シュードコロス・スティンクホーン とエディアカラン建築の存続：

ゲノムと構造の再評価 誤分類された原生動物のゲノムと構造の再評価

著者Ashley Gjovik, B.S., J.D. (ashleymgjovik@protonmail.com)| **Date**：2025年6月16日

翻訳：DeepL Translator

概要

本研究では、*Pseudocolus*種を陸上菌類として分類することに疑問を投げかけるゲノム学的および形態学的証拠を提示し、その代わりに古代の海洋性後生動物系統の生きた代表として同定することを支持する。本研究では、拡張BLASTアライメントパイプラインとREBLASTを用いて、Pseudocolusと海綿動物（Porifera）、刺胞動物、単細胞性ホロゾアンを含む基本的な海洋分類群との間の高信頼性のゲノムマッチを同定した。

アラインメントは常に1,750塩基対を超え、85%以上の同一性を示し、E値はゼロであった。最も強く一致したのは、三半規管配列を示す渦巻き海綿動物（*Axinella*、*Geodia*）と石灰質海綿動物（Clathrinida）、および2,116塩基対にわたって87%の同一性を示す捕食性鞭毛虫（*Tunicaraptor*）であった。

さらに形態学的解析から、*シュードコロスは*真菌の生物学とは矛盾する特徴、すなわち、三半規管対称性、マンガンに富むバイオミネラリゼーション、ハイドロゲルに支えられたモジュール構造、陸上での胞子散布ではなく海洋でのストレス応答シグナル伝達に似た揮発性化学物質プロファイルを示すことが示された。これらの形質はエディアカラ紀の化石形態と一致し、両生類のパターン形成システムに先立つ、足場に基づく発生論理を示唆している。

このようなゲノム学的、構造学的証拠に基づき、我々は*シュードコロスをトリブラキア・フシフォルミス*（Demospongiae, incertae sedis）に再分類することを提案し、対称的形態形成と鉱物-有機物足場形成によって定義される暫定的なクレードである*トリクアドロゾアを*紹介する。この系統は、前二葉動物のボディプランの論理の生きたアーカイブであり、初期後生動物の進化と祖先的な発生アーキテクチャーの存続に関する新しい洞察を提供する。

キーワード

Pseudocolus; Triquadrozoa; 三斜体対称性; モジュラーボディプラン; ロングリードBLASTアライメント; REBLAST; 足場形態形成; エディアカラン生物群; 多索動物門; 刺胞動物門; アメーバ動物門; 褐虫藻; MCPフレームワーク；前氷河期の発生; 鉱物の足場; バイオミネラリゼーション; マンガンゲル; 形態力学的論理; 深い相同性; 隠されたゲノムシグナル; 発見志向ゲノム科学; 非正規ボディプラン; 進化バイオインフォマティクス。

引用

Gjøvik, Ashley M. "The *Pseudocolus* Stinkhorn and the Survival of Ediacaran Architecture：A Genomic & Structural Reassessment of a Misclassified Proto-Animal".*The Journal of Decolonized Ecology and Evolution* 1, no.1 (2025).DOI 10.5281/zenodo.15675088

プロジェクトデータ：

Journal: https://osf.io/ur79d/ DOI 10.17605/OSF.IO/UR79D

Issue One Data: https://osf.io/69whf/ DOI 10.17605/OSF.IO/69WHF

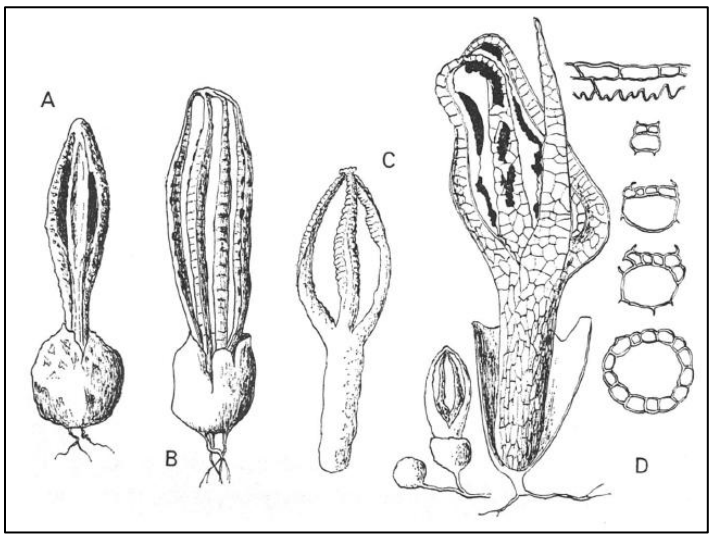
目次

はじめに 3
分類学的背景： *シュードコラスの*場合。 3
調査方法 3
データセットの構築と配列のフィルタリング 3
分子工学的フレームワーク 4
MEEF論理エンジン：推移的推論 4
REBLASTプロトコルと配列カバレッジ 4
アラインメントの限界とアプローチの正当性 4
ゲノムの結果：ホモロジークラスターとスキャフォールドロジック 5
基本的な海洋系統間のスキャフォールド相同性 5
形態学的・構造的相関 8
解剖学的・生態学的異常 8
揮発性有機化合物（VOCs）：壊死シグナル伝達 8
発生の類似性 9
バイオミネラリゼーション機構 9
進化の意味合い三半規管の形態形成と深部足場系譜 10
分類学的再分類案：トリブラキア（Demospongiae incertae sedis） 11
結論 12
データの入手 13
謝辞 13
参考文献 13
付録A：BLAST結果の要約 20
付録B：*Pseudocolus* Making it Work. 25
付録C：形態学的イメージ 25

はじめに

従来、*Pseudocolus fusiformis*として同定されてきたこの生物は、その特異な形態と刺激的な揮発性物質で注目され、長い間、陸上の腐生菌として分類されてきた。しかし、長年のゲノム解析と比較構造学的研究により、*シュードコロスは*海綿動物（Porifera）、刺胞動物、単細胞真核生物を含む、基底海洋性後生動物および前生動物系統と顕著な相同性を示すことが明らかになった。これらの発見は、*シュードコロスの*現在の分類学的位置づけを覆すものであり、エディアカラン級の多細胞生物の生き残り系統である可能性を提起するものである。

本研究では、拡張配列のゲノムアラインメント、バイオミネラリゼーションパターン、発生観察、形態学的比較を統合し、*シュードコロスが*前ビラテリア体型の特徴を保存した海洋モジュラー生物であることを再評価した。離れた分類群間で構造的に保存された領域を検出するために最適化されたREBLASTとlong-alignmentフレームワーク（Gjøvik, A.M.、2025）を用いて、トリアクチンスポンジの足場、刺胞動物のボディモジュール、単細胞原生生物の形態型との信頼性の高いアラインメントを回復した。これらのアラインメントは常に1,800塩基対を超え、同一性は85%以上、E値は0であった。



Pseudocolus fusiformis（Dring, 1980）。

このデータから、*シュードコロスは*、再帰的な足場構築、鉱物-有機物界面、環境応答性に根ざした保存された形態形成アーキテクチャによって定義される系統を体現していることが示唆された。本稿では、この生物を仮称*Tribrachia fusiformis*（Demospongiae、incertae sedis）として再評価し、足場に基づく多細胞性、モジュール遺伝、地質学的時間を超えた初期の発生論理の持続性を研究するための生きたモデルを提供することを提案する。

分類学的背景：シュードコラスの場合。

*Pseudocolusはヒラタク*科の一属であり、コンパクトで枝分かれした子実体によって区別される。この子実体は、卵胞の「卵」から発生し、急速に拡大して、通常3〜4本の直立した腕からなる構造になる。これらの腕は基部で融合し、上方に向かって分岐し、時には緩いアーチや開いた骨組みを形成し、内面に沿ってグレバが堆積する。(Dring 1980）。

鮮やかな色彩（しばしばオレンジ、赤、ピンク）と、粘液質で悪臭を放つグレバが相まって、この菌はスティンホーン菌の仲間に分類されている。この臭いは昆虫、特にハエを誘引するための適応と広く解釈されており、胞子の散布を助けると推定されている。(Dring 1980）。

生態学的には、*Pseudocolus属の*種は腐植栄養性であり、朽ち木、堆肥、庭のマルチング材などの栄養豊富な基質でよく見られる。子実体は通常、降雨後や湿度の高い場所に出現し、儚い（出現後1〜2日で崩壊する）。

この属は、都市公園、造園された花壇、堆肥杭など、人間が手を加えた景観で定期的に観察されることから、有機物の多い攪乱された環境を好むことが示唆される。

*Pseudocolus属の*種は、低地の海岸林、庭の土壌、火山性肥沃地、半都市のマルチング環境などで記録されており、水分の変動、有機物の蓄積、断続的な攪乱が頻繁に起こる地域に生息している。特に保護された森林の伐採地、ウッドチップの山、基質が緩く腐敗が活発な園芸用ベッドによく見られる。また、特に亜熱帯や温帯の気候において、潮の干満による林縁部、氾濫原の生息地、攪乱された道路縁辺などに生息しているとの報告もある。

調査方法

データセットの構築と配列のフィルタリング

DNA遺伝子配列のキュレーションデータセットを構築し、基底真核生物の進化的ランドスケープを評価した。　配列はハイスループットの類似性検索結果から得られたもので、アラインメント長(bp)、ビットスコア、同一性パーセント、E値などのアラインメントメトリックが各ヒットに記録されている。

現在の配列データベースにはギャップがあるため（特に初期に分岐した真核生物）、観察されなかった分類群は存在しないのではなく、未サンプルまたは未解決と解釈した。Orphan sequences and long-branch outliers were retained in ancillary datasets for future analysis under relaxed parameters or alternate markers.

分子工学的フレームワーク

探索的アラインメントを進化仮説に定式化するために、本論文ではMolecular Engineering Framework for Evolutionary Fact Inference (MEEF)を開発した。このモデルにより、特に分類が不十分な分類群や形態学的に曖昧な分類群を含む場合、アライメントから得られた関係を論理ベースの祖先推定文として表現することができる。

主な運用上の定義

- **分子的事実**：ノイズや収束に起因しない、一貫して再現可能な高信頼性の配列アライメント（≥1500 bp、≥70%の同一性、≥1800ビットスコア、E値=0）。
- **垂直祖先シグナル（VAS）**：2つの遠縁の分類群をつなぐ分子的事実で、共通の祖先からの遺伝を示唆する。
- **祖先モジュール**：初期の多細胞ツールキット（MCPなど）に由来すると思われる、分岐した系統間で見られる遺伝子またはドメイン。

MEEF論理エンジン：推移的推論

分子事実が確立されると、推移的論理モデルが適用される：

1. rel(A,B)とrel(B,C)の場合、rel(A,C)を推論する。
2. AとCが別々の分類群に属するが、rel(A, C)が支持される場合、Taxonomic Reconciliation Hypothesis (TRH)を提案する：
    - AとCは同じ祖先クレードに属するが、形態学的に誤って分類された可能性がある。
    - あるいは、AとCは他の系統で失われた深い祖先のモジュールを共有している。

このフレームワークは、不規則な分岐や中間体の欠落によってツリーベースのモデルが失敗するような、足場主導型の分類群間の関係を解釈するのに特に有用である。

REBLASTプロトコルと配列カバレッジ

発表時点で、NIHとENAは18の*Pseudocolus*配列をリストアップしており、1つを除いてすべて≤908 bpであった：

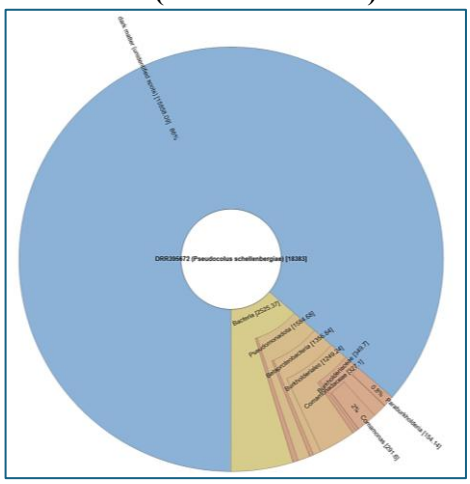
- **AF026623.1**（1773bp、Harvard、1997）を除く18のPseudocolus配列が掲載されており、REBLASTの主要なクエリーとして使用された。

この配列はcore_nt、nt_euk、nt_others、nt_virus、nt_prokに対してもREBLASTで解析された。注目すべきは

- Virusデータベースでは、White Spot Syndrome Virus (bit score = 895, E = 0)との強いアライメントを含む77件のヒットが得られた。
- nt_prokは古細菌（*Hyperthermus*）とバクテリア（*Pseudomonadota*, *Bacillota*, Cyanobacteriotaなど）にマッチした。

