

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 14 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26287131

研究課題名(和文) 深海性固着動物群集の適応と進化に関する古生態学的研究

研究課題名(英文) Paleoecological study on the adaptation and evolution of deep-water sessile fauna

研究代表者

大路 樹生(Oji, Tatsuo)

名古屋大学・博物館・教授

研究者番号：50160487

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,900,000円

研究成果の概要(和文)：深海固着性動物の代表として、棘皮動物ウミユリ類に関し、下記の古生態学的研究を行った。アメリカ・サウスダコタ州および北海道の白亜系ウミユリ類の形態と骨格の炭素同位体比を調べ、これらが冷湧水に付随する群集であることが明らかになった。また現生ウミユリの実験的タフォノミーおよび化石ウミユリ類の保存される姿勢の観察から、腕の筋肉組織の有無を判断する手法を見出した。さらにウミシダが捕食者から受ける捕食圧に関し、北西太平洋海域、北部大西洋、北東太平洋に分布するウミシダをそれぞれ用いて、その再生腕の出現頻度を計測し、深度と地理的分布の違いでどのように異なるのかを定量的に求めることに成功した。

研究成果の概要(英文)：Following paleoecological studies have been conducted about crinoids (Echinodermata), the representative deep-sea sessile animals. By examining morphology and carbon isotope of the skeletons, Cretaceous stalked crinoids from South Dakota and Hokkaido are concluded as a member of cold seep environment. By an experimental taphonomy and observation of postures of fossil stalked crinoids, a new method can be found about detecting existence and absence of musculature in the arms. About the predation pressure of comatulid crinoids received from their predators, it is successfully found that quantitative data could be obtained and compared by measuring the frequency of regenerated arms of these crinoids from northwestern Pacific, northeastern Pacific and north Atlantic.

研究分野：古生物学、海洋動物学

キーワード：棘皮動物 ウミユリ ウミシダ 捕食圧 海洋動物 化石化過程 タフォノミー

1. 研究開始当初の背景

深海環境では一般的に泥底が広大な面積を占め、固い岩石基盤を必要とする動物群集が生息できる場所は局所的である、その中で例外的に岩石基盤を提供しているのが熱水・冷湧水噴出域と、海溝付近やトラフ、断層近辺である。このような深海底の岩石類を生活基盤とする固着性動物群集の研究、特にその生態学的研究は、現生、古生物を問わず熱水・冷湧水噴出域の化学合成群集を除いてほとんど行われていない。また深海固着性動物の代表としてウミユリ類が挙げられるが、その化石化過程、特にその姿勢から筋肉組織の存在などの軟組織の情報が得られるかどうかに関し、タフオノミーを通じて研究の進展が期待されるが、全く行われていない。さらに深海固着性動物が受ける捕食の程度を、再生の頻度を測定することによって定量的に求めることができる可能性がある。このような測定から、地理的な捕食圧の違い、深度による違いが求められる可能性がある。

2. 研究の目的

本研究では深海性の無脊椎動物の中で主要な分類群である棘皮動物類を中心に、固着性群集が周囲の泥底環境や浅海性岩石基盤の環境からどのように進入し、どのような適応進化を行ったのかを、化石記録とフィールド調査、現在の固着性群集の分類・生態学的研究から明らかにすることを旨とする。また冷湧水の群集がどの程度湧水由来の炭素を利用しているのかを炭素同位体分析から見積もることを旨とする。

また有柄ウミユリ類の実験的タフオノミーを行うことによって、その特徴ある腕の姿勢の有無と、化石に保存された姿勢との比較から、腕の軟組織の推定を行う方法を開拓し、さらにどの段階のウミユリから筋肉組織が発達したのかを明らかにする。

さらにウミユリ、ウミシダの再生腕の頻度を測定することにより、捕食圧を定量的に求め、それを異なる海域、異なる深度のサンプルで比較することにより、捕食圧がどのように変化するのかを定量的に求め、さらにその相違がどのような原因によるのかを議論することを目的とする。

3. 研究の方法

アメリカ中西部に発達する後期白亜紀キャンパニアン階に多数存在する冷湧水由来の炭酸塩マウンドに関し、現地調査を行い、固着性動物化石を中心にマッピングと化石の分布調査、採集を行う。また北海道手塩中川地域の下部キャンパニアン階に存在するメタン湧水に伴う炭酸塩岩体と付随する化学合成群集の調査を行う。これらの動物骨格がメタン湧水とどの程度の関わりを持っていたのかを、Mgに関する元素分析と炭素同位体比の微細な測定を行うことにより明らかにする。メタン湧水に依存する化学合成生態系では、多くの動物が体内に化学合成細菌を共生させ、これが一次生産者となっている。

