

---

深海熱水噴出孔のフジツボ亜綱エボシガイ亜目  
*Neolepas* の分類と系統

---

課題番号 14340154

平成14年度～17年度科学研究費補助金  
(基盤研究(B)) 研究成果報告書

平成18(2006)年3月

研究代表者 山口 寿之  
千葉大学海洋バイオシステム研究センター教授



---

深海熱水噴出孔のフジツボ亜綱エボシガイ亜目  
*Neolepas* の分類と系統

---

課題番号 14340154

平成14年度～17年度科学研究費補助金  
(基盤研究(B)) 研究成果報告書

平成18(2006)年3月

研究代表者 山口 寿之  
千葉大学海洋バイオシステム研究センター教授

### <はしがき>

深海熱水噴出孔の北西太平洋の沖縄背弧海盆、明神海丘、中央太平洋のマリアナ背弧海盆、西太平洋のマヌス海盆、南西太平洋の北フィジー海盆、ラウ海盆、そしてインド洋ロドリゲス島沖などから採集された1新属、11新種になるミョウガイ科の最も原始的な分類群である *Neolepas* (固有属) を研究した。

深海熱水噴出孔だけでなく、伊豆半島初島沖のプレートの沈み込み帯に伴う冷湧水孔からの最初のカツボ類の発見となる *Neolepas* に近縁な新属 (*Ashinkailepas*、柄部に左右非対称の大きさ・配列の殻板をもつ) を記載・発表した。またこの新属と同様の特徴を備えるが分類群が沖縄背弧海盆の熱水噴出孔からも採集された。また2005年にはケルマディック(ニュージーランド沖)に知られるようになった。

深海熱水 *Neolepas* の太平洋の東西、インド洋からの全コレクションをもとに分類、系統、進化について研究を試みた。利用可能な全標本類は *Neolepas*、*Ashinkailepas* および *Leucolepas* に分類されることが明らかになり、分類、系統、分散について形態学的、分子生物学的手法を用いて研究を行い熱水噴出孔生物群集の分散や成立過程を明らかにすることを目的として出発した。系統関係ならびに生物地理に関する研究をすすめ、ので、ここに報告する。

熱水噴出孔生物群集の分散、成立過程について得られた一つの知見は、深海熱水生物群集全ての分散を語るわけではないが、一つの可能性が説明され、かつこの種の研究の必要性が論じられる。

### 研究組織

研究代表者：山口 寿之 (千葉大学海洋バイオシステム研究センター教授)

### 交付決定額 (配分額)

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
平成14年度	9,800,000	0	9,800,000
平成15年度	1,700,000	0	1,700,000
平成16年度	1,600,000	0	1,600,000
平成17年度	1,800,000	0	1,800,000
総計	14,900,000	0	14,900,000

### 研究発表

(1) 学会誌等 ★添付した論文(下線付き氏名は研究代表者)

Kojima, S., S. Ohta, T. Yamamoto, T. Yamaguchi, T. Miura, Y. Fujiwara, K. Fujikura and J. Hashimoto (2003) Molecular taxonomy of vestimentiferans of the Western Pacific and their phylogenetic relationship to species of the Eastern Pacific. III. *Alaysia*-like vestimentiferans and relationships among families. *Marine Biology*, 142: 121-141 (Apr. 2003)

★Yamaguchi, T., W.A. Newman, and J. Hashimoto (2004) A hydrothermal, cold-seep



barnacle (Cirripedia: Neolepadinae) and the age of the vent/seep fauna. *Journal of Marine Biological Association of U.K.*, 84: 111-120. (2/2004)

★J. Ishibashi, J.E. Lupton, T. Yamaguchi, J. Querellou, T. Nunoura and K. Takai (2006) Expedition Reveals Changes in Lau Basin Hydrothermal System. *Eos Trans. Am. Geophys. Union*, 87(2): 13-24. (1/10/2006)

山口寿之・久恒義之 (2006) フジツボ類の分類および鑑定の手引き。 *Sessile Organisms*, 23(1):1-15 (Feb. 20, 2006).

Y. Suzuki, M. Suzuki, S. Tsuchida, K. Horikoshi, A.J. Southward, W.A. Newman and T. Yamaguchi (2006) Evidence for ectosymbiosis between filamentous bacteria and the stalked barnacle *Vulcanolepas osheai* (Neolepadinae) from the Brothers Caldera, south Kermadec Arc, New Zealand. *Marine Ecology-Progress Series*, submitted 20051221

## (2) 口頭発表

山口寿之 (千葉大学)、橋本惇、藤倉克則、土田真二 (海洋科学技術センター)、太田 秀 (東京大学)、中村光一 (産業技術総合研究所)、上岡雅史 (千葉大学) (2002) 深海熱水フジツボの起源と分散、地球惑星合同学会、東京オリンピック記念会館、2002.H14.5.30.

山口寿之 (千葉大学)、橋本惇 (長崎大学)、W.A. Newman (スクリップス海洋研究所)、上岡雅史 (千葉大学自然科学研究科) (2002) 深海熱水噴出孔の原始的なミョウガイ類の起源と進化、千葉大学オープンリサーチ、千葉大学けやき会館、2002.H14.9.25.

山口寿之 (2002) 化石から分子系統へ、日本付着生物学会30周年記念講演会 (特別招待講演)、東京大学山上会館、2002.H14.10.5.

山口寿之 (千葉大)、W.A. Newman (スクリップス海洋研究所)、上岡雅史・寒河江美里 (元千葉大・院生) (2003) 冷湧水性深海ミョウガイ類 (新属新種) の熱水性分類群および深海熱水性ミョウガイ類の冷湧水性分類群などの系統関係ー初島沖、明神海丘、沖縄トラフ、マヌス海盆、エディソン海山、スンダ海溝、インド洋標本の研究からー 日本古生物学会 (静岡大)、H15,6,29.

山口寿之 (千葉大学)、郷戸祐子・上岡雅史・寒河江美里 (千葉大学・元学生 元院生) (2004) 深海熱水性・冷湧水性ミョウガイ類の系統関係ー初島沖、明神海丘、沖縄トラフ、マヌス海盆、エディソン海山、スンダ海溝、インド洋標本の研究からー 日本動物分類学会 (千葉県立中央博物館 5/22-23/2004).

山口寿之 (千葉大学) : (招待講演) フジツボの分類と進化 (貝とどこが違うのか、その個性と歴史)。2004年度 日本付着生物学会シンポジウム「人とフジツボとのかかわり」(日本科学未来館 11/18/2004)。企画: 山口寿之+日本付着生物学会。

山口寿之 (千葉大学)、橋本惇 (長崎大学)、狩野泰則 (宮崎大学)、土田真二 (海洋開発研究機構)、他YK04-09航海乗船者一同 (2005) ラウ海盆再訪、調査概要および1989年との比較、およびハブル海盆調査概要報告 (予報) しんかいシンポジウム (2005/1/14)

Yamaguchi, T., M. Sagae, M. Kamioka, Y. Gohdo, P.-H. Lin, and M. Senda (2005) Phylogeny of neolepadines (Cirripedia:Thoracica:Scalpellomorpha) based on specimens from the Lau Expedition., The third International symposium on the deep-sea hydrothermal vents and seeps, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, USA, 20050912-16.

山口寿之 (千葉大学・海洋バイオシステム研究センター) (2005) 熱水・冷湧水固有のフジツボ類の研究の現状とミョウガイ類の系統進化 日本甲殻類学会、奈良女子大学 (招待) (2005/11/12)

山口寿之(千葉大学・海洋バイオシステム研究センター)、A.A. Rowden(National Institute of Water & Atmospheric Research, New Zealand) and J.S. Buckeridge (RMIT University, Australia (2006)熱水・冷湧水固有のミョウガイ類の系統進化、深海シンポジウム、横浜、20060224.

(3) 出版物  
(書籍)

山口寿之(2003)古生物の自然史、地球生命とその多様性—フジツボ類の自然史を例に、  
In、自然史概説、pp.87-119、朝倉書店、東京 (9/25/2003)

★山口寿之(2006)フジツボ類分類の基礎。in 平野禮次郎・山口寿之 監修 日本付着生物学会編、フジツボ類の最新学—知られざる固着性甲殻類と人とのかかわり。恒星社厚生閣、p.1-40、東京。

(新聞報道)

読売新聞・2002.H14.5/4 朝刊・全国版

初島沖の冷湧水噴出孔から採集された原始的なミョウガイ類の新属新種 *Ashinkaialepas* に関するもの

研究成果による工業所有権の出願・取得状況

なし

## 研究目的:

深海熱水噴出孔の北西太平洋の沖繩背弧海盆、明神海丘、中央太平洋のマリアナ背弧海盆、西太平洋のマヌス海盆、南西太平洋の北フィジー海盆、ラウ海盆、そしてインド洋ロドリゲス島沖などから採集された1新属、11新種になるミョウガイ科の最も原始的な分類群である *Neolepas* (固有種) を研究する。従来、以下に示す3分類群に加えて採集された全 *Neolepas* の分類、系統、分散について形態学的、分子生物学的手法を用いて研究を行う。それによって熱水噴出孔生物群集の分散や成立過程を明らかにする。

深海熱水噴出孔だけでなく、伊豆半島初島沖のプレート沈み込み帯に伴う冷湧水孔からの最初のフジツボ類の発見となる *Neolepas* に近縁な新属 (*Shinkaialepas* 仮称、柄部に左右非対称の大きさ・配列の殻板をもつ) が発見した。またこの新属と同様の特徴を備えるが分類群が沖繩背弧海盆の熱水噴出孔からも採集されている。この新属は北西太平洋に限られた地域にだけ分布し、深海の生物地理をこの分布と関係させて検討する。

深海熱水 *Neolepas* の太平洋の東西、インド洋からの全コレクションをもとに分類、系統、進化について研究を試みる。従来の研究は1熱水噴出孔または近接したサイト間の分類群の研究が中心であった。利用可能な全標本類を用いることで *Neolepas* および *Shinkaialepas* 新属仮称 (新属新種として記載した際に *Ashinkailepas* と命名した) の分類、系統関係ならびに生物地理に関する研究をすすめ、熱水噴出孔生物群集の分散、成立過程をまとめる。

## 平成14年度報告:

深海熱水噴出孔のエボシガイ亜目 *Neolepas* 属の模式種 *N. zevinae*, *N. rapanuii* (以上東太平洋)、および *N. osheai* (南西太平洋) の3集団、伊豆小笠原海嶺の明神海丘、沖繩トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺、伊是名海穴、鳩間海丘、第四与那国海丘 (以上北西太平洋)、マヌス海盆 (西太平洋)、北フィジー海盆、ラウ海盆 (以上南西太平洋)、インド洋、からの合計13集団の形態の記載、比較、分類を行った。また最初の冷湧水性となるエボシガイ類となる *Shinkaialepas* (仮称) 新属が、熱水域 (北伊平屋海嶺、明神海丘) に見つかり、それらの新属新種を分類・記載した。

分子系統学的研究として、DNA解析の可能な標本をもつ下線をつけた4集団を用いてミトコンドリアDNAのCOI遺伝子および16SrRNA、12SrRNA遺伝子の塩基配列を分析し、それらの系統関係を構築した。

*Neolepas* 属および *Shinkaialepas* 属はそれぞれ単系統をなした。全4集団からの *Neolepas* 属は、共通の祖先からインド洋集団とその他の集団とに分岐し、さらに他の集団はマヌス海盆と北伊平屋海嶺とに分岐した。したがって、南西太平洋にそれらの起源を求めることが可能である。

またマヌス海盆および北伊平屋海嶺の *Neolepas* 属および北伊平屋海嶺および明神海丘の *Shinkaialepas* 属はそれぞれほとんど遺伝的距離が小さく、形態的特徴に加えて分子生物学的に同種と考えることが出来る。またそれらの遺伝的距離の小ささは、それらの分散過程を考える上で重要な問題を提示するように思える。

## 平成15年度報告:

深海熱水噴出孔のエボシガイ亜目 *Neolepas* 属の模式種 *N. zevinae*, *N. rapanuii* (以上東太平洋)、および *N. osheai* (南西太平洋、その後 *Vulcanolepas* 新属に収容された) の3集団、伊豆小笠原海嶺の明神海丘、沖繩トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺、伊是名海穴、鳩間海丘、第四与那国海丘 (以上北西太平洋)、マヌス海盆 (西太平洋)、北フィジー海盆、ラウ海盆 (以上南西太平洋)、インド洋、からの合計15集団の形態の記載、比較、分類を行った。最初の冷湧水性エボシガイ類となる *Ashinkailepas seepiophilia* 新属新種を記載した (Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004)。またその分類群を熱水域 (北伊平屋、明神) に発見記載した。またエディソン海山 (*Luecolepas longa* 新属新種) (西太平洋)、スンダ海溝 (2番目の冷湧水性)、マリアナ背弧海盆から同様な分類群が新たに得られ、それらについても研究した。

分子系統学的研究として、DNA分析可能 (下線付き、北伊平屋は同所性の2分類群を使用、東太平洋の *Neolepas* と南西太平洋の *Vulcanolepas* はDNA分析可能な標本を持たない) な7集団標本を用いてミトコンドリアDNAの16SrRNA、12SrRNA遺伝子の塩基配列に基づき系統関係を解析した。

“*Neolepas*” (東太平洋の *Neolepas* を含まない無名の分類群) 属および *Ashinkailepas* 属はそれぞれ単系統をなした。“*Neolepas*”属は、共通の祖先からインド洋集団とその他の集団(エディソン、スダ、マヌス、北伊平屋)とに分岐した。後者の集団は、エディソン集団 (*Luecolepas longa*) を含み、かつ遺伝的距離がエディソンとマヌスとは 0、前者とスダ、北伊平屋は 0.8% 小さいために同属と考えられる。0.8% の遺伝的距離はそれらの間に遺伝子交流の存在を推定させる。また *Ashinkailepas* の北伊平屋および明神の間で同様に遺伝的距離 0 であり、同様に両集団間で遺伝子交流の可能性が推定された。つまりそのことは分散過程を考える上で重要で、深海熱水・冷水分類群のインド洋・南西太平洋起源の可能性が明らかになってきた。

#### 平成16年度報告:

2004年9月23日~11月10日南太平洋ラウ海盆およびハブル海盆で「しんかい6500」による潜航調査を行った。その際採集されたラウ海盆およびハブル海盆から *Vulcanolepas osheai* の形態とDNAの解析を行った。これらの分類群は、DNA資料として初めてのもので、それらを用いた以下の研究が可能となった。

深海熱水噴出孔のエボシガイ亜目 *Neolepas* “属”は、模式種の *N. zeviniae* (東太平洋 EPR)、*Vulcanolepas. osheai* (かつて *Neolepas* 属に収容されていた南西太平洋ラウおよびハブル海盆) 集団、冷湧水性エボシガイ類となった *Ashinkailepas seepiophilia* の初島沖集団 (同種の熱水集団として伊豆小笠原海嶺の明神海丘、沖縄トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺)、冷湧水性の *Luecolepas longa* (エディソン海山) (西太平洋) (同熱水集団のマヌス海盆(西太平洋))、および同冷湧水性 *Luecolepas* 別種のスダ海溝(北インド洋)、沖縄トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺(北西太平洋) 集団のDNAの分析と系統解析を行った。

それらの分類群は、現在では4つの別属に分けられているが、本研究の出発時点では単一の *Neolepas* 属であった。現在までのミトコンドリア DNA・16SrRNA 遺伝子の分子生物学的な解析では、それらの分類群は分子系統学的に独立した単一の系統群になり、形態分類の妥当性を示していると考えられる。

現在は、16SrRNA 遺伝子の解析としてより信頼できる塩基対それら数を分析し、これらの系統群の派生順序を調べ、系統進化および地理的分散の経過について次に明らかにする。

#### 平成17年度(最終)報告:

深海熱水噴出孔のエボシガイ亜目 (現在はミョウガイ類と改称) *Neolepas* “属”は、模式種の *N. zeviniae* (東太平洋 EPR)、*Vulcanolepas. osheai* (かつて *Neolepas* 属に収容されていた南西太平洋ラウおよびハブル海盆) 集団、冷湧水性エボシガイ類となった *Ashinkailepas seepiophilia* の初島沖集団 (同種の熱水集団として伊豆小笠原海嶺の明神海丘、沖縄トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺)、冷湧水性の *Luecolepas longa* (エディソン海山) (西太平洋) (同熱水集団のマヌス海盆(西太平洋))、および同冷湧水性 *Luecolepas* 別種のスダ海溝(北インド洋)、沖縄トラフの北伊平屋海嶺、伊平屋海嶺(北西太平洋) 集団のDNAの分析と系統解析を行った。

それらの分類群は、現在では4つの別属に分けられているが、本研究の出発時点では単一の *Neolepas* 属であった。現在までのミトコンドリア DNA・16SrRNA 遺伝子および 12SrRNA 遺伝子の分子生物学的な解析では、それらの分類群は分子系統学的に独立した単一の系統群になり、形態分類の妥当性を示していると考えられる。

蔓脚類のエボシガイ亜目 (現在はミョウガイ類と改称) 4属は、最も原始的な *Ashinkailepas* 属から南西太平洋に分布する *Vulcanolepas* 属が派生し、それから *Neolepas* 属および *Leucolepas* 属が派生したという系統関係が構築できた。この系統関係は、そのままエボシガイ亜目 (現在はミョウガイ類と改称) 4属のこれらの分類群の南西太平洋起源および地理的分散過程を示すものとして注目に値する。すなわち熱水・冷湧水エボシガイ亜目の蔓脚類は南西太平洋の *Ashinkailepas* に起源を持ち、それらは西太平洋沿いに北西太平洋に分散した。次に *Vulcanolepas* が派生し、それらは現在南西太平洋から南東太平洋に分散した。次に *Neolepas* と *Leucolepas* が派生し、前者は南西太平洋からインド洋および東太平洋に分散、後者は西太平洋に分散した。

