

イソギンチャクとクマノミ類の共生関係の多様性： 分布と組合せに関する生態学的レビュー

服部昭尚*

滋賀大学教育学部 〒520-0862 滋賀県大津市平津 2-5-1

要旨 クマノミ類が共生するイソギンチャクは、“宿主イソギンチャク”と呼ばれ、クマノミ類にとっての隠れ場所として重要な役割を果たしている。一方、“宿主イソギンチャク”にとってのクマノミ類の役割については、これまで曖昧な点が多かった。本稿では、まず、褐虫藻に注目した最近の研究をまとめ、クマノミ類との共生がイソギンチャクにもたらす利益について明確にした。このことにより、あるイソギンチャク1個体の着底後初期の生存と成長には、クマノミ類との潜在的共生種数が多いほど有利であろうと推察された。“宿主イソギンチャク”には、定着したクマノミ類のほとんど全てが繁殖場所として利用する種(4種)のほかに、定着したクマノミ類の中の特定の種のみが繁殖に利用する種(2種)、ほとんど全てが繁殖場所には利用しない種(4種)があり、クマノミ類にとってのイソギンチャクの価値に格差が存在する。イソギンチャク1種にとってのクマノミ類の潜在的共生種数はそこで繁殖が確認されたクマノミ類の種数と極めて強く相関しており、クマノミ類が価値の高いイソギンチャクを選択的に利用する傾向が示唆される。“宿主イソギンチャク”は、クマノミ類との関係性、特に双方にとっての価値の高低に注目すると4タイプに類型化されるが、タイプ間で観察例数に大きな違いが見られ、地理的分布が重複する221例の組合せのうち、実在するのは37.1%(82例)であった。これまでの研究を概観することにより、実在する組合せには、1) “宿主イソギンチャク”とクマノミ類の地理的分布の重複のほかに、2) 生息場所の一致、3) クマノミ類による宿主選択性、さらに、4) 宿主をめぐるクマノミ類の種間競争が大きく影響していることが理解できる。クマノミ類よりも寿命が長く、浮遊幼生期間も長い“宿主イソギンチャク”の地理的分布には、暖流の影響が大きいことが文献情報の分析から明らかになった。“宿主イソギンチャク”の分類は日本では混乱しているが、多少の問題点があったとしても、世界で幅広く用いられている分類に従うことにより、日本近海で報告されているイソギンチャクとクマノミ類の分布や生態、関係性について、他海域で得られた知見との比較分析が可能となる。

キーワード インド-太平洋, 褐虫藻, 種間競争, 宿主特異性, 生息場所, 相利共生, 暖流

はじめに

クマノミ類が共生するイソギンチャク類 (Actiniidae 科と Stichodactylidae 科, Thalassianthidae 科) は、“宿主イソギンチャク” (host sea anemone) と呼ばれ (Dunn 1981), クマノミ類に隠れ場所を提供している。クマノミ類 (*Amphiprion* 属と *Premnus* 属) は、スズメダイ科 (Pomacentridae) に属するサンゴ礁魚類であり、インド-太平洋域に幅広く分布する (Allen 1975; Fautin and Allen 1997)。

浮遊仔魚期を除けばほぼ100%, イソギンチャクを住み家とするため (Fautin 1991; Fautin and Allen 1997, 例外については Arvedlund and Takemura 2005), クマノミ類にとっての宿主イソギンチャクは必要不可欠な資源である。一方、イソギンチャクにとっては、以前、クマノミ類が実質的な餌の供給者であると見なされたり、イソギンチャク捕食者に対する必要不可欠な防衛者であると見なされたりしていたが、これらの説が否定された後は (Allen 1975), 憶測をまじえ相利か片利か曖昧に扱われてきた (Fautin 1991; Fautin and Allen 1997; モイヤー 2001; 中村 2004)。しかし、2004年以降、“宿主イソギンチャク”の体内に共生する褐虫藻がクローズアップされ、褐虫藻を介した相利共生関係と

*連絡著者

E-mail: hattori@edu.shiga-u.ac.jp

担当編集者: 山野博哉 (編集委員長)

して理解されるようになった (Porat and Chadwick-Furman 2004, 2005; Holbrook and Schmitt 2005; Roopin et al. 2008; Godinot and Chadwick 2009; Roopin and Chadwick 2009)。

本稿では、まず、褐虫藻を介したクマノミ類とイソギンチャクの相利共生についての最近の知見をまとめ、イソギンチャクにとってクマノミ類との共生に明確な利益があることを示す。このことにより、“宿主イソギンチャク”の着底後の初期の段階では、潜在的なクマノミ類との共生種数が多いほどクマノミ類の存在価値は高いものと考えられた。また、クマノミ類にとっては、イソギンチャクの中に繁殖場所として適した種と適さない種が存在するため、種類によって価値に格差が生じている。したがって、イソギンチャクとクマノミ類の関係は、一対一の単純なものではなく、多対多の多様な関係が含まれる (Fautin 1991)。最近の陸上生物を対象とした相利に関する理論的、実証的研究からは、一対一の絶対的な相利共生関係はむしろ希であり、一対一と思われていた関係に複数のパートナーが関与していたり、多対多の関係の中に寄生的な種が含まれていたり、多対多の関係の中でこそ相互依存の度合いが増すことなどが明らかにされつつある (大串ら 2009)。本稿では、クマノミ類とイソギンチャクの多様な相利共生関係について、双方にとっての共生相手の価値に注目することにより、類型化を試みる。

本稿の目的は、“宿主イソギンチャク”10種を類型化しながら、多様なクマノミ類との関係性を整理し、実在する両者の組合せを生態学的に理解することである。そのために、双方にとっての利益、すなわち各個体の適応度が上昇するような組合せが増えていくはずであることを確認した上で、まず実在する組合せについて整理する。また、クマノミ類との相利共生関係の実際の組合せの成立に関する知見をまとめた上で、クマノミ類と比較して浮遊幼生期間が長い“宿主イソギンチャク”の地理的分布パターンについての文献情報を整理し、分析する。最後に、種類ごとに生息場所の特性、共生するクマノミ類の宿主特異性、さらにはイソギンチャクをめぐるクマノミ類の種間競争について、これまでの主に野外研究による観察例を概観し、宿主をめぐるクマノミ類の種間競争が実際の組合せを左右する要因になっていることを示す。ところで、“宿主イソギンチャク”の分類については、日本では混乱しているが、多少

の問題点があったとしても、世界で幅広く用いられている分類に従うことにより、日本近海で報告されているイソギンチャクとクマノミ類の分布や生態について他海域との比較が可能となることを示したい。本稿で扱うクマノミ類とイソギンチャクには標準和名の無いものが少なくない。しかし、体の模様や形、分布地域名にちなんで名付けられた英名があり、そのカタカナ表記は日本のダイバーやアクアリストにも比較的よく知られている (モイヤー 2001; 中村 2004)。表1に学名と和名のほか、英名を記した。

褐虫藻を介した“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の相利共生関係

“宿主イソギンチャク”の体内に生息する褐虫藻 (zooxanthella) は、*Symbiodinium* 属の渦鞭毛藻類であり、サンゴの体内に共生する褐虫藻と同様、宿主に光合成産物を供給する。“宿主イソギンチャク”は、基本的に褐虫藻と共生するため、光環境を確保できる透明度の高い浅い海に生息する。1200種ほど知られるイソギンチャク類 (Daly et al. 2007) の中で、“宿主イソギンチャク”は10種だけである (Dunn 1981; Fautin and Allen 1997)。“宿主イソギンチャク”の口盤は、ふつう、その直径が20cmから50cm程度、一部の種では1mを超えるが、口盤面積が大きいほど集光と褐虫藻の収容の点で有利であり、褐虫藻を体内で増殖させるのに適している (Roopin et al. 2008; Roopin and Chadwick 2009)。口盤の大型化により、より多くの褐虫藻が光合成を行うことができ、光合成産物の余剰分はイソギンチャクのエネルギー源として利用される。したがって、イソギンチャク自身の成長も可能となる。最終的な口盤の大きさは、取得できるエネルギー量と体を維持するエネルギー量の釣り合いによって決まると考えられている (Sebens 1982; Steen 1988)。何らかの理由、例えば異常高水温などの影響によって褐虫藻が消失すると、造礁サンゴ類と同様、イソギンチャクは透明な色 (実際には白く見える) になり、この白化現象が長期間続くとイソギンチャクは死亡する。

褐虫藻への注目により、クマノミ類の重要性が再認識された。クマノミ類による防衛の結果、イソギ

ンチャクは日中に触手を隠す必要がなくなり、口盤を大きく開いて褐虫藻に光合成をさせることができる。解剖学的に“宿主イソギンチャク”が他の多くのイソギンチャクのように完全には収縮できないことは、クマノミ類との共生関係が長く続いた進化の結果であろうと解釈されている (Fautin 1991)。大きく開いた口盤はクマノミ類にとって良い住み家となり、口盤の大きいイソギンチャクほどクマノミ類の個体数が多くなる (Hattori 1991, 1994)。個体数が多くなるとクマノミ類によるイソギンチャクの防衛力が増す (Porat and Chadwick-Furman 2004; Schmitt and Holbrook 2003)。“宿主イソギンチャク”は、クマノミ類が存在しなくても、多少は岩陰等に潜むことができるため、チョウチョウウオ類 (*Chaetodon* 属) 等のイソギンチャク捕食者に完全に捕食されることは、捕食圧が著しく高い海域を除き、希であると考えられている (Fautin 1991)。しかし、褐虫藻による光合成産物の減少は、結果的にイソギンチャクの成長量を減少させる (Porat and Chadwick-Furman 2004)。クマノミ類の防衛は、褐虫藻の光合成活動の維持において重要なのである。

さらに、最近、クマノミ類の排泄物が褐虫藻の肥料として用いられていることも明らかになった。褐虫藻は光合成によって生産した糖類をエネルギー源としているが、窒素やリンなどの栄養塩類も必要不可欠な資源である。クマノミ類が周辺で動物プランクトンや付着藻類を食べた後、イソギンチャクの触手の間で休むことにより、排泄物中の栄養塩類はイソギンチャクに吸収されるのであろうと推察はされていた (Fautin 1991)。最近、クマノミ類の排泄物中のアンモニウムイオンやリン酸イオン、特に前者が、実際にイソギンチャクを介して褐虫藻に利用されていることが明らかになった (Porat and Chadwick-Furman 2005; Roopin et al. 2008; Godinot and Chadwick 2009; Roopin and Chadwick 2009)。栄養塩類が十分であれば、褐虫藻は活発に光合成を行い、その生産物の余剰分がイソギンチャクに供給される。“宿主イソギンチャク”の体表を覆う粘液の主成分は糖類であり、クマノミ類の餌の一部ともなっているが (Allen 1975)、この起源は褐虫藻の生産した糖類である。仏領ポリネシアのモーレア島 (Moore Is.) の礁湖において、センジュイソギンチャク *Heteractis magnifica* Quoy and Gaimard, 1833 と *Amphiprion chrysopterus* Cuvier, 1830 の関係が調

べられた結果、*A. chrysopterus* の存在がセンジュイソギンチャクの成長を促進し、生存率をも上昇させることが判明した (Holbrook and Schmitt 2005)。他の“宿主イソギンチャク”や他の海域でも、クマノミ類の存在は、必要不可欠とまでは言えないが、イソギンチャクの適応度を上昇させていると考えられよう。

ところで、相利共生とは、単独生活よりも共生した方が双方にとって有利、つまり適応度が高くなることを意味している。共生しても一方にとっては純利益が生じない場合、片利と見なされる。例えば、最近、イボハタゴイソギンチャク *Stichodactyla haddoni* Saville-kent, 1893 の放卵中に、クマノミ *A. clarkii* Bennett, 1830 がその卵を捕食することが報告された (Scott and Francisco 2006)。この場合でも、卵の全てが捕食されるわけではないため、先述したクマノミ類からの恩恵 (すなわち褐虫藻の光合成産物の増加) からこの卵捕食のコストを差し引いても、共生した方が有利でありうる。しかし、イボハタゴイソギンチャクがクマノミから得られる純利益は小さくなっており、クマノミの存在が片利的になっている可能性は否定できない。双方の立場から個体の利益を考えることにより、相利共生の多様性を理解することができよう。

“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の関係性の類型化

“宿主イソギンチャク”は固着性であり、生活史初期に浮遊幼生期間を経てから海底に着底した後、クマノミ類に定着される (Scott and Harrison 2008)。つまり、多かれ少なかれ、着底後に単独生活を行っている。“宿主イソギンチャク”は、褐虫藻を放卵前に親から受け継ぐため (Scott and Harrison 2007)、着底後なるべく早くクマノミ類に定着されれば、クマノミ類との共生からの恩恵 (褐虫藻の光合成産物の増加) を得ることができ、生存や成長に有利になるはずである。“宿主イソギンチャク”1個体が孤立した場所に着底した場合、一定期間内にクマノミ類に定着される確率は、なるべく多くの潜在的共生種を持つ方が高いと考えられよう。最近の相利の研究では、パートナーが多い種は少ない種より生存や繁殖に有利であることが示されているが、これは宿

表 1 宿主イソギンチャクとクマノミ類の和名、学名、および英名

Table 1 Japanese, scientific and English names of host sea anemones and anemonefishes

