海の研究(Oceanography in Japan), **30**(5), 131-158, 2021, doi: 10.5928/kaiyou.30.5\_131 特集「海洋学の 10 年展望 2021」(日本海洋学会 将来構想)

## — 総 説 —

# 海洋学の10年展望2021:中緯度\*

橋濱 史典<sup>1\*\*</sup>·纐纈 慎也<sup>2</sup>·近藤 能子<sup>3</sup>·佐々木 克德<sup>4</sup>·杉本 周作<sup>5</sup>· 高橋 一生<sup>6</sup>·長井 健容<sup>1</sup>·西岡 純<sup>7</sup>·林田 博士<sup>8,9</sup>·平井 惇也<sup>10</sup>

#### 要旨

本稿では、亜寒帯循環、亜熱帯循環、縁辺海からなる中緯度海洋の表・中層を対象域とし、 最近10年間の海洋学の進展をレビューすると共に、新たに浮かび上がってきたいくつかの 重要課題を取り上げ、それらに取り組むための観測技術、解析手法について紹介した。特 に西部北太平洋の中緯度海洋に着目し、西岸境界流と大気海洋相互作用のマルチスケール 現象の把握と予測、一次生産を支える栄養塩・鉄供給の3次元像の視覚化、海洋生物の多 様性維持およびホットスポット形成機構の解明を、今後10年で物理・化学・生物融合で取 り組むべき重要課題として取り上げた。観測技術では、生物地球化学センサーや乱流計を 装備したプロファイリングフロート、高感度高精度生元素分析、網羅的遺伝子解析などの 最先端技術を駆使した、多様な時空間スケールにわたる現象の観測が重要であることを提 示した。解析手法では、最新の観測により得られるビッグデータの解析や高解像度モデル により、現状の中緯度海洋プロセスを把握し、予測することの重要性を示した。

キーワード:将来構想, 亜熱帯循環, 亜寒帯循環, 生物地球化学, 生物多様性

- 著作権:日本海洋学会,2021年
- 東京海洋大学 学術研究院 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7
- 2 海洋研究開発機構地球環境部門
- 〒237-0061 神奈川県横須賀市夏島町2-15
- 3 長崎大学 大学院水産·環境科学総合研究科
- 〒 852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14
- 4 北海道大学大学院理学研究院
- 〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目
- 5 東北大学大学院理学研究科
- 〒 980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3
- 6 東京大学大学院農学生命科学研究科
- 〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1
- 7 北海道大学 低温科学研究所 環オホーツク観測研究センター
- 〒060-0819 札幌市北区北19条西8丁目
- 8 Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Australia
  20 Castray Esplanade, Battery Point, Tasmania 7004, Australia
  9 Australian Research Council Centre of Excellence for Climate Extremes
- 9 Australian Research Council Centre of Excellence for Climate Extremes 20 Castray Esplanade, Battery Point, Tasmania 7004, Australia
- 10 東京大学 大気海洋研究所 〒 277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5
- \*\* 連絡著者:橋濱史典 e-mail:f-hashi@kaiyodai.ac.jp

<sup>\* 2021</sup>年7月15日受領;2021年9月8日受理

### 1. はじめに

熱帯域と極域の間に位置する中緯度(概ね20~60度 帯)の海洋は,亜寒帯循環,亜熱帯循環,縁辺海から構 成され,全海洋表面積の60%以上を占める。地球上の中 緯度帯は人間活動が盛んであることから,中緯度海洋は 人類にとって身近であり,我々はこの海から多くの恵み を受けている。国連のSustainable Development Goals (持続可能な開発目標;https://sdgs.un.org/goals)の 「14.海の豊かさを守ろう」にあるように、今後も中緯度 海洋からの恵みを持続的に受けていくためにも、海洋学 の視点から中緯度海洋を理解し、監視・保全していくこ とが重要である。本稿では、日本海洋学会を中心とした 海洋学コミュニティーが最近の10年間で北太平洋の中 緯度海洋の表中層を対象にどのような研究を行ってきた かをレビューすると共に、今後10年で取り組むべき課題 を取り上げる。特に日本の海洋学コミュニティーが精力 的に研究を推進している西部北太平洋を中心に紹介す る。なお、北太平洋中緯度域を含む太平洋の深層につい ては岡ら (2021,本特集) で紹介されているので参照され たい。

日本の東方では、黒潮・親潮 (Kuroshio, Oyashio in Fig. 1) という西岸境界流の合流により複数の前線 (KOC region in Fig. 1) と亜寒帯循環と亜熱帯循環の水が複雑 に入り乱れる黒潮親潮混合水域 (MWR in Fig. 1) が形成



Fig. 1. Geographical locations of oceanic fronts in the western North Pacific described in this article (modified from Kida *et al.*, 2015). KE: Kuroshio Extension; KENB: Kuroshio Extension Northern Branch; TC: Tsushima Current; RC: Ryukyu Current; STCC: Subtropical Counter Current; STMW: Subtropical Mode Water; LM: Large meander path of the Kuroshio; SAB: Subarctic Boundary; J1: Isoguchi Jet 1; J2: Isoguchi Jet 2; EKC: East Kamchatka Current, ESC: East Sakhalin Current; TZ: Transition zone (domain); KOC region: Kuroshio–Oyashio confluence region; and MWR: Mixed water region.

され、活発な渦活動が見られる。また、西部北太平洋の 中緯度域にはオホーツク海やベーリング海など縁辺海の 影響を強く受けた亜寒帯循環から亜熱帯循環をまたぐ中 層循環と、亜熱帯循環から亜寒帯循環および縁辺海に戻 る表層循環から成る、北太平洋独自の子午面循環が存在 する。近年、こうした海域を主な対象として新学術領域 研究や国家基幹研究開発推進事業が実施され (Fig. 2), 前回の将来構想(花輪・津田, 2013; 岡ら, 2013; 神田ら, 2013: 浜崎ら, 2013) ではあまり意識されていなかった物 理,化学,生物分野の垣根を越えた多くの興味深い発見 や示唆がなされてきた。本稿では、これらの成果を基盤 とし、2節では中緯度海洋の物理機構から迫る生物地球 化学的プロセスと気候システム,3節では中緯度海洋全体 の生物地球化学的プロセスの統合的理解,4節では現場 観測に基づく未知なる海洋生態系プロセスの解明につい て取り上げ、最新の知見を整理し、今後取り組むべき課 題を抽出する。5節ではこれらのトピックスを融合して 研究を推進していくための方向性について言及する。

## 中緯度海洋の物理機構から迫る生物地球化 学的プロセスと気候システム

## 2.1. 北太平洋における海水収支・子午面循環と水塊の 混合

北太平洋表中層における子午面循環の中では, 亜熱帯 の西岸境界域での黒潮による北向き輸送と外洋域での モード水 (2.4 節)の形成・サブダクションによる南向き 輸送のバランスする浅い子午面循環が最も大きな要素で ある (例えば, Tsujino and Yasuda, 2004)。この浅い子 午面循環に加え, 縁辺海や亜寒帯を起源とし, 亜熱帯と の海水交換の現れである塩分極小層の広がりが古くから 研究されてきた。特に亜熱帯における塩分極小層の元と なる海水輸送は, 親潮による輸送に加え, 日本東方沖に 広がる黒潮親潮混合水域における渦輸送の重要性が認識 されている。高解像度の数値実験は, 既にこれらの過程 を再現しているだけでなく, 黒潮親潮混合水域に運ばれ た低塩分水が黒潮続流 (KE in Fig. 1)を越え, 素早く再 循環域に輸送される様子まで鮮明に描き出している (Mitsudera *et al.*, 2004)。さらに, Argo フロート網や衛星海 面高度観測に代表される近年の観測の充実により,表層 (例えば, Itoh and Yasuda, 2010; Kouketsu *et al.*, 2012; Katsura *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2016; Abe *et al.*, 2019) や 中層(例えば, Aoki *et al.*, 2013; Katsumata *et al.*, 2016) での水塊形成や輸送における中規模渦の役割が示される ようになってきた。

こうした水平的な渦輸送・混合に加えて、この海域を 対象に海洋の乱流混合に関わるプロジェクト「海洋混合 学(OMIX)」(Yasuda et al., 2021a; http://omix.aori. u-tokyo.ac.jp/; Fig. 2) が近年実施され、観測手法の開 発・再検討・高度化も進んだ(例えば, Goto et al., 2018)。それとともに、乱流とそのエネルギー源との間の 時空間的関係性をその実態から見出す研究が盛んに行わ れ (例えば, Waterhouse et al., 2014), 気象擾乱と海洋 前線・渦の存在が海洋の混合にも影響することが観測か ら示されている (Whalen et al., 2012; Inoue et al., 2017)。 さらには理論研究の進展を踏まえたより良いパラメタリ ゼーションも提案され、大循環モデルへの組み込みも企 図されている (de Lavergne et al., 2020)。乱流混合は, 表層混合層以外でも密度面を横切る水塊交換の担い手と して重要であるだけでなく、水塊を最終的に混合する実 態である。乱流混合研究の進展により、西岸境界流と外 洋域の大まかな水平移流を捉えた従来の単純な収支か ら,混合を含めたより精緻な循環像を評価できるように なった(Kouketsu, 2021)。有光層以深の乱流混合は、生 物地球化学的プロセスの中でも大きな役割を担っている 可能性がある。実際に、亜寒帯域に局在する強い混合の 役割 (Nishioka et al., 2020; 3.1 節) や日本南岸での小ス ケールでの黒潮への栄養塩供給(2.3節)とその日本東方 沖への輸送などがより大きなスケールの生物地球化学的 プロセスへ果たす役割の大きさが評価されつつある。こ うしたより細かなプロセスを含めた再評価を行うことで, 北太平洋中緯度の循環像を更新することができる。

残された課題も多い。北太平洋の亜寒帯循環は,鉛直 的混合,エクマン湧昇,亜寒帯境界(SAB in Fig. 1)以 北の亜寒帯亜熱帯移行領域(TZ in Fig. 1)を含めた水平 混合との間でバランスされているはずであるが,その定 量的な評価がされていない。この海域では,深層からの 湧昇・混合による効果が表層混合層でバランスされてい るため,各過程による輸送量は小さくても,慎重に評価



Fig. 2. Timeline of past and ongoing national research programs focused on Northern hemisphere mid-latitude oceanography (top, blue) and ongoing and upcoming international research programs (bottom, green) over the past and next decades. These research programs are described in this article. Abbreviated or short program names are partly stated in the figure. Terminations of some programs are not defined at present, as depicted by right arrows.

すべきである。つまり,近年認識された亜寒帯海域への 局所的な北向きの流れである磯ロジェット(J1, J2 in Fig. l; Isoguchi et al., 2006)や,中規模渦だけでなくサブメ ソスケールの現象もこのバランスに重要であることが示 唆される。加えて,亜熱帯の高塩分水と亜寒帯の低塩分 水が複雑に重なり合う海域であるため,未だ十分ではな い二重拡散混合の定量的評価も重要である。こうした北 太平洋亜寒帯における表中層の海水収支は,その下に存 在する世界的にも最も古く貧酸素構造を伴う深層水との 混合過程を含む。この貧酸素水の維持機構は,物理的循 環だけでなく,粒子による物質の鉛直輸送(例えば, Honda, 2020)にも関わる課題として興味深い(31節)。

過渡的なふるまいをする人為起源のガス (人為起源 CO<sub>2</sub>など)の浸透評価にも物理的プロセスの再評価は必 要である。人為起源 CO<sub>2</sub>の浸透は、北太平洋中層水 (North Pacific Intermediate Water; NPIW)が観測され る中層やそれより深い層でも既に検出されている (例え ば、Kouketsu *et al.*, 2013)。すなわち、亜寒帯循環の収 支、亜熱帯との水塊交換、亜熱帯におけるサブダクショ

ン過程を精緻に評価する必要がある。北太平洋表中層で は、比較的時間スケールの長い自然変動(モード水の10 年変動,中層20年変動,酸素極小層の貧酸素化)も報告 されている (例えば, Takatani et al., 2012; Sasano et al., 2015; Ito et al., 2017; Oka et al., 2019)。海洋内部の長期 的な変化の一つである人為的変化と自然に内在する変動 を定量的に区別して評価するには、近年明らかにされて きたプロセスを活かす必要がある。例えば、長年の観測 によってより鮮明に認識されつつある外洋域の表層から 中層にかけての小さな乱流混合(例えば, Goto et al., 2020)と、以前より認識されてきたモード水の大規模な サブダクションとその輸送や北太平洋中層の水塊形成に 係る縁辺海での重い水の形成、局在する強い水塊変質、 外洋域の渦による輸送といった種々の過程と実際に起き た変化は、現状では数値実験の中で十分に整合的に再現 されているとは言えない。そもそも物理的には、風や潮 汐といった外力や中規模渦のスケールにある大きなエネ ルギーと内部波のもつエネルギーが乱流混合に至る過程 を十分につなぎ合わせたモデルとなっていない点も考え

併せれば,引き続き乱流の直接観測や,理想モデル実験 など局所的なプロセスを解像する研究と大規模循環・変 動を明らかにする研究の協働で取り組むべき課題である。

様々な課題を含めて行うべき生物地球化学的プロセス の精緻な記述に耐える中緯度海洋全体像の再評価のう ち,黒潮は大きな要素であり,22節以降で詳しく議論す る。黒潮周辺の現象に対する研究は,日本からのアクセ スの良さや近年のモデルの高解像度化もあって大きな進 展があり,更なる展開を見せている。北太平洋中緯度海 洋全体像の再評価を黒潮域の研究の進展を取り込んで行 うことは非常に重要である。

#### 2.2. 日本周辺海流のマルチスケール現象

日本をとりまく黒潮や親潮といった大規模な海流は日 本の気候や沿岸環境、生物地球化学的プロセスおよび生 態系に影響しており、その理解は重要な課題である。近 年の海流の研究の発展には、衛星海面高度計による広域 観測や、高解像度モデルによる数値実験(例えば、Qiu、 2000; Nonaka et al., 2006) が大きな貢献を果たしてきた。 これらにより、黒潮や黒潮続流、親潮の前線構造の変動 や、黒潮続流周辺での活発な中規模渦の活動が明らかと なり、スケール間相互作用の観点からもそれぞれの理解 が進んだ (Kida et al., 2015)。例えば、黒潮続流ではそ の卓越する十年スケール変動 (Qiu and Chen, 2005) の メカニズムとして、非線形性の強いジェット構造を扱う 理論や強い渦活動の影響を含めた理論が提案された (Sasaki and Schneider, 2011; Qiu et al., 2015)。また、北海 道南東沖に出現する暖水渦が親潮の沿岸での南下を妨げ ること (Itoh and Sugimoto, 2002), そしてこの暖水渦が 近年頻繁に出現していることに伴い、北海道太平洋側で ブリの漁獲量が増加していることが指摘された (Miyama et al., 2021)。観測・モデルによる高解像度データの蓄積 は、海流に伴う前線構造の長期変動の理解にもつなが る。例えば黒潮続流の十年スケール変動と親潮の関係 (Qiu et al., 2017)や黒潮続流のトレンドと対馬海流 (TC in Fig. 1)の流量との関係 (Kida et al., 2021) が報告され ており、このような海流間の新たな関係性の発見や、そ のメカニズムの理解が一層深まることが期待される。さ らに、温暖化に伴い日本周辺の海流系が将来にわたり変 化することが地球システムモデルを用いた研究により報 告されており,黒潮の強化が予測されている (Sakamoto et al., 2005)。ただ,モデル毎に結果がばらつくことが多 く,一意の結論を得ることが困難な場合がある。この問 題の解決には複数モデルの結果を用いた解析や,不確定 性をもたらす要因の解明が必要である。また地球システ ムモデルの海洋場の空間解像度が海流系を表現するには 十分ではないという課題もあり,領域モデルを活用した 力学的ダウンスケーリングが必要である (例えば, Nishikawa et al., 2021)。

最近10年間の研究で、中緯度のサブメソスケール現 象 (1~10 km 程度) の研究が進み、冬季に卓越する季 節変動性が海洋モデルと現場観測の双方から報告され始 めている (例えば, Sasaki et al., 2014a; Qiu et al., 2017)。 2022 年春には次世代海面高度計観測衛星SWOT (https://swot.jpl.nasa.gov/; Fig. 2)の打ち上げが予定さ れており、海上では1km 未満の解像度で観測が行われ る計画である。この実現により内部波に伴う海面高度変 動も観測できるようになるため、海洋表層での鉛直混合 過程等の理解の進展が期待される。SWOT は、陸上では 河川や湖沼など小さな水体も捉えられるように100m未 満の解像度で観測を行う予定である。このような最先端 観測とモデルの融合研究は統計解析などで指摘されてい る外洋域の海流変動の沿岸域への影響(例えば, Sasaki et al., 2014b)の仕組みの解明に大いに役立ち、さらには 外洋・沿岸・陸域をつなぐ研究全般にも応用できる (木 田ら, 2021, 本特集)。

