



表在性緑藻カイゴロモの生態と進化

香川 理^{1*}¹ 筑波大学下田臨海実験センター (〒 415-0025 静岡県下田市五丁目 10-1)Osamu Kagawa^{1*}: The ecology and evolution of an epibiotic green alga *Pseudocladophora conchophera*. Jpn. J. Phycol. (Sôruï) 72: 115–121, July 10, 2024

While many marine algae grow on physical substrates such as rocks, some algae have unique characteristics that limit their substrates to only the body surface of the organism. The green alga *Pseudocladophora conchophera*, which is found in coastal areas around Japan, has been reported to grow only on the shell of the intertidal gastropod *Lunella correensis*, and several ecological studies have been conducted. For example, an experimental study suggested that the water retention of the algae reduces thermal stress on the host during low tide. Also, a citizen science project revealed that substrate size used by the host has a positive effect on *P. conchophera* coverage. Furthermore, a recent phylogenetic study showed that *P. conchophera* utilizes gastropod hosts other than *L. correensis*, and that speciation via host shift has occurred. This review presents the details of these studies and describes the ecological reality and phylogenetic diversification in *P. conchophera*.

Key Index Words: ecological specialization, epibiont, host shift speciation, host specificity, positive interaction

¹ Shimoda Marine Research Center, University of Tsukuba, 5-10-1 Shimoda, Shizuoka 415-0025, Japan

* Author for correspondence: ok.osamukagawa@gmail.com

はじめに

付着生物は、海洋生態系において遍在し、生態系のなかで同種他種といったさまざまな生物や、非生物学的な物理環境と相互に作用している。一般的に付着生物とはその生活環のなかで、海中の基質に固着して生活するフェーズをもつ生物の総称をいう。付着のための基質(付着基質)は、岩や砂泥といった自然由来のものから、船底や堤防岸壁といった人工物まで幅広く、付着生物の種や生息環境によってその利用は異なる。特に海藻類は海洋生態系を代表する付着生物であり、長年、その多様性の把握や生態研究が盛んに行われてきた。多くの付着藻類は、岩盤や砂泥といった付着基質を利用するのに対し、なかには特殊な基質を限定的に利用するものもある。シオグサ目の緑藻のカイゴロモ *Pseudocladophora conchophera* (Sakai) Boedeker & Leliaert も、その少し変わった基質を利用する藻類の一例であり、本種は潮間帯に生息する巻貝のスガイ *Lunella correensis* (Récluz, 1853) の貝殻のみに付着するとされてきた。著者はこれまで、このカイゴロモとスガイの関係に着目し、カイゴロモの付着によって生じる相互作用や野外環境下での付着条件を調べてきた (Kagawa & Chiba 2019, Kagawa *et al.* 2020)。その調査を進めていくなかで、近年、従来の知見に反して、カイゴロモがスガイ以外の宿主巻貝に付着していることを発見し、宿主に関連して系統的な多様化が生じた可能性を明らかにした (Kagawa *et al.* 2023)。進化生態学において、生物間相互作用を起因とする生態的特殊化は系統的な多様化や種多様化を促進する可能性がある。そこで本稿

では、進化生態学における多様性の創出、維持メカニズムの議論を軸にして、カイゴロモの生態と進化に関する著者の研究を紹介する。

貝殻に特異的に付着するカイゴロモ

カイゴロモはシオグサ目カイゴロモ科カイゴロモ属に属するアオサ藻綱の緑藻である (図 1a, b)。種記載時には、その形態からシオグサ科 Cladophoraceae に含まれていた (Sakai 1964)。その後、分子系統解析によって、カイゴロモがシオグサ目の *Aegagropila* クレードに含まれ (Hanyuda *et al.* 2002)、ヒメフカミドリシオグサ *Pseudocladophora horii* (C. Hoek & Chihara) Boedeker & Leliaert と単系統群を形成することが明らかになった (Boedeker *et al.* 2012)。このため、カイゴロモとヒメフカミドリシオグサが含まれるカイゴロモ科 Pseudocladophoraceae が提唱され、現在までに *Aegagropila* クレードは、カイゴロモ科とアオミソウ科 Pithophoraceae の2つの科から構成されている。興味深いことに、この *Aegagropila* クレードにはさまざまな着生型をもつ種や、付着基質を動物体表面にのみ限定する種を含む。例えば、マリモ *Aegagropila brownii* (Dillwyn) Kützinger は、その球体状の特徴から多くの人々に認知されているが、球体状になるタイプだけでなく、岩盤や貝殻に着生するタイプや、浮遊して漂うタイプがいる (Soejima *et al.* 2009)。またバシクラディア属 *Basycladia* には、淡水カメの甲羅や巻貝の貝殻に付着する種がおり (Ducker 1958, Normandin & Taft 1959)、ウィット

