化石研究会会誌

Endolith に起因するイシサンゴ (Scleractinia) の硬組織の病的構造について 一続成作用によらない微細結晶の集合構造—*

佐藤敏彦**

I. はじめに

堆積岩,および現生・化石生物の炭酸塩鉱物中の microborings については、19世紀末以降、多数の研 究があり、多くの視点からの報告がなされている。そ して endolith としては、バクテリア、菌類、藻類、 海綿等がその主な生物であり,穿孔される堆積物や, 硬組織をもつ生物の種類も多様であることはよく知ら れている (Golubic et al.,1975; Kinne, 1980 等)。そ して、これらの microborings は現生生物の硬組織の 破壊だけでなく, 化石化の過程での直接的な破壊はも ちろんのこと、とくに"micritization"等,石灰質の 硬組織の続成作用のきっかけを作るものとして重要視 され、穿孔後の続成作用についての報告も多数出され ている (Alexandersson, 1972 a,b; DiSalvo, 1969; Friedman et al., 1971 ; Golubic et al., 1975 ; James, 1974 ; Kobluk, 1977 ; Lukas, 1969 ; Margolis & Rex, 1971; Schroeder, 1972 等)。

筆者は、イシサンゴ(Scleractinia)の硬組織の観 察中、その骨格の表面、および内部に、特異な構造を もつ硬組織を認め、その構造と成因の検討、および続 成作用によってできる他の構造との比較をおこなっ た。本報告では、これらの特異な構造について記載し、 その成因を論じた。

なお,穿孔性微生物に関する術語については,主と して Golubic et al. (1975) がまとめた用法にほぼし たがっている。

microborings……穿孔性微生物の作った小孔。

endolith, endolithic organisms……ここでは, 藻類, 菌類, バクテリアで固い物質を穿孔 するものを意味する。

また, micrite, micritization の用語は人によって 意味が異なるので,引用する場合には,それぞれ ""引用符を付してある。

II. 試料と方法

A. 試料

検鏡に用いた試料は,現生のイシサンゴ (Scleractinia) の4属, Favites, Hydonophora, Alveopora, Porites であったが,このうち前二者について記載を 行った。何れも静岡県下田市須崎および爪木崎付近で 採集された標本である。

これらのイシサンゴは,隆起波蝕台の干潮線下の波 浪の入る潮だまり,あるいは波蝕台の周辺の干潮線下 3 m以浅に生育していたもので,何れも数 cm から 20 cm 位までの小群体で散在して産し,礁を形成する ものはない。生育環境に関する生態的データーはない が,イシサンゴとしては不適に近い条件下にあると思 われる。

試料は何れも群体が生育中のものであったが、群体 の一部分がすでに死んで、一部骨格の破壊が始まって いるものも検鏡した。なお、この報告中には取扱わな かったが、化石 Favites (沖積世)の試料の検討も行 い比較した。これら標本中に観察された endolithの分 類上の位置については、研磨薄片中のものについて検 討したが、同定は充分でなく、endolithic algae のあ る種と形態的に類似している。今後の検討を必要とす る。

B. 標本の処理と観察の方法

処理1:生体ポリプが付着した標本を3~4日腐敗 させ、海水で充分洗浄したのち、生体部を機械的に剝 離した。剝離が不充分なものについては、超音波洗浄 を加えた。したがって、腐敗と超音波洗浄のさいに硬 組織面に与えられた影響は、一応考慮に入れておく必 要がある。さらに一部の標本は、NaOH 1%溶液中 で、あるいは、次亜塩素酸ナトリウム2%溶液中で短 時間洗浄された。

処理2:さらに、問題の部分の有機基質の分布を検 鏡するため、上記処理1を加えた試料を、EDTA-4 Na (0.5 M, pH 7.5) 溶液中で20 秒~3 分間エッチ ングした。

Toshihiko Sato : The diseased hardtissue of the Scleractinia caused by endolithic microorganisms.

