



|                  |   |
|------------------|---|
| Title            | 尾瀬の氷雪藻  |
| Author(s)        | 松崎, 令; Matsuzaki, Ryo; 野原, 精一 他   |
| Description      | 電子資料追加  |
| Citation         | 低温科学, 80, 155-162   |
| Issue Date       | 2022-03-31  |
| DOI              | <a href="https://doi.org/10.14943/lowtemsci.80.155">https://doi.org/10.14943/lowtemsci.80.155</a> |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/85005">https://hdl.handle.net/2115/85005</a>                 |
| Type             | departmental bulletin paper   |
| File Information | 10_p155-162_LT80.pdf, 本文  |



# 尾瀬の氷雪藻

松崎 令<sup>1,2)</sup>, 野原 精一<sup>1)</sup>, 鈴木 石根<sup>2)</sup>, 河地 正伸<sup>1)</sup>

2021年9月27日受付, 2022年1月20日受理

尾瀬において氷雪藻の調査を実施した。その結果, 以前に尾瀬から報告されていた緑藻4種 [*Chlainomonas* sp. (= *Chlamydomonas bolyaiana* in Fukushima 1963), *Chodatella brevispina* F. E. Fritsch, *Oocystis lacustris* f. *nivalis* Chodat sensu Fukushima, および *Scotiella nivalis* (Chodat) F.E. Fritsch] に加え, 新たに緑藻 *Chloromonas* spp., 緑藻 *Sanguina nivaloides* Procházková et al., および黄金色藻 *Ochromonas smithii* Fukushima を確認した。分子系統解析の結果, *Oocystis lacustris* f. *nivalis* はクロロモナス系統群 (緑藻綱, ボルボックス目) の新規系統であることが明らかとなった。*Chloromonas* spp. と *Ochromonas smithii* の分子解析は実施しなかった。

## Snow algae in Oze

Ryo Matsuzaki<sup>1,2)</sup>, Seiichi Nohara<sup>1)</sup>, Iwane Suzuki<sup>2)</sup>, Masanobu Kawachi<sup>1)</sup>

We carried out the field survey for snow-inhabiting microalgae in Oze. We found the four species of green algae which were previously reported from Oze [*Chlainomonas* sp. (= *Chlamydomonas bolyaiana* in Fukushima 1963), *Chodatella brevispina* F. E. Fritsch, *Oocystis lacustris* f. *nivalis* sensu Fukushima, and *Scotiella nivalis* (Chodat) F. E. Fritsch]. In addition, we recognized *Chloromonas* spp., *Sanguina nivaloides* Procházková et al., and *Ochromonas smithii* Fukushima as new additions to the flora of Oze. Our molecular phylogenetic analysis revealed that *Oocystis lacustris* f. *nivalis* sensu Fukushima represents a novel lineage within the *Chloromonas* lineage (Volvocales, Chlorophyceae). Molecular analyses for *Chloromonas* spp. and *Ochromonas smithii* were not conducted in this study.

キーワード: 彩雪, 黄金色藻, 緑藻, 氷雪藻, 雪氷生態系  
colored snow, golden algae, green algae, snow algae, snow ecology

---

### 責任著者

松崎 令

〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2

国立環境研究所 生物多様性領域

Tel: 029-850-2204 Fax: 029-850-2587

e-mail: matsuzaki.ryo@nies.go.jp

1) 国立環境研究所生物多様性領域

2) 筑波大学生命環境系

1 Biodiversity Division, National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, Japan

2 Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Japan

## 1. はじめに

氷雪藻 (snow algae; 雪氷藻, 雪上藻とも呼ぶ) とは, 寒冷適応した結果, 残雪や氷河上で繁殖するようになった微細藻類の総称である。氷雪藻が高密度に繁殖してブルームを形成すると, 優占する藻類の光合成関連色素によって残雪や氷河が赤色や緑色, 茶色などに色付いたように見える (図1)。この現象は彩雪や色雪などと呼ばれ, 古くから研究者の興味を惹きつけてきた。例えばダーウィンの「ビーグル号航海記」にも, アンデス山脈で氷雪藻による赤色の彩雪を観察したとの記述がある (第

15章 コルディエラの峠). 氷雪藻には, 寒冷環境でのみ増殖可能で, 残雪や氷河上で生活環が完結する好冷性の種と, 寒冷環境でも増殖できるが, 中温環境に至適増殖温度をもつ耐冷性の種が含まれる (図2). 氷雪藻が増殖すると, やがて氷雪藻を捕食する原生生物 (繊毛虫など) や微小動物 (ワムシ, クマムシなど) が集まり, それらの分泌物や死骸などを分解する菌類やバクテリアとともに食物網が形成される. 残雪や氷河は寒冷かつ貧栄養であり, 表面は強い太陽光にも晒されるため, 生物には厳しい環境である. そのような寒冷氷雪環境における生態系 (雪氷生態系) は生物学的に非常に興味深く, また, 寒冷地での有用物質生産といった応用研究への利用可能性も相まって, 近年, 多くの研究者が氷雪藻や雪氷生態系の研究を進めている.

