— 論 説 —

海洋のマクロエコロジー *

T. R. パーソンズ †

要 旨

陸域生態学においてはマクロエコロジー研究がなされているが、膨大なデータに基づいて生態系要因の様式を性格付けようとするものである。このような研究方法が生物海洋学で用いられるのは稀である。もしも用いられるならば、海洋生態学を追求している還元主義者の錯綜は排除されるであろう。

1. 序 論

海洋の生態学を完全に理解するためには、膨大な時間空間規模においての生物相互作用について、無限の組み合わせについて研究しなければならない。これには、全体論的な関与が存在しているので、生態系の構成部分における生態的相互作用を全て合計しても、予測できないのが通例である。これら生態系の全体論的な過程には、フィードバックや自動制御などの特性が存在する。

ここで、全体論的な手法での研究が、生物種や物理的影響力、化学反応などに関する還元主義的な研究結果を用いて、最も合理的に一つの生態系モデルを構築するとしよう。その場合のモデルの開発には、自己経験的な手法が用いられることになる。この手法において、より良いモデルを開発する際に、モデルを構成する定数の軽重に係わる評価基準は、研究者の経験に強く依存することになるのである。

海洋生態系コンピュータ モデルの幾つかは、この性格を有しているばかりか、特定の漁業に関する高度に特殊な情報を取得するモデルでさえも同様であり (例えば Robinson and Ware, 1994), さらに ECOPATH モデルのように普遍的な性格のモデルでさえも同様で

ある (例えば Trites *et al.*, 1999)。

海洋生態系を全体論的に理解する手法として、マクロエコロジー (大規模生態学: the word “macroecology” means “large scale ecology”) に拠ることもできる。この手法は、新たに調査研究によって得られた多量のデータを、観測データセットから導かれている最も相応しい既存の類型に識別させる遣り方である。Darwin (1859) は、最初のマクロエコロジー学者ではなかったが、生態学を大規模な場において追求することにおいて最も優れていたであろう。彼は、観測した情報を結び合わせて、自然界に存在する類型群ばかりか、進化論をも説明したのである。ここで重要なことは、Darwin は彼の理論には例外があることに気付いていて、そのような場合には「時としては」とか「一般に」などの表現をもって自然界について述べていることである。

仮説に見られる例外について、最近、Johnson (2002) が考察している。例えば、動物の進化を進化的時間尺度で通覧すれば、エネルギー要求量を制限要因として、より高等な生物種となるような強い傾向が存在していると仮定できるであろう (例えば, Parsons, 1979)。この傾向は、外洋において、刺胞動物などを底辺として、魚類へと進化し、さらには鯨を頂点とするに至るのである。ここで、動物であろうと、植物であろうと、同じ生物グループへと進化しても、多様な適応が認められる。例えば、刺胞動物は原始的な動物群を形成して

*2003 年 4 月 1 日 受 領; 2003 年 4 月 1 日 受 理。

著作権: 日本海洋学会, 2003

†カナダ学士院会員

おり、外洋に棲息するクラゲから海底に棲息するサンゴまで種類が多様に分化している。同様に、魚類においても、多産の硬骨魚類から、少産の軟骨魚類にまで分化している。鯨類もプランクトン捕食者と捕獲捕食者へと分化している。これらグループの何れであろうと、エネルギー要求が異なる動物群から構成されているので、エネルギー要求に係わる栄養要求の複雑性に関する仮説に異論が輩出することになる好例である。マクロエコロジーにおいては、これらの生物分化は仮定次第で実在しないものとして研究することが可能である。しかも、Johnson (2002) の考察にあるように、すべての仮説は是認か否認かによって吟味すべきとする Popper (1959) の規範を厳密に応用するとしても、相反する結果を導くような手法が存在する生態学とはならないであろう (科学発見の方法論 (Parsons, 1979) も参照のこと)。このように、マクロエコロジーは、例外を取り込むことなく膨大な生態学的データの姿と輪郭を本質的に定義すべきものである。これらを実行する目的は、環境内部での動植物の相互作用を信頼できる様式で表わすことにある。

2. 海洋におけるマクロエコロジー研究

海洋生態系を高度に理解させるために、マクロエコロジー的な方法論を用いて生物海洋学を著している論文は、ごく僅かしかない。この論説の目的は、これらの論文に注目してもらうことと、この方法論が将来さらに注目を浴びる可能性を示唆することにある。

Seki (1986) は、海洋の細菌群集を定義するために大規模生態学的な研究法を用いている。彼は、富栄養型と中栄養型、貧栄養型の三種類の細菌群が出現する環境に関する膨大なデータの種類の境界を明らかにしている。

