

## 平板状スプメラリア（放散虫）のアクソフラジェルムと 殻にみられるその通過孔

松 岡 篤\*

Axoflagellum of discoidal spumellarians (Radiolaria)  
and axoflagellum pore on their skeletons

Atsushi Matsuoka\*

**Abstract** Discoidal spumellarian species belonging to the Family Spongodiscidae and Porodiscidae float in seawater extending an axoflagellum and numerous axopodia. Observation of their skeletons by scanning electron microscopy (SEM) reveals that they possess a pore larger than openings of the spongiouse meshwork in the skeleton surface. The pore is the site through which the axoflagellum projects outward and is named axoflagellum pore. This paper describes some features of the axoflagellum pore of *Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg), *Spongaster tetras tetras* Ehrenberg, *Spongodiscus biconcavus* Haeckel, and *Euchitonia elegans* (Ehrenberg), showing SEM photos which were taken from different view points on a single specimen.

These discoidal spumellarian species float in seawater generally keeping their skeletons horizontal. The position of axoflagellum pore gives useful information on the orientation in floating. This paper draws the orientation of floating *D. truncatum* and *E. elegans*.

The position and shape of axoflagellum pore differs among species, suggesting that the features of axoflagellum pore can be useful in distinguishing species and in discussing their phylogenetic relationship.

### はじめに

放散虫の殻に付随する刺・針・孔といった装飾要素の形状や配列は、放散虫生体の構造にかかわりがあると考えられている。しかし、個々の放散虫種について骨格と軟体部とが具体的にどのような関係するのかについては、ほとんど解明されていない。

*Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg) は、平板状でスポンジ殻をもつ Spumellarida 目放散虫の 1 種である。中米バルバドス島近海から採取された本種の生体および殻の観察から、殻の平板状の部分にみられるスポンジのメッシュより大きな殻孔は、アクソフラジェルム (axoflagellum) とよばれる軟体部が殻を通過する場所であることが明らかになった (Matsuoka, 1992a; 松岡, 1993a, 1993b)。これは、特定の種について放散虫生体と

殻の両方を観察することによって、殻に付随する形態要素の意味が判明した例であるといえる。

バルバドス島近海に生息する *D. truncatum* 以外の平板状でスポンジ殻をもつ Spumellarida 目放散虫も、1 本のアクソフラジェルムをもつ。*Dictyocoryne profunda* Ehrenberg については、*D. truncatum* と同様の位置にアクソフラジェルムの通過孔がみられた (松岡, 1993a, 1993b) が、その他の種については殻の平板状の部分にそれに相当する構造は見いだせなかった。そこで、走査型電子顕微鏡 (SEM) による観察方法を工夫し、生体観察からアクソフラジェルムの通過孔が開いていると予想される場所を探索した結果、いくつかの種についてその存在を確認することができた。

本稿では、Spongodiscidae 科の *Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg), *Spongaster tetras tetras* Ehrenberg, *Spongodiscus biconcavus* Haeckel および Porodiscidae 科の *Euchitonia elegans*

\*新潟大学理学部地質科学教室

1993 年 8 月 20 日受付, 1993 年 12 月 25 日受理

(Ehrenberg) の4種について、放散虫生体の光学顕微鏡写真とともに、1個体の殻をいくつかの向きから撮影した SEM 写真を示し、アクソフラジェルムの通過孔の位置・形状・大きさなどについて報告する。また、放散虫生体の観察と殻にみられるアクソフラジェルムの通過孔の位置から、平板状の Spumellarida 目放散虫の浮遊姿勢について考察する。さらに、アクソフラジェルムの通過孔の分類指標としての有用性についても述べる。

### 試料および観察方法

放散虫の試料はバルバドス島西方約2kmのカリブ海の表層海水(5m以浅)より、プランクトンネットを引いて採取した。双眼実体顕微鏡のもとで雑多なプランクトンからピペットをもちいて放

散虫を分離し、生体観察用の試料とした。放散虫生体の観察および写真撮影は、倒立型の光学顕微鏡をもちいて放散虫の下方から行った。SEM 観察のための放散虫の殻は、プランクトン試料を硫酸で煮沸し、有機物や炭酸塩殻などを溶解した残渣から拾い上げた。

SEM をもちいて放散虫殻を任意の向きから観察する方法は、以下のとおりである。SEM 用の試料台に伝導性のテープで細い銅線をはりつけ、その銅線の先端に1個体の放散虫殻をカーボンペーストで固定する(図1)。試料に金蒸着を施したのち、双眼実体顕微鏡で観察しながらピンセットをもちいて銅線を曲げ、放散虫殻を観察したい姿勢にする。試料台を SEM の試料室に入れ、試料台の回転と傾斜角を調整することにより、1個体の放散虫殻を任意の向きから観察する。

