マヌス海盆における化学合成生物群集の分子系統学的研究

小島　茂明＊1　太田　　秀＊1　三浦　知之＊2
藤原　義弘＊3　橋本　　淳＊3

マヌス海盆の化学合成生物群集を構成する主要な動物群のうちシロウリガイ，ハオリムシ類，Provannidae科巻貝類について，他の海域の種との間の系統関係を，ミトコンドリアDNAの塩基配列に基づいて解析した。デスモスサイトに生息するシロウリガイ未記載種は，南海トラフの冷湧域に生息するニヨリシロウリガイに最も近縁であることが示された。マヌス海盆の*Lamellibrachia*属ハオリムシは，日本周辺に生息する種に近縁であるが別の種であることが示唆された。これに対し，*Escarpia*属のハオリムシは，南海トラフや喜界島沖の冷湧水域および沖縄トラフ伊平屋海嶺の熱水域に生息する種との間に明確な遺伝的差異が見られず，同じ種である可能性が高い。*Alaysia*属様の形態を持つハオリムシは，相模湾および伊平屋海嶺で採集された各１種の*Alaysia*様ハオリムシと共に単系統群を形成し，マヌス海盆で記載された*Arcovestia ivanovi*の姉妹群を形成した。アルビンガイ類未記載種の集団が，北フィジー海盆の集団と遺伝的差異がないのに対し，ヨモツヘグイニナでは，両海域に完全な遺伝的分化が成立してることが示された。

キーワード：マヌス海盆，シロウリガイ，ハオリムシ類，Provannidae科巻貝類，分子系統学，ミトコンドリアDNA

Molecular phylogenetic study of chemoautosynthesis-based communities in the Manus Basin.

Shigeaki KOJIMA＊4　Suguru OHTA＊4　Tomoyuki MIURA＊5
Yoshihiro FUJIWARA＊6　Jun HASHIMOTO＊6

For some dominant species of chomoautosynthesis-based communities, phylogenetic relationships between species inhabiting hydrothermal areas in the Manus Basin and those from other sea areas were analyzed on the basis of nucleotide sequences of mitochondrial DNA. An undescribed species of the bivalve genus *Calyptogena*, which has been collected only from the DESMOS site, was shown to be colsely related to *C. similaris* inhabiting seep areas in the Nankai Trough. A vestimentiferan species of the genus *Lamellibrachia* was suggested to be a new species related to a species inhabiting seep and hydrothermal areas around Japan. As there was no genetic difference between a vestimentiferan of the genus *Escarpia* from the Manus Basin and those from some sites around Japan, namey seep areas in the Nankai Trough and off the Kikaijima Island and the vent areas on the Iheya Ridge, the Okinawa Trough, all of those populations are thought to conspecific. *Alaysia*-like vestimentiferans from the Manus Basin, the Okinawa Trough and Sagami Bay formed a monophyletic group, which was closely related to *Arcovestia ivanovi*, that had been described based on specimens collected from the Manus Basin. While no genetic difference was detected between population of an undescribed species of the gastropod genus *Alviniconcha* in the Manus Basin and that in the North Fiji Basin, a significant genetic difference of populations of another gastropod species of the family Provannidae, *Ifremeria nautilei* was revealed between those two basin.

Key words : Manus Basin, *Calyptogena*, vestimentiferan, Provinnid gastropods, molecular phylogeny, mitochondrial DNA

＊1　東京大学海洋研究所
＊2　鹿児島大学大学院・連合農学研究科
＊3　海洋科学技術センター 海洋生態・環境研究部
＊4　Ocean Research Institute, University of Tokyo
＊5　United Gradiate School of Agricultural Science, Kagoshima University
＊6　Japan Marine Science and Technology Center

