

# 無人探査機「かいこう」によって日本海溝の超深海帯から見つかった ハナシガイ類の集団

藤倉 克則<sup>\*1</sup> James HUNT<sup>\*1</sup> 小島 茂明<sup>\*2</sup> 藤原 義弘<sup>\*1</sup> 玉木 賢策<sup>\*2</sup>  
牧 陽之助<sup>\*3</sup> Dhugal LINDSAY<sup>\*1</sup> 能木 裕一<sup>\*1</sup> 小山 純弘<sup>\*1</sup>  
佐々木智之<sup>\*2</sup> 菅 寿美<sup>\*4</sup> 小寺 透<sup>\*5</sup> 奥谷 喬司<sup>\*6</sup>

日本海溝の陸側斜面水深7,326 m, 7,336 m, 7,434 m 地点において, 無人探査機「かいこう」による潜航調査でハナシガイ科の二枚貝ナラクハナシガイ *Maorithyas hadalis* が優占種となる高密度の生物群集を発見した。そして, この生物群集は, 化学合成生物群集であると思われた。

これまで, 世界最深部の化学合成生物群集は, ナギナタシロウリガイ *Calyptogena phaseoliformis* を優占種とした日本海溝の三陸海底崖6,437 m 地点であった。本研究によって見いだされたハナシガイ類を優占種とする世界最深部の化学合成生物群集は, 海溝域における化学合成生物群集が多様なタイプが存在することを示唆している。

キーワード: 化学合成生物群集, ハナシガイ類, 日本海溝, 超深海帯

## The aggregations of thyasirid bivalve discovered by ROV “KAIKO” from the hadal zone in the Japan Trench

Katsunori FUJIKURA<sup>\*7</sup> James HUNT<sup>\*7</sup> Shigeaki KOJIMA<sup>\*8</sup> Yoshihiro FUJIWARA<sup>\*7</sup>  
Kensaku TAMAKI<sup>\*8</sup> Yonosuke MAKI<sup>\*9</sup> Dhugal LINDSAY<sup>\*7</sup> Yuichi NOGI<sup>\*7</sup> Sumihiro KOYAMA<sup>\*7</sup>  
Tomoyuki SASAKI<sup>\*8</sup> Hisami SUGA<sup>\*10</sup> Toru KODERA<sup>\*11</sup> Takashi OKUTANI<sup>\*12</sup>

Aggregations of a new species of thyasirid bivalve, *Maorithyas hadalis*, was discovered by the Japanese ROV “KAIKO” in the hadal zone near the bottom of the Japan Trench, 7326 m, 7336 m and 7434 m deep. Until now, the deepest chemosynthesis-based community known occurred on the Sanriku Escarpment of the Japan Trench, 6437 m deep. This site was dominated by the vesicomyid bivalve *Calyptogena phaseoliformis*. The discovery of a chemosynthesis-based community dominated by thyasirid bivalve from even deeper waters suggests a wider variety of chemosynthesis-based communities exists throughout deep-sea trenches.

**Key words:** Chemosynthesis-based community, Thyasirids, Japan Trench, Hadal zone

\* 1 海洋科学技術センター海洋生態・環境研究部

\* 2 東京大学海洋研究所

\* 3 岩手大学人文社会科学部

\* 4 北海道大学地球環境科学研究科

\* 5 日本海洋事業

\* 6 日本大学生物資源科学部, 海洋科学技術センター

\* 7 Marine Ecosystems Research Department, Japan Marine Science and Technology Center

\* 8 Ocean Research Institute, University of Tokyo

\* 9 Faculty of Humanities and Society Science, Iwate University

\* 10 Graduate School of Earth Environmental Science, Hokkaido University

\* 11 Nippon Marine Enterprises Ltd.

\* 12 College of Bioresource Sciences, Nihon University, and Scientific adviser at Japan Marine Science and Technology Center

## 1. はじめに

深海域において冷水湧出域や熱水噴出域で化学合成生物群集が発見されてから、深海生態系に対する興味は一層高くなってきている。深海の冷湧水系生物群集は、プレート沈み込み域 (Okutani & Egawa 1985, Hashimoto *et al.* 1989, Kulm *et al.* 1986, Juniper & Sibuet 1987, Olu *et al.* 1996a, b, Suess *et al.* 1998), 地下水湧出域 (Hecker 1985, Barry *et al.* 1996), そして炭化水素湧出域 (Kennicutt *et al.* 1985) などが含まれる。冷湧水系生物群集を含む化学合成生物群集の特徴は、深海にありながらも極めて高密度の生物群集であること、異なった場所にある群集においても優占的なメガベントスは、共通する属や科であることが挙げられる。そして、化学合成生物群集に出現する主な二枚貝類は、オトヒメハマグリ科、シンカイヒバリガイ属、キヌタレガイ科、ツキガイ科、ハナシガイ科に属するもので、出現する種は鰓に共生バクテリアを保有している (Fisher 1990, Fiala-Médioni & Felbeck 1990, Nelson & Fisher 1995)。

