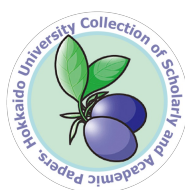




Title	深海底熱水孔環境における極限環境微生物の分布・生息量・多様性・生理機能
Author(s)	中川, 聡; 左子, 芳彦
Citation	日本微生物生態学会誌, 20(2), 39-46
Issue Date	2005-09-30
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/38938
Rights	日本微生物生態学会
Type	journal article
File Information	nakagawa-10.pdf



総 説

深海底熱水孔環境における極限環境微生物の 分布・生息量・多様性・生理機能

中川 聡^{1*}, 左子 芳彦²

¹ 海洋研究開発機構・極限環境生物圏研究センター・地殻内微生物研究領域 〒237-0061 神奈川県横須賀市夏島町 2-15

² 京都大学大学院・農学研究科・応用生物科学専攻・海洋分子微生物学分野 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Distribution, activity, diversity, and physiological characteristics of extremophiles in deep-sea hydrothermal environments

Satoshi NAKAGAWA^{1*} and Yoshihiko SAKO²

¹ Subground Animalcule Retrieval (SUGAR) Project, Extremobiosphere Research Center, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka 237-0061, Japan

² Laboratory of Marine Microbiology, Division of Applied Biosciences, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

(受付 17 年 7 月 4 日—受理 17 年 8 月 1 日)

キーワード：深海底熱水活動域，化学合成独立栄養細菌，*epsilon-Proteobacteria*，microdiversity，
気液二層分離

1. はじめに

深海底熱水孔環境は，暗黒・低温～超高温・高圧の極限環境でありながら，化学合成微生物の一次生産活動に立脚した特異な生態系を育んでいる。時に 350℃ を超える高温熱水は，一般にマグマからのガスインプットや高温高圧下での海水－岩石反応を経ており，1) 硫化水素・水素・二酸化炭素・メタンといったガスに富み，2) 高濃度の重金属（鉄・マンガン・銅・亜鉛など）を含み，3) pH が低く，4) 酸素やマグネシウムイオン・硫酸イオンを含まない，などの点で海水とは大きく異なる³²⁾。物理化学的性状

の異なる2つの流体が会う深海底熱水孔環境には，極めてバラエティーに富む微生物棲息環境が形成される。1977 年にガラパゴス沖で深海底熱水活動が発見されて以来，我々は現場のユニークな微生物群集の多様性や生理機能に関する理解を深めてきた。これまでの微生物学研究を推し進めてきたドライビングフォースは，1) 地球の内部エネルギーに強く依存した生物活動の特異性，2) 生命進化の解明や産業利用につながる（超）好熱菌資源の存在，3) 地球生命を誕生させた原始熱水活動のモダンアナログであるとの仮説，等を挙げることができるであろう。現在まで 39 属 67 種にも及ぶ新規（超）好熱菌が分離培

* Corresponding author; E-mail: nakagawas@jamstec.go.jp Tel: 046-867-9694, Fax: 046-867-9715

養され¹⁴⁾, また近年では分子生物学的手法を用いた多様性解析が急速に進み, もはや分類学的に高次の新規系統群が検出されることは稀である。このような状況の下, 過去に難培養性とされ系統学的多様性を検出することに終始していた優占微生物の一部が培養されるに至り, ようやく培養法に基づく性状解析と分子生物学的な多様性解析の接点が見え始めている。本稿では以下において, 深海底熱水活動域の1) チムニー構造物, 2) 海底下, 3) 噴出孔周辺海水の3大トピックス各々について, 現在に至るまでの研究とその発展について概説するとともに, 著者らが最近行った中部沖縄トラフ伊平屋北熱水活動域での研究成果を紹介したい。

2. チムニー構造物中で局在する微生物群集

1980年代に入ると, 熱水活動の成因や分布に関する研究が進むと共に, 世界各地のチムニー構造物から稀有な性状を有する数々の(超)好熱菌が分離された。特に Stetter らの研究は, 微生物の生育限界温度を大きく引き上げると共に, その多様性や生理機能に関する画期的な知見を次々にもたらした²²⁾。一方で, 個々の微生物種の分布様式や生息量といった生態学的知見は乏しく, チムニー内部における微生物群集全体の機能や環境条件との相互作用を議論することは困難であった。このような状況を打開するため, 深海底熱水孔環境においても1990年代後半から分子生物学的手法を用いた群集構造解析が行われるようになった。一部は MPN 法に基づく定量的培養を併用することによって, チムニー内部の微生物群集構造やその活動に対して詳細かつ多角的な生態学的解析が行われた。Harmsen らは, 主に(超)好熱菌の定量的培養とバクテリア / アーキアをターゲットとする whole-cell fluorescent in-situ hybridization (FISH) 法を用いて, チムニー内部の微生物群集を詳細にマッピングした⁶⁾。その結果, チムニー内部における微生物群集の局在性が示された事に加えて, FISH 法により検出される優占微生物の多くが従来の培養法では検出されない形態学的特徴を持つことが指摘された。その後, それら未培養微生物(特にアーキア)の系統学的多様性は, 環境 DNA の解析によって解き明かされた。Takai らは, 様々な深海底熱水孔環境から採取したチムニーや熱水・堆積物中のアーキア群集構造を解析し, 現場に存在するアーキアの多くが, 多様な新規系統群に属する事を