1. はじめに

マヌス海盆の数ヵ所で発見された熱水噴出孔の周辺からは，これまでに多くの化学合成生物群集が報告されている[1)−5)]。1995年からは日仏による「しんかい6500」および「しんかい2000」の潜航調査が進行中である[6)−9)]。マヌス海盆の生物群集は，Pravannidae科巻貝類が優占するなど，北側に位置するマリアナトラフの群集や東側の北フィジー海盆，ラウ海盆の群集と共通する特徴を多く持つが，これらの海域からは報告されていないシロウリガイが生息しているなど，北部西太平洋の群集との共通点も持ち，これまでに発見されている南太平洋の群集中で最も西側に位置することから期待される様に，生物群集の組成からも北部西太平洋と南太平洋を繋ぐ中継点としての役割を担ってきた事が推察される。また本格的な発見が期待されるインド洋の化学合成生物群集との類縁性も予想される。この様に，マヌス海盆は，化学合成生物群集の伝播やその構成種の進化の上で要となる海域であり，生物地理学的研究上，非常に重要な研究対象である。他海域の群集との動物相の比較に加え，種内あるいは近縁な種の間の遺伝的な差異を定量的に評価することで，化学合成生物群集固有の動物群の進化過程解明のための重要な知見が得られるものと期待される。

筆者らは，1996年および1998年の「よこすか／しんかい2000」によるBIOACCESS航海に参加し，マヌス海盆で採集された主要な動物群のいくつかについて，分子系統学の手法により，他海域に生息する種との間の遺伝的関係を解析している。本報告では，そのうちシロウリガイ，ハオリムシ類およびPravannidae科巻貝類について，現在までに得られた結果を紹介する。

2. シロウリガイ

シロウリガイ類は，東太平洋や北部西太平洋の化学合成生物群集で最も優占する動物群のひとつであるが，南太平洋からは，パプアニューギニアのニューアイルランド島を挟む2つのサイト，ニューアイルランド海盆エジソン海山[10)]とマヌス海盆デスモス海釜のみで発見されている。「しんかい2000」第910回潜航において，デスモス海釜で採集された3個体のシロウリガイから，ミトコンドリアDNAを抽出し，チトクロームオキシダーゼ・サブユニットI（COI）領域の塩基配列を決定した。これまで報告されているシロウリガイ類の配列[11),12)]および筆者らの未公開データと比較したところ，いずれの配列とも一致せず，今回採集されたシロウリガイ類が，未記載の新種であることが示唆された。エジソン海山の個体に関しては，国内にサンプルがなく，解析結果も公表されていないので，デスモス海釜のものと同種である可能性が残されている。デスモス海釜の個体について，現在太田による記載作業が進められており，近日中に発表される予定である。

次にデスモス海釜のシロウリガイ未記載種が，北部西太平洋の種と東太平洋の種とのいずれと，より近縁であるかを調べるため，約450塩基対の配列に基づき系統解析をおこなった（図1）。得られた系統樹は，デスモス海釜のシロウリガイが，西太平洋側の南海トラフ陸側斜面に生息するニヨリシロウリガイ *C. similaris* と最も近縁であることを示してた。両者の近縁性は，非常に高いブートストラップ確率（100%）で支持されており，信頼性が高い。シロウリガイ類では，種毎に生息水深が限定されていることが知られている[13)]が，デスモス海釜のシロウリガイ生息地の水深が，1920m前後であるのに対し，ニヨリシロウリガイの模式産地が，水深2084mである[14)]ことから，両者が同様の水深に生息していた共通祖先から分岐したことが示唆される。

3. ハオリムシ類

マヌス海盆からは，ロシアの潜水船ミールにより採集された標本に基づきSouthwardとGalkin[15)]により記載された*Arcovestia*属の模式種*A. ivanivi*に加え，*Lamellibrachia*属，*Escarpia*属，および*Alaysia*様の形態を持つ種が発見されている。現在までのところ，*Alaysia*属として記載されている種は，ラウ海盆を模式産地とする*A. spiralis*[16)]のみであるが，日本周辺でも 相模湾の冷湧水域や沖縄トラフ伊平屋海嶺の熱水域から*Alaysia*様の形態を持つ個体が採集されている[17)]。

1996年および1997年の「しんかい2000」潜航調査で採集された，*A. ivanivi*，*Lamellibrachia*属ハオリムシ，*Escarpia*属ハオリムシ，および*Alaysia*様のハオリムシについて，ミトコンドリアDNA・COI領域の塩基配列を決定し，これまで報告されているハオリムシ類の配列[18),19)]および筆者らの未公開データを用い，系統解析をおこなった（図2）。なお西太平洋のハオリムシ類の分類は，他海域に比べ大きく遅れており，多くの固有種がいると考えられているにも関わらず，サツマハオリムシ*L. satsuma*[20)]を除いて，全く記載されていない。ここでは，遺伝的に他から独立した集団と認められるものを，暫定的な“種“と考え，*Lamellibrachia* sp. L1の様に表記し，生息域を表1に示した。

