解説

ミドリイシ科ニオウミドリイシ属 (新称) *Isopora* の 分類および生態

深見裕伸¹・磯村尚子^{2,*}・岩尾研二³・立川浩之⁴

¹ 宮崎大学農学部海洋生物環境学科 〒889-2192 宮崎県宮崎市学園木花台西 1-1

² 沖縄工業高等専門学校生物資源工学科 〒905-2192 沖縄県名護市辺野古 905

³ 阿嘉島臨海研究所 〒901-3311 沖縄県島尻郡座間味村字阿嘉 179

⁴ 千葉県立中央博物館 〒260-8682 千葉県千葉市中央区青葉町 955-2

要旨 イシサンゴ目に属するミドリイシ科 Acroporidae は、これまでミドリイシ属 *Acropora*, トゲミドリイシ属 *Anacropora*, アナサンゴ属 *Astreopora*, コモンサンゴ属 *Montipora* の4属であるとされていた (例えば, Veron and Wallace 1984; 西平・Veron 1995; Veron 2000)。しかし, 2007年, Wallace らは, 形態的・生態的特徴と分子データを基に, ミドリイシ属内の亜属の一つであった *Isopora* を属へと昇格させた (Wallace et al. 2007)。しかしながら, 日本国内においてこの事実が周知されておらず, *Isopora* の種が未だミドリイシ属のままの学名で用いられていることが多い。また, *Isopora* には亜属の時代から和名が与えられていない。そこで, この属の周知を図るため, 属に昇格した *Isopora* の和名をニオウミドリイシ属 (新称) として提唱するとともに, 本属の特徴および種の解説を行う。本稿は Wallace et al. (2007) を主体に, 今回観察した日本産 *Isopora* の標本の形態データを新たに加えてまとめたものである。また, 国際動物命名規約に則り, これまで *Isopora* のタイプ種とされていた *Astrea palifera* Lamarck, 1816 が間違いであり, 実際には *Madrepora labrosa* Dana, 1846 であることが判明したため, それについても記述する。

キーワード イシサンゴ, ニオウミドリイシ属, 骨格形態, 和名, 亜属, 日本産標本, タイプ種

緒言

2013年現在, イシサンゴ目 Scleractinia のミドリイシ科 Acroporidae Verrill, 1902 には5つの属が含まれている。それらは, ミドリイシ属 *Acropora* Oken, 1815, トゲミドリイシ属 *Anacropora* Ridley, 1884, アナサンゴ属 *Astreopora* Blainville, 1830, ニオウミドリイシ属 (新称) *Isopora* Studer, 1878, コモンサンゴ属 *Montipora* Blainville, 1830 である。しかしながら, Wallace et al. (2007) によって *Isopora* が属に昇格される以前は4属とされ, ミドリイシ属が2つの亜属を含んでいた (以降, 亜属を含んでいた時の名前をミドリイシ属 (広義) とする)。すなわち, 一つの枝に単一の中軸サンゴ個体 (axial

corallite) を持つミドリイシ亜属 subgenus *Acropora* と, 基本的に二つ以上の中軸個体を持つ subgenus *Isopora* (以降, 亜属として用いるときは *Isopora* (亜属) とし, 属として用いるときはそのまま *Isopora* と記述する) である (図1参照)。これら形態的な特徴以外にも, 前者が卵数個と精子からなるバンドルを放出する生殖様式 (Wallace 1985, 1999) であるのに対し, 後者はプラヌラ幼生保育という生殖様式 (Kojis 1986a, b; Veron and Wallace 1984) であるという違いがある。両者ともに雌雄同体である。特に, ミドリイシ科においてプラヌラ幼生保育型は, *Isopora* だけである。ただし, 近年, 分子系統解析の結果に基づき (Fukami et al. 2008), プラヌラ幼生保育型と考えられているアワサンゴ属 *Alveopora* Blainville, 1830 (ハマサンゴ科 Poritidae Gray, 1842) をミドリイシ科に含めるという傾向が見られ (Dai and Horng 2009), それにならえばミドリイシ科は放卵放精型の4属と幼生保育型の2属

*連絡著者

E-mail: iso@okinawa-ct.ac.jp

担当編集者: 服田昌之 (生物分野)

図 1 ニオウミドリイシ属およびミドリイシ属の基本骨格構造の特徴。a: フトエダミドリイシ *Isopora brueggemanni*, b: エンタクエダミドリイシ *Acropora solitaryensis*。c: 小笠原産のヒラニオウミドリイシ *Isopora cuneata* の群体形 (幅 9.9 cm, 高さ 9.4 cm), d: ニオウミドリイシ *Isopora palifera* の放射サンゴ個体の形状。太い白色矢印は中軸サンゴ個体を示す。①サンゴ個体径, ②莖径, ③一次隔壁, ④二次隔壁, ⑤共骨, ⑤'ニオウミドリイシ属の共骨の棘, ⑤''ミドリイシ属の共骨の棘, ⑥放射サンゴ個体。⑦外側が肥大した密着管状 (ちくわの斜め切りに見える), ⑧欠刻状開口 (馬蹄形に見える)。1 枝あたりの中軸サンゴ個体の数は, ミドリイシ属では一つのみだが, ニオウミドリイシ属では複数個 (写真では 3 個) ある。スケールバーは 1 mm

Fig. 1 Basic morphological characters of the genera *Isopora* and *Acropora*. a: Close-up of *I. brueggemanni* branch, b: Close-up of *A. solitaryensis* branch, c: Colony form of *Isopora cuneata* in Ogasawara (9.9 cm width, 9.4 cm height), d: Close-up of *I. palifera* radial corallites. Arrows in bold show axial corallites. 1: Diameter of corallite, 2: Diameter of calice, 3: The primary septa, 4: The secondary septum, 5: Coenosteum, 5': Spinules of coenosteum of *Isopora*, 5'': Spinules of coenosteum of *Acropora*, 6: Radial corallite, 7: Appressed tubular with the outer of the wall thickened, 8: Dimidiate openings. Note that *Acropora* has only a single axial corallite on the branch tip, whereas *Isopora* has three axial corallites. Scale bars show 1 mm

