

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：13501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440204

研究課題名(和文) 海洋生態系ダイナミクスにおける深海生物の動態の解明

研究課題名(英文) Study of movement of deep-sea organisms in dynamics of marine ecosystem

研究代表者

宮崎 淳一 (Miyazaki, Junichi)

山梨大学・総合研究部・教授

研究者番号：80229830

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：イガイ科二枚貝類を主たる対象として、1)シンカイヒバリガイ類の分散に関する遺伝学的研究、2)鯨遺骸のゲイコツマユイガイの遺伝子組成の遷移に関する遺伝学的研究、3)鯨遺骸のヒラノマクラの分散に関する遺伝学的研究によって、海洋生態系ダイナミクスにおける深海生物の動態を明らかにし、深海の謎を解明した。研究成果を論文発表、学会発表した。

研究成果の概要(英文)：In order to resolve dynamic movement of deep-sea organisms in dynamics of the marine ecosystem, we studied, by genetic and ecological analyses, 1) a dispersal ability of deep-sea *Bathymodiolus* mussels, 2) genetic transition in *Benthomodiolus geikotsucola* in the whalebone-associated biological community, and 3) a dispersal ability of *Adipicola pacifica* in the whalebone-associated biological community. We showed high dispersal abilities of *Bathymodiolus* mussels and *A. pacifica* to exploit patchy and ephemeral habitats such as deep-sea vents and seeps and organic falls. We also showed no annual change between 1993 and 2005 in the genetic structure of *B. geikotsucola*.

研究分野：発生進化学

キーワード：イガイ類 ミトコンドリアDNA 集団遺伝学的解析 化学合成生物群集 鯨骨生物群集 分散能力

## 1. 研究開始当初の背景

とかく人類は宇宙にロマンを感じ、地球の彼方に目を向けがちである。ところが、地球表面の70%を占める海洋、さらにその95%を占める深海についての無知はなおざりにされることが多い。宇宙に比べればまさに足元にあるともいえる深海の謎を解くことは、地球を知り、さらには水の惑星の代表として宇宙を知るためにも極めて重要である。暗く冷たい深海、そこに生息する生物と言え、光合成の行われる浅海から供給されるわずかな有機物のおぼれにあずかって細々と生き永らえながら、少ない餌をなんとか獲得するために奇妙奇天烈な形をしたものという印象が強い。ところが、そのようなイメージを一新する発見が1970年代になされた。それは奇しくも人類が初めて月に到達した年代である。深海において、地球上で最も密度が高く、浅海でもありふれた決して特殊な姿をしていない生物の群集が発見されたのである。しかも、それらの生物は光合成産物をあてにせず、地中から湧き出す硫化水素やメタンを利用した化学合成に頼っていることも明らかとなった。つまり、光合成生物群集とは本質的に異なる化学合成生物群集が、特に深海に存在することが明らかになったのである。それ以来深海が注目され、様々な発見が脚光を浴びるようになったとは言え、深海の研究はまさに黎明期にあると言える。また、海底に沈積した光合成生物群集の鯨の遺骸に、時間をかけて漏出する鯨油によって養われる化学合成生物群集がみられることも報告され、光合成生物群集と化学合成生物群集の接点も明らかになってきた。

ところが、“このような生物がどこから来てどこに行くのか”ほとんど知られていない。この疑問は大きく2つの内容を含んでいる。一つは進化的に生物がどのように深海に適応したかという疑問である。これまでにシンカイヒバリガイ類を対象として研究を行い、新宅ら(2003)、Miyazaki et al. (2004)、Iwasaki et al. (2006)、藤田ら(2006)、Fujita et al. (2009)、Miyazaki et al. (2010)で成果を発表し、シンカイヒバリガイ類が浅海域から海底に置石のように存在すると考えられる鯨遺骸を経て、深海域に到達したとする進化的ステップ・ストーン仮説が支持されることを明らかにした。

もう一つは、生物が点在する鯨遺骸や深海の熱水域や湧水域を現在どのように行き来しているのかという疑問であるが、これについてはさらに情報が乏しい。特に火山性の熱水域は、数十年で衰退するので、そこに生息する生物は時には広大な海洋の中で非常に遠隔の地にその子孫を分散させ、種族の絶滅を避けなければならない。しかし、深海調査に伴う不可避的な難点、すなわち生息域に日常的に行けるわけではないこと、多くのサンプルを得るのが難しいことのために、これまでに統計学的な解析に耐えうるような十分

