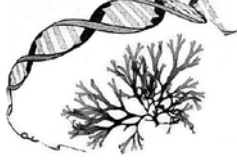


## 藻類学最前線



# 気候変動に伴う藻場群集の地理的分布変化

熊谷 直喜

### はじめに

現在進行する人為的気候変動は私たちの社会生活のみならず、陸域・海域の生物へも多大な影響を与えている (IPCC 2018)。さらに、気候変動が生態系の基盤を形成する生物群集に影響を与える場合には、その影響はさらに生態系に関連するあらゆる生物へと波及しうる。国内で全国的に進行している海藻藻場の衰退もまた気候変動影響を受けていると考えられ、海藻群集そのものの変化に始まり、藻場に生息する生物群集、および空間的な競争関係にあるサンゴ群集の変化へと影響が波及しうる (図 1a)。これらの気候変動影響に取り組むには、広範囲の空間・長期間の時間スケールで研究をする必要がある (Kerr *et al.* 2007)。生態学分野では、このような気候変動影響の対策を講じる社会的必要性が増大した等の背景を受け、2000 年代末頃から社会的活動のスケールと合致した地理的スケールの研究が盛んになった。気候変動影響を地理的スケールで明らかにするためには、まず過去から現在にかけての生物相の変遷を復元する必要がある。海藻相の変遷を復元するためには、年代毎の海藻標本や記載的な海藻相の記録が貴重な資料となる。日本では明治時代以降、全国的に海藻標本が採集され、また海藻相を記録した文献が数多く出版されているため、過去海藻相を復元し、現在の海藻相と比較するために活用することができる。筆者はこれら過去海藻相と現在の海藻調査の記録を多数収集・整備し、海水温や海流などの衛星観測データを用いつつ、近年発達している統計モデリングの手法を活用しながら、藻場群集の長期的変化や、藻場分布変化への気候変動影響の検証・駆動要因の推定・将来変化の予測を行っている。本稿では、海藻類と類似した生態的位置にある造礁サンゴとの比較や関連する生物群との相互作用、生態系機能の変化などの観点から、気候変動影響下の藻場群集の広域変化について紹介したい。

### 気候変動と生物分布の変化

地球の地質年代スケールの気候変動に伴い、生物は種分化を伴いながら生息可能な環境へと地理的分布を拡大・縮小させてきた。例えば、新生代始新世の終期 (約 3600 万年前) 以前の北太平洋は亜熱帯気候だったが、それ以降の寒冷化に伴い、海洋生物の大量絶滅と涼しい気候に適した新たな生物群の適応放散が生じた (Vermeij *et al.* 2019)。例えば、現生種の祖となる多様なコンブ類は約 3150 万年前 (2100 ~ 4300 万年前) に出現し、その後、鮮新世後期 (300 万年前) にかけて北太平洋から北半球の他地域や南半球へと分布を拡大したと考えられている (Starko *et al.* 2019)。この始新世から鮮新世末にかけての約 3000 万年間に生じた温度下降はこれほど大きな生物相の再編

成を引き起こしたが、人類が現状のペースで温室効果ガスを排出し続けた場合、現在から 2150 年頃にかけての約 130 年の間に、始新世から鮮新世末の間の温度変化と同程度の幅で温度が上昇すると予測される (Burke *et al.* 2018)。この人為的気候変動による温暖化は、生物がかつて経験してきた進化時間スケールと比較して明らかに速いため、地球上の生物相に大きな変化をもたらし始めている (Lewis & Maslin 2015)。

人為的気候変動の影響は、潮下帯以深の海洋生物のように、生息環境の周期的な温度変動が小さい生物ほど大きく生じ、気候変動に生理的に適応できない生物も多い (Pinsky *et al.* 2019)。人為的気候変動による温度変化に直接的に適応できない生物が生残するには、より生息に適した低温の地域へと地理的分布を移動する必要がある (Parmesan & Yohe 2003)。地理的分布の高緯度限界が拡大するには、生物個体が実際に新たな生息地へ移住する必要がある。このため、高緯度限界の拡大速度はその生物の移動分散能力と関係があり、魚類のほか浮遊期間の長い無脊椎動物では分布移動拡大が速いが、多くの海藻のように浮遊期間の短い海洋生物では分布拡大が遅い (Poloczanska *et al.* 2013)。一方で低緯度限界の分布縮小速度は低緯度限界付近における地域個体群の絶滅によって生じるため、その生物の環境適応能力だけでなく他生物との種間相互作用など多くの要因が関連する (Bates *et al.* 2014)。

### 気候変動に伴う海藻や関連する生物群集の広域変化

海藻の種毎の分布拡大は主に欧州西部と日本で確認されており、分布縮小は欧州西部、日本、オーストラリアで主に見られている (Vergés *et al.* 2014, Straub *et al.* 2016)。海藻の分布拡大速度の平均 (4.5 km/年; Straub *et al.* 2016) は海洋生物全体 (7.2 km/年; Poloczanska *et al.* 2013) の約 0.6 倍と遅い一方で、海藻の分布縮小速度の平均 (4.0 km/年; Straub *et al.* 2016) は海洋生物全体 (1.5 km/年; Poloczanska *et al.* 2013) の約 2.7 倍であり、海洋生物全体の傾向と比較すると海藻の分布は拡大に乏しく縮小が激しいことが分かる。分布低緯度限界付近では気候変動に遅れて地域個体群の崩壊が起こることが知られており (Kuussaari *et al.* 2009)、これを考慮すると海藻の分布は拡大よりも縮小の速さが上回る危険性もある。すなわち、現状のペースで海藻の分布変化が進行する場合、世界の海藻の分布範囲は縮小することがありうる。しかし、気候変動に伴うコンブ類のバイオマス変化についての全世界的な解析結果によると、低緯度域における減少は高緯度域における増加よりも少し多い程度であり、現在のところ全体量的には大幅な減少とはなっていないという (Krumhansl *et al.* 2016)。また熱帯におい

