

熱水系における微生物の多様性と地質への影響

高野 淑識¹⁾・石井 浩介²⁾・中島美和子³⁾・丸茂 克美¹⁾

1. はじめに

深海底熱水系から噴出する熱水はしばしば300℃を超え、水素や硫化水素等の還元性物質や銅、亜鉛、鉛、砒素、金などの重金属に富むが、その温度、pH、酸化還元電位等の物理化学的な性状は岩石や堆積物と反応することによって大きく変化していく(Jannasch and Motti, 1985; Lower *et al.*, 2001; Karnachuk *et al.*, 2002)。このような苛酷で変動的な熱水環境は生命活動には極めて不利であると考えられていたが、こうした環境下でも、ある種の微生物は存在し、多様な存在形態を示すことが近年の潜水艇による調査・研究によって明らかにされつつある。

しかし深海底熱水系については、アプローチが難しいため未だに調査事例が少なく、微生物学的、鉱物学的、地球化学的、地球物理的な側面からの総合的な調査が求められている。このため、我々は科学技術振興調整費総合研究課題として「海底熱水系における生物・地質相互作用の解明に関する国際共同研究」(通称:アーキアンパーク計画)を実施した。このプロジェクトを簡単に述べると、海底熱水系深部に生息する住人(どんな微生物がいるか?), 住居(どんな住処に棲息するか?), 食糧(どんなものを食べているか?)を総合的に明らかにするための国際共同研究である。

本稿では、これまでにわかっている熱水系に生息する微生物、特に高温部に生息する微生物の熱水系への適応とその代謝の多様性を概観するとともに熱水環境における微生物の活動領域を議論した。また、代表的な生体有機物であるアミノ酸とそ

の立体的な特徴から、海底熱水系の海底下での微生物分布を検証したので併せて考察する。

2. 微生物の熱水系への適応メカニズム

我々の身の回りの微生物の多くは60℃以上になると活性を失ってしまう。さらに水の沸騰する100℃では、微生物を生育することはできない。なぜなら生体を構成するタンパク質(酵素を含む)やDNA、細胞膜が熱により変性し、機能しなくなるからである。これを逆に利用すれば、有害な微生物の活性をなくす滅菌処理になる。

しかし、陸上の温泉地帯や海底熱水系から単離された微生物には80℃を超える温度でも生育できるものが存在する。このような80℃以上の高温に至適生育温度を持つ原核(核を持たない)微生物は特に超好熱性菌と分類される(Kelly and Adams, 1994)。現在までに200種類以上の超好熱性菌が、各地の熱水系から単離され、生育最高温度が113℃(Blochl *et al.*, 1997)に達するものも確認されている。ごく最近、生育最高温度の記録が、121℃に更新された(Kashefi and Lovley, 2003)ことは、記憶に新しい。生命生育限界に関する他因子(e.g. 塩濃度: 0-5mM, pH: 0-10.5, 圧力: ~1,000気圧)については、優れた総説がある(Rothschild and Mancinelli, 2001)。

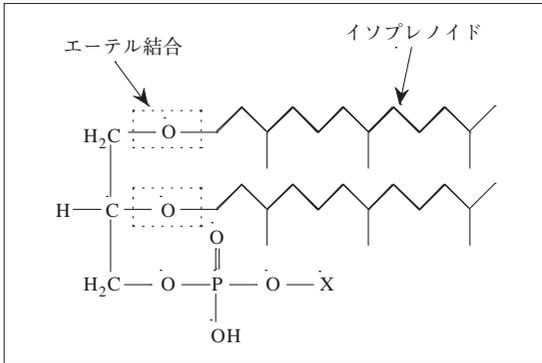
超好熱性菌は高温に耐えるタンパク質を持つことがわかってきている。タンパク質は一列に結合するアミノ酸が適切な立体構造をとることにより成り立つが、超好熱性菌のタンパク質は、ある種のアミノ酸が通常のアミノ酸とは異なるアミノ酸で置

1) 産総研 地質情報研究部門

2) Department of Molecular Ecology, Max-Planck-Institute for Marine Microbiology

3) 九州大学大学院理学研究院

キーワード: 海底熱水系, 極限環境, 微生物生態, 生物・地質相互作用, アーキアンパーク計画



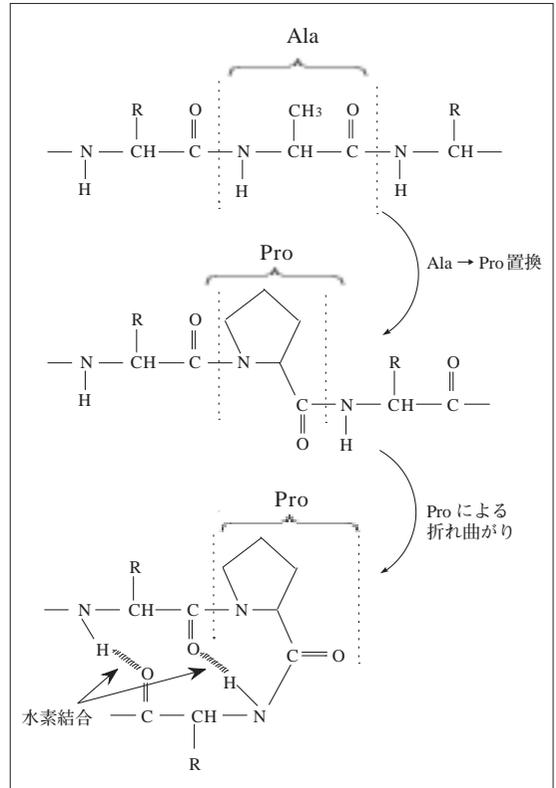
第1図 脂質とリン酸を結びつけるエーテル結合。2つある場合を特にジエーテル結合と呼び、4つある場合(イソプレノイドの両端に各々)をテトラエーテル結合と呼ぶ。

