

高分解能沿岸海洋モデルの粒子追跡による黒潮への黒潮内側域水塊移流の評価

誌名	水産海洋研究
ISSN	09161562
著者名	数野,真 加古,真一郎 中村,啓彦 山城,徹 仁科,文子 久米,元 小針,統
発行元	水産海洋学会
巻/号	86巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 153-165
発行年月	2022年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



高分解能沿岸海洋モデルの粒子追跡による 黒潮への黒潮内側域水塊移流の評価

数野 真^{1,*}・加古真一郎²・中村啓彦³・山城 徹²・仁科文子³・
久米 元³・小針 統^{3†}

Evaluation of coastal waters advected to the Kuroshio based on particle-tracking experiments with a high-resolution coastal ocean model

Shin KAZUNO^{1,*}, Shin'ichiro KAKO², Hirohiko NAKAMURA³, Toru YAMASHIRO²,
Ayako NISHINA³, Gen KUME³, and Toru KOBARI^{3†}

貧栄養である黒潮でも、黒潮内側域の水塊移流がプランクトン現存量や生産力を増大させる可能性が指摘されているが、情報が限られている。そこで本研究では、高分解能沿岸海洋モデルにおける粒子追跡実験により、黒潮へ移流する黒潮内側域の水塊の供給源および移流過程を再現した。黒潮フロントで頻発する蛇行や渦などの擾乱に遭遇することで、黒潮内側域から黒潮域への水塊移流が励起されていた。沿岸水の供給源としては、トカラ海域での定常的な移流が最も大きく、東シナ海での冬期から春期の移流も貢献した。黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン移流量は、黒潮内での動物プランクトン輸送量の2–44%に相当し、九州南方海域から九州東方海域での移流が貢献した。黒潮内側域から移流する動物プランクトンの生物量は、黒潮内の動物プランクトンの成長による増分に匹敵し、黒潮における魚類群集の餌要求を支えている可能性がある。

キーワード：沿岸海洋モデル、粒子追跡実験、黒潮、黒潮内側域水塊、動物プランクトン生物量

While it has been suggested that advections of coastal waters stimulate plankton standing stocks and productivity in the oligotrophic Kuroshio, there is still limited information. Here, we explore the source and process of coastal waters advected to the Kuroshio using particle-tracking experiments with a high-resolution coastal ocean model. Advections of coastal waters to the Kuroshio were stimulated by encountering frequent disturbances such as meandering and eddy near the Kuroshio front. The source of coastal waters advected to the Kuroshio were the largest from southern Kyushu throughout the year and from the East China Sea during winter to spring. Zooplankton biomass fluxes across the Kuroshio front were equivalent to 2 to 44% of those across the Kuroshio path. The estimated fluxes across the Kuroshio front were comparable to zooplankton biomass increase by their growth rates reported in the Kuroshio. These results suggest that the coastal zooplankton community advected to the Kuroshio supports food requirements for the fish community in the Kuroshio.

Key words: coastal ocean model, inshore water of Kuroshio path, Kuroshio, particle-tracking experiments, zooplankton biomass

2022年1月25日受付、2022年9月28日受理

¹ 鹿児島大学大学院農林水産学研究科、〒890-0056 鹿児島県鹿児島市下荒田4-50-20

Graduate School of Agriculture, Forestry and Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan

^{*} 現所属：株式会社エコー、〒802-0005 福岡県北九州市小倉北区堺町1-1-1

Present address: ECOH Corporation, 1-1-1 Sakaimachi, Kokura, Kitakyushu, Fukuoka 802-0005, Japan

² 鹿児島大学理工学研究科、〒890-0056 鹿児島県鹿児島市郡元1-21-40

Graduate School of Science and Engineering, Kagoshima University, 1-21-40 Korimoto, Kagoshima 890-0065, Japan

³ 鹿児島大学水産学部、〒890-0056 鹿児島県鹿児島市下荒田4-50-20

Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan

[†] kobari@fish.kagoshima-u.ac.jp

はじめに

黒潮は、西向きの流れである北赤道海流に起源を持つ、北太平洋亜熱帯循環の西岸境界流であり (Qiu, 2001; Hu et al., 2015), フィリピンの北東で北へその向きを変え、台湾の東から大陸棚に沿って東シナ海を北上し、トカラ海峡を通過して太平洋へ入り、日本列島の南岸に沿いながら房総半島域を東沖合へと流れる (中村, 2017). 黒潮は表層の栄養塩濃度が低く (Guo et al., 2012), 植物・動物プランクトンの分類群組成は多様であるものの、それらの現存量・生産力が低いため (Guo, 1991; Hirota, 1995), 回遊性魚類の索餌・成育海域としては不適であると認識されてきた. しかし、このような認識とは対照的に、東シナ海黒潮流域にはマアジ *Trachurus japonicus*, サバ類 *Scomber japonicus*, *S. australasicus*, クロマグロ *Thunnus orientalis*, マイワシ *Sardinops melanostictus* などの回遊性魚類の産卵場が存在し (Watanabe and Kuroki, 1997; Sassa et al., 2006; Yukami et al., 2009; Sassa and Tsukamoto, 2010; Ishihara et al., 2017), これらの卵や仔稚魚が黒潮によって下流域へ輸送され、仔稚魚の索餌海域となっていることがわかっている (Itoh et al., 2009; Kitagawa et al., 2010). 黒潮流域では貧栄養で生物生産が低いという認識に対して、回遊性魚類の高い漁業生産を示す現象は「黒潮パラドックス」と呼ばれている (Saito, 2019).

東シナ海からトカラ海域にかけての黒潮流域において、黒潮内側域に存在する水塊と黒潮水の混合に関する研究がなされてきた. 例えば、東シナ海では大陸棚水と黒潮水の混合が起こること (Matsuno et al., 2009), 九州から紀伊半島にかけての日本南岸において、黒潮内側域の水塊と黒潮水の混合が起こること (Awaji et al., 1991) が報告されている. また、このような水塊移流に伴う黒潮内側域の生物群集の輸送は黒潮域における植物・動物プランクトン現存量の増大を促している可能性 (Kobari et al., 2018, 2019), 黒潮内側域の水塊が黒潮フロント域に取り込まれることで黒潮内側域の動物プランクトンが集積される可能性が指摘されている (Nakata et al., 2000). これらは、黒潮内側域の水塊移流が黒潮生態系の低次生産力に影響を与えていることを示唆している. しかし、黒潮内側域の水塊や生物群集の移流に関する定量的解析は少なく、これに伴う黒潮生態系の低次生産力に与える影響については判別できていない.

近年、数値モデルを使って海洋におけるプランクトンの輸送を疑似表現する試みがなされてきた. 例えば、FRA-JCOPE2による出力を使用した粒子追跡実験により、黒潮への群体シアノバクテリアの輸送経路を明らかにした例や (Shiozaki et al., 2015), マアジの仔魚の輸送過程の再現から産卵場を推定した例が知られている (Kasai et al., 2008). また、コンピュータの計算能力向上やデータ同化手法により、高精度で再現性の高い高解像度海洋シミュレーションを行うことが可能になっている (Nakada et al., 2014). し

たがって、数値モデルを使って黒潮内側域の水塊移流を再現できれば、船舶による海洋観測や標本解析に比べて高い時間的・空間的な解像度で、黒潮内側域の生物群集が黒潮生態系に与える影響を定量的に評価できるだろう.

そこで本研究は、黒潮内側域の水塊移流が黒潮生態系に与える影響を定量的に評価することを目的として、高解像度海洋大循環モデルを利用して移流プロセスを調べ、黒潮内側域の動物プランクトンが黒潮の動物プランクトン現存量に与える影響を評価した.

材料と方法

本研究では、黒潮内側域の水塊移流プロセス評価については粒子追跡実験を行い、黒潮内側域の動物プランクトンが黒潮の動物プランクトン現存量に与える影響評価については黒潮流路および黒潮断面の流量計算に基づく動物プランクトンフラックスの推定によって行った.

黒潮内側域の水塊移流プロセス評価

粒子追跡数値実験における粒子の輸送の計算には、九州大学応用力学研究所で開発された高解像度数値モデル Data assimilation Research of the East Asian Marine System Energy (DREAMS_E; Liu et al., 2018) によって出力された流速を用いた. この数値モデルは、同じ九州大学応用力学研究所で開発された海洋循環モデル RIAM Ocean Model (Lee et al., 2003) をベースとしている. DREAMS_Eの計算領域は、東シナ海から北西太平洋にまたがった 125–137.5°E, 25–35.25°N の範囲であり、水平方向の解像度は緯度方向に 1/75°, 経度方向に 1/60°である. 鉛直方向には 40 層あり、海底地形には ETOPO1 と JTOPO30 を平均したものを使用している (Liu et al., 2018). 本研究の粒子追跡実験では、2018 年の計算結果を使用し、解析範囲は、東シナ海と、トカラ海域から四国沖を含む 25–34°N, 126–136°E とした (Fig. 1).

まず、DREAMS_E による流速の再現性を検証するため、観測データとモデルの計算結果で黒潮流軸の位置を比較した. 観測データとして、海上保安庁海洋情報部から提供されている経度毎の流軸通過緯度情報を使用した. 本研究では、観測されたデータのうち、2018 年の 126–135°E の範囲について、各経度における流軸位置の緯度の年平均値を黒潮の流軸位置とした. モデルの計算結果として、DREAMS_E によって計算された 1 m 深の流速の 2018 年の年平均値を用い、観測データに対応する経度線上で、流速が最大となる緯度をソートし、黒潮の流軸位置を定めた.

