— 総 説 —

北太平洋域における 10 年規模の気候変動と 海洋低次生態系の応答*

野口(相田) 真希^{1**}·千葉 早苗¹·田所 和明²

要旨

北太平洋における 10 数年規模の気候変動に関連した海洋生態系の変化について、これまで多くの研究が行われてきた。その代表的な事例として、1976/77 年に発生した気候シフトに関する研究が挙げられる。これらの研究では、観測や数値モデルによって、1976/77 年に発生した気候シフトがプランクトンから魚類に至る海洋生態系に大きな影響を与えたことが示されている。また、ここ約半世紀の間、北太平洋の広域で表層の栄養塩濃度の減少トレンドも示しており、動植物プランクトンの生産への影響を示唆している。このように、海洋環境の変動に関連する海洋生態系の変化について多くの知見が得られている。一方、生態系構造には未だ不明な点が多く、物理環境一栄養塩一生態系に至る一連の変動プロセスについて定量的に理解することができていない。そこで本総説では、観測と数値モデルから得られた北太平洋域の一次生産者と動物プランクトンの 10 年規模変動を概説し、海洋生態系の変動メカニズムの解明のために今後の研究展開を提示する。

キーワード: 気候変動, 10 年規模変動, 海洋低次生態系, 海洋生態系モデル, 食物連鎖

1. はじめに

生態系は多様な生物種から構成され、さらにそれが複数の種間での複雑な食物網によって繋がっている。この

* 2016年11月10日受領;2017年4月28日受理

〒 236-0001 神奈川県横浜市金沢区昭和町 3173-25

** 連絡著者:野口 真希

TEL: 045-778-5576 FAX: 045-778-5706

e-mail: macky@jamstec.go.jp

著作権:日本海洋学会,2018

ため、物質循環に直接絡めながら生態系全体を定量的に 理解することは未だ出来ていない。海洋に限らず、生物 の多くは単一種間の被食ー捕食関係ではなく、複数の種 間での複雑な被食ー捕食関係から成り立っており、その 関係は環境変動によって様々に変化する。例えば、北太 平洋亜寒帯に多く生息するツノナシオキアミ Euphausia paicifica は、春季には主にケイ藻類を捕食するが、ケイ 藻類の現存量が少なくなると、餌対象を渦鞭毛藻類や繊 毛虫類などに切り替えることが、胃内容物の調査から明 らかとなっている(瀧ら、2002)。また、食物連鎖上で高 位に位置し、カイアシ類、オキアミ類、端脚類、翼足類、 クラゲ類、多毛類など様々な動物プランクトン、小型の 魚類やイカ類といったネクトンまで幅広く摂餌すること が知られているサケは、El Niño や La Niña などの気候

¹ 国立研究開発法人 海洋研究開発機構 地球環境観測研究開発センター

² 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 東北区水産研究所 〒 985-0001 宮城県塩釜市新浜町 3-27-5

変動に伴う海洋環境の変化により、餌の組成を大きく変えることが、胃内容物の調査結果などから示されている (帰山、2003; Kaeriyama *et al.*, 2004)。

10年から数10年規模の気候変動に関連した動植物プ ランクトンの生物量などの変化については、特に1970年 代の気候シフト (レジーム・シフト) に関して、これまで に多く議論されてきた (例えば、Venrick et al., 1987: Roemmich and McGowan, 1995; Hare and Mantua, 2000; Benson and Trites, 2002; Miller et al., 2003; Chiba et al., 2006; 2008). Pacific Decadal Oscillation (PDO, Fig. 1) index にみられる北太平洋域における気候シフトは、ア リューシャン低気圧の勢力と深く関係しており、これに 伴う水温や混合層などの物理環境の変化は、海域によっ て異なる。このため、低次生態系の応答も地理的に異な ることが、これまでの観測結果から示されている。例え ば、クロロフィル-a濃度の鉛直積算値については、北太 平洋亜熱帯海域中央部では1970年代以降に増加してい る (Venrick et al., 1987) のに対し、北太平洋北西部の親 潮水域では減少していることが報告されている (Chiba et al., 2004)。一方、動物プランクトンの現存量について は、北太平洋東部沿岸湧昇域では1970年代以降、減少 していることが報告されており (Roemmich et al.,1995), 同様の現象が親潮域でも示されている(田所, 2004)。し かし、アラスカ湾における夏季の動物プランクトンの現 存量は、1976/77年以降に増加していることが報告されて いる (Hare and Mantua, 2000)。

さらに、低次栄養段階生態系モデルを組み込んだ海洋循環モデルによる北太平洋域の検証結果 (Chai et al., 2003) は、亜熱帯循環と亜寒帯循環の境界に位置するクロロフィル移行帯 (Transition Zone Chlorophyll Front, TZCF) が、1976/77年の気候シフト以降に南方へ移動すると共に、北太平洋中央部のクロロフィル濃度が増加したことを示している。このような変化は、さらに植物プランクトンを捕食する動物プランクトン (カイアシ類) の群集構造にも影響したことが指摘されている (Chiba et al., 2009)。

以上のように、気候シフトは、水温や栄養塩、鉛直混 合といった海洋環境および海流の流動状態を大きく変化 させ、植物・動物プランクトン (例えば、DiLorenzo et al., 2013; Chiba et al., 2013), および動物プランクトン を捕食する魚類へ影響を与えていることが、多くの研究 によって報告されている (例えば, Kawasaki, 1983; Shiomoto et al., 1997; Chavez et al., 2003; Ito et al., 2015; Ueno et al., 2016)。本稿では, 10年から数10年規模の 気候変動が、プランクトンを中心とした低次生態系にど のように影響しているのかについて、親潮域を中心とし た海域における観測から明らかになったことを概説する。 次いで、北太平洋域に視点を拡げ、3次元-海洋低次栄 養段階生態系モデルを用いた数値モデルの結果を紹介 し、最後に、気候変動に伴う海洋生態系の変動メカニズ ムを解明するために解決すべき課題と、そのための調査・ 検証方法について考察する。

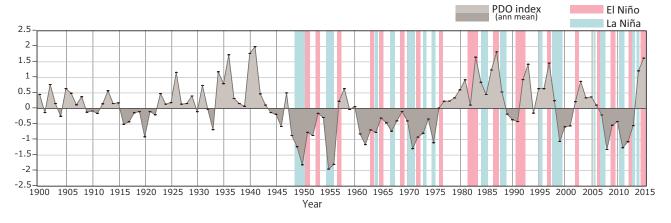


Fig. 1. Time series of the annually averaged Pacific Decadal Oscillation (PDO) index (http://research.jisao. washington.edu/pdo). The blue and pink shaded areas show La Niña and El Niño years, respectively.

