熱水噴出域で観察される魚類: その生態と化学合成生物群集への捕食効果 Fish Fauna Observed at Hydrothermal Vents: Introduction to its Ecology and Effects of Predation on Hydrothermal Vent Communities

末次貴志子

東京大学海洋研究所, 〒164-8639 東京都中野区南台 1-15-1

Kishiko SUETSUGU

Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan

Abstract: Photographs and observations from submersibles have established the presence of deep-sea fish living around hydrothermal vents, but the difficulty in sampling these mobile fish from submersibles has restricted studies about their biology and ecology. About 25 families of deep-sea fish have been observed at hydrothermal vents around the world, with some species appearing to be found only at hydrothermal vents, and others commonly being observed in the deep-sea worldwide. However it is difficult to determine if there are many endemic species at hydrothermal vents. Studies on the food habits of some deep-sea fish species have found that some types of sessile invertebrate in hydrothermal vent communities are important components in their diets. This suggests that there are predator-prey interactions between these fish and the hydrothermal vent fauna, and recent studies have indicated that predation by large mobile predators, such as fish and crabs, can influence the structure of hydrothermal vent communities directly and indirectly. Further studies are needed to clarify the species composition and ecology of fish associated with hydrothermal vents and to examine their influence on sessile chemosynthetic communities.

Key Words: deep-sea fish, hydrothermal vents, predation.

はじめに

熱水噴出域や冷湧水域周辺の生物相の研究には無人探査機・潜水調査船が多用されてきた (Hessler *et al.* 1988; Tunnicliffe 1991; Hashimoto *et al.* 1995). その際に撮影された映像や写真, また目視観察より, これらの場所にはしばしば魚類が存在することが明らかになっている (Cohen & Haedrich 1983; Van Dover *et al.* 1996). 1977 年以来行われてきた太平洋の中央海嶺や西部太平洋の背弧海盆拡大軸を中心とした研究の結果, 熱水噴出域の生物群集については主に無脊椎動物で詳細な研究がなされてきた (Grassle 1985; Hessler *et al.* 1988; Tunnicliffe 1991; Hashimoto *et al.* 1995; Van Dover *et al.* 1996; Hashimoto *et al.* 1999, 2001; Ohta & Kim 2001; Tsurumi & Tunnicliffe 2001; Fujikura *et al.* 2002; Kojima 2002; Van Dover *et al.* 2002). これまで生物相の研究の対象となった種はいずれも成体が固着性の生活史を持つものや, 遊泳力が弱く移動範囲が限られるものであった。一方, 遊泳能力の高い魚類についての研究はごく限られたものしかない (Cohen & Haedrich 1983). この原因として, 潜水調査船を用いた採集が困難であること, 映像からの観察では種を明確に同定できない場合が多いことなど

が挙げられる。また, 遊泳能力の高い生物は移動能力があるため熱水噴出域や冷湧水域付近にとどまっておらず, したがってその地域に特異的な集団とみなしにくい点が熱水噴出域における魚類研究をさらに困難にしていると考えられる。

熱水噴出域は堆積物が少なく地形が複雑でかつ狭い地域であるため, 一般的大型底生生物採集測器であるトロール網を用いた標本採集は事実上不可能である (Cohen & Haedrich 1983). このため, 熱水噴出域における魚類相の解明は, 深海カメラを用いた写真や潜水調査船からの観察が主であり, 実際にトラップやスラップガン (吸引式採集器) などで個体を採集できたのはこの中の一部に限られている (Cohen & Haedrich 1983; Saldanha 1994; Marques & Porteiro 2000). このような観察方法は, 付着性の生物やある程度移動範囲が限られている生物に対しては有効かもしれないが, 魚類のように遊泳能力が高い生物に関しては密度の推定などの定量的な情報が得にくく, 個々の観察に基づいた記録になりがちである。この結果, 熱水噴出域における魚類相の解明は限られた不十分なデータに基づいて行われてきており, 魚類などが化学合成生物群集に与える影響を取り上げた研究が少ない原因となっていると考えられる (Cohen & Haedrich 1983; Micheli *et al.* 2002).