観測データとモデルの計算結果での黒潮の流軸位置の差は 3.92–68.36 km の範囲であり (Fig. 2), 川辺 (2003) で 100 km 程度とされた黒潮の水平方向の幅の範囲内であることから、本研究で対象とした海域の粒子の輸送の検討に使用可能であると判断した.

流れによって移動する海水の追跡子として黒潮内側域に大量の粒子を配置し、それらの DREAMS_E の流速場によ

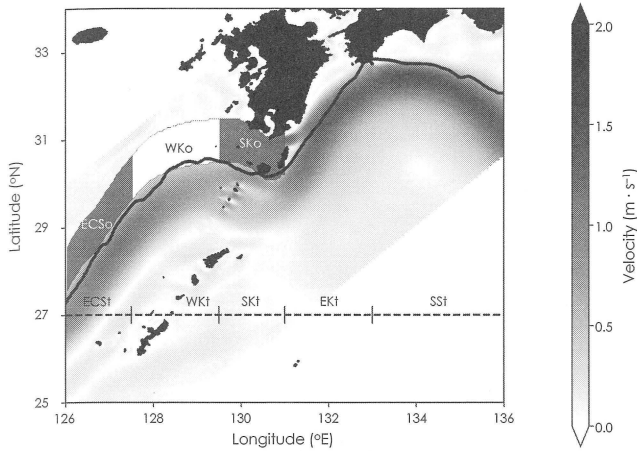


Figure 1. Model domain and sites released particles (gray and white). Background contour indicates annual average flow-field during 2018 under the model (DREAMS_E: DREAMS_Energy). Solid line indicates an example of the boundary between the inshore area of the Kuroshio path and the Kuroshio. Dashed line indicates area classification of the Kuroshio. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Shikoku. Subscript “o” and “t” mean the position at the beginning (particle release) and end (particle destination) of particle-tracking experiments, respectively.

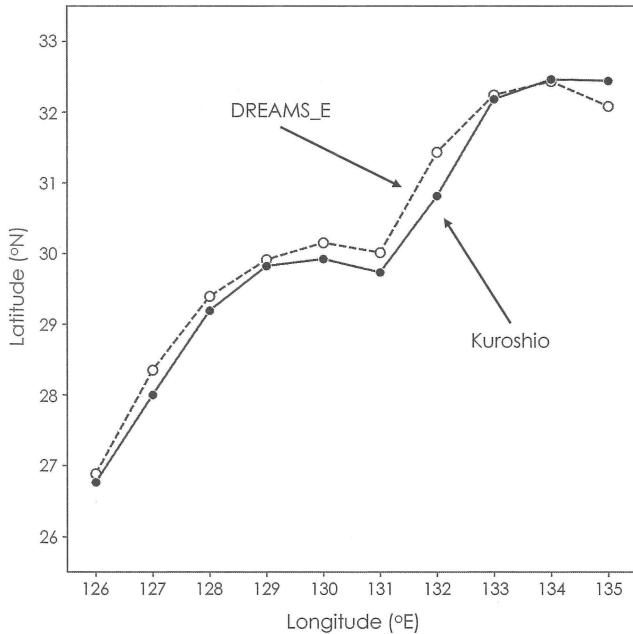


Figure 2. Comparison for position of the Kuroshio axis. Solid and broken lines indicate the observed data developed by Japan Coast Guard and modeled data of 1-m depth under the model (DREAMS_E: DREAMS_Energy), respectively. Annual average flow-field in 2018 was used for modeled data.

る移動を追跡することで、黒潮内側域の水塊が黒潮域へ移流するまでの過程を検証した。粒子の投入領域は、東シナ海から九州南方海域における黒潮内側域の水塊移流を検討するため、東シナ海 (ECS_o)、九州西方海域 (WK_o)、九州南方海域 (SK_o) の3領域を設定した。各領域の経度範囲は、東シナ海 (ECS_o) は126.0–127.5°E、九州西方海域 (WK_o) は127.5–129.5°E、九州南方海域 (SK_o) は129.5–131.0°Eで、緯度範囲は黒潮内側域の2018年の1 m深の年平均流速が0.40 m·s⁻¹以下となる位置を南限とし、そこから北向きに1°伸展した範囲となるように設定した (Fig. 1)。粒子の投入点はこの領域内に緯度・経度それぞれ0.04°間隔となるように設定した (ECS_o: 962点, WK_o: 1300点, SK_o: 988点)。

粒子の輸送は、Kako et al. (2014) に基づき計算した。Δ*t* (=1時間) は計算を行う時間間隔とし、時間間隔が一つ進んだ時の粒子の位置 $X^{t+\Delta t}(x, y)$ は、次の式で表される。

$$X^{t+\Delta t} = X^t + U\Delta t + \frac{1}{2} \left(U \cdot \nabla_H U + \frac{\partial U}{\partial t} \right) \Delta t^2 + R \sqrt{2K_h \Delta t} (i, j) \quad (1)$$

U は水平方向の流速ベクトル、 K_h は Smagorinsky (1963) に基づく乱流拡散パラメタリゼーションによって推定した水平拡散係数である。 R はランダムウォークを表しており、平均0.0、標準偏差1.0の正規乱数として時間ステップごとに計算される。 i および j はそれぞれ東西方向および南北方向の流速の単位ベクトルである。右辺第3項は2次オーダーの項であるため、本研究の結果に大きく寄与しない。粒子の投入時期は、2018年1月1日から12月12日までとし、1月1日から15日間隔で、合計24回投入した。1000個の粒子を各投入点に配置し、DREAMS_Eの流速場によって15日間の粒子の軌道を追跡した。また、粒子の投入は最も浅い層から順に1, 10, 30, 50, 100 mの5層のデータを使用した。

粒子の黒潮域への到達は、次のような手順で判定した。まず、海上保安庁海洋情報部による黒潮流軸の判定方法に倣い、DREAMS_Eの1 m深の計算格子上で、日平均流速が最大となる位置を経度ごとに抽出し、それらを結んだ線を黒潮流軸と定めた。海上保安庁海洋情報部の定義に基づき、黒潮流軸から13海里北に伸展させた線を、黒潮内側域と黒潮域の境界である黒潮フロントとした (https://www1.kaiho.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO/qboc/exp/kuroshio_path.html, 2022年2月1日)。投入された粒子が輸送された結果、この境界線よりも黒潮域側に到達した場合に黒潮域へ移流したとみなし、その個数を計数した。この際、黒潮域を経度によって、東シナ海 (ECS_t: 126.0–127.5°E)、九州西方海域 (WK_t: 127.5–129.5°E)、九州南方海域 (SK_t: 129.5–131.0°E)、九州東方海域 (EK_t: 131.0–133.0°E)、四国南方海域 (SS_t: 133.0–136.0°E) の5つの領域に分けて計数した。また、粒子の計数は上述の5層で行い、それらを各深度間で台形積分す

ることで黒潮域に達した粒子の総数を推定した。また、投入時点で黒潮域に配置されていた粒子およびDREAMS_Eの計算領域の北西側の計算領域の境界に達した粒子は計算から除外した。

動物プランクトンフラックス推定

黒潮内側域の動物プランクトンが黒潮へ移流することにより、黒潮域の動物プランクトン現存量に与える影響を定量的に評価することを試みた。黒潮フロント断面を横切って、単位時間・単位面積あたりに流入する動物プランクトン生物量フラックスを推定するため、黒潮内側域から黒潮域への移流フラックス (CZF_K) および黒潮域から黒潮内側域への移流フラックス (KZF_C) を求めた。同様に、黒潮流路断面を横切る動物プランクトン生物量の輸送フラックス (KZF_K) を求めた。 KZF_C は黒潮域から黒潮内側域へと流出する成分であるため、 KZF_K から KZF_C を除くことで、黒潮流路断面を横切る正味の動物プランクトン生物量フラックス (KZF_K) を求め、これと黒潮内側域から黒潮域への移流フラックス (CZF_K) と比較した。

黒潮フロント断面では黒潮内側域と黒潮域の境界線に沿う方向について、1–100 m 深までの断面を横切る流量を、黒潮流路断面では黒潮内側域と黒潮域の境界線から南向きに40海里 (海上保安庁海洋情報部: https://www1.kaiho.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO/qboc/exp/kuroshio_path.html, 2022 年2月1日) の幅について、1–100 m 深までの断面を横切る流量を計算した。この流量をECStからSStの各領域について、DREAMS_Eの経度方向の格子ステップごとに計算し、それらの平均値を各領域の黒潮流路における流量の代表値として解析に供した。

また、黒潮流路断面の流量からは、黒潮フロント断面を介して黒潮域から黒潮内側域へ流出する流量を除いた。フラックスの計算では、2009–2019年の間で10年分の流速の日平均データについて、鉛直方向に12深度間で台形積分したものの平均値を使用した (DREAMS_Eの流速データが欠落していたため2015年を除いた)。解析範囲は、東シナ海と、トカラ海域から四国沖を含む25–34°N, 126–136°Eとした。

黒潮内側域からの移流の影響を海域ごとに評価するために、黒潮域を経度によって、上述した5つの領域 (ECSt, WKt, SKt, EKt, SSt) に分けて移流フラックスの計算を実施した。

黒潮内側域および黒潮域の動物プランクトン生物量は、Kobari et al. (2018) に基づいた (Table 1)。本研究では、冬期 (1–3月)、春期 (4–6月)、夏期 (7–9月)、秋期 (10–12月) の4時期を設定したが、Kobari et al. (2018) との時期設定がずれているため、春期は6月、秋期は11月、冬期および夏期は6月と11月の平均値を使用した。この季節ごとの生物量に、上述で求めた流量を乗じることで、沿岸域から黒潮域へ流入する平均的な動物プランクトンフラックス、お

Table 1. Comparison of zooplankton biomass (ZB) between inshore of Kuroshio path and Kuroshio area reported by Kobari et al. (2018).

