深部地下生物圏 － 地下資源から地下生物資源への視点^{*}

長 沼 毅¹

Deep Subsurface Biosphere: a New Look of Geo-Biological Resources

by Takeshi NAGANUMA^a

a. Associate Professor, Dr., Department of Environmental Dynamics and Management, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 1-4-4, Kagamiyama, Higashi-hiroshima-shi, Hiroshima, 739-8528, Japan (Corresponding author : E-mail takn@hiroshima-u.ac.jp)

The Earth is the miraculous body, where its planetary conditions fit the conditions for life and the Sun's mercy gives rise to the prosperity of life. The eat-eaten connection of life is known as food chain, and almost all of the food chains on Earth start from photosynthesis, and photosynthesis depends in turn on the radiation from the Sun. In this sense, most of the Earth's organisms are Sun-eaters ultimately. However, recent studies proposed the significance of the lives independent of photosynthesis such as the ones in deep-sea and deep subsurface. Findings of the life in the dark facilitate the recognition of Earth-eaters, and the idea that deep subsurface of the Earth (and possibly other planetary bodies) serves as the cradle and nursery for life.

The idea of deep subsurface life is not necessarily new, however, it is since 1980's that the idea has been scientifically hypothesized and tested. By now, the existence of deep subsurface biosphere is scientifically recognized, and current interests are placed on: the abundance (biomass), diversity, biological limit (potentials), involvement in biogeochemical cyclings, and association with the origin(s) of life. Even astrobiological curiosity relates the ubiquity of "life in the dark" in deep subsurface to the presumed presence of extraterrestrial life. This communication provides the geo-biological background of the deep subsurface biosphere and reviews some important topics from recent studies.

KEY WORDS : Microorganism, Biomass, Diversity, Chemosynthesis, Autotrophy

1. は じ め に

地球は太陽の恩恵を受けて生命が宿った奇跡の星であると言われる。地球上の食物連鎖(食う-食われるの関係の連鎖)をさかのぼれば植物の光合成に行き当たり、さらに究極的には、われわれは「太陽を食べている」ともいうことになる。しかし、深海や地下深部などの暗黒世界には光合成に依存しない生物のいることが明らかになり、「深部地下生物圏」という新たなハビタット(生息場所)とそこに生息する生物の重要性が認識されつつある。地下では、温度・圧力・岩層・鉱物組成などの環境条件、水分移動や物質移行などの地下水プロセス、そして、過去の地球史的な変動の影響などがモザイク状に影響し合い、個々のモザイクに特徴的で多様な地下生態系が形成されている。これらを包含する地下生物圏は、地球最後にして最大の資源研究フロンティアである。

地下深部にも微生物が住んでいるという考えは古くからあるが、その科学的検証が行なわれるようになったのは1980年代以降である^{1,2)}。地下生物圏の存在は今や科学的事実として受け容れられ、現在の関心は地下微生物の存在量と多様性、極限微生物としての可能性や限界、地球環境への寄与、生命の起源、そして、宇

宙における地下生物圏の普遍性に向けられている。これに加えて、新規生物資源の探索も新たな研究テーマとして論じられるようになってきた。本稿では鉱物-生物相互作用の場^{3,4)}としての地下生物圏の物理・化学・地質学的背景を説明し、最近の研究から得られた重要な知見を概観する。これにより、地下資源=鉱物資源という視点に加え、地下資源=生物資源という視点もあり得ることを強調したい。

なお、地下生物圏の範囲について、陸上では地下8m以深、海底では海底下10cm以深とした例があるが⁵⁾、本稿でいう“深部地下生物圏”とは概ね100m以深を念頭に置いている。また、“微生物”とはここでは原核生物^{注1)}を指し、原核生物とはバクテリア(細菌)とアーキア(古細菌、始原菌)の総称である。両者は単細胞で外見上もよく似ているが、進化系統や生化学特性などが大きく異なっている。

注1 原核生物(prokaryotes)は細胞に核のない生物で、ほとんどがミクロン・サイズの微生物。バクテリア(細菌)とアーキア(古細菌、始原菌)に大別される。バクテリア(bacteria)は生息範囲が広く、人間生活にも密接に関わっている。たとえば、大腸菌や枯草菌(納豆菌)、乳酸菌などがある。また、ラン藻類(シアノバクテリア)や光合成細菌のように光合成を行うものや、硫酸化細菌のように化学合成を行うものもある。アーキア(archaea)はバクテリアとともに原核生物であるが、生化学機構や細胞膜組成などはバクテリアと異なる。アーキアにはメタン生成菌や超好熱菌、高度好塩菌など極限環境に生息するものが多く、原始地球生命との近縁性が示唆されている。現代生物学によると地球生物は3グループ(バクテリア、アーキア、真核生物)に大別される。真核生物(eukaryotes)は細胞内に核がある生物で、核内にゲノムDNAがある。核の他にミトコンドリアや葉緑体(光合成生物の場合)などがある。動物、植物、菌類、藻類、原生動物などが真核生物に含まれる。

^{*} 2003年9月17日受付 12月1日受理
1. 理博 広島大学大学院助教授 生物圏科学研究科 環境循環系制御学専攻
[著者連絡先] FAX 0824-22-7059
E-mail : takn@hiroshima-u.ac.jp
キーワード : 微生物, バイオマス, 多様性, 化学合成, 独立栄養

2. 深部地下生物圏のなりたち

2・1 生息空間としての間隙

地下生物圏の生息空間は泥（堆積物）や岩石中の間隙であり、岩石の鉱物結晶中に生き物がいるわけではない。したがって、地下生物圏の生息条件として間隙率（porosity）が重要となる。換言すると、間隙率は地下生物圏の束縛条件の一つである。若い堆積岩や玄武岩では間隙率が20%以上にもなるが、時間が経過すると圧密や亀裂充填などにより間隙率が低下する。また、結晶質岩や変成岩では間隙率が低い。地殻全体としては平均3%程度と見積もられている。しかし、いくら間隙率が高くても、間隙のほとんどがサブミクロン（1 μ m以下）では“生物圏”にならない。

地下生物圏に生息するのはほとんどが単細胞性の微生物であるが、その細胞は小さくてもミクロン（ μ m）単位であり、0.1～0.2 μ mがほぼ最小限界だろうと考えられている。確かに0.1～0.2 μ mのフィルターを通過するような極微小菌（ナノバクテリア、ナノアーキア）の存在も報告されている^{6,7)}。その多くは寄生性あるいは病原性で、環境中で自立生活するものではない。

地質学者フォークは堆積岩からナノバクテリアを報告しているが、その多くは電子顕微鏡観察によるものであり、微生物学的な証拠は示されていない⁸⁾。また、最近“ナノバクテリアは有機物の破片である”という意見もあり⁹⁾、フォークのナノバクテリアは十分に受け容れられているとは言い難い。しかし、微生物学に詳細な検討を加えた調査でも表層海水や深部地下水にナノバクテリアが見出されており¹⁰⁻¹³⁾、環境中で自立生活するナノバクテリアは確かに存在すると考えられる。

ナノバクテリアの存否に関わらず、地下生物圏では間隙率と同時に、間隙のサイズ分布も重要である。間隙が十分に大きくても、孤立した間隙では微生物が移動・到達しないので、やはり生物圏にならない。つまり、地下生物圏の存立は、間隙率、間隙サイズ分布、そして連続性（connectivity）という空間要因に大きく依存するといえる。

