

— 総 説 —

深海の化学合成生態系動物群集の幼生分散過程*

矢萩 拓也^{1,2**}・CHEN Chong^{1,3}・川口 慎介^{1**}

要 旨

深海熱水噴出域を代表とする海底下流体湧出場には、深海底環境では「ありえない」規模の高密度で生息する動物群集がある。化学合成微生物を一次生産者とするこの動物群集が「深海底に飛び石状に分布する生息域間をどのように移動しているのか」という問いは、その発見以来 40 年にわたって研究者を魅了し続けてきた。最も一般的な学説は、底生動物が初期発生段階 (卵・幼生期) に浮遊して移動する「幼生分散説」である。本説は、ある底生個体群から海洋環境へと移出した幼生が、ときに 100 km 以上におよぶ長距離を移動し、他の流体湧出場に移入するという分散過程を仮定している。しかし、幼生分散過程が包含する諸要因を定量的に評価した上で、同過程の成否を検証した例はない。そこで本稿では、熱水域固有動物の幼生分散過程を「移出」「移動」「移入」の各段階に分解し、幼生分散に関連する諸要因について生物学および海水動態の観点からレビューする。また、定量的な観測やシミュレーションモデルに基づく指標数値を用いて、沖縄海域における幼生分散過程の成否を試算した例を紹介する。まとめに、幼生分散研究における難点や調査・技術的制約を挙げ、現状を打破する実験手法や発展の見込み、海洋観測を基盤とする 10 年規模の将来展望を示す。

キーワード：熱水噴出域、生物分散、浮遊幼生、海水動態、海洋観測

1. 深海化学合成生態系に生息する動物群の分布と生物地理

深海底には信じがたい高密度で生息する動物群集がある。海底からの温水湧出を起点とする深海化学合成生態系を構成するこの動物群集は、1977 年に初めて、ガラパゴス沖で発見された (Corliss, 1979)。以来 40 年の調査により、これまでに地球上で 600 以上の熱水活動域および動物群集 (以下、熱水動物群集) が発見されており、現在の地球上には 2,000 カ所程度が存在すると推定されている (Beaulieu *et al.*, 2015a) (Fig. 1A)。熱水動物群集

* 2019 年 6 月 25 日受領 2019 年 12 月 4 日受理
著作権：日本海洋学会, 2019 年

1 海洋研究開発機構 超先鋭研究開発部門
〒237-0061 神奈川県横須賀市夏島町 2-15
2 東京大学 大気海洋研究所 海洋生態系動態部門 底生生物分野
〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5
3 クイーンズ大学ベルファスト マリンステーション BT22 1PF
北アイルランド

** 連絡著者：矢萩拓也 (yahagi@aori.u-tokyo.ac.jp)
川口慎介 (kawagucci@jamstec.go.jp)

は、地球表面の半分を覆う深海底(約 250,000,000 km²)に連なるプレート境界に沿って飛び石状に分布している。各々の熱水域は相互に 10 km 以上の距離を隔てて存在する (e.g. Baker *et al.*, 2016) (Fig. 1B) 一方、個々の熱水域(動物群集)の面積は一般に 100 m × 100 m 程度である (e.g. Van Dover *et al.*, 2018; Fig. 1C, 1D)。

熱水動物群集は、深海ならびに熱水活動に伴う特異な環境——暗黒、高圧、高温、高い重金属濃度、熱水海水混合による急峻な環境勾配——に適応して生育している (Van Dover, 2000)。これまでに熱水動物群集で確認された約 700 種のうち、70%以上が熱水域固有種——これまでに熱水域でしか見つかっておらずその特殊な環境でしか成長・繁殖できないと思われる種——であることがわかっている (Wolff, 2005; Chapman *et al.*, 2019)。

各群集の構成生物組成を群集間で比較すると、「科」レベルの分類では大洋を跨いで全球に分布が見られるが、さらに細かな「属」レベルの分類では特定の地理区分内に生息範囲が限定されていることがわかる (Tunnicliffe *et al.*, 1996)。たとえば、大西洋と西太平洋との群集でそれぞれ主要な構成要素であるツノナシオハラエビ属 *Rimicaris*、アルビンガイ属 *Alviniconcha*、あるいはヨモツヘグイニナ属 *Ifremeria* は、東太平洋の群集からは報告例がない (Van Dover, 2000)。より極端な例では、インド洋域の熱水動物群集を特徴づけるスケーリーフット *Chrysomallon squamiferum* は、300 カ所以上が調査されている太平洋や大西洋では属レベルでさえまったく発見されていない (Chen *et al.*, 2015c)。こうした熱水動物群集の地域性は、全球を 11 の生物地理区分に分類することで説明されている (Rogers *et al.*, 2012)。現存する熱水動物群集の種組成およびその生物地理区分は、分子系統解析や化石記録解読により、白亜紀以降に成立したものと推定されている (Little and Vrijenhoek, 2003)。数千万年にわたって深海中で繰り返された各動物種の進化、生物種間の競合、あるいは熱水群集間を往来する生物分散などの生物過程の帰結として、現在の海洋底に見られる熱水動物群集の生物多様性があり、生物地理区分がある。

本稿の主題は、生物分散過程である。生物学に詳しくない者が生物分散過程を理解するには『アフリカで生まれたホモサピエンス種が次第に世界各地へと“分散”を

重ねることによって今では地球上の至るところに生息するに至った』という例がわかりやすいだろう (Timmermann and Friedrich, 2016)。熱水動物群集を構成するそれぞれの動物種は、ホモサピエンス種と同様に、分散が容易である範囲内では群集間でも遺伝的に見分けの付かない個体群が形成される (Beedessee *et al.*, 2013; Nakamura *et al.*, 2014; Yahagi *et al.*, 2019)。あるいは、地形的・地理的な障壁などによって分散が困難であると、個体群の分布範囲が限られ、他の個体群との交流が途絶えるため相互に遺伝的分化が進んでいく (Plouviez *et al.*, 2009; Vrijenhoek, 2010; Chen *et al.*, 2015a)。

熱水動物群集の動物種の生物分散は、幼生分散だと考えられている (Gage and Tyler, 1991; Van Dover, 2000; Adams *et al.*, 2012)。幼生分散とは、卵や幼生といった体サイズの小さな初期発生段階において分散する様式を指す。一般に、幼生分散は、成体と子孫や兄弟間における競争の減少、近親交配による負の効果の回避、底生の捕食者からの逃避、新たな生息地への移住、時空間的な広がりによって大量死のリスクを軽減するなどの役割を果たすと考えられている (Young *et al.*, 2018)。幼生分散過程が、熱水動物群集にとって唯一の生物分散様式であると考えられているのには、2つの大きな理由がある。第一に、熱水動物群集の構成種のほとんどが底生の無脊椎動物であり、魚類のように中性浮力を持たず、成体が遊泳して分散するには多大なエネルギーを要することがあげられる。事実、たとえば底生甲殻類等の成体は負の浮力を持ち、海底面で数十メートル程度の距離ならば歩行あるいは遊泳できるが、数十キロメートルにおよぶ長距離移動は困難である (e.g. Nakajima *et al.*, 2015)。ハオリムシ類やフジツボ類にいたっては、着底変態後は海底に付着して移動することなく生涯を終える。近年、ナマコ類の一部に成体においても能動的に浮力を獲得することで長距離移動を可能にする様子が観察されているもの (Hamel *et al.*, 2019)、熱水群集の動物種では同様の行動は確認されていない。第二に、熱水動物群集の主要な動物が、そのエネルギー源を化学合成微生物に依存していることがあげられる。極端な例では、ハオリムシ類は変態の途上で共生菌を体内に獲得すると同時に消化器官が完全に消失する (Nussbaumer *et al.*, 2006)。個々の群集間には広大な海洋底が広がっており (Fig. 1A-1B)、

そこでは化学合成微生物生態系に匹敵する十分なエネルギー物質フラックスはなく、熱水動物は生存さえも困難である。熱水噴出口の縁辺域や熱水の供給が絶えた場におびただしい数の遺骸がしばしば観察されること (e.g. Lartaud *et al.*, 2011) は、熱水の連続的な供給 (およびこれを利用する化学合成微生物の一次生産) なしには熱水動物が生存できないことを端的に指し示している。

ここで本稿の狙いについて整理する。現在の熱水動物群集の生物分散が幼生分散過程によるとする議論一本稿ではこれを幼生分散説と呼ぶ一は、底生生物の観察結果から帰納的に創出された学説である。つまり、現在の熱水動物群集を対象に、系統地理学的手法や集団遺伝学的手法などによって観察した事実に対し、これを説明するためには幼生分散過程が必要である、とする立場である。熱水動物群集研究者のほとんどはこの立場を取っている。この立場からは多数の優れた総説が出版されている (Vrijenhoek, 2010; Adams *et al.*, 2012; Mullineaux, 2014) ほか、最近も Mullineaux *et al.* (2018) によってメタ群集理論に基づく解釈が提示されるなど、議論は年々成熟しており、幼生分散説は極めて堅牢な学説となっているように思われる。にもかかわらず、逆向きの立場、すなわち熱水動物群集の幼生分散における素過程の定量的知見を観測事実とし、熱水動物群集の地理的分布を演繹的に説明しようとする議論は、いまだ不十分なままである。より簡単に言えば、「ある熱水域から出発した浮遊幼生は別の熱水域に到達し定着しうるのか」という問いに回答できていない、ということである。この意味で、幼生分散説はいまだ画竜点睛を欠く。

本稿の執筆動機は、幼生分散過程を構成する諸要因から演繹的に熱水活動域間での幼生分散の成否を検証することにある。しかしながら、先に結論を述べると、幼生分散過程に関する研究は 2000 年代に米国ウッズホール海洋研究所の研究者らが実施した LADDER プロジェクト (<https://www.whoiedu/page.do?pid=19375>) 以外は散発的なものに限られており、現時点で成否を検証できるだけの十分な知見はない。そこで本稿は、第二章で幼生分散過程全体を適切に分解することで内包される諸要因を整理した上で、第三章で諸要因についての既往知見から特に定量的情報を集約する。さらに第四章で技術的な制約を踏まえた今後取り組むべき課題を提案する。

幼生分散過程の詳細に移る前に、ここで化学合成生態系について補足しておく。海水が光合成に由来する酸素や硫酸を豊富に含む一方で、海底下から湧出する流体は還元的な物質 (H_2 , CH_4 , H_2S など) を豊富に含む。流体の湧出場では、両者の混合により形成される酸化還元非平衡を利用してエネルギーを獲得し無機炭素から有機物を合成する化学合成代謝が微生物によって行われる。この化学合成微生物を摂食する動物の群集が構築され (Felbeck, 1981; Van Dover, 2000), これを「化学合成生態系」と呼ぶ。化学合成生態系は、海底下流体の湧出場において普遍的に構築されうるもので、プレート境界域の熱水活動域にとどまらず、ホットスポット型の熱水域 (Malahoff *et al.*, 1982; Horibe *et al.*, 1983), プレート沈み込みに伴う冷湧水・炭化水素湧出域 (Levin, 2005), あるいは蛇紋岩化湧水域 (Fryer, 1996; Kelley *et al.*, 2001; Ohara *et al.*, 2012) などにも存在している。さらには鯨遺骸や沈木などの巨大有機物沈着域でも化学合成動物群集が確認されている (Smith and Baco, 2003)。これら非プレート境界・非熱水活動に依存する化学合成動物群集でも、熱水動物群集を構成する一部の動物種が確認されており、幼生分散において重要な役割を担うと考えられる。一方で、熱水域に生息する動物の多くは熱水域固有種であることが知られているため (Wolff, 2005; Chapman *et al.*, 2019), 本稿では話を簡単にするために熱水動物群集を化学合成動物群集と同一視し、熱水動物群集に焦点をあてて論を進める。また、熱水動物群集の動物種は体長によりメガベントス ($> 1\text{ mm}$) あるいはマイオベントス ($< 1\text{ mm}$) に区分されるが (e.g. Gollner *et al.*, 2015), 本稿では主にメガベントスについて論じる。また以下で単に幼生という場合は、幼生に加え卵を含むこととする。

2. 幼生分散過程の概観

熱水動物群集の分布および幼生分散過程について、沖繩トラフを例にとって概観する。沖繩トラフは、約 200 万年前にはじまる海底拡大によって形成された海盆である。現在は北東方向に 500 km 程度の長さをもつ。沖繩トラフの最大水深は 2,300 m で、水深 1,000 m 以深の領域が広がっているが、海峡部において水深が 1,000 m を

超えるのは慶良間ギャップしかない (Fig. 1B)。近年、熱水性金属鉱床への関心から、沖縄トラフ内の特徴的な地形の高まり (Fig. 1C) を対象に網羅的な熱水活動域の探査が実施されたことで、これまでに15カ所を超える熱水活動域・化学合成群集が発見されている (Ishibashi *et al.*, 2014; Nakamura *et al.*, 2015; Miyazaki *et al.*, 2017)。個別の熱水域における動物群集の分布範囲は100 m 四方程度である (Fig. 1D)。群集間は一般に数十キロメートル離れている (Fig. 1B)。沖縄トラフ内の熱水動物群集の種組成は群集間で相互に類似しており、沖縄トラフ内では分散が十分に繰り返されていることが集団遺伝学的に示されている (Watanabe and Kojima, 2015)。また、たとえば、ハオリムシ類、オハラエビ類、ネッスイハナカゴ類、シンカイフネアマガイ類など特定の種に限れば、沖縄トラフの他に伊豆・小笠原域の熱水域でも生息が確認されており、1,000 km を隔てた両者の間 (Fig. 1A) でも、集団遺伝構造に基づき、過去、または現在も分散が成立していることが示されている (Watanabe *et al.*, 2005; 藤倉ら, 2008; Yahagi *et al.*, 2015, 2017)。

本稿では、幼生分散過程において複雑に絡まる諸要因について、漏れなくかつ可能な限り重複なく評価するため、Ims and Yoccoz (1997) による生物分散理解に基づき「移出」「移動」「移入」の三段階に分割して取り扱う。以下では幼生分散過程の各段階について特徴をまとめる。

移出段階は、出発点熱水域の底生個体群から放出された幼生が熱水活動の影響のない一般的な深海環境に到達するまでの過程とする。移出段階の対象となる空間スケールは直径1 km 程度である (Fig. 1C)。移出段階の定量的評価指標として、単位時間あたりに一般深海環境まで到達する幼生の個体数である「幼生フラックス (indiv/year)」があげられる。幼生フラックスの上限値は「底生個体群の雌成体個体数」に「雌成体1個体あたりの年間放卵数」を乗じることで求められる。実際には、放出された幼生のうち、いくらかは移動フェーズに到達することなく死亡し、またいくらかは同熱水域内に着底するセルフリクルーティングとなる。移出段階の幼生の数密度分布や海水流動を把握できれば、実際の幼生フラックスの推定が可能となる。

移動段階は、浮遊幼生が出発点熱水域近傍から目標熱

水域近傍に到達するまでの水塊中の幼生粒子流動過程である。移動段階の対象となる空間スケールは直径1,000 km 程度である (Fig. 1B)。移動段階の評価指標は、出発点近傍から目標点近傍への到達確率となる。具体的には、まず浮遊幼生の期間 (Planktonic larval duration: PLD) によって時間が制約される。PLD は生物種によって異なり、また同一種であっても外部刺激によって成体への変態が促されるなど一定ではないが、長いものでおよそ一年間程度である [次章で詳述]。浮遊幼生が動きうる範囲は、海水流動による受動的な粒子輸送を基礎としながら、浮遊幼生自身の運動 (特に鉛直方向) も加味する必要がある (Beaulieu *et al.*, 2013; McVeigh *et al.*, 2017; Yahagi *et al.*, 2017)。浮遊幼生の移動経路は大別して、海底に沿って海底境界層を移動する、移出以降はほぼ水平に深層流に乗って移動する、上昇して海洋表層の海流に乗り水平移動した後ふたたび深海まで下降する、の三種が想定されている (Adams *et al.*, 2012; Mullineaux, 2014; Yahagi *et al.*, 2017)。海底との接触、表層や噴出口近傍の高水温が幼生の成長・変態を促し PLD を短くする刺激となりうるなど、いずれの移動経路においても海水流動と生理生態とが複雑に絡んでいる (e.g. Pradillon *et al.*, 2001)。

移入段階は、目標熱水域近傍に到達した浮遊幼生が、海底に新たな個体群を成立させるまでの過程である。移入段階の対象となる空間スケールは、移出段階と同様、直径1 km 程度である (Fig. 1C-1D)。移入の評価指標は、近傍水塊に到達した幼生個体数に対する次世代成体定着の確率となる。新たな個体群が成立する過程では、浮遊幼生が着底する確率、幼生が着底・変態の後、成熟する確率、繁殖能力を持つ雌雄の個体が遭遇する確率、移入個体が産んだ次世代が同地内で定着する確率などの要因が関与する。

3. 幼生分散過程に関する既往研究

3.1 移出

3.1.1 親の群集構造・規模および産卵・放卵

本節では、熱水活動域に形成される底生生物 (成体) の群集構造および繁殖生態に関する研究例をまとめる。

熱水動物群集は、高い密度と固有性によって特徴づけられる (Van Dover, 2000) (Fig. 2A)。生物密度は、バイオマスで 10-30 kg/m² に達することがあり、この値は周辺の海底と比べて 3-4 桁ほど高く (Tarasov *et al.*, 2005; Demina and Galkin, 2016)、森林にも匹敵する (Lieth and Whittaker, 1975)。化学合成群集では特に、腹足類 (巻貝)・二枚貝類を主とする軟体動物、十脚類・フジツボ類などの節足動物、ハオリムシ類やゴカイ類などの環形動物が優占する (Desbruyères *et al.*, 2006)。Wolf (2005) は、これまで熱水噴出域で報告されている 712 種の底生生物のうち 508 種が固有であり、軟体動物・節足動物・環形動物がそれぞれ 36.1%・34.3%・18.1% を占めると算出している。

