

— 2018年度日本海洋学会岡田賞受賞記念論文 —

## 太平洋側北極海における海水衰退による プランクトン群集への影響\*

松野 孝平<sup>†</sup>

### 要 旨

近年の太平洋側北極海における海水衰退が、プランクトン群集に与える影響を評価した著者らのこれまでの研究を紹介する。太平洋側北極海におけるマイクロプランクトンおよび動物プランクトンの現存量は、海盆域と比べて陸棚域（チャクチ海）で高く、これは栄養塩豊富な太平洋水の流入に起因していると考えられた。チャクチ海の動物プランクトン群集の個体数およびバイオマスは、海水衰退後の2007/08年には、海水衰退前の1991/92年よりも多くなっており、海水衰退が動物プランクトンの生産性を高めることを明らかにした。一方、北極海固有の群集は、海水衰退後には北方に移動しており、海水衰退が北太平洋を起源とする動物プランクトン群の優勢化に繋がることを示した。また、海盆域での動物プランクトン群集構造の季節変化は、海水、植物プランクトンブルームおよび各々の種の生活史と関係しており、海水衰退によって海盆域の動物プランクトン群集の季節変動が変化している可能性を示した。さらに、船上飼育実験によって太平洋産カイアシ類の産卵、ならびに一部の卵の孵化が、太平洋側北極海において可能であることを示した。

キーワード：太平洋側北極海、植物プランクトン、動物プランクトン、カイアシ類、海水衰退

### 1. はじめに

北極海はユーラシア大陸、アメリカ大陸、グリーンランドなどに囲まれた半閉鎖的な海である。当海域は、秋季–春季に海面が海水に覆われる季節海水域であり、海

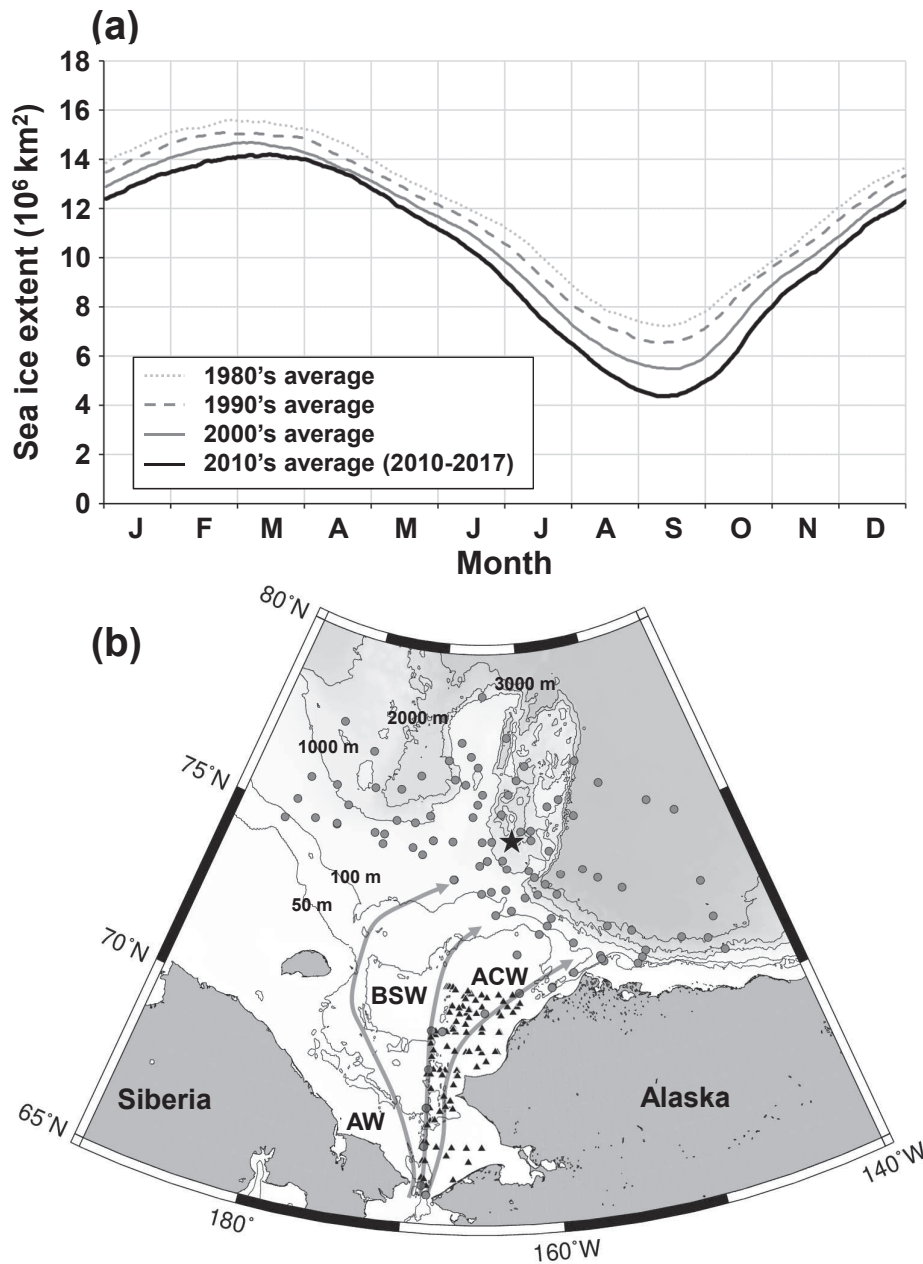
水面積は9月に最少となる (Fig. 1の(a))。この9月の海水域面積は、1980年代から次第に減少しており、2010年代 ( $4.5 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) には、1980年代 ( $7.4 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) に比べて4割も減少している (Fig. 1の(a))。北極海では、このような海水域の劇的な減少が海洋生態系に影響を及ぼすことが危惧されている (Grebmeier *et al.*, 2006; Hunt and Drinkwater, 2007)。急激な海水衰退によって海洋環境が劇的に変わると、食物網の各栄養段階の生物にそれぞれ影響し (Wassmann *et al.*, 2011; Grebmeier, 2012), その影響は世代時間の短いプランクトン群集にまず変化が起これると考えられる。北極海における海水衰

\* 2018年10月17日受領; 2018年10月22日受理  
著作権: 日本海洋学会, 2018

<sup>†</sup> 北海道大学 大学院水産科学研究院  
〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1  
e-mail: k.matsuno@fish.hokudai.ac.jp

退は、太平洋側北極海において特に顕著である (Shimada *et al.*, 2001, 2006; Stroeve *et al.*, 2007; Comiso *et al.*,

2008; Markus *et al.*, 2009)。その原因としては、ベーリング海から流入する海流 (温暖な太平洋水) であると考えら



**Fig. 1.** (a): Decadal averaged seasonal change in the Arctic sea ice extent during 1980–2017. (b): Map showing locations of sampling stations and water mass distributions in the Pacific sector of the Arctic Ocean. Gary circles: sampling stations for collecting microprotists and zooplankton samples described in Section 2, Solid triangles: sampling stations for collecting zooplankton samples described in Section 3, Solid star: mooring station for sediment trap of which data is described in Section 4. ACW: Alaskan Coastal Water, AW: Anadyr Water, BSW: Bering Shelf Water.

