

## 秋季の太平洋側北極海における *Limacina helicina* 幼生の鉛直分布

佐藤 直<sup>1)</sup>・徳弘航季<sup>1)</sup>・松野孝平<sup>1), 2)\*</sup>

<sup>1)</sup> 北海道大学大学院水産科学研究院 〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1

<sup>2)</sup> 北海道大学北極域研究センター 〒001-0021 北海道札幌市北区21条西11丁目

### Vertical distribution of *Limacina helicina* larvae in the Pacific sector of the Arctic Ocean during autumn

NAO SATO<sup>1)</sup>, KOKI TOKUHIRO<sup>1)</sup> AND KOHEI MATSUNO<sup>1), 2)\*</sup>

<sup>1)</sup> Faculty/Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

<sup>2)</sup> Arctic Research Center, Hokkaido University, North 21 West 11 Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 001-0021, Japan

\* Corresponding author: E-mail: k.matsuno@fish.hokudai.ac.jp

**Abstract** *Limacina helicina*, a species of Pteropoda (Cuvier, 1804), plays an important role in the food web and carbon cycle in subpolar and polar regions. The presence of aragonite unsaturated water in the Pacific sector of the Arctic Ocean necessitates the need to examine damage caused by ocean acidification on species with aragonite shells. According to previous studies that examined the impact of acidification on shell-bearing species by employing incubation experiments, young stages (veligers and juveniles) are more vulnerable than adults. In the present study, vertical distribution of the young stages of *L. helicina* in the Arctic Ocean during autumn was observed to evaluate the effects of environmental factors on their distribution. Veligers and juveniles showed high abundances from the surface to 30 m depth in the basin regions around the Chukchi Plateau (Stations 39, 45, and 49) but were restricted to a depth of 20–30 m, overlying a strong halocline formed by the inflow of less saline water. Veligers were predominant in the basin regions, indicating that active reproduction occurred in September. Since adult females involved in reproduction were abundant in the shelf regions, their reproduction patterns varied with different periods and regions. Unsaturated aragonite waters and damaged shells were not observed in the study area, possibly due to dilution by sea ice melt water inflowing from the shelf regions. This study showed that the distribution of the young stages of *L. helicina* was predominantly concentrated in the upper 30 m of the basin due to stratification with a strong halocline in the shallow layers caused by the inflow of sea ice melt water.

**Key words:** juvenile, *Limacina helicina*, ocean acidification, veliger, vertical distribution

### はじめに

*Limacina helicina* (Phipps, 1774) は、北半球の高緯度海域に広く分布する有殻翼足類の一種である (Kerswill 1940, Hunt et al. 2010). 本種は *Clione limacina* (Phipps, 1774) の餌であるだけでなく (Lebour 1931, Lalli 1970, Conover & Lalli 1972, Yamazaki & Kuwahara 2017), 魚類および海鳥類の主要な餌資源となることも報告されている (Lalli & Gilmer 1989, Boldt & Haldorson 2003, Hunt et al. 2008, Karnovsky et

al. 2008). また、南極に生息する近縁種 *Limacina rangii* (d'Orbigny, 1835) の死亡個体は速やかに沈降するため、鉛直的な炭素フラックスに貢献する (Hunt et al. 2008). これらのことから、海洋食物網および炭素循環において本種は重要な役割を果たしていると考えられる。

本種は雄性先熟の雌雄同体であり、発育段階は殻径の長さにより、ベリジャー幼生: < 0.3 mm, 幼体: 0.3–4.0 mm, 雄成体: 4.0–5.0 mm, 雌成体: > 5.0 mm と区分される (Lalli & Wells 1978). 幼体および成体は「羽」のような2つの翼足を持ち (Lalli & Gilmer 1989), 平均遊泳速

度  $15\text{--}26\text{ mm s}^{-1}$  (殻径:  $1.6\text{--}2.0\text{ mm}$ ) で羽ばたくように遊泳する (Murphy et al. 2016). 一方, ベリジャー幼生は, 面盤の繊毛運動により遊泳する (Paranjape 1968). 本種は雑食性であり, 春季から夏季にかけては主に植物プランクトンを, 秋季から冬季にかけては粒子状有機物を摂餌する (Gannefors et al. 2005). 本種の鉛直分布については, 主に表層  $0\text{--}200\text{ m}$  に主に出現し (Kobayashi 1974, Hunt et al. 2008), 夏季の北極海では, 殻径  $5\text{--}13\text{ mm}$  の成体は深度  $5\text{--}25\text{ m}$  に集中する (Gilmer & Harbison 1991). 一方, ベリジャー幼生は, 深度  $50\text{ m}$  以下に分布することが報告されているが (Kobayashi 1974, Shkoldina 1999), 詳細な鉛直微細分布に関しては不明なままである.

