北極海沿岸域に生息する有殻翼足類 Limacina helicina の生活環 _{佐々木}洋¹・秋葉 文弘²

Life cycle of the cosomatous pteropods Limacina helicina in the arctic coastal waters

Hiroshi SASAKI and Fumihiro AKIHA

Abstract

The aragonite shell-bearing zooplankton (thecosomatous pteropods), *Limacina helicina* were collected using sediment traps (ST) below the surface in the Amundsen Gulf of Canadian arctic coastal waters during July 2004 to November 2006. The present study is to know life cycles on the seasonality of the abundance, reproduction processes and life span of *L. helicina*. Although the ST have not been used to collect zooplankton, time-integrated samplings with ST can give information on seasonal variations of zooplankton living above the ST particularly in ice-covered polar waters.

The period of the maximum abundance of *L. helicina* ($159 \text{ m}^{-2}\text{d}^{-1}$ in terms of the number of sinking individuals) in October 2004–05 approximately coincided with the period when the sea ice and the particulate organic carbon (POC) flux at about 100 m began to increase. The POC flux at the depth primarily changed with the surface phytoplankton production. The growth stage of *L. helicina* was identified according to the development and the approximate size of the reproductive cells. Immature specimens (mostly veligers of <0.3 mm), specimens of not fully matured (mostly juveniles of 0.3–1.4 mm) and matured specimens (adults of >1.4 mm) occurred predominantly in April–August, August–November and August–next March, respectively. Less marked growth of *L. helicina* during ice–covered winter was observed. Based on the present findings, the spawning period of *L. helicina* was in summer (July –August) and most of the life span of *L. helicina* can be one or two years in the arctic waters.

1. 序論

有殻翼足類とは、軟体動物門、腹足綱、有殻翼 足目に属する浮遊性巻貝である。これらの多くは 雌雄同体の雄性先熟動物である(Hsiao, 1939a; Lalli and Wells, 1978; Lalli and Gilmer, 1989)。有 殻翼足類は世界各地の寒帯、亜寒帯域から温帯、 熱帯域まで広く分布しており(Bé and Gilmer, 1977)、北極海域や南極海域などの寒帯域では、し ばしば動物プランクトン群集の中で優占する (Bathmann et al., 1991; Walkusz et al., 2003; Daase and Eiane, 2007; Hunt et al., 2008, Nishizawa et al., 2013)。有殻翼足類の多くは雑 食性であり(Gilmer and Harbison, 1991)、自身が 分泌する球体状の粘液性餌捕集網(mucous web) に付着した植物プランクトンや沈降粒子などを効 率的に捕食する。この特殊な捕食方法により、他 の動物プランクトンと比較して植物プランクトン に対する高い摂食速度を持つ (Pakhomov et al., 2002; Seibel and Dierssen, 2003; Bernard and Froneman, 2009)。有殻翼足類の *Limacina retroversa* を用いた飼育実験によると、溶存有機物と される 0.2 μm未満の粒子までも捕食可能である とされている (Noji et al., 1997)。

有殻翼足類は同じ腹足綱の裸殻翼足目に属する クリオネ (*Clione limacina*)の主な餌生物である (Conover and Lalli, 1972)。また、海鳥や数種の 魚類にも捕食される (Foster et al., 1987; Montgomery et al., 1989)。有殻翼足類は粘液性 餌捕集網を形成することにより、海水との摩擦を 増し浮力を得た状態で捕食を行うが、乱流による ストレスや捕食者からの逃避時には分泌していた 餌捕集網を放棄する (Gilmer and Harbison,

¹石卷専修大学理工学部生物科学科

²東北緑化環境保全株式会社

1986)。放棄された餌捕集網は下層に有機物集塊 (マリンスノー)として沈降する (Bathmann et al., 1991)。また、*L. retroversa* が排泄する糞粒は 大型のカイアシ類 (*Calanus finmarchicus, C. hyperboreus*)の糞粒より沈降速度が速いため (Noji et al., 1997)、南極海の Terra Nova 湾では沈降糞 粒の大半を有殻翼足類のそれが占めることもある (Accornero et al., 2003)。

一方、地球規模の環境問題とされている海洋酸 性化の影響を最も受け易い生物群が炭酸殻を持つ 貝類などであり (Caldeila and Wickett, 2003)、有 殻翼足類も対象となる生物群の一つである (Comeau et al., 2009: Orr et al., 2005: Roberts et al., 2008; 佐々木・遠藤, 2019)。海洋酸性化とは、 大気中に過剰に排出された CO₂が海洋に溶け込 むことにより、重炭酸イオン、炭酸イオンの平衡 が崩れ、最終的に海水の pH が低下することであ る(Caldeila and Wickett, 2003; Orr et al., 2005)。 炭酸カルシウムにはアラゴナイト、カルサイト、 バテライトの3つの化学形があるが、有殻翼足類 はアラゴナイトを主成分とする炭酸カルシウムの 殻を形成し、酸性化環境下ではこの殻が溶解する ためその影響が最も大きい (Orr et al., 2005)。最 近の研究ではカナダ北極圏海域においてすでに酸 性化が進行し、アラゴナイトが溶解する状況にあ るとする報告がなされた(Yamamoto-Kawai et al., 2009; 島, 2019)。

有殻翼足類の高い摂食速度や餌生物として重要 であるという側面を持つ一方、海洋酸性化による 負の影響が懸念されるが、その生活史に関する基

礎的研究は未だに乏しい。数少ない研究 (Kobayashi, 1974) により、中央北極海 域における有殻翼足類の一種である *L. helicina* の寿命がおおよそ 1.5-2 年であ ると推定されたが、Gannefors et al. (2005) は1年の寿命を持つとしている。 また、南極海域における有殻翼足類の研 究によると (Dadon and Cidre, 1992)、 *L. retroversa* の寿命はおおよそ1年であ ると予想された。また、北極海域におい て観測海域が違えば成熟に至るまでの殻 径の成長過程、また最大殻径に相違が見 られている (Kobayashi, 1974; Gannefors et al., 2005)。このような不一致が海域環境の差 異に起因するものか、あるいは採集頻度の過小に より生じたものかについては不明である。そこ で、本研究では時系列型セディメントトラップ (ST)を使用して、約2年間の定点連続採集を行っ た。ST とは本来、非生物粒子の沈降量を測定す るために使用されるため、動物プランクトンは粒 子量測定直前に除去されるのが定法である (Knauer et al., 1979)。しかし、ST を使用するこ とで、海氷に覆われる時期の海域において周年動 物プランクトン試料採集が可能である(Makabe et al., 2009)。さらに、北極海域において 200 m 以浅でプランクトンネットにより採集された有殻 翼足類の現存量と同観測点の 200 m において ST により採集された有殻翼足類の沈降量に有意な正 の相関が認められたことから(真壁, 2007)、ST により採集された有殻翼足類は表層の現存量を反 映すると考えられる。