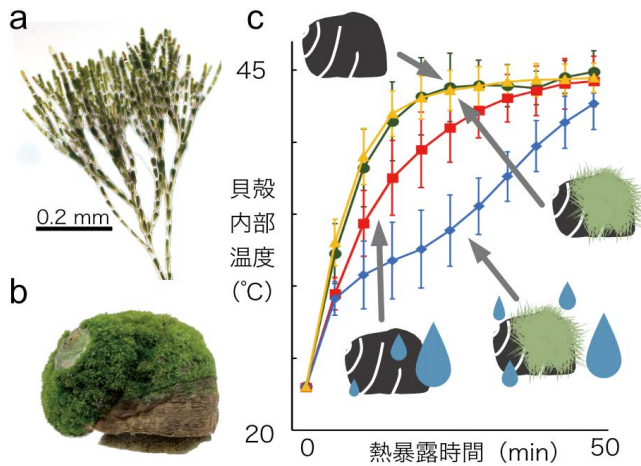


図1. カイゴロモとスガイの形態と熱暴露時における貝殻内部の温度。(a) カイゴロモの拡大図。(b) カイゴロモに覆われたスガイ、貝殻幅は約2 cm。(c) 熱暴露時における貝殻内部の温度の上昇。緑丸線はカイゴロモが貝殻にあり、貝殻を乾かした状態の温度変化。赤四角線はカイゴロモを除去し、貝殻を水で濡らした状態の温度変化。青菱線はカイゴロモがあり、貝殻を水で濡らした場合の温度変化。黄三角線は、カイゴロモを除去し、貝殻を乾かした状態の温度変化を示す。図は Kagawa & Chiba (2019) を参考にした。

ロッキエラ属 *Wittrockiella* には、マングローブの気根や塩生植物の表面に着生、内部共生する種もいる (Boedeker *et al.* 2017)。

カイゴロモもこれらと同様に生物体表に付着する種として注目されてきた。記載時から近年までは、日本と韓国の一部の潮間帯に生息する腹足類スガイにのみ付着するとされており、その生態や系統的位置に関する研究が行われてきた (王・阪井 1986, 松山ら 1999, Xing & Wada 2001, Hanyuda *et al.* 2002, Yamada *et al.* 2003, Boedeker *et al.* 2012)。一方で、近年、著者のグループは、カイゴロモがスガイ以外の潮間帯巻貝の貝殻に付着していることを発見した (Kagawa *et al.* 2023)。現在までに、スガイ、カンギク *Lunella granulata* (Gmelin, 1791)、シマベッコウバイ *Japeuthria cingulata* (Reeve, 1847)、カヤノミカニモリ *Clypeomorus bifasciata* (G. B. Sowerby II, 1855)、ホソウミニナ *Batillaria attramentaria* (G. B. Sowerby II, 1855)、ウミニナ *Batillaria multiformis* (Lischke, 1869) の6種類の潮間帯腹足類で、その着生が日本列島から琉球列島の各地で確認されている。また最新の研究では、カイゴロモの分布は日本と韓国のみならず、ベトナムのカンギクにも付着が確認された (Kagawa *et al.* 2024)。いずれにしるこれらの報告は全て潮間帯巻貝の貝殻からであり、岩盤などの非生物基質からは報告されていない。カイゴロモと姉妹群であるヒメフカミドリシオグサは、岩盤に付着し、貝類に着生する性質はもっていないため、カイゴロモは独自に貝類に基質を特殊化させた可能性がある。したがって、カイゴロモの貝類に特異的に着生するという性質は、依然として本種のユニークな特徴といえる。

カイゴロモと宿主巻貝スガイの相互作用：カイゴロモによる宿主の熱ストレス軽減の効果

岩礁潮間帯では、多くの付着生物が基質を獲得するために、付着生物間で強い競争が生じている (Connell 1961)。いくつかの付着生物は、他の動物の体表に付着することで競争を避け、定着と生存の確率を高めていることが推察されている (Wahl 2008, McGowan & Iyengar 2017)。このような動物体表に付着する生物を表在生物 (epibiont)、付着される生物を基盤生物 (basibiont) と呼ぶ (Wahl 2008)。表在生物と基盤生物の関係性や生態的相互作用はさまざまな分類群で調査されており、たとえば、基盤生物の行動は、表在生物に対し、捕食者から防御する効果や、潮汐変化に沿った移動、熱や乾燥ストレスを軽減させる効果といった利益 (正の相互作用) を与えていることがある (Herstoff & Iyengar 2011, McGowan & Iyengar 2017)。また、表在生物も同様に、基盤生物に対して、捕食回避や熱ストレス回避といった利益を与えていることがある (Laudien & Wahl 1999, Seaborn 2014)。このような表在生物と基盤生物間における正の相互作用は、表在生物による基盤生物の利用を高めるのであろう。しかしながら、ほとんどの表在生物は、基質を生物のみに限定せず、非生物学的な基質も利用するジェネラリストである (Wahl & Mark 1999)。これには、表在生物が与える基盤生物への負の相互作用が関係している可能性がある。たとえば、表在生物は、水流の抵抗を高め、基盤生物の成長を妨げることや (Wahl 1996, 1997)、表在生物が基盤生物の体表に付着するため、物理化学的な害を及ぼす (Wahl 1989)。これらの宿主にかかる負の相互作用によって、表在生物と基盤生物の関係が保たれない可能性 (Wahl 1989) が考えられている。したがって、付着生物が基質を生物に限定する生態的、進化的要因を調べる上で、両者の相互作用の実態を解明することが重要であろう。

