TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

天皇海山海域における冷水性サンゴ類の種組成と空間分布に関する研究

メタデータ	言語: jpn
	出版者:
	公開日: 2018-01-05
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 宮本, 麻衣
	メールアドレス:
	所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1483

# 博士学位論文

# 天皇海山海域における冷水性サンゴ類の 種組成と空間分布に関する研究

平成 29 年度

(2017年9月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用生命科学専攻

宮本麻衣

# 博士学位論文

# 天皇海山海域における冷水性サンゴ類の 種組成と空間分布に関する研究

平成 29 年度

(2017年9月)

東京海洋大学大学院 海洋科学技術研究科 応用生命科学専攻

宮本麻衣

# 天皇海山海域における冷水性サンゴ類の

# 種組成と空間分布に関する研究

# 目次

第1章.序論	1
1-1. 冷水性サンゴ類の生物学的特性	1
1-2. 冷水性サンゴ類と着底漁業の関係	4
1-3. 天皇海山海域における底魚漁業と冷水性サンゴ類	6
1-4. 本論文の目的と構成	7
第2章.天皇海山海域の底生生物相の把握	11
2-1. 緒言	11
2-2. 材料と方法	12
2-2-1. 底生生物標本収集	12
2-2-2. 標本分析	14
2-3. 結果	15
2-3-1. 同定された冷水性サンゴ類	15
2-3-2. 冷水性サンゴ類の鉛直分布	17
2-3-3. 底生生物の組成	18
2-4. 考察	19
第3章.底生生物の共出現性と群集特性の解明	34
3-1. 緒言	34
3-2. 材料と方法	34
3-2-1. 底生生物標本の採集と分類	34
3-2-2. 底生生物の共出現関係の分析	36
3-3. 結果	39

3-3-1. 底生生物の採集	39
3-3-2. 共出現性に基づく群集特性の解析	40
3-3-3. アソシエーションルールの抽出と評価	42
3-4. 考察	44
第4章. VME 指標種の空間分布推定手法の開発	57
4-1. 緒言	57
4-2. 材料と方法	60
4-2-1. 研究対象海域	60
4-2-2. 海底地形特性値の生成	61
4-2-3. 生物分布データ	65
4-2-4. ハビタットモデリング	66
4-3. 結果	69
4-3-1. グリッドセルサイズと海底地形特性値	69
4-3-2. ハビタットモデリング	71
4-4. 考察	73
4-4-1. 冷水性サンゴ類のハビタットモデル	73
4-4-2. 空間スケール, 地形特性およびハビタットモデル	75
第5章.総合考察	87
5-1. 研究成果の総括	87
5-2. 影響評価および空間管理への応用可能性	91
謝辞	98
引用文献	100

# 第1章. 序論

## 1-1. 冷水性サンゴ類の生物学的特性

冷水性サンゴ類は、沖縄やグレートバリアリーフなど熱帯・亜熱帯の浅海域に生息す る造礁サンゴ類とは異なり、その多くが水深 50 m 以深の大陸棚斜面や海山、海嶺な どに生息するが、その分布範囲や種組成などに関する科学的知見は限られていた (Freiwald et al. 2004)。しかし近年,深海における漁業活動や,鉱物・エネルギー資源 開発、さらにはそれらのために行われた音響機器や潜水艇を用いた調査によって、冷 水性サンゴ類が深海底に広く分布することが知られるようになった(Roberts et al. 2006, Rex and Etter 2010)。特にこの 20 年あまりの間, 冷水性サンゴ類の種記載や分布 に関する報告は飛躍的に増加しており、世界中で現在までに記録されている約 5,160 種類のサンゴ類のうち,実に 65%が 50 m 以深の海底から発見されている(Roberts et al. 2009a)。栄養取得の方法でもサンゴ礁を形成する造礁サンゴ類とは異なっている。 多くの造礁サンゴ類は褐虫藻と呼ばれる渦鞭毛藻類を体内に共生させ、この褐虫藻が 光合成を行うことで作り出される物質を主な栄養としている。しかしながら、冷水性 サンゴ類は褐虫藻を持たず、ポリプと呼ばれる個虫が触手を伸ばし、海中に漂う懸濁 物やプランクトンを捕捉して栄養を得ている。

冷水性サンゴ類は、ヒドロ虫綱(Hydrozoa)サンゴモドキ目(Stylasterina)と、冷水性サンゴ類の多くを含む花虫鋼(Anthozoa)、八放サンゴ亜綱(Octocorallia)と六放

サンゴ亜綱(Hexacorallia)という3つの分類群を含んでいる(Fig. 1-1)。このうち, 花虫鋼の2つの亜綱の大きな違いは触手の本数で、八放サンゴ亜綱は必ず8本である のに対して、六放サンゴ亜綱は6の倍数本の触手を持つ。八放サンゴ亜綱に分類され る主な冷水性サンゴ類には、一般に Seapen と呼ばれるウミエラ目(Pennatulacea)や ソフトコーラルと呼ばれるウミトサカ目 (Alcyonacea), Sea fan, Sea whip と呼ばれる 旧ヤギ目(Gorgonacea)(現在はウミトサカ目に含まれ、ヤギ類(gorgonians)と呼ば れる), ヤギ類のうち密で強固な骨軸を形成する宝石サンゴ類が含まれる。一方, 六放 サンゴ亜綱では、キチン質の骨軸が装飾品に用いられるクロサンゴを含むツノサンゴ 目(Antipatharia)と、硬い石灰質の骨格を持つイシサンゴ目(Scleractinia)、およびス ナギンチャク目 (Zoanthidea) のうち gold coral (Kulamanamana haumaeaae (Sinniger, Ocaña and Baco 2013)) 1種のみが冷水性サンゴ類に該当する。本研究においては、冷 水性サンゴ類のウミトサカ目に旧来の分類系統を適用し、ヤギ類(硬い軸を持つウミ トサカ目, すなわち石軸亜目 (Scleraxonia), 角軸亜目 (Holaxonia) および石灰軸亜目 (Calcaxonia)) はウミトサカ目 (ソフトコーラル, すなわちヤギ類を除くウミトサカ 目)とは分けて扱う。ヤギ類はウミトサカ目(ヤギ類を除く)と異なる成長様式を持 っており,後述するように,北太平洋漁業委員会(North Pacific Fisheries Commission; NPFC) およびその他多くの地域漁業管理委員会(Reginal Fisheries Management Organization; RFMO) においてそれぞれ個別に脆弱な海洋生態系 (Vulnerable Marine Ecosystem; VME)の指標種として扱われている。本論文の3章ではヤギ類とウミトサ

カ目(ヤギ類を除く)を別の指標種として妥当性を検討しており,論文全体としても 一貫性を保つため両者を区別した。また,冷水性サンゴ類に含まれるサンゴモドキ目 とウミエラ目は,天皇海山海域の底生生物相を分類学的に検討する2章ではそれぞれ 目として扱うが,指標性を検討する3章では天皇海山海域における現行の VME 指標 種と区別するため,サンゴモドキ目を通称であるヒドロサンゴ類,ウミエラ目をウミ エラ類と呼ぶ。

近年さまざまな海域で行われた調査によって、冷水性サンゴ類が深海においてサン ゴ礁のような群生を形成することが発見された (Lundsten et al. 2009, McClain et al. 2010, Mol et al. 2002, Morris et al. 2013, Reed et al. 2006, Roberts et al. 2006)。冷水性サンゴ類 が群生するところは、浅海のサンゴ礁と同様に、魚類など多くの他の生物が住処や産 卵・成育の場などに生息域として利用し、生物多様性の高い生態系を作り出すと言わ れている (Baillon et al. 2012, Roberts et al. 2006)。また地球化学的観点から、深海域に おいて炭酸塩生産を行い、構造物を形成する機能も注目されている (Baillon et al. 2012, Roberts et al. 2006)。冷水性サンゴ類は、前述のとおり共生褐虫藻を持たないため一般 に成長が遅い。また、寿命が長く、物理的攪乱によって破壊されやすく、一度破壊さ れると回復に時間がかかることから、VME の重要な構成要素であると考えられてい る。深海底にも人間活動の影響が拡大するにつれて、深海生態系の保全は世界的な懸 案事項となっている (Davies et al. 2007)。

3

# 1-2. 冷水性サンゴ類と着底漁業の関係

近年,漁業活動においても生態系へ配慮した管理が求められている(Linnane et al. 2000)。 深海漁業をめぐっては2000年頃から環境保護団体によって、漁獲過剰による深海漁業 資源の崩壊や, 着底漁業による海底生態系などの破壊を訴える環境キャンペーンが展 開された。特に着底トロール漁業については、オレンジラフィーHoplostethus atlanticus などの乱獲に端を発した底魚資源の保全や、 冷水性サンゴ類などが作る生態系の破壊 を森林の皆伐になぞらえて、保全を求める学術論文も相次いで発表された(Probert et al. 1997, Watling and Norse 1998, Clark 2001, Linnane et al. 2000, Hall-Spenser et al. 2002, Queiros et al. 2006)。公海着底トロール漁業のモラトリアム要求が提出されたことを受 け(Hilborn and Hilborn 2012), 2004 年および 2006 年の国連総会において, 公海域で 漁業操業を行う関係国は管理機関を設立し、漁業が底生生物、特に VME に及ぼす影 響の評価と管理を行うことを義務付ける決議がなされた(United Nations General Assembly [UNGA] 2007, 2010)。この国連決議に対応し, FAO (国連食糧農業機構)は, 漁場の持続的利用と底魚資源の保全, さらには VME に対する甚大な悪影響 (SAI: Significant Adverse Impacts)を防止するため、「公海深海漁業のための国際ガイドライ ン」を策定し、その中で VME を定義して、指標種を用いた VME の検出と SAI 評価 の指針を示した(Fisheries and Agriculture Organization of the United Nations [FAO] 2009)。 それによれば VME とは、人為的撹乱の影響を受けやすく、固有性あるいは希少性が ある、壊れやすい、複雑な生態系を構成する、機能的に重要である、構成種の生活史

の特性のために回復力が弱い、といった特性を持つ生物群集あるいはハビタット構造 が形成する生態系と定義されている。そのような生態学的特徴を持つ群集あるいはハ ビタット構造の主要な構成種となり得る生物分類群が, VME 指標種 (VME indicator taxa)である(FAO 2009)。前述のように、冷水性サンゴ類は攪乱に弱く、海底に接触 する漁業によって破壊されると回復に長い時間がかかることから、底魚漁業を所轄す る多くの RFMO において VME 指標種に選定されている。海域によっては、カイメン (Porifera) なども VME 指標種として含むこともある (Northwest Atlantic Fisheries Organization [NAFO] 2017, Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources [CCAMLR] 2009)。また,海山や熱水鉱床,海溝など特殊な海底環境も VME の指標として挙げられている(FAO 2009)。各 RFMO は, VME 保全のために指標種 を用いた影響評価と管理を導入している。その一例として, VME 遭遇プロトコルが ある。VME 遭遇プロトコルは,海域を代表する VME 指標種を選定し,あらかじめ定 めた閾値を超えた指標種の混獲が発生した場合には、操業を一時停止し、遭遇点から 漁船を移動することを義務付けるものである (North East Atlantic Fisheries Commission) [NEAFC] 2015, NAFO 2009, 2017, NPFC 2016, Penney et al. 2009)。このような評価・ 管理手法は、各海域の底生生物相や海底地形、操業の特性を十分に考慮して策定され るべきである(FAO 2009)。また漁業が VME に及ぼす影響を評価し, 両者の関係を適 切に管理するためには、VME 指標種の生息域を把握することも必要である。しかし、 深海域の調査には多くの費用と時間が掛かるため,そういった情報が揃っている海域 は少なく、十分な検討を経る前に利用可能な限られた情報に基づいた予防的な保存管 理措置が導入されている状況である。

# 1-3. 天皇海山海域における底魚漁業と冷水性サンゴ類

本研究の対象海域である天皇海山列(Emperor Seamount chain)は、ハワイ列島北西か らアリューシャン列島へ向かって北緯 30-55 度, 東経 168-178 度の間に位置する北太 平洋公海域の海山群の総称である (Fig. 1-2)。 形成年代は北方の海山ほど古く (3,000-8,500 万年前),水深(240-2,800 m)も一般に北ほど深い。1965年には宝石サンゴ類 が発見され、日本と台湾の漁船によって、ピーク時には年間約300トンの宝石サンゴ 類が漁獲されていた歴史があるが、対象種や操業域など不明な点も多い(Grigg 1993)。 1969 年からは北緯 45 度以南の海山群が、クサカリツボダイ Pentaceros wheeleri やキ ンメダイ Beryx splendens を対象とした底魚漁業の漁場として使用されている(Kiyota et al. 2016)。天皇海山海域における底魚漁業は、2008 年から NPFC の設立準備に取り 組んだ日本およびアメリカ、韓国、ロシアによって暫定管理が始められ、日本は科学 に基づく管理評価の実施に向けて海底科学調査を行ってきた。2015 年に採択された NPFC の条約文書では、4 分類群の冷水性サンゴ類(ヤギ類、ウミトサカ目(ヤギ類 を除く), ツノサンゴ目, イシサンゴ目)が, VME 指標種として暫定的に選定されて いる。しかし、天皇海山海域における冷水性サンゴ類をはじめとする底生生物相に関 しては、これまでほとんど研究報告がなされておらず、これら指標種の妥当性および 空間分布については科学的に検証されていない。また,天皇海山海域では漁場が海山 平頂部と上部斜面の狭い範囲に限られており,1960年代から長年トロール漁業によ って利用されていることも特徴であるが,このような漁場利用特性と底生生物群の関 係についても,これまでほとんど検討が行われていない。

# 1-4. 本論文の目的と構成

天皇海山海域においては,海底環境に対する漁業の影響評価とその管理を実施するた めに必要な情報が不足している。特に VME 指標種を用いた生物群集の評価と管理の ためには,指標種の底生生物群集における構成種としての重要性および指標としての 有効性を検証する必要がある。また,指標種の分布情報も重要となる。しかし,深海 域で広範囲に小さな海山がいくつも点在する海山域では,全域の分布を把握すること は極めて困難である。以上の背景から,本研究は天皇海山海域における冷水性サンゴ 類の種組成と分布に着目し,VME 指標種を用いた底生生物群集の適切な空間管理の ための研究手法開発を目的とし,次の3つを課題とした;

- 1) 底生生物相の地域特性を明らかにすること
- 2) 指標を用いた漁業の影響評価と管理のために有効な VME 指標種を特定すること

3)限られたデータに基づき、予防的な管理計画を立案するための指標種の分布推定 法を開発すること

まず第2章で調査船調査および漁船によって採集された底生生物標本に基づき, 天

皇海山海域における底生生物相の分類学的な構成と分布特性を明らかにした。次に第 3章では底生生物群の共出現性解析により、生物群集を分類し、群集指標性をもつ有 効な VME 指標種を検出した。4章では、これらの研究を通じて有効な指標種である ことが確認された大型ヤギ類を対象として、海山という地形に適した空間解析の解像 度を検討し、分布を予測する手法を開発した。本研究を通して天皇海山海域における VME 指標種としての冷水性サンゴ類の重要性を確認し、漁業管理と生態系保全に貢 献する生息地予測モデルおよびこれらの成果を用いた空間管理への応用を提案する ことによって、天皇海山海域の底生生物群集の保全に資することを目的とする。



Fig. 1-1. Classification system of Cnidaria with particular reference to coral taxa. Red frame indicates cold-water coral taxa. Hydrozoa includes a part of cold-water corals namely order Stylasteria.



Fig. 1-2. Map of the Emperor Seamount chain.

# 第2章. 天皇海山海域の底生生物相の把握

# 2-1. 緒言

VME 指標種を用いた漁業と底生生物群集の適切な空間管理のための研究手法開発の 第1のプロセスとして、この章では天皇海山海域の底生生物相を明らかにすること を目的とする。冷水性サンゴ類などによって構成される VME を保全しながら漁業活 動を継続するために、地域の生物相および地形の特性、ならびに漁業利用の歴史を 考慮した管理体制を構築することが求められている(FAO 2009)。公海底魚漁業が行 われている多くの海域では、すでに底生生物相に関する研究が行われており、それ ぞれ地域によって種組成の特徴が異なることが知られている(Heifetz 2002, Heifetz et al. 2005, Lundsten et al. 2009, McClain et al. 2010, Stone 2006, Parrish and Baco 2007, Stone and Shotwell 2007, Stone et al. 2015)。しかし天皇海山海域では、これまで海底環境や 底生生物の分布に関する調査・研究などはほとんど行われておらず、そのような知 見が乏しい。

そこで本研究では,漁業や調査から得られた底生生物標本を収集し,分析するこ とにより天皇海山海域の底生生物相の特徴を明らかにする。また,漁業との関連を 考える上で重要な情報となる鉛直分布の分析も行う。

11

#### 2-2. 材料と方法

#### 2-2-1. 底生生物標本収集

本研究は、天皇海山海域で操業する日本の着底トロール漁船(最大6隻)および底 刺網漁船(1隻)における乗船科学オブザーバー調査,並びに調査船調査を通して収 集した標本を分析した。天皇海山漁場においては、国連勧告を受けた関係漁業国の 暫定措置として、2009年6月から日本漁船の全船に科学オブザーバーが乗船してい る。2009年の6月から10月および2010年から2014年の1月から10月に収集され た科学オブザーバーの標本を分析に供した。これら標本が採集された海山(と採集 水深範囲)は、現在漁場となっている北緯45度以南の以下の海山群である:推古海 山南バンク (south bank of Suiko; 44.5–45°N, 170°E, 969–1079 m deep, Fig. 1-2), 用 明海山(Yomei; 42–42.5°N, 170.5°E, 1038–1,220 m deep), 仁徳海山(Nintoku; 41°N, 170.5°E, 979–1,050 m deep), 北光孝海山 (Northern Koko; 36.5–37°N, 171.5°E, 840-1,250 m deep), 光孝海山(Koko; 34.5-35°N, 171-172°E, 275-1,070 m deep), 欽明海山 (Kinmei; 33.5–34°N, 171–172°E, 575–1,340 m deep), 雄略海山 (Yuryaku; 32.5°N, 172°E, 391–1,225 m deep), 桓武海山(Kammu; 32°N, 172–

173°E, 349–1,300 m deep), コラハン海山(Colahan; 31°N, 175–176°E, 822–1,365 m deep)。底生生物標本は,着底トロール漁船の116 曳網(採集水深 275–651 m deep) と底刺網漁船の111 セット(378–1365 m deep)から採集された(Table 2-1)。着底トロール漁船では,揚網後,上部甲板ハッチから全漁獲物と混獲された底生生物が魚 槽に落とされ、製品化するためにベルトコンベアで製品化ラインに流される。科学
オブザーバーは、ベルトコンベア上を流れる漁獲物の中から冷水性サンゴ類を探
し、可能な限り収集した。底刺網漁船においては、漁獲物および混獲物は揚網中に
デッキ上で網から順に外され、その中から冷水性サンゴ類が収集された。採集水深
は、着底トロール漁船では着底曳網終了時のネットモニタリングシステム

(SCANMAR, Simrad Co. Ltd, Vancouver, Canada)の記録水深,底刺網漁船では魚群 探知ソナー(JFW-820, Japan Radio Co. Ltd, Tokyo, Japan)によって測深された揚網開 始時の海底水深で代表させた。採集された底生生物標本は船上で凍結保存され,研 究室に搬入後,解凍してから分析を行った。

