

# イシサンゴ類の系統分類 —分子系統解析と形態分類の不一致—

深見 裕伸  
カリフォルニア大学サンディエゴ校  
スクリップス海洋研究所

Phylogeny of the scleractinian corals: Genetic analyses conflict with morphological taxonomy

H. Fukami

## ●はじめに

イシサンゴ目 (Scleractinia) には、6 亜目 25 科 246 属 750 種以上がおりとされており (Veron 1995, 2000)、これら全てのサンゴの分類は、主にその骨格形態に基づいて行われている。しかしながら、指標となる骨格形態自体にそれほど多くの特徴があるわけではないため、骨格形態のわずかな差異が、種から科までを分類するために使用されている。例えば、キクメイシ科 (Faviidae) とサザナミサンゴ科 (Merulinidae) を区別する主な違いは、骨格構造の融合が密でないかどうかであり、キクメイシ科とオオトゲサンゴ科 (Mussidae) では、主に莢骨の棘 (septal teeth) の長さでイソギンチャク様組織の肉厚で決まっている。また、キクメイシ属 (*Favia*) とマルキクメイシ属 (*Montastrea*) の主な違いは、ポリプの出芽方法である。このように分類に用いられている形態形質が少ないことに加え、系統が非常に異なっている種間で類似した形態が生じた (収斂) 可能性もあり、現在の形態分類は疑問視されている。

しかも、最近になって遺伝的手法を用いた系統解析が行われるようになり、形態分類と遺伝的解析に基づいた系統関係の不一致が、いくつかのイシサンゴ類で報告されてきている。例を挙げると、ミドリイシ科 (Acroporidae) とハナヤサイサンゴ科 (Pocilloporidae) は形態分類においては同じミドリイシ亜目 (Astrocoeniina) に属するが、その両科は遺伝的に非常に離れており (Romano and Cairns 2000 他)、また、ルリサンゴ属 (*Leptastrea*) も他のキクメイシ科サンゴから遺伝的に非常に離れていることが分かっている。

最近、キクメイシ亜目の遺伝的系統解析の結果が、スクリップス海洋研究所の Nancy Knowlton 博士の研究室を中心とした我々のグループによって発表され

た (Fukami et al. 2004)。その中で、大西洋の多くのサンゴにおいて形態の収斂が起こっていることが推察され、これまでのイシサンゴ類の形態分類に対し、大きな疑問を投げかけた。本稿では、この論文を紹介しながら、イシサンゴ類の系統および分類について考察する。

## ●キクメイシ亜目 (Faviina) とその分布域

キクメイシ亜目には 7 科 (Veron 2000) が属するとされているが、ここでは造礁サンゴである 5 科 (キクメイシ科、オオトゲサンゴ科、サザナミサンゴ科、ウミバラ科 Pectinidae、ヒユサンゴ科 Trachyphylliidae) について記述する。キクメイシ科はイシサンゴ類の中で最も属数が多く、ミドリイシサンゴに次いで種類数が多いとされ、太平洋から大西洋にかけて広く分布している。太平洋域ではミドリイシ属 (*Acropora*) サンゴに次いでさんご礁形成に役立っており、大西洋ではさんご礁形成に最も重要な役割を果たしている。キクメイシ科には 24 属あり、そのうち 2 属 (*Favia* と *Montastrea*) が太平洋と大西洋の両方に分布し、18 属が太平洋固有、残りの 4 属が大西洋固有である。オオトゲサンゴ科は 13 属からなり、*Scolymia* 属のみが太平洋および大西洋の両方に分布し、8 属が太平洋固有、4 属が大西洋固有である。サザナミサンゴ科は 5 属、ヒユサンゴ科は 1 属からなり、両科とも非常にキクメイシ科と類似した形態を有している。ウミバラ科は 5 属からなり、オオトゲサンゴ科と形態的に類似している。これら 3 科は大西洋では見られず、太平洋にのみ分布している。

## ●大西洋キクメイシ科の形態収斂

ミトコンドリア遺伝子と核遺伝子を用いて、キクメイシ亜目の遺伝的系統解析を行った (Fukami et al.

