

1 海洋学の10年展望2021：中緯度

2

3 橋濱史典<sup>1\*\*</sup>，瀨瀬慎也<sup>2</sup>，近藤能子<sup>3</sup>，佐々木克徳<sup>4</sup>，杉本周作<sup>5</sup>，高橋一生<sup>6</sup>，長井健容

4 <sup>1</sup>，西岡純<sup>7</sup>，林田博士<sup>8,9</sup>，平井惇也<sup>10</sup>

5

6 <sup>1</sup>東京海洋大学学術研究院

7 <sup>2</sup>海洋研究開発機構

8 <sup>3</sup>長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科

9 <sup>4</sup>北海道大学学院理学研究院

10 <sup>5</sup>東北大学大学院理学研究科

11 <sup>6</sup>東京大学大学院農学生命科学研究科

12 <sup>7</sup>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

13 <sup>8</sup>豪州タスマニア大学海洋南極学研究所

14 <sup>9</sup>豪州研究会議中核の研究拠点異常気象

15 <sup>10</sup>東京大学大気海洋研究所

16

17 \*\*連絡著者：橋濱史典

18 〒108-8477 東京都港区港南 4-5-7

19 TEL/FAX: 03-5463-0731

20 e-mail: [f-hashii@kaiyodai.ac.jp](mailto:f-hashii@kaiyodai.ac.jp)

21

22 要旨

23 亜寒帯循環，亜熱帯循環，縁辺海からなる中緯度海洋を対象域とし，最近 10 年間の海洋学  
24 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  
25 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  
26 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  
27 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  
28 ホットスポット形成機構の解明に関する研究内容を，今後 10 年で物理・化学・生物融合で  
29 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  
30 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  
31 の最先端技術を駆使した時空間マルチスケールの海洋観測が重要であることを提示した。  
32 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，  
33 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。

34

35 キーワード：亜熱帯循環，亜寒帯循環，生物地球化学，生物多様性

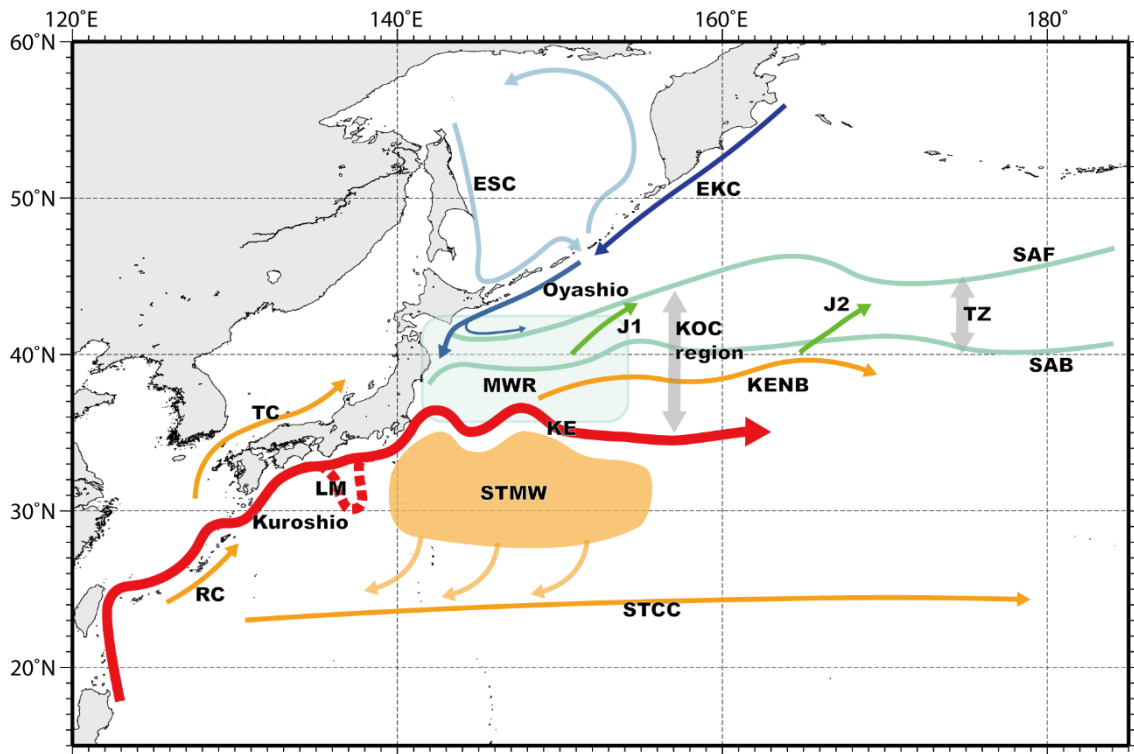
36

37 1.はじめに

38 中緯度海洋は亜寒帯循環，亜熱帯循環，縁辺海からなり，全海洋面積の半分以上を占め  
39 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  
40 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  
41 (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  
42 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  
43 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  
44 とした海洋学コミュニティが最近の 10 年間で中緯度海洋を対象にどのような研究を行っ  
45 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  
46 海洋学コミュニティ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。

47 日本の東方では，黒潮・親潮という西岸境界流の合流により複数の前線 (KOC region,  
48 Fig. 1) と亜寒帯循環と亜熱帯循環の海水が複雑に入り乱れる混合水域 (MWR, Fig. 1) が形成  
49 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  
50 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，  
51 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  
52 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  
53 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;  
54 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  
55 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  
56 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  
57 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  
58 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  
59 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  
60 て言及する。

61



62

63

64

65

66

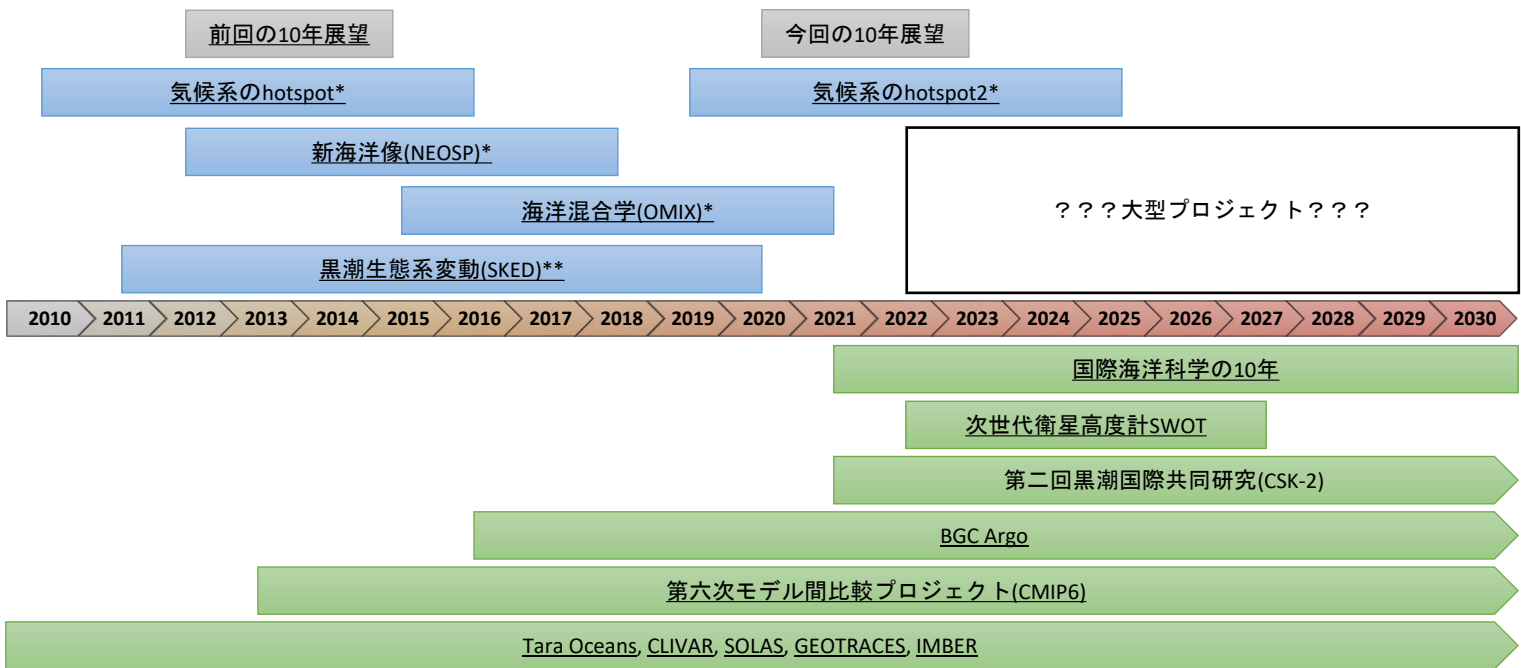
67

68

69

70

Fig. 1. Geographical locations of oceanic fronts in the western North Pacific as described in this article (adopted from Kida *et al.*, 2015). KE: Kuroshio Extension; KENB: Kuroshio Extension Northern Branch; TC: Tsushima Current; RC: Ryukyu Currents; 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; MWR: Mixed Water Region.



\*文部科学省科学研究費補助金学術領域研究

\*\*文部科学省国家基幹研究開発推進事業

73 Fig. 2. Timeline of past and ongoing national research programs focused on mid-latitude oceanography  
74 (top, blue) and ongoing and upcoming international research programs (bottom, green) over the past  
75 and next decades. These research programs are described in this article. The underlined text is linked  
76 to the website of the research program.

## 77

### 78 2. 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

#### 79 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

80 北太平洋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  
81 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  
82 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  
83 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  
84 分極小層の広がり古くから研究されてきた (3.1 節)。特に亜熱帯における塩分極小層の  
85 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混合水域 (MWR, Fig.  
86 1) 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  
87 程を再現しているだけでなく、混合水域に運ばれた低塩分水が黒潮続流 (KE, Fig. 1) を越  
88 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.*,  
89 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  
90 より、表層 (Abe *et al.*, 2019)、外洋域亜表層水塊 (例えば Itoh and Yasuda, 2010; Kouketsu  
91 *et al.*, 2012; Katsura *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2016)、中層 (例えば Aoki *et al.*, 2013; Katsumata  
92 *et al.*, 2016) における中規模渦の水塊形成や輸送における役割が示されるようになってき  
93 た。

94 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  
95 プロジェクト「海洋混合学(OMIX)」(Yasuda *et al.*, 2021; Fig. 2) が近年展開され、観測手  
96 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  
97 のエネルギー源との間の時空間的關係性をその実態から見出す研究が盛んに行われ (例  
98 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  
99 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  
100 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  
101 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  
102 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  
103 ある。この研究の進展により、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  
104 単純な収支から、実態として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  
105 (Kouketsu, 2021)。亜表層以深の乱流混合は、物質循環の中でも大きな役割を担っている

106 可能性がある。実際に、亜寒帯域に空間的に局在する強い混合の役割 (Nishioka *et al.*, 2020;  
107 3.1 節) や日本南岸での小スケールプロセスによる黒潮への栄養塩供給 (2.3 節) とその日本  
108 東方沖への輸送などのより大きなスケールの物質循環への役割の大きさが評価されつつあ  
109 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  
110 を更新することができる。

111 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  
112 界 (SAB, Fig. 1) 以北の移行領域 (TZ, Fig. 1) を含めた水平混合との間でバランスされている  
113 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  
114 による効果が薄い表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  
115 重に評価すべきである。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  
116 (J1, J2, Fig. 1) 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  
117 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  
118 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  
119 太平洋亜寒帯における表層・亜表層の海水収支は、その下に存在する世界的にも最も古く  
120 貧酸素構造を伴う海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  
121 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  
122 (3.1 節)。

123 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  
124 セスの再評価は必要である。人為起源 CO<sub>2</sub> の浸透は亜表層から、北太平洋中層水 (NPIW)  
125 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.*,  
126 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  
127 ョン過程を精緻に評価する必要がある。北太平洋亜表層・中層では、比較的長時間スケールの  
128 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  
129 ている (例えば Takatani *et al.*, 2012; Sasano *et al.*, 2015; Ito *et al.*, 2017; Oka *et al.*, 2019)。海洋  
130 内部の長期的な変化の一つである人為的变化と自然に内在する変動を定量的に区別して評  
131 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  
132 によってより鮮明に認識されつつある外洋域の亜表層から中層にかけての小さな乱流混合  
133 (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  
134 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  
135 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  
136 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  
137 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

138 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  
139 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  
140 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。

141 様々な課題を含めて行うべき物質循環の精緻な記述に耐える中緯度海洋全体像の再評  
142 価のうち、黒潮は大きな要素であり、2.2節以降で詳しく議論する。黒潮周辺の現象に対  
143 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  
144 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  
145 究の進展を取り込んで行うことは非常に重要である。

146

## 147 2.2. 日本周辺海流のマルチスケール現象

148 日本をとりまく黒潮、親潮、対馬海流 (TC, Fig. 1) といった大規模な海流は日本の気候  
149 や沿岸環境、海洋物質循環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  
150 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  
151 による数値実験 (例えば Nonaka *et al.*, 2006; Itoh and Yasuda, 2010) が大きな貢献を果たし  
152 た。これらの観測や数値実験により、黒潮や黒潮続流 (KE, Fig. 1)、親潮の前線構造や、  
153 黒潮続流・混合水域 (MWR, Fig. 1) での活発な中規模渦の活動が明らかとなり、その力  
154 学についての理解が進んだ (Kida *et al.*, 2015)。例えば黒潮続流ではその卓越する十年ス  
155 ケールの変動メカニズムとして、非線形性の強いジェット構造を扱う理論や強い渦活動  
156 の影響を含めた理論が提案されている (Sasaki and Schneider, 2011; Qiu *et al.*, 2015)。こう  
157 した海洋の中規模スケールの構造を鮮明に捉えられるようになったことで、海面水温前  
158 線への大気応答が明らかになり (例えば Xie *et al.*, 2002; Tokinaga *et al.*, 2009)、大気への中  
159 緯度海洋の重要性が認識されるようになった (2.5節)。また、さらに細かいサブメソスケ  
160 ール現象がこの海域の循環にとって重要であることが、海洋モデルと現場観測の双方か  
161 ら報告され始めている (例えば Sasaki *et al.*, 2014a; Qiu *et al.*, 2017)。

162 2022年春には次世代海面高度計観測衛星 SWOT の打ち上げが予定されており (Fig.  
163 2)、海上では従来の高度計観測の10倍超に相当する500m解像度で観測が行われる。こ  
164 れにより中規模渦程度の海洋現象の理解の飛躍が期待される。例えば、北海道南東沖の  
165 暖水渦が親潮の沿岸での南下を妨げることが知られていたが (Itoh and Sugimoto, 2002)、  
166 近年、この効果が頻発し北海道太平洋側におけるブリの漁獲量が増加したことが指摘さ  
167 れた (Miyama *et al.*, 2021)。このような現象と大規模な海流である黒潮・親潮との関係を  
168 調べるスケール間相互作用研究も重要なテーマである。これには大気側のスケールを含  
169 むて考える必要性も示唆されている (Fedele *et al.*, 2021)。観測・モデルによる高解像度で



