極限環境と生物 - 雪氷環境の好冷生物

東京工業大学大学院生命理工学研究科 幸島司郎

はじめに

我々人間は中温域(10-40℃)の温度環境に生理的に適応した生物(mesophilic animal)なので、衣服や冷暖房などの助けがない限り、この範囲をこえる温度環境下では生存することができない。したがって、40℃をこえる高温環境や0℃付近または0℃を下回る低温環境は、長い間、他の生物にとっても生存の難しい極限環境であると見なされてきた。ところが最近の研究によって、温泉や深海の熱水鉱床のような極端な高温環境から、高山や極地の氷河・氷床などの極端な低温環境まで、地球上には予想以上に様々な温度環境に適応した生物が存在することが次々に明らかになってきた。特に、惑星表面の平均気温が約15℃である地球の生物圏には、環境温度が恒常的に5℃以下に保たれた広大な低温環境が存在している。地球表面の70%を占める海洋の水の大部分が水温約2℃の深層水であり、地球上の淡水の90%以上が南極とグリーンランドの氷床に氷として存在しているからである。したがって、地球規模の物質循環や生物・環境相互作用など、地球規模の生態現象の解明には、これらの低温環境での生物活動を理解することが大変重要である。また、氷床や氷河での生物活動の実態が明らかになるにつれ、火星の氷床や木星の惑星エウロパなどの雪氷環境が、地球外生命が存在する候補地として注目されるようになってきた。さらに、好冷生物の低温での活動を可能にする低温活性酵素など、好冷生物の生理的・生化学的適応に関する研究も、最近、洗剤や工業的利用など、応用的側面からも注目されるようになり、急速に進展している。

本稿では、最近その存在が明らかになってきた様々な雪氷環境の好冷生物、特に高山や極地に発達する氷河や氷床に生息する生物の生態とその生息環境の特性を概説するとともに、好冷生物の生理的・生化学的適応に関する最近の研究成果を簡単に紹介する。

好冷生物とは

低温下で生育可能な微生物を研究した Morita (1975) は、0℃前後の温度で増殖可能で、至適増殖

温度が15℃以下、増殖上限温度が20℃以下である微生物を好冷(psychrophile)微生物、一方、0℃以上でのみ増殖可能で、至適増殖温度や増殖上限温度が20℃

以上にある微生物を耐冷(psycrotrophまたはpsycrotolerant)微生物とそれぞれ定義した。この定義はかなり広く受け入れられているので、本稿でもこの定義に従って、好冷生物、耐冷生物という言葉を使用することにする。つまり、安定した低温環境に適応しており、低温で最もうまく生きられる生物を好冷生物、一時的に低温になる環境に適応しており、低温でも生きられるが活動に最適な温度はもっと高温域にある生物を耐冷生物と呼ぶことにする。

積雪や雪渓、氷河・氷床などの雪氷環境は安定した低温環境なので、そこに見られる生物のほとんどは好冷生物である。例えば雪や氷の中で増殖する雪氷藻類(snow algae)は氷河生態系の重要な一時生産者であるが(Kohshima 1987a)、その多くは至適増殖温度が10℃以下にある。中には至適増殖温度が0℃から1℃の低温にあり、4℃以上の温度では鞭毛を失う等、明らかな活動低下を見せるものさえある(Hoham 1975)。また、後節で紹介する厳冬期の積雪に出現する昆虫類や氷河に定住している昆虫類も、-10℃前後の低温下で活動可能であるが、20℃以上に温めると麻痺して動けなくなることが知られている。

以上の事実は、これらの生物が「低温でも生きられる」耐冷生物ではなく、「低温でないと生きられない」好冷生物であり、低温で活性のある酵素等、低温に対する何らかの生理的・生化学的適応をとげていることを示している。

低温に対する生理的・生化学的適応

低温に対する生理的・生化学的適応については、これまで主に体液や細胞質の凍結を防ぐ機構や細胞膜を構成する脂質の違いに関して、多くの研究がなされてきた。たとえば、水温約-2℃の極域の海に住む魚や寒冷地で越冬中の昆虫の体液や細胞質には、凍結を防ぐ不凍タンパクや高濃度のグリセロールが含まれていることが分かっている(Scholander *et al.* 1957, Asahina 1969, Franks 1985)。これらの物質は氷

核形成物質の周りに水分子が集まりにくくする、または集まっても氷としての結晶配列をとりにくくすることによって氷結晶の形成を阻害し、氷点下でも凍結が起こらない過冷却状態 (super cooling) を安定化させる働きを持つと考えられている。また、細胞膜脂質に関しては、好冷菌の細胞膜では、好熱菌や中温菌に比べ、凝固点の低い不飽和脂肪酸や長さの短い脂肪酸の割合が高いことが明らかになっている。これらの特徴は低温下でも細胞膜を柔らかく保ち、膜の流動性や透過性を高めることによって、低温下での活動に役立っていると考えられる (Chan *et al.* 1971)。

