# 水産資源管理談話会報

第44号

(財)日本鯨類研究所 資源管理研究センター2010年 9月

翻訳・公表希望者は以下の手続きとり、著者の許可を得た上で翻訳・公表する。

- 1. 翻訳・公表希望者は文章(FAX、手紙)で著者、表題および 会報の号を明記し、資源管理談話会事務局を通じて要請し、 著者の許可を得て翻訳・公表する。
- 2. 翻訳公表物を資源管理談話会事務局に送付する。

# 目 次

お知らせ

低次生態系モデルNEMUROの開発の歴史	伊藤進一	 1
海洋低次生態系の温暖化に対する応答 ~NEMUROによる予測~	橋岡豪人	 21
北西太平洋におけるJARPNIIデータを用いた EwE型生態系モデル構築の試み	森 光代	 37

### 海洋低次生態系の温暖化に対する応答 ~ NEMURO による予測~

橋岡豪人 1,2、坂本天 1、山中康裕 1,2,3

(1.海洋研究開発機構、2.戦略的創造研究推進事業/科学技術振興機構、3.北海道大学)

地球温暖化が海洋生態系に与える影響を評価するため、物理環境の変化(温度や海洋循環場など)から海洋の低次・高次生態系(植物・動物プランクトン)、水産資源の変動(小型浮き魚類:マイワシやサンマなど)までを統合的に取り扱うことのできる高解像度海洋生態系-水産資源モデルの開発に取り組んでいる。本稿では特に、生態系モデル NEMURO を用いて予測した西部北太平洋の低次生態系の温暖化に対する応答について紹介する。

#### 1. はじめに

温暖化に対する海洋生態系の応答の一般的仮説として中・高緯度域の亜寒帯域では、次のような過程が考えられている。温暖化に伴う海面水温の上昇が、海洋表層の成層強化と鉛直混合の弱化を引き起こし、深層から表層への栄養塩供給を減少させる。その結果、植物プランクトンの減少や、大型のケイ藻類から小型の植物プランクトングループへの遷移が起こり、より高次の動物プランクトン、ひいては魚類などの水産資源にも影響を及ぼすというものである(図1:実線)。しかし、海洋生態系は複雑な相互作用の結果として決まっており、例えば、温度上昇はプランクトンの生理活性(光合成、捕食、呼吸速度など)を変えるであろうし、雲の発達は海洋に到達する光の強さを変え、光合成環境に影響を及ぼすかもしれない(図1:点線)。さらに温暖化に伴う風応力場の変化

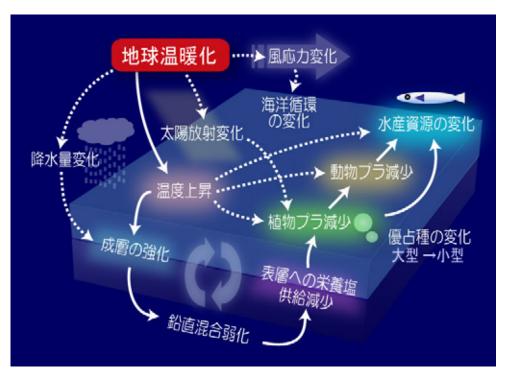


図1:地球温暖化に対する海洋生態系の応答の概念図。実線は亜寒帯域で一般に起こりうると考えられている過程。点線は、古典的な枠組みの中で、その他に考えられる過程。

は海洋循環自体を変化させる。したがって、これまで個々のプロセスが海洋生態系・物質循環に果たす役割について多くの研究がなされてきたが、これらの知見を集約し、生態系という全体の系として見たときに、果たして海域的・季節的にどのように応答するのか、温暖化に対してより敏感な過程はどこなのかということを明らかにする必要がある。

このような問題に対する1つのアプローチとして、気候モデルにより予測された物理環境を用いて生態系モデルを駆動し、物理過程から生物-地球化学過程まで統合的に取り扱い、温暖化に対する応答を予測する研究が行われている(表1:温暖化に対する海洋生態系の応答予測は世界でまだ数例しか報告されていない)。先駆的な研究は Boyd and Doney (2002)で、彼らは気候モデルから得られた将来の物理環境(IPCC の第 3 次報告書の結果)を用い、Box モデルながらプランクトンの機能グループ(PFT:Plankton Functional Type)を明示的に表現した生態系モデルを用いることで、温暖化に伴う成層の強化により亜熱帯域の窒素固定が増加することを示唆している。またBopp et al. (2005)では、PFT モデルを全球海洋大循環モデルに組み込み、気候モデルの結果で駆動することで、移流や拡散の効果まで含めたより現実的な物理環境の基で温暖化の影響を予測した。その結果、亜寒帯域では温暖化に伴う成層の強化により栄養塩制限がより強く働き、植物プランクトンが大型のケイ藻類から小型の植物プランクトングループへ遷移することを示唆している。表1に挙げたいずれの研究においても、西部北太平洋の年平均の応答は、大きくは温暖化の一般的仮説を支持する結果であった(すなわち、温度上昇に伴う成層強化で、栄養塩、動物・植物プラ