の合計6属からなることになるが、現在のところこの扱いは一般的ではない。

Isopora の分類学的な変遷については Wallace et al. (2007) にまとめられている。それを元に、以下に簡潔にまとめた。元来、*Isopora* (亜属) は Studer (1878) によって提唱された。以降、Brook (1893) はミドリイシ属 (広義) 全体を体系立ててまとめ、*Isopora* (亜属) とは別に9つもの新しい亜属を提唱したが、*Isopora* (亜属) 以外はその後受け入れられず使用されていない。1980年代になり、Randall (1981) は群体形とサンゴ個体の形態的な特徴から *Isopora* (亜属) の属への昇格を提唱したものの、数年後に発表された有藻性イシサンゴ類 (zooxanthellate scleractinian corals) の一連のモノグラフの中でミドリイシ科を扱った Veron and Wallace (1984) においては亜属のままとされ、以降、亜属として扱われてきた。この理由の主な原因は、枝状群体であるフトエダミドリイシ *I. brueggemanni* にある。この種では中軸サンゴ個体が二つ以上という形態的特徴が非常に曖昧 (通常では中軸サンゴ個体は一つであり、たまに中軸サンゴ個体を2-3個もった枝が見つかる程度) である。さらに、ミドリイシ属と同様に放射サンゴ個体が明確であり、一見してミドリイシ属と同定するのになんの差し障りもない。Randall (1981) はフトエダミドリイシを *Isopora* (亜属) に含めていなかったために属への昇格を提案したのだが、Veron and Wallace (1984) ではフトエダミドリイシを *Isopora* (亜属) に含めたために独立した属として扱うことに躊躇したのだろう。また、個体間の骨格部分である共骨 (coenosteum) が *Isopora* では特徴的 (メアンドロイド型になる細分化した先端をもった棘 (elaborated meandroid coenosteal spinules) を持つ) であるとされているが (図1a)、肉眼での見分けは非常に困難である。ミドリイシ属も類似した棘を持つが先端があまり細分化せずメアンドロイド型にもならない (図1b)。さらに、フトエダミドリイシは原記載において *Isopora* (亜属) であろうと考察されていた (Brook 1891) もの、Veron and Wallace (1984) に至るまでの期間は、ミドリイシ亜属として扱われていた。同様に *I. togianensis* も、当初ミドリイシ亜属として記載されており (Wallace 1997)、形態での区別が困難だったことが伺える。

加えて、亜属を表記する研究者は少なく、例えば

その当時ニオウミドリイシは *Acropora palifera* として様々な図鑑に紹介されており (西平・Veron 1995 など)、*Acropora* (*Isopora*) *palifera* (亜属を示す場合は属名の次にカッコに入れて表記する) のように亜属を表記しなかったために、亜属の存在が忘れられていった感が否めない。しかしながら、近年、分子系統解析が発達し、Fukami et al. (2000) により再び *Isopora* (亜属) を属に昇格すべきであるとの提唱がなされた。そして、分子と形態と生態のデータを総合して、Wallace et al. (2007) においてようやく *Isopora* (亜属) は属に昇格したのである。

本稿では、Wallace et al. (2007) に基づき本属の特徴を紹介するとともに、著者らの調査によって明らかとなった日本産の *Isopora* 3種の形態的特徴や生殖様式に関する知見を述べる。

標本番号と標本収納先

CMNH-ZG: 千葉県立中央博物館分館海の博物館

AMSL: 阿嘉島臨海研究所

MUFS-C: 宮崎大学農学部海洋生物環境学科・深見研究室

分類

ニオウミドリイシ属 (新称) Genus *Isopora* Studer, 1878

科: ミドリイシ科

タイプ種: *Madrepora labrosa* Dana, 1846 (junior synonym of *Astrea palifera* Lamarck, 1816)

タイプ産地: スールー海 (The Sulu (Sooloo) Sea) (フィリピン)

注: *Madrepora* は記載時の属名。Brook (1893) により *M. labrosa* は *Astrea palifera* Lamarck, 1816 のジュニア・シノニム (新参異名) となり、その後属名が *Acropora*、さらに *Isopora* へと変更になった。現在の *Isopora palifera* (Lamarck, 1816) の異名である。本属の和名はタイプ種がニオウミドリイシであることに由来する。また、タイプ種についての詳細は後述の“タイプ種の解説”を参照。

特徴

以下、「群体形」、「骨格」、「生態」は Wallace et al. (2007) を参照した。

群体形: クサビ状 (cuneiform) (Wallace 1999, p.51, Fig. 28C 参照), 被覆状, 枝状。

骨格: 群体中に多数の中軸サンゴ個体か主要サンゴ個体 (leading corallites: 群体の辺縁部や峰の上の部分で中軸サンゴ個体のように見える大きめのサンゴ個体) を持つ。もしくは枝あたり 2 つ以上の中軸サンゴ個体を持つ傾向にある。また, 放射サンゴ個体 (radial corallites) は多数見られる。共骨 (coenosteum) は, 先端に緻密な飾りのあるメアンドロイド型 (蛇行したような形) をした棘で覆われている (図 1, 2 参照)。軸柱 (columellae) と横隔板 (dissepiments: 隔壁間や個体間をつなぐ仕切り板) を欠く。

生態: 雌雄同体で, 卵母細胞と精巣は別々の隔膜で発達し, 成熟した卵母細胞は隔膜糸が伸びた部分に含有される。受精は体内で行われ, プラヌラ幼生となり放出される。

分子系統関係: ミトコンドリア遺伝子の Cytochrome oxidase subunit b (*cytb*) (Fukami et al. 2000; Wallace et al. 2007) および ATP6 遺伝子 (Fukami et al. 2000) と核遺伝子である Histon 2 遺伝子 (Wallace et al. 2007) により, 本属はミドリイシ属を含むミドリイシ科の他属と遺伝的に明確に区別が可能である。また, ミトコンドリア遺伝子の putative control region (調節領域に類似した領域) もミドリイシ属と本属の間に大きな遺伝的違いを持つことが判明している (van Oppen et al. 2001)。遺伝子バンク (例えば DDBJ: <http://www.ddbj.nig.ac.jp/>) に登録されている DNA 塩基配列と解析方法の簡便さを考慮すると, *cytb* 遺伝子が本属をミドリイシ属 (もしくは他属) から区別するための分子マーカーとして非常に有効である。種間の区別については, Ayre et al. (1991) は, アロザイム分析によってニオウミドリイシ *I. palifera* とヒラニオウミドリイシ *I. cuneata* を区別できるとしているものの, 同時に地域が異なると 2 種を区別できない場合もあるとしていることから, 現状では分子マーカーによる種間の区別は困難であるといえる。今後の解析が待たれる。