2004)。

まず、大西洋のキクメイシ科サンゴの *Solenastrea* と *Cladocora* の2属が、外群として用いた大西洋の *Oculina* 属 (Oculinidae 科) および Meandrinidae 科と非常に近縁であることが分かった (図1・外群)。*Solenastrea* と *Cladocora* は形態的に他のキクメイシ科よりむしろ *Oculina* に類似しており、将来的にこれら2属は Oculinidae 科に含めるのが適当であると思われる。ちなみに、同科に属するアザミサンゴ属 (*Galaxea*) は、これらのサンゴから遺伝的に非常に離れている (Romano and Cairns 2000 参照)。

次に、上記2属とキクメイシ科 *Montastrea* 属以外の大西洋のキクメイシ科4属と全ての大西洋のオオトゲサンゴ科 (5属) が、遺伝的に非常に近縁関係であることが判明した (図1・グループ1A)。しかも、

これら大西洋の両科は太平洋のオオトゲサンゴ科グループ (ウミバラ科2属を含む) (図1・グループ1B) に含まれた。一方、ほとんどの太平洋のキクメイシ科サンゴ (11属) は主な大西洋のキクメイシ科サンゴから遺伝的に大きく離れ、サザナミサンゴ科とヒユサンゴ科およびウミバラ科の他2属と共に、一つのグループを形成した (図1・グループ2)。さらに、このグループ2には大西洋から唯一 *Montastrea annularis* complex が含まれた。

大西洋のキクメイシ科4属が、太平洋の同科に比べて、より大西洋および太平洋オオトゲサンゴ科と近縁であったことから、これらの大西洋キクメイシ科4属はオオトゲサンゴ科の系統で分化し、キクメイシ科サンゴ様の形態を獲得したと推察される。興味深いことに、キクメイシ科とオオトゲサンゴ科の中間形態をとるオオトゲキクメイシ属 (*Acanthastrea*)

が、遺伝的な系統関係において太平洋と大西洋オオトゲサンゴ科 (大西洋キクメイシ科4属を含む) の間に位置した (図1・グループ1B、Fukami et al. 2004)。*Acanthastrea* 属は、大西洋キクメイシ科4属の形態収斂の進化の過程を知る上で鍵となるサンゴかもしれない。一方、大西洋キクメイシ科の中で、*Montastrea annularis* complex のみが太平洋キクメイシ科のグループに含まれたことから、この種のみが大西洋においてキクメイシ科系統で分化したサンゴであることを示唆した。このグループ2については、以下でさらに詳しく述べる。

