

分子系統と形態観察から探る 深海性クモヒトデ類（棘皮動物門）の進化

岡西政典*

Evolution of bathybiic Ophiuroidea (Echinodermata) based on molecular phylogeny and morphological observation

OKANISHI, Masanori*

要旨

本講演録では、棘皮動物門クモヒトデ綱の系統分類学的研究を中心に、形態学や化石記録の話題を提供した。クモヒトデ綱のうち、深海性の種が多いツルクモヒトデ目を研究対象とし、DNA 配列に基づく分子系統解析と、タイプ標本を含む形態観察を行い、本目の科階級の分類体系を再構築した。また、マイクロ X 線 CT スキャンによるクモヒトデ類の観察結果や、神奈川県から産出した砂時計型関節を持つクモヒトデ類の化石骨片を報告した。

キーワード：クモヒトデ綱、分子系統解析、分類体系、マイクロ X 線 CT スキャン、骨片化石

はじめに

筆者は棘皮動物門クモヒトデ綱の系統分類学的研究を主なテーマとして、形態・行動学的データや化石記録を含めて、その進化の復元を試みている。本講演録では、クモヒトデ類という海産無脊椎動物を中心に、系統分類学・形態学・古生物学的手法に基づく筆者の最近の研究について紹介したい。

1. クモヒトデ類とは？

クモヒトデとは、棘皮動物門クモヒトデ綱に属する海産無脊椎動物の総称である。学名の“Ophiuroidea”は、ギリシャ語の“*ophis*”（「蛇」の意）と、“*-ura*”（「の尾」の意）の合成語で、標準和名では「蛇尾綱」が使われている。

1) クモヒトデ類とヒトデ類

クモヒトデ類の体は基本的に、体の真ん中の「盤」と呼ばれる部分から、五本の細長い「腕」が伸びた形で、全体が様々な形状の骨片に覆われている（図 1）。クモ「ヒトデ」という呼び名のせいかもしれないが、

ヒトデの仲間と間違えられることが多い。両者は分類学的には、ヒトデ綱とクモヒトデ綱に分けられている。時々、「盤と腕の境界が明瞭であればクモヒトデ、明瞭でなければヒトデ」という記述を目にするが、これは本質的な違いではない。

クモヒトデとヒトデの最大の違いは、その腕の構造

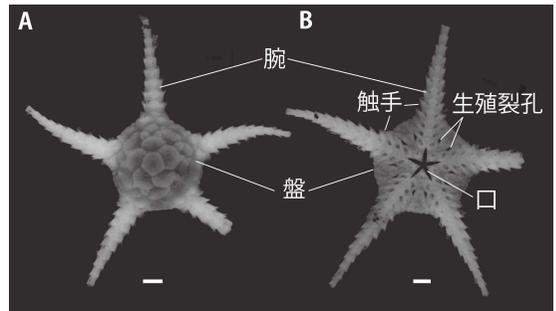


図 1. コモチクモヒトデ (*Stegophiura vivipara*) を例にしたクモヒトデの一般体制。A: 反口側。B: 口側。スケールは 1 mm。

2016年 2月29日受付, 2016年 5月 3日受理

* 〒310-8512 茨城県水戸市文京 2-1-1 茨城大学理学部

Faculty of Science, Biological Sciences Course, Ibaraki University, 2-1-1 Bunkyo, Mito, Ibaraki. 310-8512, JAPAN

Corresponding author: Masanori Okanishi

mokanishi@tezuru-mozuru.com

ヒトデ類

クモヒトデ類

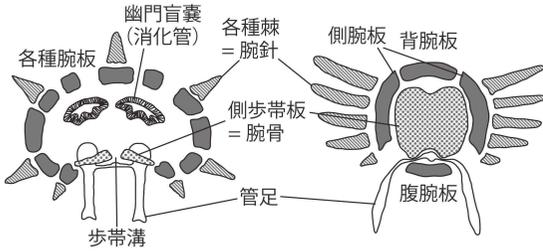


図2. ヒトデ (A) とクモヒトデ (B) の腕の断面図。相同と言われている骨片を同じ模様で塗り分けた。BIODIDAC: A bank of digital resources for teaching biology (<http://bioididac.bio.uottawa.ca/thumbnails/catquery.htm?Kingdom=Animalia&phylum=Echinodermata>) を参考に作図。