な遺伝学的・生態学的な研究ができなかった。

## 2. 研究の目的

イガイ科二枚貝類を主たる対象として、(1)深海の熱水域と湧水域に生息するシンカイヒバリガイ類の分散に関する遺伝学的研究、(2)鯨骨生物群集を構成するゲイコツマユイガイの遺伝学的・生態学的研究、(3)鯨骨生物群集を構成するヒラノマクラ、ホソヒラノマクラの遺伝学的・生態学的研究によって、海洋生態系ダイナミクスにおける深海生物の動態を明らかにし、地球表層で広大な容積を占めながら、ともすると見過ごされがちな深海の謎に迫り、その一端を解き明かすことを目的として研究を行った。

## 3. 研究の方法

### (1) シンカイヒバリガイ *Bathymodiolus japonicus* およびヘイトウシンカイヒバリガイ *B. platifrons* の遺伝学的解析

ミトコンドリア COI (cytochrome c oxidase subunit 1) および ND4 (NADH dehydrogenase subunit 4) の2つの遺伝子の塩基配列を決定し、Arlequinなどの解析ソフトを用いて、minimum spanning tree や mismatch distribution を構築し、これらの2種の遺伝的な交流(すなわちどのように分散しているか)を解析し、統計学的にも支持されるデータを得る。

### (2) ゲイコツマユイガイ *Benthomodiolus geikotsuicola* の遺伝学的な解析

ミトコンドリア COI および ND4 の2つの遺伝子の塩基配列を決定し、Arlequinなどの解析ソフトを用いて、minimum spanning tree や mismatch distribution を構築し、この種が1992、1993、1998、2005年にわたって遺伝学的に均質であるか、いずれかの年に遺伝学的組成が変化するか解析する。

### (3) 鯨骨生物群集を構成するヒラノマクラ *Adipicola pacifica* の遺伝学的

ミトコンドリア COI および ND4 の2つの遺伝子の塩基配列を決定し、Arlequinなどの解析ソフトを用いて、minimum spanning tree や mismatch distribution を構築し、日本周辺海域の3地点の間での遺伝的な交流(すなわちどのように分散しているか)を解析し、統計学的にも支持されるデータを得る。

## 4. 研究成果

### (1) シンカイヒバリガイ類の分散能力と環境適応能力

深海の化学合成生物群集を構成するほとんどの生物は、熱水域あるいは湧水域のどちらかにしか生息することができないが、日本周辺海域だけにその両者に生息できるシンカイヒバリガイ類が分布している。熱水域と湧水域という異なる環境に生息しうるためには高い環境に対する適応力が必要とされると思われる。また、熱水域や湧水域のように海底に散在し、場合によっては短い期間で消滅する

生息地間を移動するため、また、新たに生じた熱水域や湧水域に生息地を確立するためには、高い分散能力が必要であると思われる。本研究では、熱水域と湧水域に生息できるシンカイヒバリガイとヘイトウシンカイヒバリガイの2種の環境適応力と分散能力を遺伝学的な解析によって明らかにした。

沖縄トラフの北伊平屋海嶺及び鳩間海丘の熱水域および相模湾初島沖の湧水域より、シンカイヒバリガイ *Bathymodiolus japonicus* とヘイトウシンカイヒバリガイ *B.*

*platifrons* を各々20個体以上採集し、ミトコンドリアのND4遺伝子の塩基配列を決定して集団遺伝学的解析を行った。その結果、シンカイヒバリガイの熱水域と湧水域に生息する集団間、またヘイトウシンカイヒバリガイの熱水域と湧水域に生息する集団間では、ほとんど遺伝的分化 (*F<sub>st</sub>*) が起こっておらず、非常に高い遺伝的交流 (*N<sub>m</sub>*) がみられた。沖縄トラフと相模湾は直線距離で1500kmも離れており、それほど離れた集団間においても遺伝的相違がないことは、両種が深海の生物でありながら非常に高い分散能力をもっていることを示している。

熱水域や湧水域の環境は非常に異なるので、当初沖縄トラフの熱水域と相模湾の湧水域のシンカイヒバリガイ類は、同種であっても、各々の環境に適応して集団間で遺伝的に分化しているという仮説を立てたが、熱水域と湧水域の集団間で遺伝的相違がないことが示されたので、この仮説は否定された。それゆえ、熱水域と湧水域に生息できるシンカイヒバリガイとヘイトウシンカイヒバリガイの2種は非常に高い環境適応能力をもっていることが明らかとなった。

