

SYSTEMATIC ZOOLOGY

Comprehensive Guide to All Metazoan Phyla

動物系統分類学

これまでの系統分類学の常識を覆す Evo-Devo (進化発生学) や古生物学など
新たな解析技術で判明した動物の門、の変化とグローバルデータにフォーカス

〈編集主幹〉

柁原 宏 (北海道大学大学院理学研究院)

島野智之 (法政大学自然科学センター・国際文化学部)

〈編集〉

岡本 卓 (京都大学大学院理学研究科)

自見直人 (名古屋大学大学院理学研究科附属臨海実験所)

中野隆文 (京都大学大学院理学研究科)

松沼瑞樹 (京都大学舞鶴水産実験所)

山崎博史 (国立科学博物館/九州大学基幹教育院)

発行 中山人間科学振興財団 / 発売 中山書店

はじめに

1961年から約40年を費やして刊行された中山書店『動物系統分類学』母巻全10巻24冊は1999年に完結し、翌年2000年には追補版が、また2002年には別巻が、それぞれ刊行された。この事業は中山書店に数億円もの損失をもたらしたが、それにも拘わらず、内容に妥協することなく事業を継続した訳は、基礎科学振興への貢献をその社会的責務と自覚する学術出版社としての、意地と、執念と、心意気とに他ならなかったと仄聞する。企画発案者・初代監修者である内田亨・北海道大学名誉教授と二代目監修者の山田真弓・北海道大学名誉教授は既に鬼籍に入っているが、そのように身を削ってまでして完結に漕ぎ着けてくださった中山書店——特に創業者である故・中山三郎平氏と、事業を引き継いだ現社長・平田直氏——に対しては、泉下のお二人もさぞかし深く恩義を感じていらっしゃるに相違ない。追補版と別巻の編集に携わった青木淳一・横浜国立大学名誉教授、田近謙一・元日本大学医学部助教授、および森岡弘之・国立科学博物館名誉研究員のうち、青木氏と森岡氏も既に幽明境を異にされたが、今なおその後の動物系統分類学の発展を見守ってくださっているに違いない。

母巻完結からおおよそ四半世紀の間、この学問分野は長足の進歩を遂げた。振り返ると、当時の分類学は他分野の研究者から「それはサイエンスなんですか？」などと貶められることもあり、我々の先達は切齒扼腕の思いを味わいながらも学問の灯火を絶やさぬ努力を重ねた。その後の系統分類学研究を進展させた要因は何か？ 例えば、DNA塩基配列情報が比較的容易に利用可能となり、それと併せて信頼性の高い系統推定法や種判別分析法が進歩した点などが挙げられる。これにより、科学的営みが備えているべき客観性や再現性が大いに向上した。その他に、研究遂行上有用な各種の学術データベース・コンテンツの拡充や、形態観察・デジタル画像技術の向上も挙げられるだろう。しかし、何をおいても、この研究分野を「面白い」と感じる後継者の参入・育成こそが最大の要因であることは論を俟たない。その意味で、中山書店が身を削ってまでして完結させた叢書が果たした役割の大きさは計り知れない。

故・中山氏が1991年に設立した財団法人中山科学振興財団（現・公益財団法人中山人間科学振興財団）は、狭い意味の「人間科学」分野だけでなく、動物系統分類学への研究助成や大賞・奨励賞の褒賞を行ってきた。そして、この度その35周年記念事業として、母巻・追補版・別巻のアップデート版である本書の出版企画をお認めくださった。しかも、今回もまた利益を度外視した破格の値段で販売してくださると言う。この企画にご賛同下さった同財団業務執行理事（兼・中山書店代表取締役社長）である平田氏のご英断には感謝の言葉もない。

国内における動物系統分類学の将来の発展へと貢献するにやぶさかでないと考える有為の若手研究者たちが、本書の編集に参画してくださった。岡本卓（京都大学）、自見直人（名古屋大学）、中野隆文（京都大学）、松沼瑞樹（京都大学）、山崎博史（九州大学）である。2023年11月、東京都千代田区の如水会館で開催された第一回編集会議に出席した平田社長の口から発せられた「向

こう 10 年は使用に耐える教科書となるように」という言葉に、その場集った編集委員たちは奮い立った。彼らにとって『動物系統分類学』母巻こそが各々の専門分野の勉強を始める際の最初の教科書だったからであり、彼らに続く未来の初学者のために、その後継書である本書をより良いものにしたいという熱い想いが彼らの間で共有されていたからである。

海外の執筆者 3 名を含む総勢 75 名の新進気鋭の研究者が知識を結集した本書が世に出ることは、編集委員一同の誇りである。これほど多くの執筆者から玉稿を賜り、これを一書に収めることができたことは、企画・編集に携わってきた編集委員の研究人生における最大の喜びとなるであろう。かくして、この分野における過去四半世紀の間の進歩を紹介しようとする本書の目論見はおおむね成功したと自負している。中山書店編集部の皆様には浩瀚大部となった本書編集の労に心から感謝申し上げたい。また、美しい図をご担当いただいたイラストレーターの方々にも感謝を申し上げたい。

平田社長の言葉通り、来たるべき次世代を担う若者たちの教科書として本書が少なくとも 10 年間は役に立ったならば、それは我々の本望である。

2026 年夏

編集主幹

北海道大学大学院理学研究院 柁原 宏

法政大学自然科学センター・国際文化学部 島野智之

動物系統分類学 目次

はじめに	iii
本書『動物系統分類学』の読み方	島野智之・柁原 宏 xiii

総論

系統分類学の過去・現在・未来	山崎博史 2
系統分類学はなぜ可能なのか—進化発生学的試論	倉谷 滋 18
Evo-Devo 研究と系統分類学	三浦 徹 33
古生物学	三上智之 47
分類学と系統分類学 (体系学)	柁原 宏 59

各論

有櫛動物門	戸篠 祥 80
海綿動物門	伊勢優史・中野隆文・島野智之 94
尋常海綿綱	伊勢優史・中野隆文・島野智之 100
六放海綿綱	伊勢優史・中野隆文・島野智之 121
石灰海綿綱	伊勢優史・中野隆文・島野智之 131
同骨海綿綱	伊勢優史・中野隆文・島野智之 138
平板動物門	中野裕昭 144
刺胞動物門	柳 研介 154
花虫亜門	柳 研介 161
水母亜門	戸篠 祥 193
内刺胞亜門	河村真理子・白樫 正 213
珍無腸動物門	中野裕昭 228
珍渦虫綱	中野裕昭 231
無腸動物綱	中野裕昭 239
直泳動物門	中野裕昭 250
二胚動物門	古屋秀隆 257
扁形動物門	大矢佑基 273
小鎖状類	大矢佑基 278
多食形類	大矢佑基 281
原有吻類	大矢佑基 286
多岐腸類	大矢佑基 289
錐咽頭類	大矢佑基 294
棒腸類	大矢佑基 296

原順列類	大矢佑基	302
三岐腸類	大矢佑基	306
フェカンピア類	大矢佑基	313
原卵黄類	大矢佑基	316
小窩類	大矢佑基	319
条虫類	佐々木瑞希	321
吸虫類	脇 司	331
単生類	新田理人	344
腹毛動物門	鈴木隆仁	361
顎口動物門	Martin V. Sørensen [訳] 中野隆文	376
輪形動物門	Diego Fontaneto [訳] 中野隆文	390
狭義の輪形動物	Diego Fontaneto [訳] 中野隆文	391
鉤頭虫類	長澤和也	415
微顎動物門	Martin V. Sørensen [訳] 中野隆文	424
毛顎動物門	後藤太一郎・宮本洋臣・中野隆文	433
苔虫動物門	広瀬雅人	443
筍虫動物門	広瀬雅人	481
腕足動物門	広瀬雅人・椎野勇太	502
紐形動物門	柊原 宏	530
軟体動物門	佐々木猛智	558
腹足綱	佐々木猛智	563
二枚貝綱	佐々木猛智	583
頭足綱	佐々木猛智	598
その他の軟体動物（溝腹綱／尾腔綱／多板綱／単板綱／掘足綱）	佐々木猛智	610
環形動物門	自見直人・中野隆文	623
内肛動物門	伊勢戸徹	670
有輪動物門	Martin V. Sørensen [訳] 中野隆文	695
鰓曳動物門	山崎博史	703
動吻動物門	山崎博史	715
胴甲動物門	藤本心太	729
線形動物門	長谷川浩一・吉賀豊司・神崎菜摘	738
類線形動物門	脇 司・佐藤拓哉	774
緩歩動物門	荒川和晴・藤本心太	790
有爪動物門	Ivo de Sena Oliveira [訳] 中野隆文	805
節足動物門	島野智之	827

鋏角亜門	島野智之	836
ウミグモ綱	宮崎勝己	837
節口綱	島野智之	835
クモガタ綱	島野智之	860
ダニ類	小野展嗣・高久 元・島野智之	868
コヨリムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	878
ザトウムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	881
クツコムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	887
ヒヨケムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	891
カニムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	897
サソリ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	905
クモ目	奥村賢一	914
ウデムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	928
サソリモドキ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	933
ヤイトムシ目	小野展嗣・高久 元・島野智之	938
多足亜門	塚本 将	943
甲殻亜門 [汎甲殻類]		969
1. 系統と分類	田中隼人・富川 光・大塚 攻	969
2. 形態	富川 光・田中隼人・若林香織・大塚 攻	973
3. 発生・生殖・生活史	若林香織・朝倉 彰・大平 剛・神尾道也・大塚 攻	982
4. 生理	若林香織・神尾道也・大平 剛	990
5. 生態	朝倉 彰・大塚 攻	999
6. 分布	朝倉 彰	1006
7. 古生物	鈴木雄太郎・田中隼人・大塚 攻	1008
8. 高次分類群の特徴	田中隼人・富川 光・大塚 攻	1011
9. 甲殻亜門分類表	田中隼人	1016
文献	大塚 攻	1016
六脚亜門 [汎甲殻類]		1026
1. 系統と分類	武藤将道	1026
2. 形態	福井眞生子・吉澤和徳	1029
3. 発生・生殖・生活史		1039
3. 1. 比較発生	藤田麻里	1039
3. 2. 分子発生	大出高弘	1044
3. 3. 生殖	千頭康彦	1049
3. 4. 生活史	藤田麻里	1052
4. 生理	後藤慎介	1054
5. 生態	今田弓女	1060
6. 分布	竹中將起・東城幸治	1064
7. 古生物	大山 望	1071
8. 高次分類群の特徴	福井眞生子・藤田麻里・武藤将道・吉澤和徳	1074
9. 六脚亜門分類表	福井眞生子・藤田麻里・武藤将道・吉澤和徳	1080

