原著 [Original article]

青森県のアカシボ発生地域における雪中の無脊椎動物

大高明史¹⁾・山崎千恵子^{1,2)}・野原精一³⁾・尾瀬アカシボ研究グループ⁴⁾

Faunal composition and distribution of invertebrates in snow at heavy snowfall area with “Akashibo” red snow phenomenon in Aomori Prefecture, northern Japan

Akifumi OHTAKA¹⁾, Chieko YAMAZAKI^{1, 2)}, Seiichi NOHARA³⁾ and Oze Akashibo Research Group⁴⁾

Abstract

Faunal composition and distribution of invertebrates were studied in snow showing the so-called Akashibo phenomenon, a kind of red snow in the region with heavy snowfalls in Aomori Prefecture, northern Japan. The invertebrates in snow were composed of a small number of terrestrial forms occurring on the snow surface and/or in the upper layers of snow and aquatic forms which dominated the lower layers of snow. Density of the intranivean invertebrates increased toward the bottom with wet snow. Higher densities as high as 900 L⁻¹ of intranivean invertebrates were found in the Akashibo layers. Community structure of the intranivean invertebrates in the Akashibo snow in Aomori Prefecture was similar to those in the Ozegahara mire, in that copepods, oligochaetes, chironomid and ceratopogonid larvae dominated. The aquatic forms appeared to be derived from subnivean fauna, and compare with aquatic interstitial community in sandy bottoms in their life forms. It is probable that the high density of the intranivean invertebrate community is formed in accordance with production of the reddish brown Akashibo particles at the snow-ground interface in snow-melting seasons.

Key words: Akashibo red snow, Aomori Prefecture, intranivean invertebrates, interstitial animals

摘 要

赤雪の一種であるアカシボ現象が知られている青森県の水田や山間休耕田、および高層湿原で、雪中に出現する無脊椎動物の群集構造や雪中での分布を調べた。雪に出現した動物は、表層や上層でわずかに見られる陸上動物と下層で優占する水生動物から構成されていた。冬期間の継続調査によると、水生動物の密度は雪がざらめ状になる積雪後期に水分含量の多い下層で高まり、特にアカシボ層では900 L⁻¹を超える高密度での出現が観察された。雪中に見られる無脊椎動物群集は、カイアシ類や貧毛類、ユスリカ類やヌカカ類の幼虫が優占し、尾瀬ヶ原で知られている構成と類似していた。これらの動物はいずれも調査地の土壤中でも確認されることから、土壌動物に由来すると推測された。水を多量に含んだざらめ状の雪に出現する無脊椎動物には小型で細長い体型の水生種が多く、海浜や地下水などの間隙性動物との生態的な類似性が指摘される。弘前市の休耕田での継続観察から、融雪期に積雪下層あるいは土壌表面で起こるアカシボの生成に伴って、高密度の水生無脊椎動物群集が形成されることが推測された。

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

²⁾ 現在 〒939-0142 富山県高岡市福岡町土屋267 Present address Tsuchiya 267, Fukuoka-machi, Takaoka 939-0142, Japan

³⁾ 国立環境研究所 〒305-8506 つくば市小野川16-2 National Institute for Environmental Studies, Onogawa 16-2, Tsukuba 305-8560, Japan

⁴⁾ 連絡先 福原晴夫 新潟大学教育人間科学部 〒036-8560 新潟市五十嵐2-8050 Professor Dr. Haruo FUKUHARA, Faculty of Education and Human Sciences, Niigata University, Ikarashi 2-8050, Niigata 950-2181, Japan
(連絡先 大高明史 E-mail: ohtaka@cc.hirosaki-u.ac.jp)

キーワード：赤雪，アカシボ，青森県，無脊椎動物，間隙性動物
(2008年2月6日受付；2008年5月10日受理)

はじめに

雪が着色する現象は山岳地帯や極地を中心に広く知られ、その色調によって赤雪、緑雪、黄雪などと呼ばれている。赤雪はこれらの中で最も普通に見られるもので、その原因はクラミドモナス類をはじめとする単細胞緑藻の赤く着色した休眠胞子の集積によることが多い(小林・福島, 1952a, b; Fukushima, 1963; Hoham and Ling, 2000)。中部日本の多雪地帯に位置する尾瀬ヶ原湿原では、融雪期の数週間、毎年ほぼ決まった地域で赤雪現象が見られ、地元では「アカシボ」と呼ばれている。アカシボは雪が消失しても赤い物質が残存する点で他の多くの赤雪と異なっている。アカシボの本体は赤褐色の粒子で、酸化鉄を外部にまとった緑藻 (*Hemitona* sp.) の休眠胞子とみなされている (Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006)。アカシボ現象は、尾瀬ヶ原湿原だけでなく、青森県、秋田県、山形県の多雪地帯の湿原や水田でも融雪期に広く見られる (山本ら, 2004; Yamamoto et al., 2006)。尾瀬ヶ原や東北地方でアカシボが発生する地域は、融雪時期に積雪下層部と湿原や土壌との境界面に水が溜まる窪地である点で共通しており、赤褐色の粒子は融雪水の動きに伴って積雪中を移動し、雪解けの進行に伴って雪の表層に現れると推測されている (山本ら, 2006; Yamamoto et al., 2006)。また、アカシボの本体をなしている赤褐色粒子は、無雪期に土壌の表面で形成され则认为られている。

雪氷に見られる無脊椎動物に関する研究は極地や氷河を中心に行われ、雪や氷の内部や表面、またそれらの融解した湛水域では、低温に適応した生物群からなる独特の生態系が知られている (幸島, 1994 参照)。一方、赤雪などの彩雪中に生息する動物については、これまでほとんど研究が行われてこなかった (Hoham et al., 1993)。しかし、近年の尾瀬ヶ原での研究により、アカシボ雪中にはカイアシ類や貧毛類、双翅目昆虫幼虫をはじめとする多くの無脊椎動物が見られ、その密度は周辺のアカシボの発生しない雪に比べて高いことが明らかになっている (Fukuhara et al., 2002; 福原ら, 2006)。アカシボ雪中で見られる分類群は、降雪前や雪どけ後の土壌中やアカシボ残存物中に見られる分類群と共通していることか