カイゴロモは、基盤生物の貝類に、どのような効果を与えているのであろうか。先行研究では、飼育実験下において、カイゴロモの付着度はスガイの死亡率に影響しないことが示されている (Xing & Wada 2001)。この結果は、飼育環境下では、カイゴロモは宿主に中立的で、付着によって生じる物理化学的な害といった負の相互作用が大きいことを示唆する。その一方で、カイゴロモの付着によって得られる宿主側の利益 (正の相互作用) という視点では研究されてこなかった。そこで著者は、夏場の干潮時に岩礁潮間帯が高温環境になり、多くの生物が熱ストレスに曝されることに注目した (Williams & Morrill 1995, Helmuth & Hofmann 2001)。潮間帯に生息する貝類の多くは、このような干潮時の太陽熱による高温ストレスに対して、生理的、行動的な機構で、熱ストレスを軽減させる (Miller & Denny 2011, Dong *et al.* 2017)。つまり、カイゴロモの付着が、干潮時の宿主スガイの熱ストレスを軽減させるかもしれないということである。著者は、この仮説を実験的に検証した (Kagawa & Chiba 2019)。カイゴロモはスガイが生息する環境によってその付着量が異なる。そこでまず、転石場と岩場が隣接する海岸でスガイを採集し、カイ

ゴロモの付着量を環境間で比較した。その結果、カイゴロモは、転石場のスガイに比べて、岩場のスガイに多く付着していた。そこで、潮間帯の太陽放射による高熱環境を模して、熱放射ランプによって宿主スガイを熱暴露することで、カイゴロモの付着が宿主の熱ストレスに影響を与えるかを調べた。はじめに、生きた宿主を用いて、貝殻表面を濡らして熱暴露を行った結果、カイゴロモが多く付着していた岩場スガイが、付着の少ない転石場スガイよりも、高い生存率を示した。次に、貝殻から軟体部を取り出し、寒天をつめ、貝殻内部の温度変化を比較することで、カイゴロモの付着の有無や貝殻形態が内部温度に影響を与えているかを調べた。温度計測は、カイゴロモを人工的に除去する処理と、貝殻表面を水で濡らす処理の有無でそれぞれ行われた。その結果、濡れたカイゴロモが貝殻表面に存在するときに、最も貝殻内部の温度上昇が抑制された (図 1c)。また、貝殻形態の計測と主成分分析によって得られた形態とサイズを示す合成変数や、カイゴロモの他に貝殻に付着していた石灰藻の付着量はこの貝殻の内部温度上昇には関係しなかった。

以上の実験から、カイゴロモの付着が、干潮時に受けるスガイの熱ストレスを軽減させる正の相互作用があることを示唆した。とくに、貝殻内部の温度上昇の抑制効果は、貝殻表面が濡れている時に生じた。これは気化熱による冷却効果によって生じていることを意味し、マット状のカイゴロモの保水性が熱ストレスを軽減させる要因になったと考えられる。飼育環境下において、カイゴロモの付着がスガイの死亡率に影響しないことも考慮すると、カイゴロモは、宿主スガイへの中立的、あるいは正の相互作用によって、生態的、進化的に、その宿主特異性が維持されていることが推察される。一方で、カイゴロモ側の利益もこれらの相互作用のように宿主特異性の獲得に関与した可能性がある。たとえば、スガイを利用することで、藻食者からの捕食を回避している可能性や、砂泥に潜らない岩場スガイを利用することで物理的剥離の回避や、安定的な光合成環境を獲得している可能性がある。しかしながら、これらの仮説を含め、カイゴロモ側の利益に関する研究はなく、これらの実態はほとんど明らかになっていない。これらの仮説は、今後、更なる検証が望まれる。

ソーシャルメディアを介した市民科学調査：カイゴロモ付着の環境条件

表在生物と基盤生物の相互作用がその関係性の維持において重要であることに関連して、その表在生物と基盤生物の互いの分布、付着が生じる環境要因も、その両者の関係の獲得や維持がどのように生じたかを調べる上で重要な知見になる (Brown & Akçay 2019)。カイゴロモは、岩場スガイによく付着し、転石場のスガイにはほとんど付着していなかった (Kagawa & Chiba 2019)。先行研究では、カイゴロモが内湾環境にいるスガイに比べ、外湾環境にいるスガイによく付着していることを報告し、カイゴロモが波浪やスガイが利用する底質の影響を受ける可能性を示した (Yamada *et al.* 2003)。

このように著者の調査や先行研究は、環境によってカイゴロモの付着量が変動することを明らかにしたが、これらは局所的な地域での研究であること、海洋環境では、複数変数が相関しあい直接的な効果が不明であることが課題であった。そこで、より詳しい付着の環境要因を探るため、日本全国の網羅的データを収集し、変数間の相関を考慮することが可能な階層ベイズモデルを構築することで解決を試みた (Kagawa *et al.* 2020)。スガイは、地方によって様々な名前がついており、時折、人々によって地域限定の海産物として消費される。ソーシャルメディアである Twitter (現在は X) には食卓や旅先の旅館で料理されたスガイの写真が投稿されており、そのカイゴロモの付着についての議論が行われていることもあった。そこで著者たちは、このソーシャルメディアを活用した市民科学プロジェクトを發起して、スガイの写真と生息環境のデータを全国から収集した (Web Site: <https://sites.google.com/view/sugai>)。

市民科学プロジェクトの結果、全国各地から投稿された 200 個体以上のスガイの写真と生息地情報が収集され、カイゴロモが付着しているスガイが複数報告された (図 2a, b)。投稿者の中には博物館の学芸員といった専門的な知識を持つ

