1995 年度日本海洋学会岡田賞受賞記念講演

深海熱水噴出域における微生物の生理生態学的研究*

長沼 毅†

Eco-physiological Studies on Microbial Contribution to the Deep-sea Hydrothermal Vent and Related Biological Communities

— Lecture by the Member Awarded the Okada Prize of the Oceanographic Society of Japan for 1995 —

Takeshi Naganuma‡

Abstract

Hydrothermal vents serve as the “oases” for the animals inhabiting the deep-sea “deserts”. The biomass of the vent communities is outstanding in the sterile deep-sea habitats; it is remarkable even in the whole marine environment. The vent communities are primarily supported by microbial chemosynthetic production, largely based on sulfur oxidation. The fraction of sulfur-oxidizing bacteria in the microflora in the hydrothermally affected waters (plumes) was notably higher than that in non-plume waters. Planktonic bacteria in the plumes were shown to have high production rates and thus contribute to vent animals as particulate food sources. This contribution may be magnified by the capability of aggregate formation. Size is a food quality determining the food value, and the value of bacterial aggregates over bacterial cells is obviously high, considering rice grains and rice balls. Aggregate formation was often observed with the planktonic bacteria in and from the hydrothermal plumes. Thus, planktonic bacteria were thought to contribute to the vent communities at least in a dual manner: by high production and aggregate formation.

1. はじめに

1995 年 3 月 24 日, わが国の深海無人探査機「かいこう」(海洋科学技術センター)が世界最深の海底(チャレンジャー海淵, 水深 10,911 m)に到達し, 超 1 万 m 級生物の姿を初めてカメラに捕えた。しかし, それは 1 個体だけで, 全般的な印象は「海底砂漠」に近いものだった。着底こそしなかったが, 「かいこう」はこの 3 日前と 1 年

前にも 1 万 m 級の潜航を行っている。いずれの潜航でも, 生物の姿を捕えてはいない。

水深 1 万 m はともかく, 数千 m の深海底を深海曳航カメラや潜水調査船・無人探査機などで観察しても, やはり「深海砂漠」の印象が強い。深海に生物が少ないのは低温・高圧という苛酷な(少なくともそう見える)深海環境のせいだと思われがちだが, 実際には有機物の供給の少なさ, つまりエサ不足が第一の原因であろう。

深海の食物連鎖は主に表層からの沈降有機物に依存し, 深海での有機物フラックスは表層での一次生産に比例する (Suess, 1980)。一方, 表層から深海に達するまでに有

* 1995 年 8 月 7 日受領; 1995 年 8 月 30 日受理

† 広島大学生物生産学部; 〒 739 東広島市鏡山 1-4-4

‡ Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University, Kagamiyama, Higashi-hiroshima, 739 Japan

機物の大半は消費・分解されてしまうので、深海での有機物フラックスは深さに反比例する (Suess, 1980). つまり、深海食物連鎖は制限された有機物供給で細々と稼働し、結果として少ない生物量しか支えられないのである。

しかし、このように受動的な深海食物連鎖でも、エネルギーの供給さえあれば、大規模な生物群集を支えることができる。このエネルギーはもちろん太陽の光エネルギーではなく、海底から噴出・湧出する熱水に含まれる化学エネルギーである。海底岩盤に浸み込んだ海水と高温岩体が反応して熱水がつくられ、その熱水に硫化水素などの還元的物質が溶け込む。この硫化水素などの化学エネルギーは普通の生物には利用できない。これを利用できるのは、化学合成細菌という微生物である。

ここで化学合成 (正確には化学合成独立栄養、より正確には化学合成無機力源独立栄養) を簡単に説明すると、二酸化炭素からの有機物合成 (独立栄養) に、還元的無機物の酸化の際に遊離する化学エネルギーを用いるプロセスが化学合成である。このとき、硫化水素や元素状硫黄、チオ硫酸などを酸化してエネルギーを得るのがイオウ酸化細菌で、熱水活動に関連した主要な化学合成細菌である (Jannasch and Mottl, 1985 など)。独立栄養には光エネルギーを用いる型、すなわち光合成もあり、地球規模の生物生産で見ればむしろこちらの方が重要で、一次生産と言えば実質的に光合成生産とほぼ同義である。しかし、深海の熱水性生物群集では化学合成こそ主要な一次生産であり、ここの食物連鎖は化学合成細菌 (特にイオウ酸化細菌) を起点としている。そこで、私達はイオウ酸化細菌の生理生態を中心に研究を行ってきた。

2. 北フィジー海盆の熱水プルーム中の微生物

私の深海熱水調査の経験は 1987 年に始まった。南太平洋のニューカレドニアとフィジーの間にある北フィジー海盆は、インド洋プレートと太平洋プレートが複雑に衝突し合う場所で、ニューヘブリデス海溝・ハンター断裂帯・ヴィチャズ古海溝などで区切られる背弧海盆である。この北フィジー海盆の海底にはリフトと呼ばれる割れ目が走り、これを軸にして、海底が東西に拡大している (Auzende *et al.*, 1990)。このリフトに沿って海底熱水活動があるはずだと予想され、日仏共同調査 STARMER 計画が行われた (この成果は例えば Auzende and Urabe, 1994)。

Fig. 1. Vertical distribution of bacterioplankton abundance in the North Fiji Basin with reference to the involvement of hydrothermal plumes. Note that the y-axis is not depth.

