

アジアおよび北極域の氷河における  
雪氷藻類群集の季節変化と経年変動  
に関する研究

2016年1月

千葉大学大学院理学研究科

地球生命圏科学専攻 地球科学コース

田中聡太

(千葉大学審査学位論文)

アジアおよび北極域の氷河における  
雪氷藻類群集の季節変化と経年変動  
に関する研究

2016年1月

千葉大学大学院理学研究科

地球生命圏科学専攻 地球科学コース

田中聡太

## 目次

図と表の一覧 .....	VI
List of tables and picture.....	XI
要旨 .....	XVIII
Abstract.....	XXIII
研究背景 .....	1
第1章 アジア中部乾燥域の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動 -ウルムチ-	
1-1. はじめに .....	6
1-2. 調査地 .....	9
1-3. 手法 .....	10
1-3-1. 藻類サンプルの採取	
1-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定	
1-3-3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化	
1-3-4. 気象条件の分析	
1-4. 結果 .....	14
1-4-1. No.1 氷河の表面状態の季節変化 (2013 年)	
1-4-2. ウルムチで観察された雪氷藻類	
1-4-3. No.1 氷河の藻類群集の季節変化 (2013 年)	
観察された藻類とその高度変化	
藻類バイオマスとその高度変化	
藻類群集構造の高度変化	
赤氷発生前後の藻類群集	
1-4-4 No.1 氷河の雪氷藻類群集の経年変動	
各年に観察された藻類とそれぞれの高度分布の経年変動	
藻類バイオマスの経年変動	
藻類群集の構造の経年変動	
1-4-5. No.1 西氷河の雪氷藻類群集	
1-4-6. No.2 氷河の雪氷藻類群集とその季節変化	
1-4-7. No.6 氷河の雪氷藻類群集とその季節変化	
1-4-8. 気象条件の季節変化と経年変動	
1-5. 考察 .....	24

1-5-1. No.1 氷河の雪氷藻類群集の季節変化とその要因	
氷河表面状態の変化に伴う藻類群集の変化	
裸氷露出後の藻類群集の季節変化とその要因	
赤氷の発生に伴う短期間の藻類群集の変化	
1-5-2. No.1 氷河の雪氷藻類群集の経年変動とその要因	
観察される藻類	
藻類バイオマスの経年変動とその要因	
群集構造の経年変動とその要因	
1-5-3. ウルムチ周辺氷河の藻類群集の分布	
1-6. 結論 .....	40
第2章 東シベリアの氷河における雪氷藻類群集の経年変動 -スantalハヤタ-	
2-1. はじめに .....	42
2-2. 調査地 .....	43
2-3. 手法 .....	45
2-3-1. 藻類サンプルの採取	
2-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定	
2-3-3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化	
2-3-4. 気象条件の分析	
2-4. 結果 .....	46
2-4-1. スantalハヤタ地域で観察された雪氷藻類	
2-4-2. No.31 氷河の雪氷藻類群集の経年変動	
観察された藻類とその高度変化 (No.31 氷河)	
藻類バイオマスとその高度変化 (No.31 氷河)	
藻類群集の構造とその高度変化 (No.31 氷河)	
2-4-3. No.29 氷河の2年間の雪氷藻類群集	
観察される藻類とその高度変化 (No.29 氷河)	
藻類バイオマスとその高度変化 (No.29 氷河)	
藻類群集の構造とその高度変化 (No.29 氷河)	
2-4-4. No.32 氷河の2年間の雪氷藻類群集	
観察される藻類とその高度変化 (No.32 氷河)	
藻類バイオマスとその高度変化 (No.32 氷河)	
藻類群集の構造とその高度変化 (No.32 氷河)	

2-4-5. No.33 氷河の2年間の雪氷藻類群集	
観察された藻類とその高度変化 (No.33 氷河)	
藻類バイオマスとその高度変化 (No.33 氷河)	
藻類群集の構造とその高度変化 (No.33 氷河)	
2-4-6. 気象条件の季節変化と経年変動	
2-5. 考察 .....	55
2-5-1. No.31 氷河の雪氷藻類群集の経年変動	
観察される藻類 (No.31 氷河)	
バイオマスの経年変動 (No.31 氷河)	
群集構造の経年変動 (No.31 氷河)	
2-5-2. スンタルハヤタ周辺氷河の藻類群集の経年変動	
2-6. 結論 .....	60
第3章 グリーンランド北西部の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動 -カナック-	
3-1. はじめに .....	62
3-2. 調査地 .....	64
3-3. 手法 .....	65
3-3-1. 藻類サンプルの採取	
3-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定	
3-3-3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化	
3-3-4. 気象条件の分析	
3-4. 結果 .....	66
3-4-1. カナック氷河の表面状態の季節変化 (2014年)	
3-4-2. カナック氷河で観察された雪氷藻類	
3-4-3. カナック氷河の表面の雪氷藻類群集 (2012年)	
3-4-4. カナック氷河のクリオコナイトホール内の雪氷藻類群集 (2014年)	
3-4-5. カナック氷河の雪氷藻類群集の季節変化 (2014年)	
観察された藻類とその高度変化	
藻類バイオマスとその高度変化	
藻類群集の高度変化	
3-4-6. カナック氷河の雪氷藻類群集の経年変動	
各年に観察された藻類とそれぞれの高度分布の経年変動	

藻類バイオマスの経年変動	
藻類群集の構造の経年変動	
3-4-7. 気象条件の季節変化と経年変動	
3-5. 考察 .....	74
3-5-1. カナック氷河の氷河表面の藻類群集とクリオコナイトホール内部の藻類群集	
カナック氷河の氷河表面の雪氷藻類群集	
氷河表面とクリオコナイトホール内部の藻類群集の比較	
3-5-2. カナック氷河の藻類群集の季節変化	
カナック氷河の藻類群集の季節変化とその要因	
グリーンランドの氷河における藻類群集の季節変化の相違	
3-5-3. カナック氷河の雪氷藻類群集の経年変動とその要因	
3-6. 結論 .....	84
第4章 雪氷藻類群集の季節変化と経年変動の地域分類	
4-1. はじめに .....	86
4-2. 手法 .....	87
4-2-1. 3氷河の藻類群集の比較	
4-2-1. 2氷河の藻類群集の季節変化の比較	
4-2-3. 3氷河の藻類群集の経年変動の比較	
4-3. 結果 .....	88
4-3-1. ウルムチ, 東シベリア, グリーンランドの藻類群集の比較結果	
各氷河で観察される藻類の比較	
各氷河の藻類バイオマスの比較	
各氷河の藻類群集構造の比較	
4-3-2. ウルムチとグリーンランドの藻類群集の季節変化の比較結果	
氷河表面の変化に伴う藻類群集の季節変化	
裸氷露出後の藻類群集の季節変化	
4-3-3. ウルムチ, 東シベリア, グリーンランドの藻類群集の経年変動の比較結果	
観察される藻類種の比較	
藻類のバイオマスの経年変動の比較	
藻類群集の構造の経年変動の比較	
4-4. 考察 .....	95

4-4-1. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集	
4-4-2. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集の季節変化の違い	
4-4-3. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集の経年変動の違い	
北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集におけるバイオマスの経年変動	
北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類の群集構造の経年変動	
今後の雪氷藻類群集の経年変化	
4-5. 結論 .....	105
総括 .....	107
謝辞 .....	111
文献 .....	115
表 .....	121
図 .....	145
付録 .....	260

## 表と図の一覧

- 表 1-1. 2013 年 No.1 氷河における, 各期の調査日時と調査地点の表面状態
- 表 1-2. No.1 氷河における各年の調査日と調査地点, 表面状態
- 表 1-3. 2013 年 No.1 氷河周辺氷河の調査日と調査地点, 表面状態
- 表 1-4. 2013 年 No.1 氷河の各期の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 表 1-5. 各年の No.1 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 図 1-1. No.1 氷河の位置
- 図 1-2. ウルムチ河源流部の地図
- 図 1-3. 2013 年 No.1 氷河全景
- 図 1-4. No.1 氷河の調査地点
- 図 1-5. No.1 氷河調査地点 UmA1
- 図 1-6. No.1 氷河調査地点 UmA2
- 図 1-7. No.1 氷河調査地点 UmA3
- 図 1-8. No.1 氷河調査地点 UmA4
- 図 1-9. No.1 氷河調査地点 UmA5
- 図 1-10. No.1 氷河調査地点 UmA6
- 図 1-11. No.1 氷河周辺氷河全景
- 図 1-12. No.1 氷河周辺氷河の調査地点
- 図 1-13. No.2 氷河調査地点 UmC1
- 図 1-14. No.2 氷河調査地点 UmC2
- 図 1-15. No.2 氷河調査地点 UmC3
- 図 1-16. No.2 氷河調査地点 UmC4
- 図 1-17. No.6 氷河調査地点 UmD1
- 図 1-18. No.6 氷河調査地点 UmD2
- 図 1-19. No.6 氷河調査地点 UmD3
- 図 1-20. No.6 氷河調査地点 UmD4
- 図 1-21. 各期の No.1 氷河全景
- 図 1-22. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA1
- 図 1-23. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA2
- 図 1-24. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA3
- 図 1-25. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA4

- 図 1-26. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA5
- 図 1-27. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA6
- 図 1-28. ウルムチの氷河上で観察された藻類
- 図 1-29. 2013 年第 5 期の No.1 氷河の各種藻類の細胞濃度の高度分布
- 図 1-30. 2013 年第 1 期から第 5 期までの No.1 氷河上の藻類バイオマスの高度分布の比較
- 図 1-31. 2013 年第 1 期から第 5 期までの No.1 氷河上の藻類の群集構造の比較
- 図 1-32. 2013 年赤氷イベント前後の UmA2 表面の *Chloromonas* sp. のバイオマスの変化
- 図 1-33. 2013 年赤氷イベント前後の UmA2 表面の *C. brébissonii* と糸状シアノバクテリアのバイオマスの変化
- 図 1-34. 各年の No.1 氷河上の藻類バイオマスの高度分布の比較
- 図 1-35. 各年の No.1 氷河上の藻類の群集構造の比較
- 図 1-36. No.1 西氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 1-37. No.1 西氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 1-38. No.2 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 1-39. No.2 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 1-40. 第 2 期の No.2 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 1-41. 第 2 期の No.2 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 1-42. No.6 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 1-43. No.6 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 1-44. 第 2 期の No.6 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 1-45. 第 2 期の No.6 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 1-46. 2007 年, 2010 年, 2011 年の No.1 氷河近傍の日平均気温と降水量
- 図 1-47. 2007 年, 2010 年, 2011 年の No.1 氷河近傍の融解期の正の積算気温
- 図 1-48. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年の No.1 氷河周辺地域の日射量
- 図 1-49. 2013 年 No.1 氷河 UmA3 地点で計測した日射量の季節変動
- 図 1-50. No.1 氷河における各年の裸氷域の平均バイオマスの比較
- 表 2-1. スンタルハヤタにおける, 各年の調査日と調査地点, 表面状態
- 表 2-2. 各年の No.31 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 表 2-3. 各年の No.29 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 表 2-4. 各年の No.32 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度

- 表 2-5. 各年の No.33 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 図 2-1. 東シベリア, スンタルハヤタ No.31 氷河の位置
- 図 2-2. 調査を行った氷河の位置関係と調査地点
- 図 2-3. 2012 年 No.31 氷河全景
- 図 2-4. No.31 氷河調査地点 StA1
- 図 2-5. No.31 氷河調査地点 StA2
- 図 2-6. No.31 氷河調査地点 StA3
- 図 2-7. No.31 氷河調査地点 StA4
- 図 2-8. No.31 氷河調査地点 StA5
- 図 2-9. No.31 氷河調査地点 StA6
- 図 2-10. No.29 氷河調査地点 StB1
- 図 2-11. No.29 氷河調査地点 StB2
- 図 2-12. No.29 氷河調査地点 StB3
- 図 2-13. No.29 氷河調査地点 StB4
- 図 2-14. No.29 氷河調査地点 StB5
- 図 2-15. No.32 氷河調査地点 StC1
- 図 2-16. No.32 氷河調査地点 StC2
- 図 2-17. No.32 氷河調査地点 StC3
- 図 2-18. No.32 氷河調査地点 StC4
- 図 2-19. No.33 氷河調査地点 StD1
- 図 2-20. No.33 氷河調査地点 StD3
- 図 2-21. No.33 氷河調査地点 StD5
- 図 2-22. スンタルハヤタの氷河上で観察された藻類
- 図 2-23. 2012 年の No.31 氷河の各種藻類の細胞濃度の高度分布
- 図 2-24. 各年の No.31 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 2-25. 各年の No.31 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 2-26. 各年の No.29 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 2-27. 各年の No.29 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 2-28. 各年の No.32 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 2-29. 各年の No.32 氷河上の藻類の群集構造の高度分布
- 図 2-30. 各年の No.33 氷河上の藻類バイオマスの高度分布
- 図 2-31. 各年の No.33 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

- 図 2-32. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年のスタラルハヤタ地域
- 図 2-33. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年のスタラルハヤタ地域の融解期の正の積算気温の比較
- 図 2-34. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年のスタラルハヤタ地域の日射量
- 図 2-35. No.31 氷河地点 StA2 と StA4 の平均バイオマスの経年変動

- 表 3-1. 2014 年カナック氷河における, 各期の調査日時と調査地点の表面状態
- 表 3-2. カナック氷河における各年の調査日と調査地点, 表面状態
- 表 3-3. 2014 年カナック氷河の各期の各地点における各種藻類の細胞濃度
- 表 3-4. 2012 年カナック氷河の各地点の氷河表面における各種藻類の細胞濃度
- 表 3-5. 2013 年カナック氷河の各地点の氷河表面における各種藻類の細胞濃度
- 表 3-6. 2014 年第 4 期カナック氷河の各地点のクリオコナイトホール内における各種藻類の細胞濃度

- 図 3-1. カナック氷河の位置
- 図 3-2. カナック氷河の調査地点
- 図 3-3. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa1
- 図 3-4. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa2
- 図 3-5. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa3
- 図 3-6. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa4
- 図 3-7. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa1
- 図 3-8. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa2
- 図 3-9. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa3
- 図 3-10. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa4
- 図 3-11. カナック氷河で観察された藻類
- 図 3-12. 2012 年カナック氷河表面で観察された各種藻類の細胞濃度の高度分布
- 図 3-13. 2012 年カナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布
- 図 3-14. 2012 年カナック氷河表面の藻類の群集構造の高度分布
- 図 3-15. 2014 年カナック氷河クリオコナイトホール内の藻類の群集構造の高度分布
- 図 3-16. 2014 年第 1 期から第 4 期までのカナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布の比較
- 図 3-17. 2014 年第 1 期から第 4 期までのカナック氷河表面の藻類の群集構造の比較

- 図 3-18. 各年のカナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布の比較
- 図 3-19. 各年のカナック氷河表面の藻類の群集構造の比較
- 図 3-20. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年のカナック周辺の日平均気温と降水量
- 図 3-21. NCEP 再解析データに基づく, カナック周辺の各年の融解期の正の積算気温
- 図 3-22. NCEP 再解析データに基づく, 2012 年, 2013 年, 2014 年のカナック周辺の日射量
- 図 3-23. 2014 年カナック氷河 Qa3 地点における, 氷河表面とクリオコナイトホール内の藻類群集の構造の比較
- 図 3-24. Mittivakkat 氷河における氷河表面状態と藻類群集の季節変化
- 図 3-25. カナック氷河地点 Qa1 と Qa2 の平均バイオマスの経年変動
- 
- 表 4-1. 各年, 各氷河の気温と降水量および日射量
- 表 4-2. 各年, 各氷河の各調査地点における総藻類バイオマスの平均値と, その振れ幅
- 表 4-3. 各年, 各氷河の各調査地点における緑藻バイオマスの平均値と, その振れ幅
- 表 4-4. 各年, 各氷河の各調査地点における糸状シアノバクテリアのバイオマスの平均値と, その振れ幅
- 表 4-5. 3 氷河の藻類群集の経年変動のまとめ
- 図 4-1. 3 氷河の裸氷域のバイオマス比較
- 図 4-2. 3 氷河の裸氷域の藻類群集構造の比較
- 図 4-3. No.1 氷河地点 UmA1, UmA3, UmA5 の平均バイオマスの経年変動
- 図 4-4. 3 氷河周辺の各年の 4 月から 9 月までの気温と降水量の比較
- 図 4-5. 3 氷河周辺の各年の 4 月から 9 月までの日射量の比較
- 
- 付録 1. 2013 年 No.1 氷河各地点における各期のバイオマス値の t 検定結果
- 付録 2. No.1 氷河各地点における各年のバイオマス値の t 検定結果
- 付録 3. 2014 年カナック氷河各地点における藻類出現後のバイオマス値の t 検定結果

## List of tables and figures

Table 1—1. List of study sites, sampling dates, and surface conditions of Glacier No.1 during summer in 2013

Table 1—2. List of study sites, sampling dates, and surface conditions of 2007 and from 2010 to 2014 on Glacier No.1

Table 1—3. List of study sites, sampling dates, and surface conditions on glaciers near Glacier No.1 in 2013

Table 1—4. Cell concentration of each taxon at study sites on Glacier No.1 during summer in 2013

Table 1—5. Cell concentration of each taxon at study sites on Glacier No.1 in 2007 and from 2010 to 2014

Fig. 1—1. A map of Glacier No.1 in the Central Asia

Fig. 1—2. A map of the headwater area of Urumqi River

Fig. 1—3. The landscape of Glacier No.1

Fig. 1—4. A map of Glacier No.1 showing sampling sites on the glacier surface

Fig. 1—5. Pictures of site UmA1

Fig. 1—6. Pictures of site UmA2

Fig. 1—7. Pictures of site UmA3

Fig. 1—8. Pictures of site UmA4

Fig. 1—9. Pictures of site UmA5

Fig. 1—10. Pictures of site UmA6

Fig. 1—11. The landscape of other glaciers

Fig. 1—12. Maps of other glaciers showing sampling sites on the glacier surface

Fig. 1—13. Pictures of site UmC1 on Glacier No.2

Fig. 1—14. Pictures of site UmC2 on Glacier No.2

Fig. 1—15. Pictures of site UmC3 on Glacier No.2

Fig. 1—16. Pictures of site UmC4 on Glacier No.2

Fig. 1—17. Pictures of site UmD1 on Glacier No.6

Fig. 1—18. Pictures of site UmD2 on Glacier No.6

Fig. 1—19. Pictures of site UmD3 on Glacier No.6

Fig. 1—20. Pictures of site UmD4 on Glacier No.6

Fig. 1—21. The seasonal change of Glacier No.1 during melting period in 2013

- Fig. 1 – 22. The seasonal change of surface of UmA1 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 23. The seasonal change of surface of UmA2 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 24. The seasonal change of surface of UmA3 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 25. The seasonal change of surface of UmA4 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 26. The seasonal change of surface of UmA5 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 27. The seasonal change of surface of UmA6 on Glacier No.1 during melting period in 2013
- Fig. 1 – 28. Photographs of the snow algae observed on glaciers in Urumqi
- Fig. 1 – 29. Altitudinal distribution of the cell number concentration of each alga on Glacier No.1 in 2013
- Fig. 1 – 30. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Glacier No.1 in 2013
- Fig. 1 – 31. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae on Glacier No.1 in 2013
- Fig. 1 – 32. Variability of the biomass of *Chloromonas* sp. on UmA2 during Red Ice event in 2013
- Fig. 1 – 33. Variability of the biomass of *C. brébissonii* and filamentous cyanobacteria on UmA2 during Red Ice event in 2013.
- Fig. 1 – 34. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.1
- Fig. 1 – 35. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.1
- Fig. 1 – 36. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.1 west branch
- Fig. 1 – 37. Altitudinal change of the community structure of snow algae on Glacier No.1 west branch
- Fig. 1 – 38. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.2 on 27 July, 2013
- Fig. 1 – 39. Altitudinal change of the community structure of snow algae on Glacier No.2 on 27 July, 2013
- Fig. 1 – 40. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.2 on 19 August, 2013

- Fig. 1–41. Altitudinal change of the community structure of snow algae on Glacier No.2 on 19 August, 2013
- Fig. 1–42. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.6 on 29 July, 2013
- Fig. 1–43. Altitudinal change of the community structure of snow algae on Glacier No.6 on 29 July, 2013
- Fig. 1–44. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.6 on 17 August, 2013
- Fig. 1–45. Altitudinal change of the community structure of snow algae on Glacier No.6 on 17 August, 2013
- Fig. 1–46. Daily mean temperature and precipitation in Urumqi based on meteorological observation data at Daxigou Meteorological Station
- Fig. 1–47. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Urumqi based on meteorological observation data at Daxigou Meteorological Station.
- Fig. 1–48. Solar radiation intensity in Urumqi based on NCEP-NCAR reanalysis data
- Fig. 1–49. Seasonal variability of solar radiation intensity on UmA3 in Glacier No.1
- Fig. 1–50. Comparison of average algal biomass on bare ice area in Glacier No.1
- 
- Table 2–1. List of study sites, sampling dates, and surface conditions from 2012 to 2014 on glaciers in the Suntar-Khayata Mountain range
- Table 2–2. Cell concentration of each taxon at study sites of Glacier No.31 from 2012 to 2014
- Table 2–3. Cell concentration of each taxon at study sites of Glacier No.29 from 2012 to 2013
- Table 2–4. Cell concentration of each taxon at study sites of Glacier No.32 from 2012 to 2013
- Table 2–5. Cell concentration of each taxon at study sites of Glacier No.33 from 2012 to 2013
- Fig. 2–1. A map of Suntar Khayata Glacier No.31 in the Eastern Siberia
- Fig. 2–2. A map of glaciers showing sampling sites on the surface
- Fig. 2–3. The landscape of Glacier No.31
- Fig. 2–4. Pictures of site StA1
- Fig. 2–5. Pictures of site StA2
- Fig. 2–6. Pictures of site StA3
- Fig. 2–7. Pictures of site StA4
- Fig. 2–8. Pictures of site StA5
- Fig. 2–9. Pictures of site StA6
- Fig. 2–10. Pictures of site StB1

- Fig. 2–11. Pictures of site StB2
- Fig. 2–12. Picture of the surface of site StB3
- Fig. 2–13. Pictures of site StB4
- Fig. 2–14. Pictures of site StB5
- Fig. 2–15. Pictures of site StC1
- Fig. 2–16. Pictures of site StC2
- Fig. 2–17. Pictures of site StC3
- Fig. 2–18. Pictures of site StC4
- Fig. 2–19. Pictures of site StD1
- Fig. 2–20. Pictures of site StD3
- Fig. 2–21. Pictures of site StD5
- Fig. 2–22. Photographs of the snow algae observed on glaciers in Suntar Khayata
- Fig. 2–23. Altitudinal distribution of the cell number concentration of each alga on Glacier No.31 in 2012.
- Fig. 2–24. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Glacier No.31
- Fig. 2–25. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae on Glacier No.31
- Fig. 2–26. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.29
- Fig. 2–27. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.29
- Fig. 2–28. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.32
- Fig. 2–29. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.32
- Fig. 2–30. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.33
- Fig. 2–31. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.33
- Fig. 2–32. Daily mean temperature and precipitation in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 2–33. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 2–34. Solar radiation intensity in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 2–35. Inter-annual variability of the mean algal biomass on StA2 and StA4 in Glacier No.31

Table 3–1. List of study sites, sampling dates, and surface conditions on Qaanaaq glacier during summer in 2014

Table 3–2. List of study sites, sampling dates, and surface conditions on Qaanaaq glacier from 2012 to 2014

Table 3–3. Cell concentration of each taxon at study sites on Qaanaaq Glacier during summer in 2014

Table 3–4. Cell concentration of each taxon at study sites on surface of Qaanaaq Glacier in 2012

Table 3–5. Cell concentration of each taxon at study sites on surface of Qaanaaq Glacier in 2013

Table 3–6. Cell concentration of each taxon in cryoconite hole at each study site of Qaanaaq Glacier in 2014

Fig. 3–1. A map of Qaanaaq Glacier in Greenland

Fig. 3–2. A map of Qaanaaq Glacier showing sampling sites on the glacier surface

Fig. 3–3. Pictures of site Qa1

Fig. 3–4. Pictures of site Qa2

Fig. 3–5. Pictures of site Qa3

Fig. 3–6. Pictures of site Qa4

Fig. 3–7. The seasonal change of surface of Qa1 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014

Fig. 3–8. The seasonal change of surface of Qa2 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014

Fig. 3–9. The seasonal change of surface of Qa3 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014

Fig. 3–10. The seasonal change of surface of Qa4 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014

Fig. 3–11. Photographs of the snow algae observed on Qaanaaq Glacier

Fig. 3–12. Altitudinal distribution of the cell number concentration of each alga on Qaanaaq Glacier in 2012

Fig. 3–13. Altitudinal change of the total cell volume biomass on the surface of Qaanaaq Glacier in 2012

Fig. 3–14. Altitudinal change of the community structure of snow algae on the surface of Qaanaaq Glacier in 2012

Fig. 3–15. Altitudinal change of the community structure of snow algae in the cryoconite hole on Qaanaaq Glacier in 2012

Fig. 3–16. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Qaanaaq Glacier in 2014

Fig. 3–17. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae on Qaanaaq Glacier in 2014

Fig. 3–18. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Qaanaaq Glacier

Fig. 3–19. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Qaanaaq Glacier

Fig. 3–20. Daily mean temperature and precipitation in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 3–21. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 3–22. Solar radiation intensity in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data

Fig. 3–23. Comparison of the structure of algal community on glacier surface and that in cryoconite hole

Fig. 3–24 Schematic representation of the changes in the spatial and temporal distribution in microbial habitats on Mittivakkat Glacier during the field season  
(based on Luts et. al. 2014)

Fig. 3–25. Inter-annual variability of the mean algal biomass on Qa1 and Qa2 in Qaanaaq Glacier

Table 4–1. Temperature, precipitation and solar radiation of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Table 4–2. Total algal biomass and the oscillation of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Table 4–3. Biomass of green algae and the oscillation of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Table 4–4. Biomass of filamentous cyanobacteria and the oscillation of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Table 4–5. Summary of inter-annual variability of algal community

Fig. 4–1. Comparison in mean algal biomass on bare ice area of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Fig. 4–2. Comparison in algal community structure on bare ice area of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier

Fig. 4–3. Inter-annual variability of the mean algal biomass on UmA1, UmA3 and UmA5 in Glacier No.1

Fig. 4–4. Daily mean temperature and precipitation in Urumqi, Suntar Khayata and Qaanaaq

Fig. 4–5. Solar radiation intensity in Urumqi, Suntar Khayata and Qaanaaq

Sup. 1. Seasonal change of algal biomass on each site of Glacier No.1 in 2013 (T-test)

Sup. 2. Algal biomass on each site of Glacier No.1 in each year (T-test)

Sup. 3. Seasonal change of algal biomass on each site of Qaanaaq Glacier in 2014 (T-test)

## 要旨

雪氷藻類とは、寒冷な環境でも繁殖可能な光合成微生物の総称であり、これらは世界各地の氷河や海氷、積雪環境で観察されている。雪氷藻類が繁殖した氷河表面はアルベドが低下し、氷河に吸収される太陽光の入射エネルギーが増加、氷河の融解が促進されることが明らかにされている。アルベド低下の原因は、雪氷藻類の色素、あるいは雪氷藻類が氷河上の鉱物粒子や腐植物などから形成した暗色の不純物塊（クリオコナイト粒）である。雪氷藻類の繁殖した氷河表面が何色になるか、あるいはクリオコナイト粒が形成されるか否かは、藻類群集の構造によって異なると考えられる。先行研究によって世界各地の氷河の藻類群集の構造には地域差があることが明らかになってきている。例えば、中国の祁連山脈に位置するチーイー氷河では氷河上の雪氷藻類群集の 9 割以上を糸状のシアノバクテリアが占めているのに対し、アラスカのグルカナ氷河では緑藻の *A. nordenskioldii* が群集の 5 割から 8 割を占める優占種であることが明らかになっている (Takeuchi, 2001; Segawa and Takeuchi, 2010)。しかしこの一方で、藻類群集の時間軸上の変化に関する情報は不足している。藻類群集の季節変化についての調査は Takeuchi (2013) によってアラスカで過去に 1 度行われたのみであり、藻類群集の経年変動についてはまだ調査が行われていない。氷河上の藻類群集が季節変化や経年変動をすれば、藻類群集が氷河の融解に与える影響も年や季節によって変化する可能性がある。このことは氷河質量収支を考える上で重要なプロセスになる。また、藻類群集の構造に地域間での共通性があるのと同様に、藻類群集の季節変化や経年変動にも一定地域内での共通性があるのであれば、実際に藻類調査を行うことが困難な氷河において、藻類群集が氷河の融解に与える影響を予測することもできるかもしれない。本研究では、アジアおよび北極周辺地域の 3 地域の氷河について調査を行い、各地域の特徴を比較しながら藻類群集の時間軸上の変化の地域差と、その時間軸上の変化の要因が何であるのか考察することを目的とした。対象とした氷河は、アジア中部乾燥域に位置する天山山脈中部のウルムチ地域の氷河群、ユーラシア大陸側北極域の東シベリア・スタルハヤタ地域の氷河群、北米側北極域のグリーンランドのカナック氷河である。

第 1 章では、中国・天山山脈中部のウルムチ河源流部に位置する No.1 氷河において、融解期に 5 回の調査を繰り返すことで群集構造の季節変化を、調査を 6 年にわたって継続することで群集構造の経年変化を、それぞれ明らかにし、現在では疑問点の多い雪氷藻類群集の時間軸上での変化にアプローチすることを試みた。また、サブ課題として、同様の調

査を周辺の複数の氷河でも行い、一つの氷河の調査結果をその地域の代表とすることの妥当性について検証した。

No.1 氷河上の藻類群集の季節変化は、二段階の変化があることが明らかになった。一つは、融解期の進行によって氷河の表面状態が変化することに伴う藻類群集の変化であり、もう一つは、氷河の表面状態の変化が終わった後に日数の経過に伴って生じる藻類群集の変化である。No.1 氷河では、融解期が進行し、氷河の表面状態が積雪から裸氷に変化すると、藻類群集も大きく変化することが明らかになった。表面状態の変化に伴い、藻類群集のバイオマスは増加し、群集構造は緑藻 *Chloromonas* sp.が優占するものから、糸状シアノバクテリアが優占するものへと変化した。氷河表面に裸氷が露出した後は、藻類バイオマスは有意な季節変化を示さず、群集構造の優占種は糸状シアノバクテリアのままであった。しかし、群集構造における各種の藻類比に注目すると、2種類の糸状シアノバクテリアの占める割合が、裸氷露出後も変化し続けていることが明らかになった。

一方で、No.1 氷河上の藻類群集は経年変動をほとんど示さなかった。各年の各地点の藻類バイオマスに有意な差はなく、藻類群集の優占種は常に、積雪域では *Chloromonas* sp., 裸氷域では糸状シアノバクテリアであった。

No.1 氷河で観察されたものと同様の季節変化が、同地域内の別氷河である、No.2 氷河と No.6 氷河でも観察された。ここから、一つの氷河の調査結果をその地域の代表とすることは可能だと考えられた。

第2章では、東シベリア、スタルハヤタ地域の No.31 氷河において調査を3年にわたって継続することで、その群集構造の経年変動を明らかにすることを試みた。また、No.31 氷河周辺の三つの氷河でも藻類群集の経年変動の調査を行い、同一地域内の氷河間で藻類の経年変動に違いが生じるのか検証した。

No.31 氷河では、藻類バイオマスが大きく経年変動することが明らかになり、また、その変動は各年の気温に対応していると考えられた。調査年中で夏季の気温が最も高かった年に、氷河上の藻類バイオマスも最大となった。これに対して、藻類群集の構造は気温や降水量といった気象条件の年変動に対応せず、どの年においても裸氷域では緑藻の *Ancylonema nordenskioldii* が、積雪域では緑藻の *Chloromonas* sp.が常に優占種であった。

藻類群集の経年変動の特徴は No.31 氷河周辺の三つの氷河でも概ね一致した。氷河の流向が北向きであるか南向きであるかによって、藻類群集の構造と、その経年変動に局所的な差異はあったものの、全ての氷河において、バイオマスが各年の気温に対応して大きく経年変動する一方で藻類群集の構造はほぼ変化しないという特徴は一致した。ここから、同

一地域内の氷河間では経年変動もほぼ一致すると判断した。

第3章では、グリーンランドのカナック氷河において、夏季に4回の調査を繰り返すことで群集構造の季節変化を、調査を3年にわたって継続することで群集構造の経年変動を、それぞれ明らかにすることを試みた。また、サブ課題として、氷河表面とクリオコナイトホール（クリオコナイトによって氷河表面形成される、直径数 cm、深さ数～数十 cm の小池）内を区別して採取を行い、それぞれの群集構造に違いがあるのか検証することで、氷河上の藻類群集の生態について情報を拡充することを目指した。

カナック氷河上の藻類群集の季節変化は、氷河表面の変化に伴って発生した。融解期開始直後の氷河表面が積雪に覆われた状態では藻類は観察されなかったが、融解期が進行して氷河表面の積雪が溶けてスーパーインポーズドアイス（上積み氷、以下、SII と表記）が露出すると、その表面に緑藻 *Ancylonema nordenskioldii* が優占種となる雪氷藻類群集が出現した。さらに融解期が進行し、SII が溶けて裸氷が露出すると、氷河上のほとんどの地点では SII 表面に形成された藻類群集が維持されていたが、クリオコナイト粒の多い地点では藻類群集が糸状シアノバクテリアを多く含むものに変化した。なお、バイオマスについては、SII 表面と裸氷表面で有意な差は見られなかった。

カナック氷河でも藻類バイオマスが有意に経年変動することが明らかになり、また、その変動は各年の気温に対応していると考えられた。調査年中で夏季の気温が最も高かった年に、氷河上の藻類バイオマスも最も大きい値となった。夏季の気温が最も低かった年には、藻類バイオマスも最小値を示した。これに対して、藻類群集の構造は気温や降水量、日射量といった気象条件の年変動に対応せず、どの年においても裸氷域では緑藻の *Ancylonema nordenskioldii* が、積雪域では緑藻の *Chloromonas* sp. が優占種であった。

氷河上の同じ地点であっても、氷河表面とクリオコナイトホール内では群集構造は異なることが明らかになった。ホール内部の群集構造は、表面のものに比べて、*Ancylonema nordenskioldii* 以外の藻類の占める割合が多く、特にカナック氷河の表面ではほとんど観察されない緑藻 *Cylindrocystis brébissonii* が頻繁に観察された。これは、ホール内が氷河表面に比べて、藻類が融解水によって氷河外に排出されるリスクが少ない環境であることと、ホール内に堆積したクリオコナイトによって融解水が温められ、*C. brébissonii* の活動に適した環境になることによるものだと考えられた。

第4章では、第1章から第3章で明らかにした、それぞれの地域の藻類群集と、その経年変動および季節変化を比較した。これによって、藻類群集の経年変動および季節変化の

地域差を明らかにすることを試みた。また、藻類群集の経年変動や季節変化を決定している要因を明らかにすることを試みた。

藻類群集の特徴から、上記の 3 地域の氷河はアジア中部乾燥域型と北極域型に分類できた。天山山脈・ウルムチの氷河はアジア中部乾燥域型と考えられた。アジア中部乾燥域型の藻類群集は糸状シアノバクテリアが優占する構造をもっており、この藻類群集が形成されている氷河表面はクリオコナイト粒に覆われている。一方で、東シベリア・スタルハヤタの氷河とグリーンランドのカナック氷河は北極域型と考えられた。北極域型の藻類群集は緑藻の *A. nordenskioldii* が優占する構造をもっており、氷河表面のクリオコナイト粒は少なく、クリオコナイトホールが発達する。

北極域の氷河では、バイオマスが年毎の気温の影響を受けて有意に経年変動することが明らかになった。この事実は、北極域氷河では氷河上の藻類群集が氷河の融解に与える影響が各年の気象条件によって大きく変動することを示唆する。このような藻類群集の経年変動は緑藻 *A. nordenskioldii* が優占するという北極域氷河の藻類群集構造によって生じていると考えられた。また、北極圏および周辺地域の *A. nordenskioldii* の遺伝子解析を行った結果、この北極域氷河の特徴的な群集構造が、北極域に共通する大気循環によって維持されている可能性が考えられた。

一方でアジア中部乾燥域の氷河では、各年の気象条件によらず、バイオマスがほぼ経年変動を示さないことが明らかになった。この事実は、この地域では雪氷藻類群集が氷河の融解に対して一定の影響を与え続けるということを示唆している。このような群集構造の経年変動の特徴は、優占種である糸状シアノバクテリアの生存戦略、すなわち、クリオコナイト粒を氷河表面に生産することで、活動に適した環境を数年間にわたって維持できるという特徴によるものであると考えられた。また、同種が優占する環境は周囲の乾燥域の存在と偏西風によって維持されていると考えられた。

上記のような北極圏周辺地域とアジア中部の雪氷藻類群集の経年変動の違いは、今後の気候変動の氷河生態系および氷河融解に対する影響が両地域で異なることを示唆する。

本研究によって、藻類群集が経年変動するという事実がはじめて明らかになった。また、アラスカのグルカナ氷河における先行研究 (Takeuchi, 2013) と合わせて、五つの氷河の藻類群集の季節変化の様子が明らかになり、藻類群集の生態に関する情報が拡充された。ウルムチと東シベリア、グリーンランド北西部という 3 地域の藻類群集と、その経年変動が明らかになり、藻類群集の構造は一定の地域内で共通することと、藻類群集の構造が一致する氷河は藻類群集の経年変動も一致することを示唆した。北極域に位置する氷河は気温

の影響を受けて藻類バイオマスが経年変動する一方で、アジア中部乾燥域に位置する氷河はバイオマスが有意な経年変動を示さないと考えられる。今後の氷河の融解を正確に予測するためには、各地の氷河上の雪氷藻類群集の経年変動を考慮することが不可欠であるが、全ての氷河において藻類群集の経年変動を踏査することは現実的でない。しかし、本研究の成果に基づけば、今後は、アジア中部乾燥域や北極域の氷河であれば、その藻類群集の構造や経年変動を推測し、氷河の融解への影響を予測することが可能になるだろう。また、藻類群集の構造がアジア中部乾燥域や北極域のいずれかに類似している氷河であれば、実際に定期的な調査を行わなくても、その季節変化や経年変動を予測することが可能になるかもしれない。

Seasonal and inter-annual variabilities of snow and ice algal community on glaciers in the Asia and Arctic regions.

Sota Tanaka

#### Abstract

Snow and ice algae are photosynthetic microbes growing on snow and ice. Since algal cells in snow and ice can efficiently absorb solar radiation, their community can affect the melting of snow and ice. Thus, it is necessary to understand their ecology to evaluate glacier melting in the recent climate warming. However, their seasonal change and inter-annual variability have not been investigated quantitatively. In this study, I quantitatively analyzed the seasonal change and inter-annual variability of algal community over six melting seasons on an Asian glacier, and those over three melting seasons on Arctic glaciers in eastern Siberia and Greenland.

On Asian glaciers, the algal community was dominated by filamentous cyanobacteria and they form abundant cryoconite granules on the bare ice surface of glaciers. The dominant taxon in the algal community temporally changed from the green alga, *Chloromonas* sp. to filamentous cyanobacteria when the glacier surface changed from snow to ice. The samples collected in 2007 and from 2010 to 2014 revealed that algal community show no significant inter-annual variability although weather condition varied among the years. The filamentous cyanobacteria were dominant every year and algal biomass did not change inter-annually. These insignificant inter-annual variabilities of the algal community on the glaciers are probably due to the characteristics of the filamentous cyanobacteria, which are able to maintain a hospitable environment on glacier surface by cryoconite granules for several years.

The algal community on Arctic glaciers in both Siberia and Greenland was dominated by the green alga: *Ancylonema nordenskioldii*. Samples collected from 2012 to 2014 revealed that the dominant taxon in the algal community changed from *Chloromonas* sp. to *Ancylonema nordenskioldii*. Although the community structure did not show significant annual variability, the algal biomass significantly changed annually and positively agreed with the inter-annual variability of summer temperature in the region. The large variability of biomass implies that the effect of algae on glacier melting also greatly fluctuates on the Arctic glaciers.

Results revealed that the inter-annual variability of the algal community differs between central Asian and Arctic regions. This fact suggests that the impacts of the future climate change on glacier ecosystems and glacier melting are probably different between the regions.

## 研究背景

雪氷藻類とは、寒冷な環境でも繁殖可能な光合成微生物の総称であり、これらは世界各地の氷河や海氷、積雪環境で観察されている。一般の藻類は、最も繁殖に適した至適温度が 25°C 前後であり、氷点下の寒冷環境では、細胞内の水分の凍結や、それに伴う組織破壊などによって死滅する。雪氷藻類は、低温下でも安定なタンパク質を持つことによって細胞膜の流動性を保つことを可能にし、また、細胞内の水分の凍結を防いでいるため、寒冷環境で繁殖することができる (Warwick, 2007)。

氷河や海氷、積雪といった雪氷環境は、長い間無生物環境であると考えられてきたが、近代になってようやく雪氷藻類のような微生物の存在が報告されようになった。19 世紀の初頭、Greville (1826) によって、赤雪と呼ばれる積雪が赤く発色する現象の原因が、そこに生息する藻類であることが明らかにされた。その後は、北極圏で藻類細胞を観察した Nordenskiöld (1881) など、探検家による雪氷藻類の存在の報告が続いた。20 世紀になると Erzsébet Kol によって、北極から南極、ヨーロッパから東南アジアにいたるまで、各地の雪氷環境に生息している雪氷藻類の記載が論文発表されていった (e.g. Kol, 1942)。20 世紀は主に各地の雪氷環境で発見された雪氷藻類の分類や、その生理機構に関する研究が多く行われてきた (e.g. Kol and Flint, 1968)。さらに 1980 年代以降は、各地の雪氷藻類群集にはどのような種がどの程度の割合含まれているのかという、藻類群集構造の定量的な分析 (e.g. Yoshimura et al., 1997) も頻繁に行われるようになり、雪氷藻類の生態に関する新たな情報も明らかになってきている。

雪氷表面で繁殖する雪氷藻類は、雪氷環境の生態系において第一次生産者としての機能をもっている。氷河表面には雪氷藻類群集の他にも様々な従属栄養性生物が生息していることが明らかになってきている。トビムシやワムシ、クマムシ、バクテリアなどは各地の氷河表面で一般的に観察される。カワゲラはパタゴニア氷原のほか、日本の立山の積雪表面でも観察される。ヒョウガユスリカとヒョウガミジンコは、ヒマラヤ山脈の氷河のみから報告されている。アラスカの氷河では、特徴的な存在としてコオリミミズが観察される。これらの従属栄養性生物は、雪氷藻類を捕食あるいは分解することでエネルギーを得ており、雪氷藻類を一次生産者とする単純かつ閉鎖的な食物連鎖を氷河上に形成している (e.g. Kohshima, 1987; Hoham and Duval, 2001)。このように雪氷藻類は、氷河上の特異な生態系を維持するという生態学的に重要な役割を果たしているが、さらに氷河の融解に対しても影響を与えている可能性があることがわかってきた。

雪氷藻類の氷河表面での繁殖は、氷河の融解を加速する効果があることが明らかになってきている。一般に不純物の無い氷河表面は高い反射率 (アルベド) を示し、太陽光のほ

とんどを反射する。氷河表面が雪であればアルベドは 0.66 から 0.97, 氷であれば 0.34 から 0.51 である (Paterson, 1994)。しかしながら, 表面が不純物で覆われるとアルベドは低下する。アルベドが低下すると, 氷河が吸収する太陽光の入射エネルギーは増加し, 氷河の融解が促進される。雪氷藻類も種ごとに様々な色素を持った不純物であるため, 雪氷藻類が氷河表面で繁殖することでアルベドは低下し, 結果として氷河の融解を促進しうるのである (Takeuchi, 2002)。

このような雪氷藻類の融解への影響は, 氷河上で繁殖する藻類の種類や群集の構造によって異なる可能性がある。一般に氷河の表面の雪氷藻類は, 複数の藻類種からなる群集を形成している。一部の地域の氷河では黄金藻類や車軸藻類, 珪藻類も含まれているが, 通常, 氷河上の雪氷藻類群集は主に緑藻とシアノバクテリアの仲間からなる。アルベド低下への寄与は, この 2 種類で異なることがわかっている。緑藻は, 細胞内に様々な色素を持つものが多く, その色素の効果で氷河表面のアルベドを低下させる。例えば, どの種類の緑藻にも存在する葉緑体の色素, クロロフィル a や b は緑色をしているため, 緑藻の繁殖によって雪氷表面が緑色に見える。緑藻の中には, 細胞内の液胞にポリフェノールなど特有の色素を持つ種もあり, そのような緑藻が繁殖した場合は, 氷河表面が紫色や褐色など種に対応した色に見える (Remias et al., 2012)。さらに一部の緑藻は, 日射条件の変化に対応して細胞内にカロチノイドを生成し, 赤雪や赤氷を発生させる (Remias et al., 2005)。これに対して, 糸状のシアノバクテリアは氷河上の鉱物粒子や有機物を取り込んで, クリオコナイト粒と呼ばれる不純物塊を形成し, それによって氷河表面のアルベドを大きく低下させる (e.g. Takeuchi and Li, 2008)。クリオコナイト粒は一般に黒色や暗褐色といった暗色の粒状物質であり, これに覆われた氷河は通常の氷河表面の 3 倍の速度で融解することが報告されている (Koshima et al., 1993)。氷河表面がどのような色に染まるか, あるいはクリオコナイトが存在するかないかで, 氷河表面のアルベドは異なってくる。これを決定するのは, どのような種類の藻類がどの程度の量そこに存在しているのかという, 藻類群集の構造である。氷河上の藻類群集の構造の違いによって, 融解に与える影響も異なると考えられるのである。

雪氷藻類の群集の構造は地域によって異なり, 特に北極圏周辺地域とアジア高山域の氷河では, 大きな違いがあることが明らかになっている。北極域のアラスカやカナダの氷河では, 緑藻が優占の雪氷藻類群集が形成されている (e.g. Takeuchi, 2001; Takeuchi et al., 2001)。一方で, アジア中部乾燥域に位置する天山山脈や祁連山脈の氷河では, シアノバクテリアが優占する群集が形成され, 氷河表面はクリオコナイト粒に富んでいたと報告されている (e.g. Takeuchi and Li, 2008; Segawa and Takeuchi, 2010)。また, ロシア南部アルタイ山脈のア

ツケム氷河は、地理的にはアジアに近い氷河でありながら、アラスカ等の北極圏の氷河に近い藻類群集が形成されていることで知られている (Takeuchi et al., 2006). これら群集構造の違いが生じる原因としては、第一に各氷河の存在する地域の環境の違いがその可能性として考えられている。例えば、No.1 氷河には周辺の砂漠から多量の炭酸塩鉱物が供給されており、この加水分解によって高 pH 化した融解水がシアノバクテリアの優占に影響している可能性が示されている (田中, 2010). 第二に藻類種毎の分散過程の違いが考えられる。ある種の淡水藻類は大気循環によって孢子が飛散し、ヨーロッパと南極大陸の 2 地域で同一の種が発見されるが、この一方で、どちらかの地域でのみ観察される種も存在することが知られている (Hirano, 1965). これは藻類種毎に、運搬される距離を決定する細胞の形状や大きさ、あるいは、乾燥や紫外線に対する耐性が異なるためと考えられる。

このような雪氷藻類群集の地域差が明らかになる一方、まだ実際の調査で得られた情報は限られているため、その地域差を議論するには様々な問題点が残っている。たとえば、融解期の 1 回の調査で明らかにされた雪氷藻類群集を、地域や季節の代表としてよいかという点である。氷河表面で雪氷藻類が繁殖するのは氷河の融解期間に限られており、先行研究の多くは、融解期間中の特定の数日間を対象として各氷河の藻類を採取し、分析を行っている。しかしながら、雪氷藻類は氷河表面の積雪頻度や化学成分濃度といった諸条件の影響を受けて、異なる群集構造の特徴を示すことが示唆されており (e.g. Yoshimura et al., 1997), それらの条件が、融解期間の進行に伴って変化することは考えられる。それにも関わらず、藻類群集の時間軸上の変化を定量的に扱った研究は、ほぼ存在しない。季節変化については、アラスカのグルカナ氷河において、融解期開始以前から融解期終盤におよぶ 4 ヶ月間の季節変化が調査され、融解期の進行による氷河表面の状態変化と、それにもなう藻類群集の構造の変化、融解期間を通じての一貫した藻類量の増加が報告されているが (Takeuchi, 2013), 他の地域ではまだわかっていない。さらに、経年変動も同様であり、同一の氷河において複数年に渡って藻類調査を行った研究はあるものの (e.g. Takeuchi et al., 2006), 藻類群集の定量的な経年変動を扱った論文はまだ発表されていない。アイスコアを分析することで、過去の氷河表面で繁殖していた藻類群集を特定することは可能である (e.g. Yoshimura et al., 2000) が、コア掘削が可能となるのは氷河の積雪域のみであり、裸氷域も含めた氷河全体の群集の経年変動を把握することは不可能である。

氷河上の藻類群集が経年変動をするとすれば、それは氷河表面のアルベドへの影響も年によって変化する可能性があるということであり、氷河質量収支を考える上で重要なプロセスになる。実際に、近年のグリーンランド氷床の裸氷域では、暗色化が進行、つまりアルベドが低下してきていることが報告されている (Wientjes and Oerlemans, 2010). グリーン

ランドでは、近年の温暖化の影響による平均気温の上昇が記録されている (IPCC, 2014). この気温上昇によって雪氷面積の減少が進んでおり、影響は氷床の沿岸部で顕著である (Rignot and Thomas, 2002). ここでは 2000 年代以降、主に氷床の中流部で氷河表面が暗色化するという現象が見られるようになり、その影響によるアルベドの低下と融解の促進が懸念されている. 通常の裸氷域の放射輝度が 100 前後、積雪域では 150 以上であったのに対し、暗色化域では 50 以下 (単位はすべて  $\text{W m}^{-2} \mu\text{m}^{-1} \text{sr}^{-1}$ ) であった (Wientjes and Oerlemans, 2010). この暗色化域を調査したところ、シアノバクテリアが繁殖していたことが報告されており、それらが形成するクリオコナイト粒が暗色化の一因であると考えられている (e.g. Wientjes and Oerlemans, 2010; Uetake et al., 2010). なぜ近年になって顕著にシアノバクテリアが繁殖するようになり、暗色化が始まったのか、その原因はまだ不明確である. しかしながら、近年の温暖化による氷河環境の変化と、藻類群集の変化は無関係ではないと思われる.

以上のように、雪氷藻類は寒冷環境の生態系において重要な役割を果たす生物であるとともに、氷河の融解を正確に理解するために必要不可欠な要素でもある. また、雪氷藻類群集は氷河に影響を与えるだけでなく、氷河環境や周辺環境の変化の影響を受けて変化する性質も併せ持つものである. しかし、これら注目すべき点にも関わらず、現状では雪氷藻類を定量的に扱った研究自体が少なく、その時間軸上の変化という大きな疑問が残されている.

そこで本研究では、アジアおよび北極域の 3 氷河について調査を行い、その雪氷藻類群集の季節変動、経年変動を定量的に明らかにし、各地域の特徴を比較しながら藻類群集の時間軸上の変化の地域差と、その時間軸上の変化の要因が何であるのか考察することを目的とした. 対象とした氷河は、アジア中部乾燥域に位置する天山山脈中部のウルムチ地域の氷河群、ユーラシア大陸側北極域の東シベリア地域の氷河群、北米側北極域のグリーンランドのカナック氷河である. これらの氷河を調査対象として設定した理由の詳細は、各章の冒頭にて提示する.

本論文は以下の 4 章から構成されている.

第 1 章「アジア中部乾燥域の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動-ウルムチ-」では、天山山脈中部のウルムチ河源流域に位置する No.1 氷河にて雪氷藻類群集の 2 ヶ月間の季節変化と、6 年間の経年変動を明らかにする. まずアジア地域の代表的な藻類群集の特徴を示すこの地域で調査を行うことで、雪氷藻類群集の季節変化と経年変動について、基本的な情報を確立することを目指した. また、調査を同地域の四つの異なる氷河で行うことで、一つの氷河の調査結果をその地域の代表とみなすことが妥当であるか検証した. 気

候条件や周辺環境の違いから、ウルクチでは、後述の北極域氷河とは異なる藻類群集の時間軸上の変化が観察されることが期待される。

第2章「東シベリアの氷河における雪氷藻類群集の経年変動-スタルハヤタ-」では、東シベリアのスタルハヤタ No.31 氷河の藻類群集の3年間の経年変動を明らかにする。シベリアのアルタイ山脈の先行研究では、アジアに近いながら北極域の氷河の群集構造の特徴が示されたが、このスタルハヤタ地域は、アルタイ山脈からさらに北東に位置する山岳地域であり、ユーラシア大陸側北極域の藻類群集の時間軸上の変化が明らかになると期待された。なお、ここでも第1章と同様の意図のもと、調査を同地域の四つの異なる氷河で行っている。

第3章「グリーンランド北西部の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動-カナック-」では、グリーンランドのカナック氷河にて雪氷藻類群集の2ヶ月間の季節変化と、3年間の経年変動を明らかにする。ここでは環境の違いから、ウルクチとは異なる季節変化が見られること、また、北極域の雪氷藻類群集の経年変動の情報が拡充されることが期待された。これらに加えて、カナック氷河では氷河表面とクリオコナイトホール内の藻類群集の違いも明らかにし、氷河上の雪氷藻類群集の生態についての情報を拡充することを試みた。

第4章「雪氷藻類群集の経年変動と季節変化の地域分類」では、第1章から第3章で得られた3地域の氷河の藻類群集の経年変動と季節変化のデータを比較、整理し、藻類群集の時間軸上の変化の地域差を明らかにすることを試みた。また、気温などの環境条件の変動との比較から、藻類群集の時間軸上の変化の要因が何であるのか考察した。

最後に「総括」にて、本研究で明らかになった内容について簡潔にまとめる。また本研究を進めていく上で明らかになった問題点と今後の課題についても言及する。

## 第1章 アジア中部乾燥域の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動- ウルムチ-

### 1-1. はじめに

本章では、中国の天山山脈中部のウルムチ河源流域に位置する氷河を対象に、その雪氷藻類群集の季節変化および経年変動を明らかにすることを目的とする。

アジア内陸部の山岳地域には、数多くの山岳氷河が分布している。氷河が存在する主なアジアの山岳地域としては、まず南側のヒマラヤ山脈が挙げられ、そこから北へ向かって、タングラ山脈、崑崙山脈、祁連山脈、天山山脈、アルタイ山脈などが挙げられる。また崑崙山脈西側はパミール高原に接しており、そこにもフェドチェンコ氷河などの巨大な氷河が存在する。これらの地域の幾つかの氷河では、雪氷藻類群集に関する調査が行われ、その群集構造が定量的に明らかになっている (e.g. Yoshimura et al., 1997; Takeuchi et al., 2006)。

アジア地域の氷河の雪氷藻類群集を特徴付けるものは、その氷河の裸氷表面におけるシアノバクテリアの豊富さである。上記の主な山岳地域の内、最も北部のアルタイ山脈を除いた地域では、多量のシアノバクテリアによって氷河の裸氷表面の藻類群集が構成されている。これは北極や南極、アフリカ、南アメリカといった他の地域では見られない特徴である。例を挙げると、アラスカのグルカナ氷河における裸氷表面のシアノバクテリア量は平均して  $2.1 \times 10^3 \text{ mL m}^{-2}$  であるのに対し、祁連山脈のチーイー氷河のそれは  $1.75 \text{ mL m}^{-2}$  である (Takeuchi, 2001; Segawa and Takeuchi, 2010)。このシアノバクテリアが多いというアジア特有の特徴は、祁連山脈、天山山脈といったアジア中部で特に顕著である。

このシアノバクテリアが豊富というアジアの雪氷藻類群集の特徴は、気候条件の影響を受けたものである可能性がある。この地域は主に偏西風と季節風の影響を受ける地域である。上述の山岳地域は、パミール高原を除いて、主に春から夏にかけての季節風（アジアモンスーン）によって水蒸気が供給され、降水が発生する。このため、夏季に氷河の消耗と涵養が同時に発生する (上田, 1983; Aizen et al., 1995; Aizen et al., 2001; Li et al., 2008)。また、低緯度であるため、雪氷藻類が繁殖する夏季の太陽高度が高く、日射が強い。これらの気候の特徴は他の地域、特に北極圏とは大きく異なっている。

また、アジア地域には乾燥地帯から炭酸塩鉱物を含むダストが多量に供給されている。この地域では、春から夏の降水量は東側ほど減少する。そのため、天山山脈の中部や崑崙山脈の中部からみて東側は多くが乾燥域である。しかし、同山地では季節風によってもたらされた水蒸気が地形効果によって雨雲となるため、高山域には多量の降水が発生する (上田, 1983; Aizen et al., 1995; Aizen et al., 2001; Li et al., 2008)。このような気候条件により、ア

アジア中部の高山地域には氷河が存在する一方で、その周辺には広大な乾燥地域が広がっているのである。なかでも祁連山脈および天山山脈の中部から東部といった地域の氷河は、特にタクラマカン砂漠とコンパルチュンギョト砂漠という2つの砂漠に近く、春季に大量のダストが砂塵嵐によってもたらされている (e.g. 永塚, 2013)。アジア中部乾燥域の氷河のシアノバクテリア量が特に豊富であるのは、このダストに含まれる炭酸塩鉱物の加水分解によって、弱塩基性になった氷河の融解水の影響である可能性が示されている (田中, 2010; Takeuchi, 2014)。

このアジア中部の氷河の一つが、天山山脈中部のウルムチ河源流域に存在する No.1 氷河である。ここでは2種類の緑藻と6種類のシアノバクテリアによって藻類群集が形成されていることが明らかになっている。氷河上の藻類群集は高度変化を示し、氷河の下流側の、氷が露出している範囲 (裸氷域) では糸状シアノバクテリアが、氷河の上流側の、雪に覆われている範囲 (積雪域) では緑藻が、それぞれ優占していた。同様に、これら藻類の全体積の和 (総バイオマス) も高度変化を示し、裸氷域では有意な変化をしなかったが、積雪域では有意な低下を示した。裸氷域の総バイオマスの平均値 ( $0.34 \text{ mL m}^{-2}$ ) に占めるシアノバクテリア量は  $0.30 \text{ mL m}^{-2}$  (88%) であり、典型的なアジア氷河といえた (田中, 2010)。

No.1 氷河の裸氷域は、豊富なシアノバクテリアの影響で一面クリオコナイト粒に覆われている。前述のように、クリオコナイト粒とは多様な鉱物粒子や有機物、バクテリアなどからなる、直径数 mm の暗色の不純物塊であり、氷河上の糸状シアノバクテリアが、氷河の融解水による氷河外への排出を防ぐ為、また鉱物粒子の保持やバクテリアとの共生により栄養塩を確保する為に形成すると考えられている (e.g. Takeuchi et al., 2001)。No.1 氷河裸氷域のクリオコナイト量は平均  $335 \text{ g m}^{-2}$  であり、これはクリオコナイト量が  $100 \text{ g m}^{-2}$  に満たないアラスカや南米の氷河を大きく上回る量であった (Takeuchi and Li, 2008)。また、他の地域よりもクリオコナイト粒が大きく、かつ、はっきりとした球形の形状をとっており、粒の直径は平均で 1.1 mm、最大で 3.5 mm であった (Takeuchi et al., 2010)。このクリオコナイトの影響によって、同氷河のアルベドは 0.2 から 0.1 程度にまで低下しており、氷河の融解の促進が懸念された (Takeuchi and Li, 2008)。以上のことから、クリオコナイトの形成者である糸状シアノバクテリアが優占する雪氷藻類群集が今後変化すると、氷河の融解への影響も変化する可能性があると考えられた。

No.1 氷河において雪氷藻類群集の時間軸上の変化が発生する可能性は、既に調査結果が示唆している。No.1 氷河上のクリオコナイト粒には年輪が存在し、その幅は一定ではなかった (Takeuchi et al., 2010)。これは、クリオコナイト粒の形成者である糸状シアノバクテリアの活動が年によって異なる可能性を示唆している。石田 (2009) は、No.1 氷河に生息す

る緑藻の一種である雪氷藻類 *Cylindrocystis brébissonii* が観察される標高が年々上昇にあることが報告している。Takeuchi et al. (2011) は、No.1 氷河積雪域で過去 11 年間分の氷河面を含むアイスコアを分析し、氷河上で雪氷藻類によって生産されたと考えられる有機物量が年毎に異なっていたことを報告、この変化と気候の関連を示唆している。同様のコア分析結果はヒマラヤ山脈の氷河でも報告されており、そこでは、1990 年代以降の温暖化の影響を受けて藻類量が増加した可能性を示唆している (Takeuchi et al., 2009)。以上から、No.1 氷河で藻類群集の繁殖している環境が何らかの時間軸上の変化を示せば、それに対する藻類群集の応答を観察できる可能性は高いと考えられた。

実際に No.1 氷河周辺地域の環境条件は、近年変化していることが明らかになっている。ウルムチの氷河を含む天山山脈の氷河は、下流域に広がるオアシス都市の水源として重要な役割をもっている。乾燥域に位置し、180 万人の都市人口を有する新疆ウイグル自治区最大の都市・ウルムチ市は、水資源の大部分をウルムチ河に依存している (李, 2012)。このため、ウルムチ河の水源である No.1 氷河とその周辺地域の氷河群の変化には地域の住民の関心が強く、約 70 年間におよぶ継続的な調査が行われているのである。報告によると、近年の気候の変化により No.1 氷河は縮小を続けている。No.1 氷河は 1962 年から 2003 年の間に体積の 20%を失っており、氷河の末端位置も年々後退している。この原因は主に温暖化による気候の変化であるとされ、実際にこの地域では 1958 年から 2003 年の間に、夏季の気温と降水量がそれぞれ 0.8°C と 77 mm 増加している (Ye et al., 2005)。モデルによる見積もりでは、現在の気候の傾向が維持された場合、2050 年までに現在の氷体体積の 50%が更に失われるとされている (李, 2012)。氷河上の藻類群集は、栄養条件に加えて、日射や積雪頻度といった気象要素の影響を受ける (Yoshimura et al., 1997) ため、このような変化に応答して No.1 氷河の雪氷藻類群集が時間軸上の変化を示す可能性は高いと考えられた。

以上のように氷河学的な先行研究が多く行われ、調査対象としてのアクセスもよいことから、アジア地域の代表的な藻類群集の季節変化や経年変動を明らかにしていくために、ウルムチの氷河を選定した。

本章では、No.1 氷河において、融解期に 5 回の調査を繰り返すことで群集構造の季節変化を、調査を 6 年にわたって継続することで群集構造の経年変動を、それぞれ明らかにし、現在では疑問点の多い雪氷藻類群集の時間軸上での変化にアプローチすることを試みた。また、この主目的に加え、藻類群集の定量的な調査において 1 つの氷河の調査結果をその地域の代表とみなすことの妥当性について検証することをサブ課題として、同様の調査を周辺の独立した複数の他氷河でも行った。

## 1-2. 調査地

本章で対象とした氷河は、中国北西部の天山山脈中部に位置するウルムチ河源流部の氷河（北緯 43 度 06 分，東経 86 度 49 分）である（図 1-1）。天山山脈はユーラシア大陸のほぼ中心に位置し，東西長は約 2500 km，標高は平均して 3000~4000 m であり，最高峰は標高 7000 m に達する。山脈の周囲は，南にタクラマカン砂漠，北にコンパルチュンギト砂漠，東にゴビ砂漠が存在する乾燥域である。氷河周辺は広大な草原となっており，カザフ族の住民による羊の放牧が行われている。

天山山脈一帯は，偏西風と季節風の影響を受ける地域である。春から夏にかけての季節風によって水蒸気が供給され，降水が発生するが，降水量は東側ほど減少する。このため天山山脈の中部地域から東部地域の多くは乾燥域である。しかし，山地では季節風によってもたらされた水蒸気が地形効果によって雨雲となるため，標高 4000 m 周辺の高山域には多数の夏季涵養氷河が維持されている（Aizen et al., 1995; Aizen et al., 2001; Li et al., 2008）。1958 年から 2004 年の間に，標高 3546 m に位置する天山氷河観測站で観測された年気温の平均値は-5.1℃，年降水量の平均値は 426 mm である（Li et al., 2006）。また，この地域には，氷河上も含めて，春季になると砂塵嵐によって鉱物粒子が飛来するという特徴があり，その起源はタクラマカン砂漠などであるとされる（e.g. 永塚, 2013）。

中国天山山脈の氷河には，中国の氷河台帳によって番号が付けられており，ウルムチ河源流部には，No.1 から No.12 までの氷河が存在する。その中で，本調査で調査を行った氷河は，No.1 氷河の East branch（以下，No.1 氷河と表記）と West branch, No.2 氷河, No.6 氷河（以下，それぞれ No.1 西氷河, No.2 氷河, No.6 氷河と表記）である（図 1-2）。

No.1 氷河（図 1-3 および図 1-4）は北東方向へと流動する山岳氷河であり，氷河の総面積は約 1.73 km<sup>2</sup>である。氷河は標高約 4200 m から 3750 m の範囲で存在している（李, 2011）。氷河表面のほとんどは岩屑に覆われておらず，裸氷あるいは積雪である。この氷河は 1962 年から 2003 年までの間に体積の 20%を失っており，その収縮に伴って 1994 年に東西に分離した（Ye et al., 2005; Zhang et al., 1985）。裸氷域表面はほぼ茶色のクリオコナイトに覆われているが，一方でクリオコナイトホールは発達していない（図 1-5 から図 1-10）。

No.1 西氷河（図 1-11 および図 1-12）は前述のとおり，1994 年に No.1 氷河から分離した氷河である。岩屑被覆のない氷河であり，氷河表面は裸氷あるいは積雪である。No.1 西氷河は標高約 4450 m から 3800 m の範囲で存在している（李, 2011）。クリオコナイトに関しては No.1 氷河と同様である。

No.2 氷河（図 1-11 および図 1-12）は，No.1 氷河のすぐ東側に位置し，北方向へ流動する氷河である。氷河の規模は，No.1 氷河とほぼ同様である。現地で観察を行った限りで

は岩屑被覆のない氷河であり、氷河表面は裸氷あるいは積雪であるが、正確な測量結果は不明である。現地の烏魯木齊河源量渲地形図によれば、この氷河は標高約 4250 m から 3650 m の範囲で存在している。クリオコナイトの状態は上記 2 氷河と同一である（図 1-13 から図 1-16）。

No.6 氷河（図 1-11 および図 1-12）は、No.1 氷河の北側に一つ隣の谷に位置する氷河で、斜面北側の谷氷河と、南側の崖錐型氷河の 2 つの氷河が合流している。調査を行ったのは北側の谷氷河であり、以後これを指して No.6 氷河と表記する。No.6 氷河は東方向へ流動する氷河である。氷河表面に岩屑被覆はなく、裸氷域あるいは積雪域である。末端部は 1983 年から 2003 年の 20 年間で 100 m 以上の後退が確認されており、氷河表面高度は最大 20 m 低下している。一方で、氷河の一部はリッジ状に張り出しており、この部分は同じ 20 年間で前進し、氷厚も 2 から 4 m 増加している。2003 年の時点では、この氷河は標高約 4300 m から 3750 m の範囲で存在している（岩田, 2004）。クリオコナイトの状態は上記 2 氷河と同一である（図 1-17 から図 1-20）。他とは異なる特徴として、No.6 氷河は放牧の移動経路上にあることが挙げられ、氷河表面には羊の糞が点在する。

以上の氷河の調査を行った詳細な日時と地点名、調査時の表面状態については表 1-1 から表 1-3 に示した。基本的に調査を行ったのは、No.1 氷河で UmA1 (3770 m), UmA2 (3820 m), UmA3 (3870 m), UmA4 (3990 m), UmA5 (4010 m), UmA6 (4090 m) の 6 地点、No.1 西氷河で UmB1 (3850 m), UmB2 (3870 m), UmB3 (3900 m), UmB4 (3950 m) の 4 地点、No.2 氷河で UmC1 (3765 m), UmC2 (3795 m), UmC3 (3805 m), UmC4 (3825 m) の 4 地点、No.6 氷河で UmD1 (3765 m), UmD2 (3810 m), UmD3 (3855 m), UmD4 (3900 m) の 4 地点である。

この中で No.1 氷河では、2007 年、2010 年から 2014 年の計 6 年間に渡っての経年変動調査、および 2013 年の季節変化調査を行った。藻類群集の季節変化の調査は、2013 年に計 5 回にわたって行い、調査期間はそれぞれ 7 月 8 日から 11 日、7 月 20 日から 21 日、8 月 2 日から 3 日、8 月 15 日から 16 日、8 月 24 日から 26 日（それぞれ以下では第 1 期、第 2 期、第 3 期、第 4 期、第 5 期と表記）である。各期の各地点の氷河表面の様子は図 1-21 から図 1-27 に示した。No.1 氷河以外の 3 氷河についても、2013 年に調査を行った。No.2 氷河と No.6 氷河については、それぞれ 7 月 27 日と 8 月 19 日、7 月 29 日と 8 月 17 日（両氷河ともにそれぞれ以下では、第 1 期、第 2 期と表記）の各計 2 回の季節変化の調査を行った。

### 1-3. 手法

#### 1-3-1. 藻類サンプルの採取

ウルムチ地域の氷河上に存在する雪氷藻類群集を定量化するため、まず上記の期間の各地点にて藻類サンプルの採取を行った。サンプルの採取にはステンレススコープを用いた。一般に雪氷藻類が繁殖しているのはその当時の氷河表面であると考えられるため、裸氷域では氷表面を、積雪域では雪表面を採取した。この時、雪氷藻類のバイオマス（後述）を算出するために、採取した氷河表面の面積もそれぞれ記録した。また、採取した厚さは表面から 1.0–2.0 cm であり、氷河表面で繁殖している藻類のみを対象とし、クリオコナイトホール内の藻類は含まない。なお、調査前日に降雪が起き、その時点での本来の氷河表面が新雪に被覆されていた場合は、それを取り除いた上で降雪以前の氷河表面を採取した。地点ごとの平均値を取るためにサンプルの採取は 1 地点につき 5 箇所異なる氷河表面で行った。採取したサンプルは、30 ml のポリエチレン製ボトル（ナルゲンボトル）内で自然融解させた後、3%のホルマリン溶液を加えて保存し、千葉大学へと持ち帰った。ホルマリン溶液を加えることにより、鞭毛などの器官や色素が失われるといった形状の変化が発生し得るが、顕微鏡観察による藻類バイオマスの定量化を行う上での支障はない。藻類種の同定のためには、1 地点につき 1 サンプル別途採取し、ホルマリンを加えずに冷蔵状態で持ち帰った。

### 1-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定

藻類の種の同定は光学顕微鏡による観察にて行った。観察された藻類細胞ごとに細胞構造の特徴（葉緑体の数や、ピレノイドの有無、組織液の色）および、細胞の長径や短径といったサイズの情報を記録し、これを先行研究による藻類観察結果 (e.g. Kol, 1942; 水野, 1977; 山岸, 1999; Takeuchi, 2001; Takeuchi et al., 2006; Takeuchi and Li, 2008) と比較、種を同定した。観察は、前述の冷蔵保存サンプルを融解させてプレパラートを作成、光学顕微鏡 (BX51, OLYMPUS) とデジタルカメラを使用し、400 倍の倍率で無作為に藻類細胞を撮影することで行った。撮影した画像は画像処理ソフトウェア (Image J 1.38X, National Institutes of Health, USA) を用いて分析し、それぞれの細胞のサイズを測定した。測定はそれぞれの種につき約 60 から 100 個体で行い、それらの平均値を用いた。また、後述する *Osc. cyanobacterium* 等の糸状シアノバクテリアについては細胞が非常に小さいため、100 倍の倍率で撮影して一細胞あたりの長さを測定した。

また、後述の定量化に用いるため、サイズの測定結果から、各藻類の細胞体積を算出した。使用したサイズは、球形の細胞ならば直径、円筒状の細胞ならば幅と長さ、楕円形の細胞ならば短径と長径である。

### 1-3-3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化

雪氷藻類群集を定量化するための値として、本研究では、単位面積あたりの細胞体積 ( $\text{mL m}^{-2}$ ) を設定した。これを算出するため、まず前述のホルマリン保存したサンプル中の各種雪氷藻類の細胞数をカウントした。カウントは光学顕微鏡を用いて行なった。採取した氷河表面には、雪と氷、雪氷藻類のみでなく、その他の有機物や鉱物粒子、およびそれらから構成される不純物塊が含まれている。大型の不純物塊は分析用のプレパラート作成を妨げ、藻類に付着した有機物や鉱物粒子、そして複雑に絡み合った藻類細胞の集合体は細胞の判別を困難にする。これらを分解するため、まずは全てのサンプルを 10 分間の超音波処理にかけた。事前の実験の結果から、10 分間の超音波処理が、超音波による藻類細胞の破壊を最小限に抑え、かつカウントを平易にするために最適であると判断した。次に、フィルターフォルダ (Swunnex, Non-Sterile, Millipore) にフィルター (Omnipore, Membrane filters,  $0.45\mu\text{m}$  JHWP01300, Millipore) を取り付け、フォルダ内にサンプルを注入した。注入量はサンプルごとに適宜調整を行ない、含有する藻類細胞数が多いサンプルでは注入量をより少なく、含有する藻類細胞数が少ないサンプルでは注入量をより多くした。これは、藻類がフィルター上に密集している場合はカウントが困難になり、逆にカウントできる藻類が少ない場合は測定誤差が大きくなるためである。注入したサンプルは注射器 (テルモシリンジ 20 ml, TERUMO) を用いて加圧ろ過を行い、これによってサンプル中の雪氷藻類をフィルター上に固定した。その後、フォルダから取り出したフィルターをスライドガラス上に設置、カバーガラスを被せてプレパラートを作成した。

このプレパラートを、光学顕微鏡 (BX51, OLYMPUS) を用いて観察した。観察は蛍光下で励起光を放っている藻類を対象に行い、これらの細胞数を卓上カウンターでカウントした。励起光を放っていない場合は、その藻類細胞には光合成に必要なクロロフィルが含まれておらず、既に死滅した細胞であると判断できるので、カウントからは除外した。なお、糸状体性のシアノバクテリア (後述の *Osc. Cyanobacterium* など) については平易のため、細胞数をカウントするのではなく、 $12.5\mu\text{m}$  を 1 単位としてカウントした。これには接眼レンズ内のスケールを用いた。カウント時の倍率は 400 倍 (接眼レンズ 10 倍, 対物レンズ 40 倍) であり、数が多いものは幅  $250\mu\text{m}\times 1$  列 (フィルターの直径にあたる 10 mm), 少ないものは幅  $250\mu\text{m}\times 3$  列の範囲でカウントした。また、非常に数が少なく、数個しか確認されなかった種については、誤差を減らすため、別途サンプル注入量の多いフィルターを用意して再度カウントした。なお、カウントは結果が安定するまで行い、そのうちの 3 回分をデータとして採用した。この結果からサンプル中の各種雪氷藻類の細胞濃度 ( $\text{cells mL}^{-1}$ ) を算出した。この時、糸状のシアノバクテリアについては、1-3-2 で算出した 1 細胞あた

りの長さから、12.5  $\mu\text{m}$  中に含まれる細胞の個数を算出、これを用いてカウント結果を細胞数へと換算した。

この細胞濃度と 1-3-2 で求めたそれぞれの平均細胞体積の積からサンプル中に含まれる雪氷藻類の細胞体積の総和 (mL) を算出し、これをサンプリング地点の面積 ( $\text{m}^2$ ) で割ることで雪氷藻類のバイオマス ( $\text{mL m}^{-2}$ ) を算出した。

また、雪氷藻類の群集構造 (種の構成比) は、全藻類のバイオマスの合計と、それぞれそれぞれの藻類が占めるバイオマスの比で表した。

#### 1-3-4. 気象条件の分析

藻類群集の時間軸上の変化と気象条件との関係を明らかにするため、No.1 氷河周辺地域の気象データを入手し、整理した。

気温と降水量の分析に用いたのは、中国科学院の Wang Wenbin 氏に提供していただいた、大西沟観測所における手動観測の結果である。大西沟観測所 (標高 3539 m) は No.1 氷河末端から約 3 km の地点に存在する気象観測所である。この観測所での観測結果から、国際標準大気の気温減率に基づいて、氷河中流部 UmA3 (標高 3870 m) の気温を算出した。降水量については氷河上と大西沟観測所とは大きな変化はないと仮定した。なお、2 章や 3 章で利用する NCEP-NCAR 再解析データを用いなかった理由は、対象とする氷河周辺の地域は面積範囲が狭くまた標高も高いためである。NCEP の空間分解能は約 500 km であるため、氷河地域のみでなく周辺の砂漠や草原を含んだ平均を示してしまい、正確な気温、降水量の情報が得られない可能性が高いのである。実際に検証実験したところ、NCEP のデータは調査した氷河上の実測値とは大きく異なっており、例えば、2011 の月平均気温については、NCEP の解析結果では 8 月の月平均気温は 22.0°C であったが、実際の現地の気温は 8 月の間に 10 °C を超えることはなかった。また、相対変化の面でも NCEP と現地観測の結果との間には一致しない点が多く、8 月の月平均気温を例とすると、現地観測の結果では 2011 年 (3.9°C) よりも 2010 年 (4.7 °C) の方が気温が高かったにも関わらず、NCEP の解析結果では 2010 の気温 (14.8 °C) よりも 2011 年の気温 (22.0°C) の方が高かったと示されていた。同様の NCEP と現地観測との結果の逆転は 6 月や 7 月の結果にも見られた。これに対して、大西沟での観測結果は氷河近傍での実観測データであるために信頼性が高い。しかしながら、大西沟観測所は観測者の不在のために、2012 年以降のデータが存在しないという欠点がある。このため、大西沟観測所での観測データと、No.1 氷河上での藻類群集の経年変動の調査データの双方が存在する 2007 年と 2010 年、2011 年の 3 年間に限定して、気温と降

水量を整理した。整理した期間は、日平均気温が0°Cを越えた4月から、日平均気温が0°Cを上回ることがなくなった9月までである。

日射量の分析には、NCEP-NCAR 再解析データによる、2007年および2010年から2011年までの結果を用いた。この再解析プロジェクトに用いられた方法と仕組みについては、Kalnay et al. (1996)に詳しい。No.1氷河の最近傍点として北緯43度06分、東経86度49分を選択し、データの取得は日平均下向き短波放射を対象に行った。期間は気温、降水量と同様に4月から9月までである。

## 1-4. 結果

### 1-4-1. No.1氷河の表面状態の季節変化 (2013年)

2013年の季節変化観測時のNo.1氷河の表面状態は、季節が進むにたがって大きく変化した。第1期(7/8-11)においては、雪線(裸氷域と積雪域の境界線)は3900m付近にあり、氷河下流側のUmA1からUmA3までの氷河表面は裸氷、上流側のUmA4からUmA6までが積雪であった。その後、7月14日にUmA4の積雪が、7月18日にUmA5の積雪が全て融解し、裸氷が露出した。第2期(7/20-21)以降の雪線は4010mから4090m付近にあり、第2期から第5期までの間、下流側のUmA1からUmA5までの氷河表面が裸氷、最上流部のUmA6の表面のみ積雪であった。

第1期から第5期までの間には複数回の降雪イベントが発生した。2時間以上降雪が継続したものは、7月12日、13日、15日、16日、18日、21日、24日、8月13日、14日、26日の計10回である。7月21日から24日までの間にはより短時間の降雪が数度発生し、第2期の時点では裸氷域であった氷河下流側のUmA1からUmA3までが積雪に被覆された。この積雪被覆は25日昼まで継続したが、その後26日朝には、積雪が氷に変化し、第2期時点での裸氷表面の上に2cm厚の氷層が形成されていた。この氷層は同日15時前後に完全に融解し、UmA1からUmA2までは再び裸氷が露出した。UmA3については、同日中に氷層が融解したか否かを確認していないが、27日の時点では既に裸氷が露出していた。

第1期から第5期までの間には、複数回の赤雪および赤氷の発生も確認された。どちらも氷河表面に一様に広がるのではなく、発生はパッチ状であった。赤雪は8月8日に氷河最上流部のUmA6付近に発生した。赤氷が発生したのは7月26日(UmA1からUmA2の範囲)と、8月7日(UmA2からUmA4の範囲)、8月12日(UmA2周辺)であった。赤氷は全て同日中に消失している。

### 1-4-2. ウルムチで観察された雪氷藻類

ウルムチにおいては、全ての調査にほぼ共通して、2種類の緑藻と6種類のシアノバクテリアが観察された（図 1-28）。各藻類の形態の特徴は以下のとおりであった。なお、以下の記載は田中（2010）で発表したものに、一部修正および加筆を行ったものである。

## 緑藻

### *Chloromonas* sp.

球形の細胞。葉緑体にピレノイドは観察されない。細胞内の色素は緑色および赤色。観察された細胞は全てが接合子の形態であった。細胞の直径  $16.0 \pm 1.8 \mu\text{m}$ 。赤雪発生時の氷河表面では、赤色の色素をもったこの種の藻類が優占種となっていた。

### *Cylindrocystis brébissonii*

円筒形の細胞。細胞の両端は丸みを帯びる。2つの葉緑体を持ち、それぞれの葉緑体の中央にピレノイドが観察される。なお、細胞分裂直後の個体には葉緑体は1つのみ観察される。一細胞あたりのサイズは、長径  $28.3 \pm 6.0 \mu\text{m}$ 、短径  $17.6 \pm 1.9 \mu\text{m}$ 。

## シアノバクテリア

### Oscillatoriaceae (Osc.) cyanobacterium 1

トリコームを形成。粘質鞘を持たない。トリコームの長さは約  $15-80 \mu\text{m}$ 。細胞のサイズは長さ  $2.0 \pm 0.4 \mu\text{m}$ 、幅  $1.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 。細胞間の境界が明瞭。

### Oscillatoriaceae cyanobacterium 2

トリコームを形成し、粘質鞘を持つ。粘質鞘は無色。トリコームの長さは約  $20-430 \mu\text{m}$ 。細胞のサイズは長さ  $3.2 \pm 0.8 \mu\text{m}$ 、幅  $3.1 \pm 0.5 \mu\text{m}$ 。細胞内には緑色の顆粒が見られる。

### Oscillatoriaceae cyanobacterium 3

トリコームを形成し、粘質鞘を持つ。粘質鞘は無色。トリコームの長さは約  $20-260 \mu\text{m}$ 。細胞のサイズは長さ  $2.0 \pm 0.3 \mu\text{m}$ 、幅  $1.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 。目立った内部構造は見られない。

### Chroococcaceae (Chr.) cyanobacterium 1

球形の細胞。褐色あるいは黄色の粘質鞘を持つ。単体、あるいは1対の細胞が集まり群体を形成している。細胞は直径  $3.8 \pm 0.6 \mu\text{m}$ 。

### Chroococcaceae cyanobacterium 2

球形の細胞。1対の細胞。群体は形成しない。細胞は直径  $3.9 \pm 0.6 \mu\text{m}$ 。

Chroococcaceae cyanobacterium 3

球形の細胞. 直径  $2.7 \pm 1.1 \mu\text{m}$ .

### 1-4-3. No.1 氷河の藻類群集の季節変化 (2013 年)

#### 観察された藻類とその高度変化

観察された藻類の種類は, 調査時期によらず同じであった. 表 1-4 は第 1 期から第 5 期までの, No.1 氷河各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである. 1-4-1 で示した全ての藻類種は, 第 1 期から第 5 期のどの時期であっても, いずれかの地点で観察されていた. 例外は Chr. cyanobacterium 2 であり, 第 1 期から第 4 期までは常に観察されていたが, 第 5 期のみ検出限界以下の細胞数しか確認されなかった.

一方で, 一部の藻類種は観察される地点が季節によって異なった. 図 1-29 は 2013 年 No.1 氷河第 5 期調査時の各地点における, 群集構造を構成する各藻類の平均細胞濃度を示したものである. 他の時期の各藻類の平均細胞濃度の高度分布については表 1-4 に示した. 第 5 期を例にすると, Osc. cyanobacterium 1, 2, 3, Chr. cyanobacterium 1, 3 は氷河下流部の UmA1 から上流部の UmA5 の全ての地点で観察され, 中流部と上流部 (UmA2, UmA3, あるいは UmA5) で最も高い細胞濃度を示した. このうち Osc. cyanobacterium 1 などは最上流部の UmA6 でも観察されることがあったが, UmA1 から UmA5 に比べて細胞濃度は大きく低下していた (UmA1 から UmA5 での最低値:  $279 \text{ cells ml}^{-1}$ , UmA6 での値:  $0.4 \text{ cells ml}^{-1}$ ). それに対して, *Chloromonas* sp. は氷河上のすべての地点で観察され, UmA6 での細胞濃度の低下は他の種よりも小さかった (UmA1 から UmA5 での最低値:  $1.7 \text{ cells ml}^{-1}$ , UmA6 での値:  $0.5 \text{ cells ml}^{-1}$ ). 細胞濃度の最大値は雪線付近の UmA5 で示された. これらの藻類については, 第 1 期から第 5 期に至るまで観察される範囲と細胞濃度のピークを示す地点はほぼ変化しなかった. これに対し, 季節によって観察される範囲や細胞濃度のピークを示す地点が大きく異なったのが *C. brébissonii* と Chr. cyanobacterium 2 である. *C. brébissonii* は第 1 期の時点では UmA2 でのみ観察された. 第 2 期になると UmA2 では観察されなくなり, UmA3 でのみ観察された. その後の期では, UmA2 と UmA4 (最大値は UmA4), UmA3 のみ, UmA2 のみ, と, 観察される地点が常に異なっていた. Chr. cyanobacterium 2 は第 1 期の時点では UmA1 から UmA5 までの範囲の全ての地点で観察されていたが, 第 2 期には UmA5 で, 第 3 期には UmA1 と UmA2 で, 第 4 期には UmA4 で観察されず, 第 5 期には全ての地点で観察されなかった.