和名 (Japanese name)	Scientific name	English name
エンタクイソギンチャク	<i>Cryptodendrum adhaesivum</i> Klunzinger, 1877	Adhesive sea anemone
タマイタダキイソギンチャク (サンゴイソギンチャク)	<i>Entacmaea quadricolor</i> Rüppell and Leuckart, 1828	Bulb-tentacle sea anemone
ジュズダマイソギンチャク	<i>Heteractis aurora</i> Quoy and Gaimard, 1833	Beaded sea anemone
シライトイソギンチャク	<i>Heteractis crispa</i> Hemprich and Ehrenberg, 1834	Leathery sea anemone
センジュイソギンチャク	<i>Heteractis magnifica</i> Quoy and Gaimard, 1833	Magnificent sea anemone
	<i>Heteractis malu</i> Haddon and Shackleton, 1893	Delicate sea anemone
	<i>Macrodactyla doreensis</i> Quoy and Gaimard, 1833	Corkscrew tentacle sea anemone
ハタゴイソギンチャク	<i>Stichodactyla gigantea</i> Forsskål, 1775	Gigantic sea anemone
イボハタゴイソギンチャク	<i>Stichodactyla haddoni</i> Saville-kent, 1893	Haddon's sea anemone
アラビアハタゴイソギンチャク	<i>Stichodactyla mertensii</i> Brandt, 1835	Merten's sea anemone
クマノミ	<i>Amphiprion clarkii</i> Bennett, 1830	Clark's anemonefish
ハマクマノミ	<i>Amphiprion frenatus</i> Brevoort, 1856	Tomato anemonefish
カクレクマノミ	<i>Amphiprion ocellaris</i> Cuvier, 1830	False clown anemonefish
ハナビラクマノミ	<i>Amphiprion perideraion</i> Bleeker, 1855	Pink anemonefish
トウアカクマノミ	<i>Amphiprion polymnus</i> Linnaeus, 1758	Saddleback anemonefish
セジロクマノミ	<i>Amphiprion sandaracinos</i> Allen, 1972	Orange anemonefish
	<i>Amphiprion akallopisos</i> Bleeker, 1853	Skunk anemonefish
	<i>Amphiprion akindynos</i> Allen, 1972	Barrier reef anemonefish
	<i>Amphiprion allardi</i> Klaussewitz, 1970	Allard's anemonefish
	<i>Amphiprion barberi</i> Allen, Drew and Kaufman, 2008	Fiji Barberi clownfish
	<i>Amphiprion bicinctus</i> Rüppell, 1828	Two-band anemonefish
	<i>Amphiprion chagosensis</i> Allen, 1972	Chagos anemonefish
	<i>Amphiprion chrysogaster</i> Cuvier, 1830	Mauritian anemonefish
	<i>Amphiprion chrysopterus</i> Cuvier, 1830	Orange-fin anemonefish
	<i>Amphiprion ephippium</i> Bloch, 1790	Red saddleback anemonefish
	<i>Amphiprion fuscocaudatus</i> Allen, 1972	Seychelles anemonefish
	<i>Amphiprion latezonatus</i> Waite, 1900	Wide-band anemonefish
	<i>Amphiprion latifasciatus</i> Allen, 1972	Madagascar anemonefish
	<i>Amphiprion mccullochi</i> Whitley, 1929	McCulloch's anemonefish
	<i>Amphiprion melanopus</i> Bleeker, 1852	Dusky anemonefish
	<i>Amphiprion nigripes</i> Regan, 1908	Maldives anemonefish
	<i>Amphiprion omanensis</i> Allen and Mee, 1991	Oman anemonefish
	<i>Amphiprion percula</i> Lacepède, 1802	Clown anemonefish
	<i>Amphiprion rubrocinctus</i> Richardson, 1842	Australian anemonefish
	<i>Amphiprion sebae</i> Bleeker, 1853	Sebae anemonefish
	<i>Amphiprion tricinctus</i> Schultz and Welander, 1953	Three-band anemonefish
	<i>Premnas biaculeatus</i> Bloch, 1790	Spine-cheek anemonefish

主がパートナーに利用される機会が多くなるからである (大串ら 2009)。局所レベル (十メートル程度) においては、後述するように、特定のクマノミ類は“宿主イソギンチャク”の臭いに惹かれて選択的に定着する傾向をもつ種類も知られるが (Elliott et al. 1995; Arvedlund et al. 1999, 2000)、広域レベルではクマノミ類の仔魚は暖流や潮流に乗って受動的に分散する (Elliott et al. 1995)。“宿主イソギンチャク”に利益をもたらすクマノミ類の共生種数に注目し、便宜上、5種未満のクマノミ類に利用される場合を Low, 10種以上を High, 5種から9種を

Intermediate とし、潜在的にパートナーが多ければ、“宿主イソギンチャク”の着底後初期の生存や成長に有利であると見なした (表 2)。

一方、クマノミ類の1個体は、“宿主イソギンチャク”を利用できない場合、自然界ではすぐにエソ類 (Synodontidae 科) やハタ類 (Serranidae 科) などの魚食魚に捕食されてしまうと考えられている (Fautin and Allen 1997)。刺胞細胞で武装されたイソギンチャクを隠れ場所とすることにより、クマノミ類の個体の生存率が高められていることに疑いはない。さらに、クマノミ類の雌は卵を硬い基質に産

表 2 宿主イソギンチャクとクマノミ類の組合せの多様性。公表されているデータ (Allen 1975; Dunn 1981; Fautin and Allen 1997; モイヤー 2001; 中村 2004; Allen et al. 2008; Ricciardi et al. 2010) を用い、報告されている組合せの数を括弧内に示した

Table 2 Diversity of the combinations between anemonefish and host sea anemone based on the usefulness of the host as a reproductive site for the fish and the number of potential partners of the host. Observed numbers of their combinations shown in parentheses. From published data (Allen 1974; Dunn 1981; Fautin and Allen 1997; Moyer 2001; Nakamura 2004; Allen et al. 2008; Ricciardi et al. 2010)

		Usefulness of host anemone as reproductive site for anemonefish	
		Low (useless)	High (useful)
Number of potential partners (anemonefish species) to host anemone	Low less than 5 species	Type 1 (6)	Type 4 (0)
	Intermediate 5~9 species	Type 2 (18)	Type 5 (4)
	High 10 or more species	Type 3 (1)	Type 6 (38)

み付け、雄が孵化するまでの1週間ほど卵の世話をする。産卵床がイソギンチャクに近接しているかどうかも適応度を左右する重要な要因である (Allen 1975)。産卵床が近接していなければ、卵保護中の雄が魚食魚に補食されやすく、卵補食者にも狙われやすい。したがって、繁殖場所として利用しやすいイソギンチャクは、そうでないものよりも価値が高いと言えよう。クマノミ類が定着したイソギンチャクの繁殖場所としての価値に注目し、クマノミ類にとっての“宿主イソギンチャク”の価値を High と Low で二分した (表2)。

イソギンチャクにとってのクマノミ類の共生種数と、クマノミ類にとってのイソギンチャクの繁殖場

所の価値の高低から、表2に示す6タイプがありうるが、文献上の情報からタイプ分けができたのは67例の組合せであった。その中で4タイプ (1, 2, 5, 6) が98.5%を占めた。この4タイプの66例のうち、タイプ6が38例と最も多く、タイプ2が18例、タイプ1が6例、タイプ5が4例であった (表3も参照のこと)。“宿主イソギンチャク”の1つの種において共生が確認されたクマノミ類の種数は、実際にそこで産卵が確認されたクマノミ類の種数と極めて強く相関していた (スピアマンの順位相関係数=0.915, $z=2.74$, $p=0.0062$)。タイプ6の組合せが多い4種のイソギンチャクのうち、クマノミ類の繁殖に関する知見が得られた39例の組合せの中で、1例だけは幼魚が一時的に利用するタイプ3であった (表3, 表2も参照のこと)。クマノミ類の仔魚が繁殖に適さないイソギンチャクに定着した場合、子孫を残すことができないため、クマノミ類は徐々に繁殖に適したイソギンチャクへの定着を愛好するように進化し、その結果としてタイプ6の組合せが増えたのであろう。

クマノミ類との関係性に注目した“宿主イソギンチャク”の類型化

表3を概観すると、タイプ6の組合せが多い4種のイソギンチャク (多くのクマノミ類が繁殖に利用) と、タイプ5と2が混在する2種のイソギンチャク (特定のクマノミ類のみ繁殖に利用)、そしてタイプ1またはタイプ2のみの4種のイソギンチャク (クマノミ類が繁殖には利用しない) に整理できる。そこで、表2を単純化し、クマノミ類とイソギンチャクの双方の価値の高低に注目すれば、イソギンチャクとクマノミ類の組み合わせを4つのタイプに整理できる (表4)。以下に述べるように、“宿主イソギンチャク”10種についてもこれらのタイプに分けることが可能である。

タイプA) 共生するクマノミ類の種数が少ないためにイソギンチャクにとってのクマノミ類の価値は低く、共生するクマノミ類にとっての繁殖場所としてのイソギンチャクの価値も低い、言わば「双方にとっての価値が低い」イソギンチャクである。クマノミ類に共生されれば利益 (褐虫藻の光合成産物の増加) が生じるかもしれないが、クマノミ類の特

定の種にしか利用されておらず、単独の場合も希ではない。利用するクマノミ類の種数が少なくても、イソギンチャクの個体レベルで致命的にはならない。最近の群集生態学で扱われる相利系ではスペシャリストと見なされ、パートナーへの依存度が小さいと考えられる（大串ら 2009）。表3では、タイプ1または2のみが見られた4種のイソギンチャクが該当する。

タイプB) 共生するクマノミ類の種数が多いためにイソギンチャクにとってのクマノミ類の価値は高いが、共生するクマノミ類にとって繁殖場所としてのイソギンチャクの価値が低い、言わば「イソギンチャクにとってのみクマノミ類の価値が高い」タイプである。HighとLowの単純な組合せで生じるタイプであり、表3でタイプ3が1例だけ見られたが、この組合せが多いイソギンチャクは存在しなかった。

タイプC) 共生するクマノミ類の種数が少ないためにイソギンチャクにとってのクマノミ類の価値は低い、共生するクマノミ類の一部にとって繁殖場所としてのイソギンチャクの価値は高い、言わば「特定のクマノミ類にとって価値が高い」イソギンチャクである。特定のクマノミ類が共生した場合、繁殖場所として利用されるので、その周辺ではこのタイプのイソギンチャクにそのクマノミ類の仔魚が定着する可能性は増すだろう。クマノミ類の仔魚の浮遊期間は8~9日程度であり、他の多くのサンゴ礁魚類と比較して、かなり短いことが知られている（Springer 1982; Fisher and Bellwood 2003）。例えば、このタイプを利用するトウアカクマノミ *Amphiprion polymnus* Linnaeus, 1758の仔魚は、生まれた場所から数百メートルの範囲内に多くの個体が定着する（Jones et al. 2005）。したがって、このタイプのイソギンチャクの個体数は、共生するクマノミ類が繁殖する場所の近くで多くなる傾向が見られるかもしれない。表3では、タイプ5と2が混在する2種のイソギンチャクである。タイプAと同様、スペシャリストと呼ばれ、パートナーが不在でも絶滅の危険性は低い（大串ら 2009を参照のこと）。

タイプD) 共生するクマノミ類の種数が多いためにイソギンチャクにとってのクマノミ類の価値は高く、共生するクマノミ類の多くにとって繁殖場所としてイソギンチャクの価値も高い、言わば「双方にとっての価値が高い」タイプである。ここにクマノ

ミ類が定着すれば、定着したクマノミ類も利用されるイソギンチャクもその適応度は上昇するだろう。また、同じイソギンチャクを利用するクマノミ類が多いため、クマノミ類の種間競争が生じ、優劣関係や棲み分けなどの現象が観察されると期待される。最近の群集生態学で扱われる相利系では、ゼネラリストと呼ばれ、相互にパートナーへの依存度が大きいと考えられる（大串ら 2009）。表3では、タイプ6が多い4種のイソギンチャクである。

“宿主イソギンチャク”の各種を上記の類型に当てはめる前に、現在は世界中で幅広く利用されているDunn (1981)の分類について解説する。

“宿主イソギンチャク”の分類について

“宿主イソギンチャク”は、インド-太平洋域に幅広く分布し、これまでに多くの種が記載されてきたが、同種と思われるイソギンチャクが異なる場所で別種として記載された可能性が高かった。Dunn (1981)は自然状態での“宿主イソギンチャク”をスキューバ潜水によって多くの場所で観察し、その後、一部のサンプルを対象に従来の分類形質を調べた上で、世界中の博物館を訪れて記載に用いられた標本と比較し、最終的に10種に整理した。Dunn (1981)の分類の特徴は、生息場所の特徴をサンゴ礁の特異な地形と関連させて記載し、さらに共生するクマノミ類の種を明記してこれらも従来の分類形質と同様に扱ったことである。Dunn (1981)は、固定液で保存された標本では体幹 (column) に対する口盤の相対サイズや触手の形状などの分類形質が野外での観察結果と大きく異なることが多く、また、クマノミ類の種によっては宿主特異性が明確であり、野外観察の結果はこれまでのシノニムをまとめる点で有効であった、と記している。例えば、Dunn (1981)が *Entacmaea quadricolor* Rüppell and Leuckart, 1828とした種 (表1)には、*Parasicyonis actinostoloides* Wassilieff, 1908 sensu Uchida, Okamoto and Fukuda, 1975も含まれる (Hirose 1985も参照)。日本では、*Entacmaea quadricolor*の和名に“タマイタダキイソギンチャク”か“サンゴイソギンチャク”を当てており、統一されていない。英語では“Bulb-tentacle” sea anemoneと呼ばれるため、本稿ではタマイタダキイソギンチャクとし

