海産小型渦虫類研究の現状¹⁾

田 近 謙 一

(日本大学医学部生物学教室)

Recent advancement in the study of marine microturbellarians

Ken-Ichi TAJIKA

Department of Biology, Nihon University School of Medicine

Abstract

TAJIKI, Ken-Ichi (Department of Biology, Nihon University School of Medicine). 1984. Recent advancement in the study of marine microturbellarians. Benthos Research (Bull. Jap. Assoc. Benthology), 27: 22-27.

Recent studies on marine microturbellarians are surveyed and summarized. The microturbellarians consist of eight orders such as Nemertodermatida, Acoela, Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora, Proseriata, and Neorhabdocoela. The systematics of the worms becomes a major field in research work especially since the last few decades. This is considered to be mainly ascribed to discovery of rich interstitial fauna including the turbellarians. In this consequence the systematics has brought a remarkable advancement of both electron-microscopical and ecological study (life-cycle, distribution pattern, population structure, abundance dynamics, etc.). These studies have enabled us to adopt a more detailed comparative method for clarifying the phylogeny of the Turbellaria.

はじめに

渦虫類は左右相称の背腹に平たい体をもつ扁形動物の一群で、体表に繊毛が生えるものである。体腔はなく、柔組織が体の中を占めている。普通、肛門を欠き、循環、呼吸、骨格器系も発達していない。雌雄同体であって、有性的にも無性的にも生殖する。多くは自由生活であり、寄生性のものもある。

こうした渦虫類は古くから知られているが、その類の研究はここ数十年のうちに飛躍的に進歩してきた。この進歩は渦虫類の研究にとってどのような意味をもつものかを考察することは、

大変重要と思われる。既に川勝・沖(1983)により、渦虫類全体の研究傾向が示され、特に大型渦虫の三岐腸類については詳しく紹介された。それ故、本稿では体の比較的小型のしかも海産の渦虫類について、最近の研究動向を展望したい。

ここでいう海産小型渦虫類とは分類学的には以下の目に属するものである。

1. 皮中神経目 *Nemertodermatida*
2. 無腸目 *Acoela*
3. 小鎖状目 *Catenulida*
4. 多食目 *Macrostomida*
5. 卵黄皮目 *Lecithoepitheliata*
6. 原卵黄目 *Prolecithophora*
7. 原順列目 *Proseriata*
8. 新棒腸目 *Neorhabdocoela*

1) 本稿は昭和58年11月東大海洋研究所で開催された「メイオベントス及び小型甲殻類の分類、生態、生活史に関するシンポジウム」において発表された。

ただ上に挙げたシステムはすべての研究者によって一致した見解のものではなく、いくつかについては異論もなくはない (Ax, 1961; Karling, 1974)。また上のグループはすべて海産種だけからは構成されず、皮中神経目を除いて他は多かれ少なかれ淡水産あるいは湿地性の種を含む。更にここでは比較的大型個体からなる多岐腸目 *Polycladida* と三岐腸目 *Tricladida* 及び寄生性の截頭目 *Temnocephalida* をこの考察から除外した。

海産小型渦虫類研究の概観

渦虫類についても、それを材料として形態形成、発生、遺伝、生理といった生物の基本的な現象にせまる研究と共に、渦虫固有の性質の理解を目ざす研究がある。後者の研究においては、とりわけ渦虫類の歴史性を問題にすることが多い。これは後生動物の起源と系統発生を考える上で、渦虫類が極めて重要な一群と推測されているからである (Remane, 1958; Hadži, 1963, Salvini-Plawen, 1978)。そのため海産、淡水産を問わず、又大型、小型を問わず、渦虫類の研究では系統学的観点からの比較とその意義づけがよく議論される。

さて特に海産小型渦虫類について現在までの研究をみると、基本的には、その形態に基づく分類学とその系統的理解が中心であるといえよう。歴史的には渦虫類は1950年代から急に多く研究されている。これは一つには豊富な *interstitial fauna* の存在の認識が契機となっていると考えられる。その結果、無腸目、原順列目、新棒腸目などの渦虫が海産小型渦虫類の中では分類の比較的良好に進んだグループとしてみることができる。

