

放散虫と共生生物の観察 —平板状の Spumellarida 目について—

松 岡 篤*

Observation of radiolarians and their symbionts —On discoidal Spumellarida

Atsushi Matsuoka*

Abstract Light microscopic observation of discoidal Spumellarida and their symbionts reveals that species belonging to the Family Spongodiscidae, *Dictyocoryne truncatum*, *Dictyocoryne profunda*, *Hymenialastrum euclidis*, *Spongaster tetras*, and *Spongodiscus* sp., commonly possess reddish-brown symbiotic bacteria (<1.5 μm in diameter). *Euchitonita elegans* of the Family Porodiscidae has both yellow symbiotic algae (5–8 μm in diameter) and symbiotic bacteria. The number of symbionts and their distribution pattern in the host differ among species, suggesting that the observation of symbionts is useful in distinguishing species which have a morphologically similar shell.

Laboratory-cultured radiolarian specimens move their symbiotic bacteria to the axopodia which are located near the light source, strongly suggesting that the symbiotic bacteria are photosynthetic organisms and that the host radiolarians transport them towards the light source to enhance their photosynthesis activity.

Symbiotic algae and bacteria of *E. elegans* differ in their relationship with the host; the former disappears while the latter remains within the host when the host becomes weakened or dies. This indicates that the symbiotic algae are ectosymbionts and that the symbiotic bacteria are endosymbionts.

はじめに

生きている放散虫を顕微鏡で観察すると、その色彩の美しさに目を奪われる。これは放散虫自身の色である場合もあるが、共生生物によるところが大きい。放散虫が共生生物をもっていることは古くから知られていた (Huxley, 1851) が、共生生物の同定や共生関係の詳細については、電子顕微鏡の実用化と各種の実験方法の確立をまたなければならなかった。1970年代以降、超薄片の電子顕微鏡観察により、放散虫が多彩な共生生物をもつことが明らかにされた (Anderson, 1976, 1983; Anderson *et al.*, 1983a; Anderson and Matsuoka, 1992; Cachon and Caram, 1979)。また、室内実験をとおして共生生物が光合成をおこなっていることや、共生生物による光合成生成物が放散

虫に引き渡されていることが証明された (Anderson, 1978; Anderson *et al.*, 1983b, 1985, 1989a)。

古生代の初めに出現した放散虫は、それぞれの時代にさまざまな生物と共生関係をもちながら現在にいたっていると考えられる。共生生物とのかわりは、放散虫の進化の過程で重要な要素であったに違いない。放散虫の共生現象について徐々に解明されつつはあるが、放散虫の種の多様性からみれば、ごく限られた種についての観察や実験データしかないというのが実情である。本論文では、放散虫および共生生物の光学顕微鏡による観察結果を示し、共生関係をとおしてみた放散虫の諸機能と共生生物の役割について考察する。とくにここでは、平板状でponge殻をもつ Spumellarida 目 (Spongodiscidae 科 および Porodiscidae 科) を取り扱い、分類指標としての共生生物の有用性についても述べる。

*新潟大学教養部地学教室

1992年8月22日受付、1992年9月29日受理

試料の採取および観察方法

生きた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。実体顕微鏡のもとで雑多なプランクトンから放散虫を分離し、共生生物の分布場所や放散虫の浮遊姿勢などを観察した。また、水温と光量を調節できるように設計した飼育装置(Anderson et al., 1989b)をもちい、放散虫1個体ずつをガラス管に入れて飼育実験を実施した。光源としては蛍光灯を使用し、飼育水槽の下方から照明をおこなった。照明時間は朝8時から夜8時までの12時間とし、それ以外の時間は飼育装置に覆いをして暗くした。観察は、放散虫の生理的リズムの擾乱を最小限におさえるために、照明時間内におこなった。毎日1回、倒立型光学顕微鏡をもちいて放散虫の殻サイズを計測するとともに、いくつかの項目を設定して記録をつけた。本研究に関連する観察項目としては、共生生物の種類と数、分布場所、放散虫の浮遊姿勢などがある。共生生物の数および分布場所の時間的变化をとらえるために、日時をかえて同一放散虫個体の写真を撮影した。