	ZB (mg DW·m ⁻³)	
	Coastal	Kuroshio
June	14.82	16.74
November	10.40	9.23

よび黒潮流路内を流れる動物プランクトンフラックスを算出した。

先行研究 (Kobari et al., 2018) では、黒潮域における単位体積あたりの動物プランクトン生産速度、すなわち黒潮流路内での動物プランクトンの増分が示されている。これと黒潮内側域からの移流による動物プランクトンの増分を比較検討することで、黒潮内側域水塊移流が黒潮域の動物プランクトン現存量に及ぼす影響を定量的に評価できる。そこで本研究では、黒潮内側域と黒潮域の境界部分の流量に沿岸域の動物プランクトン現存量を乗じることで、黒潮内側域から黒潮域へ移流する動物プランクトン現存量を求めた。これをECStからSStの各海域の黒潮の体積で除することで、黒潮内側域からの移流によって黒潮域で増加した単位体積あたりの動物プランクトン生物量を求めた。

本研究で区分した各領域において算出された粒子数、動物プランクトンフラックス、動物プランクトン生物量については、各領域間での統計学的有意差を求めるために、Steel–Dwassの多重比較検定を行った。

結 果

黒潮内側域の水塊移流過程

黒潮内側域の水塊が黒潮域へ移流するまでの過程を検証するため、各領域から投入された粒子のうち、黒潮域へ到達した粒子の流跡を調べた (Fig. 3)。

ECSOにおける投入粒子の流跡には、季節変化が認められた。いずれの季節でも黒潮内側域で滞留する粒子が多く存在したが、冬期や春期には黒潮フロントに沿って速やかに輸送され、下流側で黒潮域へ移流する粒子も存在した。WKOにおける投入粒子の流跡には、ECSOとは異なる季節変化が認められた。冬期や春期には、黒潮内側域で滞留する粒子に加えて、黒潮内側域を黒潮フロントに沿って速やかに輸送された後に、下流側で黒潮域へ移流する粒子も存在した。しかし、夏期や秋期には多くの粒子が黒潮フロントに沿って速やかに輸送され、下流側で黒潮域へ移流していた。

粒子の黒潮域への輸送と黒潮フロント域の擾乱の関係性を検討するため、黒潮フロント域の擾乱と粒子の分布を比較した (Fig. 4)。冬期や春期の東シナ海、夏期や秋期の九

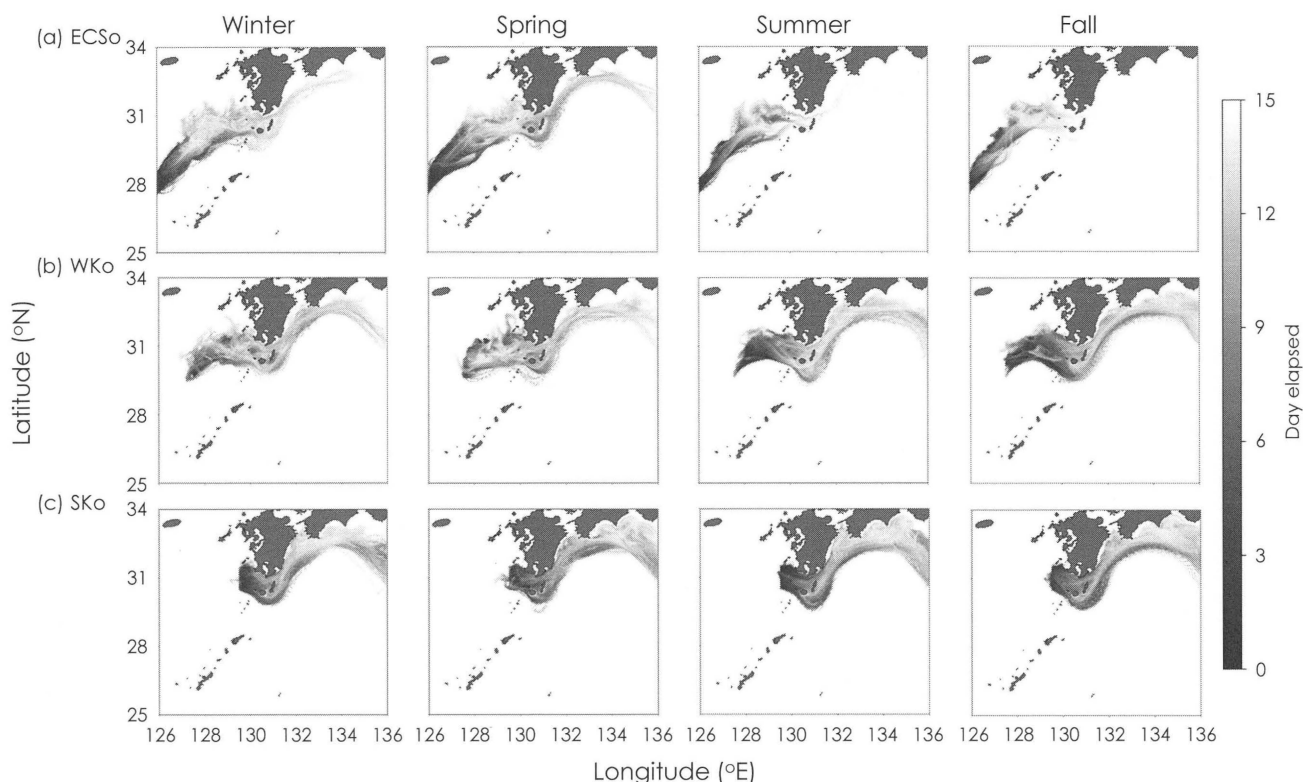


Figure 3. Trajectories of particles at 30 m depth. Trajectories of particles that eventually advected to the Kuroshio are only indicated in figures. Graduation indicates the number of days elapsed in particle-tracking experiments. Winter: January–March, Spring: April–June, Summer: July–September, Fall: October–December. ECS: East China Sea. WK: Southwestern Kyushu. SK: Southern Kyushu. Subscript “o” means the position at the beginning (particle release) of particle-tracking experiments.

州東岸・四国沖では、黒潮フロント域での蛇行や渦状の流れが観察された。このような領域では沿岸域に投入された粒子の黒潮フロント域への集積・滞留や黒潮域への輸送が見られた。

黒潮内側域全体 (ECS_o・WK_o・SK_o) に 15 日間隔で投入した粒子に占める黒潮域へ移流した粒子の割合は 31–62% の範囲を示し、明瞭な季節変動を示さなかった (Fig. 5)。投入領域ごとに比較すると、黒潮域へ移流する粒子の割合は WK_o では 4–24%、SK_o では 13–28% であり、明瞭な季節的な変動を示さなかった。他方、ECS_o では 2–22% であり、冬期から春期にかけて高い傾向が認められた。これらの粒子の割合の変動係数 (CV) には海域差が認められ、ECS_o において最大の 0.51、SK_o において最小の 0.19 を示した。

3 領域間で投入粒子数が異なるため、黒潮域全体へ移流する粒子数における各領域の投入粒子数の差は無視できない。そこで、この影響を除いた評価を行うため、黒潮域への移流粒子数を各領域の投入粒子数で除することで、領域ごとの粒子の移流率を算出し比較した。その結果、各投入領域から黒潮域への移流粒子の平均割合を比較すると (Fig. 6)、SK_o に投入された粒子は他の領域に比べ、黒潮域へ取り込まれる粒子の割合が有意に高かった (Steel–Dwass

の多重比較, $p < 0.01$)。

次に、3 海域 (投入海域) で投入した粒子がどの海域 (移流海域) で黒潮域に移流したかを求めた。いずれの投入海域においても、投入海域近傍からその下流域において黒潮域へ移流する傾向が見られた (Fig. 7)。ECS_o への投入粒子は、冬期に ECS_t に、春期から秋期にかけて WK_t に移流した粒子の割合が高く、SK_t への割合は 12% 未満、EK_t や SS_t への割合は 1% 未満と低かった。WK_o への投入粒子は、冬期から春期に WK_t に、夏期から秋期に SK_t や EK_t への移流割合が高く、ECS_t や SS_t への割合はともに 6% 以下と低く、明瞭な季節的な傾向は示さなかった。SK_o への投入粒子は、SK_t に移流した割合は明瞭な季節的な傾向は示さず、EK_t への割合は秋期に、SS_t には春期から夏期に高くなる傾向を示し、ECS_t や WK_t へ割合はともに 1% 以下で低かった。