170 一タの蓄積は、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  
171 年スケール変動と親潮 (Qiu *et al.*, 2017) や、黒潮続流のトレンドと対馬海流の流量 (Kida *et*  
172 *al.*, 2021) が関係していることが報告されており、このような日本周辺の海流間の新たな関  
173 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。温暖化に伴い日本  
174 周辺の海流系が将来にわたり変化することが気候モデルを用いた研究により報告されてお  
175 り、例えば Sakamoto *et al.* (2005) では黒潮が強化することを予測している。ただ、気候モ  
176 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ことがある。この問  
177 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  
178 ある。また気候モデルに用いられる海洋場の空間解像度が海流系を表現するには十分では  
179 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  
180 (例えば Nishikawa *et al.*, 2021)。

181 上述の SWOT は、陸上では河川を捉えられるよう 100 m 未満の高解像度観測を行う予定  
182 である。このような最先端高解像度観測とモデルの融合研究は、外洋と沿岸域をつなぐ力  
183 学の構築にも応用でき、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  
184 響 (例えば Sasaki *et al.*, 2014b) の仕組みの解明に大きく役立つであろう。高解像度のモデ  
185 ル・観測で挑むべき海洋中規模・沿岸現象の課題の一つとして、2017 年以降継続している  
186 黒潮大蛇行 (LM, Fig. 1; Usui, 2019) が最近注目を集めている。これまで、関東・東海沖内側  
187 域は大蛇行時に下層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  
188 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  
189 (Sugimoto *et al.*, 2020)、関東・東海地方が高温・多湿化すること (Sugimoto *et al.*, 2021) が報  
190 告されている。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;  
191 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)  
192 と黒潮続流流路の安定性の関係 (2017 年以降は不安定になるはずであった; Qiu and Chen,  
193 2005; Qiu *et al.*, 2007, 2014) を乱した。これは、黒潮続流の十年規模変動シナリオが 2017 年  
194 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  
195 テムの軸になることを示唆している (Qiu *et al.*, 2020)。このように今回の黒潮大蛇行の研究  
196 は、黒潮大蛇行が広範囲な気候場に影響を及ぼす可能性を示しつつある。2000 年代以降、  
197 大蛇行の研究は、海面高度計や Argo フロート観測網により外洋域の実態把握が可能にな  
198 るとともに、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おり (例え  
199 ば Ambe *et al.*, 2009; Nagano *et al.*, 2019)、より多面的な観測によって進展がはかられてい  
200 る。2010 年代に海洋データ同化システムが著しく発展し、海況予測システムの開発が進ん  
201 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。この同化シス

202 テムを利用するなかで、力学的側面から大蛇行の発生・維持・解消メカニズムの解明が  
203 進むと共に、過去の大蛇行についても理解が進む可能性もある。

204 黒潮は、その源流の一部が北赤道海流であり、熱帯域とも密接に関係している。その  
205 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, Fig. 1; 例えば  
206 Ichikawa *et al.*, 2004) や、台風が発生・発達する海域であるフィリピン沖など注目され  
207 ている海域が多数ある。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  
208 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  
209 Cooperative Study of the Kuroshio and adjacent regions; CSK-2, Fig. 2) が Intergovernmental  
210 Oceanographic Commission (IOC) Sub-Commission for the Western Pacific (WESTPAC) の枠  
211 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  
212 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  
213 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。

214

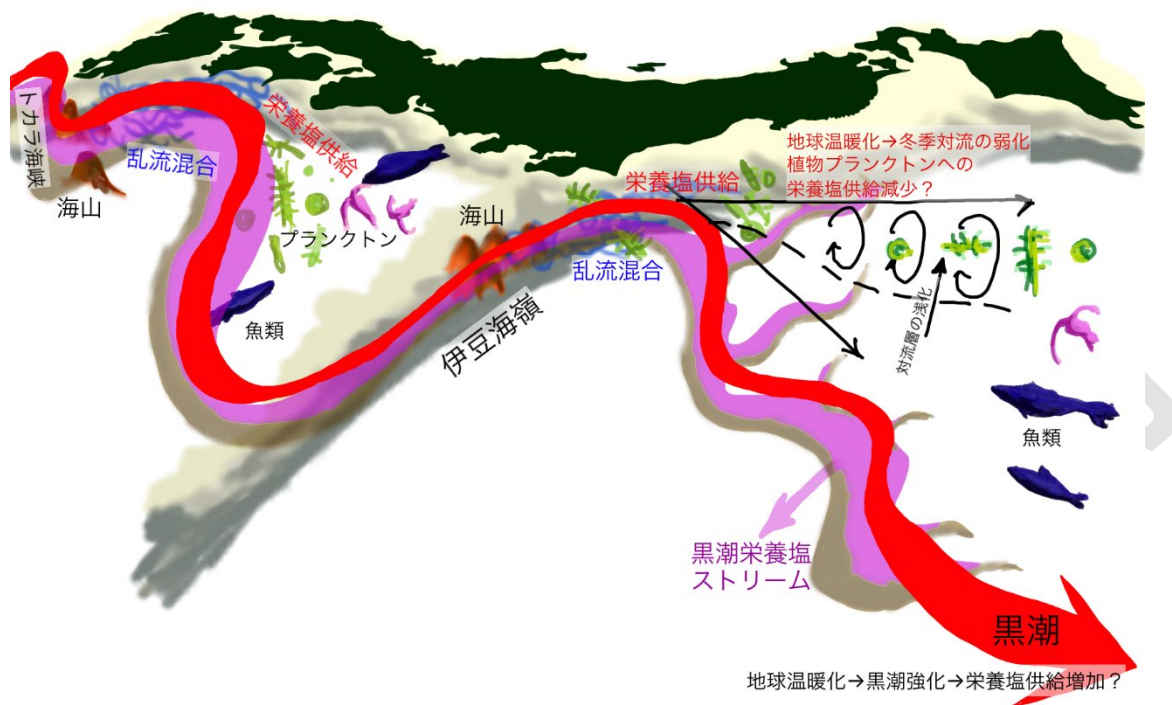
### 215 2.3. 黒潮・黒潮続流と混合層の物理プロセスから解き明かす栄養塩分布

216 表層は貧栄養で知られる黒潮も、亜表層では栄養塩を下流の黒潮続流 (KE, Fig. 1) や黒  
217 潮親潮混合水域 (MWR, Fig. 1) 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  
218 てきた (Fig. 3; Guo *et al.*, 2012, 2013; Komatsu and Hiroe, 2019; Nagai *et al.*, 2019a)。下流域  
219 に運ばれた栄養塩の多くは、水平移流によって混合層内へ供給される。また、栄養塩濃  
220 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  
221 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  
222 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  
223 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)。黒潮  
224 は蛇行が頻繁に発生し、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亜表  
225 層の栄養塩が表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  
226 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亜表層で  
227 の栄養塩増加をもたらし、その結果、植物プランクトンが増殖していることが明らか  
228 になりつつある (Fig. 3; Nagai *et al.*, 2021)。混合に起因した亜表層ブルームの研究は、人工  
229 衛星海色観測で捉えられる海面での情報を補うと同時に、黒潮が引き起こす生物生産全  
230 体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  
231 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  
232 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  
233 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,

234 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  
235 評価する必要がある。

236 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  
237 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  
238 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、流れに受動  
239 的なフロートやグライダーによる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  
240 えるのは困難である。そこで技術的進歩によって、フロートやグライダーを船舶観測周辺  
241 にあらかじめ集結させて、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  
242 ければ、観測領域と解像度両方を向上させることが可能となる。また、これらに高解像度  
243 カメラを搭載できれば、大型植物から動物プランクトンの種類や分布特性などを詳細に調  
244 べることもでき、気候変動・変化に伴う生物の生態系の変化・適応性などの理解が大きく  
245 前進する可能性がある。

246 今後、黒潮の栄養塩輸送がどう変遷していくかは未解明である。そもそも黒潮流量は 10  
247 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.*,  
248 2010)。さらに、温暖化に伴う黒潮加速 (2.2 節) は北方への栄養塩供給の増加に寄与しうる  
249 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  
250 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  
251 栄養塩輸送変化が高次生態系や漁業に及ぼす影響を解明することは水産資源の安定的確保  
252 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  
253 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  
254 (SKED)」(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  
255 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  
256 Argo データ、船舶観測、係留観測などを組み合わせて栄養塩類、炭素、低次生態系群集構  
257 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生態系の適応と応答の  
258 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  
259 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  
260 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  
261 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。



262  
 263 Fig. 3. Schematic summary for section 2.3. The Kuroshio carries nutrients that are essential for the  
 264 phytoplankton growth in the downstream, while encountering many topographic features such as the  
 265 Tokara Strait and Izu Ridge. The mixing processes near these topographic obstacles may provide  
 266 nutrients in the south coast of Japan before they reach the Kuroshio downstream regions. Climate  
 267 models predict that global warming could strengthen the Kuroshio and at the same time weaken the  
 268 wintertime convective mixing. The former would increase the nutrient transport by the Kuroshio and  
 269 latter would decrease the nutrient supply to the surface. To monitor and predict the consequence of  
 270 global warming regarding the nutrient supply and associate CO<sub>2</sub> uptake and ecosystem responses  
 271 caused by the Kuroshio accurately, more comprehensive long-term observations and climate models  
 272 with higher resolutions are necessary. As an example, a large meander path of the Kuroshio is  
 273 depicted here.

274  
 275 2.4. 亜熱帯モード水の挙動から見出す海洋循環像

276 黒潮続流 (KE, Fig. 1) 南方では深い冬季混合層が発達し、春以降にその水が亜表層に沈  
 277 み込むことで、北太平洋亜熱帯循環の亜表層には水温 17°C程度の亜熱帯モード水  
 278 (STMW, 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  
 279 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,  
 280 1990)。21 世紀になり、Argo フロートや海面高度計が利用可能になり、北方の黒潮親潮

281 混合水域 (MWR, Fig. 1) 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  
282 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  
283 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  
284 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  
285 らに亜熱帯モード水の分布が, 海洋表層の成層 (Kobashi *et al.*, 2021) やフロント (STCC, Fig.  
286 1; Kobashi and Kubokawa, 2012), 亜表層の生物地球化学環境 (Oka *et al.*, 2015, 2019) に積極  
287 的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  
288 しては, 従来の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  
289 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)。今後,  
290 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  
291 ロジェクト (Xu *et al.*, 2016) のような集中的な観測を通じて中規模渦の影響評価を実現する  
292 ことが課題である。

293 温暖化に伴う亜熱帯モード水形成域の昇温は全球海洋のなかでも顕著であり (2.2 節), 亜  
294 熱帯モード水の沈み込みを通じてその影響は海洋内部でも観察されている (Sugimoto *et al.*,  
295 2017)。亜熱帯モード水以深に分布する北太平洋中層水 (NPIW) でも温暖化が報告されてい  
296 る (Nakanowatari *et al.*, 2007)。中緯度海洋の内部を網羅的に観察することは難しいが, 広範  
297 囲に分布する水塊を通じてその理解を進めることが有効な手段である。中緯度の多くの海  
298 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  
299 気候システムモデル (CMIP6, Fig. 2) で報告されている (Kwiatkowski *et al.*, 2020)。これは,  
300 亜表層への栄養塩供給にも影響することが予見される (2.3 節)。現状の気候数値モデルの海  
301 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)  
302 への高解像度を押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  
303 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  
304 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  
305 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船舶定線観測の継続が必  
306 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  
307 ることが重要になるであろう。

308

## 309 2.5. 大気海洋相互作用

310 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  
311 かし, 21 世紀になり四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  
312 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

313 上に伴い数値実験が広く実施できるようになったことで、中緯度海洋、特に海面水温前  
314 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  
315 示されるようになった (Minobe *et al.*, 2008)。北太平洋の大規模な海面水温前線の中で  
316 は、亜寒帯前線 (SAF, Fig. 1) が最も強く (Nakamura and Kazmin, 2003), 上空の低気圧活  
317 動に影響を与える (例えば Taguchi *et al.*, 2012)。また黒潮・黒潮続流 (KE, Fig. 1) の北縁  
318 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  
319 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  
320 Yamada, 2018), 低気圧の発達 (Kuwano-Yoshida and Minobe, 2017), さらに北太平洋を  
321 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  
322 影響を及ぼしている。これら海洋に対する大気応答の調査には衛星観測海面水温 [NOAA  
323 開発の OISST (Reynolds *et al.*, 2007) など] を境界値に与えた数値実験を行うことが多い  
324 が、近年の研究では船舶観測により測定された現場の海面水温前線は衛星観測や海洋モ  
325 デルのデータに比べ急峻である事例が報告されている (Kawai *et al.*, 2015)。このような海  
326 面水温勾配に対する大気応答の感度を理解することが重要なトピックである。また、事  
327 例解析を軸にした研究も有効である。例えば、大雨などで日本各地に甚大な被害を与え  
328 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が増加した  
329 ことが数値実験から報告された (Iizuka *et al.*, 2021)。地球温暖化に伴い黒潮・黒潮続流域  
330 での海面水温上昇は他の海域より大きく (Wu *et al.*, 2012), この昇温は日本近辺で発生す  
331 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  
332 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.*,  
333 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 (Collins *et al.*,  
334 2019) でも、温暖化の進行に伴い発生頻度が増加していることから注視すべき海洋現  
335 象であると報告されており、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  
336 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  
337 的豪雨の要因である線状降水帯に注目が集まっており、その発生には海洋からの水蒸気  
338 供給が重要視されており海洋監視の機運が高まっている。気象庁では、線状降水帯の予  
339 測精度向上のための気象観測・監視を強化することで、地球温暖化の監視のみならず  
340 「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、  
341 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  
342 海洋の寄与の検討が重要視され始めた。中緯度海洋の役割の解明には、船舶による気象  
343 観測に加えて、大気海洋領域結合モデルの開発が重要になるであろう。一連の大気海洋  
344 系研究を日本が先導する取り組みとして、第 1 期「気候系の hotpot (2010~2014 年度)」に

345 引き続き、新学術領域研究「気候系の hotspot2」(Fig. 2)が、海洋・気象研究者の連携のも  
346 と 2019 年度から実施中である。前述の CSK-2 (Fig. 2, 2.2 節) や世界気候研究計画 (WCRP)  
347 のコアプログラムの一つである CLIVAR (Fig. 2) でも、中緯度の大気海洋相互作用は重要な  
348 トピックである。こうした取り組みを通じて海洋学から、自然災害への防災や気候変動適  
349 応計画への策定に貢献することが望まれる。

350

### 351 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

352 北太平洋を理解するための物理場として、北太平洋中層水 (NPIW) の形成に繋がる、オ  
353 ホー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  
354 (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  
355 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)  
356 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  
357 た物理場を背景に、北太平洋の物質循環研究は鉛直 1 次元解釈から脱却し、3 次元循環  
358 像の理解を目指すようになり、CO<sub>2</sub>、溶存有機物や、生物生産に直接関わる栄養塩・鉄  
359 などがダイナミックに 3 次元で動いている描像が観測事実として把握されるようになった  
360 (例えば Wakita *et al.*, 2003; Yamamoto-Kawai *et al.*, 2004; Nishioka *et al.*, 2013; Zheng and Sohrin  
361 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  
362 塩は、主水温躍層を超えて表層の一次生産者の種組成や量を支配していることが示唆され  
363 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、NPIW 循環  
364 で運ばれる栄養塩・鉄の物質循環が、亜寒帯・混合水域 (MWR, Fig. 1)・亜熱帯の表層で起  
365 こる生物生産とどのような物理過程でつながっているのかを、より定量的に把握していく  
366 必要がある。そのためには、引き続き NPIW 循環のキーエリア (3.1 節) で、乱流拡散等の  
367 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 Kaneko *et al.*, 2021; Yasuda *et*  
368 *al.*, 2021)、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  
369 なが物質輸送を定量化していく必要がある。

