

# 造礁性サンゴの骨格構造と化学組成

渡邊 剛<sup>1)</sup>・島村 道代<sup>2)</sup>・山崎 敦子<sup>3)</sup>

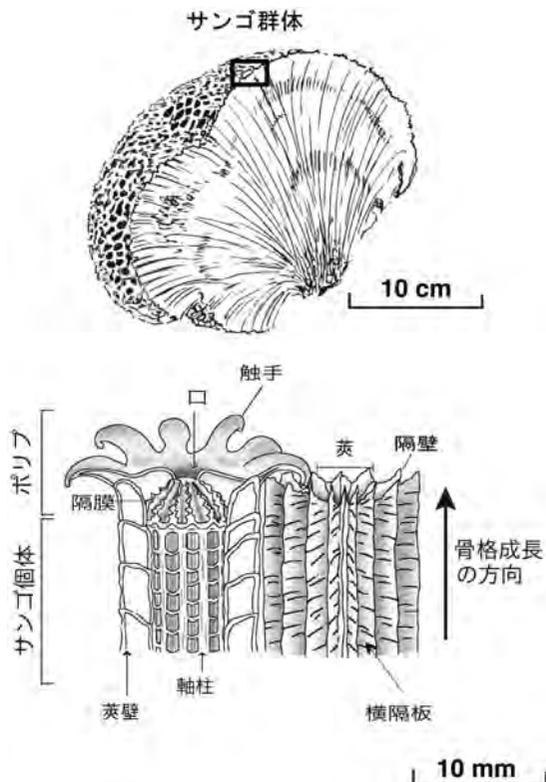
## 1. はじめに

熱帯～亜熱帯域に広く生息する造礁性サンゴは、年間に約1～数センチメートルという非常に速い速度で炭酸塩骨格を形成し、サンゴ礁という地球上で最も大きなバイオミネラリゼーション(生物鉱化作用)の産物を作り出す。サンゴ骨格が形作る立体構造は、貧栄養海域に生息する多くの浅海性生物に安定した生息の場を与え、サンゴに共生する藻類が行う光合成により、海の熱帯雨林といわれるほどの豊かな生態系が支えられている。また造礁性サンゴの骨格は、年輪を刻みながら数百年間に渡って成長を続けるため、成長時の環境を記録しており、低緯度域における気候変動を高解像度で長期にわたり復元することが可能な試料としても有用である。熱帯域の気候海洋相互作用は地球気候システムの駆動的な役割を担っており、それらの過去から現在までの挙動と変動を復元し、将来の地球環境を推定するために、サンゴ骨格の化学組成を用いた環境解析の研究が非常に盛んになってきている(e.g. Gagan *et al.*, 2000)。

一方で、造礁性サンゴがどのように石灰化を行い、アラレ石という鉱物を沈着させ骨格を形成していくのかについては、今尚不明な点が多い。サンゴ骨格のバイオミネラリゼーション(生物鉱化作用)を解明するためには、生物学、古生物学、地球化学、生化学など様々な分野を含む学際的アプローチと、マイクロメートルからナノメートルスケールでの微細構造の観察や化学分析など、最新の技術が必要不可欠である。本稿では、サンゴ骨格のバイオミネラリゼーションの解明に向けた糸口を探るため、サンゴの骨格構造と化学組成との関係を様々な空間スケールで解説する。