分類学的調査の進んだ地域はヨーロッパ沿岸が中心である。又、西大西洋ではブラジル沿岸で、近年、USA、東海岸でも精力的な研究が報告されている。一方、太平洋域ではUSA、西海岸、ハワイ、ガラパゴス諸島で調査されているにすぎず、日本近海を含め太平洋西岸では十分な研究はなされていない。その他の海域では散発的に分類学的研究があるだけで、世界的にみて、渦虫研究の未調査域は非常に広いといえるだろう。

渦虫類の分類が整備されるにつれ、これを土台として、ここ十年来、多様な研究がなされてきている。その大きな動向として次の二つの方向をみてとることができる。一つは電顕による表面及び内部構造の比較研究である。他の一つは生態学的研究である。勿論、他に発生、生理、生化学的研究も少しずつ増えてきている。

渦虫の分類では常に光顕レベルでの形態の比較研究がなされ、その延長として電顕による仕事があるといえよう。こうした微細形態の研究は新しい構造の発見にとどまらず、分類体系の再検討をうながすものでもあった。例えば、精子の鞭毛の微細構造の違いから、かつて無腸目に帰属していた皮中神経類は独立の目として扱われるようになった。多くの場合、形態学的研究は光顕、電顕レベル共に、渦虫の生活環境への適応と関連づけ

て理解されたりしている (特にドイツ学派にみられる *Lebensformtypen* の概念による *ökologische Morphologie*, Remane, 1933; Ax, 1966)。あるいは電顕レベルでも形質が安定なものとして評価され、更に Remane の相同の概念を拡張することによって (Rieger & Tyler, 1979; Rieger, 1981)、渦虫の微細構造が渦虫綱内のみならず、他の動物群とも比較検討されたりすることが多くなっている。

生態学的研究は古くから種の記載と並んで簡単に示されることがあったが、まとまった形で論じられているのは、*interstitial* の種についてのものが格段に多い。一般にこうした所に棲む渦虫は次のような特徴をもっているといえる。①数mmの大きさである。②体は概して細長い。③筋肉層がよく発達している。④粘着器官をもつ。⑤体を保護する構造 (空胞や *Chorda intestinalis* 等) をもつ。⑥時に器官系が不對になる。こうした特徴をもつ渦虫の生活史、分布様式、種構造やその動態が生態学的研究の主な内容である。こうした研究は単に個体群のあり方の解明にとどまらず、更に進んで多様な種の生活史、分布様式の比較により、その生活環境への適応過程の追求、それによる種分化の解明といった系統的に興味深いとらえ方もなされはじめてきている (Ax, 1977b)。

各目の最近の研究状況

1) 皮中神経目 *Nemertodermatida*

この目の渦虫は卵形あるいは細長い体をもつ。かつて無腸目の一群として分類されたが、それとは次の点で区別されるようになった (Faubel & Dörjes, 1978)。平衡胞に2個の平衡石がある。神経は上皮中又はその下を走る。腸には一時的にしろはっきりとした腸腔が認められる。精子の鞭毛は1本である (Tyler & Rieger, 1975)。現在までUSA、東海岸、地中海、北海、グリーンランドから3属4種 (Bush, 1981)。すべて海産、ナマコの腸からの1種を除いて、他は自由生活。上皮、精子、腸の電顕による観察がある。神経系に原始的な特徴が示される興味深いグループであるが、発生、生活史、生態については不明である。

2) 無腸目 *Acoela*

この類では明瞭な腸構造はなく、ただ内部の柔組織が消化作用にあたる。簡単な口あるいは単咽頭を有する。常に平衡胞をもち、それには平衡石が一つ備わる。今日まで Bush (1981) によると15科76属225種が区別されている。大西洋、太平洋、インド洋の各海域から知られているが、ヨーロッパ沿岸域での研究が多い。ほとんどが海産種であり、近年、カスピ海とポーランドの湖沼から2種の淡水種も確認された (Faubel & Kolas, 1978)。

無腸類の比較形態学的研究は、分類の基礎資料とする以外に、その興味深い系統的位置の考察のためにも進められている。例えば、柔組織の分化、上皮の繊毛や精子の鞭毛、平衡胞の微細

構造などの研究が挙げられる。特に柔組織の研究はソ連の研究者によって進められ、その問題の核心はシンシチウム性の柔組織が他の渦虫類のものと比較してどのように理解されるべきかにある。この点には系統的に重要な視点を含みながらも、未解決の部分も多い。