沖縄トラフと相模湾の間で遺伝的な交流を可能にする要因は、水深1000mほどまで影響を及ぼすとされる、沖縄トラフから相模湾の方向に北上する黒潮にあると考えたが、集団遺伝学的解析の結果は、相模湾に最初に生息地が確立し、遅れて沖縄トラフに生息地が築かれたことを示した。このことは、シンカイヒバリガイ類が黒潮の流れに逆らって相模湾から沖縄トラフへと分布を拡げたことを示しているように見えるが、これらとは別の生息地から沖縄トラフと相模湾に別の時期に分散した可能性が高いと思われる。起源となる生息地の探求とそこから得られたシンカイヒバリガイ類の遺伝学的な解析は今後の課題として残された。

この成果を、*Open Journal of Marine Science*, Vol.3, pp.31-39, 2013 (Dispersal ability and environmental adaptability of deep-sea mussels *Bathymodiolus* (Mytilidae: Bathymodiolinae). J.-I. Miyazaki, S. Beppu, S. Kajio, A. Dobashi, M. Kawato, Y. Fujiwara, and H. Hirayama) に発表し、当研究室のホームページで公表した。

## (2) ゲイコツマユイガイの遺伝的組成の変化

鳥島沖の鯨骨生物群集は1992年にこの地域の地質学的調査の際に偶然に発見され、1993、2005年にイガイ類が採集された。研究代表者が2005年に採集した標本に基づいて新種記載論文が発表され、このイガイ類は

*Benthomodiolus geikotsucola* (標準名ゲイコツマユイガイ) と名付けられた。シンカイヒバリガイ類のすべてが細胞内共生の化学合成細菌をもっているのに対し、ゲイコツマユイガイは細胞外共生の化学合成細菌をもつことが示されている。1993、2005年に採集されたゲイコツマユイガイの遺伝的組成をミトコンドリアのND4遺伝子の塩基配列を決定して比較したところ、この期間にわたって遺伝的組成は安定していることが示された。このことは、最初に鳥島海丘の鯨骨に生息地を確立した集団が、その後その遺伝的組成を変えずに代々交配を繰り返して来たか、他の場所に未知の大きな集団があり、そこからほぼ遺伝的組成が等しい移入者が移動して来ていることを示している。ただし、これまでゲイコツマユイガイは鳥島海丘でしか見つかっていない。

## (3) ヒラノマクラの分散能力

生物が浅海から深海に進出し、適応するためには、大きな障壁を克服しなければならない。生物は低水温や高水圧に対する耐性を獲得するとともに、光が届かず光合成の不可能な環境下で生命を維持するため、水深200mまでの光合成層より降下するわずかな光合成産物に頼って摂食法をより効率の高いものに改良するか、あるいは光合成産物に依存せずに化学合成細菌との共生のような新たなエネルギー獲得法を開発しなければならない。また、熱水域や湧水域から湧き出る、本来生物にとって有毒な硫化水素やメタンに対する耐性も獲得しなければならない。このような適応を生物が成し遂げた場所として鯨遺骸や沈木のような降下有機物が考えられている。鯨遺骸や沈木は様々な水深に存在するため、生物は低水温や高水圧耐性を徐々に獲得できる上、鯨遺骸や沈木は腐敗して硫化水素やメタンを発生させ、化学合成細菌の生育も可能にするので、生物が硫化水素やメタンに対する耐性を獲得し、化学合成細菌と共生関係を結ぶことも可能となる。この仮説は、鯨遺骸や沈木が浅海と深海とを結ぶ飛石にあたるとして、ステップング・ストーン仮説と呼ばれる。イガイ類の進化過程では、この説が支持されることを当研究室で示してきた。

一方、鯨遺骸や沈木は海底に散在し、長期間存続しえないので、それらの生息地間を移動するため、また、新たな鯨遺骸や沈木に生息地を確立するためには高い分散能力が必要であると思われる。本研究では、鯨骨に生息するヒラノマクラ *Adipicola pacifica* の分散能力を遺伝学的な解析によって明らかにした。ヒラノマクラも細胞外に化学合成細菌を共生させていることが示されている。鹿児島県野間岬沖と相模湾に鯨骨を、南西諸島海溝に豚