れている (Shimada *et al.*, 2006; Woodgate *et al.*, 2010)。北極海の中でも最も海水衰退の著しい太平洋側北極海で、プランクトン群集に起こる変化を正確に評価することは、今後の北極海生態系に起こりうる変化を予測する上で大変重要と言える。

太平洋側北極海は、水深が約 50 m と浅い陸棚域 (チャクチ海) と水深の深い (> 3,000 m) 海盆地 (カナダ海盆地) によって構成されている (Fig. 1 の (b))。陸棚域には、ベーリング海峡を通過して北極海に流入する太平洋水が存在する (Coachman and Aagaard, 1966)。太平洋水には、温暖低塩分な Alaskan Coastal Water, 低温高塩分高栄養塩な Anadyr Water, およびそれらの中間的な特徴を持つ Bering Shelf Water が存在している (Coachman *et al.*, 1975)。いずれの水塊の起源もベーリング海にあり、栄養塩を大量に含んでいるため、チャクチ海への栄養塩供給源として重要である (Springer and McRoy, 1993)。また、流入する太平洋水によって動物プランクトンも輸送され、動物プランクトン群集は、複雑な水塊によって空間的に大きく変動する (Hopcroft *et al.*, 2010; Matsuno *et al.*, 2011)。

一方、海盆地では、低塩分な海水融解水が表層に存在するため、塩分躍層が強固に発達している。このため、湧昇などによる深海から表層への栄養塩の供給は、陸棚斜面域を除いてほとんど見られない。陸棚域を通過してきた高塩分な太平洋水は、密度が高いため、海水融解水の下に沈み込み (Codispoti *et al.*, 2005)、垂表層に小規模な Chl. *a* のピーク ( $< 1 \mu\text{g chl. } a \text{ L}^{-1}$ ) を形成する (Hill and Cota, 2005)。海盆地では、一次生産量が少ないために、動物プランクトン現存量も少ないことが知られている (Ashjian *et al.*, 2003; Lane *et al.*, 2008; Rutzen and Hopcroft, 2018)。また、バロー溪谷付近の陸棚斜面域では、しばしば高気圧性渦が形成される。この渦が、栄養塩をより高緯度へ輸送するとともに、この渦内では植物プランクトン一次生産量が増加することも報告されている (Nishino *et al.*, 2011a)。このように、太平洋側北極海内でも陸棚域と海盆地で海洋環境は大きく異なっている。このため、海水衰退が海洋生態系に与える影響を正確に評価するには、陸棚域と海盆地のそれぞれの海域についてプランクトン群集構造の変動を解析する必要がある。

北極海における海洋研究の歴史は古く、1893-1896年

に行われたナンセンによるフラム号漂流横断観測に端を発している。太平洋側北極海では、1930年代ごろから米国や旧ソ連を中心として海洋観測が活発に実施されるようになっていた (Johnson, 1934)。その後、1983-1989年の Inner Shelf Transfer and Recycling (ISHTAR)、1997-1998年の Surface Heat Budget of the Arctic (SHEBA) プロジェクトおよび 2002-2003年の Shelf-Basin Interactions (SBI) プロジェクトなど、米国を中心として大型国際研究プロジェクトが推進されてきた (McRoy, 1993; Uttal *et al.*, 2002; Grebmeier *et al.*, 2009)。この間、国内では、北海道大学水産学部附属練習船「おしよる丸」が、1964年以降これまで計10回 (1972, 1990, 1991, 1992, 2007, 2008, 2013, 2017, 2018年)、チャクチ海で海洋観測を行っている。また、JAMSTEC (当時、海洋科学技術センター) は、1997年から海洋地球観測船「みらい」による太平洋側北極海での観測を開始し、現在までほぼ毎年、観測を行っている。最近では、北極海での海水融解の進行と関連して、北極研究はより注目されるようになり、加速的に研究が推進されている。日本としても、国際極年 (International Polar Year: IPY)、北極気候変動研究事業 (2011-2016年)、北極域研究推進プロジェクト (2015-2020年) と変遷していく中で、海洋循環や大気観測から生態系観測、そして人文・社会科学的研究とより多くの分野の研究者が連携して、課題解決に取り組むようになってきた。

著者が北極海についての研究を始めた2008年は、IPY2007-2008にあたり、北極海内での海洋観測が活発に行われた年であった。当時、気候変動による海洋生態系への影響に関する研究の成果が既にいくつか報告されていた。例えば、海水衰退によって開放水面域が広がり、北極海全体で一次生産量が増加傾向であること (Arrigo *et al.*, 2008)、グリーンランド海では1950-1984年の間に水温が上昇し、動物プランクトンの個体数と組成が変化したことが報告されていた (Pedersen and Rice, 2002)。しかしながら、これらは衛星による観測に基づくものや、海水が劇的に衰退した2000年代以前の研究であり、海水衰退によるプランクトン群集への影響を現場観測に基づいて調べた研究はほとんどなかった (Wassmann *et al.*, 2011)。また、プランクトン群集組成に関する研究論文は、特定の季節 (特に夏季) に関するスナップショット的

な知見を提供するものが多かった。

このような背景のもと、著者らは、海水衰退が著しい太平洋側北極海において、船舶観測、船上飼育実験およびセジメントトラップを用いて、急激な海水衰退がプランクトン群集に与える影響を評価することを試みてきた。本稿では、今回の受賞対象となった研究成果を紹介する。

## 2. 植物・動物プランクトン群集の水平分布

海水消失に伴う海洋環境の変化のプランクトン群集に与える影響は、一次生産者である植物プランクトン（珪藻類や渦鞭毛藻類）や増殖速度の速い繊毛虫類などの原生プランクトンに最初に現れると考えられる。太平洋側北極海において、ベーリング海峡からチャクチ海にかけての植物プランクトン群集は、太平洋水による栄養塩供給と局所的な湧昇によって、ローカルスケールで群集が変化していることが知られている（Sukhanova *et al.*, 2009; Sergeeva *et al.*, 2010）。繊毛虫などのマイクロ動物プランクトンに関しては、1994年に行われた北極海横断観測によって、その量が陸棚域で多く、海盆域では少ないことと、バクテリアおよび植物プランクトンと動物プランクトンをつなぐ仲介者として、北極海においても重要な役割を果たしていることが報告されている（Sherr *et al.*, 1997）。このように、限られた海域または分類群を扱った研究はあるものの、海水が衰退する海域全体を網羅する研究報告はなかった。この背景に加え、海水が衰退した後の当該海域では、船舶による夏季の広域調査が可能となっていたこともあり、著者らは、太平洋側北極海の広い海域でマイクロプランクトン群集の水平分布を調査することにした。

2010年9-10月のJAMSTEC みらい北極航海において採水した試料をグルタルアルデヒドにて固定し、静沈検鏡することにより、10 μm以上のマイクロプランクトンを計数した。この結果、マイクロプランクトン群集は、南北緯度方向に明確に分離して分布しており、陸棚域には珪藻類が卓越する群集が分布することが判明した。これは、栄養塩濃度の高い太平洋水の流入に起因していると考えられた（Fig. 2の（a））。一方、斜面域では、渦鞭毛藻類や繊毛虫類が優占する群集が分布していた。これ

は、高気圧性渦などの複雑な物理環境に起因していると示唆された（Matsuno *et al.*, 2014a）。この結果に関連して、カナダ海盆域では、海水融解水の増加により、表層の栄養塩が減少し、小さな植物プランクトンの割合が増加していることが報告されており（Li *et al.*, 2009）、今後の船舶での継続した観測が望まれる。

このようなマイクロプランクトンの空間分布を受けて、それを餌とする動物プランクトンの分布を調査した。当海域の動物プランクトン群集についてのそれまでの研究の多くは、マイクロプランクトンの場合と同様に、限られた海域のみでの調査に基づくものであった。例えば、Hopcroft *et al.*, (2010) は、陸棚域での調査結果から、陸棚域において流入する太平洋水毎（Fig. 1の（b）を参照）に動物プランクトン組成が異なっていることを、チャクチ海での群集の分布が複雑になっている理由としている。一方、Llinás *et al.*, (2009) は、陸棚斜面域での調査結果から、陸棚斜面域において形成される渦によって、陸棚域の動物プランクトンが海盆域に輸送されていることを示唆している。このように、太平洋側北極海の広い範囲に広がる動物プランクトン群集の分布とその機構は不明なままであった。このため、著者らは、動物プランクトン群集の水平分布について、太平洋側北極海の広い範囲で調査を行った。

2008年と2010年の9月から10月にかけて太平洋側北極海にて、NORPAC ネットの鉛直曳きを行い、動物プランクトン試料を得た。動物プランクトン出現個体数とバイオマスは陸棚域で高かった。カイアシ類は出現個体数の8-95%を占め、優占分類群であった。両年の出現個体数に基づくクラスター解析の結果、動物プランクトン群集は4群に分けられた。各グループの水平分布は水深とよく対応しており、各グループを、それぞれ、陸棚域、陸棚斜面域、斜面域および海盆域群集と名付けた。各群集の特徴種は、陸棚域群集では沿岸性カイアシ類の *Pseudocalanus* 属とベントス幼生であり、陸棚斜面域群集では北極海産カイアシ類の *Calanus glacialis* と *Metridia longa* の若い発育段階が多く、個体数も多かった。斜面域群集と海盆域群集では深海性種が多かった。優占した *C. glacialis* の個体群構造は、南北で異なっており、陸棚域群集と陸棚斜面域群集で個体数が多く、初期発育段階も多かった（Fig. 2の（b））。一方、斜面域群集と海



