



太平洋側北極海の海底堆積物に含まれる珪藻類 ～その光生理学的能力と基礎生産プロセスにおける役割～

深井 悠里^{1,2*}

¹ 海洋研究開発機構変動海洋エコシステム高等研究所

(〒236-0001 神奈川県横浜市金沢区昭和町 3173-25)

² 現所属：海洋研究開発機構地球環境部門北極環境変動総合研究センター

(〒237-0061 神奈川県横須賀市夏島町 2-15)

Yuri Fukai^{1,2*}: Viable diatoms in sediments of the Pacific Arctic: Photophysiological capabilities and roles in primary production. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 73: 110–116, July 10, 2025

Diatoms are among the most important primary producers during microalgal blooms from spring to summer in the Pacific Arctic. The Chukchi Shelf is one of the most productive regions in the Arctic, characterized by elevated sinking particulate organic carbon (POC) flux. As a result, there are abundant viable diatoms, including resting stages, on the seafloor. These diatoms are capable of resuming growth upon exposure to adequate light conditions. Consequently, they are likely to play an important role in the primary production processes within the Chukchi Shelf, a region with a significant interaction between the bottom and the water column. This paper introduces the photophysiological plasticity of microalgae, including diatoms, in the sediments of the Chukchi Shelf, presenting results from a laboratory experiment. Furthermore, based on observational evidence, we suggest that diatoms in the sediments may contribute to primary production processes as an initial population for the increasing autumn blooms in the Chukchi Shelf.

Key Index Words: Chukchi Shelf, diatoms in sediments, diatom resting stages, Pacific Arctic

¹ Advanced Institute for Marine Ecosystem Change (AIMEC), Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 3173-25 Showa-machi, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-0001, Japan

² Present address; Institute of Arctic Climate and Environment Research, Research Institute for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa 237-0061, Japan

* Author for correspondence: fukaiy@jamstec.go.jp

はじめに

珪藻類は、細胞サイズが比較的大きい(約 5 μm から 2 mm 程; Hoppenrath *et al.* 2009) 微細藻類であり、好適環境で発揮される増殖速度は大きいことが知られている (Edwards *et al.* 2015)。そのため、珪藻類は海洋炭素循環において重要な役割を果たしており、海洋における純基礎生産と粒状有機炭素 (POC: particulate organic carbon) 輸送のそれぞれ 40% ほどを担っていると言われている (Jin *et al.* 2006, Tréguer *et al.* 2018)。ときに、珪藻類は環境要因 (栄養塩・鉄・水温・光・pH など) の変動 (特に、環境の不適化) がトリガーとなって休眠期細胞を形成し (Hargraves & French 1983, Kuwata *et al.* 1993, McQuoid & Hobson 1996, Oku & Kamatani 1999, Sugie & Kuma 2008)、海底へ沈降・堆積する。休眠期細胞は耐久性が高く、栄養細胞に比べて、光や栄養塩の少ない環境や、乾燥、捕食者からの攻撃に対して強く、劣悪な環境条件下においても生き延びることができるような生理的特徴を備えている (Hargraves & French 1983, Kuwata & Takahashi

1999, Kuwata & Tsuda 2005)。一方、休眠期細胞を含む、海底堆積物中の珪藻類は、光の照射がトリガーとなって速やかに「発芽」し、光合成を復活させることで活発に増殖する (Hollibaugh *et al.* 1981)。そのため、水深がごく浅く、海底堆積物が水柱表面近くまで容易に運ばれるような沿岸域では、休眠期細胞が水柱 (海洋の表面から最大水深までの環境) での珪藻類による大増殖の「シードポピュレーション (seed population)」として機能することが提案されてきた (Garrison 1984, Itakura *et al.* 1997)。しかしながら、長い期間を光が少ない海底で過ごす堆積物中の珪藻類が、光環境の好転に対してどのような生理学的応答を示すのかについては未だ不明点が多い。珪藻類の休眠期細胞に関する研究は、群集分布の把握を含め、古くから主に沿岸域を対象として行われてきた (板倉 2000)。一方で、北極海の太平洋側海域 (以下、太平洋側北極海) のうち、チュクチ海の陸棚域には、海底堆積物中に休眠期細胞を含む増殖能力を維持した珪藻類が高密度で存在することが明らかとなった (Ren *et al.* 2014, Tsukazaki *et al.*

2018, Fukai *et al.* 2021)。この海域は水深が非常に浅く、水柱と海底の相互作用が大きいことが知られているため、海底堆積物中の珪藻類が基礎生産に寄与する可能性があるが、どのような海洋学のプロセスが関わっているのかについては、さらなる理解が必要である。以上より、本稿では、太平洋側北極海に位置するチュクチ海の陸棚域を例として、海底堆積物中の珪藻類の光生理能力を紹介するとともに、この海域の基礎生産像における海底堆積物中珪藻類の役割について論じる。