マヌス海盆で採集された*Lamellibrachia*属ハオリムシから得られた塩基配列は，これまでに知られている*Lamellibrachia*属のいずれの種のものとも大きく異なり，これまでに採集されていない新種であると考えられる。一方，マヌス海盆より東側に位置するラウ海盆から採集された*L. columna*についてBlackら[19)]により報告された配列は，南海トラフの水深2000m付近に生息するsp. L2に非常に近く，両者を姉妹種とする系統仮説は，比較的高いブートストラップ確率（71%）で支持される。さらに，1400m以浅の海域で，相模湾から沖縄トラフに渡り広範囲に分布するsp. L1を加えた“3種”の単系統性は，非常に高いブートストラップ確率（100%）により支持されている。水深1900mに生息する*L. columna*が，水深2000mのsp. L2とより近縁であることは，sp. L1とsp. L2が深度による住み分けを通じて分化し，sp. L1は水深の

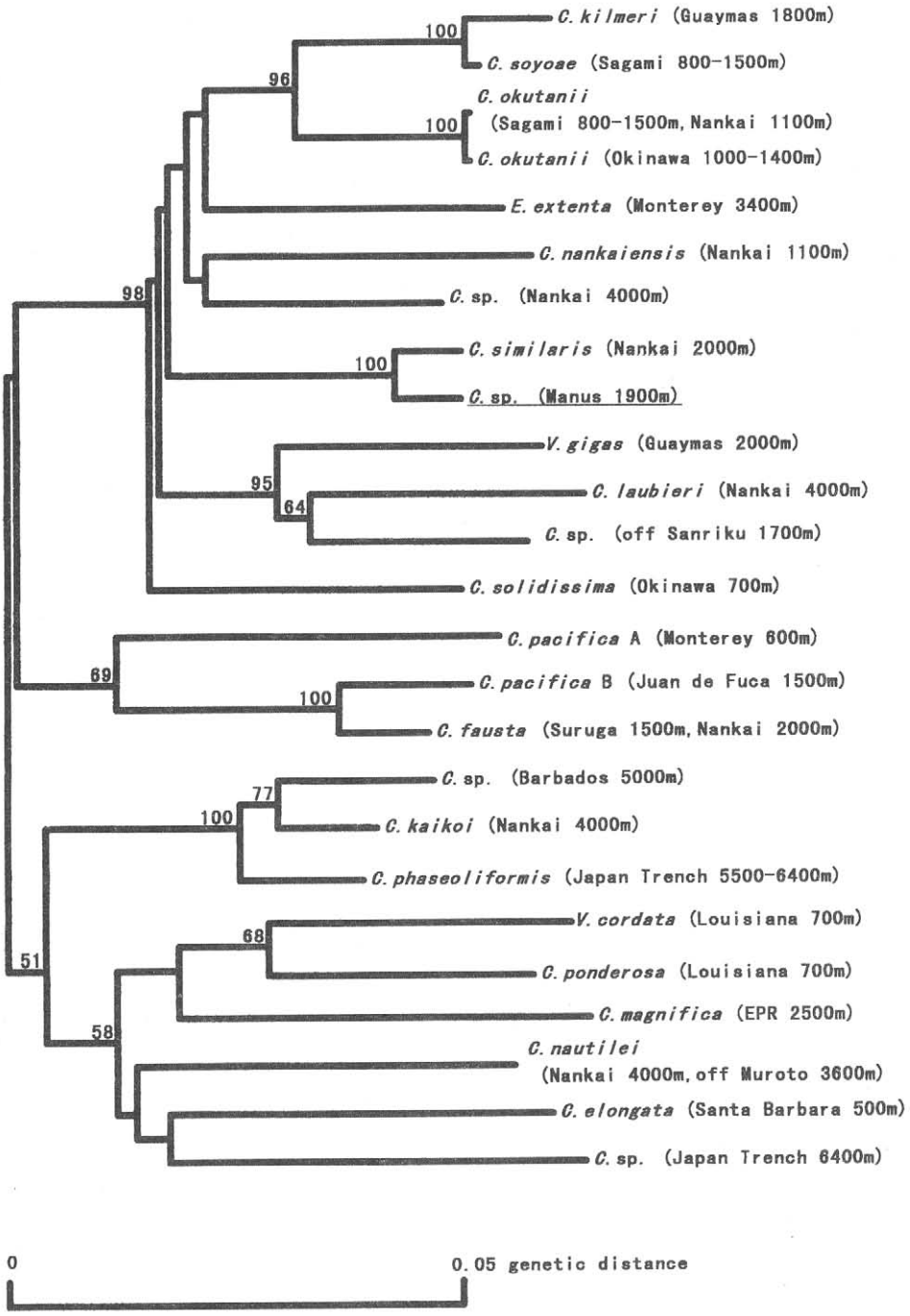

図１　ミトコンドリアDNA・COI領域の塩基配列（約450塩基対）に基づき近隣結合法により解析した，シロウリガイ類の系統関係。数字はブートストラップ確率（50%以上の場合のみ表示）。

Fig. 1　Molecular phylogeny of vesicomyid clams analyzed by neighbour-joining method based on nucleotide sequences (about 450bp) of mitochondrial COI gene.

浅い沖縄トラフや黒島海丘へ分布を広げる一方，sp. L2はより深いマヌス海盆へ定着し，ここでさらに分化したことを示唆するが，“3種”間の遺伝的差異は，他の種（例えばサツマハオリムシ）の種内変異と考えられる程度であり，生殖的に隔離された別の種であるかについては，疑問が残る。加えて，これまでにsp. L2について，塩基配列が得られている個体は，2個体のみでありsp. L1とsp. L2が別種である否かを判断するにはデータが不足している。*L. columna*およびsp. L1とsp. L2の分類学的位置付けを行なうためには，さらに多くの個体に基づく解析が必要である。現在sp. L2について，より多くのサンプルに基づく解析を進めており，sp. L1との間の遺伝的差異の有無を統計的に検定する予定である。

