

日本周辺におけるシロウリガイ類及び ハオリムシ類の分布と系統

小島 茂明*¹ 橋本 惇*² 太田 秀*¹

日本周辺の深海性還元環境（日本海溝、相模湾、駿河湾、南海トラフ、鹿児島湾、沖縄トラフ）から採集されたシロウリガイ類及びハオリムシ類について、ミトコンドリアDNAの部分塩基配列に基づき系統解析をおこなった。シロウリガイ類は一般に分布範囲が狭く、多くの種が単一の海域のみから採集される固有種であった。これに対しハオリムシ類の分布範囲は広く、その分散は水平距離よりも、水深によって制限される傾向がみられた。このような両者の分布パターンの差は、幼生分散能力の違いに起因するものと考えられる。

キーワード：深海性還元環境、シロウリガイ類、ハオリムシ類、ミトコンドリアDNA、分子系統学

The Distribution and the Phylogenies of the Species of Genus *Calyptogena* and Those of Vestimentiferans around Japan

Shigeaki KOJIMA*³ Jun HASHIMOTO*⁴ Suguru OHTA*³

The phylogenies of species of the genus *Calyptogena* and vestimentiferans collected from deep-sea reducing environments around Japan (Japan Trench, Sagami Bay, Suruga Bay, Nankai Trough, Kagoshima Bay and Okinawa Trough) were analyzed on the basis of partial nucleotide sequences of mitochondrial DNA. The geographical distribution of *Calyptogena* was generally narrow and many endemic species were sampled from single sites. In contrast, species of vestimentiferan were distributed over wider geographical ranges and their dispersion was tend to be limited by water depth rather than by horizontal distances. Difference of distribution pattern between these two groups is thought to be attributed to the difference in the larval dispersive ability.

Key words: Deep-sea reducing environments, *Calyptogena*, Vestimentifera, Mitochondrial DNA, Molecular phylogeny

* 1 東京大学海洋研究所

* 2 海洋科学技術センター深海研究部

* 3 Ocean Research Institute, University of Tokyo

* 4 Deep Sea Research Department, Japan Marine Science and Technology Center

1. はじめに

熱水噴出孔周辺や冷水水域などの深海性還元環境には、膨大な生物量を持つ特殊な生物群集がしばしば観察される。こうした群集は、エネルギー的に化学合成細菌の合成産物に依存しており、環境に高度に適応した固有の動物群を中心に構成されている。深海性還元環境は、様々な空間スケールで通常の深海底の中に点在しているので、固有動物群の地理分布と系統関係の解析を通じて、幼生分散・地理的隔離・種分化などの深海における生物の進化過程とそのメカニズムの解明に役立つ知見が得られることが期待される。

日本周辺の深海域では、プレートの沈み込みに伴う冷水水域のほかに、火山や海底拡大に伴う熱水噴出などによる多様なタイプの還元環境で、多くの生物群集が見つかり、こうした研究をおこなうのに絶好のフィールドである。

我々はこれまでに、深海性還元環境の生物群集を代表する2つのグループであるシロウリガイ類とハオリムシ類について、分子系統学的手法を用いて解析をおこなってきた (Kojima et al., 1995a, 1995b, 1995c)。本稿ではその成果を紹介するとともに、これら2つのグループの分布特性の比較をおこなう。

2. シロウリガイ類

日本周辺で採集されたシロウリガイ類については、奥谷らにより、ほとんどの種が記載されている (Okutani et al., 1993; 表1)。筆者らは、エンセイシロウリガイからミトコンドリアDNAを単離・クローニングし、その塩基配列の一部を決定した。そのデータに基づき約2,300塩基対を増幅するPCR用プライマーを作成し、相模湾産シロウリガイ33個体 (初島沖20個体・沖の山堆13個

体)、スルガシロウリガイ10個体、エンセイシロウリガイ20個体、沖縄トラフ伊平屋海嶺産のシロウリガイ20個体についてRFLP (制限断片長多型) 分析をおこなった。その結果、相模湾のシロウリガイ個体群が2つのハプロタイプから構成されていること、伊平屋海嶺のシロウリガイは相模湾のシロウリガイの片方のハプロタイプと同じであることがわかった。また他の個体群では集団内変異が検出されなかった。

次に、KAICO計画において「ノチール」により採集されたナギナタシロウリガイ、カイコウシロウリガイ、テンリュウシロウリガイ、ノチールシロウリガイを加え、ミトコンドリアDNA・チトクロームオキシダーゼI (COI) 領域312塩基対及びチトクロームオキシダーゼIII (CO III) 領域264塩基対分の配列を決定した。