私は幸運にもこの計画に参加することができ、Kaiyo 87 航海 (1987) と Kaiyo 88 航海 (1988) で微生物調査を担当した。

Kaiyo 87 航海と Kaiyo 88 航海では北フィジー海盆のいろいろな地点・深度から採水し、浮遊細菌の全菌数、イオウ培地での生菌数、細菌群集の増殖速度などを測定した。また、それぞれの試水への熱水活動の影響はマンガン濃度を指標にした。すなわち、この海域ではマンガン濃度のバックグラウンドは 1-2 nM であり、それよりもマンガン濃度の高い試水は熱水の影響がある、すなわち、熱水プルームであると判断した。実際に本調査ではマンガン濃度から“メガプルーム”が確認されたほか、海底拡大軸に沿った底層水・深層水の多くから 2 nM を越えるマンガンが検出された (Nojiri *et al.*, 1989)。なお、マンガン濃度のデータは国立環境研究所の大槻晃先生 (現東京水産大学)、河合崇欣先生、野尻幸宏先生から頂いた。

まず、浮遊細菌の全菌数の鉛直分布を見ると (Fig. 1)、熱水の影響のない場合、すなわちマンガン濃度が 1-2 nM 以下の試料では (○)、深くなるにつれて、浮遊性のバクテリア数は実線のように減少していくと考えられる。この図では、海底熱水活動の影響の広がりを見るために、縦軸には水深ではなく‘海底からの高さ’をとっている。もし、ふつうの表現法に従い、縦軸に水深をとった場合の $\log [\text{細菌数}]$ vs. $\log [\text{水深}]$ の直線関係は次の式で表わさ

Fig. 2. Estimation of total and sulfur-oxidizing bacterioplankton abundance in the hydrothermal plumes of the North Fiji Basin bottom waters.

れる (表層から水深約 2600 m まで):

$$\log [\text{細菌数 cells/ml}] = 5.62 - 0.62 \log [\text{水深 m}]$$

$$(r = 0.76, n = 72)$$

この式は、表層から水深約 2000 m までについて既に報告された式 (Naganuma *et al.*, 1990a) と比較して、y 切片 (表面水での細菌数) は小さいが、傾き (水深増に対する細菌数の減少度) はほぼ同じである。

話を元に戻す。浮遊細菌の全菌数の鉛直分布 (Fig. 1) で、マンガン濃度が 2 nM を越える試料では (●; 熱水プルーム), 実線で予想されるよりも多くの浮遊細菌の存在することが示された。これは熱水活動が浮遊細菌数に影響したものと考えられた (Naganuma *et al.*, 1989; Naganuma and Seki, 1994)。

そこで、熱水プルームと判断された試料について、熱水活動の影響の指標であるマンガン濃度を横軸に、いろいろな方法で数えた浮遊細菌の数を縦軸にとって、それらの相関関係を検討してみた (Fig. 2)。浮遊細菌数としては、全菌数 (○), チオ硫酸寒天培地に生えた細菌コロニー数 (CFU; ●), そして硫化水素培地 (液体培地) で推定された生菌数 (MPN; ▲) を数えた。結果を見ると、チオ硫酸寒天培地に生えたバクテリアコロニー数が、マンガン濃度と良い相関関係を示していた。したがって、イオウ細菌の中でも、チオ硫酸酸化細菌の数が、熱水活動の微生物学的インディケーターになると考えられた (Naganuma *et al.*, 1991; Naganuma and Seki, 1994)。そして、チオ硫

Fig. 3. Growth rates of the bacterial isolates from the hydrothermal plumes of the North Fiji Basin bottom waters, with reference to the addition of thiosulfate.