*本研究の一部に,昭和 60 年度,科学研究費補助金「総研 A,化石化機構と系統発生へのアプローチ」(課題 番号 60304014)の一部を使用させていただいた。

**信州大学教養部地学教室

これらの処理1,2のあと、各試料を何れも純水中 で軽く水洗し、自然乾燥ののち、表面および破断面に Pt-Pdを蒸着、SEMによって観察した。

また、1部試料はリゴラック(2004,70F)によっ て包埋の後、厚い研磨薄片として、endolithの形態を 光学顕微鏡で検鏡した。

Ⅲ. 観察結果

A. 骨格表面の SEM による観察

処理1を施した Favites, Hydonophora の骨格について,隔壁側面や隔壁基部 (sclerotheca)の表面に, 多数の瘤状・乳頭状,あるいはドーム状の小突起が認められた。これらの分布密度は不均一であり,標本によってもちがいがある。特定の部位に局在する傾向は認められないが,しいていえば隔壁の側面に多い。また隔壁縁辺部の本来の突起 (trabeculla の中心軸)上にも存在している (Pl. I, Fig. 2)。

これら突起の大きさは直径約5 μ m から25 μ mに 達するが、約60~70%が10数 μ m のものである。直 径の大きさは、突起の基部の直径を計測したものであ るが、突起と周辺硬組織の境界は、かなり急激にでは あるが漸移しているものが多く、ここを測定の基準と したため、厳密な計測値は得られなかった。突起の高 さは約5 μ m から20 μ m 程度であり、直径の大きさ とある程度の相関関係をもっている。しかし、突起周 辺に凹部をもつものでは高さは多様で、隔壁表面より 低いものも存在する。

これら瘤状・乳頭状突起は、周辺の sclerodermites のアラゴナイト結晶の配列のなかに、全体として不整 合的に存在している(Pl. I, Fig. 3)。周辺のアラゴナ イトに比較して微細な結晶、およびより多量の amorphous な物質(有機基質)から成っている。突起頂端部 に近いほど、結晶は微細で有機基質が多い(Pl. I, Fig. 4)。結晶の大きさは突起の先端部では、一般に、0.05 μ m~0.1 μ m、その周辺から突起基部にかけて、約 0.1~0.5 μ m である。これらのなかには有機基質中に 埋もれているものも多く、SEM 下では、突起中央近 くのものは輪郭が不明瞭になっている。ただし、これ らの微細結晶が、処理1に際して溶蝕されている可能 性はある(Pl. I, Fig. 4, 5)。

このような瘤状・乳頭状突起のほかに、一見異なっ た SEM 像を示す突起がある。すなわち、頂端部に小 孔をもち、その周辺では著しいエッジ効果が見られる 突起で、このエッジ効果は加速電圧を低くしても、白 く輝く像として捉えられる場合が多い(Pl. I, Fig. 6)。このような部分には、ほとんど微細結晶が認めら れないものがある。このような所見は、この突起が有 機物の多い薄層を主体として構成されていることを示 している。このドーム状の突起は、前述の瘤状・乳頭 状突起とこれとの中間型の突起が存在することから、 突起の最外層の形成が最初から薄かったもの、また、 処理1で腐敗させたさいに表面が欠損・溶蝕されたも のであると推定される。また、ドームにみられる微小 粒は、EDTA処理で消失することから微細な結晶粒 とみてよい。その粒子径は、頂端付近で 0.1 μm 前後 であり、その周辺では、0.2 μm 前後でさらに周辺ほ ど大きくなっている。