370

#### 371 3.1. 亜寒帯循環表層への栄養塩・鉄供給

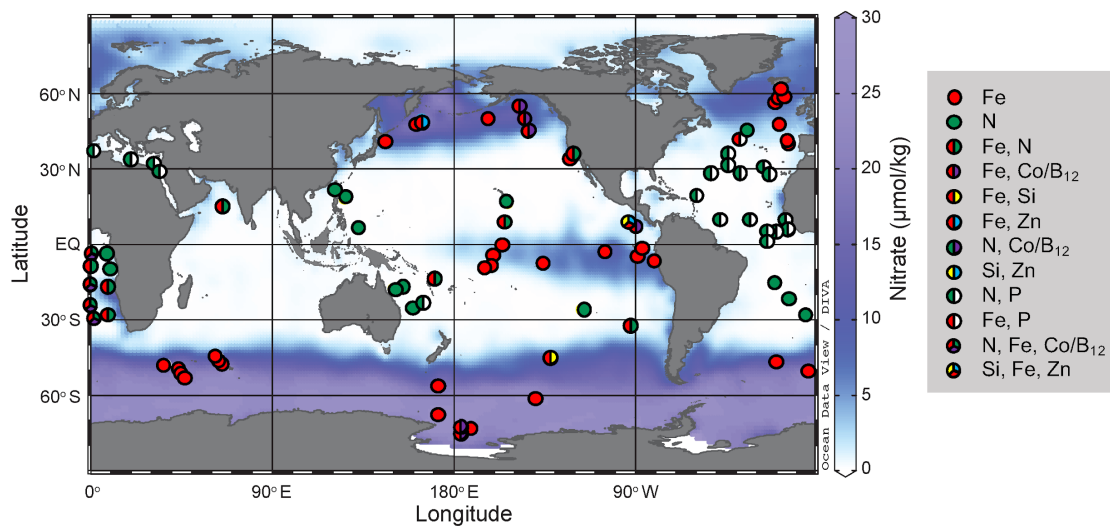
372 これまで西部北太平洋亜寒帯循環は表層栄養塩濃度がとりわけ高い海域 (High Nutrient  
373 Low Chlorophyll: HNLC 海域) と認識されてきた。しかし、密度成層の強い海洋において、  
374 中深層の栄養塩が亜寒帯循環表層に回帰する過程は簡単に説明できるものではなく、その  
375 背景にある物理および物質循環プロセスは未だ十分に理解されていない。高栄養塩濃度の  
376 維持機構を理解するためには、次の 3 つのプロセスを定量的に把握しなければならない：

377 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)  
378 中層と表層の物質をつなぐ鉛直プロセス (亜表層乱流混合, 粒子の沈降, 混合層発達な  
379 ど), 3) 親潮, 東カムチャツカ海流 (EKC, Fig. 1), 中規模渦などによる表層・中層の水平  
380 輸送過程。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  
381 Takano *et al.* 2017; Kim *et al.*, 2017) や放射性同位体 (例えば Amakawa *et al.*, 2019) など, 起  
382 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物質循環を理解  
383 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  
384 プロジェクト等 (Fig. 2) の新たな展開が欠かせないであろう。2) については, 近年, 外  
385 洋域で亜表層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  
386 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  
387 島・アリューシャン列島周辺や亜寒帯亜熱帯移行領域 (TZ, Fig.1) 内のモード水形成域な  
388 どは, 中層から表層へ栄養塩が回帰するキーエリアであることが示された (Shiozaki *et*  
389 *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)  
390 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, 移行領域での二重拡散  
391 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  
392 握していく必要がある。また, 磯口ジェット (J1, J2, Fig. 1; Isoguchi *et al.*, 2006) により亜  
393 熱帯循環から混合水域 (MWR, Fig. 1) を経由して亜寒帯循環へ運ばれる高塩分水が, 冬  
394 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  
395 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 (Miyama  
396 *et al.*, 2018; Mitsudera *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  
397 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  
398 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;  
399 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)  
400 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  
401 ン海流 (ESC, 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物質循環の理解  
402 に欠かせない。

403 亜寒帯循環の生物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)  
404 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  
405 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*  
406 *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  
407 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  
408 成により有機錯体鉄となることで上昇するため, 鉄供給および輸送メカニズムの理解に



409 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  
 410 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  
 411 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  
 412 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  
 413 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  
 414 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  
 415 物活動、有機物分解、スキヤ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  
 416 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  
 417 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  
 418 た、表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  
 419 化することから (Maldonado *et al.*, 2005)、有機配位子の組成は生物生産との関わりを理解す  
 420 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  
 421 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  
 422 からの鉄および栄養塩フラックスを精査することが、亜寒帯循環の生物生産の統合的な理  
 423 解に繋がると期待される。  
 424



425  
 426 Fig. 4. Patterns of nutrient limitations adopted from Moore *et al.* (2013). Background color indicates  
 427 annual surface average of nitrate concentration of the World Ocean Atlas 2018. The colors in the  
 428 circle symbol indicate the limiting nutrients as inferred from chlorophyll and/or primary productivity  
 429 increases following artificial amendment experiments from the literature (Moore *et al.*, 2013 and  
 430 references therein; Takeda *et al.*, 1995; Hattori-Saito *et al.*, 2010; Kondo *et al.*, 2013; Mackey *et al.*,  
 431 2014; Saito *et al.*, 2015; Chappell *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2015; Browning *et al.*, 2017, 2018). Single

432 color circles indicate that no secondary limiting nutrient was identified, which in many cases will be  
433 because of the lack of a test.

434

### 435 3.2. 亜熱帯循環表層の栄養塩収支

436 亜熱帯循環では表層の栄養塩が通年極低濃度で維持されているにも関わらず、炭素や  
437 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  
438 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  
439 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  
440 帯循環の謎となっている(Michaels *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 2010)。下層からの栄養塩供  
441 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  
442 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  
443 だに供給量と純群集生産の収支には大きな差がある。ここ数十年で高感度分析を駆使し  
444 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  
445 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  
446 (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  
447 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*  
448 *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  
449 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  
450 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.*,  
451 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  
452 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  
453 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  
454 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  
455 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  
456 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  
457 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  
458 ており(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  
459 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  
460 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  
461 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  
462 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する。こ  
463 のような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

464 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物質循環に  
465 寄与しているのかを明らかにすることも課題である (4.1 節)。栄養塩取り込み・代謝過程を  
466 古典的な同位体分析に加えて発現過程をみる機能遺伝子解析によって明らかにすることで  
467 (例えば Shiozaki *et al.*, 2016) 生物による栄養塩利用の証拠をつかむことができるが、これも  
468 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。

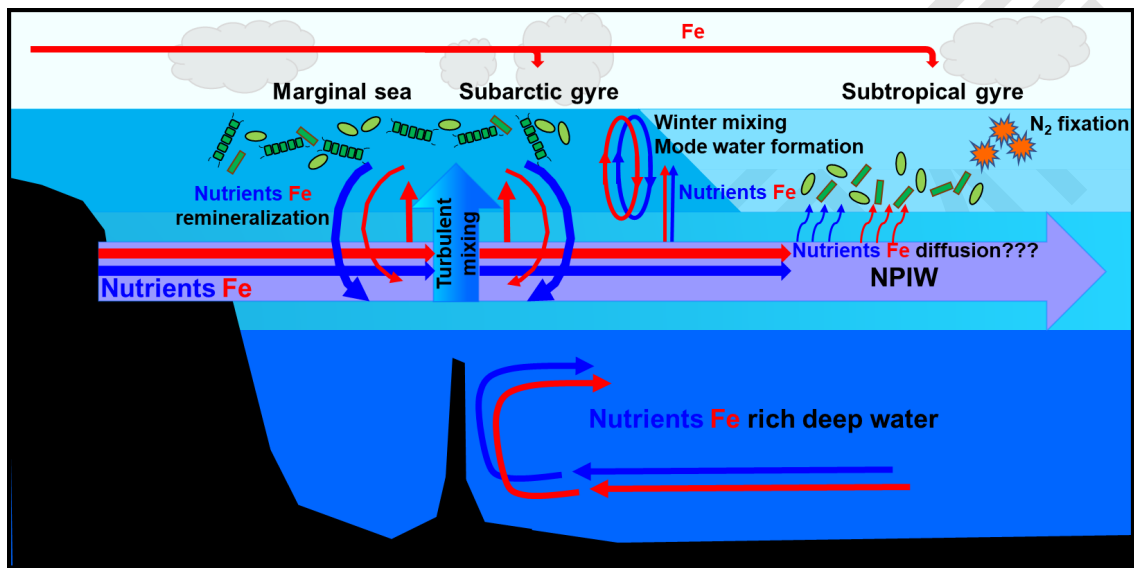
469

### 470 3.3. 亜寒帯循環から亜熱帯循環への栄養塩・鉄輸送

471 移流や時間変化に伴う栄養塩供給を広域高頻度で捉えることで亜熱帯循環の純群集生産  
472 に見合った栄養塩供給がみえてくる可能性もある。栄養塩・鉄が豊富な北太平洋中層水  
473 (NPIW) は亜寒帯から亜熱帯に南下するが、亜寒帯亜熱帯移行領域 (TZ, Fig. 1) において  
474 NPIW 上部に強い乱流混合を伴う上層への硝酸塩供給が示されている (Kaneko *et al.*,  
475 2021)。また、この領域を含む黒潮親潮混合水域 (MWR, Fig. 1) への親潮と黒潮そのもの  
476 による栄養塩輸送の研究も進んでいる (2.3 節)。黒潮続流 (KE, Fig. 1) 付近で形成される亜熱  
477 帯モード水 (STMW, Fig. 1) は冬に形成されてその後南下に伴い亜表層に潜り込むが (2.4  
478 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  
479 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  
480 れる (Fig. 5)。

481 こうした各海域での過程を定量的に評価すれば北太平洋中緯度における栄養塩収支と純  
482 群集生産を比較することが可能になる。しかし、現象のスケールの小ささだけでなく、亜  
483 熱帯循環では供給された栄養塩・鉄は微生物に直ちに消費されるため、栄養塩・鉄濃度の  
484 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  
485 流計や栄養塩センサーを備えたフロート (Nagai *et al.*, 2021)、高感度栄養塩センサー  
486 (Steimle *et al.*, 2002)、鉄センサー (Grand *et al.*, 2019) 等を用いた観測により、時空間的に高  
487 解像度の栄養塩・鉄フラックスデータを取得し、純群集生産を支える栄養塩・鉄供給過程  
488 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  
489 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  
490 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  
491 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,  
492 2020)、実際に北太平洋でも GO-SHIP (<https://www.go-ship.org>) や GLODAP  
493 (<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  
494 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  
495 せて大規模物質循環の解明にアプローチすることが望まれる。栄養塩供給過程は、古くか

496 らの課題の一つであるものの、その定量化には、各種時空間スケールの物理プロセスを  
 497 含むだけでなく、大気・海洋表層の生物地球化学的プロセスとの比較も視野に入れた最  
 498 新の知見を必要とする。これは GEOTACES, SOLAS, IMBER などの国際プロジェクト  
 499 (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  
 500 理・化学・生物を含む海洋学コミュニティが今後 10 年で取り組むべき統合的課題の一  
 501 つとなるだろう。  
 502



503  
 504 Fig. 5. The schematic diagram of the transports of nutrients and dissolved iron through NPIW in the  
 505 western North Pacific as modified from Nishioka *et al.* (2020). Regenerated nutrients and dissolved  
 506 iron in the marginal sea (Okhotsk Sea) are vertically supplied to the surface layer by turbulent  
 507 mixing around the island chains and cycle between the intermediate and the surface layers. Then,  
 508 NPIW transports the nutrients and dissolved iron to the subtropical gyre via the mode water  
 509 formation area with strong winter mixing, which potentially influences biological production in the  
 510 oligotrophic surface waters of the subtropical gyre.

511

#### 512 4. 現場観測に基づく未知なる海洋生態系プロセスの解明

513 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  
 514 が精力的に進められ、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  
 515 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  
 516 温・栄養塩濃度等の環境変化のモニタリングが進められているが、対応する生態系情報  
 517 の不均一性・非定常性の知見は圧倒的に不足しているのが現状である。今後 10 年の生物  
 518 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

519 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急速  
520 に進むと予想される。そこで本節では中緯度海洋において生態系を構成する基本となる種  
521 多様性・生物生産に焦点を当て、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  
522 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。

523

#### 524 4.1. 海洋漂泳区における生物多様性の維持機構

525 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  
526 万、原核生物では約 100 億にも及ぶ種が海洋には存在すると予想され、その多くは未記  
527 載、未発見種である (Mora *et al.*, 2011; Locey and Lennon, 2016)。海洋は 13 億 km<sup>3</sup> を超える  
528 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  
529 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  
530 サーを利用した網羅的遺伝子解析が台頭し (例えば Tara Oceans プロジェクト, Fig. 2), 真核  
531 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  
532 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  
533 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  
534 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  
535 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  
536 れ、空間的に異なる種多様性の知見は集まりつつある (Ibarbalz *et al.*, 2019)。一方、プラン  
537 クトンのパラドックス (Hutchinson, 1961) として知られる同所的な多様性維持機構は十分に  
538 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  
539 かは未だに謎のままである。

540 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・  
541 栄養塩濃度、光環境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  
542 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環境  
543 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  
544 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  
545 (Priyadarshi *et al.*, 2019)。また、動物プランクトンのサルパ・ウミタル類はビデオプランク  
546 トンレコーダーで局所的な鉛直分布が観察され、従来のネット採集に依らない手法が分布  
547 調査に有効であることが示された (Takahashi *et al.*, 2015)。物理・化学場は高感度高精度セ  
548 ンサーによる連続的調査が可能なのに対し、生物観測は特定層の採水や採集のみが行われ  
549 ているのが現状であるが、今後は網羅的遺伝子解析や光学的手法等により細かい種の分布  
550 を検証する必要がある。

551 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  
552 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  
553 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  
554 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  
555 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)、マ  
556 リンスノーを捕食するオンケア属のカイアシ類なども光学的手法により観察されており  
557 (Nishibe *et al.*, 2015)、古典的な食物連鎖に依らない食物網構造が明らかになりつつあ  
558 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  
559 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  
560 の多様性も貧栄養海域で高く (Faure *et al.*, 2019)、被食-捕食を含めたその生態学的研究  
561 が期待される (3.2 節)。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  
562 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。

563 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  
564 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 1  
565 mL 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  
566 ウイルスにより死滅している試算がある (Suttle, 2005)。また、近年の網羅的遺伝子解析  
567 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 (Gregory *et al.*,  
568 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  
569 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  
570 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  
571 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  
572 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) 他、生  
573 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  
574 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  
575 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  
576 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  
577 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  
578 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。

579 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  
580 い、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  
581 ータは膨大なものとなり、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  
582 る。また、多様性維持機構の要因として挙げた空間的・生態学的住み分け、寄生者がも