## 2. サンゴ骨格の基本構成組織

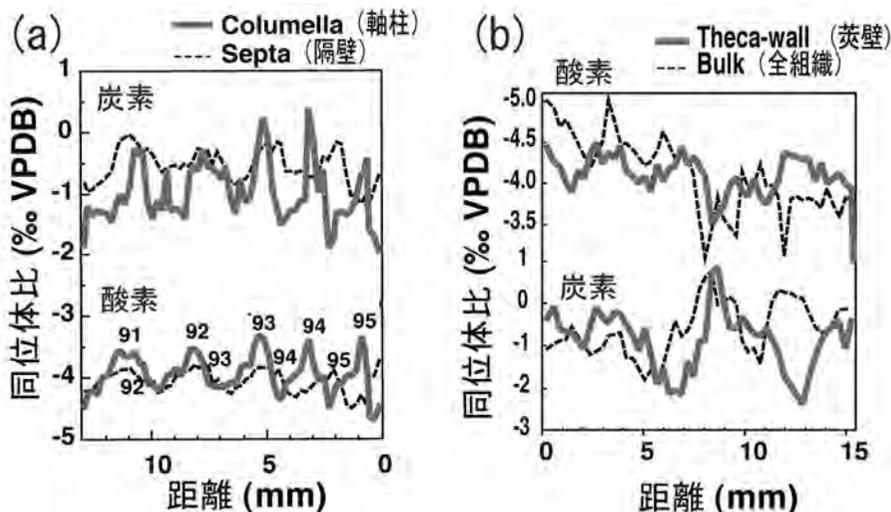
サンゴによる一番始めのミネラリゼーションは、1匹のサンゴ幼生が岩盤などの安定した基盤に着底し、サンゴ虫に変態し、その基底部に骨格を生じることから始まる(Vandermeulen and Watabe, 1973)。この最初の1匹のサンゴ虫が無性生殖を繰り返すことで、群体を形成していく。造礁性サンゴの多くは、いくつものサ



第1図 サンゴ骨格の基本的な構成要素。

1) 北海道大学 大学院 理学研究院  
2) 韓国海洋研究院  
3) 北海道大学 理学部

キーワード: 造礁性サンゴ, サンゴ骨格, 生物鉱化作用



第2図 ダイオウサンゴ(a)とマルキクメイシ(b)の異なる骨格要素における酸素・炭素安定同位体比の比較。

ンゴ個虫 (polyp) が集まった群体 (colony) の形をとり、長期間に渡って成長を続ける。サンゴ個虫が収納されている骨格、すなわちサンゴ個体 (corallite) は、莢壁 (thecal wall)、軸柱 (columella)、隔壁 (septa)、横隔板 (dissepiment) からなる基本構造を持っている (第1図)。サンゴ個虫の各骨格組織の形状及び発達様式は、それぞれのサンゴ種により異なるが、莢壁と軸柱は群体の成長方向に平行に、つまり時間軸に沿って形成されていく。一方、他の組織、たとえば横隔板は個体を肥厚させる方向 (時間軸に対し垂直) に成長し、隔壁は莢壁の形状に従って成長軸 (時間軸) に対して斜めに伸長する。

