

サンゴフジツボ入門

小池数也
中井研究室
松崎加奈恵
千代田 D&M

Preliminary study of coral-inhabiting barnacles,
with new aspects on phylogeny (taxonomy)

K. Ogawa
K. Matsuzaki

はじめに

小雪舞う福島の海岸において、シオガマサンゴに付着しているフジツボを採集して以来、その起源を求め黒潮沿岸を串本から高知へと南下し、沖縄は与那国島までに到った。このサンゴフジツボの正体を明らかにすべく開始した研究も数年経過し、阿嘉島における稀種ヤジリサンゴフジツボの発見を含め、SCUBA 潜水による採集で国内産の種類は大概揃い、既往文献の整理が一段落したこともあり、次なる生態学的研究へのステップとして、また興味を持つ研究者が一人でも増えることを願い、入門案内を記することに相成った。

1. 研究小史

Darwin が「種の起源」に先立つ 5 年前に 8 年掛かりで、それまでは貝類学者が対象としていたフジツボ類を集大成し、1854 年に出版したことは良く知られている。この古典的大著は現在でもフジツボ研究のバイブルとされている。この中でサンゴに付着しているフジツボ類は、*Pyrgoma* 属 9 種と *Creusia* 亜属 1 種 (変種 11 種を含む) にまとめられている。20 世紀に入り、インドの Annandale、スウェーデンの Nilsson-Cantell、英国の Withers、我国の弘 (内海)、ポーランドの Baluk、Radwanski、米国の Zullo、Newman らにより、現生並びに化石のサンゴフジツボの研究が行われてきた。その内容は記載分類が主で、系統

分類学あるいは生態学的研究は極めて少ない。1973 年に到り Ross & Newman がサンゴフジツボの総説を発表し、それまで 2 属であったものを大幅に改訂して 10 属 54 種に整理した。更に極く最近、ロシアの Galkin (1986) が変更案を発表したが、これは問題点が多いものである。近年の研究者にはこの他、中国の Ren (1986)、ブラジルの Young (1989) がいる程度で、その数は限られている。

2. 分類

2-1 種類

サンゴに付着するフジツボ類には *Armatobalanus* 属、*Hexacreusia* 属の他に *Balanus* 属にも少数例が知られているが、通常サンゴフジツボとは Pyrgomatidae (サンゴフジツボ科) に含まれるものをいう。これまでに報告されたものは 10 属 69 種類 (化石 21 種を含む) である。このうち *Pyrgopsella* 属は宿主がカイメン類という特殊なものであり (サンゴフジツボ類の殻底は石灰質であるが、本種のみ膜質である)、サンゴフジツボに含めることには疑問が残される。現在まで日本産は 8 属 23 種が記録されている (小川・松崎、1990) が、なお未記録種が数種ある。阿嘉島周辺では 3 属 6 種が採集されており、このうちヤジリサンゴフジツボは、これまで世界で 2 例しか報告されていないという稀種である。

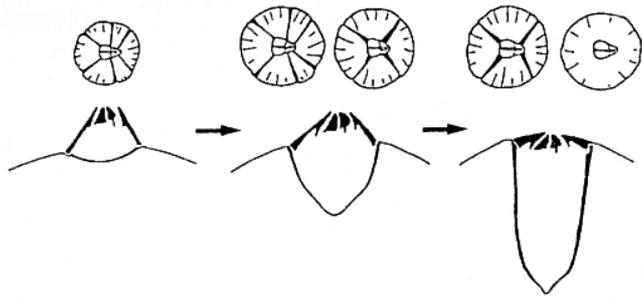


図1 周殻板の融合による Balanus 型フジツボからサンゴフジツボ類への進化仮説 (Newman & Ladd, 1974)

2-2 系統・進化

フジツボ類では周殻板数 6 枚の *Balanus* 属の化石は始新世に出現しているが、サンゴフジツボでは周殻板数 4 枚のグループ (Creusoid) が中新世に、周殻板数 1 枚のグループ (Pyrgomatoid) が鮮新世に出現している。それ故、Darwin 以来サンゴフジツボ類は、*Balanus* 型の祖先から周殻板の融合 (枚数の減少) により進化してきたと説明されている (図 1)。

更に、Ross & Newman (1973) は多系統説を唱えている。これは、化石記録の他に地理分布にも重きを置き、先ず地理的に離れている場所で 3 系統が発生し、このうち周殻板数 4 枚の *Cantellius* から、周殻と蓋板 (楯板、背板) の融合により特殊化した種類が出現してきたとするものである (図 2)。