氷雪藻は19世紀には既に知られていたが (Bauer, 1819), 日本における氷雪藻の学術研究は, 第1次尾瀬ヶ原総合学術調査 (1950-1952) において, 菌学者の小林

義雄博士と藻類学者の福島博博士によって開始された (小林・福島, 1952a; Kobayashi and Fukushima, 1954). 彼らは日本の山岳地域を精力的に調査し, その成果は「Studies on cryophytes in Japan (Fukushima, 1963)」としてまとめられた. 尾瀬の彩雪からは, シアノバクテリア, 珪藻, 緑藻など30種の微細藻類が報告された (小林・福島, 1952a; Kobayashi and Fukushima, 1954; Fukushima, 1963) (電子資料表S1). なお, 尾瀬ヶ原や尾瀬沼において, 融雪期に残雪が茶色く変色する「アカシボ」現象が知られているが, これは藻類ではなく鉄分によるものである (小林・福島, 1952b; Kojima et al., 2009; 横山ほか, 2012). その後, 氷雪藻の分類学および生態学は, 米国の Ronald W. Hoham 博士らが実施した継続的な野外調査によって, 不動性の氷雪性緑藻として記載された複数の種が, 実は遊泳性緑藻のシストであることが明らかとなるなど (図2), 大きく進展した (e.g., Hoham, 1975; Hoham and Mullet, 1977; Hoham et al.,

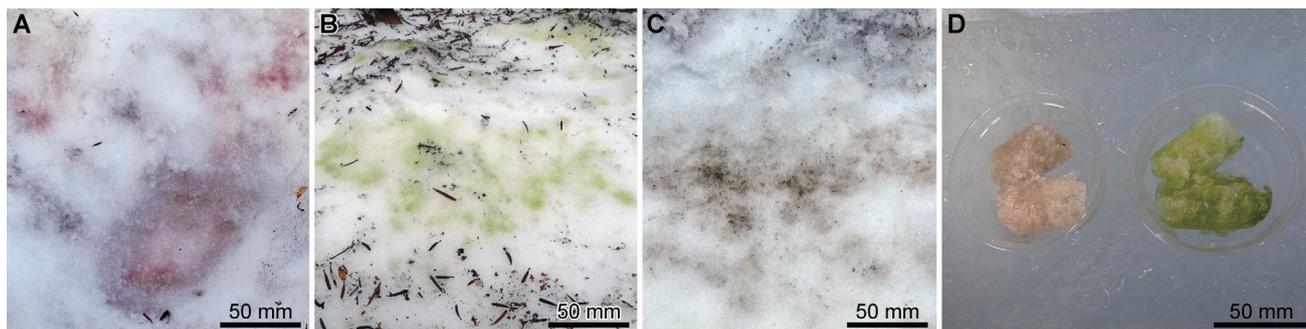


図1: 尾瀬で観察された氷雪藻による彩雪. A: 赤色の彩雪 [2019年5月26日. 尾瀬沼東岸 (36° 55'27.15" N, 139° 18'48.43" E)]. B: 緑色の彩雪 [2018年5月13日. 三平峠-尾瀬沼休憩所間 (36° 55'05.53" N, 139° 18'24.39" E)]. C: 茶色の彩雪 [2017年5月14日. 大清水休憩所-一ノ瀬休憩所間 (36° 53'40.26" N, 139° 17'53.63" E)]. D: 実験室に持ち帰った赤色と緑色の彩雪.

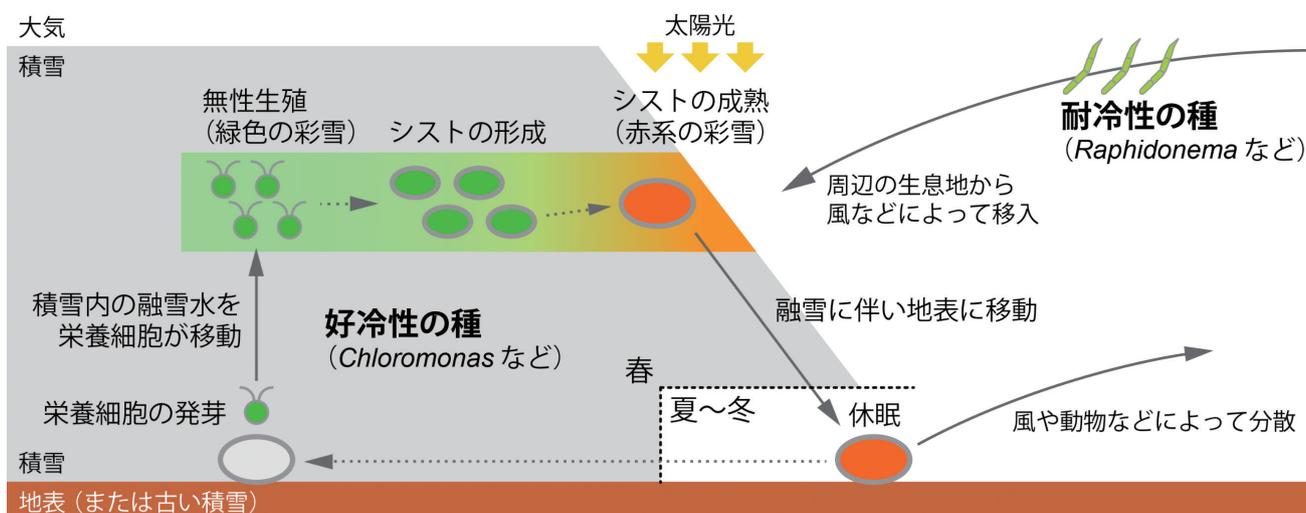


図2: 野外調査から推定される氷雪藻の生活史. Hoham and Duval (2001) に基づいて作図. 実線の矢印は物理的な移動を, 破線の矢印は生活環のステージの移動をそれぞれ表す. シストは栄養細胞 (単相) が有性生殖を行って形成する接合子 (複相), または栄養細胞が無性的に形成する胞子で, 細胞内に蓄積される赤系のカロテノイド色素は強光からDNAや光合成系などを保護する役割をもつと考えられている (Bidigare et al., 1993).