有殻翼足類は, 海洋酸性化により溶解しやすいアラゴナイトの炭酸カルシウムで構成された殻を有するため, アラゴナイトの未飽和によって悪影響を受けると考えられている (Orr et al. 2005, Seibel et al. 2007). *L. helicina* の主要な分布域である北極海海盆域では, 既にアラゴナイトが未飽和となっており (Yamamoto-Kawai et al. 2009), 海洋酸性化による本種への影響が危惧されている. *L. helicina* を対象とした室内実験により, 海洋酸性化が本種へ与える影響の理解が近年急速に進んでいる (e.g. Comeau et al. 2009, Lischka et al. 2011, Seibel et al. 2012, Bednaršek et al. 2014). また, 他の生物の先行研究から, 初期発育段階の個体は成体に比べ海洋酸性化に対して脆弱であると考えられている (Kurihara 2008, Clark et al. 2009, Comeau et al. 2010). 例えば, Thabet et al. (2015) では, 亜寒帯から温帯域に分布する *Limacina retroversa* の原腸胚後期からベリジャー幼生期の個体を用いて室内実験を行い, 二酸化炭素分圧を増加させると, 死亡率の上昇と成長の遅延が起こることを報告している. 南極海に分布する *L. rangii* のベリジャー幼生は, 高水温とアラゴナイト未飽和によって, 死亡率の上昇および殻の溶解が実験的に確認されている (Gardner et al. 2018). また, 現場長期観測により, 1979年から2010年の東部北太平洋では *L. helicina* の個体数が減少傾向にあること (Mackas & Galbraith 2012), 1955年から2006年の北西部北大西洋では個体数の変動傾向が見られないこと (Head & Pepin 2010) が報告されている. しかし, これまでの現場長期観測では成体のみを対象にしており, ベリジャー幼生期を含む初期発育段階を対象とした研究は行われていない. 加えて, 初期発育段階の個体数とアラゴナイト飽和度との直接的な比較も行われていないため, 現場環境で初期発育段階の個体に対する酸性化の影響を調査した例は殆どないのが現状である.

本研究は, 秋季の北極海海盆域および陸棚域におい

て, ニスキン採水器およびバケツにより表層  $0\text{--}50\text{ m}$  を7層に分けて採水を行い, *L. helicina* のベリジャー幼生および幼体の鉛直微細分布を明らかにすることを目的とした. さらに, その分布と物理的 (躍層強度), 化学的 (アラゴナイト飽和度) 環境要因と比較し, 本種の分布に影響を与える要因について考察した.

## 材料と方法

2019年10月20–26日にかけて, 海洋研究開発機構の海洋地球研究船みらい MR19-03C 航海の途上の4観測点 (St. 39, 45, 49, 54) で合計6回にわたり夜間に *L. helicina* の採集を行った (Fig. 1, Table 1). ニスキン採水器を用いて深度  $5, 10, 20, 30, 40, 50\text{ m}$  層からそれぞれ  $12\text{ L}$  の海水を採水し, またバケツを用いて海表面より約  $20\text{ L}$  を採水した. ただし St. 49 では, 深度  $50\text{ m}$  の代わりに深度  $75\text{ m}$  での採水を実施した. 採水後, 船上実験室にて海水を目合い  $63\text{ }\mu\text{m}$  のメッシュでゆっくりと濾過し, メッシュ上に残った個体を実顕微鏡下で計数した. その後, 試料をエタノール  $99.5\%$  で固定して陸上実験室に持ち帰り, 実顕微鏡下で殻径を接眼マイクロメータを用いて計測した. 本種の発育段階は Lalli & Wells (1978) のサイズ区分に従い, 殻径  $< 0.3\text{ mm}$  をベリジャー幼生, 殻径  $0.3\text{--}4.0\text{ mm}$  を幼体とした.

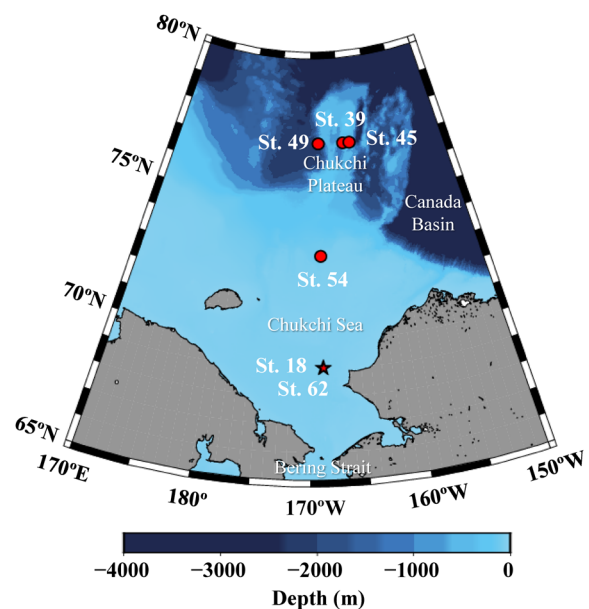


Fig. 1. Location of the sampling stations (red circles) in the Pacific sector of the Arctic Ocean during 20–26 October 2019. The solid star indicates the location where many adults *Limacina helicina* were collected by vertical hauls of a rind net ( $335\text{ }\mu\text{m}$  mesh).