583 たらす非定常性も海域、季節、層ごとに役割が異なると考えられる。例えば動物プランク  
584 トンは表層に比べ中層で種数が高く、特定の分類群に属する近縁種が鉛直的に住み分けを  
585 しており (Kuriyama and Nishida, 2006)、表層に比べ生態系の変動の乏しい中層では空間的な  
586 住み分けの効果が大きいと予想される。また、亜寒帯循環に比較して季節変化の乏しい亜  
587 熱帯循環では被食-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  
588 考えられている (Vallina *et al.*, 2014)。そのため、海域を横断した総合的な漂流区生態系の  
589 高頻度・高精度観測が今後の多様性維持機構の解明の鍵となる。

590

#### 591 4.2. 生物生産ホットスポットの形成機構

592 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  
593 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  
594 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  
595 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  
596 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  
597 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  
598 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  
599 存在することが明らかになってきた (Kai *et al.*, 2017; Morato *et al.*, 2010; Zainuddina *et al.*,  
600 2006)。しかし、このようなホットスポットが形成される物理・化学・生物過程は十分に理  
601 解されていないのが現状である。

602 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  
603 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  
604 (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、  
605 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*  
606 *al.*, 2011; Snyder *et al.*, 2017; Lévy, 2018; Siegelman *et al.*, 2019)。一方、プランクトンのパッ  
607 チネス形成において最も理解が進んでいない過程が動物プランクトンの挙動である。Tsuda  
608 (1993) は亜寒帯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、  
609 塩分、クロロフィル *a*) を比較し、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  
610 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を示唆した。また、ヒゲクジラ  
611 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  
612 (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  
613 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  
614 いる。動物プランクトンは 1 m<sup>3</sup> あたり約 1,000~10,000 個体のパッチネスが 100~1,000 m ス

615 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が (例えば Kawamura,  
616 1974, 1990; Kawamura and Hirano, 1985; Tsuda *et al.*, 1993), その形成機構は知見が乏しく  
617 理解は進んでいない。

618 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島嶼や海山の地形効果  
619 が挙げられ、これらは沿岸域だけでなく外洋域における海洋表層の生物生産に関わると  
620 考えられる。島周辺の局地的な湧昇による高い一次生産は古くから知られているが、  
621 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  
622 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  
623 らに、近年の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  
624 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.*,  
625 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  
626 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。島嶼に  
627 加え、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  
628 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)。海山  
629 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  
630 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  
631 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  
632 る (Genin and Dower, 2007)。一方、東経 173~175 度付近の移行領域 (TZ, Fig. 1) は天皇海  
633 山由来の暖水の張り出しが指摘されており、この海域は無性生殖によって一次生産の増  
634 大に速やかに応答する動物プランクトン (サルパ類) のブルームが頻繁に発生し、アカイ  
635 カの好漁場としても知られている (谷津ら, 1977; Ahmad Ishak *et al.*, 2020)。生物生産に及  
636 ぼす影響は海底地形や海洋環境に依存し海山間で異なるが、海山の存在が動物プランク  
637 トンや高次捕食者の生産性や分布に大きく影響を与えている可能性は高い。また、2.3 節  
638 で指摘されたように、地形効果は黒潮の強流域で生物生産に及ぼす影響が特に高いと考  
639 えられ、物理・化学・生物の総合的な調査の進展が期待される。

640 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  
641 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  
642 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  
643 Argo フロート (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  
644 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。  
645 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*  
646 *al.*, 2019) や、安定同位体比地図 (ISOSCAPE) を用いた回遊経路や索餌海域の特定



647 (Sakamoto *et al.*, 2018; Matsubayashi *et al.*, 2020), 環境 DNA を用いた分布や現存量把握  
648 (Miya, 2021) 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  
649 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  
650 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。

651

## 652 5. まとめ

653 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  
654 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  
655 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  
656 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  
657 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  
658 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  
659 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  
660 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  
661 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  
662 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  
663 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  
664 子解析で近年より詳細に理解されてきているが、その維持機構には不明点が多く、多様な  
665 生物群集が駆動する物質循環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  
666 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  
667 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  
668 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。

669 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  
670 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  
671 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  
672 海面高度・Argo データの一層の蓄積や高解像度次世代海面高度計観測衛星 SWOT (Fig. 2,  
673 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.  
674 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  
675 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・  
676 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  
677 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  
678 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、

679 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  
680 計, 生元素センサー, ビデオプランクトンレコーダー等を搭載したプロファイリングフ  
681 ロートの展開, 化学・生物パラメーターのデータ同化, 物質循環のアンサンブル予報お  
682 よび生態・物質循環プロセスの高解像度予測モデルへの組み込みが必要となるだろう。  
683 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  
684 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  
685 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  
686 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  
687 とできるだけ近いスケールで生物地球化学的プロセスの長期変動や予測が可能となるこ  
688 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  
689 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  
690 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 年への貢献を見据えて  
691 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  
692 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  
693 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  
694 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  
695 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,  
696 JAMSTEC 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  
697 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  
698 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  
699 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.*,  
700 2014, 2016; Sasano *et al.*, 2015; Oka *et al.*, 2018; Kuroda *et al.*, 2019)。今後はこれらの重要性  
701 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  
702 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  
703 欠となるだろう。

704

705 謝辞

706 本稿の作成にあたっては, 以下の方々 (敬称略) から貴重なご助言や参考資料を頂きま  
707 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  
708 く感謝申し上げます。

709

710 References

711 Abe, H., N. Ebuchi, H. Ueno, H. Ishiyama, and Y. Matsumura (2019): Aquarius reveals eddy stirring  
712 after a heavy precipitation event in the subtropical North Pacific. *J. Oceanogr.*, 75, 37-50.  
713 doi:10.1007/s10872-018-0482-0.

714 Ahmad Ishak, N. H., K. Tadokoro, Y. Okazaki, S. Kakehi, S. Suyama, and K. Takahashi (2020):  
715 Distribution, biomass, and species composition of salps and doliolids in the Oyashio-Kuroshio  
716 transitional region: potential impact of massive bloom on the pelagic food web. *J. Oceanogr.*,  
717 76, 351-363. doi:10.1007/s10872-020-00549-3.

718 Amakawa, H., T.-L. Yu, H. Tazoe, H. Obata, T. Gamo, Y. Sano, C.-C. Shen, and K. Suzuki (2019):  
719 Neodymium concentration and isotopic composition distributions in the southwestern Indian  
720 Ocean and the Indian sector of the Southern Ocean. *Chem. Geol.*, 511, 190-203,  
721 doi:10.1016/j.chemgeo.2019.01.007.

722 Ambe D., T. Endoh, T. Hibiya, and S. Imawaki (2009): Transition to the large meander path of the  
723 Kuroshio as observed by satellite altimetry. *La mer*, 47, 19-29.

724 Ando K., X. Lin, C. Villanoy, M. Danchenkov, J.-H. Lee, H.-J. He, Q. Liu, Y. Liu, V. Lobanov, X.-  
725 L. Ma, H. A. Mulyadi, A. Nagano, J.-L. Ren, A. Syahailatua, Y. Tian, L. Wu, J. Zhang, L.  
726 Zhang, M. Zhao, J. Zheng, S. Ma, and W. Zhu (2021): Half-century of scientific advancements  
727 since the cooperative study of the Kuroshio and adjacent regions (CSK) programme - Need for  
728 a new Kuroshio research, *Prog. Oceanogr.*, 193, 102513, doi:10.1016/j.pocean.2021.102513.

729 Aoki, K., S. Minobe, Y. Tanimoto, and Y. Sasai (2013): Southward eddy heat transport occurring  
730 along southern flanks of the Kuroshio Extension and the Gulf Stream in a 1/10° Global Ocean  
731 General Circulation Model. *J. Phys. Oceanogr.*, 43, 1899-1910. doi:10.1175/JPO-D-12-  
732 0223.1.

733 Aoyama, M. (2020): Global certified-reference-material- or reference-material-scaled nutrient  
734 gridded dataset GND13. *Earth Syst. Sci. Data*, 12, 487-499. doi:10.5194/essd-12-487-2020.

735 Boiteau, R. M., J. N. Fitzsimmons, D. J. Repeta, and E. A. Boyle (2013): Detection of iron ligands in  
736 seawater and marine cyanobacteria cultures by high-performance liquid chromatography-  
737 inductively coupled plasma-mass spectrometry. *Anal. Chem.*, 85, 4357-4362.  
738 doi:10.1021/ac3034568.

739 Böttjer, D., J. E. Dore, D. M. Karl, R. M. Letelier, C. Mahaffey, S. T. Wilson, J. Zehr, and M. J.  
740 Church (2017): Temporal variability of nitrogen fixation and particulate nitrogen export at  
741 Station ALOHA. *Limnol. Oceanogr.*, 62, 200-216. doi:10.1002/lno.10386.

742 Browning, T. J., E. P. Achterberg, I. Rapp, A. Engel, E. M. Bertrand, A. Tagliabue, and C. M.  
743 Moore (2017): Nutrient co-limitation at the boundary of an oceanic gyre. *Nature*, 551, 242-  
744 246. doi:10.1038/nature24063.

745 Browning, T. J., I. Rapp, C. Schlosser, M. Gledhill, E. P. Achterberg, A. Bracher, and F. A. C. Le  
746 Moigne (2018): Influence of iron, cobalt, and vitamin B<sub>12</sub> supply on phytoplankton growth in

747 the tropical east Pacific during the 2015 El Niño. *Geophys. Res. Lett.*, 45, 6150-6159.  
748 doi:10.1029/2018GL077972.

749 Buck, K. N., P. N. Sedwick, B. Sohst, and C. A. Carlson (2018): Organic complexation of iron in the  
750 eastern tropical South Pacific: Results from US GEOTRACES Eastern Pacific Zonal Transect  
751 (GEOTRACES cruise GP16). *Mar. Chem.*, 201, 229-241.  
752 doi:10.1016/j.marchem.2017.11.007.

753 Chappell, P. D., J. Vedamati, K. E. Selph, H. A. Cyr, B. D. Jenkins, M. R. Landry, and J. W. Moffett  
754 (2016): Preferential depletion of zinc within Costa Rica upwelling dome creates conditions for  
755 zinc co-limitation of primary production. *J. Plankton Res.*, 38, 244-255.  
756 doi:10.1093/plankt/fbw018.

757 Clark, L. L., E. D. Ingall, and R. Benner (1998): Marine phosphorus is selectively remineralized.  
758 *Nature*, 393, 426. Doi:10.1038/30881.

759 Clarke, L. J., S. Bestley, A. Bissett, and B. E. Deagle (2019): A globally distributed Syndiniales  
760 parasite dominates the Southern Ocean micro-eukaryote community near the sea-ice edge.  
761 *ISME J.*, 13, 734-737. Doi:10.1038/s41396-018-0306-7.

762 Collins, M., M. Sutherland, L. Bouwer, S.-M. Cheong, T. Frölicher, H. Jacot Des Combes, M. Koll  
763 Roxy, I. Losada, K. McInnes, B. Ratter, E. Rivera-Arriaga, R. D. Susanto, D. Swingedouw,  
764 and L. Tibig (2019): Chapter 6, Extremes, Abrupt Changes and Managing Risk, p. 589-655. In  
765 *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*, edited by H.-O.  
766 Pörtner, D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K.  
767 Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, and N.M. Weyer. In press.

768 Cotté, C., F. d'Ovidio, A. Chaigneau, M. Lévy, I. Taupier-Letage, B. Mate, and C. Guinet (2011):  
769 Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnol.*  
770 *Oceanogr.*, 56, 219-232. doi:10.4319/lo.2011.56.1.0219.

771 de Lavergne, C., C. Vic, G. Madec, F. Roquet, A. F. Waterhouse, C. B. Whalen, Y. Cuyppers, P.  
772 Bouruet-Aubertot, B. Ferron, and T. Hibiya (2020): A parameterization of local and remote  
773 tidal mixing. *J. Adv. Model. Earth Syst.*, 12, e2020MS002065. doi:10.1029/2020MS002065.

774 de Vargas, C., S. Audic, N. Henry, J. Decelle, F. Mahé, R. Logares, E. Lara, C. Berney, N. Le  
775 Bescot, I. Probert, M. Carmichael, J. Poulain, S. Romac, S. Colin, J. Aury, L. Bittner, S.  
776 Chaffron, M. Dunthorn, S. Engelen, O. Flegontova, L. Guidi, A. Horák, O. Jaillon, G. Lima-  
777 Mendez, J. Lukeš, S. Malviya, R. Morard, M. Mulot, E. Scalco, R. Siano, F. Vincent, A.  
778 Zingone, C. Dimier, M. Picheral, S. Searson, S. Kandels-Lewis, Tara Oceans Coordinators, S.  
779 G. Acinas, P. Bork, C. Bowler, G. Gorsky, N. Grimsley, P. Hingamp, D. Iudicone, F. Not, H.  
780 Ogata, S. Pesant, J. Raes, M. E. Sieracki, S. Speich, L. Stemann, S. Sunagawa, J.  
781 Weissenbach, P. Wincker, and E. Karsenti (2015): Eukaryotic plankton diversity in the sunlit  
782 ocean. *Science*, 348, 1261605. doi:10.1126/science.1261605.

783 Dobashi, R., H. Ueno, Y. Okada, T. Tanaka, J. Nishioka, T. Hirawake, A. Ooki, S. Itoh, D.  
784 Hasegawa, Y. Sasai, H. Sasaki, and I. Yasuda (2021): Observations of anticyclonic eddies in  
785 the western subarctic North Pacific. *J. Oceanogr.*, doi:10.1007/s10872-020-00586-y.

786 Endo, H., R. Blanc-Mathieu, Y. Li, G. Salazar, N. Henry, K. Labadie, C. de Vargas, M. B. Sullivan,  
787 C. Bowler, P. Wincker, L. Karp-Boss, S. Sunagawa, and H. Ogata (2020): Biogeography of  
788 marine giant viruses reveals their interplay with eukaryotes and ecological functions. *Nat.*  
789 *Ecol. Evol.*, 4, 1639-1649. doi:10.1038/s41559-020-01288-w.

790 Faure, E., F. Not, A-S. Benoiston, K. Labadie, L. Bittner, and S-D. Ayata (2019): Mixotrophic  
791 protists display contrasted biogeographies in the global ocean. *ISME J.*, 13, 1072-1083.  
792 doi:10.1038/s41396-018-0340-5.

793 Fedele, G., A. Bellucci, S. Masina, and S. Pierini (2021): Decadal variability of the Kuroshio  
794 Extension: the response of the jet to increased atmospheric resolution in a coupled ocean-  
795 atmosphere model. *Clim. Dyn.*, 56, 1227-1249. doi:10.1007/s00382-020-05528-4.

796 Furuya, K., T. Odate, and K. Taguchi (1995): Effects of a seamount on phytoplankton production in  
797 the western Pacific Ocean, p. 255-273. In *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the*  
798 *Western Pacific*, edited by H. Sakai and Y. Nozaki, Terra Publishing, Tokyo.

799 Genin, A., and F. Dower (2007): Chapter 5, Seamount plankton dynamics, p. 85-100. In *Seamounts:*  
800 *Ecology, Fisheries & Conservation*, edited by T. J. Pitcher, T. Morato, P. J. B. Hart, M. R.  
801 Clark, N. Haggan, and R. S. Santos, Brackwell Publishing, Oxford.