追加の2024件の菌根データセット（SAMD00515458）では、*Pseudocolus schellenbergiae*がリストアップされ、86.26%が未同定の "dark matter "配列、13.74%がバクテリア配列であった。

Krona (SAMD00515458)：



アラインメントの限界とアプローチの正当性

BLASTnは局所的な配列の類似性を検出することに優れているが、進化モデルを欠いており、足場の乖離した生物や分類学的に異常な生物を配置するのには適していない。ツリーベースの手法（例えば、NCBI BLAST Tree Viewer）では、データセット全体のトポロジーを解決できなかった：

1. **配列長の制約**：~塩基配列の長さの制約：～1800 bpは情報量は多いが、深い分岐モデルには不十分。
2. **クロスキングダム・マッチ・プロファイル**：原生生物、底生動物、ホロゾアンにまたがっており、隣接結合ツールの範囲を超えている。

3. **中間体の欠落**：関連する系統の多くが絶滅しているか、配列が不十分であるため、安定したノードの解像度が損なわれている。

これらの限界は、我々のスキャフォールドロジックアプローチを正当化する。信頼性の高いアラインメント（E = 0, bit score >1800, >1750 bp）は、分類学的な位置ではなく、構造的な親和性のイベントとして解釈される。このような一致は、それぞれ明確な進化の手がかりであり、より広範な系統的統合がない場合でも、公表され、調査されるべきである。

ゲノムの結果：ホモロジークラスターとスキャフォールドロジック

従来のBLASTに基づく分類学的割り当て法は、新規配列に最も近い既知の単一配列を同定することを目的としている。　、よく特徴づけられたクレード内の生物には有効であるが、確立された系統からの分岐が深い分類群に適用すると、このアプローチは破綻する。*Pseudocolus*はこの限界を例証している：その高い割合の未注釈ゲノム内容は、単一の系統内での意味のある配置を妨げている。

この問題を解決するために、本稿ではマルチベクターアラインメント戦略を採用した。単一の分類学的割り当てを求めるのではなく、遠縁の生物間で保存された構造的特徴を表す、信頼性の高いアラインメントの組み合わせを評価する。海綿動物、刺胞動物、単細胞真核生物など、モジュラー型、放射型、足場駆動型の出現をする生物を結びつける形態形成的な糸である。

トップ

種	レン	ビット	ID	E-値
アクシネラ属 (Demospongiae、Porifera)	1812	1825	85.4	0
	1811	1831	85.5	0
	1808	1834	85.5	0
	1802	1964	85.0	0
	1796	1973	85.1	0
コルポフィリア属 ファビア属（六珊瑚目、刺胞動物門）	1858	1710	80.6	0
	1824	1810	82.6	0
クリサオラ属、アトラ属、マスチギアス属、ナウシトエ属	1794	1982	85.2	0
	1808	1882	83.8	0
	1793	1970	84.9	0
(刺胞動物門)	1780	1984	85.2	0
クラスリン目 (*Calcarea*、鳥綱)	1787	1997	85.5	0
	1787	2024	85.8	0
	1787	2002	85.5	0
	1787	2002	85.5	0
	1788	2000	85.6	0

本論文では、高い同一性、長い長さ、関連する分類群との構造的な一貫性を兼ね備えたアラインメントに焦点を当てる。以下の表は、1750　bpを超える代表的なヒットをまとめたもので、ビットスコアは1800以上、E値は0-確率的または反復的なドメイン類似性ではなく、深い相同性と一致する基準である。

一つの系統内に複数のヒットが存在する場合は、関連する分類群間の構造の連続性を反映するように、代表的な中間点を選択した。これにより、数値的な極端さを強調しすぎることを防ぎ、モジュールレベルでの進化の一貫性を強調した。

アライメントメトリクスは、長い一致（≥1750 bp）、高い同一性（≥85%）、ビットスコア1900以上、E値0を優先した。

基本的な海洋系統間のスキャフォールド相同性

Porifera: Calcarea (Clathrinida, Leucosolenida)

*Clathrinida*は、120度対称のトリアクチン棘状体で区別される石灰化海綿目である。これらのマッチは長いアラインメント（1791　bpまで）を示し、ビットスコアは2000以上、同一性パーセントは85.8%に達した。

これらの生物の一貫したトリアクチン対称性（三部構造論理の直接的な鉱物的具現化）は、*シュードコラス*が空間的配向と鉱物的足場展開を担う制御ドメインまたは構造ドメインを共有しているという見解を支持する。同様の配列は、自由浮遊性棘突起マトリックスと早期の骨格可塑性を持つLeucosolenida目にも記録された。

これらの結果は、*Pseudocolus*が海綿体軸の生成に関連する祖先のコードベースを保持している可能性を示しており、特に三重体の形状と空間的にパターン化された鉱物化に関連するコードベースを保持している可能性を示している。

脊椎動物門海綿動物門
(アクシネラ属)

*Axinella*属のDemospongiaeは、このカテゴリーで最も

長い連続アラインメント（最大1973　bp）を生成し、同一性の割合は約85.5%であった。注目すべきは、最も信頼度の高い一致の1つが、3点拡張形態を示す*Axinella*種に由来することで、その主要な体葉は中心軸から対称的に展開する。この一致は、配列と構造の論理の両方の合流点に位置する。つまり、直接的なゲノムのアラインメントに裏打ちされた三分割形態形成表現型である。

アクシネラカイメン（管系、足場の可塑性、3次元鉱物構造で知られる）にこのような特徴があることは、シュードコロスとこの系統の間に深く、垂直的に継承された形態形成論理をさらに裏付けている。

同様に、*Geodia barretti*のようなdemospongesは、細胞質鞘とECMの沈着-*Pseudocolus*の葉の鉱物化を類似に導くと思われるシステム-を持つ強膜細胞を介した棘突起形成を用いる。Geodiaもまた*Pseudocolus*と強く一致した。

刺胞動物門
(*ファビア、コルポフィリア、ゼニア*)

複数の長いアラインメント（1858-1960　bp、同一性85.2%）が、特に葉状石サンゴとイソギンチャクのような炭生動物で見つかった。

一般に、棘皮動物は放射状の対称性を示すが、多くの種は、特に触手の出現と内部の腸間膜のパターンにおいて、3重または4重の構造中心を中心に組織化されたローブ状の配置を示す。

固定骨格を持つ石のようなサンゴでは、規則的な4葉または6葉の鉱化面が存在するのは、より古代の3重足場論理の反復を反映している可能性があり、*シュードコロス*が基本的なボディプランを崩すことなく3葉または4葉の形態を多様に表現できる能力と一致するパターンである。

刺胞動物門：棘皮動物門
(*クリサオラ, セフィア, アトラ, ナウシトエ*)

ScyphozoanのmedusaeとRhizostomeaeとCoronataeとの信頼度の高いアラインメントが見つかった。配列の一致は1984bpに迫り、85.2%の同一性を示した。これらの生物はしばしば放射状の小葉を使い、摂食や推進のために水流を調節している。これは*シュードコラス*が腕の表面全体の流体運動を調節するために使っている能動的な小葉ポンプシステムと類似している。

水勾配を操作するローブの機能的な使用は、空洞ベースの流体力学と拡散に最適化された表面積を持つ足場ロジックの共有を強化する。

原生生物の足場システム：モジュール型とローブ型単細胞真核生物

*シュードコロス*のBLASTアラインメントの結果、単細胞真核生物、特にホロゾア（Holozoa）、フィラステレア（Filasterea）、チョアノフラゲラータ（Choanoflagellata）内の足場を生成するアメーバ状原生生物と鞭毛状原生生物の間で、高信頼度で一致する顕著なクラスターが明らかになった。これらの生物は、分類学的には多様であるが、流体力学、繊毛流、あるいは膜ベースの足場によって、中心体あるいは茎状体からモジュール状の伸長体を展開するという、核となる構造的挙動を共有している。

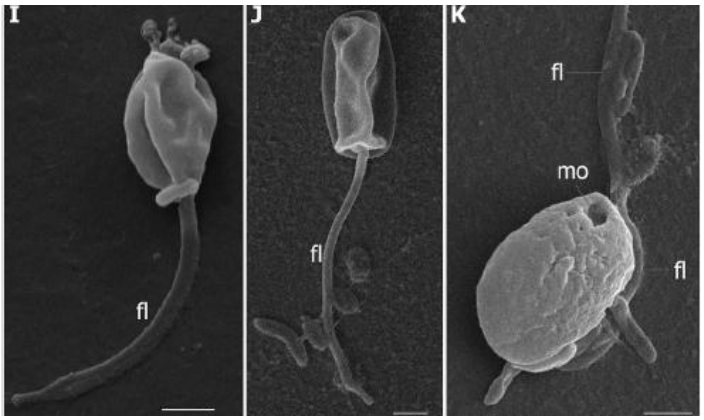
このグループ全体で、アラインメントの長さは常に1775塩基対を超え、ビットスコアは1930から2116の間、同一性パーセントは84%から87.2%の範囲であった。E値は普遍的に0.0であり、これらは低複雑度のアーティファクトではなく、統計的に意味のあるゲノム親和性であることが確認された。

最も強いヒットは以下の通り：

種	長さ	ビットスコア	IDNo.	E値
ピゴラプトル・チレアナ	1795	1910	86.3	0
ディアファノエカ グランディス	1789	2002	85.5	0
	1789	1988	85.2	0
チュニカラプトル・ユニコンタム	1785	2006	87.2	0
	1782	2116	86.9	0
コーラルキトリウム・リマシスポラム	1784	1968	85.4	0
ピゴラプトル	1783	1957	85.1	0
サヴィレア・ミクロポラ	1778	1961	85.1	0
アカントコルビス ウングイキュラータ	1778	1958	85.1	0

最も印象的なアラインメントは、捕食性鞭毛虫である*Tunicaraptor*からのもので、87.2%の同一性で2116bpのアラインメントが得られ、E値は0であった：

- *Tunicaraptor unikontum*（Holozoa）：1785bp(87.2%)と1782bp(86.9%)の2つのアラインメント、ビットスコアは2000以上。
- *Pigoraptor vietnamica*（Filasterea）：1783 bp、同一性85.1
- *Corallochytrium limacisporum*（Teretosporea）：1784 bp、同一性85.4



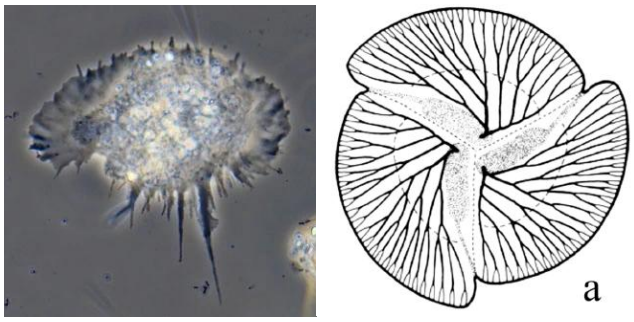
Tunicaraptor unikontum, "cell with posterior flagellum" & "with small break of theca at anterior.".(Tikhonenkov, 2020）。

これらのあまり知られていない系統は、動物や菌類の基底にある。それらの多くは、流動的な捕食行動、粘着性の茎形成、あるいは細胞骨格駆動型の出現を示す。*Tunicaraptor*が繰り返し登場すること、特に87.2%の同一性と2116bpの長さは、構造的にも遺伝学的にも重要な一致点であることを示す。このことは、*シュードコラス*が古代の単細胞の足場ドメインを保存しており、それが現在では多細胞構成に展開されているという結論を支持している。

襟鞭毛虫の一致は、動物の最も近い単細胞の親戚として知られていることから、関連性も高い。構造的には、3つの部分からなる襟複合体、シリカバスケットの足場、対称的な毛様体摂食流を発現していることが多い。これらの生物との一致の深さと広さは、シュードコラスがモジュラー型　、その出現ロジックがメタゾア以前の構造と連続している足場体であることを強く示唆している。

その他の強力な一致は以下の通り：

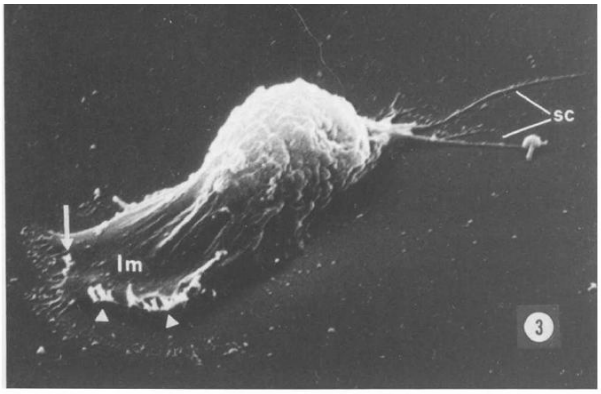
- *Flabellula* (1882 bp, 76.9%)
- *Pompholyxophrys punicea* (1778 bp, 85.0%)