Table 1. CTD data collected in the Arctic Ocean during 20–26 October 2019.

Station ID	Bottom depth (m)	Latitude (N)	Longitude (W)	Date (UTC-11h)	Start	End
39-4	687	77°00.28'	164° 59.75'	20 Oct.	23:43	0:42
39-5	685	77°00.10'	164° 59.57'	21 Oct.	23:27	0:28
39-7	697	77°00.23'	165° 00.16'	23 Oct.	23:09	0:08
45	437	77°00.01'	164° 00.01'	22 Oct.	19:30	20:24
49	1896	77°00.22'	168° 46.13'	24 Oct.	21:59	23:46
54	61	73°00.03'	168° 45.04'	26 Oct.	2:08	2:30

ニスキンまたはバケツによる採水とは別途、水深 42 m (海底直上-10 m の深度) から海面までのリングネット (口径 80 cm, 目合い 335  $\mu\text{m}$ ) の鉛直曳きにより *L. helicina* 成体を、St. 18 (69° 0.62' N, 168° 45.63' W) および St. 62 (69° 0.09' N, 168° 41.27' W) で採集した (Fig. 1). 採集した成体を、濾過海水で満たした 500 mL ボトルに入れ、4°C で 8–21 日間飼育し、産卵の有無を確認した。

本種の採集を行った 4 観測点において採水と同時に水温、塩分および蛍光値 (685 nm) を CTD により測定した。また、Ladd & Stabeno (2012) の以下の式を用いて躍層強度指数 (SI,  $\text{J m}^{-2}$ ) を計算し、水柱の成層強度の評価を行った。

$$SI = - \int_{-h}^0 (\rho - [\rho]) g dz; [\rho] = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 \rho dz$$

ここで、 $\rho$  は密度を、 $h$  は水柱の深度を示す。

また、*L. helicina* の採集を行った同深度の採水試料について、船上実験室において DIC-TA 測定装置 (Nippon ANS, Inc., Japan) を使用し、溶存無機炭素 (DIC) および全アルカリ度 (TA) を測定した。得られた水温、塩分、DIC および TA から Carbon Dioxide Information Analysis Center (CDIAC) が提供する計算プログラム CO2SYS (Lewis & Wallace 1998) を用いてアラゴナイト飽和度 ( $\Omega_{Ar}$ ) を算出した。

## 結 果

### 環境要因

各観測点の深度 0–50 m の水温は  $-1.0$ – $2.5^\circ\text{C}$ 、塩分は 29.1–32.7 psu、蛍光値は 0.1–0.7 であった (Fig. 2)。いずれの観測点においても躍層が見られたが、陸棚域 (St. 54) と海盆域 (St. 39, 45, 49) で傾向が異なっていた。海盆域 (St. 39, 45, 49) では、深度約 20–30 m から海表面にかけて海水融解水による混合層があり、その下に強固な塩分躍層が確認された。一方、陸棚域 (St. 54) では、深度 0–10 m に表層混合層が、深度 10 m と 30 m に弱い躍層が確認された。この観測点は表層混合層内の塩分は約 31.6 psu と他の観測点より高かった (Fig. 2)。各観測点の成層化強度は、海

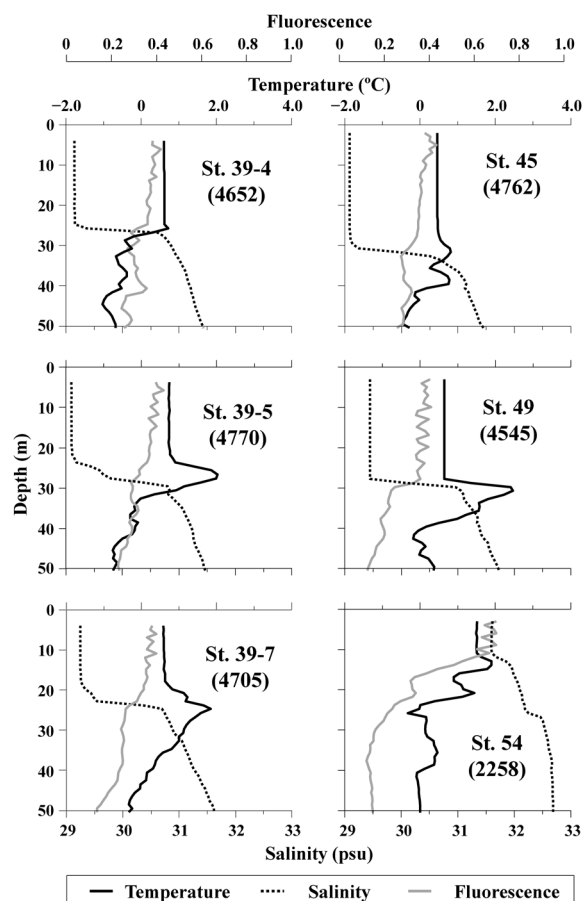


Fig. 2. Vertical profiles of temperature (black solid lines), salinity (black dotted lines) and fluorescence (grey solid lines) at each station in the Pacific sector of the Arctic Ocean during 20–26 October 2019. The values in parentheses indicate the stratification strength ( $\text{J m}^{-2}$ ) of the water column (0–50 m) at each station.