ら、湿原の土壌動物に由来すると考えられている (福原ら, 2006)。アカシボ発生時期に土壌動物が雪中へ動物が移動する要因としては、土壌表面が湛水環境になることや、アカシボ粒子の形成時に起こる二価鉄の酸化や微生物活動に伴って、湿原表面や雪下層で溶存酸素濃度が低下する点が指摘されている (福原ら, 2006)。アカシボ中に見られる無脊椎動物の消化管にはアカシボを構成する物質が充満している場合が多く (大高ら, 未発表)、動物がアカシボ物質を餌として積極的に利用していることも示唆される。尾瀬ヶ原での定性的な観察によると、アカシボ発生地域では鳥類が雪上に露出した動物をさかんについばむようすが観察されている (福原ら, 2006)。アカシボ発生時期の尾瀬ヶ原はまだ雪に覆われており、鳥類の餌になる昆虫類の出現は極めて少ない。したがって、アカシボの無脊椎動物は鳥類の良好な餌資源になり、この時期の食物連鎖に組み込まれている可能性がある。

アカシボ動物が土壌動物に由来するならば、その構成は土壌の動物相を反映して地域によって異なっていると推測される。しかし、これまで尾瀬ヶ原以外でアカシボの動物相が調べられたことはない。アカシボに出現する動物群集の特徴を明らかにするためには、多くのアカシボ発生地域からの知見を集積することが必要である。また、アカシボは雪中の動物にとって貴重な餌資源となっている可能性があるため、その発生の時期や場所は雪中に出現する動物の分布や量を考察するうえで重要である。尾瀬ヶ原では、アカシボは降雪前に土壌の表面で形成されると推測されているが、いまだ確かめられてはいない。そこで、本研究では、山本ら (2004) によりアカシボ現象が報告されている青森県の多雪地域で、雪の環境と無脊椎動物の出現状況に関する調査を行った。本論文では、降雪直前の水田に見られる無脊椎動物相と、雪中の環境および雪中と土壌中に出現する無脊椎動物群集の季節変化を報告し、尾瀬ヶ原での知見と比較する。

調査地と方法

降雪直前の田面環境の調査

降雪直前の環境とアカシボ物質の有無を知るために、2005年11月20日から12月10日まで、山本ら (2004) がアカシボの発生を記録した地点を含む青森県弘前市

Fig. 1. Geographical location and landscapes of the study sites. A, location of Hirosaki area including Hirosaki City and the neighboring Nishimeya Town, and Hakkoda mountains, both in Aomori Prefecture, shows in comparison with Ozeegahara mire; B, fallow paddies in Sakamoto, Hirosaki (30 Dec. 2006); C, upper Sarukura-zawa mire in Hakkoda mountains, showing the Akashibo snow below (30 May 2006).

図 1. 調査地の位置と景観。A, 青森県弘前（弘前市と隣接する西目屋村を含む）と八甲田山の位置，議論で比較した尾瀬ヶ原も示す；B, 弘前市坂元の休耕田の景観（2005 年 12 月 30 日）；C, 八甲田山猿倉川上流湿原の景観，手前にアカシボ雪が残っている（2006 年 5 月 30 日）。

とその周辺の 4 地点の水田と休耕田で，田面水の環境と生物の分布調査を行った（Fig. 1A）。調査地は，融雪期にアカシボの発生が知られている弘前市青柳（山本ら，2004，Table 1, No. 27；40° 35' 13.9" N, 140° 25' 57.4" E），弘前市坂元（休耕田 5 区画；同，No. 28；40° 32' 37.5" N, 140° 26' 27.3" E），西目屋村田代（同，No. 32；40° 34' 38.4" N, 140° 18' 18.3" E），およびアカシボの発生が知られていない弘前市稔町（山本ら，2004 になし；40° 34' 51.6" N, 140° 28' 04.3" E）で，最も離れている弘前市青柳と西目屋村田代の直線距離は 13 km である。各地点で田面水の温度（SATO SK-250WP），pH（比色法），電気伝導度（TOA CM-14P）を測定し，持ち帰った試水についてクロロフィル *a*（UNESCO 法）を測定するとともに，

顕微鏡観察により試水に含まれる藻類の組成を定性的に観察した。調査地点では，田面の土壌表面 25 × 25 cm，深さ 5 cm を定量的に採取し，直ちに 5 % ホルマリンで固定後，開口 100 μm のふるいで濾して，残った無脊椎動物を実体顕微鏡下で同定，計数した。

雪の環境と動物の分布の継続調査

雪の物理化学的性状と動物の出現状況の季節変化を明らかにするために，降雪直後の 2005 年 12 月から雪が消失した 2006 年 4 月まで，前述の弘前市坂元で月 1~2 回の調査を継続した。この調査地は，里山の自然環境の再生のために 2003 年から弘前市の市民団体が活用している「だんぶり池」（ひろさき環境パートナーシップ 21，

2005) の北部に隣接する山間の休耕田で、東西にはそれぞれ1本の細い河川をはさんでスギ林が広がっている (Fig. 1B)。調査では、雪面に直径約1mの穴を掘り、その側面を使って速やかに雪温の鉛直分布を測定したのち、底面から高さ10 cm ごとに雪の試料を採取した。雪サンプルは実験室に持ち帰り、既知体積の重量測定から密度 (濡れ密度) を算出するとともに、融解水の電気伝導度と pH を上記の方法で測定した。表層と底層の雪サンプルは融解し、クロロフィル *a* 濃度を測定した。なお、雪は氷粒子、空気、および水からなる三相の混合物で、その密度は、水を取り除いた“乾き密度”，あるいは水を加味した“濡れ密度”で表される (前野, 1986)。本研究では後者のみを取り扱った。

雪中での動物の分布を知るために、10 cm の層ごとに体積 1L の雪を採取し、融解水を開口 100 μm のふるいで濾して動物を集め、実体顕微鏡下で同定と計数を行った。積雪直下の土壌中の無脊椎動物は、採取した 25 × 25 cm, 深さ 5 cm の土壌を開口 100 μm のふるいでふるって定量的に観察した。さらに、調査のたびに、雪上での無脊椎動物の出現状況を定性的に観察した。調査後は穴を雪で埋め、位置を識別するための標識棒を立てた。毎回の調査地点は、前回の場所から約 2 m 離れた位置で行った。加えて、予備調査として 2005 年 2 月 23 日と 4 月 3 日に同じ休耕田で、雪中の環境と無脊椎動物の分布を調べた。

八甲田山猿倉沢上流湿原でのアカシボの環境と生物調査
ミズゴケ泥炭からなる八甲田山猿倉沢上流湿原 (山本ら, 2004, Table 1 の nos. 43-47; 40° 37' 45" N, 140° 50' 24" E, 標高 990 ~ 1005 m; Fig. 1C) では、尾瀬ヶ原と同様に、毎年融雪期に特定の場所でアカシボが発生する。この猿倉川上流湿原のアカシボ発生地点で、1999 年 5 月と 2006 年 5 月にアカシボ雪の環境と雪中の動物の分布を調査した。1999 年 5 月 14 日の調査では直径 10 cm の塩化ビニール製コアサンプラーを使って雪のコアを 1 本採集し、厚さ 5 cm ごとに分断してポリエチレン製の袋に入れ実験室に持ち帰り動物の構成を調べた。また、雪直下の泥炭土壌に生息する無脊椎動物についても定性的に調査した。2006 年 5 月 30 日の調査時には、直径 4 cm のコア 3 本を採集して動物の分布を調べ、同じ場所でも雪の環境を層ごとに調べた。

いずれの調査でも、無脊椎動物の同定は一部の分類群を除いて門から科のレベルにとどめた。

結 果

降雪前の田面環境

調査を行った降雪前の田面は、調査前の 11 月下旬から 12 月上旬に雨が続いたため、4 地点のすべてで湛水していた。田面水の深さは 10 cm 以下で、弱酸性から弱アルカリ性を示した (Table 1)。田面水のクロロフィル *a* 濃度は 0.9-26.0 $\mu\text{g L}^{-1}$ の範囲で、いずれの地点も田面水は赤褐色に着色していた。田面水には緑藻類や珪藻類、渦鞭毛藻類が見られた。弘前市坂元と西目屋村田代では、赤褐色の殻を持ったミドリムシ類の *Trachelomonas* 属の一種が優占していた。一方、弘前市の坂元と稔町、青柳では、酸化鉄の凝集とともに鉄バクテリアと思われる細菌類が高密度で見られた。しかし、融雪期にアカシボ雪中に多量にみられた赤褐色の粒子 (山本ら, 2004) は、どの地点でも確認されなかった。

調査時の湛水した土壌に見られる無脊椎動物群集では、線虫類 (Nematoda) と貧毛類 (Oligochaeta) が共通して優占した (Table 1)。貧毛類はいずれの地点でもヒメミズズ科 (Enchytraeidae) が最も多く、他にヒメイトミミズ属 (*Aulodrilus*)、ユリミミズ属 (*Limnodrilus*) などのイトミミズ科 (Tubificidae) の種が含まれていた。このふたつの分類群の他に、二枚貝類 (Bivalvia)、巻貝類 (Gastropoda)、ダニ類 (Acarina)、ヒル類 (Hirudinoidea)、貝形虫類 (Ostracoda)、カイアシ類 (Copepoda)、ユスリカ類 (Chironomidae)、ヌカカ類 (Ceratopogonidae) がみられたが、これらの密度は場所により大きく異なっていた。

休耕田における雪の環境と動物の分布の季節変化

弘前市坂元で継続調査を行った期間は“平成 18 年豪雪” (気象庁, 2006) にあたり、弘前地方観測所 (アメダス) は 2006 年 2 月 5 日に 139 cm の最深積雪を記録している (青森地方気象台ホームページ <http://www.sendai-jma.go.jp/tidai/aomori/>)。調査地での 7 回の観測のうちで積雪が最も深かったのは 2006 年 1 月 29 日の 131 cm で、雪が消滅したのは 4 月末であった。4 月 24 日に行った最後の調査時を除くと、積雪内部には厚さ 3 mm 未満の薄い氷の層が多数挟まれていた。3 月 10 日には積雪最下層に厚さ約 5 cm のアカシボ層が確認された (Fig. 2)。この層には、尾瀬ヶ原や東北地方各地のアカシボ雪中で観察された (Fukuhara et al., 2002; 山本ら, 2004; Yamamoto et al., 2006) 赤褐色の粒子が多数含まれていた。続く 3 月 27 日にも最下層にアカシボが見られたが、そ

青森県のアカシボ発生地域における雪中の無脊椎動物

Table 1. Water environments, algal flora in overlying waters and invertebrates in bottom sediments in 4 rice paddy sites in Hirosaki and vicinity just before snowfall in November-December, 2005.

表 1. 弘前市とその周辺の水田（休耕田を含む）における降雪直前の田面水の環境と藻類相，および土壌中の無脊椎動物の構成.

Locality City/town	Sakamoto Hirosaki	Minori-cho Hirosaki	Tashiro Nishimeya	Aoyagi Hirosaki
Number of samples	3	2	2 (bottom 1)	2 (bottom 1)
Red colored water	+	+	+	+
Environments in overlying water				
Water temp. (°C)	4.2-5.5	2.8-4.9	0.8-5.8	0.7-4.7
pH	6.3-6.6	6.0-7.0	6.5-7.9	6.8-8.3
Algal flora in overlying water				
	Chlorophyceae	Chlorophyceae	Chlorophyceae	Chlorophyceae
	<i>Trachelomonas</i>	Bacillariophyceae	<i>Trachelomonas</i>	Bacillariophyceae
	Bacillariophyceae	Dinophyceae	Bacillariophyceae	
	Dinophyceae		Dinophyceae	
Average density of bottom fauna (No m ⁻²)				
Nematoda	1502	280	577	315
<i>Pisidium</i> sp.	35	70	0	0
Gastropoda	0	35	0	0
Oligochaeta	1572	175	105	577
Hirudinoidea	0	0	0	105
Acarina	17	0	0	0
Ostracoda	122	664	0	0
Copepoda	52	0	0	52
Chironomidae	70	0	0	0
Ceratopogonidae	227	0	0	0

の厚さは 1 cm 以下と薄かった。一方，4 月 11 日以降の調査では，どの層にもアカシボは観察されなかった。赤褐色の粒子は 3 月 10 日より前の調査回では，どの雪の層にも，また土壌表面でも確認されなかった。

雪中の温度は，12 月 30 日に積雪下面から 40 cm よりも上の層で，また 1 月 29 日に表面を除く下面から 70 cm よりも上層で -1°C 以下と低い値を示したほかは，-0.2-0.1°C と安定していた (Fig. 2)。2 月 27 日以降は表面から下層までほとんど温度変化が見られなかった。積雪最下層部の温度は 12 月 30 日に 0.4°C と高かったが，他の調査回では -0.1-0.1°C と安定していた。積雪直下の土壌の表面温度は 0.2-0.8°C で，氷点下になることはなかった。雪の密度（濡れ密度）は，春に向かって，また表層から下層に向かって上昇する傾向がみられた。2 月 27 日以降は，雪表面や上層部の一部の層を除くと，雪の密度は 0.5 kg L⁻¹ を超え，最下層部では水を多量に含んで 0.7-0.8 kg L⁻¹ と高まった。雪を解かした水で測定した pH は 4.8 から 6.5 と，どの月のどの層でも酸性を示した (Fig. 2)。pH の鉛直分布に一定の傾向は見られず，いずれの調査でも pH の低い複数の層が不連続に観察された。

期間中，融解水中から雪表層で 0.3-5.1 μg L⁻¹，底層ではそれよりも高い 0.6-18.5 μg L⁻¹ の濃度でクロロフィル *a* が検出されたが，表層でも底層でも季節的な変化の傾向は見られなかった。顕微鏡観察によると，積雪最下層には珪藻類をはじめとする土壌藻類と思われると藻類が，また表層には周辺の森林から飛来したと思われる陸上植物破片がしばしば観察された。3 月 10 日に見られたアカシボ層でのクロロフィル *a* 濃度は 0.6 μg L⁻¹ と，期間中の底層の値の中では最も低く，同じく，アカシボが確認された 3 月 27 日もアカシボ層のクロロフィル *a* 濃度は 7.2 μg L⁻¹ と低い値にとどまっていた。

弘前市坂元では，調査期間中，雪上から 4 分類群，雪中から 11 分類群の無脊椎動物が確認された (Table 2)。雪上で見られた動物は，トビムシ類 (Collembola) とカニエリユスリカ (*Orthocladus kanii*)，キノコバエ類 (Mycetophilidae)，ユキクロカワゲラ (*Eocapnia nivalis*) の成虫で，いずれも黒色をしていた。このうち，ユキクロカワゲラとカニエリユスリカは 1 月 29 日から 3 月 10 日まで，調査地付近に多数観察された。雪中の動物群集ではヌカカ科の幼虫，カイアシ類，ユスリカ科の

Fig. 2. Seasonal changes in vertical distribution of environmental parameters (left) and invertebrates (right) in snow column at fallow paddy in Sakamoto, Hirosaki, from Dec. 2005 to Apr. 2006. Shaded parts at left indicate Akashibo layers. Numerals to right of temperature profiles indicate snow depth in cm in each survey.

図2. 弘前市坂元の休耕田の雪の環境（左）と無脊椎動物の鉛直分布の季節変化。2005年12月から2006年4月までの7回の結果を示す。網掛けの矢印はアカシボ層の位置を示す。温度プロファイル右上に示した数字は積雪の深さ（cm）。

幼虫が優占した。特にヌカカ科幼虫は多く、期間中に雪中で出現した無脊椎動物の総個体数の83%を占めた。調査地の雪中に出現したカイアシ類はソコミジンコ類（Harpacticoida）とケンミジンコ類（Cyclopoida）を含み、どのサンプルも前者が個体数で9割以上を占めた。貧毛類ではヒメミズミズ科が優占したほか、イトミズミズ科のナガレイトミズミズ（*Rhyacodrilus coccineus*）とフクロイトミズミズ（*Bothrioneurum vej dovskyanum*）、ミズミズミズ科のナミズミズミズ（*Nais communis*）、およびイトミズミズ科の

不明種が含まれていた。

雪中における動物の密度は、0～923 L⁻¹の範囲で変動し、調査の後半にあたる2月から4月に下層で高まる傾向があった（Fig. 2）。継続調査を開始した12月にはどの層にも動物は見られず、1月の調査でもダニ類が雪表層と中層にわずかに出現するにとどまった。2月以降は、表層付近でダニ類がわずかに出現したほか、ヌカカ科幼虫やユスリカ科幼虫、カイアシ類をはじめとした水生の動物が下層に出現した。3月10日には、積雪最下

青森県のアカシボ発生地域における雪中の無脊椎動物

Table 2. Occurrence of invertebrates on (supranivean) and in (intranivean) snow, and in bottom (soil) at fallow paddy at Sakamoto, Hirosaki in 2005/2006, and upper Sarukura-gawa mire in Hakkoda Mountains in 2006 (snow) and 1999 (soil).

表 2. 弘前市坂元休耕田（2005/2006 年）と八甲田山猿倉沢上流湿原（1999, 2006 年）の雪上, 雪中および土壌中の無脊椎動物の出現状況.

Taxon	Sakamoto, Hiorosaki			Upper Sarukura-zawa mire		
	supranivean	intranivean	soil	supranivean	intranivean	soil
Nematoda		+	+		+	+
Turbellaria		+	+			
<i>Pisidium</i> sp.			+			
Gastropoda			+			
Oligochaeta		+	+		+	+
Hirudinoidea			+			
Tardigrada		+	+		+	
Acarina		+	+		+	+
Ostracoda		+	+			+
Copepoda		+	+		+	+
Collembola	+					
<i>Eocapnia nivalis</i>	+					
<i>Epiophlebia superstes</i>				+		
Other Odonata			+			
Coleoptera			+			
Trichoptera		+	+			
Mycetophilidae	+					
<i>Orthocladus kanii</i>	+					
Other Chironomidae		+	+		+	+
Ceratopogonidae		+	+		+	+
Tipulidae		+	+		+	+

Fig. 3. Seasonal changes in total density of invertebrates in snow column (open circle) and underneath soil (solid circle) in fallow field at Sakamoto, Hirosaki from Dec. 2005 to Apr. 2006.

図 3. 弘前市坂元の休耕田における雪柱(○)と田面(●)に出現した無脊椎動物総密度の季節変化.

部のアカシボ層にヌカカ科やユスリカ科幼虫、カイアシ類を主体とする動物が高密度で出現した (Fig. 2)。表層から底層までの値を合算した場合も、雪柱内の動物の総密度はアカシボの確認された3月10日で大きく高まった (Fig. 3)。

調査期間中、積雪直下の土壌中から15分類群の無脊椎動物が確認された (Table 2)。高次分類群で比較する限り、土壌で見られた動物は雪中に出現した動物を全て含み、その他に、腹足類、二枚貝類 (*Pisidium* sp.)、ヒル類、甲虫類 (Coleoptera) が出現した。個体数で優占したのは線虫類と貧毛類で、両者を合わせると土壌中の動物の総密度の34% (2006年2月) ~ 93% (2005年12月) を占めた (Fig. 4)。貧毛類は期間を通してヒメミミズ科、特にナカヒメミミズ属 (*Mesenchytraeus*) が優占したほか、オヨギミミズ科 (Lumbriculidae) やイトミミズ科もわずかに確認された。雪中で優占したヌカカ科、ユスリカ科、カイアシ類は土壌中での割合はいずれも25%以下であった。また、尾瀬ヶ原湿原では雪中、雪上、土壌表面ともに高い密度で出現するガガンボ類 (福原ら, 2006) は、弘前の調査地の土壌中では3%以下とわずかであった。土壌中における無脊椎動物の総密度は、期間中8928から38304個体 m^{-2} の範囲で、アカシボが見られた3月10日を除くと雪中よりも常に高かった (Fig. 3)。土壌での動物の密度は雪解けにむけて増加する傾向が見られ、アカシボ発生時の3月10日と3月28日は貧毛類が優占し

た。

同じ弘前市坂元の休耕田で予備的に行った2005年の調査のうち、2月23日の積雪は140 cmで、雪の密度はいずれの層も 0.4 kg L^{-1} 以下であった。土壌との境界層は湛水しておらず、どの雪層にもアカシボは見られなかった。一方、4月3日の調査時 (積雪95 cm) には、雪の最下層は多量の水を含み、約5 cmの厚さのはっきりとしたアカシボの層が見られ、その中には赤褐色の粒子が多数含まれていた。この時、アカシボの分布する積雪最下層部にカイアシ類 (ソコミジンコ類が98%を占める) が優占する動物群集が高密度で見られた。アカシボ層に出現したソコミジンコ類は複数種を含み、連結個体が多数見られた。アカシボ層での動物の構成を2005年4月と2006年3月で比べると、出現分類群に大差はないものの、2005年にはカイアシ類が、2006年にはヌカカ類が優占するという点で異なっていた。兩年とも、アカシボ層に出現した動物の多くは、消化管が赤褐色のアカシボ物質で充満していた。弘前市坂元で行った2005年4月と2005年12月から翌4月までの調査時の値を合わせると、動物の総密度は雪の濡れ密度と正の相関があった (スピアマンの順位相関係数検定, $p < 0.001$)。濡れ密度が 0.5 kg L^{-1} 未満の雪に動物はほとんどみられず、100個体 L^{-1} を超える高い密度で動物が出現したのはいずれもアカシボ層であった (Fig. 5)。

Fig. 4. Seasonal changes in composition of soil invertebrates under snow at fallow paddy in Sakamoto, Hirosaki, from Dec. 2005 to Apr. 2006.

図4. 弘前市坂元の休耕田の積雪下における土壌動物群集の構成の季節変化。

Fig. 5. Relationships between bulk density of snow layer and total density of animals in the layer in fallow paddy at Sakamoto, Hirosaki. All snow layers examined in Apr. 2005 and from Dec. 2005 to Apr. 2006 are combined. Open circles out of flame indicate values in Akashibo layers, while showing animal densities independent of vertical flame scale.

図5. 弘前市坂元の休耕田における、雪の濡れ密度と出現した動物の総密度の関係。2005年4月および2005年12月～2006年4月までの調査で測定した層ごとの値を示した。枠外の白抜き丸はいずれもアカシボが見られた層で、枠の縦スケールとは別に動物の総密度を数字で示した。

八甲田山猿倉沢上流湿原でのアカシボ調査

1999年5月の調査時の積雪は20 cmで、ざらめ状の雪は底層から表層まで多量の水を含み赤褐色に着色していた(山本ら, 2004, Fig. 2.1-2.3 参照)。全層で赤褐色の粒子が多数見られた。積雪内は全層にわたり動物が50 個体 L^{-1} を超える密度で分布し、10-15 cm 層では200 個体 L^{-1} を上回った(Fig. 6, 左)。雪内の動物ではカイアシ類が優占し、雪柱内の群集の89 %を占めた。出現したカイアシ類の大部分はケンミジンコ類で、石田(2002)および石田・大高(2005)によってケンミジンコ科の *Diacyclops nanus* であることがわかっている。一方、ソコミジンコ類はごくわずかであった。他に、ヌカカ科、ガガンボ科(Tipulidae)、ユスリカ科の幼虫や貧毛類、線虫類が低密度で出現した。

八甲田山での2006年5月の調査時は積雪が25 cmで、泥炭との境界に厚さ約1 cmの硬い氷板があった。雪は表層5 cmを除き全層が赤褐色に着色し、1999年と同様に赤褐色の粒子を多数含んでいた。雪は全層で多量の水を含み、温度はどの層も0.1℃、濡れ密度は0.74 $kg L^{-1}$ から0.92 $kg L^{-1}$ の範囲であった。pHは5.0-6.0の範囲で、

規則的な鉛直変化は見られなかった。雪はクロロフィル *a* を6.3-15.6 $\mu g L^{-1}$ の濃度で含んでいた。雪の中には、ダニ類、線虫類、クマムシ類(Tardigrada)、カイアシ類、ヌカカ類、ユスリカ類、ガガンボ類の7分類群の無脊椎動物が見られ、カイアシ類とヌカカ類、ユスリカ類が優占した。カイアシ類は1999年の同地点での調査と同様にケンミジンコ類が大部分を占めていた(Fig. 6, 右)。動物は雪のどの層でも確認されたが、総密度は下層(氷板の直上)で200 個体 L^{-1} を上回り最大となった。1999年に定性的に調べた泥炭土壌中の動物は、1999年および2006年に雪中で見られた7分類群をすべて含み、そのほかに貧毛類(すべてヒメミミズ科)と貝形虫類が含まれていた(Table 2)。雪中に出現した動物の消化管には、弘前市坂元休耕田のアカシボ中に見られた動物と同様に、アカシボ物質が認められた。土壌の群集の中では線虫類が最も優占した。このほか、2006年の調査時には、調査地付近の雪上でムカシトンボ(*Epiophlebia superstes*)の終齢幼虫が確認された。

Fig. 6. Vertical distribution of invertebrates in Akashibo red snow column at upper Sarukura-zawa mire in Hakkoda mountains, in May 1999 (left) and May 2006 (right).

図6. 八甲田山猿倉沢上流湿原のアカシボ雪中における無脊椎動物の鉛直分布. 1999年5月(左)と2006年5月(右)の結果.

考 察

雪に見られる動物の構成と由来

弘前市坂本の休耕田のアカシボ発生地で行った今回の調査で、雪上からトビムシ類、カニエリユスリカ、キノコバエ類、ユキクロカワゲラの4分類群が、雪中からウズムシ類 (Turbellaria)、線虫類、貧毛類、クマムシ類、ダニ類、貝形虫類、カイアシ類、ユスリカ科幼虫、ヌカカ科幼虫、ガガンボ科幼虫、トビケラ目 (Trichoptera) 幼虫の11分類群の無脊椎動物が確認された。一方、八甲田山猿倉川上流湿原のアカシボ雪中では8分類群 (線虫類、貧毛類、クマムシ類、ダニ類、カイアシ類、ヌカカ科幼虫、ユスリカ科幼虫、ガガンボ科幼虫) が確認されたほか、付近の雪上からムカシトンボの幼虫が見つかった。

弘前市坂元、八甲田山とも、雪の表面で観察された動物はいずれも、調査地の土壌中からは見つからない。これらは、湛水した土壌ではまれなトビムシ類や、飛来昆虫 (カニエリユスリカ、キノコバエのいずれも成虫)、あるいは流水から雪上に移動することが知られているクロユキカワゲラ成虫 (清水ら, 2005) やムカシトンボ幼虫 (奈良岡・高橋, 2007) であることから、調査地近傍の河川や森林に由来すると考えられる。

雪中に出現した動物群を高次分類群で比較する限り、弘前市坂元でみられた動物群は八甲田山での動物群をすべて含んでいた。両者の群集は、貧毛類、カイアシ類、

ヌカカ類、ユスリカ類のいずれかが優占する点で、また、小型で細長い体形の動物が優占する点で類似していた。尾瀬ヶ原湿原のアカシボ発生地域では、本調査で確認されなかったノナメクジ属の一種 (*Deroceras* (*Agriolimax*) sp.) やツリミミズ科貧毛類 (*Lumbricidae*), センブリ科幼虫 (*Sialidae*) が低密度で見いだされているものの、高次分類群で見ると他の動物群はいずれも本調査と共通している (福原ら, 2006)。融雪期にアカシボ雪中で見られる無脊椎動物の総密度も、尾瀬ヶ原で $2.4\text{--}3.6 \times 10^4$ 個体 m^{-2} (1999年5月と2000年5月), 弘前市坂元休耕田で 7.8×10^4 個体 m^{-2} (2006年3月10日) と、両者のオーダーは等しい。尾瀬ヶ原でも本調査でも動物の重量測定は行っていないものの、雪中の動物はどちらも、カイアシ類やヒメミミズ科貧毛類をはじめとした小型の動物が大部分を占めていることから、生物量に関しても大きな違いはないと考えられる。これらの点から、青森県のアカシボ発生地での無脊椎動物群集の構成は尾瀬ヶ原の群集とよく似ているといえる。

尾瀬ヶ原での先行研究によると、アカシボ雪中で見られる分類群は、降雪前や雪どけ後の土壌中やアカシボ残存物中で見られる分類群と共通していることから、湿原の土壌動物に由来すると考えられている (福原ら, 2006)。本研究でも同様に、雪中に出現した動物はすべて積雪直下の土壌でも見られ、積雪の下層ほど動物の密度が高まった。アカシボが発生する地域は、融雪時期に積雪下層部と湿原や土壌との境界面に水が溜まる窪地で

ある点で共通していることから（山本ら，2004），こうした水が溜まりやすい土壤環境下での動物群集の組成に類似性があり，それが雪中の動物の類似性を生んでいるものと思われる。

前述のように，高次分類群で比較する限りでは，雪中に出現する無脊椎動物の多くは，尾瀬ヶ原，八甲田山，弘前市休耕田とも共通する。しかし，動物の構成には場所によってかなり大きな違いが認められる。たとえば，2006年の弘前市坂元休耕田では，ヌカカ幼虫が最も優占したのに対して，尾瀬ヶ原（福原ら，2006）ではカイアシ類と貧毛類の割合がヌカカ幼虫を上回っていた。また，八甲田山猿倉川上流湿原では，カイアシ類の割合が尾瀬ヶ原よりもさらに高く，貧毛類はごくわずかしき確認されていない。カイアシ類の構成を比較した場合でも，尾瀬ヶ原湿原や弘前市坂元休耕田ではソコミジンコ類が優占したのに対して，八甲田山猿倉川上流湿原では大部分がケンミジンコ類で占められていた。さらに，2006年にヌカカ幼虫が優占した弘前市坂元休耕田では，2005年にはカイアシ類（ソコミジンコ類）が優占するという，年変化も指摘される。こうした違いの原因のひとつには，背景となる土壤中の動物の組成の違いが考えられる。弘前市とその周辺の水田と休耕田で行った積雪直前の調査では，ヌカカ幼虫が弘前市坂元の休耕田でのみ見いだされ，その後も積雪下部の土壤中で継続的に観察された。したがって，雪中からヌカカ幼虫が高い割合で見られたのは，土壤動物群集の特徴を反映した結果である可能性がある。これはまた，雪中の動物の組成は，場所や年により変動する可能性があることを示唆するが，今回の調査では，降雪前に調査を行った他の水田で雪中の動物の組成を調べていないために，土壤動物と雪中動物の組成の対応関係を詳細に検討することはできなかった。一方で，今回の調査では，どの場所でも調べた動物のサンプル数が少ないことから，動物の構成比の違いが空間分布の異質性を反映した結果であることも否定できない。雪中に見られる動物の多くは小型で，微環境の影響を強く受けられると思われる。特に，水田や湿原の表面に見られる凹凸は土壤動物にとって異質性の高い環境であると思われることから，距離が近くても群集の構造が大きく異なり，それが雪中の動物群集の構造の違いに反映されている可能性は高い。雪中の動物の空間分布の様式や微環境との対応については今後の課題である。

雪中の動物が基本的に土壤に由来するとしても，その構成は土壤での組成がそのまま反映されているわけではないことは，今回の弘前市坂元休耕田で行った土壤中と

雪中の組成の比較からも明らかである。雪中の動物群集は，積雪下部の土壤に生息する動物の一部が雪中に移動して集積した群集と考えることができると思われるが，その背景には，移動能力の他に，個々の動物が持つ生活史特性や水質，餌条件に対する応答など，さまざまな生理学的・生態的要因が関係していると考えられる。雪の雪中に生息する動物の特徴を解明するためには，群集を種レベルで把握し，それぞれの生理・生態的特徴明らかにする必要がある。

動物のすみ場としての雪環境

調査地の雪中に出現した無脊椎動物は，トビムシやハエ目（カニエリユスリカ，キノコバエ類），ユキクロカワゲラ成虫のような気相中で生活する動物と，ヌカカ科やユスリカ科，ガガンボ科をはじめとしたハエ目幼虫やカイアシ類などの水生の動物に分けられる。前者は量的には群集のごくわずかで，雪上や濡れ密度が低い雪の上層内部に分布したのに対して，群集の大部分を占める後者は，濡れ密度が高くなる積雪下層に分布する傾向があった。水生動物が多数出現する時期は融雪期にあたり，積雪内部は氷点下になることがないことから，この時期の高い濡れ密度は多量の水分を含んでいることを示す。したがって，水生動物が雪下層に高密度で出現したことは，氷粒子の隙間が湛水して水生動物の生息が可能になったことに関係していると考えられる。弘前市坂本の休耕田の雪中で見られた動物の密度を，アカシボ雪と，雪解け直前の4月11日以降のようにアカシボ雪と同程度に高い濡れ密度を持つアカシボが発生していない雪とを比べると，前者で顕著に高かった。雪中の動物の密度が周辺のアカシボの発生しない雪に比べて高いことは尾瀬ヶ原でも同様である（Fukuhara et al., 2002; 福原ら，2006）。定性的な観察にとどまっているが，尾瀬ヶ原でも本研究でも，アカシボ雪中に見られる動物の消化管はアカシボ物質で満たされている場合が多い。これらの点から，尾瀬ヶ原の研究でも指摘されているように（Fukuhara et al., 2002; 福原ら，2006），動物がアカシボ物質を餌として積極的に利用していることが示唆される。一方，尾瀬ヶ原では，アカシボの発生が見られるような湛水した土壤や雪下層では溶存酸素が低下することから，低酸素環境を避けるために土壤中から積雪層に動物が移動する可能性も指摘されている（福原ら，2006）。今回の調査では雪や土壤中での溶存酸素濃度の測定を行っていないことから，この点については明らかではない。

水生動物の分布に関連すると思われる湛水した雪の特徴としては、さらに、低い pH があげられる。弘前市坂元休耕田での調査では、おそらく雪中に含まれる窒素酸化物や硫黄酸化物などに由来する酸性物質の存在によって、雪の融解水は常に酸性を示し、pH が 5 未満になる場合もあった。これは、降雪前の田面水の値 (6.0 ~ 8.3) に較べてかなり低い。一般に、酸性の池沼では動物群集の多様性が低く、水生昆虫ではカゲロウ類など多くの主要な動物群を欠く単純な構成になる (Griffiths, 1973; Wetzel, 1983)。pH が 4.6-5.3 と酸性の尾瀬ヶ原の池塘では、ユスリカ類と貧毛類が底生動物群集中で寡占し (Kurasawa et al., 1982)、貧毛類の組成も、集水域に較べて単純になるとともに、ヒメミミズ類とイトミミズ科のフクロイトミミズが優占することが知られている (Ohtaka, 2000)。酸性の池塘で優占するこれらの動物は、尾瀬ヶ原だけでなく、弘前市の休耕田や八甲田山の雪中でも主要なメンバーになっている。低い pH に対する耐性を持つ点も、雪に出現する水生動物の特徴のひとつに挙げられるかもしれない。

無脊椎動物が雪中を移動する場合、体サイズや体型、運動能力の違いによって、雪を押しのかけて動く場合と氷粒子間の間隙を動く場合のふたつが考えられる。本調査で出現した無脊椎動物の多くは水生で、カイアシ類のように小型かあるいはヒメミミズやヌカカ科幼虫のように細長い体型をしていた。これらは氷粒子の間隙を利用して移動する動物といえる。尾瀬ヶ原では体長が 1cm を超えるガガンボ幼虫やナメクジ類、ツリミミズ科貧毛類が積雪上部に出現している (福原ら, 2006)。これらは雪の間隙に比して大型で、雪の層を押しのかけて移動したものと推測される。本調査地で雪中にこうした大型の動物が見られなかったのは、由来となる土壤中での出現頻度が低かったためと推測される。一方、アカシボが発生するような多量の水を含むざらめ状の雪は、すみ場の構造の点で海浜や地下水系などの砂の隙間に匹敵すると考えられる。砂浜海岸の間隙性動物群集は小型で細長い体型をした種類が卓越するが (伊藤, 1985)、雪中に出現する動物もヌカカ科幼虫や貧毛類、カイアシ類など、小型で細長い体型のものが多く、また、ソコミジンコ類が優占する点も砂浜と雪の動物群集に共通している。一方、雪は砂と異なり、粒子や間隙の大きさ、硬さなどが時間とともに変化する。雪の性状は、その隙間に生息する動物にとって生息や移動を規定する重要な要因になっているに違いない。雪積内部の構造や物理的性質と動物群集の関連は今後の興味深い課題である。

アカシボの発生時期に関する考察

餌環境に乏しい雪中にあって、アカシボは動物にとって重要な餌資源になっている可能性がある。したがって、アカシボの発生時期を知ることは、雪中の動物の動態を理解するうえで重要である。アカシボ雪中には多くの有色物質が含まれているが、その本体は赤褐色の粒子で緑藻 (*Hemitona* sp.) の休眠孢子とみなされている (山本ら, 2004, 2006; Yamamoto et al., 2006)。また、これまでに栄養細胞が見つかっていないことから、緑藻は積雪前に増殖したあと、休眠状態で土壌表面に蓄積されると推測されている。アカシボは雪が消失しても赤褐色の粒子が土壌表面に残存する点で他の多くの赤雪と異なっており、この点は尾瀬ヶ原と同様に今回調査を行った青森県の発生地点でも融雪期に確認されている (山本ら, 2004, Fig. 5)。赤褐色の粒子は、八甲田山の湿原では融雪後も泥炭表面に残存するが、水田や休耕田では一連の農作業や植生の繁茂に伴ってその後は見られなくなる。アカシボの発生が知られている弘前市周辺の水田や休耕田で積雪直前に行った今回の調査では田面水中に複数の藻類が観察され、クロロフィル *a* 濃度も $0.9\text{--}26.0 \mu\text{g L}^{-1}$ 程度で検出されたものの、どの地点でもアカシボの本体である赤褐色の粒子や対応すると思われる栄養細胞は確認されなかった。また、休耕田でひき続き行った積雪期の継続調査によると、赤褐色の粒子が確認されたのは、水分の含量が高まる積雪後期に限られており、それ以前の積雪下面でクロロフィル *a* 濃度が高まることはなかった。今回調査した弘前市の田面はいずれも畦で仕切られており、冬期間中は水路も閉鎖されているため、融雪期にアカシボ粒子を含んだ融雪水が遠方から流れ込む可能性は低い。こうした点から、アカシボは早春の積雪下層あるいは土壌表面で新たに生成され、それに伴って無脊椎動物の集積が起こっている可能性が指摘される。

謝 辞

研究に際してたくさんの助言をいただいた新潟大学の福原晴夫氏と元明治大学の山本鎔子氏、および出現した無脊椎動物の同定をいただいた環境福祉研究所の小林貞 (カニエリユスリカ)、環境指標生物 (株) の清水高男 (ユキクロカワゲラ) の各氏に感謝いたします。また、弘前市坂本での継続調査に協力いただいた弘前市環境パートナーシップ 21 の会員と、現地調査の補助をいただいた弘前大学教育学部理科教育講座の学生諸氏

に感謝いたします。八甲田山猿倉沢上流湿原の調査に際しては、十和田八幡平国立公園十和田八甲田地域特別保護区の採集許可（環境庁）と八甲田山森林生物遺伝資源保存林の利用許可（黒石森林管理センター）を受けて実施しました。

文 献

- 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 Ozeegahara mire, Central Japan, with special reference to distribution of invertebrates in red snow. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 28: 1645-1652.
- Fukushima, H. (1963): Studies on cryophytes in Japan. *Journal of Yokohama Municipal University, Ser. C, Natural Sciences*, 43: 1-146.
- 福原晴夫・大高明史・木村直哉・菊池義昭・山本鎔子・落合正宏・福井学・野原精一・尾瀬アカシボ研究グループ (2006): 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—。 *陸水学雑誌*, 67: 81-93.
- Griffiths, D. (1973): The structure of an acid moorland pond community. *Journal of Animal Ecology*, 42: 263-283.
- ひろさき環境パートナーシップ 21 (編) (2005): だんぶり池ってなあに? 弘前市役所環境保全課, 弘前.
- 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 Conference*: 165-173.
- 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.
- 石田昭夫 (2002): 日本産ケンミジンコ図譜. *日本動物地理学会会報*, 57: 37-106.
- 石田昭夫・大高明史 (2005): 青森, 岩手, 秋田の淡水カイアシ類. *陸水生物学報*, 20: 1-4.
- 伊藤立則 (1985): 砂のすきまの生きものたち. 間隙生物学入門. 鳴海社, 東京.
- 気象庁 (2006): 平成 18 年に発生した大雪の命名について. 気象庁報道発表資料, 2006 年 3 月 1 日.
- 小林義雄・福島博 (1952a): 日本に於ける赤雪と緑雪に就いて I. *Botanical Magazine, Tokyo*, 65, 77-85.
- 小林義雄・福島博 (1952b): 日本に於ける赤雪と緑雪に就いて II. *Botanical Magazine, Tokyo*, 65, 123-135.
- 幸島司郎 (1994): 氷河生態系. *日本生態学会誌*, 44: 93-98.
- Kurasawa, H., Hayashi, H., Okino, T., Watanabe, Y., Ogawa, M., Morita, T., Isobe, Y., Fukuhara, H. and Ootaka, A. (1982): Ecological studies on zooplankton and zoobenthos in the pools of the Ozeegahara moor. In: *Ozeegahara, Scientific Research of the Highmoor in Central Japan*, H. Hara et al. (eds.): 277-298. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, 456pp.
- 前野紀一 (1986): 第 6 章 雪の物性. 基礎雪氷学講座 1. 雪氷の物性と構造, 前野紀一・福田正巳 (編): 156-198. 古今書院, 東京.
- 奈良岡弘治・高橋克成 (2007): ムカシトンボ終齢幼虫の羽化前の上陸と陸上生活の期間. *Tombo*, 49: 15-21.
- Ohtaka, A. (2000): Aquatic Oligochaeta in the Ozeegahara Mire, Central Japan. *Species Diversity*, 5: 39-52.
- 清水高男・稲田和久・内田臣一 (2005): カワゲラ目 (楯翅目) PLECOPTERA. 日本産水生昆虫一科・属・種への検索, 川合禎次・谷田一三 (編著): 237-290. 東海大学出版会, 秦野.
- Wetzel, R. G. (1983): *Limnology*, 2nd ed. Saunders, Fort Worth.
- 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.
- 山本鎔子・林卓志・落合正宏・福原晴夫・大高明史・野原精一・福井学・菊池義昭・尾瀬アカシボ研究グループ (2006): 尾瀬ヶ原のアカシボ現象に関する研究—赤雪の垂直分布と藻類の関わり—. *陸水学雑誌*, 67: 209-217.
- Yamamoto, Y., A. Ohtaka, T. Hayashi, H. Fukuhara, S. Nohara and M. Ochiai (2006): Spring red snow phenomenon caused by iron accumulated around algal spores in alpine mires in Japan. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 29: 1947-1950.