フラベルラ（Flabellula sp.
オランダ、クリルー。マイクロワールド（2019）；*Albumares brunsae*（滑空運動をする三半規管の化石で、三半規管は*Flabellulaに似*ている）。(Ivantsov, A., 2021）。

このアラインメント群をまとめると、まとまったシグナルが形成される：*シュードコロス*は、葉状体や足場型に基づく単細胞真核生物、特に中心体型から三分割体や放射状に発生する真核生物の深い系統と遺伝的に関連している。これらの関係から、*シュードコロスは*、組織ベースの発生プログラム以前に存在し、流体、鉱物、膜の制約によって形態を構造化した、共有された足場ゲノムの機能的要素を保持していることが示唆される。

この配列クラスターにおける襟鞭毛虫の論理、葉状仮足体の力学、および鞭毛状茎の出現の収束は、真核生物の足場システムの再帰的継承から三部体形態形成が生じ、それが現在では永続的な多細胞系譜に統合されているという、*Triquadrozoa*の枠組みの重要な仮説を検証するものである。



*クラトリーナ*海綿 "ポリリジン基質上に広がる細胞で、微小スパイクとフリルを示す大きなラメラポディウムを持つ"x6800.(Gaino, E., et al, 1993）。

襟鞭毛虫、糸状虫、葉状アメーバにおいて、三分割あるいは放射状に対称的な行動が繰り返されることは、MCPの核となる機能論理、すなわち、中央集権的な足場からの葉の出現、空間的対称性の維持、鉱

物あるいは多糖のテンプレート化が、単細胞レベルですでに機能していたことを示唆している。

シュードコロスは、配列と構造の両方において、このような原生生物10数種と一致するという事実は、MMCPが多細胞への移行を越えて存続した、保存された物質とゲノムの足場であるという見方を支持している。(Gjøvik, 2025）。このように*シュードコロスは*、MCP構造が上書きされるのではなく、保持され、精巧化された系統を例証しており、初期の後生動物の出現を構造化した過渡期の論理を知る貴重な生きた窓を提供している。

形態学的・構造的相関

クラウン、海洋、モジュール生物としてのシュードコラスの再解釈

解剖学的・生態学的異常

*Pseudocolus*属は、長い間、キクラゲ科に分類されてきたが、その形態学的、生化学的、発生学的特徴は、陸上真菌の系統に分類されることとは根本的に相反するものである。その代わりに、比較証拠から、この菌類はモジュール化された海洋性後生生物であり、現在では地上の縁辺を占める足場形成型の基幹クレードの隠微な生き残りである可能性がある、と再解釈されている。

*Pseudocolus*の子実体は、海綿の胚珠や刺胞動物のプラヌラに似た、胞子のようなシストから出てくる。その垂直腕は中空で、多孔質で、チャンバー状であり、六放性海綿の帯水システムやコロニアル刺胞動物の胃脈管に建築学的に類似している。根生動物は、角状結晶を伴う鉱物化した鞘を示し、形態学的に小球形成組織と一致する。これらの構造的特徴から、*シュードコロスは*祖先が海洋生物であった形態形成ロジックを保持しており、現在は陸上の制約下で展開されていることが示唆される。

揮発性有機化合物（VOCs）：壊死シグナル伝達

シュードコルスの揮発性排出物の研究（Kakumyan et al.成熟期にはジメチルトリスルフィド（DMTS）や4-メチルフェノールなどの亜硫酸化合物を排出するが、真菌類のVOCカスケードに典型的なC8アルコールやケトン類は含まない。これらの排出は出穂後にピークを迎えることから、内部で制御された生化学的トリガーが働いていることが示唆される。

これらの化合物は、（真菌モデルで想定されているような）胞子散布のための昆虫誘引物質として機能するのではなく、海綿動物、刺胞動物、被殻類が微生物のリサイクルを開始し、捕食を阻止し、単細胞生存状態に戻るために用いるストレス誘発性の死シグナルに似ている。その役割は生殖的なものではなく生態学的なものであり、水環境に適した制御された死生学的モジュールの一部を構成しているのかもしれない。

還元性硫黄化合物が多く存在することから、マンガンと鉄が嫌気性呼吸における電子供与体または補酵素として機能する、化学従属栄養または化学栄養代謝と一致する代謝経路が示唆される。この特徴は、アルコール、アルデヒド、エステルなどの典型的な真菌類の揮発性物質がほとんど存在しないことで補強されている（Zhang et al.）

これらの化合物は、蛇紋岩化システムで繁栄する嫌気性微生物コンソーシアムにとって不可欠であり、これらの陸上出現生物と地殻深部の生物との間の生態学的類似性をさらに強めている。

*シュードコルスの*VOC生産は発生学的に制御されており、卵の段階では存在せず、形態形成の拡大時にのみ開始される。これは真菌の胞子形成ではなく、海洋の再生システムと一致する。推定される「胞子」は、海綿の古細菌や刺胞動物の幼生、あるいはプラコゾアンの増殖体のような単細胞モジュールである可能性がある。

現在の陸上の状況では、*シュードコルスの*完全な出現とVOC放出は裏目に出ているように見える。海洋条件下では、単細胞生存への効率的な生態学的移行を指揮した可能性のあるVOCブレンドが、現在では、再生を可能にする代わりに、生物を寄生させる陸上昆虫（ハエ、甲虫）の誘引剤として機能している。

このシグナル解釈の逆転は、*シュードコラスの*生化学的ロジックが、空中散布生物学ではなく、水中の微生物や化学物質の動態に適応したものである可能性を強調している。この生物は実際、その出現プロセスに失敗しているのかもしれない。つまり、水中での腐敗と回復を意図した生化学的な死モードを開始し、その代わりに乾燥した陸上生態系での利用を引き起こしたのだ。

このような再解釈から、*シュードコロスは*生態学的に疎外されながら生き延びてきた隠蔽された海洋性後生動物の系統であり、おそらくは高湿度の陸上地帯（熱帯雨林やマルチング床など）で、真菌のような休眠と出現の戦略を採用することで生き延びてきたことが示唆される。かつては完全に水生であった

モジュラークレードの生き残りの断片である可能性があり、陸上菌類との収斂形質の重複によって誤読されている。

発生の類似性

*シュードコルス*の子実体は、シストや周皮に似た胞子様構造から出現する。これは海洋の休息段階や幼生被包（刺胞動物のプラヌラや海綿のゲミュールなど）に似ている。成熟体の垂直腕は中空で、海綿状で、ガラスカイメン（Hexactinellida）に見られる帯水性の管系や、いくつかのコロニアル刺胞動物の胃管系を模した部屋状である。

内部の菌糸構造は、海綿の実質マトリックスを彷彿とさせる擬実質組織構造を示し、最小限の組織分化によって機能的な区画が出現する。*シュードコルス*の胞巣、鰓葉、中空小葉は、海綿の鰓孔、管系、choanocyteが並んだ部屋と酷似している。これらの一致は、組織を共有していることを示唆している。

しばしば摂食菌糸と想定される根生葉は、生物鉱物化した鞘やKOHに溶ける角状結晶を示し、海綿棘によく見られるケイ酸塩や方解石類似物の存在を示唆する。これらの構造は、陸上の菌糸よりも、無柄の海洋無脊椎動物の構造要素と一致する（Abbamondi et al.2021）。

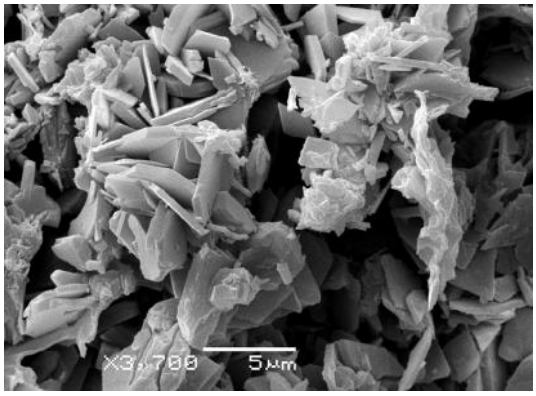
バイオミネラリゼーション機構

この生物の腕にはマンガンが深く浸透している。マンガンはユニークな酸化還元特性を持ち、熱水系や堆積系と長い関わりを持つ金属である。マンガン沈殿物、特にマンガン酸化物は、しばしば非平衡条件下で樹枝状、放射状、または三本線の形態で成長する。

関連する分類群（*Clathrus ruber*、*Phallus impudicus*、*Clathrus archeriなど*）の定量分析によると、Mn濃度は最大1900 mg/kgで、それに伴ってFe濃度も上昇している（Stijve, 1997; Schmitt, 1977）。これらの生物では、マンガンは、マンガンペルオキシダーゼやラッカーゼ産生を含む、出現や液状化過程における酵素活性やゲル相変換を支えているようである（Kuhar et al.）

このような鉱物のパターンは、アルカリ性ケイ酸塩に富む溶液に導入された金属塩が自発的に枝分かれした管や扇状に自己組織化する、自然の*「化学庭園」*で広く観察される（Cartwright et al.）このような鉱物の樹状突起は、単に美しいだけでなく、論理的な構造である。それらは、イオンの拡散の仕方、pH勾配の形成の仕方、成長する結晶が周囲の空間をどのように変形させるかといった制約から生じる。そして　決定的に重要なのは、これらのシステムは生物学的な指示を必要としないということである。結晶は成長する過程で独自のパターンをコード化する。

現代のベント生態系では、マンガンは微生物群集や無脊椎動物によって、骨格を形成したり、酸化還元反応を仲介したり、反応性や防御性の表面を作ったりするのに使われている（Tebo et al.）同じ物質（マンガン酸化物）は、この生物の腕に見られるような、黒く薄い表面ゲルを形成する。これらの構造は、足場としてもシグナル伝達のインターフェースとしても機能する可能性がある。



シュードコラス・ガルシアエ（Pseudocolus garciae）、「結晶に覆われた根粒」（Sulzbacher, M.; 2013年

この生物では、ミネラル相は多糖マトリックスに埋め込まれているように見える。おそらくアルギン酸、キチン、あるいは海綿動物や軟体海洋動物で知られる他のグリコサミノグリカンに類似している。これらの生物学的ゲルは金属イオンと結合し、局所的な硬さを調節し、動的な挙動が可能なハイドロゲルの骨格を作る。

多糖類はテンプレートや緩衝剤としてバイオミネラリゼーションに広く用いられている。多糖類は結晶成長を遅らせ、その方向を誘導し、多くの無脊椎動物の骨格に見られる軟質から硬質への勾配を作り出す（Weiner and Dove 2003）。この場合、ソフトフラクタルアームは、スポンジの一部、鉱物の一部、ソフトロボットの一部という、生きた複合体を表しているのかもしれない。その柔軟性、フラクタル性、マンガン含有量は、フィードバックに敏感な形状生成、つまり細胞ではなく物質によって駆動される一種の形状記憶を示唆している。

*シュードコラス*の走査型電子顕微鏡を見ると、根粒や菌糸の表面に結晶性の包晶が見られるが（Sulzbacher, 2013; Mykchaylova, 2022）、これはカルカレアやデモスポンジアエの硬化細胞によって形成さ

れる棘突起に構造的に類似している。

海綿動物では、棘突起は中央の有機軸フィラメントの周囲でタンパク質を介した鉱物の凝集によって形成される。

このことは、過激だが首尾一貫した命題につながる。核酸が発生をコード化する遥か以前から、再帰的な形態（三半規管型、枝分かれ型、ポンプ型）は化学的・機械的フィードバックによって安定化していたのだ。このモデルでは

- 最初の身体は、その形状を維持し、変化させることができる鉱物ゲルシステムであった。
- 三半規管は進化上の奇異なものではなく、流動性と安定性の解決策だった。
- 遺伝性は、形がすでに安定し、再現可能になって初めて出現した。

Mnを豊富に含む腕、三半規管から四半規管への切り替え、深海での出現行動など、ここで紹介する生物は、そのようなシステムの生きた子孫なのかもしれない。あるいは、より正確には、このような深遠な物質論理を現代的な形で保持し、再活性化させた生物なのかもしれない。