2. 海洋環境と低次生態系の応答(観測結果)

2.1. 親潮域の栄養塩の変動

外洋における基礎生産(一次生産)は、水温、光量の他に、生物に必須な硝酸塩・ケイ酸塩などの栄養塩の濃度、さらに鉄など海水に溶存している微量金属元素などの環境要因によって概ね規定される。植物プランクトンは、光合成によって海洋表層付近(有光層)で栄養塩を消費し、増殖する。栄養塩は、この植物プランクトンを出発点として、他の生物に捕食されることなどにより、最終的に有機物粒子(POM)として沈降する。このため、表層は、春季から秋季にかけて栄養塩濃度が低い環境となる。しかし、冬季には、栄養塩躍層以深の栄養塩が、鉛直混合や湧昇などによって有光層へ供給され、次の生産へとつながる。この一連のプロセスが、海洋の基礎生産を考える上で重要である。近年、このシステムが数10年規模の気候変動によって大きな影響を受けていることが、以下に示す研究などから明らかとなってきた。

Tadokoro et al. (2009, 2014) は, 国立研究開発法人水 産研究・教育機構の定点観測線である A-line (38°00'N-42°50′N, 144°50′E-147°50′E), World Ocean Database 2009 及び気象庁海洋気象観測資料のデータを使い、親潮 域における 1951-2010 年のリン酸塩濃度の経年変動を解 析している。その結果、表層のリン酸塩濃度は1960年 代-2000年代まで減少トレンドがみられたのに対し、親 潮域の亜表層 (密度帯 26.7-26.8 σ_{θ} , 深度 100-300 m) で は、逆に、1950年代後期以降、増加トレンドにあること を報告している(Fig. 2の(a))。また、Yasunaka et al. (2016) は、国立環境研究所やカナダの海洋科学研究 所 (Institute of Ocean Science: IOS),海洋研究開発機 構などの研究機関、ボランティア船などによって北太平 洋域のより広範囲で得られた観測データを用いて、海洋 表層における栄養塩濃度の長期変動を統計的に解析し た。その結果、北太平洋全域の平均リン酸塩及びケイ酸 塩濃度は、それぞれ $-0.012\pm0.005\,\mu\text{mol}\ \text{L}^{-1}\ \text{decade}^{-1}$ 及 び $-0.38\pm0.13\,\mu\text{mol}\ \text{L}^{-1}\ \text{decade}^{-1}\$ と有意な減少トレンド を示すことが判明した。しかし、硝酸塩濃度については、 統計的に有意なトレンドを検出できなかった(Yasunaka

et al., 2016)。硝酸塩濃度のみに優位な減少トレンドが検 出されなかった原因としては, 大気由来の人為起源窒素 の増加(2000年における人為起源由来の窒素沈着量の全 球積算の見積も $b = 54 \text{ Tg N y}^{-1}$, Duce et al., 2008) と, 水温の昇温による混合層深度 (Mixed Layer Depth; MLD) の浅化が複合し、減少トレンドを打ち消している ことが推測されている。北太平洋亜寒帯海域における, ここ数10年間における表層の栄養塩濃度の減少トレン ド、亜表層の増加トレンドは、上述の他に、Ono et al. (2001; 2008), Watanabe et al. (2008), Whitney et al. (2013) ほかも報告している。外洋における表層の栄 養塩類は、冬季の鉛直混合によって、その大部分が亜表 層以深から供給されている。このため、栄養塩濃度のト レンドが表層と亜表層の間で逆であることは、表層と亜 表層の間の海水混合が長期的に弱まっていることを示唆 する。

このような親潮域における表層と亜表層の栄養塩の長 期トレンドの違いは、オホーツク海モード水 (Okhotsk Sea Mode Water; OSMW) の形成過程の変化の影響を 受けている可能性がある。OSMW はオホーツク海北西陸 棚域において、海氷の形成に伴って形成された低温・高 塩の陸棚水 (Dense Shelf Water; DSW) から形成され る。この形成過程に、千島列島付近の日周潮に伴う鉛直 混合が大きな影響を及ぼしている。Osafune and Yasuda (2006)は、親潮域、オホーツク海、千島列島などの北西 部亜寒帯海域における 1925 年-2001 年までの観測データ を解析し、水温、塩分、酸素およびリン酸塩濃度に、月 の軌道変化に伴う潮汐の18.6年周期振動と同期する約20 年周期の変動があることを示している。Tadokoro et al. (2014) においても、親潮域におけるリン酸塩濃度の周期 的な変動 (Fig. 2 の (a)) は、表層と亜表層で同期したパ ターンを示すと共に、潮汐強度の18.6年周期変動 (Fig. 2の(d))と同期していた。例えば、潮汐強度が弱い 1990年代中期に着目すると、リン酸塩濃度は表層・亜表 層共に高い値を示している。OSMW は、下流に位置する 親潮水や北太平洋中層水 (North Pacific Intermediate Water; NPIW) の主要な起源水である (Yasuda, 1997; Yasuda, 2003; Yasuda, 2004; Tally, 1991; Tally, 1993) が、潮汐強度の周期的な変動が OSMW の形成プロセス に影響を及ぼすことで、結果的に親潮水域や NPIW の栄

養塩濃度にまで影響した可能性もある。中野渡ら (2016) によれば、近年、気温上昇による海氷生産の低下によって DSW の形成量が減少し、OSMW が温暖化傾向を示していることが報告されていることを補足しておく。

2.2. 親潮域における植物プランクトン及び動物プランクトンの長期変動

観測船によるスナップショットデータに対し, より広 範囲の海洋上の観測データとして、近年、観測衛星によ り、主に海表面における生物の10年規模変動を解析出 来るようになった。海色衛星センサ SeaWiFS (Sea-viewing Wide-Field of View Sensor, 海洋観察広視野センサ) や MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, 中分解能撮像分光放射計) を用いた 1997 年 9 月 ~2013年6月までの北西部北太平洋域のクロロフィル-a 濃度の季節別トレンドの解析結果 (Siswant et al., 2016) は、北緯 42 度以北ではクロロフィル-a 濃度が 0.006 mg $m^{-3}y^{-1}$ の増加トレンドを示しており、冬季のSSTの昇 温の影響が推測された。親潮域では、北海道釧路沖から 道東沖にかけて、冬季のクロロフィル-a濃度が増加トレ ンドを示したのに対し、春季は減少トレンドを示してい た。一方で、2000年2月-2009年8月までのSeaWiFSの データと、2001年-2009年までにCPR (Continuous Plankton Recorder, 連続プランクトンレコーダー) を用 いて採集した植物プランクトンの群集構造解析結果 (Chiba et al., 2012a) は、植物プランクトンのブルーミングの タイミングが、寒冷の年 (PDO が正) に遅く、温暖な年 (PDO が負) には早くなることを示している。これは、寒 冷の年と温暖な年では混合層の成層化のタイミングが異 なり、結果として、植物プランクトンのブルーミングの 時季に影響したと推測されている。Siswant et al. (2016) が示したクロロフィル-a濃度の冬季の増加トレンドと春 季の減少トレンドは、このようなフェノロジー(生物季 節)の変化が影響したためと考えられている。また、1970 年代から1990年代を対象に、親潮域における冬季及び 春季のクロロフィル-a濃度の水中積算値の経年変動を解 析した結果は、春のクロロフィル-a 濃度 (Fig. 2(b)) と 春に出現するケイ藻の現存量 (Chiba et al., 2004) が, 1972年-2000年の間で減少トレンドとなることを示した $(クロロフィルの積算値で-11.52 \pm 5.30 \,\mathrm{mg}\,\mathrm{m}^{-2}\,\mathrm{y}^{-1})$ 。こ

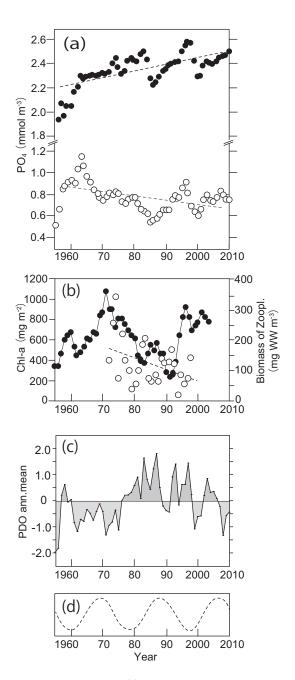


Fig. 2. Time series of (a) observed PO₄ concentration in the surface (0 m, open circles) and sub surface layers (averaged between the 26.7 and 26.8 σ_θ isopycnals, filled circles) of the Oyashio waters (mmol m⁻³; Tadokoro *et al.*, 2009, 2014), (b) Chl–a in spring (mg m⁻², open circles; Chiba *et al.*, 2004) and annually averaged zooplankton biomass (mg WW m⁻³, filled circles; Sugisaki, 2007), (c) annually averaged PDO index, and (d) index of diurnal tidal strength represented by sinusoidal curve with 18.6-year period.

