化石　100，21–27，2016
Fossils
The Palaeontological Society of Japan

キサンゴ科六射サンゴの群体形成における規則性と可塑性

千徳明日香*・江﨑洋一**
*クイーンズランド大学・**大阪市立大学大学院理学研究科

Regular and flexible modes of colony formation by budding in the scleractinian coral Dendrophylliidae

Asuka Sentoku* and Yoichi Ezaki**
*School of Earth Sciences, The University of Queensland, St. Lucia, QLD 4072, Australia (a.sentoku@gmail.com); **Department of Geosciences, Graduate School of Science, Osaka City University, 3-3-138 Sugimoto, Sumiyoshi, Osaka 558-8585, Japan.

はじめに

サンゴを含む刺胞動物門は，系統的に原始的な無脊椎動物群で，後生動物の系統関係を論ずる際に鍵となる．サンゴは，主として炭酸カルシウム骨格を分泌し，化石記録も豊富である．そのため，現生サンゴの存在様式は，化石サンゴの形態的な特徴や生態，構造的・系統的な関係性を理解し，古環境を復元するために不可欠な情報を提供する．従来，化石サンゴの種類や産状などの情報は数多く報告されてきた．しかし，サンゴ骨格部と軟体部との関係や無性増殖などの詳細には不明な点が少なくない．

骨格の形成の規則性については，四射サンゴでは，隔壁の挿入の規則性として「クントの法則」(Kunth, 1869）や，分裂時の規則性（Ezaki and Yasuhara, 2004）が知られている．古生代のサンゴの群体形態は，Oliver（1968）やCoates and Oliver（1973）によって議論され，Scrutton（1998）によって総括されている．六射サンゴでは，隔壁の挿入の規則性「Pourtalès Plan」(Vaughan and Wells, 1943）が知られているが，群体形態の多様性に関しては，主として外的な環境要因との関連で論じられてきた（例えばVeron and Pichon, 1976; Jaubert, 1977; Chappell, 1980; Merks *et al.*, 2004; Todd *et al.*, 2004; Todd, 2008; Filatov *et al.*, 2010）．Gattuso（1985）は，光量子フラックスが成長形態に重要な影響を与えていることを報告している．また，サンゴの群体形態のモデリングの研究も行われている．例えば，Graus and Macintyre（1976）は，環境光条件を重視したモデル化を行い，Merks *et al.*（2004）は，環境要因とポリプの挙動を組み合わせ，有藻性サンゴの形態シミュレーションを行っている．しかし，群体形成のメカニズムの解明には，生物本来の内因的規則性と関連した形態形成の可塑性や，環境との相互作用の視点が不可欠である．共生藻を有していない無藻性サンゴの群体形成は，光量子フラックスなどの外的要因の影響を受けにくく，「生物本来の内因的規則性」を解明するのに適している．本論では，無藻性サンゴを多く含むキサンゴ科六射サンゴで明らかとなった，形態的可塑性と群体形成における内因的な要因の関連性，および「出芽の規則性」の適合範囲の事例を紹介する．

キサンゴ科サンゴの特徴

六射サンゴには，有藻性と無藻性のもの，また群体性と単体性のものがある．現生種では，有藻性が777種に対し，無藻性は711種知られており（Roberts *et al.*, 2009），両者は同等の種多様性を保っている．単体性と群体性の種数の比はおよそ4対6である（Coates and Oliver, 1973）．群体の増殖様式には，有性生殖と無性生殖が認められる．単体のサンゴでは，有性生殖に由来する1個のプラニュラが定着後，ポリプがそのまま成長を続ける．一方，群体サンゴでは，「出芽」や「分裂」による無性増殖が繰り返されることで子孫が増え，それぞれ独自の成長形態が形成される．キサンゴ科サンゴの場合，新しい個体は親の個体から，出芽により生じる．主軸（親個体）から出芽する個体は「第一側枝（娘個体)」，第一側枝から出芽で生じた個体は「第二側枝（孫個体)」のように，相対的な世代名が付される（図1A, B）．サンゴ個体の末端部に，ポリプが収まる莢部があり，その内部を成長方向に仕切る隔壁が形成される．はじめに6枚の1次隔壁が挿入され，その間に6枚の2次隔壁，その間に12枚の3次隔壁，そして24枚の4次隔壁が順次形成される（図1C, D）．キサンゴ科サンゴの莢部は楕円形を示し，その長軸方向に，口角に対応する方向隔膜が方向隔壁上に存在する（図1E）．

キサンゴ科（Dendrophylliidae Gray, 1847）は，29属364種からなり，そのうち20属166種が現存している（Cairns, 2001）．また，現生六射サンゴのうち，種レベルでは3番目に数が多く，属レベルでは4番目に多い．最古の化石記録は，下部白亜系（Barremian）から知られ，その後，白亜紀を通して一般的になる．このように多くの種を含むキサンゴ科は，群体性・単体性，共生藻の有無，自由生活性・固着性など，体制や生活様式を多様化