チュクチ海陸棚域の堆積物に含まれる珪藻類の群集分布

本稿で対象とする太平洋側北極海は、冬季に海水が張り出し、夏季に後退する季節海水域である。そのため、季節的に太陽放射が強くなるとともに海水が融解し、海水下や水柱内へ光が届くようになる春季から夏季にかけて光合成は最も盛んになり、大規模な微細藻類ブルームを形成する (Horner & Schrader 1982, Ardyna & Arrigo 2020)。特に、チュクチ海に広がる陸棚域では、このブルーム期において、北極海で有数の高い基礎生産力を有している (Hill *et al.* 2018)。加えて、この海域における非常に大きな POC 沈降フラックス (O'Daly *et al.* 2020) と約 50 m ほどの浅い水深とが相まって、水柱と海底は密接に関連している。このような特徴は、“pelagic-benthic coupling” と呼ばれ、太平洋側北極海のなかでも、チュクチ海陸棚域における重要な生物地球化学的特徴である (Grebmeier *et al.* 1988, 2006)。チュクチ海陸棚域において微細藻類の増殖期の高い基礎生産力と POC 沈降フラックスは主に珪藻類によって支えられているため (Hill *et al.* 2005, Sukhanova *et al.* 2009, Lalande *et al.* 2020, O'Daly *et al.* 2020)、海底には水柱から沈降してきた珪藻類が高密度で堆積しており、休眠などの戦略を取りながら、暗い環境でも生存していると考えられる。

実際に、太平洋側北極海の陸棚域において海底表面の堆積物に含まれる珪藻類の群集を広範囲にわたって調べた研究では、各海域の水柱における基礎生産力の特徴を概ね反映するような密度分布で、休眠細胞を含む大量の珪藻類が分布していたことが報告された (Fukai *et al.* 2021) (Fig. 1)。海底表面の堆積物に含まれる珪藻類群集の組成については、一般に、水柱での微細藻類ブルームを反映すると言われている (Pitcher 1990, Itakura *et al.* 1997)。太平洋側北極海の陸棚域における堆積物中の珪藻類群集組成もそれに矛盾ない結果が得られており、海水がより長い期間存在する海域では海水に関連した珪藻類 (アイスアルジーとしてよく知られるグループ) の割合が高くなり、海水が無い期間 (開放水面期間) がより長い海域では水柱において大規模な微細藻類ブルームを構成する珪藻類 (例えば、*Chaetoceros* spp. や *Thalassiosira* spp.) が群集内で優占していた (Fukai *et al.* 2021)。すなわち、海底の堆積物表面の珪藻類群集を調査することで、大規模な増殖期 (ブルーム期) における珪藻類群集の優占分類群は、環境の変化に伴ってスイッチングすることが考えられる (Fukai *et al.* 2021)。したがって、時間的にスナップショット

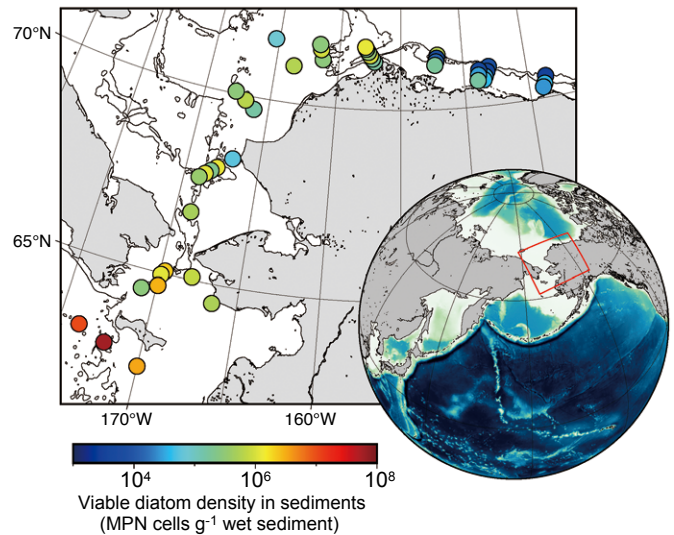


Fig. 1. Viable diatom density in sediments from the Pacific Arctic Shelf. Data for this figure was obtained from Fukai *et al.* (2021).

な船舶調査が多い北極海ではあるが、海底堆積物中の珪藻類の群集を調査することは、海水動態の変化による春季ブルームの変化 (アイスアルジーの寄与や水柱種の寄与、ブルームの規模などの変化) を知るためのひとつの指標となり得るかもしれない。

特に季節的に基礎生産力が非常に高くなるチュクチ海陸棚域に注目すると、海底堆積物 1 g (湿重量) 中に珪藻類が 10^6 個以上存在することが示されており (Fukai *et al.* 2021)、既報研究による報告値とも矛盾がなかった (Tsukazaki *et al.* 2018)。また、これは富栄養化した日本の沿岸域で見られる値に匹敵するほど高密度であり (Itakura *et al.* 1997)、チュクチ海陸棚域の高い基礎生産力を明確に反映していると考えられる。群集組成に着目すると、水柱での微細藻類ブルームで優占する *Chaetoceros* spp. や *Thalassiosira* spp. (von Quillfeldt 2000, Sergeeva *et al.* 2010) が高い割合を占めており、珪藻類のなかでもブルームを起こす能力を有する分類群が海底堆積物中に広く分布していることが明らかとなった。したがって、チュクチ海陸棚域は、季節的に水柱での基礎生産力が大きくなることに起因して、大規模に増殖した珪藻類の多くが沈降し、堆積することによって、海底には「珪藻類の貯蔵庫」が形成されていることが明確である (Tsukazaki *et al.* 2018, Fukai *et al.* 2021)。

海底堆積物に含まれる珪藻類の光生理能力

海底堆積物に含まれる珪藻類は、休眠期細胞を含め、光の照射がトリガーとなって再び活発な増殖を始める (Hollibaugh *et al.* 1981)。休眠期細胞の「発芽」に最低限必要な光強度は正確には分かっていないが、 $10\text{--}30\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ほどの光で発芽の契機となることが報告されている (Hollibaugh *et al.* 1981, Shikata *et al.* 2011)。このように、これまでの研究で堆

