マリアナ前弧・蛇紋岩海山山頂に発達する化学合成生物群集の安定同位体地球化学

山中　寿朗[＊1, ☆]　溝田　智俊[＊2]　佐竹　　洋[＊3]　蒲生　俊敬[＊4]　上妻　史宜[＊4]
三輪　哲也[＊5]　藤岡換太郎[＊5]　角皆　　潤[＊4]　KR00-03 Leg.2乗船研究者一同[＊6]

マリアナ中部の島弧前縁に位置する蛇紋岩海山の一つ，チャモロ(Chamorro)海山には，知られている世界の蛇紋岩海山のなかでは唯一，化学合成生物群集が存在する。蛇紋岩海山頂上部に群集をなして生息するこれら生物群集は主にシンカイヒバリガイからなり，湧水がみられる割れ目に沿って帯状に分布する様子が観察される。2000年の「かいれい」KR00-03行動中の，165番潜航で「かいこう」によって生きたままで採取されたシンカイヒバリガイ試料と，貝の生息域極近傍で採取した海水および堆積物が得られた。これらに含まれる各種親生元素の安定同位体組成を用いて，シンカイヒバリガイのエネルギー源を推定したところ，メタンと硫化水素の両方を代謝できる，「二重共生型」であることが示唆された。太平洋地域からの二重共生型のシンカイヒバリガイ類は，これまでに報告例はなく，シンカイヒバリガイ類の共生系の進化を考える上で非常に重要な発見である。加えて，同海山上には，潜航映像からシロウリガイに類似した小型の二枚貝(おそらく新種)の生息も認められる。チャモロ海山は，シンカイヒバリガイとシロウリガイが共存する希少な例の一つであり，唯一の蛇紋岩海山化学合成生態系を解明するために早急な追加調査が強く望まれる。

キーワード：シンカイヒバリガイ，蛇紋岩海山，二重共生，冷湧水

Stable isotopic study of a chemosynthetic animal community atop a serpentine seamount in the Mid Mariana forearc

Toshiro YAMANAKA[＊7]　Chitoshi MIZOTA[＊8]　Hiroshi SATAKA[＊9]　Toshitaka GAMO[＊10]
Fumitaka KOUZUMA[＊10]　Tetsuya MIWA[＊11]　Kantaro FUJIOKA[＊11]　Urumu TSUNOGAI[＊10]
The Shipboard Scientific Party of KR00-03 Leg.2[＊12]

＊1　九州大学大学院比較社会文化研究院
＊2　岩手大学農学部
＊3　富山大学理学部
＊4　北海道大学大学院理学研究科
＊5　海洋科学技術センター極限環境生物フロンティア研究システム
＊6　石井輝秋（東京大学海洋研究所）・益田晴恵（大阪市立大学理学部）・小田啓邦（地質調査所）・
小原泰彦（海上保安庁水路部）・岡本拓士（広島大学大学院）・佐藤暢（東京大学海洋研究所）・
下島公紀（電力中央研究所）・上野珠民（大阪市立大学理学部）・渡辺正晴（東京大学海洋研究所）
＊☆　〒810-8560　福岡市中央区六本松4-2-1
＊7　Graduate School of Social and Cultural Studies, Kyushu University
＊8　Faculty of Agriculture, Iwate University
＊9　Faculty of Science, Toyama University
＊10　Graduate School of Science, Hokkaido University
＊11　Frontier Research Program for Deep-sea Extremophiles, Japan Marine Science and Technology Center
＊12　Teruaki ISHI (ORI,University of Tokyo) / Harue MASUDA (Osaka City University) / Hirokuni ODA (Geological Survey of Japan) / Yasuhiko OHARA (Hydrographic Department of Japan) / Takuji OKAMOTO (Hiroshima University) / Akira SATO (ORI,University of Tokyo) / Kiminori SHITASHIMA (Central Research Institute of Electric Power Industy) / Tamami UENO (Osaka City University) / Masaharu WATANABE (ORI, University of Tokyo)