表1:生態系モデルを用いて海洋低次生態系の温暖化応答を予測した研究例

論文	研究内容と用いたモデル	水平解像度
Boyd and Doney, 2002	Box タイプの生態系モデルを全球に並	2~4度
	べ、温暖化に伴う窒素固定量の変化を	
	予測。	
Sarmiento et al., 2004	IPCC 第3次報告書の6つの気候モデル	1.25~5.6 度
	の結果で、簡易生態系モデル(生物生	
	産のアルゴリズム)をそれぞれ駆動し、温	
	暖化に伴う生物生産の変化を予測。	
Bopp et al., 2005	全球生態系モデルで温暖化に伴う植物 1度	
	プランクトングループの変化を予測。	
Hashioka and Yamanaka,	西部北太平洋の領域生態系モデルで	1度
2007a	温暖化が植物プランクトンの季節変化に	
	与える影響を予測。	
Schmittner et al., 2008	全球生態系モデル(NPZD モデル)で、	1.8~3.6度
	西暦 2000 年から 4000 年までの生物地	
	球化学循環の変化を予測。	

ンクトンが減少する:図1実線)。

一方、Hashioka and Yamanaka (2007a: 以下 HY07a)は、温暖化の季節的・海域的な影響を予測するため、西部北太平洋の領域生態系モデルを用いて温暖実験を行った。その結果、西部北太平洋において、温暖化の影響は年平均の変化以上に季節的に大きく偏って現れること、特に黒潮続流域では、春季ブルームの時期に、成層強化と栄養塩減少より、ブルームの早期化と生物量の大幅な減少が起きる可能性があることを示唆した(図2参照)。

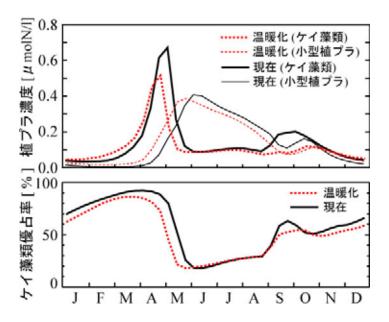


図 2:黒潮続流域の(上図)ケイ 藻類と小型植物プランクトング ループの濃度の季節変化。(下 図)ケイ藻類の優占率の季節変 化。黒実線が現在、赤点線が 温暖化後(IPCC の IS92a シナリ オに従った温暖化実験の結 果。21世紀末に相当)を示す。

これら先行研究は、温暖化応答の鍵となる興味深い現象を示唆しているが、一般に温暖化予測を行うほとんどの気候モデルにおいて、その水平解像度は計算資源の制約から、100km から数百kmという中解像度に限られる(IPCC, 2007)。そのため、気候モデルの結果を利用した生態系の変動予測も表1に示すように中解像度のモデルで行われている。しかし、中解像度モデルでは、いくつかの重要な物理現象を十分に再現できないことが知られている(例えば、日本近海では、黒潮の流速が弱く、離岸の緯度も現実よりも高緯度に位置する:図3左図)。温暖化に対する物理現象の応答においても、中解像度モデルと渦許容もしくは渦解像の高解像度モデルでは結果が異なる可能性がある。実際に、Sakamoto et al. (2004) は、高解像度モデルを用いた実験で、温暖化に伴い黒潮の流速は30%増加するが、黒潮の離岸の緯度は現在と変わらないことを示唆した(中解像度モデルの結果では風応力の変化に伴い若干北上する:HY07a)。これは黒潮の離岸緯度を現実的に再現できる高解像度モデルにより初めて示されたことである。したがって、西部北太平洋の低次生態系の応答を予測するため、また、沿岸から外洋を回遊する小型浮き魚類など、より高次の生物への影響を考える上でも、高解像度モデルにより黒潮を含む沿岸環境の現実的な物理環境を再現したモデルを使うことが強く望まれる。

そういった中、日本の気候モデルの研究グループでは、地球シミュレータを用い、世界に類を見ない、高解像度(海洋部分: 1/4 度 × 1/6 度、亜寒帯域で 20km から数十 km に相当)の気候モデル

(Model for Interdisciplinary Research on Climate: MIROC hi-res.; K-1 Model Developers, 2004)による地球温暖化実験を行っている。 高解像度の気候モデルに、複雑な海洋生態系モデルを直接

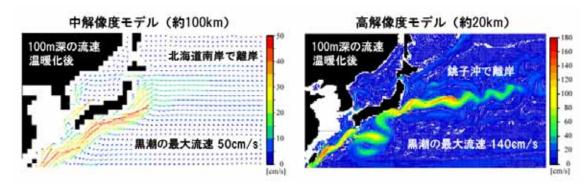


図 3:日本近海の海洋循環場。モデルの水平解像度の違いと、再現される物理現象の違い。(左図)1度×1度の中解像度モデルで得られた 100m 深の黒潮の流速場、(右図)1/4 度×1/6 度の高解像度モデルの結果。中解像度モデルでは、黒潮の離岸緯度は北緯約 40 度、最大流速は40cm/s。一方、高解像度モデルでは、北緯 35 度辺りで離岸し、最大流速も 1m/s 以上に達する。

