

## 特集「アストロバイオロジー」

## 地球極限環境の微生物：“塩の惑星”の生命

## Life on the "salty" edge of the Earth

長沼 毅<sup>1</sup>

## 1. 極限環境と辺境生物圏

いわゆる極限環境の特徴は、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。極限性は必ずしも絶対的ではなく相対的であり、しばしば人間中心的である。たとえば「高温」と言っても、超伝導では-100℃以下だし、体温が40℃にもなれば高熱と扱われる。100℃で生育する微生物は超好熱菌だし、原子力の高温工学では1000℃くらい、核融合・プラズマ工学では1億℃が高温である。超新星では100億℃以上まで考慮される。ちなみに、この検証に貢献したニュートリノ天文学(小柴昌俊・東大名誉教授)に2002年度ノーベル物理学賞が贈られたことは記憶に新しい。

極限性と同様に辺境性も人間中心的であり、アクセス能力(技術力・国力等)に応じて相対的に変化する。現時点での辺境としては深海・地底・極域・高山・砂漠などが挙げられよう(表1)。また、成層圏も地球生物圏と宇宙生物圏の物理的接点として重要な位置を占める[1]。辺境を指すフロンティア(frontier)という言葉には(研究の)「最前線」という意味もある。極限環境の場的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、極限環境を指して地球生物圏のフロンティアあるいは辺境生物圏と呼んでも違和感はないであろう。

極限環境のうち本稿では塩分極限に焦点を当てる。特に、従来の単なる高塩極限ではない、広範囲塩分

変動(広塩極限)あるいは塩分濃淡モザイクを対象とする。均質に見える海水塩分も海底下プロセスや内陸化イベントで大きく変動する。淡水と海水に慣れた生物は大きな塩分変動に適応していけないだろう。塩分以外の極限環境・辺境生物圏も「生物を篩い分ける」点では同様に重要だが、それらについては他の概説を参照されたい[2, 3]。

## 2. 水の惑星、塩の惑星

地球は「水の惑星」であり、“地球”よりは“海球”であると喧伝されている。水(海)と大陸があれば風化

|                  | Tempo-spatiality | Frontiers (edges)           | Targets  | Foci   |
|------------------|------------------|-----------------------------|--|--|
| Global Biosphere | Space            | Habitat                     | Deep-sea   | Seafloor<br>Hydrothermal vents<br>Hydrocarbon seeps<br>Water column                  |
|                  |                  |                             | Subsurface   | Sedimentary<br><b>Gas hydrate</b><br><b>Rock salt</b><br>Igneous<br><b>Sub-vents</b> |
|                  |                  |                             | Arctic/Antarctica                                      | <b>Ice-free</b><br>Glacier   |
|                  |                  |                             | Deserts<br>Alpines<br>Stratosphere<br>Global-but-local | Xerotolerance<br>Aeroplankton<br><b>Salinity mosaic</b>                              |
|                  |                  | Size                        | Minimum size<br>Maximum size                           | Nanobacteria<br>Godzilla?  |
|                  | Time             | Early Earth<br>Ephemerality | Origin of life<br>Extinction                           |  |

表1 辺境生物圏の研究対象の分類

1 広島大学 大学院生物圏科学研究科 環境循環系制御学専攻

によって大陸岩石中の陽イオン ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  など) が溶出し、海は塩類が集積して塩辛くなる。海洋の塩分や塩類組成は少なくとも過去2億年間変わらず、海洋の溶存塩類の総量は  $4 \times 10^{19}$  kg、大陸堆積岩の2%が岩塩などの蒸発岩であるとされている[4]。地球に水が存在すればこそ塩ができ、塩辛い海になる。つまり、地球が「水の惑星」であるのは「塩の惑星」であると同義である。海水をすべて干上がらせたら、海底だった場所を厚さ50 m以上の塩が覆うだろう。

過去に海があったとされる火星や、現在も氷殻下海があるとされるエウロパ(木星第二衛星)にも、やはり塩類の存在が報告されている。火星については、火星由来の隕石(nakhlite)に粘土鉱物や蒸発岩鉱物(岩塩など)が見出され、少なくとも13億年前までは液体の水圏=海があったと考えられる[5, 6]。火星の太古海は次第に干上がり、大規模な蒸発岩形成期が訪れ、塩分上昇にともなう好塩性生物の進化が見られたであろう[7]。火星は質量が地球の11%しかないので地球より“老化”が早い。つまり、地球という“水と塩の惑星”もやがて干からびて“塩の惑星”になるのだが、そこでどういう適応・進化が起きるかは火星の先例を見ればよいことになる。