明らかにした^{26), 28)}。これらの研究成果は, チムニー内部の急峻な物理化学勾配に起因すると思われる微生物群集の局在性や多様性に関する新しい知見をもたらした一方で, 現場ではマイナーなアーキアもしくは好熱菌のみを対象としている点で問題があった。

著者らは中部沖縄トラフに位置する伊平屋北熱水活動域において, 熱水孔環境微生物の分布・生息量・多様性・生理学的性状を解析してきた。図1に伊平屋北熱水活動域の位置と海底表層に観察されるイベントを示した。伊平屋北熱水活動域は, 1995–6年にかけて行われた曳航調査およびしんかい2000潜航調査によって発見され³⁾, 熱水活動のマッピング, 熱水循環のモデリング, 大型生物群集の記載や熱水の化学分析が精力的に行われている。現場の熱水活動は, NBC (North Big Chimney) と呼ばれる熱水マウンドを中心とし, 頂上に熱水噴出を伴う計7つの巨大マウンド(高さ20–30 m)が観察される。それぞれのマウンドから噴出している熱水の化学分析から, 各噴出熱水は一つの熱水に由来するものの, 海底下で気液二層分離(沸騰—蒸留)し, 気相と液相が異なる比で混合する結果, 端成分化学組成が互いに異なることが知られている¹⁰⁾。図1bに示したように, NBCの熱水は気相と液相が分離しないまま噴出しているのに対して, E18とCBCの噴出熱水はそれぞれ気相・液相の濃縮が認められた。著者らは, 二層分離に起因する熱水化学組成の違いが微生物群集に及ぼす影響を調べるため, NBCおよびCBC (Central Big Chimney)からチムニー構造物を採取し, サブサンプリングの後に内部の微生物群集構造を解析した(図1b)¹⁷⁾。その結果, NBCのチムニー構造物では, 1) 外側から内側に向かって微生物群集が“中温菌と好熱菌の混合”から“超好熱菌のみ”とシフトし, 2) 表層域では超好熱性発酵古細菌 *Thermococcales* が最も高い生菌数を示し, ついで好熱性水素 / 硫黄酸化細菌 *Aquificales*, 中温性～中等度好熱性水素 / 硫黄酸化細菌 *epsilon-Proteobacteria* の順であった, 3) チムニー表層域では微生物群集の多様性および培養可能な微生物の割合が最も高いことから, チムニー表層域ほど微生物活動が高いことが示唆された。一方, CBCのチムニー構造物内部の微生物群集は, NBCのものとは有意に異なっていた。最も大きな違いは, 活動的な *epsilon-Proteobacteria* や *Aquificales* といった化学合成微生物に乏しいことであった。これは, 前述したように CBC では液相に

