冥王代の「生きた微化石」OD1 と超還元場の歴史

佐藤友彦* 吉屋一美* 丸山茂徳*,**

History of the Hadean “Living Microfossil” OD1 and Ultra-reducing Environments

Tomohiko SATO*, Kazumi YOSHIYA* and Shigenori MARUYAMA*,**

[Received 7 March, 2018; Accepted 21 November, 2018]

Abstract

Phylogenetic analysis is one of the useful tools available for revealing the evolution of life on the Earth; however, it has difficulty in principle distinguishing old and new genomes just by comparing phylogenomic trees. To overcome this difficulty, a new method is introduced which utilizes the Earth's history derived from geologic information to trace genomic evolution. This idea is inspired by Darwin's natural selection, and explains how living organisms change with the environment. In other words, life's genome does not change if the environment remains the same. A key is the birthplace of life on Hadean Earth, which is thought to be an ultra-reducing environment with H_2 produced in abundance through serpentinization. OD1 is a potential microbe that has survived on the Earth since the Hadean. Its habitat, Hakuba-Happo in Japan, is a unique serpentinite-hosted hydrothermal system on land, and it has avoided evolution by remaining in a super-reducing environment from the Hadean to the present. OD1 is regarded as a “living fossil” of the Hadean microbe. Ultra-reducing environments have disappeared over the Earth's history. How has OD1 survived since the Hadean to the present? A possible scenario is proposed based on Plate Tectonics. OD1 habitats have gone through the following transitions: (1) super-reducing environment in a natural nuclear geyser on a primordial continent in the Hadean; (2) serpentinite-hosted hydrothermal system along a mid-oceanic ridge transform fault during the Archean-Proterozoic; (3) subduction-accretion and escape from oxygenated Phanerozoic ocean floor; and, (4) jacked up by growth of accretionary complexes and taking refuge in a hydrothermal system above a volcanic front. OD1 habitats have been reduced with geological age as free oxygen has increased in the surface environment. OD1 may be a “living microfossil” of the Hadean, making its way continuously through ultra-reducing environments on a tightrope.

Key words : Hadean, OD1, serpentinite, hydrothermal system, ultra-reducing

キーワード : 冥王代, OD1, 蛇紋岩, 熱水系, 超還元

I. はじめに

「生命の起源」の研究は、無機物から有機物を合成し生命を産み出すボトムアップのアプローチ

と、現在生きている生命から原始的な生命へとさかのぼるトップダウンのアプローチとに大別される。トップダウンのアプローチにおける重要な課題の一つは、現在の地球に生きているもっとも原

* 東京工業大学地球生命研究所

** ノボシビルスク国立総合大学

* Earth-Life Science Institute, Tokyo Institute of Technology, Tokyo, 152-8550, Japan

** Novosibirsk State University, Pirogova 1, 630090, Russia

図 1 系統樹. (a) 16SrRNA 系統解析に基づく生物の系統樹 (Woese *et al.*, 1990). (b) Hug *et al.* (2016) による遺伝子系統樹. (c) 地球史を通して増加した大気酸素に基づく仮想的進化系統樹. 中心が超還元元, 周縁が (現在の地球表層レベルの) 酸素に富む環境. 環境が不変な場に生息し続ける生物は進化しない, と仮定した.

Fig. 1 Phylogenetic trees. (a) Phylogenetic tree by Woese *et al.* (1990). (b) Phylogenetic tree by Hug *et al.* (2016). (c) Phylogenetic tree based on a redox environment (oxygen level) assuming life does not evolve in an unchanged environment. The center is the ultra-reducing environment and the rim is the oxidizing environment.

始的な生命をみつけ, その生態を明らかにすることである。

地球上の生物は, 真核生物 (ユーカリア)・真正細菌 (バクテリア)・古細菌 (アーキア) の 3 つのドメイン (domain) に分類され, その遺伝子系統関係を基に系統樹が描かれてきた (図 1a; Woese *et al.*, 1990)。現生の生物のもっとも

遠い祖先にあたる最古の生命は, プロゲノート (Woese and Fox, 1977), あるいは LUCA = last universal common ancestor (Fox *et al.*, 1980) と呼ばれ, 系統樹の根元に位置する。近年, 環境メタゲノム解析により, 新たな系統樹が提案された (図 1b; Hug *et al.*, 2016)。この系統樹では, 従来の 16SrRNA 遺伝子配列解析では把握でき

なかった、真正細菌グループ CPR (Candidate Phyla Radiation) が追加され、真正細菌のうち 15% 以上を占める大きな多様性をもつ系統群とされている (Brown *et al.*, 2015)。CPR に属する未培養系統群の一つに、OD1 と呼ばれる一群がある。最近のゲノム解読研究により、OD1 の遺伝子の数は、そのほかの真正細菌よりも極端に少なく約 400 程度であり、もっとも原始的な生物の一つであると考えられている。

ゲノムの系統解析によって得られる系統樹は、解析の基準 (例えば、16SrRNA) によって異なる結果を導き出している。遺伝子重複やレトロポゾンにより遺伝子配列のコピーがつくられると、新しい機能を獲得して新しい遺伝子となるか、機能を失って偽遺伝子となる。偽遺伝子は長期にわたる中立的な進化の果てに、遺伝子としての体裁を失ってしまう (Okada *et al.*, 1997)。これが系統の復元を困難にしている一因である。また、生物間の共生プロセスを通じて個体間で遺伝子の平行移動が起きることが知られ (Doolittle, 1999), 20 億年以上前にさかのぼる微生物の遺伝子系統関係は信憑性が低い。これらのことは、複数のゲノム系統樹を比較することによってゲノムの新旧を議論するのは原理的に不可能であることを意味している。

そこで本稿では、地球環境変動の記録と生物の生息環境に基づいてゲノム進化を議論する。ダーウィンの自然選択説 (Darwin, 1859) は、生物は環境の変化に応じて機能進化 (適応) を起こし、これが進化の基本原則であると説明している。言い換えると、環境変化に応じて遺伝子 (ゲノム) は変化するということである。これを裏返すと、環境が変わらなければ生物の進化は起きない。つまり、ゲノム進化が起きるための環境要因を実際の地球史記録から読み解くことによって、地球史に基づくゲノム進化の解読が可能になる。生命の誕生は冥王代最末期までさかのぼる証拠がある (Bell *et al.*, 2015; Tashiro *et al.*, 2017)。生物の系統樹に地質時代をあてはめると、系統樹の根元に位置する生物ほど遊離酸素のほとんどない冥王代に誕生し、系統樹の縁辺に位置する

生物ほど現代のような酸化的環境下で誕生したと考えることができる。こうした考えに基づく仮想的進化系統樹を、われわれは図 1c に提案する。この図は、大気酸素の濃度を生命進化の支配要因であると仮定し、酸素濃度の増加とともに生物進化がどのように進んだかを模式的に示している。

本稿では、冥王代の超還元場に類似する現在の蛇紋岩熱水系、および、そこに生息する微生物 OD1 について現在得られている情報をまとめ、それに基づき OD1 の生息にどのような地質条件が必要かを考察する。そして、冥王代類似環境微生物 OD1 が地球史をどのように生き延びてきたのか、プレートテクトニクスを用いた地質学的なシナリオを新たに提案する。

II. 冥王代類似環境：蛇紋岩熱水系

1) 冥王代の表層環境と生命活動

生命とは何か、と問われた時、多くの研究者は「代謝、膜、自己複製」の 3 つの機能をもつものとして生命を定義する。生命は、冥王代に誕生して以来、自己複製によって子孫を残しながらも、生命の営みとしての連続代謝反応を一度も止めたことがない。そしてその過程において、生命は代謝を機能させるために、つねに電子を利用し連続的なイオン化学反応を継続させてきた。電子を利用することの本質的な意味は、酸化還元電位の差にある。生命は、生体膜の内側を還元元的に保ち、生体膜の外側の酸化環境との間に電位差をつくることによって代謝反応を継続している。原始生命はおそらく、自然界における酸化還元電位の差を利用した機構をそっくり模倣する形で生体にとり込んだのだと考えられる。電位差を維持することは、生物の体を定常的に非平衡状態に保つということであり、非平衡であるからこそ代謝機能がつねに進むのである。

生命の誕生は冥王代最末期までさかのぼる証拠がある (Bell *et al.*, 2015; Tashiro *et al.*, 2017)。冥王代大気は、現在の地球大気に比べると還元的だったとはいえ、CO₂ が存在する程度には酸化的だった。したがって、冥王代の地球表層で非平衡状態をつくり、代謝反応を可能にするための酸化

還元勾配を維持するには、水素発生環境の存在が必須だったと考えられる（例えば, *Martin et al.*, 2008; *Russell et al.*, 2010; 戎崎ほか, in press）。そこで、「蛇紋岩化反応」と呼ばれる岩石-水反応が鍵となる。超苦鉄質岩に含まれる橄欖石 ($(\text{Mg,Fe})_2\text{SiO}_4$) は、水 (H_2O) と反応することにより蛇紋石 ($(\text{Mg,Fe})_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$) となり、その際に水素 (H_2) を発生し、還元環境を形成する。還元場を作り出す蛇紋岩熱水系は、初期地球における水素発生場のモダンアナログとして注目を集めている。

2) 現在の蛇紋岩熱水の分布と地質

蛇紋岩熱水は、現在の地球表層において、海洋底あるいは陸上のオフィオライト中に分布する（図2）。超苦鉄質岩は、本来マントルを構成する岩石である。

大西洋やインド洋の中央海嶺トランスフォーム断層系に沿って、蛇紋岩体が海底に大規模に露出している。マグマからの揮発性成分の入力がない場合、熱水噴出口ではアルカリ熱水が噴出する。そうした環境は、一般に、低温 ($< 60^\circ\text{C}$) で、水素発生を伴う。代表的な蛇紋岩熱水系は、大西洋中央海嶺の深海熱水噴出孔であるロストシティ (*Kelley et al.*, 2001; *Brazelton et al.*, 2010) およびレインボー/ロガチェフ/アシェイズフィールド (*Charlou et al.*, 2010) や、インド洋海嶺三重点のかいれいフィールド (*Hashimoto et al.*, 2001) である。

一方、陸上の蛇紋岩熱水は、オフィオライトと呼ばれる海洋プレートの断片（上部マントルから海洋地殻の岩石により構成される岩体）の一部として陸上に露出する。オフィオライトの分布は、基本的に沈み込み帯や大陸衝突帯の造山帯に限られており（図2; *Furnes et al.*, 2014）、陸上の蛇紋岩熱水系は、このようなオフィオライトが火山フロントと交差する場でみることができる。一般的に、陸上の蛇紋岩熱水系をつくるオフィオライトの年代は、顕生代のものである。太古代や原生代のオフィオライトの多くは、火山活動の起こりにくい地域に分布しており、エネルギー循環が不活発な条件に置かれているため、蛇紋岩熱水系を

つくることができない。

陸上の代表的な蛇紋岩熱水系は、ポルトガル・カベンデビダ (*Tiago and Verissimo*, 2013)、イタリア・ボルトリ (*Quéméneur et al.*, 2015)、オマーン・セマイル (*Rempfert et al.*, 2017)、ギリシャ・オシリス (*Etiope et al.*, 2013)、トルコ・キマイラ (*Neubeck et al.*, 2017)、カナダ・テンプルランド (*Brazelton et al.*, 2013)、コスタリカ・サンタエレナ (*Crespo-Medina et al.*, 2017)、フィリピン・ザンバレス (*Woycheese et al.*, 2015)、ニューカレドニア・プロニー湾 (*Quéméneur et al.*, 2014)、ニュージーランド・ポイズン湾 (*Wood*, 1972)、米国・コーストレンジ (*Twing et al.*, 2017)、シダーズ (*Suzuki et al.*, 2017)、そして日本・白馬八方 (*Suda et al.*, 2014, 2017) などである。なかでも白馬八方の蛇紋岩体は、他のオフィオライトに比べて比較的古い約6億年前に原日本島弧に付加し、現在は火山フロントの熱エネルギー循環の及ぶ範囲に位置している、稀な地質学的条件下にある。

これら世界各地の蛇紋岩熱水系では、エネルギー物質循環および微生物群集の解析が行われている。pHや温度といった物理化学的な条件が微生物叢と密接に関わっていることはすでに指摘されてきた。しかし、地質学的にその蛇紋岩体の来歴まで含めた議論はいまだされていない。そこで、本稿では、「冥王代類似環境」である蛇紋岩熱水系の地球史における時空間分布を地質学的に復元し、原始的な非平衡場である水素発生環境において誕生し、同様の環境で棲息し続けてきたであろう微生物 OD1 について論じる。

III. 冥王代類似環境微生物：OD1

1) OD1 とは

OD1 は、真正細菌のなかの1つの系統群である。従来、微生物のゲノム解析は単離・培養を経てゲノム DNA を調製する必要があったが、近年、メタゲノム解析により、環境中のゲノムを網羅的に配列解析することが可能になった（例えば、*Venter et al.*, 2004）。また、シングルセルゲノム解析により、単一ないしごく少数の細胞からゲノ

図 2 オフィオライトと蛇紋岩熱水系の分布 (Furnes *et al.*, 2014 を改変)。大西洋中央海嶺、インド洋海嶺三重重点のほかに陸上の造山帯のなかにトラップされている蛇紋岩体の分布。顕生代のオフィオライトが大部分を占めるが、これらのなかで白馬八方蛇紋岩熱水系は橄欖岩が約 5.8 億年前に陸へ付加し、現在の島弧火山フロントと偶然交差する特異な地域である。

Fig. 2 Distribution map of ophiolite and serpentinite-hosted hydrothermal systems (modified from Furnes *et al.*, 2014), including Atlantic mid-oceanic ridges, Central Indian Ocean Triple Junction, and on-land serpentinite-hosted hydrothermal systems trapped in orogenic belts. Among these places, the Hakuba-Happo serpentinite-hosted hydrothermal system is a unique crossroad of the volcanic front of the island arc and peridotite accreted in *ca.* 580 Ma.

