極限生物圏

—地球生物圏のフロンティア—

長 沼 毅*

Extremosphere: Frontiers of the Global Biosphere

Takeshi NAGANUMA *

Abstract

The search for life on the edges (frontiers) of the global biosphere bridges earth-bound biology and exobiology. This communication reviews recent microbiological studies on selected "frontiers", *i.e.*, deep-sea, deep subsurface, and Antarctica. Deep-sea is characterized as the aphotic (non-photosynthetic) habitat, and the primary production is mostly due to the chemosynthetic autotrophy at the hydrothermal vents and methane-rich seeps. Formation of the chemosynthesis-dependent animal communities in the deep leads to the idea that such communities may be found in the "ocean" of the Jovian satellite, Europa. An anoxic (no-O₂), as well as aphotic, condition is characteristic of the deep subsurface biosphere. Microorganisms in the deep subsurface biosphere exploit every available oxidant for anaerobic respiration. Sulfate, nitrate, iron (III) and CO₂ are the representative oxidants in the deep subsurface. Below the 3000 m-thick glacier on Antarctica, >70 lakes having liquid water are entombed. One of such sub-glacial lakes, Lake Vostok, has been a target of "life in extreme environments" and is about to be drill-penetrated for microbiological studies. These biospheric frontiers will provide new knowledge about the diversity and the potential of life on Earth and facilitate the capability of astrobiological exploration.

Key words : deep-sea, hydrothermal vent, deep biosphere, Antarctica, sub-glacial lake

キーワード : 深海, 熱水噴出孔, 深部地下生物圏, 南極, 氷床下湖

I. はじめに —極限環境と辺境生物圏—

フロンティア (frontier) という言葉には「辺境」および (研究の)「最前線」という意味がある。極限生物圏の場の実体は往々にして地球生物圏の辺境にあり、かつ、そこに生息する生物の研究は生命科学の最前線でもある。したがって、極限生物圏を指して地球生物圏のフロンティアと呼んで

も違和感はないであろう。

極限生物圏の特徴は生息環境条件 (温度, 圧力, 乾燥, 塩分, pH など) の「極限性」と遠隔性・アクセス困難性を意味する「辺境性」である。極限性が絶対的ではなく相対的であり, 人間中心であるのと同様に, 辺境性もアクセス能力 (技術力・国力等) に応じて相対的に変化するが, 現時点での辺境としては深海, 地底, 極域, 高山, 砂漠な

* 広島大学大学院生物圏科学研究科

* School of Biosphere Sciences, Hiroshima University

表 1 辺境生物圏の研究対象の分類。

Table 1 Classification of target frontiers of the global biosphere.

Tempo-spatiality	Frontiers (edges)	Targets	Foci
Space	Habitat	Deep-sea	Seafloor Water column
		Subsurface	Sediment Gas hydrate Rock salt Igneous
		Arctic/Antarctica	Ice-free zone Glacier
		(Alpines)	
		(Deserts)	
		(Stratosphere)	(Aeroplankton)
		(Global-but-local)	(Salinity mosaic)
		(Size)	(Minimum size) (Nanobacteria)
			(Maximum size) (Size of dinosaur)
		(Early Earth)	(Origin of life)
Time	(Ephemerality)		(Extinction)

Subjects in the parentheses are not regarded in this communication.

どが挙げられよう。場合によっては成層圏も辺境生物圏の対象となり (Russell and Wilson, 1996), 地球外生物圏との物理的接点として重要な位置を占める (表 1)。

極限生物圏の研究では、現場へのアクセスや調査・実験等の技術的制約が大きな障害である。しかし、これまでの経験蓄積と近年の技術発展は目覚しく、今まで困難であったことができるようになってきている。本稿では、辺境のうち深海・地底・南極などに焦点を絞って研究の背景・現状を概観する。熱水噴出孔、堆積物、岩塩、岩石、陸上地下などの個別辺境の詳細は本特集号の別稿で論じられている。なお、本特集号では「時間辺境」にあたる原始地球についても取り上げている。