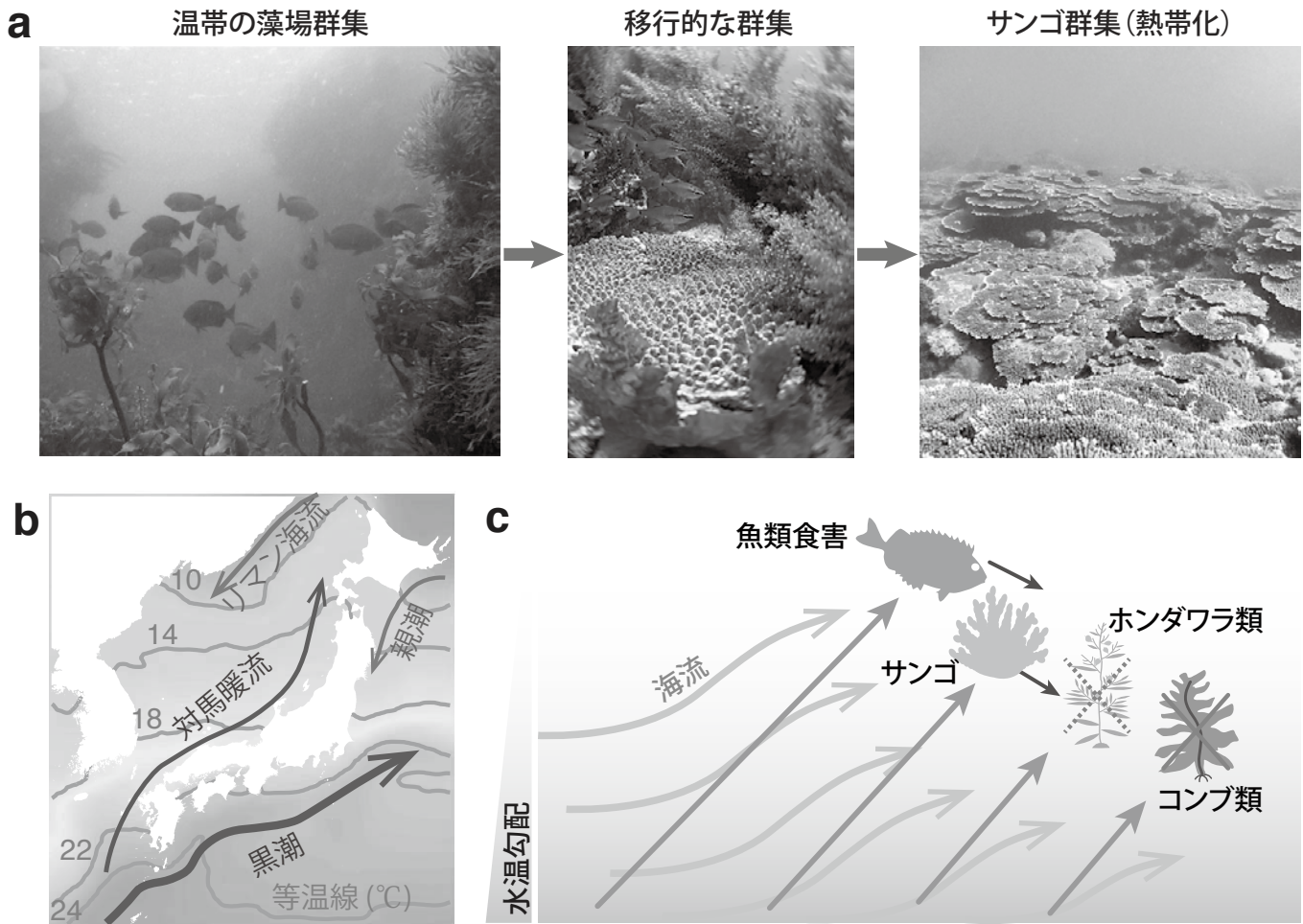


図1. 温帯性藻場群集がサンゴ群集へと熱帯化するプロセス, Kumagai *et al.* (2018a) の Fig. 1, Fig. S1 を改変. a: 国内温帯域の藻場群集 (左), 温帯性 (イソモク *Sargassum hemiphyllum* (Turner) C.Agardh)・暖海性 (ヒイラギモク *S. ilicifolium* (Turner) C.Agardh) のホンダワラ類, コンブ類 (アントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura), 造礁サンゴが混在する移行的な群集 (中), 造礁サンゴ主体に置き換わった群集 (右). b: 日本周辺の主要な海流と水温勾配, 海流が水温勾配の方向に対して斜めの方向に流れる. c: 水温勾配と海流輸送の下におけるコブ類, ホンダワラ類, 造礁サンゴ類, 魚類食害の分布変化の模式図. 浮遊期間が長いほど, 遊泳能力が高いほど海流を利用して移動しやすいため, 分布拡大速度が速い. この結果, 気候変動のもとで, 分布拡大速度が遅い海藻類は, 魚類による食害や造礁サンゴ類との空間競争によって分布範囲が衰退する.

でも, サンゴ群集が衰退する代わりに海藻が繁茂することが問題となっており (Done 1992), 気候変動に伴う海藻の変化は必ずしも高緯度域で増加, 低緯度域で減少するという単純な傾向とはなっていない.

日本国内においては海藻の分布拡大と縮小の両方が確認されているものの, 傾向としては分布縮小や衰退に大きく偏っている (桑原ら 2006, Kumagai *et al.* 2018a). 日本海藻藻場の衰退としては, 古くは伊豆半島における黒潮 (図 1b) 蛇行に伴う狭義の磯焼けが知られ (遠藤 1911), 北海道南西部沿岸においても 1950 年代頃から対馬暖流 (図 1b) の勢力増大に伴う磯焼けが認識されている (吾妻 1995). 現在に繋がる暖流域の藻場の衰退は, 魚類の食害などによって 1960~1970 年代の鹿児島県奄美群島以北で始まったようである (喜田・北村 1964, 瀬戸口ら 1981, 新村 1983, 香村ら 2009). その後, 藻場の衰退は 1990 年代の長崎県や高知県を経て九州・四国に広がり (桐

山 2009, Tanaka *et al.* 2012), 2010 年代にかけて九州北部 (桐山 2009, 日高ら 2016) や神奈川県三浦半島西岸 (櫻井・工藤 2014) へと拡大した. 一方で海藻の分布拡大については, アントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura の長崎県における 1990 年代前後の分布北上, 暖海性ホンダワラ類の長崎県から福岡県沖にかけての 1990~2010 年代の分布北上 (桐山 2009, 南里 2014), 土佐湾における 1990~2000 年代の分布北上 (Tanaka *et al.* 2012) などが知られるが, 分布の縮小や衰退と比べると確認数が少なくまた暖海性の種に偏っている (Kumagai *et al.* 2018a).