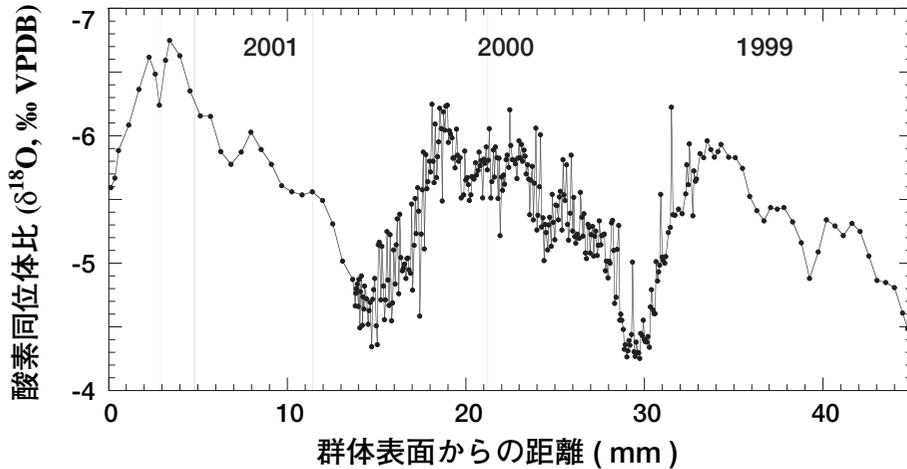
### 3. ミリメートルスケールの化学組成の分布

Barnes *et al.* (1993, 1995) は、サンゴ骨格の構造と各構成組織の成長方向および成長速度の違いが、サンゴ骨格の化学分析結果から復元される気候変動シグナルに大きな影響を与える可能性があることを指摘した。そこで Watanabe *et al.* (2002, 2003) は、これまで一般的に古環境解析に用いられてきた *Porites* 属 (個虫サイズ直径約 1mm) ではなく、個虫が比較的大きく、各組織を分離して分析できるサンゴ種を用いて、骨格組織ごとの同位体比を測定した。第2図は、ダイオウサンゴ (個虫サイズ直径約 10mm) とマルキクメイシ (同 6mm) の各骨格組織の酸素、炭素安定同位

体比の分析結果を比較したものである。ここでは、時間軸に対して平行に形成されていくと考えられている莢壁 (thecal wall) もしくは軸柱 (columella) のみをそれぞれ分離し、他の組織 (septa) または全組織 (bulk) の同位体比結果と比べている。その結果、各骨格組織間には比較的大きな同位体比の差や変動周期のずれがあることが確認された。このことは、従来行われてきた全骨格を用いたバルク分析において、異なる組成を持つものが混在してしまう可能性を示している。一方、Shimamura *et al.* (2005) は、ハマサンゴ属のサンゴ骨格をマイクロメートル間隔でバルクサンプリングした同位体比の分析結果を報告している (第3図)。Barnes らの主張によれば、骨格が形成される様式の点から、ある一定以上の粗い空間分解能で分析を行うと、化学組成が均質化するとされているが、Shimamura *et al.* (2005) の数十マイクロメートルの空間スケールにおける分析結果では、骨格の同位体比に詳細な変動が認められる。

### 4. マイクロメートルスケールの骨格構造と化学組成の分布

サンゴ骨格を構成する各要素を高解像度で詳細に観察してみるとそれぞれを構成するアラゴナイト結晶は、繊維状もしくは針状の結晶形と、その繊維状結晶の中心部に存在する粒状の結晶形から成ることが知



第3図 中国海南島産ハマサンゴ属のマイクロメートル間隔での酸素同位体比変動。

られている(Pratz, 1882). 走査型電子顕微鏡を用いて両者の表面微細構造を観察すると, 粒状結晶の周囲を, 繊維状もしくは針状の結晶(Fibres)が取り囲む構造をしており, 繊維状結晶には数マイクロメートル間隔の成長線が確認される(第4図). Cohen *et al.* (2001, 2002)は, 骨格のSr/Ca比を二次イオン質量分

析器(SIMS; Secondary Ion Mass Spectrometry)を用い, 結晶形ごとに分けて測定した. その結果, 粒状結晶のSr/Ca比は無機的に沈殿したものと近かったことから, 夜間に光合成の影響を受けずに形成されたものであり, 繊維状結晶のSr/Ca比は無機沈殿のそれとは大きく離れていたことから, 昼間に共生藻類による光合成の影響を強く受けながら形成されたものであると推論した. 一方, Cuif and Dauphin (1998, 2005a, b)およびCuif *et al.* (2003)は, 繊維状結晶の微細構造の観察と, それらの結晶を包み込む有機膜の生化学的な特徴から, 繊維状結晶に見られる成長線は, 昼と夜の連続した環境が記録されているものであると結論づけた. また, 古くからCOC (Centres of calcificatio)と呼ばれていた繊維状結晶が囲んでいる粒状結晶は, 石灰化初期に生成する結晶ユニットであり, その後に環境の変化を記録しながら時間をかけて形成する繊維状結晶と区別するために初期鉱化帯(EMZ; Early Mineralization Zones)と呼ぶべきだとした.