### 結 果

今回取り扱った4種について、放散虫生体の光学顕微鏡写真を図2に示す。いずれの種も、放射状にのびた多数の細い軸足(axopodia)と1本のアクソフラジェルム(図2-A, B, C, D中の矢印)を周囲の環境に出して水中を浮遊している。殻をほぼ水平に保ち、アクソフラジェルムを垂れ下げていることが多い。アクソフラジェルムは通常軸足より長く、付け根から先端に向かって徐々に細くなる。軸足は、微小な浮遊物体が触れると急激に収縮し、その微小物体を捕獲する役割をもつ。アクソフラジェルムには軸足に観察されるような急激な収縮運動はみられない。共生バクテリアは、軸足に沿ってはみられることがあるが、アクソフラジェルムに沿ってはみられない。

次に各々の種ごとに、放散虫生体と殻の観察から、アクソフラジェルムが殻から外界にでる場所およびアクソフラジェルムの通過孔の位置・形態・大きさについて記載する。1種について各々数個体を SEM ないし双眼実体顕微鏡をもちいて観察を行った。図3~6に、代表的な個体について、殻をいくつかの向きから撮影した SEM 写真を示す。なお、アクソフラジェルムの通過孔の大きさは、写真に示した個体についての計測値を示す。

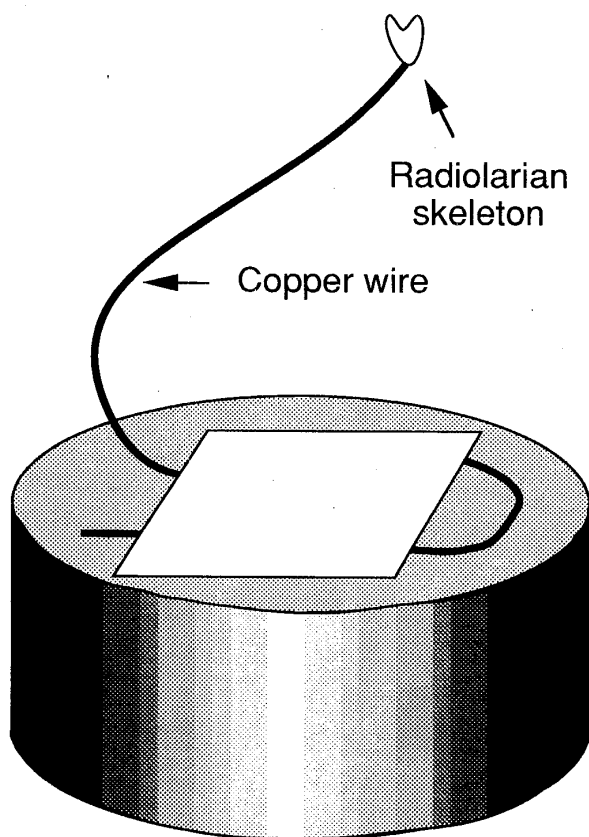


図1. 放散虫1個体を任意の向きから観察するために工夫した走査型電子顕微鏡用試料の概念図。

Fig. 1. Schematic illustration of a specimen for SEM. The radiolarian skeleton can be kept in a preferable orientation by bending the copper wire.