B. 内部構造

突起の内部構造は骨格破断面にみられる小孔の縦断 面によく示されている (Pl.II, Fig.7-9) 骨格の表 面には、突起をつくる最表層があり、厚さ3~0.5 μmでドーム状にひろがっている。その頂端部は、外 表からの所見と同様で, 微細結晶粒と有機基質から形 成されているが,周辺では結晶が大きく,外表に直角 の栅状の配列構造を示している。この最表層の内側に は、同様の構造をもつ層が重なり、数10µm~百数 10 µmの深さまで累重している。ただし、2~3層以 下はすべて、内部から続いている microborings に よって中央部を貫かれている。小孔の直径は3~4 μm である。孔壁はこれらの層状構造を反映して凹凸 のひだを作っている (Pl.II, Fig.8)。このような層 状構造の各層のひろがりは,縦断面で見ると,周辺の 正常な組織とは、ある部分では交指状交わりに、ある 部分では急激に移り変り、またある部分では漸移して おり、全体としては特異な層状構造を構築している。 すなわち,これらをまとめると,小孔周辺をとりまい て、ドーム状の層状構造からなる異常な硬組織が数 μmから20数μmの範囲にひろがり、かつ内部へ10 数 µm から百数 10 µm の間続いている。なお,これら 各層の厚さが,周辺の正常組織の生長線(層)の間隔 (厚さ)とよく類似していることは、この特異構造の 成因を考察するうえで重要である。

なお、表面観察において示されたエッジ効果の著し い突起は、最外層が薄く、小孔が表面近くまで穿孔し ているものであり、頂端の微小孔は、内部小孔の先端 につながるもので、先端部の欠損・破壊によって生じ たものであることは、これら縦切りの断面の所見から も支持されている。

C. 処理2の試料についての観察

表面構造のSEM像の特徴は、表面に散在する瘤状 ・乳頭状突起のかわりに、断面が円形の小孔とそれを とり囲むエッジ効果の大きいドーム状層状構造がみら れることである(Pl.II, Fig.10-12)EDTAによる腐 蝕時間の短いものでは、amorphousの物質が多い ドーム状構造がより目立つが、これは処理1の試料に みられる瘤状・乳頭状突起の結晶が溶蝕されたもので、 有機基質の残存している像と考えられる(Pl.II, Fig.11)。 突起がほとんど消失して小孔があいている ものは,腐蝕が進んで突起が溶失したものであり,小 孔の大きさも前述したものと類似している(Pl.II, Fig.10,12)小孔壁には,縦切り断面のものと同様な ひだが見られる。これらは処理1の所見と一致した結 果を示している。

D. その他の microborings について

骨格深部の microborings には、これまで述べてき たような異常な構造を示すものはすくない。また、骨 格表面に近いものでも、異常構造をもたない小孔が見 られる(Pl.II, Fig.7 右下)。これらは周辺の硬組織 とは無関係に穿孔が行なわれている。ただ、これらの 孔壁の凹凸は、周辺のアラゴナイト結晶の配列を反映 している(Pl.II, Fig.13)。これらの小孔のうちには、 骨格表面近くで異常構造に変るものが観察されている ことから、異常を示さない microborings は、すでに 形成された骨格に対する穿孔であり、次第に石灰化が 行なわれている表面へ穿孔が進められた場合にのみ、 異常構造が形成されることがうかがわれる。

隔壁の縁辺上において trabecullae の中心軸に沿っ て, microborings が存在する場合が, しばしば観察 される(Pl.II, Fig.14)。trabecullae には元来, 小孔は 存在しない。したがってこの小孔が endolith によるも のであることは確かであるが, この場合 microborings による異常構造が本来の trabecullae 中心軸の 構造と混在するために, SEM 像では見分け難い。

IV. 議論

以上の観察の結果,問題の構造が正常な硬組織とは 異なった成因をもつことが判明した。その特徴は, microboring を中心に管周部に微細結晶粒の層状集合 をもち, 骨格表面では瘤状・乳頭状突起として現れる のであるが、これらの特徴を endolithic organisms が主になって形成するものでないことは, 前述の骨格 深部の microborings の形態と比較するとよく分る。 すなわち, 既製の骨格に穿孔が行なわれた場合, 小孔 壁にみられる凹凸は、周辺の硬組織の形態を反映して いる。Lukas(M.S.) によって示された Osteolium の 例では (Golubic et al, 1975 中に引用), 小孔壁の形態 は、サンゴ骨格のアラゴナイトの針状結晶の配列を反 映し, また, Golubic (1969) のカルサイト結晶中の microborings の実験例では、結晶の劈開方向への溶 解によって、孔壁に一見層状のひだが現れることが確 認されている。この場合、小孔周辺に層状構造は形成 されない。一方,本報告の小孔壁のひだは,管周に形 成された層状構造を反映したもので、上記とは異なっ た成因をもつものである。