木星の第二衛星エウロパには氷殻下海があると考えられている[6]。エウロパ海については、木星探査機「ガリレオ」での電磁気測定などからbrine oceanの存在が推測されていたが、同探査機の近赤外線観測によりエウロパ氷殻表面に(おそらく氷殻下海水のスプラッシュによる)塩類の痕跡が認められた[8]。この塩類は主に瀉利塩(epsomite,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ )とソーダ石(natron,  $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ )であり、岩塩(halite,  $\text{NaCl}$ )は認められなかったが、エウロパ海もおそらく塩辛いだらう。

### 3. 塩分耐性・塩分適応

生命(少なくとも我々が知る地球型生命)にとって

水は必要不可欠の媒体であり、生命は基本的に親水的である。一方、溶存塩類もまた親水的であり、高塩分水においては塩類と生命との間で水を巡る“綱引き”、いわゆる「水分活性」(自由水と結合水の割合に関する指標)の問題が生じる。高塩分では生物が利用し得る自由水の割合が減少し(水分活性が低下し)、生育困難となる。「水を巡る塩と生命の綱引き」、これが地球生物圏(ひいては惑星生物圏)の目立たぬ大問題ではなからうか。

高塩分には別の問題もある。高塩分では、細胞外の高浸透圧に合わせて細胞が収縮して細胞内の浸透圧を高め、その結果、細胞形態の可塑性が低下する。また、高イオン強度によりタンパク質など生体分子の荷電分布が変わって高次構造が変化し、その機能が発揮されなくなることがある(生体分子では構造と機能が一体化しているのである)。このように高塩分は概して生物にとって苛酷であり、それを利用して食品を腐敗(微生物活動)から守るのが“塩漬け”である。惑星地球が生んだ塩と生命は、高塩分帯で本質的に不仲のようだ(あたかも高酸素が本質的に反生命的であるように)。

生物は高塩分に対して細胞内浸透圧を高めて塩分耐性を示すことがある。この場合、真核生物(動物、菌類、藻類)はグリセロールを浸透圧調節溶質とするのに対し、アーキア(古細菌・始原菌と訳される微生物)は $\text{K}^+$ 、バクテリア(細菌)はグルタミン酸・プロリン・エクトインなどのアミノ酸あるいはベタインというアミノ酸誘導体、シアノバクテリア(ラン藻)はトレハロースなどを浸透圧調節溶質とする。このように細胞内浸透圧を調節した塩分対応は耐性であり、適応とは区別される[4, 9]。

塩分耐性は塩分の上下に応じて発揮される能力であるのに対し、塩分適応は遺伝的に固定した性質(形質)である。特に酵素などのタンパク質の一次構造(アミノ酸配列)が変異することで二次・三次・四次構造が変わり、結果として高塩分で安定性・機能性が増したような場合は明らかに塩分適応といえる

[9]. この場合、高塩分に適応した生物はもはや低塩分の方が極限環境になってしまう。そう考えると、単なる高塩分適応者(好塩生物)は弱い意味での極限生物であり、“真の極限生物”とは低塩分から高塩分まで幅広い塩分範囲に耐性・適応性がある者(広塩生物)と言えるだろう。これは温度・圧力・pHなどについても当てはまる。

## 4. 塩分濃淡モザイク

地球海洋の塩分・塩組成は地理的にも歴史的にも(少なくとも過去数億年間は)驚くほど一定している。では、単なる好塩生物ではない「広塩生物」が繁栄しそうな広塩環境はどこにあるのだろう。塩分変動には時間的変動(一ヶ所での変動)と空間的変動(ごく近い場所間の変動)がある。このような塩分変動の大きい環境を一括りにして「塩分濃淡モザイク」と呼び、その分布・成因・広塩生物との関係が調べられている[10]。単純化すれば、塩分濃淡モザイクの成因は「何かによる水と塩の分離」であると言える。

塩分濃淡モザイクは地球生物圏では局所的にしか見られない。が、逆に、局所的なモザイクが地球規模で散在しているとも言える。この意味で塩分濃淡モザイクは「遍在する偏在」、「globalにしてlocal」と言うことができよう。最近、地域社会(local)と地球環境(global)の連動を“glocal”と呼ぶようだが、塩分濃淡モザイクはまさにglocalなテーマである。このglocal性を以下に紹介する。

### 4.1 南極露岩域：極寒・極乾の地

塩分濃淡モザイクの例として、まず南極露岩域を説明する。南極大陸の沿岸域は最終氷期以降の氷床後退により露出し、氷床という“重し”が外れて浮き上がった結果、かつての内湾の陸封湖が多数見られる。南極は「極寒にして極乾」の地であり、2つのタイプの水-海水と氷-しかない。この陸封湖からは水分がどんどん蒸発し、やがては海水塩分の数