黒潮内側域の動物プランクトンフラックス

沿岸域からの動物プランクトン移流が、黒潮域における動物プランクトン生物量に対してどの程度の影響を与えるかについて定量的な評価を行うために、黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン移流量 (CZF_K) と、黒潮流路断面を横切る正味の動物プランクトン生物量 (KZF_K) を求めた。

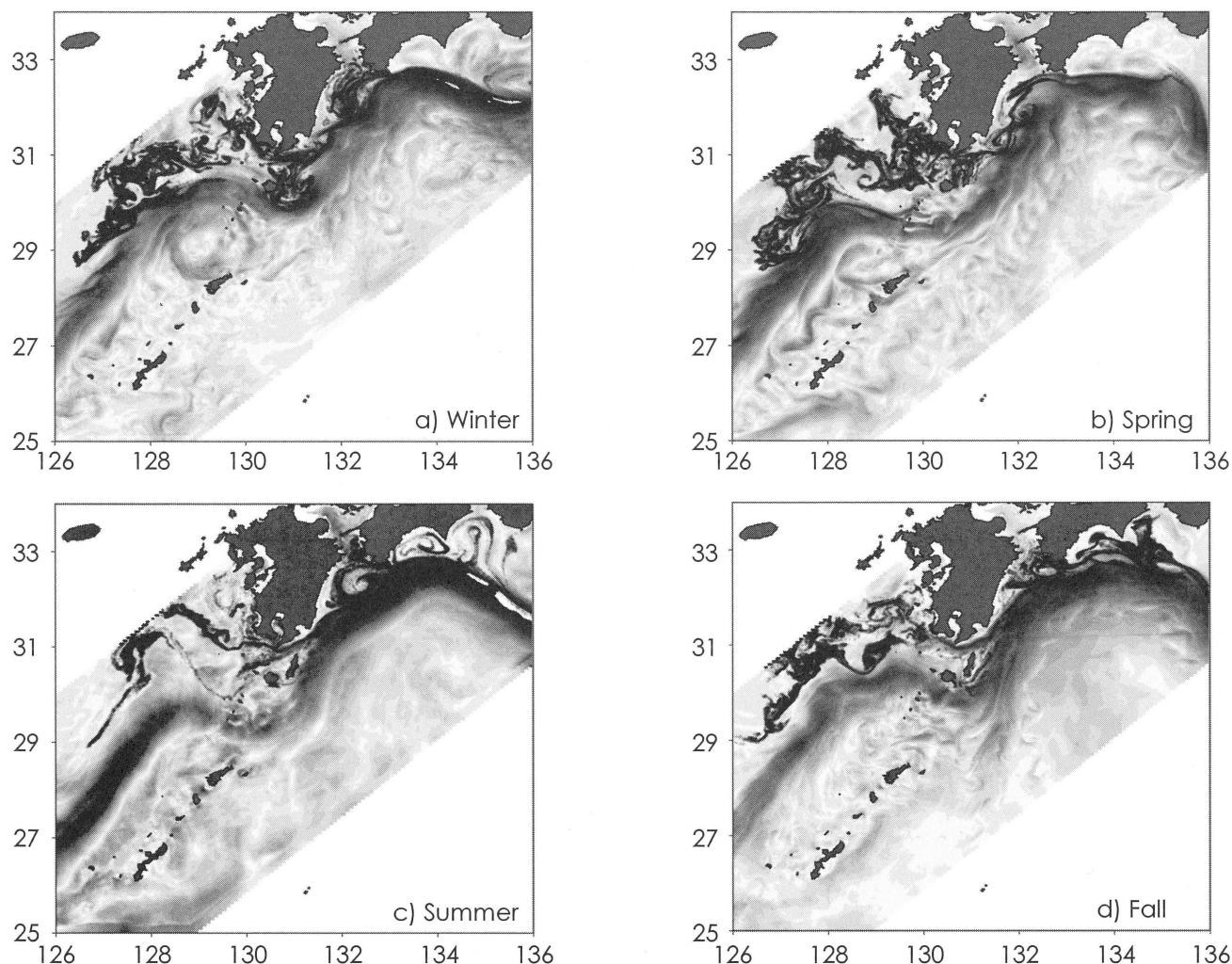


Figure 4. Trajectories of particles released at the beginning (particle release) in particle-tracking experiments. Background contour indicates hourly flow-field under the model (DREAMS_E: DREAMS_Energy). (a) Day 8 for early January experiment. (b) Day 6 for early March experiment. (c) Day 15 for early July experiment. (d) Day 15 for early December experiment.

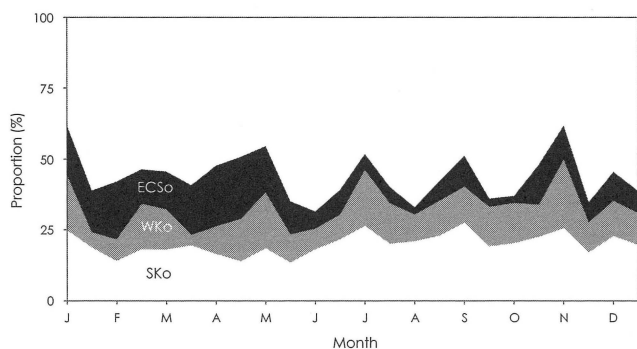


Figure 5. Monthly variations in the relative proportion of particles advected to the Kuroshio to all particles after 15 days from each released site. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. Subscript “o” means the position at the beginning (particle released) of particle-tracking experiments.

いずれの海域においても、 KZF_K は明瞭な経年変化を示さなかったものの、春期に増加し秋期に減少する明瞭な季節変化を示した (Fig. 8). 時間的な変動幅には海域差があり、SS_tにおいて最小値 ($CV=0.23$), SK_tにおいて最大値 ($CV=0.33$)を示した. 5海域全域の KZF_K の中央値は、動物プランクトン乾燥重量 (Dry weight: DW) で $582 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ だった. 海域ごとの KZF_K の中央値の間には有意差があり (Steel-Dwassの多重比較, $p<0.01$), SK_tで最小の $370 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$, SS_tで最大の $722 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ を示した (Fig. 9).

CZF_K はいずれの海域においても明瞭な経年変化や季節変化が認められなかった (Fig. 8). 時間的な変動幅には海域差が見られ、WK_tにおいて最小値 ($CV=0.24$), SS_tにおいて最大値 ($CV=0.40$)を示した. 5海域全域の CZF_K の中央値は $50 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ であり、ECStで最小の $30 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$,

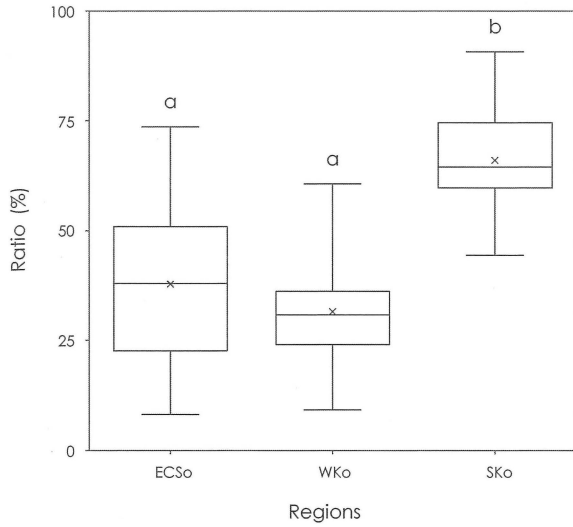


Figure 6. Ratio of particles advected to the Kuroshio to those released from each site. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. Subscript “o” means the position at the beginning (particle released) of particle tracking experiments. Box represents first, second, and third quartiles and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. Different small letters indicate significant differences among the released sites (Steel–Dwass test, $p < 0.01$).

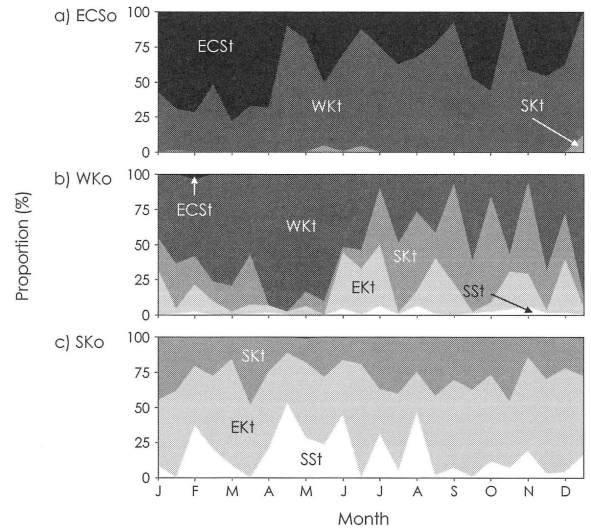


Figure 7. Monthly variations in the relative proportion of particles advected to the five regions of the Kuroshio to all particles released from each released site after 15 days. ECS: East China Sea. WK: Southwestern Kyushu. SK: Southern Kyushu, EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript “o” and “t” mean the position at the beginning (particle release) and end (particle destination) of particle-tracking experiments, respectively.