無腸類には外洋性の種も知られているが、その多くは潮下帯の砂、泥の表面や、砂、転石の間、浅瀬の藻場等に棲む。中でも間隙生種についての生態学的研究がよく進められている (Dörjes, 1968; Faubel, 1976; Ax, 1977b; Bush, 1981)。彼らによると無腸類は海浜から潮下帯への移行部に最も高い密度を示し、この分布は底質の構造や組成によって決められる。特に興味深いのは底質の違いが無腸類の特異的な形態や生息のし方に深く結びついていることであろう。夏、冬の季節的垂直移動や水平移動が観察され、これは温度に依存するという。間隙生渦虫の中で無腸類は個体数において北海で50~80%を占める優先群であり (Faubel, 1976)、これは主に無腸類の多くが年数世代の生活史を経ることに深く関連していると考えられている (Ax, 1977b)。無腸類は成長すると活発な捕食者になるので、密度の高い所では群集の食物網の中で重要な役割りをになっていると思われる。

3) 小鎖状目 *Catenulida*

この目の渦虫は単咽頭、不對の排出器官、背側の雄性生殖孔、異分裂による無性生殖によって特徴づけられる。その多くは淡水産であるが、1959年のチレニア海での発見以来、17の海産種が知られるようになった。Sterrer & Rieger (1974)によるとこれら海産種はこの目の約20%に相当する。主に大西洋 (USA, 東海岸、北海周辺)、地中海、紅海に分布する。多くは潮間、潮下帯に棲息し、30mの海底からも発見されている。この類は底質の比較的嫌氣的な所に多いという。その特異的な生活環境、又排出器官や雄の生殖孔において小鎖状目は渦虫綱内では異質であり、このことはその精子の微細構造においても同様であることが示唆されている (Rieger, 1978)。

4) 多食目 *Macrostomida*

これは分類学的によくまとまったグループであり、単咽頭、棒状の腸をもつが、平衡胞を欠くものである。海産、淡水産の種を含み、4科からなる。今日まで百種以上が分類されている。海産種ではヨーロッパ沿岸域に多く知られているが、他の海域からは散発的に報告されているにすぎない。

このグループでは電顕による観察が比較的多い。交接器官、尾端感覚器、上皮性の眼点、神経系、繊毛の形成過程などの詳細な研究が70年代から増えてきた。他方、光顕レベルでも交接器官などの分類形質の変異を基礎に、形質の再評価を試みる仕事もなされはじめてきた (Rieger, 1977)。

多食目には砂・泥表面又はその間隙などの限定された環境に棲む種、あるいはそのいずれにも生息できる種があり、種により生息場所の選好性に巾がある (Faubel, 1977)。砂地の間

隙生種は無腸類に似て、潮間帯から潮下帯にかけて高い密度を示す。ただ多食類は砂地での全渦虫個体数の10%以下 (北海での Faubel, 1976 による) を占めるだけで、このことは多食類が年一世代の生活史を経ることに関係しているのかも知れない。

5) 卵黄皮目 *Lecithoepitheliata*

この類では卵細胞が卵黄細胞にとりかこまれ、しかも両細胞が一つの生殖腺に由来する点に特徴がある。球咽頭をもつ *Prorhynchidae* と錐咽頭をもつ *Gnosonesimidae* の2科からなる。前者は淡水及び湿地性で、2属十数種を含む。海産種は後者に属し、今日までにただ *Gnosonesima* の一属だけが認められている (Karling, 1968)。この属には4種が区別されスカンジナビア、グリーンランド沖などの高緯度地方で、しかも12~360mの海底下から採集されている。分類学的研究のみであるが、渦虫類の卵巣の系統発生をうかがい知る上で重要な一群である。

6) 原卵黄目 *Prolecithophora*

この類は紡錘形あるいは円柱状の体をもつ。褶咽頭又は球咽頭をもち、腸は簡単な袋状をなす。生殖腺は分散又は集中型を示す。大西洋、太平洋の沿岸に産する。19世紀後半からの研究があり、6科が設立されている。しかし Karling (1962) が指摘するように、この目では種レベルの分類に混乱が多く、近代的な分類法による再検討が必要であるといえる。多くの種は転石や岩の表面、藻場から発見され、間隙生種は少ない。上皮性の繊毛感覚器と精子の電顕による比較形態学的研究以外には他に目立った仕事はなく、専ら分類学的研究のみである。