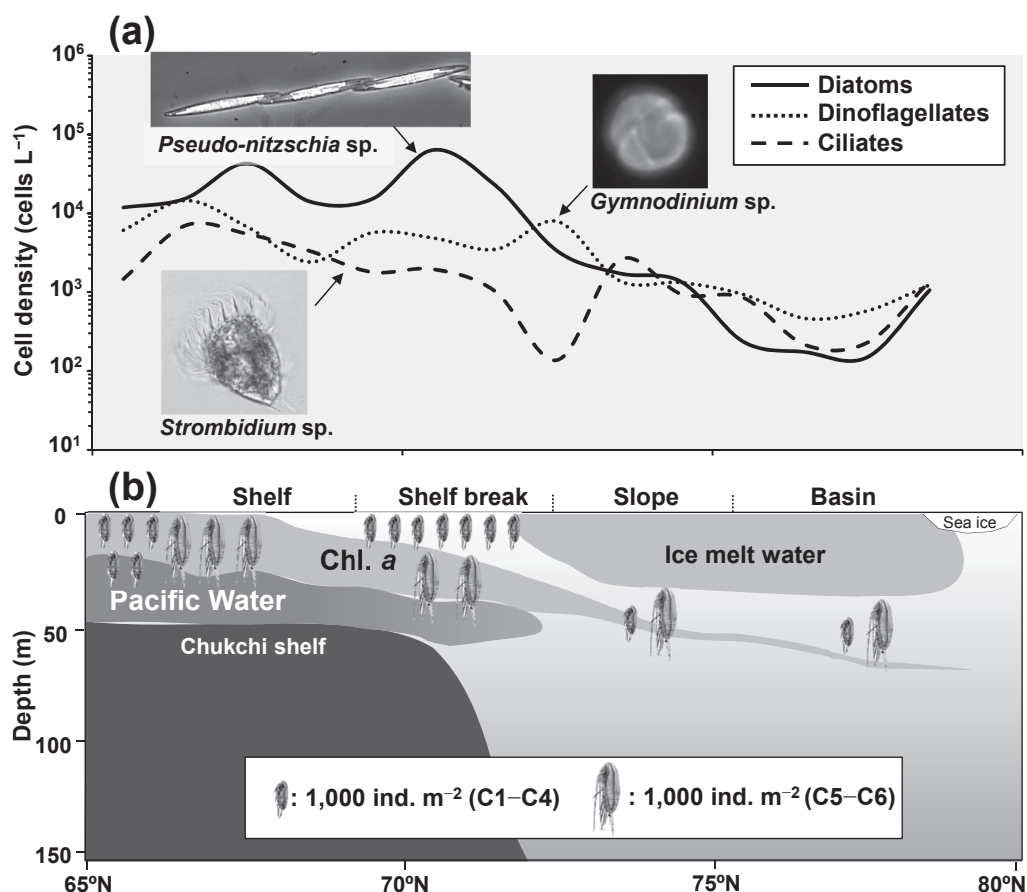


Fig. 2. Schematic diagram of regional variations in microplankton community (a), and copepod (*C. glacialis*) population structure (b), in the Pacific sector of the Arctic Ocean during August-October. For microplankton, the mean cell densities are calculated with each taxon (modified from Matsuno, 2014).

盆地群集では個体数が少なかった。このような海域間での個体群構造の差は、栄養塩豊富な太平洋水の流入による一次生産量の海域差に起因していると示唆された (Matsuno *et al.*, 2012b)。

### 3. 動物プランクトン群集の海水衰退にともなう変化

前章の広域調査の結果、マイクロプランクトンも動物プランクトンも陸棚域で最も多いこと、太平洋水による栄養塩供給の影響が大きいこと、海域によって構成種および生物生産が大きく異なっていることが明らかとなった。したがって、海水衰退の影響を評価するためには、同じ海域で異なる海水の状況 (異なる年) で調査を行わ

なければならない。そこで次に、海水衰退の前後で、陸棚域のプランクトン群集が、実際に、どのように変化しているのかを調べた。

海水衰退前の1991, 1992年と海水衰退後の2007, 2008年に、夏季のチャクチ海において北海道大学附属練習船おしよる丸で採集した動物プランクトン試料を解析した。得られた試料をホルマリン固定し、動物プランクトンの種同定および発育段階毎の計数を行った。その結果、動物プランクトンの出現個体数とバイオマスは、1991/92年よりも2007/08年の方が多いたことが判明し、このことから海水面積の減少が動物プランクトン現存量や生産量という観点では正の効果があると推定された。クラスター解析の結果、動物プランクトン群集を大きく4群に分けることができた。各グループの分布は、経年的・水平的

に明確に分離しており、1991/92年は同様の水平分布であったが、2007/08年は各グループの水平分布が北にシフトしていた (Fig. 3)。特に、2007年には、太平洋水により輸送された太平洋産種が優占する群集Dが、南部に見られた。これは、この年の太平洋水流入量が例年よりも多かったことに起因しており (Woodgate *et al.*, 2010)、太平洋水の増加は元来存在する北極海産種を北に駆逐する可能性が示唆された (Matsuno *et al.*, 2011)。

さらに、同試料を用いて光学式プランクトンカウンター (Optical Plankton Counter: OPC) によるサイズ組成の計測を行い、動物プランクトンサイズに基づく Normalized Biomass Size Spectra (NBSS) を求めたところ、群集Dでは他の群集よりも生産性が高いことが示された

(Matsuno *et al.*, 2012a)。このことから、太平洋水の流入量増加は、チャクチ海における動物プランクトンバイオマスの増加と生産性の上昇に繋がると考えられた (Matsuno, 2014)。これらの研究によって、海水衰退と動物プランクトン群集との間に直接的な関係はなかったものの、温暖な太平洋水の流入量の変化が、北極海陸棚域の低次生態系の現存量、生産量および種組成に影響を及ぼすことが示唆された。

#### 4. 動物プランクトン群集および優占カイアシ類個体群の季節変動

前章で述べた一連の動物プランクトン・マイクロプラ

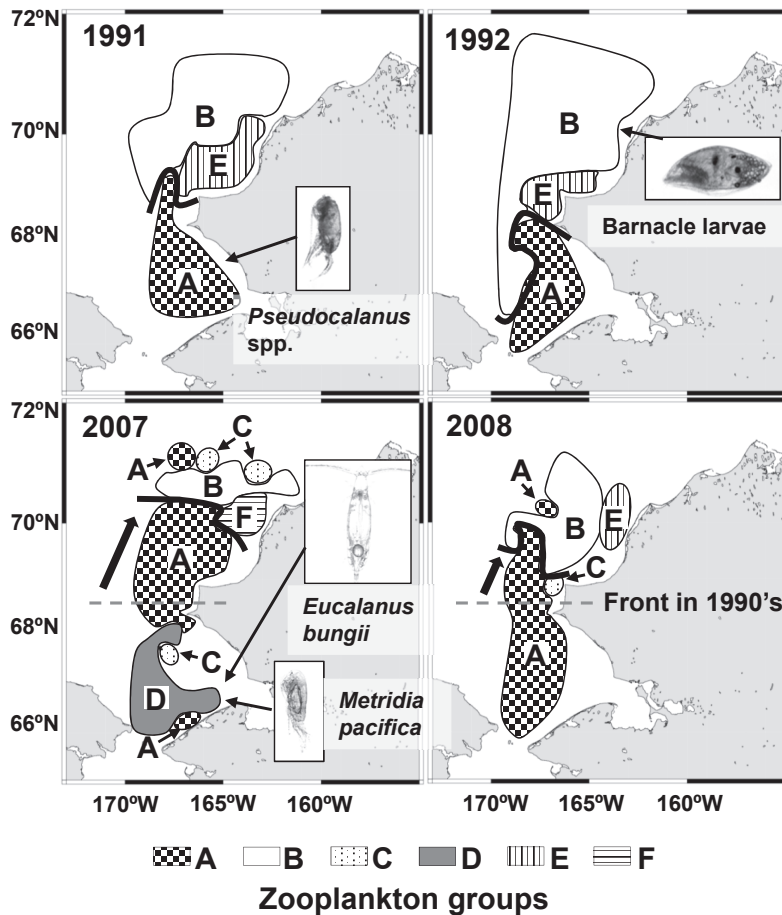


Fig. 3. Horizontal distributions of groups identified by cluster analysis based on the zooplankton abundance in the Chukchi Sea during July-August of 1991, 1992, 2007 and 2008. Photos indicate the dominant/characterized species in each group (modified from Matsuno *et al.*, 2011).