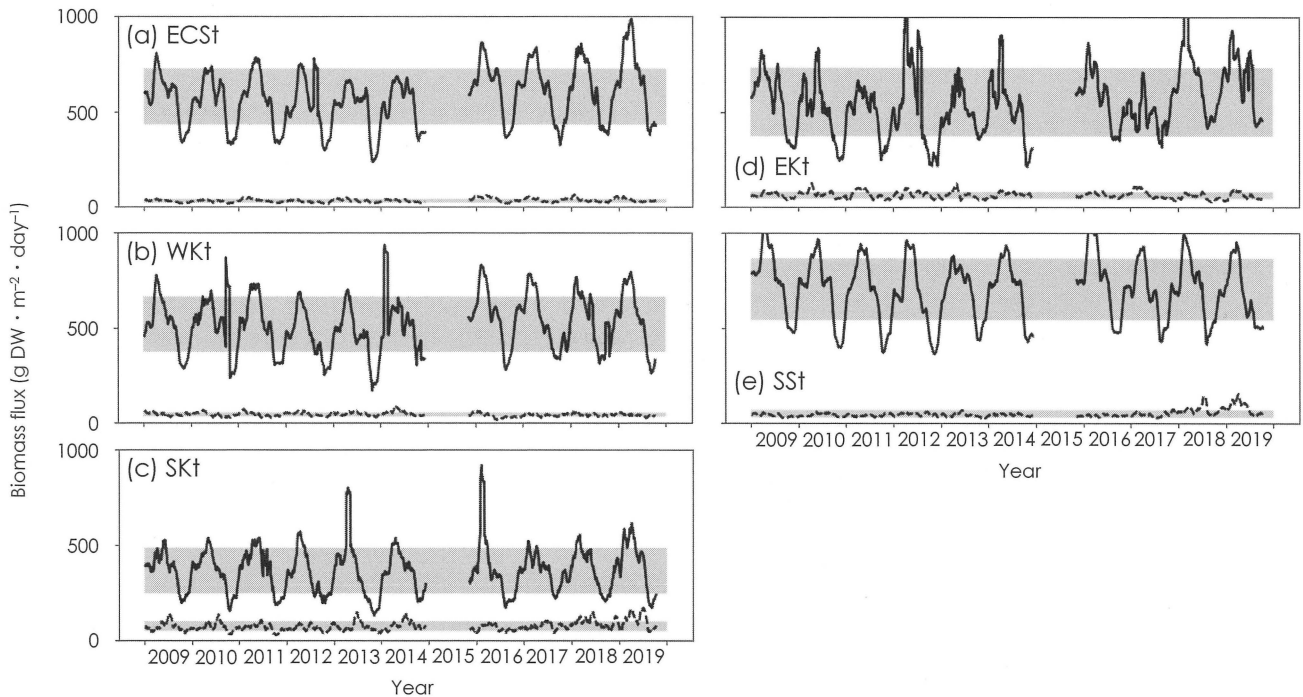


Figure 8. Seasonal and interannual variations in zooplankton biomass flux across the Kuroshio axis transect (solid black line) and across the Kuroshio front (dotted line). The upper shaded areas indicate the average values of flux across the Kuroshio axis transect. The lower shaded areas indicate the average values of flux across the Kuroshio front. The top (bottom) of each shaded area corresponds with the average value of flux added to (subtracted from) its standard deviation. The estimated fluxes are smoothed by the 31-day running mean. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript “t” means the position at the end (particle destination) of particle-tracking experiments.

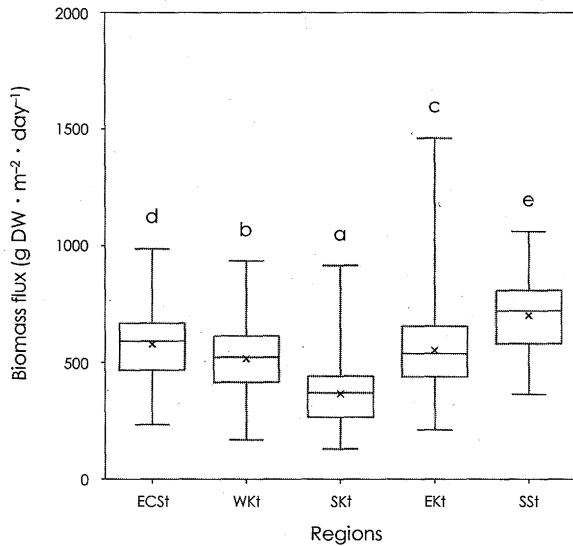


Figure 9. Comparisons of zooplankton biomass flux across the Kuroshio axis transect among the five regions of the Kuroshio. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript "i" means the position at the end (particle destination) of particle-tracking experiments. Box represents first, second, and third quartiles and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. Different small letters indicate significant differences among the released sites (Steel-Dwass test, $p < 0.01$).

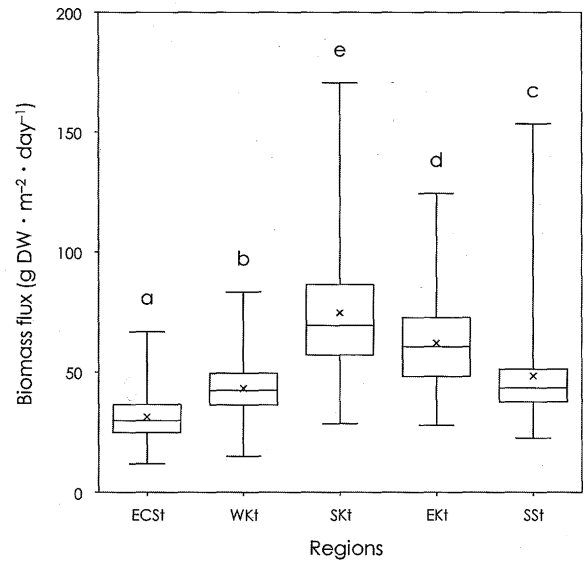


Figure 10. Comparisons of zooplankton biomass flux across the Kuroshio front among the five regions of the Kuroshio. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript "i" means the position at the end (particle destination) of particle-tracking experiments. Box represents first, second, and third quartiles and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. Different small letters indicate significant differences among the released sites (Steel-Dwass test, $p < 0.01$).

SK_iで最大の $70 \text{ g DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ を示した (Fig. 10). いずれの海域間においても, CZF_Kの中央値には有意差が認められた (Steel-Dwassの多重比較, $p < 0.01$).

沿岸域から黒潮域へ移流する動物プランクトンの黒潮流路内における単位体積当たりの生物量を Fig. 11 に示した. 黒潮域全域での移流量の範囲は $0.41\text{--}1.49 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ であり, 中央値は $0.68 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ であった. 5 海域の生物量の中央値間には有意差があり (Steel-Dwassの多重比較, $p < 0.01$), ECS_iで最小の $0.40 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$, SK_iで最大の $0.93 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ を示し, CZF_Kと同様の傾向を示した.

黒潮域の動物プランクトン輸送量に対する, 黒潮内側域からの動物プランクトン移流量の貢献度を海域ごとに比較した. 黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン移流量は, 中央値で黒潮域全域の9%を占め, 中央値の範囲は2–44%を示した. また, 各海域の貢献度の中央値間には有意差があり (Steel-Dwassの多重比較, $p < 0.01$), ECS_iで最小の6%, SK_iで最大の22%を示し, SK_iからの動物プランクトン移流量は他の海域に比べて高かった (Fig. 12).

考察

黒潮内側域の水塊の黒潮域への移流過程

本研究では, 黒潮内側域に投入した粒子がいずれの時期にも

黒潮域へ輸送されており (Fig. 5), 黒潮内側域を黒潮フロントに沿って下流側へと輸送されることが分かった (Figs. 3, 4). このような粒子の割合は31–62%の間で変動していた. しかし, その輸送過程は様ではなく, 冬期から春期には東シナ海や九州西方海域からの投入粒子が東シナ海の黒潮内側域に一定時間滞留しやすくなるケースが認められ, これらの粒子は投入領域から近い海域で黒潮域へ取り込まれる傾向が見られた (Fig. 7). 冬期や春期の東シナ海では黒潮フロント域で比較的大規模の擾乱 (黒潮フロントの渦や蛇行) と粒子の滞留や黒潮域への輸送が見られ (Fig. 4), この時期にはECS_iからの移流粒子が増加している (Fig. 7). 同様に, 夏期の九州東岸で見られたフロント渦でも粒子の滞留が見られ (Fig. 4), この時期のEK_iからの移流粒子は増加する傾向にあった (Fig. 7). Kasai et al. (2002) は, 黒潮内側域から投入されたブイが, 黒潮フロントに沿って移動している時よりもフロント渦に取り込まれた際に移動速度が低下する挙動を示したことを報告している. また, 東シナ海では低塩分で特徴づけられる陸棚水塊が, 陸棚縁辺で起こる黒潮フロントの波動や渦に遭遇し, 黒潮域へ輸送されることが指摘されている (Isobe et al., 2004). これらの結果は, 黒潮フロントで起こる物理的擾乱への遭遇が黒潮域への黒潮内側域の水塊移流を励起することを示している.