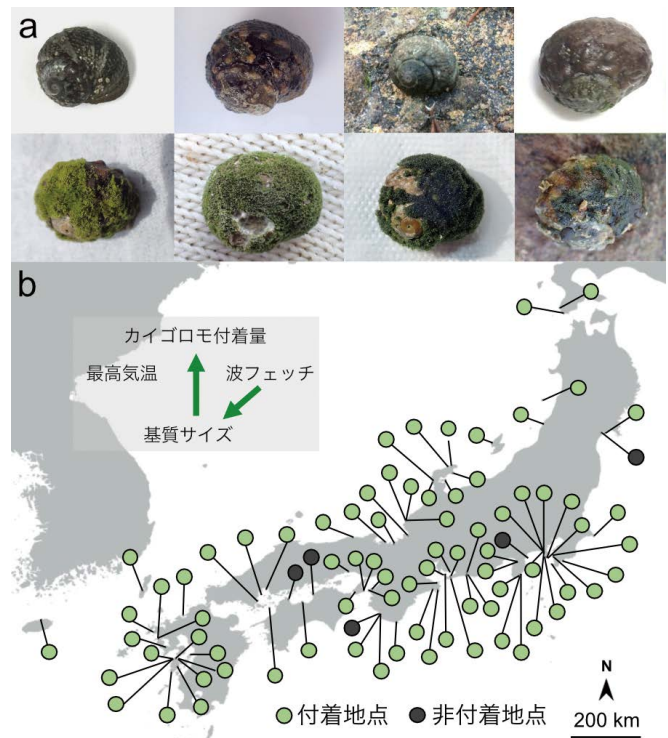


図 2. 市民科学プロジェクトによって収集されたスガイとその分布。(a) 上段はカイゴロモが付着していないスガイ、下段はカイゴロモが付着しているスガイ。(b) カイゴロモ付着、非付着スガイが収集された地点。地図左上に、階層ベイズモデルの結果を示した。矢印は正の効果を示す。波フェッチは底質サイズに正の効果を与え、底質サイズがカイゴロモ付着量に正の効果を与える。図は Kagawa *et al.* (2020) を参考にした。

方々だけでなく、野生生物に興味を持つ高校生や、ビーチコーミングを趣味にしている一般の方々が含まれた。そこで、得られた写真を用いて計測したカイゴロモの付着量と、スガイの写真とともに送られてきた環境情報を用いて、階層ベイズモデルを構築した。モデルには、スガイの利用底質、夏場の最高気温、波あたりの指標である波フェッチが、カイゴロモの付着量における直接効果として組み込まれた。さらに、このモデルのなかには、利用底質と波フェッチの相関も組み込まれ、カイゴロモに与える変数間の間接効果も同時に調べた。また、発見時の季節と地点番号も、固定効果とランダム効果としてこのモデルで考慮されている。この階層ベイズモデルを解析し、各変数のパラメーターを算出した結果、カイゴロモは底質サイズが大きくなるほど、高い付着量を示した。一方で、波フェッチは、カイゴロモ付着量に直接的な効果を及ぼしていなかったが、底質サイズには影響を与えていた。また気温や季節の効果はなかった (図 2b)。

階層ベイズモデルから得られた付着条件の結果は、著者が行った野外調査の結果 (岩場スガイにカイゴロモが多く付着していた) と一致する。干潮時にスガイは、砂泥や転石下に潜ることが知られており、これは熱ストレスを回避する行動であることが示唆されている。つまり、スガイは干潟や転石場において、潜行行動によって熱ストレスを軽減しているのに対し、岩場ではカイゴロモを付着させることで熱ストレスを軽減していることが推察される。その一方、予想に反して、最高気温はカイゴロモの付着に影響せず、北海道といった比較的涼しい地域でもカイゴロモが貝殻を覆っていた。宿主の熱ストレスレベルが低い地域であっても、カイゴロモがスガイ

に対して、中立的な相互作用を示すために (Xing & Wada 2001), その関係が維持されている可能性がある。いずれにせよ、市民科学調査によってカイゴロモ付着の環境要因を明らかにすることができた。これらの成果は、近年、市民科学調査を論文としてまとめる際に推奨されているグループ著者の概念にならって (Ward-Fear *et al.* 2020), 調査参加者をひとつのグループ (The green-costumed snail's citizen researchers) として著者に加え、論文として出版された (Kagawa *et al.* 2020)。

新宿主の発見と系統的多様化：宿主転換を介した遺伝子流動下での種分化

宿主転換は、共生生物が従来の宿主種とは異なる新しい宿主種を利用することを意味し、これにより共生生物は新しいニッチに進出、宿主への適応を介して、時折種分化に至る (Forbes *et al.* 2017, Thines 2019)。この宿主転換を介した種分化は、共生生物と宿主間の相互作用が重要な役割をもち、かつ宿主転換が同所的に起こりうることから、生態学的相互作用によって同所的に生じる種分化 (同所的種分化) として古くから注目されてきた (Berlocher & Feder 2002, Munday *et al.* 2004)。同所的種分化が自然界で起こりうるかという問題は理論的な研究で議論されてきたが、近年のゲノミクス研究は、生態型の異なる種が遺伝子流動下で種分化した例を示し、経験的に同所的、側所的種分化が起こりうることを示唆している (Papadopulos *et al.* 2019)。つまり、宿主転換とそれに伴った種分化は、同所的、側所的に、遺伝子流動下で徐々に進行する可能性がある。しかしながら、宿主転換による種分化の初期に遺伝子流動が生じていたのか、その種分化メカニズム