積物中の珪藻類に光を当てると活発な増殖を再開することは明らかであったが、海底という暗い環境に順応している珪藻類が、劇的な光環境の変化に対してどのような光生理学的変化を示すのかは不明であった。微細藻類の光生理学的状態を知るための指標としては、光化学系 II の最大量子収率（以下、 F_v/F_m ）を用いることができる。 F_v/F_m は、吸収した光エネルギーのうち、光合成の光化学反応へ利用することができる最大の量子収率を示したものであり、ストレス応答研究などにおいて光化学系 II の機能低下の指標として広く使われている（園池 2009）。また、光強度と光合成速度の関係を示した光合成-光曲線を描くことで、微細藻類群集が発揮できる最大光合成速度（ P_{max} ）や光飽和に達する光強度（ E_k ）といった、光合成能力や光順応の程度を理解することが可能である（例えば、Sakshaugi *et al.* 1997）。

Fukai *et al.* (2022) では、チュクチ海陸棚域の海底堆積物を用いて室内培養実験を行い、光合成-光実験や、 F_v/F_m の測定、植物プランクトン色素の測定などによって海底堆積物に含まれる微細藻類が発揮する光生理学的能力を明らかにしている。実験では、濾過海水と 3°C の暗黒下で 9 ヶ月以上保存した海

底堆積物を混合した懸濁液に光を当て（強光区：300 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，弱光区：30 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ），12 h light: 12 h dark, 3°C の条件で 7 日間培養し、光生理学的パラメーターの変化を明らかにした。この光強度は、秋季の太平洋側北極海における有光層内の異なる光環境を模したものであった。珪藻類の細胞密度は培養期間を通じて増加しており（Fig. 2a, b），比増殖速度は実験後半の 4–7 日目（強光区 $0.64 \pm 0.22 \text{ day}^{-1}$ ，弱光区 $0.59 \pm 0.21 \text{ day}^{-1}$ ）において、実験前半の 0–4 日目（強光区 $0.14 \pm 0.01 \text{ day}^{-1}$ ，弱光区 $0.15 \pm 0.21 \text{ day}^{-1}$ ）よりも有意に大きくなっていた。培養開始 1 日後の、 F_v/F_m に注目すると、強光区において減少しており、堆積物中の微細藻類群集は劇的な光環境の変化と強光によってストレスを受けることが明らかである（Fig. 2c）。珪藻類は過剰な光エネルギーから光合成装置を守るための光保護戦略のひとつとして、ジアジノキササンチン（DD）を脱エポキシ化し、ジアトキササンチン（DT）へ変換するキサントフィル・サイクルを有しており（Goss & Lepetit 2015），休眠期細胞もこの戦略を利用することが報告されている（Oku & Kamatani 1998, Oku & Kamatani 1999）。すなわち、強光に対しては、光保護色素であるジアジノキサ