れは表層の栄養塩の減少トレンドと一致していることから、栄養塩供給量の減少によって春の基礎生産量が低下 した可能性が考えられている。

動物プランクトンについても、カイアシ類の現存量は 1970 年代に多いものの、それ以降、1990 年代にかけて減少していることが示されている (小達、1994)。海洋環境と動物プランクトンの長期変動の関係性を明らかにするために、友定・小達 (1995) は、1951-1990 年の親潮域・混合水域・黒潮域の月ごとの動物プランクトン湿重量データセットと海水温、根室および宮古の 2 地点の地上気象データ (気温、気圧、日照時間、雲量、降水量、風速) などの環境変動データとの関連について統計的な解析を行った。

ここで、友定・小達(1995)がデータ解析に地上気象 データを使ったことについて、補足する。近年の長期気 候変動に関する研究では、米国海洋大気庁 (National Oceanic and Atmosphere Administration; NOAA) 環境 予測センターと米国大気研究センター(National Center for Atmospheric Research; NCAR,) が作成している NCEP/NCAR 再解析(1948年-現在, Kalnay et al., 1996) や, ヨーロッパ中期天気予報センター (European Centre for Medium-Range Weather Forecasts; ECM-WF) の 40 年再解析 (ERA40, 1958-2002 年, Uppala et al., 2005), 気象庁が実施している気象庁 55 年長期再解 析 (JRA-55, 1958-2012年, Kobayashi et al., 2015; Harada et al., 2016) などに代表されるような、再解析プロダ クトといわれる, 容易に入手できる海上気象の長期デー 夕が使用されている。しかしながら、海盆スケールで、 且つ50年に渡るような再解析プロダクトが提供され始め たのは1996年以降のことである。この再解析プロダクト が配布される以前に長期の気候変動解析を行う場合、友 定らのように観測点に近い地上観測データを使用せざる を得ない背景があった。

友定・小達 (1996) の結果は、水温が高い時期に親潮域の動物プランクトンの現存量 (湿重量) が多く、逆に低い時期に親潮域の動物プランクトンが少ないことを示した。一方、親潮ー黒潮混合水域では、動物プランクトンは気圧が低い時期に多く、逆に気圧が高い時期に少ないという負の相関があることが示されている。即ち、栄養塩濃度が高いにも係わらず、水温が低いために植物プラ

ンクトンの生育が制限されているような海域では、水温の上昇が植物プランクトンの生長を促進する。一方で、混合水域のような比較的温暖で貧栄養な海域では、低気圧によって風が強まり、鉛直混合の強化による亜表層からの栄養塩の供給が、植物プランクトンの増加に大きく寄与し、結果として動物プランクトンの生産量に少なからず影響を与えていたのではないかと推測されている。

また、1990年代から 2000年前半における親潮域の冬季の栄養塩濃度 (NO_3)と、混合層内の動物プランクトンの密度を窒素換算した濃度の経年変化について、両者の変化は PDO と比較的よく一致することが報告されている (齊藤、2007)。 さらに Tadokoro et al. (2009)は、親潮域で主要な動物プランクトンであるカイアシ類 Neocalanus plumchrus の現存量が、リン酸塩濃度の変動パターンと一致し、且つ、周期的な変動を伴いつつも減少トレンドを示していたことから、栄養塩供給量の変動が、動物プランクトンにまで影響した可能性を示唆している。

3. 数値モデルによる過去再現実験

3.1. 海洋低次栄養段階生態系モデル

2.2 節でも触れたが、近年の人工衛星リモートセンシン グ技術の高度化により、水温をはじめ、塩分、海面高度 などの物理量およびクロロフィル量などの生物量の海表 面における時空間分布を全球スケールで取得できるよう になってきた。しかし、観測衛星による情報はごく浅い 海表面に限られる。表層下については、水温・塩分など は2000年から始まった国際プロジェクト(Argo計画) によるフロートの放流により、深度 2000 m から海面まで 詳細な且つ広域のデータ取得が可能となっている。一 方,海洋生態系と物質循環にかかわるデータについては, 近年、水中グライダーを使うことによって物理量の分布 構造の変化に伴うクロロフィル-a量の変化などは観測で きるようになってきているものの、対象とする観測項目 は限られている。また、主として調査船で取得される生 物に関するデータは、海域や空間解像度、サンプル数な どの対象範囲が限定的となり, 時空間的な解像度は低い 場合が多い。このため、観測では時空間的に不均一な データしか得られない。これに対し、海洋循環モデルや

物質循環モデル,海洋生態系モデルなどの数値実験結果 は,海洋環境や海洋生態系のプロセスについて,より均 一な時空間解像度で解析が出来る利点がある。

数値モデルを用いた研究では、近年の数値計算機の性 能の向上に伴い、次第に複雑さを増したモデルが開発さ れている。例えば、物質循環に伴う複雑な栄養動態に着 目し、植物プランクトンの生産に深く関係する栄養塩の 種類を、窒素やリンなどの中の1種類からケイ酸塩や鉄 などの複数種を加えたもの (例えば, Parekh et al., 2005; Keller et al., 2012), 動物プランクトンの変数をメソ動物 プランクトン,マクロ動物プランクトンなどの体サイズ で区分したもの (例えば、Kishi et al., 2001)、また粒子 状有機物 (POM) の沈降速度を大きさや深度によって変 化させたもの (例えば, Shigemitsu et al., 2012) などが 開発されている。一方、生存競争の末に最終的に何種類 の植物プランクトンが生き残ることが出来るのか (共存 できるのか)、といった生物の多様性に注目した生態系モ デルでは, 植物プランクトンを適応水温やサイズなどの 機能別に多数のタイプ (例えば, Follows et al., 2007 で は78タイプ) に分類したものなどもある。しかし、どん なに複雑になろうとも, 低次栄養段階生態系モデルの基 本的な構造(栄養塩-植物プランクトン-動物プランク トン; NPZ タイプ) は変わらない。PISCES (Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies, Aumont et al., 2003; Aumont and Bopp, 2006), Plank-TOM 5/10 (Plankton Type Ocean Model, Le Quere et al., 2005), BEC (Biogeochemical Elemental Cycling ocean model, Moore and Braucher, 2008; Misumi et al., 2011, 2013; Moore et al., 2013), NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography, Kishi et al., 2007) などは, 近年の代表的な低 次栄養段階生態系モデルと言えよう。次節では、海洋低 次生態系モデル NEMURO を用いた長期変動数値実験結 果について記述する。

3.2. NEMURO による 1948-2002 年の北太平洋域の基 礎生産量の変化

PDO (Fig. 1) のような数 10 年規模の気候変動が、栄養塩などの海洋環境を含めた低次生態系に及ぼす影響を調べるため、Aita et al. (2007) は海洋大循環モデル CO-

CO3.4 (CCSR Ocean Component Model, Hasumi, 2000; 2002) に海洋低次栄養段階生態系モデル NEMURO を結合した 3D-NEMURO を用いて、1948年-2002年における物理環境と植物プランクトン (一次生産量) 及び動物プランクトンの 10年規模の変動を検証した。NEMURO は、植物プランクトン 2 グループ (小型の植物プランクトン: PL)、動物プランクトン 3 グループ (小型の動物プランクトン: ZS, 大型カイアシ類: ZL, 肉食系の動物プランクトン: ZP) を組み込んだ窒素循環のモデルであり、ZL の季節的な鉛直移動が組み込まれているのが最大の特徴である。

