

原生動物分類体系の変遷とそれに伴う生物環境調査の問題

古澤 一思 (技術研究部)

1. はじめに

原生動物とは、伝統的な分類学において、生活環の大部分を単細胞で過ごす従属栄養性の真核生物（細胞核をもつ生物）とされてきた。一方、葉緑体をもつ独立栄養性の単細胞生物は微細藻類と呼ばれ、これら原生動物と微細藻類が原生生物を構成していた（月井，2010）。21世紀に入り、電子顕微鏡による細胞内微細構造の解明（ハウスマン，1989）、遺伝子を用いた生物間の系統解析方法の進歩により（千原，1997）、原生生物とされてきた生物は、極めて多様な生活様式や形態をもち、多様な系統から派生した生物の集合であることがわかってきた。このため、現在では葉緑体の有無、すなわち藻類か原生動物かに関わらず、近縁な系統ごとにグループ化する見方が主流であり、“原生動物”という用語も分類学上の階級としては使われなくなっている（月井，2010）。

本稿では、原生動物の分類の歴史と21世紀に提唱された新しい分類体系の概要を紹介し、様々な立場で扱いやすいよう人為的に発展したために例外や曖昧な点が多い“原生動物”の分類体系について整理する。また、筆者の専門分野である浮遊生物での“原生動物”の取り扱いに関して、各種生物環境調査のなかで広く用いられる分類基準の問題点を示し、今後の調査指針やマニュアルの改訂にどのように対応していくべきかについて考察を加えた。

2. 原生動物分類の変遷

原生動物とは、19世紀半ば以前の生物を動物と植物に分けていた（二界説）ころに使われた分類群で

あり、一般的には運動性がある従属栄養の動物性単細胞生物をまとめたもので、原虫とも呼ばれていた。その後、多くの研究者によって様々な種類が発見されるにつれ、幾多の分類体系の組み換えが繰り返されてきた。20世紀半ばに提唱された代表的な分類体系の一例（柳生，1962）をあげると、生物は原核生物（バクテリア等の細胞核をもたない生物）と真核生物（細胞核をもつ生物）に区分され、真核生物はさらに動物界と植物界とに分けられた。そして、原生動物は動物界の一門「原生動物門（Protozoa）」として扱われ、動物性単細胞生物として以下の4つの亜門に大別された。

- ・鞭毛虫亜門（夜光虫、ミドリムシなど）
- ・肉質虫亜門（アメーバ、有孔虫、放散虫、太陽虫など）
- ・孢子虫亜門（マラリア原虫など）
- ・繊毛虫亜門（ツリガネムシ、ゾウリムシ、テトラヒメナなど）

原生動物の生息域や生活様式は極めて多様であるが、海洋など環境水中に生息する原生動物のほとんどは、上記4亜門のうち鞭毛虫、肉質虫、繊毛虫に属していた。一方、単細胞生物のなかには、原生動物の他にも珪藻、緑藻など光合成を行う独立栄養生物が存在し、これら植物性単細胞生物は植物界の藻類として分類されてきた。しかし、上記鞭毛虫亜門に属するミドリムシのように、鞭毛により運動性があっても光合成色素を有する生物は植物分類学でも扱われ、例えばミドリムシは原生動物学の分類体系とは別に、ミドリムシ植物門という異なる分類体系にも置かれていた。