Abstract

A chemosynthetic-based animal community was found atop of Chamorro serpentine seamount, middle Mariana Forearc Basin. This is the sole occurrence of an animal community among the known serpentine seamounts. The animal community composes mainly of deep-sea mussel *Bathymodiolus* sp. They habitat linearly along the carbonate fissures where cold water is seeping. The alive mussel samples, together with clayey sediment and ambient water, were successfully recovered during the *Kaiko* dive #165, July 2000. The soft tissue isotopic signature of the samples suggests that the mussel harbors both thiotrophic and methanotrophic endosymbionts, i.e., dual-symbiosis. The dual-symbiotic *Bathymodiolus* has not been reported from the Pacific Basin. This is a first document, providing a potential importance on the genetic evolution of the host and symbionts. Vesicomyid-like clam has also been observed to associate with the mussels. Review on the relevant studies indicates that such occurrence is unique. Further geochemical and molecular biological studies on the animal community are required.

Keywords : Deep-sea mussel *Bathymodiolus*, serpentine seamount, dual-symbiosis, cold-water seep

1. はじめに

西太平洋・中部マリアナ弧の前縁部に位置する蛇紋岩海山の一つ，チャモロ海山の山頂部には，主にシンカイヒバリガイ類から構成される化学合成生物群集が存在する。この生物群集は，1996年，「しんかい6500」潜航の際，Fryer and Mottl (1997) によって発見・報告された。しかし，群集の主要な構成生物であるヒバリガイのエネルギー源や生息を支えている地球化学環境の解明は行われていなかった。その後，2000年に実施された「かいれい」KR00-03航海の際，「かいこう」による潜航調査が行われ，生きたシンカイヒバリガイ試料を複数個体採取することに成功し，同時にヒバリガイ周辺の粘土に富む堆積物と生物採取後に出来た窪みから海水試料も同時に採水された。ここでは，堆積物および海水試料に含まれるシンカイヒバリガイ類のエネルギー源となりうる硫化物，およびメタンの濃度および安定同位体組成と，シンカイヒバリガイ軟組織の安定同位体組成を相互に測定・比較し，両者の関係からシンカイヒバリガイ類のエネルギー源の推定を試みた成果について報告する。まず，既往のシンカイヒバリガイ類軟組織と環境中のメタンや硫化水素の炭素および硫黄の同位体組成の報告値を総括し，ついで本研究で得られた成果から，チャモロ海山産のシンカイヒバリガイのエネルギー源の推定を行った。

2. シンカイヒバリガイ類軟組織の安定同位体組成と共生細菌の種類に関する既往の研究の総括

現在までに世界の各地から報告されているシンカイヒバリガイ類（*Bathymodiolus*属）に関する安定同位体組成を表1にまとめた。この表に掲げた種は，すべて生物学的手法（共生細菌の遺伝子や酵素活性，殻表面や軟組織の形態的な特徴）によって，共生細菌の種類が明らかにされている。この表から，まず，硫黄酸化細菌を共生細菌に持つシンカイヒバリガイ類については硫黄同位体組成が海水硫酸の硫黄同位体組成の$\delta^{34}S$ = +21‰（Rees et al., 1978）より有意に小さいこと，炭素同位体組成は一部の例外を除き$\delta^{13}C$ = −30～−40‰の範囲に収まること，メタン酸化細菌のみを共生細菌に持つ種は海水硫酸に近い硫黄同位体組成を持つことが読みとれる（ただし，炭素については不詳）。

シンカイヒバリガイ類のうち，二重共生型，すなわち硫黄酸化細菌とメタン酸化細菌の両方を共生細菌として持つ種が，大西洋の中央海嶺，メキシコ湾およびバルベドース付加帯から記載・報告されている。しかし，太平洋地域からは，これまで二重共生型のシンカイヒバリガイ類の報告例はなく，軟組織の安定同位体組成の報告は，したがって大西洋地域からに限られる。表1に示されているように，二重共生型のシンカイヒバリガイは，その広範な生息環境条件を反映して，幅広い炭素同位体組成と，通常の海棲動物類に期待される値よりわずかに低い硫黄同位体組成によって特徴づけられる。