1979). 21世紀になると、培養法と分子データを駆使した氷雪藻の分類学的研究が進められた (e.g., Hoham et al., 2002, 2006; Muramoto et al., 2008, 2010; Matsuzaki et al. 2014, 2018; Procházková et al., 2019a). 一方、尾瀬の氷雪藻については、山本 (2012) による報告はあるものの、フロラ調査を目的とした研究は第1次尾瀬ヶ原総合学術調査以降、長らく実施されなかった。今回、筆者らは第4次尾瀬総合学術調査の一環として、尾瀬の彩雪中にみられる主要な氷雪藻 (緑藻および黄金色藻) を調査したので、その成果をここに報告する。

## 2. 材料と方法

### 2.1 彩雪試料の採集

2017年から2021年の融雪期(4月中旬~5月下旬)に、鳩待峠から尾瀬ヶ原にかけて、および大清水休憩所から長蔵小屋周辺にかけて残雪を調査した。Fukushima (1963) が報告しているように、林床などの日差しが遮られるような箇所や残雪表面から数十ミリメートルほど下では緑色の彩雪が多くみられ、尾瀬沼周辺のように開けた場所の残雪表面には赤色や茶色の彩雪が多くみられた (図1)。一方、黄色い彩雪は非常に稀だった。また、藻類ではなく花粉や樹皮片によって、それぞれ黄緑色や茶色に色付いたように見える残雪も認められた。彩雪試料は滅菌済みスプーンで15 mLまたは50 mLのプラスチック製遠心管に集められ、保冷のために周囲の残雪とともにステンレス製魔法瓶に詰められて研究室に運ばれた。研究室において、彩雪試料は5℃、明期:暗期 = 14 h:10 h、量子束密度 35-90  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (昼白色LED) の条件で保存された。

### 2.2 光学顕微鏡観察

彩雪試料の光学顕微鏡観察は、5℃に維持された実験室内において、倒立顕微鏡 (Primovert, Carl Zeiss, Oberkochen, Germany) を用いて行われた。試料中の氷雪藻は、Fukushima (1953, 1963), Remias et al. (2016), Matsuzaki et al. (2018, 2019), および Procházková et al. (2019b) に基づいて同定された。氷雪藻の詳細な観察は、微分干渉顕微鏡 (BX51, Olympus, Tokyo, Japan) を用いて室温下で実施された。ステージを低温に維持する必要が生じた場合は、顕微鏡用温度調節システム (ThermoPlate MATS-500S, Tokai Hit, Shizuoka, Japan) を使用した。

### 2.3 分子解析

難培養性の *Chlainomonas* や氷雪性緑藻のシストから塩基配列データを得るために、Matsuzaki et al. (2021) による手法を用いた。まず、形態的に同一種と推定される細胞を、キャピラリーピペットを用いて単一の彩雪試料から単離、洗浄し (電子資料 図 S1-S5)、DNA を抽出した。続いて、PCRとダイレクトシーケンス法により、それぞれのDNAサンプルから核18S ribosomal RNA 遺伝子およびITS-2領域の配列データを得た。なお、サンガーシーケンスの波形データが明瞭だったため、PCR産物のクローニングは行われなかった。得られた核18S ribosomal RNA 遺伝子配列を用いて、バイズ法および最尤法による分子系統解析を実施した。

## 3. 結果と考察

### 3.1 尾瀬の彩雪中にみられた氷雪藻

#### 3.1.1 *Chlainomonas* sp. (緑藻) (図3A)

細胞は卵形または楕円形で、肥厚した細胞壁をもつ。4鞭毛性だが、鞭毛を失って不動となった個体も多く観察された。細胞長は40-82  $\mu\text{m}$ 、細胞幅は30-53  $\mu\text{m}$  だった。細胞内にアスタキサンチンと思われる赤系の色素を高密度に蓄積していたため、細胞内構造は不明である。本種は、尾瀬沼の南岸から東岸の残雪表面で採集した、ピンク色または赤色の彩雪中に優占していた。Fukushima (1963) が *Chlamydomonas bolyaiana* の不動細胞として報告したものは、鞭毛が脱落した本種と思われる。氷雪性の *Chlainomonas* は2種が知られているが (Hoham, 1974a, 1974b)、本種とは細胞壁の形態が異なる。一方で、本種と形態の類似する未同定種がオーストリアの彩雪から報告されている (Remias et al., 2016)。なお、*Chlainomonas* の分離培養は、現時点では筆者らも含めて誰も成功していない。

#### 3.1.2 *Chodatella brevispina* (緑藻) (図3B)

細胞は楕円形で鞭毛を欠き、細胞壁上に太い棘が多数みられる。細胞長は19-25  $\mu\text{m}$ 、細胞幅は9-12  $\mu\text{m}$  (棘含まず) だった。細胞内には核と葉緑体が認められ、細胞内にオレンジ色の色素を蓄積した個体も観察された。本種は一ノ瀬休憩所から尾瀬沼周辺の黄緑色や淡い緑色の彩雪中に優占していた。本種は世界各地の彩雪から報告されていたが、北米産試料の継続的な観察の結果、単細胞遊泳性の緑藻 *Chloromonas* (*Cr.*) の1種が本種と形態的に一致する接合子を形成したため、新組み合わせ

*Cr. brevispina* が提唱された (Hoham et al., 1979). 一方, 筆者らが青森県の八甲田山や山形県の月山で採集した “*Chodatella brevispina*” の分子解析を行った結果, それらは *Cr. krienitzii* に帰属することが示唆された (Matsuzaki et al., 2015). 残念ながら *Cr. brevispina* の培養株や分子データは利用できず, 両種の系統関係は不明である.