本研究では、以上のような ST 採集法の利点を 生かして、北極圏海域に優占する有殻翼足類 L. helicina を、年間を通して継続的に採集し、その 生活史を明らかにすることを目的とした。

2. 材料と方法

本研究は、国際共同研究プロジェクト Arctic Net(カナダラーバル大学 Louis Fortier 教授主導) において ST で採集した試料を用いた。研究対象 海域はカナダ北極圏ボフォート海アムンゼン湾の 観測定点、CA04 (71°02'N、133°47'W)、CA08 (71°00'N、125°58'W) 及び CA18 (70°39'N、127°



図 1. カナダ北極圏ボフォート海とアムンゼン湾における観測点。CA18、 CA08、CA04(破線の丸)に設置したセディメントトラップの採集試料 を観察した。

表 1.	各観測点で有殻翼足類採集に使用したセディメントトラップのタイプ、	観測期間、	観測地点の位置およ
	び係留された深度。		

観測点	セディメントトラップ	観測期間	緯度(N)	経度(W)	係留深度(m)	
CA18A	Mishing God	04/07/01 05/00/15		107 0050	113	
CA18B	Nichiyu 826	04/07/31-05/08/15	70 38.966	127 6.252	219	
CA18A	NI:-1: 000	05/00/14 00/11/90	50 % 00 500	105 0050	103	
CA18B	Nichiyu S26	05/09/14 - 06/11/30	70 38.566	127 6.252	198	
CA08A	Technicap PPS 3	05/00/11 00/00/01	71° 0 0 10'	1059 55050	104	
CA08B	Nichiyu S26	05/09/11-06/08/31	71 0.049	125 57.852	201	
CA04A	Technicap PPS 3	05/09/07 - 06/11/30	71°01335'	133° 46 443'	100	
CA04C	Nichiyu S26	00/100	11 01.000	100 10.110	201	

06'W)である (図1)。2004年7月31日から2005 年8月15日、および2005年9月14日から2006 年11月30日までの約2年間の採集を行った。 ST は各観測点で深度約100mと約200mに設置 した(表1)。

水温は海洋観測が行われた時期にのみ表層から 海底まで CTD (Seabird SBE-911 +[©]) により測 定した。また、沈降粒子量は ST により採集され た非生物粒子を 450℃で4時間燃焼した後、乾燥 重量を測定済みのグラスファイバーフィルター (Whatman 社 GF/F 0.7 μ m ϕ 25 mm) により濾過 した。濾過後 60℃で12時間乾燥した後、乾燥重 量 および粒状有機炭素量 (POC: Particulate Organic Carbon) などを測定した。なお、水温 データは本研究と同様に国際共同プロジェクト Arctic Net の一環として実施された研究の成果 (Forest et al., 2009) から引用した。海氷面積(一 定の海洋表層面積中に占める海氷域面積の割合) のデータは Canadian Ice Service (CIS, http:// ice-glaces.ec.gc.ca/IceGraph) を引用した。

本研究で用いた時系列型 ST は Nichiyu S26 と TECHNICUP PPS3 であり、採集口面積はそれぞ れ 0.502 m²、0.125 m²である。ST の底部には、最 終濃度 5%のホルマリン海水で満たされた 13~26 本のサンプルボトルが装着されている。沈降粒子 や動物プランクトンなどはプログラムされた採集 期間 (7-90 日)に採集された。なお、一期間の採 集を終えるとターンテーブルが回転して次のサン



図 2. セディメントトラップで採取された Limacina helicina。

プルボトルで採集を開始するが、生物生産が高く 沈降量が多いと予想される春季から秋季間はより 短く、生産性の低い冬季は長く設定された(Forest et al., 2008)。

ST で採集した試料は、ST 回収直後に船上にて 沈降粒子量の測定やその他の分析試料用に分割さ れた。分割された試料の一部を持ち帰り、実体顕 微鏡下で試料中から有殻翼足類を採取し(図2)、 それらの個体数および殻径を測定した。なお、有 殻翼足類の個体数は沈降個体数フラックス単位 (m⁻² d⁻¹)を使用した。

Lalli and Wells (1978) によると、カナダ亜北極 域において採集された有殻翼足類 *L. helicina* の 成長ステージは 0.3 mm までが幼生個体 (veliger)、0.3~4.0 mm までが未成熟個体 (juvenile)、4.0~5.0 mm までが雄成体 (male)、5.0 mm 以上が雌成体 (female) である。しかし正確な成 長ステージの判別には、生殖腺における生殖細胞 の有無に加え、生殖器官の発達度合を指標として 用いている (Lalli and Wells, 1978)。本研究にお いても、アムンゼン湾で採集した有殻翼足類の成 長ステージをヘマトキシリンおよびエオシンによ り染色した切片を観察し、生殖細胞の有無、発達 程度などから判断した。ヘマトキシリンは細胞核 を紫色に、エオシンは細胞質を桃色に染める染色



液である。

3. 結果

3-1. 環境特性とそれらの季節的変化

本研究海域の水温は 7~8 月に表層で約 4℃ま で上昇することを除き、-1.8~0 ℃の範囲にある (Forest et al., 2009)。海氷面積の季節的変化は 2 年間で同様の傾向を示したが、7 月に海氷が融け 始め 9 月まで低い値を示すが、10 月には再び海氷 が覆い始める (図 3)。これより、水温が比較的高 く、海氷に覆われない 7~9 月を夏季とした。な お、秋季、冬季および春季は同海域で行われた Makabe (2009)を一部参考にそれぞれ 10~11 月、 12~3 月、4~6 月とした。観測点 CA18 の 100 m における沈降粒子量 (POC) は 3 年とも夏季から 秋季にかけて高い値を示しており、その沈降量は 2004 年 9 月で約 8 mg C m⁻² d⁻¹、2005 年 7~8 月 で約 13 mg C m⁻² d⁻¹、2006 年 5 月で約 20 mg C m⁻² d⁻¹である (Forest et al., 2009)。

