琉球大学学術リポジトリ

イシサンゴの種特異性および自己特異性に関する研究

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 日高道雄 公開日: 2009-07-27 キーワード (Ja): イシサンゴ, 自他認識, 群体, 組織適合性, 種特異性 キーワード (En): NEMATOCYST, COLONY, MESENTERIAL FILAMENTS, APOPTOSIS, CHIMERA, CORAL, HISTORECOGNITION, HISTOCOMPATIBILITY 作成者: 日高, 道雄, Hidaka, Michio メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/11487

第３部　イシサンゴの隔膜糸攻撃および刺胞射出反応における同種異種認識

要　旨

異種のイシサンゴ同士が接触したときに、本来消化器官である隔膜糸を出して相手を攻撃する反応が知られており、胃腔外消化と呼ばれる。サンゴは同種に対しては隔膜糸による胃腔外消化を示さないので、サンゴも種特異抗原のようなマーカーを認識できると考えられる。一方、サンゴの触手も自己に対しては刺胞を射出しないが、餌となる動物プランクトンをはじめ様々な異物に対して刺胞を射出する。

異種のサンゴを接触させた場合に、隔膜糸による胃腔外消化と触手による刺胞射出反応の両反応が同じ感度で同種異種認識を示すのかどうかを調べた。また、同種異種を認識する上で隔膜糸による胃腔外消化の有無や強さが、接触実験に用いた２種のイシサンゴの系統関係上の近縁度と関係するかどうかを調べた。

その結果、サンゴは、同種のサンゴに対しては隔膜糸による胃腔外消化および刺胞射出反応のどちらも起こさないこと、異なる属のサンゴに対しては両反応を示すことが分かった。同属の異種間では、胃腔外消化および刺胞射出反応はサンゴの組み合わせにより反応が見られる場合と見られない場合があった。このことは、同種異種の認識が同属の異種間では起こったり起こらなかったりしていることを示し、これらの反応がサンゴ種間の系統的な距離と関係している可能性を示唆する。

目　的

大部分のイシサンゴは固着生活を営み移動できないため、成長していくうちに他のイシサンゴ群体などの定着性生物と接触することになる。そのような場合、棲息空間を巡るけんかが観察されることが多い。

イシサンゴ同士のけんかには、以下にあげるいくつかの機構が知られている。①直接相手を覆いかぶせて成長したり（overgrowth）、距離を置いて相手の上方に成長して日光や水流をさえぎり、生息環境を悪化させてしまう（overtopping）。②胃腔内の消化器官である隔膜糸が、壁に一時的に開く穴を通って胃腔外に出て相手組織を消化してしまう（胃腔外消化）。数時間～一晩の短期間に勝敗が決まる。③通常の触手とは異なる刺胞を持ち、攻撃用に長く伸びるスィーパー触手による攻撃（Hidaka and Yamazato, 1984）。スィーパー触手の形成には１～数カ月かかる。④ハナガササンゴ（*Goniopora*）属でみられる、ポリプ自体がスイーパー触手のように伸びて攻撃する反応（Sheppard,1982）。⑤クサビライシ(Fungia)類では、刺胞を含む粘液が相手組織を覆い、損傷を与える。⑥異種間のサンゴ同士を接触させると、細胞毒性により接触部近くの組織が死ぬ（組織非適合性反応）(Hildemann et al, 1977)。⑦通常の摂食用の触手も相手に刺胞射出を行うので、種間相互作用に用いられている可能性がある。

今回注目した隔膜糸による胃腔外消化は、同種のサンゴ間では起こらないとされている(Lang, 1971, 1973)。このことはサンゴが同種異種を識別していることを示し、その認識にはサンゴ体表面上の種特異抗原の様なマーカーの存在が考えられる。サンゴ種の系統上の類縁度が近いサンゴ間では、このようなマーカーが類似している可能性が高く、もしそうなら、系統関係と種間攻撃の有無に何らかの関係があると考えられる。また、触手の刺胞射出反応は素速い反応であるが、自身に対しては刺胞を射出しないので、自他認識を行っていると考えられる。触手の刺胞射出反応と隔膜糸による胃腔外消化反応が同じマーカーを認識して反応を起こしているのか明らかではない。もし両反応の感度が同じなら、隔膜糸による胃腔外消化と触手による刺胞射出とは同じ種特異抗原を認識していると考えられる。