ム配列を復元することが可能になった (例えば, Yoon *et al.*, 2011)。さらに, メタゲノム中の配列断片をグループ化して個々の微生物ゲノムを再構築する, ゲノムビンニングと呼ばれる解析手法が確立された (例えば, Albertsen *et al.*, 2013)。これらの技術革新により, 未培養の微生物の系統分

類が行われるようになり, 真正細菌の新たな系統群が明らかになってきた。Pace らのグループは, Yellowstone の Obsidian Pool において 12 の新系統群 (candidate division) を発見し, おおの「OP1 ~ OP12」と命名した (Hugenholtz *et al.*, 1998)。そして, OP11 をさらに 5 つの系

統群に細分化し、その1つを「OD1」(OP11-Derived 1: OP11 から派生した系統群その1)と名づけた(Harris *et al.*, 2004)。その後、国際共同研究グループによってOD1のゲノムが解読され、OD1は「*Parcubacteria*」(つましいバクテリア)と命名された(Rinke *et al.*, 2013)。Banfieldらのグループは、35の門に相当する未培養系統群をCandidate Phyla Radiation (CPR)と総称し、CPRを含めた新たな系統樹を提案した(Brown *et al.*, 2015; Hug *et al.*, 2016)。彼らはOD1を上門superphylumと位置づけ、それぞれ門に相当する系統群へ細分化し、著名な微生物学者の名前をもとに命名を試みた。本稿では、OD1 = *Parcubacteria* に相当する真核細菌群を「OD1」と呼ぶことにする。

2) OD1の報告例

これまでに、OD1は世界各地の蛇紋岩熱水や土壌などの環境から報告されている(表1, 図3)。

深海底の蛇紋岩熱水系として、大西洋中央海嶺・ロストシティにおいて、750 m 深の炭酸塩チムニーでは14 mmol/kg という比較的高い水素濃度が保たれており、OD1が報告されている(Kelley *et al.*, 2001, 2005; Brazelton *et al.*, 2010; Lang *et al.*, 2012)。Brazelton *et al.* (2010) は、海水組成や温度よりも、むしろチムニーの鉱物組成および年代が、微生物生態をコントロールしていると指摘している。より深い海底環境からは、マリアナ海溝の最深部・チャレンジャー海淵(10,920 m 深)の堆積物中からもOD1が報告されている(León-Zayas *et al.*, 2017)。一方、浅海の蛇紋岩熱水系として、ニューカレドニア・プロニー湾において、水深50 m 以下の浅い炭酸塩チムニーからOD1が報告されている(Quéménéur *et al.*, 2014; Frouin *et al.*, 2018)。

陸上の蛇紋岩熱水として、米国カリフォルニア州の北部に位置する蛇紋岩地帯の湧水池シダーズが注目を集めており、フランシスカン層群に伴う蛇紋岩岩体の溪谷に沿って流れ出る地下水(常温)にOD1が生息している(Morrill *et al.*, 2013; Suzuki *et al.*, 2013, 2017)。OD1が全微生物量の70%を占め、ゲノムサイズは445 kbpと

非常に小さい。測定された溶存酸素量は非常に低く、高い水素濃度と調和的である。蛍光顕微鏡により、橄欖石あるいは蛇紋石の表面に分布するきわめて小さい(約0.3 μm) 球状の細胞が確認された(Suzuki *et al.*, 2017)。シダーズと比較的似た陸上蛇紋岩熱水系として、イタリア・ボルトリにおいては、OD1が全微生物量の21%を占める(Quéménéur *et al.*, 2015; Brazelton *et al.*, 2017)。蛇紋岩そのほかに、オマーン・オフィオライトの橄欖岩体の掘削井戸(100–400 m)からも、OD1が報告されている(Neal and Stranger, 1983; Rempfert *et al.*, 2017)が、全微生物量のうち5%のみを占める。日本の長野県白馬地域の巨大蛇紋岩熱水系の深度500–700 mの井戸からくみ上げた温度約50°Cの熱水(Suda *et al.*, 2014, 2017)は、定常的に水素を発生させる超還元環境であり、冥王代の生命誕生場に類似した環境である。そこから発見されたOD1の遺伝子は、真正細菌に属しながらも、古細菌の特徴をあわせもっている(戎崎ほか, in press)。特殊な例として、ノルウェーのレカ・オフィオライトでは、ダナイト岩体へ天水がしみ込んでいるだけ(熱水系などの熱エネルギー循環が不在)にも関わらずCPR細菌が発見される(Daae *et al.*, 2013)。エネルギー物質循環が強く駆動されていない場合でも、CPR細菌の棲息は可能であり、生き延びることはできると推測される。

陸上の非蛇紋岩熱水においても、米国ワシントン州ハンフォード(Lin *et al.*, 2012; Nelson and Stegen, 2015)およびコロラド州ライフル地域(Luef *et al.*, 2015; Danczak *et al.*, 2016)の地下水からOD1が報告されている。ハンフォードに棲息するOD1の解析によると、ゲノムサイズは非常に小さく(< 1 Mb)、コア遺伝子の数は202個しかない(Nelson and Stegen, 2015)。さらに、アミノ酸、ヌクレオチド、脂肪酸の生合成に必要な遺伝子群が欠落している。そのため、OD1は他の生物に寄生または細胞外共生体として生活していると推測されている。ライフルのOD1は、クライオ透過型電子顕微鏡で観察され、約0.009 μm^3 のきわめて小さい細胞であること

表 1 代表的な蛇紋岩熱水系の環境・地質・OD1 データ (白馬八方, オマーン, シダーズ, ハンフォード, ライフル, プロニー湾, およびロストシティ).

	On land					Seafloor (shallow)		Seafloor (deep)	
	Hakuba Happo	Oman	The Cedars	Hanford	Rifle	Prony Bay	Lost City		
Area	Nagano, Japan	Oman	California, USA	Washington, USA	Colorado, USA	New Caledonia	Mid Atlantic Ridge		
Latitude	36°42'N	23°23'N	38°37'N	46°37'N	39°32'N	22°18'S	30°00'N		
Longitude	137°48'E	57°25'E	123°08'W	119°28'W	107°46'W	166°52'E	42°00'W		
Geological setting	on-land serpentinite-hosted hydrothermal system	on-land serpentinite-hosted hydrothermal system	on-land serpentinite-hosted hydrothermal system	ground water system in sedimentary rock	ground water system in river sediment	intertidal-submarine serpentinite-hosted hydrothermal system	seafloor serpentine-hosted hydrothermal system		
Orogenic belt	Western Pacific	Alpine-Himalayan	Cordilleran	N/A	N/A	Tasmanides	N/A		
Age of emplacement	Ediacaran (~580 Ma)	Cretaceous (96 Ma)	Jurassic (168–161 Ma)	N/A	N/A	Eocene (40–36 Ma)	N/A		
Rock type	serpentinite	peridotite	serpentinite	sedimentary rock	river sediment	serpentinite	serpentinite, gabbro		
Heat Source	volcanic front	geotherm	volcanic front	N/A	N/A	volcanic front	mid oceanic ridge		
Redox condition	(ultra-) reducing	reducing	reducing	oxic	oxic	oxic-reducing	reducing		
Sampling point	sampling well	sampling well	spring water	sampling well	sampling well	chimney	chimney		
	#1	NSHQ4	GPS1			BdJ	Marker C		
Sampling depth	500 m	304 m	0 m	10–17 m	4–6 m	(Water Depth: < 50 m)	(Water Depth: 750 m)		
O ₂	0.29 mg/L	0.00 mM	< d.l.		0.03–9.82 mg/L	< d.l.	< d.l.		
H ₂	664 µmol/L	0.18 mM	50.9 vol %	–	–	15.0 vol %	12 mmol/kg		
CH ₄	201 µmol/L	1.4 mM	7.4 vol %	–	–	17.8 vol %	2 mmol/kg		
Temperature	52°C	33.3°C	17.1°C	–	–	30–37°C	9–70°C		
pH	10.8	10.7	11.9	7.0–8.0	–	11.1	9.0–10.7		
OD1	*	5%	70%	14%	–	0.60%	< 1%		
Genome size	*	–	445 kbp	600–900 kbp	600–1300 kbp	–	–		
Reference	Suda <i>et al.</i> (2014), * under analysis	Neal and Stranger (1988), Rempfert <i>et al.</i> (2017)	Morrill <i>et al.</i> (2013), Suzuki <i>et al.</i> (2013, 2017)	Lin <i>et al.</i> (2012), Nelson and Stegen (2015)	Luef <i>et al.</i> (2015), Danczak <i>et al.</i> (2016)	Quéménéur <i>et al.</i> (2014), Frouin <i>et al.</i> (2018)	Kelly <i>et al.</i> (2001, 2005), Brazelton <i>et al.</i> (2010)

図 3 OD1 が報告された代表的蛇紋岩熱水系の模式断面図（白馬八方，オマーン，シダース，ハンフォード，ライフル，プロニー湾，およびロストシティ）。造山帯中にトラップされた超苦鉄質岩に伴う水の循環系が生まれると，超還元場が生まれる。オマーン，シダース，ハンフォード，ライフルに比べて，白馬八方の蛇紋岩熱水系は，500-700 m 深度まで掘削され，50°C の温泉水が噴出し，25 年以上安定した熱水循環系として機能してきたので，表層の微生物などの混染を無視できる蛇紋岩熱水系である。

Fig. 3 Schematic cross-sections of serpentinite-hosted hydrothermal systems: Hakuba-Happo, Oman, The Cedars, Hanford, Rifle, Prony Bay, and Lost City. Ultra-reducing environment is achieved when water circulation occurs with ultramafic rocks trapped in the orogenic belt. Compared to Oman ophiolite, The Cedars, Hanford, and Rifle, the source of the Hakuba-Happo hydrothermal system (500-700 m deep in the serpentinite block) is in the most ultra-reducing environment, and 50° C water has been welling up stably for more than 25 years; namely, contamination of microbes from the surface can be excluded.

