

令和元年6月20日現在

機関番号：28001

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07490

研究課題名(和文) 琉球列島の海底洞窟における大型ベントスの個体群維持機構に関する研究

研究課題名(英文) Studies on faunal structure and maintenance mechanism of benthic animals in submarine caves in the Ryukyu Islands

研究代表者

藤田 喜久 (Fujita, Yoshihisa)

沖縄県立芸術大学・音楽学部・准教授

研究者番号：20771463

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、琉球列島の海底洞窟において、海底洞窟環境、海底洞窟性動物の群集構造および生態分布、海底洞窟性動物の集団遺伝学的研究、の3項目に関連した諸研究を実施した。本研究では、約375種(9動物門)の動物種を採集し、それらの海底洞窟性動物の中には、典型的な暗所適応的形態(眼が小さくなる、脚が細長くなる)を有する“洞窟性種”が存在する一方、そうした特徴を持たない“偶来性(迷入性)”あるいは“夜行性(好暗性)”の種が多く存在することが明らかとなった。また、これらの動物種の洞内における分布パターンは、洞窟内の微小環境(光条件、塩分、底質の状態など)に強く影響を受けている可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究によって、琉球列島の海底洞窟環境から、現在までに約375種(9動物門)の動物種を採集した。これらの中には、多数の未記載種(新種)、日本初記録種、稀少種が含まれており、当該環境における種多様性が極めて高いことが明らかとなった。また、環境省版海洋生物レッドリスト(2017年3月公表)には、海底洞窟に生息する十脚甲殻類16種[絶滅危惧IA類(CR)および絶滅危惧IB類(EN)を4種含む]が掲載され、本研究で明らかになった成果(生物相、群集構造、生態分布などの情報)が、当該種や当該環境の保全に活用された。

研究成果の概要(英文)：In this study, we carried out various researches related to (1) submarine cave environments, (2) community structure and ecological distribution of submarine cave animals, and (3) population genetics of submarine cave animals, at three submarine caves of the Ryukyu Islands. Until now, approximately 375 animal species (9 phyla) were found from the submarine caves. Many of them, however, appear to be accidental intruders or nocturnally emergent species, whereas “cavernicolous” species (animals that have characteristic morphological features such as reduced eyes and/or elongate thoracic limbs and spend their entire adult lives in the caves) are not so common. In addition, our surveys have shown that the factors determining the distributional pattern of cavernicolous animals among caves and their ecological partitioning within caves may be influenced by cave morphology and various aspects of the interior environment (light conditions, salinity, substratum, etc.).

研究分野：生物学

キーワード：洞窟水圏 海底洞窟 生物多様性 アンキアライン環境 琉球列島

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19(共通)

1. 研究開始当初の背景

琉球列島には、石灰岩で構成される島や地域が随所にあり、陸域や海域に洞窟や地下水系が発達している。琉球列島のサンゴ礁斜面には、成立要因が異なるとされる様々な規模の海底洞窟が存在し、特に水深 30~40m 付近においては、後氷期の海面上昇に伴って沈水したとされる大規模な鍾乳洞の存在も知られる。これらの海底洞窟環境には、暗所および貧栄養環境に適応した形態（眼が縮小する、体が矮小化するなど）を有する種、地理的に特殊な分布パターンを示す種（飛び石状分布種やテーチス海遺存種）、系統的起源が古く“生きた化石”と見なされる種などの興味深い動物群集の存在が知られ、サンゴ礁域においても独特の「海底洞窟生態系」が成立しているものと推察される。

海底洞窟性動物の研究は、1900 年代後半以降、潜水器材の発達と共に世界各地で活発に行われるようになった。琉球列島においても、1990 年代以降、二枚貝類や甲殻類を主とした記載研究が行われ、進化系統に関する議論がなされてきた。また、近年では、洞内から得られた二枚貝類の殻成長解析による古環境復元の試みもなされるようになった。しかしながら、海底洞窟生物相に関する研究は未だ不十分であり、特に、海底洞窟性動物の生態的な特性（群集構造・生態的分布・生活史など）と生息場所である海底洞窟環境（地形構造や物理化学的環境など）との関係性や、分布が極端に限られている海底洞窟動物群集の島嶼間での連結性を比較検証した研究はこれまでほとんど行われておらず、当該地域における海底洞窟生態系の全体像を理解するには程遠い状況であった。