酸寒天培地に生えた細菌コロニーからイオウ酸化細菌を純粋分離し、それぞれの増殖に対するチオ硫酸の影響を調べた (Fig. 3; Naganuma and Seki, 1994)。このときの培地には、ろ過滅菌した自然海水にチオ硫酸を加えたもの (終濃度 40 mM) と加えないものを用いた。チオ硫酸添加により増殖の速くなる菌がいたことが分かる。さらに、純粋分離したイオウ酸化細菌の一種は、有機物の入った培養液 (ZoBell 2216 marine broth) でよく増殖し、それにチオ硫酸を加えるともっと増殖するようになる。さらに、チオ硫酸だけでもゆっくりながら増殖する。このような増殖特性はイオウ酸化細菌の多くに特徴的で、どの細菌でも見られるわけではない。例えば大腸菌では、チオ硫酸添加により増殖が阻害され、チオ硫酸だけでは増殖できない。

ところで、増殖速度については、純粋分離した菌だけでなく、採水したサンプルを用いて船上でも測定した。この測定は採水直後に現場水温にて簡易ケモスタットを用いた疑似現場法で行った。すなわち、培養液として同海域の深海水をろ過滅菌して用いた場合と、それにチオ硫酸を終濃度 40 mM になるよう加えた場合で増殖速度測定を行った (Naganuma *et al.*, 1989; Naganuma and Seki, 1994)。一般に、微生物のバイオマスと増殖速度がわかれば、そこから微生物による生産速度が求まる。微生物のバイオマスは、微生物のサイズと適当な変換係数を用いて、大体的見当を付けることができる。本稿では細菌細胞のサイズ約 $0.1\mu\text{m}^3$ (顕微鏡観察による)、比重

Fig. 4. Planktonic bacterial production in the hydrothermal plumes of the North Fiji Basin bottom waters (● and ○), compared with those in non-plume waters (▲, △ and ■).

1.1, 炭素含量 22%(湿重当り)を仮定した (Bratbak and Dundas, 1984; Simon and Azam, 1989; Naganuma and Seki, 1993). また, 用いた変換係数が分かっているならば, 他者のデータでも再計算し, 比較することができる. このようにして北フィジー海盆の熱水プルームのサンプルについて, 浮遊細菌の群集全体としての生産速度を求め, それを既に報告されている同様な水深の細菌生産速度と比べてみた (Fig. 4). その結果, 熱水の影響を受けると, その深度の浮遊細菌群集の生産速度が 1 桁から 2 桁高くなることがわかった. ただし, 私達の測定は大気圧下で行われ, 現場の水圧 (約 200-400 気圧) を考慮していない. しかし, 例えば, 水深約 2600 m の熱水域から分離されたイオウ酸化細菌の一種は, 水圧が増すに連れ化学合成活性が低下し, 生息深度圧 (約 260 気圧) の活性は大気圧下の活性の 75% であった (Ruby and Jannasch, 1982). したがって, 本研究の程度の水圧では微生物生産の桁が変わるほどの影響はないと考えられる. 熱水活動がイオウ酸化細菌の活発な増殖と微生物生産を促し, それが熱水食物連鎖の起点の一つになっている様子が想像できる.

ところで, 熱水食物連鎖では, 微生物生産が 1 桁から 2 桁高いという量の問題だけでなく, 微生物が食べられ易い形になる, つまり, 食べ物としての質・価値が高くなっていると考えられる. 具体的には, 増殖するにつれ

て浮遊細菌が集塊をつくり, その集塊がだんだん大型化することが食物としての付加価値になる. これは, 例えば, オニギリを考えると分かりやすい. 御飯粒がバラけているよりは, オニギリにした方が食べ物としての価値が高いようなものである. また, 粒子の沈降速度に関するストークスの法則 (Stokes' theorem) によると, 細菌や細菌集塊くらいのサイズでは, 大きな粒子ほど速く沈むことが知られている. したがって, 浮遊細菌集塊の大型化により, 浮遊細菌生産の海底生物群集への輸送が高速化されると考えられる. また, 熱水生物群集の中には懸濁粒子の濾過食者 (filter-feeder) もいるが (例えばシンカイヒバリガイやその近縁種; Page *et al.*, 1991), 細菌集塊の大型化は filter-feeding の高効率化につながるの, この点でも浮遊細菌の集塊形成が深海熱水食物連鎖において重要なプロセスであることが考察できる.

このような集塊は, 特に深海では, 決して頻繁に見られるわけではない. しかし, 北フィジー海盆の深海サンプルでは細菌集塊がよく観察され, せいぜい 1-2 μm 大の細菌細胞が形成する 50 μm 大の集塊もしばしば観察された (例えば Naganuma *et al.*, 1989). また, 同深海サンプルから分離されたイオウ酸化細菌 (*Thiobacterium* sp.) の集塊を電子顕微鏡で観察したところ, 納豆が糸を引くように, 細胞同士が粘着性の物質で連絡していた (Seki and Naganuma, 1989). このような細菌集塊は, さぞおいしい 'オニギリ' だっただろう. このように, 浮遊細菌は熱水食物連鎖において, その大きな微生物生産だけでなく, 集塊化というプロセスを通して, 熱水食物連鎖における起点として重要な役割を果たしていると考えられる.