キーワード: *Neolepas*、深海熱水噴出孔、分類、系統、エボシガイ亜目、原始性、インド洋、太平洋

## 研究の成果

### 深海熱水・冷湧水性フジツボ類の発見—有柄目ミョウガガイ亜目

深海熱水・冷湧水噴出孔に生息するフジツボ類は、東太平洋海嶺(北緯 20°50′、西経 109°、水深 2600m)ではじめて発見・記載(Newman 1979)されて以来、インド洋-太平洋各地から知られるようになり、蔓脚類の完胸超目の全四亜目に属する熱水域固有の原始的な分類群(いずれも新属新種)が発見された。これらの原始的な熱水・冷湧水性フジツボ類とその進化的意義および生物地理の特徴についてまとめる。

カリフォルニア半島の南の海洋底には、東太平洋海嶺と呼ばれる海底火山列がある。そこに潜航した潜水調査船「アルビン号」のダイブ 915 によって採集されたフジツボは筋肉でできた柄部を持つ有柄目ミョウガガイ科に属し、*Neolepas zeviniae* Newman (図 1 の①)と命名された(Newman 1979)。ミョウガガイ科は三疊紀初期(2.4 億年前)に繁栄していた Eoscalpellidae 科の唯一の生き残りだとされ、頭状部の石灰質の殻板数およびそれらの配列によって現存するミョウガガイ亜目の中で、最も原始的な形態を持つ。また、浅海に生息する全てのミョウガガイ科から異なり、深海底のかすかな流れによって運ばれる微細な浮遊物(バクテリアのコロニーなど)を餌として濾しとるのに適した著しく繊細な細く長い付属肢(蔓脚)と餌を咀嚼するための口器を持つ(Newman 1979)。この *Neolepas* の発見後、ニューカレドニア(ジュラ紀初期、2 億年前)から同属の化石(*Neolepas augurata* Buckeridge and Grant-Mackie 1985)が発見され、共産した二枚貝や腕足類などから、ジュラ紀当時の生息環境は浅海性の陸棚域を示すと解釈された。従って、ジュラ紀以後に生息域を深海底の特殊な環境に移動したと推定される。



図 1

## ミウガガイ亜目の多様性

熱水・冷湧水に固有のミウガガイ亜目の知られる全分類群のうち東太平洋海嶺 (EPR) 19°-21°N の *Neolepas zevinae* Newman 1979 の他、インド洋ロドリゲス三重合点の *Neolepas* sp.、初島沖 (冷湧水)、明神海丘、沖縄トラフの *Ashinkailepas seepiophilia* Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004 および 2005 年 6 月に実施された「アルビン」の調査でニュージーランド沖ハブル海盆の冷湧水噴出孔からこの属の新種が発見された。ハブル海盆ブラザーカルデラの熱水噴出孔からは *Vulcanolepas osheai* Buckeridge 2000、ラウ海盆のかつて熱水活動のあったヒネヒネサイト (現在では低温) から *Vulcanolepas* sp.、およびパプアニューギニア・リーヒー島沖 (冷湧水) *Leucolepas longa* Southward & Jones 2003 とパプアニューギニア・マヌス海盆 (熱水)、インドネシア・スンダ海溝 (冷湧水)、沖縄トラフの *Leucolepas* spp.、EPR37°S や PAR38°S 等の資料を入手し、それらを用いたネオレパス科の系統関係を分子生物学的手法を用いて、それらの分子系統を解析した。

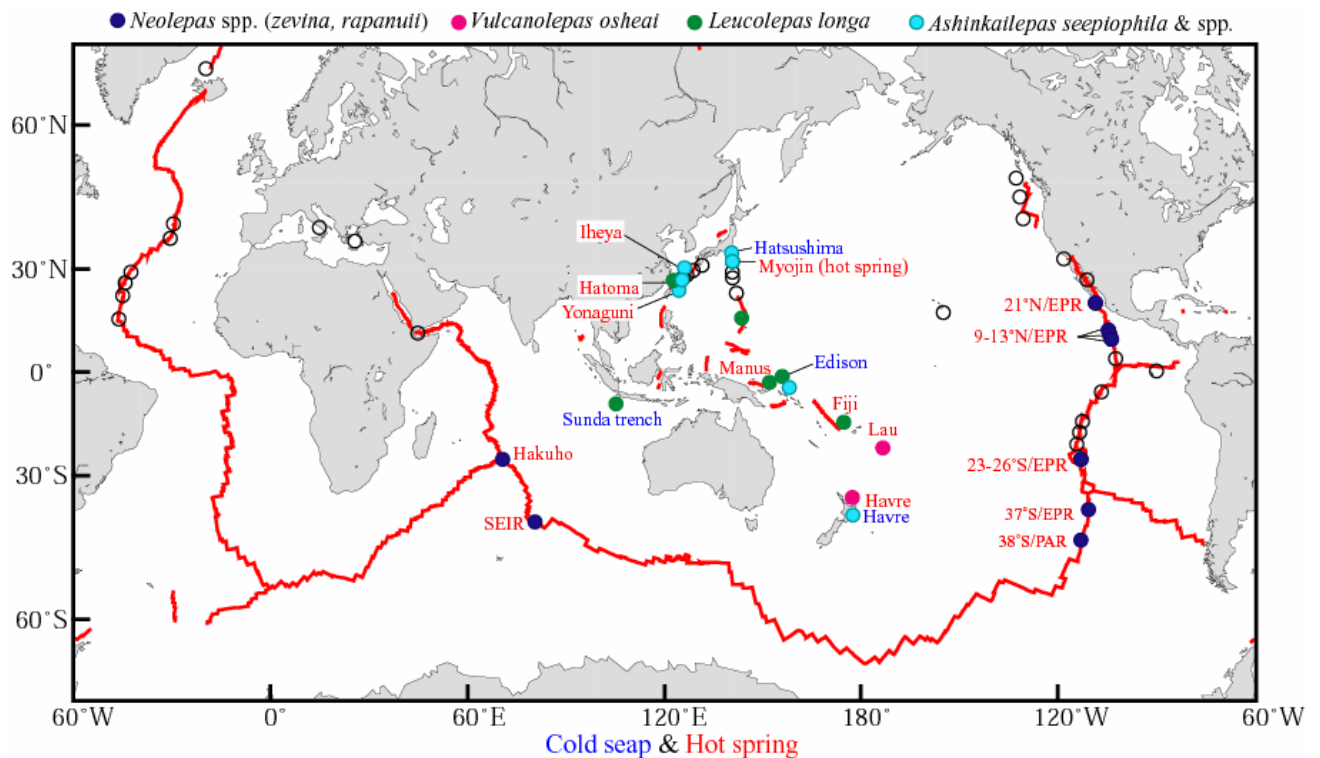


図2 深海熱水・冷湧水噴出孔ミウガガイ亜目4属の地理的分布 (山口 未公表資料)

## 深海熱水・冷湧水噴出孔ミウガガイ類の形態の解析

深海熱水・冷湧水噴出孔ミウガガイ類は、歴史的に長い間広義の”*Neolepas*”として分類されてきた。しかし大西洋を除く広範な太平洋およびインド洋からの標本群が得られるようになり、標本群の間に形態的差異の間に大きなギャップがあることが明らかになり、その形態的な違いを属レベルで区分する必要性が生じた。その結果、現在知られる標本群を見る限り、示すように4つの属に区分するのが最も相応しいという結論に到達した。ミウガガイ類4属の形態の比較を表1に示す。基本的には主として柄部に関する特徴がこれらの分類に有効であることが判る。



	<i>Ashinkailepas</i> 属	<i>Vulcanolepas</i> 属	<i>Neolepas</i> 属	<i>Leucolepas</i> 属
Ratio of peduncle length to capitulum length	1:1 or less	~3:1	~5:1	5:1~12:1
Number of scales per whorl in upper part of peduncle	6 in one side	30 or more	12 or more	24 or more
Basal angle of scutum relative to caritulo-peduncular margin	Close	Close	Close	Above
Basal angle of tergum relative to caritulo-peduncular margin	Close	Slightly above	Slightly above	Well above
Size of the first tooth of mandible	Large	Minute	Large	Large
Proportion	Asymmetry	Symmetry	Symmetry	Symmetry

表1. 深海性ミョウガガイ亜目全4属の形態的特徴 (Southward & Jones, 2002 など一部改変)

Species	Locality	Date	Dive	Collector	Fix & Preservation
<i>Neolepas</i> sp.	Hakuho, Indian Ocean	'00/08/26	Kaiko #168	T. Yamaguchi	95% ethanol
<i>Neolepas zevinae</i>	East Pacific Rise	'03/09/05	#18/356	S. Galkin	95% ethanol
<i>Neolepas rapanuii</i>	East Pacific Rise	'05/04/01	Alvin A4096		95% ethanol
<i>Leucolepas</i> sp.	PACMANUS, Manus	'98/02/22	2K #1075		95% ethanol
<i>Leucolepas longa</i>	Edison Seamount	'02/9/22	Sonne 31GTVA	D. Kim	-85°C
<i>Leucolepas</i> sp.	Sunda Trench	'02/10/12	6K#716	T. Yamaguchi	-85°C
<i>Leucolepas</i> sp.	North-Iheya, Okinawa	'00/06/17	2K #1191		-85°C
<i>Ashinkailepas</i> sp.	North-Iheya, Okinawa	'00/06/17	2K #1191		-85°C
<i>Ashinkailepas</i> sp.	Myojin, Izu	'99/06/29	2K #1112	Y. Fujiwara	95% ethanol
<i>Ashinkailepas</i> sp.	Brothers Caldera, Kermadec				95% ethanol
<i>Vulcanolepas osheai</i>	Brothers Caldera, Kermadec	'04/11/01	6k#854-4	T. Yamaguchi	95% ethanol
<i>Vulcanolepas</i> sp.	Hine Hina, Lau Basin	'04/10/07	6k#846	T. Yamaguchi	95% ethanol
<i>Vulcanolepas parensis</i>	Pacific-Antarctic Ridge	'05/03/24	Alvin A4090		95% ethanol
<i>Capitulum mitella</i>	Amatsukomimato, Chiba	'94/07/29			-85°C

表2. 遺伝子系統解析に用いた試料

この分類に基づいて区分した手持ちの標本群のリストを表2に示す。またそれらは分子系統解析のために用いられた。新しい分類に基づく深海熱水・冷湧水噴出孔ミョウガガイ類の地理的分布を図2に示す。

属レベルでの分布の特徴は、次のようになる。柄部が唯一左右非対称の柄鱗を持つ *Ashinkailepas* は南西太平洋・ケルマデック、西太平洋・エディソン海山(冷湧水)、北西太平洋・沖縄トラフおよび伊豆マリアナ海嶺・明神海丘、および最初の冷湧水種が発見された初島沖などに知られる(図2)。つまり、南西太平洋から西太平洋、北西太平洋に広く分布する。*Vulcanolepas* は、南西太平洋・ラウ海盆およびケルマデック海盆、およびEPRの南の延長にあたるPAR(Pacific Antarctic Ridge)から採集された新種の *Vulcanolepas parensis* (Southward in press) という南半球の限られる。狭義の *Neolepas* は、深海熱水噴出孔の最初のフジツボ類となるEPRの20°Nから23°Sまでの他、インド洋三重合点にも知られる。*Leucolepas* は、西太平洋・マヌス海盆、北フィジー海盆、北西太平洋・沖縄トラフの熱水噴出孔の他に、冷湧水噴出孔となるスندا海溝にも知られた。

以上4属の分布を明らかに出来たが、それらの属レベルの分散を明らかにするために分子系統からそれを次に解析した。



## 深海熱水および冷湧水噴出孔のミョウガイ亜目の分子系統

深海熱水性または冷湧水性固有のミョウガイ亜目の知られる全分類群のうち東太平洋海嶺(図2のEPR9-21°N)の *Neolepas zeviniae* Newman 1979、インド洋ロドリゲス三重合点(図2のHakuho)およびSEIRの *Neolepas* sp.、初島沖(図2のHatsushimaの冷湧水)、明神海丘(図2のMyojin)、沖縄トラフ(図2のIheya, Hatoma, Yonaguni)の *Ashinkailepas seepiophilia* Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004 (Yamaguchi *et al.* 2004)(本年6月に実施された「アルビン」の調査でニュージーランド沖ハブル海盆の冷湧水噴出孔からこの属の新種が見つかった)、パプアニューギニア・リーヒー島沖(冷湧水、図2のEdison)の *Ashinkailepas* sp.、ハブル海盆ブラザーカルデラ(図2のHavre)の *Vulcanolepas osheai* (Buckeridge 2000)(当初 *Neolepas osheai*として記載された(Buckeridge 2000)。Southward & Jones (2003)はこの種をもとに新属を提案した)、ラウ海盆(図2のLau)の *Vulcanolepas* sp.、およびパプアニューギニア・リーヒー島沖(冷湧水、図2のEdison)の *Leucolepas longa* Southward & Jones 2003 (Southward & Jones 2003)とパプアニューギニア・マヌス海盆(図2のManus)、インドネシア・スンダ海溝(冷湧水図2のSunda trench)、沖縄トラフ(図2のIheya, Hatoma, Yonaguni)の *Leucolepas* spp.を用いたネオレパス科の系統関係を分子生物学的手法を用いて、それらの分子系統を解析してきた。また最近EPR23-26°S、EPR37°Sやその南のPAR38°S等からも *Neolepas* や *Vulcanolepas* 類が採集されていて、研究資料の提供を受けて、分子系統を分析した。

深海性ミョウガイ13試料(表1)のうち、分析が成功しなかったEPR (East Pacific Rise) の南のPAR (Pacific Antarctic Ridge)から採集された *Vulcanolepas parensis*(新種)以外の12試料について、ミトコンドリアDNAの16SrRNA遺伝子から12SrRNA遺伝子までの塩基配列を決定した。外群には現存するミョウガイ亜目の最も原始的な浅海種であるカメノテ *Capitulum mitella*を用いた。

木村2変数法を用いて距離行列を求め、これをもとにNJ法(近隣結合法)、MP法(最大節約法)とML法(最尤法)を用いた系統樹を作成し、信頼性の指標となるブートストラップ値を明記した。

## ミトコンドリアDNA 16SrRNA 遺伝子～12SrRNA 遺伝子を用いた系統解析

16SrRNA 遺伝子、12SrRNA 遺伝子、16SrRNA 遺伝子+12SrRNA 遺伝子、16SrRNA 遺伝子～12SrRNA 遺伝子の4つの遺伝子領域について系統解析をおこなった。それらの結果は、概ね一致していた。ここではその中でも最も長い塩基配列(1,700bp)をもとに系統解析を行った16SrRNA 遺伝子～12SrRNA 遺伝子について結果を示す。またNJ法、ML法、MP法とも樹形は概ね同じであるので、ここではNJ法についてまとめる(図3)。アラインメントの結果1700塩基対で系統樹を作成した。なお、分類名が記載されていない地域集団については、属名の後の( )内に採集地名を表記した。

4つの属間で現在までに得られている結果は、*Ashinkailepas* が最も原始的で、次に *Vulcanolepas* が派生し、それから *Neolepas* と *Leucolepas* とが分化したという結果が得られた(図3 近隣結合法)。

(1) 4種類の遺伝子領域でも、またどのアルゴリズムによる系統関係の作成にしても、4つの属は *Ashinkailepas* 属にはじまる単系統(群)となった(図3)。

この系統関係は、ミョウガイ類としては世界初の深海冷湧水噴出孔からの新属新種となる *Ashinkailepas seepiophilia* Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004 を記載した際に、それまでに知られた分類群、*Neolepas*、*Leucolepas*、*Vulcanolepas* 属よりも原始的となる分類群として記載したように、形態による原始席の解釈と分子系統とが良く一致した。しかし *Ashinkailepas* 属を記載した時、それらは既に示したように初島沖(冷湧水)、明神海丘(熱水)、沖縄トラフ(熱水)という北西太平洋と西太平洋・パプアニューギニア・リーヒー島沖(冷湧水の *Ashinkailepas* sp.、図2のEdison)の限られた地域にのみ知られる分類群で、地理的分布から原始性の理解を得ることが難しかった。2005年にハブル海盆で実施されたAlvin号の深海調査で南半球では初めてとなる冷湧水噴出孔からの *Ashinkailepas* が採集され、知られるミョウガイ類のなかで最も分布域の広い分類群であることが明らかになった。

(2) NJ法では外群から最も先に分岐したのは *Ashinkailepas* 属の独立した単系統のクレードである。中でも *Ashinkailepas* (Havre)が最初に派生している。*Ashinkailepas* (明神)と *Ashinkailepas* (北伊平屋)の塩基配列は完全に一致した。

(3) *Leucolepas* 属、*Neolepas* 属、*Vulcanolepas* 属の3つの属は *Ashinkailepas* 属とは別の1つのクレードを構成した。それらの中では、*Vulcanolepas* 属のクレードと、*Neolepas* 属と *Leucolepas* 属を含むクレードとに分かれた。*Vulcanolepas* 属のクレードは *Vulcanolepas osheai* (Kermadec)と *Vulcanolepas* (Lau)が単