組み込み計算することは、地球シミュレータを用いても困難である。そのため、本研究では高解像度気候モデルで予測された物理環境を境界条件として、生態系モデルをオフラインで計算する (通常のオンライン計算では、大気場を境界条件として与え、海洋大循環モデルと生態系モデルの両者を計算するが、オフラインでは、海洋内部の物理環境を境界条件として与え、生態系モデルの計算のみを行う)ことにより、計算コストを大幅に削減し、世界に先駆け高解像度海洋生態系モデルによる温暖化の影響評価を行う。

#### 2. モデルと実験設定

本研究では三次元海洋生態系モデル COCO-NEMURO (海洋大循環モデル CCSR Ocean Component Model, COCO に、生態系モデル NEMURO を結合: Aita et al., 2003, 2007, Hashioka and Yamanaka, 2007a, b などを参照)を、オフラインモデルとして高解像度化し、西部北太平洋に適用した(水平解像度は 1/4 度×1/6 度、モデル領域は北緯 10 度から 60 度、東経 110 度から 180度: 図 4 右図参照)。生態系モデルの外力には、気候モデルの日平均の出力データ(温度、塩分、水平・鉛直流速、鉛直拡散係数、海面高度、太陽放射など)を与え、領域モデルの側面境界では栄養塩濃度(硝酸塩やケイ酸塩)を World Ocean Atlas 2005 (WOA05; Garcia et al. 2006)の気候値に緩和させている(側面境界付近は以後の議論および図には含まない)。温暖化の際の物理環境には、高解像度気候モデル MIROC hi-res. (the Model for Interdisciplinary Research on Climate 高解像度版)で得られた大気中 CO2 濃度の年1%漸増実験の結果を用い、比較となる標準実験には、温暖化前の 1900 年の設定の実験結果を用いた(図 5 参照)。解析では、21 世紀後半を想定した大気中 CO2 濃度が 1900 年の約 2 倍となる 80 年目前後の 10 年間の生態系変動に注目した。

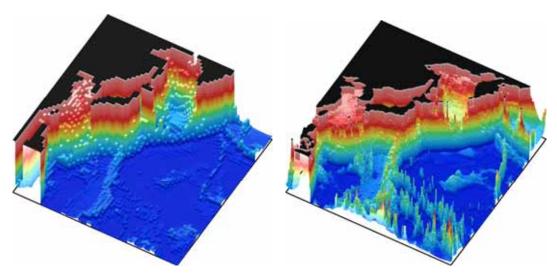


図 4:(左図)水平解像度1度の中解像度モデルと(右図)1/4度×1/6度の高解像度モデルの海底地形の違い(図は深度ではなく、モデルの鉛直層数を示している)。

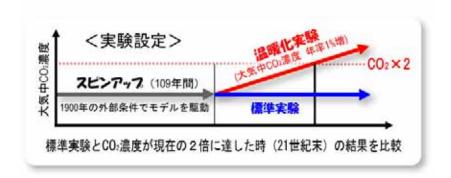


図 5:気候モデル MIROC hi-res.による標準実験および地球温暖化実験の設定。標準実験は 1900 年の外部条件でモデルを駆動、温暖化実験は大気中 CO<sub>2</sub> 濃度の年率 1% 増の実験。温暖化実験の解析には 76 年目から 85 年目までの 10 年分のデータを使用(21世紀の後半に相当)。

生態系モデル NEMURO は、窒素とケイ素の循環を表現し、5 つの PFT を明示的に表現するモデルである(Kishi et al., 2007: 図6参照)。すなわち、プランクトンは、植物プランクトン 2 グループ (PL:ケイ藻類などのマイクロ植物プランクトン、PS:渦鞭毛藻、緑藻、円石藻などケイ藻以外のナノ・ピコ植物プランクトン)と動物プランクトン 3 グループ(ZP:オキアミ類などの高次マクロ動物プランクトン、ZL:カイアシ類などのメソ動物プランクトン、ZS:繊毛虫類などのマイクロ動物プランクトン)に分けられている。

将来予測において、予測結果の正誤を評価することは困難なため、予測が信頼に足るものかど

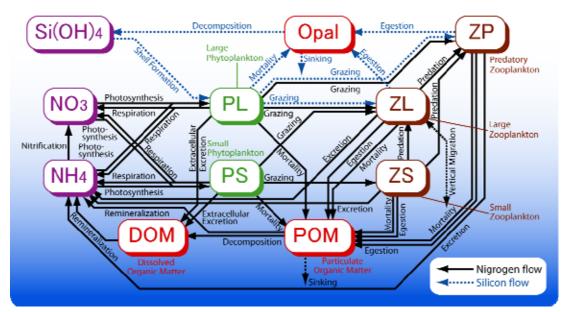


図6:生態系モデル NEMURO の概念図。

うかの判断材料として、過去に起こった環境変動に対する生態系の応答をモデルで再現できることが重要となる。NEMURO は、季節変動から数年規模の時間スケールに対して西部北太平洋の時系列観測定点(St. KNOT や St. A7)に適用され、観測された現象を数多く再現している(Fujii et al., 2002 and 2007; Kuroda and Kishi, 2003; Kishi et al., 2004; Yamanaka et al., 2004; Yoshie et al., 2003 and 2007; Yoshie and Yamanaka, 2005 など)。さらに、ここで得られた知見を基に経年変動の時間スケールに対して、Aita et al. (2007)では全球 COCO-NEMURO で、北太平洋でのレジームシフトに伴う生態系変動の再現に成功している。以上より NEMURO が西部北太平洋の生態系変動を再現可能なモデルであると考え、本研究では温暖化実験に取り組んだ。

