

第2回「理想の追求」研究報告

研究期間：2011年4月1日～2014年3月31日

深海底熱水噴出域の幼生輸送と生物群集変動

リーダー： 御手洗哲司 沖縄科学技術大学院大学

メンバー： 佐藤矩行 沖縄科学技術大学院大学
北野宏明 沖縄科学技術大学院大学
Igor Goryanin 沖縄科学技術大学院大学
中村雅子 沖縄科学技術大学院大学
中島祐一 沖縄科学技術大学院大学
丸山 正 海洋研究開発機構
藤原義弘 海洋研究開発機構
古島靖夫 海洋研究開発機構
渡部裕美 海洋研究開発機構



a) 西太平洋熱水噴出域国際ワークショップにて本プロジェクトを紹介 (May 10-11, 2012, OIST Campus), b) 取材に訪れた NHK スタッフと撮影 (May 11, 2012), c-e) 海洋研究開発機構・調査航海 NT12-26 (October 13-20, 2012) にて観測準備するメンバー, f) インターン学生による室内実験。

1. 背景および目標

熱水噴出孔は地球内部から熱や鉱物を海底にくみ出し、太陽の光の届かない暗闇に豊かで独特な生態系を育む自然のシステムを提供する。熱水噴出域の生物は人間を含む地球上のほとんどの生き物にとっては毒である化学物質を利用して食料を自ら作り出して生きている。海底付近のこの奇妙な環境は、地球や他の惑星が生まれて間もない頃の環境に似ていると考えられている。

深海熱水噴出域の生物群集が約 40 年前に発見されてから、海洋生物学者たちは幼生の輸送が生物群集の変動・普遍性に鍵となる重要な役割を果たすと考察した。熱水域固有生物種の多くは、生活史の大半を底性または固着性で過ごし、広域に移動しない。そのため、生物の分布域の決定には、浮遊幼生の分散過程が大きな影響を与えていると考えられる。

その重要性にも関わらず、幼生分散の定量的な情報は未だに極めて乏しく、海流による輸送のメカニズム、それに起因する生物集団内の個体数や構成種の変動、遺伝子の構成や頻度の変化など、重要な問題は未解決のままである。本研究では、沖縄を含む西太平洋の熱水噴出域において、**1)** 熱水域固有種の繁殖や幼生の生態を調査し、**2)** 海流による輸送パターンを明らかにし、**3)** これらの情報を統合して、熱水域固有生物種の幼生分散過程を推定し、**4)** 推定された幼生輸送パターンを生物集団間の遺伝解析データと比較することを目標とした。

2. 主な研究成果

この研究の主たる成果は西太平洋熱水域における幼生分散を定量化したことである。繁殖時期がいつで、幼生期間がどれくらいなのか？海流による輸送パターンがどのようになっているのか？海洋物理学・生物学・生態学の研究アプローチを段階的に組み合わせることで、西太平洋ほぼ全域での幼生分散の定量的な知見を得た。

深海生物の幼生分散範囲は、私たちが研究開始前に想定したよりもずっと広く、海面表層付近に生息する生物のそれよりもむしろ広範囲の可能性があるという結論が導かれた。深くなるにつれて、海流は弱くなるが、幼生期間は温度の低下とともに長くなるため、広範な幼生分散が実現される。沖縄トラフ、伊豆・小笠原島弧、マリアナ島弧は幼生が十分に到達可能な距離にあり、これらの熱水域間の幼生輸送には明確な方向性があることが示唆された。一方で、これらの熱水域とニューギニア沖のマヌス海盆の間には幼生の海流輸送では接続不可能なギャップが存在する。また、インドネシア沖に点在する熱水域も、西太平洋・インド洋の熱水域どちらからも遠く離れすぎていることが明らかとされた。これらの結果は可能な限り海流観測データと集団遺伝データでバックアップした。

3. 研究成果

3.1. 繁殖時期と幼生浮遊期間の推定

深海生物の繁殖時期に関する知見は限定的であるが、熱水噴出域に生息する生物の多くは、決まった産卵時期を持たず、年間を通して継続的に配偶子（卵や精子）形成を行い、産卵をしているものが多いというのが共通見解である。これまでの研究の大多数は、大西洋中央海嶺や東太平洋海膨の深海生物を対象としたものであり、西太平洋熱水域固有種についての繁殖時期情報は私たちの知る限り無かった。

