

— 総 説 —

気候変動が水産資源の変動に与える影響を 理解する上での問題点と今後の展望*

伊藤 進一^{1**}・船本 鉄一郎²・志田 修³・上村 泰洋⁴・高橋 素光⁵・白井 厚太郎¹・
樋口 富彦¹・小松 幸生¹・横井 孝暁¹・坂本 達也¹・郭 晨穎¹・石村 豊穂⁶

要 旨

気候変動が水産資源の変動に与える影響を理解するために、これまで様々な研究が行われてきた。しかし、水産資源生物の生残にとって最も重要と考えられる仔稚魚期に、水産資源生物が実際に経験した環境を観測できないことが、1つの問題となってきた。本稿では、これまで行われてきた研究の概要をまとめるとともに、気候変動に対する水産資源の応答を調べる方法として、仔稚魚の耳石日周輪幅による成長履歴の推定、耳石酸素安定同位体比分析および魚類成長一回遊モデルの融合による経験環境と回遊経路の推定を組み合わせた新たな解析方法を提案する。

キーワード：耳石酸素安定同位体，水産資源変動，魚類成長一回遊モデル，経験環境推定

1. はじめに

地球表面積の約7割を覆っている海洋が果たす生態系サービスの一つに食料供給がある。国際連合食糧農業機関 (Food and Agriculture Organization: FAO) の報告書によると、年間1人当たり約19.2 kgの水産物を摂取しており、このうちの約66%が海洋から供給されている (FAO, 2014)。海洋における水産物の生産のうち、約76%が漁獲漁業による生産 (残りは海面養殖) であり、海洋生態系が人類に与える生態系サービスは非常に大きい (FAO, 2014)。このようななか、北西太平洋は、FAOの海域区分では世界の海洋の6%の面積にしか満たないが、全世界の海面漁獲の約27%に当たる海面漁獲があり (FAO, 2014)、生産性が世界で最も高い海域となっている (Fig. 1)。

しかし、北西太平洋の多獲性魚類である小型浮魚類

* 2016年11月10日受領; 2017年5月13日受理

著作権: 日本海洋学会, 2018

1 東京大学 大気海洋研究所

〒277-8564 千葉県柏市柏の葉5-1-5

2 国立研究開発法人水産研究・教育機構 北海道区水産研究所

〒085-0802 北海道釧路市桂恋116

3 地方独立行政法人北海道立総合研究機構 中央水産試験場

〒046-8555 北海道余市郡余市町浜中町238

4 国立研究開発法人水産研究・教育機構 中央水産研究所

〒236-8648 神奈川県横浜市長谷区福浦2-12-4

5 国立研究開発法人水産研究・教育機構 西海区水産研究所

〒851-2213 長崎県長崎市多良町1551-8

6 独立行政法人国立高等専門学校機構 茨城工業高等専門学校

〒312-8508 茨城県ひたちなか市中根866

** 連絡著者: 伊藤 進一

TEL: 04-7136-6240 FAX: 04-7136-6247

e-mail: goito@aori.u-tokyo.ac.jp

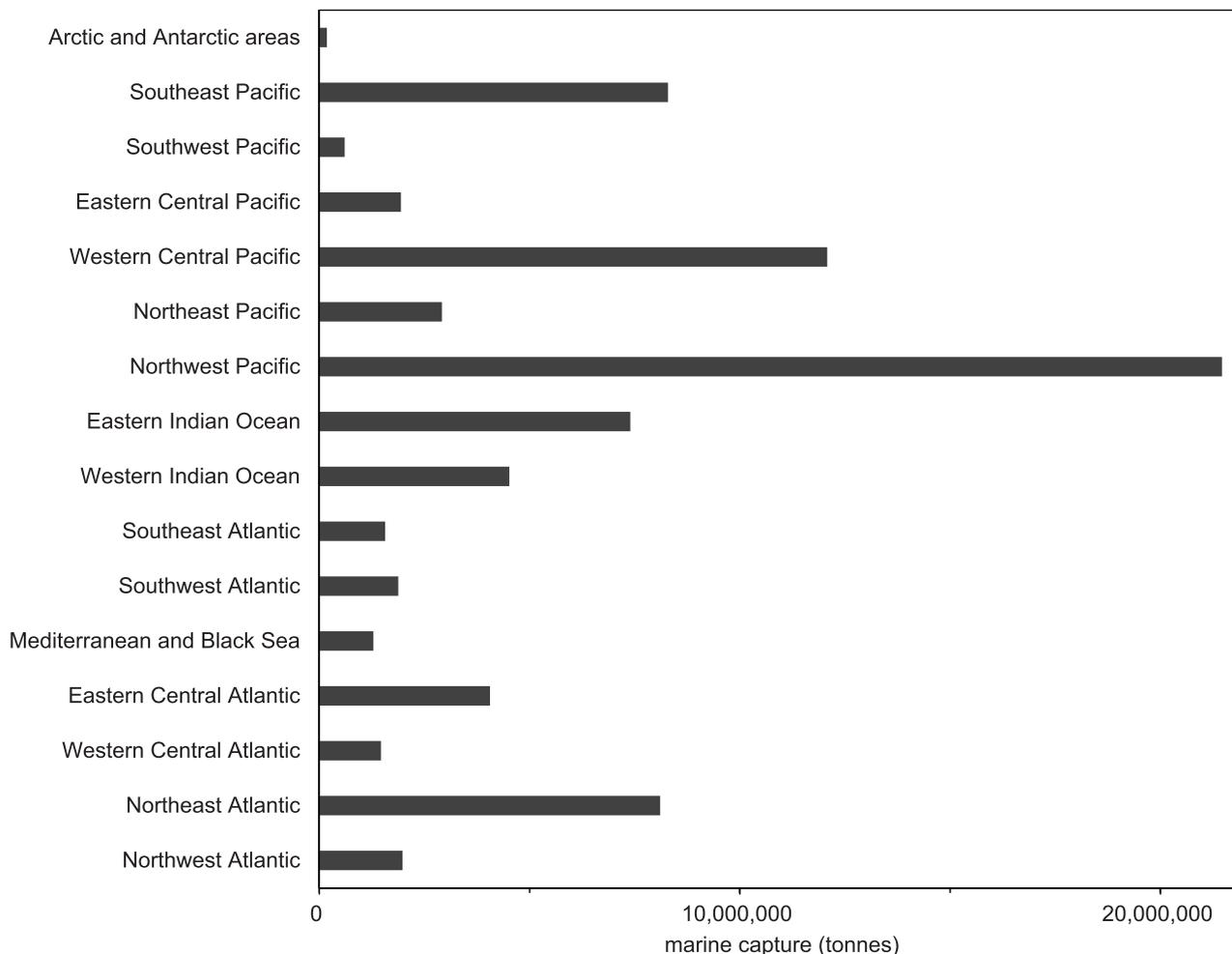


Fig. 1. Marine capture in major fishing areas. Data source: FAO (2014).

は、太平洋十年規模変動 (Pacific Decadal Oscillation: PDO) や PDO index の符号変換を伴う大気-海洋-生態系の基本構造の転換であるレジーム・シフト (Kawasaki, 1983) と対応した魚種交替 (例えば, Takasuka *et al.*, 2008, Fig. 2) を示し、各魚種でみると 35~50 年程度の周期で漁獲が変化する。PDO に対応して、北太平洋の西部および中央部と東部で海表面水温偏差が逆符号を示しながら 10 年規模で符号を変化させることが知られている (Mantua *et al.*, 1997)。また、PDO やレジーム・シフトに対応して動物プランクトンの現存量も大きく変動する。例えば 1970 年代中盤のレジーム・シフトを境に、動物プランクトン現存量が、春季の黒潮域 (Chiba *et al.*, 2008)

やアラスカ湾で増加した (Brodeur and Ware, 1992) のに対し、冬季の親潮域 (Chiba *et al.*, 2008) やカリフォルニア海流域では減少した (Roemmich and McGowan, 1995) ことが知られている。これらの影響を受け、魚種交替などが起きていると考えられている。一方、底魚類の変動としては、スケトウダラの産卵場への来遊時期の変動が約 20 年で変動しており (Shida *et al.*, 2014)、PDO もしくは千島列島沿いに顕著に現れる潮汐 18.6 年振動 (Osafune and Yasuda, 2006) などの環境影響に回答して変動している可能性がある。ここでは北太平洋の例を示したが、北大西洋振動 (North Atlantic Oscillation: NAO)、大西洋数十年規模変動 (Atlantic Multi-