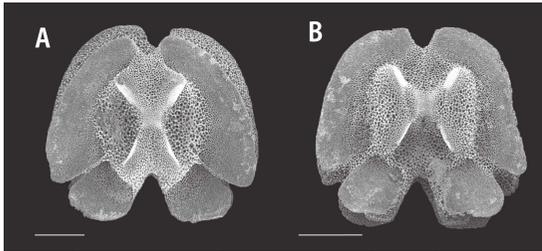


図3. *Ophiocreas sibogae* を例にした、砂時計型の関節構造を持つクモヒトデの腕骨。A: 腕の基部側。B: 腕の末端側。スケールは1 mm。

にある。両者の腕の断面を見てみると (図2), ヒトデの腕は各種の骨片に囲まれて、その内側に幽門盲囊と呼ばれる消化管が存在するのに対し、クモヒトデの腕は、中心に腕骨と呼ばれる骨片があり、その周辺を側腕板、背腕板、腹腕板などの板状の骨片が囲む形となっており、基本的に消化管は盤の中に納まり、腕の中には伸長しない。クモヒトデの腕骨は脊椎骨のように互いに関節し、英語では Vertebrae (脊椎) と呼ばれている (図3)。この腕骨の有無は、クモヒトデとヒトデを見分ける一つの明確な特徴であるが、その観察には腕の解剖を要する。

腕の口側を見るだけで、歩帯溝と呼ばれる溝があればヒトデ、なければクモヒトデと、非常に単純に両者を識別できる。これはクモヒトデの腕骨と相同とされているヒトデの側歩帯板の構造の違いに起因しており、極めて明瞭かつ決定的な違いである (図2)。

クモヒトデの体は様々な形の骨片で構成されている。体の真ん中の盤の表面は微細な鱗や棘に覆われ、口を構成している顎は、いくつかの骨片の組み合わせで出来ている (図1)。また、腕には各種腕板の他に、側腕板に関節している腕針と呼ばれる棒状の骨片があり、これらの形態やその配置の違いが重要な分類形質となっている (図2)。

2) クモヒトデ類の多様性

クモヒトデ類は浅海から深海、熱帯から極域とあらゆる海域に分布し、その生活様式は様々である。例えば岩礁域で転石をひっくり返すと、石の裏に潜っていたトゲクモヒトデ類 *Ophiothrix* やニホンクモヒトデ類 *Ophioplocus* が慌てて逃げていく。砂や泥地で底質をスコップなどで掬い、篩で丁寧ふるると、その中に潜っているスナクモヒトデ科の類 *Amphiuridae* が得られることがある。粗い底砂の隙間やカイメン動物、または死サンゴの隙間には、その中に盤を潜めて腕だけ海中に伸ばしているチビクモヒトデ類 *Ophiactis* がみられる。また、ダキクモヒトデ類の *Ophiophane* や *Ophiophaera* はカシバンウニやラッパウニなどの表面に、ニシクモヒトデ類 *Ophiopelta* はヤギなどの柔らかいサンゴに絡みついて暮らしている (図4)。深海のサンゴなどには、テヅルモヅルの類がしがみついている生活している。このようにクモヒトデ類の生活様式は他の棘皮動物と比べると実に多様で、これが、棘皮動物の綱の中で最多となる約2,100という現生種数を支えている要因の一つである。

3) クモヒトデ目とツルクモヒトデ目

現生のクモヒトデ綱を構成する2目はクモヒトデ目が約1,900種なのに対しツルクモヒトデ目が約200種で、種数の割合がアンバランスである。両目は腕針の生える方向の違いによって分けられる。ツルクモヒトデ目では、腕針が腕の口側に生えているのに対して、クモヒトデ目では腕の側面に生えている (Okanishi *et al.*, 2011a)。従って、両者の腕を反口側から見ると、クモヒトデ目は腕が「フサフサ」しているのに対し、ツルクモヒトデ目はなんだか「スルッ」としている。この腕針の配置は、ツルクモヒトデ目の、「何かに絡んで暮らす」という主な生活様式のために特化したのかもしれない。これらを確認するためには検鏡を要する。ツルクモヒトデ目はほとんどが深海性であり、綱の中で祖先的と言われている (Smith *et al.*, 1995)。従って本目はクモヒトデの深海における進化を考える上で非常に重要な分類群である。

2. ツルクモヒトデ目の系統分類学的研究

クモヒトデ類は体が骨片に覆われていると上述したにも関わらず、ツルクモヒトデ目には骨片が少なく、皮が発達してぶよぶよしている種が多い。以前はこのような皮のたるみ具合や、微小な骨片の密度などが主な分類形質となっていたが、これらは定量化が難しい事に加え、成長に伴って変化しやすいとされていた。また、原記載以降、100年以上再記載の記録が無い種も多いことから、ツルクモヒトデ目はクモヒトデ綱の