#### 3. 高解像度海洋生態系モデルによる予測

### 3.1 年平均場の応答

標準実験において、MIROC hi-res.による物理環境の再現性は良く、黒潮の離岸緯度や流速が中解像度モデルの結果に比べ大きく改善されている(図7左図)。また、空間解像度が上がったことで数百 km スケールの領域的な現象や渦活動に伴う現象も注目できるようになってきた。以前の中解像度モデルでは再現性が悪かった黒潮続流域の水温フロントや(図8左上図)、亜寒帯域の混合層深度の空間分布も良く再現されている(図8左中図)。これら MIROC hi-res.により改善された物理環境により栄養塩環境(図8左下図)および、COCO-NEMUROにより再現されたChl-a濃度も衛星観測から得られた分布を良く再現している(図9左上図、左下図)。特に、黒潮の離岸緯度が大幅に改善されたことにより三陸沖、黒潮続流域の物理環境の再現性が向上している。ただし、現在のモデルでは河川からの栄養塩供給は与えていないので、東シナ海やオホーツク海の沿岸域

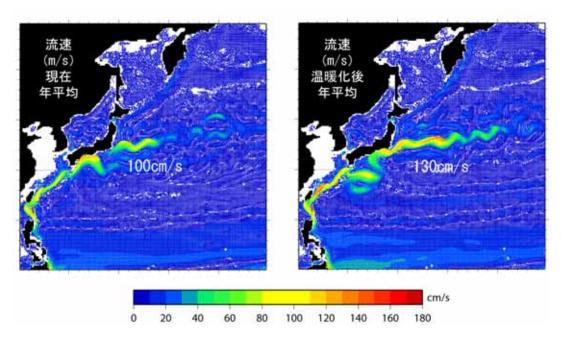


図7:(左図)標準実験で得られた 100m 深の年平均流速場(標準実験の46年目の年平均スナップショット)、(右図)温暖化後の流速場(温暖化実験の76年目の年平均スナップショット)。

などに注目することはできない。また、光合成の鉄律速が重要な役割を果たすと考えられるカムチャツカ半島東沖の High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC)海域では、鉄循環を明示的に表現していない NEMURO では Chl 濃度を過大評価する傾向にある。

次に、地球温暖化後の環境に注目すると、Sakamoto et al. (2005)が示した黒潮流速の加速と、 黒潮の離岸緯度が現在と変わらないことが確認できる(図7右図)。この時、10 年平均の海水温を標準実験と比較すると、地球温暖化後には、海面水温が西部北太平洋の全域で2~4度上昇し(図8右上図)、黒潮続流の北側では3度から4度近い昇温も見られる。このような温度、塩分(図なし)の変化に伴い、季節混合層は西部北太平洋で全域的に浅くなり、特に混合層の発達が顕著な亜熱帯・亜寒帯の移行域で50mから150m浅化している(図8右中図)。これにより、年平均の表層栄養塩濃度も全域で10~20%減少し(図8右下図)、表層Chl-a濃度(図9右図)もオホーツク海の沿岸域を除くほぼ全域で10~20%減少している。その結果、西部北太平洋の広い領域で動物プランクトン濃度の減少がみられる(図10)。

これら温暖化に対する海洋低次生態系の応答は、これまでの中解像度モデルによる予測結果を支持する結果である。しかし、地球温暖化に伴う昇温は西部北太平洋において 100 年で  $2\sim4$  度のペースであり、年々の自然変動(エルニーニョ・ラニーニャや Pacific Decadal Oscillation, PDO などの経年変動、渦活動など)に比べてそれほど大きくない。そのため、どの海域の変化が自然変動に対して統計的に有意なシグナルかを考慮する必要がある。そこで、温暖化予測の不確定性を評価する1つの指標として、t-検定により平均値の差の有意検定を行った。その結果、Chl-a