この層状構造の各層は,その形成時点では骨格表面 の瘤状・乳頭状突起を作った硬組織であり、穿孔が外 表へ進むにつれて,外側へ次々と形成された異常な硬 組織とみることができる。それらの層は, endolithic organisms の生長,およびサンゴ骨格表面の肥厚生長 と共に、新たな層状の突起を外側へ重積して行く。し たがって表面で観察された瘤状・乳頭状突起の1~3 層下まで穿孔が進んでいるものが多い。また、各層は 相対的に多量の有機基質を含んでいる。これは、サン ゴポリプの石灰化上皮組織から大量に分泌されたもの と思われるが、この様相は trabecullae の中心軸とよ く類似した構造を示している。穿孔に対する有機物の 影響に関してはいくつかの報告があり、これには、有 機基質が endolith の栄養として消費されるため、硬 組織が弱体化する場合と有機基質が穿孔の障害となる 場合がある。前者については DiSalvo(1969) がバクテ リアによるものを、後者については Rooney&Perkins (1972) 等が報告している。本報告の異常組織中 の有機基質も,後者と同様の役割を果している可能性 が充分考えられるが、実験的な検討はされていない。

以上のような成因の場合,穿孔速度と骨格表面の肥 厚(石灰化)の速度の関係が問題となる。硬組織の肥 厚(生長)速度が穿孔速度より速ければ、このような 病的硬組織は生成されないはずである。逆の場合,骨 格形成面に内部から貫通が起こるかどうかは筆者は未 検討である。あるいはポリプ側の防御によって,上記 の病的組織を形成しながらも貫通を妨げているのかも 知れない。このような endolith の穿孔速度につい ては、いくつかの報告がある。ただ、イシサンゴの骨 格中にも有機基質が存在するので(Johnston, 1977; 1979), それらが生長速度を妨げることはありうるし, また, 無機的な炭酸塩鉱物による実験値をそのまま適 用することは問題があるであろうが、これらの報告の 値は充分に参考になりうると考えられる。Kurogi (1953) は、1ヶ月の生長の日平均は、実験室内で約 15μm, Drew (1954) では40μm, T. Le Campion-Alsumard (in Golubic et al., 1975) では、Hyella に よる21日~28日間に30~50µm, すなわち日平均約 1.7µm, あるいは、Parke & More(1935)の年間100 μm, 日平均 0.3 μm 等の値が出されている(以上の穿 孔速度に関するデーターは、何れも Golubic et al., 1975 中に引用されたものを用いた)。このようなばら つきは,恐らく用いられた endolithic organisms の 種類、穿孔される物質のちがい、環境条件の設定のち がい等を反映しているものであろうが、これらの要因 の相関関係全般にわたる報告は見当たらない。しかし, それらの速度は日平均約0.3 µmから40 µmまでの 幅があり,遅い方の値は,前述の病的構造の生成に対

して矛盾しない値である。

この病的硬組織の構造は小孔を有する点以外では, ある種のイシサンゴ (Fungidae 等)の trabecullae の中心軸の層状構造に類似していることは,前述のと おりである。

一方,続成作用において,James (1974)は, Vadose の環境下で起こるイシサンゴの硬組織の変化 について, i)まず硬組織中のtrabecullaeの中心軸 の微小結晶が影響をうけ,やがてその部分が溶解し, 中心軸に沿って小孔を生じ,ii)つぎに周辺のアラゴ ナイトの結晶の接触面が溶蝕され,iii)その部分が チョーク化すると述べている。この過程では,一見こ の病的構造と同様に小孔をとり囲む微細結晶の集合と いう形態を示す。しかし,問題の病的構造は trabecullaeとは異なった場所に発達するものが多く, 続成作用とは明確に区別される。ただ,trabecullaeの 中心軸にmicroboringsが存在するとき,サンゴの本 来の硬組織構造との区別が困難になる場合がある。

