今回発見された時岡隆先生のご遺稿に対するコメント
Comments on the recently discovered unpublished manuscripts by late Professor Takashi Tokioka

堀田拓史　Horita, Takushi
東海大学海洋学部博物学研究室　（〒424-8610　静岡市清水市折戸 3-20-1）

今回発見された時岡隆先生のご遺稿は、英文23ページ（文字数約28,000字、単語数5,400）に及ぶ。そのタイトルと小見出しは以下の通りである。

A Speculation on the Classification System of the Ctenophora
有櫛動物門の分類体系についての一推考
Abstract　要約
1. Introduction 緒言
2. Important modification in the gastric canal system 胃管系における重要な変化
3. Feeding habit 摂餌機構
4. Evolutionary modification flow and classification of the ctenophores 進化的変遷の流れとクシクラゲ類の分類
5. Some considerations on the occurrence of rare species 稀種の出現についての思索
6. Acknowledgements 謝辞
7. Reference 文献
8. 手書き追補原稿

この英文原稿は、2000年2月25日に中山書店から発行された邦文、「有櫛動物 Ctenophora」（動物系統分類学　追補版）の内容を英文で書き直したものと思われていたが、今回の英文遺稿原稿とこの邦文の内容を比較した結果、邦文には記述されていない部分が多く追加されていることが解った。参考として戴けるように、この邦文の項目とそれらに対する英文内容との比較を以下に記した。

有櫛動物 Ctenophora
1. 従来の分類
2. 胃管系の再検討
3. 摂餌機構
4. 新分類への一試案
5. 文献

1. Introduction の部分は、邦文の「1. 従来の分類」と「2. 胃管系の再検討」に記述されている内容とほぼ一致する。

次の2. Important modification in the gastric canal systemの部分では、邦文の「2. 胃管系の再検討」と内容的に重複するが、更に詳しく例を挙げて、クシクラゲ類の胃管系について述べている。

3. Feeding habitの項は、邦文と同じタイトル「3. 摂餌機構」となっており、その冒頭部は邦文と同じであるが、それにつづく内容は英文のほうがかなり豊富となっている。

本論とも云える4. Evolutionary modification flow and classification of the ctenophoresでは、Lampeida（ヘンゲクラゲ目）という新目の創設から、その新目に含まれる3科 Lampeidae（ヘンゲクラゲ科）、Haeckeliidae（フウセンクラゲモドキ科）、Bathyctenidae（シンカイフウセンクラゲ科）が3方向に放散し、そのうちの1つが sedentary（着底生活を送る） Platyctenida（クシヒラムシ目） へと向かい、それ以外の2つが pelagic （浮遊生活を営む）①Beroida（ウリクラゲ目）と②Lobata（カブトクラゲ目）という、形態と摂餌習性の異なる2つの方向へ向かったとしている。さらに②Lobata の持つ4つの特徴（袖状突起の形成、耳状突起の存在、子午管拡張部の屈曲と湾曲および正輻管の消失を含めた従輻管と子午管の連結部位）に注目して、上記のLampeidaを形成するグループの特徴に合致せず取り残された Ganeshida(ミナミフウセンクラゲ目)、 Cestida（オビクラゲ目）、 Lobatolampeidae、Thalassocalycida（カメンクラゲ目）の各グループのもつ特徴がLobataのもつ4つの特徴と幾つ合致するかを照合して、それらの分類的位置を検討している。そして、それらの結果から、Lampeida →Prelobata→Protolobata→Lobataという有櫛動物内での進化変遷の流れを推論した。この部分は、邦文にみられないかなりの内容が英文に追加され、詳細に記述されている。

5. Some considerations on the occurrence of rare speciesの項目は、邦文にはない項目であり、最も原始的と思われるCydippida(フウセンクラゲ目)の基本的形態から以下のような項目を考察している。

・体組織を支える胃管系とそれらに対するエネルギー配分
・大型化と栄養摂取とその配分
・過成長と反復生殖、生殖腺の不毛状態

これらのことから、体の大型化→栄養不足→生殖腺の不形成→共食い→自滅という経路が、クシクラゲ類における稀種の出現現象に関係しているのではないかと推測している。

この英語論文は、その後6. Acknowledgements、7. Referenceと続いて終了しているが、同時に見つかっている旧バージョンと思われる英文原稿には、タイピングされずに手書きされたままで残っている部分が更に続いている。

この手書き部分では、クシクラゲ類の分類学と生物学における3つの問題を提起している。一つは、オビクラゲ目のような幾つかの独立的グループ（つまり Thalassocalycida, Ganeshida, *Lobato-*

*lampea*など）の明確な分類位置が解っていない問題。二つ目は、dissogony（反復生殖）現象に対して生物学的説明が出来ていない問題。三つ目は、生殖腺の不毛な（発達しない）成体の大群が出現する現象に対する生物学的な説明ができていない問題を挙げている。今回の遺稿は、正にこれらの問題を取り扱うと共に、クシクラゲ類の系統的分類配置についての試案と考察が成されている。しかも邦文では初め二つの問題については殆ど扱われていない。*Lobatolampea*の発見が、時岡先生のこれらの問題にたいする考察へのきっかけとなり、ヒントとなって、その考察をまとめられたように思う。