倍も濃い塩湖となる[11]。塩湖だけでなく露岩域は全体的に塩辛い土地であり、随所で塩が析出している。しかし、夏季には一時的に融氷水(淡水)の流れる沢ができ、高塩分域の一部に流入するので、局所的には塩分が激変することになる。これは時間的な塩分濃淡モザイクであり、広塩生物の生育に有利であろう。また、塩湖に流入した淡水は塩水層とあまり混合せず、むしろ表層にとどまるので、南極湖沼にはしばしば強い成層構造が見られる。淡水層と塩水層の境界わずか数cmは空間的な塩分濃淡モザイクであり、やはり広塩生物の生育に好適であると考えられる。南極の塩分濃淡モザイクは「寒冷・乾燥による水と塩の分離」の結果であると言える。

### 4.2 熱水噴出孔下(sub-vent)

海洋地殻の中央海嶺系や背弧海盆には熱水噴出孔が見られる。ここでは、若い海底岩盤の亀裂から低温海水が浸入し、海底下で高温岩体と反応して熱水となって(浮力を得て)海底面から海水中に噴出する。海底下の水-岩石反応帯では、深度(圧力と温度)により沸騰あるいは二相分離により、高塩分水と低塩分水ができる[12, 13]。沸騰では、水蒸気相(低塩分)と液相(高塩分)に分離した後、水蒸気相が液相に戻るとそれは低塩分水になる。二相分離では、超臨界水から排除された塩分が亜臨界水に集積して塩分の濃淡分離が起こる。実際に海底面から噴出する熱水の塩分が大きく変動することが観察されているし、熱水性鉱物の流体包有物の分析でも高塩分水(とそのカウンターパートである低塩分水)の形成が示されている[13, 14]。このように熱水噴出孔下には「地熱による水と塩の分離」の結果として塩分濃淡モザイクが存在する。

### 4.3 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  $10^{15} \sim 10^{18} \text{ m}^3$  ( $2 \times 10^{16} \text{ m}^3$ 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 [15], その資源開発が検討されている [16]. 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0.8~0.9 nm)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時も塩分が排除され, 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 [17]. 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 [17, 18]. このようにメタンハイドレートの塩分濃淡モザイクは「温度・圧力のバランスによる水と塩の分離」の産物である.

#### 4.4 岩塩

岩塩は人間の生活に必須な塩の供給源としてだけでなく, 化学工業の重要な原料として資源開発されてきた. また, 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になるので, 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840-1200 m)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569 mの岩塩結晶の流体包有物からバクテリアが蘇生した例がある [19]. この岩塩層は2億5000万年前に形成されたもので, その岩塩バクテリアの蘇生は世界記録

である [次点は4000万年前の琥珀からの蘇生]. 岩塩は海水が干上がってできた蒸発岩の一種で, 形成過程において海水塩分(約3% NaCl)から飽和塩分(約30% NaCl)まで広範囲に塩分が変動した記録である. また, 岩塩は過去の生物のタイムカプセルとも言え, いろいろ年代の岩塩から微生物を蘇生させれば, 生物の系統進化を絶対年代で論じられるだろう. 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 [20]. 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 [21].

## 5. 広塩菌ハロモナス

まだ岩塩からの例はないが, 他の広塩環境からは広塩性微生物(広塩菌)が採取・純粋培養されている. われわれが純粋培養している広塩菌コレクションでは, ハロモナス菌(*Halomonas*属)が興味深い(図1). 特にハロモナス・バリアビリス(*Halomonas variabilis*)という種類は, 南極・深海熱水噴出孔・海底メタン湧出帯・海底油田域(油田も一つの高塩環境)から採取され, 中でも深海熱水噴出孔(北緯26.1度, 西経44.8度, 水深3640 m)と南極イタリア基地露岩域(南緯74.4度, 東経164.1度)から採取された菌