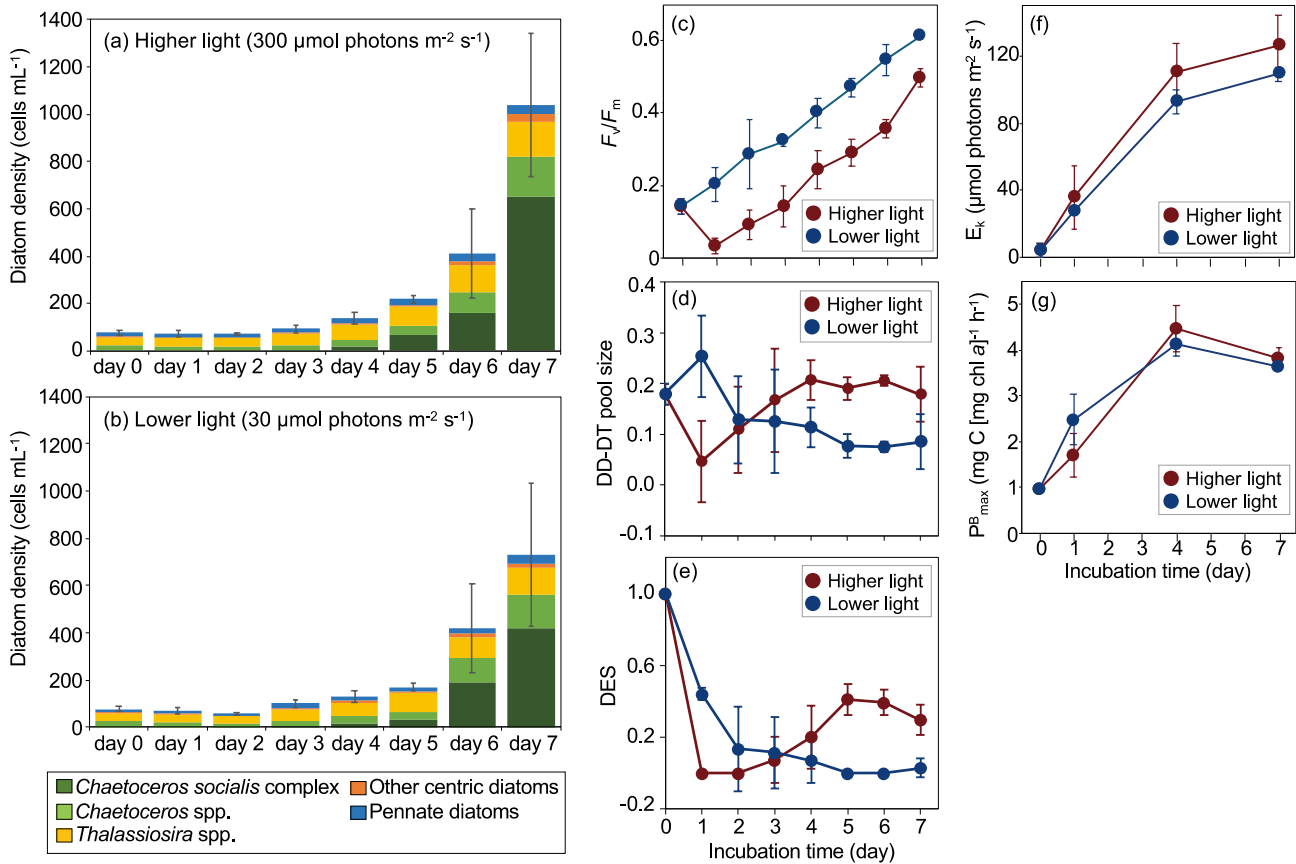


Fig. 2. (a, b) Cell density and composition of diatoms during incubation under the higher (300 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (a) and lower (30 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (b) light conditions. (c–g) Variations in the photophysiological parameters during incubation. (c) The maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m). (d) Diadinoxanthin (DD)-diatoxanthin (DT) pool size ($([DD]+[DT])/[chl.a]$). (e) De-epoxidation state index (DES; $[DT]/([DD]+[DT])$). (f) The photoacclimation index (E_k , $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). (g) The maximum photosynthetic rate normalized by chlorophyll *a* concentration (P_{max}^B , $\text{mg C [chl.a]}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Modified from Fukai *et al.* (2022).

ンチンとジアトキサンチン (DD+DT) のプール・サイズ (クロロフィル a 濃度に対する DD+DT 濃度) を増加させるとともに、ジアジノキサンチンの脱エポキシ化率 (DD+DT 濃度に対する DT 濃度) (DES) を高める戦略を取ることが予想される (Fujiki & Taguchi 2001)。しかし、強光区ではジアジノキサンチンとジアトキサンチン (DD+DT) のプール・サイズは、培養開始 1 日後に減少しており (Fig. 2d), ジアジノキサンチンの脱エポキシ化率 (DES) も低かった (Fig. 2e)。そのため、キサントフィル・サイクルが正常に働かずに、堆積物中の微細藻類は強光による余剰な光エネルギーによる影響を受けていたと考えられる。しかし、強光区における F_v/F_m と DD+DT のプール・サイズ、DES は実験開始 2 日後には増加傾向に転じている (Fig. 2c, d, e)。ゆえに、海底堆積物中の微細藻類は、過剰な光エネルギーによるストレスを受けた後にも速やかに光保護戦略を復活させて活発な増殖を再開する、高い光生理学的可塑性を有することが示唆される。

加えて両光条件区において、光合成 - 光曲線実験から得られた光合成における光飽和強度 (E_k ; $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は、培養初日には約 $4.11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であったが、増殖速度が有意に大きくなった実験後半 (4-7 日目) には約 $110-130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達していた (Fig. 2f)。この値は、北極海の有光層内における微細藻類群集の E_k の既報値と同等であり (Platt *et al.* 1982), 海底堆積物中の微細藻類は数日で水柱の光環境へ順応する能力を有することが明らかである。このような光照射に対する短時間での応答は、極夜で生息していた微細藻類群集でも報告されており (Kvernvik *et al.* 2018), 北極海の微細藻類群集が有する光環境の変化に対する高い順応能力をさらに強調する結果といえる。海底堆積物に含まれる微細藻類群集の最大光合成速度 ($P^B_{\max}$; $\text{mg C [mg chl.} a]^{-1} \text{h}^{-1}$) は、光環境の変化によるストレスをほとんど受けなかった弱光区において、培養開始 1 日後には初日の倍の値に達していた (Fig. 2g)。培養開始 4 日後に達した最大値 (強光区: $4.47 \pm 0.740 \text{ mg C [mg chl.} a]^{-1} \text{h}^{-1}$, 弱光区: $4.13 \pm 0.213 \text{ mg C [mg chl.} a]^{-1} \text{h}^{-1}$) (Fig. 2g) は、北極海の自然群集における $P^B_{\max}$ の既報値 (Platt *et al.* 1982, Subba Rao & Platt 1984, Cota 1985, Palmer *et al.* 2011, Fernández-Méndez *et al.* 2015, Schuback *et al.* 2017) のなかでも比較的高い値である。したがって、海底堆積物中の微細藻類は、長期間暗所に置かれた後であっても、光環境が好転した場合には、それに順応しつつ、直ちに高い炭素固定能力を発揮できる状態になることが明らかである (Fukai *et al.* 2022)。

チュクチ海陸棚域の堆積物に含まれる珪藻類と基礎生産プロセス

水深のごく浅い沿岸域においては、海底まで十分な光が届くと、ときに、海底堆積物中の珪藻類が春季ブルームに寄与することが示されてきた (Shikata *et al.* 2009, Hegseth *et al.* 2019)。前節までに述べたように、チュクチ海陸棚域の海底堆積物中には大量の珪藻類が存在しており、加えて、光の変化

に対して高い光生理学的可塑性を示し、光が好適な環境で速やかに基礎生産能力を復活させる。チュクチ海陸棚域は水深が 50 m 前後の浅い海域であるため、当該海域においても堆積物中の珪藻類が起点となる基礎生産過程が存在する可能性が高い。実際に既報研究では、夏季に海水が無くなり海底まで光が十分に届くようになると、堆積物由来の珪藻類が活発に増殖することで海底近くにおいてブルームを起こす可能性が示された (Shiozaki *et al.* 2022)。

