

南大洋インド洋区における氷縁ブルーム形成への
アイスアルジーの播種効果

高橋 啓伍

博士（理学）

総合研究大学院大学

複合科学研究科

極域科学専攻

令和4年度

(2022)

目次

第1章 緒言	4
1.1 地球規模炭素循環における海洋および南大洋の役割	4
1.2 南大洋における氷縁ブルームの形成メカニズム	7
1.3 アイスアルジーの播種と氷縁ブルーム研究の意義	9
1.4 目的と全体構成	12
第2章 海氷生成に伴う海氷への植物プランクトン取込み	15
2.1 背景	15
2.2 材料と方法	18
2.2.1 観測とサンプリング	18
2.2.2 海氷処理	20
2.2.3 海氷と海水試料の種組成に基づいたクラスタリング	20
2.2.4 形状と薄片解析に基づいた薄氷の分類	21
2.2.5 海氷への植物プランクトン濃縮量の計算	21
2.3 結果	22
2.3.1 氷況と海氷塩分, 氷厚	22
2.3.2 藻類種組成とクロロフィル <i>a</i> 濃度, 生物起源ケイ素濃度	23
2.3.3 植物プランクトンおよび栄養塩の海氷への濃縮	24
2.4 考察	25
2.4.1 海氷の種類と基本的な特性	25
2.4.2 アイスアルジーの現存量と種組成	26
2.4.3 主要栄養塩の海氷への取込み	27
2.4.4 植物プランクトンの海氷への取込み	28
2.4.5 古い海氷融解水起源の植物プランクトン	32
2.5 結論	33
第3章 植物プランクトン種組成の水平変化とアイスアルジーとの関係	49
3.1 背景	49
3.2 材料と方法	50

3.2.1 海水と海氷のサンプリングと物理環境.....	50
3.2.2 海氷融解手順.....	52
3.2.3 クロロフィル <i>a</i> 濃度.....	52
3.2.4 主要栄養塩濃度.....	52
3.2.5 植物プランクトンとアイスアルジー現存量の定量.....	53
3.2.6 各年のアイスアルジー現存量の代表値.....	54
3.2.7 アイスアルジー, 植物プランクトン間の種組成の類似度指数.....	55
3.2.8 衛星観測による海氷密接度.....	55
3.2.9 統計解析.....	56
3.3 結果.....	56
3.3.1 物理環境と海氷後退.....	56
3.3.2 植物プランクトンのクロロフィル <i>a</i> 濃度, 現存量と種組成.....	57
3.3.3 アイスアルジーのクロロフィル <i>a</i> 濃度, 現存量と種組成.....	57
3.3.4 主要栄養塩濃度.....	58
3.3.5 種組成類似度指数と海氷後退, 表層水温, 表層塩分の関係.....	59
3.4 考察.....	60
3.4.1 季節海氷域における植物プランクトンのブルームと種組成.....	60
3.4.2 春季と夏季におけるアイスアルジーのバイオマスと種組成.....	61
3.4.3 海氷中の主要栄養塩濃度と珪藻現存量との関係.....	63
3.4.3 海氷と植物プランクトンの種の関係.....	65
3.5 結論.....	67
第4章 流氷から放出されたアイスアルジーの増殖定量評価.....	81
4.1 背景.....	81
4.2 材料と方法.....	82
4.2.1 観測とサンプリング.....	82
4.2.2 海氷サンプリングと保存.....	83
4.2.3 海氷融解処理.....	83
4.2.4 クロロフィル <i>a</i> 濃度.....	84

4.2.5 植物プランクトンおよびアイスアルジー現存量の定量.....	84
4.2.6 各年のアイスアルジー現存量の代表値.....	85
4.2.7 融解した海水厚の推定.....	85
4.2.8 海氷の融解速度と海氷の融解率.....	86
4.2.9 過去 30 日間におけるアイスアルジーの水柱への放出量.....	87
4.2.10 放出されたアイスアルジーの水柱における純増加量.....	88
4.3 結果.....	89
4.3.1 物理環境と衛星観測による海氷密接度, 海氷融解速度.....	89
4.3.2 植物プランクトンのクロロフィル <i>a</i> 濃度, 現存量, 種組成.....	90
4.3.3 アイスアルジーの現存量と種組成.....	90
4.3.4 アイスアルジーの放出量と水柱における純増加量.....	91
4.4 考察.....	91
4.4.1 沖合流水から放出されたアイスアルジーの純増加量.....	91
4.4.2 放出されたアイスアルジーの行方.....	94
4.5 結論.....	95
第 5 章 総合考察と今後の展望	106
5.1 総括と南大洋インド洋区のアイスアルジー群集.....	106
5.2 氷縁ブルーム形成とアイスアルジーの播種効果.....	108
謝辞	114
引用文献	116

第1章 緒言

1.1 地球規模炭素循環における海洋および南大洋の役割

地表気温は 1850 年から 2020 年までに 1.09°C 上昇しており (IPCC 2021), IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change) はこれに伴う異常気象 (干ばつ, 猛暑, 豪雨など) の増加や海面上昇といったリスクが増加することを警告している (IPCC 2018). 気温上昇の主要因は, 化石燃料の消費による人為起源炭素の排出量増加と土地利用の変化 (森林面積の縮小) による吸収量の低下などが考えられている. 事実, 人為起源炭素の年間排出量は 1960 年代の 4.5 Pg C yr^{-1} から 2019 年の $11.5 \text{ Pg C yr}^{-1}$ へと年々増加している (IPCC 2019). 2011 年の大気中の CO_2 濃度は 391 ppm に達し, 産業革命前 (1750 年以前) と比較して 40% 増加している. 近年 (2019 年) はさらに高い 410 ppm が報告されており, CO_2 濃度上昇の傾向は今後も続くと予測されている (IPCC 2021). 大気へ放出された CO_2 は約 50% が大気に残り, 残りの 23% と 27% がそれぞれ海洋と陸上に吸収されている (Friedlingstein et al. 2020). 海洋には余剰の熱, 炭素を貯蓄, 吸収することで, 気候を調節する機能があり, 地球上 (海洋, 陸上, 大気) の全炭素の約 98% を貯蔵している (Sarmiento and Gruber 2013). 1950 年代から, 海洋への人為起源炭素の吸収量が増加していると報告があるが (Khaliwala et al. 2009), 今後海洋が気候の変化に対してどれだけの緩衝作用があるか (大気の気温上昇を抑えるか) を明らかにすることは, 大きな課題である.

海洋による炭素の吸収には, 溶存無機炭素の特性と, 海洋の循環および生物活動が深く関わっている. 大気中の CO_2 は海水に溶けることで 3 つの化学種 (炭酸水素イオン HCO_3^- , 炭酸イオン CO_3^{2-} , 溶存 CO_2) へと分かれる. それぞれの存在割合は全球平均で 88.6%, 10.9%, 0.5% である (Sarmiento and Gruber 2013). すなわち海水へ溶けた CO_2 のほとんどが炭酸水素イオンか炭酸イオンへ変化することで海水の CO_2 分圧を下げるため, 解離しない気体 (O_2 など) と比較して炭素はより多く海水中に溶解できる. 大気の CO_2 は, 海水の CO_2 分圧と等しい濃度になるようヘンリーの法則の下で吸収と放出を行うため, 解離による CO_2 分圧低下は吸収を促進する. 表層海水の CO_2 分圧低下には, 全炭酸の深層

への輸送（溶解ポンプ）と生物生産および有機物の沈降による深層への隔離（生物ポンプ）が寄与している。溶解ポンプは主に下降流が形成されるエリアで顕著にみられ、40°S 付近のエクマン輸送による下降流や（Sallée et al. 2012; Takahashi et al. 2012）、冷却した海水の沈み込み（北大西洋深層水: North Atlantic Deep Water 等）で顕著である。一方生物ポンプでは植物プランクトンの光合成およびそれらの消費が鍵となる。表層で植物プランクトンの光合成により固定された有機炭素は、動物プランクトンによる捕食やバクテリアによる分解など、様々な従属栄養過程を経て改変される。この際、前者では大型で沈降速度の大きな動物プランクトン糞粒などが冬期混合層下への炭素の長期隔離を促進する（e.g. Turner 2015; Steinberg and Landry 2017）。生物ポンプによる年間炭素フラックスは全球で 11–16 Pg C yr⁻¹ と推定されており、植物プランクトンが全て表層内で死んでいた場合と比較して大気濃度を 150–200 ppm 低下させていると推測されている（Falkowski et al. 2000）。以上のように、海洋は溶解ポンプと生物ポンプの駆動によって、全球の炭素循環を支配する重要な要素の一つである。

南大洋（30°S 以南の海域）は、大気と海洋間の主要な炭素フラックスを担い、全球気候に影響を及ぼしうる海域であると認識されている。ルベール係数（大気中 CO₂ 濃度増加に対する海洋への吸収量の比）は熱帯域で約 9 を示すのに対して、南大洋では 14 程度である（Broecker and Peng 1982）。南大洋では、既に大量の炭素（産業革命以前の自然由来の炭素）を大量に取り込んでいるため、大気濃度の増加に対する海洋の CO₂ 吸収効率は低いと考えられてきた。しかし季節的な混合層深度は、熱帯域と比較して深く最大で 200 m を超える（de Boyer Montégut et al. 2004）。さらに、世界の海洋の約 40% を占める南極低層水や、南極中層水、南極モード水といった古い（すなわち人為起源炭素の少ない）海水が湧昇するため水塊が形成されるため、水塊とともに人為起源炭素が深層へ沈むことで炭素の長期隔離が進むと考えられている（Yamamoto-Kawai 2017）。水塊形成に加えて、季節海氷域（海氷の発達と後退が 1 年サイクルで見られるエリア）より北、特に 40°S 付近ではエクマン輸送による下降流によって炭素の海洋への吸収が促進される（Sallée et al. 2012; Takahashi et al. 2012）。以上のような

機構によって、南大洋は正味 $0.23 \text{ Pg C yr}^{-1}$ （全海洋の約 40%）の人為起源炭素を深層へ隔離（冬季混合層より下へ輸送）していると考えられている（Sallée et al. 2012）。したがって、南大洋は今後も主要な人為起源炭素の吸収源と考えられている。

より高緯度側（ 50°S 以南）の海域では、大気–海洋間の炭素フラックスの季節変動は低緯度側と比べて大きく、これには海氷の季節的な消長が深く関わっている。この海域は海氷の季節的な消長で特徴付けられ、海氷面積は冬期に平均 $20 \times 10^6 \text{ km}^2$ まで拡大し、夏までにその面積の 80% が融解する（Zwally et al. 1983）。この範囲では冬季に海氷が海面を覆うことでガス交換が拒まれるため、大気から海洋への CO_2 吸収は、わずかな面積のリードやクラック等に限られる（Takahashi et al. 2012）。加えて、海氷下では植物プランクトンが初春でも少ないため（クロロフィル *a* [Chl *a*] 濃度にして $< 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$; Meiners et al. 2011）、生物ポンプによる寄与も小さいと考えられる。そのため冬季、特に 50°S の氷縁付近は CO_2 のソースと考えられている（Takahashi et al. 2012）。一方で春から夏の期間は、低塩分な海氷融解水による CO_2 溶解度の上昇（Bates et al. 2014）および生物生産（Ardyna et al. 2017）によって海洋への吸収が進む。そのため、年平均で見積もると季節海氷域は正味で弱い CO_2 吸収源と考えられている（Takahashi et al. 2012）。夏期間の高い炭素吸収の原因の一つとして、氷縁ブルームが考えられる。海氷下で増殖を開始した植物プランクトンは海氷融解の後、氷縁（海氷と海洋の境界）で極大（ $\sim 1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ ）に達する（Hague and Vichi 2021）。植物プランクトンの基礎生産と現存量はこのように海氷融解により支配され、氷縁域における $1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上の高い Chl *a* 濃度（Smith and Nelson 1986 が定義）を特に氷縁ブルームと呼ぶ（Wilson and Nelson 1986; Lancelot et al. 1993）。

南大洋における氷縁ブルームは、局地的に高い基礎生産速度で特徴付けられる。氷縁ブルームの平均的な純基礎生産速度（ $> 57.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ）は、開放水面域の値（ $54.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ）を上回る（Arrigo et al. 2008）。また、ウェッデル海では最大 $4508 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ が報告されており（Park et al. 1999）、局所的には高生産な日本沿岸域のブルームに匹敵すると考えられる（Yamada et al. 2005）。

and references therein). 南大洋の海氷縁辺域（海氷融解の影響を受けている海域, 氷縁から外洋へ最大 140 km の範囲）での年間純基礎生産量は 114 Tg C yr^{-1} と推定されている (Arrigo et al. 2008). 一方で冬季から夏季にかけての水柱栄養塩濃度の減少から見積った年間純基礎生産量として, ウェッデル海およびロス海の海氷縁辺域のみで 207 Tg C yr^{-1} という値が報告されており (Smith and Nelson 1986), この値を考慮すると氷縁ブルームは 50°S 以南の海域における南大洋の全基礎生産量のうち最大で 6–11% を担うことになる. このように, 氷縁ブルームは春から夏期間における炭素固定および二酸化炭素分圧低下のための重要なイベントである.

1.2 南大洋における氷縁ブルームの形成メカニズム

氷縁ブルームの形成要因は 1) 海氷からの鉄等の微量栄養塩の供給, 2) 水柱の成層化, 3) 放出されたアイスアルジーの増殖の 3 点が挙げられる. Polar Front (PF) 以北ではケイ酸塩が植物プランクトンの律速要因となるが (Nelson et al. 2001), より南 (60°S 以南) ではケイ酸塩, 硝酸, リン酸などの主要栄養塩は豊富に存在する. この海域では豊富な栄養塩に対して Chl *a* 濃度は低い

(Martin et al. 1990; Hashihama et al. 2008). そのため, 南大洋の大部分は High-Nutrient Low-Chlorophyll (HNLC) 海域に定義されており, 植物プランクトンの生産は主に鉄供給量 (Moore et al. 2013; Lancelot et al. 2009) と光 (Nelson and Smith 1991) によって制限されている. 南大洋では鉄供給源は複数存在し, 例を挙げると棚氷融解水 (Arrigo et al. 2015), 湧昇域や季節的な混合による垂表層からの輸送 (Tagliabue et al. 2014; Schallenberg et al. 2018), 大気 (ダスト)

(Jickells et al. 2015), 海氷 (Lannuzel et al. 2007), 熱水鉱床 (Ardyna et al. 2019) である. 南大洋では大陸棚から離れるほど海水中の溶存鉄濃度は指数関数的に減少するため, 主要な供給源は場所によって異なる. 外洋 (大陸棚斜面流水域) での海氷融解による溶存鉄フラックスは平均 $0.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と推定され, 全ての供給源の総和に対して約 70% に相当する (Lannuzel et al. 2007). また光量が低い環境 (もしくは植物プランクトンが弱光適応している状態) では,

植物プランクトンは増殖により多くの鉄を必要とする (Sunda and Huntsman 1997) . そのため光量と鉄が相互に光合成を制限するが (Martin et al. 1990; Nelson and Smith 1991; Sunda and Huntsman 1997) , 氷縁では海水融解水が浅い混合層深度をもたらし光制限が緩和される (El-Sayed and Taguchi 1981) . そのため海水融解が盛んな氷縁海域では, 豊富に存在する主要栄養塩を利用して増殖が可能となる (Lancelot et al. 1993; Sullivan et al. 1998) . 現場海水と海水を使った実験によっても, 海水融解水の添加が植物プランクトンの増殖速度を高めることが示されている (Sedwick and Ditullio 1997; Lannuzel et al. 2013) .

成層化も氷縁ブルームの形成機構において初期から注目されてきた (Smith and Nelson 1985) . 南大洋の冬季混合層深度は, 冬季の海水冷却と強風により最大 200 m に達するため (de Boyer Montégut et al. 2004) , 浅い混合層深度 (< 30 m) はブルーム形成に必須である (Nelson and Smith 1991) . 両者の関係については, 基礎生産量 (衛星による海面 Chl *a* 濃度で代替) と混合層深度 (モデルによる推定値) や海水の成層強度 (海上の風速で代替) によって調べられており, 混合層深度 10 m, 風速 5 m s⁻¹ で氷縁ブルームの観測頻度が最大になる (Fitch and Moore 2007) . 現場観測からも, 氷縁ブルーム形成時には 20–30 m の混合層深度が見られることから, 成層化がブルーム形成の必要条件とみなされている (Smith and Nelson 1985) .

アイスアルジーもまた, 海水融解後に海水中へ供給される「タネ」として氷縁ブルーム形成に貢献すると考えられている. アイスアルジーとは海水内部 (氷の結晶間の海水) や底部表面に生息し, 光合成を行う原生生物である (Horner 1985) . 珪藻などの光合成生物の海水中現存量は, 季節や海水内の環境 (透過する光量や海水との交換) に大きく支配される (Arrigo 2014) . 一部の群集は, 海水底部や雪と海水の境界といった海水の交換がある場所で発達し, 春と秋にアイスアルジーの大増殖 (アイスアルジーブルーム) が起きる (McMinn et al. 2007; Fritsen et al. 1994; Thomas et al. 1998) . 春から夏のアイスアルジーブルームによって, 海水中の Chl *a* 濃度は最大で 300 µg L⁻¹, 積算バイオマスは植物プランクトン以上に達することが知られている (El-Sayed and Taguchi 1981;

Arrigo 2017; Meiners et al. 2011) . 氷縁ブルームの優占種の多くは海氷にも出現することが分類学的研究から報告されている (Garrison et al. 1985; Horner 1985) . そのため、放出されたアイスアルジーが水柱で増殖しているとの仮説がある (シーディング [播種] 仮説) .

播種仮説に関する定量的な研究によると、モデルで推定したアイスアルジー群集のバイオマス ($\text{mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) と融解後の海面 Chl *a* 濃度間には有意な正の相関が示されている (Raymond et al. 2009) . 時としてアイスアルジーは高濃度 (Chl *a* 濃度で $> 1,000 \text{ mg m}^{-3}$) に達するため (Arrigo 2017) , 海氷から放出されただけでも見かけ上ブルームと定義される濃度に達しうる. このようなブルームは海氷下で、低塩分の海氷融解水とともに多数報告されている (Mundy et al. 2011; Galindo et al. 2014; Saggiomo et al. 2021) . これらの研究から、多量のタネとなるアイスアルジーの放出は、その後の氷縁ブルーム形成に貢献すると推測される. 海氷融解を模したアイスアルジーの培養実験の結果も、アイスアルジーは強光 (Selz et al. 2018a; Yoshida et al. 2020b) や低い塩分 (Arrigo et al. 1992; Ralph et al. 2007; Yan et al. 2020) といった異なる海水環境に適応していることを示しており、播種仮説を裏付けるものとなっている.

しかし、これまで述べた氷縁ブルーム形成メカニズムは、南大洋のブルームの不均一な空間分布を完全には説明できていない. 例えば Fitch and Moore (2007) は海色衛星データを用いて南大洋全域で海氷縁辺域の Chl *a* 濃度を調べたところ、夏季の氷縁ブルームが確認された点は全体の 17–21% しかないと報告している. また氷縁域での現場観測からも、成層が発達しているにも関わらず氷縁ブルームが生じないケースが報告されている (Nelson et al. 1989; Boyd et al. 1995; Hashihama et al. 2008) . したがって氷縁ブルーム形成メカニズムには、未解明な重要なプロセスとしてアイスアルジーの海水中での増殖能が残っていることを示唆している.

1.3 アイスアルジー群集の氷縁ブルームへの播種効果に関する研究の意義

氷縁ブルーム形成において、南大洋のアイスアルジー群集の播種効果は十

分に理解されていない。その原因の一つとして、海氷およびアイスアルジーの季節変化に関するデータが乏しいことが挙げられる。1.2 節で述べた氷縁ブルーム形成メカニズムと海氷の季節変化を合わせた概念図を Fig. 1-2 に示した。アイスアルジーは元々、植物プランクトンが海氷生成や海水の浸透によって海氷に取り込まれたものである (Garrison et al. 1983; Horner 1985)。秋から翌年の夏の日照期間における海氷内での増殖 (Fritsen et al. 1994) やそれに伴う種組成の遷移 (Gleitz et al. 1998) を経ることで、融解期には新成氷とは異なる種組成のアイスアルジー群集が形成される。海氷研究は氷盤上からコアを採取する手法が主流であるため (Miller et al. 2015)、Fig. 1-1 で示した底面融解に伴う播種に関する研究が大多数を占める。つまり従来のアイスアルジーの播種に関する研究は、海氷密接度が 40% 未満となるような氷縁ブルーム形成時よりも前のデータに偏ることになる。加えて、これまでのアイスアルジーの現場観測は、定着氷域や春季 (9–11 月) の流氷域に偏っており (Fig. 1-2)、アイスアルジー組成の季節的な遷移についての情報も春までに限られている (Gleitz et al. 1998)。海水中のバイオマスが最大になる夏季 (Ardyna et al. 2017) において、アイスアルジー現存量や分類群組成に関する情報は特に東南極季節海氷域で乏しいのが現状である。そのため夏季の植物プランクトン組成のデータは比較的蓄積されてきたものの、播種を評価する上で使用するアイスアルジー組成は春季の情報を基にしていた (e.g. Gomi et al. 2007)。水平的にも海洋区間でアイスアルジー組成は異なることが報告されており (Meguro et al. 1992; Meiners et al. 2011; Selz et al. 2018a)、東南極季節海氷域といった空白域を埋めることが播種に関する理解を進めると考えられる。そのため、アイスアルジーの季節性 (海氷生成時にどのような植物プランクトンが取込まれて、夏季までにどのような種遷移が起きうるか) を明らかにすることは、氷縁ブルーム形成における播種の役割を理解する上で重要であると考えられる。

アイスアルジーの海水中における役割について議論が続く原因として、アイスアルジーが播種を起こすか否かを評価する方法論が確立されていないことが考えられる。これまでの研究は、海水と海氷間で分類学的な比較によって、播

種に貢献する種を明らかにしてきた. すなわち海氷に出現する種で, かつ周辺の海水で優占する藻類は, 海水で播種を起こしていたという考えである. しかし Horner (1985) , Garrison et al. (1989) でまとめられている通り, 海氷に出現する種のほとんどが海水中からも確認されている. したがって, 海氷と海水中の藻類種組成比較のみで, 放出されたアイスアルジーの増殖を推測することは困難であった. その解決のため, セディメントトラップによる放出されたアイスアルジーの増減の評価がエリス・フィヨルド (McMinn 1996) とリュツォ・ホルム湾 (Ichinomiya et al. 2008) の定着氷域で行われた. これらはアイスアルジーの一部の分類群が定着下の水柱で増殖可能であることを定量的に示している. しかし, 定着氷域と流水域ではアイスアルジーの優占種やその生理状態が異なること, 海氷下の光量といった水中環境が異なることから, 彼らの結果をそのまま流水域に適応することは困難と考えられる. したがって流水域で放出されたアイスアルジーの増殖を, 可能な限り分類群ごとに評価することが求められている.

南大洋季節海氷域では多様な植物プランクトン群集が発生することが知られており, それらは水塊特性や海氷融解およびアイスアルジーの放出によって時空間的に変化するため (e.g. Gomi et al. 2007; Davidson et al. 2010; Wright et al. 2010; Takao et al. 2014) , 植物プランクトン現存量だけではなく, 異なる種組成が炭素固定速度や栄養塩の循環に影響を及ぼすと考えられる. 例えば南大洋季節海氷域において, 表層の CO_2 分圧低下と珪藻のバイオマス間には有意な相関が見られたが, ハプト藻 (*Phaeocystis antarctica*) との間には観察されていない (Takao et al. 2020) . また植物プランクトンによる主要栄養塩 (窒素, リン, 珪素など) の吸収比率は分類群間 (例えば珪藻やハプト藻) で異なる (Arrigo et al. 1999; Weber and Deutsch 2010) . 南大洋沿岸域では底層水の循環によって他の海洋と連動しているため, 植物プランクトンによる栄養塩の消費が南大洋以外の基礎生産に影響するとの指摘もある (Matsumoto et al. 2002) . したがって, 南大洋季節海氷域における植物プランクトンの組成や現存量, バイオマスの変動と, 季節的な海氷融解との関係を解明することは南大洋の生態系やその中で駆

動される物質循環の理解に欠かすことができない重要な課題である。

1.4 目的と全体構成

本研究の目的は、南大洋東部インド洋区において、アイスアルジーの種組成や量を決定するプロセスおよび海氷融解後のアイスアルジーの水中での増殖能を明らかにし、アイスアルジー群集の氷縁ブルームへの播種効果を把握することである。本研究では、種組成や量に影響するプロセスとして海氷生成にも着目し、海氷内部で増殖するアイスアルジーとして、どの種の植物プランクトンが海氷へのどの程度取り込まれるかを明らかにすることを目指した。

第2章では薄氷（新成氷と板状軟氷）と古い海氷（生成してから数カ月以上経過した一年氷・多年氷）におけるアイスアルジーの種組成比較を行うことで、疑似的に海氷生成から夏季までの種組成の遷移を推定した。また、薄氷の種類や生成過程によって植物プランクトンの取り込まれる量や種類に違いがあるのかを調査し、海氷生成初期のアイスアルジーの定着に与える影響を明らかにした。第3章では夏季の融解期におけるアイスアルジー組成に加えて、植物プランクトン組成を水平的に（氷縁から外洋域へ）調べることで播種の影響がどのような海水環境で強く検出されるか議論した。第4章では沖合の流水から放出されたアイスアルジーが海水中でも増殖可能かを、海水中におけるアイスアルジーの増加量によって評価した。第5章では各章で明らかになったプロセスについて総合的に考察し、本研究の結論を示した。

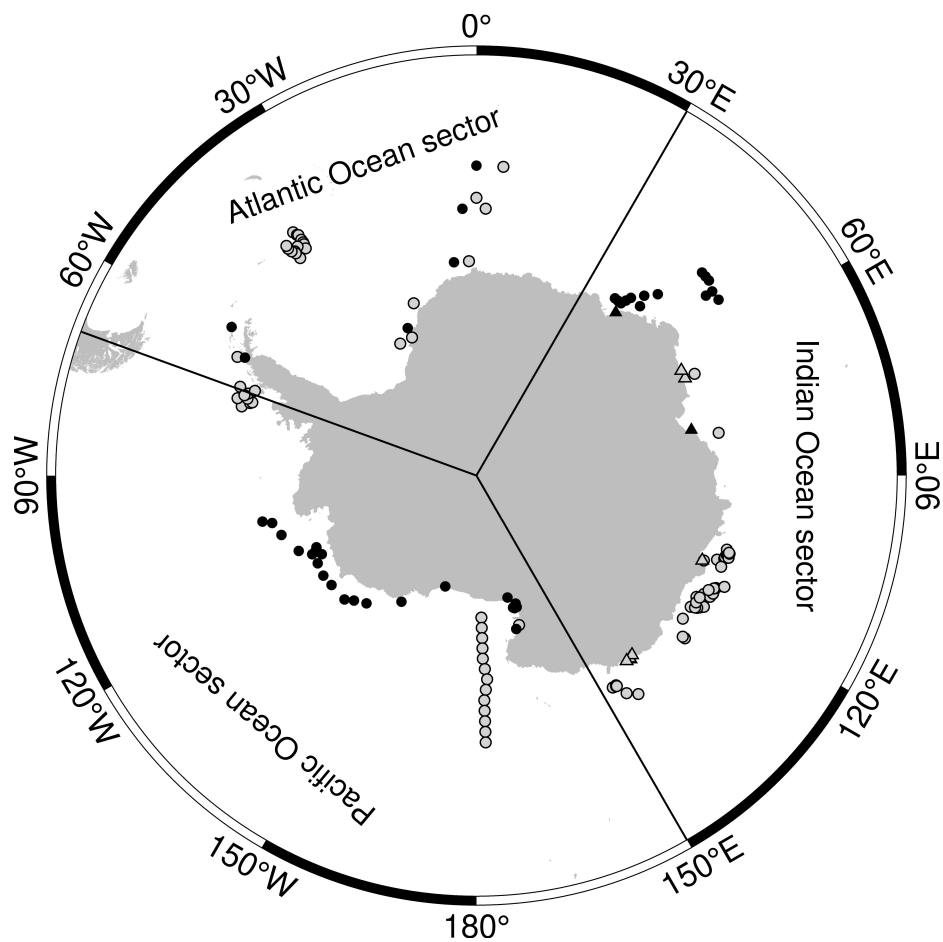


Fig. 1-1

Distribution of sampling sites in each sector of the Southern Ocean where ice-algal compositions were reported by microscopy or HPLC in previous studies. Circles indicate pack ice, and triangles indicate fast ice. Gray and black marks indicate sea ice was sampled in spring (September–November) and summer (December–February), respectively. Sampling sites that are horizontally very close to each other are omitted.

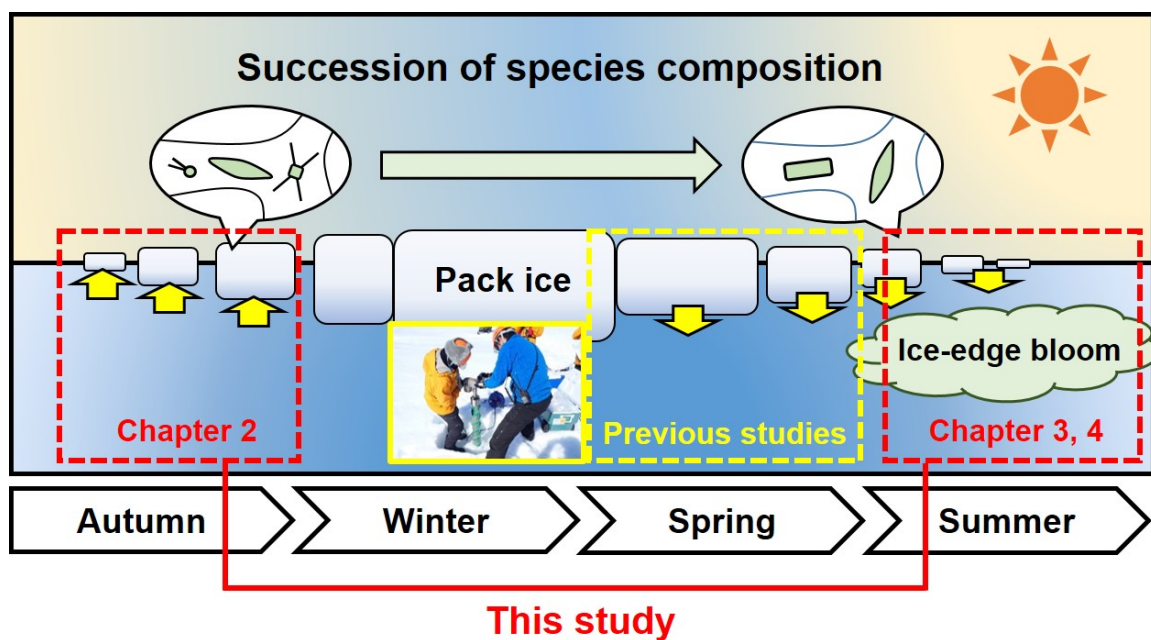


Fig. 1-2

Schematic diagram showing seasonal transition of sea ice formation and melting in the Southern Ocean. The yellow and red dashed areas indicate the observation targets of previous studies and this study, respectively.

第2章 海氷生成に伴う海氷への植物プランクトンの取込み

2.1 背景

多年氷が海氷面積の 67% を占める北極海とは対照的に (Cavalieri and Parkinson 2012), 南大洋はその大部分 (約 80%) が季節海氷である (Zwally et al. 1983). 季節海氷の発達には晩夏から冬の海氷生産によって駆動されている. 海氷生成過程は大きく分けて 2 種類知られており, 海水の状態 (攪乱の強さなど) によってどちらかに決まる. 1 つ目の過程は, 海面が冷却することで表層から最大数十 m の深度にフラジルアイス (微小な氷の粒子) が生成し, 海面に浮上したそれらが集積したグリースアイス (油状に海面を覆う海氷) が固化するものである (Weeks and Ackley 1982). このようなフラジルアイスが固化した海氷はランダムに結晶が配列した断面構造をとり, 海流や波浪が起こる擾乱環境下で海氷が固化したことを示唆している. もう一つの過程は, フラジルアイスの集積ではなく個々の結晶が熱的に下方へ成長するものである. 熱的成長による海氷の成長速度は, 海氷下の海水温とその上の気温によって推定可能である (Anderson 1961). この過程で成長した海氷は, 鉛直方向に伸長した結晶が整列する断面構造を持つカラムナーアイスと呼ばれ, 氷盤下面などの静穏な環境下で発達しやすいことが知られている. これらいずれかの過程で生成した厚さ 10 cm 未満の最初期の海氷 (新成氷) は, 後に波の影響を受けながら 固化・成長することで直径数 cm から数 m の蓮葉氷となる. さらに, 蓮葉氷はお互い重なり合うことで, 海氷厚を増していく (Lange et al. 1989). このような海氷生成過程 (パンケーキサイクル) は沿岸, 特に風などで素早く海氷が外洋へ運ばれる海域 (ポリニャ) で顕著に見られる. 南大洋の海氷生産は, ブライン排出に伴う南極底層水の生産とそれに伴う無機炭素の深層隔離や (Ohshima et al. 2013; Murakami et al. 2020), 海水の鉛直混合による微量栄養塩の表層への輸送 (Tagliabue et al. 2014) に貢献するなど, 海洋の物質循環に重要な役割を果たしている.

海氷生成過程は, その後に生じる海氷中の生物生産に対しても重要な役割を果たしている. その要因の一つとして, 海氷生成時に様々な生物やそれらが利

用する無機物（鉄や栄養塩など）が海氷へ取り込まれるためである。前述した海氷生成にともない、様々な物質（堆積物; Reimnitz et al. 1993; Ito et al. 2019; 2021, 植物プランクトン; Garrison et al. 1983; 1989, 動物プランクトン; Ackley et al. 1987, 鉄や溶存物質; Janssens et al. 2016, 2018）が海氷へ取り込まれることが実証されている。また、海氷融解時にこれらの物質が海水中へ放出されることによる海水中の鉄制限緩和（Lannuzel et al. 2007）, およびアイスアルジーの播種（Garrison et al. 1985）によって氷縁ブルーム発生形成に貢献することが報告指摘されている（Sullivan et al. 1988）。

アイスアルジーの生産は南大洋海氷域の全純基礎生産量の 12% を占め（Saenz and Arrigo 2014）, それらが融解後に海水中で増殖するタネ（Garrison et al. 1985）になることや、オキアミなどの一次消費者の餌（Kohlbach et al. 2019）としての役割を有することから、その時空間変動を明らかにする研究が求められてきた（e.g. Meiners et al. 2012）。新成氷の Chl *a* 濃度は $0\text{--}50\text{ }\mu\text{g L}^{-1}$ であり、最大値は一年氷（生成して数カ月から 1 年経過した氷盤）の Chl *a* 濃度と比較しても、アイスアルジーブルームに匹敵する値である（Arrigo 2017）。また、近年の衛星観測に基づいた研究では、高濃度の藻類によって着色した新成氷（着色氷）の発生が南大洋ではほぼ周極的に確認されている（DeJong et al. 2018）。新成氷における高い藻類濃度は、単に海氷生成時の植物プランクトンブルームの Chl *a* 濃度のみに因るものではなく、周辺海水の Chl *a* 濃度が 100 倍以上濃縮された結果である（Garrison et al. 1983）。そのため海氷生成とアイスアルジー濃度に関する研究は、データの少ない秋のアイスアルジーの Chl *a* 濃度や現存量およびそれらの季節性（e.g. Meiners et al. 2012）を正確に把握するうえで重要である。

原生生物の海氷への取込みメカニズムは、人工的な海氷生成実験や現場観測により、主に Chl *a* 濃度をバイオマスの指標として推察されてきた。Ackley（1982）は、取り込まれた後の海氷結晶内部の微細藻類濃度は、固化した海氷中の濃度の 100 分の 1 程度であるため、海氷生成の最初期における凝結核としての粒子の取込みは重要ではないとみなしている。また、凝結核より成長した海氷（グリースアイス、ニラス、蓮葉氷、板状軟氷）については、Chl *a* もしくは全粒状

有機炭素あたりの Enrichment index (EI) を算出することで海水生成時の取込みの程度が評価されてきた (Gradinger and Ikavalko 1998; Janssens et al. 2016) . これは以下の式で定義され, $EI = 1$ の時に同等の塩分あたりで海氷と海水の濃度は等しいことを指す.

$$EI_x = \frac{C_{Ice}}{C_{Seawater}} \times \frac{S_{Seawater}}{S_{Ice}}$$

この時, 海氷と表層海水の物質濃度 (Chl *a* もしくは POC 濃度) をそれぞれ C_{Ice} , $C_{Seawater}$, 海氷と海水の塩分をそれぞれ S_{Ice} , $S_{Seawater}$ とした. 海氷生成実験から報告されている EI の範囲は 1.0–18.1 であり, これらの室内実験結果から, 海水中で生成されたフラジルアイスによる補足 (Clarke and Ackley 1984) と海氷下での波浪もしくは水流による海氷への浸透によって (Weissenberger and Grossmann 1992) , 海氷への植物プランクトンの取込みが高まると考えられている. 一方で, 現場観測で測定した EI は実験で得られた値より幅広く 0 から 100 を超える値が報告されており (Gradinger and Ikavalko 1998; Janssens et al. 2016) , その成因は未解明である.

現場観測で報告された新成氷の Chl *a* 濃度が幅広い値を示す原因としては, 海氷の厚さ (Riedel et al. 2007) , 海氷の固化・生成過程 (Ackley et al. 1983) , 海水中の植物プランクトンの種類やサイズ組成の違い (Gradinger and Ikavalko 1998; Róžańska et al. 2008) が提唱されてきた. また, フラジルアイスはカラムナールアイスと比べて粒子を取り込みやすいことが指摘されている. 一年氷のグラニューラーアイス中には高い濃度のアイスアルジーおよび堆積物が報告されており (Ackley and Sullivan 1994; Ito et al. 2017; Ito et al. 2019; Ito et al. 2021) , これは擾乱環境下の海水中で粒子とフラジルアイスとの接触が増すためと考えられる (Garrison et al. 1989) . グリースアイス (フラジルアイスが海面に集積して出来る海氷) が茶褐色に着色している現象は, 目視観測 (DeJong et al. 2017) および衛星観測 (DeJong et al. 2018) によっても確認されている.