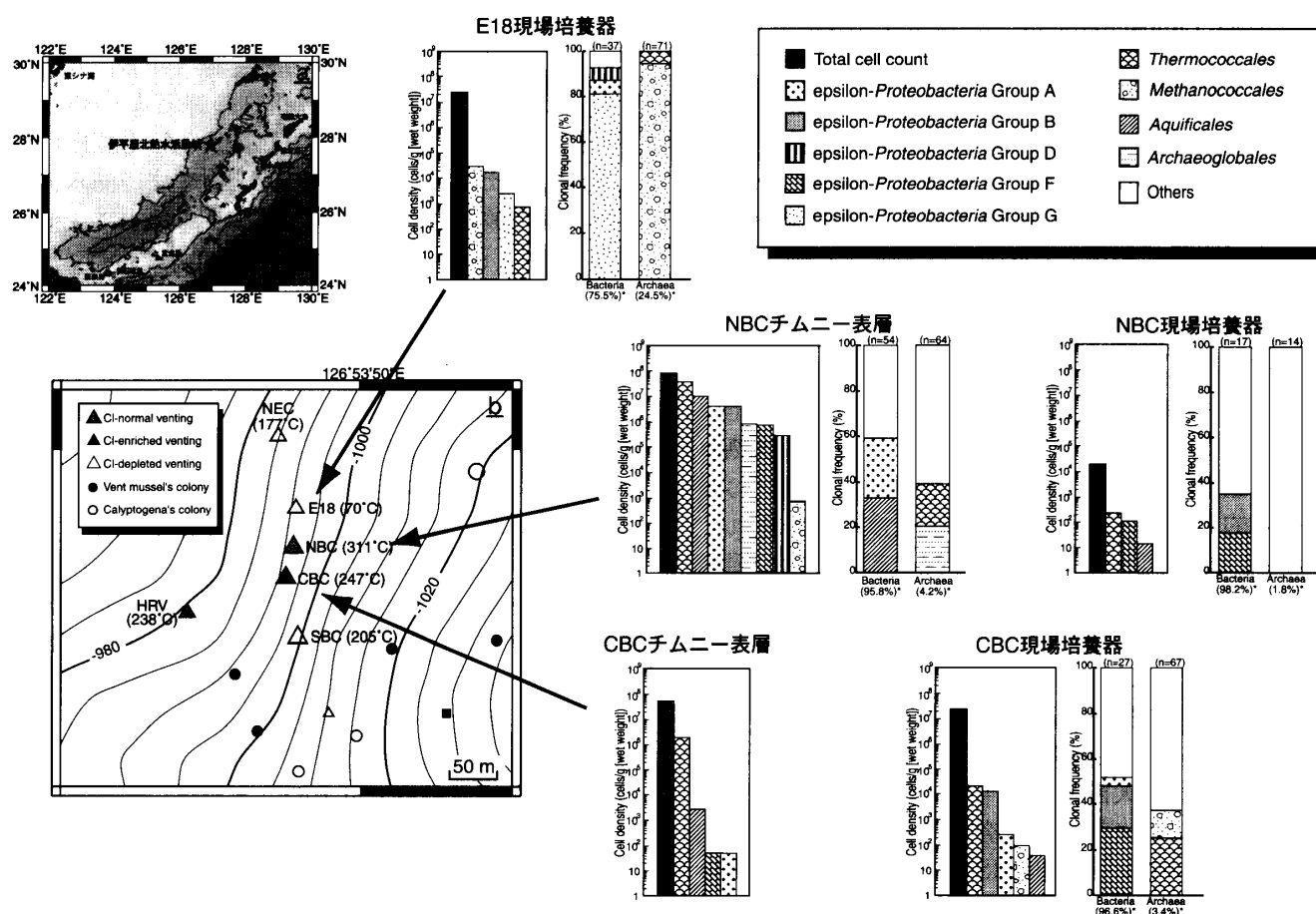


図 1. 伊平屋北熱水活動域の位置 (a) と海底地形図および代表的なサンプル中の微生物群集構造 (b) ¹⁷ を改変)。各カラムは希釈培養により求めた viable count, 累積カラムは分子生物学的手法により求めた群集構造を示す。*Archaea/Bacteria 比は real-time PCR 法により求めた。

富む熱水が噴出し、それら化学合成微生物の活動を支える噴出熱水中のガスが乏しいことに起因すると考えられた。

上記の研究は、チムニー内部の微生物活動が、熱水化学組成や熱水—海水間の相互作用により決定されるチムニー内部環境の物理化学的条件に強く規定されていることを示しており、その機構には以下で述べるような熱水孔環境中で起こる様々な微生物活動が縮図的に表れている可能性がある。その意味において、チムニー内部における微生物活動の研究は、微生物活動と環境条件との相互作用を直接的に一般化することを探究し、他のハビタットにおける微生物活動の予測へと展開すべき時期に来ている。現在の科学技術では、チムニー内部微環境の物理化学条件を現場で直接測定することは極めて困難であるが、種々のシミュレーションあるいは物理センサー

を核としてチムニーを成長させることによって内部環境を解析する試みも行われている³⁰⁾。今後、微環境中の物理化学的条件と微生物活動との関連がより高解像度で明らかにされていくことが期待される。

3. 熱水活動域海底下の微生物活動

1990年代の前半から、熱水活動域の海底下に活動的な微生物圏が存在するという考えが示され議論されるようになった。例えば、熱水噴出孔近傍における核酸や脂肪酸濃度は、噴出熱水中に最も高いことから、その大部分が海底下に生息する微生物群集から噴出熱水に乗って運ばれてきたという可能性が示された⁵⁾。熱水活動域海底下に微生物群集が存在するとすれば、それは H_2 や CO_2 , CO , H_2S といった地球内部エネルギーのみに依存した生態系 (SLIME:

Subsurface Lithoautotrophic Microbial Ecosystem と呼ばれる²⁴⁾である可能性が高い。このような“地球を食べる”地下生態系は、原始生態系あるいは地球外生態系のアナログであると考えられる研究者もあり¹³⁾、様々な分野から関心が寄せられている。潜水艇でアクセスできない海底下のサンプルを得るのは極めて困難であることから、これまでの研究は主に“噴出熱水を海底下における微生物活動を調べる間接媒体”と位置付けるアプローチによって進められてきた。一方で ODP (Ocean Drilling Program) によるマヌス海盆掘削によって、何らかの培養可能な好熱菌が熱水孔下に存在していることが示され熱水孔下微生物圏の存在は証明されたが¹¹⁾、掘削における技術的問題が多くそれ以上の知見は未だ得られていない。噴出熱水を間接媒体と捉える方法論の問題点は、純粋な噴出熱水を採取すること自体が困難であるのに加えて、熱水中の微生物濃度が極めて希薄なことである。これらの問題は、熱水噴出孔に何らかの微生物付着担体を設置し、熱水中の微生物を現場培養あるいは現場濃縮することで解決が図られてきた。これまで大西洋や太平洋の熱水活動域でこのようなアイデアに基づく研究が行われたが、いずれの研究においても噴出熱水に検出される微生物群集がチムニー構造物に見られるものと変わらない、あるいは性状未知であることが多く^{7), 19), 21)}、それらを熱水孔下生物圏に由来すると結論づけることが困難であった。このような状況の下、Takai らはインド洋中央海嶺 Kairei フィールドにおいて、メタン生成菌や発酵細菌を中心とする極めてシンプルな超好熱性微生物群が噴出熱水によって運ばれてきていることを示した²⁵⁾。加えて、噴出熱水の地球化学および安定同位体解析からも、熱水中に高濃度の H_2 と CO_2 が含まれていることや熱水孔下で微生物によるメタン生成が生じていることを示した。これらの結果に基づき、“地球を食べる”超好熱性微生物を一次生産者とする SLiME=HyperSLiME (Hyperthermophilic SLiME) という概念が提唱されている。これまでの研究を顧みると、(Hyper) SLiME は熱水活動域海底下に普遍的に形成されるというより、その形成は、熱水活動域の地質学的セッティングに強く規定されていると考えられる。これまで、中央海嶺や西太平洋の島弧では熱水中の微生物群集解析が行われたが、堆積物に覆われた背弧型熱水活動域である伊平屋北は重要な比較対象となると考えられた。