個々の熱水活動域では、噴出口近傍から縁辺部にかけて、水温や化学組成、底質などの環境勾配が生じており、各動物種における帯状分布がみてとれる (Shank *et al.*, 1988; Cuvelier *et al.*, 2009; Podowski *et al.*, 2009; Tokeshi, 2011; Marsh *et al.*, 2012; Gollner *et al.*, 2015)。40°C を超えるような熱水噴出堆積物表面にエラゴカイ類やウロコムシ類が密集する一方、5-30°C ほどの堆積物や岩石の表面にはハオリムシ類やオハラエビ類が、4°C 前後の堆積物・岩石・泥環境にはシンカイヒバリガイ類やシロウリガイ類が群集を形成する (Demina and Galkin, 2016) (Fig. 2B)。種間における異なる微細分布のほか、種内でも体サイズや雌雄差に関連する微細分布が報告されている。例えば、南極海の熱水噴出域に固有な甲殻類の一種 *Kiwa tyleri* は、多くの個体が噴出口近傍に生息する一方で、抱卵雌は熱水域縁辺部に集まっている。このような抱卵雌に特有の空間分布は、オハラエビ類やユノハナガニ類、端脚類などその他の熱水性甲殻類でも報告されている (Perovich *et al.*, 2003; Shearer and Van Dover, 2007; Hilário *et al.*, 2009; Nye *et al.*, 2013)。これは成熟雌が、化学組成や水温の激しい変動による胚発生への影響を避けるべく、縁辺部に移動するためと考えられている (Marsh *et al.*, 2015)。

熱水活動域固有動物の繁殖生態研究の多くは、成熟個体の卵母細胞や抱卵個体、卵そのものを観察している。これによって、産卵生態、胚発生様式の評価、あるいは繁殖時期の推定を行っている。例えば、熱水噴出口近傍で 50-1,200 indiv/m² ほどの密度を示す環形動物エラゴカ

イ類 (*Alvinella pompejana*, *A. caudata*, *Paralvinella glasslei*, *P. pandorae irlandei*; Chevaldonné and Jollivet, 1993) では、成体一頭あたり、約 4,000 個 (*Paralvinella glasslei*; Zal *et al.*, 1995) から 230,000 個 (*Alvinella pompejana* および *A. caudata*; Chevaldonné *et al.*, 1997) の卵母細胞が記録されている。一方で、1 年または一生を通じた産卵数は、個体寿命や抱卵頻度、配偶子形成周期といった情報が不足しており、どの深海性環形動物でも推定されていない。ただし、浅海性や非熱水の深海性環形動物と比べ、産卵数は非常に多いとされている (Young, 2003)。

熱水性甲殻類ゴエモンコシエリエビも 100 indiv/m² を超える数密度の個体群を形成する (Thornton *et al.*, 2016) (Fig. 2C)。本種の成熟雌について 2-236 個の抱卵が記録され、陸上水槽実験下において直径 2 mm の卵から幼生が孵化する様子なども観察されているが、抱卵頻度や生涯産卵数については不明である (Tsuchida *et al.*, 2003; Miyake *et al.*, 2010; Fig. 2D-E)。大西洋中央海嶺の熱水活動域に生息するオハラエビ類の一部では、卵母細胞の発達時期に規則性が見られず、周年繁殖性と考えられている (Ramirez-Llodra *et al.*, 2000)。オハラエビ類のうち、*Mirocaris fortunata* について成体 1 頭あたり 25-503 個の抱卵 (平均卵長径 0.79 mm)、*Rimicaris exoculata* と *Rimicaris chacei* について同 988 個 (0.6 mm) あるいは 2,510 個 (0.7 mm) の抱卵が記録されている (Ramirez-Llodra *et al.*, 2000)。また、東太平洋海膨の熱水噴出域に生息するユノハナガニ類 *B. laubieri* と *B. vrijenhoeki* も、卵母細胞の観察によって周年繁殖性と推察されている (Hilário *et al.*, 2009)。

季節繁殖を示す種の報告例もある。Copley and Young (2006) は、メキシコ湾湧水域 (水深 650 m) のオハラエビ類の一種 *Alvinocaris stactophila* について、1997 年 8 月、2002 年 3 月、2003 年 2 月および 11 月、2004 年 7 月に採集された雌個体における卵母細胞のサイズ-頻度分布を比較した。その結果、本種の雌は秋から春先にかけて抱卵することが明らかとなった。海洋表層における基礎生産の最盛期は、プランクトン栄養幼生にとって良い摂餌環境であるため、この時期に合わせて孵化していると考えられている (Copley and Young, 2006)。同様に、東太平洋海膨の熱水噴出域に生息するユノハナガニ類の一

種 *Bythograea thermydron* も卵母細胞の発達段階に季節性が見られ、幼生の摂餌環境との関連が示唆されている

(Dittel *et al.*, 2008)。

放卵放精によって繁殖する二枚貝類では、ケーブル附

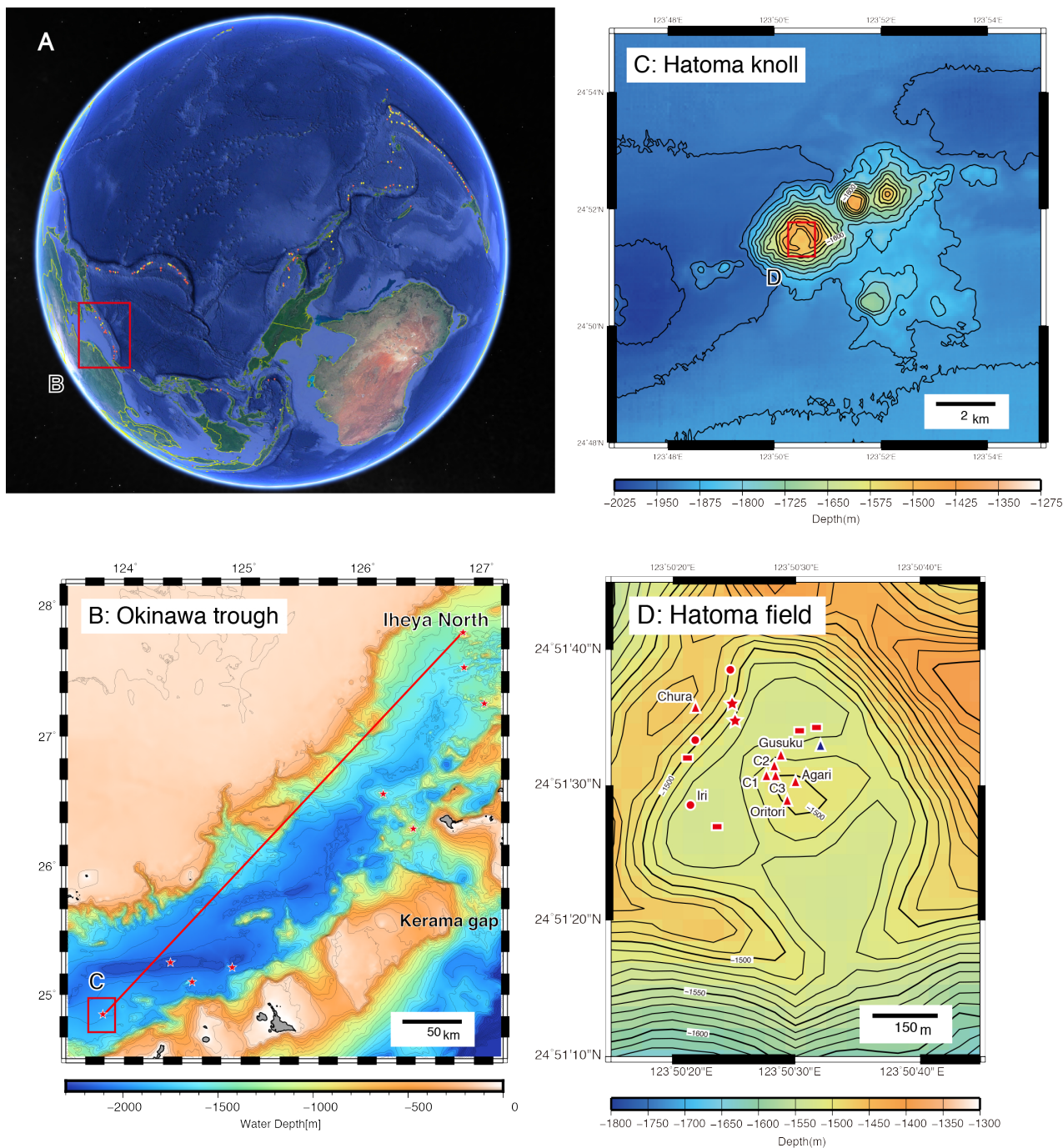


Fig. 1. Relevant scales for the larval dispersal process in hydrothermal vents. The Hatoma Knoll field (Okinawa Trough) is illustrated as an example. A: Global to regional (Okinawa Trough); B: Regional to geological features (Hatoma Knoll); C: Geological features to vent field; D: Vent field to individual chimneys and colonies.

設型ビデオカメラによる現場観察によって放卵イベントが記録されている。Fujikura *et al.* (2007) は、相模湾湧水域で同所的に生息するシロウリガイ・シマイシロウリガイ群集を周年撮影し、周年繁殖の群集全体（群集総面

積 2,146.5 m²）での年間総放卵数は、 5.8×10^8 indiv/y と見積っている。

腹足類では、熱水噴出堆積物や岩石表面に付着する卵囊の形態や卵数の観察によっても繁殖生態が推定されて

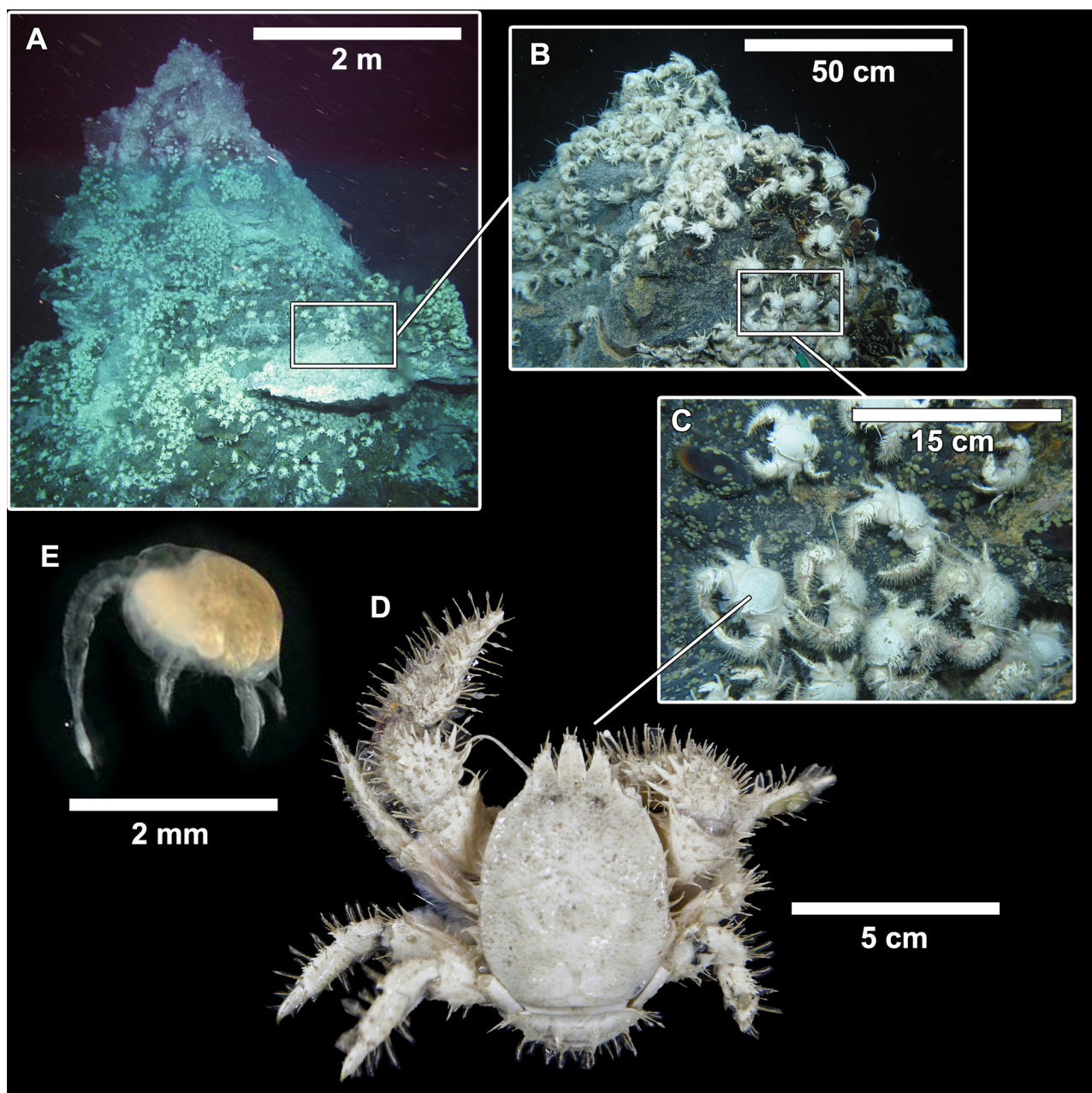


Fig. 2. Animal communities of hydrothermal vents at different scales. The *Shinkaia crosnieri* squat lobster from the Okinawa Trough is illustrated as an example. A: Chimney to aggregation; B: Aggregation to cluster; C: Cluster to individual adult benthos; D, E: Adult to larva.

いる (Gustafson *et al.*, 1991; Metaxas, 2011)。Gustafson *et al.* (1991) では、東太平洋の Galapagos Rift および Juan de Fuca Ridge の熱水噴出域において、有人潜水船 Alvin 号によって採取された計 88 個の卵嚢を観察している。卵嚢は形態的特徴に基づき、レンズ型 (n=29)、三角膨張型 (n=3)、あるいは小判/小袋型 (n=56) に分類され、各々の卵嚢には数百から千個体近くの幼生が含まれていた。一方で、これら卵嚢を産んだ成体種の特定や、成体一個体あたりの産卵数の評価は行われていない。卵嚢の種同定では遺伝子解析が有効であり (Watanabe *et al.*, 2009)、産卵数を評価するためには飼育や現場での成体観察が必要である。また、腹足類では幼生期の殻形態 (胎殻; protoconch) から分散期間や移動経路がある程度推定できるとされている (Thorson, 1950; Jablonski and Lutz, 1983; Rex and Warén, 1982; Scheltema and Williams, 1983)。

3.1.2 幼生の空間分布

熱水域の直上水塊での浮遊幼生動態は、主として試料採集に基づいて調査されている。採集試料数からは浮遊幼生の数密度が求まり、水塊流動の情報と合わせることで幼生フラックスを推定できる。ただし、浮遊幼生の分類の主たる手段である形態観察だけで同定が可能な分類群はごく少数に限られているという点に注意が必要である (Mills *et al.*, 2009)。たとえば腹足類および二枚貝類の幼生は殻の形状や彫刻の観察によって科・属レベルでの同定が可能であるが、環形動物の幼生では困難である。分類が困難であることは、熱水棲/非熱水棲の区別がつかないことを意味し、腹足類・二枚貝類以外では熱水 (固有) 動物群の幼生分散を議論するための知見が蓄積しにくいバイアスが生じている。とはいえこの状況は、遺伝子バーコーディングの発展により解消に向かっている。ここでは、遺伝子バーコーディング前夜のバイアスがある情報であることに言及した上で、既往研究の情報を紹介する (Table 1)。

Kim *et al.* (1994) は、東太平洋海膨の Venture 熱水域 (水深 2,500 m) において、有人潜水船 Alvin 号を用いてプランクトンネット (開口部 0.2 m², 目開き 64 μm メッシュ) を速度 40 cm/s で定高度曳航した。ネット試料のうち、幼生密度は高いもので 800 indiv/1,000 m³ であっ

たが、全く採集されないネットもあり、幼生の空間的に不均一な分布が明らかとなった。浮遊幼生の平均密度は、海底高度 6 m 以内の 89 indiv/1,000 m³ (n=15) に対し、高度 20-25 m では 7 indiv/1,000 m³ (n=3) であった (Table 1)。また Kim *et al.* (1994) では、幼生密度分布を浮上プルーム (2.1.3 参照) の動態とあわせて考察し、およそ 100 indiv/h (876,000 indiv/y) の幼生フラックスを推定している。

Mullineaux *et al.* (1995) は、北東太平洋 Juan de Fuca Ridge の north Cleft Segment 熱水域 (45°N; 130°W) において、船尾から投下し曳航する MOCNESS ネット (開口部 0.25 m², 64 μm メッシュ; Wiebe *et al.*, 1985) を用いて、熱水活動域周辺に広がる浮遊プルームの内方で幼生密度を評価した (浮遊プルームについては後述 (2.1.3 項))。熱水性の腹足類 (フネカサガイ科 *Lepetodrilus* の一種 および Peltospridae 科の二種) は、浮遊プルーム内の密度が 21 indiv/1,000 m³ と、浮遊プルーム外の密度 (1.4 indiv/1,000 m³) よりも大きかった。これは、移出段階において熱水性動物幼生が熱水の湧昇流によって上昇し浮遊プルームの高度で水平方向に移動するという仮説を支持する。これに対して、この地域で熱水性の種類が知られていない分類群 (花虫綱・ニオガイ科二枚貝類・外肛動物・棘皮動物) では、プルーム内の密度 (16.9 indiv/1,000 m³) がプルーム外の密度 (47.5 indiv/1,000 m³) よりも小さかった。また、環形動物はプルーム内外を通じて高密度で採集されたが熱水棲・非熱水棲の区別は出来なかった。

Metaxas (2004) は、北東太平洋の 3 つの熱水噴出域において、円筒状の幼生トラップ (Yund *et al.*, 1991) ならびに無人探査機に搭載したプランクトンネット (63 μm メッシュ) を用いて幼生採集を行った。この観測により、Juan de Fuca Ridge の Axial Seamount 熱水域のカルデラ内水塊では熱水固有カサガイ *Lepetodrilus fucensis* や環形動物の幼生密度は数キロメートルにわたって均質であることと、Juan de Fuca Ridge の Endeavour 熱水域および Explorer Ridge の Magic Mountain 熱水域の軸谷内では熱水の噴出口直上 (水平距離 1 km 以内) と噴出口近傍 (水平距離 1-5 km 程度) との間で数密度に差異がないことが明らかとなった。両結果は、カルデラや軸谷などの半閉鎖地形によって浮遊幼生を保持する機構が働い

Table 1 Larval abundances recorded during previous studies of deep-sea vent habitats.