では、好冷生物の低温下での活動を支えている酵素はどのような特徴を持っているのだろうか。不思議なことに、高温活性酵素に関する研究が、特に好熱菌の酵素構造等、数多くなされてきたのとは対照的に、低温で活性のある酵素に関する研究は、つい最近までほとんど行われてこなかった。ところが最近、南極の好冷菌である *Alteromonas haloprantidis* の α -amylase の結晶化が成功し、その立体構造が X 線解析によって明らかにされて以来 (Aghajari *et al.* 1996, 1998) 低温活性酵素に関する研究が急速に進みはじめた (Russell 2000)。

その結果、好冷菌の酵素が低温下で高い活性を示すことがわかってきた。例えば好冷菌 *Alteromonas haloprantidis* の α -amylase はブタの α -amylase と比べると至適活性温度が約 30℃ 低く、触媒効率は 5 倍、25℃ で 3.7 倍にもなることがわかっている (Aghajari *et al.* 1998)。また、これまでになされた数種類の低温活性酵素の構造解析によって、低温活性酵素の立体構造は対応する中温菌や好熱菌の酵素と基本的には同じであり、活性中心にも大きな違いは見られないこと、しかし、常温酵素や耐熱酵素に比べて疎水性相互作用や塩橋、水素結合、芳香環相互作用に関わる構造が少ないことが明らかになった (Russell *et al.* 1998, Alvarez *et al.* 1998, Kim *et al.* 1999)。低温下でも活性を維持するには、酵素分子は、基質との結合、反応、生成物放出の各ステップで、立体構造を適切に変化させる必要がある。これらの特徴は、低温下で分子の柔軟性を高め、活性を高めるのに役立っていると考えられる。また一部の酵素では、活性中心の基本構造は常温酵素と同じだが、基質の入口部分が広く、より強く負に帯電しており、低温下での基質との結合性が高くなっていることが報告

されている (Gerike *et al.* 1998, Russell *et al.* 1998)。しかし、柔軟でルーズであるという低温活性酵素の特徴は、必然的に熱的な不安定さの原因ともなる。したがって、多くの低温活性酵素は常温酵素より低い温度で熱失活することが知られている。微生物の低温適応を研究してきた Russell (1990) は、好冷微生物の増殖上限温度は、多くの場合、温度上昇による酵素の熱失活や、それによって引き起こされる代謝システムのバランス崩壊によって引き起こされるのではないかと述べている。それに対して、増殖下限温度は、生化学的要因ではなく、細胞質の過冷却温度など、細胞内外の溶液の物理的性質で制限されているのではないかと論じている。

では、これらの好冷生物は、どのような環境で生きているのだろうか。以下に好冷生物の代表的生息場所の一つである雪氷環境について、特に筆者の専門である氷河生態系を中心に紹介する。

雪氷圏の好冷生物

氷河や雪渓、積雪など、水が主に雪や氷といった固体として存在する雪氷環境は、その寒冷な環境条件のため、長い間無生物的世界であると見なされ、つい最近まで本格的な生物学研究の対象とはされてこなかった。特に、変温動物である無脊椎動物の生息環境としては、ほとんど無視されてきた。しかし実は雪や氷の世界にも昆虫や甲殻類をはじめ様々な好冷生物が生息していることがしだいに明らかになってきた。

季節性積雪の好冷生物

まず、最も身近な積雪という雪氷環境から見てみよう。積雪は主に冬から春にかけて季節的に存在する、一時的で不安定な雪氷環境である。しかし、日本でも、北陸や東北、北海道の一部など、数か月以上安定して積雪が存在する多雪地帯では、積雪という雪氷環境を積極的に利用して生活している好冷生物を見ることができる。その代表例が、セッケイカワゲラ (*Eocapnia nivalis*) とクモガダガガンボ (*Chionea nipponica*) という昆虫である。どちらも他の昆虫とは逆に冬期に成虫が出現し、積雪上で活発に活動する変わった虫だ。前者は水生昆虫のカワゲラの仲間、後者は巨大な力のような姿をしたガガンボの仲間であるが、どちらも羽根が完全に退化しており、飛ぶことはできない。ひたすら積雪の表面を歩

