

目次

1. 要約
2. 地球温暖化が海洋生物に与える環境変動について
 - 2.1. 全球の海洋における表層水温上昇とその将来予測
 - 2.2. わが国周辺海域における表層水温上昇とその将来予測
3. 水温上昇に対する海洋生物群集の応答と適応戦略
 - 3.1. 海洋生物における水温上昇の生理学
 - 3.2. レンジ・シフト（移動）による適応
 - 3.3. 変化する環境への順応（Acclimation）
 - 3.4. 遺伝的変異を伴う適応
4. 今後の展望

1. 要約

地球温暖化は海洋にも大きな影響を及ぼし、温暖化に対して適切な対応を緩和策等とらないと、その負の影響は今後更に拡大していくと IPCC 評価報告書では述べている。本報告書では主に IPCC 報告書に基づいて、海洋の表層水温上昇とそれに対する海洋生物群集の応答についての最新の知見をまとめる。

温暖化による表面海水温の上昇は、この約 100 年間の全球平均で 0.88°C とされているが、わが国周辺ではこれが 1.24°C とかなり高くなっている。さらに日本周辺でも日本海ではさらに昇温が大きくこれには大陸の影響も考えられている。また、わが国周辺海域では、21 世紀末（2080 - 2100 年平均）には、20 世紀末（1986 - 2005 年平均）に比べて RCP2.6 のシナリオで $1.1 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ 、RCP8.5 のシナリオでは $3.6 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ の上昇が予測されている。

魚類を含む海洋生物の多くは、体温を環境の温度変化に任せその温度に合った生理的・行動的な応答を行う外温性動物（Ectotherm）であり、体温を維持するためのエネルギー消費は少ないが、低温や高温条件での活動は大きく制限される。従って海水温上昇は多くの海洋生物にとって大きな影響がある。なお、適温以上の高温が外温性動物に対して阻害的に働く事の生理学的な説明としては、「酸素の供給キャパシティーによる高温耐性の限界」（oxygen and capacity limited thermal tolerance）（OCLTT）が有名である。これは外温性動物の心臓機能などの酸素供給系が、高温による呼吸による酸素消費に追いつかず代謝阻害が生じる現象である。最近では細胞内の ATP 生成を行うミトコンドリアで高温化に伴うプロトンのリークが生じ、ATP 生成とカップルしない酸素消費の増加が魚類でも分かっており、高温障害の分子的な機構の解明が進められている。

海洋生物はそれぞれの生息に適した温度範囲を持っているが、外温性生物の魚類や動物プランクトンなど移動力のある動物において、環境がその温度範囲を超えた場合良く生じるのが適温水塊へのレンジ・シフト（移動）である。表層生態系における移動可能な生物群集のレンジ・シフ

トのデータの大部分は海水温の変動と相関しており、また 1950 年代以降で 10 年当たり $51.5 \pm 33.3 \text{ km}$ の分布の変化（範囲中心、北上・南下境界を含む）とされている。一方、海底に生息する底生生物のレンジ・シフトの平均速度は 10 年当たり $29.0 \pm 15.5 \text{ km}$ であり、表層生態系の群集に比べると半分程度である。海洋生物のレンジ・シフトには、水温上昇に加えて海洋の低酸素化や酸性化の相互作用のような気候変動による要因も寄与している。さらに非気候変動的な移動の要因として、海流などによる物理的なバリアや各生息域での餌の利用可能性なども考える必要がある。このように海洋生物の生物地理学的な移動の速度・方向は、複数の気候的・非気候的要因に影響されるが、それらの結果として各群集における非同期的な移動による食物連鎖の崩壊が生じる可能性もある。

移動と言う行動的な適応を除くと、順応 (Acclimation) と遺伝子の各個体や集団での変化を伴う Genetic Adaptation の二つが、生物の環境変化への代表的な代謝的な応答である。順応は、生物群集が 1 つの遺伝子タイプのもとで、環境に応じて様々な表現形質を示すこと（表現形質の可塑性と呼ぶ）による環境への応答である。これは遺伝的な適応と異なり、基本的には各個体の世代内で生じ、数日から数週間の短い期間に新たな遺伝子の発現による酵素生成などが起きている。湧昇域や沿岸域の潮間帯などの変動の激しい海洋の環境場では、複数の環境要因が時間的・空間的スケールを変化しながら生物に作用する。従って、このような場での生物群集はその遺伝的な特性として高温耐性を含む幅広い順応の能力を持っている事が知られている。また、各緯度に分布する類縁の海洋生物を順化させた後、代謝障害の出る高温との間にどれ位の温度幅があるかを調べた研究では、熱帯域の海洋生物がこの温度幅が最も狭く、今後のさらなる水温上昇に対して脆弱との報告もある。なお、環境変動に応じての遺伝子の発現が世代を越えて維持される現象も魚類、二枚貝などの海洋生物で見い出されているが、このエピゲノムによる表現形質の可塑性の保持が、どのような機構で行われているかは海洋生物ではまだはっきりしない。

海水温上昇などの気候変動はダーウィンの言う生物における自然淘汰の主要な原動力になり、各生物の生活史や様々な形質、あるいは自然個体群の遺伝的多様性に重要な変化をもたらす可能性があることは確かである。一方、海洋生物が気候変動に対して遺伝的な適応で応答して行くには、気候変動の大きさとその変化速度と言う外的な要因と並んで、各生物群集の持つ世代交代の長さや群集内での遺伝的な多様性などが制約条件となっている。一方で、海洋現場において生物群集の空間的・時間的な遺伝的な適応のプロセスを評価することは容易ではない。

最近、短寿命の単細胞植物プランクトンなどでは、実験室内での適応進化の研究が行われるようになり、これらの生物群集は気候変動の影響を模倣した環境変化に対し数百世代の内に適応できることが示唆されている。また、魚類などでも強い選択圧があれば急速な遺伝的な変異を含む適応が生じている事例が次第に報告されるようになった。既に述べたように海洋生物に対しての選択圧は、高温化だけではなく溶存酸素濃度の減少や、海洋酸性化による pH の減少などが重なって生じる事によって、極限条件への適応の可能性を変化させたり、妨げたりする可能性がある。しかし、このような複合した環境変動によって生じる選択圧に対して海洋生物群集や生態系がどのように適応していくかはまだ分からないことが多く残っている。

2. 地球温暖化が海洋生物に与える環境変動について

海洋生物が遭遇する生息域での環境変動には様々なものがあるが、IPCCAR6 (Cooley, et al. 2022) では現在進行中の地球温暖化による海洋生物への影響が大きいものは、海水温の上昇、海洋酸性化、貧酸素水塊の増大の三つであると考えている。海水温上昇と海洋酸性化については、大気中の二酸化炭素を含めた温室効果気体によるものであるが、海洋酸性化は大気中の二酸化炭素増加が海洋にもたらす独立の効果である。また、海洋の貧酸素水塊の増大は海洋の鉛直混合で溶存酸素が大気から海洋内部に輸送されることから、その鉛直混合を強化する働きを持つ大気温暖化などが関係する現象である。ここでは、この三つの要因の中で温暖化による海水温度の上昇に注目して、海洋生物の高温化に対する適応に関して最新の知見を紹介する。

2.1. 全球の海洋における表層水温上昇とその将来予測

まず、全球での海洋の水温上昇について検討する。IPCCAR6(Cooley, et al.2022)では、「1850-1900 年から 2011-2020 年までに海洋表面の平均的な水温は $0.88[0.68-1.01]^{\circ}\text{C}$ 上昇し、中でも 1980 年から 2020 年までに $0.60[0.44-0.74]^{\circ}\text{C}$ 上昇した」とある。この海面水温の上昇速度には、自然現象による 10 年スケールでの変動があり、1910 年頃から 1940 年頃にかけてと、1970 年半ばから 2000 年前後にかけての明確な上昇傾向と、1940 年代から 1970 年代半ばにかけてと、2000 年前後から 2010 年代前半にかけての横ばい傾向の時期が見られる(図 1 左:文部科学省・気象庁、2020)。また、海域別に見るとこの一世紀の間で、インド洋と西岸流海域では最も大きな表面水温上昇が生じているのに対し、海洋循環により南大洋、大太平洋の赤道域、北大西洋、および沿岸湧昇域での上昇速度は遅いか下降している(図 1 右、IPCCAR6, Cooley, et al.2022)。しかし、21 世紀の終わりには、どの社会経済シナリオにおいても、少なくとも 84%の海域での表面水温が上昇すると予想される (IPCC AR6, Fox-Kemper, et al. 2021)。すなわち、1995-2014 年から 2081-2100 年の間に予想される表面水温の平均的な上昇は、SSP1-2.6 のシナリオでは $0.86[0.43-1.47]^{\circ}\text{C}$ 、また、SSP5-8.5 のシナリオでは $2.89[2.01-4.07]^{\circ}\text{C}$ と推定されている。

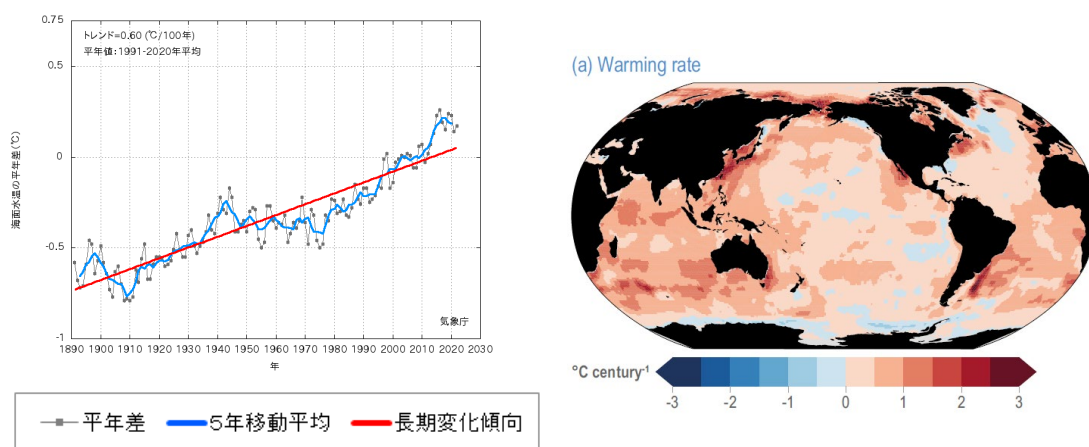


図 1 (左). 年平均海面水温 (全球平均) の年々差の推移

各年の値が黒い実線、5 年移動平均値が青い実線、長期変化傾向が赤い実線。年平均値は 1991～2020 年の 30 年平均値 (文部科学省・気象庁、2020)。

図 1 (右). HadISST1.1 による 1925 年から 2016 年までの一世紀当たりの表面水温 ($^{\circ}\text{C}$) の変化 (IPCCAR6, 2022)