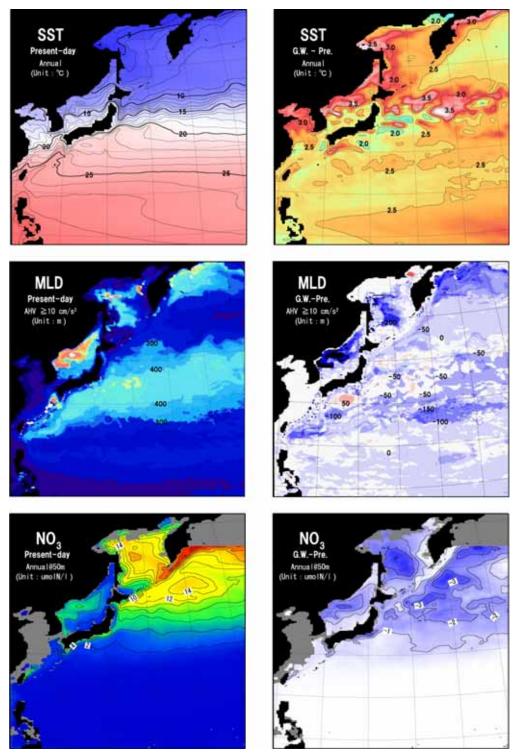


図8:左図は、標準実験の10年平均の(上図)海面水温、(中図)冬季混合層深度、(下図)50m深における硝酸塩濃度を示す。右図は、それぞれ、温暖化実験の10年平均値から標準実験の値を引いた差を示す。

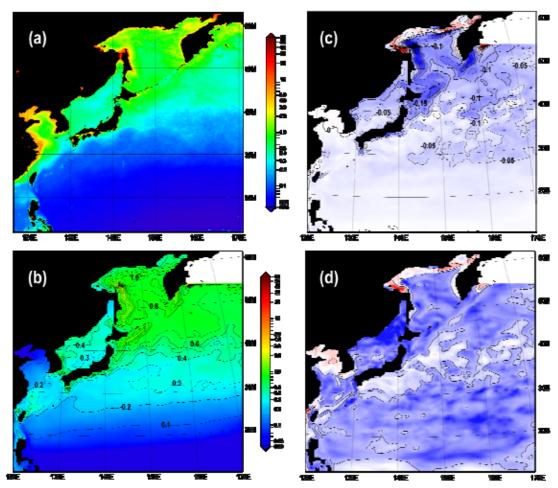
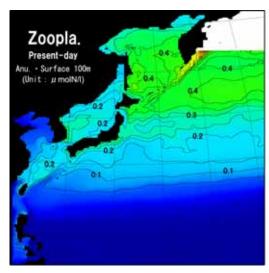


図9: (左上図) NASA の Sea-viewing Field-of-view Sensor (SeaWiFS)により衛星から求められた 1997 年から 2003 年の期間の年平均 Chl-a 濃度 ( $mgChl/m^3$ )。(左下図)モデルにより得られた標準実験の年平均 Chl-a 濃度。(右上図)予測された温暖化に伴う Chl-a 濃度の変化 すなわち、温暖化-標準実験)。(右下図)平均値の差の有意検定。濃い色の領域が、t 検定において p 0.05 で有意な領域を示す。青色と赤色の領域がそれぞれ、温暖化に伴う増加と減少を示す。

濃度の変化は自然変動が大きい黒潮続流域(流軸の年々変動や渦活動など)を除き西部北太平洋のほぼ全域で統計的に有意であった(図9右下図)。今回の 10 年間のデータのみを用いた予備的解析では、たまたま数十年変動をとらえてしまった可能性があるが、今後の温暖化予測のアンサンプル実験を行う際の有用な議論の材料が得られた。

#### 3.2 季節変動の応答

地球温暖化の季節的な影響の予測として、西部北太平洋亜寒帯域の生態系変動の鍵となる春季ブルームに注目し、解析を行った。春季ブルームの規模や期間は物質循環の観点からは炭素循環における生物ポンプの強さに影響を与えるため重要である。一方、生物・水産学の観点から



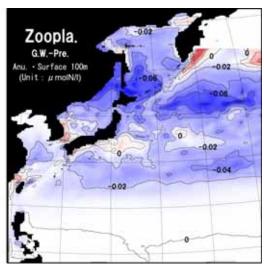


図10:(左図)標準実験で得られた表層 100m 平均の年平均動物プランクトン濃度 (ZS+ZL+ZP)。(右図)温暖化に伴う変化、すなわち温暖化実験の 10 年平均値から標準実験の値を引いた差を示す。

は、ブルームの規模やタイミングが高次栄養段階の生産に影響を与えることが重要である。例えば、マイワシや、カタクチイワシ、サンマなど日本近海の小型浮き魚類の成長は、春季の黒潮-親潮混合域の成長・生残過程に強く影響されることが示唆されている(Watanabe *et al.*, 1988, 1989, 1996 and 1998, Takahashi *et al.*, 2001, Oozeki *et al.*, 2004)。したがって、春季ブルームのような季節的・海域的に特異な現象に対する温暖化の影響を予測することが重要となる。

モデルは標準実験において、観測された春季ブルームの季節的な移り変わりを良く再現している(図11a,b: すなわち、ブルームが亜熱帯から亜寒帯域へ北上する様子や、外洋のブルームは周囲の沿岸域に比べて遅れて始まる様子など)。またブルーム時の最大濃度についても大局的な空間パターンをモデルは再現しているが、HNLC 海域における濃度は過大評価である(図11c, d)。温暖化に対する応答としては、西部北太平洋の多くの海域で、春季ブルームの  $10 \sim 20$  日程度の早期化が予測された(図11c)。これらの結果は、実験期間中の 10 年間の季節変動を独立なものと見なすと、p 0.05 以下で有意である(図11d)。さらに、温暖化に対する応答を線形と仮定すると、ブルームの早期化は、 $CO_2$  濃度が現在の約 1.5 倍となる約 40 年後に検出できるようになる可能性がある。