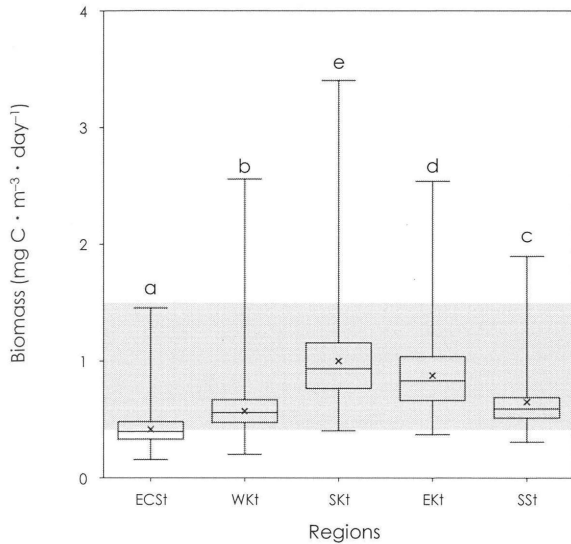


Figure 11. Comparisons of daily changes in zooplankton biomass flux across the Kuroshio front among the five regions of the Kuroshio. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript “t” means the position at the end (particle destination) of particle-tracking experiments. Box represents first, second, and third quartiles and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. Different small letters indicate significant differences among the released sites (Steel–Dwass test, $p < 0.01$). The top and bottom of each shaded area correspond to the maximum and minimum value of zooplankton biomass flux of the whole region of the Kuroshio across the Kuroshio front, respectively.

他方、九州南方海域や夏期・秋期の東シナ海、九州西方海域からの投入粒子は、黒潮内側域を黒潮フロントに沿って下流側へと輸送されているものの (Fig. 3), 黒潮域への取り込みは投入領域よりも下流側で起こる傾向が顕著に認められた (Fig. 7). 黒潮域の高水温・高塩分水と黒潮内側域の低水温・低塩分水との境界には、密度によって明瞭に識別される黒潮フロントが存在しており (中村, 2017), 物理的な擾乱を経験せずに両水塊が頻繁に混合することは考えにくい。また、遊泳能力に乏しく水塊と共に輸送される沿岸性カイアシ類やカタクチイワシ仔魚では、黒潮フロントで高い現存量を示すことが報告されている (Nakata et al., 1988; Nakata, 1990; Okazaki et al., 2003). 九州南方海域よりも下流の黒潮域では、黒潮内側域に形成される循環流による水塊混合が1ヶ月程度の時間スケールで起こることが数値実験によって示されている (Awaji et al., 1991). この数値実験と同様に、本研究でも九州東方海域に渦状の粒子の滞留が認められた (Fig. 3). これらの結果から、物理的な擾乱が小さい領域や時期では黒潮内側域の水塊は黒潮フロントに輸送されるもののすぐには黒潮域へ取り込まれず、

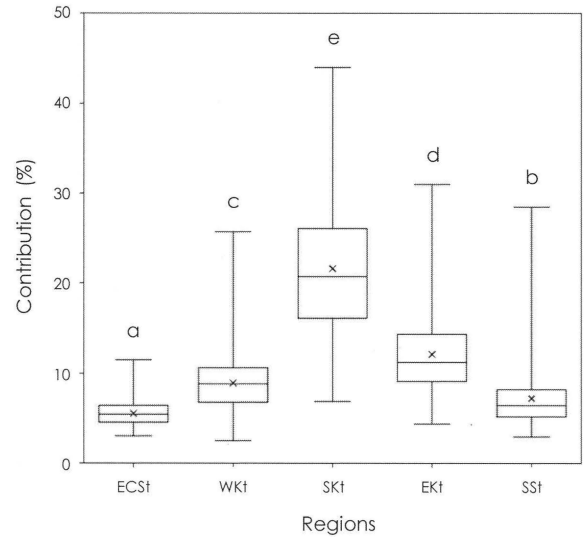


Figure 12. Comparisons of relative contributions of zooplankton flux across the Kuroshio front to those across the Kuroshio axis transect among the five regions of the Kuroshio. ECS: East China Sea. WK: Western Kyushu. SK: Southern Kyushu. EK: Eastern Kyushu. SS: Southern Kyushu. Subscript “t” means the position at the end (particle destination) of particle-tracking experiments. Box represents first, second, and third quartiles and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. Different small letters indicate significant differences among the released sites (Steel–Dwass test, $p < 0.01$).

さらに下流域で黒潮域へ取り込まれると考えられる。

黒潮内側域に投入された粒子の黒潮への移流率を比較すると、九州南方海域からの移流率が定常的に最も高く (Fig. 6), 下流域で黒潮域へ取り込まれる傾向を示した (Fig. 7). これまでの報告によると、トカラ海域では黒潮内側域に特異的なカイアシ類が見られ、これは黒潮内側域の水塊移流により輸送された可能性が高いことが指摘されている (Kobari et al., 2019). また、トカラ海域とその下流域では、塩分・硝酸塩・クロロフィル a 濃度が断続的に変化しており、この海域で頻繁に起こる黒潮域への黒潮内側域の水塊移流が原因とされている (阿部ほか, 2019). これらの報告はいずれも秋期 (11月) であり、相対的に九州南方海域からの移流が大きくなる時期に相当する (Fig. 5). これらの結果を踏まえると、九州南方海域における定常的な黒潮内側域の水塊移流が黒潮域の水塊や生物群集を変質させていると考えられる。他方、東シナ海からの移流率は低いものの、冬期から春期に九州南方海域に匹敵する黒潮内側域の水塊移流があり (Fig. 5), 東シナ海での移流率が優勢だった (Fig. 7). 冬期から春期では、北西から吹く季節風が黒潮流路を不安定化させることや (Nakamura et al., 2010), 長江希釈水を東シナ海南方に輸送しており (Lie and Cho, 2016), これが黒潮域の栄養塩の供給源となっている可能

性が指摘されている (Kodama et al., 2015). また, 中田 (1992) は, 東シナ海陸棚縁辺部に形成されるフロント渦が黒潮内側域の卵・仔稚魚を黒潮域へ輸送している可能性を提示している. これは, 冬期では九州南方海域における定常的な移流に加え, この上流域となる東シナ海でも黒潮内側域の水塊移流による黒潮の変質が起きていることを示唆している.

黒潮内側域の動物プランクトン移流の影響

一般的に, 黒潮フロントでは水平的な密度勾配が大きい, 本研究の対象海域では黒潮水の貫入や黒潮フロント渦が頻繁に形成されることが報告されている (中村, 2017). したがって, 黒潮フロントで発生する擾乱によって鉛直拡散が強化されることが予想され, 水平拡散に比べて鉛直拡散による動物プランクトン輸送の効果は無視できないかもしれない. しかし, 鉛直拡散を避けて鉛直的に密度勾配の大きい水深帯に特異的に分布する動物プランクトンも知られている (Mackas et al., 1993). 本研究ではこれらの効果を同時に評価することができないため, 黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン移流量を推定する時には水平輸送のみ考慮した.

本研究では, DREAMS_E の流速データを用いて黒潮フロントおよび黒潮流路を横切る流量を計算することにより, 黒潮域内での動物プランクトン輸送量と黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン移流量を推定した. 粒子追跡実験によると, 黒潮内側域から黒潮域へ移流する粒子数には顕著な季節変動が認められないものの, 東シナ海および九州西方海域からの投入粒子は冬期から春期に多くなる傾向を示した. これは, 東シナ海および九州西方海域における黒潮内側域の動物プランクトンが, 冬期から春期に黒潮域へ移流しやすくなることを示唆している. しかし, 黒潮内側域からの動物プランクトン移流量は黒潮域内での動物プランクトン輸送量に対して低いため, 黒潮域内の動物プランクトン輸送量の季節変動に対する影響は限定的であった. 黒潮域内の動物プランクトン輸送量は冬期から春期に増加する傾向を示すが, これは黒潮流量の季節変化によるものである.

本研究で算出された沿岸域から黒潮域へ移流する動物プランクトン生物量 ($0.41\text{--}1.49\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$) は, 既往研究で示された東シナ海黒潮における動物プランクトン生産速度 ($0.93\text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$, Kobari et al., 2018) の 13–48% に相当する (Fig. 11). これらの結果は, 黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトン群集移流量は, 黒潮域の動物プランクトン群集の成長による増分に匹敵することを意味している. 他方, 黒潮域の動物プランクトン成長速度に対するハダカイワシ類仔魚の摂餌圧は 4% と低いものの, 資源量が高かった年代のマイワシ仔魚の摂餌圧は 185% におよぶことが指摘されている (Sassa, 2019). 黒潮域では捕食者となる回遊性浮魚類や中深層性魚類仔稚魚の現存量の変化が

大きいため, 黒潮内側域から黒潮域への動物プランクトンの移流が, これらの魚類の餌要求を補償する役割を果たしているものと考えられる. このような移流が魚類の餌要求を補償する現象は, 親潮黒潮移行域でも知られている (Kobari et al., 2008).

