

令和元年5月31日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15H04412

研究課題名(和文) 深海化学合成系における腹足類の進化・適応と分散

研究課題名(英文) Biogeography and evolution of gastropods in deep-sea chemosynthetic environments

研究代表者

狩野 泰則 (Kano, Yasunori)

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号：20381056

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,600,000円

研究成果の概要(和文)：熱水・冷湧水や鯨骨・沈木周辺堆積物を含む深海化学合成生物群集の諸系統がいつどのような環境から化学合成系に進出したのか、異なる環境への進出を容易にする特性はなにか？本研究では、軟体動物門腹足綱の複数系統について、深海、干潟の嫌気環境および様々な好気環境の種を含めた網羅的な種間系統樹を作成、形態比較に基づく分類学的検討ならびに化石記録と幼生生態の詳細な検討とあわせて、各環境への進出の絶対年代とルートに関しての傾向とその放散の要因を探究した。その結果、個体発生様式の差異、すなわちプランクトン食幼生期における表層分散の有無が、進化スケールにおける新規環境進出に影響を与えている可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

学術的意義：深海における生物群集の成立と維持機構、種超階級から個体群レベルでの多様性、個体群間の移動、幼生の生活史など、海洋生命系の理解に関する基礎知識を得た。ことに、深海熱水噴出域に生息する固有種の一部が幼生として表層まで遊泳し、長距離分散することを明らかにした点は重要である。これは熱水噴出域と光合成環境の物質循環にも新たな視点を加えるものと考えられる。

社会的意義：熱水噴出域周辺のレアメタル鉱床開発にあたっては、特異な生態系を保全するため、そこにすむ生物の多様性や生態を詳しく知る必要がある。温泉間の幼生分散をより詳細に把握することで、環境影響を最小限に抑えた鉱床開発が可能となるかもしれない。

研究成果の概要(英文)：Benthic invertebrates at deep-sea hydrothermal vents, cold seeps and organic falls have attracted considerable attention regarding their spatiotemporal distributions, colonization pathways and geological origins, as well as morphological, ecological, and physiological adaptation. We reconstructed molecular phylogenies for several gastropod clades with vent and seep taxa, revisited their morphological and taxonomic diversities both recent and in the past, and investigated their early ontogeny and dispersal capabilities of swimming larvae. High genetic connectivity among habitats, seen in some lineages, probably has resulted from vertical migration of hatched larvae to the photic zone, where high phytoplankton biomass and strong currents enable their growth and long distance dispersal over many months. We suggest that the vertical migration has played a significant role not only in the life history trajectories of individuals but also in their evolutionary habitat shifts.

研究分野：海洋生物学

キーワード：化学合成群集 分子系統樹 生物地理 深海 幼生 比較解剖 化石 古生態

1. 研究開始当初の背景

深海熱水噴出口周辺では、硫黄酸化細菌やメタン酸化細菌が有機物あるいは生体物質を合成し、栄養面で光合成に依存しない特異な生態系を形成している。ハオリムシ類など内部共生細菌をもつ種のほか、自由生活細菌を摂食する動物も多い。また、含メタン冷湧水域・海底のクジラ骨や沈木周辺の堆積物など、深海の様々な還元環境からも熱水と同種もしくは近縁な種が発見されており、これら環境への進出・進化的放散の方向性や年代について活発な議論が行われてきた。

深海化学合成群集の動物種の多くは、固有の属や科、あるいは目などの上位分類群に分類される。そのため、光合成に依存しない深海化学合成系は、古生代以降の全地球的絶滅事変にも影響を受けなかった「系統の避難所」という考えがあった。しかし、近年の化石記録の検討によれば、現生化学合成系動物の多くは、前期白亜紀以降に現れた比較的新しい分類群であるという。二枚貝や甲殻類、ハオリムシ類の分子データに基づく分岐年代推定でも、同じく白亜紀から新生代の起源が推定されている。