表 4 クマノミ類にとっての繁殖場所としての価値とクマノミ類の潜在的共生種数に注目した宿主イソギンチャクの4類型。各タイプに含まれる宿主イソギンチャクとクマノミ類の組み合わせ数を括弧内に示した。すでに公表されているデータ (Allen 1975; Dunn 1981; Fautin and Allen 1997; モイヤー 2001; 中村 2004; Allen et al. 2008; Ricciardi et al. 2010) を用いた

Table 4 Four types of the host sea anemone based on the usefulness as reproductive site for the symbiotic anemonefish and the number of potential partners (anemone species) to host anemone. Observed numbers of their combinations shown in parentheses. From published data (Allen 1974; Dunn 1981; Fautin and Allen 1997; Moyer 2001; Nakamura 2004; Allen et al. 2008; Ricciardi et al. 2010)

		Usefulness of host anemone as reproductive site for anemonefish	
		Low (useless)	High (useful)
Number of potential partners (anemonefish species) to host anemone	Low less than 10 species	Type A (24)	Type C (4)
	High 10 or more species	Type B (1)	Type D (38)

た。また、タマイタダキイソギンチャクが *Entacmaea ramsayi* Haddon and Shackleton, 1893 とされたり、これと少し特徴の異なる個体がウスカワイソギンチャク *Entacmaea quadricolor* とされたり、サンゴイソギンチャクが *Entacmaea actinostoloides* sensu Uchida, 1947 と記されたりしている (内田・楚山 2001; Arvedlund ら 2005 を参照)。Dunn (1981) は、日本で記載されたタマイタダキイソギンチャクに似る種は、表現型の可塑性による個体変異、あるいは地域変異であると考えている。しかし、ミトコンドリア DNA を用いた分子系統解析等、先端的な

分類学的研究はまだ行われてないので、Dunn の分類の妥当性に疑問の余地は残る。したがって、分類体系が見直されれば、“宿主イソギンチャク” とクマノミ類の共生に関する研究成果も見直しを迫られることになろう。本稿は Dunn の分類の信頼性を議論することを目的としていないが、本稿で引用した 1995 年以降の国際的な学術誌に掲載されたクマノミ類や“宿主イソギンチャク”に関する論文は、全て Dunn の分類に従っていることは事実である。世界各国に数多く存在したシノニムが整理されたことにより、“宿主イソギンチャク”の地理的分布は大幅に整理され、また、1980 年以降にスキューバ潜水が普及し、Dunn の分類に従った簡便な検索表 (Fautin and Allen 1992) は世界的に普及し、分布やクマノミ類との組合せに関する観察事例の情報量と信頼性は向上した。Dunn の分類に従うことにより、分布や組合せの詳細を“広範囲に”把握できるようになった (モイヤー 2001; 中村 2004)。

ところで、クマノミ類の方は、Allen (1975) の分類学的研究により一旦 28 種にまとめられたが、その後 2 種については、繁殖力のない雑種であろうと推察された (Fautin and Allen 1997; モイヤー 2001)。さらに 2008 年に新種 1 種が追加されたため (Allen et al. 2008)、本稿では、クマノミ類を 27 種とした。次に文献上のデータを用いてタイプ別 (A, C, D) に実際の組合せの対応関係を明らかにする。

クマノミ類と“宿主イソギンチャク”の実際の組合せの成立パターン

定住性のサンゴ礁魚類の仔魚は、ほとんどの場合、潮流や暖流に乗って分散し、具体的な定住場所、すなわち、個々のパッチリーフや岩礁への定着は、基本的にランダムに行われていると考えられている (Sale 1991)。“宿主イソギンチャク” 10 種に定着するクマノミ類 27 種の組合せも、基本的にはランダムに決まっているのであろうか？ 水槽内では、十分な時間さえあれば、基本的にクマノミ類は“宿主イソギンチャク” 全種に生息でき、さらに実際にはありえないカリブ海産のイソギンチャクにも定着が可能である (Fautin and Allen 1997)。しかし、既に述べたように、クマノミ類が繁殖に利用するイソギンチャクは、そうでないものよりも、クマノミ類

とイソギンチャクの双方にとって個体の適応度を高める上で有利であろう。自然選択の結果、両者にとって価値が低いタイプAよりも、両者にとって価値が高いタイプDが多くなると期待される。ランダムに組合せが決まるのであれば、タイプBも実在するはずだ。

文献上の記述から、タイプAの組合せが24例、タイプBは1例、タイプCが4例、タイプDが38例となった(表4)。しかし、タイプCに分類された2種のイソギンチャクでは、15例中11例の組合せ(73.3%)でクマノミ類の産卵は確認されていない(表3)。産卵に利用できないイソギンチャクにクマノミ類が定着する事実を無視することはできないが、実在した組合せ(82通り)は、全組合せ(270通り)の30.4%にすぎず、分布域の違いから双方の出会いがない49通りを除いても、実際の組合せはその37.1%であった。両者の組み合わせがランダムに決まっているとは考えにくいだろう。

Ollerton et al. (2007)は、“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の関係を自然選択が作用する多対多のネットワークと見なし、群集生態学で最近注目される入れ子度の理論(nestedness theory)を適用し、両者の組合せはランダムに決まっているのではないことを示した(大串ら2009も参照のこと)。つまり、ゼネラリストはゼネラリストかスペシャリストと共生するのに対して、スペシャリストはゼネラリストとのみ共生する、典型的な入れ子構造(nested structure)が示された。実際、タイプAのイソギンチャクはスペシャリストであるが、これを利用するクマノミ類はゼネラリストに限られた。スペシャリストのパートナーがゼネラリストに限られるのは、ゼネラリストにこそ利用される機会が多いためである。タイプCのイソギンチャクに共生するクマノミ類は、例外的なスペシャリスト同士の組合せであるが、それでも一対一の関係とはなっていない。例外的に個体数の多い種がスペシャリストであれば、スペシャリスト同士の組合せも可能である。今後、“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の種類別個体数のデータを用いた分析が望まれる。入れ子度の理論は島の生物地理学の理論を相利系に適用したものであるが、典型的な入れ子構造が示されるのは、大陸から島への種の定着率が大陸からの距離の関数として減少するような場合、すなわちランダムな分散ではない場合に限られる(大串ら2009)。“宿

主イソギンチャク”とクマノミ類の場合、緯度約60°経度約180°の広大な領域内で入れ子構造が見られたため、この領域内での非ランダムな分散の存在、すなわち暖流による幼生分散の影響が示唆される(Ollerton et al. 2007)。これに対し、スラウェシ島(Sulawesi Island)メナド地区(Manado)内の狭い領域での同様の解析では、入れ子構造は見られない(Ricciardi et al. 2010)。暖流と“宿主イソギンチャク”の地理的分布パターンとについては次項で整理する。

“宿主イソギンチャク”の地理的分布

“宿主イソギンチャク”は、インド-西太平洋域(Indo-West Pacific region)を中心に、紅海(Rea Sea)や南アフリカ東岸(South Africa)、伊豆諸島(Izu Islands)やオーストラリアのニュー・サウス・ウェールズ州(NSW)、中部太平洋のハワイ諸島(Hawaiian Is.)やトゥアモトゥ諸島(Tuamotu Is.)など、幅広く分布する(Allen 1975; Dunn 1981; Fautin and Allen 1997; モイヤー 2001; 中村 2004, 表5)。“インド-西太平洋域”とは、東南アジアとパプア・ニュー・ギニア(PNG)を中心に、東は太平洋西部のメラネシアから西はインド洋のアフリカ大陸東岸までの海洋生物の種類が多い海域である。図1に表5で取り上げられた地名を示した。クマノミ類全体の分布域は、一箇所の例外、すなわちハワイ諸島を除いた全ての海域で、“宿主イソギンチャク”全体の分布域と重複する(後述)。

PNG北東部に位置するマダン(Madang)のサンゴ礁では、“宿主イソギンチャク”全種が確認されており、ここが“宿主イソギンチャク”の分布の中心であると言われている(Fautin and Allen 1997)。しかし、海域や諸島等、地点より広い範囲で生息種数を比較すると、セレベス海(Celebes Sea)やフィリピン諸島(Philippines South・North)、南シナ海(South China Sea)、琉球諸島(Ryukyu Is.)、サンゴ海(Coral Sea)でも“宿主イソギンチャク”全種を確認でき、ジャワ島(Java Is.)やGBRでは9種が確認できる(表5)。国名で言えば、フィリピン、インドネシア、パプア・ニュー・ギニアから作られる三角形が“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の種類数が最も多い領域であり(Fautin and Allen

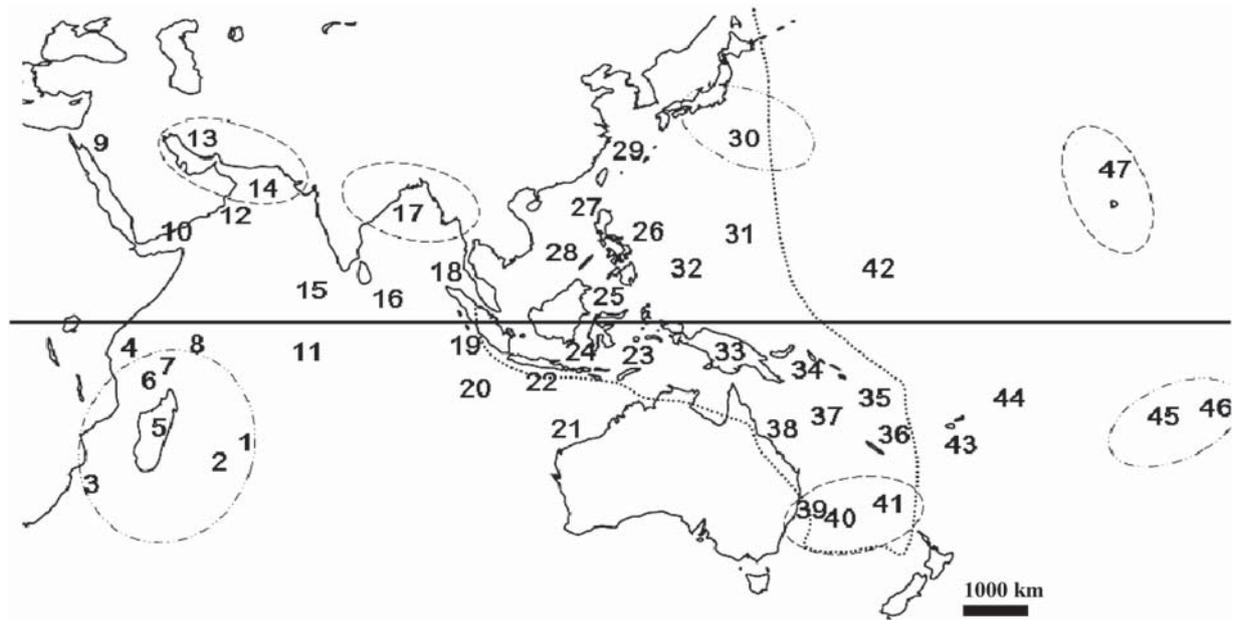


図1 “宿主イソギンチャク”の分布地域。宿主イソギンチャクの生息種数が少ない海域（3種から4種）と特に少ない海域（1種か2種）を、それぞれ二点鎖線と破線で示した。表5と共通する47分布地域を数字で示した。点線は西部太平洋を示す

Fig. 1 Geographical distributions of host anemones. Low species richness areas (3-4 host species) and lowest species richness areas (1-3 host species) are indicated by double-dotted broken lines and broken lines, respectively. Numbers indicate the 47 districts shown in Table 5. Dotted line encircles West Pacific region

1997), “インド・オーストラリア・列島・フィリピン領域 (Indo-Australia-Archipelago-Philippines region)” と呼ばれることがある (Allen 1975)。

表5のデータを用い、ユークリッド距離を非類似度とした最長距離法による階層的クラスター分析を行うと、デンドログラムが作成できる (図2)。非類似度0の地域とは、同じ種類のイソギンチャクが生息することを意味する。この結果から、大まかには3ブロックに分けられることが明らかになった。

まず、図2において上端の孤立したブロック、すなわち、ノーフォーク島 (Norfolk Is.) からペルシャ湾 (Persia) までのブロックは、“宿主イソギンチャク”の生息種数が最も少なく、温帯域を含む広大な範囲におよんでいる。このブロックでは、日本で最も分類が混乱している“タマイタダキイソギンチャク”を中心に、0~3種程度の共通種しか存在しない。タマイタダキイソギンチャクは多数のシノニムがまとめられた種であるが (Dunn 1981), 温帯域に適応した複数種が混在している可能性が暗示される。このブロックに含まれる海域は、北赤道海流や南赤道海流の影響が及びにくい場所であるため (図3),