表 2-1. 04-05 年の CA18 における深度・季節別 L. helicina の沈降個体数。

	採集開始日	长生物之口	04-05年 CA18									
ボトル			捰	取深度 113	m	探取深度 219m						
No.		休朱於」口	沈降個体数	空殻沈降数	空殻の割合	沈降個体数	空殻沈降数	空殻の割合				
			(個体/m ² /日)	(個/m ² /日)	(%)	(個体/m ² /日)	(個/m ² /日)	(%)				
1	7月31日	8月15日	6.0	31.8	84.2	1.0	64.7	98.5				
2	8月16日	8月31日	10.3	8.0	43.6	5.5	12.4	69.4				
3	9月1日	9月15日	8.8	3.4	27.5	3.7	8.5	69.6				
4	9月16日	9月30日	71.7		0.0	3.7		0.0				
5	10月1日	10月15日	63.2	0.7	1.1	7.4		0.0				
6	10月16日	10月31日	159.1	1.2	0.7	6.5	0.5	7.1				
7	11月1日	11月30日	81.8	1.2	1.4	4.5		0.0				
8	12月1日	12月31日	ND	ND	ND	1.5		0.0				
9	1月1日	1月31日	16.4		0.0	3.1	12.8	80.6				
10	2月1日	2月28日	6.4	0.9	12.8	2.0	11.9	85.7				
11	3月1日	3月31日	7.2		0.0	2.1		0.0				
12	4月1日	4月15日	ND	ND	ND		6.9	100.0				
13	4月16日	4月30日	2.1	1.1	33.3		7.0	100.0				
14	5月1日	5月7日	3.4		0.0		3.4	100.0				
15	5月8日	5月14日	11.4		0.0		9.7	100.0				
16	5月15日	5月21日	2.3	19.3	89.5		25.0	100.0				
17	5月22日	5月31日	0.2		0.0		6.8	100.0				
18	6月1日	6月7日	0.3		0.0		4.0	100.0				
19	6月8日	6月14日	0.6	3.4	85.7		4.5	100.0				
20	6月15日	6月21日	0.6	2.3	80.0		1.1	100.0				
21	6月22日	6月30日					5.3	100.0				
22	7月1日	7月7日	1.1		0.0		5.7	100.0				
23	7月8日	7月14日	1.1		0.0	1.1	1.1	50.0				
24	7月15日	7月21日				ND	ND	ND				
25	7月22日	7月31日	ND	ND	ND	ND	ND	ND				
26	8月1日	8月15日	ND	ND	ND	ND	ND	ND				

3-2. L. helicina の沈降個体数の季節変化

2004 年から 2006 年のアムンゼン湾に出現した 有殻翼足類は全てが L. helicina であった。識別 の基準となる L. helicina の形態的特徴は、貝殻が 左巻であり殻表面に縦肋が見られること、また 2 対の翼足を持つことである。400 μ m未満の個体 の多くは軟体部が消失しており同定が困難であっ た。同じ Limacina 属である L. retroversa も寒冷 海域に出現する報告があるが (Meinecke and Wefer, 1990; Bathmann et al., 1991; Walkusz et al., 2003)、本研究では大型サイズの L. retroversa 成体の出現は確認されなかったため、小型個体 はすべて L. helicina として扱った。

全観測点における最大沈降個体数は、04-05 年 CA18 の 113 m で 159 個体 m⁻² d⁻¹であった(表 2-1)。また、次に多く観察されたのは、翌年の同 観測点における 103 m で 139 個体 m⁻² d⁻¹であっ た(表 2-2)。他の観測点においては、最大でも 05-06 年 CA04 の 100 m において 14 個体 m⁻² d⁻¹ であったため、本研究においては、最も沈降個体 数の多い CA18 に着目した。

3-3. 組織学的観察による L. helicina の成熟度の 推定

L. helicina の殻径増加に伴う成長ステージの変 化を観察するためにヘマトキシリン・エオシン (HE) 染色を行った。

HE 染色の結果、殻径 940 µm未満の個体の生殖 腺内には生殖細胞が見られなかった(図 4a)。殻 径 1.4 mm の個体の生殖腺内には精子が多量にみ られ(図 4b)、2 mm を超える個体では卵母細胞 がみられた(図 4c)。本研究中最も大型の個体で ある 5.1 mm の個体の生殖腺内は卵原細胞で満た されており、雌成体に近いことがわかる(図 4d)。 しかし、本種は雌雄同体であるため、生殖腺内に 精子と卵子を保持している時期がある(Hsiao, 1939a; Lalli and Wells, 1978)。それが雄または雌 として成熟しているかの識別は精原細胞、卵原細

表 2-2. 05-06 年の CA18 における深度・季節別 L. helicina の沈降個体数。

		「「「「「」」」	05-06年 CA18									
ボトル	採集開始日		採	取深度 103	m	探取深度 198m						
No.		休朱於」口	沈降個体数	空殼沈降数	空殻の割合	沈降個体数	空殻沈降数	空殻の割合				
			(個体/m ² /日)	(個/m²/日)	(%)	(個体/m ² /日)	(個/m²/日)	(%)				
1	9月14日	9月30日	130.2		0.0	20.6		0.0				
2	10月1日	10月15日	139.1		0.0	40.3		0.0				
3	10月16日	10月31日	32.3		0.0	40.8	82.6	66.9				
4	11月1日	11月30日	25.5	9.2	26.4	12.2	126.3	91.2				
5	12月1日	12月31日	44.4	32.6	42.3	7.7	157.2	95.3				
6	1月1日	1月15日	17.0	28.1	62.4	0.3	9.8	97.4				
7	1月16日	1月31日	48.3	1.0	2.0	1.5	51.8	97.2				
8	2月1日	2月28日	36.4		0.0	15.9	50.0	75.9				
9	3月1日	3月15日	4.8	3.7	43.8	3.7	8.0	68.2				
10	3月16日	3月31日	5.0		0.0	2.5	12.4	83.3				
11	4月1日	4月15日	0.8	1.6	66.7	3.2	25.5	88.9				
12	4月16日	4月30日	1.3	8.2	86.1	0.5	55.7	99.1				
13	5月1日	5月15日	1.1	10.9	91.1	1.1	31.3	96.7				
14	5月16日	5月23日	9.1	54.6	85.7		177.1	100.0				
15	5月24日	5月31日	5.3	81.4	93.9		17.9	100.0				
16	6月1日	6月7日	3.4	19.3	85.0	1.1	21.6	95.0				
17	6月8日	6月15日	1.0	7.0	87.5		12.9	100.0				
18	6月16日	6月22日	0.6	4.0	87.5	1.1	59.1	98.1				
19	6月23日	6月30日	0.5	3.5	87.5		1.0	100.0				
20	7月1日	7月7日		2.3	100.0	1.1	1.7	60.0				
21	7月8日	7月15日	4.0	3.0	42.9		12.9	100.0				
22	7月16日	7月22日	12.5	17.1	57.7	3.4	2.3	40.0				
23	7月23日	7月31日	1.8	5.3	75.0		60.2	100.0				
24	8月1日	8月15日	46.7	1.1	2.2	2.1	155.0	98.6				
25	8月16日	8月31日	42.3		0.0	ND	ND	ND				
26	9月1日	11月30日	ND	ND	ND	ND	ND	ND				