本稿では、さらに、近年の海水減少が微細藻類ブルームの季節性に影響を与えているなかで、太平洋側北極海の海底堆積物に集積した珪藻類が、当該海域の基礎生産過程においてどのような役割を果たし得るかにも注目したい。北極海での大規模な微細藻類ブルームは、海水が融解し、水柱の光環境が向上する春季に形成される。それに加えて、近年の北極海では秋季の結氷時期が遅れることで海水が無い開放水面の期間が長期化し、この季節にもより頻繁に微細藻類ブルームが発生するようになった (Ardyna *et al.* 2014, Ardyna & Arrigo 2020)。その主要なメカニズムとして、強風イベントに伴う水柱混合によって栄養塩が海洋表層へ供給され、基礎生産速度や大型の微細藻類 (主に、珪藻類) のバイオマスが増加することが報告されている (Nishino *et al.* 2015)。一方で、秋季ブルームを起こす珪藻類がどこから来るのか、その起源については知見が乏しい。

チュクチ海陸棚域 (水深 58 m) に 2018-2020 年に設置した係留系のデータを風の再解析データとともに 9-10 月にわたって解析した結果では、海底付近の流速は風速に応じて変化して海底付近の濁度へ影響を与え、さらに、海底付近のクロロフィル a 濃度は濁度に応じて変動することが示されている (Fukai *et al.* 2025)。すなわち、チュクチ海陸棚域では、秋季ブルームの契機となる強風イベントが起これば、微細藻類を含む堆積物が海底から水柱へと放出される可能性がある。加えて、2020 年 10 月に海洋地球研究船「みらい」で行われた北極航海では、これを支持するような観測結果が陸棚域の広い範囲から得られている。観測期間中、風速が大きく、それに伴って海底付近の流速も大きくなっていたチュクチ海陸棚域では、海洋表面付近の濁度が高く、アンモニア態窒素を含む無機窒素栄養塩の濃度が高かった。それに加え、海洋表面付近の珪藻類群集では *Chaetoceros* spp. の休眠期細胞 (Fig. 3) が高い割合を占めていた。これらの係留系および船舶観測による状況的証拠から、水深が浅いチュクチ海陸棚域における強風イベントでは、時空間的に比較的一般的に、堆積物中の休眠期細胞を含む珪藻類が海底から海洋表面へ巻き上げられると考えられる (Fukai *et al.* 2025)。北極航海期間中の海洋表面における日平均光合成有効放射の平均値 ($2.32 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) は、前節の培養実験における弱光区の日平均光量 ($1.30 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) に匹敵している。したがって、海底堆積物に含まれる珪藻類は、海洋表面へ運ばれることによって、活発な基礎生産を行う機会を再び得ることができ、秋季ブルームの初期群集として機能する可能性が考えられる。

チュクチ海陸棚域では、海底堆積物中に珪藻類が高密度で蓄積しているため、それらが水柱へ巻き上げられることによって、秋季ブルームにおける初期群集の珪藻類バイオマスを増加させる可能性がある。初期群集における珪藻類バイオマスの増加は、微細藻類群集が「ブルーム状態」に達するまでの時間を短縮することを示唆する (Fig. 4)。北極海において、突発的な珪藻類バイオマスの増加は、微細藻類を摂餌する動物プランクトンの餌環境を好適にし (Matsuno *et al.* 2015, Fujiwara *et al.* 2018)、彼らの発育へも影響を与える可能性がある (Feng *et al.* 2018)。したがって、海底堆積物と珪藻類の巻き上がりによって始まる秋季ブルームは、海氷の張り出しや太陽放射の季節的な減少によって劇的に基礎生産が制限されていく秋季北極海の生態系にとって、好都合かもしれない。また、一般に、太平洋側北極海において秋季の水柱で優占する珪藻類 (例えば、*Proboscia alata*, *Leptocylindrus* spp., *Chaetoceros convolutus/concavicornis*) (Matsuno *et al.* 2015)

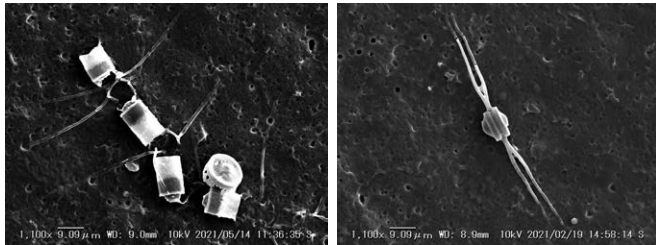


Fig. 3. Photos of diatom resting spores (*Chaetoceros* spp.) taken under a scanning electron microscope. The samples were obtained from surface water in the Chukchi Shelf during the Arctic cruise by R/V *Mirai* in October 2020. Modified from Fukai *et al.* (2022).

は海底堆積物中の群集で優占している分類群 (*Chaetoceros socialis* complex, *Thalassiosira* spp.) とは異なる。そのため、海底堆積物の加入によって、その後に形成される秋季ブルームの発達速度や構成種といった特徴は変化する可能性もある。

近年、海氷減少が進む太平洋側北極海では、風による応力が海洋表層の力学を支配する、より重要な要因となり、秋季ブルームの発生にも寄与している可能性が指摘された (Wang *et al.* 2024)。このような環境変化の背景があるなかで、本稿では、有光層から一度排除され、海底へと沈降した珪藻類が、強風イベントに伴って水柱へ再懸濁し、再び基礎生産へ寄与する可能性を示した。これは、広い陸棚外洋域であるチュクチ海陸棚域ならではのユニークな生物地球化学的特徴であり、海底堆積物の巻き上げの有無が秋季の基礎生産の特徴を決める重要な要因のひとつであることを示唆した。