### 藻類バイオマスとその高度変化

各地点のバイオマスの季節変化は、上流部および下流部の地点では有意な変化がなかったが、中流部の地点では有意な変化がみられた。統計検定 (t 検定) の結果、第 1 期から第 5 期までの間で、下流側の UmA1 と UmA2, UmA3, および最上流部の UmA6 のバイオマスの値は有意な変化を示さなかった。これらに対して、有意な季節変化を示したのが、氷河中流部の 2 地点, UmA4 と UmA5 であった。第 1 期の時点では UmA4 のバイオマスは  $4.7 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  であったが、第 2 期には  $0.42 \text{ mL m}^{-2}$  へと増加していた ( $t = -8.316, P = 0.014 < 0.05$ )。第 1 期における UmA5 のバイオマスは  $3.7 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  であり、第 2 期の値 ( $1.2 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ ) との有意差は無かったが、第 3 期には  $0.28 \text{ mL m}^{-2}$  へと有意な増加を示した ( $t = -4.443, P = 0.011 < 0.05$ )。

バイオマスの高度分布は、第 3 期以降は調査時期による違いを示さなかった。図 1-30 は各期の各調査地点の藻類群集に含まれている全ての藻類の体積の和 (総バイオマス) を示したものである。統計検定 (ANOVA) の結果、第 1 期における UmA1 から UmA3 までの範囲ではバイオマスは有意な差を示さず、UmA4 を境に有意な低下を示した。同様に、第 2 期では UmA1 から UmA4 までの範囲ではバイオマスは有意な差を示さず、UmA5 を境に有意に低下した。第 3 期以降は共通して、UmA1 から UmA5 では有意な変化を示さず、UmA6 で有意に低下した。具体例として、第 5 期の最終的な各地点のバイオマスは、UmA1 から UmA5 の範囲で  $0.16 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.41 \text{ mL m}^{-2}$ , UmA6 では  $3.3 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  であった。UmA1 から UmA5 のバイオマスは有意な差はなく、UmA6 を境に有意に低い値を示した。UmA6 と裸氷域の各地点とのバイオマスの統計検定 (t 検定) の結果は以下のとおりである。UmA1-UmA6 では  $t = -5.744, P = 0.005 < 0.01$ , UmA2-UmA6 では  $t = -4.614, P = 0.009 < 0.01$ , UmA3-UmA6 では  $t = -3.825, P = 0.018 < 0.05$ , UmA4-UmA6 では  $t = -7.784, P = 0.001 < 0.01$ , UmA5-UmA6 では  $t = -7.783, P = 0.018 < 0.05$ 。

### 藻類群集構造の高度変化

各地点の藻類群集において、緑藻が優占であるかシアノバクテリアが優占であるかは、調査時期によって変化した。図 1-31 は各期の各調査地点の藻類群集の総バイオマスを 100% としたときに、各種藻類のバイオマスが全体の何%を占めているかを示したグラフである。第 1 期の時点では氷河下流側の UmA1 から UmA3 の範囲で糸状のシアノバクテリアが 61-75% を占める優占種であり、上流側の UmA4 から UmA6 の範囲では緑藻の *Chloromonas* sp. が優占種であった (65-92%)。第 2 期になると糸状のシアノバクテリアが優占する範囲は UmA4 まで達しており、*Chloromonas* sp. は UmA5 と UmA6 で優占種であっ

た. 第3期以降は常にUmA1からUmA5の範囲で糸状のシアノバクテリアが優占種となり, *Chloromonas* sp.が優占するのはUmA6のみとなった. 例として第5期では, UmA1からUmA5における糸状シアノバクテリアの占める割合は77–93%, UmA6で*Chloromonas* sp.が占める割合は82%であった. 例外は第4期であり, ここでは全ての地点において糸状シアノバクテリアが優占種であった(61–84%).

また, 糸状シアノバクテリアが優占する範囲内であっても, 群集中で最大の割合を示して優占種となるシアノバクテリアの種は地点ごとに異なっており, この優占種境界の位置は調査時期によって異なった. 第3期までは糸状シアノバクテリアが優占する地点のほぼ全てにおいて優占種であるのは*Osc. cyanobacterium* 2であり, *Osc. cyanobacterium* 3はそれに次ぐ割合に留まっていた. しかし第4期以降は下流側の地点(UmA1からUmA2)では*Osc. cyanobacterium* 2が, 上流側の地点(UmA3からUmA5)では*Osc. cyanobacterium* 3が優占するという状態になっており, 両種の境界は明確であった.

#### 赤氷発生前後の藻類群集

図1–32は, 1–4–2に示したNo.1氷河における赤氷発生イベントの内, 7月26日にUmA2で発生したイベントの, 発生前後の*Chloromonas* sp.のバイオマスの変化を示したグラフである. 7月21日の降雪直後の新雪表面の藻類量は, 検出限界以下であったものの, 最初の降雪から4日後の7月25日になると, 雪の表面には少量の雪氷藻類群集が確認され, *Chloromonas* sp.が $0.08 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ 含まれていた. このバイオマスは目視で赤氷と確認できるようになった時点では $0.15 \text{ mL m}^{-2}$ まで増加しており, 降雪前の裸氷表面の値( $0.02 \text{ mL m}^{-2}$ )よりも大きかった. 7月26日午前の赤氷発生時の藻類群集構造は*Chloromonas* sp.が優占する(66%)のものであり, 糸状のシアノバクテリアが優占する(77%)降雪前のUmA2裸氷表面の群集構造とは大きく異なっていた. 被覆氷が消失した直後の7月26日午後の時点でも*Chloromonas* sp.は $0.23 \text{ mL m}^{-2}$ という高いバイオマスを維持していたが, 8月3日の時点では $0.02 \text{ mL m}^{-2}$ にまで減少しており, 群集構造も糸状シアノバクテリアが優占するものへと戻っていた.

*Chloromonas* sp.以外では, *C. brébissonii* が赤氷発生前後で有意に異なるバイオマスを示した(図1–33). *C. brébissonii* のバイオマスは, 積雪前(7/20)の裸氷表面においては検出限界以下であったが, 赤氷発生中(7/26午前)においては $0.02 \text{ mL m}^{-2}$ , 被覆氷消失後(7/26午後)は $0.04 \text{ mL m}^{-2}$ , 8月3日は $3.0 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ であった.

一方で, 糸状のシアノバクテリアには大きなバイオマスの変化は見られなかった(図1–33). 積雪前(7/20)のバイオマスは $0.08 \text{ mL m}^{-2}$ , 赤氷発生中(7/26午前)は $0.04 \text{ mL m}^{-2}$ ,

被覆氷消失後（7/26 午後）は  $0.17 \text{ mL m}^{-2}$ ，8 月 3 日は  $0.19 \text{ mL m}^{-2}$  であった．積雪前と，被覆氷消失後，8 月 3 日のそれぞれのバイオマスに有意な差はなかった．

#### 1-4-4. No.1 氷河の雪氷藻類群集の経年変動

以下では，2013 年の代表として第 5 期のデータを，他の年との比較対象に設定した．

#### 各年に観察された藻類とそれぞれの高度分布の経年変動

どの調査年においても，観察された藻類の種類には変化はなかった．表 1-5 は 2007 年と，2010 年から 2014 年までの，No.1 氷河各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである．1-4-1 で示した全ての藻類種は，どの年であってもいずれかの地点において観察された．例外は 2013 年に検出限界以下の細胞数しか確認されなかった *Chr. cyanobacterium 2* である．

一方で，一部の藻類種は観察される地点が調査年によって異なった．1-4-3 で示したように，*Osc. cyanobacterium 1, 2, 3*, *Chr. cyanobacterium 1, 3* が氷河下流側の UmA1 から UmA5 の全ての地点で観察され，氷河中～上流部で最も高い細胞濃度を示す一方で，*Chloromonas sp.* は最上流部の UmA6 でも他の種よりも高い細胞濃度を示し，雪線付近で最も高い細胞濃度を示すという特徴があり，これらの高度分布は 6 年間の全ての調査で一致した．これに対し，調査年によって観察される範囲や，細胞濃度のピークを示す地点が大きく異なったのが *C. brébissonii* と *Chr. cyanobacterium 2* である．2006 年に行った藻類の細胞濃度分析（田中，未発表）も参照すると，*C. brébissonii* は，2006 年から 2007 年までの 2 年間は，氷河下流側の地点（UmA1 から，UmA3 または UmA4 の範囲）で常に観察されていた．しかしながら，2010 年以降は UmA1 から UmA3 の 3 地点の内の 1 から 2 地点のみで観察されるのみとなった．2014 年は例外であり，UmA1 と UmA5, UmA6 の 3 地点で観察された．*Chr. cyanobacterium 2* はほとんどの年では裸氷域全体で観察され，氷河中流部で高い細胞濃度を示していたが，2010 年には氷河最上流部の UmA6 で最大の細胞濃度を示し，2013 年には全く観察されなかった．

また，*C. brébissonii* は観察される細胞数が有意に減少してもいた．2007 年までは UmA1-4 の範囲で  $0.04 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  から  $5.5 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  の細胞濃度で観察されていたが，2010 年以降の細胞濃度は最大で 2010 年 UmA1 の  $0.59 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  であった．2013 年の  $0.42 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  がそれに次ぐ値であり，それらを除いた地点，年の結果は  $0.06 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  を上回ることはなかった．

### 藻類バイオマスの経年変動

各地点のバイオマスの値は、一部の地点を除いて有意な経年変動を示さなかった。統計検定 (ANOVA) の結果、2007 年以降は、UmA2 から UmA4 までの各地点では、各年のバイオマスに有意な変化はなかった。この例外となる、2007 年以降にバイオマス値が有意な変化を示した地点は、氷河末端の UmA1 ( $F = 2.62, P = 0.04 < 0.05$ ) および、上流部の UmA5 ( $F = 2.86, P = 0.03 < 0.05$ ) であった。UmA1 ではバイオマスが年々減少し、一方 UmA5 ではバイオマスが年々増加した。

バイオマスの高度分布も、有意な経年変動を示さなかった。図 1-34 は各年の各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和 (総バイオマス) を示したものである。調査を行った全ての年で、バイオマスは UmA1 から UmA5 の範囲では有意な変化を示さず、UmA6 で有意に低い値を示していた。

### 藻類群集の構造の経年変動

どの年であってもシアノバクテリアの優占種がある標高で変化するという群集構造の高度分布が観察された。一方、その優占種が変化する境界となる標高は、調査年によって変化した。図 1-35 は各年の各調査地点の藻類群集における各種藻類の占める割合を示したグラフである。Osc. cyanobacterium 2 と Osc. cyanobacterium 3 の 2 種のシアノバクテリアの優占の境界標高は年によって異なっていた。幾つかの年を例示すると、2007 年は両者の境界の標高が低く、UmA2 と UmA3 の間にあった。一方 2011 年は境界の標高が高く、UmA4 と UmA5 の間であった。年毎の詳細な境界の変化は図 1-35 に示した。

#### 1-4-5. No.1 西氷河の雪氷藻類群集

No.1 西氷河では 1-4-2 で示した全ての藻類種が観察され、それぞれの種は異なる高度分布のパターンを示した。緑藻 *Chloromonas* sp. と、糸状シアノバクテリアの Osc. cyanobacterium 1 と Osc. cyanobacterium 2 および Osc. cyanobacterium 3, 球形シアノバクテリアの Chr. cyanobacterium 3 は、No.1 西氷河上の全ての調査地点 (下流側 UmB1 から上流側 UmB4 まで) で観察された。*Chloromonas* sp. は氷河最上流部 UmB4 で最大の細胞濃度を示した。一方で、Osc. cyanobacterium 1 と Osc. cyanobacterium 2 は氷河末端部 UmB1 で細胞濃度が最大となった。Osc. cyanobacterium 3 と Chr. cyanobacterium 3 は氷河中流部 UmB2 で細胞濃度の最大値を示した。緑藻 *C. brébissonii* と、球形シアノバクテリア Chr. cyanobacterium 1 と Chr. cyanobacterium 2 は限られた調査地点でのみ観察された。*C. brébissonii* は最上流部の

UmB4 でのみ観察された。Chr. cyanobacterium 1 は末端部 UmB1 と最上流部 UmB4 のみで、Chr. cyanobacterium 1 は UmB1 のみで、それぞれ観察された。

No.1 西氷河のバイオマスは、有意な高度変化を示さなかった。図 1-36 は、No.1 西氷河における各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。No.1 西氷河のバイオマスは  $0.12 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.44 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であった。統計検定（ANOVA）の結果、各地点間のバイオマスに有意な差はなかった。

No.1 西氷河の藻類群集は高度変化を示し、氷河上流側と下流側の優占種は、異なる種の糸状シアノバクテリアであった。図 1-37 は No.1 西氷河において、各地点の藻類群集を、各種藻類のバイオマスの割合で示したグラフである。No.1 西氷河の藻類群集構造は、その 72-98% をシアノバクテリアが占めていた。シアノバクテリア優占種は標高によって変化しており、末端部 UmB1 では *Osc. cyanobacterium 2* が、それ以外の地点（UmB2-4）では *Osc. cyanobacterium 3* が群集構造において最も大きい割合を占めていた。

#### 1-4-6. No.2 氷河の雪氷藻類群集とその季節変化

No.2 氷河上では、1-4-2 に示した藻類のうち、*C. brébissonii* を除いた全ての種が観察され、種ごとにことなる高度分布のパターンを示した。緑藻 *Chloromonas* sp. と、糸状シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium 1* と *Osc. cyanobacterium 3*、球形シアノバクテリアの *Chr. cyanobacterium 3* は、No.2 氷河上の全ての調査地点（下流側 UmC1 から上流側 UmC4 まで）で観察された。*Chloromonas* sp. は氷河中流部 UmC2 で最大の細胞濃度を示した。*Osc. cyanobacterium 1* と *Osc. cyanobacterium 3*、および *Chr. cyanobacterium 3* は氷河中流部 UmC3 で細胞濃度が最大となった。糸状シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium 2* と、球形シアノバクテリア *Chr. cyanobacterium 1* と *Chr. cyanobacterium 2* は限られた調査地点でのみ観察された。これらの 3 種は最上流部の UmC4 を除く下流側の全ての地点で観察され、*Osc. cyanobacterium 2* と *Chr. cyanobacterium 2* は氷河中流部 UmC2 で、*Chr. cyanobacterium 1* は氷河中流部の UmC3 で、それぞれ最大の細胞濃度を示した。

No.2 氷河のバイオマスは氷河下流部から中流部では有意な高度変化を示さず、最上流部では有意な減少をした。図 1-38 は、No.2 氷河における各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。No.2 氷河のバイオマスは  $0.04 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.24 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であった。統計検定（ANOVA）の結果、氷河下流側の 3 地点（UmC1 から UmC3 まで）での変化は有意ではなかったが、最上流部の UmC4 では有意に低かった。No.2 氷河における最上流部 UmC4 と下流側 3 地点とのバイオマスの統計検定（t 検定）の結果は以下のとおりである。UmC1-UmC4 では  $t = 3.784, P = 0.02 <$

0.05, UmC2-UmC4 では  $t = 3.540, P = 0.02 < 0.05$ , UmC3-UmC4 では  $t = 5.226, P = 0.03 < 0.05$ .

No.2 氷河の藻類群集の構造は高度変化を示した。図 1-39 は No.2 氷河において、各地点の藻類群集を各種藻類のバイオマスの割合で示したグラフである。No.2 氷河の最上流部を除いた地点の藻類群集構造は、その 91-96%をシアノバクテリアが占めていた。シアノバクテリア優占種は標高によって変化しており、末端部 UmC1 では *Osc. cyanobacterium 2* が、上流側の UmC2 から UmC3 では *Osc. cyanobacterium 3* が群集構造において最も大きい割合を占めていた。また、氷河最上流部 UmC4 では緑藻の *Chloromonas sp.*が優占種となった(90%)。

以上は第 1 期の結果であるが、No.2 氷河における第 2 期のバイオマスと藻類群集構造の高度変化をそれぞれ示したものが図 1-40 と図 1-41 である。No.2 氷河における第 2 期の調査では、調査器材の不備から、1 地点につき 2 サンプルのみ、かつ各氷河の下流側 3 地点 (UmC1 から UmC3 まで) しか採取することが出来なかった。このため、統計的に十分な結果を得られたとはいえないが、季節変化の参考として以下に記載する。

バイオマスと藻類群集構造の高度変化のどちらでも、1 期と 2 期の間に大きな違いは示されなかった。第 2 期の No.2 氷河のバイオマスは  $0.71 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.37 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲で高度変化した。藻類群集はシアノバクテリアが優占であり、群集の 78-92%を占めた。氷河末端部 UmC1 では *Osc. cyanobacterium 2* が 59%を、UmC3 では *Osc. cyanobacterium 3* が 53%を占める優占種であり、UmC2 では両種の割合がほぼ同じであった (2 が 35%, 3 が 34%)。

#### 1-4-7. No.6 氷河の雪氷藻類群集とその季節変化

No.6 氷河上では、1-4-2 に示した藻類のうち、*C. brébissonii* を除いた全ての種が観察され、種ごとに異なる高度分布のパターンを示した。緑藻 *Chloromonas sp.*と、糸状シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium 2* と *Osc. cyanobacterium 3*, 球形シアノバクテリアの *Chr. cyanobacterium 1* と *Chr. cyanobacterium 3* は、No.6 氷河上の全ての調査地点 (下流側 UmD1 から上流側 UmD4 まで) で観察された。これらは共通して、氷河中流部 UmC3 で最大の細胞濃度を示した。一方で *Osc. cyanobacterium 1* と *Chr. cyanobacterium 2* は最上流部の UmD4 を除く下流側の全ての地点で観察され、*Osc. cyanobacterium 1* は氷河中流部 UmD2 で、*Chr. cyanobacterium 2* は氷河中流部の UmD3 で、それぞれ最大の細胞濃度を示した。

No.6 氷河のバイオマスは氷河下流部から中流部では有意な高度変化を示さず、最上流部でのみ有意に低かった。図 1-42 は、No.6 氷河における各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和 (総バイオマス) を示したものである。No.6 氷河のバイオマス

は  $0.04 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.20 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であった。統計検定 (ANOVA) の結果、氷河下流側の 3 地点 (UmD1 から UmD3 まで) での変化は有意ではなかったが、最上流部の UmD4 のみ有意に低かった。No.6 氷河における最上流部 UmD4 と下流側 3 地点とのバイオマスの統計検定 (t 検定) の結果は、以下のとおりである。UmD1-UmD4 では  $t = 4.224, P = 0.05 < 0.05$ , UmD2-UmD4 では  $t = 7.224, P = 0.02 < 0.05$ , UmD3-UmD4 では  $t = 4.043, P = 0.05 < 0.05$ 。このバイオマスの高度変化のパターンは No.2 氷河と一致した。

No.6 氷河の藻類群集の構造は高度変化を示した。図 1-43 は No.6 氷河において、各地点の藻類群集を各種藻類のバイオマスの割合で示したグラフである。No.6 氷河の最上流部を除いた地点の藻類群集構造は、その 92-100% をシアノバクテリアが占めていた。シアノバクテリアの優占種は標高によって変化しており、末端部 UmD1 では *Osc. cyanobacterium 2* が、上流側の UmD2 から UmD3 では *Osc. cyanobacterium 3* が群集構造において最も大きい割合を占めていた。また、氷河最上流部 UmD4 では緑藻の *Chloromonas sp.* が優占種となった (91%)。この群集構造の高度変化のパターンも No.2 氷河と一致した。

以上は第 1 期の結果であるが、No.6 氷河における第 2 期のバイオマスと藻類群集構造の高度変化をそれぞれ示したものが図 1-44 と図 1-45 である。No.2 氷河における第 2 期の調査と同様に、No.6 氷河の第 2 期の調査でも、調査器材の不備から、1 地点につき 2 サンプルのみ、かつ各氷河の下流側 3 地点 (UmD1 から UmD3 まで) しか採取することが出来なかった。このため、統計的に十分な結果を得られたとはいえないが、季節変化の参考として以下に記載する。

バイオマスの高度変化については 1 期と 2 期の間に大きな違いは示されず、藻類群集の構造も UmD3 地点を除いてほぼ変化はなかった。第 2 期の No.6 氷河のバイオマスは  $0.14 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.47 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲で高度変化した。藻類群集はシアノバクテリアが優占であり、群集の 65-90% を占めた。UmD1 では *Osc. cyanobacterium 2* が 50% を、UmD2 では *Osc. cyanobacterium 3* が 53% を占める優占種であった。UmD3 では緑藻である *Chloromonas sp.* が 35% を占める優占種であり、*Osc. cyanobacterium 2* の占める割合は 19%、*Osc. cyanobacterium 3* の占める割合は 31% であった。

#### 1-4-8. 気象条件の季節変化と経年変動

図 1-46 は、大西沟観測所における手動観測の結果による、各年の 4 月から 9 月までの No.1 氷河周辺地域の日平均気温と日降水量の変化を、図 1-47 は各年の 4 月から 9 月までの正の積算気温 (期間中の日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を超えていた場合に、その値を積算したもの) を表したものである。各年の融解期間中で最も気温が高くなる月は 7 月であった。7 月中の

正の積算気温が最も高かったのは 2011 年 ( $146.0^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ ) であり, 2010 年はほぼ同値 ( $145.9^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ ), 最低となったのは 2007 年 ( $130.1^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ ) であった. 同期間の平均気温はそれぞれ  $6.4^{\circ}\text{C}$  (2007 年),  $6.9^{\circ}\text{C}$  (2010 年),  $6.8^{\circ}\text{C}$  (2011 年), 降水量はそれぞれ  $147.1 \text{ mm}$ ,  $75.1 \text{ mm}$ ,  $55.3 \text{ mm}$  であった. 融解期中の日平均気温は,  $10^{\circ}\text{C}$  を上回らない範囲で変動した. 2007 年に日平均気温が初めて  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 4 月 14 日であり, 最後に日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 9 月 21 日であった. この期間中に日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を下回ったのは 4 月 16 日, 18–26 日, 5 月 1 日, 7–11 日, 13–14 日, 19–26 日, 28–29 日, 6 月 14–19 日, 8 月 13 日, 16–17 日, 22 日, 9 月 6–7 日, 9–11 日, 15 日の全 14 回, 計 45 日間であった. 2010 年の場合は, 日平均気温が初めて  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 4 月 26 日であり, 最後に日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 9 月 16 日, 日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を下回ったのは 4 月 28 日, 5 月 2–5 日, 7–20 日, 23–30 日, 6 月 3–6 日, 26 日, 9 月 4–5 日, 13–15 日の全 8 回, 計 37 日間であった. 2011 年の場合は, 日平均気温が初めて  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 4 月 24 日であり, 最後に日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を超えたのは 9 月 24 日, 日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を下回ったのは 4 月 28 日–5 月 3 日, 5 月 7–16 日, 18–24 日, 27–28 日, 6 月 1–3 日, 20 日, 7 月 3 日, 8 月 11 日, 9 月 2 日, 17–19 日, 21–23 日の全 11 回, 計 38 日間であった. 6 月から 8 月の間に日平均気温が  $0^{\circ}\text{C}$  を超えていた日数は, 2010 年が最も長く 87 日間, 2011 年はほぼ同数で 86 日間, 2007 年が最も短く 82 日間であった. 降水量が最も多くなる時期は年によって異なり, 2007 年と 2011 年は 8 月, 2010 年は 6 月であった.

図 1–48 は NCEP-NCAR 再解析データに基づく, 各年の No.1 氷河周辺地域の日平均日射量を表したものである. それぞれの年の 7 月の日射量は, 2007 年で  $336.5 \text{ W m}^{-2}$ , 2010 年で  $339.9 \text{ W m}^{-2}$ , 2011 年で  $355.3 \text{ W m}^{-2}$  であった. 各年の No.1 氷河周辺地域の日射量は 5 月末から 6 月頭に最大となり, 以降は減少傾向を示した.

## 1–5. 考察

### 1–5–1. No.1 氷河の雪氷藻類群集の季節変化とその要因

#### 氷河表面状態の変化に伴う藻類群集の変化

No.1 氷河で観察された雪氷藻類群集の季節変化の一部は, 氷河の表面状態の変化に対する応答だと考えられた.

UmA4 と UmA5 の 2 地点で観察された季節変化は, 藻類のバイオマスが氷河の表面状態の変化に対応して増加することを示唆する. 同地点で藻類群集の総バイオマスが大幅に増加した原因は, 氷河表面状態が積雪から裸氷へと移行したためだと考えられる. たとえば, No.1 氷河上流側 UmA4 のバイオマスの値は, 第 1 期から第 2 期にかけて約 100 倍に増加し

ていた。UmA5 の表面状態が積雪から裸氷へと変化したのは第 1 期と第 2 期の間の 7 月 14 日であり、表面状態の変化とバイオマスの増加は一致したといえる。先行研究によって、積雪環境は裸氷環境に比べて雪氷藻類の繁殖が制限されやすい環境であると示唆されている。Yoshimura et al. (1997) では、雪氷藻類の成長に影響を与える要素としては栄養条件の他に、融解水と積雪頻度が挙げられている。融解水は、裸氷域においては氷河表面や氷結晶の隙間に豊富に存在するが、積雪域においては雪粒子の表面などに薄い膜として存在するのみである。雪氷藻類は水中にいて再凍結を防いでいるため、融解水の少ない積雪環境の雪氷藻類は裸氷環境のものよりも再凍結の危険が大きいとされる。また、堆積した雪は日射を遮断して雪氷藻類の光合成を妨げるため、降雪が維持されやすい氷河上流部の積雪環境は、より下流側の裸氷環境に比べて光合成が困難であると考えられているのである。このことから、No.1 氷河 UmA4 は表面状態が裸氷に変化したことで雪氷藻類の繁殖により適した環境になったと考えられる。融解期の進行に伴う積雪の融解が藻類バイオマスの増加に影響したと言えるだろう。

UmA5 におけるバイオマスの季節変化は、表面状態が積雪から裸氷へ変化してから、バイオマスの増加が実際に起きるまでには、一昼夜以上の期間が必要であることを示唆する。UmA4 とは異なり、UmA5 では、第 2 期の時点で表面状態が裸氷であったにもかかわらず、その時点でのバイオマスは積雪状態と有意な差は無く、バイオマスの増加が確認されたのは第 3 期の調査であった。これは第 2 期の調査が行われたのが、UmA5 の裸氷域が露出した直後であったためと考えられる。同地点では第 2 期調査前々日の 7 月 18 日に裸氷が露出したが、同日午後から降雪が発生し、裸氷が再び露出したのは調査当日であった。一般に、日出と日没が存在する環境においては、シアノバクテリアおよび緑藻の細胞分裂は夜間に行われることが知られている (e.g. Terauchi and Kondo, 2008)。第 2 期の調査時点での UmA5 地点は裸氷域が露出した状態での夜間を経えていなかったために、細胞はまだ分裂することなく、バイオマスも増加しなかったのだと考えられる。

UmA4 と UmA5 で観察された季節変化はまた、バイオマスのみでなく、藻類群集の構造も氷河の表面状態の変化に対応して変化することを示唆する。第 1 期の時点では UmA4 の藻類群集における優占種は *Chloromonas* sp. であったが、第 2 期になると優占種は糸状のシアノバクテリアへと変化していた。この季節変化もまた、UmA5 の表面状態が積雪から裸氷へと変化したことと一致している。Yoshimura et al. (1997) によれば、雪氷藻類は氷河上の分布パターンに基づいて 4 タイプに分類される。すなわち、雪環境で観察される snow-environment specialists, 氷環境で観察される ice-environment specialists, どちらの環境でも観察される generalists, 雪または氷環境における特定の条件下のみで観察される

opportunists である。先行研究では *Chloromonas* sp. は opportunists または snow-environment specialists に分類されている (Yoshimura et al., 1997; Takeuchi and Kohshima, 2004; Takeuchi et al., 2006b)。No.1 氷河においては、田中 (2010) で報告したように、*Chloromonas* sp. は snow-environment specialists あるいは generalists であると考えられた。これに対し、No.1 氷河で観察される 3 種の糸状シアノバクテリアは全て ice-environment specialists と考えられた (田中, 2010)。融解期の進行によって、氷河表面が snow-environment specialists である *Chloromonas* sp. に有利な積雪環境から裸氷環境へと変化したため、ice-environment specialists である糸状シアノバクテリアが優占する群集構造へと変化したのだろう。UmA5 における優占種の変化が第 2 期の時点では確認されなかった原因は、同地点のバイオマスの季節変化と同様、第 2 期の調査は UmA5 の裸氷が露出した直後に行われたために各種藻類細胞の数が積雪時から変化していなかったためだと考えられる。

*Chloromonas* sp. が snow-environment specialists であり、糸状シアノバクテリアが ice-environment specialists である理由についてはまだ明らかになっていないが、両種の生存戦略の違いが一因だと考えられる。糸状シアノバクテリアとは異なり、*Chloromonas* sp. は遊走子を発生させることで常に氷河表面へと移動することが出来る。この特徴は、降雪によって次々と氷河表面が被覆されていく積雪環境で繁殖を維持するのに有利にはたらくのかもしれない。これに対して、糸状のシアノバクテリアはクリオコナイト粒を形成することができる。Takeuchi et al. (2010) によってクリオコナイト粒には年輪が存在することが明らかになっており、これはクリオコナイト粒が氷河上に数年単位で保存されるものであることを示している。すなわち、ある年の融解期に裸氷表面に形成されたクリオコナイト粒は、翌年、その地点に堆積した積雪がすべて融解すると再度氷河の表面に露出すると考えられるのである。Takeuchi (2014) などによって、クリオコナイト粒は糸状シアノバクテリアの繁殖に有利にはたらく要素であることが示唆されている。一般に、シアノバクテリアは緑藻に比べて小型であるため、通常は氷河表面の融解水に用意に流しだされてしまう。しかし、クリオコナイト粒を形成することで、氷河の融解水による氷河外への排出を防ぐことができる。またクリオコナイト粒内での鉱物粒子の保持やバクテリアとの共生によって、栄養塩を確保することができると考えられている。このように、自らの繁殖に有利な環境を裸氷表面に保存しておくことができる糸状シアノバクテリアは、緑藻に比べて、裸氷面での繁殖に有利なのかもしれない。

氷河表面状態の変化に伴う藻類群集の変化は先行研究でも報告されており、このような変化が一般的な季節変化である可能性を示唆する。上述のように、No.1 氷河では融解期の進行によって氷河の表面状態が変化すると、それに応答して藻類群集が季節変化すること

が示唆された。表面状態が積雪から裸氷へと変化すると、その地点の藻類のバイオマスは増加し、群集構造は *Chloromonas* sp. が優占するものから糸状シアノバクテリアが優占するものに変化した。このような表面状態の変化に伴う群集構造の優占種の変化とバイオマスの増加は、アラスカで行われた先行研究でも報告されている。アラスカのグルカナ氷河においては、ある地点が積雪状態である時は snow-environment specialists である *Chlamydomonas nivalis* が優占種であったが、融解が進行し裸氷が露出すると、その優占種は ice-environment specialists である *Ancylonema nordenskioldii* に変化した (Takeuchi, 2013)。アラスカの藻類群集を構成する種はウルムチとは異なる。しかし、本研究と先行研究の結果は、氷河表面状態の変化に伴う群集構造の季節変化が、各地氷河において一般的なものである可能性を示唆するといえるだろう。

### 裸氷露出後の藻類群集の季節変化とその要因

No.1 氷河で観察された藻類群集は、裸氷が露出した後はバイオマス、群集構造ともにほぼ季節変化を示さず、シアノバクテリア優占種の境界のみが明確な季節変化を示した。これにはアラスカで行われた先行研究とは一致しない点が多く、アジア中部氷河の雪氷藻類群集に特有の季節変化であると考えられた。

No.1 氷河では裸氷の露出後はバイオマスの値が有意に季節変化せず、藻類群集が環境収容力の限界に達していたことを示唆した。下流側の UmA1 と UmA2, UmA3 の3地点では、第1期から第5期までの全期間にわたって表面状態は常に裸氷であり、バイオマスは有意な変化を全く示さなかった。中流部の UmA4 と UmA5 の2地点は第2期以降の期間で表面状態は常に裸氷であり、裸氷の露出後は、基本的にバイオマスは有意な変化を示していない。前述のように、UmA5 では裸氷露出直後の第2期にはまだバイオマスが小さく、第3期にバイオマスが増加したという例外はあったが、これは調査が行われたのが裸氷露出直後であったためと判断できる。常に表面状態が積雪であった UmA6 のバイオマスも第1期から第5期までの間を通じて有意な変化をしていない。これに対して、アラスカのグルカナ氷河で行われた先行研究では、氷河表面の状態が裸氷になった後でも氷河末端部以外の全ての調査地点でバイオマスの増加が続いていた (Takeuchi, 2013)。融解期の後半では、氷河上で雪氷藻類が繁殖可能な期間がより長くなるため、ウルムチの氷河でもグルカナ氷河と同様のバイオマス増加が見られると予想していたが、実際の結果はこれに反した。この事実は、No.1 氷河の裸氷域と積雪域のバイオマスの値が、それぞれの環境における藻類群集の環境収容力の限界に達しており、藻類がそれ以上繁殖できなかったことを示唆している。

No.1 氷河において雪氷藻類群集バイオマスの増加を制限している要素としては、栄養塩による制限に加え、アジア氷河に特有のクリオコナイト粒による空間的な制限があると考えられる。一般に藻類の光合成に関係する要素として第一に考えられるものは日射量である。図 1-49 は UmA3 に設置した日射計 (ML-020, 英弘精機) で、第 1 期調査を開始する前日の 7 月 10 日から、第 5 期調査が終了した後の 8 月 28 日までの間に測定した日平均日射量の季節変化を示したグラフである。日射量は、現地時間の日出から日没までの範囲で、9 時から 21 時までを対象として日平均値を算出した。これを見ると、期間中の日射量は融解期の進行とともに減少している。しかし、各地点のバイオマスは有意な減少を示していない。このことから、No.1 氷河の雪氷藻類群集の季節変化に対しては日射の影響は小さいと考えられた。一般に通常の湖沼の藻類では、溶存体窒素濃度やリン濃度によって繁殖が制限されることが多いが (e.g. Kotak et al., 2000), No.1 氷河ではこのような栄養塩による制限に加え、No.1 氷河の裸氷域に関しては藻類の生息空間上の制限も強く影響している可能性が考えられる。図 1-5 のように、No.1 氷河の裸表域は通常、一面クリオコナイト粒に覆われている。藻類が利用できる空間は、水中に光が届く範囲全てを利用できる湖沼とは異なり、氷河では表面に限られる。シアノバクテリアが光合成を行って繁殖可能となるのはクリオコナイト粒の表面であるが、既にクリオコナイト粒が氷河表面を覆っているためにこれ以上クリオコナイト粒が増加できないのかもしれない。あるいは、No.1 氷河周辺地域にクリオコナイト粒の素材となる鉱物粒子が多量に供給されるのは春季である (e.g. 永塚, 2013) ことが原因かもしれない。2013 年春に供給された鉱物粒子は既に、裸氷の露出とともにクリオコナイト粒の成長や形成に使用される、または融解水によって氷河外に排出されており、融解期の進行とともに新たなクリオコナイト粒を形成することは不可能であった可能性が考えられる。積雪域に関しては、図 1-10 のように、氷河表面はほぼ不純物のない状態であり、藻類はクリオコナイト粒に限らず、あらゆる雪粒子の表面で繁殖できる。このため常に積雪であった最上流部の UM6 でバイオマスの増加がみられなかったのは、繁殖空間の制限というよりはむしろ繁殖環境の栄養塩量による制限である可能性が高いと考えられる。

バイオマスの高度分布のパターンについても、先行研究とは異なり No.1 氷河では優位な季節変化は観察されなかったが、これも氷河を覆うクリオコナイト粒の影響であると考えられる。田中 (2010) で指摘したように、裸氷域内の地点ではバイオマスはほぼ等しく、上流部の積雪域の地点で有意に低い値をとる、というバイオマスの高度分布のパターンは No.1 氷河の藻類群集の特徴の一つである。本調査でも、前述の例外である第 2 期の UM5 を除いて、各地点のバイオマスの値は裸氷域内では標高による有意な変化はなく、積雪域で

は有意に低い値になるという特徴が、融解期間中は常に保たれていた。この事実は、このバイオマスの高度分布のパターンが No.1 氷河において季節によらないものであることを示唆している。このバイオマスの高度分布のパターンの季節変化も、アラスカの先行研究の結果とは異なっており、両氷河の藻類群集の違いが原因だと考えられた。アラスカのグルカナ氷河においては、氷河の表面状態が裸氷になった後でも、バイオマスの高度分布のパターンには変化があり、末端部のバイオマスが、中流部～上流部の値とほぼ同値であるという状態（8 月）から、末端部のバイオマス値が中～上流部の値よりも低いという状態（9 月）へと季節変化した（Takeuchi, 2013）。アラスカのグルカナ氷河とは異なり、裸氷域のバイオマスの高度分布がほぼ変化しなかった原因は、No.1 氷河の裸氷域の優占種の特性に關係があるのかもしれない。グルカナ氷河の裸氷域の藻類群集はほぼ緑藻で構成されているが、緑藻は氷河末端部付近などの融解水流が激しい環境では氷河外に流出することがあると考えられている（Takeuchi, 2001）。このため、グルカナ氷河では融解期の進行に伴って氷河融解水が増加したことが原因で、末端部からの藻類の流出が増加し、バイオマスの低下が起きたのかもしれない。これに対して、No.1 氷河の藻類群集の優占種である糸状のシアノバクテリアは、クリオコナイト粒を形成することができるため、緑藻と比較すると融解水による流出の影響は小さいと考えられる。融解期の進行に伴う No.1 氷河末端部での融解水の増加は、クリオコナイトが流出を防ぐことが出来る閾値を越えず、バイオマスの高度分布のパターンに季節変化をもたらすには至らなかったのだろう。

No.1 氷河の藻類群集構造がほぼ季節変化しないということは、それが融解期の気象条件の影響をほとんど受けないことを示唆している。下流側の UmA1 から UmA5 の地点の藻類群集では、表面状態が積雪から裸氷に変化した後は、上述の例外である第 2 期 UmA5 を除いて、常に糸状のシアノバクテリアが優占していた。常に表面状態が積雪であった上流部の UmA6 では、例外である第 4 期を除いて、藻類群集の優占種は常に緑藻の *Chloromonas* sp. であった。ここから、バイオマスの高度変化と同様、裸氷域では糸状のシアノバクテリアが、積雪域では *Chloromonas* sp. が、それぞれ優占するという特徴は No.1 氷河において季節変化しない一般的な特徴であるといえるだろう。このような藻類の群集構造が季節変化しないという事実は、藻類の群集構造に対して、融解期中に季節変化する気象要素が与える影響は小さいということを示唆している。積雪域における *Chloromonas* sp. の優占は、アルタイ山脈や東シベリア、グリーンランドといった各地の先行研究でも報告されている（e.g. Takeuchi et al., 2006; 田中, 2012）。このことは、*Chloromonas* sp. が他の雪氷藻類よりも積雪環境に強く適応していることを示すと考えられる。前述のように、この種が遊泳可能な藻類であることが、積雪環境での生存に有利に働くのだろう。このため、融解期を通じて

*Chloromonas* sp.が積雪域の優占種であり続けたと思われる。他方、田中（2010）で指摘したように、No.1 氷河裸氷域におけるシアノバクテリアの優占は、この氷河の融解水の高い pH の影響を受けている可能性がある。No.1 氷河の高 pH は氷河上に供給される炭酸塩鉱物の加水分解によって生じており、炭酸塩鉱物は春季の砂塵嵐によって供給される（e.g. 永塚, 2013）。このことは、No.1 氷河においてシアノバクテリアの活動に最も影響を与える要素が、融解期が始まる以前に決定されていることを意味している。このため、夏季である融解期には、シアノバクテリアが裸氷域で優占するという群集構造は季節変化しないのだと考えられる。

シアノバクテリア優占種の境界の季節変化は、それが融解期の進行と関係している可能性を示唆する。上述のように、大局的な群集構造はほぼ季節変化を示さないものの、糸状シアノバクテリアをより細かく種別して観察すると、氷河表面が裸氷になった後も、2種のシアノバクテリアの相対的割合は融解期の進行に伴って季節変化を示していることが明らかになった。図 1-35 に示されているように、第 1 期から第 2 期までの間は、裸氷表面の藻類群集中には *Osc. cyanobacterium* 2 と *Osc. cyanobacterium* 3 が同程度含まれており、両種の占める割合に明確な差は無かった。しかし、第 3 期になると下流側の UM1 と UM2 では *Osc. cyanobacterium* 2 が優占種となった。この時点では上流側の UM3 から UM5 では両種の差はまだ明確ではなかった。第 4 期以降は、下流側の UM1 から UM2 では *Osc. cyanobacterium* 2 が、上流側の UM3 から UM5 では *Osc. cyanobacterium* 3 が優占種となり、標高によって明確に優占種が異なった。これが No.1 氷河における糸状シアノバクテリア優占種の、裸氷露出後の融解期の進行に伴う季節変化である。裸氷域下流側の UM1 から UM2 の範囲で *Osc. cyanobacterium* 2 が、裸氷域上流側の UM3 から UM5 で *Osc. cyanobacterium* 3 が優占種になるという藻類群集の特徴は、No.1 氷河の大きな特徴として田中（2010）でも報告されている。今回の季節変化の調査によって、この特徴が No.1 氷河の融解期の開始直後や、UM1 から UM5 まだが裸氷域になった直後に形成されるのではなく、融解期の後半に形成されるものであることが示された。今後の研究で両種の割合の変化と融解期の進行との関係性が明確になれば、氷河表面の様子を直接観察することができなかつた年であっても、各地点の両種の割合から、裸氷露出後どの程度の時間が経過したのか推測することができるかもしれない。

また、この 2 種のシアノバクテリアの境界の位置の季節変化は、クリオコナイト粒の形成にも影響を及ぼす可能性があると考えられる。同氷河における先行研究において、氷河上のクリオコナイト粒のいくつかの特性が中流部を境に変化していることが示されている。まず、クリオコナイト粒に含まれる細菌類の変化が挙げられる。Segawa et al. (2014) は 2013

年第5期の調査と同時に No.1 氷河で行われた調査に基づく研究であり、同研究は No.1 氷河表面のクリオコナイトを遺伝子解析した結果、クリオコナイト中に含まれる亜硝酸酸化細菌は UmA3, UmA4, UmA5 において特に豊富であったことを明らかにしている。また裸氷域内においては、細菌による脱窒作用が UmA4 と UmA5 において活発であり、UmA3 以下のサイトでは活発でないことも明らかにした。報告された以上の事実は、クリオコナイトの性質が氷河中流部 (UmA3 あるいは UmA4) を境に変化していることを示唆している。もう1点、他の先行研究によって報告されているものが、クリオコナイト粒の形状の変化である。Takeuchi et al. (2010) は田中 (2010) と同様、2007年の No.1 氷河調査に基づく研究であり、No.1 氷河上のクリオコナイト粒の形状と内部構造を地点ごとに分類し、UmA3 と UmA2 以下のクリオコナイト粒の間には明確な構造の違いがあることを明らかにした。先行研究によって指摘されたこれらの特徴の境界は UmA3 あるいは UmA4 であり、これは田中 (2010) や本研究で示された、同時期の *Osc. cyanobacterium 2* と *Osc. cyanobacterium 3* の優占の境界と一致する。クリオコナイト粒の主要な形成者は糸状のシアノバクテリアであるため、群集中で優占的なシアノバクテリアが変化することによって、クリオコナイト中の細菌環境やクリオコナイトの形状が変化することは十分にありえるだろう。本研究で明らかになった、両種の優占の境界が季節変化するという事実は、クリオコナイト粒の形状とクリオコナイト粒内の細菌相も同様に季節変化する可能性を示唆している。クリオコナイト粒内の細菌類は氷河上の物質循環に、クリオコナイト粒の性質は氷河の融解への寄与の差異に、それぞれ関係する要素である。これらがシアノバクテリア優占種と同様に季節変化を示すのか明らかにすることは今後の重要な調査課題の1つであろう。

緑藻 *C. brébissonii* の各地点における細胞濃度が、表面状態に対応せずに季節変化したという事実は、この種が *opportunists* であることを示唆する。*C. brébissonii* の分布する高度は調査時期によって大きく異なったが、その高度分布は融解期の進行に伴う単純な上昇傾向や低下傾向に対応しておらず、単純に季節の進行に伴う気象条件が分布の変化の要因とは考え難い。今のところ明確な原因は明らかにできていないが、氷河表面の局所的な融解水量の違いや、日射条件、風送物質の分布の偏りなどが影響しているかもしれない。ここで注目すべき点は、この緑藻 *C. brébissonii* は、北半球から南半球まで世界各地の氷河に広く見られる藻類であるにもかかわらず、前述の藻類の4分類のどこに分類されるかが先行研究によって大きく異なっているという点である。同じアラスカで行われた2つの研究でも、Kol (1942) では雪環境と氷環境の両方で観察されたという *generalists* と判断できる記述がなされているのに対し、Takeuchi (2001) では *opportunists* であるとされている。また、パタゴニアでは *ice-environment specialists* であったと報告されている (Takeuchi and Koshima,

2004) . 田中 (2010) では, No.1 氷河の *C. brébissonii* を opportunists と判断している. 今回の調査の結果は, 氷河の表面状態が変化していないにも関わらず *C. brébissonii* の分布が変化したという事実を明らかにしており, この種が特定の条件下のみに適応した opportunists であるということを示唆すると考えられる.

Chr. cyanobacterium 2 についても *C. brébissonii* と同様の季節変化を示していたことから, 田中 (2010) でこの種を opportunists とした分類は, 支持されたと考えられる.

以上のことから, 裸氷が露出した後は, 藻類群集はバイオマス, 群集構造ともにほぼ季節変化を示さないものの, シアノバクテリア優占種の境界については季節変化を続けることが明らかになった. この結果は, 先行研究で報告されたアラスカの氷河とは大きく異なっている. このような違いが生じた原因は明らかではないが, 両氷河の位置する地域の違いが影響している可能性もある. 裸氷域露出後にバイオマスが季節変化しないのはアジア特有の地域特徴であるかもしれない. より一般的な検討を行うために, 他の地域での更なる季節変化の情報が必要であろう. これについては, 第 3 章にてグリーンランドの季節変化を扱う.

#### 赤氷の発生に伴う短期間の藻類群集の変化

上記のような季節変化に加え, より短期間での藻類群集の時間軸上の変化として, 赤氷の発生に伴って氷河表面の藻類群集が変化するという事実も, 今回新たに明らかになった事実である.

赤氷の発生と消失に伴う藻類群集構造の変化には, 注目すべき点が 2 つあった. 1 つは, 赤氷の藻類群集が本来の裸氷域表面の藻類群集とは異なる構造であった点であり, 1 つは, 赤氷の出現と消失に伴って藻類バイオマスが大きく変化した点である.

赤氷が発生した氷河表面は氷環境であるにもかかわらず, 通常裸氷域とは異なり, 緑藻の *Chloromonas* sp. が優占種となっていることが明らかになった. この原因としては, 前述のようにこの種が鞭毛による遊泳能力をもっていることが考えられる. 先行研究によれば *Chloromonas* sp. は生活環によって複数の形態を持つ藻類であり, 積雪環境においては, この遊走子は積雪を透過する日射に反応し, 水膜を伝って浮上, 積雪表面に出現するとされている (e.g. Hoham et al., 1983). 被覆雪がある程度融解して氷表面となったことで, 氷河表面に至る水路が形成され, そこを通じて浮上した *Chloromonas* sp. が他の藻類が少ない環境で有利に繁殖し, 優占種となったのだろう. また, 新雪表面が氷へと変化した 1 日後には, 既に赤氷が形成されていたという事実は, *Chloromonas* sp. の氷河上における繁殖が非常に短い期間に行われることを示唆している.

赤氷発生時のバイオマスの増加については、降雪による栄養塩の供給が原因であると考えられる。李（2012）によれば、2004年7月1日のNo.1氷河の雪中には約200 ng g<sup>-1</sup>の硝酸イオンが含まれていた。この値は2010年から2014年の8月に観測された、氷河表面氷の融解水に含まれていた硝酸イオンよりも高濃度である（若林，2015）。一般に、硝酸イオンは藻類の繁殖に利用される栄養塩である。2013年の赤氷においても、7月21日からの降雪による栄養塩の供給が藻類細胞の増加をもたらしたのだろう。

不明確なのは、これらの増加した藻類細胞がなぜ裸氷域の露出に伴って消失したのかという点である。現在のところ、融解水による氷河外への排出の可能性が高いのではないかと考えている。赤氷の発生に伴ってバイオマスが増加し、赤氷の消失後に減少したのは *Chloromonas* sp. と *C. brébissonii* であり、これはどちらも緑藻である。一方で、糸状のシアノバクテリアにはこのような変化は見られなかった。被覆氷が消失し、裸氷域が再度露出した後に緑藻のバイオマスが共通して低下しているのに対し、シアノバクテリアのバイオマスにはほぼ変化がないことから、この違いは流水への抵抗力の差異によるものと考えた。前述のようにシアノバクテリアは裸氷域表面のクリオコナイト粒を利用することで融解水流によって氷河外へと排出されることを防ぐことができるが、それが不可能な緑藻は、被覆氷表面で増加した細胞のほとんどを排出されてしまったのだろう。降雪前と赤氷消失後の緑藻のバイオマスはほぼ等しいので、これが融解水に流されずに、通常の裸氷表面に残ることができる細胞量なのかもしれない。また、赤氷発生時にシアノバクテリアが緑藻ほどの増加をしなかった点については、移動能力に優れる緑藻によって被覆氷表面は既に独占されており、利用できる栄養塩が少なかったため、あるいは、クリオコナイト粒が存在しない被覆氷表面では小型のシアノバクテリアは容易に融解水流によって氷河外に排出されてしまうためと考えられる。

以上のことから、緑藻とシアノバクテリアでは環境の変化に応答して行う時間軸上の変化が異なる、またその変化の速度は数日単位であると考えられた。

### 1-5-2. No.1 氷河の雪氷藻類群集の経年変動とその要因

#### 観察される藻類

毎年ほぼ同種の藻類が観察されたという事実は、これらの藻類がNo.1氷河において一般的な種であることを示している。2007年から2014年の調査で観察された藻類の種の構成は、従来からNo.1氷河において一般的に観察された藻類であり、ほぼ変化することはなかった。*C. brébissonii* と *Chloromonas* sp. および *Osc. cyanobacterium* 1, 2, 3, *Chr. cyanobacterium* 1, 3 は6年間の全ての調査で観察され、*Chr. cyanobacterium* 2 は2013年を除いて観察された。こ

こから、これら 2 種の緑藻と 6 種のシアノバクテリアがこの氷河において毎年繁殖する代表的な藻類であると考えられた。これらの藻類は、No.1 氷河上で越冬を繰り返して氷河表面に維持されてきたもの、あるいは毎年の融解期の度に氷河周囲から氷河表面に風で運ばれて供給されているものであると考えられる。

2013 年のみに起きた *Chr. cyanobacterium 2* の消失は、この藻類の特有の生活史を示唆している可能性がある。*Chr. cyanobacterium 2* は、2007 年から 2012 年にかけては、氷河上のいずれかの調査地点で観察されていたのに対し、2013 年にはどの地点でも観察されなかった。翌年の 2014 年には、この種は再度確認され、UM1 から UM3, UM5 という 4 地点に分布していた。*Chr. cyanobacterium 2* の観察される地点が年毎に異なったという事実から、1-5-1 でも述べたように、この種は限られた環境条件にのみ適応した *opportunists* であると考えられる。2013 年の No.1 氷河表面にはこの種に適した環境が形成されなかったため、氷河上で観察されなかったのであろう。その *Chr. cyanobacterium 2* が 2014 年には再度観察されるようになったという事実は、この種が 2013 年以降新たに氷河上に供給されたということの意味する。先行研究では *Chroococcus* 目は淡水湖沼や土壌中で観察されるシアノバクテリアであるとされている (e.g. 水野, 1977)。No.1 氷河上で観察される *Chr. cyanobacterium 2* は、氷河周辺の土壌や河川から風送された細胞が環境条件の整った氷河表面で一時的に生存しているものであるのかもしれない。

No.1 氷河における *C. brébissonii* の細胞濃度の減少トレンドは、温暖化にともなう氷河融解過程の変化の影響であるかもしれない。No.1 氷河において *C. brébissonii* が観察される地点数は 2007 年以前と比べ、2010 年以降減少している。細胞濃度についても同様に、2010 年以降減少している。この結果は、先行研究による予想とは大きく異なっている。石田 (2009) は、同種が土壌起源の藻類であるという点に基づき、今後の No.1 氷河の後退によって土壌の露出が拡大すれば、同氷河上で *C. brébissonii* が観察される範囲はより上流側に広がっていくと予測した。実際の *C. brébissonii* 細胞濃度の経年変化が、この予測とは異なったという事実は、*C. brébissonii* の活動が単純に土壌粒子の供給量によって決定されるのではなく、他の条件にも影響を受けていることを示唆している。この条件に関してはまだはっきりしたことはわからないが、夏季の平均気温が関係している可能性がある。*C. brébissonii* の細胞濃度が多く観察された 2006 年から 2007 年の融解期の平均気温は、*C. brébissonii* が減少した 2010 年以降よりも低い傾向があった。各年の 6 月, 7 月, 8 月の平均気温は、2006 年で 1.1°C, 3.6°C, 4.2°C, 2007 年で 2.2°C, 4.2°C, 3.0°C であり、2010 年は 2.5°C, 4.7°C, 4.6°C, 2011 年は 2.1°C, 4.7°C, 4.0°C であった。平均気温の増加は、氷河の融解を促進するため、2010 年以降は 2007 年以前よりも氷河表面の融解水量が増加していると考えられる。前述のよう

に、糸状のシアノバクテリアはクリオコナイト粒を形成し、融解水による氷河外への排出を防ぐことが出来る。また、緑藻 *Chloromonas* sp.は遊走子を形成することで、鞭毛による移動が可能になる。しかし、*C. brébissonii* はこれらのような機能を持っていない。このため、No.1 氷河上の *C. brébissonii* は、2010 年以降増加した融解水によって氷河外に流出する量が増え、観察される細胞数が減少したと考えられる。李 (2012) で示唆されたように今後もこの地域で温暖化が持続すれば、いずれ氷河上で *C. brébissonii* が観察されることはなくなるのかもしれない。No.1 氷河上の藻類群集において *C. brébissonii* が占める割合は最大でも 20%以下と小さいが、氷河上の生態系になんらかの影響をもっている可能性もあり、今後の経過に注目する必要があるだろう。

### 藻類バイオマスの経年変動とその要因

2007 年以降 No.1 氷河の藻類バイオマスが大きな経年変動を示さなかったという事実は、藻類の総バイオマスが気象条件の変動から受ける影響は小さいということを示唆する。図 1-50 は 2007 年および 2010 年から 2014 年の各年の裸氷域における藻類バイオマスの平均値を示したものである。2007 年以降、No.1 氷河裸氷域のどの地点でも藻類バイオマスは、有意な経年変動を示していない。詳細な気象データが入手できた 2007 年と 2010 年、2011 年の結果に限定しても同様であり、各年のバイオマスに有意差はない。一方で、この 3 年間における No.1 氷河周辺地域の気温は、積算気温差で最大 22.3°C day、夏季の平均気温差で最大 0.75°C の違いが存在し、降水量も毎年異なっていた。藻類バイオマスの裸氷域内の平均値では、2007 年と 2010 年が同値であり (0.34 mL m<sup>-2</sup>)、2011 年が、それらよりもやや高かった (0.39 mL m<sup>-2</sup>)。しかし、気温は 2010 年と 2011 年がほぼ同値、降水量は 2007 年のみ他よりも高い値となっており、これらは藻類バイオマスの経年変動と一致しない。ここから、これらの要素がウルムチの藻類群集のバイオマスに与える影響は小さいと考えられた。これに対して、3 年間の日射量は 2011 年に最大値を、2007 年と 2010 年ではほぼ同値を示し、バイオマスの経年変動に一致した。しかし、前述のようにウルムチにおけるバイオマスの経年変動は有意なものではなかったため、夏季の日射量の年変動が藻類バイオマスに影響を与えた可能性はあるものの、その影響は気温や降水量と同様に小さいものであると考えられた。

No.1 氷河裸氷域において、気象条件の変動に対する藻類バイオマスの応答が見られない、あるいは応答が小さいのは、No.1 氷河裸氷域における優占種が糸状シアノバクテリアであるためかもしれない。積雪による被覆下の氷層では、被覆される以前の氷層に比べて、生存状態にある藻類細胞数が約 10 分の 1 にまで減少したことがシベリアでの調査から報告さ

れている（田中，2012）．ここから，氷河裸氷域の藻類は，毎年の融解期が終了し，裸氷層が雪に覆われた時点で多くが死滅，減少し，翌年の融解期が始まり，積雪が融解，裸氷が再度露出すると，再び繁殖，増加していると考えられる．積雪下で減少した藻類は，翌年の融解期に，その年々の日射や気温，栄養塩の供給といった条件下で新たに繁殖するため，そのバイオマスは気象条件に対応した年変化を示しうると考えられる．しかし，前述のように糸状シアノバクテリアはクリオコナイト粒を氷河上に維持することが出来るため，裸氷が露出した時点で，安定した活動の基盤が前年と同じ状態で用意されていることになる．一度氷河上にクリオコナイト粒が形成された環境には，氷河表面の崩壊などなんらかのイベントでクリオコナイト粒が除去されない限り，常に安定したシアノバクテリア繁殖の基盤があるといえるだろう．このため，No.1 氷河上には，藻類群集の最大 90%以上を占める糸状シアノバクテリアの繁殖が担保されており，気象条件が変化しても大きくバイオマスが低下しなかったのだろう．また，前述のように最大繁殖可能量は氷河上に物理的に存在できるクリオコナイト粒の量によって制限されうる．既に裸氷域一面がクリオコナイト粒に覆われている No.1 氷河では，これ以上のバイオマス増加は起きないのかもしれない．以上のように，No.1 氷河上でバイオマスに最も寄与する糸状シアノバクテリアは，クリオコナイト粒によって繁殖に適した環境を維持することで毎年の繁殖を確保し，かつ氷河上に存在できるクリオコナイト量の限界によって繁殖制限があるために，No.1 氷河裸氷域のバイオマス値は，気象条件に対応した経年変動を示さなかったのではないだろうか．

このように安定した No.1 氷河裸氷域のバイオマスの経年変動であるが，この状態が今後変化する可能性もある．Takeuchi et al. (2010) は No.1 氷河上のクリオコナイト粒に平均で 3 層，最大で 7 層の年輪があることを明らかにしており，これはクリオコナイト粒の寿命が 3 から 7 年であることを意味する．同研究では，3 から 7 年以上経過して崩壊した，クリオコナイト粒の欠片と思われるものを内部に取り込んだクリオコナイト粒も発見されており，これは融解期の No.1 氷河上では，クリオコナイト粒の崩壊と，糸状シアノバクテリアによる再生産が常に行われていることを意味すると考えられる．また，No.1 氷河上のクリオコナイト粒の一部は融解水によって氷河外へ流出している（竹内，未発表）．ここから，糸状シアノバクテリアの活動が活発でなくなれば，クリオコナイト粒の崩壊速度が再生産を上回る可能性があると考えられる．クリオコナイト粒が減少すれば，シアノバクテリアの裸氷上での繁殖は困難になっていく．No.1 氷河の現在の状態では，春季に多量の炭酸塩鉱物が主にタクラマカン砂漠から供給されており（e.g. 永塚，2013），その加水分解によって融解水が高 pH 化，そのために高 pH 環境を好むシアノバクテリア（e.g. Archilla et al., 2003; Bano and Siddiqui, 2004）が活発であると考えられている（e.g. 田中，2010）．今後の気候変化によ

って大気循環が変化し、鉍物粒子が供給されなくなれば、現状のシアノバクテリアの活動を維持することは困難になると考えられる。数年間はクリオコナイト粒内に取り込まれた鉍物粒子によって pH は維持されるかもしれないが、クリオコナイトの崩壊と、それに伴う鉍物粒子の流出によって、いずれ枯渇する。そうなれば、現在のような安定したシアノバクテリアの繁殖は不可能になるだろう。今後の地球温暖化の進行によって起こりうる影響の一つとして大気循環の変化があげられている (e.g. IPCC, 2014)。ため、このような気流の変化による氷河上への鉍物粒子供給が減少と、それによる No.1 氷河におけるクリオコナイト粒の減少とシアノバクテリアの衰退、それに伴うバイオマス値の経年変動の振れ幅の増大は、起こりうる変化であるといえるだろう。逆説的には、今後も炭酸塩鉍物の供給が持続し、氷河表面からクリオコナイト粒が除去されるイベントも発生しないのであれば、現在の群集構造は維持され続け、バイオマスの経年変動も小さいままであると考えられる。

バイオマスの高度変化のパターンについても、2007 年以降のバイオマス値と同様、各年の気象条件に対応する変化は見られず、各地点のバイオマスはクリオコナイト粒によって維持されていると考えられる。No.1 氷河の裸氷域内の各地点のバイオマス値は、どの年も有意な違いはなかった。これも、裸氷域のバイオマスの大部分を糸状のシアノバクテリアが占めていることと、そのシアノバクテリアが形成するクリオコナイト粒の特徴によって説明できると考えられる。緑藻とは異なり、糸状のシアノバクテリアはクリオコナイト粒を形成することで融解水による流出への耐性を得ることが出来る。上述のように No.1 氷河周辺の気温は年毎に異なり、年毎の氷河表面の融解水量も変化していたと考えられるが、その水量の変化は各地点のクリオコナイト粒の流出に影響を与える閾値には及ばなかったのだろう。このために、氷河上のバイオマスの高度変化のパターンも、気象条件に対応した経年変動を示さなかったのだと考えられる。

### 群集構造の経年変動とその要因

藻類群集の構造についても 2007 年以降はほぼ経年変動が見られず、これが各年の気象条件の変動の影響をほぼ受けていないことを示している。上述のように、No.1 氷河周辺地域では気温と降水量に年変化が認められる。しかしながら、No.1 氷河上の藻類群集の構造は、どの年でも、積雪域では *Chloromonas* sp. が、裸氷域では糸状のシアノバクテリアが優占していた。これは、No.1 氷河上の藻類群集の構造の決定条件は、気温や降水量、日射のような気象条件などではないことを意味すると考えられる。前述の鉍物粒子の大気輸送といった条件の影響が大きいのだろう。

No.1 氷河裸氷域の安定したシアノバクテリア優占の群集構造は、上述のバイオマスの経年変動で言及したように、クリオコナイトが氷河上で維持されることによって保たれていると考えられる。上述のバイオマスの経年変動と同様、今後の気候条件の変化によって氷河上に供給される炭酸塩鉱物が減少すれば、裸氷域の群集は、シアノバクテリア優占では無くなる可能性や、年毎の群集構造の変動が発生する可能性があるといえるだろう。

シアノバクテリア優占種の境界の標高が年によって異なるということは、それが融解期の気象条件と関係している可能性を示唆する。No.1 氷河の裸氷域においては、上流部と下流部で糸状シアノバクテリアの優占種が異なるのは前述のとおりである。1-5-1 で言及したように、その優占種の境界は融解期の進行に伴って変化した。融解期初期は両種の群集構造に占める割合が各地点でほぼ等しく境界が曖昧、あるいは裸氷域全域にわたって *Osc. cyanobacterium 2* が優占するが、融解期が進行すると群集構造が、裸氷域下流部では *Osc. cyanobacterium 2* が、裸氷域上流部では *Osc. cyanobacterium 3* が優占するものへと変化した、両種の境界が明確になっていった。ここから、各年の両種の優占状態の違いは、各年の調査時点における融解期の進行度を反映していると考えた。しかしながら、両種の境界の変化と各年の気温および日射条件は一致せず、群集の境界がこれらの気象条件によって単純に決定されるものではないことも示された。気温データの存在する 2007 年と 2010 年の群集構造を比較する。2007 年は下流側で *Osc. cyanobacterium 2* が、上流側で *Osc. cyanobacterium 3* が優占種となり、両種の境界は UmA2-UmA3 間にあった。これに対し、2010 年は両種の境界が曖昧であった。ここで、7 月の積算気温を比較すると、両種の境界が明確な 2007 年の気温は、境界が不明瞭な 2010 年の値よりも低いことが明らかになった。また、日射量は 2007 年と 2010 年でほぼ同値であった。ここから、両種の境界は単純な年気温や日射量によって決定されるものではないと判断された。各年の融解期の進行度は、これ以外の要素も含めて検討する必要があるのかもしれない。2013 年に観察された糸状シアノバクテリアの境界の季節変化は、融解期の進行ではなく、他の要素によって発生していた可能性もある。現状では明確な原因はわかっていないものの、1-5-1 で述べたように、両種の境界の変化は氷河の融解や氷河上の物質循環とも関係しうる要素である。今後は、この経年変動の理由を更に検討していきたい。

### 1-5-3. ウルムチ周辺氷河の藻類群集の分布

3 氷河における藻類群集の分析結果の比較から、藻類群集の特徴が No.1 氷河周辺地域の氷河間でほぼ共通していることが示された。前述した No.1 氷河の藻類群集の特徴を整理すると、以下のようなになる。各地点のバイオマスは裸氷域内では有意な変化を示さず、積雪

域で有意な減少を示す。群集構造においては積雪域では *Chloromonas* sp.が、裸氷域では糸状シアノバクテリアが優占し、特に裸氷域下流側では *Osc. cyanobacterium* 2 が、上流側では *Osc. cyanobacterium* 3 が優占種となる。この結果と、No.2 氷河と No.6 氷河の第 1 期の調査結果、および No.1 西氷河の調査結果を比較したところ、群集構造の特徴は No.1 氷河のものによく一致していた。統計検定 (ANOVA) の結果、No.2 氷河と No.6 氷河の裸表域内でも同様にバイオマスは有意な高度変化を示さず、また積雪域では有意な減少を示した。No.1 西氷河の全調査地点の表面状態は裸氷であり積雪域の情報は得られなかったが、裸氷域の各地点の藻類バイオマスはやはり有意な変化を示さなかった。No.2 氷河と No.6 氷河の積雪域は *Chloromonas* sp.が優占種であった。全氷河に共通して、裸氷域では糸状シアノバクテリアが優占した。裸氷域の群集構造をより詳細に見ると、No.1 西氷河、No.2 氷河、No.6 氷河の全てに共通して、最下流部の調査地点では *Osc. cyanobacterium* 2 が優占種、より上流側の地点では *Osc. cyanobacterium* 3 が優占種となっていた。これらの特徴の一致に加え、統計検定 (t 検定) の結果、No.1 氷河を含む、各氷河間の裸氷域のバイオマス値に有意な差はなかったことから、氷河上の藻類量もほぼ一致していると考えられた。以上から、調査を行った全ての氷河間で藻類群集の特徴は共通していたと判断した。

2 氷河における季節変化の分析結果の比較からは、藻類群集の季節変化の特徴も氷河間で共通していることが示された。No.2 氷河において、第 1 期と第 2 期の調査結果を比較すると、バイオマスの高度分布のパターンと、各地点のバイオマスの値、群集構造に変化は見られない。No.6 氷河の第 1 期と第 2 期の比較においても同様である。両氷河では、No.1 氷河のような調査地点の表面状態の変化は確認できなかったため、裸氷状態での季節変化のみしか検証することはできないが、裸氷域の各地点において融解期が進行してもバイオマスが有意な変化を示さないという季節変化の特徴は No.1 氷河で確認されたものと一致する。

以上のことから、No.1 氷河における調査で得られた、その雪氷藻類群集の特徴と季節変化を、ウルムチ地域の代表として扱うことができると判断することは、妥当であると考えられる。

一方で、融解期中のある 1 度の調査で明らかにされた藻類群集の特徴を季節の代表として扱うのは注意が必要であるかもしれない。1-5-1 で示されたように、No.1 氷河上の雪氷藻類群集は、融解期の進行にともなう氷河表面状態の変化によってバイオマスと群集構造を大きく変化させたからである。調査地点の表面状態が、調査後に変化する可能性には留意すべきだろう。また、バイオマスの値や優占種は表面状態が変化しなければほぼ一定であったが、よりミクロな視点では群集の構成種の構成比が変化していたため、調査目的次第では、複数回の群集調査が望ましいといえる。言い換えれば、地域の藻類群集の概要を

把握するという目的であれば、融解期中の1度の調査で得られたデータは十分に季節の代表として扱うことができると考えられる。

## 1-6. 結論

No.1 氷河上における融解期の集中観測、および2007年から2014年までの長期観測によって、藻類群集の季節変化、経年変動がはじめて明らかになった。

No.1 氷河上の藻類群集の季節変化は、二段階の変化があることが明らかになった。一つは、融解期の進行によって氷河の表面状態が変化することに伴う藻類群集の変化であり、もう一つは、裸氷面が露出した後に日数の経過に伴って生じる藻類群集の変化である。表面状態が積雪から裸氷に変化することに伴う変化では、藻類群集も大きく変化することが明らかになった。表面状態の変化に伴い、藻類群集のバイオマスは増加し、群集構造は緑藻 *Chloromonas* sp. が優占するものから、糸状シアノバクテリアが優占するものへと変化した。氷河表面に裸氷が露出した後では、各地点での藻類群集およびバイオマスには大きな変化はなかったが、糸状シアノバクテリアの優占種は季節変化を続けていることが明らかになった。融解期の序盤から中盤では、裸氷域の全地点において *Osc. cyanobacterium 2* が優占、あるいは両種の割合は同程度であったが、融解期終盤には、下流側では *Osc. cyanobacterium 2* が優占種、上流側では *Osc. cyanobacterium 3* が優占種となり、両種の優占の境界が明確になった。融解期の進行に伴うどのような条件の変化が両種の季節変化をもたらしたのかはまだ明らかになっていない。

藻類群集の経年変動では、*C. brébissonii* と *Chr. cyanobacterium 2* という2種の雪氷藻類の分布と、上述の *Osc. cyanobacterium 2* と *Osc. cyanobacterium 3* の優占の境界が年によって大きく変化することが明らかになった。気温との比較から、前者に関しては、近年の温暖化傾向との関連が示され、今後も温暖化が持続すれば、*C. brébissonii* が観察されなくなる可能性が考えられた。後者に関しては、季節変化と同様、どのような環境要因の変化によって経年変動を示したのかは明らかになっていないが、氷河の融解や物質循環に関係している可能性が示され、更なる調査が必要だと考えられた。

一方、藻類の群集構造とバイオマスの経年変動は、大きな変化は見られなかった。No.1 氷河周辺地域の気象条件によらず、観測期間では藻類群集構造もバイオマスもほぼ一定であった。藻類バイオマスは、一部の例外を除き氷河上のどの地点でも年による有意な差はなく、藻類群集の優占種は、毎年積雪域では *Chloromonas* sp., 裸氷域では糸状シアノバクテリアであった。このうち、特に裸氷域の藻類群集構造とバイオマスの安定性は、優占種である糸状シアノバクテリアと、それが形成するクリオコナイト粒の性質によるものだと

考えられた。糸状シアノバクテリアは、各年の気象条件の影響を受けながら繁殖する緑藻とは異なり、クリオコナイト粒によって自らの活動に有利な環境を維持することが出来るため、気象条件の年変動の影響をほとんど受けないのだと考えられた。

季節変化の観測中には、No.1 氷河の裸氷域で、降雪イベント後の赤氷の発生、消失という短期間におこる藻類群集の変化が明らかになった。緑藻類とシアノバクテリアでは一連のイベントにおける細胞数の変化に大きな違いがあり、両者の生存戦略の違いを示唆していた。

No.1 氷河の周辺に分布する No.1 西氷河、No.2 氷河、No.6 氷河での調査の結果、以上のような氷河上の藻類群集とその季節変化の特徴は、周辺氷河でも同様に見られることが明らかになった。したがって、以上の結果を、天山山脈のウルムチ地域の氷河の藻類群集の特徴としてみなすことができる。

以上の結果から、ウルムチ地域の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動および考えられるその要因がはじめて明らかになった。気象条件の変化に対して、氷河上の藻類は単に総バイオマスの変化として応答するのではなく、藻類の種類ごとに応答が異なることが明らかになった。特にクリオコナイト粒を形成する糸状シアノバクテリアは、気象条件の変動に対する応答が小さいことが示唆された。これらは雪氷藻類群集の生態を理解する上で重要となる新しい情報である。藻類群集の経年変動および気象条件の関係の理解についてはまだ限定的であるが、今後調査を毎年継続しデータを蓄積していくことが重要である。

## 第2章 東シベリアの氷河における雪氷藻類群集の経年変動-スタタルハヤタ-

### 2-1. はじめに

本章ではユーラシア大陸側北極域の氷河として、東シベリアのスタタルハヤタ地域に位置する氷河を対象とし、その藻類群集の経年変動を明らかにすることを目的とする。

北極圏周辺地域の氷河の雪氷藻類群集は、アジア中部域の群集構造とは大きく異なることが先行研究によって明らかになっている。カナダやアラスカなど、北極圏のいくつかの氷河で行われた先行研究を参照すると、それらの藻類群集は、シアノバクテリアが少なく、緑藻が氷河全域にわたって優占している (e.g. Takeuchi, 2001)。これはシアノバクテリアが優占するウルムチなどアジア中部の氷河の雪氷藻類群集とは全く異なる特徴である。

北極域の氷河は、アジア中部乾燥域の氷河と比べて、広範囲に存在している。本章では、ユーラシア大陸側北極域の氷河を対象とし、北米側北極域の氷河については第3章で扱う。

ユーラシア大陸側の北極圏とその周辺地域には多くの山岳氷河が存在する。主な山岳地帯としては、Takeuchi et al. (2006) によってアラスカの氷河とよく似た藻類群集が形成されていたと報告されているアルタイ山脈を南端とすると、北東にスタタルハヤタ、その東にカムチャッカ半島、更に北西にヴェルホヤンスク山脈、ピルランガ山脈といったものが挙げられる。これらの山岳地帯には多数の氷河が存在し、その表面には雪氷藻類群集が形成されていることが予想される。しかしながら、雪氷藻類群集の調査はアルタイ山脈以外では全く行われておらず、スタタルハヤタ地域もそのような空白地域のひとつであった。

スタタルハヤタ地域は東シベリアに存在する広大な山岳地域である。北緯 62 度から 63 度、東経 140 度 22 分から 142 度の範囲に存在し、そこには数多くの山岳氷河が存在する。スタタルハヤタ地域の氷河の総面積は 163 km<sup>2</sup> におよぶ (Ananicheva et al., 2006)。この地域内は北部山塊、中央山塊、南部山塊の 3 つのエリアに分かれており、今回対象としたのは中央山塊に存在する氷河群である。

2012 年での調査で明らかになったこの地域の氷河上の藻類群集の特徴は、ウルムチのそれとは異なる点が多い (田中, 2012)。この地域の氷河には 2 種の緑藻と 5 種のシアノバクテリアからなる藻類群集が形成されていた。藻類の総バイオマスは裸氷域内で有意な変化を示し、中流部でピークとなった。氷河全体に渡って緑藻が優占し、裸氷域では *Ancylonema nordenskioldii* が、積雪域では *Chloromonas* sp. が優占種であった。これらの特徴は、他の北極圏氷河での藻類群集調査で報告されているものと共通する点が多く、スタタルハヤタ地域の氷河は、雪氷藻類群集からみても北極圏の氷河として分類することは妥当だと考えられる (田中, 2012)。ウルムチとは異なる緑藻中心のこの氷河の藻類群集は、環境変動への

応答も異なり、ウルムチとは全く異なる経年変動を示すかもしれない。また、複数種の糸状シアノバクテリアが存在していることから、ウルムチでは明確に出来なかった、シアノバクテリアの割合の季節変化の要因にアプローチできるかもしれない。

スタタルハヤタ地域では、氷河上の不純物の分布もウルムチ地域とは異なる。ウルムチの氷河では、氷河裸氷域一面に糸状のシアノバクテリアによって形成されたクリオコナイト粒が存在しており、裸氷域上端から末端までを覆っていた。これに対して、スタタルハヤタの氷河はクリオコナイト粒が少なく、不純物の少ない氷面が広範囲にわたって露出している。また、氷河上のクリオコナイトは裸氷域の中流部と最末端部に多く存在しており、下流部と上流部のクリオコナイト量は特に少ない（田中, 2012; 藤沢, 2013）。第1章で示したようにクリオコナイト粒はウルムチの藻類群集の時間軸上の変化に大きく影響していると考えられたため、クリオコナイト分布の全く異なるスタタルハヤタ地域は比較対象として望ましいといえた。

藻類群集と同様、スタタルハヤタ地域の気候はウルムチとは多くの点で異なる。この地域は内陸性気候であり、年平均気温は約 $-14.5^{\circ}\text{C}$ 、年平均降雪量は $120\text{ mm}$ である。大きな特徴としては冬季に安定した気温逆転層が発生することが挙げられ、その影響で冬期の初期と終期に多量の降雪が発生する反面、冬期中期の降雪がほぼ $0\text{ mm month}^{-1}$ にまで抑制されている。また、高緯度地域であるために、ウルムチに比べて日射量が少ない。氷河の涵養期間は、2004年から2005年にNo.31氷河で行われた観測に基づけば、9月3日から7月27日までであり、氷河表面に裸氷域が露出するのは約1ヶ月に過ぎない（Takahashi et al., 2011）。

スタタルハヤタ地域の気候も近年の温暖化の影響を受けて変化してきており、群集構造の時間軸上の変化に影響を与えうる。近年の変化としては、1945年からの60年間の間に $1.9^{\circ}\text{C}$ の気温上昇（Takahashi et al., 2011）と、20.8%の全氷河群の総面積減少が報告されている（Ananicheva et al., 2006）。

以上から、ユーラシア大陸側北極域の代表的な藻類群集の経年変動の変化を明らかにしていくために、スタタルハヤタ地域の氷河を選定した。

本章では、スタタルハヤタ地域の4つの氷河において調査を3年にわたって継続することで群集構造の経年変動を明らかにし、現在では疑問点の多い雪氷藻類群集の時間軸上での変化にアプローチすることを試みた。また、ウルムチでは実行することの出来なかった、複数氷河での藻類群集の経年変動の調査を行うことで、同一地域内の氷河間で経年変動に違いが生じるのか否か検証することを試みた。

## 2-2. 調査地

本章で対象とした氷河は、東シベリアに位置するスタルハヤタ地域（北緯 62–63 度，東経 140 度 22 分–142 度）の氷河である（図 2–1）．2006 年の時点では計 195 の氷河が地域内に存在しており，その総被覆面積は 163 km<sup>2</sup> である（Ananicheva et al., 2006）．この地域の氷河の分布は北部山塊，中央山塊，南部山塊という 3 つのエリアに大きく分けられている．3 つのエリアの全域は，南北に約 80 km，東西に約 55 km におよび，それぞれエリアの最高峰は北から 2959 m，2933 m，2944 m である．この山岳地域は 2 つの流域の分水嶺であり，1 つはインディギルカ川流域，1 つは南方流域である．インディギルカ川流域は北極海を，南方流域はオホーツク海を，それぞれ終点とする．また，スタルハヤタ地域から北東に約 110 km の地点には 1920 年代に北半球における世界最低気温を記録したとされるオイミヤコン村（標高約 740 m）が位置している．

気候は内陸性であり，近年の年平均気温は約-14.5°C，年平均降雪量は 120 mm である．冬期のオイミヤコンの気温が氷河の存在する山岳地域よりも低いことにより前述の気温逆転層が生じており，冬期中期の降雪が抑制されている（Takahashi et al., 2011）．また，南部山塊はよりオホーツク海に近いので，その気候変化の影響を強く受けている可能性があると考えられている．中部山塊における裸氷域の融解期間は約 1 ヶ月である（Takahashi et al., 2011）．

中部山塊の氷河周辺の植生は地衣類の群生であり，標高約 1900 m 以下は北方林あるいはツンドラとなる．

調査を行った氷河は，すべて中部山塊に位置する氷河であり，No.31 氷河，No.29 氷河，No.32 氷河，No.33 氷河の計 4 氷河である（図 2–2）．周辺の最高峰は標高約 2960 m である．

No.31 氷河は北西方向へと流動する山岳氷河である（図 2–3）．氷河の総面積は約 3.20 km<sup>2</sup>，氷体長は 3.85 km，氷河の存在する標高は 2023 m から 2728 m の範囲である（Koreisha, 1963）．氷河表面のほとんどは岩屑に覆われておらず，裸氷あるいは積雪である．1945 年以降，この氷河では 19.3% の氷体の損失が確認されている（Ananicheva et al., 2006）．氷河の表面状態については，田中（2012）で報告されており，クリオコナイトホールがほぼ存在しないウルムチとは異なり，融解期の裸氷域には直径約 2 cm，深さ 3 cm から 4 cm のクリオコナイトホールが点在する．その一方で，氷河表面のクリオコナイトはウルムチに比べ少なく，氷の白色部が多い．クリオコナイトは黒色のものが多いが，灰色や茶色のものも稀に見られる．クリオコナイトは氷河裸氷域中流部で特に多いが，形状のはっきりしないものが多く，末端部はクリオコナイトが中流部ほど多くない一方で，クリオコナイトの形状は明確な粒状である（図 2–4 から図 2–9）．

No.29 氷河は北方向へと流動する山岳氷河である。氷河の総面積は約 4.05 km<sup>2</sup>、氷体長は 4.50 km、氷河の存在する標高は 2003 m から 2750 m の範囲である (Koreisha, 1963)。氷河表面のほとんどは岩屑に覆われておらず、裸氷あるいは積雪である。No.30 氷河を介して、No.31 氷河とは氷体が連結している。田中 (2012) によれば、氷河表面のクリオコナイトの状態は No.31 氷河とほぼ同様であるが、灰色のクリオコナイトは見られず、クリオコナイトは氷河裸氷域中流部と末端付近で特に観察される (図 2-10 から 2-14)。これに加え、末端部のクリオコナイト粒は中流部のものとは形状が異なるという特徴がある (藤澤, 2014, 未発表データ)。

No.32 氷河は北西方向へと流動する山岳氷河である。氷河の総面積は約 4.25 km<sup>2</sup>、氷体長は 4.90 km、氷河の存在する標高は 2021 m から 2959 m の範囲である (Koreisha, 1963)。氷河表面のほとんどは岩屑に覆われておらず、裸氷あるいは積雪である。クリオコナイトの状態は No.31 氷河と同様である (図 2-15 から図 2-18) (田中, 2012)。

No.33 氷河は No.32 氷河と共通する上流部を持つ氷河であり、No.32 氷河とは標高 2500 m 付近で完全に分流する。分流後の流動方向は南東方向である。氷河の総面積は約 2.00 km<sup>2</sup>、氷体長は 2.30 km、氷河の存在する標高は 2158 m から 2868 m の範囲である (Koreisha, 1963)。クリオコナイトの状態は No.29 氷河と同様である (図 2-19 から図 2-21) (田中, 2012)。

田中 (2012) で報告したのも含む、以上の氷河の調査を行った詳細な日時と地点名、調査時の表面状態については表 2-1 に示した。基本的に調査を行ったのは、No.31 氷河で StA1 (2120 m), StA2 (2158 m), StA3 (2257 m), StA4 (2354 m), StA5 (2446 m), StA6 (2540 m) の 6 地点、No.29 氷河で StB1 (2100 m), StB2 (2210 m), StB3 (2297 m), StB4 (2400 m), StB5 (2509 m) の 5 地点、No.32 氷河で StC1 (2184 m), StC2 (2275 m), StC3 (2350 m), StC4 (2463 m) の 4 地点、No.33 氷河で StD1 (2325 m), StD2 (2377 m), StD3 (2422 m), StD4 (2474 m), StD5 (2496 m) の 5 地点である。

氷河の調査は 2012 年 (田中, 2012) から 2014 年までの 3 年間行った。2014 年の調査は No.31 氷河でのみ行った。

## 2-3. 手法

### 2-3-1. 藻類サンプルの採取

スタタルハヤタ地域の氷河上に存在する雪氷藻類群集を定量化するため、まず上記の各地点にて藻類サンプルの採取を行った。内容は 1-3-1 で表記したものと同様である。

### 2-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定

サイズの計測に用いた細胞数が 50–60 細胞である点を除いては、1–3–2 で表記したものと同様である。

### 2–3–3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化

1–3–3 で表記したものと同様である。

### 2–3–4. 気象条件の分析

藻類群集の経年変動と気象条件との関係を明らかにするため、No.31 氷河周辺地域の気象データを入手し、整理した。

気温と降水量、日射量の分析に用いたのは、NCEP-NCAR 再解析データによる、2012 年から 2014 年までの結果である。No.31 氷河の最近傍点として北緯 62 度 35 分、東経 141 度 00 分を選択し、データの取得は日平均気温と日降水量、日平均下向き短波放射を対象に行った。日平均気温については、2014 年 8 月 4 日から 10 日の 7 日間で、氷河上 StA4 地点（標高 2354 m）の気温実測値と NCEP 再解析データの値を比較し、その差を算出、その結果に基づいて全ての日平均気温を補正している。期間は 1–3–4 で表記したものと同様の基準によって、5 月から 8 月までである。

## 2–4. 結果

### 2–4–1. スンタルハヤタ地域で観察された雪氷藻類

スンタルハヤタ地域においては、全ての調査にほぼ共通して、2 種類の緑藻と 5 種類のシアノバクテリアが観察された（図 2–22）。各藻類の形態の特徴は以下のとおりであった。なお、以下の記載は田中（2012）で発表したものに、一部修正および加筆を行ったものである。

#### 緑藻

##### *Chloromonas* sp.

球形の細胞。葉緑体にピレノイドは観察されない。細胞内の色素は緑色および赤色。観察された細胞はほとんどが接合子の形態であった。小型の個体と大型の固体が混在して観察され、小型の細胞は直径  $11.1 \pm 2.8 \mu\text{m}$ （平均値±標準偏差）、大型の細胞は直径  $18.4 \pm 2.1 \mu\text{m}$  であった。2012 年および 2013 年に StA5、StB4、StB5 で発生した赤雪中では、赤色の色素を持ったこの種の藻類が優占種となっていた。

##### *Ancylonema nordenskioldii* Berggren

円筒形の細胞. 2–10 細胞が連結した形態をとり, 連結体は直線状あるいはやや曲線を描く. 褐色の液胞と 2 つの葉緑体を持ち, ピレノイドが観察される. 一細胞あたりのサイズは, 長径  $18.0 \pm 3.8 \mu\text{m}$ , 短径  $9.8 \pm 0.7 \mu\text{m}$  であった. また, 地点によっては細胞が連結していない個体 (以下, 単体と表記) も見られる. 単体のサイズは, 長径  $20.8 \pm 3.9 \mu\text{m}$ , 短径  $10.1 \pm 0.9 \mu\text{m}$  であった. 氷河末端部付近では単体が多く観察されたが, 裸氷域中流部では連結した細胞が主であった. 2012 年の StA1 においては全 *A. nordenskioldii* 細胞のうちの 92% が単体であったが, それに対し StA2 では 41%, StA3 および StA4 では 9–16%にとどまった.

## シアノバクテリア

### Oscillatoriaceae cyanobacterium 1

トリコームを形成し, 粘質鞘を持つ. 粘質鞘は無色. トリコームの長さは約 13–125  $\mu\text{m}$ . 細胞の幅は  $1.9 \pm 1.1 \mu\text{m}$ . 目立った内部構造は見られない.

### Oscillatoriaceae cyanobacterium 2

トリコームを形成. 粘質鞘を持たない. トリコームの長さは約 13–195  $\mu\text{m}$ . 細胞のサイズは長さ  $4.0 \pm 1.3 \mu\text{m}$ , 幅  $3.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$ . 細胞間の境界が明瞭.

### Oscillatoriaceae cyanobacterium 3

トリコームを形成し, 粘質鞘を持つ. トリコーム両端の細胞は丸みを帯びる. 粘質鞘は無色. トリコームの長さは約 11–65  $\mu\text{m}$ . 細胞のサイズは長さ  $2.5 \pm 0.9 \mu\text{m}$ , 幅  $5.0 \pm 0.5 \mu\text{m}$ .

### *Calothrix parietina* Thuret

トリコームを形成し, 粘質鞘を持つ. 細胞はほぼ無色だが, 粘質鞘は褐色. トリコームの長さは約 35–115  $\mu\text{m}$ . 細胞の幅  $6.4 \pm 0.5 \mu\text{m}$ , 粘質鞘の厚さ  $1.0 \pm 0.3 \mu\text{m}$  (トリコーム中央部). トリコーム中央部の細胞ほど幅が大きく, 長さが短い. 対して, トリコーム端の細胞ほど幅が小さく, 長さが長い. 両端部の細胞の幅は中央部の約 2 分の 1. 細胞の幅の変化に対応して粘質鞘の幅も変化する.