棘皮動物門	岡西政典	1089
ウミユリ綱	大路樹生	1092
ヒトデ綱	木暮陽一・若林香織	1106
クモヒトデ綱	岡西政典	1124
ウニ綱	幸塚久典・岡西政典	1144
ナマコ綱	小川晟人	1165
半索動物門	宮本教生・柁原 宏	1184
腸鰓綱	宮本教生・柁原 宏	1187
翼鰓綱	宮本教生・柁原 宏	1199
脊索動物上門	西川輝昭	1212
頭索動物門	西川輝昭	1218
尾索動物門	広瀬裕一	1234
ホヤ綱	広瀬裕一	1237
タリア綱	広瀬裕一	1259
オタマボヤ綱	広瀬裕一	1269
脊椎動物門	倉谷 滋	1278
高次系統関係と主要分類群の起源	岡本 卓・甲斐嘉晃・中野隆文	1284
魚類	甲斐嘉晃・松沼瑞樹	1295
両生綱	西川完途	1318
爬虫綱	岡本 卓・城野哲平	1341
鳥綱	山崎剛史	1369
哺乳綱	本川雅治	1383
 用語集		1402
略語集		1427
付録図譜		1432
 あとがき		1439
索引		1440

系統分類学の過去・現在・未来

1. 動物系統分類学とその歴史

本書の前身にあたる『動物系統分類学』(母巻10巻全24冊:1961~1999年, 追補版2000年; 別巻2002年)は, 20世紀における動物系統分類学の最新知見を総論から各論まで網羅した画期的な出版物であった。追補版の出版から四半世紀が経過した現在, 動物系統分類学を取り巻く状況は当時と比較して大きく変化している。特に, 動物の系統関係の理解が深まっただけでなく, 生物多様性を取り巻く社会的・科学的な関心も様変わりした。

20世紀末を振り返ると, 当時の国内外の分類学は危機的な状況にあった。日本国内では, 形態に基づく従来の分類学が, 同じ多様性生物学分野を担う生態学者・進化生物学者・系統学者から「科学ではない」とか「実用性に乏しい」などの批判を受け, 「系統さえわかれば分類は不要」というような, 無知・無理解に基づく極論まで飛び出す近親憎悪ともいえる状況が生じていた。また, 世界的には, 20世紀前半以降の実験生物学への偏重の影響により, 1980~1990年代には分類学者の高齢化と減少が深刻となり, 20世紀末には「分類学者自身が絶滅危惧種である」と懸念される事態に陥っていた¹⁾。1995年にジャカルタで開催された生物多様性条約第2回締約国会議において, 分類学の基礎的重要性が再認識され, これを強化する世界分類学イニシアチブ global taxonomy initiative (GTI) の推進が決議された。この取り組みは, 第4回締約国会議(1998年 プラティスラバ)で実施が決定し, 分類学の復興に向けた重要な第一歩となった。また, 1990年代後半以降, 分子系統解析の手法を分類学者が積極的に取り入れるようになったことで新たな展開がみられるように

なり²⁾, 現代の系統分類学の隆盛へと繋がる基盤が築かれた。

本項では, 『動物系統分類学』追補版出版時から現在に至るまでの変化について, 特に学問分野全体に大きな影響を与えた「新たな技術と系統分類学」「動物“門”の変化」「生物多様性解明にむけたグローバルプロジェクトとデータベース整備」の3点に焦点を当てて概説する。

1.1. 新たな技術と系統分類学

動物系統分類学において, DNA やゲノム情報を用いた分子系統解析は, この四半世紀で最も大きな影響を与えた技術のひとつといえる。分子系統解析は, 1970年代後半以降に登場したサンガー法やPCR技術と共に普及し, 2000年以降も多く分類群の系統分類学的研究に取り入れられてきた³⁾。さらに2000年代中頃からは次世代シーケンシング技術が普及し, 様々な生物種のゲノム解読が急速に進んでいる⁴⁾。近年では, 従来の数遺伝子ベースの解析に代わり, ゲノムスケールでの系統解析を行う系統ゲノム学 phylogenomics が主流となりつつある³⁾。

これらの分子系統解析技術の発展は, 生物全体における後生動物 Metazoa の系統的位置や, 後生動物を構成する主要な分類群の存在とそれらの間の進化的関係を明らかにしてきた⁵⁻⁹⁾。その結果, 「動物門 phylum」をはじめとする高次の分類階級の見直しが進み (図 p3「1.2. 動物「門」の変化」), 動物進化に関する理解が飛躍的に進んでいる。また, 化石記録と分子系統解析を統合した分子時計解析によって, 動物進化のタイムスケールに関する新知見も相次いで提供されている^{10, 11)}。

DNA やゲノム情報は動物の「種」を捉えるための重要な情報としても利用されている。DNA 情報を分類形質として活用する統合分類学 integrative taxonomy や DNA taxonomy はその

最たる例といえるだろう^{12, 13)}。そのほかにも、分子系統解析や集団遺伝解析を用いた小進化研究、DNA 情報を基に種間の境界を定める種区分解析 species delimitation analysis、DNA 情報に基づく種同定 (DNA barcoding) や環境 DNA と DNA barcoding を組み合わせた生物相の網羅的解析や希少種の発見など、分類学や生物多様性研究の場において、DNA 情報は幅広く応用されるようになってきている¹⁴⁻¹⁶⁾。

このような分子系統解析技術の発展に加え、進化発生学 (Evo-Devo) の知見も動物の系統関係を再構築するうえで重要な役割を果たしている。ツールキット遺伝子の比較や、発生過程の分子基盤の解析は、これまで未解決だった系統関係の解明への寄与や、分子系統解析から得られる系統樹と形態進化の対応関係を明らかにする手がかりとなっている (詳しくは、p18「系統分類学はなぜ可能なのか」、p33「Evo-Devo 研究と系統分類学」を参照)。

形態学的手法も技術革新の影響を受け、電子顕微鏡や共焦点レーザー顕微鏡、マイクロ CT などを活用した微細構造観察が可能となり、形態形質の高解像度での観察や比較解析が進んでいる。またこれらの新技術を駆使した新規分類形質の発見や、これらを反映した分類群の記載も行われている^{17, 18)}。

『動物系統分類学』追補版 (2000 年出版) では「これまで動物の分類体系は形態データにのみ基づいて構築されてきたが、今後は分子系統解析の結果に基づいて分類体系が変更されていく可能性が高いと思われる」と指摘されていた (『動物系統分類学』追補版『分子系統学の現在と未来』Pp.2-13)。実際、その指摘通り、分子系統学は動物の分類体系の再構築に多大な影響を与えてきたことは疑いようがない。また、従来の形態形質や分子系統解析が依然として重要である一方で、近年の動物系統分類学では、進化発生学的知見や微細構造解析など、より広範な生物学的情報を統合し、系統関係の解明や分類体系の構築が進められるようになってきている。

1.2. 動物「門」の変化

動物分類体系のなかで、最も高次の基本分類階級である「門」に置かれている分類群は、系統関係の解明や新分類群の発見に伴い、時代とともに変化してきた。図 1 には、『動物系統分類学』第 1 巻に掲載された動物門 (『動物系統分類学』第 1 巻『総論 原生動物』Pp.1-81 など)、『動物系統分類学』追補版とほぼ同時期に認識されていた動物門¹⁹⁾、そして本書で動物門として取り扱う分類群の対応表を掲載している。

20 世紀後半は、初期の分子系統解析の成果を受けた、動物門レベルの分類体系の大改訂が議論されていた時期にあたる。このため、『動物系統分類学』追補版には、当時の最先端の知見や議論が詳しく紹介されており、その多くは最新の分類体系にも反映されている (『動物系統分類学』追補版 Pp.14-22)。

これらの改訂を反映した分類体系は、白山¹⁹⁾にて一定の形が示され、例えば動吻動物 Kinorhyncha など、それまで「綱」の階級に置かれていたいくつかの分類群が「動物門」に格上げされているほか、胴甲動物 Loricifera などの比較的新しい動物門も記載されている。

2000 年以降も、系統関係の解明に伴って、以下のような「動物門」レベルの分類体系の改定が進められている。

- 中生動物門 Mesozoa に含まれるとされていた直泳動物 Orthonectida と二胚動物 Dicyemida は、現在ではそれぞれ独立した動物門として扱われることが多い。ただし、両動物門の系統的位置についてはいまだ議論があり、直泳動物は環形動物門に内包されるといった仮説もある (『p7「2.2. 後生動物内の系統関係」)。
- 扁形動物門 Platyhelminthes に含まれていた無腸形類 Acoelomorpha と、長らく系統関係が議論されていた珍渦虫類 Xenoturbellida の近縁性が示され、両分類群を統合した珍無腸動物門 Xenacoelomorpha が設立された²⁰⁾。なお本動物門は珍無腸形動物門と呼ぶこともある。
- 従来の輪形動物 Rotifera と鉤頭動物 Acanthocephala の近縁性が示され、両群を 1