これまでの化学合成生物群集の研究は環境の特異性に注目が集まり, 環境が生物に与える影響を焦点とした議論が

なされてきた (Luther *et al.* 2001). しかし、生物群集の構築には生物間の相互作用、すなわち競争、捕食、加入などが重要な役割を果たしていることが指摘されている (Micheli *et al.* 2002). このような生物間の相互作用を理解する上で、深海底において高位の捕食者である深海性魚類は重要であり、それらが熱水噴出域の生物相に与える影響への考慮が熱水噴出域の生物群集の理解、ひいては深海生態系全体の正確な把握には必要不可欠であると考えられる。本稿ではこれまで熱水噴出域において観察されてきた主な魚類とその生態に対する知見を簡単にまとめる。また、熱水噴出域の生物相における生物間相互作用に注目した研究例を挙げ、その重要性について考察する。

熱水噴出域で観察された深海底生魚類

世界各地の熱水噴出域で見られた魚類の主な観察記録を Table 1 にまとめた。その結果、東部太平洋で種数が最も多かったのはゲンゲ科 *Zoarcidae* で 5 種であった。次がフサイタチウオ科 *Bathytidae* の 4 種 (不明種 2 種を含む) で、トカゲギス科 *Halosauridae*, ガンギエイ科 *Rajidae*, アシロ科 *Ophidiidae* がそれぞれ 2 種ずつ観察されている。1 種しか観察されなかった科はクサウオ科 *Liparidae*, セキトリーワシ科 *Alepocephalidae*, チゴダラ科 *Moridae*, ソコダラ科 *Macrouridae* であった。一方、西部太平洋、主に日本周辺で観察された魚類のうち、最も種数が多かったのはメクラウナギ科 *Myxinidae*, ホラアナゴ科 *Synphobranchidae* (不明種 1 種を含む), ゲンゲ科 (不明種 1 種を含む) の 2 種で、トカゲギス科, ウシノシタ科 *Cynoglossidae*, ウラナイカジカ科 *Psychrolutidae* はそれぞれ 1 種ずつしか観察されなかった。東部太平洋と同じく研究が活発に行われてきた大西洋中央海嶺では、種数が最も多かった科はソコダラ科, ホラアナゴ科の 4 種で、チゴダラ科, ギンザメ科 *Chimeridae* が 3 種で続いている。2 種が観察されたのは、ゲンゲ科, カラスザメ科 *Etmopteridae* であり、1 種のみが観察されたのは、セキトリーワシ科, トラザメ科 *Scyllorhinidae*, ソコギス科 *Notacanthidae*, フサイタチウオ科, フサカサゴ科 *Scorpaenidae*, フサアンコウ科 *Chaunacidae*, ヤセムツ科 *Epigonidae*, キンメダイ科 *Berycidae*, オオメマトウダイ科 *Oreosomatidae*, タラ科 *Gadidae*, ツノザメ科 *Squalidae* であった。これらの 3 地域に共通して見られた科はゲンゲ科のみであった。このように、以上の 3 海域では最も種数が多い科が異なり、共通した科が少ない。

熱水噴出孔近傍の生物群集における地域間での比較は、Tunnicliffe & Fowler (1996) により生物群集全体について行われている。その結果、生物群集は東部太平洋、西部太平洋、大西洋の 3 地域に大きく分かれ、この傾向は種レベル、属レベルで同じであった。このことは、地域間における歴史的なプレートの地理的位置やタイミングの違いが熱水噴出域の全生物群集構造に影響している可能性を示し