2. 研究の目的

本研究では、琉球列島のサンゴ礁浅海域の海底洞窟に生息する動物（特に、海綿類、貝類、甲殻類などの大型ベントス）を対象として、①海底洞窟環境調査（洞内の地形および物理化学環境の特性の解明）、②海底洞窟性動物の群集構造および生態分布調査、③海底洞窟性動物の集団遺伝学的研究、の 3 項目に注力した諸研究を実施し、海底洞窟環境における動物群集の成立機構と個体群維持機構についての総合的な考察を行うことを目的とした。

3. 研究の方法

本研究は、野外調査（海底洞窟における潜水調査：図 1）を軸とし、適時、必要な室内実験や観察などを加えることで進められた。

(1) 調査地

本研究では、予備的な潜水調査の結果から、①沖縄島の「宜名真海底鍾乳洞（通称“辺戸ドーム”）」、②伊江島の「無名洞」、③宮古諸島下地島の「悪魔の館」の 3 箇所の海底洞窟を調査対象地と定めた。なお、これらの 3 箇所の海底洞窟は、いずれも沈水石灰洞（陸上であった頃の石灰岩地域の溶食作用によってできた鍾乳洞などが沈水したもの）である。また、本研究期間中に実施された潜水調査回数は、宜名真海底鍾乳洞で 22 回、無名洞で 23 回、悪魔の館で 16 回であった。

(2) 海底洞窟環境調査

本研究における調査対象洞窟では、メジャーおよび水深計を用いて洞窟内部の測量を行い、洞窟平面図と洞窟断面図を作成した。また、洞窟内の各所にて、入光の有無を目視にて記録し、洞窟内部の底質、壁面、天井部の状態についてもデジタルカメラを用いて記録した。さらに、水温・塩分の変動についてはデータロガーを設置することで調べた。これらの調査で得られた洞内環境の情報を元に、洞内を「洞口部（洞窟の入り口部で、時間帯によって光が差し込み、外海の影響を多少受けている場所）」、「本洞部（洞口部がほとんど見えず、暗黒環境）」、「側洞部（暗黒環境で、塩分および水温の変動が認められ、本洞とは底質や壁面の環境が異なっている場所）」、「最奥部（洞窟の最も奥の部分で、塩分および水温が低い場所、宜名真海底鍾乳洞と悪魔の館では、陸域に接続する環境）」、の 4 つの調査区（ゾーン：zone）に分けた。

(3) 海底洞窟性動物の生物相・群集構造・生態分布調査：

調査対象の海底洞窟内において、徒手やトラップを用いた採集を行い、洞窟内の動物相を調べた。本研究では、海綿類、貝類、甲殻類などの大型ベントス類を主対象としたものの、海底洞窟生態系の全体像を理解するためには、微小生物相（含 メイオベントス）についても明らかに

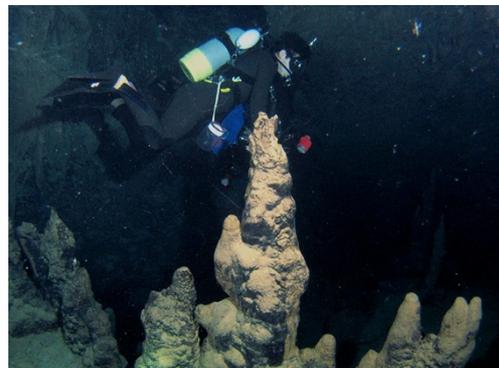


図 1. 海底洞窟における潜水調査

する必要が生じたことから、吸引機（ヤビーポンプ）とプランクトンネットを用いた採集手法を考案し、さらに詳細な動物相の解明を目指した。なお、洞窟内における動物群集の群集構造および生態分布を明らかにするため、動物の採集は、海底洞窟環境調査によって設定された4つの調査区ごとに実施し、出現の有無や個体数を記録した。

(4) 海底洞窟性動物の集団遺伝学的研究

洞内に生息する特徴的な大型ベントス（個体数が多い種や特定のマイクロハビタットに依存する種など）のうち、リュウグウモエビ科エビ類を対象にし、遺伝学的手法を用いた各種解析（島嶼間での遺伝的交流や系統類縁関係などに関する解析）や顕微鏡下における観察（卵サイズや幼生）を実施し、洞内に生息する大型ベントスの分散能力や個体群維持についての知見を得ることを試みた。

