

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009 年度～2011 年度

課題番号：21770088

研究課題名（和文） 深海化学合成系における腹足類の起源と進化

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

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

研究成果の概要（和文）：深海の熱水噴出孔・冷湧水域の化学合成群集，クジラ骨・沈木などの生物遺骸群集に生息する腹足綱貝類の 6 系統（ユキスズメ科・ネオンファルス上目・ハウシユエビス上科・ワダツミシロガサ上科・ワタゾコニナ上科・ミジンハグルマ科）について，DNA 塩基配列の比較に基づく分子系統樹を構築した．その結果，深海の化学合成生物群集がこれまでの一般的認識より開放的な系である可能性が示された．

研究成果の概要（英文）：Molecular phylogenetic trees were reconstructed for six gastropod lineages to reveal the evolutionary relationships among various chemosynthetically nourished deep-sea habitats, including the hydrothermal vent, cold seep and whale carcass as well as other biogenic substrates. Each study clade (Phenacolepadidae, Neomphaloidea, Lepetelloidea, Seguenzioidea, Abysochrysoidea and Orbitestellidae s.l.) apparently has diverged through frequent and complex habitat shifts, suggesting that vents and seeps are less specialized ecosystems than previously thought.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2010 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学，生物多様性・分類

キーワード：深海化学合成群集，腹足類，分類学，分子系統，適応放散，軟体動物，沈木，単板類

1. 研究開始当初の背景

1970 年代の末，東太平洋の熱水噴出孔周辺からシロウリガイなどの特異な動物群が見つかって以来，冷湧水域やクジラ骨・沈木周辺堆積物を含む深海の化学合成生物群集が

注目を集めてきた．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．これら

動物種の8割以上は熱水環境の固有種であるが、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においても熱水と同種もしくは近縁な種が発見され、あわせて活発な進化学研究の対象となっている (e.g. Van Dover et al. 2002; Warén et al. 2003; Rouse et al. 2004).

深海化学合成系の動物種の多くは、固有の属や科、あるいは目などの上位分類群に分類され、古生代からの「生きて化石」とされるネオンファルス類笠貝なども見つかっている。このため、深海の化学合成系は、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」であるという考えがある (McLean 1982; Tunnicliffe 1992)。しかしながら、近年の化石記録の蓄積により、現生化学合成系動物の多くは、中生代中期 (約1億5千万年前) 以降に現れた比較的新しい分類群であることが分かってきた (e.g. Kiel & Little 2006)。ハオリムシ・シロウリガイ類の分子データに基づく分岐年代推定でも、同じく中生代後期-新生代の起源が推定されている (Little & Vrijenhoek 2003)。

それでは、熱水を代表とする深海化学合成系の動物種は、いかなるルートを経て現在の環境に進出したのであろうか? シンカイヒバリガイ類における分子系統研究では、浅海の祖先種が、沈木をステップとして熱水や冷湧水に進出したことが分かっている (Distel et al. 2000; Lorion et al. 2008)。また、ハオリムシも同様にクジラ骨や冷湧水を経て熱水に進出したとされる (Rouse et al. 2004)。しかしながら、深海化学合成群集の大多数の分類群については未だ信頼性の高い系統樹が示されておらず、それらが化学合成系外のどのような環境から、どのようなルートを経て現在の生息環境に進出してきたのか不明である。よって、深海化学合成群集の成立について、十分な知見が集積されているとは言えない状況にある。

系統解析研究を行う上での障壁は、潜水艇による研究が盛んな熱水域や冷湧水域のサンプル入手ではなく、むしろ漁網などにより採集が比較的容易であるはずの沈木・クジラ骨の種について、一般に分子解析用標本の蓄積が少ないことにある。後者の環境では、多様性研究が進んでおらず、未記載種も極めて多い。さらには、小型無脊椎動物全般において、そもそも好気的な環境にすむ種について

の自然史ならびに系統に関する知見が乏しいため、化学合成系の分類群に対して適切な比較対照 (姉妹群) を設定できず、従って放散のルートや年代の推定が不正確になっている。

2. 研究の目的

本研究では、炭酸カルシウムからなる外骨格が化石記録に残りやすい軟体動物腹足綱より、熱水の種を含む系統 (ユキスズメ科・ネオンファルス上目・ハウシュエビス上科・ワダツミシロガサ上科・ワタゾコニナ上科・ミジンハグルマ科など) を選出し、冷湧水・クジラ骨・沈木、さらには深海・浅海の好気的環境に生息する近縁種を多数含めた、詳細な分子系統解析を行う。そして、化石記録との対比のもと、深海化学合成群集の系統的原始性、その起源および放散のルートについて検証する。またこれに加え、同様に熱水を含めた深海環境に生息する軟体動物門の「生きて化石」である単板綱貝類が、どのように現在の多様性を獲得したかについても分子系統解析をもとに明らかにし、腹足綱における進化傾向と比較する。