系統をなす。*Neolepas* 属と *Leucolepas* 属を含むクレードは属ごとにそれぞれ単系統をなす。*Neolepas* 属内で見ると、*Neolepas* (インド洋)が先に分岐している。*Leucolepas* 属のクレードは *Leucolepas longa* (Edison)と *Leucolepas* (マヌス)、*Leucolepas* (北伊平屋)と *Leucolepas* (スンダ)がそれぞれクレードを作る。*Leucolepas longa* (Edison)と *Leucolepas* (マヌス)の塩基配列は 3 塩基対(0.178%)の違いであり、*Leucolepas* (北伊平屋)と *Leucolepas* (スンダ)の塩基配列は完全に一致した。また、*Leucolepas* (マヌス)と *Leucolepas* (スンダ)の塩基配列の違いは 8 塩基対(0.477%)の違いであった。

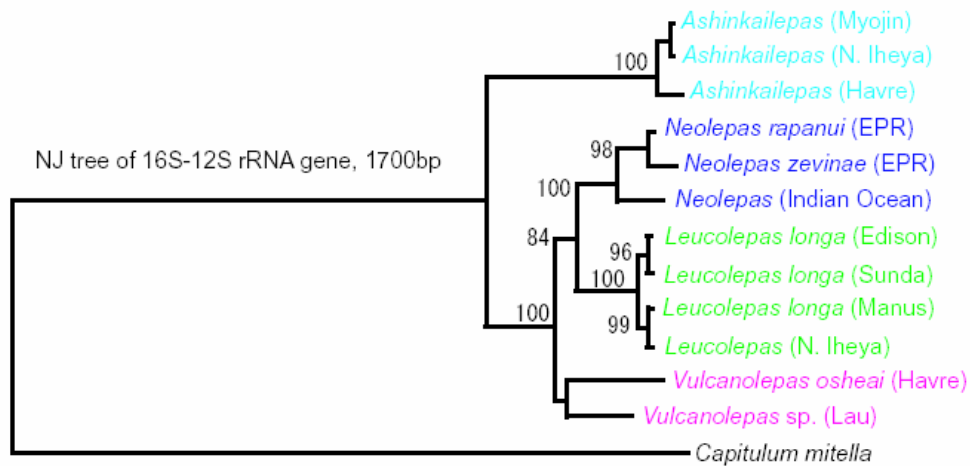


図 3

この系統関係から推測される地域集団や属レベルの分散は以下の図にまとめられる。

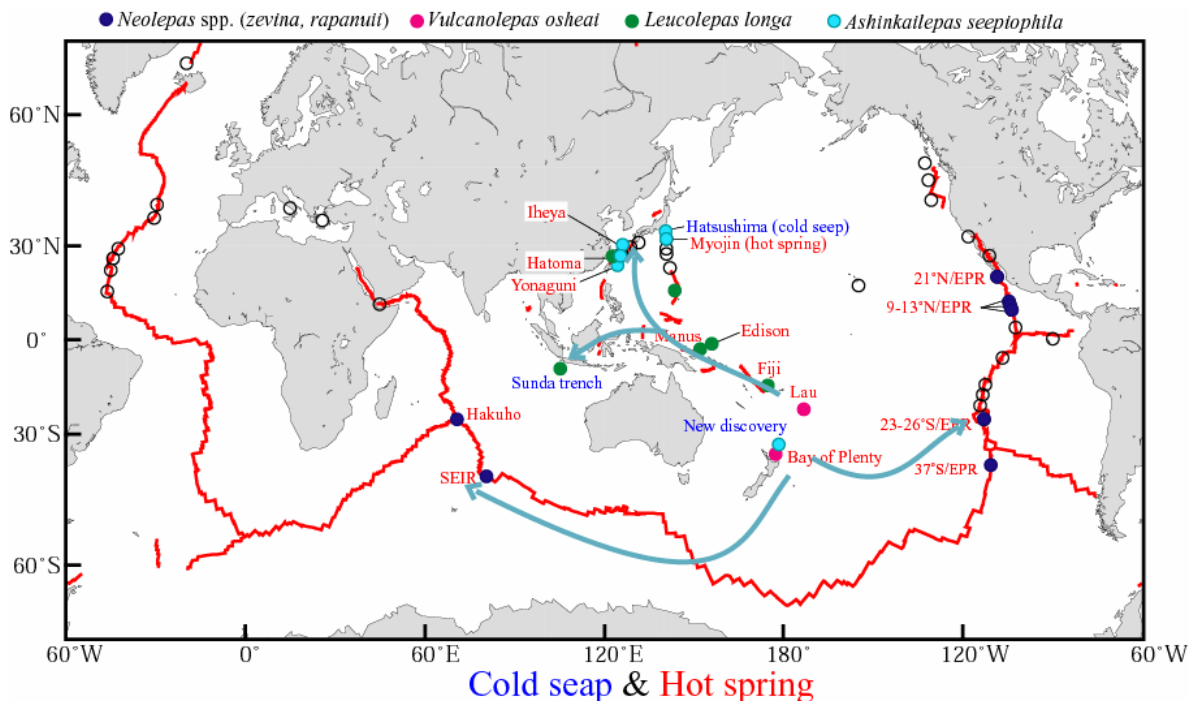


図 4

## まとめ

分子生物学的手法および形態学的解析から得られてまとめは、全てで無いが深海熱水・冷湧水噴出孔のフジツボ類生物群集は、南西太平洋に起源をもつと推定される。

もともと原始的な *Ashinkailepas* 属は、南西太平洋に最も原始的な分類群が見いだされた。それから西太平洋、北西太平洋集団に分化した。しかし地理的距離に比べて、塩基配列の違いは大きくなかった。

次に *Vulcanolepas* 属が分化し、それらは南西太平洋内(ハブル海盆およびラウ海盆)にとどまった。しかし地理的な距離の近さに比べて、遺伝的な距離は想像以上に大きかった。今回は分析に成功しなかったが EPR の 37S よりも南の PAR (Pacific Antarctic Ridge) にも知られる (Southward 私信)。

次に *Neolepas* 属と *Leucolepas* 属が、*Vulcanolepas* 属の集団から分化した。*Neolepas* 属は南西太平洋から東西に移動し、インド洋中央部と EPR とに離れた分布をとった。しかしそれらの遺伝的な違いは地理的な距離に比べて大きくは無かった。

*Leucolepas* 属は、南西太平洋起源と考えてもよいかもしれない。それらは主として西太平洋に分布し、一部は北西太平洋・沖縄トラフまで分布を広げている。しかしそれらの遺伝的な違いは地理的な距離に比べて大きくは無かった。またこの分類群に属すスダ海溝 (Sunda Trench) にも知られ遺伝的類似性からそれらはマヌス海盆の集団と密接な遺伝子交流があることが推察された。すなわち共に千 m を超す深さの深海底に生息する熱水(マヌス海盆)・冷湧水(スダ海溝)集団は、比較的浅海(主に大陸棚の深さ)のインドネシア海域を挟んで遺伝的交流があると判断される。

また同様に西太平洋と北西太平洋・沖縄トラフ集団の遺伝的近縁性は集団の分散が比較的浅海の海洋の表面の流れ(海流)などによって、幼生が分散している可能性が高いことを示唆する。深海熱水・冷湧水噴出孔生物集団であっても、浅海の流れを利用した分散が生じている可能性を示唆した点は非常に興味深い。

## 謝 辞

本研究は、科学研究費補助金によって支えられ、以上のような重要な成果を得ることができた、記して感謝を述べる。

この一連の研究は、多くの学生の研究や援助によるところが大きい。深海熱水性ミョウガイ類の分子系統学的研究については、元千葉大学大学院生・寒河江美里、上岡雅史、郷戸祐子、林 碧虹、千田愛美による研究が大いにそれらの分類群の理解を深めることとなった。

また深海熱水・冷湧水噴出孔のフジツボ類については、この研究を進めるきっかけを与えてくれた東京大学海洋研究所・太田 秀教授、米国・スクリップス海洋研究所・ビル・ニューマン教授、英国・プリマス海洋研究所・アラン・サウスワード教授、フランス・IFREMER・ミッシェル・セコンザック、ロシア・S・ガクキン博士からはサンプルの提供や意見交換を行った。

また深海の研究は深海研究開発機構(旧海洋科学技術センター)の各種深海探査機を利用させて頂いたまた調査船航海に参加し、フジツボ類採集に際しては多くの援助を頂いた。

以上の学生および研究者の方々にここで改めて御礼申し上げます。

# Taxonomy and phylogeny of scalpellomorphan barnacles, *Neolepas* s.l. collected from the deep-sea hydrothermal vents

Toshiyuki Yamaguchi

Marine Biosystems Research Center, Chiba University

## Summary of Research Results

The deep-sea hydrothermal and cold-seep endemic barnacle genus "*Neolepas*" s.l. in Suborder Lepadomorpha (now called suborder Scalpellomorpha) was studied on morphology and molecular biology to clarify taxonomy. Phylogeny. *Neolepas* s.l. can be classified four genera *Neolepas* s.s. (East Pacific Ridge), *Vulcanolepas* (previously called *Neolepas*, Lau and Havre basins, Southwest Pacific), *Ashinkailepas* (first cold-seep form, off Hatsushima Is., and hot vent form, Okinawa Trough and Myojin Knoll), and also cold-seep and hot vent forms *Leucolepas* (Edison seamount and Manus Basin, Sunda Trench and Okinawa Trough) based on morphology and its differences of peduncle and its scales. This morphological taxonomy is supported by the molecular phylogeny of the 12rRNA and 16SrRNA genes in the mitochondrial DNA.

Those molecular data are also supported that those four genera compose of a clade and are considered to be monophyletic. In Scalpellomorpha, the following phylogeny was obtained based on molecular biology that genus *Ashinkailepas* is the most primitive in the four genera, genus *Vulcanolepas* has derived from genus *Ashinkailepas*, and then two genera of *Leucolepas* and *Neolepas* have derived from genus *Vulcanolepas*.

In genus *Ashinkailepas*, the Southwest Pacific population collected from the Kermadec Back-arc Basin is the most primitive, and then is evolved to two populations of Okinawa Trough and Myojin Knoll in the Northwest Pacific. This phylogenetic relationship is supported the dispersal from the Southwest to Northwest Pacific in genus *Ashinkailepas*.

The evolutions (1) from *Ashinkailepas* to *Vulcanolepas* (Southwest Pacific), (2) from *Vulcanolepas* to *Leucolepas* (West Pacific), and (3) from *Vulcanolepas* to *Neolepas* (East Pacific and Indian Ocean) are explained to dispersal within Southwest Pacific in case of (1), dispersal from Southwest Pacific to West Pacific in case of (2), and dispersal from Southwest Pacific to East Pacific and Indian Ocean in case of (3).



## A cold seep barnacle (Cirripedia: Neolepadinae) from Japan and the age of the vent/seep fauna

Toshiyuki Yamaguchi\*, William A. Newman<sup>†</sup> and Jun Hashimoto<sup>‡</sup>

\*Marine Biosystems Research Center, Chiba University, 1-33, Yayoi-cho, Inage, Chiba 263-8522, Japan (e-mail: tyamaguc@earth.s.chiba-u.ac.jp). <sup>†</sup>Marine Biological Research Division, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA 92093-0202, USA (e-mail: wnewman@ucsd.edu). <sup>‡</sup>Faculty of Fisheries, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan (e-mail: junh@net.nagasaki-u.ac.jp)

A new pedunculate barnacle, *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov. has been recovered from a hydrothermal cold seep at 1175 metres of depth off Hatsushima Island, Sagami Bay, central Japan. It is the second record of a Neolepadinae, otherwise known from vents, from a seep, but the two are not closely related. Its coarsely ornamented capitular plates, and primary peduncular armament being in whorls of six plates, distinguish it from all previously known neolepadines, not only as a new genus and species, but also as a distinct clade, and therefore a new tribe is proposed to accommodate it. There is a slight bilateral asymmetry in the proportions of the capitular plates as well as a marked bilateral asymmetry in the arrangement of the peduncular scales related to bending over to one side. This apomorphic characteristic distinguishes the new species from all other Scalpelloomorpha. While leaning over to one side is suggestive of verrucosomorphs, it is not judged a sign of affinity. *Ashinkailepas* is apparently the most primitive of the vent/seep barnacles, which are considered relics largely of the Mesozoic age.

### INTRODUCTION

The first barnacle, *Neolepas zeviniae* Newman, 1979, was described from hydrothermal vents at a depth of approximately 2100 m on the East Pacific Rise (EPR) (21°N). Since then three other neolepadine species have been described; *Neolepas rapanuii* Jones, 1993 from near Easter Island (23°S) on the EPR, *Vulcanolepas osheai* (Buckeridge, 2000) from Brothers Caldera on the Kermadec Ridge, north of New Zealand, and *Leucolepas longa* Southward & Jones, 2003 from off Lihir Island, Papua New Guinea. Four other apparently distinct neolepadine species have also been reported, one from the south-east Indian Ridge (Southward et al., 1997), two from the Lau Basin (Southward & Newman, 1998) and one from the Rodriguez Triple Junction, Indian Ridge (Hashimoto et al., 2001). In addition to these, several other likely new neolepadine species have been collected from hydrothermal vents of the North Fiji Basin, Manus, and Okinawa Back-Arc Basin (Fujikura et al., 2001), Myojin Knoll on the Izu-Marina Ridge, and the south-east EPR (37°S) (Stecher et al., 2002; TY., personal communication). These neolepadines are variously allied, all are from vents except *L. longa* from a seep, and they represent a substantial diversity ranging across the entire Pacific and into the Indian Ocean.

The present report describes a new Neolepadinae from a volcanic cold seep. It is represented by three individuals collected at a depth of 1175 m off Japan (Fujikura et al., 2002), and it constitutes the second record of a neolepadine from a cold seep. The new form is distinguished from the previously described neolepadine from a seep, *L. longa*, as well as all other neolepadines, by numerous characters including coarsely sculptured and somewhat differently shaped capitular plates, whorls of peduncular

plates smaller in number, and by its distinct capitulo-peduncular ratio. There is also a bilateral asymmetry to the capitulum and peduncular plates or scales, something seen in no other scalpellomorph. This apomorphy, related to bending over to one side and presumably for defence and/or feeding, is not included in the generic diagnosis because the modifications associated with it are superimposed on the basic plan. It is the basic morphological differences between the new form and all previously reported vent neolepadines that set it aside not only as a distinct new genus and species, but also as representing a distinct clade. It will therefore be proposed that the Neolepadinae be split into two tribes, the Ashinkailepadini to accommodate the new form and the Neolepadini to accommodate the remainder of the Neolepadinae.

### SYSTEMATICS

Order PEDUNCULATA Lamarck, 1818  
Suborder SCALPELLOMORPHA Newman, 1987  
Family EOLEPADIDAE Buckeridge, 1983

The diagnoses, given in the landmark paper of Southward & Jones (2003), for the Eolepadidae and its subfamilies, the extinct Eolepadinae Buckeridge, 1983 and the extant Neolepadinae Newman, 1996, were based on the capitular plates, six for the former and eight for the latter. These are the unpaired rostrum and carina and the paired scuta and terga (R-S-T-C) in the Eolepadinae, with the addition of a pair of latera (R-S-L-T-C) in the Neolepadinae. It should also be noted that where peduncular plates are known, the basic number per whorl is eight for the former and six for the latter, the reverse of that for the capitulum. The plates include the unpaired subrostrum and subcarina and paired rostrolatus, latus

and carinolatus (sr-rl-l-cl-sc) in the former, but with the pair of latera absent (sr-rl-cl-sc) in the latter (Newman, 1997). Thus the formulae for the two subfamilies are R-S-T-C/sr-rl-l-cl-sc and R-S-L-T-C/sr-rl-cl-sc respectively. It is variations of the peduncular plan of *Archaeolepas* as well as capitular plans that led to the neolepadines as well as higher Scalpellomorpha (Newman & Ross, 1998; Young, 2001). Of the two tribes proposed below, the Neolepadini and Ashinkailepadini, the latter typifies the basic Neolepadinae plan.

Neolepadini tribe nov.

*Diagnosis*

Neolepadinae having relatively smooth, unornamented capitular plates, an adult peduncular to capitular length ratio of 3:1 or greater, and an adult peduncle with whorls of 12 or more scales which are about as wide as high. *Neolepas* Newman, 1979, *Vulcanolepas* (Buckeridge, 2000) and *Leucolepas* Southward & Jones, 2003.

Ashinkailepadini tribe nov.

*Diagnosis*

Neolepadinae having capitular plates ornamented by longitudinal ribs or ridges, a peduncular to capitular ratio of 1:1 or less, and a peduncle (if unaltered by bending to one side) with whorls of six scales which are considerably wider than high.

*Ashinkailepas* gen. nov.

*Diagnosis*

As for the tribe.

The new species is not only distinguished from Neolepadini by the major diagnostic characteristics given for the tribe but also by less important differences noted in the description. These include a slight but discernible bilateral asymmetry of its capitular plates and a marked asymmetry of the peduncular scales in number as well as proportions, related to individuals bending over sideways towards the substratum. However, early in ontogeny the peduncle of *Ashinkailepas seepiophila* undoubtedly consisted of 6-plated whorls (sr-rl-cl-sc), as in the juvenile peduncle

of *Neolepas* (Newman, 1997). Since the asymmetry is an apomorphy related to predation and/or feeding, it has not been included in the generic diagnosis. This allows symmetrical fossil and extant forms to be included in the genus, should they be discovered. Type, *Ashinkailepas seepiophila* sp. nov.