4. 研究成果

(1) 海底洞窟の動物相

本研究における海底洞窟調査によって、現在までに海綿動物類（海綿動物門）で少なくとも150種以上、貝類（軟体動物門）で2綱11目34科63属80種、十脚甲殻類（節足動物門）で24科58属81種、棘皮動物類（棘皮動物門）で5綱10目22科36属41種など、計9動物門から少なくとも375種の動物を採集した。これらの中には、本研究中に新種記載を行ったクラヤマテッポウエビ *Caligoneus cavernicola* Komai & Fujita, 2018, オクノスベスベオトヒメエビ *Odontozona okunoi* Saito and Fujita, 2018, シモジチヂミタナイス *Haimormus shimojiensis* Kakui & Fujita, 2018, ドウクツモザイククモヒトデ *Ophiozonella cavernalis* Okanishi & Y. Fujita, 2018, クニガミクモヒトデ *Ophiolepis cavitata* Okanishi & Y. Fujita, 2018, コンボウアワアハダクモヒトデ *Ophioconis claviculata* Okanishi & Fujita, 2018 や、その他多種の日本初記録種や希少種を含んでいた。また、未記載の種も多数得られており、今後、さらなる記載分類学的研究を推進する必要がある。

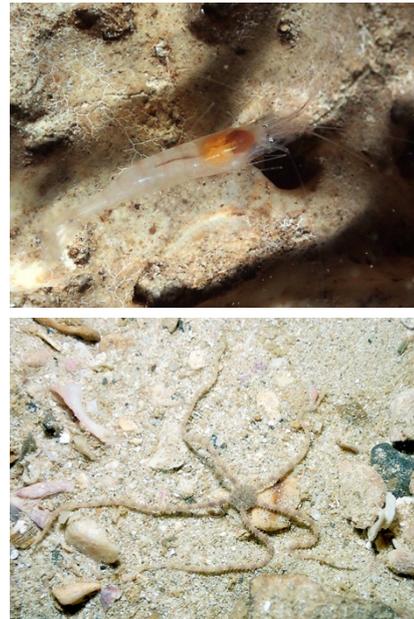


図2. 本研究中に海底洞窟から得られた新種動物（上、クラヤマテッポウエビ；下、ドウクツモザイククモヒトデ）

一方、本研究期間中に公開された「環境省版海洋生物レッドリスト（2017年3月公表）」においても、本研究の成果が活用され、琉球列島の海底洞窟に生息する十脚甲殻類のうち計16種〔絶滅危惧IA類（CR）および絶滅危惧IB類（EN）を4種含む〕が掲載された。

(2) 海底洞窟性動物群集の多様性と群集構造

本研究で得られた海底洞窟性動物には、典型的な暗所適応的形態を有する種（“洞窟性種”：眼が小さくなる、脚が細長くなる）や、そうした暗所適応的特徴を持たず、洞外にも生息する“偶来性（迷入性）”あるいは“夜行性（好暗性）”の種が含まれていた。これらの種の洞内における分布パターンは、洞口部と洞窟最奥部では明瞭に異なっており、さらに、洞窟内の微小環境（底質の状態、塩分・水温や光条件など）に強く影響を受けている可能性が示唆された。実際、本研究で調査した3箇所の海底洞窟の各調査区〔洞口部（zone 1）、本洞部（zone 2）、側洞部（zone 3）、最奥部（zone 4）〕における動物群集の種多様性は、洞口付近で高くなる傾向が認められた（図3）。また、各海底洞窟の調査区における自由性動物（巻貝類、十脚甲殻類、棘皮動物）群集の類似性も、塩分や底質の状態に強く影響を受けていることが明らかになった（図4）。今後、さらに調査や解析を進め、洞内環境と、動物相や動物群集構造との関係性を明らかにしたいと考えている。