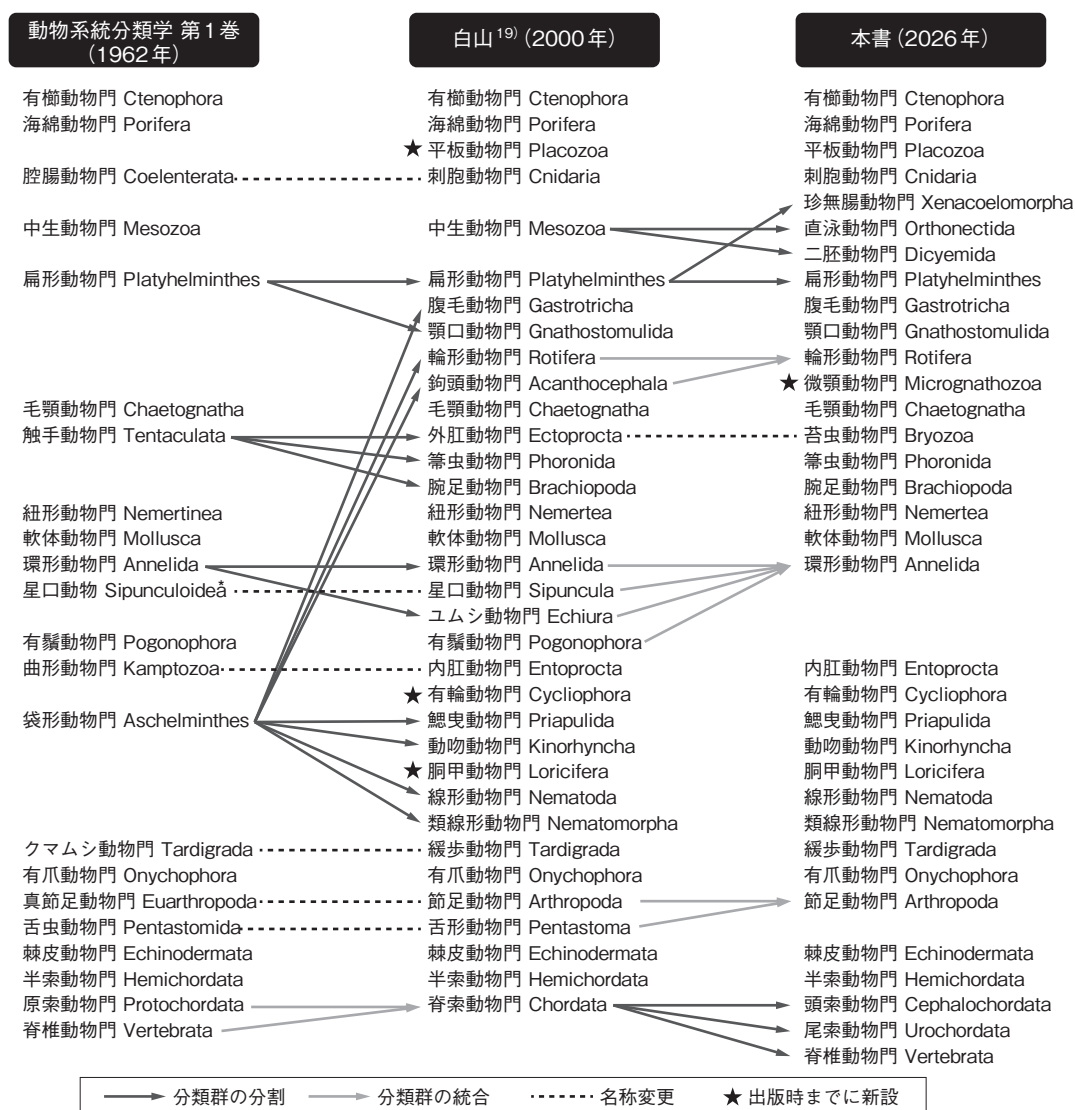


図1 動物の門レベルの分類体系の変遷

*『動物系統分類学』第1巻では、星口動物は「動物門」としてではなく、類縁関係が定まっていない動物群として紹介されている。

(著者原図)

つの分類群として捉える考えが広まりつつある²¹⁾。本書では、両群をまとめた動物群を広義の「輪形動物門 Rotifera」として紹介する。なお両群をまとめた分類群を共皮動物 Syndermata と呼ぶこともある。

- 星口動物 Sipuncula, ユムシ動物 Echiura, 有鬚動物 Pogonophora は環形動物門 Annelida に内包されることが判明し、現在ではそれぞれ本動物門内の1群として認識されている²²⁾。

- 舌形動物（五口動物）Pentastomida は節足動物門 Arthropoda に内包されることが示されており²³⁾、現在では本動物門内の甲殻亜門 Crustacea の1群として扱われている²⁴⁾。
- 脊索動物門 Chordata としてまとめられていた3動物群、頭索動物 Cephalochordata, 尾索動物 Urochordata, 脊椎動物 Vertebrata は、それぞれ体制が大きく異なることなどを理由に、独立した3動物門として扱う体系が提唱され

ている (図 p7「2.2. 後生動物内の系統関係」, p1212「脊索動物上門」, p1278「脊椎動物門」)²⁵⁾。

- 2000 年に提唱された微顎動物 Micrognathozoa は、当初は担顎動物 Gnathifera が門の階級に置かれていたためにその中の 1 綱として記載されたが²⁶⁾、現在では担顎動物が上門（あるいは超門）とみなされることが主流となり、輪形動物や顎口動物 Gnathostomulida と並んで門の階級に置かれている。

1.3. 生物多様性解明にむけたグローバルプロジェクトとデータベース整備

近年のグローバル化に伴い、国境を越えた情報共有や国際共同研究がますます盛んになっている。これに伴って、2000 年代以降、地球上の生物多様性解明を目的とした、様々な国際的取り組みが展開されてきた。これらには、新種の記載や分類群のデータベース化を通じて、動物系統分類学が大きく貢献したものも多い。

例えば、2000～2010 年にかけて実施された Census of Marine Life (CoML) は、海洋生物多様性の全貌解明を目指し、1,200 種以上の新種を発見するなど大きな成果を上げた。一方で、本プロジェクトでは、海洋生物の 70～80% が依然として未発見であることも指摘され、さらなる調査や教育の必要性も強調されている²⁷⁾。

昨今では、こうしたプロジェクトや、個々の系統分類学的研究の成果の多くは、生物多様性情報を統合・共有するためのデータベースのなかでもまとめられている。例えば、World Register of Marine Species (WoRMS) は、海洋生物の分類や命名に関する情報を包括的にまとめており、正確な分類群名やシノニム情報を提供している²⁸⁾。また Global Biodiversity Information Facility (GBIF；地球規模生物多様性情報機構) は、陸上・海洋問わず、調査で得られた生物種情報や、博物館の標本情報、環境 DNA など多様なデータソースから生物多様性情報を統合・公開しており、生物多様性情報の集約プラットフォームとして機能している²⁹⁾。

動物系統分類学に特に関連深いデータベースとして、ZooBank が挙げられる。ZooBank は、2005 年に動物命名法国際審議会によって提唱され、2008 年から運用が開始されたデータベースであり、動物の命名行為を含む著作物、著者情報、命名法的行為を記録している³⁰⁾。電子出版物において新種の記載 (= 新学名の提唱) などの命名法的行為を行う場合には、出版物の ZooBank への登録とその識別番号 (ZooBank LSID) の明記が必要であり、動物分類学者にとって欠かせないデータベースとなっている。

2. 動物系統分類学の現在

本項では「動物系統分類学の現在」として、特に動物の系統関係と種多様性に関する現状を紹介する。

2.1. 生物の系統における後生動物

生物の系統関係は、分子細胞生物学や分子系統解析の飛躍的な発展によって劇的に変化してきた。かつて生物の分類における最も高次の階級として、複数の「界 kingdom」が設けられていた。例えば 5 界説では、すべての生物を動物界、菌界、植物界、原生生物界、モネラ界の 5 界に分けている³¹⁾。この分類体系は 20 世紀終わり頃まで生物学の主流であり、本書の前身である『動物系統分類学』追補版にも「現代方式に従って、生物が、モネラ、原生生物、菌、植物、動物の 5 界に分けられる…」といった記述がみられる (図 動物系統分類学 追補版 Pp.23-26)。しかし 1977 年には分子系統解析によって、従来の「モネラ界」に含まれていた生物群に、明らかに異なる 2 つの系統、細菌 Bacteria と古細菌 Archaea が含まれることが示された³²⁾。この結果、ならびに核膜の有無や細胞膜構成物質の違いに基づき、1990 年には生物を細菌、古細菌、そして真核生物 Eukaryota の 3 つのドメインに分類する体系が提唱され³³⁾、これが現在の生物学における主流の分類体系となっている (図 2A)^{34, 35)}。現在では、真核生物は古細菌に