日本海溝は、太平洋プレートが北米プレートもしくはオホーツクプレートの下に沈み込んで形成されており (Seno & Sakurai 1996), これまで世界で最も深い化学合成生物群集が、日本海溝陸側斜面の水深 6437 m で見つけられている (Ogawa *et al.* 1996)。超深海帯における化学合成生物群集の分布を把握することは、これまでの深海調査システムでは 6500 m までしか調査できなかったが、無人探査機「かいこう」によって、それ以深の超深海帯においても調査を行うことができるようになった。そして、1998 年に「かいこう」による日本海溝調査において、水深 7326 m からナラクハナシガイ *Maorithyas hadalis* (Okutani *et al.* 1999) が高密度に分布する生物群集を発見し、これが化学合成生物群集であると思われた (Fujikura *et al.* 1999)。その後 1999 年に、同じく日本海溝の水深 7336 m および 7434 m 地点において同様の生物群集が発見され、現在、詳細な解析を実施している。本報告では、Fujikura *et al.* (1999) で報告された群集概略に加え、1999 年に見つかった生物群集に関する若干の情報について述べる。

## 2. 材料および方法

「かいこう」による潜航調査は、日本海溝の陸側斜面域において水深 7300 m から 7497 m にかけて 3 回実施された (Table 1, Fig. 1)。潜航地点は、過去にマルチチャンネル音波探査によって断層の存在が示唆されている地点や断層崖が存在する地点を選定した。

ナラクハナシガイの鰓に共生細菌が存在しているかどうかは、組織切片を作成し透過型電子顕微鏡で観察した。また鰓に硫黄が多く含まれるかどうかを解析するために、エネルギー分散型 X 線解析装置 (OXFORD LINK ISIS 2001) による化学成分析を行った。試料は、船上で -80 °C で保存した後、実験室内で 3 mm 角にカットし 60 °C のデシケータ内において 12 時間乾燥させ、炭素コーティングを施した後分析に供した。また、比較対象として同じ個体の外套膜、浅海域の普通の海底に生息するアサリ *Ruditapes philippinarum*, 鰓内に共生細菌を保有している相模湾初島沖から得られたシロウリガイ *Calyplogena soyoae* の鰓についても化学成分析を行った。

## 3. 結果

1998 年の「かいこう」による潜航調査の結果、水深 7326 m で観察された二枚貝の集団は、ナラクハナシガイ *Maorithyas hadalis* の高密度集団 (Fig. 2) であることがわかったが、さらに 1999 年の調査で発見された 7336 m, 7434 m 地点の生物群集もナラクハナシガイが優占種であることが今回判明した。水深 7326 m 地点の集団は、ほぼ円形で直径は 0.7 m から 1 m ほどであり、約 400 m<sup>2</sup> の調査範囲内では 3 カ所で見つかった。それぞれの集団に分布するナラクハナシガイの個体数は、50, 80, 100 個体ほどであった。周辺には、ナラクハナシガイの這い痕は認められなかった。生きた個体は、殻の 80 % を泥質の海底に埋没させており、また、死殻が多数散らばっていた (Fig. 2)。「かいこう」によるサンプリングで、生貝 2 個体と多数の死殻が採集でき、殻長は 3 cm ほどであった。集団は軟らかい泥堆積物上に形成されていた。周辺の堆積物は olive-gray 色であったが、集団内の堆積物は

表-1 無人探査機「かいこう」による潜航調査地点一覧。

Table 1 List of survey areas by the ROV *KAIKO*.