### Chroococcaceae cyanobacterium

球形の細胞. 細胞内部には顆粒が観察される. 小型の個体と大型の固体が混在して観察され, 小型の細胞は直径  $2.6 \pm 0.5 \mu\text{m}$ , 大型の細胞は直径  $5.4 \pm 1.2 \mu\text{m}$  であった.

## 2–4–2. No.31 氷河の雪氷藻類群集の経年変動

2012年のデータに関しては、田中（2012）を引用した。

### 観察された藻類とその高度変化（No.31 氷河）

観察された藻類の種類は、3年間の調査においてほぼ一致した。表 2-2 は 2012 年から 2013 年までの 2 年間の、No.31 氷河の各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである。2-4-1 で示した全ての藻類種は、2012 年と 2013 年においては、いずれかの地点で必ず観察された。2014 年においては、*C. parietina* のみが観察されなかったが、他の藻類は観察された。

各種藻類の高度分布は年によって異なり、ほとんどの藻類の観察される範囲、あるいは細胞濃度のピークを示す標高は 2012 年と 2013 年で異なっていた。図 2-23 は 2012 年の No.31 氷河における、群集構造を構成する各藻類の各地点における平均細胞濃度を示したものである。他の年の各藻類の平均細胞濃度の高度分布については表 2-2 に示した。

*Chloromonas* sp. は 2012 年と 2013 年の両年に共通して、氷河上の全ての調査地点で観察された。しかし、細胞濃度のピークは両年で異なり、2012 年には氷河上流側雪線付近の StA5 で、2013 年には氷河中流部の StA3 でそれぞれ細胞濃度のピークを示した。*A. nordenskioldii* は両年に共通して裸氷域内の全ての調査地点で観察されたが、2012 年には StA4 で細胞濃度のピークを示した一方、2013 年には StA3 でピークを示した。*Osc. cyanobacterium* 1 および *Chr. cyanobacterium* は 2012 年には全ての調査地点で観察され、前者は StA1 と StA4、後者は StA1 と StA5 の 2 地点で細胞濃度のピークを示していたが、2013 年では全調査地点で観察されたものの、氷河末端部の StA1 でのみピークを示した。*Osc. cyanobacterium* 2 と *C. parietina* は 2012 年には StA4 以下の標高の地点でのみ観察され、どちらも StA4 で細胞濃度のピークを示した。しかし 2013 年には、*Osc. cyanobacterium* 2 は StA3 と StA4 でのみ観察されて StA3 で高い細胞濃度を示し、*C. parietina* は 2012 年と同じく StA4 以下の標高の地点で観察されたものの、細胞濃度のピークは StA3 で示された。*Osc. cyanobacterium* 3 は 2012 年には裸氷域内の全ての調査地点で観察された（細胞濃度のピークは StA4）が、2013 年には StA3 と StA4 でのみ観察され、StA3 で高い細胞濃度を示した。2012 年と 2013 年で共通しているのは、*A. nordenskioldii* と *Chloromonas* sp., *Osc. cyanobacterium* 1 および *Chr. cyanobacterium* が裸氷域内の全ての地点で観察されるという点と、*Osc. cyanobacterium* 1 と *Chr. cyanobacterium* が氷河末端部の StA1 で細胞濃度のピークを示すという点のみである。

### 藻類バイオマスとその高度変化（No.31 氷河）

3年間に共通して、バイオマスの高度分布は、中流部でピークを示した。図2-24は2012年と2013年のNo.31氷河における各地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。統計検定（ANOVA）の結果、両年ともに氷河内の裸氷域各地点のバイオマスに5%水準で有意な差は見られなかったが、バイオマスが氷河中流部で最大になるという傾向は2つの年で一致した。2012年においては、裸氷域のバイオマスは $0.31 \text{ mL m}^{-2}$ から $3.97 \text{ mL m}^{-2}$ の範囲であり、バイオマスの最大値は氷河中流部 StA4で示された。積雪域におけるバイオマスは $0.03 \text{ mL m}^{-2}$ であった。2013年においては、裸氷域のバイオマスは $2.8 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ から $0.61 \text{ mL m}^{-2}$ の範囲であり、中流部 StA3でバイオマスは最大となった。2014年では、StA2とStA4のバイオマスはそれぞれ $0.11 \text{ mL m}^{-2}$ と $0.36 \text{ mL m}^{-2}$ であり、StA4の値はStA2の値よりも大きかった。

一方で、各年のバイオマスの値には有意な差があった。各地点の総バイオマスは2012年に最も高い値を示し（StA2において $0.76 \text{ mL m}^{-2}$ 、StA4において $3.8 \text{ mL m}^{-2}$ ）、2013年に最も小さい値を示した（StA2において $0.04 \text{ mL m}^{-2}$ 、StA4において $0.09 \text{ mL m}^{-2}$ ）。2014年の値はその中間であった（StA2において $0.11 \text{ mL m}^{-2}$ 、StA4において $0.36 \text{ mL m}^{-2}$ ）。各年各地点でのバイオマスを統計検定（t検定）したところ、2012年の各地点のバイオマスは他の年の同地点のバイオマスに対して有意な差があった。以下に検定結果を示す。地点 StA2：2012年と2013年においては $t = 3.849, P = 0.009 < 0.01$ 、2012年と2014年においては $t = 3.375, P = 0.03 < 0.05$ 、2013年と2014年においては $t = -1.618, P = 0.18 > 0.05$ 。地点 StA4：2012年と2013年においては $t = 4.468, P = 0.011 < 0.05$ 、2012年と2014年においては $t = 4.114, P = 0.014 < 0.05$ 、2013年と2014年においては $t = -2.037, P = 0.11 > 0.05$ 。

### 藻類群集の構造とその高度変化（No.31氷河）

No.31氷河の藻類群集の構造は、一部の地点を除いて年による違いはなかった。図2-25は、2012年と2013年のNo.31氷河の各地点の藻類群集の各種藻類の割合を示したグラフである。2012年においては氷河全体に渡って緑藻が優占（79-97%）しており、StA1からStA5の範囲では*A. nordenskioldii*が（64-95%）、StA6では*Chloromonas sp.*が優占種であった（82%）。*Chloromonas sp.*の占める割合はStA5でも増加した（44%）。末端部StA1では、糸状のシアノバクテリアの占める割合が増加した（16%）。2013年においても緑藻優占（65-98%）であり、氷河全体にわたって*A. nordenskioldii*が優占種であった。*Chloromonas sp.*の占める割合はStA6で増加し（25%）、*A. nordenskioldii*に次いだ。StA1では他地点よりも糸状シアノバクテリアの割合が大きく、24%であった。2014年では、StA2、StA4の両地点ともに*A. nordenskioldii*の占める割合が99%に達した。

### 2-4-3. No.29 氷河の2年間の雪氷藻類群集

2012年のデータに関しては、田中（2012）を引用した。

#### 観察される藻類とその高度変化（No.29 氷河）

観察された藻類の種類は、2年間の全ての調査において一致した。表2-3は2012年から2013年までの2年間の、No.29 氷河の各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである。2-4-1で示した全ての藻類種は、2012年と2013年においては、いずれかの地点で必ず観察された。

各種藻類の高度分布は年によって異なった。緑藻の *A. nordenskioldii* は2012年にはNo.29 氷河上の全ての地点（下流側 StB1 から最上流部 StB5 まで）で観察されたが、2013年にはStB5では観察されなかった。一方で、同じく緑藻の *Chloromonas* sp.と、糸状シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium* 1 および球形シアノバクテリアの *Chr. cyanobacterium* は2012年と2013年のどちらでも、氷河上の全ての調査地点で観察されており、この結果はNo.31 氷河の結果と一致する。糸状シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium* 2 と *Osc. cyanobacterium* 3, *C. parietina* は、2012年は氷河中流部 StB3 で高い細胞濃度を示した。これらの藻類は2012年のStB1とStB2でも観察されたが、その細胞濃度はStB3の10分の1以下であった。同3種は、2013年にはStB3でのみ観察された。

#### 藻類バイオマスとその高度変化（No.29 氷河）

No.29 氷河のバイオマスの高度分布は、2年間に共通して中流部でピークを示した。図2-26はNo.29 氷河における2012年と2013年の各地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。両年ともに、統計検定（ANOVA）の結果、氷河内の裸氷域各地点のバイオマスに5%水準で優位な差は見られなかったが、バイオマスの最大値が氷河中流部で示されるという点は共通した。2012年においては、裸氷域のバイオマスは  $0.33 \text{ mL m}^{-2}$  から  $2.10 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、バイオマスの最大値は氷河中流部 StB3 で示された。積雪域におけるバイオマスは  $0.17 \text{ mL m}^{-2}$  であった。2013年においては、裸氷域のバイオマスは  $1.0 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.02 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、2012年と同様に中流部 StB3 でバイオマスは最大となった。どの年であっても氷河中流部でバイオマスが最大値となるというバイオマスの高度分布のパターンは、No.31 氷河と一致する。

No.29 氷河の2012年の裸氷域の各地点のバイオマスの値は、2013年の同地点のバイオマスの値に比べて大きかった。氷河末端部 StB1 における2012年のバイオマスの値は  $0.68 \text{ mL}$

m<sup>2</sup>であり、2013年には1.0×10<sup>-3</sup>mL m<sup>-2</sup>であった。同様に氷河中流部 StB3における2012年のバイオマスの値は2.10 mL m<sup>-2</sup>であり、2013年には0.02 mL m<sup>-2</sup>であった。2012年の藻類群集のバイオマスが2013年のものよりも大きいという点は、No.31氷河と一致する。

#### 藻類群集の構造とその高度変化 (No.29 氷河)

No.29氷河の藻類群集の構造は、氷河末端部を除いて年によって変化することはなかった。図2-27はNo.29氷河において、2012年と2013年の各地点の藻類群集の各種藻類のバイオマス割合を示したグラフである。2012年においては氷河全体に渡って緑藻が優占(62-97%)しており、StB1からStB3の範囲では*A. nordenskioldii*が(58-96%)、StB4からStB5では*Chloromonas* sp.が優占種であった(80-92%)。氷河中流部StB2から最上流部StB5までの各地点では、糸状シアノバクテリアが群集構造に占める割合は平均3%であったが、氷河末端部StA1では、糸状のシアノバクテリアの占める割合が増加した(28%)。2013年においても氷河上の藻類群集は緑藻優占(94-98%)であり、氷河中流部StB3では*A. nordenskioldii*が優占種であった(67%)。末端部StB1と最上流部StB5では*Chloromonas* sp.が優占種であり、StB1では69%、StB5では98%であった。2013年のStB1の藻類群集で糸状シアノバクテリアが占める割合は4%であり、上流側の他地点(0~1%)とほぼ同様であった。

#### 2-4-4. No.32氷河の2年間の雪氷藻類群集

2012年のデータに関しては、田中(2012)を引用した。

#### 観察される藻類とその高度変化 (No.32氷河)

観察される藻類の種類は、調査した2年間に於いて一致した。表2-4は、No.32氷河の各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の2012年と2013年の平均値を示したものである。2-4-1で示した全ての藻類種は、2012年と2013年においては、いずれかの地点で必ず観察された。

各種藻類のNo.32氷河上での高度分布は、一部の種が年によって異なった。緑藻の*A. nordenskioldii*と*Chloromonas* sp., およびシアノバクテリアの*Osc. cyanobacterium* 1と*Chr. cyanobacterium*は、2012年と2013年のどちらでも、氷河上の全ての調査地点で観察された。この結果はNo.31氷河の結果と一致する。*A. nordenskioldii*と*Osc. cyanobacterium* 1が最大の細胞濃度を示す地点は、*A. nordenskioldii*は常に氷河中流部StC3、糸状シアノバクテリアである*Osc. cyanobacterium* 1は常に氷河末端部StC1であった。*Chloromonas* sp.は2012年には氷河末端部StC1と氷河最上流部StC4の2地点で高い細胞濃度を示していたが、2013年に

は StC4 のみで高い細胞濃度を示した。Osc. cyanobacterium 1 は 2012 年には氷河末端部 StC1 で高い細胞濃度を示していたが、2013 年には氷河末端部 StC1 と氷河最上流部 StC4 の 2 地点で高い細胞濃度を示した。糸状シアノバクテリアの Osc. cyanobacterium 2 と Osc. cyanobacterium 3, *C. parietina* は、2012 年には限られた地点でのみ観察されたが、2013 年には氷河上のほぼ全ての調査地点で観察された。Osc. cyanobacterium 2 は 2012 年には氷河中流部 StC3 でのみ観察されたが、2013 年には StC3 では観察されず、それ以外の全ての地点で観察され、最上流部 StC4 で最大の細胞濃度を示した。Osc. cyanobacterium 3 は 2012 年には氷河下流側の StC1 と StC2 の 2 地点でのみ観察され、最大の細胞濃度は StC1 で示された。一方で、同種は 2013 年には氷河上の全ての調査地点で観察され、中流部 StC3 で細胞濃度が最大となった。*C. parietina* は 2012 年には氷河末端部 StC1 でのみ観察されたが、2013 年には氷河上の全ての調査地点で観察され、中流部 StC3 で最大の細胞濃度を示した。

#### 藻類バイオマスとその高度変化 (No.32 氷河)

No.32 氷河上のバイオマスの高度分布は 2 年間ともに中流部でピークを示した。図 2-28 は 2012 年と 2013 年の No.32 氷河における各地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和 (総バイオマス) を示したものである。両年ともに、統計検定 (ANOVA) の結果、氷河内の裸氷域各地点のバイオマスに 5%水準で優位な差は見られなかったが、バイオマスの最大値が氷河中流部で示されるという点は共通した。2012 年においては、裸氷域のバイオマスは  $0.40 \text{ mL m}^{-2}$  から  $3.14 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、バイオマスの最大値は氷河中流部 StC3 で示された。2013 年においては、裸氷域のバイオマスは  $0.01 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.24 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、2012 年と同様に中流部 StC3 でバイオマスは最大となった。どの年であっても氷河中流部でバイオマスが最大値となるというバイオマスの高度分布のパターンは、No.31 氷河と一致した。

No.32 氷河の 2012 年の裸氷域の各地点のバイオマスの値は、2013 年の同地点のバイオマスの値に比べて大きかった。各地点における 2012 年と 2013 年のバイオマスは以下の通りである。氷河末端部 StC1 では 2012 年に  $0.61 \text{ mL m}^{-2}$ 、2013 年に  $0.05 \text{ mL m}^{-2}$ 。StC2 では 2012 年に  $0.40 \text{ mL m}^{-2}$ 、2013 年に  $0.01 \text{ mL m}^{-2}$ 。StC3 では 2012 年に  $3.14 \text{ mL m}^{-2}$ 、2013 年に  $0.24 \text{ mL m}^{-2}$ 。氷河最上流部 StC4 では 2012 年に  $0.67 \text{ mL m}^{-2}$ 、2013 年に  $0.17 \text{ mL m}^{-2}$ 。2012 年の藻類群集のバイオマスが 2013 年のものよりも大きいという点は、No.31 氷河と一致する。

#### 藻類群集の構造とその高度変化 (No.32 氷河)

No.32 氷河の各地点の藻類群集の構造は、年による変化を示さなかった。図 2-29 は 2012 年と 2013 年の No.32 氷河において、各地点の藻類群集の総バイオマスを 100%としたときに、各種藻類のバイオマスが全体の何%を占めているかを示したグラフである。2012 年においては氷河全体に渡って緑藻が優占（96-100%）しており、優占種は *A. nordenskioldii* であった（95-99%）。2013 年においても氷河上の藻類群集は緑藻優占（97-100%）であり、優占種は *A. nordenskioldii* が優占種であった（92-99%）。

#### 2-4-5. No.33 氷河の 2 年間の雪氷藻類群集

2012 年のデータに関しては、田中（2012）を引用した。

##### 観察された藻類とその高度変化（No.33 氷河）

観察される藻類の種類は 2 年間の全ての調査において一致した。表 2-5 は 2012 年から 2013 年までの 2 年間の、No.31 氷河の各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである。2-4-1 で示した全ての藻類種は、いずれかの地点で必ず観察された。

各種藻類の各年の高度分布はほぼ一致した。2012 年においては、*A. nordenskioldii* と *Chloromonas* sp., *Osc. cyanobacterium* 1 および *C. parietina*, *Chr. cyanobacterium* は氷河上の全ての地点で観察され、*A. nordenskioldii* のみ氷河末端部 StD1 で、それ以外の種は中流部 StD3 で細胞濃度が最大となった。*Osc. cyanobacterium* 2 と *Osc. cyanobacterium* 3 は裸氷域の全ての地点で観察され、どちらも中流部 StA3 で最大の細胞濃度を示した。2013 年においては、全ての藻類種が氷河上の全地点で観察された。*A. nordenskioldii* と *Osc. cyanobacterium* 1 は氷河末端部 StD1 で、*Chr. cyanobacterium* は中流部 StD3 で、*Chloromonas* sp. は氷河最上流部 StD5 でそれぞれ最大の細胞濃度を示した。*Osc. cyanobacterium* 2, *Osc. cyanobacterium* 3 および *C. parietina* は StD4 で細胞濃度が最大となった。

##### 藻類バイオマスとその高度変化（No.33 氷河）

バイオマスの高度分布は、2012 年と 2013 年では一致しなかった。図 2-30 は 2012 年と 2013 年の No.33 氷河における各地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。両年ともに、統計検定（ANOVA）の結果、氷河内の裸氷域各地点のバイオマスに 5%水準で優位な差は見られなかったが、バイオマスの最大値が示される地点は年毎に異なった。2012 年においては、裸氷域のバイオマスは  $1.71 \text{ mL m}^{-2}$  から  $15.97 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、バイオマスの最大値は氷河中流部 StD3 で示された。積雪域

におけるバイオマスは  $9.20 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  であった。2013 年においては、裸氷域のバイオマスは  $0.03 \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.14 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であり、下流部末端 StA1 でバイオマスは最大となった。この年の中流部 StD3 のバイオマスは  $0.03 \text{ mL m}^{-2}$  であり、調査地点中最も小さい値であった。StD3 で減少したバイオマス値は、StD4 と StD5 で増加している。

各年の裸氷域の各地点のバイオマスの値も一致しなかった。2012 年の値 (StD1 において  $1.72 \text{ mL m}^{-2}$ , StD3 において  $15.97 \text{ mL m}^{-2}$ ) は、2013 年の値 (StD1 において  $0.14 \text{ mL m}^{-2}$ , StD3 において  $0.03 \text{ mL m}^{-2}$ ) よりも大きかった。

### 藻類群集の構造とその高度変化 (No.33 氷河)

No.33 氷河の中流部の藻類群集の構造は2012年と2013年でやや異なった。図2-31は2012年と2013年のNo.33氷河において、各地点の藻類群集の総バイオマスを100%としたときに、各種藻類のバイオマスが全体の何%を占めているかを示したグラフである。2012年においては氷河末端 StD1 (87%) と最上流部 StD5 (72%) では緑藻が優占していた一方で、中流部 StD3 ではシアノバクテリアが優占していた (96%)。各地点の優占種は、StD1 で *A. nordenskioldii* (85%)、StD3 で *Chr. cyanobacterium* (90%)、StD5 で *Chloromonas sp.* (57%) であった。これに対して2013年においては氷河全体にわたって緑藻が優占し (63-98%)、優占種は全地点共通して *A. nordenskioldii* であった (35-93%)。StD3 では *Chloromonas sp.* の占める割合が35%であり、*A. nordenskioldii* と同等であった。また、StD3 において *Chr. cyanobacterium* が占める割合は17%であった。StD3 と StD4 では *C. parietina* の占める割合が増加し、StD4 においては *A. nordenskioldii* に次いだ (28%)。

### 2-4-6. 気象条件の季節変化と経年変動

図2-32はNCEP-NCAR再解析データに基づく、No.31氷河周辺地域の各年の4月から9月までの日平均気温と日降水量の変化を、図2-33は各年の5月から9月まで正の積算気温 (期間中の日平均気温が0°Cを超えていた場合に、その値を積算したもの) を表したものである。各年の融解期間中で最も平均気温が高くなる月は、2012年と2013年では7月、2014年では8月であった。7月中の正の積算気温が最も高かったのは2012年 ( $365.3^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ ) であり、最低となったのは2014年 ( $308.9^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ )、2013年はその中間 ( $336.2^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$ ) であった。同期間の月平均気温はそれぞれ  $12.7^{\circ}\text{C}$  (2012年)、 $11.1^{\circ}\text{C}$  (2013年)、 $10.3^{\circ}\text{C}$  (2014年)、降水量はそれぞれ  $36.5 \text{ mm}$ 、 $88.3 \text{ mm}$ 、 $93.4 \text{ mm}$  であった。スントルハヤタ地域の日平均気温は日毎に最大  $4^{\circ}\text{C}$  という大きな変動を繰り返す傾向があった。2012年に日平均気温が初めて0°Cを超えたのは5月31日であり、最後に日平均気温が0°Cを超えたのは8月21

日であった。この期間中に日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 4–8 日, 22–23 日, 8 月 7 日, 10 日, 20 日の全 5 回, 計 10 日間であった。2013 年の場合は, 日平均気温が初めて 0°C を超えたのは 6 月 11 日であり, 最後に日平均気温が 0°C を超えたのは 9 月 3 日, 日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 14–15 日, 21–23 日, 7 月 8 日, 8 月 17 日, 20–26 日, 9 月 1–2 日の全 6 回, 計 16 日間であった。2014 年の場合は, 日平均気温が初めて 0°C を超えたのは 6 月 10 日であり, 最後に日平均気温が 0°C を超えたのは 9 月 5 日, 日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 18 日, 25–29 日, 8 月 6 日, 14 日, 9 月 1–3 日の全 5 回, 計 11 日間であった。6 月から 8 月の間に日平均気温が 0°C を超えていた日数は, 2012 年が最も長く 82 日間, 2013 年が最も短く 68 日間, 2014 年はその中間の 75 日間であった。降水量が最も多くなる時期は年によって異なり, 2012 年は 6 月, 2013 年と 2014 年は 7 月であった。

図 2–34 は NCEP-NCAR 再解析データに基づく, 各年の No.31 氷河周辺地域の日平均日射量を表したものである。それぞれの年の 7 月の日射量は, 2012 年で 307.5 W m<sup>2</sup>, 2013 年で 246.0 W m<sup>2</sup>, 2014 年で 256.1 W m<sup>2</sup> であった。各年の No.31 氷河周辺地域の日射量は 6 月初めに最大となり, 以降は減少傾向を示した。

## 2–5. 考察

### 2–5–1. No.31 氷河の雪氷藻類群集の経年変動

#### 観察される藻類 (No.31 氷河)

ほとんどの種の藻類が各年の調査で共通して観察されたという事実は, これらが No.31 氷河において一般的な種であることを示している。No.31 氷河では, *A. nordenskioldii* と *Chloromonas* sp. という 2 種の緑藻と, *C. parietina* と *Osc. cyanobacterium* 1, *Osc. cyanobacterium* 2, *Osc. cyanobacterium* 3 という 4 種の糸状シアノバクテリア, および *Chr. cyanobacterium* という球形シアノバクテリアが, 3 年間の調査に共通して観察された。例外は *C. parietina* であり, この種は 2014 年のみ観察されなかった。しかし, 田中 (2012) によって, この種が *opportunists* であることが示唆されている。このため, 2012 年および 2013 年と同様に 2014 年にも StA1, StA3, StA5 で藻類採取を行ってれば, 同種が観察される可能性はあったと考えられる。以上から, 上記 7 種の雪氷藻類はこの氷河において毎年繁殖する代表的な藻類であると考えられた。しかし, 第 1 章で扱った No.1 氷河の場合と同様, これらの藻類が No.31 氷河上で越冬を繰り返して氷河表面に維持されてきたものであるのか, あるいは毎年融解期の度に氷河表面に風送されているものであるのかについては, まだ明確にはなっていない。

多くの北極圏氷河で観察される緑藻 *Mesotaenium berggrenii* が3年間を通じてスタルハヤタの氷河では観察されなかったことは、この氷河の条件がこの緑藻の繁殖に適さないことを示唆している。田中（2012）では、スタルハヤタ地域の特徴として、他の北極圏氷河とよく一致する藻類群集の特徴を示しているが、多くの北極圏氷河で観察される緑藻 *M. berggrenii* が観察されない点を指摘していた。同研究では、*M. berggrenii* は高 pH 状態への適応が弱く、そのような環境の氷河では観察されない可能性を示唆している。その根拠は、2012年の氷河表面融解水の pH が 6.22–8.17（平均 7.12）と中性からやや塩基性であるのに対し、同種が観察される氷河では弱酸性である点と、他の北極圏の氷河や海水で同種が観察されない地域では同様に融解水が高 pH である点であった。本調査によって明らかになった No.31 氷河における 2013 年の pH は 6.65–9.78（平均 7.94）、2014 年では 5.65–8.59（平均 6.94）であり、どちらの年でも 2012 年同様 *M. berggrenii* が観察されていない。この事実は、田中（2012）の考察を支持するものであると考えられる。

藻類種ごとの高度分布が年によって異なったということは、雪氷藻類が No.31 氷河上のローカルな環境要因の影響を受けている可能性を示唆する。*A. nordenskioldii* と *Chr. cyanobacterium* は、2012 年と 2013 年の両年において裸氷域全体で観察された藻類であった。しかし、この 2 種が裸氷域内で最大の細胞濃度を示す地点は、両年で異なっていた。気温や降水量、日射といった気象条件は氷河全体に影響を与えるものであると考えられるため、それらの要素の経年変動ではこのような細胞濃度のピークの変化を説明することが出来ない。なんらかの局所的な条件の変化によって、これら藻類の繁殖に最も適した地点が変化したのだろう。No.31 氷河周辺の山肌は裸地が露出しており、そこからの崩落あるいは風送によって鉱物粒子が氷河上にもたらされて藻類の栄養源となりうるが、その供給量や供給地点に年毎の偏りがあるのかもしれない。あるいは、融解水の流路が 2012 年から変化し、局所的な融解水量が変化したのかもしれない。このように、今回の調査結果は、気象条件以外の影響によって、各地点の氷河表面環境が何らかの年変化をしていたことを示唆している。しかしながら、どのような要素の経年変動によって表面環境の変化が生じたのか、また表面環境の何が変化したのかについては明確にはならず、更なる調査が必要であると考えられた。今後は気象条件のみならず、よりローカルな地形要素も考慮することが、藻類群集の経年変動を正確に理解するために必要であるかもしれない。

#### バイオマスの経年変動（No.31 氷河）

No.31 氷河の各地点のバイオマスが有意な経年変動を示したことは、地域の気温あるいは日射量が各年のバイオマスに影響を与えている可能性を示唆する。図 2-35 は No.31 氷河に

における各年の StA2 と StA4 のバイオマスの値を示したグラフである。3年間のバイオマスの値は、両地点ともに、2012年が最も高く、2013年が最も低く、2014年はその中間値となっていた。前述の様に、統計検定（t検定）の結果では、2012年のバイオマスの値は、2013年と2014年のそれに対して有意な差を示している。各年の7月の日射量は、バイオマスの経年変動と対応している。日射量はバイオマスが多い年に高い値を、少ない年に低い値を示している。さらに、バイオマスの経年変動は、気温とも一部対応を示した。2012年7月のスタルハヤタ地域の平均気温は他の年に比べて顕著に高くなっており、これは同年のバイオマスが他の年に比べて高かったという結果に一致する。この一方で2013年の気温は2014年よりも高かったため、平均気温がバイオマスの経年変動と完全に一致するとは言えないものの、2012年の高い気温が同年の高いバイオマスの要因となった可能性は高いだろう。また、夏季に平均気温が0°Cを超えた日数はバイオマスの経年変動に対応しており（2012年は82日、2013年は68日、2014年は75日）、こちらがバイオマスに影響した可能性もある。以上の結果から、No.31氷河の優占種である緑藻は、その繁殖が気温や日射といった気象条件の変動の影響を大きく受けると考えられた。

一方で、バイオマスの高度分布のパターンが毎年同じであったという事実は、バイオマスの高度分布に対して気象条件が与える影響は小さいということを示す。3年間の全ての調査に共通して、バイオマスは裸氷域中流部で最も高い値を示し、標高の上昇と低下に伴って減少していた。このような高度分布の特徴は、No.31氷河の藻類群集では緑藻が優占しているという事実によって説明できるだろう。先行研究によって、氷河の上流側では降雪による被覆頻度が増加するために、雪氷藻類の繁殖がより阻害されることが指摘されている（Yoshimura et al., 1997）。これに加え、Takeuchi（2001）では、氷河下流側では融解水量が増加するために、氷河表面の緑藻が氷河外へ排出されやすくなると指摘している。これらを総合すると、緑藻が優占する氷河においては、融解水と降雪の影響が最も小さい中流部で高いバイオマスが示されると考えられる。詳しくは後述するが、No.31氷河において常に緑藻が優占種であるという特徴は経年変動を示さない。このため、氷河の中流部でバイオマスが最大値を示し、標高の上昇と低下に伴って減少するという、バイオマスの高度変化のパターンが変化することは無かったのだと考えられる。

### 群集構造の経年変動（No.31氷河）

藻類群集における優占種は3年間で共通しており、これが各年の気象条件の変動の影響をほぼ受けていないことを示唆している。No.31氷河の雪氷藻類群集では、裸氷域では *A. nordenskioldii* が、積雪域では *Chloromonas* sp. が優占種であるという点が、3年間変化するこ

とはなかった。 *A. nordenskioldii* に関しては、 StA2 と StA4 において、各年の藻類群集に対して占める割合を統計検定 (t 検定) しても、有意差が見られない。これらのことは、 No.31 氷河の群集構造の特徴が、気温や降水量、日射量ではなく、現状経年変動を示さない要素の影響を受けて形成されたものであることを示唆する。北極域の日射時間や融解期間の長さの影響を受けて、このような構造の藻類群集が形成されたのかもしれない。あるいは、現状の気象変動はこれら群集の構造に影響を与える閾値を越えていないのかもしれない。周囲のツンドラ林からの飛来物質や、藻類群集の供給源そのものが関係して、群集構造が決定されている可能性もある。更に北極域の氷河で藻類群集調査を行い、情報を拡充していくべきであろう。

氷河末端部において、他の地点よりも多くの糸状シアノバクテリアが毎年観察されたという事実は、一度氷河上にクリオコナイト粒を形成した糸状シアノバクテリアの繁殖は数年間維持されるということを示している。氷河末端部の StA1 で調査が行われた 2012 年と 2013 年の両年に共通して、 StA1 の藻類群集に占める糸状シアノバクテリアの割合は他の地点よりも大きい (2012 年で 16%, 2013 年で 24%)。 StA1 以外の地点では、両年に共通して、糸状のシアノバクテリアが占める割合は常に 7%未満である。末端部でのみ糸状シアノバクテリアの占める割合が増加するのは、シアノバクテリアと緑藻の性質の違いによるものだと考えられた。前述のように、 No.31 氷河の pH は各年に共通して高い。しかしながら、この氷河ではシアノバクテリアではなく緑藻が優占している。これについて田中 (2012) では、シアノバクテリアが緑藻類との競合に負けている可能性を示唆している。原因は明確にはなっていないが、ウルムチ地域の氷河のようにクリオコナイト粒の形成に必要となる鉱物粒子が多量には供給されていないため、緑藻類の繁殖速度を上回ることが出来ないのかもしれない。しかし、緑藻は前述のように、氷河下流側ほど融解水の影響を受けて氷河外に排出されやすいことが示唆されている (Takeuchi, 2001)。実際に図 2-21 と表 2-2 を参照すると、両年に共通して *A. nordenskioldii* と *Chloromonas* sp. の細胞濃度は氷河下流部ほど減少していることがわかる。一方で、糸状シアノバクテリアのうち、特に *Osc. cyanobacterium* は氷河末端部で最大の細胞濃度を示している。また、 StA1 におけるクリオコナイト量は全地点中で最大、あるいは最大に次ぐ値である (田中 2012; 藤沢, 2013)。 StA1 においては、融解水による流出で競合種の細胞濃度が減少する一方で、シアノバクテリアはクリオコナイト粒の形成により融解水による流出を防ぎながら繁殖することができたと考えられる。そして、第 1 章で示されたように、クリオコナイト粒は数年にわたって氷河表面に維持され、それによってシアノバクテリアの繁殖の基盤が保たれ得る。このため、 StA1 ではシアノバクテリアの繁殖が毎年ある程度維持されていると考えられる。

## 2-5-2. スンタルハヤタ周辺氷河の藻類群集の経年変動

先行研究によって、2012年のスンタルハヤタ地域においては、北方向の流向を持つ氷河（No.31 氷河および No.29 氷河, No.32 氷河）と南方向の流向を持つ氷河（No.33 氷河）では、バイオマスや群集構造といった藻類群集の特徴が概ね一致する一方で、局所的な藻類群集の違いが生じることが明らかになっている（田中, 2012）が、これが経年変動にも当てはまるのか比較検証する。

No.29 氷河と No.32 氷河における藻類群集の経年変動が No.31 氷河のそれとほぼ一致したことは、北方向の流向を持つ氷河間では、藻類群集の経年変動の形態は共通するということを示唆する。2-5-1 で示された、No.31 氷河の藻類群集の経年変動の特徴は次の通りである。各地点のバイオマスの値は年によって異なり、全調査地点において2012年の値は2013年の値よりも大きかった。一方でバイオマスの高度変化のパターンと群集構造はほぼ経年変動せず、常にバイオマスは氷河裸氷域中流部で最大値を示し、裸氷域の群集構造は *A. nordenskioldii* が優占種であった。ここで、No.29 氷河と No.32 氷河の藻類群集の経年変動の結果を見てみることにする。No.29 氷河においては、経年変動を示したものは各地点のバイオマスの値であり、示さなかったものはバイオマスの高度分布のパターンと、藻類の群集構造である。バイオマスの値は2012年と2013年では有意な差を示し、2012年の各地点の値は2013年のそれよりも大きかった。一方で、藻類バイオマスは常に氷河中流部 StA3 でピークを示し、標高の低下と増加に伴って減少した。また、裸氷域の藻類群集は常に *A. nordenskioldii* が優占種であった。例外は表面状態が裸氷でありながら *Chloromonas* sp. が優占種となった2013年の StB1 と StB3 であるが、これは1-5-1 で言及したものと同様に、調査直前までこの2地点が積雪に被覆されていたために *A. nordenskioldii* が優占する群集構造への変化がまだ起きていなかったためと考えられる。No.32 氷河においても経年変動は同様であり、バイオマスの値が経年変動を示す一方で、バイオマスの高度変化のパターンと、藻類群集の構造は一致した。バイオマスの値は2012年と2013年では有意な差を示し、2012年の各地点の値は2013年のそれよりも大きかった。両年において、バイオマスが最大値となるのは中流部 StC3 であり、裸氷域の群集構造は *A. nordenskioldii* が優占種であった。以上から、No.29 氷河と No.33 氷河の藻類群集の経年変動は No.31 氷河のそれと一致していると考えられ、スンタルハヤタ地域において北方向の流向を持つ氷河間では藻類群集の経年変動も同様のものになると判断できた。

上記3氷河で示された藻類群集の経年変動の特徴が No.33 氷河でも確認されたことから、藻類群集の経年変動は北方向の流向を持つ氷河と、南方向の流向を持つ氷河で概ね一致し

ていると考えられる。上記した北方向の流向を持つ氷河の群集の経年変動に対して、南方向の流向を持つ No.33 氷河の藻類群集の経年変動は以下の通りであった。経年変動を示したのはバイオマスの値と高度変化のパターンである。バイオマスの値は 2012 年で大きく、2013 年で小さい。2012 年は氷河中流部 StD3 でバイオマスが最大値のピークを示したが、2013 年は同地点で最小値のピークを示した。一方で藻類群集の構造はほとんど経年変動を示さず、裸氷域の藻類群集構造は StD3 を除いて、常に *A. nordenskioldii* が優占種であった。このような経年変動の特徴は、北方向の流向を持つ氷河と、バイオマス値の経年変動という点では完全に、藻類群集構造の経年変動という点では概ね一致している。一方で、バイオマスの高度変化のパターンという点では、その経年変動は北方向の流向を持つ氷河とは大きく異なっている。なぜ No.33 氷河でのみ、2013 年に氷河中流部でのバイオマスの低下が起きたのかはまだ明らかになっていない。2012 年の氷河中流部のバイオマスに大きく寄与 ( $15.97 \text{ mL m}^{-2}$  中の  $14.37 \text{ mL m}^{-2}$ ) していたのは *Chr. cyanobacterium* であったため、クリオコナイト粒を形成することができず、かつ緑藻の 10–100 分の 1 の体積しか持たないこの種が、2013 年に増加した融解水によって氷河外に排出されてバイオマスが低下したという可能性が考えられた。しかしながら、気温、日射量ともに 2012 年の方が高かったため、この考えは棄却された。2–5–1 で述べたようなローカルな条件の違いも含めて、今後さらに検討する必要があるだろう。

以上のことから、ある地域において、1 つの氷河で得られた経年変動の調査結果を地域の代表として扱うことは、それらの氷河の流向が同方向であれば妥当であると考えられる。一方で、流向が南北に異なる場合はある程度の注意が必要であると考えられる。田中 (2012) で示されたように、そもそも北方向の流向を持つ氷河と南方向の流向を持つ氷河では、経年変動に関わらず、局所的に群集構造が異なり得る。経年変動の形態も、同様に南北で一部異なっていた。しかしながら、バイオマスの値および群集構造の優占種という氷河融解に影響を与えうる要素に関しては流向によらずほぼ一致する。このため、地域の藻類群集と気候変化や氷河融解との関係の概要を把握するには、1 つの氷河のみにおける経年変動の調査結果も十分に有用であるといえるだろう。

## 2–6. 結論

東シベリア、スタルハヤタ地域の氷河上における、2012 年から 2014 年の 3 年間の観測によって、この地域の藻類群集の経年変動がはじめて明らかになった。

No.31 氷河における藻類群集の経年変動では、各地点のバイオマスの値が年によって大きく変化していることが明らかになった。各年のバイオマスの値の大小は、各年の気温およ

び日射量と概ね一致し、藻類群集のバイオマスが、各年の気象条件の変動の影響を受けて経年変動していることを示唆した。

一方で、藻類の群集構造と、バイオマスの高度分布パターンには大きな経年変動は見られなかった。気象条件によらず、観測期間では藻類群集構造もバイオマスの高度分布パターンもほぼ変化しなかった。藻類群集は常に裸氷域では *A. nordenskioldii* が、積雪域では *Chloromonas* sp. が優占種であった。この藻類群集で常に緑藻が優占するという特徴によって、氷河中流部でバイオマスが最大値となり、標高の上昇と低下に伴って減少するというバイオマスの高度分布のパターンが毎年維持されていると考えられた。また、北極圏では一般的な緑藻である *M. berggrenii* がこの地域では3年間を通じて藻類群集中に全く含まれていないことが明らかになり、No.31 氷河の融解水の高い pH がこの種の繁殖に適していないことを示唆した。

No.31 氷河の周辺に分布する No.29 氷河, No.32 氷河, No.33 氷河での調査の結果からは、上記した No.31 氷河上の藻類群集とその経年変動の特徴は、周辺氷河でもほぼ同様に見られることが明らかになった。局所的な例外を除き、氷河の流向によらず、藻類群集の経年変動の特徴は一致していた。したがって、以上の結果が、東シベリアのスタルハヤタ地域の氷河の藻類群集の特徴としてみなすことは概ね可能である。

以上の結果から、スタルハヤタ地域の氷河における雪氷藻類群集の経年変動と考えられるその要因がはじめて明らかになった。年毎の気象条件に応答して、氷河上の藻類群集はそのバイオマスを大きく経年変動させることが示された。これは第1章で扱ったウルムチ地域の藻類群集の経年変動とは全く異なるものであり、雪氷藻類群集には、先行研究で指摘されていた群集構造の地域差だけでなく、その経年変動にも地域差があることが明らかになった。

## 第3章 グリーンランド北西部の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動-カナック-

### 3-1. はじめに

本章では、北米側北極域の氷河として、グリーンランドのカナック氷河を対象とし、藻類群集の特徴と、その季節変化および経年変動を明らかにすることを目的とする。

第1章と第2章から、アジア中部のNo.1氷河と、ユーラシア大陸側北極域のNo.31氷河における雪氷藻類群集の特徴、および、その時間軸上の変化が明らかになった。この2つの地域の結果は、藻類群集の構造のみでなく、その経年変動にも地域差が存在することを示唆した。本章では北米側の北極域の氷河を対象とし、北極圏周辺氷河の藻類群集の時間軸上の変化の更なる情報の拡充を行う。

北米側北極圏には数多くの氷河が存在する。氷河が存在する地域の例を幾つか挙げると、北米大陸部では、アラスカ州のアラスカ山脈やセントイライアス山地、グレイシャー湾周辺地域、カナダのカナディアンロッキーなどが挙げられる。島部では、カナダ北部の北極諸島およびグリーンランドに多数の氷河が存在している。この内、雪氷藻類群集の定量的な調査が行われているのは、アラスカ山脈 (e.g. Takeuchi, et al., 2001)、北極諸島のデボン島およびバフィン島 (Takeuchi et al., 2001c)、そしてグリーンランド (e.g. Uetake et al., 2010) である。

グリーンランドは北緯 60 度から 80 度、西経 11 度から 74 度に広がる、北極海と大西洋に面する北極域の島であり、その面積の 80%が氷床に被覆されている。グリーンランド氷床は北半球最大の氷床であり、その氷体の総面積は 1710000 km<sup>2</sup>、体積は 295000 km<sup>3</sup>と推定されている (Thomas et al., 2001)。また、氷床の厚さは平均で 2135 m と見積もられている (Bamber et al., 2001)。

グリーンランドでは複数の氷河で雪氷藻類群集の調査が行われており、緑藻優占の群集構造が形成されていることが明らかになっている。グリーンランド南西部の Leverett 氷河では、*A. nordenskioldii* や *C. brébissonii* に加え、直径約 10 μm の大型の糸状シアノバクテリアが観察された (Yallop et al., 2012)。また、Luts et al. (2014) はグリーンランド南東部の Mittivakkat 氷河で 10 日間の藻類採取を行い、赤い雪には緑藻 *Chlamydomonas nivalis* が、暗紫色のフィルムには *M. berggrenii* や *A. nordenskioldii* といった緑藻が多く含まれていることを明らかにした。また、同氷河上の藻類群集が日数の経過に従って氷河末端部から上流部へと繁殖範囲を拡大させていったと報告している。このように複数の藻類群集調査が行わ

れているグリーンランドであるが、調査の対象の多くは南部の氷床であり、北部や氷帽の藻類群集のデータは不足している。

カナック氷河は、グリーンランド北西部に位置する氷河の一つである。このカナック氷河でも過去に藻類群集の定量的な調査が行われており、この氷河の藻類群集には、*M. berggrenii* や *A. nordenskioldii* が群集構造において高い割合を占めるといふ、他のグリーンランド氷河とよく似た特徴があることが報告されている (Uetake et al., 2010)。それに加え、一部の地点では糸状シアノバクテリアの占める割合が他の地点よりも明確に大きくなるという特徴も報告されている。

第 2 章で扱ったスタルハヤタ地域同様、カナック氷河も寒冷な気候条件の元にある氷河である。グリーンランドは非常に広域に及ぶ島であるため、気候は北部と南部、また内陸部と沿岸部で大きく異なる。一般に高標高かつ内陸部であるほど低気温であり、氷床表面付近の年平均気温は-10 から-30°Cの範囲で変化する (Ohmura, 1987)。カナック氷河末端から約 2.8 km のカナック空港で 2011 年から 2013 年に観測されたデータに基づくと、空港周辺の年平均気温は-8.18°Cである。氷河への降水は、北大西洋を北東方向に横断する風系と、グリーンランド南岸を南西方向に流れる海流によって供給されている。また、この地域には明確な白夜と極夜が存在するという特徴があり、これはウルムチともスタルハヤタとも異なる点である。

このようなグリーンランドの気候も近年の温暖化の影響によって変化が見られている。近年のグリーンランドでは、温暖化の影響による平均気温の上昇が記録されている (IPCC, 2014)。カナックでは、2011 年と 2012 年に、過去 10 年間の 7 月平均を上回る気温 (8.7°C および 8.8°C) が観測された (e.g. 丸山 et al., 2014)。また、沿岸部グリーンランド氷床の縮小は気温上昇の影響によるものであると報告されている (Rignot and Thomas, 2002)。

気候のみでなく、近年のグリーンランドでは雪氷藻類群集も変化している可能性が考えられる。2000 年代以降、主に氷床の中流部で氷河表面が暗色化するという現象が見られるようになり、その影響によるアルベドの低下と融解の促進が懸念されている。この暗色化域を調査したところ、シアノバクテリアが繁殖していたことが報告されており、それらが形成するクリオコナイト粒が暗色化の一因であると考えられている (e.g. Wientjes and Oerlemans, 2010; Uetake et al., 2010)。同様の暗色化はカナック氷河の衛星写真観測でも確認できた。近年になって急速に氷河表面にクリオコナイト粒が確認されるようになったということは、クリオコナイト粒の形成者である雪氷藻類の活動にも近年変化が起きているということを示唆していると考えられた。

以上から、北米側北極域の氷河における藻類群集の季節変化および経年変動を明らかにするために、グリーンランド北部の氷河を対象とした調査を行うことが望ましいと判断した。

本章では、グリーンランド北西部のカナック氷河において、融解期に4回の調査を繰り返すことで群集構造の季節変化を、調査を3年にわたって継続することで群集構造の経年変動を、それぞれ明らかにし、現在では疑問点の多い雪氷藻類群集の時間軸上での変化にアプローチすることを試みた。また、サブ課題として、氷河表面とクリオコナイトホール内を区別して採取を行い、それぞれの群集構造に違いがあるのか検証することで、氷河上の藻類群集の生態について情報を拡充することを目指した。

### 3-2. 調査地

本章で対象とする氷河は、グリーンランドのカナックに位置するカナック氷河（北緯 77 度 29 分、西経 69 度 12 分）である（図 3-1 および図 3-2）。

カナック氷帽はグリーンランド氷床からは独立した氷帽であり、グリーンランド北西部に存在する。カナック氷河はそこから溢流する氷河である。カナック氷河は沿岸部に位置しており、流動方向は南西、氷河末端から海までの距離は約 2 km である。氷河周辺の植生は地衣類、蘚苔類および低草であり、樹木は見られない。

Sugiyama et al. (2014) によれば、カナック氷河の末端部において表面気温が 0°C を超えている期間は 6 月から 9 月であるため、雪氷藻類が繁殖するのはこの期間だと考えられる。また、氷河上の雪氷藻類の繁殖に影響を与えうる環境の特徴が 2 つ挙げられる。一つは白夜と極夜の存在であり、白夜となる 4 月から 8 月の期間には氷河表面は常に日射に晒されうる。もう一つはスーパーインポーズドアイス（以下、SII と表記）の存在である。氷体温度が低い氷河においては、融解水が積雪層と裸氷層の境界で再凍結することによって SII 層が形成される。このため、カナック氷河では、融解期の氷河表面は積雪から、SII、裸氷へと推移する。

カナック氷河の表面のほとんどは岩屑に覆われておらず、裸氷あるいは積雪であった（図 3-3 から図 3-6）。2014 年 8 月の時点では、氷河の裸氷域中流部は氷河表面の多くが黒みがかかった茶色のクリオコナイトに覆われており、長径約 4.5 cm から 5.5 cm、短径約 3 cm から 4.5 cm、深さ約 5 cm から 10 cm のクリオコナイトホールも頻繁に観察された。一方で、氷河末端部は白色の氷が露出しており、氷河表面にクリオコナイトは少なく、クリオコナイトホールも稀に観察されるのみであった。2014 年においては、7 月中旬以降、標高 940 m

付近の積雪上と、標高 780 m から 300 m までの範囲の氷河上河川を被覆している積雪上、および、標高 670 m から 440 m の範囲の雪の吹き溜まりにて赤雪が観察された。

調査を行った詳細な日時と地点名、調査時の表面状態については表 3-1 および表 3-2 に示した。基本的に調査を行った地点は、Qa1 (247 m)、Qa2 (441 m)、Qa3 (668 m)、Qa4 (778 m)、Qa5 (939 m)、Qa6 (1090 m) の 6 地点である。

2012 年から 2014 年の計 3 年間に渡っての経年変動調査、および 2014 年の季節変化調査を行った。藻類群集の季節変化の調査は、2014 年に計 4 回にわたって行い、それぞれ調査期間は、6 月 25 日から 29 日、7 月 10 日から 16 日、7 月 20 日から 24 日、8 月 2 日から 3 日（それぞれ以下では第 1 期、第 2 期、第 3 期、第 4 期と表記）である。各期の各地点の表面の様子については図 3-7 から図 3-10 に示した。第 4 期には、通常の氷河表面サンプルの採取に加え、各地点のクリオコナイトホール内の藻類群集も別途採取した。なお、2013 年および 2014 年は Qa1 から Qa4 の 4 地点のみでの調査となっている。

### 3-3. 手法

#### 3-3-1. 藻類サンプルの採取

カナック氷河上に存在する雪氷藻類群集を定量化するため、まず上記の標高別の 6 地点にて氷河表面の藻類サンプルの採取を行った。内容は 1-3-1 で表記したものと同様である。

また、2014 年第 4 期には、各地点で無作為に選択した 3 から 5 個のクリオコナイトホールを対象に、そのホール内容物（水と不純物）を全てピペットで採取、氷河表面サンプルと同様にホルマリンを加え、ナロゲンボトル中で保存、千葉大学に持ち帰った。

#### 3-3-2. 光学顕微鏡観察による藻類種の同定

細胞サイズの計測に用いた細胞数が 5-80 細胞である点を除いては、1-3-2 で表記したものと同様である。

#### 3-3-3. 光学顕微鏡観察による藻類の定量化

1-3-3 で表記したものと同様である。

#### 3-3-4. 気象条件の分析

藻類群集の時間軸上の変化と気象条件との関係を明らかにするため、カナック氷河周辺地域の気象データを入手し、整理した。

気温と降水量、日射量の分析に用いたのは、NCEP-NCAR 再解析データによる、2012 年から 2014 年までの結果である。カナック氷河の最近傍点として北緯 77 度 29 分、西経 69 度 12 分を選択し、データの取得は日平均気温と日降水量、日平均下向き短波放射を対象に行った。日平均気温については、2013 年 7 月 1 日から 8 月 2 日の約 1 ヶ月間で、氷河上 Qa3 地点（標高 668 m）の気温実測値と NCEP 再解析データの値を比較し、その差を算出、その結果に基づいて全ての日平均気温を補正している。期間は 1-3-4 で表記したものと同様の基準によって、5 月から 8 月までである。

### 3-4. 結果

#### 3-4-1. カナック氷河の表面状態の季節変化（2014 年）

2014 年の藻類群集の季節変化観測時のカナック氷河の表面状態は、季節が進むにしたがって大きく変化した。第 1 期（6/25-29）においては、氷河の表面はスーパーインポーズドアイス（以下、SII と表記）と積雪であった。SII と積雪域の境界は標高約 600 m にあり、氷河下流側の Qa1 から Qa2 までの表面が SII、上流側の Qa3 から Qa4 の表面が積雪であった。第 2 期（7/10-16）においては、SII と積雪域の境界の標高が約 800 m になり、調査を行った全地点（Qa1-Qa4）の表面が SII となった。第 3 期（7/20-24）の時点では SII は全て融解し、全地点に裸氷が露出した。第 3 期から第 4 期（8/2-3）においては、裸氷域と積雪域の境界は約 830 から 900 m 付近であった。

#### 3-4-2. カナック氷河で観察された雪氷藻類

カナック氷河においては、氷河の表面とクリオコナイトホール内部ともに、全ての調査にはほぼ共通して、5 種類の緑藻と 2 種類のシアノバクテリアが観察された（図 3-11）。各藻類の形態の特徴は以下のとおりであった。

##### 緑藻

###### *Chloromonas* sp.

球形の細胞。葉緑体にピレノイドは観察されない。細胞内の色素は緑色および赤色。観察された細胞はほとんどが接合子の形態であった。小型の個体と大型の固体が混在して観察され、小型の細胞は直径  $13.7 \pm 2.3 \mu\text{m}$ （平均値±標準偏差）、大型の細胞は直径  $21.3 \pm 2.3 \mu\text{m}$  であった。赤雪中では、赤色の色素をもったこの種の藻類が優占種となっていた。

###### *Ancylonema nordenskioldii* Berggren

円筒形の細胞. 2–10 細胞が連結した形態をとり, 連結体は直線状あるいはやや曲線を描く. 褐色の液胞と 2 つの葉緑体を持ち, ピレノイドが観察される. 一細胞あたりのサイズは, 長径  $18.2 \pm 5.1 \mu\text{m}$ , 短径  $10.8 \pm 1.2 \mu\text{m}$  であった. また, 地点によっては細胞が連結していない個体 (以下, 単体と表記) も見られる. 単体のサイズは, 長径  $16.6 \pm 2.5 \mu\text{m}$ , 短径  $10.3 \pm 1.3 \mu\text{m}$ .

#### *Cylindrocystis brébissonii*

円筒形の細胞. 細胞の両端は丸みを帯びる. 2 つの葉緑体を持ち, それぞれの葉緑体の中央にピレノイドが観察される. 一細胞あたりのサイズは, 長径  $38.4 \pm 9.3 \mu\text{m}$ , 短径  $19.9 \pm 3.4 \mu\text{m}$ .

#### *Mesotaenium berggrenii*

円筒形の細胞. 細胞の両端は丸みを帯びる. 2 つもしくは 1 つの葉緑体を持ち, それぞれの葉緑体の中央にピレノイドが観察される. 一細胞あたりのサイズは, 長径  $11.3 \pm 1.5 \mu\text{m}$ , 短径  $7.4 \pm 0.8 \mu\text{m}$ .

#### 小型球形緑藻

球形の細胞. 葉緑体にピレノイドは観察されない. 細胞内の色素は緑色. 細胞は直径  $9.0 \pm 2.2 \mu\text{m}$ .

#### シアノバクテリア

##### Oscillatoriaceae cyanobacterium

トリコームを形成し, 粘質鞘を持つ. 粘質鞘は無色. トリコームの長さは約  $10\text{--}280 \mu\text{m}$ . 細胞のサイズは長さ  $1.4 \pm 0.4 \mu\text{m}$ , 幅  $1.8 \pm 0.3 \mu\text{m}$ . 目立った内部構造は見られない.

##### Chroococcaceae cyanobacterium

球形の細胞. ほぼ無色. 細胞は直径  $4.6 \pm 1.2 \mu\text{m}$ .

### 3–4–3. カナック氷河の表面の雪氷藻類群集 (2012 年)

2012 年カナック氷河表面の藻類群集は 3–4–2 で示した 5 種の緑藻と 2 種のシアノバクテリアによって構成されており, それぞれの藻類種の細胞濃度は, 異なる高度分布のパターンを示した. 図 3–12 は, それぞれの藻類種の, 各調査地点における平均細胞濃度を示したものである. *A. nordenskioldii* は裸氷域内の全ての調査地点 (氷河下流側の Qa1 から上

流側 Qa5 まで)で観察され, 裸氷域下流部の Qa2 で最も高い細胞濃度を示した. *M. berggrenii*, 小型球形緑藻, *Osc. cyanobacterium*, *Chr. cyanobacterium* の 4 種は, 裸氷域と積雪域を含む全ての調査地点で観察され, *M. berggrenii* は氷河下流部裸氷域 (Qa2) で, それ以外は氷河中流部裸氷域 (Qa4 あるいは Qa5) で最も高い細胞濃度を示した. *Chloromonas* sp. も裸氷域と積雪域の全ての調査地点で観察されたが, この種は上流部の雪線付近の氷河中流部裸氷域 Qa5 で特に高い細胞濃度を示し, 氷河上流部積雪域 (Qa6) での値がそれに次いだ. *C. brébissonii* は裸氷域内の限られた地点 (Qa1 および Qa3) でのみ観察された.

これら藻類の総バイオマスは高度変化した. 図 3-13 は, 各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和 (総バイオマス) を示したものである. 各調査地点の平均バイオマスは  $0.04-0.59 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲であった. 裸氷域内の氷河中流部裸氷域 Qa2 で最も高いバイオマス ( $0.59 \text{ mL m}^{-2}$ ) が確認され, その下流部の氷河末端付近の Qa1 ( $0.17 \text{ mL m}^{-2}$ ) ではより小さい値となった. S2 の上流側については, 標高が高くなるに従ってバイオマスは低くなる傾向を示し, 氷河中流部裸氷域 Qa4 ( $0.20 \text{ mL m}^{-2}$ ) で末端に次ぐ小さい値となった. また, 最上流部で積雪域である氷河上流部 Qa6 の値 ( $0.04 \text{ mL m}^{-2}$ ) は, 裸氷域のどの地点の値よりも小さかった. 算出したバイオマスを統計検定 (ANOVA) したところ,  $F = 2.62$ ,  $P = 0.07 > 0.05$  となり, 各地点の平均の差は 5%水準では有意であるとは言えなかった.

藻類の群集構造も高度によって変化した. 図 3-14 は各地点の藻類群集全体に対して, 各種藻類のバイオマスが占めている割合を示したグラフである. カナック氷河の藻類群集はどの地点も, 緑藻とシアノバクテリアによって構成されていたが, 全体として緑藻が 68-99%を占める, 緑藻優占氷河であった. 裸氷域での優占種は緑藻の *A. nordenskioldii* (42-83%) であり, 積雪域での優占種は緑藻の *Chloromonas* sp. (61%) であった. シアノバクテリアの占める割合はほとんどの地点で 5%以下であったが, 氷河中流部裸氷域の Qa4 でのみ, 糸状のシアノバクテリアである *Osc. cyanobacterium* が 26%を, 球形のシアノバクテリアである *Chr. cyanobacterium* が 6%を占めた.

#### 3-4-4. カナック氷河のクリオコナイトホール内の雪氷藻類群集 (2014 年)

2014 年のカナック氷河上の各地点のクリオコナイトホール内の藻類群集は, 3-4-2 で示した 5 種の緑藻と 2 種のシアノバクテリアによって構成されていた.

Qa1 から Qa4 までの各地点におけるホール内の群集構造は, 氷河表面の群集構造とは異なった. 図 3-15 は各地点のクリオコナイトホール内の藻類群集の構造を示したものである. 氷河下流部 Qa1 から中流部 Qa3 までは緑藻 *A. nordenskioldii* が優占種であり (34-62%),

*Chloromonas* sp.がそれに次いだ (15–31%)。氷河中流部 Qa4 ではシアノバクテリアである *Osc. cyanobacterium* が優占種 (38%) であり, それに次ぐのは *C. brébissonii* であった (30%)。

### 3-4-5. カナック氷河の雪氷藻類群集の季節変化 (2014 年)

#### 観察された藻類とその高度変化

観察される藻類の種類は, 季節によって異なった。表 3-4 は第 1 期から第 4 期までの, カナック氷河表面の各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値を示したものである。第 1 期においては, 検出限界値以上の細胞数の雪氷藻類は含まれておらず, 全ての種の雪氷藻類が氷河上で観察されなかった。第 2 期においては, 氷河末端部である Qa1 を除いた全ての地点において, 検出限界値以上の細胞数の雪氷藻類が観察された。この時点では *C. brébissonii* のみどの地点でも観察されなかった。第 3 期以降は, 調査を行った全ての地点 (Qa1–Qa4) で検出限界値以上の細胞数の雪氷藻類が観察された。3-4-2 に示した 5 種の緑藻と 2 種のシアノバクテリアが, 調査を行った氷河上の各地点のいずれかにおいて, 必ず観察された。

各藻類種の観察される地点も, 季節によって異なった。表 3-4 を見ると, *C. brébissonii* は第 3 期には氷河中流部 Qa4 でのみ観察されたが, 第 4 期には, 全調査地点 (Qa1–Qa4) で観察され, Qa2 でのみ他地点よりも低い細胞濃度を示した。*M. berggrenii* は第 2 期では氷河末端部 Qa1 以外の全ての地点で観察され, 最大の細胞濃度は氷河中流部 Qa2 で示された。第 3 期以降は全調査地点で観察されるようになり, 第 3 期には Qa2 で, 第 4 期には Qa1 で, それぞれ最大の細胞濃度を示した。*A. nordenskioldii* は第 2 期では氷河末端部 Qa1 以外の全ての地点で観察され, 最大の細胞濃度は氷河中流部 Qa3 で示された。第 3 期以降は全調査地点で観察されるようになり, 常に氷河中流部 Qa2 で細胞濃度が最大であった。*Chloromonas* sp. は, 第 2 期では氷河末端部 Qa1 を除く全ての地点, 第 3 期では Qa1 と氷河中流部 Qa3 を除く全ての地点, 第 4 期では全ての地点でそれぞれ観察された。細胞濃度が最大となる地点も時期ごとに異なり, 第 2 期では Qa3, 第 3 期では Qa2, 第 4 期では Qa4 であった。小型球形緑藻は第 2 期では氷河末端部 Qa1 を除く全ての地点, 第 3 期以降は全ての地点で観察された。第 2 期から第 3 期までは氷河中流部 Qa2 で最大の細胞濃度を示し, 第 4 期には Qa2 に加え中流部 Qa4 でも高い細胞濃度を示していた。*Osc. cyanobacterium* は第 2 期では氷河末端部 Qa1 以外の全ての地点で観察され, 最大の細胞濃度は氷河中流部 Qa2 で示された。第 3 期以降は全調査地点で観察されるようになり, 最大の細胞濃度は常に氷河中流部 Qa4 で示された。*Chr. cyanobacterium* は第 2 期では氷河末端部 Qa1 を除く全ての地点, 第 3 期以

降は全ての地点で観察された。細胞濃度の最大値は、第 2 期と第 4 期には氷河中流部 Qa2 で、第 3 期には氷河中流部 Qa4 で、それぞれ示された。

*Osc. cyanobacterium* の Qa4 における細胞濃度には顕著な増加が確認された。第 2 期に Qa4 への出現が確認された時点での細胞濃度は  $4.7 \times 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$  であったが、第 3 期の時点では  $4.1 \times 10^5 \text{ cells mL}^{-1}$  となり、約 90 倍に増加していた。第 4 期の時点では  $6.2 \times 10^5 \text{ cells mL}^{-1}$  となっており、第 2 期の時点の約 130 倍の細胞濃度となっていた。カナック氷河 2014 年度調査における観測期間を通じて、その藻類種が氷河上に出現したことが確認された後に、細胞濃度が 100 倍以上にまで増加したのは *Osc. cyanobacterium* のみであった。次点は第 2 期から第 4 期の間に、藻類細胞濃度が 5 倍に増えた *A. nordenskioldii* である。

### 藻類バイオマスとその高度変化

各地点のバイオマスの季節変化は、各地点で雪氷藻類の発生が確認された時期以降では、有意な変化が無かった。図 3-16 は各期の各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和（総バイオマス）を示したものである。上記のように、各地点の氷河表面で雪氷藻類の発生が確認された時期には差があり、氷河末端部の Qa1 では第 3 期以降、それ以外の上流側の地点（Qa2-Qa4）では第 2 期以降に藻類群集が確認された。統計検定（t 検定）の結果、氷河表面に藻類群集が確認された調査時期以降の、各期における各地点のバイオマスは有意な差を示さなかった。

バイオマスの高度分布は、高度分布のパターンは季節変化を示さなかった一方で、バイオマスが最大となる地点は変化した。第 2 期のバイオマスの範囲は  $0.02-0.07 \text{ mL m}^{-2}$ （Qa2-Qa4）、第 3 期では  $0.01-0.06 \text{ mL m}^{-2}$ （Qa1-Qa4）、第 4 期では  $0.03-0.15 \text{ mL m}^{-2}$ （Qa1-Qa4）であった。統計検定（ANOVA）の結果、第 2 期から第 4 期に共通して、調査地点間のバイオマスに有意な差はなかったが、氷河中流部でバイオマスが最大値を示し、標高が上昇および下降するとバイオマスの値が低下するという高度変化のパターンは常に観察された。バイオマスが最大となった地点は、第 2 期では Qa3、第 3 期と第 4 期では Qa2 であった。

### 藻類群集の高度変化

Qa4 を除いた全ての地点では、藻類群集の構造が変化せず、*A. nordenskioldii* が調査期間を通じて優占種であった（図 3-17）。全調査期間中の各調査地点の藻類群集において、常に最も高い割合で存在していたのは *A. nordenskioldii* であった。第 2 期の Qa2 から Qa4 での

*A. nordenskioldii* が占める割合は 64–90%，第 3 期の Qa1 から Qa4 では 66–88%，第 4 期の Qa1 から Qa4 では 38–87%であった。

一方，Qa4 では藻類群集における *Osc. cyanobacterium* の占める割合が大きく変化した。第 2 期における氷河中流部 Qa4 の藻類群集は *A. nordenskioldii* が 86%を占める優占種であり，*Osc. cyanobacterium* の占める割合は 1%未満であった。第 3 期になると，Qa4 では *Osc. cyanobacterium* の占める割合が増加し 15%になった。第 4 期には，Qa4 で *Osc. cyanobacterium* の占める割合は 24%になり，同地点の優占種である *A. nordenskioldii* (39%) に次ぐ割合になった。

また，藻類群集における *M. berggrenii* の占める割合は，常に，雪氷藻類が繁殖している地点の中で最も標高の低い地点において高くなった。第 2 期の時点で *M. berggrenii* が群集構造中に占める割合が最も大きくなったのは氷河中流部 Qa2 であり (24%)，第 3 期と第 4 期では氷河末端部 Qa1 で最も高い割合を示した (第 3 期に 33%，第 4 期に 21%)。

### 3-4-6. カナック氷河の雪氷藻類群集の経年変動

以下では，2014 年の代表として第 3 期のデータを，他の年との比較対象に設定した。

#### 各年に観察された藻類とそれぞれの高度分布の経年変動

どの調査年においても，観察される藻類の種類は一致した。表 3-4 は 2012 年，表 3-5 は 2013 年，表 3-3 は 2014 年の，No.1 氷河各地点において観察された藻類の種とその細胞濃度の平均値をそれぞれ示したものである。3-4-2 で示した全ての藻類種は，どの年であってもいずれかの地点において観察された。

一方で，藻類種の観察される地点は調査年によって異なった。2012 年と 2014 年には裸氷域と積雪域のどちらの調査地点でも藻類は観察されたが，2013 年に積雪域であった地点 (氷河中流部の Qa3 と Qa4) では藻類細胞数が検出限界値を上回らず，藻類が観察されなかった。全ての藻類は，*C. brébissonii* を除いてどの年であっても裸氷域内の全ての調査地点で観察されるという点は一致した。しかし，最大の細胞濃度を示す地点は年毎に異なっていた。

*Chloromonas* sp.は，2012 年には氷河上流部裸氷域の Qa5 で，2013 年には氷河中流部裸氷域の Qa2 で，それぞれ最大の細胞濃度を示し。2014 年には Qa2 と Qa4 の 2 地点で細胞濃度がピークを示した。小型球形緑藻は，2012 年は氷河上流部裸氷域の Qa5 で，2013 年と 2014 年は氷河中流部裸氷域の Qa2 で細胞濃度が最大となった。*Osc. cyanobacterium* と *Chr. cyanobacterium* は，2012 年と 2014 年は氷河中流部裸氷域の Qa4 で，2013 年は氷河中流部裸氷域の Qa2 で最大の細胞濃度を示した。上記の例外は *M. berggrenii* と *A. nordenskioldii* であ

り、どちらも3年間に共通して裸氷域中流部 Qa2 で最大の細胞濃度を示した。 *C. brébissonii* は年によって観察される地点も大きく異なり、2012年には氷河裸氷域末端部 Qa1 と裸氷域中流部の Qa3, 2013年には Qa1 と Qa2, 2014年には裸氷域中流部の Qa4 のみで観察された。それぞれの年で最大の細胞濃度を示した地点は、Qa3 (2012年), Qa1 (2013年), Qa4 (2014年) であった。

### 藻類バイオマスの経年変動

各地点のバイオマスの値は有意な経年変動を示した。氷河末端部 Qa1 と氷河中流部 Qa2 の3年間の総バイオマスを比較すると、2012年が最も大きい値であり (Qa1 :  $0.17 \text{ mL m}^{-2}$ , Qa2 :  $0.59 \text{ mL m}^{-2}$ ), 2013年は最も小さい値 (Qa1 :  $0.5 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ , Qa2 :  $8.5 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ ), 2014年はその中間の値 (Qa1 :  $0.01 \text{ mL m}^{-2}$ , Qa2 :  $0.06 \text{ mL m}^{-2}$ ) となった。各地点での3年間のバイオマスを統計検定 (ANOVA) したところ、両地点において、バイオマスの変動は有意であるといえた (Qa1 :  $F = 3.89, P = 0.03 < 0.05$ , Qa2 :  $F = 3.89, P = 0.003 < 0.01$ )。

一方で、バイオマスが最大値を示す地点と最小値を示す地点は、毎年同じであった。図3-18は、各年の各調査地点の藻類群集に含まれている各種藻類の全体積の和 (総バイオマス) を示したものである。統計検定 (ANOVA) の結果、どの年であっても氷河内の裸氷域各地点のバイオマスに5%水準で優位な差は見られなかったが、バイオマスの最大値と最小値が示される地点は毎年同じ地点であった。2012年の裸氷域においては、バイオマスは  $0.17 - 0.59 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲で高度変化した。最大値を示したのは氷河中流部の Qa2, 最小値を示したのは氷河末端部の Qa1 であった。また、氷河中流部 Qa4 にてバイオマスが局所的な低下を示した ( $0.20 \text{ mL m}^{-2}$ )。2013年では、Qa2 のバイオマスは  $8.5 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  であり、Qa1 の値 ( $0.5 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ ) よりも大きかった。2014年の裸氷域においては、バイオマスは  $0.01 - 0.06 \text{ mL m}^{-2}$  の範囲で高度変化した。最大値を示したのは氷河中流部の Qa2, 最小値を示したのは氷河末端部の Qa1 であった。また、氷河中流部 Qa4 のバイオマスは、同じく氷河中流部の Qa2 や Qa3 よりも小さい値であった ( $0.03 \text{ mL m}^{-2}$ )。

### 藻類群集の構造の経年変動

どの年でも、調査を行った各地点の藻類群集における優占種は *A. nordenskioldii* であった (図3-19)。2012年の氷河下流側 Qa1 から上流側 Qa5 の範囲で、優占種は *A. nordenskioldii* であり、その割合は44-83%であった。2013年の Qa1 と Qa2 でも、両地点において *A. nordenskioldii* が優占種であった (Qa1 で33%, Qa2 で62%)。2014年においても Qa1 から

Qa4 の範囲で *A. nordenskioldii* が優占種であった(66–88%)。例外は 2012 年の Qa6 であり、優占種は *Chloromonas* sp. (62%) であった。

2012 年と 2014 年の氷河中流部 Qa4 では、*Osc. cyanobacterium* が藻類群集において占める割合が増加し、*A. nordenskioldii* に次ぐ割合となった。2012 年においては、Qa4 を除いた各調査地点での *Osc. cyanobacterium* が群集構造に占める割合は 3%未満であったが、Qa4 では 26%であった。2014 年においては、Qa4 以外の地点の群集では *Osc. cyanobacterium* の占める割合が 3%以下であるのに対し、Qa4 では 15%となった。なお、上記したように、2013 年の Qa4 表面では検出限界を上回る量の雪氷藻類が観察されていない。

2012 年と 2014 年の氷河末端部 Qa1 では、*M. berggrenii* が藻類群集に占める割合が最大となった。2012 年に *M. berggrenii* が藻類群集に占める割合は Qa1 で最大となり、その割合は 36%であった。2014 年も同様に *M. berggrenii* が藻類群集に占める割合は Qa1 で最大となり、その割合は 33%であった。例外は 2013 年であり、*M. berggrenii* が群集構造に占める割合は Qa2 で 22%、Qa1 で 12%となり、氷河末端部ではなく氷河中流部で最大となった。

#### 3-4-7. 気象条件の季節変化と経年変動

図 3-20 は NCEP-NCAR 再解析データに基づく、カナック氷河周辺の各年の 4 月から 9 月までの日平均気温と日降水量の変化を、図 3-21 は各年の 5 月から 9 月までの正の積算気温(期間中の日平均気温が 0°C を超えていた場合に、その値を積算したもの)を表したものである。各年の融解期間中で最も気温が高くなる月は 7 月であった。7 月中の正の積算気温が最も高かったのは 2012 年(66.3°C・day)であり、最も低かったのは 2013 年(33.5°C・day)、2014 年はその中間(49.8°C・day)であった。同期間の月平均気温はそれぞれ 2.1°C(2012 年)、0.8°C(2013 年)、1.6°C(2014 年)、降水量はそれぞれ 143.9 mm、52.9 mm、95.5 mm であった。各年の気温は 5°C を超えることなく変動し、例外は 2012 年 8 月 2 日(5.4°C)のみであった。2012 年に日平均気温が初めて 0°C を超えたのは 5 月 29 日であり、最後に日平均気温が 0°C を超えたのは 8 月 17 日であった。この期間中に日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 1 日、5 日、15–17 日、17 日、21–22 日、7 月 20 日、8 月 9 日、11–12 日、14–15 日の全 9 回、計 14 日間であった。2013 年の場合は、日平均気温が初めて 0°C を超えたのは 6 月 9 日であり、最後に日平均気温が 0°C を超えたのは 8 月 12 日、日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 16–21 日、24–28 日、7 月 1–2 日、5–6 日、27–31 日の全 5 回、計 20 日間であった。2014 年の場合は、日平均気温が初めて 0°C を超えたのは 6 月 3 日であり、最後に日平均気温が 0°C を超えたのは 8 月 20 日、日平均気温が 0°C を下回ったのは 6 月 4–5 日、7–13 日、16 日、23 日、7 月 24–25 日、8 月 11 日、14–15 日、18 日の全 8 回、計

17日間であった。6月から7月の間に日平均気温が0°Cを超えていた日数は、2012年が最も長く52日間、2013年が最も短く33日間、2014年はその中間の46日間であった。降水量が最も多くなる時期は年によって異なり、2012年は7月、2013年は6月、2014年は8月であった。

図3-22はNCEP-NCAR再解析データに基づく、各年のカナック氷河周辺地域の日平均日射量を表したものである。それぞれの年の7月の日射量は、2012年で266.3 W m<sup>2</sup>、2013年で290.7 W m<sup>2</sup>、2014年で249.5 W m<sup>2</sup>であった。各年のカナック氷河周辺地域の日射量は6月に最大となり、以降は減少傾向を示した。

### 3-5. 考察

#### 3-5-1. カナック氷河の氷河表面の藻類群集とクリオコナイトホール内部の藻類群集

##### カナック氷河の氷河表面の雪氷藻類群集

カナック氷河で観察された雪氷藻類は、各地の先行研究、特に北極圏で報告されている種とほぼ一致する。1-5-1および2-5-1で示したように、緑藻の*A. nordenskioldii*は北極域における典型的な雪氷藻類であり、またアジア中央部の氷河群で観察されることは稀である。同じく緑藻の*M. berggrenii*はスタルハヤタ地域では観察されなかったものの、それ以外の北極域の氷河においては一般的な種である。*Chloromonas* sp.およびその近縁種は北半球と南半球のどちらでも、積雪域における一般的な藻類であり、同様に*C. brébissonii*は各地の裸氷域から報告されている。シアノバクテリアである *Oscillatoria* 科と *Chroococcus* 科の藻類についても、同じ科の藻類が世界中の氷河から報告されている。小型球形緑藻については、形態上の特徴からは種の同定を行うことはできなかったが、同様の細胞形状と大きさをもつ分類不明の藻類がパタゴニアのチンダル氷河から報告されている (Takeuchi et al., 2006)。国立極地研究所の瀬川高弘研究員の協力の下で、各地の氷河の雪氷藻類の遺伝子解析を行ったところ、カナック氷河の*A. nordenskioldii*は、スタルハヤタ地域のNo.31氷河およびアラスカのグルカナ氷河で観察される*A. nordenskioldii*と同一の種であることが明らかになった (未発表)。このことは、カナック氷河の*A. nordenskioldii*は、カナック氷河上で独自の適応をした種ではなく、他の北極圏氷河と共通する経路で氷河上に供給されている種であることを示唆する。また、今回の調査で*M. berggrenii*が観察されたカナック氷河の融解水のpHは4.5-5.5という値(2012年)であり、アラスカやアルタイ山脈の値とほぼ同じである。この事実は、2-5-1で示した、融解水が高pHである環境が*M. berggrenii*の生育を阻みうるという考察を支持するものである。

同じグリーンランドの氷河でも観察される糸状シアノバクテリアの種類は異なるという事実は、クリオコナイト粒にも氷河間で違いがある可能性を示唆する。先行研究 (Yallop et al., 2012) によってグリーンランド南西部の氷河から報告されていた細胞径約 10 $\mu$ m の糸状シアノバクテリアは、カナック氷河では観察されなかった。これは両氷河におけるクリオコナイト粒形成者の違いを示しており、クリオコナイト粒の形状や性質にも違いが生じているのかもしれない。上述のようにクリオコナイト粒はグリーンランドの暗色化に寄与しているものであるため、今後は氷河ごとの糸状シアノバクテリアとクリオコナイト粒の違いに注目することが重要になる可能性がある。

本地域で観察された細胞濃度の高度分布から推定した各藻類の生息環境のタイプは、先行研究で推定されているものとはほぼ一致する。1-5-1, 2-5-1 同様、Yoshimura et al. (1997) による分類法に基づき、カナック氷河で観察される藻類種それぞれの生息環境のタイプを推定した。裸氷域の全地点で観察され、とくに下流部 Qa2 で最も高い細胞濃度を示した緑藻の *A. nordenskioldii* は、ice-environment specialists だと推定される。緑藻の *M. berggrenii*, 小型球形緑藻、シアノバクテリアの *Osc. cyanobacterium*, *Chr. Cyanobacterium* の計 4 種は、裸氷域と積雪域を含む全ての地点で観察されたため generalists と推定されるが、下流部裸氷域あるいは中流部裸氷域で最も高い細胞濃度を示したため、ice-environment specialists と考えることもできる。緑藻の *Chloromonas* sp. も同様に裸氷域と積雪域の全地点で観察されたが、雪線付近の裸氷域 Qa5 で特に高い細胞濃度を、積雪域でそれに次ぐ細胞濃度を示したため、generalists あるいは snow-environment specialists だといえる。緑藻の *C. brébissonii* は裸氷域内の限られた地点でしか観察されなかったため、opportunists だと推定される。以上の各藻類の生息環境タイプは、2-5-1 で言及したように、先行研究による報告とほぼ一致する。先行研究 (e.g. Takeuchi, 2001; Takeuchi and Koshima, 2004) では、*Chloromonas* sp. は opportunists または snow-environment specialists に、*A. nordenskioldii* は ice-environment specialists に、それぞれ分類されており、*Osc. cyanobacterium* および *Chr. cyanobacterium* については、同じ科に属するものが、ice-environment specialists あるいは opportunists であったと報告されている。また、*M. berggrenii* は generalists あるいは ice-environment specialists だと報告されている (e.g. Takeuchi et al., 2006)。小型球形緑藻および *C. brébissonii* 以外の藻類の分類については、カナック氷河での結果と先行研究での報告はほぼ一致しており、1-5-1, 2-5-1 で示した、多くの氷河で同種の藻類は同様の高度分布傾向を示すという可能性が補強された。緑藻の *C. brébissonii* については、1-5-1 でも言及したように、本研究およびアラスカの氷河で行われた先行研究 (Takeuchi, 2001) では opportunists であると判断されているが、他の研究では、ice-environment specialists または generalists と分類されている。この

*C. brébissonii* の高度分布が観察された氷河によって大きく異なるという事実は、各氷河の *C. brébissonii* が適応した環境が異なること、すなわち、各氷河の *C. brébissonii* が別種であるという可能性を示唆しているのかもしれない。各地氷河の *C. brébissonii* についても、上述の *A. nordenskioldii* と同様のシングルセル抽出による遺伝子解析を行っているが、現状では 18SrRNA 遺伝子の解読に成功していない。

カナック氷河の藻類の総バイオマスの高度分布のパターンは、先行研究が行われた各地の氷河、特に北極域の氷河と一致する特徴を示すと言える。カナック氷河の藻類群集のバイオマスは中流部裸氷域 Qa2 で最大値を示し、その上流部および下流部ではバイオマスは低かった。このようなバイオマスの高度分布は、2-5-1 で言及したスタルハヤタ地域のそれと同様に、他の北極圏氷河と共通する原因によるものと考えられる。すなわち、上流側のバイオマスの低下は雪環境が氷環境に比べて藻類の繁殖が困難な環境であるために発生し、下流側のバイオマスの低下は、下流側ほど融解水によって藻類群集が流出するリスクが大きいことが要因と考えられる。カナック氷河末端部の藻類群集には糸状のシアノバクテリアが 1%未満しか含まれていないため、末端部の藻類群集は融解水によって氷河外に排出されやすいものであったと考えるのは妥当であろう。また、Qa4 におけるバイオマスの低下であるが、これはこの地点の藻類群集が影響していると考えられる。1-5-1 でも言及したように、湖沼での先行研究 (Archilla et al., 2003) によって、緑藻の繁殖に適した環境とシアノバクテリアの繁殖に適した環境は一致しないということが明らかになっている。Qa4 の群集構造ではシアノバクテリアの占める割合が他の地点よりも大きいため、他の地点よりも緑藻の繁殖に適していない地点だと判断でき、実際にほとんどの緑藻の細胞濃度が Qa4 で低下している。緑藻はシアノバクテリアに比べて体積が大きいため、バイオマスへの寄与も大きい。このため、Qa4 で一度バイオマスは大きく減少したと考えられる。Qa4 でシアノバクテリアに適した環境が形成される原因としては、氷河内部を運搬される過去の鉱物粒子の影響が可能性として示唆されている (Nagatsuka et al., 2014) が、明確な原因はまだわかっていない。

カナック氷河の雪氷藻類群集の構造は、北極圏で行われた先行研究の結果と概ね一致したものの、独特の特徴もまた示している。2-5-1 でも言及したように、氷河全体において緑藻が優占するという群集構造の特徴は、ネパールやパタゴニアといった北極圏以外の氷河でも報告されているものである。積雪域において *Chloromonas* sp. が優占種となるという構造も世界各地の氷河に共通している。しかし、裸氷域において *A. nordenskioldii* が優占種となるという特徴は、先行研究によって氷河表面の藻類群集の定量化が行われた氷河の中では、アラスカとアルタイ山脈のみで報告されていたものである。ここからスタルハヤ

タ地域同様、カナック氷河の藻類群集は他の北極圏氷河の藻類群集に類似しているといえる。一方で、他の北極圏氷河同様にカナック氷河の糸状のシアノバクテリアの占める割合はほとんどの地点で藻類群集中の5%にも満たなかったのに対し、中流部裸氷域 Qa4 においてのみ、26%に達する割合を占めたという点は特徴的なものであった。第1章および第2章でも言及したように、藻類群集においてシアノバクテリアが大きな割合を占めた場合、それは融解水の pH が高いことで説明されるケースが多い。しかしながら、2012年の Qa4 の融解水の pH は 5.0–5.5 であり、他の地点と有意な差はなかった。前述の、氷河内部から供給される鉱物粒子が Qa4 のシアノバクテリアに影響している可能性があるという報告 (Nagatsuka et al., 2014) も考慮すると、Qa4 でシアノバクテリアが比較的大きな割合を示した原因は、融解水の高 pH ではなく、クリオコナイト粒形成の素材となる鉱物粒子そのものが影響しているのかもしれない。

#### 氷河表面とクリオコナイトホール内部の藻類群集の比較

氷河表面とクリオコナイトホール内との雪氷藻類群集構造の比較結果は、それらには異なる藻類群集が形成されていることを示している。カナック氷河上の同一地点であっても、その氷河表面とクリオコナイトホール内では群集構造が異なっていた。氷河表面の藻類群集はそのほとんどの割合（約 70–90%）が *A. nordenskioldii* によって占められていた。それに対し、ホール内では *A. nordenskioldii* 以外の藻類の占める割合が、氷河表面のそれに比べて大きかった。例として、氷河表面の藻類群集の構造と、クリオコナイトホール内の藻類群集構造を比較したものを図 3–23 に示す。この図は、前述の、カナック氷河の氷河表面の代表的な藻類群集が形成されていると考えられた氷河中流部 Qa3 地点を対象としている。Qa3 氷河表面の群集では *A. nordenskioldii* の占める割合が 87% であり、その他の藻類種の占める割合は、最大でも 5% (*M. berggrenii*)、最小では 0.3% (*Osc. cyanobacterium*) であった。これに対して、Qa3 に存在したクリオコナイトホール内の群集では、*A. nordenskioldii* が占める割合は 34%にとどまる一方、*Chloromonas* sp. が 31%、*C. brébissonii* が 13%、*Osc. cyanobacterium* が 10%を占めるというように、他の種の占める割合が大きくなっていた。以上から、カナック氷河においては、氷河表面の雪氷藻類群集とクリオコナイトホール内の雪氷藻類群集は明らかに異なるといえるだろう。

クリオコナイトホール内のシアノバクテリア細胞濃度は、氷河表面よりも大きく、これはホール内に多くのクリオコナイトが存在するためと考えられる。前述のように、カナック氷河の氷河表面は、氷河中流部 Qa4 地点という例外を除いて、シアノバクテリアの細胞濃度、藻類群集に占める割合ともに小さい。これに対して、クリオコナイトホール内では、

*Osc. cyanobacterium* が群集構造に占める割合が氷河表面に比べて大きく、各地点のホール内ではそれぞれ 12% (Qa1), 3% (Qa2), 10% (Qa3), 38% (Qa4) を占める。細胞濃度に関しても、同様にホール内部のそれは氷河表面のそれに比べて多いといえる。表 3-6 は、各地点のクリオコナイトホール内に存在する、クリオコナイトと水を混合したものの単位体積中に含まれる各種藻類の細胞濃度の平均値を示したものである。これと表 3-3 で示した、氷河表面の各地点における、クリオコナイトと氷河表面氷を混合したものの単位体積中に含まれる各種藻類の細胞濃度の平均値を示したものを比較すると、各地点におけるクリオコナイトホール内の *Osc. cyanobacterium* の細胞濃度は同地点の氷河表面の約 20 倍から 450 倍になっていることがわかる。これは、氷河表面に *Osc. cyanobacterium* の多い Qa4 でも同様であり、約 15 倍になっていた。このようなホール内での *Osc. cyanobacterium* 細胞濃度の大きさに関係していると考えられるのがクリオコナイトの量である。カナック氷河の表面は一般には図 3-4 のような環境であり、氷河表面に堆積しているクリオコナイト粒はまばらで、その堆積厚は約 1 mm であった。それに対し、クリオコナイトホール内には、クリオコナイトがより多く堆積していた。2014 年の 7 月 31 日から 8 月 3 日にかけて、氷河上の各調査地点でそれぞれ 50 個のクリオコナイトホールを無作為に選出し、その内部のクリオコナイトの層厚の平均値を算出したところ、Qa1 においては 5.0 mm, Qa2 においては 4.9 mm, Qa3 においては 5.0 mm, Qa4 においては 5.0 mm であった。ここから、クリオコナイトホール内は氷河表面に比べて、単位面積当たりのクリオコナイト量が多いことがわかる。第 1 章でも言及したように、糸状のシアノバクテリアはクリオコナイト粒の表面で活発に活動し、繁殖する。豊富なクリオコナイトの存在のため、氷河上の地点によらず、クリオコナイトホール内ではシアノバクテリアが多量に存在しているのだろう。

クリオコナイトホール内では、*C. brébissonii* の細胞濃度も、氷河表面より大きく、これはホール内に多量のクリオコナイトが存在していることによる、ホール内の温度環境によるものだと考えられる。上述の表 3-3 と表 3-6 を比較すると、ホール内での細胞濃度の増加が特に顕著な藻類種が 2 種存在することがわかる。1 種は前述の *Osc. cyanobacterium* であり、もう 1 種が *C. brébissonii* である。他の種では、氷河表面の細胞濃度と比較したホール内の細胞濃度は約 2 倍程度であるのに対し、これらの種の細胞濃度の場合は最大で 200 から 500 倍におよぶ。ホール内の *Osc. cyanobacterium* の細胞濃度の大きさに関しては、前述の通りに、ホール内のクリオコナイト粒の多さによるものだと考えられる。しかしながら、*C. brébissonii* はクリオコナイト粒そのものには関係しない藻類であり、クリオコナイトホール内での細胞濃度の多さに影響しているのは、ホール内の環境であると考えられた。先行研究によって、*C. brébissonii* は土壌起源の藻類であり、分裂における至適温度は 10°C であ

ることが報告されている (Hoham, 1975). また, Takeuchi (2013) では, 氷河末端部は氷河外部から土壌粒子が供給されることが多く, 土壌粒子によるアルベド低下によって融解水が温められ易い氷河末端付近は *C. brébissonii* の繁殖に適していると指摘している. McIntyre (1984) は, クリオコナイトは暗褐色であるため日射をよく吸収して温度上昇し, また, クリオコナイト粒内部の微生物の代謝熱によってもクリオコナイトの温度は上昇していると述べている. 本研究によって, カナック氷河においては氷河表面よりもホール内のほうが単位面積当たりのクリオコナイト粒が多いことが明らかになっている. 以上のことから, カナック氷河のクリオコナイトホール内の融解水は, 氷河表面の融解水よりも温められやすく, *C. brébissonii* の繁殖により適していた可能性が考えられる. このためにホール内では氷河表面よりも *C. brébissonii* の細胞濃度が多くなったのではないだろうか.