RFLP分析で示された相模湾産シロウリガイの2つのハプロタイプ間には、COI領域で4.3%、CO III領域で5.5%の同義的塩基置換が生じているのに加え、CO III領域では3か所のアミノ酸置換があった。両者は殻長・殻高比にも有意な差があり生殖的に隔離されている別種である可能性が極めて高い (Kojima et al., in preparation) が、すべての個体を弁別する形態形質が未発見であり、形態・分子双方からより詳しい解析を現在おこなっている。

伊平屋のシロウリガイと相模湾のシロウリガイの片方のハプロタイプの間にはCOI領域に1塩基のみの置換が固定しており、伊平屋のシロウリガイが相模湾のシロウリガイからごく最近分かれ、現在では両者の間が隔離されていることを示している。現時点では、伊平屋の個体をシロウリガイ (*C. soyoae*) の亜種とするのが妥当であろう。

有効性が問題となっていた、同所的に出現するカイコ

表1 本研究で解析したシロウリガイ類
Table 1 List of species of genus *Calyptogena* analyzed in the present study.

亜属	種名	採集場所
<i>Calyptogena</i>	シロウリガイ <i>C. soyoae</i>	相模湾初島沖 相模湾沖の山堆
<i>Ectenagena</i>	エンセイシロウリガイ <i>C. solidissima</i>	沖縄トラフ伊平屋海嶺
	ナギナタシロウリガイ <i>C. phaeoformis</i>	沖縄トラフ南奄西海丘
	ノチールシロウリガイ <i>C. nautilei</i>	日本海溝
	カイコウシロウリガイ <i>C. kaikoi</i>	南海トラフ (4,000m)
	テンリュウシロウリガイ <i>C. laubieri</i>	南海トラフ (4,000m)
	スルガシロウリガイ <i>C. fausta</i>	駿河湾

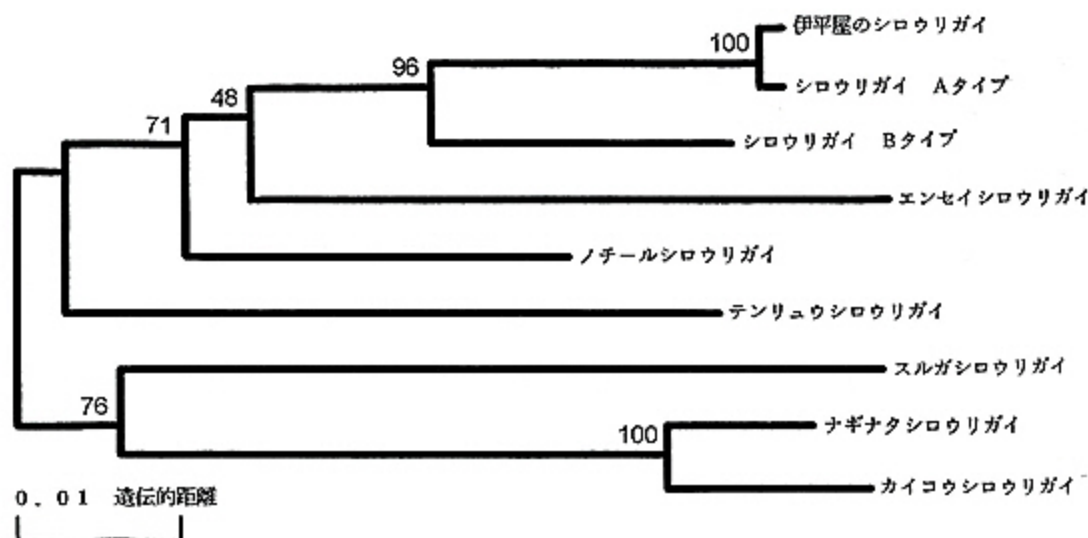


図1 日本周辺で採集されたシロウリガイ類の系統関係。数字はブートストラップ確率を示す
Fig. 1 The phylogenetic relationships among species of genus *Calyptogenia* collected around Japan. Numbers denote bootstrap probabilities.

