

後期白亜紀ハコエビ *Linuparus japonicus* NAGA0 の 頭胸甲外皮の微細構造

小島, 郁生
国立科学博物館

福田, 芳生
千葉県衛生研究所

棚部, 一成
九州大学理学部

宮内, 敏哉
北方自然史研究メンバー

他

<https://doi.org/10.15017/4495931>

出版情報 : 九州大学理学部研究報告. 地質学. 13 (2), pp.277-283, 1980-02-29. Faculty of Sciences, Kyushu University

バージョン :

権利関係 :

後期白亜紀ハコエビ *Linuparus japonicus* NAGAO の
頭胸甲外皮の微細構造

小畠 郁生・福田 芳生・棚部 一成
宮内 敏哉・蟹江 康光

Integument Microstructure of Cephalothorax in *Linuparus*
japonicus NAGAO (a Late Cretaceous Crustacea)

Ikuwo OBATA, Yoshio FUKUDA, Kazushige TANABE,
Toshiya MIYAUCHI and Yasumitsu KANIE

Abstract

The microstructure of integument of cephalothorax in the late Cretaceous lobster, *Linuparus japonicus* NAGAO is described on the basis of scanning electron microscope study of the well-preserved specimen from the Middle Campanian of Hokkaido.

The integument of cephalothorax is composed of three different layers such as epicuticle, endocuticle, and membranous layer, in descending order (Fig. 3).

Numerous elliptical and circular tubercles are densely distributed on the surface of epicuticle (Pl. 17, Figs. 1-2). Each tubercle, about 100 to 120 μm in diameter, has a shallow hollow in a central part, which is connected with a cylinder-like pore in the endocuticle (Pl. 17, Fig. 3). Within a central pore of some tubercles projections of irregular crystals frequently occur (Pl. 17, Figs. 5-6). They might be a product of diagenetic replacement of exotic material, because such projections have not yet been found in the modern Decapoda (FUKUDA, *in press*).

The endocuticle is thickest (about 80%) among the three layers of integument. It is characterized by multi-layered lamellae. Each lamella, about 10 μm thick, is made up of numerous alternating thicker and thinner calcareous fibrils (Pl. 18, Figs. 1-2). These fibrils have a concentric structure, being arranged obliquely to each lamellar plane. Many small pore canals of about 1 μm diameter with the same trend with the central pore are running through the endocuticle (Pl. 18, Figs. 3-4). Similar structural features of endocuticle have been recognized in the two Mesozoic lobsters, *Eryma stricklandi* and *Hoploparia longimana* by NEVILLE and BERG (1971) and DALINGWATER (1977), and also in the late Pleistocene Brachyura, *Nurusia japonica* (Pl. 18, Figs. 5-6).

The density of pore canals within the cephalothorax in the present species is much lower than that within the walking legs and the abdomen in *H. longimana*, studied by DALINGWATER (1977). Taking this fact and YANO's (1974) biochemical study of the integument in modern brachyurid species into account, it is suggested that the density of pore canals within the integument in the Decapoda is probably related to the tropism of animals in life.

石灰化の機構や組織レベルでの進化を考察する上で、きわめて重要と思われる。しかし、化石種についての研究は、十脚目長尾類を例にとっても、わずかに NEVILLE and BERG (1971) や DALINGWATER (1977) があるにすぎず、現生種での多くの研究 (TRAVIS, 1963; YANO and KOBAYASHI, 1969; KÜMMEL *et al.*, 1975; GREEN and NEFF, 1972; DANNELL, 1973; MUTVEI, 1974; DALINGWATER, 1975; GUBB, 1975 など) に比べ著しく遅れている。

日本の白亜系のエゾ層群, 久慈層群, 和泉層群などからは, しばしば保存のよいイセエビ科 (Palinuridae) の *Linuparus* 数種を産出することが知られていた (NAGAO, 1931; 佐伯, 1931; 今泉, 1978) が, それらの外皮の微細構造については未研究であった。