また, 近年SIMSを用いた酸素同位体比の測定も, 2003年にRollion-Bardらによってはじめて報告された(Rollion-Bard *et al.*, 2003a, b). 彼らはまず, ハマサンゴ属のサンゴ骨格を従来の酸素同位体比の測定法(安定同位体比質量分析法)で成長方向に約1mm間隔で測定し, 続いてそのうちの約6ヶ月間分にあたる骨格を, SIMSを用いて30×50 $\mu$ mのスポットサイズで測定した. その結果, 従来法によるミリメートルスケールの測定結果では, その変動幅が水温変動で説

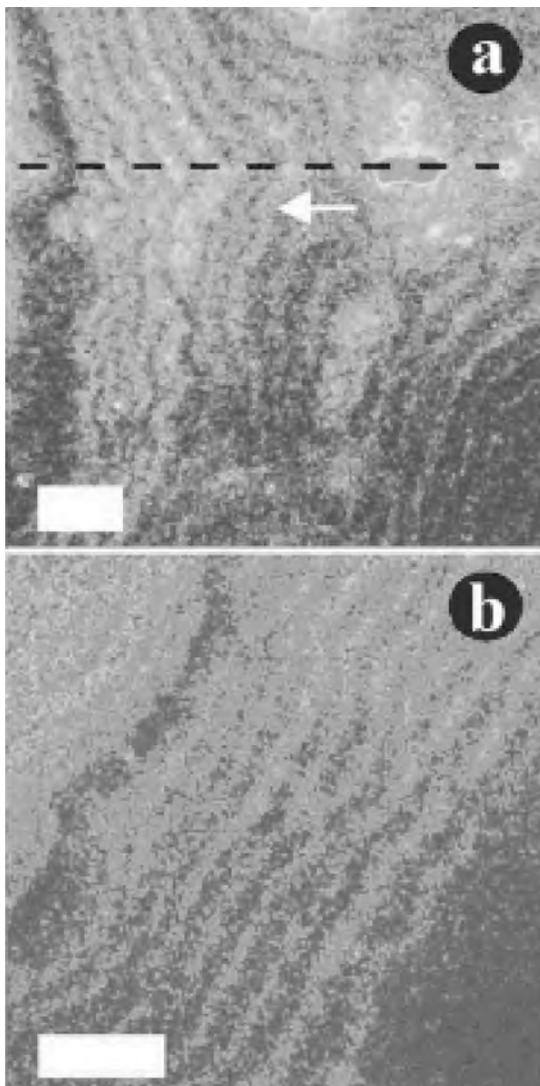


第4図 ハマサンゴ属の骨格微細構造(スケールは100マイクロメートル);中心の粒状結晶(初期鉱化帯; EMZ)の周りを繊維状結晶が取り囲む. 繊維状結晶には, 数~数十マイクロメートルの成長バンドが確認できる.

明できる程度なのに対し、SIMSを用いたマイクロメートルスケールの測定結果では、従来法の10倍以上もの変動幅を示していた。この大きな酸素同位体比の変動は、これまで報告されたどの水温-酸素同位体比関係式を用いても、水温の変動だけでは到底説明がつけられない。また彼らは、同様の酸素同位体比の大きな変動が、共生藻類の存在しない深海サンゴ (*Lophelia*属) の場合でも観察されることから、このような変動は共生藻類の活動によるものではなく、石灰化過程におけるpHの変動によるものであると推測した。さらに彼らはpHの変動を記録していると考えられている骨格中のホウ素同位体比を測定し、石灰化過程におけるpHの変動を求め、それぞれの条件下で存在する炭酸種 ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{HCO}^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ) と海水の間の平衡値がこれらの変動を説明可能であるとした。この計算によれば、石灰化過程におけるpHの変動は7.1から9.0で、石灰化に要する時間は1時間から12時間であるとしている。このように、サンゴ骨格のマイクロメートルスケールでの化学組成の変動は、骨格の形成部位における局所的かつ、より短い時間の条件の変化を反映している可能性がある。

