



Title	北極域氷河の雪氷藻類群集と暗色化
Author(s)	竹内, 望
Citation	低温科学, 75, 53-65
Issue Date	2017-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.75.53
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/65083
Type	departmental bulletin paper
File Information	7_53-65.pdf



北極域氷河の雪氷藻類群集と暗色化

竹内 望¹⁾

2016 年 11 月 11 日受付, 2017 年 1 月 16 日受理

雪氷藻類は、氷河や積雪上で繁殖する光合成微生物である。本稿では、北極域氷河の生物学的な暗色化過程を理解するために、近年明らかになったアラスカ、スントルハヤタ、スバルバル、グリーンランドの各氷河上の雪氷藻類群集を比較する。氷河裸水域の藻類による暗色化には、2つのプロセスがあることがわかってきた。一つは暗色の色素を持った緑藻の繁殖によるもので、もう一つはシアノバクテリアによるクリオコナイト形成によるものである。さらに積雪域では、赤雪を引き起こす緑藻の繁殖が、アルベド低下の一因であることがわかってきた。それぞれの雪氷藻類の繁殖に関わる環境要因の解明と繁殖のモデル化、さらに物理モデルに基づいたアルベドへの影響評価が、今後の課題である。

Snow and ice algal communities and their effect on surface darkening of Arctic glaciers

Nozomu Takeuchi¹

Snow and ice algae are cold-tolerant photosynthetic microbes and grow on glaciers and snowfields worldwide. Organic matter derived from the algae possibly causes recent darkening of the Greenland Ice Sheet. To understand the relationship between Arctic warming and biological glacier darkening, it is necessary to know the geographical distribution and ecology of snow and ice algae on glaciers in the Arctic region. In this paper, I review recent studies on snow and ice algae on glaciers in various parts of the Arctic, including Alaska, Suntar-Khayata (eastern Siberia), Svalbard, and Greenland. Comparison of the algal communities and their darkening effect revealed that there are two processes to darken the glacial ice surface associated with algae. One is the darkening by the bloom of green algae with dark-colored pigments (mainly *Ancylonema* (A.) *nordenskioldii*). Another is darkening by the cyanobacteria (*Phormidesmis* (P.) *priestleyi*) forming dark-colored cryoconite granules. The darkening observed on the studied glaciers was due to either one. Furthermore, red snow algae frequently bloom on the melting snow surface of the upper accumulation area of the glaciers and enhance its melting. For future work on the bio-albedo studies, we need to determine the environmental factors controlling the algal growth, to create a numerical model to reconstruct the algal temporal change, and to evaluate their quantitative impact on the melting based on a physical model of snow and ice albedo.

キーワード：氷河、雪氷藻類、暗色化、クリオコナイト、北極
Glacier, snow and ice algae, darkening, cryoconite, Arctic

1. はじめに

雪氷微生物は、氷河や積雪で繁殖する寒冷環境に特殊化した微生物で、世界各地の氷河から報告されている。特に北極域の氷河では、古くからグリーンランドやアラスカを中心に、その微生物の存在が知られてきた。氷河上微生物の中で光合成によって有機物を生成する役割を

連絡先

竹内 望

e-mail : ntakeuch@faculty.chiba-u.jp

1) 千葉大学大学院理学研究科地球科学コース

Department of Earth Sciences, Graduate School of Science,
Chiba University, Chiba, Japan

持つものが、緑藻やシアノバクテリアといった雪氷藻類である。雪氷藻類は、二酸化炭素、水、日射から有機物を生成する微生物で、融解期の雪氷の表面で日射を浴びて繁殖する。このうち緑藻は、細胞中に核を持つ真核生物の仲間、細胞は直径数十 μm の球または円筒形をしたものが多く、細胞内に緑色をした葉緑素（クロロフィル）の他、赤や黄色のカロチノイド類など様々な色素を持つ（図 1a, e.g. Hoham and Duval, 2001）。一方、シアノバクテリアは、細胞内に核がない細菌（バクテリア）の仲間、細胞は直径数 μm と緑藻よりも小さく、複数の細胞が糸のように連なった形態であるものが多い（図 1b）。シアノバクテリアは、鉱物粒子や他の有機物と絡み合いクリオコナイト粒とよばれる暗色をした粒状の構造体を氷河上で形成する（図 1c, e.g. Cook et al., 2015）。このような色素を持った緑藻の細胞や、シアノバクテリアが形成する暗色のクリオコナイト粒が氷河上に蓄積すると、もともと白くアルベドの高い雪や氷が暗色化するのである。

雪氷藻類由来の有機物による氷河の暗色化が特に顕著であることが指摘されたのは、ヒマラヤを中心としたアジア山岳域の氷河である。例えば、ネパールヒマラヤのヤラ氷河では、糸状のシアノバクテリアを含む暗色のクリオコナイト粒が消耗域表面に大量に堆積し、その量は乾燥重量の平均で約 300 g m^{-2} に達し、氷河全面を見た目にも黒くしている（Takeuchi et al., 2001）。このクリオコナイトによるアルベド低下によって、融解速度は約 3 倍も加速されていることが明らかになっている（Kohshima et al., 1993）。このようなクリオコナイトの堆積は、ヒマラヤだけでなく、天山山脈や祁連山脈ほか、アジア全域の氷河でみられることが明らかになり、シアノバクテリアを中心とした雪氷藻類の繁殖が、氷河融解を大きく加速していることが明らかになった（Takeuchi and Li, 2008）。

一方、最近になって注目されているのが、北極域のグリーンランド氷床の暗色化である。北極域の氷河は、もともとアジア山岳域の氷河に比べて繁殖する微生物量が少なく、氷河表面もきれいでアルベドも比較的高いと考えられてきた。しかしながら、グリーンランド氷床の衛星画像の解析によって、21 世紀に入ってから氷床全域にわたってアルベドが低下していることが明らかになり、氷床の質量減少の一因となっていることがわかってきた（e.g. Box et al., 2012）。アルベドの低下は特に氷床辺縁部で顕著であり、これは単にアルベドの高い積雪の融解が速くなったためだけではなく、暗色の裸氷面が拡大しているためであることが明らかになった（Shimada et al.,

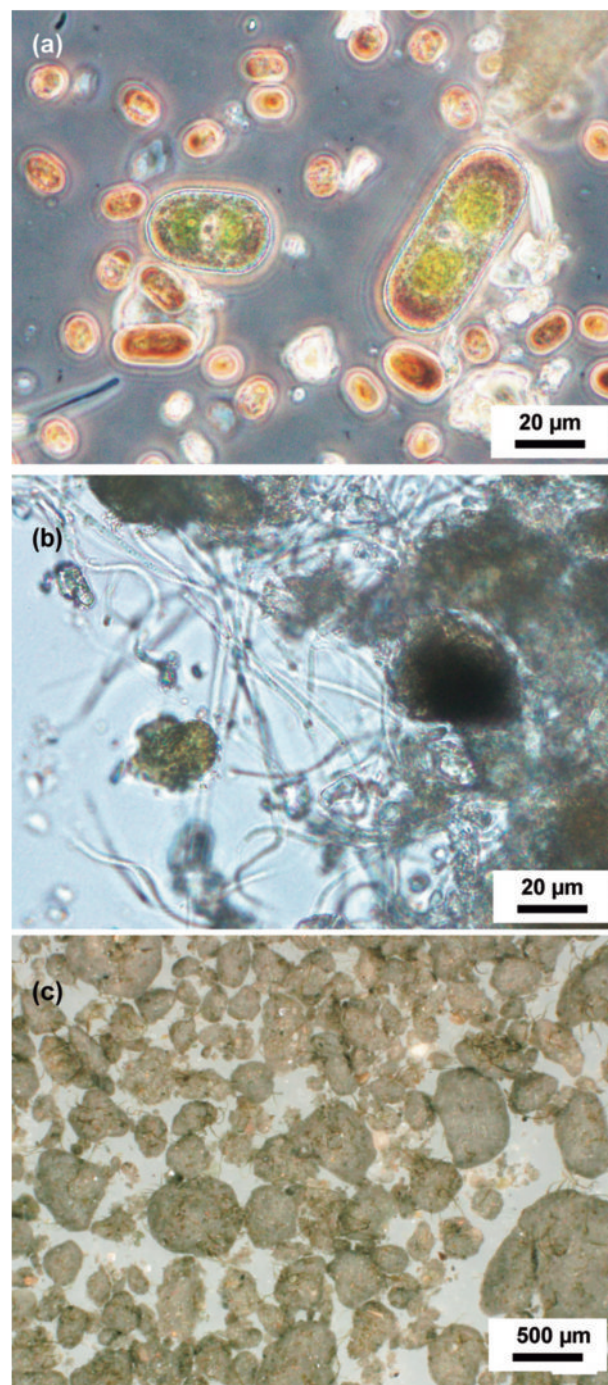


図 1：代表的な雪氷藻類である (a) 緑藻と (b) シアノバクテリア（糸状）、およびシアノバクテリアが形成する (c) クリオコナイト粒。写真はすべてグリーンランドのサンプル。

Figure 1 : Two major groups of snow and ice algae. (a) green algae, (b) cyanobacteria, (c) cryoconite granules formed by filamentous cyanobacteria. All samples in the photographs are from Greenland.