### 3. 1. 3 *Oocystis lacustris* f. *nivalis* のシスト (緑藻) (図 3C)

細胞は樽状で鞭毛を欠き, 両極には数個の突起が見られる. 細胞長は 14–21  $\mu\text{m}$ , 細胞幅は 10–15  $\mu\text{m}$  だった. 細胞内には核と葉緑体が認められ, 時折オレンジ色の色素を蓄積した個体もみられた. 一ノ瀬休憩所から長蔵小屋の間にみられる黄緑色, 緑色, 茶色, および赤色の彩雪中からみつかったが, 優占することはなかった. 本細胞の形態は, Fukushima (1953) が *Oocystis lacustris* f. *nivalis* のシストとして報告したものと一致する. 本種の栄養細胞と同定できるような細胞は, 本調査ではみつからなかった. Hoham et al. (1979) は *Oocystis lacustris* f. *nivalis* を *Cr. brevispina* (= *Chodatella brevispina*) の生活環の一部とみなしたが, 彼らが観察した試料中には Fukushima (1953) が報告したシスト様の細胞はみられなかった. そのため, Fukushima (1953) が報告したシストと *Cr. brevispina* の関係は不明とされている.

### 3. 1. 4 *Scotiella nivalis* (緑藻) (図 3D)

細胞はラグビーボール状で鞭毛を欠き, 細胞壁には 8 本前後の翼 (flange) と呼ばれる隆起がみられる. 細胞長は 19–51  $\mu\text{m}$ , 細胞幅は 14–28  $\mu\text{m}$  だった. 細胞内には核と葉緑体が認められるが, オレンジ色の色素に

よって細胞内構造が不明瞭な個体も多かった. 本種は鳩待峠から尾瀬ヶ原, および大清水休憩所から長蔵小屋周辺までの間の複数の地点で, 黄緑色, 緑色, および茶色の彩雪中からみつかった. 本種は世界各地の彩雪から報告されていたが, *Chodatella brevispina* と同様, 北米産試料の観察によって *Chloromonas* の接合子と判明し, 新組み合わせ *Cr. nivalis* が提唱された (Hoham and Mullet, 1977, 1978). 近年の分子解析の結果, 彩雪中の “*Scotiella nivalis*” には複数の種が含まれていることが明らかとなり, 少なくとも *Cr. miwae*, *Cr. muramotoi*, および *Cr. hindakii* は *Scotiella nivalis* と同定可能なシストを形成すると推定されている (Matsuzaki et al., 2015, 2019; Procházková et al., 2019a). 一方, 筆者らが米国の微細藻類培養株保存施設から再発見した *Cr. nivalis* の培養株 (栄養細胞) は, 分子系統の結果, 彩雪中の “*Scotiella nivalis*” とは系統が一致しなかった (Matsuzaki et al., 2018). 従って, 先行研究において提唱された *Cr. nivalis* の生活環を検証する必要がある.

### 3. 1. 5 *Chloromonas* spp. (緑藻) (図 3E–G)

*Chloromonas* は 2 鞭毛性の単細胞性緑藻で, 淡水性の種だけでなく氷雪性の種も 20 種ほど知られている. 尾瀬で採集した緑色の彩雪中には, 一般的に本属の栄養細胞が優占していた. 本属の氷雪性の種の栄養細胞は, 葉緑体中にピレノイドと呼ばれる構造を欠く点以外は伝統的な *Chlamydomonas* のものと類似する. 従って, 小林・福島 (1952a) や Fukushima (1963) が尾瀬の彩雪から報告した *Chlamydomonas* の未同定種の栄養細胞 (の少なくとも一部) は, 本属のものと思われる. 培養株を確立して比較形態観察と分子解析を実施したところ, 尾瀬産 *Chloromonas* は予想以上に多様であり, 未