そこで著者らは上述した伊平屋北熱水活動域にお

いて、互いに隣接した NBC・CBC・E18 の各熱水噴出孔内に同期間設置した現場培養器（壁面に穴のあいたステンレスパイプに多孔質の軽石をつめたもの²⁷⁾）に付着した微生物群集を解析した（図 1b）¹⁷⁾。その結果、それらはチムニー構造物や周辺海水に見られる微生物群集とは有意に異なり、熱水によって海底下から運ばれてきた微生物群集を含むと考えられた。NBC と CBC で検出されたのは主に *Thermococcales* と *epsilon-Proteobacteria* であったが、E18 サイトのみ特異的に好熱性メタン生成菌 *Methanothermococcus* が付着していた。本メタン生成菌は、水素や二酸化炭素といった熱水中のガス成分を利用して生育するが、NBC や CBC の現場培養器およびチムニー構造物においてはほとんど検出されていない。E18 サイトの現場培養器に特異的に見られたメタン生成菌の優占は、その海底下において局所的にメタン生成菌のポピュレーションが卓越していることに起因すると考えられるが、これは上述したように E18 サイトに二層分離の結果生じたガス成分に富む熱水が運ばれてきているという化学分析の結果と調和的である。以上のことから、熱水孔下における微生物活動には、熱水活動域のテクトニックセッティングに起因するバリエーション (inter-field variation) に加え、海底下の水理構造 (hydrogeological structure) に起因する局所性の高いバリエーション (intra-field variation) が存在することが強く示唆された。

4. 噴出孔近傍海水中的 *epsilon-Proteobacteria* 群集

上記の熱水環境と比較すると、噴出孔周辺海水における微生物活動は、これまであまり注目されてこなかった。過去に熱水プルームの安定同位体分析や微生物学的解析を通じて、プルーム中にメタン酸化・アンモニア酸化・硫黄酸化といった微生物反応が検出されているが^{12), 24), 31)}、微生物活動がより活発であると考えられる噴出孔近傍海水に関する研究例はほとんどない。だが培養に依存しない分子生物学的手法が汎用された結果、世界各地の熱水孔環境において性状未知の *epsilon-Proteobacteria* が普遍的に優占し、噴出孔近傍における重要な一次生産者であると考えられるようになった²⁰⁾。本系統群は、その優占環境の広がりや顕著であることに加えて、系統学的多様性が高く、現在 5 つのサブグループ (Group A, B, D, F, G) に分類されている (図 2)^{4), 27)}。本系統群