このような、海洋表面水温の上昇は、地球温暖化により地球システムが蓄積した熱エネルギーの約 90%を海洋が取り込んでいると言う IPCCAR6(Fox-Kemper, et al. 2021) の指摘と合致している。それを受けて海洋貯熱量の増加率は、1990 年代半ばからはそれ以前と比べて大きくなっており、1993 年の前後で比べると、1993 年以前は 10 年あたり約 3.9×10^{22} J だったのが 1993 年以降は 10 年あたり約 10.0×10^{22} J となり、増加速度がおおよそ 2.6 倍となった（文部科学省・気象庁、2020）。

2.2. わが国周辺海域における表層水温上昇とその将来予測

わが国の周辺海域での海面水温の推移のデータは 1991 - 2020 年の平均としてまとめている（図 2）。これによると、日本近海における最近の平均海面水温（年平均）の上昇率は、 $+1.24^{\circ}\text{C}/100$ 年となっている（図 2、文部科学省・気象庁、2020）。これは図 1 に示した全海洋での最近 100 年あたりの平均的な海面水温の増加である、 0.88°C よりかなり大きな増加率である。また、わが国の周辺海域では、日本海での高い海面水温の増加を含め、ユーラシア大陸側での上昇が、太平洋沿岸での上昇を上回っている事が分かる。世界の年平均気温の上昇率は地域や海域によって異なるが、海上と比べて陸域での上昇率が大きくなっている。従って日本周辺海域において、大陸に近い海域の海面水温の上昇率が大きいのは、大陸での大きな気温上昇の影響を受けている可能性が指摘されている（文部科学省・気象庁、2020）。また、大気海洋結合モデルを用いた最近の研究では、近年の黒潮域の昇温の要因として、対流圏下層において北西太平洋域に運ばれた暖気の移流と、黒潮の北偏を伴う海洋循環の変化と言う大気と海洋での両方の変化が合わさった可能性も指摘されている（Toda & Watanabe, 2020）。

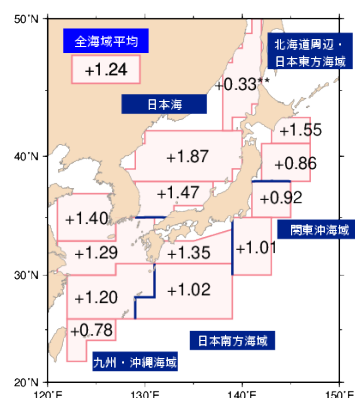


図 2 日本近海の海域平均海面水温（年平均）の上昇率（ $^{\circ}\text{C}/100$ 年）

1900～2019 年までの上昇率を示す。上昇率の数字は信頼水準 99%以上で有意な変化傾向があることを示す。上昇率が[#] とあるものは、100 年間の変化傾向が明確に見いだせないことを示す。

文科省・気象庁（2020）は、わが国周辺海域での 21 世紀末における海面水温の上昇について、2 つの社会・経済シナリオに基づく予測を公表している（図 3）。これは SI-CAT 海洋モデルによっているが、その元は気象研究所で開発された海洋循環モデルであり、北太平洋をモデル海域としている。それによれば、21 世紀末（2080 - 2100 年平均）では、20 世紀末（1986 - 2005 年平均）に比べて RCP2.6 のシナリオで $1.1 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ 、RCP8.5 のシナリオでは $3.6 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ の上昇が予測されている（図 3）。また、日本近海の表面水温の上昇は一様では無く、RCP2.6 では、日本海中部が最も高く、これはこれまでの昇温のパターンと一致している。一方、RCP8.5 になると三陸沖や

釧路沖で昇温が著しいと予測される。なお、三陸沖では 2022 年秋以降、表面海水温が平年に比べてかなり高くなっている事、また、水深 300m でも約 10℃ も高くなっていることが確認され（気象庁・HP、2023）。この原因は黒潮続流の北上によると考えられている。

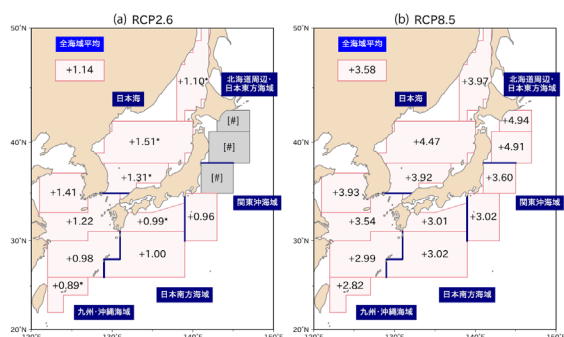


図3 SI-CAT モデルデータに基づく、21 世紀末における日本近海の海域平均海面水温の 20 世紀末からの上昇幅（℃）。(a) は 2℃上昇シナリオ（RCP2.6）、(b) は 4℃上昇シナリオ（RCP8.5）による見積り。図中の無印の値は信頼水準 99%以上で統計的に有意な値を、「*」を付加した値は 95%以上で有意な値を示している。上昇率が [#]とあるものは、統計的に有意な長期変化傾向が見出せないことを示している。

3. 水温上昇に対する海洋生物群集の応答と適応戦略

本章では既に記述した地球温暖化による海水温上昇にどのように海洋の生物群集が応答しているかを検討する。まず初めに外的環境である海水温と海洋生物との関係の理解を深めるため、高温による海洋生物の代謝障害がなぜ生じるかについて生理学からの仮説と、それに基づく高温耐性の仕組みとさらにその限界について紹介する。

地球温暖化は既に現実のものであり、平均表面海水温は 1℃近く上昇している。これに対して海洋生物は、行動による適応と生理的・代謝的な適応の両方を行っている。行動的な適応としては、主に極方向へのレンジ・シフト（移動）があり、魚類から底生生物までのこれに関する報告は多い。さらに、代謝的な適応プロセスとして順応と呼ばれる 1 つの遺伝子タイプのもとで環境に応じて様々な表現形質を示すこと（これを可塑性と呼ぶ）での適応や、エピゲノムと呼ばれる世代を跨る遺伝子の修飾による代謝適応の事例を説明する。最後に、長期に亘る環境変動では、重要な適応となって来た、遺伝的な変化を伴う表現形質の変化について紹介する。なお、この短期間における進化は、最近 Contemporary Evolution とも呼ばれて関心が高まっている研究分野となっている。

3.1. 海洋生物における水温上昇の生理学

海洋生物には、海産哺乳類のクジラのように自身の代謝で体温をある範囲に保つ機能を持つ内温性動物（Endotherm）と、魚類やエビ・カニなどの甲殻類などの無脊椎動物のように体温は体外の温度変化に任せ、その温度に合った生理的・行動的な応答を行う外温性動物（Ectotherm）とがある。体内の代謝を触媒する酵素等は温度によりその活性を支配されているので、体温を一定の幅に保つことの出来る内温性動物はより安定した代謝機能を持つことが出来る。その一方で体温を一定に維持するため多くのエネルギーを使う必要がある。逆に外温性動物は体温を維持するエネルギー消費は少ないが、低温や高温条件の環境での活動は大きく制限される（中村、2020）。海洋生物は沿岸の潮間帯生物などを除けば基本的には海水中で生活しており、陸域環境に比べれば環境温度の変化範囲は狭いと言える。

IPCCAR 5 (Pörtner, et al. 2014)では単細胞の細菌類から哺乳動物までの、生育が可能な温度範囲をまとめているが、熱耐性の閾値は生物の種類によって大きく異なり、生物としての体制が複雑でまたサイズが大きくなるに従って生存出来る温度の幅が狭くなる傾向が示されている（図4）。これは、体を構成する要素が増えることで、温度幅に対する調整機能を急速に失っている可能性を示唆する。脳での神経プロセスの障害、筋肉の膜ポテンシャルの維持喪失、心臓機能喪失、ミトコンドリアの活性損失などである(Pörtner, 2002)。

真核で多細胞の動物、植物は 40℃付近で高温限界となるが、これは表面海水の最高温度とほぼ等しい。一方、古細菌の仲間では、熱水鉱床の水圧のかかった状態で 122℃の高温化でも生育出来るものも存在する (Takai, et al. 2008)。通常、細胞内のタンパク質など高分子の立体構造は約 60℃を越すと変性を始めるとされているが、耐熱へのタンパク質の安定性はアミノ酸残基間の相互作用が関係する。これらの好高熱細菌はイオン結合を作るアルギニン、グルタミン酸、バリンの割合を増やすことで、たんぱく質の熱変性を防いでいる。さらに、たんぱく質の立体構造の取り方で高熱変性への耐性を持つと考えられている (Vieille & Zeikus, 2001)。

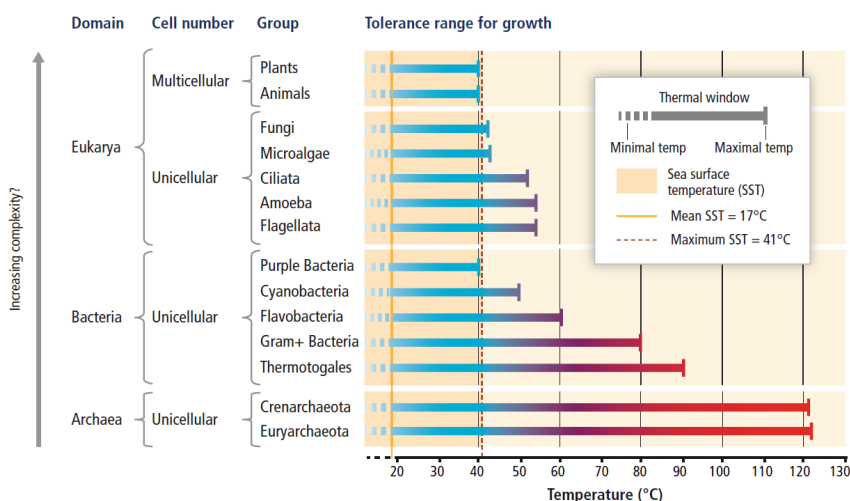


図4 生物の分類ドメインや海洋でのバクテリアから動物までの高温耐性の温度範囲

ここでは体制の複雑化は熱耐性の低下を関連していると仮定し、その結果体サイズを大きくできたが、さらに熱耐性は低下したと考える。細菌においては *Thermotogales*が体制も簡単で在り最も高温に耐える（文献は IPCCAR4, 2014を参照のこと）。

外温性動物の温度の対する代謝の応答は一般的に図5に示したように、3つの段階に分ける事が出来、これをThermal performance curve (TPC)と呼んでいる(Schulte, 2015)。第1段階の低温度側では温度の上昇と共に代謝のパフォーマンスはゆっくり上昇し、その後第2段階の異なる温度幅を持つピークに達し、これが最適温度と一致する (T_{opt})。その後の昇温ではパフォーマンスは急激に低下するのが一般的である。このようなパターンはタンパクの活性、細胞代謝、呼吸、成長などの異なる生物代謝のレベルで共通に見る事が出来、第1段階は熱力学の効果が卓越する領域で、良くArrheniusの式で相似される指数関数的に増加する段階と考えられる。一方で、第3段階の急激な低下はArrheniusの式では説明することは出来ずタンパクの変性などが考えられる。しかし、タンパクの変性は40 - 50℃から始まるが多く生物での第3段階への変曲点はその