Methods	Sampling altitude (m above bottom)	Water source	Abundance	Taxa
Towing under sea surface				
Deep-Tow net system attached to submersible Alvin	6	above colony	89 ind. 1,000 m ⁻³	Bivalves (<i>Calyplogena</i> sp., <i>Bathymodiolus</i> sp.), Gastropods
Deep-Tow net system attached to submersible Alvin	20–25	above colony	7 ind. 1,000 m ⁻³	Bivalves (<i>Calyplogena</i> sp., <i>Bathymodiolus</i> sp.), Gastropods
Deep-Tow net system attached to submersible Alvin	< 15	inside axial valley	39.3 ind. 1,000 m ⁻³	Gastropods
Deep-Tow net system attached to submersible Alvin	< 15	outside axial valley	18 ind. 1,000 m ⁻³	Gastropods
Deep-Tow net system attached to submersible Alvin	> 15	inside axial valley	4.7 ind. 1,000 m ⁻³	Gastropods
Net tows by ROV ROPOS	15–100	off-vent	0.1–100 ind. m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
Net tows by ROV ROPOS	2–20	on-vent	100–1,000 ind. m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
Net tows by ROV ROPOS	15–25	off-vent	10–1,000 ind. m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
Net tows by ROV ROPOS	5–7	on-vent	10–100 ind. m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
Net tows by ROV ROPOS	2–20	off-vent	10–100 ind. m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
ORI plankton net with ROV Hyper-Dolphin	0–30	below plume	0.34–2.18 ind. m ⁻³	Crustaceans (<i>Gandalfus yunohana</i> , <i>Opaepele loihi</i> , <i>Neoverruca</i> sp.)
ORI plankton net with ROV Hyper-Dolphin	30–50	plume center	0.01–0.2 ind. m ⁻³	Crustaceans (<i>Gandalfus yunohana</i> , <i>Opaepele loihi</i> , <i>Neoverruca</i> sp.)
ORI plankton net with ROV Hyper-Dolphin	50	upper layer of plume	0.06 ind. m ⁻³	Crustaceans (<i>Gandalfus yunohana</i>)
In-situ pumping				
High-volume pump system	1	on-vent	< 110 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	20	on-vent	< 20 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	175	on-vent	< 10 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	1	off-vent	< 60 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	20	off-vent	< 10 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	175	off-vent	< 10 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Bivalves, Polychaetes
High-volume pump system	4	above colony	377–723 ind. 40 m ⁻³	Gastropods, Polychaetes
Pump system	10–45	plume	1.8 ind. h ⁻¹	Gastropods
Pump system	ambient currents	ambient seawater	0.8 ind. h ⁻¹	Gastropods
Seafloor trap				
Cylindrical polybutyrate trap	0.5		10–10,000 ind. m ⁻² d ⁻¹	Gastropods (<i>Lepetodrilus fucensis</i> , <i>Depressigyra globulus</i>)
Time-series sediment trap	4		< 80 ind. m ⁻² d ⁻¹	Gastropods
Time-series sediment trap	4		< 20 ind. m ⁻² d ⁻¹	Gastropods
Time-series sediment trap	4		35–95 ind. 0.5 m ⁻² day ⁻¹	Gastropods, Polychaetes
Surface towing				
MOCNESS	53–365	plume	21 ind. 1,000 m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus</i> sp., <i>Peltostridae</i>)
MOCNESS	53–365	plume	0.5 ind. 1,000 m ⁻³	Bivalves (<i>Calyplogena?</i> sp.)
MOCNESS	57–249	ambient seawater	1.4 ind. 1,000 m ⁻³	Gastropods (<i>Lepetodrilus</i> sp., <i>Peltostridae</i>)

Locality	Sampler details	Reference
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, 0.2 m ² -mouth	Kim <i>et al.</i> (1994)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, 0.2 m ² -mouth	Kim <i>et al.</i> (1994)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Kim and Mullineaux (1998)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Kim and Mullineaux (1998)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Kim and Mullineaux (1998)
Axial Seamount, Juan de Fuca Ridge (1,550 m)	63 µm-mesh, 0.15 m radius	Metaxas (2004)
Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge (2,200 m)	63 µm-mesh, 0.15 m radius	Metaxas (2004)
Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge (2,200 m)	63 µm-mesh, 0.15 m radius	Metaxas (2004)
Magic Mountain, Explorer Ridge (1,780 m)	63 µm-mesh, 0.15 m radius	Metaxas (2004)
Magic Mountain, Explorer Ridge (1,780 m)	63 µm-mesh, 0.15 m radius	Metaxas (2004)
Nikko Seamount, Izu-Ogasawara Arc (450 m)	unavailable for mesh size, 0.56 m in diameter	Miyake <i>et al.</i> (2010)
Nikko Seamount, Izu-Ogasawara Arc (450 m)	unavailable for mesh size, 0.56 m in diameter	Miyake <i>et al.</i> (2010)
Nikko Seamount, Izu-Ogasawara Arc (450 m)	unavailable for mesh size, 0.56 m in diameter	Miyake <i>et al.</i> (2010)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Mullineaux <i>et al.</i> (2005)
East Wall, 9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	63 µm-mesh, 30 L/min, 24 hours	Beaulieu <i>et al.</i> (2009)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, unavailable for pump rate, 17–34 minutes	Kim and Mullineaux (1998)
Venture Hydrothermal Fields, East Pacific Rise (2,500 m)	64 µm-mesh, unavailable for pump rate, 5–45 minutes	Kim and Mullineaux (1998)
Axial Seamount, Juan de Fuca Ridge (1,550 m)	6.73 cm in diameter, 7–10 days	Metaxas (2004)
East Wall, 9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	0.5 m ² -mouth, 10 days	Adams and Mullineaux (2008)
Choo Choo, 9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	0.5 m ² -mouth, 9 days	Adams and Mullineaux (2008)
East Wall, 9° 50'N, East Pacific Rise (2,500 m)	0.5 m ² -mouth, 10 days	Beaulieu <i>et al.</i> (2009)
North Cleft Segment vent site, Juan de Fuca Ridge (2,200–2,400 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Mullineaux <i>et al.</i> (1995)
North Cleft Segment vent site, Juan de Fuca Ridge (2,200–2,400 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Mullineaux <i>et al.</i> (1995)
North Cleft Segment vent site, Juan de Fuca Ridge (2,200–2,400 m)	64 µm-mesh, 0.25 m ² -mouth	Mullineaux <i>et al.</i> (1995)

ていることを示唆している。

Kim and Mullineaux (1998) は、東太平洋海膨 9°50'N 熱水域において、曳航型プランクトンネット（開閉部 0.25 m², 64 μm メッシュ）および現場濾過装置（64 μm メッシュ）を用いて浮遊幼生の密度分布を評価した。熱水性腹足類の浮遊幼生は、海底から高度 15 m の範囲内では（高度 15 m 以上に比べて）9 倍ほど高い密度であった。観測された幼生の空間分布を説明する主要因は、水平方向の海流であると推定している。

Mullineaux *et al.* (2005) は、同じく東太平洋海膨 9°50'N 熱水域において、1998 年 11 月、1999 年 4・12 月、2000 年 3 月の各期間、海底係留型の現場濾過装置（63 μm メッシュ; McLane Research Laboratories）を用いて幼生を採集した。採集地点は、熱水噴出口近傍および数十から数百メートル水平方向に離れたそれぞれの地点において、海底高度 1 m・20 m・175 m の各位置に設定した。採集試料からは、熱水性の軟体動物・環形動物・節足動物の幼生が計 22 種同定された。ほとんどの分類群において、海底から離れるほど数密度が減少した。腹足類幼生の水平分布様式は種間で差異がなく、海水流動によって受動的に分散していると推測された。各採集時期における分類群ごとの幼生数密度変動（0-150 indiv/40 m³）は、親の群集規模や産卵時期・流れと行動の相互作用に由来しているものと考えられている。

Adams and Mullineaux (2008) は、東太平洋海膨 East Wall および Choo Choo 熱水域において、海底高度 4 m に時系列式セジメントトラップ（開口部 0.5 m²; McLane Research Laboratories）を両熱水域においてそれぞれ 10, 9 日間設置し、幼生供給量と海流構造を評価した。両熱水域は比較的近接しているが（1.6 km）、採集された幼生の時系列数密度には差異がみられた。Choo Choo 熱水域の幼生供給は、北に位置する熱水域からの海嶺軸に沿った海流によって説明可能である一方、East Wall 熱水域の幼生供給は海流構造とは独立しており、East Wall でのセルフリクルートメントおよび南北複数の熱水域からの幼生供給が存在することが示唆された。

Beaulieu *et al.* (2009) は、東太平洋海膨 9°N 熱水域において、海底係留型の現場濾過装置（63 μm メッシュ）および上述の時系列式セジメントトラップを用いて、幼生数密度を観測した。現場濾過装置に対して、セジメン

トトラップでは腹足類/環形動物比が高く、また腹足類の種多様性も低かった。この違いは、セジメントトラップは沈降粒子を受動的に捕集するため、浮力や遊泳力を持つ生物種を採り逃しており、必ずしも浮遊幼生全体の幼生群集組成を反映していないことを示唆している。換言すると、セジメントトラップは幼生が底生環境へと沈降する量（移入段階）の評価に効果を発揮し、また長期間の採集が可能な点でも優れている。

Miyake *et al.* (2010) は、伊豆・小笠原諸島海域の日光海山熱水域（水深 400-450 m）で、無人探査機に設置したプランクトンネット（口径 0.56 m）を用いて幼生採集を実施した。二度の海底航行で、ユノハナガニ *Gandalus yunohana*, ネッスイハナカゴ類の一種 *Neoverruca* sp. およびオハラエビ類の一種 *Opaepele loihi* の幼生がそれぞれ 47, 45, 7 個体採集された。幼生の数密度は、浮遊プルームと海底間で 0.34-2.18 indiv/m³, 浮遊プルーム内で 0.01-0.20 indiv/m³, プルーム上で 0.06 indiv/m³ と算出されている。

3.1.3 幼生の行動動態

幼生の空間分布には、海水流動による受動的な輸送に加えて、幼生自身の行動も影響する。Mullineaux *et al.* (2013) は、現場濾過装置を用いた幼生密度を観測した上で、幼生が遊泳能力を持たないと仮定した粒子流動モデルとの比較によって、幼生の能動的な行動を評価した。現場採集では、浮上プルームが到達する海底高度 75 m 付近では熱水性動物の幼生はほとんど採集されず、そこから推定される数密度は生物物理モデルで予測された値を大きく下回っていた。この観測値とモデルの不一致は、腹足類を含む多くの熱水性分類群に共通してみられ、浮遊幼生が負の浮力により沈降するもしくは下方に泳ぐことによって、プルーム浮上に抗い海底付近に積極的に留まっていることを示唆している。この結果は、浮遊幼生を単に粒子として扱い密度分布を調べるだけでなく、浮遊幼生の浮力や走性など行動生態に関する知見を集積する必要があることを指摘している。

Epifanio *et al.* (1999) は、東太平洋海膨の熱水噴出域（水深 2,500-2,600 m）で、ユノハナガニ類の一種 *Bythograea thermydron* のメガロパ幼生ならびに幼体を採集し、水槽飼育を実施した。メガロパ幼生の行動観

察・遊泳速度の計測を行った結果、幼生は、熱水噴出口周辺の水温範囲に相当する2-25°Cにおいて、4-10 cm/sの速度で低水温ほど継続的に遊泳することがわかった。この遊泳速度は底層流の速度を十分に上回っており、移出段階および移入段階において幼生の遊泳が考慮すべき要因となることを示している。

Miyake *et al.* (2010) は、北西太平洋の沖縄トラフおよび伊豆小笠原海域の熱水域で採集された底生生物を対象に、実験水槽において卵径・繁殖形態・発生様式・浮力・孵化直後の幼生行動を評価した。ユノハナガニ *Gandalus yunohana* およびオハラエビ類の一種 *Opaepele loihi* の幼生は、卵から孵化した後に上方へ遊泳し、ゴエモンコシオリエビ *Shinkaia crosnieri* やミョウジンシンカイコシオリエビ *Munidopsis myojinensis* の幼生は正の浮力によって浮上した。一方、ハオリムシ類やネッスイハナカゴ類の一種の幼生は、突出した遊泳能力をもたず、中性浮力によって静態する様子が観察されている。

Beaulieu *et al.* (2015b) は、西太平洋マリアナ海域のSnail 熱水域において、海底高度3-4 mに現場濾過装置を24時間係留して環形動物の幼生を多数採集した。採集幼生の鉛直遊泳行動を飼育下で観察し、下降速度(平均0.6-0.8 mm/s)が上昇速度(0.2-0.6 mm/s)よりも速いことを明らかにした。

Yahagi *et al.* (2017) は、伊豆小笠原海域の明神礁熱水域において熱水性腹足動物ミョウジンシンカイフネアマガイの卵嚢を採取し、水槽飼育実験を行った。実験下で卵嚢から孵化した幼生が上方へ継続的に遊泳する行動を観察し、低水温(5°C)よりも高水温(25°C)条件下で遊泳速度が大きくなることを明らかにした(平均16.6 vs 44.2 mm/min)。Metaxas (2011) は、同じくシンカイフネアマガイ属の *Shinkailepas* cf. *kaikatensis* および *Shinkailepas* n. sp. の孵化幼生について、前者は鉛直行動を示す一方で、後者は孵化後も実験水槽の底に留まることを観察している。

3.1.4 噴出口周辺の水の動態、特に浮上ブルーム

移出を駆動する海水流動は、熱水活動に特異な上昇流と、熱水域の複雑な地形に由来する深層水流動の2つで特徴づけられる。海底から湧出する熱水端成分の温度は、一般に海底面での圧力における沸点で制約されてお

り、1,000 m以深では300度以上となる(Bischoff and Rosenbauer, 1984)。熱水はこの高温のため強い浮力を持つ。海底面から水塊へと湧出した熱水は、上昇に伴って周囲の海水と混合することで温度を下げる。周囲の海水と密度が同等になると上昇は止まり、周囲の海水と一体化して流動する。物理特性(温度・密度・濁度)や化学組成(マンガン・メタンなど)に熱水性の成分異常を呈する水塊を熱水ブルームと呼び、特に浮力状態によって「浮上ブルーム(buoyant plume)」と「浮遊ブルーム(non-buoyant plume)」に分ける(Baker and Massoth, 1987)。本論では、幼生分散過程の段階と対応させて、移出段階では幼生移動の駆動力となる浮上ブルームを、移流段階では水塊流動指標となる浮遊ブルームを、それぞれ対象とみなして整理する。

浮上ブルームの到達高度は、流体浮力理論を基にした一次元モデルによって、起点の熱流量および周囲との密度差に比例する数として計算できる(Turner, 1973)。たとえば高温熱水で想定される熱水活動の熱流量(60 MW)を仮定すると、ブルーム到達高度は370 mと算出できる(Lupton, 1995)。なお同条件で熱流量を1 MWまで減じても、ブルームの到達高度は100 mを超える。最近のturbulent convection model(Lavelle *et al.*, 2013)によれば、ブラックスモーカーのような局所的な(10 cm²程度の孔からの)高温の熱水噴出ではなく、より広い範囲(20 m × 20 m)から低い熱流量(10 MW)で起こる低温の染み出し熱水を想定した場合でも、ブルームは高度110 mまで上昇する(Baker *et al.*, 2016)。実際、これまでに観測された熱水ブルームのほとんどが海底高度100-400 mの範囲に中心を持って分布しており(e.g. Kawagucci *et al.*, 2008)、理論計算とおおよそ整合している。浮上ブルームの到達高度は、同一地点であっても、経時変化するマグマ活動の消長(噴火イベントなど)に由来する熱流量の経時変化(Lilley *et al.*, 2003)によって変化する。特に大規模な噴火イベントの後には、通常よりもさらに高い高度まで到達する大規模なメガブルームが観測されている(Baker *et al.*, 1987; Gamo *et al.*, 1993; Ray *et al.*, 2012)。

沖縄トラフなどの島弧-背弧系の地質背景を持つ熱水域では、マグマからの脱ガスに由来する二酸化炭素を大量に含む熱水が噴出している(Lupton *et al.*, 2006;

Kawagucci, 2015)。この二酸化炭素は、ときに相分離によって熱水から分離した液体二酸化炭素として湧出し (Konno *et al.*, 2006)、海水に触れることで二酸化炭素ハイドレート膜に覆われた液滴となって (Sakai *et al.*, 1990)、水深 600 m 程度まで湧昇することが知られている (Nakamura *et al.*, 2015)。この二酸化炭素液滴の到達水深は、二酸化炭素ハイドレートの安定領域 (温度・圧力) によって制約されているため、海底面の水深や熱流量に支配される浮上ブルームの到達水深とは独立している。メガブルームや液体二酸化炭素は、熱水ブルームの一般則とは異なる高度まで浮遊幼生を上昇させる機構である点で興味深い。

浮遊幼生の移出起点である化学合成群集の大部分は、低温の熱水が染み出す海底に位置する。このため幼生は、染み出し低温熱水に伴う上昇流によっても浮上するだろう。また一方で、生息水塊が周囲の海水と区別できない場合であっても、熱水が作り出す浮上ブルームに周辺海水として巻き込まれることで、浮上ブルームの一部となりながら浮遊ブルーム高度まで上昇することもありえる。この巻き上げ効果は、熱水域でのトレーサー撒布実験において確認されている (後述)。いずれにせよ、浮上ブルーム中の幼生数密度の分布は、定量的には熱水を指標する物理・化学組成の分布と必ずしも相関しないことが予想されるが、定性的には周辺海水に比べ幼生数密度が高いことは期待できる。

浮上ブルームの三次元的な動態を理論的に推定することは極めて困難である。これはブルームの動態が、熱水域全体の総熱流量、湧出点の分布、噴出口の形状、あるいは周囲の地形や深層海水流動など複数かつ複雑な要因に支配されるためである。このため浮上ブルームの三次元的な動態は、個別の熱水域で観測によって明らかにするほかない。熱水ブルームの分布は、熱水由来成分の観測により描出できる。通常の鉛直 CTD 多連採水観測に加え、深海温度計や CTD センサをブルーム想定高度を中心としてジグザグに曳航する tow-yo 法 (蒲生, 2003) あるいは 1 本のワイヤーラインにセンサ類を複数配置して水平に曳航する dynamic hydrocast 法 (Baker *et al.*, 1995) を用いる観測法がある。

3.2 移動

3.2.1 浮遊幼生期間 (PLD)