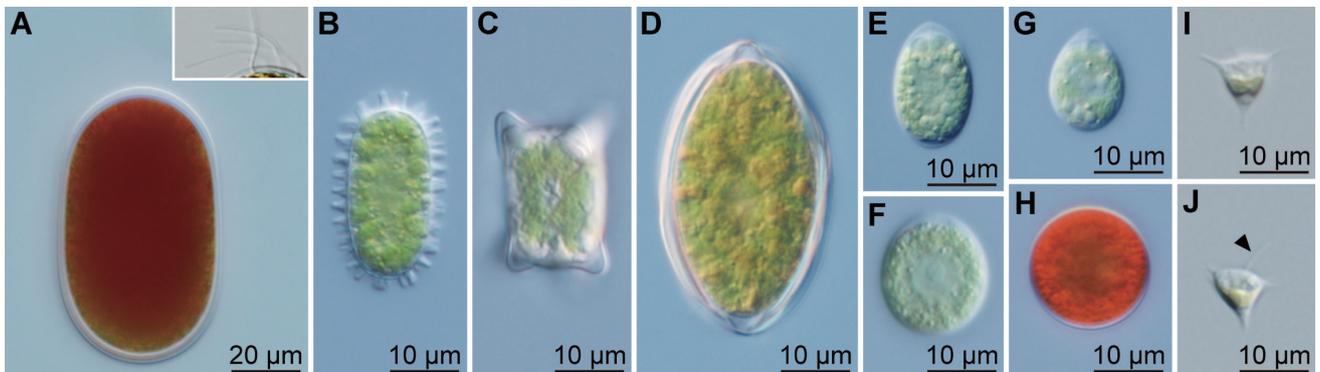


図 3: 尾瀬の彩雪中にみられた氷雪藻の光学顕微鏡写真. A: *Chlamydomonas* sp. の栄養細胞. 挿入図は 1% ルゴール液で固定した別個体で, 4 本の鞭毛を示している. B: *Chodatella brevispina* (*Chloromonas* のシスト). C: *Oocystis lacustris* f. *nivalis* のシスト. D: *Scotiella nivalis* (*Chloromonas* のシスト). E–G: *Chloromonas* spp. の栄養細胞. 2 鞭毛性だが鞭毛は観察時に脱落した. H: *Sanguina nivaloides* のシスト. I–J: *Ochromonas smithii* の栄養細胞. 矢尻, 前鞭毛.

記載種も複数含まれていると考えられたが、原稿執筆までに種同定を完遂することができなかった。現時点で識別できた既知種は、*Cr. fukushimae* (Matsuzaki et al., 2020) と *Cr. muramotoi* のみである。その他の種については続報を発表する予定である。

### 3. 1. 6 *Sanguina nivaloides* (緑藻) (図 3H)

細胞は球形で鞭毛を欠く。直径は 15–23  $\mu\text{m}$  だった。細胞内にアスタキサンチンと思われる赤系の色素を高密度に蓄積しており、細胞内構造を確認することはできなかった。本種は尾瀬沼周辺の開けた場所にみられる赤い彩雪中に優占しており、しばしば *Chlainomonas* sp. と混在していた。本種は長い間 *Chlamydomonas nivalis* のシストとされてきたが、実験的な発芽誘導ができず、栄養細胞などの実体は不明だった。野外サンプルを用いた分子系統によって、*Chlamydomonas* とは系統が異なることが明らかとなったため、新属新種 *Sanguina nivaloides* のシストとして扱うことがヨーロッパの研究グループによって最近提唱された (Procházková et al., 2019b)。本種は極域や世界各地の山岳地域から報告されており、分子データからもコスモポリタン種であることが支持されている。ただし、依然として栄養細胞などは分かっておらず、培養も成功していない。なお、Fukushima (1963) は日本の彩雪サンプルの観察結果に基づいて *Chlamydomonas nivalis* var. *kobayashii* を記載したが、本変種の培養株や分子データは利用できず、今回の調査で本変種の栄養細胞を再発見することもできなかったため、*Sanguina nivaloides* との関係は不明である。

### 3. 1. 7 *Ochromonas smithii* (黄金色藻) (図 3I–J)

細胞は通常、頂点の尖った逆テトラポッド状を示すが、細胞壁を欠くため容易に変形する。細胞後端のみに突起をもつ逆水滴形の個体や、観察中に突起を失って球形になる個体もみられた。不等長の鞭毛を 2 本もち、細胞長は 7–11  $\mu\text{m}$ 、細胞幅は 8–12  $\mu\text{m}$  (突起含む) だった。本種は尾瀬沼周辺で採集された、*Scotiella nivalis* が優占する緑色の彩雪中に混在していた。本種は日本各地の彩雪から報告されたが (Fukushima, 1963)、筆者らの知る限り尾瀬からの報告は初である。本種の栄養細胞は、寒冷な溪流にみられる群体性黄金色藻ミズオ (*Hydrurus foetidus*) の遊走子と似ている (Fukushima, 1963)。また、本種によく似た氷雪藻が北極域と南極域の黄色い彩雪から報告されている (Remias et al., 2013)。しかしながら、*Ochromonas smithii* の培養株や分子データは現時点では利用できず、それらとの関係性は分かっていない。