換(例えば、アラニンの代わりにプロリン)されている(Scandurra *et al.*, 1998)。このアミノ酸置換の結果、タンパク質の立体構造を保つための水素結合や塩橋が増し、熱性菌のタンパク質は高温安定性を得ていると考えられている(第1図)。

また、一般的な細菌の細胞膜はエステル結合によって脂質とリン酸が結合しているが、超好熱性菌の多くは物理化学的により安定なエーテル結合を含んでいる(第2図)。その他、DNAやタンパク質を熱から保護する機構も一般的な微生物と異なることが徐々に明らかになってきている(Grayling *et al.*, 1996; Trent, 1996)。

熱水系に住む微生物の多くは高濃度の重金属に対する耐性を持つことが明らかになってきている。陸上の土壤中や河川や湖沼に生息する大半の微生物のカドミウム耐性は1ppm以下であり(Babich and Stotzky, 1977)、カドミウム濃度がそれより高いと生存が難しくなるとされているが、熱水系に生息するチューブワームから単離された細菌の30%が100ppmのカドミウムに耐性があり、70%が3,700ppmの砒素に対する耐性を示した(Jeanthon and Prieur, 1990)。

超好熱性菌の重金属耐性の代謝メカニズムについてはまだ十分に調べられていないが、熱水系が高重金属濃度環境であることを考えると、高重金属耐性を持つことは確実と考えられる。それどころかある超好熱性菌は細胞の形成にニッケル、タングステン、亜鉛やセレンが不可欠であるとされている(Adams, 1990; Mukund and Adams, 1991; Blake



第2図 アラニン(Ala)の代わりにプロリン(Pro)が置換されたタンパク質の構造。ペプチドの一次構造にプロリンが存在すると折れ曲がりができる。

et al., 1992; Blake *et al.*, 1992; Jannasch, 1995; Jeanthon *et al.*, 1998; Jeanthon *et al.*, 1999)。また超好熱性菌の中にはAs(V)、Au(III)、Cr(VI)、Se(VI)、U(VI)、Tc(VII)などを還元してエネルギーを得ることができるものも存在している(Fredrickson *et al.*, 2000; Kashefi *et al.*, 2001)。例えばイタリアのPiscarelli Solfataraの土壌は、200-400ppmの砒素を含んでいるが、ここから単離された超好熱性菌は砒素を還元し、鶏冠石(realgar, As₄S₄)として沈殿させた(Huber *et al.*, 2000)。興味深いことにロシア、カムチャッカのUzon calderaの70-95℃地域では鶏冠石が唯一の含硫黄鉱物であり、微生物の関与が示唆されている(Huber *et al.*, 2000)。以上から示される超好熱性菌と重金属の密接な関係は、彼らの通常の生物とは異なる代謝を想像させる。また、どの程度の重金属耐性があるのかを確かめることは生息域や応用面を考える上でも重要であろう。

3. 熱水系に生息する微生物の代謝

現在までに単離された超好熱性菌は有機物の分解あるいは硫黄還元、硫酸還元、メタン生成等の酸化還元反応によってエネルギーを得ることがわかっている。エネルギー獲得のための酸化還元反応では硫黄、硫酸、二酸化炭素等の電子受容体のほかに有機物、あるいは水素等の電子供与体が必要である。電子受容体と電子供与体の組み合わせは無数に考えられるが、どの組み合わせを選ぶにせよ、微生物が生き続けるためには1反応あたり-20kJ以下のギブス自由エネルギーが必要であるとされている。

これらの電子受容体と電子供与体との間の酸化還元反応は、有機物を利用する従属栄養的の反応と有機物を利用しない独立栄養的の反応の2つに大きく分けることができる。従属栄養的の反応は得られるエネルギーが大きいので、有機物の多い熱水系ではこの反応による微生物の増殖が有利であると考えられる。実際に初期に単離された超好熱性菌の多くは、タンパク質やアミノ酸、炭化水素等の有機物を分解でき、それをエネルギー源にすることも出来る。

しかし、これらの超好熱性菌の多くは元素硫黄の存在によって増殖が促進される。硫黄は熱水系に多く存在し、高温下では不安定になるため超好熱性菌のエネルギー源として好ましいと考えられる (Belkin *et al.*, 1985)。また、有機物の代謝の結果として水素が生成されるが、こうした水素は過剰になると有機物の代謝を妨げる。しかし一部の超好熱性菌はその水素を周囲に存在する硫黄の還元を用いて硫化水素を生成することで周辺環境から取り除いていると考えられている (Stetter and Gaag, 1983; Belkin and Jannasch, 1985; Bonch-Osmolovskaja and Stetter, 1991)。

有機物の豊富な海底堆積物中や陸水底泥堆積物中では、しばしば比較的緩やかな酸化還元勾配が観察される。その理由は、堆積物中では表層から下位への酸素の浸透速度よりも溶存態有機物の浸透速度の方が速いことに起因する。その結果、様々な酸化還元状態での有機物の利用に対応した多様な微生物群集構造が見受けられる。