比較的低温であり、また、個体群が孤立しやすい可能性がある。熱帯海域と比較して捕食圧が低いと考えられており、クマノミ類が共生しない宿主イソギンチャクの個体数も多い (Moyer 1980)。いずれにせよ、“宿主イソギンチャク”にとっては分布の辺縁部と考えられよう。例えば、豪州 NSW は、南赤道海流の支流から発達した東オーストラリア海流 (East Australian Current) の末端に位置し、さらに、ノーフォーク島とロードハウ島 (Lord Howe Is.) には、この暖流の影響すら小さい。また、アラビア海 (Arabian Sea) とペルシャ湾は、季節風海流 (Monsoon Current) の末端付近に位置し、ベンガル湾 (Bengal) とハワイ諸島 (Hawaiian Is.) には大きな暖流は影響しない。伊豆諸島 (Izu Is.) は黒潮の末端部に位置する。ベンガル湾とハワイ諸島には1種の“宿主イソギンチャク”しか生息せず、タイプ A か C のイソギンチャクのみである (表5)。

次のブロック、すなわち、パラオ (Palau) から東アフリカ沿岸 (East Africa) までは、“宿主イソギンチャク”の生息種数が最多のブロックである。特にサンゴ海 (Coral Sea) からスラウェシ島まで

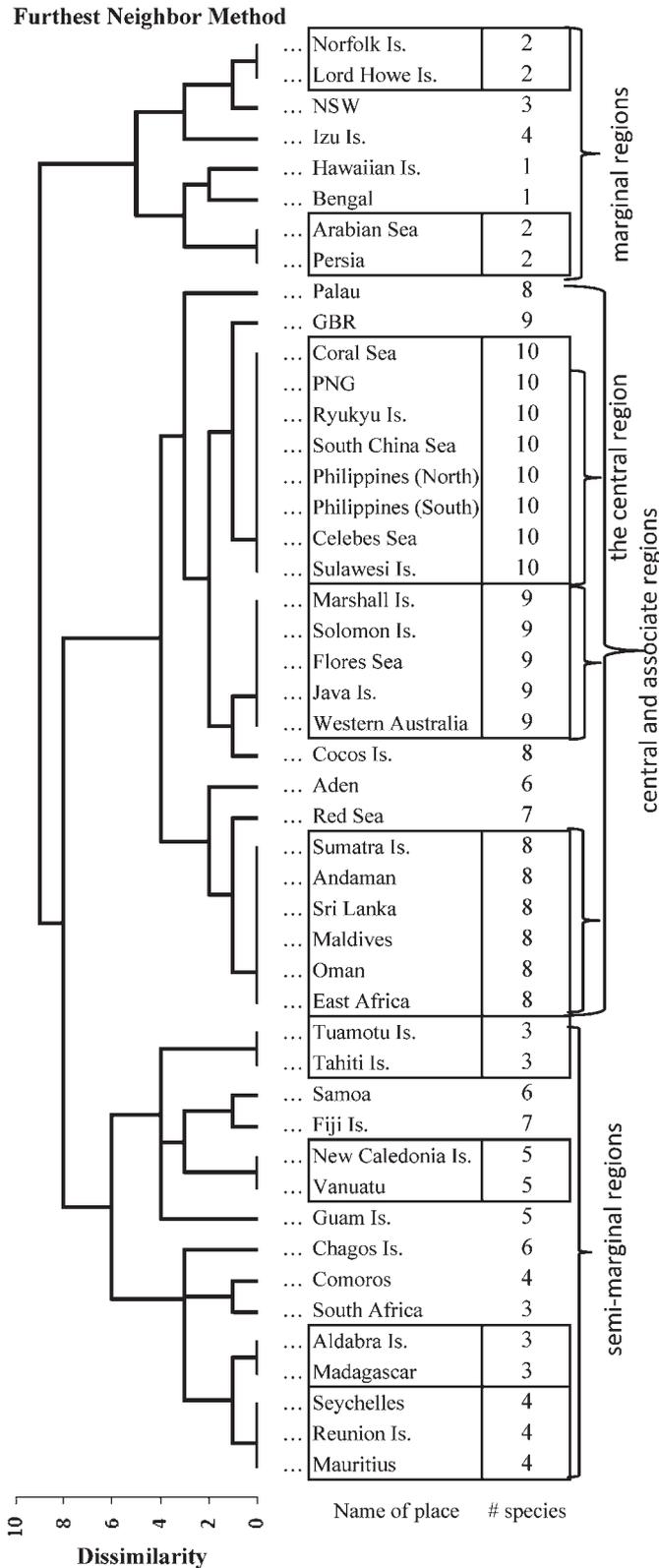


図 2 “宿主イソギンチャク” 10 種類の分布地域に関するクラスター分析の結果を示すデンドログラム。表 5 の分布データを使用した。図 1 と表 5 に共通の地域番号も示してある

Fig. 2 Dendrogram showing the results of cluster analysis of geographical distributions of 10 species of host anemones. Furthest neighbor method was applied to data shown in Table 5. Numbers indicate the 47 districts shown in Fig. 1 and Table 5

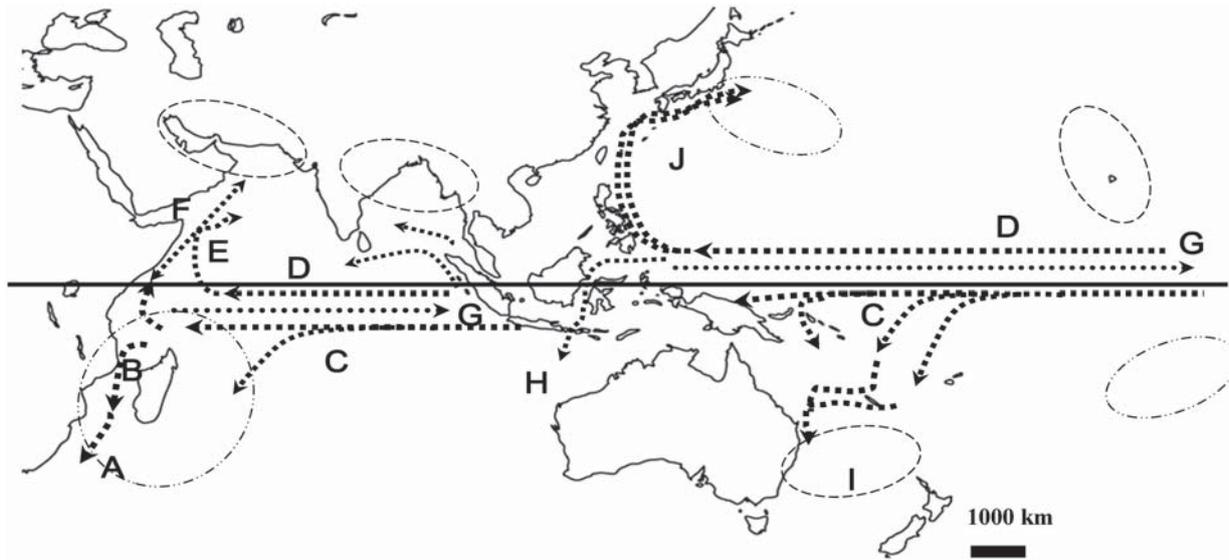


図3 主な暖流と“宿主イソギンチャク”の生息種数が少ないエリア。生息種数が少ないエリアは図1と同様に示した。Aはアラガス海流、Bはモザンビーク海流、Cは南赤道海流、Dは北赤道海流、Eは季節風海流、Fはソマリ海流、Gは赤道反流、Hはインドネシア通過流、Iは東オーストラリア海流、そしてJは黒潮である

Fig. 3 Major tropical sea currents and the low and lowest species richness areas of host anemones shown in Fig. 1. A: Agulhas Current, B: Mozambique Current, C: South Equatorial Current, D: North Equatorial Current, E: Monsoon Current, F: Somali Current, G: Equatorial Countercurrent, H: Indonesian Throughflow, I: East Australian Current, J: Kuroshio Current

の小ブロックでは“宿主イソギンチャク”全種が見られ、分布の中心部と考えられる。琉球諸島がここに入るのは特筆に値する。その下のマーシャル諸島 (Marshall Is.) から豪州北西岸 (Western Australia) までの小ブロックと GBR は準中心部であり、9種が分布する。その下のスマトラ島 (Sumatra Is.) から東アフリカ沿岸 (East Africa) までの小ブロックとココス島 (Cocos Is.) は、インド洋の中では最も生息種数の多い場所であり、さらに太平洋のパラオでも8種が見られるため準中心部と言えよう。タイプ A, C, Dが見られる。

最後のトゥアモトゥ諸島 (Tuamotu Is.) からモーリシャス (Mauritius) までのブロックは、準辺縁部と言える。非類似度が0の地域、すなわち、トゥアモトゥ諸島とタヒチ島 (Tahiti Island)、ニューカレドニア島 (New Caledonia Is.) とバヌアツ (Vanuatu)、アルダブラ諸島 (Aldabra Is.) とマダガスカル (Madagascar)、セイシェル (Seychelles) とレユニオン島 (Reunion Is.) とモーリシャス (Mauritius) は、地理的に非常に近いが、海流による結びつきが強い場所である。少なくともタイプ D が分布する。

上記のように、熱帯性の“宿主イソギンチャク”は、中心部から準中心部、準辺縁部から辺縁部へと、暖流の末端部、つまり低水温海域に近づくほど生息種数が減少する分布パターンを示している。暖流、すなわち海洋の表層流は、季節的な強弱や年によっては大きく蛇行するが、図3のような世界地図のスケールでは、比較的定まって流れている (宇野木・久保田 1996)。“宿主イソギンチャク”の幼生は、クマノミ類よりも長い期間、暖流に乗って広範に点在するサンゴ礁に分散する。広範に分散できるクマノミ類は広範に分布する“宿主イソギンチャク”を利用できるが、分布域が狭いクマノミ類は広範に分布する“宿主イソギンチャク”のごく一部の個体群しか利用できない。したがって、ゼネラリストはゼネラリストかスペシャリストに共生し、スペシャリストはゼネラリストに共生する傾向となる (Ollerton et al. 2007)。

次にこの総説の本題として、“宿主イソギンチャク”を種類毎に類型化し、研究例を概説する。

“宿主イソギンチャク” 各種に関する生態学的研究のレビュー

タイプ A：双方にとっての価値が低い 4 種類のイソギンチャク

a) *Heteractis malu* Haddon and Shackleton, 1893

本種の分布範囲は、他と比較すると狭いものの、それでも西部太平洋を中心にハワイ諸島にまでおよんでいる (表 5)。ハワイ諸島にクマノミ類は分布しないので、本種にとってクマノミ類との共生関係が不可欠でないことは自明である。ハワイ諸島はクマノミ類の生息域から十分に離れており、クマノミ類の仔魚は暖流に乗ってたどり着くことができない (Dunn 1981)。

クマノミ類の生息域で本種を利用するのはクマノミ *A. clarkii* 1 種である (表 3)。クマノミ類の繁殖個体は硬い基盤を産卵床とするが、本種は礁池の砂地を生息地としている。クマノミ類が繁殖に利用するイソギンチャクには、“定員” のようなものがあり、イソギンチャクが存在しても“満員” ならば新たな個体は定着できない (Hattori 1991; Buston 2003a,b)。クマノミ幼魚は、そのような場合に本種を利用して一時的に捕食者を回避し、成長した後に繁殖場所として利用できる他のイソギンチャクに移動すると考えられている。このように幼魚のみが利用するイソギンチャクは育児所 (nursery) と呼ばれている (Fautin and Allen 1997)。クマノミは、クマノミ類の中で最も遊泳力の高い種であり (Allen 1975)、幼魚でもこの能力が高い (Hattori 1994)。言い換えれば、遊泳力の低い種にとっては本種の利用価値は低い。クマノミの繁殖ペアは本種を利用しないので、クマノミにとっても本種の価値は他の繁殖時に利用できるイソギンチャクと比べて小さい。クマノミの幼魚が、どの程度本種を防衛し、褐虫藻に肥料を与えているのかは明らかではない。クマノミが存在しなくても生育できるのであるから、その利益が小さくてよいのかもしれない。

b) エンタクイソギンチャク *Cryptodendrum adhaesivum* Klunzinger, 1877

本種は、西部太平洋を中心に、西は紅海から東はトゥアモトゥ諸島まで幅広く分布している。しかし、クマノミ類全体の生息域よりはかなり狭い (表 5)。生息密度は非常に低く、岩盤に固着するが、触

手の長さが 5 mm 程度と極端に短いために、クマノミ類の隠れ場所としても適さないようである。実際、クマノミの幼魚が希に共生することが報告されているにすぎず、イソギンチャクエビ *Periclimenes brevicarpalis* Schenkel, 1902 等との共生の方がよく知られる (Dunn 1981; 宇都宮 2006)。クマノミ幼魚にとって短期間の生存には役立つが、長期間の隠れ場所としての価値は低いのであろう。