7) 原順列目 *Proseriata*

この類には褶咽頭、腸には側盲囊がある。平衡胞をもつことが多く、卵巣と卵黄腺が分離している。8科中6科が海産種により構成され、その中に65属230種程が記載されている。大西洋域ではヨーロッパ沿岸、USA, 東海岸、ブラジルから知られ太平洋では USA, 西海岸、ハワイ、ガラパゴス、日本 (北海道) から分類学的研究が中心に進められている。近年、この類の分布も少しずつ明らかになったので、地理的分布に基づいて形質を評価し、その系統関係を追求しようとする研究 (Ax, 1977a) も増えてきた。

TEM や SEM による微細構造の研究が近年この類について特に精力的に進められている。対象となる構造は上皮、腺細胞、粘着器、刺激受容器、クチクラ形成体など多岐にわたる。例えば、密に配列し多少盛り上った上皮細胞は、その生活環境 (砂粒間での物理的反作用、物質吸収増大) と関連しているという (Ehlers, 1977)。粘着器官等は形態学のみならず、系統的視点からも論議されて興味深い。

原順列類は無腸類について大きな個体数を占める間隙生渦虫である (北海で Sopott, 1973 によれば全渦虫個体数の30~50%、また Faubel, 1976 によれば10~28%)。北海では

原順列類も無腸類と似て、潮間帯から潮下帯への移行部に多く分布する。Syllt 島ではキール湾と異なり典型的なオトプラナ帯はみられないという。温度、塩分濃度、含水量、硫化層、食物が原順列類の分布決定要因である。個体数は海水や海浜の温度に依存して周年変化を示す。潮間帯上中部に棲む種では多くの場合、季節的な垂直移動が観察され、冬は砂中へ、春に表面近くに戻る。しかし潮間帯下部や潮下帯に棲む種ではこうした移動は認められないという。この類は年一世代の生活史をとり (Ax, 1977b)、これには三つの型が区別される。I: 春に生殖期があり、夏に成長の停止がある。II: 春に生殖期があり通年、成長の停止がない。III: 冬に生殖期がある。原順列類の多くはII型の生活史をおくり、III型の種は少ないとされる。

8) 新棒腸目 *Neorhabdocoela*

単なる袋状の腸と樽状又はロゼット状の咽頭がこの目の特徴づける。卵巣と卵黄腺は分離、又は共に胚卵黄腺となっている。この目は更に樽咽頭亜目 (*Dalyellioida*; 吻がなく、樽咽頭をもつ。主に海産、自由生活と寄生性)、無吻亜目 (*Typhloplanoida*; 吻がなく、ロゼット状咽頭をもつ。主に淡水産、自由生活)、隠吻亜目 (*Kalyptorhynchia*; 吻があり、ロゼット状咽頭をもつ。主に海産、自由生活) が区別される。海産種についてはヨーロッパ沿海を中心に大西洋域で古くから知られている。分類の混乱した亜目もあるが、この目にはおよそ400種以上の海産種が区別されている。その分類学的研究が主流をなす。

この類は他の目と比べて、形態の多様性に富む。このため形態の変化のあり方から、渦虫類の特性を追求しようとする研究 (Karling, 1956~) が多い。近年、無吻亜目に吻をもつ種 (Rieger, 1974)、又隠吻亜目にあっては吻のない種の発見 (Karling, 1981) があり、渦虫綱内の系統関係を探るに好都合なグループである。電顕レベルでも、上皮、生殖腺、吻、光その他の感覚器の研究がある。これは純粋に形態学的興味だけではなく、扁形動物門内の系統を考える上での形態学的論拠を求める目的に基づくようである。というのは、吸虫や条虫がとりわけ樽咽頭亜目の渦虫に由来しているのではないかと考えられているからである。