マヌス海盆に生息する*Escarpia*属のハオリムシは，南

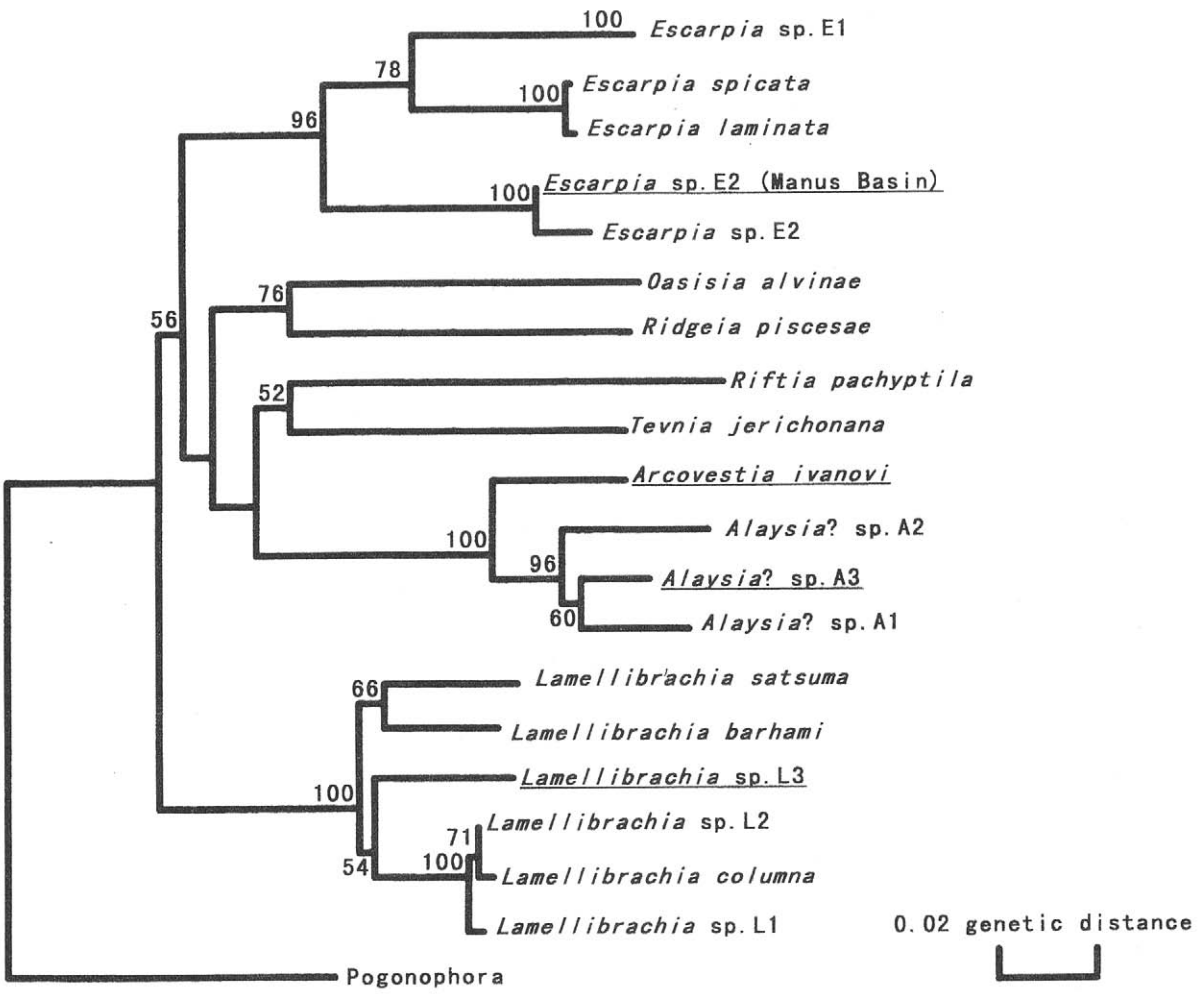

図２　ミトコンドリアDNA・COI領域の塩基配列（約520塩基対）に基づき近隣結合法により解析した，ハオリムシ類の系統関係。未記載種の分布域は表１を参照。数字はブートストラップ確率（50%以上の場合のみ表示）。

Fig. 2 Molecular phylogeny of vestimentiferans analyzed by neighbour-joining method based on nucleotide sequences (about 520bp) of mitochondrial COI gene.

表１ 西太平洋に生息するハオリムシ類の分布域.

種		分布域（水深）
Lamellibrachia	sp. L1	相模湾（800-1450m），南海トラフ（1200m），金州の瀬（300m）
		沖縄トラフ北伊平屋海丘（1000-1100m），伊平屋海嶺（1400m）
		黒島海丘（800m）
	sp. L2	南海トラフ（2000m）
	sp. L3	マヌス海盆（1700m）
L. satsuma		鹿児島湾（80m），金州の瀬（300m），日光海山（430m）
Escarpia	sp. E1	金州の瀬（300m）
	sp. E2	南海トラフ（1200m），沖縄トラフ伊平屋海嶺（1400m）
		喜界島沖（1600m），マヌス海盆（1700-1900m）
Alaysia?	sp. A1	相模湾（800-1450m）
	sp. A2	沖縄トラフ伊平屋海嶺（1400m）
	sp. A3	マヌス海盆（1700-1900m）
Arcovestia ivanovi		マヌス海盆（1700-1900m）

海トラフや喜界島沖の冷湧水域および沖縄トラフ伊平屋海嶺の熱水域に生息する種（sp. E2）と遺伝的に近く，約500塩基対の配列に基づく系統樹（図２）では，sp. E2の姉妹群の位置にあるが，マヌス海盆の個体に対するsp. E2に属する個体の単系統性を支持するブートストラップ確率は低い（51%）。より長い配列（約1050塩基対）に基づく系統樹（図３）では，マヌス海盆の個体とsp. E2の個体との間に明確な遺伝的差異が見らない。このことは，マヌス海盆の*Escarpia*属ハオリムシ集団が，北部西太平洋のsp. E2と同種の個体群である可能性が高いことを示している。今後，西太平洋の広域に分布する本種や，上記の*Lamellibrachia* sp. L1を対象に，集団間の距離に応じて集団間遺伝的差異がどの様に蓄積し，別の種に分化していくのかを研究していく予定である。

