



Low Temperature Science

低温科学

第 70 号 ● ISSN 1880-7593 ● 2012 vol.70

雪氷の生態学

— 彩雪の生物群集 —

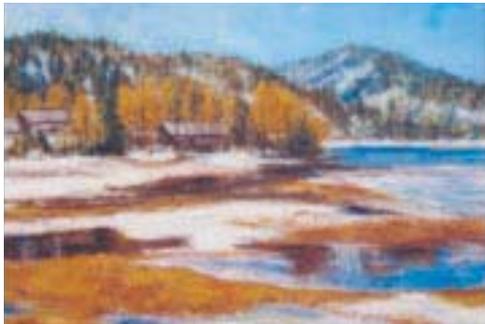
北海道大学
低温科学研究所 編

Edited by
Institute of Low Temperature Science,
Hokkaido University

裏表紙：雪解けの尾瀬沼 雪どけの尾瀬
原画(油絵)：山本 鎔子 氏



北海道大学 低温科学研究所
INSTITUTE OF LOW TEMPERATURE SCIENCE
HOKKAIDO UNIVERSITY, SAPPORO, JAPAN 060-0819
<http://www.lowtem.hokudai.ac.jp>



はじめに

これまで豪雪地帯である尾瀬ヶ原では、戦後間もない頃、第一次総合学術調査（1950～52年）が文部省科学研究助成を得て実施された（尾瀬ヶ原，1954）。第二次は1977～79年に実施され「OZEGAHARA」として1982年に刊行された。第三次は1994～96年に群馬・福島・新潟の3県の予算で実施された（尾瀬の総合研究，1998）。その第三次の調査団に筆者らも参加し陸水学関係の調査を実施した。その折、融雪期に入山したメンバーが広範囲の赤い雪の中に多くの水生昆虫・底生動物類が分布していることを見出した。それがきっかけとなり、陸水学関係者によって構成されたのが、「尾瀬アカシボ研究グループ」である。それまで、彩雪・赤雪現象は尾瀬の地元では「アカシボ」として良く知られていたが、計3回の総合学術調査でもアカシボの総合研究について計画されなかった。第一次の調査時に小林・福島（1954）が尾瀬における氷雪植物相として分類学的な記載を行っているだけである。これまで、夏期や無雪期の数多くの研究がなされてきたが、積雪期や融雪期の湿原の生態学はほとんど実施されて来なかった。

その尾瀬地域では毎年5～6月の融雪期に雪の赤褐色化（アカシボ現象）がおきる。これまで尾瀬のアカシボ、赤雪の成因は大きく2つの仮説に大別されていた。一つはある種の藻類（雪氷藻）やバクテリアが増殖したという「藻類説」で、もう一つは無機鉱物の形成による「鉱物説」であった。そこで、アカシボ研究グループでは尾瀬地方での赤雪の成因とその発生メカニズムを明らかにするため、融雪期でのアカシボの分布、環境、化学、物理、微生物、藻類、無脊椎動物の生態と分類等について総合的に研究を行って実態の、解明が進んできた。一方、厳冬期の状態やアカシボの粒子の生成過程については未解決の部分がある。

北海道大学低温科学研究所で開催された研究集会「雪氷の生態学」では、

- (1)「雪氷の生態学 — アカシボ、アカユキの成因と生物群集 2005年（H17）」
- (2)「融雪期の水環境とアカユキの一種、アカシボの発生要因 2007年（H19）」
- (3)「雪氷界面における微生物代謝、アカシボ現象との関わり 2008年（H20）」
- (4)「雪・土壌インターフェースにおける微生物活性とアカシボ現象、2009年（H21）」
- (5)「湿地積雪下の酸化 — 還元状態とアカシボ現象、2010年（H22）」
- (6)「尾瀬地域におけるアカシボの成因と構成生物群集 2011年（H23）」

の発表を行ってきた。その中では、尾瀬のアカシボ現象に関連する雪氷化学、凍結融解土壌および雪—土壌界面の微生物生態、極地・氷河の微生物群集についても発表してきた。

本特集は、その研究集会にさらに日本陸水学会大会（2001年）課題講演「雪解けの陸水学」の研究発表を加えて、全23編の論文・総説を掲載している。「アカシボ粒子」本体や成因に関しては、必ずしも統一した見解に達していないが、現時点での各自の仮説が示されている。これらの論文が、雪氷の生態学、低温環境の生態学、湿原の研究などの発展につながることは著者らの喜びである。

本特集の編集は、第70巻編集委員会（福原晴夫，野原精一，福井 学）が担当した。最後にこの場を借りて、論文を投稿された全ての著者と論文の審査を引き受けて頂いた査読者の皆様に感謝致します。

目次

1. はじめに	福原晴夫, 野原精一, 福井学	i
2. 藻類による彩雪現象	山本鎔子	1
3. 尾瀬の自然環境の概要	野原精一	9
4. 尾瀬の彩雪の分布と積雪環境	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	21
5. 尾瀬地域におけるアカシボの発達過程	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	37
6. アカシボ物質の化学的側面	落合正宏, 山本鎔子, 野原精一, 福原晴夫	49
7. 積雪中の融解水による藻類粒子の垂直移動	山本鎔子, 林卓志, 落合正宏, 福原晴夫, 野原精一, 北村淳, 尾瀬アカシボ研究グループ	55
8. アカシボおよび赤雪の微生物群集の特徴	小島久弥	61
9. 尾瀬ヶ原に現れるアカシボと鉄・マンガン酸化細菌	横山亜希子, 滝玲加, 大鐘由加子, 八木明彦	67
10. 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, 大高明史, 木村直哉, 北村淳, 菊地義昭, 野原精一	75
11. 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	大高明史	87
12. 尾瀬ヶ原湿原のヒメミミズ科（環形動物門環帯綱）	鳥居高明	93
13. 尾瀬ヶ原のアカシボ発生地からえられたガガンボ類（昆虫綱, 双翅目）	中村剛之	99
14. 青森県弘前市の水田で積雪前に出現した赤褐色粒子の観察	大高明史, 菊池智子	103
15. 東北地方にみられる赤雪	山本鎔子, 林卓志, 大高明史	109
16. 融雪期の雪中における無脊椎動物の生息状況	大高明史	113
17. 季節積雪地域の雪氷化学	鈴木啓助	119
18. 北方湿地生態系からのメタン放出に及ぼす積雪の影響	村瀬潤	131
19. 積雪期における湿地からのメタン放出過程	岩田智也	137
20. 凍結融解土壌の亜酸化窒素生成・排出機構にせまる	柳井洋介, 根本学, 岩田幸良, 廣田知良	145
21. 結晶性酸化鉄を還元する土壌微生物群の同定と集積培養	堀知行	153
22. 南極の赤雪：微生物生態系の実体	福井学	159
23. クリオコナイトと氷河の暗色化	竹内望	165
24. 氷河やアイスコア中のバクテリアに関する研究	瀬川高弘	173
25. 謝辞		181

藻類による彩雪現象

山本 鎔子¹⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

雪が着色する現象は世界の山岳地帯や極地でしばしば観察されている。最も普通にみられるのは赤雪でその多くは *Chlamydomonas* のような単細胞性の緑藻が原因である。しかし本報告の尾瀬においては4月から5月かけての融雪期にみられる大規模な雪の赤褐色化は、直径約10 μm の球もしくは楕円状の赤褐色粒子によるものである。赤褐色の原因は単細胞性の緑藻 *Hemitoma* 胞子の被殻に多量に含まれる酸化鉄が原因である。

Spring red snow phenomenon caused by the algae

Yoko Yamamoto¹

Spring red snow phenomenon is frequently observed in alpine and polar environments with extremely low temperature, high light intensity, and low nutrient levels around the world. The red snow phenomenon is mostly caused by the green algae such as *Chlamydomonas* and *Chloromonas*, and its reddish color is derived from carotenoids in the algae's vacuoles. However, we have recently found that the red snow in Oze National Park in Japan is caused by the green algae, *Hemitoma*, and its reddish color is caused by Fe-oxide accumulating at the surface of spores in the alga. Therefore, the cause of the red snow is divergent. In this review, we overview recent knowledge of the algae-dependent red snow.

キーワード：赤雪, 藻類, *Hemitoma* sp
Red snow, Algae, *Hemitoma* sp

1. はじめに

雪が色づく現象は日本をはじめとして世界の山岳地帯や極地で報告されており、それほど珍しいものではない。その色調に従い赤雪、緑雪、黄雪などと呼ばれているが、この中で最も普通に見られるのが赤雪 (Red snow, Water melon snow) である。古くはアリストテレス (Aristotle: 384 BC-322 BC) の時代から、探検家や登山者のあいだで知られており靴底を真っ赤に染めるといった印象的な現象であると記述されている。その原因は不明のまま、19世紀末に入ってから光学顕微鏡の発達によりその正体が徐々に明らかになった。

イギリスの探検家 ジョン・ロス (John Ross) は1818年にグリーンランド北西岸ヨーク岬 (Cape York) の白い断崖に血のように赤い彩雪を発見しそれ

を採取し本国に持ち帰った。1818年12月4日のタイムズ紙は、この彩雪の原因は隕鉄によるものであると発表している。19世紀末になると光学顕微鏡が発達し、Bauer (1819)をはじめとしてKol (1942), Kol and Flint (1968), Hoham (1975), Hoham et al. (1983, 1993, 2001), Parker et al. (1982)などの藻類研究者の検鏡観察から彩雪の要因の多くは、藻類によるものであると発表され、これを契機に積雪中に生息する藻類 (雪氷藻類) に対しての知見が急速に増えてきた。近年世界各地の彩雪が大きく取り上げられている。たとえば2006年の朝日新聞 (2006.11.21) にアラスカ氷河に発生した赤雪は太陽光を吸収しやすく氷河を溶けやすくさせ、地球環境に与える影響は大きいのではないかと、また2008年の同新聞には—「南極の変色」気温の上昇に伴う氷河を覆う藻—と題して彩雪の写真がのせられている。南極の血の滝とよばれる地点の真下には無酸素状態の世界が広がり、そこに生息する微生物の作用により岩盤から鉄分が析出し、これを含んだ赤色の水が氷河の表面に溶出したとする報告 Mikucki et al. (2009), Akiyama, (1979), Ohtani et al. (1988), Fujii et al. (2010) の南極の報告な

1) 元明治大学農学部

¹ Faculty of Agriculture, Meiji University, Kawasaki, Japan

E-mail: maya.yamamoto@nifty.com

表 1：彩雪現象が観察された地域

グリーンランド、南極、アラスカ、シエラネバダ山脈など北アメリカの西岸および東岸、ヒマラヤ山脈、日本、ニューギニア、ヨーロッパ（アルプス山脈・スカンディナヴィア・カルパティア山脈）、中国、チリのパタゴニア、サウス・オークニー諸島

表 2：彩雪についての記述

- アリストテレス（384 BC-322 BC）時代はその原因は不明、推測として鉱物の酸化物が岩石から浸出？
- The Times より
1818年 John Ross によるグリーンランド北西岸ヨーク岬（Cape York）で赤色雪の観察。彩雪の原因は低緯度域に落下する隕石の一種ではないか？
（隕石は鉄とニッケルを多量に含み、この隕石の鉄分が彩雪の原因ではないか）
- 19世紀末以降の光学顕微鏡の発達にともない、原因は藻類であると判明；Bauer. (1819) Kol, Hoham, Parker などにより詳細に研究された。
- 日本における彩雪現象（尾瀬に関するものについては表 6 を参照）
小暮理太郎（1894）、藤島敏男、大下藤次郎（1908）、田中阿歌麿（1905）
福島・小林（1952）：学術的な記載
福原ほか（2002）
山本ほか（2006）

表 3：各地域で観察された赤雪

Species	snow color	location of snow water	cells mL ⁻¹	Reference
<i>Hemitoma</i> sp	Red-brown	Japan	3.4×10 ⁵	Yamamoto et al., (1999)
<i>Chlamydomonas nivalis</i>	Red	USA	6.3×10 ⁴	Thomas (1994)
<i>Chloromonas rubroleosa</i>	Red	Antarctic	2×10 ⁵	Ling & Seppelt (1993)
<i>Chloromonas</i> sp.	Salmon Orange	USA	8.6×10 ⁵	Hohman (1993)
<i>Desmotetra</i> sp.	Red or Orange	Antarctic	—	Ling (2001)
<i>Mesotanienum ggrenii</i>	Gray-pink	Antarctic	1.5×10 ⁵	Ling & Seppelt (1990)

ど数多い。日本における初めての学術報告は小林・福島（1952）の尾瀬によるものであった。しかし彩雪の原因はそのほかにもカビ類（椿，1996，1998）、バクテリア、鉱物（井上・吉田，1978）などが挙げられているが現在のところ藻類の報告が最も多い。

表 1 に彩雪現象が観察された代表的な地域を、また表 2、表 3 に彩雪についての報告例を纏めた。

2. 日本の赤雪

日本における彩雪の報告は、続日本書紀の天平 14 年（西暦 742）にさかのぼる。「陸奥黒川郡以北 11 郡に赤雪降る」と記載され、宝暦元年（西暦 1751 年）には会津藩の記録のなかに、「怪星出現し赤雪降る」という記録が残されている。これらの原因については黄砂の可能性が高い。

その後、彩雪についての記載は登山者、博物学者の紀行文の中で見られるようになった。尾瀬についての学術的な報告は小林・福島（1952 a, b）、福島（1963）により行われた。さらに Fukushima（1962）は全国各地の残雪を入念に調べ、その原因の多くは藻類によるもので *Chlamydomonas* をはじめとした単細胞性緑藻が多いと報告している。八甲田、八幡平、乗鞍岳、立山、志賀高原、北海道の湿原、東北地方の月山、鳥海山など多湿地

表 4：彩雪の主な原因としての藻類

緑藻	<i>Chlamydomonas nivalis</i> <i>Chloromonas brevispina</i> , <i>Ch. pichinchae</i> , <i>Ch. rubroleosa</i> <i>Chodatella brevispina</i> , <i>Destroma</i> sp., <i>Mesotaenium breggreni</i> , <i>Scotiella nivalis</i> <i>Hemitoma</i> sp. <i>Tracheromonas</i> sp. <i>Raphidonema</i> sp. <i>Trochiscia americana</i> <i>Mesotanienum berggreni</i>
黄色鞭毛藻類	<i>Ochromonas itoi</i> , <i>O. smithii</i>
珪藻	<i>Pinnularia gibba</i> , <i>Gomphonema subtile</i>
その他	Yeast, <i>Chionaster nivalis</i> , <i>Selenotiella</i> sp.

帯など広範に及ぶ。

福島県の裏磐梯などの標高 1000 m 付近に黄雪がみられその原因として黄色鞭毛藻類の *Ochromonas* (*O. itoi* と大型の *O. smithii* 設楽ら；藻類学会発表) が報告されているように至るところで緑藻をはじめとして、またその他の種についての報告が相次ぐ。表 4 は彩雪の主な原因としての藻類を示す。彩雪に関わる藻類の多くは単細胞性の緑藻であり、最も普通に見られるのは *Chlamydomonas nivalis* である。彩雪に関わる主な単細胞性藻類の特徴を表 5 に示す。

表5：彩雪に関わる主な単細胞性藻類の特徴

	<i>Hemitoma</i> sp.	<i>Chlamydomonas nivalis</i>	<i>Chloromonas</i> sp	<i>Haematococcus</i>
	Phacotaceae ヘミトマ属	Chlamydomonaceae クラミドモナス属	Chlamydomonaceae クロロモナス属	Chlamydomonaceae ハエマトココッカス属
Spore size (μm)	9.5 \pm 1.2 \times 15 \pm 2.7	5 - 8 \times 12 \pm 15		9.5
Flagella	2 (等長)	2 (等長)	2 (等長)	
Pyrenoid	無	有, 馬蹄形 or 半環状の ピレノイド, 眼点無	数個有	無
Chloroplast	杯状, 1個	杯状, 種多し	杯状	多数, パピラ有 細胞壁に並ぶ
Color or Pigment	Fe-oxide	Astaxanthin	Astaxanthin	Astaxanthin
Cell wall	網目状被壁		暑い粘質鞘	
Growth (pH)	5.7~6.5	4.1~5.4		
Growth temperature ($^{\circ}\text{C}$)		0~2	>10	1
Fe-content ($\mu\text{g}/10^8$ cells)	2.8 \pm 2.1 (n=26)	<1		
備考		乾燥重量の1%以下		

表6：尾瀬における彩雪現象の紹介者

紹介者	紹介内容
早田 文蔵	植物学雑誌 (7巻91号, 1903) に掲載された論文には, 植物学的にも興味深い新種が記載されている
武田 久吉	山岳雑誌「尾瀬紀行」(第1年, 第1号, 1906年4月) で記載されている
渡辺千吉郎	紀行文「利根水源探検紀行」(1884) の中で秘境として記述, これを機に急激に明治以降に注目されるようになる
平野 長蔵	初代長蔵小屋の主人で, 尾瀬の近代化推し進め, 和歌に記載 (1943)
平野 長英	尾瀬沼長蔵小屋2台目経営者. 短歌として記述; アカシボのにちめる氷漂いて春静かなり山の上の沼 (会津の山々・尾瀬; p.17, 川崎隆章編, 木耳社)
平野 長靖	「尾瀬に死す」(社会思想社, 現代教養文庫, 1995) に, 「やがて雪水の表面が赤茶色に染まり (プランクトンの繁殖によるもので私たちはこれを赤シボと呼んでいる) もう湖面は危険で渡れなくなった。」と記載 (p.20)
武田 久吉	「尾瀬と鬼怒沼の中で」(平凡社ライブラリー, 1996) に, 「紅雪」を記載 (p.213, L6). 尾根には残雪の諸所に, 暗紅色の斑点を認めた. 帰途にはその雪を採集し, 東京まで携え帰って顕鏡した結果, 推測に違わず, 下等の単細胞藻による「紅雪」であることが確かめられた.
谷川 洋一	写真集として紹介. 1)「湿原の宇宙」谷川洋一写真集 小学館 2)長蔵小屋オリジナルカレンダー「四季の調べ」(写真:谷川洋一)

3. 尾瀬の赤雪

尾瀬では, 融雪期に大規模に現れる赤雪をとくにアカシボあるいはアカシブと呼んでいる. 尾瀬の彩雪についての記載はふるくは早田文蔵 (1903), 武田久吉 (1920), 渡辺千吉郎 (1884) の紀行文のなかに記載されているが, 尾瀬の近代化を推し進めた初代長蔵小屋の主人平野長蔵 (1943) はその和歌「アカシボのにちめる氷漂いて春静かなり山の上の沼」の中で雪の赤くなる現象をアカシボとよび約70年前に記している (表6). 1952年の小林・福島 of 学術的調査がなされるまでは登山者あるいは植物学者たちの紀行文に記されているに過ぎなかったこの現象もいまでは絵葉書になるほど多くの人に知られるようになった. 小林・福島は, 赤雪の主な要因は単細胞性緑藻 *Chlamydomonas nivalis* の休眠胞子によるものであるとしている. そのほかに緑藻として *Chionaster nivalis* や *Chodatella* sp., さらに僅かでは

あるが *Raphidonema nivale*, *Scotiella nivalis* の存在も確認した.

雪の中という低温で, 且つ少量の栄養塩下のもとで生育できる低温耐性の藻類の多くは, 緑色植物門の緑藻類や接合藻がこれに含まれ, これらを氷雪藻と呼ぶこともある. しかしこのような氷雪藻類といえども完全に凍結した雪や氷の中では増殖することはできない. 彩雪現象を起こすほどに増殖するには少なくともある程度の水分が必要である. 尾瀬にみられるアカシボは融雪期に集中して起きることは水温は低いもののある程度は水分が補給され, この融雪水がアカシボ粒子の増殖に何らかの影響を与えていることは間違いない. 10月下旬に採取した試料 (湿原表層0-2cmの堆積物) からアカシボを構成している粒子と同様の赤褐色細胞様粒子が多量に見出されているが遊走型の細胞は観察されていない (山本ほか, 2006). 冬期の湿原は積雪前から既に凍結しており (野原, 2012), 藻類が増殖する可能性は低く, 少なくと

もこの藻類の増殖は、10月下旬以前に行なわれたものであろうと推定した。

Krienitzら(1990)により報告された春のエルベ川河川水を赤色化させた原因生物は緑藻 Phacotaceae 科、*Hemitoma* 属の休眠孢子である。この休眠孢子は被殻表面が酸化鉄を含むために河川水を赤色にそめている。尾瀬にみられる赤褐色粒子はその形態的特徴、被殻表面に多量に含む鉄など、この種に類似している。

また報告例の少ない Phacotaceae 科 *Hemitoma* 属に近縁な種 *Phacotus lendneri* は、バルト湖地域の水域に低温時に出現し、湖水を赤色化するという。単細胞性、2本の等長鞭毛、遊泳性で細胞の周りにさまざまな形の被殻をもち、被殻は酸化鉄を含み、細胞には葉緑体を1個、ピレノイド、眼点、収縮胞がある(Giering et al. 1990)。尾瀬の赤褐色粒子はいくつかの点で上記の藻に類似していることから尾瀬にみられる赤褐色粒子は Phacotaceae 科 *Hemitoma* 属 *Hemitoma* sp (山岸高旺先生により同定)と判定したが、その生活史を明らかにできなかったために種名は不明である。

氷雪藻として最も多く報告されているのはボルボックス目(Volvocales)の *Chlamydomonas* や *Chloromonas* である。特に *Chlamydomonas nivalis* が代表的である。尾瀬では前者の赤褐色の彩雪ほど大規模ではないが紅色の彩雪が見られる。これらは2本の等長鞭毛をもち遊泳しているが、ひとたび環境が悪化すると、一時的に鞭毛がなくなり厚い寒天質に覆われ細胞内にカロチノイドを蓄積することが知られている。環境が良くなると再び鞭毛により遊泳し始める。*Chlamydomonas* に近縁な種である *Haematococcus* を用いてカロチノイドの蓄積の経緯を調べたところ、N-不足、低温、強光の下で鞭毛を失い、多量のカロチノイド・アスタキサンチンを蓄積した(図1, 江口, 2002)。*Chlamydomonas nivalis* も同様の経緯をたどり赤色化するものとする(Bidigare et al., 1993)。

尾瀬で観察された赤褐色粒子による彩雪現象は東北地方の各地域においても観察される。尾瀬や東北地方で観

察された赤褐色状の彩雪現象は、*Hemitoma* (図2 a)で、その他に *Chlamydomonas* (図2 b) も観察されている。

図2の写真にも示されるように電子顕微鏡像から被殻の周囲には多数のバクテリアや糸状体の存在している様子がわかる。

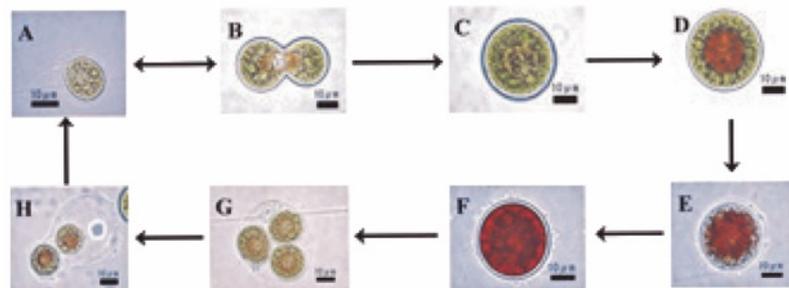
Chlamydomonas による彩雪は、尾瀬沼の周辺域でむしろ低木林の近くにみられ、アカシボの赤褐色粒子と様相がかなり異なる。その規模は小さく、雪の表層がわずかに紅色に染まっているに過ぎない。この試料には多くの石英砂の碎片とカビの糸状体が見られた。

Chloromonas も彩雪原因の藻類である。2本の等長鞭毛、その基部にパピラがあり葉緑体は多数で細胞壁に並んで存在する。ピレノイドはない。野外から得られたアカシボを培養すると、この種の藻株が観察された(図3)。そのほか尾瀬沼沿岸帯のアカシボ発生地点から(OL 2, OL 3, OL 5) 数種の緑藻を単離できた(附図1)が同定には至っていない。OL 5地点からの単離株は *Chlamydomonas* 様の孢子が観察された。

4. 雪の中の藻細胞数

尾瀬沼周辺で採取した積雪試料からは、他にも単細胞性の緑藻が単離されているが、その多くは種の同定には至っていない(附図1)。

表3は各地の彩雪中で観察された藻細胞数を示す。ここに示される藻細胞の大きさは10~20 μm の球体もしくは楕円体である。アカシボ粒子 *Hemitoma* もほぼ同じくらいの大きさであるが、融雪水1 mLあたり 10^3 個以上存在すると肉眼的に雪が色づき、 $10^5 \sim 10^6$ 個になると色鮮やかに見えるようになる。 $10^5 \sim 10^6$ 個になると、赤褐色化が進み黒色に近い色調となる。アカシボ粒子の赤褐色の原因は、休眠孢子の被殻に酸化鉄(図4)が多量に附着した結果である。さらに赤褐色粒子数と融雪水中の全鉄濃度との間には高い相関関係がある(図5)。図6に積雪中の赤褐色粒子の分布を示した。



A・B 栄養細胞期(鞭毛による運動性があり、増殖を繰り返す)
 C・D 休眠状態形成前期(鞭毛を消失、運動性がない、カロチノイドを細胞内に蓄積)
 E・F 休眠状態形成後期 細胞全体にカロチノイド蓄積
 G・H 休眠状態から栄養細胞に変化

図1: *Haematococcus lucustris* の生活史

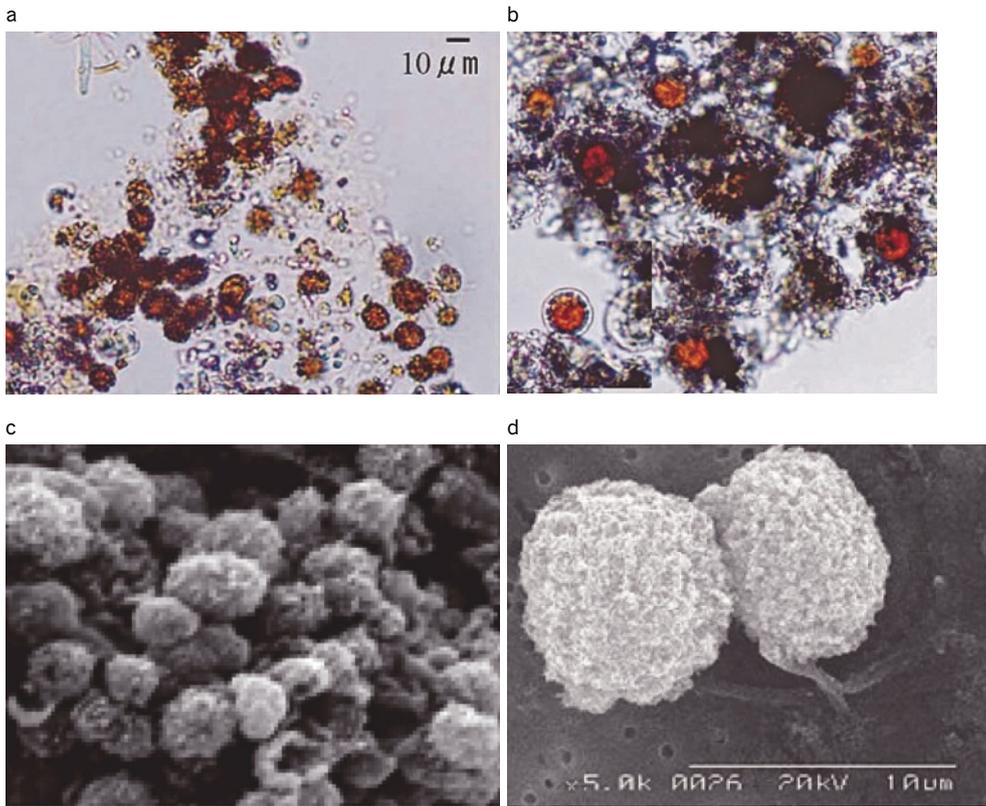


図2：尾瀬ヶ原のアカシボ粒子の光学および電子顕微鏡図



図3：培養で出現した *Chloromonas*

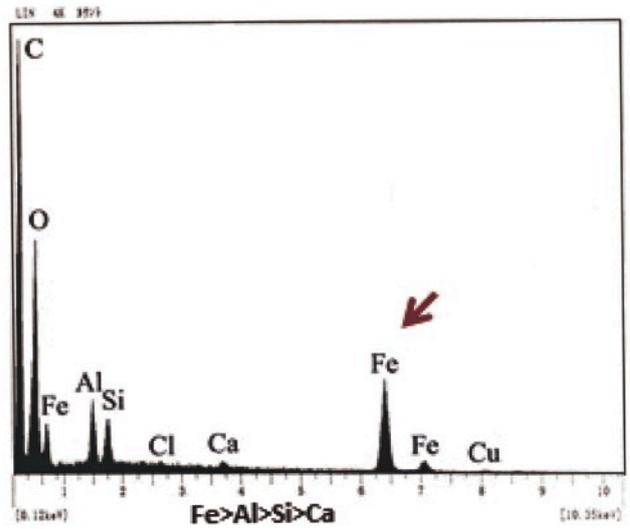


図4：赤褐色粒子の金属元素 山本ら（2006より引用）

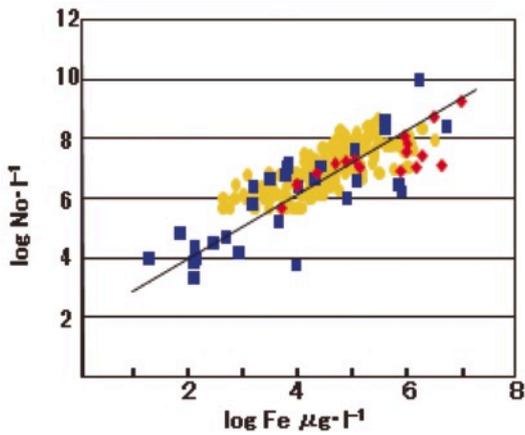


図5：赤褐色粒子数と融雪水中の全鉄濃度

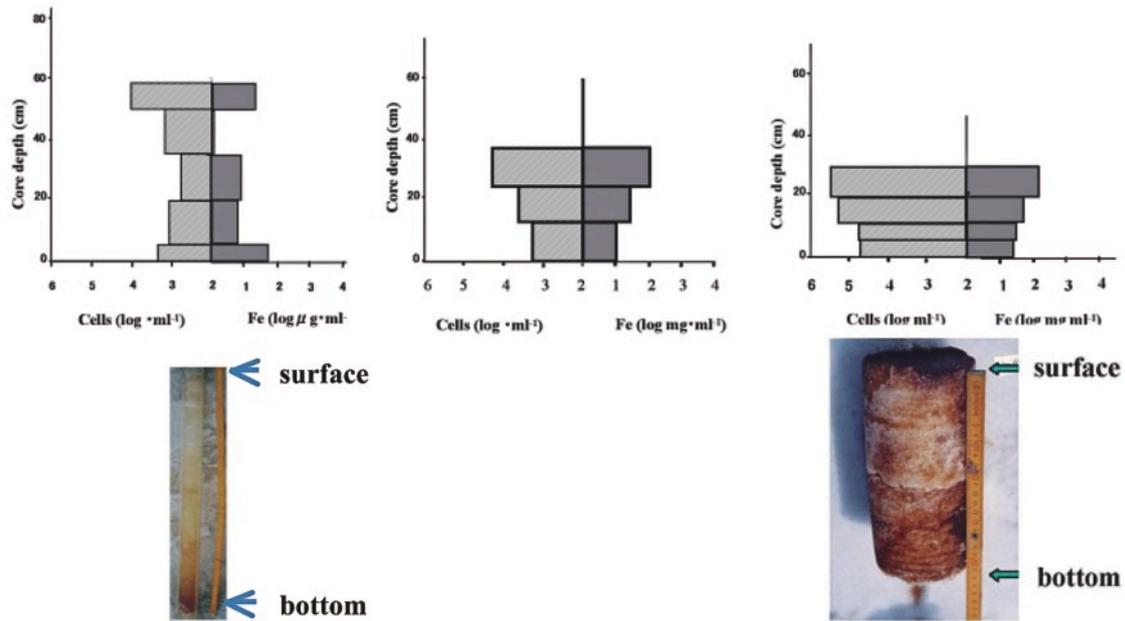


図6：積雪中の赤褐色粒子の分布（2006 山本らから引用）

赤雪の原因が黄砂（井上・吉田，1978）の場合では、雪の表面のみが着色している。アカシボは積雪下層から雪面に向けて着色が進行しているので、尾瀬の赤雪は黄砂が原因であるとは考えにくい。

5. 雪の中の微生物

Kol (1968a) は雪のなかの微生物 466 種を検索し、カビ 77, バクテリア 35, 残りは藻類に寄生していることを示している。そのうち 3 種のカビが *Chlamydomonas* spp. と Desmid, *Ancylonema nordenskioldii* に寄生していることを示している。真正細菌についての報告例は比較的少ないが、Handfield et al. (1992) は、1～4°C で生育するグラム陽性菌、酵母 4 種類を分離している。そのほか Thomas (1994) は Tioga Pass, California の赤雪の中には藻類は 4.9×10^4 cells mL⁻¹ に対し、真正細菌は 3.2×10^5 cells mL⁻¹ で、それに対し白色雪には赤雪の中で見られた藻類の 1～5%，真正細菌は 11～33% であったことを報告している。これらの微生物が赤雪藻類と栄養塩をめぐって相互に依存しているのではないかと考えに否定的な見方 (Weis, 1983) もある。

日本では椿 (1996, 1998) が尾瀬の赤色の残雪には碗型やテトラポット型の不完全菌を発見しているが、彩雪に直接のかかわりはないと報告している。

謝辞

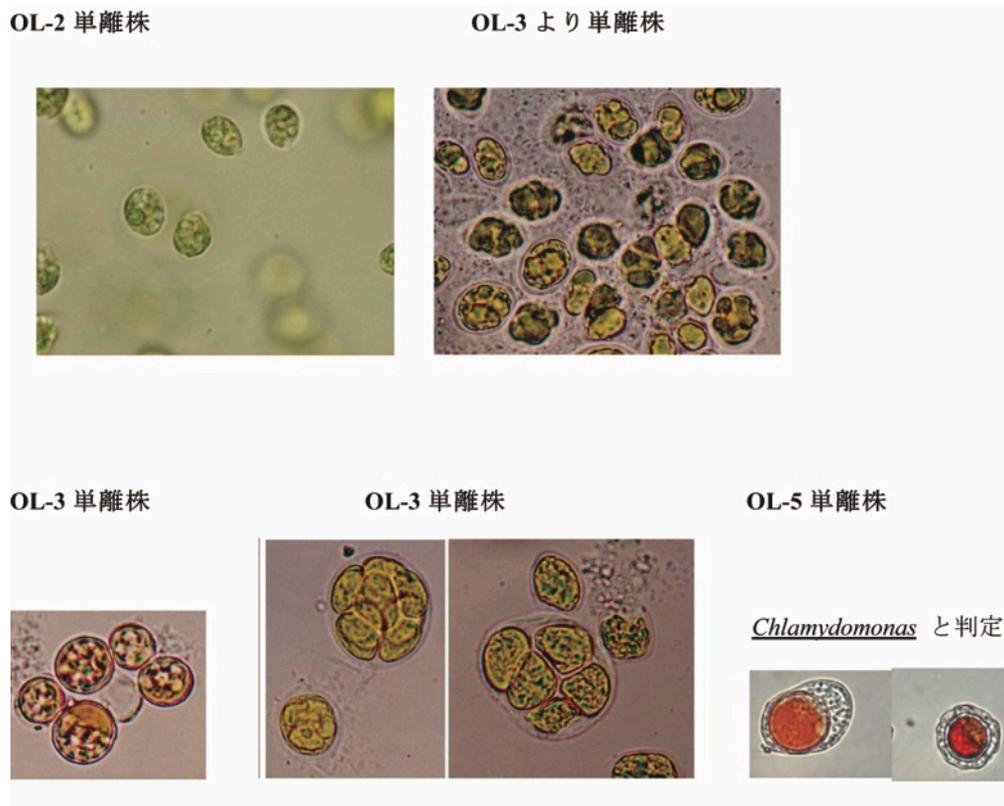
本研究は、「干潟等湿地生態系に関する重点国際共同研究」(独立行政法人国立環境研究所) の一部として開

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。尾瀬沼の調査に当たっては、福島県尾瀬保護指導委員会の調査の一部として許可の範囲内で実施した。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。記して感謝申し上げたい。

引用文献

- Akiyama, M (1979) Some ecological and taxonomic observations on the colored snow algae found in Rumpa and Skarvsnes, Antarctica, *Memoirs of National Institute of Polar Research. Special issue 11*, 27-34.
- Bauer, F. (1819) Microscopical observations on the red snow. *Q. J. Lit. Sci. Arts* **7**, 222-229
- Bidigare, R., M. E. Ondrusek, M. C. Kennicutt II, R. Iturraga, H. R. Harvey, R. W. Hoham and S. A. Macko (1993) Evidence for a photoprotective function for secondary carotenoids of snow algae. *J. Phycol.*, **29**, 427-434.
- 江口邦子 (2002) 緑藻 *Hematococcus lacustris* の培養に関する研究, 明治大学修論 p49.
- Fukushima, H. (1962) Studies on Cryophytes in Japan. Tokohama Municipal University, C. 43: 1-46.
- Fujii, M., Y. Takano, H. Kojima, T. Hoshino, R. Tanaka, and M. Fukui (2010) Microbial community structure, pigment composition, and nitrogen source of red snow in Antarctica. *Microb. Ecol.*, **59**, 466-475.
- Giering B., L. Krienitz, S. J. Casper, T. Peschke and H. Raidt (1990) LM and SEM observations on the asexual reproduction and lorica formation of *Phacotus lendneri* Chodat (Chlamydomonadales, Phacotaceae). *Arch. Protistenkunde*, **138**, 75-88.
- Handfield M., H. G. Jones, R. Letarte and P. Simard (1992)

- Seasonal fluctuation pattern of the microflora on Agassiz ice sheet, Ellesmere Island, Canadian Arctic Muskox, **39**, 119-123.
- Hoham, R. W. (1975) Optimum Temperatures and Temperature Ranges for Growth of Snow Algae. *Arctic and Alpine Research*, **7**(1), 13-24.
- Hoham, R. W. and B. Duval (2001) Microbial ecology of snow and freshwater ice. In *Snow Ecology*. Cambridge University Press: Cambridge, 168-228.
- Hoham, R. W., J. E. Mullet, and S. C. Roemer (1983) The life history and ecology of the snow alga *Chloromonas polyptera* comb. nov. (Chlorophyta, Volvocales). *Can. J. Bot.*, **61**, 2416-2429
- Hoham, R. W., Laursen, A. E. Clive, S. O. and Duval, B. (1993) Snow algae and other microbes in several alpine areas in New England. In *Proc. 50th Annual western Snow Conf.*, pp.165-173
- 井上克弘・吉田稔 (1978) 岩手県盛岡市に降った“赤雪”中のレスについて, *土壤肥料学雑誌*, **49**, 226-236.
- 小林義雄・福島博 (1952) 日本に於ける赤雪と緑雪に就いて I, *Bot. Mag. Tokyo*, **65**, 77-85.
- 小林義雄・福島博 (1952) 日本に於ける赤雪と緑雪に就いて II, *Bot. Mag. Tokyo*, **65**, 123-135
- Kol E. (1942) The snow and ice algae of Alaska. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **101**, 1-36.
- Kol, E. and Flint, E. A. (1968) *Kryobiologie. Biologie und Limnologie des Schnees und Eises. I. Kryovegetation*. In Thienemann, A. (founder), Elster, H.-J. and Ohle, W. (eds.), *Die Binnengewässer. Vol.24*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 216 pp.
- Krienitz, V. L., T. Peschke and B. Fiering (1990) *Lichimikroskopische, rasterelektronen -mikroskopische und röntgenmikro-analytische Untersuchungen an Hemitoma maandrocystis* Skuja (Chlorophyta, Phacotaceae). *Arch. Protistenkd* **138**, 159-170.
- Ling, H. U. and R. D. Seppelt (1993) Snow algae of the Windmill Islands, continental Antarctica. 2. *Chloromonas rubroleosa* sp. nov. (Volvocales, Chlorophyta) an alga of red snow. *Eur. J. Phycol.* **28**, 77-84.
- Ling, H. U. (2001) Snow algae of the Windmill Islands, continental Antarctica: *Desmotetra aureospora*, sp. nov. and *D. antarctica*, comb. nov. (Chlorophyta). *J. Phycol.*, **37**, 160-174.
- Mikucki, J., A. Pearson, D. Johnston, A. Turchyn, J. Farquhar, D. P. Schrag, A. Anbar and J. Priscu and P. Lee (2009) A contemporary microbially maintained subglacial ferrous “ocean”. *Science*, **324**, 397-400.
- 野原精一 (2012) 尾瀬の自然環境の概要 *低温科学* **70**, 9-20.
- Ohtani, S. Chen, B. & Nakatsubo, T. 1998. Distribution of snow algae at King George Island, Antarctica with reference to physical and chemical characters of snow. *Chinese J. Polar Res.* **10**, 191-203. (in Chinese)
- Parker, B. C., Simmons, G. M. Jr., Seburg, K. G., Cathey, D. D. and Allnut, F. C. T. (1982) Comparative ecology of planktonic communities in seven Antarctic oasis lakes. *J. Planktonic Res.* **4**, 271-286.
- Thomas, W. H. (1994) Tioga Pass revisited; Interrelationships between snow algae and bacteria. In *Proc. 62nd Annual western Snow Conf.*, pp.56-62.
- 椿啓介 (1996) 春の彩雪と残雪, *カビの不思議* p 131-141. 筑摩書房, 東京.
- 椿啓介 (1998) 「カビと酵母」小崎道雄・椿啓介編: p 54-55
- Weis, R. L. (1983) Fine structure of the snow alga (*Chlamydomonas nivalis*) and associated bacteria. *J. Phycol.*, **19**, 200-204.



附図1：OL採取地点からの単離株の顕微鏡写真

尾瀬の自然環境の概要

野原 精一¹⁾

2012年1月16日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬地域は檜枝岐村, 片品村, 魚沼市の3市町村に位置し, 標高2,000 m級の山々に囲まれた盆地状をなしている。尾瀬ヶ原は本州最大の泥炭地・高層湿原である。尾瀬沼は自然湖沼である。尾瀬地域の地形, 地質, 尾瀬山ノ鼻地区の気象, 尾瀬地域の気象, 尾瀬の水文・水質, 尾瀬地域の植物相, 尾瀬地域の外来種, 尾瀬沼の水生植物, 尾瀬の動物相等についての自然環境の概要をまとめた。

Overview of natural environment of Oze region

Seiichi Nohara¹

Oze region located in Hinoemata Village, Katashina Village and Uonuma City and the amphitheater surrounded by high mountains of 2,000m. Ozeegahara mire is the largest high moor and peatland in the mainland of Japan. Oze Lake is a natural lake in those area. This report is given a broad overview of natural environment such as the landscape and geological formation of Oze region, meteorological phenomenon of Yamanohana and Oze region, the hydrology and water quality, flora and fauna of Oze region from the existing literature.

1. 地形

尾瀬地域は福島県檜枝岐村, 群馬県片品村, 新潟県魚沼市の3県に位置し, 標高2,000 m級の山々に囲まれた盆地状をなしている。尾瀬とその周辺地域は国立公園の特別保護地域であり, 我が国では有数の美しい景観を示し, 貴重な自然を残している。尾瀬ヶ原は東西6 km, 南北2 km, 面積約8 km²の本州最大の泥炭地・高層湿原である。尾瀬沼は東西2 km, 南北1.1 km, 周囲約6 km, 面積1.67 km², 最深で9.5 mの深さの自然湖沼である。尾瀬沼から流出した河川は沼尻川となり尾瀬ヶ原に流入している。北東にそびえる尾瀬最高峰である燧ヶ岳は溶岩と火山砕屑物を交互に噴出して成長した成層火山で(阪口, 1989), 山頂は御池岳を火口丘とし, 俎岳, 柴安岳, 赤ナグレ岳, ミノブチ岳が外輪山を形成し, 北山麓にはいくつかの湿原が分布している。次に高い至仏山(2228.1 m)は南に小至仏山を連ね,

北には岳ヶ倉山へと尾根を伸ばしている。次に溶岩円頂丘をもつ景鶴山(2,004 m)が尾瀬ヶ原の北にそびえ, 東に与作岳(松ぐら高山, 1,932.9 m), 西には大白沢山(1,942 m)を連ね, 西南面に外田代, 八海山(1,811.1 m)を抱えている。至仏山から南に伸びる尾根は, オヤマ沢田代上部で南西, 南東両方向に分かれる。南西方向に伸びる尾根は悪沢岳(2,043 m), 小笠, 笠ヶ岳(2,057.5 m)を経て尾瀬から離れていく。南東方向に伸びる尾根は鳩待峠(1,591 m), 横田代, 傾斜の緩い楯状火山のアヤメ平(1,968.8 m), 富士見峠(1,883 m), 白尾山(2,003 m), 皿伏山(1,916 m), 三平峠(1,762 m)と続いている。この尾根は, 太平洋側と日本海側の分水嶺となっている。三平峠から尾根は桧高山(1,932.2 m), 小淵沢田代, 大江山, 沼山峠(1,784 m)を経て燧ヶ岳へと続いている。この尾根に固まれた地域が集水域となりそこに降った水は, 大白沢山から流れてきた猫又川と上田代で川上川と合流し, さらに伝之丞沢と合流しヨッピー川となり, 尾瀬沼から流れてきた沼尻川と合流し只見川となる。集められた水は平滑滝, 三条ノ滝を経て尾瀬から日本海に流れる。(福島県生活環境部, 2007)

1) 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター

¹ Center for Environmental Biology and Ecosystem,
National Institute for Environmental Studies, 16-2
Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506 Japan
Phone & Fax: +81-29-850-2501
E-mail: snohara@nies.go.jp

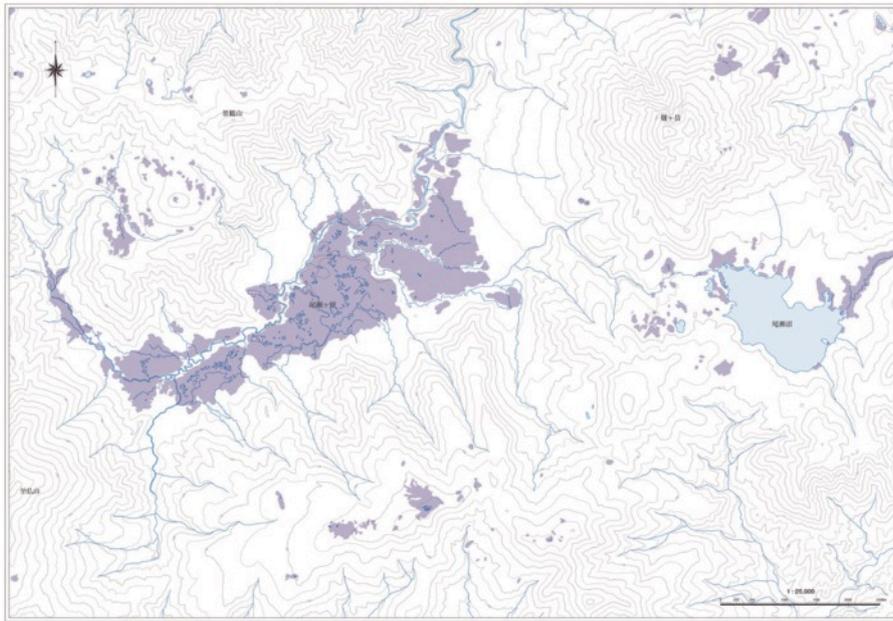


図1：尾瀬地区の地形図（国土地理院 1/25,000 地形図から作図）

2. 地質

尾瀬地域の最も古い地層は、景鶴山から外田代に分布する檜枝岐層（古生代二畳紀）である。これは2億2,000万年ほど前に海底に堆積した地層で、頁岩や砂岩からなり、古生代末期を示す紡錘虫（フズリナ）、ウミユリなどの化石を産出する。中生代の初め（1億7,000万年前）ころ、蛇紋岩が上昇して至仏山を形成した。暗緑色を呈した蛇紋岩は、地下深くのカンラン岩などの超塩基性岩類が水と反応して形成されたもので、植物の生育に大きな影響を及ぼすマグネシウムを多量に含んでいる。

白亜紀（1億3,500万年～6,500万年）前期の地層が、戸倉と大清水の間の片品川に流れ込むウルシ沢や六郎沢でみられ、この地層は戸倉沢層で層厚は約530mである。下層部は砂岩と頁岩が互層をなし、中層部は礫質の砂岩からなり、上部層は葉理が発達した砂岩と泥岩の互層からなっている。白亜紀後期（約1億年前）に、只見川の三条の滝より下流域や、鳩待峠を挟んで流れる川上川や津奈木沢沿いに見られる花崗岩が上昇してきた。これは須田貝花崗岩と呼ばれ、利根川源流域に広く分布している。

新生代第三紀鮮新世（530万年前～170万年前）末になると、尾瀬の周囲で火山活動が活発になり、景鶴山が安山岩の溶岩を流して楯状火山を造った。この溶岩流は、景鶴山の山頂部分とアヤマ平北面の下部に見られ、現在の尾瀬ヶ原一帯を埋めつくしていた。

新生代第四紀（170万年前～現代）の更新世（170万年前～1万年前）に、ススケ峰火山の噴火があり、続いてアヤマ平、皿伏山、荷鞍山の火山が噴火した。これらの溶岩や火山噴出物は、古只見川の上流部まで多量に堆

積しそのほとんどが侵食され、尾瀬ヶ原、尾瀬沼の盆地の原形ができた。燧ヶ岳は何度も噴火を繰り返し、溶岩や火山灰を大量に噴出して現在の成層火山に成長した。噴火の始まりは更新世の末期で、今から500年程度前にも噴火があった。湿原堆積物である泥炭の堆積時期は、約9,000年前～6,000年前から始まり、その堆積速度は1年約1mmと推察されている。尾瀬ヶ原では、泥炭の厚さは最大で5mに達している。（福島県生活環境部，2007）

阪口・相馬（1998）は尾瀬ヶ原の地学的問題について解明した。中田代のドーム状高まりの北西縁急斜面は前面の泥炭層の脱水収縮によってFP降下直後のAD550-600年ころ形成され、その原因は降水量の増大に起因してヨッピー川よりの泥炭地で起こった側方侵食と考えられる。斜面泥炭地である南下田代は6,600年前ころ沼尻川と六兵衛堀の合流点付近から泥炭地化し次第に斜面をはい上がっていった。尾瀬ヶ原のドーム状高まりや、緩やかに傾く田代はすべて泥炭層基底の地形を反映したもので、ブランケット泥炭地に類似の泥炭地である（阪口1983, 1985）。尾瀬ヶ原の今日の泥炭地の前身は晩氷期から完新世の始めにかけて尾瀬ヶ原を取り巻く山麓の扇状地上に発生し、北下田代・上田代→中田代→南下田代の順に泥炭地化し最後に西中田代が泥炭地化した。今日に近い湿原景観が現れたのは6,000年前頃であると考えられる（阪口・相馬，1998）。

3. 尾瀬地域の気象

尾瀬地域で定点気象観測を長年、継続的にデータを蓄積している所は3ヶ所あり（表1.），更に1982年から檜枝岐村にアメダス気象観測所が設置されている。

表 1：観測所諸元一覧表

観測所名	管理者 (観測開始年月)	標高 (m)	北緯 東経	観測項目
尾瀬沼	東京電力㈱ (1949.12～)	1,667	36°55.0′ 139°18.5′	気温, 雨量, 積雪深, 天気, 風向, 風速
尾瀬ヶ原 (温泉小屋)	電源開発㈱ (1961.6～)	1,420	36°57.0′ 139°15.0′	気温, 湿度, 雨量, 天気, 風向, 風速等 (6～10月)
山の鼻 ビジターセンター	群馬県 (1977.6～)	1,405	36°54.7′ 139°11.8′	気温, 湿度, 地中温度, 雨量, 天気, 風向, 風速, 日射量, 雲量, 積雪深, 生物季節等
アメダス観測所 檜枝岐	気象庁 (1982.1～)	930	37°01.5′ 139°23.1′	気温, 雨量, 積雪深, 日照時間, 風向, 風速,

3.1 気温

平均気温の最高は7月下旬であり、尾瀬沼は20.2°C、温泉小屋は24.3°C、山の鼻は23.7°Cである。平均的な尾瀬の夏は、尾瀬ヶ原で気温が24°C前後まで上昇し、尾瀬沼では20°Cをわずかに越えるまでしか上昇しない。平均気温の最低は、尾瀬沼が2月下旬で-13.2°C、山の鼻が1月下旬で-14.7°Cと、標高の低い山の鼻の方が1°C以上低い(図5)。これは、地形による風向風速と積雪によるものと思われる。記録に残る最低気温は、尾瀬沼では-31.0°C(1995.12.27)、山の鼻では-30.0°C(1998.12.28)である。

一方、檜枝岐村の平均気温は、最高が8月で30.1°Cと尾瀬沼より9.9°Cも高いのに対し、最低気温は1月の-14.0°Cと尾瀬沼より0.8°C低く、山の鼻より0.7°C高い程度で、年間を通して尾瀬地域と同程度の最低気温となっている。(菊地, 2002)

3.2 湿度と大気中の水分量

山の鼻の旬平均湿度(1990～1999)は80～88%で、周辺都市部の前橋、新潟、福島と比べて、いずれの月も10%高くなっている。時間別の湿度変化は、夜間(21時～7時)は、各月とも95%前後と変わらないが、湿度が最も低くなる12時から13時を比べると、10月が最も低く65%前後であり、8・9月が72%と高くなっている。大気中に含まれている水分量は、7・8月が10.8～14.1 g m⁻³と多く、10月が4.9～6.6 g m⁻³と最も少ない。(菊地, 2002)

3.3 降水量

平均年間降水量(1990～1997)は、尾瀬沼で1485.9 mm、山の鼻で1,781.1 mmと山の鼻の方が尾瀬沼より300 mm近く多い。季節的には、夏(6～9月)と冬(12～2月)に多く、春(4～5月)と秋(11月)には少ない。一方、檜枝岐での年平均降雨量(1990～1997)は、尾瀬沼とほぼ同じ1,426 mmで、季節的にも尾瀬地域と同じ傾向を示す。

3.4 積雪

尾瀬の積雪は3月に最大となり、月別の平均積雪深は尾瀬沼では2.5 mを越え、山の鼻では3 mを越える。標高が250 mも低い山の鼻の方が50 cmも多く積もる

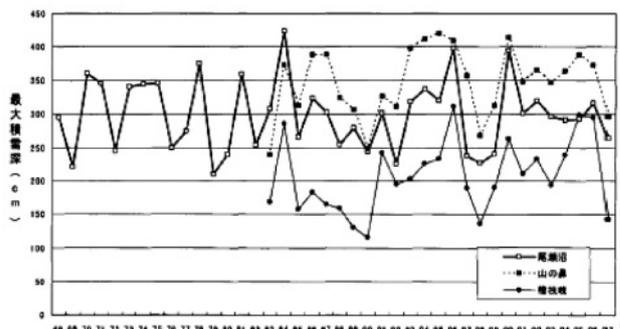


図 2：最大積雪深の経年変化(福島県, 2008 から引用)

のは、地形と風の影響によるものである。一方、檜枝岐での平均最大積雪深は2月の202 cmで、3月に入ると雪解けが始まる。なお、最大積雪深は尾瀬沼で423 cm(1984年)、山の鼻で420 cm(1994年)、檜枝岐で311 cm(1996年)を記録している。尾瀬地域では1984年と1996年に豪雪があり、1990年と1998年には小雪であった。約40年前から観測結果からみると、ここ25年間は豪雪と小雪の変動幅が大きくなる傾向がみられる。(菊地, 2002)

3地点を比較すると、最大積雪深が深い順に、山の鼻、尾瀬沼、檜枝岐となる。それぞれ最大積雪深の平均は、山の鼻が347 cm(1983年～2007年)、尾瀬沼が298 cm(1968年～2007年)、檜枝岐が207 cm(1983年～2007年)である(福島県, 2008)。

3.5 風向・風速

尾瀬の平均風速は、冬季に強く夏季に弱い。山の鼻では2月中旬に平均風速1.8 m s⁻¹を示すのに対し、夏季の7月下旬に0.4 m s⁻¹、8月中旬に0.2 m s⁻¹と弱い。観測所別では、冬季(1～3月)は山の鼻が1.1～1.8 m s⁻¹であるのに対し、尾瀬沼は0.8～1.2 m s⁻¹であり、山の鼻の方が0.5 m s⁻¹ほど風が強い。これは、山の鼻での風が至仏山と岳ヶ倉の鞍部から吹き降ろしてくる北西又は北北西の季節風であるのに対し、尾瀬沼では盆地地形であるため風が尾瀬沼上空に吹き上げられるためである。ただし、風向が変わる5月中旬と9月下旬には、尾瀬沼の方が山の鼻より一時風速が大きくなる。山の鼻の風向は、四季を通して西風が卓越し、冬季はこれに北風の要素が加わり風速も強まる。尾瀬沼は、8・9

月を除き北風が卓越し、冬季は風速も強くなる。山の鼻での最大瞬間風速は1994年2月22日の 27.8 m s^{-1} であった。最大瞬間風速が 20.0 m s^{-1} を越えるのは冬季に集中し、その風向は北西、西北西あるいは北北西である。(菊地, 2002)

3.6 日射量

山の鼻で日射量の最も多い時期は、梅雨明けの7月下旬の $385 \text{ cal cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$ である。

一方、最も少ないのは、秋雨前線の影響を受ける9月下旬の $210 \text{ cal cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$ である。(菊地, 2002)

3.7 地中温度

山の鼻での日中の太陽放射の直接的影響による地温の上昇は、地下10 cmから20 cmの間であり、地表と10 cmの地温は日夜に上下変動を繰り返しながら8月まで上昇し、それ以降は下降する。しかし、20 cmより深いところの地温は日夜の変動はなく、8月まで緩やかに上昇し、その後も緩やかに下降する。(菊地, 2002)

3.8 地形と気候 (盆地気候)

尾瀬沼及び尾瀬ヶ原は盆地の底にあるため、冷気がたまりやすく霜が降りやすい。霜が降りる時の気温は 3°C 以下で、山の鼻で平均最低気温が 3°C になるのは10月上旬から中旬にかけてであるが、早い年は9月上旬から平均的には9月下旬から霜が降る。一方、山の鼻の最低気温が 3°C を越えるのは5月下旬から6月上旬にかけてである。山の鼻で観測(1981~2000)された霜の最終日は、平均すると6月5日で、最も早い年は1984年の5月19日、最も遅い年は1987年の6月23日である。山の鼻に吹き下りる「山風」は多いとはいえないが、冬から春にかけてと秋の移動性高気圧に覆われた日に吹き、川上川を下りるものと、猫又川を下りるものがある。また、尾瀬ヶ原は湿原であり、尾瀬沼も湖であるため日中は暖まりにくく、加えて盆地であるため上昇気流は起こりにくい。そのため、「谷風」が吹くことは「山風」以上に少ないと考えられる。尾瀬沼の氷結は、平均最低気温が -7°C 前後になる11月末から12月10日ごろに始まる。解氷の記録は1981年5月のものしかないが、最高気温が 8°C 前後になると解氷が始まり、2日後には流水となり、4日後には流水が尾瀬湖一面に広がる。(菊地, 2002)

4. 尾瀬山ノ鼻地区の気象

尾瀬山ノ鼻地区では、1967年より気象観測が行われており、「尾瀬の自然保護」第2~28号には、1977年から2002年までの観測結果が掲載されている。また、2003年以降も、尾瀬保護財団によって気象観測が継続されている。これらの観測資料および周辺気象観測所資料を用いた気象・気候解析も幾度か実施されており、尾瀬山ノ鼻を含む尾瀬地域における気象特性・気候特性の

解明されてきた(菊池, 1999, 2000, 2001; 福島県, 2008)。平年的な気象特性・長期的な変動傾向については、西村・吉弘(2008)が、尾瀬山ノ鼻での30年間の気象観測結果を用いて、その平年値と変動傾向の算出を行った(表2.)。

4.1 気温

年平均気温の平年値は 5.4°C であり、平年並みの範囲は $4.9\sim 5.8^{\circ}\text{C}$ となる。また、夏期(6~10月)の平年値は 13.5°C であり、冬期(12~3月)の平年値は -5.6°C である。年最高気温の平年値は 28.2°C であり、平年並みの範囲は $27.3\sim 29.2^{\circ}\text{C}$ となる。山の鼻では気温が 30°C を超えることは滅多になく、この30年においても、気温 30°C 以上を観測したのは、1988年と1994年の2年のみである。年最低気温の平年値は -25°C であり、平年並みの範囲は $-24.0\sim -28.2^{\circ}\text{C}$ となる。年最低気温は -20°C 台となる場合が多く、冬期の観測がはじまった1989年以降において、 -20°C 以上となったのは1989年のみであり、また -30°C 以下になったのも1995年と2003年のみである(西村・吉弘(2008))。

4.2 降水量

年合計降水量の平年値は1,969 mmであり、平年並みの範囲は1,659~2,317 mmとなる。また、夏期(6~10月)の平年値は910 mmであり、冬期(12~3月)の平年値は571 mmである。日本有数の豪雪地帯である群馬県・新潟県境では、平年で2,500~3,000 mm以上の年合計降水量があるが、それに比べると若干少ない。日降水量年最大値の平年値は86 mmであり、平年並みの範囲は68~101 mmとなる。

年合計降水量、夏期合計降水量および冬期合計降水量いずれにおいても増加傾向が見られる。年合計値は、夏期合計値や冬期合計値に比べて増加率が大きくなっているが、ここ15年でみた一時的な傾向として位置づけられる。また、日降水量年最大値および1時間降水量年最大値も、年々大きくなる傾向があり、短期的な大雨や短時間強雨が増えている(西村・吉弘(2008))。

4.3 風速

年平均風速の平年値は 1.0 m s^{-1} であり、平年並みの範囲は $0.9\sim 1.1 \text{ m s}^{-1}$ 、夏期(6~10月)の平年値は 0.5 m s^{-1} であり、冬期(12~3月)の平年値は 1.6 m s^{-1} である。周辺地形に影響で、夏期の南風は入りにくく、また冬期の北西季節風も、群馬・新潟県境の脊梁山脈の他に奈良俣ダム流域西側の矢種山・赤倉岳、東側のスズヶ峰・岳ヶ倉山によって直接的な吹き込みを抑えられるため、1年を通じて全般に風は弱い。その中で、季節風の寄与がある冬期のほうが、夏期に比べて3倍程度風が強くなっている。年最大風速の平年値は 8.0 m s^{-1} であり、平年並みの範囲は $7.3\sim 8.4 \text{ m s}^{-1}$ となる。各年の最大風速は、ほとんど冬期に記録している(西村・吉弘(2008))。

表 2：山の鼻地区における各気象要素の平均値・最大値・最小値・統計年数と経年変化率（西村・吉弘（2008）を改変）

	平年値	最大値	最小値	統計年数	経年変化率
年平均気温 (°C)	5.4	8.2	3.1	17	-0.014
夏期平均気温 (°C)	13.5	14.8	11.8	30	0.027
冬期平均気温 (°C)	-5.6	-1.2	-7.3	14	0.050
年最高気温 (°C)	28.2	31.2	24.5	30	0.003
年最低気温 (°C)	-25.7	-17.7	-30.8	17	-0.173
夏日日数 (日)	18	40	0	30	0.231
冬日日数 (日)	174	210	119	17	0.375
真冬日日数 (日)	59	89	25	17	0.635
夏期平均湿度 (%)	87	91	81	29	0.047
夏期最小湿度 (%)	18	35	4	29	-0.269
年降水量 (mm)	1968.6	2491.0	1189.7	14	57.053
夏期降水量 (mm)	909.6	1348.5	422.0	28	4.519
冬期降水量 (mm)	571.3	801.0	285.8	13	22.833
日降水量年最大値 (mm)	86.4	138.5	45.0	14	2.677
1時間降水量年最大値 (mm)	28.9	97.5	15.5	14	0.588
年平均風速 (m/s)	1.0	1.2	0.7	14	-0.020
夏期平均風速 (m/s)	0.5	0.8	0.2	28	0.003
冬期平均風速 (m/s)	1.6	1.9	1.2	13	-0.027
年最大風速 (m/s)	8.0	9.8	6.7	14	-0.043
月平均積雪 (1月)	210	337	128	23	8.945
月平均積雪 (2月)	275	358	147	21	3.494
月平均積雪 (3月)	290	380	193	20	0.873
月平均積雪 (12月)	86	221	25	20	0.466
最深積雪	348	420	239	24	2.396
夏期平均地中温度 (9時 0 cm)	13.7	14.5	12.4	27	0.025
夏期平均地中温度 (9時-10 cm)	13.7	14.7	12.5	27	0.023
夏期平均地中温度 (9時-20 cm)	13.6	14.7	12.1	26	0.027
夏期平均地中温度 (9時-30 cm)	13.3	15.2	12.0	26	0.002
夏期平均地中温度 (15時 0 cm)	16.7	18.1	15.2	13	0.072
夏期平均地中温度 (15時-10 cm)	14.5	15.2	13.4	13	0.042
夏期平均地中温度 (15時-20 cm)	13.8	14.6	13.0	12	0.000
夏期平均地中温度 (15時-30 cm)	13.3	15.1	12.6	12	-0.072

4.4 積雪深

月平均積雪の平年値は、1月が210 cm、2月が275 cm、3月が290 cm および12月が86 cmであり、平年並みの範囲は、1月が174~231 cm、2月が256~305 cm、3月が259~328 cm および12月が55~94 cmとなる。積雪観測が開始された1983年以降では、最も雪が少ない年でも1~3月の各月の平均積雪は100 cm以上となっており、多い年では各月とも平均積雪300 cm以上となっている。最深積雪の平年値は348 cmであり、平年並みの範囲は318~378 cmとなる。積雪深は増加する傾向を示している。1980年代および1990年代は年による変動が大きいですが、2000年代は比較的多めの値を安定して記録した年が続いている。ただし、積雪深計の埋雪により、積雪深計の測定範囲以上の積雪がありながら測定値としては測定範囲上限値しか記録できなかった

年も含まれる。実際には平年値等はこれらよりも大きな値になると考えられる（西村・吉弘（2008））。

尾瀬ヶ原山の鼻地区の気象データから1982~2007年度の25年間の平均的な積雪量を解析した（図3, 4）。積雪は11月から始まり最大の積雪深に達するのは、3月の中旬で、平均の雪解け日は5月25日（11月1日から206日目）であった。雪解け終了前の1ヶ月間における平均的な雪解け速度は5.9 cm day⁻¹であった。雪解け日の最も遅い年は2000年で雪解け日は6月27日で、最も早い年は1995年で雪解け日は4月30日であった。雪解け速度は最速で7.7 cm day⁻¹（1986年）で、最も遅いのは3.7 cm day⁻¹（2000年）であった。

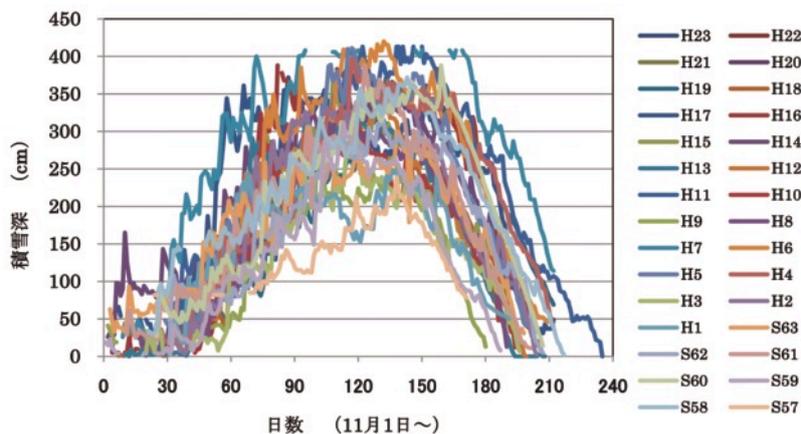


図3：山の鼻地区の気象データ 1982～2007 年度の各年の積雪量の変化

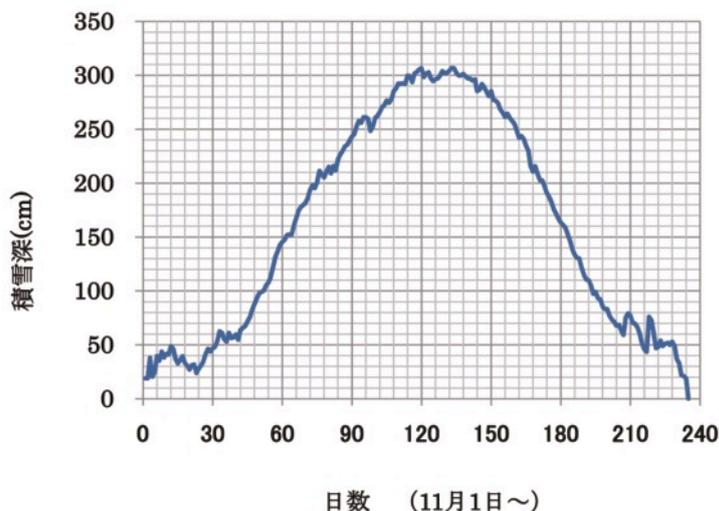


図4：山の鼻地区の気象データ（1982～2007 年度）26 年間の平均的な積雪量の変化

5. 尾瀬の水文・水質

5.1 尾瀬沼の気象・水文・水質

尾瀬沼は湖面面積 1.6 km²，最大水深 9.5 m，水容積 5.2×10⁶m³，集水面積 13.1 km²，滞留時間 107 日，水位変動約 3 m の自然湖沼である（野原，1988）。

1949 年 11 月に完成した出水口より東京電力(株)による

計画的な取水がなされており，冬季減水期では 12 月 1 日から水位低下を始め 4 月 1 日まで続く．毎年夏期より冬期には 3 m 程度低下し，雪解け時の 4 月上旬から 5 月中旬にかけて一気に水位が 3 m 回復する．尾瀬沼における東京電力(株)の水文・気象のモニタリング（1993～2003 年）における年平均気温は 4.0°C，年降水量 1,551 mm y⁻¹（1,088～1,832 mm y⁻¹），年平均水位 1.97 m

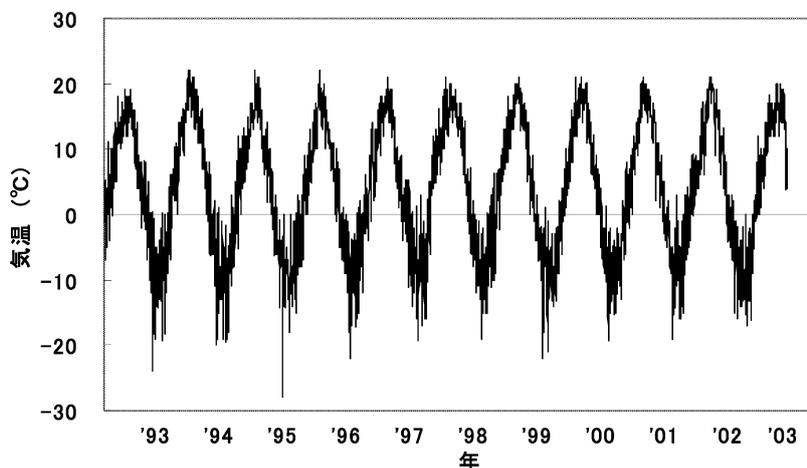


図5：尾瀬沼における気温変化（1993～2003 年）

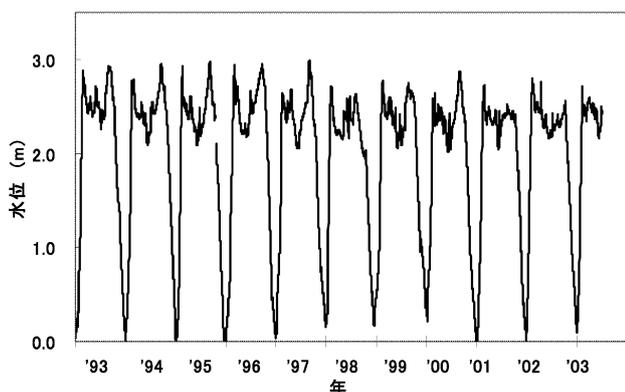


図6：尾瀬沼の水位変化（1993～2003年）東京電力データから作図

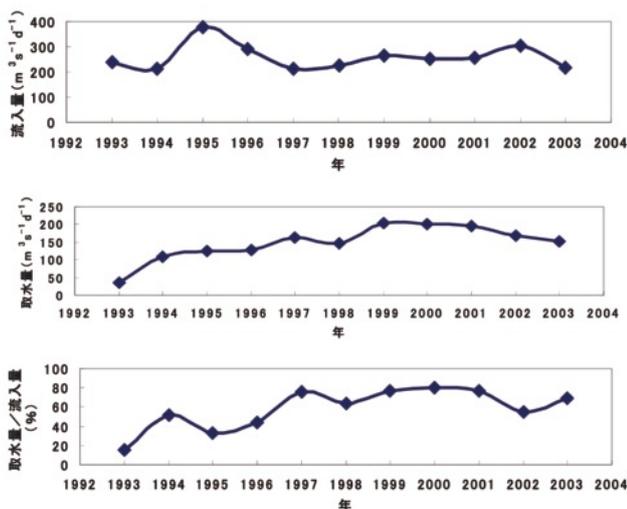


図7：尾瀬沼における流入量，取水量，取水量／流入量の変化（1993-2003年）東京電力データから作図

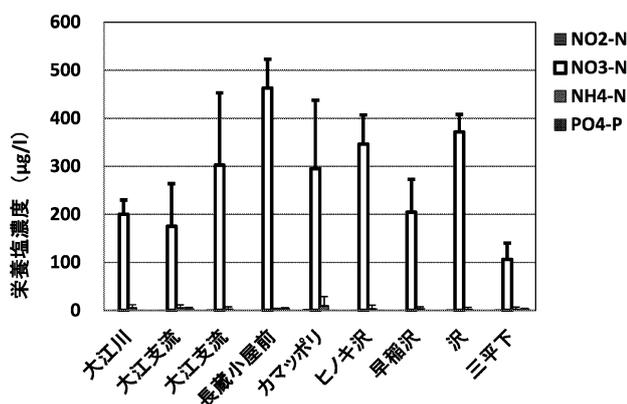


図8：流入河川の栄養塩濃度（2000～2009年平均）（野原，2010より引用）

(1.88～2.00 m)，流入量 $267 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ，(211～378 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ d}^{-1}$) 取水量 $160 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ d}^{-1}$ で (108～203 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ d}^{-1}$) 平均では62% (33～80%) が群馬県側の利根川水系へ取水されていた。

尾瀬沼への流入河川の栄養塩濃度（2000～2009年平均）を図8に示した。年による違いはあるが，最も硝酸の栄養塩濃度が高いのは長蔵小屋に供給されている沢水

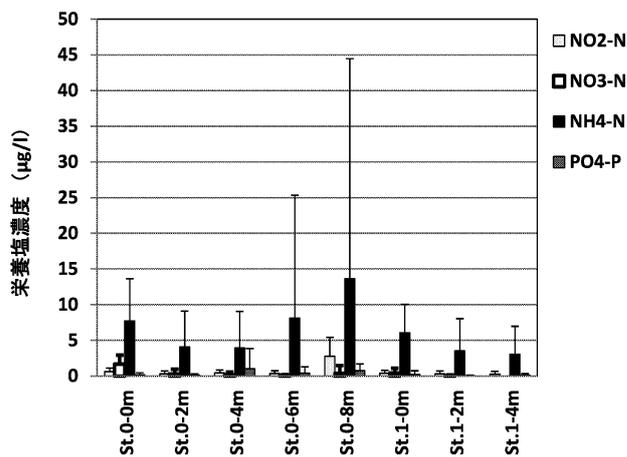


図9：尾瀬沼の湖水中の栄養塩類の濃度（2000～2009年の平均）（野原，2010より引用）

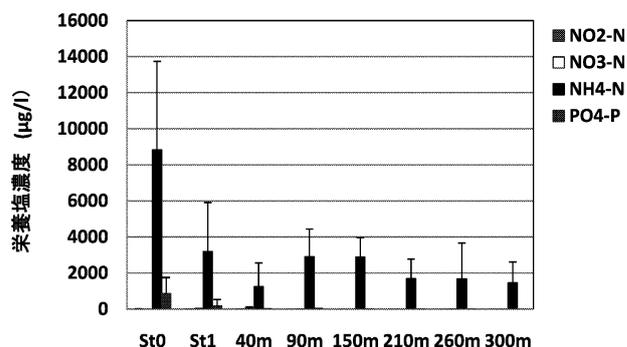


図10：尾瀬沼の底泥間隙水中の栄養塩濃度（2000～2009年平均）（野原，2010より引用）

で， $460 \mu\text{gN l}^{-1}$ で，最も低いのは三平下の沢で $110 \mu\text{gN l}^{-1}$ であった。亜硝酸，アンモニア，リン酸は少なかった。

湖水中の栄養塩類の濃度（2000～2009年の平均）を図9に示した。年変動の標準偏差が大きいが，夏期の湖水中の栄養塩類の濃度は低く，わずかに底泥近傍でアンモニア態窒素が検出された。（野原，2010）

底泥間隙水中の栄養塩濃度（2000～2009年平均）を図10に示した。主に検出されるのはアンモニア態窒素で，湖心では最も濃度が高く $8,800 \mu\text{gN l}^{-1}$ ，St.1では $3,200 \mu\text{gN l}^{-1}$ ，ライトランセクトでは低くなり $1,100 \sim 2,000 \mu\text{gN l}^{-1}$ であった（野原，2010）。

懸濁物質の年変動（2004～2009年）と標準偏差を図11に示した。2000年から2003年にかけて減少してきたが，その後徐々に増加してきている。クロロフィルa量は2002年と2006年にやや低いが，年々徐々に上昇傾向にある。最近の3年間のクロロフィルa量は $9 \mu\text{g l}^{-1}$ であり，富栄養湖沼のレベルになっている。湖心及びSt.1の表層（0～4m）のクロロフィルa量の年変動と標準偏差を図12に示した。2001年と2009年には標準偏差が大きいが湖心及びSt.1の表層クロロフィルa量はほぼ同じであった。懸濁物質に含まれる藻類の割合はここに示され，2003年は近年特に藻類の比率が高い年

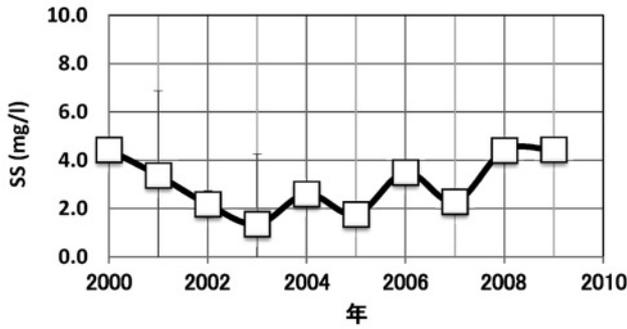


図 11：尾瀬沼の懸濁物質の年変動（2000～2009年）（野原，2010より引用）

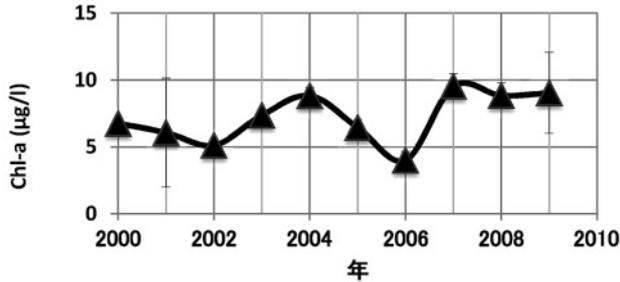


図 12：尾瀬沼のクロロフィル a 量の年変動（2000～2009年）（野原，2010より引用）

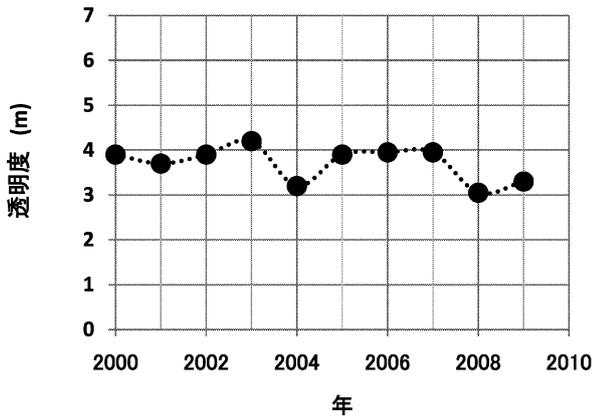


図 13：湖心における夏期透明度の変遷（2000～2009年）（野原，2010より引用）

であった。2004年，2005年，2007年は比較的藻類が多い。（野原，2010）

尾瀬沼の湖心の透明度は1980年代には2.8～4.6mで上下し（野原，2007），1991～1993年には4mであったが，1995年には2.4m，1996年には2.6mになって一時期に尾瀬沼の富栄養化が危惧された。1998年には3.4m，1999年には2.8mであった。10年間の湖心における夏期の透明度の変遷（2000～2009年）を示した（図12）。2000年には3.9m，2001年には3.7mで透明度は回復し，2005年には透明度3.9mまで回復し排水のパイプラインの効果が現れてきた。4m前後を推移してきたが，2004年，2008年，2009年の晩夏には透明度が再び悪化した。中栄養湖沼（年平均透明度6～3m，クロロフィルa濃度2.5～8µg/l⁻¹）であった尾瀬

沼が富栄養湖沼（透明度3～1.5，クロロフィルa濃度8～25µg/l⁻¹）となりつつあったが，2000年～2005年には中栄養湖沼の範囲に回復している。（野原，2010）

5.2 尾瀬沼・池漕・河川水の溶存元素組成

尾瀬沼の水質環境を知るために，湖心の各層の水や底質の間隙水，池漕及び河川水における溶存元素の濃度をICP（誘導結合プラズマ発光分光分析）で測定した（野原，未発表）。図14には尾瀬沼湖水と間隙水の溶存元素濃度（mg l⁻¹）を示した。湖水中に最も多い元素はケイ素（4.21 mg l⁻¹）でついでカルシウム（3.82 mg l⁻¹），ナトリウム（1.76 mg l⁻¹）と続き，溶存の鉄の濃度は0.41 mg l⁻¹であった。底質間隙水中に最も多い元素はイオウ（18.19 mg l⁻¹）で，ついでケイ素（9.07 mg l⁻¹）でついでカルシウム（12.97 mg l⁻¹），ナトリウム（3.10 mg l⁻¹）と続き，溶存の鉄の濃度は3.77 mg l⁻¹で湖水よりも高濃度であった。それに対し，図15. に示した尾瀬ヶ原池漕の溶存元素濃度（mg l⁻¹）は低濃度で各成分のバランスが良く存在していた。最も多い元素はイオウ（0.22 mg l⁻¹）でナトリウム（0.18 mg l⁻¹）と続き，ついでカルシウム（0.17 mg l⁻¹）で，溶存の鉄の濃度は0.15 mg l⁻¹で低かった。尾瀬沼流入河川および尾瀬ヶ原における主要河川水の溶存元素濃度（2010年夏期）はケイ素（9.07 mg l⁻¹）が他に比べて大変多く，ついでマグネシウム（1.91 mg l⁻¹），カルシウム（1.62 mg l⁻¹），ナトリウム（1.12 mg l⁻¹）と続いた（図16.）。

それぞれの池漕の水深，年平均水温，最高水温，0℃

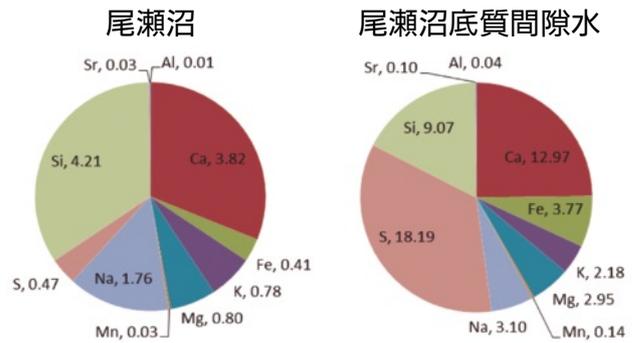


図 14：尾瀬沼湖水と間隙水の溶存元素濃度（mg l⁻¹）

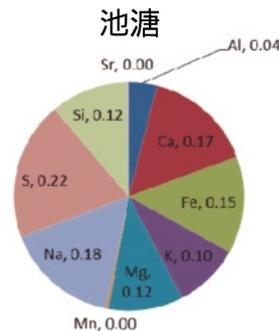


図 15：尾瀬ヶ原池漕の溶存元素濃度（mg l⁻¹）

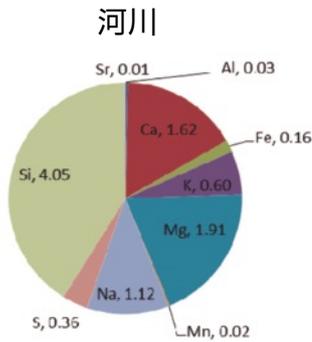


図 16：尾瀬沼流入河川および尾瀬ヶ原における主要河川水の溶存元素濃度（2010年夏期）

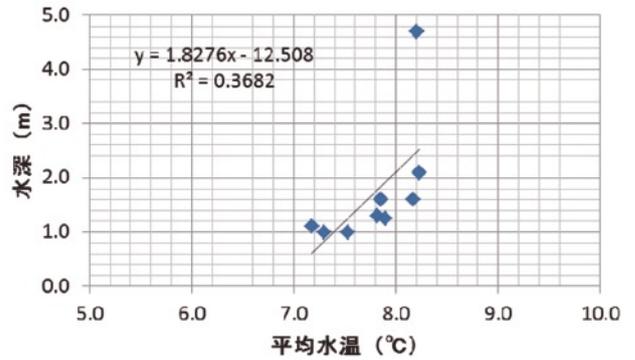


図 18：尾瀬中田代の池とうにおける平均水温と水深の関係

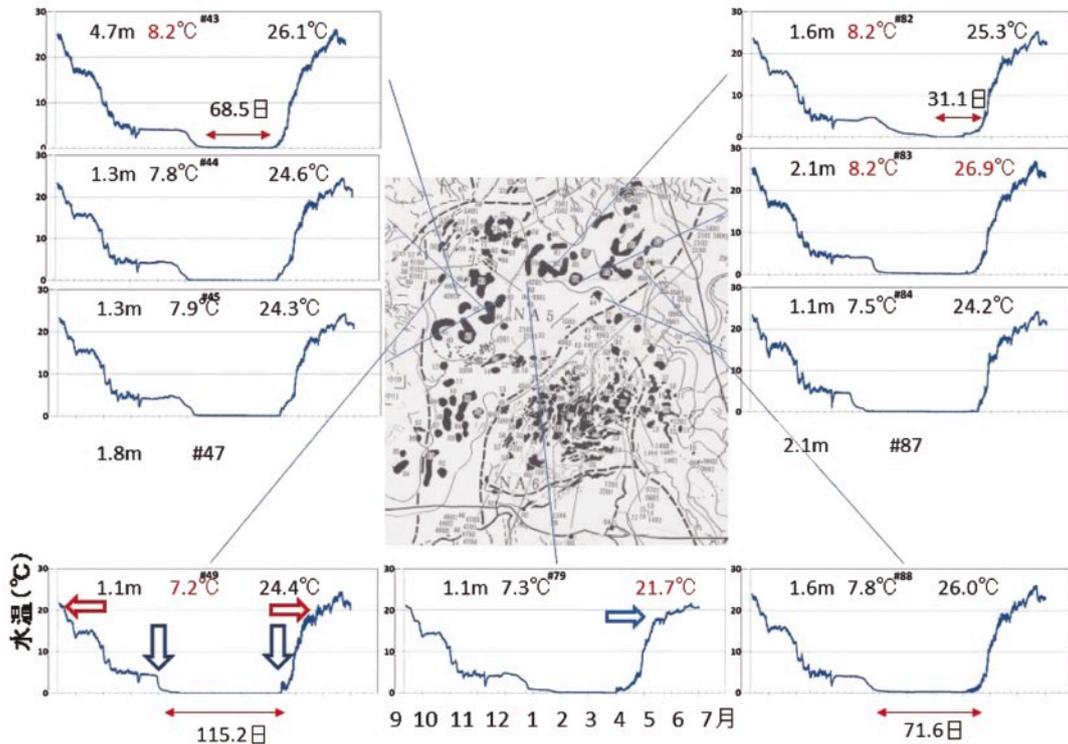


図 17：尾瀬中田代における池澁の水温変化（2010-2011年）

の日数を示す。

環境省のモニタリングサイト1000事業の調査地である中田代において実施している、池澁の1m水深における水温変化（2010～2011年）を図17に示した（野原，未発表）。夏から徐々に水温が下がり、一旦4°Cで落ち着いた後、0°Cに急激に下がり、0°Cの水温が一定の期間続くパターンはどの池澁も同様である。0°Cの期間は#82の31.1日から#49の115.2日と積雪に覆われている期間の幅が広い。年間の平均水温と水深には相関があり（図18）最も深い#43の池澁の平均水温は8.2°Cで、近隣の浅く小さな池澁の#49の平均水温は7.2°Cで10°Cの差が認められた。

6. 尾瀬の植物相

6.1 尾瀬地域の植物相

尾瀬地域の植物相について1950～52年における総合学術調査で、1929年7月に原寛が2回の採集調査で得た標本に基づき、高等植物目録として101科365属680種と報告した（Hara・Mizushima, 1954）。菊池・須藤（1991）が113科380属757種902分類群を記録した。「尾瀬の植生と植物相」として鈴木・吉井・片野他らが、総合的に再検討し尾瀬産維管束高等植物目録を作成し、更に検討した結果、117科396属825種983分類群が本目録に掲載された。（吉井ら，2008）

泥炭地残存植物は、泥炭湿原という環境の下に北方系植物が孤立して残っているという例は他所でも見られるが、まとまってこれだけの種類が生育しているところは他には見られない。特にナガバノモウセンゴケとヒロハオゼヌマスグは本州唯一の産地である。ヤチヤナギは三

重県まで分布するが飛び地的分布を示し、オオバタチツボスミレは南限（長野県カヤノ平）に近い。他にヤチスギラン、オゼコウホネ、ヒメツルコケモモ、コツマトリソウ、ホロムイソウ、ホソバノシバナ、ホソバオゼヌマスゲなどの隔離分布が著しい。尾瀬ヶ原は山間に孤立した深雪の大規模泥炭湿原という特殊環境に保護されて、周囲から温帯性植物の侵入に脅かされることなく現在まで北方系植物が遺存して隔離した分布を示すに至ったと考えている（Hara・Mizushima, 1954）。また、湿原植物の78%が北海道と共通し、比較的距離が近い霧ヶ峰や日光戦場ヶ原よりも八幡平地域や八甲田山城等、北海道に近い方に共通種が多いという特徴を指摘している（吉井ら, 2008）。

泥炭地残存種としてヤチスギラン、ヒメミズニラ、ミズドクサ、ヤチヤナギ、タカネスイバ、オゼコウホネ（日本固有）、ナガバノモウセンゴケ、クロバナロウゲ、オオバタチツボスミレ、チシマウスバスミレ、ヒメシヤクナゲ、ツルコケモモ、ヒメツルコケモモ、ヤナギトラノオ、ホソバノヨツバムグラ、コタヌキモ、ムラサキミミカキグサ、オゼミズギク（日本固有）、ホロムイソウ、ホソバノシバナ、ギョウジャニンニク、ヒオウギアヤメ、ミクリゼキシヨウ、ホソバタマクリ、ミタケスゲ、トマリスゲ、ミネハリイ、ヤチランの24科28種が分布している（吉井ら, 2008）。

6.2 尾瀬地域の外来種

国外外来植物（帰化植物）では、奥利根全域2.0%、植俣川水系域2.1%に対して尾瀬では1.6%と低い割合だが、13種は他の地域と変わらない。栽培種の逸出で顕著なものにはオランダガラシがある。山の鼻、赤田代、猫又川、井戸沢、竜宮など、流路に沿って生えており、山小周司辺にはミツバ、ワスレナグサ、ヒナギクが野化している（菊地・須藤1991）。原（1980）は、オニユリ、クサキョウチクトウ、ヒレハリソウ、オオハンゴンソウ、シャスターデージーなどが小屋付近で栽植から逸出して自生種への影響を懸念した。それから約30年経つが、自然植生内への外来種の侵入は認められていない。むしろ人為裸地における代償植生の先駆植物としての有効性が指摘されている（須藤ら2000～2007）。自然植生内に侵入した外来種は、コカナダモとオランダガラシであり、特に前者は尾瀬沼の沈水植物群集に大きな影響を及ぼしている（野原, 2007）。後者の詳しい研究はないが、リュウキンカなどと生育立地が同様であるので植生影響が懸念される（吉井ら, 2008）。

6.3 尾瀬沼の水生植物

尾瀬沼に侵入した外来種コカナダモ (*Elodea nuttallii*) は1960年代に日本に帰化している事が確認され（生嶋・蒲谷, 1965）、現在日本の各地に広がって（生嶋, 1980; 角野, 1994）、北海道にも確認されている（滝田・角野, 1997）。日本の生育地でのアイソザイムに

よる解析から全てクローンと考えられている（Kadono *et al.*, 1997）が、衰退した湖も見られその原因についてまだ十分な解明はない。尾瀬沼には1981年分布拡大頃に侵入し（星, 1982）、その移入は魚類の放流に伴うものと推定されている（大森・生嶋, 1988）。これまで尾瀬沼についてはコカナダモの侵入について（星, 1982; 氏家ら, 1985）、分布調査（栗田ら, 1988; 大森・生嶋, 1988）、生育条件などの検討がされてきている（矢島ら, 1985; 矢島, 1987）。

野原らはコカナダモ進入が問題にされた後の1987年から調査を開始し（Hanazato and Nohara, 1992 ab）、ほぼ毎年夏期の終わりに調査を行い報告している（野原1988; 野原ら1989; 野原1992; 野原, 1994; 野原, 1998; 野原・矢部, 2000; 野原・矢部, 2002; 野原, 2004; 野原, 2006; 野原, 2007）。1987年にはコカナダモのマットが岸に大量に打ち上げられたが、しばらくその現象は見られなかった。しかしまた再び特定の比較的浅い場所で水面にまで達することが見られるようになっていく（野原, 2004）。野原・矢部（2000）によれば、水深0.5mから5.8mまで（平均水深2.2m）コカナダモが分布して、水深1.6m辺りにはヒロハノエビモが点在して生育していた。コカナダモ、センニンモは1997年には最深の6m、1999年には最深で7mの地点から生育が確認された（図19, 20）。2002, 2003年にはコカナダモは5～5.6mの地点で生育していたが、センニンモも5.6mで確認できた。最近では、水深4m付近ではコカナダモがまばらになってきている。一方以前には（栗田ら, 1973）存在したシャジクモ類は調査範囲の違いで1987年以来採集できていなかったが1996年にカタシャジクモの存在を再確認した。1999年にはヒメフラスコモを再確認し（野原・矢部, 2000）在来種も部分的に少し戻る気配がある。2010年は全国的な猛暑であったが、尾瀬沼においても同様であった。理由は定かではないが、多くのコカナダモ群落地が2010年に崩壊して裸地化し、2011年にも裸地は継続している（野原, 未発表）。

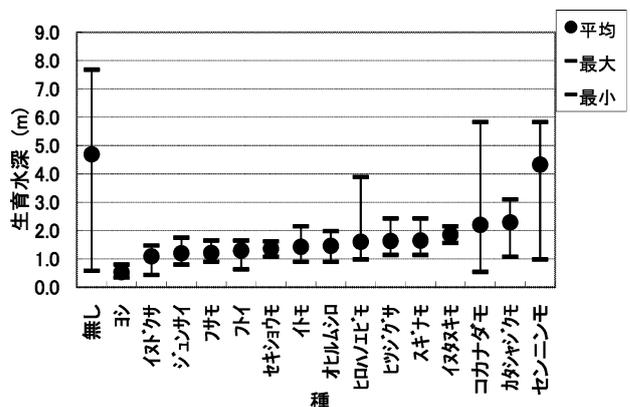


図19: 尾瀬沼における水草の生育水深。(野原, 2006) から引用, 修正

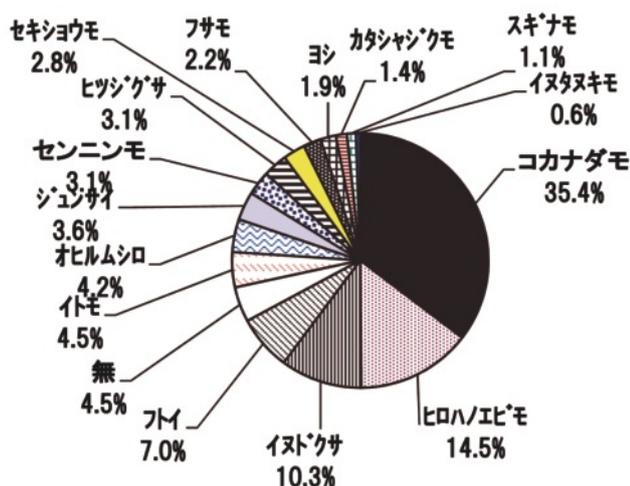


図 20：尾瀬沼における水草の出現頻度。(野原, 2006) から引用, 修正

7. 尾瀬の動物相

尾瀬地域のほ乳類に関する文献から生息記録があるのは 6 目 12 科 32 種が確認されている (福島県 2008)。ヒメネズミやヤチネズミ、ホンドオコジョなどに代表される種が地域の特徴を示している。1995 年からホンドリカの生息が確認されその生息数が増加し、それによる食害や踏み荒らしによる植生の攪乱が生じている。

尾瀬地域の鳥類に関する文献から生息記録があるのは 15 目 37 科 118 種が確認されている (福島県 2008)。蜂谷 (1990) によると鳥類の確認種数が減少しており、カッコウ、ツツドリ、クロツグミ、アカハラ、オオルリ、キビタキ、ムクドリが見られなくなっている。鳥類の集団分布は尾瀬沼においてマガモ、オシドリが見られ、中継地としてコハクチョウやサギ類も見られる。また、山小屋などを利用したイワツバメの集団繁殖が見られる。

尾瀬地域の両生・は虫類に関する文献から生息記録があるのは 3 目 5 科 8 種が確認されている (福島県 2008)。は虫類ではアオダイショウ、シマヘビ、ヤマカカシの生息が確認されている。両生類では、クロサンショウウオ、トウホクサンショウウオ、アカハライモリ、ハコネサンショウウオが確認されている。また、アズマヒキガエル、ヤマアカガエルやタゴガエル、ツチガエル、モリアオガエル、シューゲルアオガエルの生息情報がある。

尾瀬地域の魚類に関する文献から生息記録があるのは 2 目 4 科 8 種が確認されている (福島県 2008)。1920 年に尾瀬沼においてイワナの養殖を行い、ヒメマスと十和田湖から移入した記録がある。籀木 (1933) によるとイワナ、アメマス、ヒメマス、ワカサギ、ドジョウ、ウグイ、フナを記録しているが、斎藤 (1993) によると 1916 年 (アメマス、ヒメマス)、1919 年以来 (イワナ)、1925 年 (ワカサギ) に放流され、ドジョウも同様に放

流されている。ニッコウイワナも大正時代から放流され天然との区別は困難である。

尾瀬地域の昆虫類に関する文献から生息記録があるのは 18 目 200 科 1173 種が確認されている (福島県 2008)。水域を代表とする種として、ルリイトトンボ、カラカネイトトンボ、オオトラフトンボ、カオジロトンボといった山岳地域に局所分布する種が多数報告されている。他に特徴的なキイロマツモムシ、メススジゲンゴロウなどの水生昆虫も確認されている。

謝辞

本報告 (レビュー) をまとめるに当たり多くの文献を引用した。特に、福島県尾瀬保護調査会の「尾瀬の保護と復元」、群馬県尾瀬保護専門委員会の「尾瀬の自然保護」の研究報告書の成果に代表される長年地道な現地調査・研究を両県調査委員が尾瀬地域で行っており本文はそれに負うところが大きい。また、1950 年から 3 年間実施された文部省尾瀬ヶ原総合学術調査をはじめ、これまで計 3 回の総合学術調査が行われており、尾瀬の成り立ちや動植物の分布や生態等についての自然環境が明らかかなされている。調査にあたり多くの研究者や地元の山小屋の方々、(株)東京電力、(株)尾瀬林業、尾瀬保護財団にお世話になった。個人名は上げないが、この場を借りて関係者にお礼を述べたい。

引用文献

- 福島県生活環境部 (2007) 自然環境の概要。尾瀬の保護と復元 (特別号), 1-9.
- 福島県 (2008) 尾瀬地域自然環境調査業務報告書。51 頁。
- 群馬県尾瀬保護専門委員会 (2008) 尾瀬の自然保護——30 年間の取り組み——(尾瀬国立公園誕生記念号) 201 p.
- 蜂谷剛 (1990) 尾瀬の動物Ⅱ。「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編) 19, 55-74. 福島。
- Hanazato, T. and S. Nohara (1992a) Population dynamics and diel changes in vertical distribution of the cladoceran *Holopedium gibberum* and *Bosmina longirostris*. Jpn. J. Limnol. 53, 35-45.
- Hanazato, T. and S. Nohara (1992b) Seasonal succession and vertical distribution of zooplankton in Lake Ozenuma. Jpn. J. Limnol. 53, 55-63.
- Hayashi, H. (2001) Disturbance of the lake ecosystem. In Saijo Y. and H. Hayashi edited "Lake Kizaki, Limnology and ecology of Japanese lake" pp.371-382.
- Hara, H., Mizushima, M. (1954) List of Vascular Plants of the Ozegahara Moor and its Surrounding Districts. 尾瀬ヶ原。尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告; 428-479. 日本学術振興会
- 原寛 (1980) 高等植物フローラの変化と追報。尾瀬ヶ原及び周辺地域の総合的調査研究; 43-45. 文部省科学研究費成

果報告書

- 星一彰 (1982) 尾瀬沼にコカナダモ侵入. 水草研究会報. 7, 1
- 生嶋功・蒲谷肇 (1965) 琵琶湖に野生化したコカナダモ. 植物研究雑誌 **40**, 57-64.
- 生嶋功 (1980) コカナダモ, オオカナダモ — 割り込みと割り込まれ. 「日本の淡水生物 — 侵略と攪乱の生態学 —」. 56~62. 東海大学出版会.
- 角野康郎 (1994) 「日本水草図鑑」. 文一出版. 東京. 179 pp.
- Kadono, Y., T. Nakamura, T. Suzuki (1997) Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. Jpn. J. Limnol. **58**, 197-203.
- 鏡木外岐雄 (1933) 尾瀬の動物相. 尾瀬天然記念物調査報告, 70-94. 文部省.
- 菊池慶四郎・須藤志成幸 (1991) 尾瀬産自生高等植物目録. 永遠の尾瀬. 89-131. 上毛新聞社
- 菊池慶四郎 (1999) 尾瀬の気候解析気温, 降水量, 積雪深について. 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — **22**, 8-24
- 菊池慶四郎 (2000) 尾瀬の気候解析II 風速・風向, 地中温度, 日射量について. 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 —, **23**, 12-36
- 菊池慶四郎 (2001) 尾瀬の気候解析III — 湿度・大気中の水分量について. 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — **24**, 25-34
- 菊池慶四郎 (2002) 尾瀬の気候. 上毛新聞社.
- 栗田秀男・峰村宏・大森威宏 (1988) 尾瀬沼におけるコカナダモ侵入後の大型水生植物群落. 尾瀬の自然保護 **11**, 33-57.
- 西村満・吉弘雅士 (2008) 尾瀬山ノ鼻地区の気象30年. 1977~2006年の気象観測結果による平年値と変動傾向の算出. 群馬県尾瀬保護専門委員会編. 尾瀬の自然保護 — 30年間の取り組み — (尾瀬国立公園誕生記念号), 187-199.
- 野原精一 (1988) 尾瀬沼と湯の湖におけるコカナダモの生態 — 沈水植物の分布変化の研究方法を中心に —. 水草研究会報 **33**・**34**, 43-46.
- 野原精一・多田満・花里孝幸 (1989) コカナダモの駆除試験研究. 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **19**, 75-83. 福島.
- 野原精一 (1992) コカナダモの駆除試験研究II. 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **20**, 57-65. 福島.
- 野原精一 (1994) コカナダモの駆除試験研究III. 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **21**, 55-63. 福島.
- 野原精一 (1998) 尾瀬沼に始まったコカナダモの衰退現象について. 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **23**, 39-46. 福島.
- 野原精一・矢部徹 (2000) コカナダモ侵入後の尾瀬沼生態系の変化について. 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **24**, 23-30. 福島.
- 野原精一・矢部徹 (2002) 尾瀬沼生態系における水質・底質環境と水生植物の動態 (2000~2001年). 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **25**, 27-41. 福島.
- 野原精一 (2004) 尾瀬沼生態系における水質・底質環境と水生植物の動態 (2002~2003年) 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **26**, 31-41. 福島.
- 野原精一 (2006) 尾瀬沼生態系における水質・底質環境と水生植物の動態 (2004~2005年) 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **27**, 31-41. 福島.
- 野原精一 (2007) 尾瀬沼生態系の20年の変遷と外来種コカナダモの長期モニタリング 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), 特別号, 149-158. 福島.
- 野原精一 (2010) 尾瀬沼生態系の変遷 (2000~2009) とコカナダモのモニタリング 「尾瀬の保護と復元 (福島県特殊植物等保全事業調査報告書)」(福島県尾瀬保護調査会編), **29**, 17-27. 福島.
- 大森威宏・生嶋功 (1988) 尾瀬沼の非結氷期における水生植物の生育状況. 陸水学雑誌 **49**, 279-285.
- 斎藤晋 (1993) 尾瀬ヶ原の魚類相とギンブナ個体群. 尾瀬の自然保護 **16**, 1-4.
- 阪口豊 (1989) 尾瀬ヶ原の自然史. 229 p. 中央公論社.
- 阪口豊 (1983) 湿原とは何か. 北海道自然保護協会誌 **22**, 2-8.
- 阪口豊 (1985) 泥炭地の地学的諸問題. 地形 **6**, 333-350.
- 阪口豊・相馬秀慶 (1998) 尾瀬ヶ原の地学的諸問題. 尾瀬の総合研究. 尾瀬総合学術調査団 85-106.
- 滝田謙讓・角野康郎 (1997) 北海道にもコカナダモ侵入. 水草研究会報 **60**, 6.
- 氏家淳雄・栗田秀男・峰村宏・矢島久美子 (1985) 尾瀬沼における帰化植物「コカナダモ」の侵入について. 群馬県衛生公害研究所年報, **17**, 152-157.
- 矢島久美子・田中昭雄・原喜彦・氏家淳雄 (1985) コカナダモの生育条件に関する研究. 第1報 水温及び栄養条件. 群馬県衛生公害研究所年報, **17**, 158-164.
- 矢島久美子 (1987) コカナダモの生育条件に関する研究. 第2報 光合成速度に及ぼす照度, 水温の影響. 群馬県衛生公害研究所年報. **19**, 109-113.
- 吉井広始・片野光一・鈴木伸一・大森威宏 (2008) 尾瀬地域の植物相. 尾瀬の自然保護 — 30年間の取り組み — (尾瀬国立公園誕生記念号) 147-174.