802 Gledhill, M., and K. N. Buck (2012): The organic complexation of iron in the marine environment: a  
803 review. *Front. Microbiol.*, 3, 69. doi:10.3389/fmicb.2012.00069.

804 Goto, Y., I. Yasuda, and M. Nagasawa (2018): Comparison of turbulence intensity from CTD-  
805 attached and free-fall microstructure profilers. *J. Atm. Ocean. Technol.*, 35, 147-162.  
806 doi:10.1175/JTECH-D-17-0069.1.

807 Goto, Y., I. Yasuda, M. Nagasawa, S. Kouketsu, and T. Nakano (2020): Estimation of Basin-scale  
808 turbulence distribution in the North Pacific Ocean using CTD-attached thermistor  
809 measurements. *Sci. Rep.*, 11, 969. doi:10.1038/s41598-020-80029-2.

810 Grand, M. M., A. Laes-Huon, S. Fietz, J. A. Resing, H. Obata, G. W. Luther III, A. Tagliabue, E. P.  
811 Achterberg, R. Middag, A. Tovar-Sánchez, and A. R. Bowie (2019): Developing autonomous  
812 observing systems for micronutrient trace metals. *Front. Mar. Sci.*, 6, 35.  
813 doi:10.3389/fmars.2019.00035.

814 Gregory, A. C., A. A. Zayed, N. Conceição-Neto, B. Temperton, B. Bolduc, A. Alberti, M. Ardyna,  
815 K. Arkhipova, M. Carmichael, C. Cruaud, C. Dimier, G. Domínguez-Huerta, J. Ferland, S.  
816 Kandels, Y. Liu, C. Marec, S. Pesant, M. Picheral, S. Pisarev, J. Poulain, J.-É. Tremblay, D.  
817 Vik, S. G. Acinas, M. Babin, P. Bork, E. Boss, C. Bowler, G. Cochrane, C. de Vargas, M.  
818 Follows, G. Gorsky, N. Grimsley, L. Guidi, P. Hingamp, D. Iudicone, O. Jaillon, S. Kandels-

- 819 Lewis, L. Karp-Boss, E. Karsenti, F. Not, H. Ogata, S. Pesant, N. Poulton, J. Raes, C. Sardet,  
820 S. Speich, L. Stemann, M. B. Sullivan, S. Sunagawa, P. Wincker, M. Babin, C. Bowler, A. I.  
821 Culley, C. de Vargas, B. E. Dutilh, D. Iudicone, L. Karp-Boss, S. Roux, S. Sunagawa, P.  
822 Wincker, and M. B. Sullivan (2019): Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole  
823 to pole. *Cell*, 177, 1109-1123. doi:10.1016/j.cell.2019.03.040.
- 824 Guo, X., X. H. Zhu, Q. S. Wu, and D. Huang (2012): The Kuroshio nutrient stream and its temporal  
825 variation in the East China Sea. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 117, C01026.  
826 doi:10.1029/2011JC007292.
- 827 Guo, X., X. H. Zhu, Y. Long, and D. Huang (2013): Spatial variations in the Kuroshio nutrient  
828 transport from the East China Sea to south of Japan. *Biogeosciences*, 10, 6403-6417.  
829 doi:10.5194/bg-10-6403-2013.
- 830 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  
831 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—. *海の研究*,  
832 22, 253-272. doi:10.5928/kaiyou.22.6\_253.
- 833 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.  
834 doi:10.5928/kaiyou.22.6\_187.
- 835 Hashihama, F., K. Furuya, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2009): Macro-scale  
836 exhaustion of surface phosphate by dinitrogen fixation in the western subtropical North  
837 Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, 36, L03610. doi:10.1029/2008GL036866.
- 838 Hashihama, F., S. Kinouchi, S. Suwa, M. Suzumura, and J. Kanda (2013): Sensitive determination of  
839 enzymatically labile dissolved organic phosphorus and its vertical profiles in the oligotrophic  
840 western North Pacific and East China Sea. *J. Oceanogr.*, 69, 357-367. doi:10.1007/s10872-  
841 013-0178-4.
- 842 Hashihama, F., H. Saito, T. Shiozaki, M. Ehama, S. Suwa, T. Sugiyama, H. Kato, J. Kanda, M. Sato,  
843 T. Kodama, T. Yamaguchi, S. Horii, I. Tanita, S. Takino, K. Takahashi, H. Ogawa, P. W.  
844 Boyd, and K. Furuya (2020): Biogeochemical controls of particulate phosphorus distribution  
845 across the oligotrophic subtropical Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 34,  
846 e2020GB006669. doi:10.1029/2020GB006669.
- 847 Hashihama, F., I. Yasuda, A. Kumabe, M. Sato, H. Sasaoka, Y. Iida, T. Shiozaki, H. Saito, J. Kanda,  
848 K. Furuya, P. W. Boyd, and M. Ishii (2021): Nanomolar phosphate supply and its recycling  
849 drive net community production in the subtropical North Pacific. *Nat. Commun.*, 12, 3462.  
850 doi:10.1038/s41467-021-23837-y.
- 851 Hattori-Saito, A., J. Nishioka, T. Ono, R. M. L. McKay, and K. Suzuki (2010): Iron deficiency in  
852 micro-sized diatoms in the Oyashio region of the Western subarctic Pacific during spring. *J.*  
853 *Oceanogr.*, 66, 105-115. doi:10.1007/s10872-010-0009-9.
- 854 Hayashida, H., R. J. Matear, P. G. Strutton, and X. Zhang (2020a): Insights into projected changes in

855 marine heatwaves from a high-resolution ocean circulation model. *Nat. Commun.*, 11, 4352.  
856 doi:10.1038/s41467-020-18241-x.

857 Hayashida, H., R. J. Matear, and P. G. Strutton (2020b): Background nutrient concentration  
858 determines phytoplankton bloom response to marine heatwaves. *Glob. Change Biol.*, 26, 4800-  
859 4811. doi:10.1111/gcb.15255.

860 平井惇也, 宮正樹, 藤木徹一, 吉田聡, 乙坂重嘉, 埴山秀樹, 加古真一郎, 片岡智哉, 松岡大祐,  
861 日高弥子, 杉山大祐, 小嶋不二夫 (2021): 海洋学の 10 年展望 : 新たな手法と問題. *海の*  
862 *研究*, 投稿中.

863 Honda, M. C. (2020): Effective vertical transport of particulate organic carbon in the western North  
864 Pacific subarctic region. *Front. Earth Sci.*, 8, 1-17. doi:10.3389/feart.2020.00366.

865 Horii, S., K. Takahashi, T. Shiozaki, F. Hashihama, and K. Furuya (2018): Stable isotopic evidence  
866 for the differential contribution of diazotrophs to the epipelagic grazing food chain in the mid-  
867 Pacific Ocean. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 27, 1467-1480. doi:10.1111/geb.12823.

868 Hutchinson, G. E. (1961): The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95, 137-145. doi:10.1086/282171.

869 Ibarbalz, F. M., N. Henry, M. C. Brandão, S. Martini, G. Busseni, H. Byrne, L. P. Coelho, H. Endo,  
870 J. M. Gasol, A. C. Gregory, F. Mahé, J. Rignonato, M. Royo-Llonch, G. Salazar, I. Sanz-Sáez,  
871 E. Scalco, D. Soviadan, A. A. Zayed, A. Zingone, K. Labadie, J. Ferland, C. Marec, S.  
872 Kandels, M. Picheral, C. Dimier, J. Poulain, S. Pisarev, M. Carmichael, S. Pesant, M. Babin,  
873 E. Boss, D. Iudicone, O. Jaillon, S. G. Acinas, H. Ogata, E. Pelletier, L. Stemann, M. B.  
874 Sullivan, S. Sunagawa, L. Bopp, C. de Vargas, L. Karp-Boss, P. Wincker, F. Lombard, C.  
875 Bowler, and L. Zinger (2019): Global trends in marine plankton diversity across kingdoms of  
876 life. *Cell*, 179, 1084-1097. doi:10.1016/j.cell.2019.10.008.

877 Ichikawa, H., H. Nakamura, A. Nishina, and M. Higashi (2004): Variability of north-eastward  
878 current southeast of northern Ryukyu Islands. *J. Oceanogr.*, 60, 351-363.  
879 doi:10.1023/B:JOCE.0000038341.27622.73.

880 Iizuka, S., R. Kawamura, H. Nakamura, and T. Miyama (2021): Influence of warm SST in the  
881 Oyashio region on rainfall distribution of Typhoon Hagibis (2019). *SOLA*, 17A, 21-28.  
882 doi:10.2151/sola.17A-004.

883 Inoue, R., M. Watanabe, and S. Osafune. (2017): Wind-induced mixing in the North Pacific. *J. Phys.*  
884 *Oceanogr.*, 47, 1587-1603. doi:10.1175/JPO-D-16-0218.1.

885 Ishii, M., H. Y. Inoue, H. Matsueda, S. Saito, K. Fushimi, K. Nemoto, T. Yano, H. Nagai, and T.  
886 Midorikawa (2001): Seasonal variation in total inorganic carbon and its controlling processes  
887 in surface waters of the western North Pacific subtropical gyre. *Mar. Chem.*, 75, 17-32.  
888 doi:10.1016/S0304-4203(01)00023-8.

889 Isoguchi, O., H. Kawamura, and E. Oka (2006): Quasi-stationary jets transporting surface warm  
890 waters across the transition zone between the subtropical and the subarctic gyres in the North

891 Pacific. *J. Geophys. Res. Oceans*, 111, C10003. doi:10.1029/2005JC003402.  
892 Ito, T., S. Minobe, M. C. Long, and C. Deutsch (2017): Upper ocean O<sub>2</sub> trends: 1958-2015.  
893 *Geophys. Res. Lett.*, 44, 4214-4223. doi:10.1002/2017GL073613.  
894 Itoh S., and Sugimoto T. (2002): Behavior of warm-core rings in a double-gyre wind-driven ocean  
895 circulation model. *J. Oceanogr.* 58:651-660. doi:10.1023/A:1022838205678.  
896 Itoh, S., and I. Yasuda (2010): Water mass structure of warm and cold anticyclonic eddies in the  
897 western boundary region of the subarctic North Pacific. *J. Phys. Oceanogr.*, 40, 2624-2642.  
898 doi:10.1175/2010JPO4475.1.  
899 Johnson, K. S., S. C. Riser, and D. M. Karl (2010): Nitrate supply from deep to near-surface waters  
900 of the North Pacific subtropical gyre. *Nature*, 465, 1062-1065. doi:10.1038/nature09170.  
901 Kai, E. T., V. Rossi, J. Sudre, H. Weimerskirch, C. Lopez, E. Hernandez-Garcia, F. Marsaca, and V.  
902 Garçon, (2009): Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proc. Natl. Acad.*  
903 *Sci. USA*, 106, 8245-8250. doi:10.1073/pnas.0811034106.  
904 Kai, M., J. T. Thorson, K. R. Piner, and M. N. Maunder (2017): Predicting the spatio-temporal  
905 distributions of pelagic sharks in the western and central North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, 26,  
906 569-582. doi:10.1111/fog.12217.  
907 神田穰太, 石井雅男, 小川浩史, 小笠恒夫, 小畑元, 川合美千代, 鈴木昌弘, 本多牧生, 山下洋平,  
908 渡邊豊 (2013): 海洋学の10年展望 (II) —日本海洋学会将来構想委員会化学サブグルー  
909 プの議論から—. *海の研究*, 22, 219-251. doi:10.5928/kaiyou.22.6\_219.  
910 Kaneko, H., I. Yasuda, S. Itoh, and S. Ito (2021): Vertical turbulent nitrate flux from direct  
911 measurements in the western subarctic and subtropical gyres of the North Pacific. *J.*  
912 *Oceanogr.*, 77, 29-44. doi:10.1007/s10872-020-00576-0.  
913 Katsura, S., E. Oka, B. Qiu, and N. Schneider (2013): Formation and subduction of North Pacific  
914 tropical water and their interannual variability. *J. Phys. Oceanogr.*, 43, 2400-2415.  
915 doi:10.1175/JPO-D-13-031.1.  
916 Katsumata, K. (2016): Eddies observed by Argo floats. Part I: Eddy transport in the upper 1000 dbar.  
917 *J. Phys. Oceanogr.*, 46, 3471-3486. doi:10.1175/JPO-D-16-0150.1.  
918 Kawai, Y., T. Miyama, S. Iizuka, A. Manda, M. K. Yoshioka, S. Katagiri, Y. Tachibana, and H.  
919 Nakamura (2015): Marine atmospheric boundary layer and low-level cloud responses to the  
920 Kuroshio Extension front in the early summer of 2012: three-vessel simultaneous observations  
921 and numerical simulations. *J. Oceanogr.*, 71, 511-526. doi:10.1007/s10872-014-0266-0.  
922 Kawamura, A. (1974): Food and feeding ecology in the southern sei whale. *Sci. Rep. Whales Res.*  
923 *Inst.*, 26, 1974, 25-144.  
924 Kawamura, A. (1990): Local aggregations of surface zooplankton in the pelagic regions of the  
925 northern North Pacific, Bering Sea and Gulf of Alaska. *Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ.*, 3,  
926 41-56.



- 927 Kawamura, A., and K. Hirano (1985): The special scale of surface swarms of *Calanus pulmchrus*  
928 Marukawa observed from consecutive plankton net catches in the northwestern North Pacific.  
929 *Bull. Mar. Sci.*, 37, 626-633.
- 930 Kida, S., H. Mitsudera, S. Aoki, X. Guo, S.-I. Ito, F. Kobashi, N. Komori, A. Kubokawa, T.  
931 Miyama, R. Morie, H. Nakamura, T. Nakamura, H. Nakano, H. Nishigaki, M. Nonaka, H.  
932 Sasaki, Y. N. Sasaki, T. Suga, S. Sugimoto, B. Taguchi, K. Takaya, T. Tozuka, H. Tsujino,  
933 and N. Usui (2015): Oceanic Fronts and Jets around Japan - a review. *J. Oceanogr.*, 71, 469-  
934 497. doi:10.1007/s10872-015-0283-7.
- 935 Kida, S. K. Takayama, Y. N. Sasaki, H. Matsuura, and N. Hirose (2021): Increasing trend in Japan  
936 Sea Throughflow transport. *J. Oceanogr.*, 77, 145-153. doi:10.1007/s10872-020-00563-5.
- 937 Kim T., H. Obata J. Nishioka, and T. Gamo (2017): Distribution of dissolved Zinc in the western  
938 and central subarctic North Pacific. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 31, 1454-1468.  
939 doi:10.1002/2017GB005711.
- 940 Kobashi, F., and A. Kubokawa (2012): Review on North Pacific Subtropical Countercurrent and  
941 subtropical fronts: role of mode waters in ocean circulation and climate. *J. Oceanogr.*, 68, 21-  
942 43. doi:10.1007/s10872-011-0083-7.
- 943 Kobashi, F., T. Nakano, N. Iwasaka, and T. Ogata (2021): Decadal-scale variability of the North  
944 Pacific subtropical mode water and its influence on the pycnocline observed along 137°E. *J.*  
945 *Oceanogr.*, doi:10.1007/s10872-020-00579-x.
- 946 Kodama, T., Y. Shimizu, T. Ichikawa, Y. Hiroe, A. Kusaka, H. Morita, M. Shimizu, and K. Hidaka  
947 (2014): Seasonal and spatial contrast in the surface layer nutrient content around the Kuroshio  
948 along 138°E, observed between 2002 and 2013. *J. Oceanogr.*, 70, 489-503.  
949 doi:10.1007/s10872-014-0245-5.
- 950 Kodama, T., Y. Igeta, M. Kuga, and S. Abe (2016): Long-term decrease in phosphate concentrations  
951 in the surface layer of the southern Japan Sea. *J. Geophys. Res. Oceans*, 121, 7845-7856,  
952 doi:10.1002/2016JC012168.
- 953 Komatsu, K., and Y. Hiroe (2019): Structure and impact of the Kuroshio nutrient stream, p. 85-104.  
954 In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai,  
955 H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, AGU Geophysical Monograph Series. AGU-Wiley.
- 956 Kondo, Y., S. Takeda, J. Nishioka, and M. Sato (2013): Growth stimulation and inhibition of natural  
957 phytoplankton communities by model organic ligands in the western subarctic Pacific. *J.*  
958 *Oceanogr.*, 69, 97-115. doi:10.1007/s10872-012-0160-6.
- 959 Kondo, Y., R. Bamba, H. Obata, J. Nishioka, and S. Takeda (2021): Distinct profiles of size-  
960 fractionated iron-binding ligands between the eastern and western subarctic Pacific. *Sci. Rep.*,  
961 11, 2053. doi:10.1038/s41598-021-81536-6.
- 962 Kouketsu, S., H. Tomita, E. Oka, S. Hosoda, T. Kobayashi, and K. Sato (2012): The role of meso-

963 scale eddies in mixed layer deepening and mode water formation in the western North Pacific.  
 964 *J. Oceanogr.*, 68, 63-77. doi:10.1007/s10872-011-0049-9.

