### ── 研究論文 ──

# 日本海海底からのマツ属完新世古木とその内部に 定着していた食材性二枚貝(チョウチョウキクイガイ Xylophaga indica)との関係についての木材化学的研究

成田 廣枝\*1, 芳賀 拓真\*2, 空閑 重則\*1

Wood chemical study on the relationship of Holocene buried pine wood salvaged from seabed of the Sea of Japan and wood-feeding clam, *Xylophaga indica*, colonized in the wood

Hiroe NARITA\*1, Takuma HAGA\*2, Shigenori Kuga\*1

 $Xylophaga\ indica$ , a deep-sea xylophagous bivalves, was found to have colonized in Holocene buried pine wood (Radiocarbon dating: 3,093 ± 45 yBP) which emerged by the Niigata Chuetsu-oki Earthquake in 2007 on the 70–100 m deep seabed 5–8 km offshore Izumozaki, Niigata Prefecture, Japan. The maximum shell length was 10.8mm. And the shell of X indica was dated as modern by radiocarbon dating. These results suggest that the ancient wood might have been partly exposed on the surface of the seabed before the earthquake. The ancient buried wood, previously identified as  $Pinus\ parviflora\ or\ P.\ parviflora\ var.\ pentaphylla$ , was analyzed chemically. The contents of holocellulose and lignin of the ancient wood were 18.4 and 55.2%, respectively. The holocellulose content is significantly lower than that of extant pine wood, approximately 75%. Although it is known that X indica burrows in and ingests woody substrates, this is the first information concerning such low holocellulose content of woody substrate against X indica.

Keywords ; Xylophaga indica, genus Pinus, ancient wood, chemical analyses, holocellulose content

2007年に新潟県中越沖地震により新潟県出雲崎沿岸沖5~8kmの約70~100m深さの海底に噴出したマツ属完新世古木(放射性炭素年代:3,093 ± 45yBP)に、半深海性で食材性の二枚貝の1つであるチョウチョウキクイガイ( $Xylophaga\ indica$ )が定着していた。貝殻

<sup>\*1</sup> 東京大学大学院農学生命科学研究科

Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

<sup>\* 2</sup> 国立科学博物館地学研究部

Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science Corresponding author: H. Narita (bogwood05narita@gmail.com)

は放射性炭素年代測定により現代のものであり、最大殻長が10.8mm であること等から、古木は地震前に一部が海水中に露出していたと推定された。古木は既にヒメコマツ (Pinus parviflora) またはキタゴヨウ (P. parviflora var. pentaphylla) として同定されている。古木の化学分析の結果、ホロセルロースおよびリグニン含量は、それぞれ18.4および55.2%であり、古木のホロセルロース含量は現生マツ材の約75%より顕著に低かった。チョウチョウキクイガイは木材を穿孔してセルロースを栄養源とするが、このようなホロセルロース含量の少ない木材中でも生息することが初めて明らかとなった。

キーワード:チョウチョウキクイガイ、マツ属、古木、化学分析、ホロセルロース含量

#### 1. 緒言

2007年7月16日に起きた新潟県中越沖地震により、出雲崎沖の海底(水深約70~100m)に古木丸太が多数露出した。現地では鯛漁の最盛期を控えており、底引き網漁の障害となる古木の除去作業が行われ、約300トンの古木が引き揚げられた。中田らは古木から52個のサンプルを調査し、年代は7,000~2,000年前、樹種は42個が広葉樹、2個が針葉樹(スギとカラマツ属)、残りの8個体は樹種不明と報告した1)。筆者らは数千年前に埋没した日本各地の埋木の精油の化学的変化に対する埋没環境や年数の影響を調べてきた。そこで海底に埋没していた古木についても同様の検討を行った。

古木はほとんどが広葉樹であったが、針葉樹らしき1個体を発見した。電子顕微鏡による組織観察、精油の成分分析、さらに精油の加熱実験による成分変化等を検討した結果、古木はヒメコマツ(Pinus parviflora) またはキタゴヨウ (P. parviflora var. pentaphylla) と同定された<sup>2)</sup>。

ところでこの試料には多数の長い穴が認められた。穴の中には小さな二枚貝の貝殻が残っている場合があった。「4C 年代測定(後述)によればこの貝は現生個体であった。分類学的検討の結果、この二枚貝はニオガイ上科キクイガイ科のチョウチョウキクイガイ Xylophaga indica E. A. Smith, 1904と鑑定された。本種は我国においては鹿島灘以南に見られ、日本海にも分布する3)。キクイガイ類は主に深海にみられる一群であるが、チョウチョウキクイガイは40~350m のやや浅い海を主な棲息域とする例外的な種類である3)。

ニオガイ上科のうち、キクイガイ科(以下、本

科の種類を総称してキクイガイ類とする)とフナクイムシ科(以下、フナクイムシ類)は海中の木材に穿孔し、その際に生じた木屑を主要な食餌とすることから、木材分解の機能解明とバイオ燃料開発などへの応用研究が注目されている。生物の木材分解系については、木材腐朽菌やシロアリ類が盛んに研究されてきたが⁴-7)、低温性の酵素を探索・利用する観点からは、フナクイムシ類やキクイガイ類が注目されている®。