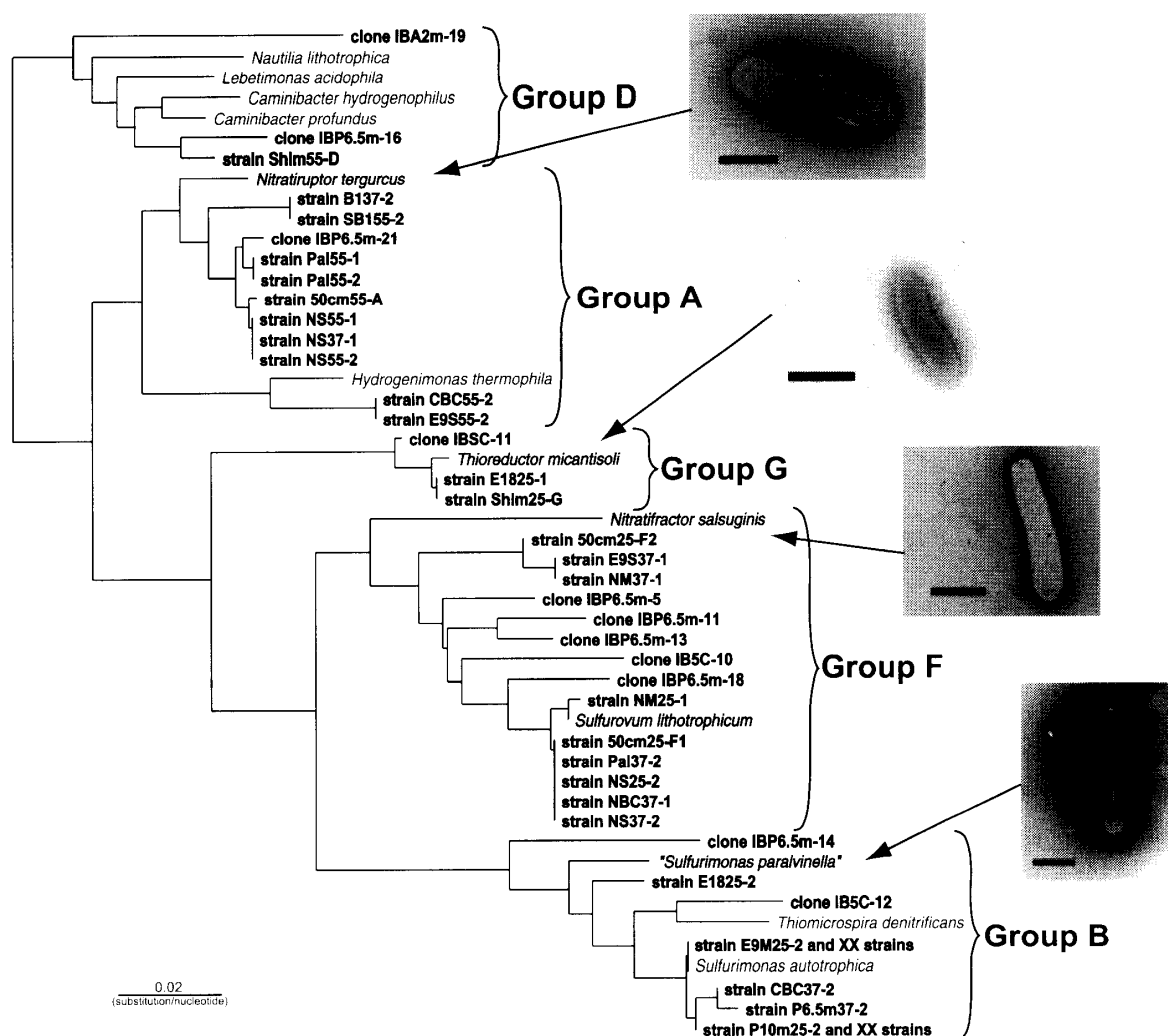


図 2. epsilon-Proteobacteria の系統樹と代表株の電子顕微鏡写真（スケールバーは 1 μm ）^{15, 16, 17, 18} を改変）。太字は伊平屋北熱水活動域に由来することを示す。

は難培養性とされてきたが、2002 年頃から主に Group D の構成種が分離あるいは集積培養され始め^{1), 2)}、水素や元素状硫黄を用いる独立栄養性微生物であることが明らかとなった。しかし性状解析されたものは、培養に依存しない手法で示されていた多様性のごく一部をカバーしているに過ぎなかった。著者らは熱水孔環境に優占する epsilon-Proteobacteria の生態生理学的な性状を解析することを目的とし、バイアスの少ない培養条件を用いることによって、これまで未分離であったほぼ全てのグループにわたる分離株を定量的に獲得することに成功し（図 2）²⁷⁾、いくつかの分離株に関しては詳細な分類学的・生理学的性状を報告している^{8), 9), 15), 16), 29)}。特に伊平屋北熱水活動域では、熱水噴

出孔近傍における epsilon-Proteobacteria の分布様式や多様性・生理機能等を詳細に解析している。

著者らは図 3 に示すように、NBC 噴出孔を中心として数メートル間隔で採水を行い、定量的培養およびクローンシーケンシングを用いて epsilon-Proteobacteria の分布様式を解析した¹⁸⁾。その結果、epsilon-Proteobacteria のポピュレーションは噴出孔近傍を極大として広範囲にわたることが明らかとなった。噴出孔周辺環境中の群集構造をクラスター解析した結果、熱水噴出孔から 2 m 以内に見られる微生物群集は、それより離れた地点に見られる微生物群集とは異なるクラスターを形成したことから、周辺海水中の微生物活動は噴出孔からの距離に強く規定されていることが示唆された。