3. 北フィジー海盆の噴出熱水由来の微生物

北フィジー海盆における浮遊細菌の全菌数の鉛直分布 (Fig. 1) で, 深度に比べて浮遊細菌が顕著に多かったのは丸く囲ったサンプルだったが, このサンプルを採取したのはまさに熱水噴出孔の直近だった. そこでは, 「ホワイトレディー」と呼ばれるチムニー (煙突状構造) から 285-296 $^{\circ}\text{C}$ あるいはそれ以上の熱水が噴出していた (Desbruyeres *et al.*, 1994; Ishibashi *et al.*, 1994). 潜水調査船「しんかい 6500」でこの熱水を採取し, ここからイオウ細菌の一種を純粋分離して, いろいろな温度・圧力での培養を試みた (Seki, 1990). 増殖速度を指標とし

Fig. 5. Relationship of the incubation temperature and optimum pressure for the growth of a sulfur-oxidizing bacterium from the hydrothermal fluid of a North Fiji Basin vent.

Fig. 6. Schematic diagram of the general limits and ranges of temperature and pressure for the growth of marine microorganisms (modified from Yayanos, 1986).

た場合、培養温度を高くすると最適圧力も高くなり、培養温度と最適圧力との間には何らかの関係があるように思えた。そこで、培養温度-最適圧力に関してたった4つの結果しか得ていなかったが、恐る恐る直線回帰を行ったところ、非常に良い直線関係が認められた (Fig. 5)。この直線がどこまで伸びていくかはまだ調査中だが、このイ

オウ細菌が高温・高圧でよく増殖することは間違いない。もともとの生息環境を考えれば、こういう細菌が採れても不思議はないのだが、一般に考えられているスキームによると (例えば Yayanos, 1986; Fig. 6), 深海微生物では低温・高圧への適応のカップリングがある。しかし、高温・高圧に適応した細菌はまだ分離・研究が進んでおらず、研究の空白域になっている。この空白域を埋めるのは恐らく、深海熱水噴出に関連した細菌だろうが、その意味でも、Fig. 5 の直線がどこまで伸びるかは興味深いと思われる。

4. 熱水および冷湧水に関連した生物由来の微生物

ここまでは熱水活動の影響を受けた海水 (熱水プルーム) や熱水そのものに由来する細菌 (特に浮遊細菌) の話だったが、これからは熱水生物に関連する細菌を話題にする。熱水生物には、ハオリムシ類 (チューブワーム) やシロウリガイ類など、体内にイオウ酸化細菌などを共生させ、それに栄養源の 100 % あるいは一部を依存するものがある。では、この共生微生物は、宿主動物の親から子へ受継がれるのか。それとも発生のある段階で周囲の海水から取込まれる (或いは侵入する) のか、そうだとしたら共生関係を結べる種類は決まっているのか。こういう課題も視野に入れながら、チューブワームの体内から微生物を純粋分離しようと試みた。ちなみに、チューブワーム体内の微生物を物理的に分離し、その酵素活性を直接測定した例はあるが (つまり継代培養していない; Hentschel and Felbeck, 1993), チューブワームを含む熱水生物から体内共生微生物を純粋分離し長期間培養した例はまだない。

沖縄の西、沖縄トラフの海底にはリフト地形があり、これに沿って数カ所で熱水噴出が確認されている (Sakai *et al.*, 1990 など)。例えば、沖縄トラフの伊是名海穴という海底の窪地でブラックスモーカーという熱水噴出孔が、日本近海としては初めて発見されている。この伊是名海穴の北に伊平屋海凹というやはり海底の窪地がある。ここでは、水深約 1400 m の海底に小割れ目群が縦横に走り、そこから熱水が立ち上り、チューブワームの目立つ生物群集が形成されている。沖縄トラフのチューブワームは「ヤキノバ状」 (特にカタヤキノバ状)、つまり棲管は

屈曲が多く、径も 1 cm 以下と細いなどの点が特徴的である。潜水調査船「しんかい 2000」でこの‘ヤキソバ状’チューブワームを採集し、その血液から微生物を純粋分離した (Naganuma *et al.*, 1990b)。結果を示す前に、チューブワームの体制と栄養摂取特性を簡単に説明する。チューブワーム (ハオリムシ類) は、口も肛門もない動物で、体の大半はトロフォソームという一種の袋のような構造に占められている。この中には血液と微生物が詰まっている。チューブワームは口がないので何も食べないがその代り、トロフォソーム内に共生するイオウ酸化細菌から栄養を得ている。