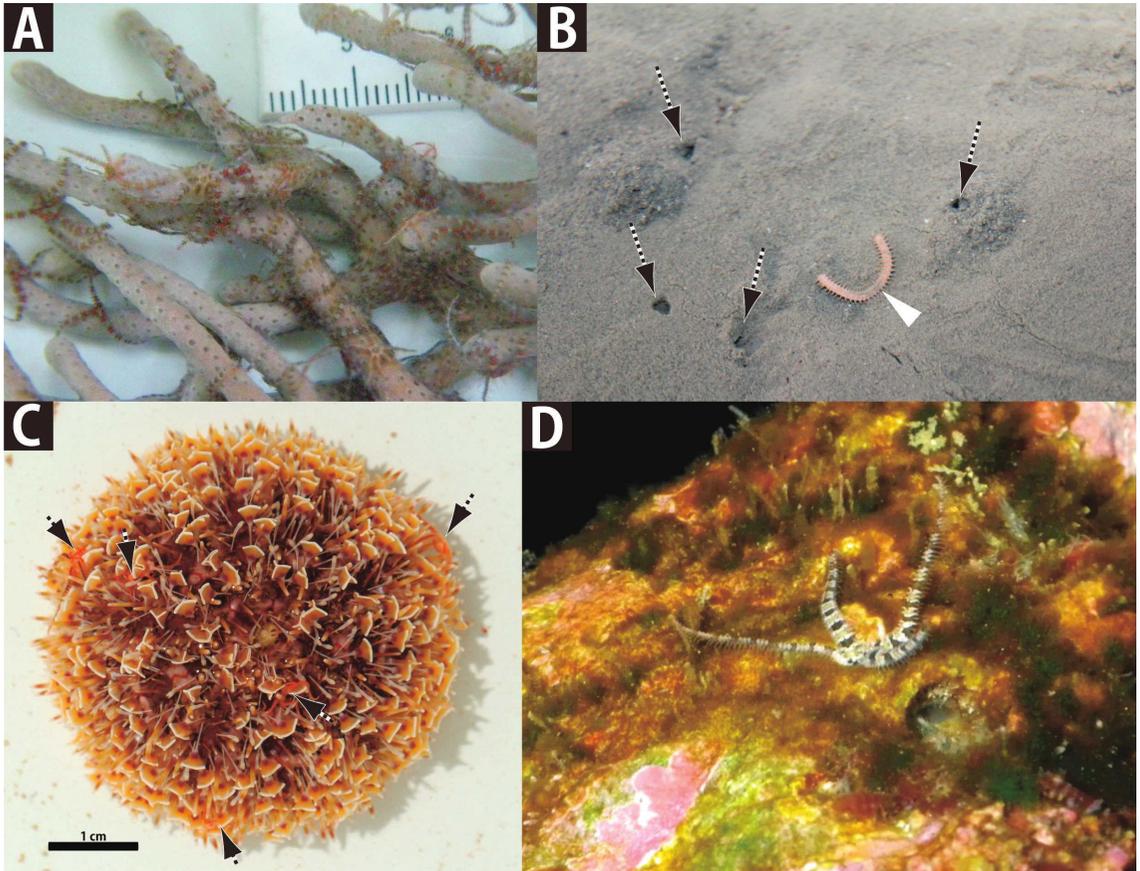


図4. 様々なクモヒトデの生活様式。A：サンゴに絡みつクニシキクモヒトデ (*Ophiothela danae*)。B：泥の中に潜っているメガネクモヒトデ (*Amphiuira aestuarii*)。矢印は腕を出すための穴。矢頭は自切した腕。腕幅約3mm。C：ラッパウニ類の体表に生息するダキクモヒトデ類 (*Ophiosphaera* sp.)。矢印はクモヒトデがいる位置を示す。D：岩の間に盤を潜め、腕だけを振り上げるチビクモヒトデ (*Ophiactis savignyi*)。腕幅約1mm。写真撮影 (D)：中町健 (京都大学瀬戸臨海実験所)。

中でも分類が混乱していた。

筆者はこれまで、ツルクモヒトデ目の系統分類の整理を行うため、様々な標本の体内のものも含めた骨片の形態を、走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いて詳細に調べ、国内外の6カ国8研究機関を訪問し、117種 (既知種の約66%) のタイプ標本を観察した。さらに、これらの研究機関に所蔵されていた海外産の標本と、自ら国内で採集した標本、合計約2,500個体 (159種、既知種の約89%) を詳細に観察し、これらの標本の比較を行った結果、例えば皮の中に埋まっている微小な骨片の大きさや形状が、成長に対して変化しにくい安定な分類形質である事を発見した。このような形態の再査や、文献情報の整理により、特にタコクモヒトデ科を中心に、14種の同種異名を認める事となった。さらに、これまでに8種の未記載種を認めており、ツルクモヒトデ目は、従来知られていた183種から177種に整理される事が明らかとなった (Okanishi

and Fujita, 2009, 2011a, b, 2013, 2014a, b; 岡西ほか, 2011; Okanishi *et al.*, 2011b, 2013, 2014)。