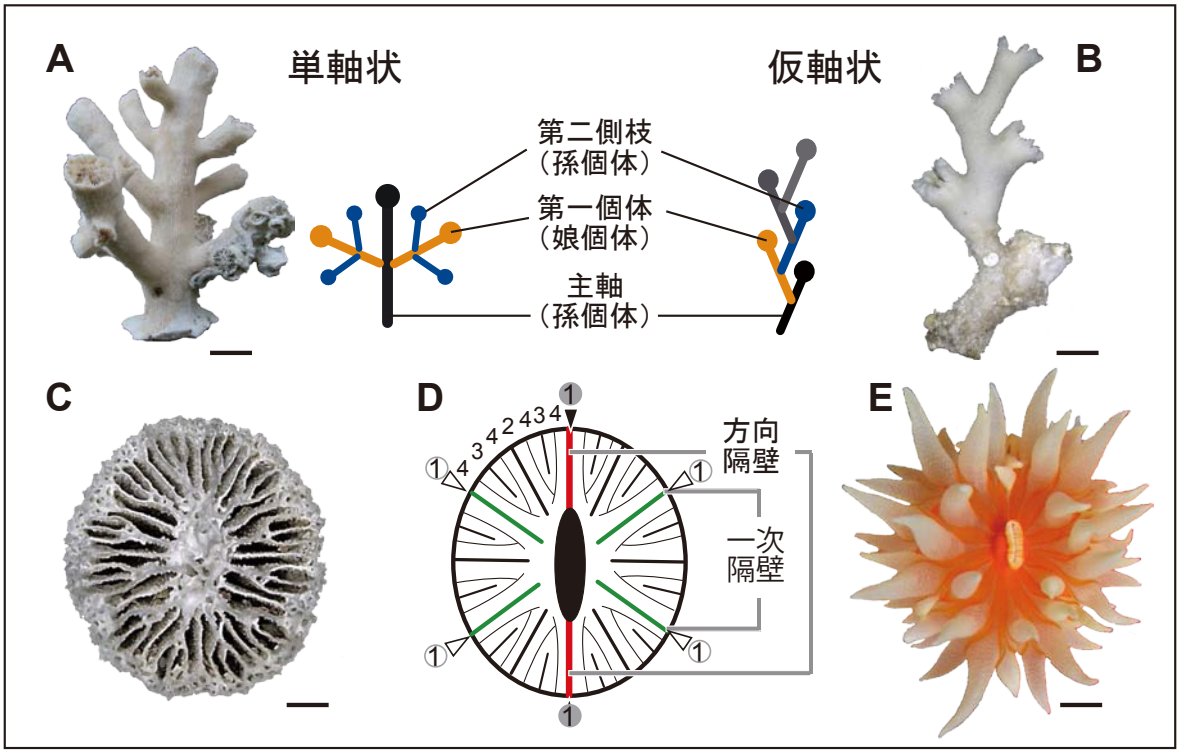

図1．サンゴの形態用語．A，主軸が明瞭な単軸状形態．B，主軸が明瞭ではない仮軸状形態．C，莢部．D，莢部の模式図．数字は隔壁の次数，赤線は方向隔壁，緑線は側隔壁を示す．E，莢部に対応する軟体部．A，Bのスケールは10 mm．C，Dのスケールは1 mm．

させ，軟底質から硬底質，潮間帯から深海帯までと，多様な底質環境に適応している．現生種の場合，生息は，水深0－2165 mから知られており，汎世界的に分布する（Cairns, 2001）．とりわけ，*Dendrophyllia*属は，群体キサンゴ科の中で，最も多くの種を含む．出芽で増える群体形態は，見かけ上，樹状，塊状，灌木状，仮軸状，テーブル状など様々なタイプに類型化されているが，本質的には，明瞭な主軸を持つ「単軸状」（monopodial）と明瞭な軸を持たない「仮軸状」（sympodial）とに大別される（図1A, B）．本論で紹介する試料は，無藻性キサンゴ科 *Dendrophyllia arbuscula* van der Horst, 1922，*D. ehrenbergiana* van der Horst 1922，*D. ijimai* Yabe and Eguchi, 1934，*D. boschmai* van der Horst, 1926，*D. cribrosa* Milne Edwards and Haime, 1851，*Tubastraea coccinea* Lesson, 1829，*T. micrantha* Ehrenberg, 1834，有藻類性キサンゴ科 *Turbinaria peltata*（Esper, 1794），さらに，比較のための，ビワガライシ科（Oculinidae Gray, 1847）の *Cyathelia axillaris*（Ellis and Solander, 1786）である（図2）．

単軸状形態の出芽の規則性

1．樹状形態

Sentoku and Ezaki（2012a）は，樹状の無藻性キサンゴ科 *Dendrophyllia arbuscula*，*D. ijimai*，*Tubastraea micrantha*（図2A–C）を用い，樹状群体の「出芽の規則性」を解明した．当該種は，他の分岐状の種群よりも，群体を構成する個体数が少なく，各個体の直径が大きく，さらに，莢の軸方向が明瞭なため，出芽の規則性の検討に適している．Sentoku and Ezaki（2012a）は，骨格の莢の長径・短径，出芽の方向・角度，方向隔壁の角度の計測を行った（図3）結果，以下の規則性を認めた（図4）．

a）出芽部位：出芽は1次隔壁のうち方向隔壁を除く4枚の側隔壁近傍で生じる．
b）出芽規制：出芽は方向隔壁の延長線上からは生じない．
c）方向隔壁の方向性：娘個体の方向隔壁は親個体の成長方向に対し直交する．
d）出芽傾斜：娘個体の成長方向は親個体の成長方向に対し鋭角をなす．
e）普遍的な成長規則性：すべての規則性が任意の世代で成立する．