そして、時岡先生は、原稿の最後をこう締め括られた。「Horitaによる*Lobatolampea*の発見は、この一連の問題を明らかにする上で、手掛かりとなる役割を果たしている。*Lobatolampea*は何の疑いもなく、LampeidaとLobataとの中間に無理なく（容易に）配置することができる。そして、*Lobatolampea*とcestids（オビクラゲ類） との密接な関係が、オビクラゲ類の系統的位置を明確に示しているように思う。胃管系の複雑な様相は、子午管と従輻管が接続する位置の移動と関係する現象として取り扱うことにより、その複雑さを簡略化して、みることができるであろう。従って、そう強い異論なしにむしろ容易に、クシクラゲ類のグループは、diagramme（図）に示したように配列することができるだろう。そのような考察を伴った胃管系の再検討は、反復生殖とカブトクラゲ類にみられる生殖腺の不毛な（発達のしない）成体の大群が発生する現象を理解することに、私たちを導くであろう。このように、*Lobatolampea*の発見と出版は、一歩進んだ考察への可能性に強く迫るものである。」

時岡先生がこの部分を省くつもりであったのかどうか？は解らないが、本邦で発見された*Lobatolampea*が、クシクラゲ類の分類と分類体系研究において重要な位置にあることを強調された形となっている。

以下に、今回発見されたご遺稿の翻訳文を掲載する。

A Speculation on the Classification System of the Ctenophora　有櫛動物門の分類体系についての一推考

Abstract　要約

オビクラゲ目Cestidaと新しく発見された*Lobatolampea tetragona* Horitaとの密接な近縁関係について論じることにより、有櫛動物門の上位分類群の配列は、胃管の接続構造と摂餌機構においてみられる変異性から推論した進化変遷の流れの適切な位置に、個々のタクサをプロットすることにより見直すことができる。加えて、カブトクラゲ目Lobataにみられる反復生殖(dissogony)および生殖腺の不毛な（発達しない）成体の大群が発生する現象に対して、幾つかの考察が成された。

Introduction　緒言

Horita (2000)による*Lobatolampea tetragona*の発見で、合理的に無理なくこの種を収容できる分類位置をみつける為に、有櫛動物の分類学を再び学ぶ機会を得た。そうして、Harbison & Madin (1982)とHarbison (1985)の論文に出会った。Harbison & Madin (1982)に示される19科を含む7目の分類体系は、現在において最も新しいものとして受け入れられているようだ。その体系は以下のように与えられている。

1. フウセンクラゲ目(Order Cydippida) 5科を含む
2. クシヒラムシ目(Order Platyctenida) 4科を含む
3. ミナミフウセンクラゲ目(Order Ganeshida) 1科（単科）のみ
4. カメンクラゲ目(Order Thalassocalycida) 1科（単科）のみ
5. カブトクラゲ目(Order Lobata) 6科を含む
6. オビクラゲ目(Order Cestida) 1科（単科）のみ
7. ウリクラゲ目(Order Beroida) 1科（単科）のみ

この体系では、Komai (1963)が指摘した「クシクラゲ類は全体を通して触手の退化傾向にあり、ウリクラゲ類を他のグループと分けるための別綱を置く必要はない」という意見を反映して、ウリクラゲ類を収容する無触手綱(Nuda)とその他のグループを収容する有触手綱(Tentaculata)という2綱に分別することが省かれている。 この分類体系の最後におけるウリクラゲ目の位置は、触手の完全消失が特化の最も進んだステージのサインとして起こりうることを示すものであろう。

これらの論文筆者によって成された、ふたつの重要なコメントがある。有櫛動物の特質が高まり分化してゆく進化の方向を知るために、その動物群の互いの形質を詳細に比較することにより、Harbison (1985) は、①子午管と胃管（注1）から派出する側分岐管はその個体の活動と関連し、つまりそれらの派出する体部位における代謝と関連する、②口縁に沿った部位での子午管と咽頭管の連絡は口部の運動性と関連する。それゆえに、このような胃管系の特徴は、上位レベルでの分類においては分類基準とすることができない。」とした。

（注1. 原文では、meridional gastric canal となっているが、そのような用語はないので meridional and gastric canalであろう）

Harbisonの考えの①は完全に合意できるし、②の意見についてもまたもっともである。加えて、Harbison & Madin (1982)は、フウセンクラゲ目をふたつのグループに分別したいようで、そのひとつには3科（フウセンクラゲモドキ科、シンカイフウセンクラゲ科、ヘンゲクラゲ科）が含まれている。このことについては先に紹介した分類体系には反映されていないが、この考えにも同意できる。

有櫛動物において多くのグループがフウセンクラゲ型幼生を放出するので、代表的なフウセンク

ラゲ類がその分類体系の最初の位置を占めるべきである。しかしながら、ある程度の退化した触手と咽頭管のような少し変形した形態を持つもの（フウセンクラゲモドキ科）が、フウセンクラゲ目内での分類の先頭に配置されている。このことについては、私の考えている事と異なっている。Harbison等の考えは、「触手と咽頭管がシンプルであればあるほど、より原始的である」という伝統的な考えを引きずっているのであろう。Harbisonによって成された有櫛動物内の形態学的な比較研究は、非常にたぐい稀な優れたものである。しかしながら、個々の種の比較については強調されていないように、そのグループと他のグループを結びつけるような強い糸を捜すことは簡単なことではない。そんな環境の中で、新しく発見された*Lobatolampea tetragona*の最終的な分類位置を与えるために、ミナミフウセンクラゲ目やカメンクラゲ目のケースで行われたように、新しい目を設立することは最も簡単なことかも知れない。