た。また、太平洋北東部内で見られる複数の熱水噴出域間の生物群集を比較した結果、生物群集間で見られた類似性と地域間の生息環境の違いとが一致した。しかし、この研究は各地における別々の観察に基づいており、各観察では観察時間や観察総面積の違い、観察方法が不均一であること、前述したように偶発性が高い観察に基づかざるをえないことなどの人為的な要因が観察された魚類相の差に反映されている可能性もある。また、海域により熱水噴出域の深度も様々であり、異なる海域の熱水噴出域を一概に比較することはできない。これらの要因の影響を考慮した上でも、熱水噴出域近傍で観察された魚類が東部太平洋、西部太平洋、大西洋で異なり、共通する科が少なかったことは、地域間の生息環境の違いが間接的あるいは直接的に魚類相の違いに関連している可能性が挙げられる。今後は、生息環境や深度など、様々な環境要因と魚類相の関係についての詳細な研究が必要となるだろう。また、人為的要因を軽減し、より正確な熱水噴出孔付近の生物相を比較するためには、遊泳能力の高い生物に関しても定量的な観察、採集が必要不可欠である。付着性生物、遊泳能力を持つ生物の両方に関して定量的な観測測器や方法の開発が重要になってくるだろう。

Cohen & Haedrich (1983) は、Galapagos Rift の熱水噴出域に見られた魚類相の解明を、深海カメラシステム、有人潜水調査船 *Alvin* からの目視による観察、実際の個体採集から行っている。観察・採集深度は主に 2500 m である。観察された種数は、熱水噴出孔近傍で深海カメラシステムを用いた調査では 9~10 種、熱水噴出孔で *Alvin* を用いた観察からは 9~11 種確認された。このうち共通していた種はガンギエイ科, ソコダラ科, クサウオ科, ゲンゲ科に属する 5 種であった。また、5 個体が実際に採集され、それらはゲンゲ科とソコダラ科が 2 個体ずつ、アシロ科が 1 個体であった。深海カメラシステム、*Alvin* から観察された魚類の行動から、観察された種のうちチゴダラ科のカナダダラ属を含む多くの種では明らかに熱水噴出孔を避けるような行動が見られた。一方、ソコダラ科の *Coryphaenoides anguliceps*, ヨロイダラ *C. armatus*, *C. bulbiceps* は熱水噴出域に観察された。また、フサイタチウオ科の *Diplacanthopoma* sp. は熱水噴出孔域にのみに特異的に見られた。Cohen & Haedrich (1983) の研究で観察された種の中には地理的に広い分布を示すものが多く、その固有性については明確にしていない。

数種の魚類については熱水噴出域に特異的に分布することがわかっている。Geistdoerfer (1994a) は大西洋中央海嶺からゲンゲ科の新種 *Pachycara thermophilum* を報告しており、熱水噴出孔付近にのみ生息すると報告している。また、マヌス海盆の熱水噴出孔からもゲンゲ科の新種 *Pyrolycus manusanus* が記載されている (Machida & Hashimoto 2002)。東部太平洋海嶺から採集されたゲンゲ科の *Thermarces andersoni* については乳酸脱水素酵素が温度、圧力から受ける