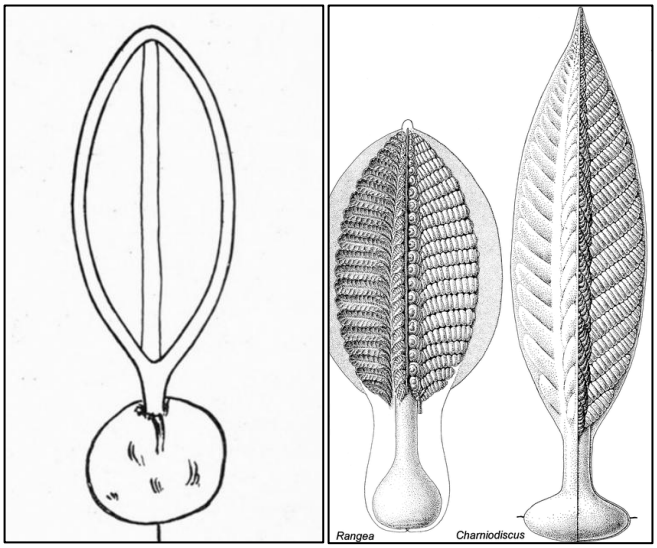
それは、ボディプラン進化の前提を再考することを私たちに促す。すべての形態が遺伝的に受け継がれるわけではない。かつてそうであったように、物質と流れに内在する論理から、そしてそれ自身を形作る再帰的な幾何学から生じるものもあるのだ。

進化の意味合い三半規管の形態形成と深部足場系譜

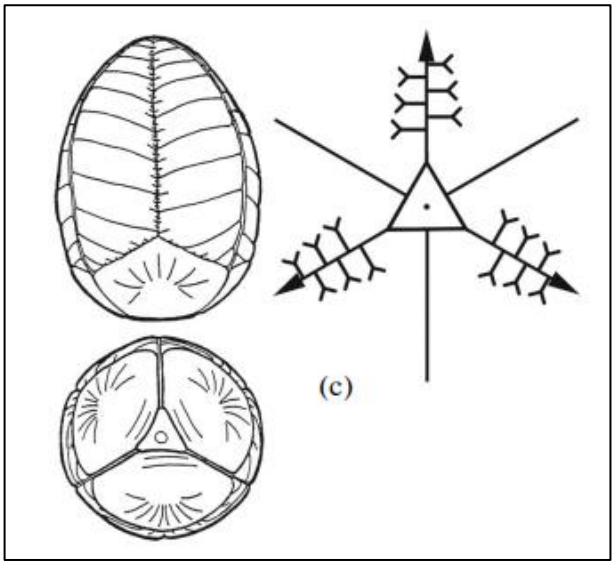
生命は様々なメカニズムによって体を作る。現代の動物では、ほとんどの発生は遺伝子の指示、制御遺伝子カスケード、組織層組織によって導かれる。しかし、これらのシステムは、遺伝的な分節が生じる前に、足場、勾配、フィードバックによって形態を形成する、より単純で物理的な構造から進化した。*シュードコロスは*、このような足場主導型の系統が存続していることを示す、説得力のある証拠を提示している。

*シュードコロスの*配列のロングリードBLASTアラインメントは、基底の後生動物や足場を持つ原生生物にまたがって高い信頼度で一致することを明らかにした。これらの高信頼度ヒットに一貫して3葉体や足場組織化体型が再び出現したことは、両生類放散以前の形態形成系統の存在を裏付けている。本論文では、この系統を*「トリカドロゾア」と*命名する。トリカドロゾアは、三分割創発論理、モジュラー再帰、足場駆動型発生によって統一されたグループである。

最も説得力のある一致点のいくつかは、石灰質海綿動物（Calcarea）、特に*Clathrina* spp.が関与している。*Clathrina* spp.は、正確な120度対称で配列されたトリアクチンおよびテトラクチン棘状体から内部骨格を構築する（Wörheide 2012）。これらの棘条は放射状の構造軸を定め、水流システムの足場となり、初期の形態形成制御因子として効果的に働く。同様に、*Axinella*のような渦巻き海綿動物では、体の膨張は、棘突起の対称性に沿った3つの再帰的な成長前線に沿って起こることが多い（Uriz et al.）



シュードコルス。図面。Lloyd C. G. 1907；Rangeaと*Charniodiscus*。エディアカランの生物相。(Dzik, J., 2003）。



Ventogyrus chistyakovi（Ivantsov and Zakrevskaya, 2020）。

特に六放線棘突起がヘクサクチネリダに出現する場合、それは独立した形態学的革新というよりは、トリアクチン塩基の再帰的な倍加によるものであることが多く、発生テンプレートとしての3重足場の優位性を補強している（Uriz et al.）

刺胞動物の一致は、*Obelia* dichotomaや*O. longissima*のようなコロニアルなヒドロ虫類で最も強く、三分割出芽と放射状ポリプ配置によってモジュラーコロニーを発達させる（Buss and Burch 1989）。これらのコロニーの胃・生殖腺モジュールは独立した放射状ドメインとして機能しており、固定的ではなくモジュール的な形態形成論理が根底にあることを示唆している。

また、アメーバ状の原生生物、例えば*フラベルラ（Flabellula）は*、ゆっくりと移動するときには扁平な拡大した形や網目状の形から、急速に移動するときや特定の条件下では亜円柱状の単脚の形に変化することで知られている。(Adl, S.M., 2013）。これらの小葉は、細胞質-ゲル間のフィードバックシステムによって安定化され、持続的な空間パターニングを表現することができる（Smirnov and Goodkov 2007）。

アラインメント結果におけるこれらの存在は、多細胞化よりも以前からあったかもしれない、対称性を安定化するドメインの保存を示唆しており、三斜体の論理が物理的制約の解決策として最初に出現し、後にモジュール化された多細胞形態に足場が取られたという考えを裏付けている。

三半規管の対称性は、生きている動物にはあまり見られないが、*トリブラキディウム*、*アルブマレス*、*アンフェスタ*のようなエディアカランの化石にはよく記録されている（Ivantsov & Zakrevskaya, 2020）。これらの生物は、*シュードコロス*と同様に、放射状に分布する小葉、中央に集中する茎や部屋、二又分節の兆候を示さない。これらの形態は、おそらく流れを調節したり、機械的ストレスを分散させたりするために、再帰的な小葉のパターンを使っているようだ。

*シュードコラスという*生物は、エディアカランの生物相の直接的な生きたメンバーである。この声明は、構造形態学、スキャフォールド創発、生物鉱物論理、および長時間のゲノムアラインメントに基づくもので、シュードコロスはエディアカラ人の身体構造を定義する基準、すなわち、3体モジュール対称性、スキャフォールドに基づく形態形成、非ビラテラル創発論理、現代の発生分節に制約されない再帰的パターン形成に適合している。シュードコロスは、両生類のボディプランを先取りした構造系統の生きた代表である。

*シュードコロスは*初期の生命を模倣しているのではなく、それを保存しているのだ。その構造、ゲノム、鉱物論理は、現代の発生経路よりも古い形態形成の足場となる、現存する稀有な例である。この系統は、新たな戦略を進化させるのではなく、モジュラー論理と物質的フィードバックによって、地質学的時間に耐えうる機能的なボディプランを保存したのである。

分類学的再分類案：トリブラキア（Demospongiae incertae sedis）

ゲノム学的、形態学的、生化学的証拠の収束は、現在*Pseudocolus*として知られている生物を陸上の担子菌類から海洋のDemospongiaeに再分類することを支持している。我々は、この生物の特徴的な3角形の形態と、Demospongiae incertae sedis内の新しい属の確立を反映し、*Tribrachia fusiformis*（comb.nov.）という新しい組み合わせを提案する。

ゲノム上の証拠から、デモスポンジとの親和性が最も明確に裏付けられた。*Axinella*種とのアラインメントは一貫して1,800bpを超え、同一性は85%以上、E値は0であり、データセット全体で最も強い一致を示した。*Geodia barretti*、*Ectyoplasia ferox*、その他の海綿動物との高信頼性アラインメント（ ）もこのパターンを補強している。これらの配列の類似性は、足場に基づく形態形成に関与すると思われる制御領域にまたがっており、基底のDemospongiaeに特徴的な発生機構の深い保存を示唆している。

形態学的には、*Tribrachia fusiformisは*、有機的な足場、擬実性組織構造、生体鉱物化された構造要素を中心に構築された、多孔質でモジュール化されたボディプランという、海綿動物組織の特徴的な特徴を示している。真の器官が存在しないことと、チャンバー状の内部構造と鉱物-有機複合材料の存在は、既知の真菌類の形態というよりも、むしろ基底海綿体の身体計画と一致している。*Tribrachia*属を特徴づける三頭筋の出現パターンは、Demospongiaeの中でも特徴的な構造的特徴を示している。

正式な命名法

- **王国**：動物界
- **門**：有孔虫綱
- **クラス**表層動物門
- **目**
- **科***分類名：Triquadrozoa*

- **属** *トリブラキア属*（*Pseudocolus* fusiformis）

Demospongiaeの*incertae sedis*への分類は、明確なdemospongeの親和性と、既存の目への割り当てを妨げる珍しい特徴の両方を認めるものである。この分類は、陸上菌類における基本的な位置づけの誤りを正すとともに、継続的な研究のための枠組みを提供するものである。

*この*incertae sedisという分類は、デモスポンジ類との強い関係が明らかであるという現在の理解を適切に反映しているが、デモスポンジ類の中での正確な系統学的位置づけについては、さらなる調査が必要である。

この再分類により、*トリブラキア・フシフォルミスは*、他の現代の海綿動物群では不明瞭な祖先の特徴を保持する、初期に分岐したデモスポンジの系統を代表するものと位置づけられ、最古の後生動物門の進化の歴史にユニークな洞察を与える。

結論

*シュードコロスの*発見と解析は、ボディプランの進化、多細胞の出現、既知の生物学的構造の境界に関する長年の思い込みの再評価を迫るものである。高信頼性のゲノムアラインメント、鉱物形態形成学的解析、および現生・絶滅生物との構造比較を通して、本論文はシュードコロスが単なる分類学上の外れ値ではなく、二葉類以前の形態形成の物質的・遺伝的アーカイブであることを提唱する。

複数の生物学的証拠から、これらの分類群は深部生物圏の生命戦略と一致している。典型的な真菌類をはるかに超えるミネラル濃度は、海洋エンドリスやベント生物と一致している。嫌気性、金属駆動型の代謝経路を示す硫化水素とチオールの放出。深部生物圏のバイオフィルムやベントコミュニティが内部の化学的勾配を調整するために採用している生物力学的戦略を反映した水圧化。

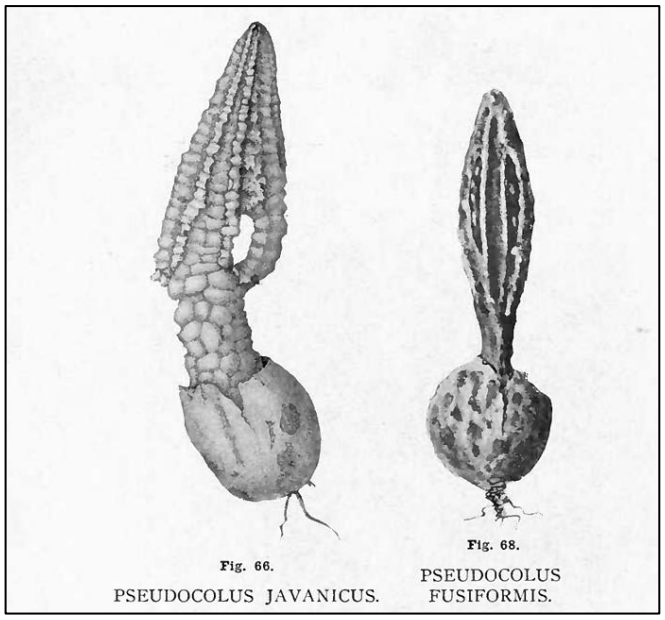
これらの適応は、深海や地殻下の生態系に特徴的な、高圧、無酸素、金属リッチな環境での生存と首尾一貫している。これらの生物で観察される急速な成熟と崩壊のサイクルは、地表環境での持続的な生命維持とは相容れない。それは、本来の地下生息地からの分散あるいは緊急出現メカニズムの生理学的遺産である、終末的な代謝排出を反映している。

自然の深部生物圏環境では、このような加圧と膨張によって、間隙でのコロニー形成や鉱物マトリクスを介した拡散が促進され、新たな岩石微小環境のコロニー形成が可能になる（Staudigel et al.）しかし、偶発的に酸素の豊富な地表条件にさらされると、こうしたメカニズムが破綻し、内部埋蔵量の急速な枯渇、VOCの放出、組織の崩壊に至る。