II. 深海生物圏

1) 深海生物圏の大きさ

深海生物圏とは本稿では、おおむね水深 200 m 以深の無光層から海底までの水柱域と、底生動物

の活動範囲 (海底下数十 cm 程度) までの海底域を指す。水柱域は海洋生物圏の大部分を占める。全海洋の平均水深は約 3800 m なので、海洋全体の体積 ($1.37 \times 10^9 \text{ km}^3$) に占める水深 200 m 以浅の有光層の割合は 5.3% (= 200/3800) であり、残りの 94.7%は無光層すなわち深海生物圏ということになる。仮に深海域を水深 1000 m 以深と定義しても、全海洋の体積に占める割合は浅海域 26.3%, 深海域 73.7%であり、深海生物圏の巨大性は変わらない。ちなみに、陸上生物圏の平均‘厚み’を仮に 38 m (地上 30 m, 地下 8 m) とし、海陸の面積比 (約 7:3) とすると、海洋生物圏と陸上生物圏の体積比は 700:3 となる。“伝統的”な海陸生物圏の圧倒的大部分は海洋生物圏であり、その大半は深海生物圏 (特に水柱域) である。

2) 深海底生物圏

深海生物学の大きな成果のひとつは、熱水噴出域やメタン湧水帯など活動的な深海底に生息する

特異な「化学合成依存性の動物」の発見であろう。代表的な例はチューブワームと呼ばれる有鬚動物（ハオリムシやヒゲムシ）の一群で、自分では食べない代わりに体内共生するイオウ酸化細菌やメタン酸化細菌から栄養摂取する（長沼，1998）。これらの共生細菌は地球内部由来の $\text{H}_2\text{S} \cdot \text{CH}_4$ の酸化を化学エネルギー源として独立栄養（ CO_2 からの有機物合成）を営む。これは光合成独立栄養と本質的に同類であり、「暗黒の光合成」（化学合成独立栄養）と言える。なお、独立栄養の鍵となる酵素（ CO_2 固定酵素）は光合成と化学合成で共通であり、多種多様な深海底環境からその遺伝子が報告されている（Elsaied and Naganuma, 2001）。

地球生命の誕生の場は熱水噴出孔であったと考える研究者は多い（大島，1995 など）。ならば、海（液体の水）と熱水噴出孔があれば、地球以外の天体でも生命は存在できるのではないだろうか。アーサー・C・クラークは『2010 年 宇宙の旅』でその予感（木星の第 2 衛星エウロパにおける熱水性生物群集の存在）を披瀝した。2010 年まであと 7 年，“クラークの予感”の実証をアクションプランとして具現化しても良い時期に入りつつあるのではないだろうか。

3) 深海水柱生物圏：中・深層の“酸欠”生物圏

海表・浅海の光合成圏で生産された有機物の一部（＜10%）は光合成圏内の再循環経路から漏れて深海圏に移動し、直ちに酸化分解を受ける。これは O_2 を消費する過程であり、海水中の O_2 が急速に除去される。一方、（現在の海洋大循環では）極域由来の底層水は富酸素である。したがって、表層と底層の間の中・深層に「酸素極小層」が形成される。その深度はおおむね水深約 200–1000 m 程度である。

O_2 を酸化剤にするのが酸素呼吸である。しかし、酸欠環境では O_2 の代わりに多種多様な酸化剤が利用される。ある種の微生物は O_2 の代わりに NO_3^- を酸化剤として用いる。これは嫌気（無酸素）呼吸のひとつで硝酸呼吸といい、産物として N_2 が放出されるので「脱窒」とも呼ばれる。酸素極小層はまた「脱窒層」でもある。

現在の酸素極小層＝脱窒層は薄い層に過ぎない。

しかし、過去には酸素極小層が広がった時代もあった。中生代・白亜紀中期（約 100 Ma）は火成活動が活発で、地球温室期“greenhouse Earth”とも呼ばれるほどの高温期になった（Larson, 1991）。この時期、深層循環停滞・高温深層水形成・有機物分解などにより、「海洋無酸素事件」（oceanic anoxic event, OAE）が起きた（Ginsburg and Beaudoin, 1990）。OAE 期の“酸欠の海”は大部分が“脱窒の海”であったと考えられる。また、この海では埋積有機物の 80% が嫌気独立栄養「古細菌」由来の可能性がある（Kuypers *et al.*, 2001）。