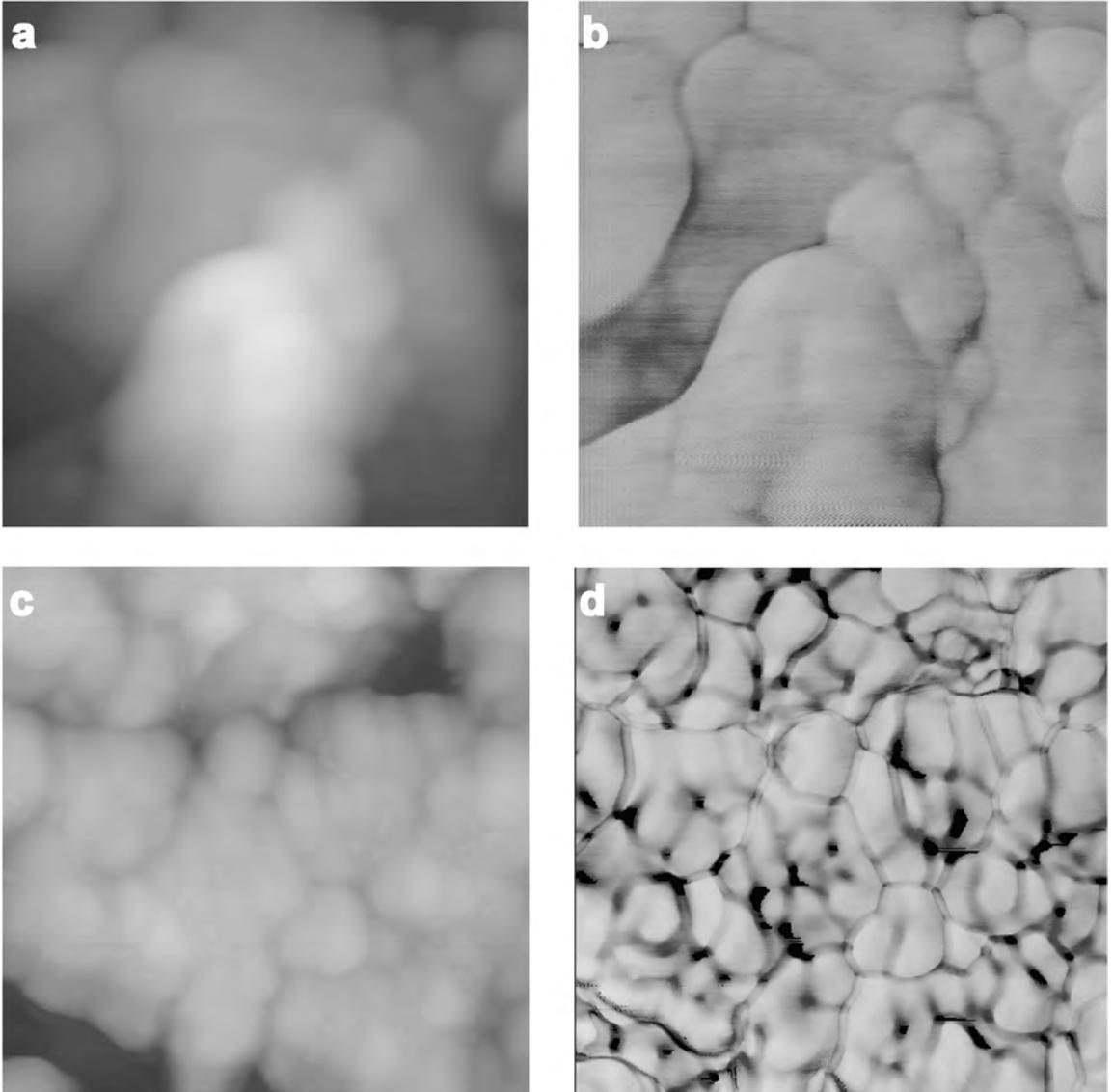
## 5. ナノメートルスケールの微細構造と化学組成の分布

Meibom *et al.* (2004) は、従来のSIMSよりもさらに分解能が高いNanoSIMSを用いて、数十ナノメートルスケールで粒状結晶と繊維状結晶の微量元素を測定した。その結果、マグネシウムの濃度は粒状結晶の方が繊維状結晶よりも高く、また、繊維状結晶の成長線に沿って、成長線の間隔が狭い部分にマグネシウムがより濃集しているのを明らかにした(第5図)。このことは、Cuif *et al.* (2003) のXANES (X線吸収端構造解析法) によるマッピングでも確認された、1) 有機物由来の硫酸基が粒状結晶に濃集、2) 繊維状結晶に観察される成長線のリズムに対応する硫酸基の変化、という結果と似ている。Meibomらが主張するように、炭酸塩結晶内のマグネシウムが有機物由来であり、その挙動は生物活動に強く影響を受けるものであるとすると、2つの結果は相補的である。また最近の原子間力顕微鏡 (Atomic Force Microscope; AFM) を用いた観察により、様々なサンゴ種の繊維状結晶の内に、さらに小さなサイズの粒状構造が観察されること



第5図 コモンシコロサンゴの骨格微細構造中のマグネシウムの分布 (スケールは10マイクロメートル)。暗い部分が低濃度で明るい部分が高濃度を示す。成長線に対応して分布しているのが確認できる。