20世紀後半になると分析・解析機器の発達に伴いミドリムシのように植物と動物の特徴を併せもつ様々な生物が発見され、単細胞の真核生物はその運動性を根拠に動物界と植物界に区別することが困難となった。そこで、生物全体をモネラ界（無核の単細胞生物）、原生生物界（真核の単細胞生物）、植物界（独立栄養の多細胞生物）、菌界（従属栄養で細胞壁をもつ多細胞生物）、動物界（従属栄養で細胞壁を欠く多細胞生物）に大別する五界説（Whittaker, 1969）が広く受け入れられるようになった。これを受け、国際原生動物学会によって1980年に新たな分類体系が確立され、原生動物は7つの門に再編成された（Levine et al., 1980）。この再編結果では、かつての原生動物門は原生生物界のなかの亜界の位置に昇格することとなった（猪木, 1981）。ところが、これで独立栄養性の単細胞藻類を含む原生生物界の分類体系が一つに統括されたわけではなかった。ミドリムシを例にすると、原生動物学者はこれをあくまでも運動性を有する植物性の鞭毛虫類として体系づけた一方、植物学者は原生動物学者と異なる立場で光合成を行う藻類として体系づけた。すなわち、運動性と光合成色素を併せもつ単細胞生物に対する二重戸籍は1980年代以降も継続し、それぞれの分類学の系譜が踏襲された。このため、二界説、五界説の配下で提唱されてきた原生動物の分類体系は、様々な立場で扱いやすいよう人為的に発展し、例外や曖昧な点を多く含む分類階級となった（ハウスマン, 1989）。

1990年代に入り、これまでの原生生物を原生動物学と植物学の異なる体系で分類することは科学的に不適当であるという観点から、系統学的知見を反映させた分類体系の組み換えが盛んに提唱され、伝統的分類体系を基本としながら系統学的に妥当なグループに改変する試みもされた（Cavalier-Smith, 1993、原生生物情報サーバ, 1995-2011）。しかしながら、かつての原生動物は極めて多様な生活様式と形態をもつ生物の集合であることがわかり、現在の知見ではあまりにも多系統の生物群を含めることになるため、“原生動物”という用語は分類学上の階級としての妥当性を欠くものと考えられ、分類学的

用語としては使用されなくなっている（原生生物情報サーバ, 1995-2011）。

3. 旧分類体系の基準

ここでは『動物系統分類学』（柳生, 1962）で分けられた4つの亜門を代表例とし、20世紀半ばに使用されていた分類基準の概略を示す。

(1) 鞭毛虫亜門

鞭毛をもつて運動する真核の単細胞生物ほとんどすべてを含む群であった。そのうちで光合成可能なものを植物性鞭毛虫、そうでないものを動物性鞭毛虫として区分していた。

①植物性鞭毛虫綱：クリソモナス類、クリプトモナス類、渦鞭毛虫類、ミドリムシ類、植物性モナス類など。これらは植物学の藻類としても分類学上の位置を与えられ、原生動物学とは異なる分類体系と名称に基づいて所属させられたため、いわゆる二重戸籍の生物群である。『岩波生物学辞典—第3版』（1983）には、以下のように原生動物学に対応する植物学の分類名が示されている（矢印）。

クリソモナス類（→黄金色藻類およびハプト藻類）

クリプトモナス類（→クリプト藻類）

渦鞭毛虫類（→渦鞭毛藻類）

ミドリムシ類（→ミドリムシ植物類）

植物性モナス類（→オオヒゲマワリ類（緑藻類の一部））

また、これらの鞭毛生物は、例えば『日本産海洋プランクトン検索図説』（千原・村野, 1997）などのプランクトン専門図鑑では植物の項に掲載されるものがあり、『河川水辺の国勢調査マニュアル』（国土交通省ほか, 2006）など一般的な環境事業指針・マニュアル等においても植物プランクトンに含めることがうたわれている。

②動物性鞭毛虫綱：襟鞭毛虫・超鞭毛虫・トリコモナス類・トリパノソーマ類など。これらは、現在では多系統と考えられており、襟鞭毛虫は系統的に動物界に最も近縁な生物群とされる（月井, 2010）。