間隙サイズ分布と連続性は測定が難しい。そこで、実測しやすい透水係数（permeability coefficient）が、地下生物圏の生息空間の物理条件として用いられることが多い。実際、地下生物圏を微生物が移動する場合、能動的な移動（走性：運動能力のある生物が環境刺激に向かう、あるいはそれから逃げるように移動すること）と受動的な移動（水分移動に便乗）があり、地下水移動に関する透水係数は微生物生態系のなりたちを考える上で重要である。透水係数はまた、熱水噴出孔や深部地下での熱水循環に影響する要因でもある。一般にレイリー数（静止流体における熱対流を特徴づける無次元数）が臨界値以上で対流、すなわち熱水循環が起こるとされている。レイリー数は温度差と空間サイズに比例するので、間隙サイズが大きいほど透水係数が大きくなり熱水循環も起こりやすくなる。

2・2 温度と圧力の上限

生物の生育上限温度の記録は超好熱性アーキア *Pyrococcus fumarii* の113℃であり¹⁴⁾、筆者はしばしば「今後記録更新されてもせいぜい120℃が上限であろう」と言ってきた。しかし、その予想は最近になって覆され、別の超好熱性アーキア（未命名）が121℃でも生育するという報告がなされた¹⁵⁾。タンパク質やDNAの熱安定性に関する従来の考え方では説明できない。しかし、説明不能な微生物が確かに存在するのである。未知の熱耐性機構があるはずだし、生育上限温度も今後さらに常識を超えるかもしれないが、ここでは控えめに「121℃以上での生育もあり得る」と言っておく。

地温上昇率を20～30℃/kmとすると、約15℃の地表温度から地中温度が120℃に達するのは地下3.5～5km以深になる。大陸地殻は厚さが10km以上あるので、この程度の深度ではまだモホ面に達しない。海底下では、海底面温度が約2～3℃という低温であり、また、海底下浅部では地温上昇率がやや低いので、地温が120℃に達するのは5km以深ということになる。海洋地殻の厚さが5km（たとえば堆積物層0.5km、玄武岩とダイク層1.5km、斑レイ岩層3km）の場所だと、120℃等温線が海洋地殻からモホ面を突き抜けて上部マントルに達する可能性がある（図1）。

圧力もまた地下生物圏の広がりや規定する物理要因である。生物の生育上限圧力はまだ明らかではないが、ある種の微生物は少なくとも2000atm（約200MPa、2000kgf/cm²）でも生育できるようなのである。水圧上昇率は100atm/kmである。地殻の密度を3～4g/cm³（地球全体の平均密度は5.52g/cm³）とすると、地圧上昇率は300～400atm/kmとなるが、実際には、地下浅部はやや低密度（2～3g/cm³）なので、2000atmに達するのは5km以深になり得る。海洋（平均水深3.8km）なら、水深4kmの海底下から4km以深ということになるだろう。

2・3 光がない暗黒の世界

地下生物圏といえども、そこにある栄養物、すなわち有機物の大半は光合成に由来する。かつて地表や浅海で繁茂した植物の遺骸、あるいは、それを食べた動物の遺骸や糞などが堆積し、続成作用を受けたものが埋積性有機物と呼ばれるものである。暗黒の地下生物圏では光合成による有機物の新生産はできないが、過去の光合成産物が地下生物圏を養っていると言うことができる。

埋積性有機物の大部分は“死んだ有機物”とされるクロジェンであり、その総量（10²²g）は、“生きた有機物”の総量（10¹⁸⁻¹⁹g）を凌駕すると言われている¹⁶⁾。クロジェンは難分解性なので栄養源としては良質ではない。しかし、埋積性有機物が分解してできる酢酸が地下微生物に利用されるので、堆積物や堆積岩からなる地下生物圏では酢酸が微生物生産の起点になっているという考え（地下酢酸生物圏仮説）が提唱されている¹⁷⁾。

これに対し、玄武岩や花崗岩などの火成岩からなる地下生物圏では、光合成による新生産もなければ埋積性有機物もないので、「暗黒の光合成」と称される化学合成独立栄養やメタン生成が有機物の供給源であると想定されている（3・2参照）。いずれも究極的には、地下深部での水-岩石相互作用（water-rock interaction）、たとえば二価鉄珪酸塩による水の還元で供給される水素が還元力源とされている。したがって、堆積岩層の“酢酸生物圏”との対比

図1 伝統的生物圏（海洋・陸上）と比較した地下生物圏の広がり（日本放送出版協会『NHK スペシャル宇宙 第1集』p.213から）

において、玄武岩や花崗岩層は“水素生物圏”であると唱えられている^{2,18)}。ただし、玄武岩層については否定的な意見もある¹⁹⁾。一方、橄欖岩の蛇紋岩化で水素が発生するが、これも重要な還元力源であるに違いない²⁰⁾。

2・4 酸素がない嫌気呼吸の世界

地下生物圏の最大の特徴は分子状酸素 (O_2) が欠乏した無酸素 (嫌気) 状態である。動植物・菌類などの真核生物は O_2 を酸化剤 (末端電子受容体^{注2)} とする酸素呼吸のみを行う。これに対し、本稿で漫然と“微生物”と呼んでいる原核生物は呼吸に用いる酸化剤が多彩で、 O_2 に加えて硝酸 (NO_3^-)、硫酸 (SO_4^{2-})、二酸化炭素 (CO_2) などを用いることができる⁴⁾。

図式的に一般化すると (図2)、浅所の酸化還元境界付近では、硝酸や三価鉄、四価マンガンなどが酸化剤として用いられ、やや深部で硫酸呼吸が行われるようになり、さらに地下深部で炭酸呼吸、つまり、水素を二酸化炭素で酸化するメタン生成が進行する。この地下深部の“メタン生成”は分子状水素 (H_2) を CO_2 で酸化する嫌気呼吸であり、生ゴミ処理などでメタンが発生する“メタン醗酵”とは根本的に異なる。

地下微生物は H_2 と CO_2 からメタンを生成し、他の地下微生物がメタンと硫酸から硫化水素をつくる。そして、さらに他の地下微生物が硫化水素を硝酸で酸化し、このとき CO_2 固定をする (光合成の暗反応に相当する)。これは「暗黒の光合成」と称される化学合成無機独立栄養 (3・2 参照) であり、ここで新たに生産され

図2 地下生物圏における末端電子受容体の多様性と階層性のモデル (日本放送出版協会『NHK スペシャル宇宙 第1集』p.217 から)

注2 末端電子受容体 (terminal electron acceptor) とは、呼吸における電子伝達系 (呼吸鎖) の末端にある電子受容体で、最終電子受容体あるいは electron sink ともいう。酸素呼吸では $H^+ + e^-$ を O_2 が受容して H_2O ができる。無酸素状態では、 NO_3^- や SO_4^{2-} 、 CO_2 などが電子受容体としてはたらき、それぞれ N_2 、 H_2S 、 CH_4 などが生じるので、硝酸呼吸 (硝酸還元、脱窒)、硫酸呼吸 (硫酸還元)、炭酸呼吸 (メタン生成) などと呼ばれる。