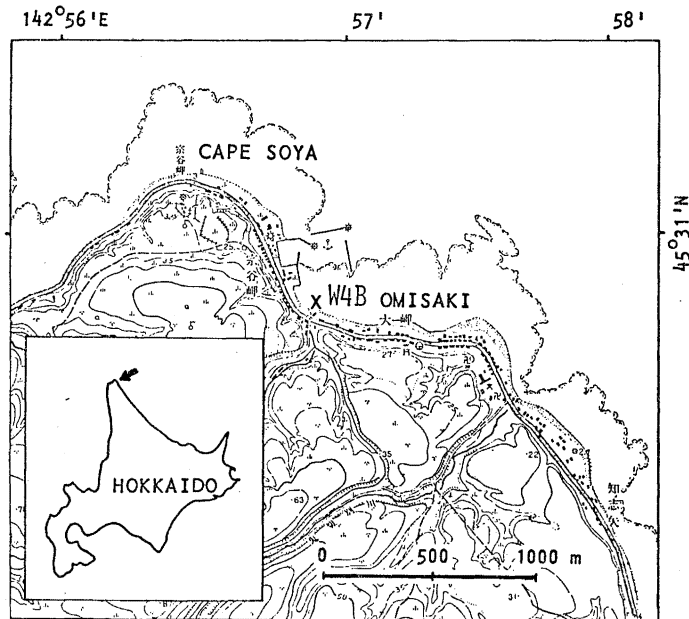
最近, 著者らは, 北海道の上部白亜系から採集した保存のよい *Linuparus japonicus* NAGAO 一頭体の頭胸甲外皮の微細構造を検討する機会を得た。その結果, いくつかの興味ある事実が判明したので, ここに報告する。

II. 標本の産出層位と外部形態

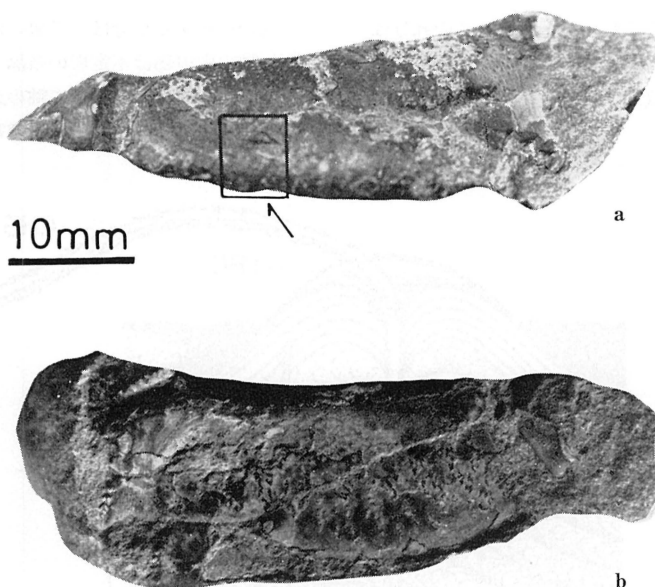
Linuparus japonicus NAGAO (1931, p. 207-214, pl. 14) は, 甲殻綱, 軟甲亜綱, 十脚目, 長尾族のイセエビ科に属し, 現生のハコエビ, *L. trigonus* (von

SIEBOLD) に近縁と考えられている (佐伯, 1931)。観察に供した標本は, 宮内敏哉が北海道稚内市, 宗谷岬の東側, 大岬港付近の海岸にあった石灰質ノジュール転石から採集し, そのコレクションになっている。標本の産地付近 (第1図, W4B地点) には, 大岬港改修工事に伴って掘り出された上部白亜系大岬層 (小山内ほか, 1959) の砂岩泥岩互層が露出し, その中の石灰質ノジュールより次の化石を産出した (*印は多産)。 *Inoceramus* (*Sphenoceramus*) *schmidti* MICHAEL*, *I. (S.) sachalinensis* SOKOLOV*, *I. (Cataceramus)* cf. *balticus* BÖHM (以上二枚貝), *Eutrephoceras* (?) sp. (オウムガイ類), *Neophylloceras subramosum* SPATH, *Phyllophyceras ezoense* (YOKOYAMA), *Damesites* sp.*, *Kitchinites* (*Neopuzosia*) *ishikawai* (JIMBO), *Anapachydiscus* (?) sp., *Eupachydiscus* (?) sp., * *Canadoceras* (?) sp.*, *Menuites* sp., *Tetragonites* sp.*, *Gaudryceras striatum* (JIMBO)* (以上アンモナイト), *Nipponaster hokkaidoensis* LAMBERT* (ウニ)。これらの化石内容から, *L. japonicus* を産した地層の時代は, カンパニアン中期に対比される。なお, 松本・小原 (1971) も, 産地付近の地層から同様のカンパニアン中期を示す化石を報告している。