フナクイムシ類のセルロースを主成分とする木材の分解は、シロアリのように消化管の内部共生菌に依存するのではなく、鰓内部の共生菌が産生する酵素によるものであることが判明してきた<sup>9,10)</sup>。

一方キクイガイ類は、フナクイムシ類とは鰓や 体内に取り込んだ木粉を貯蔵する盲嚢 (wood-storing caecum) 等の解剖学的構造が大き く異なるため、木材分解機構にも差異があると考 えられ、興味を持たれているい。しかしキクイガ イ類は生息水深が深いためにサンプリングが難し く、木食機構ひいては生態についても研究は進ん でいない11-14)。本研究で調べた海底古木は、約 3,000年前のものであるが、このように長期間の 埋没においてはホロセルロース(セルロースおよ びへミセルロース)含量が減少することが知られ ている15,16)。また、黄海中に700年以上浸漬して いた難破船の船材としてバビショウ (P. massoniana) と同定された材片を放射方向に3分割して 化学分析が行われ、ホロセルロース含量は内部で は現生材とほとんど変わらないが、最外部では1/2 以下に減少していた17)。さらに、デンマークのラ ンゲラン島東岸海底に露出していた6,000年前の カシの埋没材を用いたフナクイムシ類の食害試験 に関しては心材のみが食害されたが、これは心材の方が辺材よりホロセルロース含量が多いからであると推測された<sup>18,19)</sup>。キクイガイ類もフナクイムシ類と同じく主な栄養源はリグニンよりも分解し易いホロセルロースであると考えられることから、対象木材のホロセルロース含量は食害の可否に重要なポイントになると考えられる。しかし、これまでのところ、キクイガイ類とホロセルロースの含有量との関係を調べた報告はない。

本研究においては、古木という特異なセルロース基質に対するキクイガイ類の食害作用を、古木の木質成分分析結果を用いて考察した。また、キクイガイの生態から古木の海底における最近の埋没履歴についても考察した。

## 2. 試料と方法

#### 2.1 海底からの古木試料

古木の回収は新潟県出雲崎沖5~8 km, 深度 約70~100m の海底より,日本海に沿って,長さ 25km,幅2 km の範囲で2007年7月16日の地震 直後から行われた。古木試料は8月11日に出雲崎 港岸壁に積み上げられた古木の中から採集した (図1)。古木回収区域の水深100m における年間 水温は11~16 $^{\circ}$ であった<sup>20</sup>。

心材から精油を採集するために、古木を約2ヶ月間、室温で乾燥した。古木の年輪は埋没時において95年以上と計測され、東京大学ミクロ分析研究所(MALT)のタンデム加速器を用いた炭素

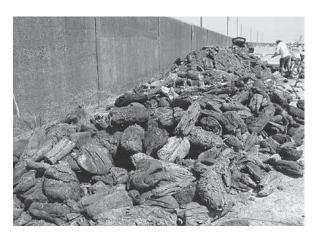


図1 海底からの引揚げ作業後出雲崎港岸壁に山積 みされた古木

Fig. 1 Piled ancient buried woods on the pier of Izumozaki fishing port after salvage operations from the deep seabed.

14年代測定分析では、古木の埋没年代は3,093 ± 45yBPであり、 $\delta^{13}$ Cは $-28.19\pm0.64$ ‰であった $^{2)}$ 。古木の樹種は、解剖学的研究および精油中のセスキテルペン成分の化学的分析によりヒメコマツ (*Pinups parviflora*) またはキタゴヨウ (*P. parviflora* var. *pentaphylla*) と同定された $^{2)}$ 。以下試料の古木をマツ属古木と記す。

対照としては、現生のヒメコマツ (千葉県鴨川市産) とキタゴヨウ (北海道函館市産) を用いた。

#### 2.2 チョウチョウキクイガイの年代測定

マツ属古木の外観と内部を図2に示す。輪切りにすると横断面の片側に多数の穿孔が見られた(図2:A-A断面,B-B断面)。穿孔部分の縦断面には1~15mmの幅の曲がりくねった穴が多数あり、一部の穴の先端部に二枚貝チョウチョウキクイガイの貝殻があった(図2:C-C断面)。古木中の貝の生息時期は、MALTによる貝殻の放射性炭素年代測定によって推定した。

#### 2.3 木質化学成分の分析

二枚貝侵食による木質成分への影響を避けるため各穿孔部分の周囲を約1cm除去して得た心材木片をWileyミルで粉砕し、2mmの金属スクリーンを通過させて木粉を得た。