上述したフラジルアイスによる堆積物の取込み (Suspension freezing) は海

氷の薄片解析と係留観測から強く示唆されているが (Ito et al. 2017; Ito et al. 2019; Ito et al. 2021) , 生物の取込みについては仮説の検証に至っていない. 特に物理的な取込みがアイスアルジー濃度を支配する薄い海水 (< 10 cm 厚) について, その構造 (フラジルアイス vs カラムナーアイス) に対するアイスアルジーの濃度 (現存量もしくは Chl *a* 濃度など) や EI を比較した研究は現場試料では限られている (Janssens et al. 2016) . 唯一行われたウェッデル海における Janssens et al. (2016) の研究では, カラムナーアイスの方が粒状有機炭素 (Particulate organic carbon: POC) の量が多いため, 海水生成による海水中 POC の取込みよりも, 海水内部での (基礎生産等による) POC 蓄積の方が優勢であると結論している. しかし新成氷 (< 10 cm 厚) と断面構造のデータは統計的な処理を行えるサンプルサイズ ($n > 2$) に満たなかったため, フラジルアイス生産が植物プランクトンの海水への取込みを促進するのかについては定かではない. これらの研究背景を踏まえ, 本章では, 新成氷中のアイスアルジー群集が形成されるメカニズムを明らかにすることを目的とした. そのために以下の 3 点に着目し調査した. 1) 南大洋沿岸域において生成された若い海水 (新成氷, 板状軟氷) へ取り込まれた植物プランクトンの量が, 海水の種類, 厚さ, 断面構造 (フラジルアイスとカラムナーアイス) に対してどう変化するか, 2) 南大洋の植物プランクトンに関して, 種ごとに海水への取り込まれやすさは異なるか, 3) 古い融け残りの海水 (周辺の一年氷や多年氷など) は海水生成に伴う藻類の濃縮およびアイスアルジー組成に対して, 影響を与えうるか.

2.2 材料と方法

2.2.1 観測とサンプリング

観測は 2018 年 3 月 6 日と 2020 年 2-3 月にそれぞれ第 59 次および第 61 次日本南極地域観測隊 (Japanese Antarctic Research Expedition: JARE) の砕氷艦「しらせ」航海中に実施した. 本研究において薄氷とは, 板状かつ厚さ 20 cm 未満の海水とグリースアイスと定義する. また砕け氷は船の航行もしくは海水融解にともない小片となった不定形の流氷と定義する. 海水および海水試料はトッテ

ン氷河沖とダルトンポリニヤで採取した (Fig. 2-1) . 海氷採取は舷側からステンレス製のカゴ (100 cm × 100 cm もしくは 60 cm × 60 cm) を用いて行い, 薄氷は計 5 観測点で, 砕け氷は計 4 観測点で採取した. 薄氷は採取直後に側面に穴を空け, 温度計 (K320, 立山科学工業株式会社, 日本) で氷温を測定した. 薄氷採取点では, 深度約 8 m に位置する採水孔により汲み上げた研究用海水を採取した. 海水試料は Chl *a* 濃度, 生物起源ケイ素 (BSi) (St. J59 を除く), 栄養塩濃度の測定, および顕微鏡計数用に供した. 海水のバルク Chl *a* 濃度は, 海水試料を Whatmann GF/F フィルター (φ 25 mm) で濾過した後, フィルター試料の色素を *N,N*-ジメチルホルムアミド (DMF) で 24 時間以上抽出し, 抽出液の蛍光度を蛍光光度計 (10-AU, Turner Designs, 米国) で測定し定量した (Suzuki and Ishimaru 1990; Welschmeyer 1994) . BSi 用試料は孔径 0.6 μm の Merck PC メンブレンフィルター (DTTP04700, ドイツ) 上に濾過し, フィルターを -80°C で保存した. フィルター上の BSi に 0.2 mol L⁻¹ 水酸化ナトリウムを添加し, 100°C の水槽で 40 分かけて溶存態ケイ素 (Si) に溶解させた. 抽出液のケイ素濃度はモリブデンブルー法 (Hansen and Koroleff 1999) に従いオートアナライザー (QuAAtro-Marine 5ch, SEAL Analytical, 米国) で測定した. 陸起源のケイ素の影響は, 同時に測定したアルミニウム (Al) 濃度と堆積物の Si: Al 比によって補正した (Ragueneau et al. 2005) . 顕微鏡用の海水試料は中性ルゴール (最終濃度 2% v/v) で固定し, 冷暗所 (4°C) で保存した. 表層海水の栄養塩試料は -80°C で凍結・保存後, Shimada et al. (2020) 記載の手法に基づいて測定した. 藻類の細胞現存量と種組成は, ウタモール法によって 10–100 mL の試料を濃縮した後, 倒立顕微鏡を使い最大 400 倍で観察および計数を行った (Edler and Elbrächter 2010) . 中心の視野を 2 列以上かつ 400 cells 以上計数した. 観測点での深度 8 m における水温と塩分を表層モニタリングシステムから記録した. 海氷採取時の氷況は舷側か船橋で撮影した. 一部の観測点については, 舷側に取り付けた Sea-ice sensor box (1 分間隔で自動的に氷況を撮影する機器) が撮影した写真を使用した.

2.2.2 海氷処理

薄氷は一部を氷鋸で切断し、藻類の BSi 濃度, Chl *a* 濃度および顕微鏡による同定・計数用に使用した。また厚さが 10 cm を上回る海水については、2 層切断した。海水は孔径 0.2 μm のフィルターで濾過した濾過海水内に入れ、4°C の部屋で遮光して融解させた。海水融解水は Chl *a* 濃度と BSi 濃度 (St. 39 と St. 108 のみ) 測定用に採水し、残りを 2% ルゴールで固定した。BSi は 2 種類の海水融解手順 (濾過海水添加区と非添加区) で処理したが、濾過海水の有無は珪藻類の現存量に影響しないと考えられている (Garrison and Buck 1986; Roukaerts et al. 2019)。残りの薄氷は栄養塩濃度、塩分測定と断面構造の分析および St. 43, St. S138 の海水 BSi 濃度分析のために -20°C の暗所で保存した。アイスアルジー (海水融解水) の Chl *a* 濃度, BSi 濃度および藻類現存量と種組成は海水と同様の方法で分析した。アイスアルジーの Chl *a* 濃度, BSi 濃度, 現存量は添加した海水と濾過海水の量で補正した。

薄氷の塩分、栄養塩濃度、St. 43, St. S138 の BSi 濃度 (St. 43, St. S138)、酸素の安定同位体比分析のため、海水は温度を調節した暗所の部屋で (試料の温度が 4°C を超えないよう注意して) 融解した。薄氷採取時の温度および塩分から、ブライン容積の割合およびブラインの塩分を Cox and Weeks (1983) に基づいて計算した。海水の栄養塩試料は海水融解水を孔径 0.2 μm のマイレクスシリンジフィルター (SLGVR33RS, Merck, ドイツ) で濾過した後、JGOFS (1994) のプロトコルに従い測定した。BSi は濾過海水有の海水と同じ手順で濾過・測定を行なった。

残りの海水の一部を使い、-15°C の部屋で薄片と厚片を作成した。バンドソーで海水を板状に切断した後、ガラス板に一晩かけて接着した。そしてマイクロトームもしくはカッターを使い厚さ 0.5 mm まで削った。薄片試料は、交差偏光板で挟んだ状態で透過光を当てて撮影を行った。

2.2.3 海水と海水試料の種組成に基づいたクラスタリング

薄氷、一年氷・多年氷、海水中の藻類組成の違いを調べるため、全ての海水、海水サンプル中の種組成を使用してクラスタリングを行った。藻類の種ごとの

現存量を、各サンプルの総現存量で割ることで相対現存量（％）に変換した。
Bray-curtis 非類似度で距離行列を計算した後、Ward 法による階層クラスタリングを行い、SIMPROF 解析により有意（ $p < 0.05$ ）に異なるクラスターを特定した。

2.2.4 形状と薄片解析に基づいた薄氷の分類

採取した薄氷の分類は Worby and Allison（1999）に従った。薄い板状で厚さ < 10 cm の氷をニラス、厚さが 10 cm 以上の板状の海水を板状軟氷、固化していない不定形のフラジルアイスグリーンアイス、端が捲れた板状の形状の海水を蓮葉氷と定義した。更に薄片解析により粒状構造（フラジルアイス）と短冊状構造（カラムナーアイス）とを区別し、各海氷の厚さにおけるフラジルアイスの割合を計算した（Fig. 2-2）。

2.2.5 海氷への植物プランクトン濃縮量の計算

海氷への植物プランクトンの濃縮量を評価するため、Gradinger and Ikavalko（1998）に基づいて以下の式で Enrichment index（EI）を計算した。

$$EI_X = \frac{C_{Ice}}{C_{Seawater}} \times \frac{S_{Seawater}}{S_{Ice}}$$

この時、海氷と表層海水の物質濃度（Chl *a* 濃度、BSi 濃度、硝酸、リン酸、ケイ酸濃度、各種の現存量）をそれぞれ C_{Ice} , $C_{Seawater}$, 海氷と海水の塩分をそれぞれ S_{Ice} , $S_{Seawater}$ とした。X は算出に用いた物質の項目とし、Chl *a* 濃度、BSi 濃度、硝酸、リン酸、ケイ酸、現存量（全細胞もしくは特定の分類群）をそれぞれ Chl, BSi, Nitrate, Phosphate, Silicate, Cell として表記した。ここで EI とは、どの程度物質が海氷へ取り込まれたかを表す指数で、EI = 1 のとき海氷中の藻類濃度は海水と同等である。EI が大きいほど、海水と比べて海氷内部で濃度が高いことを示す。海氷の Chl *a* 濃度と BSi 濃度間の関係、各海氷のフラジルアイスの割合と Chl *a* 濃度、BSi 濃度、 EI_{Chl} , EI_{BSi} 間の関係、および海氷厚と EI_{Chl} , EI_{BSi} 間の関係を、それぞ

れ Kendall 順位相関係数 (τ) を計算し検定した. 植物プランクトン分類群間の El_{Cell} の差を Steel-Dwass test で検定した. クラスタリングを含む全ての統計解析は R (<https://www.r-project.org/>) で行った.

2.3 結果

2.3.1 氷況と海氷塩分, 氷厚

海氷採取地点間では氷況が大きく異なっていた. 薄氷の採取点 St. 39 と St. 108 では一年氷・多年氷の融け残りと思われる砕け氷が点在していた. これらの観測点では, 薄氷 (ニラスと板状軟氷) は砕け氷が局所的に分布する海氷の集まりに存在していた (Fig. 2-1). St. 43 では開放水面に局所的に広がる海氷 (グリースアイスと蓮葉氷) が採取された. 一方 St. S138 では比較的均一なニラスが広がっていた. St. J59 では定着氷が 6 割を占め, その間にニラスが成長していた. なお, 採取された薄氷すべてにおいて積雪は無かった. 海氷厚は 1.9–15.2 cm であり, 10 cm を超える海氷 (板状軟氷) は St. 39 で 1 個, St. 108 で 2 個見られたが, それ以外の試料は 7 cm 未満であり, いずれの観測点間でも海氷厚に有意差は無かった (Fig. 2-3c). 薄氷の塩分は 5.0–23.0 の範囲であった. St. 39, St. 108 および St. S138 における塩分中央値は 10.0 未満 (それぞれ 7.0, 8.9 および 9.9) である一方, St. 43 と St. J59 では極めて高い中央値が観測された (それぞれ 15.5 と 18.4). しかし有意差が見られたのは St. 39 と St. J59 のみだった (Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$). ブラインの塩分は 44.3–127.5 であり, 観測点間に有意差は見られなかった (Steel-Dwass 検定, $p > 0.10$). 一年氷・多年氷採取点の海氷密接度はおおむね 100% であり, 主に砕氷艦「しらせ」によって生じた砕け氷が採取した. 各観測点における一年氷・多年氷の塩分中央値は St. 101 (9.1) を除いて薄氷よりも低く, 全ての観測点で 4.1–5.4 の範囲であった.

薄片解析から, 観測点ごとに鉛直断面の構造 (フラジルアイスとカラムナーアイスの割合) は異なっていた. グリースアイス, 蓮葉氷の採取された St. 43 は全てフラジルアイスで構成されている一方, 他の観測点では両方が見られた. St. 39 は最もフラジルアイスの割合は大きく変化し (0–100%), 中央値は 66%

であった. Sts. S138, J59 の海水は St. 29 同様に混合した断面構造を有し, フラジルアイスの割合の中央値はそれぞれ 41% と 67% であった. 一方で St. 108 では海水 No. 11 を除き, 全ての海水でフラジルアイスの割合は 100% を示した.

2.3.2 藻類種組成とクロロフィル *a* 濃度, 生物起源ケイ素濃度

薄氷の Chl *a* 濃度は $0.2\text{--}11.6\ \mu\text{g L}^{-1}$ であり, 最大値は St.39 のニラスに見られた (Fig. 2-4a). St. 39 と St. S138 間でのみ, Chl *a* 濃度に有意差が見られた

(Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$). 薄氷の BSi 濃度は $0.03\text{--}10.1\ \mu\text{mol L}^{-1}$ であり, Chl *a* 濃度と同じく最大値は St. 39 の海水に出現した (Fig. 2-4b). しかし Chl *a* 濃度と異なり, 観測点間で有意差は認められなかった (Steel-Dwass 検定, $p > 0.07$). Chl *a* 濃度と BSi 濃度の間には有意な正の相関がみられた (Kendall 順位相関検定, $\tau = 0.36$, $p < 0.05$, $n = 25$). 薄氷のアイスアルジー総現存量は $1.7 \times 10^5\text{--}9.4 \times 10^6\ \text{cells L}^{-1}$ だった. 海水で優占する種 (相対現存量の平均 \pm 標準偏差) は *Fragilariopsis cylindrus* ($40.8 \pm 20.3\%$), *F. curta* ($13.4 \pm 11.7\%$), *Pseudo-nitzschia* spp. ($14.5 \pm 7.4\%$), ナノ鞭毛藻 ($10.1 \pm 8.3\%$) であった (Fig. 2-4c). 観測点間で種組成は異なり, Sts. 108, 43, S138 で *F. curta* が優占した一方, Sts. 39 で *F. cylindrus* が, St. J59 で *Chaetoceros* spp. と *Corethron* spp. がそれぞれ優占した.

一年氷・多年氷全 17 試料中の Chl *a* 濃度は薄氷よりも幅広く $0.1\text{--}157.4\ \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲であったが (Fig. 2-5a), 観測点間で有意差は無かった (Steel-Dwass 検定, $p > 0.05$). 同様に, 現存量は $1.4 \times 10^5\text{--}4.5 \times 10^8\ \text{cells L}^{-1}$ であった. 最も優占した種は薄氷と同じく *F. cylindrus* ($71.2 \pm 16.8\%$) だった. しかし薄氷優占種の *Pseudo-nitzschia* spp. やナノ鞭毛藻の割合は低く, それぞれ $6.6 \pm 5.4\%$ と $2.4 \pm 1.9\%$ だった (Fig. 2-5b).

海水中の Chl *a* 濃度, BSi 濃度はそれぞれ $0.5\text{--}1.7\ \mu\text{g L}^{-1}$, $0.6\text{--}3.4\ \mu\text{mol L}^{-1}$ であった (Table 2-1). 海水中の Chl *a* 濃度および BSi 濃度は観測点間でそれぞれ 3.4 倍と 5.8 倍の差があった. 海水の BSi: Chl 比 (重量比: w/w) は観測点ごとに異なり, St. S138 で最小値の 33.6 が記録された一方, 他の 4 観測点は 57.6–86.5 の

範囲だった。海水中の植物プランクトン組成は珪藻とナノ鞭毛藻類の混合で、ナノ鞭毛藻の割合が海水よりも高かった ($34.4 \pm 16.5\%$) (Fig. 2-6)。

海水と海氷の全試料に対し藻類組成に基づくクラスタリング解析を行った結果、試料は大きく二つのクラスターに分類された (Fig. 2-7)。クラスターAは全ての一年氷・多年氷試料と一部の St. 39 の薄氷試料を含んでいた。クラスターBは全ての海水試料と残りの薄氷試料で構成されていた。

2.3.3. 植物プランクトンおよび栄養塩の海水への濃縮

全 5 観測点における Chl *a* 濃度および BSi 濃度の Enrichment index (EI_{Chl} , EI_{BSi}) は、それぞれ 1.5–72.3, 1.3–21.5 だった (Fig. 2-8a)。 EI_{Chl} の中央値 (およびレンジ) は観測点ごとに異なり、St. 39 で最大値を示し (10.8; 2.7–72.3)、次いで St. 43 (6.0; 3.8–8.1)、J59 (4.0; 2.2–11.9) であった。St. 108 と St. S138 の EI_{Chl} の中央値は他の観測点の約半分 (1.7) であり、いずれの観測点も St. 39 に対して有意に低い EI_{Chl} を示した (Steel-Dwass 検定, $p < 0.05$)。全 4 観測点における EI_{BSi} の中央値は EI_{Chl} とは異なる傾向を示し、最大値は St. S138 (9.5; 7.7–10.9) にみられたが、観測点間で EI_{BSi} に有意差は無かった (Steel-Dwass 検定, $p > 0.12$)。この値は同観測点における EI_{Chl} の 5 倍以上であった (Fig. 2-8b)。同様の傾向は St. 43 と St. 108 にも見られ、 EI_{BSi} は同観測点の EI_{Chl} と比較して 1.1–2.4 倍高かった。 EI_{Chl} と EI_{BSi} はいずれも氷厚との有意な相関は見られなかった (Kendall 順位相関検定, EI_{Chl} : $p = 0.59$, $\tau = -0.07$; EI_{BSi} : $p = 0.63$, $\tau = -0.08$)。

栄養塩の EI は総じて EI_{Chl} と EI_{BSi} より低く、全 5 観測点で $EI_{Nitrate}$ が 0.7–1.3, $EI_{Phosphate}$ が 0.6–2.4, $EI_{Silicate}$ が 0.4–3.4 であった (Fig. 2-9)。St. S138 の $EI_{Silicate}$ 中央値 2.9 を除いて、栄養塩 EI の中央値における観測点間の差は小さく、0.7–1.3 の範囲であった。観測点間で $EI_{Nitrate}$, $EI_{Phosphate}$, $EI_{Silicate}$ について有意な差は認められなかった (Steel-Dwass 検定, $p > 0.10$)。全ての薄氷試料から算出された栄養塩 EI の中央値は、それぞれ 1.0 ($EI_{Nitrate}$)、1.0 ($EI_{Phosphate}$)、0.8 ($EI_{Silicate}$) であった。また、いずれの栄養塩の EI も 1 より有意に高いとは言えなかった (One-sample Wilcoxon signed rank test, 栄養塩ごとにそれぞれ $n = 28$)。

各藻類の EI_{Cell} は Chl *a* 濃度と BSi 濃度同様、高い値を示した (Fig. 2-10) . 優占分類群 (*Chaetoceros* spp., *Fragilariopsis cylindrus*, *F. curta*, ナノ鞭毛藻, *Pseudo-nitzschia* spp.) と珪藻の全現存量の EI_{Cell} の中央値は 2.4–18.8 であった. いずれの EI_{Cell} も 1 より有意に高かった (One-sample Wilcoxon signed rank test, 分類群ごとにそれぞれ $n = 30$) . 珪藻のみの EI_{Cell} は 3.1–267.2 であり, この最大値は EI_{Chl} と EI_{BSi} の上限を上回った. 優占種の EI_{Cell} は分類群間で有意な違いが見られた. 珪藻 *Chaetoceros* spp. とナノ鞭毛藻の EI_{Cell} (中央値でそれぞれ 2.4 と 3.8) は, 珪藻の全現存量および他の珪藻優占種 (*Fragilariopsis cylindrus*, *F. curta*, *Pseudo-nitzschia* spp.) の EI_{Cell} (中央値で 11.7–18.8) よりも有意に低かった (Steel-Dwass test, $p < 0.01$) . なお有意に高かった 4 分類群 (珪藻の全現存量含む) 内で EI_{Cell} に有意差は無かった (Steel-Dwass test, $p > 0.32$) . 中央値が最大であった種は *F. cylindrus* で, 最大の EI_{Cell} (556.0) もこの種に認められた.

薄片解析に基づき, EI_{Chl} および EI_{BSi} の最大値は, いずれもフラジルアイス 0% の海氷 (St. 39 の海氷 No. 9) に見られた (Fig. 2-12a) . 全ての薄氷試料を用いた EI_{Chl} , EI_{BSi} とフラジルアイスの関係において, EI_{Chl} はフラジルアイスの割合とは有意な関係を示さない一方, EI_{BSi} は負の有意な相関を示した (Kendall 順位相関検定, EI_{Chl} : $p = 0.44$, $\tau = 0.14$; EI_{BSi} : $p < 0.01$, $\tau = -0.50$) . クラスタ解析から一年氷・多年氷と種組成の近い海氷 (クラスタ A に属する試料) を除外し, 同様にフラジルアイスとの関係を調べたところ, EI_{Chl} , EI_{BSi} の最大値はフラジルアイスが 67% の海氷で見られた (Fig. 2-10c, d) . また両者の順位相関検定は, 全ての薄氷試料で解析した場合と同様の傾向を示し, EI_{Chl} はフラジルアイスの割合とは有意な相関を示さないが, EI_{BSi} については負の有意な関係であった (Kendall 順位相関検定, EI_{Chl} : $p = 0.38$, $\tau = 0.07$; EI_{BSi} : $p = 0.09$, $\tau = -0.36$) .

2.4 考察

2.4.1 海氷の種類と基本的な特性

採取した薄氷の厚さと南極海の新成氷の成長速度 ($0.4\text{--}0.5\text{ cm h}^{-1}$, Janssens et al. 2016) から, 海氷のラフティング (重なり) による成長を無視した場合, 採

取した薄氷は生成してから 4–38 h 経過したものであったと考えられる。風速データと海氷の種類は対応しており、風速が最大かつ低い海水温の St. 43 でのみグリーンアイスが採取された (Table 2-1)。これは、風速 10 m s^{-1} を境にニラスからフラジルアイスへ生成される割合が高まる (Eicken and Lange 1989) ことと符号する。St. 43 の薄片がフラジルアイスのみで構成されていたことから、この観測点では結氷温度に達した海水が大気から直に冷却され生じたと推察される。St. 43 で採取した蓮葉氷は氷厚が小さい点、塩分が極めて高くブラインの排出が少ないことから (Fig. 2-3a; 2-3c)、海氷生成 (固化から薄氷の成長) の過程における最初期の海氷であると考えられる。St. 43 とは対照的な観測点として St. S138 が挙げられる。St. 43 と同様に海氷が開放水面で生成された点、海水温が低い点は共通するが、特徴的な点は最も小さい風速である (2.1 m s^{-1})。St. S138 で氷厚が極めて均一なニラスのみが採取されたこと、およびフラジルアスの割合の中央値が観測点間で最も低かったことは、ニラスが穏やかな海面で固化しやすいという定説を支持するものである。一方、他の観測点については、砕け氷 (St. 39, 108) や定着氷 (St. J59) が観測時に存在していたため (Fig. 2-1)、より海氷の固化/生成過程は複雑になっていたと予想される。例えばリード (船舶の航行が可能なサイズの氷盤の割れ目) では、海氷が波浪を減衰させるため (Wadhams et al. 1988) に様々な風速下 ($0.2\text{--}6.0 \text{ m s}^{-1}$) でも均一な氷厚のニラスが生成される (Zatko and Warren 2015)。したがって、流氷の存在が St. 39 と St. 108 で複数の種類の海氷 (フラジルアイス、カラムナーアイス) が見られた原因と推測される。

2.4.2 アイスアルジーの現存量と種組成

薄氷の Chl *a* 濃度は、他の研究の範囲内であった (Table 2-2)。新成氷の Chl *a* 濃度は最大で $50.0 \mu\text{g L}^{-1}$ に達するが (Ackley et al. 1987)、本研究の結果は、Chl *a* 濃度が総じて $10 \mu\text{g L}^{-1}$ 未満であるという報告 (Garrison et al. 1989) に一致している。南大洋における海氷中 BSi 濃度の報告として本研究は、Fripiat et al. (2007) に続いて 2 例目であり、新成氷では初めてとなる。Fripiat et al. (2007)

の BSi 濃度 ($7.0\text{--}443.0\ \mu\text{mol L}^{-1}$) と比べて, 本研究の濃度は低かったが, 彼らの試料が春季の一年氷であるためと考えられる. 新成氷には, 珪藻以外の珪質の藻類 (珪質鞭毛藻, シスト) も含まれていたが, その割合は極めて少ない (全細胞に対して $<1\%$). よって BSi 濃度は珪藻によって支配されていると考えられる.

クラスタリング結果 (Fig. 2-7) は, 大きく分けて一年氷・多年氷のクラスターと薄氷と海水のクラスターに分かれており, それぞれの環境特有の藻類種組成を反映したと考えられる. すなわち, 薄氷中のアイスアルジー種組成は植物プランクトンの海水への取込みによってもたらされるため種組成は類似するが, 一年氷と多年氷には新成氷とは別の種が優占するためと考えられる (Garrison et al. 1983; Gleitz and Thomas 1993; Niimura et al. 2000). 薄氷と一年氷・多年氷との種組成の違いは, 海水融解に伴う一部の分類群の放出 (Davidson and Marchant 1992) や春から夏のアイスアルジーのブルームに伴う種組成の遷移 (Gleitz et al. 1998) に起因する可能性がある. 本研究の一年氷・多年氷の種組成は, 過去に報告された夏季 (12–1 月) の流氷中組成に類似しており *F. cylindrus* が最優占種である点が共通していた (Meguro et al. 1992). Gleitz et al. (1998) は, 新成氷では中心珪藻が優占する一方でより成長した海水は *F. cylindrus* が現存量と割合ともに増加すると報告している. そのため薄氷より一桁以上高い Chl *a* 濃度, 現存量を含む一年氷・多年氷では, 海水内部で適応した種の増加と蓄積により, 新成氷および海水と異なる種組成を示したと考えられる. つまり海水生成から融解直前までの期間に *F. curta*, ナノ鞭毛藻, *Pseudo-nitzschia* spp., *Chaetoceros* spp. が優占する群集から, *F. cylindrus* 単独が優占する群集へと進むと考えられる.

2.4.3 主要栄養塩の海水への取込み

栄養塩の EI (Fig. 2-9) は全ての種類について藻類 (Chl *a*, BSi) よりも低い値が見られ, 先行研究 (Riedel et al. 2007; Gradinger and Ikävalko 1998) の結果と類似していた. 硝酸, リン酸, ケイ酸塩は植物プランクトンと比較して海水中に濃縮されにくい傾向にあることが知られており, 10 cm 未満のニラスやグリースアイスの EI として 0.5–3.0 の値が報告されている (Riedel et al. 2007; Gradinger

and Ikävalko 1998) . 海水が生成してから時間経過とともに海水内部で主要栄養塩の消費 (NO_3^- , $\text{Si}(\text{OH})_4$) と再生産 (NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}) が起こる (Fripiat et al. 2017) . より厚みを増した海水では, 海水と海水間におけるブラインと海水の交換が制限される. また, 珪藻類による栄養塩取込みや (Martiny et al. 2013) , 溶存態有機物の分解 (Clarke et al. 1998) によって PO_4^{3-} の蓄積が進む. St. 39 での外れ値に分類された $\text{EI}_{\text{Phosphate}}$ は, 上述のような機構で PO_4^{3-} が蓄積したことを示していると考えられる. 一方, ほとんどの海水において海水中と海水中の栄養塩比に明瞭な違いが認められなかったことは, 海水厚から見積もった海水生成からの経過時間が < 38 時間と短く, 栄養塩の組成変化が生じるほどアイスアルジーの増殖が起きていないためと考えられる. 以上の結果から, 薄氷中のアイスアルジーは増殖以外によって, すなわち物理的な取込みによって蓄積した可能性が高い.

2.4.4 植物プランクトンの海水への取込み

本研究では全ての EI_{Chl} , EI_{BSi} , EI_{Cell} (観測点ごとではなく, 全データをまとめて解析した場合) は有意に 1 より高く (Fig. 2-8; 2-10) , 晩夏から初秋に薄氷へ植物プランクトンが濃縮されることが明らかとなった. また主要栄養塩と比較して, 懸濁態 (主に植物プランクトン) が海水内で濃縮されやすいという特徴が確認された. 新成氷への物質の取込みに関する結果の解釈には, 植物プランクトンのサイズや種組成, 生成した海水の出来てからの時間 (氷厚) が重要である. 栄養塩 (塩分で補正した硝酸塩の濃度) は推定される濃度より低下しておらず, 海水内での顕著な増殖は生じていなかったと考えられる (Fig. 2-9) . 溶存成分はブライン排出に従い (つまり保存的に) 振る舞うが, 藻類細胞などの粒子はそうではないということが一年氷の観測から判明している (Meiners et al. 2011) . また, Sackhole 法 (コア穴を途中まで掘削し, 周囲の海水から流出して穴に溜まったブラインを採水する方法) で直接採水したブライン中の Chl *a* 濃度は, 海水を融かしてブラインの占める割合から推定した Chl *a* 濃度よりも低いことが報告されている. この理由として, van der Merwe et al. (2009) は一年氷中で

細胞外高分子物質 (Extracellular polymeric substances: EPS) といったバイオフィルムが形成され, 結晶表面にアイスアルジーが固着するためにブライン中の Chl *a* 濃度が融解水の Chl *a* 濃度より過小評価されると述べている. 本研究では EPS 濃度といった直接的なバイオフィルムの証拠は無いものの, 新成氷での高い EPS 濃度が, ウェッデル海沿岸で報告されている (Riedel et al. 2007). この仮説が正しいとするならば, 氷厚が増してよりブラインが排出された海氷ほど, アイスアルジーの EI が高くなると予想される. 実際グリーンランドと Mackenzie shelf で行われた観測では, 海氷の厚さと EI 間には正の相関が見られている

(Riedel et al. 2007; Gradinger and Ikävalko 1998). 本研究では海氷厚と EI の間に有意な相関は見られなかったが, この原因として海氷厚が Riedel らの試料より総じて小さく (最大 48 cm に対して本研究では 1.9–15.2 cm), アイスアルジーの固着による海氷内部での蓄積が海氷生成初期には顕著でなかったと考えられる.

植物プランクトンの分類群ごとに EI は異なっており (Fig. 2-10, 2-11), これは薄氷への選択的な取込みを示唆している. この結果は北極海 (Gradinger and Ikävalko 1998; Róžańska et al. 2008) での研究を支持するものであり, また南大洋で初めての報告である. 比較的 EI の低かったナノ鞭毛藻の細胞サイズは $< 5 \mu\text{m}$ であり, サイズが $< 4 \mu\text{m}$ の細胞は比較的取り込まれにくいという先行研究の結果に類似する (Róžańska et al. 2008). 最も EI の中央値が低かった *Chaetoceros* spp. には細胞サイズが $< 10 \mu\text{m}$ の種 (e.g. *C. neglectus*, *C. bulbosus*) と大型の種 (*C. dictyota*) が両方含まれていた. 春季から夏季の氷盤と比べて, 海氷生成初期の薄氷は *Chaetoceros* 属といった中心珪藻が優占するとされており (Gleitz and Thomas 1993; Gleitz et al. 1998), この属の低い EI は一見これまでの知見に反するよう見える. しかし *Chaetoceros* 属の EI_{Cell} は 1 を有意に上回っていることから, 新成氷に取り込まれている点は事実である. また *Chaetoceros* 属は St. J59 の海水中植物プランクトン種組成で 20% を示している通り, 南大洋沿岸の海水中で優占しやすい分類群である (van Leeuwe et al. 2022). そのため, 海水中の高い相対現存量が, 本属が新成氷に優占しやすい理由であると考えられる

(Gleitz and Thomas 1993) .

EI_{Chl} と EI_{BSi} は同じ観測点で取得した海水間でもその傾向が一致せず、観測点間で EI の逆転 (e.g. St. 43 と St. S138) が見られた (Fig. 2-8) . この原因の一つとして海水から新成氷へ環境が変わることによって、取込まれた藻類がストレスを受け、 $BSi: Chl\ a$ 比を上昇させた (細胞あたりの $Chl\ a$ 濃度が低下した) 可能性がある. 海氷生成にともない藻類が経験する最も顕著な変化は塩分であり、本研究の薄氷中の塩分は海水に対して 1.3–3.8 倍高くなっていた (Table 2-1, Fig. 2-3b) . 南大洋の植物プランクトンの光合成能力 (最大光合成速度など) は塩分により変化し、塩分 50 を上回ると低下し始める (Arrigo and Sullivan 1992) . しかしながら St. S138 のブライン塩分は 50.6–59.0 であり (Fig. 2-3b) , St. 43 (73.7–127.5) と比較しても有意に高くはない. また $Chl\ a$: 細胞体積比は塩分上昇 (最大~100) によっても低下しないことが知られている (Arrigo and Sullivan 1992) . したがって塩分以外の要因で BSi あたりの $Chl\ a$ 濃度が低下したと推察される. もう一つの原因として物質の選択的な取り込まれやすさの違いが考えられる. 選択的な取り込まれやすさ (異なる物質間での EI の差) はウェッデル海の新成氷でも報告されており、例えば粒状有機窒素 (Particulate organic nitrogen: PON) と $Chl\ a$ 濃度の EI は、POC の EI の半分以下である (Janssens et al. 2016) . St. S138 の薄氷 $BSi: Chl\ a$ 比 (6.8) は St. 43 の 2 倍以上であり、St. S138 の海水中 $BSi: Chl\ a$ 比の 4 倍以上であることから、 BSi と $Chl\ a$ 間で海水への取込みに選択性が示唆される. 南大洋に生息する全ての藻類は光合成色素である $Chl\ a$ を有しているが、 BSi は珪藻など一部の分類群に限られる. 前段落で述べた通り、珪質の殻を持たないナノ鞭毛藻は、珪藻と比較して海氷へ取り込まれにくいことが本研究と先行研究 (Gradinger and Ikävalko 1998; Róžańska et al. 2008) から判明している. St. S138 では、海水中のナノ鞭毛藻の割合が 5 観測点で最大 (66%) であるため (Fig. 2-6) , 海氷の $BSi: Chl\ a$ 比が海水より大幅に高く、 $BSi, Chl\ a$ 間で EI に違いを生じさせたと考えられる.

本研究のカラムナーアイスとフラジルアイスの EI は、過去に報告された値の範囲内であった (Table 2-2) . 当初の予想に反して本研究では、高い EI はフラ

ジルアイスの生成によるものではなかった. 原因として表層海水の冷却が考えられる. 海水は大気に冷却され, 結氷温度は水圧とともに上昇するため, フラジルアイス生成 (海水の結氷温度以下への冷却) は一般に表層ほど起こりやすい. 本研究では, 8 m 深度の海水は結氷温度を上回っていたため, 少なくとも海水の過冷却はこの深度より浅い層で起きたと考えられ, 秋における混合層深度 (18–67 m, Park et al. 2017) と比較して極めて浅い. したがってフラジルアイスで低い EI が見られた原因として, フラジルアイスと粒子の接触が乏しかったことが考えられる. 新成氷で極めて高い Chl *a* 濃度 ($26.8 \mu\text{g L}^{-1}$) が報告された時の海水中の濃度は $0.5 \pm 0.3 \mu\text{g L}^{-1}$ であり (Garrison et al. 1983), 本研究 ($0.5\text{--}1.7 \mu\text{g L}^{-1}$) と比べて高くはない. そのため, フラジルアイスと粒子の接触が乏しかった原因として, 植物プランクトン現存量そのものが低かったことは主要因ではないと考えられる. フラジルアイスの到達深度は海水の過冷却および攪乱によって支配され, 最大深度 99 m まで到達することが, 冬季オホーツク海の音響観測から推定されている (Ito et al. 2021). 特に水深の大きい海域における堆積物の高い取込み (suspension freezing) では, 堆積物は海底流のみで表層に浮上しないため, フラジルアイスと堆積物の接触が重要と提唱されている (Ito et al. 2017). フラジルアイス-粒子間の接触の重要性は室内実験からも確認され, 海水中の堆積物 (シルト, 砂) の濃度を高くすると, 濃縮率 (フラジルアイスと海水との含有堆積物濃度の比) が高くなることから支持されている (Smedsrud 2001). フラジルアイスの特性として, 複数のフラジルアイスが集まって塊を形成することが知られており, これを flocculation と呼ぶ (Martin et al. 1981). フラジルアイス単独では粒子をほとんど取り込まないことを踏まえると (Ackley 1982), flocculation を起こしたフラジルアイスは比較的内部に堆積物や原生生物を保持しやすいと考えられる. ただし, この flocculation は短時間 (~30 分) では生じない (Garrison et al. 1989). したがって本研究のような深度 8 m 未満で海氷が生成された場合, フラジルアイスが遭遇および保持する植物プランクトン細胞の数は少なかったと推察される. ゆえにフラジルアイスであるにも関わらず, EI および Chl *a* 濃度はカラムナーアイスほど高くなかったと考えられる. 衛星観測によ

って推定された着色氷（高濃度の藻類を含んだフラジルアイス）の面積が、2月よりも海面冷却の進んだ3月の方で大きいことも（DeJong et al. 2018）、上記の考えを間接的に支持している。これらのことから、先行研究に見られる高いEIには激しい擾乱を伴うより深い深度でのフラジルアイス形成が必須であり、これと水柱中の高い植物プランクトンバイオマスが同所的に生じることでChl *a* 濃度が高い海水の形成に繋がると示唆される。

2.4.5 古い海水融解水起源の植物プランクトン

海水へ取り込まれる藻類の起源は主に、海水（植物プランクトン）、海底（底生藻類）、一年氷・多年氷等の古い海水の3つが考えられる。それぞれの環境で優占する藻類は異なるため、異なる起源は新成氷の藻類組成を決定する一要因になりうる。例えば、北極スヴァールバル北部での観測によると、新成氷中の珪藻と渦鞭毛藻類はそれぞれ多年氷と水柱が起源と推測されている（Kauko et al. 2018）。本研究の観測点の水深は200 mを上回ることで、懸濁した底生藻類が海水中および海水下のいずれにも検出されなかったことから、底生藻類の影響（Ratkova and Wassmann 2005）は除外される。砕け氷や定着氷が周辺に存在していた St. 39, St. 108, St. J59 において、古い海水起源の藻類（放出されたアイスアルジー）が新成氷に取り込まれた可能性がある。例えば北極海の多年氷では、珪藻 *Nitzschia frigida* が季節に応じて水柱への放出と、海水下面の凍結により海水へ戻るサイクルが提案されている（Olsen et al. 2017）。本研究では観測点ごとに氷況が多様であるため、海水へ取り込まれる藻類の起源の割合も異なると考えられる。

古い海水を海水内藻類の起源と想定することによって、これまで報告された非常に幅広いEI（Table 2-2）を一部説明できると考えられる。EI_{Chl} および EI_{BSi} で外れ値として検出された St. 39 の海水 No. 9 のアイスアルジー組成は、クラスタリング結果から一年氷・多年氷に類似していた（Fig. 2-7）。そのため、この薄氷は一年氷・多年氷起源の藻類が再び海水へ取込まれて生じた可能性がある。例えば海水融解期の流水・定着氷下では、融解水の成層化により高 Chl *a* 濃度、

低塩分の海水が報告されている (Mundy et al. 2011; Odate et al. 1996) . 古い海氷起源の藻類 (アイスアルジー) が新成氷に取り込まれるという結果は, サロマ湖 (Niimura et al. 2000) と北極海 (Kauko et al. 2018) で確認されている. 新成氷がアイスアルジーの影響を受けた場合 (低塩分で高 Chl *a* 濃度の海氷融解水が海水とともに固化した場合), EI は見かけ上高くなると推察される. また海氷 No. 9 がカラムナーアイスであったことから, このような古い海氷の再融解では, 従来提唱されたフラジルアイスによる効率的な取込み (suspension freezing 等) を介さずに海氷への藻類濃縮が起こりうる. 実際, 冬季の氷盤に掘削した穴で海氷生成を再現した実験では, カラムナーアイスで非常に高い (そして幅広い) EI_{Chl} (120 ± 120) が観測されている (Janssens et al. 2016) . St. 39 で海氷生成時に, 海水中に周辺のアイスアルジーが供給されたことが, 海氷 No. 9 で突出して高い EI_{Chl} (St. 39 における外れ値: Fig. 2-4a) が見られた原因と考えられる.