さらに, より全体的な傾向を調べるため, Kumagai *et al.* (2018a) は日本の温帯域に出現する主要なコブ類 8 種・ホンダワラ類 22 種について文献記録を収集・整備し, 統計モデリングを用いて種毎に分布の変化を推定した. 収集・整備した海藻の分布記録データベース (国内温帯域に出現するコブ類・

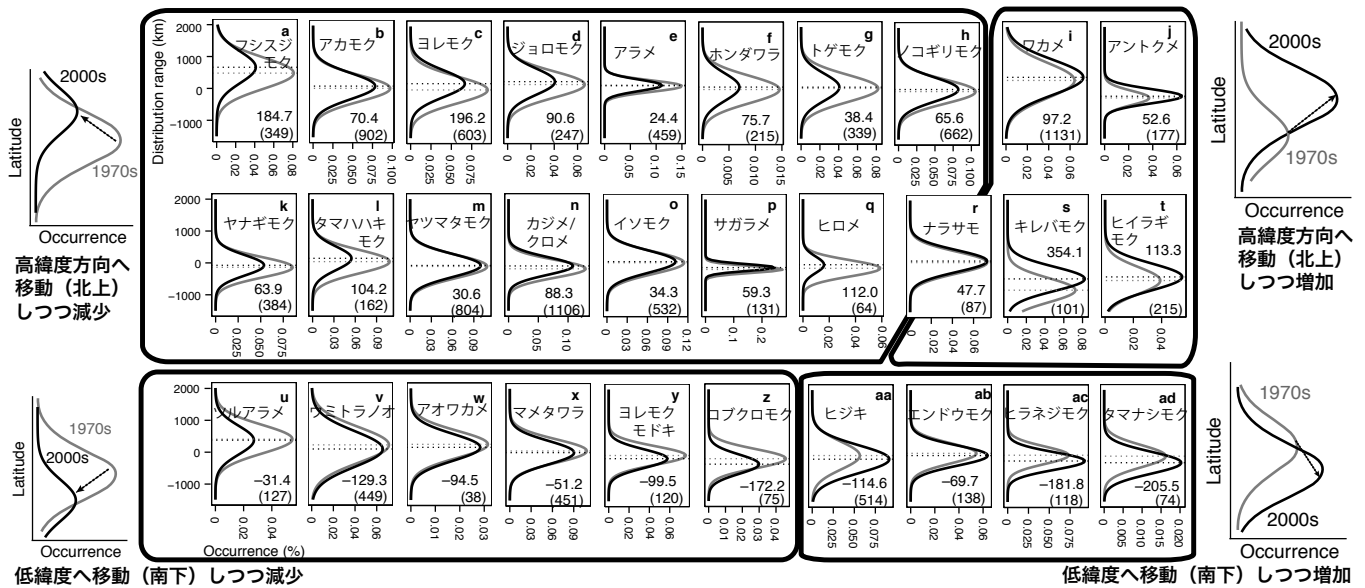


図2. 日本温帯域に出現する主要なコンブ類8種・ホンダワラ類22種についての1970年代から2000年代にかけての分布中心の推定値。16種が高緯度へ移動（北上）しつつ減少、4種が高緯度へ移動しつつ増加、6種が低緯度へ移動（南下）しつつ減少、4種が低緯度へ移動しつつ増加（注：分布中心の移動なので、高緯度限・低緯度限が移動しているとは限らない）。数値は分布の移動距離（km）、括弧内数値はモデル推定に用いた出現記録数を示す。Kumagai *et al.* (2018a)における分布中心の移動の解析から派生した推定結果であり、分布範囲を緯度・経度方向の2変数正規分布と見なし、その年代変化をベイズ推定している。推定された分布範囲の平均と標準偏差を用いて、海藻種毎に1970年代と2000年代について正規確率密度曲線を描いた。分布範囲の変化は距離単位（km）に変換しており、正規確率密度曲線から横軸へ降ろした2本の垂線（点線）の差が1970年代と2000年代の分布中心の距離差を表す。a：フシズジモク *Sargassum confusum* C.Agardh, b：アカモク *S. horneri* (Turner) C.Agardh, c：ヨレモク *S. siliquastrum* (Mertens ex Turner) C.Agardh, d：ジョロモク *Myagropsis myagroides* (Mertens ex Turner) Fensholt, e：アラメ *Eisenia bicyclis* (Kjellman) Setchell, f：ホンダワラ *S. fulvellum* (Turner) C.Agardh, g：トゲモク *S. micracanthum* (Kützting) Endlicher, h：ノコギリモク *S. macrocarpum* C.Agardh, i：ワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, j：アントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura, k：ヤナギモク *S. coreanum* J.Agardh, l：タマハハキモク *S. muticum* (Yendo) Fensholt, m：ヤツマタモク *S. patens* C.Agardh, n：カジメ/クロメ *Ec. cava* Kjellman / *Ec. kurome* Okamura, o：イソモク *S. hemiphylum* (Turner) C.Agardh, p：サガラメ *Ei. nipponica* H.Kawai, S.Akita, K.Hashimoto & T.Hanyuda, q：ヒロメ *U. undarioides* (Yendo) Okamura, r：ナラサモ *S. nigrifolium* Yendo, s：キレバモク *S. alternato-pinnatum* Yamada, t：ヒイラギモク *S. ilicifolium* (Turner) C.Agardh, u：ツルアラメ *Ec. stolonifera* Okamura, v：ウミトラノオ *S. thunbergii* (Mertens ex Roth) Kuntze, w：アオワカメ *U. peterseniana* (Kjellmann) Okamura, x：マメタワラ *S. piluliferum* (Turner) C.Agardh, y：ヨレモクモドキ *S. yamamotoi* Yoshida, z：コブクロモク *S. crispifolium* Yamada, aa：ヒジキ *S. fusiforme* (Harvey) Setchell, ab：エンドウモク *S. yendoi* Okamura & Yamada, ac：ヒラネジモク *S. okamurae* Yoshida & T.Konno, ad：タマナシモク *S. nipponicum* Yendo。注：カジメとクロメは形態・遺伝型の連続性が見られることから（田中ら2004）、本稿では両種を分離しなかった。また本稿の改定中に、クロメとツルアラメをカジメの亜種へと再編する発表がなされたが（Akita *et al.* 2020）、解析実施時の分類を踏襲した。

