原著 [Original article]

尾瀬ヶ原のアカシボ現象に関する研究
— 尾瀬ヶ原のアカシボにみられる無脊椎動物 —

福原 晴夫¹⁾・大高 明史²⁾・木村 直哉³⁾・菊地 義昭⁴⁾・山本 鎔子⁵⁾・
落合 正宏⁶⁾・福井 学⁷⁾・野原 精一⁸⁾・尾瀬アカシボ研究グループ⁹⁾

Researches on red snow "Akashibo" in the Ozegahara mire Central Japan:
occurrence of invertebrates in red snow "Akashibo"

Haruo FUKUHARA¹⁾, Akifumi OHTAKA²⁾, Naoya KIMURA³⁾, Yoshiaki KIKUCHI⁴⁾, Yoko YAMAMOTO⁵⁾,
Masahiro OCHIAI⁶⁾, Manabu FUKUI⁷⁾, Seiichi NOHARA⁸⁾ and Oze Akashibo Research Group⁹⁾

Abstract

Various invertebrates, nematodes, oligochaetes, harpacticoids, tardigrades, cladocerans, mites, larvae of dipteran insects (tipulids, ceratopogonids and chironomids), appeared internivean and supranivean in Akashibo snow, a kind of red snow in the Ozegahara Mire, an extensive marshland in Central Japan (altitude 1400 m, area 7.6 km²). Densities of total animals were $2.4\text{--}3.6 \times 10^4$ ind m⁻² in internivean and $0.3\text{--}2.2 \times 10^3$ ind m⁻² on supranivean. These invertebrates seemed to migrate up from the peat surface into snow due to a decline of decrease in oxygen concentrations at subnivean environments and in/on snow during the development of Akashibo. The food web on Akashibo snow is discussed from the viewpoint of snow ecology.

Key words: red snow, Ozegahara, mire, Akashibo, Harpacticoida, invertebrate

摘 要

春の融雪期に、尾瀬ヶ原の一部で、例年「アカシボ」と呼ばれる彩雪現象がみられる。このアカシボ雪の中や表面に、線虫類、ソコミジンコ類、ケンミジンコ類、ミズダニ類、クマムシ類、貧毛類、ガガンボ科幼虫、ヌカカ科幼虫、ユスリカ科幼虫などが出現した。この中でも特に、ソコミジンコ類、貧毛類、ガガンボ科幼虫、ヌカカ科幼虫、ユスリカ科幼虫の密度が高かった。見本園アカシボの総密度は雪中で $2.4 \sim 3.6 \times 10^4$ 個体 m⁻²、雪表面で $0.3 \sim 2.2 \times 10^3$ 個体 m⁻² であった。見本園の根雪前、融雪後のアカシボ残存物中にはアカシボ雪と共通の分類群が出現することより、アカシボ雪の無脊椎動物は湿原

¹⁾ 新潟大学教育人間科学部 〒950-2181 新潟市五十嵐 2-8050. Faculty of Education and Human Sciences, Niigata University, 2-8050 Ikarashi, Niigata 950-2181, Japan (E-mail: fukuhara@ed.niigata-u.ac.jp)

²⁾ 弘前大学教育学部 〒036-8560 弘前市文京町 1. Faculty of Education, Hirosaki University, 1 Bunkyou-cho, Hirosaki, Aomori 036-8560, Japan

³⁾ (株) グリーンシグマ 〒950-2042 新潟市坂井 700-1. Green Sigma Cooperation, 700-1 Sakai, Niigata 950-21, Japan

⁴⁾ 茨城大学広域水圏科学教育研究センタ 〒311-2402 茨城県潮来市大生 1375. Center of Water Environment Studies, Ibaragi University, 1375 Itako, Ibaragi 311-2402, Japan

⁵⁾ 元明治大学農学部 〒194-0042 東京都町田市東玉川学園 1-28-5. 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo, 194-0042, Japan

⁶⁾ 徳島文理大学工学部 〒769-2193 香川県さぬき市志度 1314-1. Faculty of Engineering, Tokushima Bunri University, Sanuki, Kagawa 769-2193, Japan

⁷⁾ 北海道大学低温科学研究所 〒060-0819 札幌市北区北 19 条西 8 丁目, Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, kita-19, Nishi-8, Kitaku, Sapporo 060-0819, Japan

⁸⁾ 独立法人国立環境研究所生物圏環境研究領域 〒305-0053 つくば市小野川 16-2. Environmental Biology Division, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan

⁹⁾ 連絡先 福原晴夫. Contact with Haruo FUKUHARA

の土壤動物に由来するものと推定された。土壤動物がアカシボ雪中に移動する原因として、融雪期に積雪下の地表面が湛水すること、溶存酸素濃度が低下すること、さらにアカシボ雪の形成時に Fe^{2+} の酸化のために、酸素が消費され、雪中の酸素濃度が低下することが推定された。雪原食物網研究の重要性について考察した。

キーワード：赤雪、尾瀬ヶ原、湿原、アカシボ、ソコミジンコ科、無脊椎動物

(2005 年 11 月 4 日受付：2006 年 6 月 6 日受理)

はじめに

雪の表面が赤や緑、ピンク、黄色、時として黒に彩色する現象は、世界各地の山岳地帯や極地で知られ (Kol, 1964; Muller et al., 1998; Hoham and Duval, 2001), 本邦においても、白馬岳八方山、尾瀬ヶ原、烏帽子岳、東北地方の水田など多くの場所から報告されている (小林・福島, 1952; Fukuhara et al., 2002; 山本ら, 2004)。この彩色雪には、藻類、細菌、カビ類が含まれており、このうち藻類が着色の主原因となっている (Fukushima, 1963; Kol, 1964, 1968; Hoham and Ling, 2000)。特に赤雪の原因として *Chlamydomonas* や *Chloromonas* などの緑藻類が世界各地から知られており、分布や生理生態学的な多くの研究が行われてきている (Hoham and Mullet, 1979; Hoham et al., 1979; Newton, 1982; Ling, 1996; Muller et al., 1998)。

一方、雪や氷を生育の場とする一群の無脊椎動物、水生昆虫の幼虫や小型甲殻類 (Crustacea)、輪虫類 (Rotatoria)、貧毛類 (Oligochaeta)、渦虫類 (Turbellaria) も知られている。例えば、氷河の涵養域や消耗域にはヤマユスリカ属 (Chironomidae: *Diamesa*) の幼虫やヒョウガソコミジンコ (Harpacticoida: *Glaciella yalensis*)、トビムシ類 (Collembola)、コオリミミズ類 (Oligochaeta: Enchytraeidae) などが cryoconite-hole (McIntyre, 1984) と呼ばれる穴状のプールや氷粒間隙に生育し、細菌や藻類を餌として生活している (Tynen, 1970; Kohshima, 1984; 幸島, 1994; Kikuchi, 1994, Grongard et al., 1999)。また、極地や高山の積雪地帯には、雪の下や雪の中、雪の上で活動し、低温耐性をもつ動物群、貧毛類や巻貝 (Gastropoda)、ムカデ類 (Chilopoda)、ダニ類 (Acarina)、トビムシ類などが nival fauna として知られている (Schmidt and Lockwood, 1992; Jones, 1999; Aitchison, 2001, Graham and Davies, 2005)。海洋においても、北極海や南極海の海氷表面や水中で生活する扁形動物や輪虫類、線虫類 (Nematoda)、ヨコエビ類 (Amphipoda)、ケンミジンコ類 (Cyclopoida) などが知られている (Horner et al., 1992; Gradinger, 1999; Melnikov et al., 2002; Werner