2.5 結論

2 章では薄氷中のアイスアルジー群集が形成されるメカニズムを明らかにするために, 南大洋沿岸の晩夏から初秋 (2 月末–3 月初め) の海氷生成域で観測を行った. 薄氷の Chl *a* 濃度, BSi 濃度および珪藻の現存量の EI は有意に 1 より高く, 海水と比較して薄氷内で濃縮されていたことを示した. このうち小型のナノ鞭毛藻と比較して, 珪藻が取込まれやすいということも南大洋で初めて評価することができた. この珪藻には南大洋の春–夏の海氷, 海氷縁の海水に優占する種 (*F. cylindrus*, *F. curta*) が含まれていた. これらの種は季節的に海氷生成時に海氷へ取り込まれ, 海氷融解時に放出されることを繰り返しており, 海氷生成時の高い取込みが海氷内部での優占に影響していると考えられる. 異なる海氷生成過程 (フラジルアイスの割合) を有す海氷間では, EI_{BSi} にのみ負の関係が見られ, 従来のフラジルアイスによる取込み (Garrison et al. 1989; DeJong et al. 2018) を支持するものではなかった. この原因として, 古い一年氷・多年氷起源の藻類の再凍結にともなう取込みが示唆されたこと, 観測時の深度 8 m における高い海水温のためフラジルアイスと植物プランクトンの接触が少なかったこ

と両方が考えられた. 本研究で見いだされた手法（藻類組成を用いて1年氷・多年氷の影響を受けた海水を除去する）を用い, 新生氷への濃縮を様々な海水生成環境下での観測を蓄積することにより, より正しい海水への濃縮メカニズムの解明が可能と考えられる.

薄氷のアイスアルジー種組成は海水中の植物プランクトン組成を概ね反映することが確認された. このうち小型のナノ鞭毛藻と比較して, 珪藻 (*F. cylindrus*, *F. curta* など) が海水内で濃縮されやすいということも南大洋で初めて評価することができた. 秋から冬にポリニヤが形成される南大洋沿岸では, ポリニヤごとに植物プランクトン種組成が異なることが報告されており, メルツポリニヤやロス海沿岸では珪藻が優占する一方でダルトンポリニヤではナノ鞭毛藻が優占する (Arrigo et al. 1999; Moreau et al. 2019). 珪藻とナノ鞭毛藻で取込み量が異なることは, 薄氷のアイスアルジー量も植物プランクトン種組成によって変化することを示唆する. ポリニヤごとによる植物プランクトン種組成の違いと, 本研究の結果（種別の取込み量の違い）を考慮することで, 近年報告された着色新成氷 (DeJong et al. 2018) の形成メカニズムの理解が進むと期待される. *Fragilariopsis cylindrus* は南大洋の夏季の一年氷・多年氷に優占することが本研究および先行研究から確認され, 融解までに珪藻主体の群集へと遷移することが示唆された. 以上のように, 南大洋の海水中のアイスアルジー群集の形成には海水生成時の取込みと内部での遷移が重要であると考えられる.

Table 2-1: Meteorological conditions (surface air temperature and wind speed), physical and biological parameters (seawater temperature, salinity, Chl *a* and BSi concentration, and BSi: Chl ratio at 8 m depth), and sampled sea ice thickness and types.

Station	Air T. (°C)	Wind (m s ⁻¹)	Water T. (°C)	Water S.	Water Chl (µg L ⁻¹)	Water BSi (µmol L ⁻¹)	BSi: Chl	Ice thick (cm)	Type (<i>n</i>) of thin ice
39	- 8.2	4.8	- 1.73	32.45	0.8	1.8	63.0	5.8 (3.0– 10.9)	nilas (8), young ice (1)
43	- 11.0	8.2	- 1.78	33.18	1.1	3.4	86.5	1.9, 4.2	grease (1), unconsolidated pancake (2)
108	- 13.3	5.3	- 1.41	33.01	1.7	3.5	57.6	6.2 (2.8– 15.2)	nilas (5), young ice (2)
S138	- 10.1	2.1	- 1.68	33.28	0.5	0.6	33.6	4.7 (4.0–5.1)	nilas (4)
J59	2.9	6.1	- 1.69	33.07	0.6	n.d.	n.d.	2.9 (1.9–4.6)	nilas (3)

n.d. indicates no data. Except for St. 43, sea ice thicknesses are shown as mean values and ranges (minimum and maximum).

Table 2-2: The summary of studies reporting Chl *a* concentration, Enrichment index of Chl *a*, types, and predominant texture of thin ice

Reference	Chl <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	EI _{chl}	Ice types	Texture
Gradinger and Ikävalko (1998)	~1.5 ^a	~30 ^a (~10–130)	pancake	–
	~0.5 ^a	~20 ^a (~10–130)	nilas	–
	~0.5 ^a	< 10 ^a (~0–10)	grease	frazil
Riedel et al. (2007)	4.0 ^b (0.3–22.6)	20.8 ^b (0.9–111)	new, nilas, young, thin 1 st year	–
Janssens et al. (2016)	–	120 ± 120 ^b	thin, gray, pancake	–
	–	28 ± 6.5 ^b	<i>in situ</i> ice experiment	columnar
Garrison et al. (1989)	0–~26	–	pancake	–
	0–~27	–	nilas	–
	0–~13	–	grease	frazil
	~0.5–~250	–	tank ice experiment	frazil
Niimura et al. (2000)	1.6 ± 0.7 ^b	5.4 ± 0.2 ^b	<i>in situ</i> ice experiment	–
Weissenberger and Grossman (1998)	15.7 ± 19.2 ^b	5.7 ± 6.3 ^b	tank ice experiment	–
	(1.3–53.4)	(1.0–18.1)		
This study	1.8 ± 2.2 ^b	8.2 ± 13.8 ^b	nilas, young, pancake,	frazil/columnar
	(0.2–11.6)	(1.5–72.3)	grease	

^a Median value

^b Mean and standard deviation

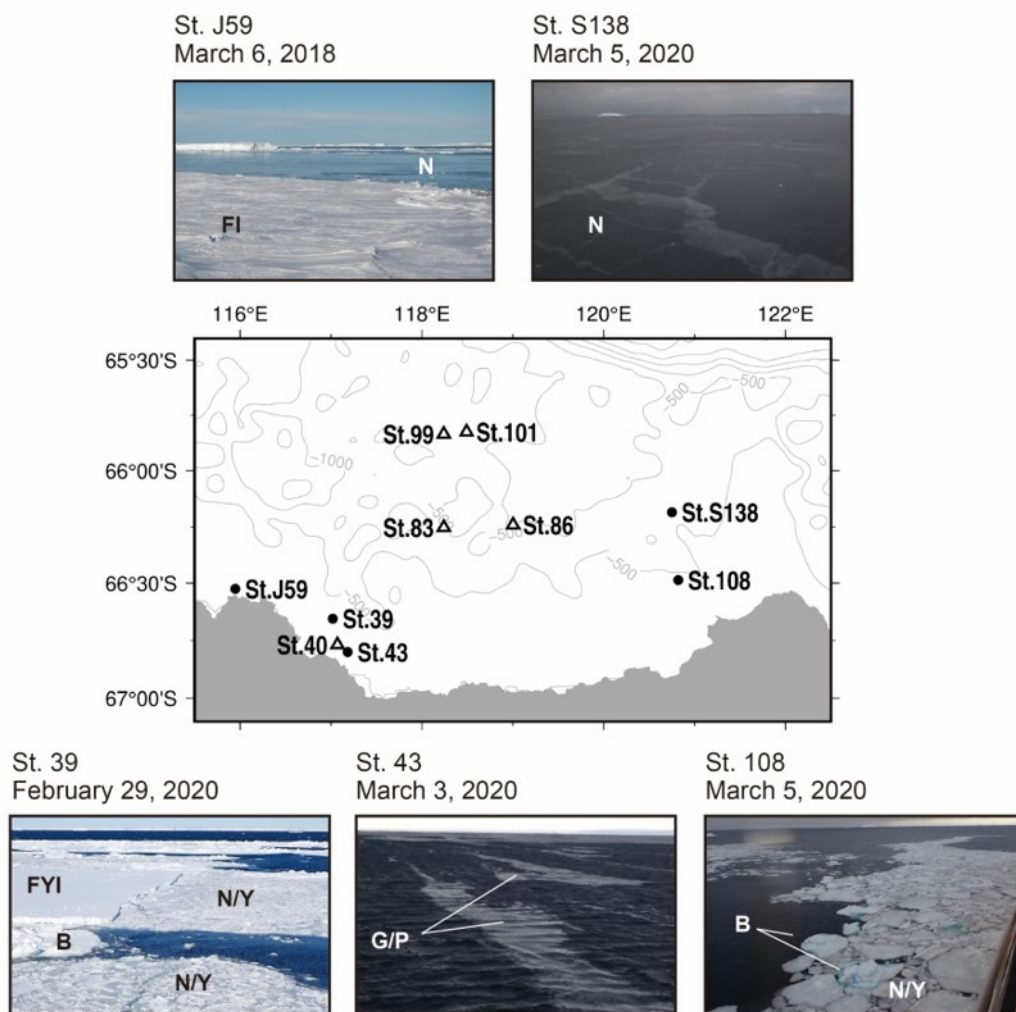


Fig. 2-1

Locations and dates of sea ice sampling stations. Black circle and white triangle indicate thin ice and old (brash) ice stations, respectively. FI; Fast ice, N; Nilas, FYI; First year ice, B; Brash ice, Y; Young ice, G; Grease ice, P; Pancake ice

Top



$$\text{Proportion of frazil ice} = \frac{A}{B} (\%)$$

Fig. 2-2

An example of thin section of new ice (collected at St. S138).

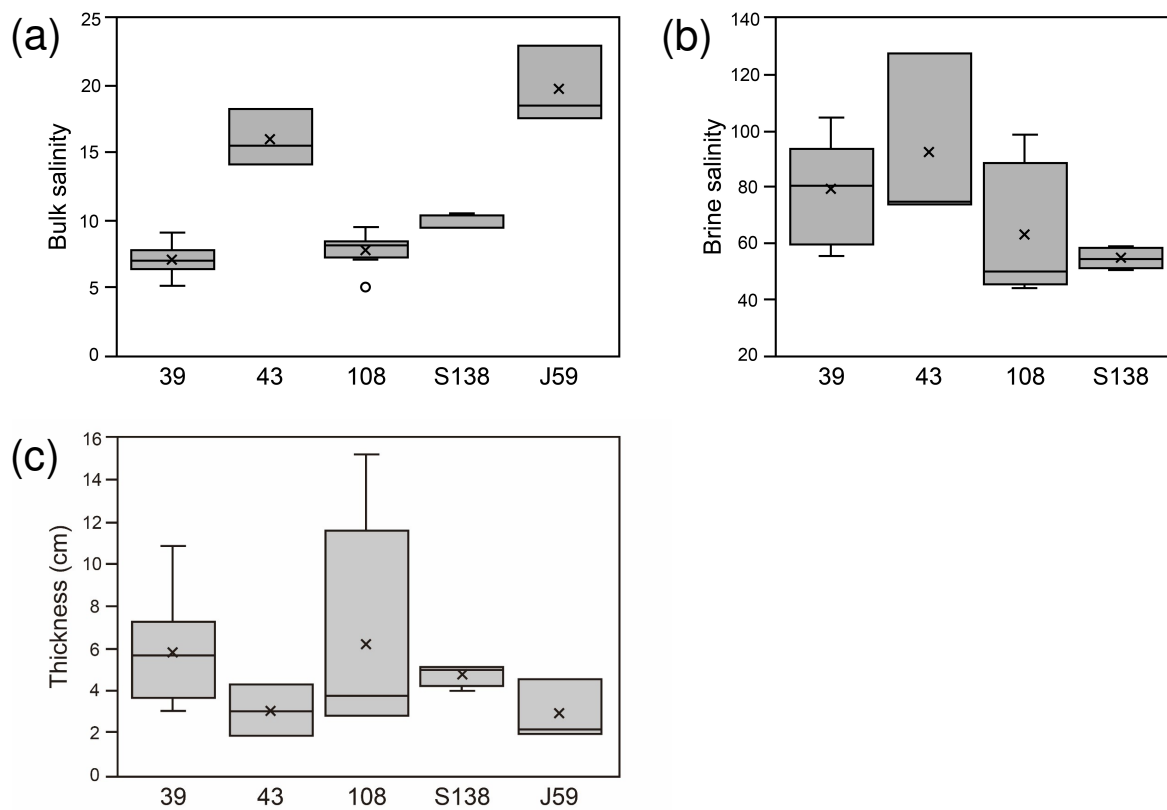


Fig. 2-3

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of sea-ice bulk salinity (a), brine salinity (b), and thickness (c) at the 5 thin ice stations (except brine salinity for St. J59). X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circle indicates outliers.

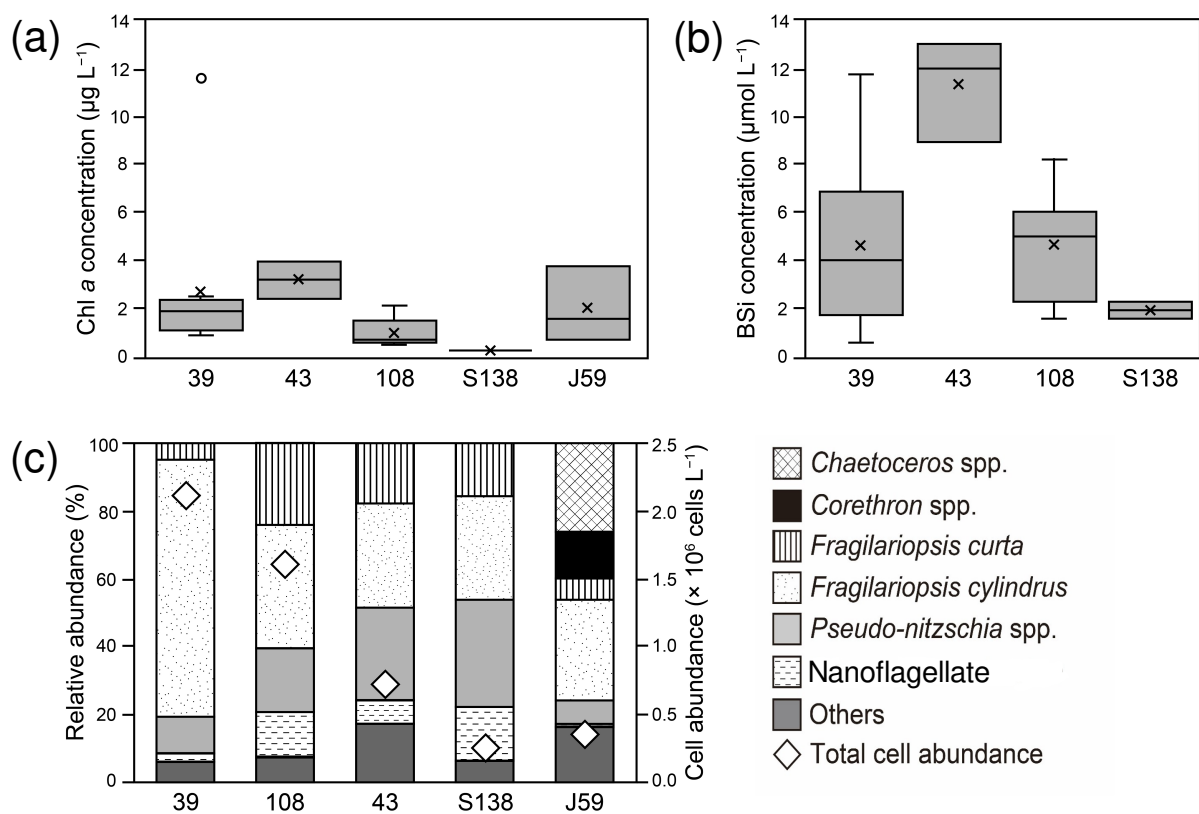


Fig. 2-4

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of chl *a* concentration (a) and BSi concentration (b), and averaged total cell abundance and species composition (c) at the thin ice stations. X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circle indicates an outlier.

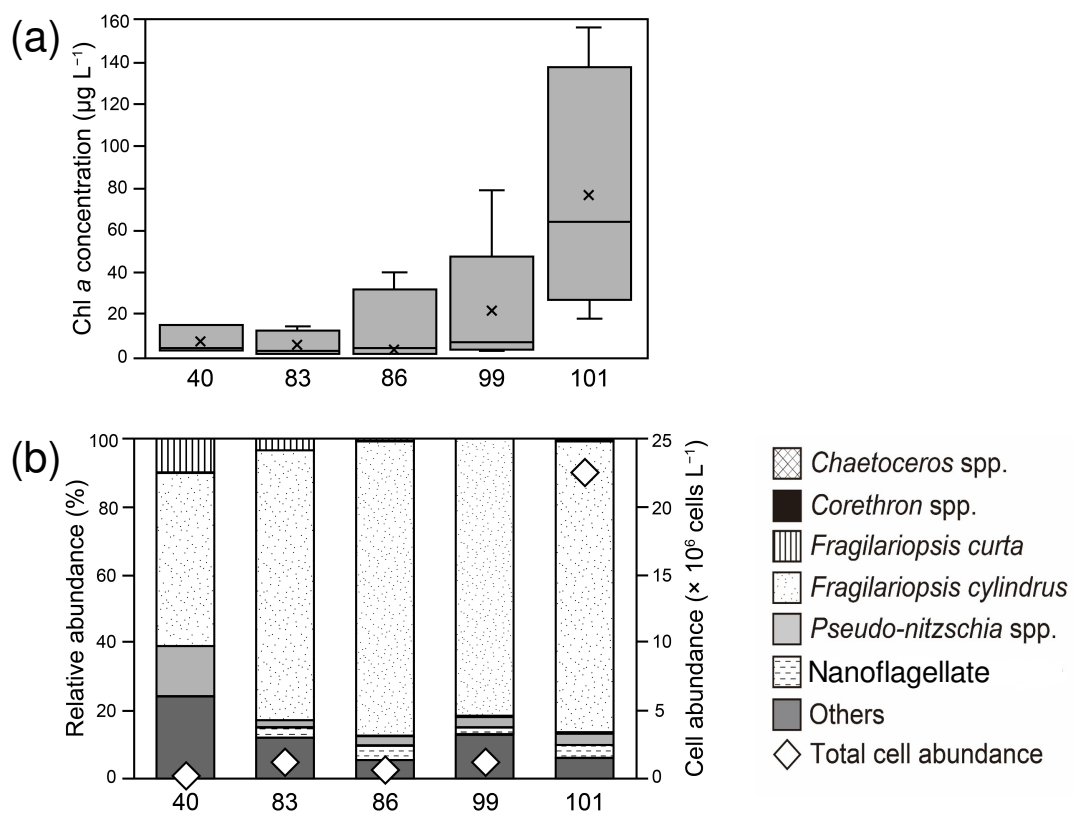


Fig. 2-5

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of chl *a* concentration (a) and averaged total cell abundance and species composition (b) from old (brash) ice stations. X and horizontal line indicate median and mean, respectively.

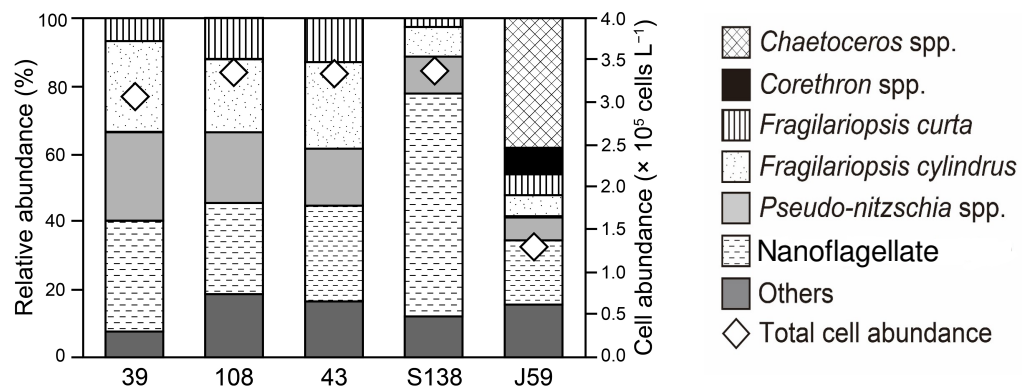


Fig. 2-6

Total cell abundance and species composition from seawater collected at the thin ice stations

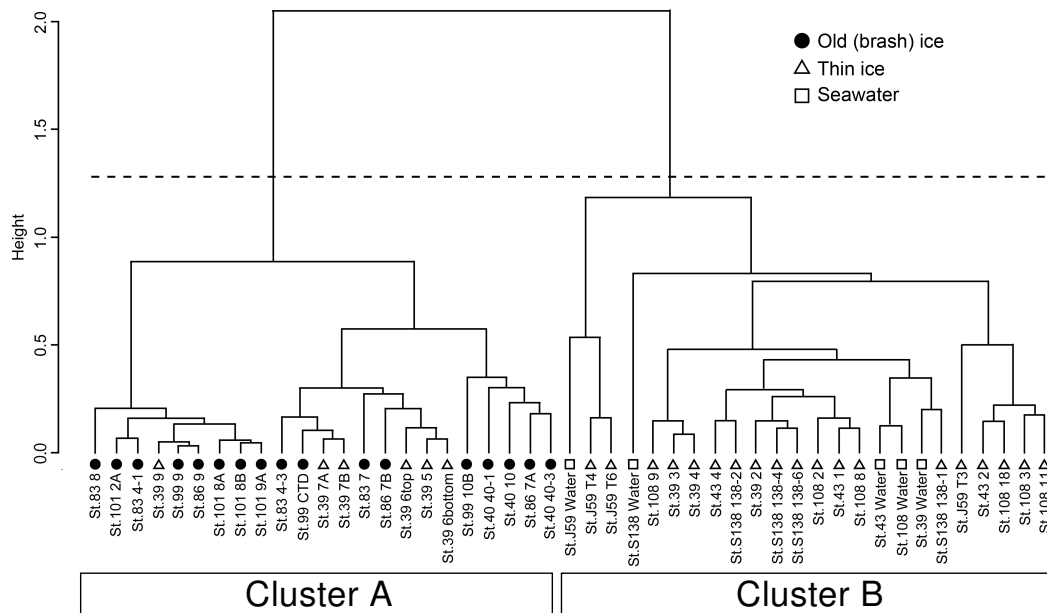


Fig. 2-7

Ward's hierarchical cluster analysis based on Bray-Curtis dissimilarity matrix using relative abundance data of all sea ice and phytoplankton samples.

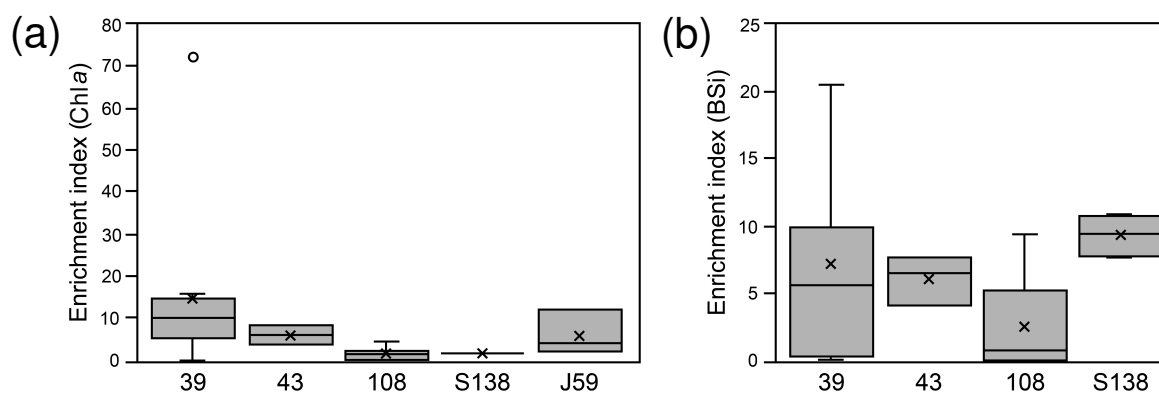


Fig. 2-8

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of Enrichment index for Chl *a* (a) and BSi (b) at the 5 (except St. J59 for BSi) thin ice stations. X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circles indicates outliers.

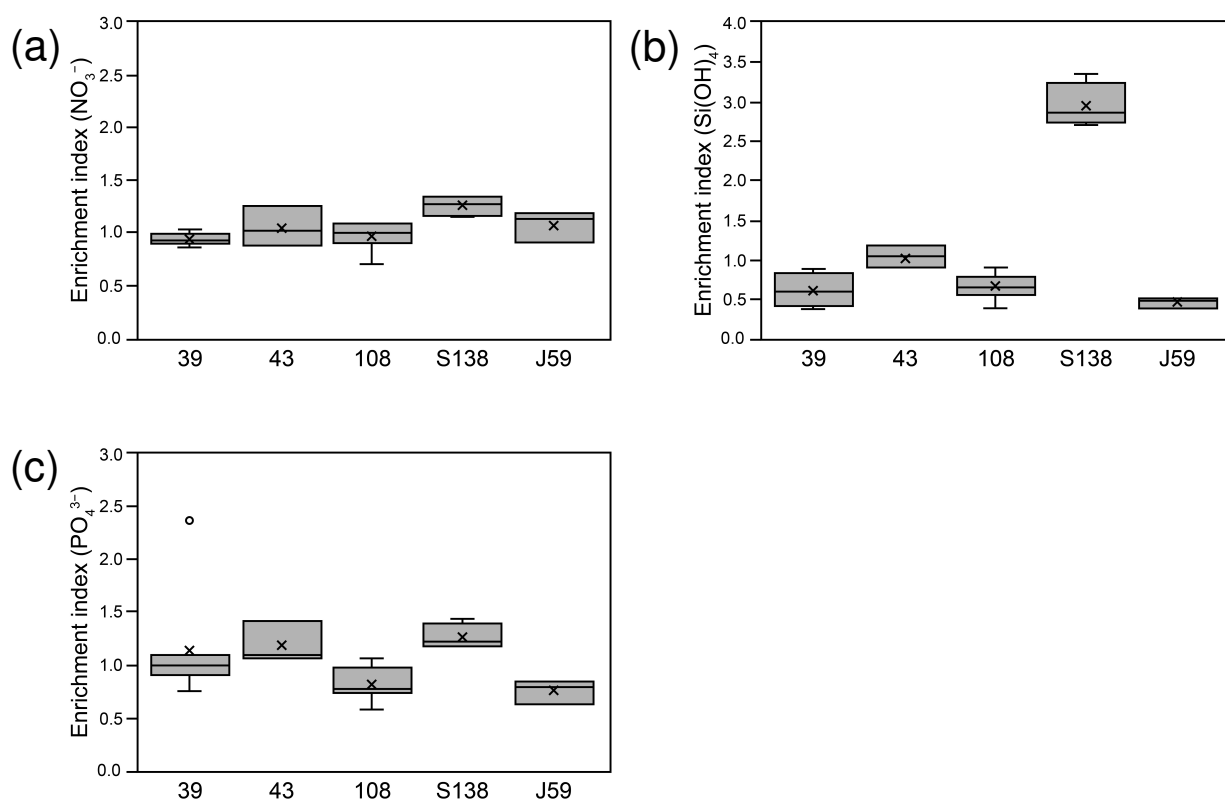


Fig. 2-9

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of Enrichment index for macronutrients; nitrate (a), silicate (b), and phosphate (c) at the 5 thin ice stations. X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circle indicates an outlier.

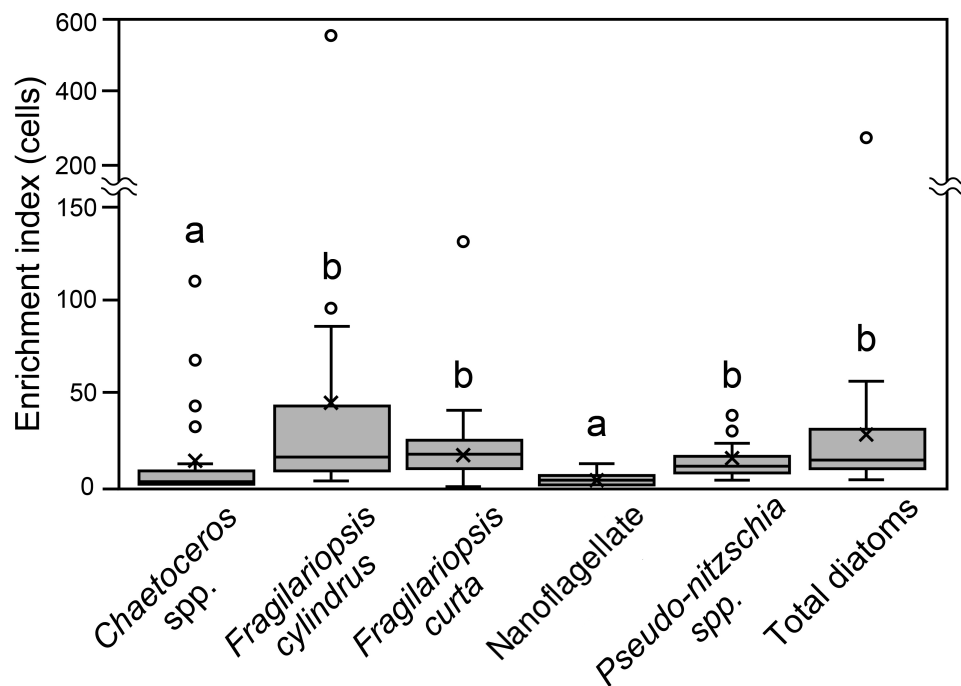


Fig. 2-10

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of Enrichment index for dominant phytoplankton and total diatoms. X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circles indicates outliers. The same characters indicate no significant difference at $p < 0.05$ level.

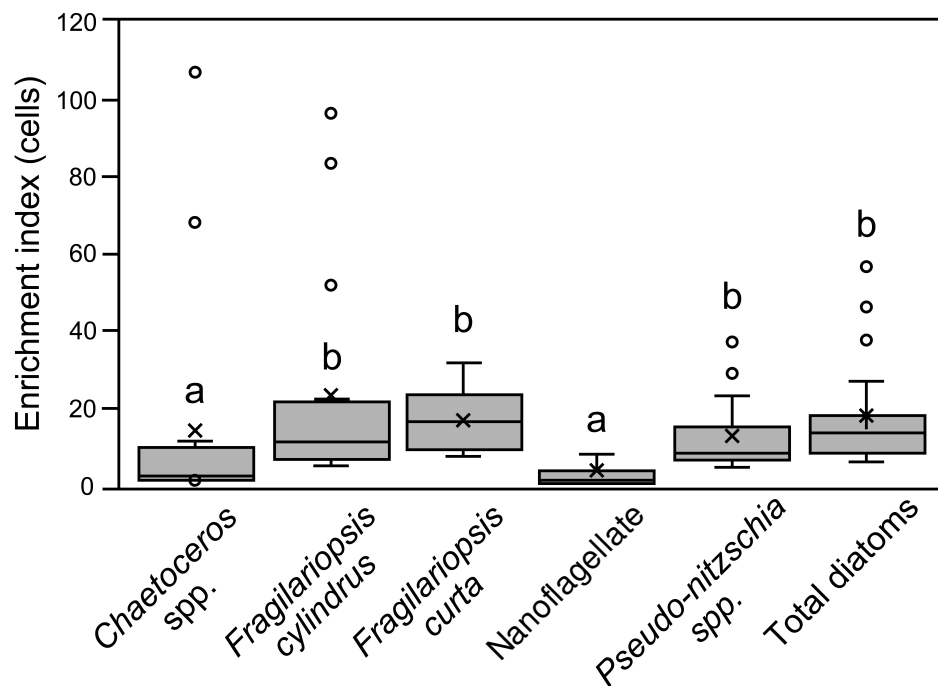


Fig. 2-11

Box and whisker plot (median, mean, 25% and 75% quartiles, and range) of Enrichment index for dominant phytoplankton and total diatoms excluding samples belonging to cluster A (Fig. 2-7). X and horizontal line indicate median and mean, respectively. The open circles indicates outliers. The same characters indicate no significant difference at $p < 0.05$ level.

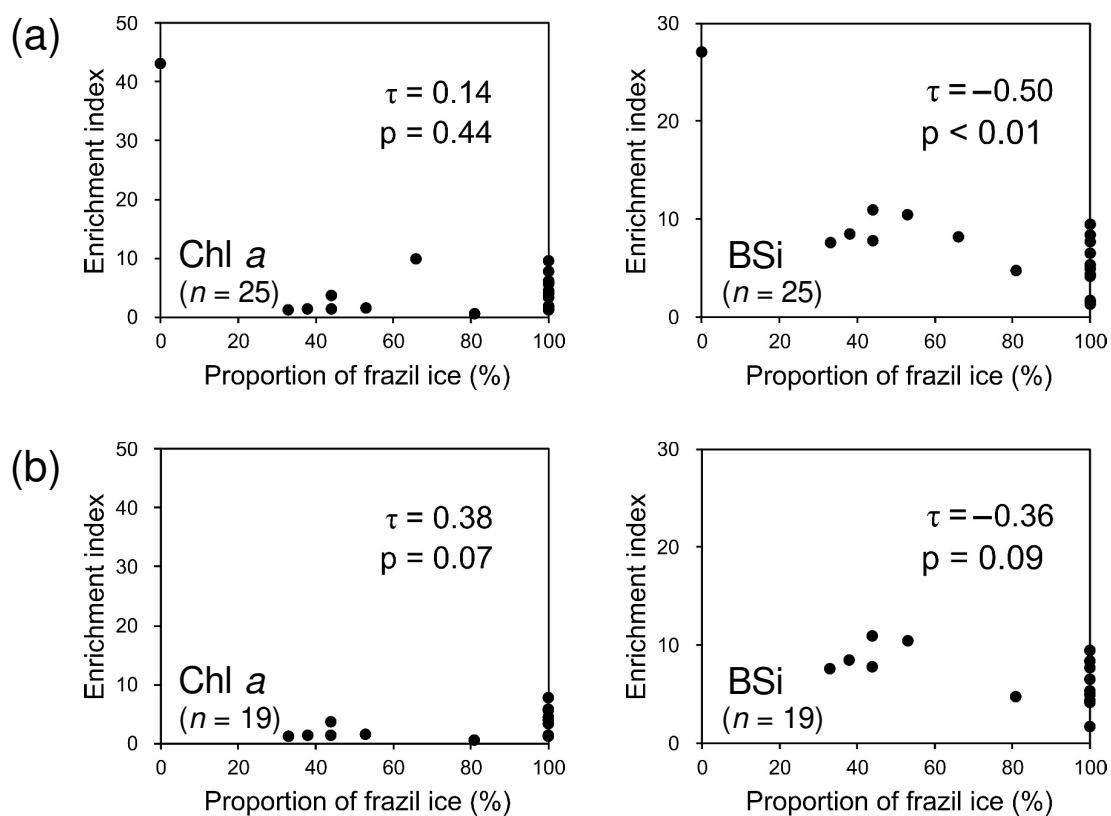


Fig. 2-12

The relationships between proportion of frazil ice and enrichment index for all thin ice samples (a) and the same plot but excluding samples belonging to cluster A (Fig. 2-7) (b).