尾瀬の彩雪の分布と積雪環境

野原 精一¹⁾, 福原 晴夫²⁾, 山本 鎔子³⁾,
落合 正宏⁴⁾, 大高 明史⁵⁾, 宇多川広勝¹⁾

2012年1月16日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬ヶ原と尾瀬沼における赤雪（アカシボ）の分布を航空写真の解析から明らかにした。2000年5月25日時点での積雪はアカシボの生じる見本園中央部で30 cm, 周辺で100 cmであった。積雪底のpHは5~7であり中央部で中性に近かったが, 積雪コアの融解水のpHは何処も5付近であった。SSは最大で200 g m⁻², アカシボSSの量子収率は著しく低く, 藻類はアカシボ初期には少ないと思われる。アカシボにはDOCも多い傾向にあり最大で400 mgC m⁻²であった。同じくNaイオン(600 mg m⁻²)もアカシボ発生付近で高くなっていった。雪の酸素同位体比($\delta^{18}\text{O}$)は周辺部分(-12‰)よりアカシボの中心で重くなっており(-10‰), 周辺部の雪解け水が一度泥炭層に潜り込み, 間隙水・地下水が上昇してきたと考えられる。本研究の現地調査と分析結果から積雪1 m程度になると湿原周囲の雪解け水が地下からわき上がり, 細かく分解された泥炭の一部や鉄が一時的に噴出して広がり酸化され, その後日射で周囲より早く解け窪地ができるものと思われる。その後, 藻類や底生生物の増殖・集合を伴いながら雪が解けて行くものと思われる。

Distribution of red snow phenomena and environments of snow cover at Ozegahara Mire and Lake Ozenuma in Oze District

Seiichi Nohara¹, Haruo Fukuhara², Yoko Yamamoto³,
Masahiro Ochiai⁴, Akifumi Ohtaka⁵, Hirokatsu Utagawa¹

The distribution of red snow "Akashibo" on Ozegahara and Lake Ozenuma using interpretation of an aerial photograph. The depth of red snow "Akashibo" was 30 cm in the center of Mihon-enn in Yamanohana disirict, and 100 cm around of Mihon-enn at 25 May, 2000. The pH on the bottom of center snow was around neutral (5~7), the pH of melting water of snow core was around pH 5. Suspended solid (SS) of snow core was 200 g m⁻² in maximum. The PAM yield of SS in red snow was remarkable low condition, because of few algae in early stage of red snow. The DOC of red snow core was high level of 400 mgC m⁻² in Maximum. The Na of red snow core was also high level as 600 mg m⁻². Stable isotope ratio of oxygen of water ($\delta^{18}\text{O}$) as (-10‰) was higher than (-12‰) of marginal area, because of melting water from ground and soil in the peatland with melting water from marginal mountain area. At the time of about 1 m of snow depth, melting water coming from mountain area will well up with peatland particles. And then the snow pocket of red snow with Fe and growth of algae and benthos was melting quickly by heart from solar insolation.

キーワード：アカシボ, 尾瀬ヶ原, 尾瀬沼, 赤雪, 積雪, 湿原

Akashibo, Ozegahara Mire, Lake Ozenuma, red snow, snow cover, wetland

1) 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター; 責任著者, 野原精一 E-mail: snohara@nies.go.jp

2) 新潟大学教育学部

3) 元明治大学農学部

4) 元徳島文理大学工学部

5) 弘前大学教育学部

¹ Center for Environmental Biology and Ecosystem, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

² Faculty of Education, Niigata University, Igarashi, Niigata 950-2181, Japan.

³ 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo194-0042, Japan

⁴ 69-1-1401 Hamano-cho, Takamatsu, Kagawa 760-0011, Japan

⁵ Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki 036-8560, Japan.

1. はじめに

世界の多雪国は北欧, ロシア北部, カナダなど低温であるが積雪は1 m程度とそれほど積雪は多くない. 日本は面積の半分以上が最大積雪深50 cmを超える多雪国である(小野1986). 積雪地域(2月の積雪の深さの最大値の累年平均が50 cm以上)は面積の全国比で53.7%, 豪雪地帯は全国市町村の55%にもなる(日本雪氷学会, 1990). 特に日本海側には積雪2 m以上になり, 新潟, 富山, 福井, 石川, 山形の各県における最大積雪深は4~5 mとなる. 特に尾瀬地域は豪雪地帯として知られ, 12月~5月の半年間は雪に覆われる.

尾瀬とその周辺地域は国立公園の特別保護地域であり, 我が国では有数の美しい景観を示し, 貴重な自然を残している. 尾瀬ヶ原は面積約8 km²の本州最大の泥炭地・高層湿原である. 尾瀬沼は面積1.67 km², 最深で9.5 mの深さの自然湖沼である. 尾瀬の積雪は3月に最大となり, 月別の平均積雪深は尾瀬沼では2.5 mを越え, 山の鼻地区では3 mを越える. 標高が250 mも低い山の鼻地区の方が0.5 mも多く積もるのは, 地形と風の影響によるものである. 一方, 檜枝岐での平均最大積雪深は2月の2.0 mで, 3月に入ると雪解けが始まる. なお, 最大積雪深は尾瀬沼で4.2 m(1984年), 山の鼻地区で4.2 m(1994年), 檜枝岐で3.1 m(1996年)を記録している(菊地, 2002). 3地点を比較すると, 最大積雪深が深い順に, 山の鼻地区, 尾瀬沼, 檜枝岐となる. それぞれ最大積雪深の平均は, 山の鼻地区が3.5 m(1983年~2007年), 尾瀬沼が3.0 m(1968年~2007年), 檜枝岐が2.1 m(1983年~2007年)である(福島県, 2008).

雪の表面に赤や緑や茶色などに着色する現象が広く知られている. これらは主に淡水産藻類で, 氷雪藻(snow algae)と総称されている. 氷雪藻は南極や北極などの極地だけでなく, スカンジナビア半島, ヨーロッパアルプス, ヒマラヤ, ロッキー山脈や日本の高山帯な

どの積雪の多い地域でも見ることができる. 日本の場合, 中部地方以北の高山に多いが, 中国地方の大山や四国の石鎚山からも報告されている(Fukushima, 1963).

一般には雪の表面が赤くなったものを赤雪(あかゆき, 紅雪)と呼んでいる. その赤雪は藻類などが雪面に繁殖し赤くなる場合や中国大陸の黄土地帯から舞い上がった黄砂の降下によって着色する場合がある(日本雪氷学会, 1990). 諸外国でも同様の現象が報告されている(Hoham and Dual, 2000). 彩雪の色についてはその原因物質・生物の種類によって様々な報告がされている. 福島(1963)によると色雪, 彩雪, 五色雪, 着色雪は赤・茶・青・緑・黄・黒色に類別されているという. 雪の中で生活史の一部を過す微生物はクリオプランクトン(cryoplankton)といいクリオフイト(cryophytes)の中の藻類, 菌類, バクテリアが含まれている.

彩雪現象の場合には色彩の記載に慣用色名が使われ標準化されていない. 色については色彩科学やJIS規格によって系統命名法として定められているが, 土壌調査のように記号化して彩雪を正確に表しているとはいえない. したがって, 赤・茶・青・緑・黄・黒色の基本色相は大きくは間違い無くとも, 実際の彩雪の色はその中間色相の場合になり基本色相のどれかに当てはめていることになる. 特に赤は人によって茶色を指すこともあり多少の混乱が含まれている可能性がある. 5月初めの融雪期に尾瀬ヶ原の湿原だけでなく池塘や尾瀬沼にみられる青色や赤色に変色する現象が古くから知られており, 尾瀬地方では赤シボ(アカシボ)と呼んでいる(五味, 1980).

これまで豪雪地帯である尾瀬ヶ原では, 戦後間もない頃, 第一次総合学術調査(1950~52年)が文部省科学研究助成を得て実施された(尾瀬ヶ原, 1954). 第二次は1977~79年に実施され「OZEGAHARA」として1982年に刊行された. 第三次は1994~96年に群馬・福

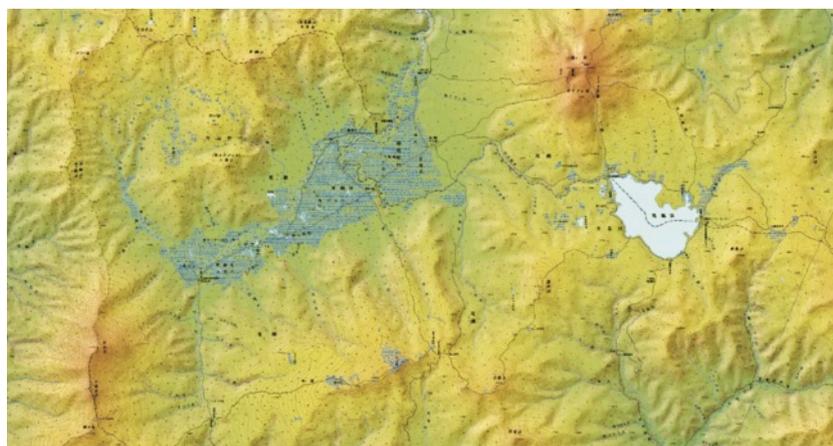


図1: 尾瀬地区の地形図

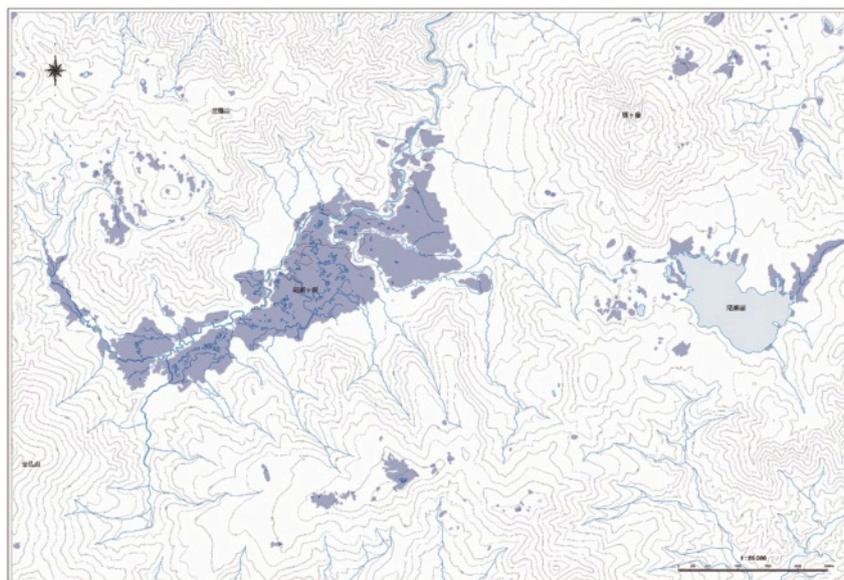


図2：尾瀬地区における湿原（泥炭地）の分布

島・新潟の3県の予算で実施された（尾瀬の総合研究，1998）．その第3回目の調査団に筆者らも参加し陸水学関係の調査を実施した．その折，融雪期に入山したメンバーが広範囲の赤い雪の中に多くの水生昆虫・底生動物類が生息していることを見出した．それがきっかけとなり，陸水学関係者が自然に参加し構成されたのが，「尾瀬アカシボ研究グループ」である．それまで，彩雪・赤雪現象は尾瀬の地元では「アカシボ」として良く知られていたが，計3回の総合学術調査でもアカシボの総合研究について計画されなかった．第2回の調査時に Kobayashi and Fukushima (1954) が尾瀬における氷雪植物相として分類学的な記載をしているだけである．その尾瀬ヶ原では毎年5～6月の融雪期に雪の赤褐色化（アカシボ現象）がおきる．この現象は緑藻の Phacotaceae 科 *Hemitoma* sp. を含む粒子が原因であり，この粒子の表面に付着した多量の酸化鉄のために雪が赤褐色に着色し，彩雪が著しい場合には，融雪水1 ml あたり約 10^6 個体の粒子が存在している（Fukuhara *et al.* 2002, 山本ら 2004）．

これまで尾瀬のアカシボ，赤雪の正体は大きく2つの仮説に大別されていた．一つはある種の藻類（雪氷藻）やバクテリアが増殖したという「藻類説」で，もう一つは無機質の鉱物が舞い上がったとする「鉱物説」である．黄砂による彩雪現象ならば尾瀬地方に広く分布すると予想されるが，地元の山小屋関係者などの話や予備調査から局所的に発生していると考えられており，アカシボの分布域についての研究報告例は無かった．

そこで，アカシボ研究グループでは尾瀬地方での赤雪の正体とその発生メカニズムを明らかにするため，様々な観点から現象の解明を試みた．本報告ではアカシボの水平分布やアカシボの色彩的特徴の明らかにする事を目的とした．まず，尾瀬の彩雪現象の分布を明らかにし，

尾瀬地方に現れる彩雪現象の色彩や景観からのタイプ分けを行い，航空写真の解析や現地調査による確認を通じて尾瀬地方のアカシボの分布と特徴について明らかにする．

2. 調査地点及び方法

2.1 航空写真の撮影及び解析

アカシボの発生分布を把握するため，セスナ機から中判カメラ（エアロタク4×5）とカラーフィルムを用いて航空写真の撮影を1998年5月1日，1999年4月30日，1999年5月13日，2000年5月25日に行った．高度約4,300 mから尾瀬ヶ原を8カット，高度約4,000 mから尾瀬沼を1～3カットを撮影した．撮影フィルムをフィルムスキャナーでデジタル化し（Pro Photo CD, KODAK），さらに簡易オルソ化して画像の作成を行った．2010年6月6日には同じくセスナ機からデジタルカメラ（Canon EOS5D Mark II, EF 24-105 mm F4L IS USM レンズ）による航空写真の撮影を高度4,100 m及び3,300 mから行った．得られた画像は，画像解析ソフトに ENVI EX Ver.4.8 を用いてアカシボと思われる数箇所（図9．見本園中央タイプ；Rと見本園周辺タイプ；Pの2種）に分類してアカシボの教師データとして指定した．さらに誤判読を減らすために，水面，森林など数箇所を教師データとして指定し画像の分類を行った．その後，ArcGISで面積が小さい箇所（400 m² 未満）を削除，明らかに誤判読の部分を手動で削除し分類データとしアカシボ領域に番号を付け，領域毎に面積を算出しデータを整理した．1997年5月17～19日に尾瀬ヶ原（30ヶ所）及び1998年5月9日に尾瀬沼（6ヶ所）の木道からアカシボを確認し，地図化した．2001年5月18～19日には尾瀬沼湖面上にあるアカシボ

領域を確認し、地図化した。そのアカシボの場所と航空写真から自動判読し、アカシボ中心域及び周辺域の位置の正解率を割り出して判別精度を確認した。

2.2 積雪調査

尾瀬ヶ原山の鼻地区の気象データから1982～2007年度の26年間の平均的な積雪量を解析した(野原, 2012)。ここでは、実際に現地調査や航空写真を撮影した1996～2000年度の積雪深データを図化した。撮影した日とその時の山の鼻地区での積雪深はそれぞれ1998年5月1日(113 cm), 1999年4月30日(110 cm), 1999年5月13日(12 cm), 2000年5月25日(0 cm)であった。2010年6月6日には山地陰部を除いて雪は無く、平らな湿原域に積雪は無かった。

化学分析

1999年5月3～4日及び2000年5月24～26日に行った。アカシボ及び雪は直径40 mmコア(Hold tube, IMKO, ドイツ)によって採取し、ビニル袋で解凍融解の後サブサンプルを持ちかえた。同時に表層の定性サンプルを山菜取用ステンレスゴテで採取しチャック付きポリプロピレン袋で冷蔵して持ちかえた。水質の比較のために流入・流出のpH(D-13, 堀場), 電気伝導度(ES-14, 堀場)を測定し、ポリプロピレン容器で河川水を採取して、実験室に冷蔵して持ち帰った。分析項目は比重, 全炭酸(TIC), 溶存有機物量(DOC), クロロフィルa量, CN量, 栄養塩類(硝酸態窒素, 亜硝酸態窒素, アンモニア態窒素, リン酸態リン)等である。懸濁物中のクロロフィルa量はGF/Fフィルターでろ過後, メタノールで抽出し比色分析(663 nm)を行った。TIC及びDOCはTOC分析計(TOC-5000, 島津KK)で分析し, 栄養塩類はGF/Fガラスフィルターでろ過後, 比色分析(TRAACS 2000, ブラウンルーベKK)を行った。主要イオンはイオンクロマト(IC-100, 東亜電波KK)で分析した。鉄などの金属成分はサンプルを硝酸で分解し, 1%に希釈した後プラズマ発光分析装置(ICAP-750, Nippon Jarrell-Ash)で分析した。雪及び水の酸素安定同位体比($\delta^{18}\text{O}$ -VSMOW)は水素酸素安定同位対比平衡装置及びMAT-252(Finnigan MAT 米国)で分析した。アカシボ懸濁液はGF/Fガラスフィルターでろ過後湿った状態で, 20°C湿潤75 μm -2光量で2時間静置した後に蛍光測定器(Mini-PAM, WALZ, ドイツ)でクロロフィル-aの量子収率を測定した。その後直ちに湿った状態フィルターは日射下でデジタルカメラ(COOLPIX950, NIKON)による撮影を行った。

また, 自記水温計(OpticStowAway, Onset, 米国)を雪原の表層及び底に設置し, 雪解けの温度変化(測定精度 $\pm 0.2^\circ\text{C}$, $-5\sim 37^\circ\text{C}$)を記録し場所による違いを比較した。

色彩分析

現地調査は青森・秋田・山形・新潟・群馬の東北地方及び関東地方北部山岳地域の積雪地域の積雪期・融雪期及び融雪後に彩雪現象の起こる地点でナチュラルカラー35 mmフィルム(SUPERIA 400, FUJIFILM)及びカメラ(ZOOM90WR, PENTAX)による色彩の記録を行った。

尾瀬ヶ原でのアカシボを確認するため, 1997年5月には木道から目視で彩雪位置を確認し, 尾瀬ヶ原の1/1000地図(金井, 1998)に記録した。

2.3 水質水文調査

現地調査は'99年5月3～4日及び2000年5月24～26日に行った。採取地点はハンディGPS(etrex, Garmin)によって決定し, 航空写真の位置と合わせるため木道等で補正して確定した。アカシボ及び雪は直径40 mmコア(Hold tube, IMKO, ドイツ)によって採取し, ビニル袋で解凍融解の後サブサンプルを持ちかえた。同時に表層の定性サンプルを山菜取ゴテで採取した。水質の比較のために流入・流出のpH(D-13, 堀場), 電気伝導度(ES-14, 堀場)を測定し, ポリプロピレン容器で河川水を採取して, 実験室に冷蔵して持ち帰った。

3. 結果

3.1 分布

山の鼻研究見本園におけるアカシボの分布

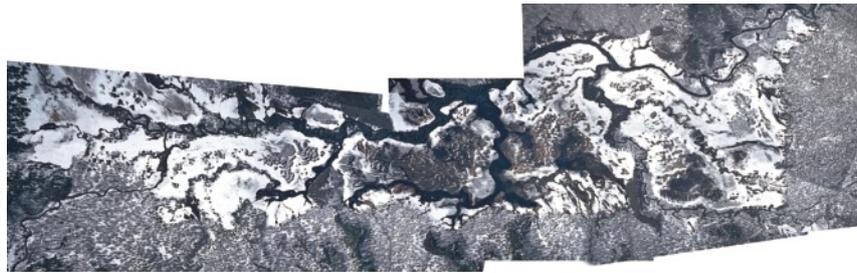
1998年5月1日には雪解けが早く, アカシボは湿原の色と明瞭には区別できなかったが, 雪解けの流路が把握できた。1999年4月30日には河川や大きな池塘以外は雪に覆われ, 上田代の見本園の一部(カラマツ近傍)にアカシボの分布が確認された(図5)。2000年は例年になく雪解けが遅く, 5月25日には研究見本園の木道に囲まれた中心部分(図6), 背中アブリ田代, 牛首の先, 源五郎堀(三叉路南), 竜宮付近, 見晴十字路付近にアカシボの分布が確認された(図10)。1999年5月13日には上田代の一部に雪を残すのみであったが, 見本園の中央から半分の雪が解けて残雪が赤茶色になっていた(図7)。流路にあたる部分には赤茶色の雪は見えず, 流路から離れた場所が際だっていた。アカシボの発生順に図5, 図6, 図7, 図8となり湿原のほぼ同じ場所である, 雪解け水の停滞する低地に例年多く発生することから, 地形的な要因が発生に寄与していると考えられた。植生としては, ヨシやミズバショウといった流水や低湿地に典型的なものが主で, ミズゴケやササの植生には見当たらない。

尾瀬ヶ原におけるアカシボの分布

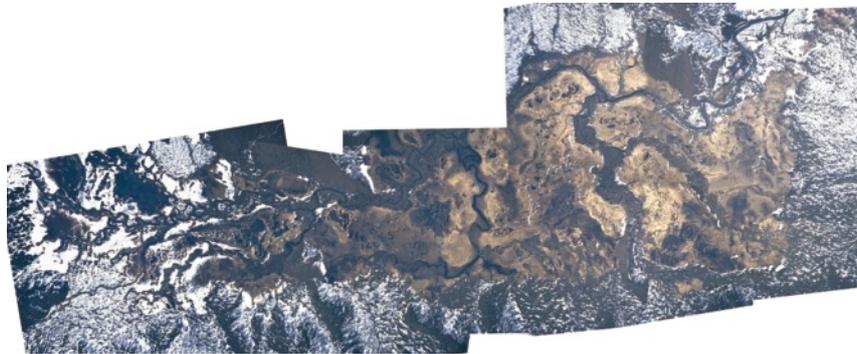
2010年6月6日の雪解け直後に撮影した航空写真(図11)から, 画像解析ソフトにENVI EX Ver.4.8を



1999年4月30日撮影



1999年5月13日撮影



2000年5月25日撮影

図3：尾瀬ヶ原における積雪の消失過程

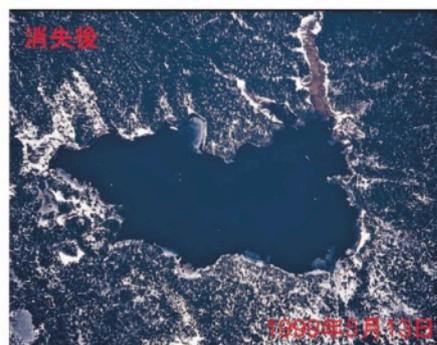
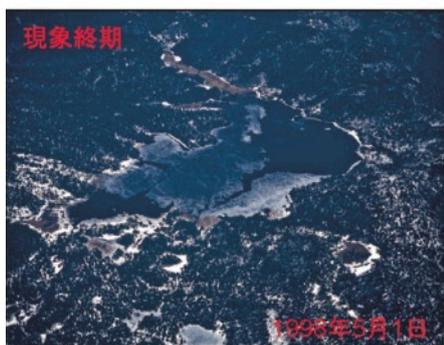
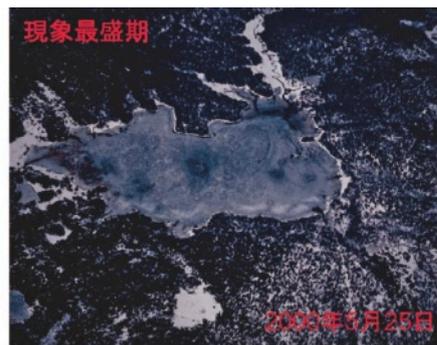
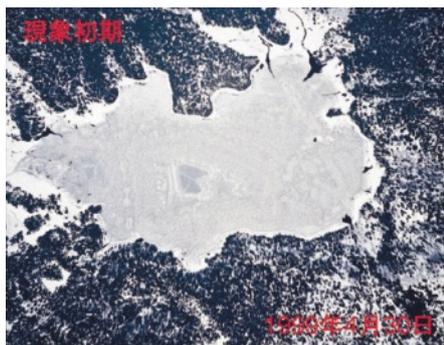


図4：尾瀬沼における積雪の消失過程

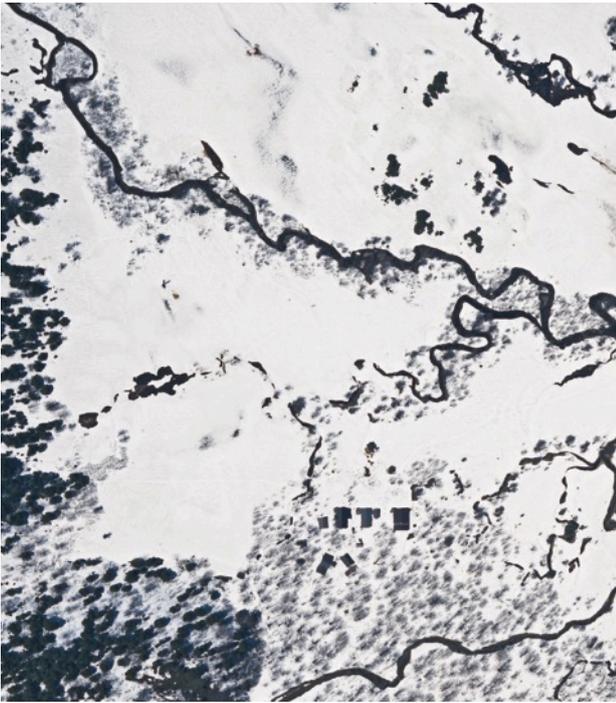


図5：1999年4月30日撮影の航空写真（山の鼻地区，研究見本園）



図7：1999年5月13日撮影の航空写真（山の鼻地区，研究見本園）

用いてアカシボと思われる数箇所（図9．見本園中央タイプ；Rと見本園周辺タイプ；Pの2種）に分類してアカシボの教師データとして指定し，水面，森林など数箇所を教師データとして指定し自動分類を行った．その結果，図12の様なアカシボ発生領域を抽出できた．見本園中央タイプ（R）の面積は合計39ha，見本園周辺タイプ（P）は合計179ha，合わせて218haと見積もら

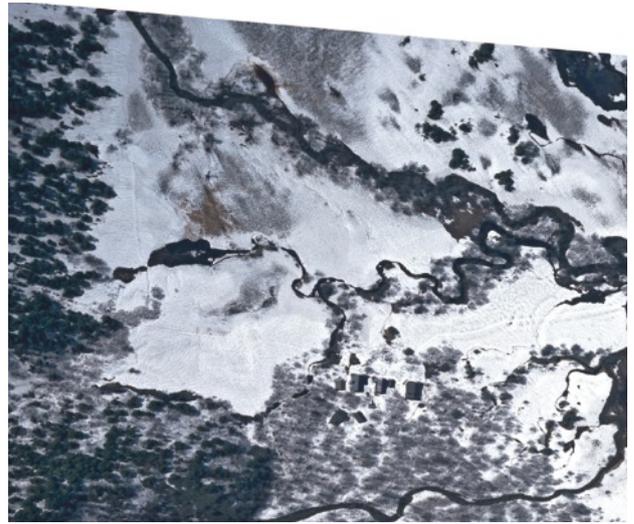


図6：2000年5月25日撮影の航空写真（山の鼻地区，研究見本園）



図8：2010年6月6日撮影の航空写真（山の鼻地区，研究見本園）

れた（表1）．現地観測から確実にアカシボと確認された30ヶ所を比べると正解率80%であった．尾瀬ヶ原の航空写真から自動判読したアカシボの発生地域は見本園中央タイプ（R）は合計189ヶ所，見本園周辺タイプ（P）は合計383ヶ所あった（図13）．

尾瀬沼におけるアカシボの分布

2010年6月6日の雪解け直後に撮影した航空写真（図14）から，画像解析ソフトを用いてアカシボと思われる数箇所（図9．見本園中央タイプ；Rと見本園周辺タイプ；Pの2種）を教師にして自動分類を行った．その結果，図15の様なアカシボ発生領域を抽出できた．



図9：地上から目視観察されたアカシボの発生地点（2010年6月6日撮影）
 (□：見本園中央タイプ；R，○：見本園周辺タイプ；P)

見本園中央タイプ (R) の面積は合計 2 ha、見本園周辺タイプ (P) は合計 60 ha、合わせて 62 ha と見積もられた。現地観測から確実にアカシボと確認された 30ヶ所を比べると正解率 100%であった。尾瀬沼の航空写真から自動判読したアカシボの発生地域では見本園中央タイプ (R) は合計 18ヶ所、見本園周辺タイプ (P) は合計 56ヶ所あった (図 16)。

2001年5月18～19日に現地を踏査して尾瀬沼湖面上にあるアカシボの分布を確認した (図 17)。

3.2 融雪期の雪温変化

図 35. に 1999 年の研究見本園 (図 20) における積雪上部と積雪底部における雪温の変化を示した。この年は図 6 のアカシボ発生区 (SB 1, 2, 3) とそれが生じない対照区 (CONT) における積雪表層と積雪底の温度を示した。0°Cであった雪温に両層ともに日周変化がみられるのは CONT (5月13日), SB 1 (5月10日), SB 2 (5月7日), SB 3 (5月5日) となっていた。研究見本園で雪解けが終了し、湿原が見え出すのが中心部 (SB 3) と周辺部 (CONT) でおおよそ一週間の時間的なずれがあり、アカシボの発生する場所が早く雪が解けて

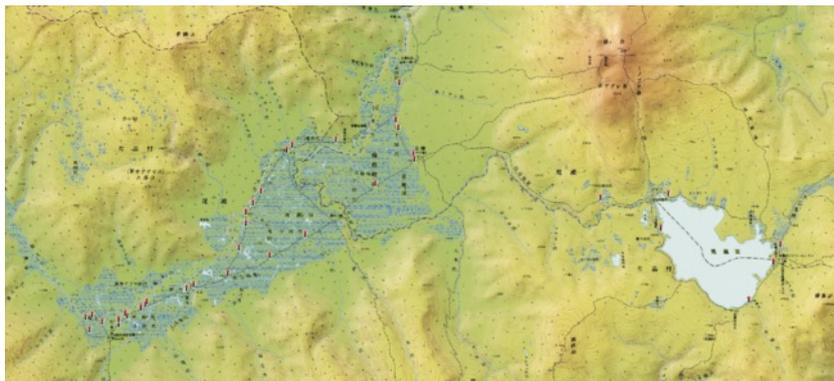


図 10：1997年5月17-19日（尾瀬ヶ原 30 地点）及び 1998年5月9日（尾瀬沼 6 地点）に地上から目視観察されたアカシボの発生地点



図 11：2010年6月6日撮影の尾瀬ヶ原の航空写真

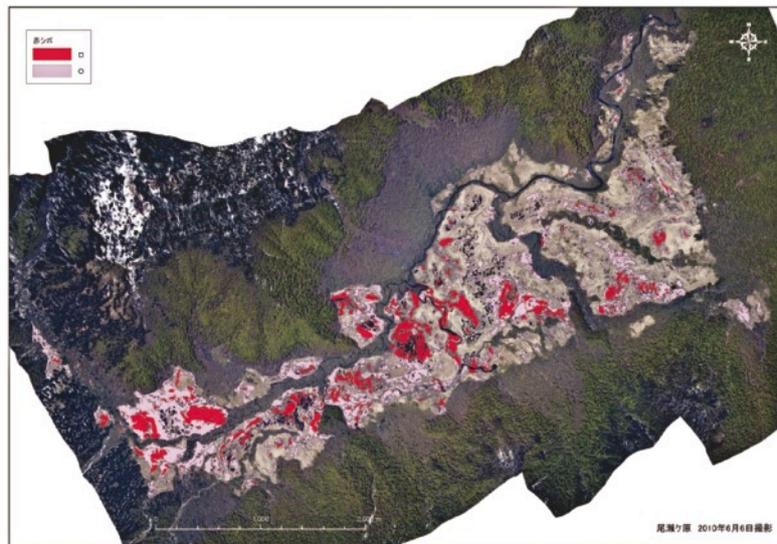


図 12：2010 年 6 月 6 日撮影の尾瀬ヶ原の航空写真から自動判読したアカシボの発生地域

赤色：□ 見本園中央タイプ，桃色：○ 見本園周辺タイプ

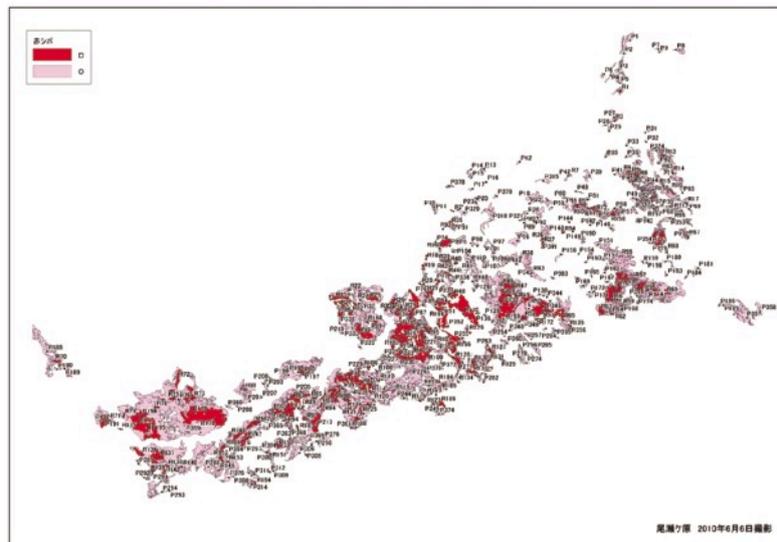


図 13：2010 年 6 月 6 日撮影の尾瀬ヶ原の航空写真から自動判読したアカシボの発生地域

赤色：□ 見本園中央タイプ (R)，桃色：○ 見本園周辺タイプ (P)



図 14：2010 年 6 月 6 日撮影の尾瀬沼の航空写真



図 15：2010 年 6 月 6 日撮影の尾瀬沼の航空写真から自動判読したアカシボの発生地帯
 赤色：□ 見本園中央タイプ，桃色：○ 見本園周辺タイプ

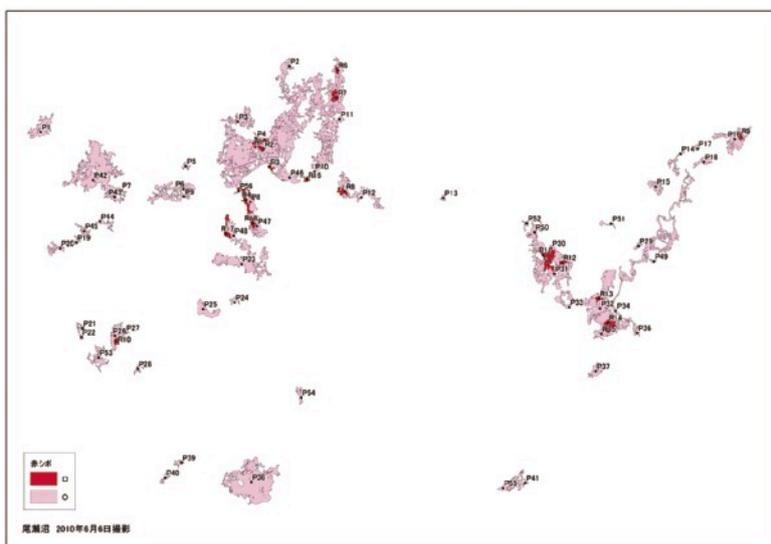


図 16：2010 年 6 月 6 日撮影の尾瀬沼の航空写真から自動判読したアカシボの発生地帯
 赤色：□ 見本園中央タイプ (R)，桃色：○ 見本園周辺タイプ (P)

表 1：アカシボ発生地帯の面積と自動判別による正解率

	面積(m ²) 見本園中央 タイプ(R)	面積(m ²) 見本園周辺 タイプ(P)	現地確認 地点数	正解率 (%)
尾瀬ヶ原	388,662	1,787,415	30	80
尾瀬沼	20,439	601,372	6	100
計	409,101	2,388,787	36	83

いる。雪解け直後には湿原表面では 20°C を超え、急激な温度変化が認められた。

3.3 アカシボ積雪の化学的特徴

2000 年 5 月 25 日の積雪はアカシボの生じる見本園中央部で 30 cm，周辺で 100 cm であった (図 21)。雪の底の pH は 5~7 であり中央部で中性に近かったが、コ

アの融雪水の pH は何処も 5 付近であった (図 23, 24)。雪の底の温度は何処も 0°C 付近であり，ORP は 300~500 mV で比較的好気状態にあった (図 25)。SS は最大で 200 g m⁻²，アカシボ SS の量子収率は著しく低く，藻類はアカシボ初期には少ないと思われる (図 28)。アカシボには DOC も多い傾向にあり最大で 400 mgC m⁻² であった (図 30)。同じく Na イオン (600 mg m⁻²) もアカシボ発生付近で高くなっていた (図 29)。一方 TIC は SS と DOC の高い地点とはやや異なった分布を示した (図 26)。

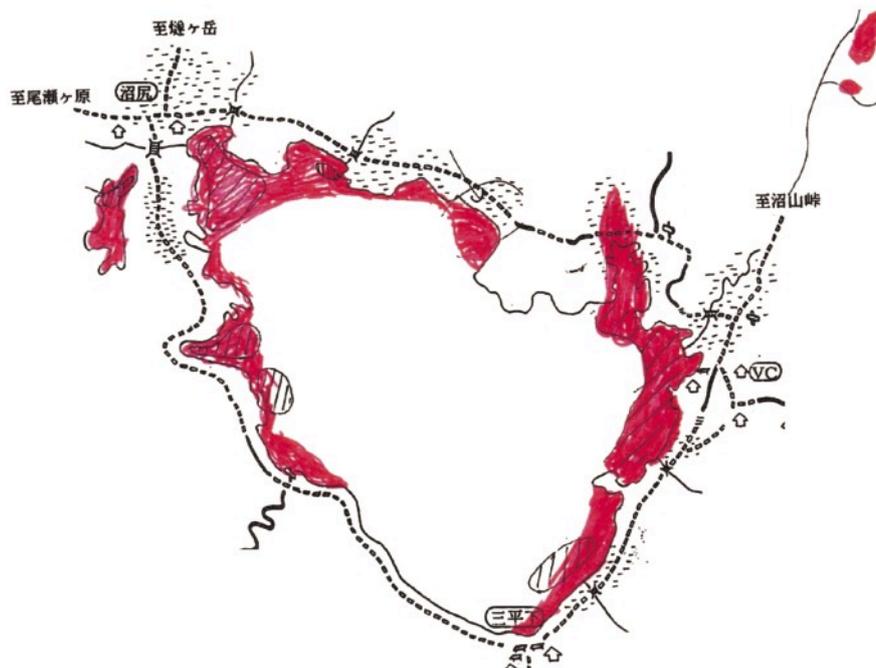


図 17：2001 年 5 月 18～19 日の尾瀬沼湖面上にあるアカシボの分布 (赤色：アカシボ, 斜線部分：初期～終期の部分)

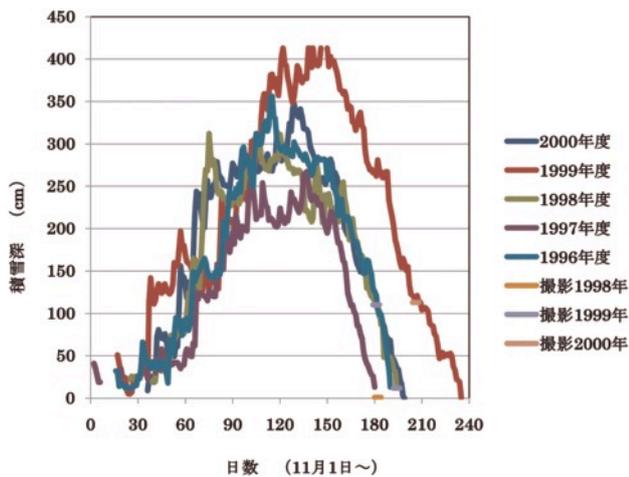


図 18：山の鼻における積雪深の変化 (1996～2000 年度群馬県報告書気象データから作図) と航空写真の撮影日 (1998 年 5 月 1 日, 1999 年 4 月 30 日, 1999 年 5 月 13 日, 2000 年 5 月 25 日)

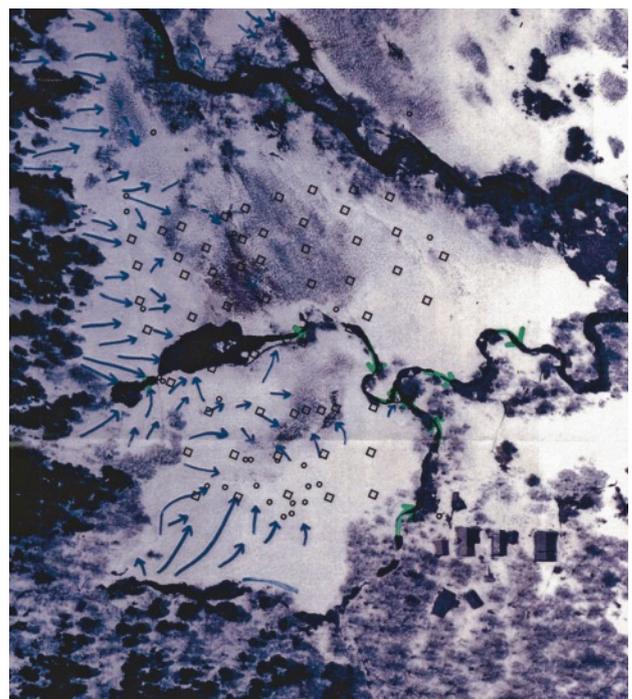


図 19：山の鼻見本園における積雪の分布と採取地点ライン (2000 年 5 月 25 日)
青矢印：積雪表層の水の流れ, 緑矢印：河川の流れ,
□：調査ライン (下から L1～L8), ○：採取地点

4. 考察

4.1 アカシボの分布

4.1.1 世界及び日本の彩雪現象

融雪時期における主要な物理・化学・生物学的過程を考える。乾性降下物としてエアロゾルやガスが積雪にも降り注ぎ、特に日本の融雪時期には黄砂が季節風に乗って多く降下する。これも地方によっては「赤雪」と呼ぶ。これは広範囲に薄く層状になることから降雪期には区別できるが、融雪期には融解して区別し難いが色彩や化学成分が異なるので区別できる。局所的降下物として近隣からの塵や樹皮などの植物遺体が降下するが小規模で色彩が異なる。様々な色彩を呈するのは雪氷藻など微

生物が増殖するものである。Fukushima (1963) は大きな面積を占める彩雪は赤と茶色に限定されていることを述べている。

4.1.2 尾瀬地方の彩雪現象

Kobayashi and Fukushima (1954) は尾瀬地域の 74 地点のアカシボを調べ、煤け色 D(6), 深緑 DG(1), 緑 G(15), 緑茶 GB(2), 黄緑 YG(1), 赤 R(4), 赤茶 RB(15)の



図 20：山の鼻見本園における 1999 年と 2000 年採取地点ライン (2010 年 6 月 6 日撮影)

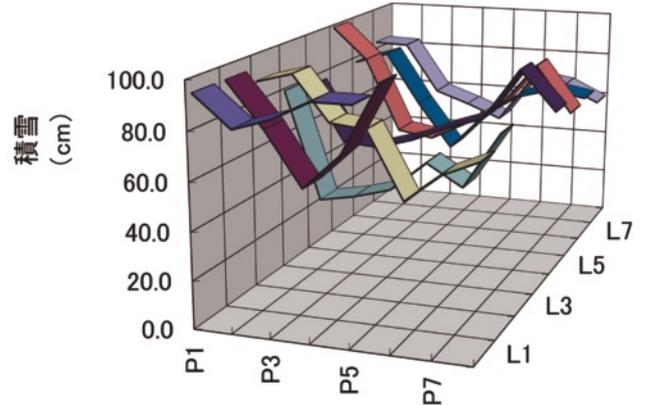


図 21：山の鼻見本園における積雪深の分布 (2000 年 5 月 25 日)

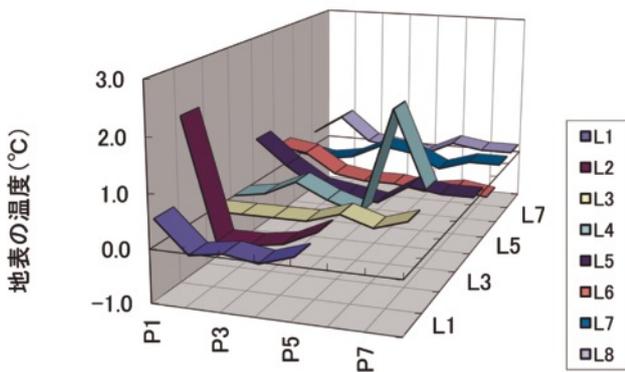


図 22：山の鼻見本園における地表地温の分布 (2000 年 5 月 25 日)

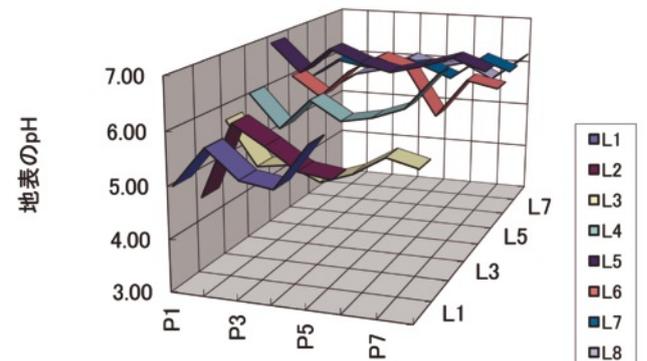


図 23：山の鼻見本園における地表 pH の分布 (2000 年 5 月 25 日)

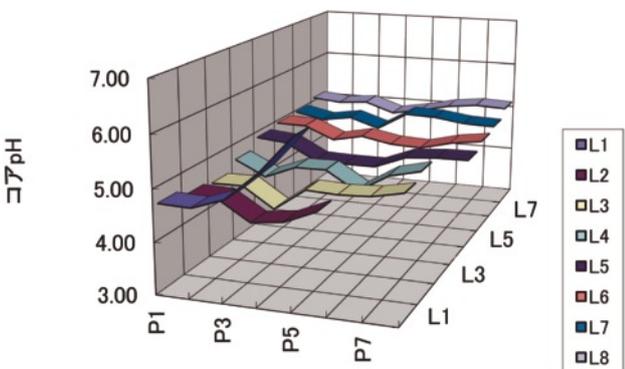


図 24：山の鼻見本園における積雪コアの pH の分布 (2000 年 5 月 25 日)

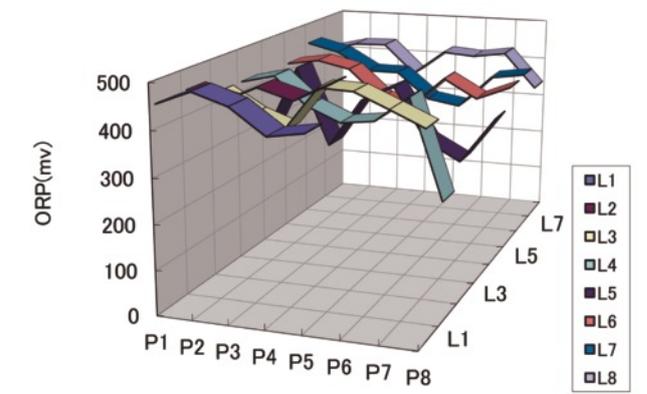


図 25：山の鼻見本園における積雪コアの ORP の分布 (2000 年 5 月 25 日)

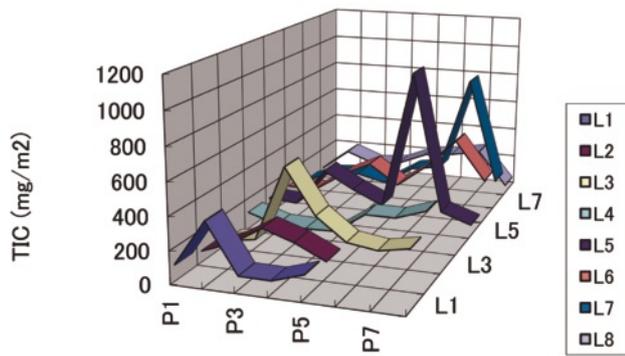


図 26：山の鼻見本園における積雪コアの TIC の分布 (2000 年 5 月 25 日)

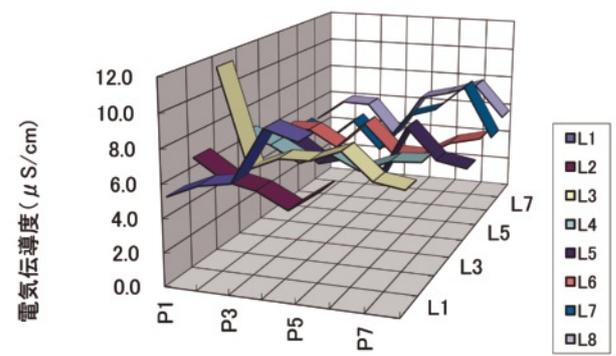


図 27：山の鼻見本園における積雪コアの電気伝導度の分布 (2000 年 5 月 25 日)

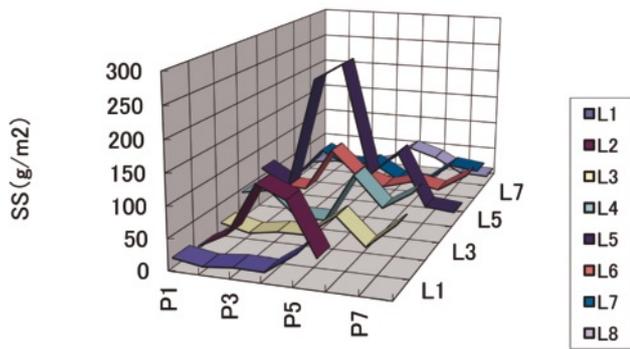


図 28：山の鼻見本園における積雪コアの懸濁物質の分布 (2000 年 5 月 25 日)

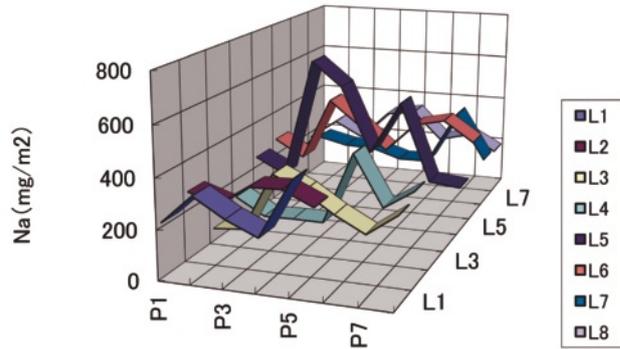


図 29：山の鼻見本園における積雪コアの Na イオンの分布 (2000 年 5 月 25 日)

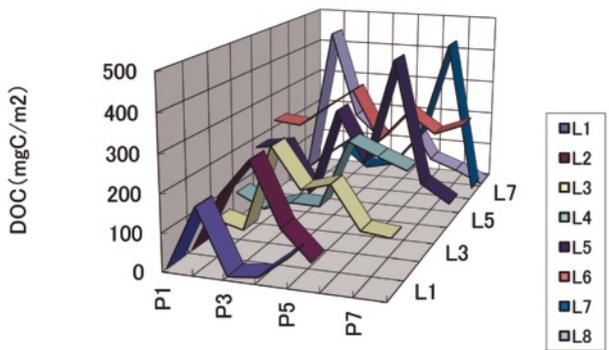


図 30：山の鼻見本園における積雪コアの溶存態有機物質の分布 (2000 年 5 月 25 日)

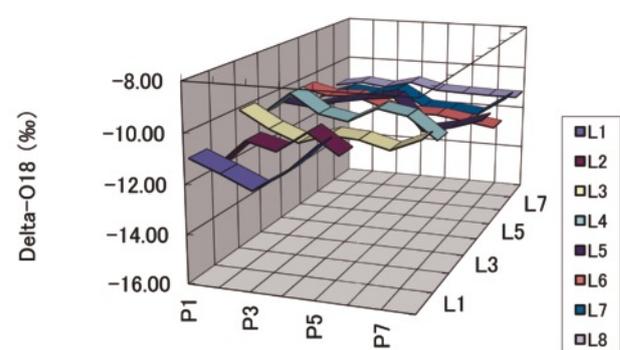


図 31：山の鼻見本園における積雪コアの酸素安定同位体比の分布 (2000 年 5 月 25 日)

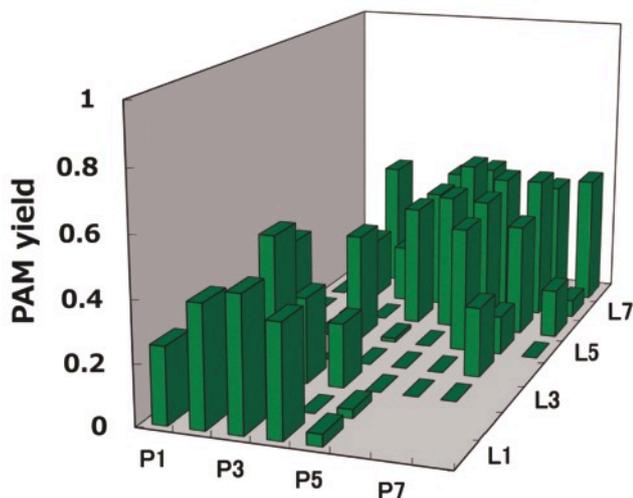


図 32：山の鼻研究見本園における湿原表層の光合成量子収率の分布 (2000 年 6 月 22 日)

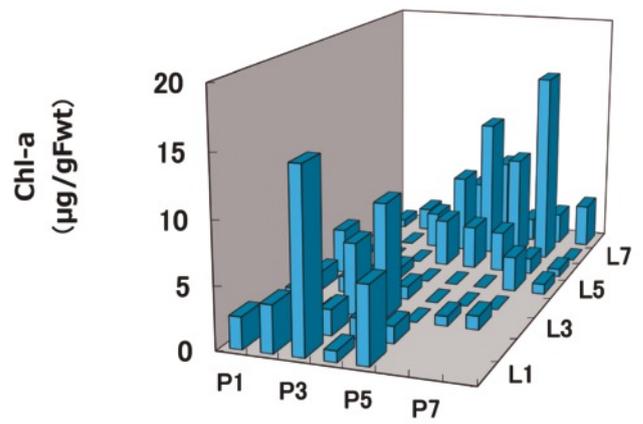


図 33：山の鼻研究見本園における湿原表層のクロロフィル a の分布 (2000 年 6 月 22 日)



図 34：山の鼻研究見本園における調査ラインの積雪コアの懸濁物質フィルター写真（2000年5月25日）

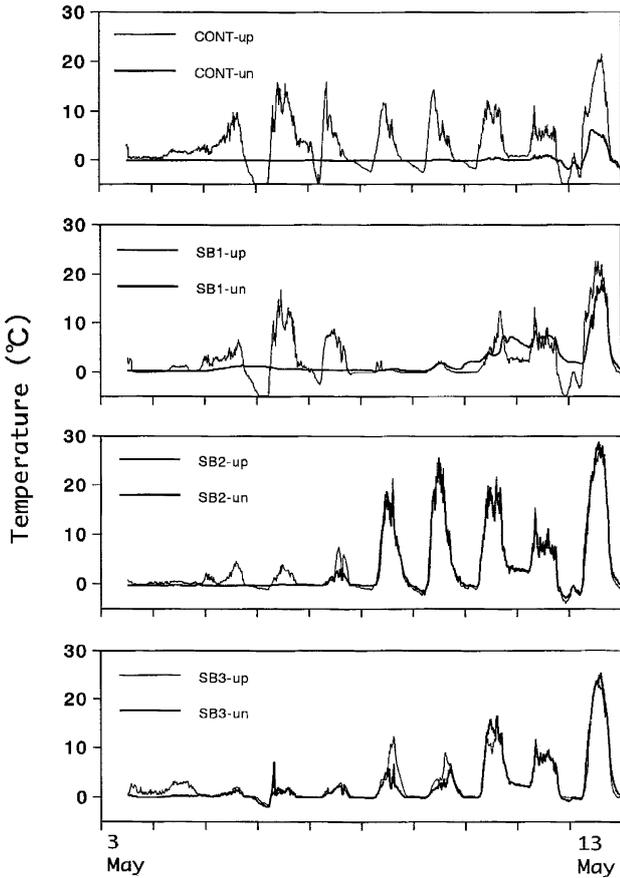


図 35：山の鼻研究見本園における積雪温度変化（1999年5月3～13日）

7色に区分しており、赤茶と緑が多いことを報告している。本研究の研究見本園で見られたアカシボは主に赤茶色に属する広い範囲に発生するものを中心にその動態を調べている。

雪が暖気や強い日射を受けて、雪面の所々にえくぼ状に凹部を生じる「雪えくぼ」の配列は不規則でその分布密度や大きさは、新積雪の深さや日射、気温によって決まる。斜面上では溝状に凹部が生じ、「流れえくぼ」と呼ばれ、雪えくぼの下が水みちの候補になるとされている。研究見本園でも流れえくぼや雪えくぼが融雪期に観察され、流れえくぼにはアカシボは生じておらず、雪えくぼの地点がアカシボの発生する凹地に相当すると推定される。アカシボが生じた凹地のマーキングによりその

下は地形上の凹凸構造は特に見られなかった。

4.2 尾瀬のアカシボの特徴

尾瀬ヶ原北部の赤田代（図1, 2）の泥炭はヨシ、ヌマガヤ、灌木を中心とした低位、中間泥炭で燧岳山麓の緩斜面を構成する砂礫層の上に直接堆積している（松井, 1952；松井ら, 1954）。赤田代は山麓の火山性湧水に涵養された鉱泉泥炭地で、褐鉄鉱床や沼鉄鉱床が形成される（阪口, 1974）。低層湿原に特有のヨシなどが優占する上田代の研究見本園など広範囲に赤褐色に積雪が染まる場所は赤田代と同じく鉱泉泥炭地であり、アカシボの色の主要因はおそらく酸化鉄であろうと考えられる。沼鉄鉱床は含鉄溶液の酸化作用で生じ沈殿したもので、バクテリア、藻類の作用で炭酸鉄、硫酸鉄、有機酸鉄などの溶液が酸化鉄、水酸化鉄ができ、これが生物の体内外に貯蔵・蓄積して、生物の死亡後遺骸が沈殿して体積したものとされ（藤本・柴田, 1966）、アカシボはそれが何らかの力（融雪時の水圧など）で積雪表面に現れたと考えられる。

これまで、アカシボの正体は大きく2つの仮説に大別されていた。一つはある種の藻類やバクテリアが増殖したという「藻類説」で、もう一つは無機質の鉱物が舞い上がったとする「鉱物説」である。本研究の現地調査と分析結果から積雪1m程度になると湿原周囲の雪解け水が地下からわき上がり、細かく分解された泥炭の一部が一時的に噴出して広がり、その後日射で周囲より早く解け窪地ができるものと思われる。その後、藻類や底生生物の増殖・集合を伴いながら雪が解けて行くものと思われる。「鉱物説」+「藻類説」がアカシボの正体であろうと推定される。

4.3 積雪の変化

尾瀬山の鼻では1997年～2000年の積雪深の最大値はそれぞれ413cmとなっておりおよそ7ヶ月の間雪に覆われる（群馬県, 1997, 1998, 1999, 2000）。尾瀬ヶ原山の鼻地区の気象データから1982～2007年度の26年間の平均的な積雪量を解析した（野原, 2012）。積雪は11月から始まり最大の積雪深に達するのは、3月の中旬で、平均の雪解け日は5月25日（11月1日から206日目）であった。雪解け終了前の1月間における平均的な

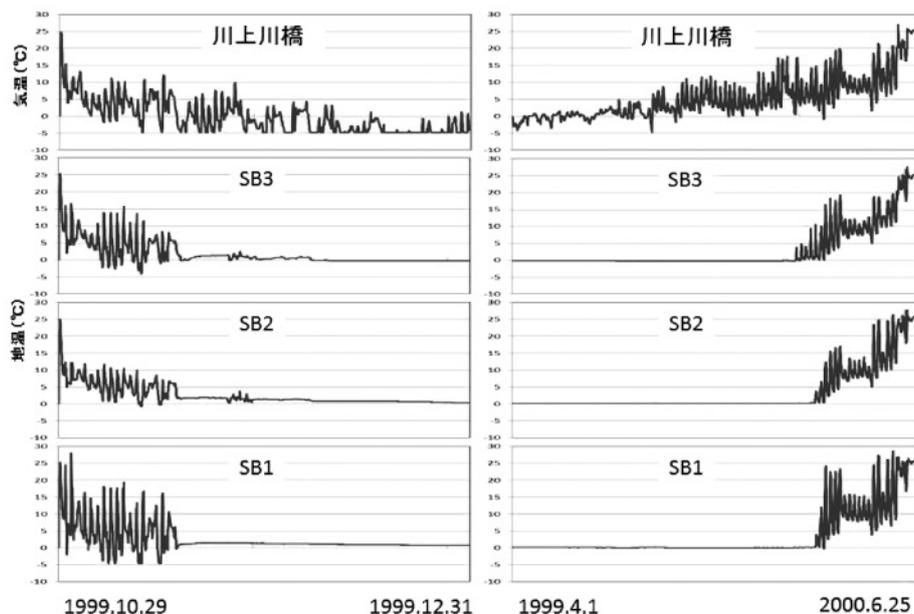


図 36：山の鼻地域の気温と研究見本園における湿原表層温度変化（1999 年 10 月～2000 年 6 月）

雪解け速度は 5.9 cm day^{-1} であった。雪解け日の最も遅い年は 2000 年で雪解け日は 6 月 27 日と推定した。最も早い雪解け日は 1995 年 4 月 30 日と 1997 年 4 月 30 日であった。雪解け速度は最速で 8.0 cm day^{-1} (2004 年) で、最も遅いのは 3.7 cm day^{-1} (2000 年) であった (野原, 2012)。

4.4 アカシボの化学的特徴

2000 年 5 月 25 日の積雪はアカシボの生じる見本園中央部で 30 cm, 周辺で 100 cm であった。雪の底の pH は 5~7 であり中央部で中性に近かったが、コアの融雪水の pH は何処も 5 付近であった。雪の底の温度は何処も 0°C 付近であり、ORP は 300~500 mV で比較的好気状態にあった。SS は最大で 200 g m^{-2} 、アカシボ SS の量子収率は著しく低く、藻類はアカシボ初期には少ないと思われる。アカシボには DOC も多い傾向にあり最大で 400 mgC m^{-2} であった。同じく Na イオン (600 mg m^{-2}) もアカシボ発生付近で高くなっていた。一方 TIC は SS と DOC の高い地点とはやや異なった分布を示した。

雪の酸素同位体比 ($\delta^{18}\text{O}$) は周辺部分 (-12%) よりアカシボの中心で重くなっており (-10%)、周辺部の雪解け水が一度泥炭層に潜り込み、間隙水・地下水が上昇してきたと考えられる。そのため、DOC, Na などが高いものと考えられた。また、アカシボの雪原には窪地に大小の穴があり、流出河川側に分布していることから穴は雪解け水の逆流でできた可能性がある。

謝辞

一連の研究は、「干潟等湿地生態系の管理に関する国際共同研究」(国立環境研究所)の一部として、環境庁と

の協議や関係機関の許可を得て行われたものである。また、研究の一部は文部省科学研究費 (10680531) を用いて実施した。尾瀬沼の調査に当たっては、福島県尾瀬保護指導委員会の調査の一部として許可の範囲内で実施した。尾瀬入山に際して、便宜を図っていただいた尾瀬保護財団、東京電力 KK 及び尾瀬林業 KK に感謝の意を表す。また、調査及び分析や解析など様々に協力していただいた全ての尾瀬アカシボ研究グループメンバーに感謝する。アカシボの分布に関して安類智仁氏の協力を得た。記して感謝する。

引用文献

- 福島県 (2008) 尾瀬地域自然環境調査業務報告書. 51 頁.
 Fukushima, H. (1963) Studies on Cryophytes in Japan. J. Yokohama Munic. Univ. Ser. C, Nat. Sci., 43: 1-146.
 Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Res. Group (2002): Spring red now phenomenon "Akashibo" in the Ozegahara mire, central Japan with special reference to distribution of small animals in red snow. Ver. Internat. Verein Limnology. 28, 1645-1652.
 藤本治義・柴田秀賢編 (1966) 地質学ハンドブック. 朝倉書店. 610 pp.
 五味禮夫 (1980) 群馬の湖沼. 305 pp. 上毛新聞社
 群馬県 (1997) 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — 群馬県, 第 21 号, 106 pp.
 群馬県 (1998) 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — 群馬県, 第 22 号, 106 pp.
 群馬県 (1999) 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — 群馬県, 第 23 号, 106 pp.
 群馬県 (2000) 尾瀬の自然保護 — 群馬県特殊植物等保全事業調査報告書 — 群馬県, 第 24 号, 106 pp.

- Hara, H., S. Asahina, Y. Sakaguchi, K. Hogetsu, N. Yamagata (1982) Ozegahara, Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan. Japan Soc. for the Promotion of Science, 456pp.
- Hoham, R. W. and B. Duval (2000) Microbial Ecology of Snow and Freshwater Ice with Emphasis on Snow Algae. In Snow Ecology, An Interdisciplinary Examination of Snow-Covered Ecosystems, Jones, H. G., J. W. Pomeroy, D. A. Walker and R. W. Hoham (eds) 168-228.
- 金井弘夫 (1999) 尾瀬ヶ原の池漕地図と水生植物5種の分布消長. 尾瀬の総合研究. 尾瀬総合学術調査団, 274-288
- 菊地慶四郎 (2002) 尾瀬の気候. 上毛新聞社.
- 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研究報告. 日本学術振興会. 585-589.
- 松井建 (1952) 泥炭層の堆積のしかた — 尾瀬ヶ原赤田代の例 —. 泥炭のできかた第2報. 資源研彙, 28, 42-50.
- 松井建・桑野幸夫・桑野恵子・宮沢数雄 (1954) 尾瀬ヶ原の湿原堆積物. 尾瀬ヶ原. 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告. 日本学術振興会. 78-107.
- 日本雪氷学会編 (1990) 雪氷辞典. 196 pp. 古今書院.
- 西村満・吉弘雅士 (2008) 尾瀬山ノ鼻地区の気象30年. 1977~2006年の気象観測結果による平年値と変動傾向の算出. 群馬県尾瀬保護専門委員会編. 尾瀬の自然保護 — 30年間の取り組み — (尾瀬国立公園誕生記念号), 187-199.
- 野原精一 (2012) 尾瀬の自然環境の概要. 低温科学, 70, 9-20.
- 小野延雄 (1986) 雪氷水文現象. 基礎雪氷学講座VI, 雪氷水文現象. 196 pp. 古今書院.
- 尾瀬ヶ原総合学術調査団 (1954) 尾瀬ヶ原. 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告. 日本学術振興会. 841 pp.
- 尾瀬総合学術調査団 (1998) 尾瀬の総合研究. 尾瀬総合学術調査団. 868 pp.
- 阪口豊 (1974) 泥炭地の地学 — 環境の変化を探る —. 東京大学出版会. 329 pp.
- 山本鎔子・大高明史・林卓志・福原晴夫・野原精一・落合正宏・尾瀬アカシボグループ (2004) 東北地方の赤雪, 陸雑 165, 181-191.

尾瀬地域におけるアカシボの発達過程

福原 晴夫¹⁾, 木村 直哉²⁾, 北村 淳²⁾, 落合 正宏³⁾,
山本 鎔子⁴⁾, 林 卓志⁵⁾, 大高 明史⁶⁾, 小島 久弥⁷⁾,
福井 学⁷⁾, 菊地 義昭⁸⁾, 野原 精一⁹⁾

2011年12月28日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬地域では尾瀬ヶ原と尾瀬沼に大規模なアカシボが発生する。尾瀬ヶ原では融雪の後期に雪原表面が赤褐色に彩色し、次第に濃さを増していく。この発達段階を雪コアの肉眼的観察から(1)アカシボ初期 (Stage 1; 雪原表面は白, アカシボ雪が積雪の半分以下), (2)アカシボ中期 (Stage 2; 雪原表面は白またはわずかに赤色, アカシボ雪は積雪の半分以上), (3)アカシボ最盛期 (Stage 3; 積雪全体がアカシボ雪, プール形成), (4)アカシボ終期 (Stage 4; 浮遊状態や植物体, 土壌表面(底泥)に付着する), (5)アカシボ残存期 (Stage 4; アカシボ残存物が土壌表面に存在する)に分けて整理した。尾瀬沼においては融雪水と湖水位の上昇により, アカシボを含んだ氷雪が湖面に浮上するため, stageは明確ではないが, 同様に発達をすると考えられる。

Developmental stages of spring red snow phenomenon “Akashibo” at the Ozegahara district, Central Japan

Haruo Fukuhara¹, Naoya Kimura², Jun Kitamura², Masahiro Ochiai³,
Yoko Yamamoto⁴, Takashi Hayashi⁵, Akifumi Ohtaka⁶, Hisaya Kojima⁷,
Manabu Fukui⁷, Yoshiaki Kikuchi⁸, Seiichi Nohara⁹

A large scale of red snow phenomena “Akashibo” appeared at Ozegahara Mire and Lake Ozenuma in Oze District during snow melting period. Five developmental stages of Akashibo are classified. (1) The first stage (Stage 1; white snow surface, the lower half of the snow depth colored reddish), (2) the middle stage (Stage 2; white snow surface or faintly colored, strongly red in the lower section (above about half of the snow accumulation), (3) the peak stage (Stage 3; entire snow patches are dark-red), (4) the end stage (Stage 4; accumulation of fresh Akashibo substances on soils or dead plants) and (5) the residual stage (Stage 5; Akashibo substances remaining on soils to fall). Development of Akashibo at Lake Ozenuma seemed to be essentially same as Ozegahara Mire, but showed unclear stages, because of rising lake water level.

キーワード: アカシボ, 尾瀬ヶ原, 尾瀬沼, アカユキ, 土壌-雪界面

Akashibo, Ozegahara Mire, Lake Ozenuma, red snow, soil-snow interface

1) 新潟大学教育学部, 責任著者

2) ㈱グリーンシグマ 新潟

3) 元徳島文理大学工学部

4) 元明治大学農学部

5) ヤマハ発動機株式会社

6) 弘前大学教育学部

7) 北海道大学低温科学研究所

8) 元茨城大学広域水圏科学教育研究センター

9) 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター

¹ Faculty of Education, Niigata University, Ikarashi, Niigata 950-2181, Japan.

E-mail: fukuhara@ed.niigata-u.ac.jp

² Green Sigma Co. Ltd., 700-1 Sakai, Niigata 950-2042, Japan

³ 69-1-1401 Hamano-cho, Takamatsu, Kagawa 760-0011,

Japan

⁴ 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo194-0042, Japan

⁵ Yamaha Motor Co. Ltd., Handashi, Shizuoka 438-8501, Japan

⁶ Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki 036-8560, Japan.

⁷ The Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0819, Japan

⁸ 3317-209 Nagaoka, Ibaragi-cho, Higashiibaragi-Gun, Ibaragi 311-3116, Japan.

⁹ Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies, Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan

1. はじめに

尾瀬地域において大規模なアカシボ現象は尾瀬ヶ原と尾瀬沼の特定の場所に出現する(野原ほか, 2012). 雪の表面が次第に赤褐色に変色していく過程は, 融雪期の極めて短い期間に起こる現象であるが, 雪中では土壌界面から, または湖底との界面から徐々に赤褐色化が進行している.

尾瀬沼におけるアカシボの発達過程は尾瀬ヶ原における発達と基本的に同じであると考えられるが, 尾瀬沼では融雪と湖水の貯留により水位の上昇が同時に起こるため, その過程は必ずしも尾瀬ヶ原ほどには明確ではない.

尾瀬ヶ原におけるアカシボ発達のいくつかの局面については, Fukuhara et al. (2002, 2010), Yamamoto et al. (2006), 福原ほか (2006), 山本ほか (2006) に述べられているが, 年間を通じた過程についての整理はなされていない. 尾瀬沼については Kojima et al. (2009) によって一時期のみの記載がなされている. 本稿では, これまでの調査結果から, 尾瀬ヶ原, 尾瀬沼におけるアカシボの発達過程を整理して示す. また, 尾瀬地域で観察された様々なアカシボの様相についても記録として記載する.

2. 尾瀬ヶ原におけるアカシボの発達

2.1 観察による雪原表面の変化

尾瀬ヶ原(北緯36度56分, 東経139度15分)における調査は, 山の鼻植物研究見本園(以下見本園)を中心に行った(図1). 見本園は, 尾瀬ヶ原の西南端の山の鼻田代に位置し, 約0.13 km²で13の池澁を有する. 気象条件の詳細は野原(2012)に述べられている. 概要

を記すと, 最高積雪は本調査地の山の鼻で平均344(±59) cm(1991と1996を除く1983~1997)となり, 夏季(6~10月)の気温平年値は13.5°Cであり(西村・吉弘, 2008), 最寒月1月下旬の平均気温(1988-1997)は-8.5°Cである(菊池, 1999). 尾瀬では平年11月上旬から5月下旬までが根雪期間となる. アカシボは融雪期に発生するため, 最盛期となる時期は積雪量により異なり, 4月下旬から6月上旬まで幅がある. 見本園の中央部の木道の北側を中心に毎年大規模なアカシボが同じ場所に発達する(図1C). アカシボは見本園内のヨシ(*Phragmites australis*)とミズバショウ(*Lysichiton camtschatense*)が優占する場所で特に発生する傾向がある. 見本園の標高は約1400 mであるが, アカシボ発生域では2 m程度の標高差がみられる(図1C).

アカシボ発達時におけるほぼ同地点で撮影した雪表面の着色の変化を図2に示す. 2000年5月20日の表面の着色が開始された時点の積雪は約140 cmであった(図2A). 1週間後の5月27日には積雪は約40 cm程度となりこの間の融雪速度は約14 cm日⁻¹であった. 雪表面は急速に色付き, アカシボの発生域は茶褐色に着色していた(図2B)プール状に湛水する状態も多くみられた. このように, 着色が始まると見本園では融雪するまで茶褐色の状態が継続する. 融雪の速度から単純計算では, この地帯では着色状態は6月の始め頃まで継続していたと考えられるが, 着色したアカユキなどではアルベドが低下し, 融雪速度が上昇する(Takeuchi et al., 2001)ため, 雪解けはさらに早まっていた可能性がある. このように尾瀬ヶ原ではアカシボによる雪の着色は約1-2週間の短期間に起こると言える. 雪解け後のアカシボ地帯にはミズバショウとヨシが分布し, 泥炭上に発生していることが多い(図2C).

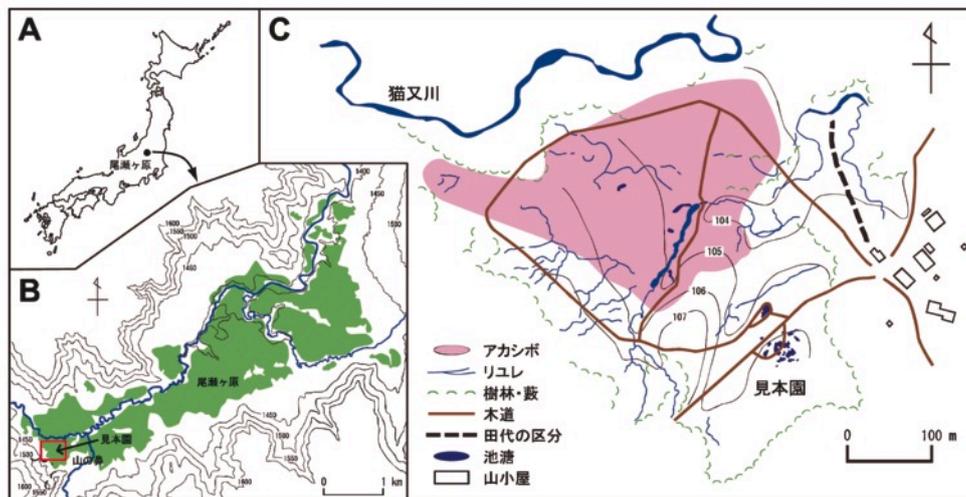


図1: 山の鼻植物研究見本園の位置, 福原ほか(2006)を改変. A: 尾瀬ヶ原の位置. B: 尾瀬ヶ原湿原(着色部分), 1600 m以上は省略されている. C: 山の鼻植物研究見本園, 図は金井(1999)を改図. 等高線は中田代十字路を100とした時の相対値(m). 樹林・藪の外側はマークされていない.

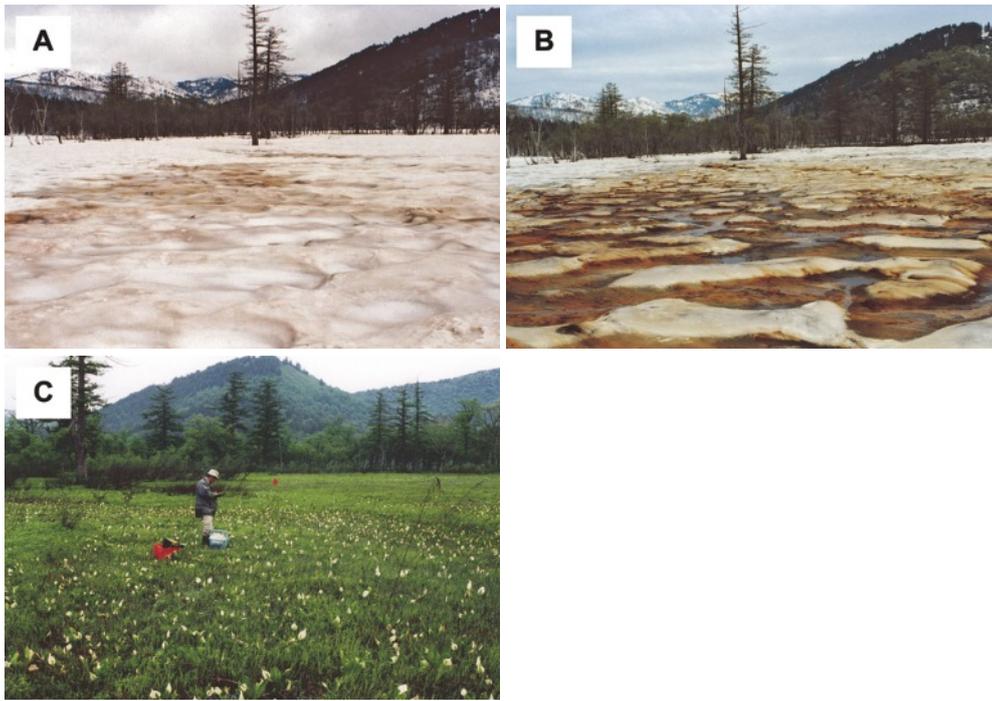


図2：ほぼ同地点から撮影したアカシボ発生地帯雪原の時間変化．A：2000年5月20日，積雪約140 cm．B：2000年5月27日，積雪約40 cm，山本ほか（2004）．C：2000年6月21日

2.2 アカシボ発達の Stage

赤褐色に着色したアカシボの雪（以下アカシボ雪）の原因は粒子状の物質である（以下アカシボ粒子）（Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006；山本ほか，2006；図3）．粒子の表面には瘤状の模様があり，形態は球形から楕円形で長径 $15.0 (\pm 2.7) \mu\text{m}$ ，短径 $9.5 \pm (1.2) \mu\text{m}$ で，酸化鉄を主成分とする（山本ほか，2006）．

肉眼的にはアカシボ粒子濃度が 10^3 個 ml^{-1} （融雪水）以上から着色して見える（山本ほか，2006）．したがって，肉眼的に雪が白色であっても，アカシボ粒子が存在している場合もある．アカシボを含む積雪内のカシボ粒子密度については，Yamamoto et al. (2002)，山本ほか（2012）で詳細に述べられているので本稿では述べない．ここでは，便宜的に，肉眼観察からアカシボの発達過程を5段階に分けて示す．表1には尾瀬ヶ原におけるこれまでの雪コアの分析結果からまとめたStageの特徴を記す．

積雪内には通常数枚の水板が観察される（附図1I）．

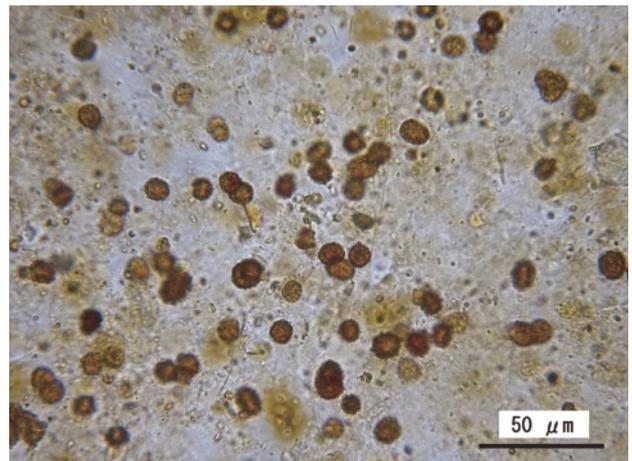


図3：アカシボ粒子．2011年5月1日採集（見本園）．

雪断面の調査では明らかに氷板の位置とアカシボの形成には深い関係があると予想されるが，多くの調査は雪コアを採取して行ったので，雪コアに基づく結果を述べる．

表1：尾瀬ヶ原におけるアカシボの発達 Stage

Stage	名称	雪表面，土壤表面の状態	アカシボ雪の位置
Stage 1	アカシボ初期	雪原表面は赤褐色に着色していない	アカシボ雪は積雪の半分以下
Stage 2	アカシボ中期	雪原表面は通常赤褐色に着色していないか，薄く着色していることがある	アカシボ雪は積雪の半分以下である，表面が薄く着色することがある
Stage 3	アカシボ最盛期	雪原表面は大部分が赤褐色に着色し，プール状態となる	積雪全体がアカシボ雪となる
Stage 4	アカシボ終期	融雪が進み土壤表面を覆うようになる	アカシボは浮遊状態となるものや，植物体，土壤面（底泥）に付着する
Stage 5	アカシボ残存期	アカシボは土壤表面に赤褐色となって残存する	残存状態（アカシボ残存物）で土壤表面に存在する

Stage 1 (アカシボ初期) : 雪原表面は着色していないが, 雪コアでは積雪*1の半分以下が着色している. 積雪内水位*2は着色の上部を超えている (図 4 Aa, Ab).