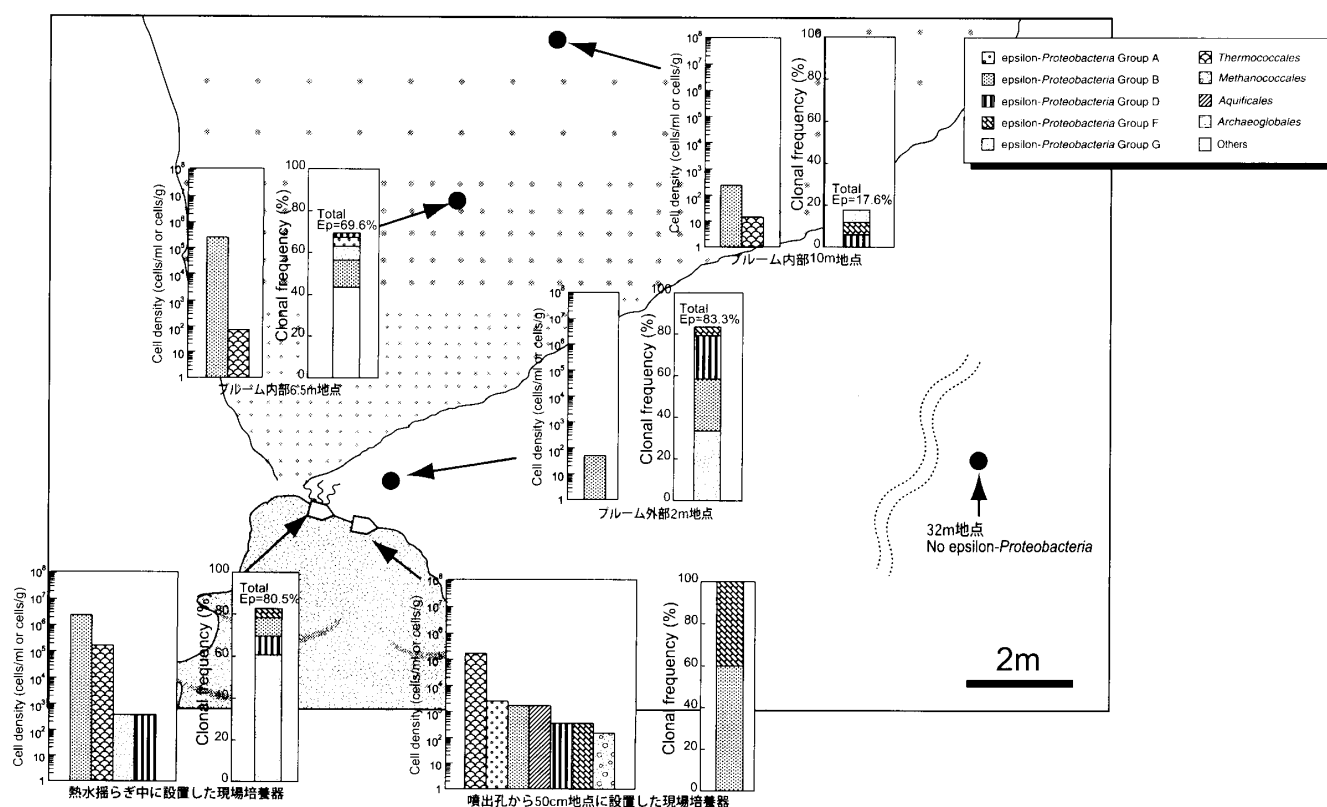


図 3. 噴出孔近傍における *epsilon-Proteobacteria* の分布と群集構造¹⁸ (を改変)。各カラムは希釈培養により求めた生菌数、累積カラムは分子生物学的手法により求めた群集構造を示す。

表 1. 伊平屋北熱水活動域から分離した *epsilon-Proteobacteria* の代謝特性

Phylogenetic group	Source	Isolation Temperature (°C)	Metabolic traits ^a							
			H ₂		S ₂ O ₃ ²⁻		S ⁰			
			NO ₃ ⁻	S ⁰	O ₂ ^b	S ₂ O ₃ ²⁻	NO ₃ ⁻	O ₂ ^b	NO ₃ ⁻	O ₂ ^b
Group A (n=12)	チムニー, 現場培養器	37–55	9	4	10	0	0	2	4	3
Group B (n=24)	噴出孔周辺海水, チムニー, 現場培養器	25–37	20	8	11	1	6	7	13	7
Group D (n=1)	現場培養器	55	0	1	0	0	0	0	0	0
Group F (n=10)	チムニー, 現場培養器	25–37	10	2	4	1	5	1	4	1
Group G (n=2)	現場培養器	25	1	2	0	0	0	0	0	0

18) を改変。n は分離株数を表す。

^a 上段が電子供与体, 下段が電子受容体を示す。各数字は, 各電子供与体・電子受容体を用いて増殖可能な株数。

^b 酸素は気相中の濃度を 1% (v/v) に調整して調べた。

Table 1 に, NBC 噴出孔周辺環境から得られた *epsilon-Proteobacteria* の代謝特性を示した。これらの分離株は, 水素, チオ硫酸, 元素状硫黄, 硝酸, 酸素など様々な電子受容体, 電子供与体の組み合わせを用いて増殖する化学合成独立栄養細菌であること

が明らかとなり, 本系統群は現場の硫黄, 水素, 窒素化合物のフラックスに重要な役割を果たしていることが示唆された。*epsilon-Proteobacteria* は, これまで微好気性の硫黄酸化細菌であるとされてきたが, その多くが水素を電子供与体, 硝酸を電子受容体と

して増殖する嫌気的水素酸化能を有することが明らかとなった。加えて、分離株毎の代謝特性と 16S rRNA 遺伝子に基づく系統関係の間に有意な相関はなく、全く同じ 16S rRNA 遺伝子配列を持つ分離株同士でも異なる代謝特性を有していた。このような microdiversity の高さは、本系統群が世界各地に広く分布し、物理化学的な環境条件の変動が激しい深海底熱水孔環境で優占するのに貢献していると考えている。

5. 今後の展望

これまで述べてきたように、深海底熱水孔環境に棲息する微生物の群集構造や個々の優占種の生理機能に関する知見は、この数年間で飛躍的に深まっている。さらに今後は、マイクロアレイや環境ゲノム解析、環境プロテオーム解析といった新しい方法論が適用され、現場の微生物活動や生理機能、さらには微生物間相互作用や環境条件との相互作用に関する新しい知見がもたらされるであろう。しかし現在までの研究、あるいはその延長上にある方法論によってもたらされる知見は、地球史を通じて脈々と続き、かつ不安定な熱水活動に関連した微生物活動の静止画でしかない。サンプル採取でさえ未だ大きな困難を伴うのが現状であるが、今後の新しい方法論に長期観測を可能にするテクノロジーの進歩が組み合わされれば、時間軸を入れたよりダイナミックな微生物活動の本質が明らかになると期待される。