Dive No.	Date	Lat.(N)	Long.(E)	Depth(m)
87	5 Aug., 1998	40-02.85'	144-16.5'	7326
110	16 April, 1998	40-02.82'	144-16.6'	7336
112	18 April, 1998	40-04.30'	144-17.09'	7434

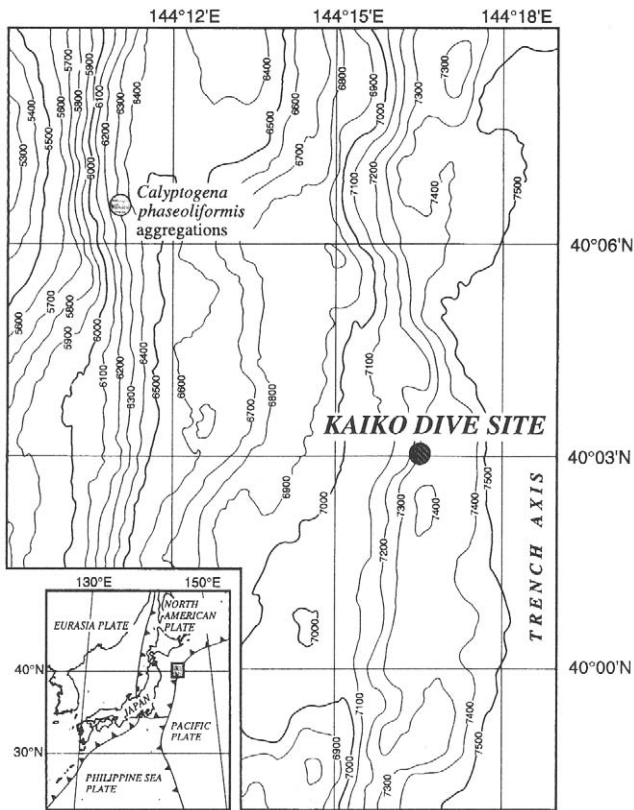


図 1 東北日本沖日本海溝の海底地形図および無人探査機「かいこう」による潜航調査地点。  
 Fig. 1 Bathymetric map and location of the ROV KAIKO dive # 87 in the Japan Trench, off northern Japan.

濃い灰色から黒色を呈しており還元環境を示唆していた。バクテリアマットは観察されなかったが、ナラクハナシガイの軟体部や採集した堆積物からは明らかな硫化水素臭が認められた。周辺の水温は 1.79 °C，塩分濃度は 3.47% であった。

ナラクハナシガイの集団内には、多毛類のものと思われる直径 1 cm，長さ 8 cm ほどの棲管が 2 本観察できた。さらに全長 6 cm から 7 cm ほどの Eurycopidae に属すると思われる等脚類と全長 8 cm から 9 cm ほどのセンジュナマコに類似したナマコが分布していた。両種ともナラクハナシガイの集団から離れた地点にも普通に分布していた。また、これらの生息密度は、集団から離れた地点より集団内の方が高くなる傾向にあった。深海化学合成生物群集によく出現するオトヒメハマグリ類，シンカイヒバリガイ類，チューブワーム(ハオリムシ)類は観察できなかった。

透過型電子顕微鏡によるナラクハナシガイの鰓組織観察から、大きさ 0.3 から 0.7 μm のバクテリア様粒子の集合が鰓組織内に認められた (Fig. 3)。また、ナラクハナシガイ鰓の化学成分分析では、硫黄が優占的に含まれている結果が示された (Fig. 4)。硫黄のピークは、相模湾のシロウリガイの鰓とほとんど同じレベルを示し、また両

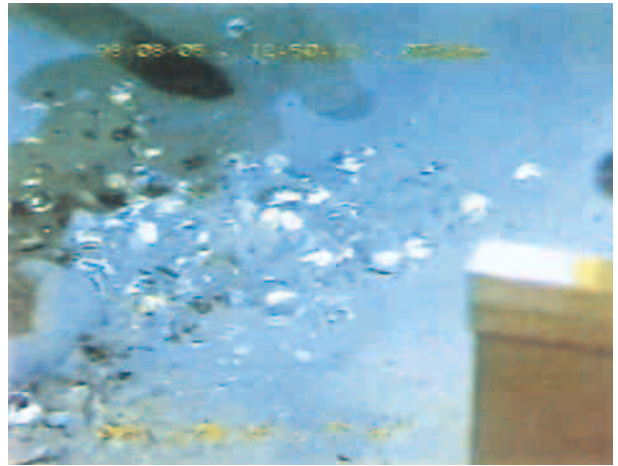


図 2 ナラクハナシガイの集団。死殻も散乱している。  
 Fig. 2 Photograph of an aggregation of *Maorithyas hadalis* (Thyasiridae), showing dead shells scattered over the bed.

