



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	尾瀬ヶ原のアカシゴ雪に出現する貧毛類（環形動物門環帯綱）の生態学的特徴
Author(s)	大高, 明史
Citation	低温科学, 70, 87-92
Issue Date	2012-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49045
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS70_011.pdf



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 naidid 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

アカシボ中出现する貧毛類の中で、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があげられる。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生種の他に、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 Källerjö, 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）の土壌やリターから、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、土壌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、メイオセ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ミズ *Marionina* 属とミジンヒメミミズ属 *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、ヒメミミズ

科, ミズミズ亜科, ナガラ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 *Al-lolobophora 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, ナガライトミズミズ亜科2分類群, イトミズ亜科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。フクロイトミズとな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ラ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 *Allolobophora 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ミズ亜科、オヨギミミズ属が、大型類ではツリミミズ属 *Allolobophora* 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+で、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	<i>Enchytraeidae</i> non det. ヒメミミズ科	++	++	+	+	+	++
ミズミミズ科							
ミズミミズ亜科	<i>Chaetogaster diastrophus</i> ナゴヤドリミミズ			+	+	+	+
	<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 aequiseti</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 vejdoskyanum</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 limnobius</i> 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	<i>Lumbicidae</i> 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る。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: Ocnerochrilidae) 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.