第3章 植物プランクトン種組成の水平変化とアイスアルジーとの関係

3.1 背景

南大洋の季節海氷域は、窒素、リン、ケイ素といった主要栄養塩濃度が高いにもかかわらず Chl *a* 濃度が低い HNLC 海域であり、その制限要因は他の海域と同様に鉄であることが知られている (Martin et al. 1990; Alderkamp et al. 2019) . 同海域における高生産は、氷縁域において海氷融解に伴って生じる氷縁ブルーム (高い Chl *a* 濃度) , および SBACC (Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current) 周辺の湧昇によって生じる植物プランクトンのブルーム (Schallenberg et al. 2018) によりもたらされる. 東南極季節海氷域におけるブルームでは、多様な植物プランクトン群集が報告されており (e.g. Davidson et al. 2010; Wright et al. 2010; Takao et al. 2014) . 植物プランクトンの種組成の違いは、主要栄養塩取り込みの比率 (Arrigo et al. 1999; Weber and Deutsch 2010) , 粒状有機物の下方輸送 (DiTullio and Smith 1996) , 微小動物プランクトンなどの一次消費者の生存率 (Caron and Hutchins 2013) に影響を及ぼす. したがって、季節海氷域における植物プランクトン現存量だけでなく、その種組成の理解も欠かすことができない重要な知見である.

海氷融解がもたらす環境 (成層強度など) の違いは、季節海氷域における植物プランクトンの優占種 (珪藻、ハプト藻、クリプト藻) に影響を与えると考えられている (Kang et al. 2001; Garibotti et al. 2003) . 例えば、成層の強い環境 (混合層深度の浅い環境) では、強光阻害の影響を受けにくい珪藻が優占する

(Arrigo et al. 1999; Mills et al. 2010) . 物理環境条件に加え、放出されたアイスアルジーも海氷融解後の「タネ」として、季節海氷域の植物プランクトン現存量に影響を与えている可能性がある. 東南極季節海氷域では、海氷上の光合成有効放射 PAR (Photosynthetically Active Radiation) の積算値とリモートセンシングによる表層 Chl *a* 濃度との間に正の相関が見られた (Raymond et al. 2009) . この結果は、放出されるアイスアルジーが多いほど氷縁ブルーム形成に寄与する可能性を示唆している. 加えて植物プランクトンの一部の種はその周辺の海水中にも存在することが複数の研究で報告されている (Mathot et al. 1991; Garrison

and Buck 1985; Ligowski et al.1988; Kristiansen et al.1998) . 特に,いくつかの海水中出現種 (*Fragilariopsis curta* など) は氷縁ブルームの優占種であることから, 放出されたアイスアルジーは氷縁ブルーム形成の一因と考えられる (Wilson et al. 1986) . さらに, フィールドや実験室での培養実験により, 海氷コアの様々な層から採取されたアイスアルジーが, 海水中でも増殖する可能性が示されている (Selz et al. 2018a; Yan et al. 2020; Yoshida et al. 2020a) . そのため, 海氷融解と植物プランクトン種組成の関係を理解することが求められている.

南大洋の東部インド洋区における夏季の植物プランクトン種組成は複数の研究で報告されているが (例えば Kawamura and Ichikawa 1984; Davidson et al. 2010) , アイスアルジー種組成の報告は春季に限られており (e.g., Scott et al. 1994; McMinn et al. 2007; Meiners et al. 2011) , 両者を同時に比較した例は無い. これは海氷観測が通常春に行われるか, 流氷から海氷コアを採取できる沿岸域で行われたためと考えられる (Miller et al. 2015) . よって, 沖側での流氷域におけるアイスアルジー放出が海水中の植物プランクトン種組成や現存量に及ぼす影響の理解に至っていない.

そこで本章では, 海氷融解期のアイスアルジー種組成は海水中の植物プランクトン種組成に影響するとの仮説の下, アイスアルジーの平均的な種組成と氷縁域から北に向かう測線上の植物プランクトン種組成と比較した. 海氷融解からの経過日数に対して, 放出されたアイスアルジーが植物プランクトン種組成へ与える影響を評価した. 本章の目的は 1) 夏季の海氷と沖合の海水から微細藻類の細胞量と組成の特徴を明らかにし, 海水中で播種する候補の種を特定すること, 2) アイスアルジーと植物プランクトン組成の関係, 特に両者の類似性を水平的に調べることで, 播種の影響が強く現れる海水環境を明らかにすることである.

3.2 材料と方法

3.2.1 海水・海氷のサンプリングと物理環境

観測は2018年1月7–11日, 2019年1月9–16日および2020年1月15–23日に110°E付近の氷縁域において東京海洋大学練習船海鷹丸により実施した (Fig. 3-1) . 深度約5 mに設置された船底採水孔から研究用海水をポンプで汲み上げ, 表層海水モニタリングシステム (CT&C, 日本) によって表面海水塩分 (SSS) を連続的に記録した. 同時に, 海水温 (SST) を採水孔付近に設置したメモリー式水温計 (SBE38, Sea-Bird Electronics, Inc., 米国) で記録した. 海水温, 塩分の鉛直分布は, CTD (SBE 9plus, Sea-Bird Electronics, Inc., 米国) または eXpendable CTD (XCTD) を用いて測定した. CTDにはPARセンサーを搭載し, PARの鉛直分布を観測した. 混合層深度はAoki et al. (2006) に従い10 m深度からの海水密度が0.1上昇した深度とした. またPARが海面直下の1%になる深さを有光層深度 (Z_{eu}) と定義した. すべての観測点で混合層深度は100 m未満であったため, 深度100 mと表層 (5 m) との σ_t の差 ($\Delta\sigma_t$) を水柱の成層強度の指標として算出した (Kang et al. 2001) . 海水試料は季節海氷域の23観測点と通年開放水面水域の1点 (2018年のS13; Fig. 3-1a) において, CTD実施点周辺で表層ポンプにより採取し, バルクのChl *a* 濃度, 植物プランクトン組成および現存量 (2020年のS13を除く) の測定に供した. 前者は蛍光法で測定し (2.2.1 参照) , 後者は中性ルゴール溶液 (最終濃度2%) で固定後に冷蔵保存した (2.2.1 参照) .

南端の観測点で各年1回, キャンバス地を張ったプランクトンネットフレーム (直径1.6 m) を用いて, 砕け氷 (流水の小片) を採取した. 各年, 10個または11個の砕け氷の試料 (1サンプルあたり25 kg未満) を, 大きさや色に関係なくランダムに採取した. 2018年の海氷試料は, いくつかの氷片を無作為に選んで1つの試料としたもの (海氷 No.11) を含む. すべての海氷は, 陸上での実験室分析までポリエチレン製の袋に入れて-20°Cの暗所で約2ヶ月間凍結保存した. 海氷試料の重量を測定し, 融解後の塩分と水温から試料の体積 (L) を計算した. 2020年の観測では海氷採取点にて, 研究用海水から主要栄養塩 ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, Si(OH)_4 , PO_4^{3-}) 分析用の試料も採取し, 陸上での分析まで-20°Cで凍結保存した.

3.2.2 海水融解手順

海水の融解は2種類の手順で行った。Chl *a* 濃度の測定と顕微鏡分析のために、まず海水試料を細かく砕きそこから一部（0.8 kg）の海水を取り出した。これらの海水は、脆弱な細胞（渦鞭毛藻、ハプト藻など）の融解後の浸透圧変化による破壊を最小限にするため、7.2 L の濾過海水中で融解した（Garrison and Buck 1986）。主要栄養塩と海水塩分の測定用として残りの海水を、FSW を加えずに室温暗所で一晩かけて融解させた。融解時は試料（海水の融解水）の水温が 5°C を超えないよう注意した。

3.2.3 クロロフィル *a* 濃度

海水と海水の Chl *a* 濃度を分析するために、295–3,130 mL の海水融解水または海水を Whatman GF/F フィルター（φ25 mm）上に濾過した。濾過後、フィルターを 6 mL の *N,N*-ジメチルホルムアミド（DMF）に浸し-20°C の暗所で 24 時間色素を抽出した（Suzuki and Ishimaru 1990）。Welschmeyer（1994）に従い、校正済み蛍光光度計（10-AU, Turner Designs, 米国）を用いて蛍光強度を測定し Chl *a* 濃度を求めた。

3.2.4 主要栄養塩濃度

2018 年と 2019 年の硝酸塩 + 亜硝酸塩（ $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ）、ケイ酸塩（ Si(OH)_4 ）、リン酸塩（ PO_4^{3-} ）濃度測定用の試水は海水融解水からそのまま採取し-20°C で凍結保存した。栄養塩分析システムへのアイスアルジー大型粒子の影響を避けるため、2020 年の試水のみ海水融解水を 0.2 μm のフィルターで濾過した後に凍結保存した。なお、この処理の有無は主要栄養塩濃度にはほとんど影響しないことが報告されている（Dore et al. 1996）。試料は分析の 12 時間前に解凍し、各栄養塩濃度は自動分析システム（QuAAtro, Bran + Luebbe, ドイツ）を用いて分析した。2018 年と 2019 年の海水試料および 2020 年の海水試料については Shimada et al.（2020）でまとめられた方法、2020 年の海水試料については

Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS, 1994) の方法に従って分析した. 海水採取点における表層海水 (深度 5 m) の主要栄養塩濃度については, Makabe et al. (2020a; 2020b; 2022) に掲載されたデータを用いた.

海水中の主要栄養塩濃度は, 海氷に含まれるブラインの量 (海氷の塩分) に大きく依存する. すなわち海氷中に含まれている栄養塩濃度を評価するためには測定値ではなく, 海氷の塩分を考慮する必要がある. $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, $\text{Si}(\text{OH})_4$, PO_4^{3-} について, 塩分により標準化された濃度* C を以下の式で算出した.

$$*C = C \times \frac{34.3}{S}$$

ここで, C は測定時の栄養塩濃度 ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 34.3 は Fripiat et al. (2017) で適用された季節海氷域の表層海水塩分, S は海氷の塩分である.

海水と海氷中の栄養塩濃度を視覚的に比較するために, 理論的希釈直線 (Theoretical dilution line: TDL) を計算した. TDL 上の値は, 海氷が凍結または融解に伴う海氷中栄養塩の保存的な挙動 (栄養塩の取り込みと濃縮および再無機化が無い状態) を示す. TDL を下回る場合はアイスアルジーなどによる栄養塩の取込みが示唆され, TDL を上回る場合は栄養塩の再無機化等が示唆されるため, 観測時に加えて冬季 (海氷生成時とみなす) の TDL を算出した. 冬期海水 (海氷生成時) の TDL は, 塩分 34.3 における主要栄養塩濃度の最小値と最大値 ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ は $30\text{--}35 \mu\text{mol L}^{-1}$, $\text{Si}(\text{OH})_4$ は $50\text{--}90 \mu\text{mol L}^{-1}$, PO_4^{3-} は $2.0\text{--}2.4 \mu\text{mol L}^{-1}$) により算出した (Fripiat et al. 2017). 夏期海水の TDL は, それぞれの年に測定した海氷採取点の塩分と栄養塩濃度から決定した.

3.2.5 植物プランクトンとアイスアルジー現存量の定量

倒立型光学顕微鏡 (Diaphot, Nikon, 日本) を用いて, 植物プランクトンとアイスアルジーの組成と現存量 (cells L^{-1}) を同定・計数した. 10–100 mL の試料を Utermöhl チャンバー (Edler and Elbrächter 2010) で濃縮し, 中心を通る直線 2 列以上かつ 200 以上の視野を走査し, 計 400 以上の細胞を 400 倍の倍率で観察し

た. 細胞質を有する珪藻と殻を別々にカウントしたが, 組成と現存量は細胞質を持つ細胞のみで計算した. 同定を容易にするため, 走査型電子顕微鏡 (Scanning Electron Microscope: SEM) 画像も使用した. 種の同定は主に Scott and Marchant (2005) を参照した.

3.2.6 各年のアイスアルジー現存量の代表値

大きさの異なる 10–11 個 (9.1–21.1kg) の海氷試料から, 各年の代表的なアイスアルジー種組成を算出した. この計算はアイスアルジーの播種が植物プランクトン組成に与える影響 (類似度指数の計算, 次節参照) を推定するためのものである. 播種に着目した場合, 海氷融解水に含まれる藻類種組成 (= 海水中に放出されたアイスアルジーの現存量) を計算する必要がある. そこで, 海氷の各サンプル量を反映した体積加重平均 (Volume-weighted mean: VWM) を用い, 以下のように求めた.

$$VWM_i = \frac{\sum_{j=1}^n (a_{(i,j)} \times b_j)}{\sum_{j=1}^n b_j},$$

ここで, n は海氷試料の 1 年あたりの総数 (10 または 11), j は海氷試料番号 (1–10 または 11), 添字 (i, j) は海氷試料番号 j における種 i の現存量 (cells L^{-1}), b_j はそれぞれの海氷試料 j の容積 (L) である.

VWM を採用した理由は 2 つある. 第一に単純平均を用いた場合の種組成の偏りを避けることができる. 極端な例として 2 つの異なる海氷 (高 Chl a 濃度 [$100 \mu g L^{-1}$] の非常に小さな海氷 [0.1 kg] と, 中程度の Chl a 濃度 [$1 \mu g L^{-1}$] の大きな海氷 [10 kg]) が融解した場合, 両者のアイスアルジー放出量は同等と考えられる. このような場合で単純平均を用いると, 大きな海氷に存在するアイスアルジー, もしくはある種の現存量の寄与は小さくなり, 小さな海氷ではその逆となる. VWM では分散や標準偏差を算出することはできないが, このような偏りを補正することは可能である. 第二に採取した海氷の総量が大きいため, アイス

アルジーの代表的な組成に近づけることができると考えられる。海水の総重量は毎年 135–196kg で、これは厚さ 1 m の海水コア 21–30 本分に相当する。以上の理由からランダムに大量採取された海水の量を反映させることで、海水融解水中の藻類組成をより代表的なものにするために、単純平均より VWM が適当であると判断した。

3.2.7 アイスアルジー、植物プランクトン間の種組成の類似度指数

海水後退後、放出されたアイスアルジーが表層植物プランクトンの種組成にどの程度影響を与えていたかを推定するために、Schulz et al. (2018) に従って類似度指数 (S_H) を計算した。VWM で求めた 2018–2020 年アイスアルジーおよび各測点の植物プランクトンの種ごとの現存量を相対現存量 (%) に変換した。このとき種 i の海水の相対現存量を R_i^{Ice} 、植物プランクトンの相対現存量を $R_i^{Seawater}$ とした。以下の計算式を用いて、各採水点での同年に採取された海水に対する類似度指数を計算した。

$$D = \sqrt{\sum \left(\sqrt{R_i^{Ice}} - \sqrt{R_i^{Seawater}} \right)^2}$$

$$S_H = 1 - D$$

この指数 S_H は 0 から 1 の間で変化し、2 つのサンプル間の種組成が同一であれば 1 となる。

3.2.8 衛星観測による海水密接度

海水の後退時期を解析するために、衛星データを用いて日単位の海水密接度を使用した。データは宇宙航空研究開発機構のホームページ

(http://suzaku.eorc.jaxa.jp/GCOM_W/data/data_w_use.html) から入手した。日単位の海水密接度は、Global Change Observation Mission 1st-Water (GCOM-W1) 搭載の高性能マイクロ波放射計 (AMSR2) が取得したデータからブートストラッ

ブ法 (Comiso et al.1984; Comiso 1986) で計算されたものである. 空間分解能 10 km のポーラーステレオグラフ上に $0.1^{\circ} \times 0.1^{\circ}$ のメルカトル図法でマッピングした. 海氷後退した日は, 各観測点において海氷密接度が 10% 以下になった最後の日とした (Fujiwara et al. 2016). 海氷が後退してからの経過日数 (Days since Sea-ice Retreat: DSR) は, 各観測点の海氷後退した日から観測日までの経過日数と定義した. なお, 海氷後退が観測よりも後に起こった場合は DSR をマイナスの値で表記した.

3.2.9 統計解析

ソフトウェア R (<https://www.r-project.org/>) を用いて, 変数 (Chl *a* 濃度 vs 総珪藻現存量, $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- : \text{PO}_4^{3-}$ 比 vs 総珪藻現存量, S_H vs DSR, SST, SSS) の関係を Non-parametric Kendall 順位相関検定で調べた.

3.3 結果

3.3.1 物理環境と海氷後退

110°E の観測ライン上では 3 年間ともに高緯度ほど表層水温 (SST) が低い傾向にあった (Fig. 3-2a–c). 63.5°S 以北の SST は毎年 1°C 以上であったが, 3 年間で最も低い SST は 2020 年の 65.3°S で記録された -0.95°C であった. SSS は, 63.5°S (2018 年) と 64.7°S (2020 年) の南側で, それぞれ南端である海氷採取点に向かって急激に低下する傾向を示した. 一方 2019 年では, 海氷採取点付近の点 (64.0–65.3°S) の SSS は 33.26–33.83 であり, より北の観測点 (59.0–65.3°S) と同等かやや高い値であった. 混合層深度は 13 m から 63 m の範囲で推移し, 各年とも共通して, 南端の氷縁観測点で最も浅かった (Fig. 3-2d–f). Z_{eu} は 16–62 m の範囲であり, 61°S 以北で混合層深度と同等もしくは混合層深度を下回った. より南の海域では, 2020 年の Sts. KC9, KC7 (63.5–64.0°S) を除いて, Z_{eu} は混合層深度より深くなった (Fig. 3-2g–i). $\Delta\sigma_t$ の緯度変化は年によって異なる傾向を示した. 2018 年と 2020 年の海氷採取点における $\Delta\sigma_t$ は極めて高く (2018 年に 0.9, 2020 年に 1.1), 北の観測点に向かって減少していた. 2019 年の海氷採

取点の $\Delta\sigma_t$ は 0.4 で, 南北の変化は明瞭ではなかった. DSR は 3 年間で -34 days から 145 days で, 海氷採取点では 2018 年にプラス (23 days) , 2019 年 (-34 days) と 2020 年 (-17 days) にマイナスとなった.

3.3.2 植物プランクトンのクロロフィル *a* 濃度, 現存量と種組成

表層 Chl *a* 濃度の南北分布は年によって異なっていた (Fig. 3-2g-i) . 2018 年と 2019 年には, 海氷採取点で比較的低い Chl *a* 濃度 ($< 1.0 \mu\text{g L}^{-1}$) が見られた. 一方, 海氷採取点より北側の観測点 (2018 年は 63°S , 2019 年は 61°S) では, 一部 $1.5 \mu\text{g L}^{-1}$ を超える Chl *a* 濃度が見られた. 2020 年には, 海氷採取点で高い Chl *a* 濃度 ($> 1.0 \mu\text{g L}^{-1}$) であった. 3 年間の最小値 ($0.4 \mu\text{g L}^{-1}$) は 2020 年の 62.5°S で見られたが, それより北側の観測点の Chl *a* 濃度は高く, $59.7\text{--}61.6^\circ\text{S}$ で $1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ を上回る値が見られた.

表層植物プランクトンの総現存量は, $1.8 \times 10^5\text{--}2.2 \times 10^6 \text{ cells L}^{-1}$ の範囲であり (Fig. 3-3) , 最小値は 2018 年の S13 (59.4°S) , 最大値は 2020 年の海氷採取点である S25 (65.3°S) で観測された. 表層植物プランクトンの種組成は南北で違いが見られた. 海氷採取点では, 小型 (概ね長径 $10 \mu\text{m}$ 以下) の羽状珪藻 *F. cylindrus* (Fig. 3-4) が全現存量の 46.5–61.8% を占めていた. 一方, この種の相対現存量は北の観測点で急激に減少し, 62°S より南では全現存量の 0.7–2.8% しか占めていなかった (Fig. 3-3) . *Fragilariopsis kerguelensis* (0.0–23.6%) を除いて, *Pseudo-nitzschia prolongatoides/subcurvata* (2.0–42.5%) , ギムノジニウム目 (0.2–28.8%) など大型の植物プランクトンはすべての観測点で発生したが, これらはより北の点で多く見られた. 小型 ($< 5 \mu\text{m}$) のナノ鞭毛藻は南北方向で比較的均等に分布していたが, その相対現存量はより北の観測点に向かって徐々に増加した (20.6–71.0%) . 以上の傾向は 3 年間で概ね共通であった.

3.3.3 アイスアルジーのクロロフィル *a* 濃度, 現存量と種組成

2018 年と 2019 年の海氷中 Chl *a* 濃度は $< 0.1\text{--}15.0 \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲であった (Fig. 3-5) . 2020 年の No. 4 を除く全ての海氷試料は, 他の年に比べて高い Chl

a 濃度 ($8.6\text{--}78.0\ \mu\text{g L}^{-1}$) を示した. 2018–2020 年の全ての海氷試料について, Chl *a* 濃度が高い ($> 10\ \mu\text{g L}^{-1}$) 試料では, サイズ画分で $> 10\ \mu\text{m}$ の藻類が Chl *a* 濃度の大部分 (72.7–94.6%) を占めた ($n = 32$) .

アイスアルジーの総現存量は, 同じ年に採取された海氷サンプル間でも最大で 2 桁の差があった. 総現存量は $1.7 \times 10^5\ \text{cells L}^{-1}$ から $2.7 \times 10^7\ \text{cells L}^{-1}$ の範囲で, 2020 年の海氷試料 No. 5 で最大値が記録された (Fig. 3-6) . 海氷中の Chl *a* 濃度と全珪藻現存量の間には有意な正の相関が見られた (Kendall 順位相関検定, $\tau = 0.59$, $n = 32$, $p < 0.01$) .

アイスアルジーは珪藻類が優占しており, 特に総現存量が高い試料 ($> 1.0 \times 10^6\ \text{cells L}^{-1}$) では珪藻類が総現存量の 70% 以上を占めていた. 珪藻の優占種は *F. cylindrus* と *F. curta* (それぞれ $7.1 \times 10^3\text{--}8.2 \times 10^7\ \text{cells L}^{-1}$, $7.1 \times 10^2\text{--}9.6 \times 10^6\ \text{cells L}^{-1}$) であり, 全ての海氷試料に共通して出現した. ナノ鞭毛藻, ギムノジニウム目渦鞭毛藻, シスト, その他の珪藻 (*Manguinea rigida*, *Chaetoceros dichchaeta*, *P-n. prolongatoides/subcurvata*) は, 一部の海氷で優占群 (総現存量の 10% 以上) に含まれるが, 現存量の絶対値は大きくなかった ($< 1.1 \times 10^6\ \text{cells L}^{-1}$) . 珪藻以外の藻類が優占する海氷試料 (相対現存量にして 50% 以上) は, 低 Chl *a* 濃度 ($< 10\ \mu\text{g L}^{-1}$) の海氷に限られた.

VWM で求めた総現存量は $3.2 \times 10^6\ \text{cells L}^{-1}$ から $2.6 \times 10^7\ \text{cells L}^{-1}$ の範囲で, 2020 年に最大値が記録された (Fig. 3-7) . 各年のアイスアルジーの組成では, *F. cylindrus* の割合が常に高かった (全細胞の 78-89%) . いずれの年でも北の採水点で優占した他の植物プランクトン (*P-n. prolongatoides/subcurvata*, *F. kerguelensis*, ギムノジニウム目など) も海氷中に存在したが, その相対現存量は非常に少なく, 総現存量の 5% 未満であった.

3.3.4 主要栄養塩濃度

3 年間の主要栄養塩の濃度は, $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ が $0.3\text{--}12.1\ \mu\text{mol L}^{-1}$ (平均 \pm 標準偏差 $2.6 \pm 2.3\ \mu\text{mol L}^{-1}$) , Si(OH)_4 が $0.0\text{--}9.3\ \mu\text{mol L}^{-1}$ ($3.0 \pm 2.2\ \mu\text{mol L}^{-1}$) , PO_4^{3-} が $0.0\text{--}1.3\ \mu\text{mol L}^{-1}$ ($0.5 \pm 0.3\ \mu\text{mol L}^{-1}$) となっていた. NO_2^- は NO_3^- に対して低

濃度 ($2.5 \pm 1.5\%$) であった. 塩分で標準化した濃度は, $*NO_3^- + *NO_2^-$ で $10.5\text{--}377 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($56.2 \pm 75.5 \mu\text{mol L}^{-1}$), $*Si(OH)_4$ で $0.0\text{--}104 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($40.2 \pm 27.0 \mu\text{mol L}^{-1}$), $*PO_4^{3-}$ で $2.0\text{--}16.9 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($7.2 \pm 3.9 \mu\text{mol L}^{-1}$) であった.

海氷の各栄養塩濃度と, 夏季または冬季の表層海水中的濃度との違いを TDL によって比較した (Fig. 3-8). 2019 年の $Si(OH)_4$ を除いて夏季の TDL は, 冬季 TDL の下限値より下に位置していた. 2018 年では $NO_3^- + NO_2^-$ 濃度は概ね夏季 TDL に従ったが, 2019 年と 2020 年ではほとんどの $NO_3^- + NO_2^-$ は夏季および冬季 TDL より上部に分布していた. 3 年間を通して $Si(OH)_4$ は概ね冬季 TDL の上限より下に分布していた. 2018 年と 2019 年の $Si(OH)_4$ は夏季および冬季 TDL の下限を下回っていたが, 2020 年は冬季 TDL より下に分布していた. PO_4^{3-} 濃度は, 2018 年の 1 試料を除いて常に冬季および夏季の TDL を上回っていた. 海氷中の栄養塩の比率 ($NO_3^- + NO_2^- : PO_4^{3-}$ 比) も $1.4\text{--}81.9$ (平均 \pm 標準偏差 10.8 ± 18.3) と変動していた. この比率は海氷の Chl *a* 濃度 (Kendall 順位相関検定, $\tau = -0.49$, $n = 32$, $p < 0.01$) および総珪藻現存量 (Kendall 順位相関検定, $\tau = -0.41$, $n = 32$, $p < 0.01$) と有意な負の相関を示した (Fig. 3-10). 海氷採取点における表層海水中的 $NO_3^- + NO_2^- : PO_4^{3-}$ 比は $15.7\text{--}17.0$ であり, 2020 年に最も高い値だった.

3.3.5 種組成類似度指数と海氷後退, 表層水温, 表層塩分の関係

アイヌアルジー分類群組成に対する各観測点の表層植物プランクトン分類群組成の類似度 (S_H) は, 2018–2020 年に $0.10\text{--}0.89$ の範囲であった. それぞれの年の最大 S_H は海氷採取点 ($64.7\text{--}65.3^\circ\text{S}$) で発生し, 概ね北側の観測点に向かって減少した (Fig. 3-11). 通年開放水面域の観測点 (2018 年は 59.4°S) では, 低い S_H が観測された. S_H は DSR (Kendall 順位相関検定, $\tau = -0.64$, $n = 23$, $p < 0.01$) と SST (Kendall 順位相関検定, $\tau = -0.45$, $n = 23$, $p < 0.01$) と有意な相関を示したが, SSS (Kendall 順位相関検定, $\tau = -0.22$, $n = 23$, $p = 0.14$) とは相関が見られなかった (Fig. 3-12).

3.4 考察

3.4.1 季節海氷域における植物プランクトンのブルームと種組成

本研究では、植物プランクトンの Chl *a* 濃度のピークが見られた緯度は、年によって異なっていた (Fig. 3-2g-i) . 氷縁ブルーム (Smith and Nelson 1986 の定義によると、海氷縁辺域において表層 Chl *a* 濃度が $1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上となる状態) は 2020 年のみ発生し、氷縁から離れた開放水面域のブルームは毎年観測された。海氷採取点では全ての年で、混合層深度は Z_{eu} より浅く、良好な光環境であったことが示唆された。特に氷縁ブルームが見られた 2020 年の海氷採取点では成層度 ($\Delta\sigma_t$) が 1.1 と最も高かった。Kang et al. (2001) および Garibotti et al.

(2003) は、季節海氷域のうち成層が最も強い領域 ($\Delta\sigma_t > 1.0$) で最も高い表面 Chl *a* 濃度が観測されたことを報告している。そのため、2020 年は浅い混合層深度に加えて強い成層強度が氷縁ブルーム形成に寄与したことを示唆する。2018 年の海氷採取点における $\Delta\sigma_t$ は 2019, 2020 年の間であったがブルームは観測されず、海氷後退のタイミングがブルーム発生に関与している可能性がある。この観測点は砕け氷が存在していたが、海氷縁 (10% SIC 等値線) のはるか北側に位置していた。この観測点での DSR は 14 日を超え、この 3 年間の海氷採取点の中では最も高い SST (0.57°C) が観測されたことから、3 年間で海氷融解から最も時間が経過していたと考えられる。氷縁ブルームは鉛直混合による成層の崩壊や鉄などの微量栄養塩枯渇により最長 4 週間で終焉するため (Lancelot et al. 1993; Arrigo et al. 2008) , 2018 年の氷縁での観測前に植物プランクトンブルームが終焉したと考えられる (Wright et al. 2010) . この推察は、2018 年の観測 3 週間前における採氷点付近の高 Chl *a* から示唆される (Fig. 3-13) .

2018–2020 年の海氷採取点以外の観測点では、海氷融解以外の要因がブルームを引き起こしたか維持していた可能性がある。海氷観測点を除いたすべての観測点では海氷が後退してから 3 週間以上経過していた。SB と PF の間に位置する南極周極流のフロントでは、 $100\text{--}180^\circ\text{E}$ の季節海氷域で湧昇に伴う高い海面 Chl *a* 濃度が観測されており (Sokolov and Rintoul 2007) , 深層からの鉄の湧昇により鉄の制限が緩和されたと推測されている。さらに西の海域 ($70\text{--}100^\circ\text{E}$) で

は, SB (または SB と同位置の南極発散域) の湧昇によって深層の鉄が表層に運ばれ高い生物生産が観測されている (Schallenberg et al. 2018) . 地形や海氷によるブルームの水平分布の変動は大きい (Sokolov and Rintoul 2007) , 北の観測点における高い Chl *a* 濃度は湧昇に伴う外洋のブルームに由来する可能性がある.

植物プランクトン種組成の緯度による変化は先行研究の結果と類似していた. 珪藻の *F. cylindrus* と *F. curta* は低水温 (< 1.0°C) の水塊 (Kawamura and Ichikawa 1984; Kang and Fryxell 1992) , または氷縁域で頻繁に見られる

(Kopczyńska et al. 1986, 2007; Davidson et al. 2010) . 本研究ではこれらの種の相対現存量は DSR と対応しており (Fig. 3-12) , 31 days を上回ると顕著にその割合が低下した (総現存量に対して < 50%) . 一方で本研究と同様に, *F.*

keruelensis, *F. rhombica*, *Pseudo-nitzschia*. spp., *Gymnodinium* spp. は, 北側の季節海氷域 (64.5°S より北) で現存量が高いと報告されている (Kawamura and Ichikawa 1984; Kopczyńska et al. 1986, 2007; Chiba et al. 2000; Davidson et al. 2010) . 本研究で北の観測点における優占種 *P-n. prolongatoides/subcurvata* と *F.*

keruelensis は, 湧昇域である SB の北部といった, 比較的高水温の海域 (1–10°C) での出現報告がある (Chiba et al. 2000; Takao et al. 2014) . これらの研究と 3 年間の観測 (Fig. 3-3) から, 夏季の植物プランクトン種組成の緯度変化は, インド洋区の季節海氷域全域に渡って共通する可能性が高い.

3.4.2 春季と夏季におけるアイスアルジーのバイオマスと種組成

本研究は初めて南大洋東部インド洋区における夏季流水中の微細藻類組成と現存量を報告した. 本研究の海水中 Chl *a* 濃度は, 春に採取された東南極の流水アイスコアについて報告された値の範囲内であり (Meiners et al. 2011; Ugalde et al. 2016) , 最大の Chl *a* (78.0 µg L⁻¹) と総現存量 (2.7 × 10⁷ cells L⁻¹) は, 春季に同地域で報告された最大値と同程度であった (Meiners et al. 2011) . Chl *a* 濃度と珪藻総現存量の間に見られた有意な正の相関は, 本研究のアイスアルジーが主に珪藻で構成されていることを示している.

本研究の海氷中で卓越する種は、夏に報告された種と類似しているが春とは異なっていた。本研究で優占種となった *F. cylindrus* は、12月下旬から1月にかけて南大洋の流氷中で優占することが知られている (Ligowski 1991; Meguro et al. 1992; Cefarelli et al. 2021)。この種は春季の東南極の流氷中にも存在するが、*F. curta*, *Nitzschia stellata*, *Berkeleya adeliensis*, *Entomoneis* spp. など他の種が優占し、全細胞存在量の 20% 以上を占める (Scott et al. 1994; McMinn et al. 2007; Ugalde et al. 2016)。これらの違いは海氷試料の種類 (砕け氷または従来のアイススコア) の違い、アイスアルジーの優占種の水平的なばらつき (Ugalde et al. 2016)、春から夏への種組成の遷移 (Gleitz et al. 1998) の全てまたはいずれかに因ると考えられる。まず、海氷の種類による種組成の違いである。海氷の表面融解は、アイスアルジー種組成の変化を引き起こす可能性がある。海氷採取点の SST が高く (-0.93°C から 0.57°C)、採取された海氷のサイズが小さいため、砕け氷は氷盤よりも海氷融解が進んでいたことを示す。特に海氷底部の生物群集 (*N. stellata*, *Entomoneis* spp., *Berkeleya adeliensis* など) は夏の砕け氷からは稀であることから (Ligowski et al. 1991)、融解・崩壊して砕け氷になる前に海氷から放出されたと考えられる。この推察は、春から夏にかけて定着氷下で *Entomoneis* spp. の放出が *F. cylindrus* と *F. curta* (本研究の海氷優占種) に先行するという観察からも支持される (Davidson and Marchant 1992)。次に、海氷内部での種遷移がもたらす種組成の違いである。海氷中における珪藻の種遷移については、Gleitz et al. (1998) がウェッデル海の東部と南部で7月から12月初めにかけて記録している。珪藻群集のクラスター解析によると *F. cylindrus*, *Cylindrotheca closterium*, *P-n prolongatoides* が後半の季節に多く、*F. curta*, *F. kerguelensis*, *C. dictyota* はほとんど増加していなかった (Gleitz et al. 1998)。前者3種の珪藻は夏に向かって、海氷の表層から底層にかけて現存量を増加させることが知られている (Gleitz et al. 1998)。これらの研究から、季節海氷域では春から夏にかけて、アイスアルジーの種組成が *F. curta* 主体の群集 (McMinn et al. 2007; Scott et al. 1994) から *F. cylindrus* 主体の群集 (Fig. 3-7) へと変化することが示唆される。本研究で3年間の夏季のアイスアルジー種組成が一貫して

F. cylindrus で主に構成されるという結果は,このような種組成の季節変化が東部インド洋区でも起こることを示唆している.

ナノ鞭毛藻 (*Phaeocystis antarctica* と推定される) は,本研究で採取した海氷中では少なかったが,海水では優占種の一分類群であった.一方で本種は南極半島西部周辺の春の海水で繁茂することが知られている (Selz et al 2018a). 本研究で見られたこの種の低い相対現存量は,春季の東南極海氷 (McMinn et al. 2007; Meiners et al. 2011) と同様であり,春から夏にかけてその現存量にわずかな変化しか起きていないことを示唆している. 本種は南極海氷の底部 (Arrigo et al. 2003), メルトポンド (Arrigo et al. 2014), 海水が浸透した層 (Selz et al. 2018a) など海水に近い場所で優占することが報告されている. 東南極の流氷に関する研究では,流氷の発達する期間が短く積雪量が少ないために,海氷上部で藻類の蓄積が小さいと考えられており (Arrigo et al. 1998; Meiners et al. 2011; McMinn et al. 2007), 南極半島西部と比べて本種が優占しないことを説明している可能性がある. 本研究では,ナノ鞭毛藻のような小さな細胞は光学顕微鏡下で種まで同定できていないため,今後は分子解析技術による種同定 (Yoshida et al. 2020b) と組み合わせることで,海氷内の動態をより理解することが出来ると考えられる.

3.4.3 海氷中の主要栄養塩濃度と珪藻現存量との関係

本研究の主要栄養塩の濃度 ($*NO_3^- + *NO_2^-$, $*Si(OH)_4$, $*PO_4^{3-}$) は, Fripiat et al. (2017) が報告している各季節における海氷栄養塩濃度の範囲内にあった. また,この濃度は半飽和定数を上回っていたため,これらの栄養塩がアイスアルジーの増殖を制限することはないと考えられる (Sarhou et al. 2005). しかしながら,我々の平均 $*NO_3^- + *NO_2^-$ 濃度と $*Si(OH)_4$ 濃度は,夏季の既報値 (Fripiat et al. 2017 によるレビュー) よりも高く,夏季の流氷における栄養塩減少の一般的傾向 (Arrigo et al. 1998; Fripiat et al. 2017) とは対照的である. この違いは,栄養塩分析のために海氷を融解させる方法に一部起因する可能性がある. 近年 Roukaerts et al. (2019) は,室温 6°C で長時間かけて海氷を融解させた場合は,室

温で短時間に処理した場合と比べて NO_3^- と NO_2^- 濃度でそれぞれ 10.4% と 9.5% の過大評価を起こすことを報告している. しかし海水の融解手順のみでは, Fripiat et al. (2017) よりも 30% 高い本研究の $^*\text{NO}_3^- + ^*\text{NO}_2^-$ 濃度を説明できない. 高い $^*\text{NO}_3^- + ^*\text{NO}_2^-$ と $^*\text{Si}(\text{OH})_4$ 濃度の説明として, 海水試料の違いと栄養塩の再生が考えられる. 砕け氷は, 割れていない流氷 (氷盤) よりも表面積が大きい. ため, 海水へ海水が浸透しやすいと想定される. 砕ける前の状態である安定した氷盤であっても, 夏季に昇温の進んだ海水の底部で海水の交換が行われることが報告されている (Tison et al. 2008). また, $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ および $\text{Si}(\text{OH})_4$ については, 冬季 TDL の上限値よりも上に分布する海水試料があることから, これらの試料で栄養塩の再生がアイスアルジーによる取り込みを上回っていたことが示唆された. 春季の東南極流氷では, 低温の海水 (すなわち海水とブラインの交換を可能にする透過性が低い海水) において NO_3^- が部分的に濃縮されることが観測されている (Meiners et al. 2011). 春から夏にかけての南大洋の海水では硝化 (NH_4^+ の酸化) が起こりうることを確認されており (Priscu et al. 1990), 本研究で NO_3^- が濃縮されたこと説明する可能性がある. 2020 年のデータに限られるが, 海水中の NH_4^+ は冬季の TDL よりも上に分布していた (Fig. 3-9). 南極の春季から夏季において, 海水と交換のある海水では NO_3^- と NH_4^+ が高濃度で観測されるが, NO_3^- に対して NO_2^- は比較的低濃度である (Arrigo et al. 1995; Gleitz et al. 1998). Arrigo et al. (1995) は硝化と NO_2^- から NO_3^- への素早い変換により, 各室素栄養塩の比率が高くなると結論付けている. これらの結果は本研究と類似しており, 高い NH_4^+ 濃度が NO_3^- 濃度を高く維持するという可能性が示唆された.