がわかった(第6図)。このように、サンゴ骨格のバイオミネラリゼーションでは、多糖類や脂質などの有機膜が最初に生成されその鋳型をもとに結晶が成長していく有機物誘導型のものなのか、最初に結晶の核のようなものが形成され、その後有機膜が覆っていくのかは、まだ議論が続いているところであり、今後ナノスケールの粒状結晶の役割解明と共にさらなる研究が望まれる部分である。そのためには、これらサンゴ骨格のマイクロメートルスケールからナノメートルスケ



第6図 原子間力顕微鏡で観測されるハマサンゴ属(a, b)ホシキクメイシ(c, d)骨格中のナノスケールの粒状構造(写真の幅は、500ナノメートル) a, cはトポグラフィーモード, b, dはフェーズコントラストモードでの撮影。

ールの微細構造における化学組成の分布を明らかにし、その起源を探っていくことが重要である。

## 6. まとめ

造礁性サンゴは、豊富な海の生態系を支えるだけでなく、熱帯域の地球環境変動を記録しており、骨格のバイオミネラリゼーションの解明は重要な課題である。サンゴ骨格の化学組成は、構成骨格要素の違い

や結晶形の違いなどによるミリメートルからマイクロメートルレベルまでの異なる空間スケールでの不均質性が確認される。今後、サンゴ骨格のナノメートルサイズの超微細構造に対応する化学組成の分布を把握し、その原因を探ることが重要となってくるであろう。

**謝辞：**本特集号に公表の機会を与えて下さった東京大学海洋研究所の川幡穂高教授、産業技術総合研究所の鈴木淳博士に感謝いたします。ドイツ海洋研

研究所 (北海道大学日本学術振興会博士研究員) の Miriam Pfeiffer 博士, フランス国立科学博物館の Anders Meibom 教授, パリ大学の Jean-Pierre Cuif 教授には, 有益な議論をさせて頂きました。ここに感謝の意を表します。

