



Title	南極の赤雪：微生物生態系の実体
Author(s)	福井, 学; Fukui, Manabu
Citation	低温科学, 70, 159-163
Issue Date	2012-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49066
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS70_022.pdf



南極の赤雪：微生物生態系の実体

福井 学¹⁾

2011年12月28日受付, 2012年1月18日受理

本稿では、南極で観察される赤雪を微生物生態系として捉えて概説する。藻類を主体とする赤雪現象においては、緑藻類とともに藻類による光合成産物を利用する好冷性ないし耐冷性の従属栄養細菌からなる系が成立している。一方、東南極テイラー氷河で発見された『血の滝』と呼ばれる現象においては、氷床下湖ブライン中で硫黄サイクルと鉄の酸化過程を伴った微生物生態系が成立している。

Microbial ecosystems in Antarctic red snow

Manabu Fukui¹

This article outlines two types of microbial ecosystems associated with red snow in Antarctica. One is blooming by astaxanthin-producing green algae which supply their photosynthesis products to psychrophilic and/or psychrotolerant heterotrophic microorganisms. Another is “Blood fall” by oxidized iron as the result of microbial reaction coupled with a catalytic sulfur cycle yielding a subglacial ferrous brine beneath Taylor Glacier, an outlet glacie of the East Antarctic Ice Sheet.

キーワード：南極, 赤雪, 微生物群集

Antarctica, Red snow, Microbial Community

1. はじめに

赤雪は彩雪現象の一つで、高山・亜高山域、高緯度域等の寒冷圏において発生することが知られている。その呈色要因は、2大別される：1) 緑藻由来のカロチノイド色素アスタキサンチンに起因するもの（藻類赤雪）；2) 酸化鉄に起因するもの（酸化鉄赤雪）。南極の環境は、低温、乾燥、夏期における強紫外線、貧栄養等で特徴付けられ、生物にとっては極限環境である。しかし、いずれの赤雪現象も、南極において観察されている。特に、藻類赤雪に関しては、古くから知られ、主に、構成藻類の記載的な報告がなされている（Ling, 1996）。一方、酸化鉄赤雪に関して、最近、東南極域のテイラー氷河において『血の滝』と呼ばれる現象が発見されている（Mikucki et al., 2009）。

本稿では、南極の赤雪に関して、微生物生態系として捉えた実体について、いくつかの例を挙げながら概観する。

2. 藻類赤雪微生物生態系

南極域の藻類赤雪は、夏期の雪氷が融解する時期において発生することが知られている。赤雪に含まれる緑藻細胞内には、高濃度に赤色色素アスタキサンチンが含まれる。アスタキサンチンは、過剰な紫外線に対して細胞内DNA損傷等を防御するシールドの役割を果たしていると考えられている。

こうした藻類赤雪は、南極の沿岸地域に広く分布しており、その環境の有害性にも関わらず、局所的に高い一次生産が行われているかの印象を与える。こうした雪氷藻類のブルーム時には、高い二酸化炭素取り込み速度が観察されている（Williams et al., 2003）。これらのことは、南極沿岸地域の陸上生態系において、雪氷藻類は一次生産者として重要な位置を示している。しかし、一般的に雪氷中に含まれる栄養塩類は藻類の増殖を支えるには低濃度であることが多い。では、南極の雪氷上で藻類はどのようなメカニズムで増殖し、また、赤雪中にはどのような微生物生態系が形成されているのであろうか？

ここにリュッツホルム湾ラングホブで発見された藻類赤雪微生物生態系の実体像（Fujii et al., 2010）を紹介する。沿岸地域ラングホブの雪鳥沢は風衝生態系であり、南極特別保護地区に指定されている