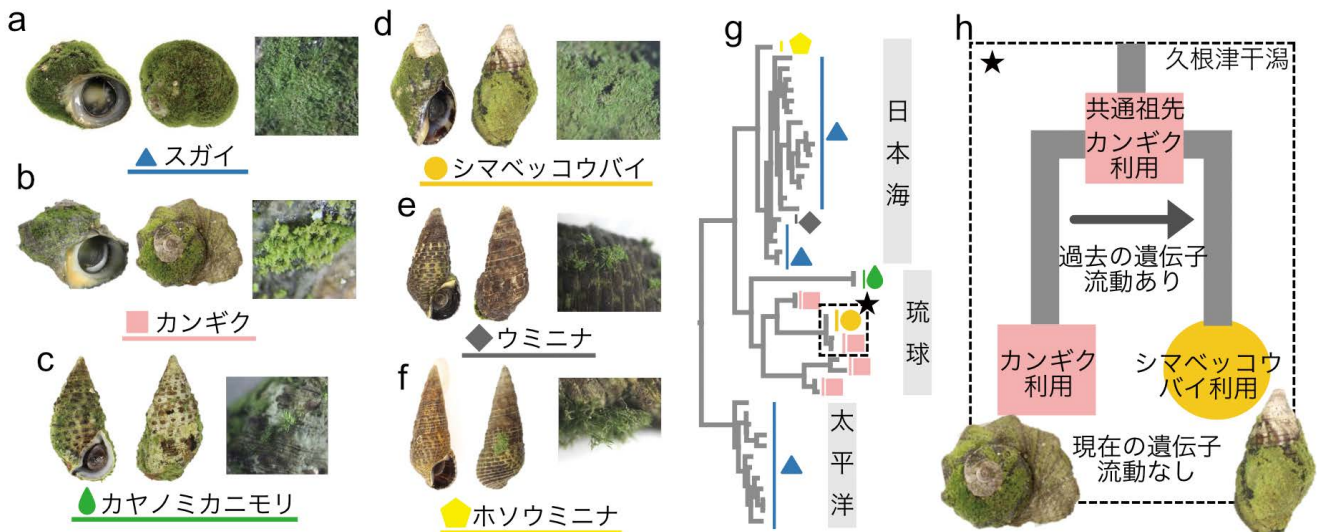


図 3. 新たに発見されたカイゴロモの宿主貝類と MIG-seq によって得られた結果. (a) スガイ, (b) カンギク, (c) カヤノミカニモリ, (d) シマベッコウバイ, (e) ウミニナ, (f) ホソウミニナ. (g) 中央の系統樹は MIG-seq によって得られた最尤系統樹. サンプルの色と形はそれぞれの宿主種に対応している. 星の単系統グループはより詳細を解析した奄美大島久根津のサンプルを示す. (h) 久根津干潟におけるカンギクとシマベッコウバイのカイゴロモを対象にした遺伝子流動推定, 集団動態推定, 祖先形質復元の結果. 共通祖先はカンギクを利用しており, カンギクからシマベッコウバイに宿主転換が生じた. 分岐の初期にはカンギクのカイゴロモからシマベッコウバイのカイゴロモに片方向の遺伝子流動があり, 現在は遺伝子流動がない. 図は Kagawa *et al.* (2023) を参考にした.

についてはほとんどわかっていない。

これまで、カイゴロモはスガイの貝殻にのみ付着していることから、スガイに対する宿主特異性があるとされていた。しかしながら、フィールド調査や市民科学プロジェクトを進めていく中で、著者グループは、スガイ以外の宿主巻貝を複数の地点で発見した (Kagawa *et al.* 2023) (図 3a-f)。また興味深いことに、その発見例の中には、同所的に複数の宿主巻貝種が利用されている地域もあった。例えば、長崎県大村湾の喜々津の干潟では、スガイと同所的に生息するウミニナとホソウミニナにカイゴロモが付着していた。また、鹿児島県奄美大島の久根津干潟では、カンギクとシマベッコウバイにカイゴロモが付着していた。これらのカイゴロモは、宿主転換を介した種分化や宿主利用に関連した系統的多様化が生じたのであろうか。特に同所的に複数の宿主種を利用しているカイゴロモは、それぞれ宿主特異性を確立した別種なのであろうか。そこで、従来の塩基配列解析法であるサンガー法と、ゲノムワイドな塩基多型を取得することができる MIG-seq を用いてこれらの仮説を調べた (Kagawa *et al.* 2023)。この MIG-seq は PCR ベースの解析手法であり、少量の DNA 量であってもゲノムワイドな解析が可能であることが知られている (Suyama & Matsuki 2015, Suyama *et al.* 2022)。