また、熱水に生息する分類群は、他の深海化学合成環境に比べ特に派生的で、新しい種からなるとされる。シンカイヒバリガイ類の例では、浅海の祖先種が沈木環境を経て冷湧水・熱水に進出したとの結果が示されている。ハオリムシ類やシロウリガイ類も、同様に鯨骨や冷湧水を経て熱水進出したとされる。更に、多数の現生熱水種のミトコンドリア COI 塩基配列を検討した最新の論文によれば、深海熱水環境への進出は、実はその殆どが新生代の全球的温暖化極大と深海無酸素事変 (PETM) 以降のイベントであるという。しかしながら、これら既往研究の示す結果がどの程度に普遍的な事実なのか、あるいはどの程度の確度で信頼できるのかについては、よく分からない。

2. 研究の目的

熱水・冷湧水や鯨骨・沈木周辺堆積物を含む化学合成生物群集は、近年の深海生物研究の中心的存在である。しかし、少数の分類群を除き、これらの動物がいつどのような環境から化学合成系に進出したのか、現生型の深海化学合成群集がどの地質時代に成立したのかはよく分かっていない。本研究では、軟体動物門腹足綱の複数系統について、深海、干潟の嫌気環境および様々な好気環境の種を含めた網羅的な種間系統樹を作成し、化石記録と幼生生態の詳細な検討とあわせて、各環境への進出の絶対年代とルートに関する傾向とその放散の要因を探った。

3. 研究の方法

熱水噴出口・冷湧水域・鯨骨・沈木などの深海化学合成系、また深海・浅海の好気環境より得た腹足類標本について、形態による同定と分類を行った。6つの単系統群 (ネオンファルス上目・オトヒメガサ上科・ハウシュエビス上科・ユキスズメ科・ハイカブリニナ科・ミジンハグルマ科) に属する種を中心に、ミトコンドリア・核遺伝子の塩基配列を決定、系統樹を構築する。化石試料検討のもと分岐年代推定を行い、深海化学合成群集の出現年代および放散のルートについて検証した。さらに、熱水種とその近縁種について、幼生飼育と集団遺伝解析、殻体の酸素同位体比分析による初期生活史の解明を行い、各系統における放散の歴史の差を考察した。手法および主な担当者は下記の通り。

(1) 現生種標本の採集 (狩野・佐々木・後藤・福森・高野): 干潟・マングローブ域を含む浅海の還元環境や好気環境、沈木などの深海遺骸群集について、国内外での調査により追加試料の収集を行った。新青丸による東北沖航海参加、南西諸島での潮間帯採集等を実施。

(2) 現生種の形態解析と記載 (佐々木・狩野・福森・高野): 貝殻、歯舌などの硬組織を走査型電顕により観察した。軟体内部構造は組織切片法により検討。微小試料は樹脂包埋し薄切・観察。連続切片あるいはCTスキャンデータから Amira を用いた立体構築を行った。

(3) 分子系統解析(狩野・後藤・福森・高野): 研究協力者ならびに技術補佐員の助力のもと、ミトコンドリアおよび核の遺伝子配列より合計約4–6 kbpの配列を決定し系統構築した。また、下記化石試料再検討の結果を含めベイズ法による分岐年代推定を実施、祖先種の生息環境と形態形質を最尤復元した。

(4) 化石試料収集と形態解析(ジェンキンス・狩野): これまでにジェンキンスが国内外で得た化学合成群集化石の試料について、原殻や殻結晶構造など保存性の高い形態形質に注目して形態の再検討・記載を行った。文献上の化石種について検討し、必要に応じて各国博物館の元試料を再調査した。

(5) 初期生活史の解明(狩野・矢萩): ユキスズメ科の諸種について、幼生飼育と集団遺伝解析、殻体の酸素同位体比・元素分析による初期生活史の解明を行った。

4. 研究成果

上記の検討により得た成果を、2019年5月末日時点で32編の査読つき論文として公表している。特に、発生初期の生息環境復元に関して、ミョウジンシンカイフネアマガイの浮遊幼生飼育実施結果を *Ecology* 誌にて公表したほか、深海熱水性貝類の幼生殻について、原殻安定同位体比と微量元素解析の手法をいずれも世界で始めて確立し、浮遊幼生期の多角的な生活史復元に成功した。後者については、国内外の学会等で発表し、論文化に向けて現在鋭意準備中である。熱水性貝類のプランクトン食幼生は、多くが表層まで上昇遊泳し長距離分散すると考えられるが、これは同発生様式が卓越する系統において進化的放散が顕著である傾向を説明する可能性がある。