上記のような特徴を持つクリオコナイトホール内の藻類群集は, 今後カナック氷河上から消失するかもしれない. 前述のように, 近年のグリーンランドでは温暖化によって気温が上昇してきている (e.g. IPCC, 2014). 先行研究 (e.g. McIntyre, 1984) によって, クリオコナイトホールの形成には氷河の熱収支が大きく関わっていることが明らかになっている. クリオコナイトホールの深さは, 氷河表面において顕熱や潜熱が卓越すると浅くなり, 放射熱が卓越すると深くなるとされており (McIntyre, 1984), 氷河地域で温暖化が進めば, 顕熱が増加し氷河上のクリオコナイトホールは浅くなることが示唆されている (竹内, 2012). クリオコナイトホールが浅くなるということは, クリオコナイトホールが頻繁に崩壊し, ホール内容物が氷河表面に流出するということを意味する. すなわち, カナック氷河のクリオコナイトホール内で, *Osc. cyanobacterium* や *C. brébissonii* に富んだ, 氷河表面とは異なる特徴を持った群集構造が形成される機会も減少するということである. 今後も温暖化が続けば, カナック氷河上に形成されるクリオコナイトホール内の藻類群集の構造は, 氷河表面のそれと同様の特徴を示すようになっていくのかもしれない.

### 3-5-2. カナック氷河の藻類群集の季節変化

#### カナック氷河の藻類群集の季節変化とその要因

スーパーインポーズドアイスの表面に藻類群集が出現するという季節変化は, これら藻類の起源が氷河外部からの供給である可能性を示唆している. カナック氷河の下流部では, 融解期の進行に伴って氷河表面が積雪からスーパーインポーズドアイス (以下, SII と表記) に変化した. 第1期調査時点では, SII は露出直後であり, 藻類細胞数は検出限界以下であった. しかし, 第2期調査の時点では, 氷河末端部 Qa1 を除く全ての調査地点で, SII 表面に藻類群集の存在が確認された. この SII 上に出現した藻類は, SII 露出後に大気を介して

飛来し、増殖したものであると考えられる。上述のように、SII は氷体温度が低い氷河において積雪層と裸氷層の間に形成される再凍結氷である。SII が発生しない積雪環境においては、融解期の進行にともなって、前年の雪氷藻類が現在の氷河表面に出現することができる。すなわち、前年の夏季に繁殖した雪氷藻類は、冬季には積雪被覆下の裸氷表面で越冬し、融解期に入って積雪深が減少すると、積雪を透過した日光に反応して活動を再開、雪粒子表面の水薄膜の間を遊泳し、積雪表面に到達して繁殖することができる。しかしながらカナック氷河の場合は、このような雪氷藻類の移動は SII によって阻害される。SII は氷層であるため、雪氷藻類が通過する間隙がほとんど存在しないのである。このため、カナック氷河の SII 表面に出現した雪氷藻類群集が、氷河内部を起源とするものとは考え難い。このことから、2014 年のカナック氷河において、融解期の進行に伴って SII 表面に出現した雪氷藻類は、氷河外部の環境から風送された藻類細胞が繁殖したものであると考えられる。

SII 表面でシアノバクテリアではなく緑藻が優占種となるという点は、SII が発生する氷河における一般的な季節変化であるかもしれない。前述のように、SII 表面で繁殖した雪氷藻類は氷河外から風送されたものであると考えられ、SII 上の藻類群集には緑藻とシアノバクテリアのどちらも含まれていた。ここから、緑藻とシアノバクテリアはどちらも SII 上に風送されていたと考えられるが、SII 上で優占種となったのは緑藻であった。これを理解するためには雪氷環境上の流水の存在を考慮に入れる必要があると考えられる。雪氷藻類が繁殖する融解期には、氷河の雪氷が融解し、融解水となる。氷河の裸氷域では、融解水は氷河の傾斜に従い、氷河外部方向へと向かう流れとなる。前述のグルカナ氷河 (Takeuchi, 2001) の例のように、この融解水によって裸氷表面の雪氷藻類の一部が氷河外に排出されてしまうことは十分にありうる。積雪域でも同様であり、日射によって融解した表面雪が積雪内に浸透する流れによって、緑藻 *Chlamydomonas nivalis* が積雪内を垂直下方向に流されたという報告がある (Grinde, 1983)。一般にシアノバクテリアは緑藻に比べて小型の細胞である。本調査で観察されたものを例とすると、同じ球形細胞であっても、*Chr. cyanobacterium* の 1 細胞あたりの体積が平均  $50.9\mu\text{m}^3$  であるのに対し、*Chloromonas* sp. は小型細胞であっても平均  $1345.7\mu\text{m}^3$  である。SII 表面でシアノバクテリアが優占種とならないのは、より小型の雪氷藻類であるシアノバクテリアは、緑藻よりも SII 表面を流れる融解水の影響を強く受け、氷河外に排出されてしまうためだと考えられる。また、SII 層は藻類の活動が制限される積雪下で形成されるため、SII 表面にはシアノバクテリアの流出を防ぐクリオコナイト粒も存在していない。以上から、SII が形成される低温氷河には、融解期の進行に伴って露出する SII 表面で緑藻が優占種となるという特徴があるのではないかと考えられた。なお、同様にシアノバクテリアではなく緑藻が最初に優占種になるという季節変化は日本の立山の積雪

上でも報告されており (Segawa et al., 2005), このような変化は SII に限らず, クリオコナイト粒が存在しない雪氷環境に共通するものである可能性もある.

Qa4 地点における SII の消失に伴う糸状シアノバクテリアの増加は, 前年以前の裸氷域が露出したことの影響だと考えられる. カナック氷河中流部 Qa4 の藻類群集は, 表面が SII であった時点では他の地点同様に緑藻が優占的であったが, SII が融解して消失し裸氷表面が露出すると, その群集構造は他の地点では類を見ないほどにシアノバクテリアに富むものとなった. これは 2012 年以前に裸氷表面で形成されたクリオコナイト粒の影響だと考えられた. 2013 年の融解期は気温が低く, Qa4 の冬の積雪が解けきることがなかったため, 2014 年に露出した裸氷の表面は, 2012 年に露出した表面に一致すると推測される. 2012 年の調査では, Qa4 表面には豊富なクリオコナイトが存在していた. Uetake et al. (2010) も, 同地点におけるクリオコナイト量が, 他の地点の氷河表面の約 4 倍 ( $80 \text{ g m}^{-2}$ ) であったことを報告している. 前述のように, クリオコナイト粒は主に糸状のシアノバクテリアによって形成される直径数 mm の不純物塊である. クリオコナイト粒には, 糸状シアノバクテリアが融解水によって氷河外に排出される危険性を低減させる効果や, 粒内部に取り込まれた鉱物粒子により糸状シアノバクテリアに対して安定した栄養塩供給が行われるといった効果がある (e.g. Takeuchi and Li, 2010). また, その寿命は 3 から 7 年程度であり, 一度形成されたクリオコナイト粒は数年の間は裸氷表面に保存されうる (Takeuchi et al., 2010). カナック氷河 Qa4 においても, 裸氷の露出によって過去に形成されていたクリオコナイト粒が藻類の繁殖面に現れたことで, 同地点のシアノバクテリアは有利な環境で繁殖する手段を得たのだと考えられる. このため, 裸氷の出現とともに Qa4 ではシアノバクテリアの占める割合が大きくなったのだろう.

Qa4 とそれ以外の地点での藻類群集の季節変化の違いは, 緑藻とシアノバクテリアの生存戦略の違いを示唆していると考えられる. Qa4 よりも下流側の Qa1 から Qa3 にかけての地点では, 氷河表面状態が SII から裸氷に変化しても, 藻類群集構造が大きく季節変化することはない. Qa1 から Qa3 の 3 地点は, Qa4 に比べて氷河表面のクリオコナイト量が少ない. このため, SII が融解し裸氷が露出した後もシアノバクテリアに有利な環境が形成されることはなく, SII 表面で形成されていた緑藻優占の群集構造が, そのまま裸氷表面でも維持されたのだろう. 実際に, SII 時と裸氷域時の各地点のバイオマスに有意な差は存在しない. 以上のことは, カナック氷河における緑藻とシアノバクテリアの生存戦略の違いを示唆している. 緑藻類は SII や不純物のない裸氷あるいは積雪表面でも繁殖が可能であるという点で有利になるのに対し, シアノバクテリアは一度クリオコナイト粒を形成することができれば, 数年にわたって安定した繁殖を維持できるという点で有利になるのだろう.

カナック氷河における藻類群集の季節変化のもう一つの特徴として、藻類群集が現れる範囲の最下流地点で常に *M. berggrenii* のバイオマスの割合が増加するというものが挙げられる。観察された緑藻の中でも最も小型の *M. berggrenii* の占める割合が、融解水による流出の危険が大きい下流側ほど大きくなるという事実は、上述の考察に矛盾するようにも思われる。ここで、表 3-3 の各地点における各種の藻類の細胞濃度の高度分布を見てみると、*M. berggrenii* の細胞濃度が最大となる場所は、必ずしも最下流地点ではないことがわかる。また、カナック氷河全体にわたって優占種である *A. nordenskioldii* は、各調査時点において藻類の存在が確認される範囲の最下流部では細胞濃度を特に大きく減少させている。つまり、*M. berggrenii* の占める割合の増加は、それ以外の藻類のバイオマスの減少によって発生した相対的な現象であると考えられる。*A. nordenskioldii* が減少する原因については、まだ明らかには出来ていない。しかしながら、氷河末端部における *A. nordenskioldii* 細胞濃度の低下と、群集構造において占める割合の減少は、東シベリア（田中，2012）やアラスカ（Takeuchi, 2001; Takeuchi, 2013）でも見られる現象であるため、氷河外部環境から氷河へと供給される何らかの要素が *A. nordenskioldii* の繁殖に不利に働いているのかもしれない。

藻類群集は裸氷の露出後にはほぼ季節変化を示さず、藻類群集の季節変化は気象条件ではなく氷河表面状態の影響を大きく受けていることを示唆している。氷河の表面状態が積雪域から SII、裸氷域へと変化していく過程での藻類群集の季節変化は上記したとおりであるが、一方で、裸氷の露出後には藻類群集はほぼ季節変化を示さなかった。バイオマスが氷河中流部 Qa2 で最大値となるという高度変化の特徴は変化せず、統計検定（t 検定）の結果は各地点の第 3 期と第 4 期のバイオマスに有意差がないことを示している。藻類群集も、全体としては *A. nordenskioldii* が優占種であり、Qa1 では *M. berggrenii* の Qa4 ではシアノバクテリアの占める割合が大きいという特徴も不変であった。ここから、3-5-1 で示したカナック氷河の藻類群集の特徴は、氷河氷面に裸氷が露出した後には、ほぼ季節変化をしないと判断できる。融解期中の氷河表面の藻類群集は氷河表面状態によってのみ決定され、気象条件から受ける影響は小さいと考えられた。これについては第 4 章でも詳しく考察する。

#### グリーンランドの氷河における藻類群集の季節変化の相違

本研究で示されたカナック氷河の雪氷藻類群集の季節変化は、先行研究のグリーンランド氷床東部における雪氷藻類の季節変化とは異なっていた。Luts et al. (2014) はグリーンランド南東部の Mittivakkat 氷河にて、雪氷藻類の空間分布の季節変化の評価を行った。同研究では、2012 年の 7 月 6 日から 23 日にかけて行われた氷河表面の観察と、7 月 9 日から 19

日にかけて行われた氷河表面の雪氷藻類観察の結果に基づいて、同氷河の藻類群集には、季節の変化に伴って、藻類群集の存在する範囲が、氷河下流側末端部から氷河上流側へと広がっていき、それとともに群集の構造も、氷河下流側末端部から氷河上流側へと変化していく、という季節変化があったと報告している（図 3-24; Luts et al., 2014 より引用）。この結果は、本研究で明らかになった藻類群集の季節変化とは一致しない。前述のように、2014 年のカナック氷河では、第 2 期（7/10-16）に氷河中流部の地点（Qa2 から Qa4）で最初に雪氷藻類が観察され、氷河下流側末端部 Qa1 で雪氷藻類が観察されたのは第 3 期（7/20-24）になってからであった。また、2014 年にカナック氷河上に発生した赤雪の分布の季節変化も、Luts et al. (2014) と一致しない。カナック氷河において融解期中に初めて赤雪が観察されたのは、氷河中流部の融解水流を覆う雪上であり、これ以前に同地点よりも低い標高で赤雪が観察されたことはなかった（大沼, 未発表データ）。一方で、Luts et al. (2014) では、赤雪が観察される地点は、融解期の進行に伴って、氷河下流側の地点から上流側の地点へと推移したとしている。なぜカナック氷河と Mittivakkat 氷河で、観察された季節変化が異なるのかは、はっきりとはわからない。カナック氷河はグリーンランド北西部の氷河であるのに対し、Mittivakkat 氷河はグリーンランド南東部の氷河であるため、田中 (2012) で示したシベリアの No.31 氷河と No.33 氷河の群集の違いのように、両氷河の地理条件の違いが藻類群集の季節変化の違いの原因となったのかもしれない。あるいは、視点がマイクロであるかマクロであるかの違いかもしれない。本研究におけるカナック氷河の藻類群集調査は、水平距離にして約 8000 m、垂直距離にして約 1000 m の範囲で行ったものである。これに対して、Luts et al. (2014) の Mittivakkat 氷河調査は、水平距離にして約 800 m、垂直距離にして約 200 m という範囲で行われたものであり、この範囲は本調査における Qa1 から Qa2 の範囲（水平距離約 1000m、垂直距離約 200m）とほぼ同じである。カナック氷河においても末端部 Qa1 付近の狭い範囲のみに注目していれば、Luts et al. (2014) と同様の変化は見られたのかもしれない。以上のように、なぜこのような観察結果の違いが生じたのかは明らかではない。しかしながら、Luts et al. (2014) が報告したような、季節の変化に伴って藻類群集の存在する範囲が氷河下流側末端部から氷河上流側へと広がっていく、それとともに群集の構造も氷河下流側末端部から氷河上流側へと変化していくという季節変化を、グリーンランドの氷河で一般的な性質であると判断することは出来ないように思われる。

### 3-5-3. カナック氷河の雪氷藻類群集の経年変動とその要因

カナック氷河の 3 年間のバイオマスと気象条件の比較の結果は、各年の藻類バイオマスを決める要因は気温または日射量であることを示唆している。図 3-25 はカナック氷河に

おける各年の Qa1 地点と Qa2 地点のバイオマスの値を示したグラフである。両地点の藻類バイオマスはともに、調査した 3 年で 2012 年が最大、2013 年が最小、2014 年はその中間値となっていた。ここで各年の 7 月の気温を見てみると、3 年間で最も気温が高かった 2012 年にバイオマスも最も大きくなっていることがわかる。また、最も気温が低かった 2013 年には、バイオマスは最も小さくなっている。同様に、夏季に気温が 0°C を超えた日数もバイオマスと対応し、2012 年が最も多く、2013 年が最も少ない。また、日射量は気温とは逆の対応をし、2013 年の日射量が 3 年間で最も高かった。前述のように、カナック氷河の藻類群集にて最もバイオマスに寄与しているのは緑藻の *A. nordenskioldii* である。第 1 章や 3-5-2 でも言及したように、氷河上の緑藻の大部分は毎年の融解期の度に氷河表面に飛来しているものだと考えられる。このため、緑藻は年毎に異なる融解期の気象条件の下で繁殖することになり、そのバイオマスは経年変動を示すのかもしれない。なお、気象条件の変動とバイオマスの変動の直接的な因果関係については第 4 章にて考察する。

上記以外の藻類群集の特徴、すなわち氷河中流部 Qa2 でバイオマスが最大値を示し、藻類群集は 5 種の緑藻と 2 種のシアノバクテリアで構成され、その優占種は裸氷域全域にわたって *A. nordenskioldii* であり、Qa4 で裸氷域が露出した場合はシアノバクテリアの占める割合が大きい群集が形成されている、という点については、どの年でも観察された。これらは現在のカナック氷河の藻類群集において一般的な特徴であると考えられる。また、カナック氷河の気象条件は経年変動を示していたにも関わらず、これらの要素が変化しなかったという事実は、これらの群集構造の特徴が、気温や降水量、日射量ではなく、現状年変化を示さない要素の影響を受けて形成されたものであることを示唆すると考えられる。これについても、第 4 章にて詳細に検討する。

今回の結果からは、カナック氷河においては、調査時の氷河表面が裸氷域であれば、藻類群集構造の特徴とバイオマスの高度変化については、ある 1 年の調査結果を代表として扱うことは妥当であると判断できる。しかしながら、バイオマスの値については年変動が大きいと、1 年の調査のみで判断することは妥当ではないと考えられる。

### 3-6. 結論

グリーンランド北西部、カナック氷河における融解期の集中観測、および 2012 から 2014 年の 3 年間の観測によって、この氷河の藻類群集の季節変化、経年変動がはじめて明らかになった。

カナック氷河の表面の雪氷藻類群集は 5 種の緑藻と 2 種のシアノバクテリアで構成されており、多く種は北極圏とその周辺地域から報告されている種に一致した。藻類の総バイ

オマスは、裸氷域中流部で最大値となり標高の上昇または低下に伴って小さくなった。藻類群集は氷河全体で緑藻が優占しており、積雪域における優占種は *Chloromonas* sp., 裸氷域における優占種は *A. nordenskioldii* であった。また、シアノバクテリアの占める割合は全体的に低かったが、氷河中流部裸氷域 Qa4 では他の地点に比べて大きかった。

カナック氷河の氷河表面とクリオコナイトホール内では藻類群集が異なることが明らかになった。ホール内の群集構造における優占種は、氷河表面と同様に *A. nordenskioldii* であるものの、同種が群集構造に占める割合は氷河表面よりも少なく、*Chloromonas* sp. や *C. brébissonii*, 糸状シアノバクテリアといった種の占める割合が大きくなっていった。また、大きな違いとしては、ホール内では糸状シアノバクテリアと *C. brébissonii* の細胞濃度が氷河表面に比べて著しく大きい点が挙げられ、これはホール内のクリオコナイト粒の多さと温度環境によるものだと考えられた。

氷河の表面状態が積雪からスーパーインポーズドアイス (SII) に変化すると、その表面に藻類群集が出現した。この群集では *A. nordenskioldii* が優占種であり、氷河外部から風送された細胞が SII 表面で繁殖したことで形成されたものだと考えられた。SII 氷面に形成された藻類群集の構造とバイオマスは SII が融解して裸氷が露出した後もほぼ変化しなかった。

クリオコナイト粒が多い地点では、裸氷の露出後に糸状シアノバクテリアが増加した。これは、積雪および SII 下の裸氷面に保存されていた前年以前のクリオコナイト粒の露出によって、シアノバクテリアの活動に有利な環境が出現したからだと考えられる。

カナック氷河における藻類群集の経年変動では、各地点のバイオマスの値が年によって大きく変化していることが明らかになった。各年のバイオマスの値の大小は、各年の気温および日射量と概ね一致し、このことは、藻類群集のバイオマスの経年変動は、各年の気象条件の変動の影響を受けていることを示唆している。

一方で、藻類の群集構造と、バイオマスの高度分布パターンには大きな経年変動は見られなかった。気象条件によらず、観測期間では藻類群集構造もバイオマスの高度分布パターンもほぼ変化しなかった。

以上の結果から、カナック氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動および考えられるその要因がはじめて明らかになった。氷河表面状態の変化に応答して、藻類群集はバイオマスと群集構造を季節変化させることが示された。また、年毎の気象条件に応答して、氷河上の藻類群集はそのバイオマスを大きく経年変動させることが示された。これらの特徴は前 2 章で扱ってきた氷河とは一部では異なり、一部では一致する。以上のことをふまえて第 4 章では、第 1 章から第 3 章の各地域の結果を比較し、藻類群集の時間軸上の変化の地域差を解明していく。

## 第4章 雪氷藻類群集の季節変化と経年変動の地域分類

### 4-1. はじめに

ここまで示した第1章から第3章によって、アジア中部乾燥域、ユーラシア大陸側北極域、北米側北極域という、3つの地域の氷河の雪氷藻類群集の経年変動と季節変化が初めて明らかになった。各氷河の藻類群集の経年変動と季節変化は、氷河の表面に形成された藻類群集の性質によって、それぞれに異なるかたちで、地域の気象の変動に対する応答をしていると考えられた。

前述のように、先行研究によって、各地の氷河上の藻類群集には地域差があることが明らかになっている。アジア中部乾燥域の氷河の藻類群集は、糸状シアノバクテリアが優占する (e.g. Segawa and Takeuchi, 2010; 田中, 2010)。一方で、北極圏の氷河では緑藻の *Ancylonema nordenskioldii* が優占種となる (e.g. 田中, 2012)。ヒマラヤの藻類群集では緑藻の *Mesotaenium berggrenii* が優占しつつも、同時に高い細胞濃度でシアノバクテリアが含まれている (Yoshimura et al., 1997)。南米の氷河では、優占種となる緑藻の種類は氷河によって異なるものの、他の地域では確認されていない独自種の緑藻が、共通して含まれている (植竹, 未発表; 今野, 未発表; 田中, 未発表)。アフリカの氷河には、雪氷藻類とコケ植物からなる独特の生物群集が形成されている (Uetake et al., 2014)。

このような地域差は、氷河上の雪氷藻類群集の経年変動や季節変化にも当てはまるのではないだろうか。前述のように、ここまでの章で行った分析によって、各地の藻類群集の経年変動と季節変化には、相違点と共通点があることが示されており、各地域の優占種の生態的特性が反映されていると考えられる。

雪氷藻類群集の経年変動と季節変化の地域の違いを理解することは、様々な点で今後の氷河および雪氷藻類の研究において有用であると考えられる。雪氷藻類群集は氷河の融解に影響を与える要素の一つであるため、藻類群集が経年変動や季節変化するという事実は、藻類が氷河の融解に与える影響もまた経年変動や季節変化するということを意味する。よって、各地の氷河で雪氷藻類群集の経年変動を把握することは今後の氷河の融解を予測する上で重要である。氷河の融解プロセスを正確に理解するためには、季節によって変化する藻類群集の影響を考慮する必要もあるだろう。しかしながら、一つの氷河の藻類群集の経年変動を明らかにするためには数年間の継続した調査が、季節変化を明らかにするためには融解期間中の数ヶ月間に渡っての調査が、それぞれ必要になる。ある地域の雪氷藻類群集の時間軸上の変化を把握するために、この様な調査を地域内の全ての氷河で行うことは現実的ではないだろう。加えて、氷河までのルートや、氷河の形状から、物理的に藻類

群集の調査が困難な氷河も多い。地域ごとの藻類群集の経年変動や季節変化の特徴が明確になれば、それを当てはめることで、実際に調査を行わずとも同一地域内の氷河の藻類群集構造を予測し、氷河の融解への影響を見積もることが出来るようになるだろう。さらに、どのような藻類群集構造の特徴や、どのような環境条件によって、藻類群集の経年変動の形態が決定されているのかまで明らかに出来れば、同一地域内に限らず、藻類群集構造や環境条件が類似する、他の地域の氷河における経年変動の予測にも適用できる可能性がある。

本章では、第1章で扱ったアジア中部乾燥域の天山山脈に位置するウルムチの氷河、第2章で扱ったユーラシア大陸側北極域の東シベリア・スタラルハヤタ地域の氷河、第3章で扱った北米側北極域、グリーンランドのカナック氷河の、それぞれの藻類群集と、その経年変動および季節変化を比較する。これによって、藻類群集の経年変動および季節変化の地域差を明らかにすることを目的とする。また、各地域の比較から、藻類群集の経年変動や季節変化が、どのような藻類群集構造上の特徴や気候条件によって決定されているのか明らかにしていくことを試みる。

## 4-2. 手法

### 4-2-1. 3氷河の藻類群集の比較

第1章で示した天山山脈のウルムチの氷河、第2章で示した東シベリアのスタラルハヤタの氷河、第3章で示したグリーンランドのカナック氷河の調査結果を整理し、比較を行う。ウルムチとスタラルハヤタでは複数の氷河で調査を行ったが、第1章と第2章で示されたように、両地域の氷河において、特定の1氷河の藻類群集の調査結果を地域の代表として扱うことは妥当であると判断できた。そのため、ウルムチの代表としてはNo.1氷河の調査結果を、スタラルハヤタの代表としてはNo.31氷河の調査結果をそれぞれ用いる。

まず、各地域の藻類群集の特徴の違いを明確にする。そのために、各氷河の代表年において、各地域の藻類群集の特徴を表す要素である、観察される藻類の種類、雪氷藻類の平均的なバイオマス、バイオマスの高度変化、藻類群集の構造についてまとめる。基本的には、どの氷河でも調査が行われた2012年の結果を用いて比較する。観察される藻類種の比較には、表1-5、表2-2、表3-4を用いる。平均的なバイオマスの比較には、各氷河の裸氷域における平均値を算出して用いる。前述のように、スタラルハヤタとカナックの氷河では各年のバイオマスの差が大きかったために、バイオマスの値に関しては、2012年のみでなく全調査年の結果を比較することとした。バイオマスの高度変化に関しては、図1-34、図2-24、図3-18を元に整理する。藻類群集の構造については、各氷河の裸氷域の

各調査地点において、藻類群集全体のバイオマスに対して、各種の藻類が占めたバイオマスの割合から、裸氷域での平均値を算出した。

#### 4-2-2. 2氷河の藻類群集の季節変化の比較

最後に、各地域の藻類群集の季節変化を比較する。比較に用いるのは、2013年のウルムチの2ヶ月間の藻類群集の季節変化のデータと、2014年のカナックの2ヶ月間の藻類群集の季節変化のデータである。上記同様、各地域の藻類群集の特徴を表す要素である、観察される藻類の種類、各地点の雪氷藻類の平均的なバイオマス、バイオマスの高度変化、藻類群集の構造の、それぞれの要素の季節変化について比較する。第1章と第3章の成果により、藻類群集の季節変化は積雪の融解に伴うものと、表面状態が裸氷になった後に起こるものの、2つに分けられることが明らかになったため、本章での比較は両者を分けて行う。観察される藻類の季節変化については表1-4と表3-3、各地点のバイオマスおよびバイオマスの高度変化については図1-30と図3-16、藻類群集の構造については図1-31と図3-17を用いて整理する。

#### 4-2-3. 3氷河の藻類群集の経年変動の比較

次に、各地域の藻類群集の経年変動を比較する。比較に用いるのは、ウルムチの2007年および2010年から2014年までの6年間のデータ、スントルハヤタとカナックの2012年から2014年までの3年間のそれぞれのデータである。上記と同様に、各地域の藻類群集の特徴を表す要素である、観察される藻類の種類、雪氷藻類の平均的なバイオマス、バイオマスの高度変化、藻類群集の構造の、それぞれの経年変動について整理し、3氷河間で比較する。観察される藻類については表1-5と表2-2および表3-3から表3-5、各地点のバイオマスの経年変動は図1-34と図2-35および図3-25、バイオマスの高度分布のパターンの経年変動については図1-34と図2-24および図3-18、藻類群集の構造の経年変動については図1-35、図2-25、図3-19を用いて整理する。また、氷河ごとの総バイオマスおよび、シアノバクテリアと緑藻のそれぞれのバイオマスの経年変動の振れ幅を明確にするために、各年の各地点における上記3データを表にまとめ、各氷河の地点ごとの経年変動における、バイオマスの最大値を、最小値で割った比を求めた。

### 4-3. 結果

以下では、2012年のNo.31氷河の調査結果については田中（2012）を引用した。

#### 4-3-1. ウルムチ, 東シベリア, グリーンランドの藻類群集の比較結果

##### 各氷河で観察される藻類の比較

2012年のウルムチ, No.1 氷河で観察された藻類は, 緑藻である *Cylindrocystis brébissonii* および *Chloromonas* sp., シアノバクテリアである *Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアが3種と, *Chroococcus* 目の球形シアノバクテリアが3種であった。2012年の東シベリア, No.31 氷河で観察された藻類は, 緑藻である *Ancylonema nordenskioldii* および *Chloromonas* sp., シアノバクテリアである *Calothrix parietina* と, *Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアが3種と, *Chroococcus* 目の球形シアノバクテリアが1種であった。2012年のグリーンランド, カナック氷河で観察された藻類は, 緑藻である *Ancylonema nordenskioldii*, *Mesotaenium berggrenii*, *Cylindrocystis brébissonii*, *Chloromonas* sp. および分類不明の小型球形緑藻が1種と, *Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアと *Chroococcus* 目の球形シアノバクテリアが各1種であった。

観察された藻類種を比較すると, カナック氷河は他の氷河に比べて観察される緑藻の種が最も多く(5種), 一方で, 観察されるシアノバクテリアの種が最も少なかった(2種)。これに対して, No.1 氷河では観察される緑藻の種が最も少なかった(2種) 一方で, 最も多くの種のシアノバクテリアが観察された(6種)。なお, No.31 氷河では緑藻は2種, シアノバクテリアは5種観察された。3氷河に共通して観察されたのは緑藻の *Chloromonas* sp. であった。*Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアと *Chroococcus* 目の球形シアノバクテリアについても, 3氷河で共通して観察されたが, これらが科や属のレベルで同一種であるかは, 本研究で用いた光学顕微鏡観察による分析では判断できなかった。緑藻の *A. nordenskioldii* は No.31 氷河とカナック氷河で共通して観察された。また, 国立極地研究所の瀬川高弘研究員の協力の元で同種の遺伝子解析を行ったところ, 両氷河で観察された *A. nordenskioldii* は遺伝子的にも同種であると判断でき, またアラスカのグルカナ氷河で観察されるものとも遺伝子的に一致する種であった。緑藻の *C. brébissonii* は No.31 氷河とカナック氷河で共通して観察された。緑藻の *M. berggrenii* はカナック氷河でのみ, 糸状シアノバクテリアの *C. parietina* は No.31 氷河でのみ, それぞれ観察された。

##### 各氷河の藻類バイオマスの比較

東シベリアとグリーンランドの氷河の裸氷域の藻類バイオマスの平均値は, ある年においてはウルムチのものよりも大きく, またある年においてはウルムチのものよりも小さかった。図4-1はウルムチの No.1 氷河と東シベリアの No.31 氷河およびグリーンランドのカナック氷河の, 各調査年における, それぞれの裸氷域内の各地点のバイオマスを黒丸で,

その平均値を赤十字で示したものである。例として2012年のNo.1氷河、2012年と2013年のNo.31氷河およびカナック氷河を見ると、それぞれの平均値は、0.26 mL m<sup>-2</sup> (2012年ウルムチ)、1.91 mL m<sup>-2</sup> (2012年スタルハヤタ)、0.17 mL m<sup>-2</sup> (2013年スタルハヤタ)、0.35 mL m<sup>-2</sup> (2012年カナック)、4.5×10<sup>-3</sup> mL m<sup>-2</sup> (2013年カナック)であった。No.31氷河とカナック氷河の裸氷域のバイオマスの平均値は、2012年の場合はどちらもNo.1氷河の値を上回るが、2013年の場合はどちらもNo.1氷河の値を下回った。

バイオマスの高度分布のパターンは、東シベリアとグリーンランドの氷河では似たパターンを示したが、ウルムチの氷河ではそれとは異なるパターンを示した。2012年におけるウルムチのNo.1氷河では、裸氷域内の地点(UmA1からUmA5; 標高3770~4010 m)ではバイオマスは有意な差を示さなかった。これに対して、2012年における東シベリアのNo.31氷河とグリーンランドのカナック氷河は、裸氷域内でバイオマスが有意に変化し、またバイオマスの最大値は氷河中流部で示されるという点で一致した。No.31氷河では、バイオマスの最大値は氷河中流部StA4(標高2354 m)で示され、より下流側(標高2120~2257 m)では標高の低下に伴ってバイオマスが減少、より上流側(標高2246 m)でもバイオマスは減少した。カナック氷河では、バイオマスの最大値は氷河中流部Qa2(標高441 m)で示され、より上流側(標高668~939 m)では標高の上昇に伴ってバイオマスが減少、より下流側(標高247 m)でもバイオマスは減少した。また、カナック氷河では、氷河中流部Qa4(標高778 m)にて、バイオマスが特に大きく減少していた。なお、積雪域でバイオマスが有意に低下するという点は、すべての氷河で一致した。

### 各氷河の藻類群集構造の比較

積雪域の藻類群集における優占種は全ての氷河で同属のものが観察された一方で、裸氷域においては、東シベリアとグリーンランドの氷河では優占種は共通したが、ウルムチでは異なる種であった。3地域のすべての氷河の積雪域においては、*Chloromonas* sp.が優占種となった。ウルムチのNo.1氷河では、2012年のみ積雪域での調査が不可能であったものの、それ以外の5年間では、積雪域である標高4090 m地点で*Chloromonas* sp.が占める割合は65~87%であった。2012年の北極域氷河の積雪域で同種が占める割合は、それぞれ82% (東シベリア, No.31氷河, 標高2540 m地点)、61% (グリーンランド, カナック氷河, 標高1090 m地点)であった。2012年のNo.1氷河の裸氷域における優占種は糸状のシアノバクテリアであり、裸氷域内の各地点(標高3765~3990 m)の藻類群集の92~98%を同種が占めた。2012年のNo.31氷河とカナック氷河の裸氷域における優占種は*A. nordenskioldii*であり、裸氷域内の各地点の藻類群集において、No.31氷河裸氷域(標高2120~2446m)ではそ

の 51~95%を、カナック氷河裸氷域 (標高 247~939m) ではその 44~83%を同種が占めた。各調査年の各氷河の裸氷域の藻類群集において、それぞれの藻類が占める平均的な割合は図 4-2 に示した。

東シベリアとグリーンランドの氷河には、局所的に、群集構造において糸状シアノバクテリアが占める割合が増加する地点があった。2012 年の No.31 氷河では、氷河末端部の StA1 地点 (標高 2120 m) において糸状シアノバクテリアの占める割合は 16%であったが、より上流側の他の地点では同種の占める割合は 1~5%であった。2012 年のカナック氷河では、氷河中流部の Qa4 地点 (標高 778 m) において糸状シアノバクテリアの占める割合が 26%となっていたが、より上流側および下流側の各地点では、その割合は 0~3%であった。

#### 4-3-2. ウルムチとグリーンランドの藻類群集の季節変化の比較結果

##### 氷河表面の変化に伴う藻類群集の季節変化

ウルムチとグリーンランドの氷河のどちらでも、氷河表面の積雪が融けて消失すると、バイオマスの値が変化した。2013 年の No.1 氷河 (ウルムチ) では、氷河表面の積雪が融解し裸氷が露出するとバイオマスが増加した。この季節変化は氷河中流部 UmA4 と UmA5 の 2 地点で観察され、UmA4 では  $4.7 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.42 \text{ mL m}^{-2}$  へ、UmA5 では  $3.7 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$  から  $0.28 \text{ mL m}^{-2}$  へ、バイオマスが増加した。統計検定 (t 検定) の結果、積雪消失前と後のバイオマスには有意な差があった (UmA4 で  $t = 2.920$ ,  $P = 0.014 < 0.05$ ; UmA5 で  $t = 2.132$ ,  $P = 0.011 < 0.05$ )。2014 年のカナック氷河 (グリーンランド) では、氷河表面が積雪であった時点では、氷河全体で雪氷藻類群集は観察されなかった。積雪が融解し、氷河表面がスーパーインポーズドアイス (SII) になると氷河表面に雪氷藻類群集が発生した。この後、SII が融解し裸氷が露出したが、統計検定 (t 検定) の結果、SII 表面と裸氷表面の藻類バイオマスに有意な差はなかった。

ウルムチとグリーンランドの氷河のどちらでも、氷河の表面状態が変化すると、藻類群集の構造が変化した。2013 年の No.1 氷河では、積雪が融解するまでは緑藻の *Chloromonas* sp. が群集構造における優占種であったが、裸氷の露出後は糸状のシアノバクテリアが優占種となった。2014 年のカナック氷河では、積雪表面では藻類群集が観察されなかったが、積雪が融解し氷河表面が SII になると、緑藻 *A. nordenskioldii* が優占種となる藻類群集が確認された。この藻類群集は SII が融解して裸氷が露出しても変化しなかったが、氷河中流部 Qa4 でのみ、裸氷が露出すると、藻類群集において糸状シアノバクテリアが占める割合が増加した。

### 裸氷露出後の藻類群集の季節変化

ウルムチとグリーンランドの氷河では、氷河の表面状態が裸氷になった後は、バイオマスの値は統計的に有意な季節変化をすることはなかった。統計検定 (t 検定) の結果、裸氷露出後の調査地点のバイオマスは、2013 年の No.1 氷河 (ウルムチ) と 2014 年のカナック氷河 (グリーンランド) のどちらでも有意な季節変化を示さなかった。

ウルムチとグリーンランドの氷河では、氷河の表面状態が裸氷になった後は、バイオマスの高度分布のパターンも大きく季節変化することはなかった。2013 年の No.1 氷河においては、バイオマスは裸氷域内で有意な高度変化を示さず、この状態は裸氷の露出後は常に維持されていた。2014 年のカナック氷河では、氷河中流部 Qa2 地点でバイオマスが最大値を示し、下流側の Qa1 地点と上流側の Qa3 から Qa4 地点ではバイオマスが低下するという高度分布のパターンが、裸氷の露出後に季節変化することはなかった。

ウルムチとグリーンランドの氷河のどちらでも、氷河の表面状態が裸氷になった後は、藻類群集の構造は季節変化しなかった。2013 年の No.1 氷河においては、裸氷域における優占種は常に糸状のシアノバクテリアであった。2014 年のカナック氷河では、裸氷域の優占種は常に緑藻 *A. nordenskioldii* であった。また、カナック氷河では、氷河中流部 Qa4 地点で糸状シアノバクテリアの占める割合が他地点よりも大きくなるという特徴も裸氷の露出後は季節変化しなかった。

### 4-3-3. ウルムチ、東シベリア、グリーンランドの藻類群集の経年変動の比較結果

#### 観察される藻類種の比較

氷河上で観察される藻類種は、全ての氷河で年によって変化することはなかった。4-3-1 で示した、各氷河で藻類群集を構成している各種の藻類は、各氷河の全ての調査年において、氷河上のいずれかの地点で必ず観察された。

糸状シアノバクテリアの細胞濃度が最大値を示す地点は、東シベリアとグリーンランドの氷河では毎年同じであった。東シベリア、No.31 氷河では、2012 年と 2013 年に共通して、氷河末端部 StA1 (標高 2120 m) で、*Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアの細胞濃度が最大値を示していた。グリーンランド、カナック氷河では、2012 年と 2014 年に共通して、氷河中流部 Qa4 (標高 778 m) で、*Oscillatoria* 科の糸状シアノバクテリアの細胞濃度が最大値となった。一方で、ウルムチの No.1 氷河では、糸状シアノバクテリアが最大の細胞濃度を示す地点は経年変動を示した。例として *Osc. cyanobacterium* 3 では、2007 年には氷河中流部 UmA4 (3990 m) で、2010 年には氷河中流部 UmA3 (3870 m) で、2011 年には氷河中流部

UmA5 (4010 m) で、それぞれ細胞濃度が最大となった。他の種については表 1-4、および表 3-3 から表 3-5 に示した。

緑藻の *C. brébissonii* の高度分布は、ウルムチとグリーンランドの氷河のともに大きく経年変動した。*C. brébissonii* が観察された氷河は、ウルムチの No.1 氷河と、グリーンランドのカナック氷河であった。No.1 氷河においては、この種は 2007 年には氷河下流側の地点 (UmA1 から UmA4. 標高 3770~3990 m) で観察されたが、2010 年は UmA1 から UmA2 (標高 3820 m) までの範囲でのみ観察され、2011 年には UmA1 から UmA3 (標高 3870 m) で観察された。それぞれの年で最大の細胞濃度を示した地点は UmA4 (2007 年)、UmA1 (2010 年)、UmA2 (2011 年) であった。カナック氷河では、*C. brébissonii* は 2012 年には、氷河裸氷域末端部 Qa1 (標高 247 m) と裸氷域中流部の Qa3 (標高 668 m) で、2013 年には Qa1 と Qa2 (標高 441 m) で、2014 年には裸氷域中流部の Qa4 (標高 778 m) のみで観察された。それぞれの年で最大の細胞濃度を示した地点は、Qa3 (2012 年)、Qa1 (2013 年)、Qa4 (2014 年) であった。

#### 藻類のバイオマスの経年変動の比較

藻類群集バイオマスの経年変動は、東シベリアとグリーンランドの氷河では、ウルムチのそれに比べて、非常に大きな変動幅を示した。図 4-3 は No.1 氷河 UM1 と UM3, UM5 におけるバイオマスの経年変動を示したグラフであり、図 2-35 は No.31 氷河 A2 と A4 の、図 3-25 はカナック氷河 Qa1 と Qa2 における同様のものである。No.1 氷河の裸氷域におけるバイオマスは 2007 年以降、有意な経年変動を示さなかった。一方で、No.31 氷河とカナック氷河では有意な経年変動を示しており、特に 2012 年の値は他の年よりも大きかった。表 4-2 は各年の各氷河における各調査地点の藻類バイオマスの平均値を示したものである。また、各地点でバイオマスが最大となった年のバイオマス値を、バイオマスが最小となった年のバイオマス値で割った数値も示しており、これは各地点の藻類群集のバイオマスの経年変動の振れ幅を表している。No.1 氷河の各地点では、この数値は 2 から 3 であり、バイオマスの経年変動の振れ幅が小さい。これに対して、No.31 氷河では 4 から 45、カナック氷河では 7 から 326 と、非常に振れ幅が大きい。

藻類群集の経年変動と気象条件の関係も、東シベリアおよびグリーンランドの氷河と、ウルムチの氷河では、大きく異なっていた。各年の気温と降水量、日射量については図 4-4 と図 4-5、および表 4-1 に整理した。グリーンランドのカナック氷河では、藻類バイオマスと気温の経年変動は正の相関を示し、調査年の中でバイオマスが最大となった年は気温が最高となった年と一致した (2012 年)。また、バイオマスが最小となった年と、気温

が最低となった年も一致した（2013年）。東シベリアのNo.31氷河でも、藻類バイオマスが最大となった年は気温が最高となった年と一致した（2012年）。一方で、ウルムチNo.1氷河では、融解期の平均気温は毎年異なるにも関わらず、各年のバイオマスは有意な変動を示さなかった。日射については、No.31氷河では、バイオマスが最大となった年と日射量が最大となった年が一致した一方で、カナック氷河では、バイオマスが最小となった年と日射量が最大となった年が一致した。

東シベリアとグリーンランドの氷河の緑藻の経年変動の幅は、ウルムチの氷河の緑藻や糸状シアノバクテリアの経年変動の幅と比較して大きかった。表4-3は3地域の氷河における、各年各調査地点の緑藻のバイオマスの平均値を示したものである。また、各地点で緑藻のバイオマスが最大となった年の緑藻バイオマス値を、緑藻バイオマスが最小となった年の緑藻バイオマス値で割った数値も示しており、これは各地点の緑藻バイオマスの経年変動の振れ幅を表している。表4-4は糸状シアノバクテリアについて同様の内容をまとめたものである。ウルムチのNo.1氷河では、振れ幅を示す数値は、緑藻と糸状シアノバクテリアのどちらも2から3であった。これに対して、東シベリアのNo.31氷河においては、緑藻のこの数値は4から42と振れ幅が大きい。グリーンランドのカナック氷河でも同様に、緑藻では12から800となり振れ幅は大きい。また、No.31氷河とカナック氷河の糸状シアノバクテリアの場合は、地点によって振れ幅に大きな差がある。No.31氷河においては氷河末端部StA1（標高2120m）と氷河中流部StA3（標高2252m）において、糸状シアノバクテリアのバイオマスの経年変動の振れ幅が小さく、数値は4から6であった。これに対し、他の地点では69から320と振れ幅は大きい。同様にカナック氷河の場合は、氷河中流部のQa2からQa4（標高441~778m）では振れ幅が小さい（2から4）のに対し、氷河末端部Qa1（標高247m）ではこの数値は22であり、糸状シアノバクテリアのバイオマスの経年変動の振れ幅が大きい。

#### 藻類群集の構造の経年変動の比較

全ての氷河において、裸氷域と積雪域のそれぞれにおける群集構造の優占種は年によって変わることはなかった。ウルムチのNo.1氷河においては、常に積雪域の優占種は緑藻の*Chloromonas* sp.であり、裸氷域の優占種は糸状シアノバクテリアであった。東シベリアのNo.31氷河においては、常に積雪域の優占種は*Chloromonas* sp.であり、裸氷域の優占種は緑藻の*A. nordenskioldii*であった。グリーンランドのカナック氷河でも同様に、積雪域の優占種は常に*Chloromonas* sp.であり、裸氷域の優占種は常に*A. nordenskioldii*であった。

東シベリアとグリーンランドの氷河では、常に同じ地点で、藻類群集中の糸状シアノバクテリアが占める割合が増加していた。東シベリア、No.31 氷河では、2012 年と 2013 年に共通して、氷河末端部 StA1（標高 2120m）で、糸状シアノバクテリアの占める割合が大きくなった。グリーンランド、カナック氷河では、2012 年と 2014 年に共通して、氷河中流部 Qa4（標高 778m）で、糸状シアノバクテリアの占める割合が大きくなっていた。

#### 4-4. 考察

##### 4-4-1. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集

特徴の違いに基づき、氷河上の雪氷藻類群集を北極域型とアジア中部乾燥域型に分類した。調査を行った 3 地域の藻類群集は、東シベリアとグリーンランドの氷河で共通点が多くあるのに対し、ウルムチの氷河では他の 2 つとは異なるものであった。このことは、それぞれの藻類群集が、北極地域とアジア地域の地理的な条件を反映している可能性がある。田中（2010）で報告したように、2007 年のウルムチ No.1 氷河の雪氷藻類群集の特徴は、祁連山脈のチーイー氷河で報告されたもの（Segawa and Takeuchi, 2010）および、同山脈のシーイー氷河で観察されたもの（田中、未発表）と一致した。これらの氷河では糸状のシアノバクテリアが優占する藻類群集が形成されていた。各氷河に共通する環境上の特徴は、タクラマカン砂漠など周囲の乾燥域から多量の鉱物粒子が供給されること、そしてそこに含まれる炭酸塩鉱物の加水分解によって氷河の融解水が高 pH 状態になり、シアノバクテリアの活動に有利な環境が形成されていることであると考えられた（e.g. 田中, 2010）。ここから、糸状のシアノバクテリアが優占するという藻類群集の特徴はアジア中部乾燥地域の雪氷藻類群集に共通する特徴であると判断し、以下ではアジア中部乾燥域型の藻類群集と分類する。一方で、東シベリアに位置する No.31 氷河の雪氷藻類群集は、緑藻の *Ancylonema nordenskioldii* が優占種となるという特徴を示し、これは他の北極圏氷河で行われた先行研究の報告と一致した（田中, 2012）。本研究第 3 章で明らかになったグリーンランドのカナック氷河表面の藻類群集の特徴もこれに一致している。これらのことから、上記の特徴を示す藻類群集は北極圏およびその周辺地域の氷河の藻類群集に共通する特徴であると判断し、以下では北極域型の藻類群集と分類する。

##### 4-4-2. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集の季節変化の違い

北極域氷河とアジア中部乾燥域氷河のどちらであるかにかかわらず、融解期の進行によって氷河の表面状態が変化すると、藻類群集構造は変化し、バイオマスも増加することが明らかになった。ウルムチの No.1 氷河では、融解期の進行によって積雪が融解し、裸氷が

露出すると、その地点のバイオマスは増加し、藻類群集の構造が変化した。グリーンランドのカナック氷河においては、積雪表面では藻類群集は観察されなかったが、積雪が融解してスーパーインポーズドアイス (SII) が露出すると、その表面で藻類群集が観察されるようになった。以上に加えて、先行研究によって藻類群集の季節変化が明らかになっているアラスカのグルカナ氷河でも、裸氷の露出に伴ってバイオマスは増加し、藻類群集の構造も *Chlamydomonas nivalis* が優占するものから *A. nordenskioldii* が優占するものへと変化したことが報告されている (Takeuchi, 2013)。前述のように、Yoshimura et al. (1997) によって、積雪環境は裸氷環境に比べて雪氷藻類の繁殖が困難であることが示されている。また同研究では、氷河上の雪氷藻類は積雪環境を好むものと裸氷環境を好むものに分けられることも指摘されている。このため、どの地域であっても、氷河表面が積雪から変化した際に藻類群集は変化したのだろう。以上から、融解期の進行による積雪の消失と、それに伴う藻類の群集構造の変化とバイオマスの増加は各地の氷河に共通する一般的な季節変化であると考えられる。

北極域型の寒冷氷河で、SII 上に発生した藻類群集が SII 消失後も維持されるか否かは、クリオコナイト粒によって影響を受けると考えられた。カナック氷河においては、融解期の進行によって SII が融解し裸氷が露出すると、ほとんどの地点では藻類のバイオマス、群集構造ともに変化はなかったが、Qa4 地点にて群集構造に占める糸状シアノバクテリアの割合が増加した。これは 3 章でも示したように、糸状シアノバクテリアが形成するクリオコナイト粒の影響によるものだと考えられる。SII が発生する寒冷氷河のうち、氷河上にクリオコナイト粒が形成されている氷河においては、積雪の消失のみでなく SII 消失にともなう局所的な群集構造の変化が起こりうるという点にも留意が必要だろう。逆に言うならば、氷河上のクリオコナイト量が少なければ SII 上に形成された群集構造は、SII が消失してもほぼ季節変化せず、裸氷上に維持されると考えられる。

氷河表面が裸氷に変化した後の藻類群集の構造が、北極域氷河、アジア中部乾燥域氷河ともに季節変化を示さなかったことは、藻類の群集構造は気象条件から受ける影響が小さいことを示している。No.1 氷河においては、2007 年から 2011 年の期間では、7 月から 8 月の気温には融解期の進行に伴う上昇傾向があり、また 2013 年の現地観測においては、8 月以降に降水量が減少した。しかし、氷河表面が裸氷に変化した 2013 年 8 月 2 日以降の観察では、藻類群集の優占種は常に糸状シアノバクテリアであり、季節変化しなかった。カナック氷河においても、7 月から 8 月にかけては、融解期の進行に伴う気温の上昇傾向と、降水量の増加傾向があった。しかし、裸氷域の藻類群集の優占種は常に緑藻 *A. nordenskioldii* であった。先行研究が行われたアラスカのグルカナ氷河でも、氷河末端の 1 地点を除いた

全ての調査地点（3 地点）では、氷河表面が裸氷に変化した後は、群集構造の優占種は常に *A. nordenskioldii* で季節変化しなかった。以上のことは、氷河表面が裸氷に変化した後は、藻類群集の構造は変化しないという点が、各地の氷河に共通する一般的な季節変化であることを示唆する。これは、1 章から 3 章で言及し、また 4-4-3 でも詳しく述べるように、藻類群集の構造は気温や降水量、日射量といった気象条件の影響をほぼ受けないため、融解期の進行に伴って気温や降水量が変化したとしても季節変化は示さないのだと考えられる。

氷河表面が裸氷に変化した後の藻類群集のバイオマスの季節変化は、氷河によって異なり、現状では単純に地域分類できないと考えられる。ウルムチの No.1 氷河と、グリーンランドのカナック氷河のどちらでも、氷河表面が裸氷に変化した後は、バイオマスの値は季節変化を示さなかった。またバイオマスの高度変化のパターンも同様に季節によって変化することはなく、No.1 氷河やカナック氷河のそれぞれの高度変化の特徴は変化することはなかった。これに対して、先行研究が行われたアラスカのグルカナ氷河では氷河表面が裸氷域になった後もバイオマスは増加し続けた (Takeuchi, 2013)。また、バイオマスの高度変化のパターンも氷河の表面状態の変化によらず季節変化し、8 月の時点では、氷河末端部のバイオマスが上流側の他地点とほぼ同じというパターンを示したバイオマスの高度分布が、9 月には、氷河末端部のバイオマスが上流側の他地点よりも低くなるというパターンへと変化していた。北極域型の藻類群集を示すグリーンランドとアラスカの 2 氷河間でもバイオマスの季節変化が異なった理由については、はっきりしたことはわからない。考えられる可能性としては、一日あたりの日照時間の差が挙げられる。グルカナ氷河が存在するのは北緯約 64 度の地点であり、一般に白夜は発生しない。これに対してカナック氷河が存在するのは北緯約 77 度の地点であり、白夜が発生し、氷河の融解期間中は常に氷河表面は日射に晒されている。Takeuchi (2001) や田中 (2012) では、北極域の氷河の特徴である氷河下流側でのバイオマスの減少は、緑藻が融解水流の影響を受けるために生じると示唆されており、グルカナ氷河でバイオマスの高度分布のパターンが変化したのも融解期の進行によって氷河末端部の融解水流が激しくなったためと考えられている (Takeuchi, 2013)。カナック氷河では、露出した裸氷が常に日射に晒されるために、氷河末端部のバイオマスが上流側の他地点よりも低くなるという高度分布のパターンがより早く形成され、グルカナ氷河のように融解期の進行に伴ってバイオマスの高度分布のパターンが変化する過程が観察されなかったのかもしれない。2014 年のカナック氷河でも、更に短い時間間隔で季節変化の調査を行っていれば、高度分布パターンの変化が観察された可能性があるといえる。また、

グルカナ氷河はカナック氷河よりも氷体温度が高く、スーパーインポーズドアイス層があまり発達しないため、群集構造の季節変化に違いが生じたのかもしれない。

#### 4-4-3. 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集の経年変動の違い

##### 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集におけるバイオマスの経年変動

北極域氷河の藻類群集と、アジア中部乾燥域氷河の藻類群集では、藻類バイオマスの経年変動に大きな違いがあることが明らかになった。アジア中部のウルムチに位置する No.1 氷河においては、氷河上の雪氷藻類群集のバイオマスは有意な経年変動を示さなかった。一方で、ユーラシア大陸側北極域の東シベリアに位置する No.31 氷河においては、藻類バイオマスが有意な経年変動を示した。同様に北米側北極域のグリーンランド、カナック氷河においても、氷河上の雪氷藻類群集のバイオマスは有意な経年変動を示していた。空間的には離れた地域であるにも関わらず、ユーラシア大陸側北極域、北米側北極域の氷河ともに、藻類バイオマスの経年変動が大きいという点は共通していた。これらのことは、アジア中部乾燥域型の雪氷藻類群集はバイオマスがほぼ経年変動しないのに対し、北極域型の藻類群集はバイオマスが経年変動するという点、すなわち雪氷藻類群集のバイオマスの経年変動には地域差があることを示している。

3 地域の調査結果は、北極域型の藻類群集のバイオマスの経年変動の振れ幅は、アジア中部乾燥域型に比べて、非常に大きいことを示している。東シベリアの No.31 氷河では、2012 年にバイオマスが最大の値を示した。この年の同氷河の裸氷域におけるバイオマスの平均値は  $1.91 \text{ mL m}^{-2}$  であり、同年の No.1 氷河の値 ( $0.26 \text{ mL m}^{-2}$ ) の約 7 倍である。同様に 2012 年のグリーンランド、カナック氷河のバイオマスの値は  $0.35 \text{ mL m}^{-2}$  であり、これは同年のウルムチとほぼ同じ値である。一方で、2013 年の No.31 氷河のバイオマスは  $0.17 \text{ mL m}^{-2}$  であり、この値は同氷河の 2012 年の値の約 11 分の 1 であり、同年の No.1 氷河の値 ( $0.25 \text{ mL m}^{-2}$ ) よりも小さい。同様にカナック氷河の 2013 年のバイオマス ( $4.5 \times 10^{-3} \text{ mL m}^{-2}$ ) は、2012 年の同氷河のバイオマスの約 90 分の 1 であり、やはり、同年の No.1 氷河の値を大きく下回る。ここから、北極域型の藻類群集のバイオマスの経年変動の振れ幅は、非常に大きいということがわかる。

このような藻類群集の経年変動の違いは、それぞれの地域の氷河の融解量にも異なる影響を与えると考えられる。前述のように、氷河上に繁殖した藻類は氷河のアルベドを低下させ、氷河の融解を促進する (e.g. Takeuchi, 2002)。つまり、氷河上の藻類群集のバイオマスが大きければ、それだけ氷河の融解を促進し、バイオマスが小さければ、藻類が氷河の融解に与える影響は小さくなるのである。アジア中部乾燥域型の藻類群集ではバイオマス

の経年変動の幅が小さく、有意な変動は示さない。一方で北極域型の藻類群集では、ある年にはアジア中部乾燥域型のバイオマスを上回り、ある年にはアジア中部乾燥域型のバイオマスを大きく下回る。以上のことから、アジア中部乾燥域型の藻類群集は氷河の融解に対して一定の影響を与え続けるのに対し、北極域型の藻類群集は年によって氷河の融解に与える影響が大きく異なると考えられる。

北極域型の藻類群集のバイオマスの経年変動の変動幅が大きい要因は、藻類群集が融解期の平均気温の影響を強く受けるためと考えられる。グリーンランド、カナック氷河においては、調査期間中で地域の夏季の平均気温が最も高い年と氷河上の藻類群集バイオマス値が最も大きい年（2012年）が一致し、また、夏季の平均気温が最も低い年と氷河上の藻類群集バイオマス値が最も小さい年（2013年）も一致した。東シベリアの No.31 氷河においても、地域の夏季の平均気温が最も高い年と氷河上の藻類群集バイオマス値が最も大きい年（2012年）が一致していた。以上の事実は、北極域型の藻類群集は、融解期の平均気温に強い影響を受けることを示唆している。

では、なぜ高い気温が藻類群集のバイオマス増加に繋がったのかであるが、これについては三つの可能性が考えられる。一つ目の可能性は、クリオコナイトホールの崩壊頻度の増加による、氷河表面への藻類供給量の増加である。上述のように、北極域型の藻類群集が形成されている氷河にはクリオコナイトホールが多く存在している。また、3章で示したように、クリオコナイトホール内に形成されている藻類群集は氷河表面のそれに比べて単位面積当たりの各種細胞数が多い。クリオコナイトホールが崩壊すると、ホールの内容物は氷河表面に拡散するため、ホールの崩壊は氷河表面に藻類が供給されることを意味する。先行研究によれば、クリオコナイトホールの崩壊頻度は大気と氷河面間での熱輸送によって決定され、氷河に入力される顕熱が大きく、日射量が少ないほどホールは崩壊しやすいとされる (McIntyre, 1984)。このことから、2012年の高い気温がカナック氷河と No.31 氷河のクリオコナイトホールの崩壊を促進し、その結果、両氷河の氷河表面の藻類バイオマスが増加したと考えられる。二つ目の可能性は、氷河融解量の増加による藻類群集への栄養塩供給量の増加である。高い気温は氷河の融解を促進する。カナック氷河の標高 412 m 地点における各年の融解量は、2012年は約 40 mm w.e. d<sup>-1</sup>、2013年は約 15 mm w.e. d<sup>-1</sup>であった (丸山 et al., 2014)。丸山 et al. (2014) と同様の手法で、同一地点における 2014年の融解量を測定したところ、24 mm w.e. d<sup>-1</sup>であり、気温と融解量は一致していた。氷河の氷体内部には、降雪と同時にもたらされた様々な化学成分が濃縮されており、融解水中にはこれらの成分が含まれている。グリーンランド南西部の Leverett 氷河で 2009年から 2012年にかけて行われた先行研究によって、同氷河の表面融解を起源とする融解水中の溶存態窒素

とリンの年間積算値は、氷河の融解が調査年中で最も激しかった 2012 年に、最大となっていたことが報告されている (Hawkings et al., 2015). 窒素とリンは藻類の繁殖に必要な栄養塩であるため、同様の現象がカナック氷河と No.31 氷河で発生したとすれば、2012 年の高い気温が藻類の繁殖を促進したことは考えられる. 三つ目の可能性は、気温が高いことによる凍結リスクの低減である. 2 章および 3 章で示したように、スタルハヤタ地域とグリーンランド北西部のどちらでも、融解期間中に気温が 0°C を下回った日数が 2012 年は他の年に比べて少なかった. 前述のように、雪氷藻類は氷粒子表面の融解水を利用して活動する. 気温が 0°C を下回るということは、融解水が凍結するということを意味する. このため、2012 年は単純に藻類の繁殖可能な機会が多く、バイオマスが大きくなったということも考えられる.

また、カナック氷河の結果からは、日射量の変動が北極域型藻類群集のバイオマスの経年変動に影響している可能性も考えられる. カナック氷河においては、調査年中で最小の藻類バイオマスを示した年と日射量が最大となった年も一致しており、上述のクリオコナイトホール崩壊頻度の増加が日射量の増加によって軽減されたと考えることが出来る. ホールの崩壊頻度が低下したことで藻類群集が氷河表面に供給される機会が減り、その年の氷河表面バイオマスは低い値を示したのかもしれない. しかしながら、スタルハヤタでは、最大のバイオマスを示した年と日射量が最大となった年が一致しており、北極域型藻類群集における日射とバイオマスの関係は気温とバイオマスの関係ほど明確にはなっていない. 日射量が大きくなることによって氷河の融解による栄養塩の供給量が増加し、ホール崩壊頻度の減少を補ったのかもしれない. 気温と日射条件が複合して、北極域型の藻類群集のバイオマスに影響している可能性もある.

一方、上記の北極域型の藻類群集に対して、アジア中部乾燥域型の藻類群集が形成されている No.1 氷河では、気温が経年変動を示したにも関わらず、藻類群集のバイオマスはそれに対応した変動を示さなかった. 気温の場合と同様に、アジア中部乾燥域型の藻類群集が形成されている No.1 氷河では、藻類群集のバイオマスは日射に対応した変動も示さなかった. このような、気象条件の経年変動への応答の違いは、その藻類群集の構造の違いによるものだと考えられる.

北極域氷河とアジア中部乾燥域氷河の藻類群集とでは気象条件の変動が藻類群集バイオマスの変動に与える影響が異なることは、それぞれの藻類群集の構造の違いによって説明できると考えられる. ウルムチの No.1 氷河の雪氷藻類群集は糸状のシアノバクテリアが優占種であるのに対し、東シベリアの No.31 氷河およびグリーンランドのカナック氷河では緑藻の *A. nordenskiöldii* が優占種である. 氷河表面の状態にも違いがあり、No.1 氷河の裸氷表

面が、糸状シアノバクテリアによって形成されたと考えられているクリオコナイト粒に一面覆われているのに対し、No.31 氷河とカナック氷河ではクリオコナイト粒はまばらであり、主に裸氷表面は緑藻の色素によって薄い紫色や緑色になっている。糸状シアノバクテリアはクリオコナイト粒を氷河表面に残すことで、翌年以降に自らの繁殖に適した環境を維持することができるのに対し、緑藻は年毎に異なる気象条件のもとで氷河上での新たな繁殖を繰り返していることが本研究の第 1 章から第 3 章で示唆されている。すなわち、各年の緑藻の繁殖量は、その年の気象条件によって大きく異なると考えられる。藻類群集の大部分を占めてバイオマスに大きく寄与する優占種の生存戦略の違いが、アジア中部乾燥域型の藻類群集ではバイオマスがほとんど経年変動せず、北極域型の藻類群集ではバイオマスが大きく経年変動するという、特徴の違いを生じさせたのだろう。

北極域氷河ではクリオコナイト量の違いによって糸状シアノバクテリアのバイオマスの変動幅が異なるという事実は、上記の考察を支持する。東シベリアの No.31 氷河とグリーンランドのカナック氷河の両氷河に共通して、緑藻のバイオマスの経年変動の振れ幅は大きい。これらの氷河では、ウルムチの No.1 氷河とは異なり、緑藻のみでなく糸状シアノバクテリアのバイオマスの経年変動の振れ幅も大きい。この事実は、北極域氷河では、氷河上に風送されて緑藻同様に 1 年限りの繁殖をしているシアノバクテリアも多いことを示している。しかし、糸状シアノバクテリアのバイオマスの経年変動の振れ幅が小さい地点が、北極域型氷河にも存在していた。No.31 氷河の氷河末端部 StA1 地点と、カナック氷河中流部の Qa4 地点である。第 2 章と第 3 章でも示したように、これらの地点はそれぞれの氷河上においてクリオコナイト粒が多く存在していた地点である。カナック氷河においては、クリオコナイト量が Qa4 地点よりも少ない Qa3 地点のほうが糸状シアノバクテリアのバイオマスの経年変動の振れ幅が小さくなっているため、単純にクリオコナイト量のみでバイオマスの振れ幅が決まっているとはいえない。しかしながら、クリオコナイト粒によって糸状シアノバクテリアの各年の繁殖が安定に保たれている可能性は十分に示されたといえるだろう。なお、No.1 氷河では緑藻のバイオマスの経年変動の振れ幅も小さいことについては、第 1 章でも言及した、環境収容力による制限であると考えられる。すなわち、氷河の裸氷域を糸状シアノバクテリアが形成したクリオコナイトによって覆われているために、緑藻が繁殖できる空間が少ない、あるいは、糸状シアノバクテリアによって栄養塩が利用されてしまうため、繁殖が制限されているのだろう。この考察は、第 1 章で示した、クリオコナイト粒が存在しない赤氷面では緑藻が大繁殖したという事実によって支持される。

#### 北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類の群集構造の経年変動

藻類群集の構成種がどの地域の氷河でも年によって変化することがなかったことは、藻類構成種が毎年の気象条件によって決定されているのではないことを示している。氷河上で観察される藻類の種類については、アジア中部乾燥域氷河においても、北極域氷河においても、年によって変化することはなかった。この事実は、各氷河上の雪氷藻類群集が、氷河上で越冬を繰り返して氷河表面に維持されている、あるいは毎年の融解期の度に氷河周囲から氷河表面に風で運ばれて供給されているものであることを示唆している。各地の氷河周辺地域では各年の気温や降水量、日射量という気象条件が変動していると確認されたにも関わらず、観察される藻類種は変化しなかった。ここから、ある種の藻類が氷河上で越冬できるか否かや、どのような藻類が氷河上に供給されるのかは、緯度によって決定される日射条件や気温の傾向、あるいは気流の経路といった、年変動の小さい地域条件によって決定されていると考えられる。

北極域型の優占種であった *A. nordenskioldii* については、大規模な大気循環によって氷河上に供給されている種である可能性が考えられる。東シベリアの No.31 氷河とグリーンランドのカナック氷河、およびアラスカのグルカナ氷河で観察されたこの種が、すべて遺伝子的にも同一の種であったという事実は、*A. nordenskioldii* が特定の環境における適応を行っていないことを意味する。北極域の氷河に共通する大気輸送経路、例えば、極循環によって *A. nordenskioldii* は北極域の氷河に常に供給されているのかもしれない。

藻類群集の構造に関しても、北極域型の藻類群集と、アジア中部乾燥域型の藻類群集のどちらであっても、経年変動をほとんど示さないことが明らかになり、気象条件がこれらに与える影響は小さいことが示された。ウルムチの No.1 氷河においては、裸氷域の優占種は常に糸状のシアノバクテリアであった。一方、東シベリアの No.31 氷河の裸氷域においては常に緑藻の *A. nordenskioldii* が優占種であり、グリーンランドのカナック氷河でも同様に、裸氷域の優占種は常に *A. nordenskioldii* であった。また、上記の 3 氷河に共通して、積雪域の優占種は常に緑藻の *Chloromonas* sp. であった。以上から、北極域型とアジア中部乾燥域型のどちらの藻類群集でも、気象条件の影響は小さいことが示される。

藻類群集の構造に影響を与えている環境要因は、気象条件よりもむしろ各氷河の地理的な位置に関わる要因であると考えられる。その一つは藻類の分散に関わる大気循環が考えられる。上述のように、北極域型の藻類群集は *A. nordenskioldii* が優占種であり、この種は極循環によって分散し、各地域の氷河に孢子が供給されている可能性があると考えられる。極循環とは、緯度 60 度付近で上昇した大気が大気圏上層を極付近へと移動、その後、極付近で空気が冷やされることで地表付近に下降し、再び緯度 60 度付近まで戻る、という北極域内に閉じた大気循環である。スタルハヤタやグリーンランドといった地域に存在する

北極域氷河は北緯 60 度以北に存在しているため、特定の藻類が極循環によってこの地域のみ分散していると考えられる。一方で、アジア中部乾燥域型の藻類群集の特徴は、糸状シアノバクテリアが優占種となるということである。第 1 章で示したように、この糸状シアノバクテリアの繁殖に有利な環境は、春季に氷河上に風送される鉱物粒子と、そこに含まれる炭酸塩鉱物の加水分解で高 pH 化した氷河融解水によって形成されている。また、先行研究によって、アジア中部乾燥域の氷河への炭酸塩鉱物を含んだ豊富な鉱物ダストの供給は、主に偏西風によってなされていることが明らかになっている (e.g. 永塚, 2014)。このことから、アジア中部乾燥域型の藻類群集は偏西風によって維持されている可能性があると言えるだろう。以上のことから、北極域型とアジア中部乾燥域型の藻類群集は、どちらもそれぞれの地域の気候循環に要因があると考えられる。しかしながら、このほかにも、緯度の違いによる基本的な日射量や、融解期の長さなどが、藻類群集に影響している可能性も残っている。藻類群集の構造に影響を与えている環境要因を特定するためには、更なる検討が必要であろう。

#### 今後の雪氷藻類群集の経年変化

今後の気候変動が藻類群集に与える影響は、北極域型の藻類群集とアジア中部乾燥域型の藻類群集とは異なると考えられる。IPCC の第 5 次評価報告によれば、現在から 2100 年までの間に、北極圏とアジア中部域のどちらにおいても、継続的な気温の上昇と降水頻度の増加が予測されている。このような気候変化は、特に北極域型の藻類群集が形成されている氷河に影響を与える可能性がある。北極域型の藻類群集が形成されている氷河では、氷河表面に存在するクリオコナイト粒が少ない一方で、氷河上には多くのクリオコナイトホールが発達している。上述のように、ホール内部には豊富なクリオコナイト粒が存在し、ホール内部の藻類群集は表面のものとは構造が異なり、バイオマスも大きい。今後の気候の変化によって、このクリオコナイトホールの崩壊が促進されると考えられる。前述のように、クリオコナイトホールの崩壊頻度は大気と氷河面間での熱輸送によって決定され、氷河に入力される顕熱が大きく、日射量が少ないほどホールは崩壊しやすいとされる (McIntyre, 1984)。気温の上昇は顕熱の増加を、降水頻度の増加は日射量の減少を意味する。温暖化による北極圏の気候変化はどちらもホールの崩壊を促進する要素なのである。このようなホール崩壊頻度の増加は、短期的な視点では北極域氷河における氷河表面のバイオマスの増加に繋がると考えられる。前述のように、クリオコナイトホールの崩壊は氷河表面へ多量の藻類を供給するためである。氷河表面の藻類バイオマスの増加は、氷河のアルベドを低下させ、氷河の融解を更に加速させる可能性がある。しかしながら、長期的な視

点では、バイオマスの減少に繋がる可能性もある。雪氷藻類が、安定したホール内環境でバイオマスを増加させた後に、ホールの崩壊とともに氷河表面へと拡散するというサイクルが崩れ、繁殖期の多くの期間を不安定な氷河表面環境で過ごすことになるためである。また、3章で述べたように、カナック氷河における緑藻 *C. brébissonii* の繁殖はホール環境の存在によって保たれている可能性があるため、ホールの崩壊頻度の上昇は、この種が同氷河で繁殖する機会の消失に繋がるかもしれない。北極域型の藻類群集の未来予測には更なる検討が必要であろう。

一方で、アジア中部乾燥域型の藻類群集には、このような気候変動の影響は小さいと考えられる。これは、氷河表面にクリオコナイトホールが殆ど発達せず、氷河表面がクリオコナイト粒に覆われているためである。特に No.1 氷河においては、第1章で言及したように、クリオコナイト粒によって糸状シアノバクテリアの繁殖が維持されかつ空間的な環境収容力の限界に達していると推測されるため、群集構造やバイオマスが変化する可能性は小さいと思われる。1-5-2 で示したようなイベント、すなわち大気循環の変化による鉱物粒子の供給の停止や、氷河表面の崩壊によるクリオコナイト粒の消失などが起きなければ、アジア中部乾燥域型の藻類群集が変化する可能性は小さいだろう。

温暖化による氷河融解の加速は、北極域型の藻類群集において糸状シアノバクテリアが占める割合を増加させるかもしれない。4-4-2 で述べたように、北極域型の雪氷藻類群集の経年変動には、糸状シアノバクテリアの細胞濃度が常に特定の地点において他の地点よりも高い値を示すという特徴があった。東シベリアの No.31 氷河では氷河末端の StA1 地点、グリーンランドのカナック氷河では氷河中流部の Qa4 地点がそれに該当する。StA1 地点と Qa4 地点はどちらも、氷河表面のクリオコナイト量が多かった地点である。この事実は、氷河裸氷域一面がクリオコナイト粒に覆われたアジア中部乾燥域型の氷河とは異なり、クリオコナイト粒の分布がまばらな北極域型の氷河であっても、クリオコナイト粒によって糸状シアノバクテリアの安定した経年繁殖は維持されているということを示唆する。本研究では、StA1 と Qa4 のどちらにおいても、糸状シアノバクテリアのバイオマスが年々増加するというトレンドは見られなかった。しかし、この結果からは、今後になんらかの要因で北極域型の氷河で糸状シアノバクテリアの繁殖が活発になった場合、シアノバクテリアの繁殖に適した環境は気象条件の経年変動の影響を受けずに長期間維持されうることを、すなわち緑藻が支配的な現在の北極域型の藻類群集が、シアノバクテリアを多く含むものへと変化していく可能性があるといえる。先行研究は、Qa4 地点には氷河内部の氷中に保存された過去の鉱物粒子が露出している可能性と、その鉱物粒子を利用することで同地点のシアノバクテリアのバイオマスが大きくなっている可能性を示している (Nagatsuka et al., 2014)。

今後、温暖化の影響で氷河の融解が加速すれば、氷河内部から氷河表面に供給される鉱物粒子量が増加し、群集構造におけるシアノバクテリアの割合は更に増加していくかもしれない。その場合、氷河表面に生産されるクリオコナイト量の増加により、氷河表面アルベドの低下が進行、氷河の融解は更に促進されるだろう。

#### 4-5. 結論

ウルムチの No.1 氷河、東シベリアの No.31 氷河、グリーンランドのカナック氷河の、それぞれの藻類群集の時間軸上の変化を比較した結果、藻類群集には、群集構造の地域差だけではなく、季節変化や経年変動にも地域差があることがはじめて明らかになった。

藻類群集の特徴から、上記の 3 氷河はアジア中部乾燥域型と北極域型に分類できた。No.1 氷河はアジア中部乾燥域型と考えられ、糸状シアノバクテリアが優占種であり、氷河表面はクリオコナイト粒に覆われているという特徴がある。一方で、東シベリアの No.31 氷河とグリーンランドのカナック氷河は北極域型と考えられ、優占種は緑藻の *A. nordenskioldii*、氷河表面のクリオコナイト粒は少なく、クリオコナイトホールが点在する。

季節変化に関しては、藻類群集が、北極域型、アジア中部乾燥域型のどちらであるかによらず、氷河表面状態の変化が藻類群集の構造とバイオマスに大きく影響することが明らかになった。融解期の進行によって氷河表面から積雪が消失すると、藻類群集の構造は上記の地域ごとの特徴を示すものへと変化し、バイオマスは増加する。

経年変動に関しては、北極域型、アジア中部乾燥域型で大きく異なることが明らかになった（表 4-5）。

北極域型の藻類群集はバイオマスが大きく経年変動する一方で、アジア中部乾燥域型の藻類群集のバイオマスはほぼ経年変動をしないことが明らかになった。北極域型の藻類群集のバイオマスは地域の夏季の気温と対応するという特徴があった。この一方で、アジア中部乾燥域型の藻類群集のバイオマスは気象条件の経年変動に対応して経年変動を示すことはなかった。このような違いは両地域の藻類群集の優占種の違いによるものだと考えられた。

バイオマスとは異なり、藻類群集の構造はどちらの地域の氷河でも年による違いを示さなかった。藻類群集の構造に影響を与えている環境要因は、気象条件よりもむしろ各氷河の地理的な位置に関わる要因であると考えられた。考えられる要因としては、極循環（北極域型の藻類群集）や、偏西風と砂漠の存在（アジア中部乾燥域型）がある。

以上のことから、地域ごとの藻類群集の時間軸上の変化がはじめて明らかになった。この成果は、藻類群集の構造は一定の地域内で共通すること、藻類群集の構造が一致する氷

河は藻類群集の経年変動も一致することを示唆した。また、今後の気候変動の氷河生態系および氷河融解に対する影響が、北極域型の藻類群集が形成されている氷河と、アジア中部乾燥域型の藻類群集が形成されている氷河では異なることも示唆した。今後は、藻類群集の経年変動の調査が行われていない、アジア中部乾燥域や北極域の氷河であっても、その藻類群集の構造や経年変動を推測し、氷河の融解への影響を予測することが可能になると考えられる。

## 総括—まとめと今後の課題

本研究によって、アジア中部のウルムチ河源流部と、東シベリアのスタルハヤタ地域、グリーンランド北西部という、3つの異なる地域の氷河における雪氷藻類群集の季節変化と経年変動が初めて明らかになった。分析結果の比較は、アジア中部乾燥域に位置する氷河と、北極圏とその周辺地域に位置する氷河では、藻類群集が異なる季節変化および経年変動を示唆した。

藻類群集の季節変化は氷河の表面状態の影響を強く受けることが明らかになった。アジア中部乾燥域と北極域のどちらの地域の氷河であるかに関わらず、積雪の融解にともなって藻類群集は季節変化する。また、裸氷の露出後には藻類群集は有意な季節変化を示さない。アジア中部乾燥域では、積雪が融解して裸氷が露出すると、藻類群集が緑藻 *Chloromonas* sp. の優占するものから、糸状シアノバクテリアの優占するものへと変化し、藻類バイオマスも増加する。北極域氷河においては、積雪が融解して **SII** が露出すると、その表面に緑藻 *Ancylonema nordenskioldii* を優占種とする藻類群集が形成される。**SII** が融解し裸氷が露出しても藻類群集の構造とバイオマスは維持されているが、クリオコナイト粒が多い地点でのみ糸状シアノバクテリアが増加する。このように融解期中に藻類群集が変化するということは、雪氷藻類が氷河表面のアルベドに与える影響も季節変化していることを意味する。また、氷河上に生息する従属栄養生物の栄養源も季節によって異なることを示唆する。今後はこれらに注目することで、氷河動態や氷河生態系の理解が進むことが期待できるだろう。課題としては、本研究で見られた季節変化が、先行研究の報告とは一部異なっていることが挙げられる。アラスカのグルカナ氷河で行われた先行研究では、裸氷が露出した後も藻類のバイオマスが変化を続けていた。また、同じグリーンランド内であっても、本研究で扱った北西部のカナック氷河では、藻類群集はまず氷河中流部に発生し、その後融解期の進行に伴って下流側と上流側へと広がっていったのに対し、南東部の **Mittivakkat** 氷河で行われた先行研究では氷河下流側から上流側へと藻類群集が広がっていった。このような季節変化の違いの原因は明らかになっていない。これを解決するため、更に多くの地域で藻類群集の季節変化を調査し、情報を拡充していく必要がある。未解決の疑問としては、シアノバクテリアの季節変化の要因が挙げられる。ウルムチの氷河において、2種類のシアノバクテリアの占める割合が融解期の進行に伴う季節変化を示した理由が明らかにならないままであった。この2種の割合の変化は、氷河上の物質循環にも影響を与える可能性があるため、その季節変化の原因を解明したい。氷河上のクリオコナイト粒の年輪に、融解期中のこの2種の遷移の過程が記録されている可能性が考えられるため、現在、そのクリオコナイト粒の分析の準備を進めている。

藻類群集の経年変動はアジア中部乾燥域と北極域の氷河では異なることが明らかになり、その原因は両地域の藻類群集における優占種の違いにあると考えられた。アジア中部乾燥域の氷河においては、藻類群集のバイオマスは有意な経年変動を示さなかった。一方で、北極域の氷河においては、各年の融解期の気温に対応して、バイオマスは有意な経年変動を示した。このような経年変動の違いは、両地域の藻類群集構造の違いが原因で生じていると考えられた。アジア中部乾燥域の氷河では、糸状シアノバクテリアが毎年の優占種であった。北極域氷河では、緑藻 *A. nordenskioldii* が毎年の優占種であった。糸状のシアノバクテリアはクリオコナイト粒を形成することで繁殖に適した環境を数年間に渡って維持できるのに対し、*A. nordenskioldii* は年毎に異なる気象条件の影響下で新たに繁殖しなければならない。このため、北極域氷河の藻類バイオマスは明確に経年変動したと考えられる。バイオマスが気温の影響を受けて経年変動するという事は、アルベドの低下によって藻類群集が氷河の融解に与える影響も同様に変動するという事である。今後の温暖化の影響をうけて、北極域氷河では夏季の氷河融解が大きく変化することが予測される。また、藻類群集によってバイオマスの経年変動が異なるということから、アジア中部乾燥域や北極域のいずれかに藻類群集の構造が類似する氷河であれば、実際に定期的な調査を行わなくても、その経年変動を予測することが可能になるかもしれない。また、群集構造が異なる地域では、独特の経年変動が起きていることも予想される。これについては、日本大学の朝岡良浩 准教授からのサンプル提供によって、南米型の藻類群集の存在が示されており、現在はその経年変動の分析を進めている。研究の課題としては以下のものが挙げられる。本研究では、各地域の藻類群集の優占種が年変化を示さずに維持されている原因を、主に極循環や偏西風といった大気循環に求めた。しかしながら、実際にそれらによって該当藻類が氷河上に供給されているという明確なデータは得られていない。氷河上で風送ダストを収集して分析するなど、更なる検証が必要だと考えられる。また、本研究で扱った地域で調査の継続していくことや、北極域やアジア中部乾燥域に存在する他の氷河で藻類群集の経年変動の形態を調査することも、経年変動における地域差を明確にしていくためには必要であろう。前述の南米地域のように、本研究で扱った地域とは異なる群集が形成されている地域の経年変動を明らかにすることも有益と考えられる。候補としては、雪氷藻類とコケ植物によって独特の氷河生物群集が形成されているアフリカ・ルウェンゾリ地域の氷河などが挙げられる。また、気温や降水量、日射以外に藻類群集の経年変動に影響を与える要因がないか検討していきたい。

本研究の主な課題は各地の藻類群集の季節変化と経年変動の解明であったが、それ以外の面からも藻類群集の生態に関する情報が拡充された。グリーンランドにおける調査から

は、氷河表面とクリオコナイトホール内では、同一地点であっても藻類群集が異なることが明らかになった。ウルムチにおける集中的な観測からは、赤氷の発生にともなう緑藻 *Chloromonas* sp. の短期間での増殖と消失が定量的に記録された。この集中観測の結果と、上述のクリオコナイト粒が多い地点における藻類群集の季節変化は、緑藻と糸状シアノバクテリアの生存戦略が異なることを示唆した。また、ある氷河の雪氷藻類群集は周辺氷河の藻類群集と共通する特徴を示すという、地域代表性があることも明らかになった。しかしながら、これには課題が残っている。スタルハヤタ地域では、流向の異なる氷河間では藻類群集の構造が局所的に異なっていた。本研究では、スタルハヤタのように例外はあるものの、多くの点で群集の特徴は一致したことから、一つの氷河での観測結果には地域代表性があると判断した。しかし今後は、局所的な差は本当に無視できる程度の影響力しか持たないのか、また、どのような環境要因の違いにより同一地域内の氷河で局所的な群集の差異が生じたのか、より詳しく検討していく必要があるだろう。

以上が本研究の主な成果と課題であるが、これに加え、現状の本研究には手法的な課題も存在する。第一に光学顕微鏡観察による形態分類の限界である。光学顕微鏡観察には様々な利点があるものの、一方で種や属のレベルでの同定が困難であり、本研究での藻類種の分類には誤りがある可能性もある。そこで現在、国立極地研究所の瀬川高弘研究員の協力の下で、光学顕微鏡観察した藻類をシングルセル抽出し、その遺伝子解析を行う分析手法の開発を進めており、一部の緑藻および糸状シアノバクテリアでは遺伝子解析に成功した。しかしながら、現状ではこの手法が適用できない藻類も多く、更なる改良が必要である。第二に、調査地点数の問題である。1氷河における調査地点数を更に増やすなど、信頼性を向上させるためのなんらかの工夫が調査時に必要であるかもしれない。

このように本研究には解決すべき課題が複数残っているが、多くの有益な発見があったと考えている。本研究によって、藻類群集が経年変動するという事実がはじめて明らかになった。また、アラスカのグルカナ氷河における先行研究 (Takeuchi, 2013) と合わせて、5つの氷河の藻類群集の季節変化が明らかになり、藻類群集の生態に関する情報が拡充された。ウルムチと東シベリア、グリーンランド北西部という3地域の藻類群集と、その経年変動が明らかになり、藻類群集の構造は一定の地域内で共通することと、藻類群集の構造が一致する氷河は藻類群集の経年変動も一致することを示唆した。北極域とアジア中部の雪氷藻類群集では経年変動が異なるということは、今後の気候変動の氷河生態系および氷河融解に対する影響が、両地域で異なることを示唆する。また、今後の氷河の融解を正確に予測するためには、各地の氷河上の雪氷藻類群集の経年変動を考慮することが不可欠であるが、全ての氷河において藻類群集の経年変動を踏査することは現実的でない。しかし、