黒潮大蛇行 (LM in Fig. 1) も,高解像度のモデル・観 測で挑むべき海洋中規模・沿岸の現象である。2000 年代 に海盆スケールの渦解像度モデルが開発されたことで, 2004 年に 13 年ぶりに発生した大蛇行の発生 (Usui *et al.*, 2008a; Miyazawa *et al.*, 2008; Tsujino *et al.*, 2013),発達 (Miyazawa *et al.*, 2004; Usui *et al.*, 2008b; Endoh *et al.*, 2011; Tanaka and Hibiya, 2017),維持 (Tsujino *et al.*, 2006),解消 (Usui *et al.*, 2011)のメカニズムの理解が飛 躍的に向上した。この大蛇行は約1年で解消したが, 2017 年に 12 年ぶりに大蛇行が発生し (Usui, 2019),現 在も継続している。この間,新たな衛星観測データプロ ダクトなどが開発され,今回の大蛇行について新たな描 像が得られ始めた。例えば,これまで関東・東海沖内側 域は大蛇行時に下層からの冷水湧昇により低温になると 考えられていたが、今回の大蛇行では関東沖で北上する 黒潮から分岐した西向きの流れ (黒潮分岐流) により遠州 灘沖が昇温し (Sugimoto et al., 2020), その影響で関東・ 東海地方が高温・多湿化すること (Sugimoto et al., 2021)が指摘された。さらに、今回の大蛇行は、下流の 続流流路を安定化し (Qiu and Chen, 2005; Sugimoto et al., 2012), 既存研究が見出した太平洋十年規模変動 (Pacific Decadal Oscillation) と黒潮続流流路の安定性の関 係(すなわち,2017年以降は不安定になるはずであった: Qiu and Chen, 2005; Qiu et al., 2007, 2014) を終焉させた (Qiu et al., 2020)。これは、黒潮続流の十年規模変動シ ナリオが 2017 年に発生した黒潮大蛇行により書き換えら れ,黒潮大蛇行が黒潮続流の変動に伴う気候システムの 軸になることを示唆している。このように今回の黒潮大 蛇行の研究は、黒潮が広範囲な気候場に影響を及ぼす可 能性を提示している。2000年代以降の大蛇行研究では、 海底観測網など地球科学的な観測と組み合わせた研究も 行われている (例えば, Ambe et al., 2009; Nagano et al., 2019)。また, 2010年代に海洋データ同化システムが著 しく発展し(藤井ら, 2017),海況予測システムの開発が 進んだことで今回の黒潮大蛇行の発生の予測の成功をみ ている点も興味深い (JCOPE チーム, 2017)。この同化 システムを活用するなかで、力学的側面から大蛇行の解 明が進むと共に、過去の大蛇行についても理解が進展す る可能性がある。

黒潮は、その源流の一部が北赤道海流であり、熱帯域 (土井ら、2021,本特集)とも密接に関係している。その長 い流路上では、琉球列島東方に存在する琉球海流系とよ ばれる分枝(RC in Fig. 1;例えば、Ichikawa *et al.*, 2004)や、台風の発生・発達する海域であるフィリピン 沖など注目されている海域がいくつもある。これらの全 貌を関係各国との連携によって明らかにするために、 1965~1979年に行われた「黒潮および隣接水域共同調 査」の2度目の実施(2nd Cooperative Study of the Kuroshio and adjacent regions; CSK-2; Fig. 2)が Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC) Sub-Commission for the Western Pacific (WESTPAC) の枠組みのもと、承認され、動き出した(Ando *et al.*, 2021)。こうした国際的な取り組みと協調する形で、大 蛇行も含めた、黒潮続流、黒潮、親潮、亜熱帯反流など の日本周辺海流とそれらの中規模渦活動の十年規模変動 を統合的に理解していくことが重要である。

## 2.3. 黒潮・黒潮続流と混合層の物理プロセスから解き 明かす栄養塩分布

海面付近は貧栄養で知られる黒潮も、有光層底部では 栄養塩を下流の黒潮続流や黒潮親潮混合水域へ供給する 栄養塩ストリームであることが明らかとなってきた (Fig. 3; Guo et al., 2012, 2013; Komatsu and Hiroe, 2019; Nagai et al., 2019a)。黒潮続流域や黒潮親潮混合水域に運ばれ た栄養塩の多くは、傾斜する混合層下部を通した水平移 流 (オブダクション) によって混合層内へ供給されている ことが推察される (Qiu and Huang, 1995; 長井, 2019)。 また, 栄養塩濃度は等密度面上で黒潮に沿って高い値を 示す (Nagai et al., 2019a)。黒潮は多くの海底の起伏上 を流れるため、その起伏で強まる乱流拡散が栄養塩濃度 増加に寄与することが示唆される。また、海底起伏上で の強い乱流拡散は、その場で有光層内へ栄養塩を供給 し、日本南岸縁辺海の一次生産に寄与している可能性が ある (Nagai et al., 2019b, 2021a)。黒潮は流路変動によ り浅瀬に接近することがあるが、このときに黒潮が輸送 する有光層底部の栄養塩が上層へ供給される可能性があ る。近年、乱流と生物地球化学的パラメーターの水平高 解像度同時観測によって,黒潮が流れる海底地形上での 混合現象が有光層底部での栄養塩濃度の増加をもたら し、その結果、植物プランクトンが有光層底部で増殖し ていることが明らかになりつつある (Fig. 3; Nagai et al., 2021b)。混合に起因した有光層底部で起きるブルームの 研究は、人工衛星海色観測で捉えられない海面下の情報 を補うと同時に、黒潮が引き起こす水柱全体の一次生産 を評価するうえで重要な課題である。一方、中規模渦や サブメソスケールの流動に伴う水平移流・拡散は、前述 した黒潮流路上の栄養塩濃度を攪拌して薄める作用を持 ちうる。中規模渦に伴う輸送は、等密度面上の濃度偏差 を均質化する作用を持つため、黒潮前線を挟む両側でそ れぞれ異なる渦の作用を受けることが予想できる (Lee and Williams, 2000; Nagai et al., 2019a)。今後, 黒潮栄 養塩ストリームに中規模渦が及ぼす影響を定量的に評価 する必要がある。

黒潮上での栄養塩分布を解明する上で、依然として観

測が不十分である。プロファイリングフロートや水中グ ライダーへの乱流微細構造測定センサーや栄養塩セン サーの搭載が可能になれば、類をみない頻度でデータの 入手が可能になる。しかしながら、従来の流れに受動的 な少数のフロートやグライダーを用いた観測では、黒潮 などの強い海流の詳細なフロント構造を捉えるのは困難 である。そこで予測された海流に合わせてフロートの浮 上のタイミングや漂流深度を変え、吹送流が期待できる ときは表面を漂流させるなどといった、フロートやグラ イダーを船舶観測周辺にあらかじめ自動的に集結させる 手法を AI などを用いて開発し、フロント海域における 集中的な高頻度高解像度の観測を実施できれば、観測領 域と解像度,観測効率と費用対効果全てを向上させるこ とが可能となる。また、これらに高解像度カメラを搭載 できれば、大型植物プランクトンと動物プランクトンの 種組成や分布特性などを詳細に調べることもでき、気候 変動・変化に伴う生態系の変化・適応性などの理解が大 きく前進する可能性がある。

今後, 黒潮の栄養塩輸送がどのように変遷していくか は未解明である。そもそも黒潮流量は10年程度の時間 スケールで大きく変動することが知られている (例えば, Sugimoto et al., 2010)。さらに, 温暖化に伴う黒潮加速 (22節)は北方への栄養塩供給の増加に寄与しうるが、 温暖化による表層混合層の浅化(2.4節)は混合層内への 栄養塩供給の減少をもたらしうる (Fig. 3)。下流域であ る黒潮親潮混合水域は世界有数の好漁場であるため、黒 潮による栄養塩輸送変化が高次栄養段階生物や漁業生産 に及ぼす影響を解明することは水産資源の安定的確保の 点からも極めて重要である。このような海洋環境の変化 は今後数10年で顕在化する可能性があるため、2011~ 2020年度に実施された国家基幹研究開発推進事業「黒潮 生態系変動 (SKED)」 (http://snf.fra.affrc.go.jp/html/index.html; Fig. 2) のような長期プロジェクトを発展的に 継続していく必要がある。その中で,水塊や混合層深度, 乱流混合・微細構造などの物理的環境だけでなく、人工 衛星やプロファイリングフロート,船舶観測,係留観測 などを組み合わせて栄養塩、炭素、プランクトン群集構 造などといった複合的な環境要素について、気候変動に 対する低次栄養段階生物の適応と応答の経年変化を捉え ていく必要がある。次の10年では気候変動による海洋環 境変動を継続的にモニタリングするための基盤整備を早 急に行うべきである。そして、未だ定量化が不十分であ る亜寒帯と亜熱帯の海水交換などの大規模スケールでの 栄養塩収支(3節)の理解を進める上でも、黒潮による栄 養塩輸送研究の進展が重要である。

#### 2.4. 亜熱帯モード水の挙動から見出す海洋循環像

黒潮続流南方では深い冬季混合層が発達し、春以降に その水が南方に沈み込むことで、北太平洋亜熱帯循環の 主水温躍層上部には水温17°C程度の亜熱帯モード水(ST-MW in Fig. 1) が広く分布する (Masuzawa, 1969)。こ の海域での冬季混合層深度の年々変動は、かつては大気 冷却のそれに起因するとされていた(例えば, Suga and Hanawa, 1990)。21世紀になり、Argoフロートや衛星 海面高度計によるデータが利用可能になり,北方の黒潮 親潮混合水域からの高渦位水の流入などによる海洋の成 層構造変動が冬季混合層の発達に影響することが明らか になった (Qiu and Chen, 2006; Oka et al., 2015)。海洋 観測の充実は亜熱帯モード水の空間分布量の算出を可能 とし(Oka et al., 2015), 渦位収支からモード水の変質に 寄与する鉛直渦拡散が見積もられるようになった (Qiu and Chen, 2006)。さらに亜熱帯モード水の分布が, 海洋 付近の成層 (Kobashi et al., 2021) や前線 (STCC in Fig. 1; Kobashi and Kubokawa, 2012), 主水温躍層上部の低 塩化 (Oka et al., 2017) や生物地球化学的プロセス (Oka et al., 2015, 2019) に影響を及ぼすことが明らかになって きた。この亜熱帯モード水の沈み込みの仕組みとしては, 海洋混合層の季節サイクル (Toyama et al., 2015) に加 えて, 中規模渦の寄与も大きいことが数値実験から指摘 されている (Nishikawa et al., 2010; Xu et al., 2014; Nakano et al., 2021)。今後,酸素センサー付プロファイリ ングフロート17台を中規模渦に投入した中国の P-MoVE プロジェクト (Xu et al., 2016) のような集中的 な観測を通じて沈み込み過程への中規模渦の影響評価を 実現することが課題である。

現在までの100年間で黒潮・黒潮続流域の海面水温上 昇は全球海洋のなかでも顕著であり(Wu et al., 2012), 亜熱帯モード水の沈み込みを通じてその昇温は海洋内部 でも観察されている(Sugimoto et al., 2017)。亜熱帯 モード水以深に分布する北太平洋中層水でも温暖化が報



Fig. 3. Schematic summary for Section 2.3. The Kuroshio carries nutrients essential for the phytoplankton growth in downstream while encountering many topographic features, such as the Tokara Strait and Izu Ridge. The mixing processes near these topographic obstacles may provide nutrients on the south coast of Japan before they reach the Kuroshio downstream regions. Climate models predict that global warming could strengthen the Kuroshio and simultaneously weaken the wintertime convective mixing. The former would increase the nutrient transport by the Kuroshio, and latter would decrease the nutrient supply to the surface. More comprehensive long-term observations and climate models with high resolutions are necessary to monitor and predict the consequences of global warming on the nutrient supply, associated  $CO_2$  uptake, and ecosystem responses caused by the Kuroshio accurately. As an example, a large meander path of the Kuroshio is depicted here.

告されている(Nakanowatari et al., 2007)。海洋温暖化 の検出にあたり過去に遡って海洋内部を3次元的に評価 することは難しいが,広範囲に分布する水塊を通じてそ の検出を試みることは有効な手段であろう。中緯度の多 くの海域で温暖化による表層昇温により成層が強化され, 冬季混合層の発達が阻害されることが第6期結合モデル 相互比較プロジェクト CMIP6 (https://pcmdi.llnl.gov/ CMIP6/; Fig. 2)に参画している地球システムモデルに よって示されている(Kwiatkowski et al., 2020)。これ は,有光層底部への栄養塩供給にも影響することが予見 される(2.3 節)。現状の地球システムモデルの海洋場の 解像度は100 km 程度であるため,渦許容(20~50 km 程度)から渦分解(10 km 程度)への高解像化を推し進め ることで変動と変化の両側面から水塊を理解することが 可能になる。モデルの妥当性の検証には渦やその内部の 精緻なプロセスを明らかにする観測との比較が重要であ る。渦のような細かな構造がより大規模な変化・変動に 影響することも踏まえれば,モデルの大規模変動の妥当 性を検証するためにも現行の海洋観測の継続が必須であ る。そして,モデルと観測の相補的な研究をもとに中緯 度全体の海洋環境を評価することが重要であろう。

#### 2.5. 大気海洋相互作用

かつて、中緯度海洋は大気から受動的に影響を受ける だけの存在と考えられていた。しかし、21世紀になり4 次元変分法をもとにした大気再解析データの同化システ ム開発の発展、人工衛星による海上風・降雨・海面水温 の広域観測の実現,そして,計算機能力の向上に伴い数 値実験が多く実施されるようになったことで、中緯度海 洋が、特に海面水温前線が存在する海域や大気への熱放 出が大きい海域で、大気に有意な影響を与えることが示 されるようになった (Xie et al., 2002; Minobe et al., 2008; Tokinaga et al., 2009)。北太平洋の大規模な海面 水温前線の中では亜寒帯前線 (SAF in Fig. 1) が最も強 く (Nakamura and Kazmin, 2003), その変動は上空の 低気圧活動に影響を与える (例えば, Taguchi et al., 2012)。また黒潮・黒潮続流の北縁には強い海面水温前 線が存在し、大気に膨大な熱を放出している。これらの 前線は熱放出を通じて、大気境界層の風や気温 (例えば、 Masunaga et al., 2020), 降水 (Sasaki and Yamada, 2018), 低気圧の発達 (Kuwano-Yoshida and Minobe, 2017)、さらには北太平洋を横切るような大気大循環パ ターン (Qiu et al., 2020) など様々な時空間スケールの大 気場に影響を及ぼしている。大気海洋関係の解明には事 例解析も有効である。最近の数値実験では、大雨などで 日本各地に甚大な被害を与えた令和元年東日本台風は北 海道南東沖の海洋熱波の影響で東北地方への雨量を増し たことが報告された (Iizuka et al., 2021)。地球温暖化に 伴う黒潮・黒潮続流域での海面水温上昇は他の海域より 大きいが (Wu et al., 2012), この昇温は日本周辺で発生 する海洋熱波の増加に寄与し(Hayashida et al., 2020a), 漁業や養殖だけでなく、栄養塩やプランクトン動態を含 む生物地球化学的プロセスにも影響を及ぼす (Hayashida et al., 2020b)。海洋熱波は, 2019年に発表された IPCC 海洋・雪氷圏特別報告書 (Bindoff et al., 2019) で も、温暖化に伴い発生頻度が増加していることから注視 するべき海洋現象であると記述されており、今後の重要 な研究課題である。海洋温暖化は大気への水蒸気供給を 促進するため、梅雨期の降水量増加に寄与する (Manda et al., 2014)。近年、局所的豪雨の要因である線状降水帯 に注目が集まっており、その発生に重要な海洋からの水

蒸気供給監視の機運が高まっている。気象庁では、線状 降水帯の予測精度向上のための気象観測・監視を強化す ることで、防災・減災に貢献するべく凌風丸の代替船が 2023 年度に竣工予定である。

従来, 雲・降水系を扱うメソ気象学は純粋な気象学の 分野とされてきたが、近年の研究により海洋の寄与の検 討が重要視され始めた。海洋に対する大気応答の検出に は NOAA 開発データ (Reynolds et al., 2007) などの衛 星観測海面水温を境界値に与えた数値実験を行うことが 多い。ただ、近年の研究では海面水温データ間には一定 程度のばらつきが存在し、特に黒潮のような西岸境界流 域でそのばらつきが大きいこと(Yang et al., 2021)や, 船舶で測定された現場の海面水温前線は衛星観測に比べ 急峻であること(Kawai et al., 2015)が報告されている。 海面水温や海面水温前線への大気応答感度を理解するう えで、より現実的な高解像度海面水温データの開発が必 要とされている。加えて、船舶による気象観測の充実と 高解像度大気海洋結合モデルの開発も中緯度海洋の役割 の解明に向けて重要になる。大気海洋系研究を日本が世 界を先導する取り組みとして、新学術領域研究「気候系 の hotspot」(2010 ~ 2014 年度; Nakamura *et al.*, 2015; http://www.atmos.rcast.u-tokyo.ac.jp/hotspot/) に引き 続き,「気候系の hotspot2」(http://www.jamstec.go.jp/ apl/hotspot2/)が、海洋・気象研究者の連携のもと 2019 年度から実施中である (Fig. 2)。前述の CSK-2 (2.2 節) や世界気候研究計画(WCRP)のコアプログラムの一つ である CLIVAR (https://www.clivar.org/; Fig. 2) でも, 中緯度の大気海洋相互作用は重要なトピックである。こ うした取り組みを通じて海洋学から、自然災害への防災・ 減災や気候変動適応計画への策定に貢献していくことが 望まれる。