3. 地理分布

現生のサンゴフジツボは、世界のサンゴ礁に広く分布する。化石はヨーロッパの第 3 紀中新世から出現しており、周殻板数 4 枚の *Ceratoconcha* 属が多く見られる。本属の現生種は熱帯大西洋 (カリブ海からブラジル沿岸) のみに分布している。このことから、ヨーロッパの化石種の起源は熱帯大西洋と推定されている。周殻板数 2 枚の *Megatrema* 属の化石は、

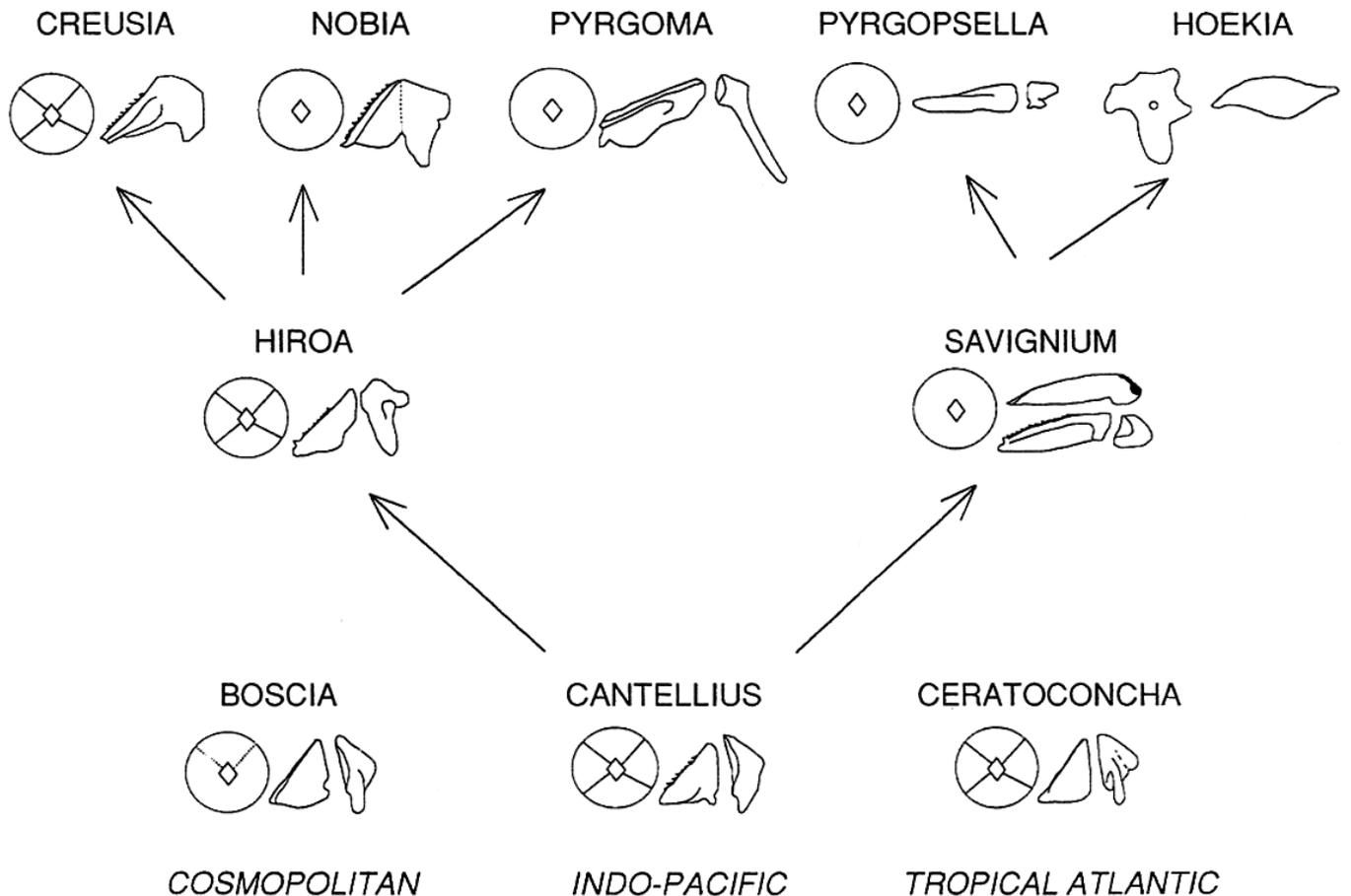


図2 地理分布から推定されたサンゴフジツボ類の多系統仮説 (Ross & Newman, 1973)
 (注) Boscia は現在 Megatrema に変更

クレタ島の鮮新世から出現している。本属は日本の千葉県における鮮新世からも化石が見出されており、現生種も汎世界的に分布する (Ogawa & Matsuzaki, 投稿中)。残りの8属は紅海からオーストラリア大堡礁までのいわゆる Indo-Pacific 区に分布しており、これらのうち化石は2属のみが中新世から出現している。