OAE は生物圏史上の突発事象ではない。約 250 Ma のペルム紀–三畳紀境界（P-T 境界）における顕生代最大規模の生物絶滅期は OAE によって引き起こされたという説もある（Isozaki, 1997）。また、約 750–580 Ma の“snowball Earth”期（Kirschvink, 1992; Hoffman *et al.*, 1998）にも OAE が起きたと考えられている。これが正しいとすると白亜紀の OAE が“greenhouse Earth”の産物であるという可能性（Ginsburg and Beaudoin, 1990）と対照的である。

III. 地下生物圏

1) 地下生物圏研究の序奏

地中深く数千メートルまで微生物が存在し、物質の変換と移動（物質循環や核種移行など）に大きな影響を及ぼしている可能性がある（Fredrickson and Fletcher, 2001）。伝統的な海陸生物圏の全生物量（炭素重量にして $1 \times 10^{18} \text{g}$ ）に比べて、地下微生物の総炭素重量は約 $2 \times 10^{20} \text{g}$ にもなると推測されている（ゴールド, 2000）。また、地下の微生物（原核生物）量は、地球の全微生物量の 92% を占めるという推測もある（Whitman *et al.*, 1998）。これらの推測の根拠は 1980 年代から推進された陸上地下研究（Amy and Haldeman, 1997; Pedersen, 1999）や深海堆積物調査（Parkes *et al.*, 1994）などの先駆的研究である。日本での先行調査例としては、釜石鉾山の地下水における硫酸還元菌の分布と pH-Eh 条件との関連を調べたことがある（青木, 1999）

ほか、岐阜県東濃地域の花崗岩帯および堆積層の地下水微生物について定量・分類・培養・活性測定など体系的な調査が行われた(村上ほか, 1999)。

地下微生物の数・量は、地中温度が微生物の最高生育温度(既知の記録は 113℃: Blochl *et al.*, 1997) に達するまでは、深くなるにつれて漸減する。地温上昇率を約 25–30℃/km, 生育上限温度を 120℃ とすると、地下生物圏の下限は深度約 4–5 km と想定できる。

2) 堆積物・堆積岩生物圏

ODP 試料の広範な調査により、海底堆積物の深部まで微生物が生息することが示された(Parkes *et al.*, 1994)。深度の増加とともに微生物数が漸減する傾向が見られるが、湧昇域など高生物生産の海域では微生物数がほとんど減少しない場合もある。これら堆積物中の微生物の栄養代謝について、埋積有機物が熱分解して酢酸を生じ、酢酸を起点とする一連の微生物代謝・微生物相の連鎖が存在するという「海底下酢酸ワールド」仮説が提唱されている(Wellsbury *et al.*, 1997)。

酢酸はさらに分解して二酸化炭素とメタンを生じる($\text{CH}_3\text{COOH} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{CH}_4$)。あるいは微生物による嫌気的な有機物分解によりメタンが生じる(メタン醗酵)。このようにして生じたメタンから海底下メタンハイドレートが形成されると考えられる。南海トラフの海底下約 200–300 m に存在が確認されているメタンハイドレートからは多様な細菌・古細菌群集の存在が報告されている(Reed *et al.*, 2002)。微生物によるメタン生成($\text{CO}_2 + 4\text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$)もある。この反応は H_2 を CO_2 で酸化する嫌気呼吸(炭酸呼吸)であり、これを行うメタン生成菌が優占する微生物相は、陸上火成岩域で報告されているが、堆積層からはまだない。

地下の酸欠環境では酸化剤に SO_4 を用いた硫酸呼吸(硫酸還元)も行われる。アラスカの油田(地下 1670 m)からは好熱硫酸還元菌が分離されている(L'Haridon, *et al.*, 1995)。ニューメキシコ州の白亜紀の堆積岩層(地下約 300 m)からも硫酸還元菌が報告されている(Krumholz *et al.*, 1997)。日本海の海底下 500m の堆積物からも硫酸