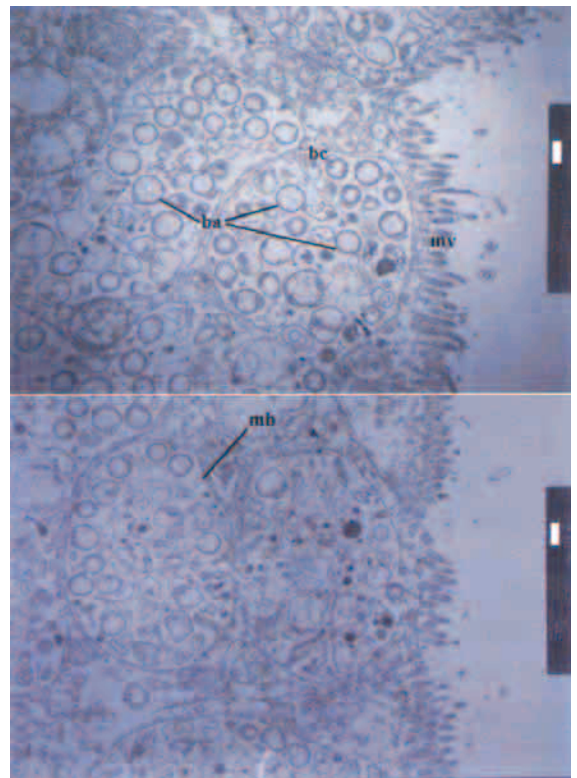


図 3 ナラクハナシガイの透過型電子顕微鏡による鰓組織切片の観察 (Fujikura *et al.* 1999)。 (A) ba = バクテリア様粒子, bc = バクテリオサイトのように見える構造, mv = 微繊毛。白スケールバー = 0.5 μm。 (B) mb = 液胞との境界膜構造。バクテリア集団のように見える構造は膜で囲われている。  
 Fig. 3 Gill section (TEM) of *Maorithyas hadalis* (Thyasiridae) (Fujikura *et al.* 1999). (A) ba = particles resembling bacteria, bc = structures similar to bacteriocytes, mv = microvilli on the external surface of the cell. White scale bar = 0.5 μm. (B) mb = membrane bound vacuoles. A structure similar to bacteriocytes is surrounded by a membrane.



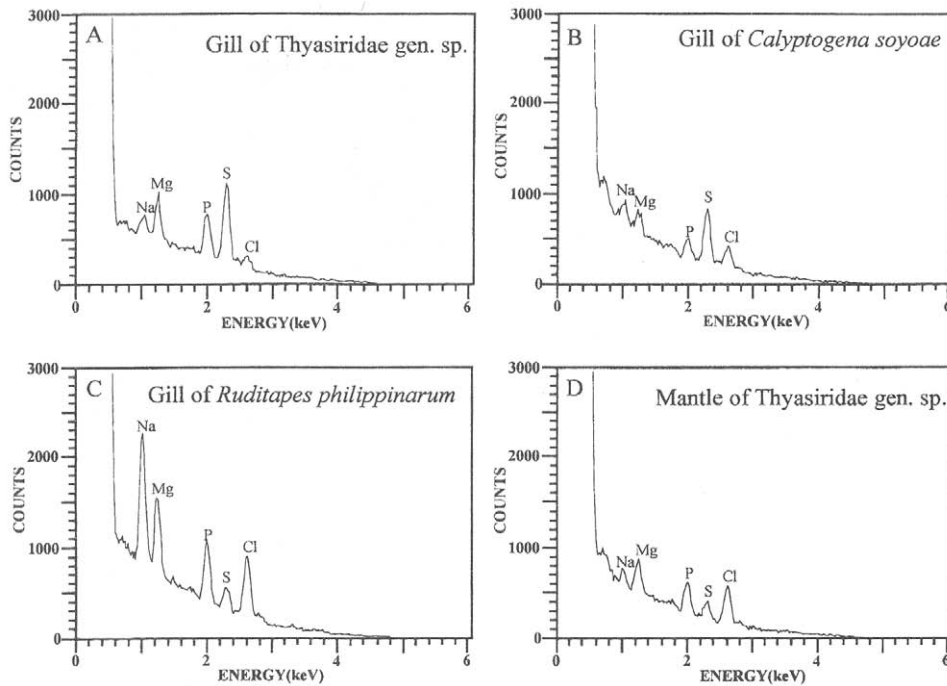


図4 エネルギー分散型 X 線解析装置による化学成分分析 (Fujikura *et al.* 1999)。 (A) ナラクハナシガイの鰓。 (B) 相模湾初島沖の化学合成生物群集から得たシロウリガイの鰓。 (C) 浅海域の光合成生物群集から得たアサリの鰓。 (D) ナラクハナシガイの外套膜。

Fig. 4 Elemental composition analysis, as determined by an Energy Dispersive X-ray Spectrometer (Fujikura *et al.* 1999). (A) Gills from thyasirid, *Maorithyas hadalis* collected from the Japan Trench, 7326 m. (B) Gills of the vesicomid, *Calyptogena soyoae* collected from a deep-sea chemosynthesis-based community in Sagami Bay, 1200 m deep. (C) Gills from the short-necked, *Ruditapes philippinarum* collected from a photosynthesis-based community area in shallow water. (D) The mantle of thyasirid, *M. hadalis*.