しかしながら、この新目を設立するという扱いは、*L. tetragona*の際立った胃管の通るコースがオビクラゲ属に似ているという事実によって阻止された。これらの両方（*L. tetragona*とオビクラゲ属）の形態において、その体は咽頭軸の末端部で、オビクラゲ属においては両翼を形成し、*Lobatolampea*においては原始的な袖状突起を形成する、そして、沿触手面子午管の伸張部は、各々の翼又は袖状突起を咽頭面に沿って走る直線状の横走管を形成する。一見して判るこの類似が、分類学的に深い意味を含んでいると考えることは、不可能なことではない。これらのふたつの形態における咽頭軸方向での体の変形は、体の動きと胃管の機能的構造との関係を私に気付かせた。このように、その胃管機能又はその動物の行動生態との相互関係において、有櫛動物の胃管構造についての再考がここで成された。正にここでは、胃管構造と触手器官に置き換わる摂餌機構のふたつの主要構造についての再考が試みられた。

Important modification in the gastric canal system
胃管構造における重要な変形

有櫛動物やクラゲ形の腔腸動物(Coelenterates［ママ］)を通して、胃管構造はその生物体のあらゆる活動の代謝機能を維持するための基本的構造である。有櫛動物における代表的なフウセンクラゲ類(cydippids) においては、

・櫛板列（移動のための器官であり、ある体部分へ食物を運ぶための器官）は、その各々の列について子午管によってサポートされている。

・咽頭は咽頭管により、触手の活動はその基部の触手管によって、サポートされている。

それゆえに、胃管構造は、その動物体の機能的活動との関係においてのみ効果的に論議されうるであろう。体形が変化したオビクラゲ目、カブトクラゲ目、そしてその他いくつかの目においては、その子午管は、その変形した体部位においては代謝を維持するために、櫛列が全く無い部位にまで伸張している。櫛列の口側端（adoral end; 注2）を越えて伸張した部分は、ここでは（通常は）おおよそ櫛列下に走る範囲にある子午管の拡張部(extension)として扱っており、その拡張部は子午管の部分的な便宜的呼称として定義される。

（注2. adoral end: 通常、英語論文で使用されるのは、oral end; 口側端、aboral end; 反口側端、という語であるが、adoral という語をあえて使用している。間違え易いのを承知で使用して楽しんでいる感あり。これより以降も adoral という単語は頻繁に使用されている）

カメンクラゲ属(*Thalassocalyce*)においては、通常みられないような従輻管の拡張が起こり、オビクラゲ属(*Cestum*)においては咽頭管の顕著な拡張が観察される。

胃管構造の基本構造は小型のフウセンクラゲ類の生命を維持するためには充分かも知れないが、大型の体をサポートするためには上述したように、胃管拡張のような幾つかの変形が要求される。体の活発な活動のためには、体の固さや堅牢さと同時に胃管のより密な分布が必要不可欠となる。有櫛動物における活発な動きは、クラゲムシ目においては「這う(creeping movement)」、ウリクラゲ目においては「索餌行動(predatory feeding)」に表現され、子午管からの側分岐の派出によってサポートされるこれらの活動において、分岐全体が複雑な総状(recemose)又は輪状(areolar)構造によってカバーされ、これらの構造がかなり密となってこれらのグループに分布する。側分岐または短分岐は、フウセンクラゲ目のシンカイフウセンクラゲ類(bathyctenids)においては咽頭管と子午管から派出し、カブトクラゲ目のチョウクラゲ属(*Ocyropsis*)においては沿咽頭面子午管より派出する。チョウクラゲ属においては索餌行動が知られ、シンカイフウセンクラゲ類においても恐らく索餌行動をおこなうと思われる。シンカイフウセンクラゲ属にはウリクラゲ類や多くのクシヒラムシ類においてみられるのと同様の顕著な着色がみられるし、チョウクラゲ属はその4分の1体部ごとにセピア色の顕著な斑点を持っているものがある。恐らくこれらの着色は、その部分で活発に行われた代謝のサインであろう。ともかく、子午管からの分岐管の派出は、異なったグループにおいて索餌の活動的機能圧力に対して収斂的に起こり、胃管構造の進化的な変更とは全く別個に収斂的に起こる。

子午管と放射管の連結する位置を含めた放射管(radial canal)の様相が、有櫛動物の分類では注目されてきた。しかしながら、記述される様相の差異は、その全てが同水準程度の差異であるように思える。正輻管(perradial canal)の消失は極端な短縮傾向(shortening)に他ならないし、子午管の反口端での従輻管との連結は連結部が反口極に向かう究極的な移動の結果であるのかも知れない。

そのような放射管の連結様相は、体の反口端に近い小さなスペースにおいて、胃(infundibulum)が閉じられることにより引き起こされているのかも

知れない。反対に、カメンクラゲ属(*Thalassocalyce*)とツノクラゲの一種である*Leucothea multicornis*のクラゲ形をした幼体においてみられる稀なケースにおいては、従輻管は各々の子午管の口側で（Chun, 1880が示したような位置で）連結が起こっている、そのようなケースでは胃管構造のデザインは通常みられない従輻管の拡張を伴っている。

これらの胃管構造の改変は、幾つかの分類レベルにおける分類基準に対しては適用できるものであるのかも知れないが、進化的変遷の流れにおいては標石としては使用することはできないであろう。外見から判断すると、単に子午管と咽頭管の拡張部の通るコースと連結の特徴は、体の動きと形状とに相関して変化するということであり、下に示したような進化変遷の流れに沿ってゆく。

(1) 周口管(circumoral canal)の形成。周口管は、沿触手面子午管または咽頭管の拡張部から成り、幾つかの場合においては、沿咽頭面子午管がその構造に連結することがある。口縁に沿った周口管の形成により、口周辺部における活動は強化されるであろうが、同時にその動物は、フウセンクラゲ類においてのように口を閉じる能力を失うだろうし、開いたままの状態が固定される。

