

— 総 説 —

海洋生態系に対する地球温暖化の影響*

田所 和明[†]・杉本 隆成[‡]・岸 道郎^{**}

要 旨

人間活動に伴う大気中の二酸化炭素濃度の上昇は、海洋に対して表層水温の上昇、海氷の減少、さらに酸性化といった様々な変化をもたらしている。そのような海洋環境の変化に伴って、海洋生態系も変化していることが近年の研究から明らかになってきた。北太平洋では水温上昇などを原因とした成層の強化に伴って表層への栄養塩供給量が減少することで、低次栄養段階の生物生産量が低下していることが広い範囲で示唆されている。北大西洋では水温上昇は多くの動植物プランクトンの季節変異を早めていると考えられている。しかし一次生産の主体を成す珪藻にはほとんど影響しないために、地球温暖化の進行に伴って将来、珪藻と捕食者との間でミスマッチが生じ水産資源にも悪影響を与えることが懸念されている。南極海では海氷の減少に伴ってアイス アルジーが減少することで、捕食者であるナンキョクオキアミ (*Euphausia superba*) の資源量が減少していると考えられている。さらに二酸化炭素濃度の上昇を原因とした海洋の酸性化は円石藻、翼足類およびサンゴ等の石灰質を持つ生物だけでなく、カイアシ類や魚類の再生産にも悪影響を与えることが明らかになっている。一方で地球温暖化は低気圧の発達を促すことで風を強め、幾つかの沿岸湧昇域の湧昇を強化し、栄養塩の供給量を増加させることで生物生産を高める可能性も指摘されている。以上の様に、幾つかの水域では近年の研究の進展によって海洋生態系変動のプロセスが明らかになってきた。しかしプロセスはおろか変動の実態についても明らかになっていない水域も多く存在する。海洋生態系に対する地球温暖化の影響を理解していくためには、これらの水域でも観測を展開し研究を進めていく必要がある。

キーワード：地球温暖化、気候変動、長期変動、生態系、プランクトン

1. はじめに

海洋は自然現象としての気候変動や人間活動に伴う地球温暖化等の影響を受け変動している。その中で自然現象である ENSO (El Niño Southern Oscillation), PDO

(Pacific Decadal Oscillation), AO (Arctic Oscillation) および NAO (North Arctic Oscillation) の影響については 1980 年代から研究が始まり、現在でも盛んに行われている (e.g. Mantua *et al.*, 1997)。一方、地球温暖化の影響に関する研究はこれよりも前の 1960 年代から始められていた (Revelle *et al.*, 1965)。しかしその研究が飛躍的に進展したのはデータの蓄積が進み、コンピュータ等の情報処理機器が急速に発達した 1980 年代後期以降である。そして 2007 年 5 月に発行された IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change)

* 2007 年 11 月 14 日受領；2008 年 7 月 6 日受理
著作権：日本海洋学会, 2008

[†] 東北水産研究所 〒985-0001 塩釜市新浜町 3-27-5
主著者 e-mail address: den@affrc.go.jp

[‡] 東海大学海洋研究所 〒424-8610 静岡市清水区折戸 3-20-1

^{**} 北海道大学水産科学研究院

〒060-0810 札幌市北区北 10 条西 5 丁目

の第四次評価報告において、海洋に対する地球温暖化の影響についての研究が第5章で総括された (IPCC, 2007)。この報告では化学・物理環境に対する影響についてそれまでの知見が集約されている。一方で生態系への影響については体系的な記述はなされていない。

海洋生態系は漁業を通じて人類に食料を供給しているだけでなく、二酸化炭素を取り込み深層に運ぶ生物ポンプとしても重要な役割を果たしている。そのため、海洋生態系に対する地球温暖化の影響をレビューすることは、地球環境や社会に対する影響を評価する上で非常に重要である。そこで本総説ではまず2章において水域ごとに、1) 北太平洋、2) 北大西洋、3) 赤道域、4) 沿岸湧昇域、5) 極域の生物生産、分布および季節変動への影響に関する今までの研究を概観する。さらに3章で海洋酸性化の影響、4章で海洋生態系から地球環境へのフィードバックを述べ、5章で今後の課題について議論する。

2. 各水域への影響

2.1. 北太平洋

北太平洋の外洋域では、地球温暖化が原因と考えられる表層水温の上昇が西部～中部亜寒水帯を除く広い範囲で観測されている。(Levitus *et al.*, 2001, 2005)。さらに表層塩分にも広い範囲で低下が認められている(Boyer *et al.*, 2005)。塩分の低下の原因についてはよく分かっていない。しかし同様の変動が観測されている北部北大西洋では地球温暖化に関係して1) 極域から風で輸送される氷の増加 (Vinje, 2001), 2) 降水量の増加 (Dickson *et al.*, 2000), 3) 融氷に伴う河川流量の増加 (Peterson *et al.*, 2002) が原因と推測されており (Curry *et al.*, 2003), 北太平洋でもこれらの関与が疑われる。このような水温・塩分の変動に対応してアラスカ湾における冬季の上部混合層深度 (Freeland *et al.*, 1997, Freeland & Cummins, 2005) や西部の亜寒帯・亜熱帯北太平洋の塩分躍層深度 (Joyce & Dunworth-Baker, 2003) が浅くなっている。

外洋では栄養塩の大部分は鉛直混合によって中層から表層へ供給される。従って、このような成層の強化によって中層から表層への供給量が減少したことが、この

数十年間に北太平洋の広い範囲で観測されている、栄養塩濃度の低下の原因として考えられている (黒潮域・西部北太平洋亜熱帯: Watanabe *et al.*, 2005; 親潮域, 黒潮・親潮移行域: Watanabe *et al.*, 2003; Ono *et al.*, 2002; 田所, 2007; 東シナ海: 清水ら 2004; Aoyama *et al.*, 2008; アラスカ湾: Freeland *et al.*, 1997; Freeland & Cummins, 2005)。北太平洋中層水 (NPIW: North Pacific Intermediate Water) の栄養塩濃度の上昇や酸素濃度の低下 (Ono *et al.*, 2001; Watanabe *et al.*, 2003) もこのプロセスを裏付ける。

西部北太平洋では広い範囲で表層のクロロフィル *a* 濃度の低下が観測されており (黒潮域, 西部北太平洋亜熱帯: Watanabe *et al.*, 2005; 親潮域: Ono *et al.*, 2002; 東シナ海: 清水ら, 2004; Aoyama *et al.*, 2008), さらに親潮 (Ono *et al.*, 2002) およびアラスカ湾 (Whitney *et al.*, 1999) では新生産量の減少も示唆されている (Fig. 1)。これらは表層への栄養塩の供給量が減少したことが原因と考えられている。さらに西部北太平洋ではメソ動物プランクトン現存量にも有意な減少トレンドが検出されており (黒潮・親潮移行域: 田所, 2007; 東シナ海: 清水ら, 2004; Aoyama *et al.*, 2008), 栄養塩の供給量の低下は一次生産量の減少を通じて高次の栄養段階にも影響している可能性がある。

一方で、1997年から2006年と短期間ではあるが SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) 人工衛星で観測した海色データを解析した結果、高緯度域の新生産量は、1990年代後期以降増加している可能性が示されている (Behrenfeld *et al.*, 2006)。この研究では植物プランクトンの増殖は日射量によって制御されていると仮定し、表層水温の上昇に伴う成層化によって光条件が改善したことが新生産量を増加させたと推測している。これは成層化が生物生産量を低下させていると推測した前者と矛盾する。この理由についてはよく分からない。しかし前の研究でも親潮のクロロフィル *a* 濃度を季節別に見ると冬季では、近年上昇していることが報告されている (Chiba *et al.*, 2004)。これは冬季には光が植物プランクトンの増殖を制限しているために、成層化はこの時期の生物生産に有利に働くためと考えられている。時期や水域によって生物生産を制限する要因が異なることが、このような成層化に対

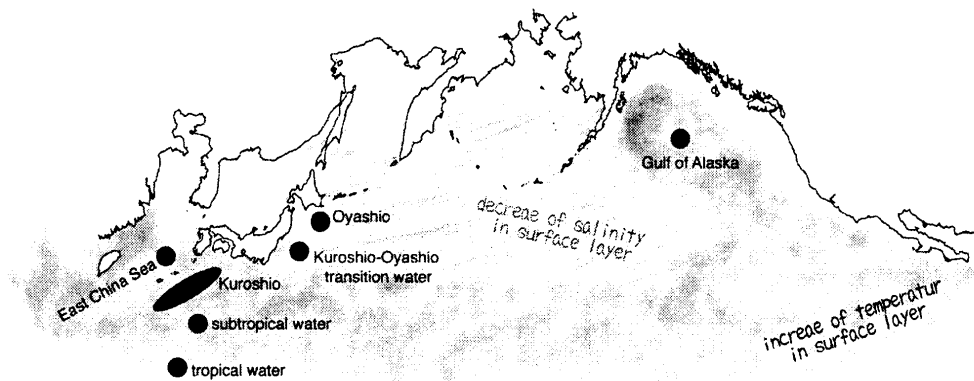


Fig. 1. The waters (black regions) in the North Pacific Ocean where a decrease in biological production due to global warming may have occurred.