すなわち，当該サンゴのモジュールは，単純な生成ルールに従って順次形成されている（図4, 5A–C）．

2．塊状形態

Sentoku and Ezaki（2012b）は，無藻性キサンゴ科サンゴで塊状形態を呈する *Tubastraea coccinea*（図2C）を用いて，出芽の規則性の検討を行った．その結果，

*T. coccinea*は，上述の「樹状形態での出芽と同様の規則性」を示すが，塊状形態を採る．その要因として，出芽間隔，出芽傾斜などの無性増殖時のパラメーターのわずかな変化が関与している（Ohno *et al.*, 2015; 図5A–D）．

3．灌木状形態

無藻性キサンゴ科サンゴで灌木状形態を呈する*Dendrophyllia ehrenbergiana*（図2E）の側枝は，主軸の下部から順次出芽する．主軸は成長に伴い，方向隔壁に平行する方向に緩やかに湾曲し，凸部を形成する．主軸と側枝の関係は，上述のb）からe）の規則性に則るが，出芽部位では，種固有の特殊性がみられる（Sentoku and Ezaki, 2012c）．*D. arbuscula*や*Tubastraea coccinea*とは異なり，側枝は，主軸の方向隔壁以外の4枚の側隔壁のうち，凸側に位置する2枚の近傍から出芽する（Sentoku and Ezaki, 2012c, 図5E）．すなわち，出芽部位は，凸側に明瞭な極性を示し，方向隔壁を対称面として顕著な左右相称性を示す．*D. ehrenbergiana*は，塊状形態を呈する*T. coccinea*の異名とされているが（Cairns, 2001），出芽部位の違いに起因する群体形態の顕著な差異が認められる．出芽部位の相違は，分類学的に重要な形質であることが示唆される（Sentoku and Ezaki, 2012c）．

4．テーブル状形態

有藻性キサンゴ科サンゴである*Turbinaria peltata*（オオスリバチサンゴ; 図2F）には，共骨が発達し，群体表面から「個虫間の関係性の解明」が困難である．Sentoku *et al.*（2015b）は，マイクロフォーカスX線CTを用い，試料を非破壊で観察および解析を行ったところ，3次元モデルおよび断面画像から，*Dendrophyllia ehrenbergiana*と同様の「出芽の規則性」を認めた（図5F）．しかし，出芽傾斜のわずかな違いと，個体間が共骨で充填されることで，スリバチサンゴ固有のテーブル状形態が形成される．このことによって，サンゴ群体表面での受光面積を効率的に増大させると同時に，堅牢な群体構造を形成している（Sentoku *et al.*, 2015b）．