た有機物は自分のみならず他の微生物にも食われることになる。ここに地下生物圏における栄養需給の特徴、すなわち、種々の“呼吸反応の連鎖”と“食物連鎖のようなもの” (筆者はこれを“食物連鎖反応”と呼ぶことがある)、そして、“食物連鎖反応”の深度方向の酸化還元勾配に沿った階層構造が現われている。

以上を要約するとこうなるだろう。地下生物圏は分子状酸素のない嫌気世界なので、分子状酸素の代わりに利用可能な多様な酸化剤が使われている。地下生物圏の特徴は酸化剤の多様性であり、また、その多様性が酸化還元勾配において漸変する酸化剤の階層性である。

2・5 光も酸素もない世界の酸化力源

地下生物圏には多彩な酸化剤がある。しかし、その酸化剤が消費し尽くされたら、どうなるのだろうか。換言すると、もし酸化剤が永続的に供給されるなら、その供給源 (酸化力源) は何なのだろう。還元力源は地下深部での水-岩石相互作用による水の熱分解 ($H_2O \rightarrow 2H + O$) だと述べた (2・3 参照)。このとき同時に出る酸素は岩石 (鉱物) 中に取り込まれ、ゆっくりと生物酸化に利用される。しかも、わずかな種類の特殊な微生物によって。

水による二価鉄珪酸塩の酸化 (水-岩石相互作用) でできた三価鉄を酸化剤に使う地下微生物がいる²¹⁾。原始地球の生命誕生時には三価鉄が主要な酸化剤であったという説もある²²⁾。また、熱水溶液中という特殊な条件では、二酸化硫黄の不均化反応により硫化水素と硫酸が生成する可能性 (定性的には $SO_2 + H_2O \rightarrow H_2S + SO_4$) も示唆されているので、この硫酸が酸化力源になり得る。地球の窒素の大部分 ($10^{23}g$) は岩石圏に還元型窒素 ($-NH_2$ 基) として固定されていて、大気窒素 (N_2 , $10^{21}g$) がそれに次ぐ窒素プールである。地下生物圏の窒素はおそらく他の酸化剤の作用により硝酸となるのであろう。

地下生物圏の酸化力源としてもう一つ重要な反応は、地殻中の放射性物質の壊変にともなう水の放射線分解 (radiolysis) である。たとえば、現在の地殻カリウムの約 0.01% は放射性カリウム (^{40}K) であり、その壊変で生じた β 線などにより水が分解して酸素が生じると考えられている²³⁾。 ^{40}K は長寿命 (半減期約 13 億年) だが、約 40 億年前には現在の約 10 倍の量で存在していたはずである。この壊変によりどれだけの酸素が生じたかは不明だが、全体に還元的な地下生物圏にあって貴重な酸化力源であり続けたことは間違いない。

3. 地下生物圏の基礎知識

3・1 地下生物圏の生物量

地下には地表より多くの生物 (特に微生物) が生息しているか? 地下 5km までに含まれる地下水・間隙水量は約 $2 \times 10^{22}g$ (平均間隙率 3% と仮定) で、この 1% 相当の $2 \times 10^{20}g$ が地下微生物の生重量の総計だという概算がある²⁴⁾。生重量の 1/10 が大体の炭素含量だと仮定すると、 $2 \times 10^{19}gC$ が炭素換算した微生物重量 (バイオマス^{注3)} だということになる (表1)。これは、陸上・海洋生物圏の全生物量 $10^{17} \sim 10^{18}gC$ (生重量だと $10^{18} \sim 10^{19}g$, 2・3 参照) を凌駕する。この概算は、地下生物圏の厚さと地下水・間隙水の総量の推定に、さらに微生物バイオマスは水量の 1% 相当という推定を重ねた大まかな見積りで、地下生物圏バイオマスの最大枠に関するものとしてのトップダウン型の推定値といえる。

一方、各生息帯における微生物数を既存データから丹念に積算した、いわばボトムアップ型の推定値もある⁵⁾。それは上記の推

注3 バイオマス (生物量) とは、生物の数量を重さで表したものであり、生態学・生物地球化学的には炭素 (C) 重量で表される場合も多い。これに対し、生物の数量を個体数で表したものを現存量 (abundance) と呼んで区別する。

表 1 地球生物圏の各生息帯における生物量の分布 (炭素換算した値, 10^{15} gC 単位)

	伝統的生物圏		地下生物圏		計
	陸上 (< 8 m)	海洋 (< 10 cm)	陸上地下 (> 8 m)	海底下 (> 10 cm)	
					20,000 ²⁴⁾
原核生物 ⁵⁾	26	2.2	22~215	303	353~546
植物	560	1.8	-	-	562
人間	0.05	-	-	-	0.05
堆積性有機物 (ケロジェン)	-	-	10 ⁷ (生重量とほぼ同じ)		

表 2 生物の主な栄養様式

エネルギー源	炭素源	栄養様式分類	生物
光	二酸化炭素	光合成無機独立栄養 photolithoautotrophy	植物, 藻類, 一部の原核生物
無機物	二酸化炭素	化学合成無機独立栄養 chemolithoautotrophy	一部の原核生物
有機物	有機物	化学合成有機従属栄養 chemoorganoheterotrophy	動物, 菌類, 多くの原核生物

エネルギー源・炭素源は利用できる中でもっとも無機的なものを挙げている。独立栄養生物でも有機物を利用できる。厳密には光合成有機独立栄養など他の様式もあるが、ここでは主なものを挙げた。

定より 1~2 桁小さくなるが、それでも、地下微生物が卓越する可能性がある。この控え目な見積りでも、地球生物圏の全炭素量において、地下生物圏は伝統的生物圏（動植物を含む）に匹敵する。これを窒素やリンで考えると、植物よりも微生物の方が窒素・リンの含有率が高いので、全地球の生体窒素・リンの大部分 (90% 以上か?) は微生物プールに貯蔵されていることになる。

このボトムアップ型の積算では地下 4km までの地下水中の平均微生物数を 1.54×10^5 個/cm³ と仮定している。これは湖沼や沿岸海洋でよく見られる数字であるし、岐阜県東濃地域での深部地下水でも同様な値が確認されている^{25,26)}(図 3)。ここの深部地下水で微生物数は深度とともに急減する傾向はなく、浅部堆積岩から深部花崗岩へと岩相が変わっても大きな減少は見られない。おそらく深度とともに漸減しながら、生育上限温度 (120℃ 程度) に達したところで激減するのだろう。ただし、これは全菌数 (生菌と死菌の合計) に関する考察であり、生菌だけを考慮すると違った深度プロファイルが得られる可能性もある。

3・2 地下生物圏を支える栄養様式

光も酸素もない地下環境で、地底微生物は何を“食べて”いるのだろう。そもそも“食べる”という営為には 2 つの意義がある。それは、「エネルギーの獲得」と「物質 (たとえば炭素) の獲得」である。

植物は食べない。植物は光合成を営むことでエネルギーを獲得し、二酸化炭素 (CO₂) を炭素源として獲得するので、“食べる”必要がないのである。正確にいうと、植物は光合成により、光量子エネルギー (700nm の赤色光で約 172kJ/mol) を電気化学エネルギーに変換し (明反応), さらにブドウ糖 (2872kJ/mol) などの有機物に化学エネルギーとして貯蔵する (暗反応)。クロロフィル (葉緑素) は葉で合成され、葉は根の吸水のおかげで乾燥に耐えられる。根は葉でつくられた糖を栄養源にする。これが自己完結したシステムとしての植物個体であり、このような生き方 (栄養様式) を「独立栄養」(autotrophy) という。