(2) 4分の1体部各々において、1本の直線状枝管によって、非常にたるんだ体部をサポートすること、つまり、それが咽頭面を横走する沿触手面子午管の拡張部である。体は、オビクラゲ属*Cestum*の翼または*Lobatolampea*属の原始的な袖状突起のように咽頭の各々の半分側で変化し、その両属は活発な動きは殆どせず単に波によるゆっくりとしたスウィングをするだけである。

(3) カブトクラゲ目においてみられるように、子午管の拡張部は屈曲または湾曲する。この状態は、そのクシクラゲに幾つかの弱い動きを許すように思う。むしろ、袖状突起の活発な開閉は、より大型のチョウクラゲ属において観察されるが、チョウクラゲ属においては沿咽頭面子午管から短い側分岐が派出する。

(4) 上述した(2)と(3)のコンビネーション。カブトクラゲ目のチョウクラゲモドキ属*Bathocyroe*においては*Lobatolampea*属にみられるような、体の周縁部分をめぐり咽頭面を横走する直線状枝管が存在する。この管は*Bathocyroe fosteri*の記載者らによって、咽頭管の拡張部として説明された。しかしながら、これは*Lobatolampea*属においてみられる類似構造と正によく一致しており、*Lobatolampea*属においては咽頭管が咽頭の中央付近のレベルで盲嚢状に終わっているので、この直線状枝管は沿触手面子午管の拡張部としてみなす方が良いであろう。そして、この咽頭面を横走する直線状の管が存在するという特徴は1つのケースを明示するもので、そのケースとは、最終的な胃管構造が完結された成体形において、古い系統発生または個体発生の幾つかのなごりがまだ残っているケースである。

カメンクラゲ属においては、その胃管構造は一見複雑で困惑させるものである。その特徴は、*Leucothea multicornis*のクラゲ形幼体における沿触手面子午管でみられるような、個々の子午管の口側部で連結する従輻管の風変わりな拡張部によって引き起こされる、つまり沿触手面子午管に対応する従輻管の基部付近から分岐管が派出し、著しく屈曲したコースを経たあとに沿咽頭面子午管の口側端に連結するのである。

Feeding habit　摂餌機構

触手器官を用いて行われるプランクトンの捕食は、フウセンクラゲ目において基本的な摂餌機構であり、有櫛動物全体を通しての摂餌機構の出発点である。1次触手上の粘液細胞から分泌された粘液に絡ませたプランクトンは、触手が縮んだ時に触手鞘の入り口で振るい落とされ、その後、沿触手面櫛板列に沿って口の隙間に運ばれる。そんな問題の多い、手間の掛かる摂餌方法は、体を回転や屈曲させることで餌の取り込みを補助する種やトガリテマリクラゲ属*Mertensia*などの大型個体にみられる軽快な泳ぎは餌の取込み量を増やすかも知れないが、活発な動きを伴う大型個体の体を維持するための効果的な摂餌方法としては考えることができない。摂餌機構の改変は、沿触手面櫛板列上の餌を口にまで運ぶその距離を縮めるために触手鞘を口方向へ移動させることにより、また餌を容易に受取らせるために口の隙間を拡げることによって、フウセンクラゲ目においてはある程度の発達をする。口の隙間が拡がった状態はその生物に、分泌された粘液を用いることによって口の窪みまたは咽頭の入口の内面に食物を直接捕ることをゆるす、そして、このことがフウセンクラゲモドキ科 Haeckeliidaeと恐らくはシンカイフウセンクラゲ科 Bathyctenidaeにおいてみられるような索餌行動を生じさせたのであろう。シンカイフウセンクラゲ科においては、子午管と咽頭管はその索餌行動と関係する側分岐を持つ。またヘンゲクラゲ類 lampetidsは、口の隙間を非常に広く拡げることができるし、そしてこの口を拡げた部分を用いて餌生物を包み込むことにより、餌生物を捕らえることができる。

フウセンクラゲモドキ科とヘンゲクラゲ科において、咽頭管がある程度退化していることは注目すべき点である。この変化は、口部をより自由に拡げるための能力と関連する。更に、フウセンクラゲモドキ科、ヘンゲクラゲ科そしてシンカイフウセンクラゲ科においては、活発な摂餌行動をサポートするために口唇を反転させることが可能となり、子午管は櫛板列の口側端を越えて伸長する。

フウセンクラゲモドキ*Haeckelia rubra* (Kolliker, 1853)において、その触手は側分枝を完全に無くし、粘着細胞の代わりに刺胞を装備した触手幹を持つ。その触手幹は防御手段としても使用されるであろう。このクシクラゲでみられる刺胞のタイプが一定であるか、または変異があるのかを学ぶことは、大きな期待をもって望まれている。変異が

ある場合には、その触手でみつかる刺胞が食べたヒドロクラゲ類に起源することは明らかであろう。一定である場合には、その刺胞がこのクシクラゲによって生産されたのであれば有櫛動物門と刺胞動物門との関係を説明する手掛かりとしてみなすことができるし、またはこのクシクラゲが厳密に餌とするヒドロクラゲを選別していると考えられる。