試料をマッフル炉で加熱して灰分を定量した。 温度プログラムは6.5℃/min で150℃へ昇温後, 6.1℃/min で700℃へ昇温して180分間保持した。 その後、105℃まで9.9℃/分の速度で冷却した。 ホロセルロース, α-セルロース, リグニン, エ タノール-ベンゼン抽出物,アルカリ可溶分およ び温水抽出物の含量は、標準的な木質化学分析210 によって決定した (図3)。概説すると、熱水抽 出物は木粉の熱水還流を3時間行うことにより得 た。アルカリ可溶分は、木粉を1% NaOH 溶液 で1時間煮沸して得た。エタノール-ベンゼン抽 出物は抽出溶媒としてエタノール-ベンゼン(1: 2) を用い、木粉のソックスレー抽出を6時間行 うことにより得た。ソックスレー抽出における残 留木粉は以後の実験において脱脂木粉として使用 した。ホロセルロースは、脱脂木粉を亜塩素酸ナ トリウムおよび酢酸の水溶液により80℃で4時 間、脱リグニン処理し定量した。これを17.5% NaOH で処理し、ろ過残渣を $\alpha$ -セルロースとし て定量した。Klason リグニンは, 脱脂木粉を72%

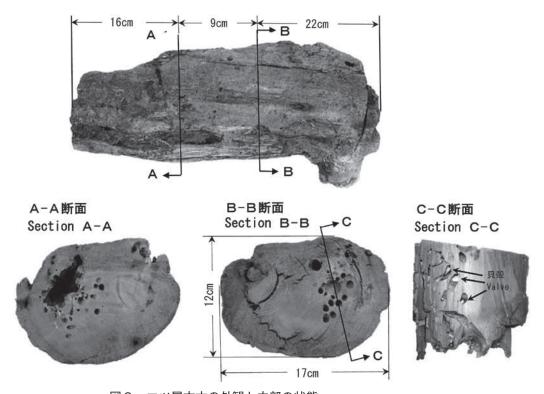


図2 マツ属古木の外観と内部の状態

Fig. 2 Outer and inner view of ancient buried pine wood.

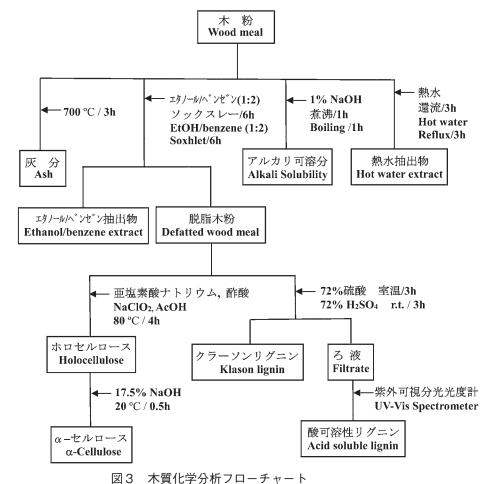


図3 不真化子が何フローティート Fig. 3 Flowchart of chemical analyses of wood.

硫酸で処理し、ろ過残渣を定量した。UV分光計により濾液の205nmにおける吸収を測定し、酸可溶性リグニンの含量を計算した。Klasonリグニンと酸可溶性リグニンの合計をリグニン含量とした。

#### 3. 結果と考察

#### 3.1 チョウチョウキクイガイの棲息年代

貝殻は図4A~Fのような形状であり、殻長4.3~10.8mm および殻幅4.4~9.8mm であった。後閉殻筋痕が平滑であり(図4A)、稜線湾入は浅く、その直後に顕著な1本の肋がある(図4B)。貝殻の1枚は(図4E)、前部に大きな方形に近い耳型を呈する中板(mesoplax)(図4F)を有していた。これらの特徴から古木に定着していた貝は、チョウチョウキクイガイ  $Xylophaga\ indica$  E. A. Smith,  $1904^{3-22}$  と鑑定された。 $^{14}$ C 年代測定の結果は、最大および最小サイズの殻の $^{14}$ C 年代測定と安定同位体比 $\delta^{13}$ C は、それぞれ $12\pm97$ yBP、

 $-0.83 \pm 0.42\%$ ,  $-24 \pm 38$ yBP,  $0.12 \pm 0.66\%$  c  $\delta$ った。したがって、二枚貝は現代のものと判定さ れた。また、一部の個体には死後速やかに脱落し 易い縮緬状の殼皮が保存されていた。これらのこ とから、チョウチョウキクイガイは少なくとも採 集の数ヶ月前まで生きていたと考えられ、マツ属 古木への穿孔は地震前と考えられる。成長速度に 関してチョウチョウキクイガイ自体ではないが, 未同定種 (X. cf. indica) についての報告があり、 マンゴー材を用いた水深750mでの756日間の実 験で最大殻長は9.79mmである<sup>23)</sup>。水深や樹種は 異なるが、成長速度の観点からも殼長10.8mm の チョウチョウキクイガイは地震前からマツ属古木 中に生息していたと考えられる。一方、キクイガ イ類は堆積物に覆われた部位には着底、穿孔でき ないこと、穿孔はマツ属古木横断面の偏った部位 (図2:A-A断面, B-B断面) に見られること, そして地震後採集までは1ヶ月弱であることか ら、マツ属古木の海底での状態については、チョ