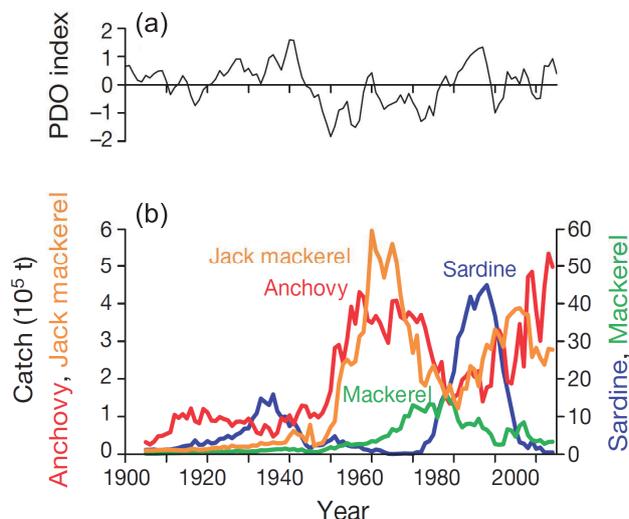


Fig. 2. (a) Pacific Decadal Oscillation (PDO) index and (b) fish catch fluctuation from the beginning of the 20th century to the beginning of the 21st century. From Takasuka *et al.* (2008).

decadal Oscillation : AMO), 北極振動 (Arctic Oscillation : AO), 南極振動 (Antarctic Oscillation : AAO) やそれらに付随するレジーム・シフトに対応した10年から数10年スケールの魚種交替は世界の様々な海域で起きている。地球温暖化をはじめとする気候変化や気候変動が進行する中で、これらの水産資源の地球環境への応答は、地球規模の食糧問題につながる。このため、潮汐18.6年振動や地球規模の気候変動に伴う環境変動に対し、どのようなメカニズムを通して、水産資源が応答してきたかを明らかにすることが重要である。

本総説では、気候変動が水産資源の変動に与える影響を理解するために、これまでに行われてきた様々な研究を第2節で紹介し、問題点を整理する。第3節で、その問題点を克服する研究方法を提案し、第4節でマサバ太平洋系群を例にその有効性と期待について記述し、第5節で今後の研究の方向性について考察する。

2. これまでの研究

水産資源変動の基本的な考え方として、“Growth-mortality” hypothesis (Anderson, 1988) がある。これは、生

残率 (1 から死亡率を差し引いたもの) は成長率の関数になっているという仮説であり、大別すると以下の3つの考えに要約される。1) “Bigger is better” (Miller *et al.*, 1988) : 体長が大きいことにより捕食者となる魚種が減少し、有利となる。2) “Stage duration” (Chambers and Leggett, 1987; Houde, 1987) : 仔魚期の脆弱な時期を早く切り抜けることにより生残率が向上する。3) “Growth-selective predation” (Takasuka *et al.*, 2003) : 健康状態の悪い個体から優先的に捕食されるため、状態がよく高い成長率を示している個体の方が有利となる。上記の3つの考えは似ているようにみえるが、生残率が本来、体長、仔魚期間、成長率 (仔魚の健康状態) のうちのどれによって決定されているかという点で異なっている。しかし、結果的に出てくる生残率は、3つのどの場合においても、見かけ上は成長率の関数になっている。つまり、仔稚魚期の成長が鍵となることにはかわりはない。

気候変動と水産資源変動の関係を調べる場合によくとられてきた方法として、生残率と環境要素との相関やラグ相関を計算する相関解析がある。環境要素との相関係数の地理的な分布も把握できるため、この方法は大規模な気候変動との対応を調べる上で有効な手段である。例えば、北西太平洋で最も資源変動の振幅が大きいマイワシについて、黒潮統流南方海域の海表面水温と生残率が負相関 (Fig. 3), すなわち黒潮統流南方海域の海表面水温が低いときに、生残率が向上することが示されている (Noto and Yasuda, 1999)。しかし、マイワシ仔魚が分布するのは、主に黒潮統流以北の海域であり、相関解析は必ずしも直接的な関係を示すものではないという欠点もある。後に、Nishikawa and Yasuda (2008), Nishikawa *et al.* (2011), Nishikawa *et al.* (2013) は、黒潮統流南方海域の海表面水温が高いときには、産卵場から黒潮統流に至る黒潮の流量が増大し、水平熱輸送量が増大することで冬季混合層を浅化させ栄養塩の表層への取り込みが減少する結果、仔稚魚の輸送経路上での春季植物プランクトンのブルームを弱体化させ、餌供給の低下を通じてマイワシの低生残につながることを示唆している。

より直接的に、環境と仔魚の成長速度を比較する方法としては、耳石の日周輪の間隔から仔魚の成長速度を推定して利用する方法がある。耳石とは、硬骨魚類の内耳にある炭酸カルシウムの結晶からなる組織で、一度結晶

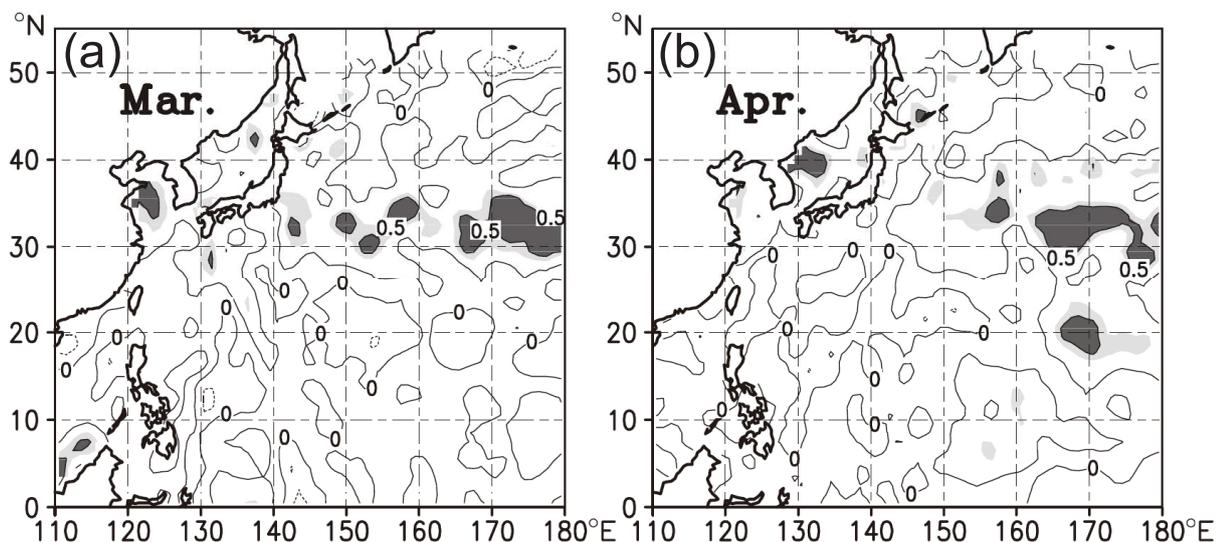


Fig. 3. Correlation maps between survival rate of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) and sea surface temperature in (a) March and (b) April. From Noto and Yasuda (1999).