熱水系においては多様な酸化還元状態に加え、

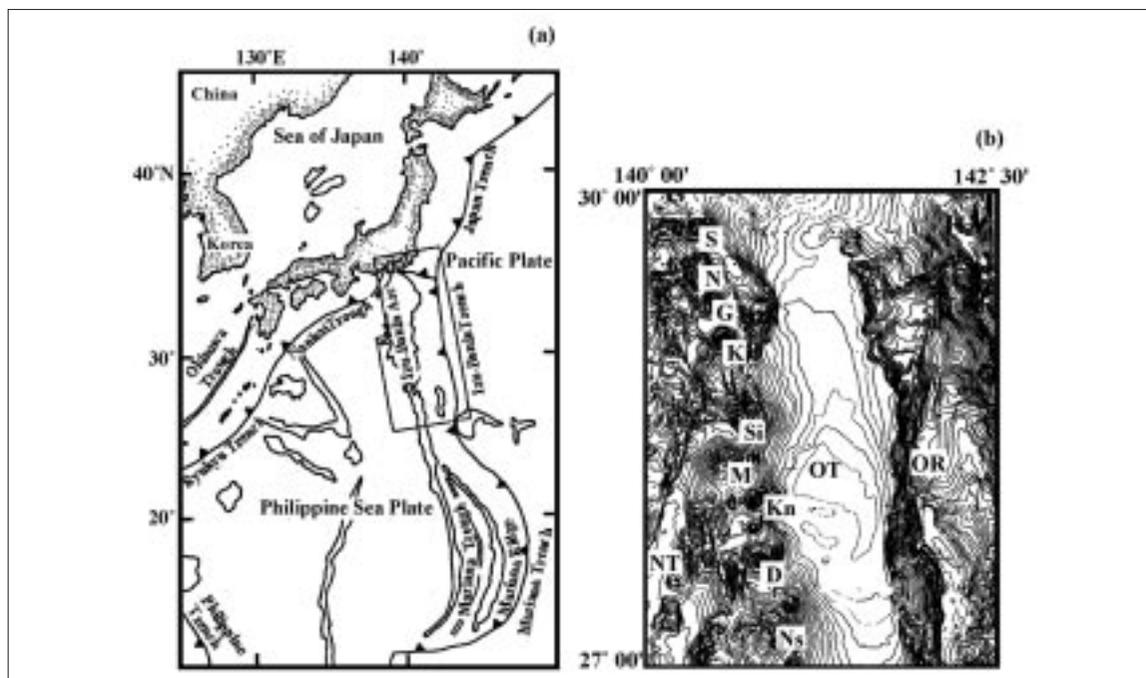
様々な温度環境に適応した多様な微生物群集が観察される。例えば有機物の豊富な海底熱水系の一つである Guaymas Basin の堆積物中では、中温 (30℃)、高熱 (80℃)、超高熱性域 (105℃) に至適温度を持つ硫酸還元活性が見出された (Jørgensen *et al.*, 1992)。また同熱水系からは、硫酸還元超好熱性菌が単離されている (Burggraf *et al.*, 1990)。

先にも述べたように微生物のエネルギー獲得のためには酸化還元電位の高い電子受容体 (例えば硫黄、硫酸、二酸化炭素等) と酸化還元電位の低い電子供与体 (有機物や水素) の組み合わせが必要である。そのため熱水と周囲の酸化的な水の交わる境界領域は微生物の格好の住みかとなりうる。例えば、海底熱水系に存在するチムニーや熱水ブルームはまさにこうした境界であり、多くの微生物学者の注目を集め、また研究も進みつつある (e.g. Cowen *et al.*, 1990; Takai and Horikoshi, 1999)。

一方、熱水中にはメタン生成菌のエネルギー生成に必要な電子供与体である二酸化炭素と電子受容体である水素が含まれている。このことは、熱水系にメタン生成菌が生息している可能性を示唆するものである。熱水系では玄武岩と水の反応による水素生成が嫌氣的微生物の生存を支えていると示唆されてきたが (Stevens and McKinley, 1995; Stevens, 1997)、中温環境下ではこの反応による水素生成速度は恒常的な嫌氣的微生物の生育には不十分である事が室内実験により確かめられた (Anderson *et al.*, 1998)。しかしながら熱水系における玄武岩と水の反応による水素生成速度は十分であり、実際に分子生物学的手法を用いて系統的に主にメタン生成菌と推定される微生物群集の存在が米国アイダホ州の Lidy Hot Spring で確認されている (Chapelle *et al.*, 2002)。

4. 熱水系深部の有機物からみた生命圏の広がり

熱水系に生息する微生物の適応と代謝のメカニズムについて、これまで述べてきた。次に、海底熱水系に生息する微生物活動の垂直分布について検証してみたい。生命活動の検出法としては、生物学的手法による培養・単離・顕微鏡観察が直接的な方法である。しかし、極限環境に生息する微生物を



第3図 伊豆-小笠原七曜海山列と水曜海山のロケーションマップ。Si = Suiyo Seamount; OR = Ogasawara Ridge; OT = Ogasawara Trough; S = Sofugan Island; N = Nichiyo Seamount; G = Getsuyo Smt.; K = Kayo Smt.; M = Mokuyo Smt.; Kn = Kinryo Smt.; D = Doyo Smt.; Ns = Nishinoshima Island. Tsunogai *et al.* (1994) より引用。