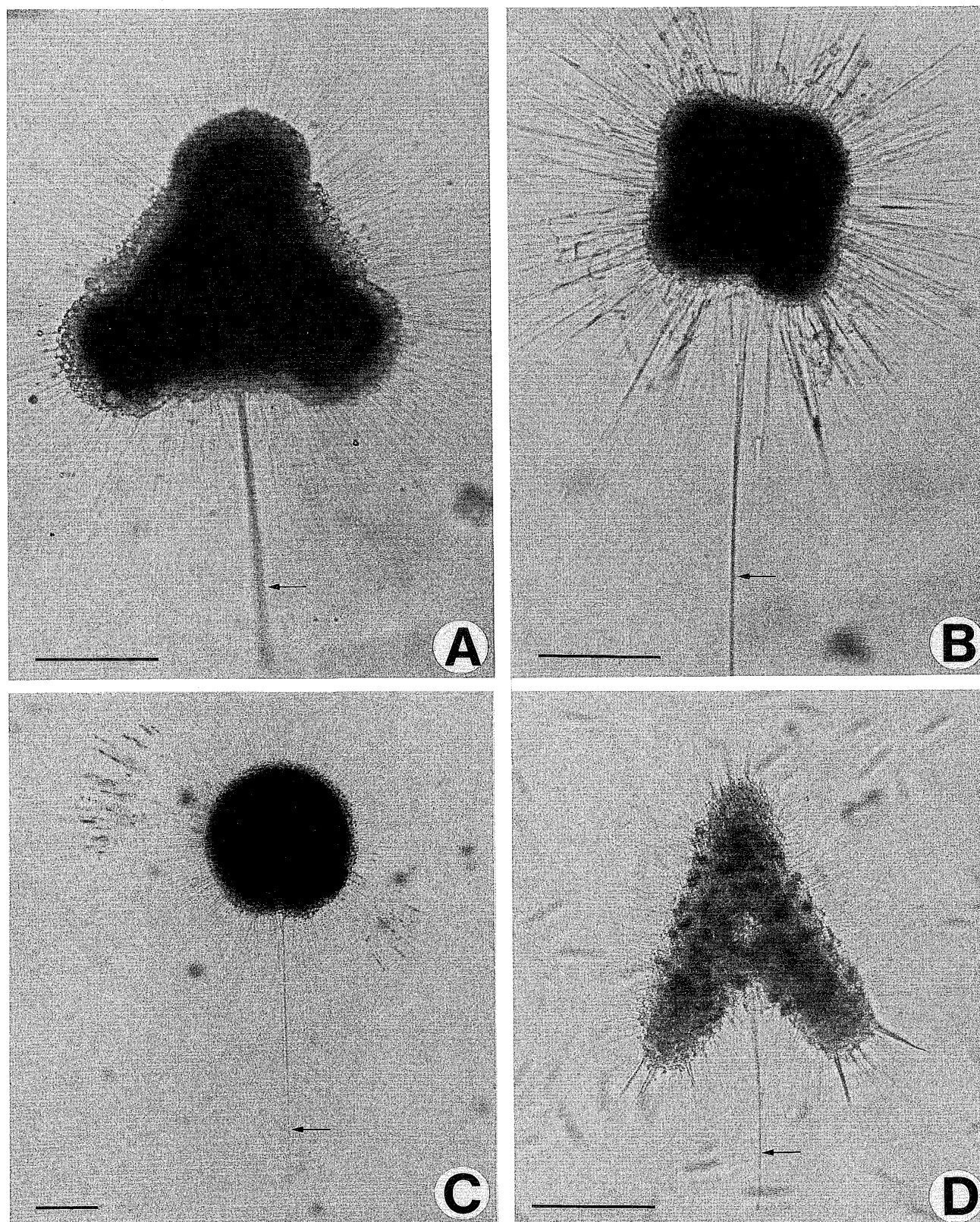


図 2. 生きている放散虫の光学顕微鏡写真. 矢印はアクソフラジェルムを示す. スケールは 100  $\mu$ m. A. *Dictyocoryne truncatum*; B. *Spongaster tetras tetras*; C. *Spongodiscus biconcavus*; D. *Euchitonia elegans*.

Fig. 2. Light microscopic images of living radiolarians. The arrow indicates an axoflagellum. Scale bar is 100  $\mu$ m. A. *Dictyocoryne truncatum*; B. *Spongaster tetras tetras*; C. *Spongodiscus biconcavus*; D. *Euchitonia elegans*.