が判明した (Luef *et al.*, 2015)。この両地域は核廃棄物処理施設としての歴史があり，特異な性質をもつ微生物 OD1 が核廃棄物と関係して生まれたと推測されたことがある。

3) OD1 の特徴

上記の地域から報告された OD1 の重要な特徴を，以下にまとめる。

(i) ゲノムサイズがきわめて小さい。いずれの地域から報告された OD1 も，1 Mbp 以下のゲノムサイズであり，とくにシダースの OD1 のゲノムサイズは，約 445 kbp である (Suzuki *et al.*, 2017)。

(ii) 膜・自己複製の遺伝子をもつが，代謝の遺伝子をもたない。Nelson and Stegen (2015) は，ハンフォードの OD1 が共生していると考えた。その後，Suzuki *et al.* (2017) は，シダースにおいて OD1 が微生物叢の 70% 以上を占めることから，単純な共生ではない可能性を指摘した。

(iii) 真正細菌と古細菌の両方の特徴をもつ。OD1 が真正細菌でありながら古細菌型のゲノムをあわせもつことに対し，León-Zayas *et al.* (2017) は，古細菌由来の遺伝子を水平伝播により獲得したと解釈したが，戎崎ほか (in press) は，真正細菌と古細菌の共通祖先に近い存在であると考えた。

(iv) 高アルカリ，超還元環境ほど，微生物叢に占める OD1 の割合が大きい。橄欖石の表面に分布することが確認され，蛇紋岩化反応により発生する水素をエネルギー源として生きていると考えられる (Suzuki *et al.*, 2017)。

これらの特徴のなかで，とくに OD1 のゲノムサイズは，一般的な真正細菌である大腸菌のゲノムサイズ (4.6 Mbp; Blattner *et al.*, 1997) の約 10 分の 1 しかなく，OD1 を「常識はずれな微生物」として特徴づけている。一般に，ゲノムサイズが小さいということは，「進化していない」あ

るいは「不要なゲノムを捨てた」ことを示す。例えば、真正細菌の一属であるマイコプラズマは、真核生物を宿主とする寄生生物であり、細胞壁や TCA 回路にまつわる不要な遺伝子をもたないことにより、小さなゲノムサイズ (580 kbp) を達成している (Fraser *et al.*, 1995)。OD1 は、代謝にまつわる遺伝子に欠損があるものの、マイコプラズマと違って特定の生物に寄生している兆候はみられない。OD1 のきわめて小さいゲノムサイズは、OD1 が原始的な生命に近い存在である可能性を示唆する。

本稿では、OD1 に対し、地質学的な視点から生命進化における位置づけを試みる。次章では、白馬八方温泉を例に、OD1 生息に必要なエネルギー物質循環系の条件および地質学的背景を考察する。

IV. 白馬八方蛇紋岩熱水の地質と OD1 生息条件

1) 白馬八方蛇紋岩熱水の地質

長野県西部に位置する白馬岳地域 (36°N, 137°E) は、地体構造区分では飛騨外縁帯に属し、古生代の基盤岩は超苦鉄質岩、広域変成岩、堆積岩からなる (図 4)。超苦鉄質岩はおおむね蛇紋岩化しているが、一部に八方・岩竹山地域のように新鮮な橄欖岩が 1 km 程度の小規模なレンズ状岩体として残る部分も存在する。蛇紋岩体は約 10 km × 10 km の広がりを持ち、厚さは 3 km 以上と推定される。白馬岳地域の蛇紋岩は、南中国地塊が超大陸ロディニアから分裂した後、縁辺の受動的大陸縁が活動的大陸縁へと転化した際に大陸側にとり残された海洋リソスフェアの断片と解釈される (図 4c; 磯崎・丸山, 1991; 磯崎ほか, 2011)。糸魚川-青海地域の蛇紋岩体中のヒスイ輝石岩の年代 520 Ma (棚座・後藤, 2010) や、九州西部の変はんれい岩体中の角閃岩の年代 583 Ma (猪木ほか, 1979) から類推すると、白馬蛇紋岩体の搬入年代はカンブリア紀あるいはエディアカラ紀までさかのぼると考えられる。糸魚川-静岡構造線沿いに、白馬岳地域を含め、南北に活動的な温泉が点在している (竹内ほか, 2004; Homma and Tsukahara, 2008)。

この白馬岳地域において、白馬八方、蓮華、若栗、梅池、鞍下の 5 つの主要な温泉が点在する。このうち白馬八方 (36°42'N, 137°48'E) は、蛇紋岩体の直上に位置し (図 4)、pH が 10 を超える、日本でもっとも高アルカリ性の温泉として知られる。水温は約 50°C 程度で、水素ガスを多く含む (Tsukuda, 2000; Suda *et al.*, 2014, 2017)。

白馬八方温泉の地下構造と物質循環は、図 4b に示される。日本海から南側に流れる雲が北アルプスの山脈にぶつかり、降雨あるいは降雪ののち雪溶け水として、蛇紋岩体に浸透する。その際に、累重する火山灰層や蛇紋岩体内部に捕獲されている花崗岩質な堆積岩或は土壌からの有機物を蛇紋岩体の深部へ断層沿いの割れ目に沿って輸送する。地下水は火山フロントの熱源により温められ、上昇に転じて湧水熱水帯を形成する。白馬八方温泉の温泉井は、地表から 500–700 m の深さから水をくみ上げている。そのなかに、微量の微生物が含まれ、メタゲノム解析により OD1 が発見された (戎崎ほか, *in press*)。

2) OD1 の生息に必要な 3 つの条件

白馬八方温泉の地質および熱水循環をみると、OD1 の生息には、無酸素の超還元場、栄養塩の供給、そして物質循環の駆動力の 3 つの条件が必要であると考えられる。

2-1) 無酸素の超還元場

白馬八方温泉で発見された OD1 の生息環境は、無酸素の超還元場である。これは、断層の割れ目に沿って表層から侵入する水が超苦鉄質岩の橄欖石 ($(\text{Mg,Fe})_2\text{SiO}_4$) と反応して蛇紋岩化 (蛇紋石 $(\text{Mg,Fe})_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$) し、その時に H_2 ガスを放出するからである。表層から降下する天水のなかに溶存する酸素は、水素と反応して水になるため、遊離酸素が消費される。そうした環境では、蛇紋岩化作用が定常的に進むと水素が生産されつづける。このような「水素ポンプ」の機能が働き続ける限り、水素イオン濃度は高く保たれ、またブルース石 ($\text{Mg}(\text{OH})_2$) が溶脱するとアルカリ環境の超還元場が維持される。しかし、水素ポンプが機能しなくなると、超還元状態から普通の還元状態へ戻る。

2-2) 栄養塩の供給

ある系のなかで生物が生息し続けるためには、エネルギーの供給とともに、栄養塩や有機物の定常的な供給が必要である。蛇紋岩のなかには生物に必要なリンやカリウムなどの必須元素が枯渇して

いるので、これらの栄養塩元素は蛇紋岩以外の岩石から水とともに供給されねばならない。つまり、水と栄養塩元素の一部は系の外部からの供給となる。陸上蛇紋岩熱水系の場合、現在の陸上は植生や土壌に覆われているため、少なからず地下水へ

図 4

Fig. 4

の有機物の供給は保障されている。深海蛇紋岩熱水においても、沈降有機物由来の無機栄養塩類が消費されずに残っている。一方で、無機栄養塩元素の種類に加えて、その元素がどのようなイオン状態にあるのかが鍵である。例えばリンはさまざまなイオン状態が可能だが、超還元状態ではきわめて反応性に富む PO_4^{3-} の状態にあると考えられる (Mulkiđjanian *et al.*, 2012)。

2-3) 物質循環の駆動力

生物が生き続けるためには物質循環によってエネルギーと物質が供給されることが必要不可欠であり、そのための駆動力がなければならない。白馬地域の場合、駆動力は地下深部マグマからの熱がそれを担っている。しかし、注意しておきたいのは、マグマの揮発性成分である硫化水素が系のなかに侵入すると、熱水は強酸 ($\text{pH} < 2$) になることである。これは白馬地域北方の高温の温泉にみられ、こうした環境では OD1 の棲息は難しい。例えば、蛇紋岩岩体の上部に噴出している温泉 (蓮華温泉) であっても、強酸の熱水環境で OD1 は見つかっていない (図 4)。そのほかの地域でも、火山フロントのマグマからの熱や、地熱により水循環が駆動されているが、ハンフォードやライフルでは、熱の供給はみられない。このことは、多少、熱の供給が弱い環境下においても、

OD1 が細々と生き延びることは可能であることを示す。

以上 3 つの条件は、現在の蛇紋岩熱水だけではなく、過去の地質時代の蛇紋岩熱水でも達成可能であった。例えば、太古代には超苦鉄質火山岩であるコマチアイトが海底で噴出し、海底熱水反応を被っている (Shibuya *et al.*, 2010)。蛇紋岩化反応は、太古代、さらには冥王代までさかのぼっても起こっていた (Takai *et al.*, 2006; Shibuya *et al.*, 2015)。言い換えると、OD1 が生きてゆける環境は冥王代にすでに存在していたと考えられる。ただし、地球表層はこれまで過酷な環境変動 (とくに酸素濃度の上昇) を経てきた。そのなかで、OD1 は生き延びることができたのか、時間軸を追って復元を試みる。次章では、その前提として、進化のメカニズム、すなわち生物進化と環境変動の関係について整理したい。

V. 生物進化と酸化還元環境

OD1 の多くが蛇紋岩熱水系において発見されているという事実は、OD1 が蛇紋岩化作用により水素が定常的に供給される超還元場に適応していることを示す。進化論の基礎となる自然選択説 (Darwin, 1859) は、「環境の変化が生物進化をもたらす」という考えである。環境の変化

図 4 (a) 白馬地域の地質図および (b) 白馬八方温泉熱水系の模式断面図 (産業技術総合研究所地質調査総合センター, 2015 を改変)。白馬最大の蛇紋岩岩体上、松川の支流 (南股入) 沿いに掘削井 #1-3 (500-700 m 深度) が位置し、温泉を地下 500 m から引き上げている。天水が蛇紋岩体へ入り、火山フロントの熱で温められて熱水系をなす。リンは蛇紋岩体に累重する凝灰岩層や土壌からもたらされる。蛇紋岩化作用により温泉井戸深部において水素ガスが発生し、蛇紋岩帯の深部に限られた特異な部分的に外部に開いた開放系として超還元環境が保たれている。(c) エディアカラ紀-カンブリア紀の日本の模式断面図 (磯崎ほか, 2011)。原日本は、南中国地塊の縁辺の海洋島弧として誕生した。南中国と島弧の間には、小さな海洋地殻が存在し、その断片が白馬八方地域に日本最古オフィオライト (約 580 Ma) として残されている。同じ飛騨外縁帯の最古熱水変質岩 (520 Ma) も原日本弧誕生時の痕跡である。

Fig. 4 (a) Geologic map of Hakuba area and (b) schematic cross-section showing Hakuba-Happo hydrothermal system (modified from AIST, 2015). Drilling holes #1-3 (500-700 m deep) are located along a branch of the Matsukawa River (Minami-Matairi) on the largest serpentinite block, and hot water is pumped up from ca. 500 m deep in the serpentinite. Meteoric water infiltrates the serpentinite block in Hakuba, and heat from the volcanic front warms it up to make the hydrothermal system. Phosphorus is supplied from overlying tuff and soil. Serpentinization provides hydrogen gas deep in the well, and an ultra-reducing environment is maintained only at the deep part. (c) Schematic profile of passive margin of South China in the Ediacaran-Cambrian. The oceanic crust between South China and proto-Japan arc is partially preserved at Hakuba-Happo as the oldest ophiolite (~580 Ma) in Japan. The oldest metasomatism (520 Ma) recorded in the Hida Gaian Belt also occurred within this proto-Japan arc system.

への生物の応答こそが進化であるとするれば、「環境が変わらなければ進化は起こらない」。OD1の棲む超還元場は、地球史を通じてつねに地球表層の特定の場所に存在していた。OD1は、40億年前から超還元場に棲息し続けたため、ほとんど進化せず原始的なまま（ゲノムサイズが小さいまま）生き残った冥王代の「生きた化石」である可能性がある。

1) ダーウィン進化と OD1

ダーウィンの自然選択説（Darwin, 1859）は、変化する生息環境のなかで、有利な形質を獲得した生物が生き残り、それ以外の生物が死滅する、という進化のメカニズムの提案である。この考えを裏返すと、環境がきわめて安定した場所では、そこに生息する生物は進化しないといえる。ダーウィン自身は、ゆっくりとした環境の変化への適応を想定し、「大量絶滅」を伴うような極端な環境変動の存在は信じていなかった。しかしその後、大型化石を多産する顕生代（約5億4000万年前～現在）の化石記録が統計学的に意味をもつようになり、5回の大量絶滅が起きたことが明らかになった（例えば, Sepkoski, 1984）。ダーウィンの考えていたような漸進的な一定速度の進化ではなく、大量絶滅の前後で進化速度が加速した可能性を考慮しなければならない（Ebisuzaki and Maruyama, 2015）。

地球史を通した生態系のなかで、環境がもっとも安定している場所は中央海嶺熱水系である。なぜなら、地球表層が例え全球凍結の状態であっても、中央海嶺熱水系は下部からのマグマの熱の供給により安定したエネルギー物質循環が保たれるからである。ただし、中央海嶺で供給される栄養塩の種類と量には制限があるので、この環境で棲息する生物たちは、ごく少量の栄養塩を選択的にとり入れる術をもっている。

これに対し、環境が激しく変化するのが地表（地上および浅海）である。それは、地表が宇宙に対して「剥き出し」の状態にあり、とくに太古代では大気酸素濃度が低いため防護壁となるオゾン層がなく、さらに冥王代は約42億年前になるまで強い地球磁場さえなかった（Tarduno *et al.*,

2015）からである。地球史を通じて、地表は多種多様な環境変動にさらされてきた。例えば、スターバーストが原因で引き起こされる全球凍結（例えば, Kataoka *et al.*, 2014）や太陽系と暗黒星雲との衝突に伴う極端な寒冷化（例えば, Nimura *et al.*, 2016）、小惑星の衝突に伴う寒冷化（例えば, Alvarez *et al.*, 1980）、スーパーブルームの上昇に起因する磁場の擾乱と強度低下（例えば, Isozaki, 2009）、大規模火山活動（例えば, Keller, 2005）などである。とくに酸素発生型光合成生物の出現による大気酸素の増加は、地表の生物にとっての生息環境を劇的に変え、生物は真核生物、さらには大型多細胞生物へと著しい進化を遂げた。