*Ashinkailepas seepiophila* sp. nov.

*Diagnosis*

Monotypic and hence as for the tribe.

*Materials examined*

Three adult specimens from a hydrothermal cold seep on a seamount at a depth of 1159 m off Hatsushima Island (35°00.11'N 139°13.45'E), near Sagami Bay; Dive no. 585, 19 November, 1991, Japan Marine Science and Technology Center (JAMSTEC) submersible 'Shinkai-2000' (J. Hashimoto, observer).

*Deposition of types*

Holotype, National Science Museum, Tokyo (NSMT) Cr 15638; first paratype, National Museum of Natural History, Washington, DC (USNM) USNM 1018131; second paratype, Scripps Institution of Oceanography, Benthic Invertebrate Collection (SIO/BIC) C-10608.

*Etymology*

We would like to name the new genus in honour of the Japanese submersible 'Shinkai 2000'. Barnacle names frequently include *lepas*, Greek for shellfish, but the name *Shinkailepas* Okutani et al., 1989, has already been proposed for a gastropod mollusc. Therefore we propose *Ashinkailepas* for the new form. Since it is a seep barnacle, 'seep' is combined with the Greek *philos* meaning loving or liking and thus *Ashinkailepas seepiophila*.

*Habitat*

There was no evidence of hot hydrothermal activity in the vicinity of the type locality. To the contrary, the temperature at the seep of 2.84°C was essentially ambient (Fujikura et al., 2002). The sediment surface was white from growths of bacteria. The barnacles were collected from a boulder of breccia measuring 1.5 × 2 m

**Table 1.** Gross measurements of *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.

Type designation		TL	CL	PL	Wmax	Wbase	No. of whorls in peduncle
Second paratype	Inside	29.1	16.6	12.5	22.4	11.5	6+
	Outside	29.7	17.8	11.9	21.9	11.2	
Holotype	Inside	28.1	17.5	10.6	21.1	12.8	6+
	Outside	28.4	19.2	9.2	21.1	13.1	
First paratype	Inside	34.1	19.7	14.4	24.2	14.7	8+
	Outside	35.8	21.1	14.7	24.4	14.2	
	Mean inside	30.4	17.9	12.5	22.6	13.0	6.7+
	Mean outside	31.3	19.4	11.9	22.5	12.8	
	R inside	29.1–34.1	16.6–19.7	10.6–14.4	21.1–24.2	11.5–14.7	6–8+
	R outside	28.4–35.8	17.8–21.1	9.2–14.7	21.1–24.4	11.2–14.2	

TL, height of capitulum and peduncle; CL, capitular height; PL, peduncular height; Wmax, maximum rostrum–carina capitular width; Wbase, width at capitulo–peduncular junction. inside, left side; outside, right side, in all three specimens; R, range, measurements in mm.



**Table 2.** Measurements of the capitular plates of *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.

	R			S			L			T			C		
	W	L	W/L	W	L	W/L	W	L	W/L	W	L	W/L	W	L	W/L
Second paratype				8.2	14.6	0.56	4.7	4.7	1	10.3	18.4	0.56			
Inside	5.2	10.4	0.5										5.6	14.9	0.38
Outside				7.8	16.2	0.48	4.3	6	0.72	10.6	22.4	0.47			
Holotype				8.2	15	0.55	4.7	3.8	1.24	9.7	18.7	0.52			
Inside	5.9	7.7	0.77										5.6	11.3	0.5
Outside				8.5	16.5	0.52	5.2	5.3	0.98	9.9	20.3	0.49			
First paratype				9.6	16.3	0.59	4	4.9	0.82	11.5	20.6	0.56			
Inside	7.9	9.1	0.87										7.1	14	0.51
Outside				9.9	20.3	0.49	4.6	7.1	0.65	11.3	22.7	0.5			
Mean inside				8.7	15.3	0.57	4.5	4.5	1.02	10.5	19.2	0.55			
Mean outside	6.3	9.1	0.71	8.7	17.7	0.49	4.7	6.1	0.78	10.6	21.8	0.49	6.1	13.4	0.46
Range inside	5.2–	7.7–	0.5–	8.2–	14.6–	0.55–	4.0–	3.8–	0.82–	9.7–	18.4–	0.52–	5.6–	11.3–	0.38–
Range outside	7.9	10.4	0.87	9.6	16.3	0.59	4.7	4.9	1.24	10.3	20.6	0.56	7.1	14.9	0.51
				7.8–	16.2–	0.48–	4.3–	5.3–	0.65–	9.9–	20.3–	0.47–			
				9.9	20.3	0.52	5.2	7.1	0.98	11.3	22.7	0.50			

outside, right side; inside, left side; R, rostrum; S, scutum; L, median latus; T, tergum; C, carina; W, width; L, height, measurements in mm.

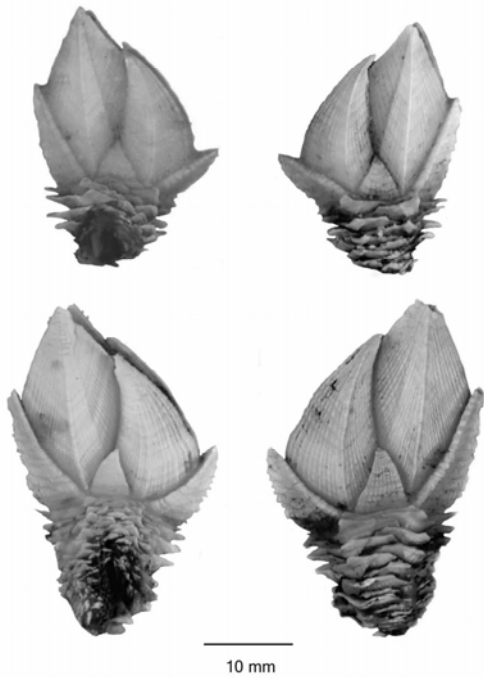
**Table 3.** Differences in the capitulum and peduncle of *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov. and *Neolepas* in general. Notations as in Tables 1 and 2.

		<i>Neolepas</i> spp.	<i>Ashinkailepas seepiophila</i>
Capitulum	Wmax / CL Wmax CL/PL	< 1 (approximately 0.9) narrow < 1 (> 1 in juveniles of <i>N. zeviniae</i> , figure 3, Newman, 1979)	> 1 (approximately 1.21) wide > 1.5
Rostrum	lateral view W/L growth lines longitudinal ridges	curved internally relatively small (<0.6) distinct indistinct or none	straight relatively large (0.7) more or less distinct distinct
Carina	lateral view W/L growth lines longitudinal ridges	curved internally relatively small (<0.3) distinct indistinct or none	straight relatively large (=0.5) more or less distinct distinct
Peduncle	Form Scales	straight and long bilaterally symmetrical and number small and in more than three rows	curved and short bilaterally asymmetrical inside, and number laterals small and in more than three rows in inside, but large and two rows outside

and lying on a gentle slope at the base of a steep slope where other similar large boulders were accumulating. A seep clam, *Calyptogena* sp., and the shrimps, *Alvinocaris* sp. and *Lebbeus* sp., were found on the bottom where the barnacles were collected, and specimens of an ordinary deep-sea crab, *Paralomis multispina*, were found in crevices between the boulders.

*Comparative description*

In general, *Ashinkailepas seepiophila* resembles all previously reported neolepadines in having eight capitular plates (R-S-L-T-C). The new form can readily be distinguished from them by its coarsely sculptured capitular plates and the notable difference between the peduncular scales of each side due to the bending of the animal to one

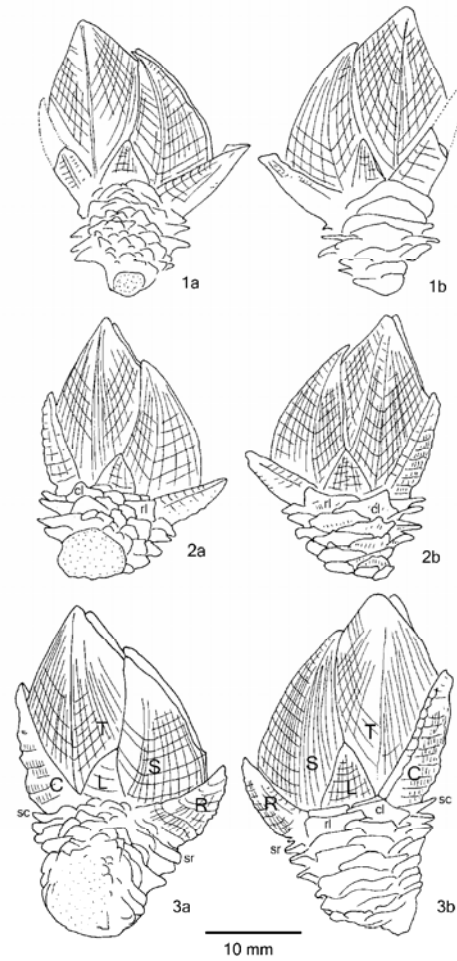


**Figure 1.** *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.: upper, holotype; lower, first paratype; left and right sides respectively.

side. On the outside of the bend the peduncular scales are arranged normally; e.g. subrostra, rostrilatera, carinolatera and subcarinal plates (sr-rl-cl-sc), as in juveniles of *Neolepas* (Newman, 1997) and extinct *Archaeolepas* except for the presence of a median lateral (l) tier in the latter. Furthermore, judging from the ontogeny of *Neolepas* as well as of scalpellomorphs in general, it can be inferred that the early juveniles of *Ashinkailepas seepiophila* have a symmetrical peduncle with whorls of six plates or scales.

The three specimens of *A. seepiophila* ranged from 27 to 36 mm in total height (Tables 1 & 2). The height of the capitulum is greater than the length of the peduncle, as it is in juveniles of *N. zeviniae* (Newman, 1979; figure 3), whereas it is less in adult Neolepadini (Table 3). The width of capitulum is approximately 1.5 times wider than the width of peduncle.

All capitular plates are ornamented by fine longitudinal ridges overshadowing the growth lines. The scutum and tergum each have a strong median apico-basal ridge, and the upper margin of the rostrum and carina have a weting at least on the right or outside (Figures 1 & 2). On the other hand, Neolepadini have no ornamentation other than the growth lines, and there is no distinct ridge associated with the change in their direction along the apico-basal axis of the scutum and tergum. The plates of the left or inside of *A. seepiophila* are slightly smaller than

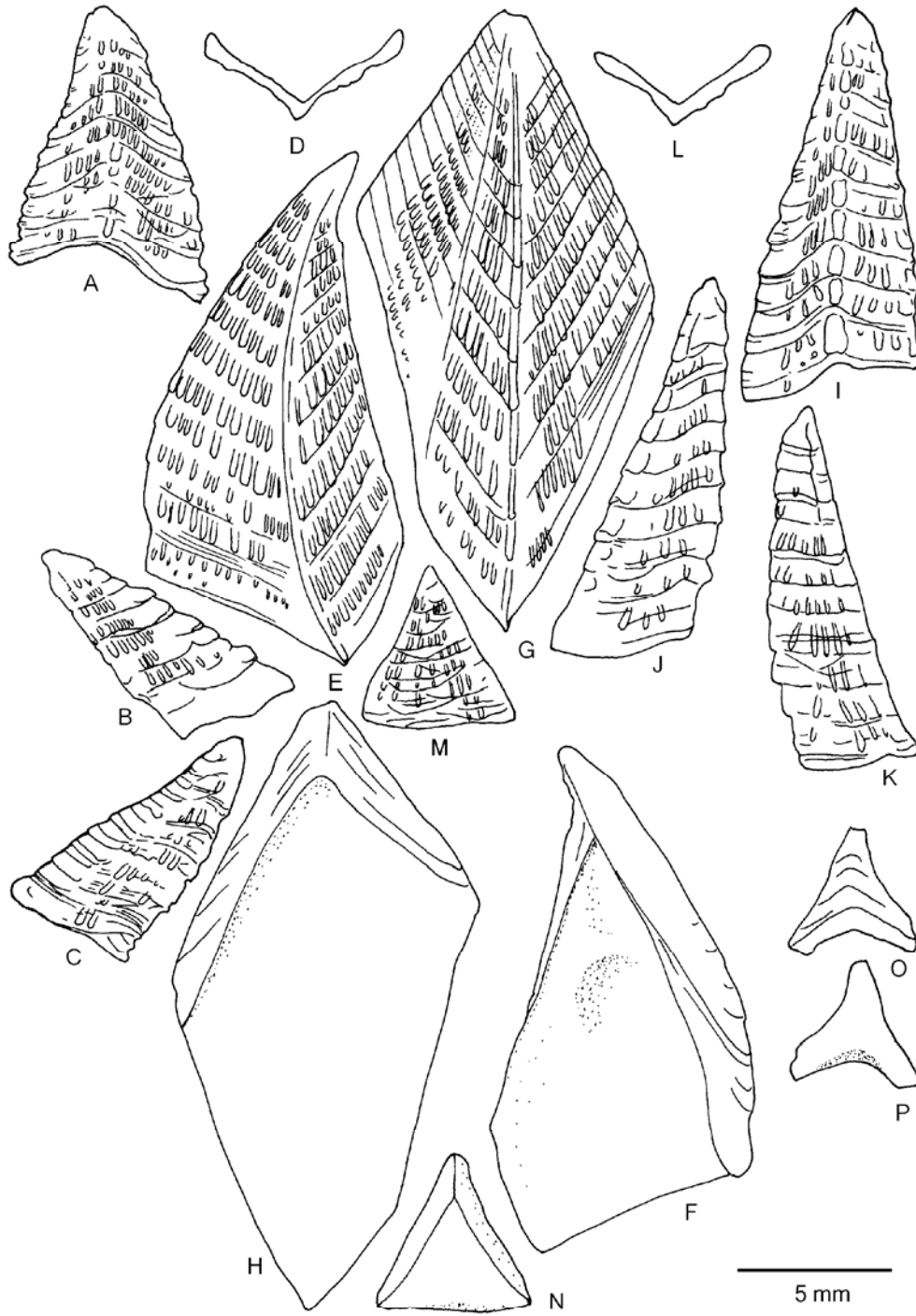


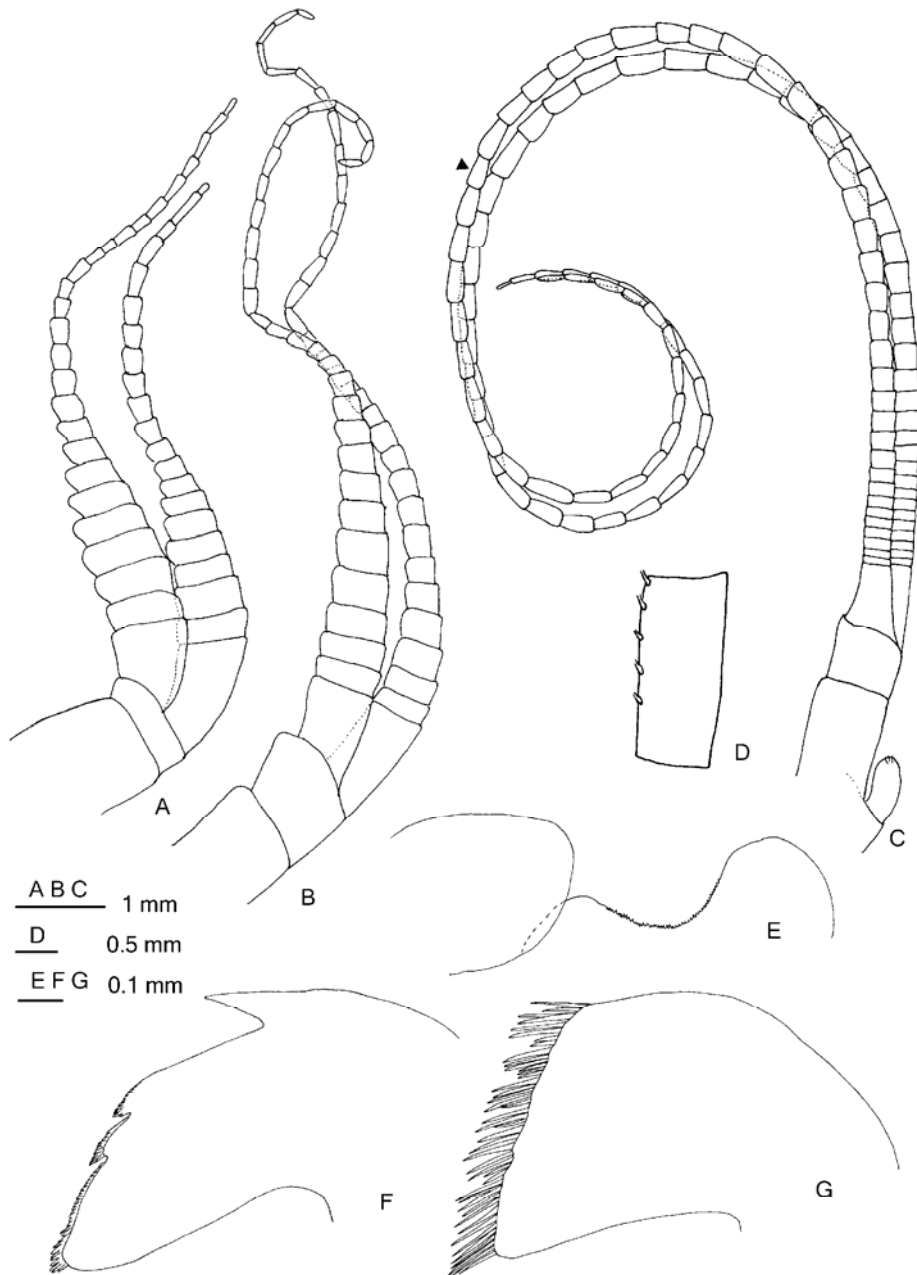
**Figure 2.** *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.: 1a–b, second paratype; 2a–b, holotype; 3a–b, first paratype; left (inside) and right (outside) respectively.

those of the outside. However, the difference is by no means as pronounced as that between the plates of the right and left sides of peduncle (Tables 1 & 2).