図4. ヘマトキシリン・エオシン染色による L. helicina の生殖腺切片。(a): 殻径 900 µmの個体の生殖腺を使用。図中の破線内が生 殖腺。(b): 殻径 1.4 mm 個体の生殖腺を使用。矢印で示されたのが精子。(c): 殻径 2.7 mm 個体の生殖腺を使用。矢印で示 されたのが卵母細胞。(d): 殻径 5.1 mm 個体の生殖腺を使用。矢印で示された部分がより成熟した卵母細胞。

胞とそれぞれの生殖器の発達度合によって決まる が、それは相対的な基準であるため、厳密には雌 雄の識別は難しい。そこで本研究では、明確な雌 雄の判別は行わず、沈降個体数における殻経組成 の季節変化に注目して、*L. helicina*の寿命の推定 を行った。

3-4. L. helicina 殻径組成の季節変化

有殻翼足類は日周鉛直移動を行うことが知られ ており、300 m 程度の深度への移動が可能である (Hunt et al., 2008)。そのため、同一水柱内の生息 数の指標として、便宜的に 100 m と 200 m の沈降 個体数を合わせた沈降個体数として表した(表 3-1、3-2)。

04-05 年および 05-06 年の CA18 で採集した *L. helicina* の殻径は 8~9 月および 4~6 月に増加傾 向 に あ っ た (表 3-1、3-2)。05 年 8 月 に は、 200~300 μmの個体が出現するが、その大半は 300~800 μmの個体が占めていた(約 84%)。9 月 に 600 μ m未満の個体が占める割合は減り、4 月ま で 600~900 μ m の 個 体 が 大 半 を 占 め た (約 78~100%)(表 3-1)。5 月には再び 300 μ m未満 の個体の割合が増加したが、6 月には 1000~2000 μ mのみ出現が確認された。同時期に約 300 μ m 前後の個体は出現していないが、7 月には再び 400~600 μ mの個体が出現した(表 3-1)。その後、 05-06 年の 9 月には前年と同様に 600~800 μ mの 個体がほとんどを占めた(約 81%)(表 3-2)。10 月から翌年の 5 月までは、500~900 μ mの個体が その大半を占め(約 66~94%)、前年と同様の傾 向を示した。6 月には 1000 μ m以上の個体の割合 が高くなり(約 64%)、同時に 200 μ m未満の個体 も見られた。7、8 月には 300~500 μ mの個体の割 合が増加した(それぞれ約 74、60%)。

4. 考察

4-1. ST による L. helicina の採集効率

海洋生物の産卵から成熟期を経て死亡に至る生

佐々木 洋・秋葉 文弘

-	設経組成 (%)											
殻経 (μm)					0	4-054	∓ CA1	8				
-	8月	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月
<200										34.3		
200 - 300	0.8		0.1	0.2						45.7		
300 - 400	9.6	0.4					4.9					
400 - 500	20.8	2.1	0.6	0.7		1.4	7.3	2.0				28.6
500 - 600	16.8	11.4	4.4	4.8		18.1	4.9	8.0				71.4
600 - 700	28.0	60.2	48.0	30.0		38.9	31.7	38.0	25.0			
700 - 800	8.8	19.1	41.8	49.6	66.7	32.9	36.6	32.0	50.0	9.1		
800 - 900	0.8	1.9	1.9	12.4	16.7	6.5	12.2	18.0	25.0	6.3		
900 - 1000	0.8	0.8	0.4	0.8		1.4				4.6		
1000 - 1100	2.4	1.2	0.9								11.1	
1100 - 1200)	1.2	0.1	0.2		0.9					50.8	
1200 - 1300	4.8	0.8	0.1									
1300 - 1400)	0.4		0.2							38.1	
1400 - 1500)		0.6	0.1			2.4					
1500 - 1600)		0.3	0.4	16.7							
1600 - 1700	2.4	0.4	0.5	0.3								
1700 - 1800)		0.1									
1800 - 1900)											
1900 - 2000	1.6			0.2								
2000 - 2100	1.6							2.0				
2100 - 2200)											
2200 - 2300)											
2300 - 2400)											
2400 - 2500	0.8											
2500 - 2600)											
2600 - 2700)											
2700 - 2800)		0.1									
2800 - 2900)											
2900 - 3000)											
≧3000												

表 3-1. 04-05 年の CA18 における 200 m 以浅の *L. helicina* 沈降個体の殻径組成。 示された数字は同期間の個体数総数に占める割合(%)。

活史を明らかにするためには、同一個体群を想定 した定点での定期的な観測が欠かせない。しか し、寒冷海域においては海氷に覆われる時期があ るため、定法とされるプランクトンネットによる 動物プランクトンの定点連続採集は困難を伴う。 これが、寒冷海域において有殻翼足類の生活史に 関する知見が乏しい理由の一つと考えられるが、 いずれの先行研究においても(Kobayashi, 1974; Gannefors et al., 2005)冬季における試料採集の 困難さから1年を通した定点観測は行われてはい ない。ST を用いた動物プランクトン採集法は継 続採集が可能である利点はあるが、いくつかの採 集効率上の問題点も考えられる。

Harbison and Gilmer (1986) によると、ST に L. helicina が混入する理由として、捕食者から逃 れるために行う下方への逃避行動、また ST 係留 用のケーブルに接触したショックによる沈降によ るものと考えられている。また有殻翼足類は日周 鉛直移動を行うため (Hunt et al. 2008)、能動的に ST に入る可能性もあるが、死亡個体であるなら

-	殻経組成 (%)													
殻経 (μm)		05-06年 CA18												
	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月		
< 200										13.6				
200 - 300		0.2						15.8			4.3	0.8		
300 - 400		0.7	0.8		1.5						28.3	14.5		
400 - 500		0.5	1.0	2.7	5.3		2.0		5.4		45.7	45.1		
500 - 600	2.5	2.9	24.3	25.1	16.8	13.0	33.3	7.9	5.4		13.0	26.0		
600 - 700	39.8	38.3	22.6	16.4	29.8	31.5	20.6	13.2	32.3			9.9		
700 - 800	41.6	46.5	31.8	27.6	28.2	19.6	17.6	21.1	21.5			1.5		
800 - 900	8.7	5.9	12.3	10.1	10.7	13.0	12.7	23.7	20.8	13.6	4.3			
900 - 1000	1.2	0.8	1.3	2.1	1.5	3.3			4.6	9.1		0.8		
1000 - 1100	1.2	1.4		0.5	0.8	1.1		5.3	4.6	22.7				
1100 - 1200	1.9								5.4	18.2				
1200 - 1300	1.2	0.5								13.6				
1300 - 1400	0.6	0.2	0.5	1.0	0.8		3.9							
1400 - 1500)	0.6		0.5								1.5		
1500 - 1600	0.6		0.3		0.8					9.1				
1600 - 1700)	0.2	0.3	0.5		1.1	2.0							
1700 - 1800)	0.4		0.5										
1800 - 1900	0.6	0.3	0.3	0.5		1.1								
1900 - 2000)	0.4	0.3	1.6	0.8	3.3	2.0	13.2						
2000 - 2100)					2.2	2.0							
2100 - 2200)		0.3	1.1	2.3									
2200 - 2300)		0.5	1.6	0.8	2.2	2.0							
2300 - 2400)	0.2	1.0	2.2		2.2								
2400 - 2500)			1.1		2.2								
2500 - 2600)		0.5			1.1								
2600 - 2700)		0.3											
2700 - 2800)		1.1	1.1		3.3	2.0							
2800 - 2900)			1.6										
2900 - 3000)										4.3			
≧3000		0.2	0.8	2.2										