本研究において $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- : \text{PO}_4^{3-}$ 比の平均値 (10.3) は, 表層海水の値 (15.7–17.0, 海水採取点で記録) よりも低く, 外洋における珪藻による植物プランクトンブルーム形成時の値 (Arrigo et al. 1999) に近かった. 海水 PO_4^{3-} 濃度が冬季 TDL の上限を概ね上回っていたことから, 海水中の PO_4^{3-} が濃縮されたことが要因と考えられる (Fig. 3-8d–f). いくつかの研究で, 海水において溶存無機窒素に対して過剰な PO_4^{3-} 濃度が観測されている (Thomas et al. 1998; Meiners

et al.2011; Ugalde et al.2016) . Fripiat et al. (2017) は、海氷中の高濃度の PO_4^{3-} の要因として、 PO_4^{3-} の粒子への吸着や珪藻による選択的同化を提唱している。南極海の珪藻は他の藻類 (e.g. *Phaeocystis antarctica*) よりも、硝酸塩に対してより多くのリンを同化されている (Arrigo et al.1999) 。アイスアルジーは海氷中に溶存有機炭素を生成することが知られており、海氷内におけるその重量は全炭素の 48–76% を占める (Smith et al. 1997) 。また溶存有機物 (Dissolved organic matter: DOM) 中のリンは、窒素よりも再無機化されやすい (Clark et al.1998) 。したがって、海氷中の珪藻によって生成されたリンを多く含む DOM (Smith et al.1997; Thomas et al.1998; Clark et al.1998) は、それが再無機化されたときに主要な PO_4^{3-} の供給源となる可能性がある。 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- : \text{PO}_4^{3-}$ の比と珪藻の現存量には負の相関があることが海洋性植物プランクトンで報告されており (Martiny et al. 2013) , 本研究の海氷でも同様の結果が得られた (Fig. 3-10b) 。これらの結果は、低い $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- : \text{PO}_4^{3-}$ 比が藻類、特に夏の海氷に珪藻が蓄積したことに起因していることを示唆している。

3.4.4 海氷と植物プランクトンの種の関係

本研究では、海氷と海水両方に同じ種が出現することが確認され (Fig. 3-3; 3-6) , 放出されたアイスアルジーの一部が海水中で生存していることが示唆された (Garrison and Buck 1985; Hardge et al. 2017; Yoshida et al. 2020b) 。アイスアルジーもしくは植物プランクトン種組成を報告した論文はあるものの、東部インド洋区の夏季においてアイスアルジーと植物プランクトン組成の比較を行った研究は、本研究が初めてである。本研究の優占種 (*F. kerguelensis* とギムノジニウム目を除く) は、先行研究でも播種を起こす種として認識されている (Garrison et al. 1985) 。南大洋で優占する植物プランクトンである

Fragilariopsis spp. やナノ鞭毛藻 (*Phaeocystis antarctica*) は、春から夏にかけて海氷からも観測されている (Garrison and Buck 1985; Selz et al 2018a) 。これらの種の播種効果は、外洋の植物プランクトンの分布によっても裏付けられている。氷縁近くの水域で *F. cylindrus* と *F. curta* の現存量が増加することは、Kang and

Fryxell (1992) と Wilson et al. (1986) によって報告されている. 植物プランクトンの時系列観測では, 海氷融解後の 1 月に *P-n. prolongatoides* と *Phaeocystis* spp. の現存量が増加することが観測されており, 放出されたアイスアルジーが水柱で増殖したことが示唆されている (Gomi et al. 2007). これらの分類学的な調査から, 本研究において一部の植物プランクトンの種が融解した海氷に由来するものである可能性が示唆された.

海氷採取点を除いた他の観測点では海氷が後退してからの期間が長い (最大 145 日), S_H と DSR の負の相関は, 植物プランクトン種組成の遷移による可能性がある. 例えば, 季節海氷域の 140°E における時系列観測から, *Fragilariopsis* 属 (*F. kerguelensis* を除く) は 12 月に最大量に達した後減少し, *F. kerguelensis* や *P-n. prolongatoides* などの他の珪藻がそれに取って代わることが報告されている (Gomi et al. 2007). この観測結果は, 本研究における同種の緯度分布と一致している. 植物プランクトンの種遷移をもたらす原因として, 海水中の光量と水温が考えられる. 例えば, *P-n. prolongatoides* は暖かい海域で優占し (Almandoz et al. 2008), その増殖速度は冷水性の珪藻 *F. cylindrus* と比較して水温上昇 ($+4^{\circ}\text{C}$) による影響を受けない (Antoni et al. 2020). 一方で低水温 ($<1^{\circ}\text{C}$) かつ高照度 ($>72\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) の環境 (本研究の海氷採取点もこの条件を満たす) では, *F. cylindrus* の増殖速度はいかなる照度での *F. kerguelensis* の増殖速度を上回る (Fiala and Oriol 1990). これらの研究はすなわち, 海氷縁辺域のような寒冷で成層が発達した環境では, 他の珪藻よりも *F. cylindrus* は増殖に有利であることを示唆している. 海氷で優占する *F. cylindrus* が, 海氷縁辺域の表層海水の環境にも適応したことが, 海氷採取点で S_H が最大となった原因と考えられる.

3.5 結論

本章ではこれまで知見の無かった夏季の南大洋東部インド洋区における海氷栄養塩, アイスアルジー組成について海水中のそれらと比較しながら議論した. 春季の海氷 (先行研究) と比較して, 本研究の夏季の海氷では *F. cylindrus* は

全ての年で優占しており, 夏季海氷内の基礎生産者としての重要性が浮き彫りにされた. また, この種は氷縁の海水中にも多く出現するため, 流氷から放出された後に播種を起こす候補と考えられる. 海氷と海水中の種組成に基づく類似度の計算から, アイスアルジーの海水中への播種の影響が強い環境は, 海氷後退から間もないと推定される海域 (低水温, 低 DSR) であることを初めて示すことが出来た.

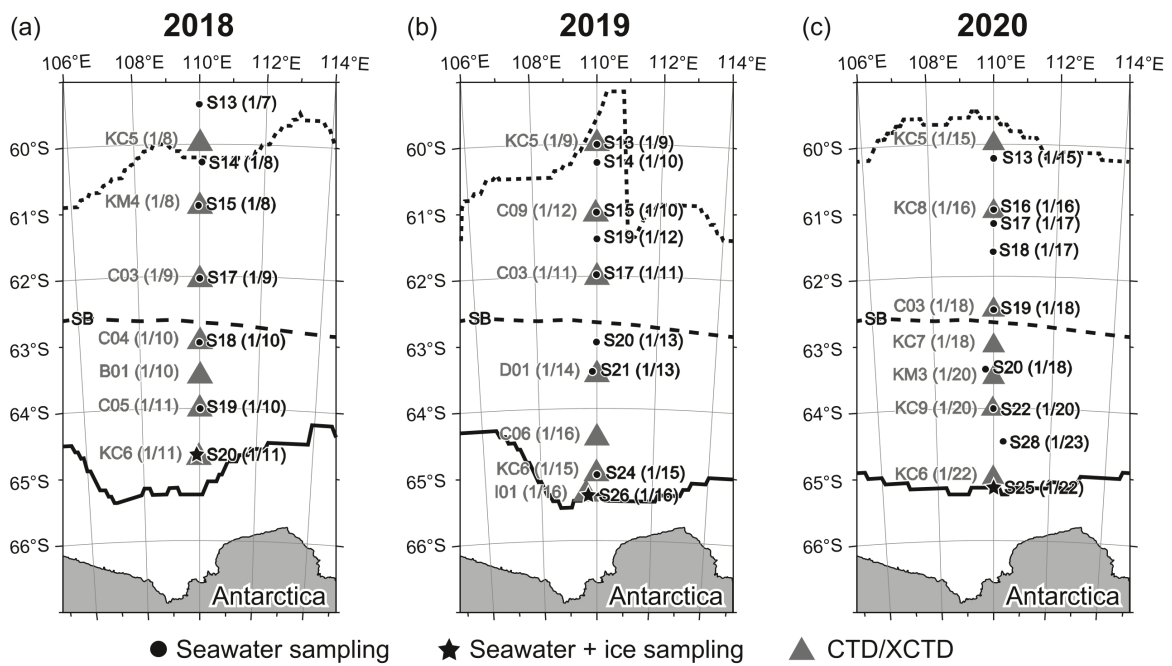


Fig. 3-1

Map of observation sites in 2018-2020; surface seawater and sea ice sampling sites (black stars) and surface seawater sampling sites (black circles), CTD/XCTD sites (gray triangles). The solid line is the ice edge on the date of sea ice sampling (the northern boundary of the sea ice concentration exceeding 10%), the dotted line is the 10% sea ice concentration contour on the date when sea ice reached its northernmost point at 110°E during the previous winter, and the dashed line is the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SB) from Orsi et al. (1995).

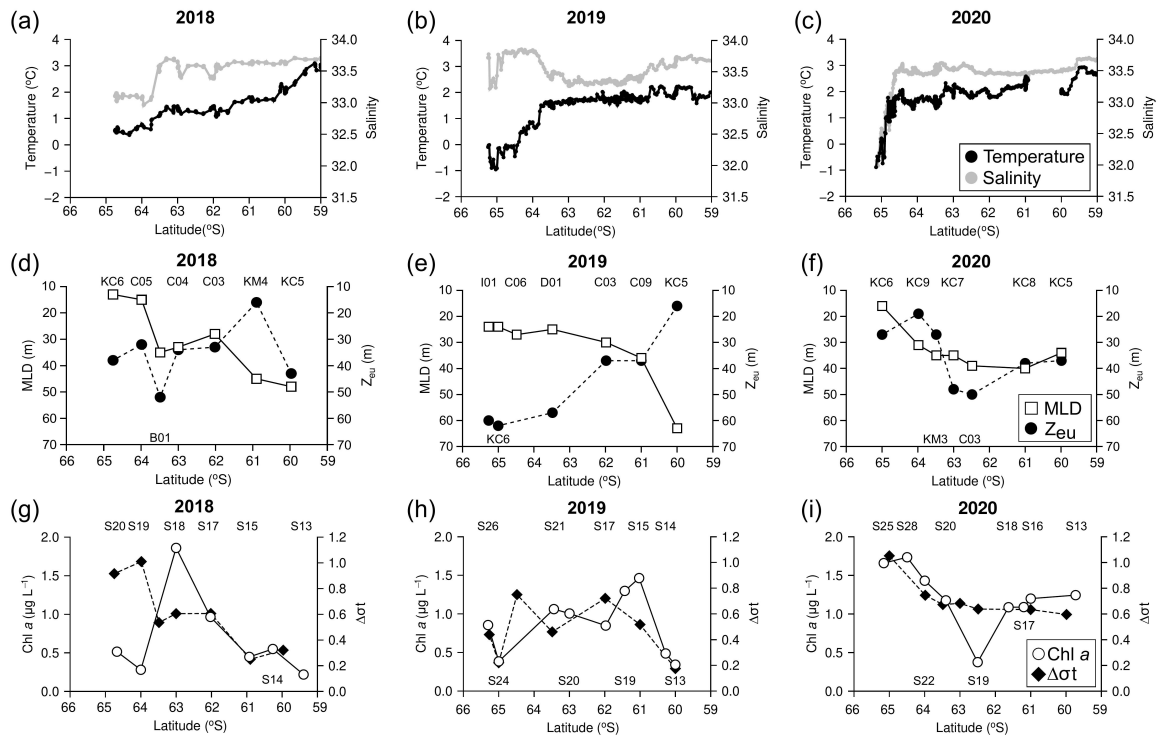


Fig. 3-2

Latitudinal distribution of surface seawater temperature (SST), surface sea salinity (SSS) (a–c), mixed-layer depth (MLD), euphotic depth (Zeu) (d–f), surface Chl *a* concentration, and $\Delta\sigma_t$ (g–i).

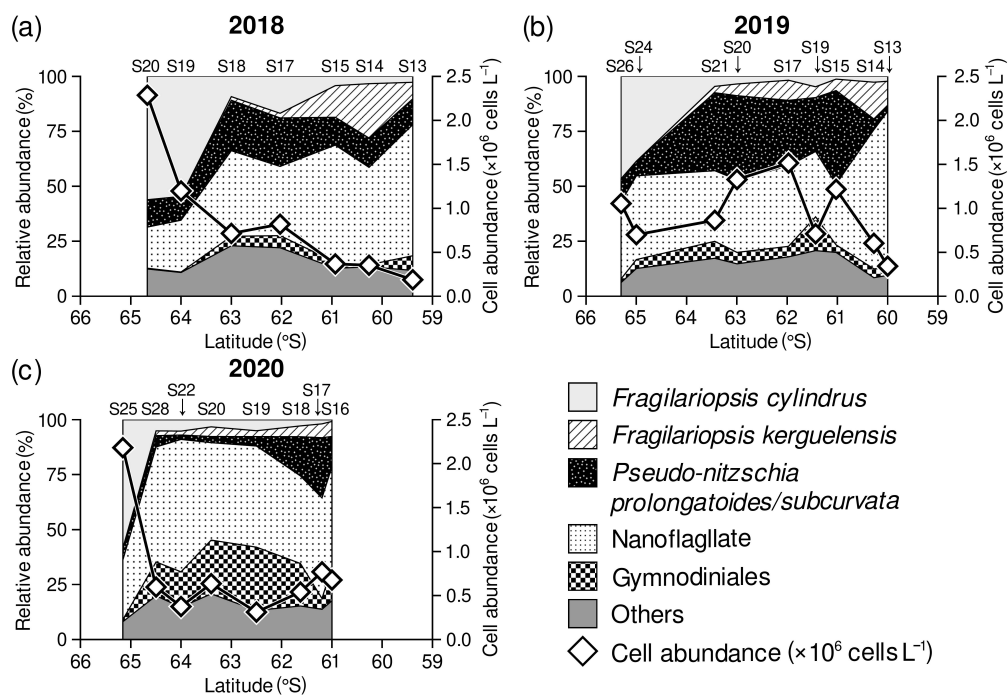


Fig. 3-3

Latitudinal distribution of species compositions and total cell abundance from 2018 to 2020.

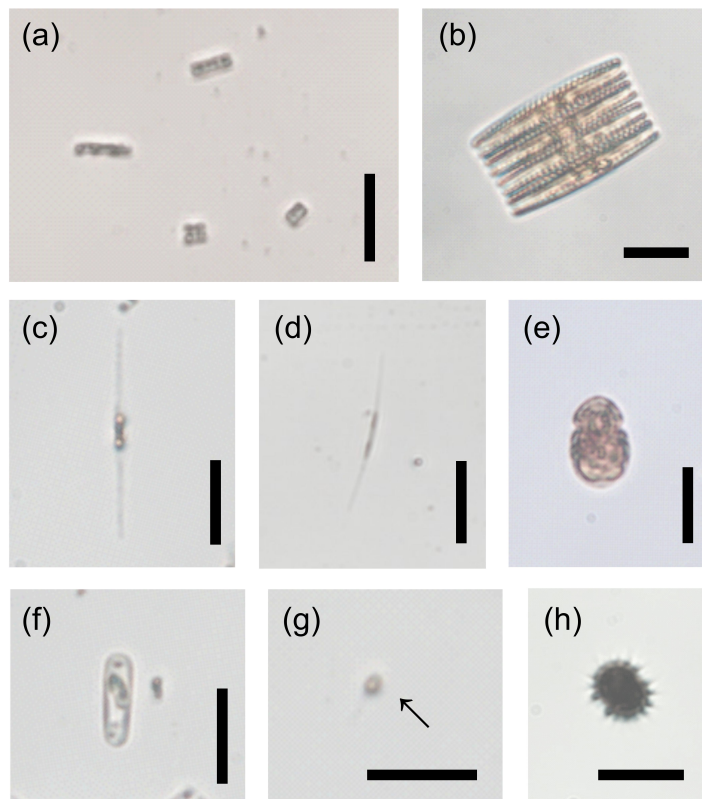


Fig. 3-4

Light micrograph images of species dominant in either seawater or sea ice. (a) *Fragilariopsis cylindrus*, (b) *F. kerguelensis*, (c, d) *Pseudo-nitzschia prolongatoides/subcurvata*, (e) Gymnodiniales, (f) *F. curta*, (g) Nanoflagellates, (h) Dinoflagellate cyst. Scale bar is 20 μm .

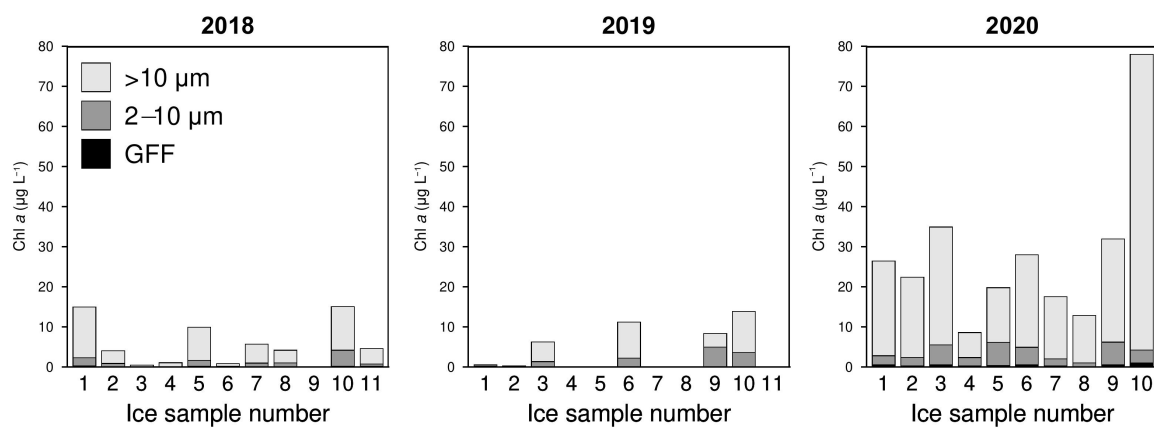


Fig. 3-5

Sea-ice Chl *a* concentration for 3 size classes of each sample for 2018 to 2020.

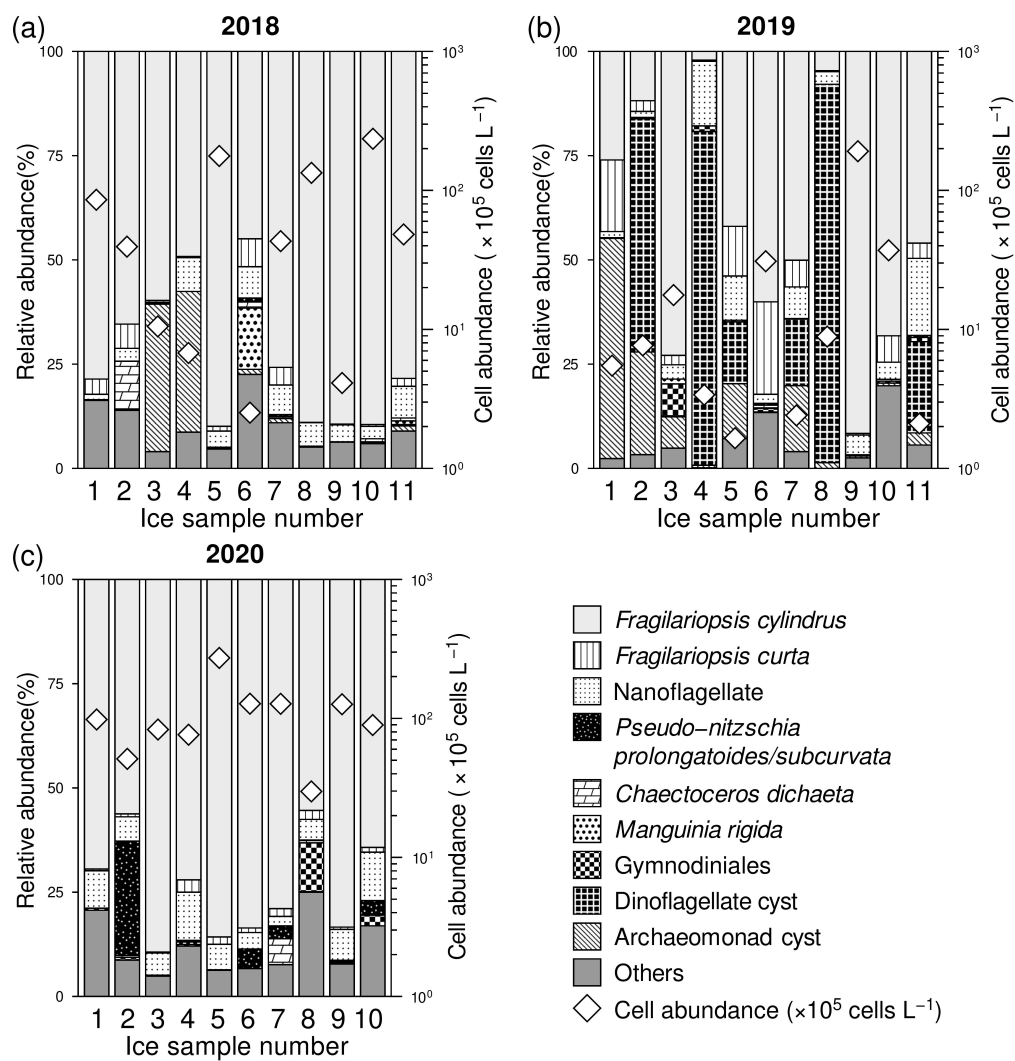


Fig. 3-6

Species composition and total cell abundance of each sample for 2018 to 2020.

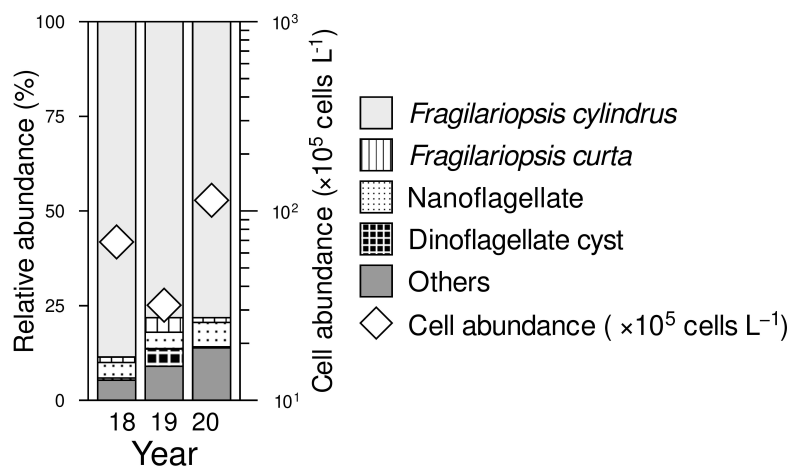


Fig. 3-7

Species composition and total cell abundance averaged by Volume-Weighted Mean method for each year from 2018 to 2020.

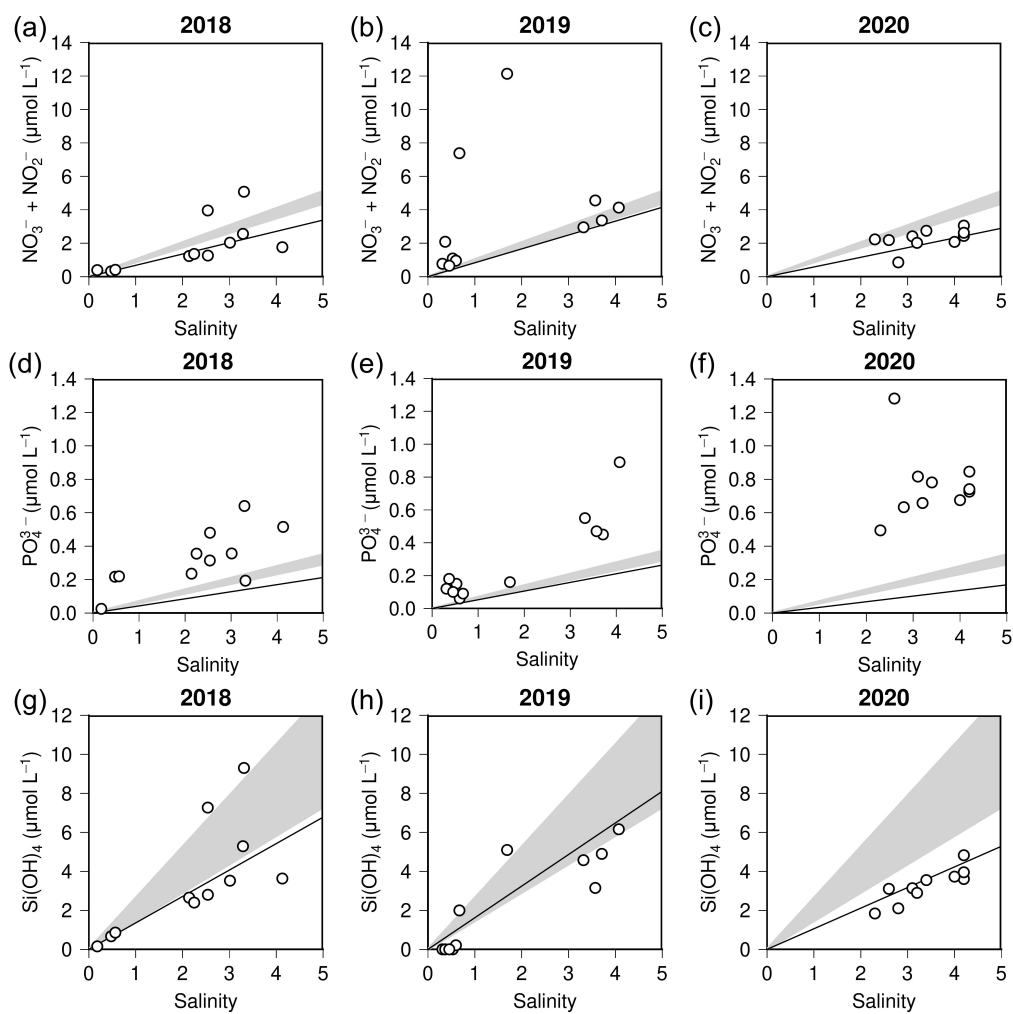


Fig. 3-8

Sea-ice macronutrient concentration versus sea-ice salinity The solid lines and shaded areas indicate theoretical dilution lines of summer (surface seawater at ice-sampling site) and winter (minimum and maximum concentration range for the Southern Ocean), respectively.

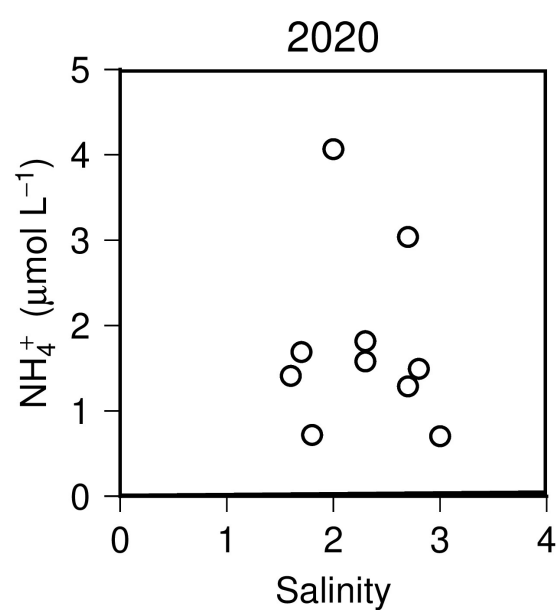


Fig. 3-9

Sea-ice NH_4^+ concentration versus sea-ice salinity in 2020. The theoretical dilution line ($0.4 \mu\text{mol L}^{-1}$ at salinity 34.3) was depicted but too close to x-axis to be visible.

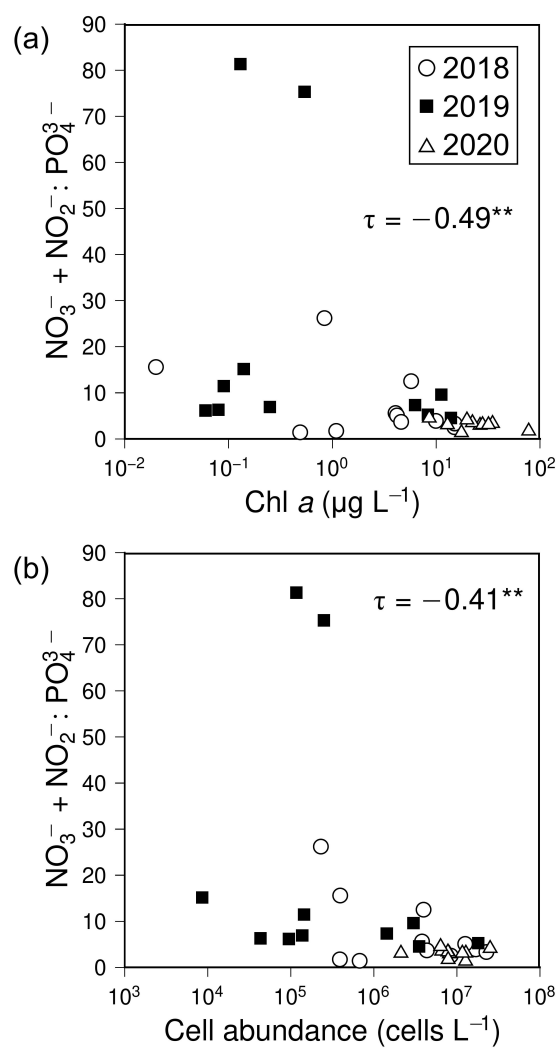


Fig. 3-10

The relationships between $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- : \text{PO}_4^{3-}$ and Chl *a* concentration (a) and total diatom cell abundance of sea ice in 2018 to 2020. **Indicates significant relationships at $p < 0.01$ (Kendall's rank correlation test).

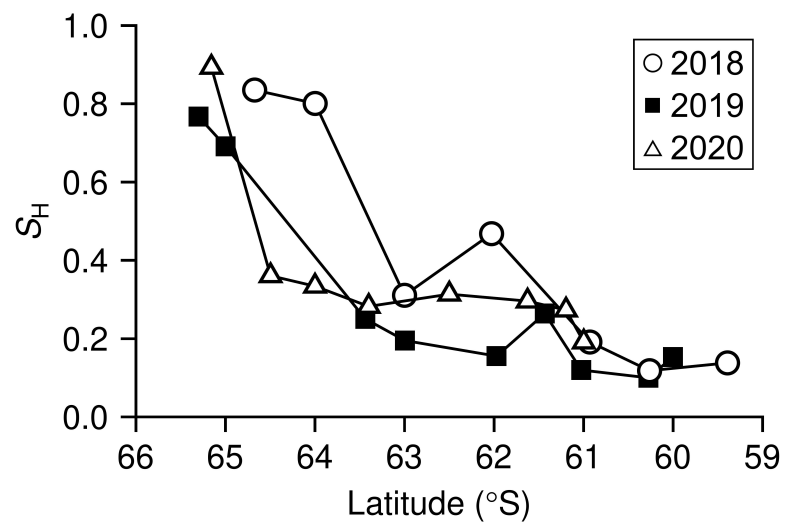


Fig. 3-11

The latitudinal distribution of S_H from 2018 to 2020.

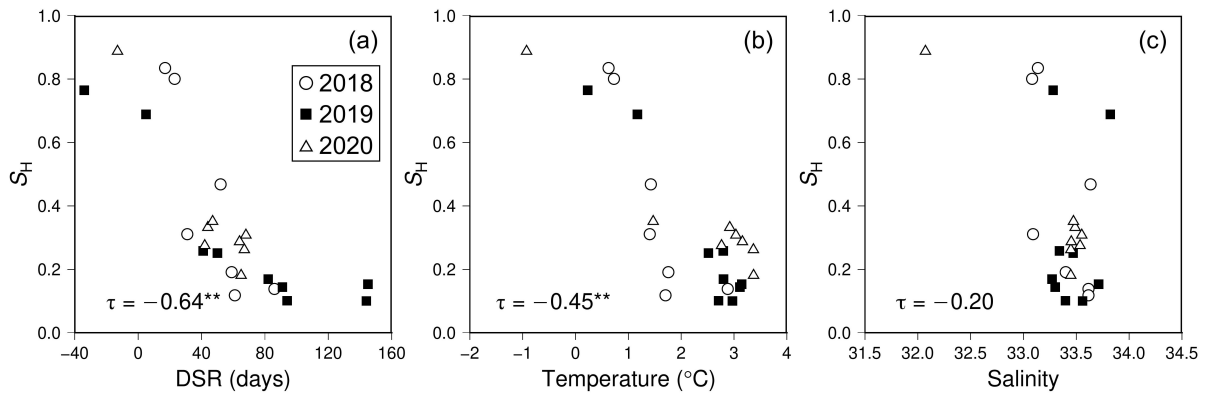


Fig. 3-12

The relationships between S_H and days since sea-ice retreat (DSR: a), sea surface temperature (b), and sea surface salinity (c). ******Indicates significant relationships at $p < 0.01$ (Kendall's rank correlation test).

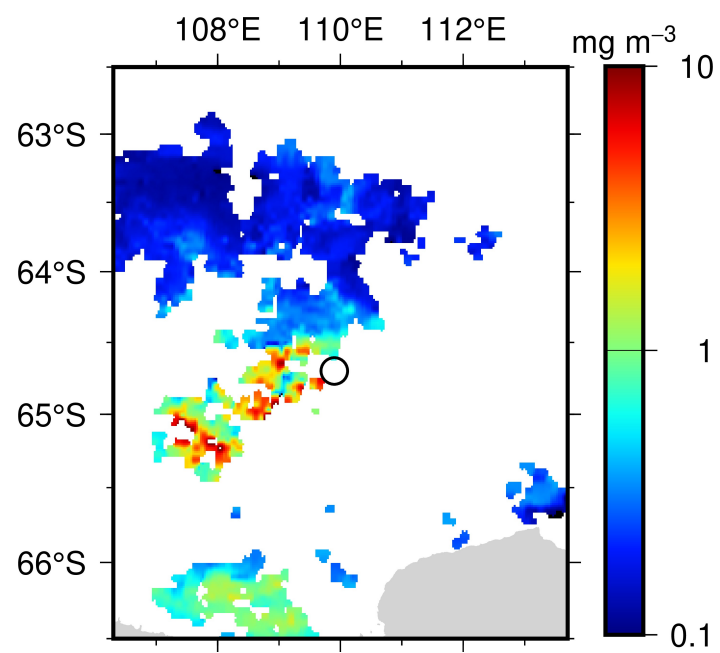


Fig. 3-13

Distribution of surface Chl *a* concentration on December 30, 2017. The open circle is the sampling site of sea ice on January 22, 2018.

