

平成 30 年 6 月 19 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26400503

研究課題名(和文)変動帯における底生動物生態系の詳細マッピング -プレート運動がうみだす生物多様性

研究課題名(英文) High-resolution mapping of benthos ecosystems on an active margin setting
-Biodiversity formed by plate tectonic movements

研究代表者

延原 尊美 (Nobuhara, Takami)

静岡大学・教育学部・教授

研究者番号：30262843

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：東海沖ではプレートの斜め沈み込みや火山弧の衝突により、様々な海底地形が発達する。東海沖全域462地点から地質調査所により採取された遺骸殻について、二枚貝類296種、腕足類33種、サンゴ類67種を同定し、海底地形に対応した群集変化や、近縁種棲み分けの事例を示した。火山島の島棚斜面や海底谷周辺の陸棚斜面では、冷水サンゴを多数伴う種多様性の高い深海生態系が認められたが、殻のAMS14C年代測定の結果、最終氷期の寒冷期に形成されたことが判明した。底生動物の種多様性は、底質や物理的攪乱の頻度、懸濁態有機物の動態を左右する様々な地形セッティングに、海洋気候の変化が加わることを経て形成されたと思われる。

研究成果の概要(英文)：The region off Tokai district, central Japan, is a representative active margin because of the oblique subduction of Philippine Sea Plate and collision of the Izu-Ogasawara volcanic arc, which forms various submarine topography. This study analyzed dead shells and skeletons in grab samples by Geological Survey of Japan from 462 stations covering all the area. We identified 296 bivalve, 33 brachiopod, and 67 coral species, and made clear that the topographic variation controlled the taxonomic composition and provides niches for phylogenetically close species. High-species diversity in bathyal depths is recognized on a knoll of the Izu volcanic islands and near the Takamatsu submarine canyon off Enshu-nada sea, which are associated with much cold-water coral skeletons. AMS 14C ages of the shells and skeletons corresponds to the Last Glacial period. These suggests that topographic variation under climatic change is an important key to form species diversity of deep-sea benthos.

研究分野：古生物学

キーワード：生物多様性 軟体動物 サンゴ類 腕足動物 堆積環境 海底地形 東海沖 古生態学

1. 研究開始当初の背景

殻や骨格をもつ貝類、腕足類、サンゴ類の底生無脊椎動物は、豊富な化石記録を有するがゆえに、大量絶滅の規模や生物多様性の時代変化を論じる上で基盤となるデータを提供してきた。それらの生物多様性の変動の原因については、隕石衝突や気候変動などグローバルな観点から語られることが多かった。一方、海洋底生動物の多様性は、海底地形の複雑さやそれに伴う堆積学的な特性など、生息場～微生息環境の多様性に支えられている側面も大きい。生物多様性変動の実体をとらえるためには、「遺存的な分類群の避難や新奇な生活戦略をもった分類群の登場がどのような生息場と関連していたのか」といった、古生態学的な観点が必要である。

それゆえ、多様な生息場をモザイク状に提供する「変動帯」という場は底生動物の進化の研究にとってきわめて重要であるといえる。しかしながら、底生動物の生息場の分布を、変動帯の多様な海底地形に対応させて網羅した基礎データは意外に乏しい。

東海沖は、フィリピン海プレートの斜め沈み込みや伊豆・小笠原火山弧の衝突のため、急流河川によるファンデルタや海底谷、海脚やバンク、火山島の島棚や礁斜面など、さまざまな海底地形が箱庭的にそろった世界的にもまれな海域である。そのため、変動帯における生息場の多様性が底生動物の分布に及ぼす影響を検証するには理想的な調査対象である。研究代表者の延原は、東海沖の代表的な海底地形を網羅する多数の地点の貝類遺骸試料を整理し、リスト化を行ってきた(延原ほか、2005、2008)。その過程で、一部の海底谷の周辺や伊豆諸島の島棚斜面で、特定のサンゴ類の集積や貝類・腕足類の未記載種の多産など、特異な生態系の存在が示唆された。しかしながら、貝類も含め、サンゴ類、腕足類には分類学的な検討が必要な試料が未だ多く存在していた。

そこで、東海沖の底生動物遺骸試料について、貝類、腕足類、サンゴ類を専門とする古生物学者が力を結集して同定作業や群集解析を行い、堆積学的検討も加えて、変動帯における世界一詳細な海底生態系マップを構築し、底生動物の進化にとって変動帯がもつ意義を実証することを目指した。