## 3. 中緯度海洋全体の生物地球化学的プロセス の統合的理解

北太平洋の栄養物質の循環と生物生産を理解するため の物理場として、北太平洋中層水の形成に繋がる、オ ホーツク海やベーリング海と北太平洋をまたぐ中層の循 環の理解はとりわけ重要である(本稿では NPIW 循環と 呼ぶ; Talley, 2013)。1990 ~ 2000 年代にかけて精力的 に実施された海洋物理学的観測, 化学トレーサー観測, 数値実験 (Ohshima and Martin, 2004; Yasuda, 2004) に よって, NPIW 循環の理解は飛躍的に進んだ。2000年代 以降、この NPIW 循環を考慮した物理場を背景に、北太 平洋の生物地球化学的研究は鉛直1次元的解釈から脱却 し、3次元的循環像の理解を目指すようになり、CO2、溶 存有機物や一次生産に直接関わる栄養塩・鉄などの3次 元像が観測事実として把握されるようになった (例えば, Wakita et al., 2003; Yamamoto-Kawai et al., 2004; Nishioka et al., 2013; Zheng and Sohrin 2019; Yamashita et al., 2021)。NPIW 循環によって広く亜寒帯から亜熱帯ま で運ばれた栄養塩は特にケイ酸に富み、主水温躍層を超 えて有光層の一次生産者の種組成や現存量を支配してい ることが示唆されている (Sarmiento et al., 2004)。しか し、その実態は未だ明らかでない。今後は、引き続き NPIW 循環の鍵となる亜寒帯循環 (3.1節) で, 乱流拡散 等の混合パラメーターを栄養塩・鉄濃度とともに観測し (例えば, Yasuda et al., 2021b), データ同化やモデル等 に反映させ(例えば, Osafune et al., 2021), 中層と表層 をつなぐ物質輸送と水柱一次生産を定量化していく必要 がある。また、未だ一次生産を支える栄養源が不明瞭な 亜熱帯循環有光層(3.2節)への栄養物質供給プロセスと して NPIW 循環で運ばれる栄養塩・鉄が、黒潮親潮混合 水域を経由して亜熱帯循環有光層で起こる一次生産とど のような物理過程でつながっているのかを定量的に把握 していく必要がある(3.3節)。

#### 3.1. 亜寒帯循環有光層への栄養塩・鉄供給

これまで西部北太平洋亜寒帯循環は有光層内の栄養塩 濃度がとりわけ高い海域 (High Nutrient Low Chlorophyll: HNLC 海域) と認識されてきた。しかし,密度成 層の強い海洋において,中深層の栄養塩が亜寒帯循環表 層に回帰する過程は簡単に説明できるものではなく,そ の背景にある物理および生物地球化学的プロセスは未だ 十分に理解されていない。高栄養塩濃度の維持機構を理 解するためには,1) オホーツク海やベーリング海などの 縁辺海が絡む中層の高栄養塩水塊の形成過程,2) 中層と 表層の物質をつなぐ鉛直プロセス(乱流混合,粒子の沈 降,混合層発達など),3) 親潮,東カムチャツカ海流 (EKC in Fig.1),中規模渦などによる表層・中層の水平

輸送過程,という3つのプロセスを定量的に把握しなけ ればならない。1) については栄養塩だけでなく、微量金 属元素とその安定同位体 (例えば, Kim et al., 2017; Takano et al., 2017) や放射性同位体 (例えば, Amakawa et al., 2019) など、起源や時間軸の推定につながる化 学トレーサーの観測も進めながら中層の生物地球化学的 プロセスを理解していく必要がある。これには高精度微 量金属元素・同位体測定を進める GEOTRACES プロジェ クト(https://www.geotraces.org/; Fig. 2)の進展が欠 かせないであろう。2) については、近年、外洋域で表層 混合層以深の乱流混合が大きくないことが北太平洋の観 測からも再認識され (例えば, Goto et al., 2020), より局 所的なプロセスが重要であることが推測されている。実 際に千島・アリューシャン列島周辺や亜寒帯亜熱帯移行 領域内のモード水形成域 (Saito et al., 2007) などは、中 層から表層へ栄養塩が回帰する鍵となる海域であること が示された(Shiozaki et al., 2014a; Nishioka et al., 2020)。今後,シャツキー海台や天皇海山列 (Wagawa et al., 2010) 等の西部北太平洋特有の海底地形との相互 作用で起こる混合や、亜熱帯亜寒帯移行領域での二重拡 散等による混合により,どれだけ中層から表層へ栄養塩 が回帰しているのかを定量的に把握していく必要がある。 また,磯口ジェットにより亜熱帯循環から黒潮親潮混合 水域を経由して亜寒帯循環へ運ばれる高塩分水が、冬季 混合層深度に影響し, 栄養塩の鉛直輸送にどのような影 響を与えているかなどは興味深い課題であり、海流の形 成に与える地形の影響などの解析が進められている (Mitsudera et al., 2018; Miyama et al., 2018)。3) については, 黒潮域で見積もられているように (2.3 節) 親潮・東カム チャツカ海流の栄養塩ストリームとしての物質輸送量の 評価、物質輸送における中規模渦の役割評価、それらの 長期変動に関する知見 (Long et al., 2019; Dobashi et al., 2021)と大規模な循環変動との比較解析(例えば, Nagano and Wakita, 2019) が引き続き重要となる。また、親 潮域に大きな影響を与えるオホーツク海の東サハリン海 流 (ESC in Fig. 1) の物質輸送量を把握することも、北 太平洋亜寒帯域の生物地球化学的プロセスの理解に欠か せない。

亜寒帯循環の一次生産を定量的に理解するためには, 制限要因となりやすい鉄 (Fig. 4)の供給過程の精査が必 要となる。大気由来の鉄に加えて、NPIW 循環を介した 縁辺海経由の鉄の長距離輸送の重要性が近年示唆されて いるが (Yamashita et al., 2020; Misumi et al., 2021), こ の過程で鍵となるのが溶存有機物のうち鉄と強く錯形成 することのできる有機配位子の挙動である(Kondo et al., 2021)。海水中の鉄溶解度は、有機配位子との錯形成に より有機錯体鉄となることで上昇するため、鉄の供給お よび輸送メカニズムの理解において有機配位子の動態把 握が重要になる。溶存有機物の大部分は未同定物質で構 成されるため、ここ数十年の有機配位子に関する分析手 法は鉄と錯形成可能な配位子全体を定量する電気化学的 測定が主流であった(例えば, Gledhill and Buck, 2012)。 一方で、近年は腐植物質やシデロフォアといった特定の 有機配位子のみをターゲットとした分析手法も開発され ている (例えば, Boiteau et al., 2013; Sukekava et al., 2018)。特に、これまでの有機配位子と溶存鉄の分布パ ターンには明瞭な類似性がみられないことから、各海域・

深度で起こる生物活動,有機物分解,スキャベンジング などの過程を経て有機配位子は質・量共に変化している ことが予想される(Buck et al., 2018; Kondo et al., 2021)。よって,今後は有機配位子全体のデータ蓄積に 加え,サイズ分画組成や配位子タイプ組成の調査が重要 になる。また,有光層の有機配位子はタイプ別に植物プ ランクトンによる鉄利用能や光化学反応性が変化するこ とから(Maldonado et al., 2005),有機配位子の組成は 一次生産との関わりを理解する上でも重要だろう。これ ら鉄および有機配位子の動態を把握した上で,衛星や船 舶観測から示されている亜寒帯の高一次生産域(例えば, Yasunaka et al., 2021)におけるNPIW 循環からの鉄お よび栄養塩フラックスを精査することが,亜寒帯循環の 一次生産の統合的な理解に繋がると期待される。

#### 3.2. 亜熱帯循環有光層の栄養塩収支



亜熱帯循環では有光層の栄養塩が通年極低濃度で維持

Fig. 4. Patterns of nutrient limitations modified from Moore *et al.* (2013). Background color indicates the annual surface average of nitrate concentration of the World Ocean Atlas 2018. The colors of the circles indicate the limiting nutrients as inferred from chlorophyll and/or primary productivity increases following artificial amendment experiments from the literature (Moore *et al.*, 2013 and references therein; Takeda *et al.*, 1995; Hattori-Saito *et al.*, 2010; Kondo *et al.*, 2013; Mackey *et al.*, 2014; Saito *et al.*, 2015; Chappell *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2015; Browning *et al.*, 2017, 2018). Single colored circles indicate that no secondary limiting nutrient was identified, which in many cases will be because of the lack of testing.

されているにも関わらず、炭素や酸素の季節的収支から は正味の有機物生産(純群集生産:総一次生産のうち群 集呼吸を含まない生産)が確認されている (例えば, Ishii et al., 2001; Riser and Johnson, 2008)。純群集生産には 栄養塩供給が必須となるが、供給過程や量的収支は未だ 不明瞭であり, 亜熱帯循環生物地球化学的プロセスの謎 となっている (Michaels et al., 1994; Johnson et al., 2010)。下層からの栄養塩供給(中規模渦や台風による供 給を含む), 溶存有機態窒素・リン供給, 窒素固定, 大 気からの窒素・リン沈着、プランクトンの鉛直移動など が供給過程として考えられるが、未だに供給量と純群集 生産の収支には大きな差がある。新学術領域研究「新海 洋像 (NEOPS)」(http://ocean.fs.a.u-tokyo.ac.jp/; Fig. 2) 等のプロジェクトにより, ここ数十年で高感度分析を駆 使した微量栄養塩動態の研究が進んだが (例えば, Hashihama et al., 2009, 2013),純群集生産に見合う変動 は確認されていない。窒素固定については、近年精力的 に研究が進んでおり(例えば, Shiozaki et al., 2010, 2018), その中で窒素固定測定技術が一新され, 従来よ りも高い値が報告されるようになってきた (Mohr et al.. 2010; Böttjer *et al.*, 2017; Hashihama *et al.*, 2020)。今一 度、新手法を用いた窒素固定の広域高頻度観測を実施 し、純群集生産の窒素源を見直す必要があるだろう。リ ンについては溶存有機態リンの微生物利用に関する研究 が近年展開されているが (Suzumura et al., 2012; Sato et al., 2013; Yamaguchi et al., 2021),純群集生産に見合っ たリン供給・利用については不明瞭である。リンは炭素 や窒素に比べて選択的に再生されるため (Clark et al., 1998), 迅速な再生・利用の回転が純群集生産の維持に 寄与しているという見方もあるが (Hashihama et al.. 2021), 今後定量的な知見の蓄積が必要である。ケイ素 や鉄を含めた微量金属元素の供給過程もよくわかってい ない。特に、黒潮や東シナ海陸棚斜面を含めた亜熱帯域 における微量金属元素動態の知見は亜寒帯域以上に不足 している (Liao and Ho, 2018)。近年は, 植物プランクト ンの増殖は単一元素の律速だけでなく、二種類以上の元 素が同時に律速する共制限も確認されているほか (Saito et al., 2008), 大西洋では共制限の組み合わせが海域に よって異なることが示されている (Fig. 4)。一方で、太 平洋やインド洋では制限元素が不明瞭であり、今後の研 究の進展が期待される。さらに、近年、外洋域では混合 栄養生物の動態が注目されるようになってきた(例えば、 Sato et al., 2016; Sato and Hashihama, 2019)。混合栄養 生物は栄養塩の供給が無くても粒状有機物の捕食によっ て窒素やリンを獲得して光合成を行う。このような混合 栄養生物の動態が純群集生産に寄与している可能性もあ る。混合栄養生物のみならず、生物群集の現存量、多様 性を網羅的に調べ、各生物・多様性がどのように生物地 球化学的プロセスに寄与しているのかを定量的に明らか にすることも課題である(4.1 節)。栄養塩代謝過程を古 典的な同位体分析に加えて機能遺伝子発現解析を通して 明らかにすることで(例えば、Shiozaki et al., 2016)、代 謝を駆動する生物群集を把握することができ、これも純 群集生産を支える栄養塩動態の理解に大きく貢献すると 期待される。

# 3.3. 亜熱帯循環有光層への栄養塩・鉄供給プロセスの3次元像

亜熱帯循環有光層の栄養物質動態に関する研究(3.2 節)の多くは、鉛直1次元の栄養物質供給プロセスに着 目しているが, 鉛直1次元の解析では純群集生産を充た す栄養物質供給の評価は困難であることが指摘されてい る (Letscher et al., 2016: Hashihama et al., 2021)。 亜熱 帯循環に隣接する亜寒帯循環からの富栄養水塊の輸送も 含めて栄養物質の3次元供給プロセスを捉えることで亜 熱帯循環の純群集生産を充たす栄養物質供給がみえてく る可能性がある。栄養塩・鉄が豊富な北太平洋中層水は 亜寒帯から亜熱帯に循環境界を越えて南下するが、亜寒 帯亜熱帯移行領域において北太平洋中層水上部に強い乱 流混合を伴う上向きの硝酸塩供給が示されている(Kaneko et al., 2021)。また、この領域を含む黒潮親潮混合水 域への親潮と黒潮そのものによる栄養塩輸送の研究も進 んでいる(2.3節)。亜熱帯モード水は冬に黒潮続流付近 で形成され,南下しながら沈み込むが(2.4節),この亜熱 帯モード水に水平・鉛直混合過程により取り込まれた亜 寒帯起源の豊富な栄養塩・鉄が鉛直拡散により亜熱帯循 環中央部の有光層内に供給されている可能性も考えられ る (Fig. 5)。

こうした各海域での過程を定量的に評価すれば亜熱帯 循環有光層における栄養塩供給と純群集生産の比較が可



Fig. 5. The schematic of the nutrient and dissolved iron transport through North Pacific Intermediate Water (NPIW) in the western North Pacific, as modified from Nishioka *et al.* (2020). Regenerated nutrients and dissolved iron in the marginal sea (Okhotsk Sea) are vertically supplied to the surface layer by turbulent mixing around the island chains and cycle between the intermediate and surface layers. Then, NPIW transports the nutrients and dissolved iron to the subtropical gyre via the mode water formation area with strong winter mixing, which potentially influences biological production in the oligotrophic surface waters of the subtropical gyre.

能になる。しかし、亜熱帯循環では供給された栄養塩・ 鉄は植物プランクトンや従属栄養細菌に直ちに消費され るため、栄養塩・鉄濃度の情報だけでは供給分を把握す ることは困難である。このため、前述 (2.3節) のように、 乱流計や栄養塩センサーを備えたフロート (Nagai et al., 2021a), 高感度栄養塩センサー (Steimle et al., 2002), 鉄センサー(Grand et al., 2019) 等を用いた観測により, 鉛直拡散係数と濃度勾配から計算される栄養塩・鉄フ ラックスデータをできるだけ時空間的に高解像度で取得 し、純群集生産を支える栄養塩・鉄供給過程を明らかに することが重要である。この観測研究は、生物地球化学 的プロセスの長期変動の理解にも繋がることが大いに期 待される。大規模な場を把握するためには、こうした観 測の高頻度・高密度化に加えて、観測技術の共用化も大 事な要素である。栄養塩分析については認証標準物質を 用いて比較可能性を担保できる仕組みが確立しており (Aoyama, 2020), 実際に北太平洋でもGO-SHIP (https://www.go-ship.org) や GLODAP (https://www. glodap.info/)など国際的取り組みに貢献する形で高精度

観測が実施されている。こうした観測網を駆使し,統計 的手法,高解像度モデル,データ同化などを組み合わせ て大規模生物地球化学的プロセスの解明に取り組むこと が望まれる。栄養塩供給過程は,古くからの課題の一つ であるものの,その定量化には,様々な時空間スケール の物理プロセスを含むだけでなく,大気・海洋間の生物 地球化学的プロセス(岩本ら,2021,本特集)も視野に入 れた最新の知見を必要とする。これは GEOTRACES や, SOLAS (https://www.solas-int.org/), IMBER (http:// imber.info/) などの国際プロジェクト (Fig. 2) でも注視 されている中緯度海洋に散在する課題を繋ぎ合わせるも のであり,物理・化学・生物を含む海洋学コミュニティー が今後10年で取り組むべき統合的課題の一つとなるだ ろう。

## 現場観測に基づく未知なる海洋生態系プロ セスの解明

亜寒帯循環, 亜熱帯循環, 縁辺海から構成される北太

平洋中緯度域は、それぞれの境界領域における水塊混 合,渦活動,前線形成等により多様な物理環境が形成さ れる(2.2節)。さらに太陽放射や物理場の季節変化は水 柱の密度構造、光環境に周期的な影響を与え、大陸に 沿って流れる西岸境界流の周辺海域は陸域を含めた周辺 地形の影響を強く受ける(2.3節)。このような多様な物 理環境からなる北太平洋中緯度域では,様々な時空間ス ケールで栄養塩・鉄の供給量が変化し(3節),各海域で はこれに適応した多様な生物群が生態系を駆動する。そ の結果は例えば、黒潮親潮混合水域における高い漁業生 産,世界有数の大規模な植物プランクトン(珪藻)ブ ルームなど、地球環境や人間活動に大きな影響を与える 形となって顕在化する。従って、海洋環境の多様性は中 緯度域の生態系の全体像把握の鍵であり、生態系の動態 予測には,海洋環境における生物の適応機構を理解し, 環境変動に対する生物の応答を明らかにする必要があ る。

生物海洋学では古くからプランクトンを中心に種の分 布や各生物種の生理生態の研究が精力的に進められてき たが、近年はモデルにより地球規模の種多様性や生物生 産が見積もられ、海域間の差が鮮明に映し出されている。 各海域内では細かい時空間スケールで水温、栄養塩等の 環境変化のモニタリングが進められているが、現状では 上述したような多様な海洋環境に対応する生態系情報の 不均一性・非定常性の知見は圧倒的に不足している。今 後10年の生物海洋学を考えると、新技術の台頭や物理・ 化学・生物の分野横断型の研究の進行により、経験則や モデル予測、また仮説の域を出ない生態系現象の現場レ ベルでの理解が欠かせない。そこで本節では中緯度域の 海洋生態系理解の鍵となる種多様性および生物生産過程 に焦点を当て、現場観測に基づく海洋漂泳区における生 物多様性の維持機構および生物生産ホットスポットの形 成機構の解明に関する議論を行う。