2016)。このような雪氷の暗色化の要因として、従来、大気を介して供給される黒色炭素や鉱物粒子の雪氷への混入が考えられることが多かったが、実際氷河上の不純物を分析すると、シアノバクテリアを含むクリオコナイトであった（Wientjes and Oerlemans, 2010; Takeuchi et al.,

2014). したがって、近年の氷床の暗色域の拡大の要因は、氷床の生態系の変化による微生物の繁殖域の拡大である可能性が高い。

このような北極域氷河の微生物活動の変化の考えられる原因の一つは、近年の地球温暖化に伴う北極圏の気温上昇である。20 世紀以降、全球平均気温が上昇していることが明らかになっているが、北極圏の気温上昇率は他の地域に比べても大きいことが指摘されている (e.g. Screen and Simmonds, 2010)。気温の上昇は、融解期間の延長や大気循環に影響し、氷河上の微生物に影響を与える可能性が高い。北極域が温暖化しているとすれば、グリーンランドだけでなく他の北極域の氷河の生態系でも同じような変化が起きているのだろうか。しかしながら、いまだ北極圏の氷河の雪氷微生物に関する定量的な情報はほとんどなかった。

北極域の氷河の微生物に関しては、21 世紀以降スバルバルやグリーンランド、アラスカの氷河を中心に、欧米や日本、インドのグループによって研究が進み様々なことが明らかになってきた。さらに、2011 年より 5 年間行われた日本のプロジェクト、積雪汚染及び雪氷微生物が北極域の環境変動に及ぼす影響 (SIGMA) 及びグリーン・ネットワーク・オブ・エクセレンス北極気候変動研究事業 (GRENE 北極) では、グリーンランド氷床のほか、東シベリアのスタルハヤタ地域の氷河の微生物調査が行われた (Aoki et al., 2014; Shirakawa et al., 2016)。これらの北極を取り囲む氷河にはそれぞれどのような雪氷藻類が生息し、それぞれどのように温暖化の影響を受けているのだろうか。グリーンランドの暗色化の理解のためには、北極域の雪氷藻類および暗色化現象の地理的な比較が欠かすことができない。本稿では、北極を取り囲むアラスカ、東シベリア、スバルバル、グリーンランド (図 2) の順に、近年明らかになってきたそれぞれの地域の氷河上の雪氷藻類を整理して、北極の氷河の暗色化過程の理解と今後の展望を述べてみたい。

2. アラスカの氷河の雪氷藻類

北米大陸の北西に位置するアラスカには、東西に走る山脈が大きく三つ存在し、それぞれの山脈に数多くの山岳氷河が発達している。その三つの山脈とは、アラスカ北部のブルックス山脈、中部のアラスカ山脈、そして南部の海岸山脈である。北部のブルックス山脈は、北極圏に位置しているが、降水量が少ないため氷河の規模は小さい。一方、南部の山岳地帯は、太平洋からの豊富な水蒸気供給があるために巨大な氷河が発達している。南部

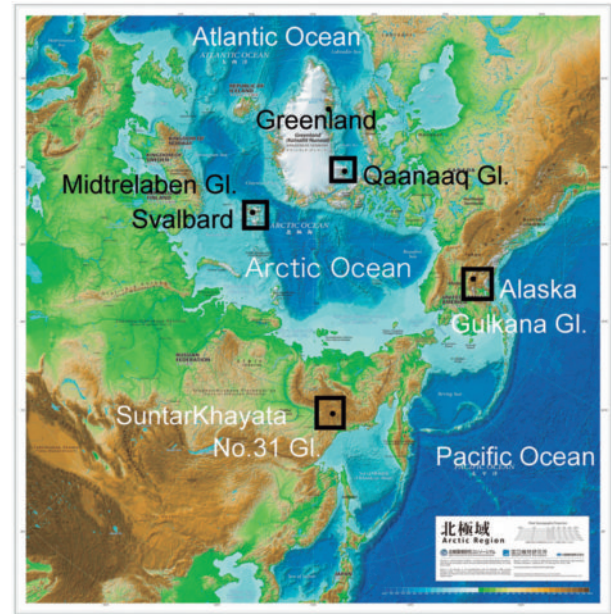


図 2: 北極域の地図。本稿で扱うアラスカ、スタルハヤタ、スバルバル、グリーンランドの氷河の位置を示した。地図は北極コンソーシアムより。

Figure 2: Map of the Arctic region, showing the locations of Alaska, Suntar-Khayata, Svalbard, and Greenland, where the algal communities are described in this paper.

の海岸山脈や中部のアラスカ山脈の氷河は、比較的アクセスがよいことから、古くから氷河の質量収支観測をはじめ、さまざまな研究が行われてきた。質量観測の記録によれば、どの氷河も特に 1990 年代以降大幅に縮小している (e.g. Josberger et al., 2007)。

アラスカの雪氷藻類についての最初の包括的な報告は、20 世紀前半のハンガリーの藻類学者エリザベート・コル (Erzsébet Kol) によるものである。コルはアラスカ南部の海岸山脈から中部アラスカ山脈にかけて氷河や残雪を採取し、顕微鏡観察に基づく雪氷藻類の分類を行った (Kol, 1942)。彼女の記載によれば、緑藻やシアノバクテリアを含む数十種の多様な藻類が、氷河や積雪上で観察されている。

2000 年以降、著者のグループはアラスカの氷河上の雪氷藻類について、より定量的な調査を行ってきた。主な調査対象としたのは、アラスカ中部アラスカ山脈に位置し、長期の質量収支観測が行われているグルカナ氷河である (図 3a)。グルカナ氷河は、標高 2400 m から 1220 m を南向きに流れる面積 21.8 km²、全長 4 km の小型氷河である。この氷河は、車と徒歩によるアクセス、さらに徒歩による末端の消耗域から涵養域までの連続的な調査が可能な氷河である。高度別に 6 サイトの表面の氷または雪を採取し、顕微鏡分析により雪氷藻類のバイオマス (藻類細胞体積) を測定した結果、33–2211 μL m⁻² の

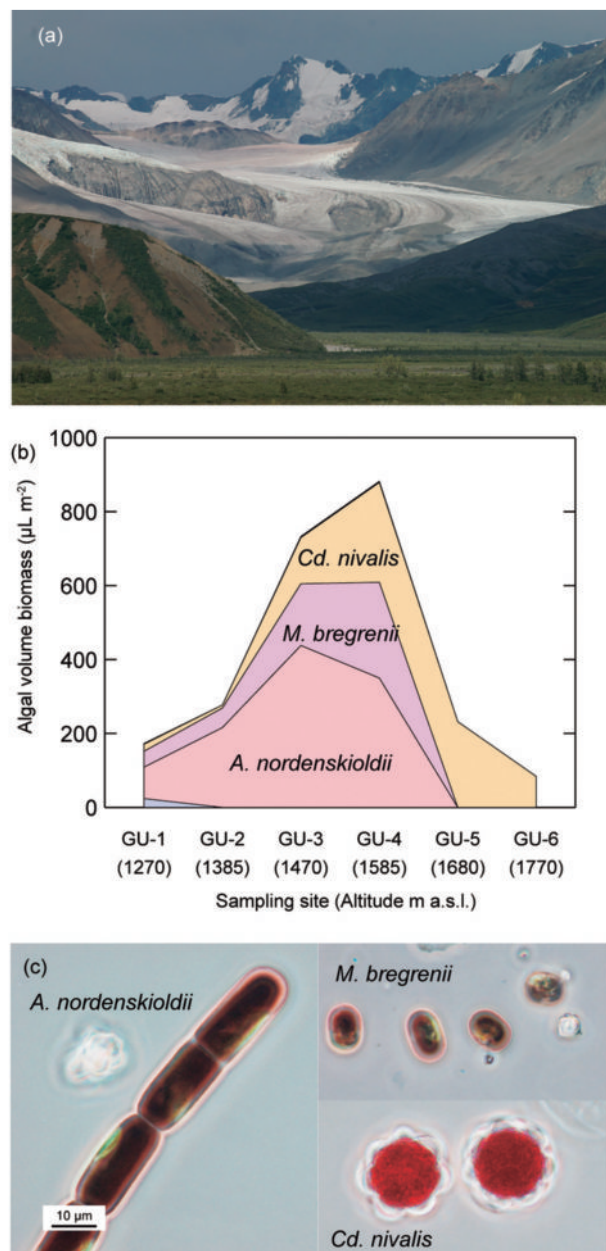


図3：アラスカの (a) グルカナ氷河 (2010.8), (b) グルカナ氷河の雪氷藻類の高度分布, (c) グルカナ氷河の雪氷藻類の優占種3種。Takeuchi (2001) から改変。

Figure 3 : (a) Photograph of Gulkana Glacier in Alaska (Aug. 2010), (b) altitudinal distribution of snow algal communities on the glacier, (c) photographs of three major algae on the glacier. The data are by Takeuchi (2001).