マヌス海盆で採集された*Alaysia*様のハオリムシは，相模湾初島沖および沖縄トラフ伊平屋海嶺の*Alaysia*様ハオリムシと，単系統群を形成した。このグループの単系統性は，非常に高いブートストラップ（96%）で支持されている。*A. spiralis*についてのデータは，現在までのところ公表されておらず，また*Alaysia*様の種の形態に関する詳しい報告もないので，これら３種が，真に*Alaysia*であるかについては，今後検討する必要がある。マヌス海盆を模式産地とする*Arcovestia ivanivi*は，*Alyasia*様ハオリムシ類の姉妹群となっており，この関係は高いブートストラップ確率（100%）で支持された。また支持するブートストラップ確率は高くないが，系統樹上で，これらと近縁な位置にある*Oasisia*，*Ridgeia*，*Riftia*，*Tevenia*は，いずれも東太平洋に固有の属であることから，*Arcovestia*と*Alaysia*様ハオリムシの共通祖先は東太平洋から南太平洋への分散と隔離によって誕生し，南太平洋で２グループが分化した後，*Alysia*様の形態を持つグループが，さらに北部西太平洋まで分布を拡大したものと考えられる。

4. Pravannidae科巻貝類

南太平洋の熱水噴出口周辺の化学合成生物群集で圧倒的に優占しているのが，アルビンガイ（*Alviniconcha*属）類，ヨモツヘグイニナ（*Ifremeria nautilei*）等のProvannidae科の巻貝類である。マヌス海盆には，ヨモツヘグイニナ[21]およびアルビンガイ属の未記載種1種[22]が分布している。これら２種について，ミトコンドリアDNA・COI領域の

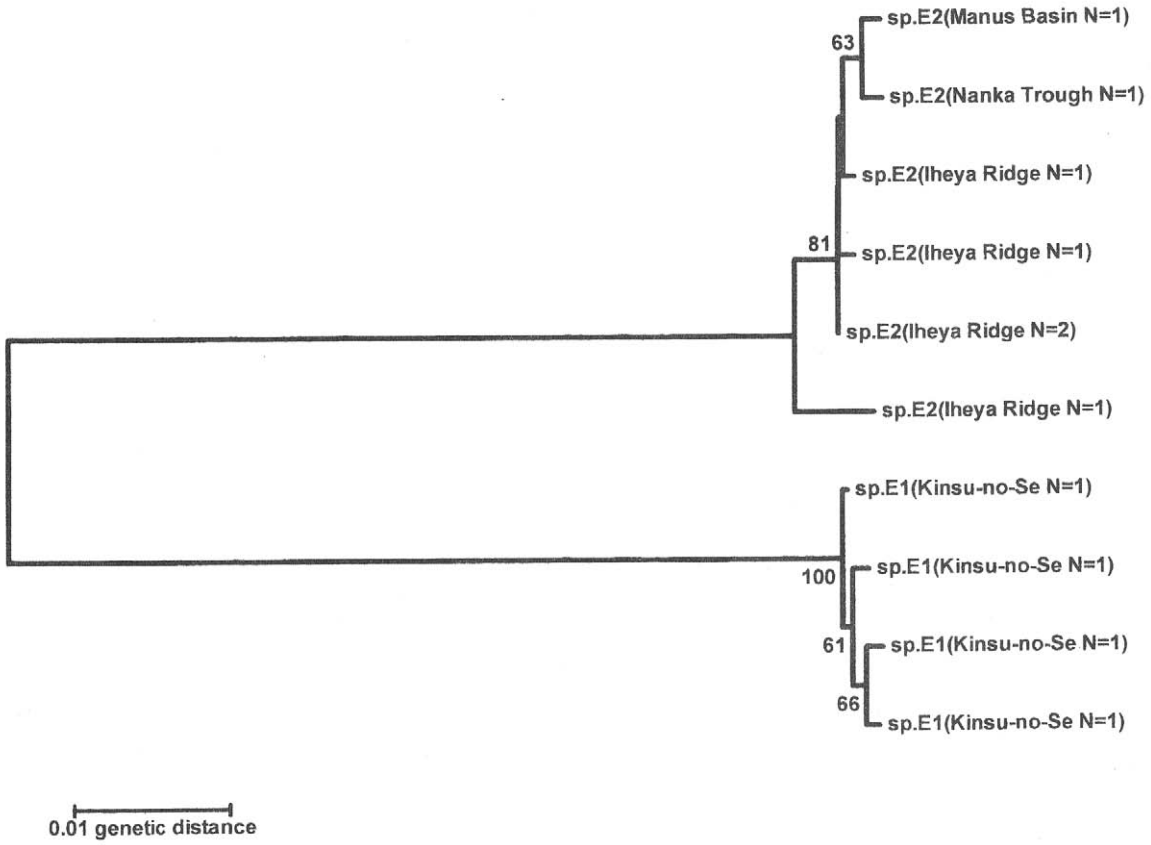

図３　ミトコンドリアDNA・COI領域の塩基配列（約1050塩基対）に基づき近隣結合法により解析した西太平洋産*Escarpia*属個体の系統関係。数字はブートストラップ確率（50%以上の場合のみ表示）。