## 3. 2 尾瀬の氷雪性緑藻の分子解析

尾瀬の彩雪中にみられた氷雪藻のうち、*Chlainomonas* sp. の栄養細胞 (図 3A)、"*Chodatella brevispina*" (= *Chloromonas* のシスト) (図 3B)、*Oocystis lacustris* f. *nivalis* のシスト (図 3C)、"*Scotiella nivalis*" (= *Chloromonas* のシスト) (図 3D)、および *Sanguina nivaloides* のシスト (図 3H) と推定される細胞 (電子資料 図 S1–S5) から得た核 18S ribosomal RNA 遺伝子の配列データを用いて、分子系統解析を行った。その結果、*Sanguina nivaloides* 以外はクロロモナス系統群 (緑藻綱, ボルボックス目) 内に位置する、氷雪性の種のみで構成されるクレード (氷雪藻クレード) に位置した (図 4)。尾瀬産の "*Scotiella nivalis*" および "*Chodatella brevispina*" は、筆者らが以前に山形県の月山と青森県の八甲田山で採集したものとそれぞれ配列が 100% 一致した。一方、*Oocystis lacustris* f. *nivalis* のシストは、氷雪藻クレード内で独立した系統となった。従って、本種も *Chloromonas* のシストであると考えられるが、同一種もしくは非常に近縁と考えられる配列は現時点ではみつからず、生活環の実体は不明である。また、尾瀬産の *Chlainomonas* sp. はヨーロッパ産の *Chlainomonas* sp. の姉妹系統となった。尾瀬産の *Sanguina nivaloides* は、高進化速度領域である ITS-2 の配列 (accession no., LC648245) がスバル産のホロタイプのものと同様に 100% 一致した。なお、本種はクロロモナス系統群とは異なる系統に位置するため (Procházková et al., 2019b)、分子系統解析は実施しなかった。

## 4. おわりに

尾瀬の彩雪からはこれまでに 30 種もの藻類が報告されたが (電子資料 表 S1)、今回の調査ではそれらのほとんどは確認できなかった。確認できなかった種の中には雪上では稀とされているものも含まれており (Kobayashi and Fukushima, 1954; Fukushima, 1963)、今回の調査では見落としてしまった可能性が高い。サンプル中の種を網羅的に検出するにはアンプリコンシーケンス解析が有効だが、氷雪藻を含む雪氷中の微生物では、検出力を左右するリファレンス配列のデータベースが不十分であることが指摘されている (Lutz et al., 2019)。例えば、北極域と南極域の複数地点で採集した赤色の彩雪試料に対して、ITS-2 領域を用いて高解像度のアンプリコンシーケンス解析を行った研究では、未記載種の可能性がある新規性の高い配列が複数の系統で認められた (Segawa et al., 2018)。また、尾瀬を含む北半球の彩雪