地表で起きた大環境変動をほとんど経験しない、あるいはきわめてわずかな影響しか被らなかった場所が中央海嶺熱水系である。地球上でもっともゲノムの小さい微生物群であるOD1は、そのような中央海嶺熱水系の水素発生場において、淘汰圧にさらされることなく、冥王代から現在まで綱渡りのように生き継いだと推察される。

2) 還元環境から酸化環境への適応の不可逆性

冥王代に生命が誕生した後、さまざまな進化の結果シアノバクテリアが出現し酸素発生型の光合成を行うようになった。酸素環境の出現に伴って、生物の代謝、膜、自己複製の機能は次第に複雑かつ大規模になり、約23-22億年前頃の真核生物誕生を経て、原生代末期に大型多細胞動物が出現した。酸素環境に適応した真核生物および多細胞動物は、酸素環境でのみ生息可能であり、超還元場では生存することができない。このことは、還元環境から酸化環境への適応進化を逆戻りすることができないという「進化の不可逆性」を意味している。その原因は、酸素を利用しはじめた生物は酸素によってより巨大なエネルギーを獲得し、生物の体積を桁違いに大きくしたことにある。いったん巨大化した真核生物および多細胞動物は、十分な量の酸素供給が絶たれると、生命を維持し続けることができない。これは、酸素環境適応進化の不可逆性といえるだろう。例外的に海底熱水噴出孔に生息する多細胞動物であるチュー

ブワームは、一見、無酸素環境に適応進化したようにみえるが、化学合成細菌と共生することによりエネルギーを得ている (Cavanaugh *et al.*, 1981) ため、独立した生命体として無酸素環境に適応しているわけではない。

こうした進化の不可逆性に基づくと、酸化場に適応した生物は原生代以後に出現し、還元場に適応した生物は太古代以前に出現したと考えることができる。この考えに基づき、環境変動を基準に生物系統の整理を試みたのが図 1c である。現代もなお地下の蛇紋岩熱水系の水素発生場に棲息している OD1 は、冥王代のころのままほとんど進化していない、もっとも原始的な微生物、すなわち「40 億年前の生きた化石生物」と考えることができる。ただし、OD1 は現代まで生き延びる間に、いくつかの遺伝子を廃棄した可能性が残る。また、OD1 は、分子系統に基づき 15 以上の門に細分される (Brown *et al.*, 2015)。これまでに報告された OD1 の生息場における酸化還元環境の多様性を考慮すると、冥王代に類似した還元環境で生き続けている OD1 のほかに、酸化的環境にさらされてしまい原初的な性質を保持していない OD1 も存在すると考えられる。

3) 生きた化石生物

進化が停止したようにみえる「生きた化石生物」の例として、シーラカンスがあげられる。シーラカンスは、デボン紀からほとんど姿を変えず、現在はコモロ諸島やインドネシアの海域に棲息しており、ゲノムからも進化速度が遅いことが示されている (Amemiya *et al.*, 2013)。シーラカンスは、深海環境に棲息していることより、表層の環境変動の影響が少なかったため、約 4 億年たっても大きな進化をしなかったと考えられる。深海生物に「生きた化石」と呼ばれる種が多いのはこのためである。

多細胞動物だけではなく、真核単細胞生物や古細菌、真正細菌にも「生きた化石生物」は認められる。近年発見された、真核生物にもっとも近い古細菌グループの「アスガルド古細菌」も、「生きた化石生物」といえる。北極海ガッセル海嶺の熱水系において、古細菌の未分類系統群がみつか

り、メタゲノム解析から、真核生物と古細菌の中間的な性質をもっていることが明らかになった (Jørgensen *et al.*, 2012, 2013)。門に相当するこの系統群は、発見された Loki's Castle 熱水系にちなんで「ロキ古細菌 (ロキアーキオータ)」と名づけられた (Spang *et al.*, 2015)。その後、世界数か所からロキアーキオータに似た古細菌群がみつかり、北欧神話にちなんでトール古細菌、オーディン古細菌、ヘイムダル古細菌と名づけられ、これらの系統をあわせて「アスガルド古細菌系統」と総称された (Seitz *et al.*, 2016; Zeremba-Niedzwiedzka *et al.*, 2017)。これらの古細菌は、いずれも嫌気的環境に棲息し、未培養であるが、真核生物誕生における実験モデル生物として、今後の研究が期待される。

OD1 は、このような「生きた化石生物」のなかでも、冥王代から生き続けている「40 億年前の生きた化石生物」とみなすことができる。一方で、二次的に不要な遺伝子を失った可能性も考えられるが、いずれにしても OD1 は冥王代類似環境で生存可能な微生物として重要である。次章では、OD1 を「生きた化石」と解釈した場合、本当に環境不変の場所に居座り続け、地球史を生き延びることができたのか、地質学的に検証を行う。

VI. OD1 の生息環境の綱渡りの歴史：

冥王代から現代まで

OD1 が冥王代に誕生し超還元場で生き延びてきたとすれば、彼らは地球環境の変化をどのように乗り越えてきたのだろうか？ 生物は、一度酸化環境に適応し、反応性に富む O_2 を利用するようになると、 O_2 のない還元環境へ戻ることが困難である。すなわち、OD1 は冥王代に誕生して以来一貫して超還元場に棲息してきたはずである。一方で、地球誕生以来の表層環境変化を振り返ると、冥王代に存在した表層の還元環境は徐々に少なくなり、いくつかの限られた場を除いて、現在に至るまでにほぼ消失した。少なくとも現在の大陸表層および海洋は遊離酸素に満ちている。OD1 はどのように超還元場を渡り歩き、かつ進化を免れたのか、以下に、プレートテクトニクス

を用いた地質学的観点から、その機構を論じる。

1) 冥王代のマントル橄欖岩

冥王代の地質記録は、ごくわずかなジルコンの結晶粒 (Wilde *et al.*, 2001; Isozaki *et al.*, 2018) を除いてみつかっていない。そのため、冥王代地球の表層がどのような環境だったのかは、長らく謎のままだった。しかし、月の地質とジルコン年代・包有鉱物の研究から新たな地球形成論が導かれ、その様相が明らかになりつつある (Maruyama and Ebisuzaki, 2017)。

地球は 45.67 億年前に原始惑星系円盤から析出したダスト (鉱物の微粒子) が成長し、マグマオーシャンの時代を経て、45.3 億年前に固化し、大気・海洋のないドライな惑星として誕生した。その後、43.7 億年前頃から氷小惑星の爆撃にさらされ、42 億年前頃には約 3-4 km の厚さの海洋と大気に包まれた惑星となった (Maruyama and Ebisuzaki, 2017)。氷小惑星の重爆撃やプレート運動がはじまると、それまで無水だった地表は加水されて表層のコマチアイト火山岩の蛇紋岩化作用がはじまった。上昇するマントルは、圧力の低下とともに部分溶融して海洋地殻を形成し、沈み込むスラブが溶融して大陸地殻の形成がはじまった。

地球の形成プロセスを考えると、マントルを構成する橄欖岩がマグマから固化する年代は 45.3 億年前と考えられる。ただし、マントル橄欖岩は対流プロセスを通して、地表からマントル深部まで何度も対流しマグマを放出してきたはずである。例えば 10 cm/year で地表からコア-マントル境界 2,900 km 深まで到達する時間は 2,900 万年にすぎない。橄欖岩の 50% を超えるコマチアイトマグマをつくるためには、溶融が起きねばならない。部分溶融が起きると、マントル橄欖岩の系が部分的に開き、溶融したコマチアイト質マグマは橄欖岩から抜けて地表に噴出する。部分溶融によって放射性年代はリセットされるため、形成される火山岩の年代は地表に噴出した年代に置き換えられる。一方、部分溶融作用を被っても溶け残った橄欖岩は、多くの場合は 45.3 億年前の固化年代の記録を失わない。地質学者が今日手にする顕生代

の造山帯にみられる橄欖岩は、複数回に及ぶマグマの流出や蛇紋岩化作用を経験している。ところが、現在の分析技術では、マントル橄欖岩の系が開いた年代、部分溶融を免れたマントル橄欖岩のものの年代を正確に残す同位体年代測定法は確立されていない。このため、マントル橄欖岩の形成年代はよくわからないとされている。ただし理論上は、部分溶融を経験していない橄欖岩の形成年代は、冥王代の 45.3 億年前にさかのぼるはずである。最新の地球形成論によれば、地球の加水作用は 43.7 億年前にはじまった。この時、地表に噴出した橄欖岩と水の間の反応によって蛇紋岩化作用が進み、水素が発生しただろう。43.7-42.0 億年前の約 2 億年の間に進んだ大気海洋成分の付加 (ABEL 爆撃期; Maruyama and Ebisuzaki, 2017) によって、冥王代大気は $\text{H}_2\text{O}-\text{CO}_2-\text{N}_2$ で構成される組成からはじまったと考えられる。遊離酸素はまだなく、地下の局所場で起きる蛇紋岩化作用が生成する水素によって超還元的な水素環境場が間欠泉の地下洞窟で生まれただろう。そうした環境こそが地球生命が誕生した場だったと考えることができる (Ebisuzaki and Maruyama, 2017)。

2) 冥王代：自然原子炉間欠泉

生命誕生場には諸説があるが、本論では Ebisuzaki and Maruyama (2017) によって提案された冥王代の原初大陸上に普遍的に存在した自然原子炉間欠泉で生まれたと仮定する。自然原子炉間欠泉内部は閉鎖空間であるため、蛇紋岩化作用で発生した水素はより効率的に超還元場を提供しただろう。

冥王代表層環境ではコマチアイト質マグマがいたるところを覆っていた。当時は、マントルポテンシャル温度が 1700-1600°C に近いような高温の時代であり、このような場合は、マントル橄欖岩が 7-8 割溶けてコマチアイト質マグマを生成する。温度が低下すると、コマチアイト質マグマは生産されず、太古代以降には玄武岩質マグマに組成が変化してしまう。つまり、地球内部がまだ十分に熱い冥王代の時代は、地球表層にコマチアイト質マグマが普遍的にあり、そこでも水素生成

が進んだが、水素は大気に拡散してしまうため超還元環境は生まれなかった。冥王代の原初大陸内部の地下洞窟で生まれた初期生命は、定常的に水素が発生する超還元場という限られた領域でしか生息できなかっただろう。

こうして誕生した原始生命は、自然原子炉間欠泉が駆動するエネルギー物質循環に従って、地下空間から表層へ強制的に移動させられ、超還元的な地下空間とは異なる環境へ適応していったと考えられる。おそらく、太陽エネルギーを利用する機能や、超酸性の猛毒海洋を生き抜くための細胞膜、細胞壁、アクアポリンなどが次々と発明され、さまざまな進化を遂げていったに違いない。しかし、自然原子炉間欠泉内部に残り続けた初期生命は環境の変化を経験しないはずである。したがって、彼らの遺伝子もまた進化しない。

大陸の離合集散を駆動するプレートテクトニクスの運動によって、冥王代の原初大陸は分裂する。大陸の分裂時には必ず大陸上にリフトが形成され、そこが分裂場となって大陸が分断される。分裂場は正断層の形成とともに沈降し、やがて水面下に沈み、最終的には中央海嶺となる。つまり、もともと大陸だった場所は、時間とともに中央海嶺へと変化する。こうした長い時間（数100万年～1,000万年）をかけた地質学的なプロセスを通して、原初大陸表層の間欠泉洞窟や表層の湖に存在していたOD1は生息場を拡大し、中央海嶺熱水系の安定した水素環境場に入り込み、適応し生き延びることになる。

その後、冥王代に存在した広大な原初大陸は、構造侵食作用によって、徐々に破壊され、沈み込み帯を通してマントル深部へと運び去られ、40億年前ごろまでに地球表層から消失する（Maruyama and Ebisuzaki, 2017）。その結果、地球表層には水素を発生させることができる岩石がほとんどない状態となり、OD1が生き残る場所は、コマチアイト質マグマが供給され、水素発生が可能な中央海嶺熱水系のみとなった。ただし、中央海嶺起源のオフィオライトが沈み込み帯でトラップされて造山帯にとり込まれ、その岩体に割れ目に沿って流体が循環し続ければ、OD1はそこで