Stage 2 (アカシボ中期) : 雪原表面は着色していないか, または薄く着色しているが, 雪コアのアカシボ雪部分は積雪の半分以上に達している. 積雪内水位は着色の上部を超えている (図 4 Ba, Bb) プール状の凹み (図 5 A) が始まる.

Stage 3 (アカシボ最盛期) : 雪原表面は赤褐色に着色し, 雪コア全体がアカシボ雪となっている. 積雪内水位は着色部分まで達している (図 4 Ca, 図 4 Cb). プール状に湛水しているものや (図 5 C), 赤褐色の物質 (以下アカシボ物質) が雪表面に吹きだしているもの (図 6 A) など種々の様相がある.

Stage 4 (アカシボ終期) : 融雪が進み, 積雪 0 の状態で, 土壌表面が露出する場所もあり, アカシボ物

質が土壌表面を覆う場合や, 植物枯死体に付着している場合がある (図 4 D). 大きなプールや流れのある場所では, 気泡を含み浮遊状態になるものもある (附図 1 C).

Stage 5 (アカシボ残存期) : 融雪後もアカシボ物質は赤褐色の状態ですら土壌表面に根雪の時期まで残存している (以下残存アカシボ) (図 4 E).

* 1 積雪: アカシボが発生する時期の「雪」の状態には, しまり雪, ざらめ雪, しもざらめ雪, 氷板, クラストなどを含み, 氷雪の状態の場合が多い. ここではこれらを区別せず, 積雪深として積雪量を表す.

* 2 積雪内水位: 積雪内に湛水した水の表面 (和泉 (1986) の飽和含水状態の最上面) は, 平面ではなくある曲率を持つが (吉田, 1965), 本研究では肉眼的に判断した水位面を指す. 正確には飽和含水状態の最上面のさらに上部には水しみ雪の層があるが (藤岡ほか, 1963), 肉眼的に判定できる範囲で積雪内水位を決めた.

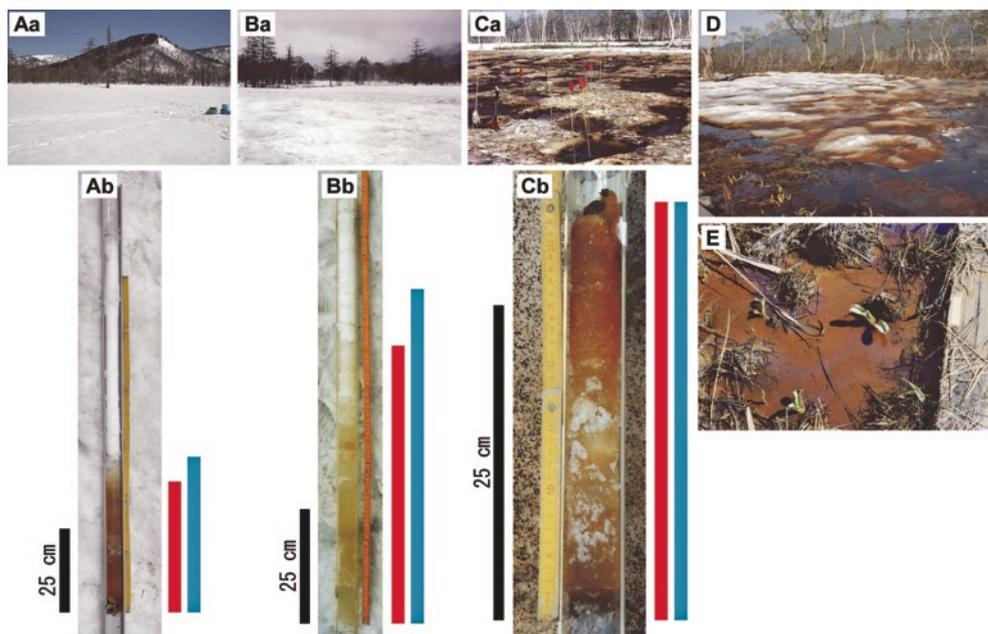


図 4: 尾瀬ヶ原におけるアカシボの発達過程. Stage 1 (アカシボ初期) の雪原の状態 (積雪 140 cm) (Aa) と雪コア (Ab) (2007 年 4 月 29 日), Stage 2 (アカシボ中期) の雪原の状態 (積雪 140 cm) (Ba) と雪コア (Bb) (2000 年 5 月 21 日), Stage 3 (アカシボ最盛期) の雪原の状態 (積雪 40 cm) (Ca) と雪コア (Cb) (2000 年 5 月 27 日), Stage 4 (アカシボ終期) の状態 (D) (2006 年 6 月 3 日), Stage 5 (アカシボ残存期) の状態 (E) (1999 年 5 月 8 日). 図中の赤カラムはアカシボ雪の高さ, 水色カラムは積雪内水位を示す.

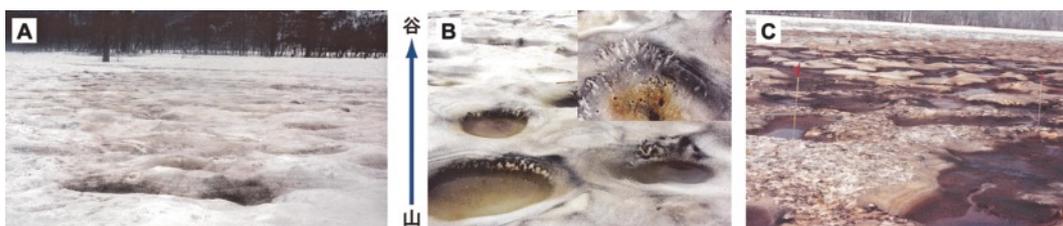


図 5: 尾瀬ヶ原見本園におけるアカシボプールの変化. A: 2000 年 5 月 20 日の状態, 積雪 140 cm, B: プール側壁の一定方向に小穴を持つプールとその拡大 (2000 年 5 月 27 日) C: 2000 年 5 月 27 日の積雪の少ない場所の状態, 積雪 40 cm, プールの変化を追うために旗によりマークした.

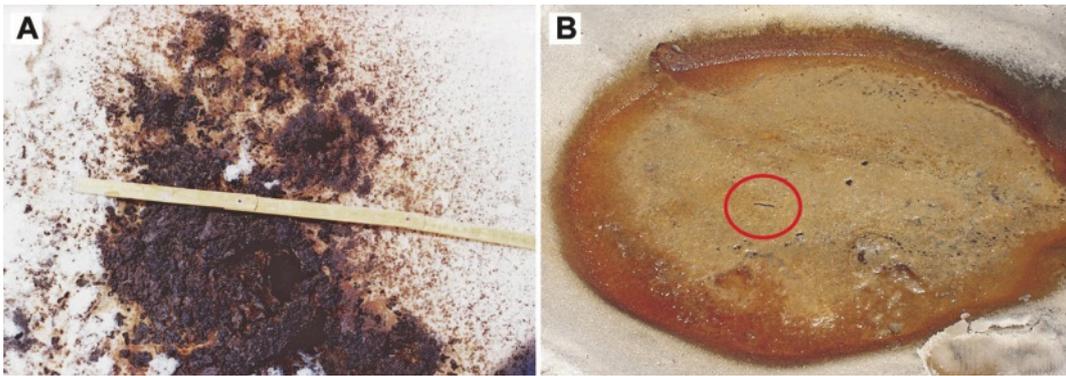


図6：アカシボ最盛期およびその後に特にみられる表面に噴き出した赤褐色物質（1999年4月30日，見本園）(A)とアカシボプールに見られる無脊椎動物(B)．赤マル内にガガンボ科幼虫，ユスリカ科幼虫，貧毛類が多く観察される．2006年6月3日，横井友秋氏撮影，見本園．

アカシボの発達には局地的には時系列的に進行するが，ある時期に同じ Stage が観察される訳ではない．場所による積雪量の違いや融雪速度の違いにより，Stage は混在している．特に Stage 2 以降は，Stage 3～Stage 5 が同所的に存在している場合が多い．

2.3 アカシボの発達と融雪水

尾瀬ヶ原のアカシボは春の雪解け時期に観察されること，Stage 1 の極く初期には融雪水の深さ（積雪内水位）は極めて低く，アカシボ雪の厚さも薄いこと，青森県のアカシボの発生する休耕田の観察では，雪と土壌の界面が湛水状態になってからはじめてアカシボが発達を開始すること（大高ほか，2008）から，アカシボの発生と発達には融雪水が密接に関係していると推定される．積雪中の水位は常にアカシボと同じかまたはさらに上部になる（図4 A-C）ことから，この点は支持される．

尾瀬ヶ原の他地域，尾瀬沼の湿地部分，八甲田山の湿原（山本ほか，2004）において，プール状のアカシボ（以下プールアカシボ）や赤褐色の物質が雪表面に噴き出している状態などが共通して観察される．このプールの形成や噴き出しの過程に融雪水が関係している可能性があると考えられることから，尾瀬ヶ原において観察を試

みた．

アカシボ中期から最盛期にかけて，見本園では雪表面にほぼ球形の多くの凹みが観察される（図5）．2000年5月20日には長径約1m前後の凹みが数多く形成されており，凹みの底部は薄く着色していた（図5 A）．これらの凹みのほとんどが湛水してなく，凹みの周囲にも肉眼的に明らかな小穴は観察されていない（表2）．1週間後の大きな変化は，プールは湛水しており，多くの場合，凹みの谷側部分に図5 B にみられるような小穴が形成されていたことである，凹みはさらに拡大したものや不定形に融合したものも多くあった．小穴からは明らかに下部から噴き出したとみられるアカシボ物質の痕跡がみられた（図5 B）．さらに進行した凹みは融合し，湛水状態やリュレとなって流れているものも見られた（図5 C）．また，水のないプールには明らかに下部から噴き出したとおもわれるアカシボ物質の堆積が観察される（図6 A）．さらに特徴的な点は，プールの底部には多数のガガンボ科幼虫，ユスリカ科幼虫，貧毛類が観察されることである（表2，図6 B）．プールアカシボには土壌動物起源と思われる高密度の無脊椎動物が観察されている（Fukuhara et al., 2002）．これらの点を総合す

表2：尾瀬ヶ原見本園におけるアカシボプールの変化．10個のプールの長径，小穴数，小穴の方向，湛水状態，肉眼的に観察されるプール内動物の有無の1週間後の変化．

2000年5月21日					2000年5月27日				
プール No	長径(cm)	小穴数, 穴の方向	湛水状態	動物	プール No	長径(cm)	小穴数, 穴の方向	湛水状態	動物
K 1	80	0	N	N	K 1+K 2	150	>20, 谷	O	O
K 2	80	0	N	O	-	-	-	-	-
K 3	90	0	N	N	K 3	90	>10, 谷	O	O
K 4	75	0	N	N	K 4	150	2, 谷	O	O
K 5	100	0	N	O	K 5	拡大	2, 谷	O	O
K 6	90	0	N	N	K 6	100	10 全周	O	O
K 7	80	0	N	N	K 7	80	>10, 中, 谷	O	O
K 8	170	1, 谷	O	O	K 8	拡大	>10, 谷	O	O
K 9	110	0	N	O	K 9	拡大	>8, 全周	O	O
K 10	80	0	N	N	K 10	拡大	>10, 谷	O	O

N：無し O：あり

拡大：不定形に拡大

谷：谷側，全周：周囲全体，中：中央部

-：K 2はK 1と融合

ると、融雪水は量を増すにつれて雪中を浸し、一部はプール内に小穴を通じて土壌表面から雪表面まで通水し、アカシボ物質や土壌動物を同時に運搬しているものと思われる。なぜ多くの小穴が谷側に形成されるかについては不明であるが、アカシボ発生地帯は約2mの標高差がある斜面積雪であり(図1C)、融雪水の谷側方向への流れと関係が深いと思われる。若浜(1968)によれば、融雪水(とけ水)は基本的に積雪の表面から水みちを作って急速に流下したり、雪粒の表面を薄膜状に包みながら、積雪内をゆっくり流下するが、雪層の異なる部分があれば止水層となり停滞するという。しかし、斜面積雪では、止水面につき当たった水は、その面内の最大傾斜方向にそって移動する。この止水面の上のある点で止水面をつき破ったとけ水は、再び鉛直に流下し、次の止水面でとめられるという流れを示すという。プールの谷側面に小穴から噴き出す流れは、過剰なとけ水の量と止水面の位置関係で決定されているのかも知れない。

形成当初のプールアカシボの水は、主に午後を観察され、早朝には湛水していない。この点も融雪水が関係することを示す。そこで積雪中の水位(積雪内水位)変化の測定を試みた。測定期間中の気温と、リュレへの出口から約100m離れた地点での水位変化を図7に示す。気温のピークは正午であるが、雪中の水位のピークは午後8時付近である。水位の低下は午前10時-12時頃がピークとなっていた。この時点では約15cmの水位変化が生じていたことになる。このようにプールアカシボの湛水状態や赤褐色物質の噴出には、気温による融雪水の量が影響していると考えられる。

アカシボ中期に目立つ円形の凹みの原因は明らかではないが、形態的には「融雪面の窪み模様—Ablation-hollows on snow」の一種(高橋, 1979)か「雪エクボ」の発達した段階のものである可能性が高い。凹みの状態は、山岳地帯の雪渓上に融雪期に現れる「窪み」とほぼ円形であるという点を除くと類似しているが、これ

らの形成の主たる原因が風であるという点(高橋, 1979)では一致しない。雪えくぼは雪面のとけ水とその下の水みちを特徴とするが(納口, 1984)、水みちの存在は確かめていない。しかし、凹みがほぼランダムに形成されているとみられる点や、底部にアカシボ物質が堆積し、アルベードが低下して融雪が凹みの中央を中心に周囲よりも活発になる点を考慮すると、雪エクボの発達した段階の可能性が高いとみられる。

3. 尾瀬沼におけるアカシボの発達

尾瀬沼ではアカシボは湖内と湖岸の湿地帯に出現する(野原ほか, 2012)。湿地帯におけるアカシボの発達過程は尾瀬ヶ原と同様に進行すると考えられる。しかし、尾瀬沼では湖水の侵入があり、また連続観測がなされていないため、発達の全過程は明らかではない。尾瀬ヶ原での発達過程を適用するなら、Stage 1とStage 4, Stage 5の状態を観察できることは確認できた。以下尾瀬沼湖内におけるアカシボの発達過程について述べる。

3.1 アカシボ発生地域の環境

尾瀬沼は標高1665m、面積18.3km²、最大水深9mの堰き止め湖である。沼尻川と東電取水口より流出するが約90%は東電取水口より流出する(内山, 1982)。最寒月は2月上旬で平均-9.1°C(1988-1997)、平均302(±56)cmの最大積雪があり(1993-1997年の平均—福原計算)、平年の積雪期間は11月上旬-5月下旬である(菊池, 1999)。1949年より東京電力株式会社による取水(図8A)がなされており、冬季減水期では11月下旬から3月下旬まで湖面は3m程度低下し、4月上旬から5月中旬にかけて一気に3m回復する(野原, 2012)。2004年、2005年の4月下旬の実測ではそれぞれ6.0, 11.8cm/日上昇した。アカシボの発達期はこの春の増水期にあたり、調査は最大水位のほぼ直前の時期に行われている。

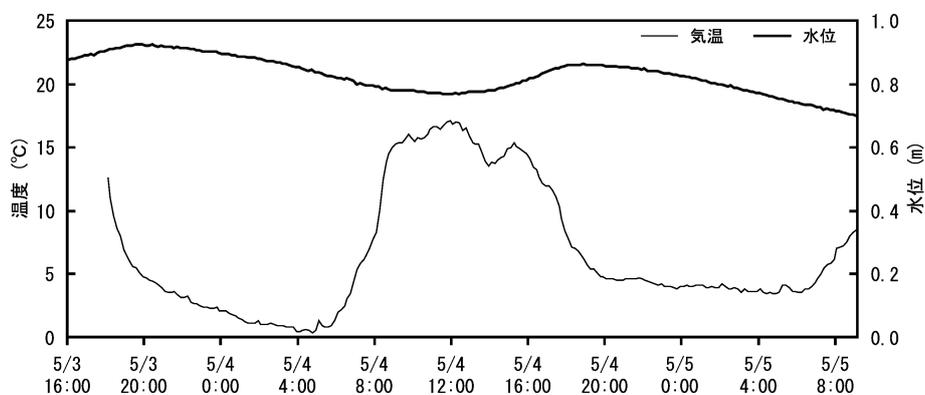


図7：尾瀬ヶ原山の鼻における気温(A)と見本園アカシボ地帯の積雪中における水位変化(B)。気温はアカシボ発生地帯から約200m離れた山の鼻炊事小屋に設置した温度ロガー(ホボU20)で測定した。水位は直径4cmのコア掘削跡に水位ロガー(ホボU20)を設置した。2008年5月3日16:00より5月5日8:20まで10分間隔で測定。積雪は115cm、Stage 2 アカシボ中期の状態。

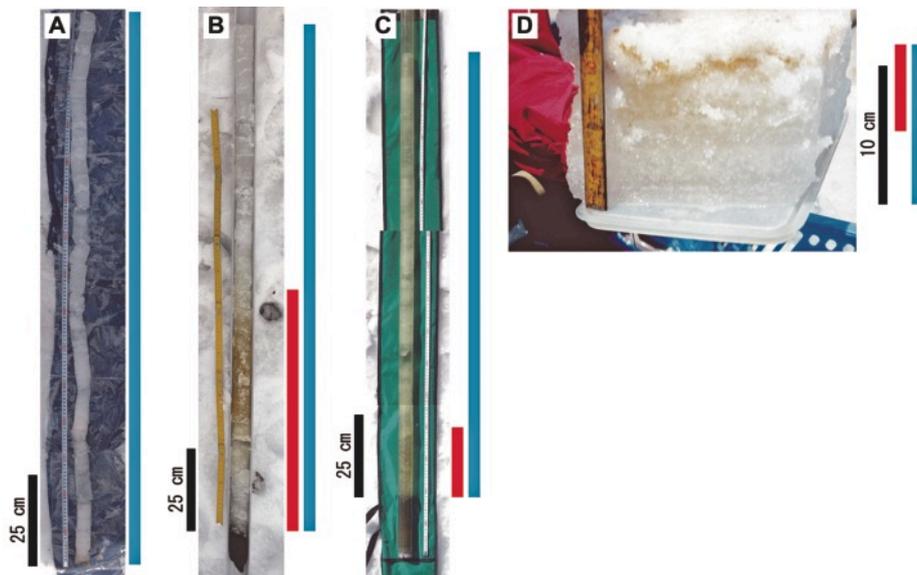


図 10：尾瀬沼長蔵小屋沖におけるアカシボの発達。A：2006 年 4 月 29 日，積雪約 240 cm，積雪内水位 140 cm，図 9 A に対応，B：2008 年 4 月 27 日，湖底からの積雪約 150 cm，図 9 B に対応，C：2004 年 4 月 29 日，湖底からの積雪約 110 cm，図 9 C に対応，D：2001 年 5 月 18 日，積雪約 20 cm。図 9 D に対応。図中の赤カラムはアカシボ雪の高さ，水色カラムは積雪内水位を示す。

あると推定された。

積雪が約 150 cm では，雪原表面の着色は観察されなかったが，積雪内水位はほぼ 130 cm で，踏み跡には湖水が湛水する状態であった（図 9 B，図 10 B）。積雪最下部には水の層は形成されていなかった。この時期のコアは約 55 cm までアカシボが発生しており（図 10 B），尾瀬ヶ原の Stage 1 に相当する段階であった。

積雪が約 110 cm の状態では，積雪内水位は，表面まで完全に達していた（図 9 C，図 10 C）。いくつかの場所において尾瀬ヶ原で観察されるアカシボ物質が吹き出した状態が見られた（附図 1 L）。全体的に雪原表面の着色は見られなかったが，部分的に赤褐色に着色するところも観察された。アカシボは雪コアの約 40 cm まで達していた。尾瀬ヶ原における Stage 2 のアカシボ中期に近い状態であった。この時点では湖底には約 10 cm の水の層が形成されていた。この後の発達の連続的過程は現時点では追跡できていない。

融雪がさらにすすみ尾瀬ヶ原における Stage 3（アカシボ最盛期）から Stage 4（アカシボ終期）に近い状態は，湖面中央部が開水した状態において観察される（図 9 D）。湖面に，約 30～40 cm の氷の状態で浮き，内部が赤褐色に着色し，さらに表面にアカシボ物質が付着した状態となっている（図 10 D）。表面の赤褐色物質は，すでに融雪が進行し，浮遊状態となったもの（図 9 E）が付着したと推定される。これらは気泡に富み，湖内を浮遊している。

融雪が進み，湖面が完全に開いた状態では，アカシボ物質は沈降して湖底に堆積するものと思われる（Stage 5 のアカシボ残存期）。コカナダモの分布する地帯では，

葉上に堆積し，茎葉自体が赤褐色に着色している状態が観察される（図 9 F）。コカナダモ上や湖底に堆積したアカシボ残存物が秋期まで残っているかについては確認できていない。

4. アカシボ発生地帯の土壌（湖底泥）—雪界面の溶存酸素濃度

すでに述べたようにアカシボが発達している地帯の土壌と雪の界面には尾瀬ヶ原では主に融雪水が，尾瀬沼ではスノージャム状態で湖水が湛水している。アカシボ発生初期の雪コアを採集した跡に貯留する水について溶存酸素濃度を測定した。尾瀬ヶ原ではアカシボ発生地域では溶存酸素濃度が低下していることが観測されているが（福原ほか，2006，2012），その後の結果も含めてまとめたのが表 3 である。対照地点においてもわずかな水が湛水している場合もあり，溶存酸素濃度は平均 65% で低い値であったが，尾瀬ヶ原のアカシボ地帯ではさらに低く，平均で 21% であり，明らかに飽和以下であっ

表 3：アカシボ発生初期（Stage 1，Stage 2）における雪-土壌-界面に湛水している水の溶存酸素濃度（%）。尾瀬ヶ原は 2000，2001，2007，2011 の調査結果，尾瀬沼は 2003-2006 の調査結果をまとめている。雪コア（直径 4 cm）の掘削跡から二口注射器により試水を採集し，ウインクラー法により測定。2011 年は蛍光式溶存酸素計により測定。対照は見本園のアカシボの発生を見ない地帯で測定。

アカシボ地帯	平均	SD	最大	最少	地点数
尾瀬ヶ原見本園	21.2	20.2	63.7	1.3	18
尾瀬沼長蔵小屋沖	78.0	22.3	98.2	0.2	17
対照（見本園）	64.7	16.7	83.1	34.3	5

た。

尾瀬沼においても湖底面の溶存酸素濃度は飽和以下であったが、尾瀬ヶ原に比較すると平均値は高い値であった。しかし、極めて低い無酸素状態の時期も観測された。これは、春期の水位の上昇にともなって、酸素のある程度豊富な湖水が積雪下部から侵入する時期的な違いが反映していると考えられる。水位の上昇する4月上旬前などの早い時期の観測が必要である。

これらの結果は、明らかにアカシボ地帯の土壤（湖底）—雪界面は溶存酸素濃度の低い、還元的な環境になっていることを示している。多くの場合、アカシボ発生地域の界面の水（雪間隙水）からは濃度の高い Fe^{2+} が検出される（落合ほか，2012）ことからこの点は支持される。ある程度の積雪があれば、土壤との界面はほぼ 0°C に保たれ、 CO_2 が放出されているという知見も多く（Penny and Pruitt, 1984; von Bochovet et al., 2000; Liptzin et al., 2009）、微生物の活性があることが知られている（Coxson and Parkinson, 1987; von Bochovet et al., 2000; Brooks et al., 2005）。また、浅田（1957）は尾瀬ヶ原河川の冬期の渇水期における異常流出の原因を考察して、湿原の主体をなす泥粘土層は、積雪以前の降水を徐々に吸水しているが積雪期に入ってから、次第に増加する積雪荷重により圧縮を始め、それに伴い保有水の河川流出が強制されるとし、湿原は不凍結で、常に著しい保水過剰が積雪期間中続いていることが推定出来るとしている。すなわち長期間界面付近は湛水状態にあり、微生物の活性により、酸素が消費され、貧酸素状態となっていると推定される。

この還元的環境の形成がアカシボの発生や土壤動物起源と思われる無脊椎動物が雪中へ移動する原因となっていると考えられている（Fukuhara et al., 2002, 2010; 福原ほか，2006，2012; 大高，2012; 大高ほか，2008）。

5. 尾瀬ヶ原と尾瀬沼のアカシボの比較

アカシボ発生のメカニズムについて、アカシボ粒子の形成を含めて現時点では解明されていない。しかし、尾瀬ヶ原、尾瀬沼におけるアカシボ発生時における比較からいくつかの共通点が挙げられる。(1)活発な融雪時に起こること、(2)発生時には土壤（湖底）—雪界面が尾瀬ヶ原では融雪水により、尾瀬沼ではスノージャムにより、飽和含水状態となっていること、(3)土壤（湖底）—雪界面の雪間隙水の溶存酸素濃度は低く、還元的な環境が形成されていること、(4)形態的には酸化鉄を主成分とするアカシボ粒子を含むこと、などである。雪中での酸化鉄の形成の概略は、界面や界面下部の還元的な環境下で鉄の還元が起こり、雪間隙水の中を Fe^{2+} が上昇するにつれて、上部から空気中や融雪水中の酸素によっ

て酸化されるプロセスによって説明可能であろう（落合ほか，2012）。しかし、酸化鉄粒子を形成する反応が微生物や藻類の関与する生物学的反応によるのか（山本ほか，2012）、生物の関与しない反応により、主体であるアカシボ粒子が形成されるのかについての課題が依然として残る。

6. おわりに

アカシボ雪の中には低温化で活性を持つ様々な微生物学的な反応、特に鉄の酸化や還元、メタン酸化に関与する微生物の存在が確認されている（Kojima et al., 2009）。アカシボ粒子が藻類（*Hemitoma* 属の一種）の休眠孢子であるという見解もある（Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006; 山本ほか，2006）。しかし、その後の尾瀬沼のアカシボの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., 2010）ことから、生物起源については疑問な点も提出され、その本体は現時点では不明である。この粒子形成のメカニズムの解明が大きな課題である。また、アカシボ雪の中に、貧毛類、水生昆虫、底生カイアシ類などのさまざまな無脊椎動物が高密度で存在することも知られている（Fukuhara et al., 2002; 福原ほか，2006; 大高ほか，2008; 大高，2012）。これらの生物の低温下における適応の課題もある。

酸化鉄の結晶構造や形成に関する多くの研究が高温条件下で行われている中で（安藤，1966; 木山，1976）、田畑ほか（1999）は 5°C （ $\text{pH}=9$ ）において、酸素供給速度を低く設定すると Magnetite (Fe_3O_4) の単相が形成され、流量を多くすると Goethite ($\alpha\text{-FeOOH}$) が形成されるとした。アカシボ粒子の結晶学的な課題も残るが、粒子の形成が生物的であれ、無生物的であれ 0°C という極めて低温下で形成される酸化鉄結晶である点についても興味深い面がある。

「アカシボ雪」に関係する生物学的、化学的知見は集積されつつあるが、アカシボ粒子形成のメカニズム、尾瀬沼湖内の界面における還元過程の発達の検証などの課題も残る。また、尾瀬地域において、さまざまな様相で出現する「アカシボ」についての記載的な調査は必ずしも十分ではない。ここに尾瀬地域に出現するアカシボのいくつかの側面を附図1として記録し、今後の参考に供したい。

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。尾瀬沼の調査に当たっ

ては福島県尾瀬保護指導委員会の調査の一部として許可の範囲内で実施した。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、現地においては山の鼻ビジターセンター（尾瀬保護財団）および尾瀬沼ビジターセンター（同）にアカシボの発生状況の情報や調査機材の保管などについて、調査上の便宜をはかっていただいた。記して感謝申し上げたい。

引用文献

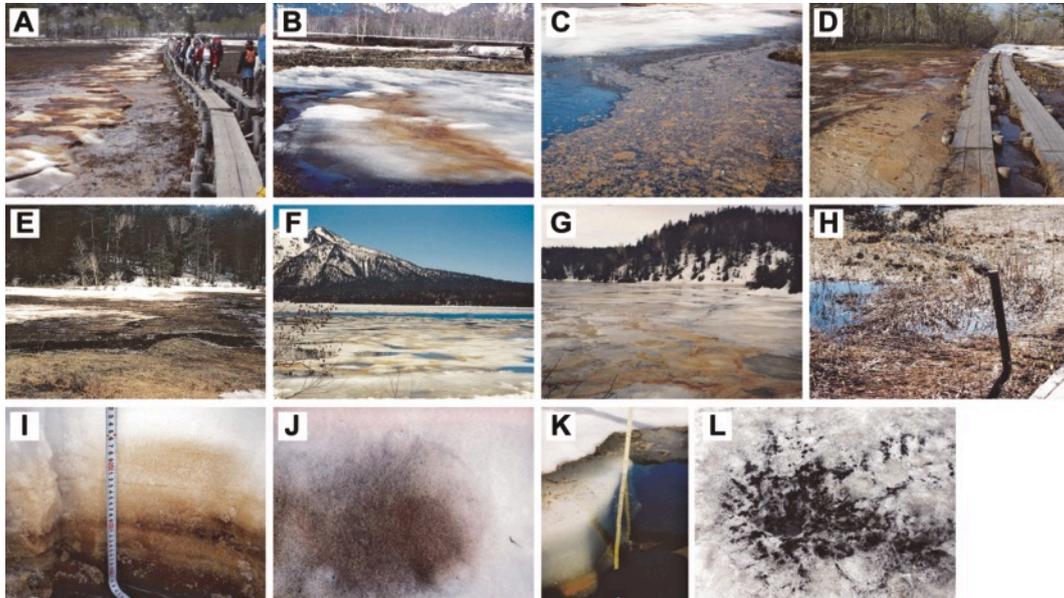
- 安藤徳夫 (1966) 各種酸化鉄の水溶液中での生成とその物性. 粉体および粉末冶金, **13**, 1-12.
- 浅田暢彦 (1957) 尾瀬原湿原の河川流出に対する影響. 雪氷, **19**(6), 169-171.
- Brooks, P. D., D. McKnight, K. Elder (2005) Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes. *Glob. Chang. 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.
- 藤岡敏夫, 田畑忠司, 木下誠一 (1963) 尾瀬沼スノーギャム調査. 低温科学 (物理篇) **21**, 95-115.
- 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.
- 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. 低温科学. 物理篇, **44**, 37-48.
- 金井弘夫 (1999) 尾瀬ヶ原の池沼地図と水生植物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), 274-288. 尾瀬総合学術調査団, 東京.
- 菊地慶四郎 (1999) 尾瀬の気候解析 気温. 降水量. 積雪深について. 尾瀬の自然保護, **22**, 8-24.
- 木山雅雄 (1976) 水酸化鉄 (II) (III) の化学. 粉体および粉末冶金, **23**, 77-84.
- 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.
- 栗田秀男, 峰村 宏, 大森威宏 (1988) 尾瀬沼におけるコカナダモ侵入後の大型水生植物群落. 尾瀬の自然保護, **11**, 33-57.
- 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.
- 西村 満, 吉弘雅士 (2008) 尾瀬山ノ鼻地区の気象30年—1977~2006年の気象観測結果による平年値と変動傾向の算出, 尾瀬の自然保護—30年間の取り組み—(群馬県尾瀬保護専門委員会編集), 187-199, 群馬県自然環境課尾瀬保全推進室, 上海印刷, 群馬県.
- 野原精一 (2012) 尾瀬の自然環境の概要. 低温科学, **70**, 9-20.
- 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.
- 納口恭明 (1984) 雪えくぼのパターン形成 I. 国立防災科学技術センター研究報告, **33**, 237-254.
- 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.
- 大高明史 (2012) 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.
- Ohtaka, A., A. Ujiie, and S. F. Mawtari (1988) Composition and abundance of zoobenthos in the profundal zone of Lake Oze-numa in Central Japan. *Jpn. J. Limnol.*, **49**, 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, Jr. (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.
- 田畑勝弘, 榮雄一郎, 北山和弘, 丁子哲治 (1999) マグネタイト低温合成における酸素供給速度と反応温度との関係. エコテックロジー研究, **5**, 248-249.
- 高橋修平 (1979) 融雪面の窪み模様に関する研究. 低温科学 (物理篇), **37**, 13-46.
- 内山征洋 (1982) 尾瀬沼およびその周辺におけるメチレンブルー活性物質の分布. 陸水学雑誌, **43**, 39-43.
- Takeuchi, N., S. Kohshima, and K. Seko (2001) Structure, formation, darkening process of albedo reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **33**, 115-122.
- 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.
- 若浜五郎 (1968) 積雪内への融雪水の滲透. 雪氷, **30**(6), 175-188.
- 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, 大高明史, 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.

吉田順五 (1965) 融雪水の積雪内渗透. 低温科学 (物理篇), **23**, 1-16.



附図 1: 尾瀬地域に発達するアカシボのさまざまな様相.

A: 上田代木道沿い (2006年6月4日), B: 牛首近くの池澁 (1999年5月9日), C: 上ノ大堀川を流れるアカシボ物質 (1999年5月9日), D: 研究見本園西側木道の山側 (2006年6月3日), E: 大江湿原奥 (2001年5月19日), F: 尾瀬沼山荘前 (2001年5月19日), G: 小沼 (2001年5月19日), H: 沼尻湿原 (1998年5月9日), I: 見本園リュウレの雪断面 (2007年4月29日) J: 最も初期のプール状アカシボ (見本園, 1999年5月8日) K: 底部にアカシボを有する浮き氷 (尾瀬沼, 2003年4月27日), L: 尾瀬沼長蔵小屋前 (2000年5月3日), M: (2007年4月29日)

アカシボ物質の化学的側面

落合 正宏¹⁾, 山本 鎔子²⁾, 野原 精一³⁾, 福原 晴夫⁴⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

群馬県尾瀬ヶ原と尾瀬沼において, 1999年より2008年のアカシボ発生期間に, アカシボを含む積雪, 間隙水を採取し, アカシボを含む積雪, 間隙水中の金属元素を分析した. アカシボ物質は地質学的起源を含め様々な金属元素を含むが, 主たる構成金属は鉄であり, その割合は測定された金属元素の約95%を占めた. アカシボ物質の赤色が酸化鉄であることを示す. アカシボ物質は酸化環境に存在するにもかかわらず, 常に Fe^{2+} が共存していた. 鉄全体に対する Fe^{2+} の割合は, アカシボ物質の状態により大きく変動した. 酸化環境でも安定に存在する Fe^{2+} の一部が有機錯体として存在することが示唆された. アカシボ物質が金属としてほとんど鉄のみより構成されることは, アカシボ物質の核の外周が親鉄有機物により覆われ, その有機物に Fe^{2+} が結合し, 酸化環境で鉄酸化物となり, アカシボ物質は赤色を呈するのであろう.

Chemical profile for Akashibo material

Masahiro Ochiai¹, Yoko Yamamoto², Seiichi Nohara³ and Haruo Fukuhara⁴

The snow core and interstitial water including Akashibo material were taken at Ozegahara mire and Ozenuma Lake, Gunma prefecture, during Akashibo generating season from 1999 to 2008, and analyzed for some metal elements with ICP-AE and atomic absorption spectrophotometer. The core metal element which composed Akashibo material was iron and accounted for more than 95% among the metal elements, although a variety of metal elements from earth's crust were measured in Akashibo material. The results indicated that the red color of Akashibo material was formed by oxidized iron. Ferrous iron coexisted always in Akashibo material despite Akashibo material being in the oxic condition. The ratio of ferrous iron to total iron largely varied due to the conditions setting up Akashibo material. A part of ferrous iron which stably existed even in oxic condition was suggested for being existence as organic complex. The fact that the iron was almost only metal making up Akashibo material might indicate that core of the Akashibo material was covered by specific organic compounds being siderophile. Akashibo material might be red color as resulting oxidation of ferrous iron connecting to the siderophile organic compounds in oxic condition.

キーワード: アカシボ物質, 鉄化学種, 酸化-還元状態, 鉄親和性物質, 積雪コア, 間隙水, 尾瀬

Akashibo material, iron speciation, redox condition, siderophile ligand, snow core, interstitial water, Ozegahara mire and Ozenuma Lake

1. はじめに

積雪の表面が赤やピンク等に着色する現象は世界各地の積雪地帯で広く知られている. これらの赤雪の主たる原因は寒冷地で夏季の限定された日射でも生息できる藻

類が増殖し, 藻類の持つ色素により雪上が呈色したものである (小林, 福島: 1952 A, B, Hardy and Curl, 1972). 群馬県尾瀬地域および東北地方の一部積雪地域において, 積雪表面が赤褐色に着色する現象が見られる (Fukuhara et al. 2002, Yamamoto et al. 2006). 尾瀬に

1) 元徳島文理大学理工学部; 責任著者

2) 元明治大学農学部

3) 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター

4) 新潟大学教育学部

¹ 69-1-1401, Hamano-cho, Takamatsu-Shi, Kagawa Pref.

760-0011 JAPAN

E-mail: ochiai@fe.bunri-u.ac.jp

² 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo 194-0042, Japan

³ Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies, Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan

⁴ Faculty of Education, Niigata University, Igarashi, Niigata 950-2181, Japan.

おけるこの現象はアカシボと呼ばれ、赤褐色の着色は土壌の色とも異なり、金属酸化物様の呈色を示す。アカシボは積雪状態では積雪の上を覆い、融雪にともない地上に沈着する。アカシボの生成に関して尾瀬の湿地に存在する鉄分が毛管現象により積雪中を上昇し、鉄サビとなり積雪上に存在するために赤色に見える可能性もあるが、毛管現象により溶解性の鉄があればどの量、積雪中を上昇し、アカシボ物質として積雪上に蓄積することは考えにくい。単純な鉄サビとする化学的機構とは別の機構を考えることが必要である。アカシボは尾瀬ヶ原の他、尾瀬沼においても観測され、発生機構を単純な無機的酸化過程と決めつけることには無理がある。我々は、尾瀬ヶ原と尾瀬沼において、アカシボが形成された積雪期の雪コアに存在するアカシボ物質と積雪融解水中の金属元素 (Fe, Mn, Al, Si) を測定し、アカシボの化学的特徴を把握することにより、化学的な側面よりアカシボ現象の解明を試みた。

2. 調査方法

2.1 試料採取地点

群馬、新潟、福島 の 3 県にまたがる尾瀬地域の西部に位置する山の鼻、尾瀬植物研究見本園 (以下、見本園)、および尾瀬沼においてアカシボ発生の時期に試料を採取した。見本園の面積は約 0.13 km² で、このうち北側の特定範囲にアカシボが毎年ほぼ同じ場所に観測される。アカシボが発達する地帯の地形や植生については別に記述する。尾瀬沼では、アカシボが観測される、夏季には水面となる、岸から一定距離の地点で積雪試料、積雪中の間隙水を採取した。

2.2 試料採取

2.2.1 アカシボ物質

積雪上に蓄積したアカシボの場合、葉さじにより積雪表面のアカシボ物質を採取した。アカシボ発達段階の末期において、アカシボ物質が積雪上を覆っている場合には、覆っている物質はほとんど全てアカシボ物質である。ただし、時間の経過にともない大気降水等の供給により、不純物を含む状態となる。積雪表面が赤変したアカシボの場合には、アカシボ物質ともに積雪部分を採取した。積雪中に存在するアカシボ物質は積雪を融解後、沈殿物として溶液と分離し、アカシボ物質を集めた。

2.2.2 積雪コアとアカシボ物質の採取

見本園と尾瀬沼のアカシボ発生地帯において、1999年5月から2009年5月の間にほぼ同時期に約10回の試料採取を行った。直径4cmの亚克力製コアサンプラーを雪中に打ち込み、雪コアを採取した。雪コアを採取後、アカシボ物質を含む着色部分をその色の濃淡に対応して、カットし、50 ml ポリエチレンボトルに入

れ、さらにO-フェナントロリンを約0.5 ml 添加し、よく振り混ぜ、ゆっくりと融解した。融解後、融雪水と懸濁物が均一になるように混合し、適宜分配し、化学分析に用いた。雪コアのカットは着色部分を基準として行ったために、通常堆積物コア等において行われるような一定の積雪深によりカットしたものではない。積雪コアは採取時期、採取地点によりその長さが異なり、160 cm から 18 cm の範囲であり、採取されたコアの長さを積雪深とした。アカシボ発達段階としては後期から末期の状況であった。積雪深はアカシボの発生していない、あるいはアカシボ現象が顕著でない地点の方が概して大きく、アカシボ現象が顕著に見られる、すなわち後期、末期の状態では積雪深も小さかった。

2.3 溶存酸素の測定

雪コア試料を採取した穴の積雪底部より注射筒により静かに酸素ビンへ水を汲み上げ、積雪底部の水とし、現場にて直ちに固定しウインクラ法により溶存酸素を測定した。積雪底部に常に水が存在するものではなく、十分に水を汲み上げられない地点が存在した。積雪間隙水を注射筒により吸い上げる同様の方法で採取し、溶存酸素を測定した。積雪底部における溶存酸素はアカシボ現象が顕著に見られる部分において低い傾向があるものの、測定時により大きくばらついた。

2.4 分析方法

2.4.1 アカシボ物質：積雪上のアカシボ物質は赤褐色のスラリー状であり、水に溶解せず懸濁状態として存在する。懸濁状のアカシボ物質に 6 mol/L の塩酸を加え、超音波により 2 分間、溶解し、上澄み液を 0.45 μm のメンブランフィルターによりろ過し、分析に使用した。アカシボ物質はこの操作によりほとんど脱色された。

2.4.2 積雪融解水：積雪融解水および積雪底部の水に関して、Fe²⁺ と Fe³⁺ を測定することを試みた。積雪融解水および積雪底部の水は溶存酸素測定より貧酸素であり、これらの水試料は Fe²⁺ と Fe³⁺ を同時に含んでいる可能性がある。これらの水試料を未処理のまま放置すると水中の Fe²⁺ が酸化されてしまう。そのため、これらの試料水中に存在する Fe²⁺ を一定期間保持するために次の処理を行った。積雪をポリエチレン試料ビンに入れ、そこに O-フェナントロリン溶液を加え、Fe²⁺ を積雪の融解と同時に錯体とした。O-フェナントロリンにより錯体化された Fe²⁺ を含む融解水を 0.45 μm のメンブランフィルターによりろ過し、塩酸を加えて、pH2 とし、Fe²⁺ の試料とした。懸濁物を含む融解水を一部取り、塩酸を加え、超音波により 2 分間溶解し、上澄み液を 0.45 μm のメンブランフィルターによりろ過し、分析に使用した。この試料を全鉄試料とした。積雪下部の水試料に関しては、すでに懸濁化した水の状態のため、ポリエチレンビンに採取後、直ちに O-フェナントロリン溶液を加えた。溶液の一部をとり塩酸を加えて

pH 2 とし、溶液を $0.45 \mu\text{m}$ フィルターにてろ過し、全鉄の試料とし、ついで、溶液を $0.45 \mu\text{m}$ フィルターにてろ過し、塩酸を加え pH 2 として、 Fe^{2+} の試料とした。その後の操作は、積雪融雪水を溶解した後と同様に処理をした。

2.4.3 錯体鉄の分析：積雪間隙水を採取後、粒状の鉄を除くために $0.45 \mu\text{m}$ のメンブランフィルターにてろ過し、ろ過水を C 18 カラムに通し、カラム中に保持された部分を錯体鉄とした。

分析は ICP-AE (Perkin Elmer Optima 3300 ICP 発光分光分析装置) を用い、標準試料として、22 種混合標準溶液 (Perkin Elmer 製) を適宜希釈し使用した。鉄のみの分析においては、原子吸光 (SHIMADZU AA 6800 原子吸光分光光度計) を用い、標準試料として多元素混合標準溶液 (和光純薬工業株式会社) を使用した。

3. 結果と考察

3.1 アカシボ物質の金属組成

1999 年、2000 年の尾瀬ヶ原、2002 年の尾瀬沼湖上より採取されたアカシボ物質の金属元素相対組成を図 1 に示す。アカシボ物質の金属相対組成は、採取した時期、地点により若干の相異はあるものの、測定された金属の内では鉄が 95% 以上を占める。Fe の他には Al, Si, Mn, Ca, Mg が存在するが、これらは合計でも約 5% 以下でしかない。アカシボ物質の金属相対組成は採取年の違い、尾瀬ヶ原と尾瀬沼の採取場所の違いにかかわらず、類似していた。このことより、尾瀬ヶ原と尾瀬沼に

おいて観測されるアカシボ物質は類似の成分をもち、同じメカニズムにより形成されたと考えられる。

Fjordingstad et al (1973) は赤雪の原因である藻類 (*Chlamidomonas nivaris*) の金属組成を定量しているが、赤雪の原因を藻類の色素であるとし、含有する金属組成と関連させてはいない。藻類に含まれる金属のうち、人為汚染と関係する鉛などの金属について極地域への輸送を含め言及している (Fjordingstad et al, 1978)。これらの地域において赤雪を構成する *Chlamidomonas nivaris* の主要な構成金属は鉄である。鉄自体は生物にとって、微量元素として重要な役割を果たしており、*Chlamidomonas nivaris* に含まれる鉄も生体の生命維持に必要な金属として存在している (Fjordingstad et al, 1974)。本研究におけるアカシボ物質は、仮にアカシボ物質の核として生物が存在しているとしても、それは体内あるいは細胞内に鉄を含有していると言うよりは、その周囲に衣のようにしてつけているために、生理的な有効性に関しては不明である。また、細胞の外部と内部を分画して測定していないため、細胞内に含まれる鉄濃度について不明である。アカシボ物質の核としての生物については、その生物または生物群が鉄を着けている原因に関しては別の論文にて議論を行う。

3.2 アカシボ物質と鉄

アカシボ物質の鉄の供給源が積雪下の還元的土壌または底泥としても、酸化的な積雪中では酸化を受け、還元的土壌から供給された Fe^{2+} は直ちに Fe^{3+} へ酸化されることとなる。この様に酸化された結果、アカシボ物質は赤色をした酸化鉄として観測されることとなる。積雪コアの赤色部分は酸化的環境にある。この酸化的環境

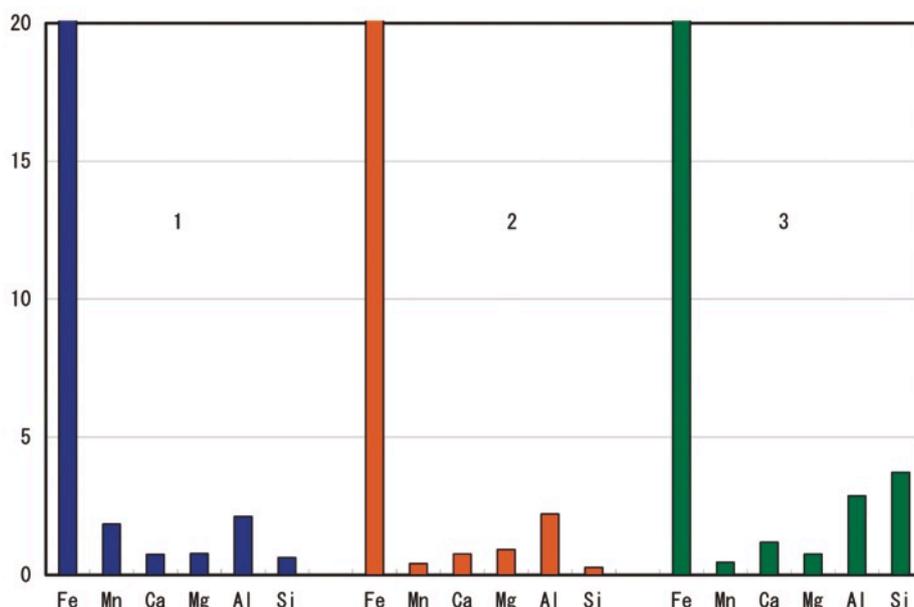


図 1：アカシボ物質の金属組成

1 と 2 は尾瀬ヶ原見本園にて、それぞれ 1999 年と 2000 年に採取したアカシボ試料、3 は尾瀬沼にてアカシボ末期に湖面に浮いていたアカシボ試料で 2002 年に採取。

縦軸：鉄濃度を 100 としたときの相対濃度

において、鉄の Fe^{2+} と Fe^{3+} が共存しているのかどうかを、検討した。酸化的环境においても、割合の違いこそあれ、 Fe^{2+} と Fe^{3+} が共存している (図2)。アカシボ物質における Fe^{2+} と Fe^{3+} の共存は溶存酸素が90%以上の酸化的环境においてさえ、一定量の Fe^{2+} が存在している。アカシボ物質との関連において、アカシボ物質が目視されない状態でも、鉄濃度の高い状態が観測され、このような酸化的条件下においても、 Fe^{2+} が存在する (表1)。アカシボ物質が全く観測されない状態においては、積雪中に一定量以上の鉄は検出されないが、この様にアカシボ物質が目視されない状態でも一定条件を整えば、雪コアー中に鉄が上昇してきている。アカシボ物質が観測される直前と考えられる積雪深において Fe^{2+} と Fe^{3+} が共存していることは、アカシボの鉄が積雪の下に存在する還元的土壤または湖底泥より供給されることを示唆する。

湖沼における、水/堆積物境界において、底層水の還

元状態への移行により、底泥より Fe^{2+} が溶出してくる現象においては、 Fe^{2+} とともに、同じレベルの Mn^{2+} が溶出してくる (Wolfgang, 1982)。しかしながら、アカシボ物質の金属成分はほとんど鉄により占められ、Mnはごくわずかである。 Fe^{2+} が還元的土壤より溶出してくると仮定すると、湖沼における場合と同様の結果が得られるべきであろう。しかしながら、アカシボ物質の金属成分はほとんどが鉄であり、アカシボ物質が形成される時点で、他の金属が排除され、鉄のみが選択的に取り込まれたと考えられる。

雪コアー中における鉄濃度は、尾瀬沼の上に積雪したものを考えると、その濃度は、我が国における降水中の平均鉄濃度、0.23 mg/L に比べて高い (半谷, 小倉, 1995)。尾瀬沼の積雪に含まれるアカシボ物質起源の鉄濃度は 10 mg/L を越える場合があり、これらの鉄の起源としては降水起源ではなく、下層から供給されている。

アカシボ物質は直径約 10 μm の粒子状をしている。

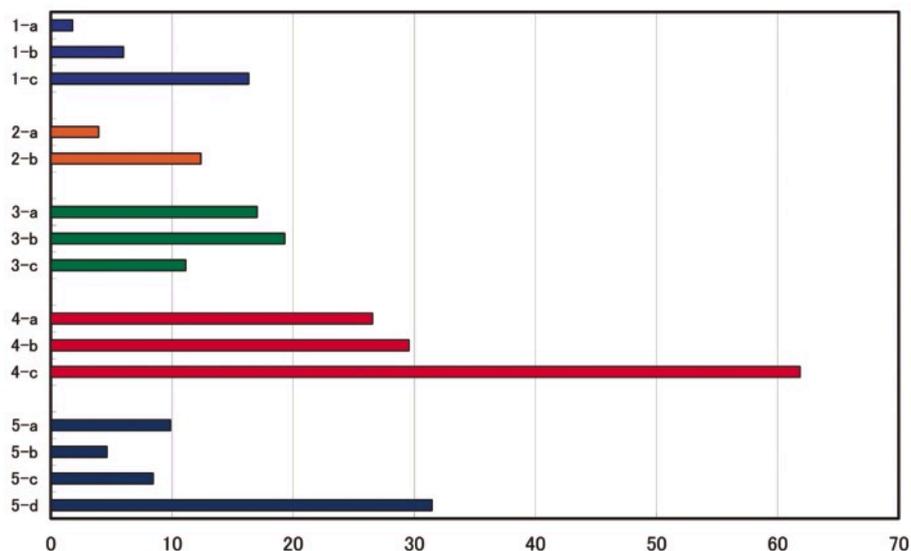


図2：アカシボ物質における鉄の存在状態、全鉄濃度に対する鉄 (II) の割合

1 は尾瀬大江湿原積雪コアー試料 (2003年4月採取) コアー深度 a: 0-10 cm, b: 10-20 cm, c: 20-30 cm

2 は尾瀬沼浮氷試料 (2003年4月採取) ; a: 上面, b: 下面

3 は尾瀬沼浮氷試料 (2003年4月採取) ; a: 上面, b: 中間部, c: 下面

4-a は尾瀬沼積雪コアー OZE-L 1, 深度 0-25 cm, 4-b は尾瀬沼積雪コアー OZE-L 3, 深度 0-25 cm, 4-c は尾瀬沼積雪コアー OZE-L 5, 深度 0-25 cm (2003年4月採取)

5 は尾瀬沼湖北試料 (2003年4月採取) ; コアー深度 a: 0-25 cm, b: 25-40 cm, c: 40-45 cm, d: 45-50 cm

横軸: 全鉄濃度に対する鉄 (II) の割合 (%)

表1：アカシボ現象下における溶存酸素状態と全鉄に対する鉄 (II) の割合

年	月日	コアー名	Stage 水あり	DO 深さ (コアー長)	コアー 下水層	DO(mg/L)	DO(%)	方法	% of Fe ²⁺ /Fe Total	アカシボ の存在
2005	4月30日	OZEL-05-2A	1	155	0	8.88	77.0	Winkker	48.0	×
2005	4月30日	OZEL-05-3A	1	145	0	8.61	74.6	Winkker	54.7	×
2005	4月30日	OZEL-05-1C	1	140	0	10.48	90.8	Winkker	73.3	○
2005	4月30日	OZEL-05-2C	1	159	0	10.78	93.4	Winkker	41.8	○
2005	4月30日	OZEL-05-3C	1		0	10.91	94.6	Winkker	17.1	○
2005	4月30日	OZEL-05-4C	1		0	11.01	95.4	Winkker	45.7	○
2008	4月27日	OLC-1	1	153	0	9.40	79.0	Winkker	74.3	○
2008	4月27日	OLC-2	1	150	0	8.69	73.0	Winkker	48.9	○

アカシボ粒子当たりの鉄含量を測定した (図3)．アカシボ粒子当たりの鉄含量は1 から 20,000 ng であり，ほとんどの粒子は 50 から 400 ng である．アカシボ粒子の正確な大きさの分布については顕微鏡観測のみで明確に数値として示すことは出来ないが，顕微鏡下で見える限り，かなり大きさはそろっている．これに対して，アカシボ粒子当たりの鉄含有量も一定であることを考えると，仮にアカシボ粒子の核があるとすると，核の周りに酸化鉄が層状に均一に付着していると考えられる．アカシボ粒子当たりの鉄含有量を平均 100 ng レベルであると考えれば，アカシボ粒子あたり，鉄原子は約 10^{17} 個

となる．酸化鉄の占める体積は酸化鉄の状態により巾があるが，核の周りへの付着状態は単層ではなく，何層か重なって存在していると考えられる．

積雪間隙水中における鉄の状態として，これまではイオン状態としては Fe^{2+} ，粒子状態としては $Fe(III)$ を考えてきた．しかし，酸化的条件下においても Fe^{2+} が常に存在することより， Fe^{2+} が錯体として存在していることが考えられる．C 18 カラムへの吸着による錯体鉄を推定した．積雪コアの赤色部分は酸化的であるにもかかわらず Fe^{2+} の存在が O-フェナントロリンとの反応により推測される．C 18 カラムへ吸着されたと考

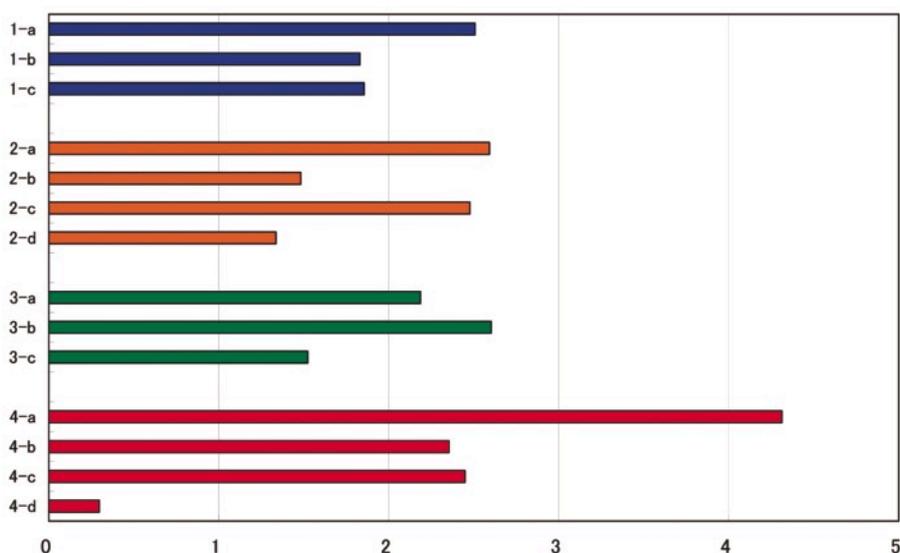


図3：アカシボ粒子当たりの鉄濃度

1 は尾瀬沼積雪コア OZE-L 1 (2003 年 4 月採取)；コア深度 a：25-60 cm，b：60-100 cm，c：100-123 cm
 2 は尾瀬沼積雪コア OZE-L 3 (2003 年 4 月採取)；コア深度 a：0-25 cm，b：25-60 cm，c：60-100 cm，d：100-150 cm
 3 は尾瀬沼積雪コア OZE-L 4 (2003 年 4 月採取)；コア深度 a：0-35 cm，b：70-105 cm，c：105-145 cm
 4 は尾瀬沼湖北試料 (2003 年 4 月採取)；コア深度 a：0-25 cm，b：25-40 cm，c：40-45 cm，d：45-50 cm
 横軸：アカシボ粒子当たりの鉄濃度 (log) ng/akashibo particle

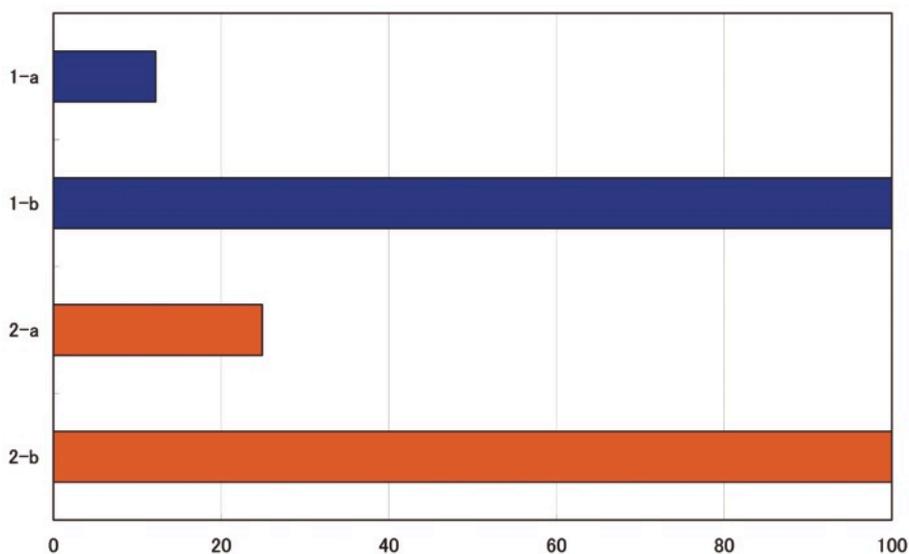


図4：鉄 (II) を 100 とした時の錯体鉄の相対割合

1 は尾瀬沼積雪コア間隙水 OLI-3 (2008 年 4 月採取)；a：鉄 (II)，b：錯体鉄
 2 は尾瀬沼積雪コア間隙水 OLI-2 (2008 年 4 月採取)；a：鉄 (II)，b：錯体鉄
 縦軸：錯体鉄/鉄 (II) の割合 (%)

えられる部分は、 Fe^{2+} として測定される部分の約 20% であることが示唆された (図 4)。積雪および間隙水中に存在する Fe^{2+} の大部分はイオンの状態で存在するが、このイオン状態を安定化させる機構については今後の課題として残されている。

4. まとめ

アカシボ物質を化学組成より見ると、次のようになる；1) アカシボ物質の主たる金属成分は鉄であり、鉄以外の元素は基本的な成分ではない、2) アカシボ物質の鉄は積雪の下にできた薄い水の膜により形成される還元土壌または湖底泥より溶出してくる、3) アカシボ物質が出来るメカニズムは尾瀬ヶ原と尾瀬沼で違いはない、このことは、尾瀬沼ではアカシボ物質が形成されるためには、冬季の低水位時にアカシボ物質が発生する地帯では、冬期間の積雪がシャーベット状となり、沼の底まで達していたと考えられる。

化学的側面からアカシボの形成を考えると、次のように考えることが出来る；1) アカシボの中心に藻類の核が存在する場合、鉄が藻類の周囲を覆うことにより、光合成が不可能となり、増殖が出来ない。増殖をするためには、酸化と還元状態の繰り返しにより、藻類の周囲の鉄が付着と溶解を繰り返すことが必要である。このような環境を積雪内部が一定期間提供することにより、アカシボが大量に発生する、2) アカシボの中心にバクテリア集合体の核が存在する場合、酸化還元環境により提供される Fe^{2+} 、 Fe^{3+} 、メタンのような還元性物質の働きによりバクテリアの増殖と土壌からの Fe^{2+} の供給と大気による酸化作用の微妙な組み合わせによりアカシボが大量発生する、3) アカシボの中心に核となる生物が存在しない場合、還元的環境で発生したメタンのような気体があわ粒となり、その周囲に Fe^{2+} が付着、酸化環境において酸化され、アカシボが大量発生する。

いずれの場合においても、アカシボ物質はほとんど鉄のみで出来ている、ただし中心の核が有機体であるかどうかについては無視する。アカシボ物質が形成される現場において、鉄以外の成分も土壌成分として存在しているわけである。このような状況においても鉄のみを付着させると言うことは、何らかの鉄親和性物質が鉄を引きつけていると考えられる。この鉄親和性物質については、推定でしかないが、このような物質がフィールドに存在し、またその様な物質を生産する生物が (大量に) 生息していることは興味深いことである。

謝辞

本研究は、「干潟等湿地生態系に関する重点国際共同研究」(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。尾瀬沼の調査に当たっては、福島県尾瀬保護指導委員会の調査の一部として許可の範囲内で実施した。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。記して感謝申し上げたい。

引用文献

- Einer Fjerdingstad, (1973) Accumulated Concentrations of Heavy Metals in Red Snow Algae in Greenland, *Schweizerische Zeitschrift fuer Hydrology*, **35**, 247-251
- Einer Fjerdingstad, Leif Vanggaard, K. Kemp and Erik Fjerdingstad (1978) Trace elements of red snow from Spitsbergen with a comparison with red snow from East-Greenland (Hudson land), *Arch. Hydrobiology* **84**, 120-134
- Erik Fjerdingstad, K. Kemp, Einer Fjerdingstad and Leif Vanggaard, (1974) Chemical analyses of red "snow" from East-Greenland with remarks on *Chlamydomonas nivalis* (Bau.) Wille, *Archif. fur Hydrobiology* **73**, 70-83
- 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. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, **28**, 1645-1652
- John T. Hardy and Herbert Curl, Jr. (1972) The Candy-Colored, Snow-Flaked Alpine Biome, **9**, 74-78
- Wolfgang Balzer, (1982) On the distribution of iron and manganese at the sediment/water interface: thermodynamic versus kinetic control, **46**, 1153-1161
- Yamamoto, Y., M. Ochiai et al (2006) Spring red snow phenomenon caused by iron accumulated around algal spores in alpine mires in Japan, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **29**, 1947-1950
- 小林義男, 福島博, (1952) 日本における赤雪と緑雪に就て I, *植物学雑誌* **65**, 77-85
- 小林義男, 福島博, (1952) 日本における赤雪と緑雪に就て II, *植物学雑誌* **65**, 128-136
- 半谷高久, 小倉紀雄 (1995), *水質調査法* pp 53, 丸善 (東京)

積雪中の融解水による藻類粒子の垂直移動

山本 鎔子¹⁾, 林 卓志^{2,8)}, 落合 正広³⁾, 福原 晴夫⁴⁾,
野原 精一⁵⁾, 北村 淳⁶⁾, 尾瀬アカシボ研究グループ⁷⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬ヶ原湿原および尾瀬沼では毎年5月から6月の融雪期にアカシボと呼ばれる赤雪現象が生じる。赤雪の原因は、およそ10 μmの径をもつ赤褐色の球状の緑藻 *Hemitoma* sp. 胞子に起因するので、この胞子の被壁は酸化鉄が付着し赤褐色を呈している。この胞子は湿原表層部の融雪水の動きに従って積雪下層部から上層部に向かって動くことにより起きると考え、この可能性を検討するために、アクリル製の円筒型コアを用いて実験を行った。雪を詰めたコア（雪コア）の下層部にアカシボの粒子あるいはアカシボの粒子とほぼ同じ径をもつ *Chlamydomonas* を添加し、積雪下層部に融雪水の存在する現場と融雪水のない現場にそれぞれ埋設し、一定時間後にアカシボ粒子あるいは *Chlamydomonas* の動きを調べた。融雪水の存在する地点においてのみ下層部のアカシボ粒子および *Chlamydomonas* は雪コアの上層部に向かって動くことが観察された。この結果から、雪コア内の粒子は積雪下層部から雪面に向けて、融雪水の動きにともなって移動する可能性が高いと結論した。

Vertical movement of algal particles in melted snow

Yoko Yamamoto¹, Takashi Hayashi^{2,8}, Masahiro Ochiai³, Haruo Fukuhara⁴,
Seichi Nohara⁵, Jun Kitamura⁶ and Oze Akashibo Research Group⁷

The red snow phenomenon called 'Akashibo' is usually observed from May to June during melting snow time in Ozegahara mire in Japan. The striking red coloration was mainly caused by the reddish-brown spherical particles with the diameter of about 10 μm that are the spores of a green alga, *Hemitoma* sp. covered with iron oxide. These spores are enriched at the ground surface below the snow at the beginning, and their enrichment shifts to the upper layer as snow melting proceeds. It was thought that this shift is generated by movements of the spores from the lower layer to the upper layer. To test this possibility, we put acryl tubes containing snow with the spores at the bottom part on the mire at several different sites. Vertical movement of the spores toward the top part was observed only in the tubes which were put on the sites where snow melting water was present underneath the snow. These results support the idea that a flow of snow melting water toward the snow surface caused the movement of the spores from the lower layer to the upper layer.

キーワード：赤雪, 尾瀬湿原, 粒子の移動メカニズム

Red snow, Oze mire, Movement mechanism of algal particles

- 1) 〒194-0042 東京都町田市東玉川学園 1-28-5; 責任著者 E-mail: maya.yamamoto@nifty.com
- 2) 元明治大学農学部 〒214-8571 神奈川県川崎市多摩区東三田 1-1-1
- 3) 元徳島文理大学工学部 〒769-2193 香川県さぬき市志度 1314-1
- 4) 新潟大学教育人間科学部 〒950-2181 新潟市五十嵐二の町 8050
- 5) (独)国立環境研究所 〒305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2
- 6) (株)グリーンシグマ 〒950-2042 新潟市坂井 700-1
- 7) 連絡先：福原晴夫
- 8) 現在：ヤマハ発動機 KK 〒437-0061 静岡県袋井市久能 3001-10

¹ 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo

194-0042, Japan.

² Faculty of Agriculture, Meiji University, Kawasaki, Kanagawa 214-8571, Japan.

³ Faculty of Engineering, Tokushima Bunri University, Sanuki, Kagawa 769-2193, Japan.

⁴ Faculty of Education and Human Sciences, Niigata University, Niigata 950-2181, Japan.

⁵ National Institute, for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan.

⁶ Green Sigma Cooperation, 7001 Sakai, Niigata 950-2042, Japan

⁷ refer to H. FUKUHARA

⁸ present address; Yamaha Motor Co., Ltd. 3001-10 Kunou, Fukuroi-shi, Shizuoka 437-0061, Japan.

1. はじめに

雪の彩色現象は世界各地で報告されており (Kol, 1964; Fjerodingstad et al., 1974; Müller et al., 1998; Hoham and Duval, 2001), 本邦においても高山地帯 (Fukushima 1963; Yamamoto et al., 2004) また東北地方 (山本ら, 2006, 井上・吉田, 1978) において融雪期に赤, 黄, 緑色などに雪が彩色されることが知られている. 一般に赤雪は *Chlamydomonas* の孢子が原因であり, 尾瀬においてもこの藻よるものであることが古くから報告されている (Fukushima, 1963). 尾瀬ヶ原や尾瀬沼ではこの赤雪をアカシボとして古くは二三の紀行文 (武田, 平野) のなかで毎年5月から6月の融雪期に雪面が赤褐色化することが記載されている. 前報で述べたように, 現在のところ, この現象は緑藻, Phacotaceae 科 *Hemitoma* sp. の孢子表面に付着した多量の酸化鉄によるものであると考えられている (Fukuhara et al., 2002; 山本ら, 2006). 彩雪が著しい場合には, 融解水 1 mL あたり約 $10^6 \sim 10^7$ 個の孢子が計測されている. しかしこの藻類の栄養細胞から孢子形成に至るまでの過程や雪の表面が着色していく過程について十分に解明されていない. 雪の中における孢子の分布状況 (山本ら 2006) からは, 少なくともこの孢子は降雪前に湿原の表層で増殖したのち, 温度の低下に伴い, 孢子を形成し, 積雪後は湿原表層にとどまり, 融雪期に湿原表層を流れる融雪水に浮遊して雪の中を上層部に向けて動き雪の表面に顕れ出て雪を赤褐色化させ, いっそう融雪を加速させたものであろうと推測している (山本ら, 2006).

本研究では, 雪面の赤褐色化は, 湿原表層に生息した藻の孢子が積雪の下層から雪表面に向けて移動した結果であろうと考え, 雪の中を孢子が移動する可能性を実験的に追跡した.

2. 実験方法

アカシボ粒子が積雪中を移動する可能性を調べるために, 内径 5 cm, 長さ 1 m のアクリル製円筒コア (山本ら, 2006) を用意した. 円筒コアを尾瀬沼の積雪表面から底に向かって鉛直に貫入させ雪の詰まったコア (雪コア) を採取した. 雪コアの採取地点は積雪 1 m 以上の深さがあり, 全層とくに積雪下層部の融解水中にアカシボおよびその他の藻類が顕微鏡下で観察されない, かつ埋設地点に近い場所 (約 2 m 離れる) を選んだ. このようにして得た雪コアを, 下部から 5~10 cm の A 部 (図 1) に相当する部分に現場で採取したアカシボ粒子と KCl 1 g を含む懸濁液 2 mL を, また室内培養で得た *Chlamydomonas* (Chl *a* として約 0.5 mg mL^{-1}) を 1~2 mL と KCl 1 g を含む混合液を注射器で注入したアカシボ-雪コアと *Chlamydomonas*-雪コアを用意しそれ

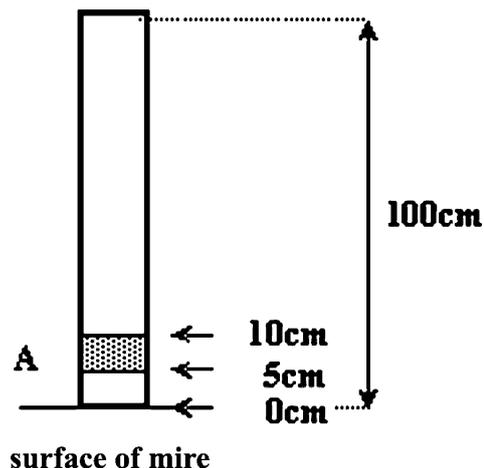


図 1: 積雪中の粒子の動きを調べるために用いたコア

ぞれの地点に設置した. なお設置場所はあらかじめ雪コアと同じ径のコアで掘削し, 積雪下層部の融雪水の存在有無を確認, 融雪速度がもっとも大きくなるとされている正午過ぎ (13 時~14 時; 小島・本山, 1984) に各雪コアを埋設した. 設置場所は N 36°55'35", E 139°18'50" の尾瀬沼 (標高 1665 m) 沿岸の樹林帯に近い湿原で積雪下層部には優占種としてミズバショウ, リュウキンカがひろがるミズゴケ地帯であった. 一定時間後に取り出した雪コアは 5~10 cm の間隔で切断し, アカシボ粒子および *Chlamydomonas* と K の動きを調べた. 融雪水が十分存在する地点に埋設した雪コアは 2 時間後に, 融雪水のない地点の雪コアは 1 日経過後に夫々回収した. なお回収時間の設定は, 尾瀬ヶ原での予備調査 (2001 年 4 月 29 日) から判断した. 切断した雪コア中のアカシボ粒子および *Chlamydomonas* と K は雪融解水中の濃度として表した. アカシボ粒子は全鉄濃度 (SHIMAZU AA-625-11; 山崎 1988) を計測することにより, *Chlamydomonas* はクロロフィル *a* 濃度 (有賀 1979) により, K は原子吸光法 (SHIMAZU AA-625-11; 波多野 1988) あるいはイオンクロマトグラフィー (東亜 DKK IC-100) によりそれぞれ分析した (山本ら, 2006).

アカシボ孢子とほぼ同じ大きさの雪氷藻として尾瀬ヶ原や尾瀬沼でも観察される *Chlamydomonas nivalis* (IAM C236: 東京大学からの譲渡株) を対照株として使用した. 同藻は, 20°C, 光照射下で 10 日間培養し遠心により濃縮後, 使用するまで冷暗所に保存した. 保存後, 多くは鞭毛を失っていた.

また実験を行った 2001 年 5 月 18 日~19 日の天候は, 晴れ, 気温は, 2.8°C~5.0°C であった. 使用した雪コアの雪質は日本雪氷学会の推奨する方法 (1998) に従って計測した (表 1). 空隙率 (N%) は, 切断したコアの実容積 $V \text{ mL}$ (V) の雪を溶解したときの重量 (Wg)

を測り次式に従い求めた.

$$N=100(V-W)/V$$

3. 結果

雪コアに用いた融雪期の雪は、ざらめ雪で薄い氷板が幾層か存在しており(表1)、この雪の融解液中のK濃度は、0~0.7 mg L⁻¹、Clは0.6~2.4 mg L⁻¹、空隙率は44~50%であった。積雪下層部に融雪水が存在する地点に埋設したアカシボ-雪コアあるいは*Chlamydomonas*-雪コアを2時間後に回収し雪コア中の各粒子の垂直分布を測定した結果を図2 a, -2 bに示す。アカシボ-雪コア(100 cm)のアカシボ粒子は、雪コア15~20 cmの部分に最も多く検出され(Fe 35 μg mL⁻¹)、20~25 cmで27 μg mL⁻¹、25~30 cmで8.1 μg mL⁻¹、35 cm~ではごく微量であった。KはA部では218 μg mL⁻¹、さらにその下層の0~5 cmでは雪コア中において、コアの各画分でもっとも多量の243 μg mL⁻¹が計測された。15~20 cmでは38 μg mL⁻¹、20~25 cmで10 μg mL⁻¹、25~30 cmで4.7 μg mL⁻¹が測定され、添加したKの雪コア中での回収率は41%であった(図2 b)。

Chlamydomonas-雪コア(93 cm)のA部(5~10 cm; 図1)中の*Chlamydomonas*は、クロロフィルa量として雪融解水中に7.3 μg mL⁻¹、A部の上層部10~15 cmでは9.0 μg mL⁻¹、50~55 cmでは0.1 μg mL⁻¹、55~93 cmでは0.1 μg mL⁻¹の値を夫々示した。KはA部(5~10 cm)で176 μg mL⁻¹、A部の下層(0~5 cm)では104 μg mL⁻¹、45~93 cmでは2.1 μg mL⁻¹の値で(図2 a)、Kの回収率は66%であった。

表1: 使用した1 m コアの雪質

Depth of snow (cm)	snow type	Grain degree (mm)	Hardness*
0-2	granular snow wet	0.5-1.5	P
2-3	ice layer		K
3-6	granular snow wet	0.5-1	1F
6-9	granular snow wet	0.5-1	1F
9-12	ice layer		K
12-13	granular snow wet		1F
13-15	ice layer		K
15-17	granular snow wet		1F
17-18	ice layer		K
18-20	granular snow	0.5-1.5	4F
20-32	granular snow wet	0.5-1.5	4F
32-39	granular snow very wet	0.5-1.5	1F
39-47	granular snow		K
47-59	ice layer many		K
59-68	granular snow compact	<0.5	P
68-71	ice layer		K
71-84	granular snow	<0.5	P
84-88	ice layer		K
88-95	granular snow wet	0.5-2	P
95-	granular snow wet		P

*; Hardness of deposited snow: P; Pencil, K; knife blade, 1F; finger, 4F; 4fingers.

手による雪質測定; P; ペンシル状; K; ナイフ刃状; 1F; 1指状; 4F; 4指状.

積雪下層部に融雪水のない地点に設置した雪コアでは、1日経過後においても*Chlamydomonas*粒子はA部(5~10 cm; 8.5 μg mL⁻¹, 図3)に留まり、10~15 cm; 1.3 μg mL⁻¹で上層部への移動は少ない(図3)。

4. 考察

山岳地方や極地で発生する赤雪や緑雪は、雪の表面に

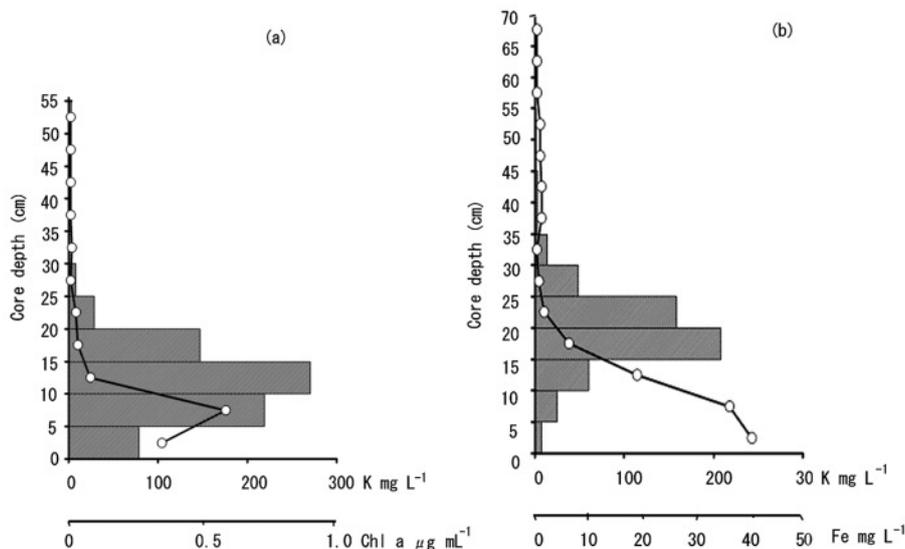


図2: 積雪下層部に融雪水のある場所にコアを置いた時のコア中の粒子の動き。クラミドモナス細胞(a)およびアカシボ粒子(b)の動きはクラミドモナス細胞についてはクロロフィルa濃度で、アカシボ粒子は鉄濃度で測定した。マーカーとして塩化カリを用いた。

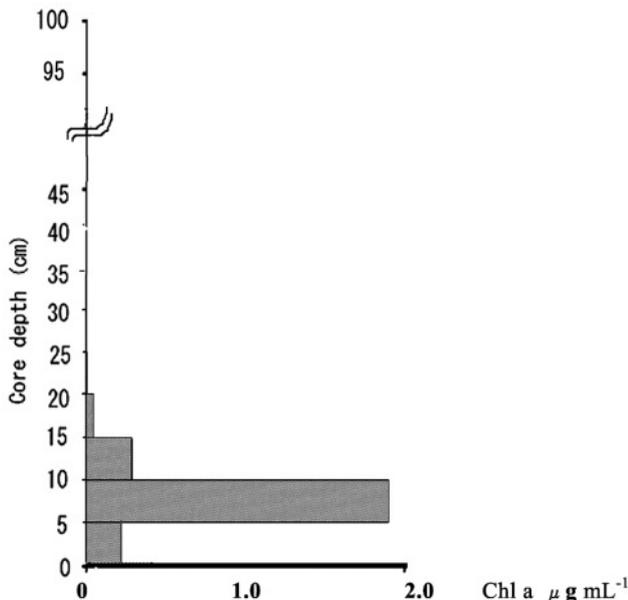


図3：積雪下層部に融雪水のない場所にコアを置いた時のコア中の粒子（クラミドモナス細胞）の動き

落下した無機物などが栄養源となり雪の表層部で藻が増殖した結果であるとの報告が多い (Hoham and Duval, 2001). しかし尾瀬ヶ原湿原および尾瀬沼で発生するアカシボ現象は積雪下層部から上層部に向けて分布しており (山本ら, 2006), この垂直分布から推測すると, 積雪表層で藻細胞が増殖したというよりは降雪前に湿原の表層部で増殖していた藻細胞が積雪による低温のため胞子を形成し, 融雪期に生じる融雪水により雪の中を移動し表面に顕出した可能性が高いと判断した. 雪の表層でみられる赤雪は多くの場合 *Chlamydomonas* よるもので尾瀬においてもよく観察される. 本実験においても細胞の大きさがアカシボ粒子とほぼ同じである *Chlamydomonas* を対照の種として用いた.

アカシボ粒子あるいは *Chlamydomonas* を添加した 1 m の雪コア実験では, 積雪下層部に融雪水が存在すれば, 雪の中をアカシボ粒子 (図 2 b) および *Chlamydomonas* (図 2 a) を雪の表層に向けて移動させることができる. これらの粒子とともに添加した K は, A 部 (図 1) の上層で検出されてはいるものの, その量は少なく, 多くは A 部もしくは A 部の下層部に高濃度で集積されている. この結果からアカシボ粒子や *Chlamydomonas* の移動に融雪水の存在が欠かせないと判断した.

融雪水の大部分は雪面の受熱でおき, 雪質により積雪層内を複雑な流れをとりながら土壌面に達することが知られている (若浜 1963, 1968, 新井 1973, 藤野 1979, 前野・黒田 1986, 鈴木 1993). 土壌面に達した融雪水の一部は土壌中に吸収されたり, あるいはその場が斜面であれば最大傾斜の方向に流れるという (鈴木 1993). このような融雪水の複雑な挙動のなかを湿原表層から積雪表層に向け粒子が移動するには, 少なくとも, この流れ

に逆らうことが必要であろう. また数層の氷板を通して, 粒子が積雪表層へ移動するには, これを突きやぶるような流れが働いていることが必要である.

K は, 添加した部位 (A) より下層に集積している. 実験終了後コアを引き上げる時に, 融雪水の漏出のため下層への移動がおきたと判断した. K の回収率の低いことは, このことを裏付け, 一方大きな粒子のアカシボ粒子や *Chlamydomonas* は K に比べ下層への流下がしにくく, その場に留まる可能性が高いと考えた. とくにアカシボ粒子は *Chlamydomonas* と異なり野外で採取したため細胞壁表面には夾雑物が多く積雪中の移動に影響を与えている可能性も高い.

尾瀬ヶ原および尾瀬沼湿原のアカシボの垂直分布 (山本ら, 2006), 水の流れに沿って拡大していくアカシボの発達過程, また融雪が著しい時に音とともに勢いよく雪面にアカシボ粒子が吐出される様子, 上記の実験結果からアカシボの形成される過程を次のように推定した.

雪面表層のアカシボ形成には複雑な要因が関与しているであろうが, 融雪水の働きがもっとも大きいものであると考える. 湿原表層のアカシボ粒子は, 積雪下層部に到達した融雪水中のなかをその流れに従って移動し, ときには凹凸のある湿原表層の凹部に溜まったり, また傾斜した地点への融雪水の流れが加速されると, 雪面からの融雪水の流れに逆らって, 雪面にアカシボ粒子は移動する. この移動が大きいほど, アカシボ粒子は融雪水とともに雪面に向かって急激に吐出し, パッチ状のプールが雪面に形成される. 赤褐色粒子は太陽光を吸収して融雪をすすめる. この過程は 10 日ほど続きアカシボ現象は終焉する (山本ら, 2006) と推察した.

謝辞

本研究は, 「干潟等湿地生態系に関する重点国際共同研究」(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. 尾瀬沼の調査に当たっては, 福島県尾瀬保護指導委員会の調査の一部として許可の範囲内で実施した. 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. 記して感謝申し上げたい.

引用文献

- 新井正 (1973) 積雪内の自由水の水平移動. 地理学評論 45-1, 33-35.
- 新井正 (1994) 雪氷水文現象, 融雪量と融雪出水. 前野喜一・福田正巳編, p.69, 古今書院, 東京.
- 新井正 (2004) 積雪・融雪の水文学, 地域分析のための熱・水収支水文学, p.69, p.166. 古今書院, 東京.

- 有賀祐勝 (1979) 現存量の測定, 藻類研究法, 西沢一俊・千原光男編, 397-398. 共立出版, 東京.
- 井上克弘・吉田稔 (1978) 岩手県盛岡市に降った“赤雪”中のレスについて. 土壤肥料学会雑誌, **49**, 226-230.
- Fjerodingstad E., K. Kemp L., Fjerodingstad E. and L. Vanggaard (1974) Chemical analysis of red 'snow' from east-Greenland with remarks on *Chlamydomonas nivalis* (Bau.) Wille. *Archiv Hydrobiologie*, **73**, 70-83.
- 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 small animals in red snow. *Ver. Internat. Verein Limnology*. **28**, 1645-1652.
- Fukushima, H. (1963) Studies on Cryophytes in Japan. Yokohama Municipal University. Series C. **43**, 1-146.
- 藤野和夫 (1979) 融雪水の積雪内部への滲透. 気象研究ノート, **186**, 49-62.
- 小島賢治・本山秀明 (1984) 積雪中の融雪水浸透量ピーク時間の遅れ. 低温科学, **A 43**, 181-184.
- Kol, E. (1964) Cryobiological research in the Rocky Mountains. *Archiv für Hydrobiologie*, **60**, 278-285.
- Hoham, R. W. and B. Duval (2001) Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae. In *Snow Ecology. An Interdisciplinary Examination of Snow-covered Ecosystems*, H. G. Jones, J. W. Pomeroy, D. A. Walker and R. W. Hoham (eds), 168-228. Cambridge Univ. Press.
- 波多野隆介 (1988) 水溶性陽イオン, 土壤標準分析・測定法, 土壤標準分析・測定委員会編, p.135-140. 博友社, 東京.
- 前野紀一・西村浩一 (1978) 流動状態の雪の研究 I. 低温科学北海道大学低温科学研究所, **A 36**, 77-92.
- 前野紀一・黒田登志雄 (1986) 雪氷の構造と物性, 基礎雪氷学講座 I. p.142, p.186, p.193-195. 古今書院, 東京.
- Müller, 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.
- 日本雪氷学会 (1998) 日本雪氷学会積雪分類. 雪氷, **60**, 419-436.
- 鈴木啓助 (1993) 積雪中における押し出しの流れの形成. 地理学評論, **66 A-7**, 416-424.
- 若浜五郎 (1963) 積雪内における融雪水の異動 I. 低温科学, 物理篇, **21**, 45-74.
- 若浜五郎 (1968) 2) 積雪内への融雪水の滲透. 雪氷 **30**, 175-188.
- 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) 東北地の赤雪, 陸水学雑誌, **65**, 181-191.
- 山本鎔子・林卓志・落合正広・福原晴夫・大高明史・野原精一・落合正宏・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関わり —, 陸水学雑誌, **67**, 209-217.
- 山崎慎一 (1988) 鉄 (全量分析), 土壤標準分析・測定法, 土壤標準分析・測定委員会編, 188-191. 博友社, 東京

アカシボおよび赤雪の微生物群集の特徴

小島 久弥¹⁾

2012年1月5日受付, 2012年1月18日受理

本稿では、積雪一般、赤雪、およびアカシボについて、バクテリアを中心とした微生物群集が持つ特色について概説する。一般に積雪中のバクテリア群集の分類群構成は、他の淡水低温環境と類似した特性を有している。これに対し赤雪では、紫外線に対する防御機構を有するバクテリアの存在比が特に高くなることが示唆されている。一方アカシボでは、好気的なメタン酸化細菌と嫌気的な鉄還元菌がともに多く含まれるという独自の微生物群集が成立している。

Characteristics of microbial communities associated with Akashibo and red snow

Hisaya Kojima¹

This article outlines structural characteristics of microbial communities associated with general snow, red snow, and Akashibo, with a focus on bacteria. Generally, taxonomic composition of bacteria in deposited snow has properties similar to those of other cold freshwater environments. It has been suggested that bacterial community in red snow tends to be dominated by organisms that can protect against ultraviolet radiation. Distinctive bacterial community in Akashibo is characterized by concomitant abundance of aerobic methane oxidizers and anaerobic iron reducers.