三半規管から四半規管への対称性、ローブ状の足場の出現、マンガンが豊富な多糖マトリックスによって、この生物は現代の動物門よりも古い発生の伝統の中に位置づけられる。その証拠に、何十億年もの間に保存された連続性と永続的な足場論理が、正規の遺伝子ではなく、モジュール幾何学、鉱物化学、フィードバックを介した創発にコード化されていることが明らかになった。

提案されている*トリケドロゾア（Triquadrozoa）*クレードは、多細胞生物の祖先に関する我々の理解を根本から覆すものである。*シュードコラスは*、エディアカランの3角形（*トリブラキディウム*、*アルブマレス*、*レンジア*）を生み出したのと同じ構造系統の生きた子孫であり、基底海綿動物、葉状アメーバ、その他の生物と物質的につながっている。

これらのデータとモデルを総合すると、現代の発生生物学は、形態形成秩序のより深い階層を、置き換えるのではなく、むしろ見えにくくしていることが示唆される。この秩序は理論的なものではない。この秩序は、ゲルや金属、流れや湾曲、フィードバックや再帰性などの足場となっている。生命は形から始まったのだ。



Pseudocolus (Lloyd, C.G. 1909)。

この研究は、古典的な系統学の補完的ツールとして、特に系統を逸脱した生物と対峙する際に、長期的なアライメントを持つ比較フレームワークと形態形

成論理の価値を強調するものである。

データの入手

すべての配列はNIH/NCBIおよびENAデータベースで公開されている。カスタムデータベースのFASTAファイルおよび方法論文書付き完全配列リストは、OSFリポジトリ内の補足資料として提供されている。これらのデータセットはOpen Science Framework (OSF)を通じてDOI 10.17605/OSF.IO/69WHFで自由に利用できる。

謝辞

著者は研究の構想を練り、理論的枠組みを構築し、すべての分析を行った。本研究は外部資金を受けず、個人的に入手したリソースを用いて実施した。

分子生物学者GPT、奨学生GPT、クロードAIには、原稿作成、データ解釈の議論、本研究の過程で研究開発に協力していただいた。

Copyright (C) Ashley Gjovik.この著作物はCreative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)の下で自由に利用できる。

参考文献

Abbamondi, G.R., et al. "Volatile Organic Compounds of Irciniidae Species from the Mediterranean Sea".*Marine Drugs* 19, no.9 (2021)：500.

Addadi, Lia, and Steve Weiner."Control and Design Principles in Biological Mineralization".*Angewandte Chemie International Edition* 36, no.5 (1997):432-44.

Adl, Sina M et al. "The revised classification of eukaryotes.".*真核微生物学雑誌* 59,5巻 (2012)：429-93.

Altschul, S.F. et al. (1990) Basic local alignment search tool.*J. Mol.Biol.* 215:403-410

Altschul, S.F. et al. (1997) Gapped BLASTおよびPSI-BLAST。*核酸研究* 25:3389-3402

Alvarez, B., Van Soest, Rob W.M., and Rützler, Klaus.1998.A Revision of *Axinellidae* (Porifera: Demospongiae) of the Central-West Atlantic Region.*Smithsonian Contributions to Zoology,* 598.

Alvarez, Belinda & Hooper, John.(2002).Family Axinellidae Carter, 1875.10.1007/978-1-4615-0747-5_80.

Anderson, O.R. "Amoebozoan Lobose Amoebae (Tubulinea, Flabellinea, and Others)".*原生生物ハンドブック*.Springer.(2017).

Andreeva, A., & Murzin, A. G. (2010).タンパク質の構造分類と構造ゲノム科学：フォールドから機能へ.*Current Opinion in Structural Biology,* 20(3), 399-408.

Archibald, J.M., Simpson, A.G.B., Slamovits, C.H. (eds.).*原生生物ハンドブック*。(2017).第2版。Springer.

ボール，フィリップ．*自作のタペストリー：The Self-Made Tapestry: Pattern Formation in Nature*.オックスフォード：Oxford University Press, 1999.

Barge, Laura M., et al. "From Chemical Gardens to Chemobrionics：プレバイオティック化学における自己組織化無機構造の役割".*Chemical Reviews* 115, no. 16 (2015): 8652-70.

Blanton, R. L. (1976).*Pseudocolus fusiformis,* new to North Carolina.Mycologia 68: 1235-1239.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H., and Rowell, A.J. 1987.*無脊椎動物の化石*。Blackwell Scientific Publications.

Bor Chiellini, Carole et al. "Molecular phylogeny of Demospongiae: implications for classification and scenarios of character evolution.".*Molecular phylogenetics and evolution* 32,3 (2004)：823-37.

Botha, Tory L., and Diego C. García-Bellido."A New Species of the Iconic Triradial Ediacaran Genus Tribrachidium from Nilpena Ediacara National Park, Flinders Ranges (South Australia).".*Journal of Paleontology* 98, no：1-12.

Botha、Tory L.、Droser、Mary L.、García-Bellido、Diego C.、Sherratt、Emma。2024.南オーストラリア州ニルペナ・エディアカラ国立公園産トリブラキディウムの形態学的調査。*Palaeontologia Electronica,* 27(2): a36.

Botting、J.P.、Zhang、Y. & Muir、L.A. デモスポンジーとヘキサクチネリッド間のミッシングリンクの発見により、海綿動物進化の古生物学的モデルが確認された。*Sci Rep* **7**, 5286 (2017).

Botting, J.P., and Muir, L.A. 2018.初期の海綿動物進化：A review and phylogenetic framework.*Palaeoworld*: 27, pp.Boury-Esnault, Nicole & Manuel, Michaël & Vacelet, Jean.(2002).Order Clathrinida Hartman, 1958.

Brusca, R.C., and Brusca, G.J. 2002.*Invertebrates Second Edition.*Sinauer Associates Inc.出版社、マサチューセッツ州サンダーランド。936 pp.

Burk, W.R. Pseduocolus Javanicus in Connecticut and its Distribution in the United States.*Myxcotaxon*, Vol.III, No.3, pp.373-376 (April - June 1976).

Burk, W. R., Flegler, S. L., & Hess, W. M. (1982).ClathraceaeとPhallaceae(Gasteromycetes)の胞子

の超微細構造研究。*Mycologia*, *74*(1), 166-168.

Bukry, David, 1976, "Cenozoic Silicoflagellate and Coccolith Stratigraphy, South Atlantic Ocean, Deep Sea Drilling Project Leg 36," *Deep Sea Drilling Project Initial Reports*, Vol.35, pp.885-917.

Buss, Leo W., and James B. Burch.「Colonial Hydrozoans のモジュラー・ボディ・プラン：*オベリアにおける*分岐論理とポリプ分化".*Biological Bulletin* 176, no：149-60.

Cárdenas, Paco & Rapp, Hans & Klitgaard, Anne & Best, M. & Thollesson, Mikael & Tendal, Ole.(2013).大西洋北北極域におけるGeodia属（Porifera, Demospongiae, Tetractinellida）の分類学、生物地理学、およびDNAバーコード。Zoological Journal of the Linnean Society.169.

Cartwright, Julyan H. E., et al. "Chemical Gardens.".*Journal of Colloid and Interface Science* 256, no：351-59.

コルマン、サミュエルNature's Harmonic Unity (1912).

Cooke, W.B. and Nyland, G., Clathraceae in California, Madroño.第16巻。No.2.(1961年4月). pp33-42.

Croce, Gianluca et al. "Structural characterization of siliceous spicules from marine sponges.".*Biophysical journal* 86,1 Pt 1 (2004)：526-34.

Dohrmann, Martin et al. "Phylogeny and evolution of glass sponges (porifera, hexactinellida).".*系統生物学* 57,3 巻 (2008)：388-405.

Dohrmann, M., Kelley, C., Kelly, M. *et al.* An integrative systematic framework helps to reconstruct skeletal evolution of glass sponges (Porifera, Hexactinellida).*Front Zool* **14**, 18 (2017).

Doolittle, W. F. (1999).系統分類と普遍木。*Science*, 284(5423), 2124-2129.

Dring, D.M. Contributions towards a Rational Arrangement of the Clathraceae.*Kew Bulletin,* 35巻1号, p. 58.(1980).

Droser, M.L. & Gehling, J.G. 動物の出現：エディアカランからの眺め, *Proc.Natl. Acad.Sci.* U.S.A. 112 (16) 4865-4870, (2015).

Drozdov, Anatoliy L., Lyudmila A. Zemnukhova, Alexandr E. Panasenko, Nataliya V. Polyakova, Arseniy B. Slobodyuk, Alexandr Yu.Ustinov, Nina A. Didenko, and Sergey A. Tyurin.2021.「Sponges in Silicon Compounds" *応用科学* 11, no.14: 6587.

Dunn, Frances S. et al. "エディアカランの発生生物学". *ケンブリッジ哲学協会の生物学的レビュー* 93,2巻 (2018).

Dyková, I., et al.Flabellulidae (Amoebozoa: Leptomyxida) Phylogeny of Flabellula citata Schaeffer, 1926のタイプ株と新たに分離された海洋アメーバ株のSSU rDNA配列から推定されるフラベルル科（アメーバ動物：Leptomyxida）の系統。*Folia parasitologica.*55.256-64.

Dzik, Jerzy."Anatomical Information Content in the Ediacaran Fossils and Their Possible Zoological Affinities," *Integrative and Comparative Biology* 43(1), 114-126, (1 February 2003).

Ehrlich, Hermann et al. "Silactins and Structural Diversity of Biosilica in Sponges.".*Biomimetics (Basel, Switzerland)* vol. 9,7 393.27 Jun. 2024.

Ereskovsky, Alexander.(2010).*The Comparative Embryology of Sponges*.Springer.

Evans, Scott D et al. "Developmental processes in Ediacara macrofossils.".*Proceedings.生物科学* 288,1945 (2021): 20203055.

フィナティ，ジョン(2003).メタゾアにおける軸性パターン形成の起源：両側対称性はどのくらい古いのか？*The International journal of developmental biology.*47.523-9.

Flegler, S. L., & Hooper, G. R. (1980).*Mutinus Caninus*の超微細構造と発生、および8胞子基底膜の発生。*Mycologia*, *72*(5), 1001-1014.

Fortunato,S.、Adamski,M.、Ramos,O.*他*。Calcisponges はParaHox遺伝子を持ち、分散したNKホメオボックス遺伝子をダイナミックに発現する。*Nature* **514**, 620-623 (2014).

Franchini, F., and M. Steinke."サンゴ共生モデル生物Aiptasia sp.におけるDMS生産の定量化".*Biogeosciences* 14, no. 13 (2017)：3015-25.

Fries, N., and D. Starr."Volatile Emissions in Phallaceae: A Developmental Cascade.".*Mycologia* 114, no. 2 (2022): 245-59.

Gabaldón, T., & Koonin, E. V. (2013). 遺伝子オルソロジーの機能的・進化的意味。*Nature Reviews Genetics*, 14(5), 360-366.

Gaino, E, and G Magnino."Dissociated cells of the calcareous sponge clathrina: a model for investigating cell adhesion and cell motility in vitro.".*Microscopy research and technique* vol. 44,4 (1999)：279-92.

Gaino, E., et al., 異なる有機基質に対する解離海綿細胞の形態学的応答, *Tissue and Cell,* 第25巻, 第3号, 1993年6月, 333-341ページ.

Gast, R.J. "Centrohelida and Other Heliozoan-Like Protists.".*原生生物ハンドブック*.Springer.(2017).

Gehling, James G., and Mary L. Droser."Reconstruction of the Ediacaran Metazoan *Tribrachidium* heraldicum, from a Tri-Radial Fossil.". *古生物学* 43, no.3 (2000):427-56.

Gjøvik, A. (2025a).ヒトとサイフォノフォアの広範な遺伝子配列の重複：A brief communication.*The Journal of Decolonized Ecology and Evolution,* 1(1). https://doi.org/10.5281/zenodo.15596204.

Gjovik, A. M. (2025b).多重多細胞プロトタイプの枠組み：シリカベースのバイオミネラリゼーションと初期の真核生物の多様化。*The Journal of Decolonized Ecology and Evolution,* 1(1). https://doi.org/10.5281/zenodo.15622349

Gjøvik, A. M. (2025c).論文：遺伝子配列アライメントにおける深い相同性発見のための再帰的戦略。*The Journal of Decolonized Ecology and Evolution,* 1(1). https://doi.org/10.5281/zenodo.15628144

Grahovac, M., et al. "Temporal Emission Patterns of VOCs in Stinkhorn Fungi.".*Journal of Chemical Ecology* 46 (2020): 1023-38.