ホンダワラ類全86種、在・不在記録が各約2万件）についてはKumagai *et al.* (2016)がデータペーパーとして一般に公開している。また、種毎の地理的な分布変化についてはKumagai *et al.* (2018a)のFig. S2を参照してほしい。Kumagai *et al.* (2018a)の分布中心の推定をもとに、種毎の分布中心と出現頻度の変化を図2に図示した（分布推定方法の詳細は図2の説明文を参照）。分布中心の変化パターンは、16種が高緯度へ移動しつつ出現頻度が減少、6種が低緯度へ移動しつつ減少、4種が高緯度へ移動しつつ増加、4種が低緯度へ移動しつつ増加となった。さらに、温帯性種の大多数では高緯度限の分布拡大がほとんど見られない一方で、低緯度限付近では数多くの分布縮小が生じていた（Kumagai *et al.* 2018aのFigs. 2, S2）。すなわちこれは多くの種で出現頻度がとくに分布低緯度側で減少することによって、分布中心が高緯度方向に移動したことを示している。出現頻度が増大した8種は暖海性あるいは、潮間帯に生育する種であり、高温ストレスへの耐性が減少種と比べて高かったた

めと推察される。

気候変動に伴う分布変化について、海藻藻場と関連する生物群の状況は海藻のそれとは異なっている。造礁サンゴ類は海藻と同様に沿岸生態系の基盤を構築している生産者だが、主に暖海性種が九州から千葉県にかけての黒潮流域（図1b）、九州北部にかけての対馬暖流域（図1b）の外海に面した地域で広く生息域を拡大しており（Yamano *et al.* 2011）、また温帯性種も含めた造礁サンゴ類は全体として国内温帯域で増加傾向にある（Kumagai *et al.* 2018a）。ただし、世界的に見ると暖海性造礁サンゴ類の温帯域への進出例はオーストラリア東岸（Baird *et al.* 2012）、地中海（Serrano *et al.* 2012）、韓国（Denis *et al.* 2015）、そして日本に限られている。この原因として、日本のように亜熱帯から温帯域にかけて連続的に島嶼や浅海域が分布している海域が限定されていることが挙げられるだろう（Yamano *et al.* 2011, 図1b）。その一方で、サンゴ群集は世界中の熱帯域で気候変動による危機に瀕しており、世界全体としては大きく

衰退傾向にある (Bellwood *et al.* 2004)。このため、日本の温帯域などのように造礁サンゴが分布拡大している地域は、サンゴにとっての気候変動からの逃避地として有用と考えられている (Yamano *et al.* 2011, Beger *et al.* 2014)。

### 気候変動に伴う藻場群集と関連する生物群集の変化、そのメカニズム

Vergés *et al.* (2014) は、海藻藻場の分布衰退が顕著な温帯海域の特徴を世界規模で比較し、それらの海域へは流量の大きい強力な海流 (境界流) によって熱帯の暖かい海水が輸送されており、さらに熱帯の海水と共にもたらされる植食性魚類による食害が藻場の分布衰退の主要因であると結論づけている。温帯性藻場も従来よりウニなど無脊椎動物による植食圧を受けているが (Ling *et al.* 2015), 新たに植食性魚類による植食圧が加わることによって藻場の衰退が進行するという (Vergés *et al.* 2014, Zarco-Perello *et al.* 2019)。魚類の植食圧は一般に無脊椎動物の植食圧よりも大きく (Hay *et al.* 1983, Hughes 1994), また境界流によって輸送されやすいことから、魚類の植食圧が加わると海藻藻場の衰退が急速に進行しやすいと考えられる (Vergés *et al.* 2014)。フィリピンから日本にかけて流れる黒潮も世界の主要な境界流の1つであり (図 1b), 国内においても植食性魚類は各地で藻場を食害し衰退させてきた事実がある (藤田 2006)。しかしながら、植食性魚類の食害による藻場の衰退には未解明の問題が多く残る。例えば、国内の植食性魚類の代表格のアイゴ *Siganus fuscescens* (Houttuyn) やブダイ *Calotomus japonicus* (Valenciennes) などは古くから日本の温帯域に広く出現するが、これらの魚類による藻場食害が広域に拡大したのは 1990 年代以降であるようだ (桑原ら 2006, Kumagai *et al.* 2018a)。すなわち、植食性といわれる魚類の存在のみによって藻場が衰退するわけではなく、他に何らかの条件が必要かもしれない。例えば、これらの魚類の繁殖域では高い個体密度に比例して植食圧も高いと期待される。しかし、気候変動に伴ってその繁殖域が拡大したのか否かについては十分な記録がない (秋山ら 2009)。また、観察される植食性魚類の個体数に比して藻場への食害被害が大きいことも、食害の発生メカニズムの理解を困難にしている。これについては、アイゴ類が群れを形成すると摂食行動による海藻の脱落量が指数関数的に増大することも (個体数分の足し算ではなく、個体あたりの海藻脱落量自体も増大)、個体数の増加が藻場の衰退を急速に促進する原因かもしれない (野田 2006, Michael *et al.* 2013)。これに加えて、植食性魚類によって摂食された海藻は大量のデトリタスへと形を変え堆積・浮遊することが最近分かってきた (Zarco-Perello *et al.* 2019)。これらの有機的な堆積・浮遊物は浮泥を構成し (日比野・松本 2006)、海藻の光合成や初期成長を阻害することで磯焼けをいっそう進行させうる (水産庁 2015)。さらに、魚類の食性傾向が条件依存的に変化することによって、藻場の現存量を大きく変化する例も知られている。ツバメウオ属のアカククリ *Platax pinnatus* (Linnaeus) は通常は無脊椎動物食として知られるが、サンゴ礁域において藻場