環境中の硫化物やメタンと，そこに生息する底生動物の軟組織の安定同位体組成が一つのセットとして報告されている研究報告例はきわめて少ないが（Yamanaka et al. 2000），数少ない例から考えると，上記の様な軟組織安定同位体組成の傾向は，共生細菌のタイプと，それが利用するエネルギー源となる硫化物およびメタンの安定同位対組成によって規制されていることが推察される。ここで，硫黄酸化細菌のみを共生細菌として持つ種の軟組織硫黄は，硫化物起源硫黄をほぼ唯一の硫黄栄養源とし，同位体組成も硫化物にきわめて近くなる。この場合，炭素同位体組成はシンカイヒバリガイ類に共生する硫黄酸化細菌の炭素固定経路がRubiscoによるCalvin-Benson回路であることを反映し，溶存二酸化炭素の安定同位体組成（0‰）から−35‰程度軽い値に収斂する（Robinson and Cavanaugh, 1995）。また，メタン酸化細菌を共生細菌にもつ種では，硫黄の栄養源は海水中の硫酸イオンに求められ，動的同位体効果により約−5‰程度まで海水から軽くなることもあるが，おおよそ海水硫酸の硫黄同位体組成と同じ値をとる。炭素の場合は，メタンの炭素同位体組成をほぼ引き継ぎ，バクテリア起源メタンの濃集したメタンハイドレート由来の，^{13}Cに枯渇したメタン（−100‰程度： Martens et al., 1991）が湧出するフロリダ沖の群集からは−74‰という極めて

表1　これまでに報告されているシンカイヒバリガイ類の炭素、窒素、硫黄安定同位体組成
T:硫黄酸化細菌共生型、M:メタン酸化細菌共生型、D:二重共生型

Table 1　Reported multiple isotopic compositions of *Bathymodiolus* spp.
T: thioautotrophic; M: methanotrophic bacteria endosymbionts; Dual: dual endosymbionts. Numbers (1-13) indicate the source literatures of data following: 1, Yamanaka et al. (2000); 2, Kim et al. (1989); 3, Van Dover & Fry (1989); 4, Nelson & Fisher (1995) ; 5, Fisher et al. (1988); 6, Dubilier et al. (1998); 7, Robinson et al. (1998); 8, Trask & Van Dover (1999); 9, Pond et al. (1998); 10, Cary et al. (1989); 11, Brooks et al. (1987); 12, Paul et al. (1985).

					Stable isotopic values of soft tissues			
Basin	Special	Name of site	Vent or Seep*	Trophic status	$\delta^{34}S$ (‰)	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	References
Pacific	*B. septemdierum*	Myojin Knoll Caldera	Vent	T	+1.9 to +4.3	-	-	1
		Suiyo Seamount	Vent		-0.4 to +5.5	-	-	1
Pacific	*Bathymodiolus sp.*	Kaikata Caldera	Vent	T	-25.5 to -21.9	-	-	2
Pacific	*Bathymodiolus sp.*	Alice Springs	Vent	T	-	-34.8 to -32.8	-3.0 (gill), -0.5 (muscle)	3
Pacific	*B. platifrons*	Off Hatsushima Island	Seep	M	+17.8 to +19.8	-	-	1
		North Knoll of the Iheya Ridge	Vent		+12.7 to +15.6	-	-	1
Pacific	*B. japonicus*	North Knoll of the Iheya Ridge	Vent	M	+14.5 to 14.9	-	-	1
Pacific	*B. aduloides*	Off Kikaijima Island	Seep	T	-15.4 to -12.4	-	-	1
Pacific	*B. thermophilus*	Rose Garden	Vent	T	-	-37.1 to -30.5	-3.9 to +3.5	4, 5
Pacific	*B. brevior*	North Fiji Basin	Vent	T	-	-35.8 to -25.7	-	6
			Vent		-	-34.8	-3.0	3
Atlantic	*B. puteoserpentis*	Snakepit	Vent	Dual	-	-37.6 to -32.8	-19.3 to -15.6 (gill), -15.2 to -14.8 (foot)	4, 7
Atlantic	*B. azoricus*	Lucky Strike	Vent	Dual	-	-31 to -21	-	8
		Menez Gwen	Vent	Dual	-	-24.9 to -34.9†	-	8, 9
Atlantic	*B. heckerae*	Florida Escarpment	Seep	Dual	+8.2, +9.6 #	-74	-9.4, -8.6	10, 11, 12
Atlantic	*B. childressi*	Bush Hill	Seep	Dual	+7.5, + 13.4 #	-58 to -40	-12.9 to +3.0	11
Atlantic	*B. brooksi*	Alaminos Canyon	Seep	Dual	-	-56 to -40	-	4