#### 4.1. 海洋漂泳区における生物多様性の維持機構

海洋は生物多様性の宝庫であり,正確な見積もりは困 難であるが,真核生物では約220万,原核生物では約 100億にも及ぶ種が存在すると予想され,その多くは未 記載,未発見である(Mora *et al.*, 2011; Locey and Lennon, 2016)。海洋は13億 km<sup>3</sup>を超える莫大な容積を誇

り、海水中の漂泳区では多種多様なプランクトンがひし めき合い, 真核生物ではこれまで形態情報に基づき1万 以上の種が記載されてきた。近年、次世代シーケンサー を利用した網羅的遺伝子解析が台頭し(例えば, Tara Oceans  $\mathcal{T} \square \mathcal{V} \perp \mathcal{I}$ ; https://oceans.taraexpeditions. org/en/; Fig. 2), 真核生物約15万種に相当する遺伝子 配列情報が地球規模の海洋漂泳区で報告されている (de Vargas et al., 2015)。また、原核生物も難培養性種の多 様性評価が可能となり、多くの種は未発見とされるが、 地球規模の海洋漂泳区で3万5千を超える種,またそれ らの種に由来すると考えられる1.000万を超える遺伝子 配列が検出された (Sunagawa et al., 2015)。網羅的遺伝 子解析により低緯度から極域に向かい多様性が減少する 緯度変化も各生物群で報告され(Ibarbalz et al., 2019), 太平洋広域を対象とした解析では、植物プランクトン・ 動物プランクトンともに北太平洋の中緯度域で高い種多 様性が報告されている (Endo et al., 2018; Hirai et al., 2020)。この中緯度域における高い種多様性は、各生物 群の生理生態や進化的要因に加え、中緯度海域の特徴で ある時空間的に多様な海洋環境の影響を強く受けている。 一方, プランクトンのパラドックス (Hutchinson, 1961) として知られる同所的(局所的)な多様性維持機構は十 分に解明されておらず、亜熱帯域をはじめとする資源の 限られた生態系でなぜ多種共存が可能なのかは未だに謎 のままである。

プランクトンは一見すると異なる種が同じ分布を示す ように見えるが、実際には水温、栄養塩、光等の細かい 環境スケールの違いに応じた空間的な住み分けが存在す る可能性がある (Roy and Chattopadhyay, 2007)。原 核・真核生物を問わずプランクトンは海洋環境に応じた 鉛直分布を示し、水平的にも植物プランクトンの mm ス ケールの不均一分布 (パッチネス)が貧栄養海域におけ る種多様性を高めることがモデルにより示されている (Priyadarshi *et al.*, 2019)。サブメソスケールの海洋環 境変化に応答したプランクトン群集や種多様性の変化も 報告されており (Mousing *et al.*, 2016)、中緯度海域で頻 繁に観測される中規模渦やサブメソスケールの変動 (2.2 節)、黒潮・黒潮続流域の栄養塩ストリーム (2.3 節) など に伴い形成される環境勾配は、プランクトンの種多様性 維持において重要な役割を果たすと考えられる。この詳 細を明らかにするためには,物理・化学場の観測に用い られる高感度高精度センサーによる連続的調査に対応し た試料採取を行い,環境 DNA の技術等を活用して時空 間的に高解像度の種の分布を明らかにすることが有効で あろう。また,サルパ・ウミタル類など一部の動物プラ ンクトンではビデオプランクトンレコーダーなどの光学 的手法によって海洋環境要因に対応した高解像度での鉛 直分布が観察されており,その高密度分布域が冷水渦の 湧昇や暖水ストリーマー周辺のサブメソスケールの海洋 構造に対応していることが示されている (Everett *et al.*, 2011; Takahashi *et al.*, 2015)。

空間的住み分けの仮説に加え,被食 - 捕食等の生態学 的な住み分けにより多様な種が同所的に分布する可能性 も指摘されている (Roy and Chattopadhyay, 2007)。例 えば、動物プランクトンは特に貧栄養海域である亜熱帯 で多様な分類群が分布し、高い肉食性種の割合など食物 網構造の複雑化が報告されている (Woodd-Walker et al., 2002)。近年,網羅的遺伝子解析が動物プランクトン の食性研究にも適用され (Zamora-Terol et al., 2020), 今後は定量的評価が難しかった餌料生物の多様性や分類 群間の餌料重複 (競合) などについて理解の進展が期待 される。生態学的住み分けの理解には非優占種を含む各 プランクトン種の生態の調査を進め、複雑な食物網構造 を再構築する必要がある。光学的手法を用いた行動観察 では、中緯度域に広く分布するオンケア属カイアシ類が 尾虫類ハウスを主体とするマリンスノーを摂食する様子 や、サフィリナ属カイアシ類が自身よりも大型のウミタ ルを捕食する様子が捉えられており (Takahashi et al., 2013; Nishibe et al., 2015), サイズに依存した古典的な 食物連鎖に依らない食物網構造の重要性が明らかになり つつある。また、浮遊性有孔虫では捕食以外に共生藻を 有する種が報告され、共生藻への依存性の違いが種多様 性に関わる可能性が指摘されている(Takagi et al., 2019)。混合栄養生物の多様性は栄養塩が枯渇する亜熱 帯域で高くなる傾向があるが (Faure et al., 2019), 鉄制 限が顕著な HNLC 海域を含む北太平洋亜寒帯域や沿岸 域からも報告があり (Leles et al., 2017), 中緯度海域の 漂泳区食物網において普遍的な構成要素である可能性が ある。混合栄養生物の存在は高次栄養段階生物への生態 転送効率を高め、炭素フラックスの増加に寄与すると予 想されている(Ward and Follows, 2016)。また, 漂泳区 生態系の種多様性の維持と生物地球化学的プロセスに重 要な役割を果たしている可能性が高く, 被食 – 捕食を含 めた生態学的研究の進展が期待される (32 節)。

従来は検出困難であった寄生者の役割も近年着目され ており、寄生者がもたらす生態系の非定常性が海洋漂泳 区の多様性に関わる可能性も考えられる。例えば、海洋 には1mL中に数億個に至るウイルス粒子が存在し、海 洋微生物の1日あたり20%の生物量はウイルスにより死 滅しているという試算がある (Suttle, 2005)。また,近 年の網羅的遺伝子解析技術により地球規模の海洋漂泳区 で約20万ものDNA ウイルスが検出されているが (Gregory et al., 2019), 海洋微生物への特異的なウイルス感染 は生態系の変動を引き起こすと考えられる。このウイル ス感染により単独種の優占が抑制され、非定常的な環境 の中でプランクトン種の共存が起こる現象は kill the winner 仮説として知られ、その有効性がモデルにより示さ れている (Thingstad, 2000)。この仮説は微生物の多様 性を対象としているが、近年多くの無脊椎動物から種特 異的な新規ウイルスが報告されている(Shi et al., 2016) ほか、生態学的知見の乏しい巨大ウイルスが植物プラン クトンの群集構造形成に関わる可能性も指摘されている (Endo et al., 2020)。また、ウイルス以外の寄生生物も 近年の研究により高い多様性を誇り、未知なる生態系へ の影響が存在する可能性が指摘されている (de Vargas) et al., 2015; Clarke et al., 2019)。Kill the winner 仮説の 現場レベルでの検証は容易ではないが、今後は空間のみ ならず時間的にも高密度・高精度の物理・化学・生物観 測を行い,多様性維持に関わる生態系の非定常性を捉え ることが期待される。

ここまでは主として、プランクトンのパラドックス (Hutchinson, 1961)として知られる同所的な種多様性の 維持機構について議論したが、生物多様性はスケールに 大きく依存するため、中緯度海域の種多様性の全容を把 握するにはより広い時空間的スケールを考慮した観測が 必要となる。空間的には、海域を横断した海盆スケール での総合的な漂泳区生態系の高頻度・高精度観測が今後 の種多様性維持機構の解明の鍵となる。例えば、Cheung *et al.* (2020, 2021)は、日本と北米間の商船観測を使った 高頻度・高精度観測を通して、北太平洋中緯度域の海面 付近における各主要窒素固定生物グループ(*Trichodesmium*, UCYN-A1, Gamma-A, Gamma4)の分布パター ンが季節的に大きく変化し,それが本稿22節で述べら れている海洋物理プロセス(中規模渦,海面高度,表面 水温等)に影響を受けていることを示している。このよ うに,海盆スケールの漂泳区の種多様性の把握には,海 洋物理プロセスが漂泳区生態系に与える影響を適切に理 解する必要がある。また,栄養塩動態などの海盆スケー ルの生物地球化学的プロセス(例えば,Yasunaka *et al.*, 2021)と漂泳区生態系との関係を定量的に評価するため, 海盆スケールのプランクトンの群集組成や種多様性に関 する知見の蓄積が期待される。

中緯度域では太陽放射や物理場の季節変化が水柱の密 度構造や光環境に影響を与え、一次生産に季節性が生じ るため、生物相の季節変化 (フェノロジー)の把握が多様 性決定機構を理解する上で重要である。近年実施された Tara Oceans プロジェクト等の地球規模の生物調査によ り、プランクトン群集の詳細な空間(海域間)分布と多様 性の理解が進展したが、中緯度の特性であるフェノロ ジーに関する理解は進んでいない。日本周辺の中緯度海 域については各大学や研究機関が実施するモニタリング 観測等を活用し、プランクトンの群集構造の季節変化や、 重要種の生活史に関する研究が進められてきた。一方, 本稿2,3節で述べられている通り、中緯度域の物理プロ セス、栄養塩・鉄動態の特性は海域毎に様々な特徴を持 つため、より多様な環境を網羅したフェノロジーの知見 蓄積が必要である。特に、現在急速に進む温暖化等の気 候変動が,海洋生態系に与える影響の大きさを考えると、 季節変化の視点に基づく多様性把握は、今後10年の中 緯度域の生物海洋学分野の研究者が重点的に取り組むべ き研究課題であると言える。このフェノロジーの視点に 基づく多様性把握の重要性は、海洋環境の季節変化の小 さい亜熱帯循環にも当てはまる。一般に亜熱帯循環では 季節変化に比べ、被食 - 捕食による生物間相互作用が多 様性維持機構で果たす役割が大きいと考えられている (Vallina et al., 2014)。一方,温暖化に伴う一次生産者や 高次捕食者のフェノロジーの変化は既に報告されており (Kimura et al., 2010; Thomas et al., 2012), 将来的な種 間関係の変化がプランクトンを含む漂泳区の群集全体に 影響を与える可能性がある。地球環境の変化に伴う中緯 度域の海洋生態系の応答を予測するため,今後は海域毎 で群集全体を考慮したアプローチがより重要となるだろ う。

以上,本節で述べた海洋漂泳区の多様性維持機構は遺 伝子解析や光学的手法など解析手法の高度化に伴い,今 後10年の間に現場レベルでの理解が今後急速に深まる と予想される。一方,得られる生態系のデータは膨大な ものとなるため,AIをはじめとしたビックデータの解析 技術の導入も望まれる。

#### 4.2. 生物生産ホットスポットの形成機構

海洋生態系を平均像でみた場合,食物連鎖を構成する 植物プランクトンから鯨までの栄養段階上昇に伴う生物 量の減少はごくわずかである (Sheldon et al., 1972)。そ のため、海洋生態系は極めて餌料濃度が希薄な環境であ り、消費者の生存には餌料となる生物のパッチネスを効 率良く探知する能力が鍵となる。このパッチネス形成は プランクトン生態学の伝統的な研究対象であり、水産分 野でも「潮目」や「漁場形成」といった現象として経験 的に知られている。近年、観測技術の進展によりプラン クトンのパッチネスや高次捕食者の索餌行動に関する知 見が蓄積され、局所的に高い生物生産を誇るホットス ポットが海洋に存在することが明らかになってきた (Zainuddin et al., 2006; Morato et al., 2010; Kai et al., 2017)。このようなホットスポットの形成には、様々なス ケールの物理現象(2節)と、これに伴う栄養塩・鉄供給 (3節)に加えて生物自身の行動が関与していると考えら れるが、その詳細は十分に理解されていない。これまで の多くの観測やモデル研究では平均場の決定や再現・予 測が重視されてきたが、将来的な気候変動が予想される 現在,変動幅の両端にある最大・最小値の背景を理解す る重要性は今後より高まるであろう。生物生産ホットス ポット形成機構の解明は、生態系の変動予測精度向上に 不可欠であり, 中緯度域の生物海洋学分野の研究者が今 後10年間で重点的に取り組むべき研究課題である。

中規模渦やサブメソスケールの海洋構造は生物パッチ ネス形成に深く関与していると考えられる (Mousing *et al.*, 2016; Hernández-Hernández *et al.*, 2020)。栄養塩供 給や光環境条件等の物理現象は日単位,サブメソスケー ル (1~10 km 程度) で変化し,植物プランクトンの群集 構造を決定する重要な要因であることが指摘されている (Lévy et al., 2012)。また, 魚類, 海鳥, ウミガメ等の高 次捕食者の分布や餌料探索行動が、このサブメソスケー ルの海洋構造に対応することが報告されている (Kai et al., 2009; Cotté et al., 2011; Snyder et al., 2017; Lévy, 2018; Siegelman et al., 2019)。一方, 一次生産者と高次 捕食者を繋ぐ動物プランクトンのパッチネス形成機構は 最も理解が進んでいない。北太平洋亜寒帯域では,1m<sup>3</sup> あたり約1.000~10.000 個体の動物プランクトンのパッ チネスが100~1,000mスケールで分布していることが 連続的な観測により確認されている (例えば, Kawamura, 1974, 1990; Kawamura and Hirano, 1985)。この海域 の優占種であるカイアシ類 Neocalanus cristatus の分布 と環境情報(水温,塩分,クロロフィルa)の比較から, パッチネス形成は物理過程に起因する受動的な集積に加 え,環境に応答する個体の能動的行動が関与しているこ とが示唆された (Tsuda, 1993)。また, この海域を索餌 場とするヒゲクジラ類の胃内容物が大量かつ単一種のカ イアシ類で形成されることは古くから知られているが (例えば, Kawamura, 1974), この現象は無選択に海水 を濾し取ることでは説明されず、ヒゲクジラ類は濃密な カイアシ類のパッチネスを効率的に探知・利用している ことを示唆している。高次捕食者は、聴覚や嗅覚などに よって遠く離れたプランクトンのパッチネスを効率よく 発見できる能力を持つと思われるため、これら生物群の 索餌海域探索行動とこれに関する生理・生態に関する研 究進展は、生物生産ホットスポット形成機構の理解に大 きく寄与すると考えられる。

島嶼や海山の地形効果も(2.3, 3.1節), 生物生産ホットスポットの形成に影響を与えている要因として重要である。島嶼や海山周辺の局地的な湧昇に伴って一次生産が高まる現象はよく知られている(例えば, Furuya et al., 1995; Arístegui et al., 1997)。太平洋には 30,000 を越える海山が存在し,地形効果による有光層への栄養塩供給や新生産における重要性が特に貧栄養海域で指摘されている(Furuya et al., 1995)。さらに近年では,その高い一次生産性に依存した大型の動物プランクトンの増加(Hirai et al., 2021)や,周辺海域の魚類マイクロネクトンが島嶼周辺の動物プランクトン摂餌のために鉛直・水平的に日 周移動してくる現象(Benoit-Bird and Au,

2006) などが報告され、島嶼・海山はより高い栄養段階 に属する生物にとってもホットスポットとして機能して いることが明らかにされている。海山周辺では底生性魚 類のみならず、プランクトン食性、これを捕食する大型 回遊魚も多く分布することが知られているが、これは一 次生産上昇に伴うボトムアップ効果のみならず、海山周 辺にプランクトンがトラップされる餌料集積効果の影響 も大きいと考えられる (Genin and Dower, 2007)。 Shiozaki et al. (2014b) は亜熱帯貧栄養の島嶼周辺で湧昇 が介在しない窒素固定活性の上昇を見出し、島嶼からの 鉄やリンの供給が重要な役割を果たしている可能性を示 した。さらに、炭素窒素安定同位体比解析により、貧栄 養亜熱帯域では窒素固定生物由来の窒素が食物連鎖を通 じて高次栄養段階生物まで転送されていることが示され ている (Horii et al., 2018)。その具体的な高次栄養段階 生物までの転送過程は明らかにされておらず、今後は島 嶼の影響から始まる窒素固定生物由来の食物網構造の全 容解明が期待される。

世界有数の好漁場である黒潮親潮混合水域は、小型浮 魚類の魚種交替を引き起こす新規加入の成否を左右する 場として重要であるが (Yatsu, 2019), 餌生物分布と高 次捕食者の関係については極めて知見が限られている。 この海域は、黒潮続流・親潮間に形成される前線構造や、 水塊の混合、活発な中規模渦の活動や準定常流の存在等 に起因して多様な海洋環境が形成され(2.3, 2.4, 3.1節), クロロフィル a 濃度は時空間的に大きく変動するが、黒 潮続流・親潮間前線, 磯口ジェット, シャツキー海台や 天皇海山列の周辺など、時期によってクロロフィル a 濃 度が高くなる傾向をもつ海域が存在する。動物プランク トン群集は、水平的に輸送されながら、このような一次 生産の時空間的変動に応答して遷移する。このようにし て生じる様々なスケールで分布の不均一性は、すなわち 餌料環境の変動であり、浮魚類の加入や成長に大きな役 割を果たしていると考えられるが (例えば, Okazaki et al., 2019), その実態は十分に理解されていない。さら に,この海域では,無性生殖によって一次生産の増大に 速やかに応答するゼラチナス動物プランクトン (サルパ, ウミタル類) などが時として大発生し, 植物プランクト ン群集や浮魚類の好むカイアシ類の生産に影響を与えて いる可能性も指摘されている (Takahashi et al., 2015: Ishak et al., 2021)。今後は、プランクトン群集全体を対 象とした分布実態、高次捕食者の摂餌生態に関する知見 を充実させるとともに、理解が大きく進展している物理・ 化学分野と連携して(2.3節)、プランクトン群集の海洋 環境への応答過程理解を深めることが、水産資源変動の メカニズム解明と将来予測に不可欠である。特に、深度 10 m 以浅の海面付近では、生物生産が活発であり、小型 浮魚類仔稚魚の主分布層であるにも関わらず、一般的な 物理観測では手法的な問題から解析対象外とされること が多く、その変動実態と生物生産の関係はほとんど理解 されていない。複雑な水塊混合過程をもつ本海域の生物 生産の実態を明らかにするために、成層構造や栄養物質 供給に与える降雨の影響も含め、海面付近の生物生産過 程の解明が進むことを期待したい。