A comparison of sizes and ratios of heights and widths of some capitular plates of *A. seepiophila* and the Neolepadini

**Figure 3.** (*Opposite*) *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.: holotype; disarticulated capitular valves and a peduncular scale of right side. (A–D) Frontal, right lateral, left lateral, and cross-sectional views of rostrum; (E&F) external and internal views of the right scutum; (G&H), external and internal views of the right tergum; (I–L), frontal, left lateral, right lateral, and cross-sectional views of carina; (M&N) external and internal views of right median latus; and (O&P), external and internal views of subcarina.





**Figure 4.** *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov. Holotype: (A) right cirrus I; (B) right cirrus II; (C) right cirrus VI and caudal appendage; (D) 35th article from outer ramus and bases of setae of right cirrus VI; (E) labrum and right palp (setae omitted); (F) right mandible; (G) right second maxilla.

*Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (2004)

**Table 4.** Number of articles of cirri I–VI in *Ashinkailepas seepiophila* gen. and sp. nov.

Specimen		I	II	III	IV	V	VI	c.a.
Second paratype (right)	a	24	26	44	53	55	62	?
	p	24	34	44	54	57	55	
Holotype (right)	a	26	30	48	43+	59	60	1
	p	20	33	45	51	56	56	
	a	29	33+	42	37+	55	60	1
	p	27	29	51	56	60	63	
First paratype (right)	a	31	37	48+	54	54+	55+	1
	p	23+	26+	54	51+	62	55	
	a	31	29	28+	36+	50+	59	1
	p	23+	26	51	58	62	59	

a, anterior ramus, p, posterior ramus, +, articles broken off; c.a., caudal appendage.

are given in Table 3. It will be observed, for example, the R–C width of the capitulum (Wmax), between the rostrum (R) and carina (C) in *A. seepiophila*, is greater than the height between the apex of tergum and the capitulo-peduncular junction (CL) ( $W_{max}/CL > 1$ ). Furthermore, the ratio of the width (W) to the length (L) of the rostrum in *A. seepiophila* is somewhat greater, while that of the carina is considerably greater (Table 3), and these differences further distinguish the new species from the known Neolepadini.

The inner margins of the rostrum and carina of *A. seepiophila* are nearly straight, meet basally with the median ridge of the scutum and tergum respectively (Figures 1 & 2), and their v-shaped cross sections form an angle of approximately 120° (Figure 3D & L). In Neolepadini their inner margins are concave, there is no pronounced median ridge on the scutum or tergum to meet with basally, and at least in *Neolepas zeviniae* the v-shaped cross section of the carina, being approximately 90° (Newman, 1979; figure 4C), is substantially less than in *Ashinkailepas*.

The peduncular scales on the right or outside of *A. seepiophila*, between the subrostral and subcarinal tiers, are large, approximately twice as wide as high, and arranged in two tiers (rl and cl). However, those on the left or inside, between the subrostral and subcarinal tiers, are relatively small, approximately equal in height and width and deployed in more than two tiers; (~three in the holotype and second paratype, and six the first paratype). In mature *N. zeviniae*, *N. rapanuii*, *Vulcanolepas osheai* and *Leucolepas longa*, the number of peduncular scales in each whorl is greater; 12, 30, and 24 respectively (Southward & Jones, 2003). The width of the peduncular scales is approximately the same as their length in *N. zeviniae* and *N. rapanuii*, while it is approximately half their length in *V. osheai*. Scales on the inside of the bend in *A. seepiophila*, between the subrostra and subcarinae, more closely resemble the peduncular scales in *Neolepas zeviniae* and *N. rapanuii* than they do the finer and more numerous scales seen in the apparently more advanced species of *Neolepas* spp., *V. osheai*, *L. longa* and Lau A. While the three specimens of *A. seepiophila* all bend to the left, it is likely that bending to one side or the other may not be fixed, since it is not fixed in the verruciform *Neoverruca* (Newman & Hessler, 1989).

The trophi (labrum, palps, mandibles, and first and second maxillae), cirri and caudal appendages of the new species (Figure 4) are much like those of vent barnacles in general. The mandible has a large superior incisiform tooth followed by two lower teeth with their upper edges supporting a comb of strong short teeth, and an inferior angle supporting a comb of similar short teeth above a shorter comb of somewhat larger terminal teeth. This is relatively generalized compared to the situation in Lau A where the combs have been increased at the expense of the major teeth (Southward & Newman, 1998). The cirri are long, with the distal portions of the rami of first and second pair antenniform while the third to sixth pairs are ctenopod throughout. Cirral counts are given in Table 4, and setal lengths (s) to article widths (a) were 1.35/0.19, 1.44/0.22, and 1.5/0.25, or 7.1, 6.5 and 6.0 (holotype, first and second paratypes, respectively).

Southward & Newman (1998) reported on the extraordinary long setae associated with the farming of bacteria in an undescribed neolepadine, 'Lau sp. A', from the Lau Basin, Tonga. In order to compare different species in this regard, the ratio of the longest seta (s) to the width of article (a) supporting it, from the intermediate region of the sixth cirrus, was chosen as an index. For Lau A, which was s/a 14.1, Southward & Jones (2003, table 9) provided an up-to-date list of ratios for 11 vent taxa and their s/a range is 2.8–14, the mean of which is s/a 6.06. As noted above, *Ashinkailepas seepiophila* has a s/a range of 6.0–7.1 and thus ranks right in among these barnacles, which includes the seep barnacle, *Leucolepas longa* having a mean s/a ratio of 5.2.

*Ashinkailepas seepiophila* has a well-developed penis and is therefore, like vent barnacles in general, a cross-fertilizing hermaphrodite. The second largest specimen (second paratype) contained approximately 120 ovoid eggs measuring ~300 by 500 µm, the same magnitude in number and size as in *Neolepas zeviniae* (Newman, 1979).

## DISCUSSION

### *Evolutionary significance of the new form*

The secondary bilateral asymmetry of *Ashinkailepas seepiophila*, unique among the Scalpellomorpha, is superimposed on the peduncular as well as to some extent the

capitular armament. This apomorphy is the result of individuals bending over to one side, perhaps bringing their cirral nets closer to the substratum to collect food and/or to lower their profile as a defence against predation, as suggested for verrucosomorphs by Anderson (1980) and Newman & Yamaguchi (1995) respectively. Bending over is not limited to scalpellomorphs (cf. *Poecilasma inaequilaterale* Pilsbry, 1907:85 living on the backs of crabs for example). Predatory pressures leading to development of such defences were increasing in the Mesozoic, largely in the form of shell-crushing fish and crabs (Vermeij, 1977) and such pressures may well explain the appearance of the asymmetrical sessile barnacles, the Verrucosomorpha, in the Late Cretaceous (Newman & Yamaguchi, 1995).

It is noteworthy that the new seep form, *Ashinkailepas*, with its relatively formidable armour and sculpturing, is more reminiscent of the heavily armoured scalpellomorphs of the Mesozoic than of the Neolepadini. One might expect a form from seeps, such as *Ashinkailepas*, to more closely resemble the ancestral stock of the Neolepadinae than would members of the Neolepadini, just as *Lamellibrachia* from seeps has proven to be genetically closer to the stem vestimentiferans than say to *Riftia* (Williams et al., 1993; Hurtado, 2002). The arrangement of peduncular scales in the ontogeny of *Neolepas* (and presumably all Neolepadini) is the same as the basic adult ashinkailepadine plan. While it is possible the peduncular armament in *Ashinkailepas* is a reversion to the more primitive type (atavisms), an explanation for primitiveness in vent forms offered by Hickman (1983), it is judged unlikely.

It was once hypothesized that bending over in a scalpellomorph gave rise to the verrucosomorphs (Newman et al., 1969, figure 113), but that was before our improved understanding of the brachylepadomorphs and the discovery of *Neoverruca*. It is nonetheless remotely possible a scalpellomorph rather than a brachylepadomorph gave rise to the verrucosomorphs, and if so would the scalpellomorph have been a neolepadine? Not according to the early ontogeny of *Neolepas* (Newman, 1997), and now apparently in *Ashinkailepas*, since the (I) tier of peduncular plates is missing in both. However, the peduncle of the geologically older colepadine, *Archaeolepas* (Upper Jurassic–Lower Cretaceous) includes this tier whereby the whorls consist of eight plates, sr-rl-l-cl-sc (Newman & Ross, 1998; Young, 2001), and all eight are seen in brachylepadomorphs and on the normal (movable) side of neoverrucids (Newman & Yamaguchi, 1995; Newman, 1989, respectively). It is for this reason we now look to some intermediate (R-RL-L-CL-C/sr-rl-l-cl-sc) between *Archaeolepas* (R-RL-CL-C/sr-rl-l-cl-sc) and *Ashinkailepas* (R-RL-L-CL-C/sr-rl-cl-sc) as the ancestor of the verrucosomorphs. Such an ancestral stock would suffice for the verrucosomorphs as well, in the unlikely event it turns out they did not evolve from or share a common ancestor with brachylepadomorphs.

#### *Age of the vent fauna*

Hydrothermal activity has apparently existed since the earth cooled sufficiently for the oceans to form, but it has been observed that mid-ocean ridges and basins are ephemeral to varying degrees, and locations shift unpredictably in space and time (Corliss et al., 1979;

Hessler & Lonsdale, 1991; Tamaki & Honza, 1991; Hurtado, 2002). New forms may compensate for extinctions by immigration into hydrothermal habitats, and then most likely from cognate habitats such as seeps (Newman, 1985). Such habitats are generally refugial; e.g. once adapted to them, taxa can persist for extended periods of time and then sometimes long enough for their non-vent/seep ancestors to go extinct.

Faunas of refugial habitats are expected to include taxa of different ages. When it comes to vents and cognate habitats, it was long ago suggested that despite various extinction events some inhabitants may be Mesozoic or even Paleozoic in age (McLean, 1985; Newman, 1985). In addition extinctions due to shifting of vents and/or the Permo-Triassic and Cretaceous–Tertiary calamities, there have been periods of anoxia in the deep sea as recently as 40 million years ago (MYA) (Benson, 1990), or more likely no more recently than 90 MYA (Horne, 1999). Jacobs & Lindberg (1998) suggest ‘... the possibility that modern deep-sea faunas, both at vents and in the oxygenated realm, did not evolve *in situ* for long periods of time, but colonized the deep-sea habitat after the last major disruptions of these habitats by anoxic events...’, the last being ~55 MYA or Paleocene. If so, deep-sea faunas would be no older than Eocene in establishment. In light of all this, what presently can be said regarding the antiquity of the vent/seep fauna?

One might expect the best estimates of age for any group inhabiting vents and seeps would be available for molluscs, since among the higher invertebrates they have one of the best fossil records. But curiously this is not the case for vent gastropods (McLean, 1985; Warén & Bouchet, 2001). McLean (1985) argued that since many of the family-group taxa among the vent gastropods he was dealing with could not be derived from Cenozoic forms, they must be at least Mesozoic or perhaps even Paleozoic in age. On the other hand, Newman’s (1985) argument for possible antiquity of the vent fauna, including molluscs, was based on the earliest occurrences of the taxa involved. While Warén & Bouchet (2001) take these authors to task for their suggestions of antiquity, they provide a table of 24 vent gastropods, including two genera, many familial- and a couple of ordinal-group taxa. Age estimates for 22 of the 24 include two possibly Late Paleozoic (Permian) and 11 Mesozoic (several from each of the Triassic, Jurassic and Cretaceous), while six are estimated to be no older than Oligocene and for two no estimate is given. This appears to be largely a Mesozoic-based gastropod fauna.

There is evidence from fossil vent and/or seep deposits of both monoplacophoran molluscs and vestimentiferan worms, ranging in age from the Silurian to the Recent (Little, 2002). The first, the most primitive living molluscs, have no seep representatives, fossil or extant, and they are rarely encountered in the deep sea much less in shallow water. The Paleozoic ones apparently gave way to those of the Mesozoic which then range to the Recent, but that they have continuously inhabited deep-sea vents from the Mesozoic to the Recent is doubted since conceivably they could have reinvaded vents from shallow water. The vestimentiferans are known from seeps as well as vents since the Cretaceous, but it can be argued they too re-entered this deep-sea habitat from shallow water since

then. And so on with the gastropods; trochids have lived at vents since the Jurassic and at seeps since the Tertiary, and cerithioids have occurred at the vents since the Cretaceous. So it is argued that while fossil evidence from vents and seeps favours at least Mesozoic ages for a number of taxa, that they have been there continuously can be doubted (Little, 2002; Little & Vrijenhoek, 2003).

What other lines of evidence are available? While some genetic studies indicate some taxa of vent/seep fauna are young (cf. Shank et al., 1999), other taxa are old. For example, while McArthur & Koop's (1999) study of vent gastropods found that partial 28S rRNA sequences lacked the resolution necessary to resolve Paleozoic radiations, Mesozoic radiations were resolved. Furthermore, the vesicomid clams, previously considered to stem back <50 MYA (Peek et al., 1997), have recently been pushed back to between 100–50 MYA (Goffredi et al., 2003), a period largely falling (70%) within the Cretaceous. Likewise, the vent divergences of the vestimentiferan worms, previously pegged at <100 MYA by Halanych et al. (2001) but recently pushed back to 140–40 MYA (Hurtado, 2002), is again a period largely falling (77%) within the Cretaceous. So unless these revised estimates were somehow biased towards the older end of the spectrum, the odds do not favour an extensive deep-sea anoxia extinction event in the Paleocene. To the contrary, the forgoing molecular phylogenetic as well as some of the fossil evidence supports the notion that some seep/vent forms are at least Mesozoic in age. But what about forms having a reasonable fossil record outside of vent/seep situations and have yet to be looked at genetically?

No fossil evidence for barnacles has been recognized at vents or seeps (Little, 2002), but there are fossil records for closely allied taxa elsewhere (Newman et al., 1969; Buckeridge & Grant-Mackie, 1985; Newman, 1996). Four suborders are represented at vents, and their antiquity in hierarchical order, general habitat preference, next of kin, and relationships to their respective suborders are as follows: (1) the neolepadines, seeps and vents, Indo-Pacific, closest relative is *Archaeolepas* (Upper Jurassic–Upper Cretaceous), most primitive morphology of the living Scalpellomorpha (Lower Jurassic); (2) a neobrachylepadid, *Neobrachylepas*, vents, Lau Basin, Tonga, only living representative of the Brachylepadomorpha, more similar to *Brachylepas* (Upper Cretaceous) than to more generalized *Pycnolepas* (Upper Jurassic–Miocene); (3) the neoverrucids, vents, West Pacific, most primitive of the living Verrucomorpha, more generalized than eoverrucids (Upper Cretaceous); and (4) *Eochionelasmus*, vents, Indo-West Pacific, most generalized of the living Balanomorpha (Eocene).

From the foregoing it is evident that vent/seep barnacles represent either the most primitive or only living members of their respective suborders. All are relics, and all except the eochionelasmatis stem from the Mesozoic. This does not preclude their having entered vents from shallow water habitats where they subsequently became extinct. But there is presently no evidence suggesting such a sequence of events. Even if there were, the fact remains that vents and seeps afford a refuge for a diversity of barnacles having no comparable counterparts in other habitats that we know of. The deep-sea vents and seeps of the south-west Pacific provide a glimpse of barnacle antiquity seen

nowhere else on earth (Newman, 2000), and it would be curious indeed if there were no other such relic taxa found there. Yet, as noted above, some palaeontologists and more recently molecular geneticists have been pushing the notion that, in general, vents and seeps have acquired their faunas relatively recently. This may be, at least in part, but from the barnacles we know it can only hold in large part when the vent field itself is intermittent and/or relatively isolated.

We thank the following for providing published and/or unpublished data and/or for samples for comparative research; S. Ohta, K. Iizasa, K. Fujikura, S. Tsuchida and Y. Horii; and A.J. Southward and R. Vrijenhoek for fruitful discussions and some pdf files including Southward & Jones (2003) and Hurtado (2002) respectively. This study was supported in part by a Grant-in-Aid for Scientific Research from the Japanese Ministry of Education, Science, Sports and Culture (project no. 06404001) from 1996 to 1998, a grant from the Japan Society for the Promotion of Science (JSPS: project no. 14340154) from 2002 to 2005, supplemented by an overseas grant from the Government of Japan for a month of research at the Scripps Institution of Oceanography.