本研究では, 黒潮域の動物プランクトン現存量に対する黒潮内側域の移流の影響を海域ごとに比較した. その結果, 海域間で移流の影響に差が認められ, 他の海域よりもトカラ海域では高い寄与を示した (Fig. 12). これは他海域よりも黒潮流路内のフラックスが小さい一方で, 黒潮内側域からの移流フラックスが大きいことに起因している. 東シナ海や四国沖では, 黒潮が単一の強流コアを有した構造を示すが (Book et al., 2002; Yanao and Matsuno, 2013), トカラ海域では, 黒潮が約 150 km 幅に複数の強流コアを形成することが報告されている (小牧ほか, 2013; Feng et al., 2000). DREAMS_E によって再現された黒潮の流速分布でも, トカラ海域の屋久島の南西側で流路が分枝する様子が認められた (Fig. 1). 本研究では, 黒潮流路の幅を黒潮フロントから 40 海里の幅に設定しており, これはトカラ海域で見られる黒潮の流速コアの分布範囲よりも狭い. そのため黒潮の強流部分を捉えきれず, トカラ海域における黒潮流路内のフラックスを過小評価したために, 黒潮内側域からの移流フラックスを過大評価したかもしれない. 一方で, 東シナ海では前線波動や中規模渦によって黒潮内側域の水塊が移流することが指摘されており (Isobe et al., 2004), トカラ海域でもこれに類似した擾乱が発生することが報告されている (Nagata and Takeshita, 1985; Nakamura et al., 2003). これに加えて屋久島と種子島の間に南下流が存在することが指摘されている (斉藤, 2009). これらは, 九州南方海域の移流フラックスが大きいことを支持している. また, 九州東方海域の移流フラックスはトカラ海域に次いで高い (Fig. 10), この海域には大隅海峡を定常的に流れる黒潮分枝流が黒潮フロントを横切る方向に流れている (Guo et al., 2006). これらのことから, 九州南方海域から東方海域では黒潮フロント域での断続的な擾乱に加えてフロントを横切る方向の定常的な流れがあるため, 黒潮内側域の動物プランクトン群集が黒潮域へ多く移流すると考えられる.

東シナ海黒潮域にはマアジやマサバなどの回遊性浮魚類の産卵場が形成され (Sassa et al., 2006; Sassa and Tsukamoto, 2010), 産卵期はそれぞれ 2–5 月および 2–6 月と報告されており (Yoda et al., 2014; Yukami et al., 2009), 本研究で確認された東シナ海からの移流が高まる時期と重複している (Fig. 5). このことは, 冬期から春期に高まる東シナ海からの移流が回遊性浮魚類における黒潮下流域への輸送に大きな役割を果たしていることを示唆している. 東シナ海で産卵されたマアジの卵や仔魚が黒潮によって九州西方海域へ輸送されるまでにかかる日数は 5–9 日と見積もられており (Sassa et al., 2006), マアジおよびマサバでは孵化後の

仔魚から卵黄が消失するまでの期間はそれぞれ5日および4日であることが報告されている(落合ほか, 1982; 村田ほか, 2005)。すなわち、マアジおよびマサバの仔魚がトカラ海域に到達する時期には既に摂餌を行っている可能性が高い。一般的に、海産魚は脆弱な仔魚期の初期減耗が大きいこと(Houde, 1996)、脆弱な仔魚期に経験する餌環境が生残を決めること(Hjort, 1914)、仔魚と好適な餌環境の時空間的な一致が初期生残に大きく影響を与えること(Cushing, 1990)などが知られている。これらの知見に基づくと、冬期や春期に高まる東シナ海黒潮内側域からの移流により、回遊性浮魚類の仔稚魚が黒潮域の下流域まで輸送されることや、九州南方海域で顕著に高い黒潮内側域の水塊移流がもたらす黒潮内側域の動物プランクトンの黒潮域への輸送が、脆弱な仔魚期にトカラ海域を通過する回遊性浮魚類の生残に貢献している可能性を示唆している。

回遊性浮魚類太平洋系群の起源としての薩南海域

本研究で対象とした薩南海域(大隅海峡からトカラ海峡を指す)にはマアジおよびマサバの産卵場が形成されることが知られており、この海域における仔魚の個体数密度や成長速度は東シナ海のものと同様であることが指摘されている(Takahashi et al., 2016, 2019; Kume et al., 2021)。また、マアジの産卵期は東シナ海では2-5月、薩南海域では1-3月(Yoda et al., 2014)、マサバの産卵期は東シナ海では2-6月、薩南海域では1-2月(Yukami et al., 2009; 服部, 1964)であると報告されている。このため、太平洋系群には、異なる海域の産卵群が混在する可能性がある。実際、本州南方海域で見られるマアジおよびマサバ類の仔魚には孵化直後の仔魚に加え、さらに早い時期に孵化したと考えられる大型の仔魚が同時に確認されており、これらは薩南海域で産卵されたものであると推定されている(服部, 1964)。本研究で実施された粒子追跡実験では、1-4月では東シナ海からの移流粒子の増加と、それに匹敵する九州南方海域からの移流粒子が認められ(Fig. 5)、この時期は当該海域におけるマアジおよびマサバの産卵期と重複している。また、黒潮域の動物プランクトン輸送量に対する黒潮内側域からの動物プランクトン移流量の寄与は、九州南方海域で最大であり、九州東方海域ではそれに次いで高くなっていた(Fig. 12)。これらのことは、主要な産卵場とされてきた東シナ海のみならず、九州南方海域においても産卵期に活発に起こる黒潮内側域の水塊移流によって、マアジおよびマサバの仔魚が効果的に黒潮域へと輸送されていることを示している。また、黒潮内側域から黒潮域へ輸送された動物プランクトンが餌料源となり、薩南海域で産卵された高い個体数密度・成長活性を有する仔魚の生残率の向上に寄与しているのかもしれない。従来、東シナ海を起源とするマアジおよびマサバの仔稚魚の黒潮による日本列島南岸への輸送が、これらの太平洋系群の形成に大きく寄与していることが指摘されてきた(Sassa et al., 2008; Sassa and Tsuka-

moto et al., 2010)。しかし、本研究によって、薩南海域で産卵された仔魚は、産卵期における東シナ海に匹敵する黒潮内側域からの移流によって黒潮域へ輸送されること、このような仔魚の生残が移流先での高い動物プランクトン輸送量によって維持されている可能性があることがわかった。したがって、薩南海域に起源を持つ個体群も、東シナ海と同様に太平洋系群に対するマアジ・マサバの供給源として重要であると考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたり、海洋観測および標本採取にご協力頂いた鹿児島大学習船かごしま丸船長および船舶職員の皆様に感謝申し上げます。本研究は、科学研究費補助金(18H04920, 20K06186, 20K12151, 22H05206)によって得られた成果です。

引用文献

- 阿部美穂子・小針 統・本間大賀・金山 健・加留福太郎・吉江直樹・長谷川大介・仁科文子・内山正樹・東 隆文・中村啓彦(2019) トカラ海峡上流域から下流域におけるプランクトン群集構造・現存量および生産力の変化. 沿岸海洋研究, 57, 65-72.
- Awaji, T., K. Akitomo and N. Imasato (1991) Numerical study of shelf water motion driven by the Kuroshio: Barotropic model. J. Phys. Oceanogr., 21, 11-27.
- Book, J. W., M. Wimbush, S. Imawaki, H. Ishikawa, H. Uchida and H. Kinoshita (2002) Kuroshio temporal and spatial variations south of Japan determined from inverted echo sounder measurements. J. Geophys. Res., 107(C9), 3121.
- Cushing, D. H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. Adv. Mar. Biol., 26, 249-293.
- Feng, M., H. Mitsudera and Y. Yoshikawa (2000) Structure and variability of the Kuroshio current in Tokara Strait. J. Phys. Oceanogr., 30, 2257-2276.
- Guo, Y. J. (1991) The Kuroshio. Part II. Primary productivity and phytoplankton. J. Mar. Biol. Oceanogr., An Annual Reviews, 29, 155-189.
- Guo, X., Y. Miyazawa and T. Yamagata (2006) The Kuroshio onshore intrusion along the shelf break of the East China Sea: the origin of the Tsushima Warm Current. J. Phys. Oceanogr., 36, 2205-2231.
- Guo, X., X. H. Zhu, Q. S. Wu and D. Huang (2012) The Kuroshio nutrient stream and its temporal variation in the East China Sea. J. Geophys. Res., 117, C01026.
- 服部茂昌(1964) 黒潮ならびに隣接海域における稚魚の研究. 東海区水産研究所研究報告, 40, 1-158.
- Hirota, Y. (1995) The Kuroshio. Part III. Zooplankton. J. Mar. Biol. Oceanogr. An Annual Reviews, 33, 151-220.
- Hjort, J. (1914) Fluctuation in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions/Conseil Permanent International Pour l'exploration de la mer, 20, 1-228.
- Houde, E. D. (1996) Evaluating stage-specific survival during the early life of fish. In: Survival strategies in early life stages of marine resources, eds. Y. Watanabe, Y. Yamashita, and Y. Oozeki, A. A. Balke-ma, Rotterdam, pp. 51-66.
- Hu, D., L. Wu, W. Cai, A. S. Gupta, A. Ganachaud, B. Qiu, A. L. Gordon, X. Lin, Z. Chen, S. Hu, G. Wang, Q. Wang, J. Sprintall, T. Qu, Y. Kashino, F. Wang and W. S. Kessler (2015) Pacific western bound-