キーワード：アカシボ, 赤雪, バクテリア
Akashibo, red snow, bacteria

1. はじめに

温度は生物活性に大きな影響を及ぼす環境要因であり、低温環境下において生命活動は大きな制限を受けると考えられる。一方で、低温に適応した生物は数多くの分類群に存在し、このような生物群によって低温環境に特徴的な群集が形成される。アカシボや彩雪などもまた低温環境で見られる現象であるが、これらの発生条件下では一般的な積雪とも異なる環境が形成されており、温度以外の要因も生物群集の構造に大きく影響していると考えられる。また、こうした現象の発生そのものがその場における生物群集の機能に起因していることも考えられる。本稿では、バクテリアを中心とした微生物群集について、積雪一般、赤雪、アカシボで認められる特徴について概説する。

2. 積雪内の微生物群集

環境試料中のバクテリアの群集構造を解析する場合、16S rRNA 遺伝子を対象とするのが一般的である。得られた遺伝子配列から試料中に存在する微生物の系統的な位置づけを推定することになるが、これらの結果はしばしば門ないし綱レベルで記載される。積雪中から検出されることの多いバクテリアの分類群としては、*Beta-proteobacteria* 綱、*Bacteroidetes* 門、*Actinobacteria* 門などが挙げられる。この傾向は、氷河や極域湖沼などの淡水性の低温環境に共通して認められる (Margesin and Miteva, 2011)。積雪中の微生物群集の特徴として、大気から降下する微生物の影響を大きく受けていることが指摘されている (Margesin and Miteva, 2011)。積雪中に液体状の水が存在しない場合、大気中から供給された微生物はそこで活動することなくそのまま保持されることになる。これらについては、積雪中を生活の場としているものとは区別して考える必要がある。一方で、十分な厚さを持った積雪の下部は厳冬期においても 0°C 付近に保たれ、液体の水が存在し得る。こうした環境や、春先の融雪時などにおいては、積雪中で微生物が活動す

1) 北海道大学 低温科学研究所

¹ Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan
E-mail: kojimah@pop.lowtem.hokudai.ac.jp

る。このような微生物の活性は、積雪に覆われる面積の大きさや期間の長さを勘案すると、物質循環に対して無視できない大きさの寄与をもたらしている可能性がある。

3. 赤雪の微生物群集

赤雪の微生物群集を解析した近年の例として、南極沿岸域で見出された赤雪の研究が挙げられる (Fuji et al., 2010)。この研究の特徴のひとつとして、赤雪を構成する藻類の同定法が挙げられる。培養と形態観察を基盤とする従来法を用いず、試料から直接抽出した DNA を対象とすることによって、試料間での藻類種の差異と同一試料内での複数種の共存を明らかにしている。この研究では、赤雪試料中に含まれるバクテリア群集についても解析を行っている。主体となる藻類の種類が異なる2つの赤雪試料を解析し、両者に共通する主要なバクテリアとして *Hymenobacter* 属を検出している。この属のバクテリアは様々な環境から見出されているが、積雪から検出される典型的な分類群とは見なされていない。検出された他のバクテリアについては概ね他の低温環境の傾向と一致しており、*Hymenobacter* 属が高い割合で存在することが赤雪バクテリア群集の特徴となっていると考えられる。赤雪が通常の積雪と大きく異なる点として、氷雪藻の光合成産物に由来する豊富な有機物の存在が挙げられる。この有機物を利用して特定の微生物が増殖すれば、有機物に乏しい一般的な積雪とは異なる群集が成立すると予想される。この有機物は光合成可能な積雪表面付近で生産されるため、積雪表面の環境条件に適応した微生物ほど利用しやすいと考えられる。これに対応した *Hymenobacter* 属の特徴として、アスタキサニン合成能を持つことが挙げられる。この色素は紫外線に対する防御機構として雪氷藻類が合成するものと共通である。「有機物は手に入り易いが強い紫外線にさらされる環境」に適応したバクテリアの割合が高くなることで、赤雪に特異的な微生物群集が形成されていると考えることができる。このような解釈のもとでは、赤雪微生物群集におけるバクテリアの存在は藻類の光合成に依存した副次的なものと捉えられる。バクテリアの活動が赤雪の発生に不可欠であるという可能性も排除しきれないが、バクテリアの必要性を積極的に支持する研究結果は今のところ得られていない。

4. アカシボの微生物群集

アカシボの微生物群集については、尾瀬沼における研究が報告されている (Kojima et al., 2009)。積雪表面に見出されたアカシボ粒子の凝集体、およびコア試料の解析からアカシボのバクテリア群集が他に類を見ない特徴を有していることが明らかとなっている。アカシボ試料

からは *Gammaproteobacteria* 綱および *Deltaproteobacteria* 綱が高い頻度で検出されているが、これは他の積雪環境には見られない特徴である (図1)。コア試料を用いた深度別の解析により、積雪中におけるこれら2群のバクテリアの分布がアカシボ粒子の分布と対応することが明らかとなっている。一般的に、16S rRNA 遺伝子の配列として検出された微生物の機能を推定することは困難である。しかし検出された配列が、特定の機能を共有する微生物からなる単系統群に属した場合、検出された配列に相当する微生物もその機能を有していると推測できる。アカシボに特徴的であった2群の塩基配列はいずれもこのケースに該当しており、それぞれメタン酸化細菌と鉄還元菌に相当するものと推定された。さらに積雪内部における鉄とメタンの分布も、この推定を支持するものであった。興味深いことに、これらふたつの微生物群が好むと考えられる環境条件は相反している。検出されたメタン酸化細菌が酸素存在下でのみ生育可能と考えられるのに対し、アカシボから検出された鉄還元菌は偏性嫌気性菌であると推定された。この一見矛盾した結果の解釈のひとつとして、アカシボ内の環境異質性の存在が考えられる。微視的な空間スケールを持つ好気的環境と嫌気的環境の双方がアカシボ内に共存し、それぞれに適応した微生物群が活動していたと考えることで、観察された微生物と物質の分布は説明可能である。また別の可能性として、2群の微生物の活動時期が異なっており、既に活動を終えたものが積雪中に保存されていたことも考えられる。このような空間的あるいは時間的な分離について検討するためには、現段階ではデータが不足している。より高い空間解像度を持った解析法の導入や、時間経過に伴う微生物群集の変化を追跡することなどが望まれる。

アカシボ粒子の実体を解明するための試みとして、真核微生物の 18S rRNA 遺伝子を対象とした解析も行われている (Kojima et al., 2009)。この解析では多様な生物が検出されたものの、そのほとんどについて機能の推定が不可能であった (図2)。

5. おわりに

アカシボや赤雪の微生物群集構造は、低温であることの影響を反映させつつも他の積雪環境とは明確に異なる性質を有している。このように現象と微生物群集の対応関係は明らかになったものの、両者の間の因果関係については推測の域を出ていない。検出されたバクテリアがアカシボの発生そのものに深く関わっているのか、あるいはアカシボ発生後の環境に依存しているのかを解明することが今後の課題となる。これまでの解析によって推定されたバクテリアの機能や、他の積雪環境との共通点、相違点を考慮に入れたさらなる研究が期待される。

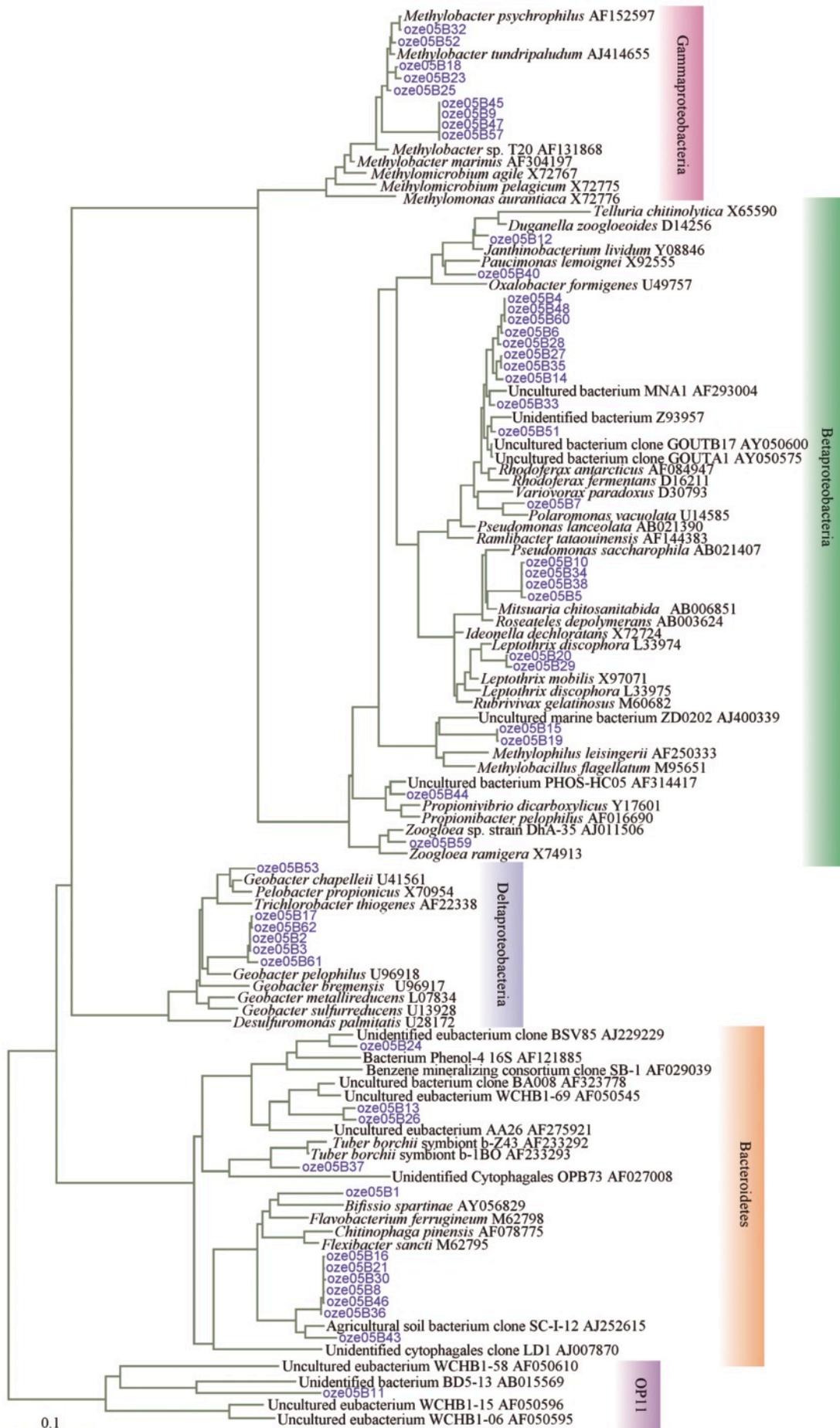


図1：アカシボに含まれていたバクテリアの系統的な位置づけ。青字で oze05B と表記されたものが Kojima et al., 2009 においてアカシボ試料から検出された 16S rRNA 遺伝子配列を示す。

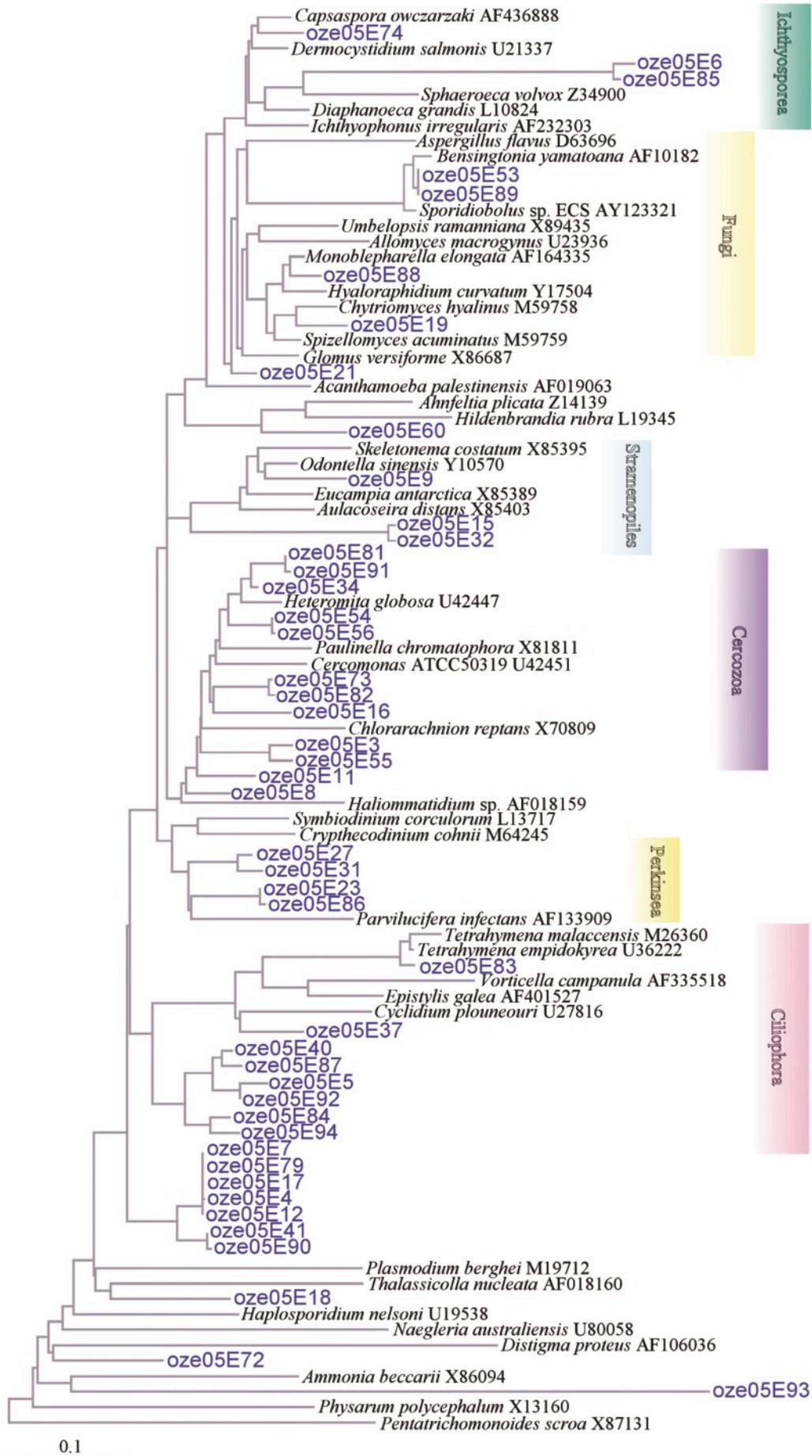


図2：アカシボに含まれていた真核微生物の系統的な位置づけ。青字で oze05E と表記されたものが Kojima et al., 2009 においてアカシボ試料から検出された 18S rRNA 遺伝子配列を示す。

引用文献

- Fujii, M., Y. Takano, H. Kojima, T. Hoshino, R. Tanaka, and M. Fukui (2010) Microbial community structure, pigment composition, and nitrogen source of red snow in Antarctica. *Microb. Ecol.*, **59**, 466-475.
- 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.
- Margesin, R., and V. Miteva (2011) Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. *Res. Microbiol.*, **162**, 346-361

尾瀬ヶ原に現れるアカシボと 鉄・マンガン酸化細菌

横山亜希子¹⁾, 滝 玲加²⁾, 大鐘由加子³⁾, 八木 明彦¹⁾

2011年12月23日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬ヶ原にて5月の融雪時に雪の表面が赤褐色化する現象を地元の人々はアカシボと呼んでいる。尾瀬ヶ原は泥炭質で、鉄はフミン質などと錯体を形成し、地下水に溶存態鉄として豊富に含まれている。この溶存態鉄が酸化され懸濁態鉄になる過程がアカシボ現象に作用していると考えられる。このアカシボ現象を鉄・マンガン酸化細菌の面から解明することを目的とした。室内実験にて、鉄酸化細菌を20°C, 4°C, 0°Cで培養し、溶存態鉄の減少に伴い懸濁態鉄の増加、溶存性有機物減少、細菌数増加の経日変化がみられた。このことから雪や融雪中の低温環境においても鉄酸化細菌は強い酸化力をみせ、アカシボ現象の要因の一つであることが考えられた。

Involvement of iron and manganese oxidation bacteria in Akashibo appearing at Ozegahara

Akiko Yokoyama¹, Reika Taki², Yukako Ogane³, Akihiko Yagi¹

Akashibo is a name people in the area use to describe a phenomenon by which the surface of snow acquires a reddish-brown-black color in the snowmelt in May of every year. People in the area call it Akashibo. Dissolved iron is richly contained in the groundwater of Ozegahara. Our objective was to explain this Akashibo phenomenon by the contribution of the iron and manganese oxidation bacteria. From our laboratory experiments, iron oxidation bacteria were cultivated at 20 °C, 4 °C, and 0 °C. As a result, the particulate iron and bacteria increased and the dissolved iron decreased with the decrease of the dissolved organic carbon. The Akashibo phenomenon is regarded as dependent on the involvement of the bacteria by which iron oxidation is actively carried out even at low temperatures.

キーワード：アカシボ, 鉄酸化細菌, 低温培養

Akashibo, Iron oxidation bacteria, Low-temperature Bacterial culture

1. はじめに

尾瀬ヶ原では例年5月の融雪時、雪の表面が赤褐色化する現象が起こる。これを地元の人々は“アカシボ”と呼んでいる。尾瀬ヶ原に発生するアカシボ現象は、ほぼ毎年同じ場所で水の流れに沿って発生し、アカシボの形成は融雪水の流れと関係していると推定している(山本ほか, 2006)。また、雪が着色する現象は尾瀬ヶ原だけでなく、東北地方の湿原や水田でも融雪時に見られる(山本ほか, 2004; 大高ほか, 2008)。アカシボの原因として、小林・福島(1952)は、湿原の露出した地表に多

い赤色の鉄分が毛細現象によりその上を覆う雪中に上昇して鉄錆色によるものとした。Fukuhara et al. (2002)は、酸化鉄を付着させた緑藻類の一種(*Hemitoma* sp.)の休眠胞子が赤褐色粒子の原因とした。また、山本ほか(2006)は、雪の中に存在する赤褐色粒子と全鉄濃度との間に高い相関があることを報告した。これらからアカシボ現象について鉄の存在が重要であることは明らかである。

自然環境中において鉄分を多く含む水中(地下水、井戸水、湖水、鉱山排水等)に鉄酸化細菌の存在が認められ、日本では主に、地下水、鉱山排水から *Gallionera*

1) 愛知工業大学工学研究科; 責任著者, 八木明彦

E-mail: yagi@aitech.ac.jp

2) 静岡県静岡市

3) 元-株式会社 エステム

¹ Aichi Institute of Technology, Yachikusa Yakusa,

Toyota, Aichi, Japan

² Shizuoka, Shizuoka, Japan

³ Formerly of-Stem. co., Minamiku, Nagoya, Aichi, Japan

ferruginea, *Thiobacillus ferrooxidans*, *Sphaerotilus natans*, *Leptothrix* sp. が報告されている (渡辺ほか, 1965; 加村ほか, 1986; 坂崎ほか, 2002). 鉄酸化細菌とは水中に溶存するII価の溶存態鉄(第一鉄)を酸化しIII価の懸濁態鉄(第二鉄)として菌体内外に蓄積する能力をもった一群の細菌の総称である. また, 一部の鉄酸化細菌は溶存するマンガン(II)を酸化する能力を有するものもある (Boogerd and Vrind, 1987).

鉄酸化細菌は, 炭素源として二酸化炭素を利用し同時に鉄を酸化してエネルギーを獲得する独立栄養細菌 (*G. ferruginea*, *T. ferrooxidans* 等) と, 炭素源として有機物を利用すると同時に鉄を酸化する従属栄養細菌 (*S. natans*, *Leptothrix* sp., *Crenothrix* sp., *Clonothrix* sp. 等) に生理学的に二分される (Ghiorse, 1984).

尾瀬ヶ原は泥炭質で有機物を多く含んでいることから, 本研究は従属栄養性鉄酸化細菌をアカシボ雪やアカシボ残存物から分離, 培養し, アカシボ現象を微生物の面から解明することを目的とした.

2. 観測と方法

2.1 観測日と地点

群馬県尾瀬ヶ原の冷凍のアカシボ雪 (1999年5月8日採取) とアカシボ残存物 (10月30日採取; 5月の最盛期にアカシボ生成されていた部分の泥①, ②), 及び2000年5月27日に山の鼻植物研究見本園 (以下見本園) の各地点, St. 1, St. 2, St. 3, St. 4 (図1), 見本園から約1.5 km北東にある牛首池塘 (U1) のアカシボ雪を採取した尾瀬アカシボ研究グループにより提供を受けてそれらを試料とした.

2.2 方法

2.2.1 アカシボ雪の有機物量の測定

アカシボ雪を溶解後乾燥し, 強熱減量 (IL) にて定量した.

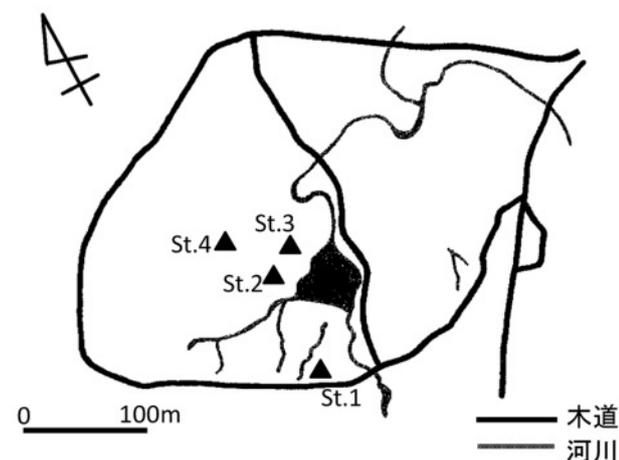


図1: 尾瀬ヶ原 山の鼻植物研究見本園

2.2.2 アカシボ雪・残存物の培養

2.2.2.1 培養方法

Rouf and Stokes (1964) の培養法に準じて調整した液体培地 (表1) を用いた. 培地に各試料を $100 \mu\text{l l}^{-1}$ となるよう添加し培養した. 培養温度 20°C 及び 4°C については A 培地を使用した. 0°C 培養については A 培地では鉄酸化細菌の培養が顕著に認められなかったため, 栄養を少なくし, 鉄の量を多くした B 培地や C 培地を用いた. また, 自然水の中性 pH では化学的鉄酸化が迅速なため (Widdel et al., 1993), pH 5.4~5.8 において, Blank 実験を同時に行った.

2.2.2.2 培養温度

1999年5月と10月の試料については, 一般に水圏細菌は 20°C 付近において菌の増殖が活発であること, また, アカシボは融雪時に出現することから 20°C および 4°C で培養した.

2000年5月の試料は, 雪の表面を覆っているアカシボは氷雪中の 0°C 付近 (地表温度 0.4°C ; 福原ほか, 2006) で増殖可能な酸化能力を持つものと考えられたので, 0°C で培養した.

2.2.2.3 培養液中の鉄・マンガン測定

溶存態鉄 (DFe)・溶存態マンガン (DMn) は, 培養液 5 ml を GF/F (Whatman 25 mm) でろ過したろ液に C-HCl を 1~2 滴加え, 原子吸光分析法にて測定した. 懸濁態鉄 (PFe)・懸濁態マンガン (PMn) は, ろ過した際に用いたろ紙上の沈殿物をろ紙ごとバイアル瓶に入れ蒸留水 5 ml を加え更に C-HCl を 1~2 滴加えた後, オートクレイブ (121°C , 1 時間) により加熱分解後, 原子吸光分析法にて測定した.

2.2.2.4 培養液中の細菌の増殖率

細菌の増殖率変化を調べるため吸光度 (O. D.; 660 nm) を測定し, 同時に溶存態有機炭素 (DOC) 消費量も測定した.

2.2.3 分離菌の培養

2.2.3.1 分離方法

1999年5月のアカシボ雪を 20°C で固体培地 (A 培地; 表1) により分離した鉄酸化細菌 (4 種類; A1, A2, A3, A4 とする) について, 液体 A 培地を用いて 20°C , 4°C にて実験を行った. この時, 菌の増殖率変

表1: 培地 (Rouf and Stokes, 1964) (蒸留水 100 mL)
液体培地は Agar を含まない

	A 培地	B 培地	C 培地
	2 gCl^{-1}	0.2 gCl^{-1}	0.2 gCl^{-1}
Pepton	0.5 g	0.05 g	0.05 g
Agar	1.2 g	1.2 g	—
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	5 mg	5 mg	5 mg
CaCl_2	5 mg	5 mg	5 mg
$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	2 mg	10 mg	4 mg
$\text{Mn} (\text{CH}_3\text{COO})_2$	1.8 mg	1.8 mg	1.8 mg

化は吸光度 (O. D.; 660 nm) のほか平面培地によってコロニー数 (CFU) を計測して求めた。

更に、2000年5月のSt. 1, St. 2, 牛首池塘地点(U1)の試水を0°Cで固体培地(B培地;表1)により得られた分離菌(純粋分離せず混合培養)について液体C培地で培養を行い、菌の増殖に対応した鉄酸化の経日変化を調べた。

2.2.3.2 分離した鉄細菌の生理的特徴

1999年5月に分離した鉄酸化細菌の特徴を、グラム染色, カタラーゼ反応, オキシターゼ反応等によって調べた。

2.2.4 位相差顕微鏡

2000年5月の各地点の試料について位相差顕微鏡(OLYMPUS PM-20) 写真を撮影した。

3. 結果と考察

3.1 アカシボ雪の有機物量

1999年5月と2000年5月のアカシボのI. L. はそれぞれ67.2%, 79.8%と有機物の割合が高かった。尾瀬ヶ原の表層は泥炭地であり(阪口, 1989), 豊富な有機物を含んでいる。一般に微生物が植物を分解する中で生成した種々雑多な有機化合物よりなる高分子化合物をフミン質あるいは腐食物質と称されたり, フミン酸, フルボ酸に大別されたりしている(日本水道協会, 2001; 石渡ほか, 2008)。水中では, フミン質が存在すると鉄とフミン物質は錯化能力が強く, この錯体は沈殿せずに溶存状態を保つ。また, 錯体の形成は金属の溶解度を飛躍的に増大させる。例えば, 水中に天然由来のフミン物

質が存在する場合, 鉄を109倍溶解易くする(日本水道協会, 2001; 日本分析化学会北海道支部, 1981)。尾瀬ヶ原において, 錯体形成や嫌気環境によって溶存態の鉄が多く含まれていると推測される。

3.2 顕微鏡写真

2000年5月の各地点の試料について位相差顕微鏡を用いて検鏡した。St. 1付近のアカシボ雪や牛首地点から *Gallionera* sp. や *Leptothrix* sp. の鉄酸化細菌が確認できた(図2)。

3.3 アカシボ試水の温度条件の異なる培養実験

(1999年5月アカシボ雪, 10月アカシボ残存物①, ②)

1999年5月アカシボ本体, 10月アカシボ残存物①, ②のそれぞれの試水を20°C, 4°C下にて液体A培地を用いて21日間培養し, DFe・DMn, PFe・PMn, 細菌数について経日変化を求めた(図3, 4)

20°C培養では, いずれの試料も5日目から細菌によるPFe生成が認められた。PMnも8日目以降から生成した。またDOCは5日目以降から急激な減少があり, 同時に細菌増殖(吸光度; O. D.) の値は高くなった。この現象についてYagi (1986, 1996), Yagi et al. (1991) 及び八木 (1997) が報告しているように従属栄養細菌によってDOCが消費され, その際にDFeがPFeへと微生物過程に伴う変化があったと考えられた。

4°C培養では, いずれの試水も20°C培養の結果よりややゆっくりではあるが培養8日目以降, 鉄・マンガン酸化が認められた。同時にDOC消費と細菌増殖(O. D.) の増加も認められた。このことから4°C以下の低温においてもアカシボ雪や残存物中の細菌が鉄・マンガンを酸化し, 増殖したことが確認できた。

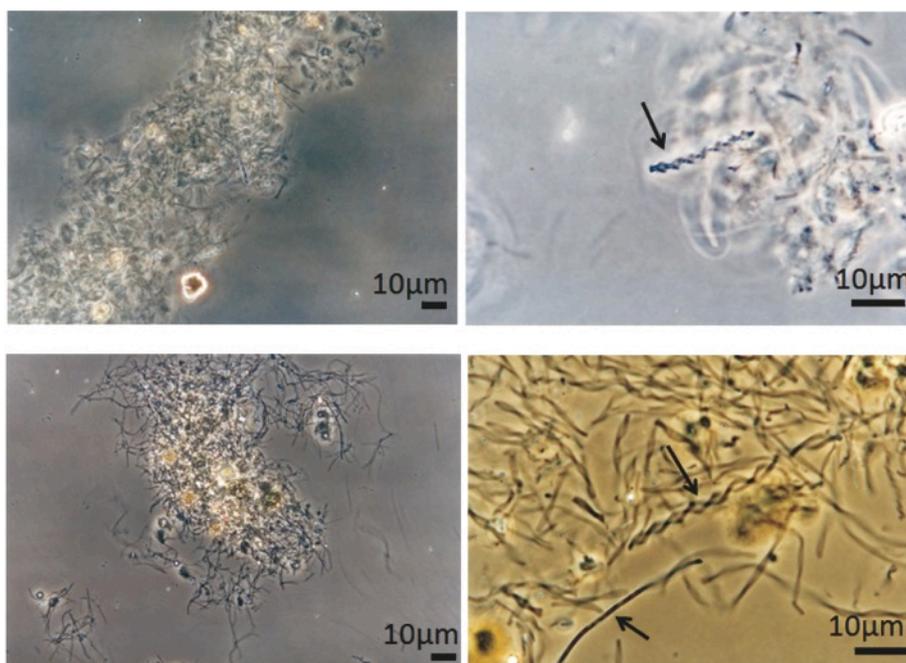


図2: 上図; 牛首池塘アカシボ試料の顕微鏡写真 矢印; *Gallionera* sp.
下図; St. 1 付近アカシボ本体の顕微鏡写真
上矢印; *Gallionera* sp., 下矢印; *Leptothrix* sp.

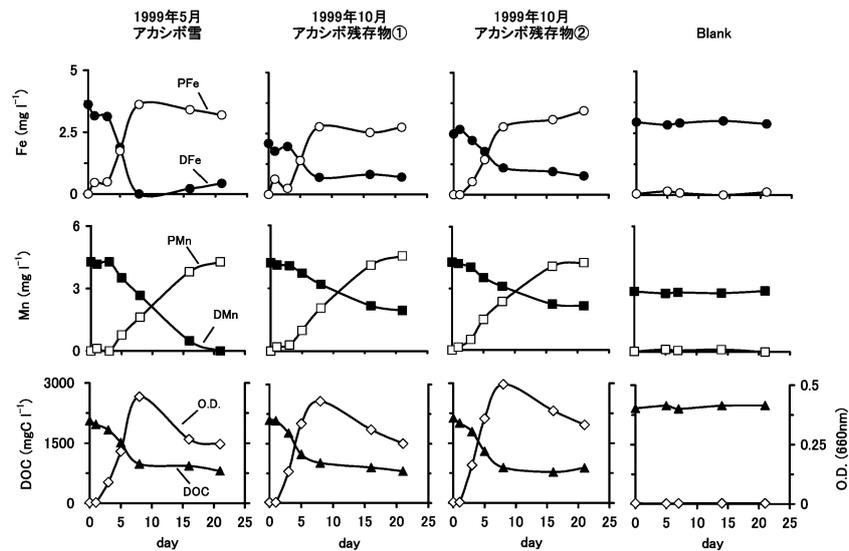


図3：1999年5月，10月試料の20°C培養における溶存態鉄（DFe）・マンガン（DMn），懸濁態鉄（TFe）・マンガン（TMn），溶解性有機物（DOC）及び従属栄養細菌（O.D.）の経日変化を示す

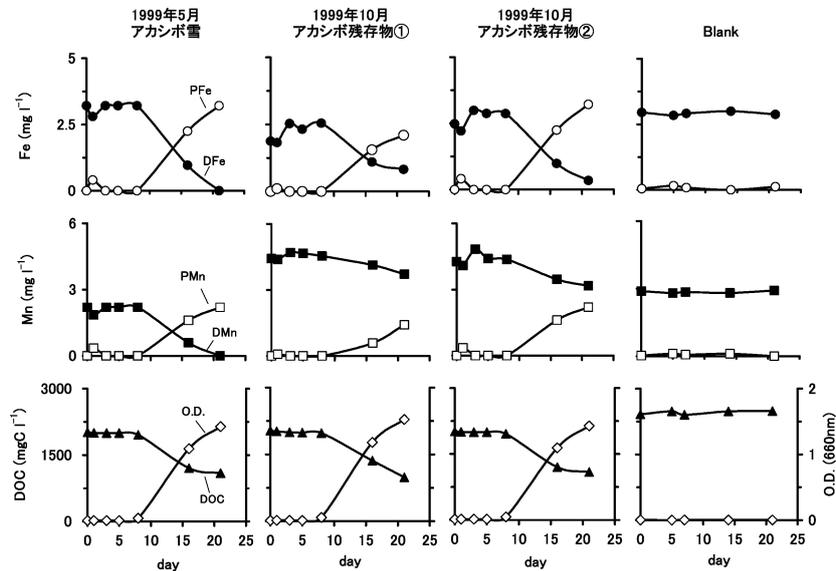


図4：1999年5月，10月試料の4°C培養における溶存態鉄（DFe）・マンガン（DMn），懸濁態鉄（TFe）・マンガン（TMn），溶解性有機物（DOC）及び従属栄養細菌（O.D.）の経日変化を示す

3.4 分離菌の温度条件の異なる培養実験

(1999年5月試水を20°Cで培養し分離した鉄酸化細菌A1, A2, A3, A4)

1999年5月試水を20°C固体A培地で分離した細菌の生理試験結果(表2)や液体A培地で20°C14日間培養した外観(図5)からA1~A4の細菌は種類の異なるものと考えられた。

分離した細菌A1~A4及びBlankについて，液体A培地を用いて20°Cで14日間，4°Cで38日間それぞれ培養し，吸光度のほかコロニー数(CFU)を数え，菌の増殖を求めた。それらの結果を図6, 7に示す。

分離菌A4は20°C, 4°C培養ともにDFe・DMn減少, PFe・PMn増加, DOC減少, 細菌数増加がみられた。4°C培養は20°C培養と比べPFe・PMn生成速度は

表2：1999年5月試水を20°C A培地にて分離したA1~A4細菌の生理試験の結果

	A1	A2	A3	A4
Gram staining	+	+	-	+
Catalase	+	+	-	+
Oxidase	-	-	+	-
O/F	0	0	0	(0)
Starch	-	-	-	-
Casein	-	+	-	+
Gelatin	-	-	-	-
DNA	-	-	-	-
Na 0.62%	+	+	+	+
Na 1.25%	-	+	-	+
Na 2.5%	-	+	-	+
Na 5.0%	-	+	-	+
Na 10.0%	-	-	-	+

遅いが、低温でも十分に鉄・マンガン酸化し増殖する細菌であることが示唆された。

分離菌 A1 は鉄酸化が 20°C 培養では顕著であったが 4°C 培養ではほとんどみられなかった。また、マンガンについても 20°C では若干酸化がみられたが、4°C では酸化がみられなかった。4°C の低温下では鉄の酸化能力が

低下する細菌であった。

分離菌 A2, A3 は鉄・マンガンの変動が小さく、20°C 培養でも鉄・マンガン酸化能力が低い細菌であると考えられた。

渡辺ほか (1965) は、鉱山の坑内水中の鉄酸化細菌は 20~30°C が最適増殖温度であり 15°C ないし 7°C になると増殖が著しく抑えられるとしているが、今回、アカシボ雪から分離した細菌の中には、分離菌 A4 のように低温でも活発に鉄を酸化し増殖する細菌の存在が確認できた。

3.5 2000 年 5 月試水を用いた温度条件 0°C での培養実験

St. 1~4 試水と Blank を 0°C, 液体 B 培地で培養し 48 日間の経日変化を求めた (図 8)。いずれの試水も PFe 生成とともに DOC の消費に対応し、O. D. の増加が明瞭に認められた。このことから鉄酸化細菌によって酸化鉄の生成があったことは明らかである。

PMn は今回の培地を用いた 0°C 培養, 48 日間ではど



図 5 : 1999 年 5 月試料を 20°C 培養にて分離した A1~A4 細菌の 20°C における液体培地の写真

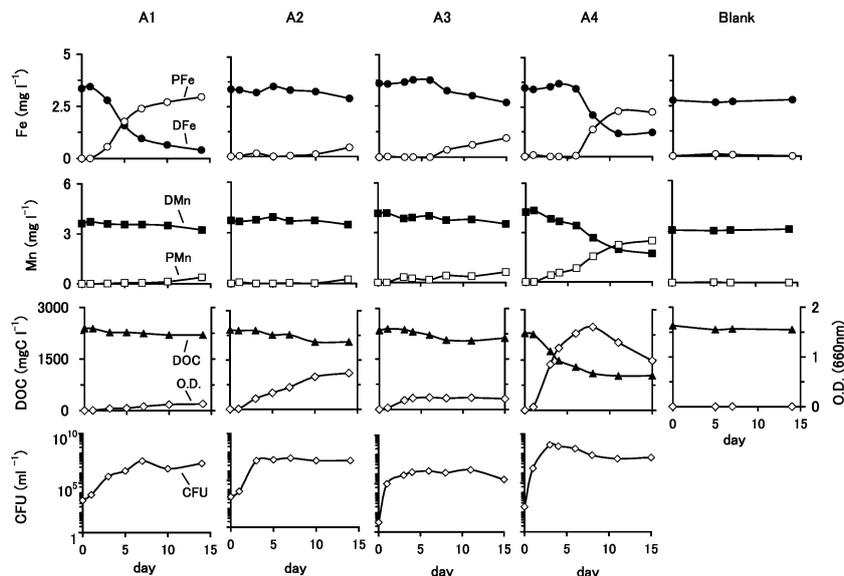


図 6 : 1999 年 5 月試料を 20°C 培養にて分離した A1~A4 細菌の 20°C における溶解態鉄 (DFe)・マンガン (DMn), 懸濁態鉄 (TFe)・マンガン (TMn), 溶解性有機物 (DOC) 及び従属栄養細菌 (O. D., CFU) の経日変化を示す

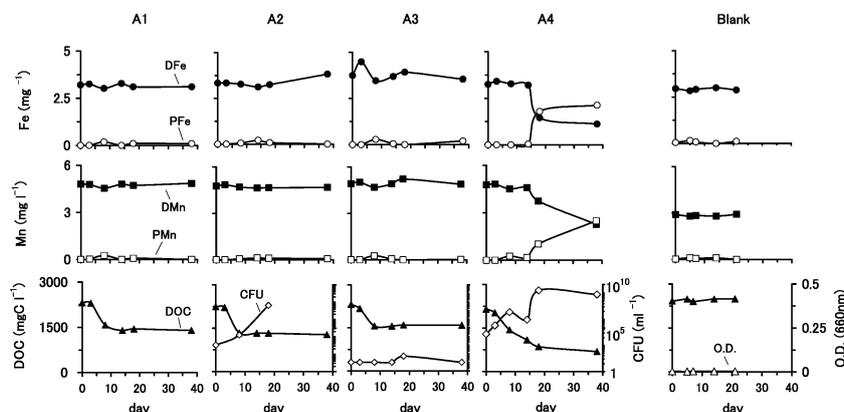


図 7 : 1999 年 5 月試料を 20°C 培養にて分離した A1~A4 細菌の 4°C における溶解態鉄 (DFe)・マンガン (DMn), 懸濁態鉄 (TFe)・マンガン (TMn), 溶解性有機物 (DOC) 及び従属栄養細菌 (O. D., CFU) の経日変化を示す

の試水においても、生成が認められずマンガン酸化を確認することができなかった。

3.6 2000年5月試水の0°Cでの分離菌の0°C培養実験

2000年5月の各地点 (St. 1~4, U1) の試水を固体B培地で0°Cにおいて培養した結果, St. 1, St. 2, 牛首池塘 (U1) の試水から細菌が培養できた。これら3地点の細菌群をそれぞれS1, S2, U1とした。そして液体C培地を用いて0°C下37日間培養し経日変化を求めた (図9)。なおここでの細菌は純粋培養ではなく混合培養とした。

S1は培養8日目以降顕著な鉄酸化が見られた。同時にDOCもゆっくりではあるが消費されO.D.によって鉄酸化細菌の増殖も確認できた。S2においては培養12日目以降に顕著な鉄酸化がみられ, DOC消費, O.D.による菌の増加はゆっくりではあるが培養22日目以降にみることができた。U1は培養8日目以降O.D.による菌の増殖が顕著にみられ, 22日目以降にPFe生成が少量あった。B及びC培地で適応した分離菌の混合培養によって, 0°Cにおいても鉄を活発に酸化し増殖する細菌

の存在が確認できた。

4. まとめ

①アカシボ雪に有機物が多く存在した。尾瀬ヶ原は泥炭質であることから, 有機物分解により嫌気環境になりやすく鉄は二価鉄 (Fe^{2+}) として存在したり, 難分解性のフミン質などと錯体を形成し溶存態鉄として存在したりしていると考えられる。

②顕微鏡でアカシボ雪の中に代表的な鉄酸化細菌である *Gallionera* sp. や *Leptothrix* sp. が観察され, 鉄酸化細菌の存在を確認できた。

③試水中の細菌や分離菌の培養実験において, 低温 (0°C, 4°C) 環境下でも鉄の酸化と細菌の増殖が可能であることがわかった。マンガン酸化は低温環境下ではほとんど認められなかった。今回用いた培地では, 低温環境下でのマンガン酸化を確認することはできなかった。

④融雪時には水量が増えるため地下水や融雪水が積雪中に押し上げられる。低温環境下においても活発に鉄を

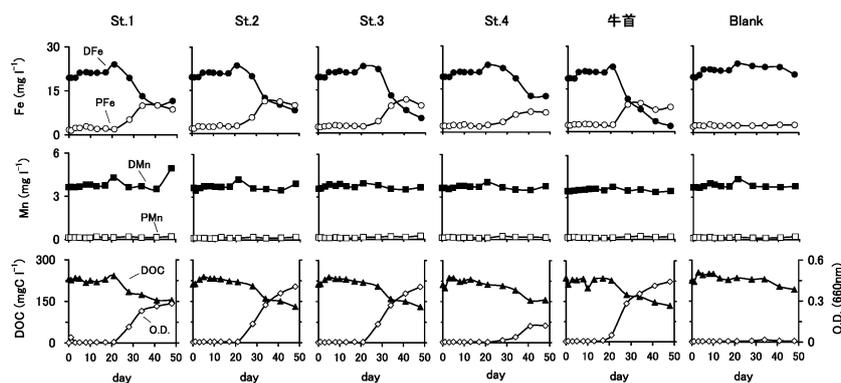


図8: 2000年5月地点St.1~4, 牛首の試料の0°C培養における溶存態鉄 (DFe)・マンガン (DMn), 懸濁態鉄 (TFe)・マンガン (TMn), 溶解性有機物 (DOC) 及び従属栄養細菌 (O.D.) の経日変化を示す

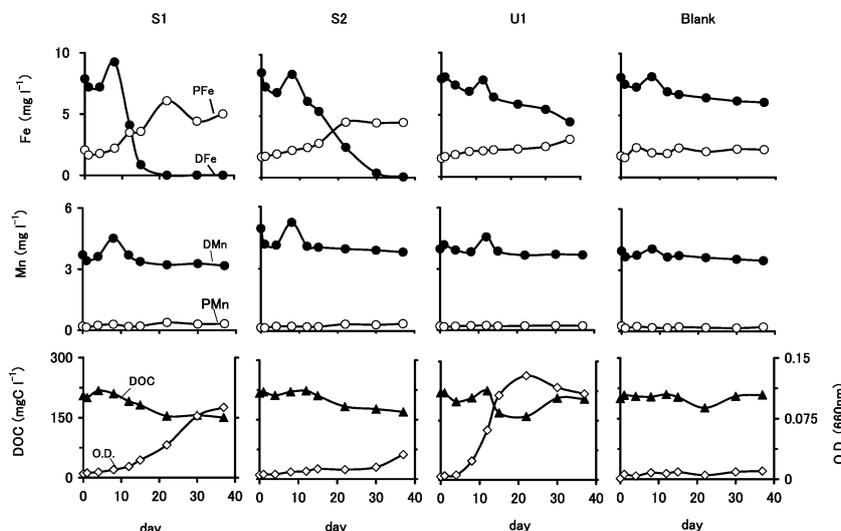


図9: 2000年5月地点St.1, St.2, 牛首の試料を0°C培養し分離したS1, S2, U1細菌の0°Cにおける溶存態鉄 (DFe)・マンガン (DMn), 懸濁態鉄 (TFe)・マンガン (TMn), 溶解性有機物 (DOC) 及び従属栄養細菌 (O.D.) の経日変化を示す

酸化することができる鉄酸化細菌が、地下水中に溶け込んでいて鉄や有機物を栄養源とし、雪中の酸素を使って増殖する。鉄酸化細菌によって酸化鉄が増加し雪を赤褐色に呈色することがアカシボ現象の一つの要因と考えられた。

謝辞

本研究の試料は尾瀬アカシボ研究グループから提供を受けた。記して感謝申し上げます。

引用文献

- Boogerd, F. C., J. P. M. De Vrind (1987) Manganese oxidation by *Leptothrix discophora*. *J. Bacteriol.*, **169**, 489-494.
- Fukuhara, H., Ohtaka, A., Kimura, N., Fukui, M., Kikuchi, Y., Nohara, S., Ochiai, M., Yamamoto, Y., Oze Akashibo Research Group (2002) Spring red snow phenomenon 'Akashibo' in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to the distribution of invertebrates in red snow. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **28**, 1645-1652.
- 福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 菊池義昭, 山本鎔子, 落合正広, 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.
- Ghiorse, W. C. (1984) Biology of iron-and manganese-depositing bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.*, **38**, 515-550.
- 石渡良志, 米林甲陽, 宮島徹 (2008) 環境中の腐食物質 — その特徴と研究法: 4-7, 三井出版, 東京.
- 加村崇雄, 大源正明 (1986) 希釈頻度法による鉄細菌の計数. *日本土壌肥科学雑誌*, **57**, 248-251.
- 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.
- 日本分析化学会北海道支部 (1981) 水の分析 (第3版): 371-374, 化学同人, 京都.
- 日本水道協会 (2001) 上水試験方法 解説編 2001年版: 172-174, 日本水道協会, 東京.
- 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無脊椎動物. *陸水学雑誌*, **69**, 107-119.
- Rouf, M. A., J. L. Stokes (1964) Morphology, nutrition and physiology of *Spaerotilus discophorus*. *Arch. Microbiol.*, **49**, 132-149.
- 阪口豊 (1989) 尾瀬ヶ原の自然史. 中央公論社, 東京.
- 坂崎京子, 八木明彦, 横井時秀, 寺井久慈 (2002) 井戸水中の従属栄養性鉄酸化菌による懸濁態鉄の生成と溶存有機炭素の消費. *陸水学雑誌*, **63**, 45-57.
- Yagi, A. (1986) Dissolved organic carbon and manganese in the boundary of the oxic and anoxic layers in lake Fukami-ike and Suigetsu-ko. *Jan. J. Limnol.*, **47**, 291-298.
- Yagi, A., Miyachi, S., Terai, H. (1991) Vertical distribution of purple nonsulphur bacteria and their utilization of dissolved organic carbon in Lake Fukami-ike. *Arch. Hydrobiologie.*, **121**, 307-317.
- Yagi, A. (1996) Manganese flux associated with dissolved and suspended manganese forms in lake Fukami-ike. *Wat. Res.*, **30**, 1823-1832.
- 八木明彦 (1997) 湖沼の酸化還元境界層としての化学躍層におけるマンガンの特徴. *水処理技術*, **38**, 171-183.
- 山本鎔子, 大高明史, 林卓志, 福原晴夫, 野原精一, 落合正広, 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, 落合正広, 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との関わり —. *陸水学雑誌*, **67**, 209-217.
- 渡辺庄美, 内田武司, 古谷進 (1965) 金属鉱山坑内水中の鉄, 硫酸化細菌の同定および鉄酸化細菌の特性について (第1報). *陸水学雑誌*, **26**, 152-164.
- Widdle, F., S. Schnell, S. Heising, A. Ehrenreich, B. Assmus, B. Schink (1993) Ferrous iron oxidation by anoxygenic phototrophic bacteria. *Nature*, **362**, 834-836.

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 Fukuhara¹, Akifumi Ohtaka², Naoya Kimura³, Jun Kitamura³, Yoshiaki Kikuchi⁴

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) (株)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. の休眠孢子とされたが（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, Grongard 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（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

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

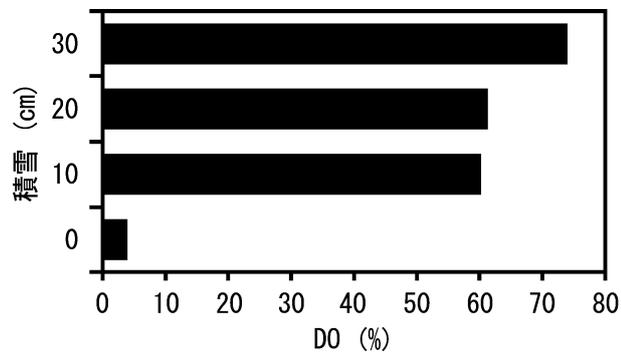


図2：見本園アカシボ発生地帯での雪間隙水中の溶存酸素濃度（DO）。雪コア長116 cm，アカシボ部分48 cm，積雪内水位34 cm，2007年4月29日。間隙水は野原式間隙水採水器（野原ほか, 2012）による，溶存酸素は，ウインクラ法で測定。

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）， $0^{\circ}C$ 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; Brooks et al., 2005）。好氣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。

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

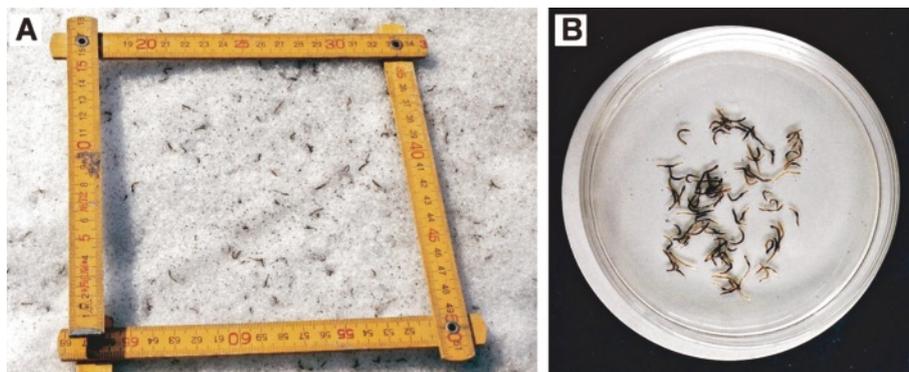


図3：雪表面に分布するアカシボ動物。A：1999年5月20日（見本園）。B：方形枠内の大型動物。

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

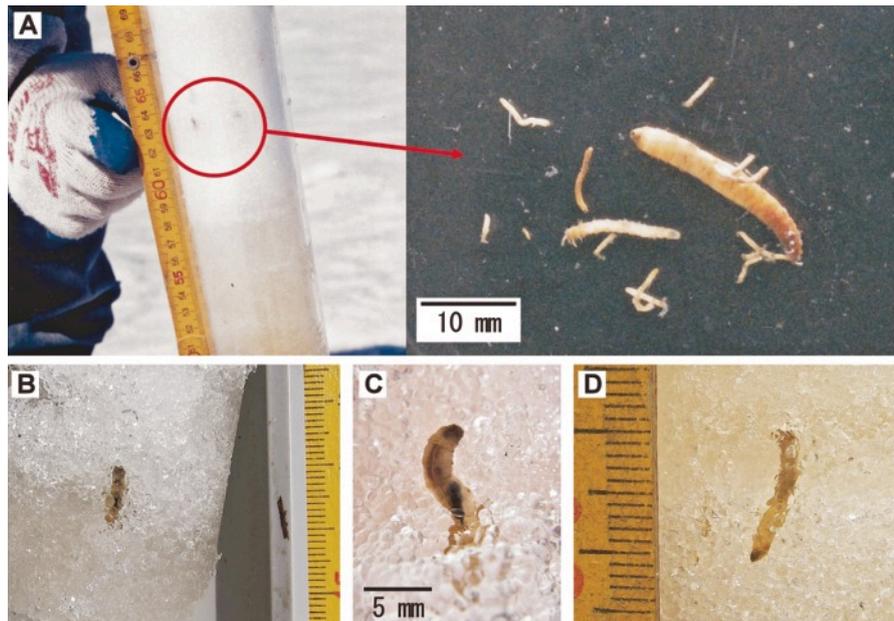


図4：雪中のアカシボ動物。A：乾き雪の中でのガガンボ幼虫(赤○の部分)と取り出した幼虫類(1999年4月30日, コア長103 cm, 見本園)。B：アカシボ雪の上の濡れ雪の中でのガガンボ幼虫(2007年4月29日, 見本園)。C：アカシボ雪の中でのガガンボ幼虫(2007年4月28日, 見本園)。D：アカシボ雪の氷板中のガガンボ幼虫(2007年4月29日, 見本園)。

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

*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ベ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)。対照地域においても、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 S1-1, S1-2 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、S3-1, S3-2 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

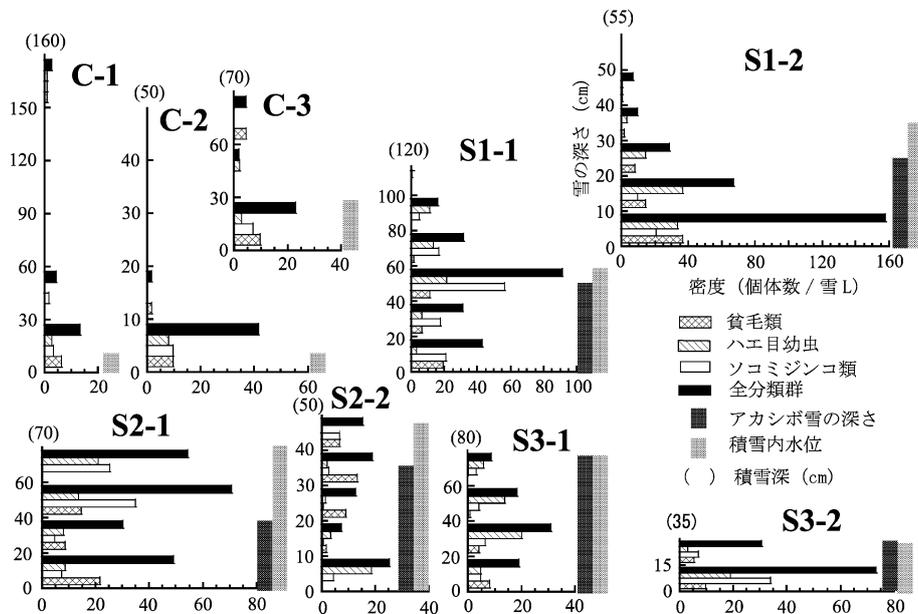


図5：見本園アカシボ地帯における積雪中の無脊椎動物の分布。C-1～C-3；対照，S1-1，S1-2；Stage 1，S2-1，S2-2；Stage 2，S3-1，S3-2；Stage 3。対照は見本園東方のアカシボの発生しない地点。アカシボ雪の深さ，肉眼的に観察した積雪内水位を示す。複数の雪コア（直径4～105 cm）内の貧毛類，ソコミジンコ類，ハエ目（ガガンボ類，ユスリカ類，ヌカカ類）幼虫，全分類群の雪体積1 Lあたりの個体数を示す。Fukuhara et al (2010) にその後のデータを加えて改変。

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。

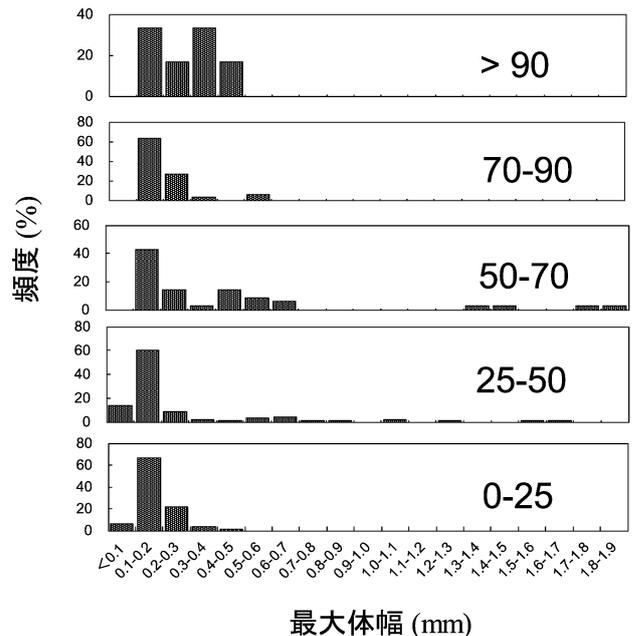


図6：見本園アカシボ雪に出現した無脊椎動物の体部の最大幅（体幅）の分布。雪コア（Stage 1）の状態（平均値）；全長111 cm，アカシボ部分0-41 cm，積雪内水位47 cm。2007年4月29日採集，ホルマリン（8%）固定後の標本を測定。

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。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、n5 は直径 4 cm のコア。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	
	n1=3		n2=6		n3=1	n4=2	n3=1	n4=2	n4=1	n5=5		n3=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
Plecoptera	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壤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壤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) 土壤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澁または河川、泥炭土壤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壤動物調査（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ほぼ同じオーダーであること、が挙げられている。アカシボ動物の起源が土壤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、線虫類の密度は土壤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。

アカシボ動物が土壤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, 土壤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, Oligochaeta, 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)に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壤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壤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だろうか。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; Gronggaard et al., 1999), コオリミズズ(*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ベ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。

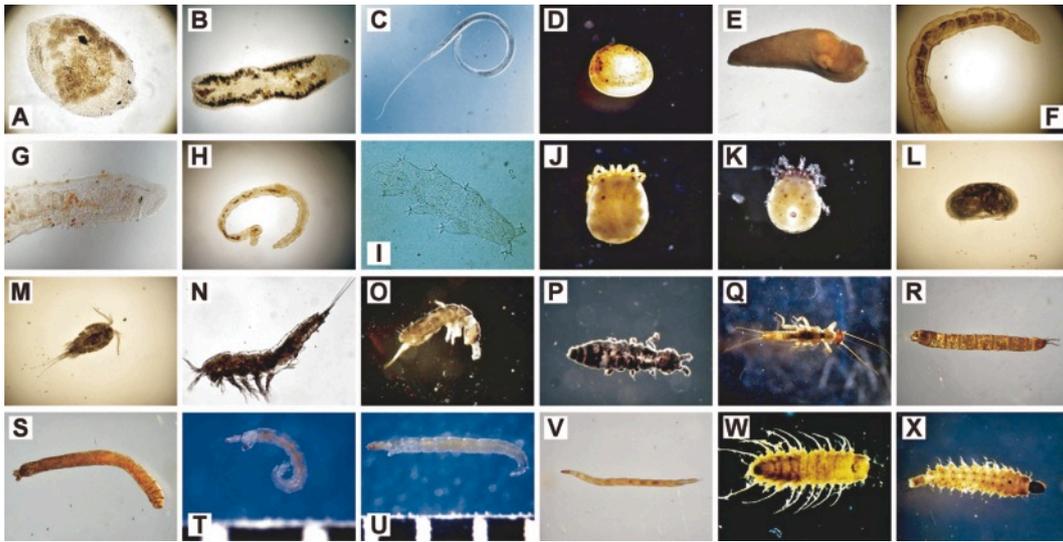
謝辞

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、現地に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.
- 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。

- Grading, 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 anti-freeze 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. 低温科学 (物理篇), **44**, 37-48.
- 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.
- 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. *Pedobiologia*, **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 (環形動物門環帶綱) 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 Collembola 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.
- 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.
- 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 vejvodskyanum*), 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*：プユモドキ類の一種 (Ceratopogonidae, *Forcipomyia* sp.).

*鳥居高明氏 (いであ株式会社) 提供

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

大高 明史¹⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬ヶ原のアカシボ雪中に貧毛類が豊富に出現する理由を探るために、貧毛類の生物学的特性を湿原や雪の環境特性と対比させて議論した。無雪期の尾瀬ヶ原湿原で見られる貧毛類群集は、ヒメミミズ科やミズミミズ科を主体とした比較的少数の種類からなり、半水生種や無性繁殖が可能な種類が多くを占める。貧毛類は本来、低温環境を好む傾向があり、尾瀬ヶ原湿原に生息している貧毛類の多くは、本来の生理生態学的性質でアカシボ雪の環境に対応できているものと考えられる。アカシボの後半に、小型で細長い間隙性の貧毛類が水分含量の高い雪下部で豊富に出現したのは、この時期の雪が、海浜や河川で見られる砂礫間隙に匹敵する環境になったためと解釈される。

Ecological characteristics in oligochaetes (Annelida, Citellata) found in red snow “Akashibo” at Ozegahara mire, central Japan

Akifumi Ohtaka¹

To elucidate the reason for abundant occurrence of oligochaetes (Annelida, Citellata) in the red snow “Akashibo” at Ozegahara mire, central Japan, ecological and reproductive features of oligochaetes are briefly reviewed, and the faunal characteristics in oligochaetes in *Sphagnum* mires and snows were discussed from the viewpoints of habitat preference of oligochaetes. Along with *Sphagnum* mire itself, the snow on the mire is a kind of ecotone in which content of liquid water varies drastically and enable to harbor both terrestrial and aquatic forms. The Akashibo snow found in the snowmelt season consisted of granular ice particles and saturated water, providing interstitial habitats for small aquatic animals. The water bearing Akashibo snows harbored many enchytraeid and nauidid oligochaetes which are primarily aquatic and small enough to move in the wet snow.

キーワード：尾瀬, アカシボ, 貧毛類

Ozegahara mire, “Akashibo” red snow, oligochaetes

1. はじめに

尾瀬ヶ原湿原では、融雪期に“アカシボ”と呼ばれる赤雪が広範囲に発生し、その表面や内部には、無脊椎動物が豊富に出現する (Fukuhara et al., 2002; 福原ほか, 2006)。アカシボ雪中に見られる動物は、線虫類やウズムシ類、貧毛類、カイアシ類、ハエ目昆虫の幼生など多岐にわたるが、ほとんどの分類群は、根雪前や融雪後のアカシボ残存物中の動物と共通することから、アカシボ雪の無脊椎動物は湿原の土壌動物に由来すると推測

されている (福原ほか, 2006)。この点は、氷河の涵養域や消耗域に生息する“氷河生態系”の動物群 (Tynen, 1970; Kohshima, 1984; 幸島, 1990; Kikuchi, 1994) と大きく異なっている。

環形動物の貧毛類 oligochaetes は、尾瀬ヶ原のアカシボ雪中で最も豊富に見られる動物のひとつである (福原ほか, 2006; Fukuhara et al., 2010)。その背景には、貧毛類の持つ生理的なあるいは生態的な特性と住み場の特性が関係していると考えられる。しかし、そうした生物学的特性と環境との対応関係は、十分に理解されているわけではない。ここでは、アカシボ雪中になぜ貧毛類が豊富に出現するか、という点を説明するために、貧毛類の生物学的特性と住み場の環境特性を対比させることによって、アカシボに出現する貧毛類群集の特徴を考察する。

1) 弘前大学教育学部自然科学科教室

¹ Department of Natural Science, Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki, Japan
E-mail: ohtaka@cc.hirosaki-u.ac.jp

アカシボ中に出現する貧毛類の中で、最も豊富に見られるヒメミズ科 Enchytraeidae の組成については、分類学的研究が遅れたため、これまでほとんど不明なままであった。一方、現在、鳥居高明氏（いであ株式会社）は、アカシボを含む尾瀬ヶ原に出現するミメミズ類の分類学的研究を精力的に進めている。したがって、アカシボに出現するヒメミズ科の実体については鳥居（2012）に委ねる。水生の貧毛類で優占するイトミミズ類とミズミミズ類は、これまで長く、別々な科（Tubificidae イトミミズ科と Naididae ミズミミズ科）として扱われてきたが、系統研究の成果を受けて近年統合された（Erséus et al., 2008）。国際動物命名規約の先取権の原則から、科の名前は自動的に命名が早く行われた Naididae（ミズミミズ科）になる。本稿では、この新しい体系を用いた。

2. 貧毛類の多様性

2.1 水生種と陸生種、湿性種

貧毛類（ミミズ類）oligochaetes は、環形動物のうち、環帯を持つことで特徴づけられる単系統の環帯類 Clitellata からヒル類を除いた側系統群で、世界から約 5000 種が知られている（Erséus, 2005）。古くから、大きさや消化管の形態の違いなどに基づいて、いわゆる“ミミズ”に相当する大型類と、イトミミズのように体が小さい小型類とに二分されてきた。現在は、4つの目（ナガミミズ目、オヨギミミズ目、イトミミズ目、ツリミミズ目）を認めるのが一般的で、この中では、ツリミミズ目だけが大型類に対応し、他の3目はいずれも小型類である。小型類は、目の多様性が高いものの種数は大型類よりも少なく、貧毛類全体の種数の約 2/3 は大型類で占められている（Erséus, 2005）。日本から記録されている貧毛類は、大型類で約 80 種（Blakemore et al., 2006）、小型類で約 110 種である（大高、未発表）。

貧毛類の生息環境は、高山から深海まで極めて幅広い。これは、同じ環形動物門に属する多毛類のほとんどが海産であることとは対照的である。貧毛類の乾燥環境への適応としては、体表を覆う厚いクチクラ層や産卵時に卵包を発達させた点あげられる。卵包は環帯の分泌物で作られる水を満たした袋で、受精卵は生体と同じ形になるまでこの中で発生が進む。体表からの分泌物で被るうして、乾燥期をやり過ごす水生種も複数の科で知られている（山口, 1967）。

大型類の主要な生息場所は陸上で、一方、小型類は水中である。しかし、どちらも例外が多く、また湿地性の種類もかなりの数に及ぶ。ヒメミズ科は、小型類の中では例外的に多くの陸生種を含んでいる。現在まで知られているヒメミズ科は世界で約 650 種で、そのうちの約 200 種が水生、その他が陸生である（Martin et al.,

2008）。しかし、まだ多くの未記載種が存在していると考えられることから、この数字は大幅な過少評価になっている可能性が高い。ヒメミズ科には、完全な水生種や完全な陸水種の他に、水中でも陸上でも生活が可能な両生的な種類や、湿原や海岸など陸と水の境界にあたるエコトーンに生息する半水生の種類がたいへん多い（Timm, 1996）。ヒメミズ科が、ほとんどが陸生種から構成され単系統と考えられる大型類 Crassicitellata の姉妹群とみなされている点は（Erséus and Källersjö, 2004; Erséus, 2005）、水中から陸上への生息場所の変化が、系統と関係していることを示唆する点で興味深い。

2.2 貧毛類の住み場

貧毛類の大部分は自由生活を送っている。陸生の貧毛類は、土壤動物の主要な構成員である。その多くは大型類と小型類のヒメミズ科であるが、本来水生のミズミミズ亜科の種類が陸上で見いだされることもある。たとえば、ニュージーランドの温帯林（Stout, 1956, 1958）やブラジルの熱帯雨林（Collado and Schmelz, 2000）の土壤やリターから、トガリミズミミズ属 *Pristina* に属する複数の種類が記録されている。これらは、いずれも体長が 0.7~数ミリと微小で、土壤粒子や落葉表面の水のフィルム内で生活していることから（Rudiger M. Schmelz 博士、私信）、微視的には水生といえる。

水生種のうち、体長が数センチになる比較的大型のイトミミズ亜科やナガレイトミミズ亜科（どちらもミズミミズ科）の多くは、底泥中に体を埋めて泥を摂食する内在性の底生動物である。一方、ミズミミズ亜科をはじめとする体長が数ミリの水生種は、もっぱら底質や水草などの表面あるいはそれに付着した微生物マット内で生活している。

小型の水生種にとって、底質粒子の間隙も重要な生息場所である（Lafont and Vivier, 2006）。海浜の砂礫間隙では、貧毛類は、線虫類やソコミジンコ類と並んで、メイオベントス群集でしばしば最も優占する後生動物になる。その構成は、ミズヒメミズ属 *Marionina* をはじめとするヒメミズ科が主体である（伊藤, 1985）。淡水域では、大型湖沼の砂浜や、河川の河床間隙あるいは砂州内部の伏流間隙でたくさんの貧毛類が見られる。日本での研究例はいまだに多くないものの、河床間隙から、ヒメミズ科のミズヒメミズ *Marionina* 属とミジンヒメミズ属 *Cernosvitoviella* で複数の種類が知られているほか（Torii, 2011a, 2011b）、ヒメミズ科と近縁なコヒメミズ科 Propappidae に属するナガハナコヒメミズ *Propappus volki* ももっぱら河床間隙に生息する（Torii, 2006）。京都府木津川では、砂州内部の伏流間隙からミズミミズ亜科のトガリミズミミズ属 *Pristina*（原文では異名の *Pristinella*）と属不詳の一種が記録されている（竹門ほか, 2003）。青森県岩木川の上流支川にあたる白神山地の暗門川では、ヒメミズ

科, ミズミズ亜科, ナガレイトミズミズ亜科を含む8種の貧毛類が出現し, そのうちで, 最も優占するミズミズ亜科の一種 *Piguetiella denticulata* は, 90%の個体が砂礫底の内部から採集されており, 河床間隙性とみなされる (佐藤・大高, 未発表).

2.3 貧毛類の温度特性

貧毛類は有性生殖を基本とし, ほとんどの科で精子形成に一定の低温を必要とする. これは, ペルム紀の寒冷な時期に確立した貧毛類の繁殖特性の名残と解釈されている (Timm, 1980). 通常の生息環境でも, 貧毛類の多くは高温よりもむしろ低温を好む. この傾向は, 小型類の多くの科で比較的はっきりしている. ミズミズ科やオヨギミズ科, ヒメミズ科のような小型類は, 湧水のような低温環境でも普通に見られ, 深い湖沼の深底部のように通年4°C以上になることのない水温下でも個体群を維持するのに問題はない. 年間を通して水温が表層でも10°Cないし12°C以上にならないバイカル湖で, 貧毛類の大規模な適応放散が見られる点も, 低温側にシフトした貧毛類の温度特性と関係していると考えられている (Timm, 1980).

温帯域に生息する土壌性の大型類も, 多くは致死温度が氷点下で, 0°C付近にさらされてもすぐには死亡しない (Edwards and Bohlen, 1996). ヒメミズ科のコブヒメミズ属 *Henlea* やヒメミズ属 *Enchytraeus* は, 凍結した土壌や氷から生き返った記録がある (Stephenson, 1930). 積雪下 (subnivean) の土壌では, ヒメミズ科やツリミズ科の記録があるものの (Aitchison, 2001), 雪内部 (intranivean) からの貧毛類の確かな記録は少ない. Welch (1916) は, ワシントン州の水河域の雪上からナカヒメミズ属の一種, *Mesenchytraeus gelidus* を記載し, この種が雪の中を活発に動くことを実験で確かめている. 温帯の主要な大型類であるツリミズ科とフトミズ科は温度に対する特性が異なり, ツリミズ科は高温に対する耐性が低く, 熱帯地方には生息できない (Gates, 1958). 日本では, 北海道などの寒冷地ではツリミズ科の種数が多く, 南方では逆にフトミズ科が多くなる傾向がある.

北アメリカ北部西海岸の水河に分布するコオリミズ *Mesenchytraeus solifugus* は, 一生を氷河で送る唯一の環形動物で, その特異な生態から, 形態や生理的特性が詳しく調べられている. 強い紫外線から身を守るための黒色の色素や (Goodman and Parrish, 1971), 移動や体の保持に用いられる先端が直角に曲がった剛毛 (Shain et al., 2000), 低温でも維持できる高いATPレベル (Napolitano et al., 2004) など, コオリミズは, 氷河での生活に高度に適応している.

3. 尾瀬ヶ原とアカシボの貧毛類相

3.1 尾瀬ヶ原の貧毛類相

1994年から1996年までの無雪期に行われた第3回の尾瀬ヶ原総合調査では, 池塘や河川を含む湿原から, 陸生の大型類1種 (ツリミズ科のサクラミズ *Allobophora japonica*; 上平, 1999) と水生の小型類17分類群 (大高, 1999; Ohtaka, 2000) が記録された. 水生種の内訳は, ヒメミズ科1分類群, ミズミズ科ミズミズ亜科10分類群, ナガレイトミズミズ亜科2分類群, イトミズ科3分類群, オヨギミズ科1分類群である. 種レベルで同定された出現種は, いずれも日本に広く分布する種類で, 希種は含まれていない. ミズゴケ湿原に生息する動物の多様性は一般に低く (Wetzel, 2001), 尾瀬ヶ原の貧毛類でも同様の傾向が見られる. これまで知られている種数 (18分類群) は, 琵琶湖からの49種 (Ohtaka and Nishino, in press) の約1/3, 貧栄養湖の十和田湖からの29種 (Ohtaka, 2001) などと比べても少ない.

湿原で最も頻繁に見られる貧毛類はイトミズ亜科のフクロイトミズ *Bothrioneurum vejdoskyanum* で, ついで, ヒメミズ科, ミズミズ亜科のトガリミズミズモドキ *Pristina aquiseta* の出現頻度が高い (Ohtaka, 2000). フクロイトミズは, 池塘の深部よりもむしろ, 水深の浅いへりや周辺のシュレンケ, あるいは池塘近くの湿ったミズゴケ泥炭中で密度が高まる傾向が見られたことから, 半水生とみなされる. いずれの季節でも未成熟個体が多く, わずかに見られた繁殖個体は, 8割以上が生殖器官の配置が前方体節にシフトしていたことから, 無性繁殖が卓越すると考えられる. フクロイトミズと成らんで尾瀬ヶ原の池塘や河川で優占するミズミズ亜科の多くも, 通常的环境では分裂によって無性的に繁殖する. 尾瀬ヶ原湿原の水生ミズ群集は, 半水生種や無性生殖によってすみやかに繁殖できる種類が優占する特徴があるといえる.

尾瀬ヶ原湿原の水生ミズ群集は, 近隣の尾瀬沼で優占するイトミズ亜科のイトミズ *Tubifex tubifex* やユリミズ属 *Limnodrilus* spp. (Ohtaka et al., 1988) を欠いている. 雨竜沼湿原や八甲田山毛無岱湿原など, 北海道や東北のいくつかの高層湿原でも, 尾瀬ヶ原と同様に, フクロイトミズやミズミズ亜科, ヒメミズ科が優占し, オヨギミズ属やナガレイトミズも出現する一方, ユリミズ属やイトミズ属は全く見られない (大高, 未発表). 寒冷地の湿原からの貧毛類の記録は世界的に少ないが, ヒメミズ科の *Cognettia* (原文では *Marionina*) *sphagnetorum* と, 数種のミズミズ亜科およびオヨギミズ属とイトミズ属がドイツとスイスの泥炭地の池塘から (Harnisch, 1925, 1929), オヨギミズ *Lumbriculus variegatus* とミズミズ亜科の数種

が、エストニアの泥炭池塘から記録されている (Timm, 1970). フィンランドの 421 地点で行われたツリミミズ科の分布調査によると、ミズゴケ湿原から記録された種類は 3 種で、草地 (10 種) や森林 (9 種) に比べて多様性が低い (Terhivuo and Valovirta, 1978). この 3 種のうち、尾瀬ヶ原湿原で記録されているサクラミミズ (上平, 1999) と同属の *Allotobophora chlorotica* は、ミズゴケ湿原の池塘から記録されている. 小型類ではヒメミミズ科とミズミズ亜科, オヨギミミズ属が、大型類ではツリミミズ属 *Allotobophora* が主体になる貧毛類の構成は、日本とヨーロッパで大きく異ならず、寒冷地の湿原での貧毛類相は、世界である程度共通している可能性がある.

3.2 アカシボ雪中の貧毛類相

1997 年以降の積雪期の調査で、尾瀬ヶ原見本園のアカシボ発生地域から確認されている貧毛類は 9 分類群で、いずれも無雪期に尾瀬ヶ原から記録されている (表 1). 見本園では、アカシボの発達とともに、雪中に出現する貧毛類の種数や密度が増加する傾向がある (福原ほか, 2006). アカシボがまだほとんど確認できない初期に、雪上と雪中に出現した貧毛類は、ヒメミミズ科の不詳種と、ナミミズミミズ, および大型のツリミミズ科の 1 種の 3 分類群である. このうち、ツリミミズ科の一種は、雪の上だけに見られ、またその後のアカシボ雪には見いだされていない. これまで尾瀬ヶ原で記録されているツリミミズ科の貧毛類はサクラミミズだけなので (上平, 1999), この雪上に見られたツリミミズ科の一種は、本種である可能性が高い. 一方、アカシボが発達して雪の含水率が高まると、アカシボプールや雪中からは、雪

上で見られたヒメミミズ科とナミミズミミズに、オヨギミミズ科の 1 種とミズミズ亜科 3 種およびナガレイトミミズ属の 1 種 *Rhyacodrilus* sp. を加えた 8 分類群が出現している (福原ほか, 2006). 本来の生息環境が不明のヒメミミズ科を除くと、これらの貧毛類は、いずれも水生種である. したがって、発達したアカシボ雪中で貧毛類の種数が増加したのは、雪が多量の水を含むようになって、水生種にとって好適な環境に変化したことが一因になっていると考えられる. アカシボ雪中に見られる無脊椎動物は、ガガンボ類やツリミミズを除くと、いずれも小型で、その体幅は最も大きな個体でも 0.5 mm 程度である (福原ほか, 2012). 貧毛類は、前述のようにヒメミミズ科とミズミズ科が主体で、体幅の平均値は 0.2 mm, 体長は 1~8 mm と細長い体形をしている. アカシボ残存物中の貧毛類は、アカシボ雪の組成とよく似ているが、新たにナガレイトミミズ亜科のフクロイトミミズが見られるようになってきている. フクロイトミミズは池塘の縁や湿原で優占する種類なので、この段階では、無雪期の湿原により近い環境になっていること推測される.

4. アカシボの貧毛類群集の特徴

雪は、温度の低い状態では空気と氷の粒の集合だが (乾き雪), 融雪が進むと氷の粒と水が混じったシャーベット状 (濡れ雪) になる. 融雪期の雪の環境は、乾湿の状態が大きく変化する点で湿原土壌に似ている. 低温環境を好む貧毛類の中で、湿原を生活の場としている両生あるいは半水生の種類にとって、アカシボ雪は湿原土

表 1: 尾瀬ヶ原見本園のアカシボ発生地帯における、雪上、雪中、アカシボ残存物中に出現した貧毛類の記録, および無雪期に尾瀬ヶ原の池塘と河川から記録された貧毛類の一覧. 雪およびアカシボに関連した貧毛類は、福原ら (2006) にその後の記録を加えた. また、無雪期の記録は、Ohtaka (2000) によった. 確認された種類を+, 優占した種類を++で示した.

分類群		雪上	雪中	アカシボ雪内および アカシボプール底	アカシボ残存物	無雪期の尾瀬ヶ原	
						池塘	河川
オヨギミミズ科	<i>Lumbriculus</i> sp. オヨギミミズ属の一種			+	+	+	+
ヒメミミズ科	Enchytraeidae non det. ヒメミミズ科	++	++	+	+	+	++
ミズミズ科							
ミズミズ亜科	<i>Chaetogaster diastrophus</i> チゴヤドリミミズ			+	+	+	+
	<i>C. diaphanus</i> トックリヤドリミミズ					+	+
	<i>Specaria josinae</i> オナシミズミミズ					+	+
	<i>Uncinails uncinata</i> アカオビミズミミズ					+	
	<i>Nais communis</i> ナミミズミミズ	+	+	+	+	+	++
	<i>N. pardalis</i> カワリミズミミズ					+	+
	<i>Pristina aquiseta</i> トガリミズミミズモドキ			+	+	+	+
	<i>P. longiseta</i> トガリミズミミズ					+	+
	<i>P. rosea</i> トガリミズミミズ属の一種					+	+
	<i>Slavina appendiculata</i> ヨゴレミズミミズ			+	+		+
ナガレイトミミズ亜科	<i>Rhyacodrilus coccineus</i> ナガレイトミミズ			+	+	+	+
	<i>Bothrioneurum vej dovskyanum</i> フクロイトミミズ				+	++	+
イトミミズ亜科	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> ユリミミズ						+
	<i>L. udekemianus</i> ウィリーユリミミズ						+
	<i>Aulodrilus limnobi</i> us ヒメイトミミズ			+	+		+
	<i>Aulodrilus</i> sp. ヒメイトミミズ属の一種						+
ツリミミズ科	Lumbicidae gen sp. ツリミミズ科の一種	+					
	出現分類群数	3	2	8	9	13	17

壤に匹敵する生活の場である。

アカシボの発達段階のうち、水分の割合が低い初期の乾き雪には、陸側を好む種類が出現すると予想され、実際に、雪上に見られたツリミミズ科の一種はそのような特性を持っていると考えられる。一方、融雪が進んで濡れ雪になると、水生の種類が出現するようになっていく。アカシボの後半に、間隙での生活に適した小型で細長いヒメミミズ類やミズミミズ亜科が、水分含量が特に高い雪下部で密度が増加したのは (Fukuhara et al., 2010)、雪のザラメ化が進むとともに間隙が湛水して、海浜や河川に見られる砂間隙に匹敵する間隙環境が形成されたためと解釈される。尾瀬ヶ原のような寒冷地のミズゴケ湿原や融雪期のアカシボ雪中に見られる貧毛類は、コオリミミズが進化させたような形態的あるいは生理的な特殊化を伴わなくても、本来の生態的特徴でアカシボ雪の環境に対応しているとみなされる。

謝辞

尾瀬ヶ原湿原のアカシボ現象について、共同研究を通じてたくさんの議論をしている尾瀬アカシボ研究グループと、ヒメミミズ類の生物学についてご教示いただいた、いであ株式会社の鳥居高明さんに感謝いたします。

引用文献

- Blakemore, R. J., M. T. Ito and N. Kaneko (2006) Alien earthworms in the Asia/Pacific region with a checklist of species and the first records of *Eukerria saltensis* (Oligochaeta: Ocnerothricidae) and *Eiseniella tetraedra* (Lumbricidae) from Japan, and *Pontoscolex orethrurus* (Glossoscolecidae) from Okinawa. In: Koike, F. et al. (eds) *Assessment and Control of Biological Invasion Risks*: 173-181. IUCN, Gland, Switzerland.
- Collado, R. and R. M. Schmelz (2000) *Pristina silvicola* and *Pristina terrena* spp. nov., two new soil dwelling species of Naididae (Oligochaeta, Annelida) from the tropical rain forest near Manaus, Brazil, with comment on the genus *Prisinella*. *J. Zool., Lond.*, **251**, 509-516.
- Edwards, C. A. and P. J. Bohlen (1996) *Biology and ecology of earthworms. Third edition*. Chapman and Hall, London.
- Erséus, C. (2005) Phylogeny of oligochaetous Clitellata. *Hydrobiologia*, **535/536**, 357-372.
- Erséus, C. and M. Källersjö (2004) 18S rDNA phylogeny of Clitellata (Annelida). *Zool. Scr.*, **33**, 187-196.
- Erséus, C., M. J. Wetzel and L. Gustavsson (2008), ICZN rules—a farewell to Tubificidae (Annelida, Clitellata). *Zootaxa*, **1744**, 66-68.
- Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Research 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.
- 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に見られる無脊椎動物. 陸水学雑誌, **67**, 81-93.
- 福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 北村淳, 菊地義昭 (2012) 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——. 低温科学, **70**, 75-85.
- 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. Internat. Verein. Limnol.*, **30**, 1487-1492.
- Gates, G. E. (1958) Contribution to a revision of the earthworm family Lumbricidae. II. Indian species. *Brevior Mus. Comp. Zool.*, **91**, 1-16.
- Goodman, D. and W. B. Parrish (1971) Ultrastructure of the epidermis in the ice worm, *Mesenchytraeus solifugus*. *J. Morphol.*, **135**, 71-86.
- Harnisch, O. (1925) Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. *Zool. Jahrb. Allg. Zool.*, **51**: 1-166
- Harnisch, O. (1929) *Die Biologie der Moore. Die Binnengewässer VII*. Stuttgart, 146pp.
- 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.
- 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, 前橋.
- Kikuchi, Y. (1994) *Glaciella*, a new genus of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from a glacier in Nepal, Himalayas. *Hydrobiologia*, **292/293**, 59-66.
- 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.
- Lafont, M. and A. Vivier (2006) Oligochaete assemblages in the hyporheic zone and coarse surface sediments: their importance for understanding of ecological functioning of watercourses. *Hydrobiologia*, **564**, 178-181.
- Martin, P., E. Martinez-Ansemil, A. Pinder, T. Timm, and M. J. Wetzel (2008) Global diversity of oligochaetous clitellates (“Oligochaeta”; Clitellata) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 117-127.
- Napolitano, M. J., R. O. Nagele and D. H. Shain (2004) Ice worms elevate adenylate levels at low temperature. *Comp. Biochem. Phys. A*, **137**, 227-235.
- 大高明史 (1999) 尾瀬ヶ原の水生ミミズ相. 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): 795-801, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- Ohtaka, A. (2000) Aquatic Oligochaeta in the Ozegahara Mire, Central Japan. *Species Diversity*, **5**, 39-52.
- Ohtaka, A. (2001) Oligochaetes in Lake Towada, Japan, an oligotrophic caldera. *Hydrobiologia*, **436**, 83-92.

- Ohtaka, A. and M. Nishino (in press) Diversity and distribution of aquatic oligochaetes (Annelida, Clitellata) in Lake Biwa. In: Kawanabe, H. et al. (eds) *Lake Biwa*. Springer.
- Ohtaka, A., A. Ujiye & S. F. Mawatari (1988) Composition and abundance of zoobenthos in the profundal zone of Lake Oze-numa in central Japan. *Jpn. J. Limnol.*, **49**, 109-117.
- 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*. *J. Morphol.*, **246**, 192-197.
- Stephenson, J. (1930) *The Oligochaeta*. Clarendon Press, Oxford.
- Stout, J. D. (1956) Aquatic oligochaetes occurring in forest litter I. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **84**, 97-102.
- Stout, J. D. (1958) Aquatic oligochaetes occurring in forest litter II. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **85**, 289-299.
- 竹門康弘, 土居秀幸, 谷田一三 (2003) 木津川砂州における河川水流入部の水質環境と間隙動物の分布様式. 河川学術研究会木津川研究グループ. 木津川の総合研究: 263-270.
- Terhivuo, J. and I. Valovirta (1978) Habitat spectra of the Lumbricidae (Oligochaeta) in Finland. *Znn. Zool. Fennici*, **15**, 202-209.
- Timm, T. (1970) On the fauna of the Estonian Oligochaeta. *Pedobiologia*, **10**, 52-78.
- Timm, T., (1980) Distribution of aquatic Oligochaeta. In: Brinkhurst, R. O. and D. G. Cook (eds) *Aquatic Oligochaete Biology*: 55-77. Plenum, New York.
- Timm, T. (1996) Enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) as lake-dwellers. *Newsletter on Enchytraeidae*, **5**, 47-55.
- Torii, T. (2006) New record of *Propappus volki* (Annelida: Clitellata: Propappidae) from Japan. *Species Diversity*, **11**, 359-365.
- Torii, T. (2011a) New record of *Cernosvitoviella minor* (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae) from hyporheic habitat in a Japanese stream. *Edaphologia*, **88**, 31-35.
- Torii, T. (2011b) New records of semiaquatic species *Marionina* (Clitellata, Enchytraeidae) from Japan, with a description of *Marionina biwaensis* sp. nov. *Turk. J. Zool.*, **35**, in press.
- 鳥居高明 (2012) 尾瀬ヶ原湿原のヒメミミズ科 (環形動物門環帶綱). 低温科学, **70**, 93-98.
- Tynen, M. J. (1970) The geographical distribution of ice worms (Oligochaeta: Enchytraeidae). *Can. J. Zool.*, **48**, 1363-1367.
- Welch, P. S. (1916) Snow-field and glacier Oligochaeta from Mt. Rainier, Washington. *Trans. Am. Micros. Soc.*, **35**, 85-124.
- Wetzel, R. G. (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Third edition. Academic Press, San Diego.
- 山口英二 (1967) 第3綱貧毛類. 動物系統分類学6 (内田亨ら編): 130-193, 中山書店, 東京.

尾瀬ヶ原湿原のヒメミミズ科 (環形動物門環帯綱)

鳥居 高明¹⁾

2011年12月15日受付, 2012年1月18日受理

環形動物門環帯綱のヒメミミズ科は、尾瀬ヶ原において雪水中や水中、土壌中など、幅広い環境からみつかり、寒冷で湿潤な環境に適応した一部の種類にとって、尾瀬ヶ原の様な高層湿原は、生息に適した環境であることが推測される。1999年から2011年にかけて、尾瀬ヶ原の見本園周辺から牛首付近において、雪水中やアカシボ中、水中および陸上の土壌中から採集されたヒメミミズ科の標本を調査した結果、ナカヒメミミズ属の一種、アミメヒメミミズ属の一種、ハタケヒメミミズ、ハンヒメミミズ属の一種、ミズヒメミミズ属の複数種、ミジンヒメミミズ属の一種および他不明な2属の計8分類群が分布していることが確認された。雪水中やアカシボ中から数多く採集された種は、土壌のファウナの一部であったことから、雪氷の間隙を通るなどして土壌中から雪中やアカシボ中に移動したものと考えられた。

Enchytraeidae (Annelida, Clitellata) from Ozegahara mire, central Japan

Takaaki Torii

Enchytraeid fauna (Annelida, clitellata) was studied in the Ozegahara Mire, Central Japan, based on the specimens collected from various habitats including water bed, streams and pools, bog soil, in and on snow and Akashibo snows. As a result of investigation during 1999-2011, 6 taxa belonging to the genera *Mesenchytraeus*, *Cognettia*, *Fridericia*, *Hemienchytraeus*, *Marionina*, *Cernosvitoviella* and two undetermined genera, are recorded. All the enchytraeids species from the snows were also found from terrestrial habitats, and the nivine fauna could be derived from edaphon.