範囲で高度によって変化し、中流部付近で最も多いことが明らかになった (図 3b, Takeuchi, 2001)。このバイオマスは、ヒマラヤの氷河などアジア山岳氷河に匹敵する量である一方、藻類の構成 (群集構造) はアジアの氷河とは全く異なっていた。アジアの氷河では、シアノバクテリアが優占種することが多いが、グルカナ氷河では緑藻の *Ancylonema* (*A.*) *nordenskioldii*, *Mesotaenium* (*M.*) *bregrenii*, という2種が優占種で全バイオマスの8割近

くをしめていた。*A. nordenskioldii* は複数の円筒形の細胞が連なった藻類で、*M. bregrenii* はより小型の円筒形の単細胞の藻類である (図 3c)。両藻類ともに深紅の色素で細胞内が満たされていることから、これらの藻類の繁殖は氷河表面を赤または紫色に着色し、アルベド低下の原因にもなる (Takeuchi, 2013; Remias et al., 2011; 2009)。氷河上流部の積雪域では、赤い色素をもつ藻類として知られる *Chlamydomonas* (*Cd.*) *nivalis* が優占し、肉眼でもはっきりわかる鮮やかな赤雪が広がっていた。この積雪域の *Cd. nivalis* の大規模な繁殖もアジア山岳域ではみられない特徴である。さらに融雪初期の5月から末期の9月までの藻類群集の季節変化を観測した結果、氷河上の雪線の上昇とともに藻類の分布範囲が上流部へ広がっていくこと、雪線付近には常に *Cd. nivalis* の赤雪がみられること、露出した裸氷域にはすぐに *A. nordenskioldii* と *M. bregrenii* の2種が繁殖し、融雪期末期までバイオマスが増加することなど、季節によって氷河上の藻類分布が変化していく様子が初めて明らかになった (Takeuchi, 2013)。

一方、氷河表面に堆積している全不純物の量は、乾燥重量で $1.0\text{--}102\text{ g m}^{-2}$ (平均 23 g m^{-2}) となり、ヒマラヤの氷河の約10分の1程度の量しかないことがわかった (Takeuchi, 2002)。藻類バイオマスとしては、アラスカもアジアの氷河に匹敵する量であったが、全不純物量で見るとやはりアラスカはアジアに比べて少なく、このことはアラスカの氷河表面の暗色化の程度も小さいことを示している。不純物の顕微鏡観察の結果は、藻類細胞と鉱物粒子のほか、黒色のクリオコナイト粒も含まれていた。有機物の含有量は平均で7.1%であった。表面の反射率を測定した結果は、消耗域表面は0.3–0.5で、表面不純物量と負の相関があること、また不純物量の多い中流域では比較的低いことを示した。しかしながら、アジアの氷河のアルベド (0.1–0.2) に比べるとその反射率は全体的に高い値であり、不純物の暗色化への寄与は限定的であるといえる (Takeuchi, 2009)。

アラスカの南部の海岸山脈では、ハーディング氷原、ワーシントン氷河、マタヌスカ氷河で、限定的であるが雪氷生物の調査が行われ、これらの氷河にもほぼ同様の藻類が観察されている (Takeuchi et al., 2003; 2006)。したがって、グルカナ氷河での微生物と不純物およびアルベドの特徴は、広くアラスカの氷河でみられる特徴としてもほぼ問題ないと思われる。海岸山脈の氷河には、コオリミミズ (ice worm) という珍しい無脊椎動物が生息していることが知られ、氷河上の藻類やバクテリアを捕食していることから、氷河上の微生物群集への影響があ

るかもしれない (e.g. Murakami et al., 2015). 以上のよう
に, アラスカの雪氷藻類は, 緑藻が優占するというア
ジア山岳氷河とは明確に異なる特徴をもっていることが
明らかになった.

3. 東シベリア, スンタルハヤタの氷河の雪氷藻類

シベリアの東部を流れるレナ川の東側には, 数多くの
氷河が分布する山岳地帯が広がっている. その中でもス
ンタルハヤタ山域 (北緯 62°-63°, 東経 140°-142°) には,
総面積 163 km², 合計 195 の氷河が存在している
(Ananicheva and Koreisha, 2005). この山域は, サハ共
和国の首都ヤクーツクから 550 km, オホーツク海沿岸
の街マガダンからも 550 km も離れた場所にあり, アク
セスの難しい地域であるが, 国際地球観測年 (IGY) の
期間に旧ソ連の研究者によって集中的な氷河の観測が行
われた. その後, 21 世紀に入って日本とロシアの共同調
査が断続的に行われ, 氷河変動に関するデータが蓄積さ
れてきた. 2011 年から始まった日本の GRENE 北極プ
ロジェクトでは, 再びこの地域が観測対象地となり, ロ
シア凍土研究所との共同研究として集中的な観測が行わ
れた. スンタルハヤタ地域は, 北半球最寒気温の記録を
もつ街であるオイミヤコンがあるなど, シベリア特有の
寒冷な気候で特徴づけられるが, 近年の温暖化の影響は
ここでもはっきりと現れてきている. 1945 年からの 60
年間の間に 1.9°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 and Koreisha, 2005). IGY の観測からの調
査対象氷河である No.31 氷河は, IGY 時には面積 3.20
km², 全長 3.85 km であったが (Koreisha, 1963).
GRENE 北極プロジェクトによる 2012 年の再測量の結
果, 面積は 2.27 km², 全長は 3.38 km にまで縮小したこ
とが明らかになった (Shirakawa et al., 2016). No.31 氷
河は, 標高 2730 m から 2020 m まで北西方向へ流れる山
岳氷河で, アラスカのグルカナ氷河とほぼ同じ面積をも
つ (図 4a). GRENE 北極プロジェクトでは, No.31 氷河
を中心に氷河観測とともに雪氷生物の調査も行われた.

雪氷藻類群集を調査した結果, スンタルハヤタ山域の
氷河には 7 種の藻類が生息していることが確認された
(Tanaka et al., 2016). 藻類バイオマスは, 30-3968 μL
 m^{-2} の範囲で, アラスカ同様に中流域で高くなる高度分
布を示したが, 全体的にバイオマスは高く, アラスカよ
りも 3 倍以上高い場所もあることがわかった. 裸氷域で
はアラスカの氷河で優占種であった *A. nordenskioldii*

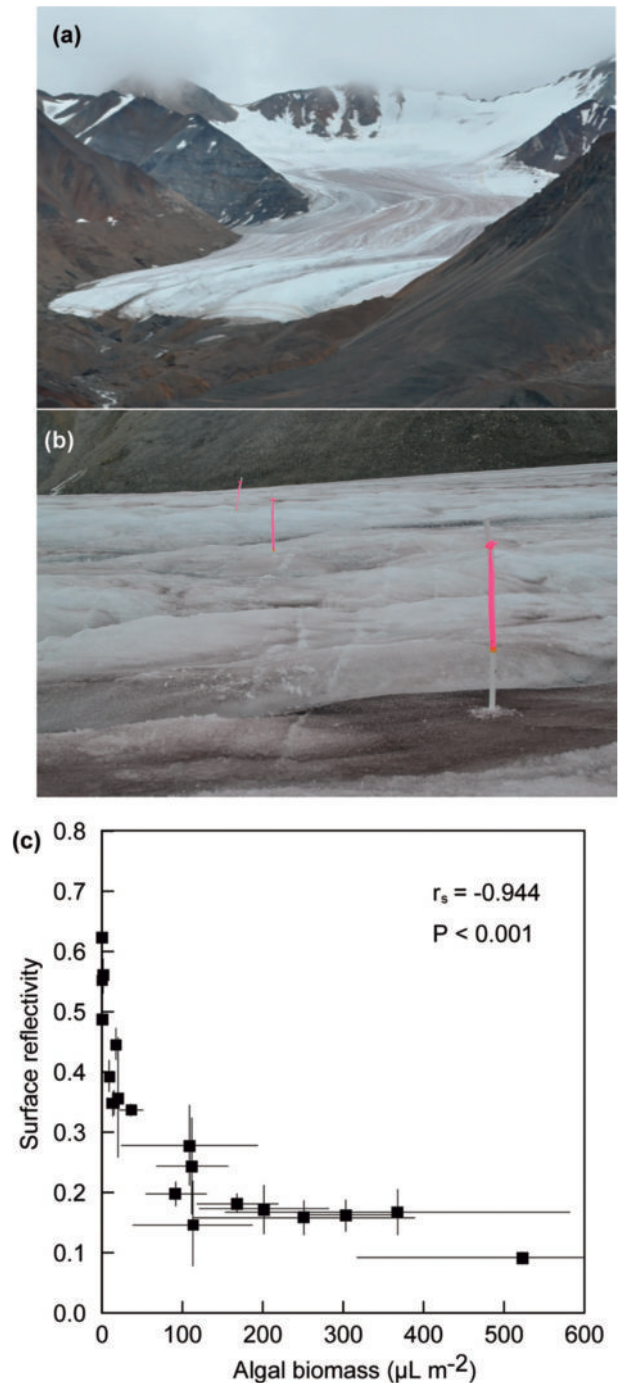


図 4: スンタルハヤタ地域の (a) No.31 氷河, (b) No.31 氷河
裸氷域の融解速度測定のために設置したステーク, (c) No.31
氷河の表面反射率と雪氷藻類 *A. nordenskioldii* のバイオマス
との負の相関. Takeuchi et al. (2015) より引用.

Figure 4: (a) Photograph of No.31 Glacier in Suntar-Khayata,
eastern Siberia. (b) stakes for melt rate measurement on the
bare ice area of the glacier, (c) significant negative correlation
between surface reflectivity and algal biomass of *A.*
nordenskioldii. The data are by Takeuchi et al. (2015).