化石記録: 中期中新世から現世 (Budd and Wallace 2008)

有効種および和名

現生種

Isopora brueggemanni (Brook, 1891)^{注1}

フトエダミドリイシ

Isopora crateriformis (Gardiner, 1898)

オワンニオウミドリイシ^{注2} (新称)

Isopora cuneata (Dana, 1846)

ヒラニオウミドリイシ

Isopora palifera (Lamarck, 1816)

ニオウミドリイシ

Isopora togianensis (Wallace, 1997)

トギアンニオウミドリイシ^{注3} (新称)

注1: 一般的には, 大英博物館のミドリイシ類のカタログとして出版された Brook (1893) が原記載とされているが, これに先立ち同じ著者が新種を速報的に記載した Brook (1891) が本種の原記載である。なお, Wallace (1999) では, p. 370 の本種の解説ページでは原著者を Brook (1893) としているが, 原記載の一覧を示した p. 11 の表では Brook (1891) と正しく表記している。

注2: 噴火口 (crateriform) という意味の種小名の通り, カップ状の群体形が本種の特徴である。

注3: トギアン諸島でのみ生息が確認されている。

化石種

Isopora curacaoensis Budd and Wallace, 2008

和名無し

Isopora ginsbergi Budd and Wallace, 2008

和名無し

上記 2 種ともにカリブ海のキュラソー島 (Curaçao) にある新第三紀 (約 2400 万年前~約 200 万年前) の石灰岩から採集 (Budd and Wallace 2008)。

本属の可能性のある種

現在, ミドリイシ属とされている種の中にも本属であると思われる種がある。例えば, Veron (2000) において枝状の群体形を持っており, 一本の枝に中軸サンゴ個体がいくつか見られると記載もしくはそのような写真が掲載されている *Acropora elizabethensis* Veron, 2000, *A. cylindrica* Veron, 2000, *A. maryae* Veron, 2000 などは, 将来的に共骨の観

察および生殖様式の調査、もしくは分子系統解析を行うと興味深い結果が得られるかもしれない。

種の特徴

現在、本属は7種（化石種2種を含む）からなる。現生種5種の文献上に記載された特徴を表1にまとめた。用いた文献はそれぞれの種の実記載論文および詳しい記載のある Veron and Wallace (1984) と Wallace (1999) である。原記載の情報は太字で示し、後者2者間で記載内容が異なる場合はそれらを併記した。

結論から言うと、現生種5種の区別は骨格形態において十分可能であり、ミドリイシ属と比較すると種同定は容易であると言える。その中でも、もっとも種の区別が難しいのが、ニオウミドリイシ *I. palifera* とヒラニオウミドリイシ *I. cuneata* である。基本的にヒラニオウミドリイシは和名からわかるように被覆状という印象が強く、一方、ニオウミドリイシは太い枝を持つという印象がある。しかしながら、表1にまとめたように、この2種の群体形の種内形態変異の幅が重なっており、両種とも同じ様な群体形になりうる。また、ヒラニオウミドリイシも実際は垂直に太い板が立ち上がるようなクサビ状の群体形が主体である（種小名の *cuneata* がクサビ状という意味）。小笠原ではクサビ状まではいかないもののかなり盛り上がった群体形が見られるが（図1c）、日本の他所ではそのような群体形を見ないため、被覆という印象が強くなったのかもしれない。いずれにせよ、群体形のみでこの2種を区別するのは難しい。では何を見れば区別ができるのか。それには、やはり骨格形質を見る必要がある。まず、放射サンゴ個体については、ニオウミドリイシのほうがヒラニオウミドリイシより小さいとされているが（表1）、どの程度小さいのかどこにも記述されていないため、この差はそれほど役に立たない。一方、中軸サンゴ個体については前者が2.8-4.2mmで後者が1.5-3.1mmとされており（表1）、大きめのサンゴ個体同士を比較しない限り区別は難しいが、全体として3mm以上の中軸サンゴ個体が多ければニオウミドリイシであると判断できるだろう。さて、結論から言うと、この2種のもっとも大きな違いは、ニオウミドリイシの放射サンゴ個体の内側部分

が共骨に密着し、反対に外側部分が肥大するため、“ちくわの斜め切り”のような形になっているのに対して（図1d⑦）、ヒラニオウミドリイシでは綺麗な円錐形の管状をしていることである（図2D参照）。同時に、ニオウミドリイシの放射サンゴ個体は開口部に切れ込みが入っている（欠刻開口：dimidiate opening）ため“馬蹄形”に見えるのに対し（図1d⑧）、ヒラニオウミドリイシの円錐形のサンゴ個体の開口部は綺麗な円形である（図2D参照）。特に、ニオウミドリイシのホロタイプの写真（Corallsphere.org 参照 <http://www.corallosphere.org/taxon/761> 注：2010年3月16日更新版）を見るとこのような特徴がよくわかる。

これら2種の日本で採集した標本の写真を図2に示す。これら2種は熱帯・亜熱帯域で広く見られるが（Wallace 1999）、分布北限域の日本では、ニオウミドリイシが奄美以南（西平・Veron 1995）であるのに対し、ヒラニオウミドリイシは和歌山県の串本が北限であろう（野村 2009）。ただし、Veron (2000) においてヒラニオウミドリイシは千葉周辺まで棲息していることになっているが、著者が知りうる限りそのようなデータは無い。一方、今回、既報に加えて、ニオウミドリイシはトカラ列島、ヒラニオウミドリイシは小笠原でも新たに生息が確認された。表2には日本産の両種の形態的特徴を示している。今回、日本産の標本の観察から、この2種間では共骨の棘の構造が互いに異なっていることが分かってきた。ニオウミドリイシでは、共骨の棘の先端が緻密な飾りを持っており明確に棘全体が蛇行（ここでは分岐しているように見える）している（図2A-2）のに対し、ヒラニオウミドリイシでは棘の先に緻密な飾りがありあまり発達せず蛇行も弱く（図2D-2）、ミドリイシ属のそれ（図1b参照）と類似していた。この違いは採集した地域に限らず2種間の違いとして見られた。ちなみに、フトエダミドリイシはこれらの中間的な形態をした共骨の棘を持っていた（図2G-2）。今後、この特徴を精査すれば、2種間、さらには隠蔽種との違いを見るための新たな良い形態指標になる可能性がある。