結 果

放散虫と共生生物の顕微鏡観察

光学顕微鏡での観察により、バルバドス近海の表層海水から得られたすべての平板状でスponジ殻をもつ Spumellarida 目の放散虫、すなわち Spongiscidae 科の *Dictyocoryne truncatum* (図 1-A, B), *Dictyocoryne profunda*, *Hymenistastrum euclidis* (図 1-D, 図 2-A, B), *Spongaster tetras*, *Spongodiscus* sp. (図 1-C) および Porodiscidae 科の *Euchitonita elegans* (図 2-C, D) に共生生物が認められた。検討したすべての種に共通して、光学顕微鏡の最小計測目盛り ($1.5 \mu\text{m}$) より小さい赤褐色の共生生物が認められた。大きさから判断してバクテリアであると思われる所以、以後、共生バクテリアとよぶ。Porodiscidae 科の *Euchitonita elegans* では、大小 2 種類の共生生物が認められた(図 2-C)。小さい方は上述の共生バ

クテリアで、大きい方は球形(直径 $5\sim 8 \mu\text{m}$)で黄色の共生藻類である。

共生バクテリアの数は種によって違いがみられる。*H. euclidis* と *E. elegans* がもっとも多数の共生バクテリアをもち、*D. truncatum* がそれらに次ぐ。*D. profunda* の共生バクテリアは一般に少ない。*S. tetras* と *Spongodiscus* sp. については、観察例が少なくはっきりしたことはいえないが、*D. truncatum* と同程度の共生バクテリアをもつと思われる。

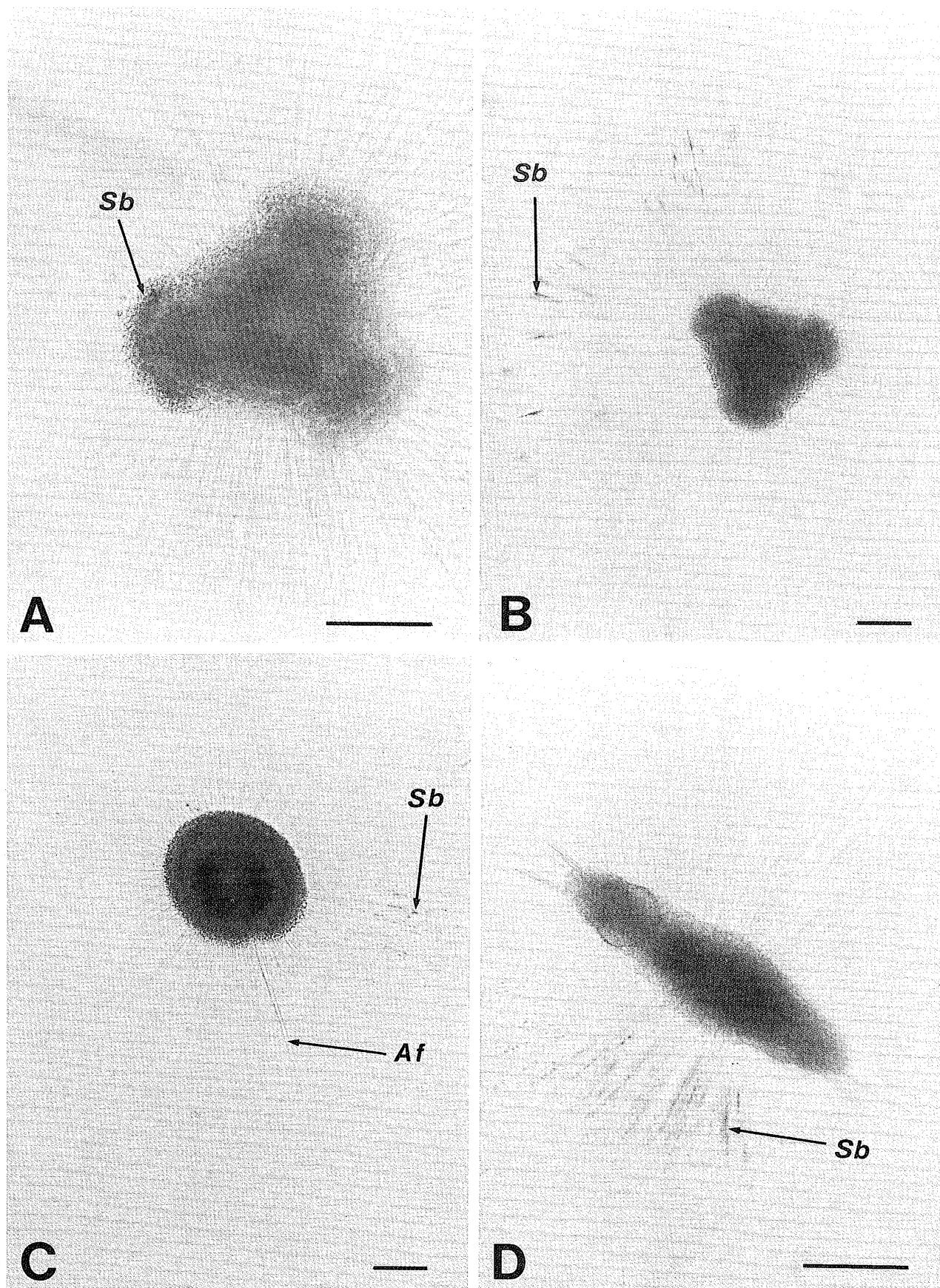
共生バクテリアは殻の周辺および軸足(axopodia)に沿って分布する(図 1, 2)。今回扱ったすべての放散虫は軸足の他にアクソフラジェルム(axoflagellum)と呼ばれる鞭状の軟体部をもつ(例えは図 1-C)が、共生バクテリアがアクソフラジェルムにみられることはない。多数の共生バクテリアをもつ *H. euclidis*, *E. elegans*, *D. truncatum* では、一部の軸足に比較的均質にみられる場合(図 1-C, D, 図 2-A)や軸足の先端など特定の場所に濃集する場合(図 1-B)などいくつかの分布様式が認められた。少数の共生バクテリアしかもたない *D. profunda* では、共生バクテリアは殻の周辺や軸足にまばらにみられるだけであった。共生バクテリアは、放散虫の原形質流動により軸足の基部から先端部へ、またはその逆向きに移動する。この運動は、今回扱ったすべての種で認められた。