者のピークは化学合成生物群集の構成種ではないアサリに比べはるかに高い値を示した。なお、ナラクハナシガイ外套膜の硫黄のピークは低い値を示した。

#### 4. 考察

日本海溝から出現したナラクハナシガイを優占種とした生物群集は、以下の理由から化学合成生物群集のひとつである冷湧水系生物群集と思われる。

- 1) ナラクハナシガイ鰓の硫黄含有量が、普通の生物群集から得られたアサリよりはるかに高く、反対に化学合成生物群集から得られたシロウリガイと同じレベルを示す。
- 2) バクテリア様粒子の集団が鰓組織内に認められる (Fig. 3)。他のハナシガイ科数種に認められる共生バクテリアの形は桿菌状で、大きさも直径が 0.18  $\mu\text{m}$  から 0.5  $\mu\text{m}$ 、長さ 0.5  $\mu\text{m}$  から 2  $\mu\text{m}$  であるが (Fisher 1990)、ナラクハナシガイ鰓のバクテリア様粒子は円形であり、むしろナギナタシロウリガイ鰓の共生バクテリア (Fiala-Médioni & Le Pennec 1988) に形は類似する。
- 3) ナラクハナシガイの軟体部や採集した堆積物から明らかに硫化水素臭がする。
- 4) 集団のなかの堆積物は暗灰色から黒色を示し、無酸素

でかつ硫化水素が存在することを示唆している。

- 5) ハナシガイ科の多くの種が鰓内に共生バクテリアを有しており (Southward 1986, Dand & Southward 1986, Distel & Wood 1992)、大西洋、西太平洋、東太平洋の多くの冷湧水系生物群集から固有種として出現している (Zonenshayn *et al.* 1987, Mayer *et al.* 1988, Lallemand *et al.* 1992, 藤倉ほか 1995, Olu *et al.* 1996b)。日本周辺の冷水湧出域では、相模湾の初島沖や沖の山堆からオウナガイ *Conchocele disjuncta* (藤倉ほか 1995)、南海トラフの Yukie Ridge から *Conchocele* sp. (Lallemand *et al.* 1992)、日本海溝からカイレイハナシガイ *Parathyasira kaireiae* (Okutani *et al.* 1999) といったハナシガイ類が出現している。
- 6) ナラクハナシガイの集団は、断層上に分布する (Fig. 5)。
- 7) 日本海溝は沈み込み帯であり、ナラクハナシガイが生息する地点の水温は、周辺水温より高い値を示さない。これまでの世界最深部の化学合成生物群集は、ナギナタシロウリガイを優占種とした日本海溝三陸海底崖の水深 6437 m であったが (Ogawa *et al.* 1996)、本研究の生物群集が、最も深い地点の化学合成生物群集になる。

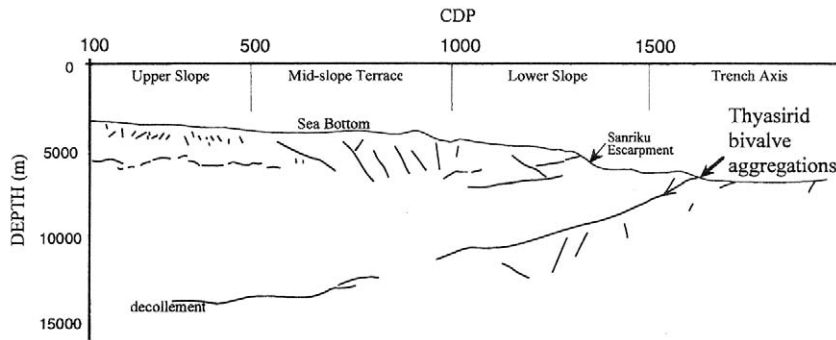


図 5 マルチチャンネル音波探査装置による日本海溝陸側斜面の地学的構造 (von Huene and Culotta 1989及びFujikura *et al.* 1999に加筆修正)。太実線は断層を示す。ナラクハナシガイの集団は断層上に位置する。1 CDP = 25 m。

Fig. 5 Geologic structure recorded by a multichannel seismic reflection system on the landward slope of the Japan Trench (modified from von Huene and Culotta 1989 and Fujikura *et al.* 1999). Bold solid lines below the sea bottom show geologic faults. Thyasirid aggregations occurred above a geologic fault. One CDP (common depth point) = 25 meters.

