

4. 個体群統計モデリング

熊谷直喜（国立環境研究所）

4-1. 緒言

オニヒトデの大量発生を予察する手法として、個体密度や食痕数の広域モニタリングや、稚ヒトデモニタリングが提案され、地域関係者にとって有効な手段として検討されている。これらの手法に加え、統計モデルや GIS を利用した「大量発生の起きやすさ」を数値化できれば、オニヒトデ大量発生の効率的な予察に大きく貢献できると考えられる。

海洋底生生物の個体数変動には、底生生活を始めて以降の生存プロセスと、浮遊幼生期の分散プロセスの双方のバランスが影響すると考えられてきた。ここでは過去の大量発生または駆除記録、幼生分散シミュレーションに基づいた統計モデリングによる海域別の「大量発生の起きやすさ」を推定し、沖縄県内における新しいオニヒトデ大量発生予察手法の確立をめざした。このため、オニヒトデ発生に関わる環境要因の探索、オニヒトデの加入プロセスとして海流による幼生分散のシミュレーション、複数シナリオによる幼生期の栄養環境（クロロフィル濃度）による生存率への影響の解析、さらに幼生加入から成体出現パターンを推定する時系列モデルを八重山海域について実行した。

4-2. 方法

4-2-1. データ処理

オニヒトデ発生確率モデリングに用いるためのデータとして、次のデータを沖縄県全域について整備した。

(1) . オニヒトデ個体密度、サンゴ被度

サンゴ礁資源情報整備事業（沖縄県文化環境部自然保護課 2010）で整備されたオニヒトデ個体密度データ、サンゴ被度データのうち 2002 年以降の沖縄本島のデータを用いた。このデータには同一地点または近接した複数のデータが含まれるが、このようなデータを扱う際には統計的独立性を解析的に調節するための同一 ID を付加する必要がある。沖縄本島を 100m グリッドに分割し、同一グリッドに含まれたデータに同一 ID（位置 ID）を付加した。また、調査年ごとに異なる ID（年 ID）を付加した。

(2) . 海面水温、クロロフィル *a*

生物データが得られている地点における海面水温、およびクロロフィル *a* 量を得るため、NASA の MODIS 衛星観測で取得されているデータを使用した。これを宇宙航空研究開発機構 (JAXA) / 東海大学 (TSIC/TRIC) が数値化し提供している 1km グリッドのバイナリデータを取得し GIS 化できるよう整備した。データはまず 2004~2013 年の月平均値をグリッドごとに計算し、海水温についてはその全平均、最暖月・最寒月の平均を求め、クロロフィル *a* については全平均、最多月・最少月の平均を求め使用した。

(3) . 海流

海流の受けやすさを定量化するため、海流の方角と海岸の方角との一致度合いを指標として用いた。水温同様に生物データのある地点の海底地形情報を得るため GIS プロダクトを組み合わせて利用した。海岸の方角は沿岸の海底の傾斜方向と見なし、昨年度整備した海底傾斜の 100m グリッドデータ（財団法人日本水路協会海洋情報研究センターが提供の水深データから算出）から算出した。

海流の方角は、日本海洋データセンター提供の 10 km グリッドのデータを使用し (<http://near-goos1.jodc.go.jp/>)、2000～2009 年について全平均を求め使用した。このデータは直接観測の海流と計算による補正で平滑化されており、海流データとしてはよく用いられる方法で処理されているようである。これにより沿岸付近の大多数のグリッドの代表値が求められたが、一部に欠損値が生じたため、また 1 km 解像度のデータを得るため、bilinear 法によって空間補間を行った。

さらに、海岸の方角と海流の方角の差の絶対値の cosine を各グリッドについて計算し、流速を掛けることによって波当たりの強さを表現できるようにしてある。これを海流の受けやすさと定義し使用した。

(4) . 海岸線凹凸・海底起伏（海底凹凸）

海岸線の凹凸構造は内湾と岬のように沿岸の生物の分布に影響することが知られるが、このような凹凸構造の影響を定量化するため海岸線からの距離を総和する海岸線凹凸指標を作成した。この作成にはまず各生物データ点の周囲 10km のグリッド内の全海岸線グリッドを抽出し、それぞれ生物データ点との距離 D を島や岬を回避しつつ計算した。この距離 D が大きいほど海岸線からの影響が指数関数的に減少する効果の総和を距離カーネル $\sum \exp(-aD)$ でモデル化した。定数 a は影響の増減のパラメータであり、 $1/a$ が影響が約半減する距離となる。この海岸線凹凸は入江や入り組んだ岸付近は大きい値、沖合や岬の先端付近では小さい値を取る。昨年度は定数 a を統計モデルにより推定したが、今年度は試行的に半減距離 ($1/a$) 0.1 km の場合を小スケール、1 km の場合を大スケールとした、2 段階の指標を使用した。

また、大型の底生動物には海底の水深が上下する起伏の程度が生息個体数に影響する場合があるため、水深データを用いて海底の起伏を示す Terrain Ruggedness index (TRI) を算出した。この指標は 8 グリッドがある時、中央のグリッドと周囲の各グリッドとの差の絶対値の平均を取ったものである。すなわち平坦なほど値は小さく、起伏が激しいほど値は大きくなる。

(5) . 河口からの距離

陸域からの流入物の影響の指標として河口からの距離のグリッドデータを作成し使用した。河口の位置は国土数値情報の河川データを使用し、そのうち海岸線上に位置するポイントを河口と判定した。河口からの距離は陸上を回避した海表面上の距離として算出した。

(6) . 恩納村オニヒトデ駆除データ処理

予察事業で整理した恩納村漁協より提供を受けた駆除データ（第 2 章参照）を用い、オニヒトデ推定個体数および駆除効率を推定するため、統計モデルに使用できるようにデータ整理を行い、

2013年3月から7月までのデータを用いた。データ項目として、作業位置のGPS座標、サイズクラス毎の駆除個体数、作業日を使用した。

解析単位のメッシュサイズは500mとし、メッシュはリーフ上に掛かっているものに限定した。リーフの抽出には環境省で公開しているサンゴ礁分布データを使用した（サンゴ礁分布図公開システム：http://coralmap.coremoc.go.jp/sangomap_jpn/index.html）。なお、毎回の駆除作業はオーバーラップしつつズレがあり、作業範囲は約500m～1kmであるため、メッシュをまたいで駆除作業は行われていることになる。昨年度はこれを機械的にメッシュに仕分けしたが、本年度は一定のルールに従ってメッシュに配分することで、データをメッシュ化した。

データのメッシュへの配分は次のように行った。作業範囲はオニヒトデ密度が低いほど、またリーフが狭いほど広くなり約1kmに及ぶ。逆に高密度やリーフが広い条件では500m程度である（恩納村漁協 比嘉氏 私信）。このため正規分布の確率密度関数を用いて、作業範囲に重なるメッシュへと重なりのおおきさに応じて駆除個体数を配分した（図3-4-1）。

4-2-2. 統計モデリング手法

(1) . オニヒトデ発生確率基礎モデル

GIS上で処理したデータを用いて、オニヒトデの発生確率を説明するための基礎となる統計モデルを構築した。オニヒトデ個体密度を4段階のランク（個体密度0、0-1、1-5、5以上）に分類し、それぞれランク0、1、2、3と表した。オニヒトデ密度のランクデータを応答変数（従属変数）とし、アルゴリズムが大きく異なる2通りの統計モデルで解析した。一方の基本的なモデルは、累積ロジットモデル（cumulative logit model: CLM）であり、より生物的過程を拡張した階層ベイズモデルなどの基礎モデルとして有用である。もう一方のモデルはマシンラーニングの一種であるRandom Forest (RF)を使用した。RFは説明要因Xの組み合わせから応答変数Yを分類する回帰木の発展形であり、説明要因間に相互作用があるような場合でも、比較的適切かつ強力な推定が可能であることが特徴である。反面、変数間の生態学的過程を記述するには不向きだが、本研究のように多数の説明変数を用いたモデリングを行う用途には適している。

本研究では前述のGISデータ（オニヒトデ密度ランク、サンゴ被度、水温、クロロフィルa、海流、水深、傾斜、海岸線凹凸、海底起伏、河口からの距離）を説明要因として使用した。これらの要因をすべて含むモデルをフルモデルとし、CLMについては情報量規準AICを指標として、オニヒトデ密度パターンを最も説明可能なモデル（要因の組み合わせ）を構築した。AICは値の小さいほどモデルのよさを表す指標だが、使用する要因が増えるとペナルティが与えられモデルの過度な複雑化を抑制するように作られている。RFについてはAICは使用できないが、各要因に対しオニヒトデ密度パターンとの関連における重要性（Gini係数）を算出し、変数の重要性の順位を評価した。

(2) . オニヒトデ発生場所に共通な環境条件の抽出

オニヒトデの発生しやすい場所に共通な環境を抽出するというアプローチにより、発生条件を推定する解析を試みた。この解析には回帰木（Classification and Regression Trees）を使用した。回帰木は応答変数（オニヒトデ密度ランク）を説明要因の値によって樹木状に分岐させ分類する方法である。回帰木はRandom Forestなど分類を行うマシンラーニングの基本となる手法

だが、分類のプロセスや分類と変数の関係を視覚的に捉える上では有用である。回帰木による解析は、前項で分類したオニヒトデ密度の4ランクと、サンゴ被度を除いた8説明要因を用いて行った。ランクはカテゴリー要因として処理し、各ランクが説明要因によってどのように分類されるかを解析した。

(3) 幼生分散モデル

海洋生物の卵・精子や幼生の分散プロセスのシミュレーションでは、大小スケールの海水の流動と、海水に漂う粒子としての幼生の振る舞いとを再現するため、高度なプログラミング技術と大きな計算コストが伴う。このため本研究では、計算済みの値が公開されている海流のシミュレーション結果を利用し、その海流に従った時の幼生の分散パターンを計算した。このやり方には、海流の流動の計算を行わないことによって、大きく計算コストを抑えることができるメリットがある。

I. 幼生海流分散シミュレーション概要

シミュレーションは以下の条件で行った。オニヒトデ発生パターンの類似性から分類した、鹿児島県島嶼部3区画(KG)、沖縄本島10区画(OK)、慶良間諸島2区画(KR)、宮古諸島4区画(MY)、八重山諸島7区画(YM)、台湾(TW)、フィリピン北部・南部(PH)、グアム海域(GU)の計30区画を解析単位として設けた(図3-4-2)。それらの区画内にあるサンゴ礁リーフを幼生分散開始地点として使用した。リーフの分布はGlobal Distribution of Coral Reefs

(UNEP-WCMC 2010 : <http://data.unep-wcmc.org/datasets/1>) のポリゴンを元データとし、海流データのグリッドに占めるリーフ割合に比例してシミュレーション毎に開始地点として選ばれやすくなるよう設定した。海流は南北方向と東西方向の流速値が与えられており、これに基づいて幼生の分散方向を決定した。

c) 幼生の生存シナリオは次の5パターンを用意した:p1) 分散経路におけるクロロフィル *a* 濃度の平均と分散にしたがい生存 ; p2) クロロフィル *a* 濃度分布の下限(分散の10%分位点)にしたがい生存 ; p3) クロロフィル *a* 濃度分布の上限(分散の90%分位点)にしたがい生存 ; p4) 幼生期間の5日目までのクロロフィル *a* 濃度にしたがって生存 ; p5) クロロフィル *a* 濃度の影響を受けずに予め設定した幼生期間が尽きるまで生存。d) 以上の各パターンについて1万個体を放出するように設定し、終了時の位置座標を記録した。e) 各海域を出発点とした試行を繰り返し、到達確率のマップを作成した。シミュレーションの繰り返し回数は10,000回とした。

II. 幼生拡散をシミュレートするモデル

幼生分散のシミュレーションとしてはランダムウォークモデルが簡便な手法として多用される。このモデルは前の時点の状態(流速)の影響が長く残る様子を表現できるため、長距離分散も表現しやすいとされる(図3-4-3c)。しかし一方で、大多数のランダムな拡散を表現するには極端なモデルになってしまう。このため本研究では完全にランダムなモデルとランダムウォークモデルの中間的な振る舞いを示すマルコフ連鎖モデルを実装した(図3-4-3d)。このモデルは前の時点の状態の影響が時間経過に伴い次第に減衰していくため、ランダム性と影響持続性とを兼ね備えている。アルゴリズムとしては、Siegel et al. (2003) が幼生分散

のシミュレーションへの使用を目的として提唱した下記の2つの式（ラグランジュ表現）を緯度・経度方向に適用した。

$$X_{i,t+1} = X_{i,t} + \Delta t (V_i + v_{i,t}) \quad \dots \quad (1)$$

Δt はシミュレーションの時間間隔であり、海流の渦の動態を考えると0.1日以下が望ましいが、間隔を狭めると計算負荷が増大するため、本研究では許容限度の0.1日とした。 $X_{i,t}$ はグリッド*i*、時間*t*における幼生の位置を表し、 V_i はグリッド*i*における流速（次項で解説する海流データ、日単位）である。 $v_{i,t}$ は V_i からのランダムな変異を表す流速であり、次の式で表せる。

$$v_{i,t+1} = v_{i,t} (1 - \Delta t / \tau_L) + \sigma_v \cdot \text{sqrt}(2\Delta t / \tau_L) \cdot \text{RN} \quad \dots \quad (2)$$

τ_L はLagrangian decorrelation timescale（ある時点の流速の影響が見られなくなるまでの時間）であり、岸に接近すると少し小さくなるが、今回のシミュレーションで用いている空間解像度0.1°では無視できる程度であり、最大値の3（一定値）として用いた。 σ_v はランダムな変動のスケールを示し、流速の絶対値に伴い増減するが、Siegel et al. (2003)にしたがい5~30 cm/sの範囲を取るように、 $5 + 25 \cdot \exp(-10 / |V_i|)$ と記述した。RNは標準正規乱数（平均0、標準偏差1）である。以上により、式2の前半部分は以前の流速の影響が次第に減衰する様子を表現し、後半部分は元の流速のスケールに応じた規模のランダムな拡散を追加している。 σ_v の決定に少し仮定が入っているものの、全体としては無理な仮定や推定すべきパラメータを必要とせず幼生のランダムな分散をシミュレートすることが可能である。このシミュレーションには多大な計算負荷が掛かるが、マルコフ連鎖のアルゴリズムをC++言語で記述し、ベースとして用いているR言語から呼び出すことで、計算時間を約1/15に短縮することに成功した。

Ⅲ. 海流データ、クロロフィル*a*データと幼生分散時期の設定

流速値はデータ同化により直接観測の海流と計算による補正で平滑化されたデータを使用した。全球レベルでデータが提供されているHYbrid Coordinate Ocean Model (HYCOM: <https://hycom.org>; National Ocean Partnership Program (NOPP))を使用できるようにプログラムを構築した。ただし、一部の解析には、日本海洋データセンター提供の0.1°（約10 km）グリッドのデータ（データ同化MOVE <http://near-goos1.jodc.go.jp/>）を使用しており、こちらは1983年からの長期データがあるというメリットがあるものの、北緯15°以北の日本近海しかデータが提供されていない。なお、沿岸の一部には欠損値があるが、空間補間を行わず、幼生分散開始点が欠損値である場合には、最も近傍の流速データが存在するグリッドから開始するように設定した。HYCOMにはMOVEで見られるようなデータ欠損区間は無い。p5で使用した幼生期間はYasuda et al. (2010)を参照に設定した。海流データの使用期間は、フィリピン以南の熱帯域は4月、台湾は5月、八重山諸島では5月から6月、宮古諸島は6月から7月を使用。慶良間諸島と沖縄本島、鹿児島県内は7月のデータを使用した。幼生の分散は各期間のいずれかの日に生じたと仮定し、単一日の流動の元で分散する設定とした（例：6月9日に分散開始した幼生は、2週間分散したとしても、6月9日の流動条件のまま分散）。

クロロフィル a データは海流と同じ年と月について、NOAA 提供の 0.05° グリッド (約 5 km) のデータを使用した (Aqua MODIS, NPP, L3SMI, Global, Science Quality, 0.05°)。毎月のクロロフィル a 濃度の平均と標準偏差の底 4 の対数を計算し、次項で説明する幼生の生存関数に使用した。

IV. 幼生の分散プロセスの設定

オニヒトデ幼生の分散は遊泳能力を無視し、受動的な分散のみで拡散すると仮定した。また、鉛直方向の移動も考慮していない。シミュレーションにおける分散期間はパターン 1 から 4 ではクロロフィル a 濃度に関連して中期ブラキオラリア幼生への変態に失敗 (死亡) するように設定し、パターン 5 では予め設定した経験的な幼生期間 (平均を 21 日、標準偏差を 1.1 とした対数正規分布に従うと仮定し、シミュレーション試行毎に乱数を引き期間を設定)。クロロフィル a 濃度に関連した生存率 p_t は Fabricius et al. (2010) の元データを一般化線形モデルで再解析した以下のロジスティック式によって求めた：

$$p_t = \text{logistic}(a + b_1 \cdot T + b_2 \cdot \log_4 CHLa) \quad (T: \text{日数期間、} CHLa: \text{クロロフィル } a \text{ 濃度})$$

クロロフィル a 濃度は日間変動を表すため、底 4 の対数スケールの正規乱数で表した：

$$\log_4 CHLa = \text{Normal}(\text{mean} = \text{mean of } \log_4 CHLa, \text{sd} = \text{sd of } \log_4 CHLa)$$

a , b_1 , b_2 は最尤推定された回帰係数だが、パラメトリックブートストラップにより平均と標準偏差を求め、それぞれ次のような正規乱数としてシミュレーション毎に更新するように設定した

$$a = \text{Normal}(\text{mean} = -5.622, \text{sd} = 0.4644)$$

$$b_1 = \text{Normal}(\text{mean} = 0.347, \text{sd} = 0.0134)$$

$$b_2 = \text{Normal}(\text{mean} = -5.622, \text{sd} = 0.4644)$$

上記の関係式はクロロフィル a 濃度一定の元の実験データに基づいているが、幼生分散シミュレーションにおいては、分散経路の環境によってクロロフィル濃度 a が変化する。それまでのクロロフィル濃度 a の履歴に独立に、各時間間隔におけるクロロフィル濃度 a に対して生存率が不連続に変化するという単純な仮定をおいた。過去のクロロフィル a 濃度による影響を直接的に組み込むには、実際の実験データの解析に基づく生存率の変化関数が必要である。過去のクロロフィル a 濃度の影響は、沿岸の高栄養環境で幼生初期を過ごした後に、外海の貧栄養環境を横断するケースで最も着目される。そこで本研究ではパターン 4 として、幼生初期 5 日までのクロロフィル a 濃度のみで後の生存率が決定するシナリオを用意した。

V. 幼生加入と成体発生変動の時系列統計モデル、個体群動態シミュレーション

成体の発生頻度にはサンゴ被度や流動に関する環境要因が関連することが分かったため、サンゴ被度、幼生の加入頻度 (幼生分散シミュレーションの結果) と成体の発生頻度とを時系列