が繁茂した時にのみ海藻を除去しサンゴ優占の群集へと回復させる役割をアカククリが担っていることが実験的に示されている (Bellwood *et al.* 2006)。国内の植食性魚類も植食性というよりは雑食性であり (藤田 2006), その雑食・植食傾向が餌条件によって変化することが示唆されている (柴田ら 2010, 野田ら 2019)。これらのような条件依存的な食性変化が関係する場合には、藻場の衰退のメカニズムはより複雑になりうるため、今後の研究の発展が望まれる。

ここまで気候の長期的な変動と植食圧の増大について論じてきたが、上述した黒潮蛇行による狭義の磯焼け (遠藤 1911) のように、短期的な気候変動もまた藻場の衰退の兆候として捉えることができるだろう。2013 年の夏には国内温帯域として過去最大規模の熱波が発生し、長崎県から鳥取県にかけての広範囲で海中林が枯死流出した (村瀬 2014, 日高ら 2016, 鳥取県農林水産部水産振興局水産課ら 2016, 吉田 2016, 長崎県 2018)。このような一時的な高水温塊の発生は海洋熱波 (Marine heat wave) と呼ばれ、大規模な海洋熱波によって沿岸生態系が大きな影響を受ける事例が世界各地で報告され始めている。藻場に関する最大規模のものはオーストラリア中～南部西岸において 2011 年に発生した熱波であり、単年の高水温により海中林の分布低緯度限界が一気に 100 km も後退した (Wernberg *et al.* 2016)。これに伴い、魚類や無脊椎動物相も変化し、増大した熱帯性魚類の植食圧によって海中林の回復が妨げられているという。すなわち、短期的気候変動による藻場衰退の一連のプロセスは次のように整理できるだろう。まず、短期的な極端高水温によって大型海藻が枯死流出することで藻場のサイズが縮小し、次に残存する海藻藻場が魚類に食害されることで衰退が急激に進行、最後に残存するウニ類が摂食圧を与え続けることによって磯焼け状態が持続すると見せる。

海洋熱波による生態系影響として知られる他の有名な例は、サンゴに共生する褐虫藻が高温ストレスにより減少してサンゴの骨格の白色が露出して見えるようになる現象である (Brown *et al.* 2002)。その視覚的な変化からサンゴの“白化” (“Coral bleaching”) と呼ばれている。サンゴの白化は海中林の枯死流失同様に夏期を中心として発生し、積算過剰温度ストレスを示す簡便な指標 (Degree Heating Weeks : DHW ; Liu *et al.* 2003) も開発されている。またアメリカ海洋大気局 NOAA が 5 km メッシュ毎の DHW データを提供している ([https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index\\_5km\\_dhw.php](https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index_5km_dhw.php))。NOAA のサイトではリアルタイムの数値だけでなく、過去に遡って DHW や異常水温など複数の項目について視覚的に見ることができるので、海中林の枯死流出の原因を探る上でも有用であろう。また、大規模な海中林の枯死流出は多くの観察者にとって気づきやすい現象であるため、市民参加型調査の対象としても適している。国内のサンゴ白化については web ベースの市民参加型調査である「日本全国みんなで作るサンゴマップ」 (<https://www.sangomap.jp>) が観察記録を収集・公開しており、Kumagai *et al.* (2018b) はその観察記録を活用したサンゴ白化確率推定モデルを構築し成果を還元している。

## 統計学的解析による気候変動に伴う藻場群集と関連する生物群集の変化メカニズムの解明

藻場の衰退に関連する事象として、水温上昇、魚類の植食圧、造礁サンゴ類の進出など、個々の要因が明らかにされ、これらは熱帯から温帯への海流輸送に起因するだろうと考えられてきたが (Yamano *et al.* 2011, Vergés *et al.* 2014), それは各事象が共に起こったという経験則的な説明に過ぎなかった。そこで Kumagai *et al.* (2018a) は、気候変動影響下において海流輸送の効果が藻場の衰退やサンゴ群集など他生態系への変化をもたらす、ということを定量的解析によって示した。この論文では、まず主に 1950 ~ 2010 年代の海藻 (前述のコンブ類 8 種、ホンダワラ類 22 種)、造礁サンゴ (12 種)、魚類食害 (植食性魚類 3 種: 分布ではなく食害記録を利用) の記録を収集・整備し、特定した分布範囲の高緯度限界・低緯度限界の年代変化を捉えた。高緯度限界・低緯度限界は半島や島毎に存在する場合があるので、種毎に複数の高緯度限界・低緯度限界を許容した。また年代毎の全分布記録をもとに、地域毎のデータ数バイアスを調整した上で、分布範囲を緯度・経度方向の 2 変量正規分布と見なした分布範囲の中心、および分布中心の移動速度を推定した (図 2)。次に、各年代における海水温の地理的データを整備し、年間の最低~最高温度まで複数段階の温度指標を作成した。一般的な分布変化のモデリングにおいては、分布低緯度限界は年最高温度で決まり高緯度限界は年最低温度で決まる、という単純な仮定を置くことが多い。しかし、海藻の場合は生活史サイクルに関連して特定の季節の温度が重要な場合がありうるが (Beardall *et al.* 1998, 馬場 2014 など)、生息条件に関わる温度指標が既知の種は限られているため、この研究では候補となる温度指標を総当たりで比較し、分布変化を説明する上で各指標が適している確率を統計学的に推定した (Kumagai *et al.* 2018a の Table S3)。