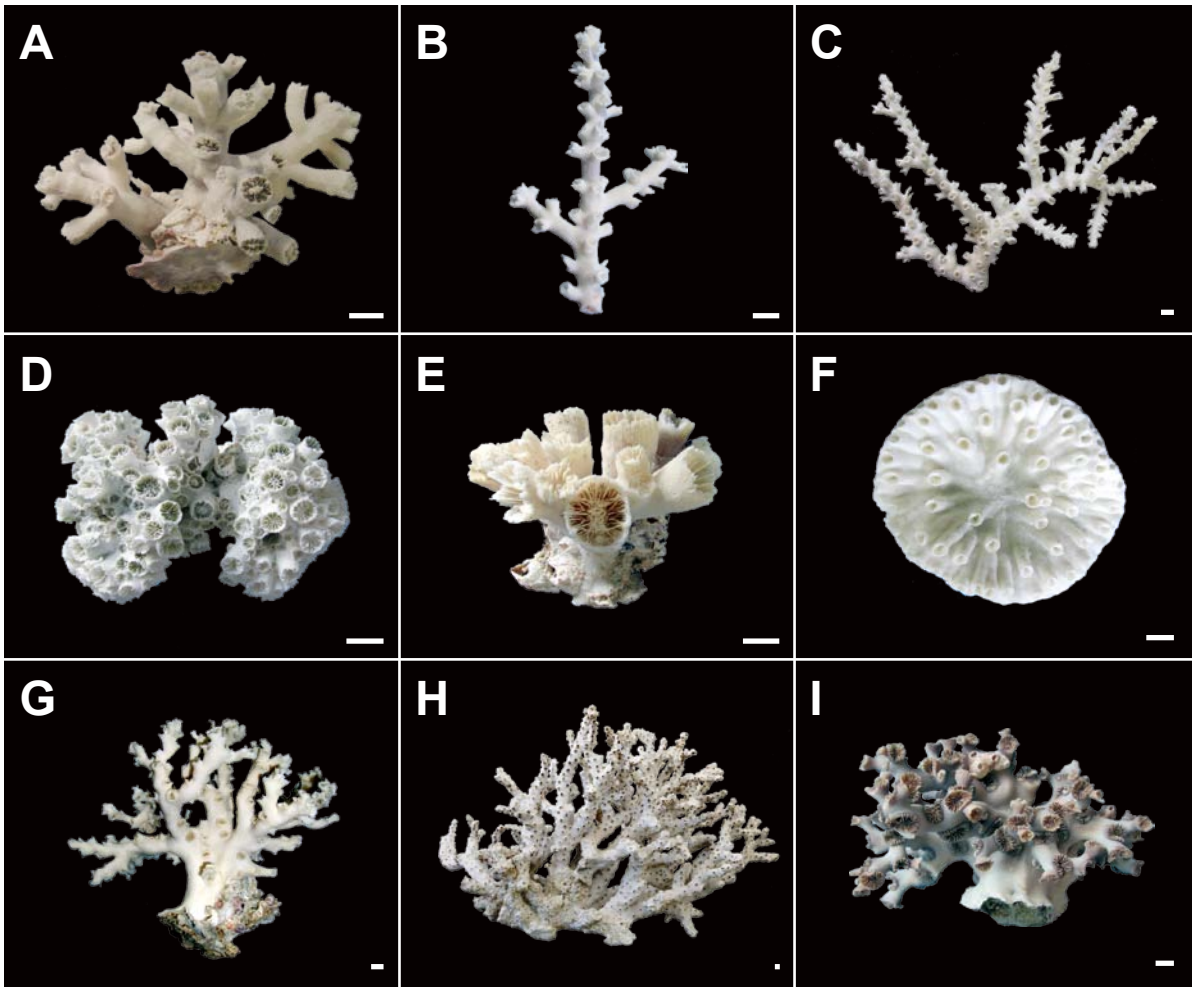

図2．キサンゴ類の骨格．A，*Dendrophyllia arbuscula*．B，*Dendrophyllia ijimai*．C，*Tubastraea micrantha*．D，*Tubastraea coccinea*．E，*Dendrophyllia ehrenbergiana*．F，*Turbinaria peltata*．G，*Dendrophyllia boschmai*．H，*Dendrophyllia cribrosa*．I，*Cyathelia axillaris*．スケールは10 mm．

仮軸状形態の出芽の規則性

1．ジグザク状形態

Sentoku and Ezaki（2013）は，無藻性キサンゴ科サンゴの *Dendrophyllia boschmai*（図2g）を用い，出芽の規則性を検討した．*D. boschmai*は，上述の樹状形態での規則性のb）からe）に従っている．しかし，出芽は，群体の特定の前後軸側に位置する，2枚の側隔壁の内の1枚近傍から交互に生じ，各個体が平面的にジグザグ状に配置する（図5g）．しかし，群体形が枝分かれ（2分岐）するときに限り，娘個体は，特定側の2枚の側隔壁近傍から出芽し，灌木状形態・テーブル状形態と同様の出芽様式を示す．これら親個体と娘個体で認められる規則性や極性は，任意の世代で共通している．*D. boschmai*の群体では，個体を継起的に出芽，上方に成長させることで，成長空間を拡大している（Sentoku and Ezaki, 2013）．

2．らせん状形態

Sentoku and Ezaki（2013）は，無藻性キサンゴ科サンゴの *Dendrophyllia cribrosa*（図2H）を用い，*D. arbuscula*

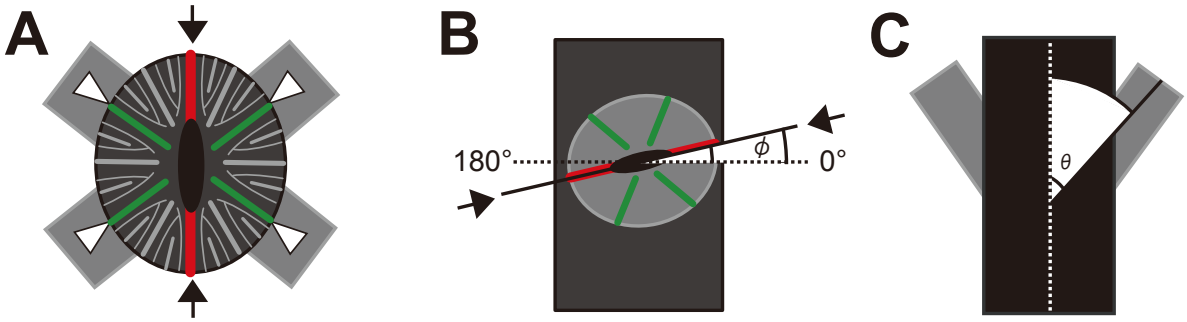

図3．骨格計測項目．Sentoku and Ezaki（2012b）を一部改変．A，出芽部位：主軸の方向隔壁（矢印）を基準とした，側枝の出芽方向．B，方向隔壁の方向性：主軸の成長方向を基準とした，側枝の方向隔壁の傾き．C，出芽傾斜：主軸に対する側枝の傾き．