(2) 肉質虫亜門

細胞の一部を原形質流動によって動かし、足のよ

うに使う運動をするグループである。偽足の形に葉状、糸状、針状、網目状などの違いがあり、それらは細胞内骨格の違いなどに基づく。全くの裸の細胞体であるアメーバのほか、殻をもつ有殻アメーバや有孔虫、針状の骨格を持つ太陽虫や放散虫など様々なものを含み、粘菌をここに所属させたこともある。現在ではこの仲間は鞭毛虫類以上に、多系統のものが複雑に入り交じった状態と見られている。

(3) 胞子虫亜門

すべて寄生性の単細胞生物である。配偶子の時期以外には鞭毛や繊毛を欠き、一般には運動できない。現在ではこの中でアピコンプレクサ（マラリア原虫など）が渦鞭毛藻類、繊毛虫類と近縁であること、微胞子虫類は菌類、おそらく接合菌門のトリコムセス類から派生したものであるらしいこと、粘液胞子虫に至っては多細胞動物が細胞内寄生によって体制を退化させたものらしいことなどがわかり、肉質虫類同様に多系統のものが集められていたと考えられている。

(4) 繊毛虫亜門

少なくとも生活史の一時期に、運動および栄養摂取器官としての繊毛をもつ虫群である。栄養核と生殖核といわれる機能面で分化した核をもつものが多い。ホイタッカーの五界説以降の体系では原生物界の一員として繊毛虫門に昇格し、現在も単系統の分類群として認められている。単細胞生物であるが、群体を形成するものもある。多くのものが細菌や微細藻類または有機性微粒子などを摂食するが、他の単細胞生物を捕獲して体内に色素体を取り込むほか、明確な捕食者として振る舞うものなど極めて多様な種が発見され、陸水から海洋まで様々な環境水中に生息する代表的な生物群である。

4. 新しい分類体系動向

旧分類体系の原生動物門にまとめられていた生物種は、最新の分類知見によると、複数の上界または界に分散されるべきとの提唱が主流になっている。20世紀半ばから2000年代初頭までは、最新分類として、八界説 (Cavalier-Smith, 1993) をはじめとする諸説が提唱されていた。八界説はどちらかといえ

ば、それまでの界の枠組みを残しかつそれまでに得られた系統情報を盛り込んだもので、現在は単系統として認められていない原生動物 (Protozoa) を一つの界として残した分類体系であった。その一方で遺伝子の塩基配列を比較する解析手法も精度を増し、分子系統そのもので分類することが可能となってきた。このような背景から、Adl et al. (2005) により真核生物の新しい分類体系がまとめられ、国際原生動物学会はこれに対して公式的な合意を表明している。この体系はそれまでの界の枠組みを廃し、真核生物をエクスカバータ、アーケプラスチダ、クロムアルベオラータ、リザリア、オピストコンタおよびアメーボゾアの6つのスーパーグループに分類するものであった (表1 網掛け)。さらに最近では、Adl et al. (2005) を踏襲してクロムアルベオラータをさらにハクロビア、アルベオラータ、ストラメノパイルの3グループに分け (Cavalier-Smith, 2010)、表1に示すように生物全体を3ドメインとし、その一つ真核生物を8つのスーパーグループに分類することが提唱されている (中山, 2011)。すなわち、20世紀半ばに一つの門にまとめられていた原生動物 (植物性鞭毛虫類、寄生性・共生性鞭毛虫類を除く) は、新しい分類体系においてエクスカバータ、ハクロビア、アルベオラータ、ストラメノパイル、リザリア、アメーボゾアの6つの界と、オピストコンタ上界内の所属が確定していない襟鞭毛虫に振り分けられた (図1)。

5. 分類基準変更の具体例

日本の水域に分布する代表的な微生物を幾つか例に挙げ、これらの3. で挙げた旧体系 (『動物系統分類学』1962) における位置と、4. で挙げた最新の系統分類による見解とがどのような形質を基準として異なっているかを具体的に示す。