次に、推定された最適水温指標を用い、水温の気候変化速度 (Climate velocity trajectory model; Burrows *et al.* 2014) を算出した。Burrows *et al.* (2014) 以前の気候変化速度のモデルは水温や水質などの変化のみに基づいて構築されていたが、海洋生物の分布変化をモデル化する上では海流輸送の効果は無視できない (Gaylord & Gaines 2000)。Kumagai *et al.* (2018a) は Burrows *et al.* (2014) のモデルを発展させ、スカラー量 (方向を持たない) である水温の変化およびベクター量 (方向を持つ) である海流輸送・障壁の効果を合成することに初めて成功した。このモデルではさらに海流の効果を含めない場合 (0) から含める場合 (1) まで連続的に変化させ、この海流の効果が 0 から 1 の範囲のどれくらいの大きさとなった時に海藻、造礁サンゴ類、魚類食害の分布変化速度の説明力が最も高くなるかを推定した。一連の解析は、データ全体の推定誤差を最小化するため、統合的な階層ベイズモデルによって一括同時に推定計算を行った。このモデルは、海流輸送のようなプロセスを理論的に表現しようとするメカニスティックなモデルを、観察データをよりよく説明できるモデルを求める統計モデルへと統合させるという、ひとつの試みでもある。

推定計算の結果、分布高緯度限の拡大速度は気候変動影響に海流輸送の効果を組み込んだモデルを用いてよく再現できた (図 1c)。一方、分布低緯度限の縮小は生物の移動を伴わないため、海流輸送の効果は弱いという結果になった。また、海藻の分布の拡大は気候変化の速さに大きく後れを取るが、魚類食害の拡大は気候変化に追従することが分かった (図 1c)。さらに、構築したモデルを用いて海藻、造礁サンゴ類、魚類食害の分布変化速度の大小関係を推定し、海藻藻場から造礁サンゴ群集への潜在的な移行確率および移行プロセスを推定した。その結果、海藻藻場が造礁サンゴ群集へ置き換わる潜在的な確率は平均 58% となり、確率は九州や四国、紀伊半島など、実際にサンゴ群集が拡大している海域で高い値を示した。また、造礁サンゴ群集への移行プロセスとしては、海藻藻場内での造礁サンゴ類増加による直接的な空間競争の増大よりも、海藻藻場が魚類による食害を受けることで造礁サンゴ類が増加しやすくなる間接的な移行プロセスが大きく上回ることが分かった。一方で、海藻藻場から造礁サンゴ群集へ置き換わる確率は将来にかけて上昇する予測計算結果も得ており、造礁サンゴ類との直接競合による置き換わりも増えると予測される。

## 今後の展望

本稿では、広域的な海藻藻場の変化や関連するサンゴ群集などへの移行変化、それらの要因を植食圧や海流輸送の観点から議論した。すなわち、海藻藻場の保全策を講ずるには、気候変動それ自体のみならず、海流輸送に関する地域環境や関連する他生物との間の種間作用も考慮する必要がある。また、海藻藻場からサンゴ群集など他の生物群集主体の生態系に置き換わると、生態系機能・生態系サービスも変化することが予想される。しかし、サンゴなど他の生物群集に置き換わるよりもより深刻な変化は、海藻藻場が消失した後にウニ類が居座ることによって生態系機能がほぼ失われた状態で持続する現象が拡大することである。これらの将来起こりうる事態を詳細な海域毎について推定・予測する研究は発展の途上にある。

将来の生物分布を予測する方法論としては、現在の生息範囲とその温度環境の関係性を統計学的に推定した「種分布推定モデル」(Species distribution modeling) へと将来の予測温度を適用するのが簡便で一般的である (Guisan *et al.* 2017)。しかし基本的な種分布推定モデルは、生物分布と環境との関係が平衡状態にあると仮定しており、また移動分散の制約を考慮できていない (Guisan *et al.* 2017)。その結果、生物の分布変化速度が多様であることを表現できず、気候帯の高緯度への移動と共に全ての種の分布が気候と同じ速さで移動する、という非現実的な予測が数多く行われている。これに対し、気候変動に伴う分布の移動自体のプロセスを再現しようとするモデル群も存在し、その代表例が本稿でも紹介した Climate velocity モデルである (Brito-Morales *et al.* 2018)。しかしこちらのモデルは逆に詳細な地域毎についての推定・予測の再現性については種分布推定モデルに劣る。今後はこれらのモデルを統合しつつ将来の分布推定・予測を進めていく必要があるだろう。また、海

藻の生息可能温度は一定とは限らず、高温適応や植食者など他生物との関連によっても変化するかもしれない。このため、再現性の高い分布推定・将来予測モデルを開発するには、年代の経過と共にモデル構築に用いる海藻の生息記録データを追加更新し続ける必要がある。昨今、このような地道な現地調査を継続するための研究環境は制約されがちだが、そのような現場の研究のための研究環境が維持されることは、将来の藻場分布推定・予測をする上でも引き続き必要な条件である。

広域的な藻場の変化などの、気候変動に関連した生態系変化を抑制（気候変動緩和策）するためには、産業革命以前と比較して温度上昇を1.5℃以内に留める必要がある（IPCC 2018）。しかし、これを達成できたとしても温度が減少に転じるのは今世紀半ば以降と予測される。現在の国内の藻場衰退の速さを考えれば、今世紀半ば以降に効果が現れるのでは遅すぎる。すなわち、将来的にも藻場を保全するには、温度上昇の抑制以外の気候変動適応策を並行して実施していく必要がある。そのためには、既に水産庁（2015）や長崎県（2018）などが網羅的にまとめた磯焼け対策技術をさらに強く推進する必要があるだろう。最後に本稿としては、他生態系や海外の事例について補足したい。海藻藻場と同様に気候変動影響を受けている生物群集については、育種選抜やゲノム編集による遺伝的適応の促進（Assisted evolution；van Oppen *et al.* 2015）、より涼しい地域への移植（Assisted migration；Beger *et al.* 2014）によって人為的に高温への適応を補助する試みが提唱・実施されている。海藻についても遺伝的多様性と個体群の維持機能との関連が議論されており（秋田 2018）、これらの人為的な適応能力の向上は有効かもしれない。また、熱帯サンゴ礁域において、植食性魚類はタンパク源として活用されているが、植食性魚類の獲りすぎが藻類の増加を引き起こし、藻類の繁茂によるサンゴ群集の衰退が問題となっている（Bellwood *et al.* 2004）。国内の多くの地域では植食性魚類は食用に利用されてこなかったが、藻場食害対策のための食用利用の試みは始められている（坂本 2002, 水産庁 2015）。今後、植食性魚類を熱帯域の例と同じくらい積極的に食用利用できれば、魚類食害による藻場の衰退は食い止められるかもしれない。将来的に国内の藻場を保全していくためには、以上のような技術・対策の普及・開発を組み合わせつつ、新たな習慣・価値観を受け入れる社会的な意識の変革も必要だろう。