2. 研究の目的

(1) 東海沖の海底生態系マップの構築

延原ほか(2005、2008)で解析した東海沖全域の計462地点の採泥試料に含まれる大型底生動物遺骸について、分類学的な再検討を含め同定作業を行い、高精細な海底地形図をベースに分布図を完成させる。この作業を通して、貝類、腕足類、サンゴ類等について、さまざまな海底地形と各種の分布、さらには群集構造との対応を明らかにする。

(2) 遺骸群集の形成過程の解明

遺骸殻の保存状況や付着生物の痕跡を解析した上で、遺骸殻のAMS年代測定を行い、堆積速度や遺骸群集の形成過程を検証する。

(3) 変動帯特有の生息場への適応の事例を動物行動学的な観点で解明する

特徴的な分布をする貝類、腕足類、サンゴ類について、移動・脱出能力など、堆積現象に関連した動物行動の反応を調べる実験的アプローチや機能形態学的研究を行い、生息場への適応戦略を解明する。

3. 研究の方法

(1) 東海沖の海底生態系マップの構築には、地質調査所が1977年に駿河湾全域で行った堆積学的調査の採泥試料(全200地点)、1997年のGH97、GA97航海にて東海沖全域で行った海洋地質学的調査による採泥試料(全262地点)を用いた。同定作業に関しては、貝類を延原、腕足類を椎野、サンゴ類を徳田が担当した。分類が混乱している一部の種群については、ロンドン自然史博物館や国立科学博物館でのタイプ標本の調査や、タイプ産地での追加標本の採集を行った。各採泥点は、アジア航測株式会社による50mDEMで作成された赤色立体地形図にプロットし、各分類群の分布特性を捉えた。

(2) 遺骸群集の形成過程の解明については、貝類・サンゴ類・腕足類の種多様性が高い2地点(伊豆諸島の島棚斜面、高松海底谷周辺の陸棚斜面)を選定し、殻の保存状態、付着痕等の解析を行うとともに、殻のAMS¹⁴C年代を測定し、大量の遺骸が集積した時代背景やプロセスを考察する。

(3) 底質適応に関する動物行動学的な実験については、特徴的な分布を示す種について、水温コントロールが可能な冷温庫を利用した簡易飼育装置を立ち上げ、デジタルカメラのインターバル撮影機能等を活用しながら人工埋積実験や潜没行動の記録を行う。

4. 研究成果

(1) 東海沖の海底生態系マップと種多様性

同定作業の結果、二枚貝類192属296種、巻貝類251属417種以上、腕足動物18属33種、サンゴ類41属67種が識別され、海域・水深ごとに特徴的な種の組み合わせ(遺骸群集型)を認定できた。

採泥地点の位置情報を赤色立体海底地形図にプロットし、遺骸群集型の分布と海底地形との対応を比較した結果、海底地形に対応した堆積速度や物理的攪乱などの堆積学的特性によって、種の分布が左右される様子が以下のように明らかとなった(学会発表)。

すなわち、波浪で海底攪拌(洗掘や急速な埋積)が頻繁に起こる内側陸棚では、ホシムシ類

に牽引させて移動する単体サンゴ類や内生生活型二枚貝類など、移動能力の高い要素のみが分布する。とくにファンデルタ近傍では急速埋没からの脱出能力の高い堆積物食者で優占される。

これに対して外側陸棚では、表生懸濁物食二枚貝類や、自由生活型の単体サンゴ類、腕足類など、内側陸棚の要素に比べて移動能力にやや劣る要素が増加し、とくにバンク、海脚、火山島周辺などの地形的な高所では固着生活者が優占する傾向が認められた。

また陸棚斜面では、地形的な高所と海底谷で群集組成が異なり、高所ではシラスナガイ類に代表される懸濁物食二枚貝類や群体サンゴ類が、海底谷では堆積物食二枚貝類が優占し、漸深海帯の多様性に海底地形が貢献していることが示唆された。とくに、伊豆半島沖の火山島の島棚斜面(GH97の地点74)や、高松海底谷の周辺の陸棚斜面(GH97の地点235)では、群体サンゴ類 *Goniocorella dumosa* が集積し、貝類、腕足類も多様性が高い傾向が見られた。*Goniocorella dumosa* は深海サンゴ礁を形成する代表的な冷水サンゴである。グラブ採泥器によるサンプルでは遺骸群の広がり是不明であるが、深海サンゴ礁が本邦海域においても形成されているとすれば、礁構築による再懸濁や微生物環境の分化等により、本邦の深海における生物多様性にも寄与している可能性がある。