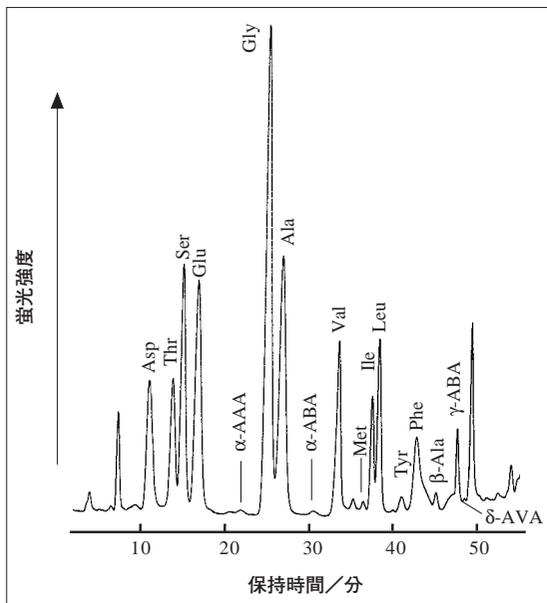
ターゲットとした場合、最適な培養条件を見出すのは難しい。化学的手法としては、有機分析による間接的な検証も可能であり、微生物種の同定は難しいが、微生物の活動度は評価できる。探査に当たっては両者の相補的な検証が理想的である。

我々は、前述のアーキアンパーク計画の一環として、太平洋伊豆小笠原弧水曜海山(北緯28度34分、東経140度39分)の海底熱水系の掘削を行い、海底熱水系深部に生息する微生物活動を探った。ここでは有機物の分析からみた地下生命圏の分布について触れてみたい。黒潮の南方、太平洋伊豆小笠原弧には、火山フロント上に位置する七曜海山列とよばれる海底火山が連なる(第3図)。純粋な島弧マグマ発散物に支えられた水曜海山の海底カルデラ熱水帯(水深1,360m)には最高310℃の熱水を噴出する活発な高温の熱水活動が広範囲に認められ、多くのチムニー群が存在する(Yuasa, 1992; Tsunogai *et al.*, 1994)。その海底カルデラ表層堆積物には、直鎖高級脂肪酸の検出は見られず、水曜海山海域では陸源有機物の沈降はほとんど無いことがわかっている(Yamanaka *et*

al., 2001)。また、水曜海山カルデラ発散物のAr-Ar年代測定からは、9,000 yrBP±8,000 yrBPという年代が得られ、非常に若い熱水系であることが示されている(Marumo *et al.*, 2003)。

2001年および2002年に第2白嶺丸/BMS (Benthic Multi-coring System: 海底設置型掘削装置)を用いて合計10本の掘削が行われた。金属鉱業事業団(現:石油天然ガス・金属鉱物資源機構)の所有するBMSは、船室でのビデオモニターにより海底熱水系の直上などの掘削地点にピンポイントで着底することが可能なりモーター操作型掘削装置である(松本・皿田, 1996; McGinnis, 2000)。掘削サイトは、APSK01からAPSK10と命名され、平均掘削長は約6mであった。掘削孔の8本からは熱水の湧出ないし噴出が見られ、カスター式温度計による計測では、湧水の温度は6℃～304℃であった。最高温度304℃を示したAPSK05サイトにケーシングパイプを埋め込み人工チムニーを作成した後に、熱水の温度を測ると308℃を示した。

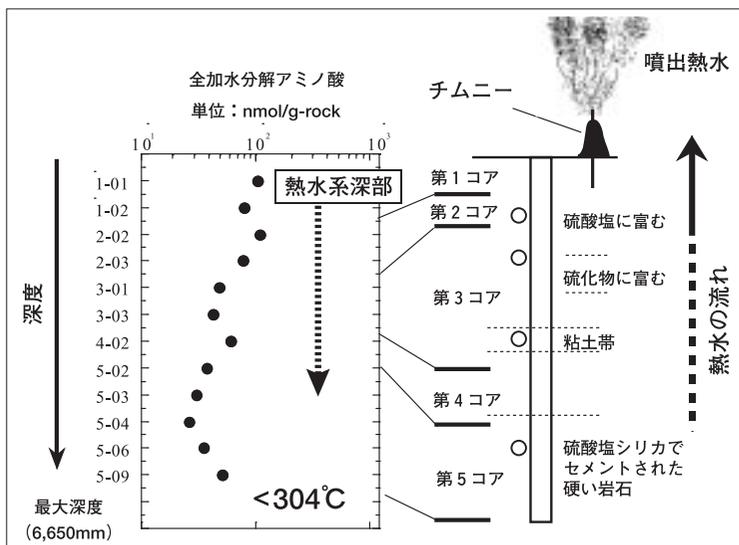
得られたコア試料を既報の分析方法(Takano *et al.*, 2003a)にしたがって、アミノ酸濃度とアミノ酸の



第4図 太平洋伊豆小笠原弧水曜海山海底カルデラ熱水帯掘削コア試料から得られた加水分解アミノ酸のクロマトグラム。略記：Asp, アスパラギン酸; Thr, スレオニン; Ser, セリン; Glu, グルタミン酸; α -AAA, α -アミノアジピン酸; Gly, グリシン; Ala, アラニン; α -ABA, α -アミノ酪酸; Val, バリン; Met, メチオニン; Ile, イソロイシン; Leu, ロイシン; Tyr, チロシン; Phe, フェニルアラニン; β -Ala, β -アラニン; γ -ABA, γ -アミノ酪酸; δ -AVA, δ -アミノ吉草酸。