き回ったり、積雪中に潜り込んだりして生活している。低温に強く、-10 位まで気温が下がっても平気で活動している。逆に高温には非常に弱く、手のひらにのせて暖めてやると痙攣をおこして動けなくなってしまう。昆虫は変温動物で、その体温はほぼ外気温に等しいので、おそらく特殊な酵素系をもっていると考えられるが、詳しいことはまだ何も分かっていない。しかし低温に強いといっても、気温が-15 前後まで下がると過冷却が破れ、体が凍結して死んでしまう(朝比奈 1991)。だから気温が急速に下がる時には、彼らは急いで積雪の中へ潜り込む。積雪は断熱性が高く、外がいくら寒くても、数十センチ以上潜れば0度に近い「暖かい」環境が得られるからだ。つまり、逆説的に聞こえるが、彼らは積雪を利用して寒さから身を守っているのである。翅が退化しているのは、体表面積をへらして放熱を防いだり、雪の中へ潜りやすくするための適応だと考えられる。

積雪は食物源としても利用されている。クモガタガガンボの成虫は寿命が短く、雪上で交尾・産卵を行うだけで、ほとんど食物を取らないが、セッケイカワゲラは数ヵ月間積雪上で活動し、河川の上流方向への移動や交尾・産卵を行うほか、その間に積雪中の微生物や有機物を食べて卵成熟や性成熟を行う(Kohshima and Hidaka 1981)。積雪中、特に融解しつつある積雪中には、氷雪プランクトンと呼ばれる藻類や菌類、バクテリア、線虫、輪虫など、様々な微生物や微小動物が増殖している。これらの微生物は、融解中の雪粒子の表面を被う薄いフィルム状の融解水層や、それらが結合して形成される雪粒子間の間隙水の中で増殖している。また積雪には、花粉、植物片、昆虫遺体など、大気を介して運ばれてくるさまざまな有機物を捕捉し、低温・湿潤な環境によって新鮮な形で保存する機能もある。それらの微生物や有機物は、積雪の融解に伴って積雪表面に濃縮されるため、積雪表面はセッケイカワゲラにとって理想的な採食場所となっている。

雪溪の好冷生物

雪溪は氷河とともに高山や極地に見られる越年性雪氷の一種であるが、異常に温暖な年には消失する点と、雪氷が流動していない点で氷河とは区別される。つまり、季節性積雪より安定だが氷河よりは不安定な雪氷環境といえる。季節性積雪との大きな違

いは、雪溪では夏にも雪氷が存在するため、生物活動のピークが夏にある点である。夏には融解が急速に進むため、雪氷表面での微生物生産が急増する。その結果、北アルプスなどの雪溪の表面は、夏から秋にかけて、藻類や菌類、バクテリアを大量に含む有機質の黒い汚れにおおわれる(Kohshima *et al.* 1994)。このネバネバした黒い泥のような物質は、きめが細かくて服につくとなかなか落ちない汚れになるが、実は雪溪表面で増殖した好冷微生物とその生産物の塊なのである。夏の雪溪表面は、これらの微生物や有機物を食物とする線虫や輪虫などの微小動物や、トビムシ、セッケイカワゲラモドキ(*Allocapniella monticola*)などの昆虫の活動場所ともなっている。これらの生物も全て0 前後で活動する好冷生物である。また、雪氷中に保存されていた動物遺体や植物片などの有機物が融解によって表面に濃縮されるため、夜になるとこの食物資源を求めてゴミムシ類などの甲虫が周辺の草地から雪溪上にやってくる。彼等は0 付近の低温でも活動できるが、最も活動に適した温度は15 以上にある耐冷生物である。

氷河の好冷生物

氷河は流動する越年性雪氷である。極地や高山等の寒冷地では、冬に降り積もった雪が夏の間に全部融けきらないため、毎年秋には前年の積雪の上に翌年の雪が積もることになる。こうして厚く堆積した積雪の下部では、自重による圧力で雪が押し固められて氷に変わる。このような氷がさらに厚く堆積すると、下部の氷の結晶が大きな圧力によって塑性変形をおこし、固体である氷が液体のようにゆっくり下流に向かって流れだす。これが氷河である。つまり、氷河の氷は雪から作られ、上流から下流に向かって常に流動しているのである(図1)。

最も永続的で安定した雪氷環境である氷河には、最も特殊化した好冷生物群集が見られる。例えば、私が調査したヒマラヤやパタゴニアの氷河には、昆虫類(図2、3)や甲殻類、原生動物などの動物が、雪や氷の中で増殖する藻類やバクテリアなどの微生物を食物として高密度で生息していた(Kohshima 1984, 1985b, 1987a)。また、アラスカ西海岸の氷河にはヒメミミズ科のコオリミミズ(*Mesenchytraeus solifugus*)が生息することが知られている(Goodman