本研究の目的は、様々な種のサンゴを接触させ、隔膜糸による胃腔外消化および触手の刺胞射出反応が起こるかどうかを調べることにより、①二つの反応が同じ感度の同種異種認識を示すかどうかを調べること、および②隔膜糸による胃腔外消化の有無と実験に用いたサンゴ種の系統的な類縁度の間に関係があるかを調べることである。

材 料 と 方 法

1）実験に使用したサンゴ種および採集地

1996年7月および10月に、瀬底島周辺の瀬底ビーチ(SB)と瀬底実験所前の海岸(SS)、そして備瀬の海岸(B)の水深約0.5～2mの場所で採集したイシサンゴ類を材料とした。実験に用いたイシサンゴ類は6属12種である。

2）反応応答用のサンゴの準備

採集したサンゴを約3cmの大きさのサンゴ片に割り、3～7日間屋外の流海水水槽で飼育して回復させた。刺激用サンゴ片と応答用サンゴ片に分け、反応をみるためのサンゴ片は4.5cm四方のタイルに水中ボンドで固定した。

3）実験のデザイン

刺激用のサンゴ片を接触させた時の固定したサンゴ片の反応を見る接触実験を行なった。異種間の接触実験のコントロールとして同種サンゴ間の接触実験を行った。同種サンゴ間の接触実験では、同群体由来のサンゴ片同士（クローン同士）の接触実験と、異なる群体由来のサンゴ片同士（非クローン同士）の接触実験をおこなった。異種サンゴ間の実験では、同属の異種サンゴ間の接触実験、および異なる属の異種サンゴ間の接触実験を行った。各々の接触実験において、固定したサンゴ片と接触させるサンゴ片を1つの組合わせにつき3セット用意した。

4）刺胞射出反応の観察

プラスチック水槽に入れた応答用サンゴ片に、他のサンゴ片を近づけて接触させたときの反応を、実体顕微鏡下で観察した。応答用サンゴ片の触手の先端部に他のサンゴ片の触手の側壁や共肉を約1秒間接触させた後、接触させたサンゴ片を引き離す時に、触手の先端が粘着する場合は、刺胞射出反応があったと判断した。この接触実験を、1セットにつき固定したサンゴ片の3カ所のポリプに、接触させるサンゴ片の接触場所も変えて3回ずつ、計9回行った。固定したサンゴ片と接触させるサンゴ片の1組み合わせにつき3セット用意したため、1つの組み合わせで計27回の接触実験を行なった。1度、接触させ反応があった場合には約30秒間の休憩をおき、同じポリプの別の触手で接触実験を行なった。無反応の場合には、同じ触手を用いて続けて接触させた。

5）隔膜糸による胃腔外消化の観察

タイルに固定したサンゴ片と接触させるサンゴ片をプラスチックバンドで固定し、直ちに屋外の流海水水槽に戻した。約24時間後に、このセットを海水を満たしたプラスチックカップに移して、隔膜糸による胃腔外異消化の有無とその方向を実体顕微鏡下で観察した。反応の程度は、5つの段階に分けて記録した(Fig. 1)。接触面から2mm以上の範囲を殺した場合を反応⑤、接触面から2mm未満の範囲を殺した場合を反応④、接触面全体を殺している場合を反応③、接触面に部分的に殺している箇所があった場合を反応②、無反応の場合を反応①とした。反応が弱い場合、または無反応の場合には1週間後あるいは3週間後に再び観察した。

結　果

同種サンゴ間の接触実験

6種のサンゴ*A. microphthalma*、*G. fascicularis*、*M. digitata*、*P. damicornis*、*P. nigrescens*、*S. pistillata*で同種のサンゴ間の接触反応を調べた。同郡体由来のサンゴ片どうし、異群体由来のサンゴ片同士の接触実験を行った。

A．刺胞射出反応

同種サンゴ間の接触実験においては、接触させるサンゴ片が同群体由来であろうと異群体由来であろうと刺胞射出反応は全く見られなかった(Table 1)。ただし、接触させるサンゴ片を避ける触手の収縮反応が*M. digitata*と*A. microphthalma*（コエダミドリイシ）では、27例中全てで観察された。この2種は、粘液を多量に出すためにサンゴ片を接触させる前に粘液に接触して触手収縮反応が起きたと考えられる。特にコエダミドリイシは少しの振動でも触手が収縮反応を示した。