草食動物は植物体を食べ、その一部を燃焼して化学エネルギーを取り出し (これを呼吸, 異化と呼ぶ), 他を自分の体の一部にして貯蔵する (これは成長, 同化という)。肉食動物も同様であり、

図 3 岐阜県東濃地域の地下 840m に生息する微生物

自然界の分解者である微生物や菌類もまた同様である。このような生き方は他者の有機物に依存しているので「従属栄養」(heterotrophy) という。動物たる人間は、他者の生命を“食べる”ことでしか自分の命をつなげないのである。

ここで再度“食べる”ことの意義, すなわち「エネルギーの獲得」と「物質 (特に炭素) の獲得」を検討しよう。一次的なエネルギー源には光エネルギーと化学エネルギー (無機物の酸化あるいは有機物の酸化で遊離する) がある。また、炭素源には無機物 (CO₂) と有機物の場合がある。これらの組合せ (表 2) のうち、植物の栄養様式は光合成無機独立栄養であり、光エネルギーを用いて無機物 (CO₂) から有機物をつくる, すなわち「光で無から有を生じる」といえる。一方、動物の栄養様式は化学合成有機従属栄養であり他者依存型である。そして第三の栄養様式として「化学合成無機独立栄養」がある。

化学合成無機独立栄養とは、還元型無機物の酸化から遊離した化学エネルギーを用いて二酸化炭素を有機物に同化するプロセスであり、筆者はしばしば「暗黒の光合成」と呼んでいる。これは原核生物のみが行い得る栄養様式で、硫化水素や水素、アンモニア、二価鉄などの還元型無機物がそれぞれ硫黄酸化細菌、水素酸化細菌、アンモニア酸化細菌、鉄酸化細菌などによって酸化される。

地下生物圏における栄養様式は、堆積岩層では埋積性有機物を

エネルギー源・炭素源とする従属栄養が主体であり、有機物に乏しい火成岩層では化学合成独立栄養が主体であろうと考えられる。また、それらの栄養様式は別個に存在するのではなく、化学合成独立栄養の微生物が生産した有機物が分泌物や遺骸となって、従属栄養バクテリアの栄養源になる、つまり、微生物の食物連鎖も存在する。

3・3 地下生物圏の生物多様性

原核生物における「種」の概念は、動植物のそれと大きく異なる。微視的な原核生物は目に見える外形の形質（表現型）による分類が困難なので、目に見えない生理・生化学的特性（これも表現型）や分子生物学的特性（遺伝型）などを数値化した「数値分類」が早くから発達した。さらに、共通の遺伝子、特に 16S rDNA と略称される遺伝子の比較解析にもとづく「分子系統分類」が大きく進展している（動植物や藻類・菌類などの真核生物では 18S rDNA が該当する）。

しかし、原核生物の種の概念はまだ発展途上にあり、すべての種分類が明確な定義のもとに完成したわけではない。たとえば、大腸菌 (*Escherichia coli*) の中にも研究用 K12 株や病原性 O157 株などの多様性があり、それから見ればヒト (*Homo sapiens*) とチンパンジー (*Pan troglodytes*) は同一種とみなせる（ゲノム DNA が 98.4% 相同）。現生の動植物の種数は約 2 億種と予測され、そのうち既知種は約 175 万種であるが、大部分は昆虫綱（特にカブトムシ亜目）で占められている。

この動植物的な分類基準を適用すると、原核生物の 1 種は動植物の数十種、数百種にも相当する可能性がある。原核生物はまだ 5000 種程度しか記載されていないが、その含蓄する多様性はかなり広範であるといえよう。実際、原核生物と一括され、しかも、外見的にはほとんど同じバクテリアとアーキアは、象と酵母（どちらも真核生物）よりも遠縁なのである。

地下生物圏からは既に数十種類の新規微生物が報告されている。このうち、微生物学者の常識を覆した発見の一つに「絶対嫌気性バチルス」がある。これは米国の地下約 2700 m から分離された *Bacillus infernus* という菌で、“バチルス *Bacillus* は好気性”という基本的な分類基準の再考を迫るものである²⁷⁾。また、高温・高圧という地下環境に適応した新種の極限微生物が続々と報告されているが、興味深いのは地理的に隔離された地下特殊環境から同じような新種が見つかることである。たとえば、ある油田で発見された新種が何千 km も離れた油田でも見つかる（4・6 参照）。地下微生物の新種 1 種が含蓄する新規性と多様性の意味を考えると、莫大な微生物数を擁する地下生物圏は多様性資源の巨大な宝庫であるといえよう。

4. 地下生物圏の博物誌

4・1 生命の起源の場

1953 年、生命の設計図である遺伝子本体 (DNA, デオキシリボ核酸) の二重らせん構がワトソンとクリックにより解明された。同年、生体触媒（タンパク質）の構成要素であるアミノ酸が放電により合成された。有名なミラーの実験である。還元的ガス混合物（水素、メタン、アンモニア、水蒸気）の中で放電しながら反応ガスを何回も循環したところ、種々のアミノ酸が生成したのである。当時の学界では、原始地球大気は還元的ガスが主成分であると考えられていた。以来、多種多様な低分子の生体分子を非生物的に生成・高分子化する、いわゆる化学進化実験が多数行われてきた。

4・1・1 熱水噴出孔の発見 化学進化は原始海洋でも進んだであろう。原始海洋にはメタン、硫化水素、アンモニア、水素などの還元的物質が豊富に存在し、それらが高温・高圧下で反

応してアミノ酸やヌクレオチドなどの簡単な生体分子がつくられたとも考えられた。これらは鉱物表面で重合・高分子化し、紫外線が遮断された水中環境で細胞化した。では、それらのプロセスが進行した現場はどこだったのか。化学進化の研究がプロセス（過程）からサイト（現場）へ発展するにあたり、1977 年に発見された海底熱水湧出孔（ガラパゴス沖）や 1979 年の高温熱水噴出孔（東太平洋海膨）は、まさにその現場を想起させた。

4・1・2 「地底の海」へ 進化系統樹の根元付近に位置する生物はいずれも 80℃ 以上の高温で生育する超好熱菌（バクテリア、アーキア）であることから、最初の生物は高温環境で誕生したと考えられている。ガラパゴス沖の海底熱水湧出の発見と前後して、米国のウーズはアーキアというもっとも古い系統の生物カテゴリーを提唱した。

大量かつ連続的なエネルギー供給という点において、原始地球における生体分子生成の現場は熱水噴出孔であったと考えるのが最も妥当であろう。赤堀四郎 (1955) は、原始地球の海底火山においてタンパク質はアミノ酸（モノマー）の重合過程を経ずにいきなりポリマーから生成されるというポリグリシン説を提唱した。今ではよく知られている熱水噴出孔を赤堀博士が見たら、どれだけ喜んだらうか。

しかし、海水や海底面だけが海なのではない。海は海底下にも広がっている。むしろ、「地底の海」にこそ生命誕生に必要な条件－温度勾配、化学勾配、鉱物表面など－が定常的に形成・維持される現場として相応しいと思われる。特に、生体低分子の高分子化・組織化には鉱物表面が必要であり、鉱物がふんだんに存在する「地底の海」が、生命の起源研究の新しい舞台になりつつある。そしてもう一つ、地表に比べて地下は、紫外線や宇宙線の照射だけでなく、隕石の衝突による環境攪乱の影響を受けにくい、すなわち地下が“天然のシェルター”であることも忘れてはならない。