放散虫は、軸足を急速に収縮させて浮遊微小物体を捕獲するが、共生バクテリアを多数もつ軸足は、捕獲動作に参加しない。すなわち、共生バクテリアをもつ軸足ともたない軸足がある場合、放散虫はもたない軸足のみを収縮させて浮遊物体を捕獲する。

E. elegans の共生藻類は、軸足やアクソフラジェルムにはみられず、殻表面近くに付着している。放散虫殻の表面積に比例して、大きい個体ほど多数の共生藻類をもつ。共生藻類には共生バクテリアにみられるような運動性は確認されていない。

飼育実験による観察

1) 共生生物の数と分布様式の変化



飼育した *D. truncatum* 4 個体の殻サイズ、軸足の長さ、共生バクテリアの数についての計測および観察結果を図 3 の A～D に示す。これらの個体は塩分濃度 35‰ の飼育海水中で 28°C に保って飼育された。いずれの個体も 20 日間程度生存し、飼育管内で 85～90 μm の殻の成長を記録した。軸足の長さの変化については個体間で大きな差は認められなかった。すなわち、すべての個体において、軸足は生存期間をつうじて長い状態が維持され、生存期間の末期に短くなかった。共生バクテリアの数に関しては、個体 A では、生存期間をつうじて多い状態がよく維持されていたのに対し、個体 D では飼育期間の初期にのみ共生バクテリアが認められた。また、個体 B, C では、観察する日によって共生バクテリアがみられたり、みられなかったりした。このように、共生バクテリアの数やその時間的な変化については個体ごとの変異が大きい。

共生バクテリアは数だけでなく、分布場所についてもしばしば変化が認められた。同一個体の *H. euclidis* について、飼育開始後 1 日目の午後 3 時および 3 日目午後 8 時の状態をそれぞれ図 2-A, 図 2-B に示す。1 日目には多数の共生バクテリアが一部の軸足に沿って密に分布していたが、3 日目には殻表面近くに濃集していた。

2) 共生バクテリアの偏在分布

放散虫の軸足には共生バクテリアをもつものともないものがあることは先に述べた。飼育個体では、一般に共生バクテリアをもつ軸足が特定の場所に偏在することが明らかになった。例えば、

特定の腕付近からのびる軸足の先端に濃集する場合（図 1-B）や平板状の殻の片側からのびる軸足に濃集する場合（図 1-D）が認められた。いずれの場合でも、共生バクテリアは常に飼育ガラス管の底面（すなわち光源）に近い軸足に偏在した。この現象は多数の共生バクテリアをもつ *H. euclidis* と *D. truncatum* で確認されている。