幼生の生存・成長における生理的特徴は移動段階の重要な要素である。特に浮遊幼生期間 PLD は、移動可能距離の上限を制約する要素として多くの研究が行われている (Hilário *et al.*, 2015)。深海無脊椎動物の PLD と関連の深い要素として、幼生の発達様式がある。発達様式は、環境中有機物を摂食して成長するプランクトン栄養幼生もしくは卵黄を栄養源として成長する卵黄栄養幼生に二分できる (Young, 2003)。発達様式は、直接的な観察が困難である場合、主に卵のサイズや数から推定されている (Levin and Bridges, 1995)。付加成長する殻を持つ軟体動物であれば、胎殻の形態からも発達様式の推定が可能である (Thorson, 1950; Ockelmann, 1965)。浅海性動物では一般に、卵黄栄養幼生は総じて PLD が短く出生地に留まるか付近に着底し、プランクトン栄養幼生は総じて長い PLD をもつことが知られている (Jablonski and Lutz, 1983)。ただし深海では、低温に起因する低代謝活性のため、卵黄栄養幼生であっても比較的長い PLD が可能となる (Bouchet and Warén, 1994; Young, 2003)。熱水固有動物群では卵黄栄養発生種が優占し (Lutz *et al.*, 1984)、たとえばハオリムシ類やエラゴカイ類はこれまで報告されている全ての種が卵黄栄養発生である (Young, 2003)。

メキシコ湾ルイジアナスロープの水深 600 m に生息するハオリムシ類 *Lamelibranchia* sp. および *Escarpia* sp. は、浮遊卵から卵黄性のトロコフォア幼生までの成長が観察され、PLD は 3 週間程と推定されている (Young *et al.*, 1996)。ガラパゴスハオリムシ *Riftia pachyptila* もわずかに浮遊する卵を産み、卵黄含有量と代謝率に基づき約 5 週間の PLD をもつと推定されている (Marsh *et al.*, 2001)。また同種の受精卵は、深海底と同等の高圧条件下において初期トロコフォア幼生まで成長する過程が観察されている (Marsh *et al.*, 2001)。エラゴカイ類の *Alvinella pompejana* は胚発生に 10°C 程の温度刺激が必須であり、深海環境の低い温度 (~2°C) によって胚発生が抑制されることで長い PLD を保有し、長距離分散を可能にすると考えられている (Pradillon *et al.*, 2001)。

同じく卵黄栄養発生型のネッスイハナカゴ類 *Neover-*

ruca intermedia は、大気圧下4°C水槽飼育において、ノープリウス幼生の浮遊期間が3か月程度であると観察された (Watanabe *et al.*, 2004)。同種は、水温10°Cの実験条件では4°C条件と比べてノープリウス幼生期間が約50日短くなる (Watanabe *et al.*, 2006)。一方で、深海環境と水温が同程度の湧水域に生息するアカツキミョウガイ科 *Ashinkailepas seepiophila* の場合、水温10°Cおよび4°Cにおけるノープリウス幼生期間の差は前種ほど顕著ではないことが観察されている (Yorisue *et al.*, 2013)。

プランクトン栄養発生種であるオハラエビ類の一種では、孵化後の幼生を大気圧下4.5°Cで飼育した場合、74日間生息したものの成体へと変態することなく死亡することが確認された (Koyama *et al.*, 2005)。Yahagi *et al.* (2017) は、ミョウジンシンカイフネアマガイのプランクトン栄養幼生について、それぞれ温度の異なる大気圧下の水槽で6か月間の飼育を行った。最も高い生残・成長率を示す25°C条件においても、着底サイズに至るまでの成長には1年以上を要すると推定している。1年程度の比較的長いPLDは、シンカイフネアマガイ亜科の一種 *Thalassonerita naticoidea* やシンカイヒバリガイ類の一種 '*Bathymodiolus*' *childressi* でも、それぞれプランクトン栄養幼生の飼育実験によって観察・推定されている (Brooke and Young, 2009; Arellano *et al.*, 2014)。

3.2.2 発生刺激と幼生生息環境推定

浮遊幼生の発生を促進する要因、たとえば温度あるいは圧力といった環境条件による刺激への応答も、PLDの変動要因や移動段階での経路を知る重要な手がかりとなる。熱水域固有環形動物 *Alvinella pompejana* および *Riftia pachyphyla* は、発生段階において高温耐性が低く、前者は20°C以上、後者は6-7°C以上で成長阻害が起り死亡する (Pradillon *et al.*, 2005; Brooke and Young, 2009)。また発生に深海環境の水圧が必要なことから、海洋表層環境に触れることなく深海環境で分散が完結すると考えられている (Pradillon *et al.*, 2005; Brooke and Young, 2009)。ネッスイハナカゴ類 *Neoverruca intermedia* も、大気圧条件下において15°Cより高い水温環境では幼生の生存率が低いことが確認されている (Watanabe *et al.*, 2006)。

浮遊幼生が深海に留まらず分散している可能性を示唆

する報告も少なくない。オハラエビ類やユノハナガニ類などの熱水性甲殻類では、幼生の採集記録や形態特徴に基づき、熱水プルーム到達高度よりも浅部で幼生が分散すると考えられている (Adams *et al.*, 2012)。例えば、オハラエビ類の幼生はインド洋において水深800-1,000 mでの採集例があり (Herring, 2006)、これは中央インド洋海嶺の既知熱水域 (Gamo *et al.*, 2001; Son *et al.*, 2014; Kawagucci *et al.*, 2016) の海底から高度1,000 m以上離れている。ユノハナガニ類の一種 *Bythograea thermydron* では、ゾエア幼生が深海までは到達しない青色光を識別する眼をもつことがわかっている (Jinks *et al.*, 2002)。

ミョウジンシンカイフネアマガイの幼生は、植物プランクトンを摂餌すること、10°C以下では成長せず死亡すること、成長・生残の至適水温と生息海域の表層水温とが一致することから、表層流によって分散すると考えられている (Yahagi *et al.*, 2017)。深海湧水域固有の *Thalassonerita naticoidea* (シンカイフネアマガイ亜科) および '*Bathymodiolus*' *childressi* (イガイ科) も、幼生期に高水温耐性をもつことが飼育実験により示され、実際に各種の幼生が水深100 mで採集されている (Arellano *et al.*, 2014)。

採集個体の貝殻など硬組織の化学分析によって、行動生態履歴を復元することができる (Bouchet and Warén, 1994)。たとえば酸素安定同位体比を用いることで、炭酸塩鉱物形成時の環境水温を復元できる。Bouchet and Fontes (1981) および Killingley and Rex (1985) は、プランクトン栄養幼生期をもつ深海性腹足類について幼生・後成殻の酸素安定同位体比分析を行い、浮遊幼生の生息水温が低層水温より高いことを示した。実際、これら深海種の幼生も水深100 mで採集されている (Bouchet and Warén, 1994)。

幼生分散水深は、海水流動のみならず水温・圧力・光などPLDを支配する環境要因にも影響する。水深が浅いほど海流速度が増すならば、PLDを一定と仮定すれば、移動距離が大きくなる (Young *et al.*, 2012; Mitarai *et al.*, 2016; McVeigh *et al.*, 2017)。一方で、水深が浅いほど高水温のためPLDは短縮すると考えられ、海流速度が増しても移動距離は大きくならないことも示唆されている (O'Connor *et al.*, 2007; Mitarai *et al.*, 2016)。

3.2.3 「移動」の海洋物理

3.2.3.1 浮遊プルームとトレーサー（海水の海洋観測）

移動段階の浮遊幼生の水平方向の動態は、主として海水流動に支配される。移動段階初期の海水流動については、浮遊プルームを観測することで描出できる (e.g. Lupton and Craig, 1981)。浮遊プルームは、熱水が海水によって希釈されたものであるから、熱水と海水で値が大きく異なる成分が高感度な指標として機能する。熱水の温度は 400°C 程度であり、これに対し深海温度計の精度が 0.001°C 程度であるから、描出できる熱水希釈率は 5 桁程度である。熱水に含まれる水素・硫化水素・メタン・鉄・マンガン・ヘリウム-3 などの濃度は、海水での濃度と比べ 6 桁以上高く (e.g., Nakamura and Takai, 2014)、温度よりさらに高い希釈率まで、つまりより広範囲かつ高解像度に浮遊プルームを描出する指標となる。海水の透過度異常あるいは濁度も、センサーや音響計測で容易に観測できるため、熱水プルームの検出指標として広く用いられている (e.g. Kawagucci *et al.*, 2008; Komaki *et al.*, 2016)。

南太平洋の水深 2,500 m 付近では、東太平洋海膨頂部から大洋を横断するように熱水由来のヘリウム (Lupton and Craig, 1981) や鉄 (Resing *et al.*, 2015) がたなびいている。インド洋でも同様の分布が観測されている (Srinivasan *et al.*, 2004; Nishioka *et al.*, 2013)。こうした熱水由来成分の分布は、低中緯度で南北に伸びる中央海嶺から離れる向きの海流が存在していることを示している。しかしこの海流は、1 年程度の PLD とは比較にならない長時間スケールでの海水の平均的な流動を示すものであって、幼生分散を考察する上では重要ではないかもしれない。なお熱水活動域に特徴的な原核生物の場合は、大洋スケールでその生物地理の有無が議論されており (Gonnella *et al.*, 2016; Mino *et al.*, 2017)、大洋スケールの海流も重要な要素となる。

熱水プルーム成分の多くは、水中での化学反応・生物代謝によってプルームから次第に除去される。これを利用することで、浮遊プルームの噴出後経過時間 (plume age) を推定できる。水素やメタンなどは水塊の微生物により酸化され、それぞれ生物半減期が 1 日および 10 日程度と見積もられている (Kadko *et al.*, 1990; Punshon *et al.*, 2007)。生物半減期については、微生物群集の代謝活

性に依存するため絶対時間としては不確かさが残るが、同一プルーム内の相対時間を決めるのに有効である。絶対時間をえるには放射性核種を利用する。なかでも半減期 3.8 日のラドン 222 は浮遊プルームの初期動態を理解する上で絶好の指標となる (Kadko *et al.*, 1990)。これら短寿命な成分に対して、長寿命なマンガンやヘリウムとの比を取り希釈の影響を除去することで、より明瞭な時計指標として利用できる。なおプルーム中では一酸化炭素濃度の増加 (Tsunogai *et al.*, 2005) や微生物群集構造の変化 (e.g. Reed *et al.*, 2015) が知られており、浮遊プルームの初期動態を把握する新たな指標となりうるが、指標として利用できるほど十分な理解はまだえられていない。

難分解性の指標物質 (以下トレーサー) を人為的に散布し、その分布の経時変化を描出する現場実験 (以下トレーサー実験) は、4 次元的な海水流動を可視化するため、幼生分散に関わる海水流動の理解で威力を発揮する。トレーサー実験の利点として、熱水プルームが必ず海底の噴出口を起点とするのに対し、任意の起点を設定出来ることがあげられる。またトレーサー散布実験では同時に、海水流動の物理パラメタ (たとえば鉛直拡散係数) も獲得できる (Ledwell *et al.*, 2000)。ただし深海でのトレーサー散布実験は、トレーサーを追跡するのに十分な期間の航海、トレーサー挙動の適切な事前予測、トレーサー散布装置の構築、さらには散布実験そのものによる環境影響の事前評価など、大がかりな観測計画を要する点に困難があるためか、実施例は多くない。

Jackson *et al.* (2010) は、東太平洋海膨の北緯 9 度 30 分において、潜水船 Alvin 号を用い海底高度 5 m で化学的に不活性な六フッ化硫黄 (SF_6) 3 kg を散布し、52 日間の分布を追跡した。42 日目以降に、海嶺軸から西北西に 80 km 離れた海山列の周辺で、散布量の 57% に相当する SF_6 が検出された。西北西に向かう分布は、散布地点に設置した ADCP 観測値と調和的であった。一方で、散布地点よりも南方あるいは北緯 10 度より北方では SF_6 は検出されなかった (Lavelle *et al.*, 2012)。熱水噴出口近傍における SF_6 濃度と濁度の鉛直分布から、トレーサーの 10% 程度は、浮上プルームに混入して上昇し、浮遊プルーム高度に存在していることがわかった。トレーサーの鉛直分布から、diapycnal diffusivity (m^2/s) はプルー

ム中心部から上方で 0.4×10^{-4} 、下方で 2×10^{-4} と見積もられた。ブルーム下方の diffusivity は、別のトレーサー撒布実験 (Ledwell *et al.*, 2000) で得られた結果と概ね一致した。

3.2.3.2 フロートと係留

実機フロート観測は、個別の粒子の挙動を対象とする点で、浮遊幼生の動態により則した手法と言える。数値計算シミュレーションにより、海水流動場に模擬フロートを放流して追跡する研究も行われている (e.g. Bower *et al.*, 2009)。模擬フロート計算は、超多回数の試行が可能である点で実機フロート観測より優れる。フロート追跡のような一般にラグランジュ型と呼称される手法に対し、オイラー型と呼称される係留系観測などの手法は、定点における海水流動の時系列データを取得する点に特徴がある。係留系観測は、幼生分散で重要な位置を占める海底に近接した位置の海水流動を直接観測できる利点があるが、装置の構築・設置・回収が容易ではなく観測点が限られる。これらの手法はいずれも相補的であり、同海域で同時に実施することで大きな威力を発揮する。

Lupton *et al.* (1998) は、東太平洋の Gorda Ridge において、浮遊ブルームの分布を海水組成により描出した上で、噴出口直上のブルーム中心水深 (2,000 m) に中性浮力フロートを投入した。60 日間挙動を追跡した結果、フロートは時計回りに旋回しながら移動し、移動全長は 127 km に到達したが、投入地点からの離脱距離は最大で 9 km しかなかった。

Speer *et al.* (1999) は、大西洋中央海嶺東方の Azores Plateau 周辺に水深 1,750 m を保持する 21 機のフロートを投入し、4 年後まで追跡した。ほとんどのフロートが中央海嶺を越えることなく海嶺東方に留まったまま南北に移動したが、ごく一部は海嶺の切れ目である大規模トランスフォーム断裂帯 (Oceanographer Fracture Zone) を通過して中央海嶺の西方まで移動した (Speer *et al.*, 2003)。

Speer and Thurnherr (2012) は、南太平洋ラウ海盆 ELSC 域の水深 1,700–1,800 m に、計 15 機のフロートを投入した。フロートの挙動は、一年より短いタイムスケールで見れば turbulent diffusion に支配され不規則であったが、一年以上のタイムスケールで見るとリッジに沿った北向きの底層流や南赤道海流の影響を受けてい

た。

Mitarai *et al.* (2016) は、沖縄トラフ鳩間海丘 (Fig. 1B) の周辺で春季から秋季にかけ延べ 10 機の水深 1,000 m を保持するフロートを投入した。各フロートは不規則な航跡を描き、ほぼすべてのフロートが数ヶ月間にわたって投入地点から数十 km の範囲内に留まったが、1 機は 17 ヶ月後に北東方向に 500 km 以上離れた地点まで到達した。同研究では、数値シミュレーション (ROMS) により実機フロートと同様に水深 1,000 m を維持する模擬フロートを散布し、西太平洋の既存熱水域位置を起点・終点とした移動段階の模擬フロート到達可能性を評価した。沖縄トラフ鳩間熱水域の直上水塊から 1 億個のフロートが出発した場合、同トラフ内の伊平屋北および伊是名海穴の各熱水域の直上水塊までそれぞれ 567 個および 755 個が到達すると推定された。同研究ではさらに広域を対象に模擬フロート計算を実施し、沖縄トラフ内など各海盆内の熱水域間では火成活動の継続時間 (500 万年程度) のうちに分散成功が十分に期待できる一方で、沖縄トラフとマリアナトラフなどの海盆間では分散成功が期待できないと指摘している。

Vic *et al.* (2018) は、数値シミュレーション (ROMS) での模擬フロートの挙動に対して、モデルの水平解像度および潮汐の有無が及ぼす効果を評価した。水平解像度に一般的な 6 km メッシュより高解像度な 0.75 km メッシュを採用した場合、サブメソスケール (0.1–10 km) の海流の効果によって、同時に投入する 2 つの模擬フロートの相互分散距離が大きくなった。また解像度が一定 (0.75 km メッシュ) であっても潮汐を考慮すると、鉛直方向の分散が約二倍に大きくなり、地形的隔たりを越える分散がより頻発することを確認した。

Thurnherr and Laurent (2011) は、東太平洋海膨の北緯 10 度周辺において、海嶺軸を横断する 5 測点の海底に流向流速計を約 1 年間係留した。海嶺軸の東側で赤道向きの、西側で北極向きの海嶺に沿った 6 cm/s を超える強い流れを観測した。海嶺流 (ridge jet) と称されるこの強い流れは、海嶺軸から水平方向に 15 km および海底から 200 m の高さまでの分布が観測され、数値計算によっても再現された (Lavelle *et al.*, 2012)。同様の海嶺流は Juan de fuca Ridge でも観測されている (Cannon and Pashinski, 1997)。

3.3 移入

移入段階を観測に基づき評価することは二つの理由から極めて困難である。第一に、ある化学合成群集を対象とした場合、対象群集で生まれた幼生が同地に定着するセルフリクルートメントと、異なる群集から移動してきた新規の幼生移入とでは、圧倒的に前者が多いことが予想される。この大多数のセルフリクルートメント幼生個体群から移入幼生個体(群)のみを区別して検出することが困難である。第二に、これまでに発見された熱水活動域には漏れなく化学合成群集がすでに構築されており、群集が未発達でこれから起こる移入を観察可能な状況にある熱水域を発見することが困難である。このため、移入による新群集の構築過程を観察可能な機会は、既知の熱水活動域において群集死滅イベントが起こった直後の二次遷移観察に限られる。

東太平洋海膨 9°50'N 熱水域では、大規模噴火に伴う溶岩流による底生群集の死滅が、1991 年および 2006 年の二度にわたって観察されている (Haymon *et al.*, 1993; Mullineaux *et al.*, 2010)。Mullineaux *et al.* (2010) は、2006 年の大規模噴火前後での浮遊幼生および底生群集の種組成を比較した。セジメントトラップで採集した幼生試料では、イベント前に卓越した分類群の個体数が減少する一方で、イベント前にはほとんど存在しなかった Peltospiridae 科腹足類 *Ctenopelta porifera* の個体が存在した。同論文ではこの観測結果について、底生群集死滅に伴うセルフリクルートメントの減少により 300 km 以上離れた群集からの *Ctenopelta porifera* の移入を捉えられた、と考察している。また底生群集構造もイベントの前後で変化しており、これもセルフリクルートメントと移入のバランスが変化したこと起因すると考察している。