触手のいかなる痕跡を完全に無くしたウリクラゲ類の索餌行動を説明するための言葉は不要である。しかしながら、プランクトンの摂餌が続けられる限り、触手器官は保持される。そんな形態においてさえも、1対の1次触手は退化し易く、そして2対の触手を構成する2次触手器官によって置き換わり、2対4本の2次触手は各4分の1体部に1本ずつ、配備された触手幹として触手基部から派出する。その触手幹は側分枝で飾られ、体の軸に沿って伸びたあとに口縁に沿って走る。オビクラゲ属とカブトクラゲ目のキヨヒメクラゲ属において、体軸に沿走する触手幹の前部分と口縁に沿走する後部分との差異は明らかであり、この両属のクシクラゲは触手軸で強く扁平している。これらの形態をもつ種において、この構造は袖状突起の内表面と広く拡げた口のくぼみに補餌能力を得るためのものである。その2次触手構造の形成は、餌を捕る能力をわずかでも増強するために効果的となる、それは*Lobatolampea*や*Kiyohimea*において見られるように、触手幹末梢部においてよりも長い側分枝を備える触手幹基部においてより多くの食物が得られるのである．しかしそれでも捕餌効率は非常に低い、なぜなら触手によって捕らえられた食物は触手幹に沿って走る繊毛溝(ciliated grooves)の長い道のりを辿って咽頭の開口部に運ばれてゆくからである。 恐らく、2次触手器官はその生物の体の拡張と相関して形成される。チョウクラゲ属の成体においてみられるように、索餌能力が備わると伴に１次触手と2次触手は完全に消失してしまい、更に、しっかりとした1次触手を装備するクシヒラムシ目においてさえ、 クラゲムシモドキ属*Savangia*のように這って生活するものにおいては触手が側分枝(tentillae)の叢に退化しているし､座着性のホヤクラゲ属*Tjalfiella*において側分枝は完全に失われている。これらのことについては、触手の最も重要な役割が食物を捕らえるための粘液を分泌することだと考えれば、奇妙なことではない。ともかく、触手の退化はクシクラゲ類の異なったグループにおいて収斂的に起こっており、そして、進化変遷の流れの外側に置かれているのかも知れない。

Evolutionary modification flow and classification of the ctenophores 進化変遷の流れとクシクラゲ類の分類

胃管構造における一連の変化にみられる統合傾向と段階的な触手器官の退化における統合傾向について、次のようなクシクラゲ類の進化系統に対する推論が生まれた。

フウセンクラゲ目の基本的なタイプから始まって、ヘンゲクラゲ目Lampeidaという新しいグループが創られた。そのグループは大きくまた多くの弾力的な形態を含み、それらの触手根は口側に向かって移動し、触手鞘がある場合は広く拡げることができる口周辺部に開口しているが触手自身は索餌行動の増加により退化傾向にある。子午管は口周辺部を反転可能とするために櫛板列の口側端を越えて拡がり、そして咽頭管は索餌行動を可能とする形態においてみられるようなある程度の退化がみられる。プランクトンを摂餌する形態においては、1次触手はしっかりと保持されている。周口管はまだ形成されていない。

この大きなグループであるヘンゲクラゲ目は、現在ヘンゲクラゲ科、フウセンクラゲモドキ科、シンカイフウセンクラゲ科の3科に含まれるわずかな種を残して、3つの方向に放散した。その3方向のうちふたつは“pelagic”であり、もうひとつは“sedentary”であり以下のような特徴を持つクシヒラムシ類と関係している。

・クシヒラムシ属*Ctenoplana*は成長ステージを通して、全ての種類が触手軸方向に拡張した口部と、這う行動をサポートするために子午管からの側分岐管がネットワークを形成し密に拡がった体をもつ。

・クラゲムシモドキ属*Savangia*においては、側分枝の束に退化しているが摂餌器官として保持された1次触手をもつ。

“pelagic”に向かう方向のうちの1つはウリクラゲ目であり、恐らくフウセンクラゲモドキ科とシンカイフウセンクラゲ科からの幾つかの種から起こったと思われる。一方、ヘンゲクラゲ目の多くの部分は、カブトクラゲ目の大きなグループに向かうコースに沿って変化していったのであろう。このカブトクラゲ目へと向かうコースでの最初のステップが、ウリクラゲ目に見られる周口管の形成であり、またヘンゲクラゲ目からカブトクラゲ目へ移る途中の多くのフォームにみられるような2次触手構造の形成による触手器官の改変であり、そして全ての種類がプランクトンフィーダーである。2次触手による1次触手の置換えは、*Lobatolampea*のようなフォームにおいて完遂されている。2次触手構造は、ミナミフウセンクラゲ目と カメンクラゲ目においては報告されていない。

このヘンゲクラゲ目と、以下の(1)から(4)の特徴をもつカブトクラゲ目との中間形として、4つのフォーム(ミナミフウセンクラゲ目、オビクラゲ、*Lobatolampea*、カメンクラゲ目)が置かれている。

(1) 袖状突起の形成、
(2) 耳状突起の存在、
(3) 屈曲と湾曲する子午管の拡張部、
(4) 正輻管の消失を含んだ従輻管と子午管の連結位置（注3）

（注3. (4)の従輻管と子午管の連結位置について、ここでは、カブトクラゲに見られる子午管の反口側端で従

輻管が連結する特徴を指していると思われる。しかしながら、現在では子午管の途中で接続する形態が幾つか知られている）

これらの4つの項目をモノサシの一種として利用することで、ヘンゲクラゲ目とカブトクラゲ目の中間に残されたミナミフウセンクラゲ目、オビクラゲ目、*Lobatolampea*、カメンクラゲ目に対して、より合理的な分類位置を探す試行がなされた。上述したカブトクラゲ目の4つの特徴の最後の1つである「(4) 正輻管の消失を含んだ従輻管と子午管の連結位置」は、カブトクラゲ科Bolinopsidaeの*Deiopea*属（注4）においては全く見られず、その連結位置はわずかに反口側端から口側に移動している（注5）。

（注4．現在、*Deiopea*属はアカダマクラゲ科Eurhamphaeidaeに編入されている (Harbison, 1996 他)