ウシロウリガイ、テンリュウシロウリガイ、ノチールシロウリガイ (Horikoshi, 1989; Okutani, 1993) についてもそれぞれ独立した種であることが示された (Kojima et al., 1995c)。

得られた塩基配列から同義的塩基置換に基づき系統解析をおこなった。近隣結合 (NJ) 法による解析結果を図1に示す。Okutani et al. (1993) は、日本周辺の *Calyptogenia* 属を、*Calyptogenia* 亜属と *Ectenagena* 亜属に分類している (表1) が、今回の結果は、テンリュウシロウリガイとノチールシロウリガイが同じ *Ectenagena* 亜属とされるスルガシロウリガイ、カイコウシロウリガイ、ナギナタシロウリガイより、*Calyptogenia* 亜属のエンセイシロウリガイや相模湾のシロウリガイと近縁であることを示しており、*Calyptogenia* 属の分類体系の見直しの必要性を示唆する。

3. ハオリムシ類

シロウリガイ類に比べ、日本におけるハオリムシ類の分類は著しく遅れており、多数の海域でサンプルが採集されているにもかかわらず、記載作業が進んでいない。その原因のひとつが環境の違いに対する形態の可塑性である。例えば East Pacific Rise からカリフォルニア湾の Guaymas Basin にかけて分布する *Riftia pachyptila* では、底質の違いに対応して体のプロポーシオンが変わることが知られている (Black et al., 1994)。したがって

ハオリムシ類の分類をおこなう場合、形態の情報だけでは不十分であることが予想される。本研究の目的のひとつは、ハオリムシ類の分類研究の参考となる情報を得ることである。

現在までに、日本周辺の10の個体群について解析をおこなっている (表2)。これらは、3つの属 *Lamellibrachia*、*Alaysia*、*Escarpia*? に分類される。各サンプルについて、ミトコンドリア DNA-COI 領域約1キロ塩基対を決定し、ゴカイ (*Neanthes japonica*) とヒゲムシ (有鬚動物) の一種 (*Siboglinum*? sp.) を外群として系統解析をおこなった。図2は、同義的塩基置換に基づく NJ 法による系統樹である。ハオリムシ類の3属はそれぞれ明確な単系統群を形成し、ヒゲムシはハオリムシ類の姉妹群となった。ヒゲムシとハオリムシの間には、わずかに2残基のアミノ酸置換しかなく、(ゴカイ-ハオリムシ間は67残基) 両者の密接な関係を示唆した。これは両者間の形態の類似性 (Southward, 1991など) と一致する。

Lamellibrachia 属は、南海トラフの水深の異なる3か所から採集されているが、300m (金州の瀬) の個体は鹿児島湾 (水深82m) のものと、1,200m の個体は相模湾 (水深1,200m) のものと最も近縁で、距離的に近い同海域の水深の異なる場所の個体より、空間的に離れていても水深の近い場所の個体と遺伝的に近い傾向が見られた。同様の現象は *Escarpia*? 属でも見られ、南海トラフ1,200m の個体は、同海域300m のものより沖縄トラフ伊平屋海嶺 (水深1,400m) のものと、より近縁であった。

表2 本研究で解析したハオリムシ類

Table 2 List of vestimentiferans analyzed in the present study.

属	採集場所	水深
<i>Lamellibrachia</i>	相模湾	1,200m
	南海トラフ (金州の瀬)	300m
	南海トラフ	1,200m
	南海トラフ	2,000m
	鹿児島湾	82m
<i>Alaysia</i>	相模湾	1,200m
	伊平屋海嶺	1,400m
<i>Escarpia</i> ?	南海トラフ (金州の瀬)	300m
	南海トラフ	1,200m
	伊平屋海嶺	1,400m