する応答の差異を引き起こしているのかもしれない。

親潮ではクロロフィル *a* 濃度の上昇に対応して冬季のメソ動物プランクトン現存量も増加している (Chiba *et al.*, 2008)。さらにアラスカ湾では、主要なメソ動物プランクトンの一つである *Neocalanus plumchrus* 個体群の現存量のピークとなる時期が水温の上昇と共に早期化している (Mackas *et al.*, 1998, 2007)。これらのことは、地球温暖化は単にこの水域の生物生産量を変化させているだけでなく、生態系の季節遷移パターンにも影響していることを示唆する。さらにアラスカ湾のギンザケの生残率やギンダラの加入量は、*N. plumchrus* 現存量のピーク タイミングの変動に対応した変動を示していることから、低次生態系の季節遷移パターンの変化は高次捕食者の生産にも影響を及ぼしている可能性がある (Mackas *et al.*, 2007)。

カリフォルニア海流域の冷水性の有孔虫の地理的分布は 20 世紀以降の水温上昇に伴って北へ移動していることが堆積物の調査から明らかになっている (Field *et al.*, 2006)。さらにオレゴン州～バンクーバー島沖の水域ではエル ニーニョを原因とした水温上昇に伴って、冷水性のメソ動物プランクトン出現頻度が低下することが明らかになっている (Peterson & Keister, 2003; Mackas *et al.*, 2004)。このような分布の変化は魚類では今のところ観測されていない。しかし数値実験では

北太平洋亜寒帯の広い水域に見られるベニザケの分布が水温の上昇に伴って今世紀中期にはベーリング海に限定されるようになることや (Welch *et al.*, 1998)、クロマグロの分布が餌生物の分布の変化に伴って変化することが予測されている (Polovina, 1996)。

さらに、地球温暖化は単純に生物の分布を北偏させるだけでなく、食物連鎖を通して生態系構造を大きく変える可能性も指摘されている (Helmuth *et al.*, 2002)。例えばアメリカ西海岸沿岸で発電所の温排水の影響を長期間調べた結果では、水温上昇に伴って無脊椎動物が増加することで餌となっている褐藻や紅藻の豊度が著しく減少することや (Schiel *et al.*, 2004)、直接的には温度変化の影響を受けなくても、餌生物は僅かな温度上昇でも影響を受けるために、ヒトデの一種 (*Pisaster ochraceus*) は大きなダメージを受けることが報告されている (Sanford, 1999)。

2.2. 北大西洋

北大西洋でも地球温暖化が原因と考えられる表層水温の上昇が観測されている (Levitus *et al.*, 2003, 2005)。このような水温上昇に応答して、渦鞭毛藻や端脚類等では現存量がピークとなる時期が十日から数十日程度早まっていることが、約半世紀以上も連続プランクトン記録器 (CPR: Continuous Plankton Recorder) で調査が

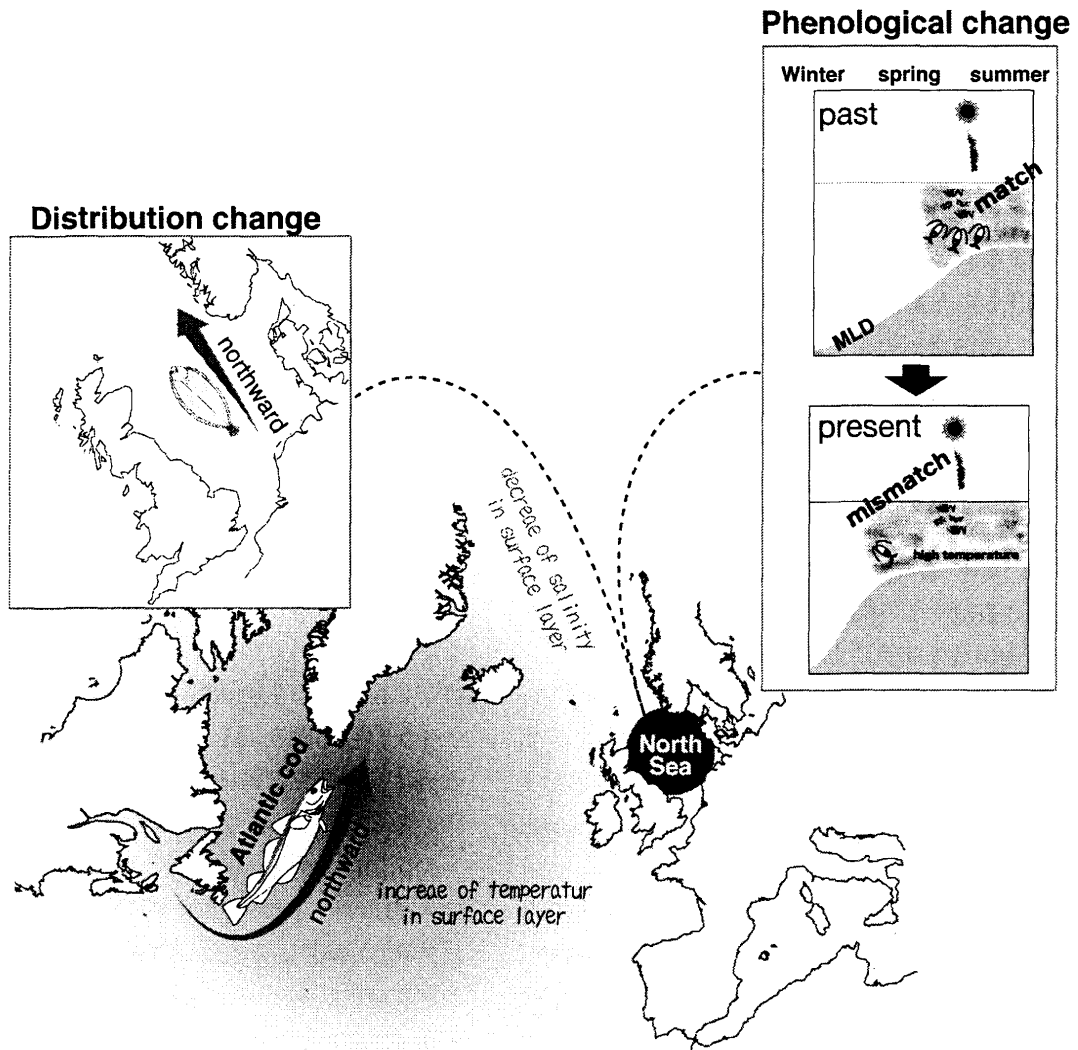


Fig. 2. The effects of anthropogenic global warming on the marine ecosystem in the North Atlantic Ocean.

行われている北海では明らかになっている (Fig. 2)(Edward & Richardson, 2004)。一方で、春季の珪藻のブルージングの時期はほとんど変化していない。これは前者の増殖や成長は水温や成層化が関係しているのに対し、後者には日長が関係しているためと推測されている。このような種による環境変動への感受性の違いは、被食者と捕食者の間のミスマッチを引き起こすことで、将来食物連鎖の転換効率を著しく低下させると推測されている。北海の重要な水産資源であるバルチックシラトリ (*Macoma balthica*) の加入量は水温の上昇に対

応して減少しているが、これはこの二枚貝の産卵時期が水温上昇によって早まったことで餌である珪藻とのミスマッチが生じたためと考えられており (Philippart *et al.*, 2003, Bos *et al.*, 2007), その影響は既に現れている可能性がある。

また、東部北大西洋の植物プランクトンの現存量は近年の温度上昇に伴って低水温域では増加しているのに対し、高水温域では減少していることがCPRデータの解析結果から報告されている (Richardson & Schoeman, 2004)。メソ動物プランクトンについても水温の上昇に

よって冷水性の *Calanus finmarchicus* から暖水性の *C. helgolandicus* へ優占種が交代することが大西洋北東水域において観測されている (Beaugrand *et al.*, 2002)。春に加入を行う大西洋マダラ (*Gadus morhua*) にとって春を中心に表層に分布する *C. finmarchicus* は加入を左右する重要な餌となっている。しかし水温の上昇によって秋を中心に表層に分布する *C. helgolandicus* へ優占種が交代するために、利用可能な餌が減少し、大西洋マダラの資源量が大きく減少している可能性が示されている (Beaugrand *et al.*, 2003)。

さらに近年の水温上昇に伴って北海では多くの冷水性魚種が、分布境界を北へ移動させており (Perry *et al.*, 2005)、大西洋沖合の大西洋マダラも分布の中心を北へ移動している (Fig. 2) (Planque and Fredou, 1999)。このような分布の変化の程度は種類によって異なるため、生態系構造が変化することで栄養段階間でのミスマッチが発生し、水産資源に深刻な影響を与える可能性がある (Perry *et al.*, 2005)。一方で大西洋マダラでは、水温上昇が成長速度を早めるため、北大西洋全体でその資源量は増加するといった推測もある (Drinkwater, 2005)。