2005)。赤雪の中にも繊毛虫類 (Ciliata)、クマムシ類 (Tardigrada)、輪虫類、線虫類の存在が報告されている (Hoham et al., 1993; Milius, 2000; Hoham and Duval, 2001)。このように、雪や氷の内部や表面、それらの融解した湛水域は、低温に適応した生物群による独特の生態系をなしている。しかしこのうち赤雪などの彩雪中の無脊椎動物相の詳細や出現密度についてはほとんど報告されていない (Hoham et al., 1993)。本邦においては、彩雪藻類や菌類については Fukushima (1963) による詳細な報告があるが、無脊椎動物相については報告はない。

尾瀬ヶ原の融雪期にはいくつかの場所で「アカシボ現象」と呼ばれる赤雪が広範囲に発生する (Fukuhara et al. 2002; 山本ら 2004; Yamamoto et al., 印刷中)。この原因として小林・福島 (1952) は、湿地の赤色の鉄分が毛管現象により雪中を上昇した鉄サビによるとしたが、その後調査は行われず詳細は不明であった。しかし我々は、尾瀬ヶ原のアカシボ現象は、(1) 着色の原因の一つがこれまで報告されていない緑藻類の一種、*Hemitoma* sp. による赤雪の一種であること、(2) アカシボの雪の中に多くの分類群の小型の無脊椎動物が密度高く出現すること、(3) アカシボは非積雪期にも泥炭の表面に残存しており、年間を通じて存在する、という 3 点においてこれまで世界各地で報告されてきた赤雪現象とは異なる特徴を有することを予報的に報告した (Fukuhara et al., 2002)。

尾瀬のアカシボ現象について、本シリーズで地形・水文学的、化学的、微生物学的側面が詳述されていく。本稿では、これまでの尾瀬ヶ原を中心とした調査をまとめ、非積雪期、融雪期におけるアカシボ内の無脊椎動物相とその密度を明らかにし、アカシボ雪に見られるこれらの由来について述べる。

調査地の概要

尾瀬ヶ原 (Fig. 1) の起源や自然についてはこれまで 3 回の総合学術調査が報告されている (Hara, 1982; 尾瀬総合学術調査団, 1998)。アカシボは尾瀬ヶ原、尾瀬沼

Fig. 1. Maps showing location of the Ozegahara mire and study area. A: location of the Ozegahara. B: Ozegahara mire (colored area); contours above 1600 m are omitted. C: Mihonen and Akashibo area (colored) in the Yamanohana area (original map cited was from Kanai (1999)). St. C; Sampling point of control area. Contour intervals indicate relative height in m when central part of the Ozegahara mire (The Nakatashiro Cross) is taken as 100. Areas beyond forest and bush are left unmarked.

図1. 尾瀬ヶ原の位置と調査地. A: 尾瀬ヶ原の位置. B: 尾瀬ヶ原と見本園の位置. 1600 m 以上の等高線は省かれている. C: 山の鼻田代研究見本園. アカシボ域は色付きの部分に発生する. St. C はアカシボの発生しない対照地の採集地点. 原図は金井 (1999) による. 等高線は中田代十字路を 100 とした時の高さ (m) で周囲の森林と灌木地帯の外側は省略されている.

の両方で融雪期に発生するが (山本ら, 2004), 本研究では尾瀬ヶ原のアカシボを中心に調査を行なった.

尾瀬ヶ原は本邦でも有数の豪雪地帯にあり, 最高積雪は本調査地の山の鼻で約 3 m (1987 ~ 1988), 平年 10 月の下旬から 5 月の下旬または 6 月の月上旬までが根雪期間となる (群馬県, 1989). 山の鼻における 1 月の平均気温 (1989-1998) は -7.6°C である (尾瀬保護財団, 2006).

ある程度広範囲に発生するアカシボは尾瀬ヶ原の 4 ケ所から知られている (野原ら, 準備中). 本研究では山の鼻田代植物研究見本園 (以下, 見本園) に発生するアカシボを対象とした (Fig. 1). アカシボ発生域を含めた見本園の詳細は Fukuhara et al. (2002) に述べられてい

る. アカシボは見本園内のヨシとミズバショウが優占する場所で特に発生する傾向がある.

調査方法

非積雪期

アカシボ発生域では消雪後も泥炭表面上が赤褐色を呈し, 融雪期のアカシボ物質が残存した状態で降雪に至る秋まで認められる. アカシボ物質の層は約 2 cm 以下であるが泥炭との境は明瞭ではないため下部の泥炭表面を含めて, アカシボ残存物とした (以下アカシボ残存物).

1997 年 5 月 18 日に直径 10.5 cm のアクリル製コアサンプラーを用いて消雪直後の見本園アカシボ発生域の

7ヶ所においてアカシボ残存物を採集し、0.1 mm の篩で動物を集め、10%ホルマリンで固定した。同様な調査を消雪直後の1998年5月8日に9ヶ所で行った。根雪になる直前の1999年10月29日に同様に3ヶ所でアカシボ残存物を採集した。

融雪期

見本園におけるアカシボの発達段階については続報で詳述されるが、概要は以下の様である。アカシボ発達初期は積雪の内部約半分まで赤褐色に強く着色するが、雪表面は全く着色していない状態であり（積雪約1 m以上）、中期は積雪の内部が地表面から半分以上まで赤褐色に着色し、雪表面がやや着色している状態（積雪約0.5-1 m）、後期は積雪の内部全体が赤褐色に着色し、表面の着色も強く、多くの場合プール状の凹地が出来て融雪水が湛水している状態（積雪約0.5 m以下でプールの水深5-10 cm）である。

見本園のアカシボ発生域において1999年5月8日に発達中期（積雪約20～50 cm）、2000年5月21日に発達初期（積雪約70～110 cm）、同年5月27日に発達後期（積雪約20～40 cm）のアカシボ中の無脊椎動物を採集した。また、これまでにアカシボの発生が認められていないFig. 1 CのSt. C（対照地点）において、対照サンプルを採集した（1999年5月8日の積雪約60～80 cm、2000年5月21日の積雪130～160 cm、同年5月27日の積雪50～70 cm）。なお本稿においては、中期アカシボ、後期アカシボの状態の雪を特にアカシボ雪と呼ぶことにする。通常、直径4 cm、6 cm（1999年5月8日対照地点）又は10.5 cm（1999年5月8日のアカシボ雪）のアクリル製コアースンプラーを用いて、雪コアを採集した。4 cm コアーの場合は3～5本の混合サンプルとした。アカシボ雪表面に出ている無脊椎動物を採集するため、1999年5月8日、2000年5月21日、2000年5月27日に15 cm × 15 cm の方形枠を雪上におき、深さ5 cm までの雪を採集した。2000年5月27日にはSt. Cにおいて同様に対照サンプルを採集した。採集した雪をポリエチレン製袋に入れ、自然条件下で融かした後、0.1 mm の篩で動物を集め、10%ホルマリンで固定した。雪コア内または雪上の個体の中で肉眼的にみて活動している状態の個体を生存していると判断したが、個体の生死を区別して計数しなかった。固定したサンプルから双眼実体顕微鏡下で篩に残った動物をすべて拾い出し、同定・計数した。出現した動物には同定の困難な種が多く、本稿では貧毛類とカイアシ類以外は科以上の分類群