の骨を人為的に設置して、そこに生育したヒラノマクラを採集し、ミトコンドリアのND4遺伝子の塩基配列を決定して集団遺伝学的解析を行った。その結果、3地点のヒラノマクラの間でほとんど遺伝的分化(*Fst*)が起こっておらず、非常に高い遺伝的交流(*Nm*)がみられた。このことは、ヒラノマクラが非常に高い分散能力をもつことを示している。

このように深海のシンカイヒバリガイ類も、鯨骨のヒラノマクラも高い分散能力をもっているとすると、イガイ類はこの高い分散能力をどこで獲得したのか、という新たな課題がみえてくる。もちろん、浅海のイガイ類が、深海や鯨遺骸で生存するための前適応として、既に高い分散能力を獲得していた可能性もあるが、ステップング・ストーン仮説が示すように他の適応と同様に鯨遺骸や沈木でこの能力が獲得されたのかもしれない。当研究室は、浅海のイガイ類の分散能力を明らかにするため、既に研究に着手している。

特に長年調査が継続されてきた野間岬沖では、2003、2004、2005、2007、2010年に得られたヒラノマクラの遺伝的な組成を比較した。その結果、遺伝的組成は2010年のサンプルで若干異なるものの長期間にわたって安定していることが示された。したがって、上記のゲイコツマユイガイと同様に、最初に野間岬沖の鯨骨に生息地を確立した集団が、その遺伝的な組成を変えずに代々交配を繰り返して来たか、他に未知の大きな集団があり、そこからほぼ遺伝的な組成が等しい移入者が移動して来ていることが示された。2010年に遺伝的な組成が多少変化しているのは、野間岬沖の鯨骨生物群集を養うための栄養源(鯨油)が次第に枯渇してきた影響かもしれないが、その後調査が行われていないため、今後明らかにする必要がある。

(2)及び(3)の成果を、**Open Journal of Marine Science Vol.5, pp.295-305, 2015** (Dispersal Ability and Genetic Structure in Mytilid Mussels of Whale-Fall Communities. Y. Fukasawa, H. Kobayashi-Iwatani, M. Kawato, H. Kobayashi, Y. Fujiwara, and J.-I. Miyazaki)に発表し、当研究室のホームページで公表した。

なお、当初ヒラノマクラと共にホソヒラノマクラの遺伝学的な解析も行う予定であったが、ホソヒラノマクラは鹿児島湾野間岬沖でのみ採集され、下述のように新たな生息地を探索することが困難となり、鹿児島湾野間岬沖以外でサンプルが得られなかったため、解析を行わなかった。

本研究では遺伝学的な解析とともに生態学的な調査を行うことを謳ってきた。しかし、東日本大震災の後、地震関連の調査に重きがおかれ、地震に関係しない生物調査を行うことが非常に困難になったため、残念ながら海洋研究開発機構への深海調査のプロポーザルは採択されず、深海で実際に生態学的な調査

を行うことはできなかった。特に鳥島海丘の鯨骨生物群集は、日本で唯一の自然死した鯨遺骸に発達したもので、世界で最も深い所に存在するため非常に重要であり、しかも研究代表者が2005年に調査したのが最後でそれ以来調査されていないため、本研究中に再訪することができなかったのは無念である。鯨骨生物群集は、腐肉食期、骨浸食期、化学合成期、懸濁物食期の順で遷移するといわれており、鳥島海丘のものは1992年に発見された当時既に化学合成細菌を一次生産者とする化学合成期にあったが、そのステージが実際のくらの期間継続するのか、世界でどの研究者も観ていないので、今後調査する機会をぜひ得たいと考えている。

<引用文献>

新宅未笛・久野聡子・岩崎裕美・藤原義弘・藤倉克則・橋本惇・宮崎淳二. 太平洋西部・インド洋のシンカイヒバリガイ類の分子系統と分岐年代(予報). 日本ベントス学会 58, 34-39, 2003.

J.-I. Miyazaki, M. Shintaku, A. Kyuno, Y. Fujiwara, J. Hashimoto, and H. Iwasaki. Phylogenetic relationships of deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* (Bivalvia, Mytilidae). Mar. Biol. 144, 527-535, 2004.

H. Iwasaki, A. Kyuno, M. Shintaku, Y. Fujita, Y. Fujiwara, K. Fujikura, J. Hashimoto, L. de O. Martins, A. Gebruk, and J.-I. Miyazaki. Evolutionary relationships of deep-sea mussels inferred by mitochondrial DNA sequences. Mar. Biol. 149, 1111-1122, 2006.