まず MIG-seq を実施する前に、サンガー法による系統解析を行ったところ、カイゴロモは、太平洋側のクレードと、日本海、琉球列島側のクレードの 2 つに分かれた。そこで、MIG-seq を実施し、得られた SNP データから、太平洋側を外群として系統解析を行った (Kagawa *et al.* 2023)。その結果、カイゴロモは、日本海側と琉球列島側でそれぞれ単系統群を形成した (図 3g)。地域ごとの利用宿主種を見てみると、琉球列島側では主にカンギクを利用しており、一方で日本海側では、スガイを利用していた。さらに、それぞれのクレード内部の樹形をより詳しく見ると、日本海クレード内の枝の支持率が低く、樹形は安定しないのに対し、琉球列島クレード内の枝はいずれも比較的 support が高く、島ごとに単系統群を形成した。これらの結果から、島による地理的隔離がカイゴロモの系統分岐に影響したことが示唆された。さらに、同所的に複数の宿主巻貝を利用していた長崎県喜々津と鹿児島県奄美大島久根津に着目し、異なる宿主間における遺伝的分化の程度と最近の遺伝子流動を推定した。その結果、喜々津においては、スガイ、ウミニナ、ホソウミニナにそれぞれ付着しているカイゴロモの間で明確な遺伝的分化はなかったが、遺伝子流動の制限は見られた。一方で、久根津においては、カンギクとシマベッコウバイを利用するカイゴロモの間で、明確な遺伝的分化がみられ、最近の遺伝子流動もなかった。また、系統樹を用いた祖先形質復元によって、共通祖先が利用していた宿主を推定したところ、この久根津のカンギクとシマベッコウバイに付着していたカイゴロモの共通祖先は、カンギクを宿主として利用していたことが示唆された。そこでさらに、このカンギクとシマベッコウバイのカイゴロモがどのように分化してきたのか、ゲノムから集団の分岐や拡大を推定でき

る集団動態推定を fastsimcoal2 によって実施した (Excoffier *et al.* 2021)。fastsimcoal2 は、集団分岐や拡大の際に、遺伝子流動を考慮することができ、2 集団が分岐した直後に遺伝子流動があったか否かを推定することができる。その結果、久根津のカイゴロモは、カンギクとシマベッコウバイを宿主としてそれぞれ利用する 2 集団に別れた直後、カンギクのカイゴロモから、シマベッコウバイのカイゴロモに、片方向の遺伝子流動が生じていたことが明らかになった (図 3h)。

以上の結果から、カイゴロモは海域間で大きく遺伝的に分かれ、とくに琉球列島では島ごとにはっきりと遺伝的分化しており、地理的障壁が系統的多様性に関与したことを示唆した。また、同所的に複数の宿主を利用している奄美大島の久根津では、カンギクとシマベッコウバイのカイゴロモの間で遺伝子流動がなく、それぞれ別種であることが明らかになった。そして、このシマベッコウバイのカイゴロモは、カンギクのカイゴロモから宿主転換によって生じ、この集団の分岐の直後には遺伝子流動が生じていたことが推定された。したがって、久根津のカンギクとシマベッコウバイのカイゴロモは、それぞれ宿主特異性を示し、宿主転換を介した種分化を経験したと結論付けられる。一方で、長崎県の喜々津では、異なる宿主巻貝を利用するカイゴロモ間で遺伝的分化は明確ではなかったが、遺伝子流動の一部の制限が生じていた。これは、久根津の事例を踏まえると、宿主転換を介した種分化の初期であると考えられる。進化生態学において、種分化が徐々に生じることを種分化連続性 (speciation continuum) という。遺伝子流動下で種分化したという本研究結果は、カイゴロモの系統が種分化連続性という概念に当てはまることを示すのであろう。

カイゴロモの生態と進化と将来の展望

以上の研究から、カイゴロモが、宿主スガイに対し、利益的、中立的な相互作用をしていることを示唆した。そのような相互作用は、カイゴロモが付着のための基質を貝類に限定する究極要因になりうる。さらに、複数の宿主を利用しているカイゴロモが発見され、これらの一部は、宿主転換を介して種分化した、あるいは宿主転換を介した種分化の初期段階である可能性を示した。宿主利用間で明確な遺伝的分化が見られた久根津において、カンギクとシマベッコウバイのカイゴロモは、いずれも貝殻全体を覆うように付着していた。その一方で、宿主利用間の分化が不明瞭であった喜々津においては、スガイ上のカイゴロモが貝殻全体を覆うように付着するのに対し、ウミニナとホソウミニナは貝殻にパッチ上に付着しており、なおかつ付着している貝類の割合も少なかった。この宿主によって異なるカイゴロモ付着の様相は、宿主への適応の程度を示唆しているかもしれない。つまり、宿主利用間で遺伝的分化していたカンギクとシマベッコウバイのカイゴロモは、それぞれの貝殻に対する適応がすでに完了していた可能性がある。カイゴロモの保水性が、宿主の熱ストレスを軽減させることを考慮すると、カイゴロモが貝殻を覆うように成長す

ることは宿主への適応において重要である可能性がある。

このようにカイゴロモの生態と進化に関していくつかのことがわかってきた。しかしながら、いまだに多くの課題が残されている。これまで究極要因について触れられてきた一方で、カイゴロモが貝殻にどのように付着するのか、その至近要因はほとんどわかっていない。カイゴロモは貝殻の外層部に仮根を張り巡らせるが (Yamada *et al.* 2003), 遊泳細胞が放出され、宿主を認識、着底し、どのように貝殻内部に仮根を侵入させて生育するのか。スガイの貝殻上でカイゴロモを培養しようとした先行研究は、成長にともなって藻体が貝殻から脱離し、貝殻上での培養が不可能であったことを示している (王・阪井 1986)。また、宿主転換を介した種分化において、核相の世代交代がどのように関わるかについてもよくわかっていない。カイゴロモは孢子体と配偶体が同型であり、MIG-seq の解析では核相に関する情報を加味することができなかったため、この点は課題である。例えば、宿主転換の初期に、孢子体と配偶体で貝類種ごとに棲み分ける段階が存在するのかといった点は興味深い。久根津のシマベッコウバイとカンギクのカイゴロモには分岐の直後に片方向の遺伝子流動があったが、これらの至近要因の解明は、この不均衡な遺伝子流動の方向性を説明する可能性がある。今後、カイゴロモの付着の至近要因について着目し、研究を進めていくことが課題である。