Genikhovich, G. and Technau, U.; On evolution of bilaterality.*Development* 2017年10月1日; 144 (19)：3392-3404.

Gros, R., et al. "Concentrations ofissolved DMS, MeSH and Related Compounds in North Atlantic Waters.".*Biogeosciences* 20 (2023)：145-60

Hall, C. M. S., et al : The short-lived but successful tri-radial body plan: a view from the Ediacaran of Australia, *Australian Journal of Earth Sciences.*

Hartman, W.D. (1981).海綿におけるシリカの形態と分布。In：Simpson, T.L., Volcani, B.E. (eds) Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems.Springer, New York, NY.

Harvey, Thomas H P. "Carbonaceous preservation of Cambrian hexactinellid sponge spicules.".*Biology letters* vol. 6,6 (2010)：834-7. doi:10.1098/rsbl.2010.0377

Hibbett, D S et al. "Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences.".*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94,22 (1997)：12002-6.

Hibbett, David.(2001).ホモ担子菌類における木材腐朽機構、交尾システム、基質範囲の特性相関の解析。*Systematic Biology*.50.215-242.

Hooper, J.N.A. & van Soest, R.W.M. (Eds.) 2002.Systema Porifera: a guide to the classification of Sponges.Kluwer Academic/Plenum Publishers：New York, NY (USA).

Hooper, John.(1999).Calcarea from the Great Barrier Reef.1: Cryptic Calcinea from Heron Island and Wistari Reef (Capricorn-Bunker Group).クイーンズランド博物館紀要.43.859-892.

Hoyal Cuthill, Jennifer F, and Simon Conway Morris."Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan.".*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111,36 (2014)：13122-6.

Isaeva, Valeria V., and Nickolay V. Kasyanov.2021."Symmetry Transformations in Metazoan Evolution and Development" *Symmetry* 13, no.2: 160.

Isaeva, V.V.; Karetin, Y.A.; Chernyshev, A.V.; Shkuratov, D.Y. *Fractals and Chaos in Biological* Morphogenesis; Dalnauka：Dalnauka: Vladivostok, Russia, 2004.

Ivantsov, Andrey & Zakrevskaya, Maria.(2021).三葉虫、先カンブリア時代の三放線生物。*Paleontological Journal*.55.727-741.

Ivantsov, Andrey & Zakrevskaya, Maria.(2020).Vendobionta (Late Precambrian Metazoa) の対称性.*Paleontological Journal,* 2021, Vol.55, No.7, pp.717-726.

Jurkowska, A., Świerczewska-Gładysz, E., and Kowalik Filipowicz, S.: The role of siliceous sponges in pre-Eocene marine Si cycle from the perspective of rock mineralogy, *EGUsphere* [preprint].

Kakumyan, P., Suwannarach, N., Kumla, J., Saichana, N., Lumyong, S., & Matsui, K. (2020).揮発性有機化合物の測定.*Mycoscience*, 61(2), 65-70.

Karlin, S. & Altschul, S.F. (1990) 分子配列特徴の統計的有意性を評価する方法。*PNA* 87:2264-2268.

Karunarathne, Krishan & de Croos, Dileepa.(2020).Marivagia Galil and Gershwin, 2010 (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae: Cepheidae).Sri Lanka Journal of Aquatic Sciences.25.45-55.

Klautau, M.; Valentine, C. (2003)."Revision of the genus *Clathrina* (Porifera: Calcarea)" (PDF).*Zoological Journal of the Linnean* Society.**139**: 1-62.

Klautau, M. et al. インド洋レユニオン島産石灰質海綿動物（Porifera: Calcarea）の統合分類学.*Zoological Journal of the Linnean Society,* 2022, 194 (3), pp.671-725.

Koonin, E.V. (2005) Orthologs, Paralogs, and evolutionary genomics.*Annu.Rev. Genet.*39:309-338.

Kopp, Christophe et al. "Calcareous sponge biomineralization: Leuconia johnstoniにおける棘突起の超微細構造と組成の不均一性".*Journal of structural*

biology vol. 173,1 (2011)：99-109.

Kouchinsky, Artem & Bengtson, Stefan & Feng, Weimin & Kutygin, Ruslan & Val'kov, Anatolij.(2009).下部カンブリア紀の化石アナバリ類：(2009).下部カンブリア紀の化石アナバチ類：親類性、出現、系統.Journal of Systematic Palaeontology.7. 241-298.

Kuhar, Francisco et al. "Detection of manganese peroxidase and other exoenzymes in four isolates of Geastrum (Geastrales) in pure culture.".*Revista Argentina de microbiologia* 48,4巻 (2016): 274-278.

Kükenthal, W. "Handbook of Zoology：その他の無脊椎動物".Andreas Schmidt-Rhaesa編。De Gruyter.(2019).

Kuo, M. (2021, August).*Pseudocolus fusiformis.MushroomExpert.Com* Webサイトから取得：http://www.mushroomexpert.com/pseudocolus_fusiformis.html

Kuo, M. *Herbarium Record for 07142102, Pseudocolus fusiformis,* Collection Date：2021年7月14日、*MushroomExpert.Com* Web サイトから取得：https://www.mushroomexpert.com/herbarium/recordview.pl?1921071402

Kuo, M. *Herbarium Record for 09231101, Pseudocolus fusiformis,* Collection Date：2011年9月23日、*MushroomExpert.Com*ウェブサイトから取得：https://www.mushroomexpert.com/herbarium/recordview.pl?1911092301

Lanna, Emilio & Rossi, Andre & Cavalcanti, Fernanda & Hajdu, Eduardo.(2007).ブラジル、サンパウロ州産の石灰質海綿動物（Porifera: Calcarea: Calcinea）と新種2種の記載。*英国海洋生物学会誌*。87.1553 -

Larroux, C., Fahey, B., Liubicich, D., Hinman, V.F., Gauthier, M., Gongora, M., Wörheide, G., Leys, S.P., Degnan, B.M. 2006.転写因子遺伝子の発達的発現：多細胞化の起源に関する考察。*Evolution & Development* 8(2)：50-173.

Lavrov DV, Diaz MC, Maldonado M, Morrow CC, Perez T, Pomponi SA, et al. (2023) Phylomitogenomics bolsters the high-level classification of Demospongiae (phylum Porifera).PLoS ONE 18(12): e0287281

Leys, S.P. 2003.海綿幼生とヘキサクチネリ幼生における棘突起形成の比較研究。*Microscopy Research and Technique* 62:300-311.

Leys, Sally P. et al. "Sponges".*Current biology：CB* vol. 15,4 (2005)：R114-5.

Leys SP, Riesgo A. (2012).*Epithelia, an evolutionary novelty of metazoans*.Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 318(6), 438-447.

Leys, S.P. 2003.ヘクサクチネリダのメタゾアにおける位置づけに関する合胞体組織の重要性。*Integrative and Comparative Biology* 43:19-27.

Liu, Huijuan & Cheng, Zhifei & Xie, Jiao.(2024).食用菌（Phallus impudicus）の成長・成熟過程における揮発性化合物による特殊臭の形成。Food Chemistry：X. 22.101288.

Lloyd, C.G. 1907.Mycological Notes 28.*C.G.ロイドの菌学的著作*。2(28):349-364

Lloyd, C. G. 1907."オーストラレーシアの菌類".*Mycological writings of C. G. Lloyd* 2, 1-24.

Lloyd, C.G. 1909.「既知のファロイドの概要」*C. G. Lloyd.*(1909年9月）。

Lloyd, C.G. 1910.Mycological Notes 34.*Mycological writings of C. G.* Lloyd (Feb. 1910).

Łukowiak (Lukowiak), Magdalena & Pisera, Andrzej & Schlogl, Jan. (2014).Vienna Basin (central Paratethys, Slovakia) の前期中新世後期の海綿動物。*Paläontologische Zeitschrift.*88.

Łukowiak M. 分類学的、生態学的、環境復元における海綿棘突起の利用：レビュー。PeerJ.2020 Dec 18;8: e10601. doi: 10.7717/peerj.10601.pmid: 33384908; pmcid: pmc7751429.

Łukowiak, Magdalena et al. "The terminology of sponge spicules.".*Journal of morphology* 283,12 (2022): 1517-1545.

Maldonado, M., Beazley, L., López-Acosta, M., Kenchington, E., Casault, B., Hanz, U. and Mienis, F. (2021)，底生-浮遊連成フィードバックによって促進される大量のケイ素利用が深海海綿体の集合体を維持する。Limnol Oceanogr, 66: 366-391.

Maldonado, Manuel.(2006).海綿幼生の生態。Canadian Journal of Zoology.84.175-194.10.1139/Z05-177.

Manuel, Michaël."後生動物のボディプランにおける対称性と極性の初期進化".*Comptes rendus biologies* 332,2-3 (2009)：184-209.Stewart, A.A., and M. Stoff."Petrosia ficiformisにおける深海海綿動物VOCの特性化".*Marine Chemistry* 235 (2023)：104133.

Martindale, Mark & Finnerty, John & Henry, Jonathan.(2002).Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan.*分子系統学と進化*。24.358-65.

Mcilroy, Duncan & Dufour, Suzanne & Taylor, Rod & Nicholls, Robert.(2021).マクロビオタによる海底の最初

のコロニー形成における共生の役割：最古のエディアカラン生物相（カナダ、ニューファンドランド）からの洞察。*Biosystems*.205.

McCartney, Kevin and Sherwood W. Wise, Jr., 1990, "Cenozo Silicoflagellates and Ebridians from ODP Leg 113: Biostratigraphy and Notes on Morphologic Variability," *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results,* Vol.113, pp.729-760.

McCartney, Kevin, Sherwood W. Wise, Jr., David M. Harwood, and Rainer Gersonde, 1990, "Enigmatic Lower Albian Silicoflagellates from ODP Site 693：Silicoflagellata Order の祖先？"*Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results,* Vol.113, pp.427-442.

McInerney, James O, and Mary J O'Connell.「進化発生生物学：ゴースト遺伝子座出現".*Nature* 514,7524 (2014)：570-1.

Melanda, Gislaine C S et al. "An Overview of 24 Years of Molecular Phylogenetic Studies in *Phallales* (*Basidiomycota*) With Notes on Systematics, Geographic Distribution, Lifestyle, and Edibility.".*Frontiers in microbiology* 12巻 689374.9 Jul. 2021.

ミラー、O.およびミラー、H.；*Gasteromycetes：Gasteromycetes: Morphological and Developmental Features, with Keys to the Orders, Families, and Genera,* Mad River Press (1988).

Molinari, Clarissa & Morandini, André & Collins, Allen.(2023).クラゲ属 Nausithoe Klliker, 1853 (Nausithoideae, Coronatae, Scyphozoa, Cnidaria) の形態学的レビュー。Zootaxa.5336.001-032.

Molinari, Clarissa & Maronna, Maximiliano & Morandini, André.(2020).Nausithoe werneri (Scyphozoa, Coronatae, Nausithoidae) from the Brazilian coast and a new synonymy for Nausithoe maculata 生物多様性研究を加速するために発足。ZooKeys.984.1-21.

Müller, W. E. G., Jinhe Li, Schröder, H. C., Li Qiao, and Xiaohong Wang：珪質海綿動物（Porifera; Hexactinellida and Demospongiae）のユニークな骨格は、原生代にUrmetazoaから最初に進化した：レビュー、Biogeosciences、4、219-232、2007。

Müller WEG, Schröder HC, Wiens M, Schloßmacher U, Brandt D. (2007).*シリカのシリケイン媒介重合。FEBS Letters,* 580(4), 704-712.4

Mykchaylova, Oksana & Lomberg, Margarita & Tsapko, Sofiia & Красінько, Вікторія.(2022).文化Clathrus Archeri (Phallaceae, Basidiomycota)の形態学的特徴.*ポーランド自然科学ジャーナル*。36.283-298.

Nikšić, M., I. Hadzic, and M. Glisic (2004)."Is Phallus impudicus a mycological giant?".*Mycologist* 18 (1)：21-22.

Parihar, Virendra & Chouhan, Hukma & Kumar, Pawan & Harsh, Anshul.西インド、Marwar Supergroup 由来の三葉虫（Tribrachidium と Albumares）エディアカラン生物。第124巻。485-490.

Pearson, W. R. (2013).配列類似性（「相同性」）検索入門。*Current Protocols in Bioinformatics*, 42(1), 3.1.1-3.1.8.

Philippe, H. et al. (2017) Pitfalls in supermatrix phylogenomics.*European Journal of Taxonomy* 283:1-25.

Pickett J., 2002.Order Heteractinida Hinde, 1887.In：Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M., Willenz P. (eds) Systema Porifera.Springer, Boston, MA.