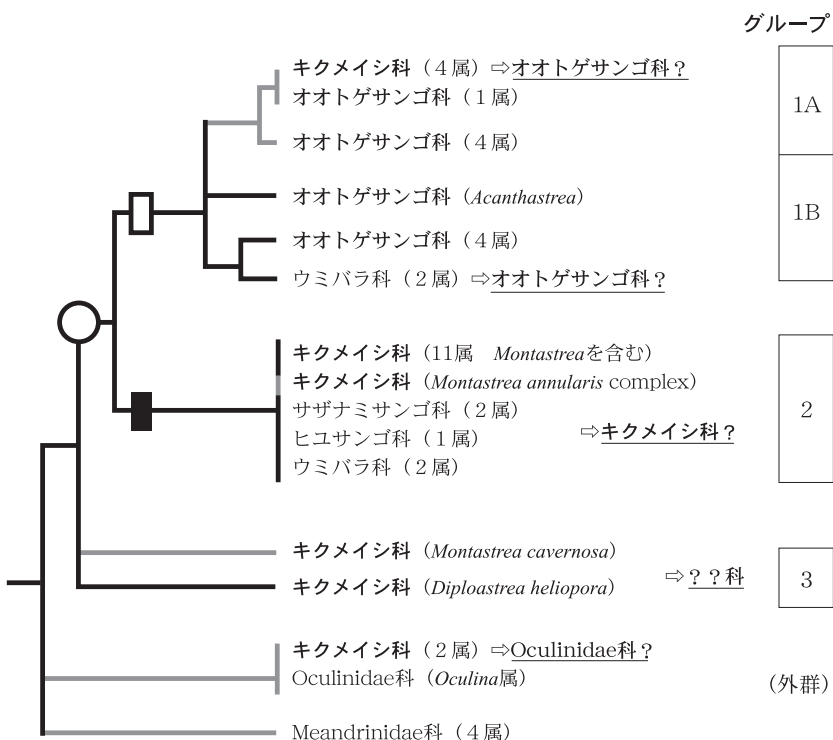


図1. キクメイシ亜目の遺伝的系統関係。大太平洋産サンゴの系統は黒色で、大西洋産サンゴの系統は灰色で示されている。系統樹内の白四角はオオトゲサンゴ科系統、黒四角はキクメイシ科系統を示す。白丸は雌雄異体と雌雄同体の境界を示す。

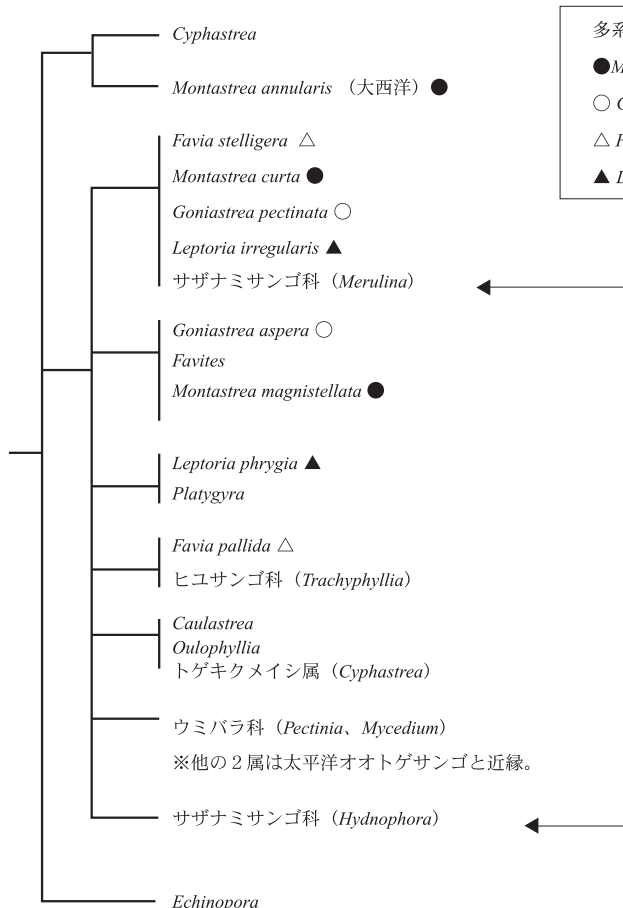


図2. インド・太平洋キクメイシ科サンゴグループ.

また、大西洋の *Montastrea cavernosa* と太平洋のダイオウサンゴ (*Diploastrea heliophora*) が、上記全てのサンゴから遺伝的に大きく離れた (図1・グループ3)。これら2種は、雌雄異体 (Szmant 1986; Harrison and Wallace 1990 他) という生殖様式 (図1・グループ1A および1Bと2のサンゴは雌雄同体) とキクメイシ科内で最も古い化石年代 (Budd 2000) を考慮すると、他のキクメイシ科およびオオトゲサンゴ科の祖先的な種である可能性が高い。これら2種のために新たな科を設けるのが適当かもしれない。また、これらの結果は、生殖様式も系統分類に重要であることを示した良い例である。