## 謝辞

本稿の取りまとめに際しまして、神戸大学の羽生田岳昭助教と横浜国立大学の仲田崇志博士に有益なご助言をいただきました。本稿で紹介した研究成果は、文科省創生・統合プロジェクト、環境省推進費 S9・S15 プロジェクト、JSPS 科研費 19H04322、および国立環境研究所の気候変動適応研究プログラムによるものです。プロジェクトの共同研究者の方々に感謝申し上げます。また、本稿で紹介した藻場長期変化研究の基盤となった数々の文献の著者の方々、現地調査に貢献された方々に心より感謝申し上げます。

## 引用文献

- 吾妻行雄 1995. 北海道日本海南西部沿岸の磯焼け. 北水誌だより 31: 3–9.
- 秋田晋吾 2018. 藻場の遺伝的多様性研究：現状と今後の展望. 藻類 66: 165–168.
- Akita, S., Hashimoto, K., Hanyuda, T. & Kawai, H. 2020. Molecular phylogeny and biogeography of *Ecklonia* spp. (Laminariales, Phaeophyceae) in Japan revealed taxonomic revision of *E. kurome* and *E. stolonifera*. Phycologia, DOI: 10.1080/00318884.2020.1756123.
- 秋山清二・長沼美和子・片山知史 2009. 千葉県館山湾におけるアイゴの生活年周期. 水産工学 46: 107–115.
- 馬場将輔 2014. 新潟県産ホンダワラ類 5 種の成長と生残に及ぼす温度の影響. 海生研報 19: 53–61.
- Baird, A. H., Sommer, B. & Madin, J. S. 2012. Pole-ward range expansion of *Acropora* spp. along the east coast of Australia. Coral Reefs 31: 1063.
- Bates, A. E., Pecl, G. T., Frusher, S. *et al.* 2014. Defining and observing stages of climate-mediated range shifts in marine systems. Glob. Environ. Change 26: 27–38.
- Beardall, J., Beer, S. & Raven, J. A. 1998. Biodiversity of marine plants in an era of climate change: Some predictions based on physiological performance. Bot. Mar. 41: 113–123.
- Beger, M., Sommer, B., Harrison, P. L., Smith, S. D. A. & Pandolfi, J. M. 2014. Conserving potential coral reef refuges at high latitudes. Divers. Distrib. 20: 245–257.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. Nature 429: 827–833.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P. & Hoey, A. S. 2006. Sleeping functional group drives coral-reef recovery. Curr. Biol. 16: 2434–2439.
- Brito-Morales, I., García Molinos, J., Schoeman, D. S. *et al.* 2018. Climate velocity can inform conservation in a warming world. Trends Ecol. Evol. 33: 441–457.
- Brown, B., Dunne, R., Goodson, M. & Douglas, A. 2002. Experience shapes the susceptibility of a reef coral to bleaching. Coral Reefs 21: 119–126.
- Burke, K. D., Williams, J. W., Chandler, M. A., Haywood, A. M., Lunt, D. J. & Otto-Bliesner, B. L. 2018. Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 115: 13288–13293.
- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B. *et al.* 2014. Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. Nature 507: 492–495.
- Denis, V., Deulofeu, L. R., Loubeyres, M. *et al.* 2015. Recruitment of the subtropical coral *Alveopora japonica* in the temperate waters of Jeju Island, South Korea. Bull. Mar. Sci. 91: 85–96.
- Done, T. J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. Hydrobiologia 247: 121–132.
- 藤田大介 2006. 植食性魚類は海藻・藻場とどのように関わってきたか. 水産工学 43: 53–58.
- Gaylord, B. & Gaines, S. D. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. Am. Nat. 155: 769–789.
- Guisan, A., Thuiller, W. & Zimmermann, E. 2017. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hay, M. E., Colburn, T. & Downling, D. 1983. Spatial and temporal patterns in herbivory on a Caribbean fringing reef: the effects on plant distribution. Oecologia 58: 299–308.
- 日比野忠史・松本英雄 2006. 広島湾に分布する浮泥の特性と季節的な性状変化. 土木学会論文集 B 62: 348–359.
- 日高研人・森慎也・梨木大輔・後川龍男・内藤剛 2016. 筑前海における藻場の現状および藻場造成に関する研究. 福岡水産海洋技術センター事業報告 26: 47–55.
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science 265: 1547–1551.