(1) *Ebria tripartita*

<旧体系>

原生動物学；原生動物門－鞭毛虫亜門－植物性鞭毛虫綱－クリソモナス目

植物学；黄金色藻植物門－黄金色藻綱－ディクチオカ目

表1 分子系統解析による分類体系の例

ドメイン domain	上界 superkingdom	界 kingdom	亜界 subkingdom	代表的な真核生物プランクトン	現在提唱されている真核生物の8つのスーパーグループの特徴 (中山, 2011)	
細菌*		バクテリア (真正細菌)		-	-	
古細菌*		ユリアーキオータ クレンアーキオータ		- -	- -	
真核生物	バイコンタ	エクスカバータ		ボド類, ミドリムシ植物類	1 通常、2、4、それ以上の鞭毛を持ち、細胞口前方が微小管で裏打ちされている。原始的な細胞構造をもつ可能性あり。	
		アーケプラスチダ (植物)*		緑藻, プランノ藻	2 細胞内に共生したシアノバクテリアから派生したと考えられるプラスチドを持つ (一次共生)。	
		拡張クロミスタ	ハクロビア		有中心粒類, クリプト藻, ハプト藻	3 グループ間に共通形質は認められないが、分子系統解析によってのみ支持される。
			アルベオラータ		繊毛虫類, 渦鞭毛藻	4 共有形質として細胞表層に泡室 (alveole) が存在する。渦鞭毛藻の多くは二次共生に起因する葉緑体を持つ。
			ストラメノバイル (不等毛植物)		無殻太陽虫類, 黄金色藻, 珪藻, ラフィド藻	5 共有形質として、鞭毛に偏った管状小毛により鞭毛全体の形が鳥の羽に似る。
			リザリア		有孔虫類, 放散虫類, 糸状仮足アメーバ類, エブリア類	6 糸状、網状、微小管仮足を持つアメーバ様生物。殻や複雑な骨格、共生藻類を持つものが多い。
	ユニコンタ	オビストコンタ (後方鞭毛生物)	フンギ (真菌)* メタゾア (動物)*		(通常該当なし) クラゲ類, ワムシ類, カイアシ類, 昆虫類 襟鞭毛虫類	7 共通形質として精子やツボカビ胞子等の有鞭毛細胞を持ち細胞後方の1本の鞭毛を進む。全て従高栄養性。襟鞭毛虫は動物界に最も近縁な単細胞生物とされる。
	ユニコンタ	アメーボゾア	アメーボゾア		棍棒状仮足アメーバ類	8 ほとんどは鞭毛を欠き、有糸分裂以外で微小管構造の器官を作らない。嫌気性の種類はミトコンドリアが退化していることもある。

注1) *印を付した分類群は8界説 (Cavalier-Smith, 1998) のうち、現在も広義もしくは狭義に支持されている5つの系統を示す。
 注2) 網掛けの分類群は国際原生動物学会 (Adl et al., 2005) が提唱した8つの“スーパーグループ”を示す。
 注3) オビストコンタとアメーボゾアを合わせたユニコンタ上界やクロムアルベオラータとリザリアを合わせた拡張クロミスタ界も提唱されている (Cavalier-Smith, 2010) が、グループの定義が未だ不安定なため、界または亜界の階級については結論が出ていない。
 注4) 太字の生物は旧分類体系における原生動物プランクトンの分類群を示す (ただし、二重戸籍の鞭毛生物は植物分類学の分類群名を採用)。

