

要約

学位論文題目：

Paleoecology of echinoderms in a chemosynthetic community:
their occurrence, morphologies and chemical properties

環境学研究科 地球環境科学専攻
加藤 萌

地球上には、大多数の生物が属する光合成生態系の他に、化学合成生態系が存在する。化学合成生態系とは、一次生産を光エネルギーでなく微生物活動による化学合成エネルギーに依存する生態系のことであり、その大規模なものは主に深海底で見られる。1977年に、ガラバゴス諸島沖深海から大規模化学合成生態系が発見されて以来現在まで、世界各地の深海底で同様の大規模化学合成生態系の発見が相次ぎ、研究も盛んに行われている。化学合成生態系を構成する化学合成群集には多様な分類群が含まれることが知られており、主なものは軟体動物、甲殻類、チューブワームと呼ばれる管性多毛類などである。それら生物の一部は、鰓の細胞内ないし細胞外に化学合成細菌を共生させ、細菌が合成した有機物を摂取することで、間接的に化学合成エネルギーを得て生きるものも存在する。このような化学合成群集に関する研究、特にその生態や進化史に関する研究は、地球科学的にも大きなテーマの一つである。

棘皮動物類はカンブリア紀に出現し現代に至るまで、海洋の生物相の中で主要な分類群の一つであり、生物生態進化を考える上でも重要な存在である一方、従来化学合成群集の中にはその存在がほとんど認められていなかった。しかし近年になり、現生および化石化学合成群集の中に棘皮動物類が報告されるようになってきた。一方でそれらの（古）生態や進化史等は、依然として未解明な点が多い。

そこで本研究では、化石冷湧水露頭から発見された化石棘皮動物の古生態とその進化史を明らかにすることを大きな目的とし 2 つの研究を行った。最初に、アメリカ中軸部西部内陸盆地に分布する上部白亜系ピエール頁岩中に多く存在する冷湧水炭酸塩岩露頭、および北海道上部白亜系蝦夷層群中の冷湧水炭酸塩岩からそれぞれ産出した棘皮動物化石を用い、形態観察により産出化石の分類学的検討を行い、また同位体地球化学的手法を用いて、産出した化石棘皮動物が冷湧水環境に生息した化学合成群集の一員であったのかどうかを議論した。次に、上の研究の結果を受け、棘皮動物の骨格の炭素がどのような供給源に由来するのか、特に食物の影響を受けるのかどうかを明らかにするために、現生ウニを用いて飼育実験を行い、食物とウニの殻骨格の安定炭素同位体比 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$) をそれぞれ測定することにより、ウニ殻の炭素源を調べた。

冷湧水とは、海底からメタンや硫化水等の還元物質が湧出している場所のことを指し、化学合成群集が存在する環境の一つである。冷湧水から湧出するメタンは、微生物分解起源もしくは有機物の熱分解起源であるため、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が極端に低い ($<-30\text{\textperthousand}$) という特徴を持つ。また、冷湧水メタンが酸化されて生じる炭酸イオンと、海水中のカルシウムイオンとが反応することで、冷湧水環境ではしばしば $\delta^{13}\text{C}$ 値の低い自生炭酸塩岩が見られる。このような自生炭酸塩岩は地層中にも見られ、過去の冷湧水の存在を示唆していると考えられている。

アメリカ中軸部西部内陸盆地に分布する上部白亜系ピエール頁岩中に多く存在する冷湧水炭酸塩岩の露頭、および北海道上部白亜系蝦夷層群中の冷湧水炭酸塩岩についてフィールド調査を行い、ピエール頁岩中からは4科5種、蝦夷層群中からは1種の棘皮動物化石を採取した。そのうち、ピエール頁岩中冷湧水炭酸塩岩から産出したウミユリ類1種 (*Lakotacrinus brezinai*, 固有種)、ウニ類2種 (*Salenia* sp.および*Hemaster* sp.)、蝦夷層群中冷湧水炭酸塩岩から産出したゴカクウミユリ科のウミユリ1種 (*Isocrinidae* sp.) を用いて、これらの棘皮動物が冷湧水環境とどのような生態的関係があったのかを推測するために、骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値の測定を行った。化石が被った続成作用が $\delta^{13}\text{C}$ 値に影響を及ぼす恐れがあるため、まず化石の微細構造の観察および骨格中の Mg 濃度の測定を行い、続成作用の程度を確認した。その結果、ウミユリはピエール頁岩のものも蝦夷層群のものも微細構造がよく保存され、化石中の Mg 濃度も高いもの (5~10 mol%) が維持されていたことから、続成作用の影響はほとんどないものと考えられた。一方、ウニの骨格 (殻) は微細構造が保存されておらず、Mg 濃度も低かった。そのためウニ骨格は、続成作用を強く被った可能性がある。