的に結びつける統計モデルを適用した。ここでは、データの揃った八重山海域の7区画に絞り解析を行った。区画*i*の*t+1*年におけるオニヒトデ成体数 $Cots_{t+1,i}$ を前年の成体数 $Cots_{t,i}$ 、2年前のオニヒトデ加入密度 $Recruit_{t-1,i}$ 、前年のサンゴ被度 $Coral_{t,i}$ (1を最大とする)、前年のサンゴ被度と前年の成体数の交互作用から推定し、サンゴ被度 $Coral_{t+1,i}$ を前年のサンゴ被度 $Coral_{t,i}$ および前年の成体数 $Cots_{t,i}$ から推定する二階層の自己回帰モデル (ゴンペルツ型) を使用した (回帰係数 *a-h* を最尤法により推定)。

$$\begin{aligned} \log_{10} Cots_{t+1,i} = & a + b \cdot \log_{10} Cots_{t,i} + c \cdot \log_{10} Recruit_{t-1,i} + d \cdot \log_{10} Coral_{t,i} \\ & + e \cdot \log_{10} Cots_{t,i} \cdot \log_{10} Coral_{t,i} + \varepsilon_i \\ & \dots (3) \end{aligned}$$

$$\log_{10} Coral_{t+1,i} = f + g \cdot \log_{10} Coral_{t,i} + h \cdot \log_{10} Cots_{t,i} + \delta_i \quad \dots (4)$$

次に、回帰係数の推定値 (平均、標準誤差) を確率分布 (正規分布を適用) とみなし、式3、4を1998~2014年の17年間の個体群動態シミュレーションを実行した。初期値として、サンゴ被度は0.3~1 (1が被度100%に相当)、オニヒトデ成体はスポットチェック法による密度で2.5~5個体とし、それぞれの範囲でランダムな値を与えた。各年・各海域への幼生加入は前項のシミュレーションの結果を使用した。

4-2-3. 駆除効率推定統計モデル

恩納村漁協のオニヒトデ駆除データを用いて、メッシュあたりのオニヒトデ個体数およびオニヒトデ駆除効率を推定するための統計モデルを構築した。このようなデータの解析にあたっては、観測値 (駆除データ) と背景にある生物量 (オニヒトデ生息数) とは完全な比例関係にはならないことに注意する必要がある。例えば、オニヒトデ駆除の際には個体の見落としや、繰り返し駆除による発見率の低下などによる観測誤差を見積もる必要がある。近年、このような観測誤差を伴うデータ解析のための統計モデリング手法が発達しており、ここではMultinomial mixture model (Royle 2004) を用いた。このモデルは2段階の階層ベイズモデルとなっており、オニヒトデを発見し駆除する効率 (以下、駆除効率 *P*)、繰り返し駆除に伴う駆除効率の低下を組み込んだ統計学的推定が可能という利点がある。駆除効率 *P* は、0から1の値を取り、各メッシュの初回の駆除では *P*、2回目では初回には駆除されず2回目で駆除されるので $(1-P) \times P$ と記述できる。駆除努力量の配分はメッシュ毎に異なるため、駆除作業あたり・メッシュあたりの駆除努力量 (最大1) を駆除効率 *P* に掛けることで補正した。また、大型個体ほど優先的に駆除されると考えられるので、全長20cmを境に小型個体、大型個体に分けて推定を行った。オニヒトデ駆除数は大きな分散を伴ったため、オニヒトデ駆除数を生息数に結びつけるモデルの誤差構造を負の二項分布とした。

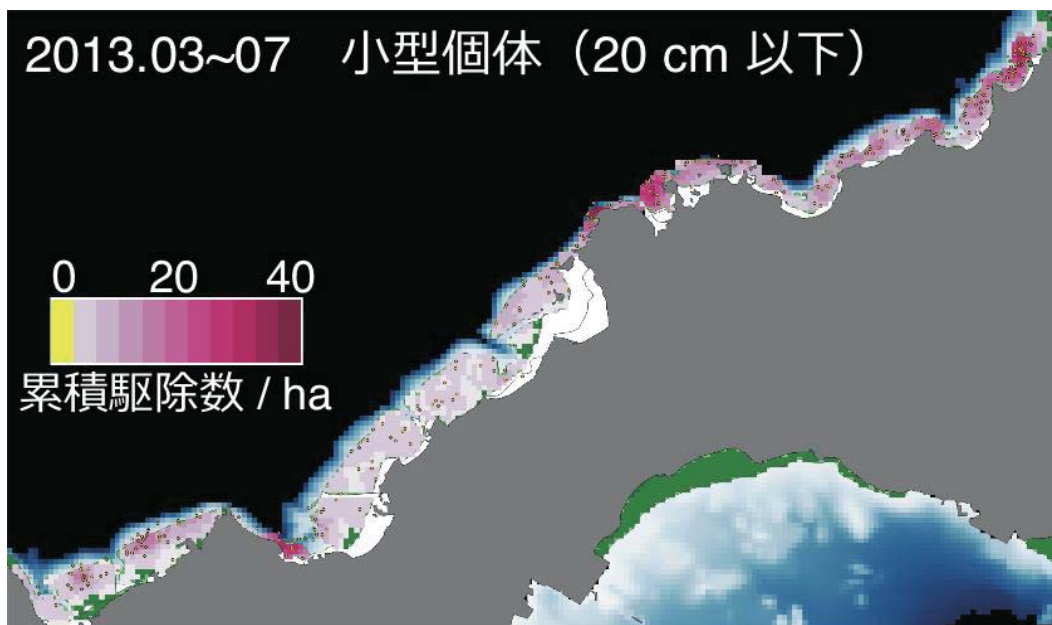
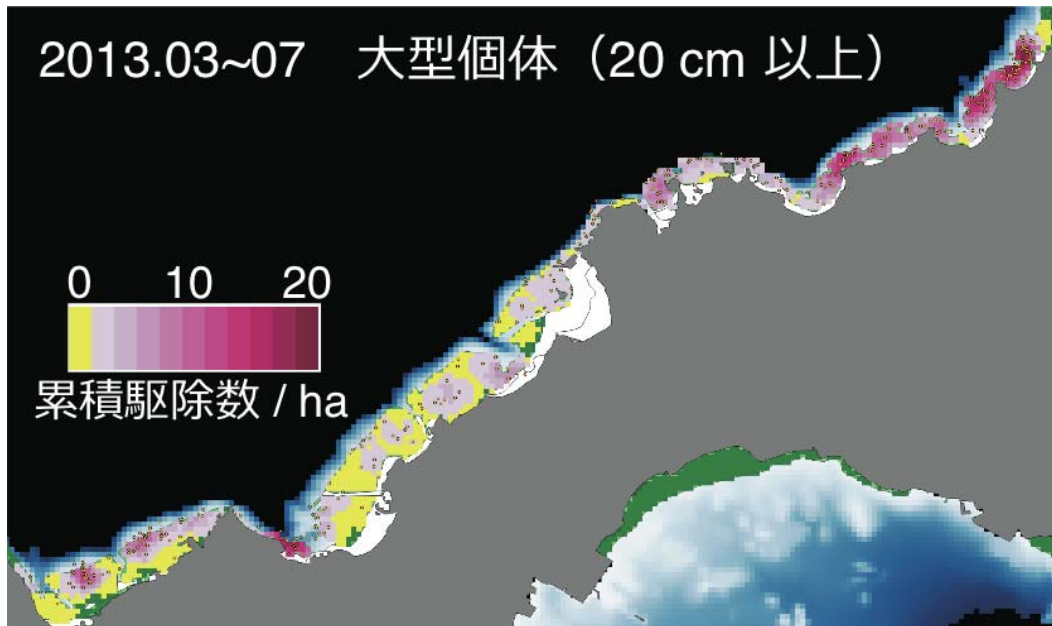


図3-4-1. 恩納村沿岸において2013年3月から7月にかけて駆除されたオニヒトデ大型個体(上:全長20 cm 以上)、小型個体(下:20 cm 以下)の個体数分布.

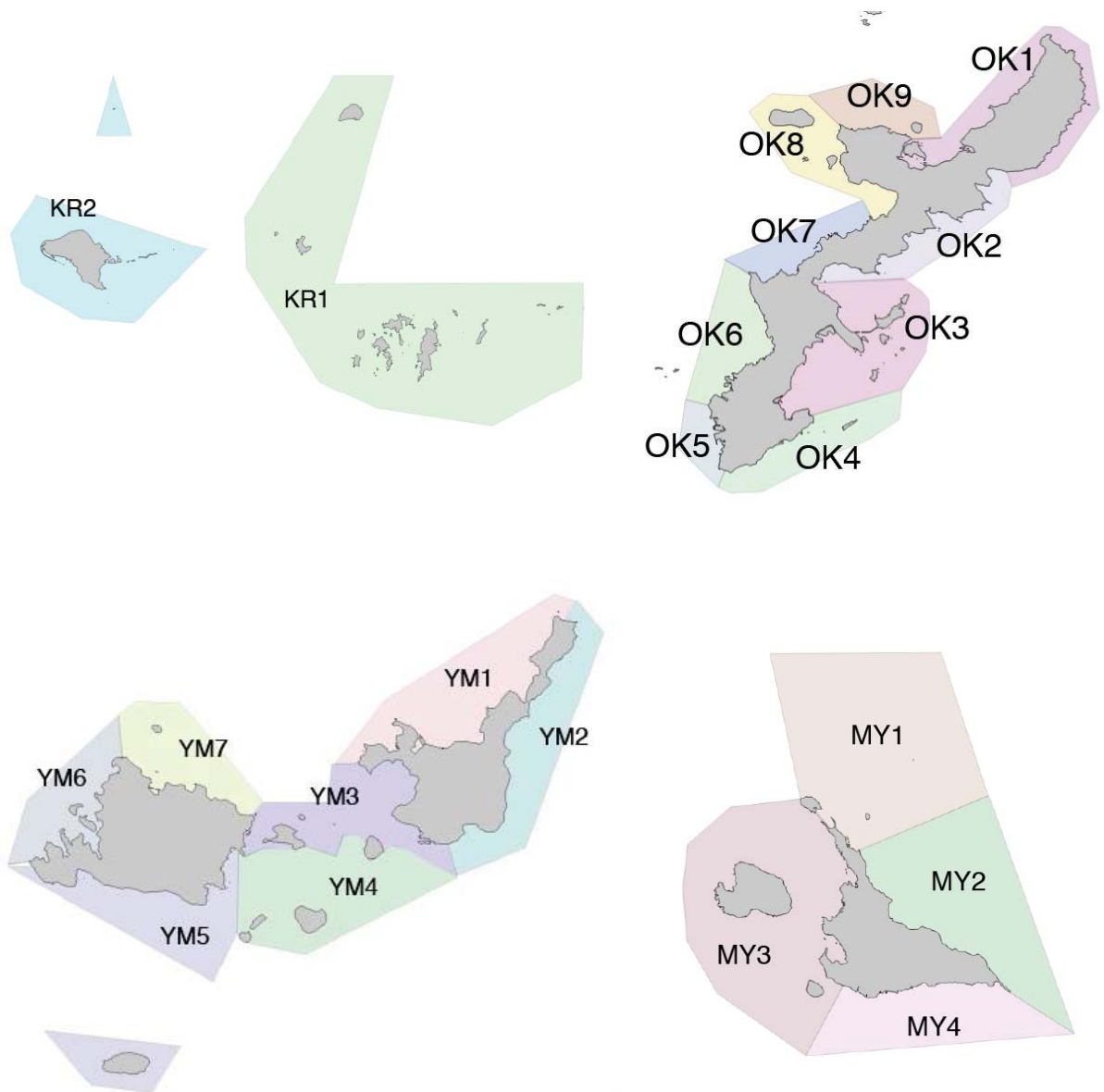


図3-4-2. 幼生シミュレーションの解析単位として使用した沖縄県内の区画. (左上)慶良間諸島、(右上)沖縄本島、(左下)八重山諸島、(右下)宮古諸島.

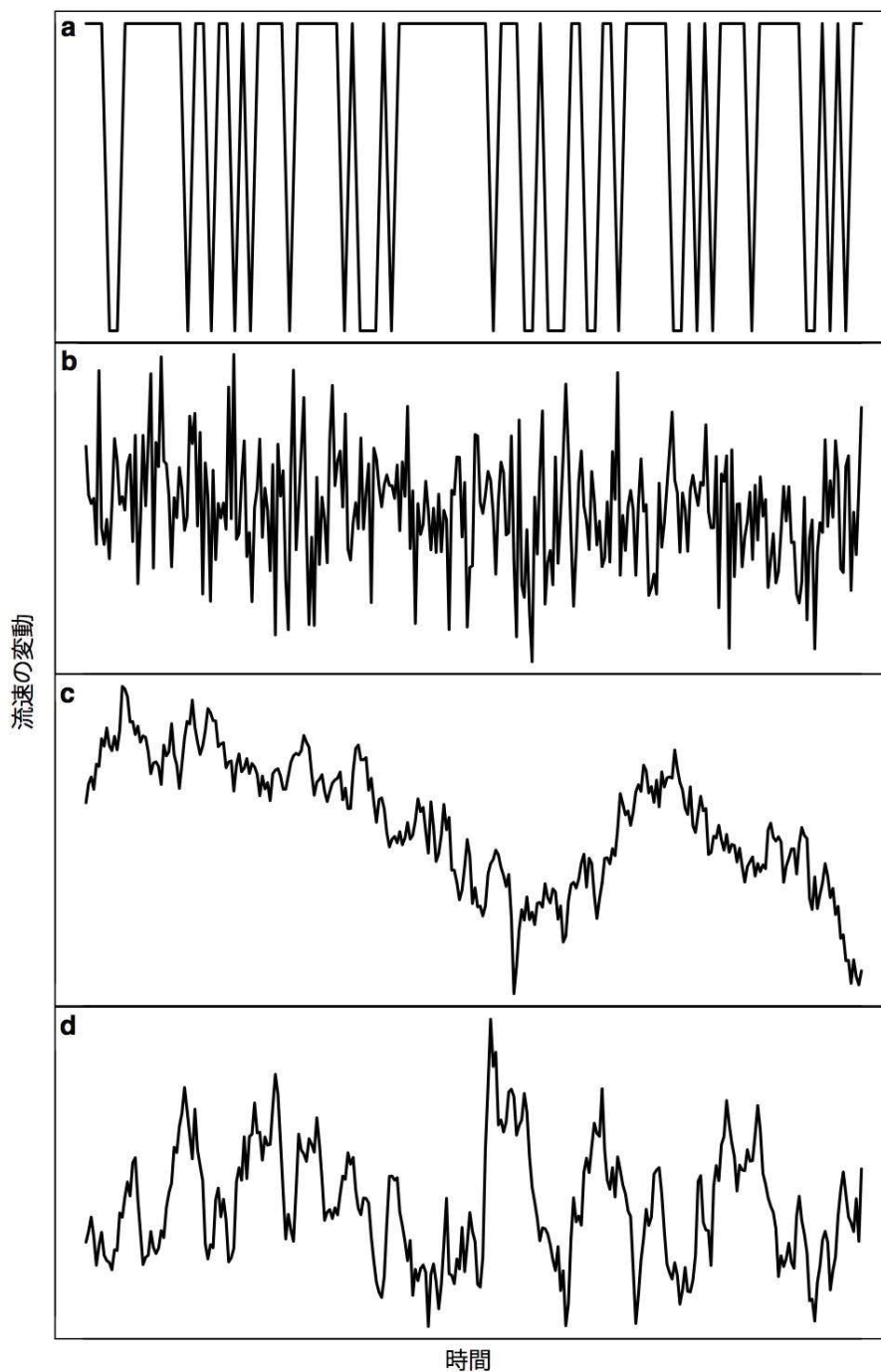


図3-4-3. 幼生の拡散のモデル. a)二相モデル:緯度・経度方向の海流のうち流速の遅い方向へは流速比に比例してランダムに移動する. 最も簡易的なモデルだが、一般には用いられない. b)ランダムモデル:乱数によって無傾向に拡散する. c)ランダムウォークモデル:前の時点の状態に依存して変動する. d)マルコフ連鎖モデル:ランダムウォークに似るが、前の時点の影響が減衰していく違いがある. 本研究において実装したモデル.

4-3. 結果

4-3-1. オニヒトデ発生確率基礎モデル

CLM を実行する前に各固定要因を横軸、オニヒトデ密度ランクを縦軸に取ったグラフを描き、変数間の関係をチェックした。このうちサンゴ被度については、オニヒトデ密度ランクがサンゴ被度に対しやや山なりのパターンを示したため、2乗した項を加えて二次関数モデルとした。これらの要因を用いてCLMフルモデルを作成し、フルモデルから固定要因を1つずつ除去しつつAIC値の変化をチェックしてモデルの適合を比較した。モデル比較の結果、サンゴ被度、サンゴ被度2乗、水深、クロロフィルa（全平均）、波浪、海底起伏がモデルを向上させ、ベストモデルに含まれた要因はサンゴ被度、サンゴ被度2乗、水深、波浪となった（表3-4-1）。ベストモデルから上位4番目までのモデルのAIC差は2以内と小さく、いずれのモデルも適合性に大きな差はなかったといえる。とくに、上位のモデルに含まれたサンゴ被度、サンゴ被度（2乗）や水深、波浪は、他の要因と比べオニヒトデ密度との関連が大きい。一方、クロロフィルaや海底起伏はベストモデルには含まれず、関連が弱いと考えられる。いずれのモデルにおいても回帰係数の正負は共通しており、オニヒトデ密度に対し比例関係にある要因は水深と波浪であり、反比例関係にある要因はクロロフィルaと海底起伏だった。ただし、クロロフィルaと海底起伏の回帰係数は有意ではなかった。

表3-4-1. オニヒトデ密度ランクの統計モデリングの結果. 各行は累積ロジットモデルのモデルを表しており、最上行のベストモデルから5番目までのモデルと、切片のみのモデル（最下行）のみを表した。各モデルに含まれる要因は“+”または“-”で表し、要因の回帰係数が正のものはプラスの効果を示す“+”、負のものは“-”で示した。△AIC: ベストモデルとのAICの差を表す。

| サンゴ被度 | サンゴ被度 (2乗) | 水深 | クロロフィル a (全平均) | 波浪 | 海底起伏 | AIC | △AIC |
|-------|---------------|----|-------------------|----|------|-------|------|
| + | - | + | | + | | 628.4 | 0 |
| + | - | + | - | + | | 629.4 | 1.1 |
| + | - | + | | + | - | 629.6 | 1.2 |
| + | - | + | | | | 630.3 | 1.9 |
| + | - | | | + | | 632.4 | 4.0 |
| + | | + | | + | | 643.4 | 15.0 |
| | | | | | | 660.6 | 32.2 |

一方、RF によるモデリング結果は、CLM の結果と一部異なる傾向を示した（図 3-4-4）。累積ロジットモデルで最も説明力の高かったサンゴ被度と水深は RF モデルにおいても同様に、最も説明力の高い要因と判定された。しかし、波浪や海底起伏、クロロフィル *a* 全平均は 6、7 位に低下し、海底傾斜やクロロフィル *a* 最少月平均、海岸線凹凸（1 km スケール）がより重要性の高い要因とされた。

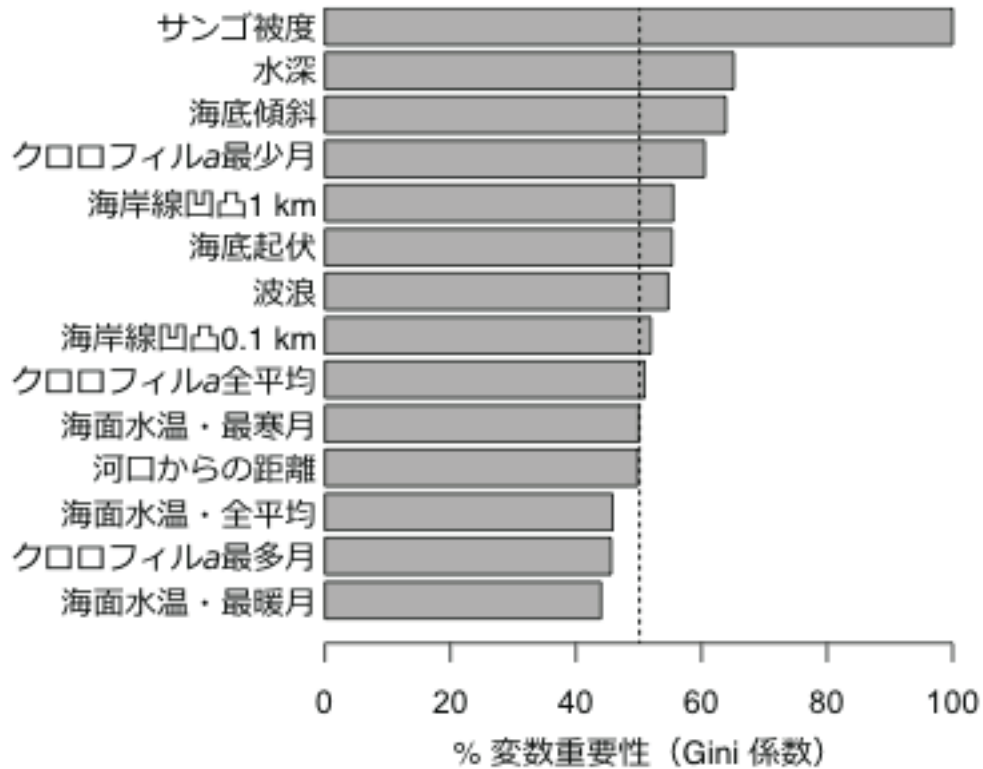


図 3-4-4. マシンラーニング法・Random Forest によるオニヒトデ密度ランクの統計モデリングの各説明変数の重要性. 変数重要性が最も高い要因を 100%とした時の値を、値の大きい物から順に並べている.