謝辞

論文の出版に際して、執筆の機会をくださった編集委員の方々にお礼を申し上げる。また、原稿を丁寧に読んでいただき、有益なコメントをくださった匿名査読者の方々にも感謝したい。本稿は著者の複数の研究が関わるため、著者のこれまでの研究を支えてくれた方々にも重ねて感謝を申し上げる。また執筆のサポートやアドバイスをいただいた筑波大学下田臨海実験センター稲葉研究室の方々にもお礼を申し上げる。本稿の執筆にあたり JSPS 科研費 JP22KJ0378 の助成を受けた。

引用文献

- Berlocher, S. H. & Feder, J. L. 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annu. Rev. Entomol.* 47: 773–815. doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312
- Boedeker, C., O’Kelly, C. J., Star, W. & Leliaert, F. 2012. Molecular phylogeny and taxonomy of the *Aegagropila* clade (Cladophorales, Ulvophyceae), including the description of *Aegagropilopsis* gen. nov. and *Pseudocladophora* gen. nov. *J. Phycol.* 48: 808–825. doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01145.x
- Boedeker, C., O’Kelly, C. J., West, J. A. *et al.* 2017. Molecular phylogeny and taxonomic revision of the genus *Wittrockiella* (Pithophoraceae, Cladophorales), including the descriptions of *W. australis* sp. nov. and *W. zosteræ* sp. nov. *J. Phycol.* 53: 522–540. doi.org/10.1111/jpy.12530
- Brown, A. & Akçay, E. 2019. Evolution of transmission mode in conditional mutualisms with spatial variation in symbiont quality. *Evolution* 73: 128–144. doi.org/10.1111/evo.13656
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus Stellatus*. *Ecology* 42: 710–723. doi.org/10.2307/1933500
- Dong, Y.-W., Li, X.-X., Choi, F. M. P., Williams, G. A., Somero, G. N. & Helmuth, B. 2017. Untangling the roles of microclimate, behaviour and physiological polymorphism in governing vulnerability of intertidal snails to heat stress. *Proc. Biol. Sci.* 284: 20162367. doi.org/10.1098/rspb.2016.2367
- Ducker, S. C. 1958. A new species of *Basiacladia* on Australian freshwater turtles. *Hydrobiologia* 10: 157–174. doi.org/10.1007/BF00142185
- Excoffier, L., Marchi, N., Marques, D. A., Matthey-Dret, R., Gouy, A. & Sousa, V. C. 2021. fastsimcoal2: demographic inference under complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 37: 4882–4885. doi.org/10.1093/bioinformatics/btab468
- Forbes, A. A., Devine, S. N., Hippee, A. C. *et al.* 2017. Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation. *Evolution* 71: 1126–1137. doi.org/10.1111/evo.13164
- Hanyuda, T., Wakana, I., Arai, S., Miyaji, K., Watano, Y. & Ueda, K. 2002. Phylogenetic relationships within Cladophorales (Ulvophyceae, Chlorophyta) inferred from 18S rRNA gene sequences, with special reference to *Aegagropila linnae*. *J. Phycol.* 38: 564–571. doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.01151.x
- Helmuth, B. S. & Hofmann, G. E. 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biol. Bull.* 201: 374–384. doi.org/10.2307/1543615
- Herstoff, E. M., Iyengar, E. V. 2011. Individuals of *Crepidula adunca* (Mollusca, Gastropoda) avoid shared doom through host specificity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 406: 79–86. doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.007
- Kagawa, O. & Chiba, S. 2019. Snails wearing green heatproof suits: the benefits of algae growing on the shells of an intertidal gastropod. *J. Zool.* 307: 256–263. doi.org/10.1111/jzo.12641
- Kagawa, O., Hirota, S. K., Saito, T. *et al.* 2023. Host-shift speciation proceeded with gene flow in algae covering shells. *Am. Nat.* 202: 721–732. doi.org/10.1086/726221
- Kagawa, O., Uchida, S., Yamazaki, D. *et al.* 2020. Citizen science via social media revealed conditions of symbiosis between a marine gastropod and an epibiotic alga. *Sci. Rep.* 10: 19647. doi.org/10.1038/s41598-020-74946-5
- Kagawa, O., Van Tu, D., Hanyuda, T., Chiba, S. & Yamazaki, D. 2024. Southernmost record of an epibiotic alga *Pseudocladophora conchopheria* (Sakai) Boedeker & Leliaert (Cladophorales, Ulvophyceae) with insights into the geographical dispersal and host utilization. *Mar. Biodivers.* 54: 47. doi.org/10.1007/s12526-024-01437-5
- Laudien, J. & Wahl, M. 1999. Indirect effects of epibiosis on host mortality: seastar predation on differently fouled mussels. *Mar. Ecol.* 20: 35–47. doi.org/10.1046/j.1439-0485.1999.00063.x
- 松山和世・有賀祐勝・田中次郎 1999. カイゴロモ (アオサ藻綱, シオグサ科) の生態および形態. *植物研究雑誌*. 74: 136–141
- McGowan, K. L. & Iyengar, E. V. 2017. The difference between a rock and a biological hard place: epibionts in the rocky intertidal. *Mar. Biol.* 164: 109. doi.org/10.1007/s00227-017-3131-z
- Miller, L. P. & Denny, M. W. 2011. Importance of behavior and morphological traits for controlling body temperature in littorinid snails. *Biol. Bull.* 220: 209–223. doi.org/10.1086/BBLv220n3p209
- Munday, P. L., van Herwerden, L. & Dudgeon, C. L. 2004. Evidence for sympatric speciation by host shift in the sea. *Curr. Biol.* 14: 1498–1504. doi.org/10.1016/j.cub.2004.08.029
- Normandin, R. F., & Taft, C. E. 1959. A new species of *Basiacladia* from the snail *Viviparus malleatus* Reeve. *Ohio J. S.* 59: 58–62.