4・1・3 「地底の海」の鉱物表面 赤堀四郎のポリグリシン説は、アミノ酸の水中での脱水重合という困難な反応をうまく回避した。アミノアセトニトリルを粘土鉱物（カオリン）とともに加熱することが要点である。つまり、重合は水中で進行するのではなく、粘土鉱物などの表面に種々の物質が集積して進むと考えるのが妥当であり、英国のパナールはこれを「粘土説」(1967) として提唱した。今では、粘土鉱物に限らず、このような生体分子の重合・組織化の場としての鉱物表面の重要性が認識されている。

ある物質表面で生体分子の生成・重合・組織化が次々に進行するような系があれば、それは原始代謝系と呼べる。この原始代謝系の場を提供したのはパイライト（黄鉄鉱 FeS_2 ）表面だったという説がある²⁸⁾。これには、粘土説にはない重要な特徴がある：

- (1) パイライトの生成反応 ($\text{FeS} + \text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS}_2 + \text{H}_2$) は発エルゴン反応である、
- (2) その遊離エネルギー ($\Delta G^0 = -38.4 \text{ kJ/mol}$) は高温・低 pH ほど大きくなる、
- (3) パイライト生成にともない二酸化炭素が固定・有機化される。

化学反応の遊離エネルギー・還元力を用いた二酸化炭素の有機化は、「化学合成独立栄養」（表 2）と同じである。オパーリン (1924) による古典的な「スープ説」では、非生物的に生成した生体分子が集積した原始海洋は有機物のスープであり、最初の生物は従属栄養であった。一方、パイライト仮説は、最初の生物は独立栄養的であったと主張する。パイライト生成で生じる化学エネルギーは高温・低 pH ほど大きくなるが、それはまさに熱水噴出孔の環境であり、熱水噴出孔では実際にパイライトが生成してい

る(図4)。地球生命は熱水噴出孔下のパイライト表面で誕生したという仮説が、オパーリン・モデルよりも現実味を帯びてきたように思われる。

4・2 熱水噴出孔下の地下生物圏

原始熱水噴出孔は嫌氣的であったが、現在は周囲海水に分子状酸素(O_2)がある。現在の熱水噴出孔に嫌氣的なサイトを探すとしたら、それは熱水噴出孔の下(海底下)であろう。逆にいうと、原始地球環境のモダンアナログである地下環境が海底面に顔を出している場所、それが熱水噴出孔であるといえる。

熱水噴出孔下は、海底下で高温岩体と海水が反応し熱水が形成される場所(reaction zone)、熱水が浮力により海底から噴出する場所(discharge zone)、そして、海底の割れ目から低温海水が浸入する場所(recharge zone)の3つのサイトが熱水循環セルという水理構造の特異点になっている(図2)。

熱水形成場の温度・圧力は水の臨界点を超え、海水/熱水の二相分離により濃淡幅広い塩分環境がモザイク状に分布する。このため、熱水噴出孔下には、塩分モザイクに適応した微生物の“巣”があると考えられている。

熱水循環セルには海底面(約2°C)から熱水形成場(>400°C)にいたる温度勾配がある。高温熱水が比較的大きな流路に導かれて勢いよく噴出する場合は、海底下の温度分布は成層構造状になるであろう。しかし、マグマ活動の低下や亀裂の閉塞化により熱水流路が曲折・分散し、比較的低温の熱水あるいは温水として湧出する。また、海底の割れ目から浸入する低温海水の流路もおそらく網目状に入り組んでいる。つまり、熱水噴出孔下の温度分布は塩分同様にモザイク状であり、そこに生育する微生物の分布もやはりモザイク状である²⁹⁾。

4・3 玄武岩

熱水噴出孔の多くは大洋中央海嶺や背弧海盆など海底拡大域にある。海底拡大域で生産された海洋地殻は時間とともに冷却し堆積物の厚さを増しながらプレート収束帯へ移動する。この間、堆積物の下にある玄武岩は風化を受ける。堆積物の重みによる構造変化(物理的風化)、水和やイオン交換などによる化学的風化、そして、玄武岩中の火山ガラスに対する微生物風化がある。

海洋微生物はガラス質の珪藻殻を溶解する。同様に、「レンズカビ」(*Aureobasidium pullulans*)はガラスレンズを汚損する。同様に、海底下の微生物は玄武岩ガラスを局所溶解する。火山ガラスを顕微鏡観察すると、微生物がガラスを溶解しながら進んだ微小トンネルがあり、その先端に微生物細胞が見られる。平均して火山ガラス1gにつき1000個の細胞があり、地球全体では $10^{18}m^3$ の海洋上部地殻(玄武岩)に 10^{25} 細胞が存在するという意見がある³⁰⁾。これは地球全体の原核生物細胞数 10^{30} 個に比べると小さい値だが、有機物に乏しい火成岩相にも生物圏が広がり得るという意味で重要である。

陸上の玄武岩では、米国北西部のコロンビア川玄武岩層(CRB)の深度1300mまでの地下水微生物を調査した例がある¹⁸⁾。ここでは、玄武岩中の二価鉄珪酸塩による水の還元で生じた水素がCRB

図4 大西洋中央海嶺の熱水噴出孔(水深3650m)に自生するパイライトとその表面に群がる微生物

地下生物圏の駆動力源であるとされ、「水素依存の火成岩生物圏」モデルが提唱された。しかし、これは実験的に証明されないという反論がある¹⁹⁾。

4・4 堆積物・堆積岩

国際深海掘削計画(ODP)の成果のひとつに海底堆積物生物圏の発見がある。地球表面の約70%を覆い、厚さ1km以上にもおよぶ堆積物のほぼ全深度に微生物が存在するらしい³¹⁾。日本海の水深900mの海底下80mから分離した新種の硫酸還元菌(*Desulfovibrio profundus*)は少なくとも65°C・40MPa(水深4000mの水圧に相当)まで生育できる³²⁾。海底堆積物は、1cm³あたり 10^{8-9} 個の微生物が存在するので堆積物全体(約 $5 \times 10^{21}cm^3$)では 10^{30} 個にもなり、地球最大の生物圏となっている³¹⁾。陸上の堆積岩層も豊かで、白亜紀の頁岩層で活発な硫酸還元が報告されている³³⁾。

この巨大な地下生物圏を支えるのは、堆積物の続成過程において有機物の生物学的あるいは非生物的分解で生じた酢酸であるらしい¹⁷⁾。つまり、「酢酸依存の堆積物生物圏」というモデルである。酢酸は、一方で硫酸還元菌の栄養源になり、他方で微生物的メタン生成の基質になる。生成したメタンは他の微生物の栄養源となり、地下生物圏はますます豊かになる。地下生物圏はoil windowと呼ばれる地下の100~150°C帯まで及ぶ可能性があるもので、堆積性有機物から微生物生成あるいは高温生成した酢酸はいずれも微生物に利用され、二酸化炭素かメタンになる。これが石油・ガスの生成に関連するという説もあるが、その詳細は不明である。