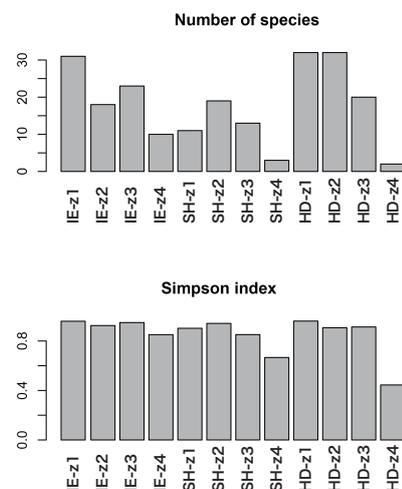


図3. 海底洞窟の各調査区における種多様性（IE, 無名洞；SH, 悪魔の館；HD, 宜名真海底鍾乳洞；z1-z4, zone 1-4）

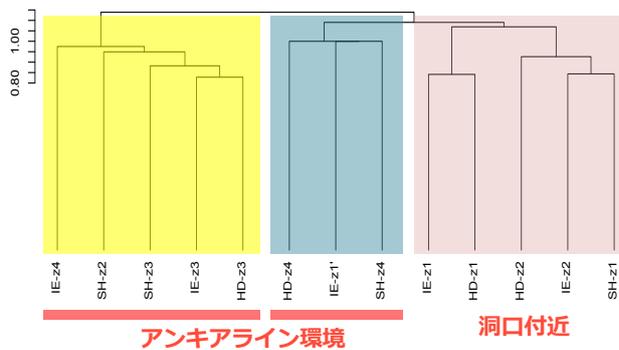


図 4. 海底洞窟の各調査区における動物群集の類似度 (Ward 法) (IE, 無名洞; SH, 悪魔の館; HD, 宜名真海底鍾乳洞; z1-z4, zone 1-4)

が、個体数が容易に集まるリュウグウモエビ *Parhippolyte misticia* (J. Clark, 1989) を用いて MIG-seq (multiplexed ISSR genotyping by sequencing) 解析を行ったところ、3 箇所の海底洞窟集団の間で有意な遺伝的分化および遺伝子流動に顕著な方向性は見られないことが明らかとなった。今後、他種においても同様の解析を進め、これら動物群集の成立機構と個体群維持機構について考察したいと考えている。

以上のように、本研究によって、琉球列島の海底洞窟性動物群集の概要が明らかになりつつある。本研究では、375 種に及ぶ動物種を記録したが、多様性評価解析を行ったところ、いずれの海底洞窟においても、種数が頭打ちになっておらず、今後さらに調査を行えば、さらに新しい種 (海底洞窟環境における未記録種。必ずしも未記載種とは限らない) の発見が期待されることが示唆されている (図 5)。

琉球列島の海底洞窟群は、国外の著名な海底洞窟群 (例えばカリブ海沿岸や地中海沿岸の海底洞窟群) に比べ、洞窟規模が小さなものが多く、世界的にも知名度が低いのが現状である。しかし、琉球列島の海底洞窟群は、分類学、生態学、分子遺伝学、洞窟学・サンゴ礁地形学分野における研究対象としてのポテンシャルに優れており、また、琉球列島の洞窟規模が小さいことは、安全性や利便性の面で優れており、野外調査を軸とした様々な研究を比較的容易に行うことができると考えることもできる。今後、国内外の研究者らと協働することで、さらに当該研究を進めていきたい。

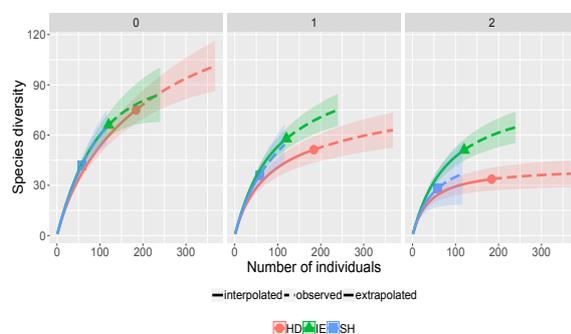


図 5. 3 つの海底洞窟における多様度指数の希釈化曲線 (IE, 無名洞; SH, 悪魔の館; HD, 宜名真海底鍾乳洞;)

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 25 件) *うち主要なもの 10 件を以下に示す

- ① Okanishi, M., & Fujita, Y., 2019. A comprehensive taxonomic list of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from submarine caves of the Ryukyu Islands, southwestern Japan, with a description of a rare species, *Dougaloplus echinatus* (Amphiuridae). *Zootaxa*, 4571: 73-98.
- ② Osawa, M., & Fujita, Y., 2019. Submarine cave hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguroidea) from three islands of the Ryukyu Islands, southwestern Japan. *Zootaxa*, 4560: 463-482.
- ③ 藤田喜久, 2019. 琉球列島の海底洞窟における十脚目甲殻類相と洞内環境との関連について. *タクサ*, 46: 3-12. https://doi.org/10.19004/taxa.46.0_3
- ④ 井口亮・水山克・頼末武史・藤田喜久, 2019. 遺伝子解析による琉球列島の海底洞窟生物群集の多様性と集団形成・維持機構に関する研究の現状と今後の課題. *タクサ*, 46: 28-33. https://doi.org/10.19004/taxa.46.0_28