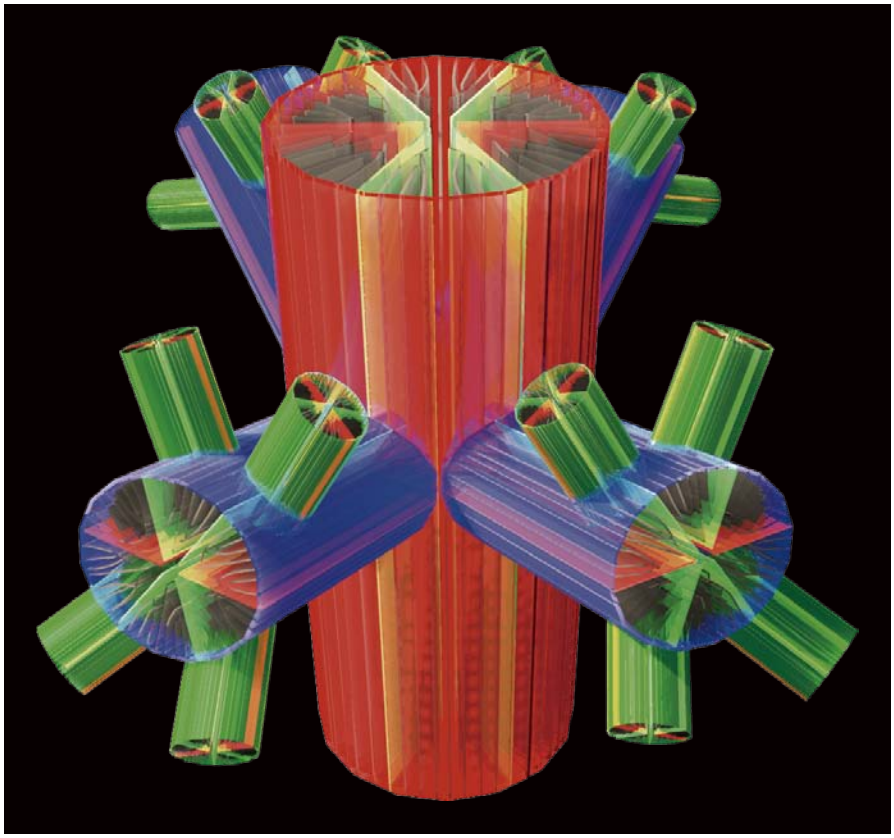

図4．*Dendrophyllia arbuscula*から得られた出芽模式図．Sentoku and Ezaki（2012b）を一部改変．赤色の隔壁は方向隔壁，緑色の隔壁は側原隔壁を示す．出芽部位：出芽は方向隔壁の延長線上からは生じず，側原隔壁周辺に限定される．方向隔壁の方向性：側枝の方向隔壁は主軸の成長方向に直交する．出芽傾斜：主軸に対して上向きのみに成長する．