上記のような海底地形の違いに対応して棲み分けが認められる分類群の例として、懸濁物食二枚貝であるシラスナガイ類が認められた。本種群の分類・同定をめぐるには研究者間で混乱があったため、ロンドン自然史博物館および国立科学博物館でのタイプ標本および各地集団標本の殻形質の調査、タイプ標本が行方不明になっているミノシラスナガイについては、タイプ産地である千葉県茂原における集団標本の採取を行った。その結果、延原ほか(2005, 2008)で混同されていたナメシラスナガイ近似種は、地形的な高所にあたる陸棚外縁～陸棚斜面の粗粒砂底に分布が限られるナメシラスナガイと、陸棚斜面中上部～中層水影響下の深海域泥底に分布するミノシラスナガイに分かれることが判明した。この結果、東海沖では少なくとも、10種のシラスナガイ類が地形や底質に対応して棲み分けていることになり、海底地形が種多様性に貢献している例を示すことができた(学会発表²³)。

なお、貝類とサンゴ類の競合関係について排他的な関係性は認められなかったが、腕足類は水管を有する二枚貝類とは共産しないという傾向が認められた。

(2) 遺骸群集の形成過程の解明

深海サンゴ礁を形成する代表的な冷水サンゴである *Goniocorella dumosa* が多産するGH97航海の地点74(水深495m)と地点235(水深360m)について、遺骸群集を構成する貝殻

やサンゴ骨格について、保存状況を分析した。いずれの地点においても、殻皮や軟体部等の付着のある殻や骨格はなかった。地点74では、ほとんどの種が、摩耗のない保存の良いものから変色や溶解が著しいものまで様々な保存度を示すのに対し、地点235においては、やや溶解・摩耗は認められるものの変色は認められず、比較的保存状況はよかった。そこで、両地点それぞれについて、さまざまな保存度の殻を対象に、*Goniocorella* のサンゴの遺骸骨格2試料、シラスナガイ類二枚貝の死殻2試料のAMS¹⁴C年代測定を行った。参考のため、GH97の地点71(伊豆半島石廊崎沖の水深720m)から得た貝殻2試料(*Limopsis* sp. B, *Acmaea pallida*)についても年代測定を行った。その結果、石廊崎沖の2試料が703-881 cal AD, 47911-46066 cal BCと幅広い年代値を示すのに対し、地点74では4試料ともに保存状況に関わりなく、約4.6-4.2万年前、地点235でも保存状況にかわりなく4試料ともに2.8-2.0万年の年代値となった。このことから、冷水サンゴからなるこれらの群集は最終氷期の特定の時期に集積されたことになる(発表論文)。とくに地点235の群集は最終氷期最盛期に集積していること、ミノシラスナガイなどの北方種が伴われる。これらのことから、東海沖の深海域において種多様性の高いスポットが形成されるには、地形的なセッティングの特異性に、寒冷化に伴う海洋気候の変化が重なり、水流や生物の一次生産量などの条件が揃うことが重要であったと思われる。

(3) 底質適応に関する動物行動学的実験

底生動物の分布が海底地形によって左右されるのは、急速埋積等の物理的攪乱や底質環境、水流による懸濁態有機物の動態に差が生じるためと考えられる。延原は前者の関係を実証するため、砂底内生生活者の二枚貝類(アサリ、イソシジミ)と泥底内生生活者の二枚貝類(オオキララガイ、オオベッコウキララガイ)とで、底質をコントロールした飼育実験を行った。従来、二枚貝類の潜没行動においては、斧足を底質に差し込んだのちの先端部のアンカー機能が重視されてきたが、足を底質に差し込む際の足の運動様式や形態が底質適応に大きく関わっていることが判明した(学会発表)。東海沖の遺骸群集型の分布パターンと照らし合わせると、こうした足の機能による制約は、細粒砂底と極細粒砂底～泥底との間の遺骸群集の違いに関係しているようである。一方、徳田は東海沖においては外側陸棚に分布するタマサンゴ類について、飼育実験を行い、活発な潜没・脱出能力があることを証明した(発表論文)。

椎野の研究室では、生物体まわりの流れを可視化する実験装置が開発された。任意の空間断面をシートレーザー光で可視化し、可視化物質の挙動を定量的に評価することができる。今後は海底地形と生息場における水流

の関係についても、実証的な実験を行うことが期待される(発表論文)。

以上のように、本研究では、火山弧の衝突するプレート収束帯という東海地域の地の利を活かし、変動帯の海底地形の多様性が大型底生動物の分布や棲み分けに大きな影響を及ぼしていることを世界に先駆けて提示できた。また動物行動学的な実験を通して、分布の制約条件や底質適応を証明することもできた。浅海から深海に至る海洋生物の生息場について、これだけ網羅的に基礎データを整備した研究例は少なく、今後の海洋底生動物の生態学や多様性保全にとって、重要な参照基準となると考える。