L. japonicus は, 淡褐色のよく固結したシルト質



第1図 化石産地位置図
Fig. 1. Index map showing the fossil locality



第 2 図 *Linuparus japonicus* NAGAO の頭胸甲。

a. 右側面 (SEM 用試料の採集箇所を矢印で示す). b. 変形した腹面

Fig. 2. *Linuparus japonicus* NAGAO. MIYAUCHI collection. Only the cephalothorax is preserved. a. left side view in which the sampling area for SEM observation is indicated. b. deformed ventral view. Photos, without whitening, by FUKUDA.

ノジュール中に保存されていたもので、頭胸甲の大部分と腹部の第 1 および第 2 節の甲の一部が残されているが、触角や付属肢は保存されていない。電顕用試料の採集箇所を示した標本の写真を第 2 図に示す。

外皮は全体に鈍い光沢を帯びた濃褐色を呈する。残されている頭胸甲の大きさは、前後径 58mm、腹面の最大幅 24mm、高さ 23mm である。その背面は右側から二次的な圧縮を受け、また腹面も扁平化している。その結果、断面は本来五角型のものが、三角型に変形している。腹部の外皮は緩やかな弧を描き、頭胸甲に比して変形度が少ない。第 1 腹節の最大幅は 10mm、高さは 12mm である。

頭胸甲・腹節の外皮表面は、直径 0.2mm から 1mm 前後におよぶ円型の丈の低い結節によって覆われている。それらは頭胸甲・腹節の中央部において最もよく発達し、その部分では直径 1mm 前後の大型になる。頭胸甲腹面では、長軸に対して直交する長さ 3mm 前後の低い稜と直径 0.2mm 前後の小型の結節が疎に認められる。外皮の厚さは頭胸甲背面で 0.5mm 前後と最も厚く、腹節では約 0.3mm である。

III. 研究方法

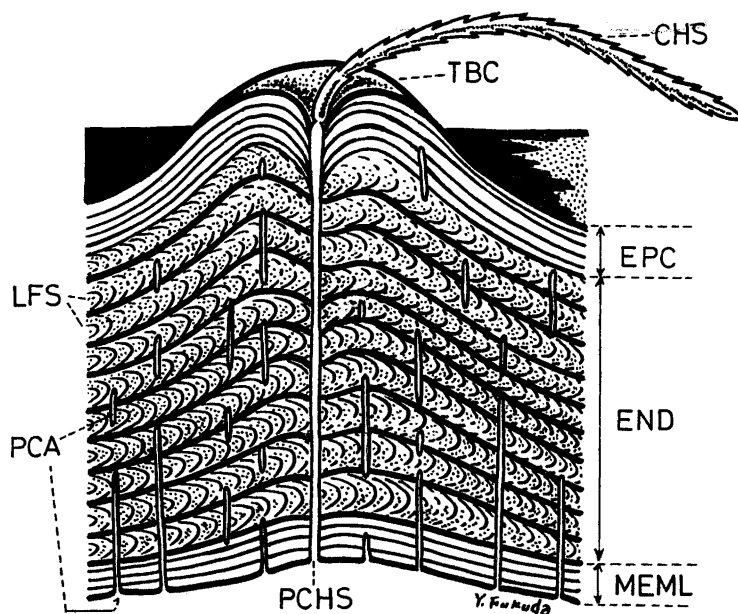
頭胸甲の微細構造を走査型電子顕微鏡によって観察するため、その側甲の一部を鋭利な鋼製針を用いて 2×3 mm の大きさに剝離し、試料とした。試料は 4% 塩酸に 1~2 分間浸漬した後、蒸留水を用いて塩酸臭が完全になくなるまで繰返し洗滌し、さらに濾紙上で乾燥させた。こうして表面をエッチングした試料をアルミ製台座に固定し、イオンコーター IB-3 型 (エイコーエンジニアリング製) を使用して 10 分間金のコーティングを施した。観察は日立製 H-450 型の走査電顕を用い、その時の加速電圧は 20KV で行った。また比較のため、合わせて房総半島成田層群上岩橋部層 (更新世後期) 産の短尾類 (*Brachyura*), *Nursia japonica* SAKAI の頭胸甲外皮の観察も行った。