4-3-2. オニヒトデ発生場所に共通な環境条件の抽出

沖縄県全域データを用いたデータ、沖縄本島のみを用いたデータのそれぞれについて、回帰木による解析を行った。前者では、海水温と海底の起伏によっておおまかに分類された（図3-4-5）。まず、平均海水温が 24.97°C より高い場所で発生量が0より大きく、次に海底の起伏指数が 3.556 よりも小さい場所で発生が起りやすいことがわかった。それより下位の分類においては、クロロフィル *a* 量や最寒月の海水温が分類要因となった。しかし、平均海水温 24.97°C 以上をGIS上でチェックすると沖縄本島全域が発生しやすい場所から除外されてしまうため、さらに沖縄本島のみ限定した解析を行った。

沖縄本島に限定した解析においても、海水温と海底の起伏が主要な分類要因であることがわかった。まず海底の起伏指数が 1.57 より大きい場所で発生量が0より大きく、次の主要な分岐では平均海水温が 23.81°C よりも大きい場所で発生量が多いことがわかった（図3-4-6）。なお、その下位に再び海底の起伏指数が出現したが、値 3.014 以上にランク0、1、3、それ以下にランク2となっており、関係性が明確でない。

沖縄本島については、主要な分類要因として、平均海水温 23.81°C より高く（図3-4-7）、かつ海底の起伏指数が 1.57 より大きいグリッドをGIS上でマッピングし（図3-4-8）、さらにグリッド毎のオニヒトデ最大発生量をプロットした。その結果、海水温については沖縄本島の南西岸や海岸線が突出した場所において 23.81°C を上回っていることが分かった。海底起伏については明確な傾向は見当たらないが、SSTと共通のグリッドを図示すると、東海岸側のグリッドは減少し西海岸側が残る傾向にあった（図3-4-9）。



図3-4-5. 沖縄県全域のデータについて、回帰木を用いオニヒトデ密度ランク(0/1/2/3)を環境要因により分類した樹形図.

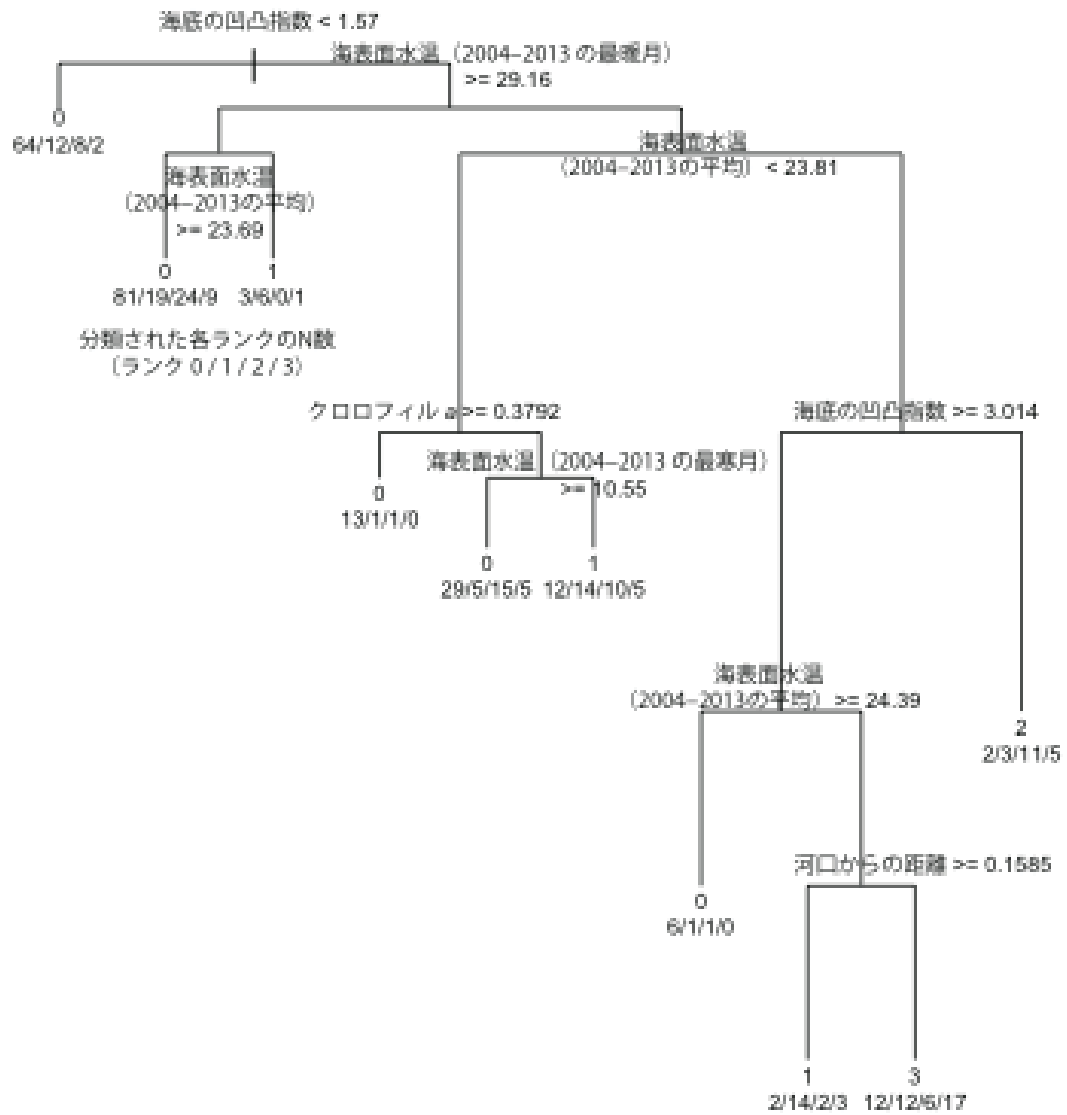


図3-4-6. 沖縄本島のデータについて、回帰木を用いオニヒトデ密度ランク(0/1/2/3)を環境要因により分類した樹形図.

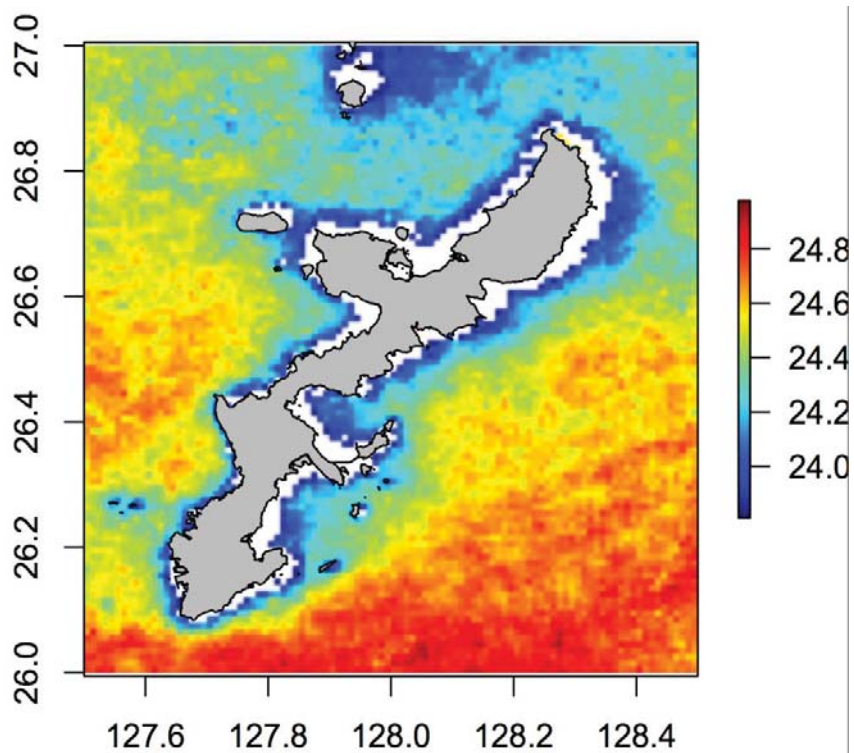


図3-4-7. 沖縄本島エリアにおいて、海表面水温(2004-2013年の平均)が、回帰木により推定された主要な閾値 23.81 ° C より高いメッシュの分布.

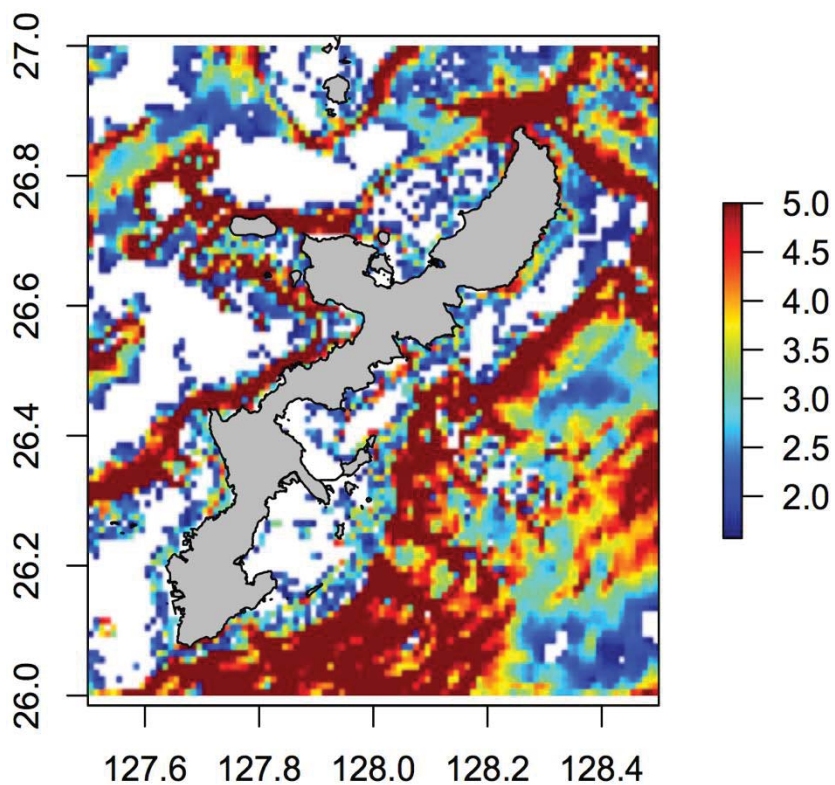


図3-4-8. 沖縄本島エリアにおいて、海底起伏指数(Terrain Ruggedness index: TRI)が、回帰木により推定された主要な閾値 1.57 より高いメッシュの分布(ただし 5 以上のメッシュは打ち切り処理).

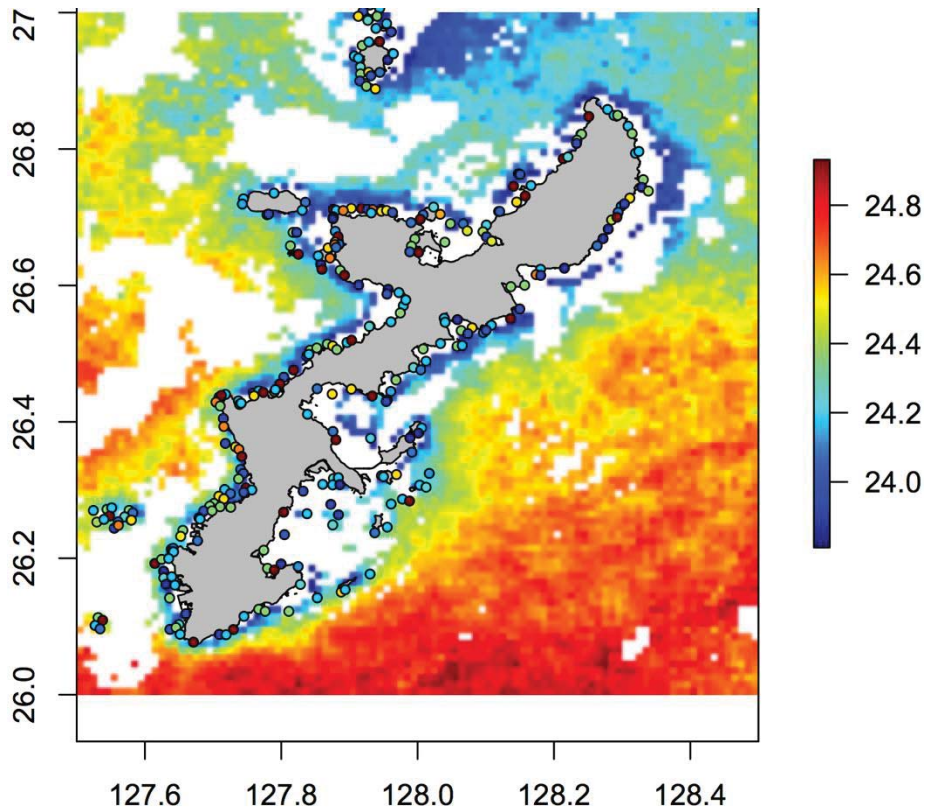


図3-4-9. 沖縄本島エリアにおいて、海表面水温(2004-2013年の平均)が、回帰木により推定された主要な閾値 23.81°C より高いメッシュの分布. さらに海底起伏指数(Terrain Ruggedness index: TRI)が閾値 1.57 より高いメッシュは白抜きにしてある. プロットは2000年代に記録されたオニヒトデ密度(メッシュ毎の最大値)、濃赤ほど高密度、濃青ほど低密度.

4-3-3. 幼生海流分散シミュレーション

幼生分散シミュレーションでは、広範囲への幼生の分散が見られた(図3-4-10(a)~(i))。いずれの海域区間を出発点とした場合においても、隣接する区間にわたる広域の分散が見られた。とくに沖縄県内の諸島と奄美諸島・トカラ列島のコネクティビティは高く、これらの海域間は単一のメタ個体群を形成することが示唆される。一方、トカラ海域より先、九州本土や四国、紀伊半島海域方向へまでは到達せず、黒潮本流に乗るといよりは反流に従って南方へ流れるパターンが卓越した。また、フィリピン北部から出発したケースでは台湾の海域までは到達したが、沖縄県内への加入もごく低頻度ながら確認された。なお、試験的にパラオ海域から出発したシミュレーションを行った場合では、すべて北緯 5° 以南へ流れたと思われ(シミュレーションは 5° 以北で計算)北方へ加入することはなかった。

幼生の生存率に関する5シナリオ間では加入のパターンに大きな違いは見られなかったが、拡散範囲としては、p3、p2、p5、p1、p4の順により広範囲へと分散した。最も広範囲に分散したp4は、幼生初期のクロロフィルa濃度のみで生存率が決まるシナリオである。

幼生分散シミュレーションの結果は、出生区画中心からの距離別の集計(図3-4-11~13、16~17、20)、および区画や広域区画による集計(図3-4-14~15、18~19)を試みることによって、沖縄県と周辺海域のオニヒトデ幼生のソース・シンク関係を明らかにした。

通常シナリオ (p1) の幼生分散シミュレーションに基づく、距離別の集計では、多くの出生区画、年において 100 km 以内の海域への加入が大半であった (図 3-4-1 2)。同一出生区画に着目した場合であっても、年による大きな変動の見られる区画も見られた (KG1、OK7、OK8、MY4、YM2、YM3、TW1、PH1)。しかし年変動が大きい中でも、出生区画や広域区画に特有の傾向も見られた (図 3-4-1 3)。例えば遠方へと幼生を供給しやすいソース傾向の強い出生区画としては、PH1、PH2、GU1 など、南方の国外の区画が挙げられた。日本国内の各地域はこれらに比べると傾向はごく弱いものの、KG1、OK0~3、OK7~8、MY1、YM2~6 などにソース傾向が見られた。

区画別の集計においても、加入のパターンには大きな場所・年変動が見られた (図 3-4-1 4)。距離別では変動が小さかった区画においても、加入先が年によって大きく異なる区画も多数見られ、年による幼生分散の方向性にも大きな変動があることがわかる (例: OK0、KR1~2)。広域区画間の幼生分散に着目した場合も、出生区画によって傾向は大きく変化した (図 3-4-1 5)。鹿児島県の島嶼部は全般に北東方向 (黒潮の主軸方向) に流れる傾向にあったが、沖縄県下の各区域は北東・南西の両方向へと幼生を供給する傾向にあった。この傾向はとくに OK0~3、OK5~8、KR1~2、YM3、YM5 などで強く見られた。中でも、フィリピンから八重山の加入よりも、むしろ八重山からフィリピンへの加入の方が多く見られたことは特異な結果である。

一方、幼生期間がクロロフィル濃度と独立に決まると仮定したシミュレーション (p5 シナリオ) の結果は、上記の通常シナリオ (p1) のそれと図から明確に読み取れる個別の傾向の違いは見られなかった (図 3-4-1 6~1 9)。しかし、距離別集計の全体的な傾向を比較すると、p5 シナリオと比較して p1 シナリオの方がやや遠方に加入する傾向が見られた (図 3-9-1 4)。また総じて見ると、幼生着底の約 60% が 100 km 以内の海域、30% が 100-250 km、10% 未満が 250-500 km、1% 未満が 500 km 以遠に見られるという傾向が得られた。

4-3-4. 幼生加入と成体発生変動の時系列統計モデル

まず、統計モデルに使用する各変数との関係性を図示した (図 3-4-2 1)。前年のサンゴ被度、前年のオニヒトデ成体数とは予想通り、おおよそ比例する傾向が得られた。すなわち、前年にサンゴが多いほど、オニヒトデ成体数も多く、また前年にオニヒトデ成体が多かった場所では当年も多いことを示す。2年前の幼生加入密度の回帰係数は弱いながらも正であり、比例関係があることが示された。

最尤推定により得られた回帰係数を用いて、定常状態の成体密度を初期条件として実行したシミュレーションを行った。その結果、あまり個体数が増えないパターン (図 3-4-2 2 a)、増え続け大発生するパターン (図 3-4-2 2 b)、大発生した後に収束に向かうパターン (図 3-4-2 2 c) が確認できた。