以上のように北大西洋では生態系の季節変動や地理的な分布の変化を中心的に研究が行われている。一方で、北太平洋で進められているような、成層化に伴う栄養塩の供給量の減少を原因とした生物生産量の低下については観測からは報告されていない。しかし数値実験では地球温暖化の進行に伴って今後数百年の間にグリーンランド近辺の表層水の深層への沈み込みが衰退することで、表層への栄養塩供給量が減少し、プランクトン生産量が半減することが予測されており (Schmittner, 2005)、観測データからもその影響を検討する必要がある。

2.3. 赤道域

1997年～2006年に SeaWiFS 人工衛星で得られた海色データを解析した結果、太平洋および大西洋の赤道域における新生産量は顕著に低下していることや (Behrenfeld *et al.*, 2006)、クロロフィル *a* 濃度が極端に低い水域 ($0.07 \text{ mg chl m}^{-3}$ 以下) の面積が拡大していることが明らかになっている (Polovina *et al.*,

2008)。これらの原因として、水温上昇に伴う成層の強化によって表層への栄養塩の供給量が減少したことが考えられている。数値実験では、赤道周辺の水温上昇は今後も続くことが予測されていることから (Barnett *et al.*, 2001)、この水域の新生産はさらに低下する可能性がある (Behrenfeld *et al.*, 2006)。

さらに、地球温暖化に伴う降水量の増加 (Dai *et al.*, 1997) は大陸上でのエアロゾルの落下を促進させることで、海洋への鉄の供給量を減少させ、太平洋の赤道水域における重要な植物プランクトンの一つであるトリコデスミウム (浮遊性藍藻類) の生産を低下させると推測されている (Sarmiento *et al.*, 1998)。一方で、成層の強化はトリコデスミウムの大気中の窒素固定を促進させることから (Karl *et al.*, 1995, 1997)、この水域の一次生産量はむしろ増加する可能性もある。しかし仮にトリコデスミウムの生産が増加したとしても、それを利用できる生物は限られるため、現状のままその生産が食物連鎖を通して上位の栄養段階の生産量を引き上げる可能性は低いと思われる。

この水域では、現時点では生物分布の地理的パターンへの影響についての報告はない。しかしエルニーニョは赤道域のカツオの分布を東へ移動させることが報告されており (Lehodey *et al.*, 1997)、地球温暖化は太平洋の赤道域をエルニーニョに似た海洋状態へ導くことが予測されていることから (Timmermann *et al.*, 1999)、地球温暖化によりカツオの分布は将来東偏する可能性がある。

2.4. 沿岸湧昇域

沿岸湧昇域の面積は全海洋の1%に満たないものの、世界の水産資源の約20%が水揚げされる水産上重要な水域である (Pauly & Christensen, 2002)。主な水域としては、カリフォルニア海流系 (カリフォルニア～オレゴン沿岸)、フンボルト海流系 (ペルー沿岸域)、ベンゲラ海流系 (アフリカ南部西岸)、カナリア海流系 (アフリカ北部西岸・イベリア半島西岸)、モンスーン海流系 (西部アラビア海) が挙げられる (Fig. 3)。沿岸湧昇は南向き (南半球では北向き) の風によって駆動されている。地球温暖化は陸上の低気圧を強化することでこ

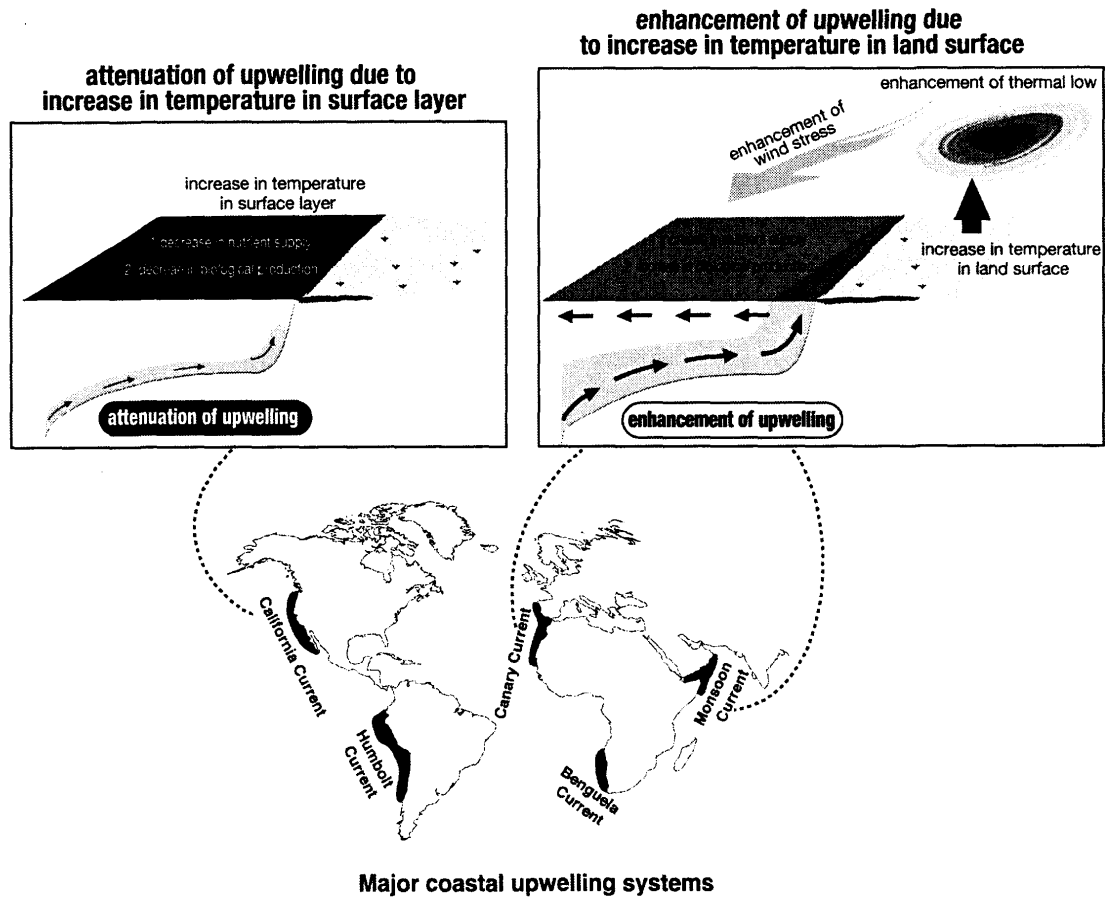


Fig. 3. The effects of anthropogenic global warming on the coastal upwelling ecosystem. It has been suggested that biological productivity has increased due to enhancement of the thermal low by increasing land temperature in the Canary and Monsoon current systems. However, it has also been suggested that biological productivity has decreased due to a decrease in the nutrient supply to the surface layer, caused by enhancement of the stratification due to increasing water temperature in the California current system.

の風を強めると考えられており、その結果湧昇が促進され表層への栄養塩類の供給量が増えることで、生物生産を上昇させると推測されている (Fig. 3) (Bakun, 1990, Bakun & Weeks, 2004)。実際、カナリア海流系では過去約 2500 年間の堆積物を調査した結果、地球温暖化が原因と推測される表層水温の低下が 20 世紀以降確認されている (McGregor *et al.*, 2007)。さらにカナリア海流系 (Santos *et al.*, 2005) やモンスーン海流系 (Anderson *et al.*, 2002, Goes *et al.*, 2005) では堆積物や人工衛星データを調べた結果から沿岸湧昇の強化に伴う一次生産量の増加が示されている。

一方、カリフォルニア沖 (Snyder *et al.*, 2003) でも

数値実験から沿岸湧昇の強化が予測されているが、実際のカリフォルニア海流域ではこの一世紀の間、表層水温の上昇によって成層が強化されたために湧昇が弱まっていることが堆積物の分析から明らかとなっており (Fig. 3) (Stott *et al.*, 2000)、メソ動物プランクトン現存量の減少も報告されている (Roemmich & McGowan, 1995)。これらのことから、この水域では、地球温暖化は生物生産をむしろ減少させている可能性がある。沿岸湧昇の衰退は特に春～初夏に大きいと考えられているため、この時期加入を行う二枚貝やフジツボの再生産に大きな影響を与えることが予測されている (Barth *et al.*, 2007)。このような、沿岸湧昇への影響の季節的