としてまとめて扱った。アカシボの同じ後期段階においても、アカシボ雪の中の無脊椎動物密度には、プール状アカシボで多くなるという傾向が見られた年度もあるが（Fukuhara et al., 2002）、3年間にわたる調査では、プール状アカシボとその他の場所で総密度に有意な差が認められなかった（密度の対数変換値のt検定, $p=0.207$ ）ため、密度は一調査時期を一括して扱った。

気温及び地表面温度、溶存酸素濃度

1999年10月30日から2000年6月19日まで、見本園のアカシボ発生域の地表面に自動温度測定用ロガー（ONSET, Optic StowAway）を設置し、1時間間隔で地表面の温度を測定した。また、山の鼻地区より約500 m離れた猫又川の橋桁下に同様の温度ロガーを設置し、気温の測定を行った。

融雪期の調査時に、雪コア採集直後にコア穴の最底部の水を二口注射器を用いて静かに採水し、ウインクラ法により溶存酸素を測定した。2001年4月29日の調査結果も合わせて示した。

結 果

アカシボ発生域の温度

見本園のアカシボ発生域に設置した温度ロガーによる1999年10月30日から約一ヶ月間、2000年5月20日から約一ヶ月間の地表面と気温の日変化をFig. 2に示す。日変化がほとんど認められなくなった1999年11月17日から6月2日までは根雪下にあったと思われる。1999年12月1日から2000年5月21日までの地表温度は0.4 °C（SD=0.3 °C、最低-0.1 °C、最高1.2 °C、 $n=4129$ ）であった。根雪以前では約2週間、消雪後では数日間、夜間に氷点下となり地表面は凍結と融解をくりかえしていたと思われる（Fig. 2）。アカシボ発達期間の5月7日から9日（1999年）までのアカシボ雪上に形成されたプール（水深約5 cm）の水温変化では18時～6時までは氷点下（-2～-4°C）で表面は凍結状態となり、昼間は約5°Cまで上昇していた（Fukuhara et al., 2002）。これらの温度変化から、少なくとも根雪前の2週間、消雪後の約1週間の地表面や、アカシボ発生中の雪表面とプールに出現していた無脊椎動物は夜間氷点下の凍結可能な条件におかれていたことになる。

アカシボ地域の積雪下の表面水の溶存酸素濃度

雪コアの採集直後に、コアの底には周囲からの水

Fig. 2. Changes in air temperature at Yamanohana area, and ground surface temperature at Mihonen study site measured automatically every hour. A: 30 Oct. 1999 ~ 30 Nov. 1999. B: 20 May 2000 ~ 20 Jun. 2000.

図2. 山の鼻地区の気温とアカシボ発生地点における地表温度の変化. 温度ロガーによる1時間ごとの測定. A: 1999年10月30日~同年11月30日. B: 2000年5月20日~同年6月20日.

Table 2. Densities (No m⁻²) of invertebrates in Akashibo snow. n indicates number of samples: n1; ϕ =6 cm, n2; ϕ =10.5 cm, n3; mixed sample of 3 cores (ϕ =4 cm), n4; mixed sample of 5 cores (ϕ =4 cm). Numbers in parentheses indicate total of average values.

表2. アカシボ雪中の無脊椎動物の密度 (個体 m⁻²). n はサンプル数を示す. n1 は直径 6 cm のコア, n2 は直径 10.5 cm のコア, n3 は直径 4 cm のコア 3 本の混合サンプル, n4 は直径 4 cm のコア 5 本の混合サンプル. () 内の数値は範囲の平均値を示す.

Taxon	8 May, 99				21 May, 00		27 May, 00		
	Control		Akashibo		Control	Akashibo	Control	Akashibo	
	n1=3	SD	n2=6	SD	n3 = 1	n4=2 Range	n3=1	n4 = 2 Range	
Turbellaria	0	0	154	280	0	0- 159	265	637- 1115	
Nematoda	118	204	321	277	265	0	0	478- 1911	
Sphaeriidae	0	0	0	0	0	0	0	0- 478	
Oligochaeta	472	204	11045	9340	2123	2548- 7643	3185	2548- 8917	
Tardigrada	0	0	39	94	0	0	0	0-318	
Acarina	0	0	103	252	265	0	531	0	
Cyclopoida	118	204	6989	7464	0	159- 478	531	2229- 2548	
Harpacticoida	590	737	10675	13225	1858	3503-23248	2123	6529-10032	
Collembola	0	0	0	0	531	0	0	0	
Plecoptera	0	0	0	0	0	0- 318	0	0- 318	
Tipulidae	118	204	1407	583	0	2070- 2548	265	1433- 2070	
Chironomidae	118	204	3456	2907	531	1911- 4459	796	0- 1274	
Ceratopogonidae	118	204	1607	2111	531	4459- 4618	0	2070- 3822	
Unknown insects	236	204	0	0	0	0	0	0	
Total	1887	1021	35795	33260	6104	(29060)	7696	(24431)	

Table 1. Dissolved oxygen content (%) in subnivean water sampled from bottom of snow core holes at Akashibo control area. Bottom water samples were collected on 6-9 June 1999, 27 May 2000, and 29 April 2001.

表1. アカシボ発生地域および対照地点の積雪下の表面水中の溶存酸素濃度 (%). 雪コア採取直後に底部に湛水した水を用いた. 採集日; 1999年5月6-9日, 2000年5月27日, 2001年4月29日.

Site	Average	SD	Min.	Max.	No. of samples
Akashibo	29.7	19.3	2.2	61.1	13
Control	72.0	20.8	49.2	90.0	3

が湛水してくる。この水は湿地（泥炭）と積雪の境界に湛水あるいは緩やかに流れている融雪水である。この水の溶存酸素濃度を Table 1 に示す。積雪下には飽和濃度以下の低酸素水が湛水しており、特にアカシボ地域では約 30% ($3.5 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) (最低 2.2% ($0.26 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$)) と極めて低くなっていた。

見本園アカシボの無脊椎動物密度

アカシボ雪の中には、多くの分類群にまたがる無脊椎動物が高い密度で出現していた (Table 2)。無脊椎動物の総密度は、 $2.4 \sim 3.6 \times 10^4$ 個体 m⁻² で 1999 年 5 月の中期で高かった。2000 年 5 月の初期と後期の総密度はほぼ同じであった。後期では新たな分類群としてク

マムシ類 (Tardigrada), ミズダニ類 (Acarina), マメシジミ (Sphaeriidae: *Pisidium* sp.) が出現した。密度の高い分類群は、体長が約 1 mm 以下の動物では甲殻類のソコミジンコ類 (Harpacticoida) とケンミジンコ類 (Cyclopoida) であり、約 1mm 以上の動物では貧毛類 (Oligochaeta), ガガンボ科幼虫 (Tipulidae), ヌカカ科幼虫 (Ceratopogonidae), ユスリカ科幼虫 (Chironomidae) であった。この傾向は 1999 年 5 月の中期においても認められた。ガガンボ科, ヌカカ科, ユスリカ科は、幼虫のみが出現した。対照地点においても $1.9 \sim 7.7 \times 10^3$ 個体 m^{-2} の無脊椎動物が雪中に出現していた。出現密度の低い分類群は渦虫類 (Turbellaria), 線虫類 (Nematoda) とカワゲラ科幼虫 (Plecoptera) であった。トビムシ類

Fig. 3. Invertebrates scattered on surface of Akashibo snow (8 May 1999).