それぞれの種の形態を見てみると、典型的なニオウミドリイシは、サンゴ個体がちくわの斜め切りのようになっているのが生態でもよくわかるのだが（図2B）、群体によっては、大部分のサンゴ個体が、分厚く短い円筒形の管状になっているものもあり

表 1 これまでに報告されたニオウミドリイシ属の種の形態的特徴。太字は原記載の内容である。1: Veron and Wallace (1984), 2: Wallace (1999), 下線部: 本研究による情報

Table 1 Summary of taxonomic characters of the genus *Isopora* in the references. Original descriptions of each species were shown in bold. 1: Veron and Wallace (1984), 2: Wallace (1999), Underline: This study

種	ニオウミドリイシ <i>Isopora palifera</i>	ヒラニオウミドリイシ <i>Isopora cuneata</i>	オワンニオウミドリイシ(新称) <i>Isopora crateriformis</i>	フトエダミドリイシ <i>Isopora brueggemanni</i>
文献	Lamarck (1816) 原記載 Veron and Wallace (1984), Wallace (1999)	Dana (1846) 原記載 Veron and Wallace (1984), Wallace (1999)	Gardiner (1898) 原記載 Wallace (1999)	Brook (1893) 原記載 Veron and Wallace (1984), Wallace (1999)
群体系	球形に近い、もしくは凸状で 群体表面には乳頭状突起も しくは粒状の突起がある。 被覆状、クサビ状、柱状のプ レート、円筒形状の太い枝など 多様。枝の太さは15–150mm で長さ200mm程度。	被覆状で、数個の垂直に伸 び出した広いプレートもしく はクサビ状の突出部(幅5 –7.5cm)を持つ。 12–200mmの長さで0.5– 3cmの厚さを持つクサビ状の プレートもしくは太い枝を持 つ。部分的に被覆状になる。	8–10cmの円形のカップ状。 深さ1.5cm。辺縁部の厚さは 約3mm。中軸サンゴ個体は 不明瞭。 円形で被覆状。80cm程度ま で成長。中軸サンゴ個体はほ ぼ認識できない。	樹枝状であり枝分かれしない。2– 3cmの太さ。長い枝は約15cm長で 1.5cmの太さ。先端で分岐した枝は2 –3cmで1–1.5cmの太さ。 枝は6–18mm ¹ (1.5–4cm) ² の太さで 約8cmの長さ。基本的に中軸サンゴ個体 は1個だが、2–3個持つものがある。
中軸サンゴ個体	枝やプレートの先端部分で顕 著。多く見られる。放射サンゴ 個体よりわずかに大きい	不明瞭	不明瞭。稀に峰の先端部で認 識出来る程度。	大きさの変異が大きい。非常に莢壁 が厚い。あまり突出しないが、たまに 2-3mm程度突出する。
外径	外径: 2.8–4.2mm	1.5–3.1mm	1.5–2.2mm	4-6mm 2.9–4.5mm ¹ (9mmまで) ²
内径	内径: 0.7–1.4mm	0.5–1.0mm	0.5–0.8mm	1.0–1.6mm ¹ (0.7–1.4mm) ²
隔壁				星型に見える。 三次隔壁が時々見られる。板状。
一次	莢の半径と同じ大きさ	莢の半径の2/3未満	莢の半径の1/3未満	よく発達 莢の半径の3/4未満
二次	莢の半径の1/3未満	莢の半径の1/3未満	無し、もしくは莢の半径の1/4 未満	あまり発達しない 莢の半径の1/3未満
放射サンゴ個体	短くて太い円筒形。 長さ1–5mm程度で密着管 状。莢壁の外側が肥大。欠刻 状の開口部を持つ。 サンゴ個体は <u>ちくわの斜め切 りのように見え、開口部は馬 蹄形に見える。</u>	密集しており、大きさがほぼ 揃っている。頑丈な管状 で、長さ2.1–3.2mm。 管状で円錐形。密着している ものもある。	管状もしくは密着管状で、2 –3mmの長さ。1cmあたり7 個程度見られる。 円錐状もしくは密着円錐状	大きさが不揃い。短くて厚い管状。一 部のサンゴ個体の外側が突出する。 長さ2-5mm。 密着管状もしくは円錐形。開口部は円 形。ほぼ同じ大きさ。
外径		1.6mm 1.5–3.1mm	1mm 1.5–2.2mm	2.5mm
内径		0.5–1.0mm	0.4–0.5mm 0.5–0.8mm	
隔壁		板状もしくは棘状で顆粒があ る。	不明瞭	星型に見える。 完全な2サイクル。板状。
一次	莢の半径と同じ大きさ	莢の半径の1/3未満	莢の半径の1/3未満	よく発達。 莢の半径の2/3未満(1/2-3/4未満)
二次	莢の半径の1/3未満	莢の半径の1/4未満	莢の半径の1/4未満	あまり発達しない。 莢の半径の1/4未満(無しもしくは1/2 未満)
共骨	メアンドロイド型の細分先端を 持つ棘が密集	メアンドロイド型の細分先端を 持つ棘が密集	細分先端を持つ棘が密集	メアンドロイド型の細分先端を持つ棘が 密集
その他	放射サンゴ個体の莢部分が花 が咲いたような形態になること がある。		群体の側面にできる石灰質 の膜(エビセカ)が発達し ワ状に見える。 コモンサンゴのように微針 (papillae)に似た構造を持つ 群体もある。	

(図 2A), 群体によって見た目がかなり異なる。ヒラニオウミドリイシについては、西平・Veron (1995) に掲載されているヒラニオウミドリイシ (p. 89) の上段の生態写真が、この種のサンゴ個体の特

徴(いわゆる、サンゴ個体が円錐形管状で口部が円形)をよく表している。この生態写真は本研究で図 2D に掲載した生態および骨格標本の特徴、さらには観察した小笠原の骨格標本(7 標本)とも良く一