本研究では、沖縄トラフ内に広く分布する巻貝類の一種、キノミフネカサガイについて、繁殖時期の推定を行った。海洋研究開発機構の調査航海 NT11-20 (Sep. 29 - Oct. 12, 2011) においてサンプルを採取し、生殖腺切片を観察した。その結果、同じ生殖腺（卵巣や精巣）内に異なる成熟段階の配偶子が見られ、連続的な配偶子形成および産卵を行っている可能性が示唆された。この結果は、繁殖時期には季節性がないとする、これまでの大西洋中央海嶺や東太平洋海膨での研究結果に通じる。今後、他生物種についても解析を進める必要があり、現時

点で結論を出すのは時期尚早ではあるが、以下では、西太平洋熱水域に固有の生物種は繁殖時期に季節性を持たないと想定した。

幼生の成長速度は水温によって変化する。水温が低くなるにつれて、代謝速度が遅くなり、結果、幼生としての浮遊期間が長くなる。一定の温度に対する幼生期間は種によって異なるが、温度変化に対する幼生期間の変化の割合は、種にはよらず普遍的法則があるため、一つの指数関数で表現することができる。しかしながら、この法則は深海生物に対して適用されたことはなかった。

幼生期間の推定には、受精卵または幼生を採取し、飼育する必要がある。成長に伴う幼生の形態変化を継続的に観察し、稚体直前の段階に至るまでの時間を幼生期間とみなす。この作業は技術的に大変困難を伴うものである。研究報告はほとんどが浅海に住む生物を対象とするものであって、深海生物を対象とするものはごく僅かである。渡部が 2004 年に行ったネッスイハナカゴの幼生飼育実験によれば、10°C で飼育した場合には幼生浮遊期間は平均で 50 日間であったが、水温が 4°C の場合には幼生期間は平均 99 日間とほぼ倍増した。これは前述の指数関数と比較したところ、よく合致することが分かった。浅海生物と同じ普遍則が熱水噴出域の生物にも適用できることが期待される。

本研究では海洋研究開発機構・調査航海 KY14-02 (February 2-15, 2014) で採取されたエンセイオハラエビとオハラエビの卵を孵化させることに成功した。水温と孵化率の間には関連性があり、その傾向は種ごとに大きく異なるなど、いくつかの新発見があった。懸案の幼生浮遊期間の推定結果については、もう少し時間を待たねばならない。本研究では西太平洋に広く分布するネッスイハナカゴを念頭に、上記の指数関数式に基づいて幼生期間を平均水温の関数として与えることとした。

3.2. 幼生分散水深の推定

この幼生期間の温度依存性は、幼生の位置する水深によって、その浮遊期間が大きく異なることを意味する。一般に水温は水深の増加とともに減少する。上記の関係式を使って大雑把に言えば、水深 500 メートル付近では水温が 10°C 前後、幼生期間が約 40 日となり、水深 1000 メートルでは水温が 5°C 程度、浮遊期間はおよそ 80 日という計算になる。

浮遊幼生の水中密度は低いので、観測で幼生の鉛直方向の分布を見極めるのは困難である。海底から 100 メートル程度までの限られた範囲での観測例が散見される程度で、モデル化に必要な情報は絶対的に不足している。本研究でも、幼生の垂直分布範囲推定のため、海洋研究開発機構・調査航海 NT13-09 (April 21-29, 2013) において、明神礁カルデラ内外の水深 100m から 750 メートルまで約 100 メートル毎に浮遊生物の採集を行ったが、それらしい生物は採取されなかった。

本プロジェクトで招待したインターン学生(東京大学大学院、徐美恵)は室内実験を行い、オハラエビ、ゴエモンコシオリエビの幼生の鉛直分布は表層から表面から水深 1000 メートル付近までの広範囲に及ぶ可能性があるかと推算した。その手法は塩分濃度を調整することで密度の異なる水槽を用意し、その中で幼生が中性浮力をとる密度を調べた簡易的なものだが、参考になる数値である。以下では、幼生の鉛直位置が 100, 500, 1000 メートルのレベルでの幼生分散の範囲を評価した。