生き延びることができる。

3) 冥王代から太古代まで：コマチアイト質中央海嶺熱水系

太古代（40–25億年前）には、超苦鉄質火山岩であるコマチアイトが海洋底において形成された。南アフリカ・バーバートン緑色岩帯（3.5–3.2 Ga; de Wit *et al.*, 2011）、オーストラリア・ノースポール地域（3.5 Ga; Komiya *et al.*, 2002）、ジンバブエ・ベリングウェ緑色岩帯（2.7 Ga; Nisbet *et al.*, 1987）などに太古代のコマチアイトが現存する。フェノスカンジア・ヴェトレニ地域（2.4 Ga; Puchtel *et al.*, 1996）には、原生代の最初期に相当するコマチアイトが残っている。その後の地質時代では、コロンビア・ゴルゴナ島の白亜紀コマチアイト（0.88 Ga; Arndt *et al.*, 1997）など、限られた場所でのみコマチアイト質マグマが噴出している。太古代のコマチアイト海洋底では、海水とコマチアイトとの間で蛇紋岩化作用が広く起こっていたと推定される。実際に、太古代の海洋底コマチアイトが熱水変質作用により炭酸塩化していたことも明らかになっている（Kitajima *et al.*, 2001; Terabayashi *et al.*, 2003）。

冥王代においても、中央海嶺の火山岩はコマチアイトであったと推定されている（Shibuya *et al.*, 2015）。冥王代から太古代前半までは、OD1は中央海嶺熱水系の軸部から離れた地殻内部でも熱水循環さえあれば棲息可能であった。軸部から離れ固化したコマチアイト海洋地殻と、中央海嶺軸部のフランクでの正断層に伴う割れ目に沿って海水が循環し、内部では水素が生産され、噴出口まで運ばれたと考えられる。OD1の生息可能環境が広域的に存在したこの時代は、OD1にとって全盛期だったといえる。

4) 太古代から原生代まで：中央海嶺トランスフォーム断層熱水系

太古代に入ると、マントルの温度が低下し、生産されるマグマの組成が徐々にコマチアイト質から玄武岩中心へと変化していく（Komiya *et al.*, 1999, 2002）。中央海嶺マグマの組成変化の結果、中央海嶺における水素発生量は極端に減り、太古

図 5 中央海嶺を切る漏れ型トランスフォーム断層における蛇紋岩化作用の模式図。トランスフォーム断層沿いに海底面の段差が生じる部分で、正断層に沿って熱水循環が起きる。橄欖岩が海水と接し、水素ガス発生による超還元環境を生む。

Fig. 5 Schematic image of mid-oceanic ridge leaky transform fault and serpentinization. The difference in level of the sea-floor along the transform fault generates hydrothermal circulation. Exposed mantle peridotite reacts with seawater and produces hydrogen gas, resulting in an ultra-reducing environment.

代以降になると超還元環境を維持することは難しくなった。しかし、例外的に水素を発生させる場が残されていた。それが、トランスフォーム断層沿いの断層境界である(図5)。このころの海洋地殻は厚く約 20 km 程度の厚さがあった(Komiya *et al.*, 1999)。トランスフォーム断層沿いに海水が供給されると下位のマントルが加水されて膨張し、上昇する。その結果、その断層境界では橄欖岩が露出し蛇紋岩化が進み、水素発生場として機能した。このような地質構造は、漏れ型(leaky)トランスフォーム断層と呼ばれる。

冥王代に誕生した OD1 は、コマチアイト質マグマの供給される中央海嶺熱水系で棲息していたが、太古代になると、OD1 の生息場は、もはや地球表層や中央海嶺の軸部ではなく、蛇紋岩化が進行する中央海嶺トランスフォーム断層場に限られるようになる。

5) 原生代：酸素増加による生息場縮小

地球表層の酸素濃度は原生代の初期(約 23 億年前; 大酸化事件 Great Oxidation Event; Holland, 2006) および末期(約 6 億年前; 後期原生代酸素増加事件 Neoproterozoic Oxygenation Event; Canfield *et al.*, 2007) に段階的に増加した(Lyons *et al.*, 2014)。大陸周辺の浅海域で

は、22 億年前には真核生物が誕生し(澤木ほか, 2019)、6 億年前には多細胞動物が誕生した(Maruyama *et al.*, 2014)。その一方で、深海底は遊離酸素の増加の影響を受けることなく保たれ、深海においては約 6 億年前によく段階的に溶存酸素濃度が上昇したことが、付加体中の深海堆積物の酸化還元鋭敏元素の分析から明らかになっている(Kato *et al.*, 2006; Isozaki, 2014; Sato *et al.*, 2015)。このことにより、水素が発生する場が酸素で囲まれてしまい、超還元場はさらに限られたものとなった。

顕生代に入る前に、大気中の遊離酸素が増大し、海洋中の酸素濃度も増加した。この後期原生代酸素増加事件に伴い深海まで酸化的になったことが、遠洋深海チャート中の鉄化学種組成(Sato *et al.*, 2015)や、オフィオライトの熱水変質玄武岩中の鉄化学種組成(Stolper and Keller, 2018)から明らかになっている。それまで OD1 が生息していた深海底まで十分な酸素が供給されるようになった年代は 564-542 Ma (Sato *et al.*, 2015) と推定される。これによって、OD1 の生息場はますます減少した。しかし、オフィオライトの大陸プレートへの付加を通して、わずかながら陸上環境でも OD1 生息場が残された。

6) 顕生代：プレート沈み込み帯でのオフィオライト付加に伴う陸上蛇紋岩環境の出現

プレート収束境界では、中央海嶺も含めて海洋プレートがマントル深部へと沈み込んでいく。そしてその過程で、海洋プレートはオフィオライト（海洋プレート層序を残した岩体）として上盤側の大陸プレートに橄欖岩体ごとトラップされ付加体の一部を形成するが、本体の中央海嶺トランスフォーム断層系はマントル深くへと消失する。オフィオライトの付加には大きく分けて2つのタイプがある。1つは、オマーン型であり、もう1つはタイタオ型である（図6）。オマーン型の付加プロセスでは、大陸地殻が海洋プレート（橄欖岩、斑輝岩、シート状ダイク、枕状溶岩）の下に沈み込み、沈み込んだ海洋スラブが沈み込む大陸から切れてマントル中へ落ちて行くことにより、スラブ引っ張りの力を失った大陸地殻が上部の海洋地殻とともに上昇し、その結果、陸上にオフィオライト（橄欖岩体）が露出する。一方、タイタオ型の付加プロセスでは、中央海嶺の沈み込みにより海洋地殻+マントル（オフィオライト）が大陸プレートに直接付加する。上盤の大陸地殻が風化侵食されるに従って、付加したオフィオライト岩体が地表に露出する。

オフィオライトが大陸プレートに付加することによって、OD1生息場は海洋底から大陸側へと結果的に移動する。付加したオフィオライトは、海溝において激しく剪断変形作用を受ける。割れ目や断層が発達して流体が定常的に流れる場になる。これにより水素発生場を保たれ、そこでOD1が生息可能になる。

7) 顕生代：付加から火山フロントまでの死の壁

中央海嶺が沈み込み、OD1の生息場が大陸側に移ると、それまで安全だった中央海嶺とは異なり、2つの決定的な「死の壁」に遭遇する。それは、温度と酸素である。OD1は100°Cを超える高温環境下では生きられない。生息場が大陸側に移行した後は、沈み込み帯で形成される火山フロントの熱から一定以上の距離を保つ必要がある。また、地表は酸化大気に富むため、地表では生き

延びることができない。また地下環境をみても、蛇紋岩以外の岩体では高水素濃度を維持することができないため、超還元場で棲息してきたOD1は生き延びることができない（あるいは、やや酸化的な環境に適応して新しい遺伝子をもつ微生物になる）。こうした要因を考えると、オフィオライトの付加した場が絶妙な深度であることが必要である。深度が浅すぎると陸上の酸素の攻撃を受けてしまう。また、十分深い場所に付加すると、温度が100°C以上に達してしまいOD1は死滅してしまう。したがって、これらの条件をすべてクリアする環境を綱渡りのようにしてたどってきたと考えられる（図7）。付加された海溝陸側斜面は、断層や割れ目がきわめて良好に発達する場合なので、沈み込みに伴う流体が絶えることなく循環し、安定した水素発生場を提供しただろう。

8) 現在の地球に残された蛇紋岩熱水系生態系

現在のOD1生息場については、III章で述べた通りである。代表的な場として、白馬八方、オマーン、シダーズ、ハンフォード、ライフル、プロニー湾、ロストシティがあげられる（図3）。ハンフォード、ライフルの両地域は、水素発生場ではないことが、微生物叢中に占めるOD1の割合がきわめて少ないことの原因であると推察される。なかでも、シダーズは比較的高水素濃度が保たれている（Morrill *et al.*, 2013; Suzuki *et al.*, 2013, 2017）ものの、岩体として海水から陸地へと付加された時期が遅いため、酸素環境を経験している可能性がある。オフィオライトの来歴をみると、白馬八方以外の蛇紋岩熱水系は、顕生代における溶存酸素の多い海水環境にさらされた経験をもつため、そこに棲息するOD1は比較的に酸化的な環境に適応している。これに比べ、白馬八方温泉の蛇紋岩体（Suda *et al.*, 2014, 2017）は、深海の酸素濃度が現在と同レベルに上昇する時代（約6億年前）の直前に南中国大陸地殻に付加し、それ以降は流体循環によって超還元場を保ってきた岩体である。地下深部700 mの蛇紋岩体から汲み上げられた温泉水から発見された白馬のOD1は、これまで報告されているOD1のなかでも、もっとも超還元環境での棲息が保たれてき

図 6 OD1 を含む橄欖岩体の陸上への付加過程. (a) オマーン型の付加モデル (Searle *et al.*, 2015 を改変). (b) タイタオ型の付加モデル (Anma *et al.*, 2009 を改変).

Fig. 6 Accretion process of peridotite block with OD1 on-land. (a) Oman-type accretion (modified from Searle *et al.*, 2015). (b) Taitao-type accretion (modified from Anma *et al.*, 2009).

図 7 沈み込み帯における蛇紋岩体の付加の模式図. 点線は生息可能限界=「死の壁」を示す. 100°Cを超える深部ではOD1は生存できない. また、表層に接する高酸素環境下でも生存できない.

Fig. 7 Schematic image of accretion of serpentinite blocks in the subduction zone. Dotted lines show the habitable limit of OD1 based on temperature and oxygen concentration.

図 8 OD1の生存可能な環境の変遷。自然原子炉は冥王代の表層に多く存在した。太古代までは、コマチアイト質の海洋底が存在していた。中央海嶺トランスフォーム断層は、蛇紋岩化作用によって超還元環境を保っていたが、深海底において酸素が増加した後期原生代酸化事件以降は生存が難しくなると推定される。現在は、白馬八方温泉のような陸上の地下蛇紋岩熱水系が主な生息場である。地球史を通した表層遊離酸素の増加により、生息環境は減少してきた。冥王代から現在までのOD1の生息場と古地理図。(i) 冥王代の原初大陸上で誕生したOD1が、リフトにより分裂するとともに中央海嶺系へ進出した。超大陸(ii) ケノーランド、(iii) ヌーナ(コロンビア)、(iv) ロディニアの時代は中央海嶺トランスフォーム断層に生息。海洋が完全に酸化的になる前に付加体に逃げ込み、その後は(v) ギンドワナ、(vi) パンゲアの時代を経て、(vii) 現在の陸上熱水系のなかで生息してきた。白馬八方の蛇紋岩体は、深海が酸化的になる以前に付加したため、他の蛇紋岩体に比べて超還元場が保たれた。

Fig. 8 Transition of habitats of OD1 through time. In the Hadean, natural nuclear reactors existed extensively on the Earth's surface. In the Archean, komatiite sea-floor was present. Mid-oceanic-ridge transform faults preserved the ultra-reducing environment by serpentinization; however, Neoproterozoic oxygenation of deep-sea water made it difficult for OD1 to live there. At present, OD1 survives only in on-land hydrothermal systems such as Hakuba-Happo hot spring. Habitats of OD1 have decreased as surface oxygen has increased throughout the Earth's history. Paleogeographic map with habitats of OD1 from the Hadean to the present. In the (i) Hadean, OD1 was born in the primordial continent and adapted to the sea-floor mid-oceanic ridge system through rift opening. At the time of supercontinents (ii) Kenorland, (iii) Nuna and (iv) Rodinia, OD1 lived in Mid-oceanic ridge transform faults. After Neoproterozoic oxygenation of the deep seawater from the time of (v) Gondwana, (vi) Pangea, to the (vii) present, OD1 escaped into on-land hydrothermal systems in accretionary complexes. Because the serpentinite block in Hakuba-Happo was accreted to Japan before the oxygenation of deep seawater in the Ediacaran, a super-reducing condition was maintained compared to other sites.