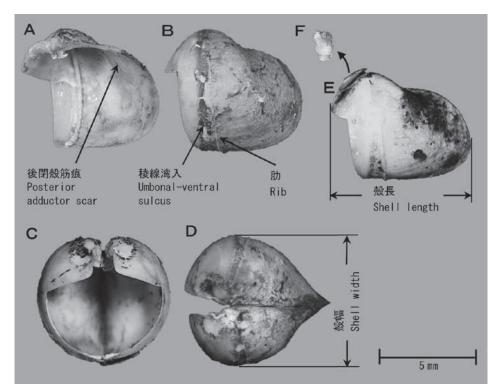


図4 マツ属古木から得られたチョウチョウキクイガイ

- (A) 右殻の内面;(B) 左殻の側面;(C) 殻前面;(D) 殻背面;
- (E) 中板付き左殻側面;(F) 中板.

Fig. 4 Xylophaga indica Smith from ancient pine wood.

- (A) Internal view of right valve; (B) External view of left valve;
- (C) Frontal view; (D) Dosal view;
- (E) Lateral view of left valve with a mesoplax; (F) Mesoplax.

ウチョウキクイガイの存在により地震前一部が海 水中に露出していたと推定される。

#### 3.2 木材の化学分析

表1にマツ属古木と現生のヒメコマツおよびキ タゴヨウについての木質化学分析結果を示す。マ ツ属古木のホロセルロース含量は18.4%であり、 現生木2試料の73.4および76.5%より顕著に少な かった。一方、マツ属古木のリグニン含量は55.2% であり、現生木の29.0および30.3%よりも高かっ た。リグニン量は大気中で長期間経過した場合ほ とんど変化しないことが報告されており24,また, 海水中に埋没していた場合も同様に考えられてい るい。したがってリグニン含量は実質的には変化 しないと考えることができ、古木においてはホロ セルロースが減少したため、相対的にリグニン含 量が高くなったものと考えられる。また、ホロセル ロースに対する α-セルロースの比率は、現生の ヒメコマツが80.5%, キタゴヨウが73.6%である のに対しマツ属古木では58.7%であった。筆者ら は先にマツ属古木の樹種同定に際して、精油に現 生マツ類とは異なった成分が多数含まれていたため,長期間埋没による成分変化を現生木の加熱による模擬的な実験で検討し,180<sup>C</sup> 24時間で古木の精油成分に部分的に一致する変化を確認した $^{2}$   $^{C}$  スギ辺材から分離した構成成分の熱分解開始温度は, $\alpha$  -セルロースで $^{C}$  280 $^{C}$   $^{C}$ 

アルカリ可溶分および温水抽出物は、それぞれ現生木の $2\sim3$ 倍および $4\sim6$ 6倍と多かった。これらの抽出物は低分子量化した多糖類を含むことが知られており $^{17}$ 、古木の化学分析的劣化の典型的な特徴である。なお、エタノール-ベンゼン抽出物の量は、現代の試料とほぼ同じであった。

マツ属古木の灰分は褐色でかさ高く多孔性という外観上の特徴があり、スギ埋木の灰分の外観と

表 1 マツ属古木、および現生マツ類の心材の木質化学成分 Table 1 Chemical composition of ancient and modern pine woods.

	マツ属古木 ancient pine wood (%)	ヒメコマツ P. parviflora (%)	キタゴヨウ P. parviflora var. pentaphylla (%)
ホロセルロース Holocellulose	18.4	73.4	76.5
a −セルロース a −Cellulose	10.8	59.1	56.3
リグニン Lignin	55.2	29.0	30.3
クラーソンリグニン Klason lignin	54.0	28.6	29.9
酸可溶性リグニン Acid soluble lignin	1.2	0.4	0.4
抽出物 Extractives			
エタノール-ベンゼン Ethanol-Benzene	4.0	7.3	5.0
1%水酸化ナトリウム 1% NaOH	33.1	15.5	10.3
熱水 Hot water	17.9	4.3	3.1
灰分 Ash	10.6	0.1	0.1

類似していた<sup>16</sup>。灰分の含有率は10.6%で,現生木の0.1%に対して非常に高かった。他の長期間埋没した木材についても灰分の含有率は生木より高くなり,原因は埋没によって土中,海水中の無機成分が浸透し含有率が増えたためと考えられる<sup>15, 17</sup>。