かなり低い温度であることが分かっている。

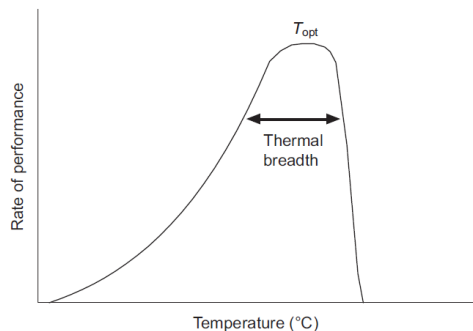


図5 外温動物の温度に対するパフォーマンスのカーブ (TPC) (Schulte, 2015)。

TPCは生物プロセスの温度に関する影響をまとめたものである。ここで重要な点は、昇温に伴うパフォーマンス上昇の勾配、および T_{opt} とそれが持続する温度幅である。

外温性動物がこのような温度変化に対する応答を持つことの生理学的な説明として最も良く知られているのは、ドイツのPörtner らが提唱した「酸素の供給キャパシティーによる高温耐性の限界」(oxygen and capacity limited thermal tolerance) (OCLTT) である (Pörtner & Knust, 2007; Pörtner, 2010)。図6はその概念図であるが、上の図は生物の対応する好氣的代謝の伸び幅と温度との関係を示している。温度上昇によって酸素の需要は大きくなり、低温側の温度閾値 T_p と高温側温度閾値 T_p の間で組織への酸素供給が最適化される。一方、高温側温度閾値 T_p を過ぎると需要に対して酸素供給が律速し、それを補うための嫌氣的代謝やヒートショックタンパクの生成などの様々なプロセスが生じることになる。さらに温度が上昇すると、心臓の機能が維持できなくなる状態 (T_d : 図6) に至ると考える。なお、低温側の温度閾値 T_p より温度が下がると、高温側での応答と似たような嫌氣代謝が生じると想定している。また、下の図は好氣的な代謝のパフォーマンスの温度依存を示し、図5と対応している。なお、海洋生物の中で、魚類は発酵による嫌氣的なATP生成能を欠いている事が知られているので、高温時のエネルギー補給の代わりは出来ないとの指摘がある (Somero, 2012)。

この好氣的代謝の伸び幅と温度との関係は、実験的に対象とする動物を使って求める事が出来る。例えば魚では流れのある水槽の中で遊泳活動を最大にさせた時と休んでいる時 (基礎代謝) との酸素消費量の温度依存を測定することで、その差として好氣的代謝の伸び幅を得る事が出来、一般的には図5のようにピークを持つ形となる (阿部, 2022)。一方、個々の生物における T_p , T_c , T_d はある限られた幅の中で、例えば季節により (seasonal acclimatization) 適応的に変化することが出来る。この順化的な適応に関しては後の章で紹介する。このようにOCLTT仮説では、外温性動物が高温での温度限界に達するのは高温下での細胞内のミトコンドリアでのエネルギーの供給の不足とこれと関連する心臓機能の低下などであると考えている (Pörtner & Farrell, 2008)。

IPCC評価報告書でのこの仮説に対する評価はその後のIPCC報告書でも大きくは変わっておらず、高温ストレスだけでなく貧酸素や酸性化を統合した複数ストレスの統合した要因として、この酸素容量/熱ストレス説が引用されている (IPCCAR6, Cooley, et al. 2022)。しかし、最近、この仮説の指標である酸素消費量はミトコンドリアの電子伝達系を通過する流束を示す良い指標であるが、温度によってそのATP生成の効率が異なるため、必ずしもATP産生の良い指標とはならないとの議論がある (Zukiene, et al. 2010; Schulte, 2015; Michaelsen, et al. 2021)。これはプロトンが

ATP生成経路以外のミトコンドリア内膜を横切って移動する経路が出来てしまうことによるが、このATP生成効率に関係するプロトンリークが熱感受性を持つことが多くのデータから示唆されている（Hilton, et al. 2010; Iftikar & Hickey, 2013）。その結果、温度が上昇するにつれてATP生成を伴うことのない酸素消費量の割合を増加させる結果となる。

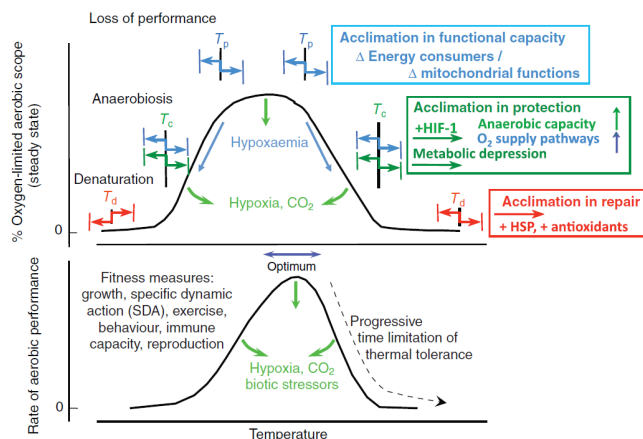


図6 ある生物種、そのライフステージまたは個体群における、酸素とその供給キャパシティーに制限された耐熱性と、その結果生じる温度幅の概念モデル（Pörtner, 2002; Pörtner & Knust, 2007より改変）。図の説明は本文を参照。

また、上記の OCTLL 仮説に関しては最近になってもまだ「急性の高温ストレスの要因と考えられる単一の生理的機能の障害についてのコンセンサスは今のところ得られていない」とするレビュー論文もある（Ørsted, et al. 2022）。彼らは外温性動物における高熱での不全を説明するためにいくつかの仮説が提唱されているが、そのほとんどは Schmidt-Nielsen(1997)の教科書によって提示された5つの生物学的プロセスのうちの一つ以上と関連づけることができると述べている。その5つのプロセスとは (i) タンパク質の変性、(ii) 酵素の熱不活性化、(iii) 酸素供給不足、(iv) 相互に依存する代謝反応に対する不均衡な温度効果、または (v) 膜の機能不全である。これら五つの「熱障害仮説」は、相互に排他的なものではなく、いくつかの生理学的機能不全が一体となって、高熱での不全を特徴づける高い温度感受性を引き起こす可能性があるとしている。

以上のように、生理的な要因として酸素供給が海洋の外温動物に関して大きな制約となっていることは明らかであるが、その生理的な機構に関しては不明な所があるように思われる。なお、水棲動物は水中に溶解した酸素を鰓等で呼吸するが酸素の溶解度は高温で減少する。一方、大気中には水中の約30倍もの酸素があり好気的な生物にとっては有利な環境である。進化の過程で生物は水中生活から陸上生活に移ったが、陸上生活への移行には、まったく新しいガス交換システム（肺、気管）の進化が必要となるが多かった。しかし、これらの過程での進化的適応についてのプロセスはあまり明確ではない（Pörtner, et al. 2017）。なお、進化との関連では、南極海での安定した低温下での十分な酸素供給によって、南極の氷魚ではミオグロビンとヘモグロビンの機能を失っていることが知られており、酸素供給能力が低下し耐熱性をさらに弱くした可能性がある（Beers & Sidell, 2011）。

3.2. レンジ・シフト（移動）による適応

海洋生物はそれぞれの生息に適した温度範囲を持っているが、外的な環境がその温度範囲を超えた場合、外温生物である魚類や動物プランクトンなど移動力のある動物の、わかりやすい行動的な適応は適温水塊へのレンジ・シフト（移動）である（IPCCAR6, Cooley, et al. 2022）。しかし、この移動速度を推定するためにはそれぞれに海域における時系列的な生物調査のデータが必須であり、その為には既存の論文をもとにデータベースを作成する必要がある。Poloczanska, et al. (2016) は海洋の表層生態系における気候変動の影響を調べた 230 以上の論文から、1900 件の事例を集めて海洋気候変動インパクトデータベース (MCID) を作成し、それを基にして海洋生物種の移動、現存量やフェノロジー変化を推定している。IPCC/SROCC (Bindoff, et al. 2019) では、上記の論文を引用して表層生態系におけるレンジ・シフトの観測記録の大部分は海水温の変動と相関しており、1950 年代以降で 10 年当たり $51.5 \pm 33.3 \text{ km}$ の分布の変化（範囲中心、北上・南下境界を含む）としている。一方、海底に生息する底生生物のレンジ・シフトの平均速度は 10 年当たり $29.0 \pm 15.5 \text{ km}$ であり、表層生態系の群集に比べると半分程度の速度である。

なお、底生生物の移動に関してはわが国沿岸でのサンゴの極方向への移動が調査されている（図 7 : Yamano, et al. 2011）。これによれば熱帯・亜熱帯域のサンゴ礁を構成する基盤となる 2 つのサンゴ (*Acropora*) を含め、わが国沿岸のサンゴの北方向への移動は 1930 年代から始まっていた。また、移動速度は 14 km/年 にも達し他の底生生物より早い、これには黒潮などの海流の影響もあると考えられる。後で述べる陸域での動物の移動に比べると、サンゴのような底生生物の移動速度は速いが、その理由の一つとして海底での固着生活を送るものでも生活史のどこかで遊泳生活をするものが多い事が挙げられる。水温上昇に対して移動することで対処するのがその 1 つで、魚類やサンゴなどの北上現象はその表れであろう。なお、このような状態を海洋生物は gene flow が大きいと表現している。