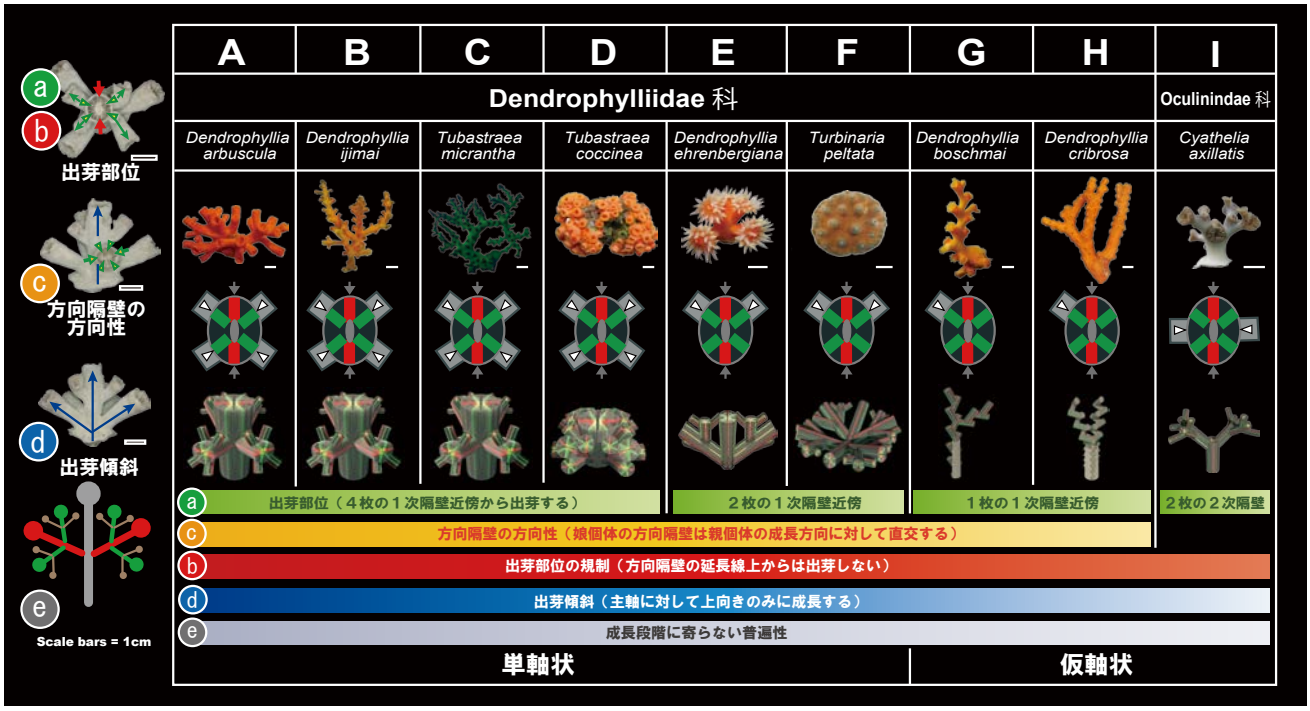

図5．出芽の規則性と適合範囲．Sentoku *et al.*（2015b）を一部改変．行は上から，科名，種名，生体写真，出芽部位，形態モデル図，出芽の規則性a～eの適合範囲，群体形態を示す．列は左から，出芽の規則性a～e，*Dendrophyllia arbuscula*（A），*Dendrophyllia ijimai*（B），*Tubastraea micrantha*（C），*Tubastraea coccinea*（D），*Dendrophyllia ehrenbergiana*（E），*Turbinaria peltata*（F），*Dendrophyllia boschmai*（G），*Dendrophyllia cribrosa*（H），*Cyathelia axillaris*（I）．

で認められる出芽の規則性の有無を検討した．その結果，*D. cribrosa*は，*D. boschmai*同様，樹状形態での出芽の規則性のb）からe）に従っていることがわかった．しかし，*D. cribrosa*では，出芽は，側隔壁のうちの特定の1枚近傍からのみ順次“螺旋状に”繰り返す（図5H）．ただし，群体形が枝分かれ（2分岐）するときに限り，娘個体は，親個体の特定側の方向隔壁の左右に存在する2枚の原隔壁近傍から出芽し，灌木状形態・テーブル状形態と同様の出芽様式を示す．螺旋中心部では，隣接する各個体が共骨により癒合し，基部の径が10 cm程度に至る幹部が形成される．この結果，群体形は太く強固な骨格で構成され，群体全体の高さが30～40 cmに達するほどの大型化が可能になると考えられる．さらに，水流が強い環境での生息も可能になる（Sentoku and Ezaki, 2013; Sentoku *et al.*, 2015a）．

科を超えた規則性

無藻性ビワガライシ科サンゴの*Cyathelia axillaris*（図2I）は，出芽による二又分岐を繰り返し，明瞭な主軸を持たない「仮軸状の樹状群体」を形成する（Sentoku and Ezaki, 2012d, 図5I）．主軸は，自らの先端部に2本の側枝を派生させた後も存続するが，上方には成長しない．出芽は，莢部短軸の両端点付近の2次隔壁の周囲で生じる．出芽は，「樹状形態での規則性」b），d），e）に従いつつ，主軸の方向隔壁に直交する．側枝は，起点となった隔壁を自らの方向隔壁として活用する．その結果，側枝の方向隔壁は，主軸の方向隔壁と同一方向に成長する．つまり，*C. axillaris*の場合，上述のa）やc）の規則性には従わず，二又分岐という最も単純な2次元パターンを採用しつつも，分岐時に軸が90度ずれることで，3次元構造を効率的に構築している（Sentoku and Ezaki, 2012d）．

群体形成における左右相称性

後生動物の基本体制における左右相称性の獲得が，進化のどの時点で獲得されたのかは，古くから議論になっている．サンゴを含む刺胞動物は，見かけ上，放射相称の基本体制を有し，典型的な左右相称動物よりも先に分岐した系統群であると考えられてきた．近年の，初期系統群全てを含めた多数遺伝子の系統解析の結果は，刺胞動物が左右相称動物と非常に近縁な系統関係にあることを示している（Dunn *et al.*, 2014）．また，刺胞動物門花虫綱に属するイソギンチャク類の遺伝子の発現に左右相称性が認められ，左右相称に関連する遺伝子群も発見されている（Matus *et al.*, 2006）．

群体形成における出芽部位の違いをまとめると，部位は，種によって，1，2，4箇所と変化する．仮軸状形態では，出芽部位は，2分岐時に限り，方向隔壁を対称面

とした2箇所，通常時は1箇所である．また，極性と左右相称性は，出芽部位を強く規制している．極の方向は成長を通じて堅持される．無性増殖（出芽）という種族の維持の根幹に関わる現象に，顕著な極性が認められるという事実は，見かけ上，放射相称性を示す六射サンゴ個体の体制に，方向隔壁を対称面とする左右相称性が内包されていることを示唆している（Sentoku and Ezaki, 2012c; Sentoku *et al.*, 2015b）．