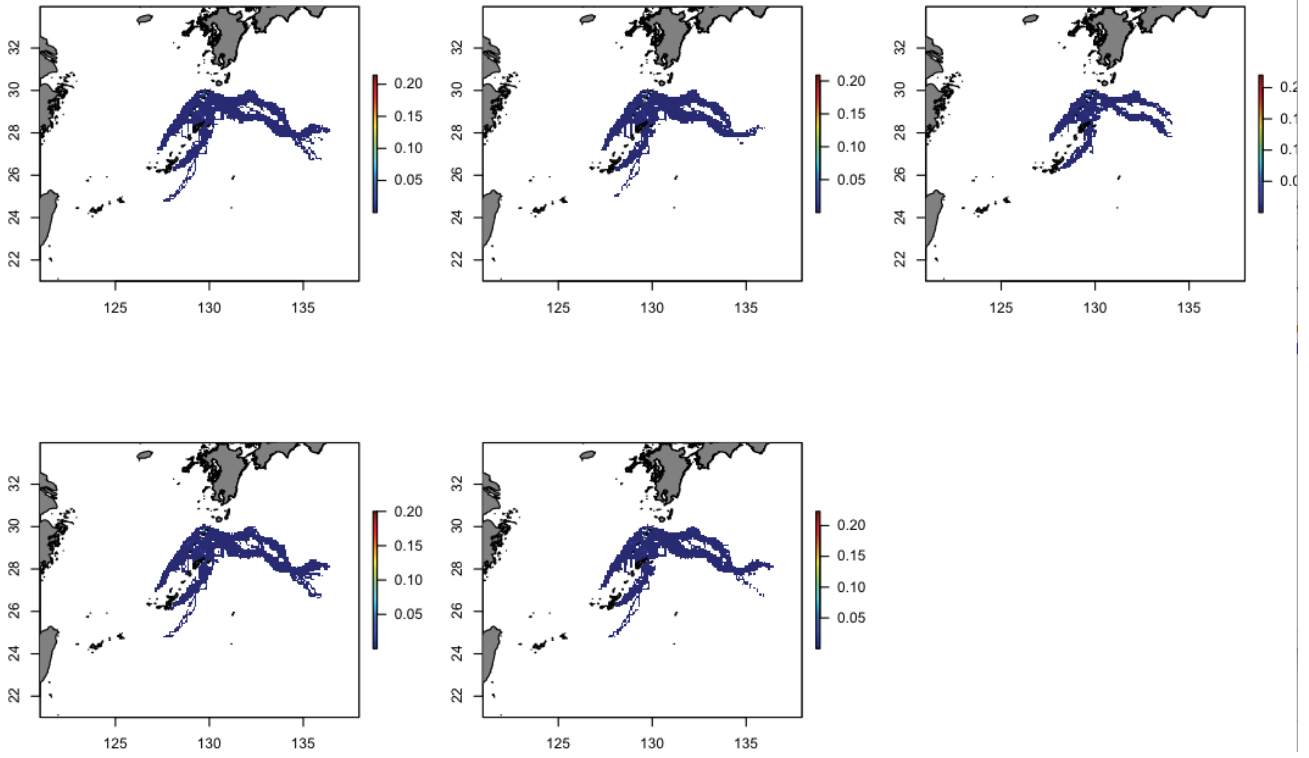
4-3-5. オニヒトデ駆除効率推定統計モデル

オニヒトデ駆除の Multinomial mixture model により、駆除効率 P は約 0.2 と推定された (ベイズ事後分布の平均 0.171、ベイズ 95%信頼区間 0.143-0.201)。これを元に駆除効率を推定すると、元の生息数の 5% まで減らすのに約 15 回、1% まで減らすには約 25 回の駆除作業が必要という見積もりになった (図 3-4-2 3)。

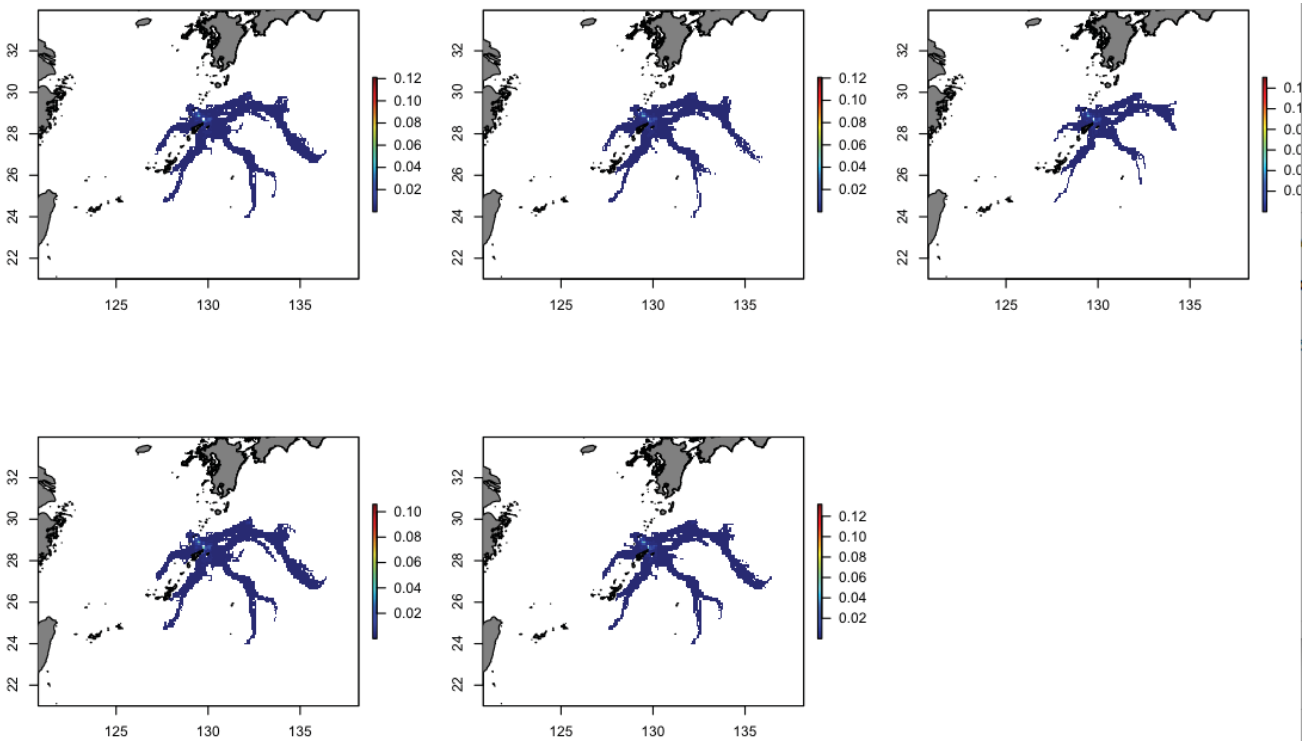
モデル推定により推定されたオニヒトデ生息個体数は、恩納村北東部でより多く、おおよそ累積駆除個体数と同様の分布パターンを示した (図 3-4-2 4)。さらに、大型個体について

はより東部に集中する傾向が見られた。駆除達成率（生息個体数のうち駆除された割合）の分布は、生息個体数が多い場所で高い傾向があり、駆除作業の努力量の配分は適正であることがわかった（図3-4-25）。また、取り残し個体数は多くの場所で少なく抑えられており、小型個体の取り残しは北東部一帯に広がっていたものの、大型個体では最北東部以外ではほぼ15個体/ha未満に制限されていた（図3-4-26）。