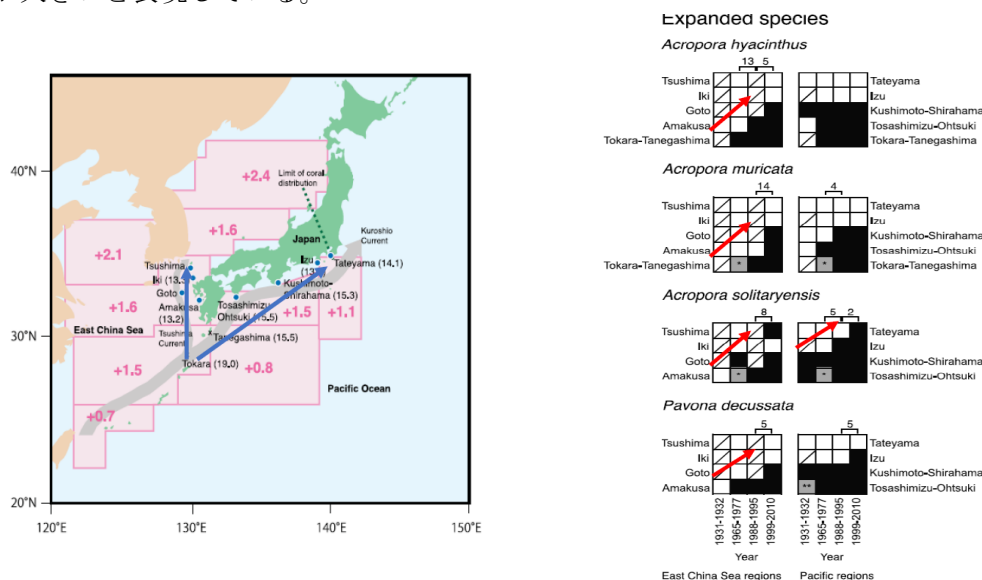


図 7 日本周辺海域における造礁サンゴ類の極方向への移動 (Yamano, et al. 2011)。右図は各海域における水温上昇と東シナ海方向と、黒潮方向への移動を示す。左図は二方向への1931年から2010年における各サンゴ種の移動を示す。移動範囲の幅は、温暖期だけで900Kmにも及ぶ。生息域の選択幅の広い種類では7Km/10

年の北への移動であり、生息域の幅の狭い種類では99Km/10年で移動した。

陸域では温暖化による生物の極方向に対する平均的な移動速度は 0.61 ± 0.24 km/year とされており (Parmesan & Yohe, 2003)、海洋よりも一桁遅い移動速度である。陸域での生物移動が遅い理由としては、陸域環境の人為的な断片化による阻害や高温時の隠れ場の存在など様々な要因が考えられている (Lenoir, et al. 2020)。また、陸上と海洋の生物相を比較すると、海洋生物種は一般的に、その上限温度に近い環境に生息している割合がかなり高いことが示されており、これは陸上種と比較して温暖化に関連した局所的絶滅の割合がかなり高い事象と整合的である (Pinsky, et al. 2019)。

表層生態系での多様な生物群集を見た時の平均的な移動速度は一定の幅に入るが、一方で生物の生物地理学的な応答は海域によっても分類群によっても異なることも確かである。例えば、動物プランクトンや魚類などで種類によっては速い範囲移動が記録されている (Pinsky, et al. 2013; Poloczanska, et al. 2016)。中緯度北大西洋では過去60年間の連続プランクトン記録計(CPR)のデータがあるが、その解析からあるグループのカイアシ類は10年当たり最大232kmの速度で極域に拡大しているという証拠が得られている (Chivers, et al. 2017)。また、過去数十年間での渦鞭毛藻の生息域は、気候変動の速度(等温線移動速度)に密接に追従する傾向を持っており、それと対照的に珪藻類の分布域は、経年的な温度変化よりもむしろ自然変動である数十年単位の変動に大きく影響されている (Chivers, et al. 2017)。しかし、全体として見ると観察された生物地理学上の海洋生物群集の大部分の変化は、海水温の変化に対する予想される反応と一致する。

さらに以上示したような観測で得られる生息域の移動の速度と方向は、水温上昇に加えて海洋の低酸素と酸性化の相互作用 (Sampaio, et al. 2021) のような地球温暖化の他の要因が大きく寄与していると考えられるが、同時に海域によっては以下のような非気候的要因の相互作用によって調整されると考えられる (Poloczanska, et al. 2016)。これらの要因とは、a) 海流などによる物理的なバリア (Chapman, et al. 2021; Fuchs, et al. 2020; Choo, et al. 2021)、b) 餌などの重要生息域の利用可能性 (Alabia, et al. 2020)、(c) 水深を含む地理的位置 (Mardones, et al. 2021) などである。このように、生物の生物地理学的な移動の速度は、複数の気候的・非気候的要因に影響され、その結果として群集群集内における非同期的な移動をもたらす可能性がある。水温上昇などで生じる移動に対する海洋生物群集の応答の異なりは、今後、外洋生態系の空間的な再編成を引き起こし、その結果より高い栄養段階の生物に影響を及ぼすことも考えられる (Chivers, et al. 2017)。

生物移動に関する生物地理学的なデータは北半球の中緯度以北の大西洋や太平洋では多いが、一般に低緯度海域では極めて乏しく (Dornelas, et al. 2018)、このことが低緯度地域での生物地理学的なシフトの検出とその温暖化への評価に対する信頼度を低下させている。従って、今後、サンゴ礁など沿岸生態系での移動も含め低緯度海域でのデータ蓄積が重要である。なお、北方への移動は植物でも生じる。寒帯での岩礁帯での主要な海草であるコンブの仲間は種により適温が異なることで移動が生じる。例えば、RCP2.6のシナリオでも北西大西洋の樹幹を作るコンブの仲間は、その南限が熱帯域の拡大により 2050 年から 2100 年に ≤ 40 km 北方へ移動すると予想されるが、RCP8.5 になると、2100 年には種によって 126km, 406km とそれらの移動がかなり大きくなると考

えられている (Wilson, et al. 2019)。

3.3. 変化する環境への順応 (Acclimation)

変化する環境に対し生理代謝的な応答である順応 (Acclimation) と、各個体や集団での遺伝子の変化を伴う Genetic Adaptation の二つが、移動と言う行動的な適応を除くと生物の環境変化への代表的な応答である。この二つの生物応答の重要度のバランスは、各海洋生物群集に対して環境変化に応答した遺伝的な変化が有効に働くまでの時間、すなわち世代の長さなどの生活史が密接に関係する (Somero, 2010)。ウイルス、細菌、単細胞生物や寿命の短い微小な無脊椎動物などは、大きな集団を作る事が出来遺伝的な変化も早いので、温度上昇などに対しての応答に対する表現形質の可塑性などの重要性は低いからである。一方、寿命の長い外温性の無脊椎動物などでは、前者の Acclimation の能力の方も重要な意味を持ってくる。

定義によれば順応による表現形質の可塑性は、1つの遺伝子タイプのもとで環境に応じて様々な表現形質を示すことが出来る能力 (これを可塑性と呼ぶ) である。遺伝的な適応と異なりその個体の世代内での応答であり、多くは数日から数週間の短い期間で生じ、その間に細胞内で新たな遺伝子の発現やタンパク合成などが生じている。なお、既に述べた外温動物での温度変化に対するパフォーマンスの温度窓を示す図 6 において、高温側、低温側に少しずつシフトすることを示しているがこれが順応の幅を示している。

高温に対する順応能力の幅の実験的な推定法は既に半世紀上の歴史がある。実験室で最適水温よりも昇温した何段階かの条件で対象生物の飼育を 2 - 4 週間程度行い、対象生物の昇温への応答を見るのが一般的な方法である。また、生物の温度変化に対する応答の検出には、動物の筋肉や心臓の反応、ヒートショックタンパクなどの生化学的な応答、さらには遺伝子発現まで時代に依って様々な指標が用いられている (Peck, et al. 2014)。

Pinsky, et al. (2019) は、既存論文から 406 種の外温性動物 (陸域 318 種、海洋 88 種 : 海洋では潮間帯生物は含まない) における高温上限値 (upper thermal limit : CTmax) のデータを使って、全球レベルで地球温暖化により影響を受ける陸域と海域の外温性動物を比較し、温暖化によるその生存のリスクを評価した (図 8)。陸域環境においては気温上昇の時空間的な分布が重要であり、ここでは生物は気温が最も高くなった時、それを避ける事が出来る隠れ場の存在があると仮定した。従って、この研究では各生物における Tmax とその生物が利用出来る最も低温な微環境における最も暑い日の生物の表面体温との差である安全温度幅 (TSM) を推定している。まず、明らかにのは生育現場における最高気温は、陸域では日陰においても熱帯では無く亜熱帯から温帯 (北緯、南緯 20~35 度) であるのに対し、海域ではこれが熱帯にあることである (図 8, ab)。また、極域の限られた地域を除くと、陸域では多くの生物の Tmax が直射日光にさらされた環境での気温を上回っており危険な状態にある事を示す。その一方で、陸域では気温の差が日向とは 10℃ 以上ある日陰の隠れ場の存在が極めて重要であることが示されている。海域では陸域のような隠れ場の存在が無いので、保護された場とそうでない場との水温は一致するが、この値は Tmax よりも全体に低くなっている。しかし、南極海や低緯度ではその差が少なくなっている。さらに、図 10c は 2100 年における緯度別の気温・水温上昇とタイプ別の陸域・海域生物の生理的順化後の安

全温度幅の推定である。温暖化により順化能の幅は狭くなるが、海洋・陸域とも緯度別の傾向は変わらず海域では熱帯域が最も幅が狭い事が分かる。

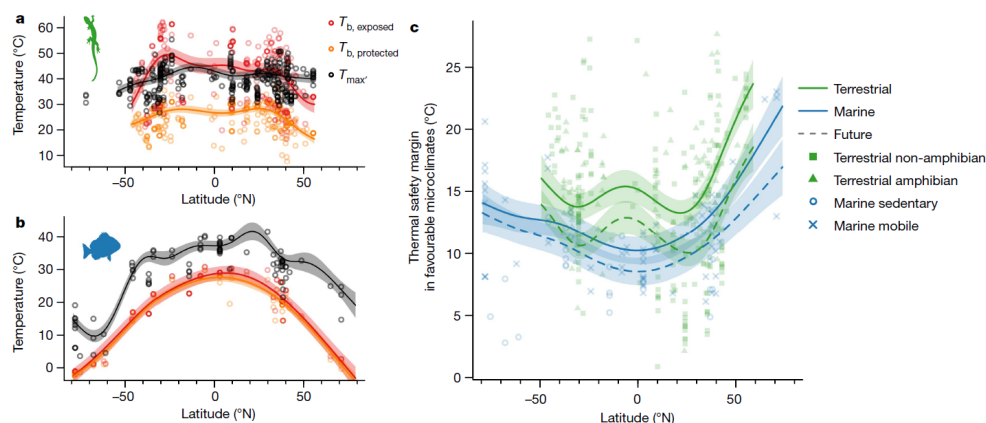


図8 a,b: 陸域(a)・海域で(b)の緯度別の気温・水温変化に対する外温生物の生理的な応答 (Pinsky, et al. (2019) ここでは陸・海での各生物の熱耐性の最高値 (T_{max} , 黒), 生育現場での最高値 (日向, T_{exp} , 赤), 日陰 (T_{prote} : オレンジ) で緯度別に見ている。

図8 c: 緯度別の2100年における気温・水温上昇とタイプ別の陸域・海域生物の生理的順化の温度幅の推定 温暖化により順化能の幅は狭くなるが、海洋・陸域とも緯度別の傾向は変わらず、海域では熱帯域が最も幅が狭い。