上に述べた *H. malu* と本種は、共生するクマノミ類がクマノミ 1 種であり (表 3)、しかも幼魚だけである。イソギンチャクに定着した幼魚は後に繁殖可能なイソギンチャクに移動できなければ子孫を残せない。

c) *Macrodactyla doreensis* Quoy and Gaimard, 1833

本種は、琉球諸島からフィリピン諸島を経て PNG や豪州 GBR までの限られた範囲に生息している。インド洋や中部太平洋には分布せず、“宿主イソギンチャク” の中で最も生息域が狭い (表 5)。この海域に分布する 11 種のクマノミのうち、クマノミとハナビラクマノミ *Amphiprion perideraion* Bleeker, 1855、トウアカクマノミ、*Amphiprion chrysopterus* の 4 種がこのイソギンチャクを利用する。例えば、PNG では、*Amphiprion akindynos* Allen, 1972 は 6 種のイソギンチャクを利用するが、本種と *H. malu* は利用しない (表 3)。本種と *H. malu* は、サンゴ礁池の砂地に生息し、クマノミ類の繁殖個体がこれら 2 種を利用したという報告はない。繁殖個体は、タマイタダキイソギンチャク、イボハタゴイソギンチャク、ハタゴイソギンチャク *Stichodactyla gigantea* Forsskål, 1775、アラビアハタゴイソギンチャク *Stichodactyla mertensii* Brandt, 1835、センジュイソギンチャクかシライトイソギンチャク *Heteractis crispa* Hemprich and Ehrenberg, 1834 のいずれかを利用する。クマノミとトウアカクマノミ、*A. chrysopterus* は遊泳能力が高いため、幼魚が一時的な成長の場として利用すると考えれば、*H. malu* と同じ位置づけとなる。しかし、ハナビラクマノミの遊泳力は低いため (Allen 1975; Hattori 1995, 2000, 2002)、この点での説明が困難である。ハナビラクマノミが本種を利用していたという報告自体が少ないため、実質的には利用していないのかもしれない (Ricciardi et al. 2010)。本種にとって、

クマノミ類の幼魚がどの程度、利益をもたらしているのかは定かではない。

上で述べたエンタクイソギンチャクと *H. malu*, さらにこの *M. doreensis* の3種は、共生するクマノミ類が4種以下と他と比べてかなり少ないのが特徴である(表3)。“宿主イソギンチャク”10種のうち、この3種を使うのはクマノミだけであるが、クマノミ類の分布の中心地と言われる PNG のマダンでは、クマノミでさえこの3種は希にしか利用しない (Elliott and Mariscal 2001)。分布域が最大であるクマノミは一番のゼネラリストであり、その分布の辺縁部において新たな相利共生の組合せが進化したのかもしれない。

d) ジュズダマイソギンチャク *Heteractis aurora* Quoy and Gaimard, 1833

本種は、アフリカ南東部とマダガスカル周辺、豪州南東部を除いたクマノミ類の分布域に幅広く分布し、クマノミ類7種に利用される(表3, 5)。利用種は全て移動能力が高く、3種以上のイソギンチャクを利用するが、繁殖個体は基本的にタマイタダキイソギンチャク、ハタゴイソギンチャク、アラビアハタゴイソギンチャク、センジュイソギンチャクかシライトイソギンチャクのいずれかを利用する。本種は、*H. malu* や *M. doreensis* と同様、礁池の砂地を主な生息地としており、クマノミ類の繁殖に適さず、幼魚の一時的な成長の場として利用される。しかし、本種が例外的に岩盤に接する場合には、クマノミが産卵場所に利用することもある(大方2007)。本種にとって、クマノミ類の幼魚がどの程度、利益をもたらしているのかは定かでない。このイソギンチャクは、エンタクイソギンチャクや *H. malu*, そして *M. doreensis* の3種と比べれば、共生するクマノミ類の種数が多い。本種はアラビアハタゴイソギンチャク *Stichodactyla mertensii* Brandt, 1835 やシライトイソギンチャク *Heteractis crispa* Hemprich and Ehrenberg, 1834 の個体の近くに分布することが多いとされているので (Dunn 1981), このイソギンチャクに定着した幼魚は、その後、繁殖に適したシライトイソギンチャクやアラビアハタゴイソギンチャクへ移動できる可能性が高いために、タイプAの中では移動力の高い種類に多く利用されるのかもしれない。

以上の4種は、基本的にクマノミ類の繁殖個体に

利用されることがほとんどなく、幼魚に一時的に利用されるだけである。このタイプのイソギンチャクにとっても利用するクマノミ類にとっても、パートナーの価値が高くないが、イソギンチャクはクマノミ類に利用されれば、褐虫藻の光合成活動の維持や上昇の点で少しだけ有利になっていると考えられる。

タイプC: 特定のクマノミ類にとってのみ価値が高い2種類のイソギンチャク

次の2種は、特定のクマノミ類の繁殖個体に頻繁に利用される。両種とも、サンゴ礁域の中で特異な場所に分布するので、そのような場所に生息するクマノミ類にとっては貴重な存在であろう。しかしながら、クマノミ類が全く共生しない場合や、クマノミ類が一時的にしか利用しない場合もある (Dunn 1981)。

a) *Stichodactyla haddoni* イボハタゴイソギンチャク

本種は、インド-西太平洋域のサンゴ礁に幅広く分布し、上述したジュズダマイソギンチャクと同様、クマノミ類7種にだけ利用されるが、前者よりも細かい砂地に生息する(表3, 5)。触手は短いものの口盤が大きくうねっており、触手の無い体壁側も隠れ場所としてクマノミ類に利用される。サンゴ礁域の内湾的な場所では、本種はトウアカクマノミや *Amphiprion sebae* Bleeker, 1853 によく利用され、繁殖場所にもなっている。しかし、例えば紅海 (Red Sea) では、内湾的な環境にクマノミ類が分布しないため、本種が存在しても利用するクマノミ類はいない。本種はクマノミ類の存在とは無関係に生活できることがわかる。

クマノミ類では、雌が硬い基盤を産卵床として用いるため、本種を繁殖場所とする種、例えばトウアカクマノミは貝殻や空き缶、ヤシの葉などを自らイソギンチャクの口盤近くに運んでから産卵する (Moyer and Steene 1979; Jones et al. 2005)。近年のミトコンドリアDNAによる系統解析の結果では、このトウアカクマノミはクマノミ類の中ではかなり最近になってから種分化したことが判明した (Elliott et al. 1999)。おそらく、トウアカクマノミの祖先種が産卵床を自ら調達する習性を獲得したために、本種を繁殖場所として利用できるようになり、その結果としてサンゴ礁域の内湾の砂地を利用

できる新たな種に分化したのであろう。トウアカクマノミは、シライトイソギンチャクや *M. doreensis* をも利用できるため、他のクマノミ類が生息しているサンゴ礁の岩礁部から、サンゴ礁域の内湾へと生息地を移してきたと考えられよう。

砂地に生息する本種は、岩盤に固着する“宿主イソギンチャク”とは大きく異なり、危険が迫ると砂中に身を隠す。このため、危険が訪れてこのイソギンチャクが収縮した場合、共生するトウアカクマノミはイソギンチャクから 40 m も離れた海草帯に逃げ込むことが知られている (モイヤー 2001)。クマノミ類の中でも遊泳能力が著しく高い種でなければ本種を利用できないだろう。また、海草帯など、近くに他の隠れ場所のあることもこのイソギンチャクを利用するための条件となっている可能性がある。一時的に本種を利用する種類は、遊泳能力に優れた種に限られる (表 3)。

琉球諸島では、サンゴ礁域の内湾ではトウアカクマノミが本種に生息しているが、サンゴ礁岸辺の砂地においては、主にクマノミ幼魚が、同じスズメダイ科に属するミツボシクロスズメダイ *Dascyllus trimaculatus* Rüppell, 1829 の群れとともに生息していることが多い (モイヤー 2001)。

トウアカクマノミの祖先種から分化したと考えられている *A. sebae* は、本種のみを利用する (表 3)。詳細な観察例はないが、トウアカクマノミと同様な行動パターンを示すのであろう。観察が望まれる。

このように、一部のクマノミ類にとっては価値が高いものの、イボハタゴイソギンチャクはクマノミ類との共生がなくても生活ができる。まだ相互依存関係にまでは発展していないと考えられよう。

b) *Stichodactyla gigantea* ハタゴイソギンチャク

本種は西部太平洋を中心に広範囲に分布しているが、先のイボハタゴイソギンチャクと比べると分布域は狭い (表 5)。イボハタゴイソギンチャクと同様に口盤のうねりが大きく、触手は少し長い。*Amphiprion percula* Lacepède, 1802 やカクレクマノミ *Amphiprion ocellaris* Cuvier, 1830 が主に利用することで知られるが、両種とも本種だけを利用するわけではない (表 3)。本種は、クマノミ類 8 種に利用されるが、本種だけを利用する種がないのも特徴である。特に *A. percula* は、GBR のリザード島 (Lizard Is.) や PNG のマダンでは、センジュイソ

ギンチャクの方を専らの住み家としている (Elliot and Mariscal 2001; Ricciardi et al. 2010)。

本種は水深 5 m 程度までのサンゴ礁の岩礁でも見られるが、本来は岸辺近くの非常に浅い砂地、水深 50 cm 程度の海草帯付近が主な生息場所である (Dunn 1981; Mitchell 2003; Hattori and Kobayashi 2009)。このようなサンゴ礁の岸辺は想像以上に過酷な環境である。著者が石垣島の白保海岸の岸辺に水温データロガーを設置して 2005 年 7 月から 1 年にわたり測定したところ、最高水温は 7 月の 38.5°C、最低水温は 12 月の 13.0°C であり、24 時間以内に 10°C も変動する苛酷な環境であることがわかった (服部 私的観察)。さらに、台風時の満潮には大きな波が打ち寄せる。カクレクマノミも *A. percula* も、もう少し深くて穏やかな場所を主な住み家としているのかもしれない。そうすると、結果的にセンジュイソギンチャクがよく利用されることになる。 *A. percula* では、サンゴ礁の浅い岸辺とサンゴ礁外縁の水深 15 m 程度までの岩礁とに個体群が分かれて分布していることが明らかにされている (Elliot and Mariscal 2001)。

サンゴ礁の岸辺の浅瀬は苛酷な環境であり、生息する造礁サンゴは、トガリシコロサンゴ *Pavona divaricata* Lamarck, 1816 など高水温等に強い種に限られる。また、海草帯では、チョウチョウオ類などのポリプ食の捕食者が少なく、体長 2 cm 程度のカクレクマノミの幼魚 1 個体だけ共生している場合も珍しくはない (服部 私的観察)。カクレクマノミはほとんどイソギンチャクから泳ぎ出ないが、その幼魚 1 個体が生息するだけで本種が生存できるのは、イソギンチャク捕食者が少なく、カクレクマノミの防衛力をあまり必要としないからかもしれない。しかし、カクレクマノミや *A. percula* にとっては重要な隠れ場所である。本種は、イボハタゴイソギンチャクと大きく異なり、その体を砂中の岩や岩盤などに固着させているため、砂地に身を隠すことはできない。遊泳力に劣るこの 2 種にとってこの点は重要である。

カクレクマノミや *A. percula* の繁殖個体も、硬い基盤を産卵床として利用する。本種は岩や岩盤に固着するものの生息地が砂地であるため、基盤が砂に埋まることもあり、そのような場合、カクレクマノミはイソギンチャクに接している流木や布きれ等のゴミを産卵床として用いることが報告されている

(Mitchell 2003)。トウアカクマノミと異なり、体長が小さくて遊泳力が低いカクレクマノミが、自分で産卵床を運ぶ行動は観察されていないため、偶然流れ着いた流木や布きれを利用したと考えられている (Mitchell 2003)。それでも、カクレクマノミや *A. percula* にとっては本種の利用価値は高いと言える。

以上2種は、特定のクマノミ類の繁殖個体にとって重要であるが、イソギンチャクにとってはクマノミ類からの利益は高くないようだ (Scott and Francisco 2006)。利用するクマノミ類の種数も少ない。

タイプD：双方にとって価値が高い4種類のイソギンチャク

上に述べた6種のイソギンチャクは、どれも8種以下のクマノミ類にしか利用されていないが、以下の4種は、11種以上のクマノミ類の繁殖個体の住み家として利用される。

a) *Entacmaea quadricolor* タマイタダキイソギンチャク

本種は、西部太平洋を中心に幅広く分布し、最も多くのクマノミ類、16種に利用される (表3)。センジュイソギンチャクとともに分布域は最大であり (表5)、生息密度は高く、水深10cm程度の礁原付近の浅瀬から水深20m程度の礁湖の転石帯にまで分布し、希にサンゴ礁外縁の水深40m付近の礁斜面にも存在する。しかし、砂地には生息しない。岩盤の割れ目や隙間の奥に足盤を固着させ、岩盤の表面で口盤を開き日光を浴びるが、夜間には少し収縮して身を隠す。本種は、有性生殖と無性生殖を行う (Scott and Harrison 2009)。深場では大型になる単体タイプが多く、浅場では無性生殖 (縦分裂) によって生じた群生が見られる (Dunn 1981; Hattori and Kobayashi 2007)。本種のクローン・タイプは、その口盤の直径が10cm程度であり、“宿主イソギンチャク”の中で最小である。本種のみ利用するのはハマクマノミ *Amphiprion frenatus* Brevoort, 1856 と *Amphiprion chagosensis* Allen, 1972, *Premnas biaculeatus* Bloch, 1790 の3種である。

マーシャル諸島 (Marshall Is.) のエニウェトク環礁 (Eniwetok Atoll) の礁原や礁湖内のパッチリーフには、クマノミ類が4種、*A. chrysopterus*,

Amphiprion tricolor Schultz and Weland, 1953, *Amphiprion melanopus* Bleeker, 1852, ハナビラクマノミが生息するが、*A. melanopus* とこの海域の固有種である *A. tricolor* の2種だけが本種を利用する (Allen 1975)。*A. melanopus* は浅場でクローン・タイプを、*A. tricolor* は深場で単独タイプを利用して棲み分けているが、*A. tricolor* は希に浅場のクローン・タイプも利用する。