調査船による科学調査は、2009 年から 2014 年の夏季に水産庁漁業調査船開洋丸 (93m, 2942 国際トン)を用いて行った。底生生物の採集は全 170 曳網行い,採集 器具としてウニ桁網 (beam trawl;網口 1.5 m,網目サイズ 5×5 mm),大型生物ドレ ッジ (large dredge;網口 1.0 m,網目サイズ 5×5 mm)および小型生物ドレッジ (small dredge;網口 0.5 m,網目サイズ 5×5 mm)を用いた。曳網時の船速は約 1 / ット (最大で 1.5 ノットまで)で、ウニ桁網では 5–10 分、大小ドレッジでは 2–10 分 の曳網を行った。ウニ桁網は底質が岩盤もしくは砂底の比較的平らな海山頂上部に おいて主に使用し、116 回の採集を行った。2 つのドレッジは斜面や起伏の粗い海底 に用い、合わせて 54 回の採集を行った(Table 2-1)。採集を行った海山 (と採集水深 範囲)は、北光孝海山 (550–1,115m)、光孝海山 (229–1,299m)、雄略海山 (460– 882m), 桓武海山(283–1,317m), コラハン海山(256–981m), C-H海山(C-H; 30.5°N, 177.5–178°E, 336–1,121m)である。採集水深は,ウニ桁網は水深水温センサ ー (COMPACT-TD for deep-sea, JFE Advantech Co, Ltd, Hyogo, Japan)に記録された着 底時の水深,大小ドレッジの曳網では,調査船に搭載した精密水深記録計(Deep-sea precision depth recorder, NEC Corporation, Tokyo, Japan)によって測深された,曳網終 了時水深で代表させた。調査船で採集された底生生物標本は船上で1次ソーティン グを行い,70%エタノールに浸漬し,研究室に持ち帰った。

# 2-2-2. 標本分析

実験室において,冷水性サンゴ類は外部形態およびポリプの骨片構造の顕微鏡観察 に基づいて可能な限り種または属レベルまで種同定し,標本のリストを作成した。 冷水性サンゴ類などの深海生物に関する研究は費用や時間の制約から必ずしも進ん でおらず,海域や分類群によっては利用できる分類学的情報が極めて限られてい る。北太平洋の冷水性サンゴ類については,ヤギ類やイシサンゴ目は分類学的情報 が比較的整っているが,ツノサンゴ目に関する知見は少ない。本研究では,天皇海 山海域の底生生物相の全体的特徴を把握することを目的としたため,冷水性サンゴ 類の同定のうち,ヤギ類,ウミトサカ目(ヤギ類を除く)におけるポリプの骨片枚 数やそれぞれの形状などの詳細な形態分析を要する種査定は今後の課題とし,大部 分の標本について属レベルまでの査定に留めた。ただし,サンゴ科(Corallidae)に ついては,過去に重要な漁獲対象であったため(Grigg 1993),詳細な分類学的検討 を行った。本研究においては、1章で定義した通り冷水性サンゴ類に旧来の分類体系 を適用する。

冷水性サンゴ類の鉛直分布特性を明らかにするために,群体性もしくはハビタッ ト構造を形成する habitat-forming 種のイシサンゴ目は種単位で,その他のイシサンゴ 目,ツノサンゴ目およびヤギ類の冷水性サンゴ類は科単位で出現範囲と出現頻度を 50 m の水深単位で確認した。

天皇海山水域における底生生物組成と,そのなかで冷水性サンゴ類が占める割合 を調べるため,調査船調査で採集された冷水性サンゴ以外の底生生物標本も分析し た。花虫綱については目レベルで分類し,その他はカイメン類,クモヒトデ類

(Ophiuroidea) などの綱から門レベルの高次分類群で分類した。各分類群の出現地 点数,総湿重量および出現頻度を求めた。出現頻度は,全170曳網に対する各分類 群の出現網数から求めた。

### 2-3. 結果

### 2-3-1. 同定された冷水性サンゴ類

科学オブザーバー調査から,着底トロール 213 検体,底刺網 211 検体の冷水性サン ゴ類標本,調査船調査から 1,174 検体の冷水性サンゴ類が採集された。これらの標本 はサンゴモドキ目 34 検体,ウミエラ目 2 検体,ウミトサカ目(ヤギ類を除く) (Alcyonacea (excluding gorgonians)) 69 検体, ヤギ類 998 検体, ツノサンゴ目 125 検 体, イシサンゴ目 370 検体を含み, 29 科, 90 の分類群に同定された (Table 2-2-1 お よび 2)。Table 2-2-1 および 2 において「spp.」として示した属は, 複数の標本が採集 されており, 種レベルの同定は未了であるが複数種を含むと考えられることを表 す。本研究で採集されたヒドロ虫綱はサンゴモドキ目 (ヒドロサンゴ類) 1 科 3 属に 分類された。八放サンゴ亜綱ではウミエラ目 1 科 1 属と属不明 1 種, ウミトサカ目 (ヤギ類を除く) Stolonifera 亜目 1 科 3 属と属不明 1 種, ウミトサカ亜目

(Alcyoniina) 4 科 5 属(うち 1 科は属不明), 石軸亜目は 3 科を含み 4 属 6 分類群に 分類され,ヤギ類角軸亜目 4 科 14 属,石灰軸亜目 3 科 19 属に分類された。ヤギ類 の中で,最も多くの属が採集された科は角軸亜目のフトヤギ科(Plexauridae)と石灰 軸亜目のオオキンヤギ科(Primnoidae)で,それぞれ 11 属,12 属が確認された。最 も多くの標本が採集された属は、トゲヤギ属(Acanthogorgia)で、ヤギ類 998 検体 中 119 検体(11.9%)にのぼった。ヤギ類のサンゴ科は宝石サンゴ類として知られて おり、本研究で採集されたサンゴ科の標本は 2 属を含む。微細形態観察の結果, Hemicorallium abyssale (Bayer 1956)と Hemicorallium laauense (Bayer 1956)は種まで 特定することができたが、他の多くの標本は、不十分な分類学的原記載とタイプ標 本の欠失のために、暫定的に Pleurocorallium cf. pusillum (Kishinoue 1904)と同定する ことしかできなかった。六放サンゴ亜綱では、ツノサンゴ目は 4 科 9 属に分類さ

れ、ツノサンゴ目 86 検体中最も多くの標本が採集されたのは、Antipathes 属の 25 検

体であった。イシサンゴ目は7科22属に分類され,種同定の結果,17種が確認された。イシサンゴ目では、小型で非固着性の単体種が多く採集されているが、北光孝,光孝,雄略,桓武,コラハンおよびC-H海山では Solenosmilia variabilis (Duncan 1873), Desmophyllum pertusum (Linnaeus 1758),ビワガライシモドキ Enallopsammia rostrate (Pourtalès 1867),ビワガライシ Madrepora ocurata (Linnaeus 1758) といった群体性の種類も採集された。

光孝海山からは、最も多くの冷水性サンゴ類の分類群が採集されており、その内 訳はサンゴモドキ目2属、ウミエラ目2属、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)9属、ヤ ギ類38属、ツノサンゴ目6属およびイシサンゴ目21属であった(Table 2-2-1 およ び2)。光孝海山は最も大きな海山であり、採集調査も最も多く行われた。コラハン 海山(サンゴモドキ目2属、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)9属、ヤギ類22目、ツ ノサンゴ目4属およびイシサンゴ目12属)と桓武海山(サンゴモドキ目2属、ウミ エラ目1属、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)3属、ヤギ類20属、ツノサンゴ目3属 およびイシサンゴ目14属)も、冷水性サンゴ類の出現分類群が豊富であった。

#### 2-3-2. 冷水性サンゴ類の鉛直分布

ヤギ類,ツノサンゴ目,イシサンゴ目の科別または種別の出現水深範囲は,ヤギ類 で最も広く,275 mから1353 mまで出現が確認された(Fig.2-1)。次いでツノサン ゴ目,イシサンゴ目の順で出現水深範囲が広かった。ヤギ類では,ほとんどの科が 広い水深範囲で出現したが、トゲヤギ科(Acanthogorgiidae)、フトヤギ科、オオキン ヤギ科の3科は、多くの標本が500-600mまでの水深範囲を中心に出現した。キンヤ ギ科 (Chrysogorgiidae) はヤギ類他科と別の傾向を示し、250-1400 m の採集調査を 行った全水深範囲で幅広く出現が確認された。ツノサンゴ目も幅広い生息水深範囲 を示したが、主な出現水深は 500 m よりも浅く、Schizopathidae がツノサンゴ目の中 で最も深い 1252 m まで分布していることが明らかになった。イシサンゴ目では群体 性で habitat-forming 種の Solenosmilia variabilis, ビワガライシモドキ, ビワガライシ の3種は550m以深を中心に分布しており、ビワガライシモドキのみ306-1245mの 広い水深範囲で出現することが確認された。D. pertusum は 700 m 以浅の分布を示し た。D. pertusum は habitat-forming 種として多くの他海域で知られているが,天皇海 山海域においては小さな欠片(破片)の標本しか得られていない。その他の単体で 小型のイシサンゴ目の多くは比較的浅い水深で採集された。単体性イシサンゴ目の 標本の中では、チョウジガイ科(Caryophylliidae)が 250–1149 m 比較的幅広い水深 範囲に出現した。

# 2-3-3. 底生生物の組成

調査船調査で採集された生物標本を同定した結果,10門21綱35分類群の出現が確認された(Table 2-3)。同定されたすべての底生生物群の中では、クモヒトデ類、異尾類(Anomura)、その他の十脚類(other Decapoda)、ウニ類(Echinoidea)が全曳網の70%以上という高い頻度で出現した(Fig. 2-2)。ヤギ類、イシサンゴ目、ヒトデ類

(Asteroidea), 前鰓類 (Prosobranchia) も出現頻度が高く, 全曳網の 60%以上で出現 した。冷水性サンゴ類の中では、ヤギ類とイシサンゴ目の出現頻度がほぼ同程度 (61%, 62%)で、最も高かった。湿重量ではウニ類が最も大きく全体で 63.6 kg 採 集され, 次いでクモヒトデ類が 41.7 kg で高かった(Fig. 2-2)。カイメン類は湿重量 がクモヒトデ類に匹敵するほど大きく、40.6 kg であったが、出現頻度は33.7%と比 較的低かった。ヤギ類とイシサンゴ目の湿重量はこれらの分類群に次いで、また冷 水性サンゴ類の中では1番目と2番目に大きく、それぞれ29.7kg、23.1kgであっ た。ウミトサカ目(ヤギ類を除く)、ヒドロサンゴ類、ツノサンゴ目は出現頻度、湿 重量ともに比較的低かった。スナギンチャク類や異尾類、クモヒトデ類の多くの標 本はオオキンヤギ科などのヤギ類の枝上に付着して生活していることが確認され た。また、群体性イシサンゴ目の標本は、生きているサンゴの死んだ骨格部分にヤ ギ類やヒドロサンゴ類などの他の固着生物による付着が確認された(Fig. 2-3)。ま た, 多毛類 (Polychaeta) や甲殻類 (Anomura, other Decapoda を含む Crustacea) の ような表在ベントスが群体性イシサンゴ目を利用する例も確認された(Fig. 2-3)。

#### 2-4. 考察

本研究の結果は、天皇海山海域においてはヤギ類とイシサンゴ目が種の豊度と現存 量に関して、底生生物相の重要な構成種であることを示している。採集されたヤギ 類の多くを占めたオオキンヤギ科は、他の生物にハビタット構造を提供することが 知られている(Buhl-Mortensen and Mortensen 2004a,b, Krieger and Wing 2002, Stone 2006, Stone et al. 2015)。サンゴ科では2種は種レベルまで同定され、1種は暫定的な種に同定することしかできなかった。サンゴ科の残りの標本については種レベルまでの同定はできなかったが、新種が含まれる可能性もある。これらの結果は、サンゴ科の複数の種類が天皇海山海域に生息しており、その複数の種類が、過去のサンゴ漁によって漁獲されていた可能性を示唆する。

イシサンゴ目も7科22属と多くの分類群を含んでいたが、ヤギ類と比較して、出 現した水深範囲が狭かった。採集されたイシサンゴ目の標本の多くは、小型の単体 種であった。北大西洋においてイシサンゴ目は、巨大なハビタット構造を形成する ことが知られている(Mol et al. 2002, Morris et al. 2013, Reed et al. 2006)。本研究では S. variabilis, D. pertusum, ビワガライシモドキ, ビワガライシなどのいくつかの habitat-forming 種が採集されている。S. variabilis は,一般にコスモポリタン種として 知られていたが、これまで南極と北太平洋からは報告がなかった(Cairns 1995)。本 研究において、光孝海山、桓武海山およびコラハン海山の複数の海山から採集さ れ,北太平洋初記録となった。Remote Operated Vehicle [ROV]や深海ドロップカメラ を用いた海底観察調査の結果、コラハン海山において S. valiabilis, ビワガライシモ ドキ、ビワガライシによって構成される小さなハビタット構造が存在する可能性が 示された(Hayashibara and Nishida 2017)。しかし, 天皇海山海域における海底観察 では D. pertusum によるハビタット構造の形成は確認されていない。

Guinotte et al. (2006) は冷水性イシサンゴの出現数とアラゴナイト飽和深度が明瞭 な関係を持つことを指摘している。彼らは、北太平洋が北大西洋に比べて、イシサ ンゴ類が骨格を形成するのに必要とするアラゴナイト飽和度1以上の水深が,明ら かに浅いことを示している。天皇海山海域における habitat-forming 種のイシサンゴ目 の分布水深は、一部ではアラゴナイト飽和度による影響を受けている可能性がある (北太平洋におけるアラゴナイト飽和水深は 400-800 m と言われている: Guinotte et al. 2006)。例えば、本研究における habitat-forming 種のイシサンゴ目の分布は 300-1,250m だったのに対して, 他海域ではイシサンゴ目の habitat-forming 種が 2,000m よ りも深い海底で出現し、そこに大きなサンゴ礁のようなハビタット構造を形成する ことが知られている(Guinotte et al. 2006, Roberts et al. 2009b)。これらのことは,天 皇海山海域においてアラゴナイト飽和水深が、イシサンゴ目の石灰化(炭酸カルシ) ウム化)能力の制限要因の一つである可能性を示している。一方、本海域では、ヤ ギ類が広い水深範囲に高頻度で出現した。ヤギ類の軸はアラゴナイトとともにカル サイト、タンパク質によって作られるため、ヤギ類は、イシサンゴ目に比べてアラ ゴナイト飽和度への依存度が低い(Fabricius and Alderslade 2001)。ヤギ類はむしろカ ルサイト飽和深度に依存しており、これは通常アラゴナイト飽和深度よりも深い。

冷水性サンゴ類の群体は、一般に他の動物にハビタット構造を提供することが知られている(Roberts et al. 2006)。北太平洋においては、カイメン類や甲殻類、クモヒトデ類などの様々な無脊椎動物が冷水性サンゴ類と関係していることが知られて

いる(Parrish and Baco 2007, Stone and Shotwell 2007)。本研究においても,実際に採 集されたオオキンヤギ科などのヤギ類の群体上にスナギンチャク類や異尾類,クモ ヒトデ類が付着しているのが確認された。同様に,イシサンゴ目の群体において, 部分的に死んだ骨格上にヤギ類やヒドロサンゴ類が付着し,群体構造の隙間に多毛 類や甲殻類が住み込んでいる例も発見された。こうした研究成果はヤギ類とイシサ ンゴ目がハビタット構造を提供するという機能的重要性の面において,VMEの重要 な構成種であることを示している。

多くの環境要因や生物学的プロセスは深海底や海山上の種構成や多様性に影響を 与え、地域固有の生物群集を形成することがある(Levin et al. 2001, Samadi et al. 2007)。例えば、北西大西洋では、イシサンゴ目のサンゴ礁のような独特なハビタッ ト構造や、カイメン類やウミエラ目の大きなパッチ状の集落が確認されており、 VME として認識されている(Henry and Roberts 2007, Kenchington et al. 2014)。天皇 海山海域は、冷水性サンゴ類ではヤギ類とイシサンゴ目が優占し、ヒドロサンゴ類 やウミエラ目、カイメン類の出現頻度は小さい。加えて、その他の動物群も含める と、出現頻度においては棘皮類、甲殻類および前鰓類が優勢であり、湿重量におい ては棘皮類およびカイメン類が優占した。しかし、カイメン類の比較的高い湿重量 は、含水量が大きいことによるものであり、必ずしも出現の優占度を示すものでは ない。

北太平洋海盆内においても、底生生物相に地理的な違いがあることが知られてい

22

る。アラスカ海域では、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)、ヤギ類、ウミエラ類、ヒド ロサンゴ類が主要な habitat-forming 種として知られている(Heifetz 2002, Heifetz et al. 2005, Stone and Shotwell 2007)。Stone and Shotwell (2007) はアラスカ海域内の冷水性 サンゴ類を主体とする底生生物群集の地域特性を比較した。アラスカ湾では、アラ スカ湾西部のコディアック諸島周辺におけるウミエラ類のパッチの広がりが、この 海域の重要な海底群集であることが示された。アラスカ湾北部の海山は大陸棚の底 生生物と主要な構成種が共通していたが、ヒドロサンゴ類が不在であり、ウミエラ 類が少ない点は異なった。アリューシャン列島は 300 以上の島々があり、水深が深 い北太平洋海盆と浅いベーリング海の境界をなし、アラスカ周辺海域において冷水 性サンゴ類の生物量と多様性が最も豊かである。Stone (2006) および Stone and Shotwell (2007) はアリューシャン列島で採集された冷水性サンゴ類の上に甲殻類や クモヒトデ類、多毛類、多種のカイメン類が生活していることを報告した。ベーリ ング海では、冷水性サンゴ類は大陸棚と陸棚斜面上部に沿って広い範囲でパッチ状 に分布しているが、この海域の冷水性サンゴ類の多様性は低い(Stone and Shotwell 2007)。アラスカ周辺海域では群体性またはハビタット構造を形成するようなイシサ ンゴ目サンゴ類は記録されていない(Heifetz 2002, Stone and Shotwell 2007)。このよ うにアラスカ周辺海域に分布する冷水性サンゴ類および底生生物相は、本研究で明 らかになった天皇海山海域の種構成とは大きく異なっていた。一方、カリフォルニ ア沖の3海山では, Lundsten et al. (2009) が ROV 観察によって, 刺胞動物門, カイ

メン類, 棘皮動物門が優占底生動物であることを示した。刺胞動物では, ヤギ類が 最もよく観察され, ツノサンゴ目は, 深くなるほど出現頻度が高くなる傾向を示し た。この点は本研究における天皇海山海域の冷水性サンゴ類の特徴と類似してい た。しかしながら, カリフォルニア海山域はウミトサカ目(ヤギ類を除く)の出現 頻度が高く, イシサンゴ目サンゴ類が少ない点で, 天皇海山海域とは異なってい た。

北西太平洋においては底生生物の構成について利用できる情報が限られており, 日本周辺における海底調査結果が断片的に報告されているだけである。北海道から 沖縄に亘る、曳航式カメラと潜水艇を用いた調査は、海域ごとに優占種が異なるこ とを示している。北海道西側の後志海山(観察水深 115-620 m)では腕足類の優占が 確認され、西津軽海峡(596-580m)ではクモヒトデ類が優占種として報告されてい る(藤倉ら 1991, 涌坪・黄金崎 1987)。小笠原海嶺(210-400 m)や慶良間バンク (185-310 m) では、何種類かの冷水性サンゴ類が ROV および潜水艇を用いた海底 観察調査によって確認されたが(岡村 1989),これらの海域の主構成冷水性サンゴ 類はヒドロサンゴ類の一種,ヤギ類の Plumulariidae およびツノサンゴ目のケツノサ ンゴ属(Stylopathes)の一種であり、天皇海山海域の主要種とは異なっていた。相模 湾においては 260 種の八放サンゴ亜綱の冷水性サンゴ類が記録され、その内訳はヤ ギ類144種、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)80種およびウミエラ目36種で、ウミト サカ目(ヤギ類を除く)とウミエラ目の出現が多かった(Matsumoto et al. 2007)。

ハワイ諸島周辺海域はツノサンゴ目,ヤギ類,スナギンチャク類の gold coral (Kulamanamana haumaeaae (Sinniger, Ocaña and Baco 2013)), サンゴ科のヤギ類, イ シサンゴ目サンゴ類など複数の冷水性サンゴ類がハビタット構造の主構成種と考え られており、ヒドロサンゴ類とカイメン類の出現頻度は低い。また, gold coral 以外 のスナギンチャク類や、イソギンチャク類、甲殻類、多毛類、クモヒトデ類などの 多くの無脊椎動物が冷水性サンゴ類と共生することが知られている(Parrish and Baco 2007)。以上の北太平洋の他海域との比較を通して、天皇海山海域の深海生物 相の構成は、ハワイ諸島周辺海域と最も類似していると考えられる。しかし、天皇 海山海域はヤギ類とイシサンゴ目が優占し、他の海域で見られるカイメン類、ツノ サンゴ目サンゴ類の出現はそれほど多くなく、ヒドロサンゴ類、ウミエラ類および ウミトサカ目(ヤギ類を除く)はごく僅かな出現であり, gold coral は出現例がな い。このように本研究の成果は、天皇海山海域の底生生物相が固有の特徴を持つこ とが示すものであり,海域の生物学的特性を十分に考慮した管理計画を立案する上 で有用な基盤情報となる。

本研究から,天皇海山南部海域の広範囲に亘る,水深 275-1353 m の範囲に 83 の サンゴ分類群の出現が確認され,ヤギ類が最も出現頻度と多様性が高く,他の底生 生物にハビタット構造や着底基質を提供すること,イシサンゴ目は,ヤギ類と同程 度の出現頻度であり,habitat-forming 種として知られる種類も出現するが,生息水深 範囲が限られることが確認された。今後,冷水性サンゴ類標本の収集を継続し詳細 な種同定を行うことによって,ハワイ諸島周辺やアラスカ,アリューシャン列島周 辺など他海域の底生生物群集との相互関係を種レベルで検討し,保全生物学や生物 地理学の分野に貢献することも重要であろう。

Number of sampling hauls										Number	r of taxa					
Seamount	Trawl	Cillect	illnet Beam trawl	Dradaaa	Stylasterina		Pennatulacea		Alcyonacea*		Gorgonians		Antipatharia		Scleractinia	
		Gillinet		Dieuges	Genera	Families	Genera	Families	Genera	Families	Genera	Families	Genera	Families	Genera	Families
Suiko	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	0	0	0
Yomei	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	2	0	0
Nintoku	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
N Koko	0	9	0	4	1	1	0	0	1	1	12	6	2	1	2	2
Koko	86	36	23	10	2	1	2	2	9	6	38	10	6	4	21	7
Kinmei	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	0	0
Yuryaku	7	12	3	1	1	1	0	0	1	1	16	5	2	2	4	3
Kammu	22	22	19	0	2	1	1	1	3	2	20	9	3	2	14	6
Colahan	0	6	8	20	2	1	0	0	9	6	22	8	4	3	12	4
C-H	0	0	6	9	1	1	0	0	3	3	18	8	2	1	6	3

Table 2-1. Number of sampling hauls by different gear types and number of taxa collected per seamount.