IV. 観察結果

今回検討した *L. japonicus* の頭胸甲の側甲は、密に分布した長径 150 μ m、短径 120 μ m ほどの楕円形の結節と、それらの間を充填するように配列する直径 120 μ m 前後の円形の結節から構成されている (第 17 図版, 1-2 図)。おのおのの結節の中央部には円筒状の

軸を持つ浅い窪みが認められることから、この部分は他の部分に比して塩酸に腐蝕されやすいと考えられる。その軸の直径は、大型(120 μ m前後)のものでは15 μ m位と小さくなる。

軸の存在する部分は、多数の同心円状の層板からなり、軸の中央部は不定形の結晶で埋められている(第17図版, 5-6図)。そして軸の周囲には、内クチクラを構成する石灰質の針状細線維端が、高さを互いに異



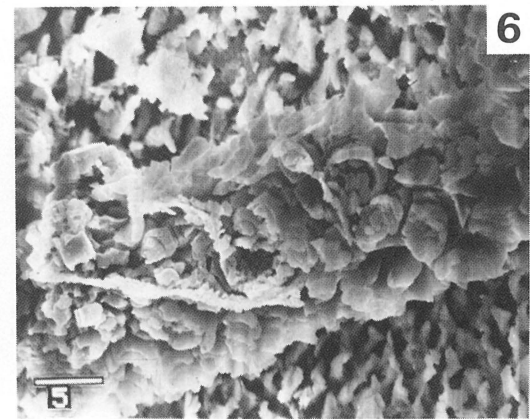
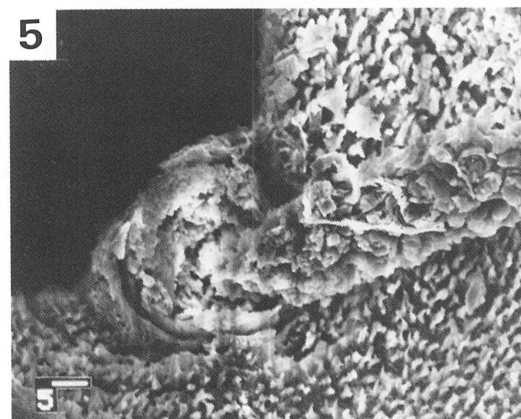
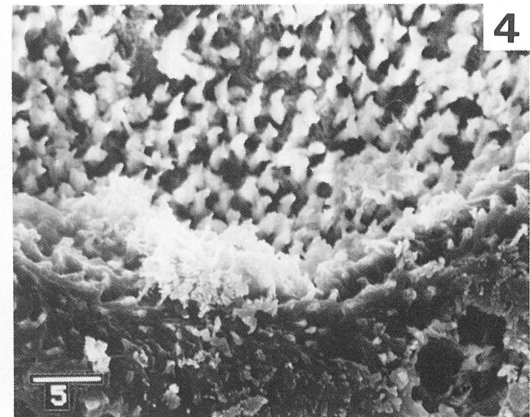
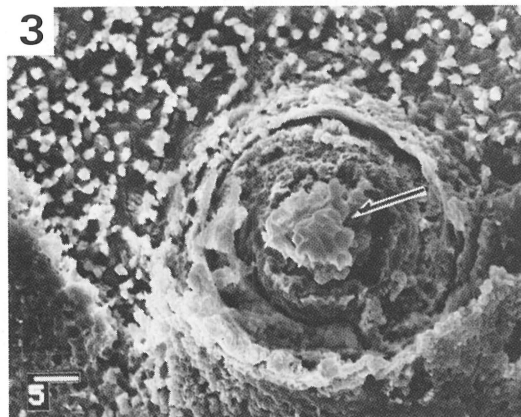
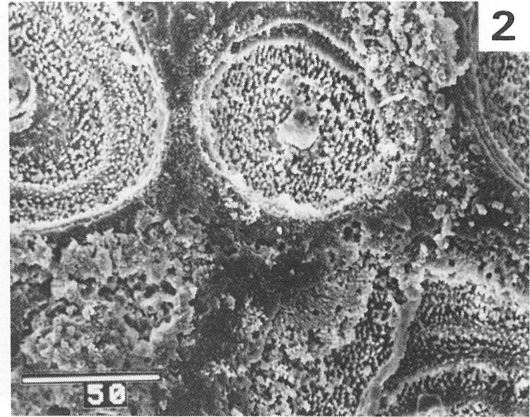
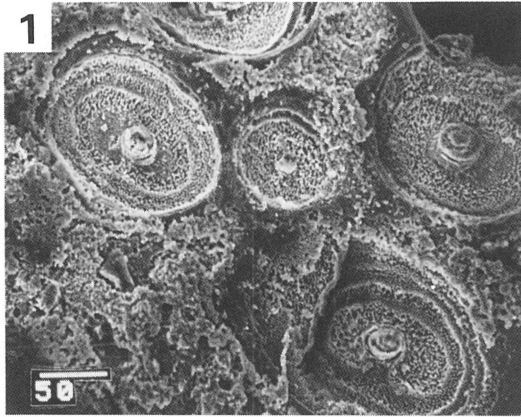
第3図 *L. japonicus* の頭胸甲外皮の内部構造模式図(横断面)
 Fig. 3. Diagram showing the internal structure of integument of cephalothorax in *L. japonicus* (cross section). CHS. chitinous setae (キチン質剛毛), EPC. epicuticle(表クチクラ), END. endocuticle(内クチクラ), MEML. membranous layer (膜層), TBC. tubercle (結節), PCHS. pore of chitinous setae (キチン質の剛毛孔), LFS. lamellar fiber system (層板状線維系), PCA. pore canal (小管). FUKUDA delin.