GBRのリザード島 (Lizard Is.) では、干潮時に干出しそうな浅場に本種の小型個体、すなわちクローン・タイプが群生し、3mまでの深場に中型個体がまばらに分布し、それ以深の深場に大型の単体タイプが孤立して生息する (Fautin 1986)。クマノミ類の3種、*A. akindynos* と *A. melanopus*, *P. biaculeatus* が本種を利用する。やはり *A. melanopus* は浅場で小型のクローン・タイプを、*P. biaculeatus* が3m以深で大型の単体タイプを独占する。*A. akindynos* では、幼魚のみが本種に生息するが、他の2種を避けるように空いた個体のみ利用する。*P. biaculeatus* の幼魚はクローン・タイプも利用することが知られるが、その後で深場に移動するのかわかっている。この島のパルフレイ礁 (Palfrey Reef) において、本種からクマノミ類を除去する実験の結果、除去後24時間以内に全ての個体が消失し、おそらくイソギンチャク捕食者によって食べられたものと推測された。また、実験直後にミゾレチョウチョウオ *Chaetodon kleinii* Bloch, 1790 やヒメフウライチョウチョウオ *Chaetodon oxycephalus* Bleeker, 1853 が本種をついばんでいるところを目撃されている (Godwin and Fautin 1992)。本種にとって、少なくとも捕食圧の高い場所においては、クマノミ類の存在が不可欠であり、単独生活は不可能だと考えられている。除去したクマノミ類の本種をめぐる攻撃行動を水槽内で観察したところ、*A. akindynos*, *A. melanopus*, そして *P. biaculeatus* の順に競争力が強くなることがわかった (Fautin 1986)。この場所で *P. biaculeatus* が大型の単体タイプを利用できるのは、大型の単体タイプを *P. biaculeatus* が好むのと、他種との競争に勝つためである。このように、クマノミ類にとって競争関係が生じるほど、大型の単体タイプは住み家としての価値が高く、また、イソギンチャクへの捕食圧が高いこの場所では、イソギンチャクにとってもクマノミ類が生存の切り札となっている。

表 6 エリオットら (Elliott et al. 1995) が行った宿主イソギンチャクの臭い放流実験の結果の要約。記号は、種毎に 1 個体ずつ放流実験を行った結果を、宿主イソギンチャクの臭いに惹きつけられた個体数の百分率で示した (****=100%, *** >90%, ** >50%, * <50%, N=0%)。空白は実験が行われていない組合せを示す

Table 6 Summary of the results of 'chemical-substance-released-from-anemone' experiments conducted by Elliott et al. (1995). Symbols indicate the number of individuals that responded to the chemical substances released from the anemone divided by the total number of experimental individuals (****=100%, *** >90%, ** >50%, * <50%, N=0%). Blank denotes no experiment conducted

Scientific name of anemonefish	Scientific name of host sea anemone							
	<i>Entacmaea</i>		<i>Stichodactyla</i>			<i>Heteractis</i>		<i>Macrodactyla</i>
	<i>quadricolor</i>	<i>mertensii</i>	<i>haddoni</i>	<i>gigantea</i>	<i>crispa</i>	<i>magnifica</i>	<i>aurora</i>	<i>doreensis</i>
<i>Premnas biaculeatus</i>	**	N		N	N	N	N	
<i>Amphiprion percula</i>	N	**		****	N	**		N
<i>A. akindynos</i>	**	****		**	****	N	****	
<i>A. chrysopterus</i>		****		**	****	N		
<i>A. clarkii</i>	N	****		*	****	N	****	****
<i>A. sandaracinos</i>	N	****	**	N	N	N		
<i>A. perideraion</i>	N	*	N	****	**	****		
<i>A. melanopus</i>	*			N	N			
<i>A. polymnus</i>	N	****	****	*	***	N		**

紅海北端のアカバ湾にあるイスラエルのエーラト (Eilat) において、*Amphiprion bicinctus* Rüppell, 1828 の排泄物とイソギンチャク防衛行動が、それぞれ、実際に本種の生残率と成長率の上昇に貢献していることが明らかにされた (Porat and Chadwick-Furman 2004, 2005; Roopin et al. 2008; Roopin and Chadwick 2009)。

豪州 NSW の北ソリタリー島 (North Solitary Is.) では、1998 年に海洋保護地区 (marine protected area) に指定され、生物の採集が禁止された。この結果、本種と本種に生息する *A. akindynos* は、1994・95 年の調査時の個体数と比較し、それぞれ 2008 年には 532% と 133% に増加した (Scott et al. 2011)

本種にとってクマノミ類の重要性は明白であるが、着底後、単独生活のイソギンチャクは、どのように自分の存在をアピールし、速やかに共生関係を成立させるのであろうか。80 年代から、“宿主イソギンチャク” がどのようにクマノミ類を惹きつけるのか、様々な室内・野外実験によって調べられた。その結果、イソギンチャクの放出する化学成分、すなわち「臭い」がクマノミ類の仔魚を惹きつけることが明らかにされている (Miyagawa 1989)。イソギンチャクの臭いに対するクマノミ類の特異性は種間で大きく異なり、クマノミのように多くのイソギンチャクを利用する種は多くのイソギンチャクの臭いに惹きつけられるが、ハマクマノミのように本種しか利用しない種はその臭いにはしか反応しない。単体タイプの本種を好む *P. biaculeatus* も、野外での

イソギンチャクの臭い放流実験の結果では、6 種のイソギンチャクのうち本種にしか惹きつけられなかった (表 6, Elliott et al. 1995)。リザード島に生息する *A. melanopus* は、本種とシライトイソギンチャクの両方を住み家とするが、野外でのイソギンチャク臭い放流実験の結果では、*A. melanopus* の仔魚は、*P. biaculeatus* と同様、本種の臭いにはしか惹きつけられず、さらにその感度は低かった (表 6)。クローン・タイプは個体数が多く、全体としては多くの臭い物質を放流することになるので、1 個体に対する感度は低くてよいのかもしれない。さらに、競争劣位種の *A. melanopus* の仔魚は、優位種の *P. biaculeatus* との競争を避け、単体タイプよりもクローン・タイプへ選択的に定着する傾向のあることが知られている (Srinivasan et al. 1999)。リザード島での実験では、1 種類のイソギンチャクに反応したクマノミ類は、*P. biaculeatus* と *A. melanopus* の 2 種だけであり、両方とも本種に惹きつけられた。*A. melanopus* がシライトイソギンチャクを利用するのは、近くに本種が存在しない時だけだと考えられよう。

一方、*A. akindynos* は、6 種のうち 5 種の臭いに惹きつけられ、100% 惹きつけられたのは、アラビアハタゴイソギンチャク、シライトイソギンチャク、ジュズダマイソギンチャクであった (表 6)。クマノミは 7 種の臭いのうち 5 種に反応したが、本種には反応しない。クマノミは“宿主イソギンチャク” 全種を利用するが、スラウェシ島メナドでの野

外観察から、クマノミはシライトイソギンチャクやアラビアハタゴイソギンチャクを選好し、本種を利用することは希であることが明らかになった (Ricciardi et al. 2010)。

琉球諸島でも、本種がクマノミに利用されることはほとんどない (Moyer 1976; モイヤー 2001; Hattori 1994)。しかし、宇和海 (Ochi 1986) や三宅島 (Moyer 1976) など、クマノミだけが分布する温帯域では、クマノミに利用されている。90年代初頭までの文献では、温帯域の本種はオオサンゴイソギンチャク *Parasicyonis maxima* Wassilieff, 1908 かサンゴイソギンチャク *Parasicyonis actinostoloides* となっており、実際には温帯域に適応する別種のイソギンチャクである可能性がある。温帯域では、イソギンチャクの捕食者が少なく、クマノミが常時利用しないイソギンチャク個体も珍しくない (Moyer 1976, 1980; Ochi 1986)。

ハマクマノミは *A. melanopus* の近縁種であるが、琉球諸島では、*A. melanopus* の競争相手である *P. biaculeatus* が分布しないためか、本種の単体タイプとクローン・タイプの両方をハマクマノミが独占する (Hattori 1991; Kobayashi and Hattori 2006)。著者が、瀬底島の礁縁で、ハマクマノミを本種の単体タイプから除去する実験を17例行ったところ、24時間以内に消失した個体は無かったが、全ての個体が半分以下に収縮し、3例では1ヶ月以内、さらに2例では2年以内に消失した (Hattori 1991)。他の12例では、ハマクマノミの幼魚が移住または仔魚が定着し、イソギンチャクの消失はなかったが、除去実験1週間後には、大半の個体から共生藻が抜け出して一時的に「白化」した (服部私的観察)。琉球諸島でも、本種にとって、共生するクマノミ類の存在が大きいことがわかる。

本種がクマノミ類の最も多くの種に共生される理由は、おそらく、サンゴ礁内での分布範囲が広いこと、砂地には分布しないこと、単体タイプとクローン・タイプの両方が存在することであろう。本種に生息するクマノミ類は、ペア形成が行われれば繁殖が可能である。単体タイプとクローン・タイプの間で棲み分けて種間競争を回避できる。クローン・タイプは個体数が多いため、結果的に仔魚を惹きつける力も強いようだ。本種は、クマノミ類にとって魅力があり、捕食圧が高い著しく高い熱帯海域でのクマノミ類との共生により生存率が向上し、その後、

分布域を温帯域へ広げたのかもしれない。

以上のように、本種はクマノミ類との相互依存関係が発達した典型的なタイプDと言える。他のタイプDの”宿主イソギンチャク”は、本種と比較すると、研究例はかなり少ないのが現状である。

b) *Heteractis crispa* シライトイソギンチャク

本種は、タマイタダキイソギンチャクとセンジュイソギンチャクの次に分布域が広い (表5)。タマイタダキイソギンチャクとともに生息密度が最も高く、礁池内のパッチリーフや礁原付近から水深12m程度までの礁斜面にかけて、サンゴ礁内に幅広く分布する (Dunn 1981)。触手が長く、共生するクマノミ類は14種にのぼり、タマイタダキイソギンチャクの次で第2位である (表3)。しかし、特に生息密度が高い場所では、クマノミ類が共生しない個体も報告されている (Dunn 1981)。本種だけを宿主とするのは、クマノミ類の分布南限に近い豪州ロードハウ島 (Lord Howe Is.) に生息する *Amphiprion latezonatus* Waite, 1900 だけである。ここでは、クマノミ類と”宿主イソギンチャク”はそれぞれ2種生息し、*A. latezonatus* がシライトイソギンチャクを、*Amphiprion mccullochi* Whitley, 1929 がタマイタダキイソギンチャクを利用する (Fautin and Allen 1997)。内湾的要素の強い場所にタマイタダキイソギンチャクが、外洋に面した場所にシライトイソギンチャクが生息しており、明確な生息域の棲み分けとも考えられる (中村 2004)。しかし、豪州NSWの北ソリタリー島では、本種がタマイタダキイソギンチャクと同所的に分布するが、生息する *A. latezonatus* と *A. akindynos* は両方ともクローン・タイプのタマイタダキイソギンチャクを主に利用する (Richardson et al. 1997; Richardson 1999)。イソギンチャクが不足し、住み家をめぐる競争関係が強くないと、棲み分けは生じないのかもしれない。

琉球諸島では、本種はタマイタダキイソギンチャクとともに最も頻繁に見られる (Hirose 1984; Arvedlundら 2005)。クマノミとハナビラクマノミに好まれており、両種には緊迫した競争関係が見られる。瀬底島では、ハナビラクマノミの繁殖個体は本種の大型個体のみを住み家とし、そこでクマノミの仔魚の定着を阻止し、クマノミの成魚さえ寄せ付けない。本種の大型個体は礁斜面のやや深い場所で見

られるが個体数が少ないのに対し、小型個体は浅場に数多く生息する (Hattori 2006)。クマノミの繁殖個体も本種の大型個体を住み家とするが、ハナビラクマノミの仔魚の定着を許容する (Hattori 1995)。クマノミは、当初、ハナビラクマノミの成長をある程度抑制して優位に振舞うが、ハナビラクマノミは徐々に成長を続け、クマノミとの敵対関係を持続させる。クマノミの方が遊泳力に優るため、ハナビラクマノミとの攻撃頻度が増大してくると、闘争コストを下げるために本種の別の大型個体に移住することが判明した (Hattori 2002)。最終的に小型種のハナビラクマノミの方が望ましいイソギンチャクを乗っ取れる点が興味深い。

c) *Stichodactyla mertensii* アラビアハタゴイソギンチャク

本種は、“宿主イソギンチャク”の中で口盤が最大になる種であり、その直径はしばしば1mを超える。他のハタゴイソギンチャク類 (*Stichodactyla* 属) と異なり、露出した岩盤に固着し、砂地には生息しない。潮通しがよく、サンゴ礁の礁縁部などの水深20mまでの開けた場所が主な生息地であるが、石垣島白保海岸では礁池内の沖側に生息していた (服部、私的観察)。同じような場所に生息するシライトイソギンチャクやセンジュイソギンチャクと近接して見つかることも多い。分布域の広さは、センジュイソギンチャクに次いで広いが (表5)、生息密度は極めて低い (Dunn 1981)。クマノミ類に利用される種数は13種となり、タマイタダキイソギンチャクやシライトイソギンチャクに次いで第3位である (表3)。