第4章 流氷から放出されたアイスアルジーの増殖定量評価

4.1 背景

氷縁ブルーム形成におけるアイスアルジーの役割は、南大洋の海水中と海水における藻類分類群組成の比較に基づいて推定されてきた。氷縁ブルーム形成時の植物プランクトン構成種から海氷由来の種が発見されたことで、海氷から放出されたアイスアルジーは海水中で増殖する「タネ」としての役割があると仮説が立てられた (Garrison et al. 1985)。また本研究においても、第3章で海氷融解の影響が強い海域では植物プランクトンの組成が海氷内部のアイスアルジー組成に近いことが示された。加えて生理生態的な研究から、海水中の環境（海氷中のブラインより低塩分、海氷内部より高い照度）でもアイスアルジーは生存可能であることが報告されている (Selz et al. 2018a; Yan et al. 2020; Yoshida et al. 2020a, 2020b)。例えば南大洋の流氷で普遍的に存在する珪藻 *Fragilariopsis cylindrus* は、高い光飽和照度 (E_k) を有しており、キサントフィルサイクルにより高照度へ対応可能である (Yoshida et al. 2020a)。

アイスアルジーが氷縁ブルーム形成にどれだけ貢献するかは、北極海およびウェッデル海のモデル研究 (Tedesco et al. 2012; Selz et al. 2018b; Lancelot et al. 1993) を除いて調査されたことは無かった。放出されたアイスアルジーは、増殖が摂餌や沈降による表層からの除去を大きく上回ることによって氷縁ブルームの規模に達すると予想されるが、その定量的な研究は限られている。数少ない例のうち南大洋では、定着氷からのアイスアルジー放出量をセディメントトラップにより見積もった報告がある (Ichinomiya et al. 2008)。彼らは植物プランクトンの現存量は海氷からのアイスアルジー放出量を上回ったことから、アイスアルジーが海氷から放出された後も、正味で増加していたと結論している (Ichinomiya et al. 2008)。

流氷域でも放出量に対して植物プランクトン現存量がどのように変動するかを調べる必要があるが、現場での検証は困難であった。この要因として南大洋季節海氷域と海水そのものの特性が関係している。沖合の季節海氷域では水深が大きいこと (> 1000 m) そして氷山が流入して測器に接触する恐れがあるこ

とから、セディメントトラップを備えた係留系を海水下 200 m 以浅に展開することが出来ない。流水下におけるアイスアルジーと植物プランクトンの現存量によるフラックスを観測した研究は、ウェッデル海 (Michels et al. 2008) とバレンツ海 (Andreassen et al. 1998) で行われている。しかしこれらの研究はアイスアルジーによる播種に関して議論しておらず、藻類種ごとのフラックス等も分析されていない。また、バレンツ海では海水の Chl *a* 濃度、実測したアイスアルジーと植物プランクトンの増殖速度から、アイスアルジーの放出量を加味した海水中の Chl *a* 濃度の変化が数値モデルで検証されている (Selz et al. 2018b)。しかし、流水の底面数 cm にバイオマスの > 95% が集中する北極海とは異なり、南大洋では流水内部でも高濃度の群集が発達するため (Horner 1985), Selz et al. (2018b) のアプローチは適用できないと考えられる。

そこで本章では、季節海水域において現場および衛星データを用いて推定したアイスアルジー放出量と夏季の氷縁植物プランクトン現存量を比較することで、放出されたアイスアルジーの水柱における増減を推定した。なお、本研究における推定手法には海水融解以前の植物プランクトン現存量などの不確定要素が含まれることから (詳細は 4.2.10 参照), 対象とする分類群は鍵と考えられる優占種に限定しつつ、その見積にも幅を持たせて水柱における純増加量を評価した。

4.2 材料と方法

4.2.1 観測とサンプリング

観測は 2016 年から 2020 年にかけて、毎年 1 月に最も氷縁に近い 1 観測点で行った。2018 年から 2020 年の観測点および採取した海水のデータは、第 3 章と同一である。全ての観測点は水深 2600 m 以上の大陸棚斜面上の 64°41'S から 65°17'S, 109°01'E から 110°56'E の範囲にあり、各観測点で氷縁近くの海水を採取した (Fig. 4-1)。海水温、塩分、光合成有効放射 (PAR) の鉛直プロファイルは CTD (SBE 9plus, Sea-Bird Electronics, Inc, 米国) で観測し、同時に 5 層 (0, 25, 50, 75, 100 m) から採水した。2019 年はさらに深度 15 m を採水層に加え、2016

年, 2017 年, 2020 年は深度 5 m の採水孔からポンプで汲み上げた研究用海水を採水層に加えた. 採取した海水試料から Chl *a* 濃度の測定と顕微鏡による種組成と現存量分析のため, それぞれ 300 mL と 500 mL を分注した. 植物プランクトンの顕微鏡分析用試料は 2016 年の深度 25 m (最終濃度 2% のホルマリン) を除き, 中性ルゴール (最終濃度 2%) を用いて固定後冷蔵保存した. 第 3 章と同様の手法で, 混合層深度, 成層強度の指標 ($\Delta\sigma_t$), 海氷後退からの日数 (Days since sea-ice retreat: DSR) を計算した.

4.2.2 海氷サンプリングとサンプルの保存

CTD 実施後, プランクトンネットフレーム (直径 1.6 m) にキャンバス地を張った海氷採集器をクレーンで吊り上げ, 舷側から砕け氷を採取した. 大きさや色に関係なく, 毎年 9–11 個の砕け氷 (1 個あたり < 25kg) をランダムに収集した. 全ての海氷はただちにポリエチレンの袋に封入し, その後の陸上での実験室分析のために -20°C で暗所に保存した. 海氷サンプル重量を測定し, 融解水の塩分と温度を測定して各海氷試料の容量 (L) に換算した.

砕け氷を使用した場合, 流水が割れる前の元の垂直断面 (各海氷が氷盤のどの層に由来するのか) を特定することは困難である. しかし本研究は海氷密度が 0% まで低下する海域での播種効果に着目しており, アイスアルジーの放出は海氷の底面からだけでなく海水と接する全ての面からも行われるため, 放出量推定には影響しないと考えられる. さらに 1 観測点ごとの海氷の総量 (75–196 L) は, 1 m 長の海氷コア 10–25 本分に相当し, アイスアルジーの播種について調査した先行研究 (Szymanski and Gradinger 2016; McMin 1996) よりも大きいため, 海氷試料は海域スケールでアイスアルジーの現存量と種組成の代表的な値に近づいていると考えている.

4.2.3 海氷融解手順

2016, 2017 年と 2018–2020 年では異なる手順で海氷を融解したため, 手順によって珪藻現存量と Chl *a* 濃度に影響が生じないことを確認した. 2016 年と

2017 年の海氷試料は、濾過海水（Filtered seawater: FSW）を加えず室温の部屋で、融解水の温度が 5°C を超えないように注意しながら一晩かけて融解した。2018 年から 2020 年に採取した海氷は、海氷の 9 倍量の FSW 内で融解した（節 3.2.2 参照）。FSW 添加・非添加の影響を調べるため、2018 年の海氷試料の一部は 2016, 2017 年と同様に直接融解し総珪藻現存量と Chl *a* 濃度も測定した。FSW 有りの試料と FSW 無しの試料の Chl *a* 濃度の間には、 $y = 0.96x + 0.67$, $r^2 = 0.97$ (r , ピアソン相関係数; y , FSW 内で融かした海氷の Chl *a* 濃度 [$\mu\text{g L}^{-1}$]; x , FSW 無しで融かした海氷の Chl *a* 濃度 [$\mu\text{g L}^{-1}$]) の有意な相関があることが明らかになった (Fig. 4-2a)。同様に FSW 有りのサンプルと FSW 無しの試料における珪藻の現存量の間にも有意な相関 ($p < 0.05$) を見出した: $y = 1.09x + 9.6 \times 10^5$, $r^2 = 0.82$ (y , FSW 内で融かした海氷の現存量 [$\times 10^7 \text{ cells L}^{-1}$]; x , FSW 無しで融かした海氷の現存量 [$\times 10^7 \text{ cells L}^{-1}$]) (Fig. 4-2b)。これらの結果は Garrison and Buck (1986) の結果と同じく、FSW の添加と海氷のサブサンプリング（試料の全重量に対して 10%未満）が、海氷の Chl *a* 濃度や珪藻の総現存量の計算に影響を与えなかったことを意味する。

4.2.4 クロロフィル *a* 濃度

海氷と海水の Chl *a* 濃度測定のために既知量の水を Whatman GF/F フィルター一上に濾過した。濾過後、フィルターを 6 mL の *N,N*-ジメチルホルムアミド (DMF) に浸し、-20°C の暗所で 24 時間色素を抽出した (Suzuki and Ishimaru 1990)。抽出液から Welschmeyer (1994) の方法に従い、事前に校正された蛍光光度計 (10-AU, Turner Designs, 米国) を用いて Chl *a* 濃度を測定した。

4.2.5 植物プランクトンおよびアイスアルジー現存量の定量

倒立型光学顕微鏡 (Diaphot, Nikon, 日本) を用いて、植物プランクトンとアイスアルジーの種組成と現存量 (cell L^{-1}) を分析した。事前に Utermöhl チャンバー (Edler and Elbrächter 2010) を用いて 10–100 mL を濃縮した。少なくとも 2 つのトランセクトを走査し、倍率 400 倍で 200 視野以上かつ 400 細胞以上の細胞

を計数した. 細胞質を持つ珪藻細胞と空の珪藻細胞を別々に数え, 組成および現存量は細胞質を持つ細胞のみで算出した. 各海水試料の珪藻の生存率 (%) は, 細胞質を有する (生存しているとみなした) 珪藻細胞の数を珪藻の総数で割ることによって算出した. 同定を補助するために走査型電子顕微鏡 (SEM) 画像を使用した. 種の同定は主に Scott and Marchant (2005) を参考にした. なお 2016 年の 25 m 深度における海水では珪藻とシストのみを計数したが, これはこの試料がホルマリン固定されていたためである (節 4.2.1 参照) .

4.2.6 各年のアイスアルジー現存量の代表値

各年の海水細胞量の代表値として, 体積加重平均 (Volume-weighted mean: VWM) を用いて以下の方法で算出した (節 3.2.6 参照) .

$$\text{VWM} = \frac{\sum_{i=1}^n (a_{(j,i)} \times b_i)}{\sum_{i=1}^n b_i},$$

ここで i はそれぞれの海水試料番号 (1–11) , n は 1 年間の総海水試料数 (9–11) , $a_{(j,i)}$ は海水試料番号 i における種 j の現存量 (cell L^{-1}) , b_i は各海水試料 i の容量 (L) である. この研究では第 3 章同様, アイスアルジーが海水中に放出された数を推定することが目的であるため, すべてのアイスアルジー現存量 (cell L^{-1}) のみでなく, 各試料の体積で重みづけする必要がある. したがって各年の代表的な細胞量を算出するためには, 中央値や最頻値を用いて最高値や最低値を切り捨てるのではなく, VWM がより良い手法であると考ええる.

4.2.7 融解した海水厚の推定

観測日までに融けた海水の厚さ (融解厚) は Rivarolo et al. (2012) と Boetius et al. (2013) の手法に若干の修正を加えて算出した. これら 2 つの手法では, 観測点 (氷縁) の水柱の塩分低下は海水融解によって引き起こされたと仮定して融解した海水厚を計算している. 本研究では, 夏季の水温極小層の深度における塩分を, 前年の冬季の表層海水塩分として使用した. 融解厚 (Melt thickness) は

次のように求めた.

$$\text{融解厚 (m)} = \frac{\int_0^{Z_{Tmin}} (S_{Tmin} - S_z) dz}{S_{Tmin} - S_{Ice}},$$

ここで, z は深度 (表層を 0 とし海底方向を正とする), Z_{Tmin} は水温極小層の深度と定義する. S_{Tmin} と S_z はそれぞれ Z_{Tmin} と各深度 (0 m から Z_{Tmin}) における塩分である. S_{Ice} は海氷の塩分と定義し, 一年氷の平均的な塩分である 6.0 (Meiners et al. 2011) をすべての年について適用した.

4.2.8 海氷の融解速度と海氷の融解率

本研究では, 観測日から遡って, 過去 30 日間のアイスアルジー放出量とそれらの純増加量を推定した. 30 日間を採用した根拠としては, 先行研究では約 30 日間での推定が一般的なためである (McMinn 1990; Ichinomiya et al. 2008). また氷縁ブルームの時間スケールは最大 4 週間で収束するため, 氷縁ブルームの形成を追う上では 30 日間が適切であると考えた. 各年 1 月の観測前 30 日間に融けた海氷の割合 (%) を推定するために, 衛星データを用いて 10 月 1 日から観測前日までの熱収支 (海氷融解の原因となる熱のフラックス) を推定した.

Nihashi and Ohshima (2001) の手法に従った海氷域の熱フラックス ($\text{MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) のデータを入手した (柏瀬陽彦: 私信). 海氷密接度のデータは宇宙航空研究開発機構 (JAXA) のホームページ

(http://suzaku.eorc.jaxa.jp/GCOM_W/data/data_w_use.html) より, Global Change Observation Mission 1st-Water (GCOM-W1) 搭載の高性能マイクロ波放射計 (AMSR2) のデータから推定された値を入手した. 大気の入力データとしては ECMWF ERA5 (Dee et al. 2011) の 2 m 気温, 2 m 露点温度, 10 m 風速, 全雲量 ($0.1^\circ \times 0.1^\circ$ 格子上の日平均大気データ) を使用した.

観測前のある日 k における海氷の融解速度 M_k ($\% \text{ day}^{-1}$) は, 10 月 1 日から 1 月の観測日までに入射した日単位のフラックス ($\text{MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) を同期間の総入熱量 (MJ m^{-2}) で割ることにより算出した. 海氷の融解速度は 7 日間移動平

均した値を使用した. 最後に, 観測日以前の直近 30 日間に融けた海氷の割合である融解率 (%) を一日の融解速度を積分することで算出した. このときの計算式は以下の通りである.

$$\text{融解率 (\%)} = \sum_{k=-30}^{-1} M_k$$

ここで, k は観測前 30 日間の日数 (-30 日から -1 日 [観測前日]), M_k は観測 k 日前における融解速度 (% day⁻¹) である.

4.2.9 過去 30 日間におけるアイスアルジーの水柱への放出量

本研究では, 海氷融解厚にアイスアルジー現存量を掛けることで, 海氷からのアイスアルジー放出量とみなした. アイスアルジーのデータは各年 1 回であるため, それより以前のアイスアルジー現存量についてはデータが無く, アイスアルジーの放出量計算において不確実性を生む海氷内部の増殖量を実測出来ない. つまり, 観測以前に海氷内でアイスアルジーが増加していた場合 (つまりサンプリングより前へ遡るほどのアイスアルジー現存量が少なくなる場合) には, 増加が無い場合と比べて 30 日間のアイスアルジーの総放出量は小さくなると考えられる. そこでアイスアルジーの海氷内部での増加の有無を考慮し, 海水への放出量の最大値と最小値を算出した. アイスアルジー放出量の最大推定値 (過去 30 日間に正味でアイスアルジー現存量に変化が無いと仮定した場合) は以下のように算出した.

$$Input_{Max} \text{ (cells m}^{-2} \text{ 30 days}^{-1}\text{)} = C_{(i, 0)} \times F \times T,$$

ここで, $C_{(j, 0)}$ は 0 日目 (観測日) におけるアイスアルジー種 j の VWM 現存量 (cells m⁻³), F は 30 日間の融解率 (%), T は前年の冬からの観測日までに融けた海氷厚 (m) である. 2017 年から 2020 年の 4 回の観測で少なくとも 1 回, 混合層における積算現存量が全細胞に対して 5% を超え, かつ海氷と海水中両方に出

現した対象種 (*F. cylindrus*, *F. curta*, ナノ鞭毛藻) にのみ, 30 日間の海氷からの放出量 ($\text{cells m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}$) を計算した. なお 2016 年の深度 25 m におけるナノ鞭毛藻の現存量のデータが無いため, 対象種の選定においてこの年のデータは使用しなかった (節 4.2.1 を参照) .

次に VWM で求めたアイスアルジー現存量と海氷の融解速度 ($\% \text{ d}^{-1}$) を用いて, アイスアルジー放出量の最小値 (すなわち海氷内で過去 30 日間にアイスアルジーが増加していた場合) を推定した. 過去 30 日間のアイスアルジー現存量は, 夏季アイスアルジーの増殖速度の最大値 0.29 day^{-1} (Kirst and Wienkce 1995) を用いて外挿した. なお現場での増殖速度を反映させるために, 海氷を融解し培養したものではなく, 海氷の時系列観測によって決定された増殖速度を採用した. 外挿された現存量 ($C_{(i,j)}$) と, アイスアルジーの放出量 ($Input_{Min}$) は次の通りである.

$$C_{(i,j)} = C_{(i,0)} \times e^{(0.1 \times j)},$$

$$Input_{Min} (\text{cells m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}) = \left[\sum_{k=-30}^{-1} (C_{(i,j)} \times M_j) \right] \times T,$$

ここで, j は観測前 30 日間の日数 (-30 日から観測前日である -1 日), $C_{(i,j)}$ は j 日目におけるアイスアルジーの種 i の VWM で求めた現存量 (cells m^{-3}), M_j は j 日目の海氷融解速度 ($\% \text{ d}^{-1}$) である. $Input_{Max}$ と同じ種について $Input_{Min}$ を計算した.

4.2.10 放出されたアイスアルジーの海水中での純増加量

複数の不確実性 (観測前のアイスアルジーの海氷内での増加, 海氷融解前の初期植物プランクトン量) を考慮して, 海氷から放出された 3 種 (*F. cylindrus*, *F. curta*, ナノ鞭毛藻) の純増加量を最小値 ($Growth_{Min}$) と最大値 ($Growth_{Max}$) で推定した. 放出されたアイスアルジーの過去 30 日における純増加量 (細胞分裂による真の増加量から, 摂餌や沈降による消失量を減じたもの) は, 以下のよう

$$Growth_{Min} \text{ (cells m}^{-2} \text{ 30 days}^{-1}\text{)} = P_{Final} - P_{Initial}^{Max} - Input_{Max}$$

$$Growth_{Max} \text{ (cells m}^{-2} \text{ 30 days}^{-1}\text{)} = P_{Final} - P_{Initial}^{Min} - Input_{Min}$$

ここで P_{Final} は各年で観測された、氷縁における海水中の植物プランクトンの混合層内積算現存量 (cell m⁻²) , $P_{Initial}^{Max}$ と $P_{Initial}^{Min}$ はそれぞれ、海氷下の植物プランクトン（融解前に存在した初期の植物プランクトン）の混合層内積算現存量の最大値と最小値 (cell m⁻²) をそれぞれ示す. 南大洋の春から夏における海氷下の4種の植物プランクトンの現存量については、過去5回の航海で得られた既報値を引用した. すなわちその範囲はそれぞれ約 1.5×10^4 – 1.5×10^6 cells L⁻¹ (*F. cylindrus*) , 5.0×10^3 – 5.0×10^4 cells L⁻¹ (*F. curta*) , 1.0×10^5 – 4.0×10^5 cells L⁻¹ (ナノ鞭毛藻) (Fryxell and Kendrick 1988; Kang and Fryxell 1992; Kang and Fryxell 1993) であった. これらの現存量の最大値と最小値を各年の氷縁の混合層深度を乗じることによって海氷下の積算現存量 (cell m⁻²) の最大値 ($P_{Initial}^{Max}$) と最小値 ($P_{Initial}^{Min}$) を計算した.

4.3 結果

4.3.1 物理環境と衛星観測による海氷密接度、海氷融解速度

混合層深度は13 m (2018年) から31 m (2017年) の範囲で、全ての年で有光層深度より浅かった (Table 4-1) . 水温と塩分のプロットは、5年間で異なる氷縁の状態を示していた (Fig. 4-3) . 表層塩分は32.78 (2020年) から33.69 (2017年) であった. 観測時の混合層内の平均 PAR は、2020年が最も高かった ($147 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) . なお1%光量となる深度 (Z_{eu}) は5年間で34–89 m で2020年が最も浅かったことから、観測時の時間や天候ではなく混合層深度と水中での光の減衰が平均 PAR の違いに影響したと考えられる.

海氷の後退は2018年が最も早く、観測の17日前から連続して低い海氷密接度 (10%未満) がみられた (Fig. 4-4) . 2018年を除き、サンプリング直前には正の熱フラックス (つまり海氷の融解) が観測され、特に2017年の融解速度

(14.7% d⁻¹) が高かった。観測前 30 日間の融解率 (%) は 30.9–90.7% の範囲であった。この値は 2017 年と 2019 年に顕著であり、観測前の 30 日間で約 90% の海氷が融解していた。

4.3.2 植物プランクトンのクロロフィル *a* 濃度, 現存量, 種組成

植物プランクトンの Chl *a* 濃度とその鉛直分布は年によって異なっていた (Fig. 4-5) 。2016 年と 2020 年にのみ 0 m で Chl *a* 濃度は 1.5 µg L⁻¹ を上回っていた一方, 2018 年では深度 50 m に明瞭な亜表層 Chl *a* 極大 (1.8 µg L⁻¹) が生じていた。2017 年と 2019 年には亜表層 Chl 極大は観測されず, 全層にわたって濃度は低かった (2017 年, < 0.3 µg L⁻¹; 2019 年, < 0.7 µg L⁻¹) 。

植物プランクトン現存量の鉛直分布は, 亜表層 Chl *a* 極大が発達した 2018 年を除き, 概ね Chl *a* 濃度と分布の傾向が一致した (Fig. 4-6) 。総現存量の最大値である 1.2×10⁷ cells L⁻¹ は 2016 年の深度 0 m で観測された。いずれの年も植物プランクトン群集中で珪藻とハプト藻が優占しており, 表層では羽状目珪藻 (*F. cylindrus* [12.8–58.9%], *F. curta* [0.4–8.1%]) が優占していた。ナノ鞭毛藻の相対現存量は深い層ほど増加し, すべての海水試料で全現存量の 27.1–96.7% を占めていた。

4.3.3 アイスアルジーの現存量と種組成

2018–2020 年の各海氷試料の結果は第 3 章と重複するため, アイスアルジーの現存量と種組成の結果は 2016, 2017 年のみを示す (Fig. 4-7) 。現存量は 1.7 × 10⁵–1.3 × 10⁸ cells L⁻¹ であり, 最大値は 2016 年の海氷 No. 7 に見られた。2018–2020 年同様, *F. cylindrus* が珪藻の中で最も優占しており, 13.0–95.7% を占めていた。

VWM で求めた現存量 (Fig. 4-8) は 2016 年の値が 5 年間で最大を示した (2.5 × 10⁷ cells L⁻¹) 。2017–2020 年の現存量は 2016 年の 50% 未満の 3.1 × 10⁶–1.1 × 10⁷ cells L⁻¹ であった。5 年間で一貫して *F. cylindrus* が優占しており, 相対現存量は 72.4–88.6% であった。

4.3.4 アイスアルジーの放出量と水柱における純増加量

30 日間のアイスアルジーの放出量 ($Input_{Min}$ と $Input_{Max}$ の両方を含む) は年や種によって異なり, 常に氷縁の積算植物プランクトン現存量 (P_{Min} , P_{Max}) よりも低かった (Table. 4-2). 3 種のうち, *F. cylindrus* の放出量は全ての年で一貫して最も多く, 2016 年に最大値 ($849 \times 10^7 \text{ cells m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}$) となった. 年ごとの放出量の変動はナノ鞭毛藻が最も大きく, 年によって最大で 2 桁の差があった. 観測時の積算植物プランクトン現存量は年によって最大 2 桁の変動があり, 2016 年の *F. cylindrus* が最も高かった.

純増加量の最大推定値 ($Growth_{Max}$) と最小推定値 ($Growth_{Min}$) の両方で正の値を示した種は *F. cylindrus* (2016 年), *F. curta* (2016 年), ナノ鞭毛藻 (2018, 2020 年) だった. その他の種もしくは年では, 純増加量はマイナスからプラスを示していたため, 水柱にて正味で成長もしくは減少していたと判断することが出来なかった. また, 純増加量は同一種でも年によって最大 3 桁の差があり, 2016 年の *F. cylindrus* の値が最も高かった ($5,666 \times 10^7$ – $10,402 \times 10^7 \text{ cells m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}$). 2016, 2017 年のデータが無かったナノ鞭毛藻を除いて, 2016 年の $Growth_{Min}$ は非常に高く, 他の年の同じ種の $Growth_{Max}$ よりも高い値を示した.

4.4 考察

4.4.1 沖合流氷から放出されたアイスアルジーの純増加量

Table 4-2 に示した放出されたアイスアルジーの純増加量 ($Growth_{Max}$, $Growth_{Min}$) の年および種ごとの変動は, 植物プランクトンの増殖, 死亡と消失 (動物プランクトンなどによる摂餌と細胞の沈降), 水平方向の移流が働いたものである. 5 年間ににおける全ての観測点は, 西向きの海流が卓越する大陸棚斜面上 (Bindoff et al. 2000) に位置していた. この海域 (80 – 140°E) の流氷は一般に 5 – 10 cm s^{-1} の速度で西向きに移動し, これは海流の速度と同等である (Kimura 2004). 以上のように海氷と海水の移動方向が概ね一致するため, 純増加量の計算には植物プランクトンの移流に伴う増減は含めないこととした.

採取した海水（砕け氷）は、融解や周囲の海水で表面が洗われたりすることで塩分の排出とともにアイスアルジーも流出した可能性がある。海水採取時に流出が起きていた場合、アイスアルジーの放出量が過小評価された可能性が懸念されるが、この影響は結果に影響しないと考えられる。一般にブラインチャネル中の Chl *a* 濃度や藻類の炭素量はブラインポケットなどに含まれる値と比べて低いことが知られている（Mock 2002; Becquevort et al. 2009; Meiners et al. 2009）。例えば Sackhole 法で求めたアイスアルジー濃度は、補正後のアイスアルジー濃度（融解して測定したアイスアルジー濃度にブライン体積の割合を乗じた値）の平均 2%に過ぎない（Becquevort et al. 2009）。また、Ligowski et al.

（1988）が測定した砕け氷の Chl *a* 濃度（474 $\mu\text{g L}^{-1}$ ）は、彼らの研究地域で報告された最大値（Arrigo 2017）に相当する。以上に述べた研究は、砕け氷からブラインが排出されてもアイスアルジー濃度の著しい過小評価にはならないことを示唆している。またアイスアルジーの 2%がブラインの排出で失われると仮定して *Input_{Max}* と *Input_{Min}* を低い値に設定したとしても、Table 4-2 に示した結果の傾向（純増加量の正負）に変化は無いことから、ブライン排出によるアイスアルジー現存量の過小評価の影響は無視できると考えた。

McMinn（1996）もエリス・フィヨルドの定着氷下にて、30 日間に放出されたアイスアルジーの純増加量を見積もっており、2016 年における *F. cylindrus* の *Growth_{Min}* は、定着氷での研究（McMinn 1996）で報告された最大の増加量（ $44 \times 10^7 \text{ cells m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}$ ）の 100 倍以上であった。彼の研究では、純増加量の計算は分類群別ではなく全珪藻のみで行っているが、アイスアルジー放出量の 80%以上が *F. cylindrus* で構成されており（McMinn 1996）、類似した種組成（Fig. 4-8）から本研究とも比較可能と考えられる。本研究で高い純増加量を示した原因の一つとして、増加量計算方法の違いが考えられる。McMinn（1996）が水柱積算 5 m 以内での藻類の変化を推定したのに対して、本研究は混合層深度（最大値を示した 2016 年は 27 m）内での純増加量を計算しているため、本研究で比較的高い値が算出されたと考えられる。しかしこの違いは $27/5 = 5.4$ 倍しか過大評価しないため、我々が報告した増加量は少なくとも 23.8 倍、McMinn（1996）の

結果より高いことに変わりはない。

放出されたアイスアルジーの高い増殖を可能にした原因として、定着氷下より高い水柱の PAR が考えられる。厚い定着氷の下で観測を行った先行研究（McMinn 1996; Ichinomiya et al. 2008）とは異なり、本研究では海氷密接度が低下した流氷下から開放水面での播種を扱っている。そのため、放出されたアイスアルジーが受ける光量は高いと推測できる。McMinn（1996）の観測時の海氷下 PAR は不明であるが、彼の研究と近い状況の定着氷下の PAR は 11 月から 12 月中旬にかけて $0.3\text{--}13\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の範囲であることが知られている（Palmisano and Sullivan 1983）。一方夏季の沖合海氷縁辺域では、Lancelot et al.（1993）の計算によると海氷密接度が 90% から 0% に減少したときの混合層での平均 PAR は $\sim 50\text{--}150\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ と見積もられている。実際に本研究での氷縁の混合層平均 PAR は Lancelot et al.（1993）の報告値の範囲に収まっていた。2016 年の観測前の数日間は海氷密接度が低く（ $< 40\%$ ）、これがこの年に報告された非常に高い水柱の純増加量に寄与していた可能性がある。*F. cylindrus* の増殖速度は 0°C , $160\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ で $0.69\ \text{day}^{-1}$ に達することが知られている（Sommer 1989）。したがって McMinn（1996）と比較して高い純増加量は、好適な光条件の結果であると考えられる。

上記の環境の違いに加えて、海氷融解前のアイスアルジーの生存率の違いが海氷融解後の播種効果に影響を与える可能性がある。Szymanski and Gradinger（2016）は、流水で高い生細胞の割合（96.0%）を報告しており、放出されたアイスアルジーは海水中で播種を起こすこと、動物プランクトンへ高品質の食物を提供することの両方の役割があると結論付けている。一方で McMinn（1996）では、生細胞の割合（全細胞に対する細胞質のある細胞の割合）は総じて低く、ほとんどの試料で生細胞は 20% 未満であった。これは、定着氷のアイスアルジーは高塩分など何らかのストレスを受けていたことを示唆している（Palmisano et al. 1987）。これに対して我々のサンプルは平均 80% 以上の生細胞を含んでお（Table 4-1）、増殖可能なアイスアルジーが多かったことが考えられる。

光環境への適応という点からも、流水中のアイスアルジーは融解後の環境

変化に適応できると考えられる. 南大洋の流氷中のアイスアルジーは通常, 定着氷のアイスアルジーよりも高い最大光合成活性 (P_{\max}) および光飽和強度 (E_k) を有すとされる (van Leeuwe et al. 2018). 流氷, 定着氷, 海水中の微細藻類を比較した結果, 定着氷アイスアルジーの P_{\max} は有意に低い一方で, 流氷のアイスアルジーと植物プランクトン間の E_k に有意差は無いことが分かった (Lizotte and Sullivan 1992). 流氷中アイスアルジーの E_k は 30–150 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lizotte and Sullivan 1991) であり, その後の Rapid light curve を使った研究により, さらに高い E_k ($> 300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) の値が確認されている (Meiners et al. 2009). これらの研究は水柱の光環境に適応することで, 流氷のアイスアルジーは定着氷の群集よりも播種を起こしやすいことを示唆しており, 本研究によってその増加量は現場での消失 (沈降と摂餌による死亡) を上回りうることが示された.

4.4.2 放出されたアイスアルジーの行方

アイスアルジーは海水中で増殖してバイオマス (Chl *a* 濃度など) や現存量を増加させる能力を持つが (e.g. Kuosa et al. 1992; Yan et al. 2020), 死亡や消失によって播種効果が阻害される可能性がある. 放出されたアイスアルジーが水柱から消失する原因の一つは表層混合層以深へ沈降することである. 海氷下でのセディメントトラップによる先行研究では, 植物プランクトンの Chl *a* 濃度に対する沈降による消失は 1.6–18.4% day^{-1} であった (Andreassen and Wassmann 1998; Ichinomiya et al. 2009). 一方で細胞の沈降速度が低い場合は, *P.-n. cf. turgiduloides* のような特定の種が表層に浮遊し続けることが知られる (Ichinomiya et al. 2008). 今回報告した 3 種について, 公表されている細胞サイズのデータ (Kang et al. 2001) と沈降速度の計算式 (Chindia and Figueredo 2018) に基づき沈降速度を計算すると, 0.13 m day^{-1} (ナノ鞭毛藻) から 0.43 m day^{-1} (*F. curta*) の範囲であった. この沈降速度では, 海氷から放出された後, 30 日間で混合層 (13–31 m) から細胞が沈むには遅すぎるため, 本研究では単独細胞の沈降が水柱における消失の主要な原因とは考えにくい.

細胞の凝集体形成は、表層からの植物プランクトンの除去に貢献する。アイスアルジーは海水融解後に凝集体を形成しやすく、その炭素フラックスは単独の細胞のそれを上回り (Riebesell et al. 1991; Michels et al. 2008) , POC フラックスの最大 50% を占めることがある。南大洋の定着氷下および流氷下に設置したセディメントトラップからは、凝集した植物プランクトンの細胞の凝集体がしばしば確認されているが (Ishikawa et al. 2001; Michels et al. 2008) , 北極バレンツ海では報告されていない (Szymanski and Gradinger 2016) 。この違いは、トラップ観測の時間スケールの違い (約 1 ヶ月に対して数時間) や、アイスアルジーの生理状態に依存する凝集体の形成しやすさ (Riebesell et al. 1991) によると考えられる。少なくとも *F. curta* を除く 3 種は凝集体を形成し表層から深層へ素早く ($\sim 200\text{--}700\text{ m d}^{-1}$) 沈降する例が報告されている (Riebesell et al. 1991) 。季節海氷域における植物プランクトン現存量の消失における凝集化の寄与を定量化するためには、さらなる研究が必要である。

4.5 結論

本章のアイスアルジーの水柱における増加量はその推定値に幅を持つものの、南大洋の沖合海水縁辺域において流氷から放出されたアイスアルジーの純増加量を評価した最初の試みである。本研究は培養実験のように微細藻類の増殖を直接観測したものではないが、現場における潜在的な消失 (植物プランクトンの凝集体形成による沈降や採食による死亡) を考慮した上で、放出されたアイスアルジーの純増加量を明らかにすることができた。放出されたアイスアルジーの純増加量は定着氷で見られる最大値 (McMinn 1996) を上回っており、この結果は主に氷縁ブルームで代表される海水縁辺域の基礎生産の重要性 (Smith and Nelson 1986; Savidge et al. 1998) を支持するものであった。

Table 4-1: Physical condition of water column and parameters of sea ice melting and collected sea ice in 2016–2020.

Year	2016	2017	2018	2019	2020
Water column					
MLD (m)	27	31	13	24	14
$\Delta\sigma_t$	0.89	0.56	0.92	0.44	1.05
Z_{eu} (m)	50	89	49	67	34
PAR ^a ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	61	101	122	121	147
Sea ice melting					
Melt thickness (m)	1.40	0.96	0.72	1.37	1.53
Melt fraction over 30 days (%)	31.1	88.2	30.9	90.7	53.7
Melt thickness over 30 days (m)	0.44	0.85	0.22	1.24	0.82
DSR (days)	−1	0	17	−34	−13
Sea ice					
Total volume of sampled sea ice (L)	75	163	135	196	147
VWM Chl <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	8.5	3.8	5.7	4.2	28.6
Mean viability of diatoms (%)	85.6	82.9	78.0	82.4	94.0

MLD: Mixed layer depth; Z_{eu} : Euphotic depth; PAR: Photosynthetically Active Radiation; DSR: Days since sea-ice retreat

^aPAR is averaged over MLD.

Table 4-2: Phytoplankton cell abundance integrated over mixed layer depth (MLD) at the time of sea ice sampling (P_{Final}), minimum ($P_{Initial}^{Min}$) and maximum ($P_{Initial}^{Max}$) values of phytoplankton cell abundance integrated over MLD beneath sea ice, cell numbers of released ice algae assuming growth of ice algae before sampling ($Input_{Min}$) and assuming no growth ($Input_{Max}$) over 30 days. The minimum ($Growth_{Min} = P_{Final} - P_{Initial}^{Max}$) and maximum ($Growth_{Max} = P_{Final} - P_{Initial}^{Min}$) values are shown for net increase of released ice algae. The positive values for $Growth_{Min}$ or ($Growth_{Max}$ is highlighted with bold. The unit is in 10^7 cells m^{-2} for P_{Final} , $P_{Initial}^{Min}$, and $P_{Initial}^{Max}$ and 10^7 cells m^{-2} 30 days $^{-1}$ for $Input_{Min}$, $Input_{Max}$, $Growth_{Max}$, and $Growth_{Min}$.

Year	2016	2017	2018	2019	2020
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>					
P_{Final}	10,565	704	287	344	1,440
$P_{Initial}^{Min}$ ($P_{Initial}^{Max}$)	41 (4,050)	47 (4,650)	20 (1,950)	36 (3,600)	21 (2,100)
$Input_{Min}$ ($Input_{Max}$)	123 (849)	159 (348)	0.1 (143)	103 (312)	140 (757)
$Growth_{Max}$	10,402	498	267	205	1,279
$Growth_{Min}$	5,666	-4,294	-1,806	-3,568	-1,417
<i>Fragilariopsis curta</i>					
P_{Final}	574	74	11	72	68
$P_{Initial}^{Min}$ ($P_{Initial}^{Max}$)	14 (135)	16 (155)	7 (65)	12 (120)	7 (70)
$Input_{Min}$ ($Input_{Max}$)	8 (56)	3 (7)	< 0.1 (2)	5 (15)	2 (13)
$Growth_{Max}$	552	55	5	55	59
$Growth_{Min}$	383	-88	-56	-63	-15
Nanoflagellate					
P_{Final}	n.d.	n.d.	2,079	581	798
$P_{Initial}^{Min}$ ($P_{Initial}^{Max}$)	270 (1,080)	310 (1,240)	130 (520)	240 (960)	140 (560)
$Input_{Min}$ ($Input_{Max}$)	n.d.	n.d.	0.2 (3)	10 (17)	25 (62)
$Growth_{Max}$	n.d.	n.d.	1,949	331	633
$Growth_{Min}$	n.d.	n.d.	1,556	-396	176

n.d. indicates no data.

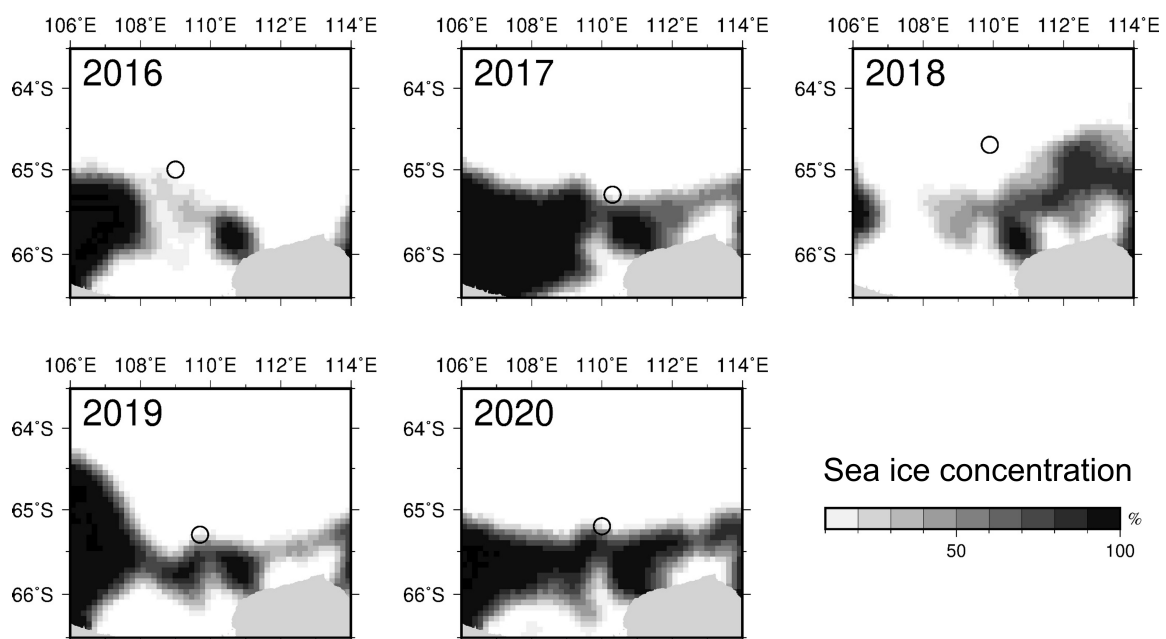


Fig. 4-1

Sea ice concentration at the date of sea ice sampling in 2016 to 2020. The open circles indicate ice sampling site.