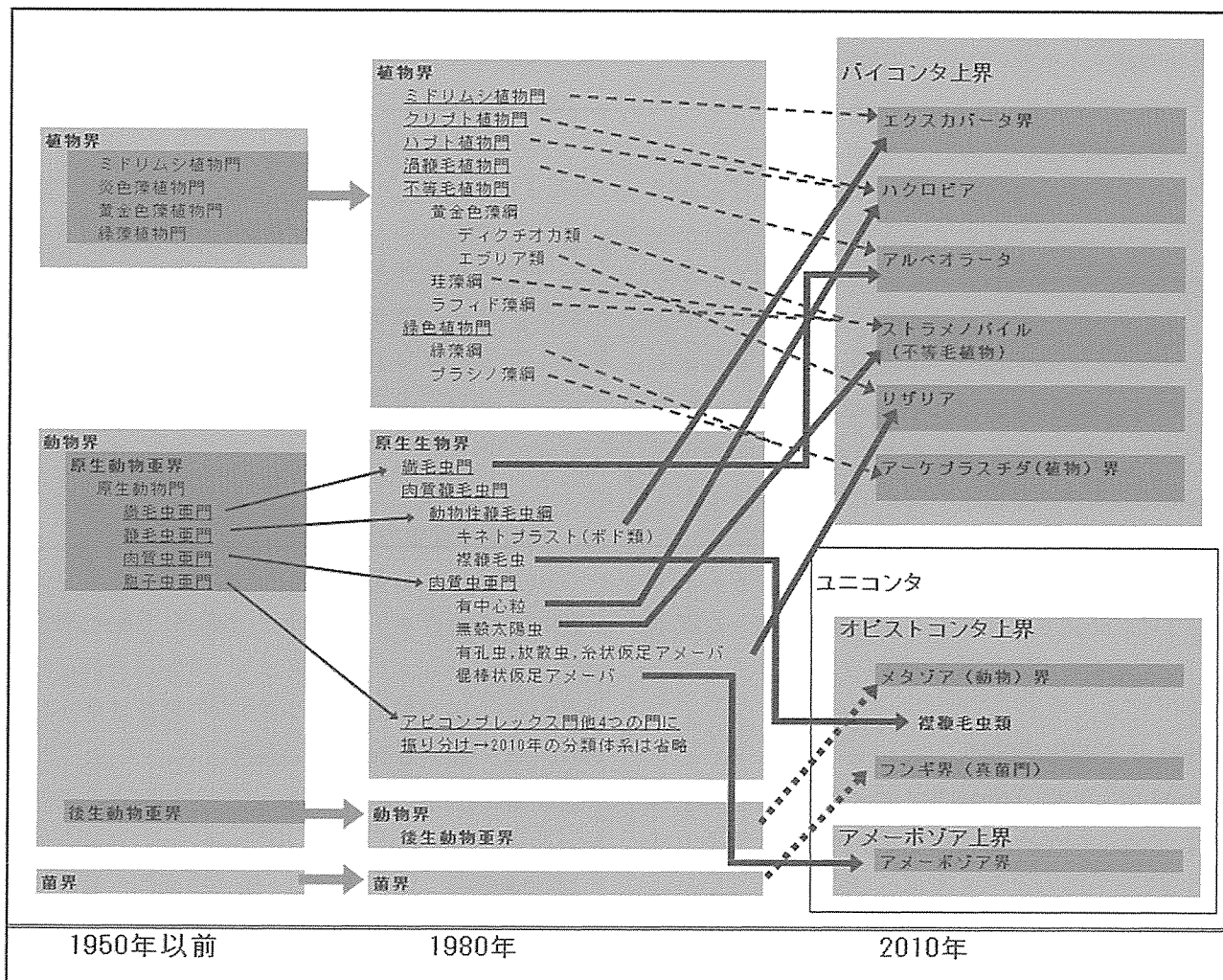


図1 真核生物における分類体系の系譜

海産の葉緑体をもたない従属栄養生物で、長らく系統的位置が不明であったが、珪酸質の内骨格をもつため、ディクチオカ藻類と同じ分類群に組み入れられることが多かった。

<最新体系>

バイコンタ上界ーリザリア界ーケルコゾア門

分子系統解析によりケルコゾア（アメーバ鞭毛虫）門への帰属が示された (Hoppenrath and Leander, 2006)。ケルコゾア門は遺伝子系統解析によってグループ化が強く支持され、主に真の細胞口をもたないアメーバ様生物と鞭毛虫からなり (Cavalier-Smith and Chao, 2003)、珪酸質の外殻をもつアメーバ様生物である *Ebria* や *Euglypha*（ウロコカムリ）もここに帰属する。遺伝子系統解析により、*Ebria* はストラメノパイル界に属するディクチオカ藻類とは全く別の生物であることが示唆されている。