本研究の成果に基づけば、今後は、アジア中部乾燥域や北極域の氷河であれば、その藻類群集の構造や経年変動を推測し、氷河の融解への影響を予測することが可能になるだろう。さらに、アジア中部乾燥域や北極域のいずれかに藻類群集の構造が類似する氷河であれば、実際に定期的な調査を行わなくても、その経年変動を予測することが可能になるかもしれない。上述した他地域のサンプル分析および長期の季節変化・経年変動の調査の継続により、雪氷藻類群集の時間軸上の変化とその地域差に関する情報を拡充していくことで、雪氷藻類の生態の理解と今後の変化、ひいては氷河環境の未来予測に貢献できると期待される。

## 謝辞

本研究におけるスタルハヤタ地域の藻類群集調査は、日本（GRENE 北極気候変動研究事業および JAMSTEC）とロシア（Melnikov Permafrost Institute of the Russian Academy of Sciences）の資金に基づくシベリア・スタルハヤタ調査プロジェクトの一環として実施されました。同様にグリーンランドの藻類群集調査は、SIGMA プロジェクトの一環として実施されました。なお、同調査では JSPS 科研費 23221004, 26241020, 26247078 の助成を受けています。ウルムチ地域の調査は JSPS 科研費 18681005, 19310020, 21681003, 22241005, 26241020 の助成を受けて実施されました。また、2013 年と 2014 年のスタルハヤタ地域の藻類サンプルは宮入匡矢と藤沢雄太の両氏の、2012 年と 2013 年のカナック氷河の藻類サンプルは植竹淳と永塚尚子の両研究員の、2007 年と 2010 年および 2012 年 No.1 氷河藻類サンプルは竹内望教授と雨宮俊氏の提供によるものです。まずは以上の点をここに明示いたします。

さて、本研究を博士論文という形で完成させるにあたっては様々な方にお世話になりました。すべての方のお名前を挙げるができず申し訳ないのですが、下記にてお礼申し上げます。

千葉大学の伊藤慎教授には博士論文を完成させるにあたって多くの的確なご意見とご指導を頂きました。戸丸仁准教授には普段のゼミと博士論文制作の両面でお世話になりました。お二人のおかげで、なんとか博士論文を完成までこぎつけることができました。また、同じく千葉大学の西尾文彦教授、村上正志准教授からは、合同ゼミにて貴重なご意見を頂きました。後々に研究の発表の方針を決めることが出来たのは西尾先生のご意見があったからこそと考えています。伊藤君ら村上研究室所属の方々も、ゼミにおける質問、アドバイスありがとうございました。

国立極地研究所の研究者である瀬川高弘さんと、植竹淳さんには海外調査や国内学会、そして自分の研究を進めていく上で大変お世話になりました。植竹さん、ウガンダでは未熟な自分に様々な経験をさせて頂き、感謝しております。おかげさまで、その後の海外調査でトラブルが起きても「だいたいなんとかなるのではないか」と思える程度には肝が据わりました。ロープワークや論文の書き方についても、ありがとうございました。瀬川さん、藻類のシングルセル抽出に関わる機会を与您いただき、本当にありがとうございました。ウルムチでの夜間調査は、研究を進める上でも、人生経験としても、指針となるものでした。また、お二人には博士論文の予備審査段階でも大変お世話になりました。2週間分の栄養ドリンクとレトルトカレーの差し入れ非常に助かりました。頂いたドリンクがなければ、寝不足で朦朧とした頭で予備審査に間に合わせることはできなかったと思います。

日本大学准教授の朝岡良浩さん、御自身の調査でお忙しい中、こちらに不手際があったにも関わらず、ボリビアで貴重な藻類サンプルを採取・提供していただき本当にありがとうございました。これまで扱ってきた氷河群とは全く異なる藻類群集を見たことで、雪氷藻類の生態に関するイメージが広まりました。また、北見工大のポスター発表時にお声をかけていただいたことで、学会に参加する意味は、自分の成果をただ発表し、他の方の成果を知るというだけではないのだということを実感することができました。感謝しております。結局、自分の力不足でボリビアの藻類群集についての論文をまとめきることができず申し訳ないです。植竹さんと朝岡さんの手によって、南米氷河とその藻類群集の解明が進むことお祈りしております。

京都大学の原宏輔くん、2012年ウガンダ調査は原の助けがなければ乗り切れなかったと思います。ありがとう。おかげさまで、あれ以降は高山病や大きな怪我に襲われることもなく4年間の氷河調査を続けることができました。調査時にはスポーツドリンクの粉末を常備しておくという知識、後輩共々活用させてもらっています。それから橋本千絵助教をはじめとするウガンダ、カリンズの京都大学霊長類研究所の皆さんにも大変お世話になりました。ヒンビは無事に何処かに旅行はできましたか。娘御殿、もう忘れてくれていると思いますが、結局あのは音沙汰なしで申し訳ないです。

冒頭部と重複してしまいましたが、スタルハヤタ調査とグリーンランド調査では、SIGMAプロジェクトやGRENEプロジェクト、JAMSTEC、MPIの方々に大変お世話になりました。特に北見工業大学の日下稜さんには2ヶ月の調査期間中、お世話になりっぱなしでした。ありがとうございます。例の物ですが、大変おいしく頂きました。Alexander Fedoev博士、おかげさまで進路についてより確信を持って考えられるようになりました。北見工業大学准教授の白川龍生さん、JAMSTECの門田勤さん、色々ご迷惑もおかけしたと思いますが、様々なことを学ばせていただきました。ありがとうございます。2014年グリーンランド調査前半にゲストハウスを使用させていただいたFinn Hansenさん、急な予定変更にも即座に対応して頂きありがとうございました。もう二度と山葵をお渡しすることができず残念です。また、同調査後半ではPanigpak & Sakiko Daorana 御一家の家屋を借用させていただきました。温かく受け入れてくれた大島ヒロシさんご一家ともども、深く感謝いたします。ヒロシさん、キビヤックを分けて頂いたり、荷造りを手伝っていただいたり、村の施設の使い方を教えていただいたりと大変お世話になりました。カンジ達もお元気で。

ウルムチに関する調査研究では、李忠勤博士をはじめとする中国科学院寒区旱区环境与工程研究所の皆様にも大変お世話になりました。特に張曉宇さん、蘭州での短期滞在時にはお世話になりました。おかげさまで、その後の海外調査で言語の壁をあまり気にせずに行

動できるようになりました。Wang Wenbin さん，調査時の様々なサポートやフォロー，ここに書ききれないほどお世話になりました。生意気な若輩者だったとは思いますが，非常に感謝しております。刘铸さん，張鹏さん，陳さん，会話のたびに新たな視点に触れることができ，色々なことを学ぶことができました。調査の補助や，氷河へのルート算出もありがとう。春海，色々ありましたが，2014 年調査で見直しました。なんだかんだ楽しかったので，お礼させていただきます。その向学心で立派な学者さんになってください。他の皆様もありがとうございます。2013 年も 2014 年も楽しく調査できました。氷河周辺に居を構えていた皆さん，調査の度にお騒がせ致しました。クスリとその妹殿，長時間の調査帰りで疲れている時は少し大変でしたが，おかげで退屈することなく過ごせましたし，海外調査時のコミュニケーションについても学ぶことができましたありがとう。姐さん，烤羊肉美味かったです。観測駅の馬師父には毎年の調査の度に大変お世話になりました。特に 2013 年の長期調査では毎日の食事と一服が最大の楽しみの一つでした。本当にありがとうございます。

戸丸研の学生の皆さんには，ゼミのみならず，普段の研究室での生活でも大変お世話になりました。異なる専門分野の視点からもたらされるご意見は，論文の展開を考える上で非常に参考になるものでした。また，飲み会やクリスマスセミナーも実に楽しかったです。戸丸先生，アガリスドリンク美味かったです。デソースと辛皇醬は皆で使ってください。

竹内研究室の皆さんには，研究を進める上でも，それ以外でも，感謝しきれないほどお世話になりました。宮入君，はじめての長期調査であった 2012 年のスタルハヤタ調査を乗り切れたのは宮入君のおかげだと思います。おかげで，何か色々と掴めたような気がします。瀬端君，藤澤君，若林さん，田中さん，修論提出の際には色々とお世話になりました。おかげで何とか進学し，博士論文を書くことができました。数少ない同級生となった大沼君，2014 グリーンランド調査を初めとして，色々な局面で助けてもらいました。例の物は良いもの揃いで大変満足です。榊君，色々フォローしてくれてありがとう。勝利大峠での勇姿は瞳に焼きついています。今野君，何か色々と迷惑をかけた気がするけど，ありがとう。楽しかったです。宮内君，教えてもらった薄片作業は未だ完遂できていませんが，作業で得た発想は論文完成に役立ちました。これからもマルチに頑張ってください。予備審査提出直前に作業を手伝ってくれた，堀くん，岡本さん，渡辺さん，それと大沼君ありがとう。なんとか間に合いました。島田さん，お忙しい中で再解析データを提供していただき，ご迷惑をおかけしました。ありがとうございます。上記の皆様，そして雨宮君，糸賀君，本多さん，末松君，中島さん，本田さん，中立君，皆のおかげで楽しく研究生活

をすることが出来ました。本当にありがとうございます。一緒に行った調査は、どれも思い出深いものになりました。あえて言うならば、2013年以降は冒険的・実験的なメニューで食事会ができなかったことだけが心残りです。2015年に食べたクリシギゾウムシの幼虫は割と美味かったです。それから、永塚尚子先輩や伊藤弘樹先輩を初めとする諸先輩方、おかげさまで研究の指針を立て、また如何に研究室で過ごすべきか学ぶことができました。Sumiyaさん、結局あまり藻類群集分析についてお教えできず申し訳ないです。海野さん、件のアケビガキですが未だに実がついているのを見たことはありません訴訟。そして、自分の博士論文の参考とするためにこの論文を読んでいる未来の後輩へ。もしもまだ博士課程1年目か2年目ならば、自分の研究を進めつつ、関連研究やその引用元をたどって多くの論文を読み、論文を書く上でのパターンや考え方を掴んでおくときっと役に立ちます。3年目でしたら、門外漢の方々も読む論文だということを念頭に置きつつ、執筆作業を進めていってください。内容自体はこれまでに鍛えた脳と磨いた研究成果で十分に対応できる筈です。頑張ってください。3年目なのに地力を鍛えていなかった君は、勉学に割かずに使った時間で培われた人と人との繋がりです。何とか乗り切ってください。大丈夫だ君ならできると考えられます。

家族には、大学で9年間も学ぶ機会を与えていただき、また、6年間の研究生生活を支えていただき感謝しております。今回は修士論文の時のように整理作業等を手伝ってもらうことはせずに済みましたが、作業期間が長かった分だけ不機嫌な期間が長くなってしまいました。これからの人生でも肉体的、精神的な負担を多々かけるかと思いますが、何卒、平にご容赦を。

最後に、指導教官である竹内望教授へ。先生のおかげで、氷河環境や、そこに生息する生物を研究することの楽しさを知ることができました。博士課程への入学試験で研究者になるつもりはない旨を明言するような学生を、ここまで指導していただき本当にありがとうございます。また、蘭州への短期訪問やモンタナでの学会発表、極地研究所での作業など、何もなければ調査と顕微鏡分析ししかないであろう自分に様々な挑戦の機会を与えてくださったこと、深く感謝しております。お忙しい中にも関わらず、研究の進行、論文の作成ともに多くのお時間を割いてご指導いただいたおかげで、なんとか本論文を形にすることができました。研究室での学問を直接今後の生活で活かす機会は少ないように思われます（ウルムチで伺った地質スケールでの地形や歴史の見方は積極的に活かしていけそうです）が、研究室での生活で学んだ物事の考え方や捉え方、伝え方を十全に活かして頑張っていきたいと思っております。

## 文献

- Aizen, V. B., Aizen, E. M., Melack, J. M., 1995, Climate, snow cover, glaciers, and runoff in the Tien Shan, central Asia, *Water Resource Bulletin*, 31, 1113–1129.
- Aizen, V. B., Aizen, E. M., Melack, J. M., Nakamura, T., Ohta, T., 2001, Precipitation and atmospheric circulation patterns at mid-latitudes of Asia, *International Journal of Climatology*, 21, 535–556.
- Archilla, A. L., Moreria, D., García, P. L. and Guerrero, C., 2003, Phytoplankton diversity and cyanobacterial dominance in a hypereutrophic shallow lake with biologically produced alkaline pH, *Extremophiles*, 8 (2), 109–115.
- Ananicheva, M. D., Koreisha, M. M., Takahashi, S., 2006, Assessment of glacier shrinkage from the maximum in the Little Ice Age in the Suntar-Khayata Range, North-East Siberia, *Bulletin of Glaciological Research*, 22, 9–17.
- Ananicheva, M. D., Kapustin, G. A., Koreisha, M. M., 2006, Glacier changes in Suntar-Khayata mountains and Chersky Range from the Glacier Inventory of the USSR and satellite images 2001–2003, *Data of glaciologic studies*, 101, 163–169.
- Bamber J. L., Layberry, R. L., Gogineni, S. P., 2001, A new ice thickness and bed data set for the Greenland ice sheet: 1. Measurement, data reduction, and errors, *Journal of Geophysical Research*, 106, 33773–33780.
- Bano, A. and Siddiqui P. J. A., 2004, Characterization of five marine cyanobacterial species with respect to their pH and salinity requirements, *Pakistan Journal of Botany*, 36, 133–143.
- 藤沢雄太, 2014, シベリア・スンタルハヤタ地域の山岳氷河におけるクリオコナイトの融解への影響, 修士論文, 千葉大学
- Fujita, K., Kadota, T., Rana, B., Kayastha, R. B., Ageta, Y., 2001a, Shrinkage of Glacier AX010 in Shorong region, Nepal Himalayas in the 1990s, *Bulletin of Glaciological Research*, 18, 51–54.
- Fujita, K., Nakazawa, F., Rana, B., 2001b, Glaciological observations on Rikha Samba Glacier in Hidden Valley, Nepal Himarayas, 1998 and 1999, *Bulletin of Glaciological Research*, 18, 31–35.
- Greville, R. K., 1826, Cryptogamic Flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order Fungi; and intended to serve as a continuation of English botany. Vol IV. London.
- Grinde, B., 1983, Vertical Distribution of the Snow Alga *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyta, Volvocales), *Polar Biology*, 2, 159–162.
- Hawkings, J. R., Wadham, J. L., Tranter, M., Lawson, E., Sole, A., Cowton, T., Tedstone, A. J., Bartholomew, I., Nienow, P., Chandler, D., Telling, J., 2015, The effect of warming climate on nutrient and solute export from the Greenland Ice Sheet, *Geochemical Perspectives Letters*, 1, 94–104. doi: 10.7185/geochemlet.1510

- Hirano, M., 1965, Freshwater Algae in the Antarctic Regions. In Mieghem, J. V., Oye, P. V. (Eds.), *Biogeography and Ecology in Antarctica*, Springer, 127–193.
- Hoham, R. W., 1975, Optimum temperatures and temperature ranges for growth of snow algae, *Arctic and Alpine Research*, 7, 13–24.
- Hoham, R. W., Mullet, J. E., 1977. The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas cryophila* sp. nov. (Chlorophyta, Volvocales), *Phycologia*, 16, 53–68. doi: 10.2216/i0031-8884-16-1-53.1
- Hoham, R. W., Mullet, J.E., Roemer, S. C., 1983, The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas polyptera* comb. nov. (Chlorophyta, VolVocales), *Canadian Journal of Botany*, 61, 2416–2429.
- Hoham, R. W., Duval, B., 2001. Microbial ecology of snow and freshwater ice, in: Jones, H. G., Pomeloy, J. W., Walker, D. A., Hoham, R. W. (Eds.), *Snow Ecology*, Cambridge University Press, pp.168–228.
- Hoham, R. W., Mohn, W. W., 2004. The optimum pH of four strains of acidophilic snow algae in the genus *Chloromonas* (Chlorophyta) and possible effects of acid precipitation, *Journal of Phycology*, 21 (4), 603–609. doi: 10.1111/j.0022-3646.1985.00603.x
- IPCC, 2007, IPCC 第4次評価報告書第1作業部会報告書 概要及びよくある質問と回答(2007, 確定訳), 環境省, 33–37.
- IPCC, 2014, 第5次評価報告書第1作業部会報告書概要, 環境省, 1–59.
- 石田依子, 2009, アジアの山岳氷河のアイスコア中に含まれる固体粒子の特性, 修士論文, 千葉大学
- 岩田修二, 2004, 天山山脈, ウルムチ河源頭6号氷河の20年間の変化の研究, 地学雑誌, 113(3), 430–433.
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Candin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chellian, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., Janowiak, J., Mo, K. C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., Reynolds, R., Jenne, R., Joseph, D., 1996, The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project, *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77, 437–471. doi: 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2
- Kol, E., 1942, The snow and ice algae of Alaska, *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 101, 1–36.
- Kol, E., Flint, E. A., 1968, Kryobiologie. Biologie und Limnologie des Schnees und Eises. I. Kryovegetation. In Thienemann, A. (founder), Elster, H.-J. and Ohle, W. (eds), *Die Binnengewässer*. Vol. 24. Stuttgart : E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, pp.216.
- Koreisha, M. M., 1963, Recent glaciation of the Suntar–Khayata Ridge. Moscow, Nauka. [In Russian with English summary.]

- Koshima, S., Seko, K., Yoshimura, Y., 1993, Biotic Acceleration of Glacier Melting in Yala Glacier, Langtang Region, Nepal Himalaya, *Snow and Glacier Hydrology*, 218, 309–316.
- Kotak, B. G., Lam, A. K. Y., Prepas, E. E., Hrudehy, S. E., 2000, Role of chemical and physical variables in regulating microcystin-LR concentration in Phytoplankton of eutrophic lakes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 57, 1584–1593.
- 李忠勤 (主編), 2011, 天山烏魯木齊河源 1 号冰川近期研究与应用, 北京: 气象出版社. pp.230.
- Li, Z., Edwards, R., E. Mosley-Thompson, Wang, F., Dong, Z., You, X., Li, H., Li, C., Zhu, Y., 2006, Seasonal variability of ionic concentrations in surface snow and elution process in snow-firn packs at the PGPI site on Ürümqi glacier No. 1, eastern Tien Shan, China, *Annals of Glaciology*, 43, 250–256.
- Luts, S., Anesio, A. M., Villar, S. E. J., Benning, L. G., 2014, Variations of algal communities cause darkening of a Greenland glacier, *FEMS Microbiology Ecology*, 1–13. DOI: 10.1111/1574-6941.12351
- Marshall, W. A, Chalmers, M. O., 1997, Airborne dispersal of antarctic terrestrial algae and cyanobacteria, *Ecography*, 20, 585–594.
- 丸山未妃呂, 津滝俊, 榊原大貴, 澤柿教伸, 杉山慎, 2014, グリーンランド北西部カナック氷帽における質量収支・流動速度・表面高度変化の観測, 北海道の雪氷, 33, 81–84.
- McIntyre, N. F., 1984, Cryoconite hole thermodynamics, *Canadian Journal of Earth Sciences*, 21, 152–156.
- 水野寿彦, 1977, 日本淡水プランクトン図鑑, 大阪: 保育社. pp.317.
- 永塚尚子, 2013, Sr-Nd 安定同位体を使った氷河表面クリオコナイトの構成物の供給源と生物化学過程の評価に関する研究, 博士論文, 千葉大学.
- Nagatsuka, N., Takeuchi, N., Uetake, J., Shimada, R., 2014, Mineralogical composition of cryoconite on glaciers in northwest Greenland, *Bulletin of Glaciological Research*, 32 (0), 107–114. <http://dx.doi.org/10.5331/bgr.32.107>
- Nordenskiöld, A. E., 1881, The voyage of the Vega round Asia and Europe. (邦訳, ヴェガ号航海誌, フジ出版社) . pp.514.
- Ohmura, A., 1987, New temperature distribution maps for Greenland, *Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie*, 23, 1–45.
- Radic, V., Hock, R., 2011, Regionally differentiated contribution of mountain glaciers and ice caps to future sea-level rise, *National Geoscience*, 4, 91–94. doi: 10.1038/ngeo1052
- Remias, D., Lütz-Meindl, U., Lütz, C., 2005, Photosynthesis, pigments and ultrastructure of the alpine snow alga *Chlamydomonas nivalis*, *European Journal of Phycology*, 40 (3), 259–268.

- Remias, D., Holzinger, A., Aigner, S., Lütz, C., 2012, Ecophysiology and ultrastructure of *Ancydonema noerdenskioldii* (Zygnematales, Streptophyta), causing brown ice on glaciers in Svalbard (high arctic), *Polar Biology*, 35, 899–908.
- Rignot, E., Thomas, R.H., 2002, Mass balance of polar ice sheets, *Science*, 297, 1502e1506.
- Segawa, T., Miyamoto, K., Ushida, K., Agata, K., Okada, N. and Koshima, S., 2005, Seasonal Change in Bacterial Flora and Biomass in Mountain Snow from the Tateyama Mountains, Japan, Analyzed by 16S rRNA Gene Sequencing and Real-Time PCR, *Applied and Environmental Microbiology*, 71 (1), 123–130. doi:10.1128/AEM.71.1.123–130.2005
- Segawa, T., Takeuchi, N., 2010, Cyanobacterial communities on Qiyi glacier, Qilian Shan, China, *Annals of Glaciology*, 51 (56), 153–162.
- Segawa, T., Ishii, S., Ohte, N., Akiyoshi, A., Yamada, A., Maruyama, F., Li, Z., Hongoh, Y., Takeuchi, N., 2014, The nitrogen cycle in cryoconites: naturally occurring nitrification-denitrification granules on a glacier, *Environmental Microbiology*, 16 (10), 3250–3262. doi:10.1111/1462-2920.12543
- Takahashi, S., Sugiura, K., Kameda, T., Enomoto, H., Kononov, Y., Ananicheva, M. D., Kapustin, G., 2011, Response of glaciers in the Suntar–Khayata range, eastern Siberia, to climate change, *Annals of Glaciology*, 52 (58), 185–192. doi: 10.3189/172756411797252086
- Takeuchi, N., 2001, The Altitudinal Distribution of Snow Algae on an Alaska Glacier (Gulkana Glacier in the Alaska Range), *Hydrological Processes*, 3447–3459.
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Shiraiwa, T., Kubota, K., 2001a, Characteristics of cryoconite (surface dust on glaciers) and surface albedo of a Patagonian glacier, Tyndall Glacier, Southern Patagonia Icefield, *Bulletin of Glaciological Research*, 18, 65–69.
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Seko, K., 2001b, Structure, formation, and darkening process of albedo-reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a Granular algal mat growing on the glacier, *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33 (2), 115–122. doi: 10.2307/1552211
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Goto-Azuma, K., Koerner, R. M., 2001c. Biological characteristics of dark colored material (cryoconite) on Canadian Arctic glaciers (Devon and Penny ice caps), *Memoirs of National Institute of Polar Research. Special issue*, 54, 495–505.
- Takeuchi, N., 2002, Surface albedo and characteristics of cryoconite on a Alaska glacier, Gulkana Glacier in the Alaska Range, *Bulletin of Glaciological Research*, 19, 63–70.
- Takeuchi, N., Uetake, J., Fujita, K., AIZEN, V. B., Nikitin, S. D., 2006, A snow algal community on Akkem glacier in the Russian Altai mountains, *Annals of Glaciology*, 43, 378–384.
- Takeuchi, N., Li, Z., 2008, Characteristics of Surface Dust on Urumqi Glacier No. 1 in the Tien Shan Mountains, China, *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40, 744–750. doi: 10.1657/1523-0430(07-094)[TAKEUCHI]2.0.CO;2

- Takeuchi, N., Nishiyama, H., Li, Z., 2010, Structure and formation process of cryoconite granules on Urumqi glacier No. 1, Tien Shan, China, *Annals of Glaciology*, 51 (56), 9–14.
- 竹内望, 2012, クリオコナイトと氷河の暗色化, *低温科学*, 70, 165–172.
- Takeuchi, N., 2013, Seasonal and altitudinal variations in snow algal communities on an Alaskan glacier (Gulkana glacier in the Alaska range), *Environmental Research Letters*, 8 (3), 035002. doi:10.1088/1748-9326/8/3/035002
- Takeuchi, N., 2014, Glacial ecosystems in Asian high mountains, *Seppyō*, 76 (1), 91–103.
- 田中聡太, 2010, 中国天山山脈ウルムチ No.1 氷河の雪氷藻類群集, 卒業論文, 千葉大学.
- 田中聡太, 2012, シベリア・スツタルハヤタ地域の山岳氷河の雪氷藻類群集, 修士論文, 千葉大学.
- Terauchi, K. and Kondo, T., 2008, The Cyanobacterial Circadian Clock and the KaiC Phosphorylation Cycle. In Herrero, A. and Flores, E. (Eds.), *The Cyanobacteria: Molecular Biology, Genomics, and Evolution*, Caister Academic Press, 199–217.
- Thomas, R., Csatho, B., Davis, C., Kim, C., Krabill, W., Manizade, S., McConnell, J., Sonntag, J., 2001, Mass balance of higher-elevation parts of the Greenland ice sheet, *Journal of Geophysical Research*, 106, 33707–33716.
- 上田豊, 1983, ネパール・ヒマラヤの夏季涵養型氷河における質量収支の特性 I \* 東ネパール AX010 氷河の質量収支, *日本雪氷学会誌*, 45(2), 81–90.
- Uetake, J., Naganuma, T., Hebsgaard, M. B., Kanda, H., Kohshima, S., 2010, Communities of algae and cyanobacteria on glaciers in west Greenland, *Polar Science*, 71–80. doi: 10.1016/j.polar.2010.03.002
- Uetake, J., Tanaka, S., Hara, K., Tanabe, Y., Samyn, D., Motoyama, H., Imura, S., Kohshima, S., 2014, Novel Biogenic Aggregation of Moss Gemmae on a Disappearing African Glacier, *PLOS ONE*, 9 (11): e112510. doi:10.1371/journal.pone.0112510
- UNDP, 2013, Glacial Lake Outburst Flood (GLOF) ‘Reducing Risks and Ensuring Preparedness’, [http://www.undp.org/content/dam/undp/documents/projects/BTN/Proceeding%20of%20International%20GLOF%20Conference%20\\_Dec%202013%20Paro.pdf](http://www.undp.org/content/dam/undp/documents/projects/BTN/Proceeding%20of%20International%20GLOF%20Conference%20_Dec%202013%20Paro.pdf)
- 若林梢, 2014, 中国天山山脈・ウルムチ No.1 氷河表面の化学成分の空間分布と経年変動, 修士論文, 千葉大学
- Warwick, F. V., 2007, Cold tolerance in cyanobacteria and life in the cryosphere. In Joseph, S. (Ed.), *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*, Springer, pp.287–301.
- Wientjes, I. G. M., Oerlemans, J., 2010, An explanation for the dark region in the western melt zone of Greenland ice sheet, *Cryosphere*, 4, 261–268.
- Yallop, M. L., Anesio, A. M., Perkins, R. G., Cook, J., Telling, J., Fagan, D., MacFarlane, J., Stibal, M., Barker, G., Bellas, C., Hodson, A., Tranter, M., Wadham, J., Roberts, N. W., 2012,

- Photophysiology and albedo-changing potential of the ice algal community on the surface of the Greenland ice sheet, *The ISME Journal*, 1–12.
- 山岸高旺（編著）, 1999, 淡水藻類入門—淡水藻類の形質・種類・観察と研究, 東京: 内田老鶴園. pp.700.
- Ye, B., Yang, D., Jiao, K., Han, T., Jin, Z., Yang, H., Li, Z., 2005, The Urumqi River source Glacier No.1, Tianshan, China: Changes over the past 45 years, *Geophysical Research Letters*, 32, L2150.
- Yoshimura, Y. and Koshima, S., Ohtani, S., 1997, A Community of Snow Algae on a Himalayan Glacier: Change of Algal Biomass and Community Structure with Altitude, *Arctic and Alpine Research*, 29, 1, 126–137.
- Yoshimura, Y., Koshima, S., Takeuchi, N., Seko, K., Fujita, K., 2000, Himalayan ice core dating with snow algae. *Journal of Glaciology*, 46, 335–340.
- Zhang, X., Zhu, G., Qian, S., Chen, J., Shen, Y., 1985, Radar measuring ice thickness of no.1 glacier at the source of Urumqi river, Tianshan, *Journal of Glaciology*, 7, 153–162.

表 1-1. 2013 年 No.1 氷河における，各期の調査日時と調査地点の表面状態

地点	標高 (m a.s.l.)	第 1 期 7/8-11	第 2 期 7/20-21	第 3 期 8/2-3	第 4 期 8/15-16	第 5 期 8/24-26
UmA1	3770	7/8	7/20	8/3	8/15	8/24
		裸氷	裸氷	裸氷	裸氷	裸氷
UmA2	3820	7/8	7/20	8/3	8/15	8/24
		裸氷	裸氷	裸氷	裸氷	裸氷
UmA3	3870	7/8	7/20	8/3	8/15	8/24
		裸氷	裸氷	裸氷	裸氷	裸氷
UmA4	3990	7/11	7/21	8/2	8/16	8/26
		積雪	裸氷	裸氷	裸氷	裸氷
UmA5	4010	7/11	7/21	8/2	8/16	8/25
		積雪	裸氷	裸氷	裸氷	裸氷
UmA6	4090	7/11	7/21	8/2	8/16	8/25
		積雪	積雪	積雪	積雪	積雪

表 1-2. No.1 氷河における各年の調査日と調査地点，表面状態

地点	標高 (m a.s.l.)	2007	2010	2011	2012	2013 (第5期)	2014
UmA1	3770	7/31 裸氷	8/21 裸氷	8/4 裸氷	8/26 裸氷	8/24 裸氷	8/27 裸氷
UmA2	3820	7/31 裸氷	8/21 裸氷	8/4 裸氷	8/26 裸氷	8/24 裸氷	8/27 裸氷
UmA3	3870	7/31 裸氷	8/21 裸氷	8/4 裸氷	8/26 裸氷	8/24 裸氷	8/26 裸氷
UmA4	3990	8/3 裸氷	8/22 裸氷	8/5 裸氷	8/27 裸氷	8/26 裸氷	8/26 裸氷
UmA5	4010	8/5 裸氷	8/22 裸氷	8/5 裸氷	n.a.	8/25 裸氷	8/28 裸氷
UmA6	4090	8/3 積雪	8/22 積雪	8/5 積雪	n.a.	8/25 積雪	8/28 積雪

表 1-3. 2013 年 No.1 氷河周辺氷河の調査日と調査地点，表面状態

氷河	地点	標高 (m a.s.l.)	第 1 期	第 2 期
No.1 西氷河	UmB1	3850	8/7 裸氷	n.a.
	UmB2	3870	8/7 裸氷	n.a.
	UmB3	3900	8/7 裸氷	n.a.
	UmB4	3950	8/7 裸氷	n.a.
No.2 氷河	UmC1	3765	7/27 裸氷	8/19 裸氷
	UmC2	3795	7/27 裸氷	8/19 裸氷
	UmC3	3805	7/27 裸氷	8/19 裸氷
	UmC4	3825	7/27 積雪	n.a.
No.6 氷河	UmD1	3765	7/29 裸氷	8/17 裸氷
	UmD2	3810	7/29 裸氷	8/17 裸氷
	UmD3	3855	7/29 裸氷	8/17 裸氷
	UmD4	3900	7/29 積雪	n.a.

表1-4. 2013年No.1氷河の各期の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 第1期 No.1 氷河 (7/8-7/14)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1 3770	0.00	8.14	2114.61	924.54	5139.99	33.51	3.49	69.58
UmA2 3820	0.42	5.24	1002.78	1691.64	2272.42	138.44	2.51	66.81
UmA3 3870	0.00	8.38	1143.75	1156.39	7600.91	16.76	10.70	78.19
UmA4 3990	0.00	0.39	0.73	0.73	8.05	0.00	0.06	0.87
UmA5 4010	0.00	0.31	4.59	4.38	57.53	0.10	0.01	0.92
UmA6 4090	0.00	0.01	0.00	0.02	0.82	0.00	0.00	0.32

(b) 第2期 No.1 氷河 (7/20-7/21)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1 3770	0.00	4.65	759.17	778.56	2791.44	7.04	0.87	20.19
UmA2 3820	0.00	3.14	270.42	625.42	3135.05	6.98	2.09	41.19
UmA3 3870	0.70	6.98	398.98	1273.74	6924.59	11.87	0.70	71.91
UmA4 3990	0.00	8.38	1433.38	1246.07	8779.01	12.95	3.03	92.77
UmA5 4010	0.00	0.24	3.88	3.83	60.70	0.00	0.00	1.02
UmA6 4090	0.00	0.12	0.55	0.21	2.29	0.26	0.00	1.14

(c) 第3期 No.1 氷河 (8/2-8/3)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1 3770	0.00	0.21	402.97	898.20	2527.67	0.84	0.00	56.76
UmA2 3820	0.10	1.68	428.91	972.05	3860.23	17.38	0.00	40.11
UmA3 3870	0.00	0.84	510.70	1051.91	7222.39	35.08	0.84	56.34
UmA4 3990	0.21	3.35	691.57	1195.31	6844.74	14.66	1.68	65.76
UmA5 4010	0.00	1.68	856.48	1175.56	6391.83	4.19	1.68	68.91
UmA6 4090	0.00	0.41	1.46	4.16	99.61	1.24	0.00	4.30

(d) 第4期 No.1 氷河 (8/15-8/16)

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.00	3.26	793.53	781.42	2600.54	17.57	4.07	33.51
UmA2	3820	0.00	2.09	1223.55	709.86	2648.54	5.12	1.86	31.88
UmA3	3870	13.96	5.53	2460.39	1173.56	25569.07	67.49	9.31	399.10
UmA4	3990	0.00	39.56	5275.43	3735.35	37480.95	144.28	32.58	345.58
UmA5	4010	0.00	4.65	1086.12	1030.44	8115.78	8.14	0.00	174.53
UmA6	4090	0.00	0.02	2.33	5.34	32.32	0.22	0.00	0.48

(e) 第5期 No.1 氷河 (8/24-8/26)

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.00	1.68	279.29	771.97	2129.74	4.61	0.00	18.85
UmA2	3820	0.42	3.77	376.37	900.78	3233.22	21.57	0.00	18.43
UmA3	3870	0.00	2.51	655.66	1482.98	10718.07	7.96	0.00	40.84
UmA4	3990	0.00	2.30	1187.64	751.36	6516.19	19.27	0.00	51.31
UmA5	4010	0.00	4.61	1538.74	613.97	7064.66	7.33	0.00	74.14
UmA6	4090	0.00	0.47	0.37	1.65	49.68	0.00	0.00	0.40

表 1-5. 各年の No.1 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 2007 年 No.1 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.86	0.58	366.40	2696.75	12210.32	7.27	0.69	51.63
UmA2	3820	0.61	0.59	248.26	644.03	3180.86	10.47	1.61	60.74
UmA3	3870	0.04	1.30	618.42	407.88	9634.22	3.23	0.25	73.30
UmA4	3990	5.11	2.81	625.07	1575.72	16310.10	4.61	4.15	81.68
UmA5	4010	0.00	5.40	236.73	488.94	6979.15	6.12	0.84	56.59
UmA6	4090	0.00	1.03	34.05	1.55	3.93	0.96	0.25	7.96

(b) 2010 年 No.1 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.59	0.88	698.22	1721.70	6113.02	9.55	1.38	60.74
UmA2	3820	0.06	1.51	864.46	978.92	4941.46	14.60	1.61	47.12
UmA3	3870	0.00	2.56	345.78	1618.65	11434.09	2.37	0.73	54.45
UmA4	3990	0.00	4.40	398.98	1472.67	4574.94	2.60	0.25	93.20
UmA5	4010	0.00	9.93	179.54	137.39	5229.44	4.48	2.93	97.39
UmA6	4090	0.00	3.35	0.00	0.43	36.65	11.31	10.26	42.52

(c) 2011 年 No.1 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brevissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.63	0.84	57.85	386.42	1367.90	9.67	0.21	16.96
UmA2	3820	0.66	0.31	238.06	535.83	1439.24	21.89	0.70	12.15
UmA3	3870	0.10	1.78	337.80	446.53	1958.91	1.36	0.21	12.57
UmA4	3990	0.00	6.07	240.72	1469.24	1820.81	6.91	0.42	23.25
UmA5	4010	0.00	8.59	46.55	281.65	4192.72	27.37	1.26	31.00
UmA6	4090	0.00	3.37	2.66	24.90	102.36	2.30	0.13	1.34

(d) 2012 年 No.1 冰河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brébissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.00	0.51	271.04	805.42	3636.07	2.96	0.10	22.51
UmA2	3820	0.02	0.98	728.81	989.22	6200.72	3.31	1.57	41.68
UmA3	3870	0.01	0.25	825.89	1350.74	11654.00	3.63	0.06	57.76
UmA4	3990	0.00	1.75	207.54	2232.50	9295.51	4.06	0.02	29.23
UmA5	4010	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
UmA6	4090	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

(e) 2013 年 No.1 冰河 (第 5 期)

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brébissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.00	1.68	279.29	771.97	2129.74	4.61	0.00	18.85
UmA2	3820	0.42	3.77	376.37	900.78	3233.22	21.57	0.00	18.43
UmA3	3870	0.00	2.51	655.66	1482.98	10718.07	7.96	0.00	40.84
UmA4	3990	0.00	2.30	1187.64	751.36	6516.19	19.27	0.00	51.31
UmA5	4010	0.00	4.61	1538.74	613.97	7064.66	7.33	0.00	74.14
UmA6	4090	0.00	0.47	0.37	1.65	49.68	0.00	0.00	0.40

(f) 2014 年 No.1 冰河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>C. brébissonii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	Chr. cyanobac. 1	Chr. cyanobac. 2	Chr. cyanobac. 3
UmA1	3770	0.03	0.25	416.27	955.31	3209.01	6.98	0.31	17.70
UmA2	3820	0.00	0.48	452.18	623.42	3485.86	5.78	0.29	28.27
UmA3	3870	0.00	0.48	313.87	1098.28	7486.15	11.06	0.17	28.90
UmA4	3990	0.00	0.21	311.21	413.89	4237.22	8.32	0.00	41.47
UmA5	4010	0.02	2.70	775.36	1823.02	10415.69	12.55	0.13	76.65
UmA6	4090	0.00	0.04	0.59	1.61	0.22	0.06	0.00	0.08

表 2-1. スンタルハヤタにおける、各年の調査日と調査地点、表面状態

氷河	地点	標高 (m a.s.l.)	2012 年	2013 年	2014 年
No. 31	StA1	2120	7/12 裸氷	8/1 裸氷	n.a.
	StA2	2158	7/18 裸氷	8/1 裸氷	8/6 裸氷
	StA3	2257	7/12 裸氷	8/1 裸氷	n.a.
	StA4	2354	7/12 裸氷	8/3 裸氷	8/7 裸氷
	StA5	2446	7/18 裸氷	8/3 裸氷	n.a.
	StA6	2540	7/18 積雪	8/3 裸氷	n.a.
No. 29	StB1	2100	7/15 裸氷	7/30 裸氷	n.a.
	StB2	2210	7/15 裸氷	n.a.	n.a.
	StB3	2297	7/15 裸氷	7/30 裸氷	n.a.
	StB4	2400	7/15 裸氷	n.a.	n.a.
	StB5	2509	7/15 積雪	7/30 裸氷	n.a.
No. 32	StC1	2184	7/10 裸氷	8/8 裸氷	n.a.
	StC2	2275	7/10 裸氷	8/8 裸氷	n.a.
	StC3	2350	7/10 裸氷	8/8 裸氷	n.a.
	StC4	2463	7/10 裸氷	8/8 裸氷	n.a.
No. 33	StD1	2325	7/9 裸氷	8/7 裸氷	n.a.
	StD2	2377	n.a.	8/7 裸氷	n.a.
	StD3	2422	7/9 裸氷	8/7 裸氷	n.a.
	StD4	2474	n.a.	8/7 裸氷	n.a.
	StD5	2496	7/9 積雪	8/7 裸氷	n.a.

表 2-2. 各年の No.31 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 2012 年 No.31 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StA1	2120	21.05	5.03	355.31	5.34	2.62	77.07	118.86
StA2	2158	97.91	0.94	85.77	3.77	2.09	41.55	24.50
StA3	2257	190.17	1.57	153.62	32.99	25.13	48.77	19.90
StA4	2354	247.77	3.25	320.44	49.01	31.42	190.88	20.32
StA5	2446	67.65	63.77	94.25	0.00	13.61	0.00	160.01
StA6	2540	0.00	3.09	5.65	0.00	0.00	0.00	14.03

(b) 2013 年 No.31 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StA1	2120	7.68	0.87	172.79	0.00	0.00	48.17	53.41
StA2	2158	14.66	1.40	31.42	0.00	0.00	14.05	31.94
StA3	2257	257.61	2.62	6.28	6.28	6.11	104.37	9.77
StA4	2354	49.83	0.09	3.14	2.09	0.44	7.02	2.62
StA5	2446	51.40	2.18	9.42	0.00	0.00	5.02	7.85
StA6	2540	1.05	0.58	4.19	0.00	0.00	0.00	1.98

表 2-3. 各年の No.29 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 2012 年 No.29 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StB1	2170	29.19	3.40	4322.44	0.39	2.62	0.00	200.67
StB2	2270	174.53	2.79	457.10	13.09	13.96	20.07	38.92
StB3	2360	156.03	13.96	873.36	135.09	342.08	547.95	619.24
StB4	2460	5.41	25.13	146.08	0.00	0.00	0.00	64.40
StB5	2570	0.73	18.22	87.65	0.00	0.00	0.00	36.65

(b) 2013 年 No.29 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StB1	2170	0.08	0.10	4.08	0.00	0.00	0.00	0.32
StB2	2270	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
StB3	2360	9.56	1.85	5.31	0.29	0.29	2.43	0.51
StB4	2460	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
StB5	2570	0.00	1.37	9.35	0.00	0.00	0.00	0.79

表 2-4. 各年の No.32 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 2012 年 No.32 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StC1	2240	77.65	1.83	156.92	0.00	2.62	11.44	22.67
StC2	2340	25.31	0.87	47.12	0.00	1.75	0.00	34.21
StC3	2410	294.61	1.05	75.40	1.05	0.00	0.00	24.78
StC4	2530	85.66	1.68	84.82	0.00	0.00	0.00	28.38

(b) 2013 年 No.32 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac.2	Osc. cyanobac.3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StC1	2240	21.81	0.46	69.18	0.06	0.52	1.26	2.57
StC2	2340	6.98	0.26	7.82	0.16	0.42	0.78	1.08
StC3	2410	101.38	0.63	9.61	0.00	1.52	2.11	3.62
StC4	2530	87.12	2.70	24.88	0.53	0.79	0.36	5.46

表 2-5. 各年の No.33 氷河の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 2012 年 No.33 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StD1	2400	99.06	1.88	771.89	15.71	46.08	136.08	32.88
StD2	2450	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
StD3	2500	27.10	61.92	943.66	77.75	157.08	1689.75	$1.02 \times 10^5$
StD4	2530	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
StD5	2560	0.21	0.69	21.49	0.00	0.00	0.24	11.00

(b) 2013 年 No.33 氷河

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	Osc. cyanobac. 1	Osc. cyanobac. 2	Osc. cyanobac. 3	<i>C. parietina</i>	Chr. cyanobac.
StD1	2400	63.62	0.45	212.76	1.96	10.86	50.58	4.97
StD2	2450	45.34	0.42	196.27	1.34	11.13	21.60	6.75
StD3	2500	4.21	6.49	61.50	2.36	4.71	20.47	76.26
StD4	2530	16.69	4.78	62.91	12.17	18.98	142.56	23.59
StD5	2560	28.17	7.96	77.75	0.63	0.79	1.51	6.86

表 3-1. 2014 年カナック氷河における，各期の調査日時と調査地点の表面状態.

SII はスーパーインポーズドアイスを意味する.

地点	標高 (m a.s.l.)	第 1 期 6/25-29	第 2 期 7/10-16	第 3 期 7/20-22	第 4 期 8/2-3
Qa1	247	6/25 SII	7/10 SII	7/20 裸氷	8/2 裸氷
Qa2	441	6/25 SII	7/10 SII	7/20 裸氷	8/2 裸氷
Qa3	668	6/29 積雪	7/16 SII	7/22 裸氷	8/3 裸氷
Qa4	778	6/25 積雪	7/10 SII	7/22 裸氷	8/3 裸氷

表 3-2. カナック氷河における各年の調査日と調査地点, 表面状態

地点	標高 (m a.s.l.)	2012	2013	2014 (第 3 期)
Qa1	247	7/22 裸氷	7/25 裸氷	8/2 裸氷
Qa2	441	7/22 裸氷	7/25 裸氷	8/2 裸氷
Qa3	668	7/18 裸氷	7/11 積雪	8/3 裸氷
Qa4	778	7/18 裸氷	7/15 積雪	8/3 裸氷
Qa5	939	7/19 裸氷	n.a.	n.a.
Qa6	1090	7/29 積雪	n.a.	n.a.

表 3-3. 2014 年カナック氷河の各期の各地点における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

(a) 第 1 期カナック氷河 (6/25-6/29)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1 247	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Qa2 441	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Qa3 668	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Qa4 778	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

(b) 第 2 期カナック氷河 (7/10-7/16)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1 247	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Qa2 441	4.39	0.10	0.00	5.07	0.72	17.76	0.54
Qa3 668	9.80	0.12	0.00	1.81	0.08	0.99	0.10
Qa4 778	2.83	0.05	0.00	0.45	0.38	4.66	0.14

(c) 第 3 期カナック氷河 (7/20-7/22)

地点 標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1 247	1.60	0.00	0.00	2.41	0.07	1.14	0.07
Qa2 441	10.06	0.20	0.00	6.62	1.52	65.45	0.53
Qa3 668	8.21	0.00	0.00	1.99	0.31	107.90	0.86
Qa4 778	6.16	0.19	0.08	0.88	0.54	414.20	1.47

(d) 第4期カナック氷河 (8/2-8/3)

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1	247	10.73	0.36	0.04	10.07	0.36	8.56	0.54
Qa2	441	29.41	0.73	0.01	6.79	1.15	94.11	1.14
Qa3	668	18.55	0.41	0.04	3.22	0.29	20.52	1.08
Qa4	778	3.19	0.85	0.04	0.44	1.38	616.91	0.71

表 3-4. 2012 年カナック氷河の各地点の氷河表面における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1	247	60.95	0.42	0.73	134.36	2.62	159.88	4.08
Qa2	441	469.14	1.68	0.00	239.60	14.24	1855.04	39.37
Qa3	668	83.46	2.09	0.84	111.32	4.50	1123.87	5.03
Qa4	778	44.51	4.82	0.00	3.77	23.46	6763.77	97.70
Qa5	939	78.33	41.57	0.00	37.49	26.18	157.08	29.64
Qa6	1090	0.00	7.57	0.00	2.09	2.44	8.41	39.93

表 3-5. 2013 年カナック氷河の各地点の氷河表面における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup>

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskiöldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	Osc. cyanobac.	Chr. cyanobac.
Qa1	247	0.08	0.02	0.01	0.11	0.04	0.86	0.49
Qa2	441	1.26	0.05	0.01	1.33	0.18	26.99	0.51
Qa3	668	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.01
Qa4	778	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.09	0.04

表 3-6. 2014 年第 4 期カナック氷河の各地点のクリオコナイトホール内における各種藻類の細胞濃度. 単位は  $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$

地点	標高 (m a.s.l.)	<i>A. nordenskioldii</i>	<i>Chloromonas</i> sp.	<i>C. brébissonii</i>	<i>M. berggrenii</i>	小型球形緑藻	<i>Osc. cyanobac.</i>	<i>Chr. cyanobac.</i>
Qa1	247	31.44	2.93	0.00	22.39	9.93	2093.83	8.27
Qa2	441	97.39	9.84	2.09	37.07	13.40	1400.63	11.10
Qa3	668	50.68	18.22	2.09	42.94	13.40	9426.65	23.88
Qa4	778	6.70	4.82	2.72	3.35	8.17	8345.79	11.73

表 4-1. 各年, 各氷河の気温と降水量および日射量

(a) 月平均気温 (°C)

	5月	6月	7月	8月
ウルムチ 2007	-0.58	2.15	4.20	3.03
ウルムチ 2010	-3.69	2.49	4.71	4.66
ウルムチ 2011	-1.73	2.08	4.69	3.92
スタタルハヤタ 2012	-6.90	2.56	5.67	1.33
スタタルハヤタ 2013	-7.21	1.36	4.08	1.80
スタタルハヤタ 2014	-9.03	-0.86	3.28	4.47
カナック 2012	-5.71	0.86	2.13	-0.61
カナック 2013	-11.49	-1.13	0.80	-1.68
カナック 2014	-8.02	0.01	1.59	-0.29

(b) 降水量 (mm)

	5月	6月	7月	8月
ウルムチ 2007	54.5	83.7	147.1	174.3
ウルムチ 2010	78.0	114.6	75.1	33.4
ウルムチ 2011	0.0	52.3	55.3	55.7
スタタルハヤタ 2012	10.2	73.2	36.5	55.4
スタタルハヤタ 2013	22.2	56.5	88.3	44.6
スタタルハヤタ 2014	33.4	60.5	93.4	52.3
カナック 2012	41.5	138.9	143.9	85.6
カナック 2013	19.2	97.7	52.9	91.1
カナック 2014	60.0	110.1	95.5	148.7

(c) 月平均下向き短波放射 ( $W m^{-2}$ )

	5月	6月	7月	8月
ウルムチ 2007	348.2	361.0	336.5	331.4
ウルムチ 2010	327.5	351.2	339.9	314.5
ウルムチ 2011	335.0	315.1	355.3	300.5
スタタルハヤタ 2012	333.4	328.1	307.5	216.7
スタタルハヤタ 2013	322.9	328.1	246.0	224.5
スタタルハヤタ 2014	326.8	345.6	256.1	233.6
カナック 2012	291.3	290.8	266.3	178.2
カナック 2013	316.4	308.0	290.7	172.2
カナック 2014	258.1	294.4	249.5	145.1

表 4-2. 各年, 各氷河の各調査地点における総藻類バイオマスの平均値 ( $\mu\text{L m}^{-2}$ ) と, その振れ幅

(a) ウルムチ

	2007	2010	2011	最大/最小
UmA1	618	395	226	3
UmA2	174	302	282	2
UmA3	219	414	138	3
UmA4	471	331	743	2
UmA5	235	264	581	2

(b) スンタルハヤタ

	2012	2013	2014	最大/最小
StA1	308	43	n.a.	7
StA2	761	38	113	20
StA3	2720	608	n.a.	4
StA4	3968	89	367	45
StA5	1817	97	n.a.	19

(c) カナック

	2012	2013	2014	最大/最小
Qa1	172	1	11	326
Qa2	586	9	55	69
Qa3	354	n.a.	38	9
Qa4	202	n.a.	28	7

表 4-3. 各年，各氷河の各調査地点における緑藻バイオマスの平均値 ( $\mu\text{L m}^{-2}$ ) と，その振れ幅

(a) ウルムチ

	2007	2010	2011	最大/最小
UmA1	31	32	48	2
UmA2	26	23	49	2
UmA3	14	27	17	2
UmA4	112	53	106	2
UmA5	55	122	163	3

(b) スンタルハヤタ

	2012	2013	2014	最大/最小
StA1	243	28		9
StA2	733	35	113	21
StA3	2630	593		4
StA4	3682	88	366	42
StA5	1738	96		18

(c) カナック

	2012	2013	2014	最大/最小
Qa1	170	0	4	800
Qa2	576	3	24	175
Qa3	343		20	17
Qa4	138		12	12

表 4-4. 各年, 各氷河の各調査地点における糸状シアノバクテリアバイオマスの平均値 ( $\mu\text{L m}^{-2}$ ) と, その振れ幅

(a) ウルムチ

	2007	2010	2011	最大/最小
UmA1	587	363	177	3
UmA2	149	280	231	2
UmA3	206	386	121	3
UmA4	360	278	636	2
UmA5	179	142	417	3

(b) スンタルハヤタ

	2012	2013	2014	最大/最小
StA1	64	15		4
StA2	28	3	0	86
StA3	90	15		6
StA4	286	1	1	320
StA5	79	1		69

(c) カナック

	2012	2013	2014	最大/最小
Qa1	1	0	7	22
Qa2	10	5	31	6
Qa3	11		18	2
Qa4	64		16	4

表 4-5. 3 氷河の藻類群集の経年変動のまとめ

	地域	優占種	経年変動の有無		気象条件 の影響	氷河融解 への影響
			バイオマス	群集構造		
ウルムチ	アジア中部 乾燥域	糸状シアノ バクテリア (Oscillatoria 科)	ほぼ無	ほぼ無	小さい	ほぼ一定
スンタル ハヤタ	北極域	緑藻 ( <i>A. nordenskioldii</i> )	有	ほぼ無	大きい (気温)	変動大
カナック	北極域	緑藻 ( <i>A. nordenskioldii</i> )	有	ほぼ無	大きい (気温)	変動大

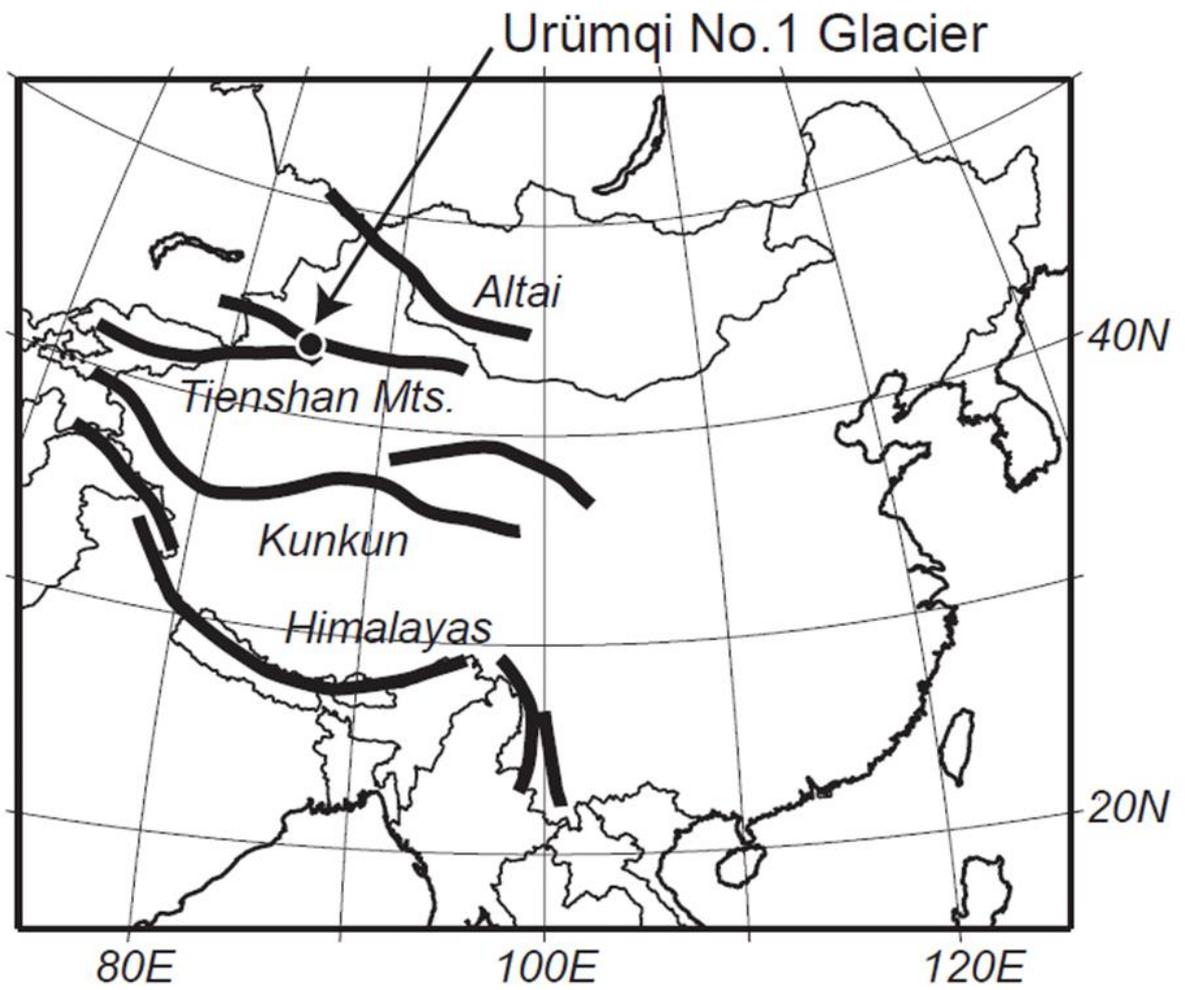


図 1-1. No.1 氷河の位置

Fig. 1-1. A map of Glacier No.1 in the Central Asia

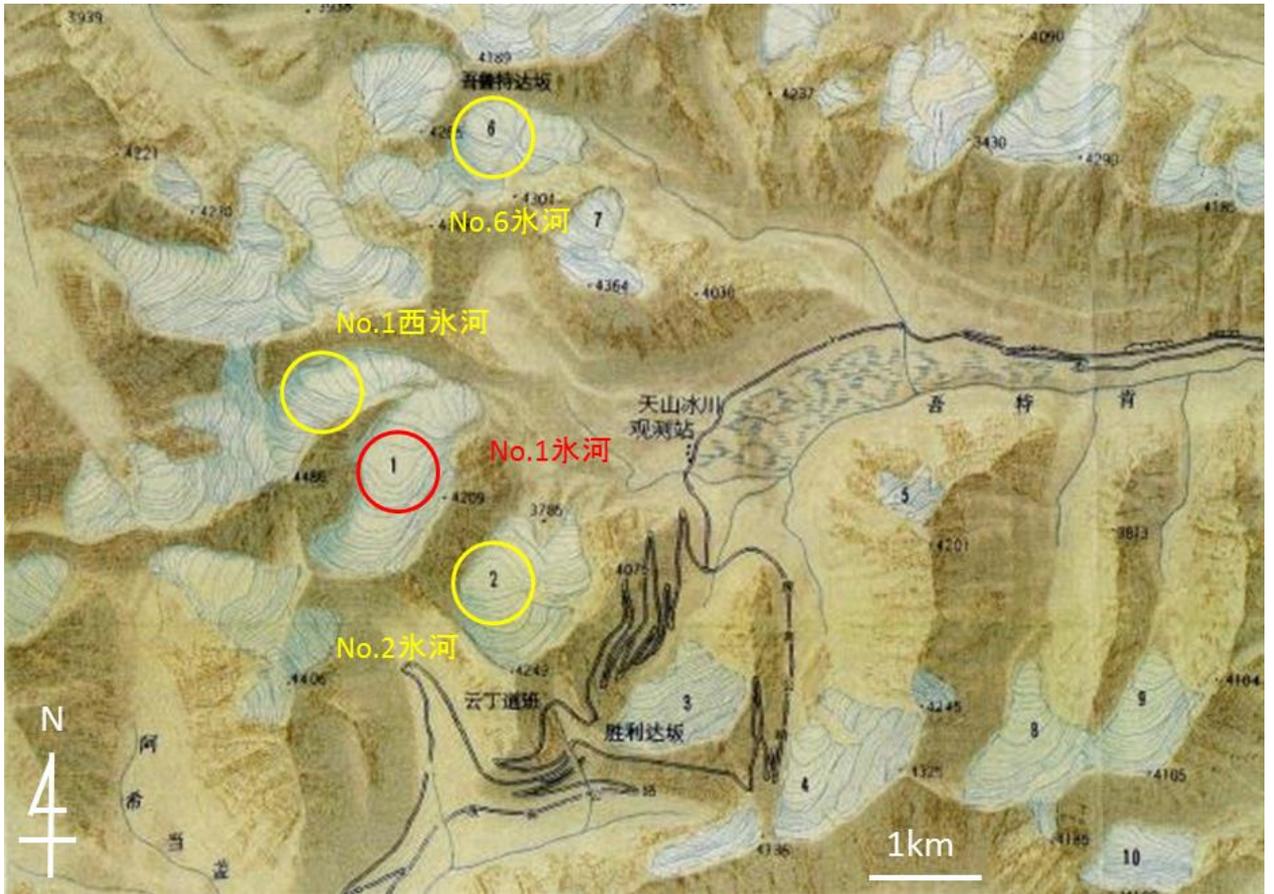


図 1-2. ウルムチ河源流部の地図. 烏魯木齊河源量渲地形図より引用し, 加工したものの No.1 冰河, No.1 西冰河, No.2 冰河, No.6 冰河の位置

Fig. 1-2. A map of the headwater area of Urumqi River based on 烏魯木齊河源量渲地形図. The location of Glacier No.1, Glacier No.1 west branch, Glacier No.2 and Glacier No.6.



图 1-3. 2013 年 No.1 冰河全景

8/1 摄影

Fig. 1-3. The landscape of Glacier No.1.

1 August, 2013

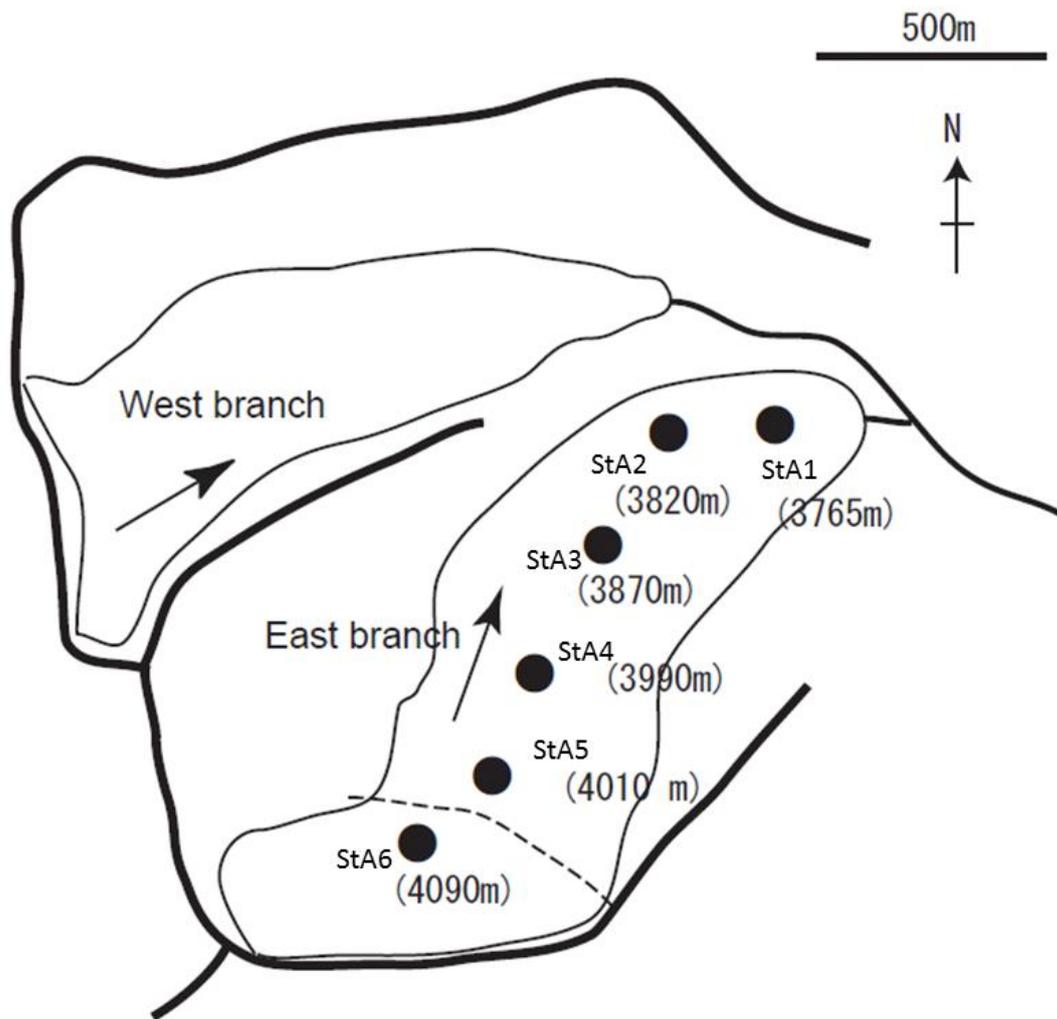


図 1-4. No.1 氷河の調査地点

Fig. 1-4. A map of Glacier No.1 showing sampling sites on the glacier surface.

(a)



(b)



図 1-5. No.1 氷河調査地点 UmA1 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/24 撮影

Fig. 1-5. Pictures of site UmA1 (a) surroundings; (b) glacier surface  
24 August, 2013

(a)



(b)



図 1-6. No.1 氷河調査地点 UmA2 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/24 撮影

Fig. 1-6. Pictures of site UmA2 (a) surroundings; (b) glacier surface  
24 August, 2013



図 1-7. No.1 氷河調査地点 UmA3 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/24 撮影

Fig. 1-7. Pictures of site UmA3 (a) surroundings; (b) glacier surface  
24 August, 2013

(a)



(b)



図 1-8. No.1 氷河調査地点 UmA4 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/2 撮影

Fig. 1-8. Pictures of site UmA4 (a) surroundings; (b) glacier surface  
2 August, 2013

(a)



(b)



図 1-9. No.1 氷河調査地点 UmA5 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/25 撮影

Fig. 1-9. Pictures of site UmA5 (a) surroundings; (b) glacier surface  
25 August, 2013



図 1-10. No.1 氷河調査地点 UmA6 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 8/25 撮影

Fig. 1-10. Pictures of site UmA6 (a) surroundings; (b) glacier surface  
25 August, 2013

(a)



(b)



(c)



図 1-11. No.1 氷河周辺氷河全景

(a) No.1 西氷河, (b) No.2, 氷河 (c) No.6 氷河

撮影日は, 2013 年の 8/7 (a), 7/27 (b), 7/29

Fig. 1-11. The landscape of other glaciers.

(a) Glacier No.1 west branch on 7 August, 2013; (b) Glacier No.2 on 27 July, 2013; (c) Glacier No.6 on 29 July, 2013.

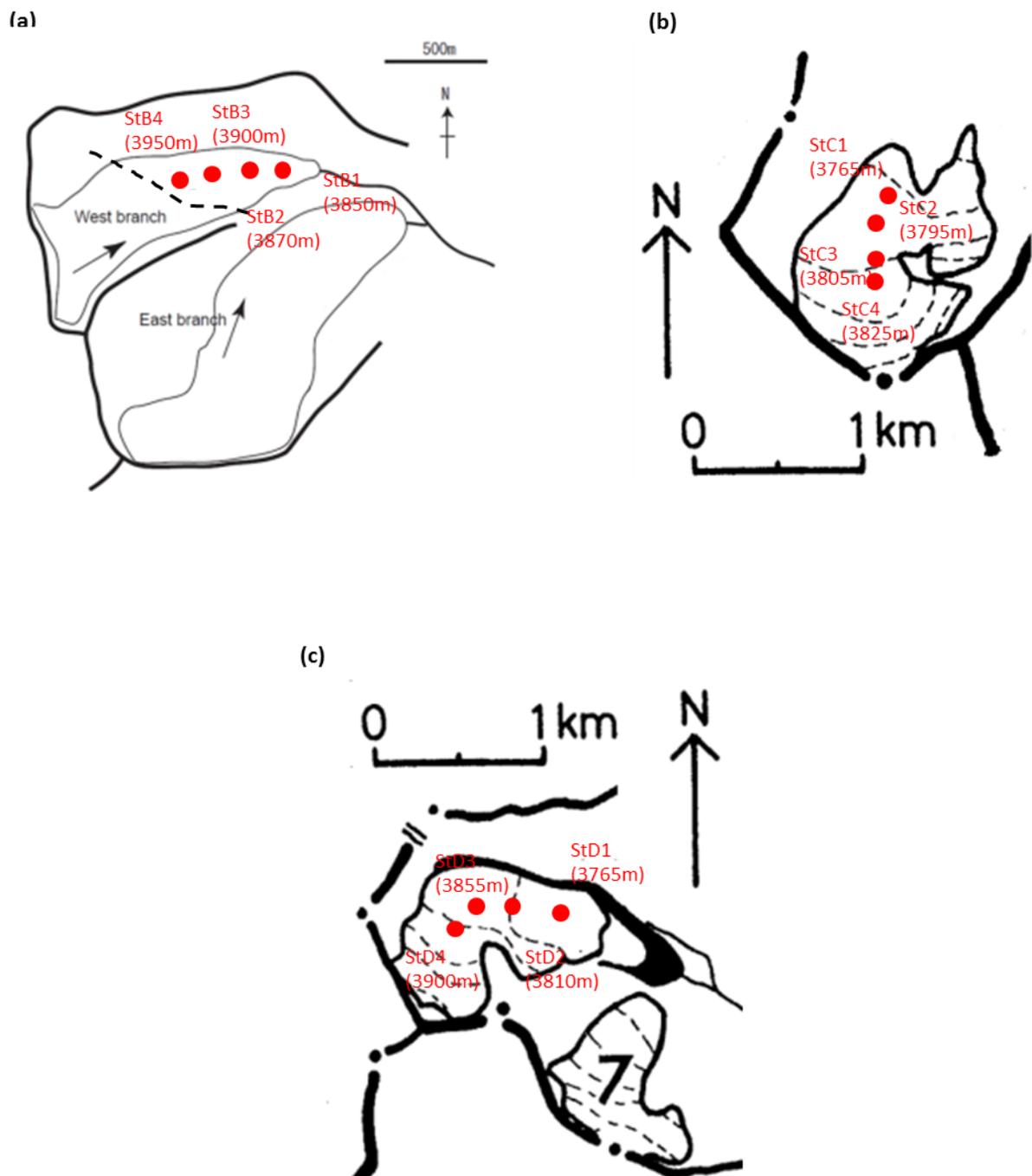


図 1-12. No.1 氷河周辺氷河の調査地点

(a) No.1 西氷河 (b) No.2 氷河 (c) No.6 氷河

(b) と (c) は岩田 (2004) を引用し、一部改変

Fig. 1-12. Maps of other glaciers showing sampling sites on the glacier surface.

(a) Glacier No.1 west branch; (b) Glacier No.2; (c) Glacier No.6.

(b) and (c) are based on Iwata (2004)

(a)



(b)



図 1-13. No.2 氷河調査地点 UmC1 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/27 撮影

Fig. 1-13. Pictures of site UmC1 on Glacier No.2 (a) surroundings, (b) glacier surface  
27 July, 2013

(a)



(b)



図 1-14. No.2 氷河調査地点 UmC2 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/27 撮影

Fig. 1-14. Pictures of site UmC2 on Glacier No.2 (a) surroundings, (b) glacier surface  
27 July, 2013



図 1-15. No.2 氷河調査地点 UmC3 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/27 撮影

Fig. 1-15. Pictures of site UmC3 on Glacier No.2 (a) surroundings, (b) glacier surface  
27 July, 2013

(a)



(b)

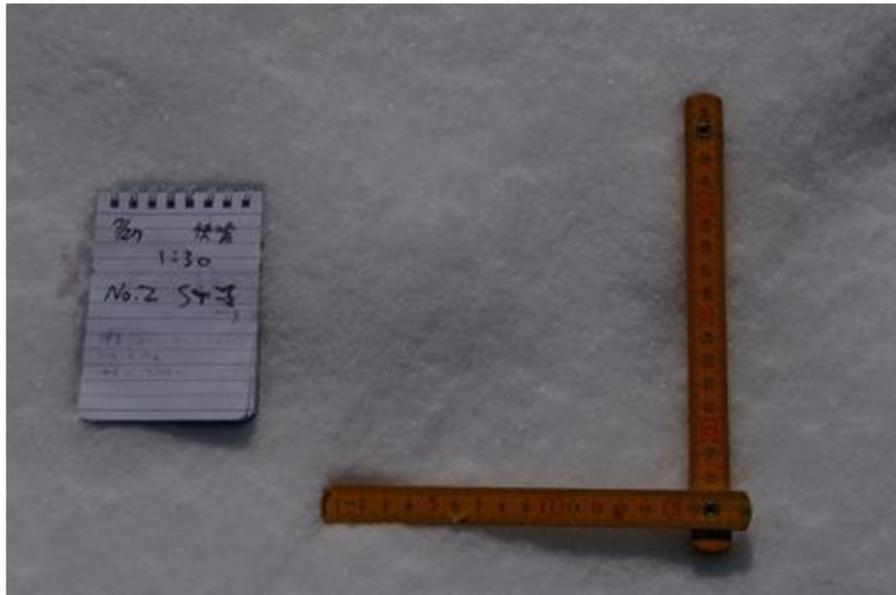


図 1-16. No.2 氷河調査地点 UmC4 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/27 撮影

Fig. 1-16. Pictures of site UmC4 on Glacier No.2 (a) surroundings, (b) glacier surface  
27 July, 2013

(a)



(b)

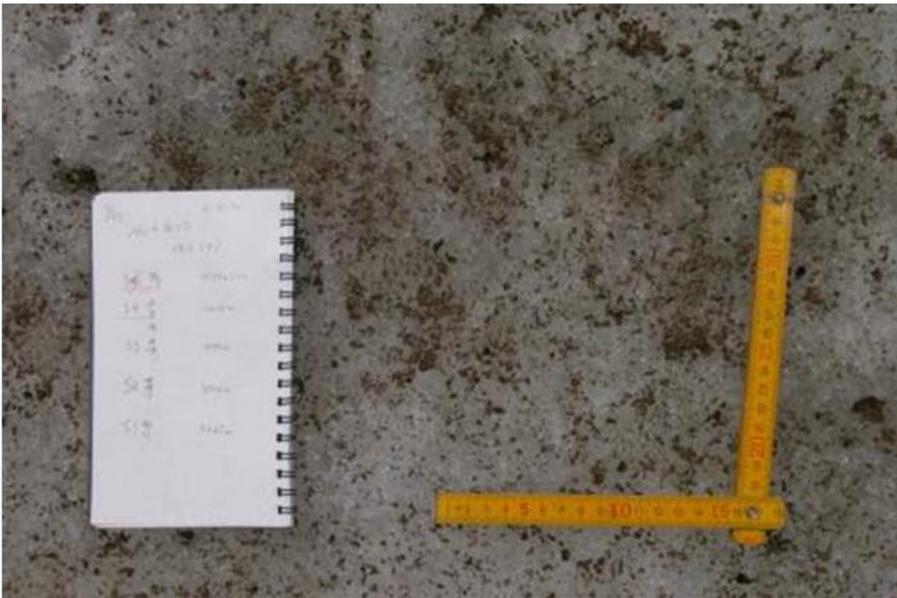


図 1-17. No.6 氷河調査地点 UmD1 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/29 撮影

Fig. 1-17. Pictures of site UmD1 on Glacier No.6 (a) surroundings, (b) glacier surface  
29 July, 2013

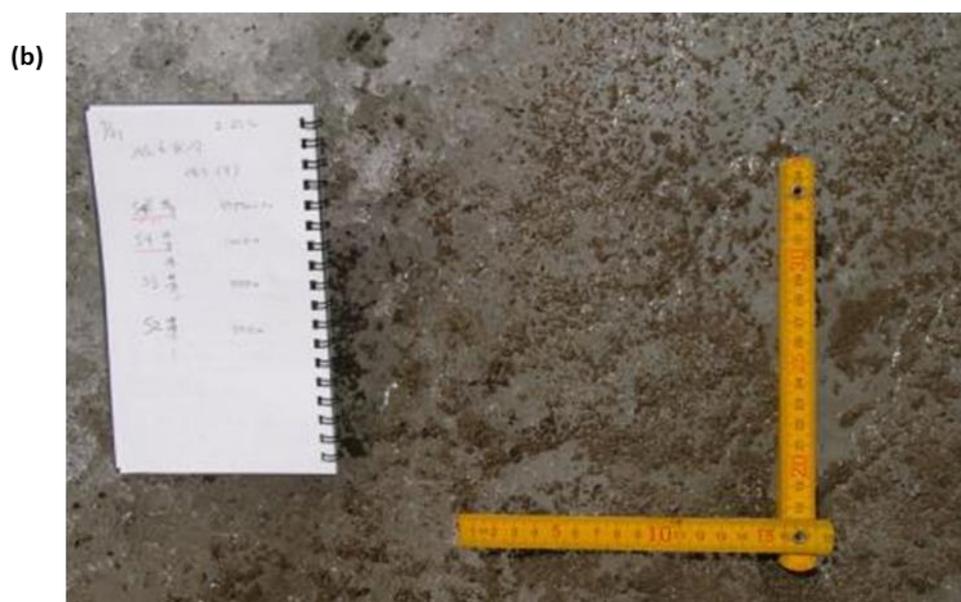


図 1-18. No.6 氷河調査地点 UmD2 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/29 撮影

Fig. 1-18. Pictures of site UmD2 on Glacier No.6 (a) surroundings, (b) glacier surface  
29 July, 2013

(a)



(b)

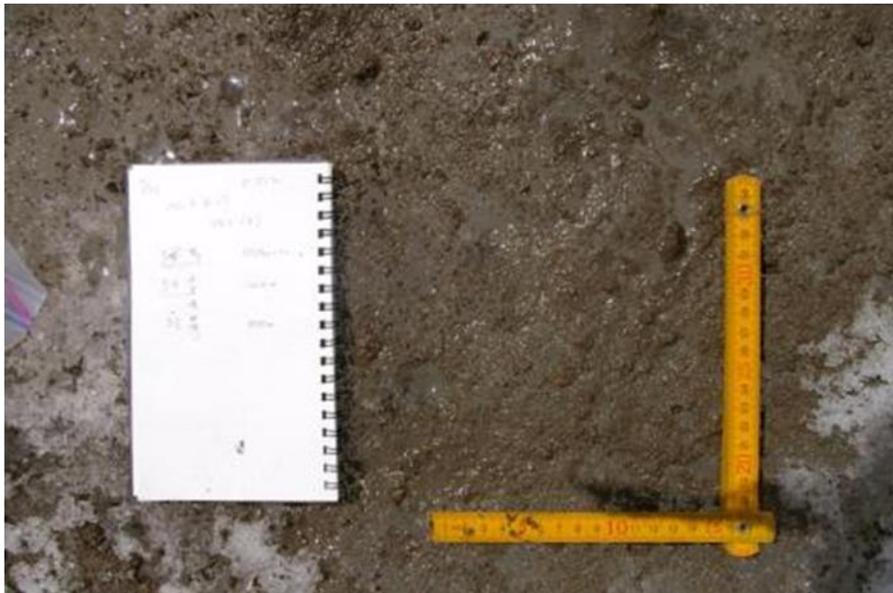


図 1-19. No.6 氷河調査地点 UmD3 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/29 撮影

Fig. 1-19. Pictures of site UmD3 on Glacier No.6 (a) surroundings, (b) glacier surface  
29 July, 2013

(a)



(b)

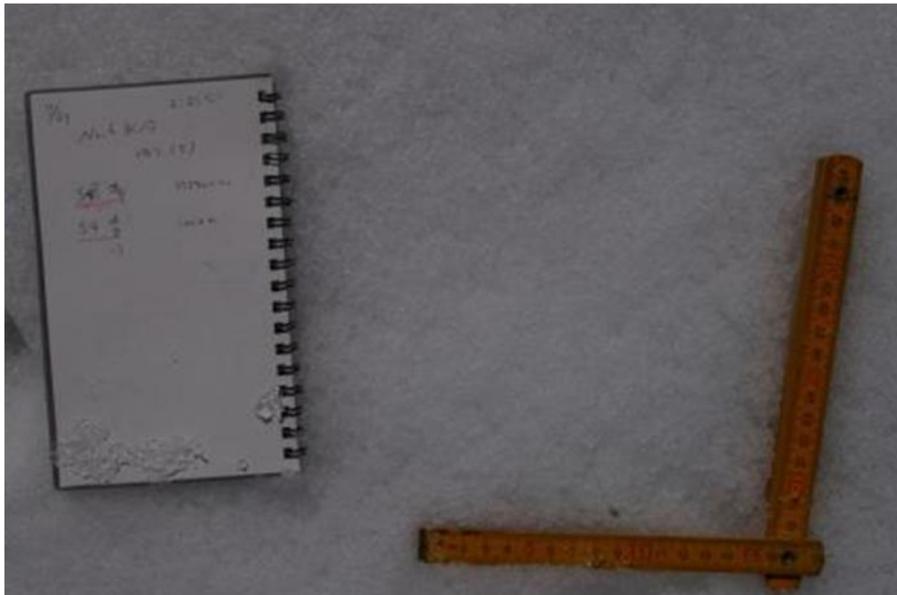


図 1-20. No.6 氷河調査地点 UmD4 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
2013 年 7/29 撮影

Fig. 1-20. Pictures of site UmD4 on Glacier No.6 (a) surroundings, (b) glacier surface  
29 July, 2013

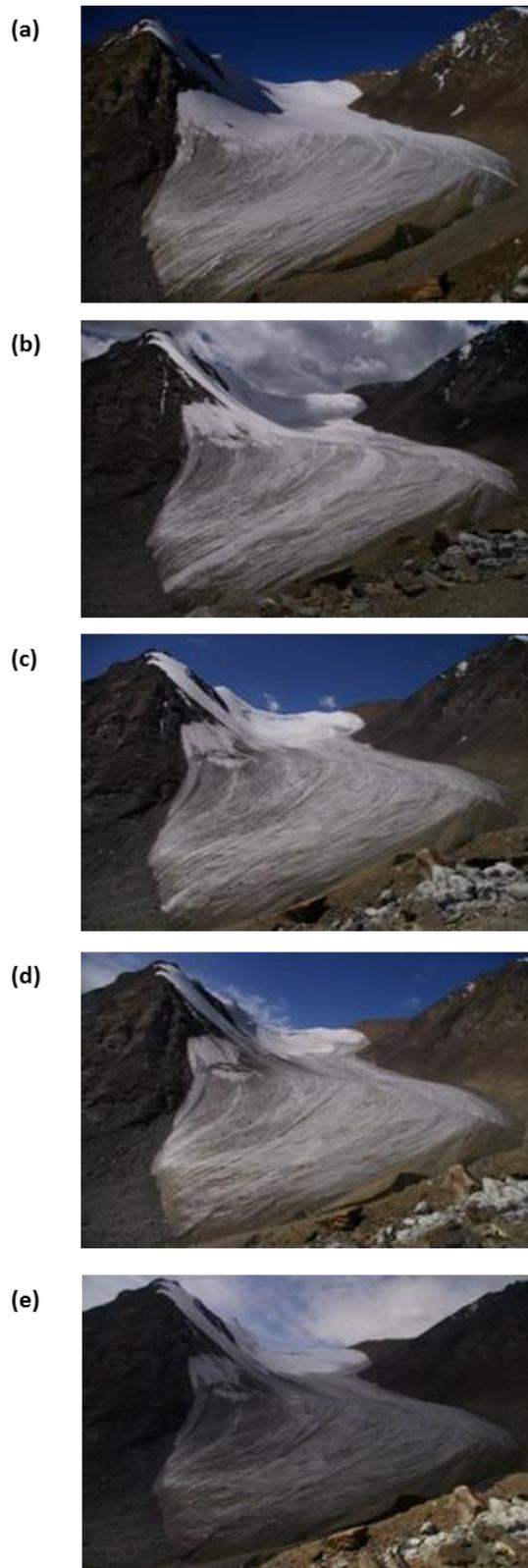


図 1-21. 各期の No.1 氷河全景

(a) 第 1 期 (7 月 14 日), (b) 第 2 期 (7 月 20 日), (c) 第 3 期 (8 月 1 日),  
 (d) 第 4 期 (8 月 15 日), (e) 第 5 期 (8 月 26 日)

Fig. 1-21. The seasonal change of Glacier No.1 during melting period in 2013

(a) 14 July (b) 20 July (c) 1 August (d) 15 August (e) 26 August

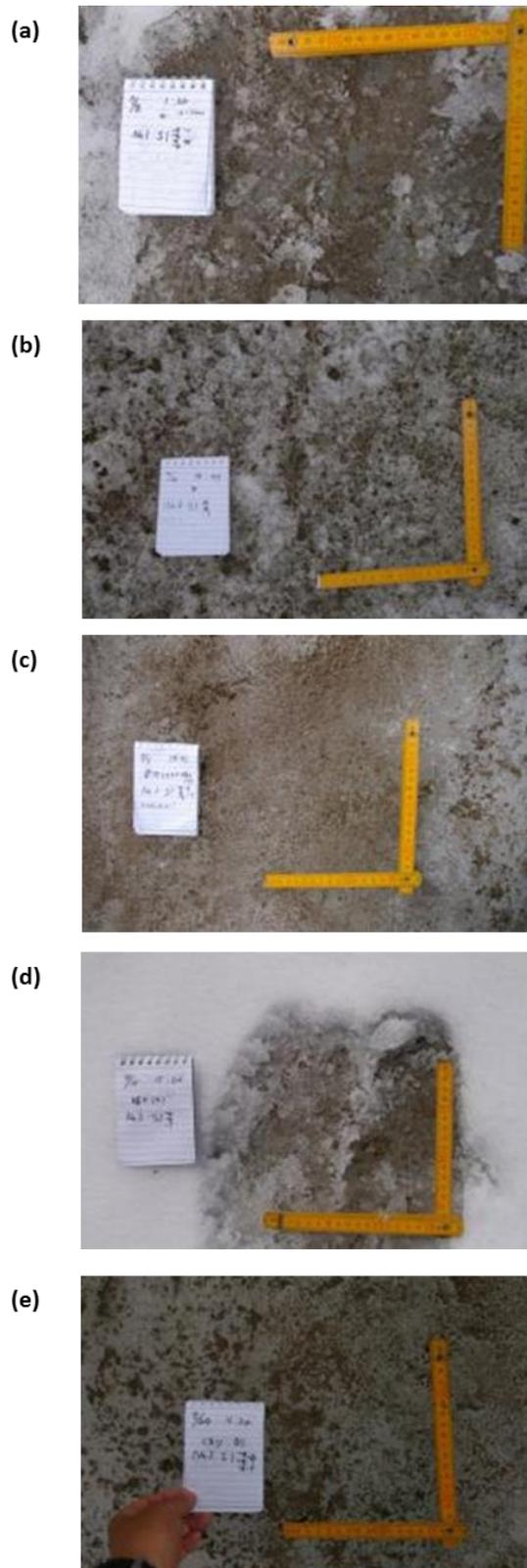


図 1-22. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA1

(a) 第 1 期 (7 月 8 日), (b) 第 2 期 (7 月 20 日), (c) 第 3 期 (8 月 3 日), (d) 第 4 期 (8 月 15 日), (e) 第 5 期 (8 月 24 日)

Fig. 1-22. The seasonal change of surface of UmA1 on Glacier No.1 during melting period in 2013