3) *Euchitonita elegans* にみられる 2 種類の共生生物

前述したように、*E. elegans* は大小 2 種類の共生生物、すなわち小型（直径 1.5 μm 以下）の共生バクテリアと大型（直径 5～8 μm）の共生藻類をもつ。図 2-C には飼育実験開始の翌日（1 日目）の、図 2-D には同一個体の 2 日目の状態を示す。1 日目には、共生バクテリアと共生藻類がともにみられたが、2 日目になると共生藻類がまったくみられず、共生バクテリアが殻の周囲に集まっていた。2 日目以降、この個体には軸足が観察されなかったので、2 日目の時点でこの個体は衰弱していたかあるいはすでに死亡していたと思われる。このように *E. elegans* では、2 種類の共生生物は放散虫とのつながりの強さに違いがあることが判明した。なお、2 日目の飼育ガラス管の底には共生藻類に同定される球状体が認められた。

考 察

共生バクテリアの役割と放散虫の光感知機能

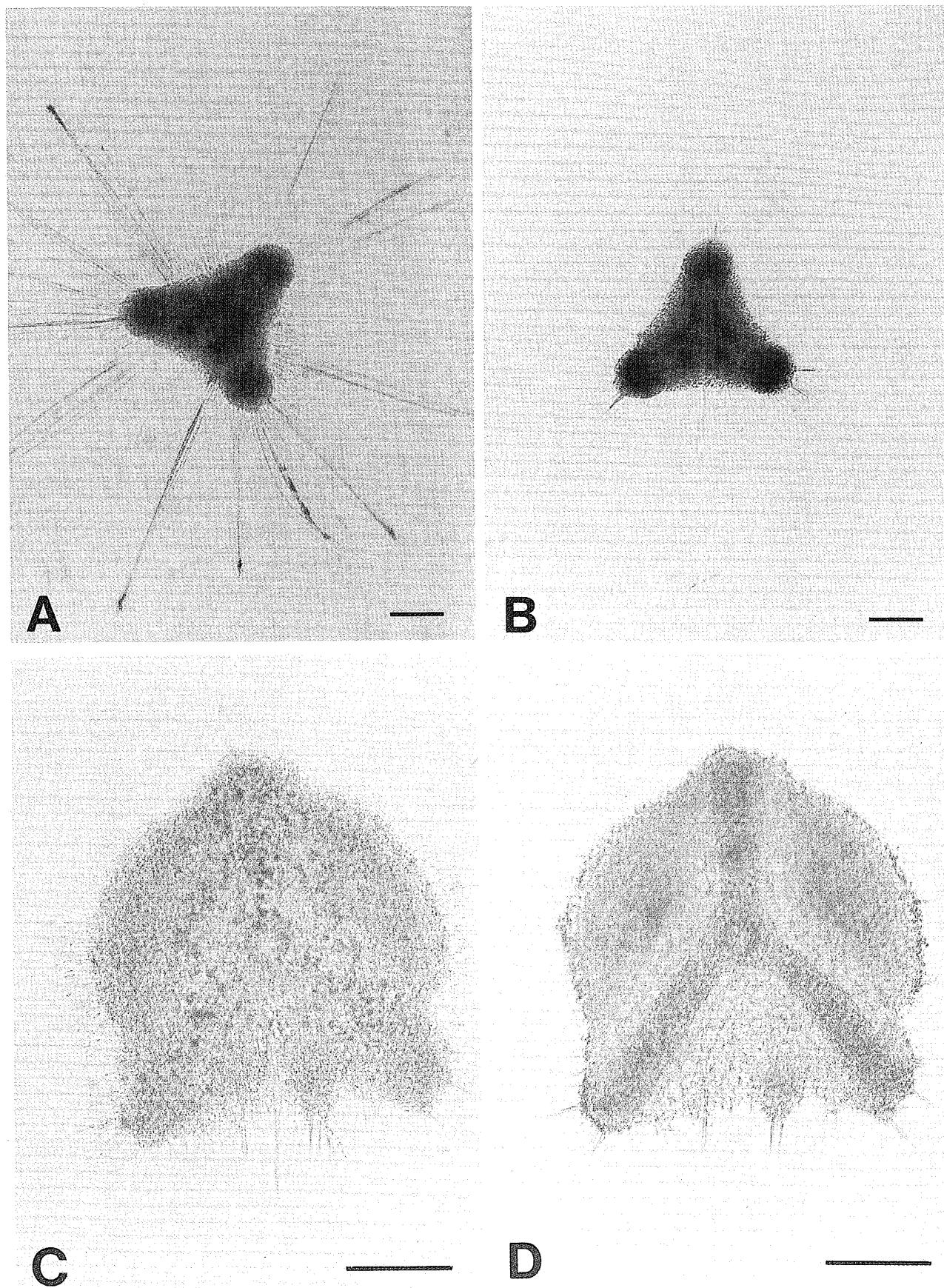
共生バクテリアは放散虫の殻の周辺や軸足に沿って、いくつかの分布様式をとることが観察された。また飼育実験からは、観察する日時によっ

図 1. 放散虫の光学顕微鏡写真。スケールバーは 100 μm.