- Papadopoulos, A. S. T., Igea, J., Smith, T. P. *et al.* 2019. Ecological speciation in sympatric palms: 4. Demographic analyses support speciation of *Howea* in the face of high gene flow. *Evolution* 73: 1996–2002. doi.org/10.1111/evo.13813
- Sakai, Y. 1964. The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity. Scientific papers of the Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido University 5: 1–104
- Seaborn, T. 2014. Limpets and their algal epibionts: costs and benefits of *Acrosiphonia* spp and *Ulva lactuca* growth. *J. Mar. Sci.* 2014: 891943. doi.org/10.1155/2014/891943
- Soejima, A., Yamazaki, N., Nishino, T. & Wakana, I. 2009. Genetic variation and structure of the endangered freshwater benthic alga *Marimo*, *Aegagropila linnaei* (Ulvophyceae) in Japanese lakes. *Aquat. Ecol.* 43: 359–370. doi.org/10.1007/s10452-008-9204-9
- Suyama, Y., Hirota, S. K., Matsuo, A. *et al.* 2022. Complementary combination of multiplex high-throughput DNA sequencing for molecular phylogeny. *Ecol. Res.* 37: 171–181. doi.org/10.1111/1440-1703.12270
- Suyama, Y. & Matsuki, Y. 2015. MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Sci. Rep.* 5: 16963. doi.org/10.1038/srep16963
- Thines, M. 2019. An evolutionary framework for host shifts-jumping ships for survival. *New Phytol.* 224: 605–617. doi.org/10.1111/nph.16092
- Wahl, M. 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58: 175–189. doi.org/10.3354/meps058175
- Wahl, M. 1996. Fouled snails in flow: potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce snail growth rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 138: 157–168. doi.org/10.3354/meps138157
- Wahl, M. 1997. Increased drag reduces growth of snails: comparison of flume and in situ experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151: 291–293. doi.org/10.3354/meps151291
- Wahl, M. 2008. Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment. *Biofouling* 24: 427–438. doi.org/10.1080/08927010802339772
- Wahl, M. & Mark, O. 1999. The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187: 59–66. doi.org/10.3354/meps187059
- 王曉陽・阪井与志雄 1986. ツヤナシシオグサとカイゴロモの生活史について. *藻類* 34: 209–215
- Ward-Fear, G., Pauly, G. B., Vendetti, J. E. & Shine, R. 2020. Authorship protocols must change to credit citizen scientists. *Trends. Ecol. Evol.* 35: 187–190. doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.007
- Williams, G. A. & Morritt, D. 1995. Habitat partitioning and thermal tolerance in a tropical limpet, *Cellana grata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 124: 89–103. doi.org/10.3354/meps124089
- Xing, Y. & Wada, K. 2001. Temporal and spatial patterns of the alga *Cladophora conchopheria* on the shell of the intertidal gastropod *Turbo coronatus coreensis*. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.* 39: 103–111. doi.org/10.5134/176299
- Yamada, M., Wada, K. & Ohno, T. 2003. Observations on the alga *Cladophora conchopheria* on shells of the intertidal gastropod *Turbo coronatus coreensis*. *Benthos. Res.* 58: 1–6. doi.org/10.5179/benthos1996.58.1_1

(2024年3月6日受付, 2024年5月16日受理)
通信担当編集委員: 秋田 晋吾

自動会費納入

会員各位

会員管理事務の効率化と経費削減のため、自動振替による会費納入にご協力くださいますようお願い申し上げます。当面の間は引き落とし手数料(税別155円)を学会の負担とさせていただきます。また、自動振替をご利用の会員全員に領収書を発行させていただきます(送付は12月末の引き落とし後)。

事務手続き上、外国会員につきましては従来通りクレジットカードによる支払い、また学生会員につきましては郵便振替による振込みのみとさせていただきますので、ご了承ください。振替依頼文書をご希望の方は、下記事務局までご連絡いただきますようお願い申し上げます。

庶務幹事(会員担当)

【お申し込み・お問い合わせ先】

〒729-0292 広島県福山市学園町1番地三蔵
福山大学 生命工学部 海洋生物科学科
山岸 幸正 宛

Tel 084-936-2111 内線 4530
E-mail yamagishi@fukuyama-u.ac.jp