Li (2002) は、6,339 検体数にも及ぶ海水試料の結果をマクロエコロジー的に解析している。これら海水試料中の植物プランクトンのサイズ分布をフロー サイトメトリーによって測定して、統計処理をした結果、植物プランクトンの現存量は細胞質量の力学的機能に制御され、植物プランクトン群集の物理的な成層状態が中庸な場合に種多様性が極大になることを明らかにし

ている。この解明は、基礎生産と商業漁業との格差とを科学的に連繫させようとする施策において、重要であると言わざるを得ない。何故ならば、クロロフィル a を指標に解析しようとした従来の施策はあまりに単純な結果しか導かなかつたし、植物プランクトン種を用いて解析することは複雑すぎたのである。

この生物サイズ分布の解析によって、海洋のマクロエコロジー研究が可能なのは、Sheldon and Parsons (1967) と Sheldon *et al.* (1982) によって示唆されていた。著者らは、生物サイズの対数関係を用いて、最小生物の植物プランクトンから最大生物の魚までの食物連鎖におけるエネルギー流を追求している。ここに、捕食者と被食者とのサイズ関係を機能させる生態学的効率を導入すれば、エネルギー流は解明されることになる。そのマクロエコロジー研究様式を Fig. 1 に示している。

海洋生物学においてマクロエコロジー研究が必要な学問分野は、水産科学において他に例を見ないであろう。何故ならば、漁業管理に必要な情報のすべては、漁業対象魚種の資源量調査や年齢査定データの、さらに対象魚種の地理的分布にも見解を広げることにあるからである。しかし、これらのデータは、資源量の変動を予測するには役立たないのである (Frank and Leggett, 1994 のコメントは特筆に価すると思われる)。漁業管理における失策は、今や、水産科学に生態学的・進化学的な研究を導入する必要性を喚起するところとなり、環境が魚類数を制御するうえで著しく重要であり、遺伝的な変化が漁業への個体群反応の一部を形成していることが認識されるようになっている (例えば Hutchings, 2000)。漁業管理に应用することによって実際に役立つ生態学のパターンが必要とされるに至っていることは明らかであろう。

漁獲対象となる魚介種にのみ焦点を当てる水産科学の研究方式はマクロエコロジー研究者に更なる問題を投げかけている。例えば、海洋におけるクラゲの棲息量について論じると、クラゲは下位に位置している栄養段階の生物を魚類よりも多く摂食しているが、魚類と共通の餌料を競争捕食したり互いに捕食しあったりしているが、その重要性は無視されてきている。ところが、海域によっては、クラゲの生物量の方が魚類の生物量

よりも遥かに勝っているのである。近年観察されているクラゲの異常発生に関しては, Purcell *et al.* (2001) や Parsons and Lalli (2002) に代表される文献に見ることができる。後者の文献において, 進化学的・マクロエコロジー的な手法を用いて, クラゲの生物生産におよぼす気候や魚類乱獲, さらに海洋汚染の影響を検討している。このような研究方針が実行可能か否かよりも, 従来型の水産学見解よりも勝れている海洋生態学の包括的な視野を持つ必要性に注意を払う必要性の方が重要である。

最後に, Johnson (2002) は, 彼の著書 “*Imperfect Symmetry* (不完全な調和)” において, 水圏生態系内部における順序と構成の説明を試みている。彼の仮説はカナダ北極地域に散在する湖沼群での長期観測に基づいている。これらの観測結果を対象に, エネルギー流に

関する熱力学的な解析を行なって, r-淘汰と K-淘汰や階級制形成など多くの生態系特性を説明している。この研究は, 恐らく Darwin 以来最も大胆なマクロエコロジー研究であり, 自然界の力学的機能が自然の順序を定めることを指し示しているのである。

3. 結 語

海洋生態学の全体論的研究の緊急な必要性が指摘されている。この観点から, 実験データを用いての生態学的モデリング (還元主義的研究法の一つ) はかなりの進歩を遂げてはいるが, 生態システムの一般様式を認識する研究法も必要である。マクロエコロジーに立脚した研究法は, 還元主義的研究法では複雑すぎる難題をも克服するのに有利である。

— Editorial article —

Macroecological Studies of the Oceans*

Timothy R. Parsons[†]

Abstract

Macroecological studies have been used in terrestrial ecology to characterize patterns of ecosystem components, based on large amounts of data. The approach has not been widely used in biological oceanography. Its application may offer a method of circumventing some of the complexities of a reductionist approach to ocean ecology.

1. Introduction

To fully understand the ecology of the oceans, one must attempt to combine an almost infinite number of biological interactions on enormous spatial and temporal scales. Generally this involves some kind of holistic approach, in which ecological interactions of the ecosystem reveal processes that can not be predicted from the sum of the various parts of the ecosystem. These integrated processes of the ecosystem, include properties such as “feedback” or “self-regulation”.