規則性による制約と群体形態の多様化

キサンゴ科サンゴでは，有藻性と無藻性に関係なく，同一の出芽の規則性を示しながらも，それぞれ樹状，灌木状，塊状，プレート状と多様な成長形態を示す．その要因として，出芽の間隔，側枝の傾斜角度，共骨の発達などのパラメーターの“わずかな変化”がそれぞれ関係している．それぞれのサンゴの生息条件の微妙な変化に即応し，「出芽の頻度」や「個体間の集合様式」を調節することで，多様な群体形態を形成している．

一般に，サンゴでは，成長空間を最大限に活用し，群体を構成する個体数を増加させ，より多くの方向に出芽が生じると考えられる．しかし，本稿で紹介したいずれの種でも，出芽は方向隔壁以外の1箇所，2箇所か4箇所の低次（1次・2次）隔壁の近傍からのみ生じる．このように，個体成長の初期に挿入される1次隔壁や2次隔壁が，その後の娘個体の出芽箇所を強く規制している．特に方向隔壁側での出芽の抑制は，科を超えて成立する（一般性の存在）（Sentoku and Ezaki, 2012d）．群体形態の形成において，方向隔壁（隔膜）は極めて重要な“座標軸”になっていることが示唆される．このような発生拘束性は，六射サンゴに独特の群体形態を生みだしている．そこに見られる成長の規則性は，系統や世代を越えた普遍性である．出芽時の「属や科を超える一般性」の発見は，今後，サンゴで代表される，「群体性生物の形づくりの本質的な解明」に大きく寄与すると考えられる．

おわりに

キサンゴ科群体サンゴの出芽様式は，有藻性と無藻性に関係なく，出芽部位，出芽規制，方向隔壁の方向性，出芽傾斜や，世代を越えた普遍性で示される規則性に従っている．個体成長の初期に形成される低次の隔壁が，その後，個体が出芽する場を強く規制している．特に，方向隔壁（隔膜）は，群体形成における極めて重要な“座標軸”になっている．出芽における発生拘束は，群体形成の基本的な規則をあらかじめ決めているが，一方でサンゴは，生息環境の微妙な変化にも即応して形態形成の可塑性を示す．そのため，多様な群体形態が形成されている．出芽時における一般性，特殊性，変異性のそれぞれが「群体性生物の形づくり」に深く関与している．

謝辞

升本眞二博士，森嵜仁美氏，石橋正嗣氏，大野理恵氏（大阪市立大学），町山栄章博士，富山隆將氏（海洋研究開発機構），多田井修氏（マリンワークスジャパン）には，マイクロフォーカスX線CT画像解析などの共同研究を行う上でお世話になった．また，東北大学の井龍康文博士，京都大学の生形貴男博士には，本稿を査読して頂き，内容を改善することができた．以上の方々ならびに佐藤たまき編集長を始めとする編集委員の方々に感謝する．本稿を仕上げるにあたって学術振興会特別研究員奨励費（25–866）を使用させていただいた．

文献

Cairns, S. D., 2001. A generic revision and phylogenetic analysis of the Dendrophylliidae (Cnidaria: Scleractinia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **615**, 1–75.

Chappell, J. C., 1980. Coral morphology, diversity and reef growth. *Nature*, **286**, 249–252.

Coates, A. G. and Oliver, W. A. Jr., 1973. Coloniality in zoantharian corals. *In* Boardman, R. S., Cheetham, A. H. and Oliver W. A. Jr., *eds., Animal Colonies, Development and Function Through Times*, 3–27. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.

Dunn, C. W., Giribet, G., Edgecombe, G. D. and Hejnol, A., 2014. Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 371–395.

Ehrenberg, C. G., 1834. Beitrage zur Physiologischen Kenntniss der Corallenthiere im Allgemeinen und besonders des Rothen Meeres. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **1**, 225–380.

Ellis, J. and Solander, D., 1786. *The Natural History of Many Curious and Uncommon Zoophytes*. 206p., B. White and Son, London.

Esper, E. J. C., 1794. *Fortsetzungen der Pflanzenthiere in Abbildungen nach der Natur mit Farben Erleuchtet I*. 64p., Nürnberg.

Ezaki, Y. and Yasuhara, Y., 2004. Regular and flexible modes of division and hysteroontogenetic growth in the Silurian rugose coral *Stauria favosa*. *Palaeontology*, **47**, 1075–1091.

Filatov, M. V., Kaandorp, J. A., Postma, M., Liere, R., Kruszyński, K. J., Vermeij, M. J., Streekstra, G. J. and Bak, R. P., 2010. A comparison between coral colonies of the genus Madracis and simulated forms. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **277**, 3555–3561.

Gattuso, J. P., 1985. Features of depth effects on *Stylophora pistillata*, an hermatypic coral in the Gulf of Aqaba (Jordan, Red Sea). *In* Gabrie, C. and Harmelin, M., *eds., Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Volume 6*, 95–100. Antenne-Museum-Ephe, Moorea.

Graus, R. R. and Macintyre, I. G., 1976. Control of growth form in colonial corals: computer simulation. *Science*, **193**, 895–897.

Gray, J. E., 1847. An outline of an arrangement of stony corals. *Annals and Magazine of Natural History*, **19**, 120–128.

Horst, C. J. van der., 1922. The Madreporaria of the Siboga Expedition, Part 3: Eupsammmidae. *Siboga Expedition, Report, Monograph*, **16**, 47–75.