沖縄トラフ伊平屋北熱水域では、2010 年 9 月に実施された IODP Exp331 掘削による熱水活動・生物群集の時系列変化が観察されている (Kawagucci *et al.*, 2013; Nakajima *et al.*, 2015)。熱水活動の中心から 400 m 離れた掘削地点では、掘削孔から新たに高温熱水噴出が起こり、16 ヶ月後にはこの周囲にゴエモンコシエリエビを中心とした群集が構築された。ただしこの群集は、掘削以前から存在する伊平屋北熱水域内の群集から成体が移動して

きたもの(あるいはセルフリクルートメント)と考えられ、本稿で議論している数十キロを隔てた熱水域間での幼生分散における移入とは異なる過程であろう。また Nakamura *et al.* (2018) は、同熱水域において掘削の 16 か月後に人工着底板 (10 cm × 10 cm × 64 mm) を 3 か所に設置し、その 22 か月後に回収した。着底板ごとに種組成および数密度が異なり、生物種ごとの微小分布域と関連する移入が存在することが示唆されている。

3.4 幼生分散過程の知見に基づく分散成否の試算

ここまでまとめた情報は、それぞれ対象海域や生物種が個々別々で一貫性はない。しかしここでは、極めて乱暴なことを承知の上で、文献から適当な指標数値を抽出し、幼生分散過程の成否判定を試行する。

例として鳩間熱水域と伊平屋北熱水域の間での分散可能性を評価してみよう (Fig. 1B)。まず移出段階については、Kim *et al.* (1994) を参考に、ある生物種の幼生フラックスについて 10^6 indiv/y を採用する。鳩間熱水域の群集は水深 1,600 m に存在し (Fig. 1D)、浮遊プルームの中心高度は 1,300 m 付近に観測されている [川口未公表データ] が、ここでは水深 1,000 m まで 10^6 indiv/y の幼生フラックスで到達していると仮定する。移動段階については、Mitarai *et al.* (2016) の数値シミュレーションが利用可能で、水深 1,000 m 面での鳩間熱水域から伊平屋北熱水域への到達確率は 10^{-6} 程度と推定されている。伊平屋北熱水域は海丘凹部の水深 1,000 m 付近に存在するが、移入する幼生粒子は底生群集を囲う地形的障壁を自由に乗り越えられるものとする。ここまでの数値から、幼生は 1 年に 1 個体程度の頻度で、伊平屋北熱水域に到達することになる。移入段階に関しては指標数値が存在しないが、この生物種は伊平屋北熱水域の海底で変態を終えた後は 2 年間繁殖可能な成体として生き、移入した個体同士は必ず繁殖可能な距離に着底し、出会った雌雄は必ず次世代の繁殖に成功するとしよう。この条件によって、我々は「鳩間—伊平屋北間では 2 年間に 1 度は幼生分散が成功する」と評価できる。もちろんこの評価はかなり“大甘”な設定である。そこでこれより六桁低い数値を想定すると、幼生分散成功に 200 万年を要することになり、沖縄トラフ史 (200 万年) と同等のタイムスケールとなるので、鳩間—伊平屋北間での分散は成功し

ない。もちろん、実際は沖縄トラフ内には複数の群集が存在するため鳩間-伊平屋北の間に位置する群集を経由できること、また分類群によって繁殖・発生様式が異なることを考慮すると、分散成功確率は上記の計算よりも高くなる可能性もある。

4. 研究の技術的制約と発展の余地

ここからは先にあげた評価モデルによる定量評価にあたって、既往研究では不足している点あるいは現時点では調査が不可能な点、さらにその打破に必要な手段について検討する。

4.1 海中映像による直接観察

海中現場映像観察は、採集に依存しない海洋生物の観測法である。映像観測には「その場・その時」に存在する生物を捉えられる利点がある。海中映像技術に基づく科学出版数はこの30年間で二桁も増大している (Durden *et al.*, 2016)。海中現場観察により、浮遊幼生の空間分布を描出できる可能性がある。一方で、浮遊幼生を観察する場合には、同定可能な画質で撮影する技術が必須であり、これには光源や焦点の調整、サイズや色の適切な補正、被写界深度や視野 (観測範囲) の確保など、多くの困難がある。現時点では浮遊幼生に照準を絞った現場観察結果の報告はない。ただし映像取得に関する汎用機器の性能は向上し続けており、これを海中観測に適合するよう導入することで、浮遊幼生観察の実現が期待できる状況にある。

海中映像観測機器には、探査機や潜水船に搭載するものに加えて、海底ケーブルへの付設やスタンドアロン型などがある。海底から離れた水塊を浮遊する幼生については探査機の利用が有効である (Lindsay, 2018)。海底ケーブル敷設には多大な資金が必要で、現実的にはすでに確立された海底ケーブル観測系に映像機器を付設する他なく、観察可能な場は限られる。とはいえ、すでに化学合成動物群集を観察する海底ケーブル観測系が世界にいくつか存在している (Colaço *et al.*, 2010; Aguzzi *et al.*, 2012)。日本でも相模湾初島沖湧水域に海底ケーブル観測系が敷設されており、これまでにシロウリガイ底生群集の産卵動態や環境変動に対する応答が報告されている

(Fujikura *et al.*, 2007; Nakajima *et al.*, 2019)。初島沖においても、ケーブルを多少延伸するとともに映像機器等を新調することで、底生群集直上水塊を浮遊する幼生の四次元変動を定量的に評価できる。スタンドアロン設置型のカメラシステム (たとえば「江戸っ子 365」; JAMSTEC, 2017) は、ケーブル敷設に比べ安価で、機器を吊り上げるクレーンが備わった船舶であれば着揚収が可能であるため、多様な群集場の観察を並行して実施できる利点がある。底生群集に設置できれば、産卵動態を観察できる。スタンドアロン型では駆動時間がバッテリー容量に制約されるため、局所・瞬間的な観察に限られる点が難点である。

4.2 浮遊幼生の採集および数密度分布観測

浮遊幼生の採集は、幼生分散過程の研究において最重要である。採集にはいくつかの手法が利用されているが、それぞれ一長一短がある。採集手法に求められる重要な要件として、1回の試行での採集数期待値 (indv/attempt) があげられる。これまでの観測結果 (本稿 3.1.1 参照) によれば、幼生密度 (indv/m³) は底生群集の直上で 10³-10¹、浮遊ブルーム周辺で 10⁻¹-10⁻³、および周辺海水で < 10⁻⁵ 程度のオーダーである (Table 1 および Fig. 3)。採集期待値が 10 以下の条件では、対象幼生を採集できない可能性が高く、また採集数から算出する数密度の不確かさも大きくなる。このため、対象とする場において十分な採集期待値のある試料採集法を選択することが肝要である (Fig. 3)。

現場濾過装置は、無人探査機で保持して航行する、係留系で海底付近に設置する、あるいは船舶からワイヤーで垂下して用いる。曳航を必要としないため、高い数密度が想定される海底付近の水塊でピンポイントの幼生採集が実現できる。現場濾過装置による採集期待値は濾過水量によって決まる。米国 LADDER プロジェクトなどで用いられている McLane 社の現場濾過装置 (WTS-LV30) では、30 L/min の流速で粒子を収集し、24 時間の駆動で約 40 m³ の濾過水量となる (Fig. 3)。数密度が 10⁻¹ indiv/m³ を下回る水塊では、十分な採集期待値が得られないため、濾過水量を増大させる必要がある。しかしポンプ流速をあげると粒子捕集効率に問題が生じ、濾過時間を増やすにはバッテリーの巨大化および現場滞在

時間の長期化が必要となり、実践的には極めて困難である。また、探査機や係留系の観測は実施可能な船舶が限られ、またいずれも着揚取作業が大がかりであるため、高頻度な観測が困難である。

プランクトンネット観測は、多様な船舶で実施されており、現場濾過装置に比べ観測オペレーションが習熟されている点で優れる。プランクトンネットでの濾過水量は口径と曳航距離に比例する (Fig. 3) ため曳航距離を長くするほど期待値は高くなるが空間分解能は下がるトレードオフがある。多種多様なネットが開発・運用されており、対象とする水塊に応じてネットを選定できる。MOCNESS などの海面の船舶による水平曳航ネットは、長い曳航距離により濾過水量を増大させられるため、浮遊ブルームなど低い数密度期待値の水塊の調査に利用できる。VMPS などの鉛直曳航ネットは、急峻な地形であっても海底に接近させる運用が可能である。多数の幼生を採集して個体解析や飼育種に供することが目的であれば、比較的高い数密度が期待できる海山火口部などの半閉鎖地形で VMPS 観測を繰り返すことが、現状ではもっとも有効な手段であろう。無人探査機でプランクトンネットを保持することで、もっとも高い幼生数密度が期待できる底生群集直上での採集が可能である。ただし探査機の推進装置への巻き込みリスクなどから、ネットの大型化は困難である。ネット観測は現場濾過に比べ空間分解能で劣るが、たとえば海底ケーブルステーションにプランクトンネットを付設する「鯉のぼり」様のネットが機能すれば、定点・長時間の係留により膨大な濾過水量を稼ぐことも可能となる。

動物種の環境 DNA (eDNA) 解析 (Taberlet *et al.*, 2012) は、海水など非動物試料に含まれる動物 DNA 断片から、対象生物の存在や生物量、さらには遺伝情報などのデータがえられる手法として近年発展が著しい (Ficetola *et al.*, 2008; Rees *et al.*, 2014)。eDNA 解析によって、移動段階における浮遊幼生の存在を判定することに期待がかかる (Goffredi *et al.*, 2006)。しかし、水塊から採取するバルク粒子試料には、大型動物成体の DNA 断片、数密度の高い原核微生物、あるいは沈降粒子中 DNA などが含まれ、浮遊幼生 eDNA を的確に検出することは困難かもしれない。さらに、eDNA で検出するためには対象種の情報 (いわゆる遺伝子バーコード) が

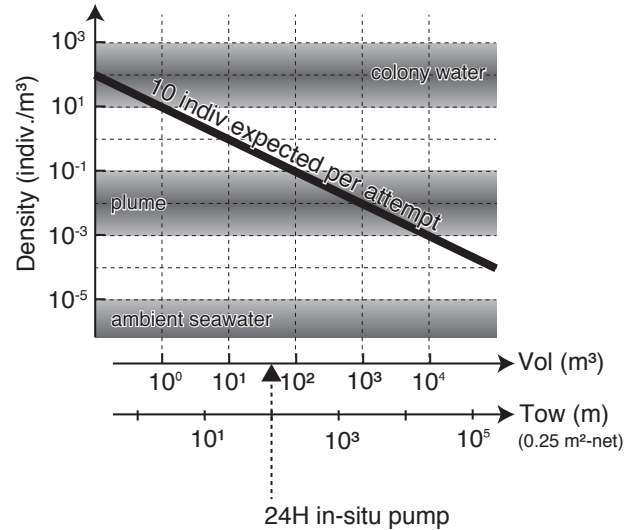


Fig. 3. Theoretical yield of vent animal larvae sampling; relationship between the water filtration volume and the density of larvae in the vent colony water, vent plume, and ambient seawater outside of vent.

データベース化されている必要があるが、熱水性の動物についてはバーコード配列登録がまだ限られているため、リファレンスとなる成体の遺伝子配列取得も並行して進めていく必要がある。

4.3 採集個体の解析

採集したバルクの粒子試料から浮遊幼生を同定・計数する作業には、多大な労力と時間が必要であった。しかしこの課題は、フローサイトメーターやフラクションコレクターの技術発展により、解消されつつある。たとえば FlowCam (Fluid Imaging Technologies 社) などのイメージング・フローサイトメーターを用いた小型生物の画像取得技術の発展により、粒子毎の画像取得は格段にスピードアップしている (Sieracki *et al.*, 1998; Camoying and Yñiguez, 2016; Kitahashi *et al.*, 2018)。現時点では取得画像の自動解析を可能にする教師データが十分ではないものの、すでに進行している画像取得技術の向上と多試料の解析に加え、機械学習を援用することで、腹足類などでは属レベルの自動認識・計数も近い将来に実現するだろう。自動画像認識とフラクションコレク

ターを連動させた完全自動ソーティングに期待がかかるが、コレクターでの分類にかかる機械的な速度の制約がネックとなるため、現状ではフローサイトメーターの吐出部において一定時間で捕集容器を変えるフラクションコレクターの利用が現実的であろう。いずれにせよ、採集試料の同定・計数は研究進展のボトルネックではなく、むしろ海洋での採集に研究進展のボトルネックが移行するだろう。

幼生の形態観察により、幼生のサイズや発達段階、遊泳器官や化学受容器官、眼点の有無を評価することができる。さらに、各発達段階で三次元内部構造解析 (Chen *et al.*, 2018) を行うことで、幼生の生理生態を解剖学的な視点から推定することが可能となる (Wanninger and Wollesen, 2015)。三次元内部構造の観察には多大な労力や時間を要する連続切片法が用いられていた (Ruthensteiner, 2008; Chen *et al.*, 2015b; Sigwart *et al.*, 2017) が、近年はシンクロトン放射光 CT あるいは走査型電子顕微鏡に組み込まれた集束イオンビーム (FIB-SEM) やマイクロトーム (SBF-SEM) を用いたブロック面観察法などが発展しており (e.g. Kaji *et al.*, 2016; Gavelis *et al.*, 2017), データ取得に要する作業労力は今後急速に減少することが予測される。また観察データの三次元再構築についても、人工知能によるアシストシステムが急速な発展をみせている。遺伝子解析による種同定をあわせて実施することで、種レベルでの生理的特徴を明らかに出来る。

浮遊幼生組織の化学組成に基づく行動生態解析は、化学分析手法の著しい発展により、新たな知見をもたらしている。主な分析機器・手法として、電子線プローブマイクロアナライザー (EPMA)、高分解能二次元高分解能二次イオン質量分析法 (NanoSIMS)、レーザーアブレーション誘導結合プラズマ質量分析法 (LA-ICP-MS) などが挙げられる。これらを対象成分の測定感度 (ppm ~ ppb)、空間分解能 (10^1 - 10^3 nm)、あるいは試料破壊の有無・程度に応じ使い分けることで、殻体化学種分析によって熱水性軟体動物の幼生成育環境履歴を復元できるだろう (Génio *et al.*, 2015)。また、広く利用されている安定同位体比質量分析計を用いた炭酸塩の酸素同位体比を用いた水温復元でも、従来に比べ格段に空間分解能が向上している (Ishimura *et al.*, 2004, 2008)。さらに、

酸素同位体比より確かな温度復元が可能な複置換同位体分子分析も開発され威力を発揮している (Eiler, 2007)。同位体組成に加え、多様な化学種をあわせて利用するマルチプロキシ解析も有効である (Bouchet and Warén, 1994; Levin, 2006)。たとえば、海洋表層と熱水環境では生息水温が類似する場合があるが、酸素同位体比に加え、熱水環境に特異なマンガンなどを合わせて解析することで、海洋表層・海洋深層・熱水環境の三者を明瞭に区別可能となる。なお大型動物種の行動生態を追跡で威力を発揮するバイオロギング (Chmura *et al.*, 2018) については、体サイズが小さい浮遊幼生に利用することは今後も難しいだろう。

4.4 採集個体の飼育

幼生の生理生態把握は、解像度の高い幼生分散モデルの構築に必須である。しかし多くの深海性種においてそれら知見は乏しい (Hilário *et al.*, 2015)。飼育実験からは、幼生の浮力、遊泳行動・速度、走性の有無、栄養獲得様式、餌の利用性、水温水圧耐性、実験環境における成長率や死亡率を評価できる。Yahagi *et al.* (2017) では、熱水性固有腹足類の一種を飼育し、上述全ての生理生態知見を明らかにすることで、同種の分散過程を推察している (3.2.2 参照)。一般に、熱水噴出域に生息する底生生物の幼生飼育実験を行う際には、以下の手順を踏む。1) 無人探査機等の潜航調査により、成熟個体や抱卵個体、または堆積物や岩石表面に付着する卵を採取する。2) 調査船上の水槽環境で観察するとともに採集生物の生存を維持する。3) 陸上の水槽環境で生物の飼育、観察・実験を行う。採集から実験開始時までの環境変化 (水温や水圧) に対する応答 (生残率) が分類群によって異なる点は、飼育実験に着手する際の一次制約となるが、必ずしも成体と卵・幼生の生理耐性は一致しない (Pradillon *et al.*, 2005; Brooke and Young, 2009; Mullineaux, 2014; Yahagi *et al.*, 2017)。そのため採集時に成体が死亡した場合でも、受精卵・幼生の発生が進んでいれば実験を行うことができる。なお、大気圧水槽実験で孵化した幼生には奇形が見られることがあり、発生の様子について注意深く観察する必要がある (Watanabe *et al.*, 2004, 2006, 2016)。陸上実験では、大気圧条件下に加えて、任意の圧力条件下 (≤ 100 Mpa: 水深に換算すると最大

10,000 m) で動物プランクトンを飼育・観察できる装置も開発利用されており (e.g. Koyama *et al.*, 2002; Van Dover and Lutz, 2004; Shillito *et al.*, 2008), 今後のさらなる知見集積に期待がかかる。また、幼生の栄養生態については、熱水域固有動物幼生に動物プランクトンまたは植物プランクトンを給餌し、成長を直接観察した研究例は、未だ世界で3例のみである (Epifanio *et al.*, 1999; Hamasaki *et al.*, 2010; Yahagi *et al.*, 2017)。幼生の餌利用に関する知見は、分散環境や成長速度の評価、PLD 推定に大きな役割を果たすことから、さらなる研究が待たれる。熱水域から幼生を採集する機会は限られるため、沿岸性の近縁種の飼育によって比較可能な知見を蓄積することも、有効である。

熱水域固有動物の幼生について、実験環境下で孵化から変態・着底までの生育を確かめた研究例はない。将来的に、圧力・水温・化学組成等、極限環境を再現した実験環境下での飼育が可能となれば、幼生の生理生態について飛躍的な理解向上が期待できる。これに関しては、採集した幼生の飼育にもまして、継代飼育系確立に期待がかかる。継代飼育系の確立は容易ではなく、また確立できるまで“実入り”がない点で、成果主義が跋扈する現代の研究状況では取り組みにくい対象である。しかし、ひとたび確立できれば得られる知見は計り知れず、挑戦を続ける価値のある課題である。蛇足を承知で付言するならば、確立した継代飼育はアウトリーチ活動においても待望の技術であり、飼育技術を広く展開することで、非研究者の海洋生物への親近感の増進に期待できる。鯨骨群集から採集され継代飼育法が確立されたホネクイハナムシは良い先例である (Miyamoto *et al.* 2013)。