#### 3.3 木材化学成分の環境による変化

木材化学分析の結果に基づき. マツ属古木にお けるホロセルロースの実質的な残存量および分解 物の総量を、生木がキタゴヨウである場合につい てさらに検討する。リグニン量はほとんど変化し ないと仮定し、マツ属古木のリグニン含量55.2% を生木の30.3%と同じとすると、マツ属古木のホ ロセルロース含量換算値(CV)は,10.1%となる。 一方、アルカリ可溶分および温水抽出物の生木と の差をホロセルロースの分解した過剰分とする と、生木より多いアルカリ可溶分(EA)および 温水抽出物(EH)はそれぞれ22.8,14.8%となる。 したがって、ホロセルロース含量換算値、アルカ リ可溶分および温水抽出物の計47.7%はマツ属古 木の実質的な総ホロセルロース含量とみなすこと ができる。同様に、生木をヒメコマツとすると総 ホロセルロース含量は40.9%であり、生木のホロ セルロースからの残存率はキタゴヨウの場合は 62.4%, ヒメコマツの場合は55.7%となる。キタ ゴヨウの場合を,同様の換算方法により計算した, 黄海中に700年以上浸漬していた難破船のバビシ ョウ (P. massoniana) 材片最外部 (以下バビシ ョウ古材) 17) および法隆寺五重塔のヒノキ (Chamaecyparis obtusa) 通肘木の大気中での約1,300 年経過時の分析値24 と共に図5に示す。この図か ら、ホロセルロース量の変化は環境の違いにより 異なることが明確である。すなわち、C)の大気 中においてはヒノキ古材中の総ホロセルロースは ヒノキ心材のホロセルロースより10%強増加した ことになるが、A) の海底のマツ属古木の場合は キタゴヨウ生木の約60%しか残存せず、B)の海 水中のバビショウ古材の場合は最も短期間である にもかかわらず、バビショウ生木の約30%しか残 存していないことになる。最近の報告によると, 出雲崎沖の古木の起源は、妙高山から流れ出る関 川中流域の土石流や洪水流の堆積物に含まれる 2000~7000年前の倒木と起源を同じくするものが 含まれている可能性がある<sup>26)</sup>。したがって, A)

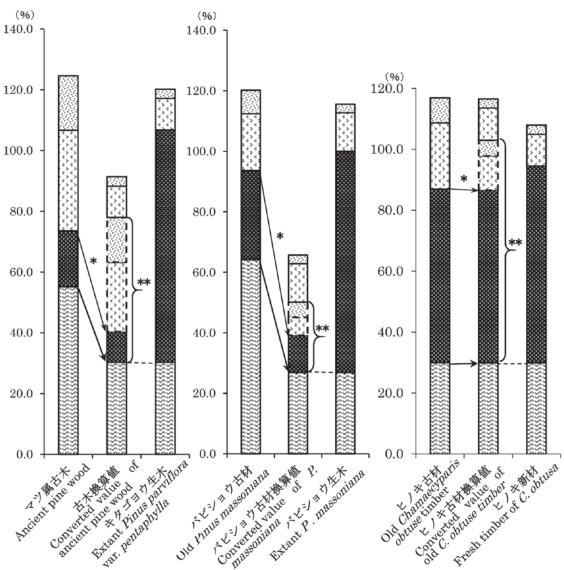
のマツ属古木は約3,200年間海底に埋没していた か. 一旦関川中流域の堆積物中に埋没した後海底 に埋没した可能性が考えられるが、いずれにして も堆積物中に長期間埋没していたことになる。以 上のことから、ホロセルロースの分解と環境の関 係は以下のように考えられる。C)の大気中では 約1,300年間であってもホロセルロースの分解率 は低く、低分子化した場合でも木材の内部にとど まっており、大気暴露期間の長さはあまり影響を 与えていない。B) の海中では期間が最も短いに もかかわらずホロセルロースの分解率が高く,し かも分解後の外部への流出が多いと評価されるこ とから、古材そのものの重量減少率は最も大きく、 海水中という環境の影響が大きい。A)の海底(お よび河川流域)の堆積物中に約3,200年間埋没で は、ホロセルロースの分解率は最も高いが分解後 の外部への流出はB)よりも少なく、古木そのも のの減少率はB)よりも少ないと評価できる。マ ツ属古木における分解には海底堆積物中という環 境と共に3,200年という長い埋没期間も大きく影 響を与えたと考えられる。

# 3.4 マツ属古木の化学組成とチョウチョウキク イガイとの関係

キクイガイ類の穿孔と基質の化学組成との関係を明らかにした研究はこれまで例がない。本研究で穿孔基質のマツ属古木の心材の化学組成はホロセルロース含量が現生木に比較して極めて低いことが明らかとなった。

長期間経った木材中ではホロセルロースの一部がアルカリや熱水で抽出されるほどに分解されており、そのことは食害者の代謝にとって有利と考えられる。マツ属古木に関しては、アルカリ可溶分や熱水抽出物の生木含量と比較して増加した過剰分をホロセルロース由来として総ホロセルロースに含めても、生木の約60%しか残存していないこととなる。それにもかかわらず、チョウチョウキクイガイに食害されていたことは、フナクイムシがホロセルロース含量の高い心材のみを食害したという既報の結果とは異なっていた<sup>18.19)</sup>。このことから、チョウチョウキクイガイによるホロセルロースの分解消化は、フナクイムシの場合よりも効率的な酵素(群)によって行われた可能性が考えられる。一方、ホロセルロースの減少により、

- A) 海底に約3,000年埋没
- B) 海水中に700年以上浸漬<sup>17)</sup>
- A) Ca.3,000 years under sea- B) More than 700 years in C) Ca.1,300 years in the the sea17)
- C) 大気中に約1300年暴露<sup>24)</sup>
  - air24)



木質化学成分組成の環境による変化の推定

Fig. 5 Possible environmental change of chemical components.