Fig. 3　Molecular phylogeny of vestimentiferans of the genus *Escarpia* collected from the western Pacific, analyzed by neighbour-joining method based on nucleotide sequences (about 1050bp) of mitochondrial COI gene.

約800塩基対の塩基配列に基づき，マヌス海盆の集団と北フィジー海盆の同種集団との間の遺伝的差異を解析した[23]。その結果，アルビンガイ類未記載種では，２つの海域間で遺伝的差異がないのに対し，ヨモツヘグイニナでは,完全な遺伝的分化が成立していることが示された。アルビンガイ類は，プランクトン幼生期を持ち，長距離の分散が可能であると考えられるのに対し，ヨモツヘグイニナの幼生型は分かっていない。マヌス海盆・北フィジー海盆間における集団の遺伝的分化の程度の違いは，アルビンガイ類に比べヨモツヘグイニナの幼生分散能力が低いことを示しているのかもしれない。また，マヌス海盆の北に位置するマリアナトラフの熱水域に，アルビンガイ（*A. hessleri*）のみが生息しヨモツヘグイニナが分布していないのも同じ理由によるものかもしれない。

5. 謝辞

サンプルの採集に際しての, BIOACCESS 96および同98航海の乗船研究者の皆様,「しんかい2000」運航チームおよび支援母船「なつしま」乗組員の皆様の協力に感謝します。