(2) *Sticholonche zanzlea*

<旧体系>

原生動物学；原生動物門ー肉質虫亜門ー放射仮足綱ー太陽虫目

放射仮足綱は主に珪酸質の骨格をもち、直線的な糸状仮足が虫体から放射状に出ている生物群であり、太陽虫目と放散虫目が主要生物群であった。本種は日本近海の沿岸、内湾に普通に分布するプランクトンで、1科1属1種とされ球形の細胞体表面に珪酸質針状骨格が束状に並ぶが、中心囊がないため特殊な太陽虫だと考えられていた。1980年代の体系では太陽虫綱のタクソポータ目に単独で置かれた (Levine et al., 1980、Lee et al., 1985)。

<最新体系>

バイコンタ上界ーリザリア界ー放散虫門ータクソポータ目

旧分類基準とは逆説的で、中心囊はないが突き出た骨片と多数の針状附属物があるため、特殊な放散虫として分類する考えが有力である。しかし、仮足の形態がオール状で、珪酸質の骨格が仮足に限られるなど他の放散虫と異なるため、今後の分子系統解析による知見が期待される (鈴木・相田, 2011)。

旧分類体系で形態的特徴の共通性から放射仮足類としてまとめられた生物は、最新体系においてリザ

リア界のほかハクロビア、ストラメノパイルにも振り分けられている。このことは収斂進化により、遺伝的に異なるグループ間でそれぞれ一部の生物群が形態的に類似した結果であるとも考えられている。

(3) *Mesodinium rubrum*

<旧体系>

原生動物学；原生動物門ー繊毛虫亜門ー繊毛虫綱ー裸口目

旧体系において繊毛虫類は単細胞動物の中で一番複雑な体制をもつ最も高等なものと考えられ、後生動物の祖先であるとする繊毛虫類起源説が唱えられたこともあった (柳生, 1962)。本種は細胞口が退化的でほとんど摂食せず独立栄養を営み、かつては単細胞藻類を細胞内に共生させていると考えられていた (福代ら, 1990)。現在では、細胞内の赤褐色葉緑体様器官の起源は、捕食したクリプト藻から盗み取った葉緑体であることが報告されている (Gustafson et al., 2000)。ときに内湾や汽水域で異常増殖し赤潮を形成する唯一の繊毛虫類でアカシオウズムシともよばれる。

<最新体系>

バイコンタ上界ーアルベオラータ界ー繊毛虫門ーリトストマ綱ーシオカメウズムシ目

分子系統解析により繊毛虫類と動物界は異なる上界に属することが明らかとなり、繊毛虫類から動物界への進化説は否定された。また、繊毛虫類は単細胞の渦鞭毛藻類、マラリア原虫などのアピコンプレクサと近縁であることがわかり、これら三群をまとめてアルベオラータ界とする見解が有力である (堀口, 2011)。綱より下位の階級については Lee et al. (1985) に従ったが、現在でも分類方法で議論が分かれ、今後も大きな見直しがあると思われる。

6. 生物環境調査における分類基準

水産分野、環境分野を問わず物質循環の解明、汚水・排水処理、赤潮対策などを主目的とした事業を遂行するうえで、原生動物に着眼した研究・調査は必須であり、これらを可能な限り分類・同定し、どれくらい種類がどれだけ出現しているかを把握することが求められてきた。このような事業には開始か