このトロフォソームから血液 (と微生物) を採取し、それをいろいろな栄養条件の寒天培地にまいて、細菌コロニーを作らせた。寒天培地には、チオ硫酸 (40 mM)、硫化ナトリウム (40 mM)、そして、有機物としてペプトン (0.5% w/v) を別々に、あるいは組み合わせて加えたものを用いた。その結果、ペプトンだけ、あるいは、ペプトン+チオ硫酸、ペプトン+硫化ナトリウムという栄養条件で多くのコロニーが作られた (Table 1)。種々の色や形のコロニーが観察されたが、ここから代表的なものを 10 種類ほど選んで純粋分離し、それらの性質を調べたのが Table 2 である。詳細な説明は省くが、グラム染色やカタラーゼ活性、いろいろな有機物を栄養源として利用できるかどうか (ただし培地塩分は 0.8-0.9 % NaCl) などを調べたところ、純粋分離した 10 種類はいずれも異なるプロファイルを示し、また、ごく大雑把には *Micrococcus* (株 2), *Pseudomonas-Alteromonas* (株 4), *Acinetobacter-Moraxella* (株 5), *Alcaligenes* (株 6・9・13), *Arthobacter* (株 7), *Flavobacterium* (株 8・12・14) の 6 グループに大まかに分類できた。このうち、株 2・7 は海洋細菌では少数派のグラム陽性だった。もちろん、典型的なイオウ酸化細菌ではない。したがって結論としては、チューブワームの血液には少なくとも 10 種類の異なる細菌が生息し、その全てがイオウ酸化細菌であるとは限らない、ということになった。

しかし、この結論には頭を悩ませた。なぜなら、チューブワームの共生細菌に関する従来の一般的認識、すなわち、共生細菌は 1 種類で、それはイオウ酸化細菌であるという認識と大きく離れていたからである。これは、材料に使った沖縄タイプのチューブワームがヤキソバ状で細く屈曲していたので、純粋に血液をとったつもりでも

他の部分から種々の微生物が混入したためだ、と考えられた。そこで、もっと扱いやすいチューブワームを求めて、相模湾の初島沖の海底 (水深約 1200 m) に生息するチューブワームを次のターゲットに選んだ。この深海環境には熱水噴出こそないが、やはり硫化水素やメタンに富んだ水が海底から湧出し、それにとまってシロウリガイ類やチューブワームなどの生物群集が形成されている (Okutani and Egawa, 1985 など)。ここには棲管径 >1cm、長さ 30 から > 60 cm くらいの比較的まっすぐなチューブワームが生息している。この棲管からトロフォソームを含む軟体部を取り出し、その表面をアルコールや滅菌蒸留水で洗って、トロフォソーム内容物だけを注意深く採取した。トロフォソーム内容物には血液の他に砂泥状の微細固形物も見られ、顕微鏡観察したところ、形態的には複数の微生物像が観察された。このトロフォソーム内容物から微生物を分離培養するのに、いろいろな培養方法を試みたが、ほとんど不首尾に終わった。ただ一つ、チオ硫酸 (40 mM) を加えた半液体培地 (0.1% 寒天) では、液の表面からやや下がった特定の層に限って微生物増殖が見られた。これは、表面付近の酸素濃度は高過ぎるが、下層の低酸素・無酸素条件でも増殖できないという、微好気性という性質を示すと考えられた。この後、いろいろな方法を試したが、残念ながら、この微生物の継代は不成功に終わった。

しかし、トロフォソーム内容物から遺伝子物質 (DNA) を抽出し、その一部について調べることができた。狙いをつけたのは、宿主生物にはなく細菌だけに存在する 16S rRNA 遺伝子で、その大部分について分析し、それを既知の細菌の 16S rRNA 遺伝子と比べたところ、面白いことが分かった (Naganuma *et al.*, 1995a)。それは、(1) 少なくとも 2 種類の遺伝子が発見されたこと、(2) それらは互いにきわめて類似しており一つの同じ分類グループ (少なくとも属レベル)、(3) そのグループは *Campylobacter* という属と推定されること、の 3 点である。これもやはり従来の認識 (共生細菌は 1 種類で、それはイオウ酸化細菌である) とは異なるが、私達の結果にはそれなりに納得できる点もある。まず、*Campylobacter* グループには、動物の消化管や口の中に住むものが多い、そして、このグループにはイオウ酸化を行うものがある、さらに、このグループには微好気性のものもある、という点である。これらの状況証拠から、少なくとも、相模湾のチューブ

Table 1. Estimated viable counts of the bacterial isolates from the trophosome content of the vestimentiferan tube worms in the Mid-Okinawa Trough. The unit is the viable counts per ml of trophosome content.

		peptone	thiosulfate	sulfide	peptone + thiosulfate	peptone + sulfide	thiosulfate + sulfide
Bacterial strains	1				<10	20-50	
	2				10-20		
	3				20-50	10-20	
	4	100-200	100-200		>300	100-200	
	5				200-300	100-200	
	6		20-50	<10	20-50		
	7				10-20		
	8	10-20					
	9	100-200					
	10	10-20					
	11					10-20	
	12			<10			<10
	13			<10			
	14		<10				