●太平洋キクメイシ科グループ  
 太平洋キクメイシ科グループ (図1・グループ2) をより詳細に見てみると、さらに興味深いことが分かってくる (図2)。

まず、この太平洋キクメイシ科グループには他の3科 (サザナミサンゴ・ヒュサンゴ・ウミバラの一部) も含まれていたが、これら3科は太平洋キクメイシ科と遺伝的に区別できず、太平洋キクメイシ科に含めることが適当であるように思える。次に属レベルで系統関係を見てみると、大西洋の *Montastrea annularis* complex は太平洋の同属種と遺伝的に近縁にならず、トゲキクメイシ属 (*Cyphastrea*) と近縁になった。さらに、太平洋の *Montastrea* 属でさえ種間で互いに遺伝的に近縁にならず、多系統であることが判明した。*Favia*、*Goniastrea*、*Leptoria* およびサザナミサンゴ科も同様に多系統であった。また、ウミバラ科も多系統であったが、他の2属が太平洋オオトゲサンゴ科と近縁であり、太平洋キクメイシ科グループに含まれたウミバラ科2属 (*Pectinia* と *Mycedium*) とは 遺伝的に非常に離れていた。

ここで示した系統関係が正しいとすると、キクメイシ科および他の3科の“科”および“属”の分類に用いられている形態形質が、系統推定には適していないことが分かる。例えば、前述したように、*Favia* と *Montastrea* を分ける主な違いはポリプの出芽方法であるが、我々の結果はその特徴が系統に無関係に生じたことを示した。

●遺伝的系統解析に基づく系統関係と形態分類との比較

我々の遺伝的系統解析の結果は、これまでの形態に基づく分類と大きく異なっていた。では、遺伝的系統関係と形態分類のどちらが正しいのだろうか？

---

この疑問に対して最も重要なことは、我々はサンゴに限らず、生物が過去にどのように進化してきたかを正確に知ることができないということである。唯一できることは、可能な限りの情報を集め、その生物の進化を推定することである。形態分類と遺伝的系統関係が一致している場合、その信頼性は高くなるが、異なっている場合は2つの可能性が考えられる。一つは、系統関係の推定に用いた遺伝子が様々な要因によって正しい系統を示していないということである。その解決にはできるだけ多くの異なる遺伝子を用い比較することで解決できる（非常に近縁な種間の場合、交雑や十分な遺伝的差異を蓄積していない可能性があるため困難である場合が多い）。もう一つは、形態分類が誤っている場合である。これは形態の収斂、または分類に不適当な形態形質を用いた時に起こる。

では、これまで述べたサンゴの場合はどうであろうか。遺伝的系統解析に用いた遺伝子としては、ミトコンドリア遺伝子のCOIとCytb、核遺伝子としては、 $\beta$ チューブリンの翻訳領域とリボソームRNA遺伝子である（Fukami et al. 2004）。ミトコンドリア遺伝子のDNA配列には、系統樹作成に十分な違いがあったものの、核遺伝子ではその塩基配列の保存性が高く、サンゴ間ではミトコンドリア遺伝子ほど差異は見られなかった。それにも関わらず、ミトコンドリアと核遺伝子の両方の遺伝子を用いて作成された系統樹は、大まかな点で類似していた（特に、大西洋のククメシ科とオオトゲサンゴ科が近縁であり、それらは太平洋ククメシ科から遺伝的に大きく離れていた）。より多くの遺伝情報を持った精度の高い核遺伝子を用いることが理想的であるが、現在サンゴにおいて利用できる核遺伝子が非常に少ないため、それは今後の課題である。とはいえ、ここで得られた結果は、十分な情報を示したと言えるだろう。では、形態分類についてはどうだろうか。ククメシ科とオオトゲサンゴ科を含めた多くの科の分類についてはこの100年という長い間、ほとんど議論されてい

ない（Veron 1995、2000）。さらに、これまでいくつかの遺伝的系統解析により形態分類と異なる結果が出たにもかかわらず、形態分類の再検討ということにまで発展していない。遺伝的系統解析が盛んに行われてきた今こそ、イシサンゴ類の形態分類を再検討する時期に来ているのではないだろうか。