1948年-2002年の55年間にわたる3D-NEMUROの 数値実験結果を用いて, 1976/77年の気候シフト前後の 各20年間の平均値を比較した結果,水温,塩分,MLD や Ekman pumping (upwelling) などの物理的な海洋環 境が、海域によって大きく変化していることが示された (Fig. 3)。Fig. 3 の結果に基づき、特徴的な 6 つの海域に 区分(Fig. 4) した基礎生産量の経年変化を Fig. 5 に示 す。北太平洋中央付近では、1976/77年の気候シフト以 降, 偏西風の強化に伴い, 冬季の海表面水温(SST)が 低下し(Fig. 3の(a)), MLDが深化した(Fig. 3の (b))。その結果、混合層下部から表層へ、より多くの栄 養塩類が供給され、北太平洋中央域での基礎生産量が年 平均値で約20%増加した(Fig. 5の(d))。アラスカ湾 東部では、沿岸に近い海域のSSTが低下していたもの の、東部全体としてはSSTの上昇とEkman pumping (upwelling)の減少により、基礎生産量は最大30%程 度,減少していた(Figs. 5の(b))。一方,北太平洋亜 熱帯海域東部及び西部では、SST の上昇と MLD の浅化 により、基礎生産量がそれぞれ 10-40 %及び 20-30 %程 度,減少した(Figs. 5の(c)と(e))。また, 湧昇域に 相当する北太平洋東部亜熱帯海域では、ENSO イベント の影響も強く受けており、El Niño の年 (例えば1976-1977年, 1991-1993年や1997-1998年など)には、湧昇 の弱化による海面水温の上昇と表層へ供給される栄養塩 量の減少により、基礎生産量が減少し、La Niña の年(例 えば1974-1976年,1988-1989年や1998-2000年など) には、逆に基礎生産量が増加している(Fig. 5の(c))。 一方, 黒潮-親潮混合水域では, 他の海域とは異なり, 基礎生産量の経年変化における偏差の正から負への変化 が、1981-1984年に発生している(Fig. 5の(g))。アリューシャン低気圧の変化に対して生じる海洋中のロスビー波などの伝搬は、北太平洋西岸海域に到達するのに

数年の遅れをもって現れる (Tatebe and Yasuda, 2005; 佐々木, 2016)。このような物理的なプロセスに起因するタイムラグによって、黒潮ー親潮混合水域の基礎生産の

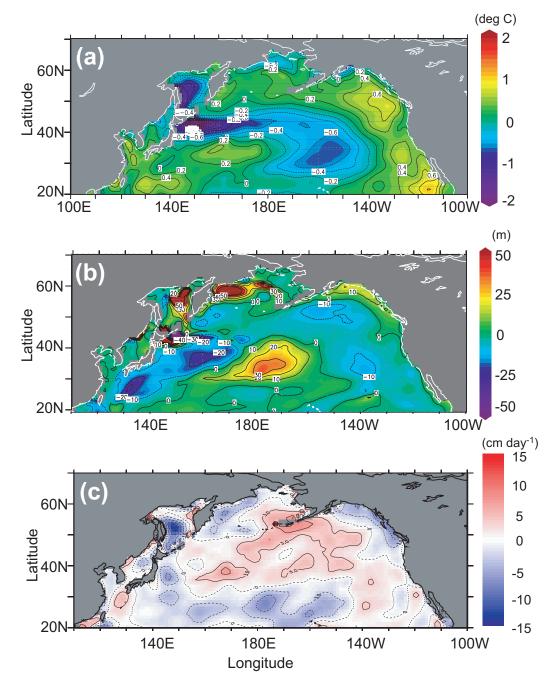


Fig. 3. Difference in modeled winter time (Jan-Feb-Mar) of (a) sea surface temperature (°C), (b) mixed layer depth (m), and (c) Ekman pumping (upwelling) velocity (cm day⁻¹) between the periods 1977–1996 and 1956–1975 (redrawn from Aita *et al.*, 2007).

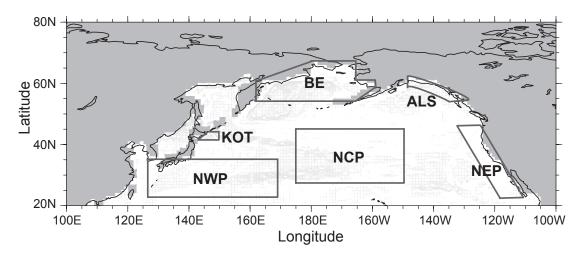


Fig. 4. Locations of the analysis regions in the North Pacific for Fig. 5; BE: Bering Sea, ALS: coastal region of the Gulf of Alaska, NEP: northeastern Pacific coastal upwelling zone, NCP: north central Pacific, NWP: northwestern Pacific, and KOT: Kuroshio-Oyashio transition region.

変化が、1976/77年の気候シフトの後の1980年代前半に現れと考えられる。3D-NEMUROによる6海域の基礎生産量の経年変動の結果から、北太平洋域東部および西部、亜寒帯と亜熱帯海域などの海域によって低次生態系の応答が大きく異なることが示された。3D-NEMUROには魚類などの高次栄養段階が組み込まれていないが、その基礎生産量のパターンは、ベーリング海を除いて観測結果と一致していた(Sugimoto and Tadokoro、1997; Roemmich and McGowan 1995; Chai et al., 2003; Chiba et al., 2009)。このことは、数10年規模の低次生態系の変動では、トップダウン制御ではなく、ボトムアップ制御が支配的であったことを示唆している。

3D-NEMURO の結果で、ベーリング海域の結果のみが、観測結果と異なっていた要因について、最後に触れておきたい。3D-NEMURO の基礎生産量は、1976/77年の気候シフト以降、ベーリング海全域において増加していた(Fig. 5の(a))。しかし、Sugimoto and Tadokoro (1998)は、動物プランクトンの現存量は減少トレンドであったことを報告している。Fig. 6に、北海道大学水産学部附属練習船おしょろ丸により、1955年-2000年の6月-8月にベーリング海において観測されたクロロフィルーa 濃度の変動を示す。ベーリング海東部陸棚域では、1976/77年以降にクロロフィルーa が増加した後、1990年

代にかけて減少しており、モデルの結果と一致している。一方、ベーリング海海盆域では、1960年代-1970年代にかけて大きく増加した後、1980年代中期まで減少トレンドを示している。3D-NEMUROでは、北極海の存在を考慮(シミュレーション)しておらず、ベーリング海峡は閉じていると設定して計算を行っている。このため、ベーリング海峡での栄養塩の北向きフラックスは、モデルでは表現されていない。このことが、ベーリング海海盆域において、モデル結果と観測結果との間に不一致が生じた理由の1つとして考えられる。

4. まとめと今後の課題

親潮域などの北西部北太平洋域における観測データの統計的な解析の結果では、表層及び亜表層の栄養塩濃度の長期変動に、PDOや潮汐強度の18.6年周期に同期した変化が見られた(第2章)。また、低次栄養段階生態系モデルを用いた過去50年間の経年変動の数値実験結果では、PDOやENSOイベントなどの気候変動に伴う物理環境の変化に対し、基礎生産量が大きく変動すること、また北太平洋域でも東西及び亜熱帯、亜寒帯海域において異なる応答を持つことが示された(第3章)。このように、物理環境や表層の栄養塩環境などの変化と、植物・