4・5 メタンハイドレート

大陸縁辺部の海底下あるいはシベリアやアラスカ、カナダの永久凍土帯には総量 $10^{15} \sim 10^{18}m^3$ ($2 \times 10^{16}m^3$ が穏便か?)と推定されるメタンハイドレートの存在が知られ³⁴⁾、その資源開発が検討されている。メタンハイドレートは数十個の水分子がカゴ状構造(クラスター)をつくり、その内側(直径0.8~0.9nm)にメタン分子が閉じ込められたものであり、ある温度・圧力範囲でのみ安定に存在できる。メタンハイドレートは一種の包接化合物であり、水が包接格子構造をつくる点で、外見的にも本質的にも氷(水の結晶格子構造)のようである。水が凍るときに塩類が排除されるように、メタンハイドレートができるときも塩分が排除され、周囲の非ハイドレート水が塩分の受け皿になって高塩分となる。海底地すべりや氷河期の海面低下あるいは地球温暖化などで圧力・温度条件が変わると、メタンハイドレートが“融けて”低塩分水とメタンガスが生じる。したがって、ここにも塩分濃淡モザイクが存在することになる。

実際、海底下メタンハイドレート探査では、掘削がもたらす圧力低下によりメタンハイドレートが“融ける”ので、塩分低下をメタンハイドレート層の指標としている。逆に、高塩分は時間とともに堆積物間隙水に拡散するので検出は困難であるとされていたが、メタンハイドレート生成が速いところでは高塩分水の存在が確認されている³⁵⁾。

日本近海のメタンハイドレート探査では、南海トラフで調査が進んでいる。すでに水深945mの海底下309mまで達する掘削により、メタンハイドレートを含んだ堆積物サンプルを採取し、新規微生物の存在が検出され、また、微生物的メタン生成が確認された³⁶⁾。さらに、メタン生成アーキアとして、新種*Methanococcus submarinus*が報告されている³⁷⁾。

4・6 油田

地下生物圏研究の推進力は、知的好奇心であり、同時に、廃棄物地層処分・地下環境汚染対策・石油資源開発への意欲であった。石油は化石燃料と呼ばれるように古くから生物との関わりが強く

意識されている。油田は地下 1000 m 以深・温度 50 ～ 100℃ 以上になることが珍しくないで、極限微生物の生息地としても注目されており、実際、パリ盆地の油田の深度 1670m から超好熱性のアーキア(*Archaeoglobus fulgidus*)および新種バクテリア(*Thermotoga subterranea*)が発見されている³⁸⁾。驚いたことに、この超好熱アーキアは海産種であり、新種バクテリアは遠く離れたカメルーンの油田でも発見された。これらの油田は地下深部でつながっているのだろうか。また、*Thermotoga* 属のバクテリアは進化の系統樹の根元にもっとも近い生物である。原始生命に近い種類が地下深部を往来しているのだろうか。生理的温度にある油田でも微生物活性が見られないことがある。そのような油田は過去の高温履歴で微生物が“滅菌”されたという説がある。地下生物圏の全貌を知るには、世界各地の油田の網羅的調査が不可欠である。

4・7 花崗岩

スウェーデンのエスポ(Äspö)地域は地下微生物研究の記念碑的な場所である。エスポ島の対岸から島の地下にかけて、先カンブリア時代の花崗岩体にトンネルを掘り、地下 460 m にエスポ Hard Rock Laboratory(HRL)が置かれている。ここで、1986 年から地下微生物の研究が精力的に行われてきた²⁾。現在も、地下微生物の全菌数、生菌数、培養、分類、多様性、遺伝子解析、環境要因との相関解析等々、きわめて基礎的な面から先端的な面にいたるまで多くの研究が行われている。ここでは、花崗岩という結晶質火成岩における地下生物圏の駆動力として、地下深部由来の水素“geogas”の重要性を論じた「水素依存生物圏」が提唱された。また、地下生物圏の微生物生態に関する重要知見として、「地下水微生物の全菌数は有機炭素濃度とは相関があるものの、他の環境要因との相関はほとんどない」、「硫酸イオン濃度や硫化水素濃度と硫酸還元活性は相関しないことが多い」ということが報告されている。

4・8 岩塩

岩塩はほとんど不透水性なので地下水流動に対する高性能バリアとなり、ドイツでは廃棄物地層処分の候補地(ニーダーザクセン州の岩塩ドーム、深度 840 ～ 1200m)になっている。同様に米国ニューメキシコ州のサラド岩塩層には廃棄物隔離パイロットプラントがある。この深度 569m で採取された岩塩結晶の流体包有物から、バクテリアの蘇生例が報告されている³⁹⁾。この岩塩層は 2 億 5000 万年前に形成されたものなので、その岩塩バクテリア(死海のバクテリア *Bacillus marismortui* に近縁)は生き返った最古の生物である〔次いで 4000 万年前の琥珀中の蜂からの蘇生例がある〕。このような“生息年代の決まっている”微生物を進化系統樹に置くことで、それまでは進化速度を推定するだけの系統樹に時

間目盛を刻むことができるようになる。地球上各地に存在する年代の異なる岩塩からこのような微生物を蘇生させることで、生物の系統進化を絶対年代で論じられる期待がもたれる。

なお、蘇生ではなく遺伝子(DNA)の回収・解析では 1100 万年前から 4 億 2500 万年前のいろいろな年代の岩塩を調査した例がある⁴⁰⁾。ただし、最古の岩塩層(蒸発岩層)は 17 億年前であり、それより古い岩塩タイムカプセルは今のところ知られていない⁴¹⁾。

4・9 南極氷床下湖

南極大陸の大部分を被う氷床は内陸部に厚さ 3000m 以上にも達する。この厚い氷床の下には「氷床下湖」が 70 箇所以上もあり、現在、その一つであるボストーク湖探索のための氷床掘削が行なわれている(図 5)。2001 年現在で貫通直前まで掘削が進み、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、木星の第二衛星エウロパの氷殻下“海”探索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、過去 50 万年以上も外界と隔離されてきた極寒環境(湖直上、深度 3623m の氷が 42 万年前)に、どのような微生物が生息しているのか、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。既に、湖水由来の氷(氷床由来ではない)について、 $10^8 \sim 10^9$ 個/m³ という全菌数や生細胞による代謝活性が報告されている^{42,43)}。

5. 地下生物圏の研究法

5・1 孔を掘る(掘削)

単に孔を掘るだけ(ボーリング)なら、櫓を組み、そこからドリル棒(シャフト)の先端に付けたドリル刃先(ビット)を下ろして掘り進めばよい。櫓の上のモーターでシャフトごと刃先を回転させるトップドライブ方式が一般的だ。しかし、数千 m 級の大深度掘削ではシャフトごと回転させるのが困難なので、先端部だけ回転する方式も用いられる。いずれの場合も、刃先の冷却や削り屑(岩石碎片)の除去のために「掘削流体」を用いる。掘削流体を刃先部に送り込み、岩石碎片を巻き込みながら地上に戻す。さもないと掘削孔は削り屑で埋まってしまい、その後の作業ができなくなる。地底深くからでも岩石碎片を容易に上昇させるため、粘土やポリマーなどを混ぜて掘削流体の比重と粘性を上げている。

5・2 岩石サンプルを採る(コアリング)