ワームについては、その血液には *Campylobacter* の仲間が生息すると言えそうである。いずれにせよ、この食物連鎖における栄養供給起点でも、やはりイオウ酸化に関連したバクテリアが重要な役割を果たしていることが予想される。

5. 過去の冷湧水活動に関連した微生物活動 —化石記録からの考察

相模湾初島沖に生息するチューブワームは熱水由来ではなく冷湧水由来の硫化水素に依存している。ところで冷水湧出活動は沈み込み (subduction) という地殻活動にともなうことが多く、かつて沈み込み帯だった海底が隆起して現在陸上になったような場所にチューブワームの化石が産出することがある。そこで、このチューブワームの化石を調べて、そこにイオウ酸化細菌の活動の痕跡

を見つけようと試みた。

三浦半島の葉山層群 (1500 万年前) から、多数のキヌタレガイ類化石とともに、チューブワーム化石が発見された。このチューブワーム化石は、棲管が乳白色のシリカ質で覆われた形でよく保存されていた。棲管は直径 1~3 mm 程度のものが多く、長さは数 cm ~10 cm で、群生した状態で発見された。この棲管の横断面を電子プローブマイクロ 蛍光 X 線分析 (EPMA) したところ、棲管部および棲管内部 (トロフォソームのあった部位) に、イオウ (S) の局在が認められた (長沼 他, 1995; Naganuma et al., 1995b)。これは、チューブワームの生息環境・栄養動態がイオウの存在と関連し、イオウの酸化還元に関する代謝が行われていたことを示唆する。また、棲管上には亜鉛 (Zn) が環状に局在し、一方、トロフォソーム部には鉄 (Fe) が特徴的に局在していた。これは、棲管部では硫化亜鉛による鉱物化 (閃亜鉛鉱化 sphaleritization)

Table 2. Characterization of the bacterial isolates from the trophosome content of the vestimentiferan tube worms in the Mid-Okinawa Trough.

ISOLATED STRAINS →	2	4	5	6	7	8	9	1 2	1 3	1 4
Gram-staining	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
spore formation	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
O/F test	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
catalase	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
oxidase	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
cell morphology	sphere	rod	rod	rod	short rod	rod	rod	rod	rod	rod
arabinose utilization		+								
citrate utilization		+	+		+		+		+	
fructose utilization			+		+	+	+	+		
galactose utilization					+		+	+		
glucose utilization			+		+		+	+		
lactose utilization								+		
malonate utilization		+							+	
maltose utilization		+	+	+	+		+			
mannit utilization			+				+			
sucrose utilization					+					
xylose utilization			+				+	+		
alginate hydrolase		+	+		+	+				
β -galactosidase					+					
lysine decarboxylase		+			+	+			+	
ornithine decarboxylase		+	+		+	+			+	
urease		+								
gelatin liquefaction		+			+					
nitrate reduction		+						+	+	

が、トロフォソーム部では硫化鉄による鉱物化(黄鉄鉱化 pyritization) が、別個に進んだことを示している。棲管部とトロフォソーム部で異なった鉱物化が起きた理由として、棲管上の表在性微生物とトロフォソーム内の共生微生物が異なったイオウ代謝を行ったことが考えられる。

初島沖など相模湾の冷湧水性チューブワームとその生息域は、葉山層群の化石チューブワームとその古生態の現世アナログである。他地域での現生・化石チューブワーム群集の知見と合わせて、広範な比較検討が望まれる。ちなみに、イオウ酸化細菌による黄鉄鉱形成はきわめて原始的なエネルギー代謝であり、生命の起源との関連も指摘されている(Wachtershauser, 1990 など)。

6. ‘熱水・冷湧水’生物群集はそれほど特異ではないという認識

熱水域や冷湧水域のチューブワームやイオウ酸化細菌を調べるにつれ、いわゆる‘熱水性’生物群集の形成には硫化水素の供給が重要な要因であって、‘熱水’から連想される高温環境はむしろ要求されることが分かってきた。したがって、硫化水素の供給される環境であれば、‘熱水食物連鎖’と同様の食物連鎖があると想像できる。これを裏付ける例の一つは、深海底の鯨遺骸に形成された生物群集である。これはまず、1987年にカリフォルニア沖のサンタカタリナ海盆の海底で発見され(水深 1240 m;