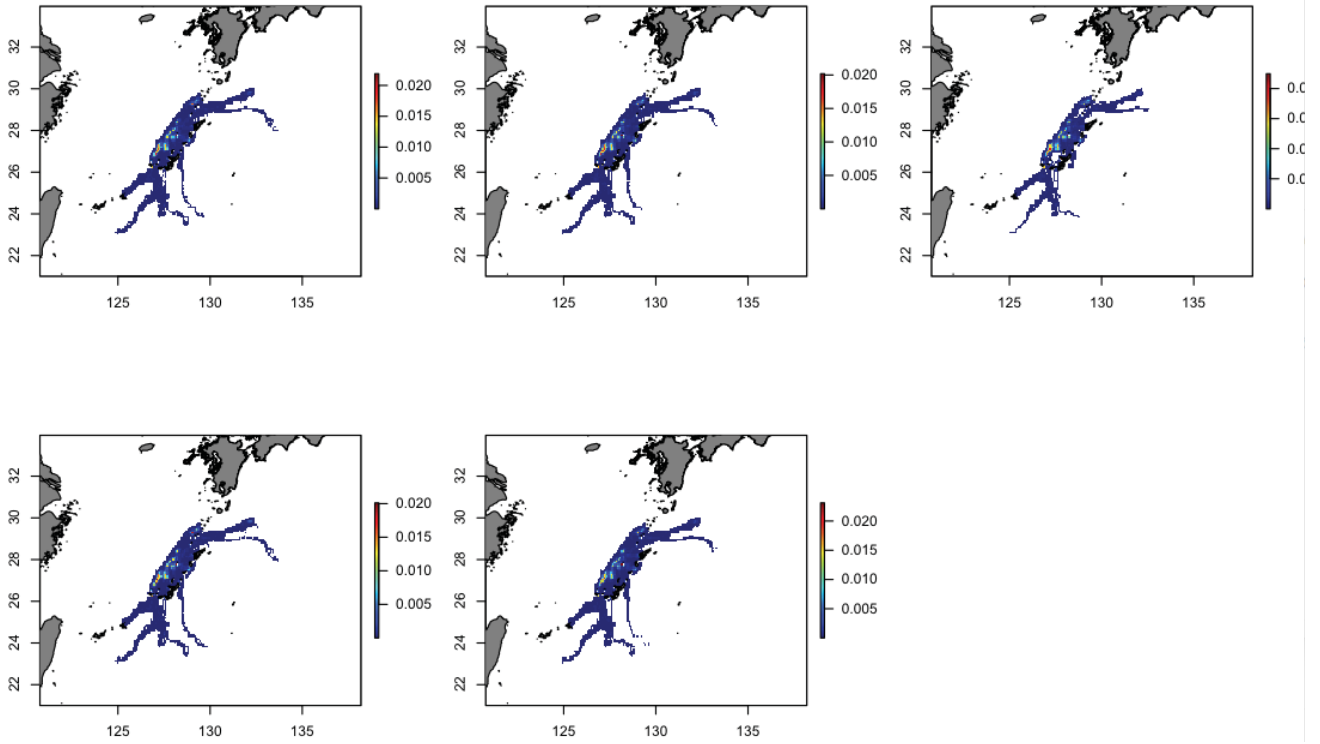
(a) 鹿児島海域・トカラ列島:KG1



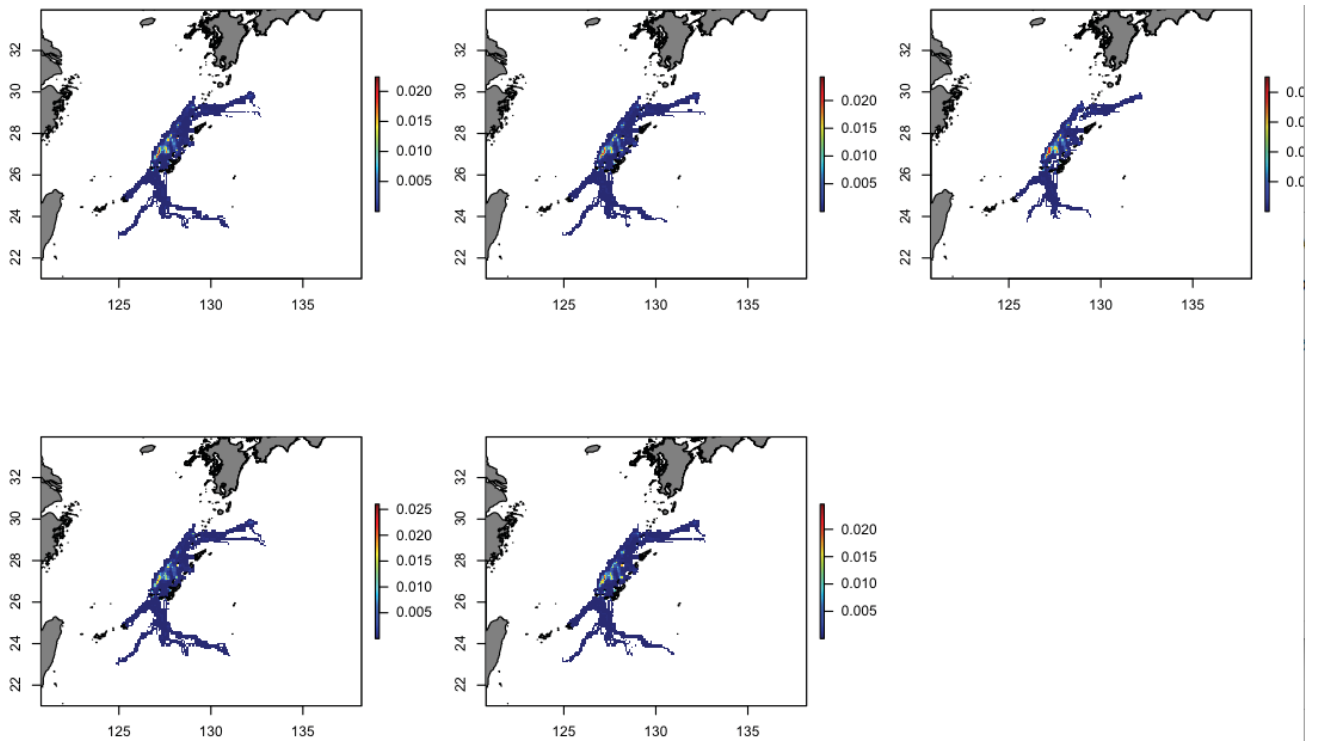
(b) 鹿児島海域・奄美諸島:KG2



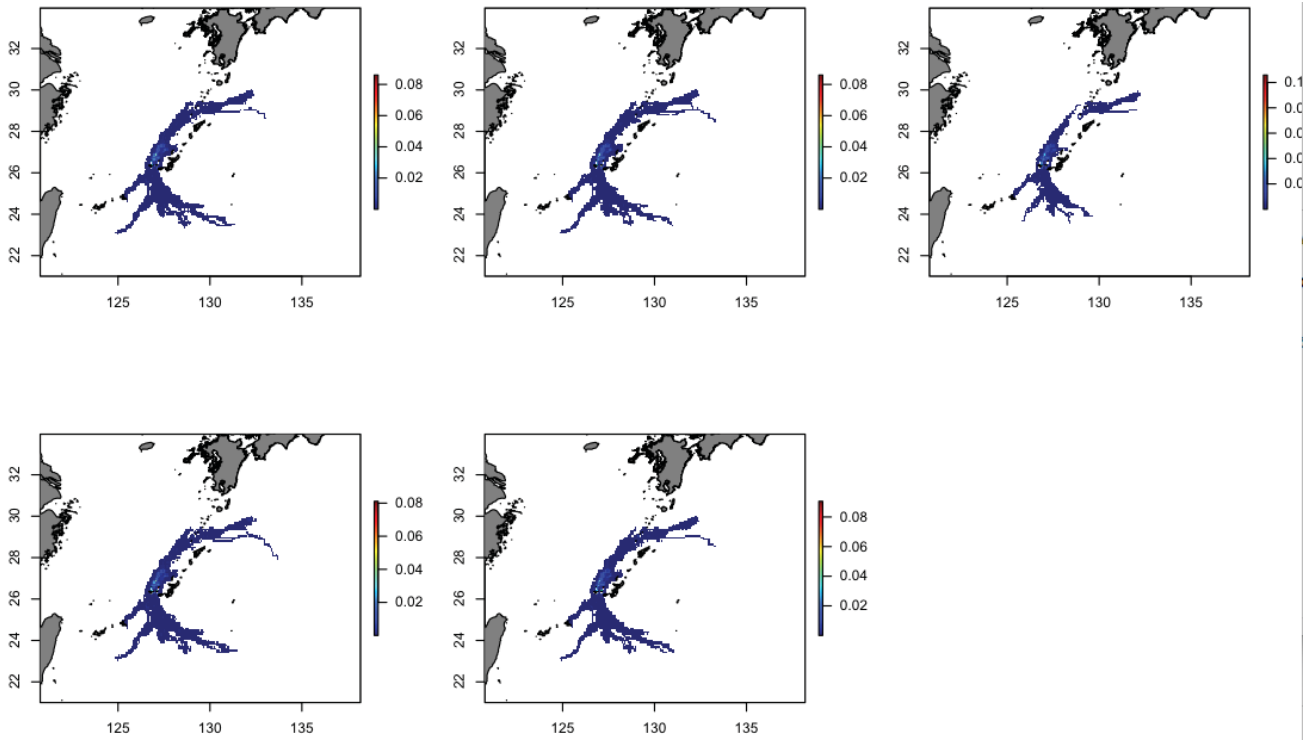
(c) 沖縄本島海域・伊是名島・伊平屋島:OK0



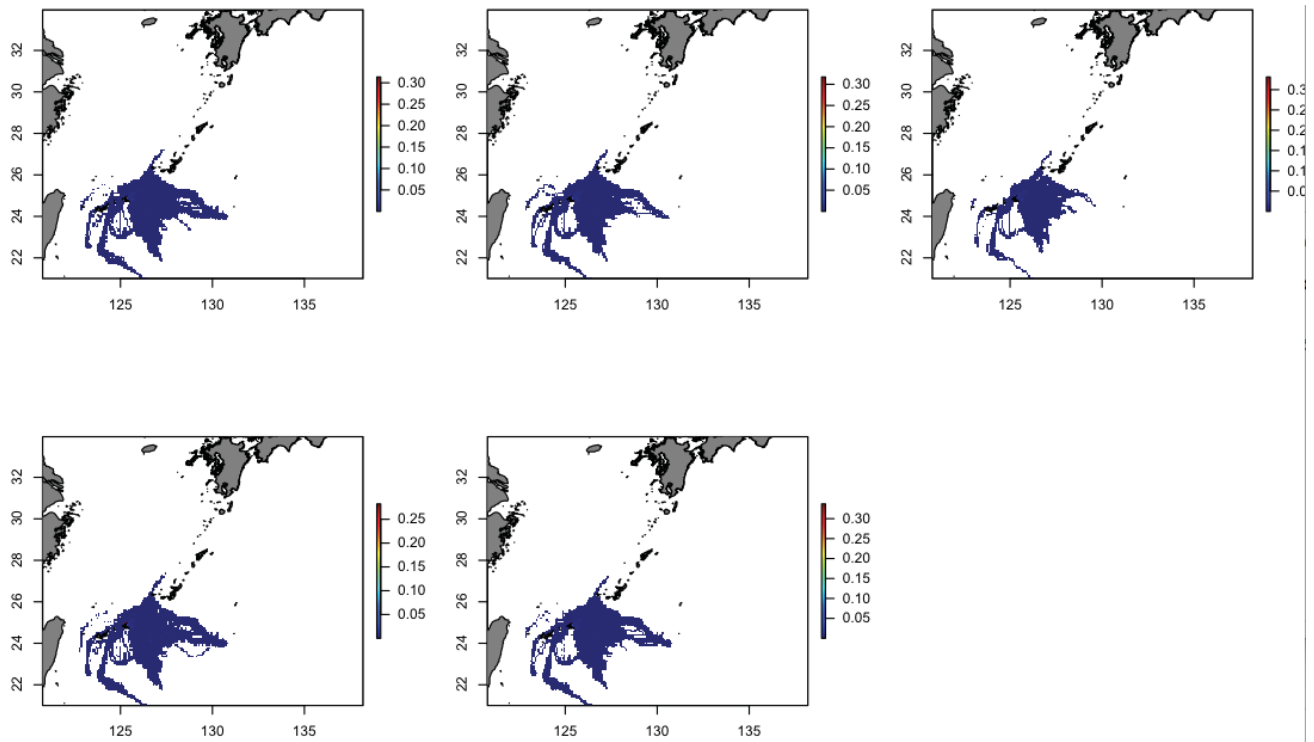
(d) 沖縄本島海域・恩納村:OK7



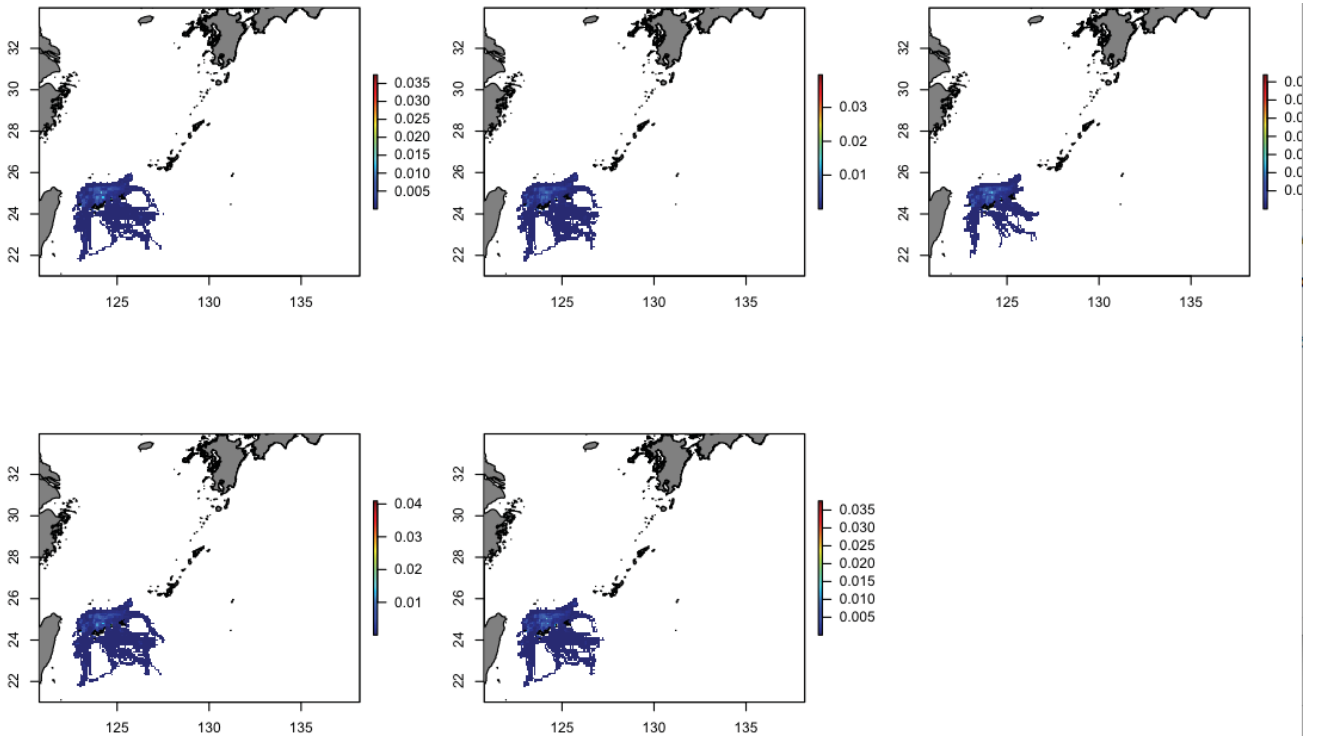
(e) 慶良間諸島:KR1



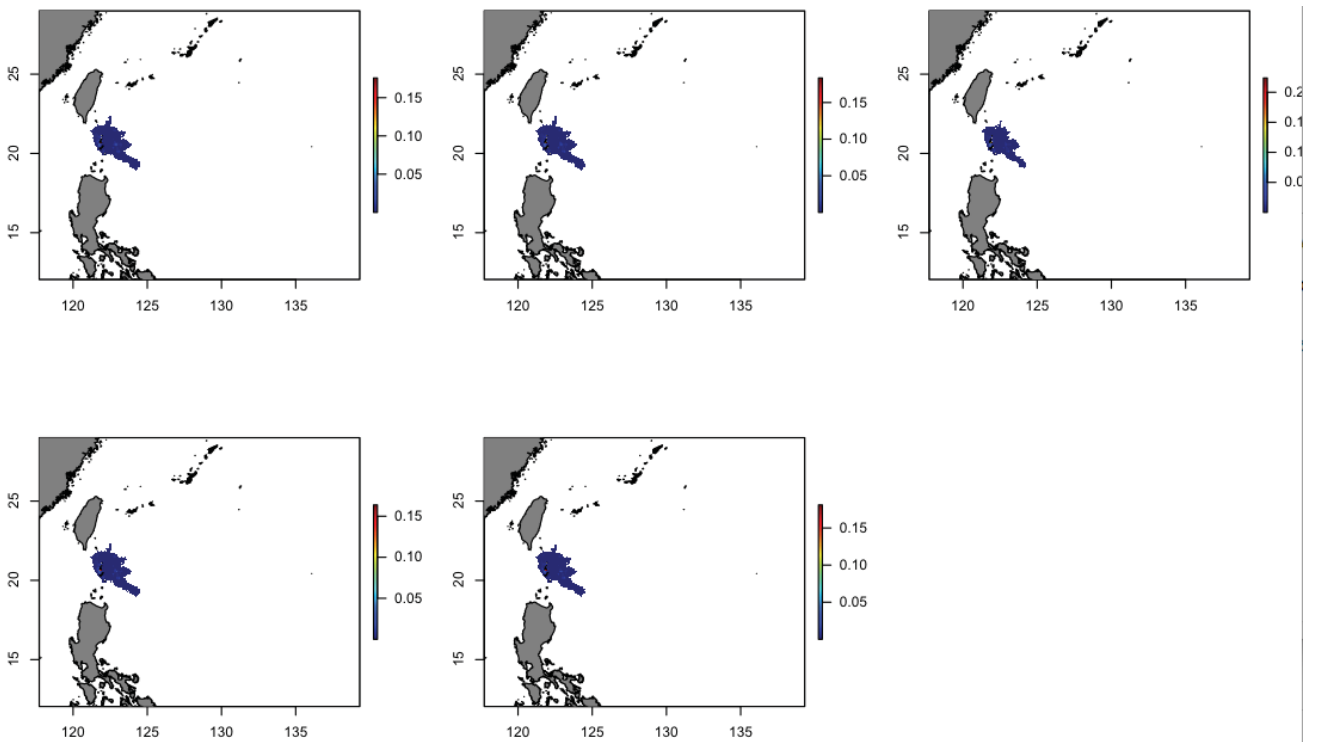
(f) 宮古諸島・八重干瀬:MY1



(g) 八重山諸島・石西礁湖: YM3



(h) フィリピン海域・北部: PH1



(i) グアム海域: GU1

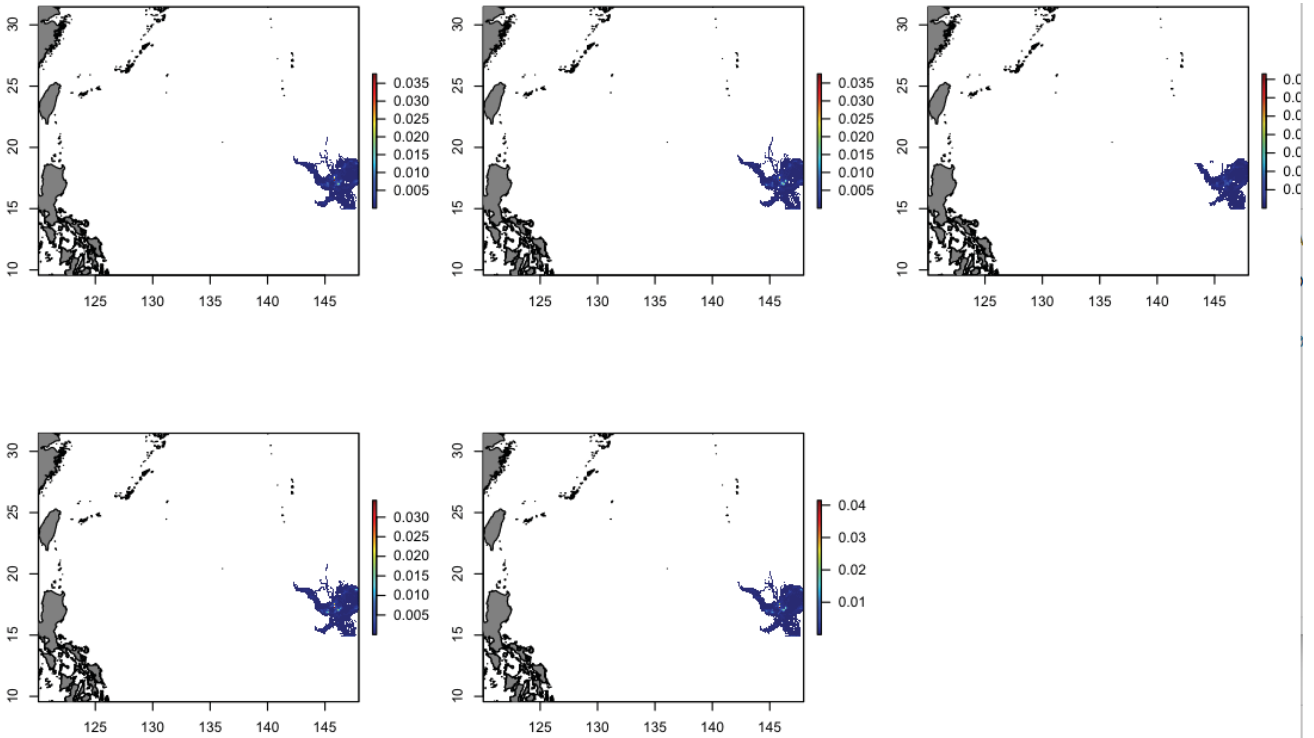


図3-4-10. 2014年における海流シミュレーションによるオニヒトデ幼生の到達確率の例. 10,000回シミュレーションのうち、幼生が各グリッドに到達した回数. パネル上段は左から p1(クロロフィル濃度平均+分散)、p2(クロロフィル濃度分散 90%分位点)、p3(クロロフィル濃度分散 10%分位点)、p4(幼生初期 5 日までのクロロフィル濃度影響後の生存率が決定)、p5(幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均 21 日の対数正規分布に従う). 各海域のシミュレーションは出発点が、(a)鹿児島海域・トカラ列島:KG1、(b)鹿児島海域・奄美諸島:KG2、(c)沖縄本島海域・伊是名島・伊平屋島:OK0、(d)沖縄本島海域・恩納村:OK7、(e)慶良間諸島:KR1、(f)宮古諸島・八重干瀬:MY1、(g)八重山諸島・石西礁湖:YM3、(h)フィリピン海域・北部:PH1、(i)グアム海域:GU1.

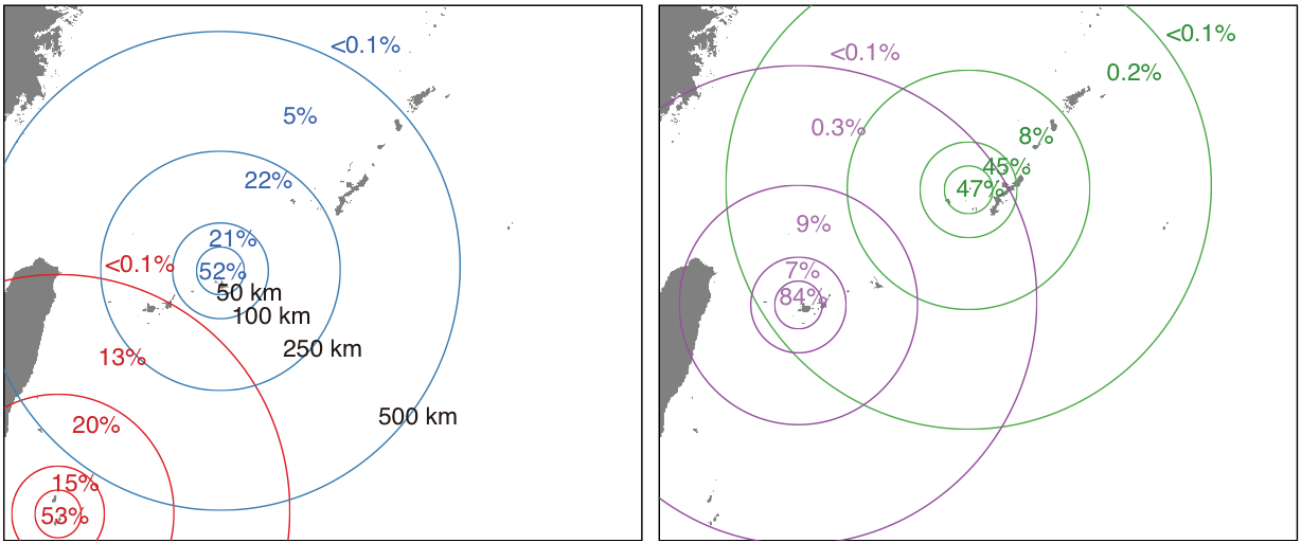


図3-4-11. オニヒトデ幼生分散シミュレーションの分散範囲を各区画からの距離によって同心円状に表現した例. 赤:2010年のフィリピン北部(PH1)、青:2006年の宮古島北部(MY1)、紫:2014年の八重山・西表島北西部(YM6)、緑:2006年の慶良間諸島(KR1).

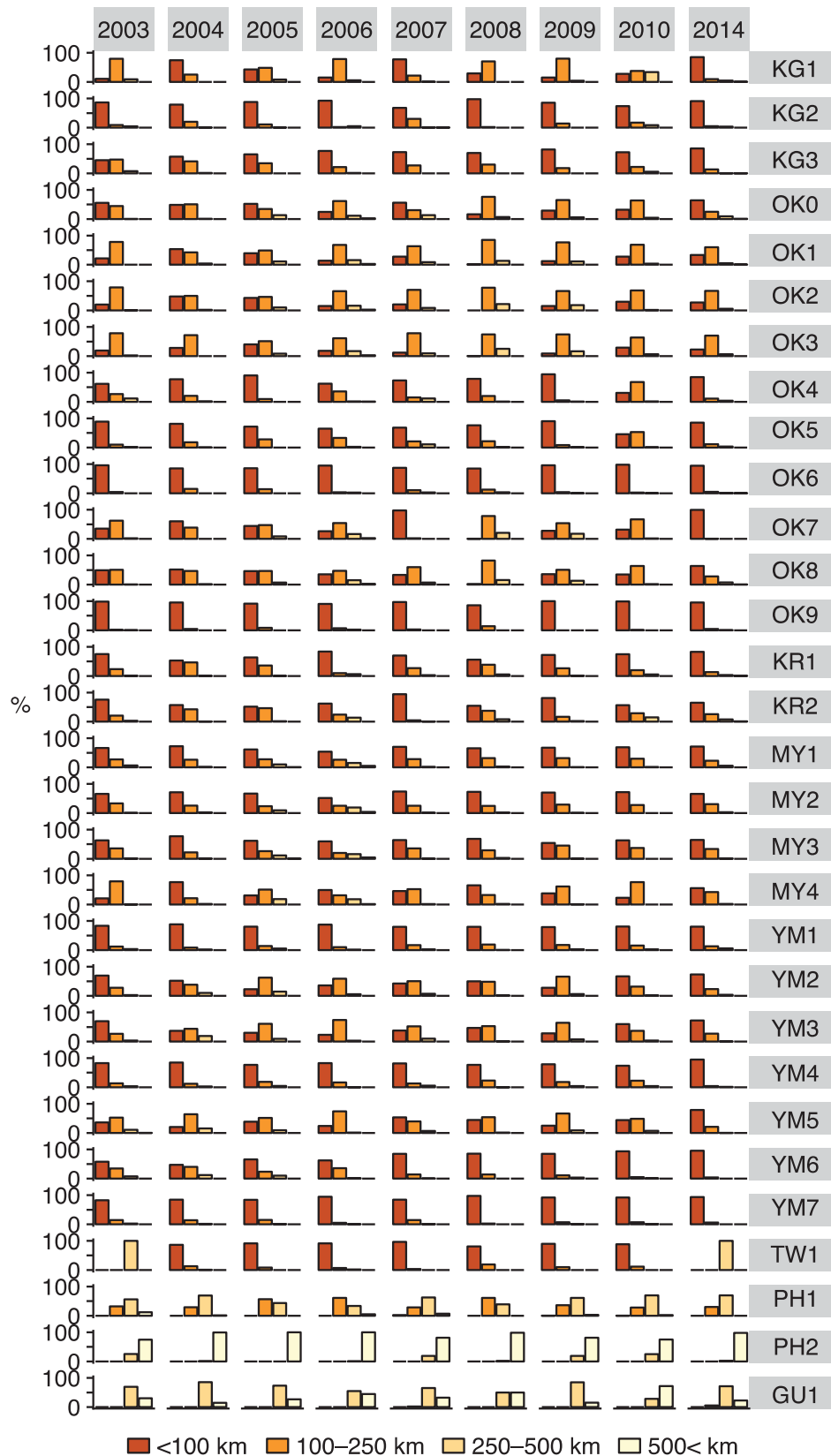


図3-4-12. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各距離範囲へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。2003~2010、2014年の各30区画からのp1シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散)。

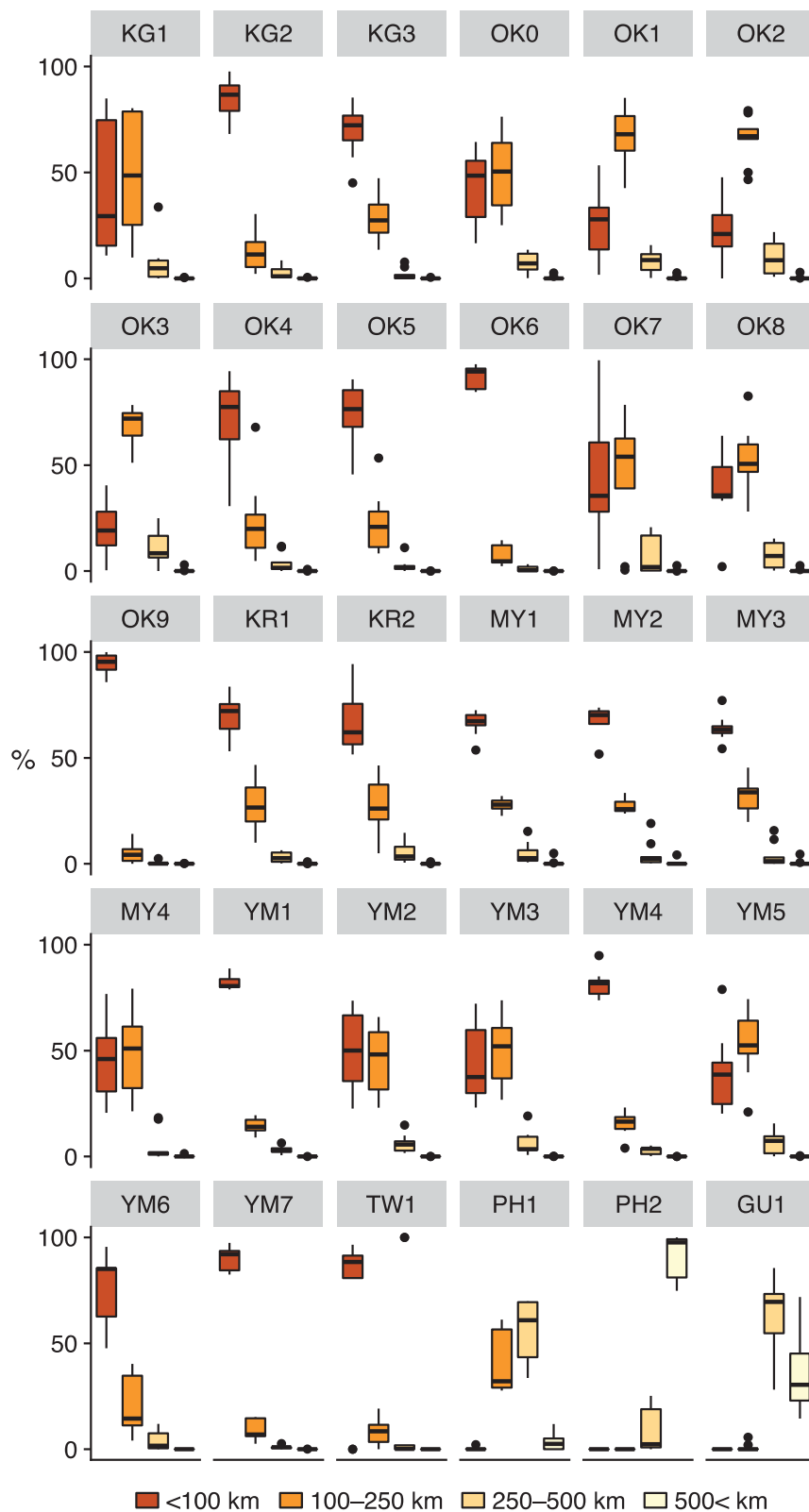


図3-4-13. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各距離範囲へと着底したオニヒトデ幼生の割合(%)。各30区画からのp1シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散)。年(2003~2010、2014年)を箱ひげ図にまとめて図示した結果。

