

海洋アライアンス・イニシヤティブ報告書

採択課題名： **深海熱水噴出域固有動物の幼生分散に関する基盤的研究**
主提案者： 狩野泰則・大気海洋研究所
共同提案者： 小島茂明・新領域創成科学研究科，佐々木猛智・総合研究博物館，
白井厚太朗・大気海洋研究所

報告書提出年月日：2018年3月12日

研究の目的

深海熱水噴出域周辺に形成される熱水鉱床は、我が国の排他的経済水域内に広く分布し、高品質のマンガンやコバルト、レアメタルなど現代社会の製造業に欠かせない鉱物資源を豊富に含む。この新たな資源の開発にあたっては、熱水生態系保全のため、その多様性や構成種の群集動態を総合的に把握する必要がある。特に、熱水間の個体分散を把握し、その知見に基づいて開発海域を設定することが重要である（アライアンス HP 「海底に眠る鉱山-熱水鉱床」より）。

個々の熱水域は、そもそも時空間的に不安定な環境である。熱水域固有動物のほとんどは底生であり、従って浮遊幼生期の分散が種の進化と個体群維持に重要な役割を果たす。熱水動物幼生の発達様式は卵黄栄養型・プランクトン栄養型に二分でき、前者は底層流により分散するとされる。一方、後者は孵化後に上方へ移動し、摂餌・成長すると考えられているが、実際の行動、特に分散水深についてはほとんど未解明である。

そこで提案者らは、沖縄トラフおよび伊豆・小笠原海域の熱水域に生息するプランクトン栄養発生種であるミョウジンシンカイフネアマガイを材料に、半年間の幼生飼育ならびに集団遺伝学的解析を行った（Yahagi, Watanabe, Kojima & Kano 2017, *Ecology*）。同種幼生は、孵化後に継続的な上昇行動を行い、また分布域の表層水温 20–25°C で成長・生残率が最大となる一方で、熱水周辺の成体生息水温（ $\leq 15^{\circ}\text{C}$ ）ではほぼ未成長のまま死亡した。これは、熱水域固有動物が表層（0–200 m）で摂餌、表層流により分散するという初の証拠であり、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。

付加成長する殻体をもつ貝類は、殻の形態や元素比・同位体解析により個体の成長履歴を追うことができる点で、幼生分散の研究に適した分類群である。本申請課題では、

熱水で採集された稚貝が保持する幼生殻について、酸素安定同位体比分析による成育水温復元を実施し、上記の表層分散が種間・種内でどの程度普遍的な現象であるのかを検討した。ただし、上記の温度データのみでは、成体の生息する熱水環境が表層水と同程度に高温である場合、幼生行動を復元できない。そこで、大気海洋研究所が保有する高分解能二次イオン質量分析装置 NanoSIMS (図1) を用い、熱水に特徴的な元素の含有量を幼生殻と変態後の殻で対比する、成長履歴復元の新たな手法を開発した。また、これら2つの新手法による解析に加え、DNA塩基配列の比較による種間の系統解析と、種内の集団遺伝学的解析を行った。生物科学・地球惑星科学・自然環境学分野にまたがる解析を複数種の貝類を対象として実施し、得られた結果を統合的に解釈、熱水生態系保全対策に資する知見として発信することが、本イニシャティブの最終目標である。

手法

貝殻やサンゴ骨格などの硬組織における酸素安定同位体比は、炭酸塩鉱物形成時の環境水温を反映するため、古水温の復元、海洋生物の生息環境変遷の推定に広く用いられている。Bouchet & Fontes (1981) および Killingley & Rex (1985) は、この手法を用いて深海性腹足類幼生の鉛直移動と表層分散を示した先駆的な研究である。同著者らは、プランクトン食幼生期をもつ深海性腹足類について幼生・後成殻の分析を行い、浮遊幼生の生息水温が底層水温より高いことを示した。その後、これら深海種の幼生が海洋表層(深度100 m)で実際に採集されている(Bouchet & Warén 1994)。