ミトコンドリアおよび核rDNA配列に基づくカンタレロイドおよびクラバリオイドホモ担子菌の系統関係。*Mycologia*, 91(6), 1999, pp.

Plese, Bruna et al. "Demospongiae (Porifera) におけるミトコンドリアの進化：系統、分岐時間、ゲノム生物学".*Molecular phylogenetics and evolution* vol. 155 (2021)：107011.

Pudil, Frantisek & R., Uvíra & Janda, Václav.(2014).成長の異なる段階におけるスティンホーン（Phallus impudicus L. ex Pers.）中の化合物。*ヨーロッパ科学ジャーナル*。10.163-171.

Rapp, H. T. *Leucascus* Dendy, 1892 (Porifera, Calcarea, Calcinea)　属の大西洋からの初記録とグリーンランド産 *Leucascus lobatus* sp.- Steenstrupia 28 (2)：119-127.デンマーク、コペンハーゲン。2004年12月

Rapp, H.T., Janussen, D., and Tendal, O.S. 2011.南極ウェッデル海の深海底と淵底の海綿動物。Deep-Sea Research II: 58, 58-67.

Richter, D.J. and Nitsche, F. Choanoflagellatea.*原生生物ハンドブック*。Springer.(2017).

Rossi, André Linhares et al. "Crystallographic orientation and concentric layers in spicules of calcareous sponges.". *ジャーナル・オブ・ストラクチュアル・バイオロジー* 196,2巻(2016)：164-172.

Ruocco, Nadia et al. "Microbial diversity in Mediterranean sponges as revealed by metataxonomic analysis.". *サイエンティフィック・レポート*11,1 21151巻。27 Oct. 2021.

Schmitt, Johannes & Meisch, Hans-Ulrich & Reinle, Wolfgang.(2014).高等菌類における重金属、IV：銀〔Schwermetalle in Hoheren Pilzen, IV: Silber〕。*Zeitschrift fur Naturforschung - Section C Journal of Biosciences*.33.608-615.

Schuster, A., Vargas, S., Knapp, I.S. *et al.* Demosponges (Porifera) Divergence times: First insights from new mitogenomes and inclusion of fossils in a birth-death clock model.*BMC Evol Biol* **18**, 114 (2018).

Sethmann, I. & Wörheide, G. Structure and composition of calcareous sponge spicules: a review and comparison to structurally related biominerals.*Micron* 39, 209-228 (2008).

Shabardina, V., Dharamshi, J.E., Ara, P.S. *et al.* イクチオスポリア：動物の起源を探る窓。*Commun Biol* **7**, 915 (2024).

海綿動物由来のシリカ関連タンパク質は、poriferaにおけるバイオミネラリゼーションの別の進化シナリオを支持する。*Nat Commun* **15**, 181 (2024).

Smirnov A., et al.Leptomyxid Amoebae (Amoebozoa, Tubulinea, Leptomyxida) の系統と系統。*Protist*.168.220-252.

Smirnov A., et al.葉状アメーバの分子系統と分類。*Protist*.156.129-142.

Smirnov A., et al.A Revised Classification of Naked Lobose Amoebae (Amoebozoa: Lobosa).Protist.162.545-70.

Staudigel, Hubert & Furnes, Harald & McLoughlin, Nicola & Banerjee, Neil & Connell, Laurie & Templeton, Alexis.(2008).35億年にわたるガラスの生物変質：微生物生命の基盤としての火山岩？地球科学レビュー。89.156-176.

Steffen、K. et al、深海スポンジ*Geodia barretti* (Metazoa, Porifera, Demospongiae)の全ゲノム配列、*G3 Genes|Genomes|Genetics*, Volume 13, Issue 10, 2023.

Stijve, Tjakko.Clathrus ruber, the latticed stinkhornとの接近遭遇。*チェコ。Mycol.*50 (1), 1997.

Suárez-Moo, P. et al. ユカタン半島のアンキアリン洞窟における海綿動物（Porifera, Demospongiae）の種多様性とミトコンドリアDNA解析, *bioRxiv* 2024.10.31.621400.

Sukhomlyn, Maryna & Tsvyd, Nadiia & Pasailiuk, M.(2021).Clathrus ruber P. Micheli ex Pers. 植生菌糸体のin vitro条件下における形態学的および成長特性。*Current Research in Environmental & Applied Mycology*.11.333-340.

Sulzbacher, Marcelo & Cortez, Vagner & Baseia, Iuri & Baseia, G. (2013).ブラジル南部におけるPseudocolus garciaeの再発見。*Mycotaxon*.123.10.5248/123.113.

Tan, Kei Chloe et al. "Complete linear mitochondrial genomes for *Cephea cephea* and *Mastigias albipunctata* (Scyphozoa: Rhizostomeae), with an analysis of phylogenetic relationships.". *ミトコンドリアDNA.Part B, Resources* vol. 9,11 1544-1548.14 Nov. 2024.

Tang, Q., Wan, B., Yuan, X. *et al.* Spiculogenesis and biomineralization in early sponge animals.*Nat Commun* **10**, 3348 (2019).

Tebo, Bradley M., et al. "Biogenic Manganese Oxides：特性と生成メカニズム".*Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 32 (2005)：287-328.

Tikhonenkov, Denis V et al. "New Lineage of Microbial Predators Adds Complexity to Reconstructing Evolutionary Origin of Animals".*カレント・バイオロジー：CB* vol. 30,22 (2020): 4500-4509.e5.

Turner, T.L. & Pankey, M.S. (2023) カリフォルニアにおけるAxinellida目（Porifera: Demospongiae）。*Zootaxa*, 5230 (5), 501-539.

Uriz, María-J et al. "Siliceous spicules and skeleton frameworks in sponges: origin, diversity, ultrastructural patterns, and biological functions.".*Microscopy research and technique* 62,4 (2003)：279-99.

Uriz, Maria.(2006).海綿動物におけるミネラル骨格形成。Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL.84.322-356.

Van Soest, Rob W M et al. "Global diversity of sponges (Porifera).".*PloS one* vol. 7,4 (2012): e35105.

Van Soest, Rob.(2015).インドネシアの石灰質海綿動物。Zootaxa.3951.1-105.

Venmathi, Maran, B.A...他（2021）.西太平洋のクラゲ類フィールドガイド。マレーシア科学大学海洋・沿岸研究センター.

Voigt, Oliver et al. "Molecular phylogenetic evaluation of classification and scenarios of character evolution in calcareous sponges (Porifera, Class Calcarea).".*PloS one* 7,3 (2012): e33417.

Voigt, Oliver et al. "Spicule formation in calcareous sponges：バイオミネラリゼーション遺伝子とスピキュールタイプ特異的遺伝子の協調的発現".*Scientific reports* 7巻 45658.13 Apr. 2017.

Voigt, Oliver et al. "Carbonic Anhydrases：Ancient Tool in Calcareous Sponge Biomineralization.".*Frontiers in genetics* 12巻 624533.7 Apr. 2021.

ヴォイト・オリヴァー, ワイルド・マグダレーナ V, フレーリッヒ・トーマス, フラドゥスコ・ベネデッタ, ヴァルガス・セルヒオ, ヴェルハイド・ゲルト (2025) 石灰質海綿Sycon ciliatumと石サンゴのバイオミネラリゼーションにおける遺伝的類似性 *eLife* 14:RP106239

Wang, Xiaohong et al. "The largest Bio-Silica Structure on

Earth：The Giant Basal Spicule from the Deep-Sea Glass Sponge Monorhaphis chuni."*Evidence-based complementary and alternative medicine: eCAM* vol. 2011 (2011)：540987.

Weiner, Steve, and Patricia M. Dove."An Overview of Biomineralization Processes and the Problem of the Vital Effect.".*Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54, no. 1 (2003)：1-29.

Werner, Eric.The Origin, Evolution and Development of Bilateral Symmetry in Multicellular Organisms.

Wörheide, G et al. "Deep phylogeny and evolution of sponges (phylum Porifera).".*海洋生物学の進歩* 61巻 (2012)：1-78.

Yakar, Semiha & UZUN, Yasin & Kaya, Abdullah.(2019). トルコにおけるPhallalesの分布への貢献。Anatolian Journal of Botany.3.51-58.10.30616/ajb.593692.

Yun H, Luo C, Chang C, Li L, Reitner J, Zhang X. 2022 カンブリア紀の青江生物群から産出したユニークな海綿体の適応的特殊化。Proc.R. Soc. B 289: 20220804.

Zhang, Huawei et al. "Bioactive Secondary Metabolites from the Marine Sponge Genus Agelas.". *マリンドラッグ* vol.15,11 351.8 Nov. 2017、

Zhao, Mingsheng & Mussini, Giovanni & Li, Yulan & Tang, Feng & Vickers Rich, Patricia & Li, Ming & Chen, Ailin.(2024).エディアカランの江川生物相から推定される三半規管の大型化石。27.108823.

Ziegler, B., and S. Rietschel.1970.化石踵舌骨の系統関係。Symp.Zool.Zoc.Lond.25: 23-40.

Zillig, W et al. "Hyperthermus butylicus, a hyperthermophilic sulfur-reducing archaebacterium that ferments peptides.".*Journal of bacteriology* vol. 172,7 (1990)：3959-65.

付録A：BLAST結果の要約

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
オニダルマオコゼ	**ウミウシ**(ウミウシ目, 腹足類).	AJ224783.1	1887	1289	75.7	0
フラベルラ属	**アメーバ**（エラルディア、ツブリネア、アメーバ動物門）	LC340976.1	1882	1379	76.9	0
ハリオミラ	**放散虫** (スプメラリア, ポリシスティネア, リザリア)	MT670487.1	1863	1378	77.2	0
コルポフィリア・ナタンス	**石サンゴ** (六放サンゴ目, 六放サンゴ科, 刺胞動物門)	LT631261.1	1858	1710	80.6	0
ハルトマンネラ属	**アメーバ**（エラルディア、ツブリネア、アメーバ動物門）	EF205324.1	1853	1477	78.4	0
オベリア・ロンギッシマ	**コロニアル ヒドロ虫類** (レプトテカータ, ヒドロ虫綱, 刺胞動物門)	KM603469.1	1841	1695	81	0
ナノミア・セプタタ	**褐虫藻** (褐虫綱, ヒドロ虫綱, 刺胞動物門)	CM107577.1	1826	1752	82.0	0
ファビアフラガム	**Stony Coral** (Scleractinia , 六珊瑚綱, 刺胞動物門, 刺胞動物門)	LT631268.1	1824	1810	82.6	0
ファビアフラガム	**石サンゴ** (硬膜珊瑚綱, 六珊瑚綱, 刺胞動物門, 刺胞動物亜門)	LT631269.1	1823	1811	82.5	0
ディプロリア・ラビリンスフォルミス	**石サンゴ** (硬膜珊瑚綱, 六珊瑚綱, 刺胞動物門, 刺胞動物亜門)	LT631262.1	1817	1804	82.7	0
オベリア・ディコトマ	**Colonial Hydrozoan** (Leptothecata , Hydrozoa , 刺胞動物門)	KX665387.1	1815	1828	82.9	0
ベブライス属	**ソフトコーラル** (褐虫藻, 刺胞動物門)	PP410842.1	1812	1824	82.1	0
アクシネラ ダミコーニス	**海綿動物**（Axinellida, Demospongiae, Porifera）	OZ007509.1	1812	1825	85.4	0
アクシネラ ダミコーニス	**海綿動物** (Axinellida, Demospongiae , Porifera)	OZ007506.1	1811	1831	85.5	0
オベリア・ディコトマ	**コロニアル ヒドロ虫類** (レプトテカータ, ヒドロ虫綱, 刺胞動物門)	KX665396.1	1810	1822	83	0
Xenia sp.	**Soft Coral** (Octocorallia , Anthozoa , 刺胞動物門)	NW_025813507	1809	1851	83.6	0
エクチオプラシア・フェロックス	**海綿動物** (鞭毛藻綱)	EU702415.1	1809	1829	85.4	0
クラゲ	**クラゲ** (Rhizostomeae , Scyphozoa , 刺胞動物門)	PQ647264.1	1808	1882	83.8	0