化すると代謝されないため、個体を経験した環境履歴が経時的に保存されているという特徴を持つ。多くの魚類では、耳石に日周輪を形成することが飼育実験によって確かめられている。したがって、耳石日周輪をすべて読むことができれば、採取日から逆算することで、孵化日を推定することができる。また、耳石日周輪の間隔の積算値（耳石半径に相当）と尾叉長（または標準体長）との関係から、耳石日周輪間隔が成長を反映する指標であることが、多くの魚種で確かめられている。

北西太平洋のマイワシとカタクチイワシを対象とした研究では、採取した仔魚の縁辺部の耳石日周輪の間隔（採取直前の成長に相当）を採取した地点での海表面水温と比較した例がある（Fig. 4; Takasuka *et al.*, 2007）。この結果によると、カタクチイワシは22.0°Cで成長が最大となるのに対し、マイワシはより低温の16.2°Cで成長が最大になる。このことは、水温が、直接、仔魚の成長を制御し、魚種交替を引き起こしている可能性を示している。

また、Takahashi *et al.* (2009) は、水温だけでなく、餌料環境とマイワシ・カタクチイワシの後期仔魚・前期稚魚の成長との関係を調べ、両種の成長率は好適水温範囲において餌料密度の関数で表されるが、マイワシの方

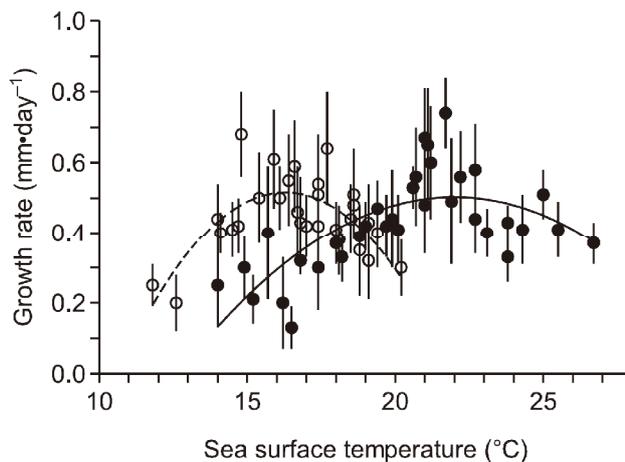


Fig. 4. Growth rates of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*, open circles) and Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*, closed circles) as a function of sea surface temperature. From Takasuka *et al.* (2007).

がカタクチイワシよりも多くの餌が必要で餌との関係性が高かったことを報告している（Fig. 5）。このように、耳石から推定した過去の成長率を用いることで、環境因子との関係を調べることができる。

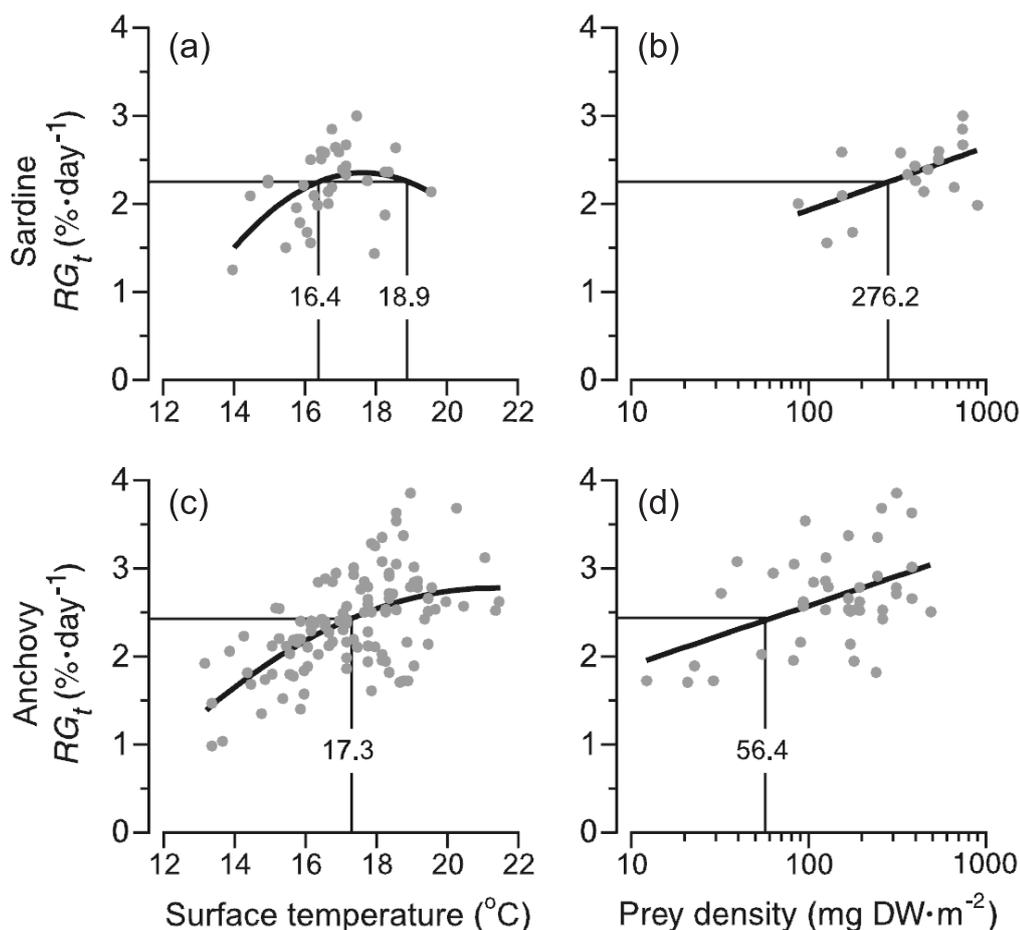


Fig. 5. Growth rate of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) as a function of (a) sea surface temperature and (b) prey density. (c) and (d) are respectively same as (a) and (b) except for Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*). From Takahashi *et al.* (2009).

しかし、耳石の日周輪の間隔から、孵化日まで遡った成長履歴が推定可能であるにもかかわらず、対応して議論できる環境因子は採取時のものに限定されてしまう。孵化日から採取日までの仔稚魚の経験環境は不明であり、仔稚魚がどのような海域を輸送されてきたかもわからないため、環境データセットから経験環境を正確に推定することもできない。つまり、これまででは、仔稚魚が経験している実際の環境の履歴が不明なまま、水産資源変動を議論せざるを得なかったのである。このように水産資源変動の鍵となる仔稚魚期の経験環境を得ることができないことが、これまで、気候変動が水産資源の変動に与える影響を理解する上で1つの問題となっていた。

3. 水産資源変動研究の突破口

魚類が仔稚魚期に経験した環境履歴が不明であったため、水産資源変動の鍵となる仔稚魚期の成長率に環境がどのような影響を与えているのかを調べることは限定的になっていた（採取直前の成長と採取時の環境のみが可能であった）。気候変動と水産資源変動の関係を調べる上で、仔稚魚期の環境履歴がわかれば、耳石から推定した孵化日からの成長率と直接比較ができ、どの時期の環境が水産資源変動にとって重要なのか解析が可能となる。

仔稚魚期の経験環境の推定を行う方法として、近年新たな技術が導入されている。1つは超高解像度海洋大循環モデルの導入である。数値モデルを用いた卵稚仔の輸送経路の推定に関する研究は、数10年にわたる歴史を持つが、近年の急速な計算機速度の向上によって、超高解像度の計算が可能となっている。2002年に始動した地球シミュレータによって超高解像度海洋大循環モデルとしてOGCM for the Earth Simulator (OFES)による過去再現実験が可能となった (Sasaki *et al.*, 2008)。Itoh *et al.* (2009) は、この過去再現実験から得られた流速場・水温場を用いて、マイワシおよびカタクチイワシの経験環境の再現を試みている。OFESは黒潮流路が離岸傾向を示す問題点を含むが、流軸に相対的な位置を観測とモデルで一致するように卵を配置することで、産卵場の分布水温の長期的な変動傾向の再現に成功している (Fig. 6)。近年では、衛星、船舶、アルゴフロートなどによる様々な観測値を海洋大循環モデルに同化することによ

て、より現実的な流速場と水温場を得ることができる。これらデータ同化モデルの出力を用いた卵稚仔の経験環境の再現も試みられており、急速な発展を遂げている。

しかしながら、超高解像度海洋大循環モデルやデータ同化モデルの出力を用いた計算を行っても、輸送経路の計算結果と、その輸送経路によって決まる経験環境を検証するためのデータが存在しない、という大きな問題が残されている。魚類の回遊経路を調べる手法としては、標識放流-再捕が古くから行われてきた。近年では、アーカイバルタグやポップアップタグなどの登場により、標識に光・水温・圧力などのセンサーを搭載することが可能となり、日出・日没の時刻から経度を、日長および水温から緯度を推定することができるようになってきた。例えば、Kitagawa *et al.* (2009) は、日本から北米までのクロマグロの回遊経路を推定している (Fig. 7)。アーカイバルタグ等の小型化によって多くの魚種への装着が可能となってきているが、小型魚や仔稚魚への実装は未だ