（注5．正確には、沿触手面子午管の連結部分のみが口側に移動しており、沿咽頭面子午管はその反口側端で従輻管と連結する）

ミナミフウセンクラゲ目は、放射管の特性および従輻管と子午管の連結位置においてのみ、カブトクラゲ類に類似する。それ故に、ミナミフウセンクラゲ目はカブトクラゲ目から最も遠くに配置されている。

カメンクラゲ属*Thalassocalyce*は、いかなる袖状突起の形成サインも耳状突起のそれも示さない、しかし、子午管の拡張部からの分岐と従輻管のコースデザインは ツノクラゲの一種*Leucothea multicornis*のクラゲ形幼生のそれとかなり似ている。従って、このフォーム（カメンクラゲ属*Thalassocalyce*）がツノクラゲ属 *Leucothea*と関係する祖先の1つの形、または幼形成熟的なプロダクトとして見なすことは可能であり、カメンクラゲ属を合理的にカブトクラゲ目に最も近縁として配置することができる。

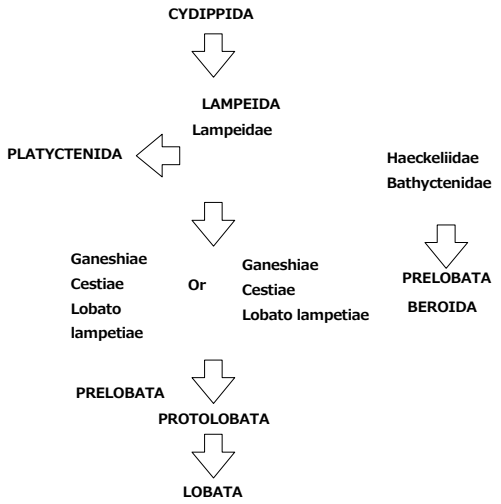
*Lobatolampea*は原始的な状態ではあるが袖状突起を有する、それに加えて、*Leucothea multicornis*のクラゲ形幼生においてみられる耳状突起の前駆的構造としての櫛列を備えている。沿触手面子午管の拡張部（咽頭面に沿う直線状の横走管）は、カブトクラゲ目チョウクラゲモドキ属 *Bathocyroe*においてみられるものと正に同じである。それ故に、この特徴は系統進化的に傑出した深い意味を示している。しかしながら、その他の胃管構造においては ヘンゲクラゲ類Lampeidsのそれにかなり類似している。この理由により、 *Lobatolampea*はカブトクラゲ目からカメンクラゲ属よりも遠くに配置される。

オビクラゲ目は、翼を走る直線状の横走管である沿触手面子午管の拡張部を持っていることで、*Lobatolampea*とかなり類似している。オビクラゲ類は、体は触手軸でかなり強く扁平し、袖状突起に代わって翼を形成して咽頭軸方向で顕著に拡張する。したがって、その胃管構造は、その体の変形と強く相関して変化するのである。オビクラゲ類は、*Lobatolampea*という中間段階を経たカブトクラゲ目に関連するものとみなされる、それ故に、クシクラゲの進化変遷の流れにおいてはミナミフウセンクラゲ目と*Lobatolampea*の間にプロットされた。

これらのヘンゲクラゲ類と カブトクラゲ類との中間的フォームを通してみると、カブトクラゲ目の4つの特性の1つか2つは、各々のグループにおいて全く独立的に出現する。このことは、現時点の知識では4つのグループからカメンクラゲ属を除いた3つが、ヘンゲクラゲ類からカブトクラゲ類へ向かう途中で成功裏に産まれたということよりも、全く独立的に祖先的で大きなグループのヘンゲクラゲ目から多系統的に起源した可能性に思索を導くだろう。上述してきた説明に関する最終的結論は、この推論が*Lobatolampea*の発見とChunの*Leucothea*についての個体発生的な記述にかなりの部分が負ってはいるが、今までとは異なったタイプの新しいフォームの発見とカブトクラゲ目内に含まれる個々の種類についてのさらなる生活史研究の発展を可能にさせる。

この推論においては、ミナミフウセンクラゲ目、オビクラゲ目、*Lobatolampea*の3つのフォームが統合されて、Prelobataという新しい目を設立した。その3つのグループは、カブトクラゲ目の4つの特性の少なくとも1つを各々に持っているので、その新しい目(Prelobata)内でそれぞれ亜目として、ミナミフウセンクラゲ亜目Ganeshiae、オビクラゲ亜目Cestiae、 Lobatolampetiaeとした。一方、カメンクラゲ属は、前の論文でみられるのと同じように、その系統的位置をより明らかに示すため、カメンクラゲ目Thalassocalycidaの代わりにProtolobataという名称の新目を創設した。

結論として有櫛動物門におけるグループは次の図とリストに示すような分類体系に配置される。



個々のグループの一連の名前を図に入れ込むことは難しい。系統関係の観点からこの図では、ウリクラゲ目Beroidaとクシヒラムシ目Platyctenidaがヘンゲクラゲ目Lampeidaの脇へ追いやられている。しかし、下のリストでは特殊化または変形の