また、世界有数の大規模な植物プランクトン(珪藻)の 春季ブルームが発生する西部北太平洋中緯度域は、全球 的にみて重要な生物生産 / 海洋炭素ホットスポットであ ると認識されている (https://www.us-ocb.org/wp-content/uploads/sites/43/2018/09/OCHS-report.pdf)。 最 も顕著なブルームが認められる親潮域では、その規模、 経年変動、形成機構、群集遷移過程等について知見が蓄 積されてきた (Saito et al., 2002; Okamoto et al., 2010; Suzuki et al., 2011; Kuroda et al., 2019)。一方, 中緯度 域全体をみると、春季ブルームの開始タイミングや規模、 形成機構は各モード水形成海域間や黒潮続流内の位置に よって異なることが示されており (Shiozaki et al., 2014a),海域毎にその詳細を明らかにする必要がある。 特に、本稿3節で述べられている栄養塩・鉄供給と循環 過程の時空間的変動の理解は、春季珪藻ブルーム動態予 測において不可欠であり、物理・化学過程と併せて、そ の形成機構を明らかにすることが重要である。さらに今 後進行すると予想される,温暖化や酸性化の影響 (Chiba et al., 2004; Yatsu et al., 2013; Endo et al., 2016) を適切 に評価するには、継続的な観測データ取得に加えて、時 空間的に高解像度の観測、迅速なデータ解析と共有、網 羅的遺伝子解析による種組成や生理機能の包括的な把握 等の新技術の導入(例えば, Stec et al., 2017)などが重 要である。

生物生産のホットスポット形成は持続時間が短く変動 も大きいため、多様性維持機構の解明(4.1節)と同様に

高頻度・高解像度の観測、新規手法の導入が必須となる。 低次栄養段階については、物理・化学環境と生物情報を 同時に高解像度で取得できる BGC Argo フロート (https://biogeochemical-argo.org/; Fig. 2; 平井ら, 2021, 本特集)や光学的手法 (ビデオプランクトンレコーダー, CPICS など)の導入が現場レベルでの生物生産ホットス ポットの理解の鍵となる。また、高次栄養段階生物につ いては、バイオロギングによる索餌行動把握 (Siegelman et al., 2019) や、単一あるいは複数元素の同位体比を用 いた索餌海域の特定 (Santos et al., 2011; Wyatt et al., 2019; Matsubayashi et al., 2020), 環境 DNA を用いた分 布や現存量把握 (Miya, 2022) もホットスポットの特定お よび形成機構の解明に有効なアプローチとなり得る。こ れらの研究手法の発展に伴う知見の蓄積は、水産資源を 含めた高次捕食者の回遊や資源変動を含む海洋生態系の 理解に大きく貢献すると考えられる。

## 5. まとめ

日本周辺に広がる西部北太平洋の海洋学は、ここ10 年で大きな進歩を遂げた。プロファイリングフロートや 乱流計の活用により、海盆規模の水塊の季節・経年変動 や海底起伏で起こる局地的な拡散などが明らかになり, 多くの時空間スケールの物理現象の理解が進んだ。同時 に,高性能計算技術の向上により,大規模なデータ同化 やモデルを用いた数値実験も可能になり、西岸境界流を 含む西部北太平洋の中緯度海洋・大気に関する物理場へ の理解は着実に進んだ。このような物理場の理解に基づ いて、栄養塩や鉄などの輸送過程についても研究が進 み、中でも黒潮栄養塩ストリームや縁辺海から亜寒帯循 環への物質輸送の理解については大きな進捗が得られ た。一次生産を支える栄養塩・鉄供給過程は、亜寒帯循 環については海水流動や混合に支配されている傾向がみ られるが、亜熱帯循環では海洋の物理場だけでは説明で きない供給源があり、窒素固定や大気沈着等の研究が進 んだものの、未だ十分な供給量は確認されていない。亜 熱帯循環の高い生物多様性は網羅的遺伝子解析により近 年理解が進展しているが、その維持機構には不明点が多 く,多様な生物群集が駆動する生物地球化学的プロセス が亜熱帯循環の生物生産に深く関与している可能性がう

かがえる。中緯度海洋における一次生産から高次栄養段 階への生態系構造については、物理場に関連した生物生 産ホットスポットが重要な役割を果たしている可能性が あるが、局所的現象の把握の難しさから未だ多くの不明 点が残されている。

前回の将来構想(花輪・津田, 2013; 岡ら, 2013; 神田ら, 2013: 浜崎ら, 2013) でも言及されているように、最近10 年の海洋学の進歩においても、データ量や取り扱う時空 間スケールが物理分野に比べて化学・生物分野では圧倒 的に乏しいのは明白である。その差は、衛星海面高度・ Argo データの一層の蓄積や SWOT (Fig. 2; 2.2 節) の打 ち上げにより,一層大きくなると予想される。近年, BGC Argo フロート (Fig. 2; 平井ら, 2021, 本特集) の投 入が本格化し、米国を中心に大西洋や南大洋への投入が 進んでいるが、日本周辺の西部北太平洋では展開が遅れ ている。今後10年で物理分野と化学・生物分野の差を 可能な限り解消し、西部北太平洋の物理・化学・生物過 程の時空間像を明らかにしていくためにも, BGC Argo フロートによる学際的研究プロジェクトの立脚が重要で ある。さらに、より詳細な時空間像の追求には、BGC Argo フロートのスペック(水温,塩分,酸素,硝酸塩, pH, クロロフィル a, 懸濁粒子, 下方向放射照度)を上 回る乱流計, 生元素センサー, ビデオプランクトンレ コーダー等も搭載したプロファイリングフロートの展開 (例えば乱流計を組み込んだ ArgoMix のような取り組み; Roemmich et al., 2019; 平井ら, 2021, 本特集), 化学・生 物パラメーターのデータ同化、生物地球化学的プロセス のアンサンブル予報および高解像度予測モデルへの組み 込みが必要となるだろう。また, 化学・生物分野では, 未知のプロセスの理解のために高感度高精度生元素分析 や網羅的遺伝子解析などの観測・実験的技術の新規開発, 現場への適用を引き続き実施し、得られた成果を物理場 も含めて解釈するよう常に務めることが必要だろう。こ のように物理・化学・生物を統合した海洋学研究を展開 していき、物理場の長期変動や予測とできるだけ近いス ケールで生物地球化学的プロセスや生態系の長期変動や 予測が可能となることが理想である。このためには、現 場観測,理論,数値実験,データ解析に関わる研究者の 協働がより一層求められる。これまでも実施されてきた ように、異分野の海洋学研究者が一堂に会して科研費等

の予算を獲得し、国連海洋科学の10年(https://www. oceandecade.org/) への貢献を見据えて国内外の大型プ ロジェクトを継続・推進していくことが必要であろう (Fig. 2)。具体的には、重点的に取り組むべき研究ト ピックスについて (例えば CSK-2 による黒潮研究), 関 係諸国と連携しながら進めていく国際プロジェクトが多 数立案され、それらが有機的に融合していくことが理想 である。また同時に, 高品質の現場海洋データを継続し て取得していくことが海洋学の根本にあることを忘れて はならない。これまで官庁、大学、JAMSTEC 等の観測 船により、太平洋・インド洋の中緯度域において最先端 の観測技術を駆使したマッピング、時系列、プロセス研 究が展開されてきた。中でも,西部北太平洋外洋域や日 本海では気象庁や水産研究・教育機構の定期航海が継続 的に実施されており、これらは海洋の長期変動を解明す る上で重要な役割を果たしてきた (Kodama et al., 2014, 2016; Sasano et al., 2015; Oka et al., 2018; Kuroda et al., 2019)。 今後はこれらの重要性をより一層社会にアピー ルし、社会と協働で推進していくと共に、大型プロジェ クトの基盤として観測航海を長期継続的に実施していく ことが中緯度海洋の統合的理解に不可欠となるだろう。

#### 謝 辞

本稿の作成にあたっては、以下の方々(敬称略)なら びに3名の匿名の査読者から貴重なご助言や参考資料を 頂きました:安藤健太郎,遠藤寿,岡英太郎,木田新一 郎,須賀利雄,永野憲,本多牧生。深く感謝申し上げま す。

#### References

- Abe, H., N. Ebuchi, H. Ueno, H. Ishiyama, and Y. Matsumura (2019): Aquarius reveals eddy stirring after a heavy precipitation event in the subtropical North Pacific. J. Oceanogr., 75, 37-50.
- Amakawa, H., T.-L. Yu, H. Tazoe, H. Obata, T. Gamo, Y. Sano, C.-C. Shen, and K. Suzuki (2019): Neodymium concentration and isotopic composition distributions in the southwestern Indian Ocean and the Indian sector of the Southern Ocean. *Chem. Geol.*, 511, 190-203.
- Ambe, D., T. Endoh, T. Hibiya, and S. Imawaki (2009): Transition to the large meander path of the Kuroshio as observed by satellite altimetry. *La mer*, 47, 19-29.
- Ando, K. et al. (2021): Half-century of scientific advancements since the

cooperative study of the Kuroshio and adjacent regions (CSK) programme - Need for a new Kuroshio research. *Prog. Oceanogr.*, **193**, 102513.

- Aoki, K., S. Minobe, Y. Tanimoto, and Y. Sasai (2013): Southward eddy heat transport occurring along southern flanks of the Kuroshio Extension and the Gulf Stream in a 1/10° Global Ocean General Circulation Model. J. Phys. Oceanogr., 43, 1899-1910.
- Aoyama, M. (2020): Global certified-reference-material- or reference-material-scaled nutrient gridded dataset GND13. Earth Syst. Sci. Data, 12, 487-499.
- Arístegui, J., P. Tett, A. Hernández-Guerra, G. Basterretxea, M. F. Montero, K. Wild, P. Sangrá, S. Hernández-Leon, M. Canton, J. A.García-Braun, M. Pacheco, and E. D. Barton (1997): The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep-Sea Res. Part I*, 44, 71– 96.
- Benoit-Bird, K. J., and W. W. Au (2006): Extreme diel horizontal migrations by a tropical nearshore resident micronekton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **319**, 1–14.
- Bindoff, N. L., W. W. L. Cheung, J. G. Kairo, J. Arístegui, V. A. Guinder, R. Hallberg, N. Hilmi, N. Jiao, M. S. Karim, L. Levin, S. O'Donoghue, S. R. Purca Cuicapusa, B. Rinkevich, T. Suga, A. Tagliabue, and P. Williamson (2019): Chapter 5, Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities, p. 457-597. In *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*, edited by H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, and N. M. Weyer. In press.
- Boiteau, R. M., J. N. Fitzsimmons, D. J. Repeta, and E. A. Boyle (2013): Detection of iron ligands in seawater and marine cyanobacteria cultures by high-performance liquid chromatography-inductively coupled plasma-mass spectrometry. *Anal. Chem.*, 85, 4357–4362.
- Böttjer, D., J. E. Dore, D. M. Karl, R. M. Letelier, C. Mahaffey, S. T. Wilson, J. Zehr, and M. J. Church (2017): Temporal variability of nitrogen fixation and particulate nitrogen export at Station ALOHA. *Limnol. Oceanogr.*, 62, 200–216.
- Browning, T. J., E. P. Achterberg, I. Rapp, A. Engel, E. M. Bertrand, A. Tagliabue, and C. M. Moore (2017): Nutrient co-limitation at the boundary of an oceanic gyre. *Nature*, 551, 242-246.
- Browning, T. J., I. Rapp, C. Schlosser, M. Gledhill, E. P. Achterberg, A. Bracher, and F. A. C. Le Moigne (2018): Influence of iron, cobalt, and vitamin B<sub>12</sub> supply on phytoplankton growth in the tropical east Pacific during the 2015 El Niño. *Geophys. Res. Lett.*, **45**, 6150–6159.
- Buck, K. N., P. N. Sedwick, B. Sohst, and C. A. Carlson (2018): Organic complexation of iron in the eastern tropical South Pacific: Results from US GEOTRACES Eastern Pacific Zonal Transect (GEOTRAC-ES cruise GP16). *Mar. Chem.*, 201, 229–241.
- Chappell, P. D., J. Vedamati, K. E. Selph, H. A. Cyr, B. D. Jenkins, M. R. Landry, and J. W. Moffett (2016): Preferential depletion of zinc within Costa Rica upwelling dome creates conditions for zinc co-limitation of primary production. J. Plankton Res., 38, 244–255.
- Cheung, S., R. Nitanai, C. Tsurumoto, H. Endo, S. Nakaoka, W. Cheah, J. F. Lorda, X. Xia, H. Liu, and K. Suzuki (2020): Physical forcing controls the basin-scale occurrence of nitrogen-fixing organisms in the North Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 34, e2019GB006452.

- Cheung, S., R. J. P. Zehr, X. Xia, C. Tsurumoto, H. Endo, S. Nakaoka, W. Mak, K. Suzuki, and H. Liu (2021): Gamma4: a genetically versatile Gammaproteobacterial *nifH* phylotype that is widely distributed in the North Pacific Ocean. *Environ. Microbiol.*, 23, 4246–4259.
- Chiba, S., T. Ono, K. Tadokoro, T. Midorikawa, and T. Saino (2004): Increased stratification and decreased lower trophic level productivity in the Oyashio Region of the North Pacific: A 30-year retrospective study. J. Oceanogr., 60, 149-162.
- Clark, L. L., E. D. Ingall, and R. Benner (1998): Marine phosphorus is selectively remineralized. *Nature*, 393, 426.
- Clarke, L. J., S. Bestley, A. Bissett, and B. E. Deagle (2019): A globally distributed Syndiniales parasite dominates the Southern Ocean micro-eukaryote community near the sea-ice edge. *ISME J.*, 13, 734-737.
- Cotté, C., F. d'Ovidio, A. Chaigneau, M. Lévy, I. Taupier-Letage, B. Mate, and C. Guinet (2011): Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 56, 219-232.
- de Lavergne, C., C. Vic, G. Madec, F. Roquet, A. F. Waterhouse, C. B. Whalen, Y. Cuypers, P. Bouruet-Aubertot, B. Ferron, and T. Hibiya (2020): A parameterization of local and remote tidal mixing. J. Adv. Model. Earth Syst., 12, e2020MS002065.
- de Vargas, C. et al. (2015): Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. Science, 348, 1261605.
- Dobashi, R., H. Ueno, Y. Okada, T. Tanaka, J. Nishioka, T. Hirawake, A. Ooki, S. Itoh, D. Hasegawa, Y. Sasai, H. Sasaki, and I. Yasuda (2021): Observations of anticyclonic eddies in the western subarctic North Pacific. J. Oceanogr., 77, 229-242.
- 土井威志・安中さやか・高橋一生・渡辺路生・東塚知己・栗原晴子 (2021): 海洋学の10年展望2021: 熱帯域,海の研究, **30**, 105-129.
- Endo, H., R. Blanc-Mathieu, Y. Li, G. Salazar, N. Henry, K. Labadie, C. de Vargas, M. B. Sullivan, C. Bowler, P. Wincker, L. Karp-Boss, S. Sunagawa, and H. Ogata (2020): Biogeography of marine giant viruses reveals their interplay with eukaryotes and ecological functions. *Nat. Ecol. Evol.*, 4, 1639-1649.
- Endo, H., H. Ogata, and K. Suzuki (2018): Contrasting biogeography and diversity patterns between diatoms and haptophytes in the central Pacific Ocean. Sci. Rep., 8, 10916.
- Endo, H., K. Sugie, T. Yoshimura, and K. Suzuki (2016): Response of spring diatoms to CO<sub>2</sub> availability in the western North Pacific as determined by next-generation sequencing. *PLoS One*, **11**, e0154291.
- Endoh, T., H. Tsujino, and T. Hibiya (2011): The effect of Koshu Seamount on the formation of the Kuroshio large meander south of Japan. J. Phys. Oceanogr., 41, 1624-1629.
- Everett, J. D., M. E. Baird, and I. M. Suthers (2011): Three-dimensional structure of a swarm of the salp *Thalia democratica* within a cold-core eddy off southeast Australia. J. Geophys. Res. Oce., 116, C12046.
- Faure, E., F. Not, A.-S. Benoiston, K. Labadie, L. Bittner, and S-D. Ayata (2019): Mixotrophic protists display contrasted biogeographies in the global ocean. *ISME J.*, **13**, 1072–1083.
- Furuya, K., T. Odate, and K. Taguchi (1995): Effects of a seamount on phytoplankton production in the western Pacific Ocean, p. 255-273. In *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*, edited by