しかしサウスダコタ州の上部白亜系メタン湧水域から産出する棘皮動物が真の化学合成生態系の一員なのか、または餌あるいは固着性基盤を求めて湧水域に群れていた表在性の種であったのかは、産状だけからでは判断が困難である。これは棘皮動物の殻が形成された時にどの程度メタン湧水由来の、炭素同位体比の極めて低い炭素を利用していたのかが問題となる。従って棘皮動物骨格を構成する高 Mg 方解石の炭素同位体比を、続成作用のファクターを極力排除して測定する必要がある。まず骨格の EPMA (による分析を行い、その骨格中の Mg の続成作用による移動の有無、程度を把握する。さらに、骨格に元来の高 Mg 方解石が残されていた場合、NanoSIMS (二次元高分解能二次イオン質量分析計) 等を用いて、骨格の中心部から外縁までの同位体比を微細なレベルで測定し、同位体比の変化の有無を調べる。このようにして、続成作用による同位体比の変化のチェックを行った後、棘皮動物各種の炭素同位体比の値がどの位低い値を示すのかを求め、各種がどの程度メタン湧水に関連した生態を有していたのかを明らかにする。アメリカ中西部の冷湧水群集からはウミシダ (*Glenotremites* sp.)、正形ウニ類、ヒトデ、クモヒトデなどが含まれているが、さらに新たな標本を追加し、分類学的研究を開始する。これら冷湧水環境から産出した棘皮動物各種が近縁種からどのような形態的な違いを示しているのか、冷湧水域という特殊な環境への進出と関連を考察する。

また駿河湾に生息する現生ウミユリ *Metacrinus rotundus* を採集し、これを堆積物に埋没させる実験的タフオノミーを行う。堆積物中でどのような腕の姿勢が見られるかを、CT-Scan あるいは実際に堆積物を掘り出すことにより明らかにする。その姿勢が筋肉組織によって特徴あるものであることを確認する。一方、化石ウミユリ (古生代、中生代以降) の腕の姿勢をスミソニアン自然史博物館で多数観察し、その特徴ある腕の姿勢がタフオノミー実験で見られる姿勢と同様かどうかを調べ、その姿勢から、化石ウミユリ中の筋肉を含めた軟組織の推定を行う。

さらにウミシダの近縁種 (*Heliometra glacialis glacialis*, *Heliometra glacialis maxima*, *Florometra serratissima*) を用い、その再生腕の出現頻度を測定する。これが捕食動物による部分捕食によるものであるという仮定の下、再生腕の頻度を比較することにより、定量的に捕食圧の比較を行う。深度、緯度による捕食圧の違いを求め、その生態学的な意味を考察する。

4. 研究成果

アメリカ・サウスダコタ州から産出した棘皮動物化石の骨格の形態は炭素同位体比の分析を行った結果、湧水域のみから産するウミユリ類には他では見られない特異な形態 (茎に多数のチューブが存在) が見いだされ、

またこれらは極めて低い炭素同位体比 (-20‰を下回る) を示すことが分かった。一方冷水域のウニ(正形類、不正形類とも) は約-12‰程度であった。この結果から、ウミユリは形態的な面のみならず代謝の面からもメタン湧水に強く依存していたことが推定される。一方、他の棘皮動物は冷湧水域に形態的・生態的に特殊化したものではなく、豊富な栄養を求めて非冷湧水域から来訪したことが考えられる。

北海道北部の同時代(上部白亜系) から産出する、冷湧水の噴出域付近のゴカクウミユリ類の骨格の炭素同位体比の測定から、これが低い同位体比を示し、メタン湧水との密接な関連が示唆された。しかし上部エゾ層群のゴカクウミユリ類は形態的に特殊化しておらず、形態的な変化を示すことなく冷湧水環境に進出した可能性が示された。さらに冷湧水環境の堆積物から発見される化石棘皮動物の殻が低い炭素同位体比を持つ原因を探るため、バフンウニの幼体を釧路の水産実験所で飼育実験し、コントロールした炭素同位体比を持つ海水、および炭素同位体比の異なる餌2種類を与えた場合の殻の同位体比への関与を調べた。その結果、海水の同位体比、餌の同位体比のいずれもが殻の同位体比への関与を示すことが明らかになった。この結果は冷湧水に生息する多くの軟体動物の結果とは異なることが明らかになった。

アメリカ・サウスダコタ州の上部白亜系の地層からウミシダ化石を発見し、それが *Glenotremites* 属のウミシダであることを見出した。*Glenotremites* 属は従来ヨーロッパの上部白亜系から多く報告されていたが、その時代は Santonian 階までであったが、今回初めてアメリカ大陸の当時の Western Seaway から発見されたこと、またその時代が Campanian 階上部であることから、この属の分布と生存範囲がより広いことが明らかになった。またこの化石は当時のメタン噴出域の地層から産出したが、他地域では化学合成群集と共存はしないことから、硬い底質を好むウミシダが多くを求めて移動した訪問者であると結論された。

大陸斜面以深の深海環境に生息するウミユリ(チヒロウミユリ類)の形態的な検討を行い、比較的浅海域のウミユリとの比較を行った。水深7,000 mを越える超深海域のチヒロウミユリは、形態的には陸棚斜面生息するチヒロウミユリと極めて類似しており、大きな深度差にもかかわらず、両者の密接な交流が示唆される結果となった。