な差異は、特定の種にダメージを与えることで生態系構造の攪乱を促し、場合によっては栄養段階間の mismatches を引き起こすことがここでも推測されている。

前述の通り地球温暖化は太平洋をエルニーニョに似た海洋環境に導くことが数値実験から予測されている (Timmermann *et al.*, 1999)。エルニーニョは成層を強化することによって湧昇を衰退させる (Lynn *et al.*, 1995)。フンボルト海流系でも数値実験の結果では、温暖化に伴う湧昇の強化が予測されているが (Mendelsohn & Schwing, 2002) この水域はエルニーニョの影響を強く受ける水域であるため、成層化が進行することで湧昇が衰退する可能性もある。これらのような成層化に伴う沿岸湧昇の衰退に伴って、世界の水産資源の水揚げ量は大きく減少するとの予測もある (McGowan *et al.*, 1998)。

2.5. 極域

地球温暖化に関連すると推測される気温の上昇 (南極: Turner *et al.*, 2006; 北極: Moritz *et al.*, 2002) に対応して、極域ではこの数十年間に海氷が大きく減少している (南極: Vaughan & Doake, 1996; de la Mare, 1997; Curran *et al.*, 2003; Moline *et al.*, 2004; 北極海: Macdonald *et al.*, 2003)。さらに数値実験の結果では、今世紀末には北極海の夏季の海氷はほぼ消滅してしまうことが予測されている (Johannessen *et al.*, 2004)。極域において海氷は様々な生物生産過程と関連しているため (Fig. 4), その減少は海洋生態系に大きな影響を与えると考えられる。

南極海は他の大陸から遠く離れているため、河川や大気を介した鉄の供給がほとんどなく、さらに氷の重みによって大陸棚が深く沈み込んでいることから海底からの供給も非常に少ない (Smetacek & Nicol, 2005)。そのため広い範囲で植物プランクトンの成長を鉄が制限している (de Baar *et al.*, 1995; Boyd *et al.*, 2000)。一方で、大規模な海氷を擁するロス海とウェッデル海では、海氷が鉄を供給することでこれらの水域の生物生産を高めている (Sedwick & Ditullio, 1997)。このことから海氷の減少は、鉄の供給量を減少させることで南極海の生物生産量を減少させる可能性が考えられる。

また海氷は海中に鉄を供給するだけでなく、淡水を供給することで表層の成層化を促し、ごく浅い層で植物プランクトンのブルームを発生させる。しかし海氷の減少によって、成層が弱まることでブルーミングの水深が深くなると考えられている (Smetacek & Nicol, 2005)。このような深度の変化は、種組成の変化を引き起こすため、植物プランクトンの死骸の分解・再循環過程にも変化が生じると考えられている。

海氷は、南極海の重要な一次生産者であるアイスアルジー (海水藻類) (Arrigo *et al.*, 1997) の棲息場所にもなっている。そのため海氷の減少に伴ってアイスアルジーが減少したことが、補食者であるナンキョクオキアミ (*Euphausia superba*) のこの数十年間の資源量の減少の原因として考えられている (Loeb *et al.*, 1997; Atkinson *et al.*, 2004)。

同様にコウテイペンギン (Barbraud & Weimerskirch, 2001) やアデリーペンギン、シロフルマカモメ (Croxall *et al.*, 2002) のこの半世紀の間に個体数が大きく減少している。その原因の一つとして餌であるナンキョクオキアミ資源量の減少が考えられている (Tynan, 1998; Nicole *et al.*, 2000)。さらにナンキョクオキアミの減少によって、繁殖に必要な栄養を蓄積するのにより長い期間が必要となったため、ペンギンを含む鳥類の産卵開時期は、この約半世紀の間遅くなっていると推測されている (Barbraud & Weimerskirch, 2006)。

一方で19~20世紀における人的な捕獲の影響で、南極海の高次捕食者に対する地球温暖化の影響を評価することが難しくなっている。例えば、捕鯨によってヒゲクジラの資源量が減少したことで、余剰のオキアミを利用できるようになったカニクイアザラシは個体数を大きく増加させ、オットセイも捕獲を中止したために約150年前から個体数を劇的に増加させている (Smetacek & Nicol, 2005)。

北極海でも、融氷時に鉄が海中に放出されることで植物プランクトンの大規模なブルーミングが発生する (Smetacek & Nicol 2005)。そのため、海氷の減少は、海氷を基盤とした従来の生態系 (カイアシ類 → 北極タラ → アザラシ → 北極クマ) に悪影響を与える可能性がある (Smetacek, 1985)。さらに海氷の融解や河川流

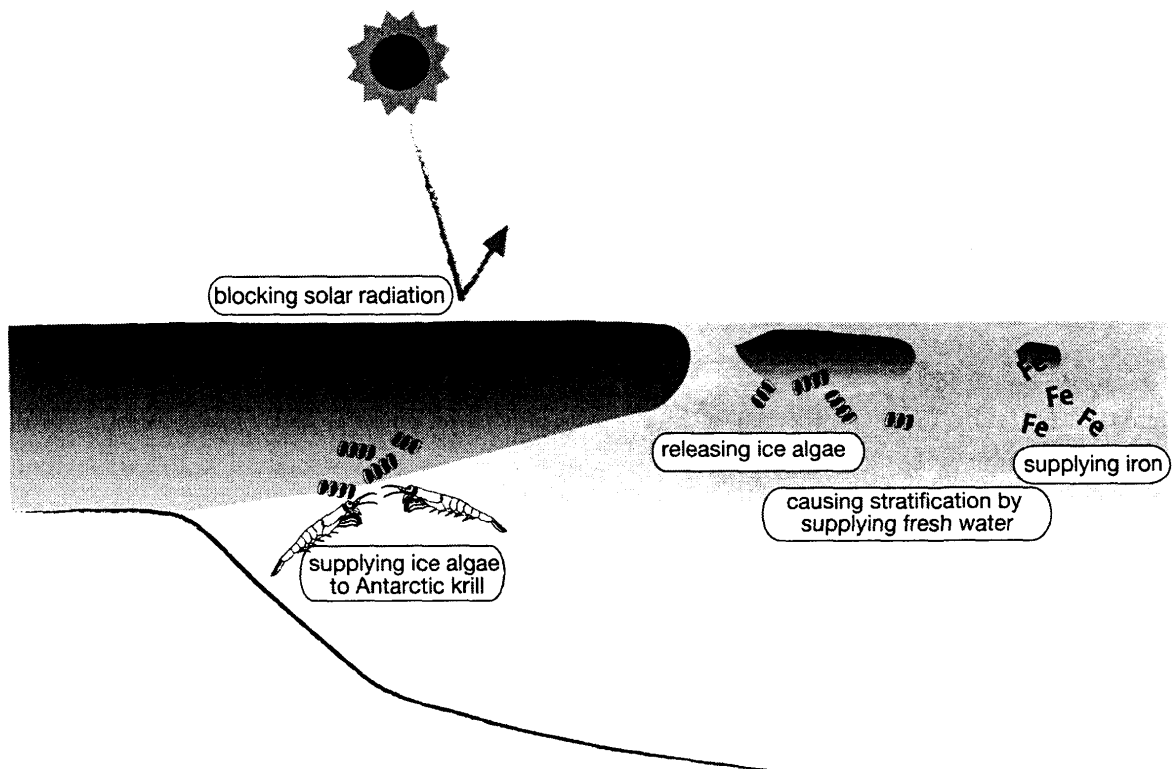


Fig. 4. The role of sea ice in biological processes in the polar marine ecosystem. Sea ice, 1) supplies ice algae to Antarctic krill, 2) releases ice algae to the sea, 3) causes stratification by supplying fresh water to the surface, 4) supplies iron to sea, and 5) blocks solar radiation from the polar marine ecosystems.

量の増大によって表層塩分が低下することで成層化が進み、その結果表層への栄養塩供給量が減少し、生物生産量が低下するとの推測もある (Macdonald *et al.*, 2003)。

海水は結氷時に日射を遮ることで一次生産を制限しているため (Smetacek & Nicol, 2005), 北極海では海氷の減少が、利用可能な光量を増加させることで、一次生産量をむしろ押し上げるとの予測もある (Doney, 2006)。一方で、この水域は元々栄養塩濃度が低いために、日射量の増加の効果は小さいとの意見もある (Sakshaug & Walsh 2000)。

北極海は、セイウチなど多くの哺乳動物の摂餌海域となっている。そのため地球温暖化に伴う生物生産の変動は彼らにも影響を与えているものと考えられるが、この海域でも南極海と同様に長年にわたり過度の捕獲が行われていたため (Sakshaug & Walsh, 2000), 高次捕食者に対する影響を評価することが難しい。

3. 海洋酸性化の影響

IPCC のシナリオに基づいた数値実験の結果は、二酸化炭素濃度の上昇に伴って外洋の海表面の pH は今世紀末までに 0.3-0.5 低下することを予想している (Caldeira & Wickett, 2005; Kleypas *et al.*, 1999; Kleypas & Langdon, 2006)。これは過去数千万～数億年の間で最も大きな変化と考えられ、海洋生態系に対して大きな影響を与えることが懸念されている (Caldeira & Wickett, 2003; Feely *et al.*, 2004)。