4.5 観測に基づく水塊流動評価

トレーサー散布実験は、特定の熱水域における移出段階および移入段階の海水流動評価において、効果的である (3.2.2.1 項参照)。トレーサー散布に先立ち、温度計を多数配した dynamic hydrocast により熱水ブルームの三次元分布を詳細に描出した上で、採水試料分析により時間軸を挿入することで、熱水域における海水流動の概要が把握できる。定点設置型の流向流速観測も合わせて実施し情報を補完することが望ましい。トレーサーを底生群集場で散布しトレーサー分布の変遷をモニタリングす

ることで、群集を基点とする四次元の海水流動を描出できる。この海水流動情報に、底生群集の放卵動態を加味すれば、幼生フラックスが求まる。一方、熱水域縁辺部にトレーサーを散布し底生群集の周辺水塊に流入するトレーサーの分布をモニタリングすることで、移入可能性を評価できる。2016年に運用を開始した広域海底調査船『かいめい』は、トレーサー散布実験を含むブルーム観測に最適なプラットフォームである。左舷の常設 ROV によるピンポイントでのトレーサー散布および海底付近での採水追跡、右舷の常設 CTD-CMS による広域での鉛直採水追跡 (e.g. Kawagucci *et al.*, 2018), および後部甲板からの dynamic hydrocast や流向流速計係留系の設置・回収を、同一航海で実施できる。散布したトレーサーを可能な限り高頻度に追跡することを考えれば、対象とする場の水深はそれほど深くないことが望ましい。ただし、現時点でのトレーサー実験の実施にはいくつかの制約がある。まず従来トレーサーとして用いられた SF₆ の大量散布については、海洋コミュニティによる自主的な制限がある。SF₆ の代替品として CF₃SF₅ が提案されている (Ho *et al.*, 2008) が、CF₃SF₅ は入手が困難である。また SF₆ や CF₃SF₅ などの液化ガスは取り扱いに高圧ガス法に対応する必要があり、貯留容器間の分取作業には注意が必要となる。こうした制約から、大量散布が困難であるため、広い空間スケールを対象とする移動段階でのトレーサー実験は容易ではない。

4.6 シミュレーションに基づく水塊流動評価

数値シミュレーションは、幼生数密度が極めて低い移動段階に対して、主たる研究手段であり続けるだろう。数値シミュレーションで取り扱える時空間分解能・時空間範囲・粒子放出試行数は、計算機の性能に依存して決まるため、研究状況は今後ますます向上すると期待できる。一方、幼生分散の関わる海水流動では海底に近接する水塊の情報が極めて重要であるが、これは一般的な海洋の数値シミュレーションがあまり得意としていない領域であり、特異なシミュレーションモデルの構築も必要となる。

移動段階の海水流動解析において、(i) 地形効果を考慮することで鉛直流動が大きく変わることで、(ii) 群集場の点在する中央海嶺・島弧・背弧は地形が複雑であること、

(iii) 海嶺流のような地形に対応した特異な海水流動が存在することなどを考慮すると、現状より空間解像度の高いシミュレーションでなければあまり実効的ではないと言える。現在、調査船に搭載されている一般的なマルチナロービーム測深器で取得する海底地形情報の分解能は、水深 2,000 m 程度の領域では水平および鉛直でそれぞれ 30 m および 1 m 程度である。海底地形データに相応する高分解能を採用し、なおかつ海盆スケールの空間範囲 (水平 1,000 km², 水深 3,000 m) を網羅した計算が実現すれば、極めて実効的なシミュレーションとなり、移動段階の理解が劇的に向上する。

5. さいごに

幼生分散過程には、海盆レベル (Fig. 1A) から幼生一個体レベル (Fig. 2E) までの空間スケールを接続して考察する必要がある。また幼生分散過程では、幼生を輸送する海水流動のような非生物学的要素があり、PLD や遊泳行動のような生物学的要素が非生物学的要素に絶えず影響を受けながら関与している。こうした複雑さから幼生分散過程には「科学的研究の対象としての扱いにくさ」が伴う。これに加え「科学者としての扱いにくさ」も立ち塞がる。つまり、もっぱら底生生物に関心を持って研究を進めてきた生物学者にとっては、一般に海洋物理学の範疇である非生物学的要素の理解を深めることは (知識的にも心理的にも) 敷居が高い。さらにいえば、同じ海洋生物学といえども、浮遊幼生と底生成体では研究で利用する手法が大きく異なり、両者をともにフォローしようとする、手技の習熟や調査による拘束日数などが膨大となる。そもそも幼生分散説はすでに概ね受容されていることを考えれば、あらためて幼生分散過程をつぶさに評価し幼生分散説を演繹的・定量的に検証することは、あまり魅力がないかもしれない。海洋物理学者からは、熱水活動や急峻な地形など個別・具体・特殊な場合は、グローバルな熱や水の循環に比べ時空間スケールが小さすぎて、それほど興味深い対象ではないという声も聞かれる。しかし、逆説的であるが、だからこそ幼生分散過程の研究は魅力的である。ネットを曳き、水を汲み、探査機で潜り、形態を観察し、飼育し、遺伝情報を読み、機械で計算する。そのすべてが広大な深海環境に点在す

る珍妙な生物群集の何たるかを知ることにつながる。海洋研究の醍醐味である。

生物多様性への関心が高まる中で、希少な動物群集の実態を把握することが急務となっている。熱水固有動物群については、その限られた生息環境と、海底資源開発に伴う環境擾乱の懸念から、IUCN レッドリストにおいて絶滅危惧種やそれに類する登録がなされようとしている。その端緒として、2019 年 7 月のレッドリスト改訂ではスケारीーフットが絶滅危惧種として登録され (Sigwart *et al.*, 2019), つづく 12 月の改訂ではさらに 14 種が絶滅危惧種あるいは危急種として登録されている。もちろん、レッドリストの掲載有無にかかわらず、海底資源開発はもちろん科学調査行動も含めた人間活動によって、群集を絶滅させることはあってはならない。熱水動物群集の適切な管理を実現するためには、群集の形成・維持を担う過程の理解が決定的に重要であり、幼生分散はその最たるものである。本邦はプレート境界域に位置するため、近海に沖縄トラフや相模湾初島沖など多様な化学合成群集場が存在しており、幼生分散過程の研究を進めるのに絶好の地理的利点を有する。今後、国際的に意義ある研究を推進し、また幸か不幸か人間に発見された深海熱水動物群集の安寧を取り戻すために、多様な背景を持つ研究者の知見を (分散することなく) 結集させて、幼生分散過程の研究に取り組みたい。

謝 辞

執筆段階において長船哲史博士および白井厚太郎博士から助言を頂いた。作図にあたって北田数也博士の協力を受けた。本誌の担当編集委員ならびに 2 名の査読者には原稿に対する大変貴重な意見を頂いた。本稿執筆にあたり JSPS 科研費挑戦的萌芽研究 (15K12222), 特別研究員奨励費 (18J01945) および若手研究 (19K15893) の助成を受けた。

References

- Adams, D. K., and L. S. Mullineaux (2008): Supply of gastropod larvae to hydrothermal vents reflects transport from local larval sources. *Limnology and Oceanography*, **53**, 1945-1955.
- Adams, D. K., S. M. Arellano, and B. Govenar (2012): Larval dispersal:

- vent life in the water column. *Oceanography*, **25**, 256–268.
- Aguzzi, J., N. Bahamon, J. B. Company, and F. Sardà (2012): Challenges to the assessment of benthic populations and biodiversity as a result of rhythmic behaviour: Video solutions from cabled observatories. *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review*, **286**, 235–286.
- Arellano, S. M., A. L. Van Gaest, S. B. Johnson, R. C. Vrijenhoek, and C. M. Young (2014): Larvae from deep-sea methane seeps disperse in surface waters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20133276.
- Baker, E. T., and G. J. Massoth (1987): Characteristics of hydrothermal plumes from two vent fields on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific Ocean. *Earth and Planetary Science Letters*, **85**, 59–73.
- Baker, E. T., G. J. Massoth, R. A. Feely, R. W. Embley, R. E. Thomson, and B. J. Burd (1995): Hydrothermal event plumes from the coaxial seafloor eruption site, Juan de Fuca Ridge. *Geophysical Research Letters*, **22**, 147–150.
- Baker, E. T., J. A. Resing, R. M. Haymon, V. Tunnicliffe, J. W. Lavelle, F. Martinez, V. Ferrini, S. L. Walker, and K. Nakamura (2016): How many vent fields? New estimates of vent field populations on ocean ridges from precise mapping of hydrothermal discharge locations. *Earth and Planetary Science Letters*, **449**, 186–196.
- Beaulieu, S. E., L. S. Mullineaux, D. K. Adams, and S. W. Mills (2009): Comparison of a sediment trap and plankton pump for time-series sampling of larvae near deep-sea hydrothermal vents. *Limnology and Oceanography: Methods*, **7**, 235–248.
- Beaulieu, S. E., E. T. Baker, C. R. German, and A. Maffei (2013): An authoritative global database for active submarine hydrothermal vent fields. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **14**, 4892–4905.
- Beaulieu, S. E., E. T. Baker, and C. R. German (2015a): Where are the undiscovered hydrothermal vents on oceanic spreading ridges? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **121**, 202–212.
- Beaulieu, S. E., R. T. Sayre-McCord, S. W. Mills, F. Pradillon, and H. Watanabe (2015b): Swimming speeds of polychaete larvae collected near deep-sea hydrothermal vents. *Marine Ecology*, **36**, 133–143.
- Beedessee, G., H. Watanabe, T. Ogura, S. Nemoto, T. Yahagi, S. Nakagawa, K. Nakamura, K. Takai, M. Koonjul, and D. E. P. Marie (2013): High Connectivity of Animal Populations in Deep-Sea Hydrothermal Vent Fields in the Central Indian Ridge Relevant to Its Geological Setting. *PLoS ONE*, **8**: e81570.
- Bischoff, J. L., and R. J. Rosenbauer (1984): The critical point and two-phase boundary of seawater, 200–500°C. *Earth and Planetary Science Letters*, **68**, 172–180.
- Bouchet, P., and J. Fontes (1981): Migrations verticales des larves de gastéropodes abyssaux: arguments nouveaux dûs à l'analyse isotopique de la coquille larvaire et postlarvaire. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances Academie des Sciences, Paris D*, **292**, 1005–1008.
- Bouchet, P., and A. Warén (1994): Ontogenetic migration and dispersal of deep-sea gastropod larvae, p. 98–118. In *Reproduction, Larval Biology, and Recruitment of the Deep-Sea Benthos*, edited by C. M. Young. Columbia University Press, New York.
- Bower, A. S., M. S. Lozier, S. F. Gary, and C. W. Böning (2009): Interior pathways of the North Atlantic meridional overturning circulation. *Nature*, **459**, 243.
- Brooke, S. D., and C. M. Young (2009): Where do the embryos of *Riftia pachyptila* develop? Pressure tolerances, temperature tolerances, and buoyancy during prolonged embryonic dispersal. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **56**, 1599–1606.
- Camoying, M. G., and A. T. Yñiguez (2016): FlowCAM optimization: Attaining good quality images for higher taxonomic classification resolution of natural phytoplankton samples. *Limnology and Oceanography: Methods*, **14**, 305–314.
- Cannon, G. A., and D. J. Pashinski (1997): Variations in mean currents affecting hydrothermal plumes on the Juan de Fuca Ridge. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **102**, 24965–24976.
- Chapman, A. S. A., S. E. Beaulieu, A. Colaço, A. V. Gebruk, A. Hilario, T. C. Kihara, E. Ramirez-Llodra, et al. (2019): sFDvent: a global functional trait database for deep-sea hydrothermal vent fauna. *Global Ecology and Biogeography*, **28**, 1538–1551.
- Chen, C., J. T. Copley, K. Linse, A. D. Rogers (2015a) Low connectivity between ‘scaly-foot gastropod’ (Mollusca: Peltospiridae) populations at hydrothermal vents on the Southwest Indian Ridge and the Central Indian Ridge. *Organisms Diversity and Evolution*, **15**, 663–670.
- Chen, C., J. T. Copley, K. Linse, A. D. Rogers, and J. D. Sigwart (2015b): The heart of a dragon: 3D anatomical reconstruction of the ‘scaly-foot gastropod’ (Mollusca: Gastropoda: Neomphalina) reveals its extraordinary circulatory system. *Frontiers in Zoology*, **12**, 13.
- Chen, C., K. Linse, J. T. Copley, and A. D. Rogers (2015c): The ‘scaly-foot gastropod’: a new genus and species of hydrothermal vent-endemic gastropod (Neomphalina: Peltospiridae) from the Indian Ocean. *Journal of Molluscan Studies*, **81**, 322–334.
- Chen, C., K. Linse, K. Uematsu, and J. D. Sigwart (2018): Cryptic niche switching in a chemosymbiotic gastropod. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**, 20181099.
- Chevaldonné, P., and D. Jollivet (1993): Videoscopic study of deep-sea hydrothermal vent alvinellid polychaete populations: biomass estimation and behaviour. *Marine Ecology-Progress Series*, **95**, 251–251.
- Chevaldonné, P., D. Jollivet, A. Vangriesheim, and D. Desbruyères (1997): Hydrothermal-vent alvinellid polychaete dispersal in the eastern Pacific. I. Influence of vent site distribution, bottom currents, and biological patterns. *Limnology and Oceanography*, **42**, 67–80.
- Chimura, H. E., T. W. Glass, and C. T. Williams (2018): Biologging physiological and ecological responses to climatic variation: New tools for the climate change era. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **6**.
- Colaço, A., J. Blandin, M. Cannat, T. Carval, V. Chavagnac, D. Connelly, M. Fabian, et al. (2010): MoMAR-D: a technological challenge to monitor the dynamics of the Lucky Strike vent ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, **68**, 416–424.
- Copley, J. T. P., and C. M. Young (2006): Seasonality and zonation in the reproductive biology and population structure of the shrimp *Alvinocaris stactophila* (Caridea: Alvinocarididae) at a Louisiana Slope cold seep. *Marine Ecology Progress Series*, **315**, 199–209.
- Corliss, J. B., J. Dymond, L. I. Gordon, J. M. Edmond, R. P. von Herzen, R. D. Ballard, K. Green, et al. (1979): Submarine Thermal Springs on the Galápagos Rift. *Science*, **203**, 1073–1083.
- Cuvellier, D., J. Sarrazin, A. Colaço, J. Copley, D. Desbruyères, A. G. Glover, P. Tyler, and R. Serrão Santos (2009): Distribution and spatial variation of hydrothermal faunal assemblages at Lucky Strike (Mid-Atlantic Ridge) revealed by high-resolution video image analysis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 2026–2040.
- Demina, L. L., and S. V. Galkin (2016): Factors controlling the trace metal

- distribution in hydrothermal vent organisms, p. 123-141. In *Trace Metal Biogeochemistry and Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vent Systems*, Springer, Cham, Switzerland.
- Desbruyères, D., J. Hashimoto, and M.-C. Fabri (2006): Composition and Biogeography of Hydrothermal Vent Communities in Western Pacific Back-Arc Basins, p. 215-234. In *Back-Arc Spreading Systems: Geological, Biological, Chemical, and Physical Interactions*, edited by D. M. Christie, C. R. Fisher, S.-M. Lee and S. Givens, American Geophysical Union, Washington D.C.
- Dittel, A. I., G. Perovich, and C. E. Epifanio (2008): Biology of the vent crab *Bythograea thermydron*; a brief review. *Journal of Shellfish Research*, **27**, 63-77.
- Durden, J. M., T. Schoening, F. Althaus, A. Friedman, R. Garcia, A. G. Glover, J. Greinert, *et al.* (2016): Perspectives in visual imaging for marine biology and ecology: From acquisition to understanding, p. 1-72. In *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, Volume 54*, edited by R. N. Hughes, D. J. Hughes, I. P. Smith and A. C. Dale, CRC Press Boca Raton.
- Eiler, J. M. (2007): "Clumped-isotope" geochemistry-The study of naturally-occurring, multiply-substituted isotopologues. *Earth and Planetary Science Letters*, **262**, 309-327.
- Epifanio, C. E., G. Perovich, A. I. Dittel, and S. C. Cary (1999): Development and behavior of megalopa larvae and juveniles of the hydrothermal vent crab *Bythograea thermydron*. *Marine Ecology Progress Series*, **185**, 147-154.
- Felbeck, H. (1981): Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera). *Science*, **213**, 336.
- Ficetola, G. F., C. Miaud, F. Pompanon, and P. Taberlet (2008): Species detection using environmental DNA from water samples. *Biology Letters*, **4**, 423-425.
- Fryer, P. (1996): An actively venting serpentine seamount on the south-eastern Mariana forearc: "Shinkai 6500" Dives 280 and 281. *JAMSTEC Journal of Deep Sea Research*, **12**, 247-256.
- Fujikura, K., K. Amaki, J. P. Barry, Y. Fujiwara, Y. Furushima, R. Iwase, H. Yamamoto, and T. Maruyama (2007): Long-term in situ monitoring of spawning behavior and fecundity in *Calyptogenia* spp. *Marine Ecology Progress Series*, **333**, 185-193.
- 藤倉克則・奥谷喬司・丸山正 (2008) : 潜水調査船が観た深海生物—深海生物研究の現在. 東海大学出版会, 神奈川, 487pp.
- Gage, J. D., and P. A. Tyler (1991): *Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 504 pp.
- Gamo, T., H. Sakai, J. Ishibashi, E. Nakayama, K. Isshiki, H. Matsuura, K. Shitashima, K. Takeuchi, and S. Ohta (1993): Hydrothermal plumes in the eastern Manus Basin, Bismarck Sea: CH₄, Mn, Al and pH anomalies. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **40**, 2335-2349.
- Gamo, T., H. Chiba, T. Yamanaka, T. Okudaira, J. Hashimoto, S. Tsuchida, J.-i. Ishibashi, *et al.* (2001): Chemical characteristics of newly discovered black smoker fluids and associated hydrothermal plumes at the Rodriguez Triple Junction, Central Indian Ridge. *Earth and Planetary Science Letters*, **193**, 371-379.
- 蒲生俊敏 (2003) : 背弧海盆および中央海嶺熱水系の地球化学的研究. *地球化学*, **37**, 111-131.
- Gavelis, G. S., K. C. Wakeman, U. Tillmann, C. Ripken, S. Mitarai, M. Heranz, S. Özbek, *et al.* (2017): Microbial arms race: Ballistic "nematocysts" in dinoflagellates represent a new extreme in organelle complexity. *Science Advances*, **3**, e1602552.
- Génio, L., K. Simon, S. Kiel, and M. R. Cunha (2015): Effects of sample storage and shell orientation on LA-ICPMS trace element measurements on deep-sea mussels. *Scientific reports*, **5**, 17793.
- Goffredi, S. K., W. J. Jones, C. A. Scholin, R. Marin, and R. C. Vrijenhoek (2006): Molecular detection of marine invertebrate larvae. *Marine Biotechnology*, **8**, 149-160.
- Gollner, S., B. Govenar, C. R. Fisher, and M. Bright (2015): Size matters at deep-sea hydrothermal vents: different diversity and habitat fidelity patterns of meio- and macrofauna. *Marine ecology progress series*, **520**, 57-66.
- Gonnella, G., S. Böhnke, D. Indenbirken, D. Garbe-Schönberg, R. Seifert, C. Mertens, S. Kurtz, and M. Perner (2016): Endemic hydrothermal vent species identified in the open ocean seed bank. *Nature Microbiology*, **1**, 16086.
- Gustafson, R. G., D. T. J. Littlewood, and R. A. Lutz (1991): Gastropod egg capsules and their contents from deep-sea hydrothermal vent environments. *The Biological Bulletin*, **180**, 34-55.
- Hamasaki, K., K. Nakajima, S. Tsuchida, R. Kado, and S. Kitada (2010): Number and duration of zoeal stages of the hydrothermal vent crab *Gandalfus yunohana* from laboratory reared specimens. *Journal of Crustacean Biology*, **30**, 236-240.
- Hamel, J.-F., J. Sun, B. L. Gianasi, E. M. Montgomery, E. L. Kenchington, B. Burel, S. Rowe, P. D. Winger, and A. Mercier (2019): Active buoyancy adjustment increases dispersal potential in benthic marine animals. *Journal of Animal Ecology*, **88**, 820-832.
- Haymon, R. M., D. J. Fornari, K. L. Von Damm, M. D. Lilley, M. R. Perfit, J. M. Edmond, W. C. Shanks, *et al.* (1993): Volcanic eruption of the mid-ocean ridge along the East Pacific Rise crest at 9°45'-52'N: Direct submersible observations of seafloor phenomena associated with an eruption event in April, 1991. *Earth and Planetary Science Letters*, **119**, 85-101.
- Herring, P. J. (2006): Presence of postlarval alvinocaridid shrimps over south-west Indian Ocean hydrothermal vents, with comparisons of the pelagic biomass at different vent sites. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **86**, 125-128.
- Hilário, A., S. Vilar, M. R. Cunha, and P. Tyler (2009): Reproductive aspects of two bythograeid crab species from hydrothermal vents in the Pacific-Antarctic Ridge. *Marine Ecology Progress Series*, **378**, 153-160.
- Hilário, A., A. Metaxas, S. M. Gaudron, K. L. Howell, A. Mercier, N. C. Mestre, R. E. Ross, A. M. Thurnherr, and C. Young (2015): Estimating dispersal distance in the deep sea: challenges and applications to marine reserves. *Frontiers in Marine Science*, **2**, 6.
- Ho, D. T., J. R. Ledwell, and W. M. Smethie Jr (2008): Use of SF₆CF₃ for ocean tracer release experiments. *Geophysical Research Letters*, **35**.
- Horibe, Y., K. Kim, and H. Craig (1983): Off-ridge submarine hydrothermal vents: Back-arc spreading centers and hotspot seamounts. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **64**, 724.
- Ims, R. A., and N. G. Yoccoz (1997): Studying Transfer Processes in Metapopulations: Emigration, Migration, and Colonization, p. 247-265. In *Metapopulation Biology*, edited by I. Hanski and M. E. Gilpin, Academic Press, San Diego.