965 Kouketsu, S., T. Doi, and A. Murata (2013): Decadal changes in dissolved inorganic carbon in the  
 966 Pacific Ocean, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 27, 65-76, doi:10.1029/2012GB004413.

967 Kouketsu, S. (2021): Inverse estimation of diffusivity coefficients from salinity distributions on  
 968 isopycnal surfaces using Argo float array data. *J. Oceanogr.*, doi:10.1007/s10872-021-00595-  
 969 5.

970 Kuroda, H., Y. Toyota, T. Watanabe, J. Nishioka, D. Hasegawa, Y. Taniuchi, and A. Kuwata (2019):  
 971 Influence of coastal Oyashio water on massive spring diatom blooms in the Oyashio area of  
 972 the North Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, 175, 328-334. doi:10.1016/j.pocean.2019.05.004.

973 Kuriyama, M., and S. Nishida (2006): Species diversity and niche-partitioning in the pelagic  
 974 copepods of the family Scolecitrichidae (Calanoida). *Crustaceana*, 79, 293-317.  
 975 doi:10.1163/156854006776759554.

976 Kuwano-Yoshida, A., and S. Minobe (2017): Storm-track response to SST fronts in the northwestern  
 977 Pacific region in an AGCM. *J. Climate*, 30, 1081-1102. doi:10.1175/JCLI-D-16-0331.1

978 Kwiatkowski, L., O. Torres, L. Bopp, O. Aumont, M. Chamberlain, J. R. Christian, J. P. Dunne, M.  
 979 Gehlen, T. Ilyina, J. G. John, A. Lenton, H. Li, N. S. Lovenduski, J. C. Orr, J. Palmieri, Y.  
 980 Santana-Falcón, J. Schwinger, R. Séférian, C. A. Stock, A. Tagliabue, Y. Takano, J. Tjiputra,  
 981 K. Toyama, H. Tsujino, M. Watanabe, A. Yamamoto, A. Yool, and T. Ziehn (2020): Twenty-  
 982 first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and  
 983 primary production decline from CMIP6 model projections. *Biogeosciences*, 17, 3439-3470.  
 984 doi:10.5194/bg-17-3439-2020.

985 Lee, M.-M., and R. G. Williams (2000): The role of eddies in the isopycnic transfer of nutrients and  
 986 their impact on biological production. *J. Mar. Res.*, 58, 895-917.  
 987 doi:10.1357/002224000763485746.

988 Lévy, M., R. Ferrari, P. J. S. Franks, A. P. Martin, and P. Rivière (2012): Bringing physics to life at  
 989 the submesoscale. *Geophys. Res. Lett.*, 39, L14602. doi:10.1029/2012GL052756.

990 Lévy, M. (2018): The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat.*  
 991 *Commun.*, 9, 4758. doi:10.1038/s41467-018-07059-3.

992 Li, Q., L. Legendre, and N. Jiao (2015): Phytoplankton responses to nitrogen and iron limitation in  
 993 the tropical and subtropical Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, 37, 306-319.  
 994 doi:10.1093/plankt/fbv008.

995 Liao, W. H., and T. Y. Ho (2018): Particulate trace metal composition and sources in the Kuroshio  
 996 adjacent to the East China Sea: the importance of aerosol deposition. *J. Geophys. Res. Oceans*,  
 997 123, 6207-6223. doi:10.1029/2018JC014113.

998 Locey, K. J., and J. T. Lennon (2016): Scaling laws predict global microbial diversity. *Proc. Natl.*

- 999 *Acad. Sci. USA*, 113, 5970-5975. doi:10.1073/pnas.1521291113.
- 1000 Long, Y., X.-H. Zhou, and X. Guo (2019): The Oyashio nutrient stream and its nutrient transport to  
1001 the mixed water region. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 1513-1520. doi:10.1029/2018GL081497.
- 1002 Mackey, K. R., C. T. Chien, and A. Paytan (2014): Microbial and biogeochemical responses to  
1003 projected future nitrate enrichment in the California upwelling system. *Front. Microbiol.*, 5,  
1004 632. doi:10.3389/fmicb.2014.00632.
- 1005 Maldonado, M. T., R. F. Strzepek, S. Sander, and P. W. Boyd (2005): Acquisition of iron bound to  
1006 strong organic complexes, with different Fe binding groups and photochemical reactivities, by  
1007 plankton communities in Fe-limited subantarctic waters. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 19,  
1008 GB4S23, doi:10.1029/2005GB002481.
- 1009 Masunaga, R., H. Nakamura, B. Taguchi, and T. Miyasaka (2020): Processes shaping the time-mean  
1010 surface wind convergence patterns in winter around the Kuroshio Extension and Gulf Stream.  
1011 *J. Climate*, 33, 3-25, doi:10.1175/JCLI-D-19-0097.1.
- 1012 Masuzawa, J. (1969): Subtropical mode water. *Deep-Sea Res. Oceanogr. Abstr.*, 16, 463-472.  
1013 doi:10.1016/0011-7471(69)90034-5.
- 1014 Matsubayashi, J., Y. Osada, K. Tadokoro, Y. Abe, A. Yamaguchi, K. Shirai, K. Honda, C.  
1015 Yoshikawa, N. O. Ogawa, N. Ohkouchi, N. F. Ishikawa, T. Nagata, H. Miyamoto, S. Nishino,  
1016 and I. Tayasu (2020): Tracking long-distance migration of marine fishes using compound-  
1017 specific stable isotope analysis of amino acids. *Ecol. Lett.*, 23, 881-890.  
1018 doi:10.1111/ele.13496.
- 1019 Manda, A., H. Nakamura, N. Asano, S. Iizuka, T. Miyama, Q. Moteki, M. K. Yoshioka, K. Nishii,  
1020 and T. Miyasaka (2014): Impacts of a warming marginal sea on torrential rainfall organized  
1021 under the Asian summer monsoon. *Sci. Rep.*, 4, 5741. doi:10.1038/srep05741.
- 1022 Michaels, A. F., N. R. Bates, K. O. Buesseler, C. A. Carlson, and A. H. Knap (1994): Carbon-cycle  
1023 imbalances in the Sargasso Sea. *Nature*, 372, 537-540. doi:10.1038/372537a0.
- 1024 Minobe, S., A. Kuwano-Yoshida, N. Komori, S.-P. Xie, and R. J. Small (2008): Influence of the  
1025 Gulf Stream on the troposphere. *Nature*, 452, 206-209. doi:10.1038/nature06690.
- 1026 Mitsudera, H., B. Taguchi, Y. Yoshikawa, H. Nakamura, T. Waseda, and T. D. Qu (2004):  
1027 Numerical study on the Oyashio water pathways in the Kuroshio-Oyashio confluence. *J. Phys.*  
1028 *Oceanogr.*, 34, 1174-1196. doi:10.1175/1520-0485(2004)034<1174:NSOTOW>2.0.CO;2.
- 1029 Mitsudera, H., T. Miyama, H. Nishigaki, T. Nakanowatari, H. Nishikawa, T. Nakamura, T. Wagawa,  
1030 R. Furue, Y. Fujii, and S. Ito (2018): Low ocean-floor rises regulate subpolar sea surface  
1031 temperature by forming baroclinic jets. *Nat. Commun.*, 9, 1190. doi:10.1038/s41467-018-  
1032 03526-z.
- 1033 Misumi, K., J. Nishioka, H. Obata, D. Tsumune, T. Tsubono, M. C. Long, K. Lindsay, and J. K.  
1034 Moore (2021): Slowly sinking particles underlie dissolved iron transport across the Pacific

1035 Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, doi:10.1029/2020GB006823.

1036 Miya, M. (in press): Environmental DNA metabarcoding: a novel method for biodiversity  
 1037 monitoring of marine fish communities. *Ann. Rev. Mar. Sci.*

1038 Miyama, T., H. Mitsudera, H. Nishigaki, and R. Furue (2018): Dynamics of a quasi-stationary jet  
 1039 along the subarctic front in the North Pacific Ocean (the western Isoguchi Jet): an ideal two-  
 1040 layer model. *J. Phys. Oceanogr.*, 48, 807-830. doi:10.1175/JPO-D-17-0086.1.

1041 Miyama, T., S. Minobe, and H. Goto (2021): Marine heatwave of sea surface temperature of the  
 1042 Oyashio region in summer in 2010-2016. *Front. Mar. Sci.*, 7, 576240. doi:10.3389/fmars.2020.

1043 Mohr, W., T. Großkopf, D. W. R. Wallace, and J. LaRoche (2010): Methodological underestimation  
 1044 of oceanic nitrogen fixation rates. *PLoS ONE*, 5, e12583. doi:10.1371/journal.pone.0012583.

1045 Moore, C. M., M. M. Mills, K. R. Arrigo, I. Berman-Frank, L. Bopp, P. W. Boyd, E. D. Galbraith,  
 1046 R. J. Geider, C. Guieu, S. L. Jaccard, T. D. Jickells, J. La Roche, T. M. Lenton, N. M.  
 1047 Mahowald, E. Marañón, I. Marinov, J. K. Moore, T. Nakatsuka, A. Oschlies, M. A. Saito, T. F.  
 1048 Thingstad, A. Tsuda, and O. Ulloa (2013): Processes and patterns of oceanic nutrient  
 1049 limitation. *Nat. Geosci.*, 6, 701-710. doi:10.1038/NGEO1765.

1050 Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson, and B. Worm (2011): How many species are  
 1051 there on earth and in the ocean? *PLoS Biol.*, 9, e1001127. doi:10.1371/journal.pbio.1001127.

1052 Morato, T., S. D. Hoyle, V. Allain, and S. J. Nicol (2010): Seamounts are hotspots of pelagic  
 1053 biodiversity in the open ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107, 9707-9711.  
 1054 doi:10.1073/pnas.0910290107.

1055 Nagai, T., S. Clayton, and Y. Uchiyama (2019a): Multiscale routes to supply nutrients through the  
 1056 Kuroshio nutrient stream, p. 105-125. In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and*  
 1057 *Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, M. Takahashi, AGU  
 1058 Geophysical Monograph Series. AGU-Wiley.

1059 Nagai, T., G. S. Durán Gómez, D. A. Otero, Y. Mori, N. Yoshie, K. Ohgi, and T. Kobari (2019b):  
 1060 How the Kuroshio Current delivers nutrients to sunlit layers on the continental shelves with aid  
 1061 of near-inertial waves and turbulence. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 6726-6735.  
 1062 doi:10.1029/2019GL082680.

1063 Nagai, T., G. M. Rosales Quintana, G. S. Durán Gómez, F. Hashihama, and K. Komatsu (2021):  
 1064 Elevated turbulent and double-diffusive nutrient flux in the Kuroshio over the Izu Ridge and in  
 1065 the Kuroshio Extension. *J. Oceanogr.*, 77, 55-74. doi:10.1007/s10872-020-00582-2.

1066 Nagano, A., Ichikawa, K., Ichikawa, H., Konda, M., and Murakami, K. (2009): Synoptic flow  
 1067 structures in the confluence region of the Kuroshio and the Ryukyu Current. *J. Geophys. Res.*,  
 1068 119, C06007. doi:10.1029/2008JC005213.

1069 Nagano A., and M. Wakita (2019): Wind-driven decadal sea surface height and main pycnocline  
 1070 depth changes in the western subarctic North Pacific. *Prog. Earth Planet. Sci.*, 6, 39.

1071 doi:10.1186/s40645-019-0303-0.

1072 Nagano A., Y. Yamashita, T. Hasegawa, K. Ariyoshi, H. Matsumoto, and M. Shinohara (2019):  
 1073 Characteristics of an atypical large-meander path of the Kuroshio current south of Japan  
 1074 formed in September 2017. *Mar. Geophys. Res.*, 40, 525-539. doi:10.1007/s11001-018-9372-  
 1075 5.

1076 Nakamura, H., and A. S. Kazmin (2003): Decadal change in the North Pacific oceanic frontal zones  
 1077 as revealed in ship and satellite observation. *J. Geophys. Res. Oceans*, 108, 3078.  
 1078 doi:10.1029/1999JC000085.

1079 Nakanowatari, T., K. I. Ohshima, and M. Wakatsuchi (2007): Warming and oxygen decrease of  
 1080 intermediate water in the northwestern North Pacific, originating from the Sea of Okhotsk,  
 1081 1955-2004. *Geophys. Res. Lett.*, 34, L04602. doi:10.1029/2006GL028243.

1082 Nishibe, Y., K. Takahashi, T. Ichikawa, K. Hidaka, H. Kurogi, K. Segawa, and H. Saito (2015):  
 1083 Degradation of discarded appendicularian houses by oncaeid copepods. *Limnol. Oceanogr.*,  
 1084 60, 967-976. doi:10.1002/lno.10061.

1085 Nishikawa, S., H. Tsujino, K. Sakamoto, and H. Nakano (2010): Effects of mesoscale eddies on  
 1086 subduction and distribution of Subtropical Mode Water in an eddy-resolving OGCM of the  
 1087 western North Pacific. *J. Phys. Oceanogr.*, 40, 1748-1765. doi:10.1175/2010JPO4261.1.

1088 Nishikawa, S., T. Wakamatsu, H. Ishizaki, K. Sakamoto, Y. Tanaka, H. Tsujino, G. Yamanaka, M.  
 1089 Kamachi, and Y. Ishikawa (2021): Development of high-resolution future ocean regional  
 1090 projection datasets for coastal applications in Japan. *Prog. Earth Planet. Sci.*, 8, 7.  
 1091 doi:10.1186/s40645-020-00399-z.