表 3-2. 05-06 年の CA18 における 200 m 以浅の L. helicina 沈降個体の殻径組成。 示された数字は同期間の個体数総数に占める割合(%)。

ば受動的に沈降して ST に捕捉される。このよう に、ST には様々な要因で *L. helicina* が採集され ると考えられる。しかし、真壁(2007)は2003年 から2004年にかけてカナダ北極圏アムンゼン湾 の水深約200mから表層までプランクトンネッ トにより継続的に採集した翼足類の現存量と、約 200mに設置した ST により継続的に採集された 翼足類の沈降個体数を比較した結果、両者の間に 有意な正の相関を見出した。また、これら ST 試 料中に含まれる翼足類のほぼすべてが *Limacina* 属であった(真壁、2007)。つまり、200 m 付近の ST で採集された *L. helicina* の沈降個体数は同深 度以浅の水柱中の *L. helicina* の現存量を反映し ていると考えられる。仮に、200 m 付近の ST の 沈降個体数が同深度の現存量の一定割合を反映し ているとすれば、両者の回帰式は *L. helicina* 現存 量(200 m 水柱の平均個体数 m⁻³)=0.2652 × *L. helicina* 沈降個体数(個体数 m⁻² d⁻¹) + 0.7676 と 表すことができる(真壁, 私信)。理論的には 200 m の沈降個体数から水柱の現存量が推定できる ことになる。また本研究結果が示した通り、100 mの沈降個体数が200mのそれよりも多いとい うことは、沈降途中で一部が消失することを意味 している。つまり100mの沈降個体数とそれ以 浅の現存量を比較するならばより高い相関が得ら れたと思われる。

有殻翼足類は極海域においてしばしば最も高い 現存量を示すことがある一方(Bathmann et al., 1991: Walkusz et al., 2003: Daase and Eiane, 2007)、顕著な不均一分布、つまり局所的集中分布 を示すと考えられている。例えば、西バレンツ海 の観測点 82 (76° 15' N、23° 12' E) における L. *helicina*の現存量は 179 個体 m⁻³であるのに対 し、近接する観測点71 (76°48'N、20°15'E)では 1.6 個体 m⁻³である (Werner, 2005)。また、8 月 のノルウェー周辺海域における L. retroversa の 現存量が 130000 個体 m⁻³を超える時もあれば (Bathmann et al., 1991)、沈降個体数が 540 個体 m⁻² d⁻¹に達する場合もある (Meinecke and Wefer, 1990)。つまり本研究海域の L. helicina の生息密度(最大で159個体m⁻²d⁻¹)は他海域と 比較して高いとは言えない。しかし不均一分布が 顕著な場合、スナップショット的プランクトン ネット採集においては生息密度を正確に測定する ことは難しい。一方、時系列採集が可能な ST の 場合には、数日から数週間の時間平均として採集 されるため、平均的生息密度としてはより正確で あると思われる。

4-2. L. helicina 出現量の季節変化

CA18 において、最も個体数が高かった時期は 両年ともに10月であった(表 2-1、2-2)。 Forbes, et. al. (1992)によると、カナダ北極圏ボ フォート海の観測点SS1 (70°46'N、127°24'W) においてST (係留深度145 m)を用いて採集され たL. helicina の個体数は海氷の形成が始まる 10~11月に最大値を示している。Kobayashi (1974)は、中央北極海のL. helicina は夏季に 1200 mまでの深度に分布し、他の季節には主に 200 m以浅に分布域を狭めるという観察結果を示 した。その結果を参考にして、Forbes et. al. (1992)は秋以降に上昇する集団が10~11月のL. helicina のピークを形成したと説明した。しかし L. helicina が 1000 m もの深度を上昇する遊泳力 があるかどうかについては疑わしい。本研究にお いて、CA18の400m付近に設置したSTにおい ても L. helicina が夏季に採集されているが、100 m 及び 200 m における個体数と比較すると、年間 を通して約 0.4 個体 m⁻²d⁻¹と非常に低い値を示し ている。この結果から判断するならば、夏季に 1200 m まで分布域を広げた個体が冬期に表層ま で上昇して集団を形成し、その結果個体数のピー クを形成したとは考え難い。Forbes et. al. (1992) は、海氷の形成時期と L. helicina の個体数増加時 期の一致から、両者の関連を指摘した。本研究に おいても L. helicing の個体数が最大値を示す 10 月に海氷の形成が始まっており(図3)、両者の関 連を否定することはできないが、説明に要する証 拠は十分とは言えない。Singh and Conan (2008) によると、北西アラビア海における有殻翼足類の 個体数は 10 月に最大値(約 1700 個体 m⁻² d⁻¹)を 示した。Meinecke and Wefer (1990) によると、 ノルウェーおよびスバールバル島沿岸域の観測点 LB1 (69° 30. 11' N、10° 00. 02' E) において、深 度 2760 m の ST で採集した L. retroversa の個体 数は8~11月に相対的に高く、10月に最大値(約 550 個体 m⁻² d⁻¹) を示した。また、8~11 月にお いて、未成熟個体が大半を占めている。本研究に おいても、L. helicina の個体数は 10 月に最大値 を示しており(表 2-1、2-2)、個体数のピークが見 られる時期は彼らの結果と一致している。

4-3. L. helicina の生活環

2004~2006 年における *L. helicina* 殻径組成の 変化について、最も個体数割合の多い殻径を中心 に見ると、注目すべきは、2005 年 5 月に殻径 200 - 300 µmの個体が約半数を占めることである (表 3-1)。また、同時期に殻径 200 µm未満の個体も 約 34% と比較的高い割合で出現している (表 3-1)。殻径 200 µm未満の個体の出現は、2006 年 6 月にも約 14%の割合で確認されている (表 3-2)。