- Ishibashi, J., T. Noguchi, T. Toki, S. Miyabe, S. Yamagami, Y. Onishi, T. Yamanaka, Y. Yokoyama, E. Omori, Y. Takahashi, K. Hatada, Y. Nakaguchi, M. Yoshizaki, U. Konno, T. Shibuya, K. Takai, F. Inagaki, and S. Kawagucci (2014): Diversity of fluid geochemistry affected by processes during fluid upwelling in active hydrothermal fluids in the Izena Hole, the middle Okinawa Trough back-arc basin, *Geochemical Journal*, **48**, 357–369.
- Ishimura, T., U. Tsunogai, and T. Gamo (2004): Stable carbon and oxygen isotopic determination of sub-microgram quantities of CaCO₃ to analyze individual foraminiferal shells. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **18**, 2883–2888.
- Ishimura, T., U. Tsunogai, and F. Nakagawa (2008): Grain-scale heterogeneities in the stable carbon and oxygen isotopic compositions of the international standard calcite materials (NBS 19, NBS 18, IAEA-CO-1, and IAEA-CO-8). *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **22**, 1925–1932.
- Jablonski, D., and R. A. Lutz (1983): Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Reviews*, **58**, 21–89.
- Jackson, P. R., J. R. Ledwell, and A. M. Thurnherr (2010): Dispersion of a tracer on the East Pacific Rise (9°N to 10°N), including the influence of hydrothermal plumes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **57**, 37–52.
- JAMSTEC (Japan Agency for Marine–Earth Science and Technology) (2017): *SIP Protocol Series No. 4: Acquisition of Long-Term Monitoring Images near the Deep Seafloor by Edokko Mark I*. JAMSTEC, Yokosuka, Japan, 16 pp.
- Jinks, R. N., T. L. Markley, E. E. Taylor, G. Perovich, A. I. Dittel, C. E. Epifanio, and T. W. Cronin (2002): Adaptive visual metamorphosis in a deep-sea hydrothermal vent crab. *Nature*, **420**, 68–70.
- Kadko, D. C., N. D. Rosenberg, J. E. Lupton, R. W. Collier, and M. D. Lilley (1990): Chemical reaction rates and entrainment within the Endeavour Ridge hydrothermal plume. *Earth and Planetary Science Letters*, **99**, 315–335.
- Kaji, T., K. Kakui, N. Miyazaki, K. Murata, and A. R. Palmer (2016): Mesoscale morphology at nanoscale resolution: serial block-face scanning electron microscopy reveals fine 3D detail of a novel silk spinneret system in a tube-building tanaid crustacean. *Frontiers in Zoology*, **13**, 14.
- Kawagucci, S., K. Okamura, K. Kiyota, U. Tsunogai, Y. Sano, K. Tamaki, and T. Gamo (2008): Methane, manganese, and helium-3 in newly discovered hydrothermal plumes over the Central Indian Ridge, 18°–20° S. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **9**.
- Kawagucci, S., J. Miyazaki, R. Nakajima, T. Nozaki, Y. Takaya, Y. Kato, T. Shibuya, *et al.* (2013): Post-drilling changes in fluid discharge pattern, mineral deposition, and fluid chemistry in the Iheya North hydrothermal field, Okinawa Trough. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **14**, 4774–4790.
- Kawagucci, S. (2015): Fluid geochemistry of high-temperature hydrothermal fields in the Okinawa Trough, p. 387–403. In *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems: TAIGA Concept*, edited by J.-i. Ishibashi, K. Okino and M. Sunamura, Springer Japan, Tokyo.
- Kawagucci, S., J. Miyazaki, T. Noguchi, K. Okamura, T. Shibuya, T. Watsui, M. Nishizawa, *et al.* (2016): Fluid chemistry in the Solitaire and Dodo hydrothermal fields of the Central Indian Ridge. *Geofluids*, **16**, 988–1005.
- Kawagucci, S., A. Makabe, T. Kodama, Y. Matsui, C. Yoshikawa, E. Ono, M. Wakita, *et al.* (2018): Hadal water biogeochemistry over the Izu-Ogasawara Trench observed with a full-depth CTD-CMS. *Ocean Science*, **14**, 575–588.
- Kelley, D. S., J. A. Karson, D. K. Blackman, G. L. Fruh-Green, D. A. Butterfield, M. D. Lilley, E. J. Olson, *et al.* (2001): An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30 degrees N. *Nature*, **412**, 145–149.
- Killingley, J. S., and M. A. Rex (1985): Mode of larval development in some deep-sea gastropods indicated by oxygen-18 values of their carbonate shells. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **32**, 809–818.
- Kim, S. L., L. S. Mullineaux, and K. R. Helfrich (1994): Larval dispersal via entrainment into hydrothermal vent plumes. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **99**, 12655–12665.
- Kim, S. L., and L. Mullineaux (1998): Distribution and near-bottom transport of larvae and other plankton at hydrothermal vents. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **45**, 423–440.
- Kitahashi, T., H. K. Watanabe, M. Tsuchiya, H. Yamamoto, and H. Yamamoto (2018): A new method for acquiring images of meiobenthic images using the FlowCAM. *MethodsX*, **5**, 1330–1335.
- Komaki, K., Y. Furushima, and H. Yamamoto (2016): 3D characteristics of ADCP echo intensity anomaly observed over the Snail, Archean, and Pika hydrothermal vent fields in the South Mariana Trough. *Geochemical Journal*, **50**, 477–492.
- Konno, U., U. Tsunogai, F. Nakagawa, M. Nakaseama, J.-i. Ishibashi, T. Nunoura, and K.-i. Nakamura (2006): Liquid CO₂ venting on the seafloor: Yonaguni Knoll IV hydrothermal system, Okinawa Trough. *Geophysical Research Letters*, **33**.
- Koyama, S., T. Miwa, M. Horii, Y. Ishikawa, K. Horikoshi, and M. Aizawa (2002): Pressure-stat aquarium system designed for capturing and maintaining deep-sea organisms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **49**, 2095–2102.
- Koyama, S., T. Nagahama, N. Ootsu, T. Takayama, M. Horii, S. Konishi, T. Miwa, Y. Ishikawa, and M. Aizawa (2005): Survival of deep-sea shrimp (*Avinocaris* sp.) during decompression and larval hatching at atmospheric pressure. *Marine Biotechnology*, **7**, 272–278.
- Lartaud, F., C. T. S. Little, M. de Rafelis, G. Bayon, J. Dymont, B. Ildefonso, V. Gressier, *et al.* (2011): Fossil evidence for serpentinization fluids fueling chemosynthetic assemblages. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, 7698–7703.
- Lavelle, J. W., A. M. Thurnherr, L. S. Mullineaux, D. J. McGillicuddy, and J. R. Ledwell (2012): The prediction, verification, and significance of flank jets at mid-ocean ridges. *Oceanography*, **25**, 277–283.
- Lavelle, J. W., D. Di Iorio, and P. Rona (2013): A turbulent convection model with an observational context for a deep-sea hydrothermal plume in a time-variable cross flow. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **118**, 6145–6160.
- Ledwell, J. R., E. T. Montgomery, K. L. Polzin, L. C. St. Laurent, R. W. Schmitt, and J. M. Toole (2000): Evidence for enhanced mixing over rough topography in the abyssal ocean. *Nature*, **403**, 179–182.
- Levin, L. A., and T. S. Bridges (1995): Pattern and diversity in reproduction and development, p. 1–48. In *Ecology of marine invertebrate larvae*, edited by L. R. McEdward, CRC Press, Boca Raton.
- Levin, L. A. (2005): Ecology of cold seep sediments: Interactions of fauna

- with flow, chemistry and microbes, p. 1-46. In *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review*, edited by R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson and J. D. M. Gordon, Crc Press-Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Levin, L. A. (2006): Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 282-297.
- Lieth, H., and R. H. Whittaker (1975): *Primary productivity of the biosphere*. Springer-Verlag, New York, 339 pp.
- Lilley, M. D., D. A. Butterfield, J. E. Lupton, and E. J. Olson (2003): Magmatic events can produce rapid changes in hydrothermal vent chemistry. *Nature*, **422**, 878-881.
- Lindsay, D. J. (2018): 深海生物の調査(<特集>「地球環境の変化を知る一技術はどのように貢献するか」). 日本機械学会誌, **121**, 22-23.
- Little, C. T. S., and R. C. Vrijenhoek (2003): Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 582-588.
- Lupton, J. E., and H. Craig (1981): A Major Helium-3 Source at 15°S on the East Pacific Rise. *Science*, **214**, 13.
- Lupton, J. E. (1995): Hydrothermal plumes: Near and far field, p. 317-346. In *Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*, edited by S. E. Humphris, R. A. Zierenberg, L. S. Mullineaux and R. E. Thomson, American Geophysical Union, Washington D.C.
- Lupton, J. E., E. T. Baker, N. Garfield, G. J. Massoth, R. A. Feely, J. P. Cowen, R. R. Greene, and T. A. Rago (1998): Tracking the evolution of a hydrothermal event plume with a RAFOS neutrally buoyant drifter. *Science*, **280**, 1052.
- Lupton, J., D. Butterfield, M. Lilley, L. Evans, K.-i. Nakamura, W. Chadwick Jr, J. Resing, *et al.* (2006): Submarine venting of liquid carbon dioxide on a Mariana Arc volcano. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **7**.
- Lutz, R. A., D. Jablonski, and R. D. Turner (1984): Larval development and dispersal at deep-sea hydrothermal vents. *Science*, **226**, 1451-1454.
- Malahoff, A., G. M. McMurtry, J. C. Wiltshire, and H.-W. Yeh (1982): Geology and chemistry of hydrothermal deposits from active submarine volcano Loihi, Hawaii. *Nature*, **298**, 234-239.
- Marsh, A. G., L. S. Mullineaux, C. M. Young, and D. T. Manahan (2001): Larval dispersal potential of the tubeworm *Riftia pachyptila* at deep-sea hydrothermal vents. *Nature*, **411**, 77.
- Marsh, L., J. T. Copley, V. A. I. Huvenne, K. Linse, W. D. K. Reid, A. D. Rogers, C. J. Sweeting, and P. A. Tyler (2012): Microdistribution of Faunal Assemblages at Deep-Sea Hydrothermal Vents in the Southern Ocean. *PLoS ONE*, **7**, e48348.
- Marsh, L., J. T. Copley, P. A. Tyler, and S. Thatje (2015): In hot and cold water: differential life-history traits are key to success in contrasting thermal deep-sea environments. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 898-913.
- McVeigh, D. M., D. B. Eggleston, A. C. Todd, C. M. Young, and R. He (2017): The influence of larval migration and dispersal depth on potential larval trajectories of a deep-sea bivalve. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **127**, 57-64.
- Metaxas, A. (2004): Spatial and temporal patterns in larval supply at hydrothermal vents in the northeast Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1949-1956.
- Metaxas, A. (2011): Spatial patterns of larval abundance at hydrothermal vents on seamounts: evidence for recruitment limitation. *Marine Ecology Progress Series*, **437**, 103-117.
- Mills, S. W., S. E. Beaulieu, and L. S. Mullineaux (2009): *WHOI Technical Report: Photographic identification guide to larvae at hydrothermal vents*. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA, 104 pp.
- Mino, S., S. Nakagawa, H. Makita, T. Toki, J. Miyazaki, S. M. Sievert, M. F. Polz, *et al.* (2017): Endemicity of the cosmopolitan mesophilic chemolithoautotroph *Sulfurimonas* at deep-sea hydrothermal vents. *The ISME Journal*, **11**, 909-919.
- Mitarai, S., H. Watanabe, Y. Nakajima, A. F. Shchepetkin, and J. C. McWilliams (2016): Quantifying dispersal from hydrothermal vent fields in the western Pacific Ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **113**, 2976.
- Miyake, H., M. Kitada, T. Itoh, S. Nemoto, Y. Okuyama, H. Watanabe, S. Tsuchida, K. Inoue, R. Kado, S. Ikeda, K. Nakamura, and T. Omata (2010): Larvae of deep-sea chemosynthetic ecosystem animals in captivity. *Cahiers de Biologie Marine*, **51**, 441-450.
- Miyamoto, N., T. Yamamoto, Y. Yusa, and Y. Fujiwara (2013) Postembryonic development of the bone-eating worm *Osedax japonicus*. *Naturwissenschaften*, **100**, 285-289.
- Miyazaki, J., S. Kawagucci, A. Makabe, A. Takahashi, K. Kitada, J. Torimoto, Y. Matsui, *et al.* (2017) Deepest and hottest hydrothermal activity in the Okinawa Trough: the Yokosuka site at Yaeyama Knoll. *Royal Society Open Science*, **4**, 171570.
- Mullineaux, L. S., P. H. Wiebe, and E. T. Baker (1995): Larvae of benthic invertebrates in hydrothermal vent plumes over Juan de Fuca Ridge. *Marine Biology*, **122**, 585-596.
- Mullineaux, L. S., S. W. Mills, A. K. Sweetman, A. H. Beaudreau, A. Metaxas, and H. L. Hunt (2005): Vertical, lateral and temporal structure in larval distributions at hydrothermal vents. *Marine Ecology Progress Series*, **293**, 1-16.
- Mullineaux, L. S., D. K. Adams, S. W. Mills, and S. E. Beaulieu (2010): Larvae from afar colonize deep-sea hydrothermal vents after a catastrophic eruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 7829.
- Mullineaux, L. S., D. J. McGillicuddy Jr, S. W. Mills, V. K. Kosnyrev, A. M. Thurnherr, J. R. Ledwell, and J. W. Lavelle (2013): Active positioning of vent larvae at a mid-ocean ridge. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **92**, 46-57.
- Mullineaux, L. S. (2014): Deep-Sea Hydrothermal Vent Communities, p. 383-400. In *Marine Community Ecology and Conservation*, edited by M. Bertness, M. Bruno, B. Silliman and J. Stachowicz, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Mullineaux, L. S., A. Metaxas, S. E. Beaulieu, M. Bright, S. Gollner, B. M. Grupe, S. Herrera, J. B. Kellner, L. A. Levin, S. Mitarai, M. G. Neubert, A. M. Thurnherr, V. Tunnicliffe, H. K. Watanabe, and Y. Won (2018): Exploring the ecology of deep-sea hydrothermal vents in a metacommunity framework. *Frontiers in Marine Science*, **5**, article 49.
- Nakajima, R., H. Yamamoto, S. Kawagucci, Y. Takaya, T. Nozaki, C. Chen, K. Fujikura, T. Miwa, and K. Takai (2015): Post-drilling changes in seabed landscape and megabenthos in a deep-sea hydrothermal system, the Iheya North field, Okinawa Trough. *PLoS ONE*, **10**, e0123095.
- Nakajima, R., C. Chen, R. Iwase, H. Yamamoto, and K. Fujikura (2019): Clams after storms: the impact of multiple disturbances on seep vesicomid clams revealed by long-term monitoring. *Marine Biology*, **166**, 35.
- Nakamura, K., and K. Takai (2014): Theoretical constraints of physical