本研究計画は、複数の単系統群を対象としている点、また深海化学合成群集の種だけでなく、あらゆる海洋環境から近縁種を探索し、系統解析の対象に含める点で独創的であると考えられる。計画の遂行にあたっては、深海化学合成群集の腹足類研究における第一人者である Anders Warén 博士 (スウェーデン国立自然史博物館)、海洋の軟体動物多様性についての第一人者 Philippe Bouchet 博士 (パリ国立自然史博物館) より、全面的な協力を受ける。

なお申請者は、研究課題「貝類における還元環境への進出と適応に関する進化学的研究」に対し平成15年度学振特別研究員奨励費の交付を受け、これによりユキスズメ科の進化について検討した。その結果、同科が (1) 熱水・冷湧水・沈木ならびに潮間帯干潟の転石下など多様な環境に生息すること、(2) 赤血球の獲得など還元環境への顕著な適応を示すこと (Kano & Haga 2011)、(3) 深海の種群が非単系統群であり、広義の深海化学合成系への進出は最低4回起きたこと、また (4) 熱水へは新生代初期に進出したことを見出した。

この結果は、深海の化学合成生物群集が、これまでの一般的認識より開放的な系である可能性を示している点で画期的であり、海洋生態系の成立や歴史的変遷を議論する上で重要な知見となろう。しかし、申請者の異動に伴い、第2年度以降の奨励費交付が継続されなかった為、分子系統樹など核心部分のデータ充実度がやや低く、未発表のままであり、他の系統群とともに、信頼性の高い種間系統樹を構築し、原著論文を公表する必要がある。

3. 研究の方法

研究手順は以下の通り。(1) 熱水噴出口・冷湧水域・クジラ骨・沈木などの深海化学合成系、また深海・浅海の一般的環境より得られた腹足綱の標本について、形態による同定を行う。(2) 同定結果に基づき、主に6つの単系統群(ユキスズメ科・ネオンファルス上目・ハウシュエビス上科・ワダツミシロガサ上科・ワタゾコニナ上科・ミジンハグルマ科)に属する種についてミトコンドリアおよび核遺伝子の塩基配列を決定、系統樹を構築する。(3) 各単系統群の系統樹を化石記録と対比し、深海化学合成群集の系統的原始性、その起源および放散のルートについて検証する。

ユキスズメ科について、未だ解析を行っていない11種の塩基配列を各4 kbp(COI, 12S, 16S, 28S)決定する。これまでに集積した配列情報と合わせ、ベイズ法ならびに最尤法による系統樹を構築、化石記録を参照して各分岐の年代を推定する。また、これと並行してネオンファルス上目、ワダツミシロガサ上科およびハウシュエビス上科の分子系統解析を進める。「生きた化石」ネオンファルス上目の塩基配列データは今のところ各種1 kbp程しかなく、樹形の信頼性は十分でない。そこで、研究協力者(1名×30日)の助力のもと、12S, 16S, 28Sの各遺伝子配列約2.5 kbpを追加し、より信頼性の高い系統樹を構築する。ハウシュエビス上科の分子系統解析は、申請者の研究室に所属する藤井美幸氏が、修士論文の課題としてこれにあたる。同上科の約30種については既にCOI, 16S, 28S, Histone H3の各遺伝子(計約3 kbp)を解析済みであるが、更に50-70種を追加し、すべての現生属を含めた網羅的な系統樹とする。

なお、解析標本選出のため同年度の前半にパリ博物館を訪問し、貸与を受ける。好気環境の浅海種については、南西諸島にて採集を行う。ワダツミシロガサ上科・ワタゾコニナ上科・ミジンハグルマ科については、COI, 16S, 18S, 28S, Histone H3の各遺伝子から適切な複数遺伝子を選出し解析する。なお、ワダツミシロガサ上科についてはJenna Judge氏(カリフォルニア大学バークレイ校)、ワタゾコニナ上科についてはShannon Johnson博士(モンレーベイ水族館)との共同研究として解析を行う。

諸外国における調査では、標本の採集および持ち出しに関する規則を遵守し、当該国の関係省庁から許可書類の交付を受ける必要がある。現在手元にある腹足類標本は、いずれも適切な許可のもと採集・借用し、国内に持ち込んだものである。本研究実施期間中の標本入手にあたって関係する諸規則を遵守する。