がバイオマスの 9 割近くを占めていた. 一方, アラスカ
の氷河で *A. nordenskioldii* と並んで優占種であった *M.*
bregrenii は, スンタルハヤタ山域の氷河では見られな
かった. 積雪域では *Chloromonas* sp. という緑藻が優占

し、アラスカ同様に肉眼で確認できる赤雪が氷河上に広がっていた。No.31 氷河の表面の全不純物量は、裸氷域で $14\text{--}142\text{ g m}^{-2}$ (平均: 47 g m^{-2}) とほぼアラスカと同レベルで、高度分布も中流部で高い傾向であった。不純物の構成も、藻類の他、鉱物粒子とクリオコナイト粒であり、アラスカの氷河と同様である。ただし、有機物含有量は平均で 13.5% とアラスカよりも高い傾向にあった。

スタルハヤタ山域では、2012 から 2014 年の 3 年間を通して雪氷藻類の観測を行っている (Tanaka et al., 2016)。その結果、氷河上に現れる藻類の群集構造には年によって大きな変化はないことがわかった。一方、バイオマスは年によって異なり、観測を行った 3 年間で、2012 年がもっとも大きく、その年は最も気温が高く融解が進んだ年に一致した。このことは、藻類の繁殖量は、融解期の気温に依存することを示唆している。

No.31 氷河ではさらに、氷河表面の融解速度を氷河上の多地点で 10 日間観測し、融解速度を決めている要因は不純物の中でもどの成分なのかについて検討した (図 4b, Takeuchi et al., 2015)。氷河表面の 20 地点の融解速度を、正の気温 1°C かつ 1 日あたりの融解量に基準化した Positive Degree-Day Factors (PDDF) として表したところ、観測表面によって 3.00 から $8.55\text{ mm w.e. K}^{-1}\text{ day}^{-1}$ の範囲をとることがわかった。この融解速度は、各地点で測定した表面反射率と負の有意な相関があり、これは表面のアルベド、つまり暗色化の程度が融解速度を決めていることを示している。さらに表面反射率と氷河表面不純物の各構成物と相関をとった結果、反射率は全不純物量とは有意な相関がなかった一方、不純物の構成物の中でも、有機物量および藻類群集の優占種である *A. nordenskioldii* のバイオマスと有意な負の相関を示した (図 4c)。これは、氷河表面の *A. nordenskioldii* の繁殖量が、表面の暗色の程度を決め、融解を加速していることを示している。氷河全体の平均反射率に基づくと、この暗色化によって融解速度は 1.6 から 2.6 倍に大きくなっていることがわかった。この氷河の暗色の程度は、単に全不純物量が決めているのではなく、暗色の色素を持つ緑藻の *A. nordenskioldii* が決めていることが、重要な点である。

4. スバルバルの氷河の雪氷藻類

スバルバルはノルウェーの北西バレンツ海に浮かぶ北極圏の群島で、各島には数多くの氷河・氷帽が存在する。スバルバル諸島の定住地であるニーオルスンやロングイヤービエンには研究をサポートする設備が充実



図 5: スバルバル, (a) ニーオルスンと周辺の氷河, (b) ミドトレラーベン氷河の裸氷面。不純物で色がついているのがわかる。

Figure 5: (a) The scientific station Ny-Alesund and nearby glaciers in Svalbard, (b) the bare ice surface with biogenic impurities on Midtre-Labren Glacier (Aug. 2013).

し、世界各地から多くの研究者が訪れ周辺の氷河で様々な観測が行われてきた (図 5)。

スバルバルの雪氷微生物について最初の詳しい報告は、アラスカ同様コルによるものである。Kol and Euroala (1974) による報告では、観察された藻類は細胞形態を基に 12 種に分類され、アラスカやスタルハヤタの氷河裸氷域の優占種 *A. nordenskioldii* や *M. bregrenii* のほか、積雪域の赤雪の優占種 *Cd. nivalis* など、北極圏の他の地域にも見られる共通種が記載されている。その後 1990 年代後半には、雪氷藻類の種の同定や分布、分散過程、栄養塩との関係など、様々な研究が行われた。スバルバル北西部を中心に多地点で赤雪を調査した結果では、赤雪には *Chlamydomonas* spp. および *Chloromonas* spp. の 2 種が含まれ (Müller et al., 1998; 2001)、これらの藻類の起源は、前年の表面からの移動ではなく、土壌での胞子が大気を介して積雪上に飛来し始めることを明らかにした (Müller et al., 2001; Stibal et al., 2006)。氷河の裸氷域表面では、クリオコナイト粒の形成が確認され、その氷河上の構造と成長過程についても詳しく調べられている (Hodson et al., 2010)。

氷河上の雪氷藻類群集について、アラスカやスタル

ハヤタの氷河の藻類と比較できるようなバイオマスのデータは、まだ未公表であるが著者らによる 2011 年および 2013 年の調査で得られている。スバルバル北西部ニーオルスン周辺の氷河裸水域で調査した結果、藻類バイオマスは $14\text{--}473\ \mu\text{L m}^{-2}$ で、ほぼアラスカのグルカナ氷河と同程度であった。藻類群集の構成もアラスカと同様で、*A. nordenskioldii* がほとんどの地点で優占種であったが、一部の氷河ではシアノバクテリアの割合が高い場所もあった。氷河表面の全不純物量は、 $14\text{--}91\ \text{g m}^{-2}$ (平均: $30.5\ \text{g m}^{-2}$) で、アラスカやスタルハヤタと同レベルであった。不純物の構成も同様であったが、有機物含有量は平均 5.9% で他の地域と比べて少なめであった。これは、不純物中の鉱物粒子の割合が高いことを意味するが、後述する通り一部シアノバクテリアが藻類群集の優占種となっていることと関係がある可能性がある。

スバルバルでは雪氷微生物の氷河表面アルベドや氷河融解量に対する影響についての定量的な研究例はまだないが、氷河融解については多くのモデルが提案されている。その中の一つ、気温を指数化した (PDDF 法) モデルによる氷河融解量の見積もりでは、モデルと観測の結果の一部の不一致について、スタルハヤタで明らかになったような、生物由来不純物によるアルベドの空間分布が関わっていることが指摘されている (Irvine-Fynn et al., 2014)。したがって、スバルバルの氷河でも雪氷藻類による暗色化が起きていることは間違いなく、今後詳しい研究が進むことが期待される。

5. グリーンランドの雪氷藻類

グリーンランド氷床は、他の北極圏の氷河と比べて圧倒的にその規模が大きい。氷床面積は約 180 万 km^2 、質量は 2657 兆トンで、前章まで見てきた面積わずか数 km^2 の氷河とは桁違いの氷河である。しかし、このような巨大氷床も、雪の涵養と氷の融解、流動などといった物理的プロセスは小型氷河と等しく、グリーンランド氷床の表面にも小型氷河と同様の微生物現象があっても不思議なことではない。グリーンランドの雪氷微生物は、19 世紀の北極探検の時代に発見され、数は少ないものの古くから記載的な研究が行われてきた。しかし、グリーンランド氷床のような巨大な氷河では、全域の把握はほぼ不可能に近く、調査は集落が存在するアクセスの良い地域に限られている。例えば主な雪氷微生物の調査は、北西部のチューレ、中西部のカンゲルスアーク、北東部のクロンプリンツ・クリスチャンランド、南東部のタシ

ラック等の周辺に限られる。グリーンランドの雪氷微生物の歴史的な経緯の詳しくは永塚ほか (2012) や竹内 (2011) にまとめられているが、19 世紀のノルデンショルドによるクリオコナイトの発見とジョン・ロス (John Ross) による赤雪の発見に始まり、2000 年代以降は最もアクセスの良いカンゲルサークの地域で集中的な調査が行われ、藻類の生産量 (Cook et al., 2012)、バクテリア群集 (Cameron et al., 2016)、栄養塩循環 (Telling et al., 2012)、氷河表面有機物の起源と収支 (Stibal et al., 2012)、緑藻による裸氷域の暗色化 (Yallop et al., 2012) などが明らかになっている。

2011 年より始まった日本の SIGMA 及び GRENE プロジェクトでは、グリーンランド北西部カナック氷帽周辺および中西部カンゲルサーク周辺の地域を中心に調査が行われた。北西部の半島に位置するカナック氷帽は、グリーンランド氷床とは独立した面積 $286\ \text{km}^2$ の氷帽である。定期便でアクセス可能な集落であるカナックから、徒歩でアクセスできることから、2011 年からこの氷帽で集中的な観測が行われた。これらの調査によって、前述のアラスカ等と比較可能な藻類群集のデータが得られた (Uetake et al. 2016)。

カナック氷河の雪氷藻類の高度分布は、 $42\text{--}584\ \mu\text{L m}^{-2}$ (平均: $337\ \mu\text{L m}^{-2}$) の範囲で変動し、バイオマスが比較的高いのは氷河の中流から下流部であった (Uetake et al., 2016)。藻類群集構造も他の北極地域の氷河と概ね同様で、裸水域では *A. nordenskioldii* が 44–83% を占める優占種で、積雪域では *Cd. nivalis* が優占し、雪線近くには赤雪が広がっていた。中流部の一部の表面では、シアノバクテリアの割合が高くなっている場所があった。これは、スバルバルにも見られたことで、後に述べるクリオコナイトの分布と関わっている。