- A; *Dictyocoryne truncatum*. 1 本の腕の表面に共生バクテリア (Sb) が濃集している。
- B; *Dictyocoryne truncatum*. 1 本の腕からのびる軸足の先端に共生バクテリア (Sb) の濃集部がみられる。
- C; *Spongodiscus* sp. 一部の軸足に共生バクテリア (Sb) が分布する。
- Af: アクソフラジェルム。D; *Hymeniastrum euclidis*. 殻の片側からのびる軸足に沿って共生バクテリア (Sb) が分布する。

Fig. 1. Photomicroscopy of radiolarians. Scale bar is 100 μm.

- A; *Dictyocoryne truncatum*. Symbiotic bacteria (Sb) are concentrated on one arm.
- B; *Dictyocoryne truncatum*. Clumps of symbiotic bacteria (Sb) are located at the end of axopodia which extend from one arm.
- C; *Spongodiscus* sp. Symbiotic bacteria (Sb) are distributed in some axopodia.
- D; *Hymeniastrum euclidis*. Symbiotic bacteria (Sb) are distributed along axopodia which extend from one side of the discoidal shell.



て共生バクテリアの数や分布場所が変化していることが確認された。Anderson (1983) は、共生藻類が明るい状態では放散虫から離れたところに、暗い状態では放散虫の近傍に分布するという観察結果を報告している。今回の飼育実験から、共生バクテリアは明るい状態でも軸足や放散虫の殻周辺にみられない場合があることが明らかになった。このようなとき共生バクテリアは放散虫の細胞深部に移動しているものと考えられる。共生藻類と共生バクテリアとでは、明暗の日周期に関係する分布様式の変化に違いがあるのかもしれない。今後、特定の放散虫個体について共生バクテリアの分布を連続的に観察することにより、分布様式の変化になんらかの規則性があるのかどうかを明らかにする必要がある。

多数の共生バクテリアをもつ種では、共生バクテリアが光源に近い軸足に偏在することが飼育実験で観察された。共生藻類が光合成をおこない、その生成物が放散虫に引き渡されていることは実験的に確かめられている (Anderson *et al.*, 1983b など)。しかし、共生バクテリアの役割についてはまだよくわかっていない。今回の観察事実は、生態的な面から共生バクテリアが光合成バクテリアであることを強く示唆している。共生バクテリアの偏在分布は、放散虫が光合成效率を高めるために共生バクテリアをよく光の当たる場所へ運んだ結果であると解釈できる。放散虫は、原形質流動によって共生バクテリアを移動させながら、効果的に光合成生成物を摂取しているのであろう。放散虫が共生バクテリアを光の当たる場所に移動させていることから、放散虫は光のくる向きを感じているといえる。放散虫自身が、光を感知する

装置をもっているのか、共生バクテリアからだされるなんらかの信号によって光のくる向きがわかるのかは興味ある問題である。

共生生物の共生形式

Euchitonita elegans の飼育実験の結果、共生藻類と共生バクテリアは、放散虫とのつながりの強さにおいて差があることが明らかになった。放散虫が衰弱するか死亡すると共生藻類は放散虫の表面から離れてしまうが、共生バクテリアは放散虫の軟体部に留まっている。このことは、共生藻類は放散虫の表面に付着して、いわゆる外部共生の形式をとっていることを示している。一方、共生バクテリアは放散虫の原形質流動によって移動することからもわかるように、放散虫の細胞内で内部共生している。このような共生形式の違いは、共生生物の機能的な役割とも関連があると予想される。2種類の共生生物が放散虫の成長のどの段階で、またどういう順序で共生関係を結ぶのかを知ることは、放散虫の個体発生における生理機能の発展を解明する手がかりとなる可能性がある。