Table 1. List of fish observed at hydrothermal vents

Location	Family	Species	Reference
East Pacific	Zoarcidae	<i>Thermarces cerberus</i>	Rosenblatt & Cohen (1986)
		<i>Thermarces andersoni</i>	Rosenblatt & Cohen (1986)
		<i>Pachycara gymnum</i>	Tunnicliffe (1991)
	Northeast Pacific		
	Rose Garden	Bythitidae	Hessler <i>et al.</i> (1988)
	East Pacific Rise	Bythitidae	Shank <i>et al.</i> (1998)
		Liparidae	Geistdoerfer (1994b)
		Zoarcidae	Tunnicliffe (1991)
		<i>Thermarces cerberus</i>	de Buron <i>et al.</i> (2000)
		<i>Thermarces andersoni</i>	Cohen & Haedrich (1983)
	Galapagos Rift	Alepocephalidae	Tunnicliffe (1991)
		Bythitidae	Cohen <i>et al.</i> (1990)
		<i>Bythites hollisi</i>	Cohen & Haedrich (1983)
		<i>Diplacanthopoma</i> sp.	Cohen & Haedrich (1983)
		Halosauridae	Halosaur (pale)
			Halosaur (dark)
		Macrouridae	<i>Coryphaenoides anguliceps</i>
		Moridae	<i>Antimora (rostrata ?)</i>
		Ophidiidae	<i>Acanthonus armatus</i>
			<i>Spectrunculus grandis</i>
		Rajidae	Skate (broad snout)
			Skate (narrow snout)
		Zoarcidae	Zoarcid (large)
			Zoarcid (small)
West Pacific		Synphobranchidae	<i>Thermobiotus mytilogeiton</i>
		Halosauridae	<i>Aldrovandia affinis</i>
		Myxinidae	<i>Eptatretus okinoseanus</i>
		Synphobranchidae	Ohta & Kim (2001)
			Ohta & Kim (2001)
	Minami-Ensei Knoll	Cynoglossidae	<i>Symphurus cf. orientalis</i>
		Myxinidae	<i>Eptatretus okinoseanus</i>
			<i>Myxine garmani</i>
		Psychrolutidae	<i>Psychrolutes inermis</i>
		Zoarcidae	Hashimoto <i>et al.</i> (1995)
			Hashimoto <i>et al.</i> (1995)
			Hashimoto <i>et al.</i> (1995)
Atlantic	Manus Basin	Zoarcidae	<i>Pyrolycus manusanus</i>
	Lau Basin	Synphobranchidae	Machida & Hashimoto (2002)
	Mid-Atlantic Ridge	Macrouridae	<i>Thermobiotus mytilogeiton</i>
		Synphobranchidae	<i>Coryphaenoides armatus</i>
		Zoarcidae	Tunnicliffe (1991)
			<i>Haptenchelys texis</i>
			Parin (1995)
			<i>Pachycara thermophilum</i>
			Geistdoerfer (1994a)
			Aff. <i>Thermarces</i>
			Tunnicliffe (1991)
	Mid-Atlantic Ridge, Next to Menez-Gwen	Epigonidae	<i>Epigonus telescopus</i>
		Berycidae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Beryx splendens</i>
		Chaunacidae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Chaunax</i> sp.
		Moridae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Mora moro</i>
		Scorpaenidae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>
		Etmopteridae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Etmopterus pusillus</i>
	Menez-Gwen	Alepocephalidae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			Alepocephalidae gen. sp.
		Bythitidae	Marques & Almeida (2000)
			<i>Cataetys laticeps</i>
		Chimaeridae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Hydrolagus affinis</i>
			<i>Hydrolagus pallidus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Hydrolagus mirabilis</i>
			Saldanha (1994)
		Etmopteridae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Etmopterus princeps</i>
		Lotidae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Gaidropsarus</i> sp.
		Macrouridae	Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Caelorinchus cf. labiatus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Coryphaenoides armatus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Coryphaenoides macrocephalus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			Macrourinae gen. sp.
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Moridae	<i>Lepidion schmidtii ?</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Notacanthidae	<i>Polyacanthonotus cf. rissoanus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Oreosomatidae	<i>Neocyttus helgae</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Scyliorhinidae	<i>Apristurus maderensis</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Squalidae	<i>Centroscymnus coelolepis</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
		Synphobranchidae	<i>Ilyopsis blachei</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Simenchelys parasiticus</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)
			<i>Synphobranchus kaupii</i>
			Desbruyeres & Segonzac (1997)