酸性化は炭酸カルシウムの飽和度を低下させることで特に石灰質の殻や骨格を持つ生物に大きな影響を与える。海洋生物の石灰質は結晶構造等によってカルサイト、高マグネシウムカルサイトおよびアラゴナイトに区分することができる。カルサイトを持つ生物としては円石藻・有孔虫・甲殻類、高マグネシウムカルサイトは棘皮動物・サンゴ藻、アラゴナイトはサンゴ・軟体

動物(翼足類・貝類)が挙げられる。アラゴナイトおよび高マグネシウムカルサイトの飽和度はカルサイトに比べ低いため、酸性化の影響をより受けやすい(Mucci, 1983)。

現時点では表層の炭酸カルシウムは飽和しているため(Orr *et al.*, 2005), 観測から酸性化の影響は報告されていない。そのため飼育実験や数値モデル実験から研究が進められている。プランクトンへの影響については、円石藻や翼足類の一種であるウキビシガイ(*Clio pyramidata*)を酸性化させた環境で飼育した結果、前者では奇形率が上昇し(Riebesell *et al.*, 2000), 後者で殻に顕著な溶解が認められている(Orr *et al.*, 2005)。底生生物に関しては、カキの初期発生段階における石灰化の阻害(Kurihara *et al.*, 2007)や、マガキガイ(*Strombus luhuanus*), バフンウニ(*Hemicentrotus pulcherrimus*) (Shirayama & Thornton, 2005) およびサンゴ(e. g. Kleypas *et al.*, 1999)の成長に悪影響を与えることが報告されている。

特にサンゴに対しては、数値実験から今世紀末には、酸性化の影響で14~30%程度その形成量が減少することが予測されている(Kleypas *et al.*, 1999; Kleypas & Langdon, 2006)。また水温上昇は、共生する褐虫藻をサンゴから放出させることで白化現象を引き起こす(Hughes *et al.*, 2003)。白化はサンゴの成長速度・再石灰化・再生産能等を低下させるだけでなく、感染症の罹患率を上昇させる等の悪影響を与える。この約半世紀の間に水温は地球温暖化によって造礁サンゴの適水温の上限に近づきつつあり、さらに今後数十年以内には世界中で上限を上回ってしまうことが数値モデルなどから推測されている(Hoegh-Guldberg, 1999; Hoegh-Guldberg, *et al.*, 2007)。仮に今世紀の半ばに二酸化炭素濃度が現在の2~3倍になった場合、酸性化と水温上昇の影響が合わさることで、造礁サンゴほぼ絶滅してしまうとの予測もある(Hoegh-Guldberg, 2005)。サンゴ礁はその水域の他の生物の生育場所ともなっていることから、その減少は熱帯域の沿岸生態系の基盤を崩壊させることが懸念される。

さらに二酸化炭素濃度の上昇はイオンの交換やタンパク質の合成速度を減少させることで、石灰質を持たない生物に対しても悪影響を与える(Pörtner *et al.*,

2005)。実験的に二酸化炭素濃度を上昇させた環境で稚魚および成魚を飼育した結果、死亡率の上昇や成長の顕著な鈍化が観察されている(Ishimatsu *et al.*, 2004; Ishimatsu *et al.*, 2005)。さらにカイアシ類(*Acartia steuerei*, *A. erythraea*)の孵化率やノープリウスの生残に対しても悪影響を与えることが明らかになっている(Kurihara *et al.*, 2004)。

また酸性化はより環境の安定した深層生態系に対してより大きな影響を与える可能性が指摘されている(Caldeira & Wickett, 2003; Barry *et al.*, 2005)。そのため大気への排出量を減らすことを目的に検討されている深層への二酸化炭素の投棄(e. g. Marchetti, 1977)は深層生態系に対して甚大な影響を与えることが懸念される(Seibel & Walsh, 2001)。

4. 海洋生態系から地球環境へのフィードバック

海洋は生物活動や物理的な過程によって、大気中の二酸化炭素を取り込む吸収源としても重要な役割を果たしている。19世紀以降、海洋に取り込まれた二酸化炭素量は炭素換算で1180 ± 190億トンで、それは人為起源の二酸化炭素量の最大48%に達する(Sabine *et al.*, 2004)。現時点での吸収量は、潜在的な能力の1/3と見積もられている。しかし上述の通り地球温暖化に伴う成層化は、将来植物プランクトン生産量を低下させることで海洋の二酸化炭素吸収速度を鈍化させることから、大気中の二酸化炭素濃度の上昇ペースは今よりも速くなる可能性がある(Falkowski *et al.*, 1998; Sarmiento *et al.*, 1998)。

また動物プランクトンは鉛直移動を行うことで、表層から中深層へ炭素を輸送する生物ポンプとして重要な役割を果たしている。特に北太平洋および南半球の中高緯度域に分布する主要なメソ動物プランクトンである*Neocalanus*属カイアシ類は、表層で植物プランクトンを食べて成長し、その後中深層へ移動して寿命を終えるといった生活史を持っているため、生物ポンプとして重要な役割を果たしている(Bradford-Grieve *et al.*, 2001; Kobari *et al.*, 2003; Harrison *et al.*, 2004)。ところが、上述の通り海洋酸性化はカイアシ類の孵化や

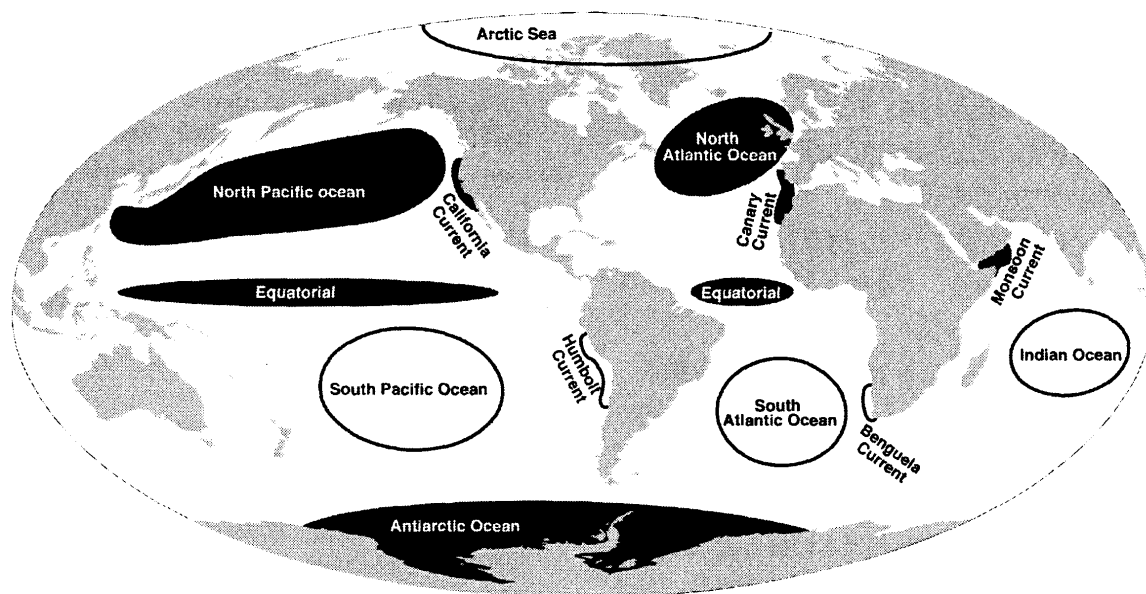


Fig. 5. Progress of research into the influence of global warming on marine ecosystems in different parts of the ocean. The waters where the research is advanced are grey, and the waters where the research is not so advanced are white.

ノープリウスの生残に対しても悪影響を与える可能性があることから、*Neocalanus* 属カイアシ類の生産が低下し、生物ポンプとしての機能が低下することも考えられている (Kurihara *et al.*, 2004)。

一方で、円石藻は石灰質の形成過程において二酸化炭素を放出するため、その増殖は大気中の二酸化炭素濃度を上昇させると考えられている。そのため海洋の酸性化によって、円石藻の生産量が低下することで二酸化炭素の放出が減少する可能性が指摘されている (Riebesell *et al.*, 2000)。さらに南極海における大型の珪藻は、大気中の二酸化炭素濃度の上昇に伴って、その吸収速度を速めることも報告されている (Tortell *et al.*, 2008)。このように地球温暖化を原因とした環境の変化は特定の種に対しては二酸化炭素濃度の上昇を遅らせるよう働きかけると考えられている。

植物プランクトンは利用可能な日射量の増大に比例して DMS (dimethylsulfide: 硫化ジメチル) の生成量を増大させる。そのため温暖化によって上部混合層深度が上昇することで、利用可能な日射量が増大し、DMS の形成量が増加すると推測されている (e. g. Charlson

et al., 1987)。DMS は雲の核となる。従って DMS の形成量の増加は、雲による反射を増大させることで地球温暖化の進行を緩和させると考えられている。一方で数値モデルを使った最近の研究では、DMS の冷却効果は限定的であるとの推測もされており (Vallina & Manizza, 2007)、今後もなおその役割を検討していく必要がある。