1971)。これらの動物の多くは、その全生活史を雪氷中で完結させており、氷河という環境に対して特殊な適応をとげている。

ヒョウガユスリカの生態

例として、筆者がヤラ氷河で発見したヒョウガユスリカ (*Diamesa kohshimai*) (図2) の生態を見てみよう。この虫は体長3 mmほどの小さな昆虫で、カによく似たユスリカの仲間である。しかし翅が退化しているために飛ぶことは出来ず、氷河の表面を歩いたり、積雪や氷の隙間に潜り込んだりして生活している。低温に強く、調査期間の最低気温であったマイナス16度でも、ゆっくりとではあるが歩き回ることができた。これは低温での昆虫活動の記録としてはおそらく世界最低記録だろう。逆に高温には非常に弱く、手のひらにのせて暖めてやると痙攣をおこして死んでしまう。幼虫は、昼間は氷河上の融水路周辺の氷の隙間に潜り込んでいるが、夜になって水量が減ると水路の底に這い出てきて、水路底に溜まった泥状の物質（藍藻類とバクテリアを含む）を食べて成長する。そして氷河が厚い積雪に覆われる秋になると、幼虫はサナギを経て親になる。面白いことに、氷河表面に出てくるのはメスの個体だけで、オスはほとんど見られない。オスは積雪中でメ

スと交尾するとすぐに死んでしまうのだ。つまり、オスは一生を雪氷の中で過ごすのである。一方、メスたちは少なくとも1か月以上生存し、その間に氷河上を歩いて上流方向に移動してから産卵することがわかった (Kohshima 1985a)。

この移動は卵や幼虫が氷河上の流水中で生活することと関係した行動らしい。彼等は、親になるまでに流水や氷河の流動によって必然的に下流方向に運ばれるので、親になった地点で産卵すると、何世代か後には氷河の外に流出してしまうだろう。そこで、流下分を補正して氷河上に留まるために、上流方向に移動してから産卵するらしい。幼虫が融解水量の少ない夜間にしか活動しないのも、流水による流下を少なくするための適応なのだろう。氷河という氷のベルトコンベアーの上で生きる生物たちにとって、下流への流下をどう補正するかという問題は、避けて通れない重大な問題なのである。この移動中、メスたちが太陽コンパスを利用して方向を維持していること、また、斜面の最大傾斜方向を手がかりにして上流方向を検出していることも調査の結果明らかになっている (Kohshima 1985a)。

図1 氷河の構造と氷河生物群集: 氷河の氷は上流の涵養域で雪から形成され、下流の消耗域に向かって常に流動している。また、氷河上の環境は高度によって大きく異なるため、涵養域と消耗域では異なった生物群集が見られる。(作図: 竹内望)

氷河生態系

氷河では、高度によって環境条件が大きく異なる。標高によって気温が異なり、氷の生産量と融解による消耗量のバランスが異なるからである。氷河学的には、氷の生産量が融解量より大きい氷河の上流部を涵養域、融解量が生産量を上回る下流部を消耗域、そして両者がちょうどバランスする境界線を平衡線と呼んでいる。したがって、同じ氷河でも消耗域と平衡線付近、涵養域では、それぞれ異なったタイプの生物が見られる（図1）。

中部ネパール・ヒマラヤのヤラ氷河（標高5,100 m–5,700 m）では、標高5,300 mの平衡線より下の消耗域には、水生昆虫であるヤマユスリカ類（Kohshima 1984）3種と、赤い色素を持ったソコミジンコ類（甲殻類）1種（Kikuchi 1994）といった水生動物が生息しているのに対して、平衡線より上の涵養域の積雪中には、土壌動物であるトビムシ類が生息していることがわかった（Kohshima 1987a）。これは、融解が激しく液体の形の水が大量に存在する消耗域の環境が、河川や湖などの環境に近く、融解量の少ない涵養域の積雪環境が土壌環境に似ていることに対応しているのだろう。

これらの動物の食物となっている雪氷中の藻類などの微生物相にも標高による違いが見られた。例えばヒマラヤの氷河の雪氷藻類相は、最優占種の違いによって、消耗域下部と平衡線付近、涵養域にそれぞれ特有な3タイプに分類できることがわかった。また、氷河上の藻類バイオマスは標高が上がると指数関数的に減少することも明らかになった（Yoshimura *et al.* 1997, Takeuchi *et al.* 1998）。

つい最近まで、雪氷環境に見られる生物は、風によって他の生態系から運ばれてくる有機物を食物として、一時的に滞在しているに過ぎないと考えられてきた。しかし、筆者らの調査によって、これらの生物の多くが、雪氷環境に対して特殊な進化をとげた定住者であること、また、従来ほとんど無視されてきたが、氷河や雪渓でも雪氷中で増殖する藻類が、かなりの光合成生産を行っており、そこに住む生物群集の重要な一次生産者となっていることがわかってきた。つまり、氷河という環境は、雪氷中の藻類という一次生産者や独自の定住性動物群集を含む、比較的閉鎖性の高い生態系として捉えることができるのである。