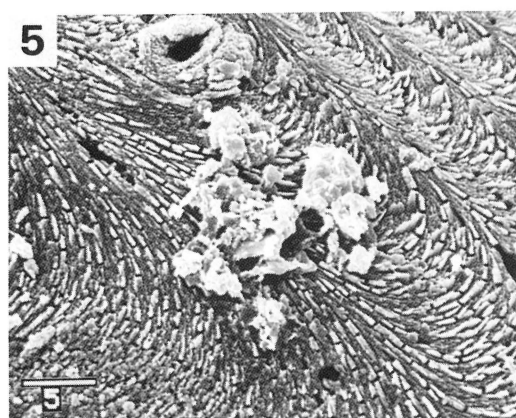
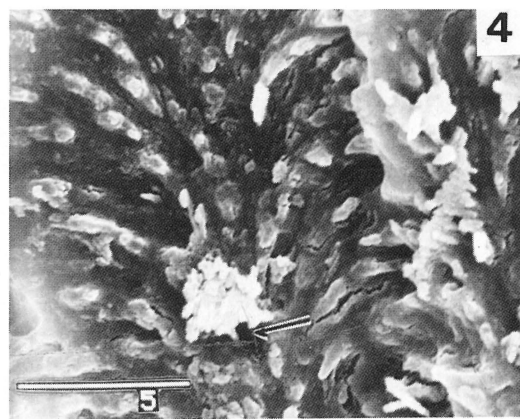
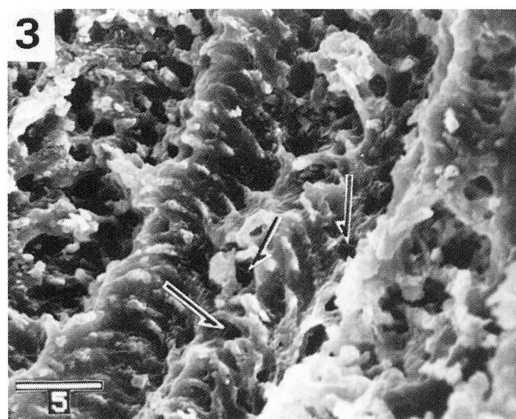
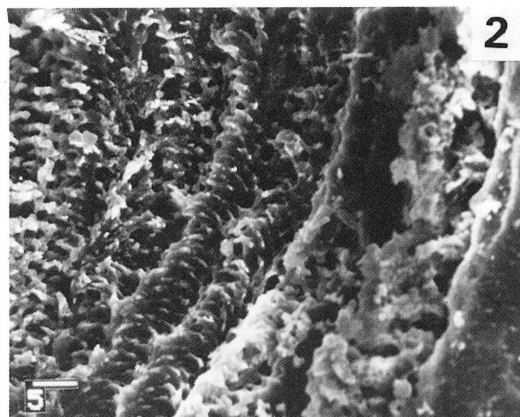
第17図版説明