5. 今後の課題

本総説で紹介したように、海洋生態系に対する地球温暖化の影響について北半球や極域では多くの研究が示されている一方で、インド洋や南太平洋等では研究がほとんど進んでいない (Fig. 5)。また研究が進んでいる水域でも、多くの未解決の問題が存在する。今後地球温暖化の影響を理解していくためには、地域的な研究格差を縮めつつ、さらに比較的研究が進んでいる水域でも未解決の問題の解明のためにさらに調査を進めていく必要がある。

また社会に最も身近にあるにも関わらず、沿岸生態系に対する影響についてはあまり研究が進んでいない。

これはこの水域の変動機構が外洋に比べ複雑であることに加え、人間活動に伴う環境変化の影響を受け易いことが原因として考えられる。しかし、この水域は漁業や国土の保全等の点から非常に重要であることから研究を発展させていく必要がある。さらに海洋酸性化についても、実際の変動については報告されていない。そのため今後はモニタリングを通じてその実態を明らかにしていく必要がある。

地球温暖化のような数十年スケールの海洋生態系への影響を評価していくためには多項目にわたる長期の観測データが必要である。しかしながら現時点では多くの水域で不足している。それを補うためにまず利用されずに埋もれたままの資料や標本の掘り起こしを進め、有効利用していくことが必要である。さらに、今後も影響を評価し、その対策を講じていくためには、充実したモニタリング態勢を構築し、それを将来にわたり維持していくことが重要である。しかし厳しい財政状況の中、現在行われているモニタリングを維持することはおろか、新たな調査を立案・実施することすら困難になっている。今後もモニタリングを展開していくためには、研究成果を積極的に還元することで、その重要性を広く社会に認識させていくことが重要である。さらに、研究機関の間で観測を連携して行うことによって調査の効率化をはかり、さらにアルゴフロートやグライダーといった新技術を活用することで、低コストで質の高いモニタリングを行うことも重要であろう。

謝 辞

本総説をまとめるにあたり貴重なご意見を頂きました北海道区水産研究所 小埜 恒夫博士、北海道大学水産学部 桜井 泰憲教授、東北区水産研究所 石田 行正博士、元日本海区水産研究所 黒田 一紀博士に謝意を表します。本研究は日本学術振興会 科学研究補助金 基盤研究 S「気候変化と人間活動に応答する海洋生態系の歴史の変遷と将来予測課題番号 16108002」および農林水産技術会議プロジェクト研究「地球温暖化が農林水産業に与える影響と対策」の支援によって行いました。

References

- Anderson, D. M., J. T. Overpeck, and A. K. Gupta (2002): Increase in the Asian southwest monsoon during the past four centuries. *Science*, **297**, 596–598.
- Aoyama, M., H. Goto, H. Kamiya, I. Kaneko, S. Kawae, H. Kodama, Y. Konishi, K. Kusumoto, H. Miura, E. Moriyama, K. Murakami, T. Nakano, F. Nozaki, D. Sasano, T. Shimizu, H. Suzuki, Y. Takatsuki, and A. Toriyama (2008): Marine biogeochemical response to a rapid warming in the main stream of the Kuroshio in the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **17**, 206–218.
- Arrigo, K. R., D. L. Worthen, M. P. Lizotte, P. Dixon, and G. Dieckmann (1997): Primary production in Antarctic Sea. *Science*, **276**, 394–397.
- Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov, and P. Rothery (2004): Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, **432**, 100–103.
- Bakun, A. (1990): Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, **247**, 198–201.
- Bakun, A., and S. J. Week (2004): Greenhouse gas buildup, sardines, submarine eruptions and the possibility of abrupt degradation of intense marine upwelling ecosystems. *Ecology Letters*, **7**, 1,015–1,023.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch (2001): Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183–186.
- Barbraud, C., and H. Weimerskirch (2006): Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **103**, 6,248–6,251.
- Barnett, T. P., D. W. Pierce, and R. Schnur (2001): Detection of anthropogenic climate change in the world's oceans. *Science*, **292**, 270–274.
- Barth, J. A., B. A. Menge, J. Lubchenco, F. Chan, J. M. Bane, A. R. Kirincich, M. A. McManus, K. J. Nielsen, S. D. Pierce, and L. Washburn (2007): Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **104**, 3,719–3,724.
- Barry, J. P., K. R. Buck, C. Lovera, L. Kuhnz, and P. J. Whaling (2005): Utility of deep sea CO₂ release experiments in understanding the biology of a high-CO₂ ocean: Effects of hypercapnia on deep sea meiofauna. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S12, doi:10.1029/2004JC002629.
- Beaugrand, G., P. C. Reid, F. Ibanez, J. A. Lindley, and M. Edwards (2002): Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, **296**, 1,692–1,694.
- Beaugrand, G., K. M. Brander, J. A. Lindley, S. Souissi, and P. C. Reid (2003): Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, **426**, 661–664

- Behrenfeld, I. J., R. T. O'Malley, D. A. Siegel, C. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, A. J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier, and E. S. Boss (2006): Climate-driven trends in contemporary ocean. *Nature*, **444**, 752–755.
- Bos, O. G., Philippart C. J. M., and van der Meer J. (2007): Effects of temporary food limitation on development and mortality of *Macoma balthicalarvae*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **330**, 155–162.
- Boyd, P. W., A. J. Watson, E. R. Abraham, T. Trull, R. Murdoch, D. C. E. Bakker, A. R. Bowie, K. O. Bueseler, H. Chang, M. Charette, P. Croot, K. Downing, R. Frew, M. Gall, M. Hadfield, J. Hall, M. Harvey, G. Jameson, J. LaRoche, M. Liddicoat, R. Ling, M. T. Maldonado, R. M. McKay, S. Nodder, S. Pickmere, R. Pridmore, S. Rintoul, K. Safi, P. Sutton, R. Strzepek, K. Tanneberger, S. Turner, A. Waite, and J. Zeldis (2000): A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, **407**, 695–702.
- Boyer, T. P., S. Levitus, J. I. Antonov, R. A. Locarnini, and H. E. Garcia (2005): Linear trends in salinity for the World Ocean, 1955–1998. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, doi:10.1029/2004GL021791.
- Bradford-Grieve, J. M., S. D. Nodder, J. B. Jillett, K. Currie, and K. R. Lassey (2001): Potential contribution that the copepod *Neocalanus tonsus* makes to downward carbon flux in the Southern Ocean. *J. Plankton Res.*, **23**, 963–975.
- Caldeira, K., and M. E. Wickett (2003): Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, **425**, 365.
- Caldeira, K., and M. E. Wickett (2005): Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S04, doi:10.1029/2004JC002671.
- Charlson, R. J., J. E. Lovelock, M. O. Andreae, and S. G. Warren (1987): Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature*, **326**, 655–661.
- Chiba, S., T. Ono, K. Tadokoro, T. Midorikawa, and T. Saino (2004): Increased stratification and decreased lower trophic level productivity in the Oyashio region of the North Pacific: A 30-year retrospective study. *J. Oceanogr.*, **60**, 149–162.
- Chiba, S., M. N. Aita, K. Tadokoro, T. Saino, H. Sugisaki, and K. Nakata (2008) From climate regime shifts to lower-trophic level phenology: Synthesis of recent progress in retrospective studies of the western North Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **77**, 112–126.
- Croxall, J. P., P. N. Trathan, and E. J. Murphy (2002): Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, **297**, 1,510–1,514.
- Curran, M. A. J., T. D. van Ommen, V. I. Morgan, K. L. Phillips, and A. S. Palmer (2003): Ice core evidence for Antarctic sea ice decline since the 1950s. *Science*, **302**, 1,203–1,206.
- Curry, R., B. Dickson, and I. Yashayaev (2003): A change in the freshwater balance of the Atlantic Ocean over the past four decades. *Nature*, **426**, 826–829.
- Dai, A., I. Y. Fung, and A. D. D. Genio (1997): Surface observed global land precipitation variations during 1900–88. *J. Climate*, **10**, 2,943–2,962.
- de Baar, H. J. W., J. T. M. de Jong, D. C. E. Bakker, B. M. Lösscher, C. Veth, U. Bathmann, and V. Smetacek (1995): Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the southern ocean. *Nature*, **373**, 412–415.
- de la Mare, W. K. (1997): Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. *Nature*, **389**, 57–60.
- Dickson, R. R., T. J. Osborn, J. W. Hurrell, J. Meincke, J. Blindheim, B. Adlandsvik, T. Vinje, G. Alekseev, and W. Maslowski (2000): The Arctic Ocean response to the North Atlantic oscillation. *J. Climate*, **13**, 2,671–2,696.
- Doney, S. C. (2006): Plankton in a warmer world. *Nature*, **444**, 695–696.
- Drinkwater, K. F. (2005): The response of Atlantic to future climate. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 1,327–1,337.
- Edwards, M., and A. J. Richardson (2004): Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881–884.
- Feely, R. A., C. L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleyvas, V. J. Fabry, and F. J. Millero (2004): The impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, **305**, 362–366.
- Falkowski, P. G., R. T. Barber, and V. Smetacek (1998): Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, **281**, 200–206.
- Field, D. B., T. R. Baumgartner, C. D. Charles, V. Ferreira-Bartrina, and M. D. Ohman (2006): Planktonic foraminifera of the California Current reflect 20th-century warming. *Science*, **311**, 63–66.
- Freeland, H., K. Denman, C. S. Wong, F. Whitney, and R. Jacques (1997): Evidence of change in the winter mixed layer in the Northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **44**, 2,117–2,129.
- Freeland H. J. and P. F. Cummins (2005): Argo: A new tool for environmental monitoring and assessment of the world's oceans, an example from the N. E. Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **64**, 31–44.
- Goes, J. I., P. G. Thoppil, H. d. R. Gomes, and J. T. Fasullo (2005): Warming of the Eurasian landmass is