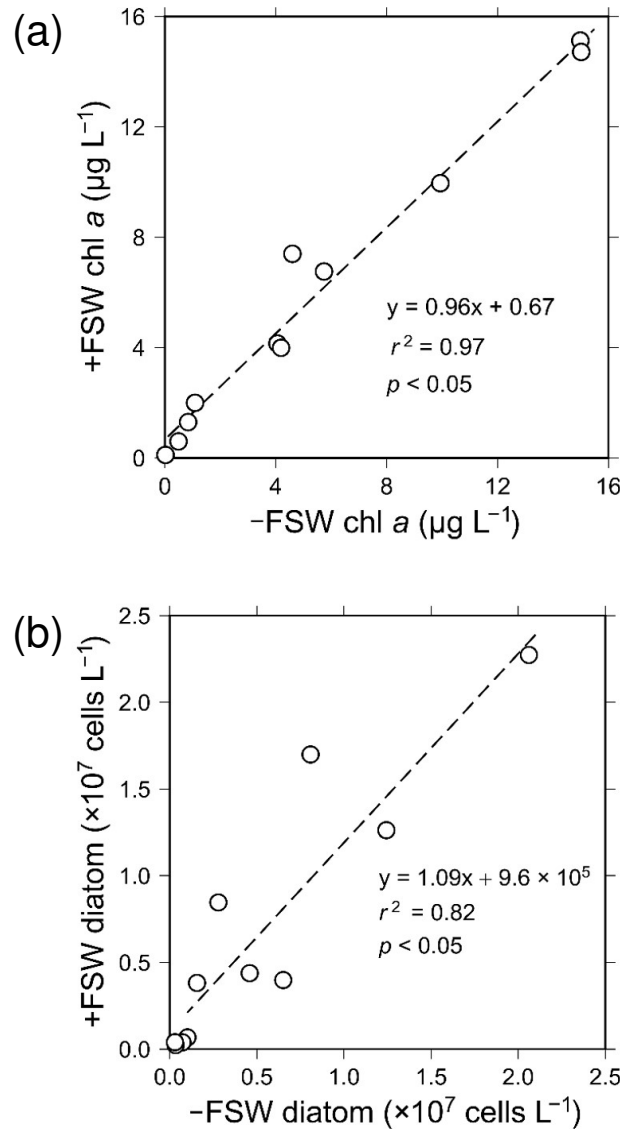


Fig. 4-2

Sea-ice Chl *a* concentration (a) and diatom cell abundance of year 2018 samples (b) melted with (+Filtered seawater: FSW) and without (-FSW) filtered seawater ($n = 11$ respectively)

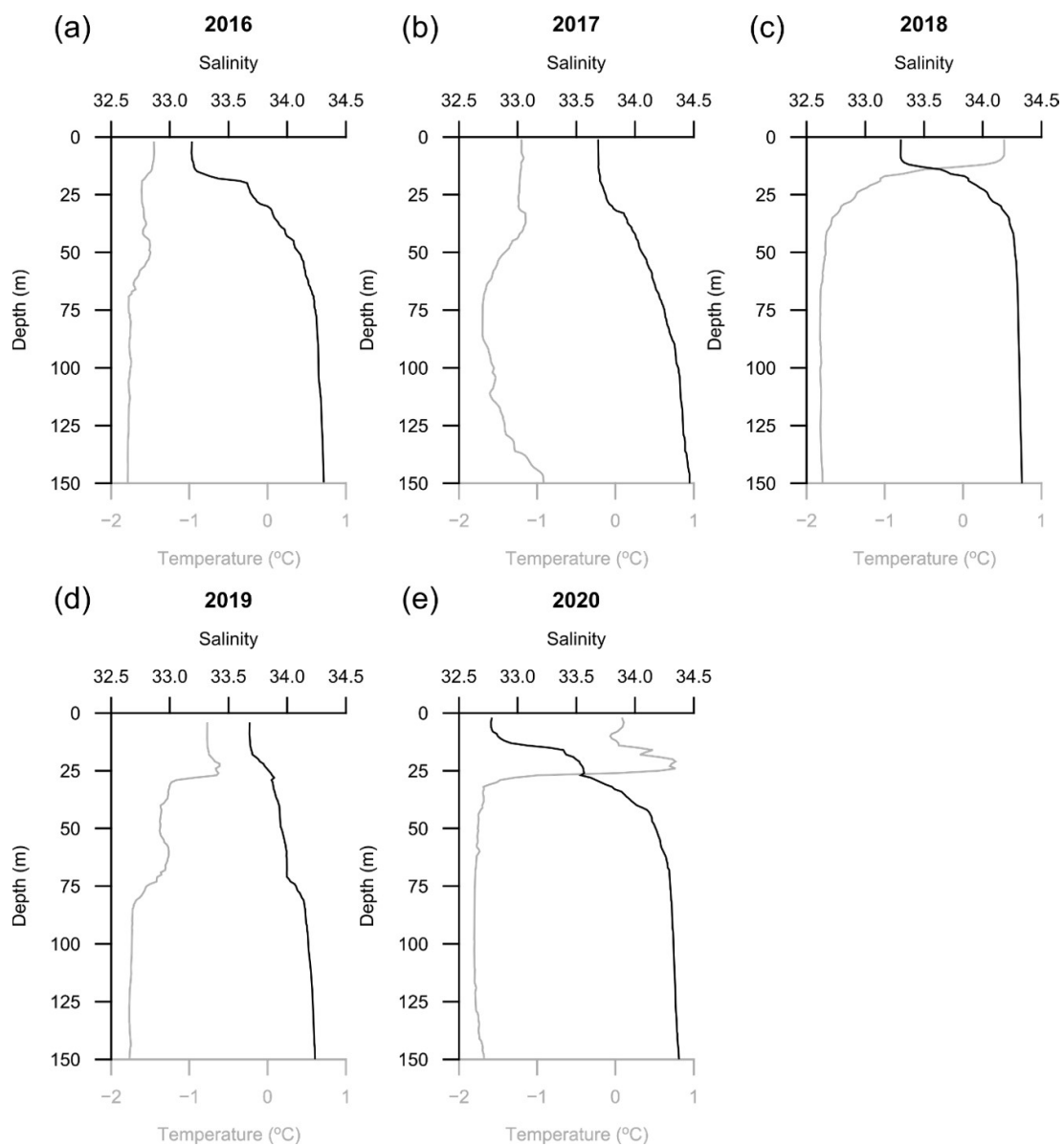


Fig. 4-3

Vertical profiles of salinity (black) and temperature (gray) at ice-edge from 2016 to 2020.

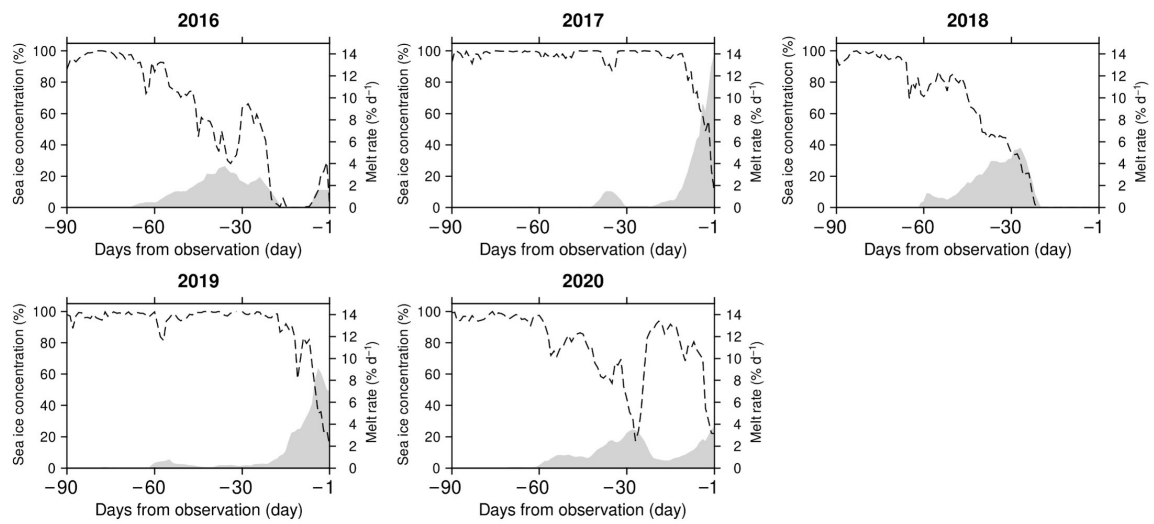


Fig. 4-4

Temporal changes in sea ice concentration and ice melt rate, over the 90-day period back to the observation date, in 2016 to 2020.

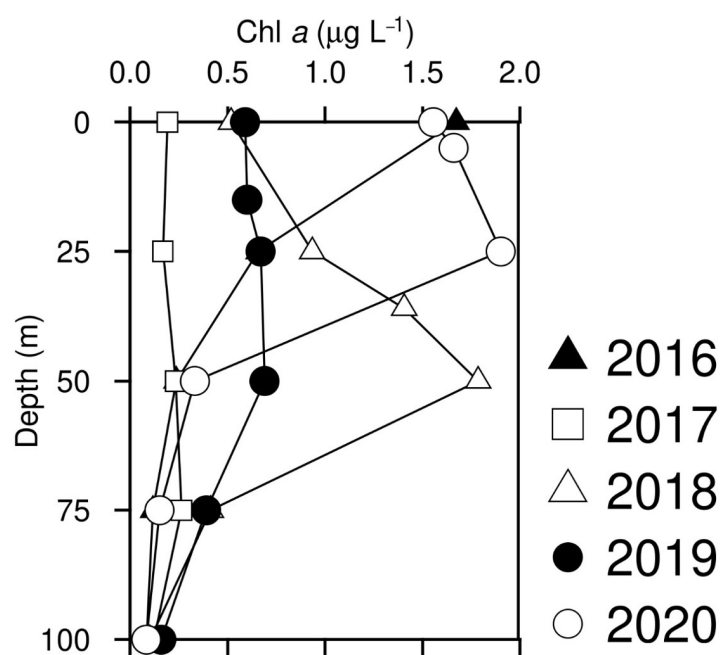


Fig. 4-5

Vertical profiles of Chl *a* concentration at the ice edge, in 2016 to 2020.

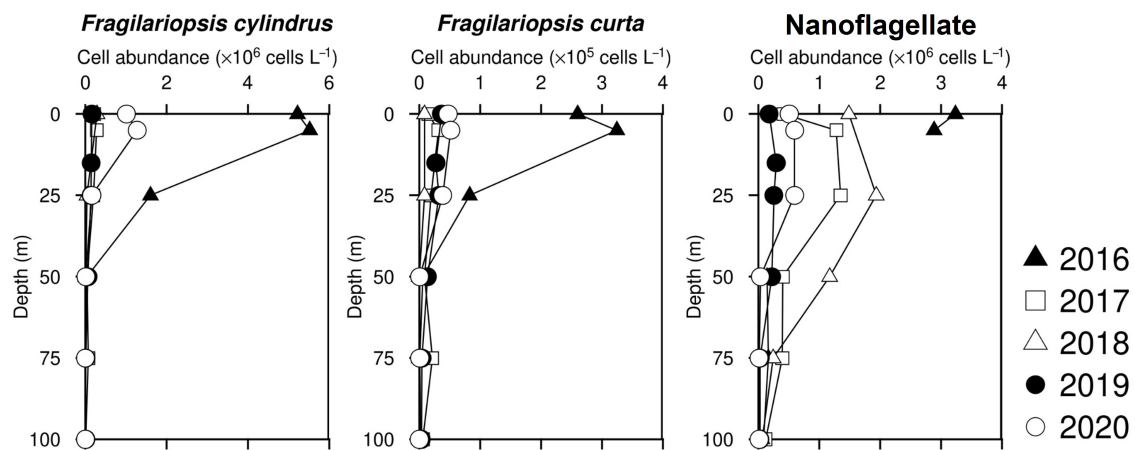


Fig. 4-6

Vertical profiles of three dominant phytoplankton in water column, in 2016 to 2020. Note that nanoflagellate cell abundance data at 25 m in 2016 is lacking due to formalin fixation.

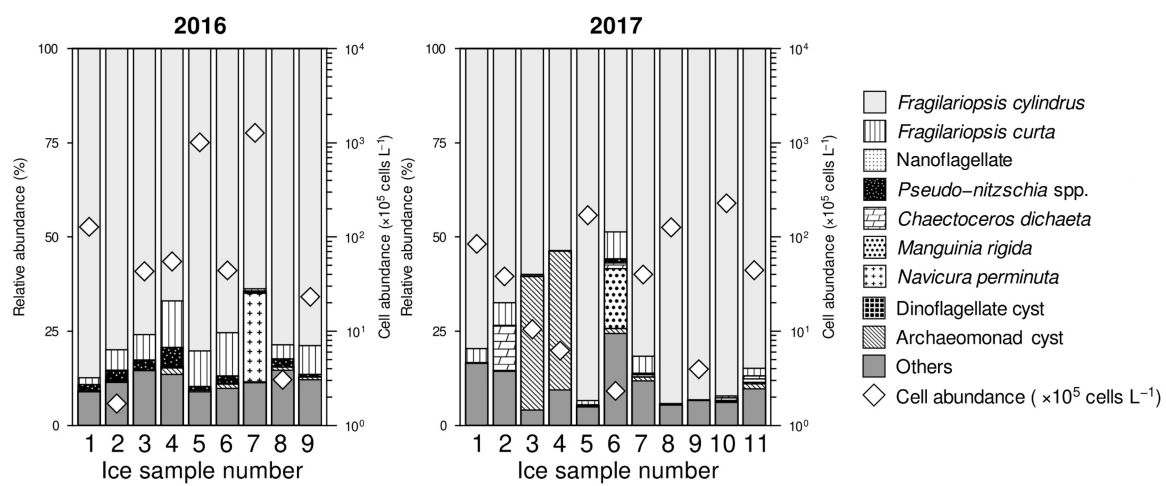


Fig. 4-7

Species composition and total cell abundance of each sea-ice sample in 2016 and 2017.

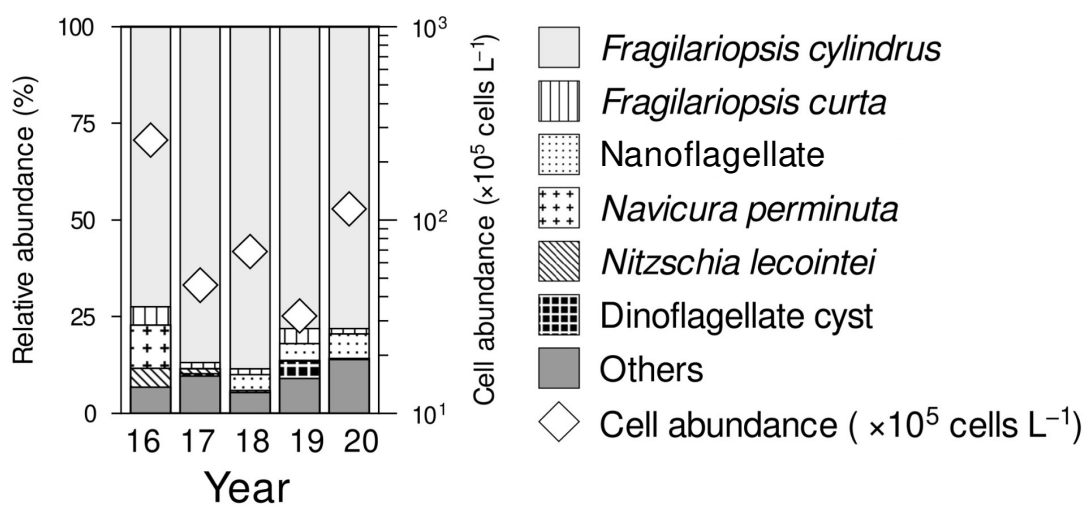


Fig. 4-8

Species composition and total cell abundance averaged by volume-weighted mean method for each year from 2016 to 2020.

第5章 総合考察と今後の展望

5.1 総括と南大洋インド洋区のアイスアルジー群集

本研究ではアイスアルジー種組成と融解後の播種に着目し、氷縁ブルームとアイスアルジーの関係を明らかにすることを目的に研究を行った。第2章では晩夏から初秋の南大洋沿岸にて、生成して数日の薄氷に植物プランクトンが高濃度に取り込まれ、特に珪藻 *Fragilariopsis cylindrus*, *F. curta*, *Pseudo-nitzschia* spp. が選択的に濃縮されることが明らかになった。また薄氷と一年氷・多年氷との比較から、生成時のナノ鞭毛藻が優占するアイスアルジー群集から *F. cylindrus* が単独で優占する群集へと遷移することが推察された。第3章では、これまでデータの不足していた夏季の沖合で、流水中のアイスアルジー種組成と海水中の植物プランクトン種組成をそれぞれ明らかにした。そして放出されたアイスアルジーが氷縁ブルーム発生年と非発生年両方で、植物プランクトンの種組成に影響することを明らかにした。氷縁では *F. cylindrus* がより北の観測点と比べて相対現存量が高く、この種が海氷から放出後に播種を起こすと推察された。第4章では、海氷から放出されたアイスアルジーが水柱で増加しているの可否かを既報値と現場データを組み合わせて評価した。評価対象はアイスアルジー3種のみに限られるが、南大洋で初めてこれらの種が水柱において正味で増殖可能であることを示すことができた。特に流水中優占種の *F. cylindrus* の水柱における純増加量は氷縁ブルーム発生年の方が非発生年より顕著に高く、アイスアルジーの放出がブルーム形成に貢献することが示唆された。

このようなアイスアルジーの播種が南大洋全体で起こりうるかをアイスアルジー種組成から考察する。本研究の一年氷・多年氷試料では *F. cylindrus* がほぼ単独で優占しており、このような特徴はインド洋区で共通していることが当海域内のアイスアルジー種組成から推察された。夏季（1月中旬から2月）の一年氷アイスアルジーの平均的な組成は、ビンセネス湾沖（110°E 周辺）とトッテン氷河沖（115–121°E）とリュツォ・ホルム湾で類似しており（Fig. 5-1）、いずれも珪藻 *F. cylindrus* もしくは *F. curta* が 50% 以上を占めていた。インド洋区において 60°S 以南の海氷は西向きに流れており（Kimura 2004）、これが東西方向

(110°E と 115–121°E) で大きな種組成の違いが見られなかった一因と考えられる。また時間的には一致しないものの、海氷生成場所が上流（トッテン氷河沖からダルトンポリニヤ）に位置していたことも、薄氷と一年氷で共通の種が見られた一因と考えられる。一方で例外もあり、リュツォ・ホルム湾の定着氷とケーブダンレー沖では *F. curta* もしくはシストが過半数を占めていた。リュツォ・ホルム湾は流動（海氷同士のラフティング等）が起こりにくい沿岸多年氷であったため、海氷中の主要栄養塩枯渇（Sahashi et al. 2022）に対応可能なシストの割合が高くなったと考えられる。後者に関しては、本研究で採取した試料の数・量が最も少なく（総サンプル量 < 13 kg）決定的ではないため、今後の観測が待たれる。インド洋区以外の海域のアイスアルジー種組成を含めると、*F. cylindrus* は夏期間に優占することが報告されている（Lizotte 2001）。したがって本研究によって、本種の周極的な分布が強く示唆された。

本研究では5年間に渡りほぼ同じ海域・氷況で海氷サンプルを採取したが、その中に含まれていた夏季のアイスアルジーの種組成は概ね一致しており

（Fig. 4-5）、顕著な経年変動は見られなかった。第3章で示した通り、海氷融解は氷縁での植物プランクトン組成に強く影響することから、海氷内部の組成の長期的な変動を明らかにすることが今後求められる。経年変動の例としてロス海での冬季海氷観測によると、海氷生成が遅い年のアイスアルジーは、

Phaeocystis sp.や渦鞭毛藻など海水中でも豊富な分類群で主に構成される。反対に通常の年（海氷生成が比較的早く、古い海氷が多い年）では、海氷で

Fragilariopsis spp.などの珪藻が優占する（Tison et al. 2020）。北極海の新成氷および板状軟氷を対象とした研究でも、海氷の成長とともにアイスアルジー優占種が渦鞭毛藻やナノ鞭毛藻などから珪藻へと切り替わることが報告されている

（Kauko et al. 2018）。新成氷から一年氷のような長い時間スケールでは、本研究でも海氷の種類（薄氷と一年氷・多年氷）に応じたアイスアルジー種組成の遷移は本研究でも示唆されており（Fig. 2-6）、両極で共通する現象と考えられる。将来的に、海氷の後方追跡等に基づいた海氷の年齢（Hardge et al. 2017b）を考慮することで、南極海氷生成時期の経年変動がアイスアルジーおよび海氷融解後

の植物プランクトン種組成におよぼす影響を理解することが課題と思われる。

5.2 氷縁ブルーム形成とアイスアルジーの播種効果

本研究で推定したアイスアルジーの水柱での純増加量は過去に報告された定着氷下の値よりも高かったことから（第4章），播種効果は海域や氷況によって異なると考えられる。例えば Tremblay et al. (2006) は海水中および海水中 POC の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) の比較に基づき、氷縁ブルームの主体は海水から放出されたアイスアルジーではなく外洋性の植物プランクトンであったと結論している。一方で Galindo et al. (2014) は同じ観測点で行った2年間の観測に基づき、放出されたアイスアルジーが海氷下ブルームを形成した年と、外洋性植物プランクトンがブルームを形成した年が存在することを報告している。北極海ではアイスアルジーの放出が引き起こす海水中のブルームは、海氷底部で見られる極めて高い濃度のアイスアルジー（Chl *a* 濃度で $> 1,000 \mu\text{g L}^{-1}$ ）の放出に支えられている。南大洋でもアイスアルジーの放出のみで海水中 Chl *a* 濃度が一時的にブルーム基準に達することが定着氷下で知られているが（Odate et al. 1996），そのようなブルームが形成された可能性について本研究でも概算を行った。Table 4-1 の30日間の海氷融解厚と VWM で求めた各年の平均的な Chl *a* 濃度から、30日間の海氷からの放出量（Chl *a* 濃度換算）を計算した。5年間で2020年でのみ、放出量（ $24.9 \text{ mg m}^{-2} 30 \text{ days}^{-1}$ ）は混合層深度積算 Chl *a* 濃度（ 23.4 mg m^{-2} ）に対して6%上回っていた。水柱では採食や沈降によって植物プランクトンの一部は常に消失する。例えば季節海氷域において、植物プランクトン現存量の27–91%が採食によって消失すると推定がある（Pearce et al. 2010）。したがって海水からのアイスアルジー放出のみでは氷縁ブルームが発生したとは言えず、海水中で植物プランクトンの増殖を伴っていたと推察される。その一方、増殖可能な分類群が海水中に多量に供給されることは、海氷融解直後の植物プランクトン現存量の初期の増加に貢献するため（Lancelot et al. 1993; Selz et al. 2018b），高いアイスアルジー放出量はブルーム形成における重要な条件の一つであると考えられる。本研究では3種の代表的なアイスアルジーのみで水柱の

増加量を評価したが、氷縁域での Chl *a* 濃度の変動をより正確に評価するには他の分類群 (*Pseudo-nitzschia* spp. など) の水柱における純増加量を把握することが課題である。春季から夏季にかけて海水下の植物プランクトン現存量データ (純増加量計算の初期値である $P_{Initial}^{Min}$ と $P_{Initial}^{Max}$) を蓄積していくことに加えて、海水下の時系列採水といったアプローチによって、本研究よりさらに真値に近い純増加量を推定することが出来ると思われる。

氷縁ブルームの形成要因について、物理環境とアイスアルジーの放出から考察を行う。5 回の氷縁観測のうち氷縁ブルームは 2016 年と 2020 年のみで観測されたが (Fig. 4-5), 混合層深度は 14 m から 31 m の範囲であり、南大洋における混合層深度としては浅く (Nelson et al. 1991), Fitch and Moore (2007) が指摘したように混合層深度のみではブルームが形成しないことが確認された。一方で氷縁ブルーム形成時 (2016 年と 2020 年) には、高い成層強度 ($\Delta\sigma_t > 0.88$) と低温な表層海水 ($< -1.0^{\circ}\text{C}$) と低い DSR (< 0 days) が共通して見られたため (Fig. 5-2, Table 4-1), ブルーム形成に成層強度 (Garibotti et al. 2003) と海水融解 (Arai et al. 2005) が影響したと考えられる。氷縁域の海水中 Chl *a* 濃度は、成層強度 ($\Delta\sigma_t$) が高くなることが重要との指摘がウェッデル海、南極半島西部で存在する (Kang et al. 2001; Garibotti et al. 2003)。また強い成層化は、キサントフィルサイクル等で強光に適応しやすい珪藻にとって有利となる (Kropuenske et al. 2009)。氷縁ブルームは一般に珪藻が主体となることが報告されており

(Wilson et al. 1986), 本研究の氷縁ブルーム発生年には 0 m にて珪藻が優占 (現存量の $> 65\%$) していたことから成層化の重要性が支持される。いずれの年も海水融解厚は他の年よりも高く (それぞれ 1.40 m と 1.53 m, Table 4-1), 海水融解が強い成層化ならびに氷縁ブルーム形成に寄与したと推察される。

成層化に加えて直近の海水融解 (低い DSR) が氷縁ブルーム形成に重要であることが、2016 年・2020 年の氷縁ブルーム発生および 2018 年の非発生から示唆される (Fig. 5-2)。いずれの年も流氷が点在する環境であったが、2018 年の表層海水温および DSR は 5 年間で最大 (17 days) であることから、海水融解から最も時間が経過していたと考えられる。ただし、高水温そのものが 2018 年の氷

縁ブルーム形成を阻害したのではないと考えられる. 例えば南大洋の植物プランクトンの光合成速度は水温によって大きく変化しないことが報告されている (Tilzer and Dubinsky 1987). 南極収束帯以南の植物プランクトンを対象とした実験から, 同化数 (Chl *a* 濃度あたりの基礎生産速度) は水温 -0.8°C から 4.7°C にかけて上昇し, 7°C を上回ると低下することが報告されている (Neori and Holm-Hansen 1982). 本研究の氷縁における表層海水温は -1.5°C から 1.6°C の範囲であり, 水温の違いが 2018 年の氷縁ブルーム形成を妨げたとは考えにくく, 他の要因が重要であると考えられる. 海氷が直前まで存在していたことは, 鉄の供給 (Lannuzel et al., 2007) もしくはアイスアルジーの放出が直前まで起きていたことを示す. 2016 年と 2020 年における *F.cylindrus* の放出量は 2018 年と比べて高く (Table 4-2), 海氷からのアイスアルジー供給がブルーム形成に寄与した可能性がある. これまで海氷融解がブルーム形成に貢献することは低水温の水塊および高 Chl *a* の分布等から示唆されてきたが (Arai et al. 2005), 本研究の結果はアイスアルジーの寄与についても実データから貢献を示すものである.

放出されたアイスアルジーの播種が海水中に与える影響は時間的に限られているが, 本研究では少なくとも 3 種 (*F. cylindrus*, *F. curta*, ナノ鞭毛藻) が海氷中から放出後に正味の増加を示したため, 植物プランクトンの基礎生産にも影響すると考えられる. 南大洋で代表的な珪藻である *F. cylindrus* は, 流水域で定着氷域より少なくとも 23.8 倍高い純増加量を示した (第 4 章, Table.4-2). 南大洋の珪藻は低温環境という一般に不利な環境でも高い炭素固定能力を有しており (Eppley 1972; Takao et al. 2014), 海水中での珪藻優占は表層 $p\text{CO}_2$ の低下に寄与すると提唱されている (Takao et al. 2020). 低温環境に適応したアイスアルジーと同一の種, 特に珪藻が氷縁域の水柱でも出現し増殖することで, 南大洋季節海氷域の基礎生産および炭素の下方輸送 (Ditullio and Smith 1996) に貢献すると考えられる.

本研究で得られた結果は, アイスアルジーの氷縁ブルームへの播種およびその流水域における重要性を初めて量的に示したものである. 季節海氷域の海氷および海水中で, 特に *F. cylindrus* の重要性が示された. 今後は Chl *a* などのバル

クのみでなく,種に着目して南大洋の低次生産の研究を進める必要がある. 本研究の成果は,放出されたアイスアルジーの行方に関する理解を飛躍的に促進し,インド洋区季節海水域における海水を介した低次生産の理解に大きく貢献する.

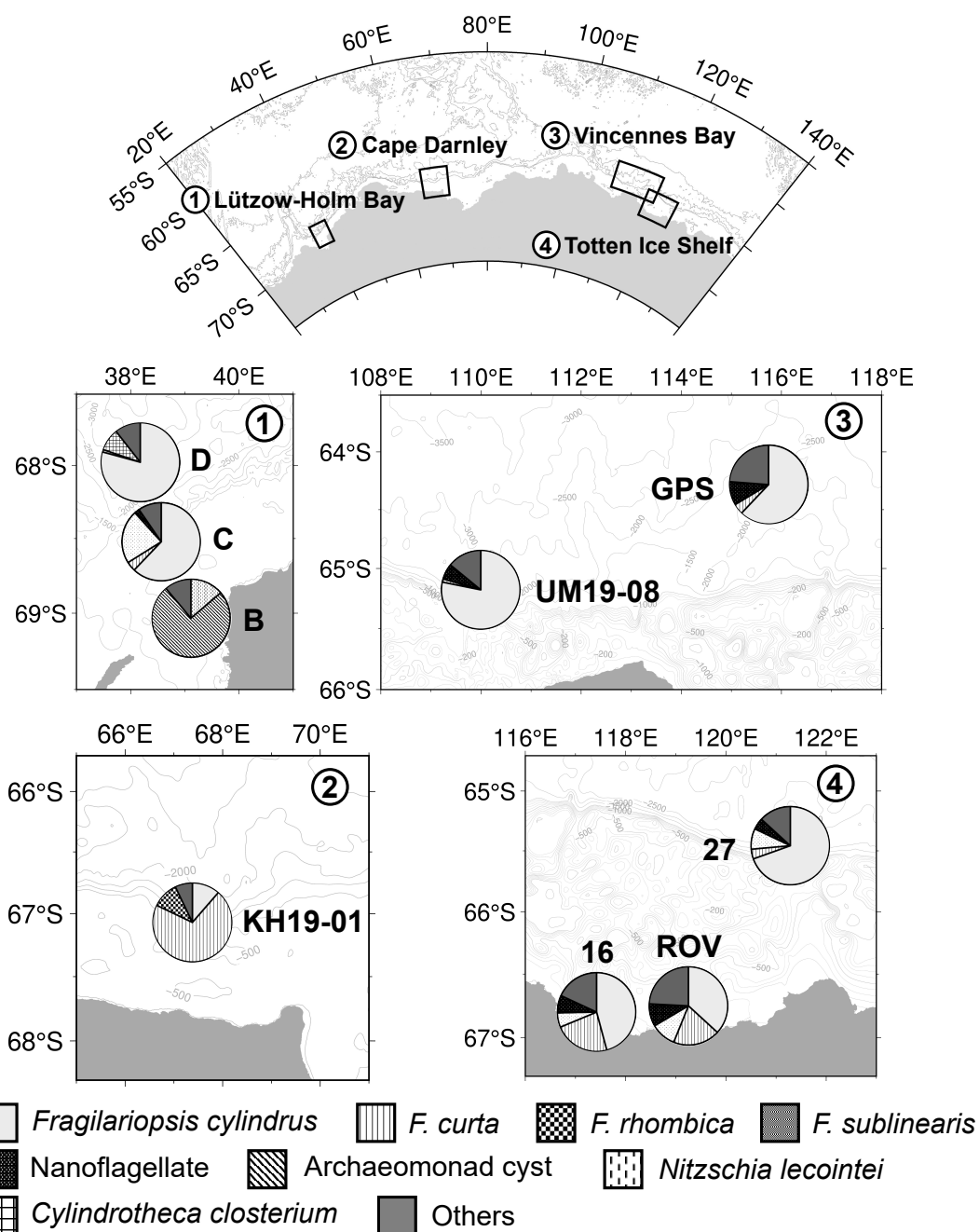


Fig. 5-1

Species composition of ice algae in first/multi year ice during December to February. Sea ice was collected in Lützow-Holm Bay (B: 2020/1/29, C: 2020/1/31, D: 2020/2/2), off Cape Darnley (2019/2/2), off Vincennes Bay (UM19-08: 2020/1/22, GPS: 2019/12/9), and Totten Ice Shelf (ROV: 2019/12/12, 16: 2019/12/17, 27: 2019/12/20). The cell abundance data from 5 to 10 sea-ice samples per site were averaged by volume-weighted mean method.

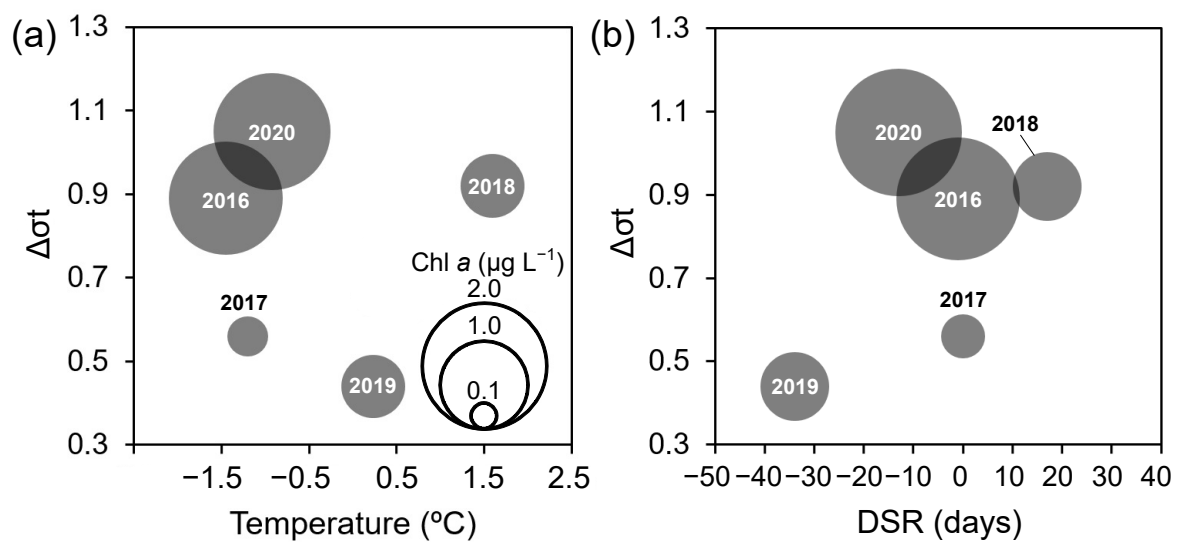


Fig. 5-2

Bubble plots of surface Chl *a* concentration on a temperature- σ_t diagram (a) and days since sea-ice retreat (DSR)- σ_t diagram (b) in the water at the ice-sampling site (ice edge) in 2016 to 2020.

謝辞

本研究をまとめるにあたり,懇切な御指導を賜った真壁竜介博士(総合研究大学院大学),平澤享博士(総合研究大学院大学)に感謝申し上げます.田村岳史博士(国立極地研究所),高尾信太郎博士(国立環境研究所),黒沢則夫博士(創価大学)には審査委員を引き受けていただき,心より御礼申し上げます.田村岳史博士からは海氷目視観測を始め,JARE61の海洋・海氷観測でお世話になった.高尾信太郎博士からは南大洋での海洋観測,衛星データ解析,論文執筆を始め熱心に御指導いただいた.溝端浩平博士(東京海洋大学)からは様々な場で激励と御助言を頂いた.伊藤優人博士(国立極地研究所)からは第2章を中心として,海氷分析技術を教えていただいた他,データの解釈について議論していただいた.佐野雅美博士(東京大学大気海洋研究所)からは顕微鏡観察の技術を教えていただき,船上や研究所で議論していただいた.これらの方々に感謝申し上げます.