*; Vent: hydrothermal vent, Seep: cold-water seep.
#; analysed samples including seawater sulfate.
†; $\delta^{13}C$ values provided only from fatty acids.

低い値が報告されている。

窒素同位体組成は，生態系の食物連鎖網の解析に有用な指標である（Minagawa and Wada, 1984）。共生細菌による一次生産物を直接吸収・同化するシンカイヒバリガイ類では軟組織の窒素同位体組成は，無機態窒素源の同位体組成そのままを継承していると考えられる。ここで，海洋生物は基本的には$\delta^{15}N$表示で0‰以上の値を示し，堆積物中の窒素も，深層水中の硝酸イオンも同様に0より高いにも関わらず，シンカイヒバリガイ軟組織は0‰を大幅に下回るものが多い。このことから，シンカイヒバリガイ類の窒素源もしくは窒素栄養の機構に関して様々な仮説が現在議論されている。議論の詳細は別紙（Nelson and Fisher, 1995）に譲る。

3. 試料および実験方法

化学合成生物群集の存在が報告されているのは，南部マリアナ海域の島弧前縁部に位置する南北2つの峰に分かれたチャモロ海山のうち，南峰の山頂部である（図1）。試料は2000年5月に実施された「かいれい」KR00-03航海レグ2（主席研究員・蒲生俊敬教授・北海道大学）において，「かいこう」第165潜航の際に採取された。生物試料は，熊手により周囲の粘土質堆積物とともに試料容器にまとめて採取し，生物試料採取後にできた窪みから環境水試料を全チタン製のアルビン型採水器を用いて採水した。生物および堆積物試料は船上に回収後速やかに－80°Cで冷凍保存し，海水試料は船上分析（pH，アルカリニティー，アンモニア濃度，シリカ濃度）および陸上分析（溶存メタンおよび二酸化炭素濃度および炭素同位体組成）用に速やかにとりわけた。

4. 結果および考察

「かいこう」によって撮影された映像では，シンカイヒバリガイ類は海底の割れ目の中に帯状に分布し，殻を約1/3程度粘土質堆積物に埋めた状態で生息していた（写真1）。堆積

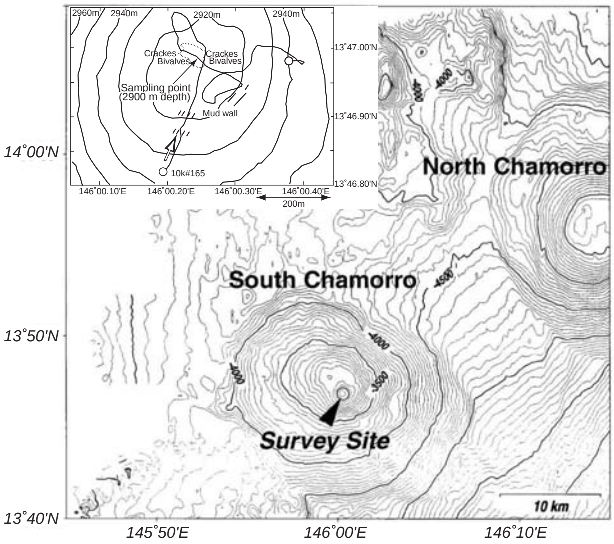

図１　チャモロ海山の海底地形と試料採集位置

Figure１　Bathymetric map and sampling point at the south Chamorro seamount.