ら数十年以上継続しているものも多く、これらの報告書等をみると、原生動物に関して3.で示した旧分類体系に準拠した報告資料が多くみられる。また、国土交通省が統括している「河川・水辺の国勢調査」で標準仕様となっている原生動物リストは、Levine et al. (1980)の体系に準拠しており(猪木, 1981)、繊毛虫亜門は繊毛虫門に昇格し、鞭毛虫亜門と肉質虫亜門はまとめて肉質鞭毛虫門になっている。しかし、最新の分類体系に従うと、肉質鞭毛虫門は解体され複数のグループ(界または亜界)に振り分けられるほか、藻類の一部は原生動物と同一のグループに属することになることから、近い将来リスト自体が大幅に改訂される可能性が考えられる。

7. まとめ

我が国で環境評価に関わる法令が施行されて以来半世紀以上が経過し、この間様々な調査報告書や評価書が作成されてきた。その中で生物調査に関わる項目は極めて重要な項目であり、生態系を構成する生物相を把握し、各種の生態的特性から環境に関する有用な情報が得られてきた。調査対象となる各種生物群の分類体系については、解析の利便性を重要視するため調査開始当初のまま継続している事例は少なくなく、これはこれで理にかなった方針と考えられる。

一方、生物環境調査と並行して急速に発展してきた分類学においては、特定の生物群を対象とする研究者主導のもとで分類体系が改変されてきた。とりわけ原生動物については、対象となる種類の生活様式が多様であり、形態分類は顕微鏡など分析機器の高性能化とともに発展してきたため、多くの研究者により諸説の分類体系に改訂され、他の生物群に例をみない混沌とした歴史を辿ってきた。国際原生動物会議が主導権をもって提唱し、一般化されつつある最新の体系に至っては、界、門など分類の基本となる上位階級から見直しと改変がなされている。

生物同定技術者の立場からみると、原生動物分類の専門家でもなければこのような上位階級の大改編は容易に受け入れ難く、例えば最新の分類体系に準拠した成果品や新旧対応の補足資料を整備し、分類

基準の経緯をクライアントに説明することは相当な労力を要する。しかしながら、今回取り上げた原生動物のみならず環境事業報告書や評価書に掲載される生物分類体系は、現在の学術レベルから大きく立ち遅れているものがあることも実情であり、今後国際レベルで認められるものに発展させることを目指すならば、業界全体で生物の分類体系について早期に見直しを図る時期にきていると実感している。

筆者が担当するプランクトンを例に挙げると、動物プランクトンをまとめた従来の分類表等は旧分類学上で「原生動物亜界と動物界に属する生物」を示していたが、これとほぼ同じ生物群集を最新分類体系に合わせて定義すると、「従属栄養性の単細胞真核生物および動物界に属する生物」となる。これまで光合成色素の有無によって植物と動物に振り分けられていたのが、二重戸籍の鞭毛生物(植物性鞭毛虫類)は原則として植物として扱われてきた。今後、厳密に従属栄養生物を動物として扱うならば、旧体系で植物に含まれていた一部の種を動物に組み込む必要がある。例えば5.で示した*Ebria tripartita*は旧体系で植物に含まれていたが、本来従属栄養であるから動物となる。逆に、旧体系で動物に含まれていた*Mesodinium rubrum*はほぼ完全な独立栄養といわれているため植物に含めるべきと考える。環境調査などの事業では、植物プランクトンと動物プランクトンの同定をセットで行う場合が多く、近年注目されている微小なプランクトンの微生物食物網に関する調査も今後ますます増加すると考えられる。これに対応するためには、少なくとも二重戸籍の生物がないよう、採用している分類体系とその根拠を明確に示していく必要があるだろう。

今世紀に入り、遺伝子解析による系統分類は答えを出し始めている。そのデジタル化された証拠なるものは、私が学生時代から社会人生活の半ばまで向き合ってきた伝統的な形態分類の根拠とは大きく異なっているが、受け入れざるを得ないことも確かである。