Smith, 1992 など), 次いで 1992 年に伊豆—小笠原海溝沿いの鳥島海山の山頂付近, 水深約 4000 m の海底で発見された。鳥島海山の鯨遺骸はニタリクジラの成鯨 (体長 10 m 以上, 推定体重 10 トン以上) で, ほとんど骨だけになった遺骸に関連してシンカイコシオリエビやイガイ類, ゴカイ類などの生物群集が形成されていた。鯨の死体という巨大な有機物が腐敗・分解する過程で, 硫化水素やメタンが生じ, これに依存した‘疑似熱水性’生物群集が形成されたと思われる。この鯨遺骸に関連して柱状採泥を行ない, 硫化物濃度, イオウ代謝関連酵素活性, 有機培地・無機培地上の生菌数などを測定した。また, 全脂肪酸量・脂肪酸組成も分析し, 堆積物中の微生物活性の指標とした。この結果, 鯨骨に関連した堆積物中には硫化物濃度勾配があり, これが堆積物中の微生物の分布・種組成・活性などに影響していることがわかった。また, メタン酸化細菌や硫酸還元細菌に特徴的な脂肪酸が検出されたが, これは鯨遺骸の分解に関連したメタン・イオウ代謝を示唆する (Naganuma *et al.*, 1995c)。

7. おわりに

深海熱水噴出孔とそこに形成された生物群集は, 私達が抱いていた深海生態観を覆えしたばかりか, 生物生存の可能性に関する私達のイマジネーションを刺激した。例えば, 生命の起源と熱水噴出活動との関係, 生命の上限温度, 硫化水素生態系の普遍性等々, 科学全般にとって重要な問題が次々と提示されている。その中で興味深いものの一つは, 宇宙における生命との関連である。SF の名作『2001 年宇宙の旅』の続編とも言うべき『2010 年宇宙の旅』や『2061 年宇宙の旅』で著者クラークは, 木星の衛星エウロパに海底熱水生態系を想定した。確かに, 隣の衛星イオでは, 木星の巨大な引力により衛星内部の攪乱に起因する火山活動が観察されているが, これがエウロパには起こらないと考える理由はない。エウロパの表面は氷に覆われているが, 活発な地殻活動により氷表面下に液体の水層が存在し, そこに熱水活動があったとしても, 現代の私達はそれほど驚かないだろう。深海熱水活動とそれにもなう生物群集が初めて発見されたのが 1977 年 2-3 月, 地球以外の火山活動が木星の衛星イオで初めて発見されたのが 1979 年 3 月だが, クラークのようにこの科学的発見の共時性を過度に重要視しな

いにしても, 私達は‘現代’というきわめて興味尽きない時代を生きていることは確かである。深海熱水生物群集というせつかくのエキサイティングな発見を海洋研究の一分野 (たとえ学際的であっても) に押し込めてしまうか, あるいは新たな自然認識への入り口とするか, 熱水研究に少しでも携わった者として大きな責任を感じている。

謝 辞

筑波大学の関文威先生には受賞対象研究の大部分を指導して頂いた。熱水調査に欠くことのできない潜水調査船や無人探査機および支援母船の運航では, 海洋科学技術センターおよび関係者の方々に大変お世話になった。また, 東京工業大学名誉教授の堀越弘毅先生をはじめ, お名前を挙げられず心苦しいが, とても沢山の先生・先輩・同僚の皆様にも大変なお世話になっている。あわせて心より深く感謝する。

References

- Auzende, J.-M. and T. Urabe (eds.) (1994): The STARMER French-Japanese Joint Project, 1987-1992. Mar. Geol., **116** (Special Issue: North Fiji Basin), 1-253.
- Auzende, J.-M., E. Honza, X. Boespflug, S. Deo, J.-P. Eissen, J. Hashimoto, P. Huchon, J. Ishibashi, Y. Iwabuchi, P. Jarvis, M. Joshima, K. Kishimoto, Y. Kuwahara, Y. Lafoy, T. Matsumoto, J.-P. Maze, K. Mitsuzawa, H. Monma, T. Naganuma, Y. Nojiri, S. Ohta, K. Ohtsuka, Y. Okuda, H. Ondreas, A. Otsuki, E. Ruellan, M. Sibuet, M. Tanahashi, T. Tanaka and T. Urabe (1990): Active spreading and hydrothermalism in North Fiji Basin (SW Pacific). Results of Japanese French cruise Kaiyo 87. Mar. Geophys. Res., **12**, 269-283.
- Bratbak, G. and I. Dundas (1984): Bacterial dry matter content and biomass estimations. Appl. Environ. Microbiol., **48**, 755-757.
- Carlucci, A. F. and P. M. Williams (1978): Simulated in situ growth rates of pelagic marine bacteria. Naturwissenschaften, **65**, 541-542.
- Desbruyeres, D., A.-M. Alayse-Danet, S. Ohta and the Scientific Parties of BIOLAU and STARMER Cruises (1994): Deep-sea hydrothermal communities in South-western Pacific back-arc basins (the North Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food web. Mar. Geol., **116**, 227-242.