影響について調べられている。その結果、熱水噴出孔付近に生息するこの種の酵素活性は、生息する環境の圧力下では温度による影響を受けにくいことが明らかとなっており、これは熱水噴出孔で生息するための適応ではないかと考えられている (Dahlhoff et al. 1990)。また、同様に東部太平洋の熱水噴出域で採集されたゲンゲ科の *Thermarces cerberus* では、一般の深海底に生息する魚類よりも高い代謝率が見られた。浅海の近縁種の代謝率と似ていることから、この種は栄養の豊富な熱水噴出域に生息するために高い代謝率を示すと考えられている (Hand & Somero 1983)。このように熱水噴出域には、その近傍のみに生息すると考えられる種と、広域的な分布を示す種の両方が見られる。このことは、熱水噴出域にも一般的な深海底にも共通して存在する移動能力の高い魚類がいる可能性を示している。

化学合成生物群集内の生物間相互作用

熱水噴出域で観察される魚類の採集は難しく、これまで採集された個体数は多くない。しかし、それらの胃内容物についての報告がいくつかある。大西洋中央海嶺で報告されたゲンゲ科の *P. thermophilum* は熱水噴出孔に生息する2種の十脚長尾類の *Rimicaris exoculata*, *Chorocaris chacei* を捕食していた (Geistdoerfer 1994a)。大西洋中央海嶺の Lucky Strike で採集されたギンザメ科の *Hydrolagus mirabilis* は十脚類や端脚類を捕食しており、熱水噴出域に特異的に生息する生物を捕食している証拠は得られなかったが、フサイタチウオ科の *Cataetys laticeps* の胃内容物には熱水噴出域に生息する *Bresiliidae* 科のエビ類が含まれていた。また、腸の中にもエビ類と軟体動物の殻、岩の破片が含まれていた (Saldanha 1994)。同じく大西洋中央海嶺で採集されたギンザメ科の *Hydrolagus affinis* の胃から、熱水噴出域に生息する二枚貝の1種 *Bathymodiolus thermophilus* の貝殻破片が見つかった (Marques & Porteiro 2000)。西部太平洋では、中部沖繩トラフから採集されたゲンゲ科の胃から十脚類の *Lebbeus washingtonianus* が見つかった (Hashimoto et al. 1995)。 *Lebbeus washingtonianus* の分布は熱水噴出域に限られてはいないが、熱水噴出域に多く見られる十脚類である。また、マヌス海盆で採集されたゲンゲ科の *Pyrolycus manusanus* の胃内容物に *Bresiliidae* 科のエビ類が含まれていたという報告がある (Machida & Hashimoto 2002)。東部太平洋の熱水噴出域で採集されたゲンゲ科の *Thermarces cerberus* の胃内容物からは、潜水調査船 Alvin が壊したと思われるハオリムシ *Riftia pachyptila* の栄養体部が観察されている (Rosenblatt & Cohen 1986)。以上の報告から、熱水噴出域で見られる魚類の中には、化学合成生物群集の構成種を捕食するものがあることが示された。魚類は移動能力が高いため、生産性が高い化学合成生物群集から生産性の低い一般的な深海へのエネルギー伝達

の一つの経路として重要であると考えられる。栄養段階を解析する方法としては、同位体を用いた研究が無脊椎動物や中層性生物において行われている (Burd et al. 2002; Van Dover 2002)。胃内容物の解析だけではなく、このような方法を用いることで熱水噴出孔に生息する生物間の捕食-被食関係や栄養段階を明確にできると考えられる。