<引用文献>

延原尊美・林 真美子・上出桂子・齋藤 寛・池原 研, 2008. 東海沖の貝類遺骸リスト. 静岡大学地球科学研究報告, 35, 65-128.
延原尊美・高山春果・松本英二・木下泰正, 2005. 駿河湾の貝類遺骸群集と堆積場の特性. 静岡大学地球科学研究報告, 32, 31-66.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計7件)

延原尊美・大高歩美・徳田悠希・池原 研, 2018. 東海沖深海底の貝類およびサンゴ遺骸の AMS¹⁴C 年代. 静岡大学地球科学研究報告, 45, 17-22. (査読無)

Sentoku, A., Tokuda, Y., Ezaki, Y. and Webb, G. E., 2018. Modes of regeneration and adaptation to soft-bottom substrates of the free-living solitary scleractinian *Deltocyathoides orientalis*. *Lethaia*, 51, 102–111. doi: 10.1111/let.12228 (査読有)

Tokuda, Y., Haraguchi, H. and Ezaki, Y., 2017. First real-time observation of transverse division in azooxanthellate scleractinian corals. *Scientific Reports*, 7, 41762. doi: 10.1038/srep41762 (査読有)

Sentoku, A., Tokuda, Y. and Ezaki, Y., 2016. Burrowing hard corals occurring on the sea floor since 80 million years ago. *Scientific Reports*, 6, 24355. doi: 10.1038/srep24355(査読有)

Tsuchida, T. and Shiino, Y., 2016. Construction of recirculating flow tank with water pumps: insight into experimental palaeontology. *Science Reports of Niigata University, Series E (Geology)*, 31, 83-90. (査読有)

Shiino, Y. and Tokuda, Y., 2016. How does flow recruit epibionts onto brachiopod shells? Insights into reciprocal interactions within the symbiotic framework. *Palaeoworld*, 25, 675-683. doi: 10.1016/j.palwor.2016.04.001(査読有)

Shiino, Y. and Suzuki, Y., 2015. A rectifying effect by internal structures for passive feeding flows in a concavo-convex productide

brachiopod. *Paleontological Research*, 19: 283-287. doi: 10.2517/2015PR011 (査読有)

[学会発表](計23件)

徳田悠希・石黒泰弘・江崎洋一・千徳明日香. *Truncatoflabellum gardineri* 骨格に認められる破損・修復痕を用いた沖合軟底質上でのイシサンゴの捕食圧の解明. 日本古生物学会 2018 年年会. 2018 年.

同前万由子・徳田悠希・鈴木 淳・池原 研・片山 肇・板木拓也. 日本海でのイシサンゴの分布制限要因は水温である - 山陰沖イシサンゴ相の成立過程の解明 -. 日本古生物学会 2018 年年会. 2018 年.

池田裕香・椎野勇太. パイゴープの穴: 排泄物高速排泄システム. 日本古生物学会 167 回例会. 2018 年.

Tokuda, Y. Adaptive evolution of micro skeletal structures in deep-sea solitary scleractinian corals. InterRad XV. 2017.

Shiino, Y. Hydrodynamic functionalization of brachiopod shells: insights into evolutionary morphology. InterRad XV, 2017. (招待講演)

千徳明日香・徳田悠希・江崎洋一・Webb, G. E. 自由生活性単体イシサンゴ *Deltocyathoides orientalis* の再生と軟底質への適応様式. 日本動物学会第 88 回富山大会. 2017 年.

千徳明日香・徳田悠希・江崎洋一・Webb, G. E. 内在性単体イシサンゴの軟底質への適応戦略. 日本地質学会第 124 回学術大会. 2017 年.

徳田悠希・江崎洋一・久一沙彩・杉本雄祐・今野仁志・原口展子・和田年史. 山陰海岸の海食洞内に分布するイシサンゴ類. 日本古生物学会 2017 年年会. 2017 年.

Ohta, M., Nobuhara, T., Doi, Y., Hayase, M., Sugimura, M., Nagai, T., Toyofuku, T., and Iwase, R. Locomotion and move tracking on “*Calyptogena*” clams in situ and in patented H₂S controlling tanks. Japan Geoscience Union Meeting 2017.

杉村 誠・北嶋 円・小谷野有加・鈴木良博・太田未来・延原尊美・長井裕季子・豊福高志. 化学合成水槽における経時観察からわかるシロウリガイ類の行動. ブルーアース 2017. 2017 年.