氷河表面の全不純物量は、裸水域で $1.2\text{--}32.7\ \text{g m}^{-2}$ (平均 $14.7\ \text{g m}^{-2}$) で、他の北極域の氷河よりも若干少ない程度である (Takeuchi et al., 2014)。最も不純物が多かったのは、氷河中流域の地点である。不純物の有機物含有量は平均 5.2% で、スバルバルに近く、低めの値であった。不純物量の高度分布は、衛星画像でみたカナック氷河の表面の反射率と一致する。衛星画像では、氷河末端部や上流部では白く反射率が比較的高いが、中流部は暗色で反射率が低いことがわかる (図 6a)。さらにこの氷河表面の反射率の高度分布は、カナック氷河の融解速度の観測結果にも一致する (Sugiyama et al., 2014)。カナック氷河の上流から下流にかけての融解量の観測をもとに求められた PDDF は、氷河下流部では $5.44\text{--}5.45\text{mm w.e. K}^{-1}\ \text{day}^{-1}$ であるのに対し、中流部では

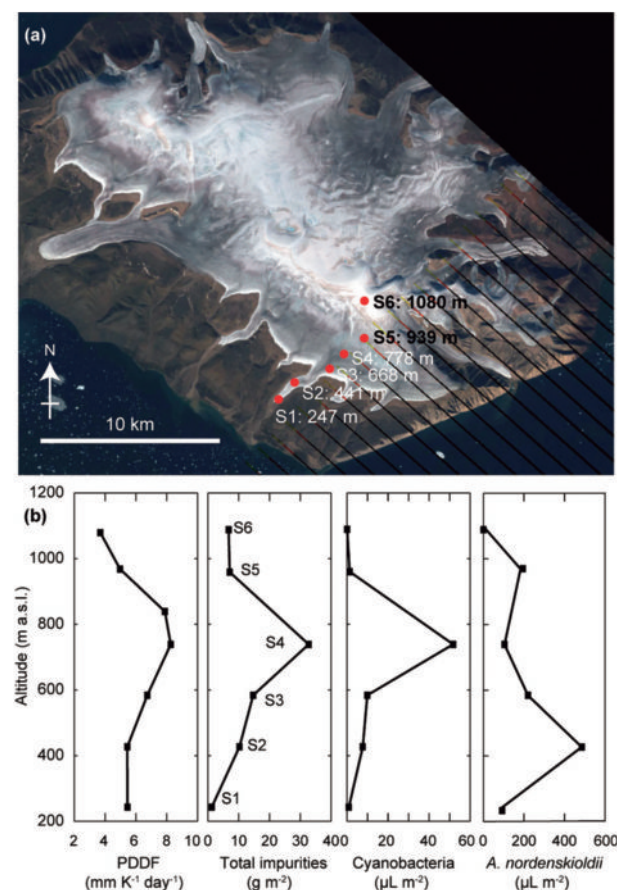


図6: グリーンランド, (a) カナック氷帽の衛星画像 (Landsat 7, 2011.8). カナック氷河上の観測サイトを示した. (b) カナック氷河上の融解速度 (PDDF), 全不純物量, シアノバクテリアと緑藻 *A. nordenskioldii* の各バイオマスの高度分布. Sugiyama et al. (2014), Takeuchi et al. (2014), Uetake et al. (2016) から引用.

Figure 6: (a) Landsat-7 satellite image of Qaanaaq Ice Cap in northwest Greenland (Aug. 2011), showing the study site along the Qaanaaq Glacier profile. (b) Altitudinal distribution of PDDF, total impurity abundance, and biomass of cyanobacteria and green algae (*A. nordenskioldii*) on Qaanaaq Glacier. The data are by Sugiyama et al. (2014), Takeuchi et al. (2014), and Uetake et al. (2016).

6.74–8.26 mm w.e. K⁻¹ day⁻¹ と大きい値を示した (図6b). この結果は, 暗色化によって中流部の融解速度が1.2から1.5倍に加速されていることを示している.

スタルハヤタの氷河では暗色化の要因は, 全不純物量というよりも緑藻 *A. nordenskioldii* のバイオマスであったが, カナック氷河では暗色化している領域は, 全不純物量が多い場所に一致した. *A. nordenskioldii* はカナック氷河でも優占種ではあったが, その高度分布と暗色域は一致せず, むしろシアノバクテリアの分布が暗色域に一致した (図6b). このことは, カナック氷河での暗色化は, 暗色色素を持つ *A. nordenskioldii* の繁殖によるのではなく, シアノバクテリアの繁殖によってクリオコナイト粒が形成されることによって引き起こされてい

ることを示唆している. シアノバクテリアのバイオマスは, *A. nordenskioldii* に比べて1桁小さいが, シアノバクテリアは鉱物粒子と有機物とでクリオコナイト粒を形成するため, その効果によるアルベド低下への寄与が *A. nordenskioldii* を上回るのである. 不純物量が多い中流部では, 実際クリオコナイト粒が発達していた. クリオコナイト粒の大きさと微生物量との関係性を分析した結果からは, シアノバクテリアの中でも, *Phormidesmis* (*P. priestleyi*) という種が粒の成長に重要な役割を果たしていること, さらにシアノバクテリアが繁殖する条件は, 鉱物粒子の供給が多いことであることが示唆された (Uetake et al., 2016).

以上明らかになったカナック氷河の暗色化のプロセスは, 広大なグリーンランド氷床の北西部の1点の調査であり, 必ずしも全域にあてはまることではないかもしれない. グリーンランド氷床で, 最も裸氷域が広がり表面融解が大きいのは中西部であり, この地域の暗色化の要因を理解することが重要であるが, カナック氷河と同様にシアノバクテリアによるクリオコナイト粒の発達によるという意見 (Chandler et al., 2015) や, スタルハヤタの氷河と同様に暗色色素の緑藻によるという意見 (Yallop et al., 2012) もある. グリーンランド氷床全域の特徴を理解するためには, 今後より多くの地点で調査を進める必要がある.

6. 北極域の雪氷藻類と氷河の暗色化

北極周辺の4地域の氷河上の雪氷藻類群集, およびその暗色化と融解への影響について, 以上の通り整理した結果, 藻類が関わる氷河の暗色化には大きく2つのプロセスがあることがわかった. 一つは, 暗色色素をもつ緑藻 *A. nordenskioldii* による氷河の暗色化である. スタルハヤタ地域の氷河では, この藻類のバイオマスと表面反射率の間に負の相関があり, バイオマスの高い表面で実際に融解が加速されていることが明らかになった. このような暗色色素を持つ緑藻による裸氷域の暗色化は, Yallop et al. (2012) によりグリーンランド氷床中西部でも顕著であることが報告されている. *A. nordenskioldii* は, アジアの氷河ではほとんど観察されることはないが, 北極圏の4地域のどの氷河でも全藻類バイオマスの50%以上を占める優占種であった (図7). これはこの藻類が北極圏の特徴的な種であることを示している. しかし, *A. nordenskioldii* のバイオマスを4地域で比較すると, スタルハヤタ地域の氷河では平均 1600 μL m⁻² で, アラスカやグリーンランドの5倍近い値であ

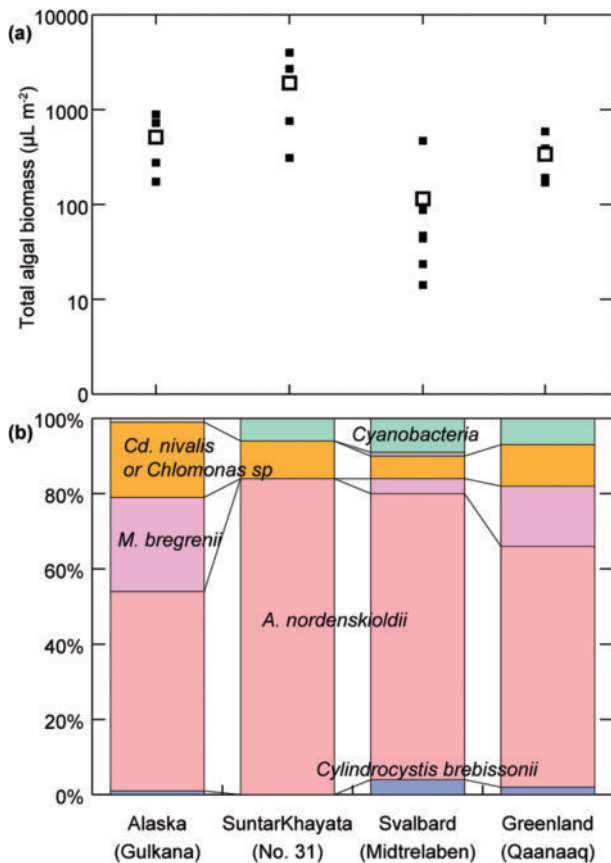


図7：本稿で扱った北極域4地域（アラスカ、スントルハヤタ、スバルバル、グリーンランド）の各氷河裸水域の（a）雪氷藻類バイオマス（■：観測値，□：平均）と（b）雪氷藻類群集構造の比較。各データは、Takeuchi (2001), Tanaka et al. (2016), Uetake et al. (2017) と竹内の未公表データから引用した。

Figure 7: Comparison of (a) total algal biomass (open and solid squares represent mean and study site values), (b) algal community structure among the four glaciers in the Arctic region. The data are by Takeuchi (2001), Tanaka et al. (2016), Uetake et al. (2017) and unpublished data by the author (Svalbard).