- ⑤Kakui, K., & Fujita, Y., 2018. *Haimormus shimojiensis*, a new genus and species of Pseudozeuxidae (Crustacea: Tanaidacea) from a submarine limestone cave in Northwestern Pacific. PeerJ, 6:e4720; DOI 10.7717/peerj.4720
- ⑥Okanishi, M., & Fujita, Y., 2018. A new species of *Ophioconis* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Ryukyu Islands, southwestern Japan. Proceedings of the Biological Society of Washington, 131: 163-174v
- ⑦Saito, T., & Fujita, Y., 2018. A new species of the stenopodidean shrimp genus *Odontozona* Holthuis, 1946 (Crustacea: Decapoda: Stenopodidea: Stenopodidae) from the Ryukyu Islands, Indo-West Pacific. Zootaxa, 4450: 458-472.
- ⑧Okanishi, M., & Fujita, Y., 2018. First finding of anchialine and submarine cave dwelling brittle stars from the Pacific Ocean, with descriptions of new species of *Ophiolepis* and *Ophiozonella* (Echinodermata: Ophiuroidea: Amphilepidida). Zootaxa, 4377: 1-20.
- ⑨Komai, T., & Fujita, Y., 2018. A new genus and new species of alpheid shrimp from a marine cave in the Ryukyu Islands, Japan, with additional record of *Salmoneus antricola* Komai, Yamada & Yunokawa, 2015 (Crustacea: Decapoda: Caridea). Zootaxa, 4369: 575-586.
- ⑩Shimomura, M., & Fujita, Y., 2017. *Halosbaena okinawaensis*, a new species of Thermosbaenacea (Crustacea) from submarine cave on Okinawa Island, Ryukyu Islands, southwestern Japan. Zootaxa, 4317: 155-164.

〔学会発表〕（計 12 件）＊うち主要なもの 5 件を以下に示す

- ①藤田喜久・岡西政典・水山克・下村通蒼・伊勢優史・井口亮, 2018. 琉球列島の海底洞窟における動物相と洞内における生態分布. 日本サンゴ礁学会, 第 21 回大会. 琉球大学. 2018 年 11 月 22-25 日.
- ②下村通蒼・藤田喜久, 2018. 南西諸島の海底洞窟より採集されたアミ目（フクロエビ上目）. 日本動物分類学会, 第 54 回大会. 鹿児島大学. 2018 年 6 月 9-10 日.
- ③岡西政典・藤田喜久, 2018. 海底洞窟に生息するクモヒトデ類について. 沖縄生物学会, 第 55 回大会. 沖縄県立芸術大学. 2018 年 5 月 19 日.
- ④水山克・久保弘文・伊勢優史・藤田喜久, 2018. 琉球列島における海中洞窟の貝類相. 沖縄生物学会, 第 55 回大会. 沖縄県立芸術大学. 2018 年 5 月 19 日.
- ⑤伊勢優史・水山克・泉貴人・藤田喜久, 2017. 琉球列島の海底洞窟に生息する Placospongia 属カイメン類（尋常海綿綱：穿孔海綿目：Placospongiidae 科）. 日本動物学会, 第 88 回大会. 富山県民会館. 2017 年 9 月 21-23 日.

〔図書〕（計 0 件）

〔産業財産権〕

- 出願状況（計 0 件）
○取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ等：無し

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：成瀬 貫
ローマ字氏名：Tohru Naruse
所属研究機関名：琉球大学
部局名：熱帯生物圏研究センター
職名：准教授
研究者番号（8 桁）：30398309

研究分担者氏名：井口 亮
ローマ字氏名：Akira Iguchi
所属研究機関名：国立研究開発法人産業技術総合研究所
部局名：地質調査総合センター
職名：主任研究員
研究者番号（8桁）：50547502

(2)研究協力者

研究協力者氏名：下村 通誉
ローマ字氏名：Mitchitaka Shimomura
京都大学フィールド科学教育研究センター瀬戸臨海実験所

研究協力者氏名：伊勢 優史
ローマ字氏名：Yuji Ise
マレーシア科学大学

研究協力者氏名：菅 浩伸
ローマ字氏名：Hironobu Kan
九州大学・共創学部/九州大学大学院 地球社会統合科学府

研究協力者氏名：岡西 政典
ローマ字氏名：Masanori Okanishi
東京大学大学院・理学系研究科・附属臨海実験所

研究協力者氏名：水山 克
ローマ字氏名：Masaru Mizuyama
琉球大学大学院・理工学研究科

研究協力者氏名：久保 弘文
ローマ字氏名：Hirofumi Kubo
沖縄県海洋深層水研究所

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。