一方、深海熱水噴出域に生息する腹足類では、表層と成体生息環境の水温が近似するため、貝殻酸素同位体比に基づく環境変遷の推定が困難であると考えられている。そこで、熱水温(約11°C)が表層水温(19–28°C)より低い、伊豆・小笠原の海形海山(水深441 m)を対象とし、シンカイフネアマガイ属2種の着底稚貝(図2)を用いた酸素同位体比分析を行った。両種の幼生・後成殻における酸素同位体比を大気海洋研究所の安定同位体比質量分析計 DELTA V Plus により解析、Grossman & Ku (1986) の関係式に基づき水温算出した。

安定同位体比に加え、貝殻中に含まれる微量元素の量も、海洋環境・気候変動、個体移動履歴の復元にあたり重要な指標となる(Levin 2006; Ziegler et al. 2013; Braithwaite 2016)。熱水の温度が表層水温に近似する場合、貝殻酸素同位体比に基づく幼生行動復元が困難であるため、微量元素分析が特に有効な手法と考えられる。本研究では、新手法の確立を目指し、上述シンカイフネアマガイ属2種の幼生殻および後成殻を対象とし

て、NanoSIMS による海水中の主要元素 (Mg, Ca, Sr) および熱水域に特徴的な元素 (Mn, Ba) の含有量を測定した。NanoSIMS は、 $\sim 10 \mu\text{m}$ の一次イオンビームを高真空下で照射し、個体試料表面から放出される二次イオンを質量分離し検出する装置であり、ppm から ppb オーダーの高い測定感度で微量元素を分析できる。

NanoSIMS 分析の準備作業として、1) 走査型電子顕微鏡によるシンカイフネアマガイの殻断面観察と部位・層別の厚さ計測を行った。また、炭酸カルシウムの結晶構造によって、海水中から取り込まれる微量元素の分配は大きく異なることが知られている。そこで、2) シンカイフネアマガイ・ミョウジンシンカイフネアマガイ殻断面について電子線マイクロアナライザーEPMA による Mg/Ca 元素マッピングを行い、結晶多形 (カルサイト・アラゴナイト) の分布を把握した。

さらに本研究では、1) シンカイフネアマガイ亜科の進化・深海環境への進出ならびに適応に関する系統構築・種分類と、2) 南太平洋の熱水域に生息する *Shinkailepas tollmanni* の集団遺伝学的解析を行い、上記の殻体分析と合わせて深海熱水への適応の包括的理解を試みた。

成果と今後の展開

本イニシヤティブ研究では、熱水生態系保全対策に資する生態的知見の集積を目的とし、熱水性の腹足類であるシンカイフネアマガイ属 3 種を材料に、幼生行動復元に関する新手法開発に取り組み、また各種の地理的分散機構と歴史的放散を考察した。

伊豆・小笠原の海形海山 (水深 441 m) に生息するシンカイフネアマガイおよびミョウジンシンカイフネアマガイの着底稚貝を対象に、幼生殻ならびに後成殻の酸素安定同位体比分析を行ったところ、全ての個体において幼生殻の同位体比が後成殻に比べ有意に低かった。酸素安定同位体比に基づく水温換算値は、幼生殻では成体分布域の表層水温と一致し、後成殻では成体の生息環境水温と同様の値が得られた。すなわち深海から表層への鉛直移動・分散が強く支持され、飼育実験下における同種幼生の遊泳行動・成長生残の至適水温 (Yahagi et al. 2017) と完全に整合的であった。

走査型電子顕微鏡観察により、シンカイフネアマガイの貝殻断面が $8\text{--}15 \mu\text{m}$ であることが明らかとなったため、NanoSIMS 微量元素分析におけるビーム径を $5 \mu\text{m}$ に設定した。EPMA による貝殻断面 Mg/Ca マッピングでは、後成殻外層において Mg の含有量が特に高く、同層がカルサイトからなることを確認できた。一方、後成殻内層ならびに