ンクトンの研究によって、北極海海洋生態系の水平分布や経年変動についての重要な側面が明らかになった。しかし、これらの研究はいずれも、船舶によるアクセスが容易な季節（夏季）のスナップショットによるものであった。それ以外の季節における北極海の動物プランクトン生態に関する情報は、方法論的な限界から、十分ではない状況であった。この状況を打開すべく、セジメントトラップによる周年にわたる動物プランクトン試料採集を試みた。セジメントトラップによる試料採集は、太平洋側北極海ノースウィンド海底平原 (Fig. 1の (b) 参照) の深度 180-260 m で、2010-2012 年に行われた。捕集された試料中に出現した動物プランクトンについて解析を行い、その群集構造の季節変化 (Matsuno *et al.*, 2014b, 2016) と、優占カイアシ類の生活史解析を行った (Matsuno *et al.*, 2015a)。ここでは、動物プランクトン群集構造の季節変化について概要を紹介する。

約 2 週間間隔で得られた試料解析から、動物プランクトン輸送量は 10 月-11 月に多く、カイアシ類が平均で 86% を占めていたことが明らかになった (Matsuno *et al.*, 2016)。特に多かったのは、ポエキロストム目カイアシ類の *Oncaea parila* で、平均 69% を占めていた。クラスター解析の結果、動物プランクトン群集は 3 群に分けられた (Fig. 4)。各グループの出現には明確な季節性があり、ベントスの一時幼生 (フジツボ幼生と二枚貝幼生) の出現と、結氷下であっても優占するカイアシ類の種組成の変化に応じて群集組成が変化していた。ベントス幼生の出現は、海水消滅後の植物プランクトンブルームとよく一致していた。また、3-4 月の優占カイアシ類の組成の変化は、種毎の食性と行動 (日周鉛直移動や季節的鉛直移動) の違いによるものと考えられた。このように、太平洋側北極海における動物プランクトン群集構造には明確な季節変動があり、その季節性は海水の季節変動、植物プランクトンのブルームタイミングおよび各々の種の生活史に起因すると考えられた (Matsuno *et al.*, 2014b, 2016)。海水と動物プランクトン群集の季節変動に関連があることは、海盆域での動物プランクトン群集の季節変動が海水衰退の影響を受けている可能性を示していると考えられた。

この研究を行っていた時に、トラップ試料中に北太平洋にしかいないはずの *Neocalanus cristatus* が入ってい

ることを見つけた。通常のネット観測の場合、ベーリング海峡付近かバロー溪谷でしか採集できないため、海峡から直線距離にして 1,000 km も離れたセジメントトラップに入っているとは到底考えられず、初めは採集作業時に誤って混入していたと考えた。しかし、同地点での複数のトラップ試料にも見られ、またトラップ係留点付近で行ったネット採集によっても、太平洋産種が採集されていたことも加味すると、どうやらノースウィンド海嶺周辺まで流されてきている可能性が高いと考えるようになった。

## 5. 太平洋産カイアシ類の輸送、再生産および定着の可能性

太平洋に分布するカイアシ類が北極海に輸送されていることは、1930 年代には観測されており、その輸送された個体は、死滅回遊群と考えられてきた (Nelson *et al.*, 2014)。しかしながら、3 章で述べたように、太平洋産種カイアシ類が継続的に北極海内へ輸送され、その個体数が近年、増加傾向であることも分かってきた (Matsuno *et al.*, 2011)。Ershova *et al.* (2015) も、1945 年から 2012 年のチャクチ海における太平洋産カイアシ類の個体数は、年変動や季節変動は大きいものの、増加傾向であることを示している。また、セジメントトラップ試料解析により、この太平洋産種は周年を通して北極海に輸送されていることも明らかとなった (Matsuno *et al.*, 2014b)。動物プランクトン群集は、北極海と北太平洋で出現種が異なるため、もし、今後、海水衰退が進み、輸送される太平洋産種が更に増えれば、北極海に太平洋産種が定着し、生態系の改変をもたらす可能性がある。この太平洋産種の北極海での定着の可能性を評価するためには、生きた太平洋産種を北極海内で採集し、船上飼育実験を行う必要がある。

そこで著者らは、2013 年 9 月の JAMSTEC みらい航海において、北極海で採集された太平洋産カイアシ類 *Neocalanus flemingeri* の成熟した雌成体を船上にて飼育し、産卵速度と卵孵化率を観察した (Matsuno *et al.*, 2015b)。北極海で採集された 19 個体の雌成体の全てが産卵を行い、そのうち約半数 (9 個体) は 4 回以上の産卵を行った。1 回の平均産卵数 ( $382 \pm 82$  eggs clutch<sup>-1</sup>)