図 2 日本産ニオウミドリイシ属 3 種の形態。ニオウミドリイシ (A-C), ヒラニオウミドリイシ (D-F), フトエダミドリイシ (G)。1: 生時の群体 (B-1, C-1, D-1, E-1, F-1) もしくは骨格標本 (A-1, G-1), 2: 生時の群体の拡大 (B-2, C-2, E-2, F-2) もしくは共骨の構造 (A-2, D-2, G-2 バーは 100 μ m), 3: 骨格標本の拡大 (スケールバーは全て 1 mm), 4: 中軸サンゴ個体もしくは主要サンゴ個体の拡大 (スケールバーは全て 1 mm)。採集場所と標本番号は以下のとおり。A: 沖縄県阿嘉島 (AMSL 0359), B: 沖縄島 (MUFS-C 65), C: 鹿児島県トカラ列島 (MUFS-C 71) D: 沖縄県屋嘉比島 (AMSL 0544), E: 鹿児島県トカラ列島 (MUFS-C 72), F: 宮崎県串間市 (MUFS-C 70), G: 小笠原父島 (CMNH-ZG 06412)

Fig. 2 Morphologies of three species in the genus *Isopora* collected in Japan. *Isopora palifera* (A-C), *I. cuneata* (D-F), *I. brueggemanni* (G). 1: Live colonies (B-1, C-1, D-1, E-1, F-1) and skeletal specimens (A-1, G-1), 2: Close up of live colonies (B-2, C-2, E-2, F-2) and spinules of coenosteum (A-2, D-2, G-2 Scale bars show 100 μ m), 3: Close-up of skeletons (Scale bars show 1 mm), 4: Close-up of axial corallites or leading corallites (Scale bars show 1 mm). Collection sites and sample numbers are A: Aka Isl., Okinawa (AMSL 0359), B: Okinawa Island, Okinawa (MUFS-C 65), C: Tokara Isls., Kagoshima (MUFS-C 71), D: Yakabi Isl., Okinawa (AMSL 0544), E: Tokara Isls., Kagoshima (MUFS-C 72), F: Kushima, Miyazaki (MUFS-C 70), G: Chichijima, Ogasawara Isls (CMNH-ZG 06412)

表 2 ニオウミドリイシとヒラニオウミドリイシの日本産骨格標本の形態的特徴。サンゴ個体の大きさは大きめの個体をノギスもしくはデジタル顕微鏡下にて3個測定。最小と最大を示す。標本名は採集場所と標本番号を示す

Table 2 Summary of morphological characters of two species, *Isopora palifera* and *I. cuneata*, that were collected in Japan. Sizes of corallites were measured for 3 large colonies using a vernier caliper or digital microscope. Values are shown by ranges of the minimum and maximum. Names of samples are shown by collection sites and the number of samples

形態的特徴	ニオウミドリイシ <i>I. palifera</i>				ヒラニオウミドリイシ <i>I. cuneata</i>			
	沖縄 AMSL 0359	沖縄 MUF S-C 65	トカラ MUF S-C 71	沖縄 AMSL 0544	小笠原 CMNH-ZG 06410	トカラ MUF S-C 72	宮崎 MUF S-C 70	
群体系	太い枝状	やや細い枝状	被覆状	被覆状	塊状	被覆状	被覆状	
中軸サンゴ(個体 (mm)	外径	2.81-2.95	2.22-2.25	2.41-2.97	2.56-2.63	2.33-2.96	2.16-2.51*	
	内径	0.91-1.10	1.03-1.08	0.73-1.16	0.84-0.87	0.58-0.65	0.44-0.68	
中軸サンゴ(個体	やや不明瞭	明瞭	明瞭	放射サンゴ(個 体と区別不能	存在。放射サンゴ(個 体と区別可能	少ないが存在。放 射サンゴ(個体と区 別可能	放射サンゴ(個体と区 別不能	
放射サンゴ(個体 (mm)	外径	2.56-2.82	2.13-2.51	2.34-2.76	1.69-1.96	1.53-1.89	1.68-1.94	
	内径	0.84-0.95	0.73-0.99	0.76-1.03	0.50-0.68	0.46-0.60	0.52-0.54	
放射サンゴ(個体	太い密着管状 で、一部で欠 刻状の開口 部を持つ個体 も見られる。	密着管状 欠刻状の 開口部を持 つ	密着管状 欠刻状の 開口部を持 つ	細い管状	基本的に管状だが、 中軸サンゴ(個体の周 辺のみ僅かに欠刻状 の開口部を持つ個体 が見られる。	管状だが、先端の みが斜めに切れて いる。	開口部が開いたよう に見える。管形だが 先端が斜めに切れた 個体が多く、一部に欠 刻状の開口部を持つ 個体が見られる。	

*峰の上にある大きめの個体を測定

致している。ただし、本研究で用いたトカラ列島および宮崎産のものは、典型的な沖縄産、小笠原産のものに比べ、それぞれ放射サンゴ個体の形がわずかに異なっていた（表2）。今後、分子系統解析などさらなる解析が必要だろう。それによって、これら標本の中から日本固有の種が見つかるかもしれない。

また、興味深いことに、Veron and Wallace (1984) では、ニオウミドリイシの一形態変異がフトエダミドリイシ *I. brueggemanni* と類似するとある (Veron and Wallace 1984 p.154 Fig. 356)。Wallace (1999) にも同様の写真が掲載されている (Wallace 1999 color plate 24 右上)。しかしながら、フトエダミドリイシについては、莖壁が分厚い大きな中軸サンゴ個体を持つ樹枝状群体という特徴から、基本的に日本ではミドリイシ属を含め他に類似する種がないため、現場でも同定が非常に容易である。さらに、中軸サンゴ個体が枝あたり基本一つしかないことも良い特徴となる。このフトエダミドリイシはこれまで日本では沖縄県でのみの報告であったが (Wallace 1999; Veron 2000), 1991 年に小笠原諸島父島にて採集された標本を観察したところ、1 群体が本種であることが判明したため、ここに報告する (図 2G)。

一方、日本では報告されていないが、トギアンニオウミドリイシ *I. togianensis* の太い枝の群体がフトエダミドリイシとも類似すると記載されている (Wallace 1997)。ただし、トギアンニオウミドリイシは共骨上にフトエダミドリイシには見られない粒状突起 (tuberculae: 疣状の骨格構造) が発達するため (Wallace 1997 p.44, Fig. 13C), 骨格を顕微鏡下で観察すれば容易に区別可能である。