文 献

- 1) Alain, K., M. Olagnon, D. Desbruyères, A. Pagé, G. Barbier, S.K. Juniper, J. Quérelow and M-A. Cambon-Bonavita. 2002. Phylogenetic characterization of the bacterial assemblage associated with mucous secretions of the hydrothermal vent polychaete *Paralvinella palmiformis*. FEMS Microbiol. Ecol. 42: 463–476.
- 2) Campbell, B.J., C. Jeannot, J.E. Kostka, G.W. Luther and S.C. Cary. 2001. Growth and phylogenetic properties of novel bacteria belonging to the epsilon subdivision of the Proteobacteria enriched from *Alvinella pompejana* and deep-sea hydrothermal vents. Appl. Environ. Microbiol. 67: 4566–4572.
- 3) Chiba, H., J. Ishibashi, H. Ueno, T. Oomori, N. Uchiyama, T. Takeda, C. Takemie, J. Ri and A. Itomitsu. 1996. Seafloor hydrothermal systems at North Knoll Iheya Ridge, Okinawa Trough. JAMSTEC J. Deep Sea Res. 12: 211–219 (in Japanese with English abstract).
- 4) Corre, E., A.-L. Reysenbach and D. Prieur. 2001. Epsilon-proteobacterial diversity from a deep-sea hydrothermal vent on the Mid-Atlantic Ridge. FEMS Microbiol. Lett. 205: 329–335.
- 5) Deming, J.W. and J.A. Baross. 1993. Deep-sea smokers: windows to a subsurface biosphere? Geochim. Cosmochim. Acta. 57: 3219–3230.
- 6) Harmsen, H.J.M., D. Prier and C. Jeannot. 1997. Distribution of microorganisms in deep-sea hydrothermal vent chimneys investigated by whole-cell hybridization and enrichment culture of the thermophilic subpopulations. Appl. Environ. Microbiol. 63: 2876–2883.
- 7) Higashi, Y., M. Sunamura, K. Kitamura, K. Nakamura, Y. Kurusu, J. Ishiashi, T. Urabe and A. Maruyama. 2004. Microbial diversity in hydrothermal surface to subsurface environments of Suiyo Seamount, Izu-Bonin Arc, using a catheter-type in situ growth chamber. FEMS Microbiol. Ecol. 47: 327–336.
- 8) Inagaki, F., K. Takai, H. Kobayashi, K.H. Nealson and K. Horikoshi. 2003. *Sulfurimonas autotrophica* gen. nov., sp. nov., a novel sulfur-oxidizing epsilon-proteobacterium isolated from hydrothermal sediments in the mid-Okinawa Trough. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 53: 1801–1805.
- 9) Inagaki, F., K. Takai, K.H. Nealson and K. Horikoshi. 2004. *Sulfurovum lithotrophicum* gen. nov., sp. nov., a novel sulfur-oxidizing chemolithoautotroph within the epsilon-Proteobacteria isolated from Okinawa Trough hydrothermal sediments. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 54: 1477–1482.
- 10) Kataoka, S., J. Ishibashi, T. Yamanaka and H. Chiba. Topography and fluid geochemistry of the Iheya North Knoll seafloor hydrothermal system in the Okinawa Trough. JAMSTEC Deep Sea Res. 16: 1–7 (in Japanese with English abstract).
- 11) Kimura, H., R. Asada, A. Masta and T. Naganuma. 2003. Distribution of microorganisms in the subsurface of the Manus basin hydrothermal vent field in Papua New Guinea. Appl. Environ. Microbiol. 69: 644–648.
- 12) Lam, P., J.P. Cowen and R.D. Jones. 2004. Autotrophic ammonia oxidation in a deep-sea hydrothermal plume. FEMS Microbiol. Ecol. 47: 191–206.
- 13) McCollom, T.M. 1999. Methanogenesis as a potential source of chemical energy for primary biomass production by autotrophic organisms in hydrothermal systems on Europa. J. Geophys. Res. 104 (E12): 30729–30742.
- 14) Nakagawa, S. and K. Takai. 2005. Methods for the isolation of thermophiles from deep-sea hydrothermal environments. Methods in Microbiol. in press.
- 15) Nakagawa, S., F. Inagaki, K. Takai, K. Horikoshi and Y. Sako. 2005. *Thioreductor micantisoli* gen. nov., sp. nov., a novel mesophilic, sulfur-reducing chemolithoautotroph within the epsilon-Proteobacteria isolated from the hydrothermal sediments in the Mid-Okinawa Trough. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 55: 599–605.
- 16) Nakagawa, S., K. Takai, F. Inagaki, K. Horikoshi and Y. Sako. 2005. *Nitratiruptor tergaricus* gen. nov., sp. nov. and *Nitratiruptor salsuginis* gen. nov., sp. nov., two nitrate-