還元菌の新種(*Desulfovibrio profundus*)が発見された(Bale *et al.*, 1997)。相模海丘メタン湧出帯の表層堆積物からは硫酸還元酵素の新規遺伝子が発見された(Fukuba *et al.*, 2003)。メタン湧出帯の表層堆積物では、本来はメタン生成古細菌であろうメタン酸化古細菌と硫酸還元細菌の共同体(microbial consortia)による嫌気的メタン酸化($\text{CH}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$)の証拠が急速に集まっている(Orphan *et al.*, 2001)。

3) 火成岩生物圏

火成岩生物圏のフロンティアは、スウェーデンのエスポ鉱山であろう(Pedersen, 1997, 1999)。ここでは、火成岩(花崗岩)の裂隙中にも微生物が存在し、様々な地球化学反応と微生物代謝が複雑に影響し合っていることが明らかにされてきた。特に、 H_2 を起点とした微生物代謝の連鎖は「地下水素ワールド」の可能性を示唆している。米国西部のコロンビア川洪水玄武岩についても地下 1000 m 以深で H_2 起点¹⁾の微生物生態系が発見され、SLiME(subsurface lithotrophic microbial ecosystems)という呼称が提案されたほか(Stevens and McKinley, 1995)、アイダホ州の火成岩層の地下 200 m ではメタン生成($\text{CO}_2 + 4\text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$)を行う古細菌群が発見され、「地下メタン生成ワールド」仮説が提唱されている(Chapelle *et al.*, 2002)。

海底火成岩では、堆積物下の玄武岩中に微生物が微小トンネルを穿っている様子が報告されている(Fisk *et al.*, 1998)。微生物は機械的に穿孔するのではなく有機酸などの代謝産物を分泌して化学的に穿孔すると考えられるが、どのような代謝で玄武岩を穿っているのかはまだ不明である。珪藻殻(珪酸塩)が微生物により急速に分解すること(Bidle and Azam, 1999)との関連があるようにも思われる。海底火成岩といえば中央海嶺や海底火山などの熱水噴出域が想起される。大西洋中央海嶺やファンデフーカ海嶺の熱水噴出域で掘削調査が行われたことがあるが、いずれも体系的な微生物調査は行われなかった。しかし、中央海嶺系以外の熱水噴出域、すなわち島弧火山である伊豆・小笠原弧の水曜海山と、背弧拡大系であるパ

プア・ニューギニア東方のマヌス海盆における掘削調査では新規好熱菌の発見などの成果が挙がっており、本特集号の丸山・浦辺論文（丸山・浦辺, 2003）および木村・長沼論文（木村・長沼, 2003）でも取り上げている。

IV. 北極・南極生物圏

1) 極冠たる氷床

地球の極冠といえば極光帯（地磁気緯度 $65 - 70^\circ$ ）よりも高緯度の領域を指すが、本稿では水と CO_2 の水が発達する火星極冠のアナロジーとして、地球両極の大陸氷河（氷床）を指すものとする。惑星地球の特徴の一つは両極の氷床であり、地球生物圏史とは氷床の拡大と後退による陸上生態系の“破壊と再生の歴史”という一面もある。氷河が生態系を押し潰して破壊し、氷河の後退により新たな土地が出現する。新たな土地は土壌が未発達であるが、シアノバクテリア・地衣類・蘚苔類などが開拓者となり、やがては草原・森林となって豊かな生態系を育む。が、それも次の氷河拡大で再び破壊されてしまう。

氷河により外界と隔離されていた氷底生態系が、氷河後退により露出し、生物相が急速に変化する（Welker *et al.*, 2002）。これは $750 - 580 \text{ Ma}$ の snowball Earth（Kirschvink, 1992; Hoffman *et al.*, 1998）の終焉期アナログとして研究対象になるのではないだろうか。

生態系の破壊者・隔離者たる氷も、その内部に微生物を宿している。海水・万年雪・氷床などから微生物が発見・回収されている（Priscu *et al.*, 1998; Price, 2000）。これらは氷中で活発に生きているわけではないが、生命の保持媒体としての氷の役割をもっと積極的に評価すべきであろう。

2) 南極露岩域：極寒にして極乾の地

南極は地球上で最も寒冷な地であり、同時に最も乾燥した土地でもあるので、これまで様々な極限微生物調査や“火星生物圏”のアナログとしての調査が行われている（Friedmann, 1993）。最近では、南極点から氷点下 17°C でも活動可能な微生物 *Deinococcus* が報告されている（Carpenter *et al.*, 2000）。*Deinococcus* 属の菌は紫外線・放射線・乾燥など種々のストレスに耐性のあることで

図 1 氷床下湖ボストーク湖の位置と氷床断面。湖水面近くまで掘削が進んでいる。

Fig. 1 Location of the sub-glacier Lake Vostok and its glacial cross section. A borehole is approaching to the unfrozen lake water surface.