今回、我々の研究によって、科や属レベルで遺伝的系統関係と形態分類の間に非常に異なる結果が出たことで、これまでの形態分類について、いっそう疑問点が出てきた。遺伝的系統解析によって得られた結果が必ずしも正しいとは限らないが、それを基に形態分類を再検討することは重要である。現在、遺伝的系統解析に用いたサンゴの形態は、共同研究者であるアイオワ大学のAnn F. Budd教授の研究室において、これまでの形態分類に沿った手法に加え、これまでに用いられていなかった新たな形態形質を用いることで、より詳細に解析中である。現在までに得られた結果によると、大西洋と太平洋のククメシ科にはかなりの形態的な違いがあることが分かっている。また、新たに考慮された形態形質を用いた形態分類は、我々によって得られた遺伝的系統関係とかなり一致することが分かっていた。このように、遺伝的系統解析は形態分類を再検討させるための優れた指標になりうる。

最後に、たとえ現在のイシサンゴ類の形態分類が正しくないものだったとしても、その全てを否定するわけではないことを心に留めておいてもらいたい。形態分類は特定の種を他の種から識別するための基礎となり、非常に重要である。ただ、これまで得られた結果を総合すると、イシサンゴ類、特にここで述べた科に属するサンゴについては、属や科を分けるために用いた形態形質が正しくないというだけで、それぞれの種自体の識別には今後もこれまでの形態分類が用いられることになるだろう。例を挙げると、実物を見たことのある人は分かると思うが、サザナミサンゴ科は非常にその形態の特徴が分かりやすく、他のサンゴから簡単に区別することができる。しかし、

---

我々の結果（図2参照）は、その特徴がサザナミサンゴ科という一つの科として分類されるほどではなく、キクメイシ科内の一つの特徴であったということを示している。別の例を挙げると、キクメイシ科から遺伝的に大きく離れたダイオウサンゴはキクメイシ科特有の形態を有しているが、詳細に見ると、その骨格はやはり他のキクメイシ科とは明確な違いがあり、また雌雄異体という生殖様式においても他のキクメイシ科から異なっている。このように、ダイオウサンゴで見られた形態の違いは、これまでキクメイシ科内の特徴の一つであるとされていたが、その違いが科を隔てるほどの大きな違いであったということである。

#### ●おわりに

現在、他の多くの科についても大部分の属の解析を終えたが（未発表）、キクメイシ科ほど多系統になる複雑な科はなかった。おそらく、イシサンゴ類の科の中でキクメイシ科様の形態収斂が数回行われたものと思われる。ちなみに、種レベルで最も複雑なのは圧倒的に *Acropora* 属サンゴである。このように、キクメイシ科や *Acropora* 属といった、さんご礁形成に重要で、かつ世界中に広く分布しているサンゴは非常に複雑化しており、イシサンゴ類がどのように形態を多様化させ、分布域を広げていったのかを調べる上で、非常に興味深いサンゴであるといえる。これらのサンゴは、種レベルでの分類が他のサンゴに比べて輪をかけて困難であるため、それほど研究が進んでいない。属および種レベルでの遺伝的系統解析と形態分類の比較が今後の課題である。

#### ●引用文献

- Budd, A. F. 2000. Diversity and extinction in the Cenozoic history of Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 19: 25–35.
- Fukami, H., A. F. Budd, G. Paulay, A. Solé-Cava, C. A. Chen, K. Iwao and N. Knowlton 2004. Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature*, 427: 832–835.
- Harrison, P. L. and C. C. Wallace 1990. Reproduction, dispersal and

- recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky, Z (ed.) *Coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp 133–207.
- Romano, S. L. and S. D. Cairns 2000. Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci.*, 67: 1043–1068.
- Szmant, A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 5: 43–54.
- Veron, J. E. N. 1995. *Corals in Space and Time*. UNSW Press, Sydney.
- Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Science, Townsville.