また, Alexandersson (1972 b) は炭酸塩鉱物粒の "micritization" について述べ, algal boring の小孔 充填物の周辺の結晶が, 続成作用の過程で細粒化する ことを報告している。Schroeder (1972) や Kobluk (1977)も, microborings が炭酸カルシウムによって 充填された場合, 周辺が微細結晶になる例を指摘して いる。しかし, これらの SEM 像は層状構造を示さな いので,本報告の病的硬組織とは異なったものであ る。

したがって、もし化石において microborings の直 径の2~5倍程度の範囲にわたって、その小孔周辺が 微細結晶と有機基質に富んだ層状構造を示す場合、た とえこの小孔が炭酸塩鉱物によって二次的に充填され ていても、これら管周硬組織は、いわゆる"micritization", すなわち続成作用・化石化の過程で生じたも のでなく、イシサンゴが骨格形成中に構築した病的構 造であると判断される。

なお、今回の報告では、脱灰切片によって endolith の本体がイシサンゴの石灰化上皮組織にどのよ うな影響を与えているかを、示すデーターを得ること が出来なかった。今後の問題として残しておきたい。

V. 結論

- イシサンゴ (Favites, Hydonophora)の骨格表面 および内部に, endolith に起因する硬組織の病的な 構造を認めた。これは骨格外表では小さい瘤状・乳 頭状突起を形成し,内部では小孔周辺に微細結晶粒 の集合と有機基質から成る独特の層状構造を形成し ている。
- 2. これはイシサンゴの石灰化が行われている表面

に,骨格内部から成長してきた endolith の攻撃に 対して,貫通を防ぐために生体ポリプの石灰化上皮 組織が形成した病的硬組織と見なされる。

 この病的硬組織は、化石化・続成作用によって生 じるある種の構造と類似するが、続成作用とは関係 なしに形成されたものである。

文 献

Alexandersson, T. (1972 a) Intragranular growth of marine aragonite and Mg calcite : evidence of precipitation from supersaturated seawaters. Jour. Sed. Petrology, 42, 441-460.

(1972 b) Micritization of carbonate particles : processes of precipitation and dissolution in modern shallow-marine sediments. Geol. Inst. Univ. Uppsala Bull., N.S., 3, 201–236.

- DiSalvo, L.H. (1969) Isolation of bacteria from the corallum of *Porites lobata* (Vaughn) and its possible significance. Am. Zoologist, 9, 735-740.
- Friedman,G.M., Gebelein,C.D. and Sanders,J.E. (1971) Micritic Envelopes of carbonate grains are not exclusively of photosynthetic algal origin. Sedimentology, 16, 89-96.

Golubic, S. (1969) Distribution, taxonomy, and boring patterns of marine endolithic algae. Am. Zoologist, 9, 747-751.

, Brent,G. and LeCampion,T.(1970) Scanning electron miroscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique. Lethaia, 3, 203-209.

, Perkins,R.D. and Lukas,K.J.(1975) Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. In Frey,R.W.(ed.) The Study of Trace Fossils, 229–259, Springer-verlag, New York.

- James, N.(1974) Diagenesis of scleractinian corals in the subaerial vadose environment. Jour. Paleont., 48, 785-799.
- Johnston, I.S. (1977) Aspects of the structure of a skeletal organic matrix, and the process of skeletogenesis in the reef-corals *Pocillopora damicornis*. Proc. 3 rd. International Coral Reef Symposium, Miami., 2, 447-454.

(1979) The organization of a structural organic matrix within the skeleton of a reefbuilding coral. Scanning E. microscopy, 421-432.