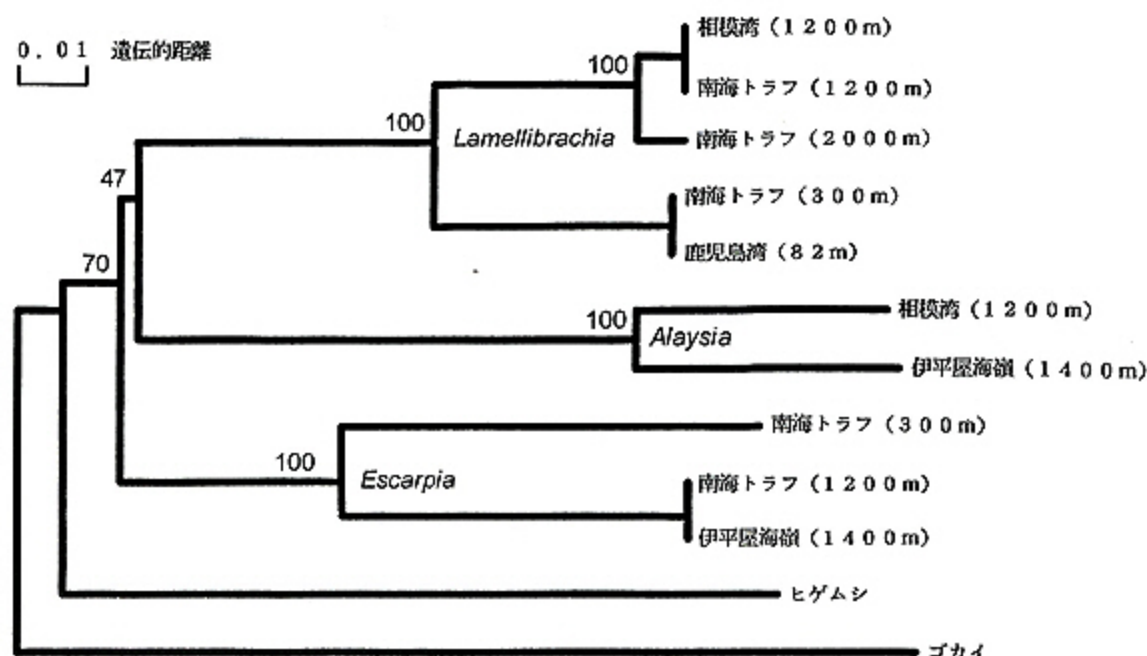


図2 日本周辺で採集されたハオリムシ類の系統関係。数字はブーストラップ確率を示す
 Fig. 2 The phylogenetic relationships among vestimentiferans collected around Japan.
 Numbers denote bootstrap probabilities.

4. シロウリガイ類とハオリムシ類の分布特性の比較

共に深海性還元環境の生物群集を構成する主要な動物群であるシロウリガイ類とハオリムシ類の、日本周辺における分布を比較して気づく最も顕著な差は、種の分布範囲の違いである。シロウリガイ類の分布が非常に限定されているのに対し、ハオリムシ類の分布ははるかに広い。現在までに分子レベルで同種とみられるシロウリガイ類の個体群が複数の海域から発見されたのは、前述の

相模湾と沖縄トラフ伊平屋海嶺の組み合わせ以外には、駿河湾で発見・記載されたスルガシロウリガイがそれ以前に南海トラフの水深2,000mで採集された小型のシロウリガイと同種個体群であった (Kojima et al., in preparation) 例だけである。他にナギナタシロウリガイが日本海溝と千島海溝から報告されているが、千島海溝について遺伝的な解析に耐えるサンプルがなく、分子レベルでの検証は行われていない。

従来、形態による分類に基づき、比較的分布が広いと

考えられていた東太平洋のシロウリガイ類についても、アイソザイム分析により、異なる海域の個体群間に遺伝的な差異があることがわかり、隠蔽種 (cryptic species) である可能性が示唆されている (Vrijenhoek et al., 1994)。

これに対しハオリムシ類では、同種個体群とみられる集団が、相模湾-南海トラフ、南海トラフ-鹿児島湾、南海トラフ-沖縄トラフの組み合わせで見つかっており、一般に各種がシロウリガイに比べ広範囲に分布している。ハオリムシ類については、未解析の個体群がかなり残っているので、今後同様の例がさらに見出されることが予想される。

こうした両者の分布の違いは、幼生期の分散能力の違いを反映しているものと考えられる。シロウリガイの幼生は、卵巣の顕微鏡観察 (Endow and Ohta, 1990) や原殻の大きさ (Lutz et al., 1984) などから卵栄養性 (lecithotrophic) であると考えられており、幼生の着床場所は一般に母集団の近傍であることが期待される。とはいえ、相模湾の個体と遺伝的に極めて近い集団が、約 1,500km 離れた沖縄トラフから見つかった例が示すように、長距離の分散が偶発的に起こる可能性も否定できない。一方のハオリムシ類の幼生はトロコフォア様で、消化器官を持ち (Southward, 1988; Jones and Gardiner, 1989; 三浦知之, 私信)、長期間のプランクトン生活により長距離の分散が可能であると考えられる。

実際、最近の East Pacific Rise での知見によれば、無生物の還元環境に最初に侵入する大型動物がハオリムシ類であるという (Lutz et al., 1994)。またスペイン沖の深海底において、沈没船内に大豆の腐敗で生じた還元環境に、ハオリムシが定着していたという報告 (Dando, 1992) もある。深海底生物としては異例に速い成長速度 (Lutz et al., 1994) を考え合わせると、ハオリムシ類を深海における r 戦略者と位置付けることができよう。彼らは高い分散能力を生かし、深海底に新たに生じた還元環境にいち早く侵入することで、個体群を維持しているのではないだろうか。