Paranjape (1968) によると、*L. helicina* が浮遊 卵塊からハッチアウトした時の殻径は 75 μmであ り、4 日後には殻径は 105 μmまで成長し、30 日ま でに殻径は 200 μmに達する。これをもとに成長 速度を概算すると、殻径 600 µmに達するのはハッ チアウトから約4カ月後となる。つまり、2004年 8月に最も個体数割合の高い殻径 600-800 µmの 個体については、同年4月の再生産により新規加 入した個体と考えられる。以上を踏まえると、再 生産の時期としては、4~6月の可能性が高いと考 えられる。

次に、再生産を行う雌の出現状況について見て みる。組織観察結果のとおり、殻径 5.1 mm の個 体では、雌成体に近いことが確認されおり、殻径 2 mm を超える個体では卵母細胞がみられている (図 4c d)。これら雌成体に近い大型個体が出現 出していれば、近く再生産が起こる可能性はある。

まず、2004年4月頃の再生産により新規加入し たと考えられる集団である。この集団について は、殻径組成の経時変化を踏まえると、同年8月 から2005年4月まで未成熟のまま過ごしている ため(表3-1)、2005年4月に再生産を行う集団で はない。一方、2005年9月~2006年3月頃まで に殻径1.4 mm以上の個体の出現が見られている ため(表3-2)、9月頃に掛けて成長し、そのまま 越冬したのち、2006年5月に再生産を行っている のかもしれない。つまり、この集団については、 その寿命は2年である可能性が考えられる。

次に、2005年5月頃の再生産により新規加入し たと考えられる集団であるが、これについても、 殻径組成の経時変化を踏まえると、上述の集団と 同様に2005年9月から2006月4月まで未成熟の まま過ごしていると考えらえる(表 3-2)。しか し、2006年6月には、殻径1-1.1mmの個体割合 が最も高く、殻径1.5mmを超える個体も見られ ていることから(表 3-2)、同年5~6月に急激に 成熟し、再生産を行っている可能性も考えられな くはない。この場合の寿命は1年である。

寿命に関して、もう1点注目すべきは、殻径 200 - 300 µmの個体が2004年の10~11月にも 僅かであるが見られることである(表3-1)。これ は、主な再生産時期と考えらえる4~6月以外に も、小規模な再生産が起こっている可能性を示唆 している。しかし、本研究を通して、成熟卵や受 精卵を持つ完全に成熟した雌が採集されていない ため、寿命が1年か2年かに関する結論には至っ ていない。

4-4. L. helicina の寿命と環境要因

04-06年のカナダ北極圏沿岸域でSTにより採 集された L. helicina の季節的変化を観察するこ とにより、その個体の寿命は約1年もしくは2年 の可能性があり、主に春季(4~6月)に産卵、ふ 化などの再生産を行う可能性が高いという結論に 至った。本研究結果との比較のために、過去の研 究により示された L. helicina の寿命に関する結 果を以下にまとめた。Kobavashi (1974) は、中央 北極海 (Central Arctic) の Spiratella (Limacina の旧属名) helicina は 1.5~2 年の寿命を持ち、主 に春から夏に産卵すると報告したが、Gannefors et al. (2005) はスバールバル島コングスフィヨル デンの L. helicina は約1年の寿命を持ち、8月に 再生産のピークがあるとした。つまり本研究で は、Kobayashi (1974)の結果を支持している。ま た、Kobavashi (1974) は、冬季にも小規模の再生 産がおこると示唆しており、本研究においても観 察された年間を通した断続的再生産を行う個体群 の出現と矛盾しない。なぜ年間を通して再生産が 継続されるかについては、十分な説明は難しい。 Wells et al., 1976 が、西インド諸島の S. trochiformis と S. inflata は年間を通して幼生個体が出 現することから、一年中再生産が行われることを 示した。熱帯海域において、基礎生産は顕著な季 節変化が観察されず、年間を通してほぼ同様な餌 環境が提供されるために、有殻翼足類の再生産も 年間を通して行われることは理解しやすい。しか し本研究海域のように生物生産の季節変化が明瞭 な海域においては、同様の解釈は難しいと思われ る。

過去に行われた北極海域の L. helicina に関す る研究において、最大殻径と成熟に至った時期の 殻径に違いがみられている。Kobayashi (1974) によると、採集試料中で最も大型の個体は 3.7 mm であり、800 µm 以上を成熟個体とした。一 方 Gannefors et al. (2005) は殻長 13 mm を超え る個体も出現すると報告した。後者は組織学的観 察を行っておらず、成長ステージは Lalli and Wells (1978) のサイズ区分のみに従っている。こ れによると、雄成体は 4~5 mm であり、5 mm 以 上が雌成体である。本研究の最大殻径は 5.1 mm でありサイズ基準からは雌成体と判断されるが、 生殖腺中の生殖細胞の成熟度から判断すれば、雄成体は殻径 1.4 mm 以上の個体と考えられる。

このような相違が生ずる理由の1つに環境要因 が考えられる。観測海域の水温を比較すると、本 研究海域は7~8月に表層で約4℃まで上昇する が、それ以外の時期には-1.8~0℃の範囲にあり (Forest et al., 2008)、顕著な年変動は見られない。 一方、スバールバル島コングスフィヨルデンでは 高温高塩分の大西洋起源海流の影響により (Svendsen et al. 2002)、夏季には表層で5℃を超え ることもある (Walkusz et al. 2003)。Kobayashi (1974)の報告においては、観測点の表層水温は冬 季で-1.65~-1.85℃、夏季で-1.7~0℃の範囲で あった。一般に、海水温が上昇すると生物の代謝 活性も上昇するので、海水温が3海域中で最も高 いコングスフィヨルデンの L. helicina が最大殻 長においても最も高い値を示すことは妥当である かもしれない。

2番目の可能性は餌環境の違いである。研究海 域間の基礎生産量の変動が有殻翼足類の個体群密 度の変動を決定する主要な要因となる可能性があ る (Seibel and Dierssen, 2003)。餌生物としての 植物プランクトンの豊度が捕食者のサイズ、つま り殻径に影響するという考え方である。 Kobayashi (1974) は、基礎生産量を測定していな いため中央北極海を対象に行われた先行研究例を 参考にした。Sakshaug (2003) によると、中央北 極海の総基礎生産量は<1 g Cm⁻² y⁻¹ となること もある。一方、コングスフィヨルデンの基礎生産 量は年変動が大きく、夏季に観測された基礎生産 量は観測年によって 0.024~1.4 gCm⁻² d⁻¹の範囲 で変動している(Hop et al. 2002)。また、夏季ブ ルームが起こらない年も記録されている(Hop et al. 2002)。同様にボフォート海でも基礎生産量に は年変動がみられ、高い時には春季に 2.8 gCm⁻² d⁻¹が観測された年もあり、また基礎生産量の最 大値が秋季に見られることもある (Arrigo and van Dijken, 2004)。基礎生産量は年によりまた季 節的にも大きく変動するため、特定海域の代表的 値を選択することが難しく、基礎生産と L. helicina のサイズとの関連を説明することは容易で はない。