参考文献

1) R. Both, K. Crook, B. Tylor, S. Brogan, B. Chappell, E. Frankel, L. Liu, J. Sinton and D. Tiffin, “Hydrothermal chimneys and associated fauna in the Manus back-arc basin, Papua New Guinea,” EOS, 67, 489-490 (1986).
2) W. Tufer, “Modern hydrothermal activity, formation of complex massive sulfide deposits and associated vent communities in the Manus back-arc basin (Bismark Sea, Papua New Guinea),” Mittösterr. Geol. Ges., **82**, 183-210 (1989).
3) S. V. Galkin, “The benthic fauna of hydrothermal vents in the Manus Basin,” Oceanology, **32**, 768-774 (1992).
4) A. Y. Leni, V. G. Galychenko, N. V. Pimemov, Y. N. Miller and M. V. Ivaniv, “Geochemical and biogeochemical features of bottom fauna in the Manus Basin hydrothermal association,” Geochem. Int., **32**, 10-29 (1995).
5) S. V. Galkin, “Megafauna associated with hydrothermal vents in the Manus back-arc basin (Bismark Sea),” Mar. Geol., **142**, 197-206 (1997).
6) J.-M. Auzende, T. Urabe and Scientific party, “Cruise explores hydrothermal vents of the Manus Basin,” EOS, **77**, 244 (1996).
7) J.-M. Auzende, J. Hashimoto, A. Fiala-Médione, S. Ohta et l'équipe Bioaccess, “In situ geological and biological study of two hydrothermal zones in the Manus Basin (Papua New Guinea),” C. R. Acad. Sci. Paris, **325**, 585-591 (1997).
8) 太田　秀, 橋本　惇, BIOACCESS-Manus 96 乗船研究者. “ 東部マヌス海盆デスモス海釜の熱水噴出域と生物群集 —“ Shinkai 2000 ” BIOACCESS-Manus 96 航海ダイブ＃916と＃924潜航報告を中心に— ”, JAMSTEC深海研究, **13**, 233-242 (1997).
9) J. Hashimoto, S. Ohta, A. Fiala-Médione, J.-M. Auzende, S. Kojima, M. Segonzac, Y. Fujiwara, J. C. Hunt, K. Gena, T. Miura, T. Kikuchi, T. Yamaguchi, T. Toda, H. Chiba, S. Tsuchida, J. Ishibashi, K. Henry, M. Zbinden, A. Pruski, A. Inoue, H. Kobayashi, J.-L. Birrien, J. Naka, T. Yamanaka, C. Laporte, K. Nishimura, C. Yeats, S. Malagun, P. Kia, M. Oyaizu and T. Katayama, “Hydrothermal vent communities in the Manus Basin, Papua New Guinea: Results of the BIOACCESS cruises ’96 and ’98,” InterRidge News, 8(2), 12-18 (1999).
10) P. Herzig, M. Hannington, B. McInnes, P. Stoffers, H. Villinger, R. Seifert, R. Binns and T. Liebe, “Submarine volcanism and hydrothermal venting studied in Papua, New Guinea,” EOS, **75**, 513-516 (1994).
11) S. Kojima, R. Segawa, T. Kobayashi, T. Hashimoto, K. Fujikura, J. Hashimoto and S. Ohta, “Phylogenetic relationships among species of *Calyptogena* (Bivalvia: Vesicomyidae) collected around Japan revealed by nucleotide sequences of mitochondrial genes,” Mar. Biol., **122**, 401-407 (1995).