更なる発展という観点から、ウリクラゲ目とクシヒラムシ目をヘンゲクラゲ目の後尾に置いた。

1. Cydippidaフウセンクラゲ目（3科を含む）
   Pleurobrachiidaeテマリクラゲ科
   Euplokamidae
   Mertensiidaeトガリテマリクラゲ科
2. Lampeidaヘンゲクラゲ目（3科を含む）
   Haeckeliidaeフウセンクラゲモドキ科
   Bathyctenidaeシンカイフウセンクラゲ科
   Lampeidaeヘンゲクラゲ科
3. Beroidaウリクラゲ目（単一の科のみ）
4. Platyctenidaクシヒラムシ目（4科を含む）
5. Prelobata
   Ganeshiaeミナミフウセンクラゲ亜目（単一の科のみ）
   Cestiaeオビクラゲ亜目（単一の科のみ）
   Lobatolampeiae（単一の科のみ）
6. Protolobate（単一の科のみ）
   Thalassocalycidaeカメンクラゲ科
7. Lobataカブトクラゲ目（6科を含む）

ウリクラゲ目Beroidaは、長い躊躇のあと、私自身による次のような考えを通して、ヘンゲクラゲ目Lampeidaの脇へ移動されることになる、つまり低位の無脊椎動物の形態は、制限された時間において成体形になる動物の幼形の発達をも包括して、生活習慣における機能的圧力に対しては容易に反応して変化する傾向があるということである。動物がより活発に動けば動くほど、その変形はより大きく急速に進む。有櫛動物門において、索餌行動と這うことによる移動は最も活発なものであろう。このことを理解することが、ウリクラゲ目の修正された分類位置を正当視させるだろう。

カブトクラゲ目において、チョウクラゲモドキ科は、Wrobel & Mills (1998)がすでに扱っているように、顕著に口–反口側で扁平した体形、耳状突起の広い形状、そして*Lobatolampea*と同様の咽頭管の両サイドに沿って走る直線状枝管をもっていることから、最も原始的なものとして取り扱うのがより良いだろう。

Some considerations on the occurrence of rare species　稀種の出現についての思索

この推論を閉じる前に、現在において、ひとつの奇妙な現象が残っていることを述べる。これは、多くのタクサが異なったレベルにおいて、たったひとつの極度に稀なる種類によって設立されているという事実である。不運なことに、これらの種は絶滅の危機にあるかも知れない。

私は、代表的なフウセンクラゲの基本構造をイラストで描いた時、その動物により得られた食物は、個々の体組織に非常に正確に分配供給されるということに突然気がついた。胃管構造はそのデザインによって示されるように、

・移動器官である櫛列をサポートするための8本の子午管、
・消化器官である咽頭をサポートするための2本の咽頭管、
・摂餌器官であり、末梢部に2つの触手基部をもつ2本の触手管、
・反口端の感覚器をサポートする1本の漏斗管

であり、これら以外の管はないのである。

子午管と咽頭管はその太さと長さにおいて類似しており、触手管はそれより短いがわずかに細く正輻管と直接連結している、また漏斗管は短いが胃から直接派出する。2本の触手管と1本の漏斗管、この3本の各々にゆく栄養の流れの量は、おおよそは各々の子午管と咽頭管に配給される量と同様であろうし、栄養物またはそのエネルギーは13本の胃管に配分され、その13分の8は移動活動（櫛板の活動）のために使用される（但し、触手管と漏斗管は胃により近く繋がり、それ故にこの管の内容物のリフレッシュメントする度合いは子午管と咽頭管においてより高いかも知れないが）。云うまでもなく、栄養分の幾らかはロゼットを通して中膠に流れてゆく。しかしながら、子午管への13分の8のエネルギー配分は異常に高いと思われる。口縁を拡げる動きをするために、子午管は櫛板列の口側端を越えて体部に伸張し、オビクラゲ類においては翼に、カブトクラゲ類においては袖状突起へと伸張した管は拡張した体部分をサポートするだけで、その翼や袖状突起の部分にいかなる活発な動きを与えるには不充分である（但し、チョウクラゲ属を除く）。浮遊生活を送るものにおいて、通常の移動運動はある程度の摂餌行動を補助する。しかしながら有櫛動物門においては、櫛板列は単に体の正しい方向を維持するためだけに効果的なものであろう（かなり速く泳ぐことができ、より多くの食物の採捕ができ、また体サイズの増加を可能にしたトガリテマリクラゲ属*Mertensia*を除く）。体サイズの増大は、確実に他の動物による捕食をある程度防ぐ効果があるだろうが、認められるような活発さを伴わない体の増大は、単にこの動物群の生活様式に対して有益なものとはならない。更に、例えば生殖巣を形成するための栄養を貯蔵するために、子午管における壁細胞の肥大などの繁殖のためのいかなる構造物的サインがない。その動物は、摂餌行動やエネルギーの配分比率における効果的な改良なしに、翼または袖状突起の形成によって体サイズの増大に向かって進んでいったのであろう。従って、低い効果の摂餌行動によって得られたエネルギーの主要な部分は櫛板の活動によって使用され、生殖腺の形成を手付かずの状態に置き留める。

反復生殖(dissogony)現象が、この動物群ではカブトクラゲ目において顕著なものとして知られており、ツノクラゲ科Leucotheidaeでは「全ての幼生ステージは、一定のコンディッションにおいて生殖腺を発達させる」という(Harbison & Madin, 1974, p. 714)。有櫛動物における反復生殖は、拡張した体部