おわりに

これまで、太平洋側北極海において珪藻類は、高い基礎生産力や大きな POC フラックスによって海洋炭素循環や海洋生態系を支える微細藻類として知られてきた。一方、本稿では、それらの珪藻類は有光層内での基礎生産活動から一度排除され、海底に沈んだ後も高い光生理学的可塑性を有しており、これが浅海域特有の環境特性と相まって再び基礎生産の起点となる可能性があることに注目した。環境が変わりゆく北極海において、海底堆積物中の珪藻類が基礎生産過程にどこまでの程度関わっているのか、また、海洋生態系に対する影響はどのようなものか、今後詳細に明らかにする必要がある。

謝辞

本稿の作成にあたって御助言を頂きました、査読者の方々

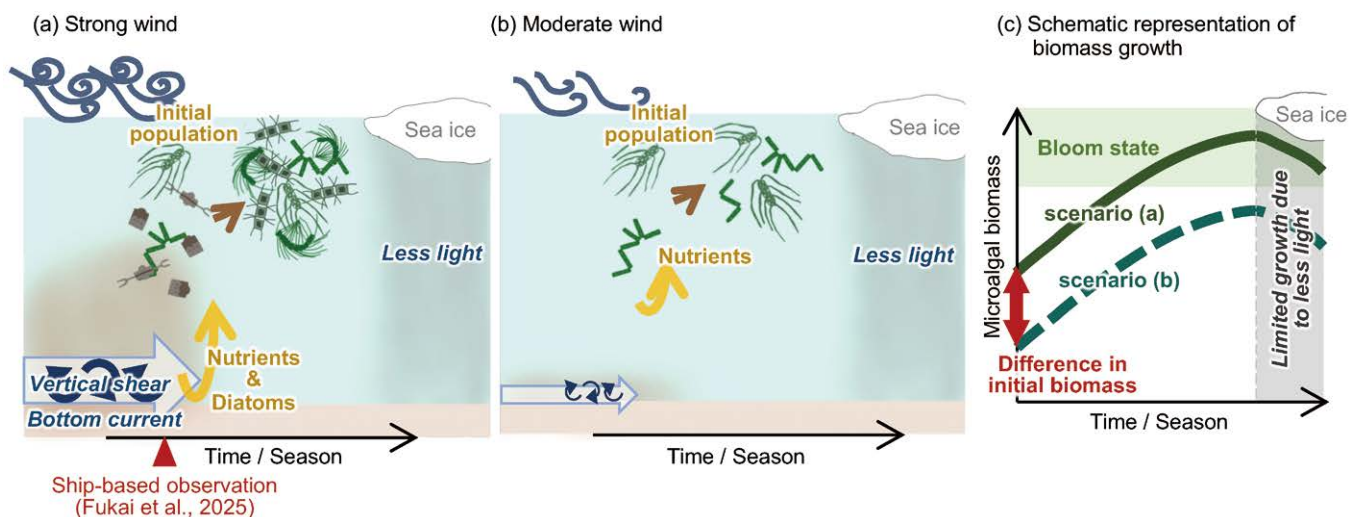


Fig. 4. Potential diatom community succession during autumn on the Chukchi Shelf. (a) As the observational evidence in Fukai *et al.* (2025) indicates, the bottom current in the shallow sea responds to strong winds, resulting in supplying nutrients and diatoms in sediments to the upper water. (b) The response at the bottom is reduced when the wind subsides. There is no extra supply of initial biomass from diatoms on the seafloor. (c) Evolution of phytoplankton biomass under the scenarios in illustrated in panels (a) and (b). Modified from Fukai *et al.* (2025).