湧昇域、沿岸域での潮間帯などの変動の激しい環境は、複数の環境要因が時間的・空間的スケールが変化しながら相互作用する場であり、ここでは海洋生物の環境・気候変動に対する遺伝的な応答も含めた耐性と感受性の地理的モザイクが生じている(Boyd, et al. 2016 ; Li, et al. 2018)。このような環境場の事例として、海岸の岩礁帯に棲む同属のカニの急速な熱ストレスに対する応答を検討した研究がある(図9: Somero, 2010)。これは、アメリカ太平洋岸の異なる緯度で、海岸岩礁の異なる高度から同属 (*Petrolisthes*) のカニを集め順応化した後、集団の50%が死亡するLD50を実験的に調べてその違いを見たものである。図9Aの結果は、緯度の低い方、また同じ緯度では、生育場の高度が高い方がLD50の水温も高くなっており、これは想定された結果である。なお、図9の赤丸と青丸は温帯域での特定の種を示している。一方、図11Bは実験に使ったカニのLD50の水温とこれらのカニの生育海域における最高水温との関係を見たもので、低緯度海域で高温条件下に適応した種が温帯での種に比べて、順応により高温耐性にシフトできる幅が少ないことをこの図は示している点が注目される。心機能が高温下で急速に劣化するのがLD50の主要な原因であるが、この結果は高温に適応した熱帯域での種は、さらなる高温化に対する余裕が乏しい可能性を示している。このように、温度、pH、pCO₂、光、栄養塩類の時間的変動が激しい沿岸域に生息している個体群では、激しく変動する条件による強い方向選択により、局所的な適応と環境ストレスへの耐性を高めた可能性があると考えられている (Hong & Shurin, 2015)。

このような表現形質の可塑性は気候変動による温度レジームの変化など、生物が環境の急激な変化に対処するための適応的な機構であるとしばしば仮定される。しかし、これまでの耐熱性が適応的であるとの仮定にもかかわらず、これらの生物による耐熱性の可塑的な変化が、その生物

の新たな環境下での適応度を高めたかどうかの検討はあまりなされていないようである (Arnold, et al. 2019)。

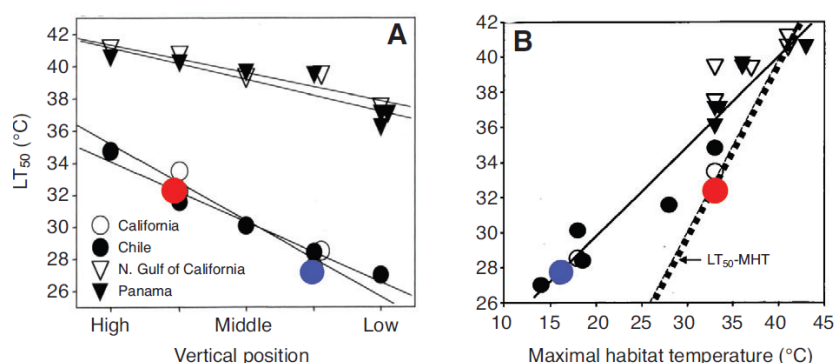


図9 A.異なる緯度の海域の異なる高度の岩礁帯に生息する同属(*Petrolisthes*)のカニにおけるLD₅₀で見た高温耐性との関係。B.それぞれの環境でのカニのLD₅₀とその環境における最高水温との関係。

つまり厳密には適応度を上げる表現形質の可塑性でなければ適応とは呼ばないので、この視点での検証が必要との考えである。さらに、Merila & Hendry (2014)は表現形質の可塑性による適応に関しては多くの研究が存在するが、これらが本当の意味での適応であるかについては、以下の3つの点からの検討が必要であるとしている。その1つは、結果的に生じた表現形質の変化が、遺伝子の改変等で生じたものでない事を証明することが容易でないこと。二つ目は、生じた変化が適応的であるかどうかについて、それを証明するよりは仮定してしまうことが多い事。三つめは気候変動に対する適応を議論する場合、他の可能性のある要因について検討しそれを排除する手続きを殆ど行っていない事である。このように、海洋生物の高温適応に関しては、まだ多くの課題があるとしている研究者も多い。

以上紹介したような可塑性による応答の限界 (DeWitt, et al. 1998; Valladares, et al. 2007) を超えると、変化する環境下で生き残るためには次節で紹介する遺伝的変異を伴う適応が必要となる (Fox, et al. 2019)。その前に、線虫などのモデル動物での研究が発端となった可塑性応答の世代を超えた発現である Transgenerational plasticity (TGP) と呼ばれる現象を紹介する。これにはエピゲノムと呼ばれる遺伝子の発現を調整する機構が関連することが分かっている (Eirin-Lopez1 & Putnam, 2019)。

IPCCAR6(Cooley, et al. 2022)では、海洋生物の高温耐性において生活史の過程における環境履歴がその後に影響を与える世代内および世代を越えた環境履歴の「キャリーオーバー効果」が認められ、自然淘汰や個体群間の耐性に影響を与える可能性があることを指摘している (Veilleux, et al. 2015; Balogh & Byrne, 2020)。図10は、サンゴ礁に棲むスズメダイ科のスパイニークロミス (*Acanthochromis polyacanthus*) を使って、F0世代の次のF1, F2世代で、コントロールに対して水温を上げて飼育した場合と、F2だけ上げて飼育した場合での (図10a)、酸素呼吸能を高温への適応の指標として比較したものである (Veilleux, et al. 2015)。F2世代での酸素呼吸能は、F2だけ高温順化させた魚ではコントロールよりも低下したが、F1, F2と順化させた魚ではコントロールよ

り優位に高くなり、世代を超えた順応が生じている事が示唆されている(図 10 b)。遺伝子の発現を見る transcriptomes の比較では、この順応には好氣的な機能の高温順化に関与する多くの遺伝子が関与しており、このような変化は遺伝子の解析の結果、酸素の代謝やエネルギーの安定性などに関わる DNA のメチル化で生じている事が分かった (Taewoo, et al. 2018)。

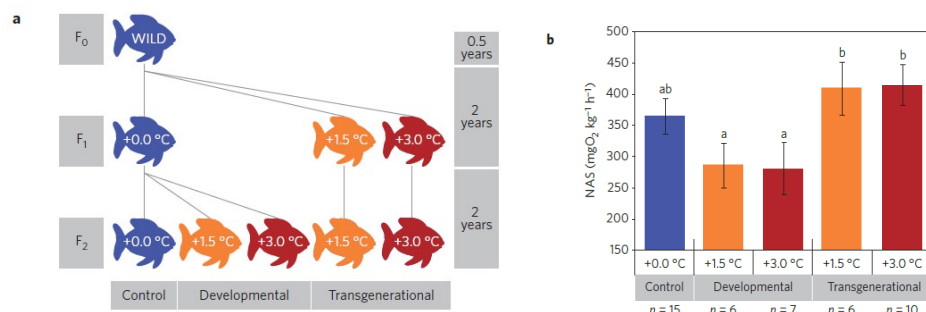


図 10 サンゴ礁の魚類における温暖化に対する世代を超えた順化

図の説明は本文を参照の事(Veilleux, et al. 2015)。

このようなこの世代間を越えた可塑性による適応は、海洋では魚類、二枚貝、環形動物、サンゴなどに見られるが、一方で、この現象は種特異的であり環境変化の速度や大きさによっては環境に適切に対応しない適応を引き起こす可能性があると考えられる(Byrne, et al. 2020)。このエピゲノムによる世代を越えた表現形質の可塑性の保持が、環境変動に対する形質変化とどのように結びついているかはまだはっきりしないことが多い。最近の海洋分野を対象としたエピジェネティクスのレビュー論文(Eirin-Lopez1 & Putnam, 2019)でも次のように書かれている。

「現在、海洋環境でのエピジェネティクスの理解における多くの本質的なギャップを解決する態勢は整っているが、その中でも、エピジェネティックな情報の遺伝は基本的な論点でおそらく最も重要であり、最も議論的となることは間違いない。また、その伝達、持続、表現型への影響を媒介するメカニズムについて多くの課題が投げかけられている。もし遺伝性エピジェネティックな変異が進化的変化の根底にあるとすれば、自然淘汰はいくつかの異なるタイプの遺伝性の変異（ダーウィンの変異とラマルクの変異）に作用する可能性があるという認識も生じ、より広範な遺伝の概念が必要となるかも知れない (Jablonka & Lamb, 2002)。

3.4. 遺伝的変異を伴う適応

IPCCAR6(Cooley, et al.2022)では、気候変動は生物における自然淘汰の主要な原動力であり、成長、生殖、生存などの生活史、および体／細胞サイズ、形態学、生理学などの形質、あるいは自然個体群の遺伝的多様性に重要な変化をもたらすと考えている (Pauls, et al. 2013; Merilä & Hendry, 2014)。しかし、既に述べたように海洋生物が気候変動に対して遺伝的な適応で応答して行くには、気候変動の大きさとその変化速度と言う外的な要因と並んで各生物群集の持つ世代交代の長さや群集内での遺伝的な多様性などが、制約条件となる事は良く知られている(Mitchell-Olds, et al. 2007;Lohbeck, et al. 2012)。

海洋の現場における生物群集の空間的・時間的な適応の程度を正確に評価することは難しく、

これが自然の生物個体群における適応進化を研究する上で大きな制約となっている。また、気候変動に対する生物の応答に関する研究では、長寿命の多細胞生物での進化による適応の研究は殆ど無く、遺伝的な適応進化に関する知見は、細菌や植物プランクトンのような小型で短命な海洋生物の研究に依存しており、対象生物に関する情報のギャップが大きい。植物プランクトンのような小型で短命の海洋生物は、急速に分裂し、大きな集団の中に高い遺伝的変異を持つと言う特徴があるが、これが他の長寿命生物にも該当するかどうかは分からないからである(Collins, et al. 2020)。

短寿命の単細胞植物プランクトンでは、実験室内での進化研究が行われるようになり、これらの生物群集は気候変動の影響を模倣した環境変化に数百世代の内に適応できることが示唆されている(Bach, et al. 2018)。図11はクローン化した植物プランクトンの珪藻(*Thalassiosira pseudonana*)を使って、300世代まで継続培養し自然界を模倣した水温変動を与えた場合と高温状態を維持した場合の、珪藻の高温耐性に関する表現形質の適応がどうなるかを見たものである(Schaum, et al. 2018)。図11に示すように、培養条件を極めて高い32℃の高温に固定した条件と、中程度の昇温である26℃で維持した条件、22, 32℃の間を、3-4世代で交互させるFS条件では結果が大きく異なった。32℃での高定温培養では約100世代までの極めて遅い増殖に対し、FSおよび26℃を含めそれ以外ではほぼ1年で300世代に達した(図11、a)。また、コントロールに比べ、どの昇温条件でも増殖速度の最適温度は上昇したが、全体のパフォーマンスはFS条件が最も良いことが分かった(図11、b)。この珪藻(*T.pseudonana*)で見られたような高温化に対する適応的な応答は、培養後の珪藻集団の形状や、光合成や呼吸と言った主要な代謝機能の変化を伴っており、特に高温条件での炭素利用効率の向上がはっきりしている(図12)。このような表現形質の変化は、転写調整、酸化ストレスへの応答、酸化還元の調整などに関わる遺伝形質の急速な進化を伴って生じており、かなり大きなゲノム領域での重複や欠損が生じていうことも示された(Schaum, et al. 2018)。また、全ゲノム解析によれば異なる培養条件で選択された集団内のゲノムの幅も明らかになった。この結果は、海洋珪藻における高温耐性の進化、特に変動している環境下での進化として、遺伝的変異による表現形質の変化を伴う適応形質が年単位で生じる可能性が示された。