海産間隙生新棒腸類の生態については、Ehlers (1973) や Hoxhold (1974) に負う所が大きい。北海では新棒腸類は全間隙生渦虫の中では約10%の個体数をとる小さいグループであり (Faubel, 1976)、その中でも樽咽頭類が約5%、無吻類が約40%、隠吻類が約55%の個体数を占める (Ehlers, 1973)。分布中心は無腸類や原順列類では潮間帯下部にあったのに対し、樽咽頭類や無吻類は潮間帯よりも潮下帯に高い密度を示す。他方、隠吻類はそのほとんど (90%以上) が潮間帯に分布する (Hoxhold, 1974)。樽咽頭類や無吻類では無論、酸素の多い基質表層に棲むが、中には硫化層の中を好む種も知られている。多くの種にとっては潮下帯では硫化層が、潮間帯では満潮線と

含水量がその分布を決める。三亜目の渦虫共に、潮間、潮下帯でも季節的な垂直移動が観察される。その生活史は年一世代、二世代、複数世代、それに季節の生殖期をもたない型が区別される。無吻類や隠吻類ではほとんど年一世代の生活史をおくるのに対し、樽咽頭類では年二世代、それ以上の世代を経る種が認められている (Ax, 1977b)。

おわりに

世界的にみて今日までの海産小型渦虫類の研究は、分類・系統学に比較形態や生態学的研究が補強するかたちで進んできている。そしてその深層には常に多かれ少なかれ、渦虫類の歴史性の追求といった流れがあるといえる。即ち、こうした多様な研究により、一層包括的で詳細な比較検討が可能となり、これ故にこそ渦虫類の系統が、矛盾のより少ない見方で理解されるようになりつつある。しかし、この種の理解には未知な領域が余りにも大きい。三岐腸類では更に形態形成、染色体、発生、分布と一層進んだ研究がある。小型渦虫類にあってはその微細形態、又生態の研究といえども、ここ数十年のうちに基礎づけられたものであり、今後の進展が期待される。

他方、日本での状況をみると、海産小型種の研究は極めて少ない (Okugawa, 1953)。最近においては無腸類の発生 (峯岸, 1964 他)、又その微細形態、分類、共生藻についての研究 (弥益, 1969~)、それに原順列類の分類学的研究 (Tajika, 1977~) のみである。この状態を著者は決して悲観的にうけとりたくはない。即ち、日本においては着実な分類学的研究をふまえた渦虫学に大きな発展の可能性があるかと解されるからである。

謝 辞

本稿の発表について九州大学天草臨海実験所菊池泰二教授に多大のお世話をいただいた。ここに厚くお礼を申し上げる。なお、本論をまとめるに際し、文部省科学研究費 (課題番号 58740374) の援助を得た。

文 献

- Ax, P. 1961. *Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien*. *Ergeb. Biol.*, 24:1-68.
- , 1966. *Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie*. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd.*, 2: 15-66.
- , 1977a. *Problems of speciation in the interstitial fauna of the Galapagos. Mikrofauna Meeresboden*, 61:29-43.

