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*1
 James HUNT *1
 小島
 茂明*2
 藤原
 義弘*1
 玉木
 賢策*2

 牧
 陽之助*3
 Dhugal LINDSAY*1
 能木
 裕一*1
 小山
 純弘*1

 佐々木智之*2
 菅
 寿美*4
 小寺
 透*5
 奥谷
 喬司*6

日本海溝の陸側斜面域水深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^{*7} James HUNT^{*7} Shigeaki KOJIMA^{*8} Yoshihiro FUJIWARA^{*7} Kensaku TAMAKI^{*8} Yonosuke MAKI^{*9} Dhugal LINDSAY^{*7} Yuichi NOGI^{*7} Sumihiro KOYAMA^{*7} Tomoyuki SASAKI^{*8} Hisami SUGA^{*10} Toru KODERA^{*11} Takashi OKUTANI^{*12}

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

- * 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 Enviromental 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

^{* 2} 東京大学海洋研究所

1. はじめに

深海域において冷水涌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-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をするために,エネルギー分散型X線解析装置(OXFORD LINK ISIS 2001)による化学成分解析を行った。試料は,船上で-80 ℃ で保存した後,実験室内で3 mm 角にカットし60 ℃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 Calyptogena soyoae の鰓についても化学成分分析を行った。

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 m² 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3cm 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℃,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1cm,長さ8cmほどの棲管が2本観察できた。 さらに全長6cmから7cmほどのEurycopidaeに属する と思われる等脚類と全長8cmから9cm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 生物群集に良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 µ m。(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) (Fujikuira *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 = 0.5μ m. (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 vesicomyid, *Calyptogena soyoae* collected from a deep-sea chemosynthesis-based community in Sagami Bay, 1200 m deep. (C) Gills from the shortnecked, *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。

- 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。
- 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パクテリアの 形は桿菌状で,大きさも直径が0.18µmから0.5µm, 長さ0.5µmから2µm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。
- オ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), バルバ 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ボ超科腹足類,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 Storthyugura 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 現するベ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 の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,スエヒロキヌタレガイ科,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 & Sauthward 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 の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が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「かいれい」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

- 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. I 43: 1739-1762.
- Belyaev, G. M. (1966) Hadal bottom fauna of the world ocean. Izdatel1stvo" Nauka ", Moskva. 1972 translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations Jerusalem, pp. 199.
- Carney, R. S. (1994) Consideration of the oasis analogy for chemosynthetic communities at Gulf of Mexico hydrocarbon vents. Geo-Mar. Let. 14: 149-159.
- Cavanaugh, C. M. (1983) Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. Nature 302: 58-61.
- 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.
- 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.
- Fiala-Médioni, A. and M. Le Pennec (1988) Trophic structual adaptations in relation to the bacterial association of bivalve molluscs from hydrothermal vents and subduction zones. Symbiosis 4: 63-74.

- Fiala-Médioni, A. and H. Felbeck (1990) Autorophic 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.
- Fisher, C. R. (1990) Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine invertebrates. Aqua. Sci. 2: 399-436.
- 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 chemosynthesisbased 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 soyoae*, 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. Cochrane 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) Sefloor 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.

- 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.
- Ogawa , Y., K. Fujioka, K. Fujikura and Y. Iwabuchi (1996) En echelon patterns of *Calyptogena* 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 "nautile "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 *Calyptogena 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.
- Sibuet, M, S. K. Juniper and G. Pautot (1988) Coldseep benthic communities in the Japan subduction zones: Geological control of community development. J. Mar. Res. 46: 333-348.
- 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. Kuzlmin, 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)