掘削で岩石サンプル(コア)を採るのはコアリングである。微生物調査のコアリングでは「三重管」方式が一般的である。最外側は穴掘りドリルの回転棒(シャフト)であり、この先端数 m の

図 5 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

中にコアバレルと呼ばれる第二層がある。コアバレルの中にはさらに第三層（インナーチューブ）が収められている。ドリル回転の駆動力が与えられるのはシャフトだけなので、理屈の上ではコアバレルやインナーチューブは回転しないはずだが、実際には回転している。

ドリル刃先（ビット）の中央部には、インナーチューブより僅かに細い径の中空部があり、ここからドリルビットで円筒状に削られた岩石コアがインナーチューブの中に入っていき、掘削流体は、シャフトとコアバレルの隙間を流れるので、インナーチューブ内には入らないはずだが、実際には入っていき、岩石コアの表面は掘削流体に触れ汚染されることになる。この汚染を完全に防ぐ方法はないが、汚染の度合いをチェック・低減することはできる。

汚染チェックには天然には存在しない化学物質が微生物サイズの蛍光ビーズを“汚染トレーサ”として使う。化学物質にはパーフルオロカーボン（PFC）がよく使われる。PFCは電子捕獲検出器を備えたガスクロマトグラフで容易かつ鋭敏に検出できるので、現場での汚染モニタリングに適している。実際、パプアニューギニア沖の海底熱水噴出孔の掘削でPFCチェックで“非汚染”と判定された海底深部サンプルについて微生物学的な調査を行い、好熱性の新規 *Deinococcus* 属菌を見出した例がある⁴⁴⁾。

蛍光ビーズは微生物と挙動をともしめるので、PFCよりも現実的な使用および結果の解釈ができる。回収されたコア・サンプルのうち、蛍光顕微鏡で蛍光ビーズが見えない部分を非汚染部として使用すればよい。実際には、コア・サンプルの一部をよく粉碎して飽和食塩水に懸濁する。蛍光ビーズは飽和食塩水に浮くので、懸濁液表面の蛍光ビーズの有無・多少で汚染の有無・多少が判定できる。

地下微生物の多くは酸素に弱いので、岩石コア採取後はできるだけ早く脱酸素剤とともに無菌バッグに入れて保管する。その後、グローブボックスという無酸素雰囲気の中で開封し、微生物実験などを行う。

5・3 地下水を採る（ケーシングとパッカー）

掘削孔にはケーシングというパイプを入れることがある。鉄製やチタン製などのパイプもあるが、筆者らの陸上掘削では塩化ビニル製が一般的である。塩化ビニルだと全体に軽量なので挿入・撤去が容易だし、孔底の湛水に何百 m ものケーシング・パイプが“浮く”ので設置・支持の負担も掛からないからである。

ケーシング・パイプと本来の（裸孔の）孔壁の間にわずかな間隙があり、孔壁から浸み出た地下水が溜まる。パイプの任意の深度に採水用の穴（ポート）を開け、その上下に孔壁・パイプ間の間隙を埋めるパッカーを膨らませると、採水深度が上下から隔離され、その地層の地下水だけが間隙に溜まることになる。これを、採水ポートでの複雑な仕掛けを介して無菌的かつ酸素に触れないように採水することができる。このような採水ポートを幾つも持ったケーシング孔を利用して深部地下水の微生物研究を行っている^{25,26)}（図 6）。

5・4 地下に潜る（地下ラボ）

水道の蛇口をひねればいつでも大量の水が手に入る。地下水微生物の研究もそれが理想である。前述したスウェーデンのエスポ Hard Rock Laboratory はその先駆である。筆者らも岐阜県にある東濃鉱山内の地下 125m に地下ラボをつくり、そこからさらに 100m ほど掘った孔から地下水をいつでも大量に採水できるようにした（図 7）。このラボでは地下水を直接グローブボックス内へ導入し、その場で種々の計測・培養を行える。これまで 500 日以上にわたって毎週一回以上の計測を行ったが、これほど高頻度・長期の調査

例は他に例がない。

東濃鉱山の地下ラボでは地球化学・微生物の相互作用に関する調査も行っており、付近に掘削された試錘孔を用いた調査と合わせて、「東濃鉱山はいかにしてウラン鉱床たり得るのか」、換言すれば、「いかにしてウラン不動化の場たり得るのか」という基本的問題の解明に取り組んでいる^{26,45)}。

なお、この東濃鉱山の地下ラボは“日本で最も深い研究室”である。宇宙線天文学で有名な「スーパーカミオカンデ」は神岡鉱山の地下 1000m にあるが、これは茂住坑という水平坑道の奥に設置されている。それに対し、東濃鉱山の地下ラボは立坑を下りるので、真の意味で“深い”と言えよう。

5・5 もっと地底へ－進行中のプロジェクト

地下ラボよりもずっと本格的な地下研究所をつくる計画が現在進行中である。まず、北海道幌延町に建設予定の深地層研究所（仮称）は地下 500m 以深をめどに坑道を展開する。さらに、岐阜県瑞浪市に建設予定の瑞浪超深地層研究所では地下 1000m 程度まで立坑を掘削し、地下深部の現場で岩盤特性や地下水流動特性などの調査を進める予定である。一方、海の地下生物圏の研究では、約 5 万 7000 トンという巨大な深海掘削船「ちきゅう」が建造中である。これらの計画に対して地下生物資源の探査提案を積極的に行うべきであろう⁴⁶⁾。

図 6 掘削による地下微生物調査の一例（東濃地科学センター DH-3 号孔）。掘削孔にパイプ（ケーシング）を入れ、任意の深度に開けた採水口（ポート）を挟むようにケーシング外周にパッカーという隔離材を膨らませる。これにより、任意の深度の地層から浸出した地下水が孔壁とケーシング外周の間隙に溜まり、それを採水することができる。この例では 11 点の深度で採水している（東濃地科学センター・村上由記氏提供）

図 7 東濃鉱山の深度 125 m につくられた地下ラボ（東濃地科学センター・村上由記氏提供）

6. お わ り に

地球の恵みに生まれた生命がある。地下微生物は、地球が生きているかぎり命脈をたもち、進化を続ける。地球が‘生きている’とは、46億歳の地球はまだ熱く、熱水噴出孔や地下生物圏に熱エネルギーと化学エネルギーと供給できるということである。地下微生物の存在は地球が生きていることの証である。

生きた惑星に生命が宿る。太古の火星は生きていた。ゆえに太古の火星に生命が宿っていた可能性はあるが、火星の質量は地球の11%しかないので寿命が短く、今は死んだ惑星である。熱水噴出孔は生きた惑星の指標である。地球以外の天体で熱水噴出孔の存在が予想されるのは木星の第二衛星エウロパである。エウロパの表面は氷に被われているので、火山活動を見ることはできない。しかし、氷殻の底に火山活動があり、氷殻の下部は融けて液体の水“海”があると考えられている。生きているエウロパに熱水噴出孔があり、生命が育まれている可能性は高い。

南極氷床下湖は、エウロパ生命という初対面の相手に対する礼儀作法（汚染しない、攪乱しない）を学ぶ場であり、地球生命の多様性・可能性・普遍性を再確認する場でもある。この南極氷床下をも含む広義の深部地下は、地球生物圏のフロンティア（辺境）であると同時に、資源探査のフロンティア（最前線）である。地下資源に関わる研究の視野は鉱物資源から生物資源をも包含し、さらに、宇宙資源まで広がるのである。