- , 1977b. *Life cycles of interstitial Turbellaria from the eulittoral of the North Sea*. *Acta Zool. Fennica*, 154:11-20.
- Bush, L. F. 1981. *Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Turbellaria: Acoela and Nemertodermatida*. NOAA Tech. Rep. NMFS Circular 440, 70pp.
- Dörjes, J. 1968. *Zur Ökologie der Acoela (Turbellaria) in der Deutschen Bucht*. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 18:78-115.
- Ehlers, B. 1977. "Trematoden-artige" Epidermisstrukturen bei einem freilebenden proseriaten Strudelwurm (*Turbellaria Proseriata*). *Acta Zool. Fennica*, 154:129-136.
- Ehlers, U. 1973. *Zur Populationsstruktur interstitieller Typhloplanoida und Dalyellioida (Turbellaria, Neorhabdocoela)*. *Mikrofauna Meeresboden*, 19:1-105.
- Faubel, A. 1976. *Populationsdynamik und Lebenszyklen interstitieller Acoela und Macrostomida*. *Ibid.*, 56:1-107.
- , 1977. *The distribution of Acoela and Macrostomida (Turbellaria) in the littoral of the North Frisian Islands, Sylt, Rømø Jordsand, and Amrum (North Sea)*. *Senckenbergiana marit.*, 9:59-74.
- Faubel, A. & J. Dörjes, 1978. *Flagellophora apelti* gen. n. sp. n.: a remarkable representative of the order Nemertodermatida (*Turbellaria: Archoophora*). *Ibid.*, 10:1-13.
- Faubel, A. & J. Kolasa, 1978. *On the anatomy and morphology of a freshwater species of Acoela (Turbellaria): Limnopoestia polonica* (Kolasa et Faubel, 1974). *Bull. Acad. Pol. Sci., biol.*, 26:393-397.
- Hadži, J. 1963. *The evolution of the Metazoa*. *Monogr. Biol. Zool.*, 16, 499pp. Pergamon Press, London.
- Hoxhold, S. 1974. *Populationsstruktur und Abundanzdynamik interstitieller Kalyptorhynchia (Turbellaria, Neorhabdocoela)*. *Mikrofauna Meeresboden*, 41:1-134.
- Karling, T. G. 1956. *Morphologisch-histologische Untersuchungen an den männlichen Atrialorganen der Kalyptorhynchia (Turbellaria)*. *Ark. Zool.*, 9:187-279.
- , 1962. *Marine turbellaria from the Pacific coast of North America* 11. *Pseudostomidae and Cyliandrostomidae*. *Ibid.*, 15:181-209.
- , 1968. *On the genus Gnosonesima Reisinger (Turbellaria)*. *Sarsia*, 33:81-108.
- , 1974. *On the anatomy and affinities of the turbellarian orders*. In "Biology of the Turbellaria": Riser & Morse, eds. McGraw-Hill, N. Y., 1-16.
- , 1981. *Typhlorhynchus nanus* Laidlaw, a kalyptorhynch turbellarian without proboscis (*Platyhelminthes*). *Ann. Zool. Fennica*, 18:169-177.
- 川勝正治・沖岩四郎, 1983. 渦虫類学の最近の進歩—その動向と染色体研究の紹介(1)—遺伝, 37:82-90.
- 峯岸秀雄, 1964. 無腸類渦虫 (*Turbellaria Acoela*) の発生. 動雑, 73:305.
- Okugawa, K. I. 1953. *A monograph of Turbellaria (Acoela, Rhabdocoela, Alloecoela and Tricladida) of Japan and adjacent regions*. *Bull. Kyoto Gakugei Univ. Ser. B.*, 3:20-43.
- Remane, A. 1933. *Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht*. *Wissenschaftl. Meeresunters. (N. F.)*, Abt. Kiel 21:161-221.
- , 1958. *Zur Verwandtschaft und Ableitung der niederen Metazoen*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges., Graz*, 1957:179-196.
- Reiger, R. M. 1974. *A new group of Turbellaria-Typhloplanoida with a proboscis and its relationship to the Kalyptorhynchia*. In "Biology of the Turbellaria": Riser & Morse, eds. McGraw-Hill, N. Y., 23-62.
- , 1977. *The relationship of character variability and morphological complexity in copulatory structures of Turbellaria-Macrostomida and Haplopharyngida*. *Mikrofauna Meeresboden*, 61:197-216.
- , 1978. *Multiple ciliary structures in developing spermatozoa of marine Catenuclida (Turbellaria)*. *Zoomorphologie*, 89:229-236.
- , 1981. *Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level*. *Hydrobiologia*,

- 84:213-229.
- Rieger, R. & S. Tyler, 1979. The homology theorem in ultrastructural research. *Amer. Zool.* 19:655-664.
- Salvini-Plawen, L. v. 1978. On the origin and evolution of the lower Metazoa. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 16:40-88.
- Sopott, B. 1973. Jahreszeitliche Verteilung und Lebenszyklen der Proseriata (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden*, 15:1-106.
- Sterreri, W. & R. Rieger, 1974. Retronectidae - a new cosmopolitan marine family of Catenulida (Turbellaria). In "Biology of the Turbellaria": Riser & Morse, eds. McGraw-Hill, N. Y.; 63-92.
- Tajika, K. -I. 1977. Eine neue Art der Gattung *Vannuccia* Marcus, 1948 (Proseriata, Colelogynoporidae) aus Hokkaido, Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool.*, 21:31-43.
- Tyler, S. & R. M. Rieger, 1975. Uniflagellate spermatozoa in *Nemertoderma* (Turbellaria) and their phylogenetic significance. *Science*, 188 (4189): 730-732.
- 弥益輝文, 1969. 扁形動物無腸類 *Convoluta* sp. とその共生藻に関する飼育実験と形態学的観察. *動雑*, 78: 426-427.