- reducing chemolithoautotrophs within the epsilon-*Proteobacteria* isolated from a deep-sea hydrothermal system in the Mid-Okinawa Trough. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55: 925–933.
- 17) Nakagawa, S., K. Takai, F. Inagaki, H. Chiba, J. Ishibashi, S. Kataoka, H. Hirayama, T. Nunoura, K. Horikoshi and Y. Sako. 2005. Variability in microbial community and venting chemistry in a sediment-hosted backarc hydrothermal system: impacts of seafloor phase-separation. *FEMS Microbiol. Ecol.* in press.
 - 18) Nakagawa, S., K. Takai, F. Inagaki, H. Hirayama, T. Nunoura, K. Horikoshi and Y. Sako. 2005. Distribution, phylogenetic diversity and physiological characteristics of epsilon-*Proteobacteria* in a deep-sea hydrothermal field. *Environ. Microbiol.* in press.
 - 19) Nercessian, O., A.-L. Reysenbach, D. Prieur and C. Jeanthon. 2003. Archaeal diversity associated with in situ samplers deployed on hydrothermal vents on the East Pacific Rise (13 degrees N). *Environ. Microbiol.* 5: 492–502.
 - 20) Polz, M.F. and C.M. Cavanaugh. 1995. Dominance of one bacterial phylotype at a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent site. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 7232–7236.
 - 21) Reysenbach, A.-L., K. Longnecker and J. Kirshtein. 2000. Novel bacterial and archaeal lineages from an in situ growth chamber deployed at a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 3798–3806.
 - 22) Stetter, K.O., G. Fiala, H. Huber, R. Huber and A. Segerer. 1990. Hyperthermophilic microorganisms. *FEMS Microbiol. Rev.* 75: 117–124.
 - 23) Stevens, T.O. and J.P. McKinley. 1995. Lithoautotrophic microbial ecosystems in deep basalt aquifers. *Science* 270: 450–454.
 - 24) Sunamura, M., Y. Higashi, C. Miyako, J. Ishibashi and A. Maruyama. 2004. Two bacteria phylotypes are predominant in the Suiyo seamount hydrothermal plume. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 1190–1198.
 - 25) Takai, K., T. Gamo, U. Tsunogai, N. Nakayama, H. Hirayama, K.H. Nealson and K. Horikoshi. 2004. Geochemical and microbiological evidence for a hydrogen-based, hyperthermophilic subsurface Lithoautotrophic microbial ecosystem (HyperSLiME) beneath an active deep-sea hydrothermal field. *Extremophiles* 8: 269–282.
 - 26) Takai, K. and K. Horikoshi. 1999. Genetic diversity of archaea in deep-sea hydrothermal vent environments. *Genetics* 152: 1285–1297.
 - 27) Takai, K., F. Inagaki, S. Nakagawa, H. Hirayama, T. Nunoura, Y. Sako, K.H. Nealson and K. Horikoshi. 2003. Isolation and phylogenetic diversity of members of previously uncultivated epsilon-*Proteobacteria* in deep-sea hydrothermal fields. *FEMS Microbiol. Lett.* 218: 167–174.
 - 28) Takai, K., T. Komatsu, F. Inagaki and K. Horikoshi. 2001. Distribution of archaea in a black smoker chimney structure. *Appl. Environ. Microbiol.* 67: 3618–3629.
 - 29) Takai, K., K.H. Nealson and K. Horikoshi. 2004. *Hydrogenimonas thermophila* gen. nov., sp. nov., a novel thermophilic, hydrogen-oxidizing chemolithoautotroph within the epsilon-*Proteobacteria*, isolated from a black smoker in a Central Indian Ridge hydrothermal field. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54: 25–32.
 - 30) Tivey, M.K. 2004. Environmental conditions within active seafloor vent structures: sensitivity to vent fluid composition and fluid flow. In: *The seafloor biosphere at mid-Ocean Ridges* (Wilcock, W.S.D., DeLong, E.F., Kelley, D.S., Baross, J.A. and Cary, S.C., Eds.), pp. 137–152. *Geophysical Monograph* 144, American Geophysical Union, Washington D.C.
 - 31) Tsunogai, U., N. Yoshida, J. Ishibashi and T. Gamo. 2000. Carbon isotopic distribution of methane in deep-sea hydrothermal plume, Myojin Knoll Caldera, Izu-Bonin arc: Implications for microbial methane oxidation in ocean and applications to heat flux estimation. *Geochim. Cosmochim. Acta* 64: 2439–2452.
 - 32) Von Damm, K.L. 1990. Seafloor hydrothermal activity: black smoker chemistry and chimneys. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 18: 173–204.

(著者自己紹介)

中川 聡：独立行政法人海洋研究開発機構極限環境生物圏研究センター地殻内微生物研究プログラム，学振特別研究員。1976年，滋賀県生まれ。修士1回生時に「しんかい2000」を用いた熱水調査に参加したのをきっかけに，熱水孔環境微生物，特に独立栄養化学合成細菌の活動や生理機能に興味を持ち現在に至る。2005年3月，京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻博士課程修了。2005年4月より現職。趣味は読書。

左子芳彦：本誌20巻1号(P.2)を参照して下さい。