図 3. アカシボ雪上に散らばる無脊椎動物 (1999 年 5 月 8 日)

(Collembola) は対照地点でのみ出現した。

特筆すべきことは、雪中のガガンボ科幼虫やユスリカ科幼虫、ソコミジンコ類の個体の中には、行動から肉眼的に生存していると考えられる個体が多く存在した。

また、アカシボの発達している雪上には、あたかもマツバを散布したように、多くの無脊椎動物が認められた (Fig. 3)。アカシボ発生の中期、後期の総密度は $1.6 \sim 2.2 \times 10^3$ 個体 m^{-2} であった (Table 3)。2000 年 5 月 21 日の対象地点ではソコミジンコ類のみがわずかに 11 個体 m^{-2} 出現し、同年 5 月 27 日ではいかなる無脊椎動物も認められず、アカシボ発生域以外では密度は極めて低かった。アカシボ発達初期 (2000 年 5 月 21 日) では 344 個体 m^{-2} と後期 (同年 5 月 27 日) の平均 1563 個体 m^{-2} の約三分の一であり、アカシボが発達するにともない雪上の動物密度は増加していた。貧毛類, ミズダニ類, クモ類 (Araneae) の出現密度は低かった。後期ではソコミジンコ類, ガガンボ科幼虫, ヌカカ科幼虫の密度が高く、次いでユスリカ科幼虫, ケンミジンコ類, 貧毛類が出現した。いずれの分類群においても密度の変動係数が大きく ($45 \sim 250\%$), 雪上でパッチ状に分布していることが推定される。大型のガガンボ科幼虫には生存している個体も認められた。また定量サンプル中には出現していないが、ノナメクジ属の一種 (Agriolimacidae: *Deroceras* (*Agriolimax*) cf. *agresti*) やツリミミズ科 (Lumbricidae) の一種も雪上に出現していた。

すでに述べたように融雪後においてもアカシボ発生域では、泥炭上に赤褐色のアカシボ物質が残存している。融雪直後のアカシボ残存物中の無脊椎動物の総密度は $5 \sim 6 \times 10^4$ 個体 m^{-2} であり (Table 4), 先に述べた雪中の

Table 3. Densities (No m^{-2}) of invertebrates on surface of Akashibo snow. n indicates number of sample (15 cm $\times$ 15 cm quadrat). Different number of n indicates that part of taxa in one quadrat was not counted.

表 3. 見本園におけるアカシボ雪表面の動物の密度 (個体 m^{-2}). n は 15 cm $\times$ 15 cm 方形枠数. 方形枠数が異なっているのは 1 つの方形枠のサンプルについて計数しなかった分類群があるため。

Taxon	8 May, 1999*			21 May, 2000						27 May, 2000					
	Akashibo			Control			Akashibo			Control		Akashibo			
	Average	SD	n	Average	SD	n	Average	SD	n	Average	n	Average	SD	n	
Nematoda	9	20	5	0	0	4	0	0	8	0	3	7	18	6	
Oligochaeta	193	87	6	0	0	4	0	0	8	0	3	30	73	6	
Acarina	27	60	5	0	0	4	6	16	8	0	3	0	0	6	
Araneae	0	0	5	0	0	4	6	16	8	0	3	0	0	6	
Cyclopoida	27	40	5	0	0	4	6	16	8	0	3	156	210	6	
Harpacticoida	373	485	5	11	6	4	122	142	8	0	3	719	659	6	
Tipulidae	1133	1438	6	0	0	4	178	224	8	0	3	326	364	6	
Chironomidae	170	117	6	0	0	4	0	0	8	0	3	15	23	6	
Ceratopogonidae	237	248	6	0	0	4	28	41	8	0	3	252	286	6	
Unknown insects	7	18	6	0	0	4	0	0	8	0	3	59	78	6	
Total	2204	1258	5	11	6	4	344	366	8	0	3	1563	1060	6	

* A part of this data was cited from Fukuhara et al. (2002)

Table 4. Densities (No m⁻²) of invertebrates in residual Akashibo just after snow melt (18 May 1997, 8 May 1998) and just before snow accumulation (29 Oct. 1999). n indicates number of samples ($\phi = 10.5$ cm).

表 4. 融雪直後 (18 May 1997, 8 May 1998) 及び根雪直前 (29 Oct 1999) のアカシボ残存物中の無脊椎動物密度 (個体 m⁻²), n は直径 10.5cm のコア数.

Taxon	18 May, 97 n = 7		8 May, 98 n = 9		29 Oct., 99 n=3	
	Average	SD	Average	SD	Average	SD
Turbellaria	404	378	1053	1551	0	0
Nematoda	29421	17702	12440	7537	652	71
Sphaeriidae	0	0	0	0	185	164
Oligochaeta	9049	6008	11323	10300	104	84
Tardigrada	0	0	26	77	0	0
Acarina	506	345	205	532	15	13
Ostracoda	152	278	270	536	0	0
Cyclopoida	0	0	39	58	7	13
Harpacticoida	17086	29544	20926	31678	37	46
Tipulidae	152	278	218	158	7	13
Chironomidae	607	444	295	322	504	469
Ceratopogonidae	6420	5645	1553	1254	237	114
Sialidae	0	0	0	0	7	13
Total	63796	39000	48349	38433	1756	329

Fig. 4. Occurrence of Nematoda, Oligochaeta, Harpacticoida, Tupulidae, Ceratopoginidae and Chironomidae in fall residual (29 Oct. 1999), internivean and supranivean (8 May 1999 and 27 May 2000), and in spring residual (18 May 1997 and 8 May 1998) of Akashibo in Mihonen at Ozegahara mire. Black column at left indicates 8 May 1999 and 18 May 1997, and column on right 27 May 2000 and 8 May 1998.

図 4 尾瀬ヶ原の見本園における積雪前アカシボ (1999 年 10 月 29 日), アカシボ最盛期 (1999 年 5 月 8 日, 2000 年 5 月 27 日) の雪中及び雪上, アカシボ残存物 (1997 年 5 月 18 日, 1998 年 5 月 8 日) 中の線虫類, 貧毛類, ソコミジンコ類, ガガンボ科幼虫, ヌカカ幼虫, ユスリカ幼虫の出現頻度. 二つの棒グラフの左が 1999 年 5 月 8 日と 1997 年 5 月 18 日を示し, 右が 2000 年 5 月 27 日と 1998 年 5 月 8 日を示す.