一方、春季ブルームの最大濃度の変化は、海域ごとに異なった応答を示している。黒潮続流の南から亜熱帯域にかけて、最大濃度は温暖化に伴う成層の強化と表層栄養塩の減少により20~40%減少している。また、春季に動物プランクトンのトップダウンコントロールが重要な役割を果たす亜寒帯域では(Hashioka and Yamanaka, 2007b)、最大濃度は温度上昇に伴う動物プランクトンの補食圧の増加に伴い20~40%減少した。一方、今回の高解像度モデルにより物理環境が大幅に改善された黒潮続流域の北側では、年平均の植物プランクトン濃度

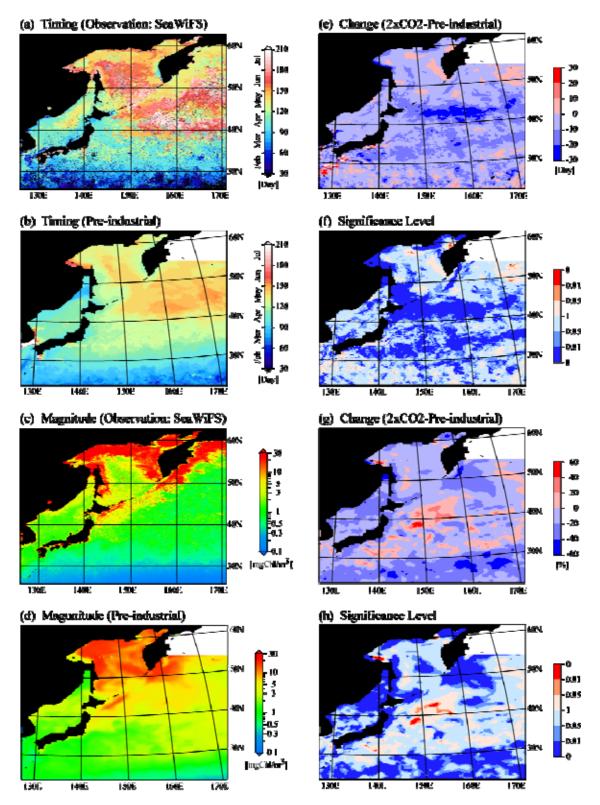


図11: (a) SeaWiFS から見積もった春季ブルーム時の最大濃度のタイミング、(b)モデルの標準実験で得られたタイミング。(c)SeaWiFS から見積もった春季ブルーム時の最大 Chl-a 濃度、(d)モデルの標準実験から得られた最大濃度。(e)温暖化に伴う春季ブルームの最大濃度のタイミングの変化

(温暖化実験-標準実験)、(f)タイミングの変化について、t 検定による平均値の差の有意検定で、p値が 0.05 および 0.01 以下の有意な領域を示す。(g)温暖化に伴うブルームの最大濃度の変化(温暖化実験-標準実験)、(h) 最大濃度の変化について、t 検定による平均値の差の有意検定で、p値が 0.05 および 0.01 以下の海域を示す。(f,h)において、赤色と青色は温暖化に伴う増加と減少を示す。

が減少しているにもかかわらず温暖化に伴い 20~40%の最大濃度の増加がみられることは 興味深い。これは黒潮続流域の北側では春季に栄養濃度はそれほど低くないため、栄養塩 制限よりも温度環境の改善が生産の増加に寄与したためである。しかし、温暖化が春季ブル ームの規模に与える影響については、限られた海域のみで統計的に有意であるため、より詳細な 議論を行うためには、今後、長期積分あるいは複数回の実験が必要である。

### 4.まとめ

本研究では、渦許容の高解像海洋生態系モデルを用いて低次生態系の温暖化応答を予測した。その結果、(1)年平均場で見た海洋低次生態系の温暖化応答は一般的な仮説や、中解像度モデルによる予測を支持する結果であった、すなわち、2~3度の温度上昇に伴い、海洋表層の成層が強化され、栄養塩の供給が減少し、植物プランクトン、動物プランクトンとも減少するというもの。一方、季節変化において、本研究で新たに示唆されたこととして、(2)西部北太平洋の広い範囲で春季ブルームの10~20日の早期化が予測され、自然変動に対してこの応答は統計的に有意であった、(3)春季ブルームの規模は、黒潮続流域を挟んで、北側では温暖化に伴う温度環境の改善により大きくなる傾向に、南側では成層化による栄養塩供給の減少で小さくなる傾向にあった。また、亜寒帯域では温度上昇に伴う動物プランクトンの捕食圧の増加により小さくなる傾向にあった。温暖化に対する最大値の応答は、今後より統計的な解析が必要である。本研究の結果は、たとえ年平均場でみた温暖化応答が小さくとも、季節的に特異なイベントに特化した生物や地球化学過程には、温暖化が重大な影響を与える可能性を示唆している。