凡例:圖:リグニン, ■:ホロセルロース, 圖:生木より多いアルカリ可溶分,

圖:生木より多い熱水抽出物, 図:アルカリ可溶分, 図:熱水抽出物

Legend: 
☐: Lignin, ☐: Holocellulose, ☐: Excess alkali solubles compared to fresh wood,

: Hot water extractives.

- \*古木(古材)換算値は生木(新材)のリグニン含量を基準
- \*Conversion value of ancient wood or old timber calculated on the basis of the lignin content of extant wood or fresh timber
- \*\*古木(古材)中の推定総ホロセルロース
- \* \* Estimated total holocellulose in ancient wood or old timber

相対的にリグニン含量は非常に高くなっている が、このこともチョウチョウキクイガイの食害に は影響を与えなかったということが明らかになっ た。

よって栄養源と推定されるホロセルロース含量 の低いマツ属古木に対し、チョウチョウキクイガ イはそれを食物源として成長しうる、極めて効率 のよいセルロース分解機能を有している可能性も

考えられる。

# 3.5 木材摂食動物のセルロース・ヘミセルロース分解機構研究の現況

バイオマスのセルロース分解工程において、工業用セルラーゼの最適温度は55℃付近である。低温性の工業用セルラーゼの研究対象候補として、既にキクイガイ類も挙げられているが®、本研究のチョウチョウキクイガイの生息域の水温は11~16℃という低温であった。また、マツ属古木の総ホロセルロース残存率は生木に比べて約60%と低いにもかかわらずチョウチョウキクイガイの食害を受けていた。したがって、チョウチョウキクイガイのセルラーゼ・ヘミセルラーゼ研究は、より低エネルギーで効率のよいセルロース・ヘミセルロース分解工程の技術開発への貢献が期待される。

これまでのキクイガイのセルラーゼ・ヘミセル ラーゼに関する研究は非常に少ないが、近縁のフ ナクイムシ類の消化器系については詳細に研究さ れている。フナクイムシ類は、巨大な盲嚢に木材 の食料を貯蔵しており、鰓に内部共生菌を保持し ていることが知られていたが11.27,28), その後盲嚢 内には共生菌の存在量が低いことが報告されてい た29)。さらなる研究により、鰓内部の多種の内部 共生菌の中から植物細胞壁多糖類活性タンパク質 (plant cell wall polysaccharide-active protein) が選択的に盲嚢の胃に近い作用部位へ輸送される ことが示唆され、注目されている100。フナクイム シ類同様、鰓に内部共生菌を有し、盲嚢も有する キクイガイ類も, 同じような共生および分解機構 を有する可能性があるが、生息環境が低温、高圧 下、食料となる木材片への遭遇確率などフナクイ ムシ類と異なっており、これらも影響するのでは ないかと考えられる300。

陸の木材摂食動物であるシロアリについてのリグノセルロース分解機構に関しても、最近、特異な過程が明らかとなった。シロアリは腸内に細胞表面共生菌と細胞内共生菌とを持つ原生生物を有するが、第一段階として、細胞表面共生菌がリグノセルロースを部分的に分解する。そのように前処理されたリグノセルロースは原生生物の細胞内に取り込まれて、分解または発酵され<sup>7)</sup>、最終的に細胞内共生菌により窒素固定および還元的酢酸

産生が行われる。得られた栄養素は、宿主シロアリおよび原生生物に供給される<sup>6)</sup>。同じ木食性でもシロアリがフナクイムシ類と共通する点は、共生菌をもつということだけで、セルロース・へミセルロースの分解機構は全く異なっているということがやっと判明したところである。

このように、木材の害虫とはいえ巧妙な方法でセルロース・ヘミセルロースを分解する機能は、利用次第で人類に何らかのヒントを与えてくれる可能性があり、キクイガイ類はフナクイムシ類やシロアリとはまた異なるセルロース・ヘミセルロース分解機構を持つ可能性もある。

#### 4. まとめ

2007年7月16日に起きた新潟県中越沖地震によ り出雲崎沖の海底に噴出したマツ属古木につい て、木材化学成分の分析を行ったところ、ホロセ ルロースおよび α-セルロースの分解程度は高か った。それにもかかわらずマツ属古木の内部はチ ョウチョウキクイガイに食害されており、現生木 に比べて総ホロセルロース残存率が著しく低い木 材でも、チョウチョウキクイガイはセルロースを 主成分とする基質として利用していることが明ら かとなった。同じ木食性動物である、フナクイム シ類やシロアリについてはセルロース・ヘミセル ロース分解機構の研究が盛んであり、バイオマス 利用研究の観点からも注目されている。また、深 海生態系では鯨骨や沈木に生物群集が形成されて いることが知られているが、キクイガイ類は沈木 生物群集の中で初期の沈木分解に関与する生物と して、その生態および他の生物への影響が注目さ れ31-33), 化学合成生態系の中での役割も解明され つつある34,35)。これらの観点から、キクイガイ類 はもっと積極的に研究されるべきであるが、生息 域が深海であり、期間も数ヵ月以上必要であるた め、学術的知見は未だ限られたものである。本研 究を出発点として、日本近海の比較的浅い低温域 での木食性海洋生物に関する研究の進展が学術的 に期待される。