盆域で高く、陸棚域の St. 54 で低かった。いずれの観測点においても、混合層内の蛍光値は、躍層以深より高いものの、その値は約 0.4–0.7 と低かった。

各観測点の  $\Omega_{Ar}$  の値は 1.17–1.67 の範囲であり、アラゴナイト未飽和な状態ではなかった (Fig. 3)。St. 39, 45, 49 の  $\Omega_{Ar}$  の値は、海表面近くは 1.2 前後であり、深度 30 m もしくは 40 m で極大値を示した。St. 54 の深度 5 m の  $\Omega_{Ar}$

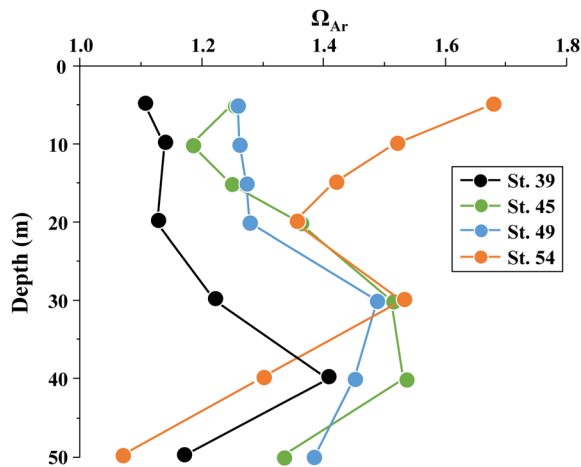


Fig. 3. Vertical profiles of  $\sigma_{Ar}$  at each station in the Pacific sector of the Arctic Ocean during 20–26 October 2019.

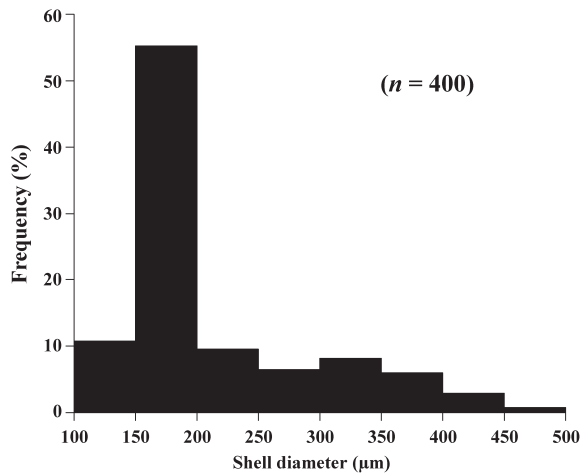


Fig. 4. Histograms showing the shell diameter of *Limacina helicina* collected from six stations in the Pacific sector of the Arctic Ocean during 20–26 October 2019.

の値は1.67と他の観測点より大幅に高く、水柱全体においても最も高かった (Fig. 3).

#### *Limacina helicina* のサイズ組成と鉛直微細分布

本研究でニスキンボトルによって採集した400個体の *L. helicina* の殻径は125–480  $\mu\text{m}$  の範囲にあり、平均  $208 \pm 79 \mu\text{m}$  であった (Fig. 4). 採集された個体から成体は確認されず、82%は殻径300  $\mu\text{m}$  未満のベリジャー幼生であり、残りの18%は幼体であった。また、損傷・破損した殻を持った個体は確認されなかった。

本種はSt. 54を除き、塩分躍層以浅の深度0–20 mに分布が主に集中しており、40 m以深では出現個体数が少ないことが明らかとなった (Fig. 5). 本種はSt. 49の深度5 mで最大出現個体数2583 ind.  $\text{m}^{-3}$  が確認されたが、こ