12) A. S. Peek, R. G. Gustafson, R. A. Lutz and R. C. Vrijenhoek, “Evolutionary relationships of deep-sea hydrothermal vent and cold-water seep clams (Bivalvia: Vesicomyidae): results from mitochondrial cytochrome oxidase subunit I,” Mar. Biol., **130**, 151-161 (1997).
13) T. Okutani, S. Kojima and J. Ashi. “Further discovery of a new taxon of vesicomyid clam from the Nankai Trough, off Honshu, Japan,” VENUS (Jap. Jour. Malacol.), **56**, 185-188 (1997).
14) S. Kojima and S. Ohta, “Bathymetrical distribution of the species of the genus *Calyptogena* in the Nankai Trough, Japan,” VENUS (Jap. Jour. Malacol.), **56**, 293-297 (1997).
15) E. C. Southward and S. V. Galkin, “A new vestimentiferan (Pogonophora: Obturata) from hydrothermal vent field in the Manus back-arc basin (Bismark Sea, Papua New Guinea, Southwest Pacific Ocean),” J. Nat. Hist., **31**, 43-55 (1997)
16) E. C. Southward, “Three new species of Pogonophora, including two vestimentiferans, from hydrothermal sites in the Lau back-arc basin (Southwest Pacific Ocean),” J. Nat. Hist., **25**, 859-881 (1991).
17) E. C. Southward, V. Tunnicliffe, M. B. Black, D. R. Dixon and L. R. J. Dixon, “Ocean-ridge segmentation and vent tubwors (Vestimentifera) in the NE Pacific,” Geol. Soc. Sp. Pub., **118**, 211-224 (1996).
18) S. Kojima, R. Segawa, J. Hashimoto and S. Ohta, “Molecular phylogeny of vestimentiferans collected around Japan revealed by the nucleotide sequences of mitochondrial DNA,” Mar. Biol., **127**, 507-513 (1997).
19) M. B. Black, K. M. Halanych, P. A. Y. Mass, W. R. Hoeh,

J. Hashimoto, D. Desbruyères, R. A. Lutz and R. C. Vrijenhoek "Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vents and cold-water seeps," Mar. Biol., **130**, 141-149 (1997).

20) T. Miura, J. Tsukahara and J. Hashimoto, "*Lamellibrachia satsuma*, a new species of vestimentiferan worms (Annelida: Pogonophora) from a shallow hydrothermal vent in Kagoshima Bay, Japan," Proc. Biol. Wash., **110**, 447-456 (1997).

21) A. Warén and P. Bouchet, "New records, species, genera, and a new family of gastropods from hydrothermal vents and hydrocarbon seeps," Zool. Scr., **22**, 1-90 (1993).

22) 小島茂明, 太田　秀, 藤原義弘, 藤倉克則, 橋本　惇, " 西部南太平洋におけるアルビンガイ類の種分化 ", JAMSTEC 深海研究 , **14**, 501-505 (1998).

23) 小島茂明, ﾒ深海性化学合成生物群集における貝類の分散と種分化ﾓ, 月刊海洋号外, **20**, 155-160(2000).

（原稿受理：1999 年 12 月 27 日）