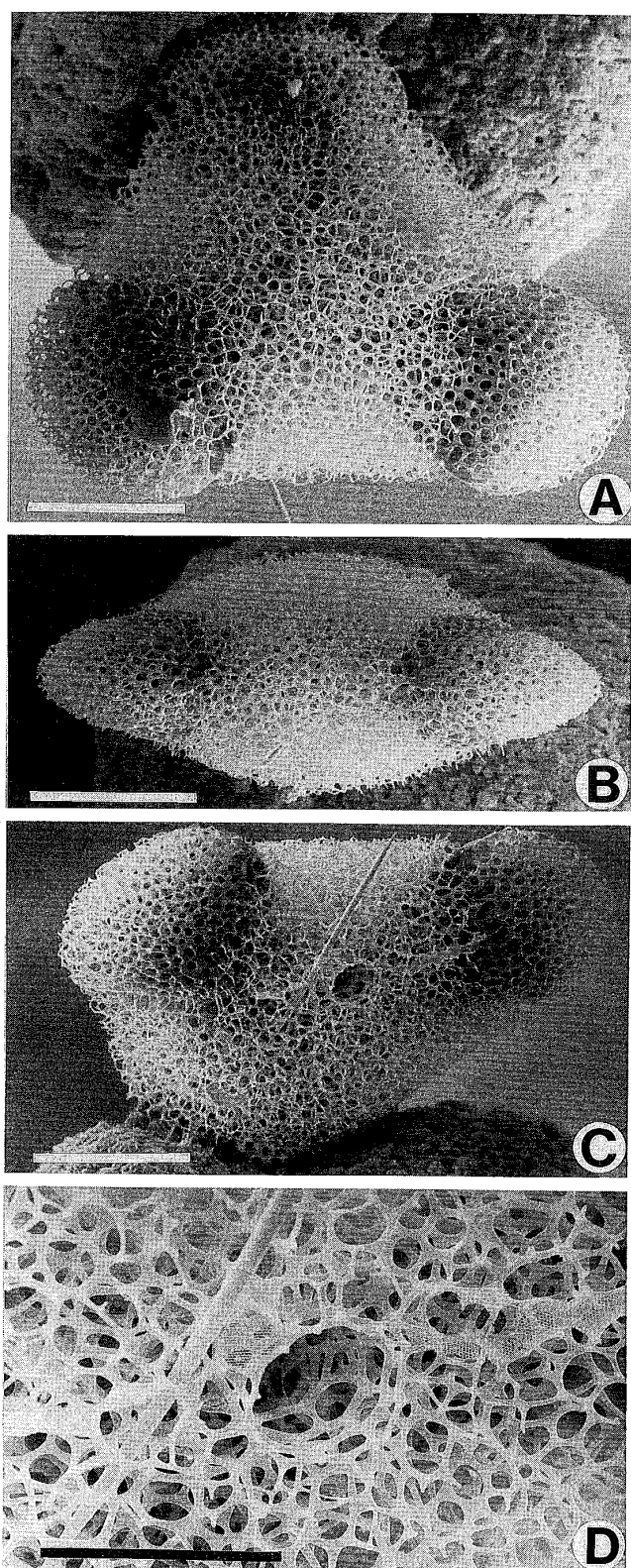


図3. *Dictyocoryne truncatum* の単一個体についての SEM 写真. A, B, C のスケールは 100  $\mu\text{m}$ , D のスケールは 50  $\mu\text{m}$ .

Fig. 3. SEM images of a single skeleton of *Dictyocoryne truncatum*. Scale bar is 100  $\mu\text{m}$  for A, B, C, and 50  $\mu\text{m}$  for D.

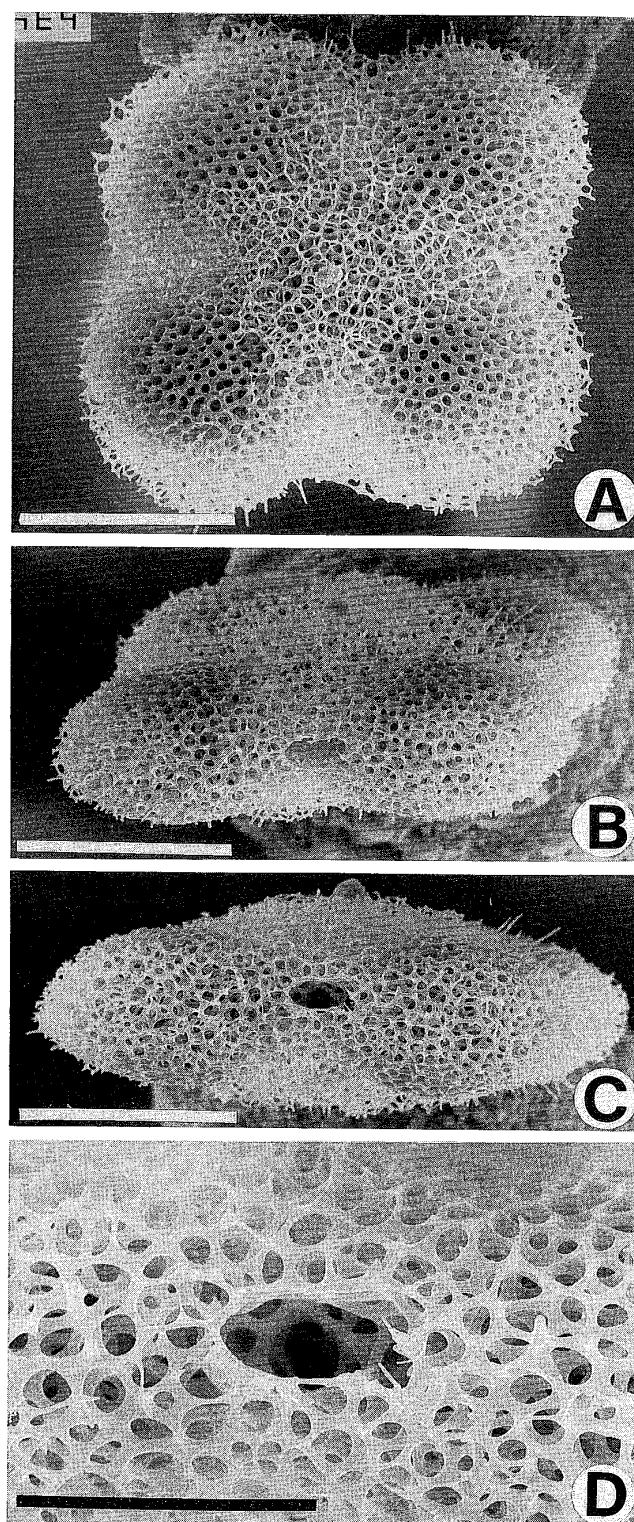


図4. *Spongaster tetras tetras* の単一個体についての SEM 写真. A, B, C のスケールは 100  $\mu\text{m}$ , D のスケールは 50  $\mu\text{m}$ .

Fig. 4. SEM images of a single skeleton of *Spongaster tetras tetras*. Scale bar is 100  $\mu\text{m}$  for A, B, C, and 50  $\mu\text{m}$  for D.