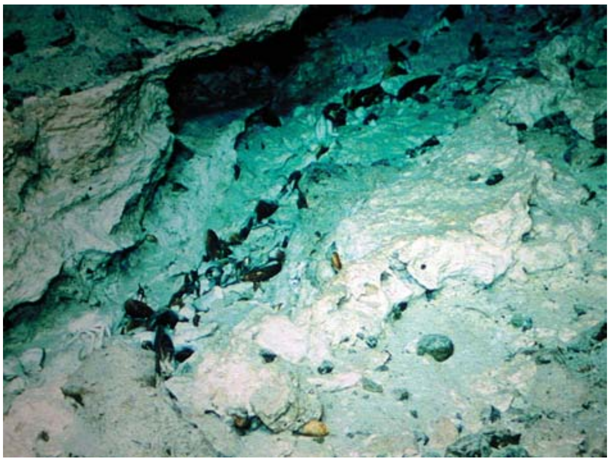

写真１　蛇紋岩海山山頂の割れ目に沿って密集する化学生物群集

Photo１　Chemosynthetic animal community along the carbonate fissure.

物中に殻を埋没する生息形態は，冷湧水帯に生息するヘイトウシンカイヒバリガイやカズキシンカイヒバリガイでも観察されており（Yamanaka et al., 2000），チャモロ海山産シンカイヒバリガイも地下からの湧水に依存していることが示唆される。なお，殻の形や表面の色がシロウリガイに酷似した生物も割れ目内に認められ，シンカイヒバリガイと共存している様子が観察できた。しかし，このシロウリガイ様の二枚貝は，「かいこう」のマニピュレーターが到達し得ない，奥まった割れ目深くに埋没していた。

採取されたヒバリガイは，殻の形態（写真2）から，既往の類似種の記載報告（たとえば，Gustafson et al., 1998）を参照すると新種と推定される。

写真２　チャモロ海山産シンカイヒバリガイ

Photo２　*Bathymodiolus* sp. from the south Chamorro seamount.

本研究において分析した環境水，堆積物およびヒバリガイ試料についての安定同位体組成の分析結果を表2に示す。ヒバリガイが生息している周辺環境中の硫化物やメタンは，硫化物については通常の海底にも見られるような微生物起源硫化物の，極めて低い硫黄同位体比を示すが，メタンについては反対に非常に重い炭素同位体比を示し，非生物起源メタンと考えられる領域に入る。ヒバリガイ軟組織の分析結果は，硫黄同位体組成については，海水硫酸と堆積物中硫化物の中間的値を取ること，炭素同位体組成については通常の海底堆積物中有機物より高い炭素同位体組成によって特徴づけられる。このことから，本シンカイヒバリガイは硫黄の栄養源としては海水硫酸以外に硫黄同位体組成の低い堆積物中の硫化物を一部使っていること，炭素の栄養源としてはやはり高い炭素同位体組成を示す湧出海水中のメタンを利用していることが推察される。詳細な議論はYamanaka et al.（Geomicrobiology Journal印刷中）に譲るが，これらの特徴を既往のシンカイヒバリガイ類に関する分析結果と比較して考えると，チャモロ海山産シンカイヒバリガイは硫黄酸化細菌とメタン酸化細菌の両方を共生細菌として持っている可能性が極めて高い。

湧出水中のメタンは，地下で上部マントル物質と水が反応して蛇紋岩化する際に生じる水素分子によってマントル中の二酸化炭素が還元される過程で生じたと考えられる（Berndt et al., 1996）。実際，ここで観察されるメタンの重い炭素同位体組成は，この炭素の起源が地球深部であることを示唆している。一方，堆積物中に見出される硫化物は，初島沖・シロウリガイ群集のような，前弧の冷湧水帯同様（Masuzawa et al., 1992），地下から湧出する水に溶存したメタンを利用し，硫酸還元細菌によって開放系で海水硫酸が還元された結果生じたものと考えられる。蛇紋岩化の過程では，湧出水中にはメタン以外にもガス態水素が溶存していると考えられ（Abrajano et al., 1990），硫酸還元細菌が活動する上で必要な電子供与体は，メタンとともに十分に供給されていると考