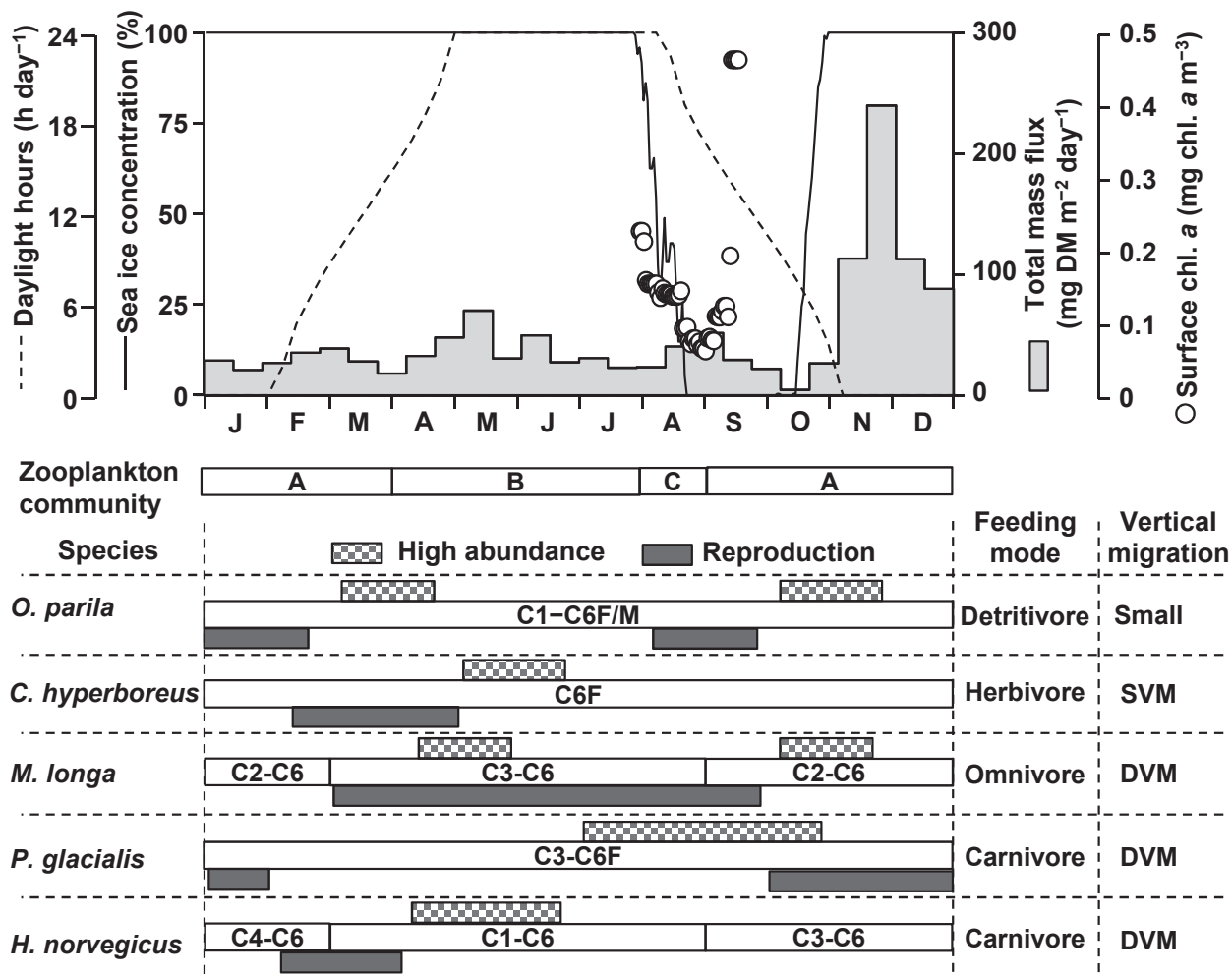


Fig. 4. Schematic diagram of seasonal changes of sea ice concentration, daylight hours, surface chl. *a* concentration, total mass flux, representative zooplankton community groups, and population dynamics of dominant copepods (*Oncaea parila*, *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa*, *Paraeuchaeta glacialis* and *Heterorhabdus norvegicus*) collected by a sediment trap at St. NAP (75° N, 162° W, 180–260 m) in the Pacific sector of the Arctic Ocean (modified from Matsuno *et al.*, 2015a).

(Fig. 5), 産卵間隔 ( $11.9 \pm 3.7$  日), 卵の孵化時間 ( $0^\circ\text{C}$  で  $5.1 \pm 1.2$  日) 等は, 本種について太平洋で報告されている値と整合的であった (Saito and Tsuda, 2000)。唯一異なっていたのは, 卵の孵化率が  $7.5 \pm 8.7\%$  と極めて低かった (太平洋では  $93\%$  と報告されている) ことである。北極海における本種の低い孵化率は, 未受精卵の割合が高かったことによると考えられる。これは, 元来の生息域である北太平洋では, 水深 1,000 m 前後の深海で成熟, 受精および産卵するが, チャクチ海のように浅い (水深

50 m 前後) 環境に輸送されて, 正常な受精を行えなかったことを示唆している。同じ試料中に, 本種の雄成体が 1 個体も出現しなかったことも, この仮説を支持している。また, この得られた孵化率と, 本種の北極海内での個体数および生涯産卵数から本種が生涯に産出する幼生の数 (potential recruitment numbers) を計算すると, 北太平洋では  $1591841 \text{ nauplii m}^{-2}$  ( $= 1852 \text{ ind. m}^{-2} \times 924 \text{ total eggs ind}^{-1} \times 0.93$ ) であるのに対し, 北極海では  $1916 \text{ nauplii m}^{-2}$  ( $= 26.6 \text{ ind. m}^{-2} \times 960 \text{ total eggs ind}^{-1} \times$



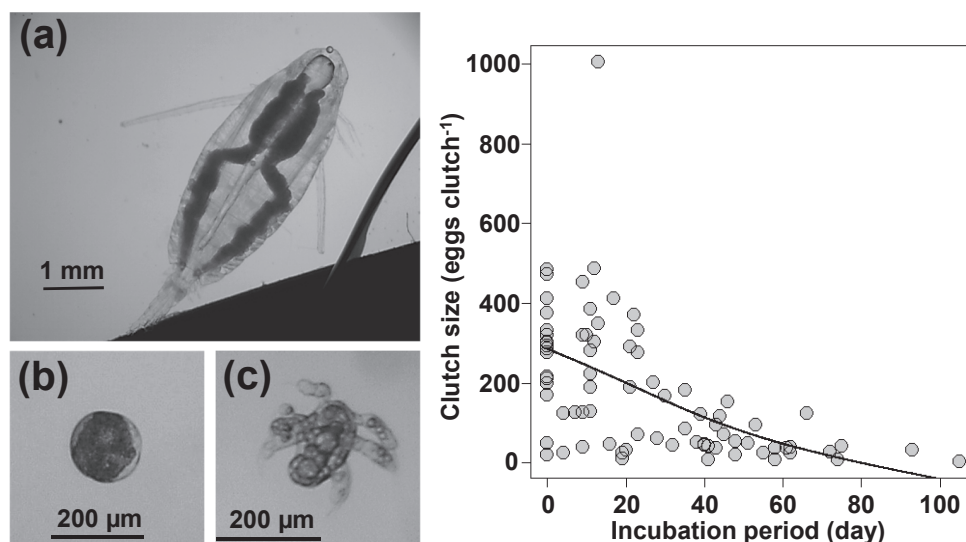


Fig. 5. Left panel: Photos of adult female (a), reproduced egg (b), and nauplius (c) of *Neocalanus flemingeri* in the Chukchi Sea. Right panel: Clutch size of *N. flemingeri* as a function of incubation period. Solid curve is determined by the spline fitting (modified from Matsuno *et al.*, 2015b).

0.075) とおよそ 800 分の 1 であった。

結論として、海水衰退により北極海へ輸送される太平洋産カイアシ類は増加しているが (Matsuno *et al.*, 2011; Ershova *et al.*, 2015), 雌成体の出現個体数が少ないことと、卵孵化率が低いことから判断して、現時点で太平洋産種が北極海に定着することは困難であると考えられる (Matsuno *et al.*, 2015b)。しかしながら、輸送された太平洋産種が北極海内でどのような生物間相互作用を示すかは不明なため、今後とも注意深く観測する必要がある。

## 6. まとめと今後の課題

著者らがこれまで進めてきた太平洋側北極海でのプランクトン研究から推定される、一次生産量、プランクトン群集およびカイアシ類生活史の海水衰退による変化を Fig. 6 に示す。北極海ではこれまで観測されたこともないほど急速に海水面積が減少しており、21 世紀の間に夏季の海水が消滅することが予測されている (Boé *et al.*, 2009)。海水が消失することにより、海面水温の上昇、降雨量と蒸発量の増加、成層の強化、風による混合促進、海水融解水による栄養塩濃度の低下、光環境向上など様々な変化が同時に且つ相互に関係しながら起こる。

この複雑な環境変化の影響は、一次生産者に現れ、それを通して動物プランクトンにも波及すると考えられる。ただし、その影響は、2 章で述べたように、陸棚域と海盆域でプランクトン群集が大きく異なっている。このため、太平洋側北極海内の各海域の間でも、大きく異なると考えられる。

陸棚域においては、太平洋水流入量の増加 (Woodgate *et al.*, 2012)、一次生産量の増加 (Arrigo and van Dijken, 2015)、バイオマスの増加傾向 (Ershova *et al.*, 2015)、太平洋産種の増加 (Matsuno *et al.*, 2011) が報告されており、海水衰退だけではなく、栄養塩が豊富な太平洋水の流入量の変化が大きなインパクトを持っていると解釈できる。また、秋季の大気イベント (例えば、低気圧通過) に伴って小規模な植物プランクトンブルームが発生し、その結果、植物プランクトン群集が変化して、カイアシ類の摂餌速度も速やかに上昇していたことが報告されている (Matsuno *et al.*, 2015c, Yokoi *et al.*, 2016; Fujiwara *et al.*, 2018)。中緯度域から北極海への低気圧が侵入する頻度は増加傾向にある (Sepp and Jaagus, 2011)。そのため、海水の消滅した北極海陸棚域では、このようなイベント的な現象が今後も増加していくと考えられる。