References

- 1) J. K. Fredrickson and M. Fletcher (eds): *Subsurface Microbiology and Biogeochemistry*, (Wiley-Liss, New York, 2001).
- 2) K. Pedersen: *Earth Sci. Rev.*, **34**(1993), 243–260.
- 3) J. F. Banfield and K. H. Nealson (eds): *Geomicrobiology: Interactions Between Microbes and Minerals*, (Mineralogical Society of America, Washington DC, 1997).
- 4) D. R. Lovley (ed): *Environmental Microbial-Metal Interactions*, (American Society for Microbiology Press, Washington DC, 2000).
- 5) W. B. Whitman, D. C. Coleman and W. J. Wiebe: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**(1998), 6578–6583.
- 6) E. O. Kajander and N. Ciftcioglu: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**(1998), 8274–8279.
- 7) H. Huber, M. J. Hohn, R. Rachel, T. Fuchs, V. C. Wimmer and K. O. Stetter: *Nature*, **417**(2002), 63–67.
- 8) R. Folk: *J. Sed. Petrol.*, **63**(1993), 990–999.
- 9) J. Schieber and H. J. Arnett: *Geology*, **31**(2003), 717–720.
- 10) M. MacDonell and A. M. Hood: Isolation and characterization of ultramicrobacteria from Gulf Coast estuary. *Appl. Environ. Microbiol.*, **43**(1982), 566–571.
- 11) C. M. Haller, S. Rolleke, D. Vybiral, A. Witte and B. Velimirov: Investigation of 0.2 µm filtrable bacteria from the Western Mediterranean Sea using a molecular approach: dominance of potential starvation forms. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **31**(1999), 153–161.
- 12) D. Vybiral, E. B. M. Denner, C. M. Haller, H.-J. Busse, A. Witte, M. G. Hofle and B. Velimirov: Polyphasic classification of 0.2 µm filtrable bacteria from the Western Mediterranean Sea. *Syst. Appl. Microbiol.*, **22**(1999), 635–646.
- 13) H. Elsaied, M. Sato and T. Naganuma: *Syst. Appl. Microbiol.*, **24**(2001), 618–622.
- 14) E. Blochl, R. Rachel, S. Burggraf, D. Hafenbradl, H. W. Jannasch and K. O. Stetter: *Extremophiles*, **1**(1997), 14–21.
- 15) K. Kashefi and D. R. Lovley: *Science*, **301**(2003), 934.
- 16) G. V. Middleton (ed): *Encyclopedia of Sediments and Rocks*, (Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 2003).
- 17) P. Wellsbury, K. Goodman, T. Barth, B. A. Cragg, S. P. Barnes and R. J. Parkes: *Nature*, **388**(1997), 573–576.
- 18) T. O. Stevens, T. O. and J. P. McKinley: *Science*, **270**(1995), 450–454.
- 19) R. T. Anderson, F. H. Chapelle and D. R. Lovley: *Science*, **281**(1998), 976–977.
- 20) R. A. Zierenberg, M. W. W. Adams and A. J. Arp (2000): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**(2000), 12961–12962.
- 21) S. V. Liu, J. Zhou, C. Zhang, D. R. Cole, M. Gajdarziska-Josifovska and T. J. Phelps: *Science*, **277**(1997), 1106–1109.
- 22) M. Vargas, K. Kashefi, E. L. Blunt-Harris and D. R. Lovley: *Nature*, **395**(1998), 65–67.
- 23) C. F. Chyba and K. P. Hand: *Science*, **292**(2001), 2026–2027.
- 24) T. Gold: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89**(1992), 6045–6049.
- 25) Y. Murakami, T. Naganuma and T. Iwatsuki: *J. Nucl. Fuel Cycle Environ.*, **5**(1999), 59–66 (in Japanese with English abstract).
- 26) Y. Murakami, Y. Fujita, T. Naganuma and T. Iwatsuki: *Microb. Environ.*, **17**(2002), 63–74.
- 27) D. R. Boone, Y. Liu, Z. J. Zhao, D. L. Balkwill, G. R. Drake, T. O. Stevens and H. C. Aldrich: *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **45**(1995), 441–448.
- 28) G. Wachtershauser: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87**(1990), 200–204.
- 29) M. Summit and J. A. Baross: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98**(2001), 2158–2163.
- 30) M. R. Fisk, S. J. Giovannoni and I. H. Thorseth: *Science*, **281**(1998), 978–980.
- 31) R. J. Parkes, B. A. Cragg, S. J. Bale, J. M. Getliff, K. Goodman, P. A. Rochelle, J. C. Fry, A. J. Weightman and S. M. Harvey: *Nature*, **371**(1994), 410–413.
- 32) S. J. Bale, K. Goodman, P. A. Rochelle, J. R. Marchesi, J. C. Fry, A. J. Weightman and R. J. Parkes: *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **47**(1997), 515–521.
- 33) L. R. Krumholz, J. P. McKinley, G. A. Ulrich and J. M. Suflita: *Nature*, **386**(1997), 64–66.
- 34) M. D. Max (ed): *Natural Gas Hydrate in Oceanic and Continental Margins*, (Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 2000).
- 35) R. Showstack: *EOS*, **83**(2000), 430.
- 36) D. W. Reed, Y. Fujita, M. E. Delwiche, D. B. Blackwelder, P. P. Sheridan, T. Uchida and F. S. Colwell: *Appl. Environ. Microbiol.*, **68**(2002), 3759–3770.
- 37) J. A. Mikucki, Y. Liu, M. Delwiche, F. S. Colwell and D. R. Boone: *Appl. Environ. Microbiol.*, **69**(2003), 3311–3316.
- 38) S. L'Haridon, A.-L. Reysenbacht, P. Glenat, D. Prieur and C. Jeanthon: *Nature*, **377**(1995), 223–224.
- 39) R. H. Vreeland, W. D. Rosenberg and D. W. Powers: *Nature*, **407**(2000), 897–900.
- 40) S. A. Fish, T. J. Shepherd, T. J. Mcgenity and W. D. Grant: *Nature*, **417**(2002), 432–436.
- 41) R. M. Geertman (ed.): *8th World Salt Symposium*, (Elsevier Science BV, Amsterdam, The Netherlands, 2000).
- 42) D. M. Karl, D. F. Bird, K. Bjorkman, T. Houlihan, R. Shackelford and L. Tupas: *Science*, **286**(1999), 2144–2147.
- 43) J. C. Priscu, E. E. Adams, W. B. Lyons, M. A. Voytek, D. W. Mogk, R. L. Brown, C. P. McKay, C. D. Takacs, K. A. Welch, C. F. Wolf, J. D. Kirshtein and Recep Avci: *Science*, **286**(1999), 2141–2144.
- 44) H. Kimura, R. Asada, A. Masta and T. Naganuma: *Appl. Environ. Microbiol.*, **69**(2003), 644–648.
- 45) T. Iwatsuki, Y. Murakami, T. Naganuma and K. Hama: *Chikyukagaku (Geochemistry)*, **37**(2003), 71–82, (in Japanese with English abstract).
- 46) A. Taira, T. Naganuma, W. Soh and E. Kikawa: *Kagaku (Science Journal)*, **69**(1999), 723–728, (in Japanese).