熱水噴出孔付近の環境は独特で変化に富んでいるため、化学合成生物群集やそれを構成している生物の生態を研究するには環境要因が注目され、生物間相互作用はあまり注目されてこなかった (Luther et al. 2001)。しかし近年、East Pacific Rise (EPR) で熱水噴出域の化学合成生物群集に対する捕食の影響についての研究が行われた (Micheli et al. 2002)。捕食者が化学合成生物群集の構造や種の加入に及ぼす影響、熱水噴出域からの距離や環境勾配の変化に従った捕食の効果を明らかにすることを目的として、ケージを用いた捕食者除去実験が行われた。また、捕食者の選好性を調べるため、熱水噴出域に生息するハオリムシ *Riftia pachyptila*、シンカイヒバリガイ *Bathymodiolus thermophilus*、カサガイ科腹足類の *Lepetodrilus elevatus*、と一般の深海底に生息する二枚貝 *Megapitaria squaludae* を並べ、それらが捕食される様子を深海カメラで撮影し、採集できた捕食者に関しては胃内容物を解析した。捕食者除去実験の結果、最も熱水噴出孔に近い場所では、小型で移動能力のある腹足類や端脚類の生物量が増加したが、付着性生物の生物量は減少した。よって、環境が最も極端であるが生産量が最も高い熱水噴出孔付近では、捕食による生物間相互作用が直接的、間接的に群集構造に影響を与えていることが示唆された。一方、カメラを用いた観察や胃内容物の解析から、甲殻類と並んで普通に見られる捕食者であったゲンゲ科の *Thermarces cerberus* が、化学合成生物群集を形成していた小型のグレーザーである腹足類の *Cyathernia naticoides* やフネカサガイ科の *Lepetodrilus elevatus*, *L. pustulosus* を捕食していることが分かった。また、EPRの軸に沿って地理的に数 km 離れた3ヶ所の熱水噴出域でも同様の傾向が見られたことから、熱水噴出域の生物群集における捕食者の効果が一般的に存在することが示唆された。これらのことから、環境勾配などの非生物的要因だけでなく、捕食-被食関係に見られる生物間相互作用が熱水噴出域の付着性生物群集の形成に関係していることが考えられる。

熱水噴出域の研究では、バクテリアから付着性生物へのエネルギー伝達が注目されており、移動能力が高い捕食者が付着性生物に与える影響に注目した研究は少なかった (Tunnicliffe 1991)。しかし、この点に注目した Micheli et al. (2002) の研究は、熱水噴出域の生物群集が甲殻類や魚類に捕食されること、それにより生物群集構造が変化することを現場における操作実験で明らかにした。このことは、熱水噴出域の生物群集構造やその維持機構を考える上で魚類が大きな影響を与えている可能性を示唆している。また、

実験期間が5ヶ月、8ヶ月と短かったにもかかわらず群集に明瞭な変化が見られたことから、熱水噴出域の生物群集はダイナミックに変化している可能性が考えられる。

熱水噴出孔の環境は時間的に変動が大きく、生物群集もそれに沿って変化することが知られている (Hessler *et al.* 1988; Tsurumi & Tunnicliffe 2001)。このような変化は、捕食-被食関係のような生物間相互作用に影響を及ぼし、群集構造の形成機構を変化させる可能性があるだろう。また、熱水の温度や含まれる様々なイオン、その濃度などの熱水噴出域の物理的性質により生物群集が受ける影響も様々であろう。熱水噴出域付近の魚類研究は記述的なものが多く、生態や他生物との関わりに着目した研究は少ない。今後は、異なる性質を持つ熱水噴出域で、非生物的要因だけでなく捕食などの生物間相互作用にも注目した研究が必要となってくるだろう。また、時系列に沿って熱水噴出域の生物群集の生物間相互作用や環境要因との関わりを明らかにしていくことで、群集の形成機構の解明に対する理解が深まることが期待される。

謝 辞: 本稿を校閲して頂いた太田秀教授、小島茂明助教授、嶋永元裕助手、山口成能博士、並びに英語部分を校閲していただいた M. J. Miller 博士に厚く御礼申し上げます。また、本稿を執筆する機会を与えてくださった大越和加博士、藤倉克則博士に深く感謝致します。