SEM micrographs of the integument surface of cephalothorax in *Limulus japonicus* NAGAO. Specimen from the Middle Campanian at loc. W4B, Omisaki, Cape Soya, Hokkaido. T. MIYAUCHI coll. The preparation shown in this plate was treated for 1-2 min. with 4% hydrochloric acid. Unit of number under each bar indicates μ m.

- Figs. 1-2. Tubercles on the integument surface.
 Fig. 3. Shallow hollow, connecting with cylinder-like pore, in the central part of tubercle. Arrow points to the central part of hollow.
 Fig. 4. Concentric fibrils of the endocuticle exposed around central pore of tubercle.
 Figs. 5-6. Projection of irregular crystals within the central pore of tubercle. The crystals might be the product of diagenetic replacement of exotic material.

Photos, by FUKUDA, under 20KV for an acceleration voltage.





小島郁生ほか：ハコエビの頭胸甲外皮の微細構造

にしながら同心円状に存在する(同図版, 4 図)。一部の軸には、長さ 50 μ m 前後の円形の断面を持つ突起を備えたものが認められるが、それは上述の放射状に配列した不定形結晶によって構成されている(同図版, 6 図)。この突起は、一見甲表面にキチン質の剛毛が残存していたことを暗示するが、現生の長尾類の剛毛には、そのような構造は知られていない(福田, 1980)。

結節中央部の軸構造は、外皮表面に開口していた小孔の痕跡であり、化石化の過程で外部から侵入した異物が結晶化したために酸による腐蝕からまぬがれて保存されたものと思われる。DALINGWATER (1977) は、下部白亜系(アルビアン)の Cambridge Greensand から得た長尾類 *Hoploparia longimana* (SOWERBY) の外皮の小孔内に、類似の不規則な海緑石結晶の存在を認めている。

結節の下層には、外皮の80%以上を占める内クテクラが存在する。それらは 45° 前後の傾きで弧を描いて延びる石灰質の細線維からなり、厚さ 10 μ m 前後の線維密度の高い部分と低い部分が交互に配列した層状構造を持つ(第18図版, 1-2 図)。同様の層状構造は、ジュラ紀の Trichelida 亜目 Proherpochelida 族の *Eryma stricklandi* (NEVILLE and BERG, 1971) や *H. longimana* (DALINGWATER, 1977) に確認されており、さらに上部更新統上岩橋部層産の *N. japonica* の頭胸甲内クテクラ中にも明瞭に識別できる(第18図版, 5-6 図)。*L. japonicus* の各層板の細線維の間質は、均一無構造な物質で構成されている。細線維の間には、外皮表面に対し垂直に走る直径 1 μ m 前後の小孔が認められる(第18図版, 3-4 図中矢印で示す)。同様の小孔は、NEVILLE and BERG (1971), DALINGWATER (1977) により *E. strick-*

landi, *H. longimana* の内クテクラに報告されており、また *N. japonica* (第18図版, 5-6 図) にも認められる。

以上の観察結果に基づいて復元された *L. japonicus* の外皮構造の模式図を第3図に示す。

V. 考 察

上述の観察結果に基づき、*L. japonicus* の頭胸甲の微細構造を、化石および現生甲殻類についての研究成果と比較しつつ考察する。

矢野(1977)によれば、現生のエビ・カニ類の頭胸甲外皮の最外層を構成する外クテクラは、内クテクラに比べて石灰化の程度が低いという。本研究により、*L. japonicus* の結節は、他の部分より塩酸によって腐蝕されやすいことがわかったが、このことは本種の外皮層内での石灰化の不均一性を示しているものと考えられる。この事実と矢野(1977)の研究成果を合わせると、おそらく *L. japonicus* の結節の大部分は外クテクラに相当するものと思われる。