光学異性比(D/L比)を解析し、それらの深度分布を作成した。第4図にコア試料から得られたアミノ酸の陽イオン交換クロマトグラムを示す。同定・定量したアミノ酸は、グリシン、アラニン、セリン、バリン、アスパラギン酸などのタンパク性アミノ酸が主成分であり、 α -アミノ酪酸や β -アラニンなどの非タンパク性アミノ酸は微量成分であった。遊離態アミノ酸は、ほとんど検出されなかったため、熱水系深部の有機物は結合態であると考えられる。

全加水分解アミノ酸量は、すべてのコア試料について $10^1 \sim 10^2$ nmol/g-rockオーダーに収束しており、全有機炭素量(TOC)の深度分布と正の相関を示した。第5図に全加水分解アミノ酸量の深度分布の一例を示す。一般的な堆積物の場合、アミノ酸量や有機炭素量などの指標は、深度が増すにつれて急激な減少傾向を示す。しかし、海底熱水系では第5図のようにコア中部でいくつかの高い濃度分布が見られ、一般的な海底堆積物の示す傾向とは明らかに異なることが示された。これは、沈降した有機物や無機物が単純に堆積する一般的な海洋環境と海底熱水系は本質的に異なることを示している。つまり、海底熱水系の場合、有機物の流量が下部の熱源(熱水)からであり、その流れる方向は鉛直上向きであることに起因する。



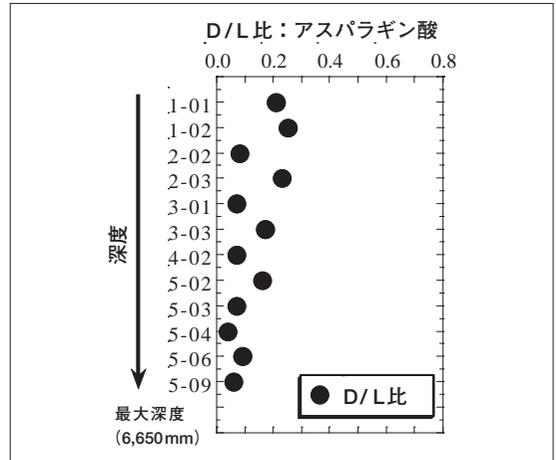
第5図 掘削時の噴出温度が最高304°Cを示したAPSK05サイトの全加水分解アミノ酸(THAA: Total Hydrolyzed amino acids)の深度分布。縦軸の数字は、コア試料の番号を示す。

カルボキシル基を分子内に2つ有するアスパラギン酸やグルタミン酸は、熱変成や初期続成作用の過程で α -位の構造特異的な脱炭酸過程により、それぞれ β -アラニンや γ -アミノ酪酸を二次的に生成することが知られている(e.g. グプタほか, 2003)。海洋堆積物(e.g. Cowie and Hedges, 1992; Andersson *et al.*, 2000)や陸上堆積物(e.g. Takano *et al.*, 2004a)に含まれるアミノ酸が熱変成や続成作用を経験することにより、アスパラギン酸やグルタミン酸は、構造的な変化が生じるため、試料中の有機物の熱成指標となりうる。実際の海底熱水系では、 β -アラニンや γ -アミノ酪酸のモル分率はコア全体で微量であり、逆にアスパラギン酸やグルタミン酸が主要な成分であった。湧水の

最高温度308℃を示したAPSK 05サイトでも β -アラニンや γ -アミノ酪酸のモル分率は、最も高くそれぞれ1.7%と2.3%であった。このため、海底熱水系は、見かけ上の熱変成や続成作用を凌駕するような新鮮な有機物供給/生産が行われていることが示唆され、さかんな微生物活動が裏付けられた。つまり、海底熱水系深部のアミノ酸は、生物起源が主要であることがわかった。

逆相-高速イオンクロマトグラフにより、D型-アミノ酸とL型-アミノ酸の光学異性体の分離を行った。L型アミノ酸は、海底下で水熱的なストレスがアミノ酸にかかることにより徐々にD型-アミノ酸に変遷する性質を持つ。このラセミ化反応の機構は、アミノ酸の α -位についている水素が、引き抜かれることによって三配位のカルボアニオンが生じ、D型-アミノ酸へと変化するものである。その要因としては、温度、pH、圧力、時間など様々な化学的・物理的な因子が寄与している(e.g. 原田, 2003)。完全に無生物起源であれば、検出されるアミノ酸は、D-型とL-型が等量存在するラセミ体である(Yanagawa and Kobayashi, 1992)。しかし、実際の海底熱水系の試料では、立体異性を有するアミノ酸の右型(D-)と左型(L-)の比(=D/L比)は、概して低く(Asp: 0.04, Glu: 0.03, Ala: 0.05 = 平均)、すべての掘削サイトでL型-アミノ酸の大過剰が見られた(Takano *et al.*, 2003b; Takano *et al.*, 2004b)。予期していたラセミ化は、ほとんど進行しておらず、卓越したL型-アミノ酸の優位を示した(第6図)。このため、検出されたアミノ酸の起源は、無生物的な生成物というよりはむしろ熱水系深部の生命活動を起源とすると考えられる。アミノ酸のD/L比から海底熱水に被爆した時のラセミ化反応の進行速度は、アスパラギン酸>グルタミン酸>アラニンの順番であることがわかった(Takano *et al.*, 2003b)。