- making the Arabian Sea more productive. *Science*, **308**, 545–547.
- Harrison, P. J., F. A. Whitney, A. Tsuda, H. Saito, and K. Tadokoro (2004): Nutrient and plankton dynamics in the NE and NW Gyres of the Subarctic Pacific Ocean. *J. Oceanogr.*, **60**, 93–117.
- Helmuth, B., C. D. Harley, P. M. Halpin, M. O'Donnell, G. E. Hofmann, and C. A. Blanchette (2002): Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal Stress. *Science*, **298**, 1,015–1,017.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999): Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res.*, **50**, 839–866.
- Hoegh-Guldberg, O. (2005): Low coral cover in a high-CO₂ world. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S06, doi:10.1029/2004JC002528.
- Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, and M. E. Hatziolos (2007): Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1,737–1,742.
- Hughes, T. P., A. H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J. B. C. Jackson, J. Kleypas, J. M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S. R. Palumbi, J. M. Pandolfi, B. Rosen, and J. Roughgarden (2003): Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, **301**, 929–933.
- IPCC (2007): *Climate Change 2007: The physical science basis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge and New York, 996 pp.
- Ishimatsu, A., T. Kikkawa, M. Hayashi, K. Lee, and J. Kita (2004): Effects of CO₂ on marine fish: Larvae and adults. *J. Oceanogr.*, **60**, 731–741.
- Ishimatsu, A., M. Hayashi, K. Lee, T. Kikkawa, and J. Kita (2005): Physiological effects on fishes in a high-CO₂ world. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S09, doi:10.1029/2004JC002564.
- Joyce, T. M., and J. Dunworth-Baker (2003): Long-term hydrographic variability in the Northwest Pacific Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **30**, doi:10.1029/2002GL015225.
- Johannessen, O. M., L. Bengtsson, M. W. Miles, S. I. Kuzmina, L. A. Semenov, G. Alekseev, A. P. Nagurnyi, V. F. Zakharov, L. P. Bobylev, L. H. Petterson, K. Hasselmann, and H. P. Cattle (2004): Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus Ser. A-Dyn. Meteorol. Oceanol.*, **56**, 328–341.
- Karl, D. M., R. Letelier, D. Hebel, L. Tupas, J. Dore, J. Christian, and C. Winn (1995): Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991–92 El Niño. *Nature*, **373**, 230–234.
- Karl, D., R. Letelier, L. Tupas, J. Dore, J. Christian, and D. Hebel (1997): The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, **388**, 533–538.
- Kleypas, J. A. and D. A. Robert W. Buddemeier Jean-Pierre Gattuso, Chris Langdon, and Bradley N. Opdyke (1999): Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, **284**, 118–120.
- Kleypas J. A., and C. Langdon (2006): Chapter 5, Coral reefs and changing seawater chemistry, p. 73–110. In *Coral Reefs and Climate Change: Science and Management*, AGU Monograph Series, Coastal and Estuarine Studies Vol. 61, edited by J. T. Phinney, O. Hoegh-Guldberg, J. Kleypas, W. Skirving, and A. Strong,, Am. Geophys. Union, Washington DC.
- Kobari, T., A. Shinada, and A. Tsuda (2003): Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 279–298.
- Kurihara, H., S. Shimode, and Y. Shirayama (2004): Effects of raised CO₂ concentration on the egg production rate and early development of two marine copepods (*Acartia steueri* and *Acartia erythraea*). *Mar. Pollution Bull.*, **49**, 721–727.
- Kurihara, H., S. Kato, and A. Ishimatsu (2007): Effects of increased seawater pCO₂ on early development of the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquat. Biol.*, **1**, 91–98.
- Levitus, S., J. I. Antonov, J. Wang, T. L. Delworth, K. W. Dixon, and A. J. Broccoli (2001): Anthropogenic warming of earth's climate system. *Science*, **292**, 267–270.
- Levitus, S., J. Antonov, and T. Boyer (2005): Warming of the world ocean, 1955–2003. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, doi:10.1029/2004GL021592.
- Loeb, V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, E. Trivelpiece, and S. Trivelpiece (1997): Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, **387**, 897–900.
- Lehodey, P., M. Bertignac, J. Hampton, A. Lewis, and J. Picaut (1997): El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. *Nature*, **389**, 715–718.
- Lynn, R. J., F. B. Schwing, and T. L. Hayward (1995): The effect of the 1991–1993 ENSO on the California Current System. *CalCOFI Rep.*, **36**, 57–71.
- Macdonald, R. W., T. Harner, J. Fyfe, H. Loeng, and T. Weingartner (2003): AMAP Assessment 2002: The

- influence of global change on contaminant pathways to, within, and from the Arctic. *Arctic Monitoring and Assessment, Programme*, Oslo, 65 pp.
- Mackas, D. L., R. Goldflatt, and A. G. Lewis (1998): Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* population at Ocean Station P in the subarctic North Pacific. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1,878–1,893.
- Mackas, D. L., W. T. Peterson, and J. E. Zamon (2004): Comparisons of interannual biomass anomalies of zooplankton communities along the continental margins of British Columbia and Oregon. *Deep Sea-Res II*, **51**, 875–896.
- Mackas, D. L., S. Batten, and M. Trudel (2007): Effects on zooplankton of a warmer ocean: Recent evidence from the Northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 223–252.
- Mantua, N. J., S. R. Hare, Y. Zhang, J. M. Wallace, and R. C. Francis (1997): A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bul. Am. Met. Soc.*, **78**, 1,069–1,079.
- Marchetti, C. (1977): On geoengineering and the CO₂ problem. *Climate Change*, **1**, 59–68.
- McGowan, J. A., D. R. Cayan, and L. M. Dorman (1998): Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science*, **281**, 210–217.
- McGregor, H. V., M. Dima, H. W. Fischer, and S. Mülitz (2007): Rapid 20th-century increase in coastal upwelling off Northwest Africa. *Science*, **315**, 637–639.
- Mendelssohn, R., and F. B. Schwing (2002): Common and uncommon trends in SST and wind stress in the California and Peru–Chile current systems. *Prog. Oceanogr.*, **53**, 141–162.
- Moline, M., H. Claustre, T.K. Frazer, O. Schofield, and M. Vernet (2004): Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biol.*, **10**, 1,973–1,980.
- Moritz, R. E., C. M. Bitz, and E. J. Steig (2002): Dynamics of recent climate change in the Arctic. *Science*, **297**, 1,497–1,502.
- Mucci, A. (1983): The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures and one atmosphere total pressure. *Am. J. Sci.*, **238**, 780–799.
- Nicole, S., T. Pauly, N. L. Bindoff, S. Wright, D. Thiele, G. H. Hoise, P. G. Strutton, and E. Woehler (2000): Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature*, **406**, 504–507.
- Ono, T., T. Midorikawa, Y. W. Watanabe, K. Tadokoro, and T. Saino (2001): Temporal increase of phosphate and apparent oxygen utilization in the subsurface waters of western subarctic Pacific from 1968 to 1998. *Geophys. Res. Lett.*, **28**, 3,285–3,288.
- Ono, T., K. Tadokoro, T. Midorikawa, J. Nishioka, and T. Saino (2002): Multi-decadal decrease of net community production in western subarctic North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, **29**, doi:10.1029/2001GL014332.
- Orr, J. C., V. J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, R. A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R. M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R. G. Najjar, G. Plattner, K. B. Rodgers, C. L. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M. Weirig, Y. Yamanaka, and A. Yool (2005): Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681–686.
- Pauly, D., and V. Christensen (2002): Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**, 255–257.
- Perry, A. L., P. J. Low, J. R. Ellis, and J. D. Reynolds (2005): Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1,912–1,915.
- Peterson, B. J., R. M. Holmes, J. W. McClelland, C. J. Vörösmarty, R. B. Lammers, A. I. Shiklomanov, I. A. Shiklomanov, and S. Rahmstorf (2002): Increasing river discharge to the Arctic Ocean. *Science*, **298**, 2,171–2,173.
- Peterson, W. T., and J. E. Keister (2003): Interannual variability in copepod community composition at a coastal station in the northern California Current: a multivariate approach. *Deep-Sea Res. II*, **50**, 2,499–2,517.
- Philippart, C. J. M., H. M. V. Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, and R. Dekker (2003): Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 2,171–2,185.
- Planque, B., and T. Fredou (1999): Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 2,069–2,077.
- Polovina, J. J. (1996): Decadal variation in the trans Pacific migration of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*): coherent with climate induced change in prey abundance. *Fish. Oceanogr.*, **5**, 114–119.
- Polovina, J. J., E. A. Howell, and M. Abecassis (2008): Ocean's least productive waters are expanding. *Geophys. Res. Lett.*, **35**, L03618, doi:10.1029/2007GL031745.
- Pörtner, H. O., M. Langenbuch, and B. Michaelidis (2005): Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: From earth history to global change. —it J. *Geophys. Res.*, **110**, C09S10, doi:10.1029/2004JC002561.
- Revelle, R., W. Broecker, H. Craig, C. D. Keeling, and J. Smagorinsky (1965): Atmospheric Carbon Dioxide.