\* Excluding gorgonians

Hydrozoa       -       Stylasterina       Stylasteridae       Distichopora sp Crypthelia sp. Stylaster sp.         Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Pennatulade       Pennatula spp.         Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Clavulariidae       Clavularia spp.         Alcyonacea       Stolonifera       Clavulariidae       Clavularia spp.         (excluding gorgonians)       Pachyclavularia spp.       Pseudocladochonus spp.         Unidentified Clavulariidae       Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Anthomastus spp.       Nidaliidae       Unidentified Nephtheidae       Nidaliidae	
Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Pennatulidae       Pennatula spp.         Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Unknown       unidentified Pennatulacea         Alcyonacea       Stolonifera       Clavulariidae       Clavularia spp.         (excluding gorgonians)       Pachyclavularia spp.       Pseudocladochonus spp.         Unidentified Clavulariidae       Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Anthomastus spp.       Nephtheidae       Unidentified Nephtheidae         Nidaliidae       Chironephthya spp.       Nidaliidae	
Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Pennatulale       Pennatulale       Pennatula spp.         Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Unknown       unidentified Pennatulacea         Alcyonacea       Stolonifera       Clavulariidae       Clavularia spp.         (excluding gorgonians)       Pachyclavularia spp.       Pachyclavularia spp.         Alcyoniina       Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Anthomastus spp.       Anthomastus spp.       Nidaliidae       Chironephthva spp.	
Anthozoa       Octocorallia       Pennatulacea       Pennatulidae       Pennatula spp.         Alcyonacea       Stolonifera       Clavulariidae       Clavularia spp.         (excluding gorgonians)       Pachyclavularia spp.       Pachyclavularia spp.         Alcyoniina       Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Nidaliidae       Unidentified Nephtheidae       Nidaliidae	
Unknown     unidentified Pennatulacea       Alcyonacea     Stolonifera     Clavulariidae     Clavularia spp.       (excluding gorgonians)     Pachyclavularia spp.     Pseudocladochonus spp.       Vinidentified Clavulariidae     Unidentified Clavulariidae       Alcyoniina     Alcyoniidae     Eleutherobia spp.       Anthomastus spp.     Nidaliidae     Unidentified Nephtheidae	
Alcyonacea (excluding gorgonians)       Stolonifera       Clavulariidae       Clavularia spp.         Pachyclavularia spp.       Pachyclavularia spp.       Pseudocladochonus spp.         Unidentified Clavulariidae       Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Anthomastus spp.       Nidaliidae       Unidentified Nephtheidae         Nidaliidae       Chironephthva spp.	
(excluding gorgonians) Pachyclavularia spp. Pseudocladochonus spp. Unidentified Clavulariidae Alcyoniina Alcyoniidae Alcyoniidae Pachyclavularia spp. Unidentified Clavulariidae Alcyoniidae Nephtheidae Nidaliidae Chironephthya spp.	
Alcyoniina Alcyoniina Alcyoniidae Alcyoni	
Alcyoniina       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Alcyoniidae       Alcyoniidae       Eleutherobia spp.         Nephtheidae       Unidentified Nephtheidae         Nidaliidae       Chironephthya spp.	
Alcyoniina     Alcyoniidae     Eleutherobia spp.       Anthomastus spp.       Nephtheidae     Unidentified Nephtheidae       Nidaliidae     Chironephthva spp.	
Anthomastus spp.NephtheidaeUnidentified NephtheidaeNidaliidaeChironephthya spp.	
NephtheidaeUnidentified NephtheidaeNidaliidaeChironephthya spp.	
Nidaliidae Chironephthya spp.	
Paralcyoniidae Unidentified Paralcyoniidae	
Gorgonians Scleraxonia Anthothelidae Anthothela spp.	
Paragorgiidae Paragorgia spp.	
Coralliidae Hemicorallium abyssale	
Hemicorallium laauense	
Hemicorallium spp.	
Pleurocorallium cf. pusillum	
Holaxonia Keroeididae Keroeides spp.	
Acanthogorgiidae Acanthogorgia spp.	
Acalycigorgia spp.	
Plexauridae Astrogorgia spp.	
Bebryce spp.	
Calicogorgia spp.	
<i>Euplexaura</i> sp.	
Echinomuricea spp.	
Lepidomuricea spp.	
Paracis spp.	
Muriceides spp.	
Paramuricea spp.	
Placogorgia spp.	
Villogorgia spp.	
Gorgoniidae Leptogorgia spp.	
Calcaxonia Chrysogorgiidae Chrysogorgia spp.	
Metallogorgia spp.	
Iridogorgia spp.	
Primnoidae Primnoa sp. cf. pacifica	
Callogorgia spp.	
Thouarella spp.	
Calyptrophora spp.	
Arthrogorgia spp.	
Narella spp.	
Candidella spp.	
Fannellia spp.	
Fannyella sp.	
Pterostenella sp.	
Parastenella spp.	
Paracalyptrophora spp.	
lsididae Keratoisis spp.	
Acanella spp.	
<i>Isidella</i> spp.	
Lepidisis spp.	
Unidentified Isididae	

Table 2-2-1. Cold-water coral taxa collected in the southern Emperor Seamounts area.

Class	Subclass	Order	Suborder	Family	Species
Anthozoa	Hexocorallia	Antipatharia		Antipathidae	Antipathes spp.
					Stichopathes sp.
				Schizopathidae	Bathypathes spp.
					Dendrobathypathes sp.
					Lillipathes sp.
					Stauropathes sp.
					Taxipathes sp.
				Leiopathidae	Leiopathes spp.
		12		Cladopathidae	Cladopathes spp.
		Scleractinia		Micrabaciidae	Letepsammia formosissima
					Stephanophyllia fungulus
				Fungiacyathiidae	Fungiacyathus spp.
				Caryophylliidae	Premocyathus dentiformis
					Paracyathus spp.
					Bourneotrochus stellulatus
					Trochocyathus sepulla
					Trochocyathus gardineri
					Trochocyathus spp.
					Aulocyathus recidivus
					Deltocyathus spp.
					Solenosmilia variabilis
					Desmophyllum dianthus
					Desmophyllum pertusum
				Turbinoliidae	Thrypticotrochus petterdi
				Flabellidae	Flabellum spp.
					Placotrochides scaphula
					Truncatoflabellum phoenix
					Javania spp.
					Polymyces wellsi
				Dendrophylliidae	Balanophyllia cornu
					Balanophyllia spp.
					Eguchipsammia spp.
					Enallopsammia rostrata
					Unidentified Dendrophylliidae
				Oculinidae	Madrepora oculata

Table 2-2-2. Cold-water coral taxa collected in the southern Emperor Seamounts area. (continued)

Dhylum	Class	Identified taxa	Occurrence	Total wet
Friyium	Olass		rate (%)	weight (kg)
Porifera		Porifera	33.7	40.61
	Hydrozoa	Stylasterina	23.9	0.40
		Pennatulacea	3.1	0.04
	Octocorallia	Alcyonacea	25.2	1.30
		Gorgonacea	60.7	29.71
Cnidaria		Antipatharia	22.1	1.54
		Zoantharia	8.6	0.28
	Hexacorallia	Actiniaria	32.5	3.15
		Corallimorpharia	4.9	0.05
		Scleractinia	62.0	23.09
Brachiopoda	Lingulata	Lingulida	9.8	0.37
	Polyplacophora	Polyplacophora	3.1	0.03
		Emarginula	0.6	0.02
	Gastropoda	Prosobranchia	62.6	3.76
NA - 11		Opistoranchia	13.5	0.15
Mollusca	Scaphopoda	Scaphopoda	14.1	0.15
	Bivalvia	Bivalvia	25.2	0.18
	Canhalanada	Decapoda	4.9	0.05
	Cephalopoda	Octobrachiata	9.8	0.21
Sipuncula	Sipuncula	Sipuncula	6.1	0.05
Echiura	Echiura	Echiura	8.0	0.06
Annelida	Polychaeta	Polychaeta	41.1	0.24
	Pycnogonida	Pycnogonida	1.2	0.01
		Cirripedia	11.0	0.15
		Amphipoda	20.2	0.21
Arthropoda		Isopoda	14.7	0.08
	Grustacea	Anomura	74.2	2.22
		Brachyura	47.2	4.13
		Other Decapoda*	71.2	1.54
	Crinoidea	Crinoidea	24.5	0.73
	Asteroidea	Asteroidea	63.2	4.60
Echinodemata	Ophiuroidea	Ophiuroidea	77.9	41.65
	Echinoidea	Echinoidea	69.3	63.55
	Holothuroidea	Holothuroidea	3.7	0.24
Vertebrata		Pisces	56.4	10.53

Table 2-3. Benthic animal taxa collected in the southern Emperor Seamounts area

\* Other Decapoda includes prawns and shrimps.
	Gorgonians						Ar	ntipa	ithai	ria	Scleractinia											
Depth (m)	Paragorgiidae Coralliidae	Acanthogorgiidae	Plexauridae	Chrysogorgiidae	Primnoidae Isididae		Antipathidae	Schizopathidae	Leiopathidae	Cladopathidae	Fungiacyathidae	Micrabaciidae	Solenosmilia variabilis	Desmophyllija dianthus	Desmophyllum pertusum	Other Caryophylliidae	Flabelliidae	Enallopsammia rostrata	Other Dendrophylliidae	Madrepora oculata		
250,200								•	4	•					-							
250-299																		A				
300-349																						
350-399																						
400-449		-																				
400-499																						
500-549														•								
650 600																						
700 740					_										<b></b>		<b></b>		<b></b>			
750-749																						
800-840							-															
850-800																						
900-033																						
950-949																						
1000-1049										<u> </u>												
1050-1099									•••••													
1100-1149							1															
1150-1199																<b>Y</b>						
1200-1249																						
1250-1299	•																					
1300-1349																			*********			
1350-1400			V	V	•	,																
		Num	ber	of	occur	rer	nce	(n)			> 2	20		>1(	0		≤ 1	0				

Fig. 2-1. Bathymetric distribution (50 m bins) of cold-water corals in the southern Emperor Seamounts area. Shading in the cells indicates the frequency of occurrence of the taxa in the samples. Arrows indicate the total depth range of occurrence.



Fig. 2-2. Frequency of occurrence (A) and total wet-weights (B) of benthic megafauna collected by scientific surveys in the southern Emperor Seamounts area. Only top 25 groups are shown in this figure. Other groups (e.g. Pennatulacea, Sipuncla or Pycnogoida) were uncommon and are excluded. The Actiniaria, Polychaeta and Crustacea are epibenthos. Black bars indicate cold-water coral taxa.
\* Alcyonacea (excluding gorgonians)



Fig. 2-3. Dead axes of Scleractinian coral, *Madrepora ocuata* attached by Stylasterina (a white branch at the lower right corner of the red frame) and inhabited by Anomura (a red animal at the upper left corner of the red frame).

# 第3章. 底生生物の共出現性と群集特性の解明

# 3-1. 緒言

VME 指標種を用いた底生生物群集の適切な空間管理のための研究手法開発の第2の プロセスとして、この章では漁業の影響評価と管理に用いる VME 指標種の有効性を 確認することを目的とする。有効な VME 指標種とは、指標種単独での出現傾向の高 さではなく、その海域に固有の VME を代表する特徴をもつ分類群であることが重要 である。

2章では天皇海山海域の底生生物相の特徴を明らかにし、冷水性サンゴ類の中では、 ヤギ類およびイシサンゴ目の出現頻度が高く、他の底生生物にハビタット構造として 利用され、底生生物群集の重要な構成要素であることを明らかにした。本章では VME の特性の中から、機能的重要性と構造の複雑性に着目し、底生生物間の共出現関係を 分析する。はじめに 2 分類群間の 1 対 1 の共出現傾向を確認し、その結果から共出現 しやすい分類群をクラスターでまとめ、さらにより多くの分類群と共出現する傾向の ある VME 指標種候補を抽出する、という 3 段階のアプローチによって群集指標性の 高い分類群を探索する、指標性の評価に有効な新しい手法を提案した。

#### 3-2. 材料と方法

#### 3-2-1. 底生生物標本の採集と分類

本研究では、2009年から2014年に水産庁漁業調査船開洋丸を用いて天皇海山列の北

光孝, 光孝, 雄略, 桓武, コラハン, C-H 海山で行った科学調査 170 曳網から採集 された底生生物を分析した。ウニ桁網(beam trawl; 網口 1.5 m, 網目サイズ 5×5 mm) は6つの海山において 116 回の曳網に用いた。大型(large dredge; 網口 1.0 m, 網目サイズ 5×5 mm) および小型 (small dredge; 網口 0.5 m, 網目サイズ 5×5 mm) ドレッジはそれぞれ 18 回と 36 回の曳網に用い, 主にコラハンや C-H など平頂 部の狭い海山の急峻な海底に用いた。曳網時の船速は約1ノット(最大で1.5ノット まで)で、ウニ桁網では 5-10 分、大小ドレッジでは 2-10 分の曳網を行った。各海 山における底生生物の出現回数を採集器具別に Table 3-1 に示した。Fig. 3-1 にそれぞ れの海山における曳網地点を採集器具別に示した。採集された底生生物は、冷水性 サンゴ類は可能な限り種または属レベルまで同定し、その他の底生生物は科、目レ ベルまたは綱レベルの高次分類群で分類した。本章においても、2章と同じく、ウミ トサカ目のうち石軸亜目、角軸亜目および石灰軸亜目をヤギ類と呼び、それら3亜 目を除いた亜目をウミトサカ目(ヤギ類を除く)と呼ぶ。採集された底生生物は、 冷水性サンゴ類も含めて 21 の分類群にまとめた。21 分類群は,カイメン類 (Porifera), ヒドロサンゴ類 (Stylasterina), ウミエラ類, ウミトサカ目 (ヤギ類を

除く),ヤギ類,ツノサンゴ目,イシサンゴ目,イソギンチャク類,ホネナシサンゴ 類 (Corallimorpharia),スナギンチャク類,腹足類 (Gastropoda),二枚貝類

(Bivalvia), 頭足類 (Cephalopoda), 多毛類 (Polychaeta), 甲殻類 (Crustacea), ウ
 ミユリ類 (Crinoidea), ヒトデ類, クモヒトデ類, ウニ類, ナマコ類

(Holothuroidea), 魚類 (Pisces) である。

# 3-2-2. 底生生物の共出現関係の分析

採集生物の分類群の共出現関係の解析のため、1 曳網ごとに、21 分類群の出現の有 無を表す 0-1 データを作成した。本研究においては、1 曳網の中に 2 つの分類群が 採集されたら、その 2 群は共出現したと定義した。1 曳網ごとの出現の有無を表す 0-1 データを基に、21 分類群間の共出現関係を解析した。まず、全曳網中の共出現 関係から、2 つの分類群間の類似度を示す Jaccard index (Real 1999)を求めた。 Taxon A と taxon B がどちらも採集された網数を  $n(A \cap B)$ , A と B の少なくともどち らか一方が採集された網数を  $n(A \cup B)$ , とすると Jaccard index J(A, B) は、

$$\mathbf{J}(\mathbf{A}, \mathbf{B}) = \frac{n(\mathbf{A} \cap \mathbf{B})}{n(\mathbf{A} \cup \mathbf{B})}$$

と表され、2 群の共出現する傾向の強さを表す。Jaccard index (類似度) は 0-1 の
範囲の値をとり、値が高いほど2つの分類群の共出現傾向が強い。21 分類群総当た
りで、2 群間の Jaccard index を計算し、Jaccard distance (=1 – Jaccard index) を 2 群
間の距離の測度(非類似度)として、ウォード法によりクラスター分析を行った

(Pierre and Louis  $2012)_{\circ}$ 

本研究では、NPFC で暫定的に VME 指標種に指定されているウミトサカ目(ヤギ 類を除く)、ヤギ類、ツノサンゴ目およびイシサンゴ目の4分類群、並びに他の多く の RFMO によって VME 指標種として指定されているカイメン類とヒドロサンゴ類

の2分類群を VME 指標種の候補として取り扱った(CCAMLR 2009, NAFO 2017, NEAFC 2015, Penney et al. 2009)。VME 指標種の候補が,底生生物群集の存在を代表 する能力を評価するために、アソシエーション分析を適用した。アソシエーション 分析は、マーケットバスケット分析のように、ビジネス分野で用いられるデータマ イニング手法である(Blattberg et al. 2008)。この手法は、消費者が購入する商品(ア イテム)間の隠れた関係を、アソシエーションルールの形で明らかにする。例え ば、「アイテム A を買うお客さんは B も買う」は{A}→{B}の形式で表現される (Silverstein et al. 1997, Hahsler et al. 2005)。アソシエーションルール $\{A\} \rightarrow \{B\}$ にお いて、{A}を条件部 (antecedent), {B}を結論部 (consequent) と呼ぶ。本研究では、 底生生物間の共出現関係を示す「分類群 A が出現すれば分類群 B も出現する」のよ うなアソシエーションルールを探索する。1 曳網ごとの出現データをマーケットバス ケット(買い物かご)と見なしてアソシエーション分析を適用し,6つの VME 指標 種の候補、すなわちヤギ類、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)、ツノサンゴ目、イシサ ンゴ目,ヒドロサンゴ類およびカイメン類のうちいずれか1つを結論部に置き,他 の分類群を条件部に含むルールを抽出する。条件部に指標種の候補を置き、結論部 に他の分類群を含むアソシエーションルールを抽出する方が合理的な手法に見え る。しかし、既存のアルゴリズム"apiriori"は、条件部には複数のアイテムを含み得 るが、結論部には単一のアイテムを扱うことしかできない。そのため、本研究では アルゴリズムを逆向きに適用し、指標種の候補を結論部に、その他の分類群を条件