1092 Nishioka, J., T. Nakatsuka, Y. W. Watanabe, I. Yasuda, K. Kuma, H. Ogawa, N. Ebuchi, A.  
 1093 Scherbinin, Y. N. Volkov, T. Shiraiwa, and M. Wakatsuchi (2013): Intensive mixing along an  
 1094 island chain controls oceanic biogeochemical cycles. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 27, 920-929.  
 1095 doi:10.1002/gbc.20088.

1096 Nishioka, J., H. Obata, H. Ogawa, K. Ono, Y. Yamashita, K. Lee, S. Takeda, and I. Yasuda (2020):  
 1097 Subpolar marginal seas fuel the North Pacific through the intermediate water at the termination  
 1098 of the global ocean circulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 117, 12665-12673.  
 1099 doi:10.1073/pnas.2000658117.

1100 Nonaka, M., H. Nakamura, Y. Tanimoto, T. Kagimoto, and H. Sasaki (2006): Decadal variability in  
 1101 the Kuroshio-Oyashio Extension simulated in an eddy-resolving OGCM. *J. Climate*, 19, 1970-  
 1102 1989. doi:10.1175/JCLI3793.1.

1103 Ohshima, K. I., and S. Martin (2004): Introduction to special section: oceanography of the Okhotsk  
 1104 Sea. *J. Geophys. Res. Oceans*, 109, C09S01. doi:10.1029/2004JC002604.

1105 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,  
 1106 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

- 1107 谷紀之, 寄高博行 (2013): 海洋学の 10 年展望 (I) — 日本海洋学会将来構想委員会物理サ  
1108 ブグループの議論から —. *海の研究*, 22, 191-218. doi:10.5928/kaiyou.22.6\_191.
- 1109 Oka, E., B. Qiu, Y. Takatani, K. Enyo, D. Sasano, N. Kosugi, M. Ishii, T. Nakano, and T. Suga  
1110 (2015): Decadal variability of Subtropical Mode Water subduction and its impact on  
1111 biogeochemistry. *J. Oceanogr.*, 71, 389-400. doi:10.1007/s10872-015-0300-x.
- 1112 Oka, E., M. Ishii, T. Nakano, T. Suga, S. Kouketsu, M. Miyamoto, H. Nakano, B. Qiu, S. Sugimoto,  
1113 and Y. Takatani (2018): Fifty years of the 137°E repeat hydrographic section in the western  
1114 North Pacific Ocean. *J. Oceanogr.*, 74, 115-145. doi:0.1007/s10872-017-0461-x.
- 1115 Oka, E., K. Yamada, D. Sasano, K. Enyo, T. Nakano, and M. Ishii (2019): Remotely forced decadal  
1116 physical and biogeochemical variability of North Pacific Subtropical Mode Water over the last  
1117 40 years. *Geophys. Res. Lett.*, 46, 1555-1561. doi:10.1029/2018GL081330.
- 1118 Osafune, S., N. Sugiura, T. Doi, T. Hemmi, and S. Masuda (2021): The use of tidally induced  
1119 vertical-mixing schemes in simulating the Pacific deep-ocean state. *J. Oceanogr.*,  
1120 doi:10.1007/s10872-021-00591-9.
- 1121 Priyadarshi, A., S. L. Smith, S. Mandal, M. Tanaka, and H. Yamazaki (2019): Micro-scale  
1122 patchiness enhances trophic transfer efficiency and potential plankton biodiversity. *Sci. Rep.*,  
1123 9, 17243. doi:10.1038/s41598-019-53592-6.
- 1124 Qiu, B., and S. Chen (2005): Variability of the Kuroshio Extension jet, recirculation gyre and  
1125 mesoscale eddies on decadal timescales. *J. Phys. Oceanogr.*, 35, 2090-2103.  
1126 doi:10.1175/JPO2807.1.
- 1127 Qiu, B., and S. Chen (2006): Decadal variability in the formation of the North Pacific Subtropical  
1128 Mode Water: Oceanic versus atmospheric control. *J. Phys. Oceanogr.*, 36, 1365-1380.  
1129 doi:10.1175/JPO2918.1.
- 1130 Qiu, B., S. Chen, and P. Hacker (2007): Effect of mesoscale eddies on subtropical mode water  
1131 variability from the Kuroshio Extension System Study (KESS). *J. Phys. Oceanogr.*, 37, 982-  
1132 1000. doi:10.1175/JPO3097.1.
- 1133 Qiu, B., S. Chen, N. Schneider, and B. Taguchi (2014): A coupled decadal prediction of the dynamic  
1134 state of the Kuroshio Extension system. *J. Climate*, 27, 1751-1764. doi:10.1175/JCLI-D-13-  
1135 00318.1.
- 1136 Qiu, B., S. Chen, L. Wu, and S. Kida (2015): Wind-versus eddy-forced regional sea level trends and  
1137 variability in the North Pacific Ocean. *J. Climate*, 28, 1561-1577. doi:10.1175/JCLI-D-14-  
1138 00479.1.
- 1139 Qiu, B., S. Chen, and N. Schneider (2017): Dynamical links between the decadal variability of the  
1140 Oyashio and Kuroshio Extensions. *J. Climate*, 30, 9591-9605. doi:10.1175/JCLI-D-17-  
1141 0397.1.
- 1142 Qiu, B., S. Chen, N. Schneider, E. Oka, and S. Sugimoto (2020): On the reset of the wind-forced

1143        decadal Kuroshio Extension variability in late 2017. *J. Climate*, 33, 10813-10828.  
1144        doi:10.1175/JCLI-D-20-0237.1.

1145 Reynolds, R. W., T. M. Smith, C. Liu, D. B. Chelton, K. S. Casey, and M. G. Schlax (2007): Daily  
1146        high-resolution-blended analyses for sea surface temperature. *J. Climate*, 20, 5473–5496.  
1147        doi:10.1175/2007JCLI1824.1

1148 Riser, S. C., and K. S. Johnson (2008): Net production of oxygen in the subtropical ocean. *Nature*,  
1149        451, 323-325. doi:10.1038/nature06441.

1150 Roy, S., and J. Chattopadhyay (2007): Towards a resolution of ‘the paradox of the plankton’: A brief  
1151        overview of the proposed mechanisms. *Ecol. Complex.*, 4, 26-33.  
1152        doi:10.1016/j.ecocom.2007.02.016.

1153 Saito, M. A., T. J. Goepfert, and J. T. Ritt (2008): Some thoughts on the concept of colimitation:  
1154        Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnol. Oceanogr.*, 53, 276-290.  
1155        doi:10.4319/lo.2008.53.1.0276.

1156 Saito, M. A., M. R. Mellvin, D. Moran, T. J. Goepfert, G. R. DiTulio, A. F. Post, and C. H. Lamborg  
1157        (2015): Multiple nutrient stresses at intersecting Pacific Ocean biomes detected by protein  
1158        biomarkers. *Science*, 345, 1173-1177. doi:10.1126/science.1256450.

1159 Sakamoto, T. T., H. Hasumi, M. Ishii, S. Emori, T. Suzuki, T. Nishimura, and A. Sumi (2005):  
1160        Responses of the Kuroshio and the Kuroshio Extension to global warming in a high-resolution  
1161        climate model. *Geophys. Res. Lett.*, 32, L14617. doi:10.1029/2005GL023384.

1162 Sakamoto, T., K. Komatsu, K. Shirai, T. Higuchi, T. Ishimura, T. Setou, Y. Kamimura, C.  
1163        Watanabe, and A. Kawabata (2018): Combining microvolume isotope analysis and numerical  
1164        simulation to reproduce fish migration history. *Methods Ecol. Evol.*, 10, 59-69.  
1165        doi:10.1111/2041-210X.13098.

1166 Sarmiento J. L., N. Gruber, M. A. Brzezinski, and J. P. Dunne (2004): High-latitude controls of  
1167        thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature*, 427, 56-60.  
1168        doi:10.1038/nature02127.

1169 Sasaki, H., P. Klein, B. Qiu, and Y. Sasai (2014a): Impact of oceanic-scale interactions on the  
1170        seasonal modulation of ocean dynamics by the atmosphere. *Nat. Commun.*, 5,  
1171        doi:10.1038/ncomms6636.

1172 Sasaki, Y. N., and N. Schneider (2011): Decadal shifts of the Kuroshio Extension jet: Application of  
1173        thin-jet theory. *J. Phys. Oceanogr.*, 41, 979-993. doi:10.1175/2011JPO4550.1.

1174 Sasaki, Y. N., S. Minobe, and Y. Miura (2014b): Decadal sea level variability along the coast of  
1175        Japan in response to ocean circulation changes. *J. Geophys. Res. Oceans*, 119,  
1176        doi:10.1002/2013JC009327.

1177 Sasaki, Y. N., and Y. Yamada (2018): Atmospheric response to interannual variability of sea surface  
1178        temperature front in the East China Sea in early summer. *Clim. Dyn.*, 51, 2509-2522.

1179 doi:10.1007/s00382-017-4025-y.

1180 Sasano, D., Y. Takatani, N. Kosugi, T. Nakano, T. Midorikawa, and M. Ishii (2015): Multidecadal  
 1181 trends of oxygen and their controlling factors in the western North Pacific. *Glob. Biogeochem.*  
 1182 *Cycles*, 29, 935-956. doi:10.1002/2014GB005065.

1183 Sato, M., R. Sakuraba, and F. Hashihama (2013): Phosphate monoesterase and diesterase activities  
 1184 in the North and South Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 10, 7677-7688. doi:10.5194/bg-10-  
 1185 7677-2013.

1186 Sato, M., T. Shiozaki, and F. Hashihama (2016): Distribution of mixotrophic nanoflagellates along  
 1187 the latitudinal transect of the central North Pacific. *J. Oceanogr.*, 73, 159-168.  
 1188 doi:10.1007/s10872-016-0393-x.

1189 Sato, M., and F. Hashihama (2019): Assessment of potential phagotrophy by pico- and  
 1190 nanophytoplankton in the North Pacific Ocean using flow cytometry. *Aquat. Microb. Ecol.*, 82,  
 1191 275-288. doi:10.3354/ame01892.

1192 Sheldon, R. W., A. Prakash, and W. H. Sutcliffe Jr. (1972): The size distribution of particles in the  
 1193 Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 327-340. doi:10.4319/lo.1972.17.3.0327.

1194 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.  
 1195 Buchmann, W. Wang, J. Xu, E. C. Holmes, and Y. Z. Zhang (2016): Redefining the  
 1196 invertebrate RNA virosphere. *Nature*, 540, 539-543. doi:10.1038/nature20167.

1197 Shiozaki, T., K. Furuya, T. Kodama, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2010):  
 1198 New estimation of N<sub>2</sub> fixation in the western and central Pacific Ocean and its marginal seas.  
 1199 *Glob. Biogeochem. Cycles*, 24, GB1015, doi:10.1029/2009GB003620.

1200 Shiozaki T., S. Ito, K. Takahashi, H. Saito, T. Nagata, and K. Furuya (2014a): Regional variability  
 1201 of factors controlling the onset timing and magnitude of spring algal blooms in the  
 1202 northwestern North Pacific. *J. Geophys. Res. Oceans*, 119, 1-13. doi:10.1002/2013JC009187.

1203 Shiozaki, T., T. Kodama, and K. Furuya (2014b): Large-scale impact of the island mass effect  
 1204 through nitrogen fixation in the western South Pacific Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 41, 2907-  
 1205 2913. doi:10.1002/2014GL059835.

1206 Shiozaki, T., M. Ijichi, K. Isobe, F. Hashihama, K. Nakamura, M. Ehama, K. Hayashizaki, K.  
 1207 Takahashi, K. Hamasaki, and K. Furuya (2016): Nitrification and its influence on  
 1208 biogeochemical cycles from the equatorial Pacific to the Arctic Ocean. *ISME J.*, 10, 2184-  
 1209 2197. doi:10.1038/ismej.2016.18.

1210 Shiozaki, T., D. Bombar, L. Riemann, M. Sato, F. Hashihama, T. Kodama, I. Tanita, S. Takeda, H.  
 1211 Saito, K. Hamasaki, and K. Furuya (2018): Linkage between dinitrogen fixation and primary  
 1212 production in the oligotrophic South Pacific Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 32, 1028-1044.  
 1213 doi:10.1029/2017GB005869.

1214 Siegelman, L. M. O'Toole, M. Flexas, P. Rivière, and P. Klein (2019): Submesoscale ocean fronts



1215 act as biological hotspot for southern elephant seal. *Sci. Rep.*, 9, 5588. doi:10.1038/s41598-  
1216 019-42117-w.

1217 Snyder, S., P. J. S. Franks, L. D. Talley, Y. Xu, and S. Kohin (2017): Crossing the line: Tunas  
1218 actively exploit submesoscale fronts to enhance foraging success. *Limnol. Oceanogr. Lett.*, 2,  
1219 187-194. doi:10.1002/lol2.10049.

1220 Steimle, E. T., E. A. Kaltenbacher, and R. H. Byrne (2002): In situ nitrite measurements using a  
1221 compact spectrophotometric analysis system. *Mar. Chem.*, 77, 255-262. doi:10.1016/S0304-  
1222 4203(02)00003-8.

1223 Suga, T., and K. Hanawa (1990): The mixed-layer climatology in the northwestern part of the North  
1224 Pacific subtropical gyre and the formation area of subtropical mode water. *J. Mar. Res.*, 48,  
1225 543-566. doi:10.1357/002224090784984669.

1226 Sugimoto, S., K. Hanawa, K. Narikiyo, M. Fujimori, and T. Suga (2010): Temporal variations of the  
1227 net Kuroshio transport and its relation to atmospheric variations. *J. Oceanogr.*, 66, 611-619.  
1228 doi:10.1007/s10872-010-0050-8.

1229 Sugimoto, S., and K. Hanawa (2012): Relationship between the path of the Kuroshio in the south of  
1230 Japan and the path of the Kuroshio Extension in the east. *J. Oceanogr.*, 68, 219-225.  
1231 doi:10.1007/s10872-011-0089-1.

1232 Sugimoto, S., K. Hanawa, T. Watanabe, T. Suga, and S.-P. Xie (2017): Enhanced warming of the  
1233 subtropical mode water in the North Pacific and North Atlantic. *Nat. Clim. Change*, 7, 656-  
1234 659. doi:10.1038/nclimate3371.

1235 Sugimoto, S., B. Qiu, and A. Kojima (2020): Marked coastal warming off Tokai attributable to  
1236 Kuroshio large meander. *J. Oceanogr.*, 76, 141-154. doi:10.1007/s10872-019-00531-8.

1237 Sugimoto, S., B. Qiu, and N. Schneider (2021): Local atmospheric response to the Kuroshio large  
1238 meander path in summer and its remote influence on the climate of Japan. *J. Climate*, 34,  
1239 3571-3589. doi:10.1175/JCLI-D-20-0387.1.

1240 Sukekava, C., J. Downes, H. A. Slagter, L. J. A. Gerringa, and L. M. Laglera (2018): Determination  
1241 of the contribution of humic substances to iron complexation in seawater by catalytic cathodic  
1242 stripping voltammetry. *Talanta*, 189, 359-364. doi:10.1016/j.talanta.2018.07.021.