B．隔膜糸による胃腔外消化

同種サンゴ間の接触実験においては、接触させるサンゴ片が同群体由来であろうと異群体由来であろうと隔膜糸による胃腔外消化反応は全く見られなかった(Table 2)。3週間後の観察では、同群体由来の*M. digitata*のペアは癒合していたが、残りの5種の同群体由来のペアおよび全ての異群体由来のペアでは、接触面に境界線が残っていた。*P. nigrescens*や*S. pistillata* のポリプは伸びていて異群体由来のポリプと接触しても互いに避ける様子はなかった。

同属の異種サンゴ間の接触実験

4種のサンゴ*A. microphthalma*、*M. digitata*、*P. damicornis*、*P.*

*nigrescens*に同属の異種サンゴを接触させた場合の刺胞射出反応と隔膜糸による胃腔外消化の有無を調べた。

A．刺胞射出反応

同属の異種サンゴを接触させた場合、サンゴ種の組み合わせによって刺胞射出反応の有る場合と無い場合があった(Table 3)。*P. nigrescens*と*P. cylindrica*の組み合わせでは明確な刺胞射出反応が観察され、残りの5つの組み合わせでは刺胞射出反応は観察されなかった。*P. damicornis*と*P. verrucosa*の組み合わせでは、刺胞射出反応も触手収縮反応も見られなかった。Acropora 属やMontipora 属の組み合わせでは、粘液の放出が多く粘液に触れることによって触手収縮反応が多く起きた。

B．隔膜糸による胃腔外消化

同属の異種サンゴを接触させた場合、サンゴ種の組み合わせにより隔膜糸による胃腔外消化が起こる場合と起こらない場合とがあった(Table 3)。反応の程度（組織の損傷の範囲）もサンゴ種の組み合わせによって異なっていた。*P.damicornis*と*P. verrucosa*の組み合わせでは、3セット全て完全な無反応であり、*M. hispida*は*M. digitata*に対して1セットのみに非常に弱い反応を示しただけで残り2セットは無反応であった。*P. cilyndrica*は*P. nigrescens*を攻撃しているように見えたが弱い反応であった。残りの3つの組み合わせでは明らかな胃腔外消化反応が見られた。反応は、一方向的であり、*A. nasuta*と*A. aspera*は、*A. microphthalma*を、*M. informis*は*M. digitata*をそれぞれ一方的に攻撃した。

異なる属の異種サンゴ間の接触実験

6種のサンゴ種*A. microphthalma*、*G. fascicularis*、*M. digitata*、*P. damicornis*、*P. nigrescens*、*S. pistillata*を用いて、異なる属に属するサンゴ種の組み合わせで刺胞射出反応と隔膜糸による胃腔外消化が起こるかどうかを調べた。

A．刺胞射出反応

異なる属のサンゴ種間でも、組み合わせによって刺胞射出反応のある場合とない場合とがあった(Table 4)。また、刺胞射出反応がない場合には、触手の収縮反応が見られた。この実験で刺胞射出反応が最も顕著である*P. damicornis*は、平均して27例中23例の刺胞射出反応がみられるが、*A. microphthalma*は平均して27例

中4.8例と反応が少なかった。しかし、刺胞射出反応がない場合には触手の収縮反応がみられた。*G. fascicularis*は刺胞射出を平均して27例中20.4例も射出するが、*A. microphthalma*に対してはわずかに3例で、粘液を避けて触手を収縮させることが多かった。*P. damicornis*は*S. pistillata*に対して刺胞射出した（27例中26例）が、*S. pistillata*は、*P. damicornis*に対しては、27例中3例しか刺胞射出が観察されていない。*A. microphthalma*や*M. digitata*は粘液放出が多く、触手表面の粘液が相手に触れると触手収縮反応を示すことが多かった。しかし、同種間で見られた触手の収縮反応とは違って、素早く完全に共肉の中へポリプごと隠れてしまうことが多かった。