一般に生息密度が非常に低いためか、本種だけを利用するクマノミ類は2種 (表3)、すなわち、マダガスカル (Madagascar) やコモロ諸島 (Comoros Is.) の固有種である *Amphiprion latifasciatus* Allen, 1972 と、セイシェル (Seychelles) やアルダブラ諸島 (Aldabra Is.) の固有種である *Amphiprion fuscocaudatus* Allen, 1972 のみである。しかし、マダガスカルでは、本種の生息密度は例外的に低くはなく、本種に *A. latifasciatus* が生息するが、クマノミ類が共生しない個体も50%ほど存在する (中村2004)。マダガスカルやコモロ諸島、セイシェルやアルダブラ諸島には、この2種のほか、*Amphiprion akallopisos* Bleeker, 1853 が分布する。この海域

には、タイプDのイソギンチャクとして、本種とセンジュイソギンチャクの2種が生息し、*A. akallopisos* は両方とも利用する。*A. akallopisos* はクマノミ類の中で最小の種類であり、非常に臆病な性質であることが知られている。アルダブラ諸島では、*A. akallopisos* が主にクローン・タイプのセンジュイソギンチャクを利用する (Fricke 1979)。これに対して、*A. latifasciatus* や *A. fuscocaudatus* は大型種で活発であり、センジュイソギンチャクが分布していても、住み家として価値が高い本種のみを独占する。種間競争の研究は行われていないが、本種が高密度に生息する場所においては、*A. akallopisos* と *A. latifasciatus* が別々の個体を利用するようだ (中村2004)。棲み場所として本種が不足する場合にのみ、種間競争の結果として、劣位種の *A. akallopisos* がセンジュイソギンチャクを利用するのかもしれない。

リザード島で行われた「臭い放流実験」では、調べた8種のイソギンチャクの中で本種が最も多くのクマノミ類を惹きつけ、特にクマノミとクマノミに似た *A. chrysopterus* と *A. akindynos*、さらにはセジロクマノミ *Amphiprion sandaracinos* Allen 1972 を強く惹きつける (表6)。セジロクマノミは *A. akallopisos* の近縁種であり、西部太平洋にセジロクマノミ、インド洋に *A. akallopisos* が基本的に分かれて分布する。一般に本種の生息密度が低いため、本種の臭いに対するセンサーの感受性が特に高いのかもしれない。

琉球諸島では、セジロクマノミが、*A. akallopisos* と同様に非常に臆病な種であるが、競争相手がいないためか、本種を独占的に利用するようだ。しかし、瀬底島では、クマノミとセジロクマノミが本種に同居していた (服部、私的観察)。スラウエシ島メナドやミンダオ島 (Mindanao Is.) ダバボ (Davavo) での野外調査でも、セジロクマノミがしばしばクマノミと同居している例が報告されている (Ricciardi et al. 2010; Bos 2010)。セジロクマノミと競争関係になりそうなクマノミは、琉球諸島でもスラウエシ島でも、シライトイソギンチャクを主に利用している (Hirose 1985; Hattori 1995; Ricciardi et al. 2010)。先のマダガスカルやセイシェルでは、シライトイソギンチャクが分布しないので、競争相手が本種に固執するのかもしれない。

d) *Heteractis magnifica* センジュイソギンチャク

本種は、“宿主イソギンチャク”の中でタマイタダキイソギンチャクとともに最も広範囲に分布しているが、利用するクマノミ類は11種とやや少ない(表3)。サンゴ礁の礁縁部や、環礁の切れ目となる水路の側壁、発達した礁湖内に散在するパッチリーフの頂上など、開けた場所に生息する(Dunn 1981)。タマイタダキイソギンチャクと同様に無性生殖で増えるクローン・タイプが知られるが、広大な分布域の中で、中心部(インドネシア東部やPNG, GBRなど)ではなく、それ以外の一部の場所で見つかっておらず(Fautin and Allen 1997)、このタイプが生じる環境条件は明らかではない(Brolund et al. 2004)。例えば、アルダブラ環礁の水路付近の水深50cm程度の浅い場所においては、約300個体が絨毯を敷き詰めたように群生するが(Fricke 1979)、紅海のシナイ半島先端部のラス・ムハンマド(Ras Mohammed)の“アネモネ・シティ(anemone city)”と呼ばれる場所では、水深20m程度の深い場所に群生が散在する(Brolund et al. 2004)。群生を一個体として数えれば、単体タイプと同様、生息密度は低い(Dunn 1981)。

琉球諸島では、単体タイプしか知られておらず、タマイタダキイソギンチャクやシライトイソギンチャクと比べると生息密度は極めて低い(Hirose 1985; Arvedlundら 2005)。サンゴ礁の礁斜面では、大型で孤立した本種にハナビラクマノミが生息することが多いようだ(モイヤー 2001)。外洋に面していないような場所では、カクレクマノミが本種に共生する(中村 2004)。

PNGのマダンでの野外研究によると、外洋に面した礁斜面や沖合に散在する離礁では専らハナビラクマノミが本種を利用し、サンゴ礁の岸辺近くでは専ら*A. percula*が本種を利用する。一つのサンゴ礁内で両種は生息場所を棲み分けて共存する(Elliott and Mariscal 2001)。

GBRのリザード島で行われた「臭い放流実験」では、8種のクマノミ類のうち、ハナビラクマノミと*A. percula*の2種だけが本種に惹きつけられた(表6)。

本種は紅海では珍しくはないが、ここに生息する*A. bicinctus*が本種を利用する例がアネモネ・シティ以外では希で、シライトイソギンチャクやタマイタダキイソギンチャクを主な住み家としている

(Chadwick and Arvedlund 2005)。紅海に生息するクマノミ類は、極めて希な種を除けば*A. bicinctus*だけである。

モルディブ諸島では8種もの“宿主イソギンチャク”と3種のクマノミ類が見られるが、この中で*A. sebae*はイボハタゴイソギンチャクのみを、*Amphiprion nigripes* Regan, 1908が本種のみを利用する。残るクマノミは、全てのイソギンチャクを利用できることで知られるが、モルディブ諸島ではどのイソギンチャクを主に利用しているのであろうか。観察が望まれる。

以上のように、タイプDの中でタマイタダキイソギンチャク以外では、1種のイソギンチャクしか利用しないクマノミ類は3種のみであり、その全てが固有種であった。アラビアハタゴイソギンチャク、シライトイソギンチャク、そしてセンジュイソギンチャクを利用するクマノミ類には、タマイタダキイソギンチャクとともに、タイプDのイソギンチャクを複数種利用する傾向が見られた。タイプDの4種のイソギンチャクでも、生息密度が高い場所では、クマノミ類に利用されない個体や、幼魚1個体だけが生息する場合も知られている(Dunn 1981; Elliott and Mariscal 2001)。タイプDのイソギンチャクでさえも場所によってはクマノミ類との共生なしに生存が可能であり、“宿主イソギンチャク”にとってはクマノミ類との関係は絶対的共生関係ではないことが明白である。

クマノミ類と“宿主イソギンチャク”の組合せを決める要因(まとめ)

Fautin (1991)は、クマノミ類と“宿主イソギンチャク”の組合せを決める要因として、偶然性、クマノミ類による宿主選択性、クマノミ類のイソギンチャクをめぐる種間競争、そして生息環境の一致をあげている。これら4点について、Fautin (1991)を中心にまとめる。

1) 偶然性: 例えば、*P. biaculeatus*は競争優位種であるため、ふつう、住み家として好適な単体タイプのタマイタダキイソギンチャクを独占する。しかし、競争劣位種である*A. akindynos*が生息する例も観察されており、これは単に競争優位種が偶然存在しないイソギンチャクに定着しただけであると考

えられている。実際、*P. biaculeatus* が生息する単体タイプのタマイタダキイソギンチャクに *A. akin-dynos* が共存することは無いようだ (Fautin 1986)。基本的に仔魚が潮流に乗って受動的に分散するクマノミ類においては、偶然性を排除することはできない。

クマノミ類があるイソギンチャクに定着できたとしても、それが非常に希な組合せであれば共生関係が成立しているとは見なせないだろう。例えば、クマノミは全ての“宿主イソギンチャク”を利用できると考えられているが、熱帯域で成魚があまり利用しないタマイタダキイソギンチャクを水槽に用意し、仔魚を定着させると、刺胞の発射を抑えるような粘液を仔魚が身につけるのに4日間費やされる。自然状態で4日間捕食者に出会わなければこの組合せは成立するが、通常は困難であろう。つまり、このような組合せは共生関係が成立しているとは見なせないのではなかろうか。偶然性は、現在見られる実際の組合せを決める要因としてではなく、むしろ新たな組合せを導く進化的要因として重要であると言えよう。

2) 宿主選択性：クマノミ類の何種類かは、特定のイソギンチャクが放出する化学成分に強く惹かれる。この選択性には、先天的、つまりどのイソギンチャクに共生するかあらかじめ遺伝的な傾向として決まっている場合と (Miyagawa 1989)、後天的、つまり親が卵の世話をしていた時に接していたイソギンチャクの臭いをその子供が好むという場合がある (Arvedlund et al. 1999, 2000)。いずれにせよ、このような仕組があれば、特定の組合せは成立しやすい。より良いイソギンチャクに定着した仔魚は、その後、成魚となってより多くの子孫を残せるため、そのイソギンチャクに惹かれる個体は有利である。Fautin (1991) は、この選択性を具体的な組合せを決める最も重要な要因であると考えた。しかし、次に説明するように、競争優位種との衝突を避けるために、あえて価値の低いイソギンチャクを選ぶようになった種も存在する。クマノミや *A. akin-dynos* などのゼネラリストは、ある“宿主イソギンチャク”に定着した後で別の“宿主イソギンチャク”に移住できるため、この選択性が特に小さい (表6)。

3) 種間競争：種間で競争が生じるほどクマノミ類にとって価値の高いイソギンチャクが存在する。言い換えれば、価値の高さが一部のクマノミ類の間

で共有されている (Hattori 1995, 2002)。同じ資源を要求する2種は、一般に、競争を避けるために異なる場所を利用したり、少し異なる資源を利用したりするようになる。例えば、リザード島では、*P. biaculeatus* と *A. melanopus* がタマイタダキイソギンチャクを住み家として、また、繁殖場所としても利用する。このイソギンチャクには二型が存在するため、*P. biaculeatus* は深場に点在する単体タイプを、*A. melanopus* は浅場に群生するクローン・タイプを利用する。競争劣位種の *A. melanopus* の仔魚は、競争優位種の *P. biaculeatus* を避けるため、すでに定着時にクローン・タイプのタマイタダキイソギンチャクを選択していると考えられている (Srinivasan et al. 1999)。この例は、仔魚が定着時に利用する水深を変えることによって、異なる場所、あるいは異なる種類のイソギンチャクを利用するようになることを示している。

4) 生息環境の一致：例えば、トウアカクマノミとイボハタゴイソギンチャクが生息するサンゴ礁の内湾的環境や、カクレクマノミとハタゴイソギンチャクが生息するサンゴ礁の岸辺的環境など、特別な環境を好むクマノミ類とそこに生息する“宿主イソギンチャク”の生息環境は一致している。内湾に“宿主イソギンチャク”が存在しても、そこにクマノミ類が分布しなければ共生関係は成立しない。“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の地理的分布やサンゴ礁内での分布パターンが整理され、特定の組合せには生息環境の一致が大きく影響していることが明確になった。しかし、イボハタゴイソギンチャクは内湾的環境だけでなくサンゴ礁の砂地にも分布し、ハタゴイソギンチャクは岸辺的な環境だけでなくサンゴ礁斜面にも分布する (Fautin and Allen 1992; モイヤー 2001; 中村 2004)。単純に生息環境の一致によって組合せが決まると考えるよりも、クマノミ類の一部が他種との競争を避けて新たな生息場所に進出した結果、特定の組合せが可能になったと考えた方がよいのではないだろうか。

おわりに

“宿主イソギンチャク”とクマノミ類の関係を生態学的により深く理解するには、観察事例を蓄積し、比較していく必要がある。例えば、セイシエル

諸島での競争劣位種 *A. akallopisos* が、センジュイソギンチャクを利用するのは、周辺のアラビアハタゴイソギンチャクが優位種 *A. fuscocaudatus* に占有されている場合に限られると予想されるが、実際はどうかであろうか。また、エンタクイソギンチャクにクマノミが共生することになっているが、日本での観察例は無いようである。単純な観察事例であっても、その蓄積は検証可能な仮説の構築に役立つであろう。本誌のフォトギャラリーや Coral Reefs 誌の Reef Sites などでは、生態写真を用いた観察事例の報告が掲載されるため、有効であるかもしれない。

謝辞

石垣市在住の小林都氏、同志社大学の佐野静代氏、David Price 氏および匿名の査読者 2 名には、本論文を仕上げる際に有益な助言を、中京大学の桑村哲生氏および和歌山市在住の岩崎文紀氏には、貴重な文献情報を提供していただきました。この場を借りて御礼申し上げます。なお、本総説は、文部科学省科学研究費補助金基盤研究 C (20570020; 21520791; 23570022) による資金援助を一部利用して執筆した。