H. Sakai and Y. Nozaki, Terra Publishing, Tokyo, Japan.

- Genin, A., and F. Dower (2007): Chapter 5, Seamount plankton dynamics, p. 85-100. In Seamounts: Ecology, Fisheries & Conservation, edited by. T. J. Pitcher, T. Morato, P. J. B. Hart, M. R. Clark, N. Haggan, and R. S. Santos, Brackwell Publishing, Oxford, UK.
- Gledhill, M., and K. N. Buck (2012): The organic complexation of iron in the marine environment: a review. *Front. Microbiol.*, **3**, 69.
- Goto, Y., I. Yasuda, and M. Nagasawa (2018): Comparison of turbulence intensity from CTD-attached and free-fall microstructure profilers. J. Atmos. Ocean. Technol., 35, 147–162.
- Goto, Y., I. Yasuda, M. Nagasawa, S. Kouketsu, and T. Nakano (2020): Estimation of Basin-scale turbulence distribution in the North Pacific Ocean using CTD-attached thermistor measurements. *Sci. Rep.*, 11, 969.
- Grand, M. M., A. Laes-Huon, S. Fietz, J. A. Resing, H. Obata, G. W. Luther III, A. Tagliabue, E. P. Achterberg, R. Middag, A. Tovar-Sánchez, and A. R. Bowie (2019): Developing autonomous observing systems for micronutrient trace metals. *Front. Mar. Sci.*, 6, 35.
- Gregory, A. C. et al. (2019): Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole. Cell, 177, 1109–1123.
- Guo, X., X. H. Zhu, Y. Long, and D. Huang (2013): Spatial variations in the Kuroshio nutrient transport from the East China Sea to south of Japan. *Biogeosciences*, 10, 6403-6417.
- Guo, X., X. H. Zhu, Q. S. Wu, and D. Huang (2012): The Kuroshio nutrient stream and its temporal variation in the East China Sea. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **117**, C01026.
- 浜崎恒二・石坂丞二・齊藤宏明・杉崎宏哉・鈴木光次・高橋一生・千葉早 苗 (2013): 海洋学の10年展望(Ⅲ) −日本海洋学会将来構想委員会生 物サブグループの議論から一. 海の研究, 22, 253-272.
- 花輪公雄・津田敦 (2013):「海洋学の10年展望」発刊に寄せて,海の研究, 22, 187-189.
- Hashihama, F., K. Furuya, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2009): Macro-scale exhaustion of surface phosphate by dinitrogen fixation in the western subtropical North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, **36**, L03610.
- Hashihama, F., S. Kinouchi, S. Suwa, M. Suzumura, and J. Kanda (2013): Sensitive determination of enzymatically labile dissolved organic phosphorus and its vertical profiles in the oligotrophic western North Pacific and East China Sea. J. Oceanogr., 69, 357–367.
- Hashihama, F., H. Saito, T. Shiozaki, M. Ehama, S. Suwa, T. Sugiyama, H. Kato, J. Kanda, M. Sato, T. Kodama, T. Yamaguchi, S. Horii, I. Tanita, S. Takino, K. Takahashi, H. Ogawa, P. W. Boyd, and K. Furuya (2020): Biogeochemical controls of particulate phosphorus distribution across the oligotrophic subtropical Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 34, e2020GB006669.
- Hashihama, F., I. Yasuda, A. Kumabe, M. Sato, H. Sasaoka, Y. Iida, T. Shiozaki, H. Saito, J. Kanda, K. Furuya, P. W. Boyd, and M. Ishii (2021): Nanomolar phosphate supply and its recycling drive net community production in the subtropical North Pacific. *Nat. Commun.*, **12**, 3462.
- Hattori-Saito, A., J. Nishioka, T. Ono, R. M. L. McKay, and K. Suzuki (2010): Iron deficiency in micro-sized diatoms in the Oyashio region of the Western subarctic Pacific during spring. J. Oceanogr., 66, 105-115.
- Hayashida, H., R. J. Matear, P. G. Strutton, and X. Zhang (2020a): Insights into projected changes in marine heatwaves from a high-resolution

ocean circulation model. Nat. Commun., 11, 4352.

- Hayashida, H., R. J. Matear, and P. G. Strutton (2020b): Background nutrient concentration determines phytoplankton bloom response to marine heatwaves. *Glob. Chang. Biol.*, 26, 4800-4811.
- Hernández-Hernández, N., J. Arístegui, M. F. Montero, E. Velasco-Senovilla, F. Baltar, Á. Marrero-Díaz, A. Martínez-Marrero, and Á. Rodríguez-Santana (2020): Drivers of plankton distribution across mesoscale eddies at submesoscale range. *Front. Mar. Sci.*, 7, 667.
- Hirai, J., K. Hidaka, S. Nagai, and Y. Shimizu (2021): DNA/RNA metabarcoding and morphological analysis of epipelagic copepod communities in the Izu Ridge off the southern coast of Japan. *ICES J. Mar. Sci.*, fsab064, doi:10.1093/icesjms/fsab064.
- 平井惇也・宮正樹・藤木徹一・吉田聡・乙坂重嘉・帰山秀樹・加古真一郎・ 片岡智哉・松岡大祐・日高弥子・杉山大祐・小嶌不二夫 (2021): 海洋 学の10年展望2021: 新たな手法と問題. 海の研究, 30, 227-253.
- Hirai, J., A. Tachibana, and A. Tsuda (2020): Large-scale metabarcoding analysis of epipelagic and mesopelagic copepods in the Pacific. *PLoS One*, **15**, e0233189.
- Honda, M. C. (2020): Effective vertical transport of particulate organic carbon in the western North Pacific subarctic region. *Front. Earth Sci.*, 8, 1–17.
- Horii, S., K. Takahashi, T. Shiozaki, F. Hashihama, and K. Furuya (2018): Stable isotopic evidence for the differential contribution of diazotrophs to the epipelagic grazing food chain in the mid-Pacific Ocean. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 27, 1467–1480.
- Hutchinson, G. E. (1961): The paradox of the plankton. Am. Nat., 95, 137-145.
- Ibarbalz, F. M. et al. (2019): Global trends in marine plankton diversity across kingdoms of life. Cell, 179, 1084–1097.
- Ichikawa, H., H. Nakamura, A. Nishina, and M. Higashi (2004): Variability of north-eastward current southeast of northern Ryukyu Islands. J. Oceanogr., 60, 351-363.
- Iizuka, S., R. Kawamura, H. Nakamura, and T. Miyama (2021): Influence of warm SST in the Oyashio region on rainfall distribution of Typhoon Hagibis (2019). SOLA, 17A, 21–28.
- Inoue, R., M. Watanabe, and S. Osafune (2017): Wind-induced mixing in the North Pacific. J. Phys. Oceanogr., 47, 1587-1603.
- Ishak, N. H. A., K. Tadokoro, Y. Okazaki, S. Kakehi, S. Suyama, and K. Takahashi (2020): Distribution, biomass, and species composition of salps and doliolids in the Oyashio-Kuroshio transitional region: potential impact of massive bloom on the pelagic food web. J. Oceanogr., 76, 351–363.
- Ishii, M., H. Y. Inoue, H. Matsueda, S. Saito, K. Fushimi, K. Nemoto, T. Yano, H. Nagai, and T. Midorikawa (2001): Seasonal variation in total inorganic carbon and its controlling processes in surface waters of the western North Pacific subtropical gyre. *Mar. Chem.*, **75**, 17–32.
- Isoguchi, O., H. Kawamura, and E. Oka (2006): Quasi-stationary jets transporting surface warm waters across the transition zone between the subtropical and the subarctic gyres in the North Pacific. J. Geophys. Res. Oce., 111, C10003.
- Ito, T., S. Minobe, M. C. Long, and C. Deutsch (2017): Upper ocean O<sub>2</sub> trends: 1958–2015. Geophys. Res. Lett., 44, 4214–4223.
- Itoh, S., and T. Sugimoto (2002): Behavior of warm-core rings in a double-gyre wind-driven ocean circulation model. J. Oceanogr., 58, 651-660.

- Itoh, S., and I. Yasuda (2010): Water mass structure of warm and cold anticyclonic eddies in the western boundary region of the subarctic North Pacific. J. Phys. Oceanogr., 40, 2624-2642.
- 岩本洋子・相木秀則・磯口治・大林由美子・近藤文義・近藤能子・西岡純 (2021): 海洋学の10年展望2021: 大気海洋境界,海の研究, 30, 199-225.
- JCOPEチーム (2017): 黒潮大蛇行は発生するか? 2017年5月31日, http:// www.jamstec.go.jp/apl/j/column/20170531/.
- Johnson, K. S., S. C. Riser, and D. M. Karl (2010): Nitrate supply from deep to near-surface waters of the North Pacific subtropical gyre. *Nature*, 465, 1062-1065.
- Kai, E. T., V. Rossi, J. Sudre, H. Weimerskirch, C. Lopez, E. Hernandez-Garcia, F. Marsaca, and V. Garçon (2009): Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106, 8245–8250.
- Kai, M., J. T. Thorson, K. R. Piner, and M. N. Maunder (2017): Predicting the spatio-temporal distributions of pelagic sharks in the western and central North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, 26, 569–582.
- 神田穣太・石井雅男・小川浩史・小埜恒夫・小畑元・川合美千代・鈴村昌弘・ 本多牧生・山下洋平・渡邉豊 (2013): 海洋学の10年展望(Ⅱ) 一日本 海洋学会将来構想委員会化学サブグループの議論から一. 海の研究, 22, 219-251.
- Kaneko, H., I. Yasuda, S. Itoh, and S. Ito (2021): Vertical turbulent nitrate flux from direct measurements in the western subarctic and subtropical gyres of the North Pacific. J. Oceanogr., 77, 29-44.
- Katsura, S., E. Oka, B. Qiu, and N. Schneider (2013): Formation and subduction of North Pacific tropical water and their interannual variability. J. Phys. Oceanogr., 43, 2400–2415.
- Katsumata, K. (2016): Eddies observed by Argo floats. Part I: Eddy transport in the upper 1000 dbar. J. Phys. Oceanogr., 46, 3471-3486.
- Kawai, Y., T. Miyama, S. Iizuka, A. Manda, M. K. Yoshioka, S. Katagiri, Y. Tachibana, and H. Nakamura (2015): Marine atmospheric boundary layer and low-level cloud responses to the Kuroshio Extension front in the early summer of 2012: three-vessel simultaneous observations and numerical simulations. J. Oceanogr., 71, 511-526.
- Kawamura, A. (1974): Food and feeding ecology in the southern sei whale. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo, 26, 1974, 25–144.
- Kawamura, A. (1990): Local aggregations of surface zooplankton in the pelagic regions of the northern North Pacific, Bering Sea and Gulf of Alaska. Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ., 3, 41–56.
- Kawamura, A., and K. Hirano (1985): The special scale of surface swarms of *Calanus plumchrus* Marukawa observed from consecutive plankton net catches in the northwestern North Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 626– 633.
- Kida, S. et al. (2015): Oceanic Fronts and Jets around Japan a review. J. Oceanogr., 71, 469-497.
- Kida, S., K. Takayama, Y. N. Sasaki, H. Matsuura, and N. Hirose (2021): Increasing trend in Japan Sea Throughflow transport. J. Oceanogr., 77, 145–153.
- 木田新一郎・栗原晴子・大林由美子・川合美千代・近藤能子・西岡純 (2021): 海洋学の10年展望2021:沿岸域,海の研究, 30, 87-104.
- Kim T., H. Obata, J. Nishioka, and T. Gamo (2017): Distribution of dissolved Zinc in the western and central subarctic North Pacific. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **31**, 1454–1468.
- Kimura, S., Y. Kato, T. Kitagawa, and N. Yamaoka (2010): Impacts of environmental variability and global warming scenario on Pacific bluefin

tuna (*Thumus orientalis*) spawning grounds and recruitment habitat. *Prog. Oceanogr.*, **86**, 39-44.

- Kobashi, F., and A. Kubokawa (2012): Review on North Pacific Subtropical Countercurrent and subtropical fronts: role of mode waters in ocean circulation and climate. J. Oceanogr., 68, 21-43.
- Kobashi, F., T. Nakano, N. Iwasaka, and T. Ogata (2021): Decadal-scale variability of the North Pacific subtropical mode water and its influence on the pycnocline observed along 137°E. J. Oceanogr., 77, 487-503.
- Kodama, T., Y. Igeta, M. Kuga, and S. Abe (2016): Long-term decrease in phosphate concentrations in the surface layer of the southern Japan Sea. J. Geophys. Res. Oce., 121, 7845-7856.
- Kodama, T., Y. Shimizu, T. Ichikawa, Y. Hiroe, A. Kusaka, H. Morita, M. Shimizu, and K. Hidaka (2014): Seasonal and spatial contrast in the surface layer nutrient content around the Kuroshio along 138°E, observed between 2002 and 2013. J. Oceanogr., 70, 489–503.
- Komatsu, K., and Y. Hiroe (2019): Structure and impact of the Kuroshio nutrient stream, p. 85-104. In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical* and Ecosystem Dynamics, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, AGU Geophysical Monograph Series 243, AGU-Wiley.
- Kondo, Y., R. Bamba, H. Obata, J. Nishioka, and S. Takeda (2021): Distinct profiles of size-fractionated iron-binding ligands between the eastern and western subarctic Pacific. *Sci. Rep.*, **11**, 2053.
- Kondo, Y., S. Takeda, J. Nishioka, and M. Sato (2013): Growth stimulation and inhibition of natural phytoplankton communities by model organic ligands in the western subarctic Pacific. J. Oceanogr., 69, 97-115.
- Kouketsu, S. (2021): Inverse estimation of diffusivity coefficients from salinity distributions on isopycnal surfaces using Argo float array data. J. Oceanogr., 77, 615–630.
- Kouketsu, S., T. Doi, and A. Murata (2013): Decadal changes in dissolved inorganic carbon in the Pacific Ocean, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 27, 65– 76.
- Kouketsu, S., H. Tomita, E. Oka, S. Hosoda, T. Kobayashi, and K. Sato (2012): The role of meso-scale eddies in mixed layer deepening and mode water formation in the western North Pacific. J. Oceanogr., 68, 63-77.
- Kuroda, H., Y. Toyota, T. Watanabe, J. Nishioka, D. Hasegawa, Y. Taniuchi, and A. Kuwata (2019): Influence of coastal Oyashio water on massive spring diatom blooms in the Oyashio area of the North Pacific Ocean. Prog. Oceanogr., 175, 328-334.
- Kuwano-Yoshida, A., and S. Minobe (2017): Storm-track response to SST fronts in the northwestern Pacific region in an AGCM. J. Climate, 30, 1081–1102.
- Kwiatkowski, L. et al. (2020): Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections. Biogeosciences, 17, 3439–3470.
- Lee, M.-M., and R. G. Williams (2000): The role of eddies in the isopycnic transfer of nutrients and their impact on biological production. J. Mar. Res., 58, 895–917.
- Leles, S. G., A. Mitra, K. J. Flynn, D. K. Stoecker, P. J. Hansen, A. Calbet, G. B. McManus, R. W. Sanders, D. A. Caron, F. Not, G. M. Hallegraeff, P. Pitta, J. A. Raven, M. D. Johnson, P. M. Glibert, and S. Våge (2017): Oceanic protists with different forms of acquired phototrophy display contrasting biogeographies and abundance. *Proc. Roy. Soc. B*, 284, 100 (2017).

20170664.

- Letscher, R. T., F. Primeau, and J. K. Moore (2016): Nutrient budgets in the subtropical ocean gyres dominated by lateral transport. *Nat. Geosci.*, 9, 815–819.
- Lévy, M. (2018): The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. Nat. Commun., 9, 4758.
- Lévy, M., R. Ferrari, P. J. S. Franks, A. P. Martin, and P. Rivière (2012): Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophys. Res. Lett.*, 39, L14602.
- Li, Q., L. Legendre, and N. Jiao (2015): Phytoplankton responses to nitrogen and iron limitation in the tropical and subtropical Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, **37**, 306–319.
- Liao, W. H., and T. Y. Ho (2018): Particulate trace metal composition and sources in the Kuroshio adjacent to the East China Sea: the importance of aerosol deposition. J. Geophys. Res. Oce., 123, 6207–6223.
- Locey, K. J., and J. T. Lennon (2016): Scaling laws predict global microbial diversity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 113, 5970–5975.
- Long, Y., X.-H. Zhou, and X. Guo (2019): The Oyashio nutrient stream and its nutrient transport to the mixed water region. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 1513–1520.
- Mackey, K. R., C. T. Chien, and A. Paytan (2014): Microbial and biogeochemical responses to projected future nitrate enrichment in the California upwelling system. *Front. Microbiol.*, 5, 632.
- Maldonado, M. T., R. F. Strzepek, S. Sander, and P. W. Boyd (2005): Acquisition of iron bound to strong organic complexes, with different Fe binding groups and photochemical reactivities, by plankton communities in Fe-limited subantarctic waters. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 19, GB4S23.
- Manda, A., H. Nakamura, N. Asano, S. Iizuka, T. Miyama, Q. Moteki, M. K. Yoshioka, K. Nishii, and T. Miyasaka (2014): Impacts of a warming marginal sea on torrential rainfall organized under the Asian summer monsoon. *Sci. Rep.*, 4, 5741.
- Masunaga, R., H. Nakamura, B. Taguchi, and T. Miyasaka (2020): Processes shaping the time-mean surface wind convergence patterns in winter around the Kuroshio Extension and Gulf Stream. J. Climate, 33, 3–25.
- Masuzawa, J. (1969): Subtropical mode water. Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr., 16, 463–472.
- Matsubayashi, J., Y. Osada, K. Tadokoro, Y. Abe, A. Yamaguchi, K. Shirai, K. Honda, C. Yoshikawa, N. O. Ogawa, N. Ohkouchi, N. F. Ishikawa, T. Nagata, H. Miyamoto, S. Nishino, and I. Tayasu (2020): Tracking long-distance migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of amino acids. *Ecol. Lett.*, 23, 881-890.
- Michaels, A. F., N. R. Bates, K. O. Buesseler, C. A. Carlson, and A. H. Knap (1994): Carbon-cycle imbalances in the Sargasso Sea. *Nature*, **372**, 537– 540.
- Minobe, S., A. Kuwano-Yoshida, N. Komori, S.-P. Xie, and R. J. Small (2008): Influence of the Gulf Stream on the troposphere. *Nature*, 452, 206–209.
- Misumi, K., J. Nishioka, H. Obata, D. Tsumune, T. Tsubono, M. C. Long, K. Lindsay, and J. K. Moore (2021): Slowly sinking particles underlie dissolved iron transport across the Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 35, e2020GB006823.
- Mitsudera, H., B. Taguchi, Y. Yoshikawa, H. Nakamura, T. Waseda, and T. D. Qu (2004): Numerical study on the Oyashio water pathways in the

Kuroshio-Oyashio confluence. J. Phys. Oceanogr., 34, 1174-1196.