B．隔膜糸による胃腔外消化

異なる属のサンゴ種を接触させた場合、実験に用いた全ての種の属間において隔膜糸による胃腔外消化が観察できた(Table 5)。異属間のサンゴの組み合わせでは、15組み合わせのうち9組み合わせで相手組織を2mm以上損傷する反応⑤が見られ、同属の異種サンゴ間で6組み合わせ中1組み合わせでのみ反応⑤が見られたのに比べ顕著な反応が多かった。*P. nigrescens*は、*P. damicornis*や*A. microphthalma*の接触面から最高で6mmにも及ぶ範囲の組織を殺した。同じ隔膜糸による胃腔外消化でも相手の種が異なると反応の強さに違いが見られた。隔膜糸による胃腔外消化は、一方的に相手に損傷を与える組み合わせと、お互いに攻撃し合い両者に損傷の見られる組み合わせがあり、種による強弱の序列関係が見られた。*P. damicornis*は、前の刺胞射出反応の実験では顕著な反応を示したが、隔膜糸による胃腔外消化の序列では6種中最下位であった。

考　察

刺胞射出反応における同種異種認識

触手の刺胞射出反応は、同種内では、接触させるサンゴ片が同群体由来（クローン）であろうと異なる群体由来（非クローン）であろうと無反応であった。異なる属に属するサンゴ間では常に触手の刺胞射出反応が見られた。また、同属内の異種サンゴ間では、種の組み合わせによって触手の刺胞射出反応がある場合とない場合とが見られた。組織表面には、刺胞射出反応を抑制するマーカー（種特異抗原）があり、同じマーカーをもつ組織には刺胞を射出しないと考えられる。同属の異種間組み合わせでは、刺胞射出が起きたのは6組み合わせ中1組み合わせのみであった。刺胞を射出しない組み合わせでは、そのようなマーカーが同一であるか、あるいは

非常に似ているために、互いに相手を異種と認識できず、その結果、刺胞射出反応が起こらなかったと考えられる。

この刺胞射出反応の実験では、同種・異種に関係なく触手の収縮反応が観察された。この触手の収縮反応は、接触させるサンゴ片を避ける反応であり、異種間のみならず同種内においても起きたことから、同種異種を認識しているとは考えにくい。この収縮反応は実験中ほとんどのサンゴの組み合わせで見られたが、特に*M. digitata*と*A. microphthalma*が関わる組み合わせで多く起きた。これらの2種のサンゴは粘液を分泌しやすく、刺激用サンゴ片として用いるために、海水から取り出したり、指で持ち上げるだけでも多量の粘液を分泌してしまう。このような場合には、応答用サンゴの触手と刺激用サンゴの組織が直に接触する前に、粘液との接触により触手の収縮反応が起きてしまった。イソギンチャクの触手が同種他個体の粘液と接触したときにも触手の収縮反応が起こることが観察されている(Ertman and Davenport, 1981)。Ertman and Davenport (1981)は、収縮反応を誘発する粘液内の成分は刺胞射出反応は引き起こさないと考えている。

さらに、特に*Amicrophthalma*の触手は少しの振動に対しても収縮反応を示し、うまく接触できた場合もあったが、それでもほとんどが収縮反応で刺胞射出反応は少なかった。この収縮反応は、刺胞射出反応を引き起こすマーカーとは異なる、さらに感度の高い自己非自己識別のためのマーカーよって誘発される反応であるのか、あるいは物理的刺激や粘液内の成分による非特異的刺激による反応なのかは現在のところ不明である。

異なる種を接触させた場合の触手の収縮反応は、同種内のサンゴ片を接触させた場合に比べてより早く、完全にポリプごと共肉の奥深くにまで縮こまってしまうことが多かった。触手の収縮反応には単に物理的刺激に反応した収縮と異種との接触を避ける収縮の２種類ある可能性が示唆される。

隔膜糸による胃腔外消化における同種異種認識

隔膜糸による胃腔外消化は、同種内では全く見られず、異なる属に属するサンゴでは、実験に用いた全ての組み合わせで隔膜糸による胃腔外消化が観察された。また、同属の異種サンゴ間では、隔膜糸攻撃が見られる組み合わせと見られない組み合わせがあった。刺胞射出反応と同様に、隔膜糸による胃腔外消化を引き起こす同種異種の識別のためのマーカーがあり、同じマーカーあるいは極めて類似したマーカーをもつ相手に対しては隔膜糸による攻撃を起こさないと考えられる。同属のサンゴ種間で隔膜糸攻撃を示さない組み合わせは、同じあるいは類似したマーカーをもつと考えられる。