本研究で発見されたナラクハナシガイを優占種とした生物群集は、相模湾 (Hashimoto *et al.* 1989, 藤倉ほか 1995), 南海トラフ (Juniper & Sibuet 1987, Ohta & Laubier 1987, Sibuet *et al.* 1988), モンテレー湾 (Barry *et al.* 1996), Peruvian active margin (Olu *et al.* 1996a), パルバドス付加体 (Olu *et al.* 1996b) などといった他の冷湧水系生物群集に比べると分布範囲が非常に狭い。ナラクハナシガイ各集団のサイズは小さく、他の化学合成生物群集に一般的に見られるシロウリガイ類, シンカイヒバリガイ類, チューブワーム(ハオリムシ)類, ハイカブリニナ類などが出現しない。同じ日本海溝でも、より浅い水深 4981 m から 5938 m にわたるナギナタシロウリガイを優占種とした冷湧水系生物群集では、多くのイソギンチャク類, エゾバイ科やリソツポ超科腹足類, 埋没型棲管を有する多毛類, ワレカラ科端脚類, ナマコ類 (*Peniagone* sp.) が多く分布しているが (Juniper & Sibuet 1987, Ohta & Laubier 1987, Sibuet *et al.* 1988), 本生物群集にこれらは分布していない。Ohta & Laubier (1987) は、ナギナタシロウリガイの集団周辺で *Storhyugura* タイプの等脚類とセンジュナマコ *Scotoplanes globosa* を観察しているが、これらは、それぞれ本生物群集の内外に分布している Eurycopidae タイプの等脚類とセンジュナマコタイプのナマコに類似している。

Carney (1994) は、化学合成生物群集から出現する生物種を出現状況から、endemic, colonist, vagrant の 3 つのタイプに分類している。

- endemic : 化学合成生物群集域に限って出現する種
- colonist : 化学合成生物群集域のみならず周辺にも分布するが、化学合成生物群集域の方が密度が高い種
- vagrant : 化学合成生物群集域周辺において有機物が豊富になったことの影響を受けているかもしれない

いが、通常は湧出現象の影響を受けない所に出現する種。

これらの定義によって、ナラクハナシガイ群集から出現するペントスを分別すると、ナラクハナシガイは endemic, Eurycopidae タイプの等脚類とセンジュナマコタイプのナマコは colonist となる。多毛類のものらしき棲管については判断できない。Sibuet & Olu (1998) は、化学合成生物群集においては、水深の増加にともない種多様性は小さくなる傾向を示唆しており、ナラクハナシガイ群集から endemic が 1 種しか出現しないことは、この傾向と一致する。

化学合成生物群集に endemic の二枚貝は、主にオトヒメハマグリ科, イガイ科, スエヒロクヌタレガイ科, ツキガイ科, ハナシガイ科の 5 つの科から出現している。これらは、熱水系生物群集と冷湧水系生物群集の両方から出現する種も多く、また鰓内の共生バクテリアの化学合成生産によってエネルギーを得ている (Cavanaugh 1983, Dando & Southward 1986, Fiala-Médioni & Felbeck 1990, Fisher 1990, Distel & Wood 1992, Nelson & Fisher 1995)。化学合成生物群集から出現するハナシガイ類の最深分布は、これまで Laurentian Fan の 3840 m から 3890 m であったが (Mayer *et al.* 1988), 本研究で、これの 2 倍近い水深から出現することがわかった。なお、10000 m を超える水深からハナシガイ類は得られているが (Belyaev 1966), その地点に化学合成生物群集が存在するかどうかは確認されていない。

Fisher (1990) は、ハナシガイ類の共生バクテリアが、他の二枚貝の鰓に共生するバクテリアのように細胞内共生であるかどうか考察している。そして、電子顕微鏡観察から明確な膜構造が認められないことから、細胞内共生でないとしている。本研究で扱ったナラクハナシガイ

の鰓組織切片観察では、バクテリア様粒子を取り囲むほぼ完全な膜構造が認められることから、細胞内共生であると思われる。したがって、もし他のハナシガイ類の共生バクテリアが細胞内共生でないとしても、ナラクハナシガイは例外になる。