無脊椎動物密度と同じオーダーであった。出現分類群も雪中とほぼ同様であり、ソコミジンコ類、線虫類、貧毛類、ヌカカ科幼虫、ユスリカ科幼虫の密度が高かった。雪中に出現しなかった分類群は貝虫類 (Ostracoda) とセンブリ科幼虫 (Megaloptera: Sialidae) であった。

根雪前の 1999 年 10 月下旬のアカシボ残存物中に出現した無脊椎動物の総密度は約 1.8×10^3 個体 m^{-2} であり、アカシボ雪中と比べると密度は低かったが、これまでに記録された分類群がいずれも出現していた。新たにセンブリ科幼虫が認められた (Table 4)。

個体数密度の高かった 6 分類群の出現頻度を積雪前、後期アカシボの雪中及び雪上、アカシボ残存物で比較したところ (Fig. 4) いくつかの特徴がみられた。線虫類はアカシボ雪よりも、積雪前及び消雪後のアカシボ残存物中で頻度が高く (25.7 ~ 46.1%)、逆の傾向はガガンボ科幼虫にみられた。ガガンボ科幼虫は特に、雪上で頻度が高かった (20.9 ~ 51.4%)。貧毛類とソコミジンコ類はアカシボ雪での頻度が高く、消雪後のアカシボ残存物中でも高頻度で出現した。ヌカカ科幼虫はアカシボ雪、アカシボ残存物中で 3.2 ~ 13.5% 出現した。ユスリカ科幼虫は積雪前では高い比率で出現 (28.7%) したが、雪中、雪上では 2.6%, 7.7% で低かった。

アカシボの無脊椎動物

本研究においては、アカシボという特異的な現象に附随して、高い密度の無脊椎動物が雪上や雪中に出現する現象を記述するため、種組成については詳しく述べなかったが、いくつかの分類群については、現在までに種レベルまで明らかにされたものもある。それらを列举すると、ケンミジンコ類では *Diacyclops nanus*, *Cyclops* cf. *sibiricus*, ソコミジンコ類では *Canthocamptus japonicus*, ナメクジ類では *Deroceras* (*Agriolimax*) cf. *agresti*, 二枚貝類では *Pisidium* sp., 貧毛類では Table 5 に掲げた種となる。

同定の進んでいる貧毛類の出現状況を Table 5 にまとめた。雪上に出現した貧毛類は 3 分類群で (ヒメミミズ科 (*Enchytraeidae*) およびナミミズミミズ (*Nais communis*)) とより大型のツリミミズ科 1 種 (*Lumbricidae* sp.) を含んでいた。雪中には雪上で見られたヒメミミ

Table 5. Occurrence of oligochaetes on Akashibo snow (supranivean), in Akashibo snow (intranivean), and residual Akashibo (residual) at Mihonen.

表 5. 見本園のアカシボ雪上, アカシボ雪中, アカシボ残存物中の貧毛類の出現状況.

Taxon		Supranivean	Internivean	Residual
Lumbricidae	<i>Lumbriculus</i> sp.		+	+
Enchytraeidae	<i>Enchytraeidae</i> spp.	+	+	+
Naididae	<i>Chaetogaster diastrophus</i>		+	+
	<i>Nais communis</i>	+	+	+
	<i>Pristina aequisetia</i>		+	+
	<i>Slavina appendiculata</i>		+	+
Tubificidae	<i>Rhyacodrilus</i> sp.		+	+
	<i>Bothrioneurum vej dovskyanum</i>			+
	<i>Aulodrilus limnobius</i>		+	+
Lumbricidae	<i>Lumbricidae</i> sp.	+		
Number of taxa present		3	8	9

ズ科とナミミズミミズの他に、オヨギミミズ科 1 種 (*Lumbriculus* sp.) とミズミミズ科 4 種およびイトミミズ科の 1 種 (*Rhyacodrilus* sp.) を含む 8 分類群が、アカシボ残存物からはこれらに加えて新たにイトミミズ科のフクロイトミミズ (*Bothrioneurum vej dovskyanum*) の出現が認められた。雪中とアカシボ残存物の共通出現種は 8 種であった。

見本園のアカシボ雪表面及び雪中、アカシボ残存物中の無脊椎動物の出現状況を Table 6 に示す。雪中とアカシボ残存物では 11 分類群が共通していた。雪中及びアカシボ残存物で共通していない分類群はそれぞれで出現

Table 6. Occurrence of invertebrates on Akashibo snow (supranivean), in Akashibo snow (internivean), and residual Akashibo (residual) at Mihonen.

表 6. 見本園のアカシボ雪上, アカシボ雪中, アカシボ残存物中の無脊椎動物の出現状況.

Taxon	Supranivean	Internivean	Residual
Turbellaria		+	+
Nematoda	+	+	+
Sphaeriidae		+	+
Agriolimacidae	+		
Oligochaeta	+	+	+
Tardigrada		+	+
Acarina	+	+	+
Ostracoda			+
Cyclopoida	+	+	+
Harpacticoida	+	+	+
Collembola		+	
Plecoptera		+	
Tipulidae	+	+	+
Chironomidae	+	+	+
Ceratopogonidae	+	+	+
Sialidae			+

頻度の低いものであった。雪上には9分類群が出現し、ノナメクジの1種以外は雪中にも認められた。

考 察

尾瀬ヶ原見本園のアカシボ雪には、線虫類、渦虫類、ソコミジンコ類、ケンミジンコ類などの体長が約1mm以下の小型の無脊椎動物のみならず、貧毛類やガガンボ科幼虫、ヌカカ科幼虫、ユスリカ科幼虫などの比較的大型の無脊椎動物も多数認められた (Tables 5, 6)。いくつかの地域の赤雪の中にも繊毛虫類、線虫類、クマムシ類、輪虫類などが藻類とともにみられることが報告されているが (Hardy and Curl, 1972; Hoham et al., 1993; Milius, 2000; Hoham and Duval, 2001), アカシボ中にみられたような大型の無脊椎動物の報告はない。また赤雪中に見られたこれらの無脊椎動物がどこから由来するかについては明らかにされていない。本研究においてアカシボ雪に出現したほとんどの分類群はアカシボ残存物中にも出現していたこと (Table 4), それらの密度のオーダーも類似していること (Tables 2, 4) から、アカシボ残存物に由来し、雪中や雪上に移動してきたと推定される。アカシボ残存物は泥炭土壌の表層を含んでいるため、実質的には泥炭土壌に由来すると推定される。特に詳しい同定を行った貧毛類の結果 (Table 5) からこの点についてさらに検討を試みる。尾瀬ヶ原に分布する池塘や河川からは1994～1996年の無雪期の調査で17分類群の貧毛類が記録されている (Ohtaka, 2000)。出現種はオヨギミミズ科、ヒメミミズ科、イトミミズ科、ミズミミズ科の4科にまたがるが、いずれも広分布種である。今回の調査でアカシボ雪あるいはアカシボ残存物中に見いだされた貧毛類は、いずれも無雪期に湿原の池塘または河川で記録されているものであった。ヒメミミズ科とナミミズミミズの二つの分類群はアカシボのどの発達段階にも出現したが、この2群は無雪期の尾瀬ヶ原の河川で最も普通の分類群である。アカシボの中期にツリミミズ科の一種が雪上に多数見いだされたが、いずれも未成熟個体で種レベルの同定は出来なかった。これまで尾瀬ヶ原で記録されているツリミミズ科に属する貧毛類はサクラミミズ (*Allolobophora japonica*) のみなので (上平, 1999), 今回、雪上で見いだされたツリミミズ科の一種はこの種である可能性が高い。したがって、アカシボが見られる時期に出現する貧毛類は、いずれも湿原の池塘や河川、あるいは泥炭土壌に由来すると推測される。