3.3. 海流モデルとの統合

現在、活動が認められている熱水噴出域は西太平洋におよそ 200 存在する。これら全てを起点とする流れのパターンを、海洋観測のみから解明するのは極めて困難である。幼生海流輸送の定量化は、前述の生物情報に海洋物理モデルを組み合わせて行った。

海流モデルの対象とする海域は西太平洋の熱水域をほぼ網羅する範囲を設定し、海水の流体運動を駆動する海表面での熱収支と風応力には、信頼性の高い気象庁の **JRA-55** 再解析データを使用した。水平方向の空間解像度は **5 km** に設定し、沖縄とマリアナ海域には、より高い水平解像度 **1 km** で、詳細な地形の影響の有無を評価した。モデル開発は **Jim McWilliams** 研究室と共同で行われた。幼生の分散が水深 **100, 500, 1000** メートルで起きる場合を想定し、前述の関係式よりそれぞれ **10, 40, 80** 日間でのその海流輸送を確率密度関数で定量化した。結果は以下の通りに要約される。

- 1) 深海生物の幼生分散範囲は、海面表層付近に生息する生物のそれよりもむしろ広範囲の可能性があり、深くなるにつれて、海流は弱くなるが、幼生としての期間は温度の低下とともに長くなる。前者は幼生分散範囲を狭め、後者は拡大する作用がある。後者の効果の方がより大きく、その結果、深海においてはより広範な幼生分散が実現される。
- 2) 幼生分散距離は数百 **km** に及ぶ。西太平洋の熱水噴出孔を沖縄、伊豆・小笠原、マリアナ、ニューギニア海域に分けた場合、それぞれの海域内では深海生物はよく混ざり合った状態であると想定される。ただし、最も確率が高いのは、ほとんどの場合、出発地点の近郊にとどまることであり、遠く離れた熱水域に到達する幼生の割合はずっと少ない。
- 3) 沖縄、伊豆・小笠原、マリアナ海域は幼生が十分に到達可能な距離にあり、それらの間には、沖縄トラフから伊豆・小笠原へ、伊豆・小笠原からマリアナへと明確な方向性がある。ただし、盆地型熱水域の場合、幼生の位置する水深によっては、その内部に停滞する可能性が高く、外部との交流は限定される。例えば、沖縄トラフの場合、水深が **500** メートルより浅くなければ、幼生が外部へ流出する可能性はほぼゼロである。
- 4) 西太平洋北部の熱水噴出域とニューギニア海域の熱水域には約 **1800 km** の距離があり、幼生の海流輸送で到達可能な距離ではない。ニューギニア海域では海流輸送は主として東西方向であり、これは赤道海流の影響が深海にまで及んでいるためと考えられる。仮に新たな熱水噴出孔がこれらの中間海域に発見されたとしても、南北に渡る接続ルートとなる確率は低い。
- 5) インドネシア沖に点在する熱水域は孤立状況にある。西太平洋・インド洋の熱水域どちらからも遠く離れすぎており、これらを繋ぐ中継地点としての役割は考えられない。

3.4. 海洋観測データによる検証

中層フロートを用いて、海流モデルによる漂流予測精度を検証した。中層フロートは漂流時の鉛直位置を水深 **1000** メートルで固定した。水平方向には海流とともに漂流する。1ヶ月ごとに海表面まで上昇、イリジウム衛星を介して位置情報を送信し、再び水深 **1000** メートルまで潜行・漂流することを、数年間に渡って繰り返す。投入は沖縄トラフ南部に位置する鳩間海丘のほぼ真上から行われた。ほぼ1ヶ月間隔で **2013** 年 **4** 月から **8** 月までに合計 **5** 機の中層フロートが投入された。うち **1** 機が機械的な不良により不具合を起こしたが、残りは **2014** 年 **5** 月現在も稼働中である。中層フロートの投入は **OIST** と第十一管区海上保安本部の業務協力の一環として、海上保安庁の巡視船によって行われた。