図2 ヒマラヤの氷河に生息する氷河ユスリカ。
上左：メス成虫 上右：オス成虫 下：幼虫

氷河生物のアルベド低下作用

氷河生態系の好冷生物群集は、環境に対して様々な影響を及ぼしていることも明らかになってきた。例えばヒマラヤの氷河では、モンスーン期（夏）になると、氷河上で増殖する藍藻類とバクテリアを主成分とする大量の黒い泥状物質が氷河表面をおおうため、氷河の下半分が黒く色付けられる。これらの物質は氷河表面のアルベド（反射率）を大きく下げため、氷河の表面融解が3倍近く加速されていることが分かった（Kohshima *et al.* 1993）。雪や氷は地球上で最も白い、つまりアルベドの高い物質であり、太陽からの入射エネルギーのほとんどを跳ね返してしまう。ところが、その表面が黒い汚れに被われると、アルベドが下がり入射エネルギーの吸収効率が上がるため、融解が加速されるのだ。調査の結果、この氷河の黒い泥状物質（cryoconite）は、直径数 mm の粒状構造を持っており、糸状藍藻が微粒子を補足しながら成長することによって形成されるストロマトライトと同じ構造であること、黒い色は藻類の光合成産物がバクテリアによって暗色の腐食物質に変換されるためであることなどが明らかになった。

図3 南米パタゴニア氷原に生息する氷河昆虫(*Andiperla willinki*)の成虫。氷河の氷の上で活動する。

(Takeuchi *et al.* 2001)。つまり、この氷河では氷河上の生物活動が氷河の融解を加速し、氷河を縮小させているのである。

アイスコア中の雪氷微生物

氷河の涵養域では、春から夏にかけて表面で増殖した雪氷微生物が、秋の降雪によって埋められ、毎年氷河内部に取り込まれる。したがって、氷河の深い部分の氷には過去の雪氷微生物が年層となって保存されているはずである(図4)。事実、筆者がヒマ

ラヤや西コンロン、北極の氷河で行った氷河ボーリングで採取したアイスコア(柱状氷試料)には、このような過去の雪氷微生物を含んだ氷層が多数含まれていた(Kohshima 1987b, 1989)。調査の結果、ヒマラヤのヤラ氷河のアイスコア中に含まれる雪氷藻類の量や種類組成は、藻類の増殖に関係した過去の氷河上の環境条件(例えば夏の気温や融雪量、光条件など)を反映しており、古環境復元の新しい情報源として利用できることが明らかになってきた(Yoshimura *et al.* 2000)。従来のアイスコア解析では、雪氷中での生物活動が想定されてこなかったため、酸素同位体比や化学成分などの物理・化学指標や花粉等の風送微粒子だけを環境指標として、主に極地氷床のアイスコア分析から過去数十万年の気候変動が復元されてきた。しかし、雪氷中で増殖する好冷微生物を分析すれば、これまで得られなかった環境情報が得られる可能性が高い。たとえば、ヒマラヤなど中低緯度の氷河アイスコアでは、融解水の浸透による混合が大きいために、酸素同位体比や化学成分を環境指標として利用できないが、雪氷微生物を利用すれば、このようなアイスコアからも古環境情報を引き出すことが可能になるだろう。雪氷中の微生物活動は融解が大きくなる程増加すると考えられるからである。

Ice Core Study

過去の地球環境復元

図4 氷河涵養域の深い部分にある氷は、雪と大気化石のようなものである。氷河ボーリングで得られる氷試料(アイスコア)には、過去に氷河上で繁殖した好冷微生物が含まれており、大気中微粒子や化学物質、酸素同位体などとともに、古環境復元の手がかりとして利用できる。(作図：竹内望)

最近、南極氷床のアイスコアにも、バクテリアや菌類、藻類等の微生物が含まれてことが明らかになってきた (Abyzov *et al.* 1998)。しかし、このアイスコアの採取点は融解がほとんど起こらない大陸内部にあるため、その大部分は大気中に含まれていたものがそのまま保存されたもので、雪氷中で増殖したものではないと考えられる。ところがごく最近、南極氷床でも最も寒冷な南極点の雪氷中からも、多くの好冷菌を含む 1ml 当り 2 千 -5 千細胞ものバクテリアが検出され、その一部は -12 から -17 という環境温度下で代謝活動を継続している可能性が高いことが報告された (Carpenter *et al.* 2000)。また、グリーンランド氷床から得られた、約 2000 年前と 4000 年前のアイスコアサンプルから抽出・増幅された rRNA 遺伝子には、雪氷藻類など、氷床上で増殖したと思われる好冷微生物のものが含まれていることも明らかになった (Willerslev *et al.* 1999)。これらの事実は、地球上で最も寒冷な気候条件にある極地氷床の内陸部でも、雪氷微生物活動があることを示唆している。したがって雪氷微生物は、中低緯度の温暖な氷河ばかりでなく、極地の寒冷氷河のアイスコア解析でも情報源として利用できる可能性がある。