部に持つルールを抽出した。

アソシエーションルールの有効性は、Support、Confidence、Lift という測度で評価 することができる。Support は  $A \ge B$  が同時に起こる確率を表し、全データのうち の  $A \ge B$  を共に含むデータの割合から算出され、0 から 1 の値をとる。すなわち、

Support({A} 
$$\rightarrow$$
 {B}) =  $\frac{n(A \cap B)}{n(\Omega)}$ 

ここで n(Ω) は全曳網数を表わす。Confidence は「A ならば B」が起こる条件付き確 率を表し、A を含むデータにおける A と B を共に含むデータの割合から算出され る、0 から1 の値をとる。つまり、

Confidence({A} 
$$\rightarrow$$
 {B}) =  $\frac{n(A \cap B)}{n(A)}$ 

ここでn(A) は A を含む曳網数を表す。Confidence が高いルールは、結論部が条件部 に依存することを表す。Lift は「条件部が起こるならば結論部が起こる」条件付き確 率が、結論部が独立して生起する確率をどれだけ上回っているかを表す。

$$\text{Lift}(\{\mathbf{A}\} \to \{\mathbf{B}\}) = \frac{\text{Confidence}(\{\mathbf{A}\} \to \{\mathbf{B}\})}{n(\mathbf{B})/n(\Omega)} = \frac{n(\mathbf{A} \cap \mathbf{B})/n(\mathbf{A})}{n(\mathbf{B})/n(\Omega)}$$

 ${A} \rightarrow {B}$ で共出現のルールを抽出する際は、Confidence と Lift の値が特に重要で ある。Confidence( ${A} \rightarrow {B}$ )が高いルールは、分類群 A が出現するところでは分類 群 B が出現する確率が高いことを表す。しかし、Confidence が高くても Lift が低け れば単に B がどこにでも出現する汎出現種であることを表す。従って、Confidence と Lift が高いルールでは、結論部が条件部の出現をよく表す指標でになっていると 考えられる。 アソシエーション分析には統計ソフト R3.1.2 (R Core Team 2014) と,パッケージ arules の関数"apriori()"を使用した。"apriori"のデフォルトでは Support が 0.01 以上で Confidence は 0.8 以上のすべてのルールを探す(Hahsler et al. 2005)。今回の解析で は,VME 指標種の候補のうち 1 つの分類群を結論部に含み,Support が 0.1 以上(デ フォルトよりも共出現傾向が高くなる),Confidence が 0.5 以上(デフォルトと比較 して結論部の条件部への依存が低くなる)の条件でアソシエーションルールを抽出 し,そのうち Lift  $\geq$  1 のルールを有効と判断した。条件部には複数の分類群を含む ことができる。

指標種候補の分類群の出現と群集多様性の関係を確認するために,指標種候補の 分類群が含まれる曳網と含まれない曳網において出現した分類群数を比較した。分 類群数は計数値なので,ポアソン対数線形モデル(Venable and Ripley 1999)を適用 し,指標候補種が含まれる曳網と含まれない曳網の平均分類群数(指標種候補の分 類群は除く)を比較した。同様のポアソンモデル分析を3種類の採集器具の採集効 率の比較にも用いた。これらの解析の有意水準は0.05に設定した。

#### 3-3. 結果

## 3-3-1. 底生生物の採集

底生生物はウニ桁網,大型ドレッジおよび小型ドレッジでそれぞれ1曳網あたり平 均8.9(±2.8 SD)分類群,8.3(±2.0)分類群および5.3(±2.7)分類群が採集され た。1 曳網あたりの底生生物の平均分類群数はウニ桁網と大型ドレッジでは有意な差 は見られなかった(P=0.48)。しかし、小型ドレッジは他の2つの採集器具に比べ て、採集された分類群数は有意に少なかった(P<0.05)。

#### 3-3-2. 共出現性に基づく群集特性の解析

VME 指標種候補の 6 分類群の中では、ヤギ類とイシサンゴ目の出現頻度が最も高く 同程度であり、それぞれ全曳網の 60.7%および 62.0%であった(Fig. 3-2)。次いでカ イメン類の出現頻度は 33.7%と中程度であり、ウミトサカ目(ヤギ類を除く)、ツノ サンゴ目およびヒドロサンゴ類の出現頻度は 25%以下と低かった。VME 指標種候補 以外の底生生物分類群では、甲殻類の出現頻度が最も高く、全曳網の 88.2%を占め た。次いでヒトデ類、腹足類およびウニ類も 63-72%で、中程度から高い出現頻度を 示した。ナマコ類、ウミエラ類、スナギンチャク類およびホネナシサンゴ類の出現 頻度は、3-8%と著しく低かった。

底生生物 21 分類群の共出現関係から計算した類似度の指数 Jaccard index に基づく ヒートマップ,および非類似度の指数 Jaccard distance を 2 群間の距離としたクラス ター分析の樹形図を Fig. 3-3 に示す。樹形図を Jaccard distance = 1.0 の水準で切る と,天皇海山海域の底生生物は 4 つのクラスターに分かれた。クラスター1 は最も多 くの分類群によって構成され,VME 指標種候補のヤギ類とイシサンゴ目および,多 様な移動性ベントス(腹足類,甲殻類,ウニ類,クモヒトデ類,ヒトデ類)と魚類

を含んだ。クラスター2には、指標種候補のカイメン類とヒドロサンゴ類とともにイ ソギンチャク類、多毛類、二枚貝類が含まれた。本研究で採集された多毛類は、フ サゴカイ科のように棲管を埋在させたり、カンザシゴカイ科のように岩などに棲管 を付着させたりして定住する定在性ベントスであり、遊泳能力の高い種類ではなか った。また、二枚貝類は、岩や他の生物が形成した大型のハビタット構造の隙間で 生活するハリナデシコ Delectopecten vitreus やアラスカニシキ Parvamussium alaskense などの小型種であり、軟質堆積物中に埋在する大型種ではなかった。クラスター3 は、VME 指標種候補のツノサンゴ目とウミトサカ目(ヤギ類を除く)に加え、ホネ ナシサンゴ類、頭足類およびウミユリ類を含んだ。本研究で採集された頭足類の多 くは小型のタコ類であった。ウミユリ類はほとんどの標本が無茎のウミシダ類であ り、海底のギャップやハビタット構造を形成する他の固着生物に付着して生活する が、状況によっては移動する。クラスター4は、砂泥底に依存する分類群で構成され た。すなわち固着性のスナギンチャク類(少量のヤツマタスナギンチャク Epizoanthus ramosus のような共生種も含む), ウミエラ類およびナマコ類である。 クラスター1 に含まれる分類群は、非類似度指数 Jaccard distance が低いレベルでク ラスターとしてまとまっており, Fig. 3-3 のヒートマップを見てもわかるように, 強 い共出現傾向を持つ。クラスター2および3の分類群では、分類群間の共出現傾向は 中程度であることが示された。クラスター4に含まれる分類群では、類似度指数 Jaccard index が明らかに低く (<0.1), 分類群間の共出現傾向は低い。

#### 3-3-3. アソシエーションルールの抽出と評価

ヤギ類,イシサンゴ目,ツノサンゴ目およびカイメン類を結論部に置いたアソシエ ーション分析では,Support が 0.1 以上,Confidence は 0.5 以上の条件を満たすアソシ エーションルールが抽出された(Table 3-2)。ウミトサカ目(ヤギ類を除く)および ヒドロサンゴ類では,条件を満たすアソシエーションルールは抽出されなかった。

ヤギ類は563 ルールが抽出され,そのうち Lift が1以上の有効なルールは468 だ った。有効なルールの条件部には,合計14の分類群が現れた。その内訳はクラスタ ー1に含まれる7分類群すべて,クラスター2からカイメン類,多毛類,ヒドロサン ゴ類および二枚貝類の4分類群,およびクラスター3からツノサンゴ目,ウミトサカ 目(ヤギ類を除く)およびウミユリ類の3分類群であった。条件部に最多の7分類 群を含むルールが4つ抽出され,イシサンゴ目,甲殻類,腹足類,ヒトデ類,クモ ヒトデ類およびウニ類が基本となり,それに加えてツノサンゴ目,二枚貝類,多毛 類または魚類のいずれか1分類群が含まれた。ConfidenceとLiftが最も高かったル ールは4つで,いずれもConfidenceが0.94,Liftは1.46を示した。それらのルール の条件部はヒドロサンゴ類,ヒトデ類およびクモヒトデ類を共通して含み,その他 にはウニ類,腹足類,ウニ類と腹足類または甲殻類と腹足類が含まれた。

イシサンゴ目では 589 のルールが抽出され,そのうち Lift が 1 以上の有効なルー ルは 559 だった。有効なルールの条件部には合計 16 の分類群が現われ,その分類群 はクラスター1に含まれる7分類群全て,クラスター2からは5分類群(カイメン 類,イソギンチャク類,多毛類,ヒドロサンゴ類および二枚貝類),クラスター3か らは4分類群(ツノサンゴ目,ウミトサカ目(ヤギ類を除く),頭足類およびウミユ リ類)であった。最多の7分類群を条件部に持つルールは5つであり,腹足類,甲 殻類,ヒトデ類,クモヒトデ類およびウニ類を共通して持ち,加えて{ヤギ類,ツ ノサンゴ目},{ヤギ類,二枚貝類},{ヤギ類,多毛類},{ヤギ類,魚類}または {多毛類,魚類}のいずれかを条件部に含んだ。{ツノサンゴ目,甲殻類,クモヒト デ類} ⇒ {イシサンゴ目}のルールが Confidence (=0.96), Lift (=1.52) ともに最も高 い値を示した。

ッノサンゴ目を結論部においた解析では9ルールが抽出条件を満たし、すべて Lift が1以上の有効なルールだった。いずれのルールも Lift が 2.36-2.60 と高い値を示し たが、Confidence は 0.5-0.55 と低かった。ルールの条件部にはヤギ類、イシサンゴ 目、腹足類、甲殻類、ヒトデ類、クモヒトデ類、ウニ類の合計7分類群が現れ、す べてクラスター1の構成要素だった。

カイメン類でも4ルールが抽出され, すべてのルールが Lift = 1 以上の有効なルー ルだったが, いずれも Confidence が 0.5-0.53 と低い値を示した。ルールの条件部に は全部で5分類群が示され, ヤギ類, 腹足類, 甲殻類およびクモヒトデ類がクラス ター1 から, 多毛類がクラスター2 から, それぞれ選ばれた。

1 曳網中の分類群数の平均は、ヤギ類が含まれる曳網は 7.8±2.8SD(ヤギ類はカウ

ントされない)でヤギ類が含まれない曳網 (6.6±2.9)より有意に高かった (P = 0.006)。同様に, イシサンゴ目 (7.9±2.9 vs. 6.6±2.7, P = 0.002), ツノサンゴ目 (9.6±3.0 vs. 7.4±2.7, P < 0.001), ウミトサカ目 (ヤギ類を除く, 9.2±2.5 vs. 7.3±2.9, P < 0.001)でも有意な差が観察された。しかし, カイメン類 (7.5±3.2 vs. 7.8±2.9, P = 0.46)およびヒドロサンゴ類 (8.5±2.5 vs. 7.7±2.3, P = 0.15)では有意な差は認められなかった (Fig. 3-4)。

#### 3-4. 考察

共出現性を基にしたクラスター分析によって、底生生物の分類群は4つのクラスタ ーに分類された。各クラスターはそれぞれ固着性および移動性の分類群を含んだ。 クラスター1 は最も多くの分類群で構成され、ヤギ類、イシサンゴ目、魚類および多 くの移動性底生生物を含み、分類群同士は高い共出現性を示した。ヤギ類とイシサ ンゴ目の出現から、クラスター1 は岩盤の海底に関連すると考えられる。ヤギ類およ びイシサンゴ目は、多様な移動性ベントスや魚類にハビタット構造を提供する habitat-forming 種として知られている(Baillon et al. 2012, Carlier et al. 2009, Roberts et al. 2006, 2009b, Stone 2006,)。本研究においては、表在性のクモヒトデ類、テヅルモ ヅル類、コシオリエビ類などが、採集されたヤギ類の群体上に付着しているのが確 認された(Fig. 3-5)。また、クモヒトデ類は、群体性のイシサンゴ目の群体上でも確 認された。大きな直立したヤギ類やイシサンゴ目への付着は、クモヒトデ類の懸濁 物摂食効率を増加させるであろう。表在性の甲殻類はおそらくサンゴの枝の間に自 分の身を隠すことによって、捕食者を避けている。このような冷水性のヤギ類やイ シサンゴ目とクモヒトデ類および甲殻類の関係は、他の海域からも報告されている

(Buhl-Mortensen and Mortensen 2004a,b, Mosher and Watling 2009)。本研究において採 集された魚類標本は,底生性のソコダラ類,オキカサゴ類およびフサアンコウ類を 含む。ハビタット構造を形成するヤギ類やイシサンゴ目は,大西洋から報告されて いるように,これら魚類に隠れ処や産卵・成育の場を提供する可能性がある(Auster 2005, Costello et al. 2005)。本研究では,単体性で小型のイシサンゴ目も頻繁に採集さ れた。これらの種類は,クラスター1の他の懸濁物食の分類群と生息地の選好性を共 有し,共出現する可能性が高い。

クラスター2 とクラスター3 に含まれる分類群は、低い共出現性を示し、クラスタ ー1 の分類群と比較すると相互依存の度合いが低い。クラスター2 はカイメン類、ヒ ドロサンゴ類、イソギンチャク類、二枚貝類および多毛類を含む。これらクラスタ ー2 の固着性底生生物が、天皇海山海域において他の底生生物に大規模で硬質なハビ タット構造を提供することは希である。本研究で観察されたこれら分類群がハビタ ット構造を提供する唯一の例は、カイロウドウケツの仲間のカイメン類によって形 成された複雑な多孔質構造の内部に、ドウケツエビ類やコシオリエビ類などの甲殻 類が住み着いていたことである。クラスター3 の固着性底生生物は、ツノサンゴ目の み大型で直立した群体を形成する。ウミトサカ目(ヤギ類を除く)やホネナシサン ゴ類はほとんどが小さく,柔軟なサンゴ体構造をしており,ウミユリ類は岩の隙間 やヤギ類などの他の直立した生物上で生活し,時折他の場所へ移動する。これらの 固着性懸濁物食者は,生息基質や他の環境要因にも同様の選好性を持っていると考 えられ,共出現の程度は低かった。

これらとは対照的に、クラスター4 は砂泥底群集を示した。ウミエラ類は、柄を使 って柔らかい底質に刺さるようにサンゴ体を固定することで、砂泥底に生息する群 体性の刺胞動物である。スナギンチャク類は、砂粒を自分の体に取り込んで群体を 形成する成長様式を持っている。本研究で採集されたナマコ類は、ミツマタナマコ *Synallactes chuni*のような砂泥に生息する表在性の沈積物(デトリタス)食性のもの だった。これらの砂泥底底生生物は他のクラスターの構成分類群とは異なる底質を 好むことから、他のクラスターとは区別されたが、天皇海山海域は岩盤底が優占 し、砂泥底はごく限られた面積に限られているため、クラスター4の共出現傾向は一 様に低かった(Fig. 3-2)。

アソシエーション解析により群集指標性を確認する方法としては,指標種の候補 を条件部に置き,結論部に複数の分類群を含むルールを抽出する方が直感的に理解 しやすい。しかし,既存の計算アルゴリズム"apriori"では,条件部は複数,結論部に は単一のアイテムを含むルールを検討することしかできない。本研究で用いた方法 は Support と Confidence でルールを抽出した上で,Lift を加味して有効性を評価する ことにより指標性を確認することができた。この方法は既存の確立されたアルゴリ ズムとプログラムを用いるもので、使いやすく汎用性がある。

アソシエーション分析では、ヤギ類とイシサンゴ目の2分類群で有効なルールが 数多く抽出され、イシサンゴ目でより高い Confidence と Lift の値を取るルールが抽 出された。Confidence と Lift の高いアソシエーションルールは、結論部が条件部の 出現をよく表す指標であると考えられ、結論部の群集指標種としての有効性が高い ことを示す。この2 分類群のどちらかを含むルールの条件部に選ばれた分類群の多 くは、クラスター分析でクラスター1 とクラスター2 に分類された分類群であった。 抽出されたルールは、これら底生生物の共出現傾向をよく表すものであり、イシサ ンゴ目とヤギ類はこうした共出現性の高い底生生物群集の存在を示唆する指標とし て有効であると考えられる。単体性のイシサンゴ目サンゴ類などの一部の例外を除 き、これらの2分類群は一般に、大型で、海底から立ち上がる形状の群体を形成 し、低成長、長寿命であるため、着底漁業のような人間活動の影響を受けやすい

(Heifetz et al. 2009, Roberts et al. 2006)。こうした点からも、これらの分類群は天皇 海山海域における VME の指標として有効であると考えられる。

一方,ツノサンゴ目とカイメン類を結論部に含むルールは,Confidence が 0.6 に満 たない比較的低い値を示したため,これら2つの分類群は他の分類群の出現を代表 する指標種としての有効性は低いことが示された。また,ウミトサカ目(ヤギ類を 除く)やヒドロサンゴ類は,それ自身の出現頻度が非常に低く,有効なアソシエー ションルールは抽出されなかった。 ヤギ類,イシサンゴ目が出現した曳網は,それらが出現しない曳網よりも一緒に 入網した底生生物の分類群数は多いことが示された。逆に,カイメン類およびヒド ロサンゴ類を含む曳網と含まない曳網では,1曳網中の平均分類群数に有意差は見ら れなかった(Fig. 3-3)。この結果は,ヤギ類とイシサンゴ目の群集指標性が高いこと を支持するとともに,カイメン類とヒドロサンゴ類が,天皇海山海域における群集 の多様性および機能性の優れた指標にはならないことを示唆する。しかしながら, VME の特性には稀少性や固有性などの他の要素も含まれ(FAO 2009),これら要素 に関して VME 指標種の適性を評価するためには,他の解析手法を検討する必要があ る。

アラスカ周辺海域では、ヤギ類だけではなくウミトサカ目(ヤギ類を除く)、ウミ エラ類およびヒドロサンゴ類もハビタット構造を形成し、底生生物相の主要な構成 分類群であることが知られている(Heifetz 2002, Heifetz et al. 2005, Stone and Shotwell 2007)。ハワイ諸島ではツノサンゴ目、スナギンチャク類の gold coral およびイシサ ンゴ目が冷水性サンゴ類の主構成分類群であるのに対して、ヒドロサンゴ類やウミ エラ類は極めて低い出現頻度を示す(Parrish and Baco 2007)。天皇海山海域の深海群 集の特徴はハワイ周辺海域と類似していると思われ、北側のアラスカ周辺海域とは 大きく異なっている。VME 保全のための指標種の選択には、このような底生生物相 の地域間の相違を考慮することが必要である。

本研究から、ヤギ類とイシサンゴ目は天皇海山海域の底生生物群集にとって重要

な構成要素であり、ハビタット構造を提供し、多くの他の底生生物と共出現するこ とが示された。ヤギ類標本は 10 科 38 属を含み、生物多様性の面でも重要な分類群 である。採集されたヤギ類標本の多くはオオキンヤギ科に属するが、一般に大型で 海底から立ち上げる構造を形成するヤギ類の中でも特に硬質で頑健な主軸を形成 し、一平面または多方向に扇状の群体を広げるオオキンヤギ科は大型のハビタット 構造を形成し、他の生物に提供することが知られている(Buhl-Mortensen and Mortensen 2004a,b, Cairns and Baco 2007, Krieger and Wing 2002, Stone 2006)。

本研究は,底生生物間の共出現解析を通じて底生生物群集の特性を評価し,潜在 的な指標種を選び出すための一連の手法を提案した。本研究で用いた採集器具によ る海底への影響は,狭い範囲の面積に限られ,海底のハビタット構造や群集に与え る影響は小さいと考えられる。このアプローチはドロップカメラやROVを使った海 底観察から得た映像データにも適用可能であり,それを用いた場合には,海底生態 系への影響を最小限に抑えることができる。

			Occurrence frequencies of benthic taxa																				
Sampling gear	Seamouont	NO. hauls	gorgonians	Antipatharia	Scleractinia	Alcyonacea	Hydrocoral	Porifera	Pennatulaea	Corallimorpharia	Zoanthidea	Actiniaria	Asteroidea	Echinoidea	Ophiuroidea	Holothuroidea	Crinoidea	Crustacea	Polychaeta	Cephalopoda	Bivalvia	Gastropoda	Pisces
Small dredge	Northern Koko	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Koko	3	3	1	2	1	3	1	0	1	0	0	2	3	3	0	1	3	0	0	1	2	0
	Yuryaku	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
	Colahan	18	9	1	13	4	6	8	0	0	2	4	6	2	14	0	7	13	6	0	2	6	0
1	СН	13	8	1	4	2	1	7	0	0	0	1	3	4	6	0	3	4	0	0	0	5	1
Large dredge	Northern Koko	3	3	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	3	1	0	0	2	2
-	Koko	8	6	2	4	4	1	1	0	0	2	2	5	7	6	0	3	7	3	1	3	8	5
	Colahan	6	4	1	6	1	2	2	0	0	0	3	5	4	5	0	2	6	4	0	2	4	0
	СН	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
Beam trawl	Northern Koko	2	2	0	1	1	1	1	0	0	0	1	2	1	2	0	0	2	2	0	2	2	2
	Koko	72	50	27	49	20	17	18	4	5	4	22	51	59	56	1	13	69	29	18	25	61	55
	Yuryaku	4	2	0	3	0	0	0	0	0	0	1	4	3	4	1	1	4	1	1	1	2	4
	Kammu	25	10	1	15	3	1	7	1	1	3	13	20	23	21	3	3	25	16	3	6	21	21
	Colahan	7	6	1	5	6	0	2	0	0	1	0	6	3	2	0	6	7	4	1	0	5	4
	СН	6	5	0	4	1	0	5	0	0	0	1	3	6	5	0	2	5	2	0	0	3	3

Table 3-1. Number of hauls using the three types of sampling gear and occurrence frequencies of benthic taxa at each seamount.