上記のような短寿命の真核の単細胞生物での適応プロセスには、一方で遺伝的多様性の減少や機能的・進化的なトレードオフの存在によって、適応が妨げられたり、遅れたり、制約を受けることがある(Aranguren-Gassis, et al. 2019; Walworth, et al. 2020)。例えば海産珪藻(*Chaetoceros simplex*)では、高温耐性と窒素要求量の増加の間の機能的トレードオフがある事が分かっており、これが窒素制限の条件での高温への適応がうまく行かない原因となっている(Aranguren-Gassis, et al. 2019)。

なお、細菌群集に関しての実験的な長期の進化・生態的なアプローチとしては、大腸菌を長期培養(25年間で60,000世代を継続培養)してその変異速度、特に新規の炭素源に対する獲得を見た研究がある(Lenski, 2017)。この間に安定的に共存出来る異なるエコタイプの集団が誕生し、また新たな炭素源を利用できる株が遺伝的な変異で出来るなど、微生物の進化の過程を実験

的に解析することが出来る手法になって来ている。

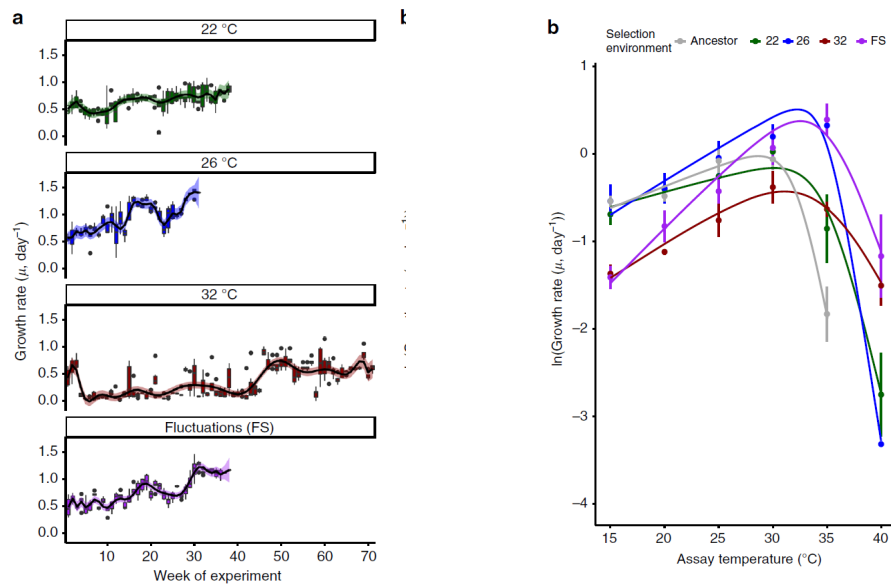


図11 珪藻 (*Thalassiosira pseudonana*) における水温条件の周期的な変動が高温耐性への遺伝的な適応に与える影響 (Schaum, et al., 2018)。a、各培養条件による300世代までの培養での増殖速度の時間経過、b、300世代後の増殖速度と水温との関係。

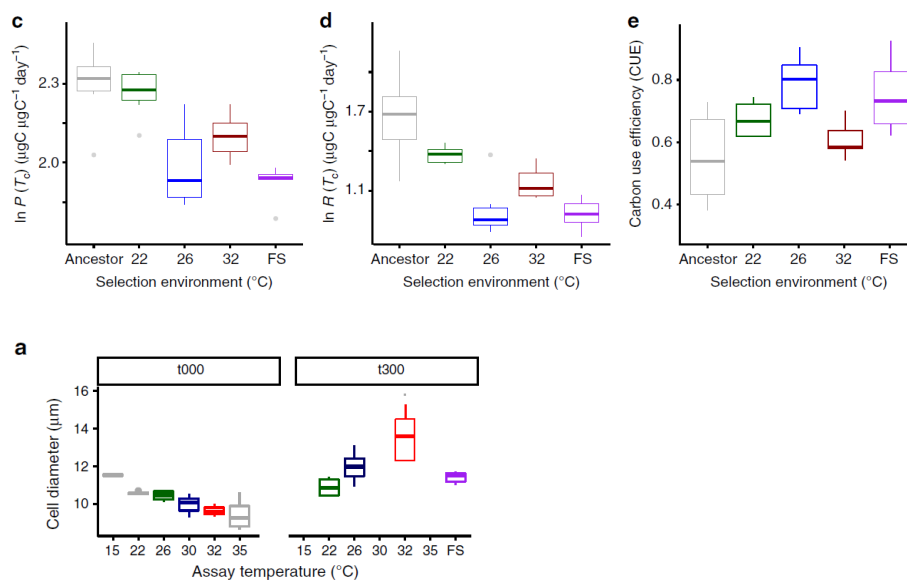


図12 珪藻 (*Thalassiosira pseudonana*) における水温条件の周期的な変動が高温耐性への遺伝的な代謝の適応に与える影響 (Schaum, et al. 2018)。(a)、各長期培養条件での実験前と後での細胞の大きさ、それぞれの培養条件で培養後の (c) 総光合成速度、(d) 呼吸速度、(d) 炭素利用効率。なお、各培養条件のカラーコードは図11を参照の事。

陸域の昆虫でも急激な環境変化を受けて短期間での進化的適応 (Evolutional Adaptation) が生じる例は古くから観察されている。イギリスの工業地帯に棲息する蛾 (オオシモフリエダシャ

ク：*Biston betularia*) の翅の灰色から黒への色彩変化が環境変化によって数 10 年で生じた事は良く知られている (Kettlewell, 1973)。これは明るい灰色の色彩の蛾では、煤で汚れた木々の背景の中で摂餌者である鳥類に容易に見つかってしまう事から強い淘汰圧が働き、色の濃くなった蛾が生き残りに有利となった自然淘汰の結果である。なお、1859 年に有名な「種の起源」を書いたチャールズ・ダーウィンは、生物の進化とは極めてゆっくりと進行するプロセスと認識しており、我々人類の寿命ではそれを目撃することは出来ないと考えていた。しかし、この進化についてのダーウィンの認識は時間スケールに関しては誤りであることになる。

このような強い淘汰圧と言う環境変動下において魚類などの海洋の脊椎動物においても、急激な遺伝的な変化が生じることが知られている。図 13 は高温に対する応答ではないが、サイズで分別し漁獲する漁業を真似て汽水性の トウゴロウイワシ (*Atlantic silversides* : *Menidia menidia*) にサイズによる選択圧を各世代でかけ 5 世代まで飼育した時の結果である (Therkildsen, et al. 2019)。実験では各世代ごとに 1000 匹を飼育し、その中でサイズがトップとボトムの各 10% だけを産卵のため残し次の世代として、5 世代飼育した。なお、選択後の残りをコントロールとしている。その結果 4 世代後では 2 つの処理した群集のサイズには 25% の大きさの異なりと重さではほぼ倍の違いが現れた。この結果は淘汰によって成長速度に著しい変化が生じたことを示唆している。この研究では、実験で得られた魚とアメリカの東海岸の異なる環境下での野生種とのタンパク生成をコードしている全ゲノムを比較し遺伝的な変異も調べているが、このような表現形質の変化の背景にあるゲノムの変異を成長に関連する遺伝子に集中して見られる変異など、淘汰に対するゲノムの応答の大きな異なりも検証している。

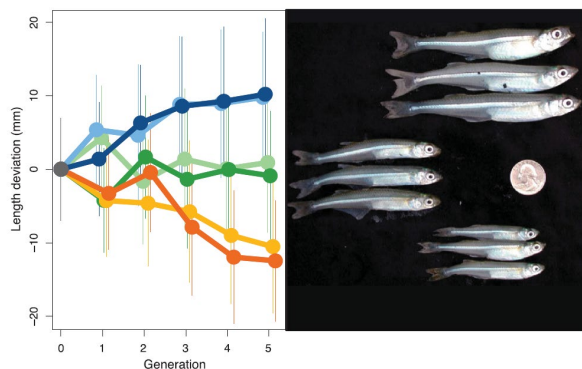


図13 魚類における極めて速い環境適応の事例(Therkildsen, et al. 2019)

青丸がサイズでトップ 10% を選択した場合、黄色、オレンジがダウン 10% を選択した場合の世代毎のサイズ幅を示す。

海洋生物において気候温暖化という現在の環境変動の中で、海洋熱波 (MHWs) のような事象は極端な選択圧の一つとなる可能性がある。さらに、海洋生物に対しての選択圧は、高温化だけではなく、表層からの密度勾配の変化が反映される溶存酸素濃度の減少や、海洋酸性化による pH の減少などが重なって生じる事によって、極限条件への適応の可能性を変化させたり、妨げたりする可能性がある。しかし、このような複合した環境変動によって生じる選択圧に対して海洋生

物群集や生態系がどのように適応していくかはまだ分からないことが多い (Cheung & Fröliche, 2020; Gruber et al. 2021)。

4. 今後の展望

本報告書では主にIPCCによる2019年と2022年における最新の評価報告書を中心に、海洋での地球温暖化による海水温度上昇に対する海洋生物の様々な適応戦略に対する知見をまとめた。この海水温上昇の影響は既に海洋生物の行動などにも表れており、魚類を含む海洋生物は北半球では北上し、わが国でも見られるブリなどの暖水系の魚類の北上はレンジ・シフトと呼ばれる適応の典型的なものである。このような行動による適応の他に、海洋生物は短期間には表現形質の可塑性を利用した順応 (Acclimation) と言う生理的な応答を行うことが出来る。この場合にはエピゲノムによる機構での世代を超える可塑性での適応も含まれるが、その詳細な機構の解明は今後の課題である。また、環境変動が激しい沿岸域の潮間帯に棲息する底生生物などは、このような環境場に遺伝的に適応することで、今後予想される水温上昇に対して抵抗性を持つ可能性なども見いだされている。