放散虫を分類する際の指標としての共生生物

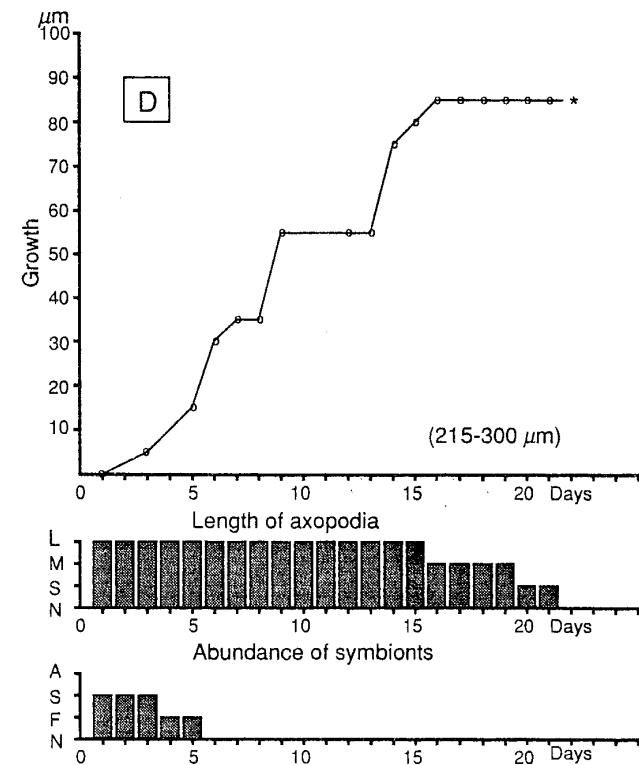
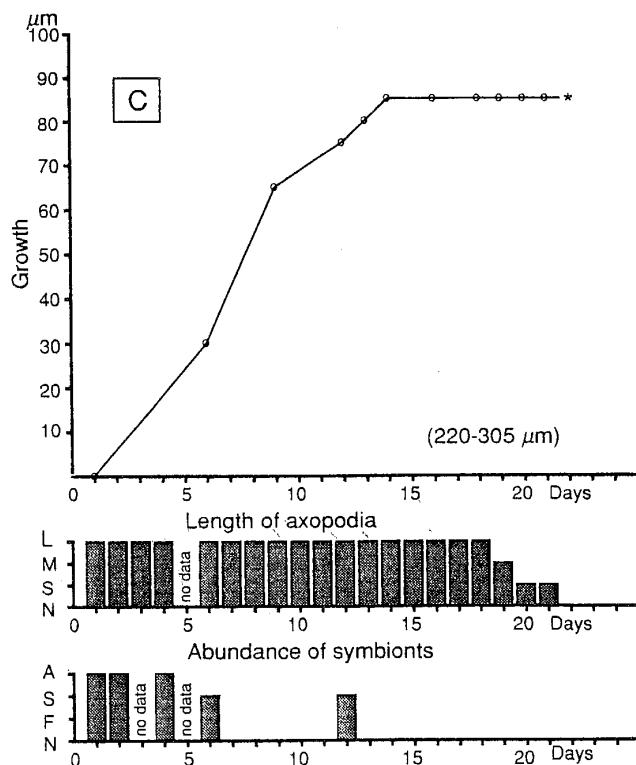
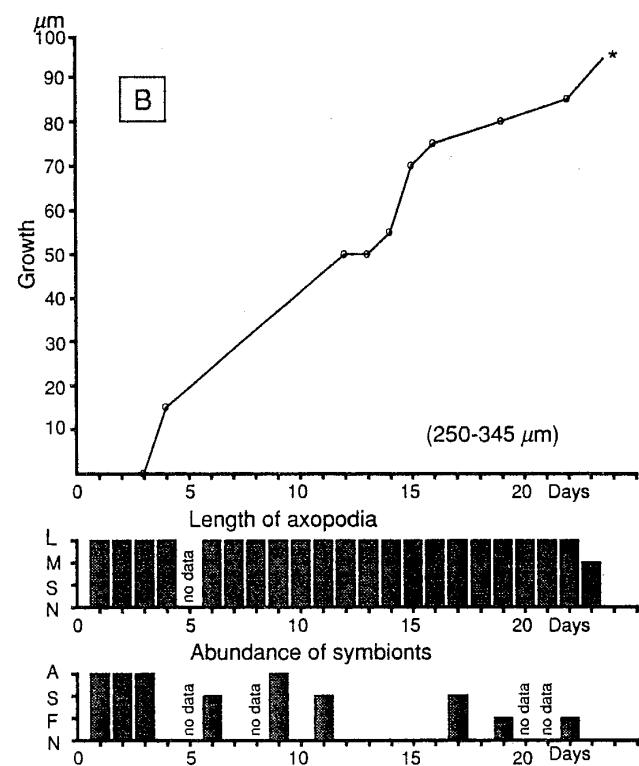
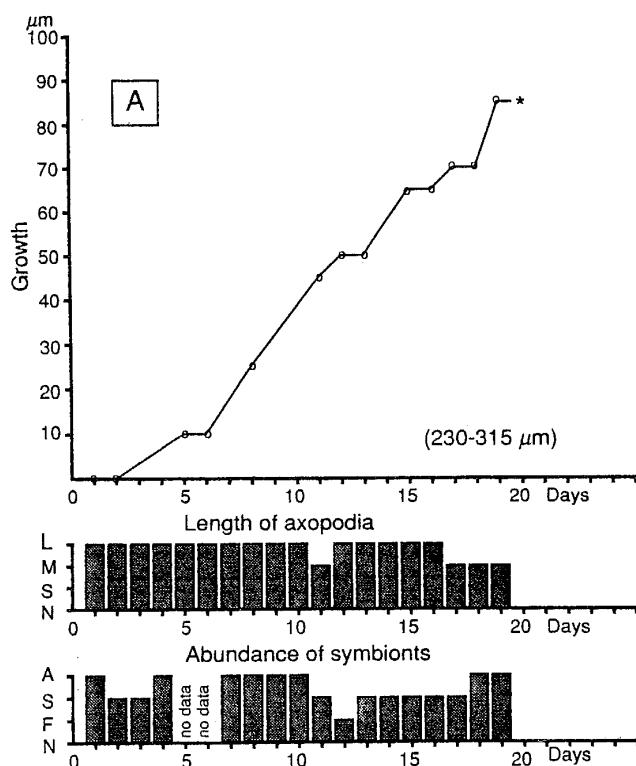
光学顕微鏡による観察の結果、Spongodiscidae科のすべての種は共通して共生バクテリアをもち、Porodiscidae科の *E. elegans* は、共生バクテリアとともに共生藻類がみられることが明らかになった。これらの2科は、もともと殻形態の特徴によって定義されたが、科ごとに光学顕微鏡で観察される共生生物の種類に関して共通性がみられるることは興味深い。しかし、超薄片の電子顕微鏡観察から *D. truncatum* は中心囊に共生藻類と