ることがわかった。つまり、スントルハヤタ地域でのみこの緑藻の暗色化の効果が現れたのは、*A. nordenskioldii* の大きな繁殖量が原因であると考えられる。なぜスントルハヤタ地域で、この藻類のバイオマスが特別に大きいのか、その原因の特定には *A. nordenskioldii* の生態の理解が必要であるが、まだ不明なことが多い。Remias et al. (2011) は、*A. nordenskioldii* の暗色の色素の特定を試みているが、まだはっきりした色素名は不明である。*A. nordenskioldii* は、北極圏の氷河だけでなく北極海の水氷表面でも繁殖が確認されている (Melanikov, 1997)。このことは、この藻類が大気を介して北極圏に広く分散していることを示唆しているが、詳しい分散過程の研究もこれからの課題である。アラスカの氷河での季節変化の観測では、*A. nordenskioldii* は融解期間を通して繁殖

しバイオマスが連続的に増加した (Takeuchi, 2013)。気温上昇によって融解期間が長くなれば、その分この藻類による氷河表面の暗色化が広がるかもしれない。

もう一つの暗色化のプロセスは、シアノバクテリアによるクリオコナイト粒の形成である。アラスカ、スバルバル、グリーンランドでは、氷河の反射率は全不純物量に依存した。つまり、クリオコナイト量が反射率を決めていることを示している。グリーンランドのクリオコナイト粒を形成するシアノバクテリア *P. priestleyi* は、北極圏全域に共通する種であることも明らかになってきている (Christmas et al., 2016)。したがって、クリオコナイトによる暗色化の理解には、このシアノバクテリアの生態を知ることが必須である。グリーンランドの分析では、氷河表面への鉱物粒子の供給量がシアノバクテリアの繁殖量を決めていることが示唆された (Uetake et al., 2016)。それでは、氷河表面への鉱物粒子はどこから来るのだろうか。グリーンランドのアイスコア中のダスト粒子の分析では、鉱物粒子がアジアの砂漠に由来し、大気を介して長距離輸送されてきたものであることが示されている (Biscaye et al., 1997)。しかしながら、クリオコナイト中の鉱物粒子に含まれる微量元素 Sr と Nd の安定同位体比の分析から、これらの鉱物粒子の起源はアジアではなく氷床周囲の地表面であることがわかった (Nagatsuka et al., 2016)。ただし、単に氷河の周囲から鉱物粒子が供給されるのであれば、氷河の下流部ほど堆積量が増えることが予想されるが、実際にはどの氷河も鉱物粒子の堆積量が多いのは下流部よりもむしろ中流部である。さらに安定同位体の分析をすすめた結果、中流部の鉱物粒子は、大気から直接氷河表面に堆積したものではなく、もともと氷河の氷に含まれていた鉱物粒子が氷の融解とともに露出して堆積したものであることがわかった。中流部の暗色域には暗色の縞模様が見えることも、鉱物粒子が氷体内の層に由来することを示唆している (Takeuchi et al., 2014)。グリーンランド氷床の中西部でも、辺縁部よりも中流部に暗色域が広がっていること、暗色域に縞模様が見られることから、氷体内の鉱物粒子が暗色域形成の要因となっていることが示唆される (Wientjes et al., 2011)。以上のことから考えられるプロセスは、氷河周辺を起源とする鉱物粒子が、完新世の数百年から数千年前のある時代に氷床上に堆積し、その堆積層が氷河流動によって下流に移動し、現在表面に現れたところでシアノバクテリアが繁殖しクリオコナイト粒が形成、暗色化が起きている、ということである。鉱物粒子の大気からの供給及び氷体内の物質の移動と表面への堆積過程については、簡単なモデルがつけられている

(Goelles et al., 2015). グリーンランド氷床のような大規模な氷河では、このような氷体内の鉱物粒子の分布が暗色化に大きな役割をもつ可能性がある。氷体内の鉱物粒子は、いつ堆積したものなのか、毎年どれくらいの量が表面へ露出しているのか、観測とモデルを合わせて定量的に理解することが今後の重要な課題である。

緑藻の *A. nordenskioldii* とシアノバクテリア *P. priestleyi* は、同じ光合成微生物でも、それぞれの繁殖の特徴は大きく異なり、その違いはこの二つの暗色化のプロセスを理解するうえで重要である。アラスカの氷河の季節変化が示す通り、裸氷域が露出してから繁殖する速さは、シアノバクテリアに比べ緑藻の方が明らかに速い (Takeuchi, 2013)。このことは、緑藻はその融解期が始まるとともに繁殖を開始し、その年の条件によって最大繁殖量が決まることを示す。したがって、緑藻による暗色化は、各年の条件に依存することを意味する。一方、シアノバクテリアは、繁殖速度は遅いがクリオコナイト粒は氷河表面を流れる融解水に流されにくく、年を超えて表面に堆積していく。したがって、シアノバクテリアによる暗色化は、毎年生産された有機物が蓄積されていくプロセスを含む複数年をまたいだ長期的なものと考えられる。グリーンランド氷床中西部の裸氷域は流動方向に長さ 50 km 以上に渡る広大な領域であるため、氷河上に物質は融解水に流されながらも長期間滞在すると考えられる。これは長さ数 km 規模の小型氷河と大きく異なる点である。クリオコナイト粒については、実験室での成長実験を行うことも成功しているが (Musilova et al., 2016)、このような鉱物粒子の供給とシアノバクテリアの繁殖を合わせたクリオコナイトの長期的な変化の理解が今後必要である。

氷河表面のクリオコナイト量については長期的に変動すると考えられる一方、衛星画像からみた暗色化した表面は毎年大きく変化していることも明らかになっている。グリーンランド氷床中西部では、2000 年からの 15 年間で暗色化した裸氷の面積が 7 倍以上にまで増加していた一方、年々変動も大きい (図 8a, b, Shimada et al., 2016)。この年々変動は、クリオコナイト量というよりも、氷表面の微構造によるものと考えられる。氷河の氷表面は、純水の平らな面が広がっているわけではなく、表面には細かい隙間が無数にある風化氷やクリオコナイトホールという円柱上の水たまりが発達している。このような氷が発達すると、表面の不純物が氷の隙間や穴の中に沈みこんで、広域的にみたアルベドは上昇する (図 8c, Bøggild et al., 2010)。このような氷の発達具合は Chandler et al. (2015) が明らかにしている通り季節単位

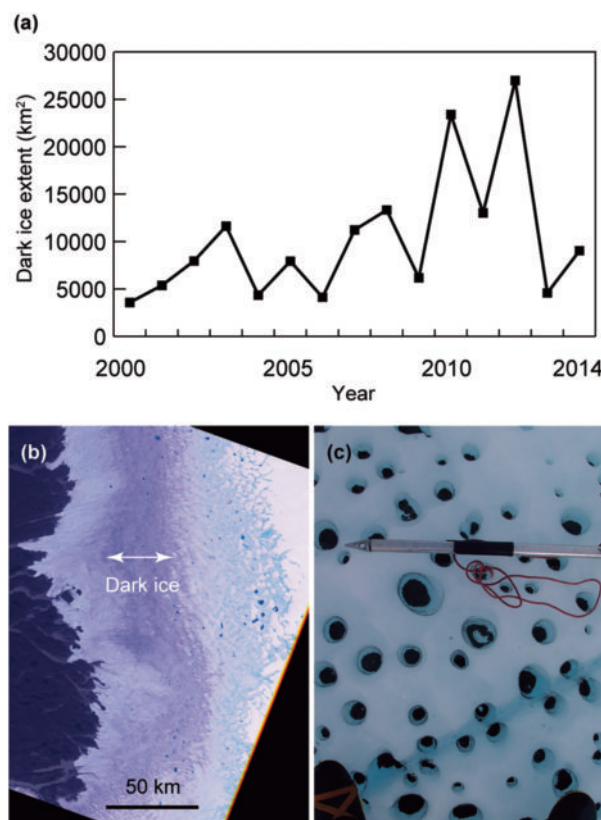


図 8: グリーンランド氷床の (a) 暗色域面積 (7 月平均) の経年変動, Shimada et al. (2016) から引用, (b) 衛星画像からみた暗色域 (Landsat 7, 2001.7.18), (c) 暗色域面積の経年変動の要因の一つである裸氷域に発達したクリオコナイトホール。

Figure 8 : (a) Inter-annual variation in the dark ice extent of the Greenland Ice Sheet (July mean) by Shimada et al. (2016), (b) the dark ice in the western Greenland Ice Sheet (Landsat 7, 18 July 2001), (c) cryoconite holes on the bare ice surface, which have an effect of hiding impurities from the surface and reducing the dark ice area.