同属のサンゴ種間での接触実験において、*P. damicornis* と*P. verrucosa* の組み合わせでは、刺胞射出反応と隔膜糸による胃腔外消化のどちらも観察されなかった。*P. nigrescens* と*P. cylindrica* では、刺胞射出反応と隔膜糸による胃腔外消化のどちらも観察された。残りの4組み合わせでは、*M. digitata* と*A. microphthalma* が応答用サンゴとして用いられており、粘液により触手の収縮反応が先に起きたため、刺胞射出反応が観察されなかった可能性は残る。

P. damicornis と*P. verrucosa* の組み合わせでは、ポリプ同士が触れていても避ける様子もなく、同種の場合と同様互いに干渉せずに無反応であった。このことは、この２種がかなり近い類縁関係にあることを示しているのではないかと考えられる。Lang(1971)は、同種だと思われていた*Scolymia*属の2つの変異型を接触させると異種間に限られるはずの隔膜糸による胃腔外消化がみられたことから、この2つの変異型を別種であるとした。今回実験に用いたPocillopora属の2種は瀬底ビーチで採集したが、*P. damicornis* は礁池内の比較的波当たりの穏やかな環境で、*P. veruccosa*はリーフ際の波当たりの激しい環境に生息しており、棲息環境の違いによる種内変異である可能性もある。今後、この2種が本当に別種なのか、それとも、種内変異型であるのか調べることが必要であると思われる。

隔膜糸による胃腔外消化の異なる属間の実験結果から、Lang (1971)の実験結果ほど明確ではないが種による強弱の序列関係が見られた。*G. fascicularis* > *S. pistillata* = *M. digitata* = *P. nigrescens* > *A. microphthalma* > *P. damicornis* という序列であると考えられる。

まとめ

隔膜糸による胃腔外消化の有無と刺胞射出反応の有無とは多くの組み合わせで対応していた。しかし胃腔外消化が起こるのに、刺胞射出の見られない組み合わせが同属異種間で４組み合わせ、異なる属の種間で４組み合わせ見られた。このことは、刺胞射出反応と胃腔外消化反応とでは異なるマーカーを認識している可能性が示唆される。しかしこれら刺胞射出反応が起こらない場合でも、触手の収縮反応は高頻度で見られたので、触手の収縮反応も異種認識の一種と考えれば、触手の反応と胃腔外消化反応とは同じマーカーを認識しているという可能性は完全には排除できない。

胃腔外消化による組織の損傷の程度は、異なる属のサンゴ間で、同属のサンゴ間より高かった。しかし反応の早さや強さが何によって決まるのかは分かっておらず、種特異マーカーが類似していれば反応が弱まるとは言えないので、隔膜糸による胃

腔外消化反応の有無または強弱が、接触実験に用いた２種のサンゴの系統的近縁度と関係するかについては、明確な結論は出せなかった。今回はっきりと隔膜糸攻撃が起こらないと判断できたペアは、Pocillopora属の２種の組み合わせだけであった。同属のサンゴ間の接触反応をさらに多くの組み合わせで調べることにより、隔膜糸による胃腔外消化反応の有無が、２種のサンゴの系統的近縁度と関係するかについて明らかにできると思われる。

引 用 文 献

Ertman SC and D Davenport (1981) Tentacular nematocyte discharge and "self-recognition" in *Anthopleura elegantissima* BRANDT. Biol Bull, 161: 366-370.

Hidaka M and K Yamazato (1984). Intraspecific interaction in a scleractinian coral,Galaxea fascicularis: induced formation of sweeper tentacles. Coral Reefs, 3: 77-85.

Hildemann WH, RL Raison, CJ Hull, L Akaka, J Okumoto, and G Cheung (1977) Tissue transplantation immunity in coral. Proc 3rd Int Coral Reef Symp, 1: 537-543.

Lang JC (1971) Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne Edwards & Haime). Bull Mar Sci, 21: 952-959.

Lang JC (1973) Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift? Bull. Mar. Sci., 23: 260-279.

Sheppard CRC (1982) Coral population on reef slopes and their major control. Mar Ecol Prog Ser, 7: 83-115.