これまでの尾瀬ヶ原の湿原における土壤動物調査で、

今回と対比可能な調査域と分類群について面積当たりの密度 (個体数 m^{-2}) を比較すると、ミズゴケ群落内の小型の無脊椎動物については Kitazawa (1982) が1978年7月18日に調査しており、トビムシ類11400、貧毛類 (ヒメミミズ科のみ) 14000、線虫類591000、カイアシ類 (Copepoda) 8000、双翅目幼虫 (Diptera) 4500となっている。寺田・百済 (1998) は、ヨシ群落内での土壤動物密度をトビムシ類2800～10300、ダニ類17200～29800、線虫類217200、ヒメミミズ類8400としている。これらの報告による貧毛類やカイアシ類、双翅目幼虫の密度は、アカシボ雪での出現密度に近いほぼ同じオーダーであり、この点もアカシボの無脊椎動物が土壤動物に由来するという推測と矛盾しない。一方、アカシボ雪中で見られたトビムシ類やダニ類、線虫類の密度は、Kitazawa (1982), 寺田・百済 (1998) による無雪期の土壤中での密度にくらべてずっと低い。これらの動物の中には、アカシボが発達する早春には休眠状態にあるか、または雪中に移動しない種類が存在する可能性がある。アカシボ雪中に出現する動物の由来を確かめるためには、今後、積雪期における雪直下の土壤動物相の把握や出現する動物の生活史の解明が必要である。

湿原の土壤動物がアカシボの発達にともない雪中に移動する原因として、アカシボ発生時の融雪期に地表面の酸素濃度が低下することが考えられる。雪が地表面を覆った場合、地表面において有機物の分解によって CO_2 濃度が上昇することが知られている (Kelley et al., 1968; Penny and Pruitt, 1984; van Bochove et al., 2000)。これは、気温は氷点下であっても、ある程度の積雪下の地表面は $0^{\circ}C$ 前後となり、微生物の呼吸活性があるためと考えられている (Coxson and Parkinson, 1987; van Bochove et al., 2000)。有機物の分解による CO_2 濃度の上昇は、必然的に酸素濃度の低下を引き起こしていることが予想される。見本園アカシボ域においても積雪下の地表面の温度は $0.4 \pm 0.3^{\circ}C$ であった。また、本地域は湿地帯であることより、積雪下の地表面は湛水していることが予想される。実際、アカシボの極く初期においても、対象地点も含めて雪コア採集後の底層は湛水状態となっており、溶存酸素濃度はアカシボ発生域で平均29.7%, 対照地点で平均72.0%に低下していた (Table 1)。積雪下の地表面の融雪水の存在とその溶存酸素濃度の低下により、ある程度運動性のある無脊椎動物は地表を避けて雪中に移動した可能性が高い。トビムシ類が冬季に雪表面で活動することが知られているが (Leinaas, 1983; Somme and Block, 1982), 冬期に雪表面に移動する原因

として積雪下の地表面の酸素濃度の低下が考えられている (Hoback and Stanley, 2001)。

対照地点においても雪中に $2 \sim 8 \times 10^3$ 個体 m^{-2} の動物が出現している (Table 2)。対照域では雪中の大部分の動物は地表から 30 cm までに分布しており、表面近くまでは移動してきていない (Fukuhara et al., 準備中)。しかしアカシボ域では雪コアの上部 (Fukuhara et al., 2002) や雪の表面まで移動してきている (Fig. 3, Table 3)。アカシボ雪で無脊椎動物がさらに雪の表層に向かって移動する原因として、雪中の酸素濃度の低下が原因となっていると考えられる。アカシボの構成物質として、酸化鉄の外皮を有する *Hemitoma* sp. 以外に水酸化第二鉄 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ が存在する (落合ら, 準備中)。この $\text{Fe}(\text{OH})_3$ はアカシボ発達期に高濃度の Fe^{2+} が融雪水とともに雪中に存在し、雪中で Fe^{2+} が酸化されて生成されたものである。この酸化反応のために酸素が消費され、雪中においても酸素濃度が低下しているものと推定される。アカシボ発生域ではこのようにアカシボの発達に伴って雪中の酸素濃度が低下し、動物は低酸素を避けて雪の中をさらに上部へと移動すると推定される。アカシボ動物の移動と酸素濃度の関係を明らかにする必要がある。

アカシボ発達の後期では、雪表面に多くの無脊椎動物が出現していた (Table 3, Fig. 3)。ガガンボ科幼虫には生存している個体も見られたが、肉眼的には黒く変色し、明らかな死亡個体も多く認められた。このように雪表面に動物が集積する原因として、雪表面近くまで移動していた動物が、融雪することにより順次表面に蓄積してきていることが考えられる。Fukuhara et al. (2002) はアカシボ雪の中ではガガンボ科幼虫など大型のものがより上部に分布することを報告している。雪上では特にガガンボ科幼虫の頻度が高かった (Fig. 4) ことは、融雪による虫体の雪表面への蓄積を裏付けている。

氷河の涵養域や消耗域では、cryoconite-hole (McIntyre, 1984) にヤマユスリカ属の幼虫やヒョウガソコミジンコ (*Glaciella yalensis*)、トビムシ類、扁形動物、輪虫類が細菌や藻類を餌として生育していることが知られている (Kohshima, 1984; 幸 島, 1994; Grongard et al., 1999)。また、氷河にはコオリミズ (*Mesenchytraeus solifugus*) と呼ばれるヒメミズ科の種が独特の適応形態を有して生育している (Tynen, 1970; Shain et al., 2000)。これらは雪または氷の低温環境下で活発に活動し、繁殖・成長する。アカシボの発達する短期間内にアカシボの環境を積極的に利用して繁殖し、個体数を増加させるような無脊椎動物は存在するであろうか。雪中や雪上のガガンボ

科幼虫やユスリカ科幼虫の中には生存している個体も行動から肉眼的に観察されたが、蛹は全く認められず、これらの幼虫がアカシボを利用して成長しこの時期に羽化する可能性は現時点では極めて低いものと考えられる。しかし、雪中と積雪前のアカシボ残存物中の出現割合を比較すると、特に貧毛類とソコミジンコ類で雪中の割合が高くなる傾向が認められた (Fig. 4)。雪中の貧毛類とソコミジンコ類では消化管内にアカシボを構成する赤褐色の物質 (主に藻類の *Hemitoma* sp.) が認められたことから (大高、私信)、アカシボを積極的に摂食している可能性も考えられる。従って、これらがアカシボ中で繁殖し成長している可能性は否定出来ず、今後の検討が必要である。