ピエール頁岩および蝦夷層群から産出したウミユリは、それぞれ骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値が -11 から $-32\text{\textperthousand}$ (平均 $-22.3\text{\textperthousand}$) と -22.4 から $-39.8\text{\textperthousand}$ (平均 $-33.7\text{\textperthousand}$) であり、通常の棘皮動物 ($\pm 10\text{\textpercent}$ 程度) に比べ極端に低い値を示した。このことから、両地域のウミユリは、代謝的に冷湧水メタンの影響を受けていたと考えられる。特にピエール頁岩のウミユリ *Lakotacrinus* に関しては、茎を貫通する多数の穴の存在や、5本の分岐しない腕等の他では見られない特異な形態を持つことと、産出が冷湧水炭酸塩岩に限定されていることを考えると、冷湧水環境に適応し、体内に化学合成細菌を養うなどの特殊な生態をしていた可能性が考えられる。

一方、ウニの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、*Salenia* sp.が $-12.6\text{\textperthousand}$ 、*Hemaster* sp.が $-25.8\text{\textperthousand}$ と、通常の棘皮動物に比べ低い値を示したが、ウミユリほどは低くない。また、形態も、周囲の通常環境から産出するものと近似し、産出する露頭も多くないことから、冷湧水メタンの影響を受けてはいるものの、冷湧水環境固有の分類群ではなく、バックグラウンド相から餌や住処を求めて来訪した可能性が高いと考えられる。

上記の研究で、棘皮動物の骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値を使用したが、しかし実際に棘皮動物骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値が食物の $\delta^{13}\text{C}$ 値を反映しているのかどうかについては、今まで明らかではなかった。そこで棘皮動物の骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値が本当に餌の $\delta^{13}\text{C}$ 値を反映しているのかどうかを確かめる

ため、現生エゾバフンウニ (*Strongylocentrotus intermedius*) を用いて飼育実験を行った。

稚ウニを、サイズ別（平均重量約 50 mg の S サイズおよび 1000 mg の M サイズ）、餌別に 10 個体ずつ計 4 つの試験区に分けた。餌には、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が異なる 2 種類、ナガコンブ (*Saccharina longissima*, $\delta^{13}\text{C} = -13\text{\textperthousand}$) とオオイタドリ (*Fallopia sachalinensis*, $\delta^{13}\text{C} = -30\text{\textperthousand}$) の 2 種類を用いた。餌以外の条件は全て揃えた状態で、流水環境下で個別に 21 日間飼育した。

ウニは飼育期間中に、湿重量で約 1.8 倍から 4 倍に成長した。同じサイズで比較した場合、ナガコンブを与えたグループの方がオオイタドリを与えたグループに比べ約 1.7 倍成長が良かった。また、同じ餌を与えたグループで比較した場合、S サイズの方が M サイズに比べ約 2.2 倍の成長が観察された。ウニの餌としてはオオイタドリよりもナガコンブの方が良い成長効率を示すことが明らかになった。M サイズの方が S サイズに比べ成長率が低いのは、成長に伴う伸びの鈍化を示していると考えられる。

飼育の終了したウニ殻の一部を粉末状に加工し、 $\delta^{13}\text{C}$ 値を測定した。分析に用いた骨格は、飼育実験を始める前にすでに形成されていた部分と、飼育実験中に形成された部分の混合であるため、新たに形成された殻部分の $\delta^{13}\text{C}$ 値を求めるためには、この値を補正する必要が生じる。飼育中に育った殻の重量と新たに形成された殻の重量との比から、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の補正を行った。

補正後の $\delta^{13}\text{C}$ 値の結果は、S サイズ、M サイズ共に、オオイタドリ ($\delta^{13}\text{C} = -30\text{\textperthousand}$) を与えたグループの方が、ナガコンブ ($\delta^{13}\text{C} = -13\text{\textperthousand}$) を与えたグループよりも明らかに低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。よって、ウニの殻の $\delta^{13}\text{C}$ 値は、食物の $\delta^{13}\text{C}$ 値を反映しているということが明らかになった。また、同じ餌を与えた場合、M サイズの方が S サイズに比べて低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。S サイズの方が M サイズに比べて成長が良かったことを考慮すると、サイズの違いによる $\delta^{13}\text{C}$ 値の差は、代謝効果の影響であると考えられる。

以上の研究結果より、棘皮動物の骨格の $\delta^{13}\text{C}$ 値は餌の $\delta^{13}\text{C}$ 値を反映していることが明らかになった。そのため、化石棘皮動物骨格中の低い $\delta^{13}\text{C}$ 値は、その棘皮動物が低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示すものをエネルギー源としていた、つまり低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を持つ冷湧水メタンが関与した物質からエネルギーを得ていたことを示すと結論付けることができる。ウミユリは少なくとも後期白亜紀の時点で冷湧水環境に進出しており、ウニも冷湧水環境固有種ではないが冷湧水環境で生産されるエネルギーを利用して生きていたことが明らかになった。また、棘皮動物の骨格を調べることで、そのエネルギー源を推定することが出来る可能性が示唆された。

以上のように、本研究によって、種類によりその程度の差があるものの、冷湧水環境に生きる化学合成群集の一員として生活していた棘皮動物が明らかに存在したこと、そしてその殻に残される炭素は棘皮動物のエネルギー源に依存していることが明らかになった。