#### 文 献

- Barnes, D. J. and Lough, J. M. (1993) : On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167, 91-108.
- Barnes, D. J., Taylor, R. B. and Lough, J. M. (1995) : On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part II: distortions in skeletal records of annual climate cycles due to growth processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194, 251-275.
- Cohen, A. L., Layne, G. D., Hart, S. R. and Lobel, P. S. (2001) : Kinetic control of skeletal Sr/Ca in a symbiotic coral: Implications for the paleotemperature proxy. *Paleoceanography* 16, 20-26.
- Cohen, A. L., Owens, K. E., Layne, G. D. and Shimizu, N. (2002) : The effect of algal symbionts on the accuracy of Sr/Ca Paleotemperatures from coral. *Science* 296, 331-333.
- Cuif, J.-P. and Dauphin, Y. (1998) : Microstructural and physico-chemical characterization of "centers of calcification" in septa of some recent scleractinian corals. *Palaontologische Zeitschrift* 72, 257-270.
- Cuif, J.-P. and Dauphin, Y. (2005a) : The Environment Recording Unit in coral skeletons. V a synthesis of structural and chemical evidences for a biochemically driven, stepping-growth process in fibres. *Biogeosciences* 2, 61-73.
- Cuif, J.-P. and Dauphin, Y. (2005b) : The two-step mode of growth in the scleractinian coral skeletons from the micrometre to the overall scale. *Journal of Structural Biology* doi:10.1016/j.jsb.2005.03.004.
- Cuif, J.-P., Dauphin, Y., Doucet, J., Salome, M. and Susini, J. (2003) : XANES mapping of organic sulfate in three scleractinian coral skeletons. *Geochim. Cosmochim. Acta* 67, 75-83.
- Gagan, M. K., Ayliffe, L. K., Beck, J. W., Cole, J. E., Druffel, E. R. M., Dunbar, R. B. and Schrag, D. P. (2000) : New views of tropical paleoclimates from corals. *Quat. Sci. Rev.* 19, 45-64.
- Meibom, A., Cuif, J.-P., Hillion, F., Constantz, B. R., Juillet-Leclerc, A., Dauphin, Y., Watanabe, T. and Dunbar, R. B. (2004) : Distribution of magnesium in coral skeleton. *Geophys. Res. Lett.* 31, doi:10.1029/2004GL021313.
- Pratz, E. (1882) : Über die verwandschaftlichen Beziehungen einigen Korallengattungen. *Palaeontographica* 29, 81-123.
- Rollion-Bard, C., Chaussidon, M. and France-Lanord, C. (2003a) : pH control on oxygen isotopic composition of symbiotic corals. *Earth Planet. Sci. Lett.* 215, 275-288.
- Rollion-Bard, C., Blamart, D., Cuif, J.-P. and Juillet-Leclerc, A. (2003b) : Microanalysis of C and O isotopes of azooxanthellate and zooxanthellate corals by ion microprobe. *Coral Reefs* 22, 405-415.
- Shimamura, M., Oba, T., Xu, G., Lu, B., Wang, L., Murayama, M., Toyoda, K. and Winter, A. (2005) : Fidelity of  $d^{18}O$  as a proxy for sea surface temperature: Influence of variable coral growth rates on the coral *Porites* from Hainan Island, China. *Geochem. Geophys. Geosys.* Q09017, doi:10.1029/2005GC000966.
- Vandermeulen, J. H. and Watabe, N. (1973) : Studies on reef corals. I. Skeleton formation by newly settled *Planula* larva of *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 23, 47-57.
- Watanabe, T., Winter, A., Oba, T., Anzai, R. and Ishioroshi, H. (2002) : Evaluation of accuracy in coral isotope records for environmental proxy. *Coral Reefs*, 21, 169-178.
- Watanabe, T., Gagan, M. K., Corrège, T., Gagan, H. S. and Hantoro, W. S. (2003) : Oxygen isotope systematics in *Diploastrea heliopora*: New coral archive of tropical paleoclimate. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 67, 1349-1358.

---

WATANABE Tsuyoshi, SHIMAMURA Michiyo and YAMAZAKI Atsuko (2007) : Coral skeletal structures and distribution of chemical compositions.

---

< 受付 : 2006年12月22日 >