- IPCC 2018. Global warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 °C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty. Geneva, Switzerland, World Meteorological Organization.
- 香村眞徳・寺田竜太・吉田稔・長井隆 2009. 大隅諸島(屋久島・種子島)及び奄美大島における海藻類調査報告書. WWF ジャパン(編) 南西諸島生物多様性評価プロジェクトフィールド調査報告書. pp. 119–183. WWF ジャパン.
- Kerr, J. T., Kharouba, H. M. & Currie, D. J. 2007. Macroecological contribution to global change solutions. *Science* 316: 1581–1584.
- 喜田和四郎・北村秀策 1964. 奄美大島の海藻—海藻班調査報告一. 奄美大島海洋生物調査団(編) 奄美大島海洋生物調査報告書(第2回海洋生物調査). pp. 71–84. 鳥羽水族館研究室. 鳥羽.
- 桐山隆哉 2009. 長崎県沿岸の近年における大型褐藻群落の衰退減少に関する研究. 長崎県水産試験場研究報告 35: 15–78.
- Krumhansl, K. A., Okamoto, D. K., Rassweiler, A. *et al.* 2016. Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 113: 13785–13790.
- Kumagai, N. H., García Molinos, J., Yamano, H., Takao, S., Fujii, M. & Yamanaka, Y. 2018a. Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 115: 8890–8995.
- Kumagai, N. H., Yamano, H., Fujii, M. & Yamanaka, Y. 2016. Habitat-forming seaweeds in Japan (fucoids and temperate kelps). *Ecol. Res. (Data paper)* 31: 759.
- Kumagai, N. H., Yamano, H. & Sango-Map-Project, C. 2018b. High-resolution modeling of thermal thresholds and environmental influences on coral bleaching for local and regional reef management. *PeerJ* 6: e4382.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K. *et al.* 2009. Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24: 564–571.
- 桑原久実・綿貫啓・青田徹ら 2006. 文献から見た磯焼け対策研究の歩み. *日本水産工学会誌* 43: 81–87.
- Lewis, S. L. & Maslin, M. A. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519: 171–180.
- Ling, S. D., Scheibling R. E., Rassweiler, A. *et al.* 2015. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370: 20130269.
- Liu, G., Strong, A. E. & Skirving, W. J. 2003. Remote sensing of sea surface temperatures during 2002 barrier reef coral bleaching. *Eos, Transactions of the American Geophysical Union* 84: 137–141.
- Michael, P. J., Hyndes, G. A., Vanderklift, M. A. & Vergés, A. 2013. Identity and behaviour of herbivorous fish influence large-scale spatial patterns of macroalgal herbivory in a coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 482: 227–240.
- 村瀬 2014. 藻場が消えた?! ~ 2013年, 夏から秋にかけての山口県日本海沿岸の藻場の異変 ~. *豊かな海* 32: 67–70.
- 長崎県 2018. 長崎県における磯焼け対策ガイドライン(平成30年度改訂版). 長崎県水産部, 長崎県.
- 南里海児 2014. 藻場調査や磯焼け対策から思うこと. *豊かな海* 34: 42–45.
- 野田幹雄 2006. アイゴの採食行動の特徴. 藤田大介・野田幹雄・桑原秀俊(編) 海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—(磯焼け対策シリーズ1). pp. 114–125. 成山堂書店. 東京.
- 野田幹雄・江崎裕和・上地宏典 2019. 水槽実験によるアイゴ成魚の動物性飼料と大型褐藻類の採餌パターン. *水産大学校研究報告* 68: 55–64.
- Parnesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Pinsky, M., Eikeset, A. M., McCauley, D. J., Payne, J. L. & Sunday, J. M. 2019. Greater vulnerability to warming of marine versus terrestrial ectotherms. *Nature* 569: 108–111.
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J. *et al.* 2013. Global imprint of climate change on marine life. *Nat. Clim. Chang.* 3: 919–925.
- 櫻井繁・工藤孝浩 2014. 神奈川沿岸域におけるアイゴ未成魚の出現について. 神奈川県水産技術センター研究報告 7: 37–40.
- Serrano, E., Coma, R. & Ribes, M. 2012. A phase shift from macroalgal to coral dominance in the Mediterranean. *Coral Reefs* 31: 1199.
- 瀬戸口勇・九万田一巳・新村巖ら 1981. 鹿児島県沿岸海域の藻場・干潟分布調査. 西海区水産研究所(編) 沿岸海域藻場調査九州西岸海域藻場・干潟分布調査報告. pp. 243–327. 西海区水産研究所. 長崎.
- 柴田玲奈・片山知史・渡部諭史・荒川久幸 2010. アイゴ成魚に対する動物性飼料の重要性. *La mer* 48: 103–111.
- 新村巖 1983. 南日本における藻場造成技術と問題点. *水産の研究* 2: 67–71.
- Starko, S., Gomez, M. S., Darby, H. *et al.* 2019. A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem. *Mol. Phylogenet. Evol.* 136: 138–150.
- Straub, S. C., Thomsen, M. S. & Wernberg, T. 2016. The dynamic biogeography of the Anthropocene: the speed of recent range shifts in seaweeds. In: Hu, Z. M. & Fraser, C. (eds.) *Seaweed Phylogeography*. pp 63–93. Springer, Netherlands.
- 水産庁 2015. 改訂磯焼け対策ガイドライン. 水産庁. 東京.
- Tanaka, K., Taino, S., Haraguchi, H., Prendergast, G. & Hiraoka, M. 2012. Warming off southwestern Japan linked to distributional shifts of subtidal canopy-forming seaweeds. *Ecol. Evol.* 2: 2854–2865.
- 田中俊充・山内信・能登谷正浩・木村創・四ツ倉典滋 2004. 和歌山県沿岸に生育するカジメとクロメの形態的および遺伝的多様性について. *水産増殖* 55: 1–8.
- 鳥取県農林水産部水産振興局水産課・鳥取県栽培漁業センター・公益財団法人鳥取県栽培漁業協会 2016. 鳥取県藻場造成アクションプログラム II. 鳥取県. 鳥取.
- van Oppen, M. J. H., Oliver, J. K., Putnam, H. M. & Gates, R. D. 2015. Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112: 2307–2313.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E. *et al.* 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proc. R. Soc. B* 281: 20140846.
- Vermeij, G. J., Banker, R., Capece, L. R., Hernandez, E. S., Salley, S. O., Vriesman, V. P. & Wortham, B. E. 2019. The coastal North Pacific: origins and history of a dominant marine biota. *J. Biogeogr.* 46: 1–18.
- Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C. *et al.* 2016. Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science* 353: 169–172.
- Yamano, H., Sugihara, K. & Nomura, K. 2011. Rapid poleward range expansion of tropical reef corals in response to rising sea surface temperatures. *Geophys. Res. Lett.* 38: L04601.
- 遠藤吉三郎 1911. 海産植物学. 博文館. 東京.
- 吉田太輔 2016. 鳥根県沿岸における藻場の状況と磯焼けに関する聞き取り調査. *鳥根水技セ研報* 9: 37–42.
- 坂本達也 2002. 藻食性魚類の漁獲・利用の事例. *水産工学* 39: 37–40.
- Zarco-Perello, S., Langlois, T. J., Holmes, T., Vanderklift, M. A. & Wernberg, T. 2019. Overwintering tropical herbivores accelerate detritus production on temperate reefs. *Proc. R. Soc. B* 286: 20192046.