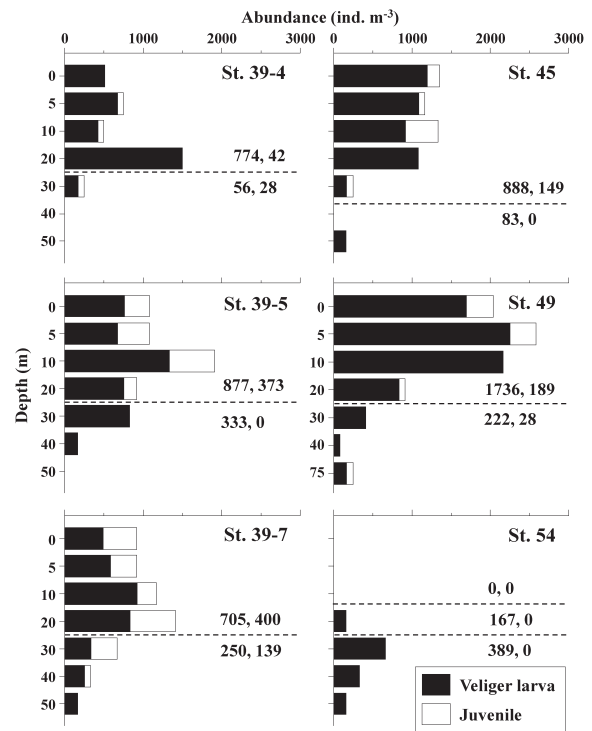


Fig. 5. Vertical distribution of *Limacina helicina* at each station in the Pacific sector of the Arctic Ocean during 20–26 October 2019. The numbers in each panel indicate the mean abundance of veligers (black bars) and juveniles (white bars) in the upper and lower layers. The dashed lines indicate the depth of the halocline at each station.

こでベリジャー幼生が最大出現個体数2250 ind.  $\text{m}^{-3}$  を記録した。また、幼体はSt. 39–7の深度20 mにおいて最大出現個体数583 ind.  $\text{m}^{-3}$  を記録した。St. 54を除いて、躍層上下間で平均個体数を比較すると、躍層以深に比べて躍層以浅では、ベリジャー幼生は7.6倍で、幼体は8.2倍であった。St. 54では深度0–10 mに個体は出現せず、深度20–50 mに出現したが、他の観測点より出現個体数は低かった。ベリジャー幼生と幼体の分布を比較したところ、両者で明確な差は見られなかった。

#### 考 察

##### ベリジャー幼生および幼体の鉛直分布

本種のベリジャー幼生は、深度50 m以浅に分布することが知られているが (Kobayashi 1974, Shkoldina 1999), 本研究によりベリジャー幼生の分布が深度0–30 mに特に集中することが明らかとなった。この主な理由としては、ベリジャー幼生が正の走光性を持っているため (Paranjape 1968), 海表面近くの光強度が強い層に集中して分布していると考えられる。また、本種の成体は乱流



を避けるために、最表層である0–4 mを避けることが報告されている (Gilmer & Harbison 1991). 本研究においても、ベリジャー幼生および幼体の出現個体数の極大は深度5, 10および20 m層にあり、海表面に近づくにつれて出現個体数が減少していたことは、乱流を避けるためだと考えられる。

本研究により、本種のベリジャー幼生および幼体は、海水融解水由来の塩分30 psu未満の低塩分水中でも生息可能であることが現場観測から明らかとなった。同時に、強固な塩分躍層は本種の鉛直分布を強く制限している可能性がある。一般に、動物プランクトンの鉛直分布には躍層の存在が関係する (Yamaguchi 2015). 本種のベリジャー幼生は、面盤の繊毛運動により遊泳している (Paranjape 1968). 同様の様式で遊泳する腹足綱の *Crepidipatella peruviana* (Lamarck, 1822) のベリジャー幼生 (殻長: 350  $\mu\text{m}$ ) の遊泳速度は、塩分32 psuにおいて  $0.64 \text{ mm s}^{-1}$  と低く、低塩分ほど遊泳速度が低下する (Montory et al. 2014). 一方、翼足による遊泳を行う *L. helicina* 幼体では、殻径1.6–2.0 mmの個体で平均遊泳速度  $15\text{--}26 \text{ mm s}^{-1}$  (Murphy et al. 2016), 殻径1.0–3.4 mmで  $13\text{--}44 \text{ mm s}^{-1}$  (Chang & Yen 2012) と報告されている。これらの遊泳速度を用いて、本種のベリジャー幼生および幼体が深度40 mから10 mへ移動するためには、それぞれ13.02時間と0.19–0.64時間が必要と算出できる。ただしこれは、30 mを絶え間なく一直線で移動した場合の時間であることに留意されたい。これより、幼体に関しては躍層以深から躍層以浅へ移動の可能性は否定できないが、ベリジャー幼生に関しては移動してきたとは考えづらい。前述の通り、本種ベリジャー幼生は正の走光性があることも考慮すると、本種の成体が躍層以浅で産卵し、孵化した幼生が物理環境 (光, 躍層, 海表面での混合) の影響を受けながらも躍層以浅で高い出現個体数を維持していたと考えられる。一方、陸棚域 (St. 54) では躍層以深に多く出現した。この観測点における躍層強度は、他の地点と比べて低かった。躍層強度について、南東部ベーリング海陸棚域 (水深70 m) では、最も躍層が発達する8月において平均で  $4862 \text{ J m}^{-2}$  を示し、その後冷却と混合により急速に低下し、10月中旬には  $2000 \text{ J m}^{-2}$  を下回る (Ladd & Stabeno 2012). このことから St. 54 は、成層が崩壊しつつある秋季に類似していたと考えられるが、躍層以浅で幼生が出現していない事実から判断すると、幼生の遊泳能力では超えられない躍層強度であったと推察される。一方で、陸棚域ではベーリング海峡から流入してくる複数の水塊が鉛直的に重なり合うことが知られており、塩分によって表層混合層 (0–10 m) は Alas-