Table 3-2. Number of effective association rules that include candidate vulnerable marine ecosystem indicator taxa as the consequent with ranges of Confidence and Lift values.

			Number of rules with the taxon below in the antecedent																			
					Taxon from Cluster 1								Т		Taxon from Cluster 3							
Taxon in the consequent	No. of extracted rules	No. of rules	Range of Confidence values	Range of Lift values	gorgonians	Scleractinia	Gastropoda	Crustacea	Echinoidea	Ophiuroidea	Asteroidea	Pisces	Porifera	Actinaria	Stylasterina	Bibalvia	Polychaeta	Antipatharia	Alcyonacea	Cephalopoda	Crinoidea	Taxa from Cluster 4
gorgonians	563	468	0.65 - 0.94	1 - 1.46	_	195	201	236	198	216	232	78	58	0	30	94	57	64	56	0	18	0
Alcyonacea	0	0	_	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	_	0	0	0
Antipatharia	9	9	0.5 - 0.55	2.36 - 2.6	9	9	9	5	7	6	6	0	0	0	0	0	0	_	0	0	0	0
Scleractinia	589	559	0.64 - 0.96	1 - 1.52	207	_	241	284	247	260	260	111	53	35	13	102	144	64	54	2	17	0
Porifera	4	4	0.5 - 0.53	1.52 - 1.61	4	0	2	2	0	4	0	0	_	0	0	0	4	0	0	0	0	0
Stylasterina	0	0	_	_	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

\* Excluding gorgonians



Fig. 3-1. Topographic maps of the surveyed seamounts showing locations of benthos collection by beam trawl (crosses), large dredge (triangles) and small dredge (circles).



Fig. 3-2. Occurrence frequencies of benthic taxa sampled in this study. Boldface indicates the candidate VME indicator taxa. \*Alcyonacea (excluding gorgonians)



Fig. 3-3. Dendrogram and heat map showing co-occurrence tendencies of benthic taxa in the sampling hauls. Boldface indicates the candidate VME indicator.
 \*Excluding gorgonians



Fig. 3-4. Box plots showing the difference in number of benthic taxa in a haul with and without a candidate indicator taxon. Significance of differences is reported in the text.

\*Excluding gorgonians.



Fig. 3-5. Symbiotic relationship between gorgonians and basket stars (upper) or Crustacea (bottom).

# 第4章. VME 指標種の空間分布推定手法の開発

# 4-1. 緒言

2 章および 3 章を通じて, 天皇海山海域の VME 指標種としてヤギ類とイシサンゴ目 が有効であることが確認された。特にヤギ類は出現頻度や分類学的な多様性が最も高 く,立体的なハビタット構造を形成する,底生生物群集の重要な構成種である。そこ で 4 章では,VME 指標種を用いた底生生物群集の適切な空間管理のための研究手法 開発の第 3 のアプローチとして,高解像度のマルチビーム海底測深データと底生生物 調査データを用いて,天皇海山海域における大型ヤギ類のハビタットモデリング手法 を検討した。

ハビタットモデルは、生物種の出現と環境変数の関係を統計的に解析し、分布を推 定する研究手法である(Guisan and Zimmermann 2000)。近年、冷水性サンゴ類のハビ タットモデルは、調査や保護の優先海域を推定する目的で広く用いられるようになっ てきた(Davies and Guinotte 2011)。しかし、冷水性サンゴ類を含む、深海生物の調査 には、時間や費用がかかり、近年は海底地形マッピングに調査の重点が置かれている ため、底生生物とその生息環境について利用可能なデータは極めて限られている。

一方,マルチビーム音響測深器調査から得られる測深データおよび反射強度の観測 値を利用することにより,海底地形の特徴を表す色々な海底地形特性値を生成するこ とが可能である(Hellequin et al. 2003, Lecours et al. 2016b)。海底地形特性値は,底生 生物の分布に関連した生物学的要因の代用値として有用であり(Lecours et al. 2015, 2016a, Wilson et al. 2007), 冷水性サンゴ類のハビタットモデルにおいて説明変数とし て使用することができる(e.g. Lecours et al. 2016a, Tong et al. 2013)。しかし、これらの 地形特性値は、音響測深データから直接作られるのではない。観測値からエラーデー タや人為的影響を除去し、音速やその他の要因を補正した上で、特定グリッドサイズ で海底形状を近似する数理モデル(digital bathymetric models; DBMs)を構築し、ある 大きさの移動解析ウィンドウ(moving analysis window)内のグリッドセルに計算アル ゴリズムを適用することにより生成される(Lecours et al. 2016b, Wilson et al. 2007)。 Lecours et al. (2015) は、地形特性値が解析のスケール、すなわち空間解像度と解析ウ ィンドウの大きさに伴って変化することを指摘した。このため彼らは、底生生物の分 布マッピング研究において、マルチスケール・アプローチを推奨している。マルチス ケールの地形解析を検討する際には、スケールの2つの要素、すなわち解析対象範囲 の大きさ(広がり)と空間解像度を区別して考える必要がある(Lecours et al. 2016b, Wilson et al.  $2007)_{\circ}$ 

冷水性サンゴ類のハビタットモデルは、様々な空間解像度で用いられてきた。緯経 度1度グリッドセルのような粗い空間解像度は、海盆スケールでの分布を予測する目 的で使われてきた (Davies and Guinotte 2011, Tittensor et al. 2009, Yesson et al. 2012)。こ うした粗い空間解像度を用いた解析は、regional (100 < 10,000 km) や global (>10,000 km) スケールにおける保護優先海域の選定など広域的な保全戦略を検討するために 有用である。しかし、local スケール、すなわち mega-habitat スケール (1 < 100 km; Greene et al. 1999)における管理計画立案には適さない。なぜなら、これらの粗い空間 解像度では、海山など管理対象となる地形や景観内での冷水性サンゴ類の分布を予測 できないからである。冷水性サンゴ類の地域的(local スケール)な分布は、micro ス ケールもしくは meso-habitat スケール(10 m < 1 km; Greene et al. 1999)での環境要因 の変動によって概ね規定される。従って、1 km 未満のグリッドセルサイズ(空間解像 度)での検討が必要である。一方で、local スケールでの解析に適切なグリッドセルサ イズ(空間解像度)を確認するためには、マルチスケールによるグリッドセルサイズ の探索が必要である。しかし、様々な空間解像度を比較検討した冷水性サンゴ類の研 究は、非常に少ない(Dolan et al. 2008, Georgian et al. 2014, Guinan et al. 2009a, Rengstorf et al. 2012, Tong et al. 2013)。

そこで本研究では、local スケールの地形である海山域において、冷水性サンゴ類の ハビタットモデルにマルチスケールアプローチを適用し、空間解像度が分布推定に与 える影響を検討する。様々な空間解像度での地形特性値の変化を検証する方法として、 2 つのアプローチがある。まず1つ目に、解析ウィンドウサイズ、すなわち解析ウィ ンドウ内のグリッドセルの数を操作して地形特性値を算出する方法(Wilson et al. 2007) である。このアプローチは底生生物の分布に関係のある空間解像度を識別するのに有 用であり(Lecours et al. 2016b)、冷水性サンゴ類の研究にもすでに適用されている (Dolan et al. 2008, Tong et al. 2013, Wilson et al. 2007)。2 つ目は水深データから生成す る水深ラスターのグリッドセルサイズを操作する方法である。このアプローチはグリ ッドセルサイズと地形特性の関係および、それらと推定された分布との関係を直接探 るのに適している。Rengstorf et al. (2012) は、50 × 500 から 1,000 × 1,000 m までの 様々な空間解像度でリサンプルしたグリッドデータを使い、冷水性サンゴ類の分布と 地形特性の関係を検討するためには、高解像度のハビタットモデルが必要であること を示した。このアプローチは、ハビタットモデルに有効な空間解像度の上限を探索す る目的に適している (Wilson et al. 2007)。対象生物の分布推定に有効な空間解像度の 上限を知ることは、マルチビームなどの調査機器の能力や調査期間、解析に用いるコ ンピューターの演算能力およびデータストレージに制限がある状況下での、効率の良 い測深調査やデータ解析の計画立案に役立つ。

本研究では、解析ウィンドウ内のグリッドセルの数は固定し、グリッドセルサイズ を変化させる2つ目のアプローチを採用して、空間解像度が地形特性値および大型ヤ ギ類のハビタットモデルに及ぼす影響を検討した。それにより、天皇海山海域におけ る大型ヤギ類に適した海底地形の特徴を明らかにし、ハビタット解析に有用な空間解 像度の上限を検討した。

4-2. 材料と方法

## 4-2-1. 研究対象海域

本研究の対象海域は、天皇海山列の南部に位置する光孝海山、コラハン海山、C-H海山である(Fig. 4-1)。光孝海山は北緯 35 度東経 171–172 度に位置する、天皇海山列で

最も大きな平頂海山であり、水深 250-500 m の頂上部は広く漁場として利用されてい る。このうち、北西部、中央部、南東部を研究対象とした。コラハン海山は北緯 31 度 東経 175 度に位置し、東西 7 km の範囲に 1,000 m 以浅の頂上部が収まってしまうほ どの比較的小さな海山である。最浅部 270 m の平坦な頂上部は着底トロールの漁場と なっている。C-H 海山は北緯 30 度東経 177 度に位置する最浅部 335 m 東西 5 km ほど の小さな海山である。2008 年以降、NPFC が定めた暫定管理措置により、また 2015 年 からは正式に採択された保存管理措置により C-H 海山では商業目的の底魚漁業が禁 止されている (NPFC 2009, 2016)。

#### 4-2-2. 海底地形特性値の生成

2010年から 2013年の5月から7月にそれぞれ約1週間,水産大学校練習船 耕洋丸 に搭載されたマルチビーム音響測深機(Kongsberg 製, EM710S, 70 - 100 kHz)を用 いて詳細海底測深データの収集を行った。海底測深調査は光孝,コラハンおよび C-H 海山で行い,光孝海山では北西部 323.3 km<sup>2</sup>,中央部 527.9 km<sup>2</sup>および南東部 422.5 km<sup>2</sup> の合計 1,273.7 km<sup>2</sup>から測深データを収集した。コラハン海山と C-H 海山については 全域で測深を行い,それぞれ 157.7 km<sup>2</sup>, C-H 海山は 39.1 km<sup>2</sup>の測深データを得た。調 査測線は,隣接する測線の測深部が 30%以上重なるように 0.15-0.3 マイル間隔で設置 した。ビーム幅と水深によって決まる水平方向の最小解像度は,調査測線上で 2-9m である。取得した測深データは,音響解析ソフトウェアの Marine Discovery III(株式

会社海洋先端技術研究所、東京、日本)を用いて音速補正と音響データの減衰や吸収 の除去およびノイズの除去処理を行った。ノイズ除去された.xyz データを投影測地系 ユニバーサル横メルカトル図法の北半球ゾーン 60 に投影し、ArcGIS のツールボック ス Point to Raster を用いて, 6 段階の空間解像度(25 m, 50 m, 100 m, 200 m, 400 m, 800m)のグリッドセル内の平均値を取ることにより,異なるグリッドセルサイズ(空 間解像度)のラスターレイヤーを生成した。グリッドセルサイズの上限を800mに設 定したのは、本研究では meso-habitat scale (10 m < 1 km) の解析を目的としており、コ ラハンや C-H のような小さな海山においては、それ以上のグリッドセルサイズでは 地形特性を捉えるのに大きすぎるからである。また、グリッドセルサイズの下限は25 mに設定した。これより細かい解像度では、本研究の対象海域全体のラスターデータ を取り扱うためのコンピューターの演算能力が不足し、また 20 m グリッドセルサイ ズ以下の細かい解像度で水深グリッドを作成すると、データ欠損セルが増加するから である。

本研究において、水深データから生成される地形特性値は、大型ヤギ類の分布を規 定するための環境要因の代用として用いられる。本研究では、水温や海底潮流のよう な海洋環境データは使わなかった。 MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer)やGLODAP (Global Ocean Data Analysis Project)などの全球スケー ルのデータから、内挿によって詳細解像度のラスターデータを生成することはできる が、25 m グリッドセルサイズと同程度の空間解像度で、実測値の海洋環境データを得 ることはできないからである。地形特性値は傾斜, 方向, 曲率, 高低差の4つの主な 地形情報タイプに分類することができる(Wilson et al. 2007, Lecours et al. 2016b)。こ れら4つの地形特性値はヤギ類(Tong et al. 2013)やイシサンゴ目サンゴ類(Dolan et al. 2008, Guinotte and Davies 2014, Howell et al. 2011, Rengstorf et al. 2013)の分布と関連 があることが知られている。本研究では, 4つの主な地形情報タイプの指標として, Slope, Northness/Eastness, Bathymetric Position Index (BPI), Vector Ruggedness Measure (VRM)を ArcGIS のツールボックスである Spatial Analyst と Benthic Terrain Modeler (BTM) version 3.0-beta13 (Wright et al. 2012)を用いて,各グリッドセルサイズに対し て算出した。

Slope はグリッドセル表面の傾斜角であり,度単位で表わされる(Wright et al. 2012)。 傾斜は海底の生息地と底生生物の群集構築を関連付ける重要な要因であると考えら れている(Wilson et al. 2007)。Northness と Eastness は北向き指数と東向き指数で、グ リッドセルの傾斜面方向(Aspect)の南北成分と東西成分を表し、Aspectの余弦 (Northness)と正弦(Eastness)として算出される。-1から1の範囲の値をとり、北 もしくは東に向いているほど1に近くなり、南もしくは西で-1をとる(Guinan et al. 2009b)。Northness と Eastness はそのグリッドセルの局所的な流れへの曝露の程度と 関係する。BPI は解析ウィンドウ内の中心セルの周囲のセルに対する高低差を表した 値である。BPI は、陸上環境に用いられる TPI(topographic position index)のアルゴリ ズムを改修した ArcGISの BTM によって算出される(Weiss 2001)。BPI は流れへの曝

露の程度と海底面の凹凸の両方を表す(Wilson et al. 2007)。VRM は地形の不均一性と 複雑性を表し、不規則な海底地形を好む底生生物の分布推定を決定づける海底地形特 性値として有効である。VRM は解析ウィンドウ内の各グリッドセルに垂直なベクト ルの3次元分散から算出され(Sappington et al. 2007), 0(均一面)から1(不規則) の範囲の値に標準化される。水深, Slope, Northness/Eastness はそれぞれ1つのグリッ ドセルに対して計算され, BPIと VRM は移動解析ウィンドウの中の複数のセルに対 して計算が行われる。本研究では、解析ウィンドウサイズを 5×5 グリッドセルに固 定した。Albani et al. (2004) は 3×3 グリッドセルの解析ウィンドウのような小範囲の 解析では,解析ウィンドウ内のグリッドセルが1つでもエラー値を持っていた場合に, すべてのグリッドセルがエラーの影響を受ける可能性が高くなることを指摘しいて いる。また,400m や 800m のような粗い空間解像度では、大きな解析ウィンドウサイ ズでは外周のセルのデータが欠損しやすく, VRM を計算できなくなる問題が生じる からである。これら5つの地形特性を6つの異なるグリッドセルサイズで計算した。 異なるグリッドセルサイズの地形特性値のレイヤーを, ArcGIS 上に投影し, 各地形

リッドセルサイズの変化に伴う各地形特性値の中央値と変動幅の変化をボックスプロットで確認した。

特性値が描出する地形構造のグリッドセルサイズによる変化を検討した。さらに、グ

## 4-2-3. 生物分布データ

2009 年から 2013 年の夏にそれぞれ約 2 週間,水産庁漁業調査船 開洋丸を用いて,ド ロップカメラシステムおよび Remotely Operated Vehicles (ROV)を用いた海底観察と, 曳網調査による底生生物採集を行った。

ドロップカメラシステム(DeepSea2000,後藤アクアティック社製)は、2,000 m 耐 圧のハウジングに入れた、デジタル静止画カメラ(RICOH GR-II)、HD デジタルビデ オカメラ(SONY HDR-HC9)およびハロゲンライトを、幅 1.9 m、高さ 1.8 m、奥行き 2.1 m のステンレス鋼管製フレームに固定したものである。それぞれの調査点におい て、ドロップカメラシステムはワイヤーで垂下し、ゆっくりと 5 回海底に着底させ、 調査船の周りのわずかに異なる 5 箇所で写真と動画を撮影した。各着底においてドロ ップカメラシステムは海底で 2 分間静止させ、その間静止画カメラが 10 秒ごとに写 真を撮るようにインターバルタイマー機能を設定した。撮影された静止画と動画から 観察された冷水性サンゴ類の科もしくは属と群体数を着底 1 回の撮影ごとに記録し、 着底ごとの位置情報を冷水性サンゴ類の出現位置とした。

ROV は広和株式会社製 ROV-LEO(使用限界水深 500 m)を用い,2010年,2011年 および 2013年に光孝,桓武,コラハンおよび C-H 海山において全 41 回の海底観察を 行った。各地点での ROV 観察は,初めに海底に着底してから約 1 時間行い,撮影さ れたビデオデータから,冷水性サンゴ類が出現したかどうかを確認し,種の同定のた めに形状や色を見直した。冷水性サンゴ類の出現位置として 2010年,2011年は冷水 性サンゴ類が観察された調査点の ROV 観察開始地点の船の位置情報を,2013 年は ROVに装置したトランスポンダーを用いて冷水性サンゴ類が観察された時の ROV の 位置情報を使用した。

ベントス採集調査は、147 地点で行い、ウニ桁網、小型もしくは大型生物ドレッジ のうちの1つを用いた。各採集器具の仕様や調査方法は2-2-1節で説明した通りであ る。1回の曳網で採集された冷水性サンゴ類の種類(科または属)と群体数を記録し た。採集器具にはトランスポンダーを搭載していないため、曳網終了時の位置情報を サンゴ類の出現位置とした。