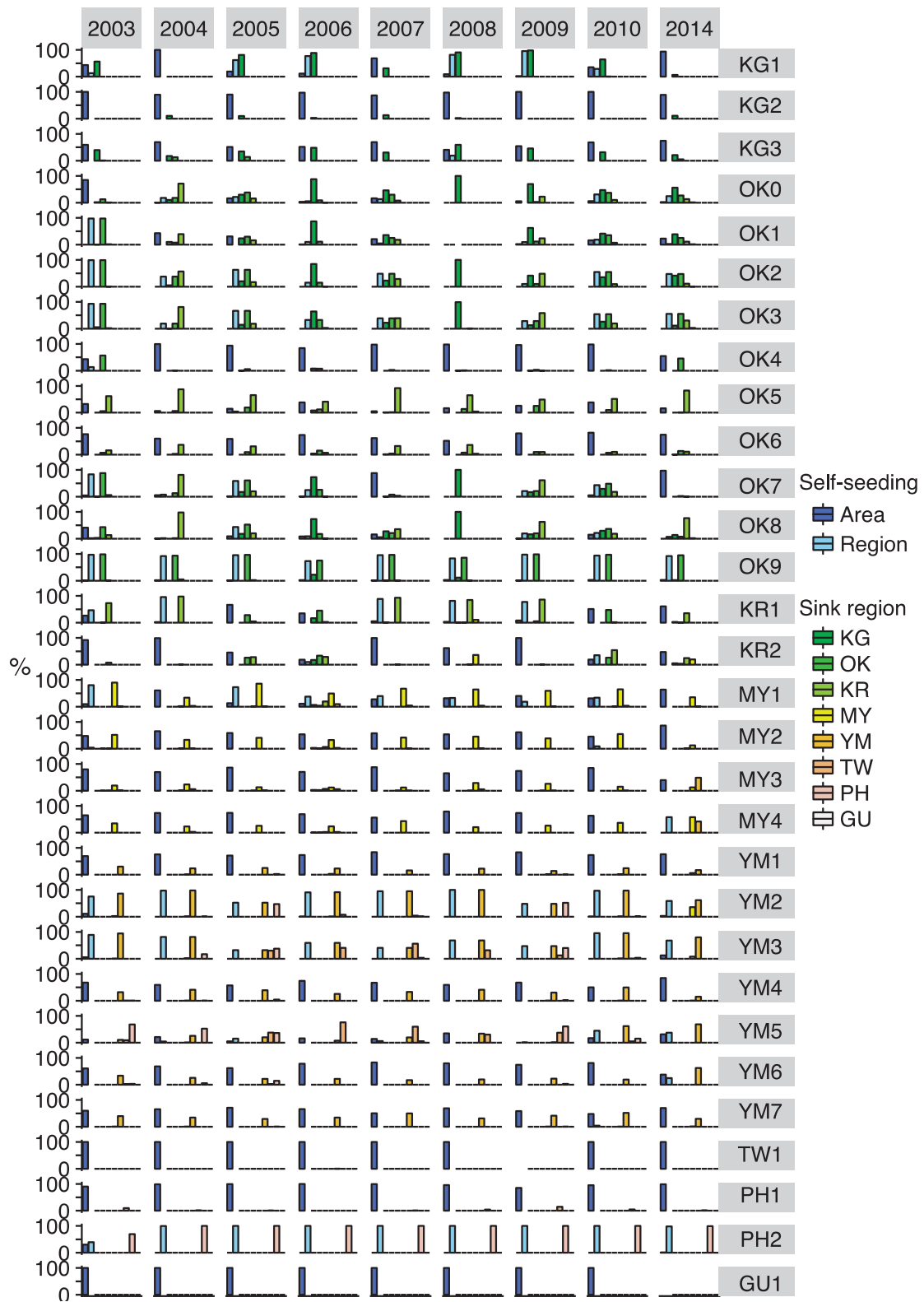


図3-4-14. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各地域区分へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。2003~2010、2014年の各30区画からのp1シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散)。Area: 出生区画へ回帰した割合、Region: 出生区画を含む広域地域(例:OK7ならば、OK7以外のOK0~OK9)へ回帰した割合。

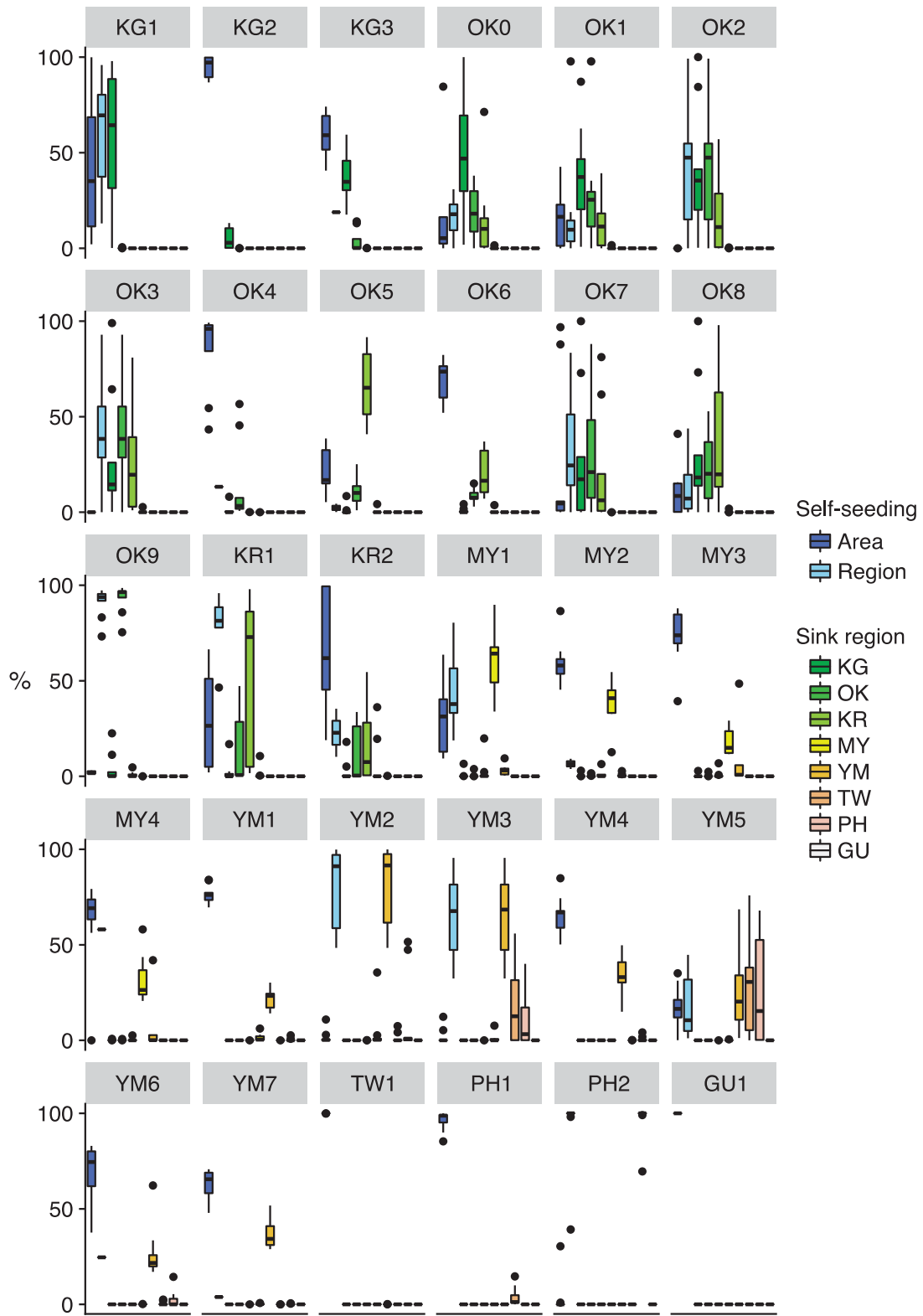


図3-4-15. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各地域区分へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。各 30 区画からの p1 シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散)。年(2003~2010、2014 年)を箱ひげ図にまとめて図示した結果。Area: 出生区画へ回帰した割合、Region: 出生区画を含む広域地域(例: OK7 ならば、OK7 以外の OK0~OK9)へ回帰した割合。

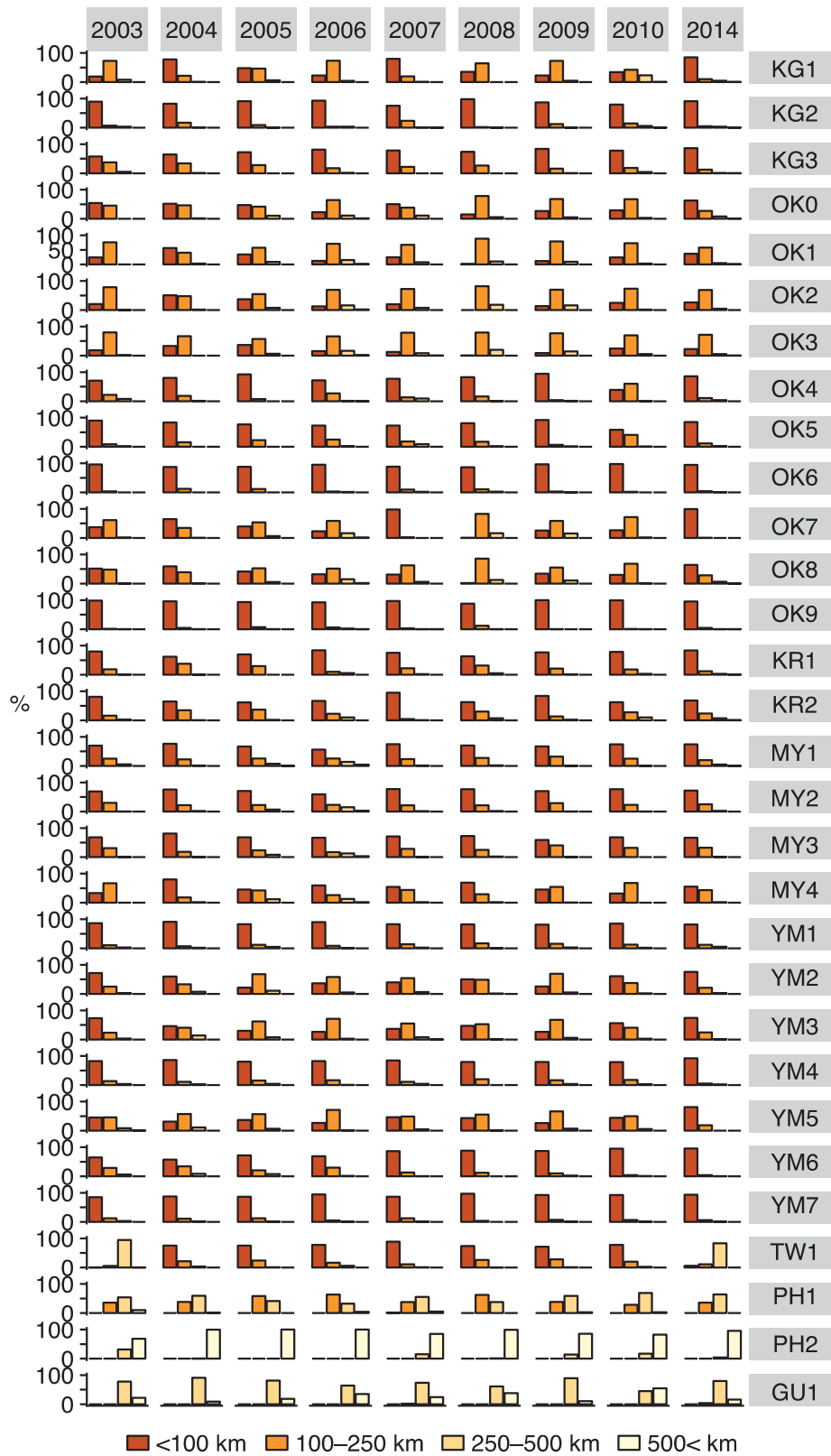


図3-4-16. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各距離範囲へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。2003~2010、2014年の各30区画からのp5シナリオ(幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均21日の対数正規分布に従う)。

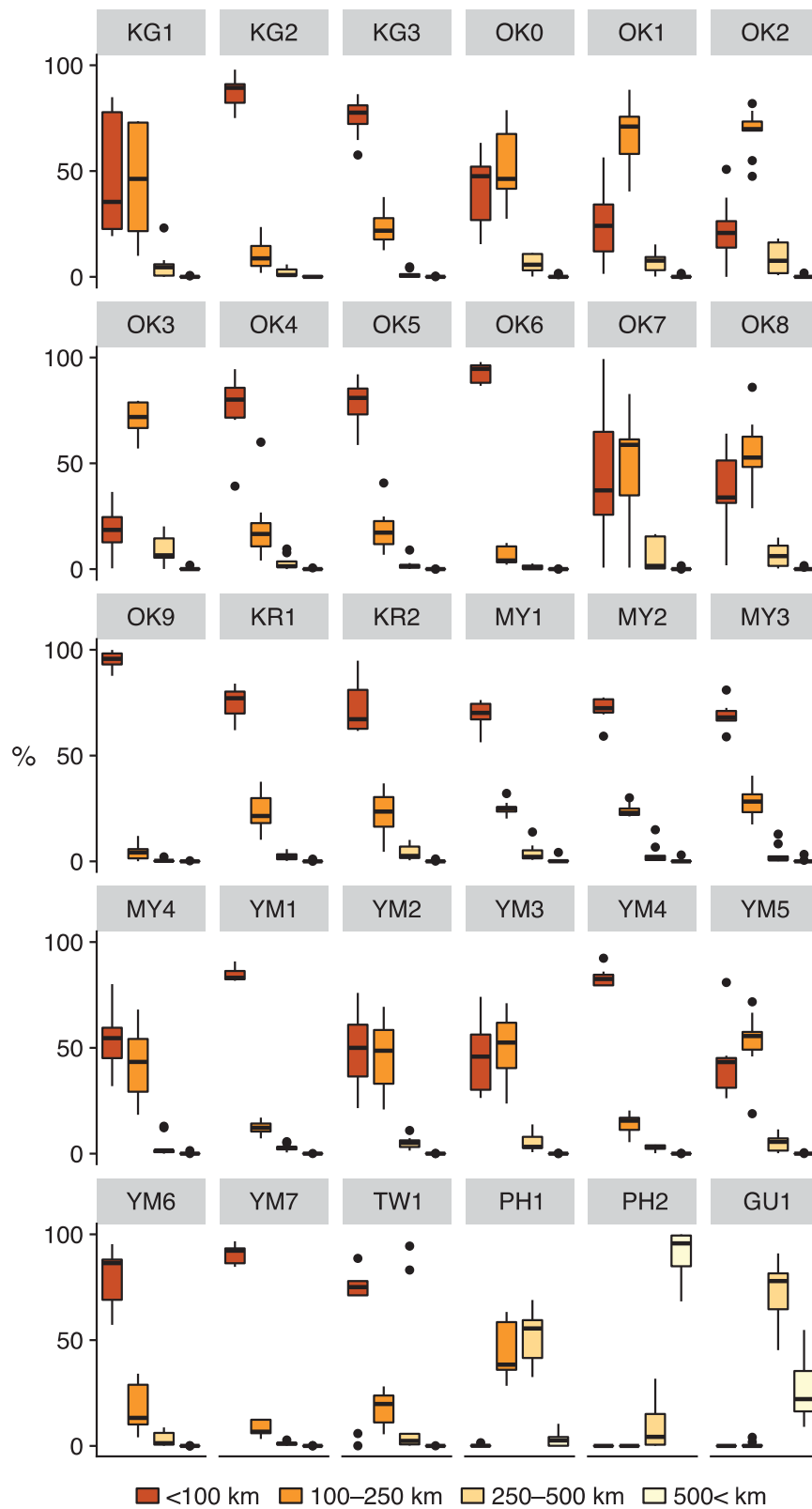


図3-4-17. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各距離範囲へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。各 30 区画からの p5 シナリオ (幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均 21 日の対数正規分布に従う)。年 (2003~2010、2014 年) を箱ひげ図にまとめて図示した結果。