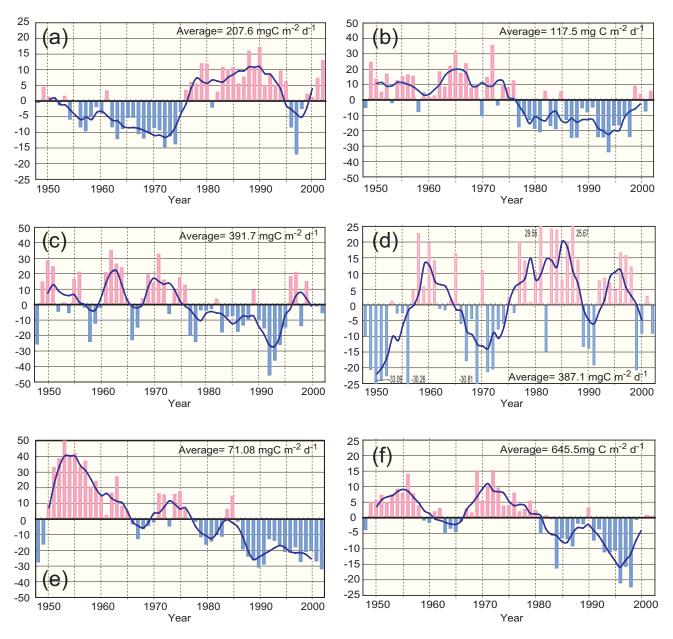


Fig. 5. Time series of anomalies of annually averaged primary production in the upper 150 m for the six regions; the Bering Sea (a), Gulf of Alaska (b), northeastern Pacific coastal upwelling zone (c), north central Pacific inside the subtropical gyre (d), northwestern Pacific in the subtropical zone (e), and Kuroshio-Oyashio transition (f) regions. The vertical axis is the relative value in % to the mean value for 1948–2002. Solid lines indicate five-years running mean. Modified from Aita *et al.* (2007).

動物プランクトンの生物量・生産量の長期的な変動の関係性についての理解が進んできている。一方で、低次栄養段階に対し直接的に影響を与えている要素の把握、またプランクトンなどの低次栄養段階の生物から、気候変

動の影響を検出することについては、以下に示す要因から、未だ不明な点が残されている。

① 食物連鎖を底辺で支える植物及び動物プランクトンは、海流場や海水の混合過程などの影響を強く受

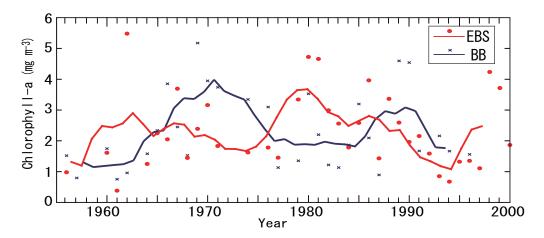


Fig. 6. Mean chlorophyll-a concentration estimated from Secchi disk depth data obtained in the eastern Bering shelf (EBS; red color) and the Bering basin (BB; blue color) during the annual cruises conducted from June to August in 1955–2000. Dots show annual means, and solid lines show 5-year running means.

ける。したがって、気候変動に対する生態系の応答 は、海域によって異なる現れ方をする。

- ② 気候変動に対する低次と高次の栄養段階の応答パターンは、必ずしも同期していない。その一因として、食物連鎖の栄養段階間(生態系構成種)における生活周期=寿命の違いが影響している可能性がある。寿命(滞留時間)は、一般に、植物プランクトンは月ー1年程度、これを摂餌する動物プランクトンは月ー1年程度、さらに動物プランクトンを捕食する魚類などの高次栄養段階では数年程度と、高次に行くほど長くなる。同時に、体サイズは大きくなる。また栄養段階や体サイズが同様な場合でも、寿命は温度帯によっても差異があり、寒冷な水域では長く、温暖な水域では短いことが知られている。このような時間軸のズレや遊泳力の差異が、低次と高次の栄養段階の長期変動間の関係性を不明瞭にしている理由として考えられる。
- ③ 第2章でもふれたように、気候変動によるプランクトンの生息分布域やフェノロジーの変化 (例えば、Chiba et al., 2009) と、これに伴う、餌生物であるプランクトンと魚類などの捕食者間のフェノロジーのマッチ・ミスマッチ (例えば、綿貫、2010) などが重要な影響を及ぼしている可能性がある。

さらに一歩踏み込んで、気候変動に伴う生態系変動メカニズムについての生態系(食物連鎖)レベルの理解を進めるためには、これまでの生物種レベルの把握に加え、様々な生態学的な機能的多様性(例えば、サイズや生理生態の違い、一次生産者・植食性動物・雑食性動物・肉食性動物など類似した機能を持つ生物群など)に着目した定量的な理解も不可欠であろう(例えば、Gaston、2000; Tilman, 2001; Stuart-Smith *et al.*, 2013)。

これらの解決の糸口として、①長期的な視点に立った モニタリング調査の継続,②安定同位体比解析を組み合 わせた食物網の検証,の2つについての研究の展開を期 待したい。10年を超えるスケールの気候変動に関する生 態系の応答についての理解を深化させるためには、海洋 観測で取得される生物の長期変動データが不可欠であ る。すでに3.1節でも述べたが、物理データの情報量に 比べ、生物に関する情報量は時空間的に見れば極めて少 ない。これが今の生態系モデル精度の検証を妨げる要因 となっており、特に高次栄養段階の生物における定量的 な検証を難しくしている。この問題を解決するためには、 生態系を含む海洋モニタリングの測点の拡充と継続が必 要である。しかしながら、そのためには、多額な予算や 設備の確保, 膨大な労力などが必要となるため, これを 新規に実現するのは難しい。したがって、まずは既存の モニタリングの維持・継続が重要である。日本近海では、

北西部北太平洋域において 1950 年代から定期観測などにより採集された動物プランクトンの標本コレクション 群及び湿重量データ (通称:オダテコレクション)が、水産研究・教育機構 東北区水産研究所において現在も継続的に収集・管理されている。過去 60 年程度のデータから、数 10 年規模の気候変動に関連した動物プランクトンの群集構造や、フェノロジーの変化に関する多くの知見が得られている。過去の気候変動のみならず、海洋生態系モデルの検証、さらにこれを用いた地球温暖化などの環境変化の観測のためには、更なる長期間のデータの蓄積と解析が重要であると考えられる。

一方, 実海域における観測と数値モデルを組み合わせ た検証は有用である。ただし、一次生産者を捕食する動 物プランクトンや、これを捕食する魚などの高次生物に ついて、観測とモデル間の定量的な比較にも課題が残っ ている。その解決には、これまでの海洋生態系-物質循 環研究に安定同位体比を組み合わせた検証が有用である と考えられる。安定同位体分析は、化学反応における同 位体効果を基盤とする生物現象の解析法であり、物質の 動態について生物種を越えた一般性が期待できる事象を 扱う方法でもある。生物および生体内の同位体分布から, 生態系内の食物連鎖や物質循環構造の理解、対象とする 生物の物質循環における位置づけを明らかにすることが できる。食物連鎖において栄養段階が1段階上がるごと に, 窒素安定同位体比 (δ¹⁵N) は約 3-4 ‰ (Minagawa and Wada, 1984; Fry, 1988),炭素安定同位体比(δ ¹³C) は単一の摂餌プロセスならば約1%高くなることがこれ までの観測結果から得られている (Deniro and Epstein. 1978; Rau et al., 1983; Fry and Sherr, 1984)。2000年 代に入り、アミノ酸の窒素同位体比分析法の研究開発が 進められており、生物に含まれるフェニルアラニンとグ ルタミン酸の窒素同位体比を比較することで, 一次生産 者の同位体比の情報がなくても、対象とする生物の栄養 段階を推定することが可能となっている (Chikaraishi et al., 2009; 力石ら, 2010)。海洋生態系の長期変動と δ^{15} N の変化に関して, Chiba et al. (2012b) は, 親潮域, 北太 平洋亜寒帯180度線,バンクーバー島近海の3海域で、 1960年代-2000年代までに採集され、ホルマリンで固定 された動物プランクトン試料 (カイアシ類 4 種: N. cristatus, N. plumchrus, N. flemingeri, Eucalanus bungii) &