最後に、これも日本では報告されていないが、オワンニオウミドリイシ *I. crateriformis* についてである。この種は大きさ 10 cm 程度の小型の 1 群体を基に記載されており (Gardiner 1898), しかもサンゴ個体の特徴がヒラニオウミドリイシと極めて類似している (Wallace 1999; 表 1) ことを考慮すると、ヒラニオウミドリイシの幼群体である可能性も考えられる。しかしながら、Gardiner (1898) の記載では本種はカップ状で被覆しないという特徴があり、同様の形質を持った大きな群体が Wallace (1999) の color plate 24 にも掲載されているため、この群体形がこの種を特徴づける形質であるとするならば、被覆状もしくはクサビ状の板を持つヒラニオウ

ミドリイシと区別できるだろう。ただし、Wallace (1999) は本種が被覆すると記載しており、群体形が円形であることが大きな違いであるとしている。以上のことを考慮して、日本産のヒラニオウミドリイシを見てみると、群体形が円形に近いものがみられる (例えば、西平・Veron (1995) など) が、すべて被覆状である。現状では、どちらかといえばヒラニオウミドリイシだろうと考えられるものの、群体形と種の対応については今後さらに精査する必要がある、それによれば、本種が日本でも確認される可能性がある。

生態

ニオウミドリイシ、ヒラニオウミドリイシおよびフトエダミドリイシは、褐虫藻を持たない、長径 1-2 mm の比較的大きなプラヌラ幼生を放出する (Atoda 1951; Kojis 1986a; 図 3)。アロザイムや遺伝子を用いた集団解析から、ニオウミドリイシとヒラニオウミドリイシは他家受精によりプラヌラ幼生を生産することが報告されている (Benzie et al. 1995; Ayre and Hughes 2000; Ayre and Miller 2006)。一方、フトエダミドリイシでは、組織学的観察からプラヌラ幼生生産の一部は自家受精によることが示されている (Okubo et al. 2007)。しかし、これら 3 種はすべて雌雄同体で体内受精を行なうため、いずれの種についてもプラヌラ幼生生産は他家受精と自家受精両方によって行なわれている可能性がある。

プラヌラ幼生放出時期は種や地域で異なっている。ニオウミドリイシは、オーストラリアの Heron Island では 1-3 月に、Lizard Island では 4, 8 月および 11 月終わりから 12 月初めに、沖縄では著者らが観察した限り少なくとも 5 月以降にプラヌラ幼生が放出される (Kojis 1986a, b; 磯村ら 未発表)。一方ヒラニオウミドリイシは、オーストラリアの Heron Island では月齢に関係なく 9-12 月にプラヌラ幼生が放出される (Kojis 1986a)。また、フィリピンのヒラニオウミドリイシは日没後にプラヌラ放出することが報告されている (Villanueva et al. 2011)。ただし、日本におけるヒラニオウミドリイシの生殖およびプラヌラ幼生放出に関しての詳細は不明であり、今後調査が必要である。さらに、フトエダミドリイシは、パラオでは月齢に関係なく一年

図 3 日本産ニオウミドリイシ属のプラヌラ幼生。a. ニオウミドリイシ, b. フトエダミドリイシ。スケールバーは全て 1 mm

Fig. 3 Planula larvae of *Isopora* collected in Japan. a. *I. palifera*, b. *I. brueggemanni*. Scale bars show 1 mm

を通して (Atoda 1951), 沖縄では月齢に関係なく 9-12 月および 2 月 (Okubo et al. 2007) に放出が確認されている。

3 種とも, 比較的波あたりが強く, 浅い場所に生息することが多い。ニオウミドリイシは 25m より浅い場所に生息しており (Kojis 1986b), 5m より浅い場所で生息数が多く, 深くなるにつれて生息数が減っていくことが報告されている (Kojis 1986a, b)。ヒラニオウミドリイシはニオウミドリイシに比べより波あたりの強い場所 (礁縁部) に生息する傾向がある (Ayre et al. 1991)。オーストラリアの Heron Island でも礁原では両種ともに見られるもののニオウミドリイシの割合が多く, 礁縁部ではヒラニオウミドリイシだけが確認されている (Kojis 1986a)。また, フトエダミドリイシも, 礁原や礁池内に多く分布している (Atoda 1951)。

ニオウミドリイシとヒラニオウミドリイシは, 太い枝や被覆状の形態を持つことにより, 波浪による断片化は稀である。また破片が生じたとしても, 1-2ヶ月で死亡するため, これら 2 種の生活史において破片化による加入は重要な役割を担っていない (Kojis 1986a)。一方フトエダミドリイシは, 群体近くの基盤上に多くの折れた枝が存在し, その一部は定着して生き続けることができる (廣瀬他 2010)。また, 地域集団は集団間で遺伝的に分化していることが示された (磯村 未発表)。このことから, フトエダミドリイシにおいて破片化が集団の維持に重要な役割を果たしていると考えられる。

以上のように, ニオウミドリイシ, ヒラニオウミ

ドリイシ, フトエダミドリイシは, 同じニオウミドリイシ属であっても生態的特徴は種間で異なっている。今後は, 各種についてはもちろんであるが, 種内でも生息地域や環境が異なる集団や群体の生態的特徴を詳細に調査する必要があるだろう。

タイプ種の解説

今回, タイプ種の間違いが明らかになったため, ここに説明する。Veron and Wallace (1984) は *Isopora* (亜属) とそのタイプ種を以下のように定義した。

“Subgenus *Isopora* Studer, 1878

Type species *Acropora palifera* (Dana, 1846) (subsequent designation, this study)”

この経緯は, Wallace et al. (2007) および Corallosphere.org (<http://www.corallosphere.org/taxon/761> 2010 年 3 月 16 日更新版) にある。

しかしながら, ここに 3 つの問題点が存在する。まず, *Acropora palifera* の著者と記載年が間違っている。正しくは *Acropora palifera* (Lamarck, 1816) である。2 番目に, 指定されたタイプ種が, 設立時と違う属名との組み合わせになっている。Lamarck (1816) は *Astrea palifera* として記載しているため, 正しくは *Astrea palifera* Lamarck, 1816 である。ただし, これら 2 つは間違いではあるが, 国際動物命