引用文献

- Burd, B. J., R. E. Thomson and S. E. Calvert 2002. Isotopic composition of hydrothermal epiplume zooplankton: evidence of enhanced carbon recycling in the water column. *Deep-Sea Research I*, 49: 1877-1900.
- Cohen, D. M. and R. L. Haedrich 1983. The fish fauna of the Galapagos thermal vent region. *Deep-Sea Research*, 30: 371-379.
- Cohen, D. M., R. H. Rosenblatt and H. G. Moser 1990. Biology and description of a bythitid fish from deep-sea thermal vents in the tropical eastern Pacific. *Deep-Sea Research*, 37(2): 267-283.
- de Buron, I., J. L. Hundley and M. Segonzac 2000. Report of gravid female acanthocephalans in zoarcid fish from EPR 13°N and of a potential amphipod intermediate host for this parasitic worm. *InterRidge News*, 9(2): 14-15.
- Dahlhoff, E., S. Schneidemann and G. N. Somero 1990. Pressure-temperature interactions on M₄-lactate dehydrogenases from hydrothermal vent fishes: evidence for adaptation to elevated temperatures by the zoarcid *Thermarces andersoni*, but not by the bythitid, *Bythites hollisi*. *Biological Bulletin*, 179: 134-139.
- Desbruyeres, D. and M. Segonzac (eds.) 1997. *Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna*. IFREMER, 279 pp.
- Fujikura, K., J. Hashimoto and T. Okutani 2002. Estimated population densities of megafauna in two chemosynthesis-based communities: a cold seep in Sagami Bay and a hydrothermal vent in Okinawa Trough. *Benthos Research*, 57(1): 21-30.
- Kojima, S. 2002. Deep-sea chemosynthesis-based communities in the northwestern Pacific. *Journal of Oceanography*, 58(2): 343-363.
- Geistdoerfer, P. 1994a. *Pachycara thermophilum*, une nouvelle espèce de poisson Zoarcidae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-Atlantique. *Cybius*, 18(2): 109-115.
- Geistdoerfer, P. 1994b. *Careproctus hyaleius*, nouvelle espèce de poisson Cyclopteridae (Liparinae) de l'écosystème hydrothermal de la dorsale de l'Océan Pacifique oriental (13°N). *Cybius*, 18(3): 325-333.
- Grassle, J. F. 1985. Hydrothermal vent animals: distribution and biology. *Science*, 229: 713-717.
- Hand, S. C. and G. N. Somero 1983. Energy metabolism pathways of hydrothermal vent animals: adaptations to a food-rich and sulfide-rich deep-sea environment. *Biological Bulletin*, 165: 167-181.
- Hashimoto, J., S. Ohta, A. Fiala-Medioni, J.-M. Auzende, S. Kojima, M. Segonzac, Y. Fujiwara, J. C. Hunt, K. Gera, T. Miura, T. Kikuchi, T. Yamaguchi, T. Toda, H. Chiba, S. Tsuchida, J. Ishibashi, K. Henry, M. Zbinden, A. Pruski, A. Inoue, H. Kobayashi, J.-L. Birrien, J. Naka, T. Yamanaka, C. Laporte, K. Nishimura, C. Yeats, S. Malagun, P. Kia, M. Oyaizu and T. Katayama 1999. Hydrothermal vent communities in the Manus Basin, Papua New Guinea: results of the BIOACCESS cruises '96 and '98. *Inter Ridge News*, 8(2): 12-18.
- Hashimoto, J., S. Ohta, T. Gamo, H. Chiba, T. Yamaguchi, S. Tsuchida, T. Okudaira, H. Watabe, T. Yamanaka and M. Kitazawa 2001. First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered. *Zoological Science*, 18(5): 717-721.
- Hashimoto, J., S. Ohta, K. Fujikura and T. Miura 1995. Microdistribution pattern and biogeography of the hydrothermal vent communities of the Minami-Ensu Knoll in the Mid-Okinawa Trough, Western Pacific. *Deep-Sea Research I*, 42(4): 577-598.
- Hessler, R. R., W. M. Smithey, M. A. Boudrias, C. H. Keller, R. A. Lutz and J. J. Childress 1988. Temporal change in megafauna at the Rose Garden hydrothermal vent (Galapagos Rift; eastern tropical Pacific). *Deep-Sea Research*, 35: 1681-1709.
- Luther III, G. W., T. F. Rozen, M. Tallefert, D. B. Nuzzlo, C. Di Meo, T. M. Shank, R. A. Lutz and S. C. Cary 2001. Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology. *Nature*, 410: 813-816.
- Machida, Y. and J. Hashimoto 2002. *Pyrolycus manusanus*, a new genus and species of deep-sea eelpout from a hydrothermal vent field in the Manus Basin, Papua New Guinea (Zoarcidae, Lycodinae). *Ichthyological Research*, 49: 1-6.
- Marques, A. and A. J. Almeida 2000. Fishes from the Lucky Strike hydrothermal vent field and the surrounding deep-sea environment: Crista 3 Cruise results. *Inter Ridge News*, 9(2): 16-17.
- Marques, A. and F. Porteiro 2000. Hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus* sp. (Mollusca: Mytilidae): Diet item of *Hydrolagus affinis* (Pisces: Chimaeridae). *Copeia*, 2000(3): 806-807.
- Meunier, F. J. and P. Geistdoerfer 1991. Anatomie de la ceinture pectorale de *Thermobiotus mytilogeiton* (Synphobranchidae), Anguilliforme des sources hydrothermales du Pacifique occidental. *Cybius*, 15(1): 83-87.
- Micheli, F., C. H. Peterson, L. S. Mullineaux, C. R. Fisher, S. W. Mills, G. Sancho, G. A. Johnson and H. S. Leihan 2002. Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents. *Ecological Monographs*, 72(3): 365-382.
- Ohta, S. and D. Kim 2001. Submersible observations of the hydrothermal vent communities on the Iheya Ridge, Mid Okinawa Trough, Japan. *Journal of Oceanography*, 57(6): 663-677.
- Parin, N. V. 1995. Deep-sea fishes, *Haptenchelys texis* (Synphobranchidae) and *Pachycara thermophilum* (Zoarcidae) from the Broken Spur hydrothermal vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Journal of Ichthyology*, 35(9): 328-332.
- Rosenblatt, R. H. and D. M. Cohen 1986. Fishes living in deep-sea