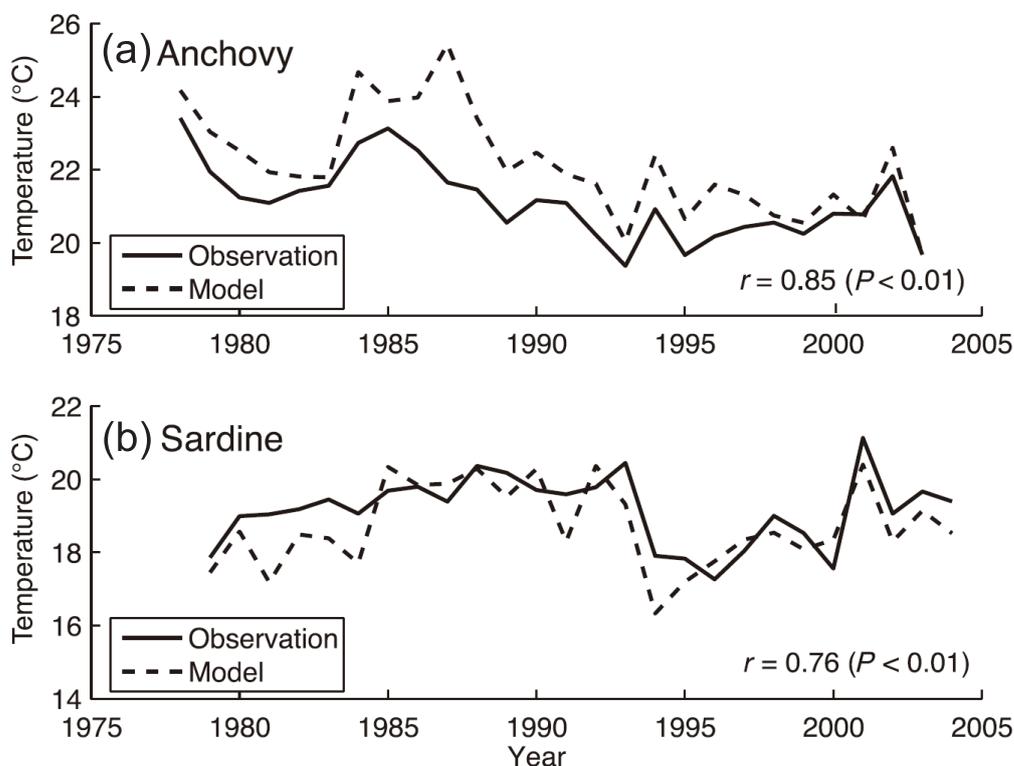


Fig. 6. Interannual variations in weighted mean surface temperatures, observed and under initial model conditions, for (a) anchovy and (b) sardine. From Itoh *et al.* (2009).

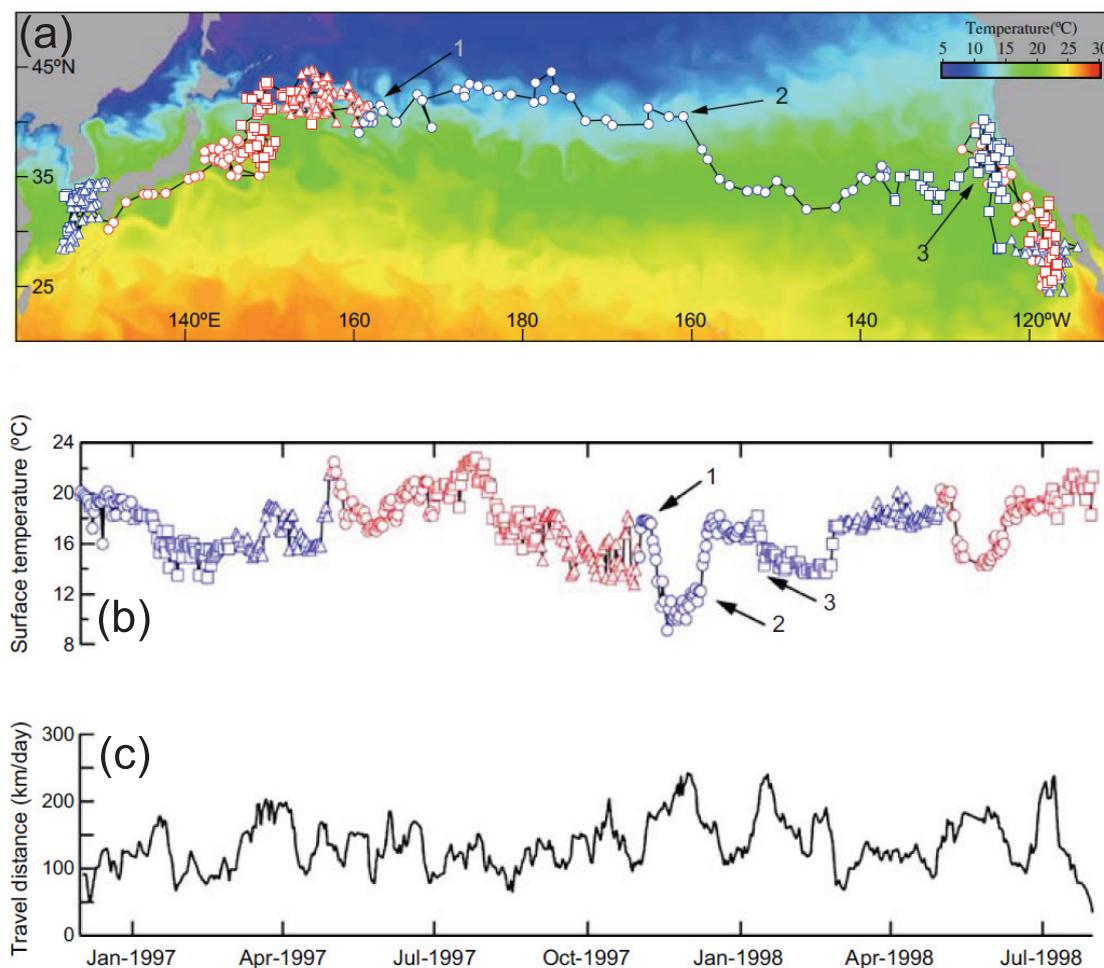


Fig. 7. (a) Estimated migration routes, (b) ambient surface temperature, and (c) daily travel distance of an archival-tagged bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). From Kitagawa *et al.* (2009).

困難である。したがって、アーカイバルタグを用いて、水産資源変動にとって重要な仔稚魚期の経験環境を計測するのは、現状では不可能である。

もう1つの新しい技術は、耳石の高精度化学・同位体分析である。前述した通り、耳石は代謝されないため、環境情報を経時的に保持している。したがって耳石の組織を超高解像度で分析できれば、仔稚魚期の経験環境を推定することが可能となる。そこで注目されるのが耳石の酸素安定同位体比である。耳石の酸素安定同位体比を用いた経験環境の推定そのものは Devereux (1967) をはじめ長い歴史を持つ。近年の分析技術の向上によって、少量の試料を用いた分析が可能となり、耳石に記録され

た情報を高時間解像度で解読することが可能となってきた。無機アラゴナイト形成時の酸素安定同位体比は、現場海水の酸素安定同位体比と水温に依存する (Kim *et al.*, 2007)。多くの魚種において、耳石の酸素安定同位体比も、無機アラゴナイトの形成時にみられる水の酸素安定同位体比-水温関係性と相似した依存性を示す。つまり耳石のアラゴナイトは、同位体平衡下で形成されると考えられる (Kitagawa *et al.*, 2013; Fig. 8)。したがって、現場海水の酸素安定同位体比の情報を耳石酸素安定同位体比から差し引くことで経験水温履歴を推定することができる。なお、耳石の化学・同位体比分析による魚類回遊生態の推定手法については Amano *et al.* (2015),