本章では、冷水性サンゴ類の中で比較的大型に成長し、他の底生生物にハビタット 構造を提供し得る、ヤギ類のトクササンゴ科、オオキンヤギ科、サンゴダマシ科の3 科を大型ヤギ類としてまとめ、ハビタットモデリングの対象種に選定した。

## 4-2-4. ハビタットモデリング

大型ヤギ類のためのハビタットモデルとして,対象生物の在データのみを使う,在/ 背景法モデルの MaxEnt (Phillips et al. 2006, Phillips and Dudik 2008)を使用した。MaxEnt は対象生物の在が確認された地点の環境データと,研究対象地域全体の環境データ (これを背景データという)を対比することで,ベイズ推定とエントロピー最大化理 論 (maximum entropy theory) により対象種の生息地としての適合度を関数化し,関係 曲線を推定する。本研究では3つの異なる調査ギア (ROV, 深海カメラおよび曳網採
集器具)から生物の在データが生成されており,不在データの意味合いがサンプリン グギアによって異なる可能性があるため,在のみモデリングのアプローチを採用した。 MaxEnt は在のみモデルの中でも,他のモデルより優れたパフォーマンスを示すこと が知られており (Monk et al. 2010, Vierod et al. 2014),説明変数と生息地適合度との関 係を説明するレスポンスカーブを推定するので結果を解釈しやすい。バックグラウン ドデータを適切に設定していれば,冷水性サンゴ類のモデル解析においても満足のい く結果が得られることが報告されている (Howell et al. 2011, Rengstorf et al. 2013)。

個々のグリッドセルの 5 つの地形特性値と水深を, MaxEnt における説明変数とし て用いた。モデル解析を始める前に, 説明変数間の多重相関関係 (共線性)を, variance inflated factors (VIF)を用いて確認した。VIF は R 二乗値から導かれ, 重回帰における 共線性を診断するための評価基準である (Liao and Valliant 2012, Miles 2014)。VIF 値 が 10 以上の場合は強い共線性が疑われる。本研究では,各解像度における説明変数 間の VIF 値は 25 m グリッドセルサイズで 1.00-1.57, 5 0m では 1.00-1.60, 100 m では 1.00-1.67, 200 m は 1.00-1.41, 400 m で 1.00-1.20 および 800 m で 1.01-1.20 であり,全 て 2.0 以下だったため共線性は極めて弱いと判断し,すべての説明変数を MaxEnt に 用いた (Table 4-1)。

MaxEnt はバージョン 3.3.3k (available from

https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/; accessed on 18 June 2013) をデフォルト 設定(収束閾値は 10<sup>5</sup>,最大反復数 500,正則化整数 1)で用いた。デフォルトのモデ ルパラメーターは良好なパフォーマンスを実現することが知られており(Halvorsen 2013, Halvorsen et al. 2015), 冷水サンゴ類で行われた他の研究でも使われている (Guinotte and Davies 2014, Howell et al. 2011, Rengstorf et al. 2013)。

MaxEnt の出力として、各グリッドセルの対数スケールの生息地適合度値が得られ る。その値が0に近い場所は、対象種が出現する可能性が低い環境であり、1に近い 場所は生息に好適で、対象種が出現する確率が高い環境であることが示される。モデ ルの予測精度は ROC (receiver operating characteristic) 曲線の下側の面積である area under the curve (AUC) によって計算した。AUC は0から1の値を取り、ランダム予 測は0.5 となり、1に近づくほど予測精度が高いと判断される(Fielding and Bell 1997)。 モデルの予測精度の評価のために、N-fold クロスバリデーション (*n* = 10) を適用し た。在データを10個のサブセットにランダムに分割し、9個をトレーニングデータと してモデルをフィッティングし、残った1個はテストデータとして AUC を用いて、 モデルの予測精度を評価した。

ジャックナイフテストは、それぞれの説明変数のモデルへの貢献度を評価するため に用いた。ジャックナイフテストでは、それぞれの説明変数を抜いて生息地適合度推 定を行った場合とその説明変数単独で推定を行った場合の予測能力の違いを算出す る。

レスポンスカーブは、それぞれの説明変数の値が生息地適合度とどのような関係を 持つのかを表す。X軸に説明変数の値を、Y軸に生息地適合度を示す。

#### 4-3. 結果

# 4-3-1. グリッドセルサイズと海底地形特性値

異なるグリッドセルサイズにおける水深, Slope, Northness, Eastness, BPI および VRM のラスターマップを作成し,マップ上に大型ヤギ類が観察もしくは採集された地点を 示した (Fig.4-2-1, Fig.4-2-2)。400 m グリッドセルでは,大きな海山では段丘,小さ な海山では平頂部と斜面のような大きな地形構造のみを Slope は表現した。しかし, 100 m グリッドセルでは尾根や谷のようなより細かい構造を BPI が表すことができ た。25 m グリッドセルでは、BPI と Slope が平頂部の波打つ表面や,尾根上のコブの ような隆起,谷に続く窪みなどを含む,複雑で微細な構造を表わすようになった。Fig. 4-2-2 の水深ラスターマップが示す 800m グリッドセルのマップのみ,右下セルのデー タ欠損が見られた。これは ArcGIS のデータ処理上の問題であり,対象セルの中心付 近のデータが欠落しているセルにおいては、データなしと判断するためである。この ため、グリッドセルサイズによって欠損するセルの位置や数が変化する。

6 つのグリッドセルサイズにおける各海底地形パラメータの中央値と変動幅をボッ クスプロットで示した(Fig. 4-3)。大きな海山である光孝海山では,VRM はグリッド セルサイズが 200-400 m で他のグリッドセルサイズよりも中央値が高く,グリッドセ ルサイズ 100 m を越えるとはずれ値の範囲が縮小する傾向を示した。Slope は、中央 値や四分位に目立った傾向は見られないが、グリッドセルサイズが小さくなるほど外 れ値が増大した。BPI はグリッドセルサイズが大きくなるにつれてバラつきが大きく なったが、これは単に、解析グリッドセルとウィンドウのサイズが大きくなると高低 差の絶対値が大きくなり得ることを表わしている。Northness の中央値は、グリッドセ ルサイズが小さい時には0になるが、200 m よりも大きいグリッドセルサイズでは正 の値を示すようになった。Eastness は一貫して正の値を取り、グリッドセルサイズを 大きくするほど中央値が大きくなった。このことは、光孝海山の対象海域が全体とし て東を向いていることを表わしている。

小さな海山であるコラハン海山および C-H 海山では、中央値およびはずれ値の幅 の挙動に共通した傾向が認められた。VRM は、光孝海山と同様にグリッドセルサイ ズ 100 m から 200 m で最も中央値が大きく、200 m より大きいグリッドセルサイズで は中央値は小さくなり、変動が縮小した。Slope は、25-100 m までの小さいグリッド セルサイズでは類似した値を取ったが、グリッドセルサイズが 200 m を超えると中央 値も変動も小さくなった。BPI は、小さいグリッドセルサイズでは 0 もしくはほとん ど 0 に近い値を取るが、200 m よりも大きいグリッドセルサイズでは , グリッドセル サイズとともに変化した。Northness、Eastness はともに、中央値は比較的安定してい るが、グリッドセルサイズ 800m では異なる値を示した。このように全体として、グ リッドセルサイズ 100-200 m を境として地形特性値の傾向が変化することが確認さ れた。

# 4-3-2. ハビタットモデリング

大型ヤギ類は光孝海山 111 地点, コラハン海山 14 地点および C-H 海山 19 地点で観察 または採集された。ROV やドロップカメラで観察された大型ヤギ類は, 微細な凹凸が ある海山平頂部や尾根状地形の斜面部または縁辺に多く生息していた。

6つのセルサイズの MaxEnt モデルの AUC の値と各説明変数の貢献度の要約を Table 4-2 に示した。一般に AUC が 0.75 以上のモデルは潜在的に有用であり、十分な識別 能力があるとされる (Elith and Burgman 2002)。本研究ではグリッドセルサイズ 200 m より細かいモデルで AUC が 0.75 以上になり、グリッドセルサイズ 25 m のモデルの AUC が最も高く 0.82 (SD = 0.034) だった。

ジャックナイフテストの結果, グリッドセルサイズ 100-200m では VRM の貢献度 が最も高いが, グリッドセルサイズ 25-50 m では VRM の貢献度は低下し, 逆に水深 と Slope の貢献度が上昇した。グリッドセルサイズ 200 m のモデルでは水深と VRM の重要性が大きく, 貢献度はそれぞれ 28.1, 45.7 であった。グリッドセルサイズ 100 m では VRM の貢献度は 45.7 であり, 次いで水深の 29.0, BPI の 9.3 であった。グリ ッドセルサイズ 50 m では水深の 46.1 に次いで Slope が 22.7, VRM が 13.3 の順で重 要であり, 最も詳細なグリッドセルサイズ 25 m では水深が 54.2, Slope が 19.0 で, VRM の貢献度は 4.8 と小さかった。Northness はグリッドセルサイズ 25 m でのみ, モ デルでの貢献度を示し, Northness が大きくなると生息地適合度が高くなった。Eastness はどのグリッドセルサイズにおいても, ほとんど生息地適合度に貢献しなかった。

各説明変数のレスポンスカーブは、100mよりも細かいグリッドセルサイズのモデ ルでは類似した傾向を示し, 200 m グリッドセルサイズおよびそれより大きなグリッ ドセルサイズのモデルでは異なる挙動を示した(Fig. 4-4)。水深のレスポンスカーブ は、全てのグリッドセルサイズのモデルで 600 m よりも浅い海底で生息地適合度が高 くなる傾向を示した。しかしながら,25mグリッドセルサイズのモデルのレスポンス カーブには、所々にスパイク状の上昇があり、水深が生息地適合度を過剰に説明して いる兆候も認められた。100mより細かいグリッドセルサイズのモデルではBPIは0 付近で生息地適合度が高く,周囲と比べて高くも低くもない海底が好適となる傾向を 示した。Slope と VRM は、値が大きくなるほど生息地適合度が高く、海底面の傾斜が 大きく不均一な場所の生息地適合度が高い傾向が見られた。グリッドセルサイズ 200 mのモデルでは, BPI 値が大きくなると生息地適合度は段階的に上昇し, Slope は, よ り小さいグリッドセルサイズにおける傾向とは異なり、傾斜がより大きくなると生息 地適合度は低下傾向を示した。これらの結果は、空間解像度の変化に伴い、大型ヤギ 類に好適な海底地形を捉える地形特性が変わることを示唆している。

MaxEnt モデルを用いて推定した,大型ヤギ類の生息地適合度マップを図示した(Fig. 4-5)。25 m グリッドセルサイズのモデルでは,大型ヤギ類の生息適合地が斜面上部の 尾根,テラス縁辺または海山平頂部の表面の起伏上に分布していることが示された。 50 m と 100 m グリッドセルサイズのモデルでは,生息適合地が 25 m グリッドセルサ イズの予測と重複していたが,適合度の高い海底の面積および地域の数が増加した。 200 m グリッドセルサイズのモデルでは光孝海山の平頂部縁辺周辺や、コラハン海山の斜面上部周辺の広い範囲が大型ヤギ類の分布に好適であることが予測された。

#### 4-4. 考察

#### 4-4-1. 冷水性サンゴ類のハビタットモデル

MaxEnt を用いた大型ヤギ類の分布予測ためのハビタットモデルは、グリッドセルサ イズ 200m以下の高解像度のモデルで 0.75以上の高い AUC の値を示した。本研究で は MaxEnt モデルのパフォーマンスを, ランダムサンプリングによる 10-fold クロスバ リデーションを基にした AUC 値で検討した。しかし, AUC は, データの omission (偽 陽性:不在のテストデータを在と推定する確率)と commission (真陽性:在のテスト データを在と推定する確率)を均等に重み付けすることによって真陽性と偽陽性の差 を過大評価する可能性があることが指摘されている(Lobo et al. 2008, Peterson et al. 2008)。Guinotte and Davies (2014) が示したように、モデルのパフォーマンスをより厳 密に評価するには,空間的自己相関を考慮した上でトレーニングデータとテストデー タを分離することが望ましい。しかし、このような非ランダムサンプリング法は、特 に粗い空間解像度では在データの数が限られていたため、本研究では採用しなかった。 本研究では、3つの海山のデータを1つのレイヤーとして扱い、MaxEnt をデフォル ト設定で適用した。Georgian et al. (2014)は、モデルの複雑性を調整し、最大反復数を 増加させることで、モデルチューニングを行った。彼らは、詳細スケールで分割した

小海域と、粗いスケールで小海域をマージした大海域の2つの空間スケールに、チュ ーニングモデルを適用してモデルのパフォーマンスを比較し、詳細スケールのモデル の方がパフォーマンスが良いことを明らかにした。しかし、粗いスケールの大海域で チューニングモデルとデフォルトモデルのパフォーマンスを比較したところ、2つに 違いは見られなかった。本研究では、同じ水深範囲に位置する天皇海山海域の3海山 に共通する分布傾向を抽出することを目的としたため、このような最適化手法は適用 しなかった。このような高度解析手法の適用は、北部天皇海山列の深い海山群を含む、 より広い地理的範囲で、より多くの調査データが蓄積された場合に有用となろう。

Environmental niche factor analysis [ENFA] (Hirzel et al. 2002) やBIOCLIM (Busby 1986, Nix 1986), DOMAIN (Carpenter et al. 1993) のような他のハビタットモデルも,在のみ データに適用できる。Tittensor et al. (2009) は MaxEnt と ENFA のモデル出力をクロス バリデーションで比較し,冷水性サンゴ類について ENFA よりも MaxEnt のパフォー マンスが良好であることを示した。Yesson et al. (2012) は,全球スケールにおける冷 水性ヤギ類の分布予測に MaxEnt を適用し,使用されたモデルのパフォーマンスに対 する結果の精度を確認するために ENFA を用いた。彼らは,AUC 値に基づく評価で は MaxEnt に比べて ENFA のパフォーマンスが劣ることを見出しており,この知見は Tittensor et al. (2009) とも一致する。Monk et al. (2010) は底生魚類に関する研究におい て BIOCLIM や,DOMAIN, ENFA のような在のみモデルと MaxEnt を比較し,MaxEnt のパフォーマンスが最も優れていることを報告した。複数のモデルを比較することや, モデルアンサンブルを利用することは、信頼性の高い生息地適合度マップ作成に向けた今後の課題である (Li and Guo 2013)。

# 4-4-2. 空間スケール,地形特性およびハビタットモデル

本研究において Slope, BPI および VRM のラスターによって捉えられた,海底地形構 造がグリッドセルサイズに伴って変化することが確認された。大きなグリッドセルサ イズにおいて、これらの地形特性値のラスターマップは海山の平頂部と斜面のような 大きな構造を識別するにすぎない。しかし, 25-100mの小さなグリッドセルサイズで は, 尾根上のコブ状隆起やくぼみ, 海山斜面の谷の低地などの詳細な構造が示され, 大きな海山ではテラスの不規則で波打つような海底表面なども表現された (Fig. 4-2a, 4-2b)。Wilson et al. (2007) は南西アイルランドの大陸棚斜面の様々な地形特性値を, 解析ウィンドウサイズを変えることによって5つの異なる空間解像度で計算し,地形 特性値によって描出される地形構造がウィンドウサイズに伴って変化することを発 見した。同様の傾向は,陸域の研究でも知られている (Grohmann et al. 2010)。グリッ ドセルサイズによって海底地形構造が変化する関係と並行して,本研究では多くの地 形特性値が海山域において100m以下の詳細なグリッドセルサイズと200m以上で異 なる傾向を示すことが確認された。また、本研究において BPI, VRM および Slope が 水深とともに、大型ヤギ類のハビタットモデルの重要な説明変数となっていることが わかった。すなわち、大きなグリッドセルのモデルでは VRM の貢献度が大きいのに

反して、小さなグリッドセルのモデルでは Slope の貢献度が大きかった(Table 4-2)。 これは、大きなグリッドセルサイズにおいて BPI や VRM によって抽出された海底地 形構造が、小さなグリッドセルサイズでは Slope によって検出されることを示唆して いる。

既往の研究からも,詳細スケールハビタットモデリングの有効性が示されている。 Dolan et al. (2008) は,冷水性イシサンゴ目の Lophelia pertusa について,0.5 m 解像度 の海底地形特性値を用いた ENFA によるハビタットモデリングで,BPI,地形構造の 複雑さ(特に sediment wave:海底の堆積物が作る小さな波状起伏)および傾斜方向の 重要性を示した。また,Howell et al. (2011) は,空間解像度 200 m の海底地形特性値, 海底観察から分類した浸食や敵,頂上などを表す地形学的特徴およびマルチビーム音 響測深と反射強度から生成した底質を環境変数とした L. pertusa の分布予測を行い, 底質,地形学的特徴および地形特性値の BPI が最も重要な変数であったことを示した。

これまでの研究で、冷水性サンゴ類の重要な生息適合地として色々な地形構造が 挙げられている。こうした地形として、空間解像度1kmにおける大陸棚斜面や海山 などの大きな地形構造(Davies and Guinotte 2011)、200m解像度における海底丘や渓 谷構造(Guinan et al. 2009b, Rengstorf et al. 2013)、そして、0.5m解像度における sediment wave のような、より微細な構造(Dolan et al. 2008)などが含まれる。本研究において 大型ヤギ類を対象とし、25mグリッドセルで作成した MaxEnt 生息地適合度マップ は、斜面上部の尾根、テラス縁辺および海山平頂部の不規則な海底表面に高い適合度 を示した。ROV およびドロップカメラによる海底観察において,多くの大型ヤギ類が 観察された海底は,生息地適合度マップで高い値が示された地形構造であった。底質 は岩盤が露出しているか,もしくは薄く堆積物の積もった岩盤底であった。大型ヤギ 類は,懸濁物食であり,幼生の着底の条件として堆積物の少ない海底を好む傾向があ ることが知られている (Dorschel et al. 2007)。大型ヤギ類の分布に好適であると推定 された海底は,空間的に開けた潮通しのよい地形であると考えられ,実際の海底観察 の結果および対象種の生態学的特徴とも合致していることが確認された。

本研究の結果, local スケールで冷水性サンゴ類の分布を予測するためには, でき るだけ詳細なスケールで水深データを取得することが重要であることが確認された。 予想通り, 天皇海山海域における, 大型ヤギ類の生息地適合度の予測においては最も 詳細な空間解像度である 25 m グリッドセルサイズのモデルが最も優れたパフォーマ ンスを示した。しかしながら, 詳細な空間解像度の水深データが, いつでも利用でき るわけではない。詳細解像度のマルチビーム海底音響測深 (Multi-beam Bathymetry Echo Sounder [MBES]) 調査は長期間の調査航海を必要とし, 大深度では MBES の解 像度は徐々に粗くなる。また, 高解像度の水深データを解析するためには, コンピュ ーターの高速演算能力と大容量ストレージが求められる。さらに, 本研究では最小解 像度 25 m グリッドセルサイズのモデルにおいて, 水深のレスポンスカーブに, 過剰 説明の兆候が認められた (Fig. 4-4)。これはおそらく, 25 m グリッドセルの数や配置 と比較して, 在データのサンプル数が少なく, 空間的に偏って存在したためであると 考えられる。このように、深海底生生物のハビタットモデリングを行う際には、デー タの可用性と空間解像度のトレードオフを考慮して空間解像度を選択する必要があ る。

本研究で、MaxEnt モデルは 200 m 以下の小さなグリッドセルサイズで、十分なパ フォーマンスを示すことが確認された。地形特性値の変動は、100 m 以下と 200 m 以 上のグリッドセルサイズで異なることが示された。これらの結果は、海山のような local スケールにおける大型ヤギ類の分布を予測するためには、100 m 以下の解像度で 水深グリッドデータを作成することが望ましいことを示している。水深データと同じ 空間解像度で関連する海洋環境データが得られ、さらにモデリング技術が進歩すれば、 冷水性サンゴ類のハビタットモデルの予測精度は、より向上するであろう。このよう な改善は、海山域における local スケールでの空間管理計画立案に役立つことが期待 される。

Grid of spatial resolution (m)	Collinearity among explanatory variables								
	Depth	Slope	Northness	Eastness	BPI 5x5cell	VRM 5x5cell			
25	1.04	1.57	1.02	1.00	1.01	1.54			
50	1.05	1.59	1.03	1.00	1.00	1.62			
100	1.06	1.65	1.00	1.03	1.01	1.67			
200	1.09	1.41	1.03	1.00	1.06	1.41			
400	1.09	1.17	1.00	1.04	1.08	1.20			
800	1.18	1.20	1.01	1.05	1.12	1.12			

Table 4-1. Variance inflated factor (VIF) values that indicate the degree of collinearity among explanatory variables used in the MaxEnt habitat suitability modeling.