に御礼を申し上げます。また、珪藻類休眠期細胞の研究を始める契機を賜りました今井一郎先生に心より御礼申し上げ、本論文をもって深く感謝の意を表します。

引用文献

- Ardyna, M. & Arrigo, K. R. 2020. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean. *Nat. Clim. Chang.* 10: 892–903. doi.org/10.1038/s41558-020-0905-y
- Ardyna, M., Babin, M., Gosselin, M., Devred, E., Rainville, L. & Tremblay, J.-É. 2014. Recent Arctic Ocean sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms. *Geophys. Res. Lett.* 41: 6207–6212. doi.org/10.1002/2014GL061047
- Cota, G. F. 1985. Photoadaptation of high Arctic ice algae. *Nature* 315: 219–222. doi.org/10.1038/315219a0
- Edwards, K. F., Thomas, M. K., Klausmeier, C. A. & Litchman, E. 2015. Light and growth in marine phytoplankton: allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnol. Oceanogr.* 60: 540–552. doi.org/10.1002/lno.10033
- Feng, Z., Ji, R., Ashjian, C., Campbell, R. & Zhang, J. 2017. Biogeographic responses of the copepod *Calanus glacialis* to a changing Arctic marine environment. *Global Change Biol.* 24: e159–e170. doi.org/10.1111/gcb.13890
- Fernández-Méndez, M., Katlein, C., Rabe, B. *et al.* 2015. Photosynthetic production in the central Arctic Ocean during the record sea-ice minimum in 2012. *Biogeosciences* 12: 3525–3549. doi.org/10.5194/bg-12-3525-2015
- Fujiki, T. & Taguchi, S. 2001. Relationship between light absorption and the xanthophyll-cycle pigments in marine diatoms. *Plankton Biol. Ecol.* 48: 96–103.
- Fujiwara, A., Nishino, S., Matsuno, K. *et al.* 2018. Changes in phytoplankton community structure during wind-induced fall bloom on the central Chukchi shelf. *Polar Biol.* 41: 1279–1295. doi.org/10.1007/s00300-018-2284-7
- Fukai, Y., Fujiwara, A., Nishino, S., Kimura, S., Itoh, M. & Suzuki, K. 2025. Characteristics of autumn phytoplankton communities in the Chukchi Sea: resuspension of settled diatoms to the surface during strong wind events. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 752: 35–50. doi.org/10.3354/meps14753
- Fukai, Y., Matsuno, K., Fujiwara, A. *et al.* 2021. Impact of sea-ice dynamics on the spatial distribution of diatom resting stages in sediments of the Pacific arctic region. *J. Geophys. Res.: Oceans* 126: e2021JC017223. doi.org/10.1029/2021JC017223
- Fukai, Y., Matsuno, K., Fujiwara, A. & Suzuki, K. 2022. Photophysiological response of diatoms in surface sediments to light exposure: A laboratory experiment on a diatom community in sediments from the Chukchi Sea. *Front. Mar. Sci.* 9: 998711. doi.org/10.3389/fmars.2022.998711
- Garrison, D. L. 1984. Planktonic Diatoms. In: Steidinger, K. A. & Walker, L. M. (eds.) *Marine Plankton Life Cycle Strategies*. pp. 1–17. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Goss, R. & Lepetit, B. 2015. Biodiversity of NPQ. *J. Plant Physiol.* 172: 13–32. doi.org/10.1016/j.jplph.2014.03.004
- Grebmeier, J. M., Cooper, L. W., Feder, H. M. & Sirenko, B. I. 2006. Ecosystem dynamics of the Pacific-influenced northern Bering and Chukchi Seas in the Amerasian Arctic. *Prog. Oceanogr.* 71: 331–361. doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.001
- Grebmeier, J. M., McRoy, C. & Feder, H. 1988. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic bio-mass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48: 57–67. doi.org/10.3354/meps048057
- Hargraves, P. E. & French, F. W. 1983. Diatom resting spore: significance and strategies. In: Fryxell, G. A. (ed.) *Survival Strategies of the Algae*. pp. 49–68. Cambridge University Press, New York.
- Hegseth, E. N., Assmy, P., Wiktor, J. M. *et al.* 2019. Phytoplankton seasonal dynamics in Kongsfjorden, Svalbard and the adjacent shelf. In: Hop, H. & Wiencke, C. (eds.) *The Ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard*. *Advances in Polar Ecology*, vol 2. pp. 173–227. Springer, Cham.
- Hill, V., Ardyna, M., Lee, S. H. & Varela, D. E. 2018. Decadal trends in phytoplankton production in the Pacific Arctic region from 1950 to 2012. *Deep Sea Res. Part II* 152: 82–94. doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.12.015
- Hill, V., Cota, G. & Stockwell, D. 2005. Spring and summer phytoplankton communities in the Chukchi and Eastern Beaufort Seas. *Deep Sea Res. Part II* 52: 3369–3385. doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.10.010
- Hollibaugh, J. T., Seibert, D. L. R. & Thomas, W. H. 1981. Observations on the survival and germination of resting spores of three *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species. *J. Phycol.* 17: 1–9. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1981.tb00812.x
- Hoppenrath, M., Elbrächter, M. & Drebes, G. 2009. Marine phytoplankton: selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Schweizerbart Science Publishers, Frankfurt.
- Horner, R. & Schrader, G. C. 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* 35: 485–503. doi.org/10.14430/arctic2356
- 板倉茂 2000. 沿岸性浮遊珪藻類の休眠期細胞に関する生理生態学的研究. 瀬戸内水研報 2: 67–130.
- Itakura, S., Imai, I. & Itoh, K. 1997. “Seed bank” of coastal planktonic diatoms in bottom sediments of Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.* 128: 497–508. doi.org/10.1007/s002270050116
- Jin, X., Gruber, N., Dunne, J. P., Sarmiento, J. L. & Armstrong, R. A. 2006. Diagnosing the contribution of phytoplankton functional groups to the production and export of particulate organic carbon, CaCO_3 , and opal from global nutrient and alkalinity distributions. *Global Biogeochem. Cycles* 20: GB2015. doi.org/10.1029/2005GB002532
- Kuwata, A., Hama, T. & Takahashi, M. 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102: 245–255. http://www.jstor.org/stable/24842001
- Kuwata, A. & Takahashi, M. 1999. Survival and recovery of resting spores and resting cells of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions. *Mar. Biol.* 134: 471–478. https://doi.org/10.1007/s002270050563
- Kvernvik, A. C., Hoppe, C. J. M., Lawrenz, E. *et al.* 2018. Fast reactivation of photosynthesis in arctic phytoplankton during the polar night. *J. Phycol.* 54: 461–470. doi.org/10.1111/jpy.12750
- Lalande, C., Grebmeier, J. M., Hopcroft, R. R. & Danielson, S. L. 2020. Annual cycle of export fluxes of biogenic matter near Hanna Shoal in the northeast Chukchi Sea. *Deep Sea Res. Part II* 177: 104730. doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104730
- Matsuno, K., Ichinomiya, M., Yamaguchi, A., Imai, I. & Kikuchi, T. 2014. Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.* 37: 1185–1195. doi.org/10.1007/s00300-014-1512-z