幼生殻は、Mg 含有が低く、アラゴナイト構造をもつことがわかった(図3)。NanoSIMS による Mg, Ca, Mn, Sr, Ba の測定では、幼生殻で Mn, Ba の含有量が低い一方、後成殻では外層・内層ともに両元素が高濃度で含まれることを明らかにした。この結果は、同種・別種の複数個体においても安定的であった。これらは、シンカイフネアマガイ属の腹足類が幼生期に非熱水環境で成長することを意味し、室内飼育実験並びに殻体同位体比解析により示された幼生の鉛直行動を強く支持するものである。以上、本イニシヤティブ研究により、熱水性貝類の幼生行動復元に関する包括的かつ革新的な手法を開発できたと考える。

また、上記の殻体分析と並行して、シンカイフネアマガイ亜科の分子系統解析と軟体部の形態比較、化石に関する情報整理を行い、論文として投稿した(Fukumori, Yahagi, Warén & Kano, submitted)。この論文では、同亜科が1新属を含む3属からなり、いずれも熱水あるいは冷湧水の種のみからなること、各属が新生代の初期に起源をもつこと、巻いた殻を祖先型として笠型の殻を獲得したこと(図4)、またその笠型化は熱水環境への2度の進出に伴い2度独立に生じたこと(図5)などを示した。さらに、同亜科を含むユキスズメ科全体について、模式種の模式標本検討などにより属分類の見直しを行った。

本イニシヤティブ研究では、南太平洋に分布するシンカイフネアマガイ属の一種 *Shinkailepas tollmanni* についても遺伝的集団構造を検討した。ミトコンドリア COI 遺伝子約 1200 塩基対を用いた解析の結果、種内集団は 3000 km 離れたラウ・フィジー・マヌス海盆の熱水域間でも分化せず、自由交配していることが示唆された。本種は、上記の同属2種と同様、プランクトン食幼生期に表層浮遊分散すると考えられる。なお、ラウ・フィジー・マヌス海盆の化学合成生物群集は表層水と同程度の高温域に形成されることから、*S. tollmanni* の幼生生態復元にあたって微量元素分析の新手法が大きな意味をもつと期待される。

熱水鉱床周辺には、本研究で対象としたシンカイフネアマガイ類を一員とする、特異な化学合成生態系が存在する。遺伝的多様性や未知の生態系サービスの損失を防ぐためには、生態系保全と鉱床資源開発を両立する、科学的根拠に基づいた開発計画を策定・実行することが重要である。しかしながら、調査機会が乏しい深海環境において、その生態系に関する科学的知見は十分でない。本イニシヤティブ研究では、熱水性腹足類の幼生行動を復元するための新たな手法を開発し、複数分類群への適用を十分に見込める分析結果を得た。本手法により得られる幼生分散機構に関する知見は、鉱床開発によつ

て失われ得る生物集団の回復可能性を予測するため、また環境影響を最小限に抑える開発場所や方法を選定するために、重要な役割を果たすと考える。

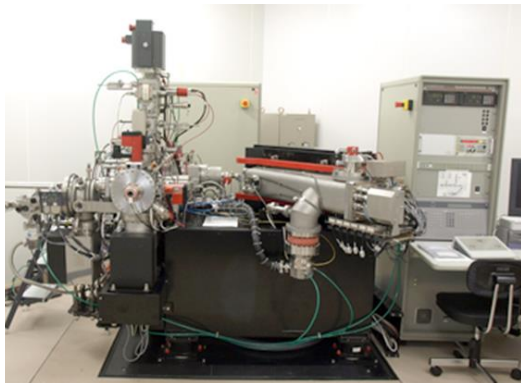


図1. 高分解能二次イオン質量分析装置 NanoSIMS (東京大学大気海洋研究所)

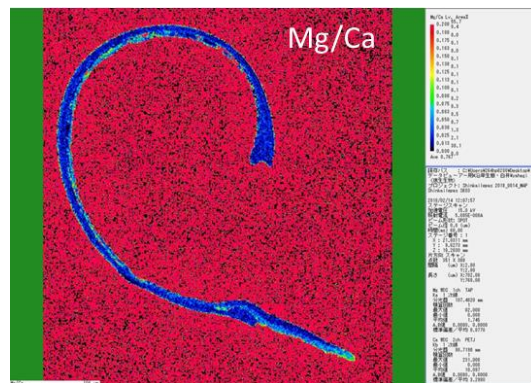


図3. シンカイフネアマガイ貝殻断面における Mg/Ca マッピング(電子線マイクロアナライザーEPMA による測定)