有名である。

南極とは、2 態の水（水と海水）と塩はあるが、真水がない世界である。「水の大陸」では露岩域は沿岸域のごく狭い範囲に限られている。氷床で押し下げられていた大地が、氷床の後退とともに浮き上がることによって生じる陸封海水由来の湖沼は高塩湖である。また、露岩域の随所で塩が析出している。中でも有名なのはドライバレーで、好塩性微生物の研究が多く行われている。

南極の露岩域には貧弱ながらも藻類・地衣類・蘚苔類などの植生が見られ、その生理生態学的研究が行われている (Beyer and Bölter, 2002)。日本人による研究としては、昭和基地近くの雪鳥沢地域が 1987 年に特別科学的関心地区に設定され植生調査が行われたほか、基地周辺の池の底で苔が塔のように林立する群落や酸素-無酸素水塊の成層構造が発見されている (Imura *et al.*, 1999)。また、昭和基地では、人為汚染モニタリングの一環として、微生物相変化の定点観測が行われている。

3) 氷床下湖 (sub-glacial lake) —エウロパ 探査の前哨戦—

南極大陸の大部分を被う氷床は内陸部で厚さ 3000 m 以上にも達する。この厚い氷床の下には多数 (>70) の「氷床下湖」が存在すると考えられており、現在、そのうちの一つ、ボストーク湖 (Lake Vostok: 図 1) 探査のための氷床掘削が行われている。すでに氷床下湖到達の一手前まで掘削が進み、あとは“掘削による汚染”防止策の実施検討段階に入っている。貫通後は cryobot と呼ばれる無人探査機の使用も検討されており、木星の第 2 衛星エウロパの氷殻下“海”探査の前哨戦としても期待されている。

氷床下湖は必ずしも太古からの湖ではないが、氷床の深度 3623 m が 42 万年前とされる (Petit *et al.*, 1999) ことから、この湖は少なくとも 50 万年以上も外界と隔離されてきた極寒環境にあったと考えられる。そこに、どのような微生物が生息しているのか (Karl *et al.*, 1999; Priscu *et al.*, 1999)、どのような進化が遂げられたのか、興味津々たる研究対象である。

V. ま と め

本稿では深海・地底・極域の極限生物圏における研究例を紹介し、そこに生息する微生物の特徴を概説した。ごく単純化して要約すると以下のようになる。深海は光のない環境なので、深海生態系を支える基礎生産として化学合成独立栄養の重要性が顕著である。地底は光も酸素もない環境なので、究極的には嫌氣的化学合成独立栄養、たとえばメタン生成 ($\text{CO}_2 + 4\text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$) が地底生態系を支えることになる。また、それに付随する反応、たとえば硫酸を用いた嫌氣的メタン酸化 ($\text{CH}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$) などが地底の物質循環に影響を及ぼす。一方、南極は極寒・極乾であると同時に真水が少ない高塩環境であり、そこに生息する微生物の塩分耐性・塩分適応に影響する。さらに、大陸氷河により被覆隔離された環境、たとえば氷床下湖における生態系の存在や生物進化などへの関心が高まっている。