kan Coastal Water (< 31.8), 10–30 m は Bering Shelf Water (31.8–32.5), 30 m 以深は Anadyr Water (> 32.5) に区分される (Coachman et al. 1975). つまり、陸棚域の St. 54 では、太平洋由来の水塊 (主に Anadyr Water) によって本種の幼生が輸送されてきた可能性が考えられる。ミトコンドリア DNA の COI 遺伝子に基づくハプロタイプ解析により、遺伝的に同一の個体群が西部北太平洋からカナダ北極海やハドソン湾まで分布していることから (Shimizu et al. 2018), 北太平洋亜寒帯域から北極海への輸送は恒常的に見られる現象と考えられる。

### 産卵について

本種の産卵について、スバル諸島では9月 (Gannefors et al. 2005), 北極海中央部では5–8月 (Kobayashi 1974) が主要な産卵期であり、共に秋 (9月) から冬 (11–3月) にかけてベリジャー幼生が出現することを確認している。本研究においても、北極海の陸棚域 (St. 18, 62) において、本種の成体が採集され、そのうち数個体は産卵を行った。Paranjape (1968) によると、水温  $13^\circ\text{C}$  における本種の飼育実験では、産卵から孵化を経て殻径  $200 \mu\text{m}$  に成長するまで30日余りを必要とする。また、夏季の南極海における研究では、水温  $-0.9^\circ\text{C}$  以下における殻の成長速度が  $6.8 \mu\text{m day}^{-1}$  と報告されている (Weldrick et al. 2021). 本研究でニスキ採水器またはバケツ採水により採集された個体の平均殻径は  $208 \mu\text{m}$  であることと、本研究で観測された水温 ( $-1.0\text{--}2.5^\circ\text{C}$ ) が上述の条件よりも低いことから、海盆域表層で見られた多くの個体の産卵時期は、調査時期の少なくとも1ヶ月以上前であると考えられる。一方、陸棚域 (St. 18 と 62 で、水温  $2.0\text{--}5.8^\circ\text{C}$ ) では調査時期においても活発に産卵が行われていたことから、本種の産卵時期には海域差があることが示唆される。

### アラゴナイト未飽和水による *L. helicina* 初期発育段階への影響

北極海は海洋酸性化に対して脆弱な海域であり (Yamamoto-Kawai et al. 2009), すでにアラゴナイト未飽和 ( $\Omega_{\text{Ar}}$  が1を下回っている状態) となっている海域がいくつか観測されている (Bates et al. 2009, Chierici & Fransson 2009, Yamamoto-Kawai et al. 2009). 特に、カナダ海盆表層 (0–20 m) では既に海水がアラゴナイト未飽和の状態となっており、これは海水が融解することを契機に、融解水による希釈、光環境改善による植物プランクトン光合成速度の増加、および海表面の二酸化炭素吸収の上昇が起り、結果的に  $\Omega_{\text{Ar}}$  が低下しているためと考えられ

ている (Yamamoto-Kawai et al. 2009). 本研究では, *L. helicina* を採集した全ての観測点および深度0-50 mで $\Omega_{Ar}$ の値が1を上回っており, 未飽和な状態ではなく, 損傷や融解した殻を持った個体も採集されなかった. St.39, 45, 49が位置するチャクチ海台周辺では, 東に位置するカナダ海盆よりも $\Omega_{Ar}$ が高く, 深度0-20 mにおいて1を下回らないことが観測されている (Yamamoto-Kawai et al. 2009). これは, チャクチ海台周辺が, カナダ海盆表層にあるポーフォート循環の外に位置し, 陸棚域由来の海水が流入することにより (Nishino et al. 2011), 上述のような海水融解水による $\Omega_{Ar}$ 低下の効果が弱いためと考えられる. 一方で, 近年, 海水融解に伴い, カナダ海盆表層でのポーフォート循環が強化され, その外縁に沿って陸棚水が海盆域 (本研究で調査したチャクチ海台) に流入することで, 一次生産が増加する可能性が示唆されている (Nishino et al. 2011). さらに, チャクチ海台域は, 北極海の中でも最も海水融解が進行している海域に位置するため (Stroeve et al. 2007, Comiso et al. 2008, Markus et al. 2009), 今後,  $\Omega_{Ar}$ の低下が見られる可能性は否定できない. *L. helicina*は $\Omega_{Ar}$ が1より低い状況下でもアラゴナイトの殻を伸長させることができるが, 殻の劣化が早まるため, 結果的に生存を脅かすと考えられている (Comeau et al. 2009, Lischka et al. 2011). 本研究では, 現場観測で海洋酸性化による本種初期発育段階への影響を明確に示すことはできなかったが, 今後, 太平洋側北極海において海水衰退が加速し, 表層海水中の $\Omega_{Ar}$ が更に減少すれば, 本種の生活史に影響を及ぼすことが危惧されるため, さらなる調査が求められる.