Table 1. Nematocyst discharge and tentacular contraction in response to contact with isogeneic or allogeneic tissues.

stimulus / corals	isogeneic tissue		allogeneic tissue	
	nematocyst discharge	tentacular contraction	nematocyst discharge	tentacular contraction
P. damicornis	−(27)		−(27)	
M. digitata	−(27)	+(27)	−(27)	+(27)
A. microphthalma	−(27)	+(27)	−(18)*	+(18)*
P. nigrescens	−(27)	+(4)	−(27)	
S. pistillata	−(27)	+(3)	−(27)	+(1)
G. fascicularis	−(27)		−(27)	

+, Reaction. -, No reaction. Number in the parentheses indicates the number of tentacles that showed + or - response, out of 27 trials.
* indicates that 18 trials were made instead of 27 because one of the pairs was damaged.

Table 2. Extracoelenteric digestion against isogeneic or allogeneic tissues.

stimulus / corals	isogeneic	allogeneic
P. damicornis	−(3)	(3)
M. digitata	−(3)	−(3)
A. microphthalma	−(3)	−(3)
P. nigrescens	−(3)	−(3)
S. pistillata	−(3)	−(3)
G. fascicularis	−(3)	−(3)

-, No response. Number in the parentheses indicates the number of pairs examined.

Table 3. Nematocyst discharge, tentacular contraction, and extracoelenteric digestion in response to contact with congeneric species.

responding corals	stimulus corals	nematocyst discharge	tentacular contraction	extracoelenteric digestion
P. damicornis	*P. verrucosa*	−(27)	−(27)	−(3)
M. digitata	*M. informis*	−(27)	+(21), −(6)	⇦(3)
M. digitata	*M. hispida*	−(27)	+(26), −(1)	←(1), −(2)
A. microphthalma	*A. nasuta*	−(27)	+(27)	⇦(3)
A. microphthalma	*A. aspera*	−(27)	+(27)	⬅(3)
P. nigrescens	*P. cylindrica*	+(15), −(12)	+(11), −(16)	←(3)

+, Reaction. -, No reaction. Number of the parentheses indicates number of tentacles that show + or - response within 27 trials. Arrow indicates that corals on the right cause damage on corals on the left. ←, tissue at the interface was damaged. ⇦, tissue was damaged up to 2 mm from the border. ⬅, tissue was damaged more than 2 mm from the border.

Table 4. Nematocyst discharge and tentacular contraction in response to contact with corals belonging to different genera.

stimulus coral / responding coral	*P. d*	*M. d*	*A. m*	*P. n*	*S. p*	*G. f*
P. damicornis		+(24) +(3)	+(18) +(9)	+(23) +(5)	+(26) +(1)	+(25) +(2)
M. digitata	+(27) −(27)		+(4) +(23)	+(9) +(18)	+(10) +(17)	+(25) +(3)
A. microphthalma	+(7) +(20)	+(1) +(26)		+(1) +(26)	+(6) +(21)	+(9) +(18)
P. nigrescens	+(26) +(1)	+(8) +(19)	+(5) +(22)		+(12) +(15)	+(24) +(3)
S. pistillata	+(3) +(24)	+(19) +(8)	+(19) +(8)	+(24) +(3)		+(23) +(4)
G. fascicularis	+(27) −(27)	+(21) +(6)	+(3) +(24)	+(25) +(2)	+(26) +(1)	

+, Reaction. -, No reaction. Upper and lower numbers in the parentheses indicate number of tentacles that show nematocyst discharge or contraction, respectively, in response to the stimuli, out of 27 trials.

Table 5. Extracoelenteric digestion in response to contact with corals belonging to different genus.

stimulus coral / responding coral	*P. d*	*M. d*	*A. m*	*P. n*	*S. p*	*G. f*
P. damicornis		➡(6) ⇦(4)	⇨(5) ⇦(6)	➡(3) ⇦(2)	⇨(5)	➡(6)
M. digitata			➡(4) ←(2)	⇨(5) ⇦(5)	⇨(6) ⇦(3)	⇨(4) ←(1)
A. microphthalma				⇨(5) ⇦(5)	⇨(6)	⇨(5) ←(1)
P. nigrescens					⇨(6)	⇨(5)
S. pistillata						⇨(6)
G. fascicularis						

+, Reaction. -, No reaction. Number in the parentheses indicates number of pairs that show positive response, out of 6 pairs examined. Arrow directed to right indicates that corals on the horizontal column caused damage on corals on the vertical column. ←, tissue at the interface was damaged. ⇦, tissue was damaged up to 2 mm from the border. ⬅, tissue was damaged more than 2 mm from the border.