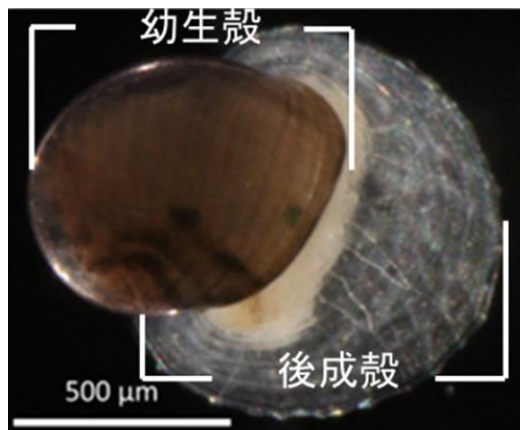


図2. シンカイフネアマガイ着底稚貝。浮遊幼生期に形成された殻と熱水噴出域に着底した後に形成された殻を明瞭に区別できる

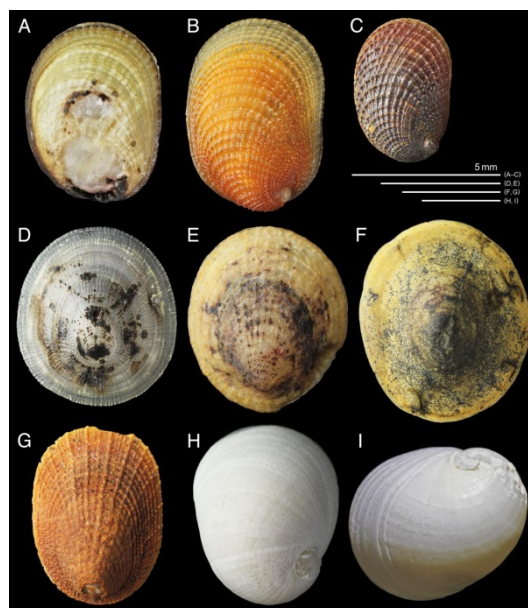


図4. シンカイフネアマガイ亜科の形態的多様性 (Fukumori et al., submitted)

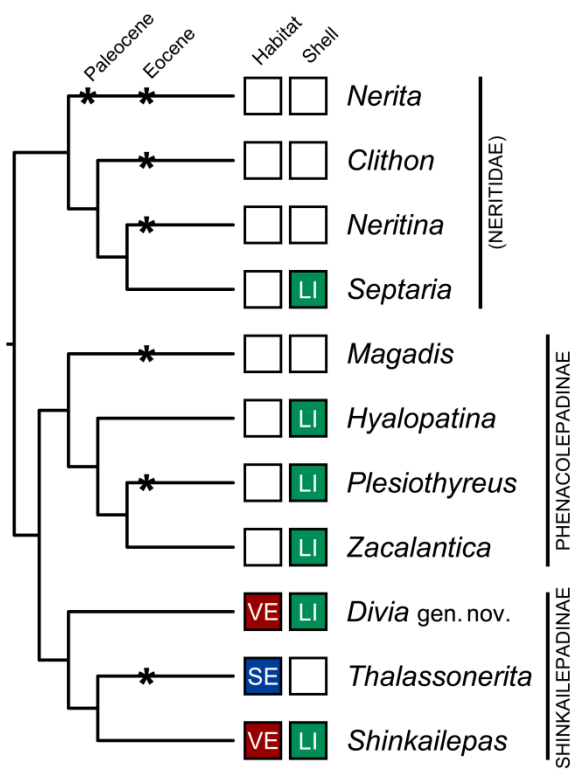


図5. シンカイフネアマガイ亜科を含むユキズメ科の進化における生態的・形態的放散. VE: 深海熱水環境, SE: 深海冷湧水環境, LI: 笠型の殻. 白抜きは祖先状態の浅海・巻貝型. * は各属の化石記録を示す (Fukumori et al., submitted)