## REFERENCES

- Anderson, D.T., 1980. Cirral activity and feeding in the verruciform barnacles *Verruca recta* Aurivillius and *V. stroemia* (O.F. Müller) (Cirripedia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**, 348–366.
- Buckeridge, J.S., 1983. Fossil barnacles (Cirripedia: Thoracica) of New Zealand and Australia. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, **50**, 1–151 + pls. 1–13.
- Buckeridge, J.S. & Grant-Mackie, J.A., 1985. A new scalpellid barnacle (Cirripedia; Thoracica) from the Lower Jurassic of New Caledonia. *Géologie de la France*, **1**, 77–80.
- Corliss, J.B., Dymond, J., Gordon, L.I., Edmond, J.M., Herzen, R.P. von, Ballard, R.D., Crane, K. & Andel, T.H. van, 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. *Science, New York*, **203**, 1074–1083.
- Fujikura, K., et al., 2001. Report on an investigation of hydrothermal vent ecosystems by the crewed submersible 'Shinkai 2000' on the Dai-yon (No. 4) Yonaguni Knoll and the Hatoma Knoll, the Okinawa Trough. *JAMSTEC J. Deep-Sea Research*, **19**, 141–154.
- Fujikura, K., Hashimoto, J. & Okutani, T., 2002. Estimated population densities of megafauna in two chemosynthesis-based communities: a cold seep in Sagami Bay and a hydrothermal vent in the Okinawa Trough. *Benthos Research*, **57**, 21–30.
- Goffredi, S.K., Hurtado, L.A., Hallam, S. & Vrijenhoek, R.C., 2003. Evolutionary relationships of deep-sea vent and cold seep clams (Mollusca: Vesicomidae) of the *pacific/lepta* species complex. *Marine Biology*, **142**, 311–320.
- Halanych, K.M., Feldman, R.A. & Vrijenhoek, R.C., 2001. Molecular evidence that *Sclerolinum brattstromi* is closely related to vestimentiferans, not frenulate pogonophorans (Siboglinidae, Annelida). *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, **201**, 65–75.
- Hashimoto, J., et al., 2001. First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered. *Zoological Science*, **18**, 717–721.
- Hessler, R.R. & Lonsdale, P., 1991. Biogeography of Mariana Trough hydrothermal vent communities. *Deep-Sea Research*, **35**, 185–199.
- Hickman, C.S., 1983. A new archaeogastropod (Rhipidoglossa, Trochacea) from hydrothermal vents on the East Pacific Rise. *Zoologica Scripta*, **13**, 19–25.

- Horne, D.J., 1999. Ocean circulation modes of the Phanerozoic: implication for the antiquity of deep-sea benthic invertebrates. *Crustaceana*, **72**, 999–1018.
- Hurtado, L.A., 2002. *Evolution and biogeography of hydrothermal vent organisms in the eastern Pacific Ocean*. PhD thesis, Department of Ecology and Evolution, New Brunswick, NJ, USA.
- Jacobs, D.K. & Lindberg, D.R., 1998. Oxygen and evolutionary patterns in the sea: onshore/offshore trends and recent recruitment of deep-sea faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 9396–9401.
- Little, C.T.S., 2002. The fossil record of hydrothermal vent communities. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 313–316.
- Little, C.T.S. & Vrijenhoek, R.C., 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 582–588.
- McArthur, A.G. & Koop, B.F., 1999. Partial 28S rDNA sequences and the antiquity of hydrothermal vent endemic gastropods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**, 255–274.
- McLean, J., 1985. Preliminary report on the limpets at hydrothermal vents. In *The hydrothermal vents of the eastern Pacific: an overview* (ed. M.L. Jones). *Bulletin of the Biological Association of Washington*, **6**, 159–166.
- Newman, W.A., 1979. A new scalpellid (Cirripedia); a Mesozoic relic living near an abyssal hydrothermal spring. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **19**, 153–167.
- Newman, W.A., 1985. The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna: a glimpse of antiquity? In *The hydrothermal vents of the eastern Pacific: an overview* (ed. M.L. Jones). *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **6**, 231–242.
- Newman, W.A., 1989. Juvenile ontogeny and metamorphosis in the most primitive living sessile barnacle, *Néoverruca*, from an abyssal hydrothermal spring. *Bulletin of Marine Science*, **45**, 467–477.
- Newman, W.A., 1996. *Cirripedia; Suborders Thoracica and Acrothoracica*. Masson: Paris. [Traité de Zoologie, Tome VII, Crustacés, Fascicule 2, 453–540.]
- Newman, W.A., 1997. The juvenile ontogeny of a vent barnacle, *Neolepas*, and its relevance to the adaptive radiation of Late Mesozoic Scalpellomorpha, Brachylepadomorpha and Verrucomorpha (Cirripedia, Thoracica). *First International Symposium on Deep-Sea Hydrothermal Vent Biology, 20–24 October 1997, Funchal, Madeira*, 118 pp. InterRidge: Paris. [Abstract, p.102.]
- Newman, W.A., 2000. A new genus and species of barnacle (Cirripedia, Verrucomorpha) associated with vents of the Lau Back-Arc Basin; its gross morphology, inferred first juvenile stage and affinities. *Zoosystema*, **22**, 71–84.
- Newman, W.A. & Hessler, R.R., 1989. A new abyssal hydrothermal verrucomorph (Cirripedia; Sessilia): the most primitive living sessile barnacle. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **21**, 259–273.
- Newman, W.A. & Ross, A., 1998. Peduncular armament in the Scalpellomorpha (Cirripedia) and a new abyssal species from the East Pacific Rise. *Journal of Crustacean Biology*, **18**, 572–580.
- Newman, W.A. & Yamaguchi, T., 1995. A new sessile barnacle (Cirripedia; Brachylepadomorpha) from the Lau Back-Arc Basin, Tonga; first record of a living representative since the Miocene. *Bulletin, National Museum of Natural History, Paris. Serie 4, 17A* (3–4), 211–243.
- Newman, W.A., Zullo, V.A. & Withers, T.H., 1969. Cirripedia. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, vol. 1* (ed. R.C. Moore), pp. R206–295. Boulder, Colorado: University of Kansas and the Geological Society of America.
- Okutani, T., Saito, H. & Hashimoto, J., 1989. A new neritacean limpet from a hydrothermal vent site near Ogasawara Islands, Japan. *Venus*, **48**, 223–230. [Japanese Journal of Malacology.]
- Peck, A.S., Gustafson, R.G., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C., 1997. Evolutionary relationships of deep-sea hydrothermal vent and cold-water seep clams (Bivalvia: Vesicomidae): results from mitochondrial cytochrome oxidase subunit I. *Marine Biology*, **130**, 151–161.
- Pilsbry, H.A., 1907. The barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum. *Bulletin of the United States National Museum*, **60**, 1–122 + pls. 1–11.
- Shank, T.M., Black, M.B., Halanych, K.M., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C., 1999. Miocene radiation of deep-sea hydrothermal vent shrimp (Caridea: Bresiliidae): evidence from mitochondrial cytochrome oxidase subunit I. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**, 244–254.
- Southward, A.J. & Jones, D., 2003. A revision of stalked barnacles (Cirripedia: Thoracica: Scalpellomorpha: Eolepadidae: Neolepadinae) associated with hydrothermalism, including a description of a new genus and species from a volcanic seamount off Papua New Guinea. *Senckenbergiana Maritima*, **32**, 77–93.
- Southward, A.J. & Newman, W.A., 1998. Ectosymbiosis between filamentous sulphur bacteria and a stalked barnacle (Scalpellomorpha, Neolepadinae) from the Lau Back Arc Basin, Tonga. *Cahiers de Biologie Marine*, **39**, 259–262.
- Southward, A.J., Newman, W.A., Tunnicliffe, V., Scheirer, D. & Johnson, K., 1997. Biological indicators confirm hydrothermal venting on the Southeast Indian Ridge. *BRIDGE Newsletter*, **12**, 35–39.
- Stecher, J., Türkay, M. & Borowski, C., 2002. Faunal assemblages on the Pacific–Antarctic Ridge near the Foundation Seamount chain (37°30'S, 110°30'W). *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 271–274.
- Tamaki, K. & Honza, E., 1991. Global tectonics and formation of marginal basins: role of the western Pacific. *Episodes*, **14**(3), 224–230.
- Vérmeij, G., 1977. The Mesozoic marine revolution; evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, **3**, 245–258.
- Warén, A. & Bouchet, P., 2001. Gastropoda and Monoplacophora from hydrothermal vents and seeps; new taxa and records. *The Veliger*, **44**, 116–231.
- Williams, N.A., Dixon, D.R., Southward, E.C. & Holland, P.W.H., 1993. Molecular evolution and diversification of the vestimentiferan tube worms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **73**, 437–452.
- Yamaguchi, T. & Newman, W.A., 1990. A new and primitive barnacle (Cirripedia; Balanomorpha) from the North Fiji Basin abyssal hydrothermal field, and its evolutionary implications. *Pacific Science*, **44**, 135–155.
- Yamaguchi, T. & Newman, W.A., 1997. The hydrothermal vent barnacles *Eochionelasmus* (Cirripedia; Balanomorpha) from the North Fiji, Lau and Manus Basins, Southwest Pacific. *Bulletin, National Museum of Natural History, Paris*, **19**, 623–649.
- Young, P.S., 2001. Redescription of *Scalpellopsis striatocilata* Broch, 1922, with a discussion on its phylogenetic position and the peduncular plate pattern in scalpellids. *Journal of Crustacean Biology*, **21**, 456–468.

Submitted 29 May 2003. Accepted 5 November 2003.



## Expedition Reveals Changes in Lau Basin Hydrothermal System

PAGES 13, 17

The Valu Fa Ridge (VFR) in the southern Lau Basin—located behind the westward-dipping Tonga-Kermadec subduction zone—was one of the earliest targets to be explored for hydrothermal activity in the southwestern Pacific Ocean (Figure 1). In 1989, the French-German dive program NAUTILAU (*Nautilo-Lau*) discovered active hydrothermal fields venting high-temperature fluids with high acidity accompanied by massive ore deposits in this area [Fouquet *et al.*, 1993].

In September–October 2004, the SWEEP VENTS (SouthWestern Edge of Pacific hydrothermal vents) expedition explored and sampled the hydrothermal systems of the VFR using the deep submergence research vehicle (DSRV) *Shinkai 6500*. The 2004 *Shinkai* dives focused on the geobiological and geochemical character of the deep-sea hydrothermal vent ecosystems of the Valu Fa Ridge and shed new light on these hydrothermal fields 15 years after their discovery. These 2004 dives were the first to revisit this area, and have been followed by further dive programs and continued research.

Fifteen years ago, vigorous hydrothermal activity with fluid temperatures exceeding 340°C was discovered at the Vai Lili field (22°13.0' S, 176°36.5' W, depth = 1720 meters) on the northern section of the central VFR (Figure 1). But the 2004 SWEEP VENTS expedition found only weak shimmering water with a temperature of 88°C discharging from the foot of an oxidized chimney (Figure 2a) as well as diffuse flows associated with yellow patches of iron-oxides (Figure 2b). The lower fluid temperature demonstrates that the activity has declined significantly during the intervening time.

In contrast to the dying Vai Lili field, about four kilometers north SWEEP VENTS located another hydrothermal field, Mariner field (22°10.8' S, 176°35.1' W, depth = 1910 meters), with numerous smokers (Figures 2c and 2d) venting high-temperature fluids ( $T = 365^\circ\text{C}$ ) with low pH (2.4–2.8 at room temperature measurement). The contrast between these

two hydrothermal fields may be an indication of the instability of hydrothermal activity in back-arc settings, where magma is located at shallow depths and its significant influence would be expected.

### *Evolution of Hydrothermal Activity in the Back-Arc Spreading Center*

The VFR is the shallowest portion of the Eastern Lau Spreading Center (ELSC) at its

southern end. Petrologic studies have revealed felsic volcanic activity ranging from basalt enriched in lithophile elements to andesite, both of which have abundant vesicles due to the high gas content of the magma. During the 1989 NAUTILAU expedition, three active hydrothermal fields were discovered along the VFR: Hine Hina in the south, Vai Lili in the central VFR, and the White Church fields in the north [Fouquet *et al.*, 1993].

Submarine hydrothermal systems develop where seawater that has penetrated into the crust is heated by magma to ascend along fault lines. The fluid circulation transports to the seafloor not only heat but also substances used by microbes in the hydrothermal environment. As discussed by Kelley *et*

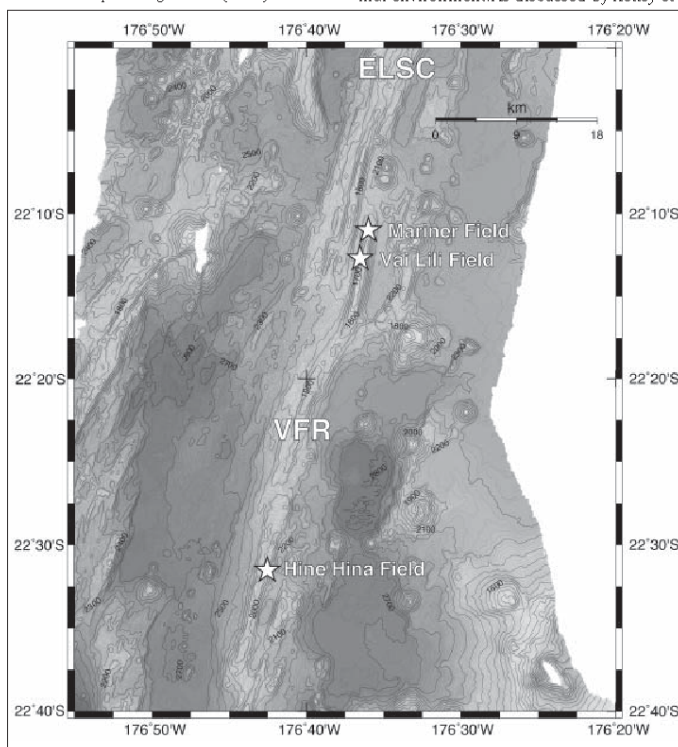


Fig. 1. Bathymetric map of Valu Fa Ridge in the southern Lau Basin (derived from multi-beam swath-mapping survey conducted by the research vessel *Yokosuka*) and locations of active hydrothermal fields.

By J. ISHIBASHI, J. E. LUPTON, T. YAMAGUCHI, J. QUELLOU, T. NUNOURA, AND K. TAKAI

al. [2002], magmatic events can drastically increase the content of volatile species degassed from magma and incorporated into the hydrothermal fluids, thus forcing a shift in the associated microbial ecosystem. Hydrothermal fields in the central VFR, where the presence of a crustal magma body at shallow depths has been demonstrated by seismic tomographic study [Day et al., 2001], can provide an excellent place to test the influence of magmatic volatiles on the evolution over time of the geochemical and geobiological character of hydrothermal activity. The influence of the significant contribution of magmatic volatiles on the active hydrothermal systems on the VFR has been previously explained in terms of strong acidity and sulfur isotopic composition [Fouquet et al., 1993; Herzig et al., 1998].

During the SWEEP VENTS dive program, which was operated by the Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC) and also designated as the YK04-09 Nirai Kanai cruise of the research vessel *Yokosuka*, 18 dives were conducted on the VFR with the submersible DSRV *Shinkai 6500*. Samples of hydrothermal fluids were collected using the gas-tight WHATS (Water and Hydrothermal-fluid Atsuryoku TIGHT Sampler) fluid sampler and processed on board for gas extraction, as well as for geochemical and microbiological analyses.

#### Dying Hydrothermal Activity in the Vai Lili Field

The Vai Lili field lies on the upper western flank of the ridge axis on the shallow northern section of the central VFR. When discovered in 1989, this field was reported to have vigorous fluid ventings with abundant black and white suspended materials [Fouquet et al., 1993]. In addition to the numerous smokers with fluid temperatures up to 342°C, extensive diffuse discharge was observed forming a continuous halo of iron and manganese oxides distributed about 400 meters along north-south trending normal faults.

During the 2004 SWEEP VENTS expedition, it was evident that the hydrothermal activity at the Vai Lili field had declined significantly during the intervening 15 years. Diffuse flows ( $T = 35\text{--}50^\circ\text{C}$  and  $\text{pH} = 6.5$ ), often accompanied by orange-yellow patches of iron oxides (Figure 2b), were still present throughout the area. The highest fluid temperature was only 88°C, found as a weak shimmering flow issuing from the base of an oxidized chimney in the center of the Vai Lili field (Figure 2a).

In spite of the lower fluid temperature, the hydrothermal reservoir appears to still exist based on fluid chemistry. The collected samples show a linear relationship among the concentrations of chemical species such as chloride, potassium, and total gas versus that of magnesium (Figures 3a–3c), suggesting that both the shimmering fluid and the diffuse flow can be explained adequately as a simple mixture of the hydrothermal fluid end-member and seawater. On the other hand, in the relationship between calcium and mag-

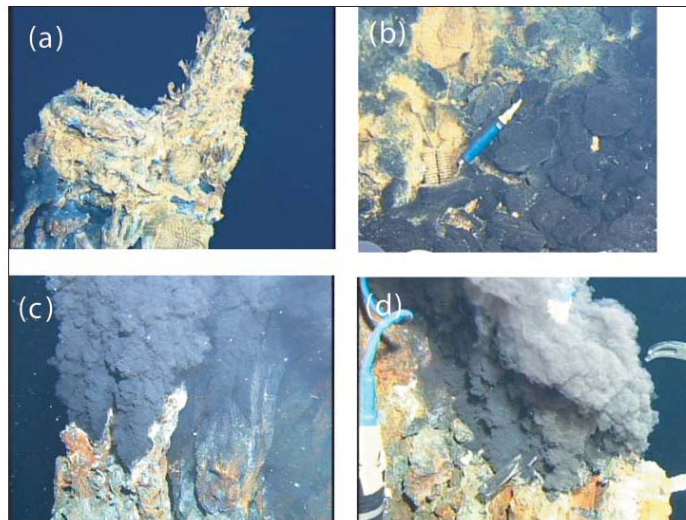


Fig. 2. Photos obtained with Shinkai 6500 showing hydrothermal activity on the Valu Fa Ridge. (a) An oxidized chimney discharging 88°C fluid in the Vai Lili field. (b) Diffuse flow ( $T = 40^\circ\text{C}$ ) in the Vai Lili field. (c) Vigorous venting from a black smoker ( $T = 365^\circ\text{C}$ ) in the Mariner field. (d) Deployment of the ISCS in the vent orifice in the Mariner field.

nesium concentrations (Figure 3d), the weak shimmering fluid ( $T = 88^\circ\text{C}$ ) samples (open squares) and the diffuse flow samples (solid squares) show different trends. Taken together with a similar trend found in strontium and sulfate concentrations, these discrepancies are evidence for subsurface precipitation of anhydrite ( $\text{CaSO}_4$ ) caused by mixing of the hydrothermal fluid with entrained seawater. The low concentrations of iron (70 micromoles per liter ( $\mu\text{mol/l}$ ); Figure 3e) and hydrogen sulfide (30  $\mu\text{mol/l}$ ; Figure 3f) are consistent with precipitation of sulfide minerals as well as anhydrite.