- p. 112–133. In *Report of the environmental pollution panel*, President's Advisory Committee, Washington DC.
- Richardson, A. J., and D. S. Schoeman (2004): Climate impact on plankton ecosystems in the northeast Atlantic. *Science*, **305**, 1,609–1,612.
- Riebesell, U., I. Zondervan, B. Rost, P. D. Tortell, R. E. Zeebe, and F. M. M. Morel (2000): Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, **407**, 364–367.
- Roemmich, D., and J. McGowan (1995): Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, **267**, 1,324–1,326.
- Sabine, C. L., R. A. Feely, N. Gruber, R. M. Key, K. Lee, J. L. Bullister, R. Wanninkhof, C. S. Wong, D. W. R. Wallace, B. Tilbrook, F. J. Millero, T.-H. Peng, A. Kozyr, T. Ono, and A. F. Rios (2004): The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*, **305**, 367–371.
- Sakshaug E. and J. M. Walsh (2000): Marine biology: biomass, productivity distributions and their variability in the Barents and Bering Seas. P. 163–196. In *The Arctic: Environment, People, Policy*, edited by M. Nuttall and T. V. Callaghan, Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Sanford, E. (1999): Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, **283**, 2,095–2,097.
- Santos, A. M., A. S. Kazmin, and A. Peliz (2005): Decadal changes in the Canary upwelling system as revealed by satellite observations: Their impact on productivity. *J. Mar. Res.*, **63**, 359–379.
- Sarmiento, J. L., T. M. C. Hughes, R. J. Stouffer, and S. Manabe (1998): Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature*, **393**, 245–249.
- Schiel, D. R., J. R. Steinbeck, and M. S. Foster (2004): Ten years of induced ocean warming causes comprehensive change in marine benthic communities. *Ecology*, **85**, 1,833–1,839.
- Schmittner, A. (2005): Decline of the marine ecosystem caused by a reduction in the Atlantic overturning circulation. *Nature*, **434**, 628–633.
- Seibel, B. A., and P. J. Walsh (2001): Potential impacts of CO₂ injection on deep-sea biota. *Science*, **294**, 319–320.
- Sedwick, P. N., and G. R. DiTullio (1997): Regulation of algal blooms in Antarctic shelf waters by the release of iron from melting sea ice. *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 2,515–2,518.
- 清水 隆郎, 盛山 栄一, 五藤 大仁, 笹野 大輔, 青山 道夫 (2004): PN 線における生物・化学成分 (栄養塩, 植物色素, プランクトン) の季節変動と長期変動. 測候時報, **71**, S35–S45.
- Shirayama, Y., and H. Thornton (2005) Effect of increased atmospheric CO₂ on shallow water marine benthos. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S08, doi:10.1029/2004JC002618.
- Smetacek, V. S. (1985): Role of sinking in diatom life-history cycles: Ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.*, **84**, 239–251.
- Smetacek, V., and S. Nicol (2005): Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature*, **437**, 362–368.
- Snyder, M. A., Sloan, L.C., Diffenbaugh, N.S., and Bell, J.L. (2005): Future climate change and upwelling in the California Current. *Geophys. Res. Lett.*, **30**, 1,823. doi:10.1029/2003GL017647.
- Stott, L. D., W. Berelson, R. Douglas, and D. Gorsline (2000): Increased dissolved oxygen in Pacific intermediate waters due to lower rates of carbon oxidation in sediments. *Nature*, **407**, 367–370.
- 田所 和明 (2007):小さなプランクトンの大きな変動. 東北水研レター, **3**, 3.
- Timmermann, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif, and E. Roeckner (1999): Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, **398**, 694–697.
- Tortell, P. D., C. D. Payne, Y. Li, S. Trimborn, B. Rost, W. O. Smith, C. Riesselman, R. B. Dunbar, P. Sedwick, and G. R. DiTullio (2008): CO₂ sensitivity of Southern Ocean phytoplankton. *Geophys. Res. Lett.*, **35**, L04605, doi:10.1029/2007GL032583.
- Turner, J., T. A. Lachlan-Cope, S. Colwell, G. J. Marshall, and W. M. Connolley (2006): Significant warming of the Antarctic winter troposphere. *Science*, **311**, 1,914–1,917.
- Tynan, C. T. (1998): Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature*, **392**, 708–710.
- Vallina, S. M., R. Simo, M. Manizza (2007): Weak response of oceanic dimethylsulfide to upper mixing shoaling induced by global warming. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **104**, 16,004–16,009.
- Vaughan, D. G., and C. S. M. Doake (1996): Recent atmospheric warming and retreat of ice shelves on the Antarctic Peninsula. *Nature*, **379**, 328–331.
- Vinje, T. (2001): Fram Strait ice fluxes and atmospheric circulation: 1950–2000. *J. Climate*, **14**, 3,508–3,517.
- Watanabe, Y. W., M. Wakita, N. Maeda, T. Ono, and T. Gamo (2003): Synchronous bidecadal periodic changes of oxygen, phosphate and temperature between the Japan Sea deep water and the North Pacific intermediate water. *Geophys. Res. Lett.*, **30**, 2273, doi:10.1029/2003GL018338.
- Watanabe, Y. W., H. Ishida, T. Nakano, and N. Na-

- gai (2005): Spatiotemporal decreases of nutrients and chlorophyll-*a* in the surface mixed layer of the western North Pacific from 1971 to 2000. *J. Oceanogr.*, **61**, 1,011–1,016.
- Welch, D. W., Y. Ishida, and K. Nagasawa (1998): Thermal limits and ocean migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): long-term consequences of global warming. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 937–948.
- Whitney, F. A. and H. J. Freeland (1999): Variability in upper-ocean water properties in the NE Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **46**, 2,351–2,370.

The Effects of Anthropogenic Global Warming on the Marine Ecosystem

Kazuaki Tadokoro *, Takashige Sugimoto †, and Michio J. Kishi ‡

Abstract

The increase in atmospheric carbon dioxide concentrations caused by anthropogenic activity is affecting the world's oceans by increasing the temperature, decreasing sea ice, and causing acidification. Recent studies have revealed that changes in oceanographic conditions affect marine ecosystems. It has been suggested that enhanced stratification, caused by the increases in the surface layer temperature, is decreasing the nutrient supply from the subsurface layer hindering the primary productivity over a large area of the North Pacific Ocean. It has also been reported that some plankton communities have advanced their seasonal pattern in accordance with the temperature increase in the surface layer of the North Sea. This phenological change may decrease fisheries' resources, inducing a mismatch between trophic levels since the seasonal variation of diatoms is not altered by increased temperature. It is thought that decreases in the extent of sea ice resulting from global warming will decrease the food resources of ice algae, and affect the productivity of Antarctic krill (*Euphausia superba*). Moreover, it is expected that an increase in the partial pressure of carbon dioxide in the ocean will increase acidification damaging calcareous organisms and affect the reproduction of fishes and copepods. However, in other cases global warming may increase biological productivity, by inducing thermal low-pressure regions and enhance the upwelling in some coastal upwelling systems. Recent research has revealed ecosystem changes caused by global warming in some waters, but the changes in many other regions remain a mystery. Observations of changes on a global scale will be needed to evaluate the influence of global warming on the marine ecosystem in future.

Key words: Anthropogenic global warming, climate change, decadal scale variation, ecosystem, plankton

(Corresponding author's e-mail address: den@affrc.go.jp)

(Received 14 November 2007; accepted 6 July 2008)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2008)

* Tohoku National Fisheries Research Institute, 3-27-5, Shinhama-cho, Shiogama 985-0001, Japan

† Institute of Oceanic Research and Development, Tokai University, 3-20-1, Orido, Shimizu 424-8610, Japan

‡ Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, N10 W5, Sapporo 060-0810, Japan