ハオリムシ類の分布に関してさらに興味深いのは、その分散が水深によって制限される傾向がみられる点である。このことは一見、分散能力の高さと矛盾するように思われる。水深勾配に沿った分散を妨げる要因としては、底層流などにより分散が妨げられる、あるいは生理的な理由等により定着しても成長することができないなどが考えられるが、その正否は未解決である。

日本列島周辺の深海域には、未発見の還元環境がまだ

多く存在していると思われる。相模トラフや南海トラフの周辺や、同海域と鹿児島湾や沖縄トラフを結ぶ海域での新たな生物群集の発見と解析、さらには他の動物群に関する知見や物理学的なデータを総合することによりこうした疑問に対する解答が得られることであろう。

謝 辞

今回、発表の機会を与えてくれた海洋科学技術センター深海研究部の方々に感謝する。今回用いたサンプルの採集にあたっては、「なつしま」乗組員、「しんかい2000」運航チーム及び藤倉克則博士、藤原義弘氏、三浦知之博士、大和田紘一教授の協力をいただいた。また、本研究を進めるにあたりシロウリガイ類については奥谷喬司教授、ハオリムシ類については三浦知之博士に貴重な助言をいただいた。なお本稿で紹介した研究の推進にあたり公益信託・成茂動物科学振興基金研究助成金及び文部省科学研究費の一部を使用した。

引用文献

- Black, M. B., R. A. Lutz and R. C. Vrijenhoek (1994) : Gene flow among vestimentiferan tube worm (*Riftia pachyptila*) populations from hydrothermal vents of the eastern Pacific. *Mar. Biol.*, **120**, 33-39.
- Dando, P. R., A. J. Southward, E. C. Southward, D. R. Dixon, A. Crawford and M. Crawford (1992) : Shipwrecked tube worms. *Nature*, **356**, 667.
- Endow, K. and S. Ohta (1990) : Occurrence of bacteria in the primary oocytes of vesicomyid clam *Calyptogena soyoeae*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **64**, 309-311.
- Horikoshi, M. (1989) : Hinge structure, their variations and changes during growth, of some Japanese deep-sea, giant white clams, *Calyptogena*, collected during the "KAIKO" project. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **71**, 137-160.
- Jones, M. and S. L. Gardiner (1989) : On the early development of the vestimentiferan tube worm *Ridgeia* sp. and *Riftia pachyptila*. *Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole*, **177**, 254-276.
- Kojima, S., T. Kobayashi, J. Hashimoto and S. Ohta (1995a) : RFLP analysis of a mitochondrial gene, cytochrome oxidase I (COI) of three

- species of the genus *Calyplogena* around Japan. Jour. Oceanogr., 51, 257-259.
- Kojima, S., R. Segawa, T. Kobayashi, T. Hashimoto, K. Fujikura, J. Hashimoto and S. Ohta (1995b) : Phylogenetic relationships among species of *Calyplogena* (Bivalvia: Vesicomidae) collected around Japan by nucleotide sequences of mitochondrial genes. Mar. Biol., 122, 401-407.
- Kojima S., R. Segawa and S. Ohta (1995c) : Molecular evidence that *Calyplogena laubieri* (Bivalvia: Vesicomidae) is a valid species. Venus (Jap. Jour. Malac.), 54, 149-152.
- Lutz, R. A., D. Jablonski and R. D. Turner (1984) : Larval development and dispersal at deep-sea hydrothermal vents. Science, 226, 1451-1454.
- Lutz, R. A., T. M. Shank, D. J. Fornari, R. M. Haymon, M. D. Lilley, K. L. Von Damm and D. Desbruyeres (1994) : Rapid growth at deep-sea vents. Nature, 371, 663-664.
- Okutani, T., K. Fujikura and J. Hashimoto (1993) : Another new species of *Calyplogena* (Bivalvia: Vesicomidae) from bathyal depth in Suruga Bay, Japan. Venus (Jap. Jour. Malac.), 52, 121-126.
- Southward, E. C. (1988) : Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora. J. mar. Biol. Ass. U. K., 68, 465-487.
- Southward, E. C. (1991) : Three new species of Pogonophora, including two vestimentiferans, from hydrothermal sites in the Lau back-arc basin (southeast Pacific ocean). Jour. Nat. Hist., 25, 859-881.
- Vrijenhoek, R. C., S. J. Schutz, R. G. Gustafson and R. A. Lutz (1994) : Cryptic species of deep-sea clam (Mollusca: Bivalvia: Vesicomidae) from hydrothermal vent and cold-water seep environments. Deep-Sea Res., 41, 1171-1189.

(原稿受理: 1995年6月21日)