The depletion of hydrogen sulfide in the Vai Lili hydrothermal fluid should have considerable impact on the microbial and macrofaunal communities. The typical microbial components dominating active hydrothermal fields (such as members of *Thermococcales*, *Methanococcales*, *Aquificales*, and *Proteobacteria*) were not detected by culture-dependent analysis from the samples collected at Vai Lili during the 2004 SWEEP VENTS expedition. However, ribosomal RNA gene sequences of *Thermococcales* (a hyperthermophilic archaea, which grows above 80°C) were recovered by culture-independent molecular analysis from the samples obtained by in situ colonization devices (ISCS) deployed in the diffuse flow. In addition, the archaeal and bacterial ribosomal RNA phylogenies, which had been found specifically in dead chimneys, were also detected in the ISCS samples. Thus, the microbial communities in the diffuse flows at Vai Lili field may contain components representing both active and dead hydrothermal systems.

#### Newly Discovered Hydrothermal Activity in the Mariner Field

The Mariner field is located about four kilometers north of the Vai Lili field, where the northern end of the central VFR overlaps the northern VFR. During the 2004 *Shinkai* dives, vigorous fluid venting of black and white smokers was found here, together with clear diffuse fluids discharging from the base of chimneys. This activity was clustered within a hydrothermal field less than 100 meters in diameter (Figures 2c and 2d). The highest temperature of 365°C was confirmed at a black smoker in the center of the active field.

As evident in the magnesium diagrams (Figure 3), two distinct hydrothermal end-members are present: a vapor-rich fluid (downward pointing triangle) and a brine-rich fluid (upward pointing triangle). This is clear evidence for phase separation into a vapor and a liquid (brine), possibly reflecting high temperature in the vicinity of the magma. The strong acidity with  $\text{pH}$  as low as 2.4 (room temperature measurement) together with negative alkalinity (lower than 2 millimoles per liter) are commonly found in brine-rich and vapor-rich fluids, which suggests involvement of a strong acid, probably caused by the injection of magmatic volatiles into the hydrothermal fluid. These geochemical characteristics are similar to those observed at the Vai Lili field 15 years ago [Fouquet et al., 1993], suggesting that both the Vai Lili and Mariner fields have been influenced by significant contributions of magmatic volatiles.

Since the Mariner field is presently active, microbiological analyses of the collected

samples provided a measure of the physiological and phylogenetic diversity of the microbial communities. It was notable that methane-producing archaea were absent and the oxygen-tolerant hyperthermophilic *Aquifex* species were dominant in the chimney structures and even in the samples collected by the ISCS deployed in a 365°C black smoker. These signatures may represent a relatively oxidative and shallow zone of subseafloor biosphere and be in accordance with the idea that the hydrothermal activity is relatively recent.

#### Other Sites, Water-column Surveys, and Future Work

During the SWEEPVENTS expedition, one dive was devoted to revisiting the Hine Hina field (22°32.3'S, 176°43.1'W, depth = 1850 meters). This dive confirmed that prosperous macrofaunal communities found in 1989 were still present in 2004. Throughout the expedition, the faunal communities associated with hydrothermal activity on the VFR were found to have much lower abundance but similar diversity in species composition (shrimps, crabs, mussels, galatheids, limpets, polychaetes, and gastropods) compared with that reported 15 years ago [Fouquet et al., 1993; Desbruyères et al., 1994].

The ELSC has been selected as one of the Integrated Studies Sites (ISS) of the RIDGE 2000 Program. As part of this Lau Basin ISS work, several systematic water column plume surveys were conducted along the ELSC that either were coincident with the SWEEPVENTS expedition or preceded it. These water column surveys predicted that the activity in the Vai Lili field was dying, and also clearly identified the new robust activity at the Mariner site. Thus, these plume surveys contributed to the success of our *Shinkai* dive program reported here.

In addition to the hydrothermal sites along the Valu Fa Ridge, these plume surveys also identified many additional hydrothermal sources within the Lau Basin. Following the plume surveys, several dive programs have been conducted under the RIDGE 2000 program framework, and research into the findings is still ongoing. Because the Lau Basin spreading center displays large changes in crustal thickness, it can provide an excellent field to test the influence of magmatic volatiles on the evolution of hydrothermal activity. Those ongoing and future investigations using either manned or unmanned submersibles should provide valuable insights into the temporal and spatial variations of hydrothermal systems.

#### Acknowledgments

We thank Yoshiji Imai and the *Shinkai* team, and Sadao Ishida and the crew members of

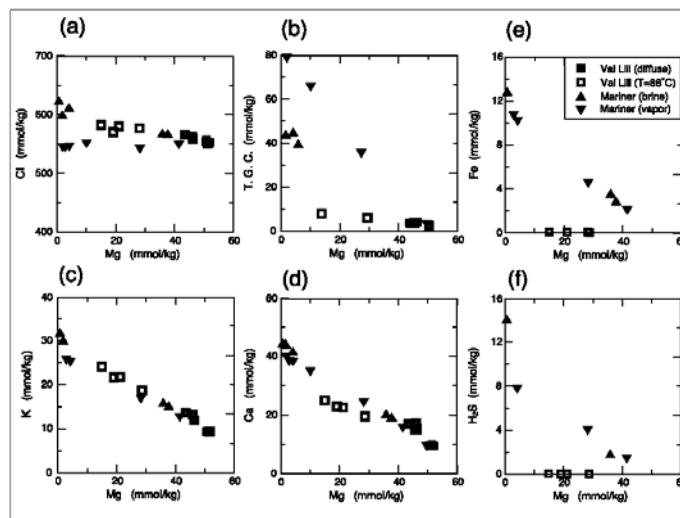


Fig. 3. Chemical composition of the samples from the Vai Lili field (squares) and from the Mariner field (triangles) in the central Valu Fa Ridge. The relationship of (a) chlorine (Cl) versus magnesium (Mg), (b) total gas concentration versus Mg, (c) potassium (K) versus Mg, (d) calcium (Ca) versus Mg, (e) iron (Fe) versus Mg, and (f) hydrogen sulfide ( $H_2S$ ) versus Mg are plotted. Two distinctive trends among the Mariner fluid suggest phase separation (the vapor-rich fluid shows high Cl, K, Ca, and  $H_2S$  concentrations and low total gas concentration compared with the brine-rich fluid). Although the major element composition of the Vai Lili fluid is comparable to that of the Mariner fluid, the Ca concentration of the weak shimmering flow ( $T = 88^\circ C$ ) seems to show a different trend. Substantially low concentrations of Fe and  $H_2S$  of the weak shimmering flow are also notable. Those differences are attributed to subseafloor precipitation.

Yokosuka for their skillful operation of the ship and the submersible. We also thank onboard scientists of the YK04-09 cruise for their cooperation. We are grateful to Yves Fouquet of Ifremer, Peter Herzig of the University of Kiel, Ed Baker of the U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Pacific Marine Environmental Laboratory (PMEL), Gary Massoth of the Institute of Geological and Nuclear Sciences, New Zealand, and Fernando Martinez of the School of Ocean and Earth Science and Technology, University of Hawaii at Manoa for providing us with valuable information from their previous cruises. We also thank Charles Langmuir of Harvard University for providing daily updated information of the KM04-17 cruise conducted coincidentally with our expedition, which included results obtained by dives of the autonomous underwater vehicle *ABE* and by water column surveys. We appreciate the efforts of Charles Fisher of the RIDGE 2000 Program in constructing an international cooperative network.

#### References

Day, A. J., C. Peirce, and M. C. Sinha (2001), Three-dimensional crustal structure and magma chamber geometry at the intermediate-spreading, back-arc Valu Fa ridge, Lau Basin: Results of

a wide-angle seismic tomographic inversion, *Geophys. J. Int.*, 146(1), 31–52.  
Desbruyères, D., et al. (1994), Deep-sea hydrothermal communities in southwestern Pacific back arc basins (the North-Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food-web, *Mar. Geol.*, 116, 227–242.  
Fouquet, Y., et al. (1993), Metallogenesis in back arc environments: The Lau Basin example, *Econ. Geol.*, 88, 2154–2181.  
Herzig, P. M., et al. (1998), Sulfur isotopic composition of hydrothermal precipitates from the Lau back-arc: Implications for magmatic contributions to seafloor hydrothermal system, *Miner. Deposita*, 33, 226–237.  
Kelley, D., et al. (2002), Volcanoes, fluids, and life at mid-ocean ridge spreading centers, *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 30, 385–491.

#### Author Information

Jun-ichiro Ishibashi, Kyushu University, Fukuoka, Japan; E-mail: ishi@geo.kyushu-u.ac.jp; John E. Lupton, NOAA PMEL, Newport, Ore.; Toshiyuki Yamaguchi, Chiba University, Chiba, Japan; Joel Querrellou, Ifremer, Plouzane, France; Takuro Nunoura and Ken Takai, JAMSTEC, Yokosuka, Japan.

山口寿之 (2006) フジツボ類分類の基礎。in 平野禮次郎  
・山口寿之 監修 日本付着生物学会編、フジツボ類の最新学—  
知られざる固着性甲殻類と人とのかかわり。恒星社厚生閣、  
p.1-40, 東京。

以上の p.29-39 を引用。

## § 5. 深海熱水噴出孔に棲む原始的なフジツボ類

ガラパゴス海嶺の深海底で熱水が噴出しているような環境下に多数の生物が



生存していることを、初めて紹介したのは1976年、スクリップス海洋研究所の曳行式深海カメラであった。その後ウッズホール海洋研究所の有人潜水船「アルビン号」は、同海嶺の水深2,600 mの熱水噴出孔周辺から全く未知の多種多様な生物を採集してきた。深海熱水噴出孔に生息する神秘的な生物に関する研究は、その時から始まった。

### 5・1 深海の生態系

拡大している海洋底の中央海嶺部や背弧海盆中軸部では、高温のマグマが海底近くまで上昇している。海底の岩石の割れ目などに浸透した海水は、マグマに熱せられて再び海底表面に噴出する。これが深海の熱水噴出である。このような熱水噴出孔は、海嶺に沿った海洋底のいたるところに見られ、そこには特異な生態系と固有の生物群集が見られる。太陽光は当然のことながら深海の熱水噴出孔までは到達しないので、その生物は光エネルギーを利用することはできない。

光エネルギーに代わって、熱水に溶解している硫黄やメタンなどの化学物質を利用する化学合成細菌（バクテリア）を食物連鎖の根幹とし、バクテリアを直接または間接に餌として利用するか、または大型の生物群であるチューブワーム（ハオリムシ *Riftia*：口、消化器官、肛門をもたない生物）や二枚貝（シロウリガイ *Calyplogena*、ヒバリガイ *Bathymodiolus*）などのように、細胞内に共生するバクテリアに依存しているかである。熱水噴出孔周辺では、他の深海底に比べて生物は生物生産量に富み、かつ著しく多様性に富み、しかも特異な分類群から構成されることも、その特徴である。

### 5・2 深海熱水フジツボ類

深海熱水噴出孔に生息するフジツボ類は、東太平洋海嶺（北緯20°50′，西経100°，水深2,600m）ではじめて発見・記載<sup>14)</sup>されて以来、各地から知られるようになり、蔓脚類の完胸超目の4亜目のうち全4亜目に属する熱水域固有の原始的な分類群（いずれも新属新種）が発見された。これらの原始的な熱水フジツボ類とその進化学的意義について概説し、その内特にミョウガガイ亜目に属する分類群について現在知られる知見についてまとめる。

・カリフォルニア半島の南の海洋底には、東太平洋海嶺と呼ばれる海底火山列がある。そこに潜航した潜水調査船「アルビン号」のダイブ915によって採集

されたフジツボは筋肉でできた柄部をもつ有柄目ミョウガガイ亜目のミョウガガイ科に属し、*Neolepas zeviniae* Newman (図1・19の① 口絵p.2)と命名された<sup>14)</sup>。この科は三畳紀初期(2.4億年前)に繁栄していたEoscalpellidae科の唯一の生き残りとして、頭状部の石灰質の殻板数およびそれらの配列によって現存するミョウガガイ亜目の中で、最も原始的な形態を示している。また、浅海に生息する全てのミョウガガイ科から異なり、深海底のかすかな流れによって運ばれる極めて細かな浮遊物(バクテリアのコロニーなど)を餌として濾しとるのに適した著しく繊細な細く長い付属肢(蔓脚)と餌を咀嚼する口器をもっている。

この*Neolepas*の発見後、ニューカレドニア(ジュラ紀初期, 2億年前)から同属の化石(*Neolepas augurata* Buckeridge and Grant-Mackie<sup>15)</sup>)が発見され、一緒に産出した二枚貝や腕足類などから、当時の生息環境は浅海性の陸棚域を示すと解釈された。したがって、ジュラ紀以後に生息域を深海底の特殊な環境に移したものと推定される。

西太平洋のマリアナ背弧海盆(北緯18°12′, 東経144°42′, 水深3600m)より、1987年「アルビン号」のダイブ1822, 1840, 1844によって第2の熱水フジツボが採集された。それは筋肉の柄部を失い、左右非対称の無柄目ハナカゴ亜目の*Neoverruca brachylepadoformis* Newmanであった<sup>16)</sup>。その個体発生は筋肉の柄部をもつエボシガイ亜目の段階を経て、最終的に柄部を失うハナカゴ亜目との間を埋めるミッシングリンクとして注目される標本であった。この属は左右非対称であることを除けば、種名の*brachylepadoformis*が示すようにジュラ紀後期(1.5億年前)に出現し中新世(1,500万年前)に“絶滅した”ブラキレパドモルファ(*Brachylepadoomorpha*)亜目に類似の形態をもっていた。また、殻周辺に多層の付随小殻板をもつことが原始的特徴の1つで、現存するハナカゴ亜目の中で最も原始的な分類群といえる。この属は形態的にも類似の極めてデリケートな付属肢・口器をもつことで*Neolepas*と生態的に類似している。

北フィジー海盆(南緯16°59′, 東経173°55′, 水深1990m)から、1987年海洋科学技術センターの調査船「かいよう」、1989年フランスの潜水船「ノーチル号」、そして1991年海洋科学技術センターの潜水船「しんかい6500」が第3番目の熱水フジツボを採集した。それらはいずれも筋肉の柄部をもたない無柄目フジツボ亜目(左右対称)の*Eochionelasmus ohtai* Yamaguchiであ

った。本属はハワイ沖の水深約400mの熱水噴出域ではない浅海に生存する *Chionelasmus darwini* (Pilsbry) に近縁であるが、多層の付随小殻板や蓋板の筋肉の付着様式から、さらに原始的であると評価される。近縁な化石 *Chionelasmus* がニュージーランドの始新世後期(3,800万年前)から知られている<sup>17)</sup>。

4番目の亜目はブラキレパドモルファ亜目と呼び、第三紀中新世中期に“絶滅した”と考えられていた。「ノーチル号」によって1990年西太平洋トンガ諸島沖ラウ海盆から直径約7mmの大変小さな個体ではあるが数個体採集された。それは同亜目を特徴づける左右対称で、かつ1対の median latus と呼ばれる殻板と、多層の付随小殻板をもっていた。当然唯一の現存する分類群であり、最も原始的と考えられる<sup>18)</sup>。

以上のようにフジツボ類(蔓脚類・完胸超目)のうちの全4亜目(エボシガイ亜目, ハナカゴ亜目, フジツボ亜目, ブラキレパドモルファ亜目)が、深海熱水噴出孔に生息していた。しかもそれらは各亜目の中で最も原始的な形態をもっていた。

現在までに知られた熱水フジツボは、ミョウガガイ亜目の *Neolepas* の仲間が前述のカリフォルニア半島沖の太平洋(図1・19の①, 図1・20の9-13°N/EPR)<sup>14)</sup>の他に、太平洋のイースター島沖(図1・19の②, 図1・20の23-26°S/EPR)<sup>22)</sup>、北フィジー海盆(図1・19の⑦, 図1・20のN. Fiji)、ラウ海盆(図1・19の③, 図1・20のLau)、ハブル海盆ブラザースカルデラ(図1・19の③, 図1・20のHavre)、マヌス海盆(図1・19の④, 図1・20のManus)、日本近海では沖縄トラフ(図1・19の⑧, 琉球列島西方)、初島沖冷湧水(図1・19の⑤, 図1・20のHatsushima)、インド洋(図1・19の⑥, 図1・20のHakuhoおよびSEIR)などに、ハナカゴ亜目の *Neoverruca* の仲間が前述のマリアナ背弧海盆(図1・20のMariana)の他に、北フィジー海盆、ラウ海盆、日本近海では小笠原諸島近海の海形海山(図1・20のKaikata)、沖縄トラフに、フジツボ亜目の *Eochionelasmus* が前述の北フィジー海盆の他に、マヌス海盆、ラウ海盆に、ブラキレパドモルファ亜目は前述のラウ海盆にのみ知られる。これらの地理的分布の特徴は太平洋に限られ、特に西太平洋に多数知られ、今のところ大西洋からは発見されていない(図1・20)。