分へ生活するための必要となる活動を誘導するには櫛板列と触手器官が不充分な活動効果しかない状況において、移動器官に対する通常考えられないような高い栄養配分をし過ぎることによって、もたらされたのではないかと推論する。恐らくは、最初の繁殖が行われる時の体サイズが、繁殖を含めた生活を安全に行えるようにサポートできる適切なサイズであるとみなされるのであろう。Harbison & Madinによって ツノクラゲ科に対して述べられた“コンディション”は、生殖腺の形成に対する充分な量と豊富な食物の捕捉を意味しているのかも知れない。カブトクラゲ目にみられる体サイズの増大は、過成長の類であろう。反復生殖は、より小さい体サイズに転換する方向への一つの生物経済学的に妥当な局面ではなかろうか、つまり移動器官と摂餌器官の進歩改善がないのと同様の不合理な、「より小さい」から「より大きい」サイズへ向かうのとは反対の方向が遂げられている。実際、現在の状況においては、大型の成体フォームにおいて生殖腺の形成のための栄養貯蔵を期待することは不可能なことである（注6）。体が大きくなればなるほど、繁殖のためのコンディションは悪化する。オビクラゲ属またはカブトクラゲ属のある種類における生殖腺の不毛な成体の大群の出現は、上述した関係を明らかに示しているものと思う。

（注6. カブトクラゲでは、かなり成長した個体にも生殖腺がみられる。チョウクラゲモドキなどもそうである）

これらは、海洋における、ある種のゴーストとして表現できるであろう。体の成長が生殖腺の未熟または不形成の状態を許すであろうことは、ある海産動物においての一つの傾向として知られている。因果関係において不利な状況が、クシクラゲ類の幾つかの成体フォームではすでに確立されてきたと考えることは、無理なことではない。

プランクトンフィーダーから索餌行動への摂餌行動の改変、つまり包括的な櫛板列のより強い効果は、個々の個体にとってはかなり重要な改変である。しかしながら、主要となる食物の対象はその同じ動物グループの個体をも含んでおり、つまりこれは共喰い現象の一種でありその種の自滅へと導く。特に櫛板による移動からの解放は、コトクラゲ属とホヤクラゲ属によって代表されるような固着生活に近い座着生活の方向へと向かい、この特殊化の末端に近いクシヒラムシ目において獲得されている。しかしながら、その動物の活力と順応性は、一連の進化上の特化の頂点付近と思われるこれらのフォームにおいて失われる。恐らく、全てはこの動物グループにとってはすでに手遅れで、このことがかなりの数の稀種の出現と関係しているのであろう。

Acknowledgements　謝辞

出版原稿を準備するにおいて、名古屋大学の西川輝昭教授と京都大学瀬戸臨海実験所図書館の興田道子氏に大変お世話になった。彼らのご親切に対して心から御礼申し上げる。

References　文献

Harbison, G. R. 1985. On the classificaiton and evolution of the Ctenophora. In, Conway Morris, S., George, J. D., Gibson, R. and Platt, H. M. (eds.) The Origins and Relationships of Lower Invertebrates. The Systematic Association, Special volume no.28, Clarendon Press, Oxford. pp. 78–100.

Harbison, G. R. and Madin, L. P. 1982. Ctenophora. In, Parker, S. P. (ed.) Synopsis and Classification of Living Organisms. Vol. 1, McGraw-Hill, New York, pp. 707–715.

Horita, T. 2000. An undescribed lobate ctenophore, *Lobatolampea tetragona* gen. nov. & spec. nov., representing a new family, from Japan. Zoologische Mededelingen, 73, 457–464.

Komai, T. 1963. A note on the phylogeny of the Ctenophora. In, Dougherty, E. C. (ed.) The Lower Metazoa: Comparative Biology and Phylogeny, University of California Press, Berkley, pp. 181–188.

Madin, L. P. and Harbison, G. R. 1978. *Thalassocalyce inconstans*, new genus and species, an enigmatic ctenophore representing a new family and order. Bulletin of Marine Science, 28, 680–687.

Madin, L. P. and Harbison, G. R. 1978. *Bathocyroe fosteri* gen. nov., sp. nov. : A mosopelagic ctenophore observed and collected from a submersible. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 58, 559–564.

Wrobel, D. and Mills, C. 1998. Pacific Coast Pelagic Invertebrates: A Guide to the Common Gelatinous Animals. Sea Challengers and Monterey Bay Aquarium, Monterey, 108 pp.

Additional reference　追加文献

以下の文献は「胃管構造における重要な変形」の項で引用されていたが、文献表に掲載されていなかった。

Chun, C. 1880. Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. In Zoologischen Station zu Neapel (ed.) Fauna Flora Golfes Neapel, Vol. 1, Wilhelm Engelmann, Leipzig, 313 pp., 16 pls.

追補原稿

クシクラゲ類の分類と生物学において、未だ明確に説明されていない３つの問題がある。1つは、オビクラゲ目のような幾つかの独立的グループの明確な分類位置が安定していない問題である。2−3つ目の問題は、反復生殖(dissogony)現象に対してと同様に、カブトクラゲ類の生殖腺の不毛な（発達しない）成体の大群が出現する現象に対して生物学的な説明が未だに与えられていないことである。

Horitaによる*Lobatolampea*の発見は、この一連の問題を解明する上で契機となる役割を演じている。*Lobatolampea*は、一点の疑問もなく、ヘンゲク

ラゲ目とカブトクラゲ目の中間に無理なく置くことができる。そして、*Lobatolampea*と オビクラゲ類との密接な関係がオビクラゲ類の系統的位置を明確に示していると思われる。胃管接続構造の複雑な様相は、子午管と従輻管の接続位置の移動に関係するものとして取り扱うことにより簡略化して考えることができる。そのようにしてクシクラゲ類のグループは図に示したように、それ程強い異論なしにむしろ容易に配列することができる。

そのような考えを伴った胃管構造の再検討は、反復生殖とカブトクラゲ類の幾つかの種類にみられる生殖腺の不毛な（発達しない）成体の大群が発生する現象に対する理解へと私たちを導くであろう。このように、*Lobatolampea*の出版は継続的な考察を可能にし、促進するものである。