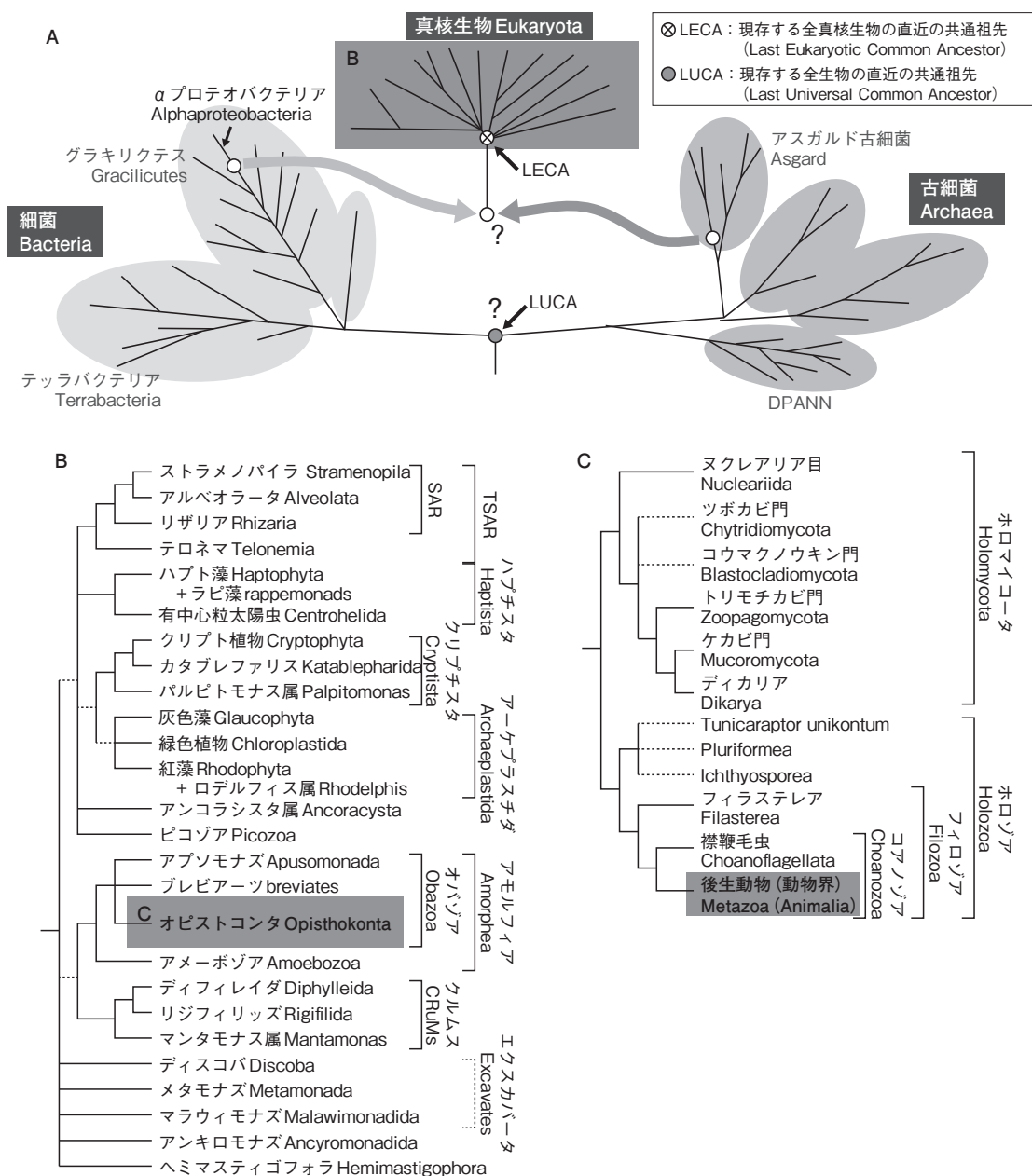


図2 生物における動物の系統的位置

A: 全生物の系統関係 (Spang A ほか 2022⁸⁾ より), B: 真核生物内部の系統関係 (Burki F ほか 2020⁴⁰⁾ を元に作図), C: オピストコンタ内の系統関係 (Liu H ほか 2024⁹⁾ を元に作図).

系統樹上の点線は、それぞれ未解決の系統関係を示す。A の各分類群の和名は理科年表 2024¹⁰⁸⁾, B は矢崎裕規・島野智之 2020⁴¹⁾, C は瀬戸健介 2023⁴³⁾ にそれぞれ従った。

由来する宿主細胞と、細菌に由来する共生体 (ミトコンドリア) による共生進化の結果として誕生したと考えられている³⁶⁾。

真核生物内の系統関係についても同様に、分子細胞生物学や分子系統解析によって、従来

「原生生物」として一括りにされていた単細胞生物に、極めて多様な系統が含まれることが明らかになってきた。これを体系的に把握するため、主要な真核生物系統群を「スーパーグループ」として認識する分類体系が提唱されている³⁷⁻³⁹⁾。

この体系は国際原生生物学会 International Society of Protistologists が中心となって提唱しており、新たな系統の発見や主要系統群間の関係解明に伴って、定期的に改訂が加えられている。

真核生物全体の系統関係や分類体系を議論する際は、「後生動物」が使用されることが多い。この同義語として「動物界 Animalia」が用いられることもある。

真核生物のなかで後生動物が含まれるスーパーグループは、オピストコンタ Opisthokonta と呼ばれ、アメーボゾア Amoebozoa の姉妹群とされるオバゾア Obazoa に分類される（両グループを合わせた系統はアモルフィア Amorphea と呼ばれる）（図 2B^{40, 41}）。この「オピストコンタ」という名称は Cavalier-Smith⁴²）によって提唱されたものであり、「後方に 1 本の鞭毛をもつ細胞が生活史のなかに少なくとも一度は現れ、対となった運動小体（または中心小体）をもち、単細胞ステージでは平坦なミトコンドリアクリステを有する真核生物」と定義づけられている^{37, 39}）。

オピストコンタ内には、動物だけでなく、真菌類や襟鞭毛虫類も含まれる（図 2C^{9, 43}）。これらのなかで真菌類は、近縁な原生生物系統とともにホロマイコータ Holomycota を構成し、後生動物や襟鞭毛虫は近縁なフィラステレアなどとともにホロゾア Holozoa を構成する。特にホロゾア内で後生動物に最も近縁な姉妹群と考えられているのは襟鞭毛虫である。なお後生動物の共通祖先は、新原生代に地球上に出現し、エディアカラ紀からカンブリア紀にかけて多様化していったと考えられている^{10, 11}）。

2.2. 後生動物内の系統関係

後生動物内の系統関係は、分子系統解析の台頭に伴って大きく見直されてきた。近年では次世代シーケンス技術を活用したトランスクリプトームや全ゲノム情報などの大規模データに基づく解析が行われるようになり、これまで示されていた系統関係の信頼性がさらに強化されるとともに、未解明であった関係性について新たな

仮説が提示されている。

本書で「動物門」として扱った分類群の多くは、様々なデータセットや解析結果によってその単系統性が支持され、一定のコンセンサスが形成されつつある。一方で、動物門レベルよりも高位の分類群については、依然として単系統性をめぐる議論が続いているものや、系統的的位置が明確でないものも多い。図 3^{6, 7, 44-48}）には、最近の複数の研究結果を反映した後生動物内の各動物門の系統関係や動物門レベルよりも高位の主要分類群を示している。本項では、これらの動物門レベルよりも高位の主要分類群とそれらの系統関係について概説する。

2.2.1. 後生動物のなかで、初期に分岐した動物門（図 3 ①）

後生動物のなかで最も初期に分岐したものについては、有櫛動物門 Ctenophora か海綿動物門 Porifera かをめぐる議論が現在も続いている。

海綿動物起源説 Porifera-first theory は、海綿動物門が後生動物のなかで最も初期に分岐し、その他のすべての動物門の姉妹群となるという説である。この仮説は、形態情報に基づく伝統的な系統樹（例：Nielsen（ほか⁴⁹）など）と一致している。海綿動物は神経系や筋組織を欠き、他の動物門に比べて単純な体構造をもつため、単純な体制から複雑な体制へ進化したというシナリオが想定される。このシナリオでは、進化過程で大きな進化的喪失や収斂進化を伴わない点が主要な支持の根拠となっている⁵⁰）。さらに本仮説は少数の分子系統解析によっても支持されている⁵¹⁻⁵³）。

有櫛動物起源説 Ctenophora-first theory は有櫛動物が最も初期に分岐し、その他のすべての動物門の姉妹群であるとする説である。この仮説は、分子系統解析の発展とともに提唱され、多くの分子系統解析結果によって支持されるようになった^{5, 6, 45, 54}）。またシンテニー（染色体上の遺伝子構成の相同性）に基づく系統解析もこの仮説を支持している⁵⁵）。この仮説に基づく場合、神経系や筋組織といった「複雑な」体制は、動物進化の過程で独立に 2 回獲得されたか、あ