た、もっとも原始的な OD1 であると期待される。

VII. まとめと今後の展望

生物の遺伝子解析によって得られる進化系統樹は、用いる基準によってその特徴が異なっており、複数の系統樹を組み合わせただけからといって遺伝子進化や遺伝子の新旧を議論することは原理的に不可能である。ダーウィンの自然選択説は、生物が環境の変化に適応して機能を進化させることが、進化の基本原則であると説明している。裏を返せば、環境が変わらなければ進化は起きない。そこでわれわれは、ゲノム進化が起きるための環境要因と実際の地球史記録を組み合わせ、地球史に基づくゲノム進化の解釈を試みた。最古生物のゲノムほど冥王代環境の記録を残しているはずであり、現代に近い時代に誕生した生物ほど、地球史における最近の表層環境の記録を遺伝子に残している。生命は超還元場で誕生し、酸素濃度に対する適応進化が不可逆であることを考慮すると、現在の地球上で超還元場に棲息している微生物である OD1 は冥王代の「生きた化石」といえる。

超還元場が遍く地球表層に存在した冥王代は、OD1 にとって全盛期だったが、地球史を通して大気中の遊離酸素が増加し、時代とともに生息場が縮退するなかで、OD1 はわずかに残された超還元場で生き延びてきた（図 8）。地球上の超還元場は時代とともに減少し、現在ではごく限られた場所に存在している。OD1 が冥王代から現在までどのように超還元場を渡り歩いたのかをまとめると次のようになる。(1) 冥王代の自然原子炉間欠泉からコマチアイト質中央海嶺熱水系の超還元環境に移動した。(2) 太古代後半に、 H_2 を生成する超還元場が漏れ型トランスフォーム断層に限られるようになったため、OD1 はそこに生息場を移動した。(3) 顕生代になると、表層の酸素濃度が増加し、深海の中央海嶺熱水系にも酸素がもたらされるようになった。オフィオライトの一部として大陸に付加された蛇紋岩体のなかで、OD1 は生き延びてきた。そのなかでも白馬八方の蛇紋岩体は、深海の酸化の直前（約 6 億年前）に大陸地殻へと移動し、超還元環境を保ってきた

ため、白馬の OD1 はもっとも原始的な OD1 であると期待される。

これらの生きている最古の化石生物 OD1（とりわけ白馬の OD1）の研究により、「生命の起源」研究にきわめて重要な情報が得られると期待される。まず世界各地に残された OD1 の記載分類を推し進め、OD1 ゲノムのもつ機能の多様性を明らかにした後、その棲息場の地質学的来歴を組み合わせることで進化過程の解明が期待される。また、現時点では培養が困難であるが、棲息場の物質エネルギー循環および鉱物条件などを再現することにより、培養は可能になると期待される。例えば、蛇紋岩に含まれる鉱物（とくに金属酵素の起源となる二次鉱物；吉屋ほか, 2019）を入れて増殖したら、OD1 がその鉱物表面での触媒作用を利用して棲息していることが明らかになり、さらにゲノム解析によって遺伝子の機能も特定できるはずである。いざ培養が可能になれば、「生命の起源」研究のトップダウン・アプローチの最前線として、最小ゲノムモデル (Xu *et al.*, 2011; Weiss *et al.*, 2016) を用いて、OD1 をモデル微生物とした実験が、次の課題となるだろう。すでに、蛇紋岩熱水を模した実験系は確立されており (Shibuya *et al.*, 2015; Ueda *et al.*, 2016, 2017), ここに微生物実験を組み合わせれば、冥王代の最古生命棲息場の再現が可能になると考える。

謝 辞

本稿は、国立遺伝学研究所の黒川 顕教授をはじめとする新学術領域研究「冥王代生命学の創成」での議論を通じて得られた見解をまとめた総説であり、ここに謝意を表す。2 名の査読者の方には、有益なコメントをいただいた。また、服部玲子氏には、執筆・編集に際し協力していただいた。深く感謝申し上げる。なお、本研究は、科学研究費助成事業・新学術領域研究「冥王代生命学の創成（課題番号 26106001；26106002）」の支援を受けて実施した。

文 献

Albertsen, M., Hugenholtz, P., Skarshewski, A., Nielsen, K.L., Tyson, G.W. and Nielsen, P.H. (2013):

- Genome sequences of rare, uncultured bacteria obtained by differential coverage binning of multiple metagenomes. *Nature Biotechnology*, **31**, 533–538.
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. and Michel, H.V. (1980): Extraterrestrial cause for Cretaceous–Tertiary extinction. *Science*, **208**, 1095–1108.
- Amemiya, C.T., Alföldi, J., Lee, A.P., Fan, S., Philippe, H., MacCallum, I., Braasch, I., Manousaki, T., Schneider, I., Rohner, N., Organ, C., Chalopin, D., Smith, J.J., Robinson, M., Dorrington, R.A., Gerdol, M., Aken, B., Biscotti, M.A., Barucca, M., Baurain, D., Berlin, A.M., Blatch, G.L., Buonocore, F., Burmester, T., Campbell, M.S., Canapa, A., Cannon, J.P., Christoffels, A., De Moro, G., Edkins, A.L., Fan, L., Fausto, A.M., Feiner, N., Forconi, M., Gamielien, J., Gnerre, S., Gnirke, A., Goldstone, J.V., Haerty, W., Hahn, M.E., Hesse, U., Hoffmann, S., Johnson, J., Karchner, S.I., Kuraku, S., Lara, M., Levin, J.Z., Litman, G.W., Mauceli, E., Miyake, T., Mueller, M.G., Nelson, D.R., Nitsche, A., Olmo, E., Ota, T., Pallavicini, A., Panji, S., Picone, B., Ponting, C.P., Prohaska, S.J., Przybylski, D., Saha, N.R., Ravi, V., Ribeiro, F.J., Sauka-Spengler, T., Scapigliati, G., Searle, S.M.J., Sharpe, T., Simakov, O., Stadler, P.F., Stegeman, J.J., Sumiyama, K., Tabbaa, D., Tafer, H., Turner-Maier, J., van Heusden, P., White, S., Williams, L., Yandell, M., Brinkmann, H., Volff, J.N., Tabin, C.J., Shubin, N., Scharlt, M., Jaffe, D.B., Postlethwait, J.H., Venkatesh, B., Di Palma, F., Lander, E.S., Meyer, A. and Lindblad-Toh, K. (2013): The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. *Nature*, **496**, 311–316.
- Anma, R., Armstrong, R., Orihashi, Y., Ike, S.I., Shin, K.C., Kon, Y., Komiya, T., Ota, T., Kagashima, S.I., Shibuya, T., Yamamoto, S., Veloso, E.E., Fanning, M. and Hervé, F. (2009): Are the Taitao granites formed due to subduction of the Chile ridge?. *Lithos*, **113**, 246–258.
- Arndt, N.T., Kerr, A.C. and Tarney, J. (1997): Dynamic melting in plume heads: the formation of Gorgona komatiites and basalts. *Earth and Planetary Science Letters*, **146**, 289–301.
- Bell, E.A., Boehnke, P.T., Harrison, M. and Mao, W.L. (2015): Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **112**, 14518–14521.
- Blattner, F.R., Plunkett, G., Bloch, C.A., Perna, N.T., Burland, V., Riley, M., Collado-Vides, J., Glasner, J.D., Rode, C.K., Mayhew, G.F., Gregor, J., Davis, N.W., Kirkpatrick, H.A., Goeden, M.A., Rose, D.J., Mau, B. and Shao, Y. (1997): The complete genome sequence of *Escherichia coli* K-12. *Science*, **277**, 1453–1462.
- Brazelton, W.J., Ludwig, K.A., Sogin, M.L., Andreishcheva, E.N., Kelley, D.S., Shen, C.C., Edwards, R.L. and Baross, J.A. (2010): Archaea and bacteria with surprising microdiversity show shifts in dominance over 1000-year time scales in hydrothermal chimneys. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 1612–1617.
- Brazelton, W.J., Morrill, P.L., Szponar, N. and Schrenk, M.O. (2013): Bacterial communities associated with subsurface geochemical processes in continental serpentinite springs. *Applied and Environmental Microbiology*, **79**, 3906–3916.
- Brazelton, W.J., Thornton, C.N., Hyer, A., Twing, K.I., Longino, A.A., Lang, S.Q., Lilley, M.D., Früh-Green, G.L. and Schrenk, M.O. (2017): Metagenomic identification of active methanogens and methanotrophs in serpentinite springs of the Voltri Massif, Italy. *PeerJ*, doi:10.7717/peerj.2945.
- Brown, C.T., Hug, L.A., Thomas, B.C., Sharon, I., Castelle, C.J., Singh, A., Wilkins, M.J., Wrighton, K.C., Williams, K.H. and Banfield, J.F. (2015): Unusual biology across a group comprising more than 15% of domain Bacteria. *Nature*, **523**, 208–211.
- Canfield, D.E., Poulton, S.W. and Narbonne, G.M. (2007): Late-Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. *Science*, **315**, 949–952.
- Cavanaugh, C.M., Gardiner, S.L., Jones, M.L., Jannasch, H.W. and Waterbury, J.B. (1981): Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*: Possible chemoautotrophic symbionts. *Science*, **213**, 340–342.
- Charlou, J.L., Donval, J.P., Konn, C., Ondreas, H. and Fouquet, Y. (2010): High production and fluxes of H₂ and CH₄ and evidence of abiotic hydrocarbon synthesis by serpentinization in ultramafic-hosted hydrothermal systems on the Mid-Atlantic Ridge. in *Diversity of Hydrothermal Systems on Slow Spreading Ocean Ridges* edited by Rona, P., Devey, C.W., Dymont, J. and Murton, B.J., *Geophysical Monograph Series*, AGU, **188**.
- Crespo-Medina, M., Twing, K.I., Sánchez-Murillo, R., Brazelton, W.J., McCollom, T.M. and Schrenk, M.O. (2017): Methane dynamics in a tropical serpentinizing environment: The Santa Elena Ophiolite, Costa Rica. *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2017.00916.
- Daae, F.L., Økland, I., Dahle, H., Jørgensen, S.L., Thorseth, I.H. and Pedersen, R.B. (2013): Microbial life associated with low-temperature alteration of ultramafic rocks in the Leka ophiolite complex. *Geobiology*, **11**, 318–339.
- Danczak, R.E., Yabusaki, S.B., Williams, K.H., Fang, Y., Hobson, C. and Wilkins, M.J. (2016): Snowmelt induced hydrologic perturbations drive dynamic microbiological and geochemical behaviors across a shallow riparian aquifer. *Frontiers in Earth Science*, doi:10.3389/feart.2016.00057.
- Darwin, C. (1859): *Origin of Species*. John Murray, London, 320–324.