One holistic method of study combines the results of reductionist studies on species, physical forces, chemical responses etc. in such a way as to build the most reasonable model of an ecosystem. A heuristic approach is then taken in ex-

ploring the output of the model. This approach is essentially self-educating in that constant evaluation of the output improves performance. Several computer models of marine ecosystems fall into this category, including the use of highly specific information on a particular fishery (e.g., Robinson and Ware, 1994), or a more universal approach such as the ECOPATH models (e.g., Trites *et al.*, 1999).

Another approach to the holistic understanding of marine ecosystems is through macroecology, which generally relies on the availability of large amounts of data and the ability to discern some underlying pattern that might explain much of the observed data set. Darwin (1859) was not the first macroecologist, but he has certainly been the most successful. He showed that certain patterns in nature could be explained by linking observations to a theory of evolution. It is important to note, however, that Darwin was aware of exceptions to his theory and often used such terms as “sometimes” and “in general” in

---

* Received April 1, 2003; accepted April 1, 2003.

Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2003

[†] Institute of Ocean Sciences, P.O. Box 6000, Sidney, B.C., V8L 4B2 Canada

e-mail address : parsonstimothy@shaw.ca

writing about nature.

The problem of exceptions to a general hypothesis was recently discussed by Johnson (2002). As an example, it might be hypothesized that the evolution of groups of animals follows a strong gradient, driven by the energy required to support more complex creatures over evolutionary time (e.g., from Parsons, 1979). At the bottom of such a gradient in marine pelagic ecosystems would be animals like the Cnidarians, succeeded by fish, and at the top, whales. However, there are many adaptations that have evolved within groups of plants and animals. For example, the Cnidarians form a group of primitive animals that can be broadly divided between pelagic jellyfish and benthic corals. Similarly, fish include the highly fecund teleosts, as well as sharks that produce very few young. Whales have diverged into plankton feeders and also raptorial feeders. These are examples of divergences to the hypothesis of trophic complexity linked to energy needs, since within any one of these groups the energy requirements will differ. In macroecology, these divergences could be interpreted as a negation of the hypothesized macroecological pattern. As Johnson (2002) has discussed, however, the strict application of Popper's (1959) criteria that all hypotheses must be testable through acceptance or falsification, does not hold for ecology where such a method can often produce ambivalent results. (See also Parsons (1985) on the methodology of scientific discovery). Thus macroecology should essentially define the shape and boundaries of large amounts of ecological data without having to include exceptions. The purpose of such an exercise is to reveal a credible pattern describing the interaction of plants and animals within the environment.

2. Macroecological studies in the oceans

There are very few papers in biological oceanography that can be described as using macroecology methodology to advance our understanding of marine systems. The purpose of this discussion is to draw attention to a few of these and to suggest that this approach might be given more attention in the future.

Seki (1986) essentially used a macroecological approach in his definition of bacterial communities in the sea. He defined the boundaries of large amounts of data on the occurrence of eutrophic, mesotrophic and oligotrophic bacteria in different environments.

Li (2002) used a macroecological analysis to examine the results of 6,339 seawater samples, each of which had been examined by flow cytometry to determine the size spectrum of phytoplankton. From a statistical distribution of these results, Li showed that scaling of phytoplankton abundance followed a power function of cell mass and, secondly, that phytoplankton diversity is maximized at some intermediate level of physical stratification. These are important findings for scientists attempting to bridge the gap between primary production and commercial fisheries, where previous attempts to use only chlorophyll a concentration have been too simplistic, while species analysis of phytoplankton has been too complex.

The use of size spectrum analysis for examining the macroecology of the oceans was suggested by Sheldon and Parsons (1967) and Sheldon *et al.* (1982). The authors used a logarithmic size relationship to explain how energy passes up the food chain of the sea from the smallest phytoplankton to the largest fish, assuming some ecological effi-

Fig. 1. An example of macroecology in the sea. The size spectrum of organisms from phytoplankton to fish is used to calculate the carrying capacity of different ocean areas, based on Sheldon *et al.* (1982). The figure allows for the following calculation:

$$\text{Total fish production (tonnes/A/yr)} = P10(f_c/f_p)(D_c/D_p)^{-x}A$$

where,

P = primary production ($\text{mgC/m}^2/\text{yr}$)

(f_c/f_p) = number of size classes of predator and prey

(D_c/D_p) = ratio of mean size of predator and prey

A = area of the fishery in km^2

x = empirically derived constant relating growth rate of different sized organisms (usually $x = 0.72$) and 10 is a scaling factor.

F = the ratio of new to recycled nitrogen. The multiplication of total fish production by F , gives the amount of harvestable fish production of either small, or large fish.

ciency which is a function of the size relationship between predator and prey. This approach to macroecology is illustrated in Fig. 1.