- thermal vents in the tropical eastern Pacific, with descriptions of a new genus and two new species of eelpouts (Zoarcidae). *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21(4): 71-79.
- Saldanha, L. 1994. Fishes observed and collected during the Alvin dives at the Lucky Strike thermal vent site (Mid-Atlantic Ridge-1993). *Cybius*, 18(4): 460-462.
- Shank, T. M., D. J. Fornari, K. L. Von Damm, M. D. Lilley, R. M. Haymon and R. A. Lutz 1998. Temporal and spatial patterns of biological community developed at nascent deep-sea hydrothermal vents (9° 50' N, East Pacific Rise). *Deep-Sea Research II*, 45: 465-515.
- Tsurumi, M. and V. Tunnicliffe 2001. Characteristics of a hydrothermal vent assemblage on a volcanically active segment of Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58: 530-542.
- Tunnicliffe, V. 1991. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 29: 319-407.
- Tunnicliffe, V. and M. R. Fowler 1996. Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. *Nature*, 379: 531-533.
- Van Dover, C. L., C. R. German, K. G. Speer, L. M. Parson and R. C. Vrijenhoek 2002. Evolution and biogeography of deep-sea and seep invertebrates. *Science*, 295: 1253-1257.
- Van Dover, C. L., D. Desbruyeres, M. Segonzac, T. Comtet, L. Saldanha, A. Fiala-Medioni and C. Langmuir 1996. Biology of the Lucky Strike hydrothermal field. *Deep-Sea Research I*, 43(9): 1509-1529.