さらに最近の野外あるいは実験室での観察・実験等により、環境ストレス等での淘汰圧が高い場合、動植物の形質の進化/適応が集団内に現存する遺伝的多様性の助けもあって、10世代程度のタイムスパンで生じることが幾つかの生物群で分かってきた。その一方で、環境要因が複合的に影響を与えるような場合は、異なる表現基質の間のトレードオフが生じることもあり、このような急速な適応も無限ではないことも示されている。従って、このような環境変動下では時間の経過とともに生態系の種組成は変化し、絶滅する種も出てくる可能性は高いが、また、新しい種も出てくる可能性もある。

2100 年における表面水温の上昇予測に関しては既に示したが、今後の海洋環境の変化に関しては、社会経済シナリオによりかなりの違いがあるため、2100 年における海洋生物群集へのインパクトとそれに対する応答の評価は容易ではない。例えば、IPCC/SROCC(Bindoff, et al. 2019) では、社会経済シナリオの RCP2.6 と RCP8.5 における 2100 年までの海洋における溶存酸素、栄養塩硝酸、一次生産の予測を行っている (図 14)。これによると 2 つのシナリオで溶存酸素濃度の予測の振幅が最も少なく (図 14, d)、硝酸濃度の変化がそれに続き (図 14, g)、最も推定幅の大きいのは一次生産 (図 14, j) であった。

この結果は、大気中の酸素の海洋への溶解と言う物理過程でその変動の多くが決められる海洋での溶存酸素の変動に対して、光量や栄養塩の供給と共に植物プランクトン群集の生理的な応答が要因として大きい一次生産は現状ではモデル間での違いも大きく、その将来予測がまだ難しい事を示している。海洋の基礎生産が今後どうなっていくかは、それに依存する表層から深層までの生物群集の今後の挙動に大きな影響を与える大きな課題である。なお、海洋の純基礎生産に関しては、クロロフィル量の衛星観測に基づくその推定量に対して、現場での実測による推定値が有意に異なっていると言う課題があり、この不確実性を少なくする努力を高い優先度で行うべきであると言う指摘もある (Lee, et al. 2015)。

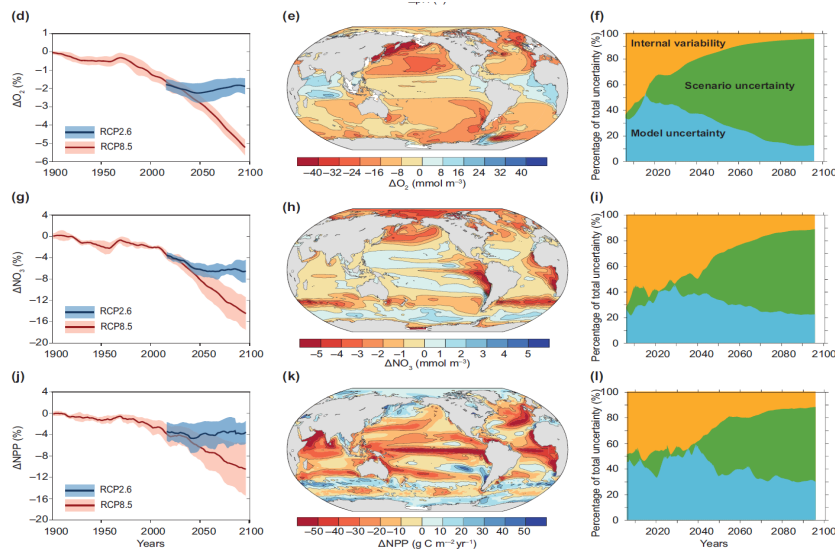


図14 二つの社会・経済シナリオ下での中層までの溶存酸素(a)、海洋表層での栄養塩・硝酸イオン(g)、純一次生産(j)の2100年までの予想とその誤差、およびその不確実性が何に依存するかの内訳（不確実性は、モデルに由来する場合、シナリオによる場合と内部的な変動性に由来する場合の3つ）（IPCC/SROCC, Bindoff, et al. 2019）。

基礎生産の将来予測を含め海洋生態系とそこでの生物群集の動態の将来予測について生態系モデルの利用は必須となっている。例えばモデルは特定の環境ドライバーやドライバーの組み合わせにより、それぞれの相対的な重要性の検証や相乗的または拮抗的な生物群集同士の反応を特定するするのに役立つ（Kaplan & Marshall, 2016; Payne, et al. 2016; Skogen, et al. 2018; Tittensor, et al. 2018; Gissi, et al. 2021）。一方、IPCCAR6(Cooley, et al.2022)ではこれらのモデルは現状では広範な不確実性を伴うので気候変動下での複雑な海洋生態系の各海域での予測を正確にすることはまだ期待できないとも述べている(Payne, et al. 2016; Heneghan, et al. 2021)。また、生態系モデルに関しては最近、漁業・海洋生態系モデル相互比較プロジェクト（Fish-MIP; Tittensor, et al. 2018）の結果が公表されている。これは、8つの魚類を含む生態系モデルのパフォーマンスを統合して比較したものであるが、このようなモデル・アンサンブル実験により、単一のモデルよりもより多くのプロセスや機能生物グループを含んでいるため、より広範なもっともらしい応答を捉えることができる。

この報告書では地球温暖化に対する海洋生物群集の応答を海水温上昇に限って紹介した。一方、実際の海洋では生物群集に対する地球温暖化による環境変動は水温上昇だけではない。酸性化や貧酸素化などは多くの海域で同時に進行しており、実際の海域での現場の長期観察のデータとの整合性を見るには、少なくとも主要なストレスラーを実験的に再現する必要がある。最近ではこのような高温や低酸素と言った複合的なストレスラーを同時に与えて実験的にそれへの応答を見る研究も多くなったが、その殆どは単一種での短期的な順応を見るものである（Boyd, et al. 2018）。Boye, et al. (2018) が地球温暖化に対する海洋生物の適応研究をまとめた論文で、実験的なアプローチを主体に今後の研究の重要な方向性として述べている事を最後にまとめる。

1. 現地調査、実験的なアプローチ、モデルなど複合的な研究手法の重要性

海洋生物が如何に地球温暖化などの環境変動に応答するかを研究する手法として、(a) 古環境での環境指標（プロキシ）や、現在の環境への調査・観測による時空間的な海洋環境の再現、(b) 現在の海洋環境での海洋生物の生理的・行動的な応答の評価、(c) 複数の環境負荷を操作し再現出来るターゲットの生物種を絞った実験室実験、(d) 大容量の長期にわたるメゾズム実験がある。これらはこれまで海洋生物の環境変化への応答を理解するのに広く応用されてきたが、これらのアプローチによる環境の変化に対する生物学的応答の研究にはそれぞれ利点と限界がある。従って、唯一の理想的な研究方法は存在せず異なるレベルで特定の問題を対象としたアプローチの組み合わせが必要である。

2. 生理学的な機構解明と生物群集/海洋生態系との間のギャップの解消

生息空間における海洋生物の複数の環境要因への応答の研究手法としては、より生物学的な機構の理解を深めるアプローチと、予測される将来の状態を特定するために必要なシナリオに基づくアプローチとの間ではっきりした二者択一は存在せず、この二つが主要な研究方向での基盤となっている。さらに生理学的反応の研究と群集/生態系への影響の研究の間の橋渡しを進展させる為には、アップスケーリングとダウンスケーリングでのアプローチを共同で考えることである。

3. 環境変化への生物応答としての進化をどう考えるか

複数の環境要因への生物応答を理解するために利用する事が出来る、進化に関する実験や理論が蓄積されつつある。しかし、これらの実験や理論は、自然淘汰の作用と適応度と言った生物進化学本来の観点から組み立てられており、現実的であるがその一方で一般論的であることが多い。このような進化の考え方が海洋の生物個体群でどのように作用するかを理解するには、最近の自然個体群や分離株を使った実験的な研究で橋渡しをすると共に、進化に関するこれまでの文献を注意深く解釈する必要がある。

文献

- Alabia, I. D., Molinos, J. G., et al. (2020). Multiple facets of marine biodiversity in the Pacific Arctic under future climate. *Science of the Total Environment*, 744, 140913.
- Aranguren-Gassis, M., Kremer, C. T., Klausmeier, C. A., & Litchman, E. (2019). Nitrogen limitation inhibits marine diatom adaptation to high temperatures. *Ecology letters*, 22(11), 1860-1869.
- Arnold, P. A., Nicotra, A. B., & Kruuk, L. E. (2019). Sparse evidence for selection on phenotypic plasticity in response to temperature. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1768), 20180185.
- Bach, L. T., Lohbeck, K. T., Reusch, T. B., & Riebesell, U. (2018). Rapid evolution of highly variable competitive abilities in a key phytoplankton species. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 611-613.
- Balogh, R., & Byrne, M. (2020). Developing in a warming intertidal, negative carry over effects of heatwave conditions in development to the pentameral starfish in *Parvulastra exigua*. *Marine Environmental Research*, 162, 105083.

- Beers, J. M., & Bruce, D. S. (2011). Thermal Tolerance of Antarctic Notothenioid Fishes Correlates with Level of Circulating Hemoglobin. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(4):353–362.
- Bindoff, N.L., Cheung, W.W.L. et al. (2019). Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Portner, D.C. Roberts, et al. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 447–587. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.007>
- Boyd, P.W., et al. (2016). Biological responses to environmental heterogeneity under future ocean conditions. *Glob. Change Biol.*, 22(8), 2633–2650, doi:10.1111/gcb.13287.
- Boyd, P. W., Collins, S., Dupont, S., et al., (2018). Experimental strategies to assess the biological ramifications of multiple drivers of global ocean change—a review. *Global change biology*, 24(6), 2239-2261.
- Byrne, M., Foo, S. A., Ross, P. M., & Putnam, H. M. (2020). Limitations of cross-and multigenerational plasticity for marine invertebrates faced with global climate change. *Global Change Biology*, 26(1), 80-102.
- Chapman, C. C., Lea, M. A., Meyer, A., Sallée, J. B., & Hindell, M. (2020). Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nature Climate Change*, 10(3), 209-219.
- Chivers, W.J., Walne, A.W., & Hays, G.C. (2017). Mismatch between marine plankton range movements and the velocity of climate change. *Nature Communications.*, 8, doi:10.1038/ncomms14434.
- Choo, L.Q., Bal, T.M.P., Goetze, E.& Peijnenburg, K.T.C.A. (2021). Oceanic dispersal barriers in a holoplanktonic gastropod. *J. Evol. Biol.*, 34(1), 224–240, doi:10.1111/jeb.13735.
- Collins, S., Boyd, P.W., & Doblin, M. A. (2020). Evolution, microbes, and changing ocean conditions. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 12(1), 181–208, doi:10.1146/annurev-marine-010318-095311.
- Cooley, S., Schoeman, D., et al. (2022). Oceans and Coastal Ecosystems and Their Services. In: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Portner, D.C. Roberts, et al., (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 379–550, doi:10.1017/9781009325844.005.
- Cheung, W. W., & Frölicher, T. L. (2020). Marine heatwaves exacerbate climate change impacts for fisheries in the northeast Pacific. *Scientific reports*, 10(1), 6678.
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 13(2), 77-81.
- Dornelas, M. et al. (2018). BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecol. Biogeogr.*, 27(7), 760–786, doi:10.1111/geb.12729
- Eirin-Lopez, J. M., & Putnam, H. M. (2019). Marine environmental epigenetics. *Annual review of marine science*, 11, 335-368.
- Fox, R.J., et al. (2019). Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philos. Trans. Royal Soc. B Biol. Sci.*, 374(1768), 20180174,

doi:10.1098/rstb.2018.0174.