表２　チャモロ海山から採取したシンカイヒバリガイとその生息環境の堆積物および海水に含まれる基質の各種安定同位体組成

Table 2　Stable isotopic composition of an undescribed *Bathymodiolus* sp. and some selected substances from the sediment and *in situ* water samples obtained from the South Chamorro serpentine seamount.

	Sulfide-sulfur		CH_4		ΣCO_2	Carbonate		Carbon contents (mgC/g)	
Sample	Content (mg/kg)[1)]	δ^{34}S vs. CDT (‰)	Content (μmol/kg)	δ^{13}C (‰) vs. PDB	δ^{13}C (‰) vs. PDB	δ^{13}C vs. PDB (‰)	δ^{18}O vs. PDB (‰)	Total	Organic carbon
Clayey sediment immediate community	767	-32.3	nd	nd	nd	-2.1, -1.3	+2.8	17.9	0.5
In situ shimmring water[2)]	nd	nd	0.119	-14.6	+0.4				

Bathymodiolus sp.

		Sulfur				
Organ[3)]	Fresh weight (g)	Content (%)[1)]	δ^{34}S vs. CDT(‰)	δ^{13}C vs.PDB (‰)	δD vs. SMOW (‰)	δ^{15}N vs. atm. (‰)
Gill	10	0.64	+10.6	-18.9	-48.1	+1.8
Foot	3	0.67	+10.4	nd	nd	nd
Mantle	8	0.52	+10.2	-21.4	-47.0	+3.1
Adductor	2	nd	nd	-19.1	-59.0	+2.7
Viscera	7	nd	nd	-20.2	-92.0	+2.9

nd=not determined.
1) Dry weight
2) pH = 7.77 at room temperature, Alkalinity = 2.5 mM, Silica concentration = 141.8 mM.
3) Composite samples from two individuals (shell length; 103 and 95 mm).

えてよい。なお，メタンの水素同位体組成の測定は今回行なわなかったが，シンカイヒバリガイ軟組織の水素同位体組成は，有機物の水素同位体組成が通常δD =－100‰以下（Sauer et al., 2001）であることと比較するとかなり高い。

シンカイヒバリガイ軟組織の窒素同位体組成についてはこれまでシンカイヒバリガイ類から報告されている値の範囲内であるが，0‰を越えて正の値を示す。周辺の堆積物中窒素および海水試料中のアンモニア濃度は極めて低い（それぞれ0.1mg N/g, 10μM以下）。周辺海水中には硝酸イオン（NO_3^{2-}）が存在すると考えられるが，メタンや水素が溶存する極めて還元的な湧出水のある近傍では硝酸イオンが利用可能なだけ存在しているのかどうかについては，これまで硝酸イオンの濃度や同位体組成について分析データの報告例がなく，ヒバリガイ類生物群集に対する窒素源の解明も今後の重要な課題の一つである。

5. おわりに

以上の結果から，蛇紋岩海山のうち，これまでに知られている唯一の化学合成生物群集を構成するチャモロ海山産シンカイヒバリガイは，安定同位体地球化学的な証拠からは硫黄酸化細菌とメタン酸化細菌の両方を鰓細胞内に共生させ，これら還元型化合物の生体内酸化に伴って生成する化学エネルギーが宿主の生命活動を支えているものと結論づけられる。チャモロ海山化学合成生物群集は究極的には岩石と水の反応から生じる水素およびメタンをエネルギー源として成立していると考えられることから，ここにLithotrophic animal community（岩石栄養動物群集）を提唱する。