本検証から水曜海山の海底カルデラの熱水系一帯が、その表層だけではなく、地下深部にもさかんな微生物活動の領域を提供していることが明らかとなった。ここまで述べたアミノ酸の生物起源を示す特徴は、掘削孔にケーシングパイプを入れてから採取した同じ熱水系の全菌数密度が $10^4 \sim 10^5$ cell/ml-siteを示したこと(Sunamura *et al.*, 2003)と調和的である。現在知られている生命臨界温度



第6図 APSK 05サイトのアスパラギン酸のD/L比の深度分布。生物起源のL-アスパラギン酸の卓越した様子がわかる。縦軸の数字は、コア試料の番号を示す。

(Kashefi and Lovley, 2003)を考慮すると、300℃を超える高温熱水溜まりの中に直接生命活動があるとは現時点では考えにくく、むしろ熱水貫入帯や熱勾配ゾーン、またはそこからのエネルギー供給を基に好熱性水素酸化細菌(中川ら, 2001)や好熱性古細菌(Hara *et al.*, 2003)が一次生産者となっていると考えられる。

5. おわりに

熱水系における微生物の活動領域を考える上で重金属や固体鉱物を利用する微生物の研究は興味深く今後注目されるべきテーマといえよう。そのためには微生物学と地質学の方法論からの融合が必要であり、そこにはまだ多くの解決すべき問題点が存在する。微生物生態学的手法論としてDNA抽出や特定の微生物を蛍光染色し、顕微鏡観察で認識出来る手法が培養できない微生物でさえも存在を確認出来るようになった。微生物の蛍光染色のシグナルを増幅する手法(Pernthaler *et al.*, 2002)を併せることで、鉱物の自家蛍光と微生物のシグナルとを識別することが可能となる。これらの微生物学的アプローチを駆使した実試料での応用が求められる。

今回行った海底熱水系の掘削調査は、デイサイト質の島弧型熱水系であった(Urabe *et al.*, 2001)。高温の熱水域はデイサイトが強い熱水変質を受け、

モンモリロナイト, セリサイト, クロライト, あるいはクロライト/モンモリロナイト混合層鉱物などの熱水性粘土鉱物に変化しており (Marumo *et al.*, 2002), 不透水性のキャップロックを形成している。この熱水系の構造を示す要因としては, 島弧デイサイト質の火山の場合, 山体が溶岩と火砕岩の互層から成っていることが大きく作用していることから, 火砕岩の主要成分(火山ガラス)は熱水と容易に反応し, やがて粘土化する。これが変質して熱水の通路を自己シールし, その下部で熱水溜まりを形成する機構が提唱されている (Urabe *et al.*, 2003)。海底熱水系深部での熱水の動きが発達すると, 熱水中の有機物を栄養とする微生物はその周辺域に群がることとなり, 岩石中での生命活動を補助する重要な役割を地下熱水活動が担っていることになる。今回の調査で行った島弧型海底熱水系と対比させる意味でも, 今後の背弧型拡大軸海底熱水系での掘削調査に期待が寄せられる。