注

- 1) 生態系の食物連鎖（この場合は地下生物圏の微生物食物連鎖）の始りが分子状水素 (H_2) であること。「普通の食物連鎖」が太陽光起点である。

文 献

- Amy, P.S. and Haldeman, D.L. eds. (1997): *The Microbiology of the Terrestrial Deep Subsurface*. CRC Press.
- 青木和弘 (1999): サイクル機構における深部地下水中の微生物調査について。月刊海洋, 号外, **19**, 124-133.
- Bale, S.J., Goodman, K., Rochelle, P.A., Marchesi, J.R., Fry, J.C., Weightman, A.J. and Parkes, R.J. (1997): *Desulfovibrio profundus* sp. nov., a novel barophilic sulfate-reducing bacterium from deep sediment layers in the Japan Sea. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **47**, 515-521.
- Bidle, K.D. and Azam, F. (1999): Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. *Nature*, **397**, 508-512.
- Bloch, E., Rachel, R., Burggraf, S., Hafenbradl, D., Jannasch, H.W. and Stetter, K.O. (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.
- Beyer, L. and Bölter, M. eds. (2002): *Geoecology of*

- Antarctic Ice-free Coastal Landscapes*. Springer.
- Carpenter, E.J., Lin, S. and Capone, D.G. (2000): Bacterial activity in south pole snow. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66**, 4514-4517.
- Chapelle, F.H., O'Neill, K., Bradley, P.M., Methe, B.A., Ciufo, S.A., Knobel, L.L. and Lovley, D.R. (2002): A hydrogen-based subsurface microbial community dominated by methanogens. *Nature*, **415**, 312-315.
- Elsaied, H. and Naganuma, T. (2001): Phylogenetic diversity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO) large subunit genes of deep-sea microorganisms. *Appl. Environ. Microbiol.*, **67**, 1751-1765.
- Fisk, M.R., Giovannoni, S.J. and Thorseth, I.H. (1998): Alteration of oceanic volcanic glass: Textural evidence of microbial activity. *Science*, **281**, 978-980.
- Fredrickson, J.K. and Fletcher, M. eds. (2001): *Subsurface Microbiology and Geochemistry*. Wiley-Liss, Inc.
- Friedmann, E.I. ed. (1993): *Antarctic Microbiology*. Wiley-Liss, Inc.
- Fukuba, T., Ogawa, M., Fujii, T. and Naganuma, T. (2003): Phylogenetic diversity of dissimilatory sulfite reductase genes from deep-sea cold seep sediment. *Mar. Biotechnol.*, **5**, in press.
- Ginsburg, R.N. and Beaudoin, B. eds. (1990): *Cretaceous Resources, Events and Rhythms*. Kluwer Academic Publishers.
- ゴールド, T. 著, 丸 武志訳 (2000): 未知なる地底高熱生物圏. 大月書店.
- Gold, T. (1999): *The Deep Hot Biosphere*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J., Halverson, G.P. and Schrag, D.P. (1998): A Neoproterozoic snowball Earth. *Science*, **281**, 1342-1346.
- Imura, S., Bando, T., Saito, S., Seto, K. and Kanda, H. (1999): Benthic moss pillars in Antarctic lakes. *Polar Biology*, **22**, 137-140.
- Isozaki, Y. (1997): Permo-Triassic boundary super-anoxia and stratified superocean: Records from lost deep sea. *Science*, **276**, 235-238.
- Karl, D.M., Bird, D.F., Bjorkman, K., Houlihan, T., Shackelfor, R. and Tupas, L. (1999): Microorganisms in the accreted ice of Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2144-2147.
- 木村浩之・長沼 毅 (2003): 西太平洋マヌス海盆における海底熱水噴出域深部の地下生物圏. 地学雑誌, **112**, 250-261.
- Kirschvink, J.L. (1992): Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The snowball Earth. In Schopf, J.W., Klein, C. and Des Maris, D. eds.: *The Proterozoic Biosphere*. Cambridge University Press, 51-52.
- Krumholz, L.R., McKinley, J.P., Ulrich, G.A. and Sulfita, J.M. (1997): Confined subsurface microbial communities in Cretaceous rock. *Nature*, **386**, 64-66.
- Kuypers, M.M., Blokker, P., Erbacher, J., Kinkel, H., Pancost, R.D., Schouten, S. and Damste, J.S.S. (2001): Massive expansion of marine archaea during a mid-Cretaceous oceanic anoxic event. *Science*, **293**, 92-94.
- L'Haridon, S., Reysenbach, A.-L., Glenat, P., Prieur, D. and Jeanthon, C. (1995): Hot subterranean biosphere in a continental oil reservoir. *Nature*, **377**, 223-224.
- Larson, R.L. (1991): Geological consequences of superplumes. *Geology*, **19**, 963-966.
- 丸山明彦・浦辺徹郎 (2003): 海底熱水地下生物圏へのアプローチ. 地学雑誌, **112**, 309-322.
- 村山上由記・長沼 毅・岩月輝希 (1999): 深部地質環境における微生物群集—東濃地域を例として. 原子力バックエンド研究, **5**, 59-66.
- 長沼 毅 (1998): 深海化学合成共生系—チューブワーム共生系. 蛋白質 核酸 酵素, **43**, 1219-1226.
- 大島泰郎 (1995): 生命は熱水から始まった. 東京化学同人.
- Orphan, V.J., House, C.H., Hinrichs, K.-U., McKeegan, K.D. and Delong, E.F. (2001): Methane-consuming archaea revealed by directly coupled isotopic and phylogenetic analysis. *Science*, **293**, 484-487.
- Parkes, R.J., Cragg, B.A., Bale, S.J., Getliff, J.M., Goodman, K., Rochelle, P.A., Fry, J.C., Weightman, A.J. and Harvey, S.M. (1994): Deep bacterial biosphere in Pacific Ocean sediments. *Nature*, **371**, 410-413.
- Pedersen, K. (1997): Investigations of subterranean microorganisms and their importance for performance assessment of radioactive waste disposal: Results and conclusions archived during the period 1995 to 1997. *SKB Technical Report* (Swedish Nuclear Fuel and Waste Management Co.), **97**(22), 1-284.
- Pedersen, K. (1999): Subterranean microorganisms and radioactive waste disposal in Sweden. *Eng. Geol.*, **52**, 163-176.
- Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.-M., Basile, I., Benders, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, V.Y., Lorius, C., Pepin, L., Ritz, C., Saltzman, E. and Stievenard, M. (1999): Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, **399**, 429-436.
- Price, P.B. (2000): A habitat for psychrophiles in deep Antarctic ice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**, 1247-1251.
- Priscu, J.C. ed. (1998): *Ecosystem Dynamics in a Polar Desert*. American Geophysical Union.
- Priscu, J.C., Fritsen, C.H., Adams, E.E., Giovannoni, S.J., Paerl, H.W., McKay, C.P., Doran, P.T., Gordon, D.A., Lanoil, B.D. and Pinchney, J.L.