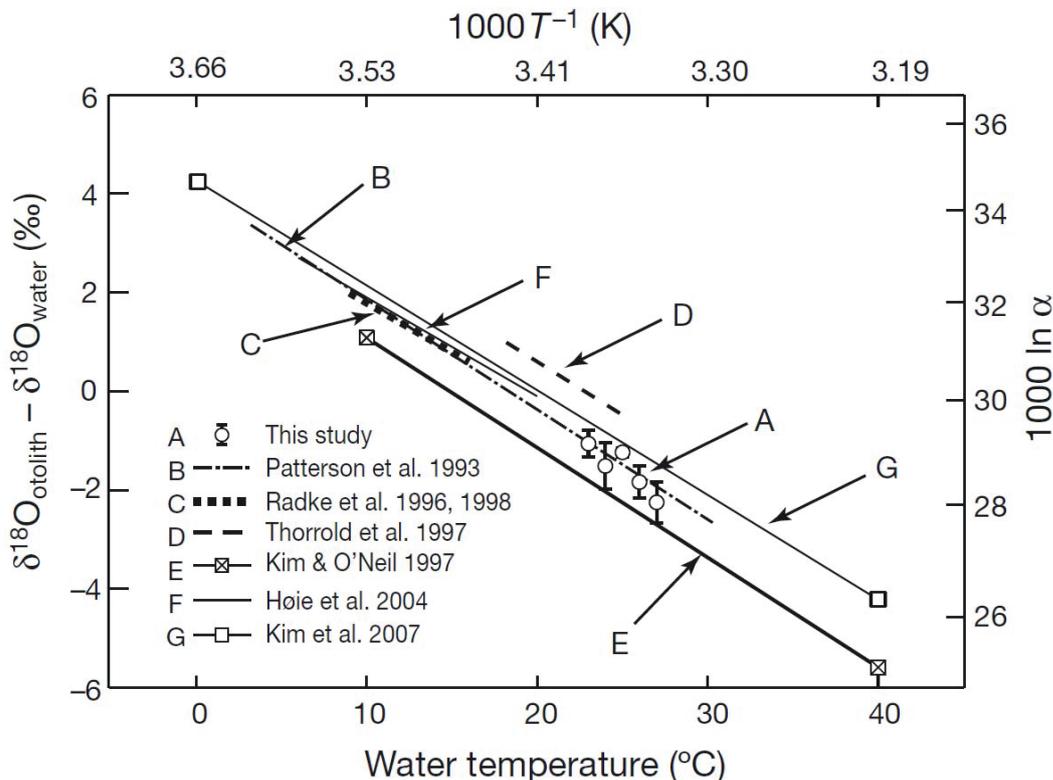


Fig. 8. Stable isotope fractionation relationships for inorganic aragonite (E, G) and fish species (others). From Kitagawa *et al.* (2013).

横内ら (2017) およびその引用文献に詳しいので参考にされたい。

仔稚魚の経験水温履歴を耳石酸素安定同位体比から推定するためには、1) 耳石日周輪と平行に試料の削り出しができる、2) 削り出した微量の試料で高精度の酸素安定同位体比分析ができる、という2つの条件を満たさなければならない。1) については、高精度マイクロミルが開発され、カメラ画像から得た耳石日周輪の座標に沿って数 $10\ \mu\text{m}$ 単位で耳石を切削することが可能となっている。2) については、安定同位体比質量分析計の精度向上や分析技術の革新によって、数 $10\ \mu\text{g}$ 程度でのルーティン分析が可能となっている。さらに高度に最適化した手法を用いることで、 $0.2\ \mu\text{g}$ での分析も可能となってきた (Ishimura *et al.*, 2008)。これらの技術革新によって、これまでにない時間解像度で耳石から経験環境の推定が可能となってきており、実際にマイワシの耳石酸素安定同位体を用いた経験環境推定の試みもおこなわれている

(Sakamoto, 2016)。

ただし、この方法を使用する場合には、以下に述べる注意が必要である。まず、体温が海水より高い大型魚では、体温の影響を受けるため、耳石酸素安定同位体を経験水温の推定には使用できないという制約がある。逆に、小型浮魚類や仔稚魚では、体温と水温はほぼ同じと仮定することができるため、現場海水の酸素安定同位体比がわかれば、経験水温の推定が可能である。現場海水の酸素安定同位体比は、蒸発や降水の際に発生する同位体分別に大きく影響される。このため、海域毎に区切ると、現場海水の酸素安定同位体比と現場塩分との間に良い正相関がみられる (Legrande and Schmidt, 2006)。つまり、仔稚魚が高塩分かつ低水温な環境を経験するほど、耳石の酸素安定同位体比が高くなる。一方で、日本周辺海域では、南に高温・高塩な黒潮が、北に低温・低塩な親潮が存在する。太平洋側の日本周辺海域では、両者の海水特性を持つ源流水が混合しているため、水温・塩分

は両源流水の間に存在する。このため、南北での現場環境差によって耳石に現れる酸素安定同位体比の違いは、水温と塩分の効果が相殺するため、弱くなる傾向にある (Fig. 9)。これは、太平洋側だけでなく、日本周辺海域全体で共通の問題である。また、日本周辺海域では、水温、塩分とも東西傾度が弱く、東西に比較的一様な分布を示すため、耳石酸素安定同位体比から推定される存在

範囲も東西方向に広がる傾向にある。したがって、耳石酸素安定同位体比だけでは、輸送 (もしくは遊泳) 経路を特定するのは困難であり、結果的に水温以外の経験環境 (餌料環境など) を推定することができない。