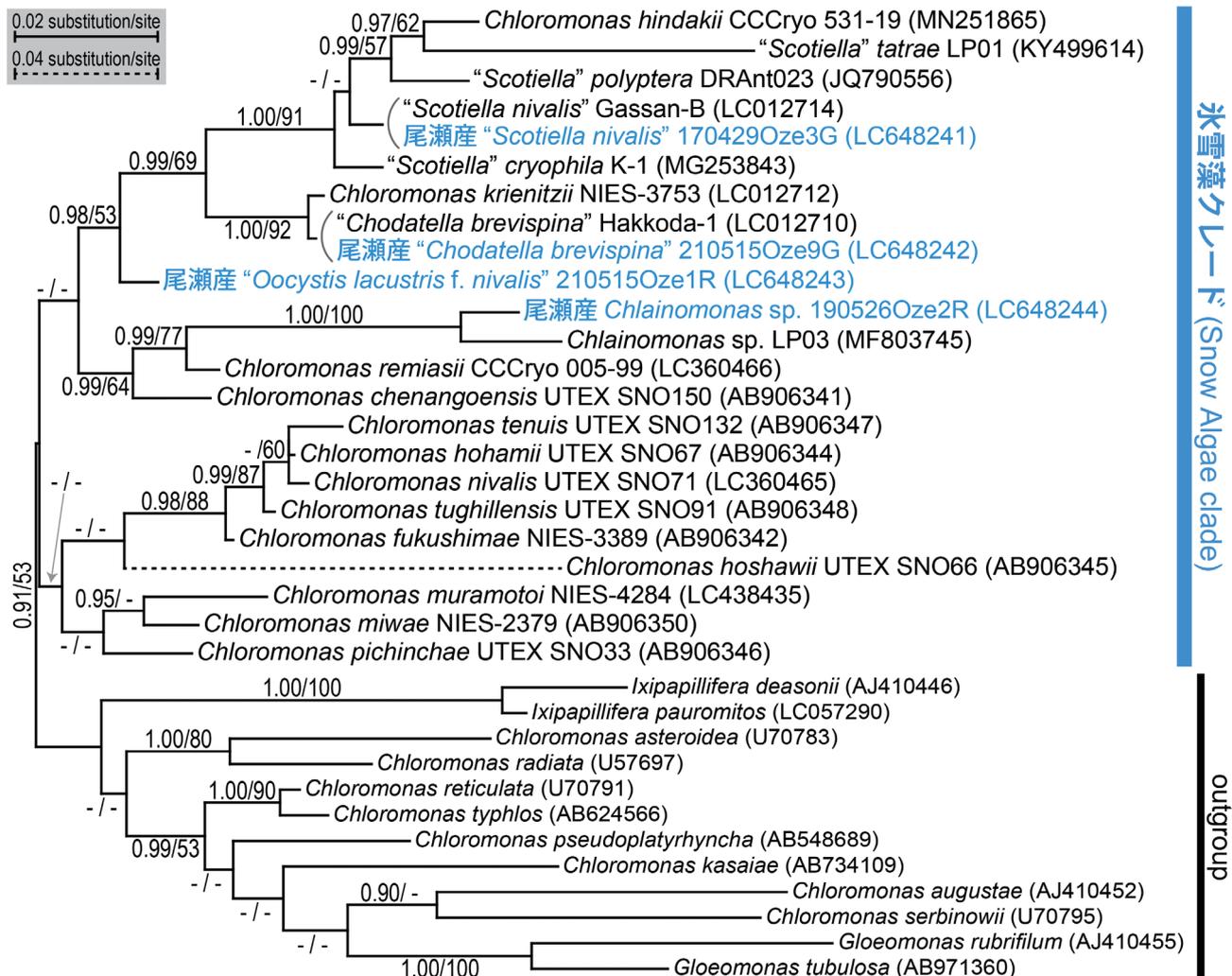


図4：クロロモナス系統群（緑藻綱，ボルボックス目）に位置する氷雪藻クレードの分子系統樹。核18S ribosomal RNA 遺伝子の配列データを用いたベイズ法によって樹形を推定した。枝上の数字は統計的支持率 [ベイズ法による事後確率 ( $\geq 0.90$ ; 100万世代試行) / 最尤法によるブートストラップ値 ( $\geq 50\%$ ; 1000回試行)]。各配列のGenBank アクセッション番号を括弧内に示し、本研究で決定した配列を青字で示した。

から繰り返し報告されたにもかかわらず、分類学的位置が長らく不明だった雪氷微生物 *Chionaster nivalis* は、2021年によく配列データが報告され、担子菌門のハラタケ亜門に属することが強く示唆された (Irwin et al., 2021; Matsuzaki et al., 2021)。一方で筆者らは、本種の配列自体は Brown et al. (2015) が報告した米国産彩雪試料のアンプリコンシーケンスデータ中に既に含まれていたことを指摘した (Matsuzaki et al., 2021)。従って、氷雪藻や他の雪氷微生物の分類学的研究を進め、正確な分類学的情報を伴う配列データを蓄積していくことが、雪氷生態系の理解を深める上での喫緊の課題である。

## 謝辞

この調査研究は第4次尾瀬総合学術調査の一環として行われ、日本学術振興会の特別研究員奨励費 (16J09828

to RM)、および公益財団法人発酵研究所の若手研究者助成 (Y-2019-008 to RM) の補助を受けて実施された。また、フィールド調査においてご協力いただいた大清水休憩所の皆様に、この場を借りて御礼申し上げます。

## 引用文献

- Bauer, F. (1819) Microscopical observation on the red snow. *Quart. J. Sci. Arts*, **7**, 222–229.
- Bidigare, R. R., M. E. Ondrusek, M. C. Kennicutt II, R. Iturriaga, H. R. Harvey, R. W. Hoham, and S. A. Macko (1993) Evidence a photoprotective for secondary carotenoids of snow algae. *J. Phycol.*, **29**, 427–434.
- Brown, S. P., B. J. S. C. Olson, and A. Jumpponen (2015) Fungi and algae co-occur in snow: an issue of shared habitat or algal facilitation of heterotrophs? *Arct.*