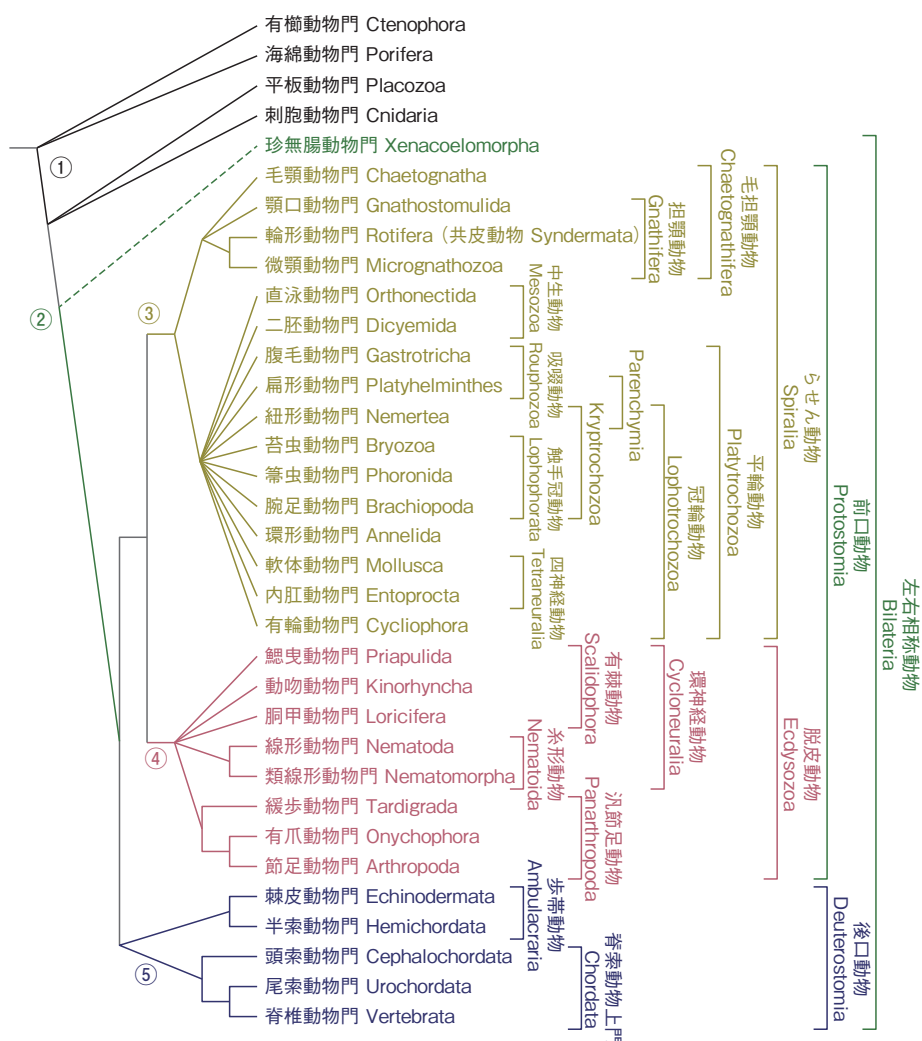


図3 後生動物内の主要分類群と系統関係

各分類群の系統関係は, Struck TH ほか 2014⁴⁴⁾, Giribet G 2016⁴⁵⁾, Lu T-M ほか 2017⁴⁶⁾, Laumer CE ほか 2018⁴⁷⁾, Laumer CE ほか 2019⁶⁾, Marlétaz F ほか 2019⁷⁾, Serra Silva A ほか 2025⁴⁸⁾ を参考とし, 未解明や議論のある系統関係は多分岐で示した。系統樹上の番号①～⑤ならびに色分けは, 本稿「2.2. 後生動物内の系統関係」内で議論されている項目に対応している。

(著者原図)

るいは海綿動物門で二次的に喪失された可能性がある。このうち前者を支持するような研究として, 有櫛動物の神経系や筋組織は他の動物とは異質であることを示す結果も報告されている⁵⁶⁾。

このようにどちらが後生動物の「根元」に位置する動物門かについては, 根拠とするデータや解析手法によって異なる結論が導かれており, 現時点では確定的な結論に至っていない。

有櫛動物門と海綿動物門に続いて分岐するのは, 平板動物門 Placozoa または刺胞動物門 Cnidaria であると考えられている。平板動物は筋細胞や神経細胞をもたず, また体軸も背腹軸のみを有する単純な体制であることから, かつては最も原始的な動物門であると考えられていた⁵⁷⁾。ただし前述の通り, 近年の分子系統解析によれば, 平板動物門は有櫛動物門や海綿動物門の後に分岐した動物門であることが示されて

いる。一方で平板動物門と残りの動物門との関係性については議論があり、以下の2つの仮説が提唱されている。

- (1) 平板動物門に次いで、二胚葉性で放射相称性、散在神経系および筋細胞を有する刺胞動物門が分岐するという説^{6, 58)}。この仮説では、刺胞動物門が左右相称動物 Bilateria (次項参照) の姉妹群として位置づけられる。
- (2) 平板動物門と刺胞動物門が単系統群を形成し、このクレードが左右相称動物群の姉妹群となるという説⁴⁷⁾。

2.2.2. 左右相称動物 (図3②)

有櫛動物門、海綿動物門、平板動物門、刺胞動物門を除くすべての動物門は、左右相称動物と呼ばれる大きな単系統群に属すると考えられている。その名の通り、このグループに属する動物は基本的に左右相称の体制をもち、三胚葉性で前後軸をもつことが特徴とされる。

左右相称動物は、そのクレードの内部で前口動物 (または旧口動物) Protostomia と後口動物 (または新口動物) Deuterostomia の2つの大きなグループに分けられる。従来、これらの分類は初期胚時に形成された原口が成体時の口になる (前口動物) か肛門になる (後口動物) かに基づいていた。しかしその後の研究により、前口動物のなかにも後口動物様の発生様式を示す種が存在することが明らかとなっている⁵⁹⁾。このため、現在では両群の定義には、主として分子系統学的な証拠が用いられる。ただし分子系統解析においても、データセット・塩基置換モデルの選択によって、後口動物が側系統となる可能性も報告されており^{48, 60)}、その系統的位置づけには依然として議論の余地が残されている。

また、前口動物はさらに、らせん動物 Spiralia と脱皮動物 Ecdysozoa の2つの主要なグループによって構成される。この前口動物内の2大グループの存在は、分子系統解析が行われるようになってまもなく、18S rRNA 遺伝子を用いた動物の系統解析でも示されており^{61, 62)}、『動物系統分類学』追補版でも最新の

研究成果の一例として紹介されている (『動物系統分類学』追補版 Pp.14-22)。

左右相称動物のなかで珍無腸動物門は、その系統的位置がいまだ確定していない分類群のひとつである。この動物門の系統的位置については、後口動物の一員であるとする説^{63, 64)}と、左右相称動物のなかでも最も初期に分岐した分類群であるとする説^{65, 66)}が提唱されている。

2.2.3. らせん動物 (図3③)

らせん動物はもともと、らせん卵割を示す動物群を総称して呼ばれてきたグループである。現在、このグループに属するとされる多くの動物門はらせん卵割を行うが、毛担顎動物 [新称] Chaetognathifera、腹毛動物門 Gastrotricha、触手冠動物 Lophophorata のようにらせん卵割を行わないものも含まれている。現在では、らせん動物はもっぱら分子系統解析によって定義されるグループとされている。その内部には動物門より高次の分類群が多数、提唱されているが、なかには単系統性が疑問視されているものもある。

かつて中生動物に属するとされていた直泳動物と二胚動物は、その系統的位置が未確定な分類群である。これらの動物門は、海産無脊椎動物を宿主とする寄生性の動物から成り、極度に単純化した体制が形態形質に基づく系統推定を困難にしている。初期の分子系統解析では線形動物門 Nematoda などとの近縁性が示唆されたことがあったが⁶⁷⁾、近年の研究ではらせん動物への帰属が支持されることが多い。しかし、使用するデータセットや解析手法によりその系統的位置は依然揺らいでおり、中生動物の単系統性を示唆する研究例^{46, 68)}もあれば、中生動物は非単系統で二胚動物門は平輪動物 [新称] Platytrichochozoa に、直泳動物門は環形動物門に内包されるとする結果もある^{69, 70)}。

毛担顎動物は、毛顎動物門 Chaetognatha、顎口動物門、輪形動物門、微顎動物門の4動物門から成る分類群である。これらはキチン質の複雑な構造の顎をもつことが特徴とされている (一部の分類群では二次的に顎が失われている

に階層的構造があり、新たに追加される形質が常に発生過程の最終段階に追加されねばならない。しかし、それでは進化的新機軸は生じない。

4. 解けない謎

以上のように説明される限り、反復説はきわめて論理的で一貫した仮説であり、純粹に機構論でもってこれを反駁することは容易ではない。むしろヘッケルの主張はとりあえず「理屈としては正しい」と認める必要がある。が、反復説にまつわる真の問題は、その見かけ上の正しさにもかかわらず、実際の動物の発生過程が反復説の予想通りにはまったくくなっていないという現実なのである。発生が進化を繰り返すように見えることがあっても、それは発生プロセスの一部が進化の特定のイベントを連想させるにとどまることが多い。

また、ヘッケルは仮想動物ガストレアの姿を克明に描き、それとそっくりな発生段階をナメクジウオの原腸胚に見出しているが、そのような見事な一致はごく一部の動物にしか現れない。つまり、初期発生過程はしばしば大きく変形し、それはヘッケルの予想を超えて頻繁に生じている。しかも、真に原始的な状態の原腸胚がどのようなものであったか、誰にも確実にいうことはできない。

唯一可能な方法は、できるだけ祖先的な動物における原腸胚を観察することであろうが、それとて二次的に変形していないと確実にはいえない。にもかかわらず、ヘッケルはナメクジウオの状態を理想的状態として設定しようとする。この、客観的根拠のない独断的作業仮説はヘッケルの著作にみられる多くの図版にも現れ、実際そのいくつかはミスコンダクトとして糾弾された(図4¹⁶⁾)。

とはいえ、進化過程で発生プロセスとパターンにさまざまな変形や擾乱が生じうることについてはすでに『一般形態学』においてヘッケルは認めていたのである。

(43) 生物学的発生を通じた系統発生の完全で忠実な繰り返しは、個体発生がより直線的になるにつれて、度重なる短縮を通じて不明瞭となり、短くなる。したがって、連続して通過する幼年期の状態が長くなればなるほど、繰り返しはより完全になる。

(44) 生物学的発生による系統発生の完全かつ忠実な反復は、生物はその個体発生の過程で新しい条件に適応するという二次適応によって偽られ、修正される。したがって、生物とその祖先が発生した存在条件が似ていればいるほど、より忠実に反復されることになる。

Haeckel (1866)⁷⁾, 第2巻, 第5集, 第20章, 300頁より

現在では、進化的に二次的に挿入される発生プログラムの時間的変化はヘテロクロニー heterochrony, そして位置的变化はヘテロトピー heterotopy として知られ(それらもまた、ヘッケルの造語である), それらはまとめて「変形発生(カエノゲネシス Cenogenesis)」と呼ばれている。それは、進化的に変化する発生プログラムをよりよく理解するために必須の進化発生学的概念として重宝されているが、1870年代イエナの研究プログラムにとって、カエノゲネシスはまさに呪詛にも等しい概念となった。