Horst, C. J. van der., 1926. Madreporaria: Eupsammidae. *The Transactions of the Linnean Society of London*, **19**, 43–53.

Jaubert, J., 1977. Light, metabolism and growth forms of the hermatypic scleractinian coral *Synarea convexa*, Verrill, in the lagoon of Moorea, French Polynesia. *In* Taylor, D. L., *ed., Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, Volume 1*, 483–488. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Miami.

Kunth, A., 1869. Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen, 2: Das Wachsthumsgesetz der Zoantharia rugosa und über Calceola szndalina. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **21**, 647–688.

Lesson, R. P., 1829. *Voyage autour du Monde sur La Coquille Pendant les Années 1822, 1823, 1824, et 1825, Partie 2*. 235p., A. Bertrand, Paris.

Matus, D. Q., Pang. K., Marlow, H., Dunn, C. W., Thomsen, G. H. and Martindale, M. Q., 2006. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 11195–11200.

Merks, R. M. H., Hoekstra, A. G., Kaandorp, J. K., and Sloot, P. M. A., 2004. Polyp oriented modelling of coral growth. *Journal of Theoretical Biology*, **228**, 559–576.

Milne Edwards, H. and Haime. J., 1851. Monographie des Polypiers Fossiles des Terrains Palaeozoïques. *Archives du Muséum dHistoire Naturelle*, **5**, 1–502.

Oliver, W. A. Jr., 1968. Some aspects of colony development in corals. *Journal of Paleontology*, **42**, 16–34.

Ohno, R., Sentoku, A., Masumoto, M. and Ezaki, Y., 2015. Morphological variability in azooxanthellate scleractinian dendrophylliids governed by regular modes of asexual reproduction: a computer simulation approach. *Paleontological Research*, **19**, 195–203.

Roberts, J. M., Wheeler, A. J., Freiwald, A. and Cairns, S. D., 2009. *Cold Water Corals: the Biology and Geology of Deep-sea Coral Habitats*. 334p., Cambridge University Press, New York.

Scrutton, C. T., 1998. The Palaeozoic coral: structure, variation and palaeoecology. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **52**, 1–57.

Sentoku, A. and Ezaki, Y., 2012a. Constraints on the formation of colonies of the extant azooxanthellate scleractinian coral *Dendrophyllia arbuscula*. *Lethaia*, **45**, 62–70.

Sentoku, A. and Ezaki, Y., 2012b. Regularity in budding mode and resultant growth morphology of the azooxanthellate colonial scleractinian *Tubastraea coccinea*. *Coral Reefs*, **31**, 67–74.

Sentoku, A. and Ezaki, Y., 2012c. Regularity and polarity in budding of the azooxanthellate colonial scleractinian *Dendrophyllia ehrenbergiana*: Consequences of radio-bilateral symmetry of the scleractinian body plan. *Lethaia*, **45**, 586–593.

Sentoku, A. and Ezaki, Y., 2012d. Regularity in budding mode and resultant growth morphology of the azooxanthellate colonial scleractinian *Cyathelia axillaris*: effective and adaptive ways of utilizing habitat resources. *Paleontological Research*, **16**, 252–259.

Sentoku, A. and Ezaki, Y., 2013. Intrinsic constraints on sympodial growth morphologies of azooxanthellate scleractinian coral *Dendrophyllia*. *PLOS ONE*, **8**, e63790.

Sentoku, A., Morisaki, M., Masumoto, S., Ohno, R., Tomiyama, T. and Ezaki, Y., 2015a. Internal skeletal analysis of the colonial azooxanthellate scleractinian *Dendrophyllia cribrosa* using microfocus X-ray CT images: underlying basis for its rigid and highly adaptive colony structure. *Journal of Structural Biology*, **189**, 37–43.

Sentoku, A., Ishibashi, M., Masumoto, S., Tomiyama, Y., Machiyama, H., Tadai, O. and Ezaki, Y., 2015b. Regular budding modes in zooxanthellate colonial *Turbinaria peltata* (Order: Scleractinia) revealed by X-ray CT imaging and three dimensional reconstruction. *Journal of Morphology*, **276**, 1100–1108.

Todd, P. A., Sidle, R. C. and Lewin-Koh, N. J. I., 2004. An aquarium experiment for identifying the physical factors inducing morphological change in two massive scleractinian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **299**, 97–133.

Todd, P. A., 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, **83**, 315–337.

Vaughan, T. W. and Wells, J. W., 1943. Revision of the suborders, families, and genera of the scleractinia. *Special Papers of the Geological Society of America*, **44**, 1–363.

Veron, J. E. N. and Pichon, M., 1976. Scleractinia of eastern Australia, Part 1. Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *Australian Institute of Marine Science Monograph Series*, **1**, 1–86.

Yabe, H. and Eguchi, M., 1934. Probable generic identity of *Stephanophyllia* Michelin and Micrabacia M. Edwards and J. Haime. *Proceedings of the Imperial Academy*, **10**, 278–281.

（2016年3月30日受付，2016年7月6日受理）