延原尊美・伊東祐二・徳田悠希・椎野勇太・池原 研. 東海沖の底生動物の分布特性 ~ 貝類・腕足類・サンゴ類 ~. 日本古生物学会第 166 回例会. 2017 年.

Shiino, Y. A biomechanical approach to understanding the morphological adaptations of fossil spiriferide brachiopods. The 22nd International Congress of Zoology. 2016.

一戸 凌・椎野勇太・栗原敏之. 受動的空間行動から読み解く放散虫ナセラリア類の採餌様式. 2016 年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会. 2016 年.

一戸 凌・椎野勇太・栗原敏之. 静水環境下における現生放散虫の姿勢と受動的空間行動. 日本古生物学会 2016 年年会. 2016 年. 延原尊美. オオシラスナガイおよびその類似種のタイプ標本の検討. 日本貝類学会平成 28 年度大会. 2016 年.

延原尊美・土井佑太. 二枚貝の潜没行動における足の形態と底質適応との関係. 日本古生物学会第 165 回例会. 2016 年.

大友翔平・阿部貴洋・大森康智・鈴木雄太郎・椎野勇太・桑水流理. 高速遊泳性三葉虫 *Hypodicranotus striatulus* の hypostome: なぜ進化的鍵革新形質になり損ねたのか. 日本古生物学会 165 回例会. 2016 年.

椎野勇太. 機能解析が紐解く腕足動物の適応戦略と大進化メカニズム. 日本古生物学会 165 回例会シンポジウム 機能形態学から進化形態学へ. 2016 年.(招待講演)

椎野勇太. 絶滅生物の”かたち”に隠された謎に迫る. 地球惑星科学 NYS2015. 2015 年.

椎野勇太・徳田悠希. 化石に残された表生生物の理解に向けて. 日本古生物学会 2015 年年会. 2015 年.

① Shiino, Y. and Angiolini, L. Die hard under high energy flow conditions: a case of shell functionality in the spiriferinide brachiopod *Pachycyrtella*. The 7th International Brachiopod Congress. 2015.

② Shiino, Y. and Tokuda, Y. How does flow recruit epizoonans onto brachiopod shells? The 7th International Brachiopod Congress. 2015.

③ 延原尊美・鈴木勇亮・芳賀拓真. ミノシラスナガイの分類学的再検討. 日本古生物学会第 164 回例会. 2015 年.

〔図書〕(計 2 件)

矢野興一ほか 15 名 (椎野勇太: 第 4 著者), 2016. 見る目が変わる博物館の楽しみ方-地球・生物・人類を知る .435pp. (p.94-130). ベレ出版.

東京大学総合研究博物館(編), 2016. UMUT オープンラボ - 太陽系から人類へ. 312pp. (椎野勇太執筆 p.62-63). 東京大学出版会.

〔その他〕

ホームページ等 なし.
アウトリーチ活動

・展示および復元画の監修 1 件

延原尊美. 松本市四賀化石館夏期特別展 まつもとの深海 シロウリガイ類の秘密 (2016 年 7 月 20 日～9 月 25 日). 松本市四賀化石館.

・普及講演会 4 件

延原尊美. ふじのくに地球環境史ミュージアム 企画展講演会 掛川層群の貝化石 (2017 年 9 月 10 日). ふじのくに地球環境史ミュージアム 2F 講堂.

延原尊美. 松本市四賀化石館夏期特別展記

念講演会 新生代に大繁栄したシロウリガイ類～成功の秘密～(2016 年 9 月 10 日). 松本市立博物館 2 階講堂, 松本市四賀化石館主催.

延原尊美. スルガ d-labo dz-log.056, 二枚貝化石に命を吹き込む ～静物から動物へ～(2016 年 7 月 3 日). ANNEX 静岡伊勢丹 3F, スルガ銀行主催.

椎野勇太. 大人のための博物館講座三葉虫の機能美-収集と研究の立場から. (2015 年 8 月 2 日). 岐阜県博物館(関市).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

延原 尊美 (NOBUHARA, Takami)

静岡大学・教育学部・教授

研究者番号: 30262843

(2) 研究分担者

椎野 勇太 (SHIINO, Yuta)

新潟大学・自然科学系・准教授

研究者番号: 60635134

徳田 悠希 (TOKUDA, Yuki)

公立鳥取環境大学・環境学部・講師

研究者番号: 30779765

(平成 28, 29 年度. *平成 26, 27 年度は研究協力者として参画)

(3) 連携研究者

池原 研 (IKEHARA, Ken)

国立研究開発法人産業総合技術研究所・地質情報研究部門・副研究部門長

研究者番号: 40356423