#### 謝辞

古木試料をご提供いただいた新潟漁業協同組合 出雲崎支所、放射性炭素年代測定に関してお世話 になりました松崎博之博士,資料入手に関してお 世話になりました鈴木伸哉博士に感謝します。マ ツ属の現生木試料の提供については,東京大学千 葉演習林および北海道演習林に感謝します。本研 究を進めるにあたり,日本学術振興会特別研究員 奨励費(11J07855,研究代表者:芳賀拓真)によ る助成の一部を使用しました。

### 引用文献

- 1)中田誠,細尾佳宏,立石雅昭,宮下純夫:平成19年新潟県中越沖地震後に出雲崎沖の海底に出現した古木の樹種組成とその成因に関する推察,植生史研究,**16**(1),19-24(2008).
- 2) Narita, H., Sugiyama, J. and Kuga, S.: Chemotaxonomical identification of Holocenic bogwood recovered after 2007 Niigataken Chuetsu-oki Earthquake, *Holzforschung*, **66**, 951–957 (2012).
- 3) 奥谷喬司編:日本近海産貝類図鑑(第二版), 東海大学出版部,2017,p.1272.
- 4) 鮫島正浩, 五十嵐圭日子:酸化還元酵素が関 与する白色木材腐朽菌のセルロース分解機構, 化学と生物, **41** (1), 22-26 (2003).
- 5) Sasaki, C., Takada, R., Watanabe, T., Honda, Y., Karita, S., Nakamura, Y. and Watanabe, T.: Surface carbohydrate analysis and bioeth-anol production of sugarcane bagasse pretreated with the white rot fungus, *Ceriporiopsis subvermispora* and microwave hydrothermolysis, *Bioresource Technology*, **102**, 9942–9946 (2011).
- 6) Ohkuma, M., Noda, S., Hattori, S., Iida, T., Yuki, M., Starns, D., Inoue, J., Darby, A.C. and Hongoh, Y.: Acetogenesis from H<sub>2</sub> plus CO<sub>2</sub> and nitrogen fixation by an endosymbiotic spirochete of a termite-gut cellulolytic protist, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**(33), 10224–10230 (2015).
- 7) Yuki, M., Kuwahara, H., Shintani, M., Izawa, K., Sato, T., Starns, D., Hongoh, Y. and Ohkuma, M.: Dominant ectosymbiotic bacteria of cellulolytic protists in the termite gut also have the potential to digest lignocellulose, *Environmental Microbiology*, **17** (12), 4942-4953 (2015)
- 8) 小西正朗:「木を食べる」貝とその共生菌: バイオ燃料研究との関連, 日本生物工学会誌, **90** (8), 509 (2012).

- 9) 井上徹志, 張筱墀, 池田彩花, 河野祥子, 勝山一朗, 山田昌郎, 金子元, 渡部終五, 山田明徳, 工藤俊章: フナクイムシ由来のセルロース分解菌の探索, 木材保存, 40(6), 261-268(2014).
- 10) O'Connor, R. M., Fung, J. M., Sharp, K. H., Benner, J. S., McClung, C., Cushing, S., Lamkin, E. R., Fomenkov, A. I., Henrissat, B., Londer, Y. Y., Scholz, M. B., Posfai, J., Malfatti, S., Tringe, S. G., Woyke, T., Malmstrom, R. R., Coleman-Derr, D., Altamia, M. A., Dedrick, S., Kaluziak, S. T., Haygood, M. G., and Distel, D. L.: Gill bacteria enable a novel digestive strategy in a wood-feeding mollusk, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111 (47), E5096-E5104 (2014).
- 11) Distel, D. L. and Roberts, S. J.: Bacterial endosymbionts in the gills of the deep-sea wood-boring bivalves *Xylophaga atlantica* and *Xylophaga washingtona*, *The Biological Bulletin*, **192**, 253-261 (1997).
- 12) Voight, J. R.: Xylotrophic bivalves: aspects of their biology and the impacts of humans, *Journal of Molluscan Studies*, **81**, 175–186 (2015).
- 13) Turner, R. D.: On the subfamily Xylophagainae (family Pholadidae, Bivalva, Mollusca), *Bulletin of The Museum of Comparative Zoology*, **157**, 223–308 (2002).
- 14) Judge, J. and Barry, J. P.: Macroinvertebrate community assembly on deep-sea wood falls in Monterey Bay is strongly influenced by wood type, *Ecology*, **97** (11), 3031–3043 (2016).
- 15) Crook, F. M., Nelson, P. F. and Sharp, D. W.: An examination of ancient Victorian wood, *Holzforschung*, **19**, 153-156 (1965).
- 16) 成田廣枝:海水浸漬履歴を有する富山県魚津港沿岸からのスギ埋木 (*Cryptomeria japonica* D. Don) の化学的特性,木材保存, **42** (2), 62-71 (2016).
- 17) Kim, Y. S.: Chemical characteristics of waterlogged archaeological wood, *Holzforschung*, **44**, 169–172 (1990).
- 18) Eriksen, A. M., Gregory, D. and Shashoua, Y.: Selective attack of waterlogged archaeological wood by the shipworm, *Teredo navalis* and its implications for *in-situ* preservation, *Journal of Archaeological Science*, **55**, 9–15 (2015).
- 19) Eriksen, A. M. and Gregory, D.: Degradation of archaeological remains by shipworm,