- Hentschel, U. and H. Felbeck (1993): Nitrate respiration in the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. *Nature*, **366**, 338-340.
- Ishibashi, J., D. Grimaud, Y. Nojiri, J.-M. Auzende and T. Urabe (1994): Fluctuation of chemical compositions of the phase-separated hydrothermal fluid from the North Fiji Basin Ridge. *Mar. Geol.*, **116**, 215-226.
- Jannasch, H. W. and M. J. Mottl (1985): Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science*, **229**, 717-725.
- Naganuma, T. and H. Seki (1993): Abundance and productivity of bacterioplankton in a eutrophication gradient of Shimoda Bay. *J. Oceanogr.*, **49**, 657-665.
- Naganuma, T. and H. Seki (1994): Microbial populations of hydrothermal fluid and plumes in the North Fiji Basin with reference to chemosynthesis. *Mar. Geol.*, **116**, 243-253.
- Naganuma, T., A. Otsuki and H. Seki (1989): Abundance and growth rate of bacterioplankton community in hydrothermal plumes of the North Fiji Basin. *Deep-Sea Res.*, **36**, 1379-1390.
- Naganuma, T., E. Ikemoto, S. Sukizaki, Y. Tsuji and H. Hotta (1990a): Vertical distribution of bacterial abundance in the northwest Pacific Ocean. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 107-110.
- Naganuma, T., E. Ikemoto, S. Sukizaki, Y. Tsuji and H. Hotta (1990b): Sulfur bacteria originating from the water and organisms in a hydrothermally active area of the Mid-Okinawa Trough. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 111-117.
- Naganuma, T., H. Seki and H. Hotta (1991): Abundance and growth of bacterioplankton inside and outside the hydrothermal plumes of the North Fiji Basin. *La mer*, **29**, 18-22.
- 長沼 毅・服部陸男・蟹江康光 (1995): 三浦半島の中新統葉山層群産チューブワーム化石. 横須賀市文化財調査報告書, **29**, 77-87.
- Naganuma, T., C. Kato and K. Horikoshi (1995a): 16S rRNA sequences suggesting gut bacteria from a gutless tubeworm. 7th International Symposium on Microbial Ecology, August 27-September 1, 1995, Santos, Brazil (Abstract).
- Naganuma, T., Y. Okayama, M. Hattori and Y. Kanie (1995b): Fossils of cold-seep tubeworms from Miocene carbonates of the Hayama group, central Miura Peninsula, Japan. *Island Arc*, in press.
- Naganuma, T., H. Wada and K. Fujioka (1995c): Biological community and sediment fatty acids associated with a deep-sea whale skeleton at the Torishima Seamount. - *J. Oceanogr.*, in press.
- Nojiri, Y., J. Ishibashi, T. Kawai, A. Otsuki and H. Sakai (1989): Hydrothermal plumes along the North Fiji Basin spreading axis. *Nature*, **342**, 667-670.
- Okutani, T. and K. Egawa (1985): The first underwater observation on living habit and thanatocoenoses of *Calypotgena soyoe* in bathyal depth of Sagami Bay. *Venus*, **44**, 285-289.
- Page, H. M., A. Fiala-Medioni, C. R. Fisher and J. J. Childress (1991): Experimental evidence for filter-feeding by the hydrothermal vent mussel, *Bathymodiolus thermophilus*. *Deep-Sea Res.*, **38**, 1455-1461.
- Poremba, K. (1994): Dynamics of microbial abundance and activity in deep-sea sediment of the Northeast Atlantic. *Microbiology Europe*, **2**(3), 22-25.
- Ruby, E. G. and H. W. Jannasch (1982): Physiological characteristics of *Thiomicrospira* sp. strain L-12 isolated from deep-sea hydrothermal vents. *J. Bacteriol.*, **149**, 161-165.
- Sakai, H., T. Gamo, E.-M. Kim, M. Tsutsumi, T. Tanaka, J. Ishibashi, H. Wakita, M. Yamano and T. Oomori (1990): Venting of carbon dioxide-rich fluid and hydrate formation in Mid-Okinawa Trough backarc basin. *Science*, **248**, 1093-1096.
- Seki, H. (1990): Bacterioplankton contribution to the hydrothermal vent ecosystem of the rift system of the North Fiji Basin. p. 65-83. In: *Proceedings of the Sun Yat-sen Conference on Marine Science and Technology*. College of Marine Science, National Sun Yat-sen University, Taiwan ROC.
- Seki, H. and T. Naganuma (1989): Growth characteristics of *Thiobacterium* sp. from the plume of hydrothermal vents of the North Fiji Basin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **54**, 199-202.
- Simon, M. and F. Azam (1989): Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **51**, 201-213.
- Smith, C. R. (1992): Whale falls. *Oceanus*, **35**(3), 75-78.
- Suess, E. (1980): Particulate organic carbon flux in the oceans: surface productivity and oxygen utilization. *Nature*, **288**, 260.
- Wächtershäuser, G. (1990): Evolution of the first metabolic cycles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87**, 200-204.
- Yayanos, A. A. (1986): Evolution and ecological implications of the properties of deep-sea barophilic bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 9542-9546.