近年では、系統分類体系を再構築するために、DNA、あるいはアミノ酸の配列を比較する分子系統解析が盛んに行われている。筆者も、自ら採集してきた標本に加え、上記の博物館調査で収集した標本、併せて33属83種を用いてDNA解析を行い、ツルクモヒトデ目の科階級群の系統分類体系を評価した。

従来ツルクモヒトデ目内には、図5の最も右側の列のように形態に基づいて、キヌガサモヅル科 Asteronychidae、タコクモヒトデ科 Asteroschematidae、テヅルモヅル科 Gorgonocephalidae、ユウレイモヅル科 Euryalidae の4科が設けられていた (Smith *et al.*, 1995)。一方、図5の左側に示した分子系統解析の結果をこの科の単位で見ると、「キヌガサモヅル科+テヅルモヅル科」と「タコクモヒトデ科+ユウレイモヅル科」がそれぞれ単系統群を形成した。また、この



図5. 分子系統樹・新分類体系 (Okanishi and Fujita, 2013) と分類形質及び従来の分類体系 (Smith *et al.*, 1995).

内部では、「キヌガサモヅル科+テヅルモヅル科」の各科と、ユウレイモヅル科はそれぞれ単系統となった。しかし、タコクモヒトデ科は側系統群となり、一部の分類群がユウレイモヅル科と単系統群を形成し、「タコクモヒトデ科+ユウレイモヅル科」の中には3つの単系統群が形成された。さらに、最も属の数が多いテヅルモヅル科の中には、3つの単系統群が認められた。

このように、分子系統解析の結果は従来の分類体系 (Smith *et al.*, 1995) と大筋では一致するものの、一部に不整合が生じた。そこで、詳細に形態を観察し、幅楯の層構造、多孔体の位置、といった新たな形質を含む、図5の腕基部の肥大~腕の分岐の列に示した11の分類形質の組み合わせにより、分子系統樹が説明できる事を発見した。

そこで、それぞれのクレードに対し、図5の下側に示した、以下の分類学的操作を行った。(1)「テヅルモヅル科+キヌガサモヅル科」, 「タコクモヒトデ科+ユウレイモヅル科」に対してはそれぞれ「テヅルモヅル上科 Gorgonocephaloidea」, 「ユウレイモヅル上科 Euryaloidea」の名称を与えた (2)ユウレイモヅル上科に認められる3つの単系統群のうち、2つには従来のユウレイモヅル科とタコクモヒトデ科、の名称をそれぞれ与え、残りの1つの単系統群に対してヒメモヅル科 Astrocharidae を新科として設立した (3)テヅルモヅル科に認められる3つの単系統群のうち、2つ

には、過去に形態に基づいて設立されたテヅルモヅル亜科 Gorgonocephalinae とフシモヅル亜科 Astrotominae の名称を与え、残りの1つの単系統群に対してコブモヅル亜科 Astrothamninae を新亜科として設立した (Okanishi *et al.*, 2011a; Okanishi and Fujita, 2013). 研究成果の更なる詳細は、岡西 (2013) を参考にしていきたい。

ここで Okanishi and Fujita (2013) で犯してしまった動物命名規約 (動物命名国際審議会, 2000) に反する命名法的行為を修正させていただきたい。まずテヅルモヅル上科とユウレイモヅル上科をそれぞれ、Gorgonocephaloidea と Euryaloidea と記載したが、同規約条36.1により上科の語尾は“oidea”とされるため、両科の綴りを Gorgonocephaloidea と Euryaloidea に修正する。また、Gorgonocephaloidea (正しくは Gorgonocephaloidea) を新上科としたが、同規約条29.2の同位の原理により、Gorgonocephaloidea の著者は Ljungman, 1867に帰せられる。

3. ツルクモヒトデ類の化石記録

クモヒトデ目は、それなりに化石の産出能が高く、古生代から新生代まで豊富な産出記録がある (石田, 2004). 例えば本邦においては、石田吉明氏や藤田敏彦氏らによるキタクシノハクモヒトデ (*Ophiura sarsii sarsii*) の化石研究が良くなされている (例えば, Ishida and Fujita, 2001; 石田, 2004). 本種は、水深

約200mの大陸棚よりも深い、なだらかな場所で大集団を形成しており、東北沖の水深約200mあたりでは底曳き網により夥しい数が採集できる。キタクシノハクモヒトデの化石には現地性・異地性の両方が知られているが、いずれにしる急速な堆積物への埋没によって化石化したようである(石田, 2004)。

以上の研究は、体全体が残った(骨片同士が関節した)状態の化石に基づくものだが、通常、クモヒトデは死後1日~2週間で骨片同士の関節が外れるため(石田, 2004)、バラバラになった個々の骨片も化石として多産する。欧米では、このような体の一部の骨