- Conservation and Management of Archaeological Sites, 18, 30–39 (2016).
- 20) 新潟県:平成19年度 新潟県の水産業 (資料編), 平成20年3月, p37.
- 21) 日本木材学会編:木質科学実験マニュアル, 文永堂出版, 2000, pp.92-97.
- 22) Knudsen, J.: The bathyal and abyssal *Xylophaga* (Pholadidae, Bivalvia), *Galathea Report*, **5**, 163–209 (1961).
- 23) Amon, D. J., Sykes, D., Ahmed, F., Copley, J. T., Kemp, K. M., Tyler, P. A., Young, C. M. and Glover, A. G.: Burrow forms, growth rates and feeding rates of wood-boring Xylophagaidae bivalves revealed by micro-computed tomography, *Frontiers in marine science*, 2, https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00010 (2015).
- 24) 小原二郎:木材の老化に関する研究 第VII 報 ヒノキ材の組成分の変化,西京大学学術報 告 農学, **6**, 175-182 (1954).
- 25) 松下洋一, 菅本和寛, 日高健一, 松井隆尚: スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) 辺材 およびその構成成分から調整した木酢液の分析, 日本化学会誌 (化学と工業化学), **2002** (3), 385-391 (2002).
- 26) 中田誠, 卜部厚志, 細尾佳宏:10年目の真実 〜新潟県中越沖地震で現れた海底古木の起源と 成因に関する考察〜, 日本植生史学会第32回大 会講演要旨集, 31-32 (2017).
- 27) Popham, J. D. and Dickson, M. R.: Bacterial Associations in the Teredo *Bankia australis* (Lamellibranchia: Mollusca), *Marine Biology*, **19**, 338–340 (1973).
- 28) Waterbury, J. B., Calloway, C. B. and Turner, R. D.: A celluloytic nitrogen-fixing bacterium cultured from the gland of Deshayes in shipworms (Bivalvia: Teredinidae), *Science*, **221**, 1401–1403 (1983).
- 29) Betcher, M. A., Fung, J. M., Han, A. W., O' Connor, R., Seronay, R., Concepcion, G. P., Dis-

- tel, D. L. and Haygood, M. G.: Microbial distribution and abundance in the digestive system of five shipworm species (Bivalvia: Teredinidae). *PLOS ONE*, **7**, e45309 (2012).
- 30) Cragg, S. M., Beckham, G. T., Bruce, N. C., Bugg, T. D. H., Distel, D. L., Dupree, P., Etxabe, A. G., Goodell, B. S., Jellison, J., McGeehan, J. E., McQueen-Mason, S. J., Schnorr, K., Walton, P. H., Watts, J. E. M. and Zimmer, M.: Lignocellulose degradation mechanisms across the Tree of Life, *Current Opinion in Chemical Biology*, 29, 108–119 (2015).
- 31) Turner, R. D.: Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep sea, *Science*, **180**, 1377–1379 (1973).
- 32) Bienhold, C., Ristova, P. P., Wenzhöfer, F., Dittmar, T. and Boetius, A.: How deep-sea wood falls sustain chemosynthetic life, *PLOS ONE*, **8** (1), e53590 (2013).
- 33) Amon, D. J., Copley, J. T., Dahlgren, T. G., Horton, T., Kemp, K. M., Rogers, A. D. and Glover, A. G.: Observations of fauna attending wood and bone deployments from two seamounts on the Southwest Indian Ridge, *Deep-Sea Research II*, **136**, 122–132 (2017).
- 34) Kalenitchenko, D., Le Bris, N., Dadaglio, L., Peru, E., Besserer, A. and Galand, P.E.: Bacteria alone establish the chemical basis of the wood-fall chemosynthetic ecosystem in the deep-sea, *The ISME Journal*, **12**, 367–379 (2018).
- 35) Kalenitchenko, D., Peru, E., Pereira, L.C., Petetin, C., Galand, P.E. and Le Bris, N.: The early conversion of deep-sea wood falls into chemosynthetic hotspots revealed by *in situ* monitoring, *SCIENTIFIC REPORTS*, **8**, DOI: 10.1038/s41598-017-17463-2 (2018).

(2019.3.20受付) (2019.7.29受理)