### 1. *Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg)

本種の殻には3本の腕があり、腕の先端を結んだ外形は正三角形である(図2-A, 図3-A). アクソフラジェルムは、2本の腕の間からのびる(図2-A). 殻はスポンジ殻の累重のため両凸レンズ状に膨れている(図3-B). 殻を両面から観察すると、一方の面は均質なスポンジ状の殻に覆われている(図3-A)が、もう一方の面には中心からややずれた2本の腕の間にアクソフラジェルムの通過孔が認められる(図3-C, D). 通過孔は円形(直径約 $25\mu\text{m}$ )で、その直径はスポンジ状殻のメッシュより数倍大きい.

アクソフラジェルムの通過孔の位置は、平板状殻の中心に近い場所から縁に近い場所まで、個体により変異がある(松岡, 1993b). しかし、いずれの個体でも、アクソフラジェルムの通過孔が殻の平板状の部分にある点は共通している.

### 2. *Spongaster tetras tetras* Ehrenberg

本種の殻は、平板状で正方形に近い外形をもつ(図2-B, 図4-A). アクソフラジェルムは、正方形の1辺の中央部からのびる(図2-B). アクソフラジェルムの通過孔は、正方形の1辺の平板状殻側面の中央に開いている(図4-B, C, D). 通過孔は平板状の方向にのびた楕円形(長径約 $30\mu\text{m}$ , 短径約 $13\mu\text{m}$ )で、その長径はスポンジ状殻のメッシュより数倍大きい.

### 3. *Spongodiscus biconcavus* Haeckel

本種の殻は、円周の1カ所にへこみをもつ円盤状である(図2-C, 図5-A). アクソフラジェルムは、そのへこみの部分からのびる(図2-C). アクソフラジェルムの通過孔は、へこみの位置の

平板状殻側面の中央にあいている(図5-B, C, D, E). 通過孔は平板状の方向にのびた楕円形(長径約 $20\mu\text{m}$ , 短径約 $15\mu\text{m}$ )で、その長径はスポン

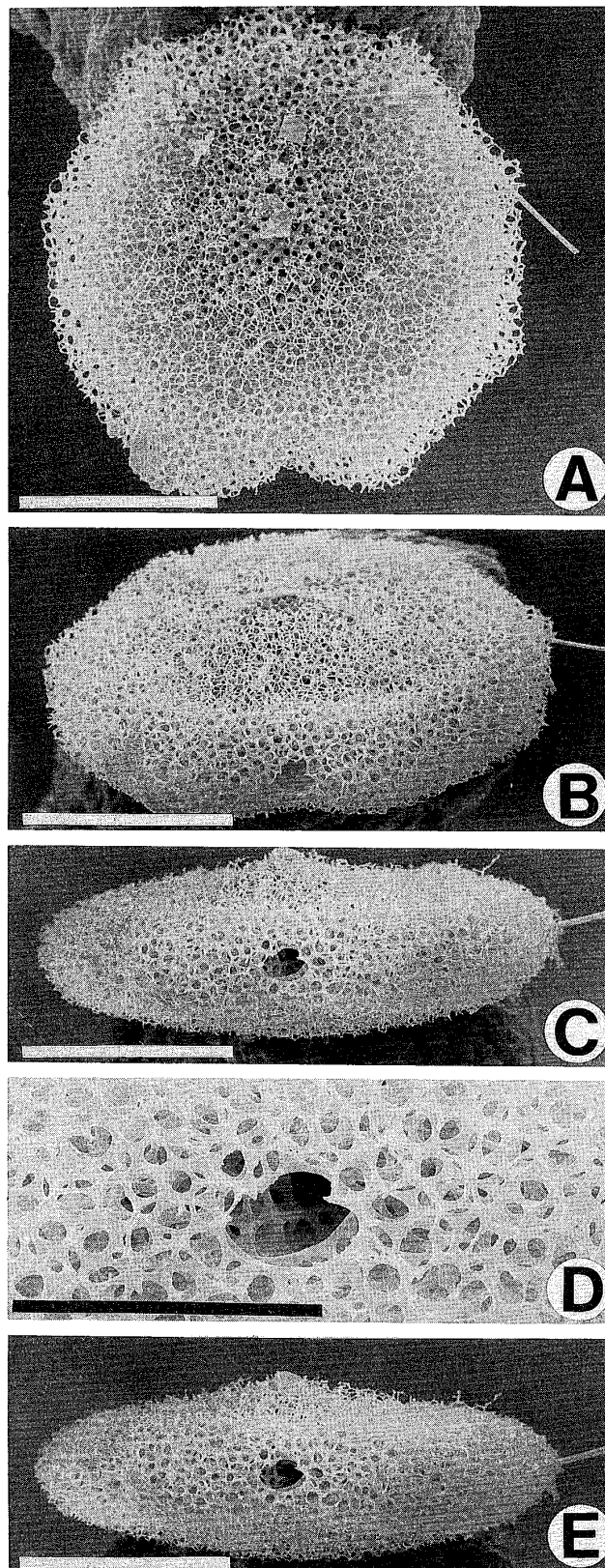


図5. *Spongodiscus biconcavus* の単一個体についての SEM 写真. A, B, C, E のスケールは $100\mu\text{m}$ , D のスケールは $50\mu\text{m}$ . C と E は立体視用のペア.