片を調べた研究が盛んに行われている(例えば, Thuy, 2013)。

一方、ツルクモヒトデ目の化石記録は私の知る限り、ヨーロッパの鮮新世(Kroh, 2002; 2004)、中新世(Kroh and Jagt, 2006)、三畳紀(Thuy, 2015)と、北アフリカの鮮新世(Pomel, 1885)からの5件のみであり、これらは全て腕骨に基づいている。クモヒトデの腕骨の関節構造(図3)は、高次の分類体系を反映している。ツルクモヒトデ目の腕骨は全て「砂時計型」の関節構造を持ち、他ではクモヒトデ目のキヌハダクモヒトデ科のみがこの構造を持つため、砂時計型の関節構造を持つ腕骨はツルクモヒトデ目のものである可能性が高い(例えば, Matsumoto, 1917; Litvinova, 1994; Smith *et al.*, 1995)。さらに、ツルクモヒトデ目のうち、腕が分岐するグループをテズルモズルと呼ぶが(図6)、その分岐部位の腕骨の腕の末端側には、関節部位が2つ存在する(図7)。従って、砂時計型の関節構造を片面に2つ持つ腕骨は、ツルクモヒトデ目のテズルモズル類と断ずることができる。上記のツルクモヒトデ目の研究は全て、そのような分岐部位の腕骨の記録に基づいている。

今回、本邦よりツルクモヒトデ目の可能性がある腕骨の化石が発見された。2012年3月7日と2013年10月13日に、三井翔太氏(当時東京海洋大学大学院生)が神奈川県宮田層鹿穴凝灰質砂部層(中部更新世統、約30万年前(豊田・奥村, 2000))から採集した試料より18個のクモヒトデの腕骨化石を発見した。それらは砂時計型の関節構造を持ち(図8)、そのうちの1つは、部分的に破損しているため確実ではないが、片面に関節部位を2つ持つ可能性があり、サイズからツルクモヒトデ目の腕骨化石である可能性がある。もしそうだとすれば、これは本邦初記録となる。今後、同部層での更なる化石調査により、確実に関節面を2つ持つ腕骨化石を採集したい。



図6. 生時のアカテズルモズル (*Astroglymma sculpta*)。京都大学白浜水族館の飼育個体。

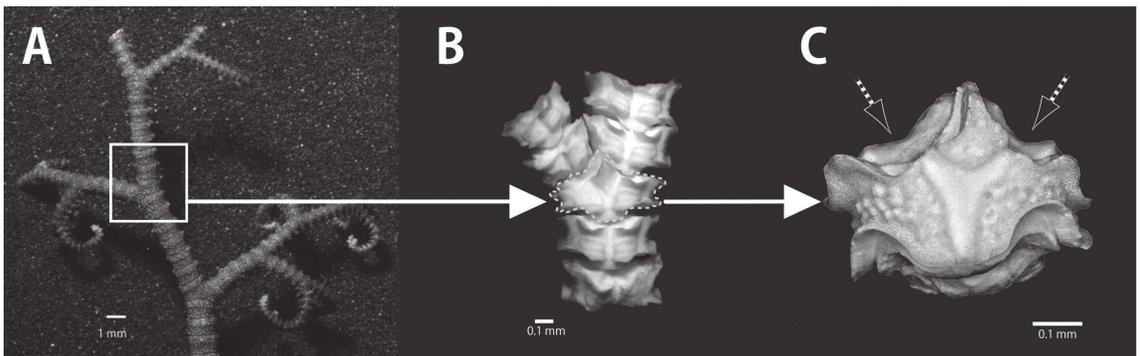


図7. アカテズルモズルの腕の分岐部位の骨片。A: 腕の一部。B: Aの枠の腕骨のみを抽出した様子。C: Bの枠で示した分岐部位の腕骨。矢印は関節面を示す。



図8. 神奈川県宮田層鹿穴台より産出した砂時計型の関節構造を持つ腕骨化石。腕の末端側。スケールは1 mm。

宮田層に関しては、軟体動物、ナウマンゾウの白歯、フジツボ類、腕足類、有孔虫、植物などの様々な化石記録があり、親潮（冷水系）の影響がある。岩礁～砂礫底の上浅海帯（低低潮線～約60m）からの落ち込みが混じる、主に潮通しの良い砂泥底の亜浅海帯～下浅海帯（約60m～約250m）と推定されている（例えば、蟹江・大越，1981；奥村ほか，1979）。

ツルクモヒトデ目は基本的に、水深100mよりも深い、海流が強く当たる環境に生息する。また、ツルクモヒトデ目は、一旦弱り始めると急速にバラバラになる。筆者がアカテツルモズルを飼育した際には、一晩で骨片のレベルにまで分解してしまった（図9）。このことから、この腕骨化石は、流れの強い場所に生息していたツルモズルが弱ってバラバラになったものが運搬されてきたか、あるいは弱って運搬されてきた場所でバラバラになって化石化した、と仮定する事も、間違いではなさそうである。これまで本邦ではあまり注目されてこなかったクモヒトデの骨片化石が、環境復元に貢献ができるかもしれないと期待している。