4. 生理・生態

フジツボ類一般に共通しているが、記載分類は多いものの、サンゴフジツボ類の生理・生態学的研究例は極めて少ない。

4-1 初期生活史

現在まで初期形態 (ノープリウス幼生) が明らかにされているものは、僅かにトンガリサンゴフジツボ *Megatrema anglicum* (Moyse, 1961) とヒドロサンゴフジツボ *Savignium milleporum* (Stewart *et al.*, 1989) の2例にすぎない。また、キブリス幼生が明らかにされているのはトンガリサンゴフジツボ唯1種である。更に、宿主サンゴに付着してからの成長も、トンガリサンゴフジツボで観察されている (Moyse, 1971) ほかは、固定標本からの類推がホシサンゴフジツボ *Creusia indicum* (弘, 1938) において行われているのみである。これら限られた情報によると、サンゴフジツボのノープリウス幼生は他のフジツボ類幼生と同じく、6回の脱皮成長後キブリス幼生に変態する。宿主サンゴに付着直後の殻底は、膜質状でサンゴ骨格とは直接接触しておらず、石灰質の殻底が形成されてサンゴ骨格と完全に固着するには一週間程度を要する。成長段階の異なる採集標本からも容易に推察されるが、その後はサンゴの成長との競争である。サンゴ本体に被覆されないため

には、少なくともサンゴと同程度の成長速度が必要である。何らかの要因でフジツボが死亡した場合は、容易に宿主サンゴで被覆されてしまう。

4-2 成長

成長点は一般のフジツボ類と同じく、周殻と殻底の接合部であるが、一般のフジツボ類では周殻の高さと殻底の径が成長するのに対して、サンゴフジツボでは全く逆に、周殻の径と殻底の深さが成長することが根本的な違いである。それ故サンゴから際立って突出する事はないものの、成長の早いサンゴ、あるいは老成のサンゴから得られるサンゴフジツボの殻底は数 cm にも達する。上述した系統進化を考察する上で最も重要な周殻板枚数に関しては、成長するに従いこれが融合する事実は未だ確認されていない。また、蓋板 (楯板・背板) の融合に関しても同様の問題が残されている。

なお、一般のフジツボ類 (*Balanus* 属) では付着直後の周殻板は1枚であり、成長に伴い2枚、4枚、6枚と増加していくことが飼育実験で確かめられている。

4-3 付着機構

この問題に関する研究は殆ど行われていない。キブリス幼生付着後の飼育に成功しているトンガリサンゴフジツボにおいても、実験目的が異なるので付着機構は明らかでない (Moyse, 1971)。宿主サンゴへの付着に際して、キブリス幼生がサンゴ骨格そのものではなく、サンゴの産生する物質に誘引されることは間違いのないと思われる。その直接的証拠としては、トンガリサンゴフジツボが宿主であるシオガマサンゴの骨格のみならず、岩盤上に広がった根様這腹根 (peritheca)、あるいは成体フジツボその