Fig. 5. SEM images of a single skeleton of *Spongodiscus biconcavus*. Scale bar is  $100\mu\text{m}$  for A, B, C, E, and  $50\mu\text{m}$  for D. C and E are a pair for stereoscopic vision.

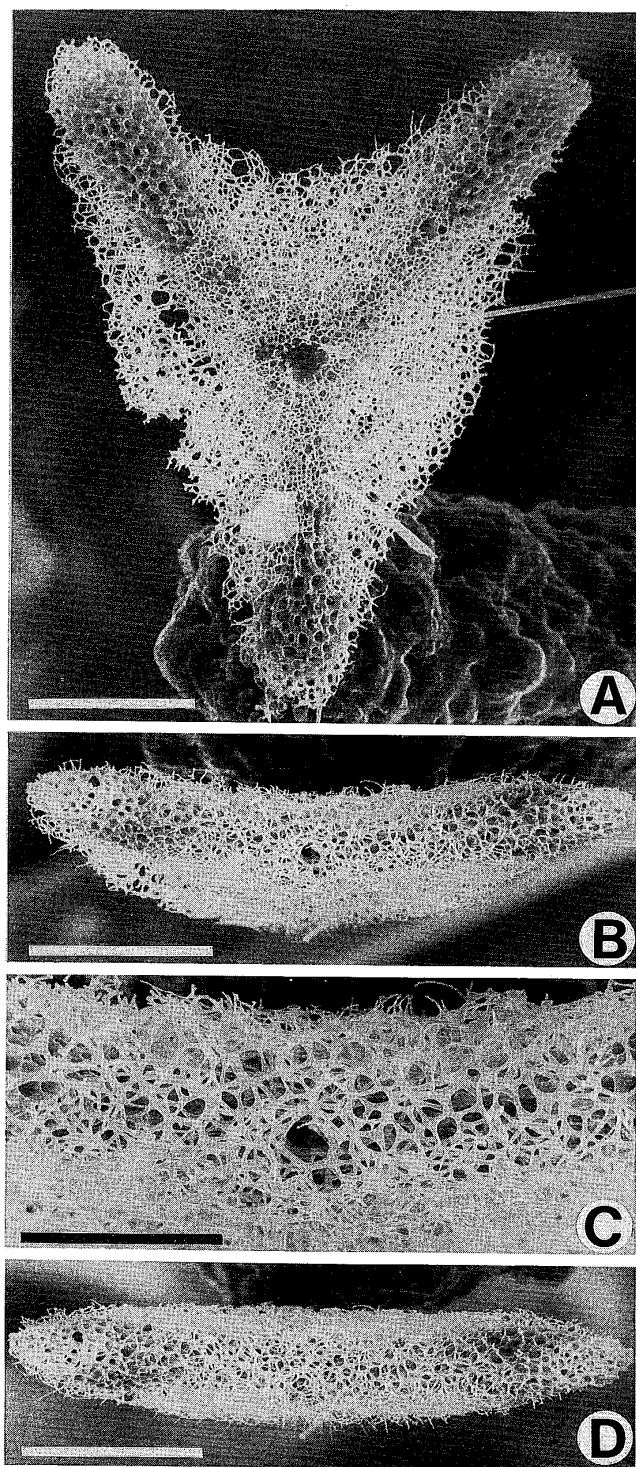


図6. *Euchitonina elegans* の単一個体についての SEM 写真. A, B, D のスケールは 100 $\mu$ m, C のスケールは 50 $\mu$ m.

Fig. 6. SEM images of a single skeleton of *Euchitonina elegans*. Scale bar is 100 $\mu$ m for A, B, D, and 50 $\mu$ m for C.

ジ状殻のメッシュより数倍大きい. なお, 図5の C と E は立体視用のペアである.

アクソフラジェルムの通過孔は楕円形であることが多いが円形に近い個体もみられる.

#### 4. *Euchitonina elegans* (Ehrenberg)

本種の殻には3本の腕があり, 腕の先端を結んだ外形は二等辺三角形である (図2-D, 図6-A). 腕の間には, パタジウム (patagium) とよばれるスポンジ殻が発達する. アクソフラジェルムは, 二等辺三角形の底辺に相当する部分の中央からのびる (図2-D). アクソフラジェルムの通過孔は, 平板状殻の側面の縁近くにあいている (図6-B, C). 平板状殻の側面を真横から観察すると, アクソフラジェルムの通過孔が観察されない場合がある (図6-D). 通過孔は円形 (直径約 10  $\mu$ m) に近く, その直径はパタジウムのスポンジメッシュよりやや大きい.