今、互いに類縁性のある2つの異なった動物の発生過程を比べているとしよう。それはある時点まで見分けがつかないほどよく似たプロセスを経て、咽頭胚を超え、さらに互いによく似た眼球の大きな顔をもつ独特の胚段階に至ったとする。しかしそれ以降、一方の胚は羽毛原基を持ち始め、他方ではウロコが分化し始める。種を明かせば、前者はニワトリであり、後者はワニである。ならば、主竜類の共通祖先の段階までは同じ発生過程を共有し、それに続く発生段階が「綱」のランクを分岐させるのと等価の重要性を秘めた発生段階であり、系統進化においてこの発生段階を分岐させるような変化が生じたために、ワニとトリの系統が分岐することになったと結論できるだろうか。

それはまったくできないのである。体表の角



図4 ヘッケルが描いた脊椎動物の発生過程の比較

ここでは、ベアという通り最上段の初期咽頭胚が種を超えて酷似しているさまが描かれているが、これはかなり誇張された概念図と見たほうがよい。ベアにとって、この段階は脊椎動物のボディプランが発生中に具現化する瞬間であったが、ヘッケルにとっては、それは全脊椎動物の共通祖先を表現する段階であり、それゆえに、初期咽頭胚には明瞭な顎も対鰭(対肢)も本来存在してはならなかった。

(Haeckel E 1874¹⁶⁾, Taf. IV, V より)

質形成物が分化するより以前、トリ胚では前肢芽がすでに翼に向けてシェイピングされ始めている。同様のタイムラグは他の器官形成にも見つかるだろう。かくして、胚体は多くのモジュールから成るモザイクであり、それぞれのモジュールの発生時期がかなり独立に変化できる。さらに、個体発生過程のかなり早期に、発生経路がシフトすることによって大きな変更を成就しているケースもある。発生プロセスの進化はそれほど融通無碍なのである。したがって、そこから逆に系統関係を正確に復原することは不可能なのである。

解剖学者のゲーゲンバウアー (Carl Gegenbaur) はこのような理由で反復説に見切りをつけ、そ

れはひいては形態学という分野全体を衰退させてゆくことに繋がっていった。

5. 展望

反復説もろとも形態学が衰退した20世紀初頭、単純な反復モデルに取って代わろうとしていたのが進化における発生のタイムテーブルのシフト、すなわち「ヘテロクロニー」と総称される考察の方針であったが、1990年代以降に勃興した進化発生学(そこには、実験発生学や集団遺伝学など、20世紀において発展した研究文脈がふんだんに盛り込まれている)が問いかけている問題や諸概念、あるいは研究の文脈

と真に統合できるかという試金石にあつては、おそらくベアとヘッケルによるモデルの不備を形態学的に補おうとした正統の後継者、そして現在でも真に考察に値する学者はおそらく、ゼヴェルツォッフただ一人であつたというべきであろう。同じヘテロクロニー理論の範疇であっても、ヘテロクロニーそれ自体を極度に形式化・単純化してしまったド＝ビア (Gavin Rylands de Beer) やグールドの試論には、残念ながら今後の発展性は期待できない^{20, 21)}。

ゼヴェルツォッフは、系統樹の上に見る表現型の進化のなかに、連続性 (イディオアダプタツィオン idioadaptation) と不連続性 (アロモルフオーシス aromorphosis) を明瞭に区別し、とりわけ、ボディプランの抜本的な改変を伴う不連続な表現型進化を説明しう「アルシャラクシス archallaxis 理論」と、その発展型である「二次アルシャラクシス理論」は、集団遺伝学的なモデルと将来融合できる可能性を残す、きわめて有望なセオリーとなっている²²⁾ (拙著^{13, 19, 23)} に要約)。

進化において形態的相同性が守られているという状態は、子孫における形質のシフトが祖先形質の布置変換として記述できるという構造主義的な認識が可能な現象であり、そこでは相同性をもたらす特定の拘束 (ボディプランとそれを支える発生プログラム) が常に温存されている。そしてこのようなゲテ・ヘッケルの (= パリンジェネティックな) 進化パターンこそが、相同性を中心概念とする比較形態学を認識論的科学として 2 世紀にわたって成立させてきたものの正体であり、20 世紀に至って同じ進化の描像を形式的に系統解析のための方法論として提示したのがヘーニッケの分岐分類学であつた²⁴⁾。これらはヘッケルのパリンジェネシスに依存した方法なのである (分子データに適用された場合はそのかぎりではないが)。

逆に、現代の進化発生学において注目されがちな、大規模な表現型進化を導く現象、すなわち「コ・オプション co-option」, 「発生システム浮動 developmental system drift」, 「進化的新機軸 evolutionary novelty」などの諸概念が共通に

内包するのは、「形態的相同性の不在・喪失やシフト」、さもなければ相同形質の下部構造が相同性を失う傾向である。つまり、上の問 3 に関わる問題である。これらの現象はパリンジェネシスでは説明できず、古典的な比較形態学も役に立たない。それでも新形質の前駆体 (= 祖先における相同形質) が存在しない、このような現象こそ真に解明し、系統樹の上に正しく配置することが困難なものなのである (それを可能にしたのは遺伝情報の比較であつた)。例えば、クジラ類の進化は祖先的偶蹄類の単なるヴァリエーションとしては記述できない。なぜなら、偶蹄類 (あるいは、一般的哺乳類) が本来もっていた特定の発生拘束のいくつかがそこでは解除されているからだ。したがって、これは原理的に形態学や分岐論では解決できない問題なのである。

階層的に組み上げられた入れ子状の相同性集合からはみ出すことによってしか到達できない革新的な表現型に至るということはすなわち、終末付加を基本とするヘッケルの発生プロセスから逸脱するということである。ゼヴェルツォッフはそれが発生初期や中期の経路変更によってのみ可能になると考えた (つまり、種分化をいくら繰り返しても新しいボディプランは生まれない)。発生の初期と中期を厳密に区別することは不可能なので、以下ではこのような進化パターンをすべて、ゼヴェルツォッフの用語、「アルシャラクシス」と呼ぶことにする。

この理論の弱点は、初期発生を逸脱することによって、発生プロセスが瓦解する危険度が増すというジレンマである。とはいえ、実際の進化においては、初期発生がシフトしているケースは頻繁に観察されている。例えば、レマーネ (Adolf Remane) が報告したギボシムシの体腔形成プロセスにみられる多型はその例である (図 5²⁵⁾)。ただし、このような進化が可能なのは、新しい発生経路が直ちに祖先的胚パターンに帰着できるからである。1 つの安定点から近隣の別の安定点へと向かう経路が放散するだけであり、決して成体の形質を大きくシフトさせているわけではない。それでもこの解釈は、遺

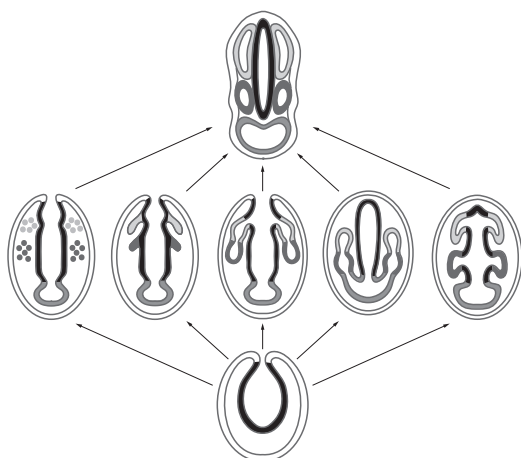


図5 ギボシムシの原腸胚が体腔を発生させるプロセスの多様性

基本的には原腸に由来する嚢状構造から前体腔・中体腔・後体腔が分化する腸体腔形成をとるが、その形成過程や分離様式には系統間で変異が認められる。

(Remane A 1956²⁵, p186, Fig59 より)

伝子型が一意に特定の表現型と結びついているのではなく、ある一定の幅をもった表現型のスペクトラムと対応するという、応答規準の考え方とも整合的である。

このような議論においては、ウォディントン (Conrad Hal Waddington) の「エピジェネティック・ランドスケープ epigenetic landscape」が良いモデルとなる (図6)²⁶⁾。発生経路は多数の遺伝子の総合的作用によって形成された、ある特定の地形に現れた谷を転がる球の道筋であり、進化を通じて深掘りされた安定的な経路は擾乱に強く、「クレオド creode」と呼ばれる。クレオドはいわば進化において発生拘束としても機能しうる。系統内で強く保存された種々の胚形態は地形の所々に深く穿たれた地点として現れることになる。そのような深掘り地点が最初から定まったところに一定数存在すると考える理由はなく、動物門を超えて共通した場所が深掘りされていると考える理由もない。一方、谷を転がる球は常に発生経路を探索しており、時として新しい経路が成立することもある。それによってもたらされた表現型が個体の適応度を上げれば、その発生経路は徐々に強化され、深掘りされる。そのような球と地形の相互作用が、

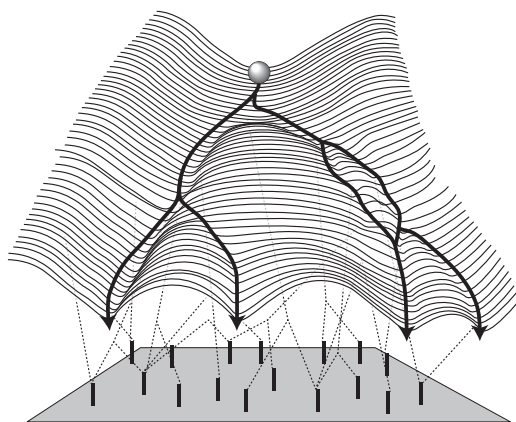


図6 ウォディントンのエピジェネティック・ランドスケープ

発生は、地形の谷に沿って転がる球として表現され、地形を決めているのは無数の制御遺伝子群 (黒い短い棒) である。表現型を通じてゲノムが選別され、そのゲノムがランドスケープを作り出す。ならば、ランドスケープにどのように谷が刻印されているかが、表現型進化の傾向を知る道標となる。安定化により、谷は深くえぐられ、クレオドとなる。