南極氷床下の湖に生物がいる？

好冷微生物の生息環境として現在最も注目されているのは、南極大陸を覆っている厚さ約 4000m の氷床の下にある淡水湖である。その存在は航空機に搭載したアイスレーダーによる観測によって 1975 年に初めて明らかになった。現在では 80 近い湖が発見されているが (Kapista *et al.* 1996)、中でも最も大きいのが、広さ約 14000 平方 km、最大水深約 670m のボストーク湖で、ロシアのボストーク基地直下の厚さ 3750m の氷床の下に広がっている。氷床の表面付近の氷温は -56 と非常に低いが、氷床の底付近では地熱の影響で氷温が高く、400 気圧以上の高圧のため氷点下の温度で水が存在すると考えられている。だから、何らかの生物が生息しているのではないかというわけだ。湖の表面水温は -3 前後と推定されている。

氷床下の湖での生物活動を調べる唯一の方法は、氷床に穴をあけて湖の水を調べることである。ボストーク基地では、以前からアイスコア解析による古環境復元を目的に、ロシアとアメリカ、フランスが合同で、氷床の深層掘削 (ボーリング) を行ってき

た。つまり、ボストーク湖の真上の氷を掘り進んでいるわけで、氷床下の湖を調査する貴重なチャンスとして注目されている。掘削は順調に進み、1998 年までに氷床の底に近い深さ 3623m までのアイスコアを回収し、過去約 40 万年の気候変動を復元することに成功している (Petit *et al.* 1999)。これは、これまで得られたアイスコアの中で最も深く、最も古い時代までさかのぼるものである。

最近、この掘削によって氷床の底付近から回収された氷が、氷床の氷ではなく、ボストーク湖の水が凍結したものであることが、結晶構造や同位体分析から明らかになり話題をよんでいる (Jouzel *et al.* 1999)。さっそくこの部分のアイスコアの微生物分析が 2 つの研究グループによって行われ、その結果がサイエンス誌の同じ号に発表された (Karl *et al.* 1999, Priscu *et al.* 1999)。それによると、1ml 当り数百～数万細胞のバクテリア、特にグラム陰性菌が多く含まれていたという。驚いたことに、1、一気圧の培養条件下で放射性炭素標識した酢酸やグルコースの取込みが確認されたことから、少なくともその一部はまだ増殖可能だったという。さらに、少量だが従属栄養微生物の増殖に必要な無機・有機栄養物質の存在も確認されたことから、両グループともボストーク湖に微生物が存在する可能性は高いと結論している。また、氷床の底部では高い圧力と地熱によって、氷の結晶間の空隙に微生物の生存に適した微細生息場所が形成されるため、氷床底部のアイスコアの結晶空隙を精査すれば新しい微生物が発見される可能性が高いと指摘する研究者も現れた (Price 2000, Skidmore *et al.* 2000)。もし、氷床下の湖や氷床底部の微小空隙で生物の生息が確認されれば、厚さ 150km もの氷の下に液体の水が存在すると考えられる木星の惑星エウロパ (Carr *et al.* 1998) や火星の北極氷床にも、生物が存在する可能性が高くなる。

現在ボストーク基地での掘削は、ボーリングによる湖の汚染を恐れて、湖の水面まであと約 120m の深さまで掘り進んだ段階で中断している。氷床下の湖に生物が存在するとすると、数十万年から百万年もの間、外界から隔離されてきたと考えられるため、ボーリングによって外界の微生物が持ち込まれると、取り返しのつかない大きな影響を受ける可能性があるからである。湖を汚染しない調査方法が考案され、ボストーク湖の生物調査が実現する日を世界中の学者が待ち望んでいる。

参考文献

朝比奈英三 (1991) 虫たちの越冬戦略、北海道大学図書刊行会

Abyzov, S. S., Mitskevich, I. N., Poglazova, M. N. (1998) Microflora of the deep glacier horizons of Central Antarctica. *MICROBIOLOGY*, 67: (4) 451-458.

Aghajari, N., Feller, G., Gerday, C. and Haser, R. (1996) Crystallization and preliminary X-ray diffraction studies of α -amylase from the antarctic psychrophile, *Alteromonas haloplanctis* A23. *Protein Sci.*, **5**, 2128-2129.

Aghajari, N., Feller, G., Gerday, C. and Haser, R. (1998) structures of the psychrophilic α -amylase from *Alteromonas haloplanctis* in its native form and complexed with an inhibitor. *Protein Sci.*, **7**, 564-572.