また、深海性腹足類の上位系統・種内の集団解析についても、それぞれ複数の原著論文として公表した。異鰓亜綱については、学術振興会特別研究員制度によりドイツの共同研究者を受け入れ、試料の収集と形態・分子系統解析を大きく進めることができた。また、干潟・マングローブ域を含む浅海の還元環境や好気環境に生息する種を採集するため、国内外での野外調査を行ったほか、深海遺骸群集に関連して東北沖での漸深海トロール調査を継続、大きな成果を得た。化石試料の収集と形態解析も順調に進めることができ、学会大会ほかにおいて発表を行ったうえ、複数の論文として出版した。形態解析の面では、軟体部の三次元的把握に関する手法開発と測定を行い、ハイカプリニナ類、アルピンガイが他の腹足類より胃が小さくなっていること、スケーリーフットでは食道腺が大きくなっていることを、体積の定量化で実証した。

上記により得られた試料ならびに解析データは、平成30年度からの基盤研究(B)課題「深海ベントスの分布と幼生生態：化学合成群集と海溝最深部動物相の進化を探る」においても継続して活用する。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計32件)

01. Fukumori, H., T. Yahagi, A. Warén & Y. Kano. 2019. Amended generic classification of the marine gastropod family Phenacolepadidae: transitions from snails to limpets and shallow-water to deep-sea hydrothermal vents and cold seeps. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185: 636–655. 査読あり. DOI: 10.1093/zoolinnean/zly078
02. Cunha, T.J., S. Lemer, P. Bouchet, Y. Kano & G. Giribet. 2019. Putting keyhole limpets on the map: phylogeny and biogeography of the globally distributed marine family Fissurellidae (Vetigastropoda, Mollusca). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 135: 249–269. 査読あり. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.02.008
03. Yahagi, T., H. Fukumori, A. Warén & Y. Kano. 2019. Population connectivity of hydrothermal-vent limpets along the northern Mid-Atlantic Ridge (Gastropoda: Neritimorpha: Phenacolepadidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99: 179–185. 査読あり. DOI: 10.1017/S0025315417001898