ところで，太平洋域からは，この種の二重共生型のシンカイヒバリガイ類はこれまでに報告例がない。西太平洋には，伊豆－小笠原弧やマリアナ，喜界島東方に硫黄酸化細菌のみをもつシンカイヒバリガイ類，初島沖および沖縄トラフには主にメタン酸化細菌のみを持つシンカイヒバリガイ類が，それぞれ地理学的に離れて生息している。そこで，シンカイヒバリガイ類と細菌の共生系の進化や環境への適応，生物地理学的な拡散を考察する上で，本海域における同属二枚貝類の発見は非常に重要であり，今後分子生物学的な手法による二重共生細菌の存在確認が急務である。また，シンカイヒバリガイと共存するシロウリガイに類似した二枚貝についても試料の採取を行い，同様の手法を用いてエネルギー源や共生細菌の系統関係を明らかにし，類似の地球科学的な背景を持つ伊豆－小笠原弧からの他の蛇紋岩海山には化学合成生物群集が何故認められないかという観点から，この特異な蛇紋岩海山化学合成生物の生態系の解明が待たれる。

謝辞

長谷川　澄船長を始め「かいれい」乗組員の皆様，および平田和好班長を始め「かいこう」運行チームの皆様には調査航海と潜航調査に当たり船上において多大なご協力を頂いた。また，硫黄同位体組成の分析は日下部　実教授のご協力により岡山大学地球内部研究センターにて測定させて頂いた。生物試料について海洋科学技術センター海洋生態・環境研究部の藤倉克則，藤原義弘両博士に多くのご意見を頂いた。ヒバリガイ試料の解剖は岩手大学人文社会学部の牧　陽之助教授にご協力頂いた。以上の方々にこの場を借りて厚く御礼申し上げます。

引用文献

1）Abrajano, T. A., Sturchio, N. C., Kennedy, B. M., Lyon, G. L., Muehlenbachs, K. and Bohlke, J.K. 1990. Geochemistry of reduced gas related to serpentinization of the Zambales ophiolite, Philippines. Appl. Geochem. 5: 625-630.

2）Berndt, M. E., Allen, D. E., W. E. and Seyfried, J. 1996. Reduction of CO_2 during serpentinization of olivine at

300˚C and 500 bar. Geology 24: 351-354.

3) Brooks, J. M., Kennicutt, M. C. II, Fisher, C. R., Macko, S. A., Cole, K., Childress, J. J., Bidigare, R. R. and Vetter, R. D. 1987. Deep-sea hydrocarbon seep communities: evidence for energy and nutritional carbon sources. Science 238: 1138-1142.

4) Cary, S. C., Fisher, C. R., Felbeck, H. and Vetter, R. D. 1989 Multiple trophic resources for a chemoautotrophic community at a cold water brine seep at the base of Florida Escarpment. Mar. Biol. 100:411-418.

5) Dubilier, N., Windoffer, R. and Giere, O. 1998. Ultrastructure and stable carbon isotope composition of the hydrothermal vent mussels *Bathymodiolus brevior* and *B.* sp. affinis *brevior* from the North Fiji Basin, western Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 165: 187-193.

6) Fisher, C. R. Childress, J. J., Arp, A. J., Brooks, J. M., Distel, D., Favuzzi, J. A., Felbeck, H., Hessler, R., Johnson, K. S., Kennicutt II, M. C., Macko, S. A., Newton, A., Powell, M. A., Somero, G. N. and Soto, T. 1988. Microhabitat variation in the hydrothermal vent mussel, Bathymodiolus thermophilus, at Rose Garden vent on the Galapagos Rift. Deep-Sea Res. 35: 1769-1791.

7) Fryer, P. and Mottl, M. J. 1997. "Shinkai 6500" investigations of a resurgent mud volcano on the southeastern Mariana forearc. JAMSTEC Deep Sea Research 13: 103-114.

8) Gustafson, R. G., Turner, R. D., Lutz, R. A. and Vrijenhoek, R. C. 1998. A new genus and five new species of mussels (bivalvia, Mytilidae) from deep-sea sulfide/hydrocarbon seeps in the Gulf of Mexico. Malacologia. 40: 63-112.