- de Wit, M.J., Furnes, H. and Robins, B. (2011): Geology and tectonostratigraphy of the Onverwacht Suite, Barberton Greenstone Belt, South Africa. *Precambrian Research*, **186**, 1–27.
- Doolittle, W.F. (1999): Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*, **284**, 2124–2128.
- Ebisuzaki, T. and Maruyama, S. (2015): United theory of biological evolution: Disaster-forced evolution through Supernova, radioactive ash fall-outs, genome instability, and mass extinctions. *Geoscience Frontiers*, **6**, 103–119.
- Ebisuzaki, T. and Maruyama, S. (2017): Nuclear geyser model of the origin of life: Driving force to promote the synthesis of building blocks of life. *Geoscience Frontiers*, **8**, 275–298.
- 戎崎俊一・西原秀典・黒川 顕・森 宙史・鎌形洋一・玉木秀幸・中井亮佑・大島 拓・原 正彦・鈴木鉄兵・丸山茂徳 (in press): 原子炉間欠泉に駆動された冥王代原初代謝経路. 地学雑誌. [Ebisuzaki, T., Nishihara, H., Kurokawa, K., Mori, H., Kamagata, Y., Tamaki, H., Nakai, R., Oshima, T., Hara, M., Suzuki, T. and Maruyama, S. (in press): Hadean primordial metabolism pathway driven by a nuclear geyser. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*. (in Japanese with English abstract)]
- Etiopie, G., Tsikouras, B., Kordella, S., Ifandi, E., Christodoulou, D. and Papatheodorou, G. (2013): Methane flux and origin in the Othrys ophiolite hyperalkaline springs, Greece. *Chemical Geology*, **347**, 161–174.
- Fox, G., Stackebrandt, E., Hespell, R., Gibson, J., Maniloff, J., Dyer, T., Wolfe, R., Balch, W., Tanner, R., Magrum, L., Zablen, L., Blakemore, R., Gupta, R., Bonen, L., Lewis, B., Stahl, D., Luehrsén, K., Chen, K. and Woese, C. (1980): The phylogeny of prokaryotes. *Science*, **209**, 457–463.
- Fraser, C.M., Gocayne, J.D., White, O., Adams, M.D., Clayton, R.A., Fleischmann, R.D., Bult, C.J., Kerlavage, A.R., Sutton, G., Kelley, J.M., Fritchman, R.D., Weidman, J.F., Small, K.V., Sandusky, M., Fuhrmann, J., Nguyen, D., Utterback, T.R., Saudek, D.M., Phillips, C.A., Merrick, J.M., Tomb, J.F., Dougherty, B.A., Bott, K.F., Hu, P.C., Lucier, T.S., Peterson, S.N., Smith, H.O., Hutchison, C.A. and Venter, J.C. (1995): The minimal gene complement of *Mycoplasma genitalium*. *Science*, **270**, 397–403.
- Frouin, E., Bes, M., Ollivier, B., Quéméneur, M., Postec, A., Debross, D., Armougom, F. and Erauso, G. (2018): Diversity of rare and abundant prokaryotic phylotypes in the Prony hydrothermal field and comparison with other serpentinite-hosted ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2018.00102.
- Furnes, H., De Wit, M. and Dilek, Y. (2014): Four billion years of ophiolites reveal secular trends in oceanic crust formation. *Geoscience Frontiers*, **5**, 571–603.
- Harris, J.K., Kelley, S.T. and Pace, N.R. (2004): New perspective on uncultured bacterial phylogenetic division OP11. *Applied and Environmental Microbiology*, **70**, 845–849.
- Hashimoto, J., Ohta, S., Gamo, T., Chiba, H., Yamaguchi, T., Tsuchida, S., Okudaira, T., Watabe, H., Yamanaka, T. and Kitazawa, M. (2001): First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered. *Zoological Science*, **18**, 717–721.
- Holland, H.D. (2006): The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **361**, 903–915.
- Homma, A. and Tsukahara, H. (2008): Chemical characteristics of hot spring water and geological environment in the northernmost area of the Itoigawa Shizuoka tectonic line. *Bulletin of the Earthquake Research Institute*, **83**, 217–225.
- Hug, L.A., Baker, B.J., Anantharaman, K., Brown, C.T., Probst, A.J., Castelle, C.J., Butterfield, C.N., Hermsdorf, A.W., Amano, Y., Ise, K., Suzuki, Y., Dudek, N., Relman, D.A., Finstad, K.M., Amundson, R., Thomas, B.C. and Banfield, J.F. (2016): A new view of the tree of life. *Nature Microbiology*, **1**, 16048.
- Hugenholtz, P., Pitulle, C., Hershberger, K.L. and Pace, N.R. (1998): Novel division level bacterial diversity in a Yellowstone hot spring. *Journal of Bacteriology*, **180**, 366–376.
- 猪木幸男・服部 仁・柴田 賢 (1979): 野母半島の変はんれい岩複合岩体および4.5億年基盤岩. 加納 博教授記念号刊行委員会: 日本列島の基盤—加納 博教授記念論文集, 秋田大学, 261–280. [Igi, Y., Hattori, H. and Shibata, K. (1979): Metagabbro complex and 400 Ma basement rocks of the Nomo Peninsula: Plutonic rocks and metamorphic rocks. *The Basement of the Japanese Islands (Nihon Reto No Kiban Kano Hiroshi Kyoju Kinen Ronbunshu)* edited by Editorial Committee of the “Professor Hiroshi Kano Memorial Volume”, Akita University, 261–280. (in Japanese)*]
- Isozaki, Y. (2009): Integrated “plume winter” scenario for the double-phase extinction during the Paleozoic–Mesozoic transition: The G-LB and P-TB events from a Panthalassan perspective. *Journal of Asian Earth Sciences*, **36**, 459–480.
- Isozaki, Y. (2014): Memories of pre-Jurassic lost oceans: How to retrieve them from extant lands. *Geoscience Canada*, **41**, 283–311.
- 磯崎行雄・丸山茂徳 (1991): 日本におけるプレート造山論の歴史と日本列島の新しい地体構造区分. 地学雑誌, **100**, 697–761. [Isozaki, Y. and Maruyama, S. (1991): Studies on orogeny based on plate tectonics in Japan and new geotectonic subdivision of the Japanese Islands. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*, **100**, 697–761. (in Japanese with English abstract)]
- 磯崎行雄・丸山茂徳・中間隆晃・山本伸次・柳井修一

- (2011): 活動的大陸縁の肥大と縮小の歴史—日本列島形成史アップデート—. 地学雑誌, **120**, 65–99. [Isozaki, Y., Maruyama, S., Nakama, T., Yamamoto, S. and Yanai, S. (2011): Growth and shrinkage of an active continental margin: Updated geotectonic history of the Japanese Islands. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*, **120**, 65–99. (in Japanese with English abstract)]
- Isozaki, Y., Yamamoto, S., Sakata, S., Obayashi, H., Hirata, T., Obori, K.-i., Maebayashi, T., Takeshima, S., Ebisuzaki, T. and Maruyama, S. (2018): High-reliability zircon separation for hunting the oldest material on Earth: An automatic zircon separator with image-processing/microtweezers-manipulating system and double-step dating. *Geoscience Frontiers*, **9**, 1073–1083.
- Jørgensen, S.L., Thorseth, I.H., Pedersen, R.B., Baumberger, T. and Schleper, C. (2012): Correlating microbial community profiles with geochemical data in highly stratified sediments from the Arctic Mid-Ocean Ridge. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **109**, E2846–E2855.
- Jørgensen, S.L., Thorseth, I.H., Pedersen, R.B., Baumberger, T. and Schleper, C. (2013): Quantitative and phylogenetic study of the deep sea archaeal group in sediments of the arctic mid-ocean spreading ridge. *Frontiers in Microbiology*, **4**, 1–11.
- Kataoka, R., Ebisuzaki, T., Miyahara, H. and Maruyama, S. (2014): The Nebula Winter: The united view of the snowball Earth, mass extinctions, and explosive evolution in the late Neoproterozoic and Cambrian periods. *Gondwana Research*, **25**, 1153–1163.
- Kato, Y., Yamaguchi, K.E. and Ohmoto, H. (2006): Rare earth elements in Precambrian banded iron formations: Secular changes of Ce and Eu anomalies and evolution of atmospheric oxygen. in *Evolution of Early Earth's Atmosphere, Hydrosphere, and Biosphere—Constraints from Ore Deposits* edited by Kesler, S.E. and Ohmoto, H., *Geological Society of America Memoir*, Geological Society of America, **198**, 269–289.
- Keller, G. (2005): Impacts, volcanism and mass extinctions: Random coincidence or cause and effect?. *Australian Journal of Earth Sciences*, **52**, 725–757.
- Kelley, D.S., Karson, J.A., Blackman, D.K., Früh-Green, G.L., Butterfield, D.A., Lilley, M.D., Olson, E.J., Schrenk, M.O., Roe, K.K., Lebon, G.T. and Rivizzigno, P. (2001): An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30°N. *Nature*, **412**, 145–149.
- Kelley, D.S., Karson, J.A., Früh-Green, G.L., Yoerger, D.R., Shank, T.M., Butterfield, D.A., Hayes, J.M., Schrenk, M.O., Olson, E.J., Proskurowski, G., Jakuba, M., Bradley, A., Larson, B., Ludwig, K., Glickson, D., Buckman, K., Bradley, A.S., Brazelton, W.J., Roe, K., Elend, M.J., Delacour, A., Bernasconi, S.M., Lilley, M.D., Baross, J.A., Summons, R.E. and Sylva, S.P. (2005): A serpentinite-hosted ecosystem: The Lost City hydrothermal field. *Science*, **307**, 1428–1434.
- Kitajima, K., Maruyama, S., Utsunomiya, S. and Liou, J.G. (2001): Seafloor hydrothermal alteration at an Archean mid-ocean ridge. *Journal of Metamorphic Geology*, **19**, 583–599.
- Komiya, T., Maruyama, S., Masuda, T., Nohda, S., Hayashi, M. and Okamoto, K. (1999): Plate tectonics at 3.8–3.7 Ga: Field evidence from the Isua accretionary complex, southern West Greenland. *Journal of Geology*, **107**, 515–554.
- Komiya, T., Maruyama, S., Hirata, T. and Yurimoto, H. (2002): Petrology and geochemistry of MORB and OIB in the mid-Archean North Pole region, Pilbara craton, western Australia: Implications for the composition and temperature of the upper mantle at 3.5 Ga. *International Geology Review*, **44**, 988–1016.
- 棚座圭太郎・後藤 篤 (2010): 日本列島の形成場—古太平洋の沈み込み開始を示す飛騨外縁帯の 520 Ma の熱水活動—. 地学雑誌, **119**, 279–293. [Kunugiza, K. and Goto, A. (2010): Hydrothermal activity of the Hida-Gaien belt indicating initiation of subduction of proto-Pacific plate in ca. 520 Ma. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*, **119**, 279–293. (in Japanese with English abstract)]
- Lang, S.Q., Früh-Green, G.L., Bernasconi, S.M., Lilley, M.D., Proskurowski, G., Méhay, S. and Butterfield, D.A. (2012): Microbial utilization of abiogenic carbon and hydrogen in a serpentinite-hosted system. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **92**, 82–99.
- León-Zayas, R., Peoples, L., Biddle, J.F., Podell, S., Novotny, M., Cameron, J., Lasken, R.S. and Bartlett, D.H. (2017): The metabolic potential of the single cell genomes obtained from the Challenger Deep, Mariana Trench within the candidate superphylum Parcubacteria (OD1). *Environmental Microbiology*, **19**, 2769–2784.
- Lin, X., Kennedy, D., Fredrickson, J., Bjornstad, B. and Konopka, A. (2012): Vertical stratification of subsurface microbial community composition across geological formations at the Hanford Site. *Environmental Microbiology*, **14**, 414–425.
- Luef, B., Frischkorn, K.R., Wrighton, K.C., Holman, H.Y., Birarda, G., Thomas, B.C., Singh, A., Williams, K.H., Siegerist, C.E., Tringe, S.G., Downing, K.H., Comolli, L.R. and Banfield, J.F. (2015): Diverse uncultivated ultra-small bacterial cells in groundwater. *Nature Communications*, **6**, 6372.
- Lyons, T.W., Reinhard, C.T. and Planavsky, N.J. (2014): The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. *Nature*, **506**, 307–315.
- Martin, W., Baross, J., Kelley, D. and Russell, M.J. (2008): Hydrothermal vents and the origin of life. *Nature Reviews Microbiology*, **6**, 805–814.