観察結果から、本種の外皮の内クテクラには、他のグループである *E. stricklandi* (NEVILLE and BERG, 1971) や *H. longimana* (DALINGWATER, 1977) と同様、石灰質細線維からなる層板構造が認められた。このことから、外皮内クテクラの層板構造は十脚目全般に認められる特徴と推定され、NEVILLE (1975) が指摘したような試料作成時の変形による結晶配列の変化や続成作用によるものとは考えにくい。現生の多くの甲殻類の外皮にも同様な層板構造が認められており、それは内クテクラを構成する石灰質の細線維間の微細構造の違いによって形成されることがわかっている(TRAVIS, 1963; YANO and KOBAYASHI,

第 18 図 版 説 明

SEM micrographs of the integument internal structure of cephalothorax in *Linuparus japonicus* NAGAO (Figs. 1-4) and *Nursia japonica* SAKAI (Figs. 5-6). Figs. 1-4: same specimen with Plate 1. Figs. 5-6: specimen from the Upper Pleistocene Kamiiwahashi Member of the Narita Group in Boso Peninsula. Y. FUKUDA coll. Same preparation, as in Plate 17. Unit of number under each bar indicates μ m.

Figs. 1-2. Cross section of the integument showing lamellar structure of endocuticle.

Figs. 3-4. Pore canals (arrows) in lamellar fiber system of the cross-sectioned endocuticle.

Figs. 5-6. Concentric fiber system and pore canals (arrows) in the endocuticle.

Photos, by FUKUDA, under 20KV for an acceleration voltage.

1969; KÜMMEL *et al.*, 1970; GREEN and NEFF, 1972; DANNELL, 1973; MUTVEI, 1974; DALINGWATER, 1975; GUBB, 1975), この細線維は, 甲殻類が生息時, コラーゲン様の微細な線維の周囲に石灰分を沈着させることによって形成されると考えられている (TRAVIS, 1963, 1965; YANO, 1975).

本種の各層板の細線維間質は, 均一無構造な物質で充填されているが, 類似の物質は DALINGWATER (1977) により *H. longimana* にも報告されている。彼によれば, それは炭酸燐灰石よりなり, おそらく化石化の過程で石灰分を含有したキチン質から置換したとしている。このような統成作用によるキチンから炭酸燐灰石への変化は, 北海道産白亜紀アンモナイトの顎器にも認められている (蟹江ほか, 1978; TANABE *et al.*, *in press*).

本の種内クチクラ細線維間に存在する小孔は, *E. stricklandi*, *H. longimana* (NEVILLE and BERG, 1971; DALINGWATER, 1977) や更新世の *N. japonica* にも認められることは, すでに述べた。さらに今泉 (1967) は, 現生の短尾類, エンコウガニ (*Carcinoplax longimanus* (DE HAAN)) の頭胸甲外皮の層板中を垂直および平行に走る小孔群の存在を報告している。TRAVIS (1970) によれば, 長尾類, ザリガニ族 (*Astacura*) の一種, *Orconectes virilis* HAGEN では, 小孔群の密度は石灰化の著しい部分で, より高いことを指摘している。このことからみると, 小孔の形成は外皮の石灰化と密接な関係があると思われる。しかし, 矢野 (1974) はカニ類の外皮形成について生化学的な立場から検討し, C¹⁴ でラベルしたグルコースの挙動に基づく結果から, 層板中の小孔が物質の移動に関与していないと結論している。

本種の頭胸甲の側甲に存在する小孔の密度は, DALINGWATER (1977) による *H. longimana* の歩脚や腹節にある小孔のそれに比べて著しく低い。頭胸甲に比較して, 歩脚や腹節部は動物の運動の激しい部分に当ることから, 小孔群の密度は外皮の屈曲性と関係があることが推測される。この仮説を証明するためには, 今後現生および化石甲殻類の外皮各部の組織学および生化学的研究が必要となろう。

謝辞: 本研究をまとめるにあたり, 有益な助言と討論をしていただいた水産庁養殖研究所の矢野勲博士と九州大学農学部の中井久勝博士に厚く御礼申し上げる。

文 献

DALINGWATER, J. E. (1975): SEM observations on the cuticles of some decapod crustaceans.

Zool. Jour. Linn. Soc., **56**, 327-330.