- Mitsudera, H., T. Miyama, H. Nishigaki, T. Nakanowatari, H. Nishikawa, T. Nakamura, T. Wagawa, R. Furue, Y. Fujii, and S. Ito (2018): Low ocean-floor rises regulate subpolar sea surface temperature by form-ing baroclinic jets. *Nat. Commun.*, 9, 1190.
- Miya, M. (2022): Environmental DNA metabarcoding: a novel method for biodiversity monitoring of marine fish communities. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 14, doi:10.1146/annurev-marine-041421-082251.
- Miyama, T., H. Mitsudera, H. Nishigaki, and R. Furue (2018): Dynamics of a quasi-stationary jet along the subarctic front in the North Pacific Ocean (the western Isoguchi Jet): an ideal two-layer model. J. Phys. Oceanogr., 48, 807-830.
- Miyama, T., S. Minobe, and H. Goto (2021): Marine heatwave of sea surface temperature of the Oyashio region in summer in 2010-2016. *Front. Mar. Sci.*, 7, 576240.
- Miyazawa, Y., X. Guo, and T. Yamagata (2004): Roles of meso-scale eddies in the Kuroshio paths. J. Phys. Oceanogr., 34, 2203–2222.
- Miyazawa, Y., T. Kagimoto, X. Guo, and H. Sakuma (2008): The Kuroshio large meander formation in 2004 analyzed by an eddy-resolving ocean forecast system. J. Geophys. Res. Oce., 113, C10015.
- Mohr, W., T. Großkopf, D. W. R. Wallace, and J. LaRoche (2010): Methodological underestimation of oceanic nitrogen fixation rates. *PLoS One*, 5, e12583.
- Moore, C. M. et al. (2013): Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. Nat. Geosci., 6, 701-710.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson, and B. Worm (2011): How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol.*, 9, e1001127.
- Morato, T., S. D. Hoyle, V. Allain, and S. J. Nicol (2010): Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA, 107, 9707–9711.
- Mousing, E. A., K. Richardson, J. Bendtsen, I. Cetinić, and M. J. Perry (2016): Evidence of small-scale spatial structuring of phytoplankton alpha-and beta-diversity in the open ocean. J. Ecol., 104, 1682-1695.
- 長井健容 (2019): 黒潮上流から続流の鉛直混合過程とその影響に関する考 察. 沿岸海洋研究, 57, 43-58.
- Nagai, T., S. Clayton, and Y. Uchiyama (2019a): Multiscale routes to supply nutrients through the Kuroshio nutrient stream, p. 105-125. In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, AGU Geophysical Monograph Series 243, AGU-Wiley.
- Nagai, T., G. S. Durán Gómez, D. A. Otero, Y. Mori, N. Yoshie, K. Ohgi, and T. Kobari (2019b): How the Kuroshio Current delivers nutrients to sunlit layers on the continental shelves with aid of near-inertial waves and turbulence. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 6726-6735.
- Nagai, T., G. M. Rosales Quintana, G. S. Durán Gómez, F. Hashihama, and K. Komatsu (2021a): Elevated turbulent and double-diffusive nutrient flux in the Kuroshio over the Izu Ridge and in the Kuroshio Extension. J. Oceanogr., 77, 55-74.
- Nagai, T., D. Hasegawa, E. Tsutsumi, H. Nakamura, A. Nishina, T. Senjyu, T. Endoh, T. Matsuno, R. Inoue, and A. Tandon (2021b): The Kuroshio flowing over seamounts and associated submesoscale flows drive 100-km-wide 100-1000-fold enhancement of turbulence. *Commun. Earth Environ.*, 2, 170.
- Nagano, A., and M. Wakita (2019): Wind-driven decadal sea surface

height and main pycnocline depth changes in the western subarctic North Pacific. *Prog. Earth Planet. Sci.*, **6**, 39.

- Nagano, A., Y. Yamashita, T. Hasegawa, K. Ariyoshi, H. Matsumoto, and M. Shinohara (2019): Characteristics of an atypical large-meander path of the Kuroshio current south of Japan formed in September 2017. *Mar. Geophys. Res.*, 40, 525–539.
- Nakamura, H., A. Isobe, S. Minobe, H. Mitsudera, M. Nonaka, and T. Suga (2015): "Hot Spots" in the Climate System-New Developments in the Extratropical Ocean-Atmosphere Interaction Research: A short review and an introduction. J. Oceanogr., 71, 463-467.
- Nakamura, H., and A. S. Kazmin (2003): Decadal change in the North Pacific oceanic frontal zones as revealed in ship and satellite observation. J. Geophys. Res. Oce., 108, 3078.
- Nakano, H., H. Tsujino, K. Sakamoto, S. Urakawa, T. Toyoda, and G. Yamanaka (2021): Effects of eddies on the subduction and movement of water masses reaching the 137°E section using Lagrangian particles in an eddy-resolving OGCM. J. Oceanogr., 77, 283-305.
- Nakanowatari, T., K. I. Ohshima, and M. Wakatsuchi (2007): Warming and oxygen decrease of intermediate water in the northwestern North Pacific, originating from the Sea of Okhotsk, 1955-2004. *Geophys. Res. Lett.*, 34, L04602.
- Nishibe, Y., K. Takahashi, T. Ichikawa, K. Hidaka, H. Kurogi, K. Segawa, and H. Saito (2015): Degradation of discarded appendicularian houses by oncaeid copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **60**, 967–976.
- Nishikawa, S., H. Tsujino, K. Sakamoto, and H. Nakano (2010): Effects of mesoscale eddies on subduction and distribution of Subtropical Mode Water in an eddy-resolving OGCM of the western North Pacific. J. Phys. Oceanogr., 40, 1748–1765.
- Nishikawa, S., T. Wakamatsu, H. Ishizaki, K. Sakamoto, Y. Tanaka, H. Tsujino, G. Yamanaka, M. Kamachi, and Y. Ishikawa (2021): Development of high-resolution future ocean regional projection datasets for coastal applications in Japan. *Prog. Earth Planet. Sci.*, 8, 7.
- Nishioka, J., T. Nakatsuka, Y. W. Watanabe, I. Yasuda, K. Kuma, H. Ogawa, N. Ebuchi, A. Scherbinin, Y. N. Volkov, T. Shiraiwa, and M. Wakatsuchi (2013): Intensive mixing along an island chain controls oceanic biogeochemical cycles. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 27, 920–929.
- Nishioka, J., H. Obata, H. Ogawa, K. Ono, Y. Yamashita, K. Lee, S. Takeda, and I. Yasuda (2020): Subpolar marginal seas fuel the North Pacific through the intermediate water at the termination of the global ocean circulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **117**, 12665–12673.
- Nonaka, M., H. Nakamura, Y. Tanimoto, T. Kagimoto, and H. Sasaki (2006): Decadal variability in the Kuroshio-Oyashio Extension simulated in an eddy-resolving OGCM. J. Climate, 19, 1970-1989.
- Ohshima, K. I., and S. Martin (2004): Introduction to special section: oceanography of the Okhotsk Sea. J. Geophys. Res. Oce., 109, C09S01.
- 岡顕・大林由美子・勝又勝郎・高橋一生・山下洋平・横川太一 (2021): 海 洋学の10年展望2021: 深層, 海の研究, **30**, 179-198.
- Oka, E., M. Ishii, T. Nakano, T. Suga, S. Kouketsu, M. Miyamoto, H. Nakano, B. Qiu, S. Sugimoto, and Y. Takatani (2018): Fifty years of the 137°E repeat hydrographic section in the western North Pacific Ocean. J. Oceanogr., 74, 115-145.
- 岡英太郎・磯辺篤彦・市川香・升本順夫・須賀利雄・川合義美・大島慶一 郎・島田浩二・羽角博康・見延庄士郎・早稲田卓爾・岩坂直人・河宮 未知生・伊藤幸彦・久保田雅久・中野俊也・日比谷紀之・寄高博行 (2013): 海洋学の10年展望(I)一日本海洋学会将来構想委員会物理サブグ

ループの議論から一. 海の研究, 22, 191-218.

- Oka, E., B. Qiu, Y. Takatani, K. Enyo, D. Sasano, N. Kosugi, M. Ishii, T. Nakano, and T. Suga (2015): Decadal variability of Subtropical Mode Water subduction and its impact on biogeochemistry. *J. Oceanogr.*, 71, 389-400.
- Oka, E., S. Katsura, H. Inoue, A. Kojima, M. Kitamoto, T. Nakano, and T. Suga (2017): Long-term change and variation of salinity in the western North Pacific subtropical gyre revealed by 50-year long observations along 137°E. J. Oceanogr., 73, 479-490.
- Oka, E., K. Yamada, D. Sasano, K. Enyo, T. Nakano, and M. Ishii (2019): Remotely forced decadal physical and biogeochemical variability of North Pacific Subtropical Mode Water over the last 40 years. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 1555–1561.
- Okamoto, S., T. Hirawake, and S. Saitoh (2010): Interannual variability in the magnitude and timing of the spring bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. Part II*, **57**, 1608-1617.
- Okazaki, Y., K. Tadokoro, H. Kuroda, Y. Kamimura, and K. Hidaka (2019): Dietary overlap and optimum prey environments of larval and juvenile sardine and anchovy in the mixed water region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **630**, 149–160.
- Osafune, S., N. Sugiura, T. Doi, T. Hemmi, and S. Masuda (2021): The use of tidally induced vertical-mixing schemes in simulating the Pacific deep-ocean state. J. Oceanogr., 77, 367–382.
- Priyadarshi, A., S. L. Smith, S. Mandal, M. Tanaka, and H. Yamazaki (2019): Micro-scale patchiness enhances trophic transfer efficiency and potential plankton biodiversity. *Sci. Rep.*, 9, 17243.
- Qiu, B. (2000): Interannual variability of the Kuroshio Extension system and its impact on the wintertime SST field. J. Phys. Oceanogr., 30, 1486–1502.
- Qiu, B., and S. Chen (2005): Variability of the Kuroshio Extension jet, recirculation gyre and mesoscale eddies on decadal timescales. J. Phys. Oceanogr., 35, 2090–2103.
- Qiu, B., and S. Chen (2006): Decadal variability in the formation of the North Pacific Subtropical Mode Water: Oceanic versus atmospheric control. J. Phys. Oceanogr., 36, 1365–1380.
- Qiu, B., S. Chen, and P. Hacker (2007): Effect of mesoscale eddies on subtropical mode water variability from the Kuroshio Extension System Study (KESS). J. Phys. Oceanogr., 37, 982-1000.
- Qiu, B., S. Chen, N. Schneider, and B. Taguchi (2014): A coupled decadal prediction of the dynamic state of the Kuroshio Extension system. J. *Climate*, 27, 1751–1764.
- Qiu, B., S. Chen, and N. Schneider (2017): Dynamical links between the decadal variability of the Oyashio and Kuroshio Extensions. J. Climate, 30, 9591–9605.
- Qiu, B., S. Chen, N. Schneider, E. Oka, and S. Sugimoto (2020): On the reset of the wind-forced decadal Kuroshio Extension variability in late 2017. J. Climate, 33, 10813-10828.
- Qiu, B., S. Chen, L. Wu, and S. Kida (2015): Wind-versus eddy-forced regional sea level trends and variability in the North Pacific Ocean. J. *Climate*, 28, 1561–1577.
- Qiu, B., and R. X. Huang (1995): Ventilation of the North Atlantic and North Pacific: Subduction versus obduction. J. Phys. Oceanogr., 25, 2374-2390.
- Reynolds, R. W., T. M. Smith, C. Liu, D. B. Chelton, K. S. Casey, and M. G. Schlax (2007): Daily high-resolution-blended analyses for sea surface

temperature. J. Climate, 20, 5473-5496.

- Riser, S. C., and K. S. Johnson (2008): Net production of oxygen in the subtropical ocean. *Nature*, 451, 323–325.
- Roemmich, D. et al. (2019): On the future of Argo: a global, full-depth, multi-disciplinary array. Front. Mar. Sci., 6, 439.
- Roy, S., and J. Chattopadhyay (2007): Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecol. Complex.*, 4, 26–33.
- Saito, H., T. Suga, K. Hanawa, and T. Watanabe (2007): New type of pycnostad in the western subtropical-subarctic transition region of the North Pacific: Transition Region Mode Water. J. Oceanogr., 63, 589– 600.
- Saito, H., A. Tsuda, and H. Kasai (2002): Nutrient and plankton dynamics in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. Part II*, **49**, 5463–5486.
- Saito, M. A., T. J. Goepfert, and J. T. Ritt (2008): Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnol. Oceanogr.*, 53, 276–290.
- Saito, M. A., M. R. Mellvin, D. Moran, T. J. Goepfert, G. R. DiTulio, A. F. Post, and C. H. Lamborg (2015): Multiple nutrient stresses at intersecting Pacific Ocean biomes detected by protein biomarkers. *Science*, 345, 1173-1177.
- Sakamoto, T. T., H. Hasumi, M. Ishii, S. Emori, T. Suzuki, T. Nishimura, and A. Sumi (2005): Responses of the Kuroshio and the Kuroshio Extension to global warming in a high-resolution climate model. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, L14617.
- Santos, G. M., J. Ferguson, K. Acayler, K. R. Johnson, S. Griffin, and E. Druffel (2011): Δ<sup>14</sup>C and Δ<sup>13</sup>C of seawater DIC as tracers of coastal upwelling: A 5-year time series from Southern California. *Radiocarbon*, 53, 669–677.
- Sarmiento, J. L., N. Gruber, M. A. Brzezinski, and J. P. Dunne (2004): High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature*, 427, 56–60.
- Sasaki, H., P. Klein, B. Qiu, and Y. Sasai (2014a): Impact of oceanic-scale interactions on the seasonal modulation of ocean dynamics by the atmosphere. *Nat. Commun.*, 5, 5636.
- Sasaki, Y. N., S. Minobe, and Y. Miura (2014b): Decadal sea level variability along the coast of Japan in response to ocean circulation changes. *J. Geophys. Res. Oce.*, **119**, 266–275.
- Sasaki, Y. N., and N. Schneider (2011): Decadal shifts of the Kuroshio Extension jet: Application of thin-jet theory. J. Phys. Oceanogr., 41, 979-993.
- Sasaki, Y. N., and Y. Yamada (2018): Atmospheric response to interannual variability of sea surface temperature front in the East China Sea in early summer. *Clim. Dyn.*, **51**, 2509–2522.
- Sasano, D., Y. Takatani, N. Kosugi, T. Nakano, T. Midorikawa, and M. Ishii (2015): Multidecadal trends of oxygen and their controlling factors in the western North Pacific. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **29**, 935–956.
- Sato, M., and F. Hashihama (2019): Assessment of potential phagotrophy by pico- and nanophytoplankton in the North Pacific Ocean using flow cytometry. *Aquat. Microb. Ecol.*, 82, 275-288.
- Sato, M., R. Sakuraba, and F. Hashihama (2013): Phosphate monoesterase and diesterase activities in the North and South Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 10, 7677–7688.
- Sato, M., T. Shiozaki, and F. Hashihama (2016): Distribution of mixotrop-

hic nanoflagellates along the latitudinal transect of the central North Pacific. J. Oceanogr., **73**. 159–168.