根雪前や消雪後、アカシボ発達中の雪表面やプールでは、一定期間氷点下となり、動物は凍結の危険にさらされることになる。また、また雪中に移動している間は約 0°C の環境下で生存していることになる。従って、アカシボを構成する無脊椎動物はこれらの期間強い低温耐性を獲得している可能性が考えられる。昆虫等の低温耐性には大きく分けて耐凍性と非耐凍性が知られており (朝比奈, 1991; 積木, 2000)、雪上や雪中、積雪下の地表面で活動するトビムシ類 (Somme and Block, 1982) や、ワラジムシ類 (*Porcellio scaber*) (Tanaka and Udagawa, 1993)、シリアゲムシ類 (*Boreus hyemalis* や *B. westwoodi*)、ガガンボ類 (*Chionea araneoides*) (Somme and Ostbye, 1969)、ヒメミジンコ類 (*Stercutus niveus*) (Bauer et al., 1998) などの無脊椎動物では過冷却点を低下させ凍結を阻止することが知られている。またトビムシ類ではグリシンに富むタンパク質により耐凍性を増加させている (Graham and Davies, 2005)。アカシボ雪上に出現していたノナメクジ属の一種 (*Deroceras (Agriolimax) cf. agresti*) と同属種には約 0°C でも活動する複数種が知られている (Aitchison, 1979)。アカシボ雪に出現する無脊椎動物が、どのような低温耐性を獲得しているかは興味深い課題である。

Hoham et al. (1993) は雪に関連して生存している細菌、藻類、菌類、原生動物、扁形動物、昆虫からほ乳類や鳥類まで含めた食物網の重要性について述べている。本研究では、アカシボ雪に出現してきた藻類や無脊椎動物間の食物連鎖関係を明らかに出来ていないが、雪上に出現した無脊椎動物については、鳥類の餌となっている事実を観察出来た。アカシボの発達にともない、すでに述べたように雪上には、視覚的にも判別できるガガンボ科幼虫やユスリカ科幼虫、ノナメクジの一種などが密度高

く出現していた (Fig. 3)。1999 年 5 月 9 日にアカシボ発生域において、タゲリ、セキレイ、オシドリが雪の上やアカシボプール内でこれらを啄むのが観察された (福原ら, 未発表)。この時期は、まだ尾瀬ヶ原の大部分は雪に覆われており、昆虫類の出現も極めて少ない時期である。従って、アカシボ雪上の無脊椎動物は鳥類の良好な餌となり、この時期の食物網に組み込まれていると言える。ピレーネの山岳地帯において、Antor (1995) は雪のパッチ上に落下する節足動物が雪を背景として視覚的に目立ち、鳥類の餌としての重要であることを指摘している。アカシボ雪の食物連鎖を明らかにすることは、本邦ではほとんど研究されてきていない雪生態学の一環として、雪原食物網 (Hardy and Curl, 1972) の一連鎖の解明につながる。

謝 辞

本研究は、国立環境研究所の「干潟等湿地生態系の管理に関する国際共同研究」(研究代表：野原精一)の一部として実施され、調査にあたっては国立環境研究所と環境省自然保護局との協議、立ち入り等については関係機関の許可を得て行われたものである。尾瀬入山に際して多大な便宜を図っていただいた尾瀬林業株式会社、現地での調査、観測器財の保管等に様々な面で御協力いただいた尾瀬保護財団尾瀬山の鼻ビジターセンター、尾瀬沼ビジターセンターに感謝の意を表す。ケンミジンコ類を同定していただいた石田昭夫博士、ナメクジ類を同定していただいた北海道立網走水産試験場の桑原康裕博士に感謝申し上げる。また、積雪期における困難な調査にご協力いただいた明治大学農学部、東京都立大学理学部、新潟大学教育人間科学部の学生・院生の皆さんに心から感謝申し上げる。

文 献

Aitchison, C. W. (1979): Notes on low temperature activity of oligochaetes, gastropods and centipedes in southern Canada. *The American Midland Naturalist*, 102(2): 399-400.

Aitchison, C. W. (2001): The effect of snow cover on small animals. In *Snow ecology*, H. G. Jones, J. W. Pomeroy, D. A. Walker, R. W. Hoham (eds.): 229-265. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Antor, R. J. (1995): The importance of arthropod fallout on

snow patches for the foraging of high-alpine birds. *J. Avian Biology*, 26: 81-85.

朝比奈英三 (1991): 虫たちの越冬戦略—昆虫はどうやって寒さに耐えるか. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

Bauer, R., R. Kiem and M. Pfeffer (1998): Winter survival and cold hardiness in *Stercutus niveus* (Oligochaeta; Enchytraeidae). *Applied Soil Ecology*, 9: 87-92.

Coxson, D. S. and D. Parkinson (1987): Winter respiratory activity in aspen woodland forest floor litter and soils. *Soil Biol Biochem.*, 19: 49-59.

Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Res. Group (2002): Spring red snow phenomenon "Akashibo" in the Ozegahara mire, Central Japan — with special reference to distribution of invertebrates in red snow. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 28: 1645-1652.

Fukushima, H. (1963): Studies on cryophytes in Japan. *Journal of Yokohama Municipal University.*, Ser. C, Natural Sciences, 43:1-146.

Gradinger, R. (1999): Integrated abundance and biomass of sympagic meiofauna in Arctic and Antarctic pack ice. *Polar Biology*, 22: 169-177.

Graham, L.A. and P. L. Davies (2005): Clycine-rich antifreeze proteins from snow fleas. *Science*, 310:461.

Gronggaard, A., P. J. A. Pugh and S. J. McInnes (1999): Tardigrades, and other cryoconite biota, on the Greenland ice sheet. *Zoologischer Anzeiger*, 238: 211-214.

群馬県 (1989): 尾瀬が原山の鼻地区積雪観測結果 (62 年 6 月—63 年 6 月). 尾瀬の保護, 12: 63-64.

Hara, H. (1982): Ozegahara; Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan 1982., Hara H. (eds), Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.

Hardy, J. T. and H. Curl Jr. (1972): The candy-coloured, snow-flaked alpine biome. *Natural history*, 81(9): 74-78.

Hoback, W. W. and D. W. Stanley (2001): Insect in hypoxia. *Journal of Insect Physiology*, 47: 533-542.