海盆域では、表層の淡水化および酸性化 (Yamamoto-

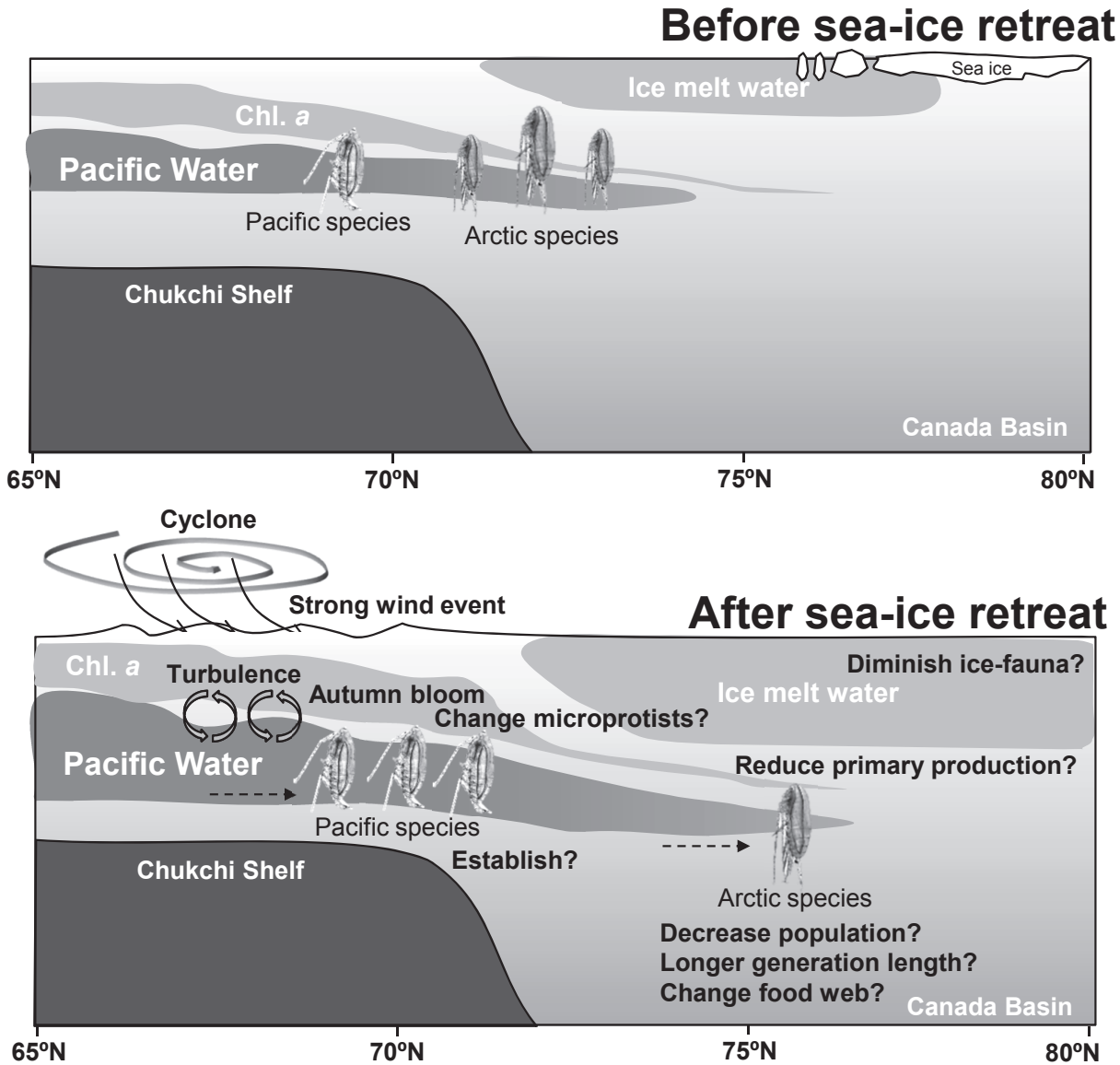


Fig. 6. Conceptual diagram of hydrographic situation and plankton distribution in the Pacific sector in the Arctic Ocean before (top) and after (bottom) sea-ice retreat, with multiple hypotheses proposed in this paper for responses of primary production, plankton community and life cycle of the copepods to the drastic sea-ice reduction.

Kawai *et al.*, 2009a, b), 優占する植物プランクトンの小型化 (Li *et al.*, 2009), 生物ポンプの変化 (Nishino *et al.*, 2011b) が知られている。陸棚域とは異なり, 海盆域では低塩で低栄養な海水融解水が表層を覆うため, 植物プランクトンは亜表層極大を示す (Hill and Cota, 2005)。海水消滅により, この表層の融解水の量が増加し, 栄養

塩躍層が深化し, 結果的に一次生産量は増加しないという報告が多い。このような, 一次生産量の減少, 生物ポンプの変化, 光環境向上は, 動物プランクトンの分布, 組成および現存量に変化をもたらすかもしれない。また, 北極海内に出現するカイアシ類の世代時間は, 餌の多寡により異なり, 餌の少ない海盆域では長い (Falk-Peters-

en *et al.*, 2009)。元々乏しい一次生産量が海水融解水の増加によってさらに減少することにより、カイアシ類の現存量減少や世代時間の長期化が考えられるが、詳細は分かっていない。このため、各海域の海洋環境、生態系構造を把握したうえで、海水衰退の影響を精査する必要があると考える。

他方で、北極海全域での変化を考えることも重要である。これには、各国が実施している観測データを統合し、統計的に解析を行う必要がある。海水が急激に衰退した2000年代以降、北極海では船舶観測が活発に行われており、これまでの観測によって観測データは蓄積されつつある。動物プランクトンに関しては、各国のネット採集目合いの違いからなかなかデータ統合が進んでいなかったが、近年、北極海でのプランクトンネット観測では150  $\mu\text{m}$  を基準とすることが通例となっている(例えば、Hopcroft *et al.*, 2008; Nelson, 2013)。これによりデータ統合を行うことが可能となり、北極海全体での動物プランクトンモニタリング網を構築し、今後も継続的に観測することによって、北極海全体での変動を捉えることが期待される。

## 謝 辞

この度、栄えある日本海洋学会岡田賞を頂きまして、大変光栄に存じます。選考および承認をして頂きました先生方および学会員の皆様に厚く御礼申し上げます。今回頂戴いたしました賞を励みとしまして、海洋学の発展に微力でも貢献できる研究を進めていきたいと考えております。

今回の受賞にあたりまして、これまで実に多くの方々に支えられてきたのだということを実感しております。北海道大学水産学部浮遊生物学教室の山口篤先生には、指導教員そして現職の上司として観測や研究の基礎的な部分から、研究者としての心構えや考え方に至るまで、様々な面でご指導をいただきました。山口先生のきめ細やかな指導がなければ現在の私はなかったものと確信しております。深く御礼申し上げます。同教室の池田勉先生、志賀直信先生、今井一郎先生には学生時代から現在に至るまで、様々な機会で有益なご助言ならびに多大なる叱咤激励を頂きました。至らぬところの多い私を今

も暖かく見守って頂いておりますこと、感謝いたします。本研究を進めるにあたり、北海道大学水産学部の多くの先生方には、専門的な知識や多くのご助言を頂きましたこと厚く御礼申し上げます。そして、同教室の先輩・同輩・後輩の皆さんとの日常はとても楽しく、私の研究生生活を大変豊かなものにして頂きました。

博士課程修了後は、GRENE 北極気候変動研究事業のポスドクとして、国立極地研究所所属、北大水産学部勤務という形で、引き続き北極海の研究を継続させて頂きました。プロジェクトの間、特に国立研究開発法人海洋研究開発機構の菊地隆博士、西野茂人博士、伊東素代博士、原田尚美博士、渡邊英嗣博士、小野寺丈尚太郎博士、木元克典博士には観測現場や学会でのお話を通して、多くの示唆に富むご助言とご協力を頂きました。厚く感謝申し上げます。東京海洋大学の島田浩二博士、川合美千代博士、溝端浩平博士には北極観測中に様々なご助言とアイデアを頂きましたこと、厚く御礼申し上げます。また、同じプロジェクト課題でのポスドクであった藤原周博士、佐々木裕子博士、近藤能子博士、内宮万里央博士、山本誉士博士、照井健志博士には、心強い同志として共に研究課題に取り組み、多くの場面で良い刺激を頂きました。皆様に心より感謝いたします。

日本学術振興会の海外特別研究員として豪州タスマニアで研究していました時は、豪州南極局の川口創博士、タスマニア大学の Kerrie Swadling 博士、CSIRO の Ruth Eriksen 博士をはじめとする多くの方々の公私にわたる多大なサポートを頂戴し、大変充実した研究生生活を送らせて頂きました。滞在中に得た研究の視点や示唆は、今後の私の研究の中で糧となっていくと感じております。