4. 研究成果

平成21年度の実施内容は下記の通りである。1) ネオンファルス上目の諸種について、16S, 28S rRNAの遺伝子配列計約3 kbpを追加し解析した結果、同上目の分岐はジュラ紀以前と熱水系の動物としては極めて古いことが示唆された。2) ハウシュエビス上科の分子系統解析について、宮崎大学農学研究科の藤井美幸氏が修士論文の課題としてこれにあたった。約50種について解析した結果、サメの卵中にすむウロダマヤドリ類が本上科に含まれることが判明した。同類は笠型の殻から螺旋を再進化させた唯一の腹足類であると考えられていたが、本成果よりこの説が誤りであることが分かった。3) 西太平洋で初の単板綱の種を得、分子系統解析した結果、同綱の現生種は(熱水性の種を含め)ごく新しい起源を持つことが判明した。4) ハワイ島および沖縄本島において野外調査を行い、浅海の嫌気環境の種および比較用標本を採集した。5) 宮崎大学農学研究科の福森啓晶氏と共にベルリン・ミュンヘン・ジュネーブの博物館を訪問し、模式標本調査を行い、また分子解析用標本の貸与を受けた。

平成22年度の実施内容は下記の通りである。1) ハウシュエビス上科の分子系統解析について、藤井美幸氏が修士論文の課題とし

てこれにあたった. 約 200 種を解析した結果, 同分類群が深海に起源を持つこと, 深海化学合成群集への進出は複数回起きたことが判明した. 現在成果の一部を投稿準備中である. 2) 単板綱の現生種は, 熱水性の種を含めごく新しい起源をもつ. 本内容について論文の投稿準備を進めた. 3) 東シナ海奄美沖に新たに発見された冷湧水生物群集について, 長崎大学練習船長崎丸によるトロール採集を継続し, ネオンファルス上目の新属を含む新たな試料を得た. また, 沈木群集の試料多数も採集できた. 4) タイ国プーケット島, フランス領ポリネシアにおいて野外調査を行い, 浅海の嫌気環境の種および比較用標本を採集した. 5) パリ自然史博物館・ベルリン自然史博物館を訪問し, 模式標本調査を行い, また沈木群集の分子解析用試料の貸与を受けた. 6) ワタヅミシロガサ上科の進化史についての論文を出版した.

平成 23 年度の主な実施内容は下記の通りである. 1) 長崎丸 N342 航海, かいれい KR12-03 航海により沖縄トラフの底生生物採集を行った. また, 淡青丸 KT11-12 航海により九州・四国沖太平洋での採集を行い, ネオンファルス上目やワダツミシロガサ上科を含む冷湧水ならびに遺骸群集の試料を得た. 2) パラオ・天草諸島において浅海の嫌気環境の種および比較用標本を採集した. 3) パリ自然史博物館での多様性調査に関するワークショップに参加するとともに共同研究者と打ち合わせを行った. また同博物館収蔵の沈木群集貝類について分子解析用試料の貸与を受けた. 4) 上記の試料について協力者の助力のもとソーティングと分子系統解析を進めた. 5) 単板綱の現生種は, 熱水性の種を含めごく新しい起源をもつ. 本内容について原著論文を投稿, 受理された. 6) アマオブネ上目の種について初期発生様式の検討を行い, 深海の熱水及び沈木群集における分散を考察した. 本結果は近日中に投稿予定である. 7) ワダツミシロガサ上科について, 現生属の 8 割以上を含む網羅的な分子系統樹を構築し, 学会大会にて口頭発表した. 同上科でも極めて多くの *habitat shift* が認められ, 分布環境と科レベルの分類がほぼ対応するこれまでの体系と食い違う結果となった. これは, 特に歯舌などの消化器系において環境毎に近似した形態形質を収斂的に獲得した結果であると考えられる.

ワダツミシロガサ上科・ネオンファルス上目については系統解析結果を論文として準備中であり, これらの出版後に化学合成群集にみられる放散の傾向を総括したい.

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 4 件)

Kano, Y., S. Kimura, Y. Kimura & A. Warén. 2012. Living Monoplacophora: morphological conservatism or recent diversification? *Zoologica Scripta*, **41**: in the press. 査読有.

Jörger, K.M., I. Stöger, Y. Kano, H. Fukuda, T. Knebelberger & M. Schrödl. 2010. On the origin of Acochlidia and other enigmatic euthyneuran gastropods as inferred from multigene markers. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 323. 査読有.
DOI:10.1186/1471-2148-10-323

Johnson, S.B., A. Warén, R. Lee, Y. Kano, A. Kaim, A. Davis, E. Strong & R.C. Vrijenhoek. 2010. *Rubyspira*, new genus and two new species of bone-eating deep-sea snails with ancient habits. *Biological Bulletin*, **219**: 166–177. 査読有.