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
ベブライス属	**Soft Coral** (Octocorallia, Anthozoa, Cnidaria)	PP410839.1	1808	1872	83.9	0
ゴルゴニア	ソフトコーラル (八珊瑚綱, 刺胞動物門)	PP410861.1	1808	1855	83.6	0
セフィア・セフィア	クラゲ目クラゲ科クラゲ属	PQ647263.1	1807	1898	84	0
ツビポーラ・ムジカ	ソフトコーラル (八珊瑚綱, 刺胞動物門, 刺胞動物亜門)	AF052909.1	1807	1853	83.5	0
アクシネラ コルガタ	海綿動物(Axinellida, Demospongiae, Porifera)	EF092264.1	1807	1827	85.5	0
プレクトロニニア・ネオカレドニエンス	海綿動物 (石綿目, 石灰藻)	AM180979.1	1804	1810	85.2	0
クラゲ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	AF100942.1	1803	1868	85.8	0
アクシネラ ダミコーニス	海綿動物（Axinellida, Demospongiae, Porifera）	OZ007509.1	1803	1957	85	0
ジオディア・バレッティ	海綿動物（Tetractinellida 海綿動物門）	現金 010003473	1803	1831	85.4	0
アクシネラ ダミコーニス	海綿動物 (Axinellida , Demospongiae, Porifera)	OZ178462.1	1802	1964	85	0
エクチオプラシア・フェロックス	海綿動物 (鞭毛藻綱)	EU702415.1	1802	1955	85	0
イソギンチャク	イソギンチャク (六胞子虫綱 刺胞動物門)	KF155691.1	1802	1925	84.4	0
イソギンチャクモドキ	イソギンチャク (六胞子虫綱, 刺胞動物門)	AF358111.1	1802	1901	84.2	0
アクシネラ コルガタ	海綿動物（Axinellida, Demospongiae, Porifera）	AY737637.1	1800	1948	84.8	0
アクシネラ ポリポイデス	海綿動物(Axinellida, Demospongiae, Porifera)	U43190.1	1800	1948	84.8	0
スピラストレラ属	海綿動物 (クリオネ科, Demospongiae, Porifera)	KX894463.1	1800	1904	84.3	0
エウリュポンクラバタム	海綿動物 (脊椎動物門)	AJ621547.1	1799	1957	84.9	0
アゲラス	海綿動物 海綿動物門）	AY769087.1	1799	1957	84.9	0
ステファノエカ・ディプロコスタタ	べん毛真核生物（襟鞭毛虫綱）	AF084235.1	1799	1931	84.3	0
テチヤウィルヘルマ	海綿動物 (テチダ, デモスポンジアエ, ゾウリムシ目)	OX175333.1	1799	1929	84.7	0
ノザキクラゲ	クラゲ (クラゲ目, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	MT813455.1	1799	1915	84.1	0
ジオディア・バレッティ	海綿動物 (Tetractinellida Demospongiae , Porifera)	キャッシュス 010003473	1798	1966	84.9	0
アクシネラ コルガタ	海綿動物（Axinellida, Demospongiae, Porifera）	EF092264.1	1798	1957	85	0

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
ステファノエカ・ディプロコスタタ	**鞭毛真核生物**（襟鞭毛虫綱）	AY149899.1	1798	1957	84.7	0
プレクトロニニア・ネオカレドニエンス	**海綿動**物(石綿目)	AM180979.1	1798	1947	84.5	0
ソレニスカス・ラドバニ	**海綿動物** (棘皮動物門)	AF452017.1	1797	1925	84.4	0
アクシネラ ポリポイデス	**海綿動物** (鞭毛藻綱)	OZ178462.1	1796	1973	85.1	0
クラゲ	**クラゲ** (クラゲ目クラゲ科クラゲ属)	IADZ01000102.1	1796	1937	84.4	0
テチヤカリホルニアナ	**海綿動物** (テチダ, デモスポンジアエ, ゾウリムシ目)	OZ123596.1	1796	1926	84.6	0
鞭毛藻類	**べん毛性真核生物** (襟鞭毛藻)	EU011930.1	1795	1956	85	0
ピゴラプトル・チレアナ	**海綿動物**（Axinellida, Demospongiae, Porifera）	MF190553.1	1795	1910	86.3	0
ペトロビオナマッシリアナ	海綿動物 (カイアシ類)	AF452026.1	1795	1923	84.6	0
アケボノカイメン	**海綿動物** (カイメン目)	MH385157.1	1794	1952	84.8	0
クラゲ	**クラゲ** (冠輪動物門 , 棘皮動物門 , 刺胞動物門)	AF100942.1	1794	1982	85.2	0
老人性メトリディウム	**イソギンチャク** (六胞子虫綱刺胞動物門)	OX459095.1	1794	1953	85.2	0
クラゲ	**クラゲ** (クラゲ目クラゲ科クラゲ属)	MZ788653.1	1794	1920	84.1	0
アクシネラ ポリポイデス	**海綿動物**(Axinellida, Demospongiae, Porifera)	EF092266.1	1794	1951	84.89	
アフラモルファ・インゴルフィ	**海綿動物**（Leucosolenida, Calcarea, Porifera）	MH385157.1	1794	1952	84.8	0
クラゲ	**クラゲ** (Semaeostomeae , Scyphozoa , 刺胞動物門)	KY212123.1	1793	1970	84.9	0
エキノスポンジラ	**淡水海綿動物** (カイメン科)	EF095192.1	1792	1954	84.9	0
クラゲ	**クラゲ** (クラゲ目クラゲ科クラゲ属)	AF358097.1	1792	1949	84.6	0
ブノデオプシス (グロブリフェラ	**イソギンチャク** (六胞子虫綱刺胞動物門)	KJ483025.1	1792	1940	85.1	0
ガラテアンテマム	**イソギンチャク** (六胞子虫綱, 刺胞動物門)	KJ483012.1	1791	1960	85.2	0
ニベア	海綿動物 (鱗翅目, 石灰藻)	AF182191.1	1791	1939	84.7	0
ロイコソレニア属	海綿動物 (レイコソレニア目)	AF100945.1	1791	1961	85	0
イソギンチャク	**イソギンチャク** (六胞子虫綱刺胞動物門)	GU473315.1	1791	1952	85.1	0
クラゲ	**クラゲ** (クラゲ目クラゲ科クラゲ属)	AF358099.1	1791	1938	84.4	0

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
シリアツム	**海綿動物**（Leucosolenida, Calcarea, Porifera）	OZ025892.1	1790	1956	84.9	0
クリサオラ・カラタ	**クラゲ** (クラゲ目, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	AF358098.1	1790	1953	84.6	0
ヴォスメロプシス **sp.**	**海綿動物** (カイメン目)	AF452018.1	1790	1952	84.9	0
シセツサテヌイ	**海綿動物**（Leucosolenida, Calcarea, Porifera）	AM180975.1	1790	1947	84.8	0
イソギンチャク	**イソギンチャク** (六珊瑚目・刺胞動物門)	AY046885.1	1790	1942	85	0
ウミヘビ	**海綿動物** (Leucosolenida, Calcarea, Porifera)	NC_088643.1	1790	1956	84.9	0
襟鞭毛虫	**襟鞭毛真核生物**(襟鞭毛虫綱)	AF084234.1	1789	2002	85.5	0
襟鞭毛虫	**鞭毛真核生物**（襟鞭毛虫綱）	DQ059033.1	1789	1988	85.2	0
グランテッサ属	海綿動物 (カイアシ類)	JQ272313.1	1789	1961	84.9	0
イソギンチャク	**イソギンチャク** (六珊瑚目・刺胞動物門)	FJ489437.1	1789	1960	85.2	0
フィロソスポンジア・フォリアスケンス	**海綿動物**（海綿動物門）（Dictyoceratida, Demospongiae, Porifera	OZ156448.1	1789	1957	85.1	0
ピーチア・シリンドリカ	**イソギンチャク** (六胞子虫綱, 刺胞動物門)	KJ483015.1	1789	1975	85.4	0
海綿動物	**海綿動物** (Leucosolenida , Calcarea, Porifera)	AM180976.1	1789	1957	84.9	0
スティコパテス属	**とげサンゴ** (六珊瑚綱, 刺胞動物門, 刺胞動物門)	PP410996.1	1789	1955	85	0
ストロニファー	**海綿動物** (Clathrinida, Calcarea, Porifera)	AM180955.1	1788	2000	85.6	0
大脳クラトリーナ	**海綿動物** (棘皮動物門)	AM180957.1	1788	1978	85	0
クリサオラ属	**クラゲ** (クラゲ目クラゲ科クラゲ属)	AY920769.1	1788	1961	84.8	0
ヒバマタ属	**とげサンゴ** (六珊瑚目, 刺胞動物門, 刺胞動物門)	MT318865.1	1788	1957	85	0
リューカスカス	**海綿** (Clathrinida , Calcarea, Porifera)	AM180954.1	1787	2024	85.8	0
ペリカラックス・ヘテロラフィス	**海綿動物** (棘皮動物門)	AM180967.1	1787	2002	85.5	0
リューセッタ・ビローサ	**海綿動物** (Clathrinida, Calcarea, Porifera)	AM180966.1	1787	2002	85.5	0
ロイセッタ属	**海綿動物** (Clathrinida, Calcarea , Porifera)	AM180964.1	1787	1997	85.5	0
リューセッタ ミクロラフィス	**海綿動物** (Clathrinida, Calcarea, Porifera)	AM180965.1	1787	1993	85.3	0
クラトリーナ属	**海綿動物** (棘皮動物門)	AM180960.1	1785	1980	85.4	0
ツニカラプトル・ユニコンタム	**捕食性鞭毛虫原生生物**（ホロゾア類）	MT611055.1	1785	2006	87.2	0

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
クラトリーナ・ルテオカルシテラ	海綿動物 (Clathrinida, Calcarea, Porifera)	AM180959.1	1785	1967	85.2	0
レオパテス・グラベリマ	とげサンゴ（六放サンゴ目・刺胞動物門・刺胞動物門）	PP411001.1	1785	1954	85	0
コラロキトリウム・リマシスポラム	鞭毛藻類以外の原生生物（テレトスポレア、ホロゾア）	L42528.1	1784	1968	85.4	0
ピゴラプトル	アメーバ状真核生物（Filasterea)	MF190552.1	1783	1957	85.1	0
クラトリーナ・ヘルベオラ	海綿動物 (棘皮動物門)	AM180958.1	1783	1983	85.3	0
ツニカラプトル・ユニコンタム	捕食性鞭毛虫原生生物（ホロゾア類）	MT611055.1	1782	2116	86.9	0
リューセッタ **sp.**	海綿動物 (棘皮動物門)	AY737644.1	1782	1989	85.4	0
コルサランサス属	イソギンチャク (六胞子虫綱刺胞動物門)	KJ483017.1	1782	1960	85.1	0
イソギンチャク	イソギンチャク (六胞子虫綱刺胞動物門)	KJ483018.1	1782	1965	85.1	0
アンティパテス **sp.**	とげサンゴ (Antipatharia, Hexacorallia, Anthozoa, Cnidaria)	LT631294.1	1782	1957	84.9	0
イソギンチャク	イソギンチャク (六胞子虫綱刺胞動物門)	LC768581.1	1781	1945	84.8	0
ヴァーチェレティア属	海綿動物（Dictyoceratida, Demospongiae, Porifera）	EU702425.1	1781	1942	85.1	0
ウミシダ	シーペン (蛸珊瑚綱, 刺胞動物門)	OL741694.1	1781	1942	84.9	0
パラゾアンス科	刺胞動物 (六珊瑚綱, 刺胞動物門)	MZ329696.1	1780	1941	84.8	0
ナウシトエ・ウェルネリ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	MT603628.1	1780	1984	85.2	0
サビレア属	真核鞭毛虫（襟鞭毛虫綱）	EU011928.1	1778	1961	85.1	0
アキノキリンソウウングイキュラータ	鞭毛真核生物（襟鞭毛虫綱）	L10823.1	1778	1958	85.1	0
ポンフォリクソフリース・プニセア	アメーバ, 鱗状糸状虫 (核虫, 恒温動物門)	MK547175.1	1778	1957	85	0
クラゲ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	OM260068.1	1778	1957	85.2	0
クラゲ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	OM260085.1	1778	1957	85.2	0
ペリフィラ・ペリフィラ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	OM201141.1	1776	1957	85	0
クリサオラ属	クラゲ（クラゲ目クラゲ科クラゲ属）	KY610821.1	1776	1942	84.7	0
ナウシトエ・ウェ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	MT603630.1	1775	1980	85.2	0

種	Tax.	Seq.ID	長さ	ビットスコア	ID	E値
ルネリ						
ペリフィラ・ペリフィラ	クラゲ (冠輪動物門, 棘皮動物門, 刺胞動物門)	OM201140.1	1775	1955	85	0
イソギンチャクモドキ	イソギンチャク (六胞子虫綱, 刺胞動物門)	KC812194.1	1775	1939	84.8	0

付録B：*Pseudocolus* Making it Work.

オリジナルの英語版をご覧ください。

付録C：形態学的イメージ

オリジナルの英語版をご覧ください。