- Fox-Kemper, B., H.T. Hewitt, et al. (2021). Ocean, Cryosphere and Sea Level Change. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., et al. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1211–1362, doi:10.1017/9781009157896.011.
- Fuchs, H. L., Chant, R. J., Hunter, E. J., Curchitser, E. N., Gerbi, G. P., & Chen, E. Y. (2020). Wrong-way migrations of benthic species driven by ocean warming and larval transport. *Nature Climate Change*, 10(11), 1052-1056.
- Gissi, E., et al. (2021). A review of the combined effects of climate change and other local human stressors on the marine environment. *Sci. Total Environ.*, 755, 142564, doi:10.1016/j.scitotenv.2020.142564
- Gruber, N., Boyd, P.W., Frolicher, T.L., & Vogt, M. (2021). Biogeochemical extremes and compound events in the ocean. *Nature*, 600, 395–407, doi:10.1038/s41586-021-03981-7.
- Heneghan, R.F., et al. (2021). Disentangling diverse responses to climate change among global marine ecosystem models. *Prog. Oceanogr.*, 198, 102659, doi:10.1016/j.pocean.2021.102659.
- Hilton, Z., Clements K.D., & Hickey, A.J. (2010). Temperature sensitivity of cardiac mitochondria in intertidal and subtidal triplefin fishes. *J Comp Physiol B* 180: 979–990.
- Hong, B. C., & Shurin, J. B. (2015). Latitudinal variation in the response of tidepool copepods to mean and daily range in temperature. *Ecology*, 96(9), 2348-2359.
- Iftikar, F. I., & Hickey, A. J. R. (2013). Do mitochondria limit hot fish hearts? Understanding the role of mitochondrial function with heat stress in *Notolabrus celidotus*. *PLoS ONE* 8, e64120. doi:10.1371/journal.pone.0064120
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2002). The changing concept of epigenetics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981(1), 82-96.
- Kaplan, I.C., & Marshall, K.N. (2016). A guinea pig's tale: learning to review end-to-end marine ecosystem models for management applications. *ICES J. Mar. Sci.*, 73(7), 1715–1724, doi:10.1093/icesjms/fsw047.
- Kettlewell, B. (1973). *Evolution of melanism: the study of a recurring necessity*. United Kingdom: N. p., Web.
- Lee, Z., Marra, J., Perry, M.J., & Kahru, M. (2015). Estimating oceanic primary productivity from ocean color remote sensing: A strategic assessment. *J. Mar. Syst.*, 149, 50–59, doi:10.1016/j.jmarsys.2014.11.015
- Lenoir, J., et al. (2020). Species better track the shifting isotherms in the oceans than on lands. *Nat. Ecol. Evol.*, 4(8), 1044–1059, doi:10.1038/s41559-020-1198-2
- Lenski, R. E. (2017). Experimental evolution and the dynamics of adaptation and genome evolution in microbial populations *The ISME Journal* (2017) 11, 2181–2194. doi:10.1038/ismej.2017.69
- Li, L., et al. (2018). Divergence and plasticity shape adaptive potential of the Pacific oyster. *Nat. Ecol.*

- Evol.*, 2(11), 1751–1760, doi:10.1038/s41559-018-0668-2.
- Mardones, M. L., Fenberg, P. B., Thatje, S., & Hauton, C. (2021). Variation in thermal tolerance response associated with geographic location during early development of the neogastropod *Ocenebra erinaceus* (Linnaeus, 1758). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 542, 151590.
- Merilä, J., & Hendry, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary applications*, 7(1), 1-14.
- Michaelsen, J., Fago, A., & Bundgaard, A. (2021). High temperature impairs mitochondrial function in rainbow trout cardiac mitochondria. *Journal of Experimental Biology*, 224, jeb242382. doi:10.1242/jeb.242382
- Mitchell-Olds, T., Willis, J. H., & Goldstein, D. B. (2007). Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits?. *Nature Reviews Genetics*, 8(11), 845-856.
- Lohbeck, K. T., Riebesell, U., & Reusch, T. B. (2012). Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. *Nature geoscience*, 5(5), 346-351.
- Ørsted, M., L., Jørgensen, B., & Overgaard, J. (2022). Finding the right thermal limit: a framework to reconcile ecological, physiological and methodological aspects of CTmax in ectotherms. *Journal of Experimental Biology*, 225, jeb244514. doi:10.1242/jeb.244514
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Pauls, S. U., Nowak, C., Bálint, M., & Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular ecology*, 22(4), 925-946.
- Payne, M.R., et al. (2016). Uncertainties in projecting climate-change impacts in marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 73(5), 1272–1282, doi:10.1093/icesjms/fsv231.
- Peck, L. S., Morley, S. A., Richard, J., & Clark, M. S. (2014). Acclimation and thermal tolerance in Antarctic marine ectotherms. *Journal of Experimental Biology*, 217(1), 16-22.
- Pinsky, M.L. et al. (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 341(6151), 1239–1242, doi:10.1126/science.1239352.
- Pinsky, M.L., et al. (2019). Greater vulnerability to warming of marine versus terrestrial ectotherms. *Nature*, 569(7754), 108–111, doi:10.1038/s41586-019-1132-4.
- Poloczanska, E.S., et al. (2016). Responses of Marine Organisms to Climate Change across Oceans. *Front. Mar. Sci.*, 3(28), 515, doi:10.3389/fmars.2016.00062.
- Pörtner, H.-O. (2002). Environmental and functional limits to muscular exercise and body size in marine invertebrate athletes. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular and Integrative Physiology*, 133(2), 303-321.
- Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 881-893.
- Pörtner, H.-O., & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315(5808), 95-97.

- Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Physiology and climate change. *Science* 322, 690-692.
- Pörtner, H.-O., Karl, D.M., et al. (2014). Ocean systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, et al. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 411-484.
- Pörtner, H.-O., Bock, C., & Mark, F.C. (2017). Oxygen-and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *Journal of Experimental Biology* (2017) 220, 2685-2696
doi:10.1242/jeb.134585
- Sampaio, E., et al. (2021). Impacts of hypoxic events surpass those of future ocean warming and acidification. *Nat. Ecol. Evol.*, 5(3), 311–321.
- Schaum, C-E, Buckling, A., Smirnov, N., et al. (2018). Environmental fluctuations accelerate molecular evolution of thermal tolerance in a marine diatom. *Nature Communications*. 9, 1–14. (doi:10.1038/s41467-018-03906-5)
- Schmidt-Nielsen, K. (1997) *Animal Physiology. Adaptation and Environment*, 4th edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- Schulte, P.M. (2015). The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *J. Exp. Biol.*, 218(12), 1856, doi:10.1242/jeb.118851.
- Skogen, M.D., Hjøllø, S.S. Sando, A.B. & Tjiputra, J. (2018). Future ecosystem changes in the Northeast Atlantic: a comparison between a global and a regional model system. *ICES J. Mar. Sci.*, 75(7), 2355–2369, doi:10.1093/icesjms/fsy088.
- Somero, G.N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’. *Journal of Experimental Biology* 213, 912–920
- Somero, G.N. (2012). The physiology of global change: linking patterns to mechanisms. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 4, 39-61.
- Taewoo R., Veilleux, H. D., et al. (2018). The epigenetic landscape of transgenerational acclimation to ocean warming. *Nature Climate Change*, 504 VOL 8, 504–509 | www.nature.com/natureclimatechange
- Takai, K., Nakamura, K., et al. (2008). Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(31), 10949-10954.
- Therkildsen, N. O., Wilder, A. P. et al. (2019). Contrasting genomic shifts underlie parallel phenotypic evolution in response to fishing. *Science*, 365(6452), 487-490.
- Tittensor, D.P., et al. (2018). A protocol for the intercomparison of marine fishery and ecosystem models: Fish-MIP v1.0. *Geosci. Model Dev.*, 11(4), 1421–1442, doi:10.5194/gmd-11-1421-2018.
- Toda, M., & Watanabe, M. (2020). Mechanisms of enhanced ocean surface warming in the Kuroshio region for 1951-2010, *Clim. Dyn.*, 54, 4129 – 4145
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New*

- phytologist*, 176(4), 749-763.
- Vieille, C., & Zeikus, G.J. (2001). Hyperthermophilic enzymes: sources, uses, and molecular mechanisms for thermostability. *Microbiol Mol Biol Rev.* Mar;65(1):1-43. doi: 10.1128/MMBR.65.1.1-43. PMID: 11238984; PMCID: PMC99017.
- Veilleux, H. D., Ryu, T., Donelson, J. M., Van Herwerden, L., et al. (2015). Molecular processes of transgenerational acclimation to a warming ocean. *Nature Climate Change*, 5(12), 1074-1078.
- Walworth, N. G., Zakem, E. J., Dunne, J. P., Collins, S., & Levine, N. M. (2020). Microbial evolutionary strategies in a dynamic ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(11), 5943-5948.
- Wilson, K.L., Skinner, M.A. & Lotze, H.K. (2019). Projected 21st-century distribution of canopy-forming seaweeds in the Northwest Atlantic with climate change. *Divers. Distrib.*, 25(4), 582–602, doi:10.1111/ddi.12897.
- Yamano, H., Sugihara, K., & Nomura, K. (2011). Rapid poleward range expansion of tropical reef corals in response to rising sea surface temperatures. *Geophys Res Lett* 38: L04601
- Zukiene, R., Nauciene, Z., Ciapaite, J. & Mildaziene, V. (2010). Acute temperature resistance threshold in heart mitochondria: febrile temperature activates function but exceeding it collapses the membrane barrier. *Int. J. Hyperthermia* 26, 56-66.
- 阿部貴晃 (2022). 異なる水温環境への魚類の代謝応答—サケ科魚類の温度適応を中心として—、日本生態学会誌、72、73-83.
- 気象庁 (2023). 令和5年報道発表資料。
https://www.jma.go.jp/jma/press/2308/09a/20230809_sanriku_seatemp.html
- 中村和弘 (2020). 恒温動物と変温動物、温度生物学ハンドブック 2-24、
<https://www.nips.ac.jp/thermalbio/handbook2/2-24.pdf>
- 文部科学省・気象庁(2020). 日本の気候変動—大気と陸・海洋に関する観測・予測評価報告書, 263p.
<https://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/ccj/index.html>