参 考 文 献

- Adams, M. W. W. (1990) : The structure and mechanism of iron-hydrogenase. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020, 115-145.
- Anderson, R. T., Chapelle, F. H. and Lovley, D. R. (1998) : Evidence against hydrogen-based microbial ecosystems in basalt aquifers. *Science*, 281, 976-977.
- Andersson, E., Simoneit, B. R. T. and Holm, N. G. (2000) : Amino acid abundance and stereochemistry in hydrothermally altered sediments from the Juan de Fuca Ridge, northeastern Pacific Ocean. *Applied Geochemistry*, 15, 1169-1190.
- Babich, H. and Stotzky, G. (1977) : Sensitivity of various bacteria, including actinomycetes, and fungi to cadmium and the influence of pH on sensitivity. *Applied and Environmental Microbiology*, 33, 681-695.
- Belkin, S. and Jannasch, H. W. (1985) : A new extremely thermophilic, sulfur-reducing heterotrophic marine bacterium. *Archives of Microbiology*, 141, 181-186.
- Belkin, S., Wirsén, C. O. and Jannasch, H. W. (1985) : Biological and abiological sulfur reduction at high temperatures. *Applied and Environmental Microbiology*, 49, 1057-1061.
- Blake, P. R., Day, M. W., Hsu, B. T., Joshua-Tor, L., Park, J.-B., Hare, D. R., Adams, M. W. W., Rees, D. C. and Summers, M. F. (1992) : Comparison of the X-ray structure of native rubredoxin from *Pyrococcus furiosus* with the NMR structure of the zinc substituted protein. *Protein Science*, 1, 1522-1525.
- Blake, P. R., Park, J.-B., Zhou, Z. H., Hare, D. R., Adams, M. W. W. and Summers, M. F. (1992) : Solution-state structure by NMR of zinc-substituted rubredoxin from the marine hyperthermophilic archaeobacterium *Pyrococcus furius*. *Protein Science*, 1, 1508-1521.
- Bloch, E., Rachel, R., Burggraf, S., Hafenbradl, D., Jannasch, W. H. and Stetter, O. K. (1997) : *Pyrolobus fumarii*, gen. and sp. nov., represents a novel group of archaea, extending the upper temperature limit for life to 113 °C. *Extremophiles*, 1, 14-21.
- Bonch-Osmolovskaja, E. A. and Stetter, K. O. (1991) : Interspecies hydrogen transfer in cocultures of thermophilic Archaea. *Systematic and Applied Microbiology*, 14, 205-208.
- Burggraf, S., Jannasch, H. W., Nicolaus, B. and Stetter, K. O. (1990) : *Archaeoglobus profundus* sp. nov., represent a new species within the sulfate-reducing archaeobacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 13, 24-28.
- Chapelle, F. H., O'Neill, K., Bradley, P. M., Methe, B. A., Ciuffo, S. A., Knobel, L. L. and Lovley, D. R. (2002) : A hydrogen-based subsurface microbial community dominated by methanogens. *Nature*, 415, 312-315.
- Cowen, J. P., Massoth, G. J. and Feely, R. A. (1990) : Scavenging rates of dissolved manganese in a hydrothermal vent plume. *Deep-Sea Research*, 37, 1619-1637.
- Cowie, G. L. and Hedges, J. I. (1992) : Sources and reactivities of amino acids in a coastal marine environment. *Limnology and Oceanography*, 37, 703-724.
- Fredrickson, J. K., Kostandarithes, H. M., Li, S. W., Plymale, A. E. and Daly, M. J. (2000) : Reduction of Fe (III), Cr (VI), U (VI), and Tc (VII) by *Deinococcus radiodurans* R1. *Applied and Environmental Microbiology*, 66, 2006-2011.
- Grayling, R. A., Sandman, K. and Reeve, J. N. (1996) : Histones and chromatin structure in hyperthermophilic Archaea. *FEMS Microbiology Reviews* 18, 203-213.
- Hara, K., Kasai, H., Kakegawa, T., Maruyama, A., Ishibashi, J., Marumo, K., Itahashi, S., Urabe, T. and Yamagishi, A. (2003) : Archaeal Community in the Hydrothermal System at Suiyo Seamount on the Izu-Ogasawara Arc. Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting, B002-P008.
- 原田尚美 (2003) : アミノ酸のラセミ化反応年代測定法, 地質ニュース, 586, 8-23.
- Huber, R., Huber, H. and Stetter, K. O. (2000) : Towards the ecology of hyperthermophiles: biotope, new isolation strategies and novel metabolic properties. *FEMS Microbiology Reviews*, 24, 615-623.
- Jannasch, H. W. (1995) : Microbial interaction with hydrothermal fluids. In *Seafloor hydrothermal systems: physical, chemical, biological, and geological interactions*, ed. Humphris, S. E., *et al.*, 273-296. Washington: American Geophysical Union.
- Jannasch, H. W. and Mottl, M. J. (1985) : Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vent. *Science*, 229, 717-725.
- Jeanthon, C., L'Haridon, S., Reysenbach, A.-L., Corre, E., Vernet, M., Messner, P., Sleytr, U. B. and Prieur, D. (1998) : *Methanococcus infernus* sp. nov., a novel hyperthermophilic lithotrophic methanogen isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 48, 913-919.
- Jeanthon, C., L'Haridon, S., Reysenbach, A.-L., Corre, E., Vernet, M., Messner, P., Sleytr, U. B. and Prieur, D. (1999) : *Methanococcus vulcanius* sp. nov., a novel hyperthermophilic methanogen isolated from East Pacific Rise, and identification of *Methanococcus* sp. DSM 4213 T as *Methanococcus fervens* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 49, 583-589.
- Jeanthon, C. and Prieur, D. (1990) : Susceptibility to heavy metals and characterization of heterotrophic bacteria isolated from two hydrothermal vent polychaete annelids, *Alvinella pompejana* and *Alvinella caudata*. *Applied and Environmental Microbiology*,