(Waddington CH 1957²⁶⁾ より)

発生プロセスにおいて複数の安定地点に落ち着く傾向を見せるのなら、それはタクサのヒエラルキーをもたらしうる、レベルの異なった発生拘束が複数成立するということになる。ファイロタイプ成立以降に、系統特異的な拘束された保守的パターン (肢芽の発生や顎の分化のような) が現れることがこれに相当する。また、同じ表現型を目指していても、より単純で安定的な発生経路が強化され、その際にいくつかの安定点を省略することもありうる。後者はもっぱら安定化選択によってもたらされると期待できる。

ゼヴェルツォッフのいう二次アルシャラクシスは、あくまでパリングネジスとして生じたシフトを足がかりとし、徐々に発生経路の変更が上流の経路の変更置き換わり、あたかも最初に発生初期の経路が変化することによって進化したように見え、その過程でいくつかの相同性も失われるのだが、それはあくまで二次的に発生経路を安定化した選択の帰結にすぎないという考え方である。このようなシフトが繰り返し作用すれば、最終的に (あくまで見かけ上) 初

軟体動物門

二枚貝綱

1. 系統と分類

二枚貝綱 Bivalvia は、いわゆる「二枚貝」が中心となる分類群で、左右2枚の殻を持ち、背側で外靱帯 external ligament により連結する。閉殻筋 adductor muscle の収縮で閉じ、弛緩すると外靱帯の力により開くという特徴を持つ。学名 Bivalvia は、bi-「2」と、valvia (「扉をもつものたち」<valvis「扉をもった」<valva「扉」) からなり、「2つの扉 (= 殻) をもつものたち」を意味する。

二枚貝類の系統関係と上位分類群名 (図

31¹⁾) は、腹足類に比較すれば安定しているといえる。特に、原鰓類、翼形類、古異歯類、異歯類の名称は前世紀から変わらず用いられている。一方で、異歯類の内部分類群の系統分類には大きな変化がある。以下に、最近の分類に即して主要な分類群の特徴を列記する。

1. 原鰓類 Protobranchia: 二枚貝類のなかで最初に分岐すると考えられてきた単系統群。原鰓型の鰓で特徴づけられる。すべて海産で、堆積物中に潜入して生活する。泥深い環境に多く、深海の貝類相を特徴づけるグループである。食性には堆積物食のものと、共生細菌から栄養を得るものがある。キヌタレガイ目、クルミガイモドキ目、クルミガイ目、ロウバイ目が含まれる。これらの内部分類群はかつて上科として扱われることが多かったが、最近では原鰓類を亜綱にしたうえで目に格上げた分類が浸透して

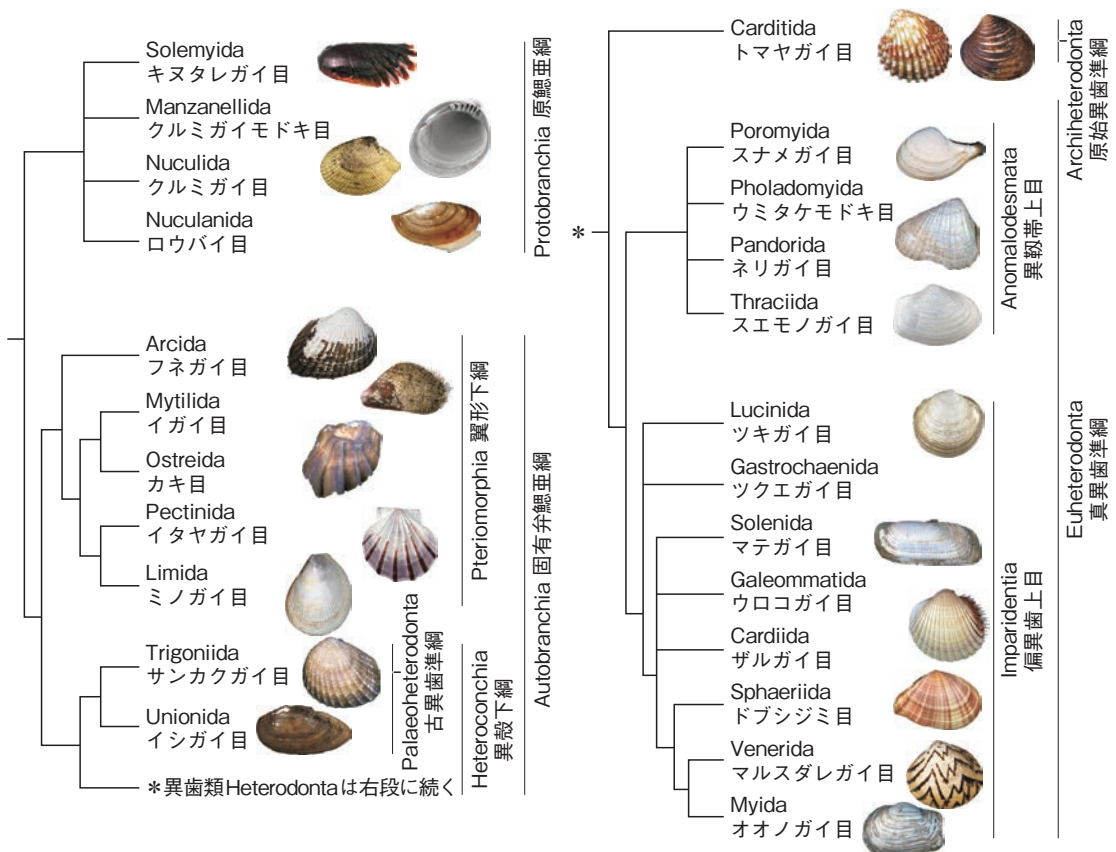


図 31 二枚貝綱の系統と上位分類群

樹形は主に Xu ほか 2025¹⁾ に基づく。

内肛動物門 Entoprocta

1. 系統と分類

1.1. 概説

内肛動物門 Entoprocta (サカズキムシ〔新称〕やウミウドンゲの仲間)は小型のベントスで、これまでに約190種が知られる。学名 Entoprocta は、ギリシャ語の ἐντός (entos; 不変化)「内側」に、προκτός (proktos)「肛門」(属格形 προκτοῦ, proktou) に由来し、「内

側に肛門をもつもの」を意味する。体の本体である萼部 calyx の上部に触手環 tentacle crown を備え、萼部の下部には柄部 stalk があり、柄部の基部で何らかの基質に固着または付着する。単体性 solitary または群体性 colonial であり(図1)、単体種は出芽 budding によって個体を増やし、基部の付着器官(足 foot)で基質(宿主の体表など)につく。群体種では出芽で増えた個体が走根 stolon でつながる(図2¹⁾)。内肛動物はほとんどが海産で、群体種の一部が汽水域に生息し、純淡水産種は2種のみ(ともに群体種)