そこで考えられるのが、前述の超高解像度海洋大循環モデルやデータ同化モデルとの併用である。これまで、海洋大循環モデルを用いた卵仔稚の輸送実験では、物理

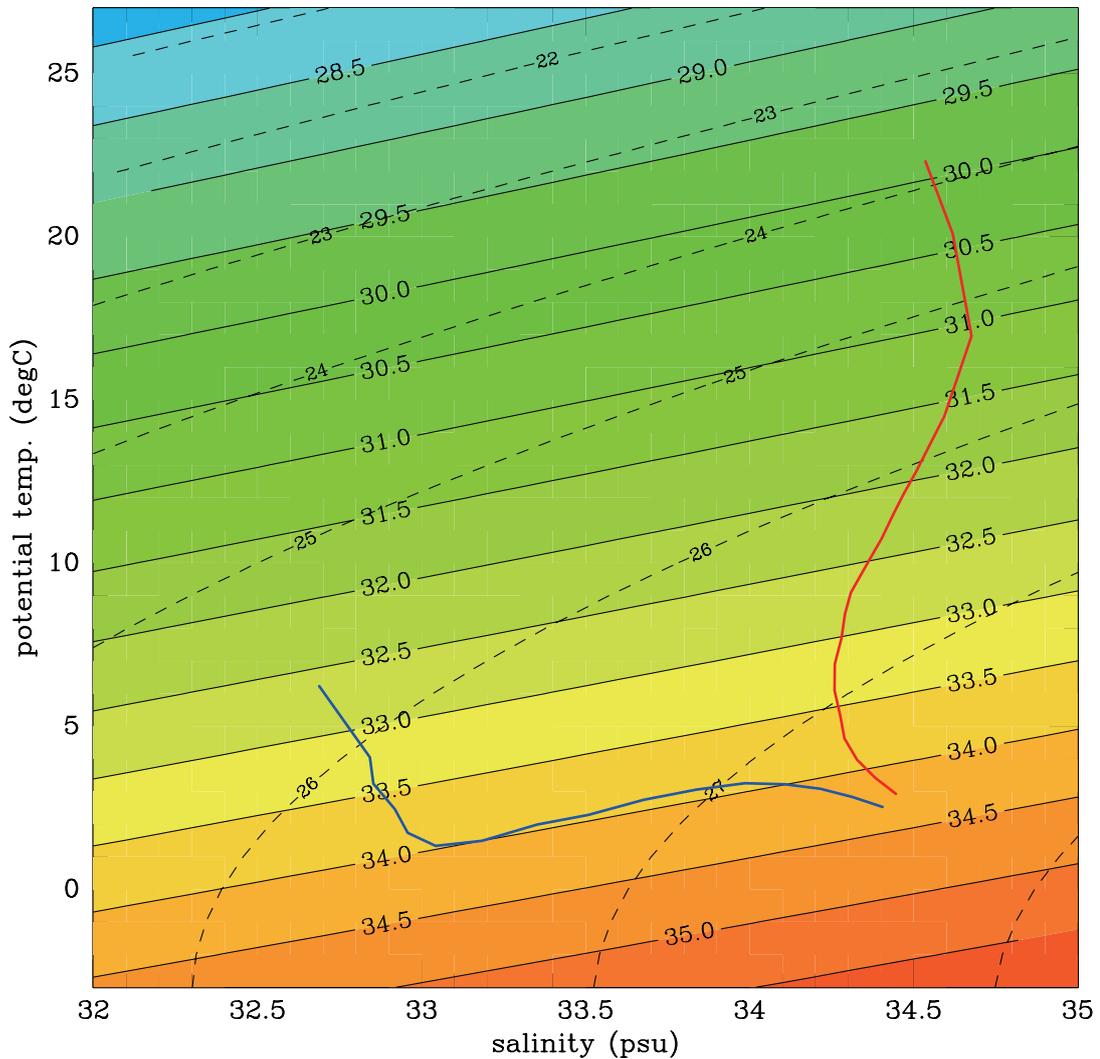


Fig. 9. Expected otolith $\delta^{18}\text{O}$ values plotted on a T-S diagram. Red and blue lines show respectively the T-S profiles of Kuroshio and Oyashio pure waters. Dashed contour lines denote isopycnals. Color tones with solid lines denote expected $\delta^{18}\text{O}$ values in fish otoliths calculated from the aragonite-water fractionation equation [$1000 \ln \alpha$ (aragonite-water) = $17.88 (1000/T_k) - 31.44$, where α (aragonite-water) is $(\delta^{18}\text{O}_{\text{aragonite}} + 1000)/(\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} + 1000)$, and T_k is temperature in K] reported by Kim *et al.* (2007) and a salinity-water $\delta^{18}\text{O}$ relationship ($\delta^{18}\text{O}_{\text{water}} = 0.44 \text{ salinity} - 15.13$) empirically determined from water in the western North Pacific by Sakamoto (2016).

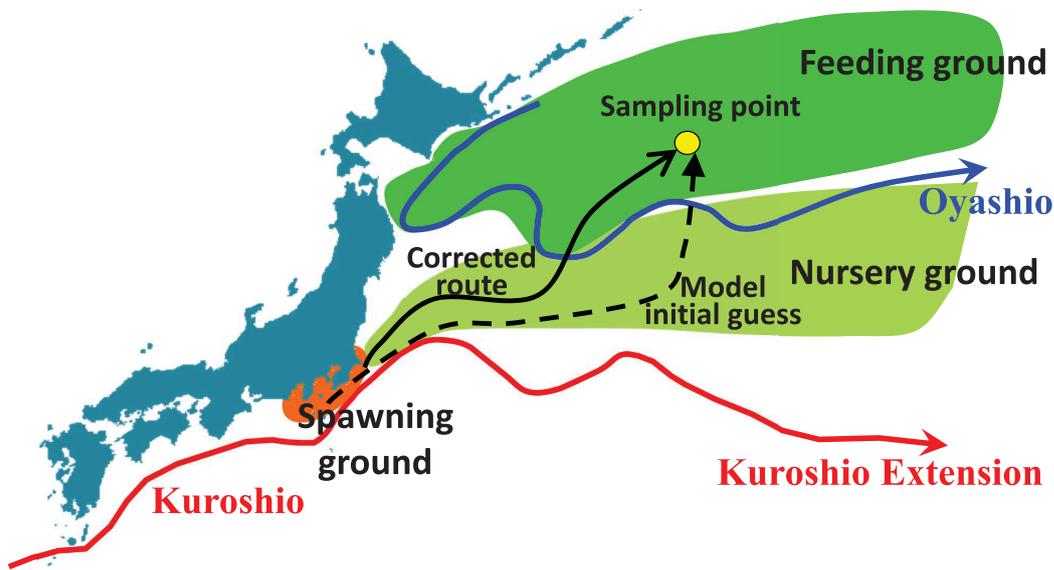


Fig. 10. Schematic view of a combination of otolith $\delta^{18}\text{O}$ information and a fish growth and migration model. Broken line shows the migration route estimated by the model, and solid line shows the migration route corrected with otolith $\delta^{18}\text{O}$ information.

場が超高解像度化やデータ同化などによって現実的になっても、計算結果を検証するデータがなかった。しかし、耳石の酸素安定同位体比を検証データとして用いることで、輸送実験の結果を検証することができる。また、近年では、超高解像度海洋大循環モデルに低次栄養段階生態系モデルが結合され、餌料環境も計算することができるようになった(例えば, Sumata *et al.*, 2010)。さらに、低次栄養段階生態系モデルによって計算される餌料プランクトンを摂餌する魚類の成長-回遊モデルの結合も行われている(Ito *et al.*, 2004; 2007; 2013; 2015)。このようなモデルを使用すれば、稚魚期の回遊の影響も陽に組み込むことが可能となる。これらの魚類成長-回遊モデルと耳石酸素安定同位体比を組み合わせることで、これまで不可能であった稚魚期の経験環境と輸送経路の推定が可能になることが期待される(Fig. 10)。

この際に重要となるのが、耳石に透明帯が形成される前の稚魚期の試料を確保することである。魚類の耳石では、冬季の成長の停滞期に、透明帯が形成され、日周輪の識別が困難となる。透明帯が形成されると、孵化日の推定が不可能となり、数値モデルと組み合わせる場合の初期設定が不明となる。前述した通り、基本的には仔

稚魚期の生残が資源変動にとって重要であると考えられている。このため、仔稚魚期の耳石試料を採取し、日周輪解析による成長履歴の推定、酸素安定同位体比分析および数値モデルによる経験環境と輸送(あるいは回遊)経路の推定を行うことが重要である。

4. マサバを例に

本節では、マサバを例にとって、耳石酸素安定同位体比が資源変動研究に、どのように役立つのかを考える。マサバ太平洋系群は、1980年代後半以降、加入量が低いままであるが、数年に一度、卓越年級群が発生している。Kamimura *et al.* (2015)は、2002~2011年の5~6月に黒潮続流の北側にあたる混合水域で採取したマサバ仔稚魚の耳石日周輪解析から、孵化日と成長率を推定している。推定された孵化日は、3月20日から5月7日で、年によって孵化日の中心は変動していたが、すべての年で共通して4月孵化の試料が採取されていた。孵化日の影響を取り除くために、4月生まれの仔稚魚に注目して解析を行うと、成長の良い年には加入量および加入率が高いことが示された(Fig. 11)。また、耳石日周輪解析から仔

魚期の期間を推定し、加入量と比較すると、有意な負の相関関係 ($r = -0.86$, $p < 0.001$, $n = 10$) を得ることができた。つまり、マサバ太平洋系群では、仔魚期の成長がよく、仔魚期間が短いときに、加入がよくなるという“Stage duration”仮説 (Chambers and Leggett, 1987; Houde, 1987) が成り立っている可能性が示された。また、マサバが仔魚期に通過していると推測される房総半島沖の4～5月の海表面水温と成長との関係を調べると、有意な正の相関関係 ($r = 0.63$, $p < 0.05$, $n = 10$) が得

られた (Kamimura *et al.*, 2015)。

この結果からは、高水温が仔魚の高成長をもたらしていることが推測される。この仮説が正しいことを裏付けるためには、Kamimura *et al.* (2015) で解析している混合水域で採取された4月生まれのマサバ仔魚が、房総沖を、毎年4～5月に通過していることを証明する必要がある。さらには、正確なマサバ仔魚の輸送経路を推定し、輸送経路上の経験水温および餌料環境を得ることができれば、水温による直接的な影響なのか、非直接的もしくは餌料環境も含めた複合的な影響なのかを調べることが可能となる。Kamimura *et al.* (2015) で用いている耳石試料の酸素安定同位体分析が進み、同時にマサバの成長-回遊モデルが構築され、両者から、マサバの経験水温と回遊経路を推定し、その経路上における餌料環境を推定することができれば、マサバ太平洋系群の加入量変動のメカニズムの核心に迫ることができる。

5. 考察

ここまで、気候変動に対する水産資源の応答を明らかにするうえで、1つの問題点であった仔稚魚期の経験環境の推定を可能とする方法について述べてきた。採取した仔稚魚の耳石試料の日周輪幅から孵化日および成長履歴を、そして耳石の酸素安定同位体比分析から経験した水温および海水酸素安定同位体比を推定し、孵化日に初期値を仮定した魚類成長-回遊モデルによる成長履歴と経験環境が推定した結果と一致するようにモデルパラメータを調整することで、回遊経路を推定することができる。回遊経路が決定することで、経験した水温に加え、回遊経路上における餌料環境も推定できるため、これまで問題となっていた仔稚魚の経験環境と成長に関する知見を大きく改善すると考えられる。