——— (1977): Cuticular ultrastructure of a Cretaceous decapod crustacean. *Geol. Jour.*, **12**, 25-32, pls. 3-5.

DANNELL, R. (1973): The structure of the cuticle of the shore crab (L.). *Zool. Jour. Linn. Soc.*, **52**, 159-163.

福田芳生 (1980): 走査型電子顕微鏡によるイセエビの剛毛および外皮の観察. 海洋科学 (印刷中).

GREEN, J. P. and NEFF, M. R. (1972): A survey of the fine structure of the integument of the fiddler crab. *Tissue & Cell*, **4**, 137-141.

GUBB, D. (1975): A direct visualisation of heliocoidal architecture in *Carcinus maenas* and *Halocynthia papillosa* by scanning electron microscopy. *Ibid.*, **3**, 19-32.

今泉力蔵 (1967): 化石カニ類の甲殻の電子顕微鏡の研究. 甲殻類の研究, (3), 32-38, pl. 2.

——— (1978): 日本産化石甲殻類, とくに貝甲類および軟甲類の分類. p. 49, 6pls. 今泉力蔵教授業績顕彰記念会篇.

蟹江康光・棚部一成・福田芳生・平野弘道・小島郁生 (1978): 日本および樺太産後期白亜紀アンモナイトの顎器の研究予報. 地質雑, **84**, 629-631, pl. 1.

KÜMMEL, G., CLAASSEN, H. and KELLER, R. (1970): Zur Feinstruktur von Cuticula und Epidermis beim Flußkrebis *Orconectes limosus* während eines Häutungszklus. *Zeit. Zellforsch.*, **109**, 517-551.

松本達郎・小原浄之介 (1971): 北海道宗谷地域における白亜系と第三系の関係. 九大理研報 (地質), **11**, 17-34.

MUTVEI, H. (1974): SEM studies on arthropod exoskeletons. *Bull. geol. Instn. Univ. Uppsala*. [N. S.], **4**, 73-80.

NAGAO, T. (1931): Two new decapod species from the Upper Cretaceous deposits of Hokkaido, Japan. *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ.*, [4], **1**, 207-214, pl. 14.

NEVILLE, A. C. (1975): *Biology of the Arthropod Cuticle*. Springer Verlag, Berlin. 448p.

——— and BERG, C. W. (1971): Cuticle ultrastructure of Jurassic crustacean (*Eryma stricklandi*). *Palaeontology*, **14**, 201-205.

小山内照・三谷勝利・北川芳生 (1959): 5 万分の 1 地質図幅「宗谷および宗谷岬」および同説明書. 52p + 1map. 道立地下資源調査所.

佐伯二郎 (1931): 中生代リヌパルス型蝦化石の属決定問題に関する論争史及其古地理学的意義. 科学, **7**, 283-288.

TANABE, K., FUKUDA, Y., KANIE, Y. and LEHMANN, U. (1980): Rhyncholites and conchorynchs as calcified jaw elements in some Upper Cretaceous ammonites. *Lethaia* (*in press*).

TRAVIS, D. F. (1963): Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod crustacea. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **109**, 117-245.

——— (1965): The deposition of skeletal structures in the crustacea. 5. The histomorphological and histochemical changes associated with the development and calcification of the branchial exoskeleton in the cayfish, *Orconectes*

- virilis* HAGEN. *Acta Histochem.*, 20, 193-222.
- (1970): The comparative ultrastructure and organization of five calcified tissues. In SCHRAER, H. (ed.): *Biological Calcification: Cellular and Molecular Aspects*. 203-311. North-Holland Press, Amsterdam.
- 矢野 勲(1974): カニ血中に投与された Glucose-C¹⁴ の甲殻キチンへの移行について, 特に脱皮後の内クチクラ層形成時との関係. 日本水産学会誌, 40, 783-787.
- (1977): エビ, カニ類の外皮の構造と形成. 化学と生物, 15, 328-336.
- YANO, I. (1975): An electron microscopic study on the calcification of the exoskeleton in a shore crab. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 41, 1079-1082.
- and KOBAYASHI, S. (1969): Calcification and age determination in crustacea-I. Possibility of age determination in crabs on the basis of number of lamellae in cuticles. *Ibid.*, 35, 34-40, pl. 1.