本研究の完成のため,多くの方々から未発表のデータを提供されており,謝意を表す.第2章における海氷の栄養塩データは野村大樹博士(北海道大学)から提供された.海氷と海水のBSiデータは野白夏海氏(東京海洋大学)と川合美千代博士(東京海洋大学)に測定していただいたデータを使用した.薄片・厚片解析方法は伊藤優人博士に御指導いただき,また多くの試料を共同で分析していただいた.平沢雅弘氏(北海道大学)は低温室作業に加わっていただき,短期間で処理を終えることが出来た.大島慶一郎博士,豊田威信博士,北川暁子氏(北海道大学低温科学研究所)には低温室での作業を支援していただいた.海氷採取点の氷況画像はGuy D. Williams博士(オーストラリア南極局)の海氷センサーによって撮影され,データをPat Wongpan博士(オーストラリア南極局)に処理していただいた.第3章における2018,2019年度の海氷および2020年の海水栄養塩データは川合美千代博士の研究室で測定されたものである.第3,4章の衛星データおよび熱収支解析の結果は柏瀬陽彦博士(苫小牧工業高等専門学校)から頂いた.また電子顕微鏡による解析は宮崎奈穂博士(東

京海洋大学)の御指導の下で行うことができた。

第 57 次から 61 次 (2015–2019 年度) の南極地域観測および陸上での分析には多くの方々の協力を得て遂行された。深く感謝申し上げる。観測隊に参加するため、船舶・海洋オペレーションセンター (東京海洋大学) と南極地域観測センター (国立極地研究所) のスタッフに大変お世話になった。観測および試料採取において、練習船海鷹丸 (東京海洋大学) および砕氷艦しらせ (海上自衛隊) の船長、乗組員、夏隊隊員、越冬隊隊員、同行者に御支援いただいた。特に海水試料採取は多くの場面で乗組員、隊員、同行者に御尽力いただいた。小達恒夫博士には 3 度に渡る南大洋観測の機会を与えてくださった他、本研究の計画、遂行の御助言を頂いた。茂木正人博士 (東京海洋大学) には観測を支援いただき、学部で研究を始めた時から御指導いただいた。国立極地研究所 (極地研) での海水処理には黒沢則夫博士、佐野雅美博士を始め、魚類学研究室・化学海洋学研究室 (東京海洋大学)、極限環境生物學研究室 (創価大学)、総合研究大学院大学の学生と教員に御協力いただいた。高橋邦夫博士 (極地研) は 2020 年の植物プランクトン固定試料の確保を始め船上観測でお世話になった。吉田和広博士 (佐賀大学) はタスマニア大学で議論していただいた他、光合成活性の測定方法について御教授いただいた。田口哲博士には極地研で研究の進め方について丁寧な御助言を頂いた。本研究は学術振興会による科研費および特別研究員奨励費、新学術「南極の海と氷床」によって一部支援された。研究費の使用や出張をはじめ、総合研究大学院大学の生物圏事務室のスタッフにはお世話になった。最後に長い学生生活を支え、研究を行う機会を与えてくださった家族に感謝する。

引用文献

- Ackley SF (1982) Ice scavenging and nucleation: two mechanisms for the incorporation of algae into newly forming sea ice. *Eos Trans Am Geophys Union* 63 65.
- Ackley SF, Dieckmann GS, Shen H (1987) Algal and foram incorporation into new sea ice. *EOS Trans Am Geophys Union* 68:1736.
- Alderkamp AC, van Dijken GL, Lowry KE (2019) Effects of iron and light availability on phytoplankton photosynthetic properties in the Ross Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 621:33–50.
- Almandoz GO, Ferreyra GA, Schloss IR (2008) Distribution and ecology of *Pseudo-nitzschia* species (Bacillariophyceae) in surface waters of the Weddell Sea (Antarctica) *Polar Biol* 31(4):429–442.
- Anderson DL (1961). Growth rate of sea ice. *J Glaciol* 3(30):1170–1172.
- Andreassen IJ, Wassmann P (1998) Vertical flux of phytoplankton and particulate biogenic matter in the marginal ice zone of the Barents Sea in May 1993. *Mar Ecol Prog Ser* 170:1–14.
- Antoni JS, Almandoz GO, Ferrario ME et al (2020) Response of a natural Antarctic phytoplankton assemblage to changes in temperature and salinity. *J Exp Mar Biol Ecol* 532 151444.
- Aoki S, Rintoul SR, Hasumoto H et al (2006) Frontal positions and mixed layer evolution in the Seasonal Ice Zone along 140°E in 2001/02. *Polar Biosci* 20:1–20.
- Arai Y, Hirawake T, Odate T et al (2005) Distribution of chlorophyll-*a* and sea surface temperature in the marginal ice zone (20°E–60°E) in East Antarctica determined using satellite multi-sensor remote sensing during austral summer. *Polar Biosci* 18:16–27.
- Ardyna M, Claustre H, Sallée JB et al (2017) Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean. *Geophys Res Lett* 44(10):5016–5024.
- Arrigo KR, Sullivan CW (1992) The influence of salinity and temperature covariation on the photophysiological characteristics of Antarctic sea ice microalgae. *J Phycol* 28(6):746–756.

- Arrigo KR, Dieckmann G, Gosselin M et al (1995) High resolution study of the platelet ice ecosystem in McMurdo Sound, Antarctica: biomass, nutrient, and production profiles within a dense microalgal bloom. *Mar Ecol Prog Ser*, 127:255–268.
- Arrigo KR, Worthen DL, Dixon PL et al (1998) Primary Productivity of Near Surface Communities Within Antarctic Pack Ice. In: Lizotte MP, Arrigo KR (eds.) *Antarctic Sea Ice: Biological Processes, Interactions and Variability*. AGU, Washington D.C., pp 23–43
- Arrigo KR, Robinson DH, Worthen DL et al (1999) Phytoplankton community structure and the drawdown of nutrients and CO₂ in the Southern Ocean. *Science* 283(5400):365–367.
- Arrigo KR, Robinson DH, Dunbar RB et al (2003) Physical control of chlorophyll *a*, POC, and TPN distributions in the pack ice of the Ross Sea, Antarctica. *J Geophysical Res: Oceans* 108 C10.
- Arrigo KR, van Dijken GL, Bushinsky S (2008) Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. *J Geophys Res: Oceans* 113 C8.
- Arrigo KR (2014) Sea ice ecosystems. *Annu Rev Mar Sci* 6:439–467.
- Arrigo KR, Brown ZW, Mills MM (2014) Sea ice algal biomass and physiology in the Amundsen Sea, Antarctica. *Elem Sci Anth* 2.
- Arrigo KR, van Dijken GL, Strong AL (2015) Environmental controls of marine productivity hot spots around Antarctica. *J Geophys Res: Oceans* 120(8):5545–5565.
- Arrigo KR (2017) Sea ice as a habitat for primary producers. In: Thomas DN (ed) *Sea Ice*. Wiley, Chichester, pp 352–370
- Bates NR, Garley R, Frey KE et al (2014) Sea-ice melt CO₂–carbonate chemistry in the western Arctic Ocean: meltwater contributions to air–sea CO₂ gas exchange, mixed-layer properties and rates of net community production under sea ice. *Biogeosciences*, 11(23):6769–6789.
- Becquevort S, Dumont I, Tison JL et al (2009) Biogeochemistry and microbial community composition in sea ice and underlying seawater off East Antarctica during early spring. *Polar Biol* 32:879–895.

- Bindoff NL, Rosenberg MA, Warner MJ (2000) On the circulation and water masses over the Antarctic continental slope and rise between 80 and 150°E. *Deep Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 47:2299–2326.
- Boetius A, Albrecht S, Bakker K et al (2013) Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science* 339(6126):1430–1432.
- Boyd PW, Robinson C, Savidge G (1995) Water column and sea-ice primary production during Austral spring in the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 42(4–5):1177–1200.
- de Boyer Montégut C, Madec G, Fischer AS (2004) Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *J Geophys Res: Oceans* 09 C12.
- Caron DA, Hutchins DA (2013) The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps. *J Plankton Res* 35(2):235–252.
- Cavalieri DJ, Parkinson CL (2012) Arctic sea ice variability and trends, 1979–2010. *Cryosphere* 6(4):881–889.
- Cefarelli AO, Ferrario ME, Vernet M et al (2021) Transfer of the Antarctic diatom *Nitzschia barbieri* (Bacillariophyta) to the genus *Fragilariopsis* and emended descriptions of *F. barbieri* comb. nov. and *F. peragallii*. *Polar Biol* 44(2):421–431.
- Chiba S, Hirawake T, Ushio S et al (2000) An overview of the biological/oceanographic survey by the RTV *Umitaka-Maru* III off Adelie Land, Antarctica in January–February 1996. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 47(12–13):2589–2613.
- Chindia JA, Figueredo CC (2018) Phytoplankton settling depends on cell morphological traits, but what is the best predictor? *Hydrobiologia* 813:51–61.
- Clark LL, Ingall ED, Benner R (1998) Marine phosphorus is selectively remineralized. *Nature* 393:426–426.
- Comiso JC, Ackley SF, Gordon AL (1984) Antarctic sea ice microwave signatures and their correlation with in situ ice observations. *J Geophys Res: Oceans* 89(C1):662–672.
- Comiso JC (1986) Characteristics of Arctic winter sea ice from satellite multispectral microwave observations. *J Geophys Res: Oceans* 91(C1):975–994.

- Davidson AT, Marchant HJ (1992) Protist abundance and carbon concentration during a *Phaeocystis*-dominated bloom at an Antarctic coastal site. *Polar Biol* 12(3):387–395.
- Davidson AT, Scott FJ, Nash GV et al (2010) Physical and biological control of protistan community composition, distribution and abundance in the seasonal ice zone of the Southern Ocean between 30 and 80°E. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 57(9–10):828–848.
- Dee DP, Uppala SM, Simmons AJ et al (2011) The ERA-Interim reanalysis: Configuration and performance of the data assimilation system. *Q J R Meteorol Soc* 137:553–597.
- DeJong HB, Dunbar RB, Lyons EA (2018) Late summer frazil ice-associated algal blooms around Antarctica. *Geophys Res Lett* 45(2):826–833.
- Dieckmann GS, Lange MA, Ackley SF et al (1991) The nutrient status in sea ice of the Weddell Sea during winter: effects of sea ice texture and algae. *Polar Biol* 11(7):449–456.
- DiTullio GR, Smith WO (1996) Spatial patterns in phytoplankton biomass and pigment distributions in the Ross Sea. *J Geophys Res: Oceans* 101(C8):18467–18477.
- Dore JE, Houlihan T, Hebel DV et al (1996) Freezing as a method of sample preservation for the analysis of dissolved inorganic nutrients in seawater. *Mar Chem* 53(3–4):173–185.
- Edler L, Elbrächter M (2010) The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. In Karlson B, Cusack C, Bresnan E (eds) *Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis*. UNESCO, Paris, pp 13–20
- Eicken H, Lange MA (1989) Development and properties of sea ice in the coastal regime of the southeastern Weddell Sea. *J Geophys Res: Oceans* 94(C6):8193–8206.
- Eppley RW (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish Bull* 70(4):1063–1085.
- El-Sayed SZ, Taguchi S (1981) Primary production and standing crop of phytoplankton along the ice-edge in the Weddell Sea. *Deep Sea Res A* 28(9):1017–1032.
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle EEA (2000) The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290(5490):291–296.

- Fiala M, Oriol L (1990) Light-temperature interactions on the growth of Antarctic diatoms. *Polar Biol* 10(8):629–636.
- Fitch DT, Moore JK (2007) Wind speed influence on phytoplankton bloom dynamics in the Southern Ocean Marginal Ice Zone. *J Geophys Res: Oceans* 112 C08006
- Friedlingstein P, O'sullivan M, Jones MW et al (2020) Global carbon budget 2020. *Earth Syst Sci Data* 12(4):3269–3340.
- Fripiat F, Cardinal D, Tison JL (2007) Diatom-induced silicon isotopic fractionation in Antarctic sea ice. *J Geophys Res Biogeosci* 112 G2.
- Fripiat F, Meiners KM, Vancoppenolle M et al (2017) Macro-nutrient concentrations in Antarctic pack ice: Overall patterns and overlooked processes. *Elementa* 5.
- Fritsen CH, Lytle VI, Ackley SF et al (1994) Autumn bloom of Antarctic pack-ice algae. *Science*, 266(5186):782–784.
- Fryxell GA, Kendrick GA (1988) Austral spring microalgae across the Weddell Sea ice edge: spatial relationships found along a northward transect during AMERIEZ 83. *Deep Sea Res Part A* 35:1–20.
- Fujiwara A, Hirawake T, Suzuki K et al (2016) Influence of timing of sea ice retreat on phytoplankton size during marginal ice zone bloom period on the Chukchi and Bering shelves. *Biogeosciences* 13(1):115–131.
- Galindo V, Levasseur M, Mundy CJ et al (2014) Biological and physical processes influencing sea ice, under-ice algae, and dimethylsulfoniopropionate during spring in the Canadian Arctic Archipelago. *J Geophys Res: Oceans* 119(6):3746–3766.
- Garibotti IA, Vernet M, Ferrario ME et al (2003) Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 261:21–39.
- Garrison DL, Ackley SF, Buck KR (1983) A physical mechanism for establishing algal populations in frazil ice. *Nature* 306(5941):363–365.
- Garrison DL, Buck KR (1985) Sea-ice algal communities in the Weddell Sea: species composition in ice and plankton assemblages. In Christiansen ME (ed.) *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. John Wiley, New York, pp 103–122
- Garrison DL, Buck KR (1986) Organism losses during ice melting: a serious bias in sea

- ice community studies. *Polar Biol* 6(4):237–239.
- Garrison DL, Buck KR (1989) The biota of Antarctic pack ice in the Weddell Sea and Antarctic Peninsula regions. *Polar Biol* 10(3):211–219.
- Gleitz M, Thomas DN (1993) Variation in phytoplankton standing stock, chemical composition and physiology during sea-ice formation in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 173(2):211–230.
- Gleitz M, Bartsch A, Dieckmann GS et al (1998) Composition and succession of sea ice diatom assemblages in the Eastern and Southern Weddell Sea, Antarctica. In: Lizotte MP, Arrigo KR (eds.) *Antarctic Sea Ice: Biological Processes, Interactions and Variability*. AGU, Washington D.C., pp 107–120
- Gomi Y, Taniguchi A, Fukuchi M (2007) Temporal and spatial variation of the phytoplankton assemblage in the eastern Indian sector of the Southern Ocean in summer 2001/2002. *Polar Biol* 30(7):817–827.
- Gradinger R, Ikävalko J (1998) Organism incorporation into newly forming Arctic sea ice in the Greenland Sea. *J Plankton Res* 20(5):871–886.
- Hague M, Vichi M (2021) Southern Ocean Biogeochemical Argo detect under-ice phytoplankton growth before sea ice retreat. *Biogeosciences*, 18(1):25–38.
- Hardge K, Peeken I, Neuhaus S et al (2017a) The importance of sea ice for exchange of habitat-specific protist communities in the Central Arctic Ocean. *J Mar Syst* 165:124–138.
- Hardge K, Peeken I, Neuhaus S et al (2017b) Sea ice origin and sea ice retreat as possible drivers of variability in Arctic marine protist composition. *Mar Ecol Prog Ser* 571:43–57.
- Hashihama F, Hirawake T, Kudoh S et al (2008) Size fraction and class composition of phytoplankton in the Antarctic marginal ice zone along the 140°E meridian during February–March 2003. *Polar Sci* 2(2):109–120.
- Hegseth EN, Von Quillfeldt CH (2002) Low phytoplankton biomass and ice algal blooms in the Weddell Sea during the ice-filled summer of 1997. *Antarct Sci*, 14(3):231–243.
- Horner RA (1985) *Sea Ice Biota*. CRC Press.
- Ichinomiya M, Gomi Y, Nakamachi M et al (2008) Temporal variations in the abundance and sinking flux of diatoms under fast ice in summer near Syowa

- Station, East Antarctica. *Polar Sci* 2(1):33–40.
- Ichinomiya M, Nakamachi M, Honda M et al (2009) Role of heterotrophic dinoflagellates in the fate of diatoms released from fast ice in coastal water of Lützow-Holm Bay, East Antarctica. *Mar Ecol Prog Ser* 383:27–36.
- IPCC (2013) Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press; 2013.
- IPCC (2019) Special report on the ocean and cryosphere in a changing climate. Pörtner H-O, Roberts DC, Masson-Delmotte V et al (Eds.) Cambridge: Cambridge University Press; 2019.
- IPCC (2021) Summary for policymakers. In Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A et al. (Eds.), Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press; 2021.
- Ishikawa A, Washiyama N, Tanimura A, et al (2001) Variation in the diatom community under fast ice near Syowa Station, Antarctica, during the austral summer of 1997/98. *Polar Biosci* 14:10–23.
- Ito M, Ohshima KI, Fukamachi Y et al (2019) Favorable conditions for suspension freezing in an Arctic coastal polynya. *J Geophys Res: Oceans* 24(12):8701–8719.
- Ito M, Fukamachi Y, Ohshima KI et al (2020) Observational evidence of supercooling and frazil ice formation throughout the water column in a coastal polynya in the Sea of Okhotsk. *Cont Shelf Res* 196 104072.
- Ito M, Ohshima KI, Fukamachi Y et al (2021) Underwater frazil ice and its suspension depth detected from ADCP backscatter data around sea ice edge in the Sea of Okhotsk. *Cold Reg Sci Technol* 192 103382.
- Janssens J, Meiners KM, Tison JL et al (2016) Incorporation of iron and organic matter into young Antarctic sea ice during its initial growth stages. *Elementa* 4 000123.
- Janssens J, Meiners KM, Townsend AT et al (2018) Organic matter controls of iron incorporation in growing sea ice. *Front Earth Sci* 6 22.
- Jickells T, Moore CM (2015) The importance of atmospheric deposition for ocean productivity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46:481–501.
- JGOFS (1994) Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study core measurements.

International JGOFS Report Series, vol. 19, Bergen, Norway: JGOFS
International Project Office

- Kang SH, Fryxell GA (1992) *Fragilariopsis cylindrus* (Grunow) Krieger: the most abundant diatom in water column assemblages of Antarctic marginal ice-edge zones. *Polar Biol* 12(6):609–627.
- Kang SH, Fryxell GA (1993) Phytoplankton in the Weddell Sea, Antarctica: composition, abundance and distribution in water-column assemblages of the marginal ice-edge zone during austral autumn. *Mar Biol* 116:335–348.
- Kang SH, Kang JS, Lee S et al (2001) Antarctic phytoplankton assemblages in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea. *J Plankton Res*, 23(4):333–352.
- Kauko HM, Olsen LM, Duarte P et al (2018) Algal colonization of young Arctic sea ice in spring. *Front Mar Sci* 5.
- Kawall HG, Torres JJ, Geiger SP (2001) Effects of the ice-edge bloom and season on the metabolism of copepods in the Weddell Sea, Antarctica. *Hydrobiologia* 453:67–77.
- Kawamura A, Ichikawa T (1984) Distribution of diatoms in a small area in the Indian sector of the Antarctic. *Mem Natn Inst Polar Res Spec Issue* 32:25–37.
- Khatiwala S, Primeau F, Hall T (2009) Reconstruction of the history of anthropogenic CO₂ concentrations in the ocean. *Nature*, 462:346–349.
- Kimura N (2004) Sea ice motion in response to surface wind and ocean current in the Southern Ocean. *J Meteorol Soc Japan* 82:1223–1231.
- Kirk JT (2010) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press.
- Kirst GO, Wiencke C (1995) Ecophysiology of polar algae. *J Phycol* 31:181–199.
- Kohlbach D, Lange BA, Graeve M et al (2019) Varying dependency of Antarctic euphausiids on ice algae- and phytoplankton-derived carbon sources during summer. *Mar Biol* 166(6):1–17.
- Kopczyńska EE, Weber LH, El-Sayed SZ (1986) Phytoplankton species composition and abundance in the Indian sector of the Antarctic Ocean. *Polar Biol* 6(3):161–169.

- Kopczyńska EE, Savoye N, Dehairs F et al (2007) Spring phytoplankton assemblages in the Southern Ocean between Australia and Antarctica. *Polar Biol* 31(1):77–88.
- Kropuenske LR, Mills MM, van Dijken GL et al. (2009) Photophysiology in two major Southern Ocean phytoplankton taxa: photoprotection in *Phaeocystis antarctica* and *Fragilariopsis cylindrus*. *Limnology and Oceanography*, 54: 1176–1196.
- Lancelot C, Mathot S, Veth C et al (1993) Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice-zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. *Polar Biol* 13:377–387.
- Lancelot C, de Montety A, Goosse H et al (2009) Spatial distribution of the iron supply to phytoplankton in the Southern Ocean: a model study. *Biogeosciences*, 6(12):2861–2878.
- Lannuzel D, Schoemann V, De Jong J et al (2007) Distribution and biogeochemical behaviour of iron in the East Antarctic sea ice. *Mar Chem* 106(1–2):18–32.
- Lannuzel D, Schoemann V, Dumont I et al (2013) Effect of melting Antarctic sea ice on the fate of microbial communities studied in microcosms. *Polar Biol* 36(10):1483–1497.
- Lannuzel D, Vancoppenolle M, Van der Merwe P et al (2016) Iron in sea ice: Review and new insights. *Elementa* 4:000130
- van Leeuwe MA, Tedesco L, Arrigo KR et al (2018) Microalgal community structure and primary production in Arctic and Antarctic sea ice: A synthesis. *Elementa* 6:4.
- Ligowski R, Lipski M, Zielinski K (1988) Algae of drifting sea ice north of Elephant Island (BIOMASS III, October 1986). *Pol Polar Res* 9:217–229.
- Ligowski R (1991) Sea ice microalgae at the northern boundary of the pack ice between Elephant Island and South Orkney Islands (December 1988–January 1989). *Pol Polar Res* 12:547–564.
- Lizotte MP, Sullivan CW (1991) Photosynthesis-irradiance relationships in microalgae associated with Antarctic pack ice: Evidence for in situ activity. *Mar Ecol Prog Ser* 71:175–184.
- Lizotte MP, Sullivan CW (1992) Photosynthetic capacity in microalgae associated with Antarctic pack ice. *Polar Biol* 12(5):497–502.

- Lowry KE, van Dijken GL, Arrigo KR (2014) Evidence of under-ice phytoplankton blooms in the Chukchi Sea from 1998 to 2012. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 105:105–117.
- Makabe R, Takao S, Takahashi KT et al (2020a) Chlorophyll *a* and macro-nutrient concentrations and photosynthetically active radiation during the training vessel *Umitaka-maru* cruise of the 59th Japanese Antarctic Research Expedition in January 2018. *Polar Data Journal*, 4:121–132.
- Makabe R, Takao S, Takahashi KT et al (2020b) Chlorophyll *a* and macro-nutrient concentrations and photosynthetically active radiation during the training vessel *Umitaka-maru* cruise of the 60th Japanese Antarctic Research Expedition in January 2019. *Polar Data Journal* 4:169–180.
- Martin S (1981) Frazil ice in rivers and oceans. *Annu Rev Fluid Mech* 13(1):379–397.
- Martin JH, Gordon RM, Fitzwater SE (1990) Iron in Antarctic waters. *Nature* 345(6271):156–158.
- Martiny AC, Pham CT, Primeau FW et al (2013) Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter. *Nat Geosci* 6:279–283.
- Matsumoto K, Oba T, Lynch-Stieglitz J et al (2002) Interior hydrography and circulation of the glacial Pacific Ocean. *Quat Sci Rev* 21(14–15):1693–1704.
- McMinn A (1996) Preliminary investigation of the contribution of fast-ice algae to the spring phytoplankton bloom in Ellis Fjord, eastern Antarctica. *Polar Biol* 16(4):301–307.
- McMinn A, Ryan KG, Ralph PJ et al (2007) Spring sea ice photosynthesis, primary productivity and biomass distribution in eastern Antarctica, 2002–2004. *Mar Biol* 151(3):985–995.
- Meguro H, Fukushima H, Matsuda T (1992) Distribution of the two types of ice diatom communities in the Antarctic. *J Mar Syst* 3(1–2):163–168.
- Meiners KM, Papadimitriou S, Thomas DN et al (2009) Biogeochemical conditions and ice algal photosynthetic parameters in Weddell Sea ice during early spring. *Polar Biol* 32(7):1055–1065.
- Meiners KM, Norman L, Granskog MA (2011) Physico-ecobiogeochemistry of East Antarctic pack ice during the winter-spring transition. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 58(9–10):1172–1181.

- Meiners KM, Vancoppenolle M, Thanassekos S et al (2012) Chlorophyll *a* in Antarctic sea ice from historical ice core data. *Geophys Res Lett* 39 21.
- van der Merwe P, Lannuzel D, Nichols CM et al (2009). Biogeochemical observations during the winter–spring transition in East Antarctic sea ice: Evidence of iron and exopolysaccharide controls. *Mar Chem* 115(3–4):163–175.
- Michels J, Dieckmann GS, Thomas DN et al (2008) Short-term biogenic particle flux under late spring sea ice in the western Weddell Sea. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr*, 55(8–9):1024–1039.
- Miller LA, Fripiat F, Else BG et al (2015) Methods for biogeochemical studies of sea ice: The state of the art, caveats, and recommendations. *Elementa* 3.
- Mock T (2002) In situ primary production in young Antarctic sea ice. *Hydrobiologia* 470:127–132.
- Moore CM, Mills MM, Arrigo KR et al (2013) Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nat Geosci* 6(9):701–710.
- Mundy CJ, Gosselin M, Ehn JK et al (2011) Characteristics of two distinct high-light acclimated algal communities during advanced stages of sea ice melt. *Polar Biol* 34(12):1869–1886.
- Murakami K, Nomura D, Hashida G et al (2020) Strong biological carbon uptake and carbonate chemistry associated with dense shelf water outflows in the Cape Darnley polynya, East Antarctica. *Mar Chem* 225 103842
- Nelson DM, Smith Jr WO, Muench RD et al (1989) Particulate matter and nutrient distributions in the ice-edge zone of the Weddell Sea: relationship to hydrography during late summer. *Deep Sea Res A* 36(2):191–209.
- Nelson DM, Smith Jr WO (1991) Sverdrup revisited: Critical depths, maximum chlorophyll levels, and the control of Southern Ocean productivity by the irradiance-mixing regime. *Limnol Oceanogr* 36(8):1650–1661.
- Nihashi S, Ohshima KI (2001) Relationship between ice decay and solar heating through open water in the Antarctic sea ice zone. *J Geophys Res Oceans* 106(C8):16767–16782.
- Niimura Y, Ishimaru T, Taguchi S (2000) Initial incorporation of phytoplankton into young ice in Saroma Ko lagoon, Hokkaido, Japan. *Polar Biosci* 13:15–27

- 野白 夏海 (2022) 南大洋沿岸域における生物ケイ酸の分布とその変動要因 東京海洋大学修士論文
- Odate T, Fukuchi M (1996) Differences in development of summer phytoplankton bloom under fast ice around Syowa Station, Antarctica. *Proc NIPR Symp Polar Biol* 9:125–130.
- Ohshima KI, Fukamachi Y, Williams GD et al (2013) Antarctic Bottom Water production by intense sea-ice formation in the Cape Darnley polynya. *Nat Geo*, 6(3):235–240.
- Olsen LM, Laney SR, Duarte P et al (2017) The seeding of ice algal blooms in Arctic pack ice: The multiyear ice seed repository hypothesis. *J Geophys Res Biogeosci* 122(7):1529–1548.
- Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Res I: Oceanogr Res Pap* 42(5):641–673.
- Pearce I, Davidson AT, Thomson PG et al (2010). Marine microbial ecology off East Antarctica (30–80° E): Rates of bacterial and phytoplankton growth and grazing by heterotrophic protists. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(9–10), 849–862.
- Palmisano AC, Sullivan CW (1983) Sea ice microbial communities (SIMCO) 1. Distribution, abundance, and primary production of ice microalgae in McMurdo Sound, Antarctica in 1980. *Polar Biol* 2(3):171–177.
- Palmisano AC, SooHoo JB, Sullivan CW (1987) Effects of four environmental variables on photosynthesis-irradiance relationships in Antarctic sea-ice microalgae. *Mar Biol* 94:299–306.
- Park MG, Yang SR, Kang SH et al (1999) Phytoplankton biomass and primary production in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea during austral summer. *Polar Biol* 21(4):251–261.
- Park J, Kuzminov FI, Bailleul B et al (2017) Light availability rather than Fe controls the magnitude of massive phytoplankton bloom in the Amundsen Sea polynyas, Antarctica. *Limnol Oceanogr* 62(5):2260–2276.

- Priscu JC, Downes MT, Priscu LR et al (1990) Dynamics of ammonium oxidizer activity and nitrous oxide (N₂O) within and beneath Antarctic sea ice. *Mar Ecol Prog Ser* 62:37–46.
- Ragueneau O, Savoye N, Del Amo Y et al (2005) A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si: Al ratios to correct for the mineral interference. *Cont Shelf Res* 25(5–6):697–710.
- Ralph PJ, Ryan KG, Martin A et al (2007) Melting out of sea ice causes greater photosynthetic stress in algae than freezing in. *J Phycol* 43(5):948–956.
- Ratkova TN, Wassmann P (2005) Sea ice algae in the White and Barents seas: composition and origin. *Polar Res* 24(1–2):95–110.
- Raymond B, Meiners K, Fowler CW et al (2009) Cumulative solar irradiance and potential large-scale sea ice algae distribution off East Antarctica (30°E–150°E). *Polar Biol* 32(3):443–452.
- Reimnitz E, Clayton JR, Kempema EW et al (1993) Interaction of rising frazil with suspended particles: tank experiments with applications to nature. *Cold Reg Sci Technol*, 21(2):117–135.
- Riebesell U, Schloss I, Smetacek V (1991) Aggregation of algae released from melting sea ice: implications for seeding and sedimentation. *Polar Biol* 11:239–248.
- Riedel A, Michel C, Gosselin M (2007) Enrichment of nutrients, exopolymeric substances and microorganisms in newly formed sea ice on the Mackenzie shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 342:55–67.
- Rivaro P, Abemoschi ML, Grotti M et al (2012) Combined effects of hydrographic structure and iron and copper availability on the phytoplankton growth in Terra Nova Bay Polynya (Ross Sea, Antarctica). *Deep-Sea Res I: Oceanogr Res Pap* 62:97–110.
- Roukaerts A, Nomura D, Deman F et al (2019) The effect of melting treatments on the assessment of biomass and nutrients in sea ice (Saroma-ko lagoon, Hokkaido, Japan). *Polar Biol* 42(2):347–356.
- Róžańska M, Poulin M, Gosselin M (2008) Protist entrapment in newly formed sea ice in the Coastal Arctic Ocean. *J Mar Syst* 74(3–4):887–901.

- Saenz BT, Arrigo KR (2014) Annual primary production in Antarctic sea ice during 2005–2006 from a sea ice state estimate. *J Geophys Res: Oceans* 119(6):3645–3678.
- Saggiomo M, Escalera L, Saggiomo V et al (2021) Phytoplankton blooms below the antarctic landfast ice during the melt season between late spring and early summer. *J Phycol* 57(2):541–550.
- Sarmiento JL, Gruber N (2013) *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press.
- Sallée JB, Matear RJ, Rintoul SR (2012) Localized subduction of anthropogenic carbon dioxide in the Southern Hemisphere oceans. *Nat Geosci* 5(8):579–584.
- Sarthou G, Timmermans KR, Blain S (2005) Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *J Sea Res* 53(1–2):25–42.
- Savidge G, Priddle J, Gilpin LC et al (1996) An assessment of the role of the marginal ice zone in the carbon cycle of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 8:349–358.
- Shimada K, Makabe R, Takao S et al (2020) Physical and chemical oceanographic data during *Umitaka-maru* cruise of the 58th Japanese Antarctic Research Expedition in January 2017. *Polar Data Journal* 4:11–36.
- Scott P, McMinn A, Hosie G (1994) Physical parameters influencing diatom community structure in eastern Antarctic sea ice. *Polar Biol* 14(8):507–517.
- Scott FJ, Marchant HJ (2005) *Antarctic Marine Protists*. ABRS & AAD.
- Sedwick PN, DiTullio GR (1997) Regulation of algal blooms in Antarctic shelf waters by the release of iron from melting sea ice. *Geophys Res Lett* 24(20):2515–2518.
- Selz V, Lowry KE, Lewis KM et al (2018a) Distribution of *Phaeocystis antarctica*-dominated sea ice algal communities and their potential to seed phytoplankton across the western Antarctic Peninsula in spring. *Mar Ecol Prog Ser* 586:91–112.
- Selz V, Laney S, Arnsten AE et al (2018b). Ice algal communities in the Chukchi and Beaufort Seas in spring and early summer: Composition, distribution, and coupling with phytoplankton assemblages. *Limnol Oceanogr* 63:1109–1133.
- Schallenberg C, Bestley S, Klocker A et al (2018) Sustained upwelling of subsurface iron supplies seasonally persistent phytoplankton blooms around the southern Kerguelen plateau, Southern Ocean. *J Geophys Res: Oceans* 123(8):5986–6003.
- Schulz I, Montresor M, Klaas C et al (2018) Remarkable structural resistance of a

- nanoflagellate-dominated plankton community to iron fertilization during the Southern Ocean experiment LOHAFEX. *Mar Ecol Prog Ser* 601:77–95.
- Smedsrud LH (2001) Frazil-ice entrainment of sediment: large-tank laboratory experiments. *J Glaciol*, 47(158):461–471.
- Smith WO, Nelson DM (1985) Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field. *Science* 227(4683):163–166.
- Smith WO, Nelson DM (1986) Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean. *BioScience* 36:251–257.
- Smith REH, Gosselin M, Kudoh S et al (1997) DOC and its relationship to algae in bottom ice communities. *J Mar Syst* 11(1–2), 71–80.
- Sokolov S, Rintoul SR (2007) On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean. *J Geophysical Res: Oceans* 112 C7.
- Sommer U (1989) Maximal growth rates of Antarctic phytoplankton: only weak dependence on cell size. *Limnol Oceanogr* 34:1109–1112.
- Steinberg DK, Landry MR (2017) Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annu Rev Mar Sci.* 9:413–444.
- Sullivan CW, McClain CR, Comiso JC et al (1988) Phytoplankton standing crops within an Antarctic ice edge assessed by satellite remote sensing. *J Geophysical Res: Oceans* 93(C10):12487–12498.
- Sunda WG, Huntsman SA (1995) Iron uptake and growth limitation in oceanic and coastal phytoplankton. *Mar Chem* 50(1–4):189–206.
- Suzuki R, Ishimaru T (1990) An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using *N,N*-dimethylformamide. *J Oceanogr Soc Japan* 46(4):190–194.
- Szymanski A, Gradinger R (2016) The diversity, abundance and fate of ice algae and phytoplankton in the Bering Sea. *Polar Biol* 39(2):309–325.
- Tagliabue A, Sallée JB, Bowie AR et al (2014) Surface-water iron supplies in the Southern Ocean sustained by deep winter mixing. *Nat Geosci* 7(4):314–320.
- Takahashi T, Sweeney C, Hales B (2012). The changing carbon cycle in the Southern Ocean. *Oceanography (Wash DC)*, 25(3):26–37.

- Takao S, Hirawake T, Hashida G et al (2014) Phytoplankton community composition and photosynthetic physiology in the Australian sector of the Southern Ocean during the austral summer of 2010/2011. *Polar Biol* 37(11):1563–1578.
- Takao S, Nakaoka SI, Hashihama F et al (2020) Effects of phytoplankton community composition and productivity on sea surface pCO₂ variations in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res I: Oceanogr Res Pap* 160 103263.
- Tedesco L, Vichi, M, Thomas DN (2012) Process studies on the ecological coupling between sea ice algae and phytoplankton. *Ecol Model* 226:120–138.
- Thomas DN, Lara RJ, Haas CJ et al (1998) Biological soup within decaying summer sea ice in the Amundsen Sea, Antarctica. In: Lizotte MP, Arrigo KR (eds.) *Antarctic Sea Ice: Biological Processes, Interactions and Variability*. AGU, Washington D.C., pp 161–171
- Tison JL, Worby A, Delille B et al (2008) Temporal evolution of decaying summer first-year sea ice in the Western Weddell Sea, Antarctica. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 55(8–9), 975–987.
- Tison JL, Maksym T, Fraser AD et al (2020) Physical and biological properties of early winter Antarctic sea ice in the Ross Sea. *Ann Glaciol*, 61(83):241–259.
- Tremblay JE, Michel C, Hobson KA et al (2006) Bloom dynamics in early opening waters of the Arctic Ocean. *Limnol Oceanogr* 51(2):900–912.
- Turner JT (2015) Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Prog Oceanogr* 130:205–248.
- Ugalde SC, Westwood KJ, van den Enden R et al (2016) Characteristics and primary productivity of East Antarctic pack ice during the winter-spring transition. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 131:123–139.
- Wadhams P, Squire VA, Goodman DJ (1988) The attenuation rates of ocean waves in the marginal ice zone. *J Geophysical Res: Oceans* 93(C6):6799–6818.
- Welschmeyer NA (1994) Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnol Oceanogr* 39(8):1985–1992.
- Weber TS, Deutsch C (2010) Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature* 467:550–54.
- Weeks WF, Ackley SF (1982) The growth and structure and properties of sea ice. *CRREL Monogr* 82(1):130

- Wilson DL, Smith WO, Nelson DM (1986) Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge-I. Primary productivity and species-specific production. *Deep Sea Res Part A* 33:1375–1387.
- Worby AP, Allison I (1999) A technique for making ship-based observations of Antarctic sea ice thickness and characteristics: Part I. Observational technique and results *Antarct CRC Res Rep* 14:1–23
- Wright SW, van den Enden RL, Pearce I et al (2010) Phytoplankton community structure and stocks in the Southern Ocean (30–80°E) determined by CHEMTAX analysis of HPLC pigment signatures. *Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr* 57(9–10):758–778.
- Yamada K, Ishizaka J, Nagata H (2005) Spatial and temporal variability of satellite primary production in the Japan Sea from 1998 to 2002. *J Oceanogr* 61(5):857–869.
- Yamamoto-Kawai M (2017) Uptake of anthropogenic CO₂ in the Southern Ocean. *Low Temperature Science* 76:57–70.
- Yan D, Yoshida K, Nishioka J et al (2020) Response to sea ice melt indicates high seeding potential of the ice diatom *Thalassiosira* to spring phytoplankton blooms: A laboratory study on an ice algal community from the Sea of Okhotsk. *Front Mar Sci* 613.
- Yoshida K, Seger A, Kennedy F et al (2020a) Freezing, melting, and light stress on the photophysiology of ice algae: ex situ incubation of the ice algal diatom *Fragilariopsis cylindrus* (Bacillariophyceae) using an ice tank. *J Phycol* 56(5):1323–1338.
- Yoshida K, Hattori H, Toyota T et al (2020b) Differences in diversity and photoprotection capability between ice algae and under-ice phytoplankton in Saroma-Ko Lagoon, Japan: a comparative taxonomic diatom analysis with microscopy and DNA barcoding. *Polar Biol* 43(11):1873–1885.
- Zatko MC, Warren SG (2015) East Antarctic sea ice in spring: spectral albedo of snow, nilas, frost flowers and slush, and light-absorbing impurities in snow. *Ann Glaciol* 56(69):53–64.
- Zhang Q, Gradinger R, Spindler M (1998) Dark survival of marine microalgae in the high Arctic (Greenland Sea). *Polarforschung* 65(3):111–116.

Zwally HJ, Comiso JC, Parkinson CL, Campbell WJ, Carsey FD, Gloersen P (1983)
Antarctic sea ice, 1973–1976: satellite passive microwave observations.
Washington, DC. NASA SP-459