稼働中 **4** 機のうち **3** 機が沖縄トラフ南部(ここでは宮古島から西とする)にとどまっており、軌道に差はあるが全て反時計回りに石垣島と尖閣諸島の間を巡回している。**2013** 年 **6** 月に投入した **1** 機のみ、**1-2** ヶ月で沖縄トラフ南部を抜けて、やがて北へと漂流し、現在は奄美大島の南にまで到達している。これらの観測データは海流モデルとよく一致する。モデルによれば、鳩間海丘付近には反時計周りの渦運動が高い頻度で現れ、深海の漂流物はその付近に留まる確率が高いと予測されており、**3** 機の中層フロートが投入から **8** ヶ月以上経過しても、沖縄トラフ南部に位置することと合致する。また、西表島、石垣島に沿って東に向かう強い海流が間欠的に発生する様子も予測

されており、北部へと大きく漂流した中層フロートはこの流れによると考えられる。投入後1,2,3ヶ月で浮上したアルゴフロート位置と、それぞれの期間に対応する漂流予測の確率分布を統計的に比較した結果、良好な一致を得た。

熱水噴出域の周辺は、海底の境界層流がカルデラなどの海底地形に影響され、また約300°Cの熱水が海水と激しく混合し乱流が卓越する、非常に複雑な流動環境を有すると考えられる。そのような局所的な流れは現在の海流モデルでは捉えることのできない空間である。この空白域を埋めるために、超音波流向・流速計を伊良部海丘、伊平屋北海丘に設置し、3ヶ月以上の長期流動計測を行った。その結果、流れには潮流に似た半日周期や数日から10日程度の周期性が見られた。水深の変化には潮汐周期との対応が見られ、その変化に連動して強い流れが駆動されていることを示唆するデータが得られた。幼生はその周期的な流れにより、熱水噴出孔付近から外部へと押し流される可能性がある。

3.5. 集団遺伝解析データとの比較

以上の検証は海洋物理に対して有効であり、本研究の幼生分散予測がどれほど現実的であるかを証明するものではない。実際の幼生を長期間に渡って海中で追跡するのは事実上不可能であり、今日現実的なのは集団遺伝解析データとの比較検証を行うことである。予測が正しければ、幼生分散により生物集団の繋がりがあるとされる海域間では、遺伝子型の差異がある程度の範囲内に収まるはずである。

研究分担者の一人である渡部は、ミトコンドリア COI 遺伝子を用いて、沖縄、伊豆・小笠原、マリアナ、ニューギニア海域での集団遺伝解析を行ってきた。その結果と本研究の予測は次の点で符合する。

- 1) 小笠原諸島海域の熱水噴出域(明神海丘、明神礁、ベヨネーズ海丘など)に分布する集団間には遺伝的差異はほとんど見られない。沖縄トラフ内の熱水噴出域(伊平屋海丘、伊是名海穴、鳩間海丘、第四与那国海丘など)においても同様に集団間の遺伝的差異は小さい。これらのデータは、それぞれの海域内で深海生物はよく混ざり合った状態であるとの予想と一致する。
- 2) 西太平洋の熱水噴出域に広く分布するネッスイハナカゴは海域間で遺伝的に分断されている。ただし、沖縄トラフ、伊豆・小笠原島弧、マリアナ島弧に分布する集団間の違いは、着目した遺伝中において数塩基にとどまり、これらの海域間には遺伝的交流はあると思われる。これらの3海域とニューギニア海域との間では遺伝的差異が非常に大きく、同属ではあるが、別種であると考えるのが自然である。この結果も沖縄、伊豆・小笠原、マリアナ海域は幼生が十分に到達可能な距離に位置しているという予測と合致する。

ただし、流れの予測では説明できない点もある。ニューギニア海域に分布するネッスイハナカゴと西太平洋北部のそれは遺伝的差異が非常に大きいとはいえ、同属であることから共通の祖先を有するはずである。一方で本研究の予測では、幼生分散を介した交流は、これらの海域間ではありえないはずである。西太平洋の熱水噴出域はプレート沈み込み帯付近に形成される島弧、背弧、背弧海盆に位置し、これらは数百万年前に形成されたものである。地球はそれ以降今日まで気候変動を繰り返してきた。海流のパターンもその間に少なからず変動してきたはずであり、この結果は過去のある時期には繋がりがあったが、現在はなくなっていることを示唆している。