キーワード：ヒメミミズ科, 貧毛類, 尾瀬ヶ原, 高層湿原, 日本

Enchytraeidae, oligochaetes, Ozegahara mire, highland marsh, Japan

1. はじめに

ヒメミミズ科 (環形動物環帯綱) は、体長が2 mm から30 mm 程度、体幅が0.1 mm から1.0 mm 程度の小型の貧毛類であり、極域から熱帯まで世界中の様々な環境 (氷河、農地、湿地、河川、海洋など) から報告されている。これまでに世界中から32属約650種が記録されており (中村, 2000; 野崎・中村, 2005; Martin et al., 2008), 今後も記録される種数はさらに増加することが予想される。日本からはこれまでに9属22種 (属だけの確認種を含めると13属26分類群) が確認されている。しかし、これまで日本で進められてきた生物調査・研究等の中で、ヒメミミズ科が種レベルまで同定

されることは稀であった。これは、一部の種で原記載が不十分であることや疑問名として扱われていること (Schmelz, 2003, 2005), また、属によっては日本での分類研究が全く進んでいないことが原因と考えられる。さらに、分類や同定に利用できる日本語の情報が少なく、分類の鍵となる特徴が分かりづらいこと、サイズが小さく外見だけでは分類の鍵となる特徴がほとんど無いため、はじめから分類・同定作業を諦めてしまうこと、種の特徴となる部位が多岐に渡ると同時にそれら特徴の観察が容易でないことなどの理由も考えられる。

ヒメミミズ科の生息場所は、種や属ごとに異なっており (Nielsen and Christensen, 1959), 水分や温度、塩分、DO, pH, 重金属濃度などの環境条件をよく反映するため、環境を指標する生物として重要な分類群と考えられる。尾瀬ヶ原湿原においてヒメミミズ科は、雪水中やアカシボ中から確認されていることに加え (福原ほか, 2006), 池澁ではイトミミズ亜科のフクロイトミミ

1) いであ株式会社

¹ IDEA Consultants Inc., Yaizu, Japan

E-mail: ttakaaki@ideacon.co.jp

ズ *Bothrioneurum vej dovskyanum* Stolc, 1886 に次いで、また河川ではミズミズ亜科のナミミズミズ *Nais communis* Pignet, 1906 に次いで頻繁に出現しており、湿原の動物群集の特徴を理解するためには重要なグループである (Ohtaka, 2000)。しかし尾瀬ヶ原湿原でこれまで、ヒメミズ科が科レベル以上に同定されたことはなかった。

ここでは、1999年、2006年、2007年、2008年、2011年に行われた5回の調査により、尾瀬ヶ原湿原から得られたヒメミズ科の同定結果を元に、その概要について報告する。

2. 調査方法

調査は、1999年5月8～27日は福原晴夫氏（新潟大学）および木村直哉氏（株式会社グリーンシグマ）により、2006年6月2～4日、2007年6月22～25日、2008年6月17日、2011年4月29日～5月2日は大高明史氏および著者らにより実施した。採集場所は主に、尾瀬の見本園から牛首付近のアカシボ地帯において水中および陸上の土壤中を対象とした。

ヒメミズ科の採集は、水際や陸上土壤中では、目合い0.25 mm程度の網の中にハンドスコップにより採取した土壌を入れ、水中で細泥が落ちるまで攪拌、洗い出しを行い、その後試料を室内でバットに移して拾い出しを行った。ただし、無雪期における見本園内の多くの場所では、植物が密に繁茂しており、その土壌は植物の根で固く締まりハンドスコップでは掘り返すこと自体が容易ではなかったため採集は行っていない。雪中では、直径10.5 cmのアクリルコアにより採集し、室温で雪を溶かした後に拾い出しを行った。水中や雪上、アカシボ中では、目合い0.25 mm程度の網の中に雪やアカシボ、底泥をすくい、夾雑物を含んだ試料として5%ホルマリン水溶液で固定をした後、室内でバットに移して拾い出しを行った。

水中の環境としては、見本園休内のアカシボ地帯細流や水溜まりで採集を行った。陸上の環境としては、アカ

シボ地帯の細流沿いの湿潤土壌や、植物があまり繁茂しておらず土壌が比較的柔らかな状態の場所で採集を行った。その他の採集地点としては、至仏山荘から牛首へのアカシボ地帯木道の途中の水溜まりや陸上で採集を行った。

採集したヒメミズ科は、10%ホルマリンで固定したサンプルと、生かしたサンプルの両方とした。固定したサンプルは、アルコールにより段階的に脱水し、サリチル酸メチルにより透徹後、カナダバルサムで封入して検鏡に供した。生かしたまま持ち帰ったサンプルは、生きたままの状態ですプレパラート上に水滴を数滴ほど滴下し、カバーガラスで軽く圧迫しながら検鏡した。

3. 結果

1999年から2011年にかけて行った調査から、ナカヒメミズ属の一種 *Mesenchytraeus* sp., アミメヒメミズ属の一種 *Cognettia* sp., ハタケヒメミズ *Fridericia perrieri* (Vejdovský, 1878), ハンヒメミズ属の一種 *Hemienchytraeus* sp., ミズヒメミズ属の複数種 *Marionina* spp., ミジンヒメミズ属の一種 *Cernosvitoviella* sp. および他不明な2属の計8分類群が尾瀬ヶ原から確認された (表1)。このうち、種まで同定できたのは、ハタケヒメミズ1種のみであった。

図1に一部の種の外部形態写真を、図2に一部の種の内部形態写真を示す。また、判明した6属の腹側剛毛束の形態を図3に示す。

未成熟個体や不明種を除くと、調査を通して最も多く採集された上位3種は、ナカヒメミズ属の一種、アミメヒメミズ属の一種、ミジンヒメミズ属の一種であった。

水際の土壌から採集されたヒメミズ科のうち、ナカヒメミズ属とアミメヒメミズ属、ミジンヒメミズ属は、水中や水際、湿地などの湿潤環境に生息する種が多いことが知られており (例えば Healy and Bolger, 1984; Schmeltz and Collado, 2010; Torii, 2011a)、尾瀬ヶ原での出現種も半水生と考えられる。

表1：見本園周辺から牛首までのアカシボ地帯で採集されたヒメミズ科

和名	学名	積雪の有無 採集環境	有雪期			無雪期	
			雪中・雪上 ・アカシボ中	水中 細流等	水中 細流等	土壌中 水際	より陸上
ナカヒメミズ属の一種	<i>Mesenchytraeus</i> sp.		++	++		++	
アミメヒメミズ属の一種	<i>Cognettia</i> sp.					++	
ハンヒメミズ属の一種	<i>Hemienchytraeus</i> sp.					+	
ミズヒメミズ属の数種	<i>Marionina</i> spp.					+	
ハタケヒメミズ	<i>Fridericia perrieri</i>						+
ミジンヒメミズ属の一種	<i>Cernosvitoviella</i> spp.		+	+		+	
ヒメミズ科 (未成熟)	Enchytraeidae immature		++	++	+	++	+

注1) 1999年から2011年までの5回の調査 (有雪期・無雪期) の累計

注2) +: 数個体～数十個体程度, ++: 百個体以上



図1: 尾瀬ヶ原に出現したヒメミミズ科 (一部) の外部形態
 生物顕微鏡写真; 上段左: ミジンヒメミミズ属の一種・上段中: ミズヒメミミズ
 属の一種の体前部・上段右: ナカヒメミミズ属の一種の体前部・中段左: アミメ
 ヒメミミズ属の一種・中段右: 属不明種の体前部, 電子顕微鏡写真; 下段左: ナ
 カヒメミミズ属の一種体前部・下段右: 同腹側剛毛束。

また, 融雪期に雪中・雪上・アカシボ中から採集され
 たヒメミミズ科で最も多かったのは半水生のナカヒメミ
 ミズ属とミジンヒメミミズ属であった。一方, 融雪後の
 陸上土壤中を中心とした調査では, アミメヒメミミズ属
 の一種 (一部は成熟個体) が最も多く採集された。ナカ
 ヒメミミズ属の一種は融雪後の土壤中からもアミメヒメ
 ミミズ属に次いで多く採集されたが, 融雪後の土壤から
 得られたナカヒメミミズ属は, 全個体が未成熟であった
 ため, 雪中・雪上・アカシボ中から採集された種と同一
 種かどうかは不明であった。

湿原の土壤中から採集されたアミメヒメミミズ属の一
 種やハンヒメミミズ属の一種, ハタケヒメミミズ, ミズ
 ヒメミミズ属の一種については, 現時点では雪中・雪
 上・アカシボ中から採集されていない。

4. 考察

今回, 尾瀬ヶ原から採集されたヒメミミズ科について
 分類学的観察を行ったところ, 8分類群が確認された
 が, 種まで同定できたのはハタケヒメミミズ1種のみで

あった。これは日本におけるヒメミミズ科の分類学的研
 究がほとんど進んでいないことと, 未記載種が多いこと
 が原因と推測される。例えば, 見本園の水際土壤中から
 採集されたヒメミミズ科の一種は, これまで知られてい
 るヒメミミズ科のどの属の特徴にも該当しないことか
 ら, 属, 種とも未記載である可能性が高い。

雪中・雪上・アカシボ中から採集されたヒメミミズ科
 は, 水際土壤中のヒメミミズ科ファウナの一部であった
 ことから, その由来は土壤中と考えられた。ヒメミミズ
 科の多くは一般的に土壌性と考えられているが, 今回の
 調査を通して最も多く採集された上位3種 (ナカヒメミ
 ミズ属の一種, アミメヒメミミズ属の一種, ミジンヒメ
 ミミズ属の一種) は, いずれも湿潤環境 (河川や湿原)
 を好む半水生の属であった。水中以外でも, 雪中・雪
 上・アカシボ中のように, 水分が多い環境で生息が可
 能であることは, 尾瀬ヶ原の様な高層湿原・多雪環境で
 生活するためには, 重要な生態的特性と言えるだろう。

融雪期の雪上やアカシボ中・雪解け水が集まる細流の
 底質から採集されたヒメミミズ科で最も多かった種は,
 ナカヒメミミズ属の一種であり, 融雪後の陸上土壤中を

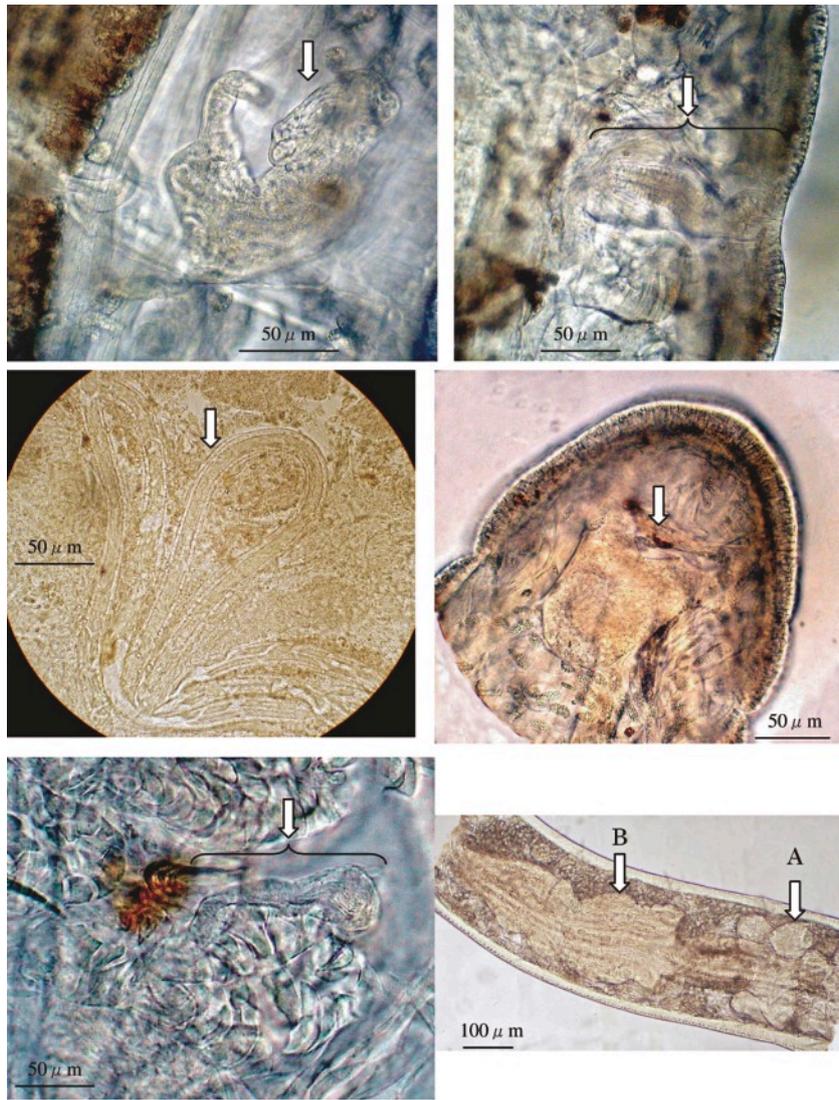


図2：尾瀬ヶ原に出現したヒメミズ科（一部）の内部形態
 生物顕微鏡写真；上段左：ナカヒメミズ属の一種の腎管・上段右：ナカヒメミズ属の一種の受精囊・中段左：ナカヒメミズ属の一種の輸精管・中段右：ナカヒメミズ属のの一種脳・下段左：アミメヒメミズ属の一種受精囊・下段右：属不明種の咽頭腺 (A) 消化管憩室 (B)。

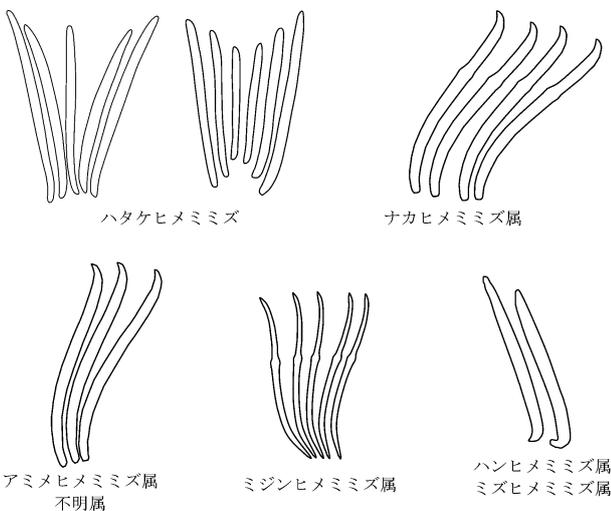


図3：尾瀬ヶ原に出現したヒメミズ科各属の腹側剛毛束
 スケールは様々

中心とした調査ではアミメヒメミズ属の一種が最も多く採集された。ナカヒメミズ属の一種は融雪後の土壤中からもアミメヒメミズ属に次いで多く採集された。融雪後の土壤中から得られたナカヒメミズ属は、全個体が未成熟であったため、雪上やアカシボ中から得られたナカヒメミズ属と同種か否かは不明であるが、成熟個体が融雪期のみ出現していたことから、尾瀬ヶ原におけるナカヒメミズ属の成熟（生殖）期は融雪期もしくはその前後を含む期間にあると推察される。

1999年から2011年にわたる見本園の調査で、最も多く観察されたナカヒメミズ属の仲間は全北区に広く分布し、特に寒帯域で種の多様性が最も高くなることが知られている (Schmeltz and Collado, 2010)。アラスカやロッキー山脈など北アメリカの氷河や雪渓に分布するコオリミズ *Mesenchytraeus solifugus* Emery, 1898 は本属の一種であり、雪上や雪氷中に完全に適応した種とし

て知られている。氷河上のコオリミミズは雪氷藻類を摂餌しており、雪氷藻類の分布とコオリミミズの分布に相関があることが観察されている (Goodman, 1971)。

今回、尾瀬ヶ原見本園からみつかったナカヒメミミズ属の一種は、種の特徴の一つである受精のう瓶状部の形態からコオリミミズとは別種であることは間違いなく、そのほかの既知種と比較した結果から未記載種と考えられる。

ヒメミミズ科が、雪水中やアカシボ中から数多く採集されたことは、土壤動物の一部が間隙を通過して雪中やアカシボ中に現れたと考えるのが妥当であり、その原因としては、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可能性が指摘されている (福原ほか, 2006)。アカシボ中から採集されたナカヒメミミズ属やミジンヒメミミズ属の消化管にはアカシボ粒子が含まれていたことや、ナカヒメミミズ属の一種の成熟期は融雪期周辺にあることなどを考慮すると、ナカヒメミミズ属やミジンヒメミミズ属が酸素濃度の低下以外の原因、例えば生殖行動や摂餌を目的として能動的に雪水中やアカシボ中に入り込んでいる可能性も考える必要がある。

融雪後の土壤中ではアミメヒメミミズ属の一種が最も多く観察された。これまで日本から知られているアミメヒメミミズ属は、岩手県の早池峰山から記録されたハヤチネアミメヒメミミズ 1 種のみ (Nakamura, 2001) であるが、本調査で得られた種は肥大剛毛というほど巨大な剛毛を持たない点でハヤチネアミメヒメミミズとは異なっており、未記載種の可能性が高い。日本からのミジンヒメミミズ属は、ミジンヒメミミズが静岡県山地溪流協から記録されているのみである (Torii, 2011a)。本調査で得られたミジンヒメミミズ属は静岡県から記録のあるミジンヒメミミズとは僅かに異なる特徴を持つことから、今後さらなる検討が必要である。ミズヒメミミズ属については、日本から 4 種が記録されている (Torii, 2011b)。尾瀬ヶ原から得られた本属の複数種は、このいずれの種とも該当しない。なお、そのうちの一種については、著者が日本各地から得ている未記載種と同一である可能性が高い。

今後、これら未記載と考えられる種や未検討な種についての分類学的検討を行い、各種の生態についての検討が進めば、雪氷に関わって生息する生物達が織りなす生態系の解明の一助になるものと期待される。

謝辞

本研究は、「干潟等湿地生態系に関する重点国際共同研究」(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。本報告を行うにあたり、尾瀬アカシボ研究グループの弘前大学大高明史教授には標本を提供して頂くと共に多くの貴重な助言を頂きました。また、同グループの木村直哉氏(株式会社グリーンシグマ)にはサンプル採集を協力して頂きました。新潟大学の福原晴夫教授をはじめとする尾瀬アカシボ研究グループと、北海道大学低温科学研究所にはアカシボの生物学について議論の場を提供して頂きました。現地での調査では尾瀬保護財団尾瀬山の鼻ビジターセンターに御協力頂きました。ここに記して感謝いたします。

引用文献

- 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 (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.
- Goodman, D. (1970) Ecological investigations of ice worms on Casement Glacier, Southeastern Alaska. *The Ohio State University. Research Foundation, Institute of Polar Studies Report*, **39**, 1-59.
- Healy, B. and Bolger, T. (1984) The occurrence of species of semi-aquatic Enchytraeidae (Oligochaeta) in Ireland. *Hydrobiologia*, **115**, 159-170.
- Martin, P., E. Martinez-Ansemil, A. Pinder, T. Timm, and M. J. Wetzel (2008) Global diversity of oligochaetous clitellates ("Oligochaeta"; Clitellata) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 117-127.
- 中村好男 (2000) ヒメミミズ類の種の目録. 東北農業試験場研究資料 **24**: 29-104.
- Nakamura, Y. (2001) A new species of the genus *Cognettia* from Mt. Hayachine, northern Japan (Oligochaeta : Enchytraeidae) (Enchytraeids in Japan 6). *Edaphologia*, **68**, 15-16.
- 野崎真奈, 中村好男 (2005) ヒメミミズ科の 1999 年以降の種の追録. 愛媛大学農学部紀要, **50**, 11-17.
- Nielsen, C. O. and B. Christensen. (1959) The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. (Studies on Enchytraeidae VII). *Natura Jutlandica*, **8-9**, 1-160.
- Ohtaka, A. (2000) Aquatic Oligochaeta in the Ozegahara Mire, Central Japan. *Species Diversity*, **5**, 39-52.
- Schmelz, R. M. and Rüdiger M. (2003) Taxonomy of *Fridericia* (Oligochaeta, Enchytraeidae): Revision of species with morphological and biochemical methods. *Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* **38**, 1-415.
- Schmelz, R. M. and Römbke, J. (2005) Three new species of *Hemienchytraeus* (Enchytraeidae, Oligochaeta) from Amazonian forest soil. *Journal of Natural History* **39**, 2967-2986.
- Schmelz, R. M., and Collado R. (2010) A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, **82**, 1-176.

- Torii, T. (2011a) New record of *Cernosvitoviella minor* (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae) from hyporheic habitat in Japanese stream. *Edaphologia*, **88**, 31-35.
- Torii, T. (2011b) New records of semiaquatic species *Marionina* (Clitellata, Enchytraeidae) from Japan, with a description of *Marionina biwaensis* sp. nov.. *Turkish Journal of Zoology*, **35**, 1-10.

尾瀬ヶ原のアカシボ発生地からえられたガガンボ類 (昆虫綱, 双翅目)

中村 剛之¹⁾

2011年12月29日受付, 2012年1月18日受理

尾瀬ヶ原では春の融雪期に雪が赤黒く染まる「アカシボ」と呼ばれる現象が見られる。このアカシボ発生地で採集されたガガンボ類を報告する。ガガンボダマシ科 Trichoceridae 1種, オビヒメガガンボ科 Pediciidae 1種, ヒメガガンボ科 Limoniidae 13属 22種 (このうち 11種は属までの同定), ガガンボ科 Tipulidae 3属 6種 (2種は属までの同定) が確認された。

Record of crane flies collected at the red snow “Akashibo” area in the Ozegahara Moor, Central Japan (Insecta, Diptera)

Takeyuki Nakamura¹

In Ozegahara Moor, surface of snow covering marshland is stained reddish with iron rich substances in spring. This phenomenon is called “Akashibo”. Crane flies collected at Akashibo area in Ozegahara Moor are reported. One species of Trichoceridae, one species of Pediciidae, 22 species of 13 genera of Limoniidae (11 species are identified in the genus level only), and six species of three genera (2 species of which are identified in the genus level only) are recorded.

1. はじめに

群馬県と福島県にまたがる尾瀬ヶ原湿原では、5月から6月の雪溶け時に雪の表面が淡いピンク色から赤黒い色に染まる「アカシボ」と呼ばれる現象が知られている (Fukuhara *et al.*, 2002 他)。この雪の中には藻類, 菌類, 糸状菌類等の他, 貧毛類, 線虫類, ミズダニ類, ノナメクジ, 双翅目の幼虫等の多くの無脊椎動物も見いだされる (Fukuhara *et al.*, 2002, 福原ら, 2006)。

福原ら (2006) は, このような動物の中でも特に大型となるユスリカ類やガガンボ類の幼虫が雪の上に「あたくもマツバを散布したように」高密度に現れ, 1999年5月8日の調査では1m²あたり1000個体以上確認されたことを報告している。さらに, 雪の上で生存している個体や厚さ70cm以上の雪の中を移動する幼虫も観察されている (図1)。これらのガガンボ類は種の同定がされておらず, この行動の目的も現状では不明であるが, 福原ら (2006) は融雪期に地表面近くで酸素濃度が

低下することに加えて, アカシボ雪の中ではFe²⁺の酸化によって酸素が消費され, さらなる酸素不足が生じて運動性のある動物が表面にまで移動してくるのではないかと推測している。また, これほど多くの個体が雪の表面に確認されたことについては, すでに死亡している幼虫も多く確認されたことから, 雪の表面近くまで移動していた幼虫が雪溶けによって順次雪の表面に蓄積するためと考察している。

雪の表面に現れたガガンボ等の大型の幼虫は大変よく



図1: 厚さ70cmを超える雪の間隙を移動するガガンボの幼虫。(山の鼻植物研究見本園 2008年5月3日 土壌面から約45cm 北村淳撮影)

1) 弘前大学白神自然環境研究所

¹ The Shirakami Institute for Environmental Sciences, Hirosaki University. Bunkyo-cho 3, Hirosaki, Aomori 036-8561, Japan

E-mail: dhalma@cc.hirosaki-u.ac.jp

目立ち、タゲリ、セキレイといった鳥類がアカシボ雪の雪融けプールでこれらを啄む姿が確認されている（福原ら、2006）。アカシボが現れるのは湿地周辺が大部分雪に覆われ、昆虫の多くが出現していない時期である。このために、この季節の鳥類にとってアカシボ雪に現れるガガンボ等の大型の無脊椎動物は貴重な餌資源となっていると考えられる。アカシボでのガガンボ類の調査は食物連鎖の一端を解明し、雪原の生態系の理解につながると期待される。

尾瀬ヶ原のガガンボ類についてはこれまで散発的に報告されてきたに過ぎない。尾瀬沼はオビヒメガガンボ科 Pediciidae の *Heterangaes esakii* Alexander, 1925, *Pedicia seticauda* (Alexander, 1925), ガガンボ科 Tipulidae の *Nephrotoma ozenumensis* Alexander, 1925, *Dolichopeza bispinula* (Alexander, 1929), *Tipula turbida* Alexander, 1924, *Tipula ecaudata* Alexandner, 1924, ヒメガガンボ科 Limoniidae の *Ulomorpha nigricolor* Alexander, 1925, *Dicranomyia euphileta* (Alexander, 1924) のタイプ産地となっているが（Alexander, 1924a, b, 1925a, b, 1929）、尾瀬ヶ原湿原のガガンボ類についての情報はきわめて断片的である。ガガンボ類の多くは幼虫が河川、湖沼、湿地の砂泥底や水分を多く含む朽ち木の中などにくらしている。種の多様性や個体数も多く、尾瀬ヶ原のような湿原では分解者として、また前述の通り鳥等の餌資源として大きな役割を果たしていることから、ガガンボ類相の調査は今後重要な課題となると考えられる。

今回、尾瀬ヶ原のアカシボ発生地域において採集されたガガンボ類の標本を調査する機会を得た。調査回数が少なく、確認された種もわずかではあるが、その内容をまとめ、報告する。

2. 材料と方法

今回報告する標本は、群馬県片品村戸倉の尾瀬研究見本園内（36°55'00"N, 139°11'40"Eの周辺地域）で採集されたもので、採集年月日と採集者、採集方法は以下の通りである。

2011年4月29-30日 大高明史 雪上での任意採集

2011年7月9日 福原晴夫・木村直哉 捕虫網による採集

2011年7月10日 福原晴夫・木村直哉 パントラップによる採集

採集は環境省、文化庁、東京電力の許可を得て行われたものである。これらの標本は乾燥状態または70%エタノール中で保存され、郵送で筆者の元に届けられた。文章中の煩雑さを避けるため、以下の本文中のリストでは種名と個体数、採集月日のみを記した。標本は弘前大学白神自然環境研究所に収蔵されている。

3. 尾瀬ヶ原から得られたガガンボ類

Family Trichoceridae ガガンボダマシ科

Subfamily Trichocerinae

1. *Trichocera pictipennis* Alexander, 1930

3♀ 4/29-30.

Family Pediciidae オビヒメガガンボ科

Subfamily Pediciinae

1. *Dicranota (Rhapidolabis) ontakensis* Alexander, 1947

2♂1♀ 7/10.

Family Limoniidae ヒメガガンボ科

Subfamily Limnophilinae

1. *Limnophila (Limnophila) japonica* Alexander, 1913

1♀ 7/10.

2. *Dicranophragma formosum* (Alexander, 1920)

1♀ 7/10.

3. *Dicranophragma upsilon* (Alexander, 1924) (図2)

1♀ 7/10.

4. *Philidorea melanommata* (Alexander, 1921)

8♂4♀ 7/10.

5. *Piralia hypermece* Alexander, 1970 (?)

1♀ 7/9. 2♂ 7/10.

Subfamily Chioneinae

6. *Erioptera (Erioptera) xanthoptera* Alexander, 1924

1♂ 7/9.

7. *Erioptera (Erioptera) juvenilis* Alexander, 1933

3♂1♀ 7/10.

8. *Neolimnophila ultima* (Osten Sacken, 1860)

1♂ 7/10.

この他、Chioneinae では *Erioptera* 属 3 種、*Gonomyia* 属 1 種、*Idiocera* 属 1 種、*Molophilus* 2 種が確認されたが、いずれも得られた標本が雌であったため種の同定ができなかった。



図2：ヒメガガンボ科 *Dicranophragma upsilon* (Alexander, 1924) 雌の翅。

Subfamily Limoniinae

9. *Antocha (Antocha) dentifera* Alexander, 1924

1♂ 7/10.

10. *Antocha (Antocha) gracillima* Alexander, 1925

3♂ 1♀ 7/10.

11. *Helius nawaiianus* Alexander, 1929

4♂ 7/9.

この他, Limoniinae では *Dicranomyia* 属 3 種, *Limonia* 属 1 種が確認されたが, いずれも得られた標本が雌であったため種の同定ができなかった。

Family Tipulidae ガガンボ科

Subfamily Tipulinae

1. *Indotipula itoana* (Alexander, 1955)

1♂ 7/9. 2♂ 7/10.

2. *Tipula (Acutipula) bipenicillata* Alexander, 1924

8♂ 1♀ 7/9. 2♂ 2♀ 7/10.

3. *Tipula (Schummelia) variicornis* (Schummel, 1833)

2♂ 7/9.

4. *Tipula (Yamatotipula) patagiata* Alexander, 1924

2♂ 1♀ 7/9.

Tipulidae ではさらに *Nephrotoma* 属 1 種, *Indotipula* 属 1 種が確認されたが, 前者は得られた標本が雌であったため種の同定ができず, 後者は未記載種であったためリストには加えなかった。

4. まとめ

以上示した通り, 4 科 18 属 30 種が確認され, このうちの 17 種を種まで同定することができた。

ガガンボダマシ科 Trichoceridae では *Trichocera pictipennis* 1 種が確認された。本種は本州から九州に広く分布する種である。この科に含まれる種の多くは成虫が秋から早春の寒い季節に限って出現し, 積雪期に活動する種もある。今後, この仲間が多く発生する秋期の調査を行う必要がある。

オビヒメガガンボ科 Pediciidae はもともと広義のガガンボ科 Tipulidae の一つの族と考えられていたものである。今回調査した標本資料からは *Dicranota ontakensis* 一種だけが確認された。この属に含まれる種は幼虫がミミズや他の昆虫等を食べる捕食性の水生昆虫である。

ヒメガガンボ科 Limoniidae は広義のガガンボ科のヒメガガンボ亜科 Limoniinae から前述のオビヒメガガンボ族 Pediciini を除いたグループである。未同定の種を含め 13 属 22 種が確認され, このうち 11 種を種まで同定することができた。 *Dicranophragma upsilon* は片品村に隣接する福島県檜枝岐村がタイプ産地で, 雌 1 個体

をもとに新種記載された種である (Alexander, 1924a)。今回得られた個体も雌であったが, 原記載以降初めての記録と思われる。これまで形態的特徴が図示されたことがないので, 翅の写真を示す (図 2)。雄個体の発見が待たれる。 *Piralia hypermece* はもともと新潟県黒川村 (現在は胎内市) から発見されたもので (Alexander, 1970), タイプ産地は尾瀬ヶ原から地理的に近い。今回得られた個体は原記載文中に示された形態的特徴とあわない部分もあるが, 個体変異の幅が不明なため, 仮にこのように同定した。

ここで示すガガンボ科は広義のガガンボ科のガガンボ亜科 Tipulidae に相当するグループである。6 種が確認され, そのうち 4 種が同定された。同定できなかった *Indotipula* 属の一種は, 平地に普通に見られるマエキガガンボ *Indotipula yamata* (Alexander, 1914) に近縁な種で栃木県日光や新潟県妙高高原等からも見つかっているものである。 *Indotipula* 属や *Tipula (Yamatotipula)* 亜属などは幼虫が湿地の泥の中でくらすグループで, 平地であれば水田や休耕田等からも多く発生する。尾瀬ヶ原においても発生期には個体数が多く優勢となるものと思われる。アカシボ雪の中に現れる大型のガガンボの幼虫の多くはこの 2 属のいずれかのもと考えられる。

今回確認できたガガンボ類は実際に生息している種の 1 割にも満たないと考えられる。今後も調査を継続し, 尾瀬ヶ原の貴重な自然を構成する動物相の解明を進める必要がある。アカシボ雪に現れるガガンボ類の幼虫の同定もまだなされていない。どのような種構成であるか, どのような生活史をもつ種であるか, 今後の調査が待たれる。

謝辞

貴重な標本を調査する機会を作って頂いた福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 鳥居高明をはじめ, 尾瀬アカシボ研究グループの各位に深謝申し上げる。

引用文献

- Alexander, C. P., 1924a. New or little-known Tipulidae (Diptera). XXV. Palaearctic species. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 9, 15, 65-81.
- Alexander, C. P., 1924b. New species of Japanese crane-flies part IV (Diptera, Tipulidae). *Insector inscitiae Menstruus* 12(10-12), 150-159.
- Alexander, C. P., 1925a. New or little-known Tipulidae (Diptera). XXVI. Palaearctic species. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 9, 14, 457-477.
- Alexander, C. P., 1925b. New or little-known Tipulidae (Diptera). XXVII. Palaearctic species. *Annals and Maga-*

- zine of Natural History, ser. **9**, **15**, 385-408.
- Alexander, C. P., 1929. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera), IV. The Philippine Journal of Science **40**(3), 317-348, 3 pls.
- Alexander, C. P., 1970. Undescribed species of Japanese Tipulidae (Diptera). Part III. Transactions of the Shikoku Entomological Society **10**(3-4), 67-78.
- Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Research Group, 2002. Spring red snow phenomenon 'Akashibo' in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to the distribution of invertebrates in red snow. Verh. Internat. Verein. Limnol. **28**, 1645-1652.
- 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, 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**(2), 81-93.

青森県弘前市の水田で積雪前に出現した 赤褐色粒子の観察

大高 明史¹⁾, 菊池 智子¹⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

赤雪の一種であるアカシボの発生が知られている青森県弘前市の水田で、積雪前に赤褐色に着色したプールが観察された。着色物質中に含まれている球形の赤褐色粒子は、尾瀬ヶ原で融雪期に見られるアカシボ粒子に比べて小さいものの、一般的な外部形態は両者でよく似ていた。着色したプールには多様な微生物群集が見られたが、特定の藻類の顕著な増殖は確認されなかった。また、降水後にいったん見られなくなった赤褐色粒子が、数日内に再び現れることが観察された。こうした点から、赤褐色の粒子は、藻類とは無関係に短期間で生成される可能性が示唆された。

Observation of reddish-brown particles and their associated biota in the pools in rice paddies in Hirosaki, Aomori Prefecture, northern Japan before snow coverage

Akifumi Ohtaka¹ and Tomoko Kikuchi¹

Before snow coverage, reddish-brown colored pools were found in the rice paddies in Hirosaki, Aomori Prefecture, northern Japan, where a kind of red snow "Akashibo" occurred in snow-melting seasons. The pool deposits contained spherical reddish-brown particles, which resemble those in the "Akashibo" particles in the general structure but significantly smaller than the latter. There was no prominent increase in any specific algae in the paddy pools. The reddish-brown particles appeared within several days after they once disappeared due to the outflow and/or disturbance of the pool sediments by rain and snowfall. These observations suggest that the reddish-brown particles might be generated for a short period irrespective of algal blooms.

キーワード：アカシボ, 赤褐色粒子, 水田, 弘前

Akashibo, reddish-brown particles, rice paddy, Hirosaki

1. はじめに

「アカシボ」は、多雪地帯である尾瀬ヶ原 (Fukuhara et al., 2002) や東北地方の日本海側 (山本ほか, 2004; Yamamoto et al., 2006) で融雪期に見られる赤雪現象の一種で、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。アカシボに含まれる主要な着色物質は、酸化鉄で覆われた赤褐色の粒子であるが、その実体や生成の機構はいまだによくわかっていない。Fukuhara et al. (2002) や Yamamoto et al. (2006) は、これを緑藻 (*Hemitoma* sp.) の休眠孢子とみなし、積雪に先立つ時期に土壌の表面で形成され、雪

解けの進行に伴って雪の表層に現れると推測した。一方、青森県のアカシボ発生地域で行われた継続的な観測では、降雪前にアカシボ粒子やそれに対応すると思われる藻類の栄養細胞の増殖は確認されなかったことから、アカシボ粒子は融雪期に積雪下層あるいは土壌表面で新たに生成される可能性が示唆された (大高ほか, 2008)。また、アカシボ雪中に含まれる微生物群集の解析では、アカシボ雪から真核の藻類は検出されず、アカシボの生成には鉄還元細菌の働きが重要な役割を果たしていることが示唆されている (Kojima et al., 2009)。

青森県弘前市とその近郊では、融雪期の3月中旬から4月上旬にかけて、各所の水田や休耕地でアカシボが発生する (山本ほか, 2004; 大高ほか, 2008)。2011年の春にアカシボの発生が確認された弘前市内の水田を、同年の積雪直前に観察したところ、稲の刈り取り時に田面に入れた農業機械のわだちに湛水したプールの内部や縁が赤褐色に着色しているのが確認された。着色した物質

1) 弘前大学教育学部自然科学科教室, 責任著者: 大高明史

¹ Department of Natural Science, Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki, Japan
E-mail: ohtaka@cc.hirosaki-u.ac.jp

を顕微鏡で観察したところ、融雪期のアカシボ雪中で見られる粒子とよく似た形をした赤褐色の粒子が多数見いだされた。ここでは、この、初冬の水田で見られた“アカシボ様粒子”の観察結果を示すとともに、同所的に見られた生物群集の概要を報告する。

2. 調査地と方法

水田の調査は、2011年の初雪（11月15日）の前後にあたる、11月8日、14日、12月5日および12月9日に、青森県弘前市清水富田町の水田（40°34'N, 140°27'E）で行った（図1A）。この場所は、市街地を横切って北東方向に流れる土淵川に沿って郊外から市街地まで延びる水田の一部で、同年3月下旬の融雪期にアカシボの発生が確認されている（図1D）。調査地の水田では、耕作期間中は湛水と乾燥が繰り返され、稲の収穫後は水を抜いて放置されていた。

2011年11月14日に、田面内の着色している3ヶ所の湛水プールで、環境測定と生物の採集を行った。プールの最大水深は4～15cmで、底泥やその上に堆積している稲わらの表面に赤褐色の物質が数ミリから数センチの厚さでゆるく堆積していた（図1C, D）。プールの上水について、水温と電気伝導度（TOA CM-14P）、pH（比色法）を測定した。プール内に堆積している赤褐色の物質をピペットで集め、アカシボ様粒子の密度をトーマの赤血球計算盤を使って推定するとともに、マイクロメーターを用いて粒子の大きさを測定した。同時に、アカシボ様粒子を含む赤褐色物質や上水中に見られる生物を定性的に観察した。また、プール内の底生動物の構成を知るために、開口0.25mmのふるいで底泥をふるって定性的に動物を採集した。12月5日と12月9日の調査では、田面水的环境測定と田面水に含まれる生物の定性的な観察を行った。

さらに、粒子の大きさや構造を比較するために、アカシボ初期の段階にあった2011年4月30日の尾瀬ヶ原見本園（積雪160cm）で、鳥居高明氏（いであ株式会社）

によって積雪最下層から採集されたアカシボ粒子についても観察を行った。

3. 結果

3.1 水田プールの環境

初雪直前の11月14日の調査時の天候は晴れて、気温は7.5°Cであった。アカシボ様粒子が見られた3ヶ所の田面プールの水温は11.5～13.2°C、pHは7.5～8.5、電気伝導度は34～42 mS m⁻¹の範囲であった。プールの表面には金属光沢のある被膜が見られた（図1B）。プール内に堆積している赤褐色の物質は、デトライタスや赤褐色のコロイド状物質が多くを占め、その中にアカシボ様粒子とともに、藻類や小型の水生動物が観察された。

11月15日の初雪後は雪や雨が続き、12月5日の調査時には、田面は広く湛水していた。この時の気温は1.5°Cで、田面水の水温は3.2°C、pHは6.8、電気伝導度は6.7 mS m⁻¹であった。湛水した田面の泥表面は、わずかに褐色を帯びる場所もあったものの、11月14日の調査時にプールがあった場所も含めて、赤い物質の沈殿はほとんど確認できなかった。顕微鏡を使った観察でも、赤褐色のアカシボ様粒子の存在は確認できなかった。その後、降水のない4日間を経た12月9日に、再度、調査地を観察したところ、湛水した泥の表面が再び赤褐色に着色している場所が田面の各所で確認された。この時の気温は-1°C、田面水の水温は2.0°C、pHは7.0、電気伝導度は10.1 mS m⁻¹であった。11月14日と同様に、着色した田面のプールの表面には、金属光沢のある被膜が見られた。プール内に堆積している赤褐色の物質を顕微鏡で観察したところ、アカシボ様粒子が確認された。

3.2 赤褐色粒子の密度と大きさ

11月14日の調査時に、水田プールの底泥表面の赤褐色の物質中におけるアカシボ様粒子の密度は $1.2 \times 10^5 \sim 2.3 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$ であった。アカシボ様粒子は球形ある



図1：弘前市清水富田町の水田。A～C. 2011年11月8日；D. 2011年4月1日。同一の田面を撮影。

いはまゆ形で、大きさは長径 6.3 ± 1.6 (平均±標準偏差) μm , 短径が $6.0 \pm 1.5 \mu\text{m}$ ($N=282$), 表面が不定形で瘤状をした厚さ $0.6 \sim 2.0 \mu\text{m}$ の壁を持っていた (図 2A). 内部には、中空に見える部分が識別された.

比較のために観察を行った尾瀬ヶ原見本園から採集されたアカシボ粒子は、球形からくびれの深さがさまざまなまゆ型であった (図 2B). 粒子の大きさは、長径が $11.9 \pm 2.8 \mu\text{m}$, 短径が $10.4 \pm 1.7 \mu\text{m}$ ($N=331$) で、長径、短径とも、水田のアカシボ様粒子よりも有意に大きかった (ANOVA, どちらも $P < 0.001$). 壁の厚さも $1.2 \sim 3.2 \mu\text{m}$ と水田の粒子よりも厚かったが、表面構造や中央部に中空に見える部分が識別できる点は、弘前市の水田で見られたアカシボ様粒子とよく似ていた.

3.3 水田プール内の生物

11月14日の水田プール内に堆積している赤褐色の物質の中には、アカシボ様粒子の他に、赤色の殻を持った根足虫類のナベカムリ属 *Arcella* sp. (図 3A) や、同じく赤色をしたミドリムシ藻類のトラケロモナス *Trachelomonas* sp. (図 3B) が多数確認されたほか、鉄細菌の *Leptothrix* のものと思われる直径 $1.2 \sim 1.6 \mu\text{m}$ で枝分かれのない透明な鞘 (図 2A) が見られた. 赤褐色の物質中や上水中には、そのほかに、藻類では藍藻類 (オシラトリア属 *Oscillatoria* sp., 図 3K; アナベナ属 *Anabaena* sp., 図 3L など) や、ミドリムシ藻類 (ミドリムシ属 *Euglena* sp., 図 3C など), 黄色鞭毛藻類 (シヌラ属 *Synura* sp., 図 3D など), 珪藻類 (ハネケイソウ *Pinnularia* sp., 図 3E など), 緑藻類 (ミカヅキモ *Closterium* sp., 図 3F; パンドリナ属 *Pandrina* sp., 図 3G; アオミドロ *Spirogyra* sp., 図 3H など) が、原生

動物では多様な繊毛虫類 (コレプス属 *Coleps* sp., 図 3I; ゴウリムシ属 *Paramecium* sp., 図 3J など) が観察された. 後生動物は少なく、ケンミジンコ類 *Cyclopoida* spp. が優占したほか、線虫類 *Nematoda* やヒルガタワムシ類 *Bdelloidea*, 腹毛類 *Gastrotrichia* が見られた. 尾瀬ヶ原や東北の融雪期のアカシボ雪中で優占することが知られているソコミジンコ類 *Haracticoida* やガガンボ類の幼虫 *Tipulidae* (福原ら, 2006; 大高ら, 2008) は、初冬の水田では確認されなかった. 12月5日と12月9日の調査時の田面水では、黄色鞭毛藻類 (シヌラ属) と緑藻類 (パンドリナ属) が優占した. しかし、いずれの調査回も、田面のプールで特定の藻類が大規模に増殖することはなかった.

11月14日の調査で、田面プールの底泥で最も数多く見られた底生動物は線虫類で、そのほか、マメシジミ類 *Pisidium* sp., ヒラマキガイ類 *Planorbidae* sp., 貧毛類 *Oligochaeta*, ヒル類 (シマイシビル *Erpobdella lineata*), ユスリカ類の幼虫 *Chironomidae* が確認された. 貧毛類はユリミミズ *Limnodrilus hoffmeisteri* が優占したほか、少数のフクロイトミミズ *Bothrioneurum vejdoskyanum* やエラミミズ *Branchiura sowerbyi*, ヒメミミズ科 *Enchytraeidae* を含んでいた.

4. 考察

今回、弘前市の初冬の水田で見いだされたアカシボ様粒子の直径は $6.3 \times 6.0 \mu\text{m}$ で、尾瀬ヶ原見本園で採集されたアカシボ粒子 ($11.9 \times 10.4 \mu\text{m}$) の約半分の大きさしかなかった. アカシボ雪に含まれる赤褐色粒子の計

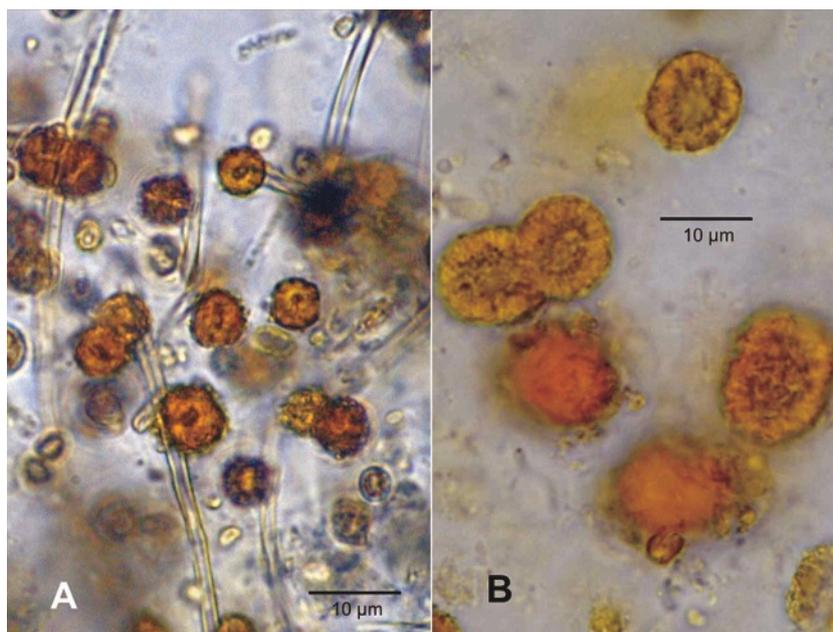


図 2: 赤褐色粒子の顕微鏡写真. A. 弘前市清水富田町の水田のアカシボ様粒子, 2011年11月8日; B. 尾瀬ヶ原見本園積雪下層のアカシボ粒子, 2011年4月1日. A, Bは同じ倍率で撮影.

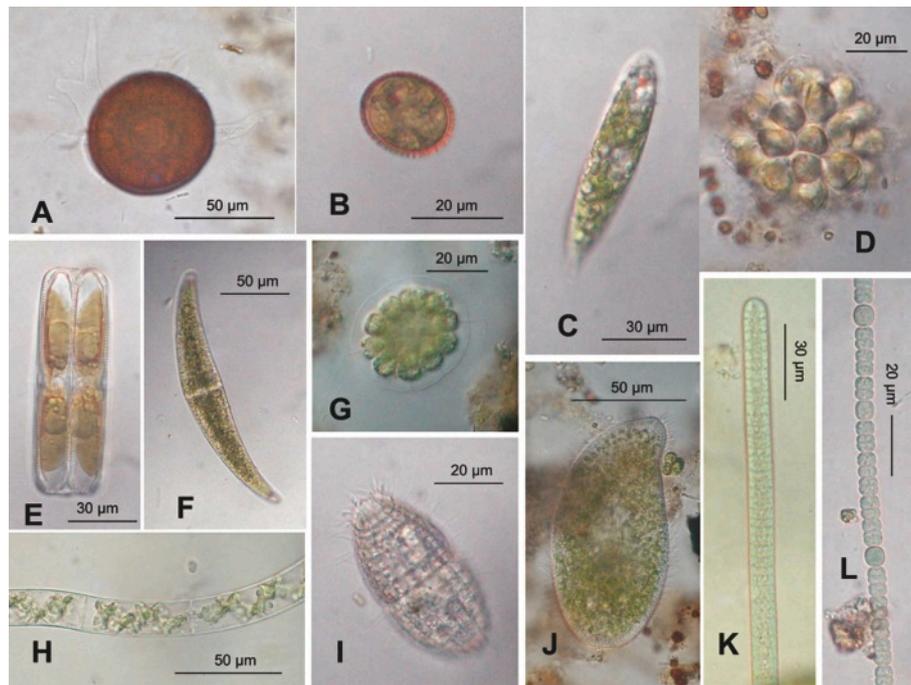


図3：積雪前に赤褐色に着色した水田プールで見られた生物。A, ナベカムリ属 *Arcella* sp. (根足虫類)；B, トラケロモナス *Trachelomonas* sp. (ミドリムシ藻類)；C, ミドリムシ属 *Euglena* sp. (ミドリムシ藻類)；D, シヌラ属 *Synura* sp. (黄色鞭毛藻類)；E, ハネケイソウ属 *Pinnularia* sp. (珪藻類)；F, ミカツキモ属 *Closterium* sp. (緑藻類)；G, パンドリナ属 *Pandrina* sp. (緑藻類)；H, アオミドロ属 *Spirogyra* sp. (緑藻類)；I, コレプス属 *Coleps* sp. (繊毛虫類)；J, ソウリムシ属 *Paramecium* sp. (繊毛虫類)；K, オシラトリア属 *Oscillatoria* sp. (藍藻類)；L, アナバネ属 *Anabaena* sp. (藍藻類)。いずれも、11月14日の弘前市清水富田町産。

測値としては、これまで、尾瀬ヶ原で $15.0 \pm 2.7 \times 9.5 \pm 1.2 \mu\text{m}$ (山本ほか, 2006), 尾瀬ヶ原を含む国内4ヶ所の高層湿原で $14.8 \pm 3.0 \times 9.9 \pm 1.4 \mu\text{m}$ (Yamamoto et al., 2006) が報告されている。今回観察した尾瀬ヶ原見本園での値をこれらと比べると、短径は大きく変わらないものの、長径が短いことから、球形に近い形をした粒子の割合が多いことがわかる。今回計測した尾瀬ヶ原のアカシボ粒子は、アカシボ初期(福原ほか, 2012)の積雪底層から採集した粒子であった。大きな長径が示されている山本ほか(2006)と Yamamoto et al. (2006) のアカシボ粒子は、アカシボが雪の表面まで発達したアカシボ最盛期や雪や土壤に残存しているアカシボ残存期など、より進んだ段階の標本を含んでいることを考慮すると、アカシボ粒子の大きさや形は、アカシボの発達段階によって変化する可能性がある。高層湿原以外の場所からのアカシボ粒子の大きさは、これまで計測されていない。しかし、山本ほか(2004)が、東北地方の水田や休耕田で融雪期に見られるアカシボ粒子を示した写真(fig. 5)には、直径が約 $10 \mu\text{m}$ と約 $5 \mu\text{m}$ の異なる大きさの粒子が見られる。

水田で見られた赤褐色粒子は、表面が不定形で瘤状の突起で覆われ、中心部が中空に見えるなど、その構造は融雪期に出現するアカシボ粒子とよく似ていた。融雪期に見られるアカシボ粒子でも、時期や年によって大きさ

や形が異なることを考慮すると、今回積雪前の水田で見られた赤褐色の粒子は、融雪期のアカシボ粒子と大きく異ならないといえる。

赤褐色の沈殿物が見られた初冬の田面プールの底生動物群集は、ソコミジコ類やガガンボ類を欠いている点で、融雪期にアカシボ雪やその下層の土壤で観察される群集とは大きく異なっている。ユリミズが優占し、エラミズが出現する貧毛類群集も、融雪期のアカシボ雪や雪下層の土壤での構成(福原ほか, 2006; 大高ほか, 2008)とは異なり、むしろ夏季の湛水水田での組成(大高, 未発表)と似ている。プール内で観察された藻類や原生動物・後生動物は、いずれも水田で普通に見られる生物群である(林ほか, 2009a, 2009b, 2009c)。

尾瀬ヶ原などで融雪期に見られるアカシボ粒子は、緑藻(*Hemitoma* sp.)の休眠胞子とみなされ、また、それは積雪に先立つ時期に土壤の表面で形成され、雪解けの進行に伴って雪の表層に現れると推測されてきた(Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006)。しかし、今回行った初冬の水田での観察では、アカシボ様粒子が見られた田面で、緑藻の栄養細胞の大規模な増殖は確認されなかったことから、少なくとも今回のアカシボ様粒子の生成に藻類が関わっている可能性は低い。水田には多様な藻類群集が見られるものの、これまでの報告に *Hemitoma* 属の記録はなく、また秋に田面水や田面

土壌で緑藻がブルームを起こすことも知られていない(藤田・中原, 1999a, 1999b; 林ほか, 2009a, 2009b). 赤褐色の田面プールは, しばしば金属皮膜やコロイド状の鉄化合物が見られたことから, 赤褐色粒子の生成には, むしろ, 鉄細菌類が直接関わっているか, あるいは鉄細菌類が発生するような環境特性が関係している可能性がある.

今回の調査では, 降雪や降雨による田面の増水によって, プール内で赤褐色物質はいったん見られなくなり, アカシボ様粒子も確認できなくなったものの, 4日後にはふたたび確認されている. これは, 赤褐色の粒子が短時間で生成される可能性を示唆する点で興味深い. 水田の赤褐色粒子と融雪期に発生するアカシボ粒子との関係はいまだ不明なものの, 水田を対象とした研究は, アカシボ発生メカニズムを解明する一助になると思われる.

謝辞

尾瀬ヶ原のアカシボ粒子を提供していただいた, いであ株式会社の鳥居高明さんと, アカシボ現象について, 共同研究を通じてたくさんの議論をしている新潟大学の福原晴夫氏をはじめとする尾瀬アカシボ研究グループに感謝いたします.

引用文献

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 (2012) 尾瀬地域におけるアカシボの発達過程. *低温科学*, **70**, 37-47.

Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Research 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.

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に見られる無脊椎動物. *陸水学雑誌*, **67**, 81-93.

藤田裕子, 中原紘之 (1999a) 水田の田面水と土壌における藻類群集の季節変化. *陸水学雑誌*, **60**, 67-76.

藤田裕子・中原紘之 (1999b) 農法の違いが水田土壌中の藻類群集に及ぼす影響. *陸水学雑誌*, **60**, 77-86.

林紀男, 稲森康平, 岩淵成紀 (2009a) 冬期湛水が水田の原生物現存量に及ぼす影響. *日本水処理生物学会誌*, **45**, 143-152.

林紀男, 岡野邦宏, 稲森隆平 (2009b) 水田生態系に出現する原生物. *千葉県立中央博物館自然史研究報告*, **10**, 57-70.

林紀男, 大内匠, 宮田直幸 (2009c) 水田生態系に出現するワムシ類・ミジンコ類. *千葉県立中央博物館自然史研究報告*, **10**, 71-79.

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.

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無脊椎動物. *陸水学雑誌*, **69**, 107-119.

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 in the alpine in Japan caused by iron accumulating algal cells. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **29**, 1947-1950.

東北地方にみられる赤雪

山本 鎔子¹⁾, 林 卓志^{1),2)}, 大高 明史³⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

赤雪発生調査を東北地方の47地点について行った。原因の多くは尾瀬において見られるアカシボ現象と同様に、多量の酸化鉄を含む粒子であった。発生地域は融雪時期に積雪下層部と湿原もしくは土壌との境界面に融雪水の流れのある地点あるいは融雪水のとどまる地点であった。赤雪消滅後の土壌には多量のSiと次いでFeおよび少量のAl, Mgなどが存在した。

Spring red snow phenomenon distribution in the Tohoku region, Japan

Yoko Yamamoto¹, Takasi Hayashi^{1,2}, Akifumi Otaka³

We investigated red snow at forty seven sites in Tohoku area during melting snow season from March to May. It was found that reddish brown particles containing a fair amount of Fe-oxide caused the red snow at most of the sites, as seen for Akashibo in Oze area. In the early stage, the particles were observed under snow on moor or rice fields where melting water was running. In the later stage, they were additionally observed on the surface of the snow. Because distribution change of the particles was also observed for Akashibo, it was probable that the red snow phenomenon in Tohoku area was generated by the same mechanism as for Akashibo.

キーワード：赤雪, 東北地方, 緑藻類, *Hemitoma* sp., 酸化鉄
Red snow, Algae, *Hemitoma* sp. Fe-oxide

1. はじめに

日本における赤雪発生地域については、Fukushima (1963) により山岳地帯、豪雪地帯の雪解け時、*Chlamydomonas* などの緑藻による彩雪、あるいは中国大陸から飛来する黄砂(井上・吉田, 1978)による報告があるが、尾瀬湿原で観察されるような赤雪の報告はない。本報告では、山本ら(2004)に基づき東北地方の豪雪地帯で発生する赤雪について、その原因と発生場所の特徴について検討を試みた。

2. 実験方法

試料の採取は1998年から2003年の3月から5月にか

けての融雪時期に東北地方47地点で行った。雪試料中に存在する赤褐色粒子はFuchs-Rosenthal計数盤により計数し、融雪水1mlあたりの値として表した。また融雪水中の鉄, Si, Alなどの金属元素の分析は原子吸光法ならびにICP発光分析装置を用いて行った(山本ら, 2004)。

3. 結果と考察

雪が赤褐色を帯びる現象は尾瀬や山岳地帯に限られているわけではなく、融雪時期の東北地方の平地を含め各47か所から観察された(図1)。彩雪の原因は、尾瀬と同じ赤褐色粒子によることが顕微鏡観察から判明している。

八甲田、八幡平の山岳地帯は尾瀬ヶ原と同様にミズゴケ湿原が広がり、冬期には積雪3mにも達する豪雪地帯である。融雪期になると湿原と積雪下層部の間に融雪水の流れが生じ、その水の流れに沿って、またこの流れに障害物があると堰き止められ、積雪の下に堆積していた赤褐色粒子は雪の表面に向かって押しあげられ雪面を赤褐色化させる(山本ら, 2004)。

図2は代表的なアカシボ発生地域の写真とその地域を模式的に示した。津軽平野の相内(図2-1)、車力(図

1) 元明治大学農学部; 責任著者 山本鎔子
E-mail: maya.yamamoto@nifty.com

2) 現在ヤマハ発動機株式会社技術本部研究開発統括部

3) 弘前大学教育学部

¹ 1-28-5 Higashi-Tamagawagakuen, Machida, Tokyo 194-0042, Japan

² Yamaha Motor Co. Ltd., Handa, Shizuoka 438-8501, Japan

³ Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki 036-8560, Japan

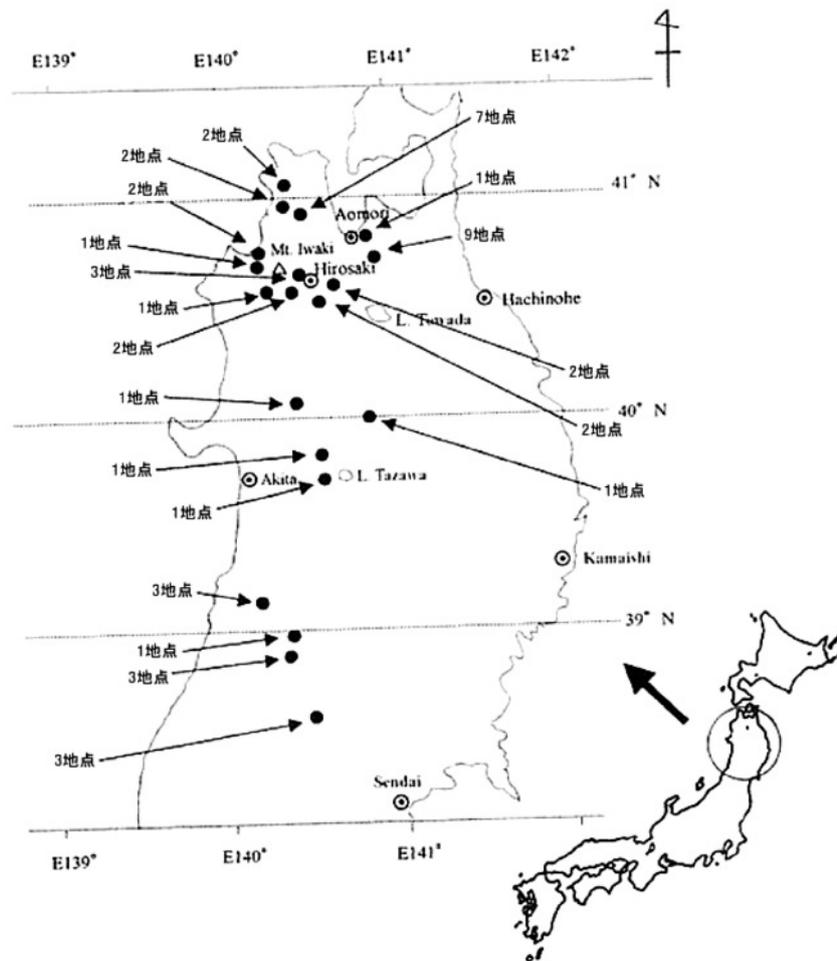


図1：調査した東北地方の赤雪発生地点

2-2), 金木 (図2-3) の水田の特徴は赤褐色化した周辺部に湧水がある。もしくは水田と積雪下層部の融雪水がたまる窪地である。岩木山 (標高1625 m) の北斜面の鯉ヶ沢町長平スキー場においても水の豊富な地点で赤雪が発生している (図2-4)。さらに鳥海山北側を流れる子吉川の河岸に沿って広がる水田でも湧水に近い場所 (鳥海山) で発生している。青森市, 弘前市, 黒石市, 尾花沢, 相馬村の赤雪発生状況は何れの地点においても融雪期になると土壌と積雪下層部の間に融雪水が流れ, その水の流れに乗って雪の表面に赤褐色粒子が押し出されていく。その後, 雪の表面に顕れ出た赤褐色粒子を含む融雪水は太陽のエネルギーの下でさらに融雪を進行させる。この様子は尾瀬や八甲田, 八幡平の湿原でみられる赤雪発生状況と類似している。

金木で発生した赤雪の光学顕微鏡図を図3に示す。

今回調査した東北の赤雪発生地点はいずれも融雪時期に積雪の下層部から上層部 (雪の表面) に向けて着色が進行しており, その原因は鉄を多量に含む赤褐色の粒子によるものである。表1に代表的な調査地点の赤褐色粒子数と鉄濃度を示す。積雪中の両者の間には高い相関関係 ($n=17, r=0.780$) (山本ら, 2004) があり, 赤雪の消滅したのちの土壌は赤褐色を帯びる。土壌に特有の

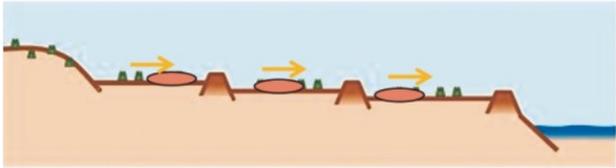
Si (30%) と Fe (約60%) がほとんどを占め, その他に少量の Al, Mg などが検出されている (表2)。特徴は尾瀬に比べ Si が多く, Fe がやや少ないことが異なる点である。

4. おわりに

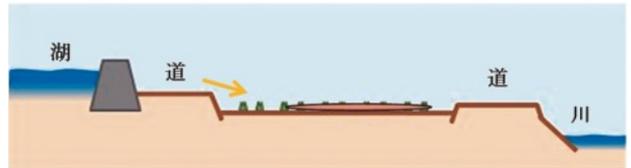
東北の赤雪発生地点に共通していることは融雪時期に湧水あるいは十分な融雪水の存在すること, 彩雪は積雪の下層部から上層部 (雪の表面) に向けておきること, その原因は赤褐色の粒子によるものであること, またその粒子は鉄を多量に含み, 毎年同じ地点で観察されることなどである。

参考文献

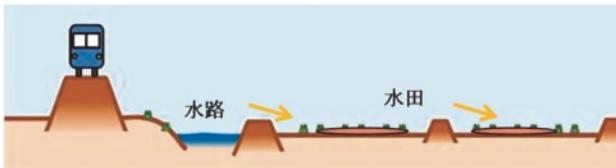
- Fukushima, H. (1963) Studies on Cryophytes in Japan. Yokohama Municipal University Series C, 43, 1-146.
 井上克弘・吉田稔 (1978) 岩手県盛岡市に降った「赤雪」中のレスについて, 土壤肥科学雑誌, **49**, 226-230.
 山本鎔子・大高明史・林卓志・福原晴夫・野原精一・落合正宏・尾瀬アカシボグループ, 2004, 「東北地方の赤雪」, 陸水学会誌 **165**, 181-191.



1：相内

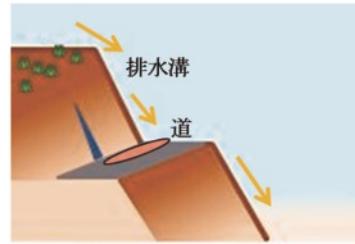


2：車力



3：金木

図2：彩雪現象発生地域の写真とその地形



4：鱒ヶ沢

-  赤雪
-  水の流れ
-  植物
-  河川水
あるいは湖水

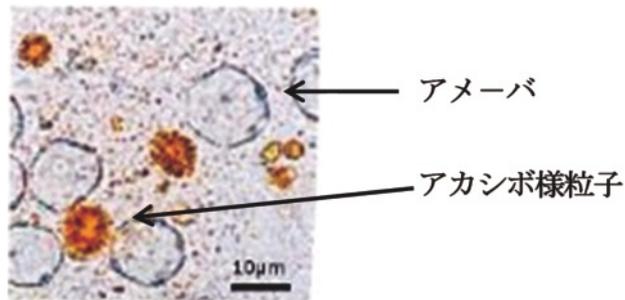


図3：金木の赤雪（光学顕微鏡図）

表1：東北地方赤雪発生地点の融雪水中の赤褐色粒子数と鉄濃度

	Total Fe content (ppm)	Particles Cells×10 ³ mL ⁻¹	Sampling date
山形県金山町の水田-1 (沼)	70.2	20	00.05.04
山形県金山町の水田-2 (泥)	9512	2140	00.05.04
秋田県鳥海町-1	104.5	24.4	00.05.04
秋田県鳥海町-2 (泥)	over	3970	00.05.04
青森県車力町-1 (水路)	4.6	0.56	00.05.05
青森県車力町-2 (泥)	over	3420	00.05.05
青森県相内 (水路)	923.3	42.8	00.05.05
青森県金木-1 (水路)	2968	639	00.05.05
青森県金木-2 (大水路)	43.6	18.3	00.05.05
青森県金木-3 (水路)	974.4	81.1	00.05.05
青森県黒石-1	846.6	139	00.05.05
青森県岩木山鯨ヶ沢スキー場-1	4093	14.4	00.04.21
青森県岩木山鯨ヶ沢スキー場-2	1792	30	00.04.21
青森県岩木町岳の水田	718.8	9.4	00.04.29
青森県八甲田睡蓮沼-1	*	8.3	00.05.04
青森県八甲田スノボー-1	125.4	12.2	00.05.04
青森県八甲田スノボー-2	19.8	7.8	00.05.04

* 未測定

表2：尾瀬および八甲田の雪消滅後の湿原の金属含有量 (乾重量 %)

Metal	八甲田 湿原	尾瀬ヶ原
Si	30.3	6.2
Al	8.4	1.6
Fe	55.8	86.8
Mn	0.08	0.23
Ca	0.34	0.56
Mg	0.91	0.30
K	0.66	tr
Na	0.13	tr
P	0.67	0.15
Ti	0.23	0.03

融雪期の雪中における無脊椎動物の生息状況

大高 明史¹⁾

2011年12月27日受付, 2012年1月18日受理

青森県弘前市の山間休耕田で、アカシボが発生する融雪期に、雪中における無脊椎動物の鉛直分布と活動状況を調べた。雪中ではソコミジンコ類と双翅目幼虫、貧毛類が優占し、その密度は、アカシボが見られた濡れ密度の高い底層の雪で大きく高まった。動物の群集構造や総密度が、雪中と土壌中で類似する点から、雪中に出現する動物は土壌に由来すると推測された。ソコミジンコ類の活動状態を観察したところ、濡れ密度の低い上層の雪から回収された個体はすべて死亡していたが、下層に分布する個体は活発に動き回り、交尾前ガードペアも多数確認された。融雪期に、ざらめ雪が湛水することによって形成される間隙環境は、小型の水生動物にとって好適な住み場になっている可能性が指摘された。

Distribution and activity of intranivean invertebrates in snowmelt season in Aomori Prefecture, northern Japan

Akifumi Ohtaka¹

Vertical distribution and activities of intranivean invertebrates were studied in snowmelt season in northern Japan. The intranivean invertebrates were dominated by copepods, dipteran larvae and oligochaetes, and they increased toward the bottom. High structural similarity between snow and soil animals strongly suggested that the intranivean invertebrates were derived from subnivean fauna. All the harpacticoids recovered from the less wet snow in the middle layers were died often with seriously damaged in their appendages. On the other hand, most of those in the lower and waterbearing layers of the snow showed active movement. Many precopulating pairs were found in the harpacticoids there. It is suggested that inundated granular snow in the late snowmelt season can provide interstices which harbor many small aquatic animals such as copepods and oligochaetes.

キーワード：融雪期, アカシボ, ざらめ雪, 間隙性動物

snowmelt season, Akashibo red snow, granular snow, interstitial fauna

1. はじめに

赤雪の一種で、融雪後も地上に残存する“アカシボ”は、尾瀬ヶ原 (Fukuhara et al., 2002; Yamamoto et al., 2006) 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融雪期に広く見られる現象である (山本ほか, 2004)。青森県内のアカシボ発生地点での調査によると、雪中の無脊椎動物群集は、ソコミジンコ類や貧毛類、双翅目幼虫が優占し、その密度は雪がざらめ状になる融雪期に水分を多量に含む下層で高まった (大

高ほか, 2008)。このような群集構造や出現の傾向は、アカシボが発生する場所であれば、青森県の高層湿原 (八甲田山) と水田 (弘前市) で大きな違いはなく、また、尾瀬ヶ原とも共通している。

雪中で見られる動物には、陸生種と水生種が含まれる。このうち、融雪期に高密度になる無脊椎動物群集はもっぱら水生種から構成される。構成種には、小型で細長い体型をした種類が多いことから、この時期の無脊椎動物群集は、海浜などで発達する間隙動物群集 (伊藤, 1985) との類似性が指摘された (大高ほか, 2008)。しかし、これまでの調査では、雪中の動物を生きた状態で観察した例はほとんどなく、肉眼で動きが確認できる一部の動物を除くと、雪の中で生存しているかどうかはよくわかっていない。そこで、ここでは、無脊椎動物の雪中での生息状況を知るために、アカシボの発生が知られて

1) 弘前大学教育学部自然科学科教室

¹ Department of Natural Science, Faculty of Education, Hirosaki University, Hirosaki, Japan
E-mail: ohtaka@cc.hirosaki-u.ac.jp

いる青森県弘前市の山間休耕田で融雪期に行った観測から、無脊椎動物の雪中での分布状況と生体観察の結果を示す。

2. 調査地と方法

調査は、融雪期の2005年4月3日に、青森県弘前市坂元の山間休耕田(40°32'37.5"N, 140°26'27.3"E)で行った。これは、大高ほか(2008)によって示されている雪中動物の継続観測に先だて、同じ場所で行われた予備調査にあたる。雪面に直径約1mの雪穴を掘り、その側面を使って速やかに雪温(SATO SK-250WP)の鉛直分布を測定したのち、深さ10cm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pH(比色法)を測定した。

雪中での動物の分布を知るために、雪穴の側面を使って表面から20cmごとに体積1Lの雪を3個ずつ採取して持ち帰った。融解後に開口100 μ mのふるいで濾して集めた動物を10%ホルマリンで固定し、実体顕微鏡下で同定と計数を行った。加えて、調査した各層から採取した雪を冷蔵して持ち帰り、実体顕微鏡を用いて動物の生死や行動を定性的に観察した。

土壌の無脊椎動物を雪中の動物と比較するために、調査地点の積雪直下から、面積15 \times 15cm、深さ5cmの土壌を3個採取し、中に含まれる土壌動物を定量的に採集した。土壌は、開口100 μ mのふるいでふるったのち、10%ホルマリンで固定して持ち帰り、実体顕微鏡下で動物の同定と計数を行った。調査時には、さらに、雪上での無脊椎動物の出現状況を定性的に観察した。

3. 結果

3.1 雪中の環境

調査時の積雪は95cmであった。雪は全体にざらめ状で、最下層には約5cmの厚さのはっきりとしたアカシボの層が見られた(図1左)。これは、尾瀬ヶ原で区別されているアカシボの発達過程(福原ほか, 2012a)のうち、Stage 1(アカシボ初期)に相当する。アカシボ層には、球形や長楕円形をした赤褐色の粒子が多数含まれていた(図1右)。

雪中の温度はどの層でも0.1°Cと安定していたが、土壌と接する最下層では0.3°Cとやや高まった(図2)。融雪水のpHは、表面とその下層10cmでは7.6~7.9と弱アルカリ性であったが、それよりも下の層では6.2~6.5と弱酸性を示した。雪の密度(濡れ密度)は、下層の20cmを除くと0.41~0.53の範囲だったが、最下層では多量の水を含んで0.96まで高まった。この濡れ密度の高い層はアカシボが見られた層に対応した。

3.2 雪と土壌中における無脊椎動物群集の構成

雪中から、ウズムシ類“Turbellaria”, 貧毛類Oligochaeta, カイアシ類Copepoda, ユスリカ幼虫Chironomidae, ヌカカ幼虫Ceratopogonidaeが確認された(表1)。貧毛類ではヒメミミズ科Enchytraeidaeが優占し、他に、ミズミミズ科Naididae, ナガレイトミミズ亜科Rhyacodrilinaeのナガレイトミミズ*Rhyacodrilus coccineus*や同科ミズミミズ亜科Naidinaeのナミズミミズ*Nais communis*, 同科イトミミズ亜科の不明種Tubificinae sp.が含まれていた。カイアシ類は大部分がソコミジンコ類Harpacticoidaで占められ、ケンミジンコ類Cyclopoidaはカイアシ類全体の2%以下とわずかであった。雪中の動物で最も優占したのはソコミジンコ類で、個体数で群集全体の65.6%を占めた。

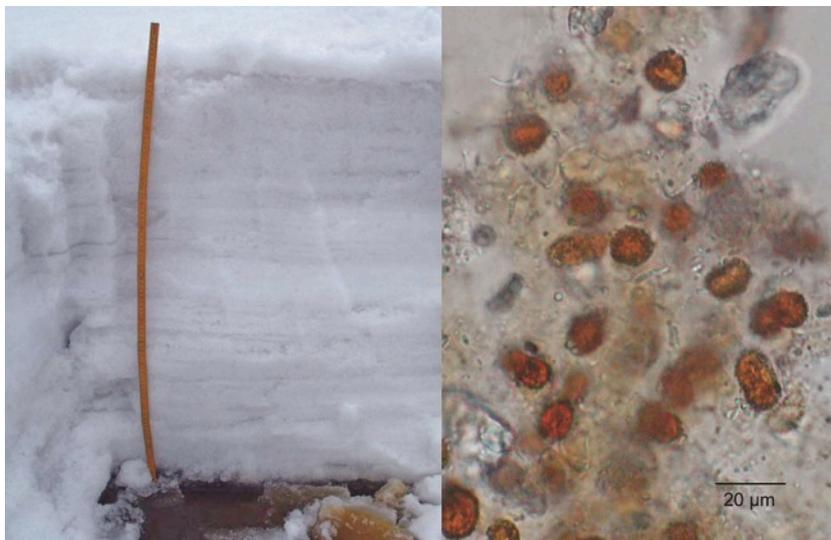


図1: 2005年4月3日の弘前市坂元休耕田における雪断面(左)と、最下層に見られたアカシボ粒子(右)。

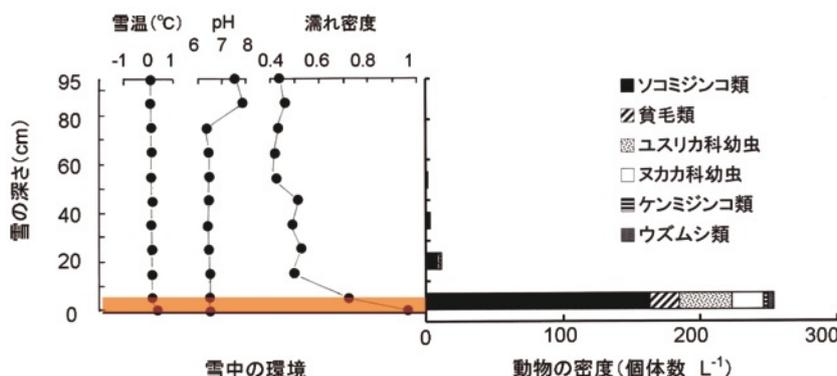


図2：弘前市坂元休耕田における雪中の環境と無脊椎動物の鉛直分布．2005年4月3日．

表1：弘前市坂元休耕田における雪中と土壌の動物の構成(%)．2005年4月3日の調査結果を示す．雪中はアカシボ層を含む．

	雪中	土壌
ウズムシ類	1.6	0
巻貝類	0	0.8
貧毛類	7.9	14.1
ヒル類	0	0.4
線虫類	0	9.7
ダニ類	0	0.5
ソコミジンコ類	65.6	45.2
ケンミジンコ類	1.6	3.7
貝形虫類	0	7.9
ユスリカ科幼虫	14.8	7.6
ヌカカ科幼虫	8.5	10.1
動物総密度 (No m ⁻²)	14,720	11,142

次いで、ユスリカ幼虫 (14.8%)、ヌカカ幼虫 (8.5%)、貧毛類 (7.9%) の順で豊富だった。雪中で動物が確認されたのは底面から 55 cm よりも下の層に限られ、その密度はアカシボが確認された最下層で顕著に高まった。雪の層全体で見られた動物の密度は 14,720 個体 m⁻² であった。

積雪直下の湛水した土壌で見られた動物は、ウズムシ類を除くと雪中に出現した動物群を全て含み、そのほかに、雪中では見られなかった巻貝類 Gastropoda やヒル類 Hirudinoidea, 線虫類 Nematoda, ダニ類 Acarina, 貝形虫類 Ostracoda を含んでいた (表1)。土壌中で最も優占した動物は雪中と同様にソコミジンコ類で (45.2%)、次いで、貧毛類 (14.1%)、ヌカカ幼虫 (10.1%) の順であった。土壌中の貧毛類は雪中と同様にヒメミズズ科が優占したほか、雪中で見られた他の 3 群も確認された。土壌動物の密度は、雪中の動物の総密度の 76% に相当する 11,142 個体 m⁻² であった。

調査時に、雪上から、クモ類 Araneae, トビムシ類 Collembola およびカワゲラ類 (ユキクロカワゲラ *Eocapnia nivalis*) とユスリカ類 (カニエリユスリカ *Orthocladius kanii* を含む) のいずれも成虫が確認された。

3.3 動物の雪中での活動状態

持ち帰った雪の定性的な観察から、雪中で見つかる動物には、死亡している個体と生存している個体があることが明らかになった。雪中で動物が見られた最も上層にあたる底面から 55 cm の層と、その下の 35 cm の層では、少数のソコミジンコ類だけが出現したが、55 cm 層から回収された個体 (N=3) はすべて、35 cm 層からの個体 (N=5) も 1 個体を除いてすべて死亡しており、それらの多くは付属肢が欠如するなど、大きく破損していた。一方、底面から 15 cm の層でみられたソコミジンコ類 (N=10) は 2 個体を除いて活動が確認され、同じ層でわずかに見られたケンミジンコ類 (N=2) とユスリカ幼虫 (N=1) も同様に活動していた。アカシボが見られた底面直上 5 cm の雪層で観察された動物 (N>200) は、優占したソコミジンコ類の他に、ウズムシ類 (図3左) や貧毛類、ユスリカ類、ヌカカ類を含んでいたが、その大部分は活発に動きまわっているのが確認された。底面直上の雪層から得られたソコミジンコ類は多数の連結個体 (交尾前ガードペア) を含み (図3右)、繁殖期にあると推定された。また、貧毛類のナガライトミミズとイトミミズ亜科の一種でも、環帯を発達させた成熟個体が複数確認された。

4. 考察

4.1 雪中の動物の構成と由来

アカシボの発生が知られている尾瀬ヶ原湿原 (福原ほか, 2006) や、青森県の八甲田山および弘前市内の休耕田 (大高ほか, 2008) で融雪期に行われた調査では、雪中に出現する動物は、群集の組成や密度が類似する点から、土壌に生息する動物に由来すると推測されている。今回の調査結果でも、雪中に見られた無脊椎動物の群集構造や密度は土壌中での群集と類似しており、これまでの推測と矛盾しない。アカシボ発生地帯では、雪上や雪中からしばしばたくさんのガガンボ科幼虫 Tipulidae が見いだされているが (Fukuhara et al., 2002; 福原ほか, 2006), 今回の調査では、雪中にも土壌にも全く出

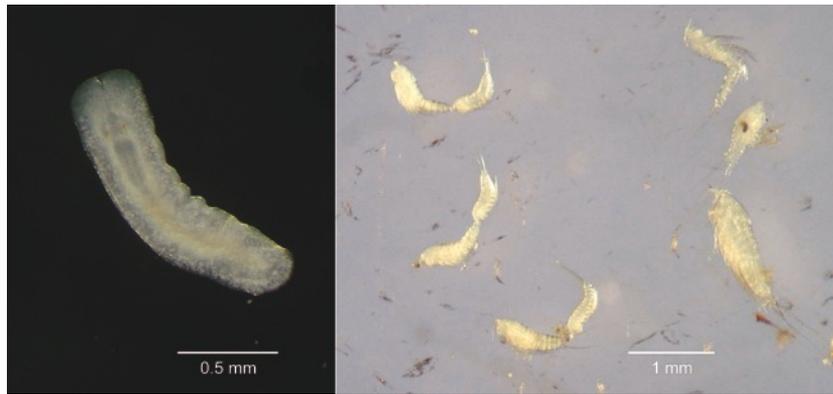


図3：弘前市坂元休耕田の雪中で見られた無脊椎動物。左、ウズムシ類（マエクチコケウズムシ科（川勝，1988）の一種 *Prorhynchidae* sp.）；右，ソコミジンコ類。いずれも，2005年4月3日の調査時に，積雪底面直上の5 cm層から得られた個体。

現しなかった。しかし，同じ場所で行った大高ほか（2008）による調査では，密度は低いもののガガンボ科幼虫が記録されている。今回の調査で雪中にガガンボ科幼虫が見られなかったのは，休耕田内における群集構造の偏りを反映したものと思われる。

4.2 融雪期にできる間隙環境

雪に出現する無脊椎動物には，昆虫の成虫のような気相中で生活する動物と，カイアシ類などの水生の動物が含まれ，前者は雪上や濡れ密度が小さい雪の上層に分布するのに対して，後者は濡れ密度が大きくなる積雪下層に分布する傾向がある（大高ほか，2008；Fukuhara et al., 2010）。融雪期には，日射による融解や雨水によって，雪が長い時間水を含んで0°Cに保たれるために，氷の粒は粗大体してざらめ雪になる（若松ほか，1968）。融雪期に積雪下層に出現する無脊椎動物には，ソコミジンコ類のように小型か，またはヒメミズ類のように細長い体型をしたものが多く，湛水したざらめ雪によって形成される雪間隙での生活との関連が指摘されている（大高ほか，2008）。砂浜海岸では，線虫類やソコミジンコ類，ヒメミズ類などを主体とした間隙動物群集が発達することが知られている（伊藤，1985）。淡水域でも，湖沼の砂礫岸や河床間隙，砂州内の伏流間隙，さらに地下水層など，砂浜に匹敵する間隙環境は少なくない。日本では，淡水域における間隙動物の研究はいまだ少ないものの，竹門ほか（2003）は京都府木津川での調査から，ミギワバエ科数種 *Ephyridae* spp.，ハネカクシ科数種 *Staphylinidae* spp.，ミズミズ亜科の数種，スジカマガタユスリカ属の一種 *Demicryptochironomus* sp.，ウシオダニ類の一種 *Labohalacarus* sp.，ムカシエビ目 *Bathynellacea* spp.を伏流間隙動物群集の構成員，あるいはその候補とみなしている。間隙性のヒメミズ科貧毛類としては，ミズヒメミズ属 *Marionina* とミジンヒメミズ属 *Cernovitoviella* で複数の種類が知られているほか（Torii, 2011a, 2011b），ヒメミズ科と近縁なコヒメミズ科 *Propappidae* に属するナガハナコヒ

メミズ *Propappus volki* ももっぱら河床間隙に生息する（Torii, 2006）。トビケラ類でも，ムナグロナガレトビケラ種群 *Rhyacophila nigrocephala* species group に属するニッポンナガレトビケラ *R. nipponica* やシコツナガレトビケラ *R. shikotsuensis*，カワムラナガレトビケラ *R. kawamurae* などは伸縮自在な腹部や細長い頭部を持っており，もっぱら河床間隙に生息する（Taira and Tanida, 2011）。淡水域でも砂礫間隙は普遍性の高い微生息環境で，そのような環境を利用する動物は，これまで知られている以上に多いと思われる。融雪期に見られる水を大量に含んだざらめ雪は，砂礫間隙に匹敵する間隙環境を作り出して，動物に新たな住み場を提供している可能性がある。

4.3 動物にとってのアカシボ雪

これまでの調査の多くでは，アカシボが発達するほど雪中で無脊椎動物は豊富になり，またアカシボの発達した層で密度の高い無脊椎動物が見られる傾向がある。いずれの調査でも，雪中の動物は土壌動物に由来すると推測されており，土壌から雪中へ動物が移動するのは，湛水に伴って土壌や雪下層で酸素濃度が減少することと関係している可能性が指摘されている（福原ほか，2006）。また，アカシボ雪中に動物が高い密度で出現する要因としては，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ている（Fukuhara et al., 2002；福原ほか，2006，2012b）。しかし，アカシボ雪に出現するソコミジンコ類やヒメミズ類などが，砂礫間隙で優占することが多い動物であることを考慮すると，土壌から雪中への移動は，ざらめ雪が湛水することによって新しくできた間隙環境へ積極的に分散した結果である可能性がある。また，動物の密度が雪の下層で高まる現象は，単に，動物の供給源である土壌により近いという点でも説明できる。

アカシボの発達是一般に湛水を伴うが，湛水した雪で必ずアカシボが発生するわけではない。尾瀬ヶ原での観測によると，アカシボ粒子は融雪水の流れや水位の上昇

に伴って、あるいは毛管現象によって上方に移動すると推測されている(山本ほか, 2006; Yamamoto et al., 2006; Fukuhara et al., 2010)。今回の休耕田の調査では、濡れ密度の低い上層の雪から回収されたソコミジンコはすべて死亡していた。このような死亡個体が雪の上層で見つかるのは、雪中での水位が上昇した時に分散した個体が、水位の低下に伴って雪粒子にトラップされたためであると考えられる。アカシボ発生時の尾瀬ヶ原で雪中の動物を調べた Fukuhara et al. (2010) では、雪中に出現する動物の総密度は、アカシボが見られない雪よりもアカシボが発生している雪のほうが高い。しかし、雪中での鉛直分布をみると(Fukuhara et al., 2010, fig. 2)、動物の総密度はアカシボが分布する底層よりも、より上方の、アカシボはみられないが湛水している雪の層で高くなっている傾向が読み取れる。この点から、動物の分布はアカシボの存在よりも、むしろ湛水環境ができることにより強く関係している可能性が指摘される。

今回の観察で、湛水した雪底層のソコミジンコ類で多くの交尾前ガードペアが見られ、また貧毛類でも成熟した個体が見られたように、融雪期は多くの水生動物にとって繁殖期にあたる。小型の水生動物にとって、融雪期の雪間隙は、好適な繁殖の場所になっている可能性がある。

謝辞

研究を進めるにあたって、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をはじめとする尾瀬アカシボ研究会の皆様、および雪中に出現したウズムシ類の仮同定をしていただいた札幌市の川勝正治氏に深く感謝します。また、現地調査で補助をしていただいた、小笠原嵩輝、山崎千恵子をはじめとする、弘前大学教育学部理科教育講座の学生諸氏(当時)に感謝いたします。

引用文献

- 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 (2012a) 尾瀬地域におけるアカシボの発達過程. 低温科学, **70**, 37-47.
- 福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 北村淳, 菊地義昭 (2012b) 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 —. 低温科学, **70**, 75-85.
- Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto and Oze Akashibo Research Group (2002) Spring red snow phe-

nomenon “Akashibo” in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to distribution of invertebrates in red snow. *Verh. Internat. Verein. 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に見られる無脊椎動物. 陸水学雑誌, **67**, 81-93.
- 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. Internat. Verein. Limnol.*, **30**, 1487-1492.
- 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.
- 川勝正治 (1988) 日本産野生生物目録(42)扁形動物門・ウズムシ綱(渦虫綱). 日本産野生生物目録一本邦野生動植物の種の現状(環境省編): 19-22, 自然環境センター, 東京.
- 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無脊椎動物. 陸水学雑誌, **69**, 107-119.
- Taira, A and K. Tanida (2011) Peculiar hyporheic habitat of some *Rhyacophila* species (Trichoptera; Rhyacophilidae) in Japanese mountain streams. *Limnology*, **12**, 25-35.
- 竹門康弘, 土居秀幸, 谷田一三 (2003) 木津川砂州における河川水流入部の水質環境と間隙動物の分布様式. 木津川の総合研究: 263-270. 河川学術研究会木津川研究グループ.
- Torii, T. (2006) New record of *Propappus volki* (Annelida: Clitellata: Propappidae) from Japan. *Species Diversity*, **11**, 359-365.
- Torii, T. (2011a) New record of *Cernosvitoviella minor* (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae) from hyporheic habitat in a Japanese stream. *Edaphologia*, **88**, 31-35.
- Torii, T. (2011b) New records of semiaquatic species *Marionina* (Clitellata, Enchytraeidae) from Japan, with a description of *Marionina biwaensis* sp. nov. *Turk. J. Zool.*, **35**, in press.
- 若松五郎, 中村勉, 遠藤八十一 (1968) 積雪内への融雪水の移動II. 低温科学, **A26**, 53-76.
- 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, 落合正広, 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 in the alpine in Japan caused by iron accumulating algal cells. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **29**, 1947-1950.

季節積雪地域の雪氷化学

鈴木 啓助^{1),2)}

2012年1月10日受付, 2012年1月18日受理

降雪粒子は大気環境情報を記録して降ってくる。札幌と十日町における降雪試料中の Cl^-/Na^+ 濃度比は海水中の濃度比と一致しており、これらふたつの成分は海塩を起源としていることがわかる。また、降雪中の Na^+ 濃度は雪雲の対流混合層の高さと良い相関を示し、さらに、総観規模の気象条件が降雪の化学的性質に影響を及ぼしている。冬型の気圧配置時の降雪中では海塩起源物質が優占し、日本海低気圧や南岸低気圧による降雪では非海塩起源物質が優占する。降雪中の酸素同位体組成は、総観規模の気象条件ごとに雲頂気温と良い相関を示し、同じ雲頂気温でも、冬型の気圧配置時には南岸低気圧時よりも酸素同位体比が大きくなる。積雪表面からの融雪が起こらなければ、化学物質は積雪層中に保存される。しかしながら、融雪時には、融雪水中の化学物質濃度は高くなり pH は低下する。積雪中のクロロフィル-a 濃度はアカマツ林内で、コナラ林内・林外に比べて高く、雪氷藻類の活動も融雪期に活発になる。

Snow chemistry in the seasonal snow region

Keisuke Suzuki^{1,2}

The snow particle is an indicator of atmospheric environmental information. The ratio of Cl^-/Na^+ concentration in the snow sample at Sapporo and Tohokamachi is nearly equal to that in the sea water. This result suggests that the origin of Na^+ and Cl^- in the snow particle is sea water. A good relation is observed between Na^+ concentration of the snow and the heights of a convective mixing layer of cloud. It can be seen that Na^+ concentration of the snow increased in proportion to the height of the convective mixing layer. The synoptic weather conditions affect chemical properties of snow particle. Sea salt materials are dominated in the snow formed under the winter monsoon pressure pattern. On the other hand, non sea salt materials are dominated in the snow formed by a low pressure system on the Sea of Japan or on the Pacific Ocean. A close relationship is observed between temperature at the cloud top and the oxygen isotopic composition of snow, and the mutual relationships are recognized for each weather condition. Winter precipitation formed during the winter monsoon has a higher value of oxygen isotopic composition than those formed when a cyclone is positioned over the Pacific Ocean near Honshu at the same temperature. If there is no meltwater runoff in the snowpack resulting from surface melting, then chemical substances in the snowpack will be retained in each snow layer. The concentrations of chemical substances increase and the pH value decreases in the meltwater. Concentration of chlorophyll-a in the snowpack is higher at the coniferous forest site than at both the open site and the deciduous forest site. Activity of snow algae is considered to be large during the snowmelt season.

キーワード：海塩起源物質，酸素同位体組成，融雪，アシッドショック，微生物活動

sea salt, oxygen isotopic composition, snow melt, acid shock, microbiological activity

1. はじめに

「雪は天から送られた手紙」(中谷宇吉郎)であり、温度や水蒸気量などの物理量のみならず化学的性質までも

含めた大気環境情報を記録して、雪は舞い降りてくる。降雪粒子を形成する雲の温度と水蒸気量によって雪結晶の形が決まるが、雪雲の対流活動によって降雪粒子に含まれる Na^+ や Cl^- などの海塩起源物質濃度が決まり

1) 信州大学山岳科学総合研究所

2) 信州大学理学部

E-mail: kei@shinshu-u.ac.jp

¹ Institute of Mountain Science, Shinshu University

² Faculty of Science, Shinshu University

(鈴木, 1983; 鈴木・遠藤, 1994; Suzuki and Endo, 1995), 雪雲の温度によって雪粒子の酸素同位体組成が決まる (Suzuki and Endo, 2001). これらの雪粒子が堆積して積雪となるが, 融雪が起こらなければ, 言い換えるとザラメ雪に変態せずに新雪からシマリ雪に変態するのみであるならば, 降雪時に獲得した化学的性質は積雪粒子となっても変化しない (Suzuki, 1982). 一方, 雪粒子が液体の状態を経験するとザラメ雪となるが, このザラメ雪を形成する機構である融解・再凍結を繰り返すことにより, 雪粒子に万遍なくくっついていた化学物質が, 丸みを帯びたザラメ雪の粒子表面に析出する (Suzuki, 1982). この積雪層に積雪表面から流下した融雪水が流れ込むと, 雪粒子表面に析出した化学物質を効率的に溶かし込むため, 融雪水の化学物質濃度が高くなる. 融雪水中の H^+ 濃度が高くなることは pH の低下を招き, 融雪水が酸性化することになる. この現象が, いわゆるアシッド・ショックと呼ばれるものであり, 北欧や北米などでは融雪期に陸水が酸性化し, 陸水生態系に深刻な影響を及ぼしたことが知られている (鈴木, 1989). 現在の地球環境問題の一つとして降水の酸性化があげられるが, 酸性の降雨よりも酸性の降雪の方が環境に与える影響が大きいことがわかる. つまり, 積雪となつてからのザラメ化に伴う化学物質の雪粒子表面への析出と, それによる積雪よりも高濃度となった酸性物質を含む融雪水の地表面への流下である. 降雪時の pH よりも低い pH の融雪水が流下するのである. ここでは, 降雪粒子が化学的性質を獲得する機構からはじめ, 積雪となつてからの粒子の変態に伴う化学物質の析出, そして, それに引き続く, 陸上生態系や陸水生態系に影響を及ぼす融雪現象の化学的側面について解説を試みる.

2. 降雪粒子の化学的性質の獲得

2.1 海塩起源物質濃度

シベリア大陸から日本海上を吹走する北西の季節風に伴う降雪粒子は, 海塩を含む雲粒が多数付着していることが多い. これらの雲粒は, 日本海上の強い風によって出来る波しぶきから出来たものである. 海塩を含む雲粒を多く捕捉した雪結晶では, Na^+ や Cl^- の濃度が高くなる. 札幌と新潟県十日町において降雪を採取・分析し, 層雲系よりも積雲系の雪雲からの降雪で海塩起源物質濃度が高くなるのが明らかになった (鈴木, 1983; 鈴木・遠藤, 1994; Suzuki and Endo, 1995). これは, 雪結晶と海塩を含む雲粒との衝突併合が, 雪雲の対流活動と密接に関わっていることを示す. つまり, 対流活動が活発であれば雪結晶に雲粒が付着する頻度が増加するし, 対流がほとんど無い場合にはその頻度が少なくなるためである. 札幌と十日町における降雪中の Na^+ 濃度

と対流混合層の高さ (十日町については輪島での値) との関係を図 1 に示す. 両地点とも対流混合層の高さが高くなるほど, 降雪中の Na^+ 濃度は高くなるのがわかる. また, 同じ対流混合層の高さでも, 十日町の方が札幌よりも降雪中の Na^+ 濃度が高くなるのは, 風上となる日本海の幅が十日町の方が大きく, それだけ対流混合層の継続時間が長いためであると考えられる. つまり, 同じ対流混合層の高さに対して, 継続時間が長ければ, 雪粒子に雲粒が付着する頻度が増加するためである. 降雪中の海塩起源物質濃度は, 対流混合層の強度と継続時間によって決まることになる.

2.2 人為起源物質濃度

降雪中の化学物質としては, 海塩などの自然起源物質の他に酸性降水などの原因となる人為起源物質がある. 酸性の雨は人間活動や生態系に直接影響を及ぼすため, “酸性雨” が一般に使われるようになったが, スカンジナビアや北米での融雪水による生態系への影響を例示するまでもなく, “酸性雪” による間接的な影響はより重大であることが認識されている. つまり, 酸性 “雨” だけではないのである. 人間活動が盛んな中緯度における降水のほとんどは, 氷晶過程を経ることからも, 用語としては “酸性降水” のほうが妥当であると考えられる.