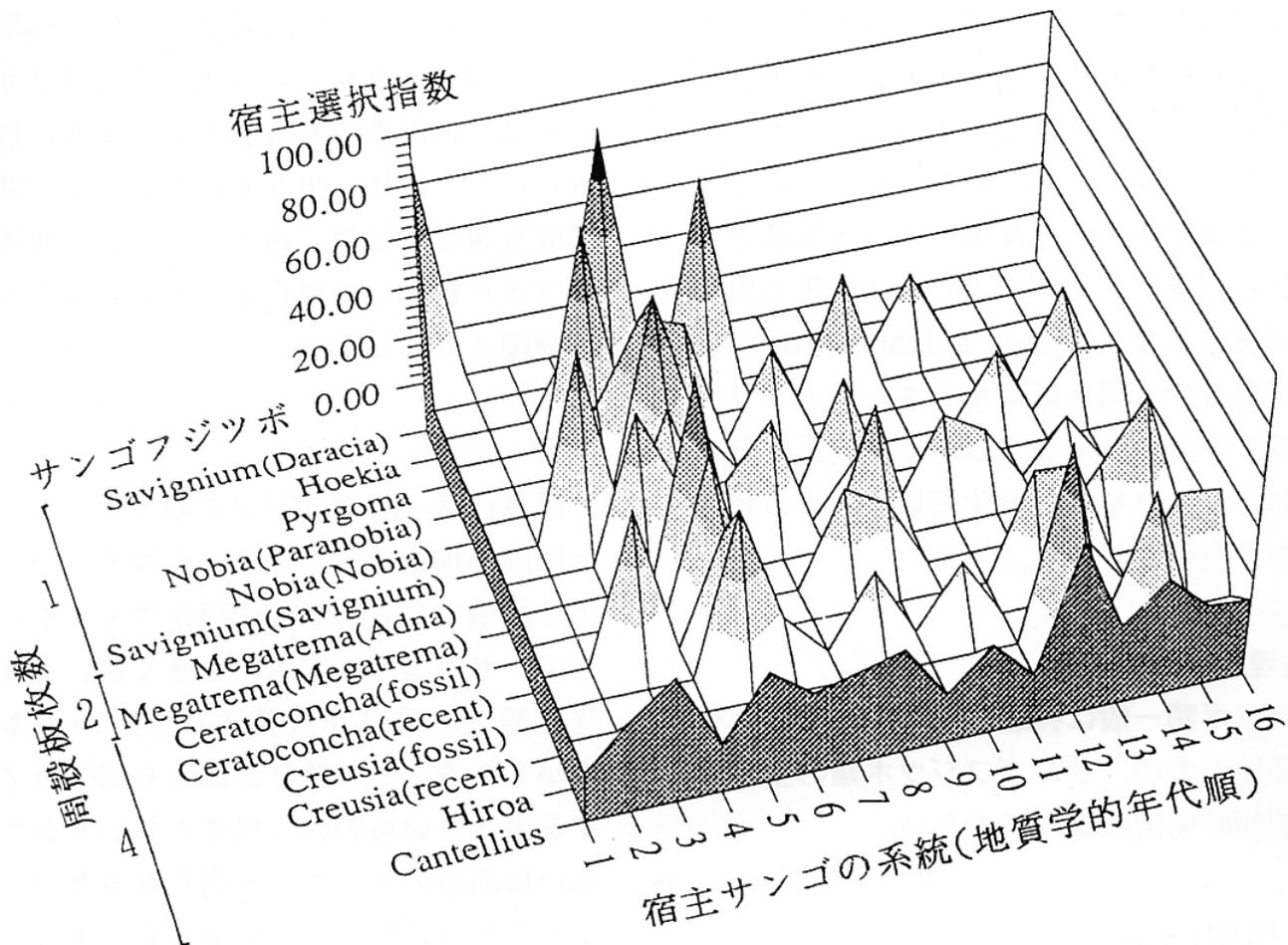


図3 サンゴフジツボと宿主サンゴとの関連スペクトラム (原図)

ものにも多数固着している事実を提示することで充分であろう (Ogawa & Matsuzaki, 投稿中)。

刺胞を持つ宿主サンゴに付着するには、抗原 - 抗体反応と類似の免疫機構が存在するものと予想される。特に、刺胞毒の強いヒドロサンゴ (サンゴモドキ) には唯1種、ヒドロサンゴフジツボのみしか見いだされないことから、本種の宿主依存特異性はこの問題を解く鍵であると考えられる。

5. 宿主選択

サンゴフジツボの宿主選択性に関しては、弘 (内海) が初めて本格的に取り上げ、考察を行っている (1935, 1938)。その後 Ross & Newman (1973)、Galkin (1989) が選択性を論じているが、弘 (内海) の推論

の域を越えることはなかった。すなわち、特殊化したサンゴフジツボは特定のサンゴを宿主とするというものである。我々も現在、宿主サンゴとサンゴフジツボについて解析を進めているが、既にいくつか興味ある結果が得られているので (Ogawa & Matsuzaki, 投稿中)、その一部を紹介する。