- Matsuno, K., Yamaguchi, A., Nishino, S., Inoue, J. & Kikuchi, T. 2015. 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.org/10.5194/bg-12-4005-2015
- McQuoid, M. R. & Hobson, L. A. 1996. Diatom resting stages. *J. Phycol.* 32: 889–902. doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00889.x
- Nishino, S., Kawaguchi, Y., Inoue, J. *et al.* 2015. Nutrient supply and biological response to wind-induced mixing, inertial motion, internal waves, and currents in the northern Chukchi Sea. *J. Geophys. Res.: Oceans* 120: 1975–1992. doi.org/10.1002/2014JC010407
- O'Daly, S. H., Danielson, S. L., Hardy, S. M. *et al.* 2020. Extraordinary carbon fluxes on the shallow Pacific Arctic shelf during a remarkably warm and low sea ice period. *Front. Mar. Sci.* 7: 986. doi.org/10.3389/fmars.2020.548931
- Oku, O. & Kamatani, A. 1998. Resting spore formation and xanthophyll pigments of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus*. *Bull. Plankton Soc. Jpn.* 45: 123–132
- Oku, O. & Kamatani, A. 1999. Resting spore formation and biochemical composition of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* in culture: ecological significance of decreased nucleotide content and activation of the xanthophyll cycle by resting spore formation. *Mar. Biol.* 135: 425–436. https://doi.org/10.1007/s002270050643
- Palmer, M. A., Arrigo, K. R., Mundy, C. J. *et al.* 2011. Spatial and temporal variation of photosynthetic parameters in natural phytoplankton assemblages in the Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Polar Biol.* 34: 1915–1928. doi.org/10.1007/s00300-011-1050-x
- Pitcher, G. C. 1990. Phytoplankton seed populations of the Cape Peninsula upwelling plume, with particular reference to resting spores of *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) and their role in seeding upwelling waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 31: 283–301. doi.org/10.1016/0272-7714(90)90105-Z
- Platt, T., Harrison, W. G., Irwin, B., Horne, E. P. & Gallegos, C. L. 1982. Photosynthesis and photoadaptation of marine phytoplankton in the Arctic. *Deep-Sea Res.* 29: 1159–1170
- Ren, J., Gersonde, R., Esper, O. & Sancetta, C. 2014. Diatom distributions in northern North Pacific surface sediments and their relationship to modern environmental variables. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 402: 81–103. doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.03.008
- Sakshaug, E., Bricaud, A., Dandonneau, Y. *et al.* 1997. Parameters of photosynthesis: Definitions, theory and interpretation of results. *J. Plankton Res.* 19: 1637–1670. doi.org/10.1093/plankt/19.11.1637
- Schuback, N., Hoppe, C. J. M., Tremblay, J.-É., Maldonado, M. T. & Tortell, P. D. 2017. Primary productivity and the coupling of photosynthetic electron transport and carbon fixation in the Arctic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 62: 898–921. doi.org/10.1002/lno.10475
- Sergeeva, V. M., Sukhanova, I. N., Flint, M. V., Pautova, L. A., Grebmeier, J. M. & Cooper, L. W. 2010. Phytoplankton community in the Western Arctic in July–August 2003. *Oceanology* 50: 184–197. doi.org/10.1134/S0001437010020049
- Shikata, T., Iseki, M., Matsunaga, S., Higashi, S., Kamei, Y. & Watanabe, M. 2011. Blue and red light-induced germination of resting spores in the red-tide diatom *Leptocylindrus danicus*. *Photochem. Photobiol.* 87: 590–597. doi.org/10.1111/j.1751-1097.2011.00914.x
- Shikata, T., Nukata, A., Yoshikawa, S. *et al.* 2009. Effects of light quality on initiation and development of meroplanktonic diatom blooms in a eutrophic shallow sea. *Mar. Biol.* 156: 875–889. doi.org/10.1007/s00227-009-1131-3
- Shiozaki, T., Fujiwara, A., Sugie, K., Nishino, S., Makabe, A. & Harada, N. 2022. Bottom-associated phytoplankton bloom and its expansion in the Arctic Ocean. *Global Change Biol.* 28: 7286–7295. doi.org/10.1111/gcb.16421
- 園池公毅 2009. クロロフィル蛍光と吸収による光合成測定. *低温科学* 67: 507–524.
- Subba Rao, D. V. & Platt, T. 1984. Primary production of arctic waters. *Polar Biol.* 3: 191–201. doi.org/10.1007/BF00292623
- Sugie, K. & Kuma, K. 2008. Resting spore formation in the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* under iron- and nitrogen-limited conditions. *J. Plankton Res.* 30: 1245–1255. doi.org/10.1093/plankt/fbn080
- Sukhanova, I. N., Flint, M. V., Pautova, L. A., Stockwell, D. A., Grebmeier, J. M. & Sergeeva, V. M. 2009. Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes. *Deep Sea Res. Part II* 56: 1223–1236. doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.030
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B. *et al.* 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* 11: 27–37. doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x
- Tsukazaki, C., Ishii, K.-I., Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2018. Distribution of viable resting stage cells of diatoms in sediments and water columns of the Chukchi Sea, Arctic Ocean. *Phycologia* 57: 440–452. doi.org/10.2216/16-108.1
- von Quillfeldt, C. H. 2000. Common diatom species in Arctic spring blooms: Their distribution and abundance. *Bot. Mar.* 43: 499–516. doi.org/10.1515/BOT.2000.050
- Wang, Y., Feng, Z., Lin, P. *et al.* 2024. Enhanced wind mixing and deepened mixed layer in the Pacific Arctic shelf seas with low summer sea ice. *Nat. Commun.* 15: 10389. doi.org/10.1038/s41467-024-54733-w

(2025 年 3 月 31 日受付, 2025 年 5 月 26 日受理)

通信担当編集委員: 矢吹 彬憲