(a) 8 July (b) 20 July (c) 3 August (d) 15 August (e) 24 August

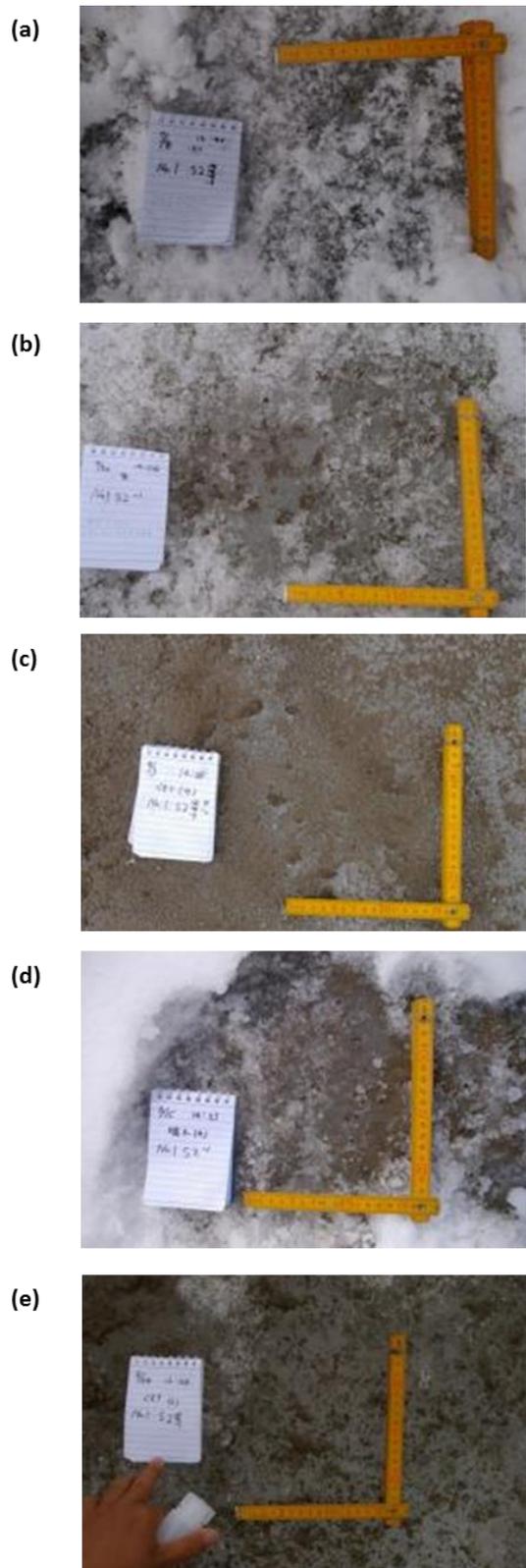


図 1-23. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA2

(a) 第 1 期 (7 月 8 日), (b) 第 2 期 (7 月 20 日), (c) 第 3 期 (8 月 3 日),  
 (d) 第 4 期 (8 月 15 日), (e) 第 5 期 (8 月 24 日)

Fig. 1-23. The seasonal change of surface of UmA2 on Glacier No.1 during melting period in 2013

(a) 8 July (b) 20 July (c) 3 August (d) 15 August (e) 24 August

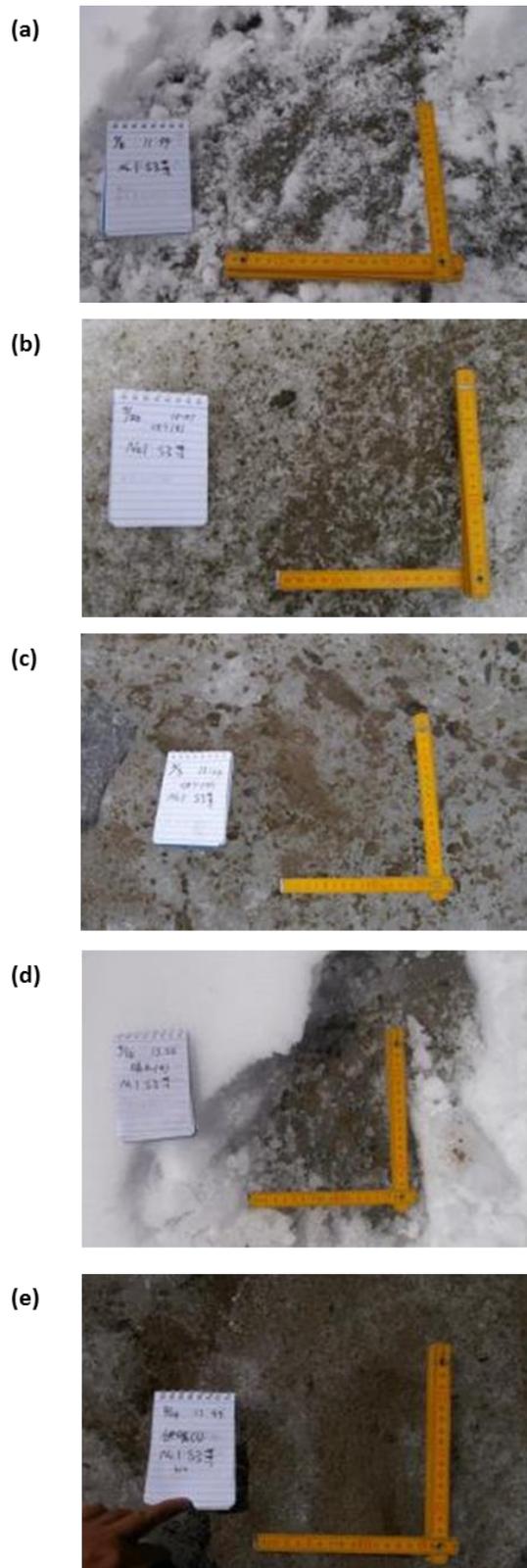


図 1-24. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA3

(a) 第 1 期 ( 7 月 8 日), (b) 第 2 期 ( 7 月 20 日), (c) 第 3 期 ( 8 月 3 日),  
 (d) 第 4 期 ( 8 月 15 日), (e) 第 5 期 ( 8 月 24 日)

Fig. 1-24 The seasonal change of surface of UmA3 on Glacier No.1 during melting period in 2013

(a) 8 July (b) 20 July (c) 3 August (d) 15 August (e) 24 August

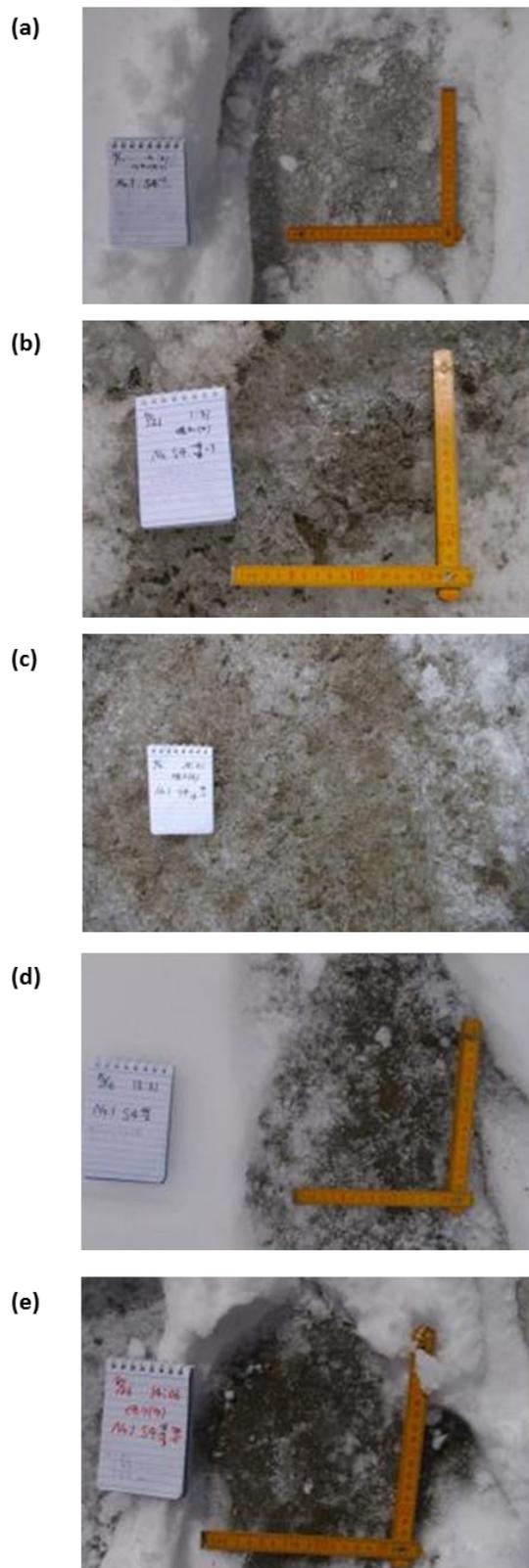


図 1-25. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA4

(a) 第 1 期 ( 7 月 11 日), (b) 第 2 期 ( 7 月 21 日), (c) 第 3 期 ( 8 月 2 日),  
 (d) 第 4 期 ( 8 月 16 日), (e) 第 5 期 ( 8 月 26 日)

Fig. 1-25. The seasonal change of surface of UmA4 on Glacier No.1 during melting period in 2013  
 (a) 11 July (b) 21 July (c) 2 August (d) 16 August (e) 26 August

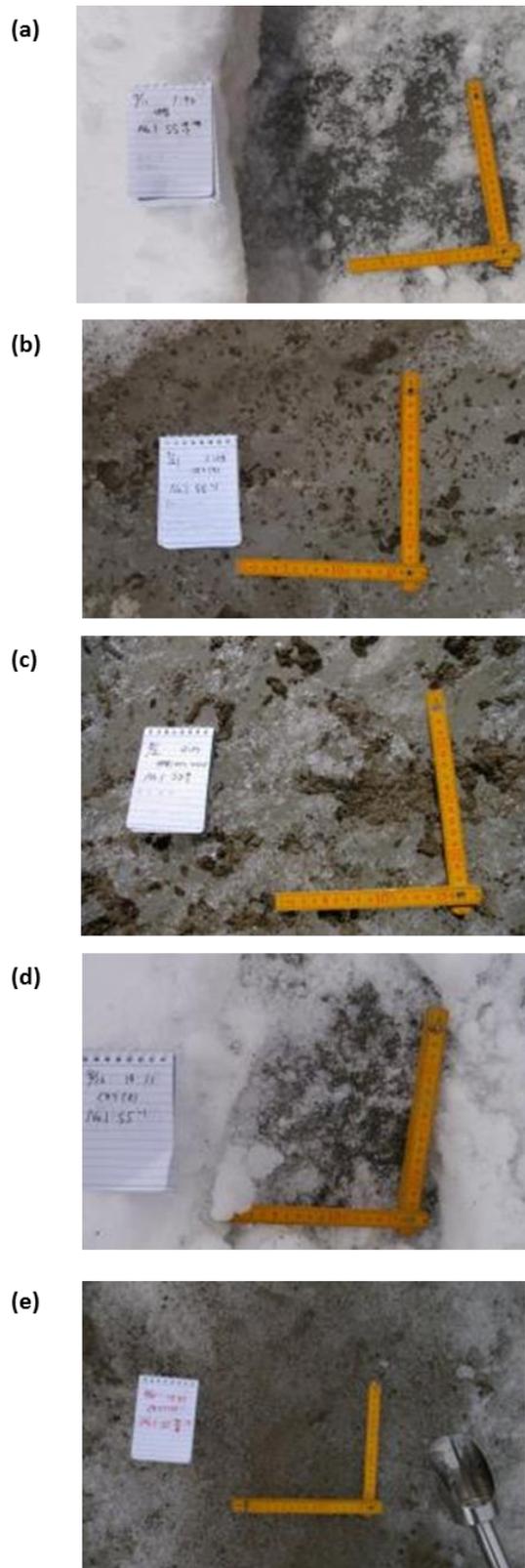


図 1-26. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA5

(a) 第 1 期 ( 7 月 11 日), (b) 第 1 期 ( 7 月 21 日), (c) 第 1 期 ( 8 月 2 日),  
 (d) 第 1 期 ( 8 月 16 日), (e) 第 1 期 ( 8 月 25 日)

Fig. 1-26. The seasonal change of surface of UmA5 on Glacier No.1 during melting period in 2013  
 (a) 11 July (b) 21 July (c) 2 August (d) 16 August (e) 25 August

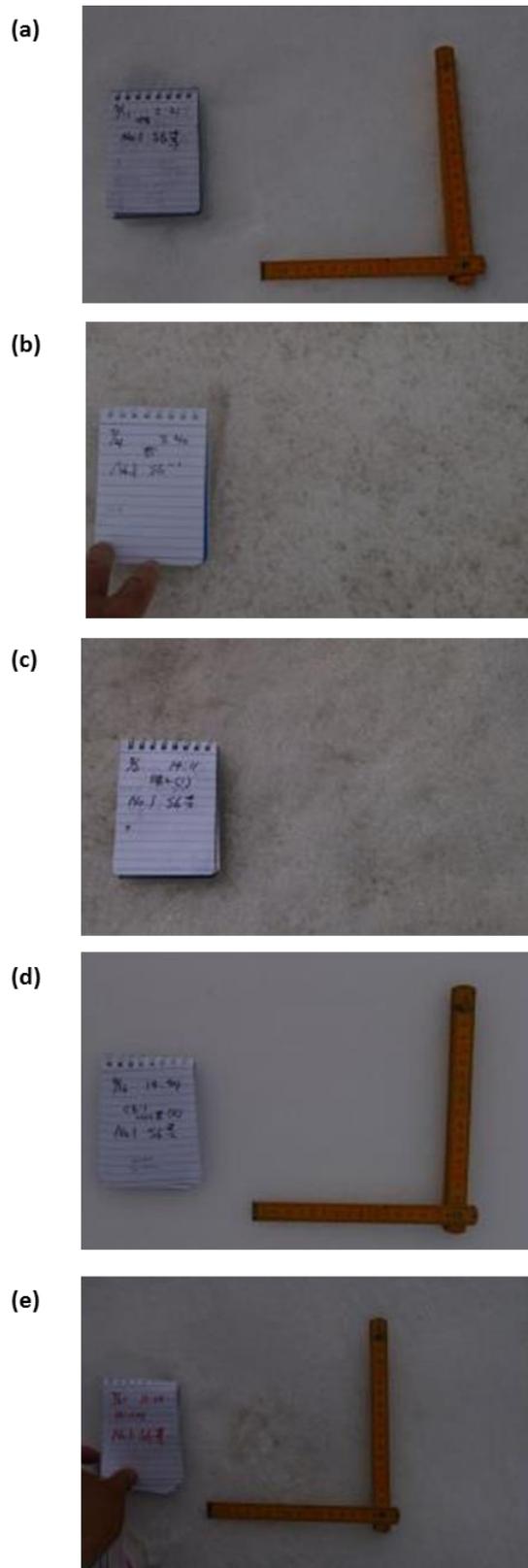
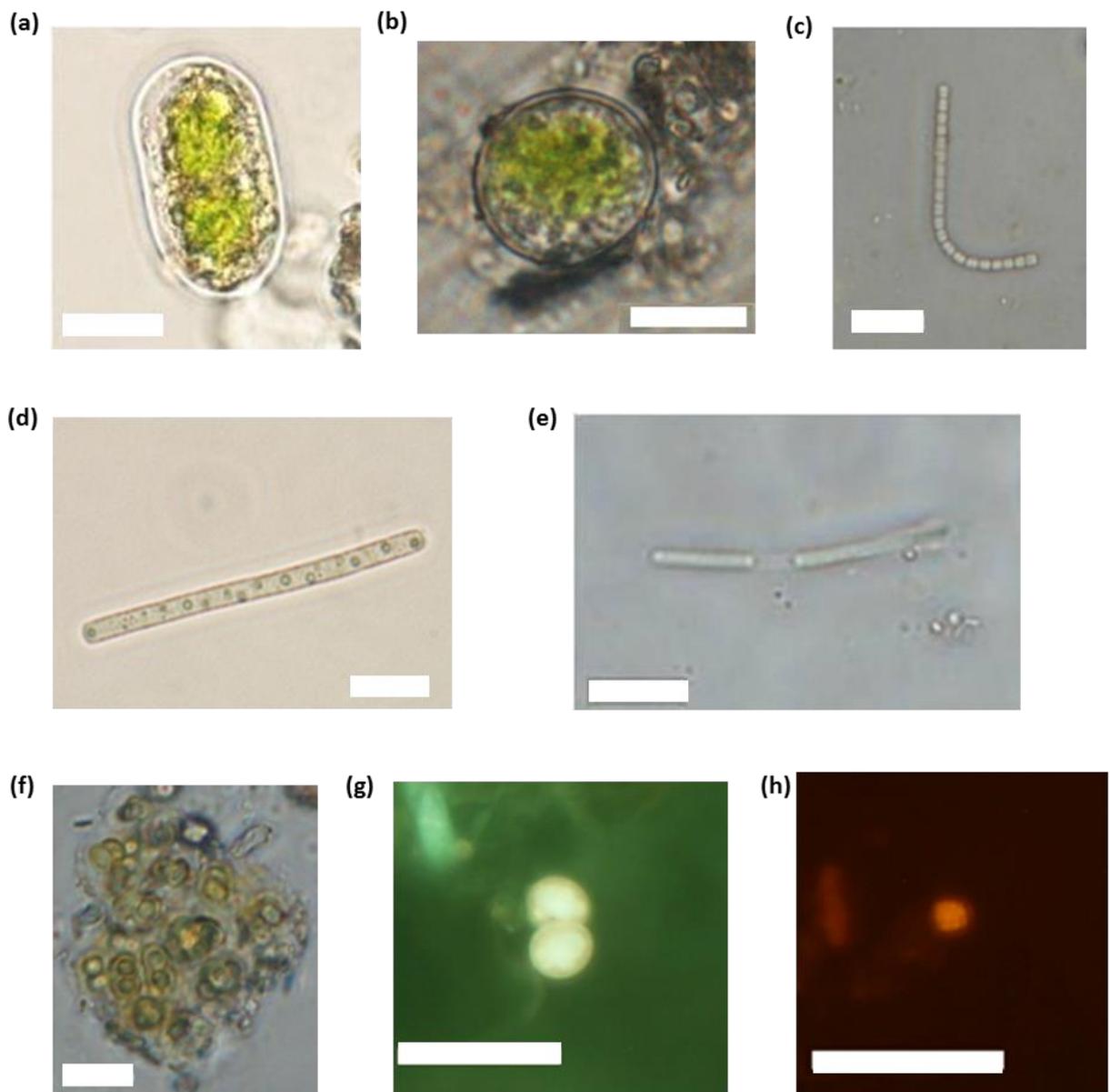


図 1-27. 各期の No.1 氷河表面の様子 UmA6

(a) 第 1 期 ( 7 月 11 日), (b) 第 2 期 ( 7 月 21 日), (c) 第 3 期 ( 8 月 2 日),  
 (d) 第 4 期 ( 8 月 16 日), (e) 第 5 期 ( 8 月 25 日)

Fig. 1-27. The seasonal change of surface of UmA6 on Glacier No.1 during melting period in 2013

(a) 11 July (b) 21 July (c) 2 August (d) 16 August (e) 25 August



(g) and (h) were observed with a fluorescent microscope.

図 1-28 ウルムチの氷河上で観察された藻類

- (a) *Cylindrocystis brébissonii*, (b) *Chloromonas* sp., (c) Oscillatoriaceae cyanobacterium 1,  
 (d) Oscillatoriaceae cyanobacterium 2, (e) Oscillatoriaceae cyanobacterium 3,  
 (f) Chroococcaceae cyanobacterium 1, (g) Chroococcaceae cyanobacterium 2,  
 (h) Chroococcaceae cyanobacterium 3

スケールバーは 10 $\mu$ m

Fig. 1-28. Photographs of the snow algae observed on glaciers in Urumqi:

- (a) *Cylindrocystis brébissonii*; (b) *Chloromonas* sp.; (c) Oscillatoriaceae cyanobacterium 1; (d) Oscillatoriaceae cyanobacterium 2; (e) Oscillatoriaceae cyanobacterium 3; (f) Chroococcaceae cyanobacterium 1; (g) Chroococcaceae cyanobacterium 2; (h) Chroococcaceae cyanobacterium 3.

Scale bar = 10 $\mu$ m

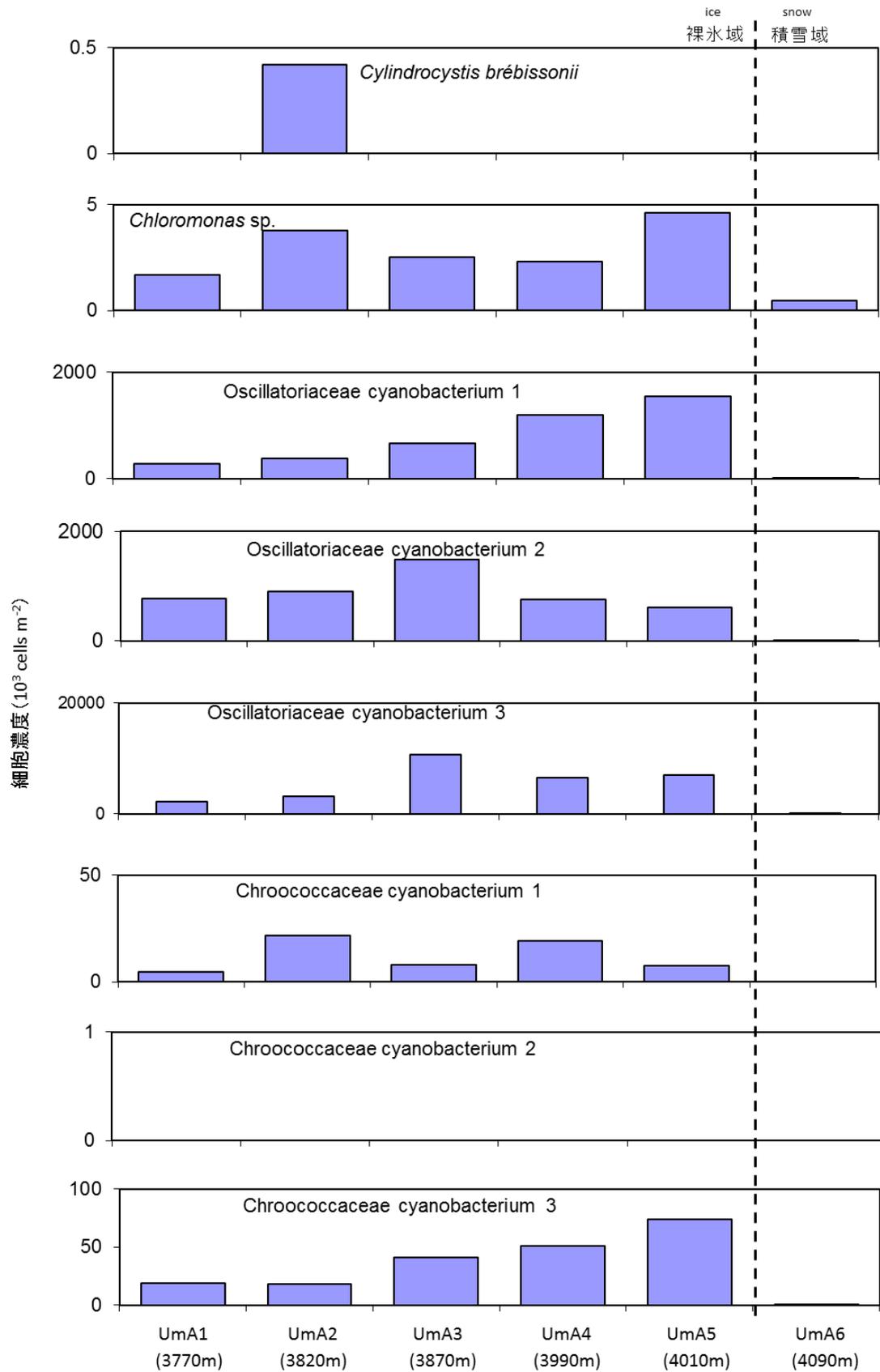


図 1-29. 2013 年第 5 期の No.1 氷河の各種藻類の細胞濃度の高度分布

Fig. 1-29. Altitudinal distribution of the cell number concentration (cells mL<sup>-1</sup>) of each alga on Glacier No.1 in 2013.

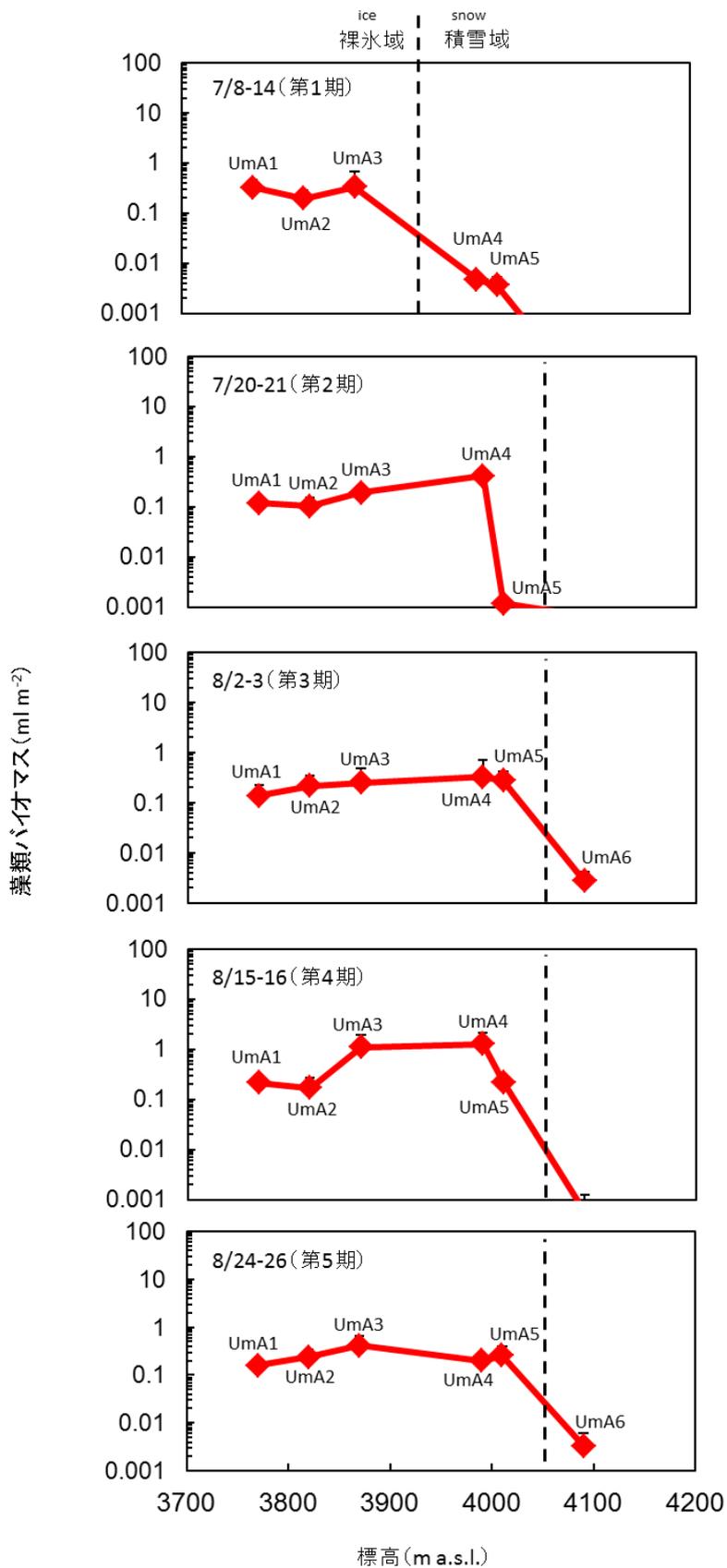


図 1-30. 2013 年第 1 期から第 5 期までの No.1 氷河上の藻類バイオマスの高度分布の比較

Fig. 1-30. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Glacier No.1 in 2013.

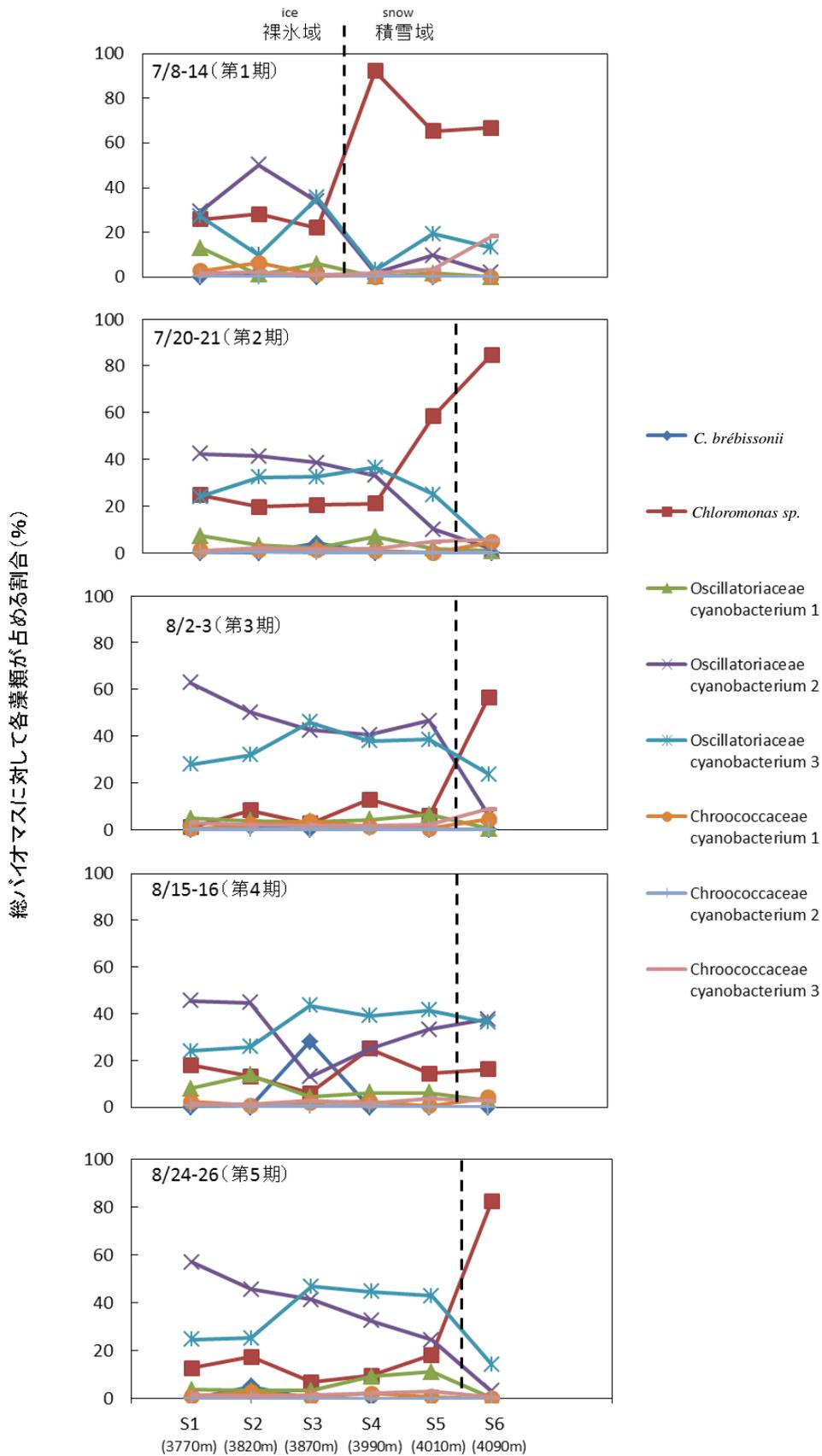


図 1-31. 2013 年第 1 期から第 5 期までの No.1 氷河上の藻類の群集構造の比較

Fig. 1-31. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.1 in 2013.

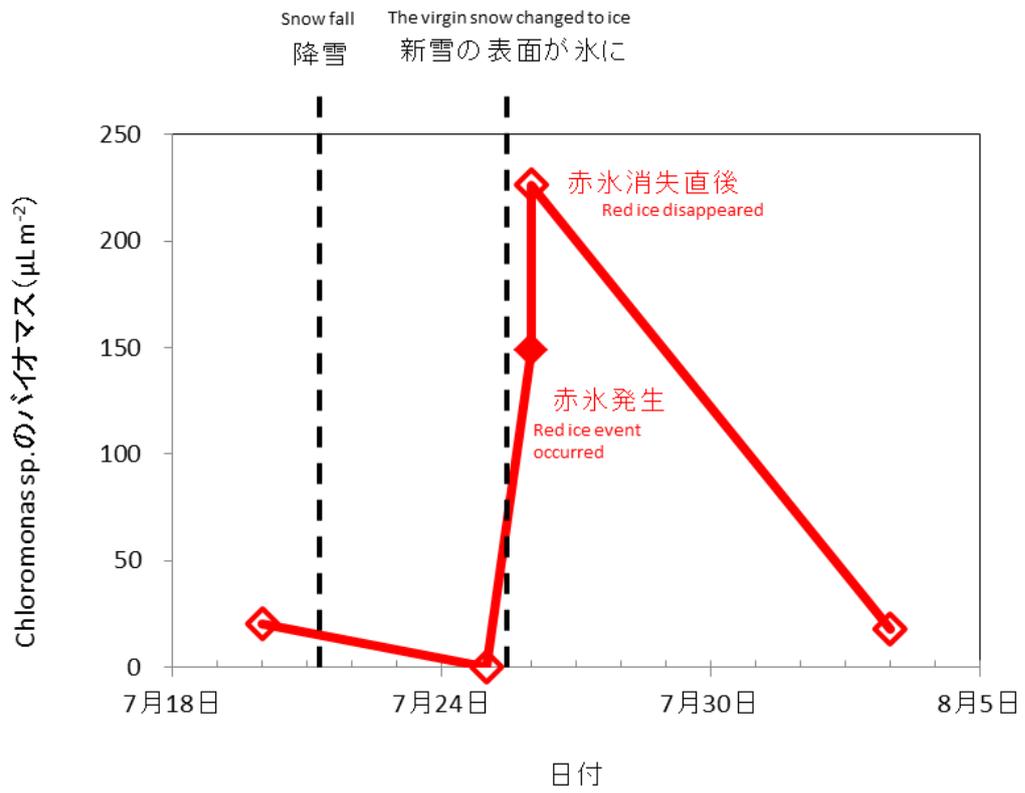


図 1-32. 2013 年赤氷イベント前後の UmA2 表面の *Chloromonas sp.* のバイオマスの変化

Fig. 1-32. Variability of the biomass of *Chloromonas sp.* on UmA2 during Red Ice event in 2013.

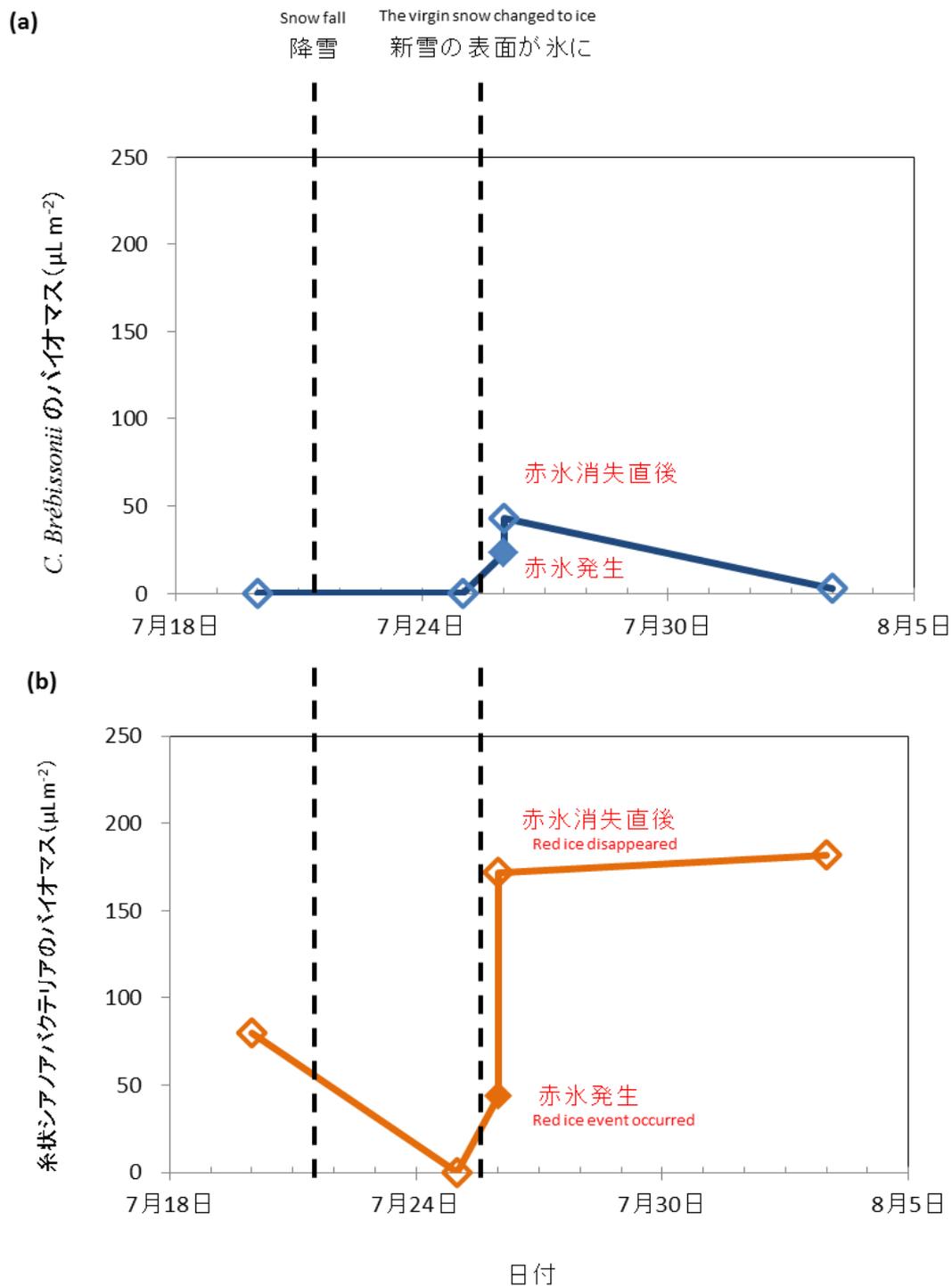


図 1-33. 2013 年赤氷イベント前後の UmA2 表面の *C. brébissonii* と糸状シアノバクテリアのバイオマスの変化 (a) *C. brébissonii* , (b) 糸状シアノバクテリア

Fig. 1-33. Variability of the biomass of (a) *C. brébissonii* and (b) filamentous cyanobacteria on UmA2 during Red Ice event in 2013.

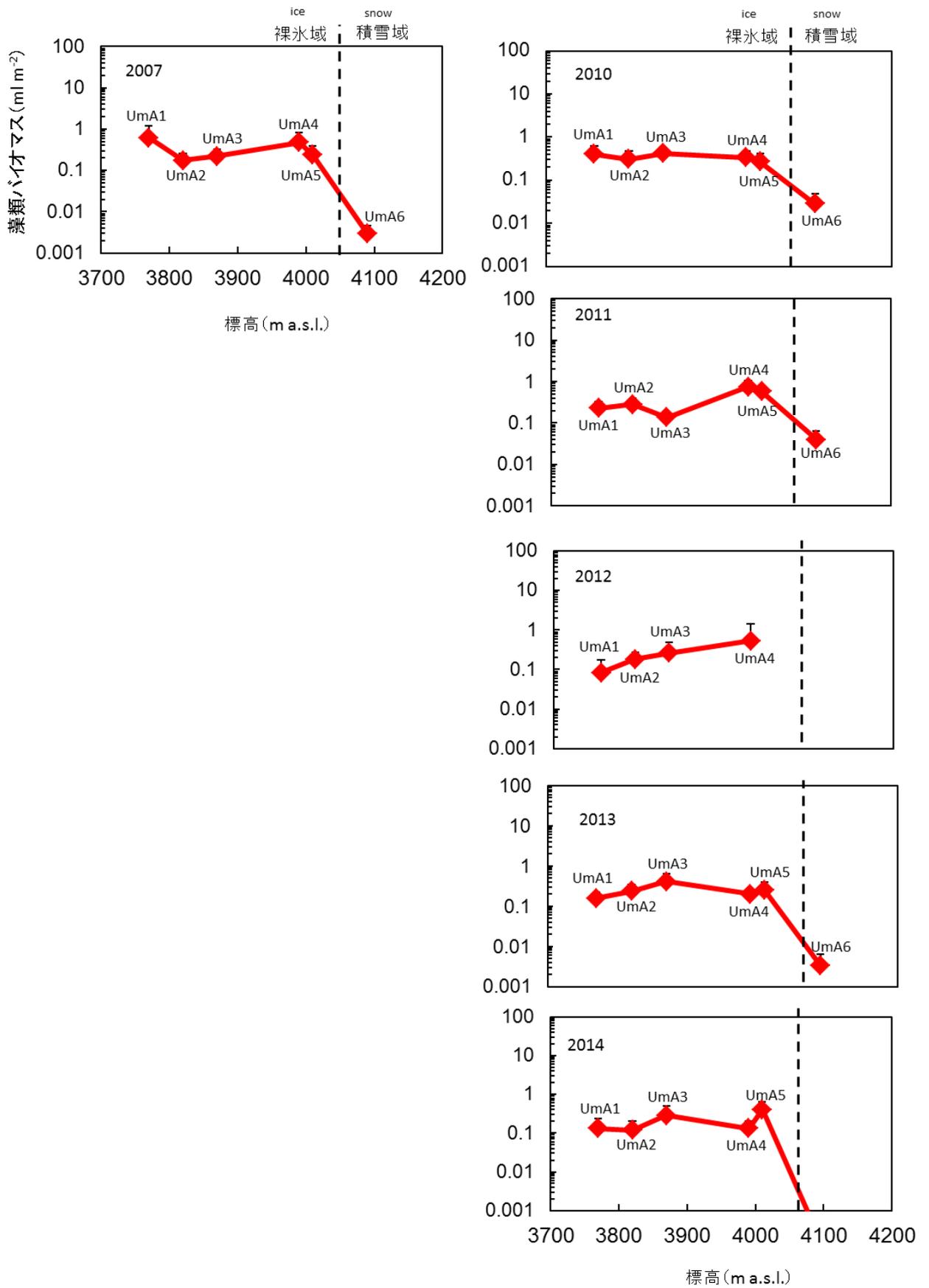


図 1-34. 各年の No.1 氷河上の藻類バイオマスの高度分布の比較

Fig. 1-34. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.1.

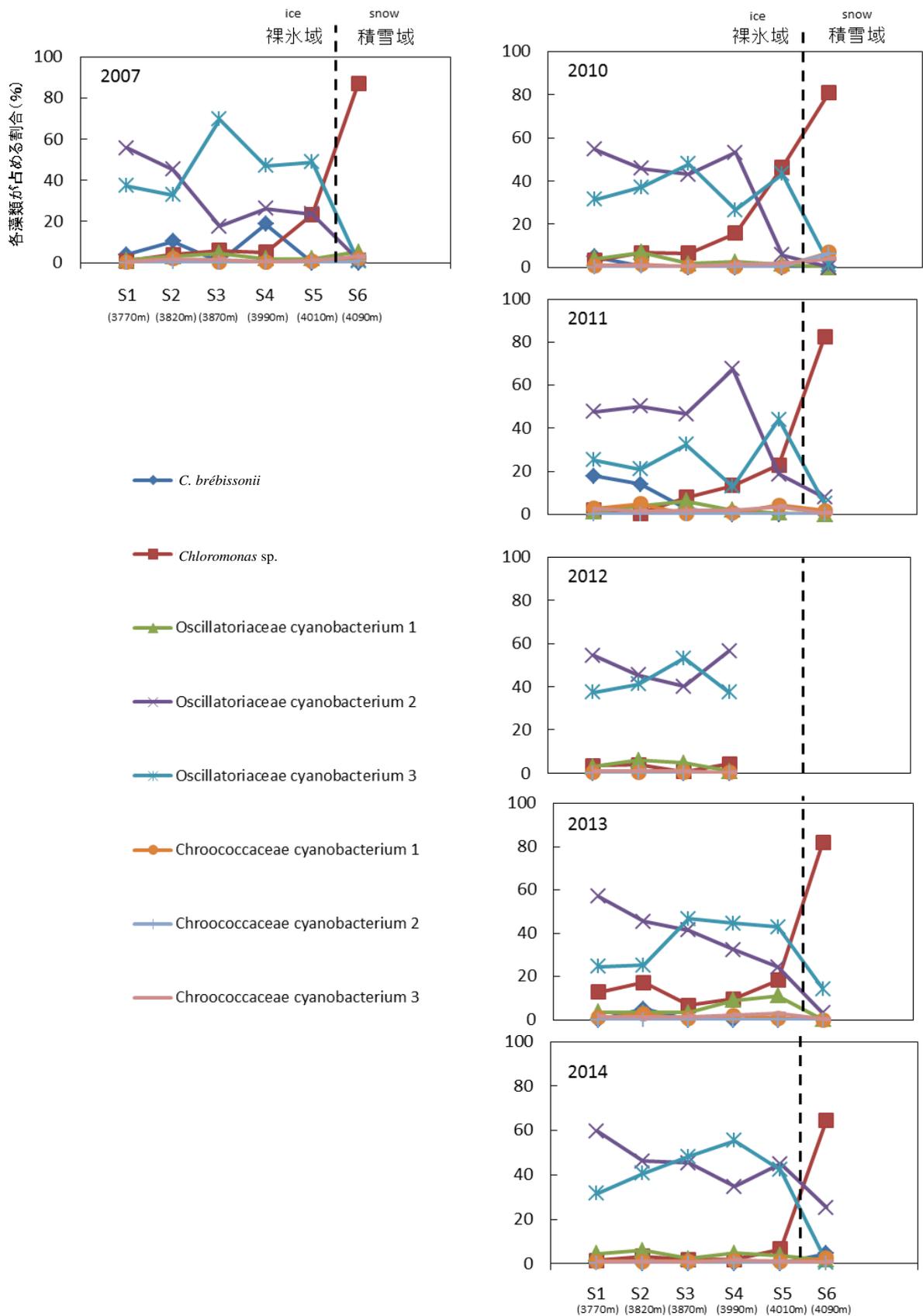


図 1-35. 各年の No.1 氷河上の藻類の群集構造の比較

Fig. 1-35. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.1.

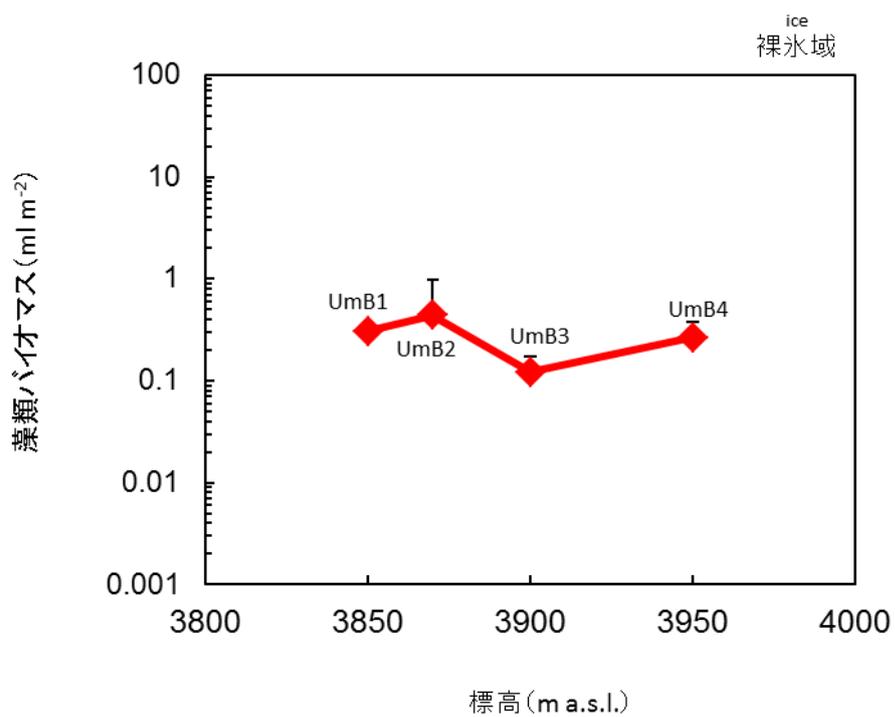


図 1-36. No.1 西氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 1-36. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.1 west branch.

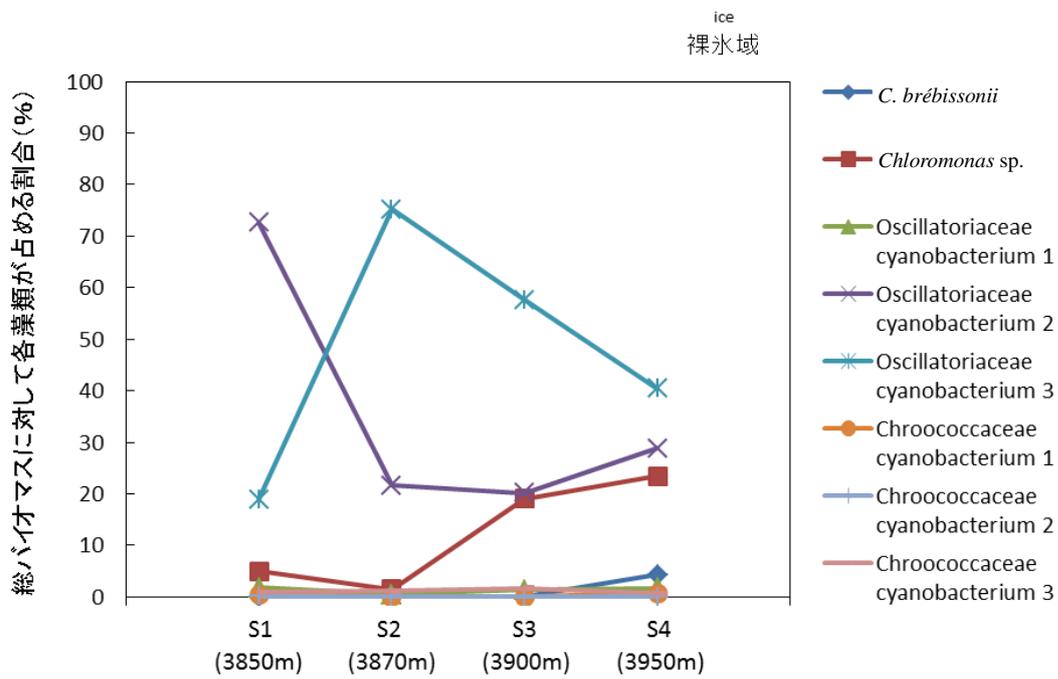


図 1-37. No.1 西氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 1-37. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.1 west branch.

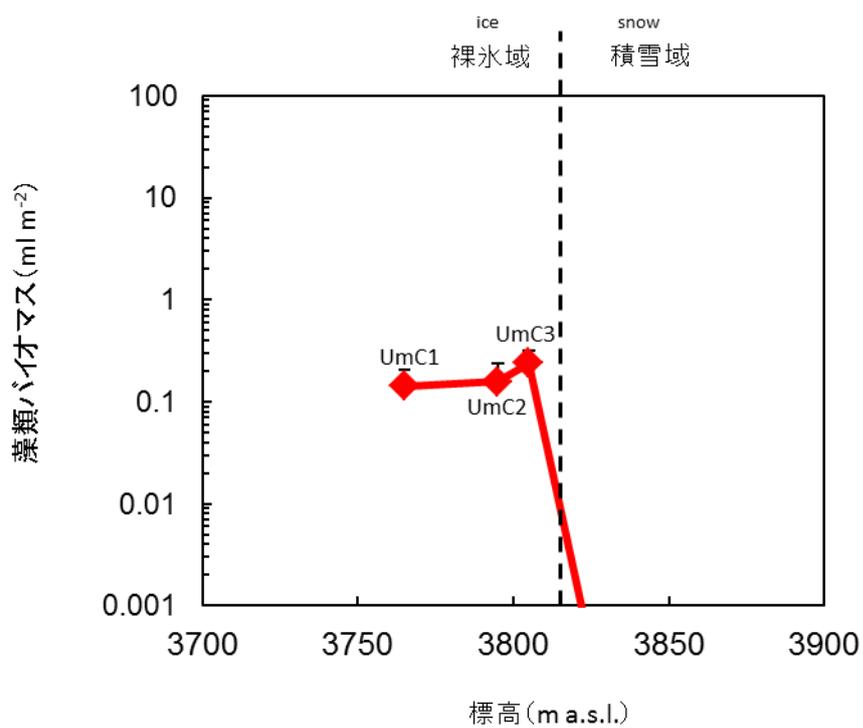


図 1-38. No.2 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 1-38. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.2 on 27 July, 2013.

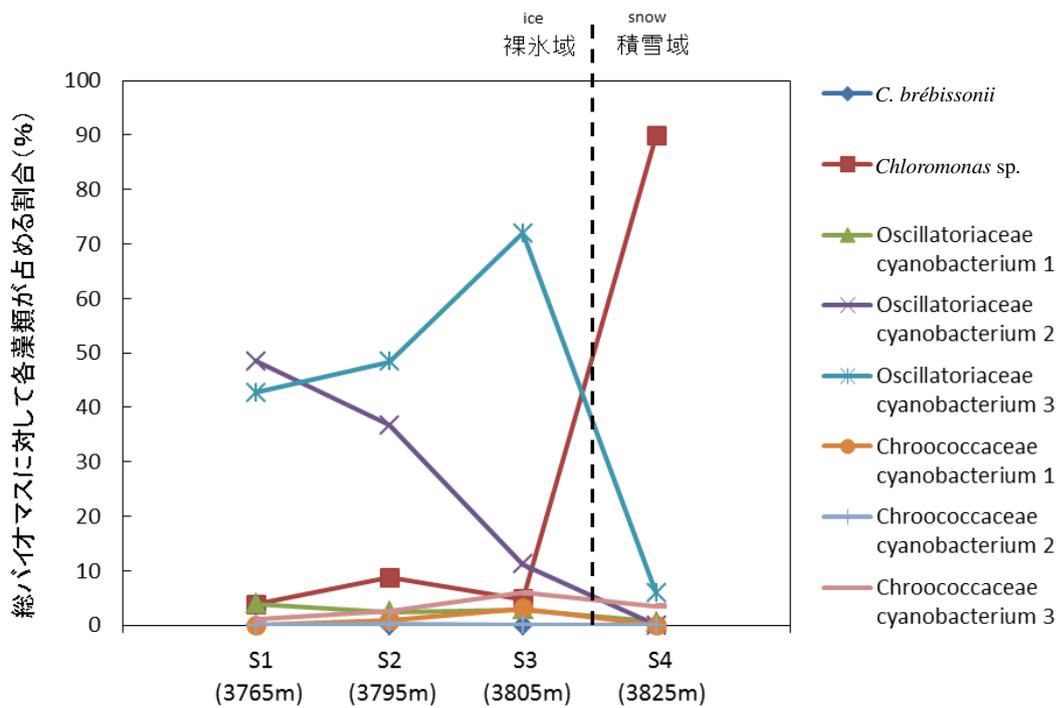


図 1-39. No.2 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 1-39. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.2 on 27 July, 2013.

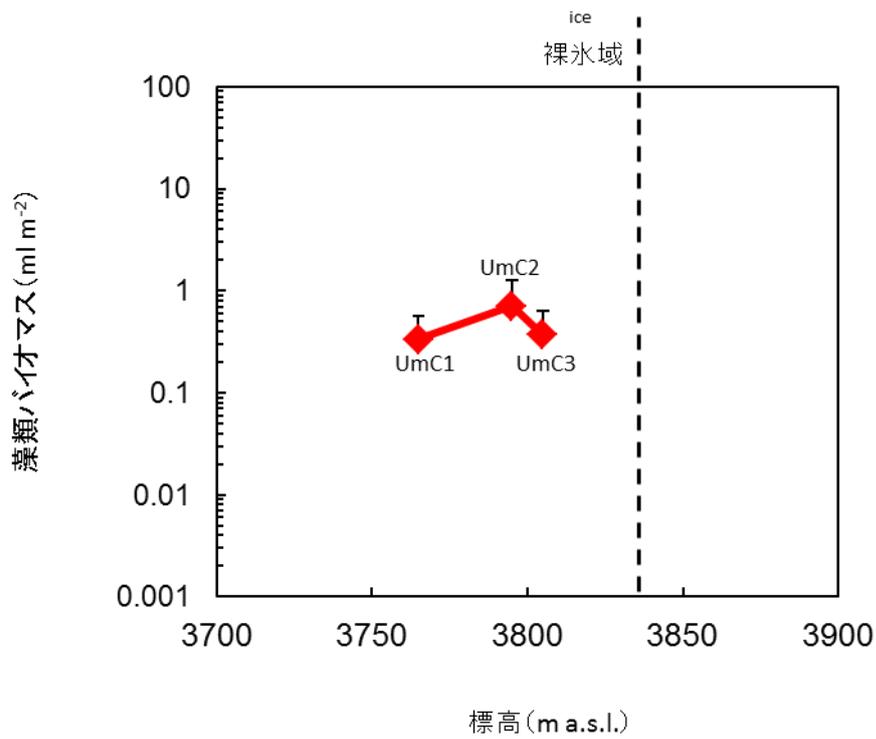


図 1-40. 第 2 期の No.2 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 1-40. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.2 on 19 August, 2013.

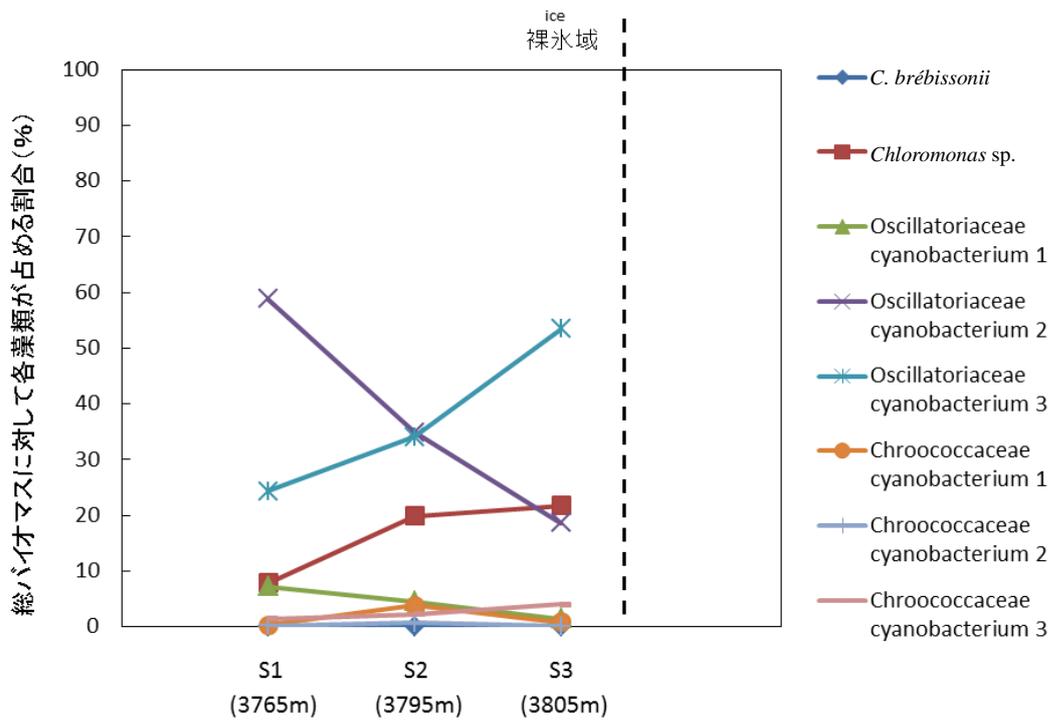


図 1-41. 第 2 期の No.2 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 1-41. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.2 on 19 August, 2013.

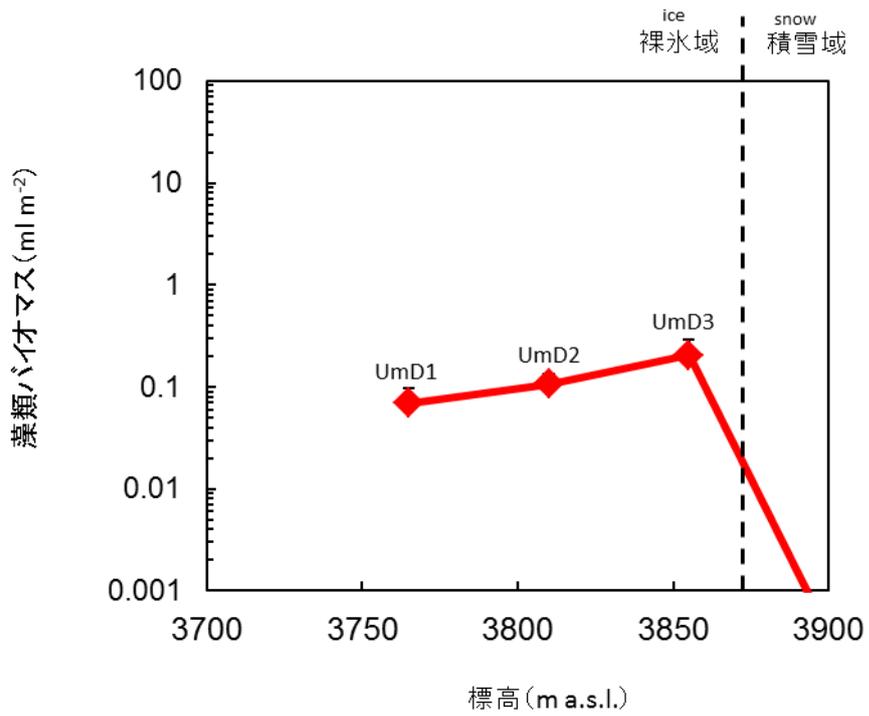


図 1-42. No.6 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 1-42. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.6 on 29 July, 2013.

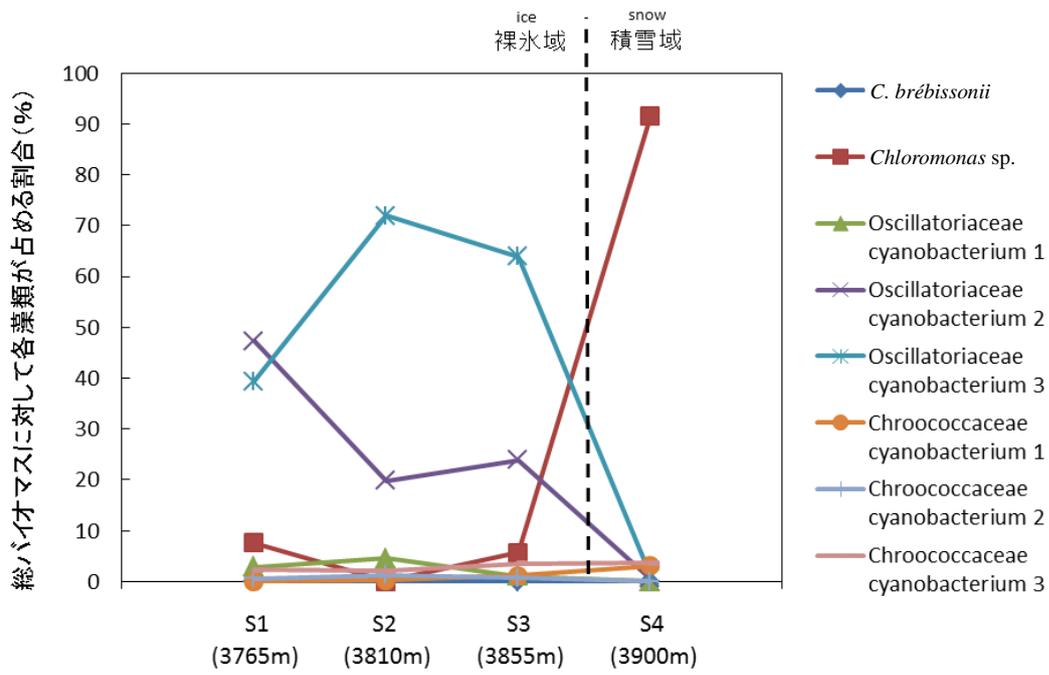


図 1-43. No.6 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 1-43. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.6 on 29 July, 2013.

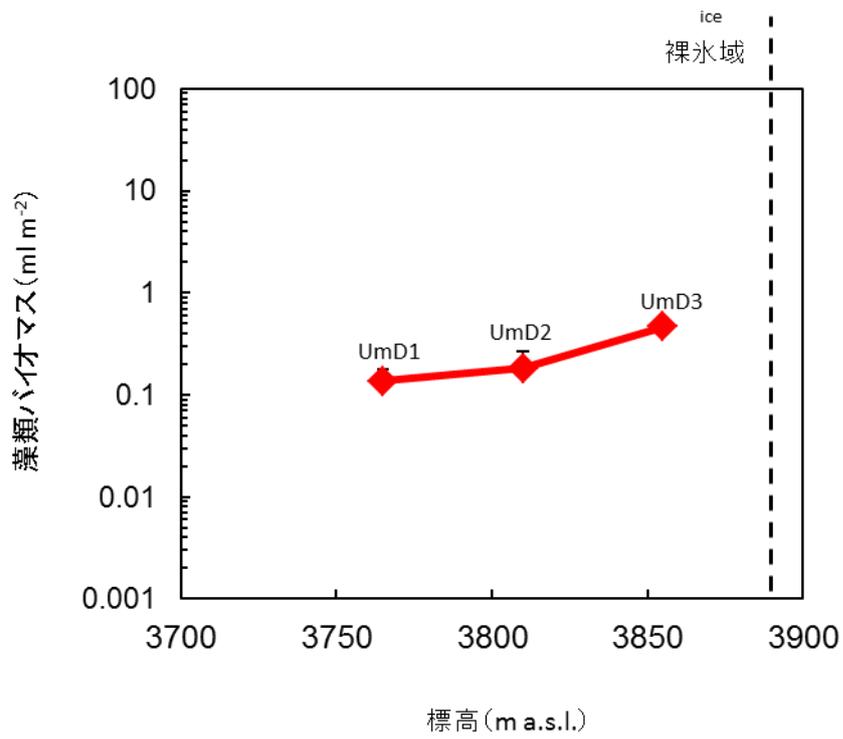


図 1-44. 第 2 期の No.6 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 1-44. Altitudinal change of the total cell volume biomass on Glacier No.6 on 17 August, 2013.

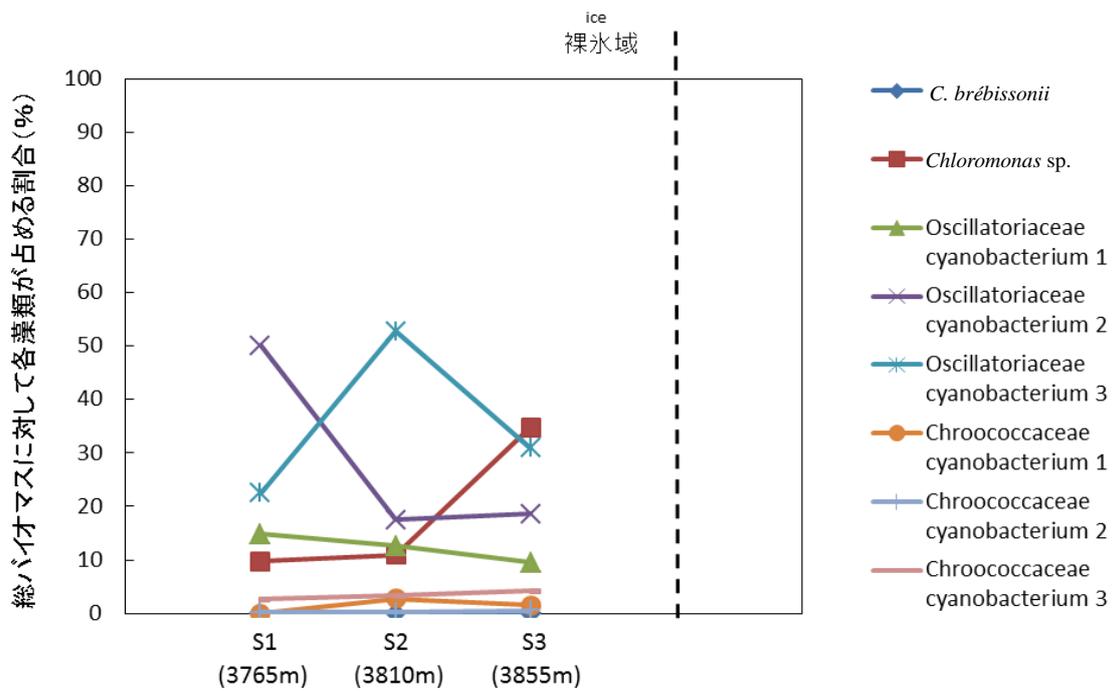


図 1-45. 第 2 期の No.6 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 1-45. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.6 on 17 August, 2013.

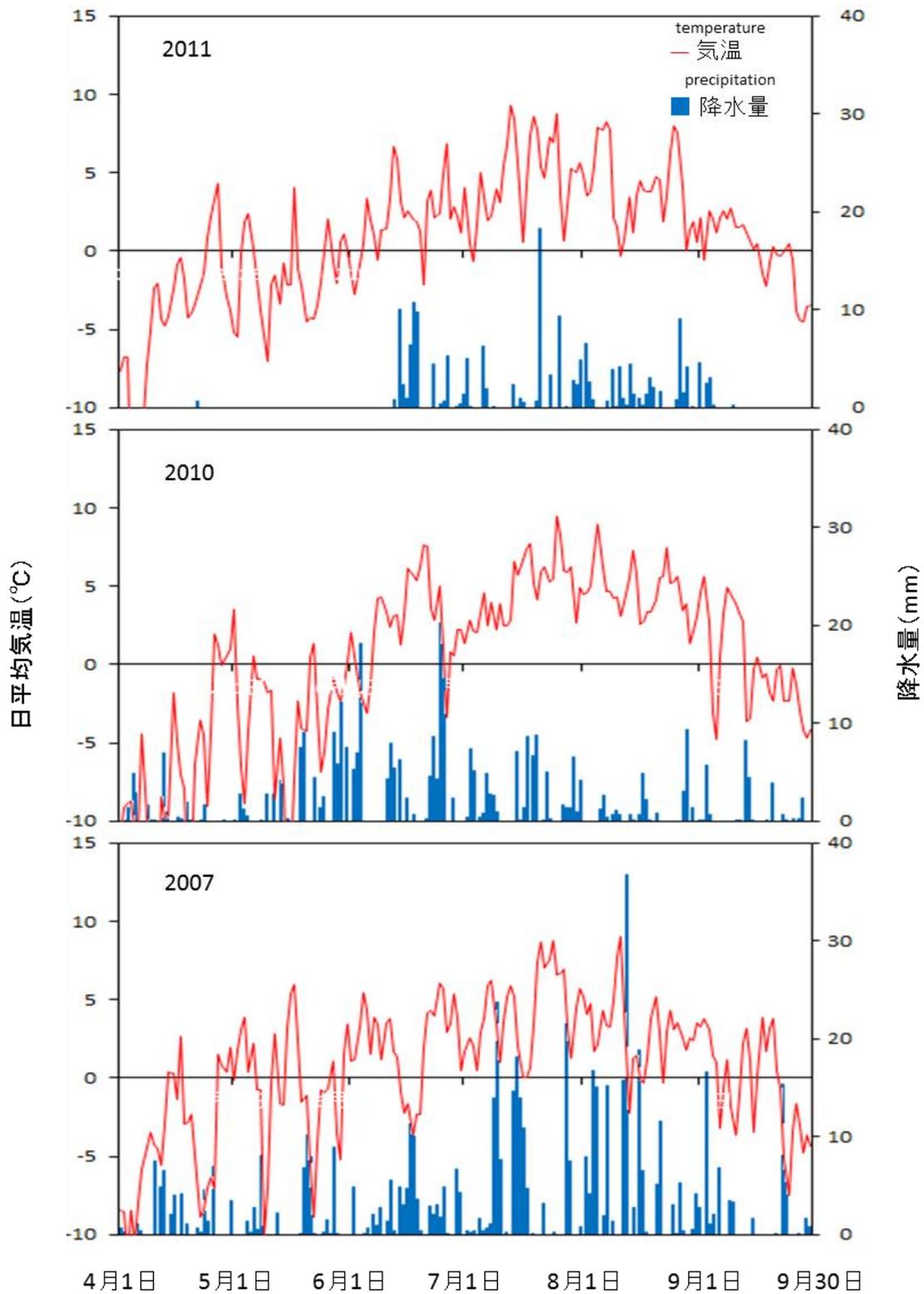


図 1-46. 2007 年, 2010 年, 2011 年の No.1 氷河近傍の日平均気温と降水量.

Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute/Tianshan Glaciological Station, Chinese Academy of Sciences の大西沟観測所での気象観測データに基づいて図を作成

Fig. 1-46. Daily mean temperature (solid line) and precipitation (bar) in Urumqi based on meteorological observation data at Daxigou Meteorological Station.

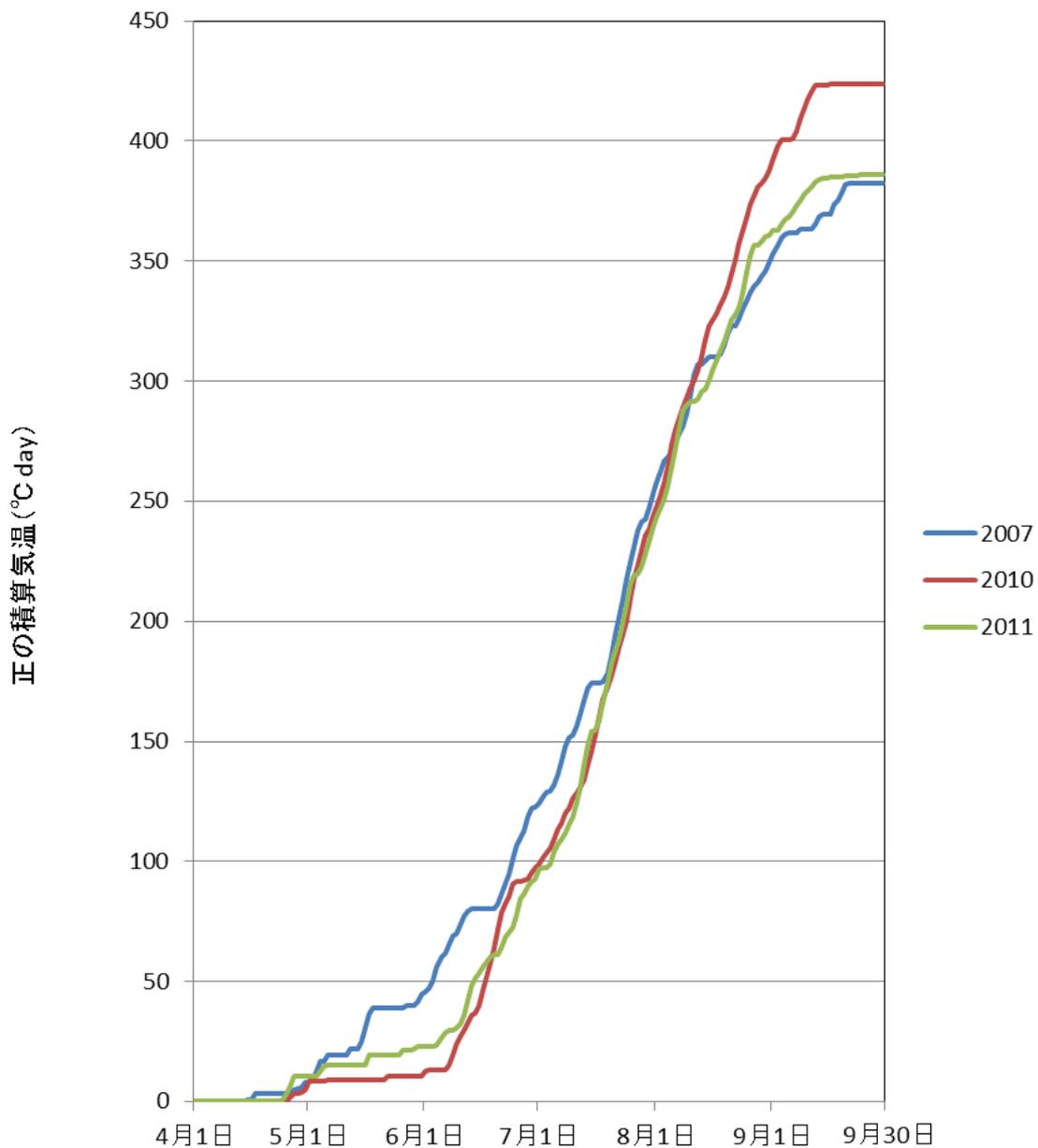


図 1-47. 2007 年，2010 年，2011 年の No.1 氷河近傍の正の積算気温.

Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute/Tianshan Glaciological Station, Chinese Academy of Sciences の大西沟観測所での気象観測データに基づいて図を作成

Fig. 1-47. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Urumqi based on meteorological observation data at Daxigou Meteorological Station.

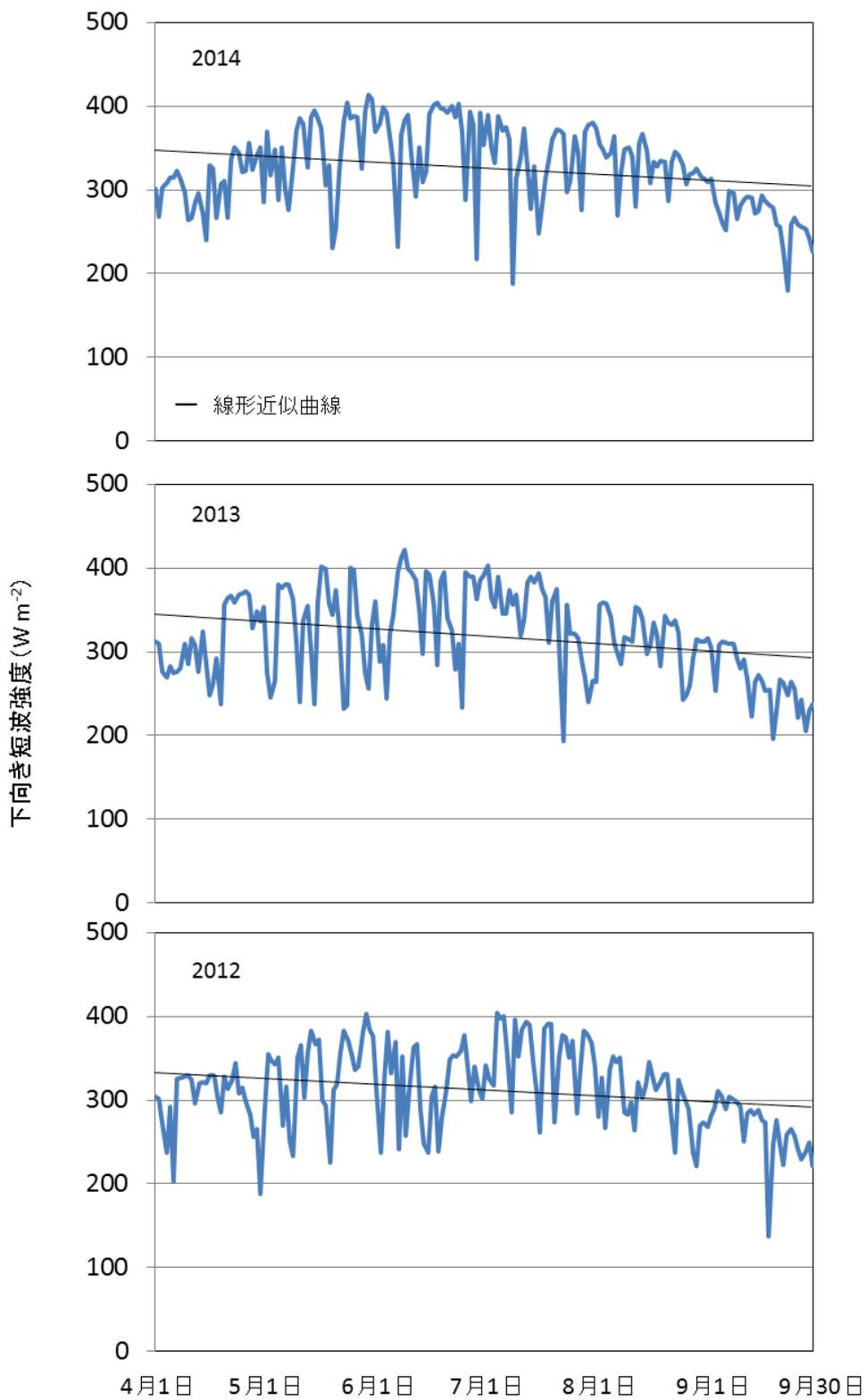


図 1-48. NCEP 再解析データに基づく，2012 年，2013 年，2014 年の No.1 氷河周辺地域の日射量

Fig. 1-48. Solar radiation intensity in Urumqi based on NCEP-NCAR reanalysis data

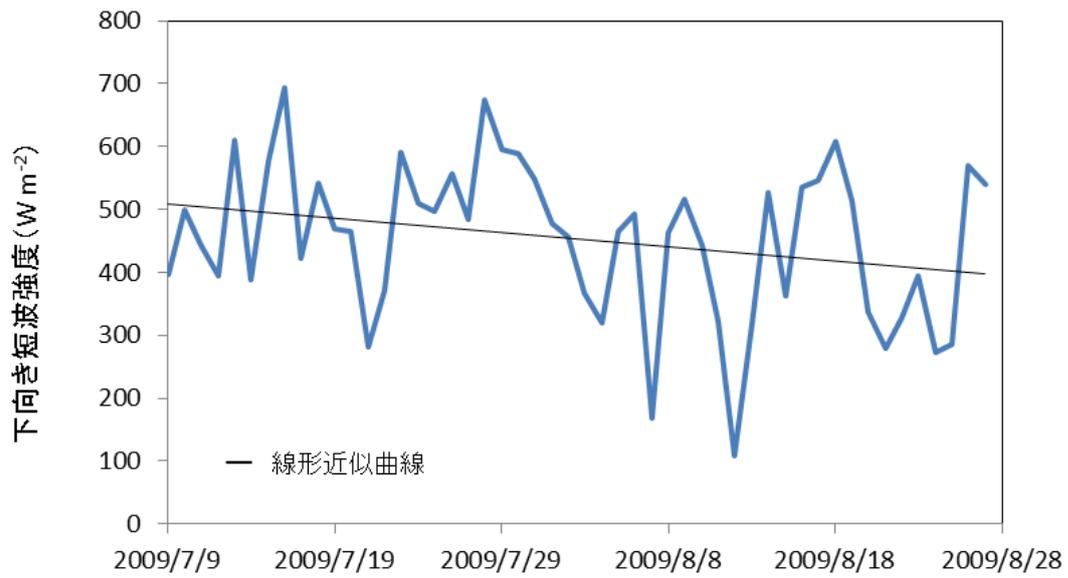


図 1-49. 2013 年 No.1 氷河 UmA3 地点で計測した日射量の季節変動

Fig. 1-49. Seasonal variability of solar radiation intensity on UmA3 in Glacier No.1.

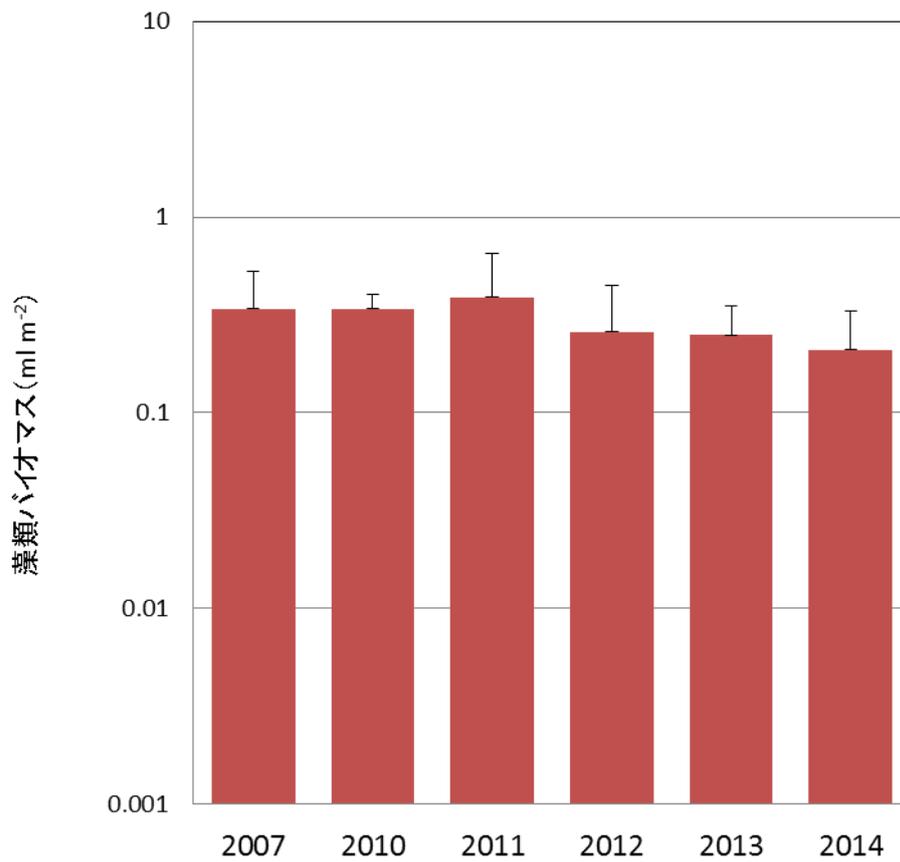


図 1-50. No.1 氷河における各年の裸氷域の平均バイオマスの比較.  
平均を求めた範囲は、地点 UmA1 から UmA5. 2012 年のみ UmA4 まで.