4. 今後の取り組み

本研究の幼生分散予測と集団遺伝データの間には概ね良好な一致が見られたが、これらが反映する時間スケールは異なる。海流モデルは現在の環境のみを反映しているのに対して、ミトコンドリア COI 遺伝子は小進化スケールの情報である。過去の海域間の繋がりを物理的に説明できれば、熱水域固有種の集団遺伝的な理解をより深めることが出来る。逆に、より短期間の遺伝子の変化を捉えることであれば、今日、集団間に何が起きていて、近

い将来どう生物分布が変化するかをより精度よく予測できる。今後の取り組みとして、古地球物理学の専門家に協力を仰ぎ、過去の幼生分散の再現を試みることを検討している。また、集団遺伝解析方法として、新たにマイクロサテライトマーカーを用いることも計画しており、既に次世代シーケンサーで解読されたゲノム配列を元にその開発に着手している。

5. 発表実績

5.1. 学術論文

- 1) Nakajima, Y., Shinzato, C., Khslturina, M., Watanabe, H., Inagaki, F., Mitarai, S. Cross-species amplifiable microsatellite markers for neoverrucid barnacles from deep-sea hydrothermal vents developed using next-generation sequencing, submitted to *International Journal of Molecular Sciences*.
- 2) Nakamura, M., Chen, C., Mitarai, S. Insights into life-history traits of *Munidopsis* spp. from vent fields in the Okinawa Trough, in review for *Deep-Sea Research I*.
- 3) Nakamura, M., Watanabe, H., Sasaki, T., Ishibashi, J., Fujikura, K., Mitarai, S. (2014) Life history traits of *Lepetodrilus nux* in the Okinawa Trough, based upon gametogenesis, shell size, and genetic variability, *Marine Ecology Progress Series*, 505, 119–130.
- 4) Seo, M., Koyama, S., Toyofuku T., Kojima S., Watanabe, H. (2013) Determination of Extremely High Pressure Tolerance of Brine Shrimp Larvae by Using a New Pressure Chamber System, *Zoological Science*, 30, 919–923.
- 5) Yorisue, T., Kado, R., Watanabe, H., Høeg, J.T., Inoue, K., Kojima, K., Chan, B.K.K. (2013) Influence of water temperature on the larval development of *Neoverruca* sp. and *Ashinkailepas seepiophila* – implications for larval dispersal and settlement in the vent and seep environments. *Deep Sea Research I*, 71, 33–37.
- 6) Mino, S., Makita, H., Toki, T., Miyazaki, J., Kato, S., Watanabe, H., Imachi, H., Watsuji, T., Nunoura, T., Kojima, S., Sawabe, T., Takai, K. and Nakagawa, S. (2013) Biogeography of *Persephonella* in deep-sea hydrothermal vents of the Western Pacific, *Frontiers in Extreme Microbiology* 4, 107.
- 7) Sato, K., Watanabe, H., Sasaki, T. (2013) A new species of *Solemya* (Bivalvia: Protobranchia: Solemyidae) from a hydrothermal vent in the Iheya Ridge in the mid-Okinawa Trough, Japan, *Nautilus* 127, 93–100.

5.2 学会発表(全9件中)

Mitarai, S., Nakamura, M., Watanabe, H., Shchepetkin, A., McWilliams, J.C. “Larval dispersal of hydrothermal vent species in the western Pacific”, 2014 Ocean Sciences Meeting, Honolulu, Hawaii, February 23–28, 2014.

Nakamura, M., Watanabe, H., Sasaki, T., Mitarai, S., “Gametogenesis and population structure of a hydrothermal vent gastropod *Lepetodrilus nux* at different vent sites in Okinawa Trough”, *13th International Deep-Sea Biology Symposium*, Wellington, New Zealand, December 3–7, 2012.

5.3 報道等

NHK BS1 “World Wave Tonight”, May 15, 2012.

NHK “Science Zero”, December 29, 2013.