図6に示した個体よりパタジウムがより発達した個体では, もう少し大きなアクソフラジェルムの通過孔がみられる. アクソフラジェルムの通過孔が, 平板状殻側面の縁近くに位置するという特徴は, 本種に一般的に認められる.

#### 考 察

##### アクソフラジェルムの通過孔の位置と放散虫の浮遊姿勢

今回扱ったうちの1種である *D. truncatum* については, 300個体以上を飼育し, 成長記録をとりながら同一個体を繰り返し観察した (Matsuoka, 1992a; Matsuoka & Anderson, 1992). その結果, この平板状の殻をもつ放散虫はほとんどの場合, 殻を水平に保ちアクソフラジェルムを垂れ下げて浮遊していることが明らかになった (松岡, 1993b). つまり *D. truncatum* は, アクソフラジェルムの通過孔のある面を下に, 反対の面を上にして浮遊していることになる (図7). このことが明らかになったいま, *D. truncatum* については殻を観察し, アクソフラジェルムの通過孔がどちらの面にあるのかを知ることにより, 生きていたときの浮遊姿勢を復元することができる. Nishimura & Yamauchi (1984) は南海トラフの堆積



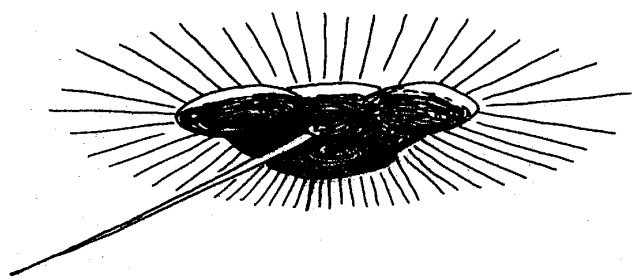


図7. *Dictyocoryne truncatum* の浮遊姿勢の概念図。斜め下方から見たところ。

Fig. 7. Orientation of floating *Dictyocoryne truncatum*. oblique upward view.

物から *D. truncatum* の産出を報告し、4 個体の SEM 写真を載せた。そのうち、アクソフラジェルムの通過孔がはっきりと示されている 2 個体 (Nishimura & Yamauchi, 1984 の pl. 20, figs. 11–12) については、生きていたときの浮遊姿勢を基準にとれば、殻の下面が示されているといえる。

バルバドス島周辺海域から得られる *D. truncatum* 以外の平板状の Spumellarida 目放散虫も、ほとんどの場合平板状殻を水平に保って浮遊している。*D. truncatum* と同様に、常時殻を同じ向きに保って浮遊している可能性が高いと考えられる。しかし、放散虫生体の光学顕微鏡による観察では、平板の両面を見分けることがむずかしいために、浮遊姿勢を特定することは困難である。殻に残されたアクソフラジェルムの通過孔は、放散虫の浮遊姿勢についての情報をもたらしてくれる場合がある。

*E. elegans* の殻を SEM で観察した結果、アクソフラジェルムの通過孔は、平板状殻側面の縁近くに位置していることが明らかになった。浮遊しているときにアクソフラジェルムが垂れ下がっていることは生体の観察から確認されているが、*E. elegans* のアクソフラジェルムの通過孔が殻側面の中央からずれるのは、この垂れ下がりのためであると考えられる。*E. elegans* の浮遊姿勢は、アクソフラジェルムの通過孔に近い平板状の面を下に、反対の面を上に向けていると考察される (図 8)。

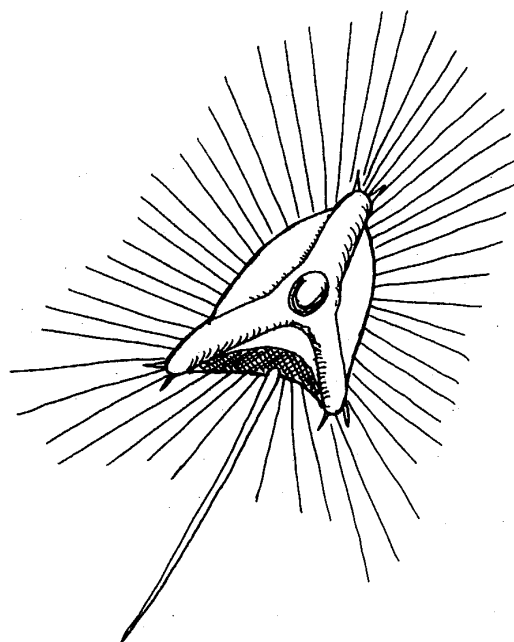


図8. *Euchonia elegans* の浮遊姿勢の概念図。斜め上方から見たところ。

Fig. 8. Orientation of floating *Euchonia elegans*. oblique downward view.