Alvarez, M., Zeelen, J. P., Mainfroid, V., Rentier-Delrue, F., Martial, J.A., Wyns, L., Wieranga, R.K. and Maes, D. (1998) Triose-phosphate isomerase (TIM) of the psychrophilic bacterium *Vibrio marinus*. Kinetic and structural properties. *J. Biol. Chem.*, **273**, 2199-2206.

Asahina, E. (1969) Frost resistance in insects. *Advance of Insect Physiology*, 6, Academic Press, London, 1-49.

Carpenter, E. J., Lin, S., Capone, D. G. (2000). Bacterial Activity in South Pole Snow. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 4514-4517.

Carr, M. H., Belton, M. J., Chapman, C R., Davies, M. E., Geissler, P., Greenberg, R., McEwen, A. S., Tufts, B. R., Greeley, R., Sullivan, R., Head, J. W., Pappalardo, R. T., Klaasen, K. P., Johnson, T. V., Kaufman, J., Senske, D., Moore, J., Neukum, G., Schubert, G., Burns, J. A., Thomas, P., Veverka, J. (1998) Evidence for a subsurface ocean on Europa. *Nature*, **391**, 363-365.

Chan, M., Himes, R. H. and Akagi, J. M. (1971) Fatty acid composition of thermophilic, mesophilic and psychrophilic clostridia. *J. Bacteriol.*, **106**, 876-811.

Franks, F. (1985) *Biophysics and Biochemistry at Low Temperatures*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.

Gerike, U., Russell, R. J. M., Danson, M. J., Hough, D. W., Russell, N. J. and Taylor G.L. (1998) Preliminary crystallographic studies of citrate synthase from an Antarctic psychrotolerant bacterium. *Acta Crystallogr.* **D54**, 1012-1013.

Goodman, D. (1971) *Ecological Investigations of Ice Worms on Casement Glacier, Southeastern Alaska*. Institute of Polar Studies Report No.39, The Ohio State University Research Foundation, Columbus, Ohio.

Hoham, R. W. (1975) Optimum temperatures and temperature ranges for growth of snow algae. *Arctic and Alpine Research*, **7** (1), 13-24.

Jouzel, J., Petit, J. R., Souchez, R., Barkov, N. I., Lipenkov, V. Y., Raynaud, D., Stievenard, M., Vassiliev, N. I., Verbeke, V., Vimeux, F. (1999). More Than 200 Meters of Lake Ice Above Subglacial Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2138-2141.

Kapista, A. P., Ridley, J. K., Robin, D. G. de Q., Siegert, M. J. and Zotikov, I. A. (1996) *Nature*, **381**, 684.

Karl, D. M., Bird, D. F., Bjorkman, K., Houlihan, T., Shackelford, R., Tupas, L. (1999). Microorganisms in the Accreted Ice of Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2144-2147.

Kikuchi, Y. (1994) *Glaciella*, a new genus of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from a glacier

in Nepal, Himalayas. *Hydrobiologia* **292/293**, 59-66.

Kim, S-Y., Hwang, K. Y., Kim, S-H., Sung, H-A., Hang, Y. S. and Chao, Y. (1999) Structural basis for cold adaptation. Biochemical properties and crystal structure of malate dehydrogenase from a psychrophile *Aquaspirillum arcticum*. *J. Biol. Chem.*, **274**, 11761-11767.

Kohshima, S. and Hidaka, T. (1981) Lifecycle and behavior of the wingless winter stonefly (*Eocapnia nivalis*) *Biol. Inland Water*, **2**, 39-43.

Kohshima, S. (1984) Novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier *Nature*, **310**, 225-227.

Kohshima, S. (1985a) Migration of the Himalayan wingless glacier midge (*Diamesa* sp.) : Slope direction assessment by sun-compassed straight walk. *J. Ethology*, **Vol.3**, pp.93-104.

Kohshima, S. (1985b) Patagonian glaciers as insect habitats *Bul. Glacier Res.*, **4**, 94-99.

Kohshima, S. (1987a) Glacial Biology and Biotic Communities: in "Evolution and coadaptation in biotic communities" ed. S. Kawano, J.H.Connell and T. Hidaka, University of Tokyo press, pp. 68-72.

Kohshima, S. (1987b) Formation of dirt layer and surface dusts by micro-plants growth in Yala glacier, Nepal Himalaya *Bul. glacier Res.*, **5**, 63-68.

Kohshima, S. (1989) Glaciological importance of microorganisms in the surface mud-like materials and dirt layer particles of the Chongce Ice Cap and Gozha Glacier, West Kunlun Mountains, China. *Bul. glacier Res.*, **7**, 59-65.