- (1998): Perennial Antarctic lake ice: An oasis for life in a polar desert. *Science*, **280**, 2095–2098.
- 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. and Avci, R. (1999): Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science*, **286**, 2141–2144.
- Reed, D.W., Fujita, Y., Delwiche, M.E., Blackwelder, D.B., Sheridan, P.P., Uchida, T. and Colwell, F.S. (2002): Microbial communities from methane hydrate-bearing deep marine sediments in a forearc basin. *Appl. Environ. Microbiol.*, **68**, 3759–3770.
- Russell, R.W. and Wilson, J.W. (1996): Aerial plankton detected by radar. *Nature*, **381**, 200–201.
- Siegert, M.J., Kwok, R., Mayer, C. and Hubbard, B. (2000): Water exchange between the subglacial Lake Vostok and the overlying ice sheet. *Nature*, **403**, 643–646.
- Stevens, T.O. and McKinley, J.P. (1995): Lithoautotrophic microbial ecosystems in deep basalt aquifers. *Science*, **270**, 450–454.
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Henry, G.H., O'Dea, K.W. and Piper, R.E. (2002): Microbial activity discovered in previously ice-entombed arctic ecosystem. *EOS, Trans. AGU*, **83**, 281–284.
- Wellsbury, P., Goodman, K., Barth, T., Cragg, B.A., Barnes, S.P. and Parkes, R.J. (1997): Deep marine biosphere fuelled by increasing organic matter availability during burial and heating. *Nature*, **388**, 573–576.
- Whitman, W.B., Coleman, D.C. and Wiebe, W.J. (1998): Prokaryotes: The unseen majority. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, 6578–6583.

(2002 年 11 月 28 日受付, 2003 年 3 月 24 日受理)