- 56, 3308-3314.
- Jørgensen, B. B., Isaksen, M. F. and Jannasch, H. W. (1992) : Bacterial sulfate reduction above 100°C in deep-sea hydrothermal vent sediment. *Science*, 258, 1756-1757.
- Karnachuk, O. V., Kurochkina, S. Y. and Tuovinen, O. H. (2002) : Growth of sulfate-reducing bacteria with solid-phase electron acceptors. *Applied and Microbiology and Biotechnology*, 58, 482-486.
- Kashefi, K., Tor, J. M., Nevin, K. P. and Lovley, D. R. (2001) : Reductive precipitation of gold by dissimilatory Fe (III)-reducing bacteria and archaea. *Applied and Environmental Microbiology*, 67, 3275-3279.
- Kashefi, K. and Lovley, D. R. (2003) : Extending the upper temperature limit for life. *Science*, 301, 934.
- ラン プラサド グプタ・石崎 維・川幡穂高 (2003) : 環境変化の指標としての堆積物中の有機物質 : アミノ酸・アミノ糖, 地質ニュース, 586, 12-17.
- Kelly, R. M. and Adams, M. W. W. (1994) : Metabolism in hyperthermophilic microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 66, 247-270.
- Lower, S. K., Hochella Jr, M. F. and Beveridge, T. J. (2001) : Bacterial recognition of mineral surfaces: Nanoscale interactions between *Shewanella* and α -FeOOH. *Science*, 292, 1360-1363.
- Marumo, K., Ishii, K. and Noda, M. (2002) : Seafloor hydrothermal alteration at Suiyo submarine volcano: geochemical and mineralogical characteristics. *Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting*, B008-002.
- Marumo, K., Urabe, T. and Nakashima, M. (2003) : Geochemistry and mineralogy of the hydrothermal system at Suiyo Seamount. *Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting*, B002-001.
- 松本勝時・皿田 滋 (1996) : 深海用ボーリング・マシン・システムの開発, 資源と素材, 112, 1015-1020.
- McGinnis, T. (2000) : Advanced Deep-Ocean Rock-Coring System. *Sea Technology*, 49-50.
- Mukund, S. and Adams, M. W. W. (1991) : The novel tungsten-iron-sulfur protein of the hyperthermophilic archaeobacterium, *Pyrococcus furiosus*, is an aldehyde ferredoxin oxidoreductase: evidence for its participation in a unique glycolytic pathway. *Journal of Biological Chemistry*, 266, 14208-14216.
- 中川 聡・左子芳彦・高井 研・掘越弘毅・内田有恒 (2001) : 水曜山深海底熱水孔における新奇好熱菌群の分離とその性状, 第18回JAMSTEC しんかいシンポジウム要旨集, p.45.
- Pernthaler, A., Pernthaler, J. and Amann, R. (2002) : Fluorescence in situ hybridization and catalyzed reporter deposition for the identification of marine bacteria. *Applied Environmental Microbiology* 68, 3094-3101.
- Rothschild, L. J. and Mancinelli, R. L. (2001) : Life in extreme environments, *Nature*, 409, 1092-1110.
- Scandurra, R., Consalvi, V., Chiaraluca, R., Politi, L. and Engel, P. C. (1998) : Protein thermostability in extremophiles. *Biochimie*, 80, 933-941.
- Stetter, K. O. and Gaag, G. (1983) : Reduction of molecular sulphur by methanogenic bacteria. *Nature*, 305, 309-311.
- Stevens, T. O. (1997) : Lithoautotrophy in the subsurface. *FEMS Microbiology Reviews*, 20, 327-337.
- Stevens, T. O. and McKinley, J. P. (1995) : Lithoautotrophic Microbial Ecosystems in Deep Basalt Aquifers. *Science*, 270, 450-454.
- Sunamura, M., Higashi, Y., Kitamura, K., Yamanaka, T., Kimura, H., Utsumi, M., Okamura, K., Ishibashi, J. and Maruyama, A. (2003) : Quantitative microbial community analysis of hydrothermal fluids from Suiyo-seamount. *Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting*, B002-007.
- Takai, K. and Horikoshi, K. (1999) : Genetic diversity of archaea in deep-sea hydrothermal vent environments. *Genetics*, 152, 1285-1297.
- Takano, Y., Sato, R., Kaneko, T. and Kobayashi, K. (2003a) : Biological origins of amino acids in subterranean hydrothermal vent, Toyoha mine, Hokkaido, Japan. *Organic Geochemistry*, 34, 1491-1496.
- Takano, Y., Horiuchi, T., Kobayashi, K., Urabe, T. and Marumo, K. (2003b) : Large Enantiomeric Excesses of L-form Amino Acids in Deep-sea Hydrothermal Sub-vent of 156°C fluids at Suiyo Seamount, Izu-bonin Arc, Pacific Ocean. *Chemistry Letters*, 32, 970-971.
- Takano, Y., Kudo, J., Kaneko, T., Kobayashi, K., Kawasaki, Y. and Ishikawa, Y. (2004a) : Distribution of amino acids and its stereochemistry related with biological activities in Rikubetsu, Hokkaido, Japan. *Geochemical Journal*, 38, 153-161 (2004a) .
- Takano, Y., Kobayashi, K., Yamanaka, T., Marumo, K. and Urabe, T. (2004b) : Amino acids in the 308°C deep-sea hydrothermal systems at Suiyo Seamount, Izu-Bonin Arc, Pacific Ocean. *Earth and Planetary Science Letters*, 219, 147-153.
- Trent, J. D. (1996) : A review of acquired thermotolerance, heat-shock proteins, and molecular chaperones in archaea. *FEMS Microbiology Reviews*, 18, 249-258.
- Tsunogai, U., Ishibashi, J., Wakita, H., Gamo, T., Watanabe, K., Kijimura, T., Kanayama, S. and Sakai, H. (1994) : Peculiar features of Suiyo Seamount hydrothermal fluids, Izu-Bonin arc: Differences from subaerial volcanism. *Earth and Planetary Science Letter*, 126, 289-301.
- Urabe, T., Maruyama, A., Marumo, K., Sheama, N. and Ishibashi, J. (2001) : The Archaean Park project update. *Inter Ridge-Crest Research*, 10, 23-25.
- Urabe, T., Maruyama, A., Seama, N., Ishibashi, J., Marumo, K. and Kinoshita, M. (2003) : How does the unique nature of the hydrothermal system within arc volcano affect the resultant sub-vent biosphere? *Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting*, B002-001.
- Yamanaka, T., Yokoo Y. and Urabe, T. (2001) : Biogeochemical study of total fatty acid in surface sediment of Suiyo hydrothermal System. *Japan Earth and Planetary Science Joint Meeting*, Cm-002.
- Yanagawa, H. and Kobayashi, K. (1992) : An experimental approach chemical evolution in submarine hydrothermal systems. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 22, 147-159.
- Yuasa, M. (1992) : Origin of along-arc variations on the volcanic front of the Izu-Ogasawara-Bonin Arc. *Bulletin of Geological Survey of Japan*, 43, 457-466.

TAKANO Yoshinori, ISHII Kosuke, NAKASHIMA Miwako and MARUMO Katsumi (2004) : Microbial diversity in hydrothermal systems and their interactions on geological environments.

<受付: 2003年11月28日>