076-I_1080, 2014.
- 5) 小谷瑛千花, 内山雄介, 鹿島基彦, 上平雄基, 御手洗哲司: 琉球諸島周辺海域における生態系ネットワーク形成に対する黒潮の影響について. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), Vol. 73 (2), pp. I_1315-I_1320, 2017.
- 6) 内山雄介, 宮川 翼, 小谷瑛千花, 上平雄基: ラグランジュ粒子追跡による沖縄本島周辺海域における海洋生態系ネットワーク構造の高解像度数値解析. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), Vol. 74 (2), pp. I_1291-I_1296, 2018.

(Received March 17,2021)

(Accepted July 22,2021)

THREE-DIMENSIONAL CONNECTIVITY OF CORAL LARVAE IN REEF AREAS ON THE NORTHWEST COAST OF OKINAWA MAIN ISLAND, JAPAN

Kimika TAKEYASU, Yusuke UCHIYAMA, Xu ZHANG, Kosei MATSUSHITA, and Satoshi MITARAI

We developed a quadruple-nested downscaling oceanic circulation model coupled with a 3D Lagrangian particle tracking model for quantifying short-distance 3D transport of coral larvae in reef areas on the northwest coast of Okinawa main island, Japan. Lagrangian analysis of about 750,000 particles revealed that particles dispersed with time, although they were affected by some enclosed coastal area. Especially most of the particles released from the north side of Motobu Peninsula, located near the center of the model domain, were transported out of the area. The results of the vertical transport analysis showed us significant connectivity between the mesophotic zone (depth of 30 m or more) and shallow water areas.