これまで乗船しました「おしよる丸」「みらい」「Amundsen」の船長はじめ乗組員や調査員の皆様の協力なくしてはこれらの研究は成しえませんでした。また、各研究機関の事務部の皆様にはこれまで迅速丁寧な対応をして頂きまして、平伏せずにはいられません。加えて、日本学術振興会、日本海洋科学振興財団からの助成により金銭的不安なく研究に集中できましたことはとてもありがたいと、感謝の念を堪えられません。最後に、いつも応援してくれます両親・家族に心から感謝の意を表したいと思います。

## References

- Arrigo, K. R., and G. L. van Dijken (2015): Continued increases in Arctic Ocean primary production. *Prog. Oceanogr.*, **136**, 60–70.
- Arrigo, K. R., G. L. van Dijken, and S. Pabi (2008): Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophys. Res. Lett.*, **35**, L19603. doi:10.1029/2008GL035028.
- Ashjian, C. J., R. G. Campbell, H. E. Welch, M. Butler, and D. V. Keuren (2003): Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **50**, 1235–1261.
- Boé, J., A. Hall, and X. Qu (2009): September sea-ice cover in the Arctic Ocean projected to vanish by 2100. *Nat. Geosci.*, doi:10.1038/NGEO467.
- Coachman, L. K., and K. Aagaard (1966): On the water exchange through Bering Strait. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 44–59.
- Coachman, L. K., K. Aagaard, and R. B. Tripp (1975): *Bering Strait: the regional physical oceanography*. University of Washington Press, Seattle, 172 pp.
- Codispoti, L. A., C. Flagg, V. Kelly, and J. H. Swift (2005): Hydrographic conditions during the 2002 SBI process experiments. *Deep-Sea Res. II*, **52**, 3199–3226.
- Comiso, J. C., C. L. Parkinson, R. Gersten, and L. Stock (2008): Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys. Res. Lett.*, **35**, L01703. doi:10.1029/2007GL031972.
- Ershova, E. A., R. R. Hopcroft, K. N. Kosobokova, K. Matsuno, R. J. Nelson, A. Yamaguchi, and L. B. Eisner (2015): Long-term changes in summer zooplankton communities of the western Chukchi Sea, 1945–2012. *Oceanography*, **28**, 100–115, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2015.60>.
- Falk-Petersen, S., P. Mayzaud, G. Kattner, and J. R. Sargent (2009): Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. *Mar. Biol. Res.*, **5**, 18–39.
- Fujiwara, A., S. Nishino, K. Matsuno, J. Onodera, Y. Kawaguchi, T. Hirawake, K. Suzuki, J. Inoue, T. Kikuchi (2018): Changes in phytoplankton community structure during wind-induced fall bloom on the central Chukchi shelf. *Polar Biol.*, **41**, 1279–1295.
- Grebmeier, J. M. (2012): Shifting patterns of life in the Pacific Arctic and sub-Arctic Seas. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, **4**, 63–78.
- Grebmeier, J. M., L. W. Cooper, H. M. Feder, and B. I. Sirenko (2006): Ecosystem dynamics of the Pacific-influenced northern Bering and Chukchi Seas in the Amerasian Arctic. *Prog. Oceanogr.*, **71**, 331–361.
- Grebmeier, J. M., H. R. Harvey, and D. A. Stockwell (2009): The western Arctic Shelf-Basin Interactions (SBI) project, volume II: an overview. *Deep-Sea Res. II*, **56**, 1137–1143.
- Hill, V. and G. Cota (2005): Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the western Arctic in 2002. *Deep-Sea Res. II*, **52**, 3344–3354.
- Hopcroft, R., C. Ashjian, S. Smith, and K. Kosobokova (2008): Zooplankton, p. 45–55. In *Arctic Ocean Synthesis: Analysis of Climate Change Impacts in the Chukchi and Beaufort Seas with Strategies for Future Research*, edited by R. Hopcroft, B. Bluhm, and R. Gradinger, Institute of Marine Sciences, University of Alaska, Fairbanks.
- Hopcroft, R. R., K. N. Kosobokova, and A. I. Pinchuk (2010): Zooplankton community patterns in the Chukchi Sea during summer 2004. *Deep-Sea Res. II*, **57**, 27–39.
- Hunt, Jr. G. L. and K. Drinkwater (2007): Introduction to the proceedings of the GLOBEC symposium on effects of climate variability on sub-Arctic marine ecosystems. *Deep-Sea Res. II*, **54**, 2453–2455.
- Johnson, M. W. (1934): The production and distribution of zooplankton in the surface waters of the Bering Sea and Bering Strait, p. 45–82. In *Report of the oceanographic cruise US Coast Guard Cutter Chelan-1934, Part II*, edited by United States Coast Guard, Washington.
- Lane, P. V. Z., L. Llinás, S. L. Smith, and D. Pilz (2008): Zooplankton distribution in the western Arctic during summer 2002: Hydrographic habitats and implications for food chain dynamics. *J. Mar. Syst.*, **70**, 97–133.
- Li, W. K. W., F. A. McLaughlin, C. Lovejoy, and E. C. Carmack (2009): Smallest algal thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science*, **326**, 539.
- Llinás, L., R. S. Pickart, J. T. Mathis, and S. L. Smith (2009): Zooplankton inside an Arctic Ocean cold-core eddy: Probable origin and fate. *Deep-Sea Res. II*, **56**, 1290–1304.
- Markus, T., J. C. Stroeve, and J. Miller (2009): Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length. *J. Geophys. Res.*, **114**, C12024. doi:10.1029/2009JC005436.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, T. Hirawake, and I. Imai (2011): Year-to-year changes of the mesozooplankton community in the Chukchi Sea during summers of 1991, 1992 and 2007, 2008. *Polar Biol.*, **34**, 1349–1360.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, and I. Imai (2012a): Biomass size spectra of mesozooplankton in the Chukchi Sea during the summers of 1991/1992 and 2007/2008: an analysis using optical plankton counter data. *ICES J. Mar. Sci.*, **69**, 1205–1217.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, K. Shimada, and I. Imai (2012b): Horizontal distribution of calanoid copepods in the western Arctic Ocean during the summer of 2008. *Polar Sci.*, **6**, 105–119.
- Matsuno, K. (2014) Spatial and temporal changes in the plankton community in the western Arctic Ocean. *Mem. Fac. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, **56**, 65–107.
- Matsuno, K., M. Ichinomiya, A. Yamaguchi, I. Imai, and T. Kikuchi (2014a): Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.*, **37**, 1185–1195.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, A. Fujiwara, J. Onodera, E. Watanabe, I. Imai, S. Chiba, N. Harada, and T. Kikuchi (2014b): Seasonal changes in mesozooplankton swimmers collected by sediment trap moored at a single station on the Northwind Abyssal Plain in the western Arctic Ocean. *J. Plankton Res.*, **36**, 490–502.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, A. Fujiwara, J. Onodera, E. Watanabe, N. Harada, and T. Kikuchi (2015a): Seasonal changes in the population structure of dominant planktonic copepods collected using a sediment trap moored in the western Arctic Ocean. *J. Nat. Hist.*, **49**, 2711–2726.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, T. Hirawake, S. Nishino, J. Inoue, and T. Kikuchi (2015b): Reproductive success of Pacific copepods in the Arctic Ocean and the possibility of changes in the Arctic ecosystem. *Polar Biol.*, **38**, 1075–1079.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, S. Nishino, J. Inoue, and T. Kikuchi (2015c): Short-term changes in the mesozooplankton community and copepod gut pigment in the Chukchi Sea in autumn: reflections of a strong wind event. *Biogeosciences*, **12**, 4005–4015, doi:10.5194/bg-12-4005-2015.
- Matsuno, K., A. Yamaguchi, A. Fujiwara, J. Onodera, E. Watanabe, N. Harada, and T. Kikuchi (2016): Seasonal changes in mesozooplankton