Hoham, R. W. and B. Duval (2001): Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae. In *Snow Ecology*, H. G. Jones, J. W. Pomeroy, Walker, D. A. and R. W. Hoham (eds.): 168-227. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Hoham, R. W. and H. U. Ling (2000): Snow algae; the effects of chemical and physical factors on their life cycles

- and populations. In Journey to Diverse Microbial Worlds; Adaptation to Exotic Environments, J. Seckbach (ed.): 131-145. Kluwer Dordrecht, The Netherlands.
- Hoham, R. W. and J. E. Mullet (1979): The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas cryophila* sp. nov. (Chlorophyta, Volvocales). *Phycologia*, 16: 53-68.
- Hoham, R. W., S. C. Roemer and J. E. Mullet (1979): The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas brevispina* comb. nov. (Chlorophyta, Volvocales). *Phycologia*, 18: 55-70.
- Hoham, R. W., A. E. Laursen, S. O. Clive and B. Duval (1993): Snow algae and other microbes in several alpine areas in New England. In Proc. 50th Eastern Snow Conf., 165-173.
- Horner, R., S. F. Ackley, G. S. Dieckmann, B. Gulliksen, T. Hoshiai, L. Legendre, I. A. Melnikov, W. S. Reeburgh, M. Spindler and C. W. Sullivan (1992): Ecology of sea ice biota 1. Habitat, terminology, and methodology. *Polar Biology*, 12: 417-427.
- Jones, H. G. (1999): The ecology of snow-covered systems: a brief overview of nutrient cycling and life in the cold. *Hydrological Processes*, 13: 2135-2147.
- 上平幸好 (1999): 尾瀬特別保護区に生息する環形動物貧毛類の分類学的調査結果. 尾瀬の総合研究 (福島・群馬・新潟三県合同調査), 尾瀬総合学術調査団 (編): 711-715. 尾瀬総合学術調査団, 東京.
- 金井弘夫 (1999): 尾瀬ヶ原の池塘地図と水生植物5種の分布消長. 尾瀬の総合研究 (福島・群馬・新潟三県合同調査), 尾瀬総合学術調査団 (編): 377-471. 尾瀬総合学術調査団, 東京.
- Kelley, J. J., O. F. Weaver and B. P. Smith (1968): The variation of carbon dioxide under the snow in the Arctic. *Ecology* 49: 358-361.
- Kikuchi, Y. (1994): *Glaciella*, a new genus of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from a glacier in Nepal, Himalayas. *Hydrobiologia*, 292/293: 59-66.
- Kitazawa, Y. (1982): Animal ecology of the Oze districts with special reference to small soil animal community. In Ozegahara; Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan 1982, Hara H. (ed.): 443-456. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- 小林義雄・福島 博 (1952): 日本に於ける赤雪と緑雪に就いて I. 植物学雑誌, 65: 77-85.
- Kol, E. (1964): Cryobiological research in the Rocky Mountains. *Archiv fur Hydrobiologie*, 60: 278-285.
- Kol, E. (1968): Kryobiologie, Biologie und Limnologie des Schnees und Eises I. Kryovegetation. In Die Binnengewasser, Vol. 24. E. H.-J. Elsterand and W. Ohle (Eds.), Schweizerbart'sch Verlagbuchhandlung, Stuttgart.
- Kohshima, S. (1984): A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, 310: 225-227.
- 幸島司郎 (1994): 氷河生態系. 日本生態学会誌, 44:93-98.
- Leinaas, H. P. (1983): Winter strategy of surface dwelling Collembola. *Pedobiologia*, 25: 235-240.
- Ling, H. U. (1996): Snow algae of the Windmill Islands region, Antarctica. *Hydrobiologia*, 336: 99-106.
- McIntyre, N. F. (1984): Cryoconite hole thermodynamics. *Canadian Journal of Earth Science*, 21: 152-156.
- Melnikov, I. A., E. G. Kolosova, H. E. Welch and L. S. Zhitina (2002): Sea ice biological communities and nutrient dynamics in the Canada Basin of the Arctic Ocean. *Deep-Sea Research Part I* 49: 1623-1649.
- Milius, S. (2000): Red snow, green snow. *Science News*, 157 (21): 328- 330.
- Muller, 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 Biology*, 20: 14-32.
- Newton, A. P. W. (1982): Red-coloured snow algae in Svalbard- Some environmental factors determining the distribution of *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyta volvocales). *Polar Biology*, 1: 167-172.
- Ohtaka, A. (2000): Aquatic Oligochaeta in the Ozegahara Mire, Central Japan. *Species Diversity*, 5: 39-52.
- 尾瀬保護財団 (2006): 尾瀬の気候. <http://www.ozefund.or.jp/climate.html> (accessed on 6 March 2006).
- 尾瀬総合学術調査団 (1998): 尾瀬の総合研究 (福島・群馬・新潟三県合同調査). 尾瀬総合学術調査団, 東京.
- Penny, C. E. and W. O. Pruitt, J. r. (1984): Subnivean accumulation of CO₂ and its effects on winter distribution of small mammals. *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*, No.10: 373-380.
- Schmidt, P. and J. A. Lockwood (1992): Subnivean arthropod fauna of southeastern Wyoming: habitat and seasonal effects on population density. *American Midland Naturalist*, 127(1): 66-76.

- Shain, D. H., M. R. Carter, K. P. Murray, K. A. Maleski, N. R. Smith, T. R. McBride, L.A. Michalewicz and W. M. Saidel (2000): Morphologic characterization of the ice worm *Mesenchytraeus solifugus*. *Journal of Morphology*, 246(3): 192-197.
- Somme, L. and W. Block (1982): Cold hardness of Collembola at Signy Island, maritime Antarctic. *Oikos*, 38: 168-176.
- Somme, L. and E. Ostbye (1969): Cold-hardness in some winter active insects. *Norsk Entomol. Tidsskr.*, 16(1): 45-48.
- Tanaka, K. and T. Udagawa (1993). Cold adaptation of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*, to subnivean environments. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical Systematic and Environmental Physiology*, 163 (6): 439-444.
- 寺田美奈子, 百済弘胤 (1998): 尾瀬地方における中型土壤動物の密度と現存量. 尾瀬の総合研究 (福島・群馬・新潟三県合同調査), 尾瀬総合学術調査団 (編): 758-773. 尾瀬総合学術調査団, 東京.
- 積木久明 (2000): 昆虫の低温耐性と氷核—主にニカメイガの知見を中心に. 日本応用動物昆虫学会誌, 44 (3): 149-154.
- Tynen, M. J. (1970): The geographical distribution of ice worms (Oligochaeta: Enchytraeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 48: 1363-1367.
- van Bochove, E., H. G. Jones, N. Bertrand and D. Prevost (2000): Winter fluxes of green-house gases from snow-covered agricultural soil: intra- and interannual variations. *Global Biogeochem. Cycles*, 14: 113-125.
- Werner, I. (2005): Living conditions, abundance and biomass of under-ice fauna in the Storfjord area (western Barents Sea, Arctic) in late winter (March 2003). *Polar Biology*, 28: 311-318.
- 山本鎔子・大高明史・林卓志・福原晴夫・野原精一・落合正宏・尾瀬アカシボ研究グループ (2004): 東北地方の赤雪. 陸水学雑誌, 65: 181-191.
- Yamamoto, Y., A. Ohtaka, T. Hayashi, H. Fukuhara, S. Nohara, M. Ochiai and Oze Akashibo Research Group. Spring red snow phenomenon in the alpine mires in Japan caused by iron accumulating in algal cells. *Verhand. Internat. Verein. Limnol.*, 30: (In press).