これまでに宿主サンゴが記載されているサンゴフジツボは、化石を含めて45種類で、その宿主サンゴは158種類に再整理された。宿主サンゴは科のレベルでまとめると16科になる。これを Wells (1956) の系統樹に従い、古い順に並び替え、サンゴフジツボとの関連を検討したところ、「宿主を選択する」という仮定にたつと、サンゴフジツボは亜属を設けることにより、現在よりもすっきりしたものに分けるこ

とが可能となった。

更に、「宿主サンゴとサンゴフジツボが密接な関連をもって進化してきた - 共進化してきた」と仮定するならば、古い系統のサンゴには古い系統のフジツボが付いていることが考えられる。この仮定の基にサンゴフジツボの宿主サンゴ選択指数を算出して検討を行った。結果は予想された通り、サンゴフジツボを並び替えることにより、宿主サンゴは系統的に古いものから新しいものに移行していくと共に、宿主サンゴの種類も増加していく傾向が認められた (図 3)。

並び替えたサンゴフジツボに注目すると、周殻板枚数が 1 枚から 2 枚、4 枚の種類へ移行することがわかる。即ち、宿主サンゴの選択性を考慮するならば、サンゴフジツボの進化において、従来から唱えられてきた周殻板枚数の減少 (融合) という説明とは全く逆の解釈が可能となる。

6. 共生か寄生か

サンゴフジツボと宿主サンゴとの共生関係を示唆するような、両者間での物質交流を実証した報告は未だ見られない。その可能性は、トンガリサンゴフジツボの完全飼育に成功した Moyses (1971) が推察しているのみである。軟体部の比較から、蔓脚の著しく退化した *Hoekia monticularia* が完全な寄生性とされ、サンゴ食 (Coral-eating) フジツボと呼称されている (Ross & Newman, 1969)。但し、消化管内容物中に刺胞が見られたことを除き、直接的証拠は全くない (図 4)。サンゴフジツボ類は蔓脚に多数の鋸歯状の突起を有していることから (図 5)、餌であるデトライトスを捉える蔓脚運動の際に、同時にこれが宿主サンゴの肉質部を削り取る役割を果たし、結果的にはサンゴによる被覆を防いでいるものと考え

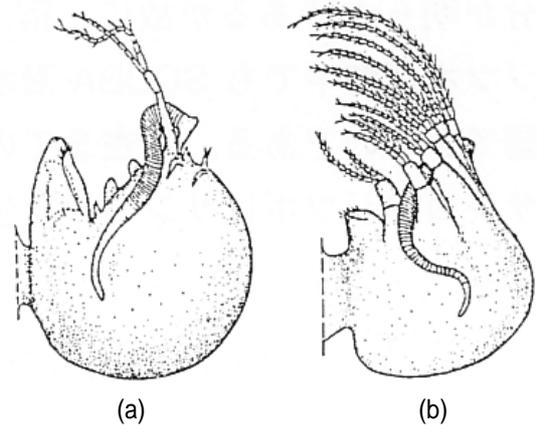


図 4 サンゴ食 (Coral-eating) フジツボ: *Hoekia monticularia* の退化した蔓脚 (a) と、トンガリサンゴフジツボ: *Megatrema anglicum* の発達した蔓脚 (b) の比較 (Ross & Newman, 1969)

えられる。*Hoekia monticularia* はこの鋸歯状突起を欠くことから、宿主サンゴによる被覆防御システムとして、溶解あるいは忌避物質などを分泌することも容易に推察される。

一般にサンゴフジツボは宿主サンゴに殆ど被覆されているが、どんな個体でも生体をクリーニングすれば成長線は宿主サンゴと明らかに分かたれている (図 6)。この事実は、成長線に沿って何らかの防御物質が外部に浸出していることを示唆するものである。この界面部分が明らかであるが故に、宿主サンゴ上のフジツボが海中でも SCUBA 潜水により目視確認できるのである。現在までの知見からはサンゴフジツボはサンゴの寄生種と考えられる。

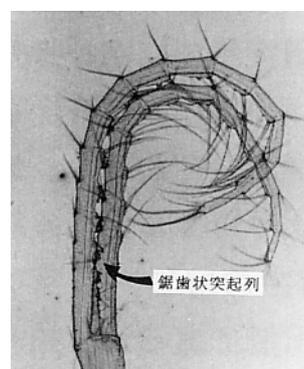


図 5 トンガリサンゴフジツボの蔓脚に見られる鋸歯状突起列 (原図)



図 6 クリーニング処理後に見られる、宿主サンゴ骨格とサンゴフジツボとの分離帯・成長線を示す (原図)