用いて δ^{15} Nの変化を解析している。親潮域では、植物 プランクトンの生産が低かった寒冷の年では、動物プラ ンクトンの δ^{15} N が高くなる傾向があり、この背景とし て、光環境の変化によって生態系構造が変化したことが あるのではないかと推測している。また、カイアシ類の δ^{15} N 値は 1990 年代以降に低くなるトレンドを示し、同 期間に採集されたカラフトマスの鱗の δ^{15} N もこれと同期 するように低い数値を示していることから、食物連鎖を 通じた高次生物への影響も推察している (Chiba et al.. 2012c)。一方, Aita et al. (2011) は地理的な変動を検討 するために、4つの海域(親潮域、黒潮系暖水塊、南極 海, アラスカ湾) において食物連鎖全体が持つ $\Delta \delta^{15}$ N/ $\Delta^{\sigma 13}$ C について統計的な解析を行った。その結果、海域 間に大きな違いがなく、1つの共通式で表せることを見出 した。今後の研究の展望としては、例えば、低次栄養段 階生態系モデルから時空間的な一次生産者や動物プラン クトンの同位体比マップ (ISOSCAPES, Graham et al., 2010) を求め、これに $\Delta \delta^{15} N/\Delta^{\delta 13} C$ 共通式を組み合わ せることによって、異なる視点から気候変動に対する食 物網の変化や食性の変化などを追えるようになることが 考えられる。また、現在の生態系モデルがサイズや種な どの機能別に区分したグループから構成されているのに 対し、生態系のより詳細な構造が同位体比を用いて明ら かになり、プランクトン・魚類・哺乳類など、それぞれ の栄養段階をつなぐ次世代型のモデルが開発されること などが期待される。

謝辞

本稿を執筆する機会を提供して下さった,東京大学大気 大気海洋研究所 安田一郎教授,海洋研究開発機構 建部洋晶主任技術研究員に感謝いたします。また,本稿は,東京大学 大気海洋研究所 伊藤進一教授,海洋研究開発機構 渡辺路生研究員,2名の査読者の方から有益なコメントを頂きました。本研究は,文部科学省・科学研究費補助金「新学術領域研究(研究領域提案型)海洋混合学の創設:物質循環・気候・生態系の維持と長周期変動の解明」の総括班(科研費 JP15H05817) および計画班「北太平洋の海洋低次生態系とその変動機構の解明(科研費 JP15H05822)」の助成を受けています。

References

- Aita, M. N., Y. Yamanaka, and M. J. Kishi (2007): Interdecadal variation of the lower trophic ecosystem in the northern Pacific between 1948 and 2002, in a 3–D implementation of the NEMURO model. *Ecol. Model.*, 209, 81–94. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.07.045.
- Aita, M. N., K. Tadokoro, N. O. Ogawa, F. Hyodo, R. Ishii, S. L. Smith. T. Saino, M. J. Kishi, S. Saitoh, and E. Wada (2011): Linear relationship between carbon and nitrogen stable isotope ratios along simple food chains in marine environments. *J. Plankton Res.*, 33, 1629–1642. doi:10.1093/plankt/fbr070.
- Aumont, O., and L. Bopp (2006): Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. Glob. Biogeochem. Cycles, 20, GB2017, doi: 10.1029/2005GB002591.
- Aumont, O., E. Maier-Reimer, S. Blain, and P. Monfray (2003): An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P co-limitations. Glob. Biogeochem. Cycles, 17, 1060, doi:10.1029/2001GB001745.
- Benson, A. J., and A. W. Trites (2002): Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean. *Fish Fisher.*, **3**, 95 –113.
- Chai, F., M. Jiang, R. T. Barber, R. C. Dugdale, and Y. Chao (2003): Interdecadal variation of the transition zone clorophyll front: a physical-biological model simulation between 1960 and 1990. *J. Oceanogr.*, 59, 461–475.
- Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota, and M. Niquen C. (2003): From anchovies to sardine and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299, 219—221, doi:10.1126/science.1075880.
- 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. doi:10.1016/j.pocean. 2008.03.004.
- Chiba, S., S. Batten, K. Sasaoka, Y. Sasai, and H. Sugisaki (2012a): Influence of the Pacific Decadal Oscillation on phytoplankton phenology and community structure in the western North Pacific. *Geophys. Res. Ret.*, 39, L15603, doi:10.1029/2012GL052912.
- Chiba, S., E. Di Lorenzo, A. Davis, J. E. Keister, B. Taguchi, Y. Sasai, and H. Sugisaki (2013): Large-scale climate control of zooplankton transport and biogeography in the Kuroshio-Oyashio Extension region. *Geophys. Res. Let.*, 40, 5182-5187. doi:10.1002/grl.50999.
- 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., H. Sugisaki, A. Kuwata, K. Tadokoro, T. Kobari, A. Yamaguchi, and D.L. Mackas (2012b): Pan-North Pacific comparison of long-term variation in *Neocalanus* copepods based on stable isotope analysis. *Prog. Oceanogr.*, 97-100, 63—75. doi:10.1016/j.pocean.2011.11.007.
- Chiba, S., H. Sugisaki, M. Nonaka, and T. Saino (2009): Geographical shift of zooplankton communities and decadal dynamics of the Kuroshio-Oyashio currents in the western North Pacific. *Glob. Change Biol.*, doi: 10.1111/j.365-2486.2009.01890.x.
- Chiba, S., H. Sugisaki, K. Tadokoro, and T. Nagasawa (2012c): Trophic

- link between *Neocalanus* copepods and pink salmon in the western North pacific based on long-term nitrogen stable isotope analysis. *NPAFC Technical Rep.*, 8, 19–20.
- Chiba, S., K. Tadokoro, H. Sugisaki, and T. Saino (2006): Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Glob. Change Biol.*, 12, 907-920. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01136.x.
- Chikaraishi, T., N. O. Ogawa, Y. Kashiyama, Y. Takano, H. Suga, A. Tomitani, H. Miyashita, H. Kitazato and N. Ohkouchi (2009): Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnol. Ocenogr. Methods*, 7, 740—750
- 力石嘉人・小川奈々子・高野淑識・土屋正史・大河内直彦 (2010): アミノ 酸の窒素同位体比を用いた水棲生物の栄養段階の解析, 地球化学, 44, 233-241.
- DeNiro, M. J., and S. Epstein (1978): Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta, 42, 495— 506.
- Di Lorenzo, E., V. Combes, J. E. Keister, P. T. Strub, A. C. Thomas, P. J. S. Franks, M. D. Ohman, J. C. Furtado, A. Bracco, S. J. Bograd, W. T. Peterson, F. B. Schwing, S. Chiba, B. Taguchi, S. Hormazabal, and C. Parada (2013): Synthesis of Pacific Ocean climate and ecosystem dynamics. *Oceanography*, 26 (4), 68–81, doi:10.5670/oceanog.2013.76.
- Duce, R. A., J. LaRoche, K. Altieri, K. R. Arrigo, A. R. Baker, D. G. Capone, S. Cornell, F. Dentener, J. Galloway, R. S. Ganeshram, R. J. Geider, T. Jickells, M. M. Kuypers, R. Langlois, P. S. Liss, S. M. Liu, J. J. Middelburg, C. M. Moore, S. Nickovic, A. Oschlies, T. Pedersen, J. Prospero, R. Schlitzer, S. Seitzinger, L. L. Sorensen, M. Uematsu, O. Ulloa, M. Voss, B. Ward, and L. Zamora (2008): Impacts of atmospheric anthropogenic nitrogen on the open ocean. Science, 320, doi:10.1126/science.1150369
- Follows, M. J., S. Dutkiewicz, S. Grant, and S. W. Chisholm (2007): Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. Science, 315, doi:10.1126/science.1138544.
- Fry, B. (1988) Food web structure on Geoges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1182–1190.
- Fry, B., and E. B. Sherr (1984): ¹³C measurements as indicators of carbon flow in marine and fresh water ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27, 13–47.
- Gaston, K. J. (2000): Global pattern in biodiversity. *Nature*, 405, 220—227. doi:10.1038/35012228.
- Graham, B. S., P. L. Koch, S. D. Newsome, K. W. MeMahon, and D. Auriols (2010): Using Isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. West, J.B. (eds.), Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth Through Isotope Mapping, doi. 10.1007/978-90-481-3354-3_14, Springer Science + Business Media B.V. 2010, pp.299—318.
- Harada, Y., H. Kamahori, C. Kobayashi, and H. Endo (2016): The JRA-55 Reanalysis: Representation of Atmospheric Circulation and Climate Variability. J. Meteor. Soc. Jpn., Ser. II, 94, 269—302.
- Hare, S. R., and N. J. Mantua (2000): Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog. Oceanogr.*, 47, 103–145.
- Hasumi, H. (2000): CCSR Ocean Component Model (COCO). CCSR Rep., 13, 68pp.
- Hasumi, H. (2002): Sensitivity of the global thermohaline circulation to in-