参考文献

Adl, S. M., Simpson, A. G., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., Bowser, S. S., Brugerolle, G.,

- Fensome, R. A., Fredericq, S., James, T. Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C. E., Lewis, L. A., Lodge, J., Lynn, D. H., Mann, D. G., McCourt, R. M., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S. E., Nerad, T. A., Shearer, C. A., Smirnov, A. V., Spiegel, F. W. and Taylor, M. F. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal Eukaryotic Microbiology*, 52 (5) : 399 - 451.
- Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom protozoa and its 18 phyla. *Microbiological and Molecular Biology Reviews*, 57 (4) : 953 - 994.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biology Letters*, 6 (3) : 342 - 345.
- Cavalier-Smith, T. and Chao, E. E. 2003. Phylogeny and Classification of Phylum Cercozoa (Protozoa) . *Protist*, 154 (3 - 4) : 341 - 358.
- 千原光雄 編著 . 1997. 藻類多様性の生物学 . 内田老鶴園 .
- 千原光雄・村野正昭 編 . 1997. 日本産海洋プランクトン検索図説 . 東海大学出版会 .
- 福代康夫・高野秀昭・千原光雄・松岡数充 編 . 1990. 日本の赤潮生物—写真と解説— . 内田老鶴園 .
- 原生生物情報サーバ : 1995 - 2001. 原生生物図鑑 http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist_menu.html
- Gustafson, D. E. Jr, Stoecker, D. K., Johnson, M. D., Van Heukelem, W. F. and Sneider K. 2000. Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature*, 405: 1049 - 1052.
- ハウスマン : Hausmann, K. (扇元敬司 訳) . 1989. 原生動物学入門 . 弘学出版 .
- Hoppenrath, M. and Leander, B. S. 2006. Ebbiid phylogeny and the expansion of the cercozoa. *Protist*, 157 (3) : 279 - 290.
- 堀口健雄 . 2011. アルベオラータ生物群 : 多様性と系統 . 2010 年度日本プランクトン学会春季シンポジウム「原生生物の多様性と生態的機能」 . 日本プランクトン学会報 , 58 (1) : 32 - 39.
- 猪木正三監修 . 1981. 原生動物図鑑 . 講談社 .
- 国土交通省・財団法人ダム水源地環境整備センター . 2006. 平成 18 年度版 河川水辺の国勢調査 基本調査マニュアル (ダム湖版) .
- Lee, J. J., Hutner, S. H. and Bovee, E. C. (ed.) . 1985. An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologists. Allen Press.
- Levine, N. D., Corliss, J. O., Cox, F. E., Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B. M., Leedale, G. F., Loeblich, A. R. 3rd, Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E. G., Page, F. C., Poljansky, G., Sprague, V., Vavra, J. and Wallace, F.G. 1980. A newly revised classification of the protozoa. *Journal of Protozoology*, 27: 37 - 58.
- 中山 剛 . 2011. 生物学の一大フロンティア : 原生生物の多様性 . 2010 年度日本プランクトン学会春季シンポジウム「原生生物の多様性と生態的機能」 . 日本プランクトン学会報 , 58 (1) : 24 - 31.
- 鈴木紀毅・相田吉昭 . 2011. 放散虫の生物学—分布, 現存量, 共生生物— . 2010 年度日本プランクトン学会春季シンポジウム「原生生物の多様性と生態的機能」 . 日本プランクトン学会報 , 58 (1) : 40 - 48.
- 月井雄二 . 2010. 淡水微生物図鑑 . 誠文堂新光社 .
- Whittaker, R. H. 1969. New Concept of Kingdoms of Organisms. *Science*, 163: 150 - 159.
- 柳生亮三 . 1962. 原生動物 . 内田 亨監修 . 動物系統分類学—第 1 卷 . 中山書店 , pp. 83 - 327.
- 山田常雄他編 . 1983. 岩波生物学辞典—第 3 版 . 岩波書店 .