1983 年から 1987 年まで環境庁により実施された第一次酸性雨対策調査の結果, 日本海側の地域では冬季に降水の pH が低下することが多く, $nssSO_4^{2-}$ (降水中の Na^+ はすべて海塩起源であると仮定して計算された, 非海塩 (non sea salt) 分の SO_4^{2-}) の濃度も冬季に高くなるのが明らかとなった (玉置, 1990). また, 荒木ら (1988) によると, 北海道内 78 地点における積雪調査の結果, 日本海側の地点で積雪の pH が低く,

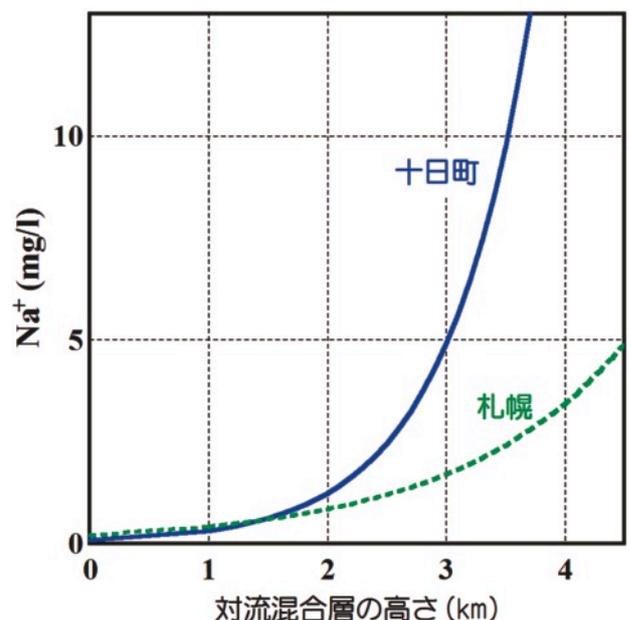


図 1: 雪雲の対流混合層の高さと降雪中の Na^+ 濃度の関係. (Suzuki and Endo, 1995 より)

nssSO₄²⁻ 濃度は高いことが報告されている。このため、冬季季節風の卓越時には、化石燃料の燃焼に由来する酸性化寄与物質が、大陸から輸送されている可能性が示唆されている（大泉ほか, 1991；北村ほか, 1993）。一方、酸性雪に関する研究では、降雪をもたらす気象条件の差異による降雪中の酸性物質濃度変動については、ほとんど検討されてこなかった。鈴木・遠藤（1994）は、新潟県十日町における冬季間の降水試料により、降水原因と降水中の酸性物質濃度変動との関係について議論している。その結果として、降水中の陰イオン組成を降水原因ごとに図2に示すが、それによると、冬型の気圧配置時の降水では海塩起源物質の割合が大きく、本州の日本海側や南岸を通過する低気圧による降水では非海塩起源物質の割合が大きくなる。特に、南岸低気圧による降水では酸性化寄与物質の割合が大きく、その割合の増加に伴いpHが低くなる。これら気象条件の差異による結果として、冬季降水のpHは降雨の方が降雪よりも低くなる。また、降水中のNO₃⁻とnssSO₄²⁻は降水の酸性化に寄与し、NH₄⁺とnssCa²⁺は酸性物質の中和に寄与することがわかっているが、冬季降水のH⁺濃度（pH）が、これら4種のイオンの多寡によって説明できることも報告されている（鈴木, 1997）。

日本海側の降雪に含まれるnssSO₄²⁻の供給源を同定する試みは、主に硫黄の安定同位体を用いて行われている（大泉ほか, 1991；北村ほか, 1993）；本山ほか, 2000）。これは、化石燃料中のδ³⁴Sが産出地によって異なることを利用し、降水中のδ³⁴Sから硫黄の起源を推定する方法である。これらの研究によると、東北・北陸地方にもたらされるnssSO₄²⁻の起源は、おもに中国北部であると推定されている。

2.3 酸素同位体

降雪粒子を形成する水蒸気の起源や降雪粒子形成機構を議論する際には、同位体による研究が不可欠である。

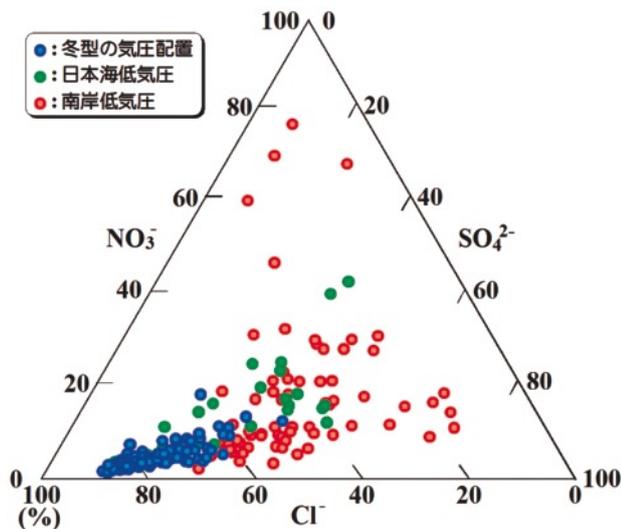


図2：新潟県十日町における降雪中の陰イオン組成と降雪をもたらした気象条件の関係。（鈴木・遠藤, 1994b より）

Tsunogai *et al.* (1975) は、降雪の酸素同位体組成が海面の温度や雪が生成される温度には支配されず、大陸から供給される水蒸気量と太平洋側に抜けていく水蒸気量の日本海から蒸発した水蒸気量に対する割合に支配されていると報告している。これに対し、井上ら（1986）は、降雪中の酸素同位体比が雲頂高度と良い相関を示すことから Tsunogai *et al.* (1975) の仮説に疑問を呈している。

Suzuki and Endo (1995) は、降雪中の酸素同位体比が降雪時の総観場ごとに対流混合層頂部の気温と相関が良いことを示した。また、その後の詳細な研究（Suzuki and Endo, 2001）により、西高東低の冬型の気圧配置や南岸低気圧による降雪では、降雪をもたらす雲の雲頂気温と降雪中の酸素同位体比との相関が高いことが明らかになった（図3）。なお、同じ雲頂気温に対しては、南岸低気圧に伴う降雪の方が、冬型の気圧配置による降雪よりも酸素同位体比が小さい。これは、低気圧性の降水雲系の形成初期に酸素同位体比の大きな降水粒子から降り始めるため、低気圧が東進して降雪となる際には酸素同位体比が小さくなるものと考えられる。

3. 積雪中の化学物質濃度の空間分布

大気中に浮遊する化学物質が、降雪粒子に付着して落下したり（湿性沈着）、あるいは直接積雪上に降り積もったり（乾性沈着）して、大気中から地上にもたらされた化学物質は、積雪内部に取り込まれ滞留することになる。その際に、積雪内部を融解に伴う水が移動しなければ、積雪中の化学物質は降雪時の堆積層にそのまま保存される。この性質を利用して、鈴木（1984）は札幌を中心とする北海道・石狩地域で積雪全層を採取・分析

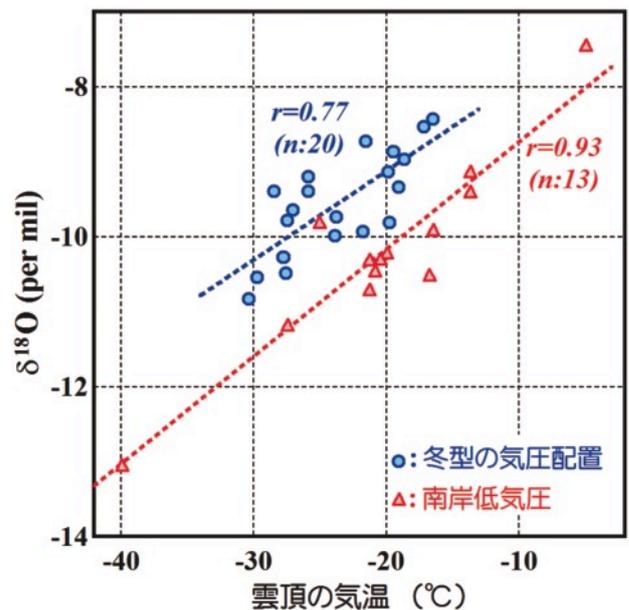


図3：新潟県十日町における降雪中の酸素同位体比と雪雲の雲頂気温の関係。（Suzuki and Endo, 2001 より）

し、冬期間に沈着する海塩起源物質（主に、 Na^+ と Cl^- ）と人為起源物質（ nssSO_4^{2-} ）の分布が異なることを明らかにした。積雪中の海塩起源物質濃度は石狩湾の海岸近くで高濃度になり、内陸に行くに従い低濃度になる。これは、海塩起源物質を高濃度に含む降雪粒子は、雲粒付き結晶や霰のため落下速度が大きいので海岸部で落下してしまい、内陸部まで運ばれにくいと考えられる。一方、札幌市域の人間活動を起源とする硫黄化合物の積雪中への沈着としての nssSO_4^{2-} 濃度は、冬季の卓越風向である北西に対して札幌中心市街の風下側に当たる南東部にベルト状に分布することが明らかになった (Suzuki, 1987, 1991)。

また、新潟県上越市から長野市にかけてと新潟県糸魚川市から長野県白馬村を通して穂高に至る測線上での、新雪中の化学物質濃度の分布を Suzuki *et al.* (2012) が報告している。図4には、西高東低の冬型の気圧配置時の新雪を各地点で採取・分析した結果を示すが、日本海に近い糸魚川では Na^+ や Cl^- をはじめとする海塩起源成分濃度が極めて高く、内陸に入り標高が高くなるとともに、急激に新雪中の化学成分濃度が減少することがわかる。白馬から穂高にかけては、化学的に極めて清浄な雪が降っていることがわかる。

以上のように、降雪中に含まれる化学物質の起源によって、地上に堆積する際の空間分布が規定されていることがわかる。

4. 積雪粒子の変態に伴う化学物質の析出と融雪水の化学的性質

降雪粒子は、堆積して積雪となった時から変態を始める。わが国の積雪地域における気温は、氷点下であっても積雪粒子を形成する氷からすれば融点に近い高温であり、新雪粒子は焼結過程によりシマリ雪に変態してい

く。新雪からシマリ雪に変態する過程では、積雪粒子内での化学物質の再配分や移動は起きないが、積雪粒子が融解過程を経ることによってザラメ化すると、次第に雪粒子の表面に化学物質が析出する (鈴木, 1985)。積雪粒子が融解・凍結を繰り返すたびに、化学物質、特に硫酸イオンや硝酸イオンなどの酸性化寄与物質が析出されることを、鈴木 (1991) は報告している。これは、純水と化学物質を含んだ水の氷点 (融点) の差異に起因する。つまり、雪粒子が融解し再凍結する時には純水から選択的に凍結するため、結果として雪粒子表面に化学物質が析出することになる。

春となり、太陽高度が高くなり気温も上昇すると、放射熱や顕熱により積雪表面から融雪が起こり、融雪初期の融雪水は積雪内を水路流下により移動する。雪粒子の表面から融け始めた化学物質を高濃度に含んだ融雪水は、流下しながら積雪内部の氷点下の層では純水部分から再凍結する。その結果、積雪から流れ去る融雪水は、水量は少ないが化学物質濃度は極めて高くなる (Johannessen and Henriksen, 1978; Suzuki, 1982)。これが、いわゆる「acid shock」の形成機構である。融雪最盛期に融雪水が皮膜流下する際にも、雪粒子表面に析出した化学物質を溶かし込んで運搬するため、流下に従い融雪水の化学物質濃度は高くなる。積雪全体の化学物質濃度よりも高濃度の融雪水が流出し続けることにより、積雪全体の化学物質濃度は次第に減少していく。そして、融雪末期には積雪全体の化学物質濃度は低濃度になり、ある一定の濃度で推移するようになる。析出を繰り返しても、ある一定量の化学物質は雪粒子内部に残存し、純水のみによる粒子にはならないためである。

福島県田島における積雪全体と融雪水の電導度、pH、酸素同位体比の変化を融雪水量の変化とともに図5に示す (Suzuki, 2003)。積雪全体についてのそれぞれの量は、積雪全層を採取して分析した値であり、融雪水は2

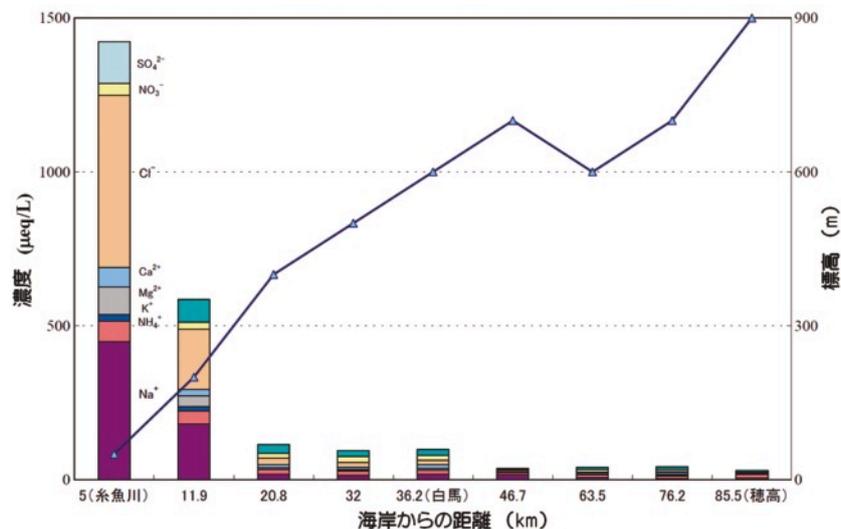


図4：新潟県糸魚川から長野県穂高にいたる測線上での新雪中の化学物質濃度の変化。(Suzuki *et al.*, 2012 より)

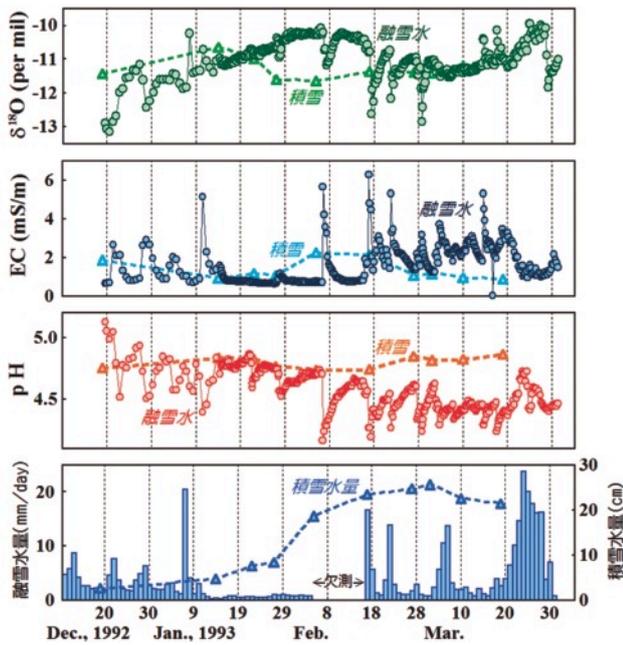


図5：福島県田島における積雪水量・融雪水量および積雪中・融雪水中のpH・電導度・酸素同位体比の変動。(Suzuki, 2003より)

m 四方の積雪ライシメータを用いて採取した結果である。融雪水量に一部欠測があるものの、融雪水量が多くなると常に融雪水の電導度は積雪全体の電導度よりも高くなる。電導度は溶存イオン量の総和を示すと考えることができるので、融雪により積雪よりも高濃度の化学物質を含んだ融雪水が流下することが確認できる。水素イオンが高濃度になればpHが低下するのであるから、積雪全体のpHに比して融雪水のpHが低下するのも同様な理由による。

雪粒子の変態過程での化学物質の析出の割合は成分によって異なる。鈴木(1991)は、積雪内部融雪水中の各陰イオン濃度が総陰イオン濃度に占める割合の日変化を調べ、早朝に積雪表面で再凍結が起こったか否かで、陰イオンの組成変化に差異が生じることを明らかにした。どちらの場合にも、朝方と夕方すべての陰イオン濃度は高くなる。また、再凍結が起こらなければ、陰イオン組成に日変化は見られない。しかし、再凍結後の積雪内部融雪水では、朝方の融け始めに SO_4^{2-} と NO_3^- の割合が大きく、日中には Cl^- の割合が大きくなるという日変化を示す。同時に、再凍結が起こった日の積雪内部融雪水のpHは、再凍結しない日に比べて低くなることも観測された。つまり、融解・再凍結による化学物質の析出は、 SO_4^{2-} や NO_3^- の酸性化寄与物質でより進行することを示す。融け始めの融雪水中の NO_3^- 濃度が積雪中の濃度の7倍以上にもなることが報告されている(鈴木・遠藤, 1991)。化学成分によって雪氷中から融け出す速度が異なる現象は、スバル諸島の氷河上でも観測されている(Azuma *et al.*, 1993; 飯塚ほか, 2000)。

融雪の進行に伴い、積雪表層の化学物質濃度が急激に低下することは、Suzuki (1982) によって示されているが、Suzuki (1995) は、温暖積雪地の福島県田島での融雪時の観測からも、積雪内部層の化学物質濃度はあまり変化しないが、積雪表面の化学物質濃度は急激に低下することを報告している。そのために、上部の層が下部の層に比べて化学物質濃度が小さくなり、積雪底面融雪水の化学物質濃度は、融雪水量増大時に減少するような日変化を示す。積雪の化学的層構造と積雪底面融雪水の化学物質濃度変動から、鈴木(1993a, 1993b)は、積雪層内での押し出し流の形成を示唆している。つまり、各融雪日の融雪初期には、前日までに積雪下層に蓄積された融雪水が流出し、その後遅れて当日の融雪水が流出する。融雪初期の急激な融雪水量増加は、積雪下層の融雪水の押し出し流によると考えることができる。

アシッド・ショック(acid shock)と呼ばれるように、融雪初期にはpHが低く化学物質濃度の極めて高い融雪水が積雪から流下する。この酸性の強い融雪水は、陸水生態系に悪影響を及ぼすことがわかっている。

積雪中での化学物質のマクロな移動は、積雪中を流下する融雪水によってなされる。積雪表面融雪による液相の水の移動がなければ、積雪中の化学物質は各堆積層に保存される。冬季間には気温がプラスになることの無い寒冷積雪地域では、積雪表面融雪が冬季には起こらないため、降雪や乾性沈着によってもたらされた化学物質は、融雪期まで積雪中に蓄積される。一方、積雪期間中にも気温がプラスになったり、降雨が観測されることのある温暖積雪地域では、融雪が頻発するため化学物質が積雪中に蓄積されにくい(鈴木・遠藤, 1991)。スカンジナビアや北米大陸で融雪水の酸性化現象が顕在化したのは、両地域とも寒冷積雪地であることが一因である(鈴木, 1989)。

5. 降積雪中の化学物質の挙動に及ぼす微生物の影響

これまで、降積雪中における物理・化学的な側面について述べてきたが、当然ながら空中に浮遊している細菌やカビなどの微生物が、降水粒子に取り込まれて落下したり、樹冠・樹幹上や土壌由来の各種微生物が、乾性沈着などにより積雪中に堆積する可能性は高い。その中で、独立栄養生物である藻類の働きが、降積雪中での化学物質の挙動に関与していることが考えられる。積雪中における化学物質の収支の見積もりから、融雪時には積雪中から NO_3^- などの一部が消失すると報告されている(Hoham *et al.*, 1989; Jones, 1991; Suzuki *et al.*, 1994)。これらの研究では、Nを含むイオンのみが消失することから、微生物による消費の可能性が指摘されている。特に針葉樹林内の降水試料においては、1日以内

で NH_4^+ と NO_3^- の一部が消失すると報告されている (Suzuki *et al.*, 1994).

カナダ・ケベックの針葉樹林内と林外において、同じ期間で採取した降水試料の化学特性の差異を表 1 に示す。これは、採取期間中に積雪上に設置したバルク・サンプラーに堆積した降雪（一部は降雨）を採取し、その重量とサンプラーの開口面積から降水量を算出し、試水の化学分析を行ったものである。当該期間では日射と顕熱により試料の一部では融解が起こっていると考えられる。いずれの期間でも林外の方が林内よりも降水量が多くなっており（総降水量では約 1.6 倍）、針葉樹による樹冠遮断が起こっていることがわかる。一時的に樹冠に遮断された降水は、滴下などによって林内に落ちてくる。その際に樹冠に乾性沈着した物質を取り込むために、化学物質濃度は林内降水で林外降水よりも高くなるのが一般的である。表 1 では、 NH_4^+ 、 NO_3^- と K^+ 以外の濃度については、林内降水の加重平均値が林外降水の加重平均値よりも約 2、3 倍高くなっているのはその効果である。それに対して、 K^+ 濃度については、林内降水の加重平均値が林外降水の加重平均値の 20 倍以上にもなっている。これは、乾性沈着分に加えて樹体からの溶脱の影響であると考えられる。一方、 NH_4^+ 、 NO_3^- 濃度については、林内降水で林外降水に比べて極端に低濃度となっている。特に、 NH_4^+ については、ほとんどの試料で消失しており、試料内での細菌による硝化が考えられる。林内降水試料内での NH_4^+ からの硝化分が加わったと考えられるが、林内降水の NO_3^- 濃度の加重平均値は、林外降水の 4 割以下となっており、 NO_3^- の多くが藻類によって消費されていると考えられる。

このように、林内降水では N を含むイオンの生物活動

による消費が考えられたので、鈴木・渡辺 (1996) は、福島県・田島の林冠環境の異なる 3 地点（コナラ林、アカマツ林、林外）において、積雪中の化学物質濃度および生物量の変化を調査した。その結果、積雪中の陰イオン濃度は、アカマツ林内でコナラ林内および林外よりも高くなっていた。各地点とも積雪中の Cl^- 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 濃度は、融雪の進行によって低下したが、積雪中の PO_4^{3-} 濃度は、いずれの地点でも融雪最盛期に増加した。その濃度が、アカマツ林内とコナラ林内で林外よりも高いことから、積雪中の PO_4^{3-} は有機物の二次生成物と考えられた。顕微鏡観察によると、林内の積雪中には細菌・カビ・藻類の存在が認められるが、積雪初期には低密度で、融雪最盛期に増加していた。各地点での積雪深、積雪中のクロロフィル a・フェオフィチン a の濃度およびバクテリア数の変化を図 6 に示す。積雪中のクロロフィル a・フェオフィチン a の濃度は、アカマツ林内においてコナラ林、林外よりも高い。また、アカマツ林内およびコナラ林内のクロロフィル a 濃度は、融雪最盛期に増加し、藻類が増加することを示している。積雪中のバクテリア数は、一部の試料については測定することができず、図 6 に示す試料についてのみ測定した。いつの時点においても、積雪中のバクテリア数はアカマツ林内 > コナラ林内 > 林外の順であり、どの地点でも積雪初期から時間の経過とともに増加する傾向にある。顕微鏡による定性的な観察によると、特に林内の積雪中に各種の微生物の存在が確認された。主なものとしては、従属栄養生物である菌（カビ）類と細菌類、独立栄養生物であるシアノバクテリア（らん藻）と珪藻・緑藻であった。前者は、有機物を栄養源として増殖するので、積雪初期の積雪中での存在は樹冠・樹幹上に生育していたものが落下することによって考えられる。しかし、融

表 1：カナダ・ケベックの針葉樹林内と林外における降水の化学特性

	採取期間		降水量	pH	EC	Na^+	NH_4^+	K^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	Cl^-	NO_3^-	SO_4^{2-}	
			mm		mS/m	$\mu\text{eq/l}$								
林外	1991/4/23	9:00~1991/4/24	9:00	5.0	4.80	1.31	2.98	0.70	1.73	3.84	38.32	3.78	23.30	47.28
	1991/4/30	9:00~1991/5/01	9:00	3.8	4.35	2.82	7.63	29.08	4.49	6.66	29.87	4.85	40.93	59.55
	1991/5/01	9:00~1991/5/02	15:00	14.5	4.70	1.35	1.09	15.12	0.13	5.81	12.02	1.83	23.21	29.27
	1991/5/02	15:00~1991/5/03	9:00	2.7	4.73	1.16	0.52	0.99	0.15	2.47	4.74	1.27	14.31	25.34
	1991/5/06	18:00~1991/5/07	16:00	12.1	4.56	1.45	0.35	13.41	0.16	3.29	3.88	1.07	20.76	29.94
	1991/5/07	16:00~1991/5/08	9:00	3.4	4.59	1.03	0.70	5.84	0.15	1.65	2.99	1.52	11.52	24.28
		総降水量 加重平均値		41.5										
林内	1991/4/23	9:00~1991/4/24	9:00	2.8	4.66	1.92	7.91	0.00	19.67	14.24	55.33	8.24	17.13	60.23
	1991/4/30	9:00~1991/5/01	9:00	1.9	4.26	3.91	11.12	0.00	27.06	23.28	66.50	13.76	23.09	107.35
	1991/5/01	9:00~1991/5/02	15:00	7.1	4.40	2.87	5.28	0.00	18.78	19.75	45.32	5.70	10.39	81.64
	1991/5/02	15:00~1991/5/03	9:00	1.2	4.72	1.35	1.75	0.20	9.02	10.58	20.18	3.24	7.90	38.33
	1991/5/06	18:00~1991/5/07	16:00	10.6	4.49	1.80	1.41	0.44	11.62	10.64	20.69	4.15	4.08	39.06
	1991/5/07	16:00~1991/5/08	9:00	2.3	4.40	2.13	1.40	0.00	12.78	8.67	13.98	3.38	5.06	44.43
		総降水量 加重平均値		25.9										
	林内/林外		0.62	0.96	1.54	2.39	0.02	21.22	3.28	2.56	2.73	0.39	1.73	

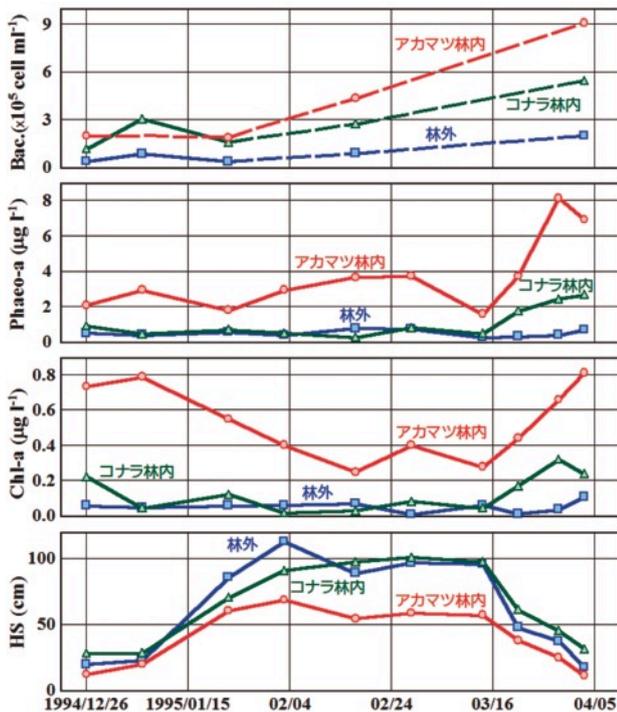


図6：福島県・田島のアカマツ林内，コナラ林内，林外における積雪深，積雪中のクロロフィル a・フェオフィチン a の濃度およびバクテリア数の変化。(鈴木・渡辺，1996 より)

雪期の試料中には，明らかにその場で増殖したと考えられる細菌のコロニーや伸長した菌類が，有機物破片上に観察された。光合成生活を送る後者の群も，積雪初期には積雪中で増殖するとは考え難く，樹冠・樹幹上で生育していたものが降水時に落下したり，土壌表面で生育していたものが風によって舞い上げられたりしたものと考えられる。積雪初期には珪藻類が比較的多いが，融雪期の林内試料では緑藻とらん藻の比率がやや高い傾向が見られた。

積雪融解試料における緑藻の培養実験(鈴木・渡辺，2000)によっても，アカマツ林内の試料による培養実験では，他の地点の試料に比べてクロロフィル a 濃度の増加が大きくなった。また，窒素が藻類成長量の制限要因になっている可能性が指摘された。

以上のように，降積雪中の化学物質，特に N を含む NH_4^+ や NO_3^- については，微生物活動の影響を受けていることが明らかとなった。

6. 融雪による渓流水質変動

基底流出時の渓流水質は流域内の岩石・土壌の影響を受けており，降雨や融雪による流量増加時の渓流水質は降雨や融雪水の化学的性質の影響を受けて変動する。また，前述のように，融雪水中の化学物質濃度は，融雪初期に高濃度で融雪の進行とともに濃度が低下する。これに対応した渓流水質変動が，札幌近郊の流域で Suzuki (1984) によって報告されている。それによると，海成堆

積物以外の岩石・土壌からの溶出を考慮する必要のない Cl^- 濃度は，渓流水中で融雪初期に濃度が高くなり，次第に減少する変動を示す。これは，融雪初期に積雪から流下する高濃度の Cl^- を含む融雪水の影響が渓流水質にまで及んでいることを示す。降雨中の化学物質濃度は，渓流水を形成する基底流出水中の化学物質濃度に比べて低濃度であることが一般的で，降雨による流量増大時には希釈効果により渓流水中の化学物質濃度は減少するのが一般的である。融雪期の渓流水質変動に関する研究は，山形大学の加藤武雄らによって山形県最上川水系ではじめられた(加藤，1966；会田，1972；加藤・飯沢，1976)。その後，鈴木(1979)は北海道天塩川水系の小流域で観測を行っているが，融雪期の渓流水質変動に関する系統的な研究は，北海道大学低温科学研究所の小林大二らによって，1985年に北海道母子里に溪流観測施設が設置されてからである。小林は，渓流水温(Kobayashi, 1985)や渓流水の電導度(Kobayashi, 1986)により融雪出水時の流出成分分離を提案した(Kobayashi *et al.*, 1993)。鈴木・小林(1987)による，北海道母子里の渓流水における融雪期の流量，電導度， Cl^- および HCO_3^- 濃度の変動を図7に示す。融雪開始前は HCO_3^- が主要な成分であるが，融雪の開始とともに HCO_3^- 濃度が減少し， Cl^- 濃度が増加している。融雪初期に高くなった Cl^- 濃度は，その後次第に低下する。融雪に伴う流量増加が終わり低水に戻ると HCO_3^- 濃度は，再び高くなる。また，水と Cl^- についての質量

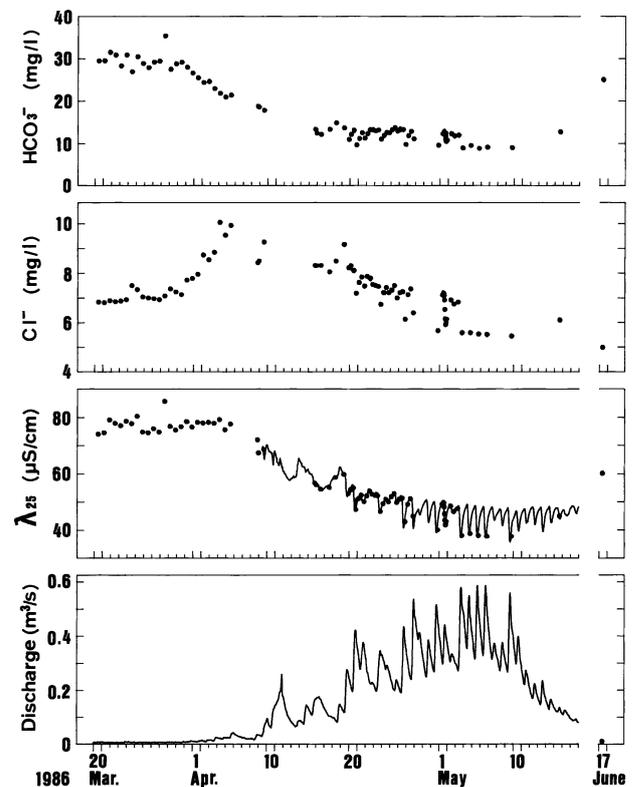


図7：北海道母子里における融雪期の渓流水の流量・電導度・ Cl^- 濃度・ HCO_3^- 濃度の変動。(鈴木・小林，1987 より)

保存則により2成分の流出成分分離を行った結果、流量全体に占める「あたらしい水」の割合は、最大流量時でも約40%に過ぎず、日流出高については最大でも22%を占めるに過ぎないことが明らかになった。さらに、山崎ら(2005)の研究でも、同じ流域での融雪最盛期における渓流水に占める地下水の割合が72%になることが報告されている。

北海道母子里の実験流域では、積雪中の化学物質として海塩を起源とする割合が大きく、人為起源の酸性物質の影響が顕在化していない。また、わが国の河川流域では土壌のイオン緩衝能が高いため、積雪から流去する融雪水のpHが低下しても、河川水のpHまで直接その影響が及ぶことはあまり無い。一方、カナダ・ケベックでは、酸性の融雪水が流下するとともに、渓流水のpHも明瞭に低下することが観測された(石井ほか, 1992; 鈴木ほか, 1992, 1993)。これらの報告によると、融雪流出前の渓流水のpHは6.6~6.7であるのに対して、融雪水量が最大となった際には渓流水のpHが5.1程度まで低下している。カナダ東部の土壌は酸に対する緩衝力が弱く、陸水のアルカリ度も低いために、積雪からの酸性の融雪水の流下が直接渓流水に影響を及ぼすことになる。

わが国の土壌はイオン緩衝能が大きく、陸水のアルカリ度も高いために、陸水生態系に対する酸性の融雪水の影響は顕在化していない。しかしながら、温暖積雪地の福島県田島における渓流水質の通年観測によると、融雪期には他の季節に比べて、渓流水のpHが明瞭に低下している(鈴木, 1995, 1996; Suzuki, 2003)。暖候期の渓流水のpHが6.3~6.4程度であるのに対し、融雪期には5.6程度までpHが低下する。暖候期には陰イオンで HCO_3^- が優占し、陽イオンでは $\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+}$ が冬季に比べ比率が大きくなる。ところが、寒候期には陰イオン

で HCO_3^- の比率が低下し、 Cl^- 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} の割合が多くなる。陽イオンでも相対的に $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ の割合が増大する。これらイオン組成の変化からも、冬季から融雪期にかけては渓流水質が融雪水の影響を強く受けていることが示される。

北アルプスの乗鞍剣ヶ峰(3026 m)から流下する山岳渓流である前川において、流量観測を行うとともに、渓流水を採取分析した結果を図8(Suzuki *et al.*, 2008)に示す。前川においても、暖候期には渓流水のpHは7.5前後の値を示すのに対して、融雪期には6.5前後までも低下している。このように、わが国の山地流域は土壌層が豊かで酸緩衝能が高いとはいえ、融雪に伴い積雪から酸性の強い融雪水が流下することにより、渓流水のpHが低下することが観測されている。

これまでの同一流域における数年間の観測においても、当然ながら積雪量や気温が年々変動するのに伴い、融雪期の渓流水の流量も年ごとに異なる変動を示す。では、渓流水質については年々変動が認められるのだろうか。

福島県田島での約5年間にわたる気温および積雪深の変動と渓流水の流出高とpHの変動を図9(Suzuki, 2005)に示す。冬季の気温と積雪深の変動は年ごとに異なることが確認できる。それに対応して、融雪期の流出高にも年々変動のあることがわかる。渓流水のpHについて月平均値を計算すると、対象期間のうち最低月平均pHは1996年3月の5.92である。1996年冬季は積雪量が5年間で最も多く、冬季の気温も比較的低温である。それに対して、積雪量が最少で冬季気温が高い1993年の融雪期には、渓流水の月平均pHは6.15(1月)までしか低下していない。同様に冬季気温が高い1995年の融雪期にも、渓流水の月平均pHは6.15(4月)までしか低下していない。以上のように、冬季間の気温の

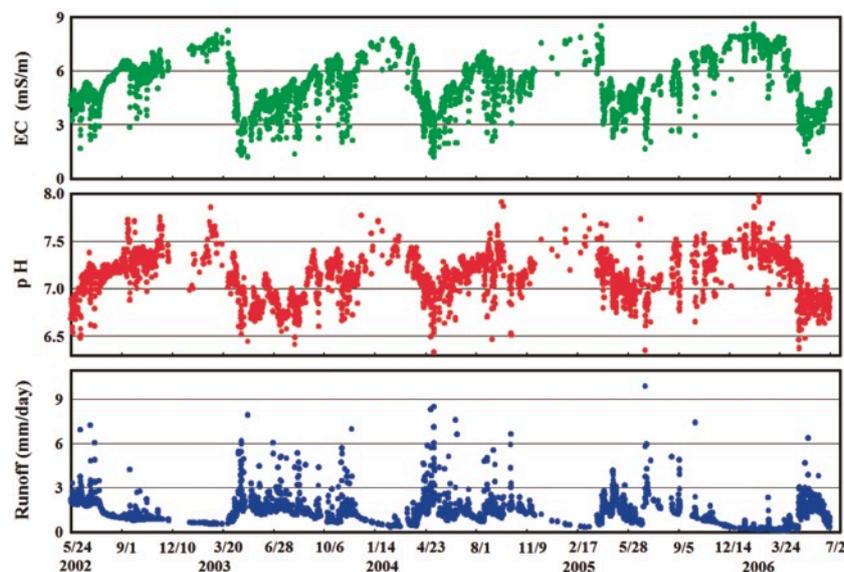


図8：北アルプス乗鞍高原・前川における採水時の流出高と渓流水のpH・電導度の変動。(Suzuki *et al.*, 2008より)

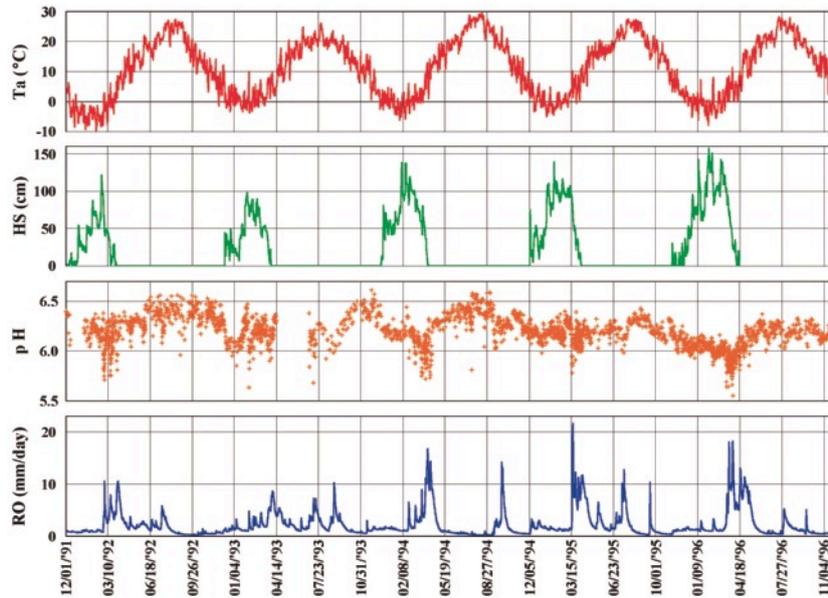


図9：福島県田島における気温・積雪深および渓流水の流出高・pHの変動。(Suzuki, 2005 より)

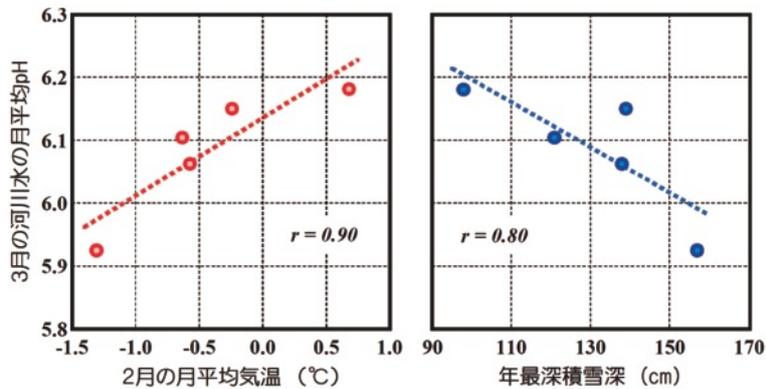


図10：福島県田島における2月の月平均気温と3月の渓流水の月平均pHとの関係、および年最深積雪深と3月の渓流水の月平均pHとの関係。(Suzuki, 2005 より)

高低や積雪量の多寡が、融雪期の渓流水のpHの高低を規定していることが推定できる。そこで、融雪期の渓流水のpHと冬季間の気温および積雪量との関係を検討する。渓流水のpHとしては、融雪の最盛期である3月の月平均値を使用し、月平均気温は最寒月である2月の値を使用する。2月の月平均気温と3月の渓流水の月平均pHとの関係、および年最深積雪深と3月の渓流水の月平均pHとの関係を図10に示す。2月の月平均気温と3月の渓流水の月平均pHの間には極めて良好な相関($r=0.90$)が認められ、2月の月平均気温が高ければ3月の渓流水の月平均pHは高い値を示し、2月の月平均気温が低くなると3月の渓流水の月平均pHは低くなる事が明瞭である。つまり、2月の寒暖の影響が融雪最盛期である3月の渓流水のpHの高低に影響を及ぼしていることが明らかである、また、年最深積雪深と3月の渓流水の月平均pHの間にも良好な相関($r=0.80$)が認められ、年最深積雪深が大きければ3月の渓流水の月平均pHは低くなり、年最深積雪深の小さな年には3

月の渓流水の月平均pHは高くなる。冬期間の積雪深の多寡が融雪期の渓流水のpHの値に影響を及ぼしていることがわかる。

温暖積雪地域では、冬期間のわずかの気温上昇によって、降雪が降雨になってしまう。つまり、冬期間の降水量が変化しなくとも、気温上昇によって積雪深が小さくなる。温暖積雪地域では冬季の寒暖の影響が積雪深の変動に直接影響を及ぼすことになる。これまでも、地球温暖化によって積雪地域では積雪量が減少する可能性が報告されているが、ここでは地球温暖化の影響が融雪期の渓流水のpHにまで影響を及ぼしていることが明らかになった。つまり、冬期の気温が高いと降雪量が減少するのみならず融雪が頻繁に起こり、そのために積雪中の化学物質はそのたびに流去してしまい積雪中への蓄積がなされない。それに対して冬期の気温が低い場合には、降雪量も増大し融雪も起こりにくいために積雪中に化学物質の蓄積が進行する。そして春先に融雪が起これば、積雪中に蓄積された化学物質が集中的に流下するため、渓

流水の pH も低下するものと考えられる。

6. おわりに

降雪中の海塩起源物質濃度と酸素同位体比は、それぞれ降雪粒子を形成する雲の対流混合層の高さと雲頂の気温によって決まる。海塩起源物質を多く含む降雪粒子は、落下速度が大きいため海岸沿いに多く降り、内陸まで運ばれる降雪粒子の海塩起源物質濃度は小さいことが多い。また、都市域の風下側の積雪中では人為起源物質濃度が高くなる。

積雪粒子が変態によってザラメ化する過程で、雪粒子に含まれていた化学物質は雪粒子の表面に析出される。この状態で融雪水が積雪表面から流下するために、融雪水は化学物質を選択的に溶かし込み高濃度になる。このため、融雪初期に積雪から流去する融雪水は高濃度の化学物質を含み pH は低下する。これが、アシッド・ショックの機構である。融雪水中の化学物質濃度変動は陸水の化学的性質まで影響を及ぼすのである。冬期の気温の高低によって融雪期の渓流水の pH の値が影響を受けることも明らかとなった。

さらに、降積雪中の化学物質、特に N を含む NH_4^+ や NO_3^- については、微生物活動の影響を受けていることを確認した。

引用文献

- 会田徳旺 (1972) 最上川水系鮭川の融雪期における水質変動について。陸水学雑誌, **33**, 11-15.
- 荒木邦夫・加藤拓紀・田淵修二・野口泉・高橋英明・坂田康一・青井孝夫 (1988) 酸性雪に関する調査研究 (第3報), 北海道公害防止研究所報, **15**, 73-81.
- Azuma, K. G., Enomoto, H., Takahashi, S., Kobayashi, S., Kameda, T. and Watanabe, O. (1993) Leaching of ions from the surface of Glaciers in western Svarbard. Bull. Glacier Res., **11**, 39-50.
- Hoham, R. W., Yatsko, C., Germain, L. and Jones, H. G. (1989) Recent discoveries of snow algae in Upstate New York and Quebec Province and preliminary reports on related snow chemistry. Proceedings of the 46th Annual Eastern Snow Conference, 196-200.
- 飯塚芳徳・五十嵐誠・渡辺幸一・神山孝吉・渡辺興亜 (2000) スパール諸島アウストフォンナ氷帽頂上における融解による積雪中化学主成分の流出。雪氷, **62**, 245-254.
- 井上治郎・渡辺興亜・中島暢太郎 (1986) 冬期季節風と低気圧による降雪の安定酸素同位体組成, 天気, **33**, 641-648.
- 石井吉之・鈴木啓助・児玉裕二・小林大二 (1992) カナダ東部, 北方針葉樹林地における融雪水の流出 I — 融雪特性と流出応答 —。低温科学, **51**, 77-92.
- Johannessen, M. and Henriksen, A. (1978) Chemistry of

- snow meltwater: changes in concentration during melting. Water Resources Research, **14**, 615-619.
- Jones, H. G. (1991) Snow chemistry and biological activity: a particular perspective on nutrient cycling. Seasonal Snowpacks, eds. Davies, T. D., Transter, M. and Jones, H. G., Springer-Verlag, 173-228.
- 加藤武雄 (1966) 立谷川 (最上川水系) の融雪期における水質変動について。陸水学雑誌, **27**, 142-154.
- 加藤武雄・飯沢正 (1976) 農林省釜淵森林理水試験地 1 号沢の融雪期における水質について。陸水学雑誌, **37**, 93-99.
- 北村次次・杉山実・大橋哲二・中井信之 (1993) 硫黄安定同位体比から見た石川県の降水水中硫酸イオンの起源の推定, 地球化学, **27**, 109-118.
- Kobayashi, D. (1985) Separation of the snowmelt hydrograph by stream temperatures. Journal of Hydrology, **76**, 155-162.
- Kobayashi, D. (1986) Separation of a snowmelt hydrograph by stream conductance. Journal of Hydrology, **84**, 157-165.
- Kobayashi, D., Kodama, Y., Nomura, M., Ishii, Y. and Suzuki, K. (1993) Comparison of snowmelt hydrograph separation by recession analysis and by stream temperature and conductance. Publication of the International Association of Hydrological Sciences, **215**, 49-56.
- 本山玲美・柳澤文孝・小谷卓・川端明子・上田晃 (2000) 山形のエアロゾルと湿性降下物に含まれる非海塩性硫酸イオンの硫黄同位体比。雪氷, **62**, 215-224
- 大泉毅・福崎紀夫・森山登・漆山佳雄・日下部実 (1991) 硫黄同位体比から見た大気降下物中硫黄の供給源 — 新潟県の場合 —, 日本化学会誌, 1991, 675-681.
- 鈴木啓助 (1979) 融雪期における小流域 (天塩川流域) の水質変動。水温の研究, **23**, 38-43.
- Suzuki, K. (1982): Chemical changes of snow cover by melting. The Japanese Journal of Limnology, **43**, 102-112.
- 鈴木啓助 (1983) 札幌における降雪の化学的性質 — とくに海水起源物質濃度の成因について —。地理学評論, **56**, 171-184.
- Suzuki, K. (1984) Variations in the Concentration of Chemical Constituents of a Stream Water during the Snowmelt Season. Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University, **19**, 137-148.
- 鈴木啓助 (1984) 札幌における積雪中の化学物質濃度の空間分布, 地理学評論, **57**, 349-361.
- 鈴木啓助 (1985) 積雪寒冷地域における Cl 循環。日本水文科学会誌, **15**, 12-20.
- Suzuki, K. (1987) Spatial Distribution of Chloride and Sulfate in the Snow Cover in Sapporo, Japan. Atmospheric Environment, **21**, 1773-1778.
- 鈴木啓助 (1989) カナダ東部における融雪水の酸性化とその影響に関する研究。地学雑誌, **98**, 491-495.
- Suzuki, K. (1991) Influence of urban areas on the chemistry of regional snow cover. Seasonal snowpacks, eds. Davies, T. D., Tranter, M. and Jones, H.G., Springer-Verlag, Berlin, 303-319.
- 鈴木啓助 (1991) 融雪水中の溶存成分濃度の日変化。雪氷,

- 53, 21-31.
- Suzuki, K. (1995) Hydrochemical study of snow meltwater and snow cover. *Publication of the International Association of Hydrological Sciences*, **228**, 107-114.
- 鈴木啓助 (1993 a) 積雪中における押し出し流の形成. *地理学評論*, **66A**, 416-424.
- 鈴木啓助 (1993 b) 融雪水の酸素同位体組成変化と積雪の層構造. *雪氷*, **55**, 335-342.
- 鈴木啓助 (1995) 融雪時における渓流水の pH 低下. *水文・水資源学会誌*, **8**, 468-473.
- 鈴木啓助 (1996) 温暖積雪地における渓流水質変動. *地学雑誌*, **105**, 1-14.
- 鈴木啓助 (1997) 降水過程と化学物質循環, *日本水文科学会誌*, **27**, 185-196.
- Suzuki, K. (2003) Chemical property of snow meltwater in a snowy temperate area. *Bulletin of Glaciological Research*, **20**, 15-20.
- Suzuki, K. (2005) Effect of winter warming on the stream water acidification. *Bulletin of Glaciological Research*, **22**, 57-61.
- 鈴木啓助・遠藤八十一 (1991) 十日町市における酸性の融雪水. *森林立地*, **33**, 71-75.
- 鈴木啓助・遠藤八十一 (1994a) 冬季降水中の海塩起源物質濃度と気象条件. *雪氷*, **56**, 233-241.
- 鈴木啓助・遠藤八十一 (1994b) 十日町市における冬季降水中の酸性物質濃度変動, *季刊地理学*, **46**, 161-172.
- Suzuki, K. and Endo, Y. (1995) Relation of Na⁺ concentration and $\delta^{18}\text{O}$ in winter precipitation with weather conditions. *Geophysical Research Letters*, **22**, 591-594.
- Suzuki, K. and Endo, Y. (2001) Oxygen isotopic composition of winter precipitation in central Japan. *Journal of Geophysical Research*, **106**, 7243-7249.
- 鈴木啓助・小林大二 (1987) 森林小流域における融雪流出の形成機構. *地理学評論*, **60**, 707-724.
- 鈴木啓助・渡辺泰徳 (1996) 生物活動による積雪中の窒素化合物の消費. *雪氷*, **58**, 295-301.
- 鈴木啓助・渡辺泰徳 (2000) 微生物活動による積雪中の化学物質濃度変化と緑藻の培養実験. *雪氷*, **62**, 235-244.
- 鈴木啓助・石井吉之・児玉裕二・小林大二・H. G. Jones (1992) カナダ東部, 北方針葉樹林地における融雪水の流出 II — 化学物質の流出過程 —. *低温科学*, **51**, 93-108.
- 鈴木啓助・石井吉之・児玉裕二・小林大二 (1993) カナダ東部における酸性の融雪水の流出機構. *学術月報*, **46**, 348-352.
- Suzuki, K., Ishii, Y., Kodama, Y., Kobayashi, D. and Jones, H. G. (1994) Chemical dynamics in a boreal forest snowpack during the snowmelt season. *Publication of the International Association of Hydrological Sciences*, **223**, 313-322.
- Suzuki, K., Kuramoto, T., Tanaka, M. and Shah, S. K. (2008) Water balance and mass balance in a mountainous river basin, Northern Japan Alps. *Bulletin of Glaciological Research*, **26**, 1-8.
- Suzuki, K., Yokoyama, K. and Ichiyangi, H. (2012) Chemical survey of the snowpack in central Japan. *Bulletin of Glaciological Research*, **30**, (in press)
- 玉置元則 (1990) 日本の酸性雨監視体制と降水酸性化の現状, *現代化学*, **232**, 44-50.
- Tsunogai, S., Fukuda, K. and Nakaya, S. (1975) A chemical study of snow formation in the winter-monsoon season: the contribution of aerosols and water vapor from the continent. *J. Meteor. Soc. Japan*, **53**, 203-213.
- 山崎学・石井吉之・小林大二・石川信敬・柴田英昭 (2005) 多雪山地流域における融雪期の Cl — 収支と地中水の流出過程. *雪氷*, **67**, 477-491.

北方湿地生態系からのメタン放出に及ぼす積雪の影響

村瀬 潤¹⁾

2011年1月5日受付, 2012年1月18日受理

北方の湿地やツンドラは、地球の全土壌炭素の約30%が蓄積する場であり、メタンの主要発生源である。本稿では、積雪が北方の湿地におけるメタン放出やメタンの代謝に関わる微生物に及ぼす影響を概説、以下のように要約した。1) 積雪によって冬期のメタン放出量は低下するが、その間湿地土壌中にメタンが蓄積し、春の融雪とともに急激に大気へ放出される。2) 積雪による保温効果や不凍水における栄養塩やその他基質の濃縮効果により、微生物の活性が高くなる。3) 大気との遮断や地下水位の上昇により湿地土壌中の嫌気環境が拡大しメタン生成が促進される。4) 積雪の影響は冬季ばかりでなく夏季のメタン放出にも及ぶ。

Impact of snow on methane emission from northern wetlands

Jun Murase¹

Northern wetland and tundra regions store approximately 30% of the world organic soil carbon and function as a major source of atmospheric methane. In this article, the impact of snow on methane emission and microorganisms in northern wetlands is reviewed. In summary, 1) Methane emission from northern wetland is reduced in winter partly by snowpack and methane is accumulated in the soil under snow; snow melt causes a "burst" of methane emission in spring. 2) Microbial activities in wetland soil are enhanced by snow cover that keeps the underlying surface soil warmer (around 0 °C) and causes concentrated nutrients and substrates for microorganisms in unfrozen soil water. 3) Snow pack suppresses gas exchange between wetland soil and the atmosphere and melted snow may raise the level of water table, both of which expand anoxic area in soil and enhance methane production. 4) Snow can also give an impact on methane emission in a vegetative season of summer.

キーワード：湿地、雪、メタン、温室効果ガス、微生物

wetlands, snow, methane, greenhouse gases, microorganisms

1. はじめに

メタンはCO₂に次ぐ温室効果ガスであり、地球温暖化の観点から注目を集めてきた。これまで異なる発生源からのメタンの放出量が見積もられるとともに、その精度を高めるためにメタン放出メカニズムやその制御に関する研究が精力的に行われてきた。

寒冷地の湿地やツンドラには地球の全土壌炭素の30%に相当する20 Gtの土壌有機物炭素が蓄積しており(Post et al., 1982)、陸上の炭素循環にとって極めて重

要な生態系である。湿地はメタンの主要な自然発生源であり、寒冷湿地からの年間放出量は35 Tg yr⁻¹、大気メタンの総発生源の約7%に相当すると見積もられている(Reeburgh, 2007)。また、北半球の高緯度地域は地球温暖化の影響を最も強く受ける生態系であると考えられており、将来的に炭素循環やガス代謝が大きく変わる可能性が指摘されている(IPCC, 1996)。

北半球の陸地の最大50%は冬期に積雪する(Robinson et al., 1993; Frei and Robinson, 1998)。積雪は、陸上のエネルギー、水、炭素のフラックスを決定する重要な要因である。また、冬季の積雪が夏季の生物活性の高い期間の長短をコントロールすることで炭素収支に影響するなど、積雪は年間を通じて直接・間接的に陸上生態系に大きな影響を与えている(Harding et al., 2001)。湿地生態系からのメタンの放出についても積雪の影響を

1) 名古屋大学大学院生命農学研究科

¹ Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan
E-mail: murase@agr.nagoya-u.ac.jp

受けることが指摘されてきた。

本稿では、北方湿地におけるメタンフラックスの季節変動に関する知見を紹介するとともに、メタンの動態やメタン発生に関わる微生物に及ぼす積雪の影響についてまとめた。

2. 北方湿地生態系におけるメタンフラックスの季節変動

Matthews and Fung (1987) によって、大気メタンの供給源としての北方 (50-70°N) 湿地生態系の重要性が指摘され、その後世界各地でメタンフラックスが測定された。湿地生態系からのメタンフラックスに関する初期の研究データは Bartlett and Harriss (1993) の総説で包括的にまとめられている。それによると、主として積雪のない春から秋に行われた観測の結果、北方湿地からのメタンフラックスは地温との相関が高く、光合成も盛んな夏期のフラックスが年間フラックスの主要な部分を占めると考えられた。

冬期、特に積雪期のメタンフラックスは観測が困難であり、地温の低いこの時期のメタンフラックスは当初それほど注目されていなかった。Dise (1992) は、チャンバー法によって米国ミネソタ州の泥炭地における冬期のメタンフラックスを観測し、冬期4ヶ月のメタン放出量が年間放出量の4-21%に相当することを報告した。その後冬期間のメタンフラックスが測定されるようになり、年間フラックスに対して一定の意義を持っていることが次第に明らかになった。北米 (Melloh and Crill, 1996)、フィンランド (Alm et al., 1999)、西シベリア (Panikov and Dedysch, 2000) の湿地で観測された冬期のメタン放出は、フラックスとして5-56 mg m⁻² d⁻¹、年間放出量の2-22%に相当すると推定されている (表1)。

チャンバー法では植生ごとのメタンフラックスの解析が可能であるが、頻繁に測定を行うことができない、密閉容器中のメタン濃度の上昇を測定するためメタンフラックスが実際よりも低くなる可能性がある、などのデメリットがある。一方、微気象学的フラックス計測法の1つである手法の渦相関法は、植生ごとの解析には向いていないが、長期にわたる短い時間間隔でのフラックス解析が可能である。Friborg et al. (1997) は、チャンバー法と渦相関法を用いてスウェーデン東部の Sotrdalen Mire においてメタンフラックスを連続測定し、融雪時期の数日の間にメタンフラックスが2.6 mg m⁻² d⁻¹ から22.5 mg m⁻² d⁻¹ に急激に増加することを観測した。Hargreaves et al. (2001) は、フィンランド北部の mire における渦相関法に基づくメタンフラックスの季節変動の解析を行い、春の融雪期のメタンフラックスのピークは夏期の平均メタンフラックスよりも高く、年間放出量の11%に相当するメタンが1ヶ月弱で放出されたと報告した。フィンランド南部の fen でも融雪時に積雪期に比べて高いメタンフラックスが観察された (Rinne et al., 2007) (表1)。

以上のように、北方湿地では、基本的に気温・地温が高く光合成の盛んな夏季にメタン放出は盛んであるが、積雪期にも低いながらもメタンフラックスは観察され、融雪期には温度の上昇では十分に説明できない突発的なメタン放出が起こる。また、Mastepanov et al. (2008) は、自動計測システムを備えたチャンバーを用いてグリーンランドの fen におけるメタンフラックスを測定し、秋期 (9月下旬) の土壌凍結にともなってメタン放出が急激に上昇することを報告している。

3. 積雪がメタンフラックスに及ぼす影響

積雪は湿地のメタンの動態にどのような影響を与えて

表1：北方湿地における冬期および融雪時のメタンフラックス

国・地域	緯度・経度	生態系	観測期間	方法	フラックス mg m ⁻² d ⁻¹	年間・夏季 フラックス との比較	文献
冬期							
米・ミネソタ州	47°32'N, 93°28'W	peatland	1988-1990 11月-3月	チャンバー法	5-49	4-21% ^a	Dise (1992)
米・ニューハンプシャー州	43°12.5'N, 71°03'W	fen	1991-1995 12月-2月	チャンバー法	20-56	2-9.2% ^a	Melloh and Crill (1996)
フィンランド	65°51'N, 30°53'E	bog	1994.12月-1995.4月	チャンバー法	4.95	10% ^a	Alm et al. (1999)
フィンランド	62°47'N, 30°56'E	fen	1994.12月-1995.4月	チャンバー法	9.99-22.73	22% ^a	Alm et al. (1999)
ロシア・西シベリア	57°N, 82°E	bog	1995.2月	チャンバー法	5.56	3.5-11% ^b	Panikov and Dedysch (2000)
フィンランド・Ruovesi	61°50'N, 24°12'E	fen	2005.3月 2005.12月-2006.2月	渦相関法	5.9	5.7% ^a	Rinne et al. (2007)
融雪時							
スウェーデン	68°21'N, 19°02'E	mire	1996.5月-6月	渦相関法	2.6-22.5	最大25% ^b	Friborg et al. (1997)
フィンランド	69°08'N, 27°16'E	mire	1997.5月-6月	渦相関法	17-100	11% ^a	Hargreaves et al. (2001)
フィンランド・Ruovesi	61°50'N, 24°12'E	fen	2005.4月	渦相関法	16	3.4% ^a	Rinne et al. (2007)

^a 年間フラックスに占める割合 (%) ; ^b 夏季フラックスに対する割合 (%)

いるのであろうか。Melloh and Crill (1996) は、5シーズンにわたる fen からのメタン放出量と気象との関係を解析し、降雪量の少ない年のメタンフラックスは、平均的な降雪のあった年に比べて低いことを報告している。また、Grøndahl et al. (2008) は、春の積雪の量や分布の違いが年毎のメタン放出量の違いを説明する一因子であることを報告した。

冬季におけるメタンの大気放出の減少は、気温・地温の低下だけでは説明できない。Dise (1992) は、冬期の泥炭土壤に含まれるメタンを定量し、メタンフラックスは低下する一方で土壤中のメタン濃度が上昇することを報告している。また、Melloh and Crill (1995, 1996) は、冬期の fen における間隙水中のメタン濃度および雪を通して発生するメタンフラックスを測定し、融雪・凍結あるいは冷雨に由来するクラスト（氷雪の層）の下にメタンが蓄積し、雪中の気相は 140–600 ppmv のメタンを含んでいることを報告した。Tokida et al. (2007) は、北海道の泥炭地における氷雪に含まれる気泡を画像解析により定量するとともに気泡中のメタン濃度を測定した。そして、氷雪中に気泡が占める体積比率は 3.2%、メタン濃度は 20%、融雪水中の溶存メタン濃度は 630 μM にも達することを明らかにした。以上のように、湿地からの冬季のメタン放出は堆積した雪あるいはクラストによって抑制される。したがって、安定した一定の積雪がある場合は、雪柱のメタン濃度プロファイルから湿地のメタンフラックスを推定することが可能である (Alm et al., 1999)。また、積雪によるメタン放出の抑制を想定したモデルは、湿地からのメタン発生をよりよく説明することが報告されている (Pickett-Heaps, 2011)。

積雪によって封じ込められたメタンが雪解けにともなって一気に大気へ放出されるのが融雪期のメタンフラックスの極大の大きな要因である。Gažovič et al. (2010) は、融雪時の泥炭地におけるメタンフラックスの大きな日内変化を報告している。夏場の成長期とは異なり、植生を通じたメタンフラックスはほとんどなく、拡散が主たる放出メカニズムと考えられるので、本来は昼夜の差は予測されないはずであるが、融雪時は昼夜の温度がメタンフラックスの制御要因となる。すなわち、日中の気温が 0°C を上回り氷雪の融解が進むとメタンフラックスは大きくなり、夕刻になり気温が 0°C を下回ると再凍結によってメタンフラックスは小さくなる。

積雪がメタンフラックスに及ぼす影響は冬季に限らない。West et al. (1999) は、冬期の積雪が少ない年の翌夏にはメタンフラックスが高くなる傾向を観察し、土壤凍結が進行して冬期間の有機物分解が低く抑えられ、翌夏のメタン生成に利用される有機物が増えたことに起因すると考察した。また、Welker et al. (2000) は、冬季の降雪の増加と夏季気温の上昇の組み合わせは、それぞれ単独の現象よりもツンドラからの CO₂ 発生を促進す

ることを報告している。積雪の量やタイミングは年間を通じて湿地のガス代謝に大きな影響を与えられられる (Brooks et al., 1997)。

4. 積雪が微生物活性に及ぼす影響

湿地のメタンは、メタン生成古細菌によって嫌気度の極めて高い（酸化還元電位の低い）条件で生成する。生成したメタンは大気へ放出される過程で湿地表層や好気状態を保っている植物根圏でメタン酸化細菌によって好氣的に酸化分解されるため、大気へ放出されるメタンは生成されるメタンの一部である。事実、湿地をはじめとするメタン放出源は、メタンの生成量とともに酸化量も高いことが知られている (Reeburgh, 2007)。すなわち湿地からのメタンの放出は、物理プロセスだけではなく、メタン生成と酸化という 2 つの微生物プロセスのバランスにも左右される。では、積雪は湿地の微生物代謝にどのような影響を与えているのであろうか。ここでは、積雪が土壤の温度と水分状態の変化を通じて北方湿地の微生物代謝に及ぼす影響について述べる。

温度への影響

冬季のメタンフラックスの低下は地温の低下にともなう微生物活性の抑制が大きな要因の 1 つであるが、氷点下となっても微生物活性は完全に止まるわけではない。例えばグリーンランドでは、地温が -18°C にまで低下する厳冬期の泥炭でも土壤呼吸活性が観察される (Elberling and Brandt, 2003)。Wagner et al. (2003) は、レナ川流域の泥炭を現場温度 (1°C) で培養し、直線的にメタンが増加することを示した。Metje and Frenzel (2005, 2007) は、フィンランドおよび西シベリアの泥炭土壤におけるメタン生成活性の温度依存性を調査した。そして、メタン生成は 25–28°C 付近で最大の活性を示すが、4°C でも最大活性の 2 割程度のメタン活性を有することを明らかにし、温度依存曲線からメタン生成が起こる限界温度を -11.5 ~ -5°C と推定した。Sommerfeld et al. (1993) は、積雪下の森林土壤がメタン酸化活性をもつことを示した。

積雪によってメタンフラックスが抑制される、すなわち土壤と大気とのガス交換が遮断されることは、同時に熱交換が抑制されることを意味する。大気との遮断および土壤呼吸による発熱により、外気温が氷点下をはるかに下回る厳冬期にも、積雪下の表層土壤の地温は 0°C 付近に維持される (Hardy et al. 2001)。氷点下では、微生物活性の温度依存性が高く、数度の違いが微生物活性に及ぼす影響は 0°C 以上の条件に比べて大きい (Elberling et al. 2008)。積雪によって地温が 0°C 付近に保たれることによって、土壤微生物は無積雪条件に比べて高い活性を示すことが知られている (Monson et al. 2006, Nobrega and Grogan 2007)。厳冬期の北方湿地では、

積雪下の土壌は微生物にとって比較的「温暖」な環境と考えることもできる。

土壌水分への影響

積雪によって土壌温度が0°C付近に保たれると、土壌は完全には凍結せず、土壌中には不凍水が確保される。不凍水では、土壌水の部分凍結にともなう濃縮作用により塩濃度が高くなる (Stähli and Stadler 1997)。また、凍結・融解によって障害を受けたバイオマスから細胞構成成分が流出するため、不凍水は生残している微生物にとって相対的に栄養に富んでいる。Panikov and Dedysh (2000) は、融雪時の温度上昇 (-16°C → 15°C) にともなう泥炭土壌からの一時的かつ急激なメタン生成を室内培養実験で観察し、土壌凍結・融解によって供給されたバイオマス成分がメタンの基質となったと考察している。また、氷で囲まれた不凍水は脱窒菌にとって好適な嫌気環境と考えられている (Teepe et al. 2001)。積雪によって大気とのガス交換が制限され、土壌水分が確保された状態では嫌気的な微生物代謝がさらに進行し、メタン生成が促進されると予想される。

降雪が年間降水量の多くを占める北方湿地では、積雪は、土壌水分の確保による冬季の微生物代謝の促進だけでなく、年間にわたる湿地の水分環境に影響を与え、ガス代謝にも影響を与える重要な要素である。Granberg et al. (2001) は、様々な気象データをもとにスウェーデンの mire における 1981-1997 の年間メタン発生量のモデル化を試みた。その結果、降水量すなわち積雪量に関連のある平均水位が、土壌温度とともにメタン発生量を説明する最も重要な因子であることが示された。このことは、冬季の積雪量が多い年には次の夏季に土壌中の地下水位が上がり、嫌気環境の拡大によってメタン生成がより活発になることを示唆している。

5. おわりに

本稿では、北方湿地におけるメタンの発生・動態に及ぼす積雪の影響を解説してきた。要約すると、

1. 積雪によって大気と湿地土壌とのガス交換が抑制され、冬季のメタン放出量は低下する。その間湿地土壌中にメタンが蓄積し、春の融雪とともに急激に大気へ放出される。
2. 湿地土壌の温度は積雪によって相対的に高く維持される。また、不凍水の栄養塩やその他の基質が濃縮されるため、微生物の活性が高くなる。
3. 積雪による大気からの酸素供給の遮断により、湿地土壌中の嫌気環境が拡大する。また、積雪量の増加による湿地の地下水位の上昇も湿地土壌中の嫌気層の拡大をもたらす。嫌気層の拡大は、CO₂ の生成量を抑える一方でメタンの生成を助長する。

以上のように、積雪は、北方湿地のメタンの動態に関

する物理プロセスだけでなく、湿地環境の化学的变化をもたらす。微生物プロセスにも影響を与えている。そしてその影響は、冬季に留まらず夏季のガス代謝にも及んでいる。極域は中緯度域に比べて気候変動の程度が激しいと予想されており、気温の上昇だけでなく、積雪も含めた複合的な環境要因の変化に対する湿地のガス代謝の応答について、今後も詳細な研究が必要と考えられる。

最後に積雪が北方湿地のメタンの動態に及ぼす影響に関して、興味深いと思われる今後の課題をいくつか挙げてみたい。

メタンの動態に関わる微生物群集と積雪との関係

先述のように湿地生態系からのメタンの放出は、生成と酸化のバランスに依存している。積雪にともなう環境の変化(温度、水分状態、塩濃度)がメタン生成古細菌とメタン酸化細菌、それぞれの微生物群に与える影響を明らかにすることは、湿地におけるメタンの動態を理解するうえで重要と考えられる。

積雪にともなう降下物質がメタンの動態に及ぼす影響

本稿では、積雪が湿地の地温や地下水位に与える影響について主に述べてきた。一方、積雪には様々な化学成分が含まれている。Nickus (2003) は、積雪中のイオン含量を測定し、海水塩由来のエアロゾル以外にも硫酸アンモニウム、硝酸アンモニウムなどの酸性物質が含まれていること、雪中のイオンの濃度や組成は時空間的に大きく変化することを明らかにした。泥炭地は一般に貧栄養であり、積雪中の塩類が微生物群集の構成や機能に及ぼす影響を明らかにすることは興味深いと考えられる。Blodau and Moore (2003) は、通常競合によってメタン生成を抑制すると考えられている硫酸イオンの添加によって泥炭表層部におけるメタン生成が促進されるという興味深い結果を報告している。

積雪中のメタンの動態と微生物

積雪中にはメタンが高濃度で堆積している。積雪柱中の気相のメタン濃度は土壌表面から大気に向けて直線的に減少しており、一般的な拡散モデルで説明される (Panikov and Dedysh, 2000)。すなわち積雪中で生成・酸化は起こっていないと考えられている。しかしながら、Kojima et al. (2009) は積雪中の微生物群集を分子生物学的手法で解析し、メタン酸化細菌 *Methylobacter* 属に近縁を示すグループが優占することを明らかにした。湿地の融雪には藻類 (山本ほか, 2004, 2006; Yamamoto et al., 2006) や種々の無脊椎動物 (Fukuhara et al., 2002, 2010; 福原ほか, 2006; 大高ほか, 2008) が生息しており、融雪中でメタンが酸化される可能性も十分に考えられる。

謝辞

本稿を執筆する機会を与えていただいた北海道大学低

温科学研究所教授福井学博士ならびに尾瀬アカシボグループの各位に深謝の意を表します。

引用文献

- Alm, J., S. Saarnio, H. Nykanen, J. Silvola, and P. J. Martikainen (1999) Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochem.*, **44**, 163-186.
- Bartlett, K. B. and R. C. Harriss (1993) Review and assessment of methane emission from wetlands. *Chemosphere*, **26**, 261-320.
- Blodau, C., and T. R. Moore (2003) Micro-scale CO₂ and CH₄ dynamics in a peat soil during a water fluctuation and sulfate pulse. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 535-547.
- Brooks, P. D., S. K. Schmidt, and M. W. Williams (1997) Winter production of CO₂ and N₂O from Alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia*, **110**, 403-413.
- Dise, N. B. (1992) Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. *Biogeochem.*, **17**, 71-83.
- Elberling, B. and K. K. Brandt (2003) Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 263-272.
- Elberling, B., C. Nordstrom, L. Grondahl, H. Sogaard, T. Friborg, T. R. Christensen, L. Strom, F. Marchand, and I. Nijs (2008) High-arctic soil CO₂ and CH₄ production controlled by temperature, water, freezing and snow. *Adv. Ecol. Res.*, **40**, 441-472.
- Frei, A. and D. A. Robinson (1998) Evaluation of snow extent and its variability in the Atmospheric Model Intercomparison Project. *J. Geophys. Res.*, **103**, 8859-8871.
- Friborg, T., T. R. Christensen, and H. Sogaard (1997) Rapid response of greenhouse gas emission to early spring thaw in a subarctic mire as shown by micrometeorological techniques. *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 3061-3064.
- Fukuhara H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto, and Oze Akashibo Research Group (2002) Spring red snow phenomenon 'Akashibo' in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to the distribution of invertebrates in red snow. *Verh. Internat. Verin. 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 — 尾瀬ヶ原のアカシボにみられる無脊椎動物 —. 陸雑誌, **67**, 81-93.
- Fukuhara H., A. Ohtaka, N. Kimura, Ochiai, Y. Yamamoto, and Oze Akashibo Research Group (2010) Vertical distribution of invertebrates in red snow (Akashibo) at Ozegahara mire, Central Japan. *Verh. Internat. Verin. Limnol.*, **30**, 1487-1492.
- Gažovič, M., L. Kutzbach, P. Schreiber, C. Wille, and M. Wilkening (2010) Diurnal dynamics of CH₄ from a boreal peatland during snowmelt. *Tellus B*, **62**, 133-139.
- Granberg, G., M. Ottosson-Lofvenius, H. Grip, I. Sundh, and M. Nilsson (2001) Effect of climatic variability from 1980 to 1997 on simulated methane emission from a boreal mixed mire in northern Sweden. *Global Biogeochem. Cycles.*, **15**, 977-991.
- Grøndahl, L., T. Friborg, T. R. Christensen, A. Ekberg, B. Elberling, L. Illeris, C. Nordstrom, A. Rennermalm, C. Sigsgaard, and H. Sogaard (2008) Spatial and inter-annual variability of trace gas fluxes in a heterogeneous high-arctic landscape. *Adv. Ecol. Res.*, **40**, 473-498.
- Harding, R. J., S. E. Gryning, S. Halldin, and C. R. Lloyd (2001) Progress in understanding of land surface/atmosphere exchanges at high latitudes. *Theor. Appl. Climatol.*, **70**, 5-18.
- Hardy, J. P., P. M. Groffman, R. D. Fitzhugh, K. S. Henry, A. T. Weltman, J. D. Demers, T. J. Fahey, C. T. Driscoll, G. L. Tierney, and S. Nolan (2001) Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochem.*, **56**, 151-174.
- Hargreaves, K. J., D. Fowler, C. E. R. Pitcairn, and M. Aurela (2001) Annual methane emission from Finnish mires estimated from eddy covariance campaign measurements. *Theor. Appl. Climatol.*, **70**, 203-213.
- IPCC (1996) Climate Change 1995- Impacts, adaptations, and mitigation of climate change: scientific-technical analyses. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Sys. Appl. Microbiol.*, **32**, 429-437.
- Mastepanov M., C. Sigsgaard, E. J. Dlugokencky, S. Houweling, L. Strom, M. P. Tamstorf, and T. R. Christensen (2008) Large tundra methane burst during onset of freezing. *Nature*, **456**, 628-630.
- Matthews, E. and I. Fung (1987) Methane emission from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources. *Global Biogeochem. Cycles.*, **1**, 61-86.
- Melloh, R. A., and P. M. Crill (1995) Winter methane dynamics beneath ice and in snow in a temperate poor fen. *Hydrol. Process.*, **9**, 947-956.
- Melloh, R. A., and P. M. Crill (1996) Winter methane dynamics in a temperate peatland. *Global Biogeochem. Cycles.*, **10**, 247-254.
- Metje, M. and P. Frenzel (2005) Effect of temperature on anaerobic ethanol oxidation and methanogenesis in acidic peat from a northern wetland. *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 8191-8200.
- Metje, M. and P. Frenzel (2007) Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost. *Environ. Microbiol.*, **9**, 954-964.
- Monson R. K., S. P. Burns, M. W. Williams, A. C. Delany, M. Weintraub, and D. A. Lipson (2006) The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest. *Global*

- Biogeochem. Cycles*, **20**, doi:10.1029/2005GB002684.
- Nickus, U. (2003) Ion content of the snowpack on Franz Josef Land, Russia. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, **35**, 399-408.
- Nobrega S. and P. Grogan (2007) Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. *Ecosystems*, **10**, 419-431.
- 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無脊椎動物. 陸雑誌, **69**, 107-119.
- Panikov, N. S. and S. N. Dedysh (2000) Cold season CH₄ and CO₂ emission from boreal peat bogs (West Siberia): winter fluxes and thaw activation dynamics. *Global Biogeochem. Cycles*, **14**, 1071-1080.
- Pickett-Heaps, C. A., D. J. Jacob, K. J. Wecht, E. A. Kort, S. C. Wofsy, G. S. Diskin, D. E. J. Worthy, J. O. Kaplan, I. Bey, and J. Drevet (2011) Magnitude and seasonality of wetland methane emissions from the Hudson Bay Lowlands (Canada). *Atmos. Chem. Phys.*, **11**, 3773-3779.
- Post, W. M., W. R. Emanuel, P. J. Zinke, and A. G. Stangenberger (1982) Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, **298**, 156-159.
- Reeburgh W. S. (2007) Oceanic methane biogeochemistry. *Chem. Rev.*, **107**, 486-513.
- Rinne, J., T. Riutta, M. Pihlatie, M. Aurela, S. Haapanala, J. P. Tuovinen, E. S. Tuittila, and T. Vesala (2007) Annual cycle of methane emission from a boreal fen measured by the eddy covariance technique. *Tellus B*, **59**, 449-457.
- Robinson, D. A., K. F. Dewey, and R. R. Heim Jr. (1993) Global snow cover monitoring: an update. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **74**, 1689-1696.
- Sommerfeld, R. A., A. R. Mosier, and R. C. Musselman (1993) CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, **361**, 140-142.
- Stähli M. and D. Stadler (1997) Measurement of water and solute dynamics in freezing soil columns with time domain reflectometry. *J. Hydrol.*, **195**, 352-369.
- Teepe, R., R. Brumme, and F. Beese (2001) Nitrous oxide emissions from soil during freezing and thawing periods. *Soil Biol. Biochem.*, **33**, 1269-1275.
- Tokida, T., M. Mizoguchi, T. Miyazaki, A. Kagemoto, O. Nagata, and R. Hatano (2007) Episodic release of methane bubbles from peatland during spring thaw. *Chemosphere*, **70**, 165-171.
- Wagner, D., C. Wille, S. Kobabe, and E. M. Pfeiffer (2003) Simulation of freezing-thawing cycles in a permafrost microcosm for assessing microbial methane production under extreme conditions. *Permafrost Periglac.*, **14**, 367-374.
- Welker, J. M., J. T. Fahnestock, and M. H. Jones (2000) Annual CO₂ flux in dry and moist arctic tundra: field responses to increases in summer temperatures and winter snow depth. *Clim. Change*, **44**, 139-150.
- West, A. E., P. D. Brooks, M. C. Fisk, L. K. Smith, E. A. Holland, C. H. Jaeger, S. Babcock, R. S. Lai, and S. K. Schmidt (1999) Landscape patterns of CH₄ fluxes in an alpine tundra ecosystem. *Biogeochem.*, **45**, 243-264.
- 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, 菊地義昭, 尾瀬アカシボ研究グループ (2006) 東北地方の赤雪. 陸雑誌, **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. *Verh. Internat. Verin. Limnol.*, **29**, 1947-1950.

積雪期における湿地からのメタン放出過程

岩田 智也¹⁾

2012年1月13日受付, 2012年1月18日受理

北方圏に広がる自然湿地は、温室効果気体である大気メタンの重要な放出源である。これらの湿地は1年の半分近くが積雪に覆われるものの、冬期における湿地からのメタン放出過程についてはよくわかっていない。本報では、湿地のメタン生成・消費と大気への放出およびそれらに影響を及ぼす環境因子（土壌温度、湿地植生、水位変動、氷板、積雪の変質過程）について、とくに積雪期における過程に注目しながら解説した。また、先行研究で得られた知見をもとに、今後の湿地観測の重要性と研究手法について議論した。

Methane emission from wetlands through snowpacks during winter season

Tomoya Iwata¹

Northern wetlands are one of the most important sources of atmospheric methane, a potent greenhouse gas with about 20 times the global warming potential of carbon dioxide. Although snow can cover the surface of northern wetlands for more than half the year, most attention has been given to methane emission from wetlands during the growing season. Here I review studies that have addressed the microbial methane production, methane oxidation, and gas transfer processes in both wetland soils and the overlaying snow cover to understand the processes of winter methane emission from northern wetlands. I emphasize, based on the findings of those studies, that there is a need for a great deal of intensive and extensive monitoring of methane dynamics in snow-covered wetlands in northern ecosystems.

キーワード：湿地, メタン, 積雪, 微生物代謝
wetlands, methane, snowpacks, microbial metabolism

1. はじめに

メタンは強力な温室効果気体 (GHG) のひとつであり、長寿命のGHGがもつ放射強制力の約18%がメタンによるものと推定されている (Denman et al., 2007). 産業革命以降、大気中のメタン濃度は2~3倍に増加しており、この増加は主に人間活動に起因する陸域からの放出量の増大が原因とされている。また、メタンは等量の二酸化炭素の約20倍の温室効果をもつことから、各起源からの放出量とその時空間変動を広域スケールで推定することが、GHGの動態予測における大きな課題である。

大気メタンは、さまざまな放出源 (自然起源や人為起

源) に由来しているが、なかでも自然湿地や湖沼の寄与が大きい (Denman et al., 2007; Bastviken et al., 2011). とくに、寒冷な北方圏に広がる湿地帯は面積が広大であり、放出量が多い (Bartlett and Harriss, 1993). 近年では、永久凍土が広域にわたって融け始めている北極域のツンドラ湿地帯において、凍土融解で形成された湖 (thaw lake) から莫大な量のメタンが放出されており、温度上昇がさらなるGHG放出を促す正のフィードバックが進行しているとの懸念も示されている (Walter et al., 2006). このように、北方圏の湿地は、地球規模のGHG収支を左右する重要な生態系である。しかし、湿地からのメタン放出過程と時空間変動は、十分に理解されているわけではない。

北方圏の寒冷地に広がる湿地の多くは、1年の半分近く (12~5月) が積雪に覆われる。一方で、湿地からのGHG放出量は、主に生物活性の高い融雪後の春から秋の観測結果をもとに推定されており、冬期における湿地の生態系ガス代謝はゼロとみなされてきた (Dise, 1992;

1) 山梨大学大学院医学工学総合研究部

¹ Interdisciplinary Graduate School of Medicine and Engineering, University of Yamanashi, Kofu, Japan
E-mail: tiwata@yamanashi.ac.jp

Sommerfeld et al., 1993; Panikov, 2009). しかしながら, Dise (1992) や Sommerfeld et al. (1993) の研究を契機に積雪期における GHG 観測が進められ, 冬期における湿地からの二酸化炭素やメタンの放出量は年放出量の相当量を占めることが明らかとなってきた (Melloh and Crill, 1996; Wickland et al., 1999; Mast et al., 1998; Alm et al., 1999; Panikov 1999). また, 微生物活性が停止すると考えられてきた氷点下のサブゼロ温度帯においても, 土壌微生物が代謝・増殖しているとの状況証拠が蓄積しつつある (Kappen et al., 1996; Panikov, 1999; Aurela et al., 2002; Schmidt and Lipson, 2004; Panikov et al., 2006). すなわち, 積雪期における湿地からのメタン放出が, 地球規模の GHG 動態に大きな寄与を果たしている可能性が浮上してきたのである. 本報では, 湿地のメタン生成・消費と大気への放出およびそれらに影響を及ぼす環境因子について, とくに積雪期における過程に注目しながら, これまでに得られている知見を整理しながら解説する.

2. 大気メタンの動態

メタンは, 二酸化炭素や水蒸気と同様に対流圏において赤外放射を吸収する GHG であり, その高い温室効果が地球進化と生命進化において重要な役割を果たしてきた (Kasting and Catling, 2003; Goldblatt et al., 2006; Ueno et al., 2006). また, 大気中のメタン濃度は 1800 年代に定量分析が行われて以降, 上昇し続けている. 産業革命前には約 715 ppb であった全球平均濃度が, 2000 年にはおよそ 1,750 ppb にまで増加しており, とくに 1980 年代には年間 10 ppb 以上の大きな濃度上昇を示した (Reeburgh, 2003; Bousquet et al., 2006). このため, 近代以降の急激な濃度上昇の原因を究明するための研究が活発に行われている (Denman et al., 2007).

大気メタンの濃度変動は, 地表からの放出と大気中のヒドロキシル (OH) ラジカルによる酸化・分解のバランスで決まる. たとえば, 陸地面積の広い北半球で大気中のメタン濃度が高いのは, 地表からの放出の影響による (Reeburgh, 2003). また, 大気メタンの濃度が夏季に低下し冬から晩冬にかけて上昇する季節変化が, 南北両半球で観測されている (Reeburgh, 2003). 夏季の低下は, 対流圏に入力するメタンの多くが, 強い紫外線により生成する多量の OH ラジカルと反応し消失するためである (Khalil, 1993; Schlesinger, 1997). 一方で, 冬期のメタン極大には, 大気中の OH ラジカルが減少することに加え, 少ないながらも陸域からの放出が寄与していると考えられている (Khalil, 1993). 近代以降に大気メタン濃度が増加してきたのは, このような各放出源 (ソース) からの放出量と大気中における消失量のバランスが変化してきたためである.

自然起源の大気へのメタン放出源としては, 湿地・湖沼やシロアリ腸内におけるメタン生成のほかに, 森林火災やメタンハイドレートからの放出などがある. 人為起源としては, 水田や反芻動物からの放出のほかに, 化石燃料・バイオマスの燃焼やガスパイプラインからの漏出などが知られている (Khalil, 1993; Schlesinger, 1997; Reeburgh, 2003). このほかにも, 好気環境における樹木 (Keppler et al., 2006) や海洋・湖沼の表水層 (Karl et al., 2008; Grossart et al., 2011) におけるメタン発生機構が, 新たなソースとして相次いで見つかっている. このうち量的に重要な放出源は, 湿地・湖沼や水田, 動物の腸内などの嫌気環境におけるメタン生成 (methanogenesis) である. メタン生成は, 嫌気性古細菌であるメタン生成菌によるガス代謝である. とくに, 湿地・湖沼からのメタン生成による放出は, 既知の発生源からの全放出量 (約 500~600 TgCH₄/yr) の約 20~40% に達しており (110~240 TgCH₄/yr; Reeburgh, 2003; Bousquet et al., 2006; Denman et al., 2007; Bastviken et al., 2011), 気候変動に伴う湿地からの放出量の増減が大気メタン濃度のアノマリーを引き起こす要因にもなっている (Mikaloff Fletcher et al., 2004a, b; Butler et al., 2005; Bousquet et al., 2006). ただし, 湿地で生成したメタンは, そのまま大気へと放出されるわけではない. 腸内発酵, 化石燃料やバイオマスの燃焼, ガスパイプラインからの漏出等を除けば, 各ソースで生成したメタンの半分以上は大気に放出されるまでの間にメタン酸化細菌によって消費されていると言われている (Hanson and Hanson, 1996). メタン酸化細菌 (methanotroph) は, メタンを炭素源・エネルギー源として利用する真正細菌である. このように, 地球規模のメタンの動態には微生物が関与したメタンの生成と消費がきわめて重要な過程となっている (Khalil, 1993; Hanson and Hanson, 1996; Schlesinger, 1997; Reeburgh, 2003).

3. 北方圏の湿地からのメタン放出量

湿地は, 50°N 以北の高緯度地方と降水量の多い熱帯地域に多く分布している. 湿地には, 低温・過湿により植物遺体が分解されずに堆積した泥炭湿地 (peatland) のほかに, 地表面上に常に水を湛える湖沼や河川なども含まれる. 泥炭湿地には, ピートが凸状に堆積し雨水のみで涵養されている高層湿原 (bog) や, 地下水によって涵養されている凹状地の低層湿原 (fen) など, さまざまな種類がある. 一般に, 高層湿原は貧栄養で酸性を示すが, 表層水のある低層湿原は栄養塩に富んでいる. また, 70°N 以北の極北地域には, 永久凍土 (permafrost) の表層が夏季に融解することで形成されるツンドラ湿地が約 $1 \times 10^7 \text{ km}^2$ にわたって広がっている. こ

のような北方圏に広がる湿地の泥炭層には、地球上の土壌炭素の30~40%が未分解のまま貯蔵されていると考えられている (Gorham, 1991; Blodau, 2002)。

北方圏の泥炭湿地は、巨大な有機炭素のリザーバーとなることで長期的には大気CO₂の吸収源 (シンク) として機能しており、地球規模のGHG調節に貢献している。一方で、メタンの大きな放出源でもあり、最終氷期以降に泥炭湿地が形成されたことにより、大気中の二酸化炭素濃度は減少しメタン濃度は増加したといわれている (Blunier et al., 1994)。Bartlett and Harriss (1993) は、湿地から大気へのメタン放出量 (109 TgCH₄/yr) のうち、20°N~30°Sの熱帯地域に分布する湿地からの放出が約60% (66 TgCH₄/yr)、45°N以北の北方圏に分布する湿地からの放出が34% (38 TgCH₄/yr) を占め、亜熱帯と温帯の湿原からの放出量はわずか5% (5 TgCH₄/yr) と推定した。このほかにも、北方地域の湿地からのメタン放出量がメタン濃度の変動に大きく貢献していることが、数多くの研究で示されている (Matthews and Fung, 1987; Hein et al., 1997; Worthy et al., 2000; Reeburgh, 2003; Zhuang et al., 2006)。

一般的には、北半球の泥炭湿地からのメタン放出量は5~100 mgCH₄ m⁻² d⁻¹の範囲にある (Blodau, 2002)。しかし、空間異質性や年変動が大きく、見た目には同じような湿地であっても場所や観測年によって放出量は大きく異なる (Duval and Goodwin, 2000; Blodau, 2002; Treat et al., 2007)。さらに、湿地面積の推定における不確実性も大きく、湿地全体からのメタン放出量の推定は未だに困難である (Mikaloff Fletcher et al., 2004a, b)。また、北方圏や山岳地域の湿地の多くは冬期に積雪に覆われるが、積雪期におけるメタンの放出は長らく顧みられないことがない生態過程であった (Sommerfeld et al., 1993)。

4. 湿地から大気へのメタン放出過程

湿地からのメタン放出は、微生物によるメタン生成と消費およびメタンガスの輸送の大きく3つの過程からなる (Duval and Goodwin, 2000)。メタンの生成と消費の速度は直接的には微生物活性に依存するが、間接的には土壌温度、湿地植生の有無とタイプ、土壌水分量や水位変動などが影響する (Hanson and Hanson, 1996; Duval and Goodwin, 2000; Blodau, 2002; Treat et al., 2007; Juottonen et al., 2008)。とくに、メタン生成菌とメタン酸化細菌の代謝は温度依存性が高く、温度上昇によりメタンの生成・消費速度ともに早くなる (メタン生成菌, $Q_{10}=4.1$; メタン酸化細菌, $Q_{10}=1.9$; Segers, 1998)。また、メタン生成菌は偏性嫌気性であるのに対しメタン酸化細菌の多くは好気性であるため、土壌の含水率や水位の変動に伴う酸化還元境界の変化がメタンの

生成と消費に大きく影響する (Hanson and Hanson, 1996; Treat et al., 2007)。たとえば、湿地の地下水位が上昇すると、大気との気体の流通が滞るために嫌気環境が発達しやすくなり、メタン生成量は通常多くなる。また、酸化還元境界が大気により近くなることも、大気への放出を促進する。反対に、地下水位が低下するとメタン生成速度は急速に減少し、替わってメタン酸化細菌 (多くが好気性細菌) による消費が活発になる。

嫌気環境で生成したメタンの多くは、好気環境に到達するとメタン酸化細菌により消費される。酸素存在下での好氣的メタン酸化は、そのほとんどが酸化還元境界の近傍で生じると言われている (Hanson and Hanson, 1996)。湿地植物は、有機酸などの基質を土壌に供給することでメタン生成を促進するはたらきをもつが、一方で根圏環境のメタン酸化を促進する機能も有している (Reeburgh, 2003)。冠水した湿地ではO₂が枯渇しやすいが、植物の細胞間隙を通じて根へ供給されるO₂を利用して、根圏のメタン酸化細菌がメタンを消費するようだ。このように、根圏はメタン生成と消費の双方が活発なサイトである。両者の相対的な重要性は、根の密度や植物の種類により変化するとされている (Hanson and Hanson, 1996)。

生成したメタンのうちメタン酸化を免れた分子が、大気へと放出されていく。メタンの大気への輸送には、溶存CH₄の分子拡散、メタンバブルの脱ガス、および植物の通道組織を経由した移動の3つの過程が知られている (Bastviken et al., 2004)。このうち、溶存メタンの拡散は輸送速度が遅いためメタン酸化を受け易い。一方、気泡状のバブルメタンや植物の維管束系を経由したメタンの移動は早く、酸化還元境界を瞬時に通過するため、メタン酸化細菌に消費される割合は低下する (Hanson and Hanson, 1996)。実際、湿原植生がみられる湿地では、大気に放出されるメタンの最大50~90%が植物の通道組織を経由して移動していると言われており、最も重要な大気への移動経路となっている (Dacey and Klug, 1979; Sebacher et al., 1985; Chanton and Dacey, 1991)。

ここに挙げた土壌温度、湿地植生および地下水位と連動したメタン放出量の変化は、多くの湿地で共通して見られるパターンのものである。これ以外にも、大気からの硫酸塩 (SO₄²⁻) の沈着が硫酸還元細菌を増加させ、基質 (酢酸など) を巡って競合関係にあるメタン生成菌の活性を減少させる間接的影響なども報告されている (Watson and Nedwell, 1998; Dise and Verry, 2001)。一方で、より大きなスケールで見ただけの場合には、別の因子も大気へのメタン放出に関与しているようである。例えば、メタン放出量は高緯度 (植生に乏しい寒冷地域) の湿地ほど多い傾向にあり、これは小スケールで見られる温度・植生とメタン放出量との間の相関関係では説明す

ることができない (Bartlett and Harriss, 1993). 陸域からのメタン放出量を全球規模で予測するためには、大空間スケールで湿地の GHG モニタリングを実施し、その変動要因を明らかにしていく必要があるだろう. 次章以降では、温度や植生、地下水水位が大きく変化する冬季に焦点を当て、低温環境・積雪環境における微生物代謝と湿地のメタン動態について解説する.

5. サブゼロ温度帯における微生物代謝

土壌温度がゼロ度にまで低下すると、湿地の生態系ガス代謝は停止するものと考えられてきた. しかし、低温環境の生物研究が進むにつれ、北極・南極の水や永久凍土のほか、フリーザーの中でも微生物が代謝・増殖していることを示す証拠が蓄積してきた (Kappen et al., 1996; Aurela et al., 2002; Schmidt and Lipson, 2004; Panikov et al., 2006; Öquist et al., 2009). Panikov et al. (2006) はツンドラ土壌を氷点下で培養し、 -39°C の低温環境でも極微量ながら呼吸 CO_2 が生成することを突き止めている.