- terbasin freshwater transport by the atmosphere and the Bering Strait throughflow. *J. Clim.*, **15**: 2516–2526.
- Ito, S., K. A. Rose, B. A. Megrey, J. Schweigert, D. Hay, F. W. Werner, and M. N. Aita (2015): Geographic variation in Pacific herring growth in response to regime shifts in the North Pacific Ocean. *Prog. Ocean-ogr.*, 138, 331-347. doi: 10.1016/j.pocean.2015.05.022.
- 帰山雅秀 (2003): レジーム・シフトはサケ属魚類のバイオマス動態と生活 史に影響を及ぼすか?, 月刊海洋, **35** (2), 127-132.
- Kaeriyama, M., M. Nakamura, R. Edpalina, J. R. Bower, H. Yamaguchi, R. V. Walker, and K. W. Myers (2004): Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fish. Oceanogr.*, 13 (3), 197–207.
- Kalnay, E., M. Kanamitsu, et al. (1996): The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 77, 437-471. doi:10.1175/1520-0477 (1996) 077<0437:TNYRP>20.CO;2
- Kawasaki, T. (1983): Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology., p. 1065-1080. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.), Reports of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources. FAO Fish. Rep. 291 (2, 3): 1224 p.
- Keller, D. P., A. Oschilies, and M. Eby (2012): A new marine ecosystem model for the University of Victria Earth System Climate Model. Geoscientific Model Development, 5, 1195—1220. doi:10.5194/gmd-5-1195-2012.
- Kishi, M. J., M. Kashiwai, D. M. Ware, B. A. Megrey, D. L. Eslinger, F. E. Werner, F. E., M. Noguchi-Aita, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. -C. Kim, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko, and V. I. Zvalinsky (2007): NEMURO a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Model.*, 202, 12 –25. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.08.021.
- Kishi, M. J., H. Motono, M. Kashiwai, and A. Tsuda (2001): An ecological-physical coupled model with ontogenetic vertical migration of zoo-plankton in the Northwestern Pacific. J. Oceanogr. 57, 499-507.
- Kobayashi, S., Y. Ota, et al. (2015): The JRA-55 Reanalysis: General Specifications and Basic Characteristics. J. Meteor. Soc. Jpn., Ser. II, 93, 5—48.
- Le Qu'er'e, C., S. P. Harrison, I. C. Prentice, E. T. Buitenhuis, O. Aumont, et al. (2005): Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Global Change Biol.*, 11, 2016—2040.
- Miller, A. J., M. A. Alexander, G. J. Boer, F. Chai, K. Denman, D. J. Erickson, R. Frouin, A. J. Gabric, E. A. Laws, M. R. Lewis, Z. Liu, R. Murtugudde, S. Nakamoto, D. J. Neilson, J. R. Norris, J. C. Ohlmann, R. Perry, N. Schnerider, K. Shell, and A. Timmermann (2003): Potential feedbacks between Pacific Ocean ecosystem and interdecadal climate variations. *Bull.Am. Meteor. Soc.* 84, 617–633.
- Minagawa, M., and E. Wada (1984): Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: further evidence and the relation between ¹⁵N and animal age. *Geochim Cosmochim Acta*, 48, 1135—1140.
- Misumi, K., K. Lindsay, J. K. Moore, S. C. Doney, D. Tsumune, and Y. Yoshida (2013): Humic substances may control dissolved iron distri-

- bution in the global ocean: Implications from numerical simulations, *Glob. Biogeochem. Cy.*, **27**, 450–462, doi:10.1002/gbc.20039.
- Misumi, K., D. Tsumune, Y. Yoshida, K. Uchimoto, T. Nakamura, J. Nishioka, H. Mitsudera, F. O. Bryan, K. Lindsay, J. K. Moore, and S. C. Doney (2011): Mechanisms controlling dissolved iron distribution in the north Pacific: A model study, J. Geophys. Res.-Biogeo., 116, G03005, doi:10.1029/2010JG001541.
- Moore, J. K., and O. Braucher (2008): Sedimentary and mineral dust sources of dissolved iron to the world ocean. *Biogeosci.*, 5, 631–656.
- Moore, J. K., K. Lindsay, S. C. Doney, M. C. Long, and K. Misumi (2013): Marine ecosystem dynamics and biogeochemical cycling in the Community Earth System Model (CESM1-BGC), J. Climate, 26, 9291—9312, doi:10.1175/JCLI-D-12-00566.1.
- 中野渡拓也・三寺史夫・中村知裕 (2016): オホーツク海と北太平洋中層 水の数年スケール変動とそのメカニズム. 低温科学, 74, 127-141, doi:10.14941/lowtemsci.74.127.
- 小達和子 (1994): 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究. 東北水研研報, **56**, 115-173.
- Ono, T., T. Midorikawa, Y. W. Watanabe, K. Tadokoro, and T. Saino (2001): Temporal increases of phosphate and apparent oxygen utilization in the subsurface waters of western subarctic Pacific from 1968 to 1998. Geophys. Res. Lett., 28, 3285—3288.
- Ono, T., A. Shiomoto, and T. Saino (2008): Recent decrease of summer nutrients concentrations and future possible shrinkage of the subarctic North Pacific high-nutrient low-chlorophyll region. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 22, GB3027, doi:10.1029/2007GB003092.
- Osafune, S., and I. Yasuda (2006): Bidecadal variability in the intermediate waters of the northwestern subarctic Pacific and the Okhotsk Sea in relation to 18.6-year period nodal tidal cycle. *J. Geophys. Res.*, 111, C05007, doi:10.1029/2005JC003277.
- Parekh, P., M. J. Follows, and A. Boyle (2005): Decoupling of iron and phosphate in the glocal ocean, *Glob. Biogeochem. Cyc.*, 19, doi:10.1029/ 2004GB002280.
- Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schaefer, and I. R. Kaplan (1983): Animal ¹³C/¹²C correlates with trophic levels in pelagic food webs. *Ecology*, 64, 1314—1318.
- Roemmich, D., and J. McGowan (1995): Clomatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. Science, 267, 1324— 1326.
- 齋藤宏明(2007):北太平洋の栄養塩変動と生態系レジーム・シフト. p.79 -89, レジーム・シフト─気候変動と生物資源管理─, II海洋生態系, 川崎健・花輪公雄・谷口旭・二平章 編,成山堂書店,東京.
- 佐々木克徳 (2016): 西岸境界流およびその続流の変動に関する理論的・ 解析的研究,海の研究, 25,1-16.
- Shigemitsu, M., T. Okunishi, J. Nishioka, H. Sumata, T. Hashioka, M. N. Aita, S. L. Smith, N. Yoshie, N. Okada, and Y. Yamanaka (2012): Development of a one-dimensional ecosystem model including iron cycle applied to the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Geophysical Res.* (Oceans), 117, doi: 10.1029/2011JC007689.
- Shiomoto, A, Tadokoro, K., Nagasawa, K., and Ishida, Y. (1997): Trophic relations in the subarctic North Pacific ecosystem: possible feeding effect from pink salmon. *Mar. Ecol. Prog. Series* 150: 75-85.
- Siswanto, E., M. C. Honda, K. Matsumoto, Y. Sasai, T. Fujiki, K. Sasaoka, and T. Saino (2016): Sixteen-year phytoplankton biomass trends in the northwestern Pacific Ocean observed by the SeaWiFS and MODIS