1243 Sunagawa, S., L. P. Coelho, S. Chaffron, J. R. Kultima, K. Labadie, G. Salazar, B. Djahanschiri, G.  
1244 Zeller, D. R. Mende, A. Alberti, F. M. Cornejo-Castillo, P. I. Costea, C. Cruaud, F. d'Ovidio,  
1245 S. Engelen, I. Ferrera, J. M. Gasol, L. Guidi, F. Hildebrand, F. Kokoszka, C. Lepoivre, G.  
1246 Lima-Mendez, J. Poulain, B. T. Poulos, M. Royo-Llonch, H. Sarmiento, S. Vieira-Silva, C.  
1247 Dimier, M. Picheral, S. Searson, S. Kandels-Lewis, C. Bowler, C. de Vargas, G. Gorsky, N.  
1248 Grimsley, P. Hingamp, D. Iudicone, O. Jaillon, F. Not, H. Ogata, S. Pesant, S. Speich, L.  
1249 Stemmann, M. B. Sullivan, J. Weissenbach, P. Wincker, E. Karsenti, J. Raes, S. G. Acinas,  
1250 and P. Bork (2015): Structure and function of the global ocean microbiome. *Science*, 348,

1251 1261359. doi:10.1126/science.1261359.

1252 Suttle, C. A. (2005): Viruses in the sea. *Nature*, 437, 356-361. doi:10.1038/nature04160.

1253 Suzumura, M., F. Hashihama, N. Yamada, and S. Kinouchi (2012): Dissolved phosphorus pools and  
1254 alkaline phosphatase activity in the euphotic zone of the western North Pacific Ocean. *Front.*  
1255 *Microbiol.*, 3, 99. doi:10.3389/fmicb.2012.00099.

1256 Takagi, H., K. Kimoto, T. Fujiki, H. Saito, C. Schmidt, M. Kucera, and K. Moriya (2019):  
1257 Characterizing photosymbiosis in modern planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, 16, 3377-  
1258 3396. doi:10.5194/bg-16-3377-2019.

1259 Takahashi, K., T. Ichikawa, C. Fukugama, M. Yamane, S. Kakehi, Y. Okazaki, H. Kubota, and K.  
1260 Furuya (2015): In situ observations of a doliolid bloom in a warm water filament using a video  
1261 plankton recorder: bloom development, fate, and effect on biogeochemical cycles and  
1262 planktonic food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 60, 1763-1780. doi:10.1002/lno.10133.

1263 Takano, S., M. Tanimizu, T. Hirata, K.-C. Shin, Y. Fukami, K. Suzuki, and Y. Sohrin (2017): A  
1264 simple and rapid method for isotopic analysis of nickel, copper, and zinc in seawater using  
1265 chelating extraction and anion exchange. *Anal. Chim. Acta*, 967, 1-11.  
1266 doi:10.1016/j.aca.2017.03.010.

1267 Takatani, Y., D. Sasano, T. Nakano, T. Midorikawa, and M. Ishii (2012): Decrease of dissolved  
1268 oxygen after the mid-1980s in the western North Pacific subtropical gyre along the 137°E  
1269 repeat section, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 26, GB2013, doi:10.1029/2011GB004227. Takeda,  
1270 S., A. Kamatani, and K. Kawanobe (1995): Effects of nitrogen and iron enrichments on  
1271 phytoplankton communities in the northwestern Indian Ocean. *Mar. Chem.*, 50, 229-241.  
1272 doi:10.1016/0304-4203(95)00038-S.

1273 Talley, L. D. (2013): Closure of the global overturning circulation through the Indian, Pacific, and  
1274 Southern Oceans. *Oceanogr.*, 26, 80-97. doi:0.5670/oceanog.2013.07.

1275 Taguchi, B., H. Nakamura, M. Nonaka, N. Komori, A. Kuwano-Yoshida, K. Takaya, and A. Goto  
1276 (2012): Seasonal evolutions of atmospheric response to decadal SST anomalies in the North  
1277 Pacific subarctic frontal zone: Observations and a coupled model simulation. *J. Climate*, 25,  
1278 111-139. doi:10.1175/JCLI-D-11-00046.1.

1279 Thingstad, T. F. (2000): Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity,  
1280 and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.*, 45,  
1281 1320-1328. doi:10.4319/lo.2000.45.6.1320.

1282 Tokinaga, H, Y. Tanimoto, S.-P. Xie, T. Sampe, H. Tomita, and H. Ichikawa (2009): Ocean frontal  
1283 effects on the vertical development of clouds over the western North Pacific: in situ and  
1284 satellite observations. *J. Climate*, 22, 4241-4260. doi:10.1175/2009JCLI2763.1.

1285 Toyama, K., A. Iwasaki, and T. Suga (2015): Interannual variation of annual subduction rate in the  
1286 North Pacific estimated from a gridded Argo product. *J. Phys. Oceanogr.*, 45, 2276-2293.

1287 doi:10.1175/JPO-D-14-0223.1.

1288 Tsuda, A. H. Sugisaki, T. Ishimaru, T. Saino, and T. Sato (1993): White-noise-like distribution of  
 1289 the oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic North Pacific. *Mar. Ecol. Prog.*  
 1290 *Ser.*, 97, 39-46.

1291 Tsujino H, and T. Yasuda (2004): Formation and circulation of mode waters of the North Pacific in a  
 1292 high-resolution GCM. *J. Phys. Oceanogr.*, 34, 399-415. doi:10.1175/1520-  
 1293 0485(2004)034<0399:FACOMW>2.0.CO;2.

1294 Usui, N. (2019): Chapter 9, Progress of studies on Kuroshio path variations south of Japan in the  
 1295 past decade, p. 147-161. In *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical and Ecosystem*  
 1296 *Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, AGU Geophysical  
 1297 Monograph Series, AGU-Wiley.

1298 Vallina, S. M., M. J. Follows, S. Dutkiewicz, J. M. Montoya, P. Cermeno, and M. Loreau (2014):  
 1299 Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nat.*  
 1300 *Commun.*, 5, 4299. doi:10.1038/ncomms5299.

1301 Wakita, M., Y. W. Watanabe, S. Watanabe, S. Noriki, and M. Wakatsuchi (2003): Oceanic uptake  
 1302 rate of anthropogenic CO<sub>2</sub> in a subpolar marginal sea: the Sea of Okhotsk. *Geophys. Res. Lett.*,  
 1303 30, 2252. doi:10.1029/2003GL018057.

1304 Wagawa, T., Y. Yoshikawa, and A. Masuda (2010): Bathymetric influences of the Emperor  
 1305 Seamounts upon the subarctic gyre of the North Pacific: examining boundary current dynamics  
 1306 along the eastern side of the mountain ridge with an idealized numerical model. *J. Oceanogr.*,  
 1307 66, 259-271. doi:10.1007/s10872-010-0023-y.

1308 Waterhouse, A. F., J. A. MacKinnon, J. D. Nash, M. H. Alford, E. Kunze, H. L. Simmons, K. L.  
 1309 Polzin, L. C. St. Laurent, O. M. Sun, R. Pinkel, L. D. Talley, C. B. Whalen, T. N. Huussen, G.  
 1310 S. Carter, I. Fer, S. Waterman, A. C. Naveira Garabato, T. B. Sanford, and C. M. Lee (2014):  
 1311 Global patterns of diapycnal mixing from measurements of the turbulent dissipation rate. *J.*  
 1312 *Phys. Oceanogr.*, 44, 1854-1872. doi:10.1175/JPO-D-13-0104.1.

1313 Whalen, C. B., L. D. Talley, and J. A. MacKinnon (2012): Spatial and temporal variability of global  
 1314 ocean mixing inferred from Argo profiles. *Geophys. Res. Lett.*, 39, L18612.  
 1315 doi:10.1029/2012GL053196.

1316 Woodd-Walker, R. S., P. Ward, and A. Clarke (2002): Large-scale patterns in diversity and  
 1317 community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog.*  
 1318 *Ser.*, 236, 189-203. doi:10.3354/meps236189.

1319 Wu, L. X., W. Cai, L. Zhang, H. Nakamura, A. Timmermann, T. Joyce, M. J. Mc Phaden, M. A.  
 1320 Alexander, B. Qiu, M. Visbeck, P. Chang, and B. Giese (2012): Enhanced warming over the  
 1321 global subtropical western boundary currents. *Nat. Clim. Change*, 2, 161-166.  
 1322 doi:10.1038/nclimate1353.

- 1323 Xie, S.-P., J. Hafner, Y. Tanimoto, W. T. Liu, H. Tokinaga, and H. Xu (2002): Bathymetric effect on  
1324 the winter sea surface temperature and climate of the Yellow and East China Seas. *Geophys.*  
1325 *Res. Lett.*, 29, 2228. doi:10.1029/2002GL015884.
- 1326 Xu, L. X., S.-P. Xie, J. J. McClean, Q. Y. Liu, and H. Sasaki (2014): Mesoscale eddy effects on the  
1327 subduction of North Pacific mode waters. *J. Geophys. Res. Oceans*, 119, 4867-4886. doi:  
1328 10.1002/2014jc009861.
- 1329 Xu, L., P. Li, S. P. Xie, Q. Liu, C. Liu, and W. Gao (2016): Observing mesoscale eddy effects on  
1330 mode-water subduction and transport in the North Pacific. *Nat. Commun.*, 7, 1-9.  
1331 doi:10.1038/ncomms10505.
- 1332 Yamaguchi, T., M. Sato, F. Hashihama, H. Kato, T. Sugiyama, H. Ogawa, K. Takahashi, and K.  
1333 Furuya (2021): Longitudinal and vertical variations of dissolved labile phosphoric monoesters  
1334 and diesters in the subtropical North Pacific. *Front. Microbiol.*, 11, 570081.  
1335 doi:10.3389/fmicb.2020.570081.
- 1336 Yamamoto-Kawai M., S. Watanabe, S. Tsunogai, and M. Wakatsuchi (2004): Chlorofluorocarbons  
1337 in the Sea of Okhotsk: ventilation of the intermediate water. *J. Geophys. Res. Oceans*, 109,  
1338 C09S11. doi:10.1029/2003JC001919.
- 1339 Yamashita, Y., J. Nishioka, H. Obata, and H. Ogawa (2020): Shelf humic substances as carriers for  
1340 basin-scale iron transport in the North Pacific. *Sci. Rep.*, 10, 4505. do:10.1038/s41598-020-  
1341 61375-7.
- 1342 Yamashita Y., T. Tosak, R. Bamba, R. Kamezaki, S. Goto, J. Nishioka, I. Yasuda, T. Hirawake, J.  
1343 Oida, H. Obata, and H. Ogawa (2021): Widespread distribution of allochthonous fluorescent  
1344 dissolved organic matter in the intermediate water of the North Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 191,  
1345 102510. doi:10.1016/j.pocean.2020.102510.
- 1346 Yasuda, I. (2004): North Pacific Intermediate Water: progress in SAGE (SubArctic Gyre  
1347 Experiment) and related projects. *J. Oceanogr.*, 60, 385-395.  
1348 doi:10.1023/B:JOCE.0000038344.25081.42.
- 1349 Yasuda, I., S. Masuda, J. Nishioka, X. Guo, N. Harada, S. I. Ito, and H. Hasumi (2021): Ocean  
1350 mixing processes (OMIX): Impact on biogeochemistry, climate and ecosystem. *J. Oceanogr.*  
1351 77, 1. doi:10.1007/s10872-020-00578-y.
- 1352 Yasuda, I., S. Fujio, D. Yanagimoto, K. J. Lee, Y. Sasaki, S. Zhai, M. Tanaka, S. Itoh, T. Tanaka, D.  
1353 Hasegawa, Y. Goto, and D. Sasano (2021): Estimate of turbulent energy dissipation rate using  
1354 free-fall and CTD-attached fast-response thermistors in weak ocean turbulence. *J. Oceanogr.*,  
1355 77, 17-28. doi:10.1007/s10872-020-00574-2.
- 1356 Yasunaka, S., H. Mitsudera, F. Whitney, and S. Nakaoka (2021): Nutrient and dissolved inorganic  
1357 carbon variability in the North Pacific. *J. Oceanogr.*, 77, 3-16. doi:10.1007/s10872-020-  
1358 00561-7.

- 1359 谷津明彦, 渡邊朝生, 田中博之, 森純太 (1997): 中部北太平洋における大型アカイカ釣り漁場  
1360 形成 (平成 5~7 年アカイカ好漁場探索調査より). *日本海ブロック試験研究集録*, 36, 53-  
1361 65.
- 1362 Zainuddina, M., H. Kiyofujia, K. Saitohb, and S.-I. Saitoh (2006): Using multi-sensor satellite  
1363 remote sensing and catch data to detect ocean hot spots for albacore (*Thunnus alalunga*) in the  
1364 northwestern North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, 53, 419-431. doi:10.1016/j.dsr2.2006.01.007.
- 1365 Zamora-Terol, S., A. Novotny, and M. Winder (2020): Reconstructing marine plankton food web  
1366 interactions using DNA metabarcoding. *Mol. Ecol.*, 29, 3380-3395. doi:10.1111/mec.15555.
- 1367 Zheng, L., and Y. Sohrin (2019): Major lithogenic contributions to the distribution and budget of  
1368 iron in the North Pacific Ocean. *Sci. Rep.*, 9, 11652. doi:10.1038/s41598-019-48035-1.
- 1369

1370 **Decadal Vision in Oceanography 2021: Mid-latitude Ocean**

1371

1372 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>,  
1373 Kazutaka Takahashi<sup>6</sup>, Takeyoshi Nagai<sup>1</sup>, Jun Nishioka<sup>7</sup>, Hakase Hayashida<sup>8,9</sup>, Junya Hirai<sup>10</sup>

1374

1375 <sup>1</sup> Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology

1376 <sup>2</sup> Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology

1377 <sup>3</sup> Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University

1378 <sup>4</sup> Faculty of Science, Hokkaido University

1379 <sup>5</sup> Graduate School of Science, Tohoku University

1380 <sup>6</sup> Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

1381 <sup>7</sup> Pan-Okhotsk Research Center, Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University

1382 <sup>8</sup> Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Australia

1383 <sup>9</sup> Australian Research Council Centre of Excellence for Climate Extremes

1384 <sup>10</sup> Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

1385

1386 **\*\*Corresponding author: Fuminori Hashihama**

1387 4-5-7, Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

1388 TEL/FAX: +81-3-5463-0731

1389 e-mail: f-hashi@kaiyodai.ac.jp

1390

1391 **Abstract**

1392 Based on the reviews of the mid-latitude oceanography over the past decade, we identified three new  
1393 research topics for the western North Pacific and proposed the observational and analytical  
1394 techniques to address them. These topics are: multi-scale phenomena in western boundary currents  
1395 and air-sea interaction; nutrient and iron transport between the subarctic and subtropical gyres; and  
1396 biodiversity and biological hotspots of marine organisms. For observational techniques, we  
1397 discussed the importance of employing the state-of-the-art oceanographic measurements for  
1398 collecting data across multi-spatiotemporal scales, including BGC Argo floats, floats with  
1399 microstructure, biogeochemical, and plankton sensors, sensitive chemical measurements, and  
1400 metagenomic analysis. The analyses of large datasets from these observations and high-resolution  
1401 modelling would increase our capability in revealing the oceanic processes at higher spatial and  
1402 temporal scales than what was possible in the past decade. These comprehensive and  
1403 interdisciplinary approaches are necessary to progress the mid-latitude oceanography over the next  
1404 decade.

1405

1406 **Keywords:** Subtropical gyre, Subarctic gyre, Biogeochemistry, Biodiversity

1407