今後、気候変動に対する水産資源の応答を明らかにするうえで、対象魚種の特性にあわせ適切な仔稚魚の採取を実施し、時空間解像度の向上などに努めることが重要である。これに加え、既に起きた気候変動に対する水産資源の応答を調べるため、過去の耳石の分析も必要である。耳石試料をアーカイブしている国内の研究機関において、過去のPDOや潮汐186年振動などの各位相に対応した耳石試料の発掘ができれば、これらの長期変動に

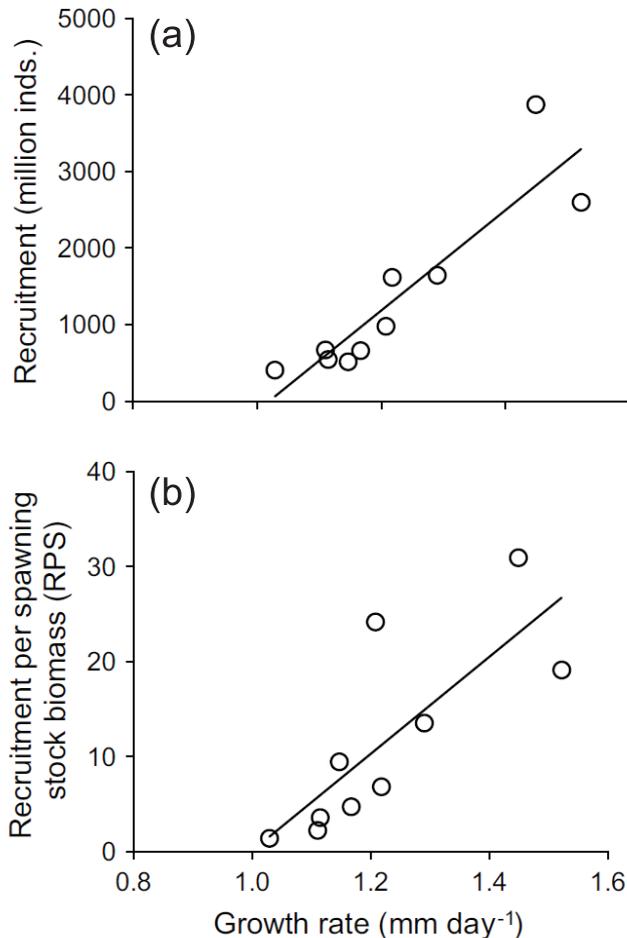


Fig. 11. (a) Recruitment as a function of mean daily growth rate of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in larval and juvenile stages hatched in April of 2002 to 2011. (b): same as (a) except recruitment per spawning stock biomass (RPS). From Kamimura *et al.* (2015).

対する水産資源の応答を調べることができる。

海洋環境変動と魚類の成長・回遊との関係を調べる魚類成長-回遊モデルとして、NEMURO.FISH (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography. For Including Saury and Herring; Ito *et al.*, 2004) が、プランクトン食性小型浮魚類を対象に開発されてきた。NEMURO.FISH の最大の難点は、回遊モデルの直接検証ができないという点であったが、今回提示した耳石酸素安定同位体比との融合で、モデル検証も実現できる。NEMURO.FISH の中で餌料プランクトンを計算している低次栄養段階生態系モデル NEMURO (Kishi *et al.*, 2007) では、PDO に対応した動物プランクトンの変動も再現されており (Aita *et al.*, 2007), PDO や潮汐 18.6 年振動などの長期変動を含めたモデリングとその解析は可能であると判断される。したがって、過去の耳石の酸素安定同位体比との融合も視野に入れることができる。

NEMURO.FISH は、サンマとニシンを対象に開発されたが、プランクトン捕食者であれば応用が可能で、マイワシ (Okunishi *et al.*, 2009), サケ (亀澤ほか, 2007), スルメイカ (Kishi *et al.*, 2009), ヨーロッパカタクチイワシ (Politikos *et al.*, 2011), カタクチイワシ (Wang *et al.*, 2013) などに応用されてきた。しかし、日本周辺の多獲性魚類であるスケトウダラ, マサバ, マアジなどについては、これらのプランクトン食性が特化されていないために、NEMURO.FISH が適用されてこなかった。これらの魚種にも NEMURO.FISH を適用する場合には、餌料魚種の生産も含めたモデルに発展させる必要がある。

また、耳石の酸素安定同位体比と NEMURO.FISH の計算結果を比較する場合に、NEMURO.FISH で仮定する回遊様式も重要となってくる。これまで様々な回遊アルゴリズムが提案されており、NEMURO.FISH を用いて、その回遊アルゴリズムの比較も行われている (Okunishi *et al.*, 2012)。実際のところは、回遊メカニズムに関する情報が欠落しており、どのアルゴリズムが対象魚種に適しているのかは、計算結果からしか判断できない部分がある。今後は、行動学的な室内実験や遺伝的発現と回遊の関係解析などを進め、回遊メカニズムを解明していくことも重要である。

最後に、筆頭著者である伊藤進一が本論文の作成を担

当し、船本・志田は底魚類の資源変動に関する研究のとりまとめを担当し、上村・高橋・郭は浮魚類の資源変動に関する研究のとりまとめを担当した。白井・樋口・石村・坂本は耳石酸素安定同位体分析に関する研究のとりまとめを担当し、小松・横井は海洋循環モデルも組み合わせた研究のとりまとめを担当したことを付記する。

謝辞

本研究は、文部科学省・科学研究費補助金 新学術領域研究「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」の計画班「水産生物の環境履歴と水産資源変動」(科研費 JP15H05823) の助成を受けたものである。

References

- Amano, Y., J. C. Shiao, T. Ishimura, K. Yokouchi, and K. Shirai (2015): Otolith geochemical analysis for stock discrimination and migratory ecology of tunas, p. 225–260. In *Biology and ecology of Bluefin tuna*, edited by T. Kitagawa and S. Kimura, CRC Press, Boca Raton, London and New York.
- 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.*, **202**, 81–94.
- Anderson, J. T. (1988): A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. North-west Atl. Fish. Sci.*, **8**, 55–66.
- Brodeur, R. D., and D. M. Ware (1992): Interannual and interdecadal changes in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 32–38.
- Chambers, R. C., and W. C. Leggett (1987): Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1936–1947.
- 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.
- Devereux, I. (1967): Temperature measurements from oxygen isotope ratios of fish otolith. *Science*, **155**, 1684–1685.
- FAO (2014): *The State of World Fisheries and Aquaculture 2014*. Rome, 223 pp.
- Houde, E. D. (1987): Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **2**, 17–29.
- Ishimura, T., U. Tsunogai, and F. Nakagawa (2008): Grain-scale hetero-