図2. 放散虫の光学顕微鏡写真。スケールバーは 100 μm。

A-B; *Hymenialastrum euclidis*. A. 共生バクテリアは軸足に沿ってみられる (1日目午後3時00分). B. 共生バクテリアは殻表面に濃集している (3日目午後8時00分).
C-D; *Euchitonita elegans*. C. 共生藻類 (黄色) が殻の表面に、共生バクテリア (赤褐色) が軸足にみられる (1日目午後0時30分). D. 共生バクテリアだけが殻の周辺にみられる (2日目午後3時10分).

Fig. 2. Photomicroscopy of radiolarians. Scale bar is 100 μm.

A-B. *Hymenialastrum euclidis*. A. Symbiotic bacteria are along some axopodia (day 1, P. M. 3:00). B. Symbiotic bacteria are near the shell surface (day 3, P. M. 8:00). C-D. *Euchitonita elegans*. C. Symbiotic algae (yellow) are near the shell surface, while symbiotic bacteria (reddish brown) are in the axopodia (day 1, P. M. 0:30). D. Only symbiotic bacteria are near the margin of the shell (day 2, P. M. 3:10).



バクテリアをもつことが知られており (Anderson and Matsuoka, 1992), 他の放散虫についても細胞深部にどのような共生生物がみられるのかを明らかにする必要がある。放散虫-共生生物の生理的・生態的な相互作用は放散虫の殻形成とも何らかの関係があるものと予想され, 形態に基づく分類に生物学的基礎を与える一つの方法として, 放散虫の高次分類群ごとにどのような生物が共生関係にあるのかを整理する必要があろう。

Dictyocoryne 属に属する *D. truncatum* と *D. profunda* は, ともに共生バクテリアをもつが, その数は両者で異なる。一般に, *D. truncatum* は多数の共生バクテリアをもち, しばしば軸足に共生バクテリアの濃集部がみられる。一方, *D. profunda* は少数の共生バクテリアしかもたず, 共生バクテリアの濃集部は観察されない。共生バクテリアの機能として光合成があることを考えると, *D. profunda* は *D. truncatum* ほど共生バクテリアによる光合成生成物に依存していない可能性がある。両種は殻形態に共通する性質が多く, 系統的には最近種分化したものと予想される。共生生物の数の違いが種分化の結果であるのか, 原因の一部に関連していたのかどうかはわからないが, 完全浮遊性生物の種分化過程を考える場合, 共生生物の役割にも目を向ける必要がある。ここでは *Dictyocoryne* 属 2 種を例にあげて共生生物の数の差異について述べたが, 共生生物の分布場所についても種ごとに特徴があり, 共生生物に関する情報は放散虫の近似種を識別する際の指標として