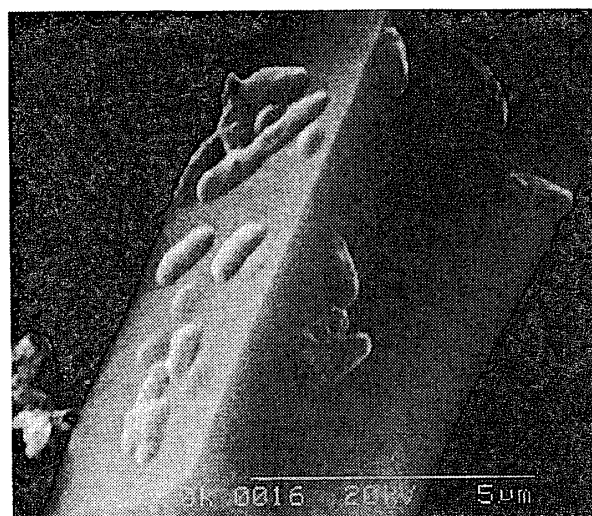


図1 鉱物表面に生育するHalomonas属菌

は系統分類上ほとんど同じだった[10]。深海温泉と南極大陸という非常識な関係を結ぶのは広塩環境という線であり、その線上に生息するのが広塩菌ハロモナスということになるのだろうか。

ハロモナス属菌はエクトインという特殊なアミノ酸を浸透圧調節溶質に用いているらしいが、その合成メカニズムや作用機作への理解はまだ進んでいない。ハロモナス細胞内にNa<sup>+</sup>が流入すると遺伝子発現のスイッチon/offが起こるらしい。これは遺伝子発現をNa<sup>+</sup>で制御できるということであり、バイオテクノロジー的な興味も喚起する。また、微生物の進化系統樹を描くのに汎用されている“16S rRNA”という細胞成分の遺伝子が、ある種のハロモナス菌には複数種存在する。あたかもヒトがイヌの遺伝子を持っているようなもので、ハロモナス属の進化系統の追跡が一筋縄では行かないことを示唆している(丹念な解析が必要ということである)。

ハロモナス菌以外にも、広塩環境の“glocal”な分布に対応して“偏在的しかし遍在的”に生育する広塩菌が多数採取・純粋培養されている。現在、それらの系統進化と生物地理について遺伝子解析を進めているところであり、やがて広塩菌の系統地理、つまり時間的・空間的な“来し方・行く末”が解明されるだろう。また、高度好塩アーキアは光を利用したエネルギー代謝を行うので、原始生態系における重要な生産者だった可能性がある。生命進化と生態系進化の相互作用を解きほぐす糸口が見つかるかもしれない。これらの研究の展開により、地球・火星・エウロパにおける「水を巡る塩と生命の綱引き」に対する研究アプローチの橋頭堡をつくり、地球辺境生物学から宇宙生物学への発展の学術的視座の一つを確立することが期待される。

## 参考文献

[1] Garwin, L., 1998, *Nature*, 392, 754.

[2] 長沼 毅, 2000, *宇宙生物科学*, 14, 323-331.

[3] 長沼 毅, 2003, *地学雑誌*, 112, in press.

[4] Vreeland, R. H. and L. I. Hochstein (eds.), 1993, *The Biology of Halophilic Bacteria*, CRC Press.

[5] Bridges, J. C. and M. M. Grady, 2000, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 176, 267.

[6] Horneck, G. and C. Baumstark-Khan (eds.), 2002, *Astrobiology: The Quest for the Conditions of Life*, Springer-Verlag.

[7] Litchfield, C. D., 1998, *Meteor. Planet. Sci.* 33, 813.

[8] McCord, T. B. et al., 1998, *Science*, 280, 1242.

[9] Oren, A., 2002, *Halophilic Microorganisms and Their Environments*, Kluwer Academic Publishers.

[10] Okamoto, T. et al., 2001, *Polar Biosci.* 14, 1.

[11] Priscu, J. C. (ed.), 1998, *Ecosystem Dynamics in a Polar Desert*, American Geophysical Union.

[12] Bischoff, J. L. and R. J. Rosenbauer, 1989, *J. Geol.* 97, 613.

[13] Nehlig, P., 1993, *J. Geophys. Res.* 98, 19621.

[14] Kelly, D. S. et al., 1992, *J. Geophys. Res.* 97, 9307.

[15] Michael, M. D. (ed.), 2000, *Natural Gas Hydrate in Oceanic and Continental Margins*, Kluwer Academic Publishers.

[16] [http://www.jnoc.go.jp/c\\_methane.html](http://www.jnoc.go.jp/c_methane.html)

[17] [http://www-odp.tamu.edu/publications/prelim/204\\_prel/204toc.html](http://www-odp.tamu.edu/publications/prelim/204_prel/204toc.html)

[18] Showstack, R., 2002, *EOS*, 83, 430.

[19] Vreeland, R. H. et al., 2000, *Nature*, 407, 897.

[20] Fish, S. A. et al., 2002, *Nature*, 417, 432.

[21] Geertman, R. M. (ed.), 2000, *8th World Salt Symposium*, Elsevier Science BV.