海洋生態系の温暖化予測にはまだまだ多くの不確定性がある。物理環境の予測の不確定性 (温暖化シナリオの違い、同じシナリオであっても気候モデルによる違い)のみならず、生態系・生物種の環境への適応や、新たな優占グループの出現など。そのため、今後の研究では生物地球化学的な過程の不確定性に対する取り組みがより重要となるだろう。例えば、NEMURO では光合成、呼吸、死亡、捕食などプランクトンの様々な生理過程において、古典的な Q10=2 の温度依存性 (温度 10 度の上昇に伴い値が2倍になる関係: Eppley, 1972; Raven and Geider, 1988; Davison, 1991 など)が使われている。しかし、様々な温度帯や種・プロセスごとに異なった温度依存性の値が報告されている。例として、植物プランクトンの光合成に関して 1.54-3.1 (Thompson *et al.*, 1992, Smith *et al.*, 1994, Suzuki and Takahashi, 1995, Lomas and Gilbert, 1999)、動物プランクトンの呼吸について 1.8-3.0 (Ivleva, 1980; Ikeda *et al.*, 2001)、バクテリアの呼吸について 3.3 (Sand-Jensen *et al.*, 2007)など。従って、Q10 の値によって、温暖化が温度変化を介してプランクトンに与える影響

は異なる可能性がある。そのため、これらの値を今後より明示的にモデルで取り扱うこと、また観測からその特性を明らかにすることがより重要になるだろう。

NEMURO のような PFT モデルを用いた温暖化予測では、今後、温度依存性の効果のみならず、モデル内でより生理学的なプロセスを明示的に取り扱うこと、生理パラメーターの起こりえる範囲の同定と、パラメーターの感度実験、アンサンブル実験などがより必要となる。考慮すべき生理学的なプロセスとしては、photo-acclimation を通して季節や環境により C:Chl 比が変化する過程や (*Geider et al.*, 1998)、周囲の栄養塩濃度に応じて栄養塩取り込みの割合が変わるような OU Kinetics など(*Smith et al.*, 2007 and in press)が考えられる。さらには、進化や生物種の淘汰に基づく環境適応などについても考慮していく必要がある(Dutkiewicz *et al.*, submitted)。

### 謝辞

本研究で用いたモデル COCO-NEMURO の開発には、北海道大学の須股浩氏、水産総合研究センターの奥西武氏、海洋研究開発機構の相田真希氏と石田明生氏をはじめ、多くの研究者から有益なコメントを頂いた。ここに感謝の意を表す。本研究の一部は、科学技術振興機構(JST)の戦略的創造研究推進事業(CREST)の「海洋生態系将来予測のための海洋環境シミュレーション研究」の支援を受けている。また、高解像度気候モデル MIROCの出力データは、文部科学省の「21世紀気候変動予測革新プログラム」により得られたものである。最後に、第57回水産資源管理談話会にお呼び頂いたことに深く感謝する。

#### 参考文献

Aita, M.N., Yamanaka, Y., Kishi, M.J. (2003), Effects of ontogenetic vertical migration of zooplankton on annual primary production – using NEMURO embedded in a general circulation model. *Fish. Oceanogr.* 12, 284-290.

Aita, M.N., Yamanaka, Y., Kishi, M.J. (2007), Interdecadal variation of the lower trophic ecosystem in the North Pacific between 1948 and 2002, in a 3-D implementation of the NEMURO model. *Ecol. Modeling.*, 202(1-2), 381-94, doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.07.045

Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., and Gehlen, M. (2005), Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study, *Geophys. Res. Lett.*, *32*, *L19606*, doi:10.1029/2005GL023653

Boyd, P. W. and Doney, S. C. (2001), Modelling regional responses by marine pelagic ecosystems to global climate change, *Geophys. Res. Lett.*, 29(16), 1806, doi:10.1029/2001GL014130.

Davison IR (1991) Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. J Phycol 27:2-8

Dutkiewicz, S., M. Follows, and J. Bragg (2008) Modelling the Coupling of Ocean Ecology and Biogeochemistry. Submitted to *Global Biogeochem. Cycles*.

Eppley R (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish Bull 70:1063–1085

Fujii, M., Nojiri, Y., Yamanaka, Y., Kishi, M.J. (2002) A one dimensional ecosystem model applied to 21 time-series Station-KNOT. *Deep-Sea Res. II*, 49, 5441-5461.

Fujii M., Y. Yamanaka, Y. Nojiri, M. J. Kishi, F. Chai (2007) Comparison of seasonal characteristics in biogeochemistry among the subarctic North Pacific stations described with a NEMURO-based marine ecosystem model. *Ecol. Modelling.*, doi:10.1016/j.ecolmodel.2006. 02.046..

Garcia, H. E., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, and J. I. Antonov (2006), World Ocean Atlas 2005, Volume 4: Nutrients (phosphate, nitrate, silicate). S. Levitus, Ed. NOAA Atlas NESDIS 64, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 396 pp.

Geider, R.J., MacIntyre H.L. and Kana, T.M. (1998) A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients and temperature. *Limnology and Oceanography*, 43, 679-694.