- and chemical properties of hydrothermal fluids on variations in chemolithotrophic microbial communities in seafloor hydrothermal systems. *Progress in Earth and Planetary Science*, **1**, 5.
- Nakamura, K., S. Kawagucci, K. Kitada, H. Kumagai, K. Takai, and K. Okino (2015): Water column imaging with multibeam echo-sounding in the mid-Okinawa Trough: Implications for distribution of deep-sea hydrothermal vent sites and the cause of acoustic water column anomaly. *Geochemical Journal*, **49**, 579–596.
- Nakamura, M., H. Watanabe, T. Sasaki, J. Ishibashi, K. Fujikura, and S. Mitarai (2014) Life history traits of *Lepetodrilus nux* in the Okinawa Trough, based upon gametogenesis, shell size, and genetic variability. *Marine Ecology Progress Series*, **505**, 119–130.
- Nakamura, M., Y. Nakajima, H. K. Watanabe, T. Sasaki, H. Yamamoto, and S. Mitarai (2018): Spatial variability in recruitment of benthos near drilling sites in the Iheya North hydrothermal field in the Okinawa Trough. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **135**, 65–73.
- Nishioka, J., H. Obata, and D. Tsumune (2013): Evidence of an extensive spread of hydrothermal dissolved iron in the Indian Ocean. *Earth and Planetary Science Letters*, **361**, 26–33.
- Nussbaumer, A. D., C. R. Fisher, and M. Bright (2006): Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms. *Nature*, **441**, 345–348.
- Nye, V., J. T. Copley, and P. A. Tyler (2013): Spatial variation in the population structure and reproductive biology of *Rimicaris hybisae* (Caridea: Alvinocarididae) at hydrothermal vents on the Mid-Cayman Spreading Centre. *PLoS ONE*, **8**, e60319.
- Ockelmann, K. W. (1965): Developmental types in marine bivalves and their distributions along the Atlantic coast of Europe. *Proceedings of the 1st European Malacological Congress*, 25–35.
- O'Connor, M. I., J. F. Bruno, S. D. Gaines, B. S. Halpern, S. E. Lester, B. P. Kinlan, and J. M. Weiss (2007): Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 1266–1271.
- Ohara, Y., M. K. Reagan, K. Fujikura, H. Watanabe, K. Michibayashi, T. Ishii, R. J. Stern, *et al.* (2012): A serpentinite-hosted ecosystem in the Southern Mariana Forearc. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **109**, 2831–2835.
- Perovich, G. M., C. E. Epifanio, A. I. Dittel, and P. A. Tyler (2003): Spatial and temporal patterns in development of eggs in the vent crab *Bythograea thermydron*. *Marine Ecology Progress Series*, **251**, 211–220.
- Plouviez, S., T. M. Shank, B. Faure, C. Daguin-Thiebaut, F. Viardf, H. Lallier, D. Jollivet (2009): Comparative phylogeography among hydrothermal vent species along the East Pacific Rise reveals vicariant processes and population expansion in the South. *Molecular Ecology*, **18**, 3903–3917.
- Podowski, E. L., T. S. Moore, K. A. Zelnio, G. W. Luther, and C. R. Fisher (2009): Distribution of diffuse flow megafauna in two sites on the Eastern Lau Spreading Center, Tonga. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 2041–2056.
- Pradillon, F., B. Shillito, C. M. Young, and F. Gaill (2001): Deep-sea ecology: Developmental arrest in vent worm embryos. *Nature*, **413**, 698.
- Pradillon, F., N. Le Bris, B. Shillito, C. M. Young, and F. Gaill (2005): Influence of environmental conditions on early development of the hydrothermal vent polychaete *Alvinella pompejana*. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 1551.
- Punshon, S., R. M. Moore, and H. Xie (2007): Net loss rates and distribution of molecular hydrogen (H₂) in mid-latitude coastal waters. *Marine Chemistry*, **105**, 129–139.
- Ramirez Llodra, E., P. A. Tyler, and J. T. P. Copley (2000): Reproductive biology of three caridean shrimp, *Rimicaris exoculata*, *Chorocaris chacei* and *Mirocaris fortunata* (Caridea: Decapoda), from hydrothermal vents. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **80**, 473–484.
- Ray, D., K. A. Kamesh Raju, E. T. Baker, A. Srinivas Rao, A. V. Mudholkar, J. E. Lupton, L. Surya Prakash, R. B. Gawas, and T. Vijaya Kumar (2012): Hydrothermal plumes over the Carlsberg Ridge, Indian Ocean. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **13**.
- Reed, D. C., J. A. Breier, H. Jiang, K. Anantharaman, C. A. Klausmeier, B. M. Toner, C. Hancock, *et al.* (2015): Predicting the response of the deep-ocean microbiome to geochemical perturbations by hydrothermal vents. *The ISME Journal*, **9**, 1857–1869.
- Rees, H. C., B. C. Maddison, D. J. Middleditch, J. R. M. Patmore, and K. C. Gough (2014): REVIEW: The detection of aquatic animal species using environmental DNA – a review of eDNA as a survey tool in ecology. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 1450–1459.
- Resing, J. A., P. N. Sedwick, C. R. German, W. J. Jenkins, J. W. Moffett, B. M. Sohst, and A. Tagliabue (2015): Basin-scale transport of hydrothermal dissolved metals across the South Pacific Ocean. *Nature*, **523**, 200.
- Rex, M. A., and A. Warén (1982): Planktotrophic development in deep-sea prosobranch snails from the western North Atlantic. *Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, **29**, 171–184.
- Rogers, A. D., P. A. Tyler, D. P. Connelly, J. T. Copley, R. James, R. D. Larter, K. Linse, *et al.* (2012): The discovery of new deep-sea hydrothermal vent communities in the Southern Ocean and implications for biogeography. *PLOS Biology*, **10**, e1001234.
- Ruthensteiner, B. (2008): Soft part 3D visualization by serial sectioning and computer reconstruction. *Zoosymposia*, **1**, 63–100.
- Sakai, H., T. Gamo, E. S. Kim, M. Tsutsumi, T. Tanaka, J. Ishibashi, H. Wakita, M. Yamano, and T. Oomori (1990): Venting of carbon dioxide-rich fluid and hydrate formation in Mid-Okinawa Trough Backarc Basin. *Science*, **248**, 1093.
- Scheltema, R. S., and I. P. Williams (1983): Long-distance dispersal of planktonic larvae and the biogeography and evolution of some Polynesian and Western Pacific Mollusks. *Bulletin of Marine Science*, **33**, 545–565.
- 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 development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9° 50'N, East Pacific Rise). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **45**, 465–515.
- Shedder, M., and C. L. Van Dover (2007): Temporal and spatial variation in the reproductive ecology of the vent-endemic amphipod *Ventiella sulfuris* in the eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **331**, 181–194.
- Shillito, B., G. Hamel, C. Duchi, D. Cottin, J. Sarrazin, P. M. Sarradin, J. Ravaux, and F. Gaill (2008): Live capture of megafauna from 2300 m depth, using a newly designed Pressurized Recovery Device. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **55**, 881–889.

- Sieracki, C. K., M. E. Sieracki, and C. S. Yentsch (1998): An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *168*, 285-296.
- Sigwart, J. D., L. H. Sumner-Rooney, J. Dickey, and N. Carey (2017): The scaphopod foot is ventral: more evidence from the anatomy of *Rhabdus rectius* (Carpenter, 1864) (Dentaliida: Rhabdidae). *Molluscan Research*, **37**, 79-87.
- Sigwart, J. D., C. Chen, E. A. Thomas, A. L. Allcock, M. Böhm, and M. Seddon (2019): Red Listing can protect deep-sea biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, **3**, 1134.
- Smith, C. R., and A. R. Baco (2003): Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **41**, 311-354.
- Son, J., S.-J. Pak, J. Kim, E. T. Baker, O.-R. You, S.-K. Son, and J.-W. Moon (2014): Tectonic and magmatic control of hydrothermal activity along the slow-spreading Central Indian Ridge, 8°S-17°S. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **15**, 2011-2020.
- Speer, K. G., J. Gould, and J. LaCasce (1999): Year-long float trajectories in the Labrador Sea Water of the eastern North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **46**, 165-179.
- Speer, K. G., M. E. Maltrud, and A. M. Thurnherr (2003): A global view of dispersion above the mid-ocean ridge, p. 287-302. In *Energy and Mass Transfer in Marine Hydrothermal Systems*, edited by P. E. Halbach, V. Tunnicliffe and J. R. Hein, Dahlem University Press, Berlin.
- Speer, K., and A. M. Thurnherr (2012): The Lau Basin Float Experiment (LAUB-FLEX). *Oceanography*, **25**, 284-285.
- Srinivasan, A., Z. Top, P. Schlosser, R. Hohmann, M. Iskandarani, D. B. Olson, J. E. Lupton, and W. J. Jenkins (2004): Mantle ³He distribution and deep circulation in the Indian Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **109**.
- Taberlet, P., E. Coissac, M. Hajibabaei, and L. H. Rieseberg (2012): Environmental DNA. *Molecular Ecology*, **21**, 1789-1793.
- Tarasov, V. G., A. V. Gebruk, A. N. Mironov, and L. I. Moskalev (2005): Deep-sea and shallow-water hydrothermal vent communities: Two different phenomena? *Chemical Geology*, **224**, 5-39.
- Thornton, B., A. Bodenmann, O. Pizarro, S. B. Williams, A. Friedman, R. Nakajima, K. Takai, et al. (2016): Biometric assessment of deep-sea vent megabenthic communities using multi-resolution 3D image reconstructions. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **116**, 200-219.
- Thorson, G. (1950): Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, **25**, 1-45.
- Thurnherr, A. M., and L. C. St. Laurent (2011): Turbulence and diapycnal mixing over the East Pacific Rise crest near 10°N. *Geophysical Research Letters*, **38**.
- Timmermann, A., and T. Friedrich (2016): Late Pleistocene climate drivers of early human migration. *Nature*, **538**, 92.
- Tokeshi, M. (2011): Spatial structures of hydrothermal vents and vent-associated megafauna in the back-arc basin system of the Okinawa Trough, western Pacific. *Journal of Oceanography*, **67**, 651-665.
- Tsuchida, S., Y. Fujiwara, and K. Fujikura (2003): Distribution and population structure of the galatheid crab *Shinkaia crosnieri* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) in the Southern Okinawa Trough. *Japanese Journal of Benthology*, **58**, 84-88.
- Tsunogai, U., F. Nakagawa, T. Gamou, and J. Ishibashi (2005): Stable isotopic compositions of methane and carbon monoxide in the Suiyo hydrothermal plume, Izu-Bonin arc: Tracers for microbial consumption/production. *Earth and Planetary Science Letters*, **237**, 326-340.
- Tunnicliffe, V., C. M. R. Fowler, and A. G. Mearthar (1996): Plate tectonic history and hot vent biogeography. *Geological Society, London, Special Publications*, **118**, 225-238.
- Turner, J. S. (1973): *Buoyancy effects in fluids*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 367 pp.
- Van Dover, C. L. (2000): *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 412 pp.
- Van Dover, C. L., and R. A. Lutz (2004): Experimental ecology at deep-sea hydrothermal vents: a perspective. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **300**, 273-307.
- Van Dover, C. L., S. Arnaud-Haond, M. Gianni, S. Helmreich, J. A. Huber, A. L. Jaekel, A. Metaxas, L. H. Pendleton, S. Petersen, E. Ramirez-Llodra, P. E. Steinberg, V. Tunnicliffe, and H. Yamamoto (2018): Scientific rationale and international obligations for protection of active hydrothermal vent ecosystems from deep-sea mining. *Marine Policy*, **90**, 20-28.
- Vic, C., J. Gula, G. Roulet, and F. Pradillon (2018): Dispersion of deep-sea hydrothermal vent effluents and larvae by submesoscale and tidal currents. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **133**, 1-18.
- Vrijenhoek, R. C. (2010) Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. *Molecular Ecology*, **19**, 4391-4411.
- Wanninger, A., and T. Wollesen (2015): Mollusca, p. 103-153. In *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 2: Lophotrochozoa (Spiralia)*, edited by A. Wanninger, Springer Vienna, Vienna.
- Watanabe, H., R. Kado, S. Tsuchida, H. Miyake, M. Kyo, and S. Kojima (2004): Larval development and intermoult period of the hydrothermal vent barnacle *Neoverruca* sp. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **84**, 743-745.
- Watanabe, H., S. Tsuchida, K. Fujikura, H. Yamamoto, F. Inagaki, M. Kyo, and S. Kojima (2005): Population history associated with hydrothermal vent activity inferred from genetic structure of neoverruca barnacles around Japan. *Marine Ecology Progress Series*, **288**, 233-240.
- Watanabe, H., R. Kado, M. Kaida, S. Tsuchida, and S. Kojima (2006): Dispersal of vent-barnacle (genus *Neoverruca*) in the Western Pacific. *Cahiers de Biologie Marine*, **47**, 353-357.
- Watanabe, H., K. Fujikura, G. Kinoshita, H. Yamamoto, and T. Okutani (2009): Egg capsule of *Phymorhynchus buccinoides* (Gastropoda: Turridae) in a deep-sea methane seep site in Sagami Bay, Japan. *Venus*, **67**, 181-188.
- Watanabe, H., and S. Kojima (2015): Vent fauna in the Okinawa Trough, p. 449-459. In *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems: TAIGA Concept*, edited by J.-i. Ishibashi, K. Okino and M. Sunamura, Springer Japan, Tokyo.
- Watanabe, H., T. Yahagi, Y. Nagai, M. Seo, S. Kojima, J. Ishibashi, H. Yamamoto, K. Fujikura, S. Mitarai, and T. Toyofuku (2016): Different thermal preferences for brooding and larval dispersal of two neighboring shrimps in deep-sea hydrothermal vent fields. *Marine Ecology*, **37**, 1282-1289.
- Wiebe, P. H., A. W. Morton, A. M. Bradley, R. H. Backus, J. E. Craddock, V. Barber, T. J. Cowles, and G. R. Flierl (1985): New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Marine Biology*, **87**, 313-323.

- Wolff, T. (2005): Composition and endemism of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Cahiers de Biologie Marine*, **46**, 97-104.
- Yahagi, T., H. Watanabe, J. Ishibashi, and S. Kojima (2015): Genetic population structure of four hydrothermal vent shrimp species (Alvinocarididae) in the Okinawa Trough, Northwest Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **529**, 159-169.
- Yahagi, T., H. Kayama Watanabe, S. Kojima, and Y. Kano (2017): Do larvae from deep-sea hydrothermal vents disperse in surface waters? *Ecology*, **98**, 1524-1534.
- Yahagi, T., H. Fukumori, A. Warén, and Y. Kano (2019): Population connectivity of hydrothermal-vent limpets along the northern Mid-Atlantic Ridge (Gastropoda: Neritimorpha: Phenacolepadidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **99**, 179-185.
- Yorisue, T., R. Kado, H. Watanabe, J. T. Høeg, K. Inoue, S. Kojima, and B. K. K. Chan (2013): Influence of water temperature on the larval development of *Neoverruca* sp. and *Ashinkailepas seepiophila*—Implications for larval dispersal and settlement in the vent and seep environments. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **71**, 33-37.
- Young, C. M., E. Vázquez, A. Metaxas, and P. A. Tyler (1996): Embryology of vestimentiferan tube worms from deep-sea methane/sulphide seeps. *Nature*, **381**, 514.
- Young, C. M. (2003): Reproduction, development and life-history traits, p. 381-426. In *Ecosystems of the World, Vol. 28: Ecosystems of the Deep Oceans*, edited by P. A. Tyler, Elsevier Science, Amsterdam.
- Young, C. M., R. He, R. B. Emlet, Y. Li, H. Qian, S. M. Arellano, A. Van Gaest, K. C. Bennett, M. Wolf, T. I. Smart, and M. E. Rice (2012): Dispersal of Deep-Sea Larvae from the Intra-American Seas: Simulations of Trajectories using Ocean Models. *Integrative and Comparative Biology*, **52**, 483-496.
- Young, C. M., S. M. Arellano, J.-F. Hamel, and A. Mercier (2018): Ecology and evolution of larval dispersal in the deep sea, p. 229-250. In *Evolutionary Ecology of Marine Invertebrate Larvae*, edited by T. J. Carrier, J. M. Reitzel and A. Heyland, Oxford University Press, Oxford.
- Yund, P. O., S. D. Steven, and M. D. Bertness (1991): Cylindrical tube traps for larval sampling. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1167-1177.
- Zal, F., D. Jollivet, P. Chevaldonné, and D. Desbruyères (1995): Reproductive biology and population structure of the deep-sea hydrothermal vent worm *Paralvinella grasslei* (Polychaeta: Alvinellidae) at 13°N on the East Pacific Rise. *Marine Biology*, **122**, 637-648.

What we know, what we can know, and what we will never know about the larval dispersal process at deep-sea chemosynthetic ecosystems

Takuya Yahagi^{1,2*}, Chong Chen^{1,3}, Shinsuke Kawagucci*

Abstract

The discovery of unfathomably high animal biomass inhabiting deep seafloors with geofluid input, such as hydrothermal vents, is widely recognized as one of the most extraordinary scientific achievements in recent history. Four decades since its discovery, how animals migrate between these stepping stone-like habitats remains a fascinating research topic. The concept of larval dispersal where animals migrate during their early life stages (as eggs or larvae), is generally accepted as the only viable process for this to occur. Here, we review existing studies concerning this process in three stages (emigration, migration, and colonization) and consider two different viewpoints (biological factors and seawater dynamics). Furthermore, we disentangle the obstacles and limitations related to the study of animal dispersal in hydrothermal vents, discuss new developments in the field, and provide an outlook on research in the coming decades.

Key words: Hydrothermal vents, Biological dispersal, Planktonic larvae, Hydrodynamics, Oceanographic observations.

(Corresponding author's e-mail address: TY: yahagi@aori.u-tokyo.ac.jp,
SK: kawagucci@jamstec.go.jp)

(Received 19 June 2019; accepted 4 December 2019)

(doi: 10.5928/kaiyou.28.4-5-6_97)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2019)

1 X-STAR, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa 237-0061, Japan

2 Atmosphere and Ocean Research Institute (AORI), The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan

3 Marine Laboratory, Queen's University Belfast, 12-13 The Strand, Portaferry, BT22 1PF N Ireland

* Corresponding author :

Takuya Yahagi (yahagi@aori.u-tokyo.ac.jp)

Shinsuke Kawagucci (kawagucci@jamstec.go.jp)