Kohshima, S., K. Seko & Y. Yoshimura (1993) Biotic acceleration of glacier melting in Yala glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. in *Snow and Glacier Hydrology*, IAHS publ., no.218 pp309-316.

Kohshima, S., Y. Yoshimura, K. Seko, T. Ohata. (1994) Albedo reduction by biotic impurities on a perennial snow patch in Japan Alps. in *Snow and Ice Covers*, IAHS publ., no.223 pp323-330.

Morita, R. Y. (1975) Psychrophile bacteria. *Bacteriol. Rev.*, Vol.29, pp144-167.

Petit, JR; Jouzel, J; Raynaud, D; Barkov, NI; Barnola, JM; Basile, I; Bender, M; Chappellaz, J; Davis, M; Delaygue, G; Delmotte, M; Kotlyakov, VM; Legrand, M; Lipenkov, VY; Lorius, C; Pepin, L; Ritz, C; Saltzman, E; Stievenard, M (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica, *Nature*, **399**: (6735) 429-436.

Price, P. B. (2000). A habitat for psychrophiles in deep Antarctic ice. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **97**, 1247-1251.

Priscu, J. C., Adams, E. E., Lyons, W. B., Voytek, M. A., Mogk, D. W., Brown, R. L., McKay, C. P., Takacs, C. D., Welch, K. A., Wolf, C. F., Kirshtein, J. D., Avci, R. (1999). Geomicrobiology of Subglacial Ice Above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2141-2144.

Russell, R. J. M., Gerike, U., Danson, M. J., Hough, D. W. and Taylor G.L. (1998) Structural adaptations of cold-active citrate synthase from an Antarctic bacterium. *Structure* (Lond), **6**, 351-361.

Russell, N. J. (1990) Cold adaptation of microorganisms. *Phil. Trans. R. Lond.*, **B 326**, 595-611.

Russell, N. J. (2000) Toward a molecular understanding of cold activity of enzymes from psychrophiles. *Extremophiles*, **4**, 83-90.

- Scholander, P. F. *et.al* (1957) Supercooling and osmoregulation in Arctic fish. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **49**, 5-24.
- Skidmore, M. L., Foght, J. M., Sharp, M. J. (2000). Microbial Life beneath a High Arctic Glacier. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**, 3214-3220.
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Fujita, K. (1998) Snow Algae Community on a Himalayan Glacier, Glacier AX010 East Nepal : Relationship with Glacier Summer Mass Balance. *Bul. Glacier Res.*, **16**, 43-50.
- Takeuchi, N., Kohshima, S., and Seko, K. (2001) Structure, formation and darkening process of albedo-reducing material (cryoconite) on a Himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, **33**, 2, in press.
- Willerslev E, Hansen AJ, Christensen B, Steffensen JP, Arctander P. (1999) Diversity of Holocene life forms in fossil glacier ice. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **96**(14):8017-21.
- Yoshimura, Y., Kohshima S. and Ohtani S. (1997) A Community of Snow Algae on A Himalayan Glacier: Change of Algal Biomass and Community Structure with Altitude. *Arctic and Alpine Research*, **29**, 1, 128-139.
- Yoshimura, Y., Kohshima, S., Takeuchi, N., Y., Seko and Fujita, K. (2000) Himalayan ice core dating with snow algae. *J. Glaciology*, **46**, 153, 335-340.

こうしま しろ
東京工業大学理学部気付
生命理工学部 生物学研究室
〒152-8551 東京都目黒区大岡山 2-12-1
E-mail:kohshima@bio.titech.ac.jp

Psychrophilic Organisms in Snow and Ice

Shiro Kohshima

Laboratory of Biology, Faculty of Bioscience and Biotechnology (c/o Fac. Science),
Tokyo Institute of Technology, 2-12-1 O-okayama, Meguro-ku, Tokyo 152-8551, Japan

Abstract

Psychrophilic and psychrotrophic organisms are important in global ecology as a large proportion of our planet is cold. Two-third of sea-water covering more than 70% of Earth is cold deep sea water with temperature around 2°C, and more than 90% of freshwater is in polar ice-sheets and mountain glaciers. Though biological activity in snow and ice had been believed to be extremely limited, various specialized biotic communities were recently discovered at glaciers of various part of the world. The glacier is relatively simple and closed ecosystem with special biotic community containing various psychrophilic and psychrotrophic organisms. Since psychrophilic organisms was discovered in the deep ice-core recovered from the antarctic ice-sheet and a lake beneath it, snow and ice environments in Mars and Europa are attracting a great deal of scientific attention as possible extraterrestrial habitat of life.

This paper briefly reviews the results of the studies on ecology of psychrophilic organisms living in snow and ice environments and their physiological and biochemical adaptation to low temperature.