- geneity of the stable carbon and oxygen isotopic compositions in international standard calcite materials (NBS19, NBS18, IAEA-CO-1, and IAEA-CO-8). *Rapid Comm. Mass Spectr.*, **22**, 1925–1932.
- Ito, S., M. J. Kishi, Y. Kurita, Y. Oozeki, Y. Yamanaka, B. A. Megrey, and F. E. Werner (2004): Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fish. Oceanogr.*, **13**, Suppl. 1, 111–124.
- Ito, S., B. A. Megrey, M. J. Kishi, D. Mukai, Y. Kurita, Y. Ueno, and Y. Yamanaka (2007): On the interannual variability of the growth of Pacific saury (*Cololabis saira*): A simple 3-box model using NEMURO. *FISH. Ecol. Model.*, **202**, 174–183.
- Ito, S., T. Okunishi, M. J. Kishi, and M. Wang (2013): Modelling ecological responses of Pacific saury (*Cololabis saira*) to future climate change and its uncertainty. *ICES J. Mar. Sci.*, **70**, 980–990.
- Ito, S., K. A. Rose, B. Megrey, J. Schweigert, D. Hay, F. E. Werner, and M. Noguchi Aita (2015): Geographic variation in Pacific herring growth in response to regime shifts in the North Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **138**, 331–347.
- Itoh, S., I. Yasuda, H. Nishikawa, H. Sasaki, and Y. Sasai (2009): Transport and environmental temperature variability of eggs and larvae of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific estimated via numerical particle-tracking experiments. *Fish. Oceanogr.*, **18**, 118–133.
- 亀澤泰子・東屋知範・永沢亨・岸道郎 (2007): 生物エネルギーモデルを用いた日本系サケ (*Oncorhynchus keta*) の成長に影響を及ぼす環境因子の解. *水産海洋研究*, **71**, 87–95.
- Kamimura, Y., M. Takahashi, N. Yamashita, C. Watanabe, and A. Kawabata (2015): Larval and juvenile growth of chub mackerel *Scomber japonicus* in relation to recruitment in the western North Pacific. *Fish. Sci.*, **81**, 505–513.
- Kawasaki, K. (1983): Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? *FAO Fish. Rep.*, **291**, 1065–1080.
- Kim, S., J. R. O’Neil, C. Hillaire-Marcel, and A. Mucci (2007): Oxygen isotope fraction between synthetic aragonite and water: Influence of temperature and Mg²⁺ concentration. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **71**, 4704–4715.
- Kishi, M. J., M. Kashiwai, D. M. Ware, B. A. Megrey, D. L. Eslinger, F. E. Werner, M. N. Aita, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. 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.
- Kishi, M. J., K. Nakajima, M. Fujii, and T. Hashioka (2009): Environmental factors which affect growth of Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, analyzed by a bioenergetics model coupled with a lower trophic ecosystem model. *J. Mar. Sys.*, **78**, 278–287.
- Kitagawa, T., T. Ishimura, R. Uozato, K. Shirai, Y. Amano, A. Shinoda, T. Otake, U. Tsunogai, and S. Kimura (2013): Otolith $\delta^{18}\text{O}$ of Pacific Bluefin tuna *Thunnus orientalis* as an indicator of ambient water temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **481**, 199–209.
- Kitagawa, T., S. Kimura, H. Nakata, H. Yamada, A. Nitta, Y. Sasaki, and H. Sasaki (2009): Immature Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, utilizes cold waters in the Subarctic Frontal Zone for trans-Pacific migration. *Environ. Biol. Fish.*, **84**, 193–196.
- Legrande, A., and G. A. Schmidt (2006): Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L12604.
- Mantua, N., S. Hare, Y. Zhang, J. Wallace, and R. Francis (1997): A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **78**, 1069–1079.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice, and E. A. Marschall (1988): Larval size and recruitment mechanisms in fishes; toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1657–1670.
- Nishikawa, H., and I. Yasuda (2008): Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) mortality in relation to the winter mixed layer depth in the Kuroshio Extension region. *Fish. Oceanogr.*, **17**, 411–420.
- Nishikawa, H., I. Yasuda, and S. Itoh (2011): Impact of winter-to-spring environmental variability along the Kuroshio jet on the recruitment of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*). *Fish. Oceanogr.*, **20**, 570–582.
- Nishikawa, H., I. Yasuda, K. Komatsu, H. Sasaki, Y. Sasai, T. Setou, and M. Shimizu (2013): Winter mixed layer depth and spring bloom along the Kuroshio front: implications for feeding environment and recruitment of Japanese sardine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **487**, 217–229.
- Noto, M., and Yasuda, I. (1999): Population decline of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, in relation to sea surface temperature in the Kuroshio Extension. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 973–983.
- Okunishi, T., S. Ito, D. Ambe, A. Takasuka, T. Kameda, K. Tadokoro, T. Setou, K. Komatsu, A. Kawabata, H. Kubota, T. Ichikawa, H. Sugisaki, T. Hashioka, Y. Yamanaka, N. Yoshie, and T. Watanabe (2012): A modeling approach to evaluate growth and movement for recruitment success of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **21**, 44–57.
- Okunishi, T., Y. Yamanaka, and S. Ito (2009): A simulation model for Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) migrations in the western North Pacific. *Ecol. Model.*, **220**, 462–479.
- 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.
- Politikos, D. V., G. Triantafyllou, G. Petihakis, K. Tsiaras, S. Somarakis, S. Ito, and B. A. Megrey (2011): Application of a bioenergetics growth model for European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) linked with a lower trophic level ecosystem model. *Hydrobiol.*, **670**, 141–163.
- Roemmich, D., and J. McGowan (1995): Climate warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, **267**, 1324–1326.
- Sakamoto, T. (2016): *Reproducing migration history of Japanese sardine using otolith $\delta^{18}\text{O}$ and a data assimilation model*. Master thesis, University of Tokyo, 89 pp.
- Sasaki, H., M. Nonaka, Y. Masumoto, Y. Sasai, H. Uehara, and H. Sakuma (2008): An eddy-resolving hindcast simulation of the quasi-global ocean from 1950 to 2003 on the Earth Simulator, p. 157–185. In *High Resolution Numerical Modelling of the Atmosphere and Ocean*, edited by K. Hamilton and W. Ohfuchi, Springer, New York.
- Shida, O., Y. Mihara, T. Mutoh, and K. Miyashita (2014): Interannual changes in the timing of walleye pollock spawning migration and their impacts on the gillnet fishery in the southwestern Pacific coast of Hokkaido, Donan area, Japan. *Fish. Sci.*, **80**, 173–179.

- Sumata, H., T. Hashioka, T. Suzuki, N. Yoshie, T. Okunishi, M. N. Aita, T. T. Sakamoto, A. Ishida, N. Okada, and Y. Yamanaka (2010): Effect of eddy transport on the nutrient supply into the euphotic zone simulated in an eddy-permitting ocean ecosystem model. *J. Mar. Sys.*, **83**, 67–87.
- Takahashi, M., Y. Watanabe, A. Yatsu, and H. Nishida (2009): Contrasting responses in larval and juvenile growth to a climate-ocean regime shift between anchovy and sardine. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **66**, 972–982.
- Takasuka, A., I. Aoki, and I. Mitani (2003): Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.
- Takasuka A., Y. Oozeki, and I. Aoki (2007): Optical growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 768–776.
- Takasuka, A., Y. Oozeki, and H. Kubota (2008): Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **360**, 211–217.
- Wang, Y., W. Hao, and M. J. Kishi (2013): Coupling of an individual-based model of anchovy with lower trophic level and hydrodynamic models. *J. Ocean Univ. China*, **12**, 45–52.
- 横内一樹・天野洋典・石村豊穂・白井厚太郎 (2017): 耳石の元素・同位体比分析による回遊生態研究. *水産海洋研究*, **81**, 189–202.

A review of issues on elucidation of climate variability impacts on living marine resources and future perspectives

Shin-ichi Ito^{1*}, Tetsuichiro Funamoto², Osamu Shida³, Yasuhiro Kamimura⁴, Motomitsu Takahashi⁵, Kotaro Shirai¹, Tomihiko Higuchi¹, Kosei Komatsu¹, Takaaki Yokoi¹, Tasuya Sakamoto¹, Chenying Guo¹, and Toyoho Ishimura⁶

Abstract

Various studies have been conducted to elucidate the climate variability impacts on living marine resources. Larval and juvenile stages are critical periods for the recruitment of living marine resources. However, limitations of observation methods for directly investigating the environments that larvae and juveniles experienced have been obstacles to our understanding. We reviewed the previous studies on climate variability impacts on living marine resources and discussed how reconstruction of environmental histories of larvae and juveniles is important for our understanding of climate variability impacts on living marine resources. We proposed a new, integrated method to reconstruct environmental histories of larvae and juveniles using otolith oxygen stable isotope analyses and fish growth-migration models. Together with the growth estimated from otolith daily increments, it is possible to elucidate climate impacts on larval and juvenile growth through environmental histories of larvae and juveniles using their realistic migration routes.

Key words : otolith oxygen stable isotope ratio, living marine resources fluctuation, fish growth-migration model, reconstruction of experienced environments

(Corresponding author's e-mail address : goito@aori.u-tokyo.ac.jp)

(Received 10 November 2016 ; accepted 13 May 2017)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2018)

1 Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan

2 Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research and Education Agency, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085-0802, Japan

3 Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, 238 Hamanakacho, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan

4 National Research Institute for Fisheries Science, Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

5 Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research and Education Agency, 1551-8 Tairamachi, Nagasaki, Nagasaki 851-2213, Japan

6 National Institute of Technology, Ibaraki College, 866 Nakane, Hitachinaka, Ibaraki 312-8508, Japan

* Corresponding author : Shin-ichi Ito

TEL : +81471366240 FAX : +81471366247

e-mail : goito@aori.u-tokyo.ac.jp