4. クモヒトデ類を用いた隠蔽環境への適応の復元

クモヒトデ類の生活様式に共通しているところは、「隠れる」ことである。彼らは岩の隙間・砂の中・他の動物体上などに隠れる事に長けている。他の棘皮動物や甲殻類・魚類など、同じように隠れる動物はたくさんいるが、クモヒトデのように、網というまとまった単位で隠れる事に特化しているグループは少ない。すなわち、クモヒトデ類は「隠蔽的環境において適応放散」してきた希少な動物群である。古くはオルドビス紀から続く彼らの系統進化の系譜を追う事は、「隠蔽的環境への適応の変遷」の解明に通じるはずである。

進化の解明には、まずは確固たる系統分類体系の設立が必要不可欠である。既に述べた通り、クモヒトデ綱の系統分類は、高次分類群についてすら未解明な状況である。

最近、O'Hara, *et al.* (2014) によりクモヒトデ類の主要なグループのゲノム系統解析で得られた分子系統は、従来の Matsumoto (1917) が設立した目階級群の分類体系とは一致せず、この定義に用いられたマクロな内部形態形質だけでは、分子系統樹を説明できない事を示した。O'Hara *et al.* (2014) は彼らの分子系統樹のクレードが側腕板の微細構造の形態形質 (Thuy and Stöhr, 2011; Thuy, 2013; Thuy *et al.*, 2013) を用いて説明できるとしたものの、詳しい分類学的操作を示していない。また、O'Hara *et al.* (2014) は分子系統解析で全ての科を扱っておらず、Matsumoto (1917) 以後の100年間に記載された様々なクモヒトデ類のマクロな内部形態を詳細に観察していない。今後は、クモヒトデ類の全科をカバーするタクソンサンプリングに基づいた分子系統解析と、マクロな内部形態をも含めた形態形質の観察に基づ

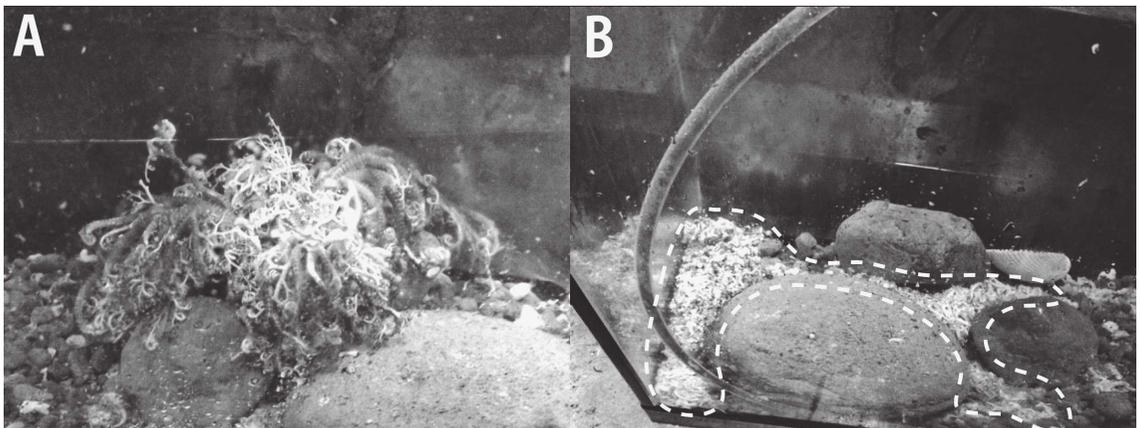


図9. アカテツルモズルの飼育の様子。A：弱り始めた様子。B：Aから一日経った様子。白枠の部分に、バラバラになった骨片が散らばっている。スケールBに見えるホースの直径が約1 cm。

き、分類体系を構築していく必要があるだろう。

筆者は最近、内部の形態形質の観察に、マイクロ X 線 CT スキャンの導入を試みている。古生物学分野では、古くから試されてきた方法かと思うが、X 線スキャンは、密度が低い物質は透過しやすく、逆に密度が高い物質は透過しにくいという性質を利用した技術で、その透過率の差を画像として検出する。生物では皮膚などの柔組織は映らず、骨などの硬組織が映る。最近になって、現生無脊椎動物の観察例も少しずつ増え始めており（例えば、Golding and Jones, 2006; Heim and Nickel, 2010; Ziegler, 2012; Faulwetter *et al.*, 2013; Sentoku *et al.*, 2015）、筆者はクモヒトデの観察により、体全体を構成する骨片の配置や、一つ一つの骨片の内部の構造などの形態形質を確認している。先に述べた化石骨片の観察も試みており、現生とほぼ同じ精度で観察できる事を認めている。化石骨片は外部形態が摩耗して、現生種と比較可能な形質が減ってしまうが（図 3, 8）、内部形態に注目することで、化石骨片の同定も可能な形質の抽出を期待している。