有効である。

おわりに

放散虫と共生生物とのかかり合いを観察することは, 生物としての放散虫を理解するうえでユニークな視点が得られる。今回示した放散虫の光感知機能についての考察は, その一例である。しかし, 光学顕微鏡での観察だけでは限界があり, 可能性の指摘や検討課題の提示にとどまったところも多い。今後, さらに他の手法を用いて総合的に共生関係の実態を明らかにしていく必要がある。これまで, 放散虫の共生現象の研究は, 共生藻類についての検討がほとんどであった。共生生物としてバクテリアも重要な要素であり, 今後の研究が望まれる。

謝 辞

ニューヨークのコロンビア大学ラモント・ドハティ地質研究所のロジャー・アンダーソン博士からは, 放散虫の生物学について数々のご教示をいただきとともに, 飼育実験装置を使用させていただいた。ポール・ベネット氏からは, バルバドス島で放散虫の飼育実験の手ほどきを受けた。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

Anderson, O. R., 1976: A cytoplasmic fine-structure

図 3. 飼育した *Dictyocoryne truncatum* の成長曲線と飼育期間中の軸足の長さおよび共生バクテリアの数の変化。

殻のサイズは, 三角形の殻の底辺と腕の先端までの距離の最大値を採用した。成長曲線の末端の星印 (★) は飼育放散虫の死亡を表す。殻サイズの初期値と最終値を括弧内に示す。軸足の長さおよび共生生物の数を表す棒グラフの記号は以下のとおりである。L (長), M (中), S (短), N (無), A (多数), S (中), F (少數)。

Fig. 3. Growth curves and changes in length of axopodia and abundance of symbiotic bacteria for four specimens of laboratory-cultured *Dictyocoryne truncatum*. The measured dimension of skeletal size is given as the largest value among three values of the distance of a baseline and arm apex of a triangular shell. The initial and final sizes are given in parentheses. The star (★) at the end of the growth curves indicates the death of the organisms. The letters, L, M, S, and N in the length of axopodia represent long, medium, short, and none. The letters, A, S, F, and N indicating abundance of symbionts are respectively abundance, several, few, and none.

- study of two spumellarian Radiolaria and their symbionts. *Mar. Micropaleontol.*, **1**, 81–99.
- _____, 1978: Fine structure of a symbiont-bearing colonial radiolarian *Collospshaera globularis* and ^{14}C -isotopic evidence for assimilation of organic substances from its zooxanthellae. *J. Ultrastruct. Res.*, **62**, 181–189.
- _____, 1983: Radiolaria. Springer Verlag, New York, 365pp.
- _____, Bennett, P., Angel, D. and Bryan, M., 1989 a: Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology: 2. Trophic activity and symbiont primary productivity of *Spongaster tetras tetras* with comparative data on predatory activity of some Nassellarida. *Mar. Micropaleontol.*, **14**, 267–273.
- _____, _____, and Bryan, M., 1989b: Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology: 3. Effects of temperature, salinity and light intensity on the growth and survival of *Spongaster tetras tetras* maintained in laboratory culture. *Mar. Micropaleontol.*, **14**, 275–282.
- _____, and Matsuoka, A., 1992: Endocyttoplasmic microalgae and bacteroids within the central capsule of the radiolarian *Dictyocoryne truncatum*. *Symbiosis*, **12**, 237–247.
- _____, Swanberg, N. R., and Bennett, P., 1983a: Fine structure of yellow-brown symbionts (Prymnesiida) in solitary radiolaria and their comparison with similar acantharian symbionts. *J. Protozool.*, **30**, 718–722.
- _____, _____, and _____, 1983b: Assimilation of symbiont-derived photosynthates in some solitary and colonial radiolaria. *Mar. Biol.*, **77**, 265–269.
- _____, _____, and _____, 1985: Laboratory studies of the ecological significance of host-algal nutritional associations in solitary and colonial radiolaria. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **65**, 263–272.
- Cachon, M. and Caram, B., 1979: A symbiotic green alga, *Pedimonas symbiotica* sp. nov. (Prasinophyceae), in the radiolarian *Thalassolampe margarodae*. *Phycologiae*, **18**, 177–184.
- Huxley, T. H., 1851: Zoological notes and observations made on board H. M. S. Rattlesnake. III. Upon *Thalassicolla*, a new zoophyte. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 2, vol. 8, no. 48, 433–442.