Kinne, O. ed. (1980) Diseases of Marine Animals. John Wiley & Sons, 1, 167-224. 図版 I (佐藤)





- Kobluk, D.R. (1977) Calcification of filaments of boring and cavity-dwelling algae, and the construction of micrite envelopes. In Romans,R.C. (ed.) Geobotany, C., 195-207, New York, Plenum Publishing.
- Lukas, K. J. (1969) An investigation of the filamintous endolithic algae in shallow-water corals from Bermuda. In Ginsburg, R.N., and Garrett,P. (eds.) Reports of Research-1968 Seminar on Organism Sediment Interrelationships, Bermuda Biological Station for Research, Spec. Pub., 2, 145-154.
- Margolis, S. and Rex, R.W. (1971) Endolithic algae and micrite envelope formation in Bahamian oolite as revealed by scanning electron microscopy. Geol. Soc. America Bull., 82, 843-852.
- Rooney,W.S. and Perkins R.D. (1972) Distribution and geologic significance of microboring organisms within sediments of the Arlington Reef Complex, Australia. Geol. Soc. America Bull., 83, 1139-1150.
- Schroeder, J. H. (1972) Calcified filaments of an endolithic algae in Recent Bermuda reefs. N. Jahr. Geol. Paläont. Monat., 7, 16-33.

The diseased hardtissue of the Scleractinia caused by endolithic microorganisms

Toshihiko Sato

(Abstract)

In the paper the writer reports on the result of the study of an abnormal hardtissue caused by endolithic microorganisms in the skeleton of the Scleractinia. The result may be summerized as follows:

1) On the growth surface of the skeleton, these abnormal structures are generally characterized by presence of numerous protuberances like nipples from $5-25 \mu m$ in diameter (Figs. 1-6).

2) Within the skeleton, the abnormal structure is composed of numerous thin laminae from $0.5-3 \ \mu m$ tkickness (Figs. 7-9). Each lamina composed of the minute crystals and organic matrix slightly swells out toward the growing surface of the skeleton. The outermost lamina forms the above mentioned protuberance on the external surface. The laminae, except the surface ones, are penetrated by the endolithic microorganisms.

3) It is considered that these characteristic structures are the diseased hardtissues produced by the calicoblasts of the coral polyp in the living state, caused by the endolithic microorganisms.

図版説明

図1~図9,図13および図14は処理1による試料。

図 10~図 12 は処理 2 による試料。

[図版]]

- 図1. 隔壁表面に分布する瘤状・乳頭状突起。(×440)
- 図 2 イシサンゴ本来の突起上の瘤状・乳頭状突起。 大きさの違いに注意。(×270)
- 図3 瘤状・乳頭状突起と周辺の正常な硬組織。前者 の周辺の凹みの部分,および,さらにその外側に 細粒結晶の集合部分がある。境界は急激な移り変 りを示す。(×2,200)
- 図4 瘤状・乳頭状突起の頂端部。やや欠損している。 細粒結晶と有機基質が多い。(×5,800)
- 図5 同じ突起の頂端部の拡大。微細な結晶粒が内部 にみえる。(×14,000)
- 図6 エッジ効果の著しいドーム状の突起。他の正常 硬組織より低い位置に頂端がある。周辺の細粒結 晶が,病的構造の範囲を示している。(×2,400)
 [図版11]
- 図7 隔壁の破断面に現れた瘤状・乳頭状突起の縦断

面。3本の microborings が突起2個を形成して いる。(×1,000)

- 図8 同上の拡大。層状の構造がよく示されている。 孔壁のひだと層状構造との関係を示す。(×2,800)
- 図 9 別の突起の縦断面(破断面)。孔壁のひだと層状 構造の関係を示す。(×2,800)
- 図 10 EDTA-4 Na で 2 分 30 秒エッチングをした 隔壁表面。瘤状・乳頭状突起のかわりに,小孔が 分布する。小孔の孔壁は層状である。(×300)
- 図 11 EDTA-4 Na 処理によって鉱物部分が溶失 し,有機基質が残存しているドーム状の突起。頂 端の孔から内部が見えている。(×2,360)
- 図 12 EDTA-4 Na処理(2分30秒)による突起
 部分の溶失。小さい方の孔は, endolith の分枝か?。病的構造と周辺組織の境界が明瞭である。
 (×3,000)
- 図13 骨格深部の microboring。(×8,000)
- 図 14 trabecullaの中心軸の突起上の瘤状・乳頭状組 織。内部では中心軸に沿った microborings が存 在している。(×790)