本研究の測点において基礎生産の季節変動に関

するデータはないため、同研究海域の観測点で測 定した沈降粒子量を基礎生産変動の指標に用い た。表層で基礎生産が高まる時期には、植物プラ ンクトン自身が凝集することによる沈降や植食性 プランクトンの糞粒により下層へ有機物が供給さ れる。そのため、沈降粒子量は表層の基礎生産量 をおおよそ反映するものとなる(佐々木、井関、 1989)。カナダ北極圏アムンゼン湾の 2003 年7月 に見られる沈降粒子量の増加は植物プランクトン のブルームの約2週間以内に起こっている (Forest et al. 2008)。Forest et al. (2009) による と、カナダ北極圏アムンゼン湾の観測点 CA18、 深度 100 m の沈降粒子量 (POC) は 7~9 月の間 に比較的高い値(約8~20 mgC m⁻² d⁻¹)を示し た。またカナダ沿岸域におけるクロロフィルaを 指標とする基礎生産量は5~8月の間に上昇する と報告された (Arrigo and van Dijken, 2004; 真 壁、2007: Forest et al., 2008)。本研究において推 定された L. helicina の再生産時期は 4~6 月であ るから、沈降粒子量の増加との一致は見られない が、基礎生産量が高まる時期とおおよそ一致して いる。

コングスフィヨルデンは、大西洋由来の比較的 水温の高い海流の影響を受けるため、他のフィヨ ルドより基礎生産も動物プランクトンの現存量も 高い(Hop et al., 2002; Walkusz et al., 2003)。ま た、多くの海域に出現し現存量の多い小型カイア シ類 Oithona simlis に次いで L. helicina が優占 種であるという報告もある(Daase and Eiane, 2007)。水温や基礎生産量の効果に加えて高温高 塩分の海流に輸送された餌生物プランクトン、ま た有殻翼足類群集の集積などの複合的影響が要因 となっているかもしれない。

本研究により、カナダ北極圏ボフォート海のL. helicinaは1年もしくは2年の寿命を持ち、基礎 生産量が上昇する春季に産卵することが示唆された。

5. 謝辞

Arctic net (CASES 研究計画の経済的支援母 体)、および国立極地研究所の支援に対して厚く 御礼申し上げる。石巻専修大学教授松谷武成博士 には、組織標本を用いた観察においてアドバイス

をいただきました。また共同研究者でもあった ラーバル大、三瓶真博士(現北海道大学)、 Alexandre Forest博士には試料やデータ提供な どの協力を頂きましたので、心から感謝の意を表 します。

6. 引用文献

- Accornero, A., Manno, C., Esposito, F. and Gambi M. C. (2003) The vertical flux of particulate matter in the polynya of Terra Nova Bay: part II. Biological components. *Antarctic Science*, 15: 175-188.
- Arrigo, K. R. and van Dijken, G. L. (2004). Annual cycles of sea ice and phytoplankton in Cape Bathurst polynya, southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic, *Geophys. Res. Lett.*, 31: L08384, doi: 10.1029/2003 GL018978.
- Bathmann, U., Noji, T. T. and von Bondungen, B. (1991). Sedimentation of pteropods in the Norwegian Sea in autumn. *Deep-Sea Res.*, A 38: 1341–1360.
- Bernard, K. S. and Froneman, P. W. (2009). The sub-Antarctic euthecosome pteropod, *Limacina retroversa*: Distribution patterns and trophic role. *Deep-Sea Res.* I 56: 582–598.
- Bé, A. W. H. and Gilmer, R. W. (1977). Zoogeographic and taxonomic review of euthecosomatous pteropoda. In: A. T. S. Ramsay (Ed.), Oceanic Micropalaeontology. *Academic Press, London*, 1, pp. 733–808.
- Caldeira, K. and Wickett, M. E. (2003). Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* 435: 365.
- Comeau, S., Gorsky, G., Jeffree, R., Teyssie, J. L. and Gattuso, J. P. (2009). Key Arctic pelagic mollusk (*Limacina helicina*) threatened by ocean acidification. *BiogeoscienceSTiscuss.*, 6: 2523–2537.
- Conover, R. J. and Lalli, G. M. (1972). Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusk. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 9: 279–302.
- Daase, M. and Eiane, K. (2007). Mesozooplankton distribution in northern Svalbard waters in relation to hydrography. *Polar Biol.*, 30: 969–981.
- Dadon, J. R. and de Cidre, L. L. (1992). The reproductive cycle of the Thecosomatous pteropod *Limacina retroversa* in the western South Antarctic continental margin. *Mar. Biol.*, 144: 439–442.
- Forbes, J. R., Macdonald, R. W., Carmack, E. C., Iseki,

K. and O'Brien, M. C. (1992). Zooplankton retained in sequential sediment traps along the Beaufort Sea shelf break during winter. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 663-670.

- Forest, A., Sampei. M., Makabe, R., Sasaki, H., Barber, D. G., Gratton, Y., Wassmann, P. and Fortier, L. (2008). The annual cycle of particulate organic carbon export in Franklin Bay (Canadian Arctic): environmental control and food web implications. *J. Geophys. Res.*, 113: C03S05, doi: 10.1029/2007JC0042 62.
- Forest, A., Bélanger, S., Sampei, M., Sasaki, H. and Fortier, L. (2009). Three-year assessment of particulate organic carbon fluxes in Amundsen Gulf (Beaufort Sea): Satellite observations and sediment trap measurement. *Deep-Sea Res.*, I
- Foster, B. A., Cargill, J. M. and Montgomery, J. C. (1987) . Planktivory in *Pagothenia borchgrevinki* (Pisces: Nototheniidae) in McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biol.*, 8: 49–54.
- Gannefors, C., Marco, B., Gerhard, K., Martin, G., Ketil, E., Bjørn, G., Haakon, H. and Falk-Petersen, S. (2005). The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy. *Mar. Biol.*, 147: 169–177.
- Gilmer, R. W. and Harbison, G. R. (1986). Morphology and field behavior of pteropod mollusks: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peracilididae (Gastropoda: Thecosomata). *Mar. Biol.*, 91: 47–57.
- Gilmer, R. W. and Harbison, G. R. (1991). Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in midsummer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 77: 125–134.
- Harbison, G. R. and Gilmer, R. W. (1986). Effects of animal behavior on sediment traps collections: implications for the calculation of aragonite fluxeST*eep-Sea Res.*, 33: 1017–1024.
- Hop, H., Pearson, T., Hegseth, E. N., Kovacs, K. M., Wiencke, C., Kwasniewski, S., Eiane, K., Mehlum, F., Gulliksen, B., Wlodarska-Kowalczuk, M., Lydersen, C., Weslawski, J. M., Cochrane, S., Gabrielsen, G. W., Leakey, R. J. G., Lønne, O. J., Zajaczkowski, M., Falk-Petersen, S., Kendall, M., Wängberg, S. Å., Bischof, K., Voronkov, A. Y., Kovaltchouk, N. A., Wik-

tor, J., Poltermann, M., di Prisco, G., Papucci, C. and Gerland, S. (2002). The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Res.*, 21: 167–208.