Fig. 1-50. Comparison of average algal biomass on bare ice area in Glacier No.1

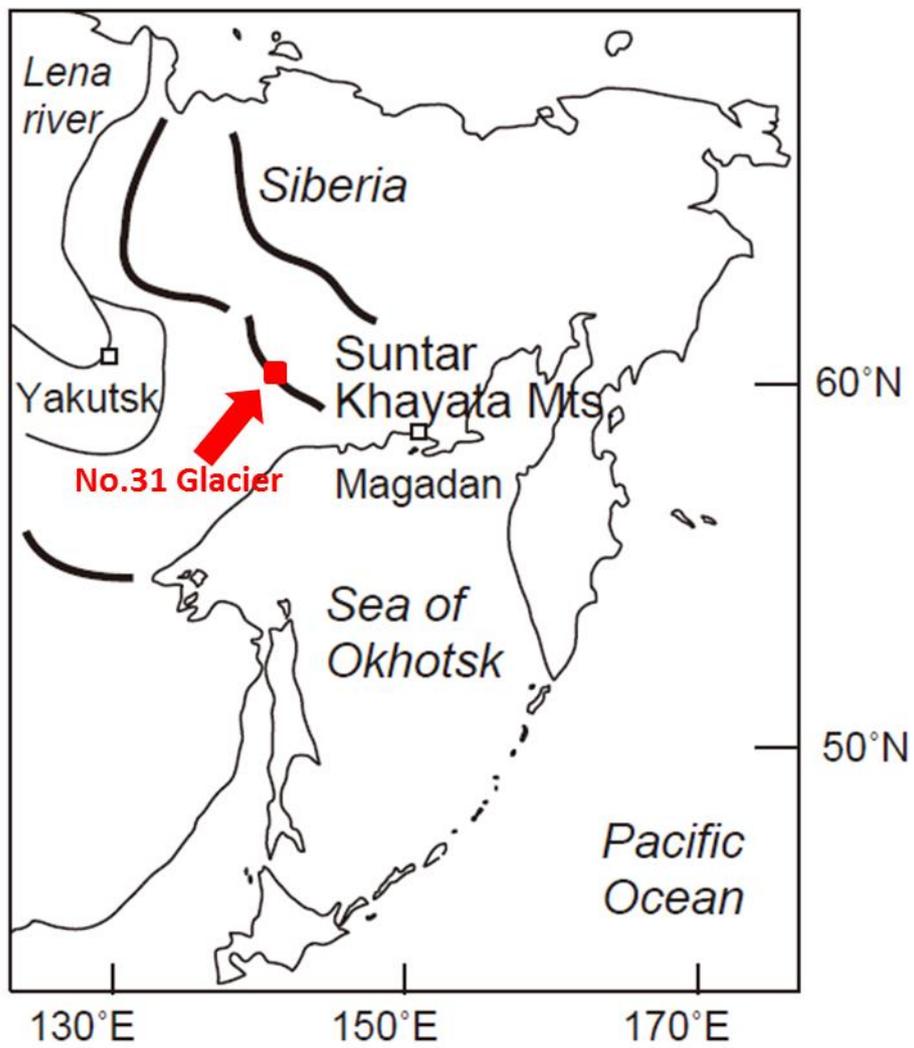


図 2-1. 東シベリア, No.31 氷河の位置

Fig. 2-1. A map of Suntar Khayata Glacier No.31 in the Eastern Siberia.

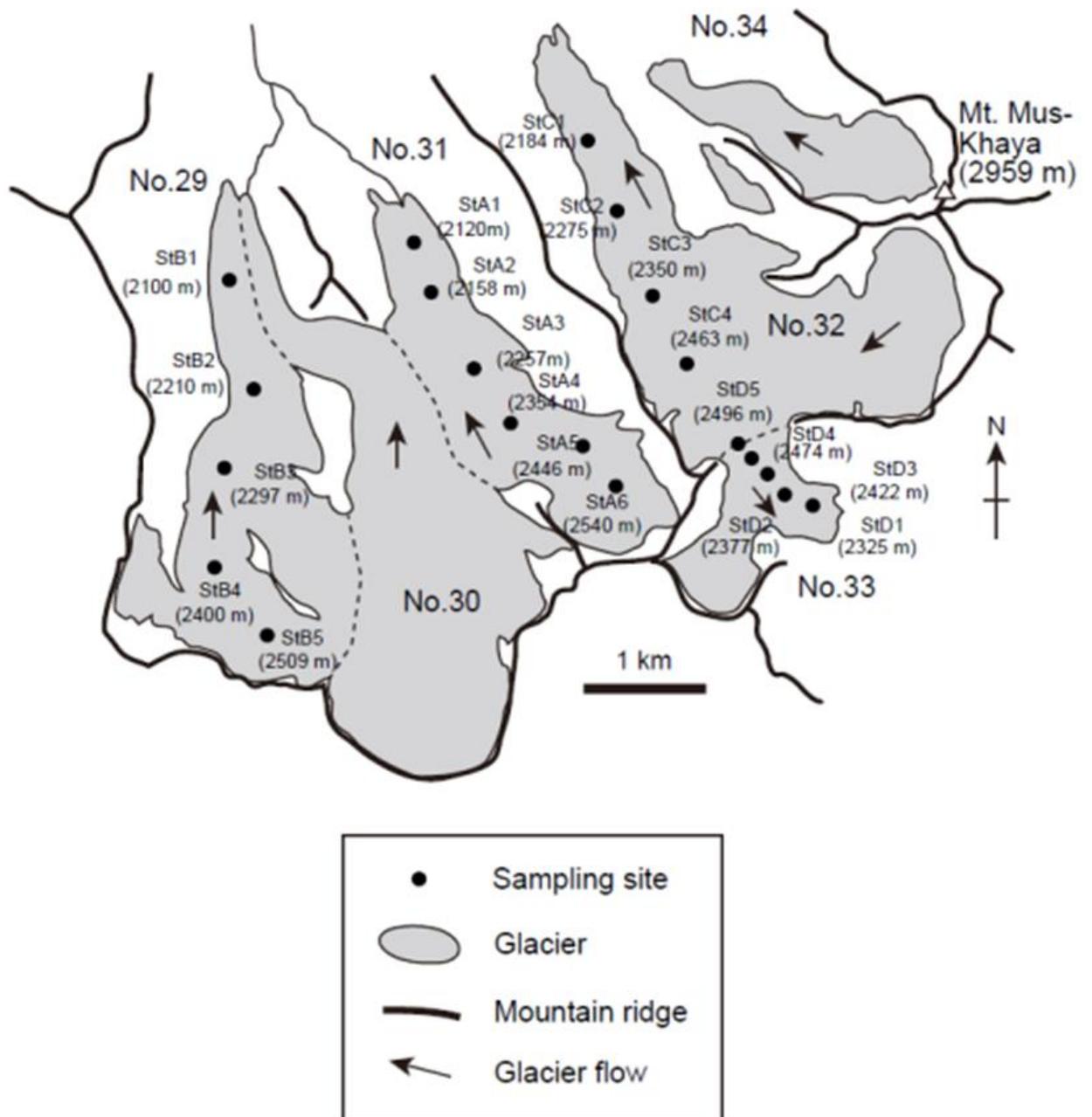


図 2-2. 調査を行った氷河の位置関係と調査地点

Fig. 2-2. A map of glaciers showing sampling sites on the surface.



図 2-3. 2012 年 No.31 氷河全景. 田中 (2012) より引用  
8/30 撮影

Fig. 2-3. The landscape of Glacier No.31.

30 August, 2013

(adapted from 田中 2012)

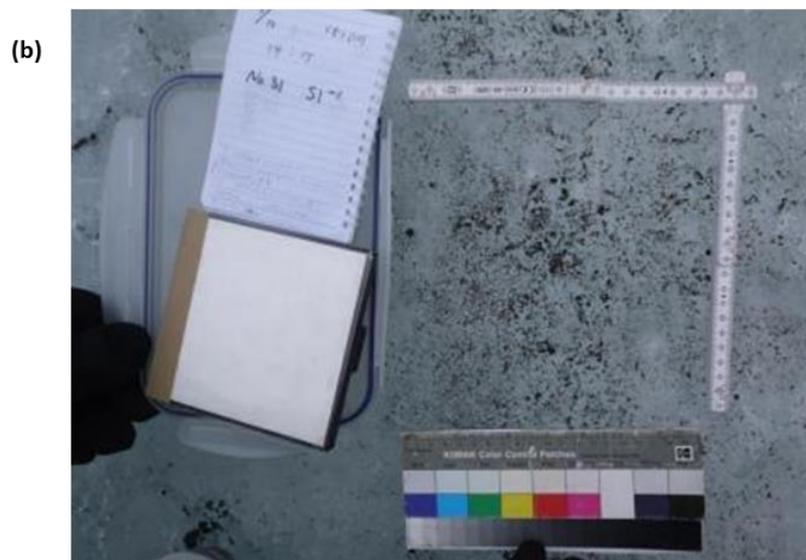


図 2-4. No.31 氷河調査地点 StA1. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/18 撮影

Fig. 2-4. Pictures of site StA1 (a) surroundings; (b) glacier surface

18 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-5. No.31 氷河調査地点 StA2. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/18 撮影

Fig. 2-5. Pictures of site StA2 (a) surroundings; (b) glacier surface

18 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-6. No.31 氷河調査地点 StA3. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/18 撮影

Fig. 2-6. Pictures of site StA3 (a) surroundings; (b) glacier surface

18 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-7. No.31 氷河調査地点 StA4. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/12 撮影

Fig. 2-7. Pictures of site StA4 (a) surroundings; (b) glacier surface  
12 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

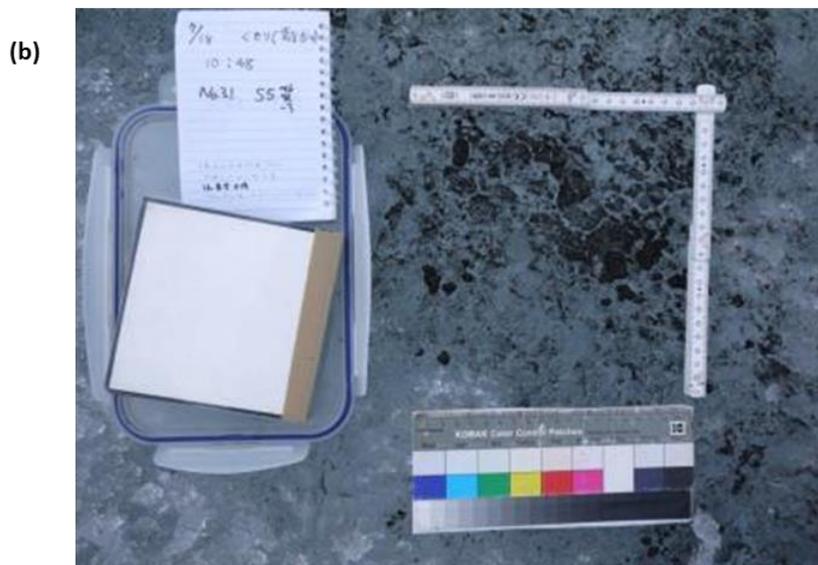


図 2-8. No.31 氷河調査地点 StA5. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012年7/18撮影

Fig. 2-8. Pictures of site StA5 (a) surroundings; (b) glacier surface  
18 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-9. No.31 氷河調査地点 StA6. 田中 (2012) より引用  
(a) 周辺の様子 (画像上部の白色部), (b) 氷河表面の様子  
2012 年 7/18 撮影

Fig. 2-9. Pictures of site StA6 (a) surroundings; (b) glacier surface  
18 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)

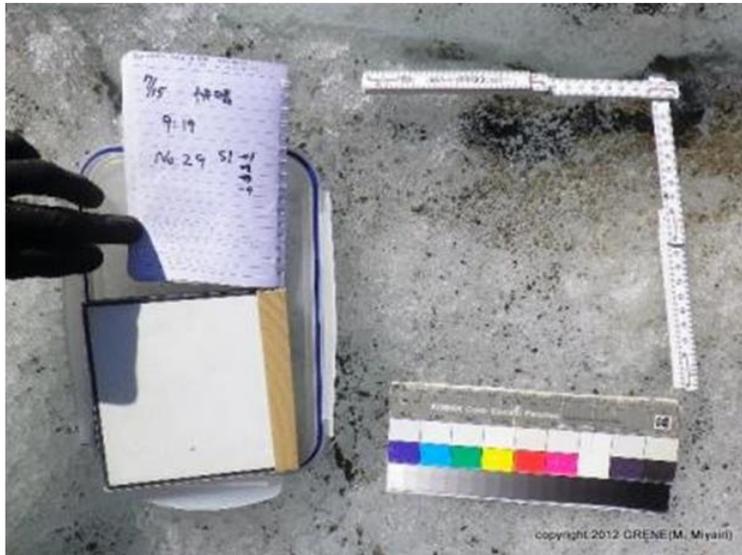


図 2-10. No.29 氷河調査地点 StB1. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012年7/15撮影

Fig. 2-10. Pictures of site StB1 (a) surroundings; (b) glacier surface

15 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-11. No.29 氷河調査地点 StB2. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/15 撮影

Fig. 2-11. Pictures of site StB2 (a) surroundings; (b) glacier surface

15 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-12. No.29 氷河調査地点 StB3. 田中 (2012) より引用  
2012 年 7/15 撮影

Fig. 2-12. Picture of the surface of site StB3

15 July, 2012

(adapted from 田中 2012)



図 2-13. No.29 氷河調査地点 StB4. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/15 撮影

Fig. 2-13. Pictures of site StB4 (a) surroundings; (b) glacier surface

15 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-14. No.29 氷河調査地点 StB5. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/15 撮影

Fig. 2-14. Pictures of site StB5 (a) surroundings; (b) glacier surface

15 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

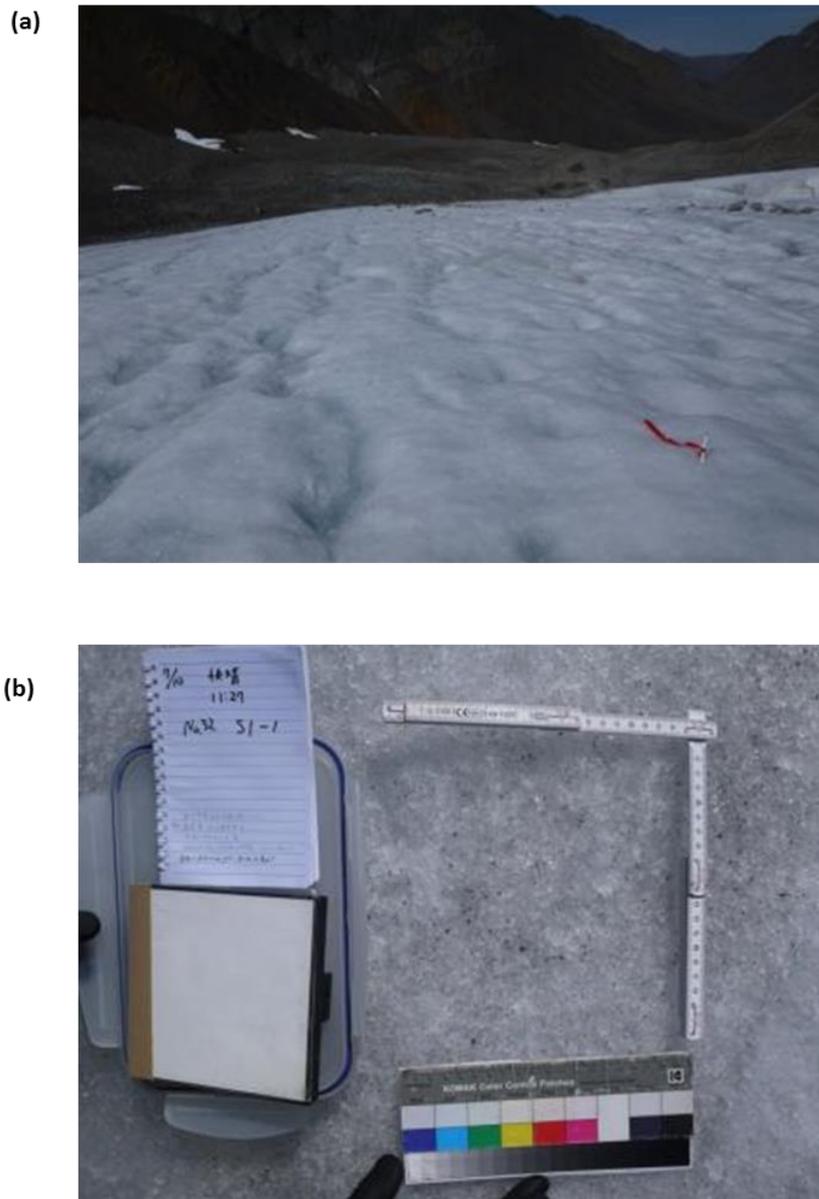


図 2-15. No.32 氷河調査地点 StC1. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/10 撮影

Fig. 2-15. Pictures of site StC1 (a) surroundings; (b) glacier surface  
10 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-16. No.32 氷河調査地点 StC2. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012年7/10撮影

Fig. 2-16. Pictures of site StC2 (a) surroundings; (b) glacier surface

10 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-17. No.32 氷河調査地点 StC3. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/10 撮影

Fig. 2-17. Pictures of site StC3 (a) surroundings; (b) glacier surface

10 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-18. No.32 氷河調査地点 StC4. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012年7/10撮影

Fig. 2-18. Pictures of site StC4 (a) surroundings; (b) glacier surface

10 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-19. No.33 氷河調査地点 StD1. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

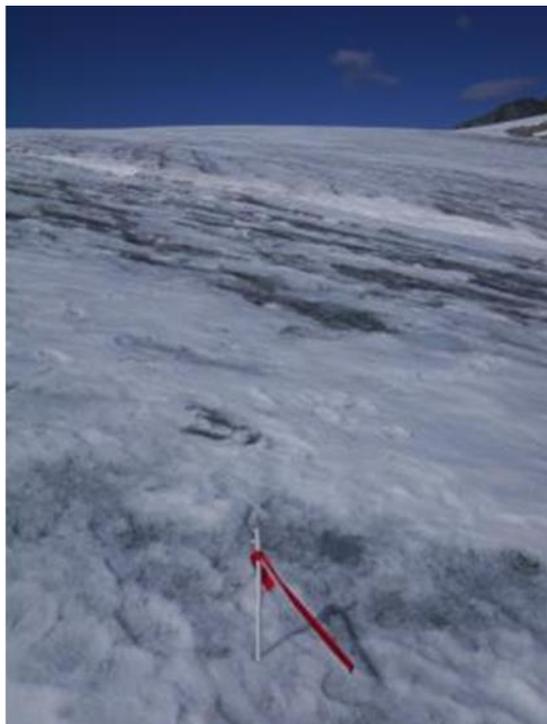
2012 年 7/9 撮影

Fig. 2-19. Pictures of site StD1 (a) surroundings; (b) glacier surface

9 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)



図 2-20. No.33 氷河調査地点 StD3. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/9 撮影

Fig. 2-20. Pictures of site StD3 (a) surroundings; (b) glacier surface

9 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

(a)



(b)

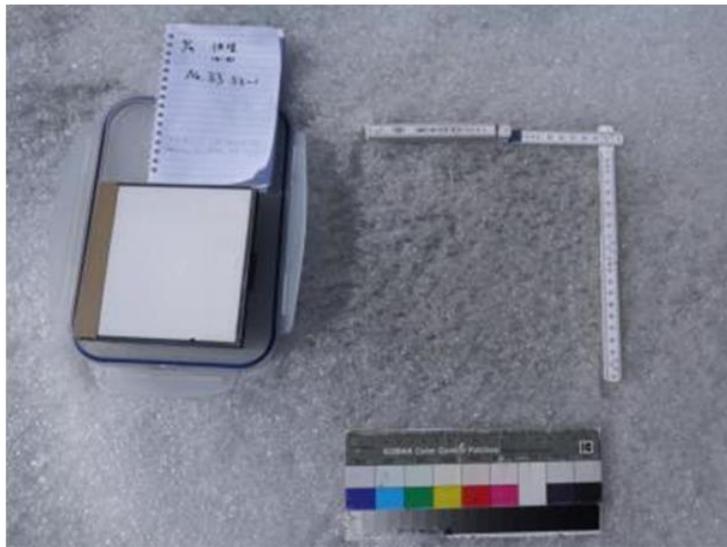


図 2-21. No.33 氷河調査地点 StD5. 田中 (2012) より引用

(a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子

2012 年 7/9 撮影

Fig. 2-21. Pictures of site StD5 (a) surroundings; (b) glacier surface

9 July, 2012

(adapted from 田中 2012)

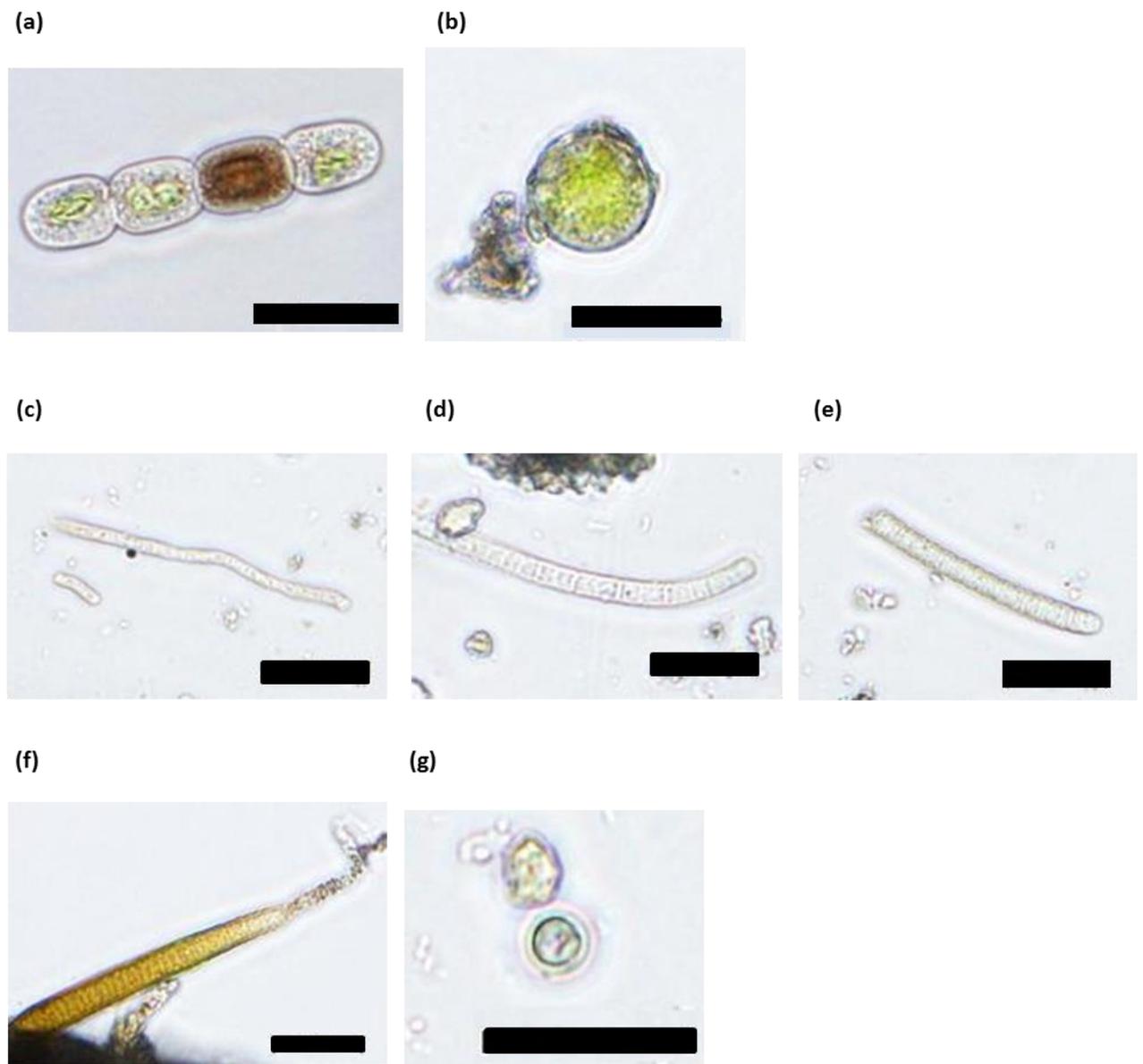


図 2-22 スンタルハヤタの氷河上で観察された藻類

- (a) *Ancylonema nordenskioldii*, (b) *Chloromonas* sp., (c) Oscillatoriaceae cyanobacterium 1,  
 (d) Oscillatoriaceae cyanobacterium 2 , (e) Oscillatoriaceae cyanobacterium 3 ,  
 (f) *Calothrix parientia*, (g) Chroococcaceae cyanobacterium                      スケールバーは 20 $\mu$ m

Fig. 2-22. Photographs of the snow algae observed on glaciers in Suntar Khayata:

- (a)*Ancylonema nordenskioldii*; (b) *Chloromonas* sp.; (c) Oscillatoriaceae cyanobacterium 1;  
 (d) Oscillatoriaceae cyanobacterium 2; (e) Oscillatoriaceae cyanobacterium 3; (f) *Calothrix parientia*;  
 (g) Chroococcaceae cyanobacterium

Scale bar = 20 $\mu$ m

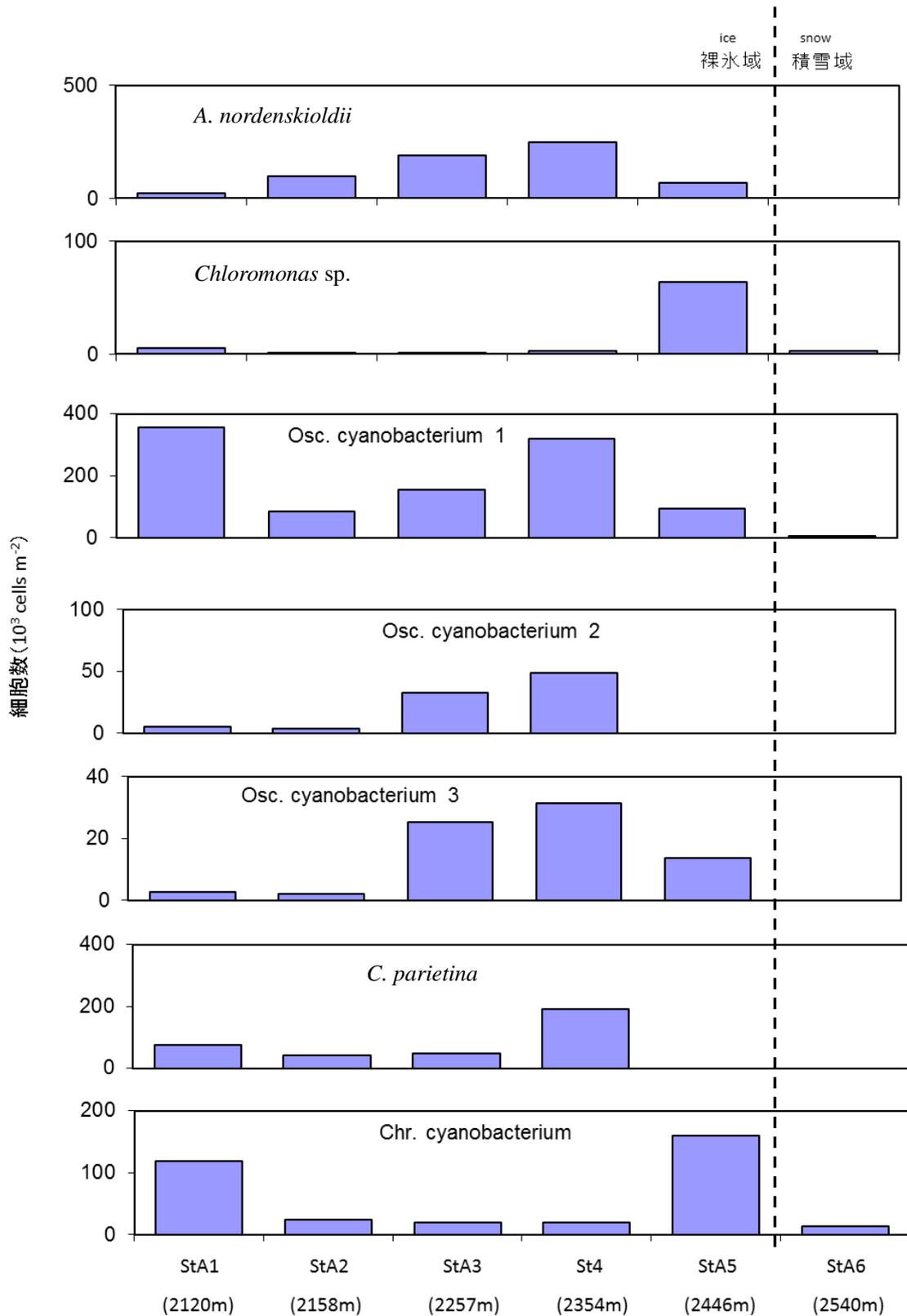


図 2-23. 2012 年の No.31 氷河の各種藻類の細胞濃度の高度分布. 田中 (2012) より引用

Fig. 2-23. Altitudinal distribution of the cell number concentration (cells mL<sup>-1</sup>) of each alga on Glacier No.31 in 2012.

(adapted from 田中 2012)

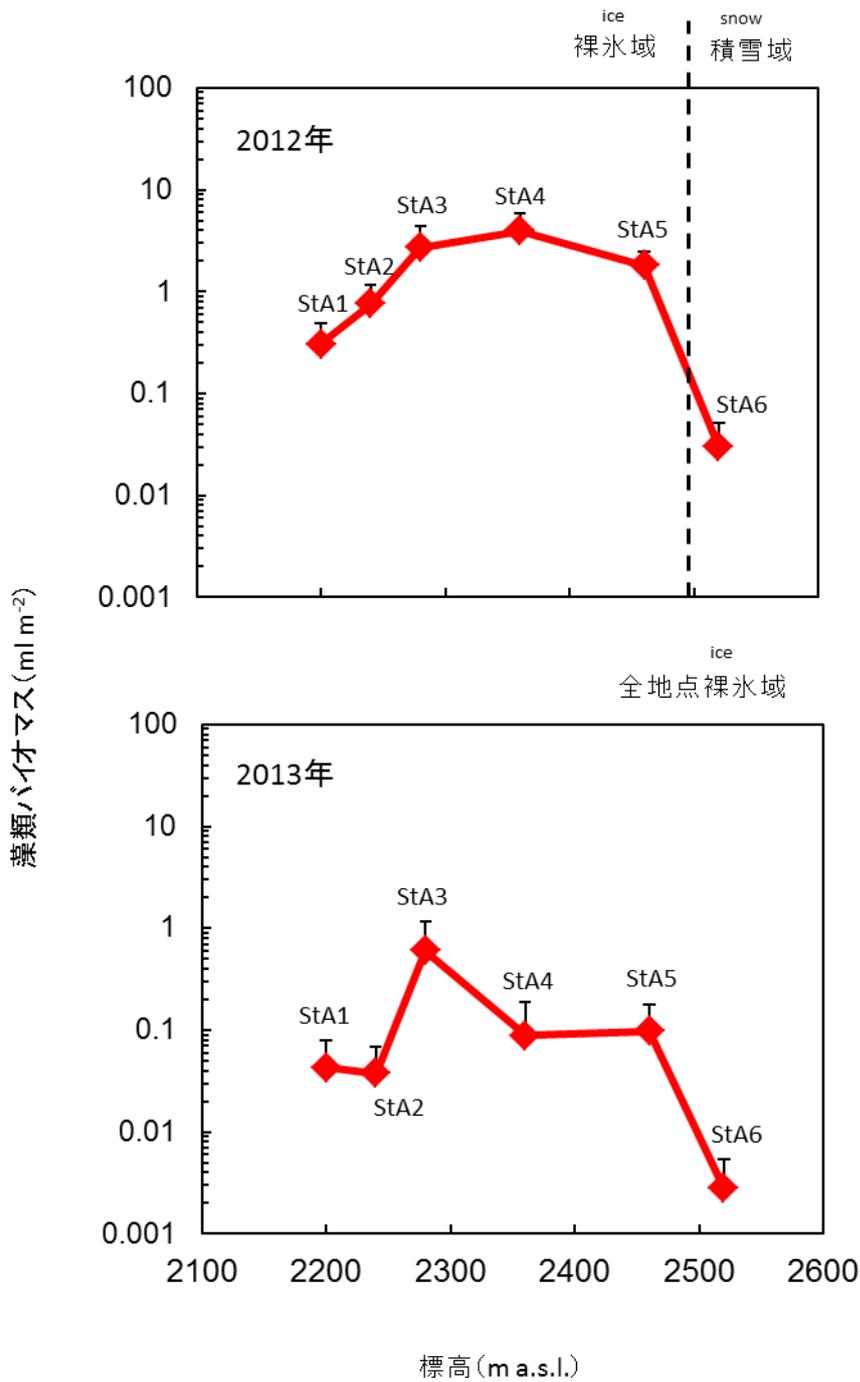


図 2-24. 各年の No.31 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 2-24. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Glacier No.31.

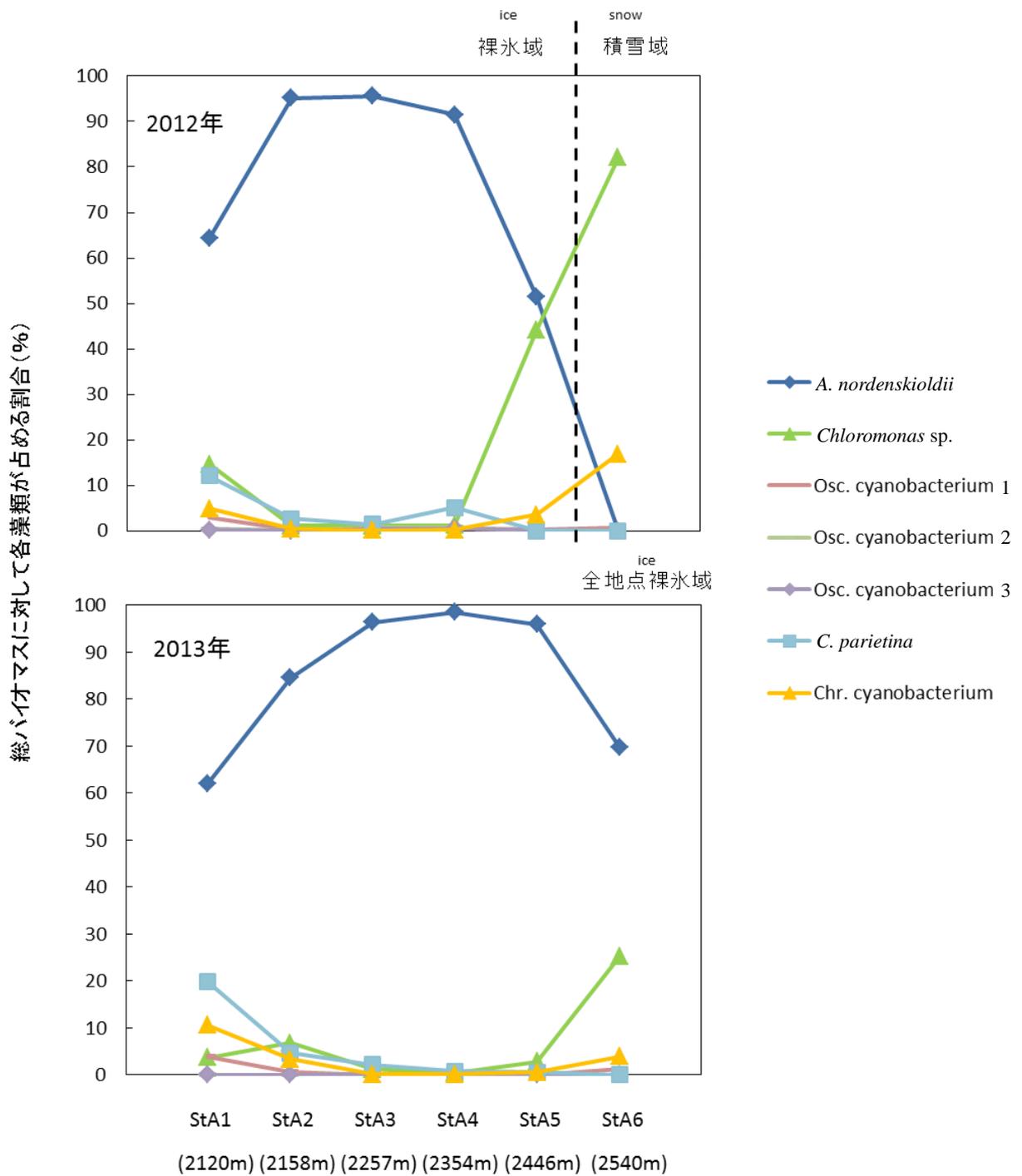


図 2-25. 各年の No.31 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 2-25. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Glacier No.31.

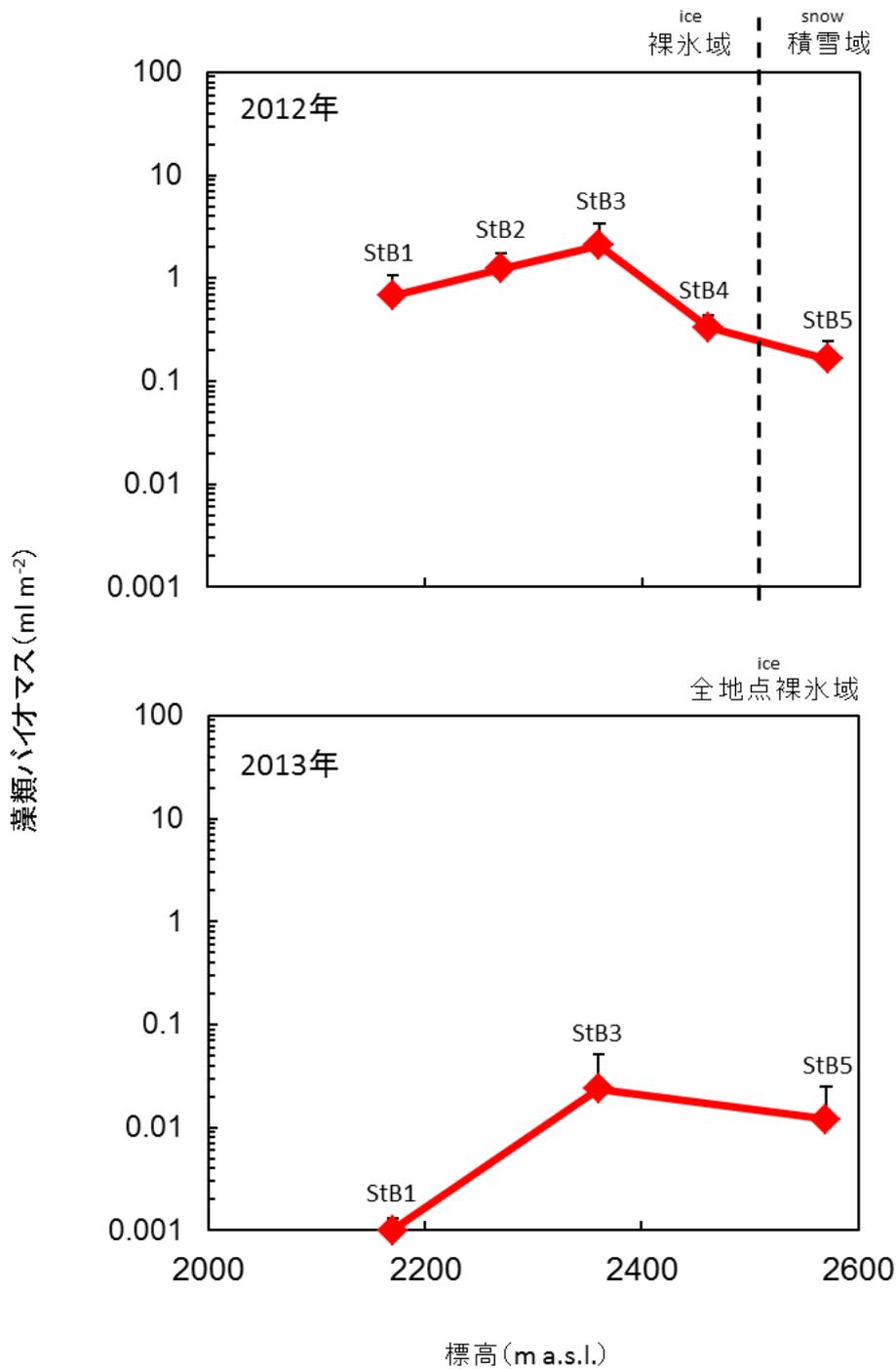


図 2-26. 各年の No.29 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 2-26. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.29.

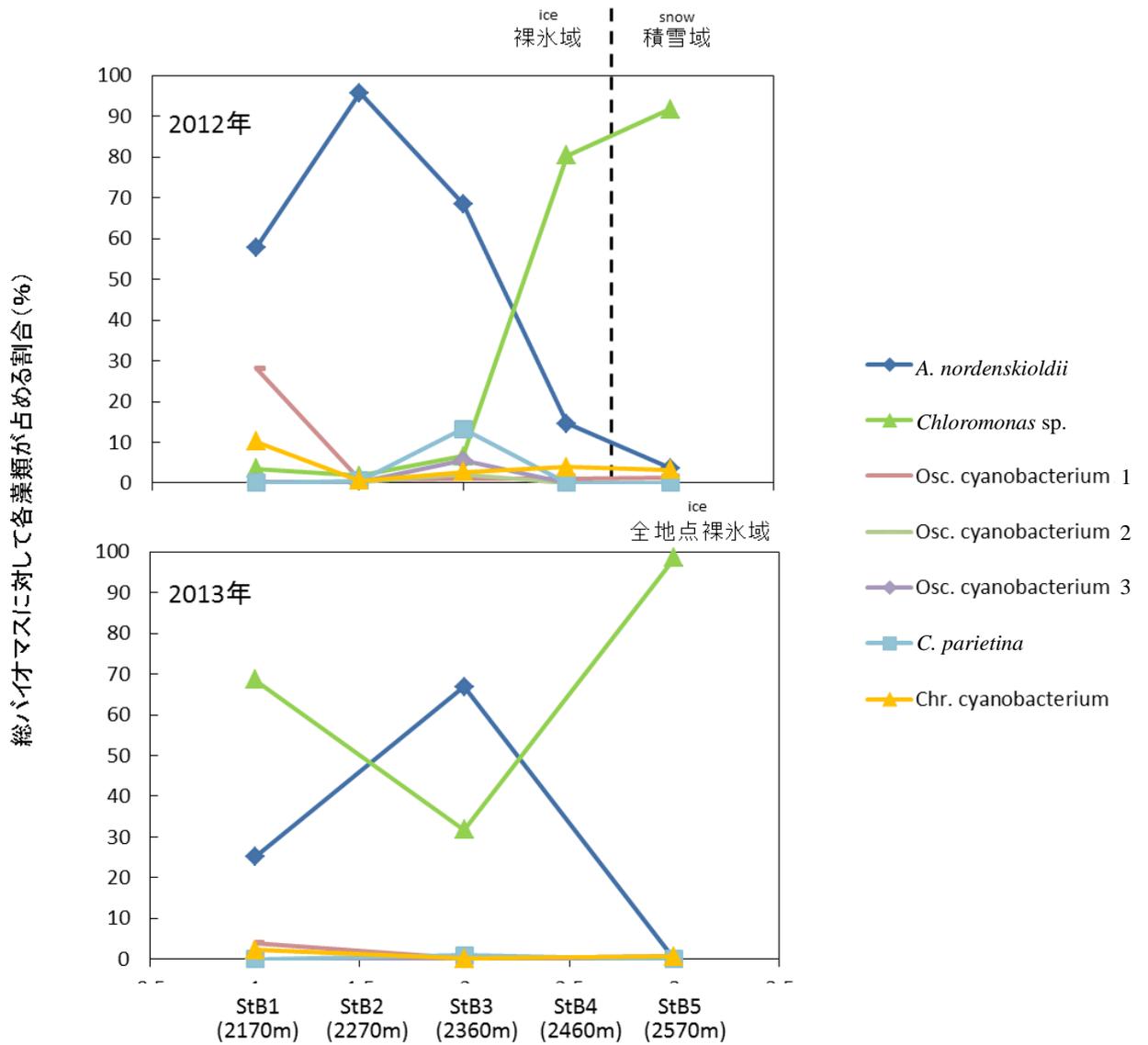


図 2-27. 各年の No.29 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 2-27. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.29

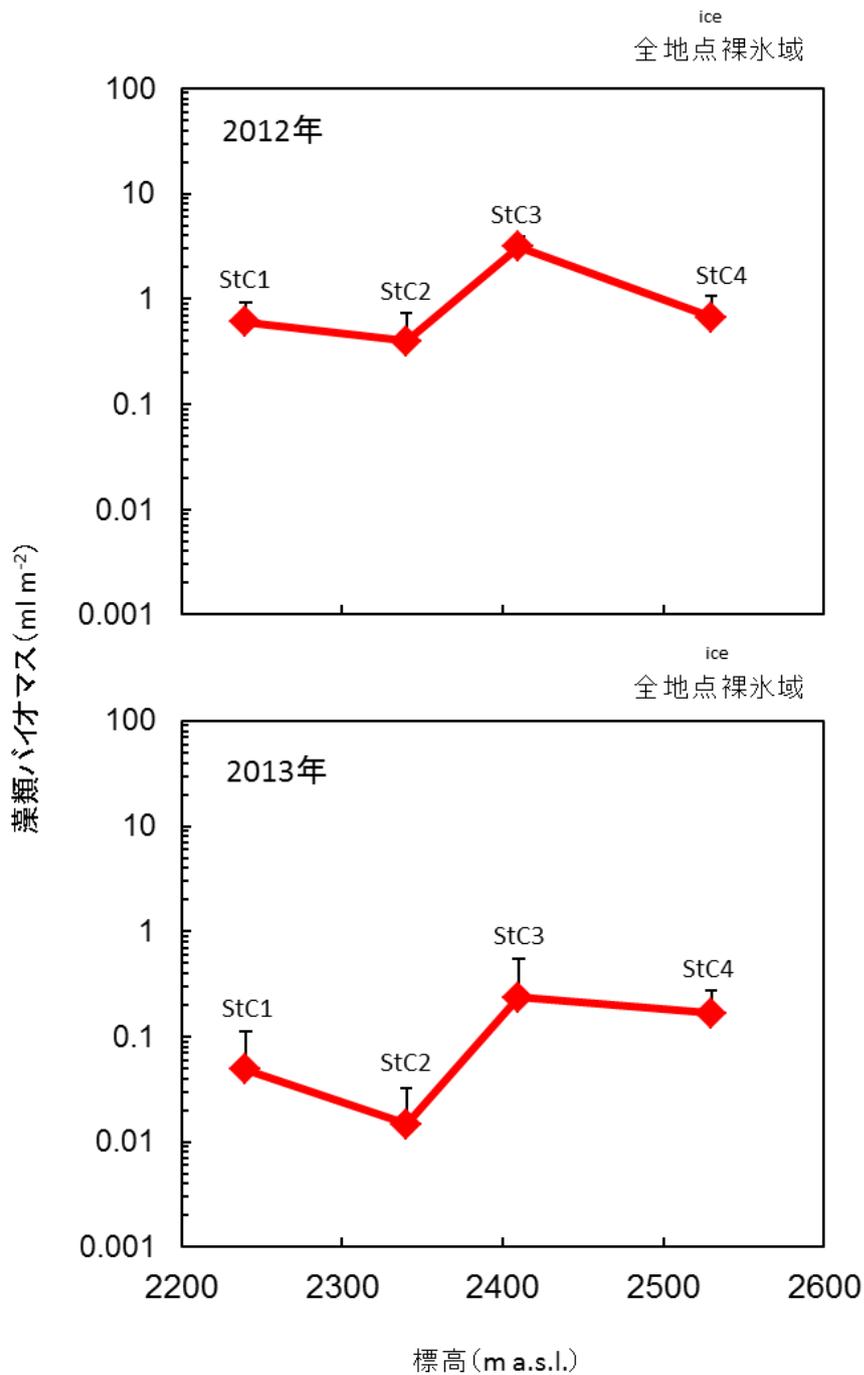


図 2-28. 各年の No.32 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 2-28. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.32.

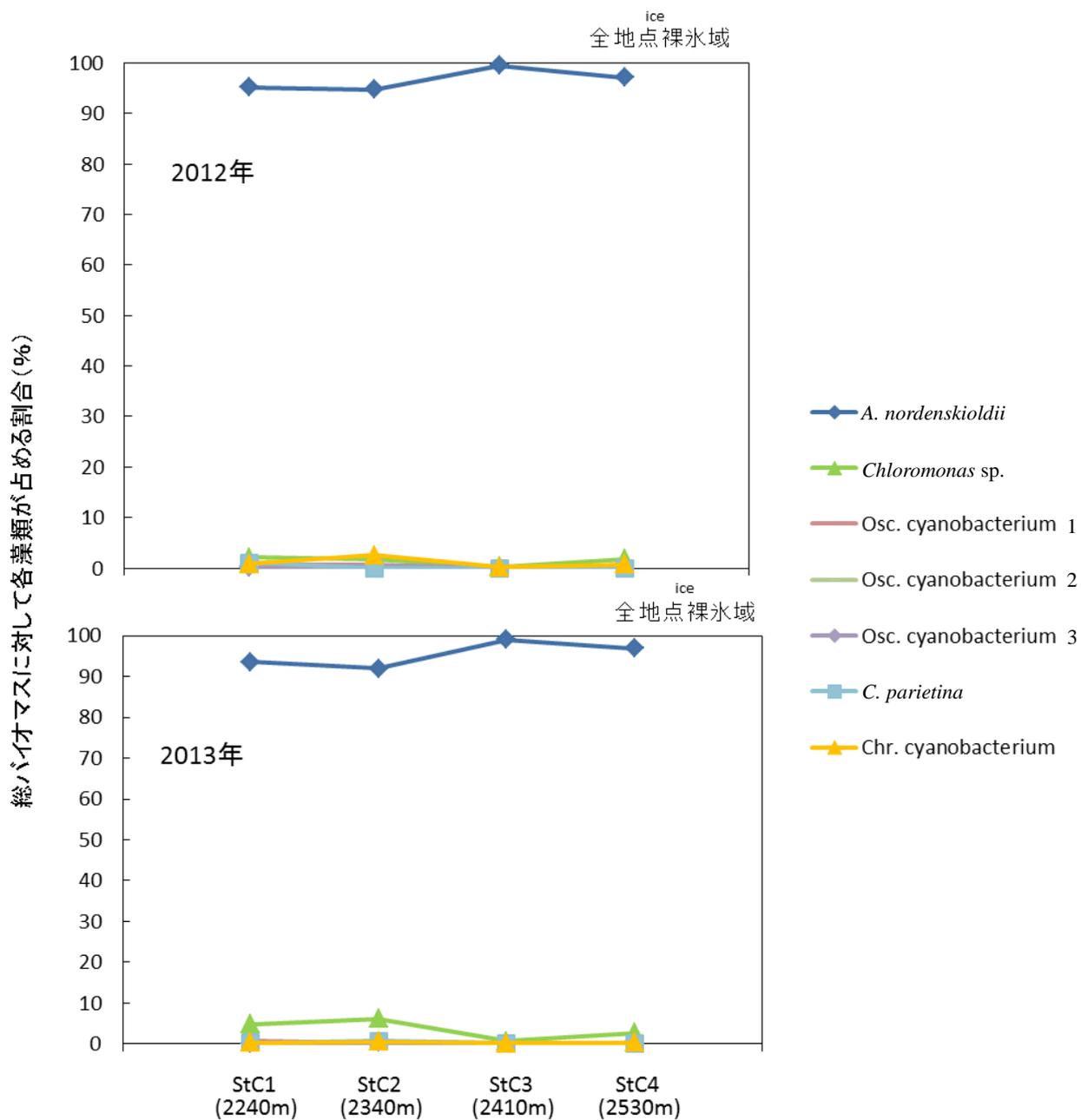


図 2-29. 各年の No.32 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 2-29. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.32.

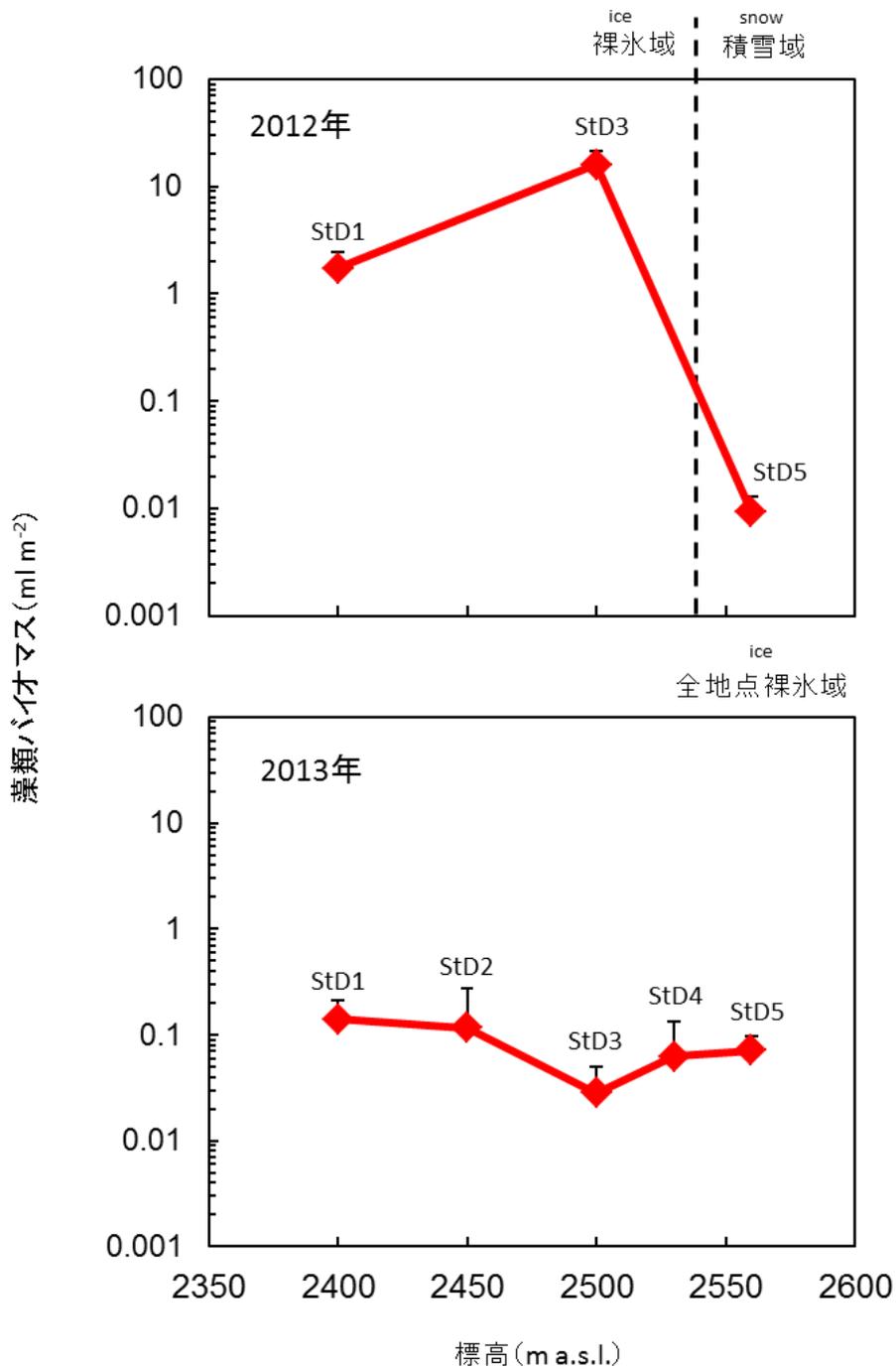


図 2-30. 各年の No.33 氷河上の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 2-30. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Glacier No.33.

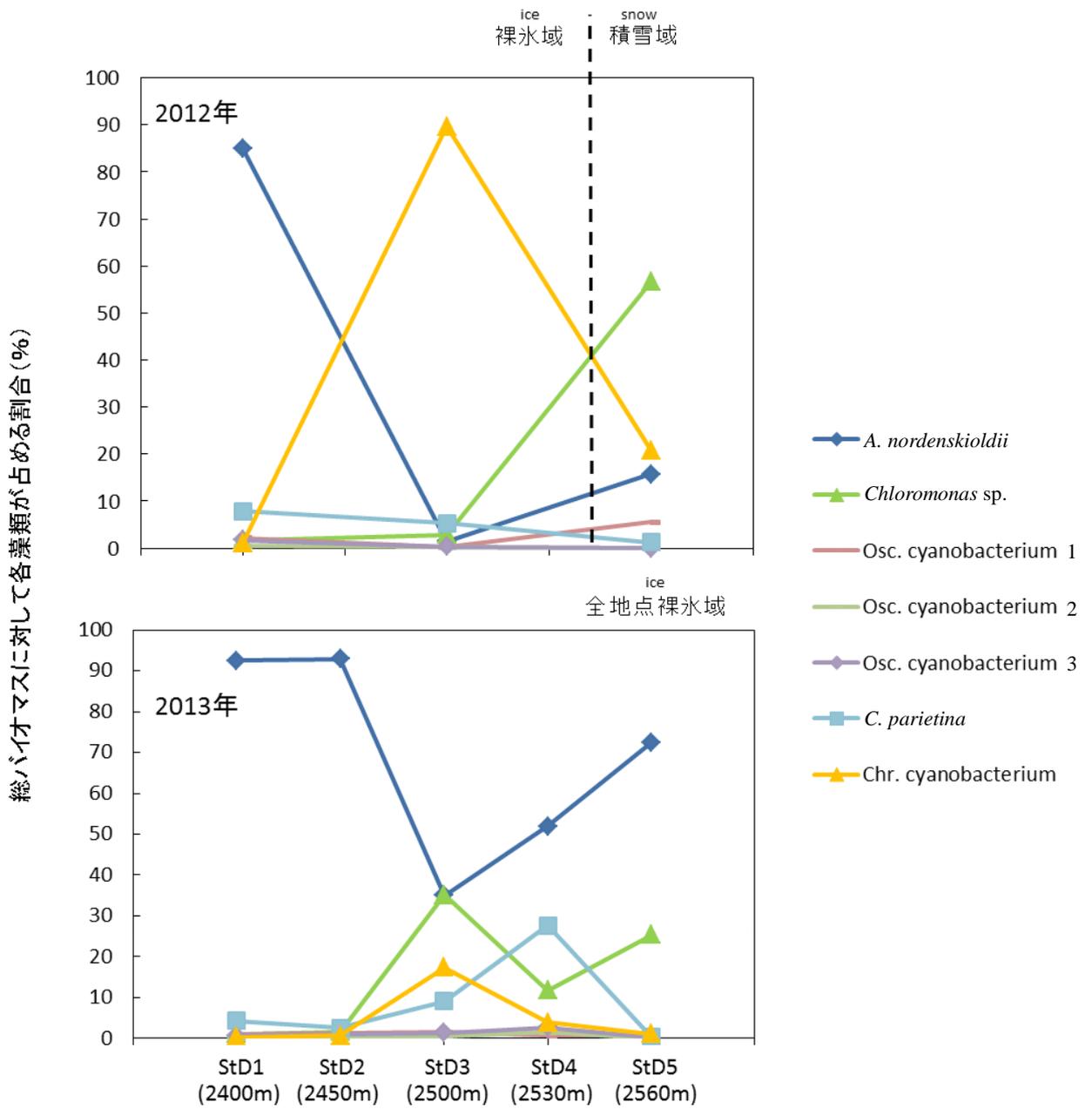


図 2-31. 各年の No.33 氷河上の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 2-31. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Glacier No.33.

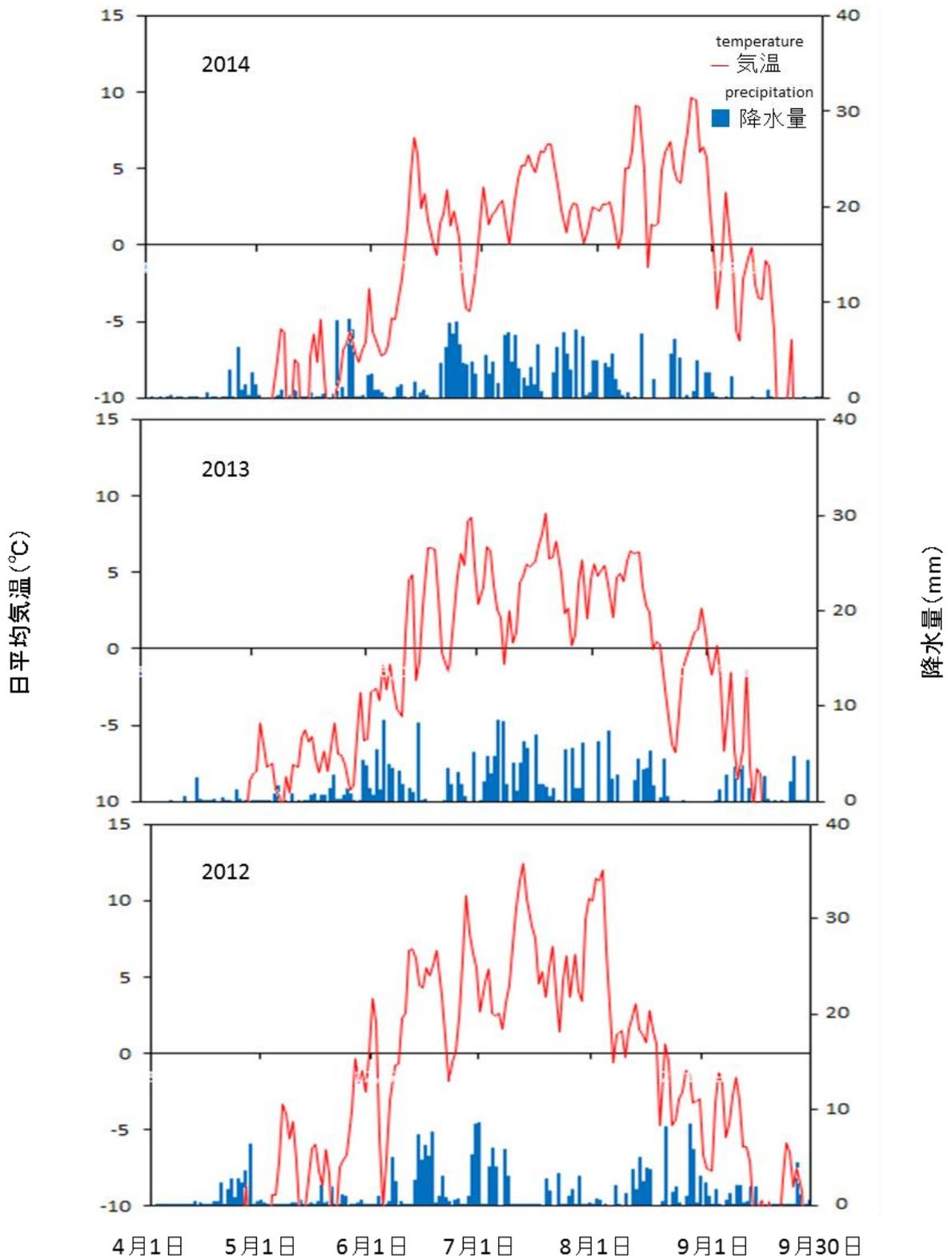


図 2-32. NCEP 再解析データに基づく，2012 年，2013 年，2014 年のスントルハヤタ地域の日平均気温と降水量

Fig. 2-32. Daily mean temperature (solid line) and precipitation (bar) in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data.

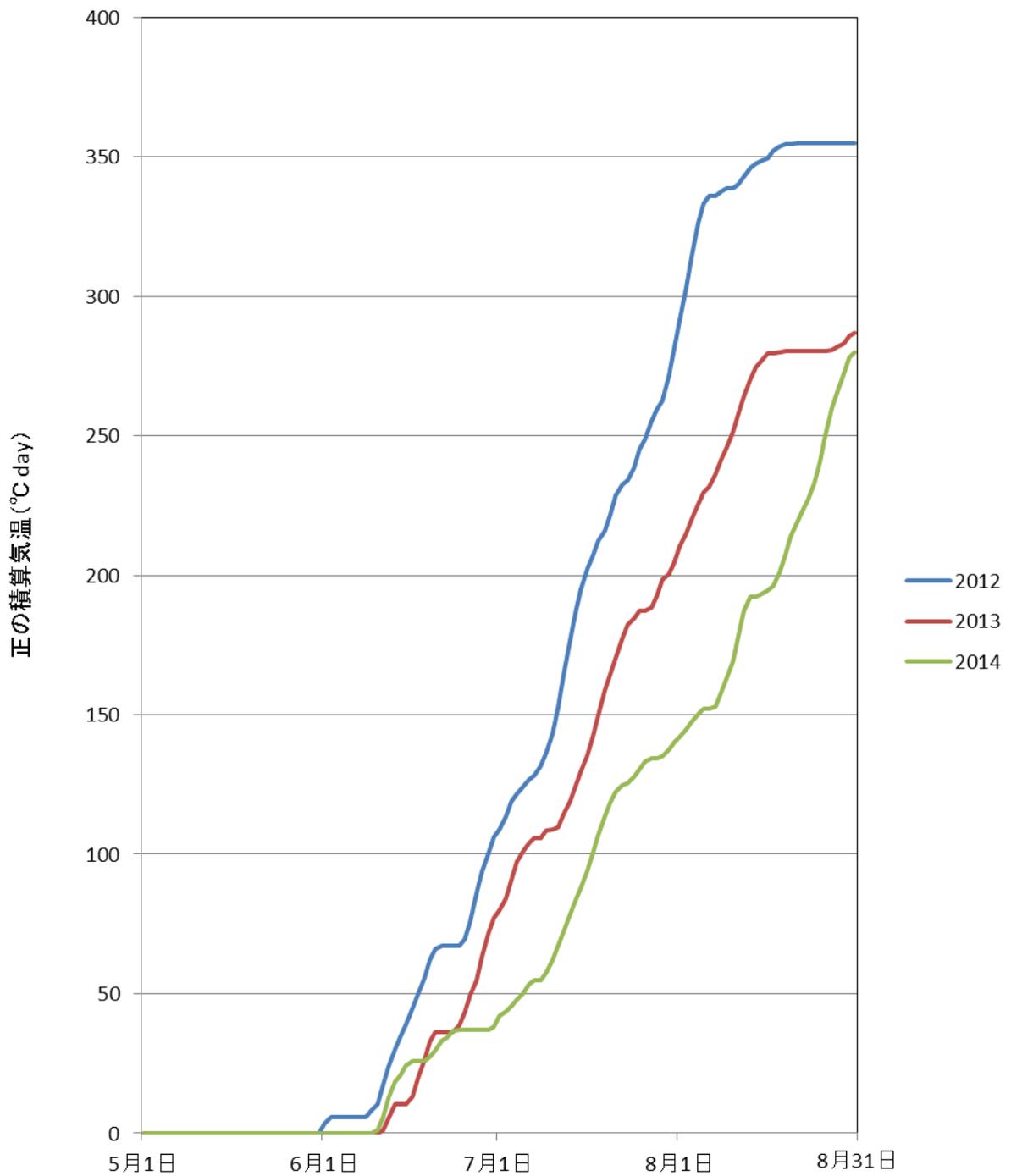


図 2-33. NCEP 再解析データに基づく， 2012 年， 2013 年， 2014 年のスントアルハヤタ地域の正の積算気温の比較

Fig. 2-33. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data.

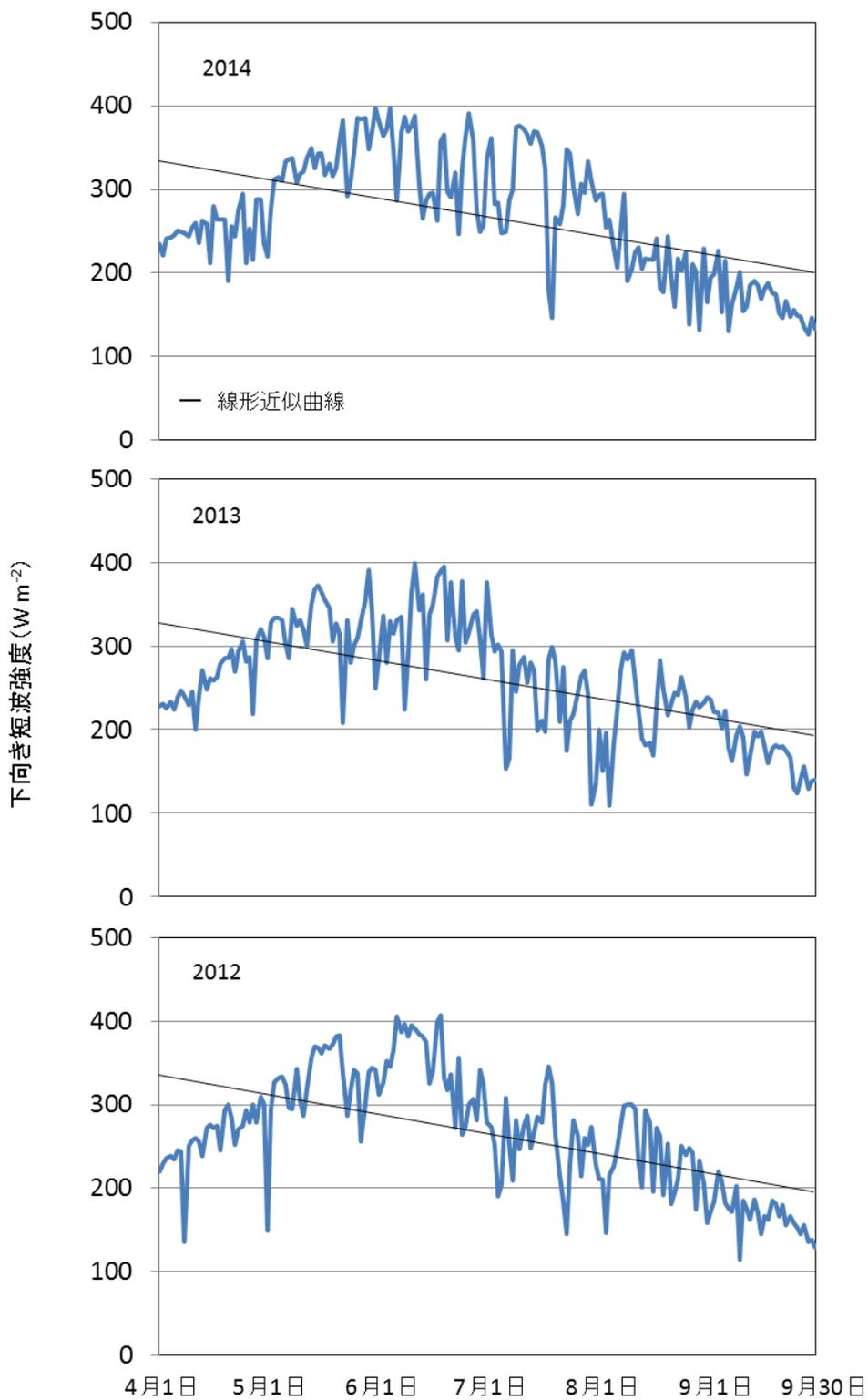


図 2-34. NCEP 再解析データに基づく，2012 年，2013 年，2014 年のスントルハヤタ地域の日射量

Fig. 2-34. Solar radiation intensity in Suntar Khayata based on NCEP-NCAR reanalysis data.

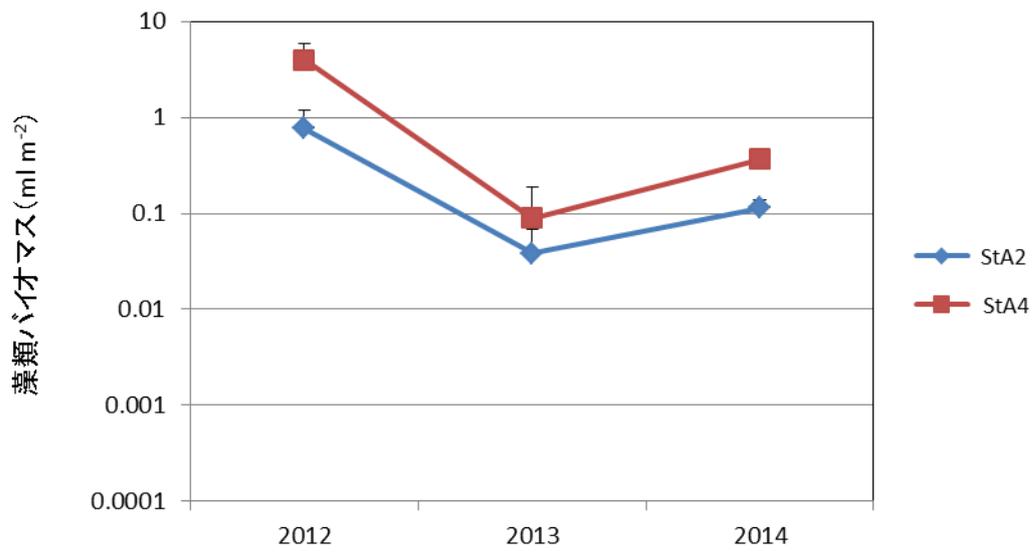


図 2-35. No.31 氷河地点 StA2 と StA4 の平均バイオマスの経年変動

Fig. 2-35. Inter-annual variability of the mean algal biomass on StA2 and StA4 in Glacier No.31.

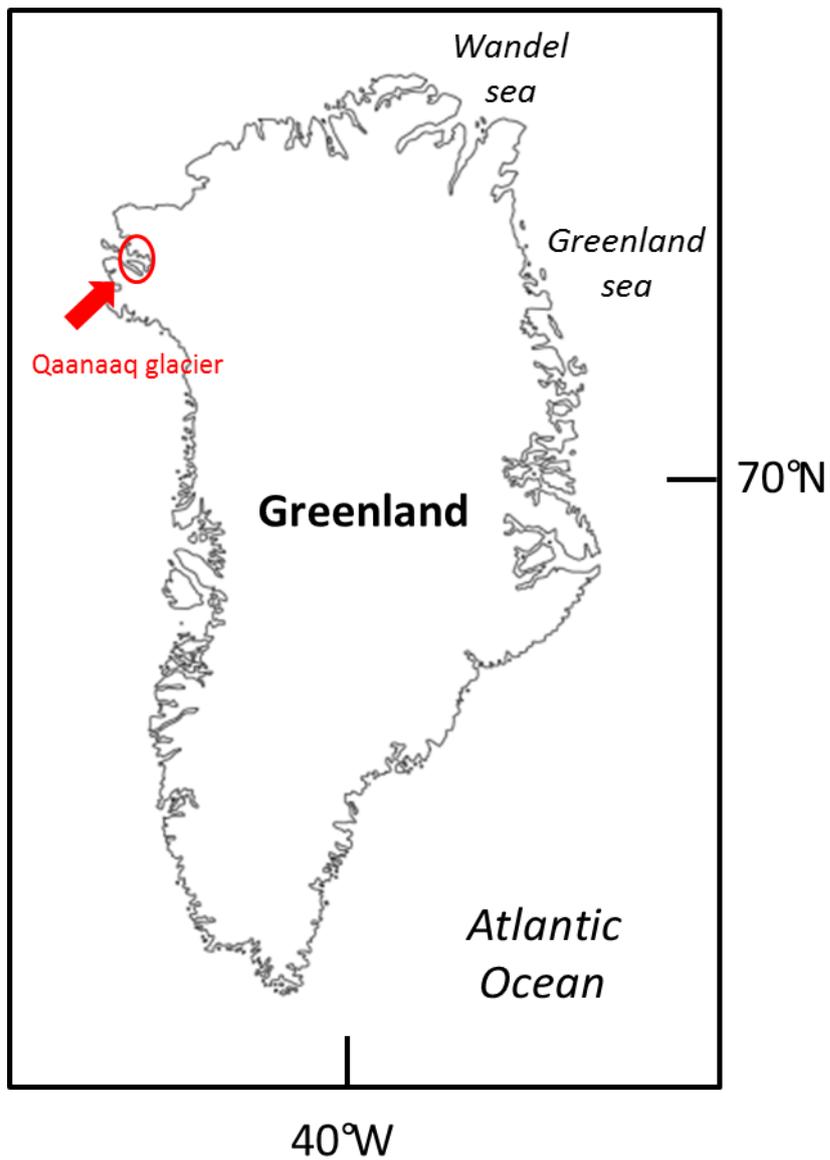


図 3-1. カナック氷河の位置

Fig. 3-1. A map of Qaanaaq Glacier in Greenland

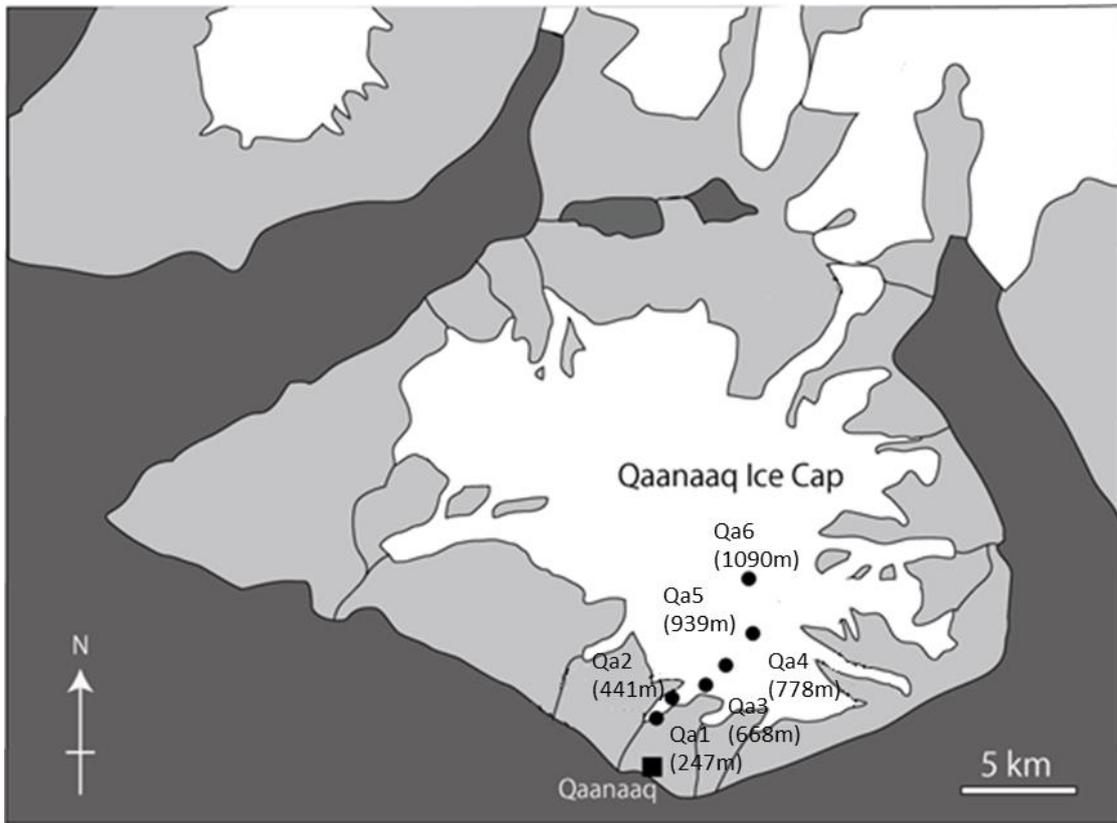


図 3-2. カナック氷河の調査地点

Fig. 3-2. A map of Qaanaaq Glacier showing sampling sites on the glacier surface.