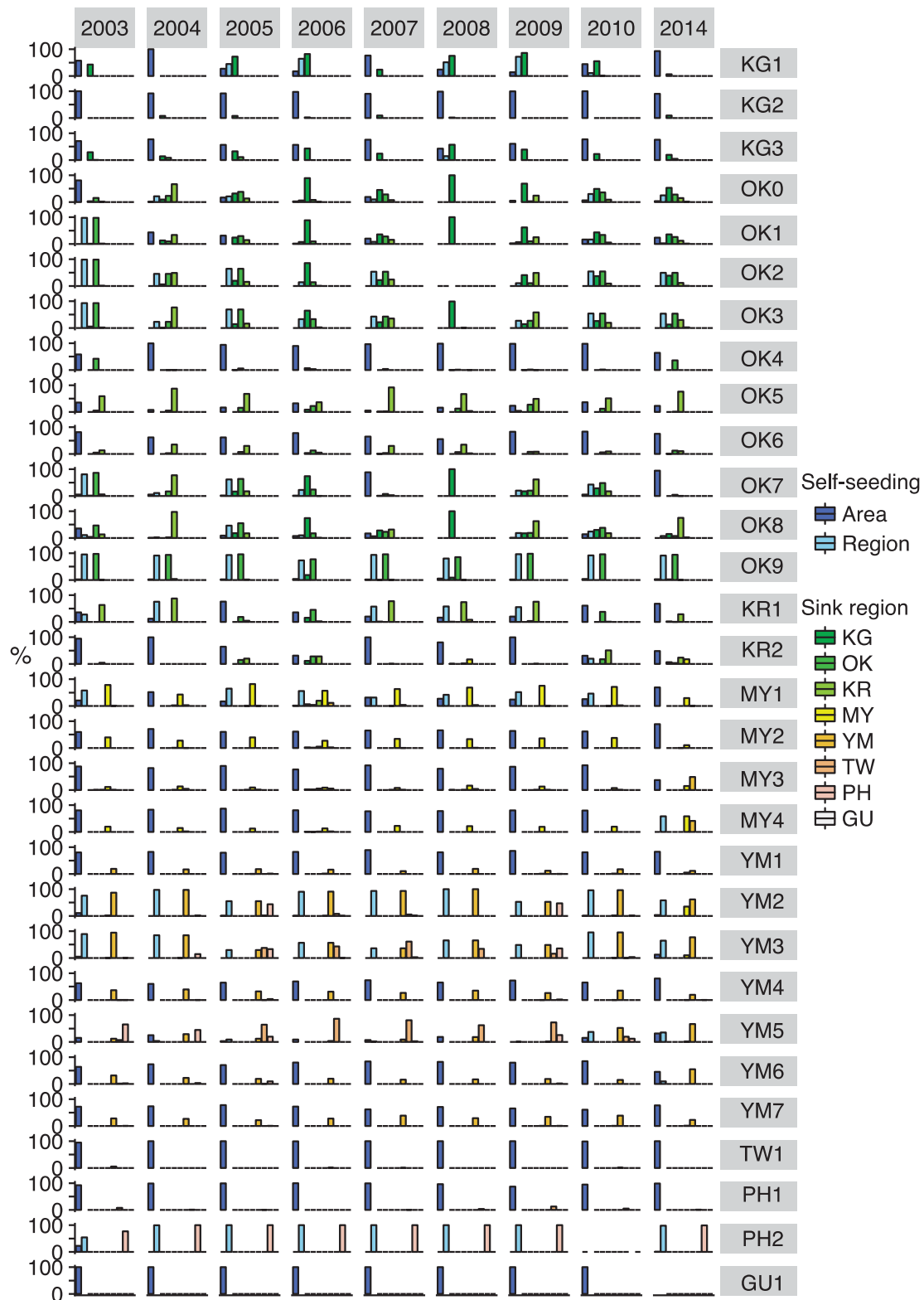


図3-4-18. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各地域区分へと着底したオニヒトデ幼生の割合 (%)。2003~2010、2014年の各30区画からのp5シナリオ(幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均21日の対数正規分布に従う)。Area: 出生区画へ回帰した割合、Region: 出生区画を含む広域地域(例: OK7ならば、OK7以外のOK0~OK9)へ回帰した割合。

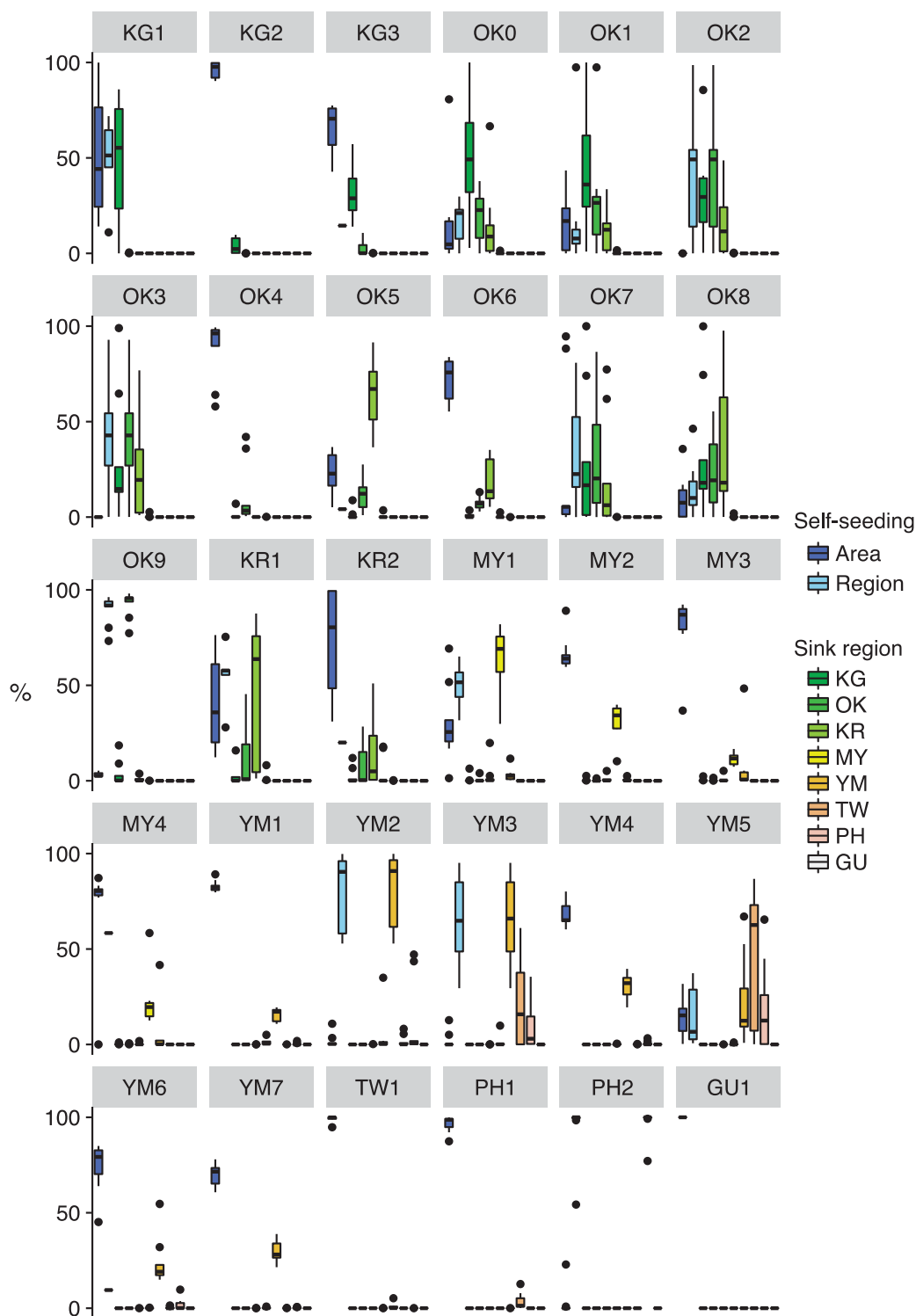


図3-4-19. 分散シミュレーションにおいて出生区画から各地域区分へと着底したオニヒトデ幼生の割合(%)。各30区画からのp5シナリオ(幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均21日の対数正規分布に従う)。年(2003~2010、2014年)を箱ひげ図にまとめて図示した結果。Area: 出生区画へ回帰した割合、Region: 出生区画を含む広域地域(例: OK7ならば、OK7以外のOK0~OK9)へ回帰した割合。

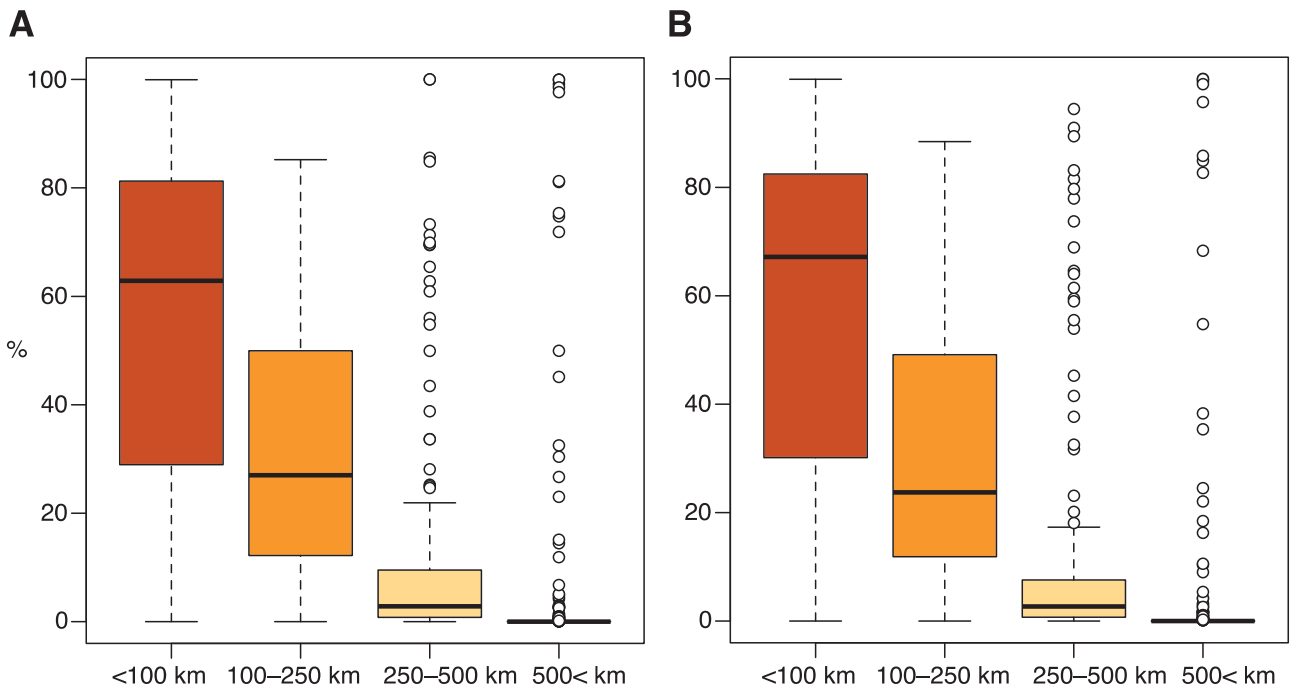


図3-4-20. 分散シミュレーションにおいて出生区画の中心から各距離範囲に着底したオニヒトデ幼生の割合の要約. 2003~2010、2014年の全30区画からのシミュレーションを総計した結果を示す. (A)p1シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散)、(B)p5シナリオ(幼生期間がクロロフィル濃度と独立に平均21日の対数正規分布に従う).

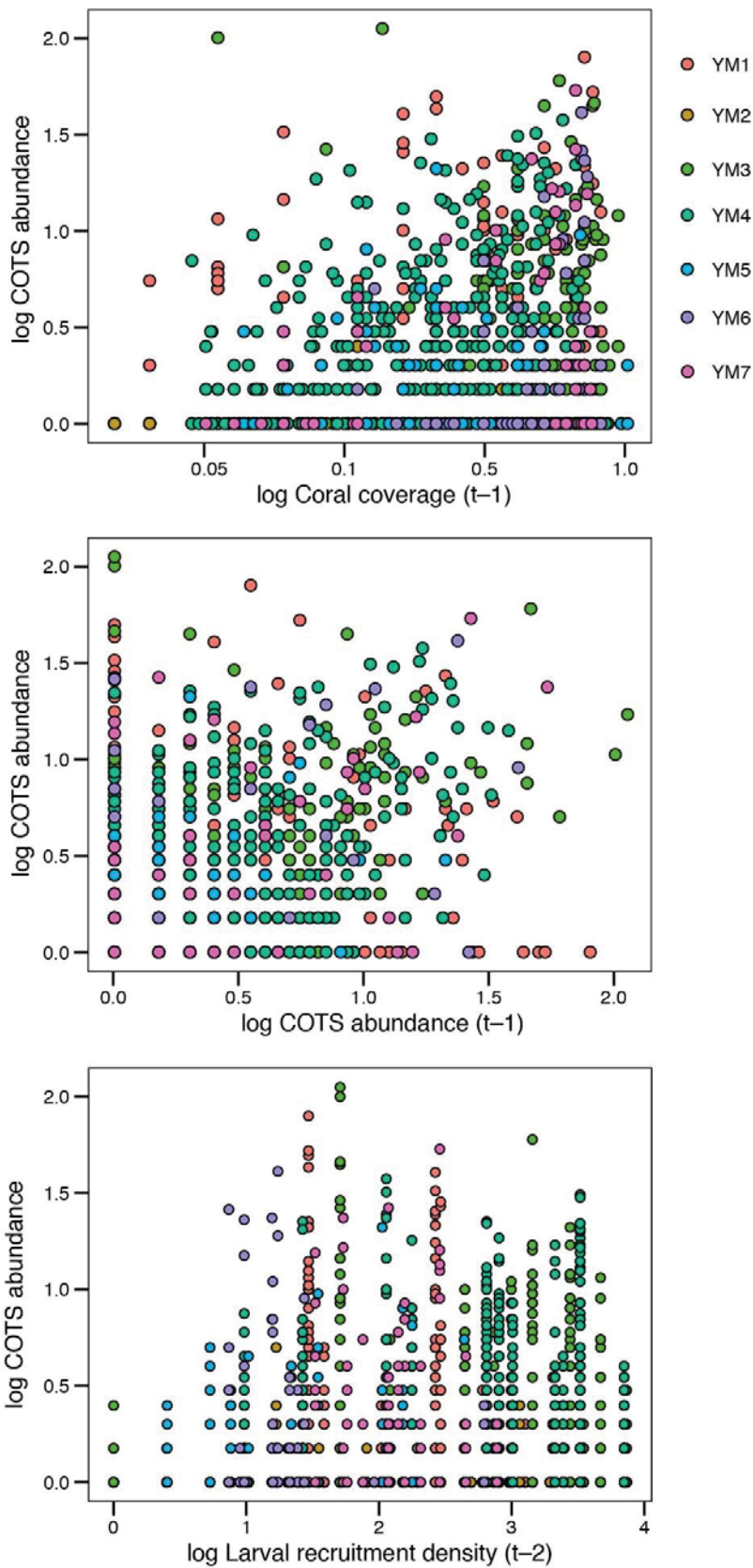


図3-4-21. 八重山諸島7区画におけるオニヒトデ数(COTS abundance)と、前年のサンゴ被度(Coral coverage)、前年のオニヒトデ数、2年前の幼生加入密度.

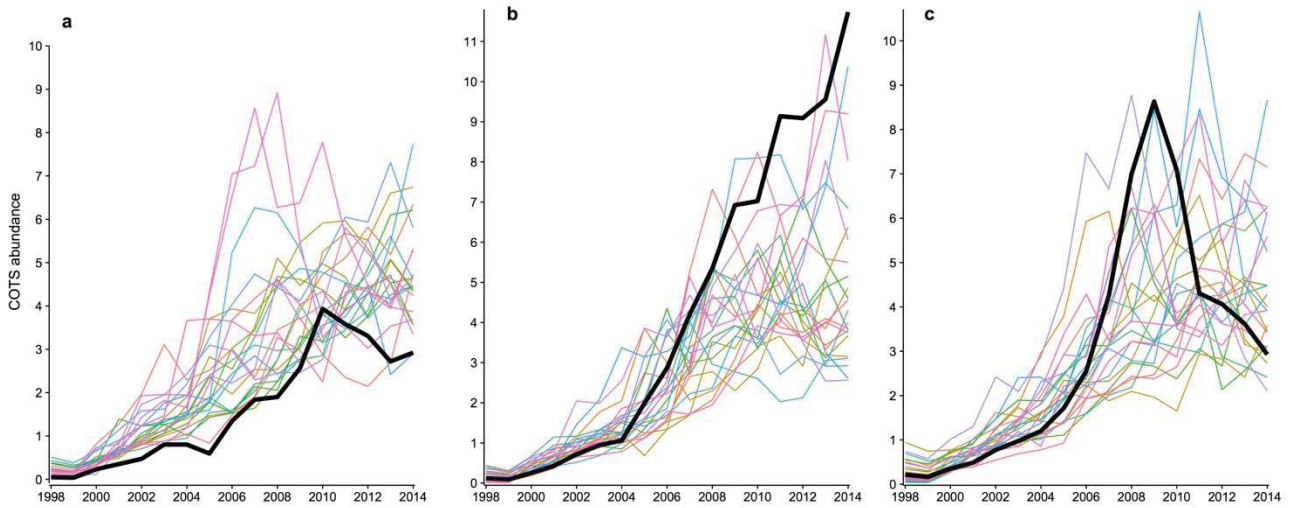


図3-4-22. オニヒトデ成体、サンゴ被度、オニヒトデ幼生加入による個体群動態シミュレーション. 各ラインは各区画を表し、着目した区画を太線で表記. a) 低密度のまま推移し大発生しないパターン、b) 増加し続け大発生するパターン、c) いったん大発生した後に収束に転じたパターン.

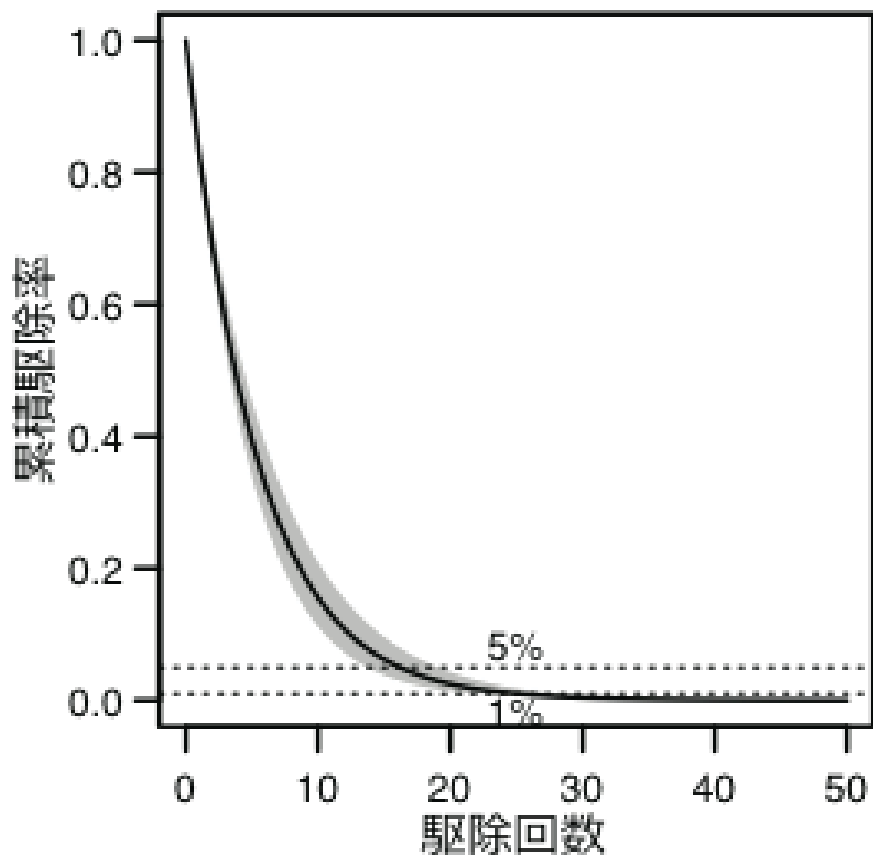


図3-4-23. Multinomial mixture modelにより推定された恩納村オニヒトデ駆除の駆除効率推定結果.
 黒の実線: 累積駆除率のベイズ平均、グレーのバンド: ベイズ95%信頼区間。元の生息数の
 5%まで減らすのに約15回、1%まで減らすには約25回の駆除作業が必要という推定。