Kano, Y., E. Chikyu & A. Warén. 2009. Morphological, ecological and molecular characterization of the enigmatic planispiral snail genus *Adeuomphalus* (Vetigastropoda: Seguenzioidea). *Journal of Molluscan Studies*, **75**: 397–418. 査読有.
DOI:10.1093/mollus/eyp037

[学会発表] (計 15 件)

狩野泰則・藤井美幸・Jenna Judge・Philippe Bouchet・Anders Warén. 2012 年 4 月 14 日. 深海化学合成生態系の成立と進化における動植物遺骸群集の役割: ワダツミシロガサ上科腹足類の例から. 日本貝類学会平成 24 年度大会, 東京家政学院大学.

日高裕華・小倉知美・渡部裕美・狩野泰則・小島茂明. 2011 年 11 月 1 日. マリアナトラフにおけるアルビンガイの集団構造に関する研究. 東京大学大気海洋研究所共同利用シンポジウム, 海底拡大系

の総合研究, InterRidge Japan 研究集会, 東京大学.

日高裕華・小倉知美・渡部裕美・狩野泰則・小島茂明. 2011年9月17日. マリアナトラフにおけるアルビンガイの集団構造に関する研究. 2011年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会, 高知大学.

佐々木猛智・渡部裕美・狩野泰則・藤倉克則・小島茂明. 2011年6月4日. 深海性化学合成群集の貝類の多様性—最近の発見. 日本動物分類学会第47回大会, 琉球大学.

日高裕華・小倉知美・渡部裕美・狩野泰則・小島茂明. 2011年3月8日. 南マリアナトラフにおけるアルビンガイの集団構造に関する研究. 第27回しんかいシンポジウム.

狩野泰則・木村昭一・木村妙子・Anders Warén. 2010年10月10日. 「生きている化石」単板類における現生種の多様性と起源について. 2010年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 東京大学大気海洋研究所.

福森啓晶・狩野泰則. 2010年10月10日. アマオブネ上目貝類における浮遊幼生サイズの比較と系統分類学的意義—始新世遺存種の例から. 2010年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 東京大学大気海洋研究所.

藤井美幸・Anders Warén・Philippe Bouchet・狩野泰則. 2010年10月10日. 腹足類の巻きは再進化するか? ウロダマヤドリ科の例から. 2010年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 東京大学大気海洋研究所.

日高裕華・狩野泰則・小島茂明・渡部裕美. 2010年10月10日. 熱水域固有のハイカブリニナ科巻貝におけるミトコンドリアDNAの遺伝子配置変動. 2010年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 東京大学大気海洋研究所.

Yasunori Kano, Shoichi Kimura, Taeko Kimura and Anders Warén. 2010年7月19日. Living monoplacophorans: morphological conservativeness or recent diversification? World Congress of Malacology 2010, Phuket, Thailand.

Shannon. B. Johnson, Anders Warén, Raymond W. Lee, Yasunori Kano, Andrzej Kaim, Alicé Davis, Ellen E. Strong and Robert C. Vrijenhoek. 2010年6月11日. Bone-eating, living fossil snails from the deep-sea. 12th Deep-sea Biology Symposium, Reykjavik, Iceland.

狩野泰則・木村昭一・木村妙子・Anders Warén. 2010年4月10日. 現生単板類の多様性と進化. 日本貝類学会平成22年度大会, 名古屋大学.

木村昭一・木村妙子・狩野泰則・内田誠. 2010年4月10日. 三重大学練習船勢水丸によって熊野灘より採集された日本初記録の単殻綱, セイスイガイ(新種). 日本貝類学会平成22年度大会, 名古屋大学.

狩野泰則・Anders Warén. 2009年4月4日. ネオンファルス上目貝類の進化. 日本貝類学会平成21年度大会, 大阪市立自然史博物館.

藤井美幸・狩野泰則・Ellen E. Strong・Anders Warén. 2009年4月4日. ホウシュエビス上科貝類の多様性解析. 日本貝類学会平成21年度大会, 大阪市立自然史博物館.

〔図書〕(計3件)

Kano, Y. 2012. Neritimorpha. In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science & Technology. McGraw-Hill, New York. In the press.

Kano, Y. & T. Haga. 2011. Marine ecosystems: Sulfide rich environments. In: The Natural History of Santo (P. Bouchet, H. Le Guyader & O. Pascal, eds), p. 373–375. Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.

Sasaki, T., A. Warén, Y. Kano, T. Okutani, & K. Fujikura. 2010. Gastropods from Recent hot vents and cold seeps: systematics, diversity and life strategies. In: The Vent and Seep Biota, *Topics in Geobiology*, 33 (S. Kiel, ed.), p. 169–254. Springer Science & Business Media B.V., Dordrecht, Netherlands.

6. 研究組織

(1) 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