- ary currents and their roles in climate. *Nature*, **522**, 299–308.
- Ishihara, T., O. Abe, T. Shimose, Y. Takeuchi and A. A. Silva (2017) Use of post-bomb radiocarbon dating to validate estimated ages of Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, of the North Pacific Ocean. *Fish. Res.*, **189**, 35–41.
- Isobe, A., E. Fujiwara, P. Chang, K. Sugimatsu, M. Shimizu, T. Matsuno and A. Manda (2004) Intrusion of less saline shelf water into the Kuroshio subsurface layer in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **60**, 853–863.
- Itoh, S., I. Yasuda, H. Nishikawa, H. Sasaki and Y. Sasai (2009) Transport and environmental temperature variability of eggs and larvae of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific estimated via numerical particle-tracking experiments. *Fish. Oceanogr.*, **18**, 118–133.
- Kako, S., A. Isobe, T. Kataoka and H. Hinata (2014) A decadal prediction of the quantity of plastic marine debris littered on beaches of the East Asian marginal seas. *Mar. Pollut. Bull.*, **81**, 174–184.
- Kasai, A., S. Kimura, H. Nakata and Y. Okazaki (2002) Entrainment of coastal water into a frontal eddy of the Kuroshio and its biological significance. *J. Mar. Syst.*, **37**, 185–198.
- Kasai, A., K. Komatsu, C. Sassa and Y. Konishi (2008) Transport and survival processes of eggs and larvae of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the East China Sea. *Fish. Sci.*, **74**, 8–18.
- 川辺正樹 (2003) 黒潮の流路と流量の変動に関する研究. 海の研究, **12**, 247–267.
- Kitagawa, T., Y. Kato, M. Miller, Y. Sasai and S. Kimura (2010) The restricted spawning area and season of Pacific bluefin tuna facilitate use of nursery areas: A modeling approach to larval and juvenile dispersal processes. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, **393**, 23–31.
- Kobari, T., M. Moku and K. Takahashi (2008) Seasonal appearance of expatriated boreal copepods in the Oyashio–Kuroshio mixed region. *ICES J. Mar. Sci.*, **65**, 469–476.
- Kobari, T., W. Makihara, T. Kawafuchi, K. Sato and G. Kume (2018) Geographic variability in taxonomic composition, standing stock, and productivity of the mesozooplankton community around the Kuroshio Current in the East China Sea. *Fish. Oceanogr.*, **27**, 336–350.
- Kobari, T., Y. Kobari, H. Miyamoto, Y. Okazaki, G. Kume, R. Kondo and A. Habano (2019) Variability in taxonomic composition, standing stock, and productivity of the plankton community in the Kuroshio and its neighboring waters. In: *Kuroshio Current: Physical, Biogeochemical, and Ecosystem Dynamics*, eds. T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ., pp. 223–243.
- Kodama, T., T. Setou, M. Masujima, M. Okazaki and T. Ichikawa (2015) Intrusion of excess nitrate in the Kuroshio subsurface layer. *Cont. Shelf Res.*, **110**, 191–200.
- 小牧裕幸・山城 徹・城本一義・仁科文子・中村啓彦・広瀬直毅 (2013) 海流発電適地選定のためのトカラ海峡周辺海域における黒潮調査. 土木学会論文集B3 (海洋開発), **69**, 109–113.
- Kume, G., T. Shigemura, M. Okanishi, J. Hirai, K. Shiozaki, M. Ichinomiya, T. Komorita, A. Habano, F. Makino and T. Kobari (2021) Distribution, feeding habits, and growth of chub mackerel, *Scomber japonicus*, larvae during a high-stock period in the northern Satsunan area, southern Japan. *Front. Mar. Sci.*, **8**, 1445.
- Lee, H. J., J. H. Yoon, H. Kawamura and H. Kang (2003) Comparison of RIAMOM and MOM in modeling the East Sea/Japan Sea circulation. *Ocean and Polar Res.*, **25**, 287–302.
- Lie, H. and C. Cho (2016) Seasonal circulation patterns of the Yellow and East China Seas derived from satellite-tracked drifter trajectories and hydrographic observations. *Prog. Oceanogr.*, **146**, 121–141.
- Liu, T., B. Wang, N. Hirose, T. Yamashiro and H. Yamada (2018) High-resolution modeling of the Kuroshio current power south of Japan. *J. Ocean Eng.*, **4**, 37–55.
- Mackas, D. L., H. Sefton, C. B. Miller and A. Raich (1993) Vertical habitat partitioning by large calanoid copepods in the oceanic subarctic Pacific during spring. *Prog. Oceanogr.*, **32**, 259–294.
- Matsuno, T., J. S. Lee and S. Yanao (2009) The Kuroshio exchange with the South and East China Seas. *Ocean Sci.*, **5**, 303–312.
- 村田 修・山本真司・石橋 亮・岡 佑介・米島久司・家戸敬太郎・宮下 盛・熊井英水 (2005) マサバ養成親魚の自然産卵と卵発生および仔稚魚飼育. 水産増殖, **53**, 319–324.
- Nagata, Y. and K. Takeshita (1985) Variation of the sea surface temperature distribution across the Kuroshio in the Tokara Strait. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **41**, 244–258.
- Nakada, S., N. Hirose, T. Senjyu, K. Fukudome, T. Tsuji and N. Okei (2014) Operational ocean prediction experiments for smart coastal fishing. *Prog. Oceanogr.*, **121**, 125–140.
- Nakamura, H., H. Ichikawa, A. Nishina and H. Lie (2003) Kuroshio path meander between the continental slope and the Tokara Strait in the East China Sea. *J. Geophys. Res.*, **108**, 3360.
- Nakamura, H., M. Nonaka and H. Sasaki (2010) Seasonality of the Kuroshio path destabilization phenomenon in the Okinawa Trough: A numerical study of its mechanism. *J. Phys. Oceanogr.*, **40**, 530–550.
- 中村啓彦 (2017) 黒潮の流路・流量変動の研究—源流域から九州東岸まで— 海の研究, **26**, 113–147.
- Nakata, K. (1990) Abundance of nauplii and protein synthesis activity of adult female copepods in the Kuroshio front during the Japanese sardine spawning season. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 219–229.
- 中田英昭 (1992) 卵・仔稚魚の輸送に対する黒潮前線渦の影響. 月刊海洋, **24**, 295–299.
- Nakata, H., S. Kimura, Y. Okazaki and A. Kasai (1988) Alimentary tract contents and feeding conditions of ocean-caught post larval Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **126**, 11–24.
- Nakata, H., S. Kimura, Y. Okazaki and A. Kasai (2000) Implications of meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Current for anchovy recruitment. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 143–152.
- 落合 明・睦谷一馬・榎田 晋 (1982) マアジの卵発生と初期発育. 魚類学雑誌, **29**, 86–92.
- Okazaki, Y., H. Nakata, S. Kimura and A. Kasai (2003) Offshore entrainment of anchovy larvae and its implication for their survival in a frontal region of the Kuroshio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **248**, 237–244.
- Qiu, B. (2001) Kuroshio and Oyashio currents. In: *Encyclopedia of ocean sciences*, eds. J. K. Cochran, J. H. Bokuniewicz and P. L. Yager, Academic Press, San Diego, CA., pp. 358–369.
- Saito, H. (2019) The Kuroshio: Its Recognition, scientific activities and emerging issues. In: *Kuroshio Current: Physical, biogeochemical, and ecosystem dynamics*, eds. T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki and M. Takahashi, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ., pp. 1–11.
- 斉藤 勉 (2009) 九州南方での水温前線北上に伴う海況変動と海水交換に関する研究. 水産総合研究センター研究報告, **27**, 1–42.
- Sassa, C. (2019) Reproduction and early life history of mesopelagic fishes in the Kuroshio region: A review of recent advance. In: *Kuroshio Current: Physical, biogeochemical, and ecosystem dynamics*, eds. T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki and M. Takahashi, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ., pp. 273–294.
- Sassa, C. and Y. Tsukamoto (2010) Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Mar. Ecol.*, **419**, 185–199.
- Sassa, C., Y. Konishi and K. Mori (2006) Distribution of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) larvae and juveniles in the East China Sea, with special reference to the larval transport by the Kuroshio Current. *Fish. Oceanogr.*, **15**, 508–518.
- Shiozaki, T., S. Takeda, S. Itoh, T. Kudama, X. Liu, F. Hashihama and K.

- Furuya (2015) Why is *Trichodesmium* abundant in the Kuroshio? Biogeosciences, **12**, 6931–6943.
- Smagorinsky, J. (1963) General circulation experiments with the primitive equation. I the basic experiment. Mon. Weather Rev., **91**, 99–164.
- Takahashi, M., C. Sassa, K. Nishiuchi and Y. Tsukamoto (2016) Interannual variations in rates of larval growth and development of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China Sea: Implications for juvenile survival. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **73**, 155–162.
- Takahashi, M., C. Sassa, K. Nishiuchi and Y. Tsukamoto (2019) Variability in growth rates of Japanese Jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae and juveniles in the East China Sea—Effects of temperature and prey abundance In: Kuroshio Current: Physical, biogeochemical, and ecosystem dynamics, eds. T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki and M. Takahashi, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ., pp. 295–308.
- Watanabe, Y. and T. Kuroki (1997) Asymptotic growth trajectories of larval sardine (*Sardinops melanostictus*) in the coastal waters off western Japan. Mar. Biol., **127**, 369–378.
- Yanao, S. and T. Matsuno (2013) Characteristics of outer shelf water in the East China Sea. J. Oceanogr., **69**, 245–258.
- Yoda, M., T. Shiraishi, R. Yukami and S. Ohshimo (2014) Age and maturation of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the East China Sea. Fish. Sci., **80**, 61–68.
- Yukami, R., S. Ohshimo, M. Yoda and Y. Hiyama (2009) Estimation of the spawning grounds of chub mackerel *Scomber japonicus* and spotted mackerel *Scomber australasicus* in the East China Sea based on catch statistics and biometric data. Fish. Sci., **57**, 167–174.