- Antarct. Alp. Res.*, **47**, 729–749.
- Fukushima, H. (1953) Studies on the cryoalgae of Japan. 1. *Oocystis lacustris* forma *nivalis*. *Nagaoa*, **3**, 36–40.
- Fukushima, H. (1963) Studies on cryophytes in Japan. *Journal of the Yokohama Municipal University, series C*, **43**, 1–146.
- Hoham, R. W. (1974a) New findings in the life history of the snow alga, *Chlainomonas rubra* (Stein & Brooke) comb. nov. (Chlorophyta, Volvocales) . *Syesis*, **7**, 239–247.
- Hoham, R. W. (1974b) *Chlainomonas kolii* (Hardy et Curl) comb. nov. (Chlorophyta, Volvocales) , a revision of the snow alga, *Trachelomonas kolii* Hardy et Curl (Euglenophyta, Euglenales) . *J. Phycol.*, **10**, 392–396.
- Hoham, R. W. (1975) The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas pichinchae* (Chlorophyta, Volvocales) . *Phycologia*, **14**, 231–226.
- Hoham, R. W., and J. E. Mullet (1977) The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas cryophila* sp. nov. (Chlorophyta, Volvocales) . *Phycologia*, **16**, 53–68.
- Hoham, R. W., and J. E. Mullet (1978) *Chloromonas nivalis* (Chod.) Hoh. & Mull. comb. nov., and additional comments on the snow alga, *Scotiella*. *Phycologia*, **17**, 106–107.
- 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., and B. Duval (2001) Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae. In: Jones, H. G. et al. (eds) *Snow Ecology. An Interdisciplinary Examination of Snow-covered Ecosystem*, 168–228. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoham, R. W., T. A. Bonome, C. W. Martin, and J. H. Leebens-Mack (2002) A combined 18S rDNA and *rbcl* phylogenetic analysis of *Chloromonas* and *Chlamydomonas* (Chlorophyceae, Volvocales) emphasizing snow and other cold-temperature habitats. *J. Phycol.*, **38**, 1051–1064.
- Hoham, R. W., J. D. Berman, H. S. Rogers, J. H. Felio, J. B. Ryba, and P. R. Miller (2006) Two new species of green snow algae from Upstate New York, *Chloromonas chenangoensis* sp. nov. and *Chloromonas tughillensis* sp. nov. (Volvocales, Chlorophyceae) and the effects of light on their life cycle development. *Phycologia*, **45**, 319–330.
- Irwin, N. A. T., C. S. Twynstra, V. Mathur, and P. J. Keeling (2021) The molecular phylogeny of *Chionaster nivalis* reveals a novel order of psychrophilic and globally distributed Tremellomycetes (Fungi, Basidiomycota) . *PLoS One*, **16**, e0247594.
- 小林義雄, 福島博 (1952b) 日本に於ける赤雪と緑雪に就て I. 植物学雑誌, **65**, 77–85.
- 小林義雄, 福島博 (1952a) 日本に於ける赤雪と緑雪に就て II. 植物学雑誌, **65**, 128–136.
- Kobayashi, Y., and H. Fukushima (1954) On the Cryovegetations of the Ozegahara Moor and its environments. 尾瀬ヶ原, (尾瀬ヶ原総合学術調査団編) : 585–589. 日本学術振興会, 東京.
- Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Syst. Appl. Microbiol.*, **32**, 429–437.
- Lutz, S., L. Procházková, L. G. Benning, L. Nedbalová, and D. Remias (2019) Evaluating amplicon high-throughput sequencing data of microalgae living in melting snow: improvements and limitations. *Fottea, Olmouc*, **19**, 115–131.
- Matsuzaki, R., Y. Hara, and H. Nozaki (2014) A taxonomic study of snow *Chloromonas* species (Volvocales, Chlorophyceae) based on light and electron microscopy and molecular analysis of cultured material. *Phycologia*, **53**, 293–304.
- Matsuzaki, R., H. Kawai-Toyooka, Y. Hara, and H. Nozaki (2015) Revisiting the taxonomic significance of aplanozygote morphologies of two cosmopolitan snow species of the genus *Chloromonas* (Volvocales, Chlorophyceae) . *Phycologia*, **54**, 491–502.
- Matsuzaki, R., H. Nozaki, and M. Kawachi (2018) Taxonomic revision of *Chloromonas nivalis* (Volvocales, Chlorophyceae) strains, with the new description of two snow-inhabiting *Chloromonas* species. *PLoS One*, **13**, e0193603.
- Matsuzaki, R., H. Nozaki, N. Takeuchi, Y. Hara, and M. Kawachi (2019) Taxonomic re-examination of “*Chloromonas nivalis* (Volvocales, Chlorophyceae) zygotes” from Japan and description of *C. muramotoi* sp. nov. *PLoS One*, **14**, e0210896.
- Matsuzaki, R., M. Kawachi, H. Nozaki, S. Nohara, and I. Suzuki (2020) Sexual reproduction of the snow alga *Chloromonas fukushimae* (Volvocales, Chlorophyceae) induced using cultured materials. *PLoS One*, **15**, e0238265.
- Matsuzaki, R., Y. Takashima, I. Suzuki, M. Kawachi, H. Nozaki, S. Nohara, and Y. Degawa (2021) The enigmatic snow microorganism, *Chionaster nivalis*, is closely related to *Bartheletia paradoxa* (Agaricomycotina, Basidiomycota) . *Microbes Environ.*, **36**, ME21011.
- Muramoto, K., S. Kato, T. Shitara, Y. Hara, and H. Nozaki (2008) Morphological and genetic variation in

- the cosmopolitan snow alga *Chloromonas nivalis* (Volvocales, Chlorophyceae) from Japanese mountainous area. *Cytologia*, **73**, 91–96.
- Muramoto, K., T. Nakada, T. Shitara, Y. Hara, and H. Nozaki (2010) Re-examination of the snow algal species *Chloromonas miwae* (Fukushima) Muramoto et al., comb. nov. (Volvocales, Chlorophyceae) from Japan, based on molecular phylogeny and cultured material. *Eur. J. Phycol.*, **45**, 27–37.
- Procházková, L., D. Remias, T. Řezanka, and L. Nedbalová (2019a) Ecophysiology of *Chloromonas hindakii* sp. nov. (Chlorophyta), causing orange snow blooms at different light conditions. *Microorganisms*, **7**, 434.
- Procházková, L., T. Leya, H. Křížková, and L. Nedbalová (2019b) *Sanguina nivaloides* and *Sanguina aurantia* gen. et spp. nov. (Chlorophyta): the taxonomy, physiology, biogeography and ecology of two newly recognised algae causing red and orange snow. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **95**, fiz064.
- Remias, D., S. Jost, J. Boenigk, J. Wastian, and C. Lütz (2013) *Hydrurus*-related golden algae (Chrysophyceae) cause yellow snow in polar summer snowfields. *Phycol. Res.*, **61**, 277–285.
- Remias, D., M. Pichrtová, M. Pangratz, C. Lütz, and A. Holzinger (2016) Ecophysiology, secondary pigments and ultrastructure of *Chlainomonas* sp. (Chlorophyta) from the European Alps compared with *Chlamydomonas nivalis* forming red snow. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **92**, fiw030.
- Segawa, T., R. Matsuzaki, N. Takeuchi, A. Akiyoshi, F. Navarro, S. Sugiyama, T. Yonezawa, and H. Mori (2018) Bipolar dispersal of red-snow algae. *Nat. Commun.*, **9**, 3094.
- 山本 鎔子 (2012) 藻類による彩雪現象. 低温科学, **70**, 1–8.
- 横山 亜希子, 滝玲加, 大鐘由加子, 八木明彦 (2012) 尾瀬ヶ原に現れるアカシボと鉄・マンガン酸化細菌. 低温科学, **70**, 67–73.

### 電子資料

電子資料は本文 pdf とともに北海道大学学術成果コレクション HUSCAP で閲覧可能.

(<https://eprints.lib.hokudai.ac.jp/journals/index.php?jname=173>)