日本近海では、海形海山(伊豆-マリアナ海嶺)、伊平屋小海嶺・伊是名海穴(沖縄トラフ)の熱水噴出孔周辺に、熱水フジツボ類が生息し、日本周辺は





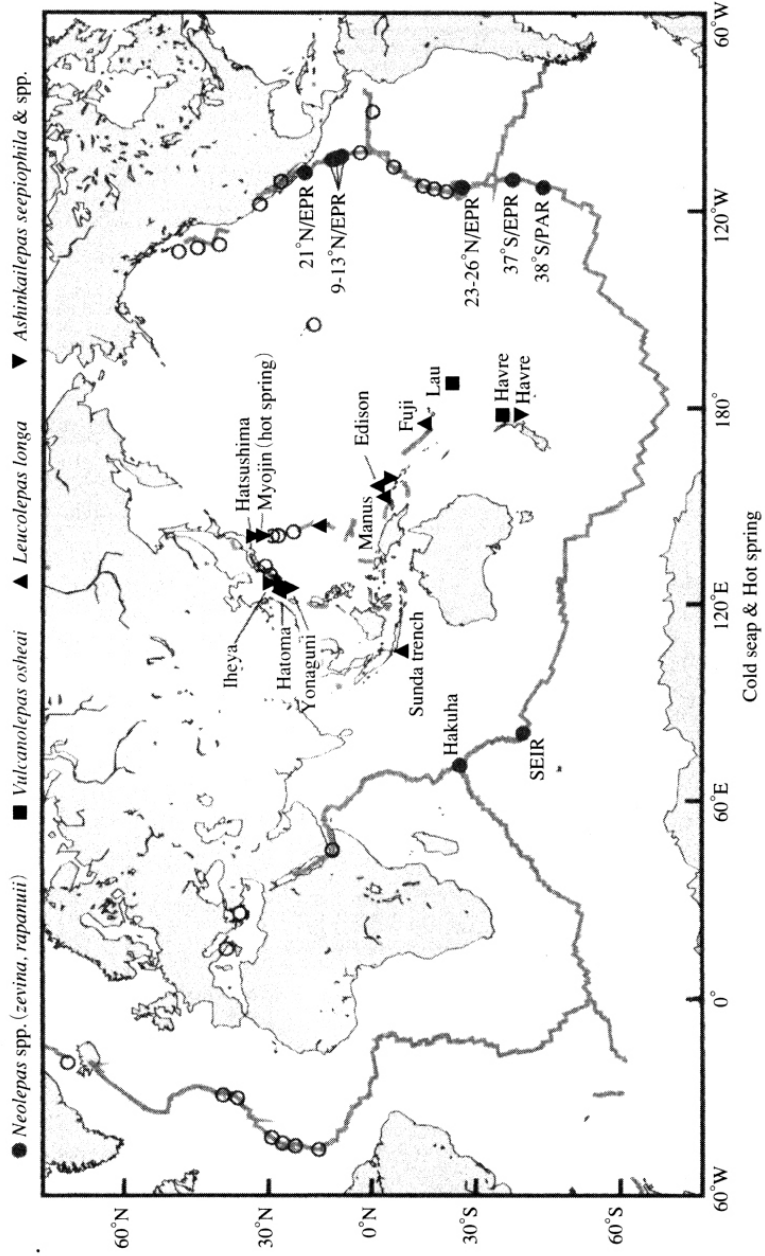


図1・21 深海熱水・冷湧水噴出孔から発見されたミヨウガイ類の地理的位置<sup>14, 19-23)</sup>.

熱水フジツボの宝庫といつてよい（図1・20）。これまでに発見されたこれらのフジツボ類は全て新種であることは興味深いことである。

フジツボ類の4大亜目の分類群が深海熱水噴出孔に発見された。しかし図1・21に示されているように大西洋には深海熱水噴出孔に固有の生物相が発見されているが（図1・21の大西洋にある○印）、そこにはフジツボ類が生息していないことは謎である。

フジツボ類は他の甲殻類と同様に一般に口器や蔓脚と呼ばれる部分が、分類に有効な形態的特徴をもつ。しかし深海熱水噴出孔に生息するフジツボ類は、深海熱水域のかすかな流れによって運ばれてくる微小な餌を取りそれを咀嚼するために、蔓脚や口器の形態的特徴が4亜目のどの分類群にも非常に類似している（収斂現象<sup>しゅうれん</sup>）。すなわち浅海のフジツボ類や他の甲殻類とは異なり、蔓脚や口器の器官ではフジツボ類を分類することが難しい。それゆえ分類は主に石灰質の殻をもつ外部形態による。

### 5・3 深海熱水フジツボ類とフジツボ類系統進化との関係

フジツボ類の系統進化やこのような特殊な環境に原始的な分類群が生存していることに対して、次のような推論がなされた。完胸超目には中生代後期（およそ1億年前）から第三紀初期（5,000万年前）にかけて、大規模な適応放散が知られ、筋肉の柄部をもった原始的なエボシガイ亜目から筋肉の柄部を失った新しい分類群のブラキレパドモルファ亜目、ハナカゴ亜目、フジツボ亜目が出現し、さまざまな環境へ適応して行くことになる（図1・22）。多様性の高い浅海域では多くの種がハビタットをめぐる競争の結果、フジツボ群集はより進化した分類群へ置き換えられることになる。より進化した分類群によって浅海域から排除されたより原始的なフジツボ類は、深海の熱水噴出孔周辺に用意された避難場所で生き残った。それが熱水フジツボの出現の経緯として考えている。フジツボ類には潜在的に水圧、温度、乾燥、塩分濃度などの環境要因に対する広い耐性が、熱水域でない深海底、潮間帯、河川の下流域、原子力・火力発電所などのプラント設備内への進出を可能にしている。この潜在的な能力および深海熱水域の微小な餌を取るデリケートな蔓脚と口器への修正が、深海の熱水噴出孔で適応につながったと考えられる<sup>14, 16-18)</sup>。

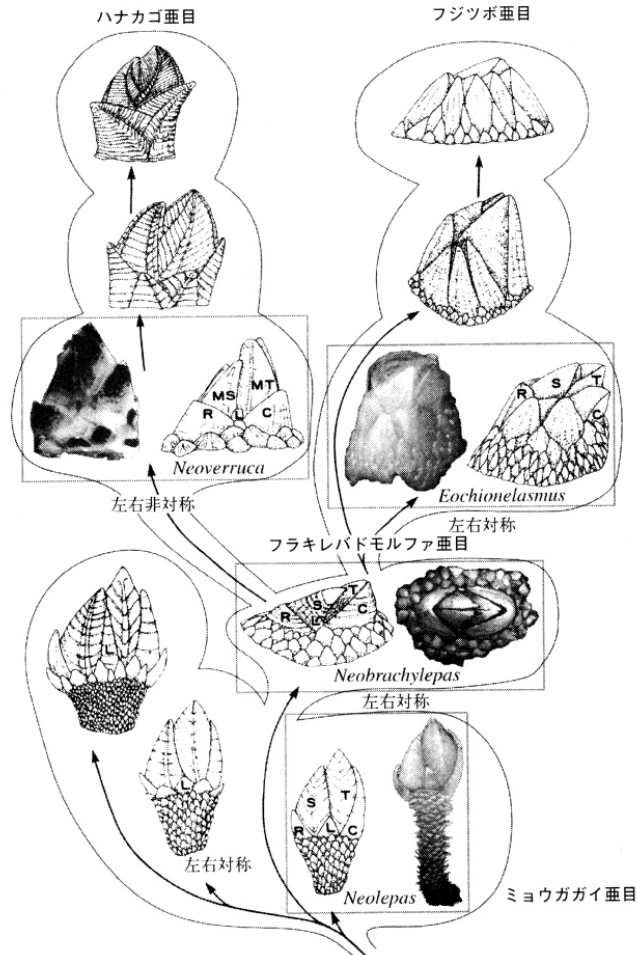


図1・22 古生代カンブリア紀中期：固着性で、筋肉の柄と2枚の殻をもつ広義の有柄目エボシガイ亜目の出現。現在までに11科，59属，615種，うち245絶滅種。古生代石炭紀中期：キチン質で，成長線をもつ5枚の殻をもつ有柄目広義のエボシガイ科の出現（以上は上の系統図の下の部分で，図に示されていない）。中生代三疊紀後期：6枚の殻の有柄目広義のミョウガイ亜目が出現。中生代ジュラ紀後期：柄部を失った無柄目フラキレバドモルファ亜目（左右対称）の出現。現在まで2科，3属，10種，うち9絶滅種。中生代白亜紀後期：無柄目ハナカゴ亜目（左右非対称）の出現。現在まで3科，10属，66種，うち13絶滅種。および無柄目フジツボ亜目（左右対称），13科，104属，561種，うち154絶滅種が出現。新生代になってフジツボ亜目が大繁栄した<sup>14, 16-19)</sup>。

#### 5・4 深海熱水および冷湧水噴出孔のミョウガイ亜目の進化と分散

前述のようにミョウガイ類の分類群が太平洋とインド洋とに分布することを示した。しかしそれらのうちどのフジツボ類が最も原始的な分類群なのか？ また太平洋とインド洋の深海熱水噴出孔にどのように分散（分布の広がり）しているのか？ 興味が膨らむ。

深海熱水性または冷湧水性固有のミョウガイ亜目の知られる全分類群のうち東太平洋海嶺（図1・21のEPR9-2°N）の*Neolepas zeviniae* Newman 1979, インド洋ロドリゲス三重合点（図1・21のHakuho）およびSEIRの*Neolepas* sp., 初島沖（図1・21のHatsushimaの冷湧水）, 明神海丘（図1・21のMyojin）, 沖縄トラフ（図1・21のIheya, Hatoma, Yonaguni）の*Ashinkailepas seepiophilia* Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004<sup>19)</sup>（本年6月に実施された「アルピン」の調査でニュージーランド沖ハブル海盆の冷湧水噴出孔からこの属の新種が見つかった）, パプアニューギニア・リーヒー島沖（冷湧水, 図1・22のEdison）の*Ashinkailepas* sp., ハブル海盆ブラザーカルデラ（図1・21のHavre）の*Vulcanolepas osheai*<sup>20)</sup>（当初*Neolepas osheai*として記載された<sup>20)</sup>。Southward & Jones<sup>21)</sup>はこの種をもとに新属を提案した）, ラウ海盆（図1・21のLau）の*Vulcanolepas* sp., およびパプアニューギニア・リーヒー島沖（冷湧水, 図1・21のEdison）の*Leucolepas longa* Southward & Jones 2003<sup>21)</sup>とパプアニューギニア・マヌス海盆（図1・21のManus）, インドネシア・スンダ海溝（冷湧水, 図1・21のSunda trench）, 沖縄トラフ（図1・21のIheya, Hatoma, Yonaguni）の*Leucolepas* spp.を用いたネオレパス科の系統関係をミトコンドリアDNAの16S rRNAの塩基配列に基づき解析してきた。また最近EPR23-26°S, EPR37°Sやその南のPAR38°Sなどからも*Neolepas*や*Vulcanolepas*類が採集されていて、研究資料の提供を受けて、分子系統を分析中である。

現在までに得られている分子系統関係は、*Ashinkailepas*が最も原始的で、次に*Vulcanolepas*が派生し、それから*Neolepas*と*Leucolepas*とが分化したという結果が得られている（図1・23）。この系統関係は、ミョウガイ類としては世界初の深海冷湧水噴出孔からの新属新種となる*Ashinkailepas seepiophilia* Yamaguchi, Newman & Hashimoto 2004を記載した際に、それまでに知られた分類群、*Neolepas*, *Leucolepas*, *Vulcanolepas*属よりも原始的となる分類群として記載したように、形態による原始性の解釈と分子系統とがよく一致した。しかし*Ashinkailepas*属を記載した時、それらは既に示したように初島沖（冷

湧水), 明神海丘 (熱水), 沖縄トラフ (熱水) という北西太平洋と西太平洋・パプアニューギニア・リーヒー島沖 (冷湧水の *Ashinkailepas* sp., 図1・21 の Edison) の限られた地域にのみ知られる分類群で, 地理的分布から原始性の理解を得ることが難しかった. 2005年にハブル海盆で実施された Alvin 号の深海調査で南半球では初めてとなる冷湧水噴出孔からの *Ashinkailepas* が採集され, 知られるミョウガイ類のなかで最も分布域の広い分類群であることが明らかになった.

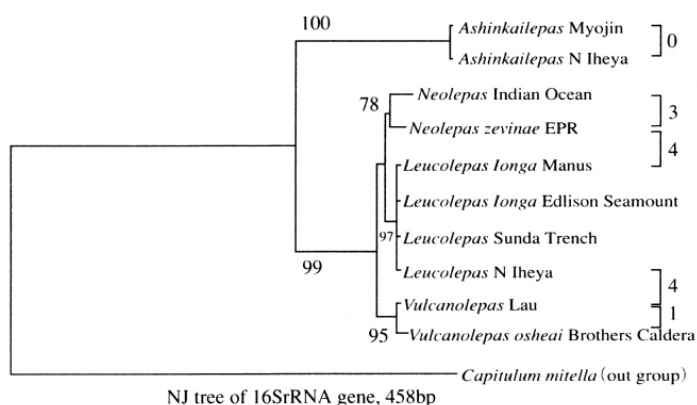


図1・23 深海熱水・冷湧水噴出孔から発見されたミョウガイ類のミトコンドリアDNA 16S rRNA 遺伝子の塩基配列に基づく系統. 右端の0~4の数字は調べた458塩基中に2つの集団間での塩基の違いの数を示す.

分子系統の研究は, 浅海のように卓越する海流がない深海のような場所での生物の分散過程を調べる上で重要と考える. 既に深海熱水・冷湧水噴出孔からの生物群集が既知の分類群の中で最も原始的で, かつそれらの分類群の研究が既知の分類群の系統関係を考察する上で重要な分類群であることも明らかになっている段階では, 次の興味の対象は分散過程の研究である.

#### 謝 辞

この一連の研究は, 多くの学生の研究や援助によるところが大きい. クロフジツボ類のアイソザイムの研究については, 元東京大学海洋研究所・沼知健一教授, 元千葉大学大学院生・武藤朝子, ミトコンドリアDNAによる分子系統学的研究については, 東京大学海洋研究所・小島茂明先生, 元千葉大学大学院

生・長谷川貴志, 武内真紀子, 佐藤圭介, 柴田健一郎, 有田恵美子, 麻谷暢恵, また深海熱水性ミョウガイ類の分子系統学的研究については, 元千葉大学大学院生・寒河江美里, 上岡雅史, 郷戸祐子, 林 碧虹, 千田愛美による研究が, それらの分類群の理解を大いに深めることとなった。

また深海熱水・冷湧水噴出孔のフジツボ類については, この研究を進めるきっかけを与えてくれた東京大学海洋研究所・太田 秀教授, 米国・スクリップス海洋研究所・ビル・ニューマン教授, 英国・プリマス海洋研究所・アラン・サウスワード教授, フランス・IFREMER・ミッシェル・セコンザック, ロシア・S・ガルキン博士からはサンプルの提供や意見交換を行った。

また深海の研究は深海研究開発機構(旧海洋科学技術センター)の各種深海探査機を利用して頂いたまた調査船航海に参加し, フジツボ類採集に際しては多くの援助を頂いた。

以上の学生および研究者の方々にここで改めて御礼申し上げる。

またこれらの一連の研究は, 大学院学生時代におこなったフジツボ類の分類学的研究に基づく。学生から研究者への道を歩んでいる過程で多くの議論によって培われた基礎は, 私の研究の基礎をなしている。その意味で, 故内海富士夫先生, 花井哲郎先生, 鎮西清高先生, 池谷仙之先生は私の研究に多大な影響を与えた。ここに改めて記して感謝の意を表する。

## 文 献

- 1) E. Mayr: Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Book Co., New York, 1969, 428pp.
- 2) E. Mayr, G. Linsley and R.L. Usinger: Methods and Principles of Systematic Zoology, McGraw-Hill, New York, 1953.
- 3) E. Mayr: Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York, 1942.
- 4) Th., Dobzhansky: Genetics and the Origin of Species. 3rd ed. Columbia University Press, New York, 1951.を駒井 卓・高橋隆平訳(1958) 遺伝学と種の起源, 培風館, から引用。
- 5) E. Mayr: Populations, Species, and Evolution. An abridgment of Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1970.
- 6) H.A. Pilsbry: The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U. S. National Museum; including a monograph of the American species, *Bull. U. S. Natl. Mus.*, 93, 1-366 (1916).
- 7) T. Yamaguchi : On the Megabalanus in Japan, *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 21 (2), 115-140 (1973).
- 8) F. Hiro: Studies on the cirripedian fauna of Japan. IV. Cirripeds of Formosa (Taiwan), with some geographical and ecological remarks on the littoral forms, *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp.*