9) Kim, E. S., Sakai, H., Hashimoto, J., Yanagisawa, F. and Ohta, S. 1989 Sulfur isotopic ratios of hydrothermal vent-animals at Ogasawara Arc and Mid-Okinawa Trough-evidence for microbial origin of hydrogen sulfide at low-temperature submarine hydrothermal areas. Geochem. J. 23:195-208.

10) Martens C. S., Chanton J. P. and Paull C. K. 1991. Biogenic methane from abyssal brine seeps at the base of the Florida escarpment. Geology 19: 851-854.

11) Masuzawa, T., Handa, N., Kitagawa, H. and Kusakabe, M. 1992. Sulfate reduction using methane in sediments beneath a bathyal "cold seep" giant clam community off Hatsushima Island, Sagami Bay, Japan. Earth and Planetary Science Letters 119: 39-50.

12) Minagawa, M. and Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Futher evidence and the relation between δ^{15}N and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta 48: 1135-1140.

13) Nelson, D. C. and Fisher, C. R. 1995. Chemoautotrophic and methanotrophic endosymbiotic bacteria at deep-sea vents and seeps. In D. M. Karl (ed.). The Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents, pp. 125-167. CRC Press, Boca Raton New York.

14) Paull, C. K., Jull, J. T., Toolin, L. J. and Linick, T. S. 1985. Stable isotope evidence for chemosynthesis in an abyssal seep community. Nature 317: 709-711.

15) Pond, D. W., Bell, M. V., Dixon, D. R., Fallick, A. E., Segonzac, M. and Sargent, J. R. 1998 Stable-carbon-isotope composition of fatty acids in hydrothermal vent mussels containing methanotrophic and Thiotrophic bacteria endosymbionts. Appl. Environ. Microbiol. 64: 370-375.

16) Rees, C. E., Jenkins, W. J. and Monster, J. 1978. The sulphur isotopic composition of ocean water sulphate. Geochim. Cosmochim. Acta 42: 377-381.

17) Robinson, J. J. and Cavanaugh, C. M. 1995. Expression of form I and form II ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) in chemoautotrophic symbioses: implications for the interpretation of stable isotope ratios. Limnol. Oceanogr. 40: 1496-1502.

18) Robinson, J. J., Polz, M. F., Fiala-Médioni, A. and Cavanaugh, C. M. 1998. Physiological and immunological evidence for two distinct C_1-utilizing pathways in *Bathymodiolus puteoserpentis* (Bivalvia: Mytilidae), a dual endosymbiotic mussel from the Mid-Atlantic Ridge. Mar. Biol. 132: 625-633.

19) Sauer P. E., Eglinton, T. I., Hayes, J. M., Schimmelmann, A. and Session A. L. 2001. Compound-specific D/H ratios of lipid biomarkers from sediments as a proxy for environmental and climatic conditions. Geochim. Cosmochim. Acta 65: 213-222.

20) Trask, J. L. and Van Dover, C. L. 1999. Site-specific and ontogenetic variations in nutrition of mussel (*Bathymodiolus sp.*) from the Lucky Strike hydrothermal vent field, Mid-Atlantic Ridge. Limmno. Oceanogr. 44: 334-343.

21) Van Dover, C. L. and Fry, B. 1989. Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms. Mar. Biol. 102: 257-263.

22) Yamanaka T., Mizota C., Maki Y., Fujikura K. and Chiba H. 2000. Sulfur isotope composition of soft tissues of deep-sea mussels, *Bathymodiolus* spp., in Japanese waters. Benthos Res 55: 63-68.

23) Yamanaka T., Mizota C., Satake H., Kouzuma F., Gamo T., Tsunogai U., Miwa T. and Fujioka K. Stable isotope evidence for a putative endosymbiont-based lithotrophic *Bathymodiolus* sp. mussel community atop a serpentine seamount. Geomicrobiol. J. (in press).

（原稿受理：平成14年12月25日）