04. Chaban, E., Y. Kano, H. Fukumori, & A. Chernyshev. 2018. Deep-sea gastropods of the family Ringiculidae (Gastropoda, Heterobranchia) from the Sea of Okhotsk, Kuril–Kamchatka Trench, and adjacent waters with the description of three new species. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 154: 197–213. 査読あり. DOI:10.1016/j.dsr2.2017.11.008
05. Fukumori, H., K. Hasegawa & Y. Kano. 2018. Abyssal gastropods in the Sea of Okhotsk (Vetigastropoda and Caenogastropoda). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 154: 187–196. 査読あり. DOI:10.1016/j.dsr2.2017.09.013
06. Goto, R., H. Fukumori, Y. Kano & M. Kato. 2018. Evolutionary gain of red blood cells in a commensal bivalve (Galeommatoidea) as an adaptation to a hypoxic shrimp burrow. *Biological Journal of the Linnean Society*, 125: 368–376. 査読あり. DOI:10.1093/biolinnean/bly104
07. Jenkins, R.G., A. Kaim, Y. Hikida & S. Kiel. 2018. Four new species of the Jurassic to Cretaceous seep-restricted bivalve *Caspiconcha* and implications for the history of chemosynthetic communities. *Journal of Paleontology*, 92: 596–610. 査読あり. DOI:10.1017/jpa.2018.7
08. Jenkins, R.G., A. Kaim, K. Amano, K. Sakurai & K. Matsubara. 2018. A new Miocene whale-fall community dominated by bathymodiolin mussel *Adipicola* from Hobetsu area, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 22: 105–111. 査読あり. DOI:10.2517/2017PR0006
09. Miyajima, Y., Y. Watanabe, R.G. Jenkins, A. Goto & T. Hasegawa. 2018. Diffusive methane seepage in ancient deposits-examples from the Neogene Shin'etsu sedimentary basin, Central Japan. *Journal of Sedimentary Research*, 88: 449–466. 査読あり. DOI:10.2110/jsr.2018.23
10. Amano, K., R.G. Jenkins & H. Kurita. 2018. New and Mesozoic-relict mollusks from Paleocene wood-fall communities in Urahoro Town, eastern Hokkaido, northern Japan. *Journal of Paleontology*, 92: 634–647. 査読あり. DOI:10.1017/jpa.2017.137
11. Ogura, T., H.K. Watanabe, C. Chen, T. Sasaki, S. Kojima, J. Ishibashi & K. Fujikura. 2018. Population history of deep-sea vent and seep *Provanna* snails (Mollusca: Abysochrysoidea) in the northwestern Pacific. *PeerJ*, 6: e5673. 査読あり. DOI:10.7717/peerj.5673
12. Bouchet, P., J.-P. Rocroi, B. Hausdorf, A. Kaim, Y. Kano, A. Nützel, P. Parkhaev, M. Schrödl & E. Strong. 2017. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod families. *Malacologia*, 61: 1–526. 査読あり. DOI: 10.4002/040.061.0201
13. Yahagi, T., H.K. Watanabe, S. Kojima & Y. Kano. 2017. Larval connectivity between deep-sea hydrothermal vents via surface waters. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, 98: 231–235. 査読あり. DOI:10.1002/bes2.1324
14. Yahagi, T., H.K. Watanabe, S. Kojima & Y. Kano. 2017. Do larvae from deep-sea hydrothermal vents disperse in surface waters? *Ecology*, 98: 1524–1534. 査読あり. DOI:10.1002/ecy.1800
15. Criscione, F., W.F. Ponder, F. Köhler, T. Takano & Y. Kano. 2017. A molecular phylogeny of Rissoidae (Caenogastropoda: Rissooidea) allows testing the diagnostic utility of morphological traits. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179: 23–40. 査読あり. DOI:10.1111/zoj.12447
16. Jenkins, R.G., T. Hasegawa, J.W. Haggart, A.S. Goto, Y. Iwase & C. Nakase. 2017. Cool eastern rim of the North Pacific during Late Cretaceous time: a seep-carbonate paleothermometry from the Nanaimo Group, British Columbia, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487: 407–415. 査読あり. DOI:10.1016/j.palaeo.2017.09.027
17. Jenkins, R.G., A. Kaim, K. Sato, K. Moriya, Y. Hikida & R. Hirayama. 2017. Discovery of chemosynthesis-based association on the Cretaceous basal leatherback sea turtle from Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62: 683–690. 査読あり. DOI:10.4202/app.00405.2017
18. Kano, Y., T. Takano, E. Schwabe & A. Warén. 2016. Phylogenetic position and systematics of the wood-associate limpet genus *Caymanabyssia* and implications for ecological radiation into deep-sea organic substrates by lepetelloid gastropods. *Marine Ecology*, 37: 1116–1130. 査読あり. DOI:10.1111/maec.12376
19. Uribe, J.E., D. Colgan, L.R. Castro, Y. Kano & R. Zardoya. 2016. Phylogenetic relationships among superfamilies of Neritimorpha (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 104: 21–31. 査読あり. DOI:10.1016/j.ympev.2016.07.021

20. Kano, Y., B. Brenzinger, A. Nützel, N.G. Wilson & M. Schrödl. 2016. Ringiculid bubble snails recovered as the sister group to sea slugs (Nudipleura). *Scientific Reports*, 6: 30908. 査読あり. DOI:10.1038/srep30908
21. Uribe, J.E., Y. Kano, J. Templado & R. Zardoya. 2016. Mitogenomics of Vetigastropoda: insights into the evolution of pallial symmetry. *Zoologica Scripta*, 45: 145–159. 査読あり. DOI:10.1111/zsc.12146
22. Hryniewicz, K., M.A. Bitner, E. Durska, J. Hagström, H.A. Hjálmsdóttir, R.G. Jenkins, C.T.S. Little, Y. Miyajima, H.A. Nakrem & A. Kaim. 2016. Paleocene methane seep and wood-fall marine environments from Spitsbergen, Svalbard. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 462: 41–56. 査読あり. DOI:10.1016/j.palaeo.2016.08.037
23. Sasaki, T., T. Ogura, H. Watanabe & K. Fujikura. 2016. Four new species of *Provanna* (Gastropoda: Provannidae) from vents and seeps off Nansei-shoto area, southwestern Japan. *Venus*, 74: 1–17. 査読あり. DOI:10.18941/venus.74.1-2_1