- Sheldon, R. W., A. Prakash, and W. H. Sutcliffe Jr. (1972): The size distribution of particles in the Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 327-340.
- Shi, M., X. D. Lin, J. H. Tian, L. J. Chen, X. Chen, C. X. Li, X. C. Qin, J. Li, J. P. Cao, J. S. Eden, J. Buchmann, W. Wang, J. Xu, E. C. Holmes, and Y. Z. Zhang (2016): Redefining the invertebrate RNA virosphere. *Nature*, 540, 539–543.
- Shiozaki, T., D. Bombar, L. Riemann, M. Sato, F. Hashihama, T. Kodama, I. Tanita, S. Takeda, H. Saito, K. Hamasaki, and K. Furuya (2018): Linkage between dinitrogen fixation and primary production in the oligotrophic South Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **32**, 1028–1044.
- Shiozaki, T., K. Furuya, T. Kodama, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2010): New estimation of N<sub>2</sub> fixation in the western and central Pacific Ocean and its marginal seas. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 24, GB1015.
- Shiozaki, T., M. Ijichi, K. Isobe, F. Hashihama, K. Nakamura, M. Ehama, K. Hayashizaki, K. Takahashi, K. Hamasaki, and K. Furuya (2016): Nitrification and its influence on biogeochemical cycles from the equatorial Pacific to the Arctic Ocean. *ISME J.*, 10, 2184–2197.
- Shiozaki, T., S. Ito, K. Takahashi, H. Saito, T. Nagata, and K. Furuya (2014a): Regional variability of factors controlling the onset timing and magnitude of spring algal blooms in the northwestern North Pacific. J. Geophys. Res. Oce., 119, 1–13.
- Shiozaki, T., T. Kodama, and K. Furuya (2014b): Large-scale impact of the island mass effect through nitrogen fixation in the western South Pacific Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **41**, 2907–2913.
- Siegelman, L., M. O'Toole, M. Flexas, P. Rivière, and P. Klein (2019): Submesoscale ocean fronts act as biological hotspot for southern elephant seal. *Sci. Rep.*, 9, 5588.
- Snyder, S., P. J. S. Franks, L. D. Talley, Y. Xu, and S. Kohin (2017): Crossing the line: Tunas actively exploit submesoscale fronts to enhance foraging success. *Limnol. Oceanogr. Lett.*, 2, 187-194.
- Stec, K. F., L. Caputi, P. L. Buttigieg, D. D'Alelio, F. M. Ibarbalz, M. B. Sullivan, S. Chaffron, C. Bowler, M. R. d'Alcalà, and D. Iudicone (2017): Modelling plankton ecosystems in the meta-omics era. Are we ready? *Mar. Genomics*, **32**, 1-17.
- Steimle, E. T., E. A. Kaltenbacher, and R. H. Byrne (2002): In situ nitrite measurements using a compact spectrophotometric analysis system. *Mar. Chem.*, 77, 255–262.
- Suga, T., and K. Hanawa (1990): The mixed-layer climatology in the northwestern part of the North Pacific subtropical gyre and the formation area of subtropical mode water. J. Mar. Res., 48, 543-566.
- Sugimoto, S., and K. Hanawa (2012): Relationship between the path of the Kuroshio in the south of Japan and the path of the Kuroshio Extension in the east. J. Oceanogr., 68, 219–225.
- Sugimoto, S., K. Hanawa, K. Narikiyo, M. Fujimori, and T. Suga (2010): Temporal variations of the net Kuroshio transport and its relation to atmospheric variations. J. Oceanogr., 66, 611-619.
- Sugimoto, S., K. Hanawa, T. Watanabe, T. Suga, and S.-P. Xie (2017): Enhanced warming of the subtropical mode water in the North Pacific and North Atlantic. *Nat. Clim. Chang.*, 7, 656–659.
- Sugimoto, S., B. Qiu, and A. Kojima (2020): Marked coastal warming off Tokai attributable to Kuroshio large meander. J. Oceanogr., 76, 141-154.

- Sugimoto, S., B. Qiu, and N. Schneider (2021): Local atmospheric response to the Kuroshio large meander path in summer and its remote influence on the climate of Japan. J. Climate, 34, 3571–3589.
- Sukekava, C., J. Downes, H. A. Slagter, L. J. A. Gerringa, and L. M. Laglera (2018): Determination of the contribution of humic substances to iron complexation in seawater by catalytic cathodic stripping voltammetry, *Talanta*, 189, 359–364.
- Sunagawa, S. et al. (2015): Structure and function of the global ocean microbiome. Science, 348, 1261359.
- Suttle, C. A. (2005): Viruses in the sea. Nature, 437, 356-361.
- Suzuki, K., A. Kuwata, N. Yoshie, A. Shibata, K. Kawanobe, and H. Saito (2011): Population dynamics of phytoplankton, heterotrophic bacteria, and viruses during the spring bloom in the western subarctic Pacific. *Deep-Sea Res. Part I*, 58, 575-589.
- Suzumura, M., F. Hashihama, N. Yamada, and S. Kinouchi (2012): Dissolved phosphorus pools and alkaline phosphatase activity in the euphotic zone of the western North Pacific Ocean. *Front. Microbiol.*, 3, 99.
- Taguchi, B., H. Nakamura, M. Nonaka, N. Komori, A. Kuwano-Yoshida, K. Takaya, and A. Goto (2012): Seasonal evolutions of atmospheric response to decadal SST anomalies in the North Pacific subarctic frontal zone: Observations and a coupled model simulation. J. Climate, 25, 111-139.
- Takagi, H., K. Kimoto, T. Fujiki, H. Saito, C. Schmidt, M. Kucera, and K. Moriya (2019): Characterizing photosymbiosis in modern planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, 16, 3377–3396.
- Takahashi, K., T. Ichikawa, C. Fukugama, M. Yamane, S. Kakehi, Y. Okazaki, H. Kubota, and K. Furuya (2015): In situ observations of a doliolid bloom in a warm water filament using a video plankton recorder: bloom development, fate, and effect on biogeochemical cycles and planktonic food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 60, 1763-1780.
- Takahashi, K., T. Ichikawa, H., Saito, S. Kakehi, Y. Sugimoto, K. Hidaka, and K. Hamasaki (2013): Sapphirinid copepods as predators of doliolods: their role in doliolid mortality and sinking flux. *Limnol. Ocean*ogr., 58, 1972-1984.
- Takano, S., M. Tanimizu, T. Hirata, K.-C. Shin, Y. Fukami, K. Suzuki, and Y. Sohrin (2017): A simple and rapid method for isotopic analysis of nickel, copper, and zinc in seawater using chelating extraction and anion exchange. *Anal. Chim. Acta*, 967, 1-11.
- Takatani, Y., D. Sasano, T. Nakano, T. Midorikawa, and M. Ishii (2012): Decrease of dissolved oxygen after the mid-1980s in the western North Pacific subtropical gyre along the 137°E repeat section. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 26, GB2013.
- Takeda, S., A. Kamatani, and K. Kawanobe (1995): Effects of nitrogen and iron enrichments on phytoplankton communities in the northwestern Indian Ocean. Mar. Chem., 50, 229–241.
- Talley, L. D. (2013): Closure of the global overturning circulation through the Indian, Pacific, and Southern Oceans. Oceanogr., 26, 80–97.
- Tanaka, Y., and T. Hibiya (2017): Effects of Koshu Seamount on the development of baroclinic instability leading to the Kuroshio large meander. J. Phys. Oceanogr., 47, 2563–2576.
- Thingstad, T. F. (2000): Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.*, 45, 1320–1328.
- Thomas, M. K., C. T. Kremer, C. A. Klausmeier, and E. Litchman (2012):

A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science*, **338**, 1085–1088.

- Tokinaga, H., Y. Tanimoto, S.-P. Xie, T. Sampe, H. Tomita, and H. Ichikawa (2009): Ocean frontal effects on the vertical development of clouds over the western North Pacific: in situ and satellite observations. J. *Climate*, 22, 4241-4260.
- Toyama, K., A. Iwasaki, and T. Suga (2015): Interannual variation of annual subduction rate in the North Pacific estimated from a gridded Argo product. J. Phys. Oceanogr., 45, 2276–2293.
- Tsuda, A., H. Sugisaki, T. Ishimaru, T. Saino, and T. Sato (1993): Whitenoise-like distribution of the oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97**, 39–46.
- Tsujino, H., S. Nishikawa, K. Sakamoto, N. Usui, H. Nakano, and G. Yamanaka (2013): Effects of large-scale wind on the Kuroshio path south of Japan in a 60-year historical OGCM simulation. *Clim. Dyn.*, 41, 2287-2318.
- Tsujino, H., N. Usui, and H. Nakano (2006): Dynamics of Kuroshio path variations in a high-resolution GCM. J. Geophys. Res. Oce., 111, C11001.
- Tsujino, H., and T. Yasuda (2004): Formation and circulation of mode waters of the North Pacific in a high-resolution GCM. J. Phys. Oceanogr., 34, 399-415.
- Usui, N. (2019): Chapter 9, Progress of studies on Kuroshio path variations south of Japan in the past decade, p. 147-161. In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, AGU Geophysical Monograph Series 243, AGU-Wiley.
- Usui, N., H. Tsujino, Y. Fujii, and M. Kamachi (2008a): Generation of a trigger meander for the 2004 Kuroshio large meander. J. Geophys. Res. Oce., 113, C01012.
- Usui, N., H. Tsujino, H. Nakano, and Y. Fujii (2008b): Formation process of the Kuroshio large meander in 2004. J. Geophys. Res. Oce., 113, C08047.
- Usui, N., H. Tsujino, H. Nakano, Y. Fujii, and M. Kamachi (2011): Decay mechanism of the 2004/05 Kuroshio large meander. J. Geophys. Res. Oce., 116, C10010.
- Vallina, S. M., M. J. Follows, S. Dutkiewicz, J. M. Montoya, P. Cermeno, and M. Loreau (2014): Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nat. Commun.*, 5, 4299.
- Wagawa, T., Y. Yoshikawa, and A. Masuda (2010): Bathymetric influences of the Emperor Seamounts upon the subarctic gyre of the North Pacific: examining boundary current dynamics along the eastern side of the mountain ridge with an idealized numerical model. J. Oceanogr., 66, 259-271.
- Wakita, M., Y. W. Watanabe, S. Watanabe, S. Noriki, and M. Wakatsuchi (2003): Oceanic uptake rate of anthropogenic CO<sub>2</sub> in a subpolar marginal sea: the Sea of Okhotsk. *Geophys. Res. Lett.*, **30**, 2252.
- Ward, B. A., and M. J. Follows (2016): Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **113**, 2958–2963.
- Waterhouse, A. F., J. A. MacKinnon, J. D. Nash, M. H. Alford, E. Kunze, H. L. Simmons, K. L. Polzin, L. C. St. Laurent, O. M. Sun, R. Pinkel, L. D. Talley, C. B. Whalen, T. N. Huussen, G. S. Carter, I. Fer, S. Waterman, A. C. Naveira Garabato, T. B. Sanford, and C. M. Lee (2014): Global patterns of diapycnal mixing from measurements of the turbulent dissipation rate. J. Phys. Oceanogr., 44, 1854–1872.
- Whalen, C. B., L. D. Talley, and J. A. MacKinnon (2012): Spatial and tem-

poral variability of global ocean mixing inferred from Argo profiles. *Geophys. Res. Lett.*, **39**, L18612.

- Woodd-Walker, R. S., P. Ward, and A. Clarke (2002): Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **236**, 189-203.
- Wu, L. X., W. Cai, L. Zhang, H. Nakamura, A. Timmermann, T. Joyce, M. J. McPhaden, M. A. Alexander, B. Qiu, M. Visbeck, P. Chang, and B. Giese (2012): Enhanced warming over the global subtropical western boundary currents. *Nat. Clim. Chang.*, 2, 161–166.
- Wyatt, A. S. J., R. Matsumoto, Y. Chikaraishi, Y. Miyairi, Y. Yokoyama, K. Sato, N. Ohkouchi, and T. Nagata (2019): Enhancing insight into foraging specialization in the world's largest fish using a multi-tissue, multi-isotope approach. *Ecol. Monogr.*, 89, e01399.
- Xie, S.-P., J. Hafner, Y. Tanimoto, W. T. Liu, H. Tokinaga, and H. Xu (2002): Bathymetric effect on the winter sea surface temperature and climate of the Yellow and East China Seas. *Geophys. Res. Lett.*, 29, 2228.
- Xu, L. X., S.-P. Xie, J. J. McClean, Q. Y. Liu, and H. Sasaki (2014): Mesoscale eddy effects on the subduction of North Pacific mode waters. J. Geophys. Res. Oce., 119, 4867–4886.
- Xu, L., P. Li, S.-P. Xie, Q. Liu, C. Liu, and W. Gao (2016): Observing mesoscale eddy effects on mode-water subduction and transport in the North Pacific. *Nat. Commun.*, 7, 1–9.
- Yamaguchi, T., M. Sato, F. Hashihama, H. Kato, T. Sugiyama, H. Ogawa, K. Takahashi, and K. Furuya (2021): Longitudinal and vertical variations of dissolved labile phosphoric monoesters and diesters in the subtropical North Pacific. *Front. Microbiol.*, **11**, 570081.
- Yamamoto-Kawai, M., S. Watanabe, S. Tsunogai, and M. Wakatsuchi (2004): Chlorofluorocarbons in the Sea of Okhotsk: ventilation of the intermediate water. J. Geophys. Res. Oce., 109, C09S11.
- Yamashita, Y., J. Nishioka, H. Obata, and H. Ogawa (2020): Shelf humic substances as carriers for basin-scale iron transport in the North Pacific. *Sci. Rep.*, **10**, 4505.
- Yamashita, Y., T. Tosak, R. Bamba, R. Kamezaki, S. Goto, J. Nishioka, I. Yasuda, T. Hirawake, J. Oida, H. Obata, and H. Ogawa (2021): Widespread distribution of allochthonous fluorescent dissolved organic matter in the intermediate water of the North Pacific. *Prog. Ocean*ogr., **191**, 102510.
- Yang, C., F. E. Leonelli, S. Marullo, V. Artalel, H. Beggs, B. B. Nardelli, T. M. Chin, V. D. Toma, S. Good, B. Huang, C. J. Merchant, T. Sakurai, R. Santoleri, J. Vazquez-Cuervo, H.-M. Zhang, and A. Pisano (2021): Sea surface temperature intercomparison in the framework of the Copernicus Climate Change Service (C3S). J. Climate, 34, 5257-5283.
- Yasuda, I. (2004): North Pacific Intermediate Water: progress in SAGE (SubArctic Gyre Experiment) and related projects. J. Oceanogr., 60, 385-395.
- Yasuda, I., S. Masuda, J. Nishioka, X. Guo, N. Harada, S. I. Ito, and H. Hasumi (2021a): Ocean mixing processes (OMIX): Impact on biogeochemistry, climate and ecosystem. J. Oceanogr., 77, 1.
- Yasuda, I., S. Fujio, D. Yanagimoto, K. J. Lee, Y. Sasaki, S. Zhai, M. Tanaka, S. Itoh, T. Tanaka, D. Hasegawa, Y. Goto, and D. Sasano (2021b): Estimate of turbulent energy dissipation rate using free-fall and CTD-attached fast-response thermistors in weak ocean turbulence. J. Oceanogr., 77, 17–28.
- Yasunaka, S., H. Mitsudera, F. Whitney, and S. Nakaoka (2021): Nutrient

and dissolved inorganic carbon variability in the North Pacific. J. Oceanogr., 77, 3-16.

- Yatsu, A. (2019): Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago. *Fish. Sci.*, 85, 611-639.
- Yatsu, A., S. Chiba, Y. Yamanaka, S. Ito, Y. Shimizu, M. Kaeriyama, and Y. Watanabe (2013): Climate forcing and the Kuroshio/Oyashio ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.*, **70**, 922–933.
- Zainuddin, M., H. Kiyofuji, K. Saitoh, and S.-I. Saitoh (2006): Using multi-sensor satellite remote sensing and catch data to detect ocean hot spots for albacore (*Thunnus alalunga*) in the northwestern North Pacific. *Deep-Sea Res. Part II*, 53, 419-431.
- Zamora-Terol, S., A. Novotny, and M. Winder (2020): Reconstructing marine plankton food web interactions using DNA metabarcoding. *Mol. Ecol.*, 29, 3380-3395.
- Zheng, L., and Y. Sohrin (2019): Major lithogenic contributions to the distribution and budget of iron in the North Pacific Ocean. Sci. Rep., 9, 11652.

# Decadal vision in oceanography 2021: Mid-latitude ocean

## Fuminori Hashihama<sup>1\*</sup>, Shinya Kouketsu<sup>2</sup>, Yoshiko Kondo<sup>3</sup>, Yoshi N. Sasaki<sup>4</sup>, Shusaku Sugimoto<sup>5</sup>, Kazutaka Takahashi<sup>6</sup>, Takeyoshi Nagai<sup>1</sup>, Jun Nishioka<sup>7</sup>, Hakase Hayashida<sup>8, 9</sup>, and Junya Hirai<sup>10</sup>

#### Abstract

We reviewed the progress of mid-latitude oceanographic research over the past decade, and identified three new research topics for the western North Pacific and proposed observational and analytical techniques to address them. These topics are as follows: (1) multiscale phenomena in western boundary currents and air-sea interaction, (2) transportation of nutrients and iron between the subarctic and subtropical gyres, and (3) biodiversity and biological hotspots of marine organisms. In the case of observational techniques, we discussed the importance of cutting-edge oceanographic measurements, such as floats equipped with microstructure, biogeochemical, and plankton sensors, sensitive chemical measurements, and metagenomic analysis, for data collection across multispatiotemporal scales. The analyses of large datasets from these observations and high-resolution modeling would increase our ability to reveal the oceanic processes at higher spatial and temporal scales than that in the past decade. These comprehensive and interdisciplinary approaches are necessary to progress the mid-latitude oceanography in the next decade.

Key words: future planning, subtropical gyre, subarctic gyre, biogeochemistry, biodiversity

(Corresponding author's e-mail address: f-hashi@kaiyodai.ac.jp)

(Received 15 July 2021: accepted 8 September 2021) (doi: 10.5928/kaiyou.30.5 131)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2021)

\* Corresponding author: Fuminori Hashihama e-mail: f-hashi@kaiyodai.ac.jp

Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

<sup>2</sup> Research Institute for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, 2–15 Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa 237–0061, Japan

<sup>3</sup> Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan

<sup>4</sup> Faculty of Science, Hokkaido University, 10N8W, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0810, Japan

<sup>5</sup> Graduate School of Science, Tohoku University, 6-3 Aramaki-aza-Aoba, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8578, Japan

<sup>6</sup> Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan

<sup>7</sup> Pan-Okhotsk Research Center, Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, 19N8W, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0819, Japan

<sup>8</sup> Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Australia, 20 Castray Esplanade, Battery Point, Tasmania 7004, Australia

<sup>9</sup> Australian Research Council Centre of Excellence for Climate Extremes, 20 Castray Esplanade, Battery Point, Tasmania 7004, Australia

<sup>10</sup> Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan