HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	アカシボに分布する無脊椎動物ー尾瀬ヶ原のアカシボを中心にー
Author(s)	福原, 晴夫; 大高, 明史; 木村, 直哉 他
Citation	低温科学, 70, 75-85
Issue Date	2012-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49044
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS70_010.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 70 （2012） 75-85

アカシボに分布する無脊椎動物
── 尾瀬ヶ原のアカシボを中心に ──

福原　晴夫[1)]，大高　明史[2)]，木村　直哉[3)]，
北村　　淳[3)]，菊地　義昭[4)]，野原　精一[5)]

2011 年 12 月 28 日受付，2012 年 1 月 18 日受理

尾瀬ヶ原のアカシボ地帯には，アカシボの発達段階に応じて，雪上，雪中に多様な無脊椎動物が出現する．大型の分類群では，Oligochaeta（貧毛類），Tipulidae（ガガンボ類），Chironomidae（ユスリカ類），Ceratopogonidae（ヌカカ類）などが出現し，小型では Nematoda（線虫類），Cyclopoida（ケンミジンコ類），Harpacticoida（ソコミジンコ類），Turbellaria（ウズムシ類），Tardigrada（クマムシ類）などであった．大型のガガンボ類幼虫，ユスリカ類幼虫，貧毛類は雪中の比較的上部に分布するのに対し，小型の線虫類，ケンミジンコ類は下部に分布した．運動性の高いソコミジンコ類は雪の上部まで分布した．これらのアカシボ動物相は，融雪期の雪―泥界面の湛水状態と貧酸素状態の発達により湿地性の土壌動物が雪中を移動して形成されていると推定される．アカシボ動物を起点とする食物連鎖を雪生態学の観点から論じた．

Ecological Studies on nival fauna in red snow with special references to Akashibo at Ozegahara Mire, Central Japan

Haruo Fukuhara[1], Akifumi Ohtaka[2], Naoya Kimura[3], Jun Kitamura[3], Yoshiaki Kikuchi[4]

Various invertebrates including nematodes, oligochaetes, harpacticoids, tardigrades, cladocerans, acarina, larvae of tipulids, ceratopogonids and chironomids, appeared as internivean and supranivean fauna in Akashibo snow, a kind of red snow in the Ozegahara Mire. In these animals, larger ones such as tipulids, chironomids and oligochaetes were distributed in comparatively upper part of snow, whereas smaller tardigrades, cyclopoids and nematodes in lower part. These invertebrates were seemed to migrate up from peat surface into snow due to inundation and decrease in oxygen concentration at subnivean environments during the development of Akashibo. Food web on Akashibo snow is discussed from the point of snow ecology.

キーワード：アカシボ，尾瀬，アカユキ，土壌動物，ガガンボ幼虫
Akashibo, Oze, red snow, soil invertebrate, Tipulidae larvae

1．はじめに

尾瀬ヶ原の特定の場所には融雪期に「アカシボ」と呼ばれる彩雪現象が発達する（Fukuhara et al., 2002, 2010；福原ほか，2006；山本ほか，2006；Yamamoto et al., 2006；山本，2012；野原ほか，2012）．最盛期には雪原は赤褐色に着色し（以下アカシボ雪），表面には融雪水の湛水した円形やそれらが結合した不定形のプールが形成される（福原ほか，2012）．アカシボは融雪期のみならず融雪後も泥炭表面に赤褐色物質として残る（以下アカシボ残存物）．これらのアカシボは微視的には約 10 μm 程度の円形，あるいは楕円形の酸化鉄を主体

1）新潟大学教育学部，責任著者
2）弘前大学教育学部
3）㈱グリーンシグマ　新潟
4）元茨城大学広域水圏科学教育研究センター
5）国立環境研究所生物・生態系環境センター
[1] Faculty of Education, Niigata University, Niigata 950-2181, Japan.
E-mail: fukuhara@ed.niigata-u.ac.jp
[2] Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki 036-8560, Japan.
[3] Green Sigma Co. Ltd., 700-1 Sakai, Niigata 950-21, Japan
[4] 3317-209 Nagaoka, Ibaragi-cho, Higashiibaragi-Gun, Ibaragi 311-3116, Japan.
[5] Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies, Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan

とする粒子（以下アカシボ粒子）からなる（Yamamoto et al, 2006；山本ほか，2006，2012）．この粒子は形態的観察から緑藻類の1種 *Hemitoma* sp. の休眠胞子とされたが（Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006），その後の尾瀬沼のアカシボを用いたRuBisCO (form I) 遺伝子の解析では雪氷藻の遺伝子が検出されない（Kojima et al., 2009）ことから，疑問な点も提出され，その本体は現時点では不明である．

尾瀬ヶ原のアカシボには多種多様な無脊椎動物が分布している（以下アカシボ動物）ことが最近になって知られた（Fukuhara et al., 2002, 2010；福原ほか，2006）．これまで，わが国ではアカシボ雪のような大規模な彩雪地帯での比較的高等で多様な無脊椎動物の存在は知られてこなかった．雪（雪の中には氷板のような氷やシャーベット状態の氷を含む場合が多く，以下では氷を含めた氷雪の意味で使用する）上や雪中，雪の下で活動する動物は nival fauna (supranivean, intranivean, subnivean) と言われている．氷河の涵養域や消耗域の cryoconite-hole や氷粒間隙に生息する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，コオリミミズ（*Mesenchytraeus solifugus*）などは代表的な nival fauna として知られている（Tynen, 1970；Kohshima，1984；幸島，1994；Kikuchi，1994, Grongaard et al., 1999）．アカシボ動物は nival fauna に属すると言えるであろうか．

Nival fauna の活動域は同時に低温環境でもある．低温環境に生育の場を持つ生物，いわゆる cryobiont (Kol, 1942) と言われる極地や高山の氷雪地帯の雪の下や雪の中，氷の上で活動する貧毛類や巻貝，ムカデ類，ダニ類，トビムシ類など一群の動物が知られている（Shmidt and Luckwood, 1992; Jones, 1999; Aitchison, 2001, Graham and Davies, 2005）が，尾瀬ヶ原のアカシボ動物には cryobiont に属する動物が存在するのであろうか．

アカシボ動物の研究は，ガガンボモドキやセッケイカワゲラのようないわゆる「ユキムシ」と言われている一部の昆虫を除き，雪に関係するこれまで研究の行われてこなかった動物相を明らかにするとともに，低温環境下における動物の生態を明らかにするものである．本稿ではこれまで尾瀬ヶ原を中心に行ってきたアカシボ動物の調査結果をまとめ，問題点を整理したい．尾瀬ヶ原における調査は主に山の鼻植物研究見本園（以下見本園）で行われたものである．見本園の環境やアカシボ発生の状況の詳細については野原ほか（2012），福原ほか（2012）を参照されたい．

2．アカシボの発達と土壌―雪界面の環境 湛水と溶存酸素

雪中や雪表面におけるアカシボ動物の分布は，アカシボの発達過程と密接に関係する．図1に典型的な見本園のアカシボと雪コアーの例を示す．写真はほぼ最盛期の状態のアカシボの様子で，雪表面は赤褐色に着色し，融雪水によってプール（以下アカシボプール）状に湛水している場所が多くなっている．図1Bの雪コアーは下記の Stage 1 の状態で，下部から約 30 cm まで着色が観察され，アカシボ雪の部分は積雪（雪コアー長約 90 cm）の半分以下である．積雪内水位（肉眼的に判定した飽和含水状態（和泉，1986）の最上面）はアカシボ部分を超え 55 cm に達していた．

本誌において福原ほか（2012）はアカシボの発達段階を Stage 1～Stage 5 に分けている．概略を記すと，Stage 1（アカシボ初期）はアカシボ雪が積雪の半分以下まで達しない状態，Stage 2（アカシボ中期）は積雪

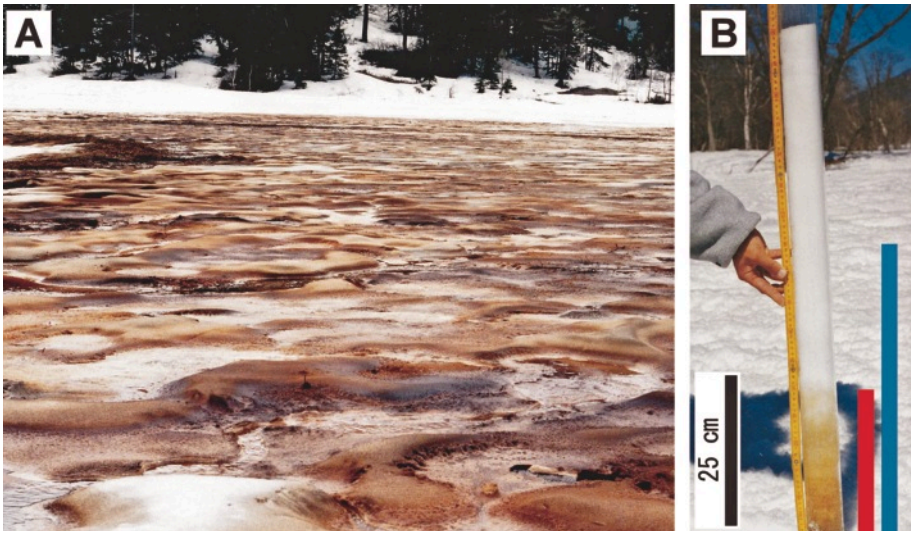


図1：尾瀬ヶ原植物研究見本園に発達するアカシボ．A：1999年5月9日，積雪約60 cm，B：雪コアー（1999年4月30日），Stage 1，赤バーはアカシボの分布範囲，水色バーは積雪内水位．

の半分以上までアカシボ雪が達するが表面までは達しない段階，Stage 3（アカシボ最盛期）は積雪全体が着色し，多くの場合アカシボプールが形成されている段階，Stage 4（アカシボ終期）は融雪がほぼ完了し，泥炭上にアカシボ物質が堆積している段階，Stage 5 は融雪後においてもアカシボを形成していた赤褐色物質は泥炭表面に残存（以下アカシボ残存物）している段階である．

アカシボ動物の分布と最も関係ある要因として，土壌―雪界面の湛水状態と溶存酸素濃度，積雪内部の溶存酸素濃度がある（福原ほか，2006，2012）．融雪期に見本園のアカシボ発生地帯では積雪内は融雪水で飽和状態となっており，Stage が進むごとに水位は高くなり，Stage 2 や Stage 3 の初期では 70-80 cm に達する（Fukuhara et al., 2010）．

アカシボ発生地帯の土壌―雪界面の溶存酸素濃度は極めて低くなっている（表 1）．Stage 1～Stage 3 の状態を示しているが，平均 25%以下であり，最大でも 50%以下であった．対照地点においても少量の水が湛水し，低酸素となっている場合があるが，34-90%であった．このようにアカシボ地帯の積雪下は極めて強い貧酸素状態にあると言える．同様に積雪内の間隙水を採水し，溶存酸素濃度を測定した結果が図 2 である．この場合 30 cm まで採水できたが，底層を除くと．アカシボ雪の部分で 60-80%となり飽和以下であった．アカシボ雪の溶解水には不溶性の Fe^{3+} とともに Fe^{2+} が溶解していることが知られている（落合ほか，2012）．融雪により供給される積雪内の水は，ほぼ飽和と推定されるので，アカシボ雪内部において Fe^{2+} の酸化により酸素が消費されている可能性が高い．

土壌―雪界面における低酸素条件は，界面における微生物の分解活性と溶存 Fe^{2+} の酸化による消費のためと推定される．積雪下においても土壌表面の有機物の分解による CO_2 濃度の上昇が観測されており（Penny and Pruitt, 1984; von Bochove et al., 2000; Liptzin et al., 2009），0°C前後においても微生物の活性があるためである（Coxson and Parkinson, 1987; von Bochove et al., 2000; Brroks et al., 2005）．好気的細菌による有機物の分解は，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．アカシボの主成分は酸化鉄である（Yamamoto et al., 2006；落合ほか，2012）ことより，土壌表面から溶出した Fe^{2+} は界面や雪中において酸化作用を受け，酸素の消費をともなっていると思われる．

表 1：見本園のアカシボ地帯の土壌―雪界面の溶存酸素濃度（%），1999～2001．雪コアー採集後に二口注射器を用いて底の試水を採水後ウインクラー法で定量．対照は見本園東方のアカシボの発生しない地点．

地域	平均値	標準偏差	最大	最小	測定地点数
アカシボ地帯	22.6	12.9	42.6	1.6	14
対照	59.2	28.3	90.0	34.3	3

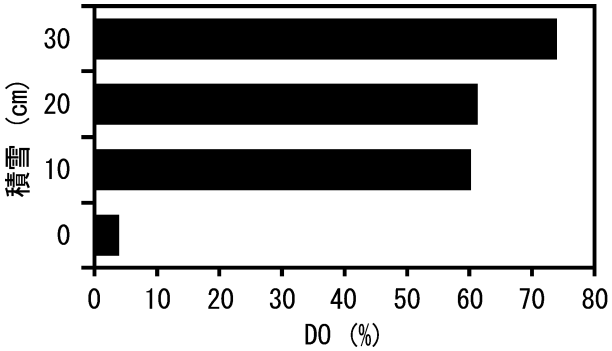


図 2：見本園アカシボ発生地域での雪間隙水中の溶存酸素濃度（DO）．雪コアー長 116 cm，アカシボ部分 48 cm，積雪内水位 34 cm，2007 年 4 月 29 日．間隙水は野原式間隙水採水器（野原ほか，2012）による，溶存酸素は．ウインクラー法で測定．

3．アカシボに出現する無脊椎動物

アカシボ雪に出現する無脊椎動物は多様で，雪上，雪中，アカシボプール，アカシボ残存物に出現する．雪上の例を図 3A に示すが，雪表面にあたかもマツバを散らしたかのように大型のガガンボ幼虫や，ユスリカ幼虫が分布する．図 3B は大型のものを拾い出した一例であるが，貧毛類，ガガンボ幼虫，ユスリカ幼虫，ヌカカ幼虫が目立つ．融雪が進む中で雪表面に徐々に個体が蓄積されていると思われる．ほとんどの個体は死亡した状態で

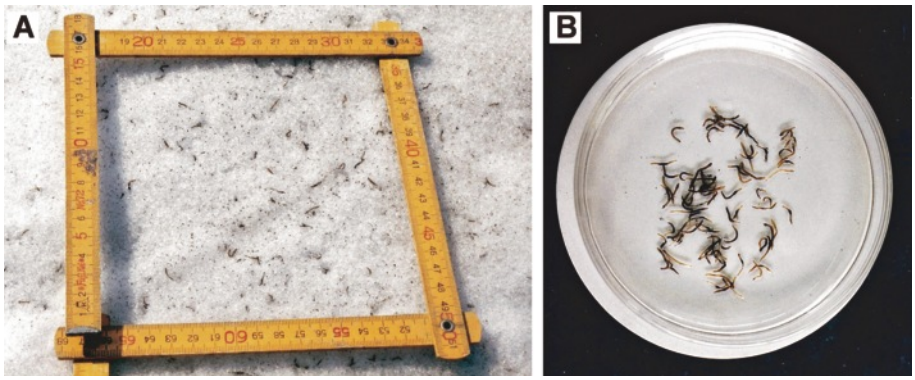


図 3：雪表面に分布するアカシボ動物．A：1999 年 5 月 20 日（見本園）．B：方形枠内の大型動物．

ある．

雪中にも大型の幼虫類を肉眼で見ることができる．雪中の幼虫は，ほとんどの場合外部に取り出すと動きだすことから，生きた状態である．図4にいくつかの例を示す．図4Aはしまり雪のなかに見られた例でガガンボ幼虫，ユスリカ幼虫などがみられる．アカシボ雪上部のざらめ雪（図4B）やアカシボ雪（図4C）の中にも肉眼的に，大型の動物が観察できる．興味深いのは積雪の中の氷板の中にもガガンボ幼虫がみられることである（図4D）．

アカシボ動物の詳細な分類学的な研究は現在進行中のため，以下に高次の分類群の範囲で記述する．これら動物の出現の状況を表2にまとめた．また，分類学的詳細は記されていないが，分類群の代表的な種を付図1に示す．

アカシボ残存物に出現する分類群が最も多く，これらは雪上，雪中，アカシボプールにも出現する．共通して出現する分類群は大型では，Oligochaeta（貧毛類），Tipulidae（ガガンボ類），Chironomidae（ユスリカ類），Ceratopogonidae（ヌカカ類）である．小型では

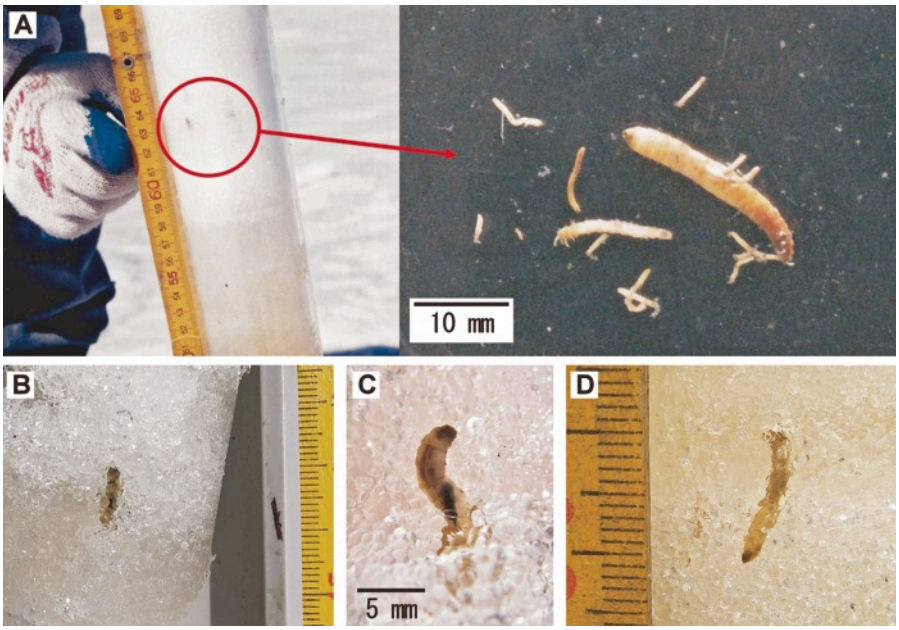


図4：雪中のアカシボ動物．A：乾き雪の中のガガンボ幼虫（赤○の部分）と取り出した幼虫類（1999年4月30日，コアー長103 cm，見本園）．B：アカシボ雪の上の濡れ雪の中のガガンボ幼虫（2007年4月29日，見本園）．C：アカシボ雪の中のガガンボ幼虫（2007年4月28日，見本園）．D：アカシボ雪の氷板中のガガンボ幼虫（2007年4月29日，見本園）．

表2：見本園および尾瀬沼におけるアカシボ動物の出現状況．福原ほか（2006）にその後の結果を加えて改変．

分類群	尾瀬ヶ原				尾瀬沼*3
	雪上	雪中	プール*1	残存物*2	雪中
Turbellaria		+	+	+	
Nematoda	+	+	+	+	
Sphaeriidae		+		+	
Agriolimacidae	+				
Oligochaeta	+	+	+	+	+
Tardigrada		+	+	+	
Acarina	+	+		+	+
Ostracoda				+	+
Cyclopoida	+	+	+	+	+
Harpacticoida	+	+	+	+	
Collembola		+			
Plecoptera		+			
Tipulidae	+	+	+	+	
Chironomidae	+	+	+	+	+
Ceratopogonidae	+	+	+	+	
Sialidae				+	

*1；アカシボプールのプール水も含めた雪コアー　*2；アカシボ残存物
*3；尾瀬沼は観察による

Nematoda（線虫類），Cyclopoida（ケンミジンコ類），Harpacticoida（ソコミジンコ類）であった．雪上にはTurbellaria（ウズムシ類），Tardigrada（クマムシ類）などの小型種が出現していない．これは後述するように小型種ほど積雪の下部に分布することによる．尾瀬沼においては，5分類群のみ出現し，動物相は極めて貧弱であった．

尾瀬ヶ原のアカシボ雪に出現した動物は，大高ほか（2008）が報告した青森県の休耕田に出現したアカシボ（雪中）と表2に示した高次の分類群のレヴェルでは同じであった．青森県の休耕田では雪上にはCollembola（トビムシ類）とChironomidae（ユスリカ幼虫）のみが出現した．

4．アカシボ雪における動物の分布

雪上に出現したアカシボ動物密度を表3に示す．対照にも極めて少数のソコミジンコ類が出現したが，密度は圧倒的にアカシボ地帯で高かった．出現密度は22-2280個体 m^{-2} でFukuhara et al. (2002) が報告した2142個体 m^{-2} (Stage 2) とほぼ同密度であった．Stageが進むにつれて密度が増加したが，これは融雪が進むにつれて徐々に雪表面に個体が堆積するためであろう．Stage 3において密度が低いのは，融雪水によって流出していることが考えられる．特徴としてはソコミジンコ類を除いて，大型のガガンボ幼虫，ヌカカ幼虫が高い密度で出現している．雪中の分布の項でも述べるが，これは運動性の高い動物ほど雪の上部まで達していることを示す．ソコミジンコ類は以下に述べるように雪中には多く出現することから，小型の中でも高い運動性を持つと考えられる．

アカシボ雪中の無脊椎動物の分布はアカシボの発達Stageによって異なる（図5）．対照地域おいても，積雪最下部に低密度ながら雪中に無脊椎動物が出現する．ハエ目幼虫（ユスリカ幼虫が主），貧毛類，ソコミジンコ類が主であるが，C-2では線虫類，ケンミジンコ類も出現した．

Stage 1では最上部を除く全層に出現している．アカシボまたは融雪水が達している雪中に多く存在し，全分類群ではS 1-1，S 1-2でそれぞれ77，94%を占めた．積雪内上部には，ソコミジンコ類，ハエ目幼虫（ユスリカ，ガガンボ）が主であった．アカシボ雪と水分含量の多い積雪下部で動物密度が最も高まる現象は，大高ほか（2008），大高（2012a）も青森県の放棄水田地帯に出現するアカシボ雪で観察している．

Stage 2では融雪水はほぼ最上部まで達していることが多く，動物は全層に分布した．全分類群密度はアカシボ雪よりも上部で多い傾向を示し，ソコミジンコ類，ハエ目幼虫，貧毛類が最上部まで達していた．

Stage 3ではアカシボ，融雪水も最上部まで達しており，全層にわたって動物が分布していた，S 3-1，S 3-2共に上部よりも下部に多い傾向を示している．融雪に伴って，表層の個体が下層に再び移動していることを示すのかも知れない．

Fukuhara et al. (2002) は貧毛類，ケンミジンコ類，ソコミジンコ類，ヌカカ幼虫は積雪の下部に多く分布

表3：見本園の雪上に出現した無脊椎動物．対照は見本園東方のアカシボの発生しない地点．Stage 1〜3はアカシボ発達のStage．表内の数値は総密度を除いて割合（%）で示している．15×15 cmの方形枠（個数はn）内の5 cmの深さの雪を溶かし，0.13 mmでろ過．2000年5月20，27日採集．Fukuhara et al. (2010) を改変．

分類群	対照 (n=7)	Stage 1 (n=4)	Stage 2 (n=3)	Stage 3 (n=7)
Turbellaria	0	0	0	0
Nematoda	0	0	0	1
Sphaeriidae	0	0	0	0
Agriolimacidae	0	0	0	0
Oligochaeta	0	0	3	0
Tardigrada	0	0	0	0
Acarina	0	50	0	0
Araneae	0	50	0	0
Ostracoda	0	0	0	0
Cyclopoida	0	0	4	14
Harpacticoida	100	0	55	29
Collembola	0	0	0	0
Plecoptera	0	0	0	0
Tipulidae	0	0	27	30
Chironomidae	0	0	1	0
Ceratopogonidae	0	0	10	20
other insecta	0	0	0	7
総密度（No. m^{-2}）（平均値±SD）	6.4±16.8	22.2±25.7	2281±506	743±600

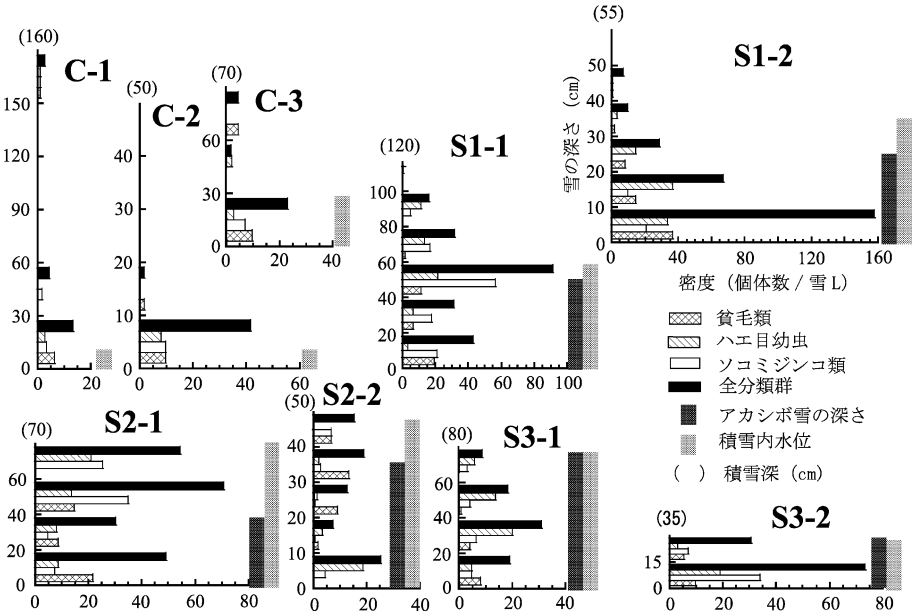


図 5：見本園アカシボ地帯における積雪中の無脊椎動物の分布．C-1～C-3；対照，S 1-1，S 1-2；Stage 1，S 2-1，S 2-2；Stage 2，S 3-1，S 3-2；Stage 3．対照は見本園東方のアカシボの発生しない地点．アカシボ雪の深さ，肉眼的に観察した積雪内水位を示す．複数の雪コアー（直径 4～105 cm）内の貧毛類，ソコミジンコ類，ハエ目（ガガンボ類，ユスリカ類，ヌカカ類）幼虫，全分類群の雪体積 1 L あたりの個体数を示す．Fukuhara et al (2010) にその後のデータを加えて改変．

表 4：見本園アカシボ雪に出現した主な無脊椎動物の体部の最大幅．2007 年 4 月 29 日採集，ホルマリン（8%）固定後の標本を測定．　（μm）

分類群	平均値	SD	最小	最大	測定数
Tardigrada	109	26	77	185	25
Harpacticoida	152	31	62	231	80
Cyclopoida	172	29	123	231	75
Oligochaeta	211	91	77	539	56
Chironomidae	166	49	77	385	112
Ceratopogonidae	146	67	77	308	15
Tipulidae	1039	657	246	3200	62

し，上部には，ユスリカ幼虫，ガガンボ幼虫が分布する傾向を報告しているが，今回まとめた結果においても同様であった．この傾向は，大型の個体はより上部に移動していくことを示す．この点を確認するため，それぞれの個体の最大幅を測定し，分布との関係を求めた．表 4 には各分類群の体部の最大幅（以下体幅）が示されている．ガガンボ幼虫が平均体幅約 1 mm で最も大型で，貧毛類，ケンミジンコ類，ユスリカ幼虫と続く．図 6 は雪コアー中の無脊椎動物の体幅の分布を示している．アカシボ雪とざらめ雪の含まれる 25-50 cm 層，その上の 50-70 cm 層には体幅 0.7 mm を超える大型の個体が分布していることがわかる．また，最上部の 90 cm 以上には 0.5 mm を超える大型個体はみられないが 0.3-0.5 mm の個体の割合が下層に比して高くなっている．

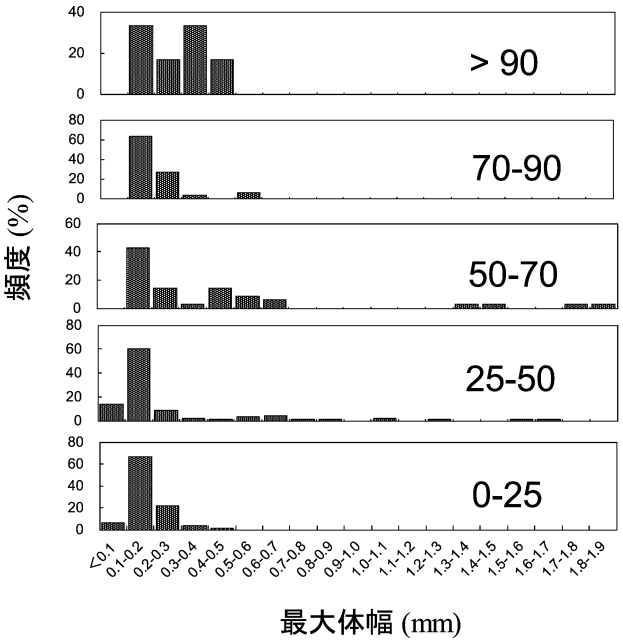


図 6：見本園アカシボ雪に出現した無脊椎動物の体部の最大幅（体幅）の分布．雪コアー（Stage 1）の状態（平均値）；全長 111 cm，アカシボ部分 0-41 cm，積雪内水位 47 cm．2007 年 4 月 29 日採集，ホルマリン（8%）固定後の標本を測定．

5．アカシボ雪中の動物の密度

いくつかの年度で測定したアカシボ雪中の無脊椎動物密度を表 5 に示す．同時に測定した対照地域においても雪中に無脊椎動物が出現している．これは前項でも述べたようにほとんどが積雪の最下部に分布している．総密度は，1900～7700 個体 m^{-2} で特に融雪の進んだ 2000 年

表 5：見本園アカシボ雪に出現した無脊椎動物の密度（個体数 m^{-2}）．n はサンプル数を示す．n 1 は直径 6 cm のコアー，n 2 は直径 10.5 cm のコアー，n 3 は直径 4 cm のコアー 3 本の混合サンプル，n 4 は直径 4 cm のコアー 5 本の混合サンプル，n 5 は直径 4 cm のコアー．福原ほか（2006）を改変．

分類群	8 May 1999				21 May 2000		27 May 2000		3 Jun. 2006			29 Apr, 2007	
	対照		アカシボ		対照	アカシボ	対照	アカシボ	対照	アカシボ		アカシボ	
	n 1＝3		n 2＝6		n 3＝1	n 4＝2	n 3＝1	n 4＝2	n 4＝1	n 5＝5		n 3＝5	
	平均値	SD	平均値	SD	平均値	平均値	平均値	平均値	平均値	平均値	SD	平均値	SD
Turbellaria	0	0	154	280	0	80	265	876	0	796	1126	425	145
Nematoda	118	204	321	277	265	0	0	1194	478	1433	1038	531	420
Sphaeriidae	0	0	0	0	0	0	0	239	0	0	0	0	0
Oligochaeta	472	204	11045	9340	2123	5096	3185	5732	1115	6210	1531	3450	1525
Tardigrada	0	0	39	94	0	0	0	159	159	1115	1332	2389	2726
Acarina	0	0	103	252	265	0	531	80	0	637	872	53	119
Cyclopoida	118	204	6989	7464	0	318	531	2389	478	2707	1998	4777	975
Harpacticoida	590	737	10675	13225	1858	13376	2123	8280	955	3185	975	3769	1306
Collembola	0	0	0	0	531	0	0	0	0	478	712	53	119
Plecoptra	0	0	0	0	0	159	0	159	0	0	0	0	0
Tipulidae	118	204	1407	583	0	2309	265	1752	0	159	356	2707	1345
Chironomidae	118	204	3456	2907	531	3185	796	637	637	3025	1308	6210	1892
Ceratopogonidae	118	204	1607	2111	531	4538	0	2946	159	5732	3254	743	346
Others	236	204	0	0	0	0	0	0	0	2229	2158	478	222
Total	1887	1021	35795	33260	6104	29061	7696	24443	4299	27707	6022	25584	6914

5 月 27 日に多い．密度の高い分類群はソコミジンコ類と貧毛類でこれらで全体の 50-70％を占めた．

アカシボ地帯では総密度は 24000～36000 個体 m^{-2} であった．4 年間の 5 時期の平均は 28518（±4448）個体 m^{-2} で変動係数も 15.5％と小さく，密度は比較的安定していると言える．主要な出現分類群はソコミジンコ類，貧毛類，ユスリカ幼虫，ヌカカ幼虫で 2007 年度はケンミジンコ類（幼生を含む）が多かった．上位 3 分類群の全体に占める割合は 54～79％であった．大型種であるハエ目幼虫（ユスリカ幼虫，ガガンボ幼虫，ヌカカ幼虫）の占める割合は 18-40％と変動した．大高ほか（2008）は青森県の放棄水田のアカシボ発生地帯では，カイアシ類，貧毛類，ユスリカ幼虫，ヌカカ幼虫が優占するとしたがカイアシ類を除くと，優占分類群は極めて類似した組成と言える．

アカシボ残存物（Stage 5）中の無脊椎動物の組成はアカシボ雪とほぼ同じであったが，総密度は 1700-63800 個体 m^{-2} と高く，特に，融雪直後で高い傾向を示している（福原ほか，2006）．密度の高くなる要因としてアカシボ残存物中では線虫類が第 1 位または第 2 位の優占分類群となることが挙げられる．青森県のアカシボ発生地帯においても土壌中の線虫類の割合が融雪後に増加する（大高ほか，2008）ことが報告されているが，興味深い．

6．アカシボ動物の起源と移動要因

尾瀬ヶ原見本園のアカシボに出現した無脊椎動物は渦虫類，線虫類，ケンミジンコ類，ソコミジンコ類などの小型の種のみならず，ガガンボ幼虫，ユスリカ幼虫，貧毛類などの大型の種が出現した．この点は，多くの地域のアカユキや氷河には，繊毛虫類，クマムシ類，ワムシ類などの小型の種が出現する（Hardy and Curl, 1972; Hoham et al., 1993; Milius, 2000; Hoham and Duval, 2001; Anesio and Laybourn-Parry, 2011）という点で異なっていて極めて特徴的である．

尾瀬ヶ原におけるアカシボ動物の起源は積雪下の土壌動物であると推定されている（福原ほか，2006）．その理由として，1）比較的短期間に雪中に多くの分類群が出現する，2）土壌に堆積したアカシボ残存物の動物組成は雪中の組成と極めて類似している，3）貧毛類の詳細な調査では，アカシボ雪にみられた種は無雪期に湿原の池溏または河川，泥炭土壌で記録されている種である（大高，2012b），4）これまでの尾瀬ヶ原の土壌動物調査（Kitazawa, 1982；寺田・百済，1998）では貧毛類やカイアシ類，ハエ目幼虫の密度がアカシボ雪での出現密度に近いかほぼ同じオーダであること，が挙げられている．アカシボ動物の起源が土壌動物に由来するという同様な見解は，青森県のアカシボについて調べた大高ほか（2008），大高（2012a）によっても提出されている．

しかし，アカシボ雪で得られたトビムシ類やダニ類，線虫類の密度は土壌動物の調査で得られた密度に比較すると極めて低いことも報告されている（福原ほか，2006）．アカシボの発達する融雪期には，これらの種は非活動（休眠）的な時期にあたるのか，積雪中に移動しない種が存在するのかの可能性があると指摘されているが解決されていない．大高ほか（2008），大高（2012a）はアカシボ雪に出現するいくつかの分類群の特徴として，海浜などに出現する間隙動物群集と類似している点を指摘している．砂などの間隙動物群集は小型で細長い体型を有することが知られている（伊藤，1985）．これらは，砂などの粒子状の構造物の中を移動しやすい形態をしていると言われている．丸い粒子からなるざらめ雪の形状は極めて砂に類似しているとも言え

る．ユスリカ幼虫やヌカカ幼虫，カイアシ類，貧毛類などは間隙動物状の形態をもち，ザラメ状の氷粒子の中を移動し易く，これによりアカシボ動物相が形成されていることが考えられる．線虫類も同様な形態をしているが，アカシボ残存物中の密度が極めて高い（表5）ことから，Stage 4の融雪後に増殖している可能性が高い．

アカシボ動物が土壌動物起源と考えるなら，移動の要因は土壌―雪界面にあると考えられる．2項で述べたように，融雪期のアカシボ地帯における土壌―雪界面の特徴は融雪水による湛水と貧酸素状態の形成である．図5に示すように，アカシボ初期から雪中の湛水は始まっており，発達するにつれて，積雪内水位は上昇し，Stage 2以降は表面に達し，Stage 3では表面にプールが形成される状態となる．このようにアカシボ地帯では積雪中の湛水状態が急激に進行している．一方，土壌―雪界面の溶存酸素濃度は，貧酸素状態となり（表1），アカシボ雪の中も低酸素状態となっている．Stage 1では底層の動物密度は高く，また上部のしまり雪の中にも比較的大型の動物が分布し，その後のStageでは積雪内水位内での動物密度が高くなっている．これらを総合すると，動物の移動について以下のことが推論される．アカシボの初期の土壌―雪界面の湛水と貧酸素状態の形成により，土壌動物が雪内を上方に移動する．アカシボの形成によりさらに雪中の酸素濃度が低下し（図2），多くの動物は湛水部分をさらに上部へと移動していく．また，ガガンボ幼虫やユスリカ幼虫のような大型で運動性の高い分類群は積雪内水位よりもさらに上方に移動し，融雪とともに雪表面に露出するようになる（図3）．プールが形成されている状態では，土壌の表面から小穴（福原ほか（2012）の図5B参照）を通じてプール内に直接に移動する個体もある．アカシボプール（下部の雪も含めて）の動物密度は周囲よりも高いことが報告されている（Fukuhara et al., 2002）．運動性のある無脊椎動物が雪中に移動する例として，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（Leinass, 1983; Sommer and Block, 1982）．これらが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）が，この点はアカシボ動物の移動と共通する部分があるかも知れない．

尾瀬沼においてはアカシボ雪のコアー中に動物は観察されるが，出現分類群は少なかった（表2）．アカシボ調査地域の底生動物の調査は行われていないが，Ohtaka et al. (1988) は，湖心及び沼尻沖の調査で，Nematoda，Oigochaeta，Chronomidae，Ostracoda，Harpacticoidaが出現し，総密度の月平均は481–2356個体 m^{-2} であったと報告している．尾瀬沼の底生動物の密度が低く，採取したコアーにはまれにしか出現してこないことが予想され，調査は行わなかった．

対照地点においても，低密度ではあるが，貧毛類やソコミジンコ類が雪中に出現している（図5）．これらの場所でもわずかに湛水しており，貧酸素状態となっている（表1）ことが移動の要因になっていると考えられる．雪中の動物の分布が湛水環境ができることと強く関係している可能性は大高（2012a）よっても指摘されている．しかし，アカシボ地帯も含めて，湛水状態と貧酸素状態のどちらの要因が移動を促進しているかは明確には出来ていない．アカシボ動物の多くの種が水生であることを考慮するなら，雪―土壌界面における貧酸素状態の発達が移動の大きな要因となり，積雪内の水分の多い部分に分布していると推定できるが，より明確な結論を得るためには尾瀬ヶ原のような湿地における個々の土壌動物の水分と貧酸素に対する耐性の研究が必要であろう．

7. まとめ

尾瀬ヶ原のアカシボ地帯では，融雪期に雪―泥界面の湛水と貧酸素状態の発達により湿地性の土壌動物が雪中を移動し，アカシボ動物相を形成していると推定される．これらの中に，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種は存在するのであろうか．雪中や雪上のガガンボ幼虫やユスリカ幼虫では生存していることは肉眼的に観察されたが，活発な摂食活動などは認められていない（福原ほか，2006）．また，蛹や羽化成虫も全く認められず，これらの幼虫がアカシボを利用して成長している可能性は現時点では極めて低いものと考えられている（福原ほか，2006）．従って多くの動物の雪中への移動は，受動的で一時的な現象と考えられる．この点で，常時氷雪で活動し，繁殖・成長する氷河の涵養域や消耗域のcryoconite-hole (McIntyre, 1984) に見られるヒョウガユスリカ（*Diamesa kohshimai*）やヒョウガソコミジンコ（*Glaciella yalensis*）（Kohshima, 1984；幸島，1994；Grongaard et al., 1999），コオリミミズ（*Mesenchytraeus solifugus*）（Tynen, 1970; Shain et al., 2000）などとは異なるが，一時的ではあるが生きた状態で雪中やプールに出現するという意味では，nival faunaの一員と言えよう．本報告では高次の分類群として扱ってきたが，インベントリーを明らかにする分類学的な研究が課題となる．

福原ほか（2006）は雪中と積雪前のアカシボ残存物中のアカシボ動物の出現割合を比較し，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ると報告している．また，尾瀬ヶ原や青森県のアカシボ雪の貧毛類とソコミジンコ類では消化管内にアカシボ粒子が認められることが観察されている（大高ほか，2008）ことから，一部の動物はアカシボを積極的に摂食している可能性も考えられる．大高（2012a）はアカシボの発生

する青森県の放棄水田で，湛水した底層の雪中のソコミジンコ類には，多くの交尾前ガードペアが見られたこと，また貧毛類でも成熟した個体が見られたことから，融雪期は多くの水生動物にとって繁殖期にあたるとしている．従って，これらがアカシボ雪中で繁殖し成長している可能性は否定出来ない．現時点では尾瀬ヶ原のアカシボ中にはアカシボ雪の中だけで繁殖・成長を完了する「真の（-筆者）cryobiont」は存在しない可能性が高いが，一時的にアカシボを利用して成長，あるいは繁殖する「一時的 cryobiont」の存在は否定できないと言える．Kol (1942) は cryobiont を，1）glacialis-cryobionts（氷の上にのみ出現する），2）nivalis-cryobionts（雪にのみ出現する），3）mixo-cryobionts（氷と雪の両方に出現する），4）cryoxen（主な生活の場は氷や雪の周囲にあり，そこからの移動により雪や氷に出現する）に分けているが，Kol に従えば，尾瀬のアカシボ動物は cryoxen に分類される．これらを明らかにするために，アカシボ動物の個々の種のレヴェルでの生活史の研究が課題である．

雪中や積雪下の地表面においても約 0°Cの環境下で生存し，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ることより，アカシボ動物は低温下で活動し，さらに凍結の危険にさらされている（Fukuhara et al., 2002）．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いるが（朝比奈，1991；積木，2000），福原ほか（2006）も指摘しているように，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．

アカシボの発達にともない，雪上やアカシボプール内には視覚的にも判別できるガガンボ幼虫やユスリカ幼虫，ノナメクジの一種などが密度高く出現し，タゲリ，セキレイなどが啄む姿も目撃されている（福原ほか，2006）．Antor (1995) はピレーネの山岳地帯において，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が，雪上のアカシボ動物の場合も同様な点が考えられる．Hoham et al. (1993) は雪に関連した細菌，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．福原ほか（2006）や大高ほか（2008）が述べているように，アカシボ雪の食物連鎖を明らかにすることは，雪生態学の一環として，本邦ではほとんど研究されてきていない雪原食物網（Hardy and Curl, 1972）の解明につながると言えよう．

謝辞

本研究は，「干潟等湿地生態系に関する国際共同研究」（独立行政法人国立環境研究所）の一部として開始され，国立環境研究所と環境省(庁)との協議，及び許可，文化庁の許可を受けて行われた．尾瀬地域の入山にあたっては，東京電力 KK，尾瀬林業 KK の許可を受けた．また，現地おいては山の鼻ビジターセンター（尾瀬保護財団）からアカシボの発生状況についての情報や調査上の便宜をはかっていただいた．鳥居高明氏（いであ株式会社）からはアカシボ動物の写真を提供していただいた．記して感謝申し上げたい．

引用文献

Aitchison, C. W. (2001) The effect of snow cover on small animals. In: H. G. Jones et al. (eds) *Snow ecology*: 229-265. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Anesio, A. M., and J. Laybourn-Parry (2011) Glaciers and ice sheets as a biome. *Trends in Ecology and Evolution*, (2011), http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.012（2012年1月9日）.

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．

Brooks, P. D., D. McKnight, K. Elder (2005) Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes. *Glob. Chang. Biol.*, **11**, 231-238.

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

Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Ochiai, Y. Yamamoto, and Oze Akashibo Research Group (2010): Vertical distribution of invertebrates in red snow (Akashibo) at Ozegahara mire, Central Japan. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **30**, 1487-1492.

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. Int. Ver. Limnol.*, **28**, 1645-1652.

福原晴夫，大高明史，木村直哉，菊地義昭，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―尾瀬ケ原のアカシボにみられる無脊椎動物―．陸水学雑誌，**67**，81-93．

福原晴夫，木村直哉，北村　淳，落合正宏，山本鎔子，林卓志，大高明史，小島久弥，福井　学，菊地義昭，野原精一（1012）尾瀬地域におけるアカシボの発達過程．低温科学，**70**，37-47．

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.

Hardy, J. T., and H. Curl Jr. (1972) The candy-coloured, snow-flaked alpine biome. *Natural history*, **81**, 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: H. G. Jones et al. (eds) *Snow ecology*: 168-227. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Hoham, R. W., A. F. Laursen, S. O. Clive, and B. Duval (1993) Snow algae and other microbes in several alpine areas in New England. In Proc. 50th Annual Eastern Snow Conf., 165-173.

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

和泉　薫（1986）ぬれ雪の硬度　Ⅲ：水浸または日射による硬度減少．低温科學（物理篇），**44**，37-48．

Jones, H. G. (1999) The eclogy of snow-covered systems: a brief overview of nutrient cycling and life in the cold. *Hydrological Processes*, **13**, 2135-2147.

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: Hara H. (ed) *Ozegahara; Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan 1982*: 443-456. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.

Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Systematic and Applied Microbiology*, **32**, 429-437.

Kohshima, S. (1984) A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, **310**, 225-227.

Kol, E. (1942) The snow and ice algae of Alaska. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **101(16)**, 1-36.

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. *Pedbiologia*, **25**, 235-240.

Liptzin, D., M. W. Williams, D. Helmig, B. Seok, G. Filippa, K. Chowanski, and J. Hueber (2009) Process-level controls on CO2 fluxes from a seasonally snow-covered subalpine meadow soil, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, **95**, 151-166.

Milius, S. (2000) Red snow, green snow. *Science News*, **157**, 328-330.

McIntyre, N. F. (1984) Cryoconite hole thermodynamics. *Canadian Journal of Earth Science*, **21**, 152-156.

落合正宏，山本鎔子，野原精一，福原晴夫（2012）アカシボ物質の化学的側面．低温科学，**70**，49-54．

野原精一，福原晴夫，山本鎔子，落合正宏，大高明史，宇多川広勝（2012）尾瀬の彩雪の分布と積雪環境．低温科学，**70**，21-35．

大高明史（2012a）融雪期の雪中における無脊椎動物の生息状況．低温科学，**70**，113-117．

大高明史（2012b）尾瀬ヶ原のアカシボ雪に出現する貧毛類（環形動物門環帯綱）の生態学的特徴．低温科学，**70**，87-92．

Ohtaka, A., A, Ujiiye, and S, F, Mawatari (1988) Composition and abundance of zoobenthos in the profundal zone of Lake Oze-numa in Central Japan. *Jpn. J. Limnol.*, **49(2)**, 109-117.

大高明史，山崎千恵子，野原精一，尾瀬アカシボ研究グループ（2008）青森県のアカシボ発生地域における雪中の環境と無脊椎動物群集．陸水学雑誌，**69**，107-119．

Penny, C. E., and W. O. Pruitt, J r. (1984) Subnivean accumulation of carbon dioxide and its effects on winter distribution of small mammals. *Special Publication Carnegie Museum of Natural History*, **10**, 373-380.

Shain, D. H., M. R. Cater, 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.

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.

Somme, L., and W. Block (1982) Cold hardness of Collembolla at Signy Island, maritime Antarctica. *Oikos*, **38** 168-176.

寺田美奈子，百済　弘（1998）尾瀬地方における中型土壌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．

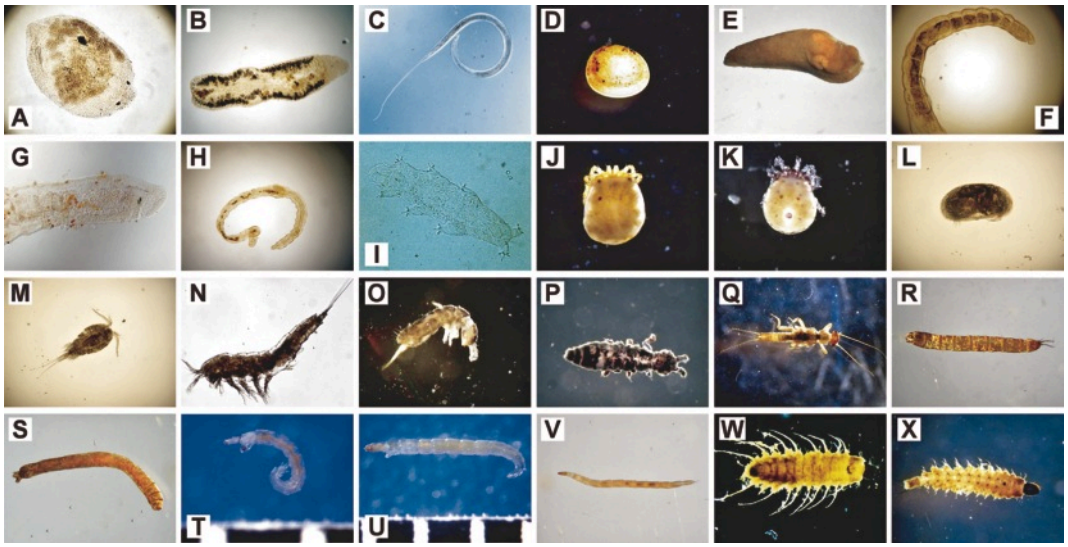
Tynen, M. J. (1970) The geographical distribution of ice worms (Oligochaeta: Enchytraeidae). *Canadian Journal of Zoology*, **48**, 1363-1367.

van Bochove, E., H. G. Jones, N. Bertrand, and D. Prevost (2000) Winter fluxes of green-house gases from snow-covered agricultual soil: intra- and interannual variations. *Global Biogeochem. Cycles*, **14**, 113-125.

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. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **29**, 1947-1950.

山本鎔子（2012）藻類による彩雪現象．低温科学，**70**，1-7．

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，菊地義昭，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とのかかわり―．陸水学雑誌，**67**，209-217．



附図 1：アカシボに出現する代表的な無脊椎動物の一部．A*：タルクチヒメウズムシ科の一種（Turbellaria; Dalyelliidae sp.），B*：ウズムシ類の一種（Turbellaria sp.），C：線虫類の一種（Nematoda sp.），D*：マメシジミ属の一種（Sphaeriidae; *Pisidium* sp.），E：ノナメクジ属の一種（Agriolimacidae; *Deroceras* (*Agriolimax*) sp.），F*：フクロイトミミズ（Naididae; *Bothrioneurum vejdovskyanum*），G：ナミミズミミズ（Naididae; *Nais communis*），H*：ミジンヒメミミズ属の一種（Enchytraeidae; *Cernosvitoviella* sp.），I：クマムシ類の一種（Targigrada sp.），J*：イズミダニ属の一種（Acarina; *Thyas* sp.），K*：ナガレダニ属の一種（Acarina; *Sperchon* sp.），L：貝形虫類の一種（Ostracoda sp.），M：ケンミジンコ類の一種（Cyclopoida sp.），N：ソコミジンコ類の一種（Harpacticoida sp.），O*：ナガツチトビムシ亜科の一種（Collembola; Anurophorinae sp.），P*：ヒメツチトビムシ亜科の一種（Collembola; Proisotominae sp.），Q*：オナシカワゲラ属の一種（Plecoptera; *Nemoura* sp.），R，S：ガガンボ類（Tipulidae），T*：コナユスリカ属の一種（Chronimidae; *Corynoneura* sp.），U*：シロヒメユスリカ属の一種（Chronimidae; *Krenopelopia* sp.），V：ヌカカ科の一種（Ceratopogonidae sp.），W：ヌカカ類の一種（Forcipomiinae sp.），X*：ブユモドキ類の一種（Ceratopogonidae，*Forcipomyia* sp.）．
*鳥居高明氏（いであ株式会社）提供