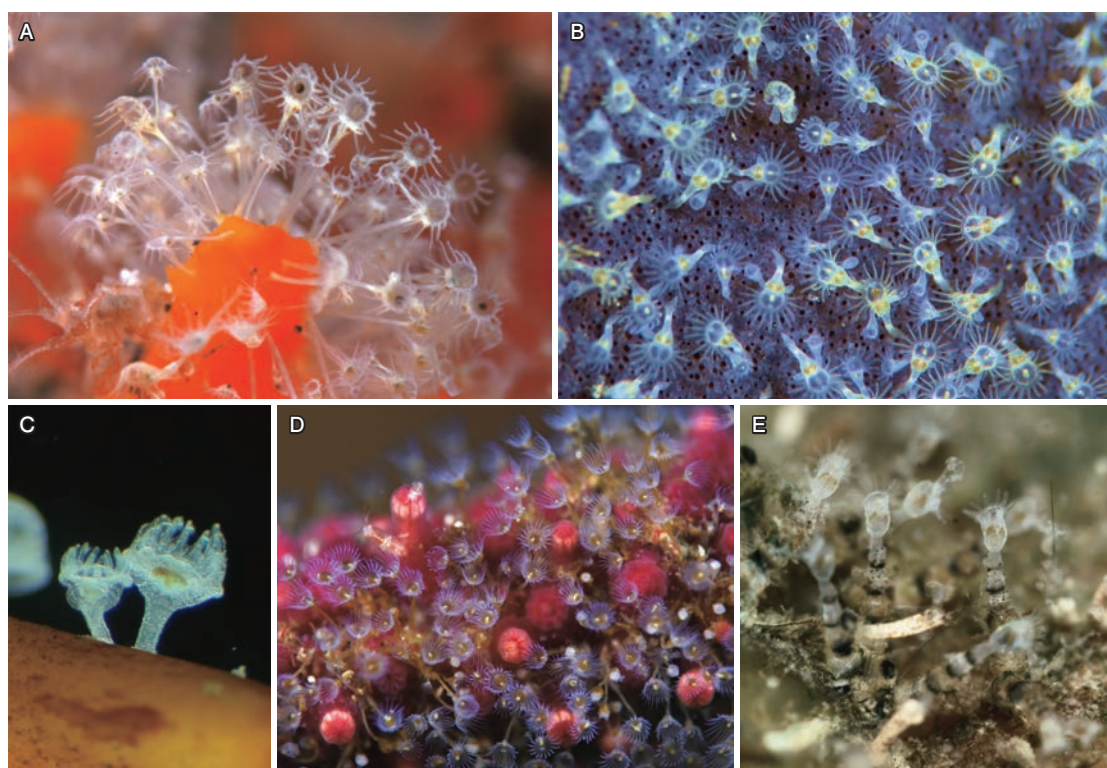
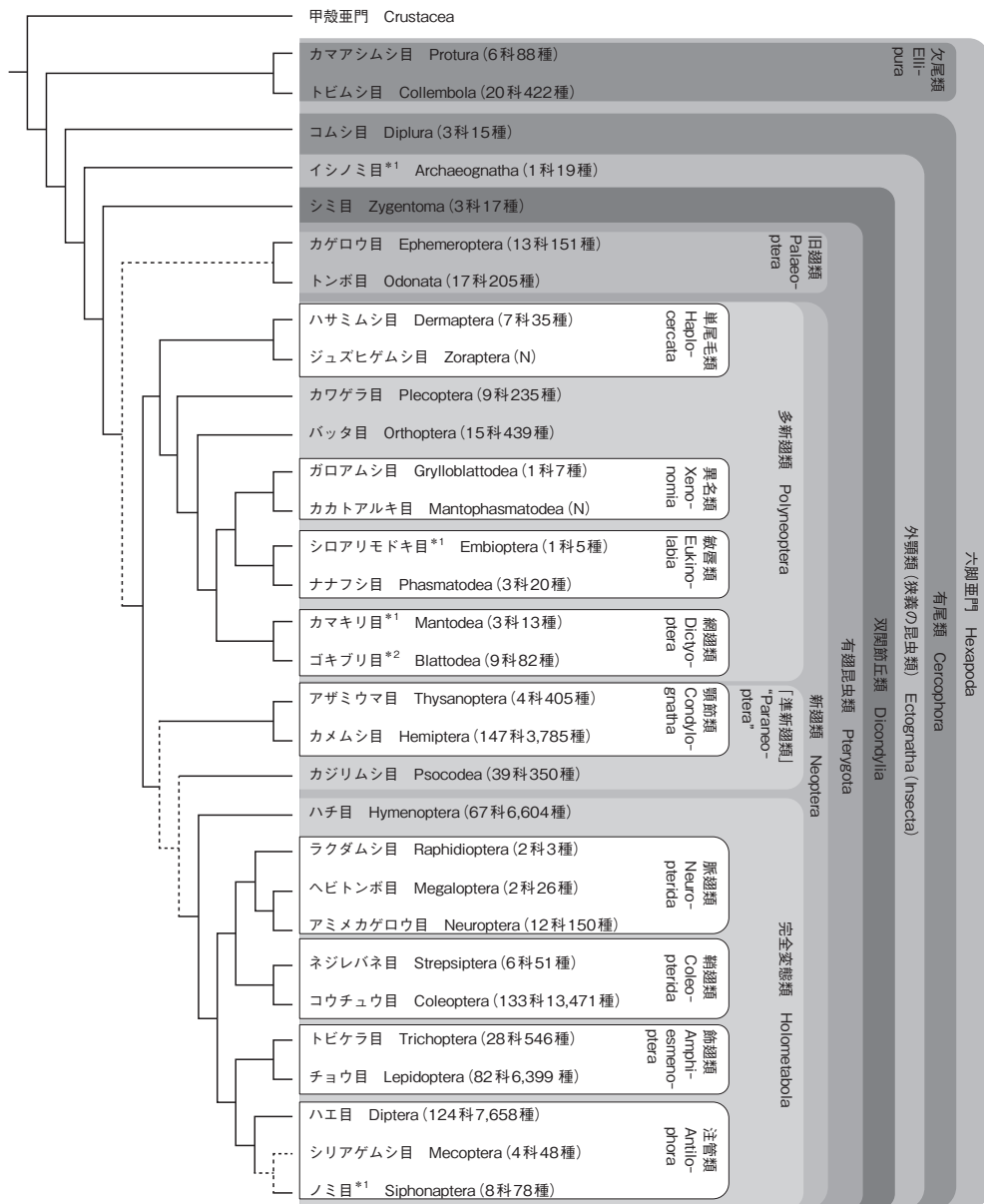


図1 単体性内肛動物 (A～C) と群体性内肛動物 (D, E)

A, B: カイメン上に棲むヒメサカズキ属の2種 *Loxosomella* spp. (伊豆大島産), C: アラメの根につくシズガワサカズキ *Loxosomella shizugawaensis* (志津川湾産), D: ヤギ類につくウミウドンゲ属の一種 *Barentsia* sp. (伊豆大島産), E: 淡水産巻貝の殻表面につくシマミズウドンゲ *Urnatella gracilis* (埼玉県伊佐沼産)。

(A, B, D 写真撮影: 星野修)

(著者原図)



日本で記録されている六脚亜門：29目769科41,327種(算出の根拠とした文献公表後に報告された分類群は考慮していない)

図1 六脚亜門の系統仮説

樹形は Misof ほか¹⁾ に準拠した。本文中で系統学的議論が未解決とされた系統関係を点線で示した。また、日本でこれまでに記録されている目に関しては、文献情報に従い科数・種数を併記した²²⁻³²⁾。

N: 日本に生息していない分類群, ^{*1}21世紀に入り新種記載がされていない分類群, ^{*2}ゴキブリ目にはシロアリ類(4科25種)を含む。

ら成り、イシノミ目はシミ目と有翅昆虫類から成る双関節丘類 Dicondylia の姉妹群である。シミ目については、米国カリフォルニア州の森林にのみ生息する遺存種のムカシシミ *Tricholepidion gertschi* の系統的位

形態学およびゲノム系統の双方から、ムカシシミが狭義のシミ目の姉妹群である(=広義のシミ目が単系統群である)ことが支持される^{1,6)}。

有翅昆虫類はカゲロウ目 Ephemeroptera、トンボ目 Odonata、新翅類 Neoptera の3群があり、

表 1 両生綱分類表

両生綱 Amphibia	
平滑両生亜綱 subclass Lissamphibia	
I. 無尾目 Anura	
IA. ムカシガエル亜目 Archaeobatrachia	
IAa. 上科設置なし	オガエル科 Ascaphidae, ムカシガエル科 Leiopelmatidae, スズガエル科 Bombinatoridae, サンバガエル科 Alytidae, メキシコジグムグリガエル科 Rhinophrynidae, ピパ科 Pipidae
IAb. スキアシガエル上科 Pelobatoidea	スキアシガエル科 Scaphiopodidae, パセリガエル科 Pelodytidae, スキアシガエル科 Pelobatidae, コノハガエル科 Megophryidae
IB. ナミガエル亜目 Neobatrachia	
IBa. 上科設置なし	ユウレイガエル科 Heleophrynidae, セーシェルガエル科 Sooglossidae, インドハナガエル科 Nasikabatrachidae, カメガエル科 Myobatrachidae, ヘルメットガエル科 Calyptocephalellidae
IBb. アマガエル上科 Hyloidea	コヤスガエル科 Eleutherodactylidae, テブイガエル科 Ceuthomantidae, コガネガエル科 Brachycephalidae, ウスハラガエル科 Craugastoridae, アマガエルモドキ科 Centrolenidae, ギアナガエル科 Allophrynidae, ミズガエル科 Telmatobiidae, ハナガエル科 Rhinodermatidae, ハガエル科 Odontophrynidae, ユビナガガエル科 Leptodactylidae, ブラジルガエル科 Hylodidae, アマガエル科 Hylidae, ツノアマガエル科 Hemiphractidae, ヤドクガエル科 Dendrobatidae, マルハシガエル科 Cycloramphidae, ソロモンツノガエル科 Ceratobatrachidae, ヒキガエル科 Bufonidae, ナンベイモリガエル科 Batrachylidae, トゲムネガエル科 Alsodidae
IBc. アカガエル上科 Ranoidea	クサガエル科 Hyperoliidae, サエズリガエル科 Arthroleptidae, クチボンガエル科 Hemisotidae, フクラガエル科 Brevicipitidae, ヒメアマガエル科 Microhylidae, アオガエル科 Rhacophoridae, マダガスカルガエル科 Mantellidae, アカガエル科 Ranidae, インドアカガエル科 Ranixalidae, ドロガエル科 Phrynobatrachidae, アフリカウシガエル科 Pyxicephalidae, アフリカアカガエル科 Ptychadenidae, イワガエル科 Petropedetidae, デカンガエル科 Nyctibatrachidae, コイワガエル科 Micrixalidae, スマガエル科 Dicroglossidae, グライアスガエル科 Conrauidae, ツノガエル科 Ceratophryidae
II. 有尾目 Caudata	
IIA. オオサンショウウオ亜目 Cryptobranchioidea	オオサンショウウオ科 Cryptobranchidae, サンショウウオ科 Hynobiidae
IIB. サイレン亜目 Sirenoidea	サイレン科 Sirenidae
IIC. イモリ亜目 Salamandroidea	イモリ科 Salamandridae, トラフサンショウウオ科 Ambystomatidae, オオトラフサンショウウオ科 Dicamptodontidae, ホライモリ科 Proteidae, オリニックサンショウウオ科 Rhyacotritonidae, アンフューマ科 Amphiumidae, アメリカサンショウウオ科 Plethodontidae
III. 無足目 Gymnophiona	
オアシナシイモリ科 Rhinatrematidae, スメアシナシイモリ科 Ichthyophiidae, アフリカアシナシイモリ科 Scolecomorphidae, ニシアフリカアシナシイモリ科 Herpelidae, ヒガシインドアシナシイモリ科 Chikilidae, アシナシイモリ科 Caeciliidae, ミズアシナシイモリ科 Typhlonectidae, セーシェルアシナシイモリ科 Grandisoniidae, リングアシナシイモリ科 Siphonopidae, ハダカアシナシイモリ科 Dermophiidae	

頃は柔らかい土に潜って無脊椎動物を食べている。卵胎生で、メスの妊娠期間は 11 か月ほどに及ぶ。幼体はメス親の輸卵管の内壁を特殊な歯でかじって刺激して、栄養に富んだ分泌物を出させてそれを食べる。二次環帯を持つ。

9. 両生綱分類表

表 1 に両生綱分類表を示す（現生種の分類のみ）。