本シンポジウムではこの他にクモヒトデの生態や形態に基づいた進化の考察などのお話をさせていただいたが、まだまだ未完成なデータも多く含むため、ここでは割愛した。

最後に、古生物学の修学歴がほとんどない私にとって、今回のシンポジウムへの参加は、古生物学者と（現生種の）分類学者の関係を考える良い機会となった。2015年9月に「分類学と古生物学の融合：現生種と化石種による海産無脊椎動物の系統分類学的研究」と題した2015年度日本動物分類学会シンポジウムが開催されたように、近年、現生種と化石種を扱う研究者の間ではその壁が無くなりつつあると感じる。お互いに双方の研究手法のメリットを見出し、積極的なコラボレーションが起これば、様々な生物の進化のより詳細な解明が期待される（岡西, 2016）。本稿がそのような活動の助力になればと願い、搁筆する。

謝辞

本講演にご招待くださった高柴祐司博士（群馬県立自然史博物館）、並びに石田吉明博士に謝意を表す。クモヒトデの化石骨片を採集し、ご提供くださった三井翔太氏、マイクロ X 線 CT スキャンの撮影にご協力くださった佐々木猛智博士、前川優氏、並びに一部の図の作成にご協力くださった千徳明日香博士（京都大学）に感謝申し上げます。また、石田吉明博士と一名の匿名の審査員には原稿を査読していただき、有益なご助言をいただいた。

引用文献

- 動物命名法国際審議会（2000）国際動物命名規約第4版日本語版。日本動物分類学関連連合，札幌。133p.
- Faulwetter, S., Vasileiadou, A., Kouratoras, M., Dailianis, T. and Arvanitidis, C. (2013) Micro-computed tomography: Introducing new dimensions to taxonomy. *Zookeys*, **263**, 1-45.
- Golding, R. E. and Jones, A. S. (2006) Micro-CT as a novel technique for 3D reconstruction of molluscan anatomy. *Molluscan Research*, **27**, 123-128.
- Heim, I. and Nickel, M. (2010) Description and molecular phylogeny of *Tethya leysae* sp. nov. (Porifera, Demospongiae, Hadromerida) from the Canadian Northeast Pacific with remarks on the use of microtomography in sponge taxonomy. *Zootaxa*, **2422**, 1-21.
- 石田吉明（2004）クモヒトデ。地団研専報，51, 1-80.
- Ishida, Y. and Fujita, T. 2001. *Ophiura sarsii sarsii* (Echinodermata, Ophiuroidea) from the late Middle Miocene to Early Pliocene formations of North Hokkaido, Japan. *The Journal of the Geological Society of Japan*, **107**, 784-793.
- 蟹江康光・大越章（1981）三浦半島，宮田台地の第四系。横須賀市博研報，28, 57-77.
- Kroh, A. (2002) First record of gorgonocephalid ophiuroids (Echinodermata) from the Middle Miocene of the Central Paratethys. *Cainozoic Research*, **2**, 143-155.
- Kroh, A. (2004) First record of the family Euryalidae (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Middle Miocene of the Central Mediterranean. In: Heinzeller, T. and Nebelsick, J. H. (eds) Echinoderms: München: Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, 6-10 October 2003, Munich, Germany, 447-452. Taylor & Francis Group, London.
- Kroh, A. and Jagt, J. W. M. (2006) Notes on North Sea Basin Cainozoic echinoderms, Part 3. Pliocene gorgonocephalid ophiuroids from borehole IJsselmuident-1 (Overijssel, the Netherlands). *Cainozoic Research*, **4**, 67-70.
- Litvinova, N. M. (1994) The life forms of Ophiuroidea (based on the morphological structures of their arms). In: David, B., Guille, B., Féral, J. P. and Roux, M. (eds) Echinoderms through Time: Proceedings of the Eighth International Echinoderm Conference, 6-10 September 1993, Dijon (France), 449-454. Rotterdam, Balkema.
- Matsumoto, H. (1917) A monograph of Japanese