## 謝辞

本研究に用いた試料採集にご協力を頂きましたJAMSTEC海洋地球研究船みらいの船長, 士官ならびに乗組員の方々, 同乗された研究者の方々に厚く御礼申し上げます. アラゴナイト飽和度の計算にご協力いただきました東京海洋大学の川合美千代博士に感謝申し上げます. 本研究は北極域研究推進プロジェクト (ArCS) および北極域研究加速プロジェクト (ArCS II) において実施されました. また本研究の一部は, 公益財団法人水産無脊椎動物研究所の個別研究助成および北極域研究共同推進拠点研究者コミュニティ支援事業の補助を受けて実施しました.

## 引用文献

Bates NR, Mathis JT, Cooper LW (2009) Ocean acidification and biologically induced seasonality of carbonate mineral saturation states

in the western Arctic Ocean. *J Geophys Res* 114: C11007.

Bednaršek N, Feely RA, Reum JCP, Peterson B, Menkel J, Alin SR, Hales B (2014) *Limacina helicina* shell dissolution as an indicator of declining habitat suitability owing to ocean acidification in the California Current Ecosystem. *Proc R Soc B* 281: 20140123.

Boldt JL, Halderson LJ (2003) Seasonal and geographic variation in juvenile pink salmon diets in the northern Gulf of Alaska and Prince William Sound. *Trans Am Fish Soc* 132: 1035-1052.

Chierici M, Fransson A (2009) Calcium carbonate saturation in the surface water of the Arctic Ocean: undersaturation in freshwater influenced shelves. *Biogeosciences* 6: 2421-2432.

Clark D, Lamare M, Barker M (2009) Response of sea urchin pluteus larvae (Echinodermata: Echinoidea) to reduced seawater pH: a comparison among a tropical, temperate, and a polar species. *Mar Biol* 156: 1125-1137.

Coachman LK, Aagaard K, Tripp RB (1975) Bering Strait: The Regional Physical Oceanography. University of Washington Press, Seattle, 172 pp.

Comeau S, Gorsky G, Jeffree R, Teyssié J-L, Gattuso J-P (2009) Impact of ocean acidification on a key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*). *Biogeosciences* 6: 1877-1882.

Comeau S, Gorsky G, Alliouane S, Gattuso J-P (2010) Larvae of the pteropod *Cavolinia inflexa* exposed to aragonite undersaturation are viable but shell-less. *Mar Biol* 157: 2341-2345.

Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35: L01703.

Conover RJ, Lalli CM (1972) Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a pteropod mollusc. *J Exp Mar Biol Ecol* 9: 279-302.

Gannefors C, Böer M, Kattner G, Graeve M, Eiane K, Gulliksen B, Hop H, Falk-Petersen S (2005) The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy. *Mar Biol* 147: 169-177.

Gardner J, Manno C, Bakker DCE, Peck VL, Tarling GA (2018) Southern Ocean pteropods at risk from ocean warming and acidification. *Mar Biol* 165: 8, <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3261-3>.

Gilmer RW, Harbison GR (1991) Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in midsummer. *Mar Ecol Prog Ser* 77: 125-134.

Head EJH, Pepin P (2010) Spatial and inter-decadal variability in plankton abundance and composition in the Northwest Atlantic (1958-2006). *J Plankton Res* 32: 1633-1648.

Hunt BPV, Pakhomov EA, Hosie GW, Siegel V, Ward P, Bernard K (2008) Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Prog Oceanogr* 78: 193-221.

Hunt B, Strugnell J, Bednaršek N, Linse K, Nelson RJ, Pakhomov E, Seibel B, Steinke D, Würzberg L (2010) Poles apart: The "bipolar" pteropod species *Limacina helicina* is genetically distinct between the Arctic and Antarctic Oceans. *PLoS ONE* 5: e9835, doi:10.1371/journal.pone.0009835.

Karnovsky NJ, Hobson KA, Iverson S, Hunt GL Jr (2008) Seasonal changes in diets of seabirds in the North Water Polynya: a multiple-indicator approach. *Mar Ecol Prog Ser* 357: 291-299.

Kerswill CJ (1940) The distribution of pteropods in the waters of eastern Canada and Newfoundland. *J Fish Res Board Can* 5: 23-31.

Kobayashi HA (1974) Growth cycle and related vertical distribution of the thecosomatous pteropod *Spiratella* ("*Limacina*") *helicina* in the central Arctic Ocean. *Mar Biol* 26: 295-301.

Kurihara H (2008) Effects of CO<sub>2</sub>-driven ocean acidification on the early developmental stages of invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 373: 275-284.