Hashioka, T. and Yamanaka, Y. (2007a), Ecosystem change in the western North Pacific associated with global warming obtained by 3-D NEMURO, *Ecol. Modeling.*, 202(1-2), doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.05.038

Hashioka, T. and Yamanaka, Y. (2007b), Seasonal and regional variations of phytoplankton groups by top-down and bottom-up controls obtained by a 3-D ecosystem model, *Ecol. Modeling.*, 202(1-2), doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.12.002

Ikeda, T., Kanno, Y., Ozaki, K. and Shinada, A. (2001) Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 139: 587-596.

IPCC (2007), Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by S. Solomon et al., 996 pp., Cambridge Univ. Press, New York.

Ivleva, I. V. 1980. The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat

temperature. Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. 65: 1-47.

K-1 Model Developers (2004), K-1 coupled model (MIROC) description, *K-1 Tech. Rep.*, 1, edited by H. Hasumi and S. Emori, 34 pp., Cent. For Clim. Syst. Res., Univ. of Tokyo, Tokyo.

Kishi, M. J., D. V. Eslinger, M. Kashiwai, B. A. Megrey, D. M. Ware, F. E. Werner, M. Aita N, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. Kim, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, L. S. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Z. Zhang, Y. I. Zuenko and V. I. Zvalinsky (2007): NEMURO-a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Modeling.*, 202(1-2), 12-25.

Lomas MW, Glibert PM (2000) Comparisons of nitrate uptake, storage, and reduction in marine diatoms and flagellates. *J Phycol* 36:903–913

Oozeki, Y., Watanabe, Y. and Kitagawa, D. (2004) Environmental factors affecting larval growth of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the northwestern Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography*, 13(suppl), 44-53.

Raven JA, Geider RJ (1988) Temperature and algal growth. New Phytol 110:441-461

Sakamoto, T. T., Hasumi, H., Ishii, M., Emori, S., Suzuki, T., Nishimura, T., and Sumi, A. (2005), Responses of the Kuroshio and the Kuroshio Extension to global warming in a high-resolution climate model, *Geophys. Res. Lett.*, *32*, *L14617*, doi:10.1029/2005GL023384

Sarmiento, J. L., Slater, R., Barber, R., Bopp L., Doney, S. C., Hirst, A. C., Kleypas, J., Matear, R., Mikolajewicz, U., Monfray, P., Soldatov, V., Spall, S. A. and Stouffer, R. (2004), Response of ocean ecosystems to climate warming, *Global Biogechemical Cycles*, 18, GB3003, doi:10.1029/2003GB002134.

Schmittner, A., Oschlies, A., Matthews, H. D. and Galbraith, E. D. (2008) Future changes in climate, ocean circulation, ecosystems, and biogeochemical cycling simulated for a business-as-usual CO2 emission scenario until year 4000 AD, *Global Biogechemical Cycles*, 22, GB1013, doi:10.1029/2007GB002953

Smith R, Stapleford L, Ridings R (1994) The acclimated response of growth, photosynthesis, composition, and carbon balance to temperature in the psychrophilic ice diatom *Nitzschia seriata*. J

Phycol 30:8-16

Smith, S.L. and Y. Yamanaka (2007) Optimization-based model of multi-nutrient uptake kinetics. *Limnol. Oceanogr.*, 52, 1545-1558.

Suzuki Y, Takahashi M (1995) Growth responses of several diatom species isolated from various environments to temperature. *J Phycol* 31:880–888

Takahashi, M., Watanabe, Y., Kinoshita, T., and Watanabe, C. (2001), Growth of larval and juvenile Japanese anchovy, Engraulis japonicus, in the Kuroshio-Oyashio transition region, *Fisheries Oceanography*, 10, 235-247.

Thompson PA, Guo M, Harrison PJ (1992) Effects of variation in temperature. I. On the biochemical composition of eight species of marine phytoplankton. *J Phycol* 28:481–488

Watanabe, Y., Butler, J.L., and Mori, T. (1988) Growth of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the northeastern and northwestern Pacific Ocean. Fish. Bull. U.S. **86**: 489.498.

Watanabe, Y., and Lo, N.C.H. (1989) Larval production and mortality of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the northwestern Pacific Ocean. Fish. Bull. U.S. **87**: 601.613.

Watanabe, Y., Zenitani, H., and Kimura, R. (1996) Offshore expansion of spawning of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, and its implication for egg and larval survival. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53**: 55.61.

Watanabe, Y. and Saito, J. (1998) Feeding and growth of early juvenile Japanese sardines in the Pacific waters off central Japan, *J. Fish Biol.*, 52, 519-533.

Yamanaka, Y., Yoshie, N., Fujii, M., Aita, M.N., Kishi, M.J. (2004) An ecosystem model coupled with nitrogen-silicon-carbon cycles applied to station A-7 in the northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*, 60, 227-241.

Yoshie, N., Yamanaka, Y., Kishi, M.J., Saito, H. (2003) One dimensional ecosystem model simulation of the effects of vertical dilution by the winter mixing on the spring bloom. *J. Oceanogr.*, 59, 563-571.