現在、本生物群集から得られた試・資料をもとに、

- 1) ナラクハナシガイ鰓内の共生細菌の存在と同定
- 2) ナラクハナシガイの系統
- 3) 硫黄同位体比を指標とした食物連鎖のエネルギー源の推定

などといった解析が行われている。これらの解析が進むことにより、本生物群集が化学合成生物群集であることの証明、深海域における化学合成生物群集の生物地理学的な分散や種形成に有益な情報をもたらされると思われる。

#### 謝辞

本研究を実施するにあたりご協力いただいた無人探査機「かいこう」操縦班、深海調査研究船「かいいい」乗組員の方々に感謝する。また、エネルギー分散型 X 線解析装置による解析は、植松勝之氏(マリンワークジャパン)の協力によって実施することができた。ここに深謝する。

#### 引用文献

- 1) Barry, J. P., H. G. Greene, D. L. Orange, C. H. Baxter, B. H. Robison, R. E. Kochevar, J. W. Nybakken, D. L. Reed and C. M. McHugh (1996) Biologic and geologic characteristics of cold seeps in Monterey Bay, California. *Deep-Sea Res.* 1 43: 1739-1762.
- 2) Belyaev, G. M. (1966) *Hadal bottom fauna of the world ocean*. Izdatel'istvo " Nauka ", Moskva. 1972 translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations Jerusalem, pp. 199.
- 3) Carney, R. S. (1994) Consideration of the oasis analogy for chemosynthetic communities at Gulf of Mexico hydrocarbon vents. *Geo-Mar. Lett.* 14: 149-159.
- 4) Cavanaugh, C. M. (1983) Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature* 302: 58-61.
- 5) Dando, P. R. and A. J. Southward (1986) Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus *Thyasira*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 66: 915-929.
- 6) Distel, D. L. and A. P. Wood (1992) Characterization of the gill symbiont of *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae: Bivalvia) by use of polymerase chain reaction and 16S rRNA sequence analysis. *J. Bacteriol.* 174: 6317-6320.
- 7) Fiala-Médioni, A. and M. Le Pennec (1988) Trophic structural adaptations in relation to the bacterial association of bivalve molluscs from hydrothermal vents and subduction zones. *Symbiosis* 4: 63-74.

- 8) Fiala-Médioni, A. and H. Felbeck (1990) Autotrophic process in invertebrates nutrition: bacterial symbiosis in bivalve mulluscs: In Mellinger J. (ed.) *Animal nutrition and transport processes 1. Nutrition in wild and domestic animals*; Kinne R. K. H., E. Kinne-Saffran, and K. W. Beyenbech (ed.), Basel, Karger, Vol. 5, pp. 49-69.
- 9) Fisher, C. R. (1990) Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine invertebrates. *Aqua. Sci.* 2: 399-436.
- 10) Fisher, M. R. and S. C. Hand (1984) Chemoautotrophic symbionts in the bivalve *Lucina floridana* from sea grass beds. *Biol. Bull.* 167: 445-459.
- 11) 藤倉 克則, 橋本 惇, 藤原 義弘, 奥谷 喬司 (1995) 相模湾初島沖化学合成生物群集の群集生態 . *JAMSTEC 深海研究*11: 227-241.
- 12) Fujikura, K, S. Kojima, K. Tamaki, Y. Maki, J. Hunt and T. Okutani (1999) The deepest chemosynthesis-based community yet discovered from the hadal zone, 7326 m deep, in the Japan Trench. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190 : 17-26.
- 13) Hashimoto, J., S. Ohta, T. Tanaka, H. Hotta, S. Matsuzawa and H. Sakai (1989) Deep-sea communities dominated by the giant clam, *Calyptogena soyoeae*, along the slope foot of Hatsushima Island, Sagami Bay, central Japan, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 71: 179-192.
- 14) Hecker, B. (1985) Fauna from a cold sulfur-seep in the Gulf of Mexico: Comparison with hydrothermal vent communities and evolutionary implications. *Biol. Soc. Wash. Bull.* 6: 465-473.
- 15) Juniper, S. K. and M. Sibuet (1987) Cold seep benthic communities in Japan subduction zones: spatial organization, trophic strategies and evidence for temporal evolution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40:115-126.
- 16) Kennicutt II, M. C., J. M. Brooks, R. R. Bidigare, R. R. Fay, T. L. Wade and T. J. McDonald (1985) Vent type taxa in a hydrocarbon seep region on the Louisiana Slope. *Nature* 317: 351-353.
- 17) Kulm, L. D., E. Suess, J. C. Moore, B. Carson, B. T. Lewis, S. D. Ritger, D. C. Kadko, T. M. Thornburg, R. W. Embley, W. D. Rugh, G. J. Massoth, M. G. Langseth, G. R. Cochran and R. L. Scamman (1986) Oregon subduction zone: venting, fauna and carbonates. *Science* 231: 561-566.
- 18) Lallemand, S. E., G. Glaçon, A. Lanriat-Rage, A. Fiala-Médioni, J. P. Cadet, C. Beck, M. Sibuet, J. T. Iiyama, H. Sakai and A. Taira (1992) Seafloor manifestations of fluid seepage at the top of a 2000-metre-deep ridge in the eastern Nankai accretionary wedge: Long-lived venting and tectonic implications. *Earth Planet. Sci. Lett.*