引用文献

- Allen GR (1975) Anemonefishes: their classification and biology. 2nd ed. TFH Publications, Neptune City
- Allen GR, Drew J, Kaufman L (2008) *Amphiprion barberi*, a new species of anemonefish (Pomacentridae). *Aqua* 14: 106-114
- Arvedlund M, McCormick MI, Fautin DG, Bildsøe M (1999) Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae). *Mar Ecol Prog Ser* 188: 207-218
- Arvedlund M, Bundgaard I, Nielsen LE (2000) Host imprinting in anemonefishes (Pisces: Pomacentridae): does it dictate spawning site preferences? *Environ Biol Fish* 58: 203-213
- Arvedlund M, Takemura A (2005) Long-term observation in situ of the anemonefish *Amphiprion clarkii* (Bennett) in association with a soft coral. *Coral Reefs* 24: 698
- Arvedlund M, 竹村明洋, 岩尾研二 (2005) 阿嘉島における大型イソギンチャクの生息量と魚類との共生パターン. *みどりいし* 16: 27-30
- Bos AR (2010) Clownfishes *Amphiprion clarkii* and *A. sandaracinos* (Pomacentridae) coexist in the sea anemone *Stichodactyla mertensii*. *Coral Reefs* 30: 369
- Brolund TM, Tychsen A, Nielsen LE, Arvedlund M (2004) An assemblage of the host anemone *Heteractis magnifica* in the northern Red Sea, and distribution of the resident anemonefish. *J Mar Biol Assoc UK* 84: 671-674
- Buston P (2003a) Size and growth modification in clownfish. *Nature* 424: 145-146
- Buston P (2003b) Forcible eviction and prevention of recruitment in the clown anemonefish. *Behav Ecol* 14: 576-582
- Chadwick NE, Arvedlund M (2005) Abundance of giant sea anemones and patterns of association with anemonefish in the northern Red Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 85: 1287-1292
- Daly M, Brugler MR, Cartwright P, Collins AG, Dawson MN, Fautin DG, France SC, McFadden CS, Opresko DM, Rodriguez E, Romano SL, Stake JL (2007) The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa* 1668: 127-182
- Dunn DF (1981) The clownfish sea anemones: Stichodactylidae (Coelenterata: Actiniaria) and other sea anemones symbiotic with pomacentrid fishes. *Trans Am Phil Soc* 71: 1-115
- Elliott JK, Elliott JM, Mariscal RN (1995) Host selection, location, and association behaviors of anemonefishes in field settlement experiments. *Mar Biol* 122: 377-389
- Elliott JK, Loughheed SC, Bateman B, McPhee LK, Boag PT (1999) Molecular phylogenetic evidence for the evolution of specialization in anemonefishes. *Proc R Soc Lond B* 266: 677-685
- Elliott JK, Mariscal RN (2001) Coexistence of nine

- anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Mar Biol* 138: 23–36
- Fautin DG (1986) Why do anemonefishes inhabit only some host actinians? *Environ Biol Fish* 15: 171–180
- Fautin DG (1991) The anemonefish symbiosis: what is known and what is not. *Symbiosis* 10: 23–46
- Fautin DG, Allen GR (1992) Anemonefishes and their host sea anemones. Western Australian Museum, Perth
- Fautin DG, Allen GR (1997) Anemonefishes and their host sea anemones. 2nd ed. Western Australian Museum, Perth
- Fisher R, Bellwood DR (2003) Undisturbed swimming behaviour and nocturnal activity of coral reef fish larvae. *Mar Ecol Prog Ser* 263: 177–188
- Fricke HW (1979) Mating system, resource defense and sex change in the anemonefish *Amphiprion akallopisos*. *Z Tierpsychol* 50: 313–326
- Godinot C, Chadwick NE (2009) Phosphate excretion by anemonefish and uptake by giant sea anemones: demand outstrips supply. *Bull Mar Sci* 85: 1–9
- Godwin J, Fautin DG (1992) Defense of host actinians by anemonefishes. *Copeia* 1992: 902–908
- Hattori A (1991) Socially controlled growth and size-dependent sex change in the anemonefish *Amphiprion frenatus* in Okinawa, Japan. *Jpn J Ichthyol* 38: 165–177
- Hattori A (1994) Inter-group movement and mate acquisition tactics of the protandrous Anemonefish, *Amphiprion clarkii*, on a coral reef Okinawa, Japan. *Jpn J Ichthyol* 41: 159–165
- Hattori A (1995) Coexistence of two anemonefish, *Amphiprion clarkii* and *A. perideraion*, which utilize the same host sea anemone. *Environ Biol Fish* 42: 345–353
- Hattori A (2000) Social and mating systems of the protandrous anemonefish *Amphiprion perideraion* under the influence of a larger congener. *Aust Ecol* 25: 187–192
- Hattori A (2002) Small and large anemonefishes can coexist using the same patchy resources on a coral reef, before habitat destruction. *J Anim Ecol* 71: 824–831
- Hattori A (2006) Vertical and horizontal distribution patterns of the giant sea anemone *Heteractis crispa* with symbiotic anemonefish on a fringing coral reef. *J Ethol* 24: 51–58
- Hattori A, Kobayashi M (2007) Configuration of small patch reefs and population abundance of a resident reef fish in a complex coral reef landscape. *Ecol Res* 22: 575–581
- Hattori A, Kobayashi M (2009) Incorporating fine-scale seascape composition in an assessment of habitat quality for the giant sea anemone *Stichodactyla gigantea* in coral reef shore zone. *Ecol Res* 24: 415–422
- Hirose Y (1985) Habitat, distribution and abundance of coral reef sea-anemones (Actiniidae and Stichodactylidae) in Sesoko Island, Okinawa, with notes of expansion and contraction behavior. *Galaxea* 4: 113–127
- Holbrook SJ, Schmitt RJ (2005) Growth, reproduction and survival of a tropical sea anemone (Actiniaria): benefits of hosting anemonefish. *Coral Reefs* 24: 67–73
- Jones GP, Planes S, Thorrold SR (2005) Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biol* 15: 1314–1318
- Kobayashi M, Hattori A (2006) Spacing pattern and body size composition of the protandrous anemonefish *Amphiprion frenatus* inhabiting colonial host anemones. *Ichthyol Res* 53: 1–6
- Mitchell JS (2003) Mobility of *Stichodactyla gigantea* sea anemones and implications for resident false clown anemonefish, *Amphiprion ocellaris*. *Environ Biol Fish* 66: 85–90
- Miyagawa K (1989) Experimental analysis of the symbiosis between anemonefish and sea anemones. *Ethology* 80: 19–46
- Moyer JT (1976) Geological variation and social dominance in Japanese populations of the anemonefish *Amphiprion clarkii*. *Jpn J Ichthyol* 23: 12–22
- Moyer JT (1980) Influence of temperate waters on

- behaviour of the tropical anemonefish *Amphiprion clarkii* at Miyake-jima, Japan. *Bull Mar Sci* 30: 261-272
- Moyer JT, Steene RC (1979) Nesting-behavior of the anemonefish *Amphiprion polymnus*. *Jpn J Ichthyol* 26: 209-214
- ジャック・T・モイヤー (2001) クマノミガイドブック. TBS・ブリタニカ, 東京
- 中村庸夫 (2004) クマノミ全種に会いに行く. 平凡社, 東京
- Ochi H (1986) Growth of the anemonefish *Amphiprion clarkii* in temperate waters, with special reference to the influence of settling time on the growth of 0-years olds. *Mar Biol* 92: 223-229
- 大串隆之・近藤倫生・難波利幸 (2009) 生物間ネットワークを紐とく (シリーズ生態群集3). 京都大学学術出版会, 京都
- 大方洋二 (2007) 石垣・レンズを向けた魚たち: 卵の世話をするクマノミ 大崎. *ダイビング歴 50 年 水中写真家・大方洋二の魚って不思議!* http://ookatayouji.amaminchu.com/archives/fish/xyluxy_ce/nm/ (2011年6月2日接続確認)
- Ollerton J, McCollin D, Fautin DG, Allen GR (2007) Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proc R Soc Lond B* 274: 591-598
- Porat D, Chadwick-Furman NE (2004) Effects of anemonefish on giant sea anemones: expansion behavior, growth, and survival. *Hydrobiologia* 530/531: 513-520
- Porat D, Chadwick-Furman NE (2005) Effects of anemonefish on giant sea anemones: ammonium uptake, zooxanthella content and tissue regeneration. *Mar Freshw Behav Physiol* 38: 43-51
- Ricciardi F, Boyer M, Ollerton J (2010) Assemblage and interaction structure of the anemonefish-anemone mutualism across the Manado region of Sulawesi, Indonesia. *Environ Biol Fish* 87: 333-347
- Richardson DL (1999) Correlates of environmental variables with patterns in the distribution and abundance of two anemonefishes (Pomacentridae: *Amphiprion*) on an eastern Australian subtropical reef system. *Environ Biol Fish* 55: 255-263
- Richardson DL, Hariott VJ, Harrison PL (1997) Distribution and abundance of giant sea anemones (Actinaria) in subtropical eastern Australian waters. *Mar Freshwater Res* 48: 59-66
- Roopin M, Henry RP, Chadwick NE (2008) Nutrient transfer in a marine mutualism: patterns of ammonia excretion by anemonefish and uptake by giant sea anemones. *Mar Biol* 154: 547-556
- Roopin M, Chadwick NE (2009) Benefits to host sea anemones from ammonia contributions of resident anemonefish. *J Exp Mar Biol Ecol* 370: 27-34
- Sale PF (1991) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego
- Schmitt RJ, Holbrook SJ (2003) Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecol Lett* 6: 898-902
- Scott A, Francisco B (2006) Observations on the feeding behaviour of resident anemonefish during host sea anemone spawning. *Coral Reefs* 25: 451
- Scott A, Harrison PL (2007) Embryonic and Larval Development of the Host Sea Anemones *Entacmaea quadricolor* and *Heteractis crispa*. *Biol Bull* 213: 110-121
- Scott A, Harrison PL (2008) Larval settlement and juvenile development of sea anemones that provide habitat for anemonefish. *Mar Biol* 154: 833-839
- Scott A, Harrison PL (2009) Gametogenic and reproductive cycles of the sea anemone, *Entacmaea quadricolor*. *Mar Biol* 156: 1659-1671
- Scott A, Malcolm HA, Damiano C, Richardson DL (2011) Long-term increase in abundance of anemonefish and their host sea anemones in an Australian marine protected area. *Mar Freshw Res* 62: 187-196
- Sebens KP (1982) The limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology* 63: 209-222
- Springer VG (1982) Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes. *Smithsonian Contrib Zool* 367: 1-194

Srinivasan M, Jones GP Caley MJ (1999) Experimental evaluation of the roles of habitat selection and interspecific competition in determining patterns of host use by two anemonefishes. *Mar Ecol Prog Ser* 186: 283-292

Steen G (1988) The bioenergetics of symbiotic sea anemones (Anthozoa: Actiniaria). *Symbiosis* 5: 103-142

宇野木早苗・久保田雅久 (1996) 海洋の波と流れの科学. 東海大学出版会, 神奈川

内田紘臣・楚山 勇 (2001) イソギンチャクガイドブック. TBS・ブリタニカ, 東京

宇都宮英之 (2006) 南の海の生き物さがし: 琉球弧・奄美の海から. 南方新社, 鹿児島

2009年9月3日 受領

2011年6月27日 受理

©日本サンゴ礁学会

Review article

Diversity of symbiotic relationship between host sea anemone and anemonefish: an ecological review of their distributions and combinations

Akihisa HATTORI*

Faculty of Liberal Arts and Education, Shiga University, 2-5-1 Hiratsu, Otsu, Shiga 520-0862, Japan

* Corresponding author: A. Hattori

E-mail: hattori@edu.shiga-u.ac.jp

Communicated by Hiroya Yamano (Editor-in-Chief)

Abstract While giant sea anemones, which are called “host sea anemones”, harbor anemonefish providing them with valuable refuge, it was unclear what the fish provided in return. However, recent studies of this symbiotic relationship focusing on zooxanthellae residing inside the anemone have clarified the benefit from the fish to their host: their territorial defense against anemone feeders such as *Chaetodon* and their excrement play important roles in anemone growth and survival by facilitating the photosynthesis activities of the zooxanthellae. Accordingly, the survival rate of an early settler anemone is expected to be high or low in the presence of a large or small number of potential partners (anemonefish species), respectively. Anemonefish regularly use 6 out of 10 species of host anemones as reproductive sites, and the other 4 species are only used as temporary refuges or as nurseries by some individuals at the juvenile life stage. Accordingly, benefit from the former and the latter for anemonefish must be large and small, respectively. Based on large and small benefits from the symbionts, combinations of host anemones and anemonefish can be classified into four types (type A-D, Table 4). Out of 270 possible combinations between 10 host anemones and 27 anemonefishes (geographical distributions of 221 combinations are overlapped), only 82 have been found, of which only 67 could be classified into the four types; the other combinations were unclassifiable due to lack of information on spawning of the fish. We found large differences in the numbers of observed combinations among the four types (Table 4). A review of the literature revealed that combinations are largely influenced by interspecific competition between anemonefishes for host anemones, host specificity of early settler anemonefish, overlap of animal environment requirements and geographical distributions. Available published information indicates that major tropical sea currents largely influence the geographical distributions of host anemones. It should be noted that these analyses could not have been conducted without regard to the worldwide classification of host sea anemones (Dunn 1981).

Keywords: host-specificity, Indo-Pacific, interspecific competition, mutualism, tropical sea currents, habitat, zooxanthella

Received: 3 September 2009/Accepted: 27 June 2011

© Japanese Coral Reef Society