T. Okutani and J.-I. Miyazaki. *Benthomodiolus geikotsuicola* n. sp.: a mussel colonizing deep-sea whale bones in the northwest Pacific (Bivalvia: Mytilidae). Venus 66, 49-55, 2007.

T. Yamanaka, C. Mizota, K. Matsuyama-Serisawa, T. Kakegawa, J.-I. Miyazaki, M. Mampuku, H. Tsutsumi, and Y. Fujiwara. Stable isotopic characterization of carbon, nitrogen, and sulfur uptake of *Acharax japonica* from central Japan. Plankton Benthos Res. 3, 36-41, 2008.

Y. Fujita, H. Matsumoto, Y. Fujiwara, J. Hashimoto, S.V. Galkin, R. Ueshima, and J.-I. Miyazaki. Phylogenetic relationships of deep-sea *Bathymodiolus* mussels with their relatives from sunken whale carcasses and wood. Venus 67, 123-134, 2009.

A. Kyuno, M. Shintaku, Y. Fujita, H. Matsumoto, M. Utsumi, H. Watanabe, Y. Fujiwara, and J.-I. Miyazaki. Dispersal and differentiation of deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* (Mytilidae, Bathymodiolinae). J. Mar. Biol. Article

ID 625672, 15 pp., 2009.  
J.-I. Miyazaki, L. de O. Martins, Y. Fujita, H. Matsumoto, and Y. Fujiwara. Evolutionary process of deep-sea *Bathymodiolus* mussels. PLoS ONE 5, e10363, 2010.  
Y. Fujiwara, M. Kawato, C. Noda, G. Kinoshita, T. Yamanaka, Y. Fujita, K. Uematsu, and J.-I. Miyazaki. Extracellular and mixotrophic symbiosis in the whale-fall mussel *Adipicola pacifica*: A trend in evolution from extra- to intracellular symbiosis. PLoS ONE 5, e11808, 2010.

## 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 3件)

Y. Fukasawa, H. Kobayashi-Iwatani, M. Kawato, H. Kobayashi, Y. Fujiwara, and J.-I. Miyazaki. Dispersal Ability and Genetic Structure in Mytilid Mussels of Whale-Fall Communities. Open J. Mar. Sci. 査読有 Vol.5, 2015, pp.295-305.

J. Lorion, S. Kiel, B. Faure, M. Kawato, S.Y.W. Ho, B. Marshall, S. Tsuchida, J.-I. Miyazaki, and Y. Fujiwara. Adaptive radiation of chemosymbiotic deep-sea mussels. Proc. R. Soc. B 査読有 Vol.280, 2013, p.1243.

J.-I. Miyazaki, S. Beppu, S. Kajio, A. Dobashi, M. Kawato, Y. Fujiwara, and H. Hirayama. Dispersal ability and environmental adaptability of deep-sea mussels *Bathymodiolus* (Mytilidae: Bathymodiolinae). Open J. Mar. Sci. 査読有 Vol.3, 2013, pp.31-39.

[学会発表](計 4件)

深沢佑樹・別符沙織・藤原義弘・河戸勝・宮崎淳一。深海生のキヌタレガイ類とハナシガイ類の分子系統学的解析。Blue Earth '16。2016年3月8日。東京海洋大学(東京都港区)。

深沢佑樹・別符沙織・藤原義弘・宮崎淳一。深海生のキヌタレガイ類とハナシガイ類の分子系統学的解析。Blue Earth '15。2015年3月19日。東京海洋大学(東京都港区)。

深沢佑樹・小林はるな・宮崎淳一・河戸勝・藤原義弘。鯨骨生物群集を構成するヒラノマクラの集団遺伝学的解析。日本動物学会第85回大会。2014年9月11日。東北大学(宮城県仙台市)。

深沢佑樹・藤原義弘・宮崎淳一。キヌタレガイ類とハナシガイ類の分子系統学的解析。Blue Earth '14。2014年2月19日。東京海洋大学(東京都港区)。

[その他]

ホームページ等

<http://www.ccn.yamanashi.ac.jp/~miyazaki/suisitu1-1.html>

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

宮崎 淳一 (MIYAZAKI, Junichi)

山梨大学・総合研究部・教授

研究者番号：80229830

(2)研究分担者

なし ( )

研究者番号：

(3)連携研究者

藤原 義弘 (FUJIWARA, Yoshihiro)

海洋研究開発機構・海洋局限環境生物圏領域・チームリーダー

研究者番号：20344294