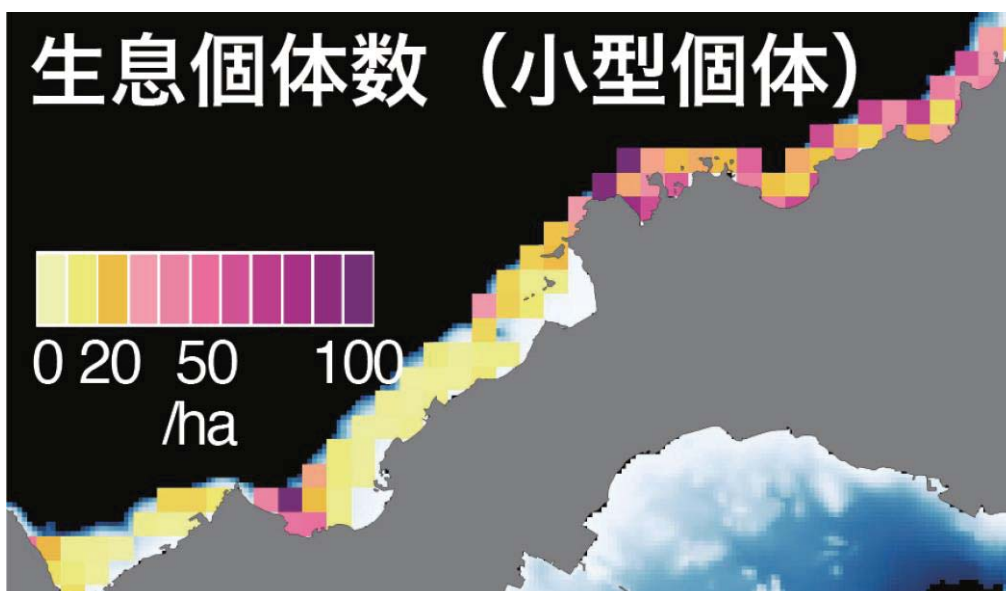
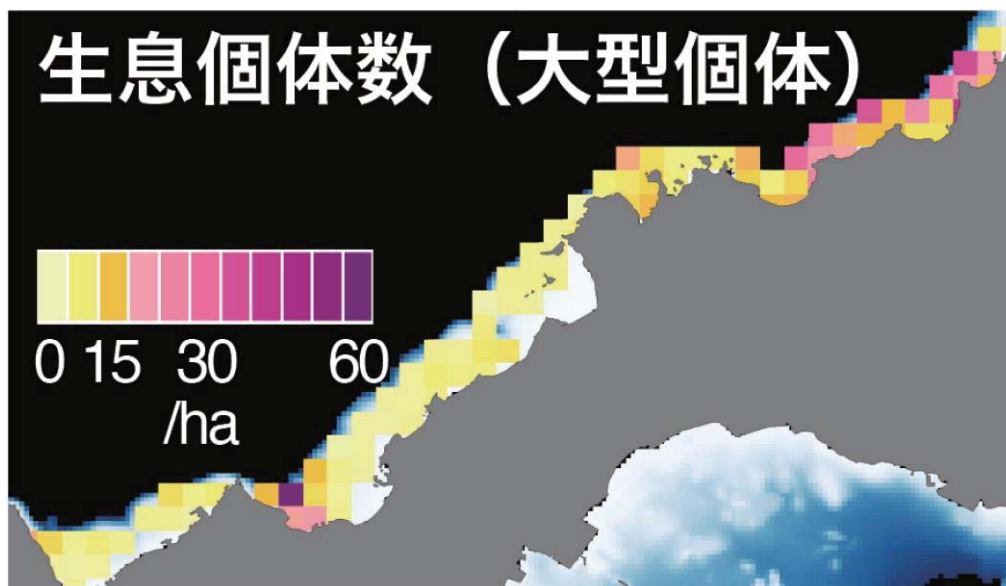


図3-4-24. 駆除データから Multinomial mixture model を用いて推定したオニヒトデの ha あたりの生息個体数(上:全長 20 cm 以上の大型個体、下:20 cm 以下の小型個体).

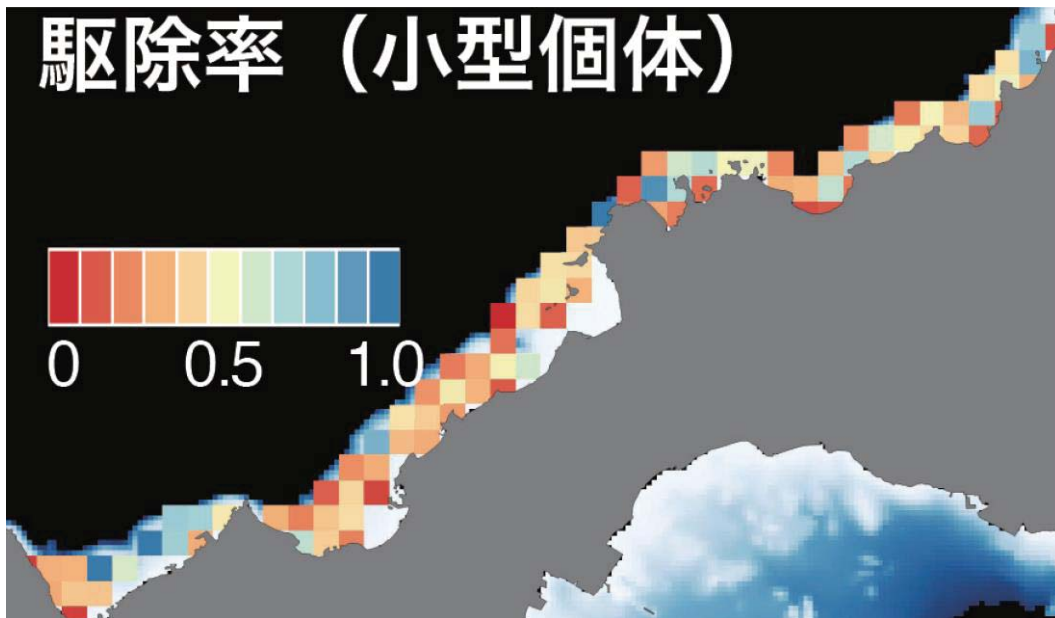
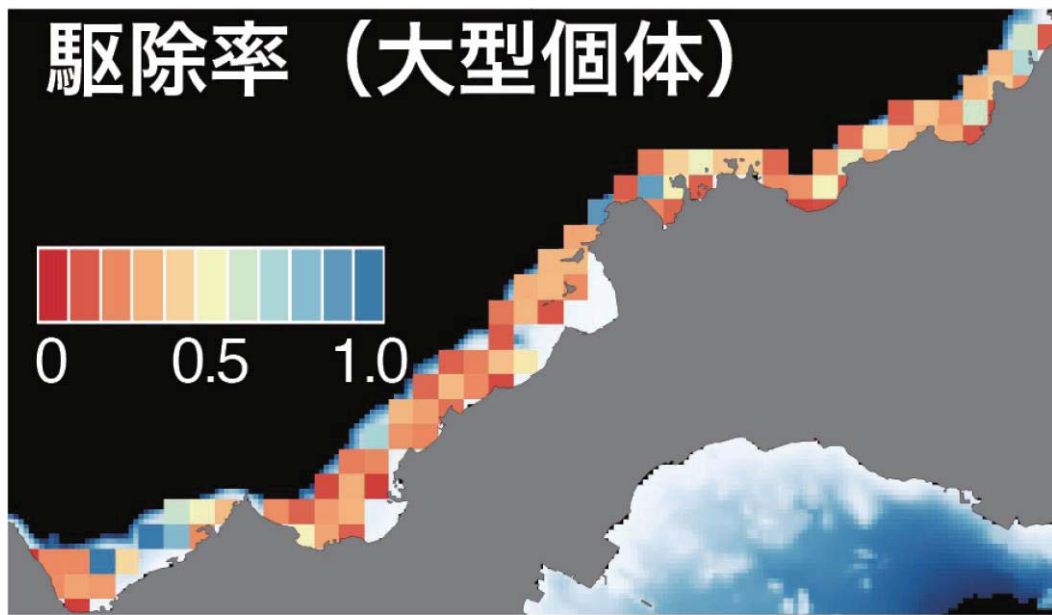


図3-4-25. 驅除データから Multinomial mixture model を用いて推定したオニヒトデ驅除率(上:全長 20 cm 以上の大型個体、下:20 cm 以下の小型個体).

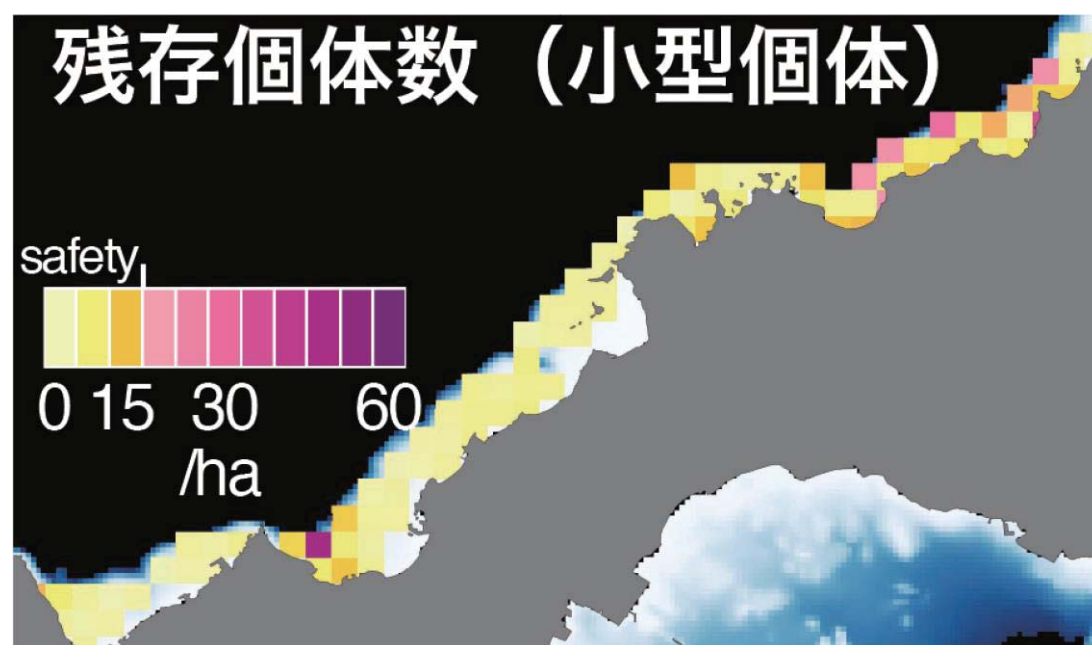
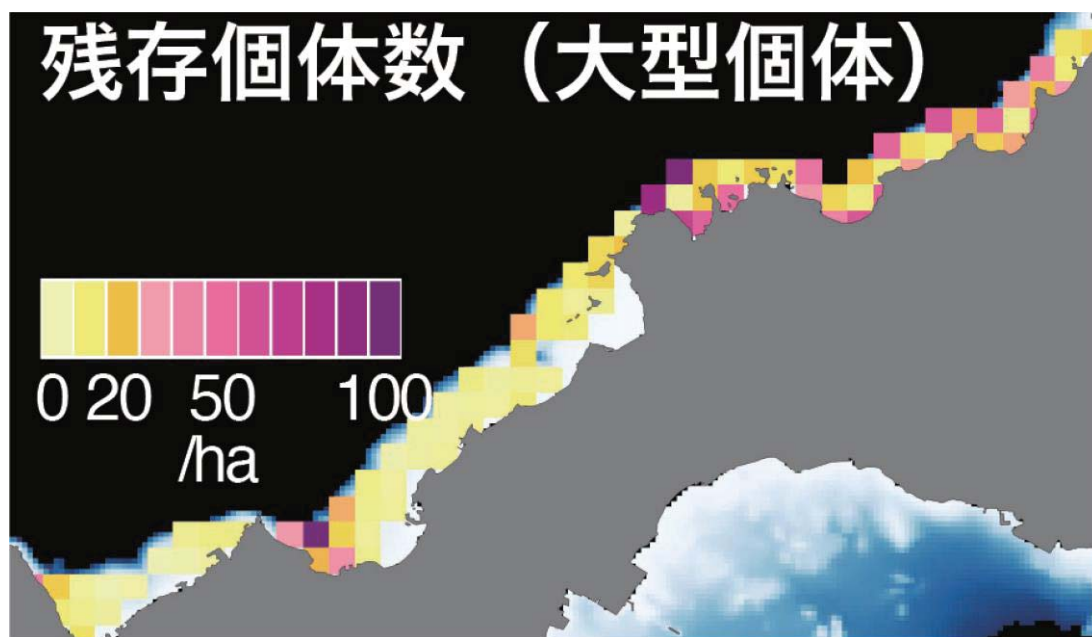


図3-4-26. 駆除データから Multinomial mixture model を用いて推定した、オニヒトデ駆除後に残存した ha あたりの個体数(上:全長 20 cm 以上の大型個体、下:20 cm 以下の小型個体).

4-4. 考察

4-4-1. オニヒトデ発生確率基礎モデル

オニヒトデ発生確率予測モデルにおいて、サンゴ被度のほか、水深やクロロフィル *a* 濃度、海岸線や海底の地形、波浪の受けやすさ等の環境要因を含むモデルが最適となった。

オニヒトデ発生予測について具体的に上位のモデルが示すことは以下の通りである。まずサンゴ被度については、中程度のサンゴ被度でオニヒトデが発生しやすいことを示唆する。また、水深の正の効果は深度が増すほどオニヒトデは発生しやすく、波浪の正の効果は海流の方向に正対する海岸ほどオニヒトデが発生しやすいことを示している。一方、クロロフィル *a* 量や海底起伏の効果については回帰係数が有意ではなく、また使用する統計モデルによって変数の重要性が異なったことから、オニヒトデ発生との具体的な関連性は明確ではない。

この解析ではオニヒトデの発生に関連する複数の要因を見つけることが出来たが、関連性はまだ明確で無いものも多かった。オニヒトデ発生の伝播を考える上では、隣接地域から時間的に順に発生する生態学的プロセスの考慮が必要である。これについてはオニヒトデ幼生分散シミュレーションで詳細に解析を行った。

4-4-2. オニヒトデ発生場所に共通な環境条件の抽出

オニヒトデが発生しやすい環境条件として、海水温と海底の起伏が主要な分類要因と推定された。海水温は平均水温 23.81 °C の高水温の場所、海底の起伏については沖縄県全域の解析と併せて考えると、値 1.57-3.556 程度の弱い起伏のある海底がオニヒトデの発生に関連すると解釈できるだろう。海水温の高い場所は、黒潮の流路に近い場所や岬状に突出した地形に多く、また中程度に起伏した海底はやや沖縄本島の南西海岸に多いように見受けられる。

4-4-3. オニヒトデ幼生分散シミュレーション

このシミュレーションによって、広い海域間において大きな変動を伴う幼生のコネクティビティが成立していることが示された。フィリピンから八重山諸島、トカラ列島にかけての広い範囲で、オニヒトデ幼生が供給されうることを確かめることができ、また海域特有のソースシンク傾向なども明らかになった。さらに、フィリピン海域から八重山海域にかけての国間をまたぐ長距離の分散はごく低頻度ではあるものの確認できた。また幼生供給のパターンとして、黒潮に沿った流れの方向だけでなく、黒潮逆流を示すとみられる逆方向の供給がかなりの頻度で生じたことも興味深い。これらのパターンを踏まえることにより、オニヒトデの個体数管理の方針として、self-seeding 傾向の強い区画では地元での栄養塩排出を抑制する、シンク傾向の強い区画ではオニヒトデ成体の駆除に重きをおく等の、順応的な対策方法が取りうるだろう。いずれにしても、多くの幼生着底が 100 km 以内であるという傾向を踏まえれば、単一の島内での栄養塩排出対策を行うといった対策は有効であることがわかる。国外からの幼生供給は量的には僅かという結果であり、陸域負荷の激しい途上国からの幼生供給の直接的な影響は小さいと期待できる。すなわち、それは沖縄県のオニヒトデ対策は沖縄県内の努力によって対策可能な問題であることを示唆している。

一方で、オニヒトデ幼生は植物プランクトンだけでなく懸濁体有機物 (POM) なども補助的な餌資源として利用できる可能性 (Nakajima et al. 2016) が示唆されている。しかし、クロロフ

イル濃度の影響を受けない場合を含む5シナリオのいずれにおいても、分散パターンが大きく変わることはなかった。ただし、シミュレーション結果を見る限り、必ずしも意図したとおりの生存パターンは得られておらず、各シナリオの条件設定には再考の余地がある。また、現状のシミュレーションでは計算単位の海域グリッド（約8 km）をまたぐ際に、流速とクロロフィルの値が不連続になる等の構造的な欠点がある。これらを解決していくことにより、クロロフィルなど餌環境の影響を評価していく必要があるだろう。

オニヒトデ成体、サンゴ被度、幼生シミュレーションの結果を組み合わせた個体群動態シミュレーションでは、定常の低密度状態のオニヒトデ個体群から大発生が起これることが解析的に示された。今回検証した17年間を通じて、国外からの幼生供給量は八重山西部への低頻度に限られていたことを考えると、過剰な幼生供給によって大発生が引き起こされたというよりは、沖縄県内に低頻度に生息していた成体がソース個体群となったと解釈できる。これに関連する環境の変化として、コネクティビティの年間パターンの変化に見られたように、およそ2002年以降の全般的なクロロフィル濃度の増大の影響が考えられる。このような全般的にクロロフィル濃度増大が継続している原因は明らかではないが、その原因を突き止め対策できるまでは、成体に対する対策を講じ続けるしか対抗手段はないかもしれない。

4-4-4. 駆除効率推定統計モデル

本研究のオニヒトデ駆除モデルによって生息数や駆除効率の推定値が得られ、恩納村のオニヒトデ駆除作業が適切に機能していることを支持した。本年度は、サンゴ礁のリーフ上にメッシュを限定し、また駆除作業範囲を考慮したデータ処理を行ったことにより、モデル推定は大きく向上した。しかし、本研究で用いたモデルによる推定結果は、駆除回数が多い地点などで累積駆除数が推定生息個体数を上回るなどの推定誤差は、依然残っている。これを解決するために、同一海域での駆除作業間のタイムラグによる小型個体の新規加入の効果など、モデル推定に影響する拡張を試みる必要があるだろう。

いったん駆除効率の推定値が得られれば、その値を用いた簡単な計算によって、駆除開始時点のデータから今後の駆除回数の見通しが立てやすくなるだろう。また、他地域でのオニヒトデ個体数管理において、駆除に必要な努力量を推定するなど、計画立案などマネージメントのための判断材料としても有用な手掛かりになると期待する。

参考文献

- Fabricius KE, Okaji K, De' ath G (2010) Three lines of evidence to link outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation. *Coral Reefs* 29: 593-605
- Nakajima R, Nakatomi N, Kurihara H, Fox MD, Smith JE, Okaji K (2016) Crown-of-Thorns starfish larvae can feed on organic matter released from corals. *Diversity* 8: 18; doi:10.3390/d8040018
- Royle, J. A. (2004) Generalized estimators of avian abundance from count survey data. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 375-386
- Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B, Gaines SD (2003) Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series* 260: 83-96
- Usui N, Ishizaki S, Fujii Y, Tsujino H, Yasuda T, Kamachi M (2006) Meteorological Research Institute multivariate ocean variational estimation (MOVE) system: Some early results. *Advances in Space Research* 37: 806-822
- Yasuda N, Ogasawara K, Kajiwara K, Ueno M, Oki K, Taniguchi H, Kakuma S, Okaji K, Nadaoka K (2010) Latitudinal differentiation in the reproduction patterns of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* through the Ryukyu Island Archipelago. *Plankton Benthos Res* 5: 156-164
- 沖縄県文化環境部自然保護課 (2010) 平成 21 年度 サンゴ礁資源情報整備事業ーサンゴ礁資源調査事業「沖縄島周辺」報告書. 沖縄県文化環境部自然保護課, 平成 22 年 3 月. 223p.