#### 分類指標としてのアクソフラジェルムの通過孔

アクソフラジェルムの通過孔は、軟体部であるアクソフラジェルムが占めていた空間を取り巻くようにスポンジ状の殻が形成されるために生じる構造である。したがって、通過孔の形状は、アクソフラジェルムの付け根付近の形態を反映しているといえる。アクソフラジェルムの通過孔の形態は、通常光学顕微鏡では観察することが困難なアクソフラジェルムの断面形態といった軟体部についての情報をもっている。*D. truncatum* や *E. elegans* のアクソフラジェルムの通過孔は円形かそれに近く、*S. tetras tetras* や *S. biconcavus* のそれは楕円形であることが多い。このように、アクソフラジェルムの通過孔の形態は、種間で差異が認められる。

アクソフラジェルムの通過孔の位置は、殻からアクソフラジェルムが出ていた場所を示している。*D. truncatum* では殻の平板状の部分に、*S. tetras tetras* や *S. biconcavus* では平板状殻側面の中央に、*E. elegans* では平板状殻側面の縁に近い場所にアクソフラジェルムの通過孔があいている。本稿では示していないが、*D. profunda* のそ

れは, *D. truncatum* と同様に殻の平板状の部分に位置している (松岡, 1993a, 1993b). このようにアクソフラジェルムの通過孔は, 多少の個体変異が認められる (松岡, 1993b) もの, 種ごとに決まった位置にあいている.

以上述べたように, アクソフラジェルムの通過孔についての性質は, 種ごとに特徴がある. 今後, 他の平板状の殻をもつ Spumellarida 目放散虫も含め, アクソフラジェルムの通過孔の位置や大きさ・形状についてのデータを蓄積すれば, この性質は種を識別するうえで有用な指標となろう. また, 殻の成長にともなうアクソフラジェルムの通過孔の性質がどのように変化していくのかを追跡することは, 間接的にアクソフラジェルムの成長過程を知ることにつながる. この検討は, 現生種のみならず, 軟体部の性質を直接知ることが不可能な化石種についても行うことができる. このようにして得られるアクソフラジェルムについての情報は, 平板状の Spumellarida 目放散虫の系統関係を考察する際に役立つと考えられる.

### おわりに

本稿では, 放散虫の生体観察および殻にみられるアクソフラジェルムの通過孔の位置から, *D. truncatum* と *E. elegans* の浮遊姿勢を描いてみた. 平板状でスポンジ殻をもつ Spumellarida 目放散虫はお互いに系統的に近縁であると考えられ, 前記2種以外の種についても決まった姿勢で浮遊していると予想される. 平板状の殻を水平にして一定の姿勢で浮いているとすれば, 殻には上面と下面あるいは表と裏の区別があることになる. 平板状殻の上面は日中太陽光が当たる面であり, 下面は陰になっている面である. このように, 太陽光のような向きをもつ外部環境に対して, 平板状殻の両面は等価ではない. また, 重力についても同じことがいえる. 向きをもつ外部環境が, 放散虫細胞内の環境に間接的に影響をおよぼす場

合もある. 共生バクテリアが光のよく当たる場所に偏在する現象 (松岡, 1992b) は, その1例である. 今後, 平板状殻の両面で殻形成の環境に違いがあることを意識し, 注意して観察するようになれば, 殻の両面の形態や装飾の微妙な差異が見えてくるようになると期待される.

### 謝 辞

ニューヨークのコロンビア大学ラモント・ドハティ地球研究所の O. Roger Anderson 博士からは, 放散虫の生物学について数々のご教示をいただくとともに, 飼育実験装置を使用させていただいた. Paul Bennett 氏には, バルバドス島で放散虫の試料採取に協力していただいた. バルバドス島ベラーズ研究所の方々には実験に際し, さまざまな便宜をはかっていただいた. 以上の方々に心よりお礼申し上げる.

### 文 献

- Matsuoka, A., 1992a: Skeletal growth of a spongiouse radiolarian *Dictyocoryne truncatum* in laboratory culture. *Mar. Micropaleontol.*, **19**, 287-297.
- 松岡 篤, 1992b: 放散虫と共生生物の観察—平板状の Spumellarida 目について—. 化石, **53**, 20-28.
- , 1993a: カリブ海の表層海水から採取した放散虫の生体観察. 大阪微化石研究会誌, 特別号, No. 9, 349-363.
- , 1993b: 放散虫の飼育実験から何がわかるのか. 月刊地球, **15**(9), 572-577.
- Matsuoka, A. and Anderson, O. R., 1992: Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology: 5. Temperature and salinity tolerance of *Dictyocoryne truncatum*. *Mar. Micropaleontol.*, **19**, 299-313.
- Nishimura, A. and Yamauchi, M., 1984: Radiolarians from the Nankai Trough in the Northwest Pacific. *News of Osaka Micropaleontol.*, Spec. Vol., No. 6, 148pp.