名規約上は違反ではない（動物命名法国際審議会（2000）の条 67.7 および勧告 67B を参照）。現在、Wallace et al. (1997) や Corallsphere.org では、これらが修正されて *Astrea palifera* Lamarck, 1816 とされているのだが、実は、これもまだ間違いであることが判明した。

それが、3 番目の問題点につながる。国際動物命名規約では、「名義種は、設立時に含められた名義種である場合に限り、名義属もしくは名義亜属のタイプ種として固定するのに適任である」（条 67.2）とある。つまり *Isopora*（亜属）の設立時に含まれた種をタイプ種として用いなければならないということである。Studer (1878) が *Isopora*（亜属）の設立時に含めたのは *Madrepora labrosa* Dana, 1846 と *Madrepora securis* Dana, 1846 の 2 種のみであり、*palifera* という名義種は含まれていないので、Veron and Wallace (1984) はこのルールを無視したことになる。ただし、条 69.2.2 に「設立時に含まれていなかった名義種をタイプ種として指定する場合・・・は、それと同時にその名義種を設立時に含まれた名義種・・・のうちただ 1 種の異名リスト中に置く場合に限り、その行為によって、その（設立時に含まれた）名義種を当該の名義属もしくは名義亜属のタイプ種として固定したことになる」とある。これを *Isopora*（亜属）に当てはめてみると、*palifera* をタイプ種と指定する場合は、まず、設立時に含まれた名義種である *Madrepora labrosa* か *Madrepora securis* のどちらかを異名リストに含める必要があるということであり、これは実際 Veron and Wallace (1984) が *Acropora* (*Isopora*) *palifera* の異名リストに *Madrepora labrosa* Dana, 1846 を含めている。ただし、条 69.2.2 の最後の 1 文（下線部）に書いてあるように、*palifera* をタイプ種と指定する行為は、*palifera* の異名リストにある設立時に含まれた名義種を自動的にタイプ種に固定することになる。つまり、この場合、結果的に *Madrepora labrosa* Dana, 1846 がタイプ種として固定されたことになるのである。よって、*Isopora*（亜属）、現在の *Isopora* のタイプ種は *Madrepora labrosa* Dana, 1846 となるのである。

Type species of the genus *Isopora*

Veron and Wallace (1984) newly designated the type species of the subgenus *Isopora* Studer, 1878 as *Acropora palifera* (Dana, 1846) because Studer (1878) did not design the type species when he first proposed this subgenus. However, there were a few mistakes in this designation based on International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999). First, name of the designated type species, *Acropora palifera* (Dana, 1846) should be *Astrea palifera* Lamarck, 1816. In Wallace et al. (1997) and CoralloSphere.org (<http://www.corallosphere.org/taxon/761>, revised Mar 16, 2010), it was already corrected. Nevertheless, we found that it is not correct yet.

The International Code of Zoological Nomenclature (Art. 69.22) describes as follows;

“69.2.2. If an author designates as type species a nominal species that was not originally included (or accepts another’s such designation) and if, but only if, at the same time he or she places that nominal species in synonymy with one and only one of the originally included species (as defined in Article 67.2), that act constitutes fixation of the latter species as type species of the nominal genus or subgenus.”

When Studer (1878) first proposed the subgenus *Isopora*, only two species, *Madrepora labrosa* Dana, 1846 and *Madrepora securis* Dana, 1846 were included. But Veron and Wallace (1984) did not select either species name used in Studer (1878), and newly designated the type species as *Acropora palifera* (Dana, 1846) although *A. palifera* contains *M. labrosa* as the junior synonym. As the result, based on the International Code of Zoological Nomenclature (Art. 69.2.2., see underline above), new designation of *A. palifera* as the type species by Veron and Wallace (1984) led to the designation of *M. labrosa* as the type species of the subgenus *Isopora* automatically. At present that the subge-

nus *Isopora* was elevated to genus, true type species of the genus *Isopora* is *M. laborosa* Dana, 1846.

謝辞

東邦大学理学部の西川輝昭教授, 北海道大学理学部の柁原 宏准教授, 国立科学博物館の長谷川和範研究主幹, 千葉県立中央博物館の駒井智幸主任上席研究員には, 命名規約上の検討に関して, さまざまなご教示をいただいた。投稿に際し, 査読者の方々は本稿への有益なコメントを頂いた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。

参考文献

- Atoda K (1951) The larva and postlarval development of the reef-building corals. III. *Acropora brueggemanni* (Brook). J Morph 89: 1-16
- Ayre DJ, Hughes TP (2000) Genotypic diversity and gene flow in brooding and spawning corals along the Great Barrier Reef, Australia. Evolution 54: 1590-1605
- Ayre DJ, Miller KJ (2006) Random mating in the brooding coral *Acropora palifera*. Mar Ecol Prog Ser 307: 155-160
- Ayre DJ, Veron JEN, Dufty SL (1991) The corals *Acropora palifera* and *Acropora cuneata* are genetically and ecologically distinct. Coral Reefs 10: 13-18
- Benzie JAH, Haskell A, Lehman H (1995) Variation in the genetic composition of coral (*Pocillopora damicornis* and *Acropora palifera*) populations from different reef habitats. Mar Biol 121: 731-739
- Brook G (1891) Descriptions of new species of *Madrepora* in the collections of the British Museum. Ann Mag Nat Hist 8: 458-465
- Brook G (1893) The genus *Madrepora*. Catalogue of Madreporarian corals in the British Museum of Natural History 1: 1-212
- Budd AF, Wallace CC (2008) First record of the Indo-Pacific reef coral genus *Isopora* in the Caribbean region: two new species from the Neogene of Curaçao, Netherlands Antilles. Palaeontology 51: 1387-1401
- Dai C-F, Horng S (2009) Scleractinia fauna of Taiwan. I The Complex Group. Taipei: National Taiwan University
- Dana JD (1846) Zoophytes. United States Exploring Expedition. 7: 740pp; Atlas, 61pls
- 動物命名法国際審議会 (2000) 国際動物命名規約第4版日本語版. 日本動物分類学関連学会連合, 札幌
- Fukami H, Hatta M, Omori M (2000) Phylogenetic relationships in the coral family Acroporidae, reassessed by inference from mitochondrial genes. Zool Sci 17: 689-696
- Fukami H, Chen CA, Budd AF, Collins A, Wallace C, Chuang Y-Y, Chen C, Dai C-F, Iwao K, Shepard C, Knowlton N (2008) Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (order Scleractinia, class Anthozoa, phylum Cnidaria). PLoS ONE 3: e3222
- Gardiner JS (1898) On the perforate corals collected by the author in the South Pacific. Proc Zool Soc Lond 1898: 257-276
- 廣瀬慎美子・目崎拓真・野澤洋耕・磯村尚子 (2010) ミーティングレポート: 日本産イシサンゴ類の有性生殖について語ろう. 日本サンゴ礁学会誌 12: 59-64
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (1999) International Code of Zoological Nomenclature Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature 1999, The Natural History Museum, London
- Kojis BL (1986a) Sexual reproduction in *Acropora* (*Isopora*) species (Coelenterata: Scleractinia). I. *A. cuneata* and *A. palifera* on Heron Island reef, Great Barrier Reef. Mar Biol 91: 291-309
- Kojis BL (1986b) Sexual reproduction in *Acropora* (*Isopora*) (Coelenterata: Scleractinia). II. Latitudinal variation in *A. palifera* from the Great Barrier Reef and Papua New Guinea. Mar Biol 91: 311-318