で大きく変化する。Shimada et al. (2016) が、暗色域の面積と日射に負の相関があることを明らかにした通り、表面氷の構造は日射や気温が関わる表面の熱収支バランスの影響をうけると考えられ、そのプロセスを明らかにすることが実際の暗色域の変動の理解に欠かせない。さらに、表面氷の構造は、栄養塩を含む物質の循環や、緑藻を含む裸氷上の微生物の活動にも強く関わっている可能性が指摘されている (Irvine-Fynn and Edwards, 2014)。Cook et al. (2015) が Biocryomorphology という概念を提案しているように、アルベドと裸氷の構造、物質循環、微生物活動を総合した理解が、今後の大きな課題と言えるだろう。

北極域氷河の暗色化については裸氷域だけでなく、赤雪藻類による積雪域のアルベド低下も評価する必要がある。本稿で見た 4 地域では、積雪域に緑藻の *Chlamydomonas* sp. または *Chloromonas* sp. による赤雪現象が

見られた。赤雪は、衛星画像からも北極域に広く起きていることが確認されている (Hisakawa et al., 2015)。裸氷域と異なり冬期に降った積雪の表面で毎年繁殖が始まる。Lutz et al. (2016) は、北極域の広範囲 (グリーンランド、スバルバール、アイスランド、スウェーデン) の赤雪の比較から、積雪上で繁殖するバクテリア群集は地域によって全く異なる一方、藻類群集は地域によらずほぼ同じであることを明らかにした。赤雪を引き起こす藻類が北極域で共通するとし、藻類によるアルベド低下量を求めグリーンランド融解量の見積もりを行っている。しかし、この融解量の見積もりに用いたのは、観測値に基づく経験的なアルベド低下量であり、BC やダスト、積雪粒径などの他の物理的要因の影響は考慮されていない。実際のアルベド低下の評価および将来予測には、藻類の繁殖の時間変化をモデル化し、他の不純物と合わせて物理モデルに基づきアルベドを計算することが必要である。表面の藻類量の増加に関しては、Onuma et al. (2016) が、日本の十日町の積雪で融解期に連続観測をすることによって、積雪表面に藻類が出現するタイミングおよび出現以降の増加する過程を明らかにした。この観測をもとに藻類量を時間の関数にしたモデルを提案している。SIGMA プロジェクトでも同様な赤雪の連続観測が行われ、グリーンランド上の藻類繁殖モデルも提案されている (大沼, 2016)。このモデルによって計算された藻類量に加え、積雪に沈着する BC やダスト量をいれた Aoki et al. (2011) や (2013) に提案されているような放射伝達モデル PBSAM でアルベドを計算し、空間的・時間的変動を求められれば、藻類の積雪アルベドへの影響の定量的な評価が可能となるだろう。

謝辞

本論文に関する観測、分析、議論に協力いただいた SIGMA および GRENE 北極プロジェクト関係者、千葉大学大学院理学研究科地球科学コース生物地球化学分野学生諸君に深く感謝する。本論文の成果の一部は、JSPS 科研費、26247078、26241020、16H1772 の助成を受けたものである。また本研究成果の一部は、低温科学研究所共同利用研究集会における発表と議論に基づくものである。本論文を書く機会を与えていただいた、杉山慎、飯塚芳徳、Ralf Greve の各氏に感謝する。

参考文献

Ananicheva, M. D. and M. M., Koreisha (2005) Glacial reces-

- sion in northern and southern parts of Suntar-Khayata Mts. and Chersky Range. *Data of Glaciological Studies*, **99**, 18–25. [In Russian with English summary]
- Aoki, T., K. Kuchiki, M. Niwano, Y. Kodama, M. Hosaka, and T. Tanaka (2011) Physically based snow albedo model for calculating broadband albedos and the solar heating profile in snow pack for general circulation models. *J. Geophys. Res.*, **116**, D11114, doi: 10.1029/2010JD015507.
- Aoki, T., K. Kuchiki, M. Niwano, S. Matoba, J. Uetake, K. Masuda, and H. Ishimoto (2013) Numerical simulation of spectral albedos of glacier surfaces covered with glacial microbes in Northwestern Greenland. In *Radiation Processes in the Atmosphere and Ocean (IRS2012) Proceedings of the International Radiation Symposium*, **1531** (1), 176–179.
- Aoki, T., S. Matoba, J. Uetake, N. Takeuchi, and H. Motoyama (2014) Field activities of the “Snow Impurity and Glacial Microbe effects on abrupt warming in the Arctic” (SIGMA) Project in Greenland in 2011–2013. *Bull. Glaciol. Res.*, **32**, 3–20.
- Boggild, C. E., R. E. Brandt, K. J. Brown, and S. G. Warren (2010) The ablation zone in northeast Greenland: ice types, albedos and impurities. *J. Glaciol.*, **56** (195), 101–113.
- Biscaye, P. E., F. E. Grousset, M. Revel, S. Van der Gaast, G. A. Zielinski, A. Vaars, and G. Kukla (1997) Asian provenance of glacial dust (stage2) in the Greenland Ice Sheet Project 2 Ice Core, Summit Greenland. *J. Geophys. Res.*, **102**, 26765–26781, doi: 10.1029/97JC01249.
- Box, J. E., X. Fettweis, J. C. Stroeve, M. Tedesco, D. K. Hall, and K. Steffen (2012) Greenland ice sheet albedo feedback: thermodynamics and atmospheric drivers. *Cryosphere*, **6**, 821–839, doi: 10.5194/tc-6-821-2012.
- Cameron, K. A., M. Stibal, J. D. Zarsky, E. Gözdereliler, M. Schostag, and C. S. Jacobsen (2016) Supraglacial bacterial community structures vary across the Greenland ice sheet. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **92** (2), fiv164.
- Chandler, D. M., J. D. Alcock, J. L. Wadham, S. L. Mackie, and J. Telling (2015) Seasonal changes of ice surface characteristics and productivity in the ablation zone of the Greenland Ice Sheet. *Cryosphere*, **9**, 487–504, doi: 10.5194/tc-9-487-2015.
- Cook, J. M., A. J. Hodson, A. M. Anesio, E. Hanna, M. Yallop, M. Stibal, J. Telling, and P. Huybrechts (2012) An improved estimate of microbially mediated carbon fluxes from the Greenland ice sheet. *J. Glaciol.*, **58** (212), 1098–1108.
- Cook, J., A. Edwards, N. Takeuchi, and T. Irvine-Fynn (2015) Cryoconite The dark biological secret of the cryosphere. *Prog. Phys. Geogr.*, **40** (1), 66–111.
- Cook, J., A. Edwards, and A. Hubbard (2015) Biocryomorphology: Integrating Microbial Processes with Ice Surface Hydrology, Topography, and Roughness. *Front. Earth Sci.*, **3**, 78.
- Goelles, T., C. E. Boggild, and R. Greve (2015) Ice sheet mass