Ladd C, Stabeno PJ (2012) Stratification on the eastern Bering Sea shelf revisited. *Deep-Sea Res II* 65-70: 72-83.

- Lalli CM (1970) Structure and function of the buccal apparatus of *Clione limacina* (Phipps) with a review of feeding in gymnosomatous pteropods. *J Exp Mar Biol Ecol* 4: 101–118.
- Lalli CM, Gilmer RW (1989) Pelagic snails: The biology of holoplanktonic gastropod mollusks. Stanford University Press, Stanford, 276 pp.
- Lalli CM, Wells FE (1978) Reproduction in genus *Limacina* (Opisthobranchia: Thecosomata). *J Zool* 186: 95–108.
- Lebour MV (1931) *Clione limacina* in Plymouth Waters. *J Mar Biolog Assoc UK* 17: 785–795.
- Lewis ER, Wallace DWR (1998) Program developed for CO<sub>2</sub> system calculations. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, 21 pp.
- Li WKW, McLaughlin FA, Lovejoy C, Carmack EC (2009) Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. *Science* 326: 539.
- Lischka S, Büdenbender J, Boxhammer T, Riebesell U (2011) Impact of ocean acidification and elevated temperatures on early juveniles of the polar shelled pteropod *Limacina helicina*: mortality, shell degradation, and shell growth. *Biogeosciences* 8: 919–932.
- Mackas DL, Galbraith MO (2012) Pteropod time-series from the NE Pacific. *ICES J Mar Sci* 69: 448–459.
- Markus T, Stroeve JC, Miller J (2009) Recent changes in Arctic sea ice melt onset, freezeup, and melt season length. *J Geophys Res* 114: C12024.
- Montory JA, Pechenik JA, Diederich CM, Chaparro OR (2014) Effects of low salinity on adult behavior and larval performance in the intertidal gastropod *Crepidatella peruviana* (Calyptreaeidae). *PLoS ONE* 9: e103820.
- Murphy DW, Adhikari D, Webster DR, Yen J (2016) Underwater flight by the planktonic sea butterfly. *J Exp Biol* 219: 535–543.
- Nishino S, Kikuchi T, Yamamoto-Kawai M, Kawaguchi Y, Hirawake T, Itoh M (2011) Enhancement/reduction of biological pump depends on ocean circulation in the sea-ice reduction regions of the Arctic Ocean. *J Oceanogr* 67: 305–314.
- Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, et al. (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437: 681–686.
- Paranjape MA (1968) The egg mass and veligers of *Limacina helicina* Phipps. *Veliger* 10: 322–326.
- Seibel BA, Dymowska A, Rosenthal J (2007) Metabolic temperature compensation and coevolution of locomotory performance in pteropod molluscs. *Integr Comp Biol* 47: 880–891.
- Seibel BA, Maas AE, Dierssen HM (2012) Energetic plasticity underlies a variable response to ocean acidification in the pteropod, *Limacina helicina antarctica*. *PLoS ONE* 7: e30464.
- Shimizu K, Kimoto K, Noshita K, Wakita M, Fujiki T, Sasaki T (2018) Phylogeography of the pelagic snail *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in the subarctic western North Pacific. *J Molluscan Stud* 84: 30–37.
- Shkoldina LS (1999) Vertical distribution of the pteropod *Limacina helicina* in the sea of Okhotsk during the summer. *Russ J Mar Biol* 25: 372–381.
- Stroeve J, Holland MM, Meier W, Scambos T, Serreze M (2007) Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophys Res Lett* 34: L09501.
- Thabet AA, Maas AE, Lawson GL, Tarrant AM (2015) Life cycle and early development of the thecosomatous pteropod *Limacina retro-versa* in the Gulf of Maine, including the effect of elevated CO<sub>2</sub> levels. *Mar Biol* 162: 2235–2249.
- Weldrick, CK, Makabe, R, Mizobata, K, Moteki, M, Odate, T, Takao, S, Trebilco, R, Swadling, KM (2021) The use of swimmers from sediment traps to measure summer community structure of Southern Ocean pteropods. *Polar Biol* 44: 457–472.
- Yamaguchi A (2015) Inter-oceanic comparison of planktonic copepod ecology (vertical distribution, abundance, community structure, population structure and body size) between the Okhotsk Sea and Oyashio region in autumn. *J Nat Hist* 49: 2743–2757.
- Yamamoto-Kawai M, McLaughlin FA, Carmack EC, Nishino S, Shimada K (2009) Aragonite undersaturation in the Arctic Ocean: effects of ocean acidification and sea ice melt. *Science* 326: 1098–1100.
- Yamazaki T, Kuwahara T (2017) A new species of *Clione* distinguished from sympatric *C. limacina* (Gastropoda: Gymnosomata) in the southern Okhotsk Sea, Japan, with remarks on the taxonomy of the genus. *J Molluscan Stud* 83: 19–26.