BPI, bathymetric position index; VRM, vector ruggedness measure

Grid of spatial resolution (m)	AUC (SD)	Explanatory variables and their contribution to the model							
		Depth	Slope	Northness	Eastness	BPI 5×5cell	VRM 5×5cell		
25	0.82 (0.034)	64.3	17.9	11.8	2.9	0.6	2.5		
50	0.81 (0.026)	56.8	19.9	7.9	2.9	1.2	11.2		
100	0.80 (0.050)	50.1	12.0	5.2	4.2	2.4	26.1		
200	0.77 (0.053)	37.0	7.7	6.7	2.8	10.5	35.4		
400	0.71 (0.057)	52	4.8	7.5	6.7	3.8	25.2		
800	0.68 (0.105)	42.5	2.8	6.0	5.4	7.9	35.4		

Table 4-2. Area under the curve (AUC) values and contributions of explanatory variables to MaxEnt habitat suitability models for large gorgonians at different spatial resolutions. For AUC, averages and standard deviations were calculated for 10 replications.

BPI, bathymetric position index; VRM, vector ruggedness measure



Fig.4-1. Maps of the Koko, Colahan, and C-H seamounts of the Emperor Seamount chain where multi-beam echo sounder surveys and biological sampling of cold-water corals were done. White dots are locations where large gorgonians were observed or collected. Maps (a) to (e) demonstrate enlarged views of the northwestern (a), middle (b) and southeastern (c) part of Koko, Colahan seamount (d) and C-H seamount (e).



Fig. 4-2-1. Maps of depth and terrain attributes at six grid-cell sizes for the northwestern part of the Koko seamount. Red dots are locations where large gorgonians were observed or collected.



Fig. 4-2-2. Maps of depth and terrain attributes at six grid-cell sizes for the northern part of the Colahan seamount. Red dots are locations where large gorgonians were observed or collected.



Fig. 4-3. Boxplots of terrain attributes at six grid-cell sizes on the three seamounts studied. Boxplots show median (thick black lines), range (dashed lines), upper and lower fifth and 95th percentiles (boxes) and outliers (points). X-axis indicates grid-cell sizes. BPI, bathymetric position index; VRM, vector ruggedness measure.



Fig. 4-4. Response curves for explanatory variables as estimated in the MaxEnt models of habitat suitability for large gorgonians. Curves show mean responses of the five replicate MaxEnt runs (gray line) and standard deviations (gray shading).



Fig. 4-5. Habitat suitability maps of large gorgonians on the Koko and Colahan seamounts, as estimated by using MaxEnt at 25 m, 50, 100 and 200 m grid cells. Black dots are locations where large gorgonians were observed or collected.

# 第5章. 総合考察

# 5-1. 研究成果の総括

本研究は、天皇海山海域を対象として、VME 指標種を用いた底生生物群集の適切な 空間管理のための研究手法の開発を目的とし、1)底生生物相の地域特性を明らかに すること、2)指標を用いた影響評価・管理のために、有効な VME 指標種を特定する こと、3)限られたデータに基づき、予防的な管理計画を立案するための指標種の分布 推定法を開発すること、という3つの課題を掲げた。この3つの課題を通して、天皇 海山海域における VME 指標種としての冷水性サンゴ類の重要性を確認し、海域特性 に合致した漁業管理と生態系保全に貢献するハビタットモデルおよびこれらの成果 を用いた空間管理への応用を提案することによって、天皇海山海域の底生生物群集の 保全に資することを目的とした。本研究の流れと各章の関連性を Fig. 5-1 に示す。

1章でも述べたように、漁業の海底環境への影響評価と管理のためには、まず対象 海域の生物と漁業の特性を把握する必要がある。そこで2章では、調査船調査および 漁船に乗船した科学オブザーバー調査によって収集された底生生物標本に基づき、天 皇海山海域の底生生物相を明らかにした(Fig. 5-1; Chapter 2)。その結果、冷水性サン ゴ類では、分類群数、出現頻度および湿重量から、ヤギ類とイシサンゴ目が底生生物 群集の重要な構成要素種であることが明らかになった。天皇海山海域においては漁業 の操業情報はあるが、これまで底生生物に関する知見はほとんどなかった。本研究に よって本海域の底生生物相が明らかになり,北太平洋の他海域と比較した結果,他海 域とは異なる特徴を持つが,ハワイ諸島周辺海域との類似性が最も高いことが確認さ れた(Heifetz 2002, Heifetz et al. 2005, Parrish and Baco 2007, Stone and Shotwell 2007)。 しかし,本研究では冷水性サンゴ類は一部のイシサンゴ目を除き,属レベルまでの分 類に留まっている。今後,種レベルで保全生物学的な種多様性や生物地理学的な関連 性を他海域と検討するために,詳細な査定が望まれる。

情報の少ない深海漁業では指標種と閾値に基づく管理が進められている(FAO 2016)。この閾値に基づく管理は元々、陸域の森林保護のための管理手法として発達 してきたエコシステムマネジメント (ecosystem-based management, 以下 EBM) を基 にしたものである(森 2012)。EBMは、生態系保全において人為的に生態系を一定の 状態に保つのではなく、ある程度の変動を容認しつつ生態学的閾値を超えないように するため、生態系の状態を比較的容易にモニターできる指標を抽出して、指標の状態 が急速に変化する撹乱レベルを閾値と見なし、生態系への影響を管理する順応的アプ ローチである。指標と閾値を用いた漁業管理は、この流れを受けている。RFMOでは、 冷水性サンゴ類をはじめカイメン類や棘皮動物類,甲殻類などが VME 指標種に指定 されている (CCAMLR 2009, NAFO 2017, NEAFC 2015, Penney et al. 2009)。それぞれ の RFMO において、 VME 遭遇プロトコルとして海域の生物学的特性を踏まえた VME 指標種およびそれらの混獲閾値が設定され、管理に用いられている。閾値は海域によ って、分類群ごとに重量の上限が規定されている(NAFO 2017, NEAFC 2015, SEAFO

2013)。NPFC においては, 2006 年の国連決議後に FAO で行われた初期の議論から冷 水性サンゴ類を VME の指標生物として優先的に選定した (NPFC 2007)。その後, 2008 年の NPFC 準備会合における参加国の合意により、 冷水性サンゴ類 4 分類群を暫定的 に VME 指標種に指定し、4 分類群合わせて 50kg 以上の混獲があった操業は、直ちに 操業を停止し、当該海域を2マイル以上離脱後、事務局に報告する義務がある (NPFC) 2008, 2016)。しかし、これら4分類群の指標としての妥当性は確認されていなかった。 そこで3章では、底生生物間の共出現性に基づいて本海域における VME 指標種の群 集指標性を検討した(Fig. 5-1; Chapter 3)。ヤギ類とイシサンゴ目は、他の多くの底生 生物との共出現性が高く、それらの他の底生生物に生息場所を提供する可能性が示さ れた。また、標本観察からヤギ類やイシサンゴ目の群体上でクモヒトデ類や異尾類, 多毛類などの棲み込みや、付着基底としての役割が確認され、habitat-forming 分類群 としての重要性も確認された。特にヤギ類は、出現属数が最も多く、多様性の面でも 重要性が確認された。本研究では、これまで他海域においても VME 指標種の有効性 を確認した研究は行われていないため、研究手法の開発から取り組み、機能的重要性 や多様性に着目してヤギ類とイシサンゴ目の指標種の有効性を検討したが、本研究で 指標種としての有効性が示されなかった他の分類群も含め、稀少性や固有性などの他 の VME 特性の要素についても検証する必要がある。

深海域の底生生物のように,得られるデータが限られる生物の分布推定研究におい ては,ハビタットモデルは非常に有用な手法である。近年,ハビタットモデルは冷水 性サンゴ類の分野でも調査や保護の優先海域の検討に広く用いられており(Davies and Guinotte 2011, Tittensor et al. 2009, Yesson et al. 2012), 保全計画立案にも有用であ る。しかし、海洋保護区の選定など広域的な保全計画の立案を目的とした、全球に亘 る緯経度 1 度グリッドセルサイズのような粗い空間解像度によるハビタットモデリ ング解析は、海山のような local スケールの地形には適用できない。そこで4章では、 2 章および3 章で天皇海山海域の底生生物群集の重要な構成種であり、有効な VME 指標種であることが示されたヤギ類のうち,特に habitat-forming 性が高いと考えられ るオオキンヤギ科、サンゴダマシ科およびトクササンゴ科に属する大型ヤギ類を対象 種として、海山の空間スケールに適したハビタットモデリング手法を検討した(Fig. 5-1; Chapter 4)。そこで、天皇海山海域における冷水性サンゴ類の分布推定に有用な空 間解像度の上限を、解析ウィンドウ内のグリッドセルの数を固定し、グリッドセルサ イズを変えるマルチスケールアプローチによって探究した。海底地形特性値の変動は、 100 m グリッドセルサイズ以下と 200 m グリッドセルサイズ以上で異なる傾向を示し た。Slope, BPI および VRM の地形特性値は、グリッドセルサイズによって、表す地形 構造が変化することが確認された。これらの海底地形特性値は、水深とともに大型ヤ ギ類のハビタットモデルの重要な説明変数であることが示された。本研究から、海山 のような local スケールにおける大型ヤギ類の分布推定には、100 m 以下の詳細解像 度による水深グリッドデータの作成が望ましいことが確認された。既往の冷水性サン ゴ類にハビタットモデル解析を適用した研究において、マルチスケールアプローチに

よる有用な空間解像度の検討が行われた例は極めて少ない(Dolan et al. 2008, Georgian et al. 2014, Guinan et al. 2009a, Rengstorf et al. 2012, Tong et al. 2013)。また本研究では, 詳細な解像度で説明変数になり得る海洋環境データなどが得られなかったため,全球 海洋環境モデルなどから得た内挿値を使わずに,測深データから算出した海底地形特 性値のみをハビタットモデルに用いた。今後,水深データと同程度の詳細な解像度で, 環境データや底質データなどを得ることができれば,推定精度の向上やハビタットの 機能についての生態学的な解釈が期待できる。

公海域を含む外洋では、限られたデータから海域特性を評価しなければならないと いう制約がある。本研究は、利用可能なデータを最大限活用することによって、天皇 海山海域の空間管理に資することが可能な生物学的特性および海底地形特性を明ら かにすることができた。

## 5-2. 影響評価および空間管理への応用可能性

2 章から 4 章では天皇海山海域の底生生物相を明らかにし,VME 指標種の妥当性の 検証および海底地形特性値を用いたハビタットモデリングのための手法を開発した。 これらの知見や技術は,海山漁業の影響評価および空間管理手法に応用することが可 能である。モデルケースとして光孝海山北西部を選定し,大型ヤギ類を VME の指標 生物とした影響評価と空間管理計画の手法を以下に提案する。

調査によって得られたデータが少ない場合にも,海底観察調査が行われていない海

域について予防的に評価を行い、潜在的な悪影響を防ぐことが求められている。その ような場合には、海底観察画像の代わりにハビタットモデルによる分布推定を利用す ることができる。ここでは、大型ヤギ類の生息地適合度マップと操業頻度分布のレイ ヤーを重ね合わせ、大型ヤギ類と漁業操業との遭遇リスクの推定、並びに大型ヤギ類 の保全を目的として保護区を設置する場合に潜在的な保全区を抽出するための GIS 応用手法を提案する。例として、光孝海山北西部における大型ヤギ類の生息地適合度 と操業頻度分布を可視化したレイヤーを Fig. 5-2 に示した。生息地適合度マップは4 章で開発したグリッドセルサイズ 25 m モデルの解析結果を用いた。生息地適合度は 青に近づくほど低く,赤に近づくほど高い。漁場利用頻度として科学オブザーバーが 収集した着底トロールの操業開始終了位置からライン・カーネル法で計算した操業頻 度のカーネル密度を、操業の空間分布として用いた。これら2つのマップを ArcGIS のラスター算術演算ツールを用いて乗算することにより、生息地適合度と操業頻度が ともに高いエリア、すなわち大型ヤギ類との遭遇確率が高い潜在リスクエリアを可視 化し, 遭遇リスクマップを作成することができる(Fig. 5-1; 破線矢印, Fig. 5-3)。こ のようなマップは、潜在リスクエリアで優先的に海底観察調査を行い、漁業が VME に及ぼす重篤な悪影響(SAI)の有無を判定する上で役に立つことが期待される。

次に、ラスター演算ツールを使って操業頻度の逆数を算出して操業非利用度マップ を作成し、生息地適合度マップと乗算することによって、操業頻度が低くかつ生息地 適合度の高いエリア、すなわち VME 指標種の残存可能性が高い保全区の優先候補地 を抽出することができる。さらに、このマップにハビタットモデルで用いた 2009 年 から 2013 年の大型ヤギ類の出現地点を重ね合わせ、大型ヤギ類の残存エリアを探索 することにより(Fig. 5-4)、現状でどの程度の VME 指標種保全効果が得られている か検討することも可能である。光孝海山北西部において、北東部の先端と南西部に大 型ヤギ類の残存保全エリアが確認された。このような操業頻度が低いことで VME が 保全されているエリアを検出することも、空間管理においては有用である。GIS を活 用したこのような検討を重ねることにより、操業頻度の高い主漁場を継続して利用す ると同時に、VME への撹乱リスクを低くする空間管理計画を立案することが可能と なる。

さらにこうした解析結果を, EBM のためのツールとして開発されている Marxan な どの空間管理計画モデルに適用することにより,複数の VME 指標種の撹乱リスクや 漁場閉鎖による操業機会の縮小を損失関数として,より詳細な空間管理計画を検討す ることも可能であろう (Makino et al. 2013,松葉ら 2015)。本研究の成果はそのような 計画立案のためのデータとツールとして応用することができる。

これらの一連の GIS 解析を用いることによって,限られたデータによる漁業の海底 環境への影響評価が可能になり,より具体的な空間管理の実現に資することができる。 本研究の成果を応用し,底生生物群集への悪影響を評価して適切に管理することによ って,生物多様性に考慮した海山漁業を持続的に行うことが可能になることが期待さ れる。



Fig. 5-1. Flow diagram of this study showing inter-relationship of chapters (solid lines), future development (dotted lines) and contribution to the improvement of scientific surveys, fishery management and biodiversity conservation (broad arrows).





Fig. 5-2. A habitat suitability map using 25 m grid-cell size (upper) and a fishing operation frequency map calculated by the line-kernel density estimation method.



Fig. 5-3. Potential risk area map created by multiplication of a fishing operation frequency map and a habitat suitability map.



Fig. 5-4. A map of survival zones of large gorgonians, i.e., priority conservation areas created by multiplication of an inverse fishing operation frequency map and a habitat suitability map. Locations where large gorgonians were observed or collected are also overlaid (red dots).

謝辞

本研究に関して終始ご指導ご鞭撻を頂いた東京海洋大学大学院 海洋科学技術研 究科 東海 正教授に心より感謝の意を表す。本研究を行うにあたり,連携大学院教 授として,また国際水産資源研究所 外洋生態系グループ長として一貫して懇切なご 指導とご鞭撻を頂いた清田雅史博士に謹んで感謝の意を表す。また,本論文をご精読 頂き有用なコメントを頂いた東京海洋大学の濱崎活幸教授,横田賢史准教授に深謝の 意を表す。

本研究を博士論文としてまとめる機会を与えて頂いた,国立研究開発法人 水産研 究・教育機構 国際水産資源研究所並びに水産庁 漁業資源課 国際資源班の関係各位 に深く感謝を表す。

本論文を構成する各学術論文の執筆にあたり,共著者として多くのご助言,ご協力 を頂いた,西海区水産研究所 林原 毅博士,一般財団法人沖縄美ら島財団 野中正 法博士(当時美ら海水族館所属),公益財団法人黒潮生物研究所 今原幸光博士,千葉 県立中央博物館分館 海の博物館 立川浩之博士,国際水産資源研究所 村瀬弘人博 士,水産大学校 中村武史博士には厚く御礼申し上げる。

調査の遂行に多大なご尽力を頂いた水産庁漁業調査船 開洋丸と水産大学校航海訓 練船 耕洋丸の船長を始めとする乗組員各位, ROV オペレーター各位および補助調査 員各位には深く感謝の意を表す。

多くのご助言とご支援を賜った国際水産資源研究所 外洋資源部 外洋生態系グル

ープの清田雅史博士(再掲),米崎史郎博士,奥田武弘博士,竹茂愛吾博士,西田一也 博士,村上知里博士,澤田紘太博士,鯨類資源グループの村瀬弘人博士(再掲),金治 佑博士,前田ひかり博士,佐々木裕子博士と,ご支援,ご声援を頂いたヤングかんな 氏,斎藤成美氏,宮原幸恵氏,印出井ヒサエ氏の皆様には厚く御礼申し上げる。

最後に,社会人の学位研究を心から応援してくれた父 昌一,母 恭子,妹 奈々と祖 母 戸所陽子に心より御礼申し上げる。

なお、本研究は、水産庁の国際資源対策水深委託事業の一環である「開洋丸天皇海 山トロール漁場海底環境調査」の成果の一部である。

- Albani M, Klinkenberg B, Andison DW, Kimmins JP (2004) The choice of window size in approximating topographic surfaces from digital elevation models. Geographical Information Science 18: 577–593
- Auster PJ (2005) Are deep-water corals important habitats for fishes? in: Freiwald A, Murray JM (Eds) Cold-water Corals and Ecosystems. Springer, Berlin, Germany. pp. 747–760
- Baillon S, Hamel J-F, Wareham VE, Mercier A (2012) Deep cold-water corals as nurseries for fish larvae. Frontiers in Ecology and the Environment 10: 351–356
- Blattberg RC, Kim B-Do, Neslin SA (2008) Market basket analysis, in: Database Marketing. Springer, New York, USA. pp. 339-351
- Buhl-Mortensen L, Mortensen PB (2004a) Symbiosis in deep-water corals. Symbiosis 37: 33– 61
- Buhl-Mortensen L, Mortensen PB (2004b) Crustaceans associated with the deep-water gorgonian corals *Paragorgia arborea* (L., 1758) and *Primnoa resedaeformis* (Gunn, 1763). Journal of Natural History 38: 1233–1247
- Busby JR (1986) A biogeoclimatic analysis of Nothofagus cunninghamii (Hook. Oerst) in southeastern Australia. Australia Ecology 11: 1–7
- Cairns SD (1995) The marine fauna of New Zealand: Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa). New Zealand Oceanographic Institute Memoir 103: 1–210

- Cairns SD, Baco A (2007) Review and five new Alaskan species of the deep-water octocoral *Narella* (Octocorallia: Primnoidae). Systematics and Biodiversity 5: 391–407
- Carlier A, Guilloux E.Le, Olu K, Sarrazin J, Mastrototaro F, Taviani M, Clavier J (2009) Trophic relationships in deep Mediterranean cold-water coral bank (Santa Maria di Leuca, Ionian Sea). Marine Ecology Progress Series 397: 125–137
- Carpenter G, Gillison AN Winter J (1993) DOMAIN: a flexiblemodeling procedure for mapping potential distributions of plants, animals. Biodiversity Conservation 2: 667– 680
- Clark M (2001) Are deepwater fisheries sustainable? -the example of orange roughy (Hoplostethus atlanticus) in New Zealand. Fisheries Research 51; 123–135
- [CCAMLR] Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (2009) CCAMLR VME taxa classification guide. Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, Tasmania, Australia. 4pp
- Costello MJ, McCrea M, Freiwald A, Lundälv T, Jonsson L. Bett BJ, van Weering TCE, de Haas H, Roberts JM, Allen D (2005) Role of cold-water *Lophelia pertusa* coral reefs as fish habitat in the NE Atlantic, in: Freiwald A, Murray JM (eds.) Cold-water Corals and Ecosystems. Springer, Berlin, Germany. pp. 771–805
- Davies AJ, Guinotte JM (2011) Global habitat suitability for framework-forming cold-water corals. PLoS ONE 6: e18483.