- loss caused by dust and black carbon accumulation. *Cryosphere*, **9**, 1845–1856, doi: 10.5194/tc-9-1845-2015.
- Hisakawa, N., S. D. Quistad, E. R. Hester, D. Martynova, H. Maughan, E. Sala, M. V. Gavrilov, and F. Rohwer (2015) Metagenomic and satellite analyses of red snow in the Russian Arctic. *PeerJ*, **3**, e1491.
- Hodson, A., K. Cameron, C. Bøggild, T. Irvine-Fynn, H. Langford, D. Pearce, and S. Banwart (2010) The structure, biological activity and biogeochemistry of cryoconite aggregates upon an Arctic valley glacier: Longyearbreen, Svalbard. *J. Glaciol.*, **56** (196), 349–362.
- Hoham, R. W. and B. Duval (2001) Microbial ecology of snow and freshwater ice. In *Snow Ecology*. Cambridge University Press: Cambridge; 168–228.
- Irvine-Fynn, T. D. L., E. Hanna, N. E. Barrand, P. R. Porter, J. Kohler, and A. J. Hodson (2014) Examination of a physically based, high-resolution, distributed Arctic temperature-index melt model, on Midtre Lovénbreen, Svalbard. *Hydrol. Processes*, **28**(1), 134–149.
- Irvine-Fynn, T. D. and A. Edwards (2014) A frozen asset: The potential of flow cytometry in constraining the glacial biome. *Cytometry Part A*, **85**, 3–7, doi: 10.1002/cyto.a.22411.
- Josberger E. G., W. R. Bidlake, R. S. March, and B. W. Kennedy (2007) Glacier mass-balance fluctuations in the Pacific Northwest and Alaska, USA. *Ann. Glaciol.*, **46**, 291–296, doi: 10.3189/172756407782871314
- Kol, E. (1942) The snow and ice algae of Alaska. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 101, 1–36.
- Kol, E. and S. Euroala (1974) Red snow algae from Spitsbergen. *Astarte*.
- Kohshima, S., K. Seko, and Y. Yoshimura (1993) Biotic acceleration of glacier melting in Yala Glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. Snow and Glacier Hydrology (*Proceeding of the Kathumandu Symposium*, November 1992), *IAHS Publication*, **218**, 309–316.
- Koreisha, M. M. (1963) Present glaciers of the Suntar-Khayata Range (Moscow, Nauka).
- Lutz, S., A. M. Anesio, R. Raiswell, A. Edwards, R. J. Newton, F. Gill, and L. G. Benning (2016) The biogeography of red snow microbiomes and their role in melting arctic glaciers. *Nat. Commun.*, **7**, 11968.
- Melnikov, I. A. (1997) The Arctic Sea Ice Ecosystem. CRC Press, 80–88.
- Murakami, T., T. Segawa, D. Bodington, R. Dial, N. Takeuchi, S. Kohshima, and Y. Hongoh (2015) Census of bacterial microbiota associated with the glacier ice worm *Mesenchytraeus solifugus*. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **91**, fiv003, doi:10.1093/femsec/fiv003.
- Musilova, M., M. Tranter, J. L. Bamber, N. Takeuchi, and A. M. Anesio (2016) Experimental evidence that microbial activity lowers the albedo of glaciers. *Geochem. Perspec. Lett.*, **2**, 106–116, doi: 10.7185/geochemlet.1611.
- Müller, T., W. Bleiss, C. D. Martin, S. Rogaschewski, and G. Fuhr (1998) Snow algae from northwest Svalbard: their identification, distribution, pigment and nutrient content. *Polar Biol.*, **20** (1), 14–32.
- Müller, T., T. Leya, and G. Fuhr (2001) Persistent snow algal fields in Spitsbergen: field observations and a hypothesis about the annual cell circulation. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, **33** (1), 42–51.
- 永塚尚子, 竹内望, 植竹淳 (2015) グリーンランド氷床の生物学的研究. 月刊地球, 37 (3), 72–82.
- Nagatsuka, N., N. Takeuchi, J. Uetake, R. Shimada, Y. Onuma, S. Tanaka, and T. Nakano (2016) Variations in Sr and Nd isotopic ratios of mineral particles in cryoconite in western Greenland. *Front. Earth Sci.*, **4**, 93, doi: 10.3389/feart.2016.00093.
- Christmas, N. A., G. Barker, A. M. Anesio, and P. Sánchez-Baracaldo (2016) Genomic mechanisms for cold tolerance and production of exopolysaccharides in the Arctic cyanobacterium *Phormidesmis priestleyi* BC1401. *BMC Genomics*, **17** (1), 533.
- Onuma, Y., N. Takeuchi, and Y. Takeuchi (2016) Temporal changes in snow algal abundance on surface snow in Tohkamachi, Japan. *Bull. Glaciol. Res.*, **34**, 21–31, doi: 10.5331/bgr.16A02.
- 大沼友貴彦 (2016) 積雪観測に基づいた雪氷藻類の繁殖とそのアルベド効果のモデル化に関する研究. 千葉大学大学院理学研究科, 博士論文.
- Remias D., A. Holzinger, and C. Lütz (2009) Physiology, ultrastructure and habitat of the ice alga *Mesotaenium berggrenii* (Zygnemaphyceae, Chlorophyta) from glaciers in the European Alps. *Phycologia*, **48** (4), 302–312, doi: 10.2216/08-13.1.
- Remias, D., A. Holzinger, S. Aigner, and C. Lütz (2011) Ecophysiology and ultrastructure of *Ancylonema norden-skiöldii* (Zygnematales, Streptophyta), causing brown ice on glaciers in Svalbard (high arctic). *Polar Biol.*, **36** (6), 899–908, doi: 10.1007/s00300-011-1135-6.
- Screen, J. A. and I. Simmonds (2010) The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature*, **464**, 1334–7.
- Segawa, T. and N. Takeuchi (2010) Cyanobacterial communities on Qiye Glacier in the Qilian Mountains of China. *Ann. Glaciol.*, **51** (56), 153–162.
- Shimada, R., N. Takeuchi, and T. Aoki (2016) Inter-annual and geographical variations in the extent of bare ice and dark ice on the Greenland ice sheet derived from MODIS satellite images. *Front. Earth Sci.*, **4**, 43, doi: 10.3389/feart.2016.00043.
- Shirakawa, T., T. Kadota, A. Fedorov, P. Konstantinov, T. Suzuki, H. Yabuki, F. Nakazawa, S. Tanaka, M. Miyairi, F. Fujisawa, N. Takeuchi, R. Kusaka, S. Takahashi, H. Enomoto, and T. Ohata (2016) Meteorological and glaciological observations at Suntar-Khayata Glacier No.31, east

- Siberia, from 2012–2014. *Bull. Glaciol. Res.*, **34**, 33–40, doi: 10.5331/bgr.16R01.
- Stibal M., M. Šabacká and K. Kaštovská (2006) Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of cyanobacteria and algae. *Microbial Ecol.*, **52**, 644–654, doi: 10.1007/s00248-006-9083-3.
- Stibal, M., M. Šabacká, and J. Žárský (2012) Biological processes on glacier and ice sheet surfaces. *Nat. Geosci.*, **5** (11), 771–774.
- Sugiyama, S., D. Sakakibara, S. Matsuno, S. Yamaguchi, S. Matoba, and T. Aoki (2014) Initial field observations on Qaanaaq ice cap, northwestern Greenland. *Ann. Glaciol.*, **55** (66), **25**, doi: 10.3189/2014AoG66A102.
- Takahashi, S., K. Sugiura, T. Kameda, H. Enomoto, Y. Kononov, M. D. Ananicheva, and G. Kapustin (2011) Response of glaciers in the Suntar-Khayata range, eastern Siberia, to climate change. *Ann. Glaciol.*, **52** (58), 185–192.
- Takeuchi, N. (2001) The altitudinal distribution of snow algae on an Alaska glacier (Gulkana Glacier in the Alaska Range). *Hydrol. Processes*, **15** (18), 3447–3459.
- Takeuchi, N., S. Kohshima, and K. Seko (2001) Structure, formation, darkening process of albedo reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, **33** (2), 115–122.
- Takeuchi, N. (2002) Surface albedo and characteristics of cryoconite on an Alaska glacier (Gulkana Glacier in the Alaska Range). *Bull. Glaciol. Res.*, **19**, 63–70.
- Takeuchi, N., S. Koshima, and T. Segawa (2003) Effect of cryoconite and snow algal communities on surface albedo on maritime glaciers in south Alaska. *Bull. Glaciol. Res.*, **20**, 21–27.
- Takeuchi, N., R. Dial, S. Kohshima, T. Segawa, and J. Uetake (2006) Spatial distribution and abundance of red snow algae on the Harding Icefield, Alaska derived from a satellite image. *Geophys. Res. Lett.*, **33** (21), doi: 10.1029/2006GL027819.
- Takeuchi, N. and Z. Li (2008) Characteristics of surface dust on Ürümqi Glacier No.1 in the Tien Shan Mountains, China. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, **40** (4), 744–750.
- Takeuchi, N. (2009) Temporal and spatial variations in spectral reflectance and characteristics of surface dust on Gulkana Glacier, Alaska Range. *J. Glaciol.*, **55** (192), 701–709.
- Takeuchi, N. (2013) Seasonal and altitudinal variations in snow algal communities on an Alaskan glacier (Gulkana glacier in the Alaska range). *Environ. Res. Lett.*, **8**, 035002, doi: 10.1088/1748-9326/8/3/035002.
- Takeuchi, N., N. Nagatsuka, J. Uetake, and R. Shimada (2014) Spatial variations in impurities (cryoconite) on glaciers in northwest Greenland. *Bull. Glaciol. Res.*, **32** (0), 85–94.
- Takeuchi, N., Y. Fujisawa, T. Kadota, S. Tanaka, M. Miyairi, T. Shirakawa, R. Kusaka, A. N. Fedorov, P. Konstantinov, and T. Ohata (2015) The effect of impurities on the surface melt of a glacier in the Suntar-Khayata Mountain range, Russian Siberia. *Front. Earth Sci.*, **3** (82), doi: 10.3389/feart.2015.00082.
- 竹内望 (2012) 氷河の暗色化とクリオコナイト. 低温科学, **70**, 165–172.
- Tanaka, S., N. Takeuchi, M. Miyairi, Y. Fujisawa, T. Kadota, T. Shirakawa, R. Kusaka, S. Takahashi, H. Enomoto, T. Ohata, H. Yabuki, K. Konya, A. Fedorov, and P. Konstantinov (2016) Snow algal communities on glaciers in the Suntar-Khayata Mountain Range in eastern Siberia, Russia. *Polar Sci.*, **10** (3), 227–238, doi: 10.1016/j.polar.2016.03.004.
- Telling, J., M. Stibal, A. M. Anesio, M. Tranter, I. Nias, J. Cook, C. Bellas, G. Lis, J. L. Wadham, A. Sole, P. Nienow, and A. Hodson (2012) Microbial nitrogen cycling on the Greenland Ice Sheet. *Biogeosci.*, **9** (7), 2431–2442.
- Uetake, J., S. Tanaka, T. Segawa, N. Takeuchi, N. Nagatsuka, H. Motoyama, and T. Aoki (2016) Microbial community variation in cryoconite granules on Qaanaaq Glacier, NW Greenland. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **92** (9), fiw127; doi: 10.1093/femsec/fiw127.
- Wientjes, I. G. M. and J. Oerlemans (2010) An explanation for the dark region in the western melt zone of the Greenland ice sheet. *Cryosphere*, **4** (3), 261–268.
- Wientjes, I. G. M., R. S. W. Van de Wal, G. J. Reichert, A. Sluijs, and J. Oerlemans (2011) Dust from the dark region in the western ablation zone of the Greenland ice sheet. *Cryosphere*, **5** (3), 589–601.
- Yallop, M. L., A. M. Anesio, R. G. Perkins, J. Cook, J. Telling, D. Fagan, J. MacFarlane, M. Stibal, G. Barker, and C. Bellas (2012) Photophysiology and albedo-changing potential of the ice algal community on the surface of the Greenland ice sheet. *ISME J.*, **6**, 2302–2313, doi: 10.1038/ismej.2012.107.