- 109: 333-346.
- 19) Mayer, L. A., A. N. Shor, J. Hughes Clarke and D. J. W. Piper (1988) Dense biological communities at 3850 m on the Laurentian Fan and their relationship to the deposits of the 1929 Grand Banks earthquake. *Deep-Sea Res.* 35: 1235-1246.
  - 20) Nelson, D. C. and C. R. Fisher (1995) Chemoautotrophic and methanotrophic endosymbiotic bacteria at deep-sea vents and seeps. In: D. M. Karl (ed) *The microbiology of deep-sea hydrothermal vents*. CRC Press, Inc. pp 125-167.
  - 21) Ogawa, Y., K. Fujioka, K. Fujikura and Y. Iwabuchi (1996) En echelon patterns of *Calyptogen* colonies in the Japan Trench. *Geology* 24: 807-810.
  - 22) Ohta, S. and L. Laubier (1987) Deep biological communities in the subduction zone of Japan from bottom photographs taken during "nautilite" dives in the Kaiko project. *Earth Planet. Sci. Lett.* 83: 329-342.
  - 23) Okutani, T. and K. Egawa (1985) The first underwater observation on living habitat and thanatocoenoses of *Calyptogen* *soyoae* in bathyal depth of Sagami Bay. *Venus* 44: 285-289.
  - 24) Okutani, T., K. Fujikura and S. Kojima (1999) Two new hadal bivalves of the family Thyasiridae from the plate convergent area of the Japan Trench. *Venus* 58: 49-54.
  - 25) Olu, K., A. Duperret, M. Sibuet, J. P. Foucher and A. Fiala-Médioni (1996a) Structure and distribution of cold seep communities along the Peruvian active margin: relationship to geological and fluid patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 132: 109-125.
  - 26) Olu, K., M. Sibuet, F. Harmegnies, J. P. Foucher and A. Fiala-Médioni (1996b) Spatial distribution of diverse cold seep communities living on various diapiric structures of the southern Barbados prism. *Prog. Oceanog.* 38: 347-376.
  - 27) Seno, T. and T. Sakurai (1996) Can the Okhotsk plate be discriminated from the North American Plate. *J. Geophys. Res.* 101: 11305-11315.
  - 28) Sibuet, M. and K. Olu (1998) Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep-Sea Res.* II 45: 517-567.
  - 29) Sibuet, M., S. K. Juniper and G. Pautot (1988) Cold-seep benthic communities in the Japan subduction zones: Geological control of community development. *J. Mar. Res.* 46: 333-348.
  - 30) Southward, E. C. (1986) Gill symbionts in thyasirids and other bivalve molluscs. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 66: 889-914.
  - 31) Suess, E., G. Bohrmann, R. von Huene, P. Linke, K. W. Wallmann, S. Lammers and H. Sahling (1998) Fluid venting in the eastern Aleutian subduction zone. *J. Geophys. Res.* 103: 2597-2614.
  - 32) Von Huene, R. and R. Culotta (1989) Tectonic erosion at the front of the Japan Trench convergent margin. *Tectonophysics* 160: 75-90.
  - 33) Zonenshayn, L. P., I. O. Murdmaa, B. V. Baranov, A. P. Kuznetsov, V. S. Kuzin, M. I. Kuz'min, G. P. Avdeyko, P. A. Stunzhas, V. N. Lukashin, M. S. Barash, G. M. Valyashko and L. L. Demina (1987) An underwater gas source in the Sea of Okhotsk West of Paramushir Island. *Oceanology* 27: 598-602.

(原稿受理 : 1999年 8月12日)