The need for a macroecological approach to ocean biology is nowhere more apparent than in fisheries science. This is because it was formerly assumed that all the information required to manage fisheries came from survey estimates of commercial fish abundance, age-specific data and a rough idea of the geographical limits of the species. However, these data have been insuffi-

cient to predict stock collapse or recovery (e.g., comments by Frank and Leggett, 1994 among others). The failure of management strategies has now given rise to an ecological/evolutionary approach to fisheries science, which recognizes that the environment is extremely important in regulating fish numbers and that genetic change is part of the population response to the fishery (e.g., Hutchings, 2000). The need for a workable ecological pattern of understanding that can be applied by fisheries managers is very apparent.

The tendency in fisheries science to focus only on the targeted species is another problem for the macroecologist. The quantity of jellyfish in the sea, which generally feed at a lower trophic level than many fish, but may be both competitors and predators of fish, has been largely ignored in spite of the fact that jellyfish biomass may vastly exceed the biomass of fish in some seas. Recent outbreaks of jellyfish population explosions have been documented and reviewed by Purcell *et al.* (2001) and Parsons and Lalli (2002) among others. In the latter reference, the authors have used an evolutionary and macroecological approach to examine the effects of climate, overfishing and pollution on jellyfish production. Whether such a concept is viable or not is less important than the need to draw attention to the necessity of taking a more comprehensive view of ocean ecology than has been the tradition among fisheries scientists.

Finally, Johnson (2002), in his book "Imperfect Symmetry", has attempted to explain order and organization within aquatic systems. His hypothesis is based on long-term observations in Canadian Arctic lakes. He uses a thermodynamic concept of energy flow to explain a number of properties of ecosystems including succession, r- and K-selection and hierarchy formation. The work is probably the boldest attempt in macroecology since Darwin, and it is directed at showing that natural forces can provide order in nature.

3. Conclusions

There is an urgent need for more holistic studies of ocean ecology. Ecological modeling using experimental data (a reductionist approach) has already made considerable progress in this regard, but another approach to discern gen-

eral patterns in ecological systems is needed. A macroecological approach may benefit the science by circumventing some of the complexities of the reductionist approach.

References

- Darwin, C. (1859): *The Origin of Species*. First Publ. John Murray, London, UK. Republ. Random House, N.Y. 1,000 pp.
- Frank, K. T. and W. C. Leggett (1994): Fisheries ecology in the context of ecological and evolutionary theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, 1,517–1,523.
- Hutchings, J. A. (2000): Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat: time to change drivers in fisheries and aquatic sciences? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **208**, 299–313.
- Johnson, L. (2002): *Imperfect Symmetry*. Thermodynamics in ecology and evolution. Publ. Torgoch, Sidney, B.C. Canada (ISBN 0-973512-0-X) 221 pp.
- Li, W. K. W. (2002): Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature*, **419**, 154–157.
- Parsons, T. R. (1979): Some ecological, experimental and evolutionary aspects of the upwelling ecosystem. *South African J. Sci.*, **75**, 536–540.
- Parsons, T. R. (1985): Hypothesis testing and rigorous statistics as criteria for marine research proposals. *La mer*, **23**, 109–110.
- Parsons, T. R. and C. M. Lalli (2002): Jellyfish population explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes. *La mer*, **40** 111–121.
- Popper, K. R. (1959): *The Logic of Scientific Discovery*. First. Publ. Hutchinson, London. Republ. Routledge, N.Y. 480 pp.
- Purcell, J. E., W. M. Graham, and H. J. Dumont (eds.) (2001): *Jellyfish Blooms: Ecological and Societal Importance*. Reprinted from *Hydrobiologia*, 451: 333 pp. Kluwer Academic Publ., Dordrecht.
- Robinson G. and D. M. Ware (1994): Modeling pelagic fish and plankton trophodynamics off southwestern Vancouver Island. *B.C. Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1,737–1,751.

- Seki, H. (1986): Thresholds in eutrophication of natural waters. *Environ. Monitor. Assess.*, **7**, 39–46.
- Sheldon, R. W. and T. R. Parsons (1967): A continuous size spectrum for particulate matter in the sea. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **24**, 909–915.
- Sheldon, R. W., W. H. Sutcliffe, and K. Drinkwater (1982): Fish production in multispecies fisheries. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**, 28–34.
- Trites, A. W., P. A. Livingston, M. C. Vasconcellos, S. Mackinson, A. M. Springer, and D. Pauly (1999): Ecosystem considerations and the limitations of ecosystem models in fisheries management: Insights from the Bering Sea. In *Ecosystem approaches for Fisheries Management*, University of Alaska Sea Grant, AK-SG-99-01, Fairbanks, p. 609–635.