- Ophiuroidea, arranged according to a new classification. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo*, **38**, 1-408.
- O'Hara, T. D., Hugall, A. F., Thuy, B. and Moussalli, A. (2014) Phylogenomic resolution of the class Ophiuroidea unlocks a global microfossil record. *Current Biology*, **24**, 1874-1879.
- 岡西政典 (2013) 西太平洋海域におけるツルクモヒトデ目の系統と分類. タクサ 日本動物分類学雑誌, **35**, 1-15.
- 岡西政典 (2016) 分類学と古生物学の融合を考える. タクサ 日本動物分類学会誌, **40**, 17-21.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2009) A New Species of *Asteroschema* (Echinodermata: Ophiuroidea: Asteroschematidae) from Southwestern Japan. *Species Diversity*, **14**, 115-129.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2011a) Two new species of the subgenus *Asteroporpa* (*Astromoana*) (Ophiuroidea: Euryalida: Gorgonocephalidae) from Japan. *Zootaxa*, **2751**, 25-39.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2011b) A taxonomic review of the genus *Astrocharis* Koehler (Echinodermata: Ophiuroidea: Asteroschematidae) with a description of a new species. *Zoological Science*, **28**, 148-157.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2013) Molecular phylogeny based on increased number of species and genes revealed more robust family-level systematics of the order Euryalida (Echinodermata: Ophiuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **69**, 566-580.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2014a) A taxonomic review of the genus *Astrodia* (Echinodermata: Ophiuroidea: Asteronychidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91**, 187-201.
- Okanishi, M. and Fujita, T. (2014b) A taxonomic review of the genus *Asterostegus* (Echinodermata: Ophiuroidea: Euryalidae). *European Journal of Taxonomy*, **76**, 1-18.
- Okanishi, M., Moritaki, T. and Fujita, T. (2014) Redescription of an euryalid brittle star, *Astroceras coniunctum* (Echinodermata: Ophiuroidea: Euryalidae). *Bulletin of the National Museum of Nature and Science Series A (Zoology)*, **40**, 133-139.
- Okanishi, M., O'Hara, T. D. and Fujita, T. (2011a) Molecular phylogeny of the order Euryalida (Echinodermata: Ophiuroidea), based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**, 392-399.
- Okanishi, M., O'Hara, T. D. and Fujita, T. (2011b) A new genus *Squamophis* of Asteroschematidae (Echinodermata: Ophiuroidea: Euryalida) from Australia. *Zookeys*, **129**, 1-15.
- Okanishi, M., Olbers, J. M. and Fujita, T. (2013) A taxonomic review of the genus *Asteromorpha* (Echinodermata: Ophiuroidea: Euryalidae). *The Raffles Bulletin of Zoology*, **61**, 461-480.
- 岡西政典・立川浩之・藤田敏彦 (2011) 千葉県勝浦沖で採集された日本新記録のトゲツメモヅル (新称) (棘皮動物門, クモヒトデ綱, ツルクモヒトデ目, テヅルモヅル科). 千葉中央博自然誌研究報告特別号, **9**, 97-102.
- 奥村 清・吉田晴彦・加藤邦宜 (1977) 三浦半島宮田台地の第四系. 地学雑誌, **86**, 33-46.
- 奥村 清・吉田晴彦・加藤邦宜 (1979) 三浦半島, 宮田累層産軟体動物化石群集について. 地学雑誌, **88**, 40-52.
- Pomel, A. (1885) Paléontologie description des animaux fossiles l'Algérie. *Zoophytes 2e Fascicule. – Échinodermes Ire Livraison*, 1-131. Jourdan, Algeria.
- Sentoku, A., Morisaki, H., Matsumoto, S., Ohno, R., Tomiyama, T. and Ezaki, Y. (2015) Internal skeletal analysis of the clonial azooxanthellate scleractinian *Dendrophyllia cribrosa* using microfocus X-ray CT images: Underlying basis for its rigid and highly adaptive colony structure. *Journal of Structural Biology*, **189**, 37-43.
- Smith, A. B., Paterson, G. L. J. and Lafay, B. (1995) Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **114**, 213-243.
- Thuy, B. (2013) Temporary expansion to shelf depths rather than an onshore-oddshore trend: the shallow-water rise and demise of the modern deep-sea brittle star family Ophiacanthidae (Echinodermata: Ophiuroidea). *European journal of Taxonomy*, **48**, 1-242.
- Thuy, B. (2015) Unravelling the origin of the euryalid brittle stars: A preliminary report. In: Zamora, S. and Rábano, I. (eds) *Progress in Echinoderm Palaeobiology*, 185-188. Instituto Geológico y Minero de España, 2015, Madrid.
- Thuy, B. and Stöhr, S. (2011) Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): new perspectives for ophiuroid micropalaeontology and classification. *Zootaxa*, **3013**, 1-47.
- Thuy, B., Ishida, Y., Doi, E. and Kroh, A. (2013) New ophiacanthid brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Upper Triassic of Japan: first insights into

the origin and evolution of an extant deep-sea group.
Journal of Systematic Palaeontology, **11**, 515-530.
豊田博司・奥村 清 (2000) 三浦半島南部, 宮田累層
より産出する貝化石群集とその ESR 年代. 第四紀

研究, **39**, 559-568.
Ziegler, A. (2012) Broad application of non-invasive
imaging techniques to echinoids and other echinoderm
taxa. *Zoosymposia*, **7**, 53-70.