- Davies AJ, Roberts JM, Hall-Spencer J (2007) Preserving deep-sea natural heritage: emerging issues in offshore conservation and management. Biological Conservation 138: 299–312
- Dolan MFJ, Grehan AJ, Guinan JC, Brown C (2008) Modelling the local distribution of coldwater corals in relation to bathymetric variables: Adding spatial context to deep-sea video data. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic research papers 55: 1564–1579
- Dorschel B, Hebbeln D, Foubert A, White M, Wheeler AJ (2007) Hydrodynamics and coldwater coral facies distribution related to recent sedimentary processes at Galway Mound West of Ireland. Marine Geology 244: 184–195
- Elith J, Burgman M (2002) Prediction and their validation: Rare plants in the central highlands, Victria, Australia. Island Press. Covelo, US. pp. 303–314
- Fabricius K, Alderslade P (2001) Soft corals and sea fan. A comprehensive guide to the tropical shallow-water genera of the central-west Pacific, the Indian Ocean and the Red Sea. Queensland, Australia: The Australian Institute of Marine Science. 264pp
- FAO (2009) International Guidelines for the Management of Deep-Sea Fisheries in the High Seas. Food and agriculture organization of the United Nations, Rome, Italy
- FAO (2016) Report of the FAO workshop on encounter protocols and impact assessments for deep-sea fisheries in areas beyond national jurisdiction. Food and agriculture organization of the United Nations, Rome, Italy. 52pp
Freiwald A, Fossa JH, Grehan A, Koslow T, Roberts JM (2004) Cold-water coral reefs.

UNEP-WCMC Biodiversity Series No.22, Cambridge, UK. 84pp

- Fielding AH, Bell JF (1997) A rivew of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence model. Environmental Conservation 24: 38–49
- 藤倉,橋本,田中,堀田(1991) 北海道西方の後志海山の生物群集.海洋科学技術センタ ー試験研究報告 7:283-291
- Georgian SE, Shedd W, Cordes EE (2014) High-resolution ecological niche modelling of the cold-water coral Lophelia pertusa in the Gulf of Mexico. Marine Ecology Progress Series 506: 145–61
- Greene HG, Yoklavich MM, Starr RM, O'Connell VM, Wakefield WW, Sullivan DE, McRea JE, Cailliet GM (1999) A classification scheme for deep seafloor habitats.
- Grigg RW (1993) Precious coral fisheries of Hawaii and U. S. Pacific islands. Marine

Fisheries Review 55: 50–60

Oceanologica Acta 22: 663–678

- Grohmann CH, Smith MJ, Riccomini C (2010) Multiscale analysis of topographic surface roughness in the midland valley, Scotland. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing 49: 1200–1213
- Guinotte JM, Davies AJ (2014) Predicted deep-sea coral habitat suitability for the U.S. West Coast. PLoS One 9: e93918

- Guinan J, Brown C, Dolan MF, Grehan AJ (2009a) Ecological niche modelling of the distribution of cold-water coral habitat using underwater remote sensing data.
   Ecological Informatics 4: 83–92
- Guinan J, Grehan AJ, Dolan MFJ, Brown C (2009b) Quantifying relationships between video observations of cold-water coral cover and seafloor features in Rockall trough, west of Ireland. Marine Ecology Progress Series 375: 125–138
- Guinotte JM, Orr J, Cairns S, Freiwald A, Morganand L, George R (2006) Will humaninduced changes in seawater chemistry alter the distribution of deep-sea scleractinian corals? Frontiers Ecology and the Environment 4: 141–146
- Guisan A, Zimmermann N (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147–186
- Hahsler M, Bettina G, Hornik K (2005) A computational environment for mining association rules and frequent item sets. WU Vienna University research report series. 15. 16pp
- Hall-Spenser J, Allain V, Fossa JH (2002) Trawling damage to Northeast Atlantic ancient coral reefs. Proceeding of the Royal Society London B 269: 507–511
- Halvorsen R (2013) A strict maximum likelihood explanation of MaxEnt, and some implications for distribution modelling. Sommerfeltia 36: 1–132
- Halvorsen R, Mazzoni S, Bryn A, Bakkestuen V (2015) Opportunities for improved distribution modelling practice via a strict maximum likelihood interpretation of

MaxEnt. Ecography 38: 172–183

- Hayashibara T, Nishida K (2017) Results of the bottom environmental survey of the Emperor Seamounts Chain trawl fishing grounds in2016: Exploration for spatial extent of Known coral assemblages and distribution of bycatch corals collected by a trawl operation. NPFC-2017-SSC VME02-WP4. 13pp
- Heifetz J (2002) Coral in Alaska: Distribution, abundance, and species associations. Hydrobiologia. 471: 19–28
- Heifetz J, Wing BL, Stone RP, Malecha PW, Courtney DL (2005) Coral of the Aleutian Islands. Fisheries Oceanography 14: 131–138
- Heifetz J, Stone RP, Shotwell SK (2009) Damage and disturbance to coral and sponge habitat of the Aleutian Archipelago. Marine Ecology Progress Series 397, 295–303
- Hellequin L, Boucher J, Member IEEE, Lurton X (2003) Processing of high-frequency multibeam echosounder data for seafloor characterization. IEEE Journal of Oceanic Engineering 28: 1–12
- Henry LA, Roberts JM (2007) Biodiversity and ecological composition of macrobenthos on cold-water coral mounds and adjacent off-mound habitat in the bathyal Porcupine
  Seabight, NE Atlantic. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 54: 654–672

Hilborn R, Hilborn U (2012) Overfishing: What everyone needs to know. Oxford University

Press, USA. 168pp

- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology 83: 2027–2036
- Howell KL, Holt R, Endrino IP, Stewart H (2011) When the species is also a habitat: Comparing the predictively modelled distributions of *Lophelia pertusa* and the reef habitat it forms. Biological Conservation 144: 2656–2665
- Kenchington E, Murillo FJ, Lirette C, Sacau M, Koen-Alonso M, Kenny A, Ollerhead N,
  Wareham V, Beazley L (2014) Kernel density surface modelling as a means to identify significant concentrations of vulnerable marine ecosystem indicators. PLoS ONE. 9: e109365
- Kiyota M, Nishida K, Murakami C, Yonezaki S (2016) History, biology, and conservation of Pacific endemics 2. The North Pacific armorhead, *Pentaceros wheeleri* (Hardy, 1983) (Perciformes, Pentacerotidae). Pacific Science 70: 1–20
- Krieger KJ, Wing BL (2002) Megafauna associations with deepwater corals (Primnoa spp.) in the Gulf of Alaska. Hydrobiologia 471: 83–90
- Lecours V, Brown CJ, Devillers R, Lucieer VL, Edinger EN (2016a) Comparing selections of environmental variables for ecological studies: A Focus on terrain attributes. PLoS One 11: e0167128

Lecours V, Devillers R, Schneider DC, Lucieer VL, Brown CJ, Edinger EN (2015) Spatial

scale and geographic context in benthic habitat mapping: review and future directions. Marine Ecology Progress Series 535: 259–284

- Lecours V, Dolan MF, Micallef A, Lucieer VL (2016b) A review of marine geomorphometry, the quantitative study of the seafloor. Hydrology and Earth System Sciences 20: 3207– 3244
- Levin LA, Etter RJ, Rex MA, Gooday AJ, Smith CR, Pineda J, Stuart CT, Hessler RR, Pawson D (2001) Environmental Influences on Regional Deep-Sea Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 51–93
- Li W, Guo Q (2013) How to assess the prediction accuracy of species presence-absence models without absence data? Ecography 36: 1–12
- Liao D, Valliant R (2012) Variance inflation factors in the analysis of complex survey data. Survey Methodology 38: 53–62
- Linnane A, Ball B, Munday B, van Marlen B, Bergman M. Fonteyne R (2000) A review of potential techniques to reduce the environmental impact of demersal trawls. Irish Fisheries Investigations No. 7, Marine Institute, Dublin, 32pp
- Lobo JM, Jimenez-Valverde JM, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography 17: 145–151

Lundsten L, Barry JP, Cailliet GM, Clague DA, DeVogelaere AP, Geller JB (2009) Benthic

invertebrate communities on three seamounts off southern and central California,

USA. Marine Ecology Progress Series 374: 23-32

- Makino A, Beger M, Klein C.J, Jupiter S.D, Possingham H.P (2013) Integrated planning for land-sea ecosystem connectivity to protect coral reefs. Biological Conservation 165: 35–42
- 松葉史紗子,赤坂宗光,宮下直 (2015)Marxan による効率的な保全計画:その原理と適 用事例.保全生態学研究 20:35-47
- Matsumoto AK, Iwase F, Yukimitsu I, Namikawa H (2007) Bathymetric distribution and biodiversity of cold-water octocorals (Coelenterata: Octocorallia) in Sagami Bay and adjacent water of Japan. in: George R, Cairns SD (eds.) Conservation and adaptive management of seamount and deep-sea coral ecosystems. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science of Miami, Miami, US. pp. 231–251
- McClain CR, Lundsten L, Barry J, DeVogelaere A (2010) Assemblage structure, but not diversity or density, change with depth on a northeast Pacific seamount. Marine Ecology an Evolutionary Perspective 31: 14–25
- Miles J (2014) Tolerance and variance inflation factor. Wiley Stats Ref: Statistics Reference Online. doi: 10.1002/9781118445112.stat06593
- Mol BD, Rensbergen PV, Pillen S, Herreweghe KV, Rooij DV, McDonnell A, Huvenne V, M.Ivanov, Swennen R, Henriet JP (2002) Large deep-sea coral banks in Porcupine

Basin southwest of Ireland. Marine Geology 188: 193-231

- Monk J, Ierodiaconou D, Versace DL, Bellgorove A, Harvey E, Rattray A, Laurenson L, Quinn GPP (2010) Habitat suitability for marine fishes using presence-only modeling and multibeam sonar. Marine Ecology Progress Series 420: 157–174
- 森 章 (2012) エコシステムマネジメント:包括的な保全と管理へ.共立出版,東 京,日本. 320pp
- Morris KJ, Tyler PA, Masson DG, Huvenne VIA, Rogers AD (2013) Distribution of coldwater corals in the Whittard Canyon, NE Atlantic Ocean. Deep-Sea Research Part II: Tropical studies in oceanography 92: 136–144
- Mosher CV, Watling L (2009) Partners for life: a brittle star and its octocoral host. Marine Ecology Progress Series 397: 81–88
- Nix H (1986) A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Atlas of Elapid snakes of Australia. R. Longmore (ed.), ACT: Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia. pp. 4–15
- [NAFO] Northwest Atlantic Fisheries Organization (2009) Northwest Atlantic Fisheries Organization conservation and encounter measures. NAFO/FC Doc. 09/1. 92pp
- [NAFO] Northwest Atlantic Fisheries Organization (2017) Northwest Atlantic Fisheries Organization conservation and encounter measures. NAFO/FC Doc. 11/1. 173pp [NEAFC] North East Atlantic Fisheries Commission (2015) Recommendation on the

protection of vulnerable marine ecosystems in the NEAFC Regulatory Area. NEAFC Rec 19/2014 as amended by Rec 09/2015. 26pp

- [NPFC] North Pacific Fisheries Commission (2007) Record of the third inter-governmental meeting on management of high seas bottom fisheries in the north western Pacific Ocean. Hawaii, USA: North Pacific Fisheries Commission.
- [NPFC] North Pacific Fisheries Commission (2008) Record of the fifth inter-governmental meeting on management of high seas bottom fisheries in the north western Pacific Ocean. Tokyo, Japan: North Pacific Fisheries Commission.
- [NPFC] North Pacific Fisheries Commission (2009) Record of the sixth inter-governmental meeting on management of high seas bottom fisheries in the north Pacific Ocean. Busan, Korea: North Pacific Fisheries Commission.
- [NPFC] North Pacific Fisheries Commission (2016) Conservation and management measure for bottom fisheries and protection of vulnerable marine ecosystems in the Northwestern Pacific Ocean. NPFC CMM 2016–05. 24pp
- 岡村(1989) 小笠原海域における底魚類と底生生物の観察. 海洋科学技術センター試験研 究報告 5:67-72
- Parrish FA, Baco AR (2007) State of deep coral ecosystems in the U.S. Pacific islands region: Hawaii and the U.S. Pacific territories. in: Lumsden SE, Hourigan TF, Bruckner AW and Dorr G (eds.) The state of deep coral ecosystems of the United States. NOAA

Technical Memorandum CRCP-3. Silver Spring MD pp. 155–194

- Penney A, Parker S, Brown J, Cryer M, Clark M, Sims B (2009) New Zealand implementation of the SPRFMO interim measures for high seas bottom trawl fisheries in the SPRFMO area. Paper presented to the SPRFMO 5 science working group meeting., SPRFMO-V-SWG-09. 26pp
- Peterson AT, Papes M, Soberon J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecological Modelling 213: 63–72
- Pierre L, Louis L (2012) Cluster analysis. in: Numerical Ecology, 3rd ed. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. pp. 337–424
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231–259
- Phillips SJ, Dudik M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: New extension and a comprehensive evaluation. Ecography 31: 161–175
- Probert PK, McKnight DG, Grove SL (1997) Benthic invertebrate bycatch from a deep-water trawl fishery, Chatham Rise, New Zealand. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 7: 27–40
- Queiros AM, Hiddink JG, Kaiser MJ, Hinz H (2006) Effect of chronic bottom trawling disturbance on benthic biomass, production and size spectra in different habitats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 335: 91–103

- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. http://www.R-project.org/. (Accessed 15.02.09)
- Real R (1999) Tables of significant values of Jaccard's index of similarity. Miscellania Zoologica 22: 29–40
- Reed JK, Weaver DC, Pomponi SA (2006) Habitat and fauna of deep-water *Lophelia pertusa* coral reefs off the southeastern U.S.: Black Plateau, Straits of Florida, and Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 78: 343–375
- Rengstorf AM, Grehan A, Yesson C, Brown C (2012) Towards high-resolution habitat suitability modeling of vulnerable marine ecosystems in the deep-sea: Resolving terrain attribute dependencies. Marine Geodesy 35: 343–361
- Rengstorf AM, Yesson C, Brown C, Grehan AJ, Crame A (2013) High-resolution habitat suitability modelling can improve conservation of vulnerable marine ecosystems in the deep sea. Journal of Biogeography 40: 1702–1714
- Rex MA, RJ Ette (2010) Deep-Sea Biodiversity: Pattern and Scale. Harvard University Press, Cambridge, UK.
- Roberts JM, Wheeler AJ, Freiwald A (2006) Reefs of the deep: The biology and geology of cold-water coral ecosystems. Science 312: 543–547
- Roberts JM, Wheeler A, Freiwald A, Cairns S (2009a) Cold-Water Corals. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 334pp

- Roberts JM, Davies AJ, Henry LA, Dodds LA, Duineveld GCA, Lavaleye MSS, Maier C, van Soest RWM, Bergman MJN, Huhnerbach V, Huvenne VAI, Sinclair DJ, Watmough T, Long D, Green SL, van Haren H (2009b) Mingulay reef complex: An interdisciplinary study of cold-water coral habitat, hydrography and biodiversity. Marine Ecology Progress Series 397: 139–151
- Samadi S, Schlacher T, Forges BRd (2007) Chapter7 Seamount Benthos. in: Tony JP, Telmo M, Paul JBH, Malcolm RC, Nigel H, Ricardo SS (eds.) Seamounts: Ecology, Fisheries and Conservation. Blackwell Publishing, Oxford, UK. pp. 119–140
- Sappington JM, Longshore KM, Thompson DB (2007) Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: A case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. Journal of Wildlife Management 71: 1419–1426
- Silverstein G, Brin S, Motwani R (1997) Beyond market baskets: Generalizing association rules to dependence rules. Data mining and knowledge discovery 2: 39–68
- [SEAFO] South East Atlantic Fisheries Organisation (2013) Conservation measure 26/13 on bottom fishing activities in the SEAFO conservation area. Adopted: 12 December 2013. Enter into Force: 15 February 2014. 16pp
- Stone RP (2006) Coral habitat in the Aleutian Islands of Alaska: Depth distribution, fine-scale species associations, and fisheries interactions. Coral Reefs 25: 229–238

Stone RP, Shotwell SK (2007) State of deep coral ecosystems in the Alaska region: Gulf of

Alaska, Bering Sea and the Aleutian Islands. in: Lumsden SE, Hourigan TF, Bruckner AW and Dorr G (eds.) The state of deep coral ecosystems of the United States. NOAA Technical Memorandum CRCP-3. Silver Spring MD pp. 65–108.

- Stone RP, Masuda MM, Karinen JF (2015) Assessing the ecological importance of red tree coral thickets in the eastern Gulf of Alaska. ICES Journal of Marine Science 72: 900– 915
- Tittensor DP, Baco AR, Brewin PE, Clark MR, Consalvey M, Hall-Spencer J, Rowden AA, Schlacher T, Stocks KI, Rogers AD (2009) Predicting global habitat suitability for stony corals on seamounts. Journal of Biogeography 36: 1111–1128
- Tong R, Purser A, Guinan J, Unnithan V (2013) Modeling the habitat suitability for deepwater gorgonian corals based on terrain variables. Ecological Informatics 13: 123–132
- [UNGA] United Nations General Assembly (2007). Resolution on sustainable fisheries.

UNGA A/RES/61/105, paragraph 83; 2006. Available at: https://daccess-

ods.un.org/TMP/9991762.04204559.html

[UNGA] United Nations General Assembly (2010) Resolution on sustainable fisheries.

UNGA A/RES/64/72, paragraph 122; 2009. Available at: https://daccessods.un.org/TMP/4014857.41138458.html

Venables WN, Ripley BD (1999) Modern Applied Statistics with S-PLUS. 3<sup>rd</sup> edition. Springer, New York, USA. 501pp

- Vierod ADT, Guinotte JM, Davies AJ (2014) Predicting the distribution of vulnerable marine ecosystems in the deep sea using presence-background models. Deep Sea Research
   Part II: Topical Studies in Oceanography 99: 6–18
- 涌坪,黄金崎 (1987) 日本海深海生物の分布と生態:津軽海峡西口海域.海洋科学技術センター試験研究報告 3:261-266
- Watling L, Norse EA (1998) Disturbance of the Seabed by Mobile Fishing Gear: A Comparison to Forest Clearcutting. Conservation Biology 12:1180–1197
- Weiss AD (2001) Topographic positions and landforms analysis. ESRI International User Conference, San Diego, USA.
- Wilson MFJ, O'Connell B, Brown C, Guinan JC, Grehan AJ (2007) Multiscale terrain analysis of multibeam bathymetry data for habitat mapping on the continental slope. Marine Geodesy 30: 3–35
- Wright DJ, Pendleton M, Boulware J, Walbridge S, Gerlt B, Eslinger D, Sampson D, Huntley E (2012) ArcGIS Benthic Terrain Modeler (BTM), v. 3.0, Environmental Systems
  Research Institute, NOAA Coastal Services Center, Massachusetts Office of Coastal
  Zone Management. Available at: http://esriurl.com/5754 [accessed on Accessed at
  September 1 2013]
- Yesson C, Taylor ML, Tittensor DP, Davies AJ, Guinotte J, Baco A, Black J, Hall-Spencer, Rogers AD (2012) Global habitat suitability of cold-water octocorals. Journal of

Biogeography 39: 1278–1292