- swimmer community and fecal pellets collected by sediment trap moored at the Northwind Abyssal Plain in the western Arctic Ocean. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, **66**, 77-85.
- McRoy, C. P. (1993): ISHTAR, the project: an overview of Inner Shelf Transfer and Recycling in the Bering and Chukchi seas. *Cont. Shelf Res.*, **13**, 473-479.
- Nelson, R. J. (2013): *Development of Indicators for Arctic Marine Biodiversity Monitoring in Canada. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/123*. DFO Can. Sci. Advis. Sec., Ottawa, 35 pp.
- Nelson, R. J., C. J. Ashjian, B. A. Bluhm, K. E. Conlan, R. R. Gradinger, J. M. Grebmeier, V. J. Hill, R. R. Hopcroft, B. P. V. Hunt, H. M. Joo, D. L. Kirchman, K. N. Kosobokova, S. H. Lee, W. K. W. Li, C. Lovejoy, M. Poulin, E. Sherr, and K. V. Young (2014): Biodiversity and biogeography of the lower trophic taxa of the Pacific Arctic region: sensitivities to climate change, p. 269-336. In *The Pacific Arctic region, ecosystem status and trends in a rapidly changing environment*, edited by J. M. Grebmeier, and W. Maslowski, Springer, Dordrecht.
- Nishino, S., M. Itoh, Y. Kawaguchi, T. Kikuchi, and M. Aoyama (2011a): Impact of an unusually large warm-core eddy on distributions of nutrients and phytoplankton in the southwestern Canada Basin late summer/early fall 2010. *Geophys. Res. Lett.*, **38**, L16602. doi:10.1029/2011GL047885.
- Nishino, S., T. Kikuchi, M. Yamamoto-Kawai, Y. Kawaguchi, T. Hirawake, and M. Itoh (2011b): Enhancement/reduction of biological pump depends on ocean circulation in the sea-ice reduction regions of the Arctic Ocean. *J. Oceanogr.*, **67**, 305-314.
- Pedersen, S. A., and J. C. Rice (2002): Dynamics of fish larvae, zooplankton, and hydrographical characteristics in the West Greenland Large marine Ecosystem, 1950-1984, p. 151-193. In *Large Marine Ecosystems of the North Atlantic: Changing States and Sustainability*, edited by K. Sherman, and H. R. Skjoldal, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Rutzen, I., and R. R. Hopcroft (2018): Abundance, biomass and community structure of epipelagic zooplankton in the Canada Basin. *J. Plankton Res.*, **40**, 486-499.
- Saito, H., and A. Tsuda (2000): Egg production and early development of the subarctic copepods *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* and *N. flemingeri*. *Deep-Sea Res. I*, **47**, 2141-2158.
- Sepp, M., and J. Jaagus (2011): Changes in the activity and tracks of Arctic cyclones. *Clim. Change*, **105**, 577-595.
- Sergeeva, V. M., I. N. Sukhanova, M. V. Flint, L. A. Pautova, J. M. Grebmeier, and L. W. Cooper (2010): Phytoplankton community in the western Arctic in July-August 2003. *Oceanology*, **50**, 184-197.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr, and L. Fessenden (1997): Heterotrophic protists in the Central Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **8**, 1665-1682.
- Shimada, K., E. C. Carmack, K. Hatakeyama, and T. Takizawa (2001): Varieties of shallow temperature maximum waters in the western Canadian Basin of the Arctic. *Geophys. Res. Lett.*, **28**, 3441-3444.
- Shimada, K., T. Kamoshida, M. Itoh, S. Nishino, E. Carmack, F. McLaughlin, S. Zimmermann, and A. Proshutinsky (2006): Pacific Ocean inflow: Influence on catastrophic reduction of sea ice cover in the Arctic Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L08605. doi:10.1029/2005GL0256254.
- Springer, A. M., and C. P. McRoy (1993): The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea-III. Patterns of primary production. *Cont. Shelf Res.*, **13**, 575-599.
- Stroeve, J., M. M. Holland, W. Meier, T. Scambos, and M. Serreze (2007): Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophys. Res. Lett.*, **34**, L09501. doi:10.1029/2007GL029703.
- Sukhanova, I. N., M. V. Flint, L. A. Pautova, D. A. Stockwell, J. M. Grebmeier, and V. M. Sergeeva (2009): Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes. *Deep-Sea Res. II*, **56**, 1223-1236.
- Uttal, T., J. A. Curry, M. G. McPhee, D. K. Perovich, R. E. Moritz, J. A. Maslanik, P. S. Guest, H. L. Stern, J. A. Moore, R. Turrene, A. Heiberg, M. C. Serreze, D. P. Wylie, O. G. Persson, C. A. Paulson, C. Halle, J. M. Morison, P. A. Wheeler, A. Makshtas, H. Welch, M. D. Shupe, J. M. Intrieri, K. Stamnes, R. W. Lindsey, R. Pinkel, W. S. Pegau, T. P. Stanton, and T. C. Grenfeld (2002): Surface heat budget of the Arctic Ocean. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **83**, 255-276.
- Wassmann, P., C. M. Duarte, S. Agusti, and M. K. Sejr (2011): Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. *Glob. Change Biol.*, **17**, 1235-1249.
- Woodgate, R. A., T. Weingartner, and R. Lindsay (2010): The 2007 Bering Strait oceanic heat flux and anomalous Arctic sea-ice retreat. *Geophys. Res. Lett.*, **37**, L01602. doi:10.1029/2009GL041621.
- Woodgate, R. A., T. J. Weingartner, and R. Lindsay (2012): Observed increases in Bering Strait oceanic fluxes from the Pacific to the Arctic from 2001 to 2011 and their impacts on the Arctic Ocean water column. *Geophys. Res. Lett.*, **39**, L24603. doi:10.1029/2012GL054092.
- Yamamoto-Kawai, M, F. A. McLaughlin, E. C. Carmack, S. Nishino, and K. Shimada (2009a): Aragonite undersaturation in the Arctic Ocean: effects of ocean acidification and sea ice melt. *Science*, **326**, 1098-1100.
- Yamamoto-Kawai, M, F. A. McLaughlin, E. C. Carmack, S. Nishino, K. Shimada, and N. Kurita (2009b): Surface freshening of the Canada Basin, 2003-2007: River runoff versus sea ice meltwater. *J. Geophys. Res.*, **114**, C00A05, doi:10.1029/2008JC005000.
- Yokoi, N., K. Matsuno, M. Ichinomiya, A. Yamaguchi, S. Nishino, J. Onodera, J. Inoue, and T. Kikuchi (2016): Short-term changes in a microplankton community in the Chukchi Sea during autumn: consequences of a strong wind event. *Biogeosciences*, **13**, 913-923, doi:10.5194/bg-13-913-2016.

## Impact of sea-ice reduction on the plankton community in the Pacific sector of the Arctic Ocean

Kohei Matsuno\*

### Abstract

This article describes the outline of research result on the effects of sea-ice reduction on the plankton community in the Pacific sector of the Arctic Ocean obtained by the author and his colleagues. In the Pacific sector, abundances of microprotists and zooplankton community were higher in the shelf (Chukchi Sea) than those in the basin due to the intrusion of high-nutrient Pacific Water into the shelf. In the Chukchi Sea, zooplankton abundance and biomass were higher in 2007/08 (when sea-ice melted) than those of 1991/92 (when sea-ice remained), meaning that sea-ice reduction could increase the productivity of the zooplankton community. With this change, the northward migration of Arctic species was also observed, indicating that Pacific species could be more dominant in the Arctic Ocean with sea-ice reduction. In the basin, seasonal changes in the zooplankton community were governed by sea-ice concentration, phytoplankton bloom and life cycle (vertical migration) for each species. This finding suggests that sea-ice reduction may affect seasonal changes in the basin zooplankton community of the Arctic Ocean. From shipboard experiments, the reproduction success of Pacific species and the hatchability of eggs were also revealed for the Pacific sector of the Arctic Ocean.

**Key words:** Pacific sector in the Arctic Ocean, phytoplankton, zooplankton, copepods, sea-ice reduction

(Corresponding author's e-mail address: k.matsuno@fish.hokudai.ac.jp)

(Received on 17 October 2018; accepted on 22 October 2018)

(doi: 10.5928/kaiyou.27.6\_217)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2018)

---

\* Hokkaido University, Graduate School of Fisheries Sciences.  
3-1-1, Minato-cho, Hakodate, Hokkaido, 041-8611, Japan  
e-mail: k.matsuno@fish.hokudai.ac.jp