サブゼロ温度帯における微生物の代謝活性には、温度よりも水が凍結することによる影響が大きい (Mikan et al., 2002; Öquist et al., 2009; Panikov, 2009). 水が凍結することで、細胞への基質や栄養塩の供給が滞り、さらに細胞内の水分子が結晶化して核酸や酵素の機能が失われるためである. 氷点下における土壌中の微生物代謝を計測した研究では、 Q_{10} の値 (10°C の温度上昇による代謝速度の増加率) が一般的な値から大きく逸脱することが報告されてきた (Mikan et al., 2002; Elberling and Brandt, 2003; Monson et al., 2006; Öquist et al., 2009). たとえば、Mikan et al. (2002) のツンドラ土壌の培養実験では、 $+0.5\sim+14^{\circ}\text{C}$ で観測した土壌呼吸速度の Q_{10} が $4.6\sim9.4$ であるのに対し、サブゼロ温度 ($-10\sim-0.5^{\circ}\text{C}$) の土壌では Q_{10} が $63\sim237$ と非常に大きな値を示している. この大きな Q_{10} は、氷点下で液体状の水が減少することにより、微生物代謝が急激に低下したためと考えられている (Öquist et al., 2009; Panikov, 2009). 実際、Panikov (2009) は温度依存項に未凍結水分量を加えた拡張型のアレニウスモデルを用いることで、氷点下における微生物代謝の変化をよく説明できることを示した. このモデルをもとに推定した氷点下のツンドラ土壌の Q_{10} 値は $2.1\sim3.8$ であり、ゼロ度以上の温度帯で報告されている Q_{10} 値とほぼ一致していた. すなわち、低温による代謝の低下よりも、液体状の水の減少がサブゼロ温度帯において微生物活性を大きく減少させる主要因なのである. 換言すれば、利用可能な水が存在していれば、かなり低温であっても微生物の代謝が維持され得るのだろう. 氷点下でも、ある程度の分量の水が土壌粒子表面に未凍結で存在していると言われている

(Schmidt and Lipson, 2004). 寒冷地においては、液体の水の存在が微生物によるガス代謝と生元素循環を支配する最も重要な因子である.

6. 積雪期における湿地からのメタン放出

北方圏や高山・亜高山地域の湿地は、半年近く雪に閉ざされる. しかし、冬の間も雪面と大気はメタンの交換を行っている (Sommerfeld et al., 1993). 例えば、Melloh and Crill (1996) は、低層湿原における雪面からのメタン放出量が $20\sim56\text{ mgCH}_4\text{ m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ の範囲にあり、冬期の放出量合計は年放出量の $2.0\sim9.2\%$ (平均 4.3%) に相当することを報告した. また、Wickland et al. (1999) は亜高山帯の湿地においてメタンフラックスを 15ヶ月観測し、積雪期の湿地からの放出量は年放出量 ($35.4\text{ gCH}_4\text{ m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$) の 25% に達することを明らかにしている. 他の研究例と合わせてみると、温帯や寒帯の湿原からの冬期のメタン放出量は、年間放出量の $2\sim40\%$ の範囲にあるようである (Whalen and Reeburgh, 1988; Dise, 1992; Mast et al., 1998; Alm et al., 1999; Panikov, 1999). このように、湿地は GHG 収支を左右するほどの量のメタンを積雪期に放出している.

冬期におけるメタンの放出は、顕著な季節変化を示す. 多くの場合、湿地が雪で覆われる低温期にはメタン放出量は低い値で推移し、融雪・解氷とともに放出量が急激に増加するのである (Melloh and Crill, 1996; Friborg et al., 1997; Mast et al., 1998; Wickland et al., 1999; Hargreaves et al., 2001). 融雪期のメタン放出量は、湿地からの年放出量の $20\sim30\%$ に達するとの報告もある (Yang et al., 2006). この急激なメタン放出量の増加は、積雪層内に形成された氷板やその下部にトラップされたメタンが一挙に解放されることによる (Mast et al., 1998; Hargreaves et al., 2001; Walter et al., 2006; Tokida et al., 2007). また、春に湿地周辺の集水域から流入した融雪水が地下水水位を押し上げ、帯水層や土壤水に蓄積していたメタンが押し出されることも、突発的なメタン放出の原因となっていることが指摘されている (Wickland et al., 1999). 融雪期にみられるメタン放出の急上昇は、このような融雪・解氷や地下水など、水の動きに連動した変動であろう. しかしながら、放出されるメタンそのものは積雪下部の湿原土壌におけるメタン生成に由来している (Juottonen et al., 2008). 実際、氷点下においても、低温環境に適応したメタン生成菌がメタンを生成することが確認されている (Simankova et al., 2003; Wagner et al., 2007).

7. 積雪期のメタン放出に影響を及ぼす要因

冬期においても湿地の生態系ガス代謝が維持されるの

は、積雪による保温効果が大きい。雪に覆われることで積雪下部の湿原土壌はゼロ度以上に保たれるため、積雪量が多い場所や年ほどメタン放出量も多い (Melloh and Crill, 1996; Mast et al., 1998)。一方で、雪が少ない湿地では土壌が凍結しやすく、大気への放出量は減少する。また、夏季にメタン生成が活発な土壌水分の多い場所や、夏季に一次生産が高く有機酸 (メタン生成の基質) が豊富な場所で、積雪中のメタン濃度は高くなるようである (Mast et al., 1998; Alm et al., 1999)。

冬期に特徴的なメタン濃度の変動要因は、積雪層内に形成される氷板の存在である。土壌層で生成したメタンは積雪層を通過し大気へと放出されていくが (Mast et al., 1998; Alm et al., 1999)、日中や降雨時に溶けた雪が再凍結して形成される氷は、ガスの透過性が低く、その下部に高濃度のメタンが蓄積する (Melloh and Crill, 1996; Mast et al., 1998; Wickland et al. 1999)。また、氷板と同様に積雪層内のガス拡散を大きく支配しているのは、積雪の空隙率 (porosity) とガス拡散経路の屈曲率 (tortuosity) である (Mast et al., 1998)。この2変数の関数であるガス拡散係数は、新雪からしまり雪、ざらめ雪と、雪の変態過程に従って密度が増すごとに減少する (小南, 2005)。このように、積雪内部でも、氷板の存在や雪の不均一性によってメタンの濃度分布と大気への放出量が変化する。雪面からのメタンフラックス観測手法には、チャンバー内における CH_4 分圧の増減を計測するガスチャンバー法のほかに、メタンの拡散がフィックの法則に従うと仮定し大気への移動速度を推定する濃度勾配法などがある。後者は、拡散係数を求めるために積雪内の空隙率と屈曲率を必要とするが (Alm et al., 1999)、これらは雪の変態過程に合わせて刻々と変化するため、観測時に正確に測定しておく必要がある。

8. まとめと今後の展望

本報では、積雪期における湿地からのメタン放出過程について解説した。まず、北方圏の湿地が大気メタンの重要な放出源であること、また湿地からの放出過程は微生物 (メタン生成菌やメタン酸化細菌) による生成・消費とガスの輸送過程からなり、土壌温度、湿地植生および水位変動が、湿地から大気へのメタン放出量の増減に影響する一般的な要因であることを解説した。さらに、氷点下のサブゼロ温度帯においても微生物代謝が維持されることが明らかとなりつつあり、積雪による保温効果と相まって、積雪期における湿地からのメタン放出量は年放出量の相当量を占めることを述べた。とくに、積雪層内に形成される氷板や雪の変質過程が大気へのメタンの移動速度を支配しており、それらが消失する融雪・解氷期に蓄積していたメタンが大気へと一挙に放出される

ことを解説した。

このように、湿地から大気へのメタン放出のパターンと直接的・間接的に影響を及ぼす物理化学要因については、徐々に明らかとなりつつある。一方で、このような時空間変動や環境要因との相関関係を深く関与している微生物の生理機構や生物間相互作用については、理解がほとんど進んでいない。今後は、分子生態学的手法や安定同位体分析を用いてメタンの生成・消費に関わる分類群や反応経路を特定することが、気候変動下における湿地からの GHG 放出を予測するために不可欠であろう。例えば、冬季に土壌層で生成したメタンが積雪層を通過し大気へ放出されていく過程は単なる分子拡散によるガス移動とみられてきたが (Mast et al., 1998; Alm et al., 1999)、融雪時期にアカシボが発生する尾瀬沼では積雪層内からメタン酸化細菌 (*Methylobacter* 属) が検出されており、メタンを炭素源として利用している可能性が示されている (Kojima et al., 2009)。つまり、積雪層内でも微生物がガス代謝を行っており、雪のなかのメタン動態と大気への移動に関与しているかもしれないのである。新たな手法を適用することで、このような湿地のメタン動態を駆動する機構のペールが剥がされていくに違いない。

同時に、冬が長い北半球の北部や山岳地では、積雪期における湿地の GHG 観測を広域スケールに拡充して実施することが重要である。北方圏生態系は GHG の巨大なソースであり、かつシンクでもある。そのフラックスの方向と大きさは、気候変動に脆弱な湿地生態系の応答によって大きく変化しうると言われている (Gorham, 1991; Khalil, 1993; Panikov, 1999; Blodau 2002; Reeburgh, 2003; Bousquet, et al., 2006)。積雪地帯や氷点下にまで温度が低下する寒冷地域の湿地は、冬期の温度や積雪量のわずかな変化に対し微生物代謝は大きく応答するであろう。とくに、メタンの放出量が急上昇する融雪・解氷期の観測は重要である。これまでは、湿地の局所サイトで長い時間間隔をおきながらガスサンプリングを行い、メタン放出量を推定することがほとんどであった。今後は、時間解像度を上げながら湿地のメタン代謝を生態系スケールで観測し、併せてメタンの炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$) を連続観測することで、生成・消費・輸送に関わる過程をより詳細に究明するような高精度・高解像度の研究手法が導入されていくだろう。1990年代以降、大気中のメタン濃度の上昇率は鈍化傾向を示している (Bousquet, et al., 2006)。しかし、この変化には湿地からの放出量の減少が関与していると言われており、湿地観測の重要性はむしろ増しているのである。

謝辞

研究会での発表と本論文の執筆機会を与えて頂いた、

北海道大学低温科学研究所の福井学教授ならびに新潟大学教育学部の福原晴夫教授に感謝いたします。

引用文献

- Alm, J., Saarnio, S., Nykänen, H., Silvola, J., and P. J. Martikainen (1999) Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, **44**, 163-186.
- Aurela, M., Laurila, T. and J.-P. Tuovinen (2002) Annual CO₂ balance of a subarctic fen in northern Europe: importance of the wintertime efflux. *J. Geophys. Res.*, **107**, 4607, doi:10.1029/2002JD002055.
- Bartlett, K. B., and R. C. Harriss (1993) Review and assessment of methane emissions from wetlands. *Chemosphere*, **26**, 261-320.
- Bastviken D., Cole, J., Pace, M., and L. Tranvik (2004) Methane emissions from lakes: dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Global Biogeochem. Cycles.*, **18**, GB4009, doi:10.1029/2004GB002238.
- Bastviken, D., Tranvik, L. J., Downing, J. A., Crill, P. M., and A. Enrich-Prast (2011) Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science*, **331**, 50-50.
- Blodau, C. (2002) Carbon cycling in peatlands - a review of processes and controls. *Environ. Rev.* **10**, 111-134.
- Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Stauffer, B., and D. Raynaud (1994) Variations in atmospheric methane concentration during the Holocene epoch. *Nature*, **374**, 46-49.
- Bousquet, P., Ciais, P., Miller, J. B., Dlugokencky, E. J., Hauglustaine, D. A., Prigent, C., Van der Werf, G. R., Peylin, P., Brunke, E.-G., Carouge, C., Langenfelds, R. L., Lathière, J., Papa, F., Ramonet, M., Schmidt, M., Steele, L. P., Tyler, S. C., and J. White. (2006) Contribution of anthropogenic and natural sources to atmospheric methane variability. *Nature*, **443**, 439-443.
- Butler, T. M., Rayner, P. J., Simmonds, I., and M. G. Lawrence (2005) Simultaneous mass balance inverse modeling of methane and carbon monoxide. *J. Geophys. Res.*, **110**, D21310, doi:10.1029/2005JD006071.
- Chanton, J. D., and J. W. H. Dacey (1991) Effects of vegetation on methane flux, reservoir, and carbon isotopic composition. In: Sharkey, T. D. et al. (eds) *Trace gas emissions by plants*, Academic Press, New York, 659-662.
- Dacey, J. W. H., and M. J. Klug (1979) Methane efflux from lake sediments through water lilies. *Science*, **203**, 1253-1255.
- Denman, K. L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P. M., Dickinson, R. E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P. L., Wofsy, S. C., Zhang, X. (2007) Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon, S. et al. (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, 499-587.
- Dise, N. B. (1992) Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. *Biogeochemistry*, **17**, 71-83.
- Dise, N. B., and E. S. Verry (2001) Suppression of peatland methane emission by cumulative sulfate deposition in simulated acid rain. *Biogeochemistry*, **53**, 143-160.
- Duval, B. and S. Goodwin (2000) Methane production and release from two New England peatlands. *Internatl. Microbiol.*, **3**, 89-95.
- Elberling, B., and K. K. Brandt (2003) Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 263-272.
- Friberg, T., Christensen, T. R., and H. Sogaard (1997) Rapid response of greenhouse gas emission to early spring thaw in a subarctic mire as shown by micrometeorological techniques. *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 3061-3064.
- Goldblatt, C., Lenton, T. M., and A. J. Watson (2006) Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation. *Nature*, **443**, 683-686.
- Gorham, E. (1991) Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climate warming. *Ecol. Appl.*, **1**, 182-195.
- Grossart, H.-P., Frindte, K., Dziallas, C., Eckert, W., and K. W. Tang (2011) Microbial methane production in oxygenated water column of an oligotrophic lake. *PNAS*, **108**, 19657-19661.
- Hanson, R. S., and T. E. Hanson (1996) Methanotrophic bacteria. *Microbiol. Rev.*, **60**, 439-471.
- Hargreaves, K. J., Fowler, D., Pitcairn, C. E. R., and M. Aurela (2001) Annual methane emission from Finnish mires estimated from eddy covariance campaign measurements. *Thor. Appl. Climatol.*, **70**, 203-213.
- Hein, R., Crutzen, P. J., Heimann, M. (1997) An inverse modelling approach to investigate the global atmospheric methane cycle. *Global Biogeochem. Cycles*, **11**, 43-76.
- Juottonen, H., Tuittila E.-S., Juutinen, S., Fritze, H., and K. Yrjälä (2008) Seasonality of rDNA- and rRNA-derived archaeal communities and methanogenic potential in a boreal mire. *The ISME Journal*, **2**, 1157-1168.
- Kappen, L., Schroeter, B., Scheidegger, C., Sommerkorn, M., and G. Hestmark (1996) Cold resistance and metabolic activity of lichens below 0°C. *Adv. Space Res.*, **18**, 119-128.
- Karl D. M., Beversdorf, L., Björkman, K. M., Church, M. J., Martinez, A. and E. F. Delong (2008) Aerobic production of methane in the sea. *Nature Geosci.*, **1**, 473-478.
- Kasting, J. F., and D. Catling (2003) Evolution of a habitable planet. *Annu. Rev. Astron. Astrophys.*, **41**, 429-463.
- Keppler, F., Hamilton, J. T. G., Braß, M., and T. Röckmann (2006) Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, **439**, 187-191.

- Khalil, M. A. K. (1993) *Atmospheric methane: sources, sinks and role in global change*. Springer, Berlin.
- Kojima, H., Fukuhara, H., and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Syst. Appl. Microbiol.*, **32**, 429–437.
- 小南靖弘 (2005) 暖地積雪地帯における積雪下の CO₂ 濃度に関する研究. 中央農研研究報告, **6**, 15–49.
- Mast, M. A., Wickland, K. P., Striegk, R. T., and D. W. Clow (1998) Winter fluxes of CO₂ and CH₄ from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Global Biogeochem. Cycles*, **12**, 607–620.
- Matthews, E., and I. Fung (1987) Methane emission from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources, *Global Biogeochem. Cycles*, **1**(1), 61–86, doi:10.1029/GB001i001p00061.
- Melloh, R. A., and P. M. Crill (1996) Winter methane dynamics in a temperate peatland. *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 247–254.
- Mikaloff Fletcher, S. E., Tans, P. P., Bruhwiler, L. M., Miller, J. B., and M. Heimann (2004a) CH₄ sources estimated from atmospheric observations of CH₄ and ¹³C/¹²C ratios: part 1. inverse modeling of source processes, *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, doi:10.1029/2004GB002223.
- Mikaloff Fletcher, S. E., Tans, P. P., Bruhwiler, L. M., Miller, J. B., and M. Heimann (2004b) CH₄ sources estimated from atmospheric observations of CH₄ and ¹³C/¹²C ratios: part 2. inverse modeling of regional CH₄ fluxes, *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, doi:10.1029/2004GB002224.
- Mikan, C. J., Schimel, J. P., and A. P. Doyle (2002) Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biol. Biochem.*, **34**, 1785–1795.
- Monson R. K., Lipson, D. L., Burns S. P., Turnipseed, A. A., Delany, A. C., Mark W. Williams, W. W., and S. K. Schmidt (2006) Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, **439**, 711–714.
- Öquist, M. G., Sparman, T., Klemedtsson, L., Drotz, S. H., Harald, G., Schleucher, J., and M. Nilsson (2009) Water availability controls microbial temperature responses in frozen soil CO₂ production. *Global Change Biol.*, **15**, 2715–2722.
- Panikov, N. S. (1999) Fluxes of CO₂ and CH₄ in high latitude wetlands: measuring, modelling and predicting response to climate change. *Polar Res.*, **18**, 237–244.
- Panikov, N. S. (2009) Microbial activity in frozen soils. In: Margesin, R. (ed) *Permafrost soils*, Springer, Berlin, 119–148.
- Panikov, N. S., Flanagan, P. W., Oechel W. C., Maste-panov, M. A., and T. R. Christensen (2006) Microbial activity in soils frozen to below -39°C. *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 785–794.
- Reeburgh, W. S. (2003) Global methane biogeochemistry. In: Keeling, R. (ed) *Treatise on Geochemistry, volume 4, the Atmosphere*, Elsevier, Oxford, 65–89.
- Schmidt, S. K., and D. A. Lipson (2004) Microbial growth under the snow: implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant Soil*, **259**, 1–7.
- Schlesinger, W. H. (1997) *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego.
- Sebacher, D. I., Harriss, R. C., and K. B. Bartlett (1985) Methane emissions to the atmosphere through aquatic plants. *J. Environ. Qual.*, **14**, 40–46.
- Segers, R. (1998) Methane production and methane consumption: a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, **41**, 23–51.
- Simankova, M. V., Kotsyurbenko, O. R., Lueders, T., Nozhevnikova, A. N., Wagner, B., Conrad R, and M. W. Friedrich (2003) Isolation and characterization of new strains of methanogens from cold terrestrial habitats. *Syst. Appl. Microbiol.*, **26**, 312–318.
- Sommerfeld, R. A., Mosier, A. R., and R. C. Musselman (1993) CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, **361**, 140–142.
- Tokida, T., Mizoguchi, M., Miyazaki, T., Kagemoto, A., Nagata, O., and R. Hatano (2007) Episodic release of methane bubbles from peatland during spring thaw. *Chemosphere*, **70**, 165–171.
- Treat, C. C., Bubier, J. L., Varner, R. K., and Crill, P. M. (2007) Timescale dependence of environmental and plant-mediated controls on CH₄ flux in a temperate fen. *J. Geophys. Res.*, **112**, G01014, doi:10.1029/2006JG000210.
- Ueno, Y., Yamada, K., Yoshida, N., Maruyama, S. and Y. Isozaki (2006) Evidence from fluid inclusions for microbial methanogenesis in the early Archaean era. *Nature*, **440**, 516–519.
- Wagner, D., Gattinger, A., Embacher, A., Pfeiffer, E.-M., Schloter, M., and A. Lipski (2007) Methanogenic activity and biomass in Holocene permafrost deposits of the Lena Delta, Siberian Arctic and its implication for the global methane budget. *Global Change Biol.*, **13**, 1089–1099.
- Walter, K. M., Zimov, S. A., Chanton, J. P., Verbyla, D., and F. S. Chapin III (2006) Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming. *Nature*, **443**, 71–75.
- Watson, A., and D. B. Nedwell (1998) Methane production and emission from peat: the influence of anions (sulphate, nitrate) from acid rain. *Atmos. Environ.*, **32**, 3239–3245.
- Whalen, S. C., and W. S. Reeburgh (1988) A methane flux time series for tundra environments. *Global Biogeochem. Cycles*, **2**, 399–409.
- Wickland, K. P., Striegl, R. G., Schmidt, S. K., and M. A. Mast (1999) Methane flux in subalpine wetland and unsaturated soils in the southern Rocky Mountains. *Global Biogeochem. Cycles*, **13**, 101–113.
- Worthy, D. E., Levin, J. I., Hopper, F., Ernst, M. K., and N. B. A. Trivett (2000) Evidence for a link between climate and northern wetland methane emissions. *J. Geophys.*

- Res.*, **105**, 4031-4038.
- Yang, W., Song, C., and J. Zhang (2006) Dynamics of methane emissions from a freshwater marsh of northern China. *Sci. Total Environ.*, **371**, 286-292.
- Zhuang, Q., Melillo, J. M., Sarofim, M. C., Kicklighter, D. W., McGuire, A. D., Felzer, B. S., Sokolov, A., Prinn, R. G., Steudler, P. A., and S. Hu (2006) CO₂ and CH₄ exchanges between land ecosystems and the atmosphere in northern high latitudes over the 21st century. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L17403, doi:10.1029/2006GL026972.

凍結融解土壌の亜酸化窒素生成・排出機構にせまる

柳井 洋介^{1),2)}, 根本 学³⁾, 岩田 幸良¹⁾, 廣田 知良³⁾

2011年12月11日受付, 2012年1月18日受理

季節凍土では融雪期に短期集中的な亜酸化窒素 (N_2O) の排出が見られる。著者らはその現象を積雪操作実験で再現することに成功した。本稿では2008年11月から2010年10月にわたる野外観測の結果に基づいて、積雪深・土壌凍結深と N_2O の土壌中での蓄積・土壌から大気への N_2O の排出の関係を考察するとともに、未解決の課題を提示する。

Possible processes of N_2O production and emission on seasonally frozen soil

Yosuke Yanai^{1,2)}, Manabu Nemoto³⁾, Yukiyoishi Iwata¹⁾, Tomoyoshi Hirota³⁾

Seasonally frozen soil has substantially high N_2O emission under thawing conditions. We succeeded in *in situ* observation of the N_2O emissions in a snow-cover manipulation experiment. Here, we discuss relationships among snow-cover height, soil frost depth, N_2O concentration in soil and process of N_2O release from soil to the atmosphere. In addition, unsolved issues are presented.

キーワード：土壌凍結, 亜酸化窒素 (一酸化二窒素, N_2O), 積雪, 融雪, 野外観測
Soil freezing, nitrous oxide, snow-cover, snowmelt, field observation

1. はじめに

大気中の亜酸化窒素 (N_2O) 濃度は1750年には約270 ppbvであったが、過去40年間で急激に濃度が上昇し、2006年には320 ppbvにまで達している (Ishijima et al., 2009)。 N_2O は温室効果ガスで二酸化炭素の約10%に相当する 0.12 W m^{-2} の放射強制力を有すると同時に成層圏オゾン層の分解に関与する物質でもあり (Ravishankara et al., 2009)、主な発生源は陸域である。産業革命以降の大気中 N_2O 濃度の上昇は人間活動の活発化に大きく依存しており、特に農業生産の拡大に伴う窒素肥料の利用が主たる原因であると考えられている。増加する人口を支えるためには食糧生産を維持・増進していくことが要求されるが、そのことは同時に土壌から

の N_2O 排出量の増加を促すことにつながる。したがって、土壌における N_2O 生成・排出メカニズムの解明は、地球温暖化の進行と成層圏オゾン層の破壊といったリスクを低減させ、食糧生産を持続させる技術の確立に向けて必要不可欠である。

一般に土壌中において N_2O は微生物によって生成される。微生物による N_2O の生成には2つの異なる反応経路が知られている。ひとつは窒素肥料の有効成分であるアンモニアが硝酸イオンに酸化される反応 (硝酸化: $NH_3 \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO_3^-$) で反応副生成物として生じる経路、もうひとつは、硝酸イオンが酸素 (O_2) の代わりに呼吸媒体として利用される反応 (脱窒: $NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$) で反応中間物として生じる経路である。前者は酸素 (O_2) が十分に存在する条件で、後者は O_2 濃度が低下した条件で生じる、いずれも微生物の呼吸反応である (Zumft, 1997)。これら微生物反応は温度に伴って高くなるのが容易に想像されるが、土壌からの N_2O 排出量が最も多いのは必ずしも夏季ではないとする報告が1970年代後半からなされていた。それは、晩冬から初春にかけて年間最大放出速度が観測される、という事実である (Duxbury et al., 1982)。ただし、その原因として土壌の凍結融解との関連が指摘され、これは人為影響によるものではなく自然起源であるとの見解から、当時は重要視されなかった。

1) 農研機構北海道農業研究センター芽室研究拠点; 責任著者 柳井洋介

2) 現: 農研機構野菜茶業研究所つくば野菜研究拠点

3) 農研機構北海道農業研究センター

¹ NARO Hokkaido Agriculture Research Center. Kasai, Hokkaido, Japan.
E-mail: yosukey@affrc.go.jp

² Present address: NARO Institute of Vegetable and Tea Science. Tsukuba, Ibaraki, Japan.

³ NARO Hokkaido Agriculture Research Center. Sapporo, Hokkaido, Japan.

ところが1990年代以降, 土壌の凍結融解と関連した N_2O の排出は「施肥窒素が残留した結果として生じている」とする認識が示され (Flessa et al., 1995), 農業活動の環境影響評価の一環として観測事例が急増した. その中で最も典型的なのは, 年間排出量の70%相当量の N_2O が凍結融解期に集中したとする Röver et al. (1998) の観測結果である. しかし, 当時の研究では土壌の凍結融解がもたらす N_2O 排出を気象要因や土壌養分動態とで記述・整理することを試みている段階であり, 凍結融解のこういった側面が微生物に影響を及ぼし, 多量の N_2O の生成と排出を引き起こすのかは明らかになっていなかった. また, N_2O 排出量の削減技術には, ①窒素肥料の使用量を減らすことと②硝酸化成を抑制する資材(石灰窒素やジシアンジアミド)を散布すること以外は考えられていなかった.

土壌の凍結融解がもたらす顕著な N_2O 排出は十勝地方においても起こっている (Koga et al., 2004). 日本を代表する大規模畑作地帯である北海道十勝地方は, 小雪・厳寒であるため土壌凍結地帯である. これまで, 土壌凍結は「作物生育期間を短くする」「作物の越冬を困難にする」「融雪水が地表面に滞留するために, 土壌浸食や越冬作物への湿害を引き起こす」などといった農業における‘負’の要素と考えられていた. ところが, 1986年以降, 十勝地方では土壌の凍結深が浅くなりつつあるが (Hirota et al., 2006), このことが生産を好転させたかというところでもなく, バレイショの生産現場では「野良イモの発生」すなわち越冬イモの雑草化という新たな問題が生じた (Hirota et al., 2011). そのため, 現在では十勝の農業に土壌凍結は必要不可欠であるという認識が生まれている. すなわち, 土壌凍結がもたらす顕著な N_2O 排出の抑制は総 N_2O 排出量の削減に貢献することが期待されるが, そのために土壌凍結を抑制することは地元の農業生産に不利益をもたらす可能性がある.

土壌凍結地帯における N_2O 排出量を正確に推定し, 地元の農業生産に悪影響を及ぼすことなく N_2O 排出量を削減するためには, 土壌中での生成・蓄積プロセスの理解が不可欠である. そのためには土壌から大気へ排出されるに際し N_2O がいつ・どれくらい土壌中に存在しているかを知ることが重要と考えられる. しかし, 既存の土壌ガスを採取し濃度を観測する方法では, 土壌に挿入したパイプが熱を伝えることでパイプ周囲の地温が変化してしまうこと, 土壌気相の吸引に伴い大気空気を土壌中に引き込むこと, 土壌水を採取してしまうこと, これらの要因の他にも同一圃場内で採取するとき大きなバラツキに直面するなど, 方法・解釈のいずれにも問題があった. そこで筆者らは既往の研究 (Kammann et al., 2001; Syväsalto et al., 2004) に倣い, ガス透過性を有するシリコンチューブを拡散チャンバーとして土壌中に長く水平に埋設することで凍結融解条件にある土壌からガ

スを平均的に採取し N_2O 濃度のモニタリングを実施することとした. また, シリコンチューブで作成したプローブにセンサーを搭載し, N_2O 生成反応の主たる支配要因である土壌ガス中 O_2 濃度の自動連続計測を行った. これらのモニタリングをクロズドチャンバー法による N_2O の土壌から大気への排出速度の計測と並行して, 積雪深・土壌凍結深の異なる試験区で実施した. 本報では, 凍結融解時の土壌中での N_2O 生成反応は雪氷管理で制御できる可能性を提示し, あわせて今後ありうる研究の展望について記す.

2. 観測成果の概要

北海道農業研究センター芽室研究拠点では, 2004年10月から微気象連続観測システムが稼動しており, 隣接した区画で除雪により積雪深が自然条件と異なる状況を創出し(除雪区), 土壌凍結の深さ・状態を温度および液体の水の量から評価し比較することができる (Iwata et al., 2010). 本研究では, そのシステムの周辺に, 広く一般になされている土壌から大気への N_2O 排出速度の測定地点を構え, 併せて土壌ガス中の N_2O 濃度を評価する観測区を設けた(図1). また, 土壌凍結が発達しなければ消雪後に N_2O 排出が生じないことを検証する目的で, 厳冬期の積雪深と土壌凍結深は自然状態の対照区と同等であるが, 融雪材(木炭)散布により消雪日が早く訪れるように処理した試験区(融雪区)を2008年9月に新設した(図2). この3試験区(対照区・除雪区・融雪区)を多雪地帯に立地する北海道農業研究センター本所(札幌)にも2008年9月に設置し, 多雪地帯と土壌凍結地帯における比較観測とした.

2008年11月から観測を始め, 2009年10月までの観測結果は既に *Soil Biology and Biochemistry* 誌に掲載されている (Yanai et al., 2011). その概要を表1に示す. 年間 N_2O 排出量に占める11月から4月の寒冷な半年間の排出量の割合が高かったのは, 最大土壌凍結深が15 cm以上であった札幌除雪区, 芽室対照区および除雪区で50%を超えた. 換言すると, 融雪材(木炭)の散布により消雪日を早めることはできたが, 融雪区では土壌凍結深が浅かったため, 消雪・融凍後の N_2O 排出はほとんど見られなかった. 芽室除雪区では2回の除雪作業で積雪深が下げられ土壌凍結深が最も発達し, 2月に41 cmの年最大土壌凍結深が観測された. 土壌ガス中 N_2O 濃度も芽室除雪区で最も高濃度となり, O_2 濃度は最も低い値が観測された. 札幌除雪区では7回除雪作業を行ったが, 気温が芽室ほど低くなかったため土壌凍結深は最大でも19 cmであった. ただし, 芽室除雪区ほどではなかったものの土壌ガス中 N_2O 濃度の上昇や O_2 濃度の低下は札幌除雪区でも見られた.

また, 凍結融解期の土壌からの N_2O 排出速度を詳細



図1：観測を行った試験区（約10 m 四方）の配置．(a)中の赤点線より奥が対照区(b)，手前が除雪区(c)．

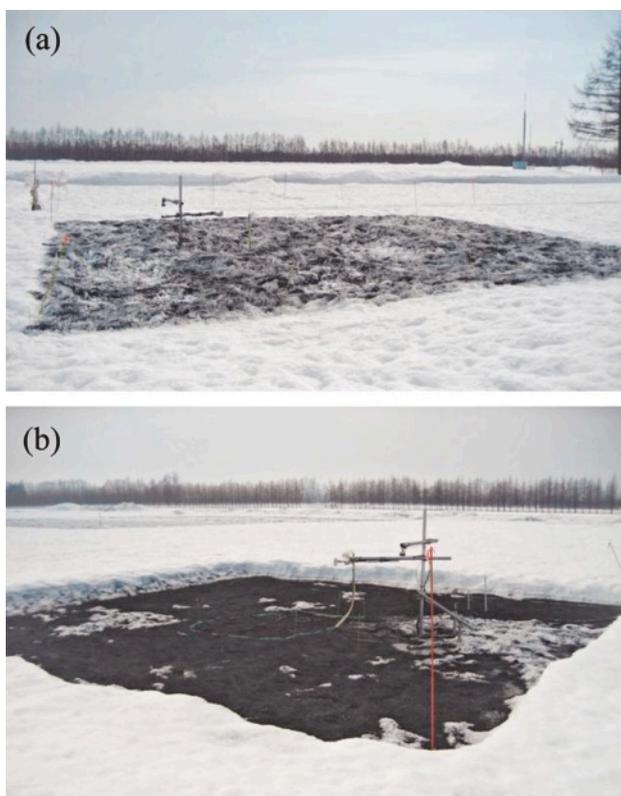
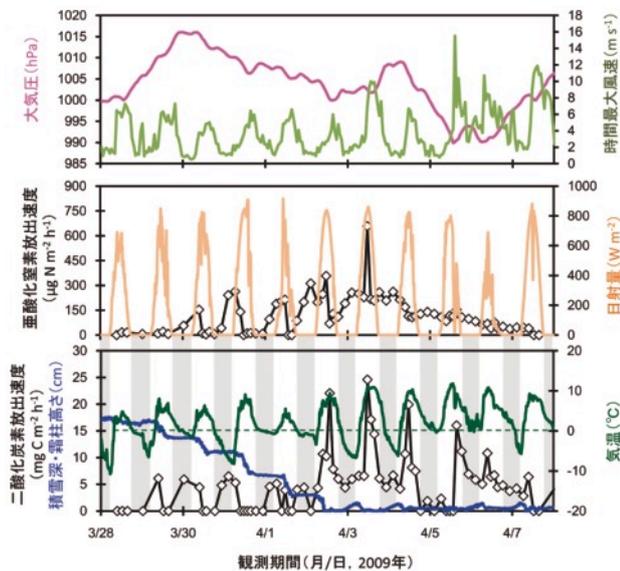


図2：融雪材散布試験区（2009年3月）．(a)散布直後，(b)散布10日後．

に観測するために、自動開閉チャンバー（北海道大学低温科学研究所，札幌市）と自動ガス採取装置（グリーンブルー株式会社，横浜市）を組み合わせ現場でのガスサンプリングを自動連続化させ、芽室除雪区で運用した（未発表）．最も高頻度の時では日中に2時間間隔（9時，11時，13時，15時）と夜間に4時間間隔（18時，22時，2時，6時）の1日8回の観測を行った．このような人力では捉えきれないような高頻度のサンプリングにより，①消雪前には湛水が凍結している夜間から早朝にかけて「ガス漏れ」のような排出が N_2O と CO_2 に共通に見られ，②その後は CO_2 排出速度が気温の低い夜間に下がり気温の高い日中になるといった明瞭な日変動を示したのに対して N_2O 排出速度にはそのような日変動は見られず，昼夜を問わず1週間以上にわたって減衰しつつ排出が継続していく様子が観察された（図3）．4月3日の11時にスパイク様の N_2O 排出速度の変化が見られるが，このとき大気圧の急激な低下は特に観測されなかった．このことから，メタンで知られるような溶存ガスの気泡化と浮力による大気への移動（Tokida et al., 2005）は起きていないと考えられる．一方で，瞬間最大風速が時間を経るごとに高くなる時ではあったことから， CO_2 で知られる風がもたらす土壤ガスの移流（Ohkubo et al., 2011）を捉えた可能性，もしくは土壤水分の選択流により発生する土壤孔隙内の圧力

表1: 2008年11月から2009年10月の観測結果: Yanai et al. (2011) の要約

	札幌			芽室		
	対照区 S-CO	除雪区 S-SR	融雪区 S-SM	対照区 M-CO	除雪区 M-SR	融雪区 M-SM
2008年12月から2009年2月の平均気温 年間 N ₂ O 排出量に占める	0	-2.5	3	58	-6.3	20
11月から4月の排出量の寄与 (%)						
最大積雪深 (cm)	83	48	86	72	36	69
最大土壤凍結深 (cm)	3	19	3	17	41	12
消雪日	3月30日	3月19日	3月25日	4月3日	3月24日	3月18日
融雪期最高土壤ガス N ₂ O 濃度 (ppm)						
10 cm 深	0.46	12.0	0.42	5.7	45.9	0.8
20 cm 深	0.64	13.5	0.73	5.2	69.0	0.4
30 cm 深	0.97	15.5	0.80	6.1	53.8	0.5
40 cm 深	0.97	13.4	0.96	5.3	35.4	0.4
融雪期最低土壤ガス O ₂ 濃度 (%)						
10 cm 深	19.6	17.2	19.4	19.3	12.2	20.0
30 cm 深	19.9	17.6	19.5	19.5	18.7	19.6

図3: 芽室除雪区における土壤からのガス放出速度の日周期の観測。日付の付されているところが0:00に相当する。影は夜間(日射量が0 W m⁻²)を示す。試験区内反復はなし。

分布の変化のような局所的かつ不均一な現象によりガスの移動が生じた可能性が考えられた。

3. 凍結融解土壤において短期集中的な N₂O 排出が生じる要因

凍結融解時に土壤中で見られた高濃度の N₂O は化学反応ではなく微生物反応で、主に脱窒反応を経て生成されているようであることは同位体比の解析で別途明らかにしている (Yamazaki et al., 2011)。本稿では、どのようにして N₂O の生成条件が成立しているか、そして生成された N₂O がどのようにして大気へ排出されているかに着目して議論を行う。

まず、土壤は積雪によって保温されていて気温から想像されるほど冷えないことは、土壤凍結深の年々減少だ

けでなく N₂O の土壤中での生成にも関与している可能性がわかった (図4)。除雪によって土壤凍結の発達を促進されるのは、積雪深を20 cm より浅くすることで雪の断熱作用を弱め、大気の冷熱が土壤へ伝わりやすくなるためである。つまり、積雪があることで気温がある程度上昇し消雪するまで、土壤は気温から想像されるほど冷えることなく「暖かい」状況に維持される。研究開始時には、土壤が凍結すると土壤中に液体の水が少なくなり浸透圧が高まって微生物の細胞死が誘発されやすくなる (Jefferies et al., 2010)、N₂O 生成に関与する微生物 (脱窒菌) への有機物の供給となる重要な過程であると考えていた (柳井ほか, 2007)。しかし、このようにして生じる基質の増加と共に土壤が冷え過ぎないことも必要であり、それ以上に融雪期に大気から土壤への O₂ 拡散速度が土壤中での微生物による O₂ 消費速度より遅くなり土壤ガス中 O₂ 濃度が下がることが N₂O 生成反応 (脱窒) を引き起こす要因として最も決定的であると気付いた。なぜなら、O₂ 濃度が低下しなければ、いかに土壤中に有機物と硝酸イオンがあっても脱窒反応は起こらないためである。この、大気から土壤へ O₂ 供給を抑制する「壁」の実態について、これまで、土壤凍結層か積雪層であるとして議論が展開されて

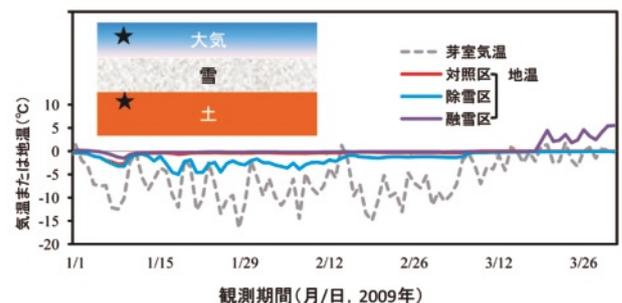


図4: 気温および積雪操作試験区の5 cm 深地温の日平均値の推移。

きた。筆者は室内実験で雪を考慮することなく土壌の凍結融解のみで N_2O 生成を再現することができていたため、「壁」は土壌凍結層であると考えていた。しかし、観測を通じて、融解が進行しつつある凍結層と積雪層の間にある湛水が「壁」の実態であると考えに至った。水中でのガスの拡散係数は空気中のガス拡散係数より 10000 倍も小さく (Campbell, 1987), 地表面を覆うように存在していれば拡散障壁として機能しても不思議なことではない。特に土壌凍結が 20 cm 以上発達した場合には融雪水の浸透障害が生じることが指摘されており (Iwata et al., 2008; Iwata et al., 2010), 氷で土壌の孔隙が塞がれると同時に融雪水・融解水が土壌中に浸透できず地表面がシールされる状況が、まさに「壁」の出現に相当する。地表面に雪がなければそれは水たまりとして見ることはできるが、融雪が進行している状況では、地表面湛水は雪に邪魔されてしまうため認識することができない。このことが「壁」の実態に対する理解の遅れを招いたと想像される。

数値に示しにくいことであるが観測を行った現場の様子を土壌ガス濃度の推移と併せて示す (図 5)。図 2 の下段は芽室融雪区の消雪日の様子であるが、土壌は湿ってはいるものの地表面に湛水は見られなかった。それに対し、芽室除雪区では消雪と共に大きな水たまりが見え (図 5 の①②)、夜間・日中の気温変化に伴って凍結と融

解を繰り返した (図 5 の③④⑤)。図 5 の①は 2009 年 3 月 20 日のもので、10 cm 深の O_2 濃度は 17% ほどで大気レベルより下がっていた。これは 3 月 4 日と 15 日の降雨後から徐々にみられてきた傾向である。その後、湛水がひくに伴って 10 cm 深の O_2 濃度は徐々に上昇し N_2O 濃度の上昇も頭打ちとなり、湛水が完全にひいてから約 2 日後の 4 月 2 日の手動観測で、年最大排出速度 (約 $1500 \mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{h}^{-1}$) が観測された (図 5 の⑥⑦⑧; Yanai et al., 2011)。土壌ガス中 N_2O 濃度の低下と土壌ガス中 O_2 濃度の上昇は大気が土壌中へ侵入したことを示している。最大 N_2O 排出速度を観測して 6 日が経過して O_2 濃度は大気レベルに戻ったが N_2O 濃度は減衰しつつも大気レベルよりはまだ高いレベルにあり、地表面からの N_2O 排出は続いていた (図 5 の⑨)。このようにして、 O_2 濃度が低下して脱窒による N_2O の生成が進行していたであろう時期は融雪期後半にある一方、 O_2 濃度が大気レベルへと戻っていて N_2O 生成は起きていてもかなり弱いだらう時期に地表面からの N_2O 排出が顕著に見られた。すなわち、土壌中での N_2O 生成と土壌から大気への N_2O の排出は、凍結融解条件では時系列として一致しないことが明らかとなった。

詳細は省略するが、2010 年は芽室除雪区で最大凍結深が約 50 cm にも及んだにもかかわらず、地表面からの N_2O 排出量や土壌ガス中 N_2O 濃度の上昇・ O_2 濃度



図 5: 2009 年融雪期の除雪区の様子。① 3 月 20 日午後 1 時, 10 cm 深 O_2 濃度低下中 (大気レベルの約 21% から約 17%) ② 3 月 28 日午後 4 時, O_2 濃度低下中 (約 12%, 深夜にピーク) ③ 3 月 29 日午前 9 時, 10 cm 深 N_2O 濃度最大値 (46 ppm) でこれ以後低下の一途, 10 cm 深 O_2 濃度上昇中 (約 14%) ④ 3 月 29 日午後 1 時, 10 cm 深 O_2 濃度上昇中 (約 15%) ⑤ 3 月 31 日午前 9 時, 10 cm 深 O_2 濃度上昇中 (約 18%) ⑥ 3 月 31 日午後 3 時, 10 cm 深 O_2 濃度上昇中 (約 19%) ⑦ 4 月 1 日午前 9 時 ⑧ 4 月 2 日午前 9 時 (同日 11 時の観測が最大 N_2O 放出速度), 10 cm 深 O_2 濃度ほぼ大気レベル ⑨ 4 月 8 日午前 9 時

の低下は2009年と比べるとわずかであった(柳井ほか, 2010)。このことの原因として, 2010年は除雪後にほとんど降雪がなくほぼ無雪の状態です融雪期を迎えたことが関係しているのではないかと考えている。すなわち, 湛水を形成するにあたり融雪水の供給がわずかであったことが土壌中への O_2 の拡散制限とならず, また同時に, 積雪による保温効果がなかったために土壌が冷えて微生物による O_2 消費があまり起らなかったことが, 土壌ガス中 O_2 濃度の低下を妨げ, 顕著な N_2O 生成に至らなかったのではないかと考えられる。つまり, 土壌凍結層と積雪層のそれぞれの単独の効果により拡散障壁が形成されるのではなく, 凍結による水の浸透抑制効果と積雪層による水の供給があってはじめて拡散障壁となり, これに加え, 積雪層による保温効果により微生物による O_2 消費活性の維持が成立することで, O_2 濃度の低下が起り脱窒反応が誘発され N_2O が大量に生成される, というプロセスが考えられる。このような観測により得られた手応えを要約したのが図6である。単純すぎるかもしれないが, 土壌凍結深か積雪深か, という旧来の二元論的な議論では土壌における N_2O 生成の実態を十分に説明できないことをこの図は表している。

4. 残された課題と今後の展望

図6に示した N_2O 生成に関与する要因のうち, 最も知見が不足しているのは氷点近傍で N_2O を顕著に生成する微生物の実体とその代謝特性である。これまでに, 凍結融解土壌で N_2O 排出が顕著になることと関連して土壌微生物群集構造の解析がなされたことはいくつかあったが(Koponen et al., 2006; Sharma et al., 2006), 土壌から菌を分離して氷点下でその活性を試験した研究はない。土壌が凍結融解の繰り返しに曝されても土壌微生物バイオマスや生菌数が半分にも減らないことからすると(柳井ほか, 2003; Yanai et al., 2004)凍結融解条件下で細胞死に追いやられる微生物が大多数というわけでは必ずしもなさそうなことは推察され, また脱窒能の劇的な低下も見られなかったことから脱窒菌群集の多くも致死的な影響を受けていないことも推察されるが(Yanai et al., 2007), 生残した微生物のうち N_2O 生成活性を有している菌の割合や, 凍結融解条件下で O_2 の消費に関与する微生物と N_2O 生成に関与する微生物とが別々に存在するのか, など生態学的な現象は全く不明である。

主たる N_2O 生成反応が脱窒であるならば, 営農管理として化学肥料の適正な使用が徹底され積雪前に土壌中に硝酸イオンが残留しなければ土壌凍結がいくら発達して融雪水の浸透障害が起ころうとも融解期に N_2O 生成は生じず, 大気への N_2O 排出も生じないだろう。逆に言うと, 遅効性の堆肥など有機性資材が投入されている

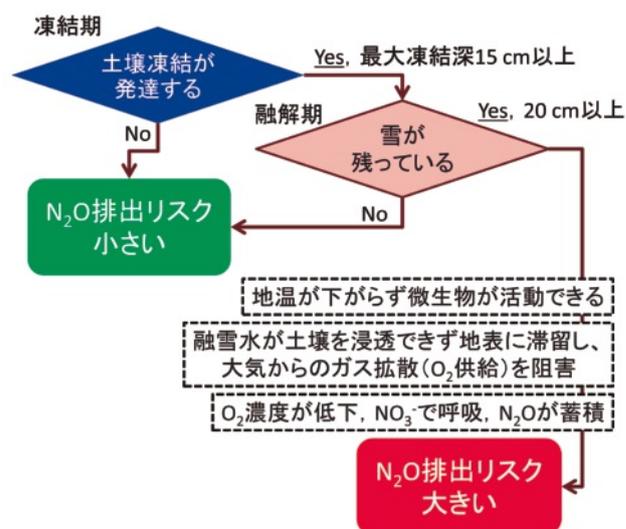


図6: 寒冷地で晩冬から初春にかけてみられる N_2O 排出が生じるメカニズム

ような圃場では凍結融解条件で無機化が生じ, 硝酸イオンの生成と脱窒による N_2O の生成が順を追って進行する可能性も否定できない。凍結融解期に土壌中が真に閉鎖された空間となり, 有機物も存在するのであれば, N_2O の消費反応(N_2 生成)も起こるだろう。また, 野良イモの防除のために土壌凍結を発達させたとしても, 融雪期にさらに除雪を行うことで, 土壌の融解とともに進行する N_2O の大量生成とその後の地表面からの排出を抑制できる可能性を図6は示唆している。図6に示したモードは筆者らが2年間の観測結果で迫った凍結融解条件下で N_2O 排出が顕著に起こる条件の半定量的な理解の集約に過ぎない。本研究における観測で示唆されたのは, 凍結融解条件下で O_2 濃度が低下したときに脱窒が起き, その結果として土壌中に N_2O が蓄積し, 湛水の土壌中への流入に際し N_2O が土壌から大気へ追い出されている, という時系列・プロセスである。本稿および図6が, N_2O 排出量が定量的に問題となりうる地域・圃場を絞り込むなど更なる観測を行うための条件整理に資すること, および温暖化緩和策・適応策の開発と併せて寒冷地の土壌微生物の生態解明が進展することを期待している。

謝辞

本研究の実施にあたり, 北海道農業研究センターの柴田和洋氏, 猿渡孝博氏, 高倉朋宏氏, 阿倍勝繁氏, 平尾隆幸氏, 小川英明氏, 高杉美恵子女史, 矢ヶ崎富美女史, 江村智子女史, 伊藤由美女史, 加藤勇嗣氏, 柳谷修自氏, 渋谷和男氏, 齋藤真一氏, 山崎真氏には野外での観測機器の設置や管理および室内での分析において助力いただいた。東京農工大学の楊宗興博士には酸素濃度の測定で機器を拝借し, 農業環境技術研究所の常田岳志博士には土壌ガス採取法について研究初期から助言を賜っ

た。本研究は、筆者が日本学術振興会特別研究員 PD (20-4158) として北海道農業研究センター芽室研究拠点に在籍していた期間に実施したもので、北海道大学の長谷川周一博士、北海道農業研究センター寒地温暖化研究チームの永田修博士、古賀伸久博士、大久保晋治朗博士らとの共同研究（環境省地球環境総合研究推進費 A-087 : T. H.）の成果である。記して謝意を表す。

引用文献

- Campbell, G. S. (1987) パソコンで学ぶ土の物理学 — 自然環境管理の基礎 (中野政詩, 東山勇 訳). 鹿島出版会, 東京
- Duxbury, J. M., Bouldin, D. R., Terry, R. E., and Tate, R. L. III (1982) Emissions of nitrous oxide from soils. *Nature*, **298**, 462-464.
- Flessa, H., Dörsch, P., and Beese, F. (1995) Seasonal variation of nitrous oxide and methane fluxes in differently managed arable soils in southern Germany. *J. Geophys. Res.*, **100**, 23115-23124.
- Hirota, T., Usuki, K., Hayashi, M., Nemoto, M., Iwata, Y., Yanai, Y., Yazaki, T., and Inoue, S. (2011) Soil frost control: Agricultural adaptation to climate variability in a cold region of Japan. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change*, **16**, 791-802.
- Hirota, T., Iwata, Y., Hayashi, M., Suzuki, S., Hamasaki, T., Sameshima, R., and Takayabu, I. (2006) Decreasing soil-frost depth and its relation to climate change in Tokachi, Hokkaido, Japan. *J. Meteorol. Soc. Jpn.*, **84**, 821-833.
- Isijima, K., Nakazawa, T., and Aoki, S. (2009) Variations of atmospheric nitrous oxide concentration in the northern and western Pacific. *Tellus* **61B**, 408-415.
- Iwata, Y., Hayashi, M., and Hirota, T. (2008) Comparison of snowmelt infiltration under different soil-freezing conditions influenced by snow cover. *Vadose Zone J.*, **7**, 79-86.
- Iwata, Y., Hayashi, M., Suzuki, S., Hirota, T., and Hasegawa, S. (2010) Effects of snowcover on soil freezing, water movement and snowmelt infiltration: A paired plot experiment. *Water Resour. Res.*, **46**, W09504.
- Jefferies, R. L., Walker, N. A., Edwards, K. A., and Dainty, J. (2010) Is the decline of soil microbial biomass in late winter coupled to changes in the physical state of cold soils? *Soil Biol. Biochem.*, **42**, 129-135.
- Kammann, C., Grünhage, L., and Jäger, H.-J. (2001) A new sampling technique to monitor concentrations of CH₄, N₂O and CO₂ in air at well defined depths in soils with varied water potential. *Eur. J. Soil Sci.*, **52**, 297-303.
- Koga, N., Tsuruta, H., Sawamoto, T., Nishimura, S., and Yagi, K. (2004) N₂O emission and CH₄ uptake in arable fields managed under conventional and reduced tillage cropping systems in northern Japan. *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, GB4025.
- Koponen, H. T., Jaakkola, T., Keinänen-Toivola, M. M., Kaipainen, S., Tuomainen, J., Servomaa, K., and Martikainen, P. J. (2006) Microbial communities, biomass, and activities in soils as affected by freeze-thaw cycles. *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 1861-1871.
- Ohkubo, S., Yanai, Y., Nagata, O., Iwata, Y., and Hirota, T. (2011) Influences of snow cover and soil-frost on ground surface flux and soil gas concentration of CO₂ in an agricultural land in northern Japan. *J. Agric. Meteorol.*, **67**, 151-162.
- Ravishankara, A. R., Daniel, J. S., and Portmann, R. W. (2009) Nitrous oxide (N₂O): the dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st century. *Science*, **326**, 123-125.
- Röver, M., Heinemeyer, O., and Kaiser, E.-A. (1998) Microbial induced nitrous oxide emissions from an arable soil during winter. *Soil Biol. Biochem.*, **30**, 1859-1865.
- Sharma, S., Szele, Z., Schilling, R., Munch, J. C., and Schloter, M. (2006) Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. *Appl. Environ. Microbiol.*, **72**, 2148-2154.
- Syväsalo, E., Regina, K., Pihlatie, M., and Esala, M. (2004) Emissions of nitrous oxide from boreal agricultural clay and loamy sand soils. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, **69**, 155-165.
- Tokida, T., Miyazaki, T. and Mizoguchi, M. (2005) Ebullition of methane from peat with falling atmospheric pressure. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, L13823
- Yamazaki, T., Hattori, S., Yanai, Y., Toyoda, S., and Yoshida, N. (2011) Isotopomer analysis of nitrous oxide produced in a seasonally frozen soil. Japan Geoscience Union Meeting 2011, MIS023-P05.
- Yanai, Y., Hirota, T., Iwata, Y., Nemoto, M., Nagata, O., and Koga, N. (2011) Accumulation of nitrous oxide and depletion of oxygen in seasonally frozen soils in northern Japan — Snow cover manipulation experiments. *Soil Biol. Biochem.*, **43**, 1779-1786.
- 柳井洋介, 廣田知良, 岩田幸良, 根本学, 永田修, 大久保晋治郎, 古賀伸久 (2010) 積雪・土壌凍結地帯における土壌中での亜酸化窒素生成動態の観測. 日本土壌肥料学会講演要旨集, 56, 180.
- 柳井洋介, 豊田剛己, 岡崎正規 (2003) 土壌の凍結融解反復処理が土壌微生物群集に及ぼす影響の調査事例. 土と微生物, **57**, 13-20.
- Yanai, Y., Toyota, K., and Okazaki, M. (2004) Effects of successive soil freeze-thaw cycles on soil microbial biomass and organic matter decomposition potential of soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **50**, 821-829.
- Yanai, Y., Toyota, K., and Okazaki, M. (2007) Response of denitrifying communities to successive soil freeze-thaw cycles. *Biol. Fertil. Soils*, **44**, 113-119.
- 柳井洋介, 豊田剛己, 岡崎正規 (2007) 土壌の凍結融解をめぐる土壌微生物学研究的進展 — 凍結融解土壌における亜酸化窒素発生の機構解明と関連して. 土と微生物, **61**, 135-146.
- Zumft, W. G. (1997) Cell biology and molecular basis of denitrification. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, **61**, 533-616.

結晶性酸化鉄を還元する土壌微生物群の 同定と集積培養

堀 知行¹⁾

2012年1月12日受付, 2012年1月18日受理

鉄は地球上第四位の構成元素であり、二価または三価の鉄鉱物として陸上土壌圏だけでなく海底地下圏にも広く分布している。そのため、鉄の酸化還元に関与する微生物群は、地球の炭素・エネルギーフラックスに重要な役割を果たしていると考えられる。本稿では、「結晶性酸化鉄を還元する土壌微生物群」に関する我々の研究を紹介する。まず初めに、当該微生物群の発見に至った農耕地土壌（水田）における生物学的な鉄還元反応を簡単に概説する。続いて、分子生態学的手法 Stable Isotope Probing を用い、嫌気水田土壌で代謝活性を有する「結晶性酸化鉄の還元微生物群」を同定した実験について解説する。さらに、様々な土壌試料を微生物接種源として用い、結晶性酸化鉄を還元する微生物集積系を獲得した最近の試みを報告し、最後に本書の主題である「アカシボ現象」の発生・発達に対する鉄還元微生物群の関与について考察したい。

Identification and enrichment culture of soil microorganisms involved in the crystalline iron(III) reduction

Tomoyuki Hori¹

Iron is the fourth most abundant element on earth and is distributed as forms of the ferrous and/or ferric iron minerals not only on the earth's surface but also in the deep seafloor. Thus, the microbes involved in the iron redox dynamics would play important roles in the carbon and energy fluxes on earth. In this article, we have reported our recent research activities with respect to soil microbes responsible for the reduction of crystalline iron(III) oxides. Prior to the experimental parts, we have briefly outlined the microbiological iron reduction processes in the agricultural paddy soils. At first, we have identified active, acetate-oxidizing, and iron(III)-reducing bacteria, including hitherto unrecognized populations, in anoxic rice field soils using RNA-stable isotope probing. Secondly, we have obtained enrichment cultures of soil microbes that are able to reduce highly crystalline ferric iron minerals (e.g., hematite, magnetite, goethite, lepidocrocite) coupled with anaerobic acetate oxidation. Finally, we have discussed the involvement of the novel iron(III)-reducing bacteria in the formation and development of reddish-brown iron-rich snow (referred by locals as "Akashibo") in Japanese alpine mires.

1. はじめに

鉄は地球上第四位の構成元素であり、その多くは鉄鉱物として陸上土壌圏や海底地下圏などに広く存在している (Weber et al., 2006a)。鉄は、鉱物などの配位化合物を形成する際、主に二価または三価の陽イオンの形態をとっているが、両者の安定性の差は極めて小さい (矢

田, 2005)。この事は、鉄原子自体が電子を他から受け取りやすくかつ他へ渡しやすいという特筆すべき鉄の性質を生み出している。鉄化合物は、生物学的および化学的に酸化還元を受ける事により、自然環境中で二価と三価の状態を行き来し、それによって地球上の炭素・エネルギー循環に関与している。本書で特集する雪表面の彩色現象「アカシボ現象」も、自然環境における鉄の酸化還元ダイナミクスのひとつとして捉えられる。これまでの研究から、アカシボの本体は結晶性酸化鉄を外部にまとった緑藻 (*Hemitona* sp.) の休眠孢子として形態学的に特徴づけられること、さらにアカシボ現象が著しく観察される雪中部位では鉄還元微生物である *Geobacter* spp. が優占化していることが明らかにされている (Fu-

1) 独立行政法人産業技術総合研究所 環境管理技術研究部門

¹ Research Institute for Environmental Management Technology, National Institute of Advanced and Industrial Science and Technology, Tsukuba, Japan
E-mail: hori-tomo@aist.go.jp

kuhara et al., 2002; Kojima et al., 2009; Yamamoto et al., 2006). これらの研究成果は、アカシボ現象が「鉄」と「微生物」の何らかの関わり合いにより引き起こされていることを強く示唆するものである。

本稿では、これまでの研究からそのアカシボ現象への関与が予想される「結晶性酸化鉄を還元する土壤微生物群」に焦点を当てる。まず初めに、当該微生物群の発見に至った農耕地土壌（水田）における生物学的な鉄還元反応を概説する。その後、未培養微生物の種類と機能を結びつける分子生態学的手法「Stable Isotope Probing (SIP)」を用い、嫌気水田土壌で代謝活性を有する結晶性酸化鉄の還元微生物を同定した我々の研究を紹介する。さらに様々な土壌試料を微生物接種源として用い、結晶性酸化鉄を還元する微生物集積系を獲得した最近の試みを報告し、最後にアカシボ現象における鉄還元微生物群の寄与について考察したい。

2. 農耕地土壌（水田）における鉄還元微生物群について

水田土壌において鉄還元反応はメタン生成反応に次ぐ第二の最終電子受容プロセスである (Yao et al., 1999)。水田土壌の微生物学研究により、鉄還元活性は湛水後すぐの水田土壌、酸素が供給され鉄(II)の酸化（鉄[III]の生成）が起こるイネ根圏域や水・土壌の境界域などで主に観察されてきた (Frenzel et al., 1999; Liesack et al., 2000; Lueders and Friedrich, 2000)。また水田土壌における鉄還元微生物の菌数は乾燥土壌 1 g 当たり 10^7 cells で、これは可溶化・発酵性細菌の菌数である 10^{10} cells g^{-1} に比べると極めて小さいが、それでもなおメタン生成菌の 10^6 cells g^{-1} よりも 1 オーダー大きい値として報告されている (Frenzel et al., 1999)。さらに培養に依存しない分子生態学的解析法によっても、鉄還元微生物は稀少種として特徴づけられている (Hengstmann et al., 1999; Liesack et al., 2000; Noll et al., 2005)。では、どのような微生物が水田土壌における鉄還元反応に関与しているだろうか。これまでに分離培養法や微生物群集構造解析法などによっていくつかの鉄還元細菌群が水田土壌から検出されてきたものの (Hengstmann et al., 1999; Scheid et al., 2004; Treude et al., 2003)、土壌における鉄還元活性と微生物の系統を直接結びつけた研究報告はなかった。これは、鉄還元に関わる微生物が系統的に非常に多様であり (Lovley, 1991; Weber et al., 2006b)、それにより鉄還元微生物群を特異的に検出する生物化学的指標やマーカー機能遺伝子が得られていないことに少なからず起因している。この技術的困難をブレイクスルーしたのが、未培養微生物の「系統」と「代謝機能」を結びつける分子生態学的手法 SIP である (Dumont and Murrell, 2005; Radajewski et al., 2000;

Radajewski et al., 2003)。本手法の原理は、ある系（環境試料など）に ^{13}C などを含む安定同位体基質を加えて一定期間培養した後、そこから同位体を取り込んで重くなった微生物核酸を密度勾配遠心で分離して塩基配列を決定し、加えた基質を資化した微生物の同定を行うというものである。我々は、SIP 法を独自に改良し ^{13}C 同化代謝と鉄還元反応（エネルギー代謝）とを関連づけて評価することによって、未知のベールに包まれていた嫌気水田土壌の鉄還元細菌群の同定に成功した (Hori et al., 2010)。次項でこの研究の詳細について述べる。

3. SIP 法による結晶性酸化鉄を還元する土壤微生物群の同定 (Hori et al., 2010)

これまでに水田土壌微生物群の鉄還元活性を測定した研究では、土壌にもともと存在する酸化鉄とその還元によって生じる二価の鉄の物質収支が完全にとれることはなく、高結晶性を有する酸化鉄の多くはその生物難利用性がゆえに還元されずに嫌気土壌に存在していると考えられてきた (Liesack et al., 2000)。事実、土壌環境で最も豊富に存在する結晶性酸化鉄のひとつである Goethite (Cornell and Schwertmann, 1996) は、生物学的な還元をほぼ受けないと報告されている (Komlos et al., 2007; Lovley and Phillips, 1986; Lovley and Phillips, 1987; Lovley and Phillips, 1988)。しかし我々の先行研究により、水田土壌で鉄還元菌に近縁な未培養微生物群が嫌氣的に酢酸を取り込むことが明らかされたことから、嫌気土壌における「結晶性酸化鉄の還元」の重要性が問い直されることになった (Hori et al., 2007)。ここでは、嫌気土壌の主要な鉄鉱物である高結晶性の Goethite と水田の酸化・還元層の境界でよく観察される結晶性の弱い酸化鉄 Ferrihydrite を電子受容体基質として採用した。鉄還元菌の純粋培養試験により、Ferrihydrite は Goethite よりも速く還元されることが示されていたが (Roden, 2006; Roden and Wetzel, 2003)、水田土壌において酸化鉄の還元に関与している微生物種は明らかになっていない。そこで本研究では、嫌気水田土壌において Ferrihydrite と Goethite の存在に依存して酢酸を同化する微生物群、すなわちそれら結晶性酸化鉄の還元と酢酸酸化を共役させてエネルギーを得る鉄還元微生物群を SIP 法により同定することを試みた。長期間の前培養により CO_2 以外の無機電子受容体をほぼ枯渇させた水田土壌を用意し、そこに ^{13}C -酢酸とその酸化に十分量の結晶性酸化鉄 (Ferrihydrite または Goethite) を添加した後、72 時間の嫌気培養を行った。Ferrihydrite 添加系では、化学量論に見合った酢酸酸化と鉄還元が観察され (図 1A)、鉄を添加しない対照系と比べメタン生成量が 77% 減少した。一方、Goethite 添加系では、既存の方法では鉄還元活性が検出できな

かったものの、対照系に比べ、メタン生成量が僅かながら（9%）減少し酢酸の分解速度も勝っていた（図1B, C）。培養後の土壌からRNAを抽出し、超遠心によって密度ごとに分離した後、RNAの各密度画分をRT-PCRを介したT-RFLPおよびクローンライブラリにより解析した。その結果、Ferrihydrite添加系の高密度RNA画分では*Geobacter*属細菌群が主要構成種となり、一方でGoethite添加系の高密度RNA画分では*Geobacter*属に加えて*Anaeromyxobacter*属とBeta-proteobacteria綱に属する未培養細菌群が優占化した。これらの細菌群は、鉄還元菌として同定されているものの、既存の分離株とは異なり系統樹上で独自の新しい分岐群を形成した。さらに興味深いことに、添加した結晶性酸化鉄の種類によって代謝活性化される鉄還元微生物群が異なっていたことから、土壌に生息する鉄還元菌群が結晶性酸化鉄（電子受容体基質）の利用性の違いによ

って棲み分けを行っていることが強く示唆された（図2：本実験で ^{13}C 酢酸を取り込んだ*Geobacter*属細菌群の系統樹）。これらの新しい鉄還元微生物群がどのような代謝戦略により結晶性酸化鉄に電子を受け渡しているのか今のところ分かっていないが、酸化鉄への接触による直接還元（Childers et al., 2002; Weber et al., 2006a）、微生物ナノワイヤーを用いた電子伝達（Reguera et al., 2005）、電子シャトル分子（腐植酸やFe(III)キレート物質、硫黄化合物）を介した間接還元（Lovley et al., 1999; Nevin and Lovley, 2002a; Nevin and Lovley, 2002b）などの様々な機構が考えられる。本研究により、嫌気土壌圏においてこれまで知られていなかった鉄還元微生物群が結晶性酸化鉄を着実に還元し生育するという驚くべき事象が明らかになった。

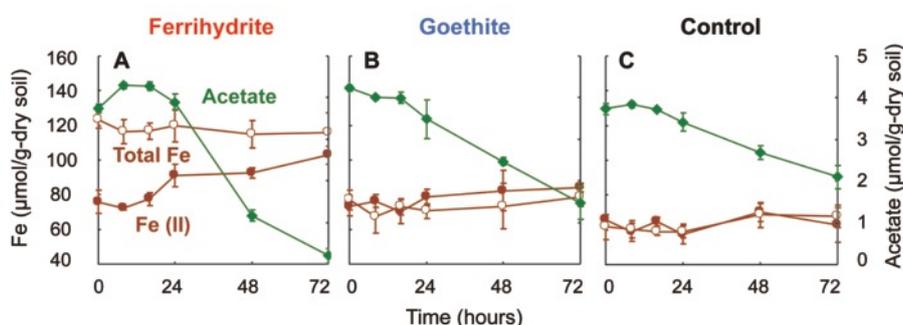


図1：結晶性酸化鉄（FerrihydriteまたはGoethite）と ^{13}C 酢酸による水田土壌の培養過程。全鉄濃度を○、二価鉄濃度を●、酢酸濃度を◆で示す。エラーバーは、3連実験で得られたデータの標準偏差を示す。

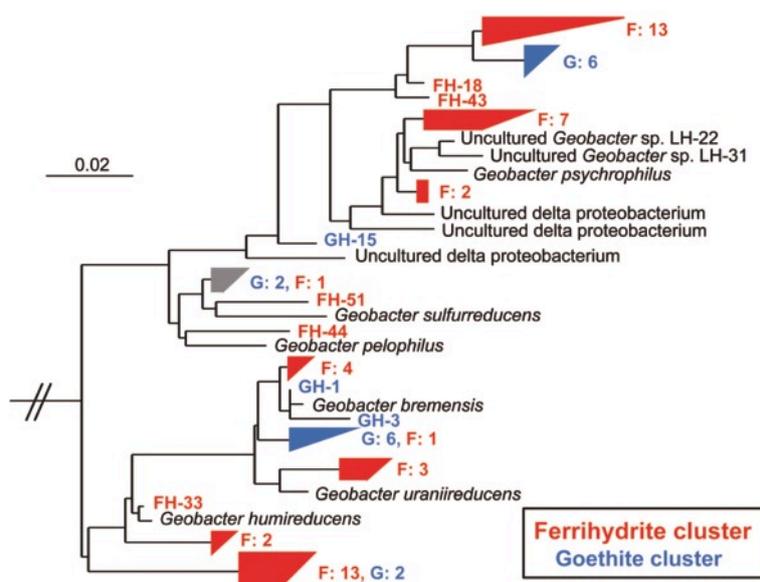


図2：高密度RNA画分で主要となった*Geobacter*属細菌群の系統樹。Ferrihydrite添加系またはGoethite添加系から得られたクローンをそれぞれ「F」の頭文字（赤色、太字）、「G」の頭文字（青色、太字）で示す。クラスターの横に表記される数字は含まれるクローンの個数（F:Ferrihydrite系から得られた個数、G:Goethite系から得られた個数）。結晶性酸化鉄の種類によって異なる鉄還元細菌群が代謝活性化されている様子が伺える。

4. 結晶性酸化鉄を還元する微生物集積系の獲得

鉄還元微生物は、土壌や地下水、温泉、海底熱水噴出孔など様々な自然環境からクエン酸酸化鉄や Ferrihydriteなどを電子受容体基質とした嫌気培養により取得されてきた (Lovley et al., 2004). 既存の鉄還元活性測定法は可溶性または弱い結晶性を示す酸化鉄を標的としているため、Goethite などの高結晶性酸化鉄による微生物培養系において鉄還元活性を検出することは難しい (Lovley and Phillips, 1986; Lovley and Phillips, 1987; Lovley and Phillips, 1988). しかし SIP 法を駆使した我々の研究により、高結晶性を示す酸化鉄であっても長い時間をかければ土壌微生物群によって還元されることが示された (Hori et al., 2010). そこで本研究では、分子系統学的に存在は知られているもののその実体の明らかでない「結晶性酸化鉄を還元する土壌微生物群」の集積培養系の取得を試みた。従来の微生物培養では用いられてこなかった高結晶性を示す酸化鉄鉱物 [Hematite, Goethite, Lepidocrocite, Magnetite] を電子受容体基質、酢酸を電子供与体基質とした嫌気培地により、様々な土壌環境試料 (水田・森林・湿地土壌、用水路堆積物、海底地下コア) を微生物接種源として、約 150 の条件で集積培養を開始した。なお、酢酸がメタン生成反応に利用されることを防ぐために、メタン生成菌の生育阻害剤である 2-プロモエタンスルホン酸塩 (BES) の添加区も用意した。結晶性酸化鉄が還元を受けることで生じる培養系の色の変化を継代の指標にし、約 2 年間にわたる培養の末、4 種の酸化鉄それぞれに対して鉄還元反応が観察される 57 の微生物集積系を取得することができた。これらの構成微生物種を明らかにするために細菌とアーキアの 16S rRNA 遺伝子クローンライブラリを構築し、合計で約 500 クローンの塩基配列解読・系統解析を行ったところ、得られたクローンのほとんどが既知微生物に対して 90% 程度の低い配列相同性を示した。中でも鉄還元細菌として知られる *Geobacter* 属や *Anaeromyxobacter* 属、*Desulfovibrio* 属細菌群を多数検出した。さらにいくつかの集積培養系において、Chloroflexi 門や Firmicutes 門、Acidobacteria 門、Betaproteobacteria 綱などの広範な分類群に属する未培養細菌群の優占化が観察された。これらは、鉄還元や重金属還元などが活発な自然環境から取得されたクローンと配列相同性が高いことから (Burkhardt et al., 2010; Joynt et al., 2006; Winch et al., 2009)、鉄還元能を有する新規細菌群であることが強く示唆された。一方で、結晶性酸化鉄の微生物還元による変容に関して興味深い現象が確認された。具体的には、同じ結晶性酸化鉄を基質とした場合でも集積培養系の構成微生物種の違いによって鉄還元後の培養系の色や形状が異なることが明らかにされた (ここでは、図 3、図 4 に Lepido-

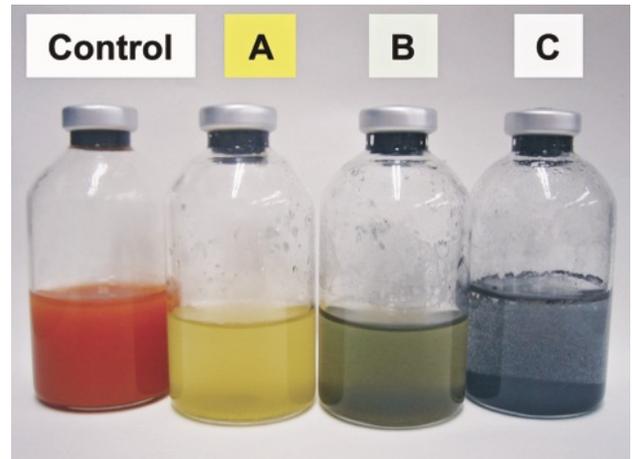


図3：結晶性酸化鉄「Lepidocrocite」による微生物集積系の写真。同一基質ながら異なる培養条件で得られた微生物集積系 A, B, C を示す (対照系は左に示す)。同じ酸化鉄を用いた場合でも条件の違いによって鉄還元後の培養系の色や形状が異なっているのが分かる。

crocite 培養系の例を示す)。培養系 B と C は構成微生物種が似ているため鉄還元速度の差による培養系の色・形状の違いと捉える事もできるが、培養系 A では構成種や培養系の色も他の 2 種の培養系とは大きく異なる。このような事象は、Goethite などの他の結晶性酸化鉄を用いた集積培養系でも同様に観察された。即ちこれらの実験結果は、同様の結晶性酸化鉄であっても還元に関与する微生物群が異なれば、反応生成物 (二価鉄の結晶性化合物) の種類も変化することを示唆するものである。本研究によって、これまで考えられてきたよりも多様な微生物群が鉄還元に関与すること、さらにその反応メカニズムも多岐にわたる可能性が示された。

5. おわりに

本稿の前半部では、SIP 法を駆使し嫌気環境における炭素とエネルギーの連鎖を紐解くことで、農耕地土壌で代謝活性を有する「結晶性酸化鉄を還元する土壌微生物群」を発見した研究を紹介した。本書の主題である「アカシボ現象」が観察される雪中においても、結晶性酸化鉄の還元能を有する *Geobacter* spp. が主要な構成微生物種として検出されている (Kojima et al., 2009)。これらの点を踏まえれば、アカシボ現象の発生・発達には土壌中の鉄還元微生物群が深く関与していると考えられる。また本稿の後半部では、酸化鉄の還元による変容 (変色) がそれに関与する微生物群の種類によって大きく異なるという実験結果を示した。この事は、アカシボ現象が見られる様々な地域において雪表面の彩色が一様ではないこと (山本ほか, 2004; 山本ほか, 2006) の要因のひとつとして捉えられるかもしれない。しかし現在までのところ、アカシボ雪中では鉄還元微生物群の存在が確認されているのみで、その鉄還元反応メカニズム (例え

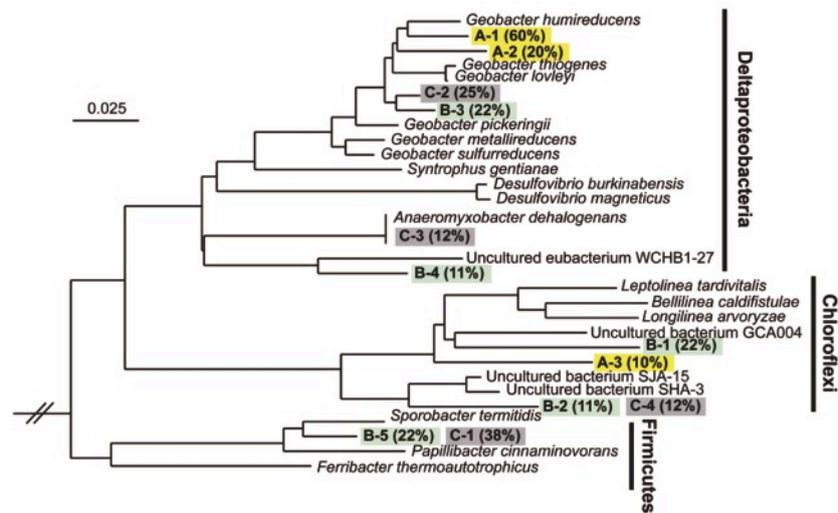


図4：結晶性酸化鉄「Lepidocrocite」を還元する微生物集積系A, B, Cの構成微生物種の系統樹。培養系A, B, Cから得られたクローンをそれぞれ「A」の頭文字（太字、背景黄色）, 「B」の頭文字（太字、背景緑色）, 「C」の頭文字（太字、背景灰色）で示す。括弧内の数値は、構築されたライブラリに占める当該クローンの割合を示す。培養系B, Cは構成種が類似しているが、培養系Aの構成種はそれらと全く異なっている。

ば、鉄還元反応を支える電子供与体が何であるか等）は明らかになっていない。アカシボ雪中には緑藻休眠胞子や無脊椎動物が高密度で存在することが報告されている（Fukuhara et al., 2002；福原ほか, 2006；Yamamoto et al., 2006）。これらの土壤生物細胞の分解によって生じる有機物も鉄還元と共役する酸化反応の基質として働いている可能性は高い。一方で、アカシボ現象の顕著な雪中部位では、鉄の酸化還元状態の劇的な遷移が予想されるが、鉄(III)から鉄(II)への変換は鉄還元細菌群が担うとしても、鉄(II)から鉄(III)への酸化が化学的に（大気中酸素等によって）もしくは生物学的に（鉄酸化細菌群によって）行われているのかについては全くの不明である。アカシボ現象の発生・発達機構や生態学的意義を根本的に理解するためには、アカシボ雪中の物質循環の根幹をなす「鉄の酸化還元ダイナミクス」の詳細を生物学的・化学的に明らかにしてゆくことが必要不可欠であろう。

引用文献

- Burkhardt, E. M., D. M. Akob, S. Bischoff, J. Sitte, J. E. Kostka, D. Banerjee, A. C. Scheinost, and K. Kusel. (2010) Impact of biostimulated redox processes on metal dynamics in an iron-rich creek soil of a former uranium mining area. *Environ Sci Technol.*, **44**, 177-183.
- Childers, S. E., S. Ciuffo, and D. R. Lovley. (2002) *Geobacter metallireducens* accesses insoluble Fe(III) oxide by chemotaxis. *Nature*, **416**, 767-769.
- Cornell, R. M. and U. Schwertmann. (1996) *The Iron Oxides: Structure, Properties, Reactions, Occurrence and Uses*. VCH, New York, NY.
- Dumont, M. G. and J. C. Murrell. (2005) Stable isotope probing - linking microbial identity to function. *Nat Rev Microbiol.*, **3**, 499-504.
- Frenzel, P., U. Bosse, and P. H. Janssen. (1999) Rice roots and methanogenesis in a paddy soil: ferric iron as an alternative electron acceptor in the rooted soil. *Soil Biol Biochem.*, **31**, 421-430.
- Fukuhara, H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto, and O.a.r. group. (2002) Spring red snow phenomenon 'Akashibo' in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to the distribution of invertebrates in red snow. *Verh Internat Verein Limnol.*, **28**, 1645-1652.
- 福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 菊池義昭, 山本裕子, 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 —. *陸水学会誌*, **67**, 81-93.
- Hengstmann, U., K. J. Chin, P. H. Janssen, and W. Liesack. (1999) Comparative phylogenetic assignment of environmental sequences of genes encoding 16S rRNA and numerically abundant culturable bacteria from an anoxic rice paddy soil. *Appl Environ Microbiol.*, **65**, 5050-5058.
- Hori, T., A. Muller, Y. Igarashi, R. Conrad, and M. W. Friedrich. (2010) Identification of iron-reducing microorganisms in anoxic rice paddy soil by ^{13}C -acetate probing. *ISME J.*, **4**, 267-278.
- Hori, T., M. Noll, Y. Igarashi, M. W. Friedrich, and R. Conrad. (2007) Identification of acetate-assimilating microorganisms under methanogenic conditions in anoxic rice field soil by comparative stable isotope probing of RNA. *Appl Environ Microbiol.*, **73**, 101-109.
- Joynt, J., M. Bischoff, R. Turco, A. Konopka, and C. H.

- Nakatsu. (2006) Microbial community analysis of soils contaminated with lead, chromium and petroleum hydrocarbons. *Microb Ecol.*, **51**, 209-219.
- 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.
- Komlos, J., R. K. Kukkadapu, J. M. Zachara, and P. R. Jaffe. (2007) Biostimulation of iron reduction and subsequent oxidation of sediment containing Fe-silicates and Fe-oxides: effect of redox cycling on Fe(III) bioreduction. *Water Res.*, **41**, 2996-3004.
- Liesack, W., S. Schnell, and N. P. Revsbech. (2000) Microbiology of flooded rice paddies. *FEMS Microbiol Rev.*, **24**, 625-645.
- Lovley, D. R. (1991) Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Microbiol Rev.*, **55**, 259-287.
- Lovley, D. R., J. L. Fraga, J. D. Coates, and E. L. Blunt-Harris. (1999) Humics as an electron donor for anaerobic respiration. *Environ Microbiol.*, **1**, 89-98.
- Lovley, D. R., D. E. Holmes, and K. P. Nevin. (2004) Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. *Adv Microb Physiol.*, **49**, 219-286.
- Lovley, D. R. and E. J. Phillips. (1986) Availability of ferric iron for microbial reduction in bottom sediments of the freshwater tidal Potomac river USA. *Appl Environ Microbiol.*, **52**, 1472-1480.
- Lovley, D. R. and E. J. Phillips. (1987) Rapid Assay for Microbially Reducible Ferric Iron in Aquatic Sediments. *Appl Environ Microbiol.*, **53**, 1536-1540.
- Lovley, D. R. and E. J. Phillips. (1988) Novel Mode of Microbial Energy Metabolism: Organic Carbon Oxidation Coupled to Dissimilatory Reduction of Iron or Manganese. *Appl Environ Microbiol.*, **54**, 1472-1480.
- Lueders, T. and M. Friedrich. (2000) Archaeal population dynamics during sequential reduction processes in rice field soil. *Appl Environ Microbiol.*, **66**, 2732-2742.
- Nevin, K. P. and D. R. Lovley. (2002a) Mechanisms for accessing insoluble Fe(III) oxide during dissimilatory Fe(III) reduction by *Geothrix fermentans*. *Appl Environ Microbiol.*, **68**, 2294-2299.
- Nevin, K. P. and D. R. Lovley. (2002b) Mechanisms for Fe(III) Oxide Reduction in Sedimentary Environments. *Geomicrobiol J.*, **14**, 141-159.
- Noll, M., D. Matthies, P. Frenzel, M. Derakshani, and W. Liesack. (2005) Succession of bacterial community structure and diversity in a paddy soil oxygen gradient. *Environ Microbiol.*, **7**, 382-395.
- Radajewski, S., P. Ineson, N. R. Parekh, and J. C. Murrell. (2000) Stable-isotope probing as a tool in microbial ecology. *Nature*, **403**, 646-649.
- Radajewski, S., I. R. McDonald, and J. C. Murrell. (2003) Stable-isotope probing of nucleic acids: a window to the function of uncultured microorganisms. *Curr Opin Biotechnol.*, **14**, 296-302.
- Reguera, G., K. D. McCarthy, T. Mehta, J. S. Nicoll, M. T. Tuominen, and D. R. Lovley. (2005) Extracellular electron transfer via microbial nanowires. *Nature*, **435**, 1098-1101.
- Roden, E. E. (2006) Geochemical and microbiological controls on dissimilatory iron reduction. *C R Geosci.*, **338**, 456-467.
- Roden, E. E. and R. G. Wetzell. (2003) Competition between Fe(III)-reducing and methanogenic bacteria for acetate in iron-rich freshwater sediments. *Microb Ecol.*, **45**, 252-258.
- Scheid, D., S. Stubner, and R. Conrad. (2004) Identification of rice root associated nitrate, sulfate and ferric iron reducing bacteria during root decomposition. *FEMS Microbiol Ecol.*, **50**, 101-110.
- Treude, N., D. Rosencrantz, W. Liesack, and S. Schnell. (2003) Strain FAc12, a dissimilatory iron-reducing member of the *Anaeromyxobacter* subgroup of Myxococcales. *FEMS Microbiol Ecol.*, **44**, 261-269.
- Weber, K. A., L. A. Achenbach, and J. D. Coates. (2006a) Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction. *Nat Rev Microbiol.*, **4**, 752-764.
- Weber, K. A., M. M. Urrutia, P. F. Churchill, R. K. Kukkadapu, and E. E. Roden. (2006b) Anaerobic redox cycling of iron by freshwater sediment microorganisms. *Environ Microbiol.*, **8**, 100-113.
- Winch, S., H. J. Mills, J. E. Kostka, D. Fortin, and D. R. Lean. (2009) Identification of sulfate-reducing bacteria in methylmercury-contaminated mine tailings by analysis of SSU rRNA genes. *FEMS Microbiol Ecol.*, **68**, 94-107.
- 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. 陸水学会誌, **65**, 181-191.
- 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, 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との関わり —. 陸水学会誌, **67**, 209-217.
- Yao, H., R. Conrad, R. Wassmann, and H. U. Neue. (1999) Effect of soil characteristics on sequential reduction and methane production in sixteen rice paddy soils from China, the Philippines, and Italy. *Biogeochemistry.*, **47**, 269-295.
- 矢田浩 (2005) 鉄理論=地球と生命の奇跡, 講談社, 東京.

南極の赤雪：微生物生態系の実体

福井 学¹⁾

2011年12月28日受付, 2012年1月18日受理

本稿では、南極で観察される赤雪を微生物生態系として捉えて概説する。藻類を主体とする赤雪現象においては、緑藻類とともに藻類による光合成産物を利用する好冷性ないし耐冷性の従属栄養細菌からなる系が成立している。一方、東南極テイラー氷河で発見された『血の滝』と呼ばれる現象においては、氷床下湖ブライン中で硫黄サイクルと鉄の酸化過程を伴った微生物生態系が成立している。

Microbial ecosystems in Antarctic red snow

Manabu Fukui¹

This article outlines two types of microbial ecosystems associated with red snow in Antarctica. One is blooming by astaxanthin-producing green algae which supply their photosynthesis products to psychrophilic and/or psychrotolerant heterotrophic microorganisms. Another is “Blood fall” by oxidized iron as the result of microbial reaction coupled with a catalytic sulfur cycle yielding a subglacial ferrous brine beneath Taylor Glacier, an outlet glacie of the East Antarctic Ice Sheet.