- ocean color sensors. J. Oceanogr., doi:10.1007/s10872-016-0357-1.
- Stuart-Smith, R. D., A. E. Bates, J. S. Lefcheck, J. E. Duffy, S. C. Baker, R. J. Thomson, J. F. Stuart-Smith, N. A. Hill, S. J. Kininmonth, L. Airoldi, M. A. Becerro, S. J. Campbell, T. P. Dawson, S. A. Navarrete, G. A. Soler, E. M. A. Strain, T. J. Willis, and G. J. Edgar (2013): Integrating abundance and functiona traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501, 539–42. doi:10.103/nature12529.
- Sugimoto, T., and K. Tadokoro (1997): Interannual-interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea. Fish. Oceanogr., 6, 74—93.
- Sugimoto, T., and K. Tadokoro (1998): Interdecadal variation of plankton biomass and physical environment in the subtropical and subarctic North Pacific. In: G. Holloway, P. Muller amd D. Henderson (Editors), Biotic impacts of extratropical climate variability in the Pacific, *SOEST Special Publication*, Honolulu, pp. 51–60.
- 杉崎宏哉 (2007): 水産研究所動物プランクトン長期変動データから読み とるレジーム・シフト, pp.91-99, レジーム・シフトー気候変動と 生物資源管理-, Ⅱ海洋生態系,川崎健・花輪公雄・谷口旭・二平章 編,成山堂書店,東京.
- 田所和明 (2004): レジームシフトと親潮域の海洋生態系変動, pp.208-216, 海流と生物資源, 杉本隆成 編, 成山堂書店, 東京.
- Tadokoro, K., H. Kuroda, and T. Ono (2014): Decadal scale variation in phosphate concentration in the Oyashio and Kuroshio-Oyashio transition waters, western North Pacific from 1955 to 2010. PICES 2014 Annual Meeting. S7 FIS/TCODE/FUTURE Topic Session, Recent assessmnts of climate change impacts on marine ecosystems, Yeosu, Korea.
- Tadokoro, K, T. Ono, I. Yasuda, S. Osafune, A. Shiomoto, and H. Sugisaki (2009): Possible mechanism of decadal-scale variation in PO4 concentration in the western North Pacific. *Geophys. Res. Let.*, 36, L08606, doi:10.1029/2009GL037327.
- 瀧憲司・壺純子・中川至純・遠藤宜成 (2002): 道東および常磐沿岸域におけるツノナシオキアミ Euphausia pacifica の胃内容物の特徴、水産海洋研究、66 (3)、155-163.
- Tally, L. D. (1991): An Okhotsk Sea water anomaly: implication for ventilation in the North Pacific. *Deep-Sea Res.*, **38**. S171—190.
- Tally, L. D. (1993): Distribution and formation of North Pacific Intermediate Water. J. Phys. Oceanogr., 23, 517-537.
- Tatebe, H., and I. Yasuda (2005): Interdecadal variations of the coastal Oyashio from the 1970s to the early 1990s. Geophys. Res. Let., 32, doi:10.1029/2005gl022605.
- Tilman, D. (2001): Finctional diversity. S.A. Levin (Ed.), Encyclopedia of Biodiversity, vol. 3, Academic Press, New York, pp. 109–120.
- 友定彰・小達和子 (1995): 動物プランクトンバイオマスと環境の長期変動, 海と空, **71** (1), 1-7.
- Ueno, H., M. Kaeriyama, M. Otani, M. Oe, Y. Qin, M. N. Aita, S. Yoon, and M. J. Kishi (2016): Temporal and spatial variation in a growth condition of Pacific salmon, *N Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 6, 181–187. doi: 10.23849/npafcb6/181.187
- Uppala, S. M., P. W. Kallberg, et al. (2005): The ERA-40 re-analysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 131, 2961—3012.
- Venrick, E. L., D. R. McGowan, D. R. Cayan, and T. L. Hayward (1987): Climate and chlorophyll a: long-term trends in the central North Pacific Ocean. Science, 238, 70—72.

- Watanabe, Y. W., M. Shigemitsu, and K. Tadokoro (2008): Evidence of a change in oceanic fixed nitrogen with decadal climate change in the North Pacific subpolar region, *Geophys. Res. Lett.*, 35, L01602, doi:10.1029/2007GL032188.
- 綿貫豊 (2010): 気候変化がもたらすフェノロジーのミスマッチ: 海鳥の長期モニタリングが示すこと. 日本生態学会誌, 60, 1-11.
- Whitney, F. A., S. Bograd, and T. Ono (2013): Nutrient enrichment of the subarctic Pacific Ocean pycnocline. *Geophys. Res. Lett.*, 40, 1–6, doi:10.1002/grl.50439.
- Yasuda, I. (1997): The origin of the North Pacific Intermediate Water, J. Geophys. Res., 102, 893—909.
- Yasuda, I. (2003): Hydrographic Structure and Variability in the Kuroshio-Oyashio Transition Area. J. Oceanogr., 59, 389—402.
- Yasuda, I. (2004): North Pacific Intermediate Water: Progress in SAGE (SubArctic Gyre Experiment) and Related Projects. J. Oceanogr., 60, 385—395. doi:10.1023/B;JOCE.0000038344.25081.42.
- Yasunaka, S., T. Ono, F. A. Whitney, C. Wada, A. Murata, S. -I. Nakaoka, and S. Hosoda (2016): Long-term variability of surface nutrient concentrations in the North Pacific. *Geophys. Res. Let.*, doi:10.1002/2016GL068097.

Response of lower trophic level ecosystems to decadal scale variation of climate system in the North Pacific Ocean

Maki Noguchi-Aita^{1*}, Sanae Chiba¹ and Kazuaki Tadokoro²

Abstract

The changes related to interdecadal climate variations, such as the Pacific Decadal Oscillation and the 18.6-y tidal cycle, have been discussed in many marine ecosystem studies. The climate regime shift of 1976/77 played an important role in both lower and higher trophic ecosystem change, especially in the North Pacific. By analyzing data from observation of nutrient concentrations, decreasing and increasing trends of nutrients in the surface and subsurface layers, have been reported in many studies. Changes have also been observed in the biomass of phytoplankton and zooplankton. However, quantitative understanding of ecosystems remains a major research challenge because of the complex biodiversity and food web structure. This review focuses on primary producers and zooplankton as key links to higher trophic levels, with the aim of elucidating the mechanism that sustains marine ecosystems.

Key words: Climate change, Pacific Decadal Oscillation, lower trophic marine ecosystem, ecosystem model, food chain

(Corresponding author's e-mail address: macky@jamstec.go.jp)
(Received 10 November 2016; accepted 28 April 2017)
(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2018)

¹ Research and Development Center for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, 3173-25, Showa-machi, Kanazawa-ku, Yokohama, Japan, 236-0001

² Tohoku National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 3-27-5, Shinhama-cho, Shiogama-city, Miyagi, Japan, 985-0001

^{*} Corresponding author: Maki Noguchi-Aita TEL: +81457785576 FAX: +81457785706 e-mail: macky@jamstec.go.jp