(a)



(b)

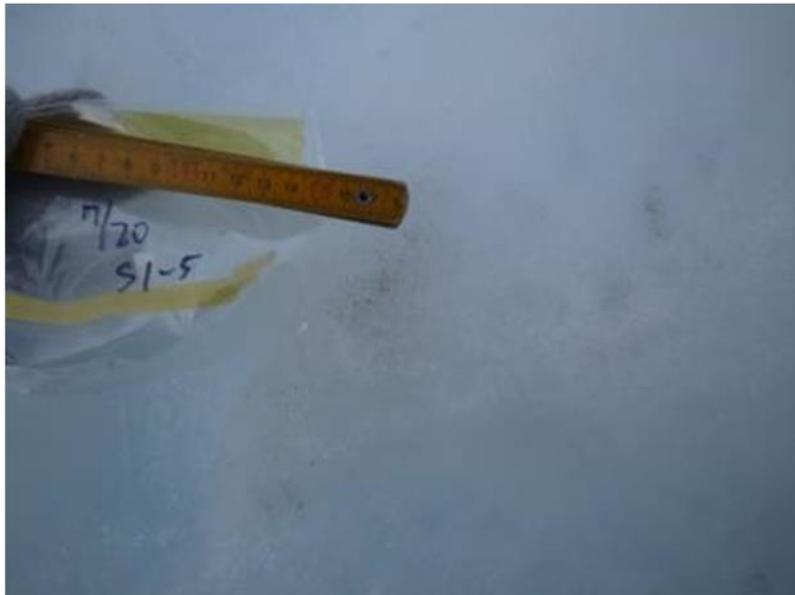


図 3-3. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa1 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
7/20 撮影

Fig. 3-3. Pictures of site Qa1 (a) surroundings; (b) glacier surface  
20 July, 2014

(a)



(b)



図 3-4. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa2 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
7/20 撮影

Fig. 3-4. Pictures of site Qa2 (a) surroundings; (b) glacier surface  
20 July, 2014

(a)



(b)



図 3-5. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa3 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
7/22 撮影

Fig. 3-5. Pictures of site Qa3 (a) surroundings; (b) glacier surface  
22 July, 2014

(a)



(b)

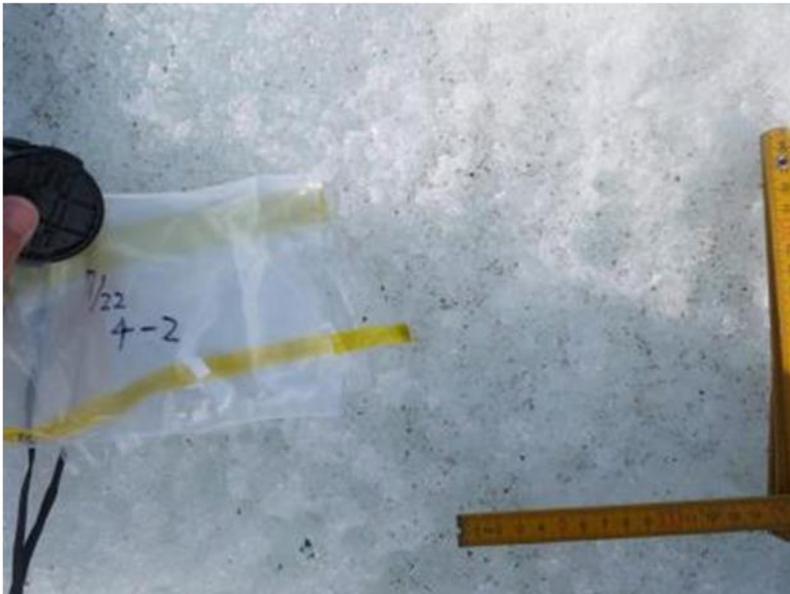


図 3-6. 2014 年カナック氷河調査地点 Qa4 (a) 周辺の様子, (b) 氷河表面の様子  
7/22 撮影

Fig. 3-6. Pictures of site Qa4 (a) surroundings; (b) glacier surface  
22 July, 2014

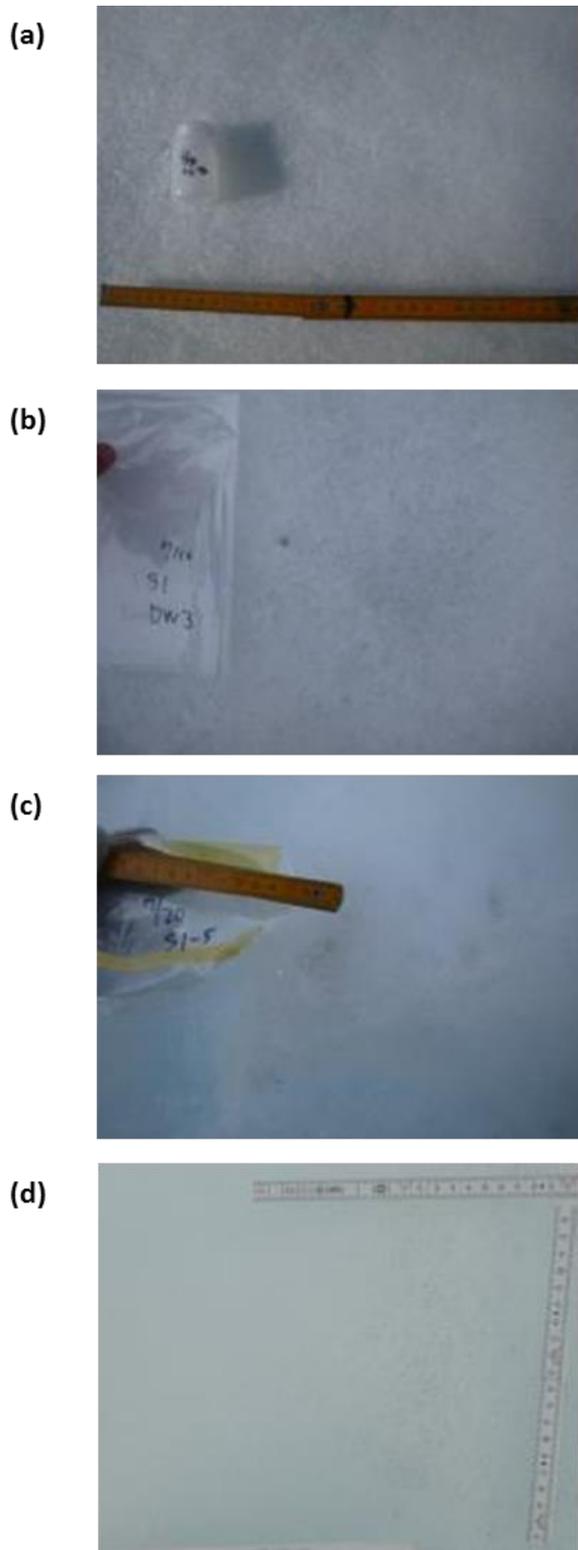


図 3-7. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa1

(a) 第1期 (6月25日), (b) 第2期 (7月10日), (c) 第3期 (7月20日),  
 (d) 第4期 (8月2日)

Fig. 3-7. The seasonal change of surface of Qa1 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014  
 (a) 25 June (b) 10 July (c) 20 July (d) 2 August

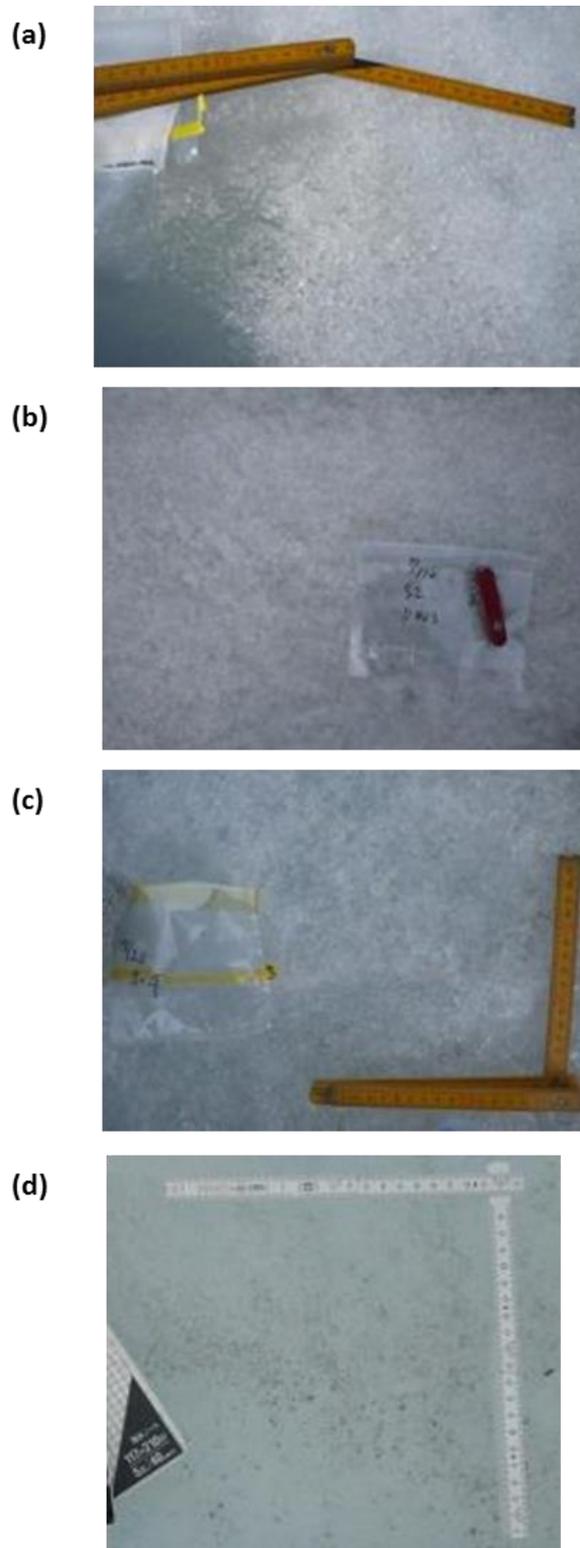


図 3-8. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa2

(a) 第 1 期 (6 月 25 日) , (b) 第 2 期 (7 月 10 日) , (c) 第 3 期 (7 月 20 日) ,  
 (d) 第 4 期 (8 月 2 日)

Fig. 3-8. The seasonal change of surface of Qa2 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014

(a) 25 June (b) 10 July (c) 20 July (d) 2 August

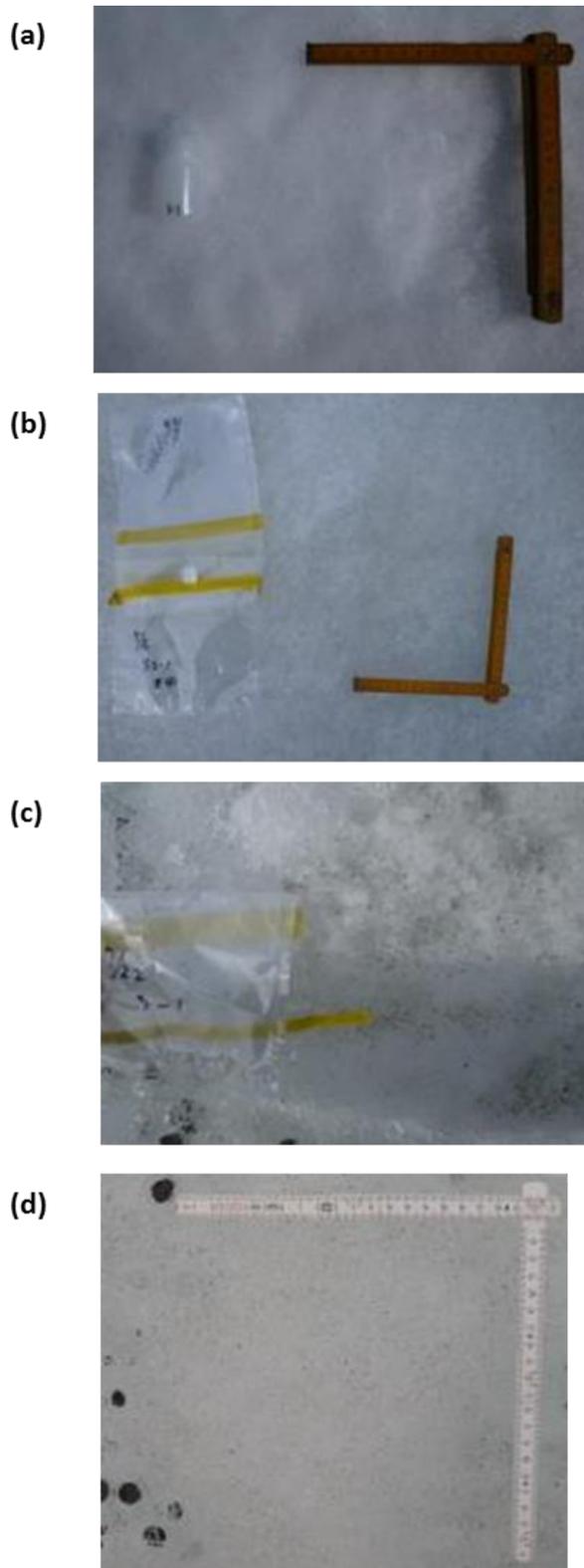


図 3-9. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa3

(a) 第1期 (6月29日), (b) 第2期 (7月16日), (c) 第3期 (7月22日),  
 (d) 第4期 (8月3日)

Fig. 3-9. The seasonal change of surface of Qa3 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014  
 (a) 29 June (b) 16 July (c) 22 July (d) 3 August

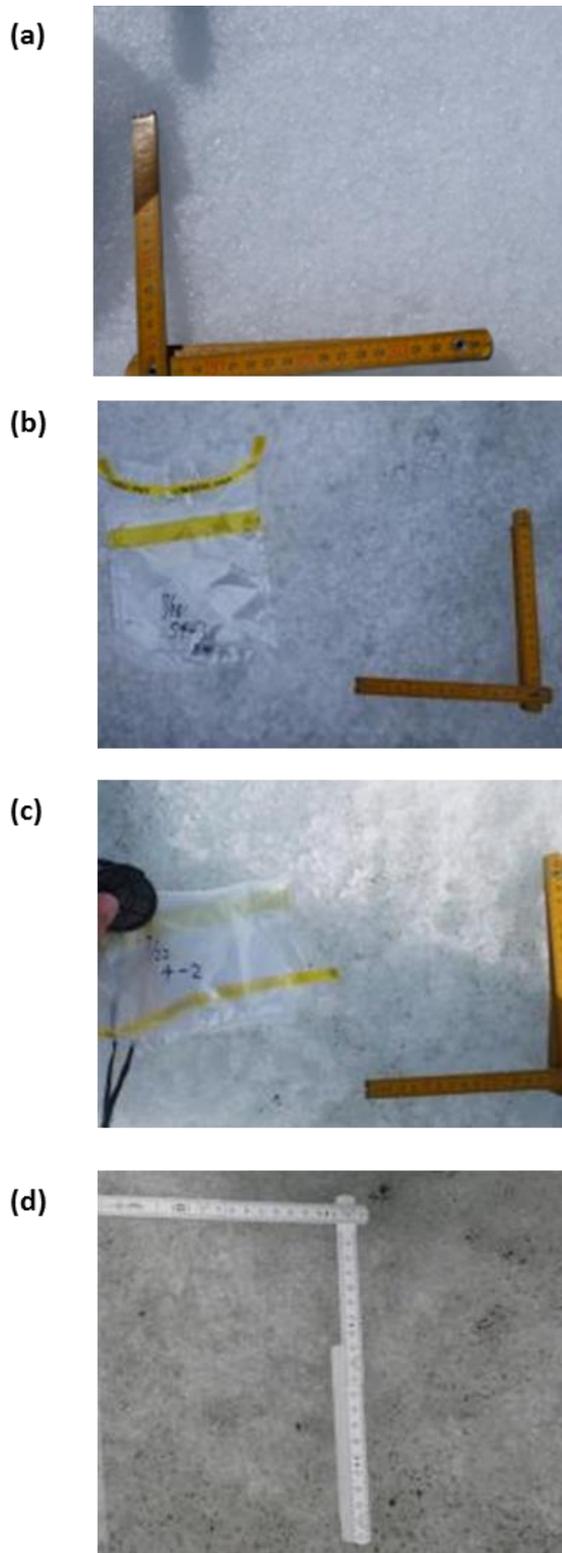


図 3-10. 各期のカナック氷河表面の様子 Qa4

(a) 第1期 (6月25日), (b) 第2期 (7月10日), (c) 第3期 (7月22日),  
 (d) 第4期 (8月3日)

Fig. 3-10. The seasonal change of surface of Qa4 on Qaanaaq Glacier during melting period in 2014  
 (a) 25 June (b) 10 July (c) 22 July (d) 3 August

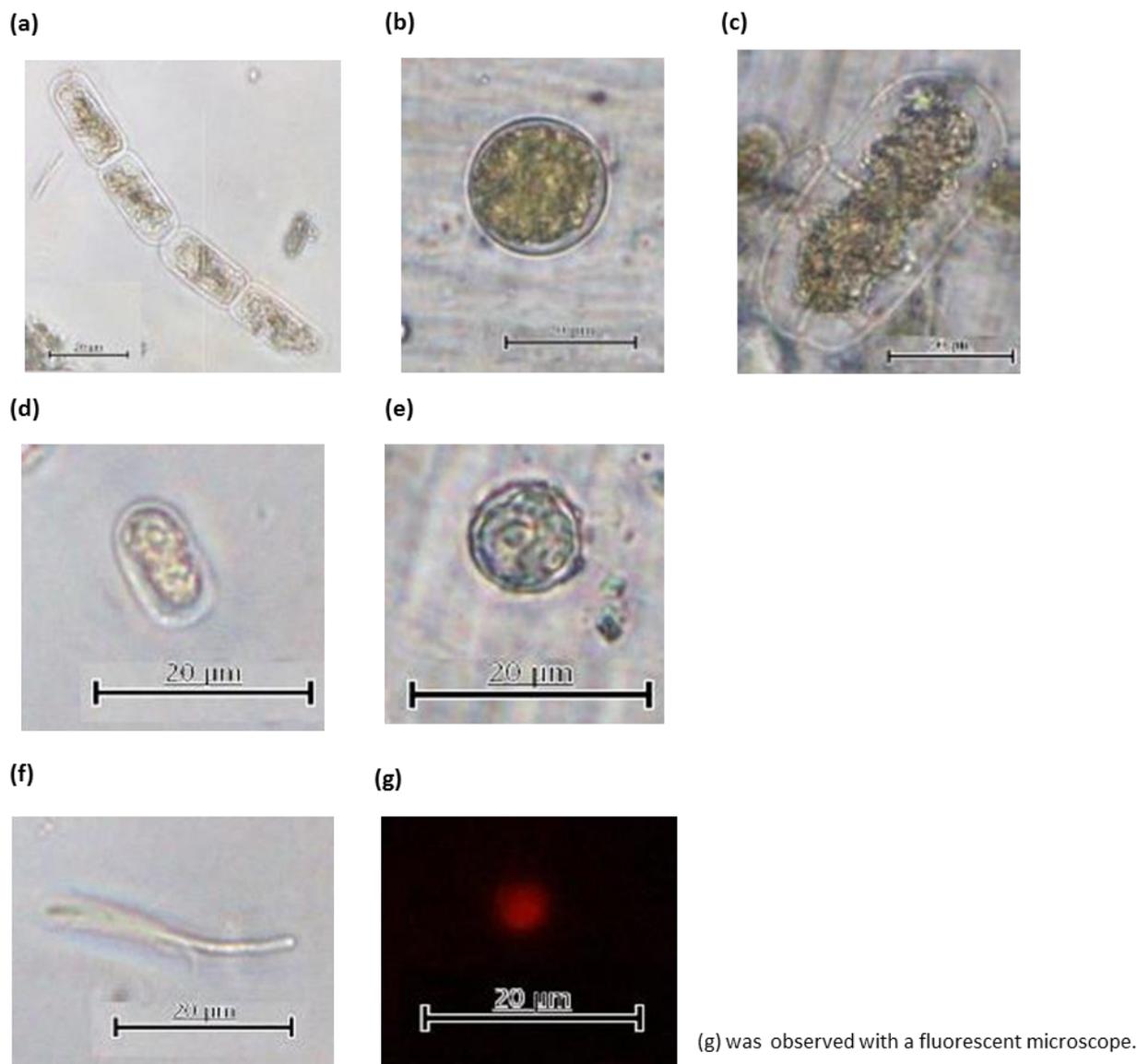


図 3-11. カナック氷河で観察された藻類

- (a) *Ancylonema nordenskioldii*, (b) *Chloromonas* sp., (c) *Cylindrocystis brebissonii*,  
 (d) *Mesotaenium berggrenii*, (e) 小型球形緑藻, (f) Oscillatoriaceae cyanobacterium ,  
 (g) Chroococcaceae cyanobacterium スケールバーは 20μm

Fig. 3-11. Photographs of the snow algae observed on Qaanaaq Glacier:

- (a) *Ancylonema nordenskioldii*; (b) *Chloromonas* sp.; (c) *Cylindrocystis brebissonii*;  
 (d) *Mesotaenium berggrenii*; (e) small green alga; (f) Oscillatoriaceae cyanobacterium ;  
 (g) Chroococcaceae cyanobacterium

Scale bar = 20μm

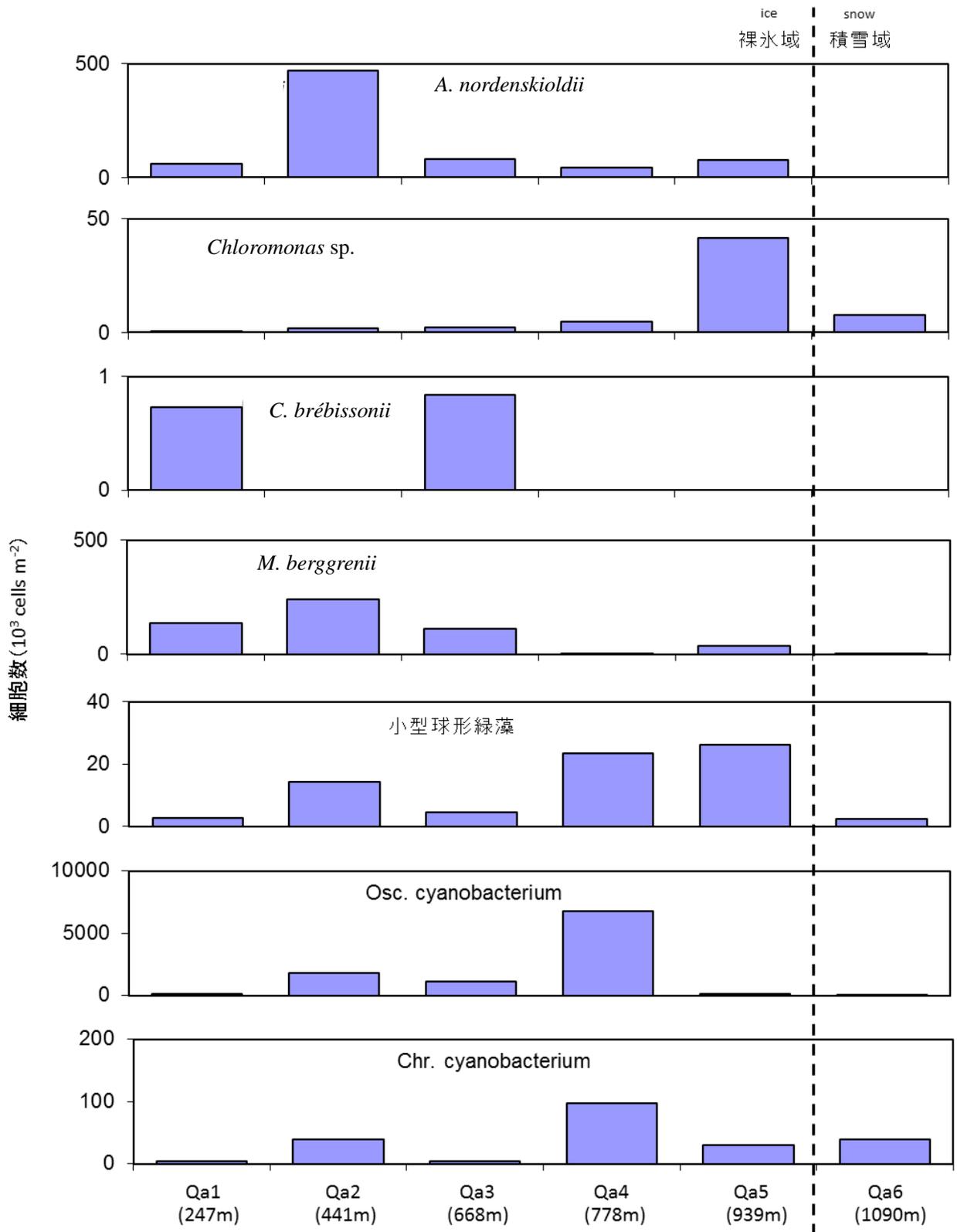


図 3-12. 2012 年カナック氷河表面で観察された各種藻類の細胞濃度の高度分布

Fig. 3-12. Altitudinal distribution of the cell number concentration (cells mL<sup>-1</sup>) of each alga on Qaanaaq Glacier in 2012.

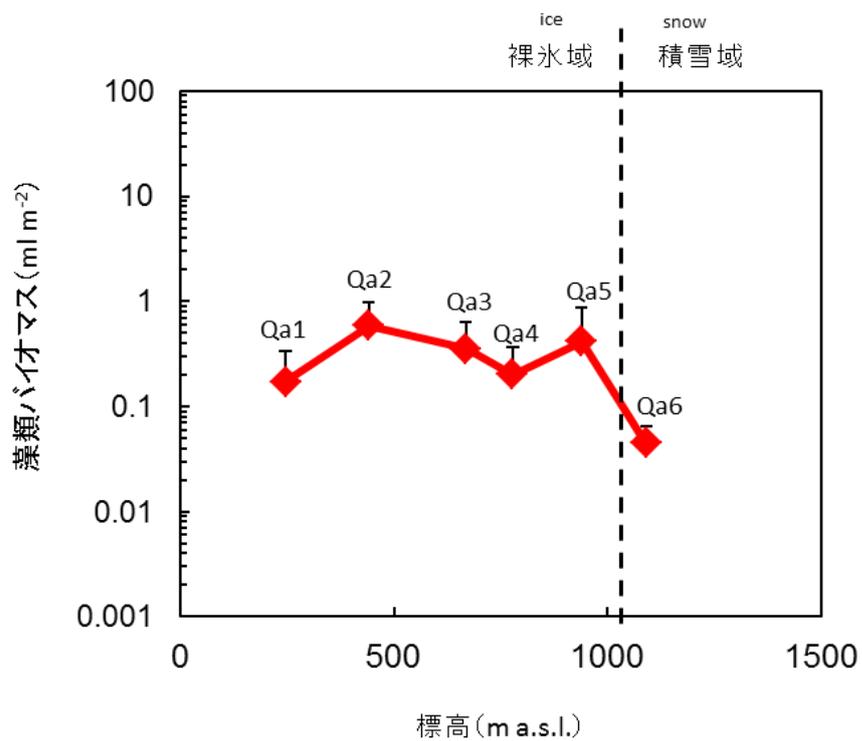


図 3-13. 2012 年カナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布

Fig. 3-13. Altitudinal change of the total cell volume biomass on the surface of Qaanaaq Glacier in 2012

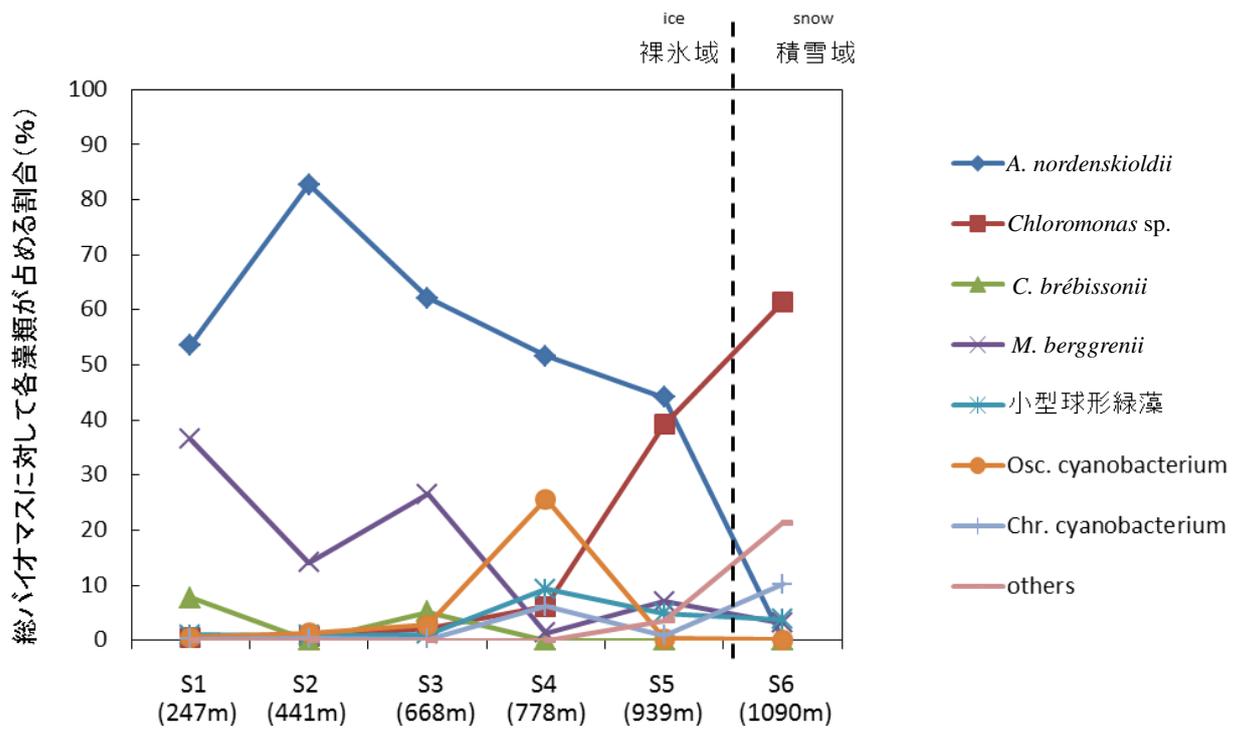


図 3-14. 2012 年カナック氷河表面の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 3-14. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on the surface of Qaanaaq Glacier in 2012.

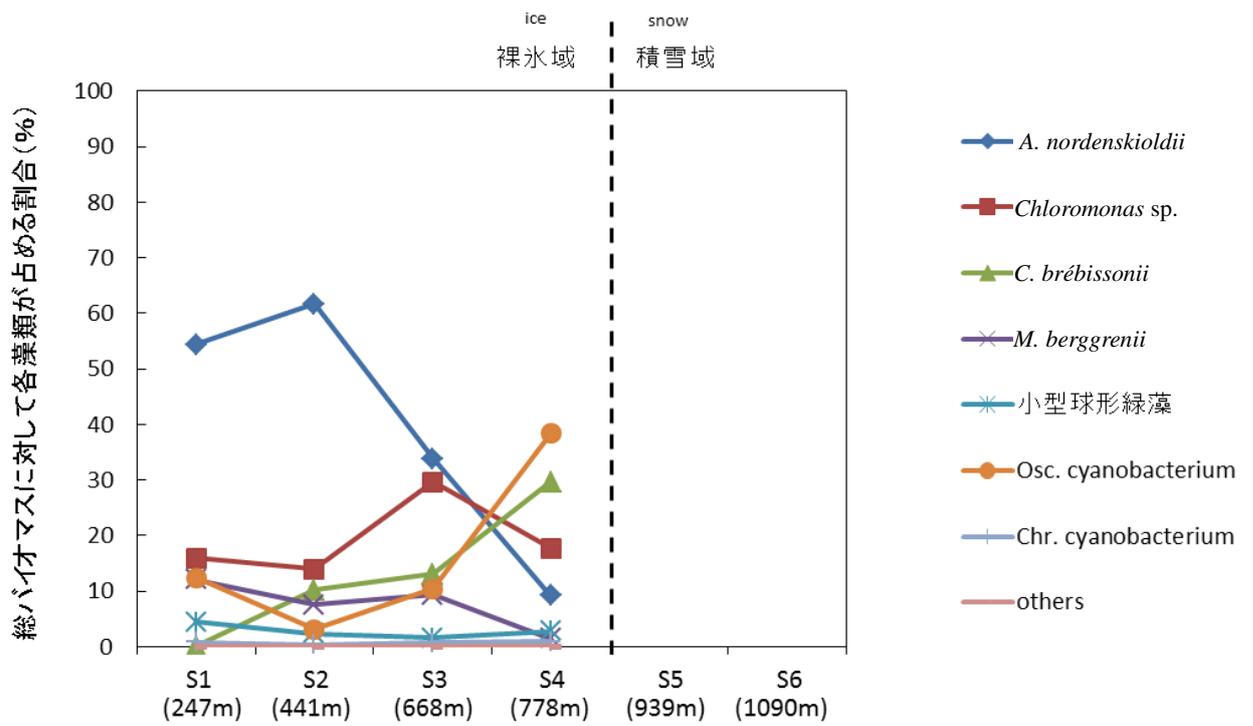


図 3-15. 2014 年カナック氷河クリオコナイトホール内の藻類の群集構造の高度分布

Fig. 3-15. Altitudinal change of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) in the cryoconite hole on Qaanaaq Glacier in 2012.

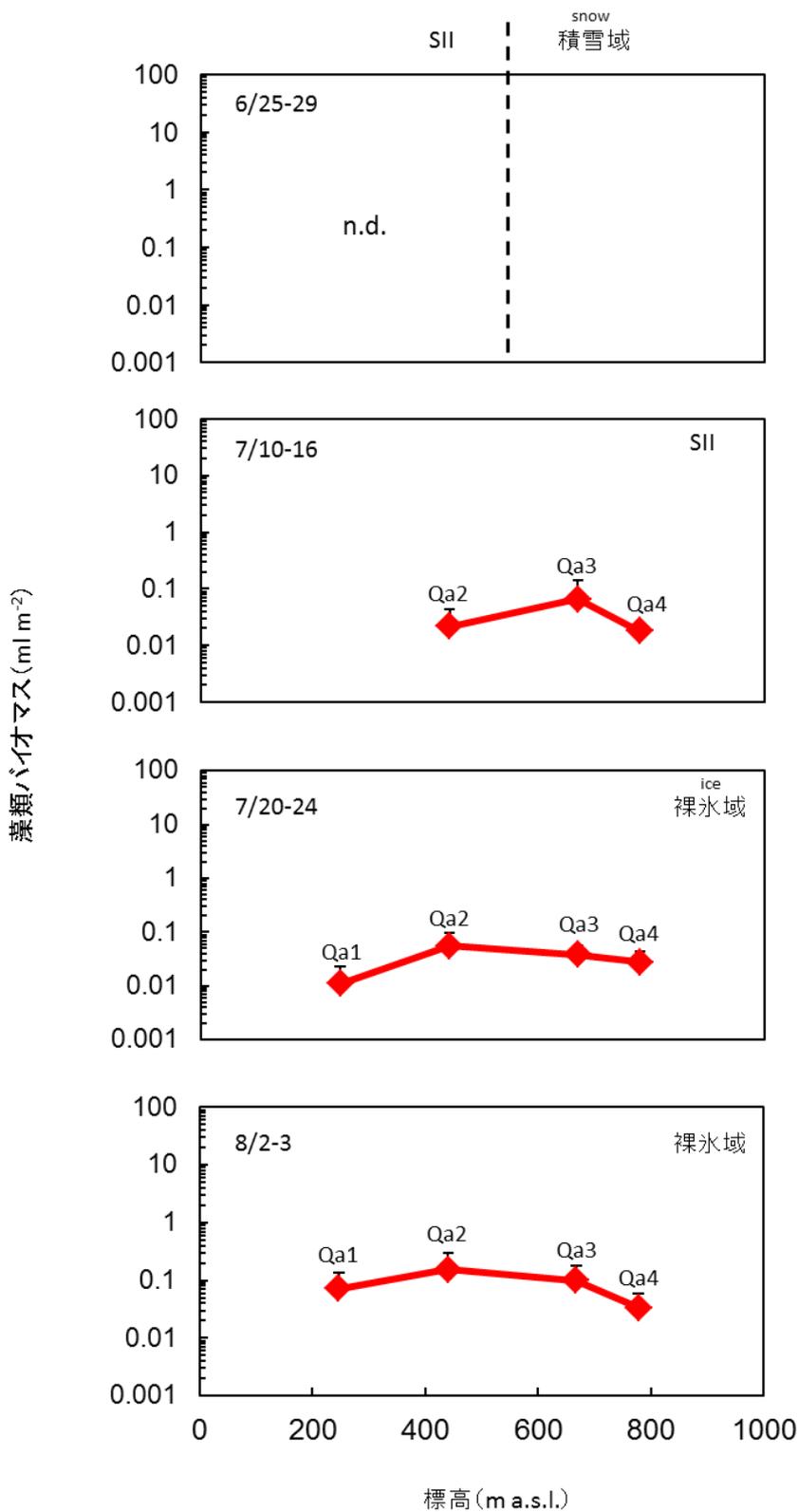


図 3-16. 2014 年第 1 期から第 4 期までのカナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布の比較. 6/25-29 の期間は、藻類量が検出限界以下

Fig. 3-16. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the total algal cell volume biomass on Qaanaaq Glacier in 2014.

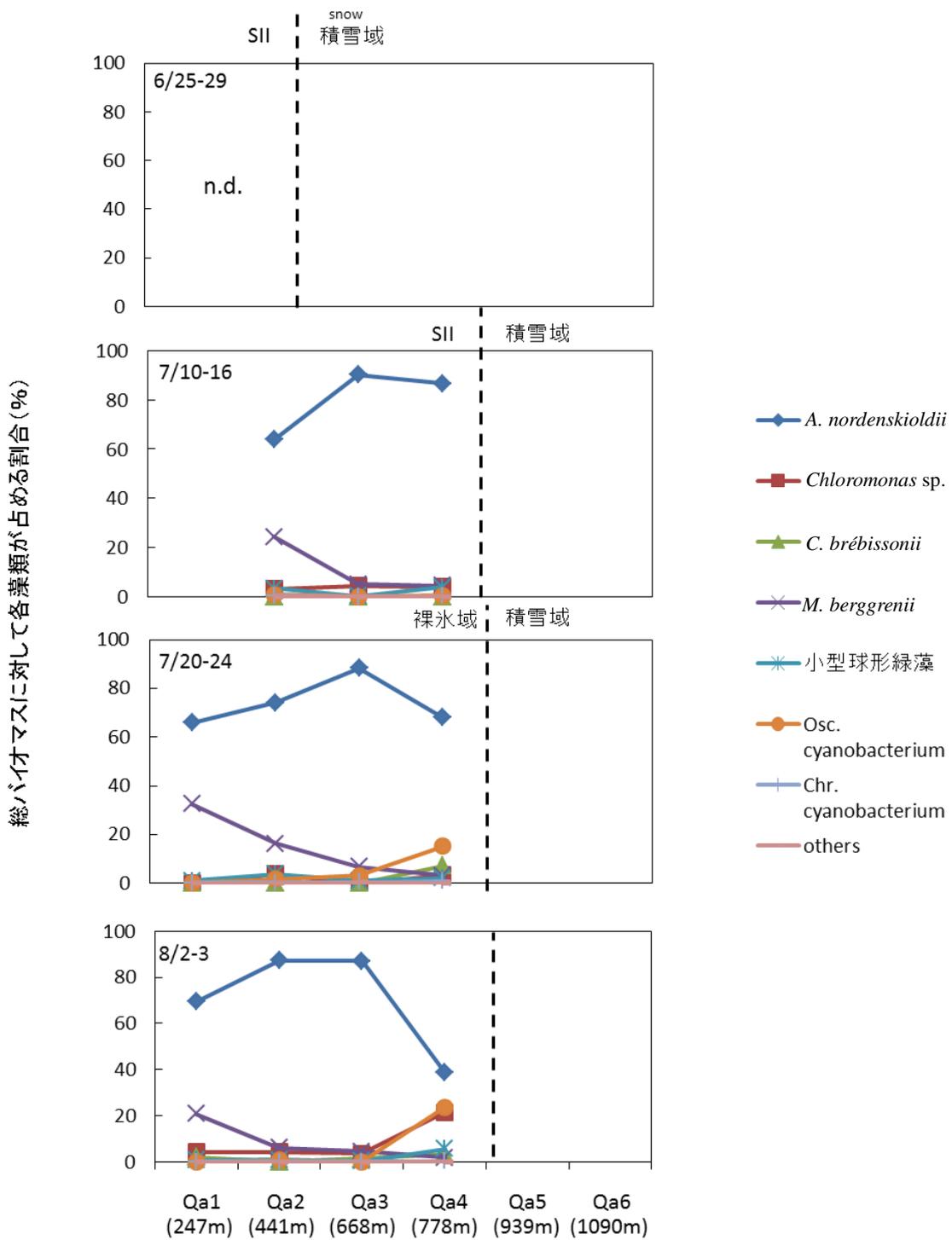


図 3-17. 2014 年第 1 期から第 4 期までのカナック氷河表面の藻類の群集構造の比較. 6/25-29 の期間は, 藻類量が検出限界以下

Fig. 3-17. Seasonal change in the altitudinal distribution pattern of the community structure of snow algae (proportion of cell volume biomass) on Qaanaaq Glacier in 2014.

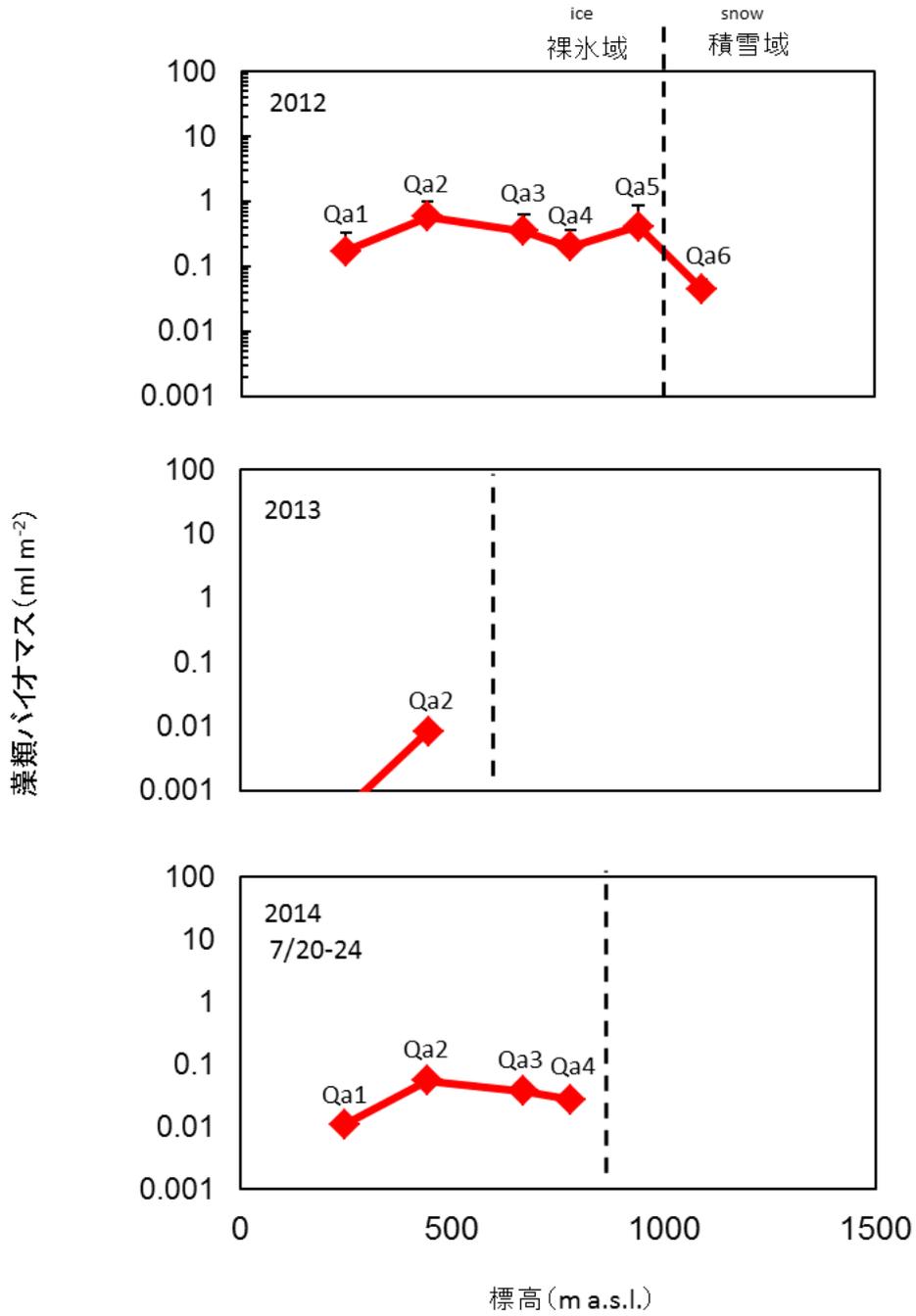


図 3-18 各年のカナック氷河表面の藻類バイオマスの高度分布の比較

Fig. 3-18. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the algal biomass on Qaanaaq Glacier.

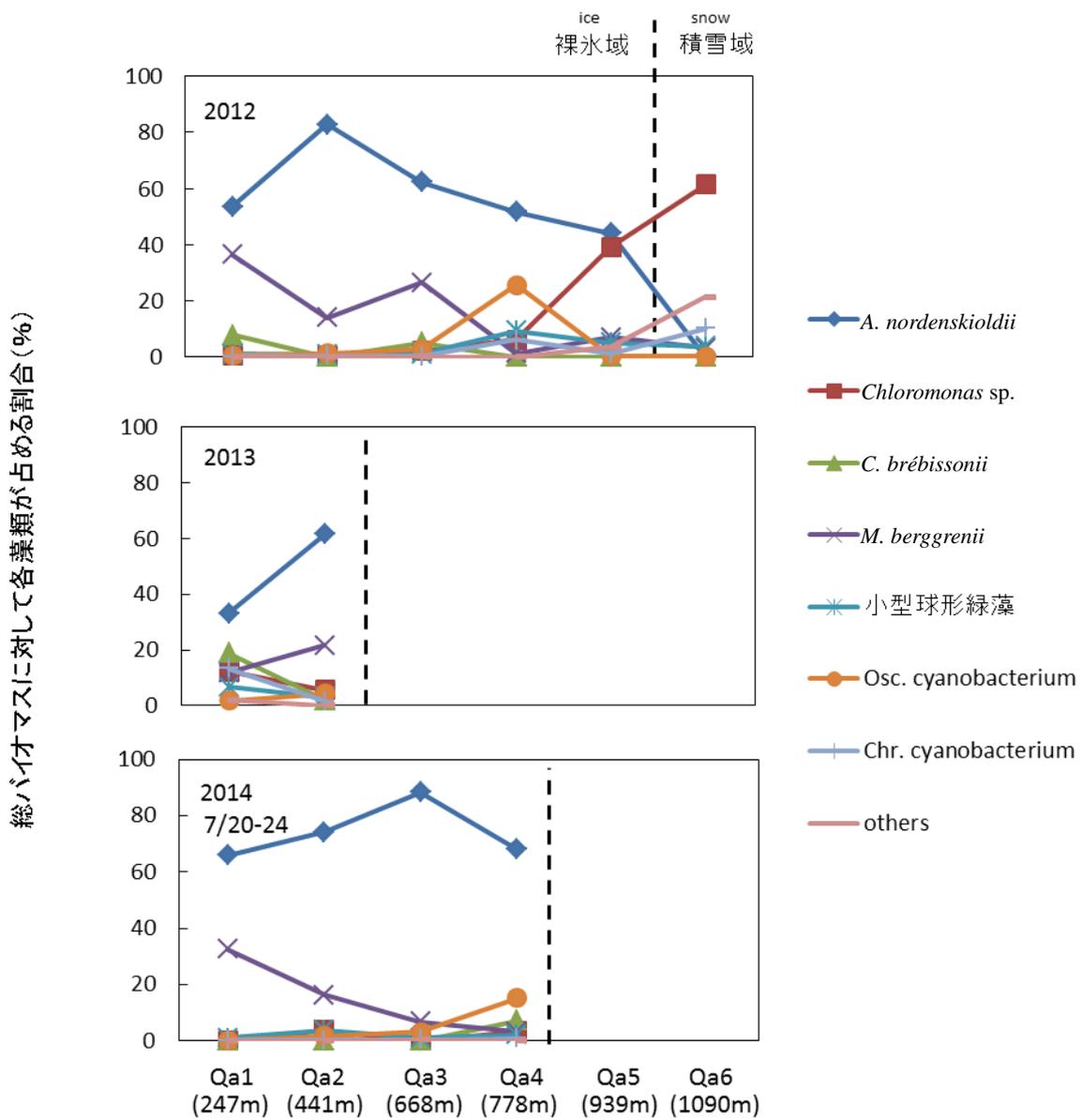


図 3-19. 各年のカナック氷河表面の藻類の群集構造の比較

Fig. 3-19. Inter-annual variability in the altitudinal distribution pattern of the community structure on Qaanaaq Glacier.

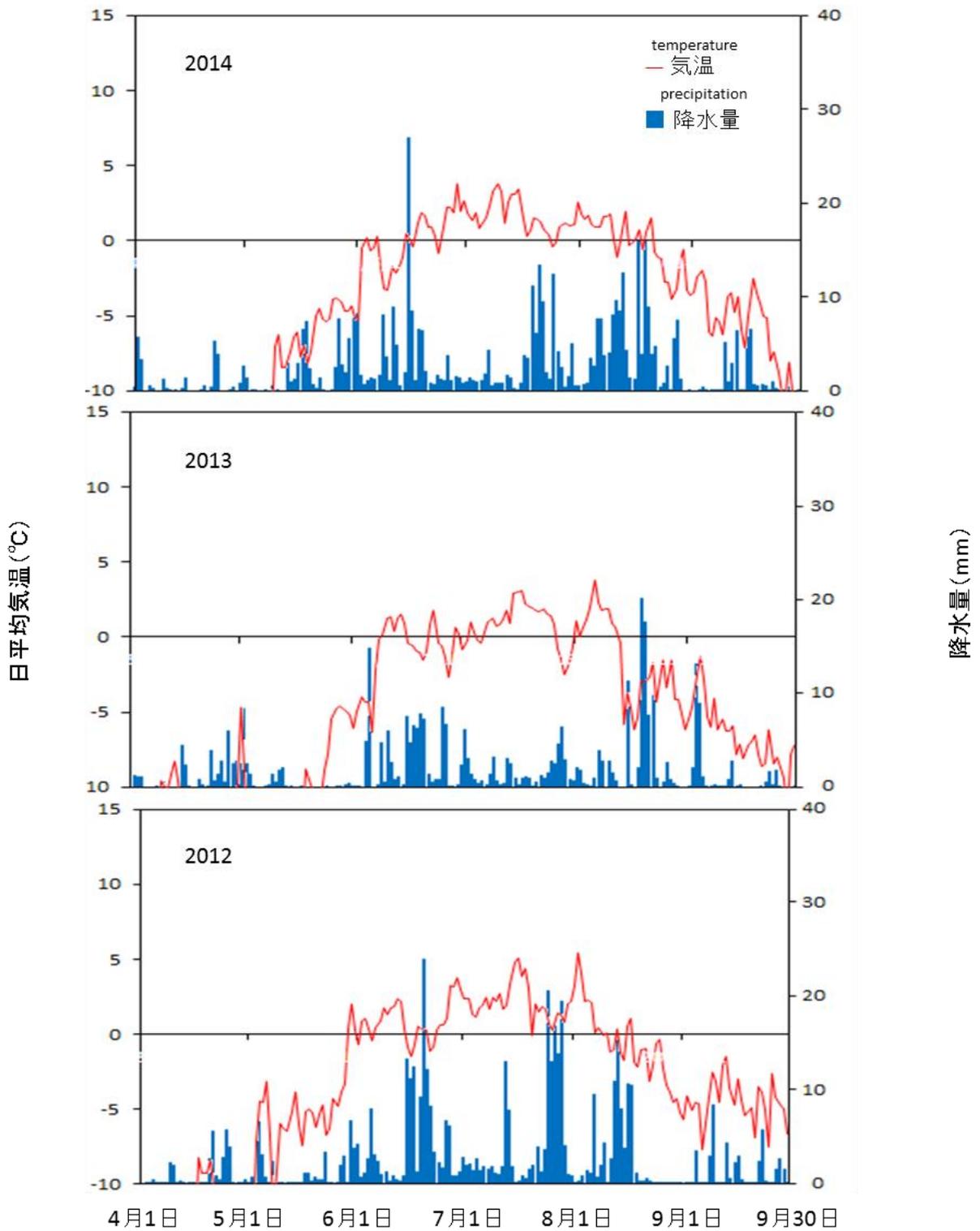


図 3-20. NCEP 再解析データに基づく，2012 年，2013 年，2014 年のカナック周辺の日平均気温と降水量

Fig. 3-20. Daily mean temperature (solid line) and precipitation (bar) in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data.

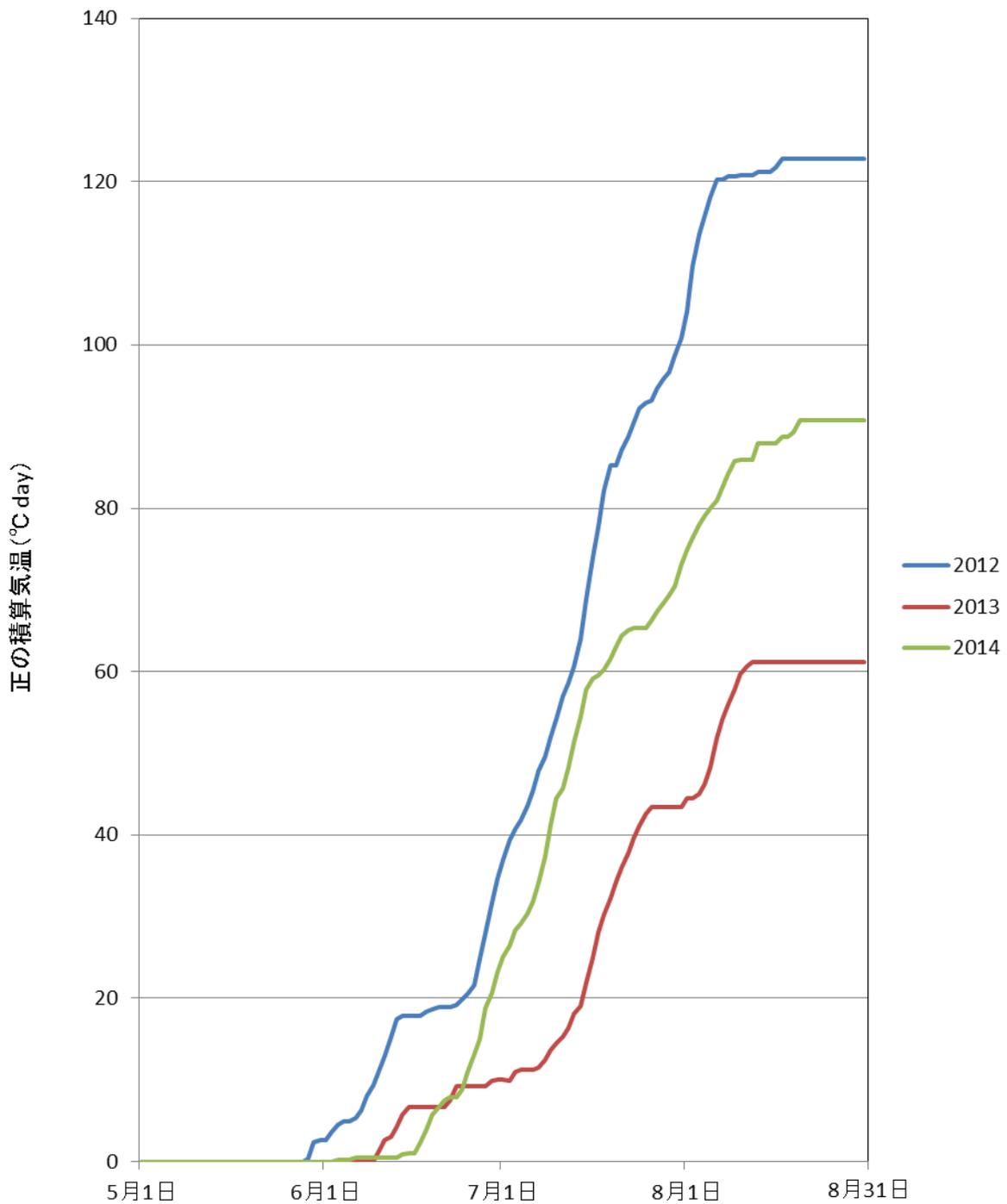


図 3-21 NCEP 再解析データに基づく、カナック周辺の各年の正の積算気温

Fig. 3-21. The sum of the daily mean temperature (positive degree day sum) in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data.

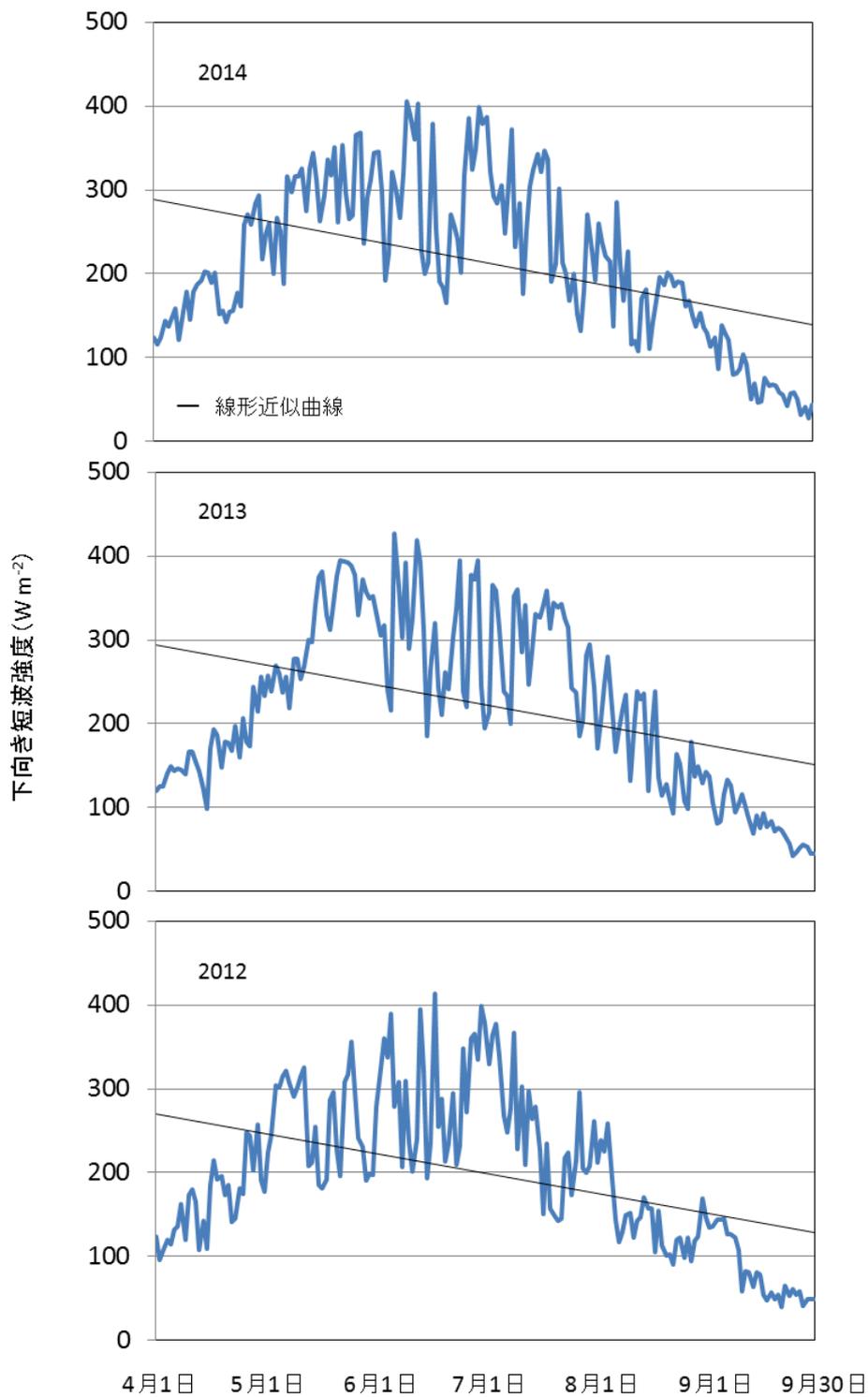


図 3-22. NCEP 再解析データに基づく，2012 年，2013 年，2014 年のカナック周辺の日射量

Fig. 3-22. Solar radiation intensity in Qaanaaq based on NCEP-NCAR reanalysis data.

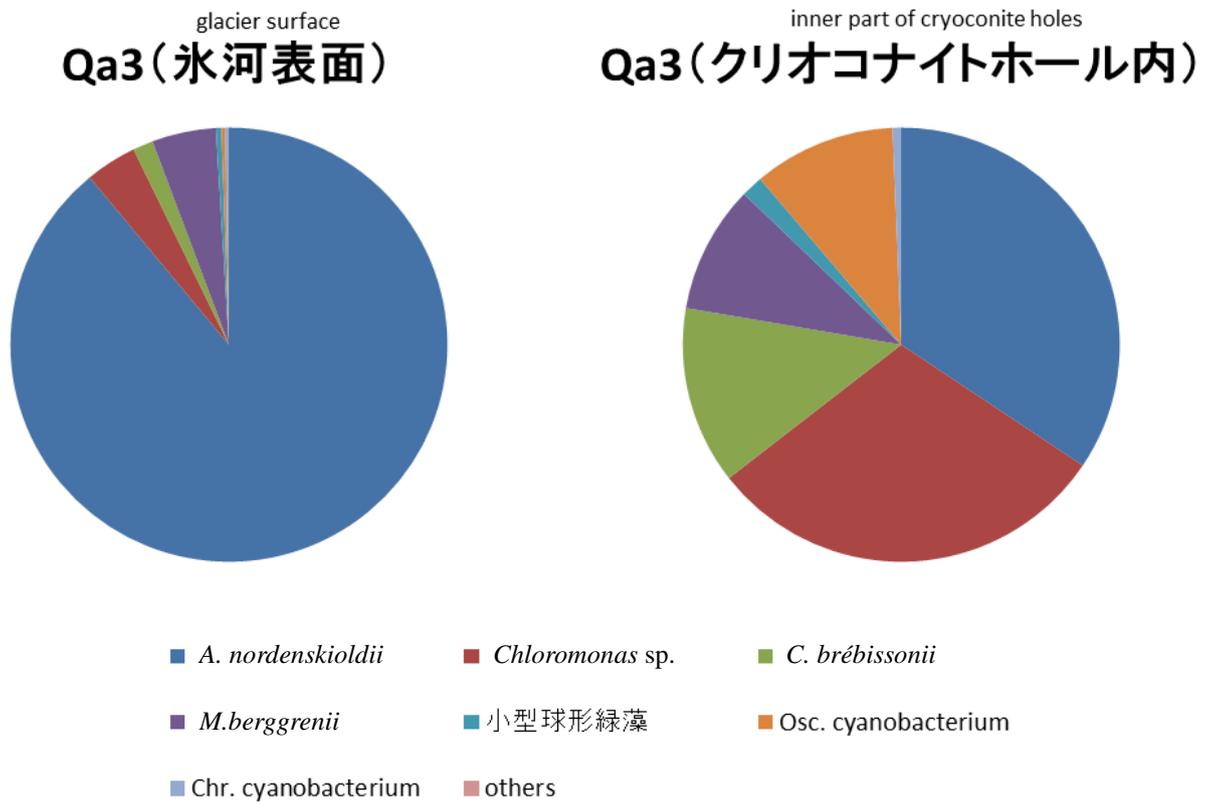
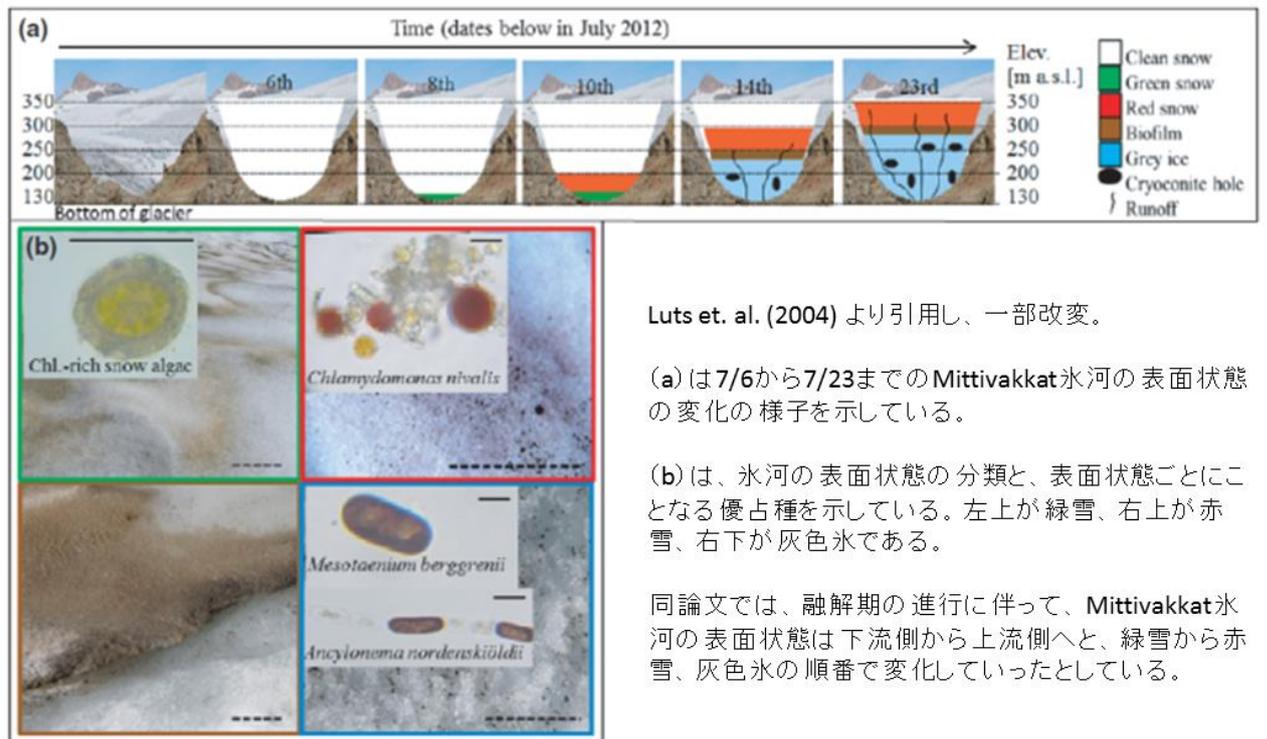


図 3-23. 2014 年カナック氷河 Qa3 地点における, 氷河表面とクリオコナイトホール内の藻類群集の構造の比較

Fig. 3-23. Comparison of the structure of algal community on glacier surface and that in cryoconite hole.



Luts et. al. (2004) より引用し、一部改変。

(a) は7/6から7/23までのMittivakkat氷河の表面状態の変化の様子を示している。

(b) は、氷河の表面状態の分類と、表面状態ごとにことなる優占種を示している。左上が緑雪、右上が赤雪、右下が灰色氷である。

同論文では、融解期の進行に伴って、Mittivakkat氷河の表面状態は下流側から上流側へと、緑雪から赤雪、灰色氷の順番で変化していったとしている。

図 3-24. Mittivakkat 氷河における氷河表面状態と藻類群集の季節変化

Fig. 3-24 Schematic representation of the changes in the spatial (elevation) and temporal (time from left to right) distribution in microbial habitats on Mittivakkat Glacier during the field season.

(based on Luts et. al. 2014)

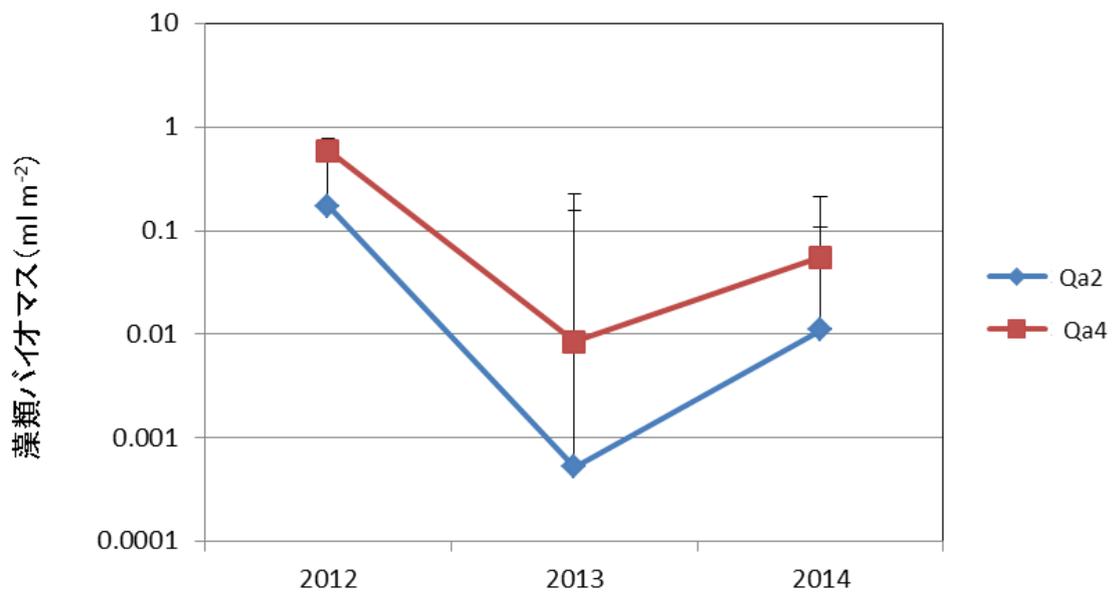


図 3-25. カナック氷河地点 Qa1 と Qa2 の平均バイオマスの経年変動

Fig. 3-25. Inter-annual variability of the mean algal biomass on Qa1 and Qa2 in Qaanaaq Glacier.

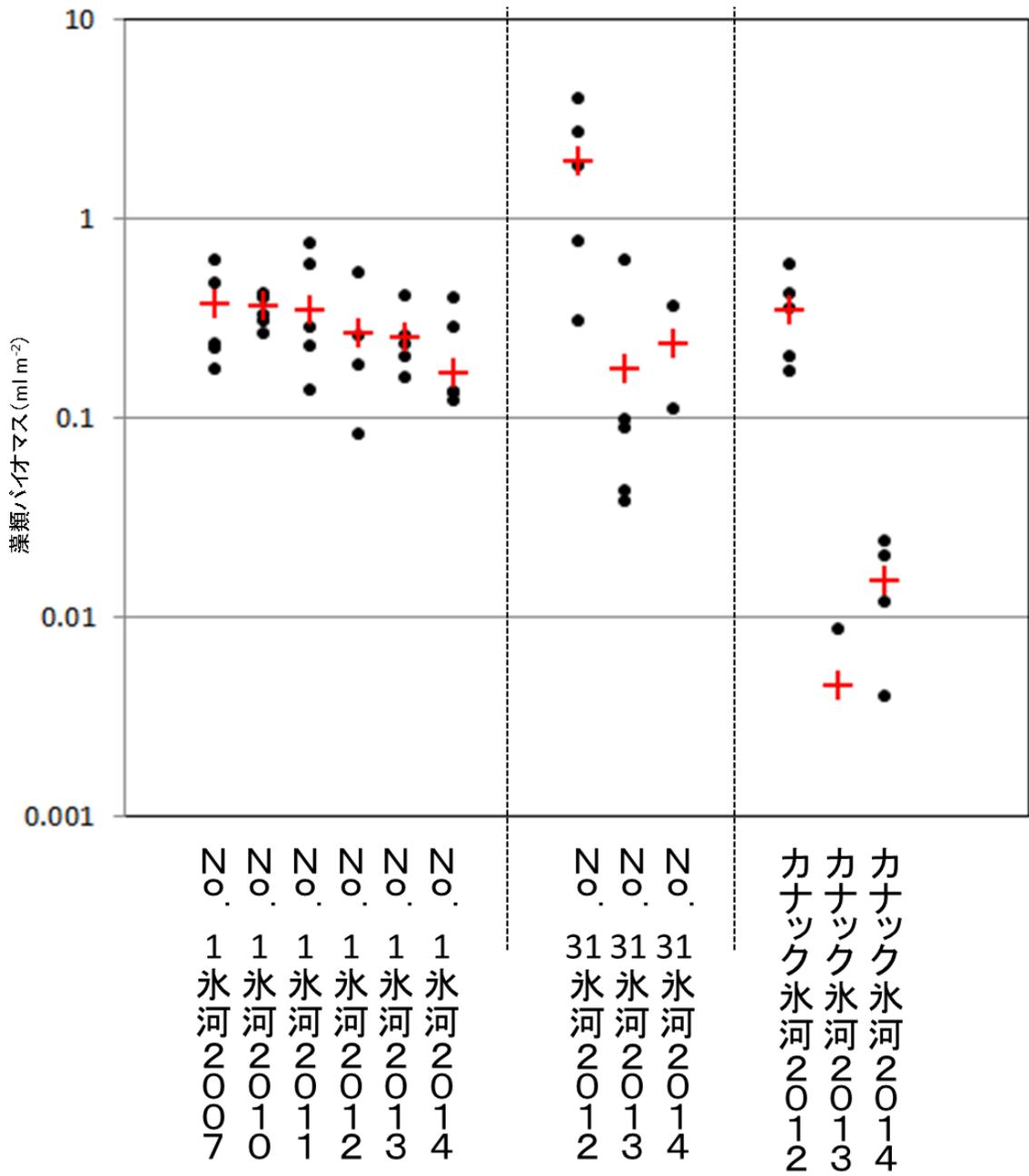


図 4-1. 3 氷河の裸氷域のバイオマスの比較

Fig. 4-1. Comparison in mean algal biomass on bare ice area of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier.

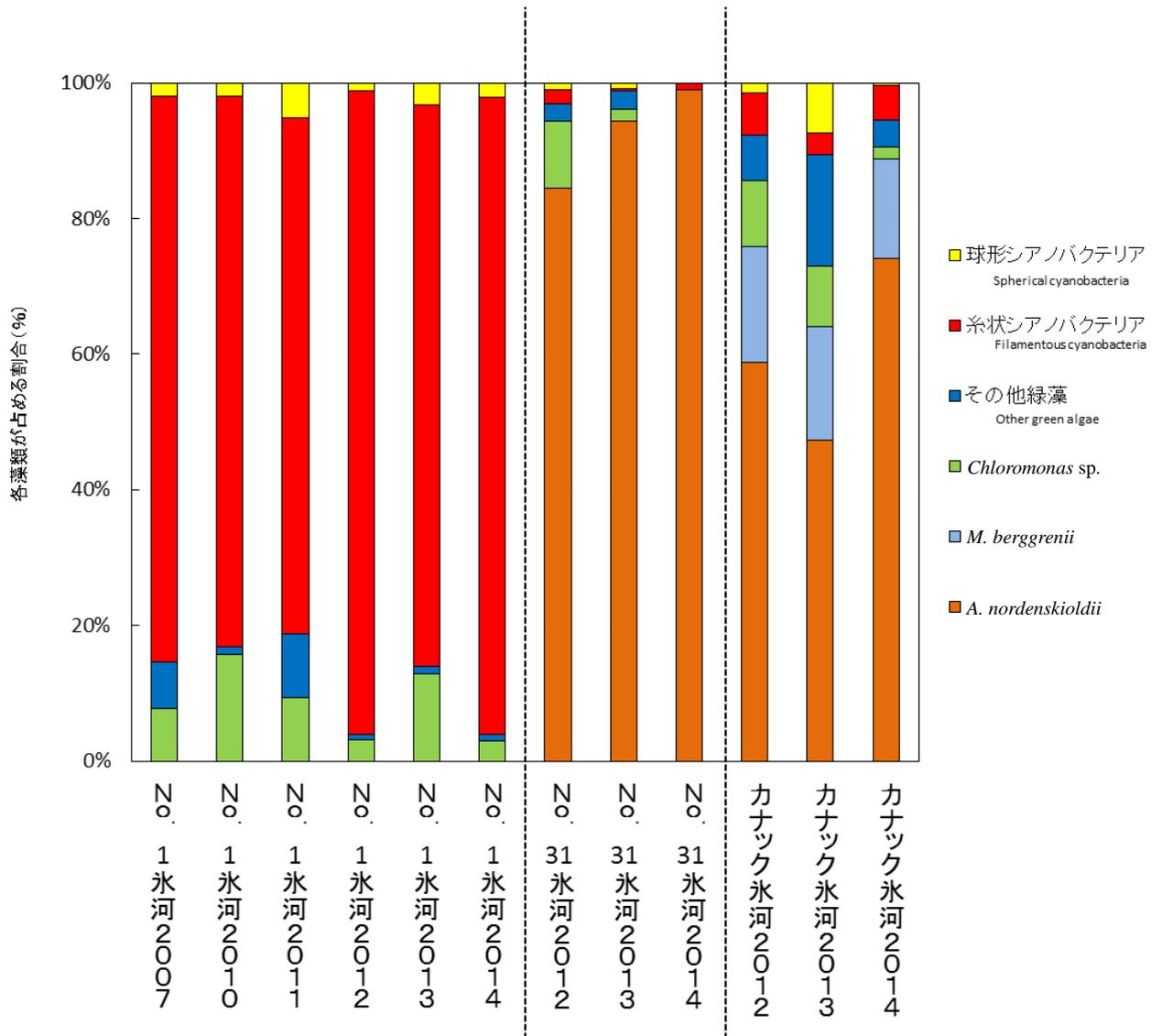


図 4-2. 3 氷河の裸氷域の藻類群集構造の比較

Fig. 4-2. Comparison in algal community structure on bare ice area of Glacier No.1, Glacier No.31 and Qaanaaq Glacier.

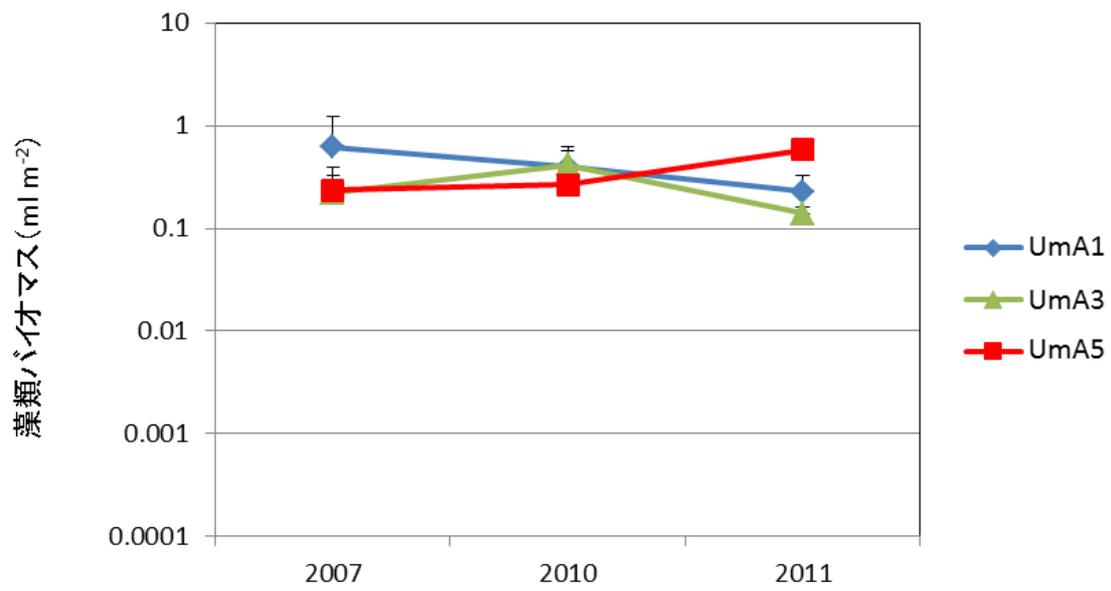


図 4-3. No.1 氷河地点 UmA1, UmA3, UmA5 の平均バイオマスの経年変動

Fig. 4-3. Inter-annual variability of the mean algal biomass on UmA1, UmA3 and UmA5 in Glacier No.1.

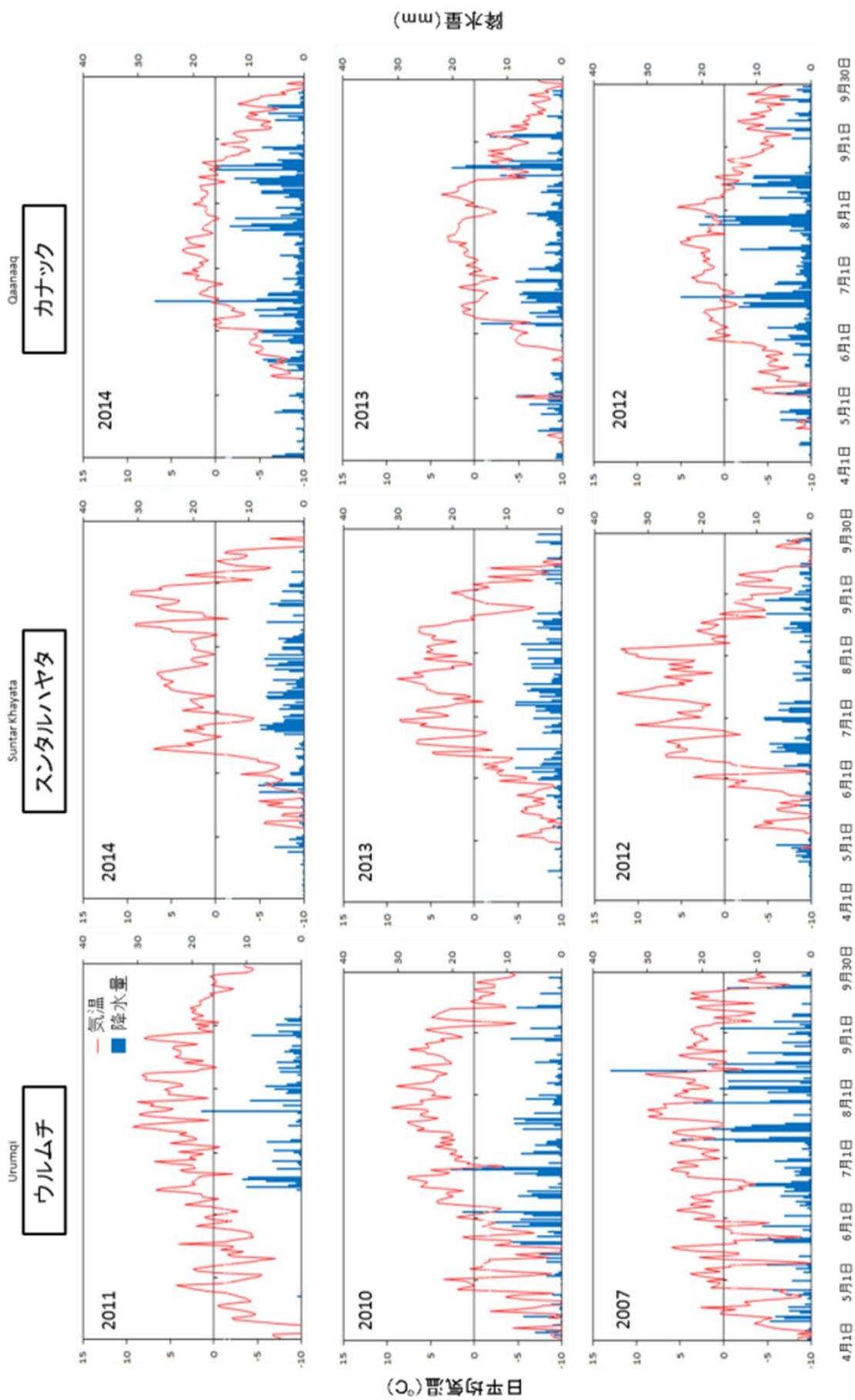


図 4-4. 3水河周辺の各年の4月から9月までの気温と降水量の比較

Fig. 4-4. Daily mean temperature (solid line) and precipitation (bar) in Urumqi, Suntar Khayata and Qaanaaq.

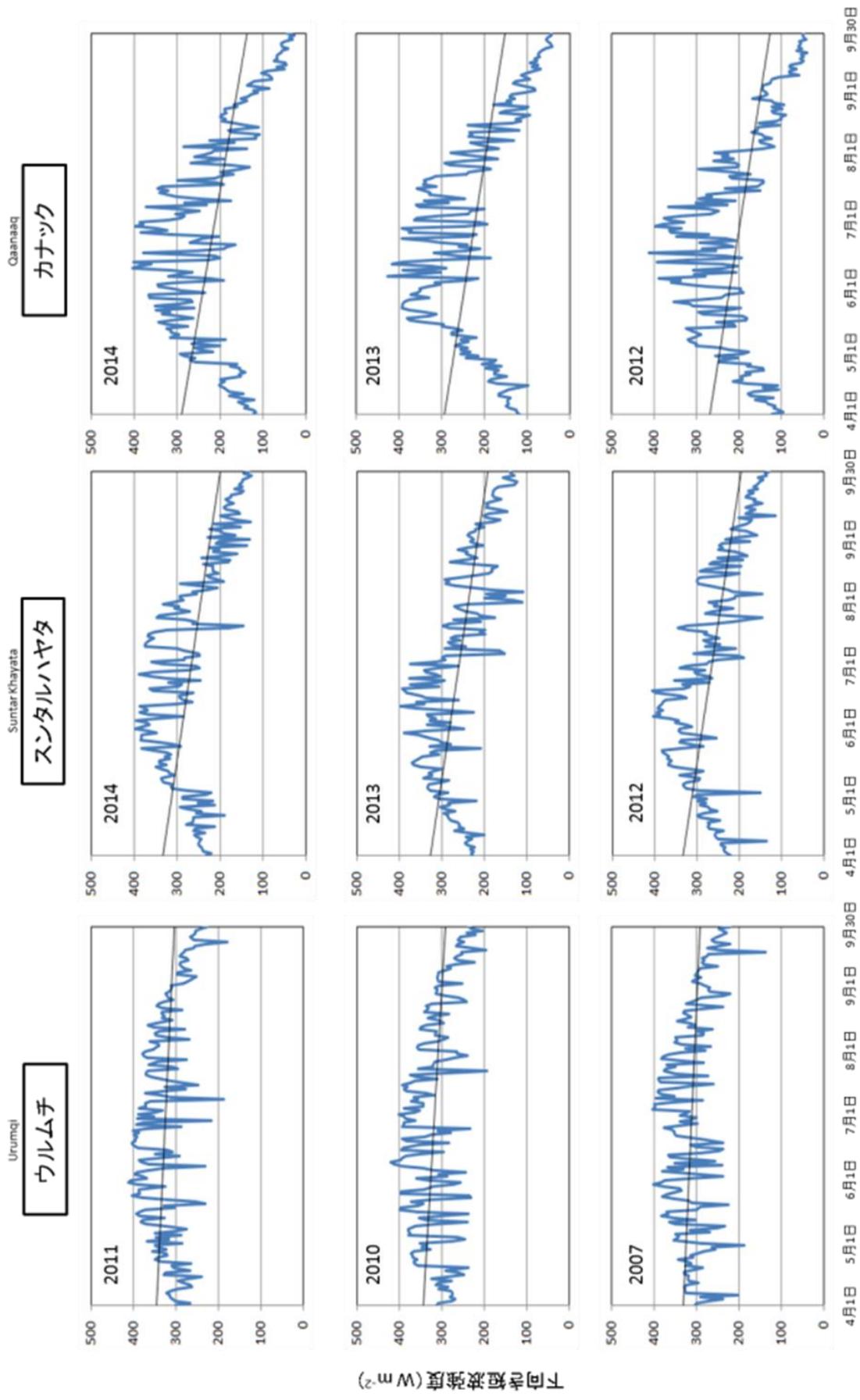


図 4—5. 3 氷河周辺の各年の 4 月から 9 月までの日射量の比較

Fig. 4—5. Solar radiation intensity in Urumqi, Suntar Khayata and Qaanaaq.

付録 1. 2013 年ウルムチ No.1 氷河各地点における各期のバイオマス値の t 検定結果

(a) UmA1 地点

t	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		3.136	2.508	1.636	2.380
第 2 期	-3.136		-0.370	-4.438	-1.066
第 3 期	-2.508	0.370		-1.500	-0.448
第 4 期	-1.636	4.438	1.500		1.485
第 5 期	-2.380	1.066	0.448	-1.485	

P	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.035	0.037	0.163	0.045
第 2 期	0.035		0.724	0.011	0.327
第 3 期	0.037	0.724		0.184	0.666
第 4 期	0.163	0.011	0.184		0.188
第 5 期	0.045	0.327	0.666	0.188	

(b) UmA2 地点

t	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		1.613	-0.288	0.344	-0.579
第 2 期	-1.613		-1.369	-1.031	-1.855
第 3 期	0.288	1.369		0.498	-0.209
第 4 期	-0.344	1.031	-0.498		-0.776
第 5 期	0.579	1.855	0.209	0.776	

P	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.158	0.781	0.748	0.578
第 2 期	0.158		0.220	0.361	0.113
第 3 期	0.781	0.220		0.636	0.840
第 4 期	0.748	0.361	0.636		0.467
第 5 期	0.578	0.113	0.840	0.467	

(c) UmA3 地点

t	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.865	0.468	-1.496	-0.387
第 2 期	-0.865		-0.648	0.273	-1.703
第 3 期	-0.468	0.648		-1.707	-1.064
第 4 期	1.496	-0.273	1.707		1.387
第 5 期	0.387	1.703	1.064	-1.387	

P	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.420	0.652	-1.924	0.709
第 2 期	0.420		0.541	0.127	0.139
第 3 期	0.652	0.541		0.230	0.318
第 4 期	-1.924	0.127	0.230		0.300
第 5 期	0.709	0.139	0.318	0.300	

(d) UmA4 地点

t	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		-8.316	-1.812	-2.702	-7.738
第 2 期	8.316		0.525	-1.817	4.409
第 3 期	1.812	-0.525		-2.300	0.692
第 4 期	2.702	1.817	2.300		2.285
第 5 期	7.738	-4.409	-0.692	-2.285	

P	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.014	0.144	0.114	0.002
第 2 期	0.014		0.622	0.143	0.005
第 3 期	0.144	0.622		0.061	0.527
第 4 期	0.114	0.143	0.061		0.150
第 5 期	0.002	0.005	0.527	0.150	

(e) UmA5 地点

t	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		2.689	-4.443	-6.839	-3.835
第 2 期	-2.689		-4.483	-6.917	-3.873
第 3 期	4.443	4.483		0.669	0.260
第 4 期	6.839	6.917	-0.669		-0.374
第 5 期	3.835	3.873	-0.260	0.374	

P	第 1 期	第 2 期	第 3 期	第 4 期	第 5 期
第 1 期		0.036	0.011	0.021	0.019
第 2 期	0.036		0.011	0.002	0.018
第 3 期	0.011	0.011		0.529	0.801
第 4 期	0.021	0.002	0.529		0.721
第 5 期	0.019	0.018	0.801	0.721	

付録2. ウルムチ No.1 氷河各地点における各年のバイオマス値の t 検定結果

(a) UmA1 地点

t	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.780	1.444	1.977	1.711	1.786
2010	-0.780		1.554	2.899	2.302	2.397
2011	-1.444	-1.554		2.402	1.348	1.493
2012	-1.977	-2.899	-2.402		-1.523	-0.829
2013	-1.711	-2.302	-1.348	1.523		0.468
2014	-1.786	-2.397	-1.493	0.829	-0.468	

P	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.470	0.222	0.119	0.162	0.149
2010	0.470		0.159	0.020	0.070	0.043
2011	0.222	0.159		0.043	0.215	0.174
2012	0.119	0.020	0.043		0.166	0.431
2013	0.162	0.070	0.215	0.166		0.653
2014	0.149	0.043	0.174	0.431	0.653	

(b) UmA2 地点

t	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		-1.444	-1.810	-0.149	-0.986	1.035
2010	1.444		0.222	1.338	0.723	2.053
2011	1.810	-0.222		1.633	0.707	2.719
2012	0.149	-1.338	-1.633		-0.834	1.151
2013	0.986	-0.723	-0.707	0.834		1.874
2014	-1.035	-2.053	-2.719	-1.151	-1.874	

P	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.199	0.108	0.885	0.357	0.331
2010	0.199		0.830	0.218	0.490	0.074
2011	0.108	0.830		0.141	0.500	0.026
2012	0.885	0.218	0.141		0.428	0.283
2013	0.357	0.490	0.500	0.428		0.098
2014	0.331	0.074	0.026	0.283	0.098	

(c) UmA3 地点

t	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		-2.232	1.612	-0.352	-1.626	-0.586
2010	2.232		3.804	1.225	0.031	1.093
2011	-1.612	-3.804		-1.172	-2.548	-1.497
2012	0.352	-1.225	1.172		-1.013	-0.163
2013	1.626	-0.031	2.548	1.013		0.887
2014	0.586	-1.093	1.497	0.163	-0.887	

P	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.056	0.182	0.734	0.143	0.574
2010	0.056		0.019	0.255	0.976	0.306
2011	0.182	0.019		0.306	0.063	0.209
2012	0.734	0.255	0.306		0.341	0.875
2013	0.143	0.976	0.063	0.341		0.401
2014	0.574	0.306	0.209	0.875	0.401	

(d) UmA4 地点

t	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.842	-1.329	-0.134	1.747	2.168
2010	-0.842		-2.721	-0.488	1.800	2.632
2011	1.329	2.721		0.507	3.933	4.376
2012	0.134	0.488	-0.507		0.818	0.987
2013	-1.747	-1.800	-3.933	-0.818		1.640
2014	-2.168	-2.632	-4.376	-0.987	-1.640	

P	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.424	0.221	0.899	0.156	0.096
2010	0.424		0.026	0.651	0.132	0.030
2011	0.221	0.026		0.634	0.017	0.012
2012	0.899	0.651	0.634		0.459	0.379
2013	0.156	0.132	0.017	0.459		0.140
2014	0.096	0.030	0.012	0.379	0.140	

(e) UmA5 地点

t	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		-0.299	-3.460		-0.204	-1.278
2010	0.299		-3.259		0.101	-1.071
2011	3.460	3.259			3.384	1.391
2012						
2013	0.204	-0.101	-3.384			-1.151
2014	1.278	1.071	-1.391		1.151	

P	2007	2010	2011	2012	2013	2014
2007		0.772	0.009		0.843	0.237
2010	0.772		0.012		0.922	0.315
2011	0.009	0.012			0.010	0.202
2012						
2013	0.843	0.922	0.010			0.283
2014	0.237	0.315	0.202		0.283	

付録3. 2014年カナック氷河各地点における藻類出現後のバイオマス値のt検定結果

(a) Qa1 地点

t	第3期	第4期
第3期		-2.204
第4期	2.204	

P	第3期	第4期
第3期		0.059
第4期	0.059	

(b) Qa2 地点

t	第2期	第3期	第4期
第2期		-0.155	-1.376
第3期	0.155		-1.785
第4期	1.376	1.785	

P	第2期	第3期	第4期
第2期		0.884	0.218
第3期	0.884		0.112
第4期	0.218	0.112	

(c) Qa3 地点

t	第2期	第3期	第4期
第2期		1.466	-0.098
第3期	-1.466		-1.863
第4期	0.098	1.863	

P	第2期	第3期	第4期
第2期		0.193	0.926
第3期	0.193		0.099
第4期	0.926	0.099	

(d) Qa4 地点

t	第2期	第3期	第4期
第2期		1.416	-0.029
第3期	-1.416		-0.890
第4期	0.029	0.890	

P	第2期	第3期	第4期
第2期		0.207	0.978
第3期	0.207		0.408
第4期	0.978	0.408	