- Lamarck JBPA de M de (1816) Histoire naturelle des animaux sans vertebres. Paris 2: 1-568
- 西平守孝・Veron JEN (1995) 日本の造礁サンゴ類. 海游舎, 東京
- 野村恵一 (2009) 和歌山県串本海域における近年のサンゴ群集変化. 日本サンゴ礁学会誌 11: 39-49
- Okubo N, Isomura N, Motokawa T, Hidaka M (2007) Possible self-fertilization in the brooding coral *Acropora (Isopora) brueggemanni*. Zool Sci 24: 277-280
- Randall RH (1981) Morphologic diversity in the scleractinian genus *Acropora*. Proc 4th Int Coral Reef Symp, Manila 2: 157-164
- Studer T (1878) Zweite abtheilung der Anthozoa polyactinia welche während der Reise S.M.S. Corvette Gazelle um die Erde gesammelt wurden. Monatsber Dtsch Akad Wiss Berlin 25: 524-550
- van Oppen MJH, McDonald BJ, Willis BL, Miller DJ (2001) The evolutionary history of the coral genus *Acropora* (Scleractinia, Cnidaria) based on a mitochondrial and a nuclear marker: reticulation, incomplete lineage sorting or morphological convergence? Mol Biol Evol 18: 1315-1329
- Veron JEN (2000) Corals of the world. Aust Inst Mar Sci, Townsville
- Veron, JEN, Wallace CC (1984) Scleractinia of Eastern Australia V, Family Acroporidae. Aust Inst Mar Sci Monogr Ser 6: 1-485
- Villanueva RD, Baria MVB, dela Cruz DW, Dizon RM (2011) Diel timing of planulation and larval settlement in the coral *Isopora cuneata* (Scleractinia: Acroporidae). Hydrobiologia 673: 273-279
- Wallace CC (1985) Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. Mar Biol 88: 217-233
- Wallace CC (1997) New species and new records of recently named species of the coral genus *Acropora* (Scleractinia: Astrocoeniina: Acroporidae) from Indonesia. Zool J Linn Soc 120: 27-50
- Wallace CC (1999) Staghorn corals of the world: A revision of the coral genus *Acropora* (Scleractinia; Astrocoeniina; Acroporidae) worldwide, with emphasis on morphology, phylogeny and biogeography. CSIRO Publishing, Melbourne
- Wallace CC, Chen CA, Fukami H, Muir P (2007) Recognition of separate genera within the large coral genus *Acropora* based on new morphological, reproductive and genetic evidence from *A. togianensis*, and elevation of the subgenus *Isopora* Suder, 1878 to genus (Scleractinia: Astrocoeniidae; Acroporidae). Coral Reefs 26: 231-239

2012 年 8 月 10 日 受領

2013 年 3 月 13 日 受理

© 日本サンゴ礁学会

Taxonomy and ecology of the genus *Isopora* (Acroporidae, Scleractinia)

Hironobu FUKAMI¹, Naoko ISOMURA^{2,*}, Kenji IWAO³,
and Hiroyuki TACHIKAWA⁴

¹ Department of Marine Biology and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki,
1-1 Gakuen-kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan

² Department of Bioresources Engineering, Okinawa National College of Technology, 905 Henoko, Nago-City,
Okinawa 905-2192, Japan

³ Akajima Marine Science Laboratory, 179 Aka, Zamamison, Okinawa 901-3311 Japan

⁴ Natural History Museum and Institute, Chiba, 955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan

* Corresponding author: N. Isomura

E-mail: iso@okinawa-ct.ac.jp

Communicated by Masayuki Hatta

Abstract The family Acroporidae (Scleractinia) formerly contained four genera such as *Acropora*, *Anacropora*, *Astreopora*, and *Montipora* (for examples, Veron and Wallace 1984; Nishihira and Veron 1995; Veron 2000). Recently, Wallace et al. (2007) has elevated the subgenus *Isopora*, which was one of two subgenera in the genus *Acropora*, to genus, based on the morphological, ecological and molecular data. Then number of genera in the Acroporidae becomes five. Nevertheless, in Japan, this fact is not generally known and the genus name *Acropora* is still applied to the species, which should belong to the new genus *Isopora*. In this paper, to make public the name of the genus *Isopora*, and to propose the Japanese name of this genus, we summarize the morphological and ecological characters of this genus. The contents of this paper are mainly based on Wallace et al. (2007). In addition, we show morphological and ecological data from samples of *Isopora* that were collected in Japan. On the basis of the International Code of Zoological Nomenclature (Art. 69.2.2), we note that type species of *Isopora* is *Madrepora labrosa* Dana, 1846, not *Astrea palifera* Lamarck, 1816.

Keywords: Scleractinia, *Isopora*, skeletal morphology, Japanese name, subgenus, Japanese samples, type species

Received: 10 August 2012/Accepted: 13 March 2013

© Japanese Coral Reef Society