キーワード：南極, 赤雪, 微生物群集

Antarctica, Red snow, Microbial Community

1. はじめに

赤雪は彩雪現象の一つで、高山・亜高山域、高緯度域等の寒冷圏において発生することが知られている。その呈色要因は、2大別される：1) 緑藻由来のカロチノイド色素アスタキサンチンに起因するもの（藻類赤雪）；2) 酸化鉄に起因するもの（酸化鉄赤雪）。南極の環境は、低温、乾燥、夏期における強紫外線、貧栄養等で特徴付けられ、生物にとっては極限環境である。しかし、いずれの赤雪現象も、南極において観察されている。特に、藻類赤雪に関しては、古くから知られ、主に、構成藻類の記載的な報告がなされている（Ling, 1996）。一方、酸化鉄赤雪に関して、最近、東南極域のテイラー氷河において『血の滝』と呼ばれる現象が発見されている（Mikucki et al., 2009）。

本稿では、南極の赤雪に関して、微生物生態系として捉えた実体について、いくつかの例を挙げながら概観する。

2. 藻類赤雪微生物生態系

南極域の藻類赤雪は、夏期の雪氷が融解する時期において発生することが知られている。赤雪に含まれる緑藻細胞内には、高濃度に赤色色素アスタキサンチンが含まれる。アスタキサンチンは、過剰な紫外線に対して細胞内DNA損傷等を防御するシールドの役割を果たしていると考えられている。

こうした藻類赤雪は、南極の沿岸地域に広く分布しており、その環境の有害性にも関わらず、局所的に高い一次生産が行われているかの印象を与える。こうした雪氷藻類のブルーム時には、高い二酸化炭素取り込み速度が観察されている（Williams et al., 2003）。これらのことは、南極沿岸地域の陸上生態系において、雪氷藻類は一次生産者として重要な位置を示している。しかし、一般的に雪氷中に含まれる栄養塩類は藻類の増殖を支えるには低濃度である場合が多い。では、南極の雪氷上で藻類はどのようなメカニズムで増殖し、また、赤雪中にはどのような微生物生態系が形成されているのであろうか？

ここにリュッツホルム湾ラングホブで発見された藻類赤雪微生物生態系の実体像（Fujii et al., 2010）を紹介する。沿岸地域ラングホブの雪鳥沢は風衝生態系であり、南極特別保護地区に指定されている

1) 北海道大学 低温科学研究所

¹ Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

E-mail: my-fukui@pop.lowtem.hokudai.ac.jp



図1：南極リュッツホルム湾ラングホブデのやつで沢で観察された赤雪現象（2006年1月26日撮影）

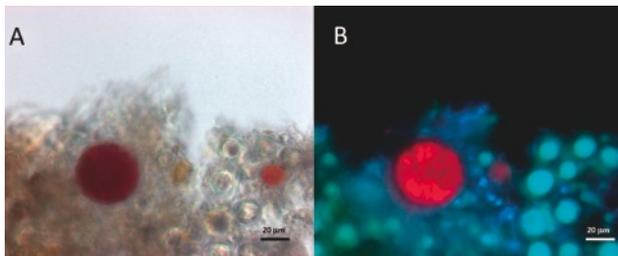


図2：やつで沢から採取された赤雪の顕微鏡写真（藤井正典撮影）。A) 透過光像，B) DAPI染色後UV励起落斜蛍光像。

(ASPA141)。雪鳥沢には、蘚苔類が繁茂しており、ユキドリの営巣地にもなっている。赤雪は沢沿いの雪田表面に観察される。また、その北側のやつで沢でも発見されている（図1）。顕微鏡観察（図2A）及び赤雪から直接抽出したDNAの18S rDNAの解析から、球状の赤色細胞（直径10-40 μm ）は *Chlorophyta* 門に属していた。系統解析の結果、赤雪構成藻類は単一種ではなく、数種であった：*Chlamydomonas nivalis* (AF514409) や *Chlorella* sp. (AF514413) に近縁種。また、同じ場所でも発生年次によっても構成種が異なることが明らかとなっている。HPLCによる赤雪色素分析の結果、トランス-アスタキサンチンが検出されている。また、他の色素として、クロロフィルbやフェオフェチンも検出されている。

赤雪の顕微鏡観察から藻類細胞周辺にバクテリアが分布していた（図2B）。16S rDNAを標的としたPCR-DGGEおよびクローン解析から、最頻出種は *Hymenobacter* 種であった。*Hymenobacter* 属の数株は、これまで種々の環境（大気、草地土壌、砂漠、永久凍土、南極氷河など）から単離されている（Baik et al., 2006; Buczolits et al., 2006; Buczolits et al., 2002;

Kim et al., 2008; Klassen et al., 2008; Zhang et al., 2008; Zhang et al., 2007)。この属のメンバーは、赤色ないしピンク色のカロチノイド色素を生成することで知られている（Klassen et al., 2008）。ラングホブデで発見された赤雪中のアスタキサンチンには、雪氷藻類以外にも *Hymenobacter* 由来のものも含まれている可能性がある。こうした色素を有することにより、雪氷表面において *Hymenobacter* は過剰な紫外線に対して耐性であるようだ。*Hymenobacter* 属の既知の単離株のすべてが好氣的従属栄養性で、窒素固定能を有していない。

では、ラングホブデの赤雪雪氷藻類はどこから栄養塩を得ているのであろう？ 現場白雪における NO_3^- および NH_4^+ 濃度は、それぞれ約 $1 \mu\text{M}$ および $5 \mu\text{M}$ であり、雪氷藻類ブルームを支えるレベルではなかった。一方、生物学的窒素固定遺伝子のPCR検出を行ったところ、検出されなかった。なんらかの経路で外部から栄養塩が供給されたのではないかと考える方が自然である。そこで、赤雪藻類の窒素安定同位体比を測定したところ、リュッツホルム湾地帯の陸地土壌、湖成堆積物（氷河湖、汽水湖、塩湖）および海洋堆積物に比して、 ^{15}N が濃縮されていた（高野未発表データ）。また、リュッツホルム湾スカーレン、スカルスネスおよびラングホブデの海洋ケイソウ化石を含む全体の一次生産者の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{bulk}}$) は、それぞれ $< +6.1\%$ 、 $< +6.7\%$ 、 $< +4.7\%$ であった（高野未発表データ）。 ^{15}N は、食物網の栄養段階で段階的 ($+3.4\%$) に濃縮されることが知られている（DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Post, 2002; Zanden and Rasmussen, 1999）。ヤツデ沢は急峻な地形であるため、アデリーペンギンはアクセス不可能である一方、空中を自由に飛翔可能なユキドリは可能である。

事実、この地域はユキドリの営巣地である。赤雪ブルームの栄養塩供給源として、沿岸海洋で生産された一次生産物起源を餌としているユキドリの糞であることが容易に想像できる。この地域の海洋性ケイソウの¹⁵N平均値は+5.8±1.0‰であり、この値を一次生産者、食物網の栄養レベルで段階的に+3.4‰濃縮されるとすると、赤雪の¹⁵N値からその栄養レベルは3.5~3.6と推定される。すなわち、リッツホルム湾沿岸海洋生態系を食物網を通して動物プランクトンを餌にしたユキドリは、飛翔してヤツデ沢の雪田に糞をして、雪氷藻類の栄養塩として供給していることが示唆される。

以上のことから、南極で観察される雪氷藻類の赤雪現象は、微生物生態系として以下のように特徴付けられる(図3)。1) 沿岸海洋生態系に支えられている。2) 夏期雪氷表面が融解した場所に海鳥の糞由来の栄養塩が供給される。3) 強紫外線から防御機構として細胞内にアスタキサンチンを高濃度に産生する。4) 藻類が生産した有機物を利用する好冷性ないし耐冷性の従属栄養バクテリアを伴う。

3. 『血の滝』微生物生態系

東南極マックマード・ドライバー地帯のテイラー氷河で発見された『血の滝』(Blood fall)は、広義で赤雪現象である。その存在は、1900年代初頭から知られていたものの、発生メカニズムに関する科学的メスが入ったのは近年のことである(例えば、Mikuchi and Priscu, 2007)。

『血の滝』は、テイラー氷河の末端部のホールにおいて氷床下湖からの流出水が空気に曝された箇所を観察される特異的な現象である。南極には岩盤と氷床との間に氷床下湖の存在が知られている。大陸奥部では大気由来の氷床が地熱等で融解して形成されたポストーク湖は、数十万年から100万年にわたって液体の水が封じ込めら

れているため、特異的な生態系が形成されていると考えられている(Tulaczyk and Hossainzadeh, 2011)。一方、大陸沿岸部のテイラー氷河の氷床下湖の成因はポストーク湖と異なり、海水由来であることが示されている(Hubbard et al., 2004)。この氷床下湖は氷表面から400m深に存在し、光は届かない。湖水は、海水が凍結する際に塩類や有機物等が排出されたブラインであり、海水が濃縮されたものである(Mikucki et al., 2009; 表1)。湖水中の溶存酸素は検出されず、硫酸塩と2価鉄に富んでいる。2価鉄の由来として、氷河流動によって岩盤から削り取られた3価鉄によるものと考えられている。このことは、湖水が2価鉄に富んでいることと矛盾する。また、硫化物は検出されていない。

湖水の硫酸塩、水および鉄の同位体比、細菌数、チミジン取り込み速度およびアデノシン5リン酸ホスホ硫酸(APS)還元酵素遺伝子による微生物群集解析により、図4に示すような微生物生態系が存在することが示唆されている。ブライン中に含まれる硫酸塩の異化的および同化的硫酸還元作用により有機物が分解される。しかし、その産物は硫化物に至らず、硫黄の中間体化合物である。一方、還元された硫黄化合物は、北極海で単離された好冷性の化学独立栄養硫黄酸化細菌 *Thiomicros-*

表1：血の滝のブライン流出水中の生物地球化学パラメーター (Mikucki et al. (2009) より作成)

温度	-5.2°C
pH	6.2
酸化還元電位	90 mV
溶存酸素	検出されず
溶存無機炭素	55 mM
溶存有機炭素	420 μM
溶存無機窒素	94 μM (100%が ³ NH ₄ ⁺)
全鉄	3.45 mM (97%以上が ² 価鉄)
硫酸塩	50 mM
塩化物	1375 mM
全細胞数	6 × 10 ⁴ ml ⁻¹
チミジン取り込み速度	1.9 × 10 ⁻⁴ nM Tdr day ⁻¹
Δ ¹⁴ C (溶存無機炭素)	-993 ± 1 ‰
δ ³⁴ S (硫酸塩)	21.0 ± 0.4 ‰
Δ ³³ S (硫酸塩)	0.08 ‰
δ ¹⁸ O (硫酸塩)	3.3 ± 0.8 ‰
δ ¹⁸ O (H ₂ O)	-39.5 ± 0.1 ‰
δ ⁵⁶ Fe	-2.60 ± 0.5 ‰

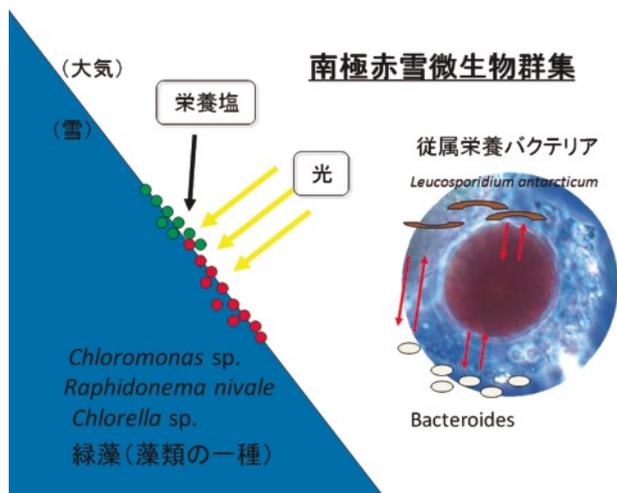


図3：南極における赤雪微生物生態系の模式図

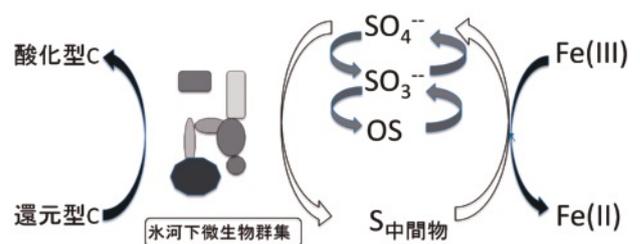


図4：『血の滝』現象における氷床下湖ブライン中で発達した微生物生態系の硫黄及び鉄サイクルの模式図 (Mikucki et al. (2009) の図を基に作成)

prira arctica (Knittel et al., 2004) に近縁種によって酸化されて、最終的に硫酸塩が生成される。また、3価鉄を電子受容体として用いる嫌氣的耐冷性 *Geopsychrobacter electrodiphilus* (Holms et al., 2004) や酸化鉄を用いて元素状硫黄、亜硫酸、チオ硫酸塩を不均化反応する嫌氣的耐冷性 *Desulfocapsa sulfoexigens* (Finster et al., 1998) の近縁種が見つかった。ここで注目すべきは、ブライン中の微生物群集が一連の反応の過程において、最終電子受容体として3価鉄から2価鉄への還元が硫黄化合物の酸化を伴っており、この硫黄サイクルそのものが電子のシャトルとして機能していることである (Mikucki et al., 2009)。

鉄還元の結果、氷床下湖のブライン中の2価鉄（溶解）が卓越し、氷河の末端部のホールから流出したことにより大気から供給される酸素で自然酸化した結果、『血の滝』現象が生じたと考えられている。しかし、2価鉄から3価鉄の酸化の際、微生物による鉄酸化も考えられ、尾瀬で認められるアカシボ現象 (Kojima et al., 2010) との共通点も存在するであろう。

『血の滝』現象における氷床下湖内で生じる2価鉄が卓越する海水は、新原生代（10億年～5億4200万年前）の地球において、2価鉄に富む海洋と類似しており、その形成メカニズムや全球凍結時代の微生物生態系の理解に繋がると期待される。

4. おわりに

南極の赤雪現象は古くから知られているものの、そのメカニズムや微生物生態系については詳細な解析がなされていない。赤雪現象はアルベドを下げる効果があり、雪氷融解を加速させる。そのため、赤雪現象発生メカニズムを微生物生態系として捉えて解明することは重要である。今後、現場での観測を積み重ねながら、メタゲノム解析、安定同位体を用いたトレーサー解析、また、新規微生物の単離等により、包括的理解が期待される。

引用文献

- Baik, K., C. Seong, E. Moon, Y.-D. Park, H. Yi and J. Chun (2006) *Hymenobacter rigui* sp. nov., isolated from wetland freshwater. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **56**, 2185–2192.
- Buczolits, S., E. Denner, P. Kaempfer and H.-J. Busse (2006) Proposal of *Hymenobacter norwichensis* sp. nov., classification ‘*Taxeobacter ocellatus*’, ‘*Taxeobacter gelupurpurascens*’ and ‘*Taxeobacter chitinovorans*’ as *Hymenobacter ocellatus* sp. nov., *Hymenobacter gelupurpurascens* sp. nov. and *Hymenobacter chitinovorans* sp. nov., respectively, and emended description of the genus *Hymenobacter* Hirsch et al. 1999. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **56**, 2071–2078.
- Buczolits, S., E. Denner, D. Vybiral, M. Wieser, P. Kaempfer and H.-J. Busse (2002) Classification of three airborne bacteria and proposal of *Hymenobacter aerophilus* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **52**, 445–456.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **45**, 341–351.
- Finster, K., W. Liesack and B. Thamdrup (1998) Elemental sulfur and thiosulfate disproportionation by *Desulfocapsa sulfoexigens* sp. nov., a new anaerobic bacterium isolated from marine surface sediment. *App. Environ. Microbiol.*, **64**, 119–129.
- Fujii, M., Y. Takano, H. Kojima, T. Hoshino, R. Tanaka, and M. Fukui (2010) Microbial community structure, pigment composition, and nitrogen source of red snow in Antarctica. *Microb. Ecol.*, **59**, 466–475.
- Holmes, D., J. Nicoll, D. Bond and D. Lovley (2004) Potential role of a novel psychrotolerant member of the Family *Geobacteraceae*, *Geopsychrobacter electrodiphilus* gen. nov. sp. nov., in electricity production by a marine sediment fuel cell. *App. Environ. Microbiol.*, **70**, 6023–6030.
- Kim, K.-H., W.-T. Im and S.-T. Lee (2008) *Hymenobacter soli* sp. nov. isolated from grass soil. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **58**, 941–945.
- Klassen, J. and J. Foght (2008) Differences in carotenoid composition among *Hymenobacter* and related strains support a tree-like model of carotenoid evolution. *App. Environ. Microbiol.*, **74**, 2016–2022.
- Knittel, K., J. Kuever, A. Meyerdierks, R. Meinke, R. Amann and T. Brinkhoff (2005) *Thiomicrospira arctica* sp. nov. and *Thiomicrospira psychrophila* sp. nov., psychrophilic, obligately chemolithoautotrophic, sulfur-oxidizing bacteria isolated from marine Arctic sediments. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **55**, 781–786.
- Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Syst. App. Microbiol.*, **32**, 429–437.
- Ling, H. (1996) Snow algae of the Windmill Island region, Antarctica. *Hydrobiol.*, **336**, 99–106.
- Mikucki, J. and J. Priscu (2007) Bacterial diversity associated with blood fall, a subglacial outflow from the Taylor Glacier, Antarctica. *App. Environ. Microbiol.*, **73**, 4209–4039.
- Mikucki, J., A. Pearson, D. Johnston, A. Turchyn, J. Farquhar, D. P. Schrag, A. Anbar and J. Priscu and P. Lee (2009) A contemporary microbially maintained subglacial ferrous “ocean”. *Science*, **324**, 397–400.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1135–1140.
- Sigert, M., J. Ellis-Evans, M. Tranter, C. Mayer, J. Petie, A. Salamatin and J. Priscu (2001) Physical, chemical and biological processes in Lake Vostok and other Antarctic subglacial lakes. *Nature*, **416**, 603–609.

- Tulaczyk, S. and S. Hossainzadeh (2011) Antarctica's deep frozen "lakes". *Science*, **331**, 1524-1525.
- Williams, W., H. Gorton and T. Vogelmann (2003) Surface gas exchange processes of snow algae. *Proc. Natl. Acad. of Sci. USA*, **100**, 562-566.
- Zanden, M. and J. Rasmussen (1999) Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and trophic position of aquatic consumers. *Ecol.*, **80**, 1395-1404.
- Zhang, G., F. Niu, H.-J. Busse, X. Ma, W. Liu, M. Dong, H. Feng, L. An and G. Cheng (2008) *Hymenobacter psychrotolerans* sp. nov., isolated from the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **58**, 1215-1220.
- Zhang Q., C. Liu, Y. Tang, G. Zhou, p. Shen, C. Fang and A. Yokota (2007) *Hymenobacter xinjiangensis* sp. nov., a radiation-resistant bacterium isolated from the desert of Xinjiang, China. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **57**, 1752-1756.

クリオコナイトと氷河の暗色化

竹内 望¹⁾

2012年1月12日受付, 2012年1月18日受理

クリオコナイトとは、氷河の雪水中に含まれる暗色の物質である。主に大気由来の鉱物粒子と雪氷上で繁殖する微生物、その他の有機物で構成され、これらは糸状のシアノバクテリアが絡まりあってクリオコナイト粒という粒状の構造体を形成している。クリオコナイトは氷河表面のアルベドを低下させ、氷河の融解を促進する効果をもつ。クリオコナイトは世界各地の氷河にみられる物質である一方、その量や特性、構成する微生物は氷河によって異なる。近年グリーンランドや一部の山岳氷河で、裸氷域のアルベドが低下していることが報告され、その原因としてクリオコナイトの量の増加があげられている。このような変化は、現在の地球規模の気候変動が、氷河生態系にも大きな影響を与えていることを示唆している。

Cryoconite and darkening process of glaciers

Nozomu Takeuchi¹

Cryoconite is dark-colored material on snow and ice of glaciers. It consists of windblown mineral particles, cold-adapted microbes, and organic matter derived from the microbes. They usually form small spherical aggregates known as cryoconite granules, whose spherical shape is maintained by filamentous cyanobacteria. Cryoconite substantially reduces albedo of the glacier surface and accelerates its melting. Although cryoconite can commonly be found on glaciers over the world, its abundance and characteristics vary among glaciers. Recently, studies have revealed that ice surface albedo of Greenland Ice Sheet and some other mountain glaciers significantly decreased. One of the possible causes of this albedo reduction is increase of cryoconite abundance on the glacier surface. The change of cryoconite abundance may be understood as response of glacier ecosystems to global environmental change, such as climate warming.

1. はじめに

19世紀末、スウェーデンの探検家 A. E. ノルデンショルドは、グリーンランドを探検中、氷床の表面に水がたまってきた多数の円柱状の穴を発見する (Nordenskjöld, 1872)。当時スウェーデン王立科学アカデミーの鉱物学の教授だったノルデンショルドは、北極海の北東航路をはじめ横断した探検家として知られているがグリーンランドを始め数多くの北極域の探検を行い、1870年、グリーンランド氷床の中西部ディスコ湾周辺を探検中、氷床上のキャンプで寝ていると、テントの下から水がしみこみ寝袋がぬれてしまうことがたびたびあった。その原因は、テントの下の氷にあいたいくつもの水のたまってきた穴であった。寝ている間に氷が融けて、テントが穴の

中の水につかってしまったのである。穴にたまった水は非常にきれいで、そのまま飲料水や食事の水に利用することができた。その穴は、直径数十センチ、深さ30-60センチほどで、穴の底には黒い沈殿物が沈んでいる。ノルデンショルドは、この穴の沈殿物に興味をもった。純水な氷の塊である氷床の上に、なぜこのような黒い物質が存在するのか。周囲は一面の氷原で裸地は存在しない。この沈殿物は、いったいどこからきたものなのか。この未知の物質にノルデンショルドは、氷(クリオ)のダスト(コニーデ)という意味をもつクリオコナイトという名を付ける。ノルデンショルドは沈殿物が氷床に落ちた微小隕石ではないかとはじめは考えたが、この沈殿物をもちかえり鉱物成分を分析したところ、主な成分は風に運ばれてきた鉱物粒子であることがわかった。しかし沈殿物を顕微鏡で見ると含まれていたのは鉱物粒子だけではなかった。そこには驚くべきことにさまざまな微生物が大量に含まれていた。これらの微生物は雪氷上で繁殖する特殊な藻類やバクテリアだったのである。

1) 千葉大学大学院理学研究科地球科学コース

¹ Department of Earth Sciences, Graduate School of Science, Chiba University
E-mail: ntakeuch@faculty.chiba-u.jp

それから140年がたった現在、ノルデンショルドが調査を行ったグリーンランド西岸域に再び注目が集まりつつある。近年の地球温暖化が顕在化するに従い、グリーンランド氷床に様々な変化が現れ始めたのである (e.g. Tedesco et al., 2011)。グリーンランド氷床西岸域は、夏になると裸氷が露出し氷床の中でも融解が最も顕著な場所でもある。近年の衛星画像の観測から、このグリーンランド西部の氷床の表面に黒くくすんだ場所、暗色域が出現することが明らかになった (図1, Wientjes and Olemans, 2010)。この暗色域の原因を調べた結果、表面に堆積した黒い物質クリオコナイトであることがわかった (Wientjes et al., 2011)。ノルデンショルドが見つけた穴の底のクリオコナイトが、今氷床の裸氷域の表面全域に広がり始めたのである。クリオコナイトによる表面の暗色化は、融解に大きな影響をおよぼす。黒い色は太陽光を吸収し、氷の融解を促進する効果があるからである。なぜグリーンランド氷床表面に、クリオコナイトが広がり始めたのか。このプロセスには、クリオコナイトの構成物である雪氷微生物が大きく関与している可能性がある。この暗色化を理解するには、氷河という物理システムとそこに生息する生物群集の生態を理解しなくてはならない。地球規模で環境が変わりはじめている今、グリーンランドをはじめとして、世界の氷河でいったい何が起ころうとしているのか。この論文では、クリオコナイトに注目して氷河の暗色化のメカニズムに迫りたい。

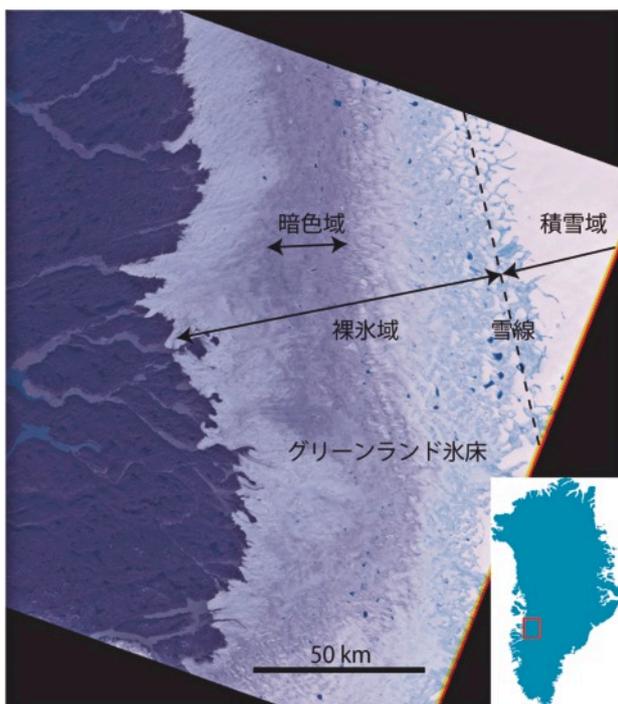


図1：グリーンランド氷床西部の衛星写真。裸氷域に現れた暗色域を示した。(Landsat7 ETM+, Band1, 2, 3, 2000.8.23)

2. 氷河の融解とアルベド

現在の地球表面に存在する氷河や氷床の大きさは、水の重量にして約28,000兆トン、地球の全水量の約2%にあたる。その氷の90%は南極氷床、9%がグリーンランド氷床、のこりのわずか1%が山岳氷河として存在する。これらの氷河や氷床は、陸上に降った雪が数百年から数十万年の間堆積して形成されたものである。雪が長い間解けずに積もりつづけると、深いところでは雪の重みで氷となり、その氷は重力をうけてゆっくり変形しながら低い方へと流れる (図2)。標高が下がれば気温は高くなるので、流れた氷はやがて表面に露出し融け始める。したがって、氷河の表面は上流部と下流部で大きく異なり、上流部の表面は雪、下流部は氷である。年間の降雪量が融解量を上回る上流部を涵養域、融解量の方が大きい下流部を消耗域、降雪量と融解量が等しくなる標高を平衡線と呼ぶ (図2)。上流から下流にかけてのこの氷河の構造は、氷河の縮小や微生物の生態を考える上で重要な意味を持つ。

近年の地球規模の気温の上昇いわゆる地球温暖化は、世界各地の氷河を縮小させている。一般に氷河を融解させる熱エネルギーは、大気からの伝導熱である顕熱、水蒸気が凝結する時に解放される潜熱、太陽や雲からの放射熱の三つである。地球温暖化による氷河の融解は、気温の上昇による顕熱の増加によるものと考えられる。しかし、実際に三つの熱源の中で氷河の融解に最も大きく寄与する熱は、多くの氷河では放射熱である。その放射熱の入力量をきめる重要なパラメータが、表面アルベドである。アルベドとは、入射光エネルギーに対する反射光エネルギーの比、つまり日射の反射率である。氷河表面への放射熱を決めるアルベドが氷河融解に与える影響は、地球温暖化の影響よりも大きいこともありうる。

雪と水のアルベドは、白く見える通り普通は非常に高いが、表面の物理的な条件によって大きく変化する。例えば、積雪の表面の近赤外線部分のアルベドは、積雪粒子の粒径に大きく影響を受ける (e.g. Warren and Wiscombe, 1980)。新雪では粒子の粒径は非常に小さくア

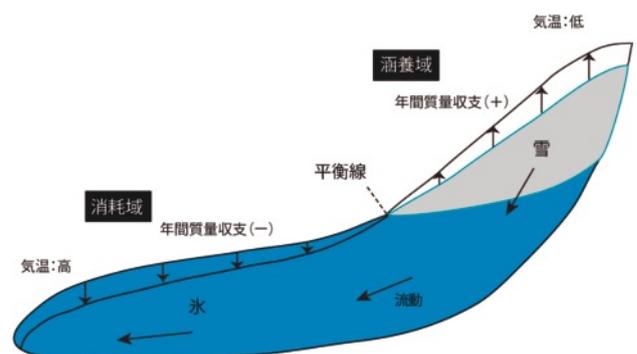


図2：氷河の断面図と標高による質量収支の違い。

ルベドは高いが、一旦融け始めたざらめ雪では粒径は大きくアルベドも比較的低い。もうひとつアルベドに大きく影響する要因が、雪水中に含まれる不純物である (Warren and Wiscombe, 1980)。不純物は特に可視域の波長の反射率に影響する。雪氷に含まれる不純物には様々なものがあるが、中でも最近アルベドへの影響として研究が進んできているのが黒色炭素 (BC) いわゆる煤と、風送ダストとよばれる鉱物粒子である (Warren and Wiscombe, 1980)。黒色炭素は、化石燃料の燃焼時に排出される人為起源物質で、その光学的特性から積雪に沈着するとアルベドを下げる効果大きい。ダストは大陸の乾燥域から風で運ばれてくる鉱物粒子で、色は茶色で BC に比べるとそのアルベドに対する効果は小さい。さらにもう一つの重要な不純物が、雪氷微生物である。雪氷微生物は、融解する雪氷表面で条件がそろって繁殖する。微生物細胞そのものは光学的にそれほど大きな吸収をもたないが、微生物の遺体等の有機物は腐植物質へと変化すると光の吸収が増加し、アルベドに大きく影響する (Takeuchi, 2002)。特に氷河の消耗域の水の表面では、サイズの小さい BC やダストなどの不純物は表面を流れる融解水によってほとんど流失してしまうが、微生物は鉱物粒子などとともに黒い集合体を形成するため表面に堆積し、アルベド低下にはもっとも大きな効果をもつ。BC やダストに比べてまだ研究は少ないが、氷河の消耗域の融解を考える上では、表面を覆うこの微生物由来のクリオコナイトが重要になる。

3. クリオコナイトの構造と形成過程

クリオコナイトはどのように形成されるのか。クリオコナイトをよく観察すると、それは単に様々な固形物が集まった沈殿物ではなく、微生物が作り上げた興味深い構造があることがわかる。クリオコナイトの構成物は、主に大気起源の鉱物粒子、雪氷微生物、そしてその微生物に由来する有機物である。全有機物量は乾燥重量では約 1 割ほどであるが、体積比にすると半分以上を占める。クリオコナイトはグリーンランドだけでなく世界各地の氷河消耗域に存在するが、これらの構成物はどの氷河でも同じ粒状の構造を形成している (Takeuchi, 2002)。この粒のことをクリオコナイト粒とよんでいる。粒の大きさは、直径約 2 ミリほどで、硬さは指でつまめば簡単に潰れるほどのものである (Takeuchi et al., 2001)。蛍光顕微鏡で見ると糸状のシアノバクテリアという光合成微生物が絡まりあって、粒の表面を密におおっていることがわかる (図 3)。さらに粒の内部にはバクテリアが分布している。バクテリアはシアノバクテリアの遺体などの有機物に依存しているものと考えられる。つまりこのクリオコナイト粒は単に構成物が物理的に集まったものではなく、シアノバクテリアなどの微生物

物の活動によって形成された微生物複合体なのである (図 4)。氷河上の微生物は、このクリオコナイト粒を形成することによって、融解水の流れの中でも氷河表面にとどまることが可能となり、さらに貧栄養の氷河上でも粒の中の鉱物粒子などから効率的に栄養塩を得ることが

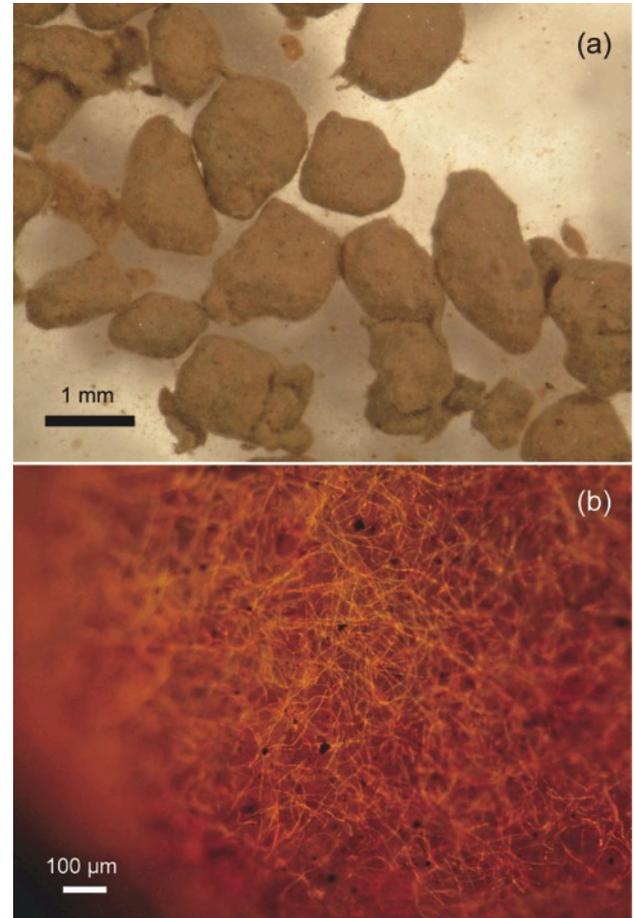


図 3：クリオコナイト粒の写真(a)と蛍光顕微鏡によるクリオコナイト粒の表面の写真(b)。オレンジに光るのは糸状のシアノバクテリア (中国ウルムチ No.1 氷河のクリオコナイト粒, Takeuchi et al., 2010)

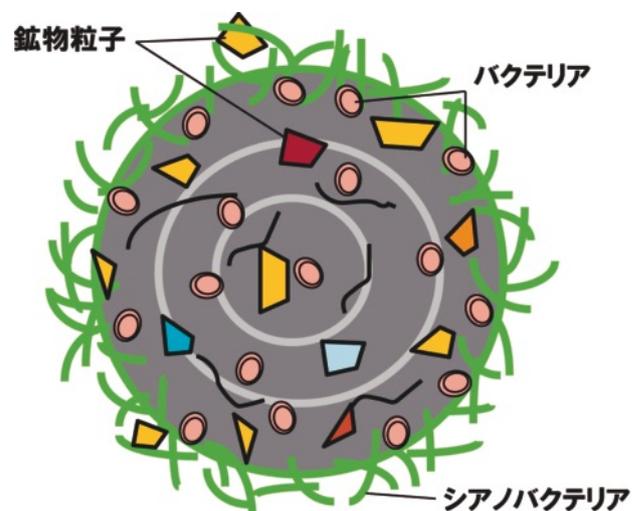


図 4：クリオコナイト粒の断面の模式図。ただし、バクテリア等の数や大きさは、見やすくするために変えているので本来ものと異なる。

できると考えられる。したがって、このクリオコナイト構造は、微生物にとって氷河という環境に適応的な構造であるといえる。

クリオコナイト粒の断面を観察すると、粒内部に興味深い構造を見ることができる(図5a, Takeuchi et al., 2010)。粒の内部には普通、同心円状の層構造が存在する。層の数は平均で3層、多いものでは7層になる。この層は粒の成長にともなう年輪と考えられている。氷河上のシアノバクテリアが繁殖できるのは氷河が融解する夏季の数ヶ月のみである。それ以外の季節は凍結したまま休眠するので粒は成長しない。この季節サイクルが年輪を形成しているのである。層の数から粒の寿命は3年から7年であることがわかる。クリオコナイト粒の中には、さらに複数の同心円を持つものがある(図5b)。この粒は複数の粒が融合して大きな粒になったものである。粒はある程度大きくなると、表面のシアノバクテリアが形を維持できなくなり崩壊する。崩壊した破片からは、再びクリオコナイト粒の形成が始まる。これらの構造から、クリオコナイト粒は数年のサイクルで形成、融合、そして崩壊をくり返していることがわかる。

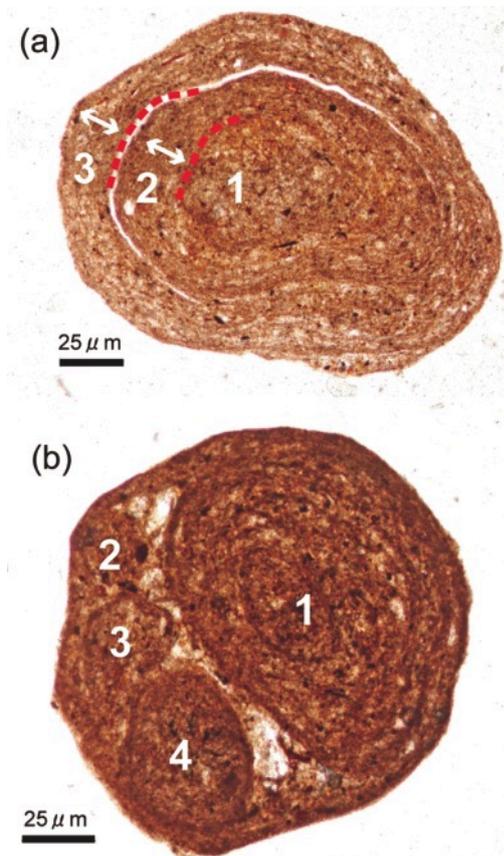


図5：クリオコナイト粒の断面の薄片写真。(a) 同心円の層構造、(b)複数の粒を内部に含む構造。(中国ウルムチ No.1 氷河のクリオコナイト粒, Takeuchi et al., 2010)

4. クリオコナイトホールの形成と崩壊

ノルデンショルドが氷の表面に発見した円柱上の水たまりは、クリオコナイトホールと呼ばれる。クリオコナイトホールは、世界各地の氷河にみられる構造で、氷河の下流部消耗域の裸氷表面に分布する。氷の一部にクリオコナイトが堆積すると、その部分はアルベドが下がるため、日射を吸収し周囲より融解が加速される。その後しばらくすると、クリオコナイトを底にためた円柱状の穴が形成されるのである(図6)。クリオコナイトホールの内部には、クリオコナイト粒を構成するシアノバクテリアやバクテリアなどの微生物をはじめ、他にも様々な生物が生息している。例えば、クマムシやワムシ、地域によってはミジンコやユスリカ、コオリミズが生息している(Takeuchi et al., 2000, Willem and Els, 1994)。これらの生物にとってクリオコナイトホールは、周囲の氷河表面を違って融解水に流されてしまう危険もなく、栄養塩や食物を豊富に得ることのできる安定な生息場所なのである(Wharton, 1985)。したがって、クリオコナイトホールのサイズや寿命などの性質は、氷河上の微生物の生産量や群集構造に関わる重要な条件の一つである。

クリオコナイトホールの深さや寿命はどのように決まるのだろうか。穴の深さは、周囲の氷河表面の融解速度と底の融解速度が等しくなったときに決まる(図6)。

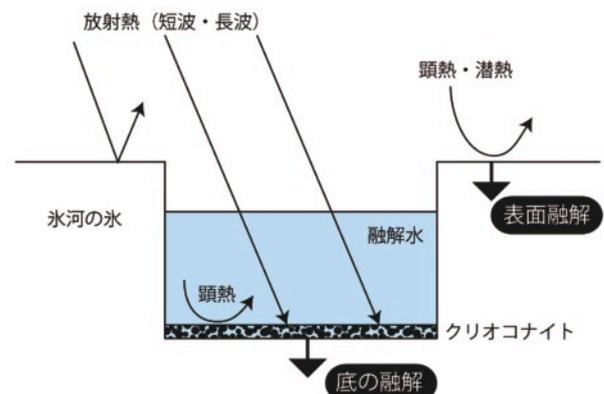
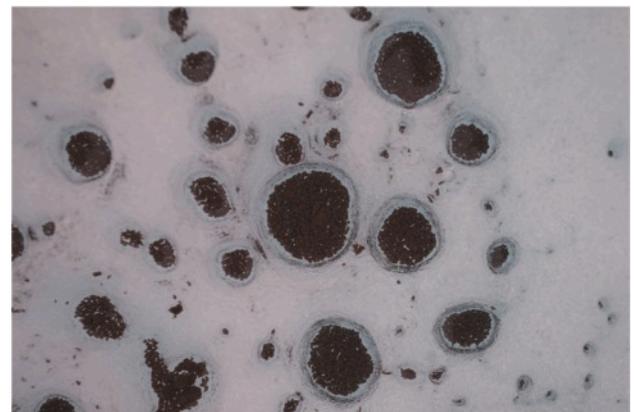


図6：クリオコナイトホール (Longyearbreen Glacier, Svalbard, 2011.8.21) とその形成過程。

氷河表面の融解速度は顕熱、潜熱、放射熱の合計で決まり、一方、底の融解速度は穴にたまった水からの顕熱と、水や氷を透過して底のクリオコナイトに到達する放射熱、クリオコナイト中の微生物の代謝熱の合計で決まる (McIntyre, 1984)。深くなるほど底に到達する放射熱は小さくなるので、二つの速度を等式にした方程式を解けば深さの定常解が求まる。この式から穴の深さは、表面の熱収支に大きく依存することがわかる。微生物の代謝熱の影響は非常に少ないことがわかっている。単純な理解では、顕熱や潜熱が卓越すると浅くなり、放射熱が卓越すると深くなる。たとえば、一つの氷河でも標高が高い場所では、気温が下がるので顕熱が小さくなり、穴は深くなる (Gribbon, 1979)。また一般にヒマラヤなどの低緯度では深さは数センチと浅く、グリーンランドなどの高緯度の氷河では数十センチと深い (Takeuchi et al., 2000; Gribbon, 1979)。温暖化が進めば、顕熱が増加しクリオコナイトホールは浅くなることが予想される。

クリオコナイトホールの寿命は、一般に浅いものほど短く、深いものほど長い。表面の熱収支は毎日の気象条件によって変動するので、それに伴い深さも変動する。そのため、平均的に穴が浅い氷河では、気象条件の変化でさらに浅くなって崩壊してしまうため、寿命は短い (Takeuchi et al., 2000)。このような氷河では、クリオコナイトホールは形成しても数日から数週間で消滅する。主に低緯度の氷河ではこのような傾向があり、クリオコナイトホールは頻繁に形成と崩壊を繰り返す。これに対し平均的に穴が深くなる高緯度の氷河では、多少の気象条件の変化では崩壊することはなく、一度形成されると数ヶ月から数年の寿命を持つ。気温が極端に低い南極のクリオコナイトホールにはさらに独特の特徴がある。南極のドライバレーのクリオコナイトホールの多くは、氷でふたをさされており、夏になってもそのふたが融けて開くことはまれである (Fountain et al., 2004)。穴によっては、数年から数十年の間全くふたが開かず、大気から隔離された空間を作り出している。

氷河の消耗域の表面を広く見た場合、クリオコナイトホールの形成は、アルベドを全体的に高くする効果をもっている (Boggild et al., 2011)。暗色のクリオコナイトそのものはアルベドを低くする効果があるが、深さ数十センチのクリオコナイトホールの底に沈んでしまうと表面からは見えなくなり、全体のアルベドは高くなるのである。しかし、もしそのようなクリオコナイトホールが崩壊すれば、クリオコナイトが表面に広がりアルベドは急激に低下することになる (図7)。気候変動によってもともと安定していたクリオコナイトホールが崩壊することがおきれば、穴の中にあつたクリオコナイトが表面にちらばって氷河が暗色化することになる。したがって、クリオコナイトホールの形成と崩壊の条件は、



図7：クリオコナイトホールが崩壊した氷河表面。黒いクリオコナイトホールのあとが点々と広がっている。(Foxfonna Glacier, Svalbard, 2011.8.23)

氷河全域のアルベドを評価する上で重要になってくる。

クリオコナイトホールの形成のメカニズムは、前述の通り物理的に理解ができるように思えるが、実際には必ずしもすべてのクリオコナイトホールが熱収支で説明できるわけではない。高緯度の氷河でも比較的浅いスバルバードのような氷河もあれば、低緯度でも比較的深いものが観察されることもある。さらに近年の温暖化に伴いクリオコナイトホールの深さは浅くなると予想されるにもかかわらず、ヒマラヤでは深くなっていることも観察されている。実際のクリオコナイトホールの形成と崩壊のメカニズムの理解のためには、熱収支の物理モデルの改良と実験的な研究を行わなくてはならない。

5. クリオコナイトと藻類の群集構造

世界各地の氷河の消耗域表面に堆積するクリオコナイトの量を比較すると、地域によって大きく異なることがわかる (図8)。クリオコナイトの量が比較的多いのは、天山山脈 (Tianshan) や祁連山脈 (Qilian)、ヒマラヤ山脈などのアジア高山域の氷河である。その量は単位面積当たりの乾燥重量で約 300 g m^{-2} である (Takeuchi and Li, 2010)。このような氷河では、氷の表面は一面にクリオコナイトに覆われて、氷そのものはほとんど隠れて見えない (図9)。それに対して、パタゴニア、アラスカ、北極域など高緯度の氷河では、クリオコナイトの量は比較的少ない (図8)。その量は、 100 g m^{-2} 以下である。アジア北部のアルタイ山脈は、その中間の値を示している。このようなクリオコナイトの量の違いは、表面アルベドに大きく影響している。クリオコナイト量の多いアジア高山域の氷河では、アルベドは $0.1-0.2$ と比較的低いのに対し、高緯度の氷河では $0.2-0.4$ と比較的高い。このように世界の氷河の中では、アジアの山岳氷河がクリオコナイトの量が顕著に多く、アルベドも非常に低い。これらの氷河では、クリオコナイトによって氷河の融解が速められていることになる (Koh-

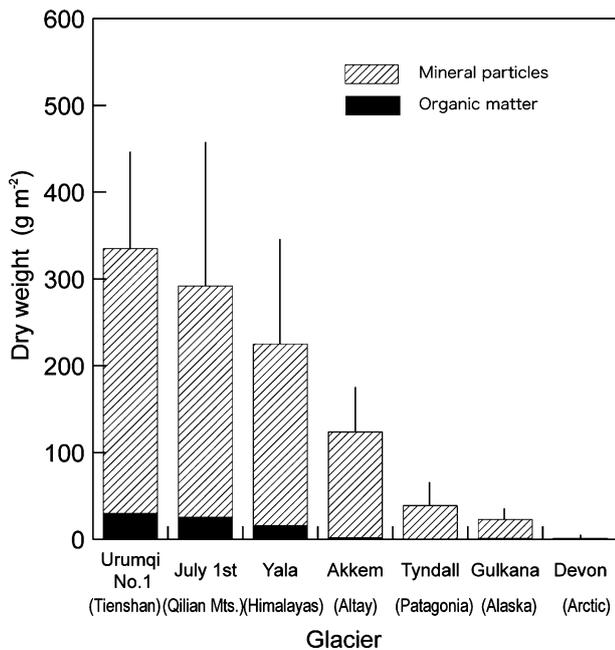


図8：消耗域の面積当たりのクリオコナイトの量（乾燥重量）の水河間の比較。鉱物粒子と有機物のそれぞれの重量も示した。（Takeuchi and Li, 2008）



図9：クリオコナイトに覆われた氷河（中国，ウルムチNo.1氷河，2006.8.3）

shima et al., 1993)。

なぜこのように地域によって氷河表面のクリオコナイトの量が異なるのだろうか。氷河表面のクリオコナイト量は、その構成物である鉱物粒子と有機物のそれぞれの供給量に依存するが、中でもクリオコナイト中の有機物を生産するシアノバクテリアが大きく影響していると考えられる。鉱物粒子は主に大気から供給されるが、一般にそのサイズは非常に小さいために、氷河の消耗域に堆積したとしても融解水によってすぐに流されてしまう。一方、シアノバクテリアは、クリオコナイト粒を形成することによって融解水から流れにくくなり、細かい鉱物粒子や他の物質も氷河上にとどませる効果を持っている。したがって、シアノバクテリアが繁殖できるかどうか、消耗域のクリオコナイト量に大きく影響していると考えられる。

実際にクリオコナイトの多いアジア山岳域の氷河と少

ない高緯度の氷河では、この表面に繁殖するシアノバクテリアのバイオマスに大きな違いがある（Takeuchi et al., 2006a）。藻類のバイオマスを各氷河で比較すると、アジア山岳域の氷河ではシアノバクテリアのバイオマスが高緯度の氷河に比べて顕著に高い傾向にある。高緯度の氷河では、藻類バイオマスそのものはアジア山岳氷河に匹敵するが、その構成はシアノバクテリアではなく緑藻が優占する。このような藻類の群集構造の違いが、クリオコナイトの量に影響している可能性がある。

氷河表面の藻類の群集構造は、何によってきまるのか？ 群集構造に影響を与える要因としては、氷河表面の生物化学的な条件やシアノバクテリアの種の地理分布などが考えられる。アジア山岳氷河では、比較的多くの砂漠起源の炭酸塩鉱物が堆積している。炭酸塩鉱物は、氷河表面のpHを高くする効果があるので、一般にこの地域の氷河では融解水がアルカリ性なる傾向がある。シアノバクテリアは、よりアルカリ性の条件を好むので、このような氷河ではシアノバクテリアが優占することになるのである。また、氷河に繁殖するシアノバクテリアの種は地域によって違いがある。現在アジアにしか生息しないシアノバクテリアが、クリオコナイト粒を効率よく形成する機能をもっているのかもしれない。シアノバクテリアの種の違いが、クリオコナイトの形成量を決めている可能性も考えられる。

6. 氷河の暗色化のメカニズム

グリーンランドの裸氷域表面に近年になって現れた暗色域については、考えられる複数の原因が検討されている（Wientjes and Oerlemans, 2010）。暗色の原因として、表面を流れる融解水の効果、大気由来の鉱物粒子の蓄積、水体内に含まれていた鉱物粒子の露出、雪氷微生物の繁殖がそれぞれ検討された。融解水そのものにはアルベドを低下させる効果があるが、衛星画像の反射率の波長スペクトルから、この暗色域は不純物が原因であることが示された。さらに衛星画像の分析では、暗色域には氷河の流動方向に直交する暗色の縞模様があることがわかった。大気由来の鉱物粒子では、この縞模様は説明できない。縞模様は、氷河の水体内の層構造を反映しているものと考えられる。したがって、暗色域は水体内起源の物質の影響があることがわかった。しかしながら、暗色域から得られた不純物のサンプルの分析の結果、不純物には鉱物粒子だけでなく大量の緑藻とシアノバクテリアが含まれており、さらにクリオコナイト粒構造も形成されていることがわかった（Wientjes et al., 2011）。このことから、微生物が暗色域の形成に関与していることは間違いないことが明らかになったのである。

氷河の消耗域の表面の暗色化は、グリーンランドだけでなく他の地域でも最近になって報告されるようになって

た。例えば、スイスアルプスの氷河では長年にわたり消耗域のアルベドの観測が行われており、その記録は最近になってアルベドが低下していることを示していた (Oerlemans et al., 2009)。そのアルベド低下の原因を調べたところ、表面不純物量の増加であることがわかった。この不純物のアルベド低下による氷河融解の増加の効果は、気温上昇に換算するとおよそ2度の上昇に匹敵すると見積もられた。さらに、アラスカの氷河でもアルベドの低下と表面不純物量の増加が観測されている (Takeuchi unpublished data)。グリーンランドを含め、もともとクリオコナイトの量が少ない高緯度の氷河が暗色化することは、氷河表面がアジア化していると見ることができると見られる。氷河の暗色化は、温暖化以上に氷河の縮小の原因になっている可能性があるのである。

なぜこのように近年、クリオコナイトの増加によると思われる氷河の暗色化がおきているのだろうか。前章までに述べてきたことをもとに氷河表面の生物過程を考えると、いくつかの原因をあげることができる。考えられる一つ目の原因は、クリオコナイトホールの崩壊である。気候変動によって氷河表面の熱収支が変わり、もともと安定していたクリオコナイトホールが崩壊すれば、その底のクリオコナイトが氷河表面に露出して、表面は暗色化することになる。二つ目の原因は、表面の藻類生産量の増加である。もともと少量の緑藻やシアノバクテリアが繁殖していたところ、温暖化によって融解期間が長期化し、光合成生産量が増加しクリオコナイト量が増えることが考えられる。さらに温暖化の間接効果として、大気由来の物質の変化によって氷河表面の栄養塩条件が変化し、光合成生産量が増加することも考えられる。極域の氷河の上流部の雪線周辺の積雪域では、融解期に緑藻が大繁殖して赤雪となることがわかっている (Takeuchi et al., 2006b)。この赤雪に由来する有機物の増加も、暗色化の原因になるかもしれない。三つ目の原因は、藻類の群集構造の変化である。生産量そのものには大きな変化はないが、藻類の繁殖に関わる何らかの氷河上の条件が変化によって、緑藻優占だった藻類群集が、アジアの氷河の様にシアノバクテリア優占に変化し、クリオコナイト粒の量が増加することが考えられる。もともとアジアにのみ分布していたシアノバクテリアの種が、高緯度域に拡がってきたのかもしれない。微生物の生産量や群集構造に影響する要因として、氷河の水体の温度もあることが最近わかってきた。北極圏の氷河上の微生物群集の分析から、水体温度が完全に氷点を下回る寒冷氷河と、氷点以下の部分と氷点 (0°C) の部分が存在するポリサーマル氷河では、微生物群集が顕著に異なることが明らかになった (Edwards et al., 2011)。水体内の温度は、年間平均気温や積雪量、氷の流動や融解水の流れなどの要因が複雑に影響するが、基本的に温暖化によって気温が上昇すれば、水体の温度は

上昇すると考えられる。したがって、この結果は、温暖化によって水体の温度が上昇すれば、微生物群集に変化が起ることを示唆している。

以上、氷河の暗色化を引き起こす原因の可能性を述べてきたが、実際のプロセスは現時点ではまだわからない。温暖化のような気候変動に対して氷河生態系がどのような応答をするのか、これまでほとんど注目されてこなかったが、ようやく今研究が始まろうとしている段階である。温暖化による氷河の融解、という単純なプロセスではない別な変化が、各地の氷河で起きている可能性がある。まだ不足している氷河の生物化学的な研究をすすめて、気候変動に対する氷河生態系の変化を定量的に把握することが、今後の氷河変動を理解する上で欠かせないのである。

謝辞

グリーンランドの暗色域の衛星画像の分析は伊藤弘樹君 (千葉大学)、クリオコナイト粒の薄片分析は西山大陸君 (千葉大学) の修士論文によるものである。本論文を書く機会を与えていただいた、福井学、福原晴夫、野原精一の各氏に感謝する。

引用文献

- Boggild, C. E., R. E. Brandt, K. J. Brown, and S. G. Warren (2010) The ablation zone in northeast Greenland: ice types, albedos and impurities. *Journal of Glaciology*, **56**(195), 101-113.
- Edwards, A., A. M. Anesio, S. M. Rassner, B. Sattler, B. Hubbard, W. Perkins, T. Young, G. Michael, and W. Gareth (2011) Possible interactions between bacterial diversity, microbial activity and supraglacial hydrology of cryoconite holes in Svalbard. *The ISME Journal*, **5**(1), 150-160.
- Fountain, A. G. M. Tranter, T. H. Nylen, K. J. Lewis, and D. R. Mueller (2004) Evolution of cryoconite holes and their contribution to meltwater runoff from glaciers in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Journal of Glaciology*, **50**(168), 35-45.
- Gibbon, P. W. F. (1979) Cryoconite holes on Sermikavsaq, West Greenland. *Journal of Glaciology*, **22**, 177-181.
- Kohshima, S., K. Seko, and Y. Yoshimura (1993) Biotic acceleration of glacier melting in Yala Glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. Snow and Glacier Hydrology (Proceeding of the Kathumandu Symposium, November 1992) *IAHS Publication*, **218**, 309-316.
- McIntyre, N. F. (1984) Cryoconite hole thermodynamics. *Can. J. Earth Sci.*, **21**, 152-156.
- Nordenskjöld, N. E. (1872) Account of an expedition to Greenland in the year 1870. *Geological Magazine*, **9**, 289-306.

- Oerlemans, J., R. H. Giesen, and M. Broeke (2009) Retreating alpine glaciers: increased melt rates due to accumulation of dust (Vadret da Morteratsch, Switzerland). *Journal of Glaciology*, **55**(192), 729-736.
- Takeuchi, N., S. Kohshima, Y. Yoshimura, K. Seko, and K. Fujita (2000) Characteristics of cryoconite holes on a Himalayan glacier, Yala Glacier Central Nepal. *Bull. Glaciol. Res.*, **17**, 51-59.
- Takeuchi, N., S. Kohshima, and K. Seko (2001) Structure, formation, darkening process of albedo reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **33**(2), 115-122.
- Takeuchi, N. (2002) Optical characteristics of cryoconite (surface dust) on glaciers: the relationship between light absorbency and the property of organic matter contained in the cryoconite. *Annals of Glaciology*, **34**, 409-414.
- Takeuchi, N., J. Uetake, K. Fujita, V. Aizen, and S. Nikitin (2006a) A snow algal community on Akkem Glacier in the Russian Altai Mountains. *Annals of Glaciology*, **43**, 378-384.
- Takeuchi, N., R. Dial, S. Kohshima, T. Segawa, and J. Uetake (2006b) Spatial distribution and abundance of red snow algae on the Harding Icefield, Alaska derived from a satellite image. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L21502, doi:10.1029/2006GL027819.
- Takeuchi, N. and Z. Li, (2008) Characteristics of surface dust on Ürümqi Glacier No. 1 in the Tien Shan Mountains, China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **40**(4), 744-750.
- Takeuchi, N., H. Nishiyama, and Z. Li (2010) Structure and formation process of cryoconite granules on Ürümqi glacier No. 1, Tien Shan, China. *Annals of Glaciology*, **51**(56), 9-14.
- Tedesco, M., X. Fettweis, M. R. van den Broeke, R. S. W. van de Wal, C. J. P. P. Smeets, W. J. van de Berg, M. C. Serreze, and J. E. Box (2011) The role of albedo and accumulation in the 2010 melting record in Greenland. *Environ. Res. Lett.*, **6**, 014005, doi:10.1088/1748-9326/6/1/014005.
- Warren, S. G. and W. J. Wiscombe (1980) A model for the spectral albedo of snow. II. snow containing atmospheric aerosols. *Journal of Atmospheric Science*, **37**, 2734-2745.
- Wharton, R. A., C. P. McKay, G. M. Simmons and B. C. Parker (1985) Cryoconite holes on glaciers. *BioScience*, **35**, 449-503.
- Wientjes, I. G. M., and J. Oerlemans (2010) An explanation for the dark region in the western melt zone of the Greenland ice sheet. *The Cryosphere*, **4**(3), 261-268.
- Wientjes, I. G. M., R. S. W. Van de Wal, G. J. Reichert, A. Sluijs, and J. Oerlemans (2011) Dust from the dark region in the western ablation zone of the Greenland ice sheet. *The Cryosphere*, **5**(3), 589-601.
- Willem, H. D., and A. V. Els (1994) Rotifera and tardigrada from some cryoconite holes on a Spitsbergen (Svalbard) glacier. *Belg. J. Zool.*, **124**, 27-37.

氷河やアイスコア中のバクテリアに関する研究

瀬川 高弘^{1,2)}

2012年1月13日受付, 2012年1月18日受理

氷河生態系は非常にシンプルな構造を持つため、他の生態系では困難な、総合的な生態系研究の理想的な対象となるばかりでなく、雪氷微生物はアイスコア解析における古環境復元の新たな環境指標となることが報告されている。氷河上には雪氷環境に適応したごく少数の種類数のバクテリアが増殖し、それぞれ氷河上の異なる環境に適応している。また、雪氷微生物は他の寒冷な環境からも検出されるが、雪氷環境のみに特殊化した微生物ではなく、土壌や淡水環境などにも多く生息していることが明らかになってきた。さらにここでは、氷床アイスコア中の微生物解析についても議論する。

Bacterial communities in snow and ice environments

Takahiro Segawa^{1,2}

Bacteria growing in the snow and ice of the glacier are important as decomposers of glacier ecosystems and bacteria in ice cores could be used as new environmental markers for past environmental studies. To clarify altitudinal changes in the bacterial community on the glacier, we analyzed bacterial 16S rRNA gene by PCR amplification. Analysis revealed the presence of 100 bacterial OTUs; however, 17 major OTUs accounted for 57-87% of the clone library at each site, suggesting that they formed the major part of the bacteria on the glacier. Based on the dominant phylotypes, the bacterial community on the glacier could be divided into three types, corresponding to the snow-covered, snow- and ice- covered, and bare-ice areas of the glacier. Our results suggest that a relatively limited number of bacteria predominate and that each phylotype is adapted to a distinct set of conditions on the glacier. Estimates by BLAST search of the source environments of relatives to the 16S rRNA gene sequences on the glacier suggest almost all were from soils and fresh waters, and very few from snow and ice environments. Based on geographical records in the database, all bacteria were matched to those recorded from the Polar Regions. The results suggest that the bacterial communities on the glacier are common in cold regions of the world and are likely to not be specialized members of the snow and ice biota but also inhabitants of soil and freshwater environments.

1. 氷河上で生息するバクテリア

近年、氷河や雪渓などの寒冷な雪氷環境にも、昆虫や甲殻類、ミミズ類、藻類などの多様な生物が存在し、特殊な生態系を形成していることがわかってきた (Kohshima, 1984, Takeuchi et al., 2001b, Yoshimura et al., 1997)。しかしながら氷河生態系のバクテリア、およびシアノバクテリアの生態に関しては、まだほとんど報告が無く、どのような種類が氷河の雪氷環境で増殖してい

るのかさえ明らかにされていなかった。

そこで、従来あまり生態的知見が得られていなかった氷河生態系のバクテリアの生態を明らかにする事を目的に、アラスカの Gulkana 氷河を対象に遺伝子解析による微生物分析を行った (図1)。Gulkana 氷河上の高度の異なる5地点で採取された雪氷試料からDNAを抽出し、試料中のDNA量比が保存される低サイクルPCRにて16S rRNA 遺伝子の増幅をおこなった。増幅産物をクローニング、シークエンシングし、塩基配列を相同性検索によりバクテリア種を推定した。その結果、全部で100 OTU (Operational taxonomic unit) のバクテリアが検出された (Segawa et al., 2010a)。氷河上で増殖している種は、量的に多く含まれると考えられるが、クローンライブラリー中で1%以上を占めたのは17 OTUであった (表1)。興味深いことにこの上位17 OTU

1) 情報・システム研究機構 新領域融合研究センター

2) 国立極地研究所

¹ Transdisciplinary Research Integration Center, Tokyo, Japan

E-mail: segawa@nipr.ac.jp

² National Institute of Polar Research, Tokyo, Japan

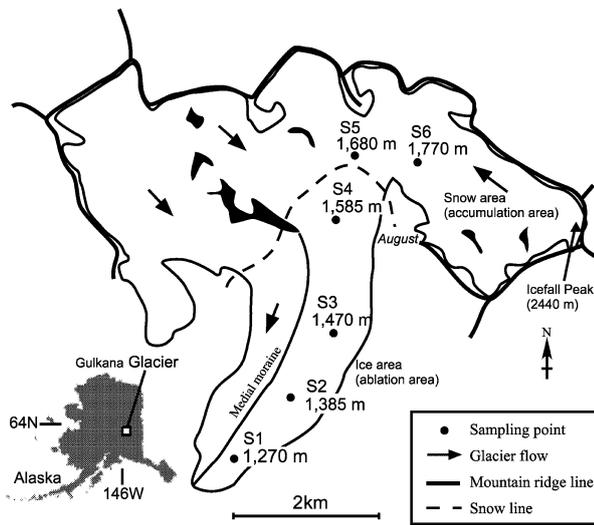


図1：アラスカ Gulkana の地図とサンプリング地点

は、各ライブラリーの57%から87%を占めることや、約半数が *Bacteroidetes* に分類されることがわかった。またこの17 OTUには、南極の土壌から単離された好冷菌など、寒冷環境からの記載があるものが7つ含まれていた。以上の事実から、これらのバクテリアが氷河の雪氷中で生息している寒冷環境に適応したバクテリア種であることが示唆された。

次に、氷河で増殖しているバクテリアを特定することを目的に、氷河の環境に近い、低温・貧栄養条件下で培養実験を行った。雪を融かして滅菌後アガロースで固めた融雪水培地やBBM培地などの貧栄養培地に現場でサンプルを植菌し、低温下(4°C)で2週間培養し、16SrRNA遺伝子解析をおこなったところ、21の系統群のバクテリアが培養された。この中にはクローン比率上位17 OTUのうち5つと、好冷菌や耐冷菌であるとの記載があるものが5つ含まれていた。したがって、これらの種は氷河の雪氷中でも増殖している可能性が高いと考えられる。

しかし、雪培地には量的限りがあることや、植え継ぎ

過程で問題が生じたため、同氷河にて低栄養培地(R2A, 希釈R2A, LB, 希釈LB, キシロース培地)を用いて、4, 15, および25°C下で培養実験をおこなった。その結果、50倍希釈R2A培地を用いて、4°Cで培養したときに最大コロニー数(10^4 - 10^5 CFU mL⁻¹)を示し、低温・貧栄養環境に適応したバクテリアが多く生息していると考えられた(Segawa et al., 2011)。この培養によって得られた234株について、16S rRNA遺伝子による系統解析を行った結果、 β -および γ -*Proteobacteria* に属する株が優占していることが分かった。また、培養株全体では34の系統群を示し、このうち26群(77%)は寒冷環境からの報告例があることから、寒冷な環境に共通した種がGulkana氷河にも存在することが示唆された。しかし、クローンライブラリーの結果と一致した培養株は5群であり、さらに上位17 OTUとは1群しか一致しなかった。このことから、氷河上の優占種を培養するには、氷河の環境に近い融雪水培地がより適していることが分かった。

氷河上の高度変化によって、それぞれのバクテリアのクローン比率(その種が全バクテリア量に占める割合、優占度)を調べたところ、17 OTUの高度分布様式は、下流ほど多い下流タイプ、中流部で多くなる中流タイプ、上流ほど多い上流タイプの3タイプに分類できた(図2)。このことから、氷河上のバクテリアは種によって優占する高度が異なり、それぞれの種が氷河上の異なった環境に適応していることが示唆された。このような氷河上のバクテリア群集の高度分布は、DGGE解析によるバンドパターンの分析や、そのクラスター解析の結果からも支持された。

各高度のバクテリア群集に含まれる種数や多様性指数の解析により、氷河上のバクテリア群集の多様性は、上流部の雪環境で最も低く、雪環境と氷環境の移行地帯に相当する中流部の雪線付近で最大となることが明らかになった。以上のような、バクテリア種による高度分布様

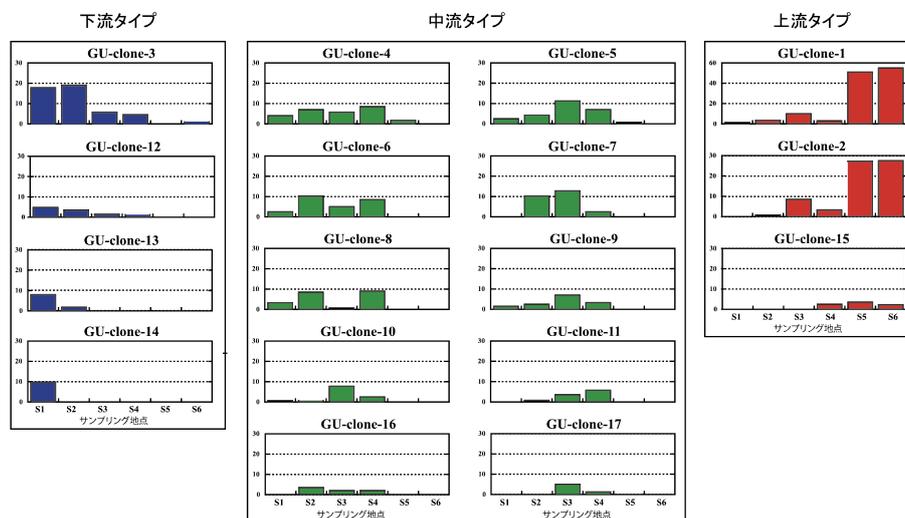


図2：Gulkana氷河における、上位17 OTUのクローン比率

表 1: Gulkana 氷河から検出された上位 17 OTUs のバクテリア

Clone No.	Closest GenBank relative Closest GenBank cultured relative	一致率%	割合%	Accession Number	Bacterial group
GU-clone-1	— <i>Hymenobacter soli</i> PB17	— 96.0	20.7	— AB251884	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-2	— <i>Pedobacter</i> sp. N7	— 90.0-90.1	11.2	— EU109726	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-3	— <i>Flexibacteraceae</i> bacterium VUG-A42aa	— 96.8	8.0	— EU155012	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-4	— Arctic sea ice bacterium ARK10173	— 99.7-99.8	4.5	— AF468440	<i>Actinobacteria</i>
GU-clone-5	— <i>Pedobacter terrae</i> strain DS-57	— 93.1	4.3	— DQ889723	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-6	— <i>Acidiphilium cryptum</i> JF-5	— 92.0-92.3	4.4	— CP000697	<i>Alphaproteobacteria</i>
GU-clone-7	— <i>Bacteroidetes</i> bacterium P3	— 94.9-95.0	4.3	— DQ351728	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-8	Uncultured bacterium clone 1959-5 <i>Heliobacterium modesticaldum</i> Ice1	96.6-96.7 78.5	3.6	AY425789 CP000930	<i>Firmicutes</i>
GU-clone-9	— <i>Granulibacter bethesdensis</i> CGDNIH1	— 91.6-91.1	2.4	— AY788950	<i>Alphaproteobacteria</i>
GU-clone-10	— <i>Acidobacteria</i> bacterium TPB6011	— 97.5	2.0	— AM887757	<i>Acidobacteria</i>
GU-clone-11	— <i>Acidobacteriaceae</i> bacterium Gsoil 969	— 97.3	1.7	— AB245337	<i>Acidobacteria</i>
GU-clone-12	— <i>Flexibacteraceae</i> bacterium VUG-A33	— 98.7	1.8	— EU155010	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-13	Uncultured <i>Bacteroidetes</i> clone CB_07 <i>Sphingobacteriales</i> bacterium HU1-GD23	95.7 94.1	1.6	EF562550 FJ177530	<i>Bacterioidetes</i>
GU-clone-14	Uncultured bacterium clone MIZ16 Betaproteobacterium BP-5	98.5 95.8	1.6	AB179507 AY145571	<i>Betaproteobacteria</i>
GU-clone-15	— <i>Pedobacter terrae</i> strain DS-57	— 93.3	1.4	— DQ889723	<i>Bacteroidetes</i>
GU-clone-16	— <i>Heliobacterium chlorum</i>	— 79.4	1.3	— M11212	<i>Firmicutes</i>
GU-clone-17	— <i>Novosphingobium acidiphilum</i> FSW06-204d	— 99.3	1.0	— EU336977	<i>Alphaproteobacteria</i>

式の違いや、高度による群集構造や種の多様性の変化は、この氷河上の一次生産者である雪氷藻類の高度分布様式や、高度による群集構造や種の多様性の変化と非常によく似ていることが明らかになった (Takeuchi, 2001)。これは両者が、氷河上で高度によって変化する同じ環境要因、おそらく氷河表面の状態の変化に対応しているためであると考えられる。

これらの結果は、アイスコア解析や氷河生態系モデルの構築にも貢献できると考えられる。たとえば、本研究によって氷河上で増殖するバクテリアが特定され、その高度分布などの生態も明らかになったため、今後は、アイスコアに含まれるこれらの微生物を古環境復元に利用

することが可能になると考えられる。また、将来の環境変動に対して雪氷生態系がどのように応答するかを予測するための生態系モデルの構築にも貢献できると考えられる。

2. 氷河上のシアノバクテリアや微生物分散

雪氷中で増殖する藍藻類 (シアノバクテリア) は、氷河生態系の一次生産者として、世界各地の氷河に生息していることが分かっていた (Porazinska et al., 2004, Takeuchi and Li, 2008, Uetake et al., 2010)。またシアノバクテリアは、氷河表面のアルベドを低下させている

生物由来の有機物形成にも、バクテリアとともに重要な働きをしていると考えられている (Kohshima et al., 1993, Thomas and Duval, 1995, Hoham and Duval, 2001, Takeuchi et al., 2001a). しかし従来の雪氷微生物研究では、細胞の直接観察による分類, 同定, 定量しかおこなわれてこなかったため, 藍藻類に関しては, まだほとんど種レベルでの研究はなされておらず, 雪氷中にはどのような種類のシアノバクテリアが, どの程度の密度で存在しているのか, またそれぞれの種の地理的分布などが分かっていないのが現状である. そこで, 氷河上で増殖するシアノバクテリアや地理的分布様式を明らかにすることを目的に, 分子生物学的手法を用いて, 中国 Qiyi 氷河に生息するシアノバクテリアの解析をおこなった (Segawa and Takeuchi, 2010).

顕微鏡観察の結果より 3 種類のシアノバクテリアが観察されたが, 16S rRNA 遺伝子解析からは 8 OTU のシアノバクテリアが検出され, 遺伝子情報を用いた解析の方がより多くの種類を検出できることが示された (図 3). 16S rRNA 遺伝子の系統解析より, *Oscillatoriales*, *Chroococcales*, および未分類藍藻に分けられ, 大部分は *Oscillatoriales* 目の藍藻であった. 氷河上のシアノバクテリアと他環境との類似性を相同性検索・Blast により分析したところ (>97%一致), 土壌環境からの記載と一致したものは 40%, 淡水環境からの記載との一致が 38%, 雪氷環境からの記載との一致が 2%であった (表 2). また, すべてのシアノバクテリ

アが南極や北極からの記載種と高い一致率を示した. 以上の結果から, 氷河生態系のシアノバクテリアは他の寒冷な地域からも検出されるが, 雪氷環境のみに特殊化した微生物ではなく, 土壌や淡水環境などにも多く生息していることが明らかになった.

近年, 北極と南極などの極域環境の微生物相解析により, 微生物の全地球的な分布を示す研究成果が報告されてきている. 例えば, 南北極の両極の湖から共通の細菌が検出されたという結果 (Pearce et al, 2007) や, 低温環境に適応しているシアノバクテリアは, 地球上のあらゆる陸上寒冷生物圏に広く分布しているという報告などがある (Jungblut et al., 2010). しかしながらこれらの報告では, 16S rRNA 遺伝子という単一遺伝子の比較

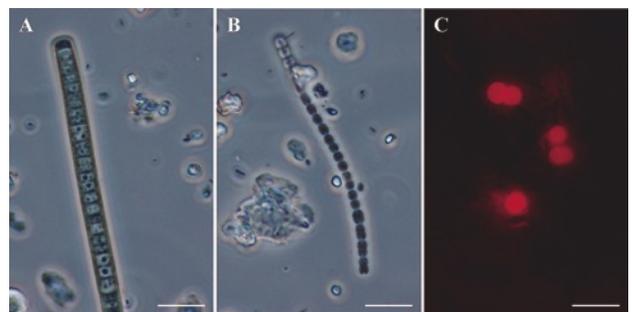


図 3 : 中国 Qiyi 氷河から観察されたシアノバクテリア (A) *Oscillatoriaceae* cyanobacterium L; (B) *Oscillatoriaceae* cyanobacterium S; (C) *Chroococcales* cyanobacterium. A と B は位相差顕微鏡, C は蛍光顕微鏡による撮影. スケールは 10 μ m

表 2 : 16S rRNA 遺伝子による Qiyi 氷河のシアノバクテリアと他環境との類似性

OTU 番号	環 境 情 報							記載なし
	クローン数	雪氷	土壌	淡水	湿原	その他		
OTU0	136	1(0.7)	73(53.7)	37(27.2)	1(0.7)	3(2.2)	21(15.4)	
OTU1	19	1(5.3)	7(36.8)	6(31.6)	5(26.3)	0(0)	0(0)	
OTU2	14	0(0)	0(0)	11(78.6)	0(0)	0(0)	3(21.4)	
OTU3	51	2(3.9)	29(56.9)	20(39.2)	0(0)	0(0)	0(0)	
OTU4	12	0(0)	6(50.0)	6(50.0)	0(0)	0(0)	0(0)	
OTU5	43	0(0)	23(53.5)	1(2.3)	0(0)	19(44.2)	0(0)	
OTU6	21	2(9.5)	3(14.3)	14(66.7)	0(0)	1(4.8)	1(4.8)	
OTU7	57	0(0)	0(0)	40(70.2)	13(22.8)	1(1.8)	3(5.3)	
全数	353	6(1.7)	141(39.9)	135(38.2)	19(5.4)	24(6.8)	28(7.9)	

OTU 番号	地 域							
	南極	北極	アジア	北米	南米	欧州	その他	記載なし
OTU0	12(8.8)	2(1.5)	3(2.2)	52(38.2)	10(7.4)	25(18.4)	6(4.4)	26(19.1)
OTU1	5(26.3)	0(0)	0(0)	0(0)	7(36.8)	7(36.8)	0(0)	0(0)
OTU2	5(35.7)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	6(42.9)	0(0)	3(21.4)
OTU3	1(2.0)	14(27.5)	0(0)	2(3.9)	29(56.9)	4(7.8)	0(0)	1(2.0)
OTU4	1(8.3)	1(8.3)	0(0)	1(8.3)	7(58.3)	2(16.7)	0(0)	0(0)
OTU5	1(2.3)	0(0)	0(0)	14(32.6)	21(48.8)	2(4.7)	0(0)	5(11.6)
OTU6	11(52.4)	0(0)	0(0)	2(9.5)	2(9.5)	5(23.8)	0(0)	1(4.8)
OTU7	4(7.0)	1(1.8)	0(0)	2(3.5)	0(0)	40(70.2)	1(1.8)	9(15.8)
全数	40(11.3)	180(51.1)	3(0.8)	73(20.7)	76(21.5)	91(25.8)	7(2.0)	45(12.7)

ヒットした件数と, 全ヒット件数中の割合を括弧で表す

しか実施していない。また、微生物の塩基配列情報が DNA データベース上に完全に網羅されているわけではないため、検出された微生物種が広域分布種のコモポリタンであるのか、それとも地域的な分布種のエンデミックな種であるのかを判断するのは難しいと考えられる。なお、Bahl et al. 2011 による最近の報告によると、世界各地から採取されたシアノバクテリア *Chroococcidiopsis* の 16S rDNA や ITS 領域の解析結果により、*Chroococcidiopsis* の分布様式は、近年に分布を広範囲に拡大したのではなく、現代の大陸の形成以前に形成されたことを示唆しており、今後の微生物分布研究の参考になるであろう。

3. アイスコア中の微生物解析

氷河や氷床に長年にわたって堆積した雪や氷は、過去の環境情報を封印した、降水と大気化石のようなものである。アイスコアを取り出して分析すれば、過去の環境変動について多くの情報を得ることができる。将来の環境変動を予測するためには、過去の環境変動に関する理解が大きな手がかりとなるため、最近では、古環境復元を目的に、多くの地域で氷河ボーリングが行われ、アイスコア解析が行われるようになった。しかし、従来のアイスコア解析では、物理・化学的分析しか行われてこなかったが、中低緯度地域のアイスコアにおいて、雪氷環境で増殖する雪氷微生物を環境指標として利用することで、従来得られなかった環境情報が復元できることが報告されている (Uetake et al., 2006, Yoshimura et al., 2000)。本研究では、南極氷床アイスコア中バクテリアを古環境指標としての可能性の検討をおこなった。

3.1 南極沿岸域のアイスコア解析

南極アイスコア（氷期のヤマト山脈の氷試料と間氷期のミズホの氷試料）に含まれる微生物解析をおこなった (図 4)。DNA 分析などによる雪氷微生物分析法を確立するために、ごく少量の雪氷試料からの DNA 抽出や、各種ネガティブコントロールおよびポジティブコントロールを用いて基礎的な実験をおこなった。約 1000 cm³ の氷試料を用いて、氷周囲に付着しているコンタミネーションを滅菌済みのセラミックナイフにて除去した後、氷試料を融解させ、滅菌済みの 0.22 μm フィルター上に微生物を濾過させた。フィルターから DNA 抽出をおこない、原核生物の 16S rRNA 遺伝子プライマーを用いた PCR 増幅をおこない、塩基配列の解読をおこなった。遺伝子解析の結果、全部で 45 OTU のバクテリアが検出され、約半数 (21 OTU) が単離株と 98% 以上の一致率であったが、残りは未記載種であった (Segawa et al., 2010b)。間氷期のミズホのアイスコアからは 33 OTU、氷期のヤマトのアイスコアからは 20 OTU のバクテリアが検出され、また 8 OTU が両アイ

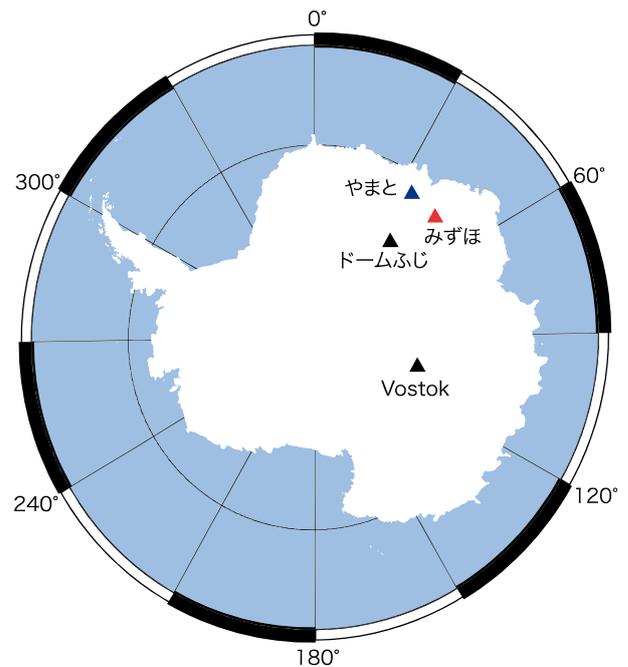


図 4：南極氷床のアイスコア試料の掘削地点（ヤマト山脈とミズホ基地）

スコアから検出された。シンプソン指数 (1/D) はミズホ試料では 24.1、ヤマト試料では 5.7 となり、OTU 数とシンプソン指数はミズホ試料の方が高い結果となった。ミズホ試料では *Bacteroidetes* が優占種であったが、氷期のヤマト試料では γ -*proteobacteria* が優占種であった (図 5)。

得られた遺伝子情報を DNA データベースと照合させ、アイスコア中にはどのような種類の微生物が含まれているかの推定をおこなった。36 OTU が 98% 以上の一致率で、データベースから近縁種が検出された。ヒットしたバクテリアの生息環境を調べたところ、土壌、海水、淡水、雪氷、腸内などの様々な環境からの記載があった (図 6)。氷期のヤマトの試料は間氷期のミズホの試料にくらべ、淡水、海水、高熱、氷河、植物からの記載種の割合が高くなったが、動物から記載された割合が低くなった。間氷期のミズホ試料ではバクテリアの密度と種数が多くなったことや、動物起源のバクテリアが多く検出されたこと、鳥の腸内細菌は間氷期試料からのみ検出されたことは、間氷期には海水の張り出しが少なくなり、動物の生息域が近かったことが原因であると考えられる。その他の環境、特に遠方の環境（淡水、海水、植物など）からのバクテリア種は氷期のヤマト試料の方が多くなったことは、氷期では遠方からの輸送が大きかったことを示唆している。ミズホ試料に動物起源のバクテリアが多く、ヤマト試料に遠距離輸送されたと考えられるバクテリアが多いことは、2つの試料中のバクテリア種のグループの違いにも反映されたと考えられる。本研究から間氷期と氷期で検出されるバクテリアの種類や起源に大きな違いがあることがわかり、南極氷床

ミズホアイスコア (間氷期)

ヤマトアイスコア (氷期)

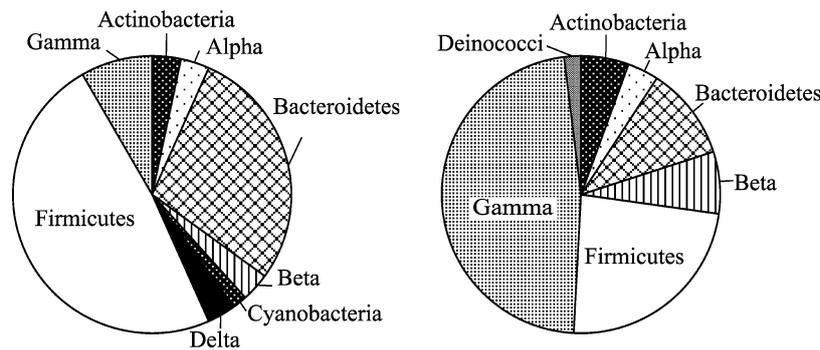


図5：ミズホ基地およびヤマト山脈から掘削されたアイスコア中のバクテリアグループの割合

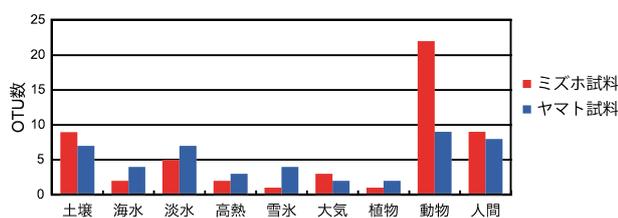


図6：16S rRNA 遺伝子によるミズホおよびヤマト試料中のバクテリアと他環境との類似性

アイスコア中のバクテリアの古環境指標としての可能性が示された。

3.2 古代 DNA の先行研究や南極ドームふじコアの微生物解析にむけて

現在、南極氷床下の水層と岩盤は、人類に残された最後のフロンティアのひとつとされ (Pearce, 2009), その生態系の解明に世界的な期待が集まっている。南極氷床の下には 150 以上の氷床下湖が存在し、その中でも最大であるのがポストーク湖である (琵琶湖の約 20 倍の面積) (Priscu et al., 2003, Siebert et al., 2005)。かなり長い間外界と隔離されていると推測されており (一説には 300-1500 万年), その生命探査に期待が集まっている。南極ポストーク基地での氷床アイスコア (accretion ice) に含まれる微生物の生命探査をおこなった研究では微生物細胞が観察され、原核生物の 16S rRNA 遺伝子解析の結果, *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* などのバクテリアが検出された。また, LIVE/DEAD BacLight Kit による生死判別分析の結果, 一部の細菌は生息していることが示唆された (Christner et al., 2006, Priscu et al., 1999)。しかし, 氷床掘削過程, 実験過程にともなうコンタミネーションの可能性も議論されている段階である。

1980 年代以降, 古代試料からの DNA 研究がおこなわれ, 多くの論文が発表されてきた (Willerslev and Cooper, 2005)。その中には数千万年から数億年という非常に古い時代の試料からも微生物が培養されたという報告もあるが, 追認はされていない。Willerslev et al.,

2007 は, グリーンランド氷床の底付近の氷から取り出した樹木や昆虫の DNA から, グリーンランドが数十万年前には本当に森に覆われていたことを示した。さらにアミノ酸分析や, COI 遺伝子を用いて relatively rate test をおこない, コンタミネーションではないことも示している。科学的な信憑性やコンタミネーションへのディフェンスなどの観点からも, 非常に興味深い。

ドームふじ基地は南極の中央に位置するため, ヤマト試料やミズホ試料などの沿岸域の試料よりも細胞数が少ないことが予想される。近年のポストーク基地における氷試料の解析によると, 表面付近の試料のバクテリア細胞は 0-0.02 細胞/ml であり, アイスコア中には 0-24 細胞/ml と非常に少ないことが報告されている (Bulat et al., 2011)。このように, 細胞数の極めて少なく, またそのほとんどが難培養微生物である氷床アイスコア解析では, コンタミネーションの問題がクローズアップされてくる。アイスコア試料からコンタミネーションを回避しながら無菌環境下で微生物を採取するための技術開発は, 氷床コアの微生物を研究するうえで最も重要なステップである。アイスコア融解の過程でコンタミネーションの可能性が否定できなければ, その後の解析結果は信頼性が得られなく, 価値のないものになってしまうためである。

これまでアイスコアから氷試料内部を採取するための融解装置は主に欧米の研究機関によって開発され, 様々なアイスコアを対象に用いられてきた (Cole-Dai et al., 2006, Osterberg et al., 2006)。しかしこれらの研究は主に化学分析や微粒子分析であったため, 生物学的分析におけるコンタミネーションの問題については考慮された装置ではなかった。そこで低温科学研究所の新堀邦夫氏と共同で, これまで開発されてこなかった無菌的に氷試料内部を採取する融解装置の開発をおこなった (図7)。この融解装置を用いることで, 氷試料のクリーンな中心部分と, コンタミネーションされている周辺部の (外部氷試料) とを別々に採取することができる。バクテリア

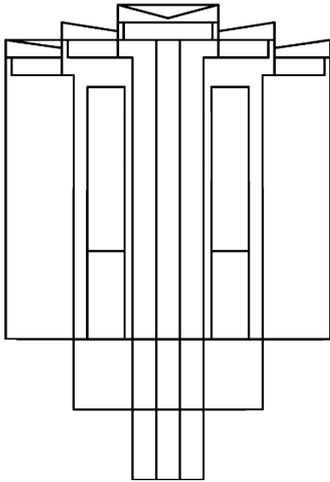
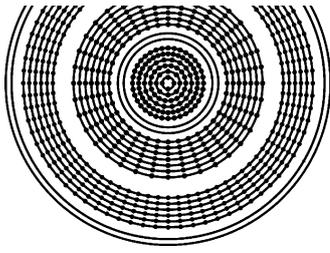


図7：開発したアイスコア融解装置

と同程度の大きさの蛍光ビーズを氷表面に高濃度に塗布した実験氷を作成し、検証実験をおこなった結果、外部氷試料からのみ蛍光ビーズが検出された。また、人工的に合成したDNA溶液を上記と同様に塗布した検証実験においても、外部氷試料からのみ合成DNAが検出された。これより、開発した融解装置は氷表面のコンタミネーション部分を除去し、正確に氷内部のみを採取できることがわかった。

細胞数の極めて少ない南極氷床アイスコア研究においては、融解させたサンプルから、いかにして微生物細胞を分離・回収するかも、非常に重大な課題である。メンブレンフィルター上に試料の濃縮をおこない、そこからDNA抽出をおこなう一般的な手法では、非常に高いバイアスがかかり正確な微生物群集を解明できなかつたり、DNA抽出時のロスなどにより微生物が検出されなかつたりする問題がある。近年、マイクロマンピュレーションや、セルソーター、レーザーマイクロダイゼクションなどにより微量細胞を単離させて遺伝子解析をおこなう研究も報告されており (Heywood et al., 2010, Hongoh et al., 2008, Yanagihara et al., 2011), 氷床コア微生物解析においてもこのような最先端の技術が必要になってくるであろう。

ドームふじ基地での第二期深層掘削計画の最終年と

なった2007年に、約3035m深の氷床最下部から氷試料が掘削された。3034m深の約72万年以上前の氷試料から融解装置を用いて無菌的に試料を抽出し、電子顕微鏡による観察により、桿状バクテリアが検出された。また、3035m深から得られた水層から、各種バクテリアの遺伝子配列の検出に成功した。岩盤が氷床に封じ込められる前の古代の環境に由来する微生物である可能性があり、現在、全遺伝子情報データベースによる解析がおこなわれている。

引用文献

- Bahl J, Lau MCY, Smith GJD, Vijaykrishna D, Cary SC, Lacap DC, Lee CK, Papke RT, Warren-Rhodes KA, Wong FKY, McKay CP, Pointing SB (2011) Ancient origins determine global biogeography of hot and cold desert cyanobacteria. *Nature Commun* 2: 163. doi:10.1038/ncomms1167
- Bulat SA, Alekhina IA, Marie D, Martins J, Petit JR (2011) Searching for life in extreme environments relevant to Jovian, Åds Europa: Lessons from subglacial ice studies at Lake Vostok (East Antarctica). *Advances in Space Research*, 48, 697-701.
- Christner BC, Royston-Bishop G, Foreman CM *et al.* (2006) Limnological conditions in Subglacial Lake Vostok, Antarctica. *Limnology and Oceanography*, 51, 2485-2501.
- Cole-Dai J, Budner DM, Ferris DG (2006) High speed, high resolution, and continuous chemical analysis of ice cores using a melter and ion chromatography. *Environmental Science and Technology*, 40, 6764-6769.
- Heywood JL, Sieracki ME, Bellows W, Poulton NJ, Stepanauskas R (2010) Capturing diversity of marine heterotrophic protists: one cell at a time. *ISME J*, 5, 674-684.
- Hoham RW, Duval B (2001) Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae. In: *Snow ecology: an interdisciplinary examination of snow-covered ecosystems*. (eds Jones HG, Pomeroy JW, Walker DA, Hoham RW) pp Page., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Hongoh Y, Sharma VK, Prakash T *et al.* (2008) Genome of an endosymbiont coupling N₂ fixation to cellulolysis within protist cells in termite gut. *Science*, 322, 1108-1109.
- Jungblut AD, Lovejoy C, Vincent WF (2010) Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere. *ISME J*, 4, 191-202.
- Kohshima S (1984) Novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, 310, 225-227.
- Kohshima S, Seko K, Yoshimura Y (1993) Biotic acceleration of glacier melting in Yala glacier Langtang region, Nepal Himalaya. *Snow and Glacier Hydrology*, 218, 309-316.
- Osterberg EC, Handley MJ, Sneed SB, Mayewski PA, Kreutz KJ (2006) Continuous ice core melter system with discrete sampling for major ion, trace element, and

- stable isotope analyses. *Environmental Science and Technology*, **40**, 3355-3361.
- Pearce DA (2009) Antarctic subglacial lake exploration: a new frontier in microbial ecology. *ISME J*, **3**, 877-880.
- Pearce, D. A., Cockell, C. S., Lindstrom, E. S., Tranvik, L. J. (2007) First evidence for a bipolar distribution of dominant freshwater lake bacterioplankton. *Antarctic Science*, **19**, 245-252.
- Porazinska DL, Fountain AG, Nylen TH, Tranter M, Virginia RA, Wall DH (2004) The Biodiversity and Biogeochemistry of Cryoconite Holes from McMurdo Dry Valley Glaciers, Antarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **36**, 84-91.
- Priscu JC, Adams EE, Lyons WB *et al.* (1999) Geomicrobiology of Subglacial Ice Above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2141-2144.
- Priscu JC, Bell RE, Bulat SA *et al.* (2003) An International Plan for Antarctic Subglacial Lake Exploration. *Polar Geography*, **27**, 69-83.
- Segawa T, Takeuchi N (2010) Cyanobacterial communities on Qiyi glacier, Qilian Shan China. *Annals of Glaciology*, **51**, 135-144.
- Segawa T, Takeuchi N, Ushida K, Kanda H, Kohshima S (2010a) Altitudinal changes in a bacterial community on Gulkana Glacier in Alaska. *Microbes Environ*, **25**, 171-182.
- Segawa T, Ushida K, Narita H, Kanda H, Kohshima S (2010b) Bacterial communities in two Antarctic ice cores analyzed by 16S rRNA gene sequencing analysis. *Polar Science*, **4**, 214-227.
- Segawa T, Yoshimura Y, Watanabe K, Kanda H, Kohshima S (2011) Community structure of culturable bacteria on surface of Gulkana Glacier, Alaska. *Polar Science*, **5**, 41-51.
- Siegert, M. J., Carter, S., Tabacco, I., Popov, S. and Blankenship (2005) A revised inventory of Antarctic subglacial lakes. *Antarct. Sci.* **17**: 453-460.
- Takeuchi N (2001) The altitudinal distribution of snow algae on an Alaska glacier (Gulkana Glacier in the Alaska range). *Hydrological Processes*, **15**, 3447-3459.
- Takeuchi N, Kohshima S, Goto-Azuma K, Korner RM (2001a) Biological characteristics of dark colored material (cryoconite) on Canadian Arctic glaciers (Devon and Penny ice cap). *Proceeding of the Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue*, **54**, 495-505.
- Takeuchi N, Kohshima S, Seko K (2001b) Structure, formation, darkening process of albedo reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **33**, 115-122.
- Takeuchi N, Li Z (2008) Characteristics of Surface Dust on Ürümqi Glacier No. 1 in the Tien Shan Mountains, China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **40**, 744-750.
- Thomas WH, Duval B (1995) Sierra Nevada, California, U. S.A., Snow algae: Snow albedo changes, algal-bacterial interrelationships, and ultraviolet radiation effects. *Arctic and Alpine Research*, **27**, 389-399.
- Uetake J, Kohshima S, Nakazawa F *et al.* (2006) Biological ice-core analysis of Sofiyskiy glacier in the Russian Altai. *Annals of Glaciology*, **43**, 70-78.
- Uetake J, Naganuma T, Hebsgaard MB, Kanda H, Kohshima S (2010) Communities of algae and cyanobacteria on glaciers in west Greenland. *Polar Science*, **4**, 71-80.
- Willerslev E, Cappellini E, Boomsma W *et al.* (2007) Ancient Biomolecules from Deep Ice Cores Reveal a Forested Southern Greenland. *Science*, **317**, 111-114.
- Willerslev E, Cooper A (2005) Review Paper. Ancient DNA. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 3-16.
- Yanagihara K, Niki H, Baba T (2011) Direct PCR amplification of the 16S rRNA gene from single microbial cells isolated from an Antarctic iceberg using laser microdissection microscopy. *Polar Science*, **5**, 375-382.
- Yoshimura Y, Kohshima S, Ohtani SA (1997) Community of snow algae on a Himalayan glacier. *Arctic and Alpine Research*, **29**, 126-137.
- Yoshimura Y, Kohshima S, Takeuchi N, Seko K, Fujita K (2000) Himalayan ice core dating with snow algae. *Journal of Glaciology*, **46**, 335-340.

謝辞

尾瀬アカシボ研究グループの研究は、「干潟等湿地生態系に関する国際共同研究」(国立環境研究所), 福島県特殊植物保全事業(尾瀬沼)の一部として開始されたものである。北海道大学低温科学研究所から研究集会「雪氷の生態学(第1~6回)」の支援を頂き, 様々な分野の雪氷研究者にもご参加頂いた。

調査にあたっては, 各町村, 福島県および群馬県の教育委員会を通じて, 国立環境研究所と環境省(庁)との協議および許可, 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, 現地においては尾瀬保護管理官事務所, 風集紀, 長蔵小屋, 至仏山荘, 山の鼻ビジターセンター(尾瀬保護財団), および尾瀬沼ビジターセンター(同)に環境データやアカシボ発生状況の情報, 調査機材の保管などについて, 調査上の便宜をはかっていただいた。

尾瀬地域の積雪期の困難な調査には下記の国立環境研究所, 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, 徳島文理大学工学部, 北海道大学低温科学研究所, 茨城大学理学部, 名古屋女子大学家政学部, 帝京大学理工学部, 千葉大学教育学部の多くの研究員, 学生や院生の皆さんに御協力いただいた。

佐竹潔, 井上智美(国立環境研), 土崎尚史(明治大4), 林卓志(明治大M1, M2), 野上達夫(明治大4), 東海林伸哉(明治大4) 川村晃(明治大M1), 唐沢久実子(明治大M1), 小泉嘉一(都立大D1), 田淵敬一(都立大M1) 小林由加子(名女大M1), 滝玲加(名女大M1), 岩野司(新潟大4), 長谷裕美子(都立大4, M1), 中川達功(都立大, 学振特別研究員), 養田勝則(新潟大M2), 上原倫子(都立大4), 小田倉碧(帝京大4), 堤正純(都立大4), 横井友秋(茨城大M1), 鈴木優(千葉大学教育3), 前田賢伯(徳島文理大4), 末松耕平(北大M1), 桑篤志(茨城大M1), 根本富美子(新潟大研究生, 新潟大M1, M2, 北大D1), 敬称略。

以上の方々に心から感謝申し上げたい。

■ 紀要「低温科学」の変遷

- 低温科学, 第1輯 (1944年) – 第10輯 (1953年)
 - 低温科学. 生物篇, 第11輯 (1954年) – 第35輯 (1978年)
 - 低温科学. 物理篇, 第11輯 (1953年) – 第53輯 (1995年)
 - 低温科学. 物理篇. 資料集, 第27輯 (1970年) – 第63輯 (2005年)
- (このうち, 第1輯 (1944年12月) ~ 第3輯 (1950年12月) は岩波書店発行, 第4輯 (1948年10月) は北方出版社発行, 第5輯 (1950年12月) 以降は低温科学研究所発行)
- 低温科学. 第64巻 (2005年) ~
 ※第68巻 (2009年) Supplement Issue (英文増刊号発行)

■ 著作権

- 本紀要に掲載された論文の著作権は, 北海道大学低温科学研究所に属する。
- ただし, 原著者が出典を明示して再利用することは妨げない。
- また, 掲載論文の一部または全部を電子的に蓄積し, 北海道大学低温科学研究所が行う情報提供サービスにより公開することがある。

2012年3月31日

発行者 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
URL: <http://www.lowtem.hokudai.ac.jp>

編集者 福原晴夫, 野原精一, 福井 学

印刷・製本 (株)アイワード