有柄ウミユリの実験的タフオノミーの結果、このウミユリの腕が外側にカールして埋没する姿勢が必ず観察された。この姿勢は多くのゴカクウミユリ類が示す化石の姿勢と同様であり、この姿勢が急速に埋没した結果であること、この腕を曲げる姿勢が筋肉の弛緩と靭帯の張力で生まれることが明らかになった。この結果を古生代の多くのウミユリ

の姿勢と比較すると、全く異なった姿勢(腕がすばまった姿勢)が観察されることから、古生代のウミユリ類は異なった腕の関節と軟体部構造を持つ(筋肉構造を持たない)ことが推察された。このことから、ウミユリ類の実験的タフオノミーから、古生代のウミユリの軟体部の構造復元がある程度可能であることが示され、古生代のウミユリ類の運動性は極めて限られたものであったことが推測された。

棘皮動物ウミユリ類の受ける捕食圧が、異なる深度や地理的分布(特に異なる緯度)でどのように変化するかを明らかにするために、北西太平洋海域に生息するウミシダである *Heliometra gracialis maxima*、北部大西洋に分布する *Heliometra gracialis gracialis*、北東太平洋に分布する *Florometra serratissima* を用いて、その再生腕の出現頻度を計測し、その部分捕食の程度を見積もった。その結果、それぞれの種において、陸棚に生息するもの受ける部分捕食が最も頻繁で、深海に生息するものよりはるかに高い捕食圧を受けていることが明らかになった。この結果は、従来提唱されていた中生代の海洋変革によって、増加した捕食動物によって当時生息していたウミユリ類が淘汰され、深海にのみ生息場所を移したと調和的であることが示された。また捕食圧を定量的に見積もり、異なる場所や深度の間で比較する手法の確立に貢献することができた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 5件)

1. Kato, M., Oji, T. and Shirai, K. 2017. Paleocology of echinoderms in cold seep environments revealed by isotope analysis in the Late Cretaceous Western Interior Seaway. *Palaios*, 32: 218-230, DOI: 10.2110/palo.2016.079. 【査読有り】
2. Hunter, A.W., Larson, N.L., Landman, N.H. and Oji, T. 2016. *Lakotacrinus brezinai* n. gen. and sp., a new stalked crinoid from cold methane seeps in the Upper Cretaceous (Campanian) Pierre Shale, South Dakota, United States. *Journal of Paleontology*, 90: 506-524, DOI: org/10.1017/jpa.2016.21. 【査読有り】
3. Oji, T. and Twitchett, R. J. 2015. The oldest post-Palaeozoic crinoid and Permian-Triassic origins of the Articulata (Echinodermata). *Zoological Science*, 32: 211-215, DOI: http://dx.doi.org/10.2108/zs140240. 【査読有り】
4. Kitazawa, K. and Oji, T. 2014. Active feeding behavior of and current modification by the sea lily *Metacrinus rotundus* (Echinodermata: Crinoidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 453: 13-21, DOI:

- 10.1016/j.jembe.2013.12.017. 【査読有り】
5. Williams, M., Wallis, S., Oji, T. and Lane, P. 2014. Ambiguous biogeographical patterns mask a more complete understanding of the Ordovician to Devonian evolution of Japan. *Island Arc*, 23: 76-101, DOI: 10.1111/iar.12067. 【査読有り】

〔学会発表〕(計 5件)

1. 加藤萌・大路樹生・白井厚太郎・鵜沼辰哉・田中健太郎. 海水および食物が棘皮動物の骨格内炭素同位体比に及ぼす影響度の比較. 日本古生物学会 2017 年年会、2017 年 6 月 11 日、於北九州市立自然史・歴史博物館
2. 高橋恵里、大路樹生. 再生腕の出現頻度から見る現生ウミシダ類が受ける捕食圧の深度・地理的变化. 日本古生物学会 2017 年年会、2017 年 6 月 10 日、於北九州市立自然史・歴史博物館
3. Oji, T., Brezina, J., Landman, N.H., Kato, M., Larson, N., Hunter, A. Methane seep crinoid from the Upper Campanian of USA possesses peculiar morphological adaptation to a chemosynthetic lifestyle. 9th European Conference on Echinoderms (招待講演、国際学会), 2016 年 09 月 17 日~2016 年 09 月 19 日、Sopot, Poland.
4. Kato M., Oji T. and Unuma T. The low stable carbon isotope ratio of echinoderm skeletons in hydrocarbon seep: effects of food resources, or ambient water? 1st International Workshop on Ancient Hydrocarbon Seep and Cognate Communities (国際学会) 2016 年 06 月 13 日~2016 年 06 月 17 日、Warsaw, Poland.
5. Kato, M., Oji, T., Larson, N. L., Brezina, J. Paleocology of echinoderms from cold seep deposits: adaptation of echinoderms to the cold seep environments. 4th International Palaeontological Congress, 2014 年 09 月 29 日~2014 年 10 月 03 日, Mendoza, Argentina.

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 0件)

名称：

発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織
- (1) 研究代表者
大路樹生 (OJI TATSUO)
名古屋大学・博物館・教授
研究者番号：50160487
- (2) 研究分担者
ジェンキンス ロバート (JENKINS ROBERT)
金沢大学・理工研究域地球社会基盤学系・助教
研究者番号：10451824