- Hsiao, S. C. T. (1939a). The reproductive system and spermatogenesis of *Limacina retroversa* (Spiratella) retroversa (Fleming). Biol. Bull. Mar. boil. Lab., Woods Hole 76: 7–25.
- Hsiao, S. C. T. (1939b). The reproduction of *Limacina retroversa* (Flem.). Biol. Bull., 76: 280–303.
- Hunt, B. P. V., Pakhomov, E. A., Hosie, G. W., Siegel, V., Ward, P. and Bernard, K. (2008). Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Prog. Oceanog.*, 78: 193–221.
- Kobayashi, H. K. (1974). Growth cycle and related distribution of the thecosomatous pteropod *Spiratella* (*"Limacina"*) *helicina* in the central Arctic Ocean. *Mar. Biol.*, 26: 295–301.
- Knauer, G., Martin, J. H. and Bruland, K. W. (1979). Fluxes of particulate carbon, nitrogen and phosphorus in the upper water column of the northeast Pacific. *Deep-Sea Res.*, 26: 97–108.
- Lalli, C. M. and Wells, F. E., Jr. (1978). Reproduction in the genus *Limacina* (Opisthobranchia: Thecosomata). *J. Zool.*, *Lond.* 186: 95–108.
- Lalli, C. M. and Gilmer, R. W. (1989). Pelagic snails: the biology of holoplanktonic gastropod mollusks. *Stanford University Press, Palo Alto.*
- 真壁竜介 (2007). 北極海氷域における主要カイアシ類 の群集構造および越冬生態. 博士論文、石巻専修大学 大学院理工学研究科, pp.106
- Makabe, R., Hattori, H., Sampei, M., Ota, Y., Fukuchi, M., Fortier, L. and Sasaki, H. (2009). Regional and seasonal variability of zooplankton collected using sediment traps in the southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Polar Biol.* DOI: 10.1007/s00774– 008–0027–5.
- Meinecke, G. and Wefer, G. (1990). Seasonal pteropod sedimentation in the Norwegian Sea. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 79: 129–147.
- Montgomery, J. C., Foster, B. A. and Cargill, J. M. (1989). Stomach evacuation rate in the plankticorous Antarctic fish *Pagothenia borchgrevinki*. *Polar Biol.*, 9: 405–408.
- Nishizawa, Y., H. Sasaki and K.T. Takahashi (2016),

Interannual variability in euthecosomatous pteropods *(Limacina* spp.) in the Indian sector of the Southern Ocean during austral summer, Antarctic Record, 60: 35–48.

- Noji, T. T., Bathmann, U. V., Bodungen, B. V., Voss, M., Antia, A., Krumbholz, M., Klein, B., PPeeken, I., Noji, C. I. M. and Rey, F. (1997). Clearance of picoplankton-sized particles and formation of rapidly sinking aggregates by the pteropod, *Limacina retroversa. J. Plankton Res.*, 19: 863–875.
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.-K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.-F., Yamanaka, Y. and Yool, A. (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437: 681-686.
- Pakhomov, E. A., Froneman, P. W., Wassmann, P., Ratkova, T. and Arashkevich, E. (2002). Contribution of algal sinking and zooplankton grazing to downward flux in the Lazarev Sea (Southern Ocean) during the onset of phytoplankton bloom: a Lagrangian study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 233: 73–88.
- Paranjape, M. A. (1968). The egg mass and veligers of *Limacina helicina* Phipps. *Veliger* 10: 322–326.
- Sakshaug, E. (2003). The organic carbon cycle in the Arctic Ocean., Primary and Secondary Production in the Arctic Sea. Springer.
- 佐々木洋,井関和夫 (1989). 粒状有機物の鉛直輸送. 海 洋生物学-低次食段階論. 恒星社厚生閣,東京, 155-175.
- 佐々木洋, 遠藤寿 (2013). 海洋プランクトンに対する海 洋酸性化の影響, 海洋と生物, 35(4): 323-331.
- Seibel, B. A. and Dierssen, H. M. (2003). Cascading trophic impacts of reduced biomass in the Ross Sea Antarctica: just the tip of the iceberg? *Biol. Bull.*, 205: 93–97.
- 島瑛里奈 (2019), 北極海における有殻翼足類 (*Limacina helicina*)の殻密度の測定, 石巻専修大学大学院理工 学研究科生命科学専攻, 修士論文, 82p.
- Singh, A.D. and Conan, S. M.-H. (2008). Aragonite

pteropod flux to the Somali Basin, NW Arabian Sea. *Deep-Sea Res.*, I, 55: 661-669.

- Svendsen, H., Beszczynska-møeller, A., Hagen, J. O., Lefauconnier, B., Tverberg, V., Gerland, S., Ørbæk, J. B., Bischof, K., Papucci, C., Zajaczkowski, M., Azzolini, R., Bruland, O., Wiencke, C., Winther, J. G. and Dallmann, W. (2002). The physical environment of Kongsfjorden-Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. *Polar Res.*, 21: 133-166.
- Walkusz, W., Storemark, K., Skau, T., Gannefors, C. and Lundberg, M. (2003). Zooplankton community structure; a comparision of fjords, open water and

stations in the Svalbard area. *Polar Res.*, 24: 149–165. Wells, F. E., Jr (1974). Seasonal patterns of abundance

- and reproduction of euthecosomatous pteropods off Barbados, West Indies. *Veliger* 18: 241–248.
- Werner, I. (2005). Living conditions, abundance and biomass of under-ice fauna in the Storfjord area (western Barents Sea, Arctic) in late winter (March 2003). *Polar Biol.* 28: 311–318.
- Yamamoto-Kawai, M., Mclaughlin, F. A., Carmack, E. C., Nishino, S. and Shimada, K. (2009). Aragonite undersaturation in the Arctic ocean: effects of ocean acidification and sea ice melt. *Science* 326: 1098–1100.