- Maruyama, S. and Ebisuzaki, T. (2017): Origin of the Earth: A proposal of new model called ABEL. *Geoscience Frontiers*, **8**, 253–274.
- Maruyama, T., Sawaki, Y., Ebisuzaki, T., Ikoma, M., Omori, S. and Komabayashi, T. (2014): Initiation of leaking Earth: An ultimate trigger of the Cambrian explosion. *Gondwana Research*, **25**, 910–944.
- Morrill, P.L., Kuenen, J.G., Johnson, O.J., Suzuki, S., Rietze, A., Sessions, A.L., Fogel, M.L. and Nealson, K.H. (2013): Geochemistry and geobiology of a present-day serpentinization site in California: The Cedars. *Geochimica Cosmochimica Acta*, **109**, 222–240.
- Mulkidjanian, A.Y., Bychkov, A.Y., Dibrova, D.V., Galperin, M.Y., and Koonine, E.V. (2012): Origin of first cells at terrestrial, anoxic geothermal fields. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, E821–830.
- Neal, C. and Stanger, G. (1983): Hydrogen generation from mantle source rocks in Oman. *Earth and Planetary Science Letters*, **66**, 315–320.
- Nelson, W.C. and Stegen, J. (2015): The reduced genomes of Parcubacteria (OD1) contain signatures of a symbiotic life style. *Frontiers of Microbiology*, **6**, 713.
- Neubeck, A., Sun, L., Müller, B., Ivarsson, M., Högörmez, H., Özcan, D., Broman, C. and Schnürer, A. (2017): Microbial community structure of a serpentine-hosted abiotic gas seepage at the Chimaera ophiolite, Turkey. *Applied and Environmental Microbiology*, doi:10.1128/AEM.03430-16.
- Nimura, T., Ebisuzaki, T. and Maruyama, S. (2016): End-cretaceous cooling and mass extinction driven by a dark cloud encounter. *Gondwana Research*, **37**, 301–307.
- Nisbet, E.G., Arndt, N.T., Bickle, M.J., Cameron, W.E., Chauvel, C., Cheadle, M., Hegner, E., Kyser, T.K., Martin, A., Renner, R. and Roedder, E. (1987): Uniquely fresh 2.7 Ga komatiites from the Belingwe greenstone belt, Zimbabwe. *Geology*, **15**, 1147–1150.
- Okada, N., Hamada, M., Ogiwara, I. and Ohshima, K. (1997): SINEs and LINEs share common 3' sequences: A review. *Gene*, **205**, 229–243.
- Puchtel, I.S., Hofmann, A.W., Mezger, K., Shchipansky, A.A., Kulikov, V.S. and Kulikova, V.V. (1996): Petrology of a 2.41 Ga remarkably fresh komatiitic basalt lava lake in Lion Hills, central Vetryny Belt, Baltic Shield. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, **124**, 273–290.
- Quéméneur, M., Bes, M., Postec, A., Mei, N., Hamelin, J., Monnin, C., Chavagnac, V., Payri, C., Pelletier, B., Guentas-Dombrowsky, L., Gérard, M., Pisapia, C., Gérard, E., Ménez, B., Ollivier, B. and Erauso, G. (2014): Spatial distribution of microbial communities in the shallow submarine alkaline hydrothermal field of the Prony Bay, New Caledonia. *Environmental Microbiology Reports*, **6**, 665–674.
- Quéméneur, M., Palvadeau, A., Postec, A., Monnin, C., Chavagnac, V., Ollivier, B. and Erauso, G. (2015): Endolithic microbial communities in carbonate precipitates from serpentinite-hosted hyperalkaline springs of the Voltri Massif (Ligurian Alps, Northern Italy). *Environmental Science and Pollution Research*, **22**, 13613–13624.
- Rempfert, K.R., Miller, H.M., Bompard, N., Nothaft, D., Matter, J.M., Kelemen, P., Fierer, N. and Templeton, A.S. (2017): Geological and geochemical controls on subsurface microbial life in the Samail Ophiolite, Oman. *Frontiers in Microbiology*, doi: 10.3389/fmicb.2017.00056.
- Rinke, C., Schwientek, P., Sczyrba, A., Ivanova, N.N., Anderson, I.J., Cheng, J.F., Darling, A., Malfatti, S., Swan, B.K., Gies, E.A., Dodsworth, J.A., Hedlund, B.P., Tsiamis, G., Sievert, S.M., Liu W.T., Eisen, J.A., Hallam, S.J., Kyrpides, N.C., Stepanauskas, R., Rubin, E.M., Hugenholtz, P. and Woyke, T. (2013): Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature*, **499**, 431–437.
- Russell, M.J., Hall, A.J. and Martin, W. (2010): Serpentinization as a source of energy at the origin of life. *Geobiology*, **8**, 355–371.
- 産業技術総合研究所地質調査総合センター編 (2015): 20 万分の 1 日本シームレス地質図 2015 年 5 月 29 日版. [Geological Survey of Japan, AIST ed. (2015): *Seamless Digital Geological Map of Japan (1:200,000)*.]
- Sato, T., Sawaki, Y., Asanuma, H., Fujisaki, W., Okada, Y., Maruyama, S., Isozaki, Y., Shozugawa, K., Matsuo, M. and Windley, B.F. (2015): Redox condition of the late Neoproterozoic pelagic deep ocean: ⁵⁷Fe Mössbauer analyses of pelagic mudstones in the Ediacaran accretionary complex, Wales, UK. *Tectonophysics*, **662**, 472–480.
- 澤木佑介・佐藤友彦・藤崎 渉・上田修裕・浅沼 尚・丸山茂徳 (2019): 天然原子炉周囲の地質と真核生物誕生場. 地学雑誌, **128**, 549–569. [Sawaki, Y., Sato, T., Fujisaki, W., Ueda, H., Asanuma, H. and Maruyama, S. (2019): Geology around natural reactor and birthplace of eukaryotes. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*, **128**, 549–569. (in Japanese with English abstract)]
- Searle, M.P., Waters, D.J., Garber, J.M., Rioux, M., Cherry, A.G. and Ambrose, T.K. (2015): Structure and metamorphism beneath the obducting Oman ophiolite: Evidence from the Bani Hamid granulites, northern Oman mountains. *Geosphere*, **11**, 1812–1836.
- Seitz, K.W., Lazar, C.S., Hinrichs, K.U., Teske, A.P. and Baker, B.J. (2016): Genomic reconstruction of a novel, deeply branched sediment archaeal phylum with pathways for acetogenesis and sulfur reduction. *ISME Journal*, **10**, 1696–1705.

- Sepkoski, J.J. (1984): A kinetic-model of Phanerozoic taxonomic diversity. 3. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**, 246–267.
- Shibuya, T., Komiya, T., Nakamura, K., Takai, K. and Maruyama, S. (2010): Highly alkaline, high-temperature hydrothermal fluids in the early Archean ocean. *Precambrian Research*, **182**, 230–238.
- Shibuya, T., Yoshizaki, M., Satoh, M., Shimizu, K., Nakamura, K., Omori, S., Suzuki, K., Takai, K., Hideo, T. and Maruyama, S. (2015): Hydrogen-rich hydrothermal environments in the Hadean ocean inferred from serpentinization of komatiites at 300 °C and 500 bar. *Progress in Earth and Planetary Science*, **2**, 1–11.
- Spang, A., Saw, J.H., Jørgensen, S.L., Zaremba-Niedzwiedzka, K., Martijn, J. and Lind, A.E. (2015): Complex Archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature*, **521**, 173–179.
- Stolper, D.A. and Keller, B. (2018): A record of deep-ocean dissolved O₂ from the oxidation state of iron in submarine basalts. *Nature*, **553**, 323–327.
- Suda, K., Ueno, U., Yoshizaki, M., Nakamura, H., Kurokawa, K., Nishiyama, E., Yoshino, K., Hongoh, Y., Kawachi, K., Omori, S., Yamada, K., Yoshida, N. and Maruyama, S. (2014): Origin of methane in serpentinite-hosted hydrothermal systems: The CH₄-H₂-H₂O hydrogen isotope systematics of the Hakuba Happo hot spring. *Earth and Planetary Science Letters*, **386**, 112–125.
- Suda, K., Gilbert, A., Yamada, K., Yoshida, N. and Ueno, Y. (2017): Compound- and positionspecific carbon isotopic signatures of abiogenic hydrocarbons from on-land serpentinite-hosted Hakuba Happo hot spring in Japan. *Geochimica Cosmochimica Acta*, **206**, 201–215.
- Suzuki, S., Ishii, S., Wu, A., Cheung, A., Tenney, A., Wanger, G., Kuenen, J.G. and Nealson, K.H. (2013): Microbial diversity in The Cedars, an ultrabasic, ultrareducing, and low salinity serpentinizing ecosystem. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **110**, 15336–15341.
- Suzuki, S., Ishii, S., Hoshino, T., Rietze, A., Tenney, A., Morrill, P.L., Inagaki, F., Kuenen, J.G. and Nealson, K.H. (2017): Unusual metabolic diversity of hyperalkaliphilic microbial communities associated with subterranean serpentinization at The Cedars. *ISME Journal*, **11**, 2584–2598.
- Takai, K., Nakamura, K., Suzuki, K., Inagaki, F., Nealson, K.H. and Kumagai, H. (2006): Ultramafic-hydrothermalism- hydrogenesis-hyperslime (ultra H³) linkage: A key insight into early microbial ecosystem in the Archean deep-sea hydrothermal systems. *Paleontological Research*, **10**, 269–282.
- 竹内 誠・河合政岐・野田 篤・杉本憲彦・横田秀晴・小嶋 智・大野研也・丹羽正和・大場穂高 (2004): 飛騨外縁帯白馬岳地域のペルム系白馬岳層の層序および蛇紋岩との関係. 地質学雑誌, **110**, 715–730. [Takeuchi, M., Kawai, M., Noda, A., Sugimoto, N., Yokota, H., Kojima, S., Ohno, K., Niwa, M. and Ohba, H. (2004): Stratigraphy of the Permian Shiroumadake Formation and its structural relationship with serpentinite in the Mt. Shiroumadake area, Hida Gaian belt, central Japan. *Journal of Geological Society of Japan*, **110**, 715–730. (in Japanese with English abstract)]
- Tarduno, J.A., Cottrell, R.D., Davis, W.J., Nimmo, F. and Bono, R.K. (2015): A Hadean to Paleoproterozoic geodynamo recorded by single zircon crystals. *Science*, **349**, 521–524.
- Tashiro, T., Ishida, A., Hori, M., Igisu, M., Koike, M., Méjean, P., Takahata, N., Sano, Y. and Komiya, T. (2017): Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. *Nature*, **549**, 516.
- Terabayashi, M., Masuda, Y. and Ozawa, H. (2003): Archean ocean-floor metamorphism in the North Pole area, Pilbara Craton, Western Australia. *Precambrian Research*, **123**, 167–180.
- Tiago, I. and Verissimo, A. (2013): Microbial and functional diversity of a subterrestrial high pH groundwater associated to serpentinization. *Environmental Microbiology*, **15**, 1687–1706.
- Tsukuda, T. (2000): *Field Study on Predicting Large Inland Earthquakes*. University of Tokyo.
- Twing, K.I., Brazelton, W.J., Kubo, M.D.Y., Hyer, A.J., Cardace, D., Hoehler, T., McCollom, T.M. and Schrenk, M.O. (2017): Serpentinization-influenced groundwater harbors extremely low diversity microbial communities adapted to high pH. *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2017.00308.
- Ueda, H., Shibuya, T., Sawaki, Y., Saitoh, M., Takai, K. and Maruyama, S. (2016): Reactions between komatiite and CO₂-rich seawater at 250 and 350 °C at 500 bars: Implications for hydrogen generation in the Hadean seafloor hydrothermal system. *Progress in Earth and Planetary Science*, doi:10.1186/s40645-016-0111-8.
- Ueda, H., Sawaki, Y. and Maruyama, S. (2017): Reactions between olivine and CO₂-rich seawater at 300 °C: Implications for H₂ generation and CO₂ sequestration on the early Earth. *Geoscience Frontiers*, **8**, 387–396.
- Venter, J.C., Remington, K., Heidelberg, J.F., Halpern, A.L., Rusch, D., Eisen, J.A., Wu, D., Paulsen, I., Nelson, K.E., Nelson, W., Fouts, D.E., Levy, S., Knap, A.H., Lomas, M.W., Nealson, K., White, O., Peterson, J., Hoffman, J., Parsons, R., Baden-Tillson, H., Pfannkoch, C., Rogers, Y.H. and Smith, H.O. (2004): Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science*, **304**, 66–74.
- Weiss, M.C., Sousa, F.L., Mrnjavac, N., Neukirchen, S., Roettger, M., Nelson-Sathi, S. and Martin, W.F. (2016): The physiology and habitat of the last universal common ancestor. *Nature Microbiology*, **1**,

- 16116.
- Wilde, S.A., Valley, J.W., Peck, W.H. and Graham, C.M. (2001): Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago. *Nature*, **409**, 175–178.
- Woese, C.R. and Fox, G.E. (1977): The concept of cellular evolution. *Journal of Molecular Evolution*, **10**, 1–6.
- Woese, C.R., Kandler, O. and Wheelis, M.L. (1990): Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **87**, 4576–4579.
- Wood, B.L. (1972): Metamorphosed ultramafites and associated formations near Milford Sound, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **15**, 88–128.
- Woycheese, K.M., Meyer-Dombard, D.R., Cardace, D., Argayosa, A.M. and Arcilla, C.A. (2015): Out of the dark: Transitional subsurface-to-surface microbial diversity in a terrestrial serpentinizing seep (Manleluag, Pangasinan, the Philippines). *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2015.00044.
- Xu, P., Ge, X., Wang, X., Dou, Y., Xu, J.Z., Patel, R., Stone, V., Trih, M., Kitten, T., Bonchev, D. and Buck, G.A. (2011): Genome-wide essential gene identification in *Streptococcus sanguinis*. *Scientific Reports*, doi:10.1038/srep00125.
- Yoon, H.S., Price, D.C., Stepanauskas, R., Rajah, V.D., Sieracki, M.E., Wilson, W.H., Yang, E.C., Duffy, S. and Bhattacharya, D. (2011): Single-cell genomics reveals organismal interactions in uncultivated marine protists. *Science*, **332**, 714–717.
- 吉屋一美・佐藤友彦・大森聡一・丸山茂徳 (2019): 原始生命誕生場で起こる岩石-水相互作用と金属タンパク合成のための二次鉱物の役割. 地学雑誌, **128**, 625–647. [Yoshiya, K., Sato, T., Omori, S. and Maruyama, S. (2019): Birth place of proto-life: Role of secondary minerals in forming metallo-proteins through water-rock interaction. *Journal of Geography (Chigaku Zasshi)*, **128**, 625–647. (in Japanese with English abstract)]
- Zaremba-Niedzwiedzka, K., Caceres, E.F., Saw, J.H., Bäckström, D., Juzokaite, L., Vancaester, E., Seitz, K.W., Anantharaman, K., Starnawski, P., Kjeldsen, K.U., Stott, M.B., Nunoura, T., Banfield, J.F., Schramm, A., Baker, B.J., Spang, A. and Ettema, T.J.G. (2017): Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature*, **541**, 353–358.

* Title etc. translated by T.S.