〔学会発表〕(計 70 件)

01. Yasunori Kano. 2018. Larval ecology matters: macroevolution and spatiotemporal distributions of neritimorph gastropods. New perspectives on evolution in molluscs: 125th Annual Meeting of the Malacological Society of London. Natural History Museum, London.
02. 關明日香・ジェンキンスロバート. 2018. 金沢市南部の下部更新統大桑層から産出した浅海性鯨骨群集. 日本古生物学会第 167 回例会, 松山市.
03. Bastian Brenzinger, Tímea P. Neusser, Michael Schrödl and Yasunori Kano. 2017. Characterization of a new heterobranch superfamily (Gastropoda). The 4th International Congress on Invertebrate Morphology, Moscow State University, Moscow, Russia.
04. 矢萩拓也・樋口富彦・白井厚太郎・渡部裕美・Anders Warén・小島茂明・狩野泰則. 2017. 深海熱水噴出域固有動物の海洋表層分散. JpGU-AGU Joint Meeting 2017, 幕張メッセ, 千葉市.
05. Takenori Sasaki, Yu Maekawa, Yusuke Takeda, Maki Atsushiba, Chong Chen, Koji Noshita, Kentaro Uesugi and Masato Hoshino. 2017. 3D visualization of calcified and non-calcified molluscan tissues. Biomin XIV 14th International Symposium on biomineralization. Tsukuba International Congress Center, Tsukuba.
06. Robert G. Jenkins and Andrzej Kaim. 2017. Chemosynthetic community on Cretaceous marine reptile falls. 6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems. Woods Hole, Massachusetts, USA.
07. 狩野泰則. 2016. 貝類を通して生命現象に迫る 4:生活史. 日本生態学会第 63 回全国大会自由集会, 仙台国際センター, 仙台市.

〔図書〕(計 2 件)

01. Sasaki, T., Y. Maekawa, Y. Takeda, M. Atsushiba, C. Chen, K. Noshita, K. Uesugi & M. Hoshino. 2018. 3D visualization of calcified and non-calcified molluscan tissues using computed tomography. *In: Biomineralization — From Molecular and Nano-structural Analyses to Environmental Science* (K. Endo, T. Kogure & H. Nagasawa, eds.), p. 83–93. Springer, Tokyo. DOI:10.1007/978-981-13-1002-7_9
02. Hidaka, H., T. Ogura, H. Watanabe, Y. Kano & S. Kojima. 2015. Population history of a hydrothermal vent-endemic gastropod *Alviniconcha hessleri* in the Mariana Trough. *In: Subseafloor Biosphere Linked to Global Hydrothermal Systems; TAIGA Concept* (J. Ishibashi, K. Okino & M. Sunamura, eds.), p. 325–333. Springer, Tokyo. DOI:10.1007/978-4-431-54865-2_26

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.ecosystem.aori.u-tokyo.ac.jp/benthos/yasunorikano/home.html>

http://www.um.u-tokyo.ac.jp/people/faculty_sasaki.html

<http://www.geobiology.jp>

<https://sites.google.com/site/gotoryutaro/home>

6 . 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名： 佐々木 猛智

ローマ字氏名： Takenori Sasaki

所属研究機関名： 東京大学

部局名： 総合研究博物館

職名： 准教授

研究者番号(8桁)： 70313195

研究分担者氏名： ジェンキンス ロバート

ローマ字氏名： Robert G. Jenkins

所属研究機関名： 金沢大学

部局名： 自然システム学系

職名： 助教

研究者番号(8桁)： 10451824

研究分担者氏名： 後藤 龍太郎

ローマ字氏名： Ryutaro Goto

所属研究機関名： 京都大学

部局名： フィールド科学教育研究センター

職名： 助教

研究者番号(8桁)： 50725265

(2) 研究協力者

研究協力者氏名： 福森 啓晶

ローマ字氏名： Hiroaki Fukumori

研究協力者氏名： 高野 剛史

ローマ字氏名： Tsuyoshi Takano

研究協力者氏名： 矢萩 拓也

ローマ字氏名： Takuya Yahagi

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。