1) 北海道大学 低温科学研究所

¹ Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

E-mail: my-fukui@pop.lowtem.hokudai.ac.jp



図1：南極リュッツホルム湾ラングホブデのやつで沢で観察された赤雪現象（2006年1月26日撮影）

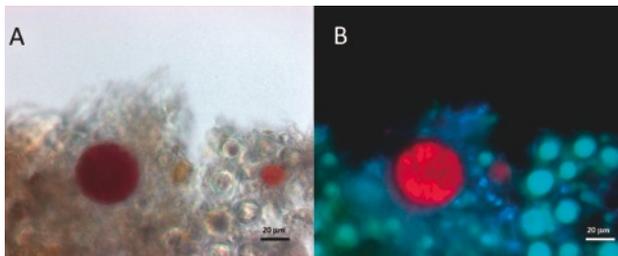


図2：やつで沢から採取された赤雪の顕微鏡写真（藤井正典撮影）。A) 透過光像，B) DAPI染色後UV励起落斜蛍光像。

(ASPA141)。雪鳥沢には、蘚苔類が繁茂しており、ユキドリの営巣地にもなっている。赤雪は沢沿いの雪田表面に観察される。また、その北側のやつで沢でも発見されている（図1）。顕微鏡観察（図2A）及び赤雪から直接抽出したDNAの18S rDNAの解析から、球状の赤色細胞（直径10-40 μm ）は *Chlorophyta* 門に属していた。系統解析の結果、赤雪構成藻類は単一種ではなく、数種であった：*Chlamydomonas nivalis* (AF514409) や *Chlorella* sp. (AF514413) に近縁種。また、同じ場所でも発生年次によっても構成種が異なることが明らかとなっている。HPLCによる赤雪色素分析の結果、トランス-アスタキサンチンが検出されている。また、他の色素として、クロロフィルbやフェオフェチンも検出されている。

赤雪の顕微鏡観察から藻類細胞周辺にバクテリアが分布していた（図2B）。16S rDNAを標的としたPCR-DGGEおよびクローン解析から、最頻出種は *Hymenobacter* 種であった。*Hymenobacter* 属の数株は、これまで種々の環境（大気、草地土壌、砂漠、永久凍土、南極氷河など）から単離されている（Baik et al., 2006; Buczolits et al., 2006; Buczolits et al., 2002;

Kim et al., 2008; Klassen et al., 2008; Zhang et al., 2008; Zhang et al., 2007)。この属のメンバーは、赤色ないしピンク色のカロチノイド色素を生成することで知られている（Klassen et al., 2008）。ラングホブデで発見された赤雪中のアスタキサンチンには、雪氷藻類以外にも *Hymenobacter* 由来のものも含まれている可能性がある。こうした色素を有することにより、雪氷表面において *Hymenobacter* は過剰な紫外線に対して耐性であるようだ。*Hymenobacter* 属の既知の単離株のすべてが好氣的従属栄養性で、窒素固定能を有していない。

では、ラングホブデの赤雪雪氷藻類はどこから栄養塩を得ているのであろう？ 現場白雪における NO_3^- および NH_4^+ 濃度は、それぞれ約 $1 \mu\text{M}$ および $5 \mu\text{M}$ であり、雪氷藻類ブルームを支えるレベルではなかった。一方、生物学的窒素固定遺伝子のPCR検出を行ったところ、検出されなかった。なんらかの経路で外部から栄養塩が供給されたのではないかと考える方が自然である。そこで、赤雪藻類の窒素安定同位体比を測定したところ、リュッツホルム湾地帯の陸地土壌、湖成堆積物（氷河湖、汽水湖、塩湖）および海洋堆積物に比して、 ^{15}N が濃縮されていた（高野未発表データ）。また、リュッツホルム湾スカーレン、スカルスネスおよびラングホブデの海洋ケイソウ化石を含む全体の一次生産者の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{bulk}}$) は、それぞれ $< +6.1\%$ 、 $< +6.7\%$ 、 $< +4.7\%$ であった（高野未発表データ）。 ^{15}N は、食物網の栄養段階で段階的 ($+3.4\%$) に濃縮されることが知られている（DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Post, 2002; Zanden and Rasmussen, 1999）。ヤツデ沢は急峻な地形であるため、アデリーペンギンはアクセス不可能である一方、空中を自由に飛翔可能なユキドリは可能である。

事実、この地域はユキドリの営巣地である。赤雪ブルームの栄養塩供給源として、沿岸海洋で生産された一次生産物起源を餌としているユキドリの糞であることが容易に想像できる。この地域の海洋性ケイソウの¹⁵N平均値は+5.8±1.0‰であり、この値を一次生産者、食物網の栄養レベルで段階的に+3.4‰濃縮されるとすると、赤雪の¹⁵N値からその栄養レベルは3.5~3.6と推定される。すなわち、リッツホルム湾沿岸海洋生態系を食物網を通して動物プランクトンを餌にしたユキドリは、飛翔してヤツデ沢の雪田に糞をして、雪氷藻類の栄養塩として供給していることが示唆される。

以上のことから、南極で観察される雪氷藻類の赤雪現象は、微生物生態系として以下のように特徴付けられる(図3)。1) 沿岸海洋生態系に支えられている。2) 夏期雪氷表面が融解した場所に海鳥の糞由来の栄養塩が供給される。3) 強紫外線から防御機構として細胞内にアスタキサンチンを高濃度に産生する。4) 藻類が生産した有機物を利用する好冷性ないし耐冷性の従属栄養バクテリアを伴う。

3. 『血の滝』微生物生態系

東南極マックマード・ドライバー地帯のテイラー氷河で発見された『血の滝』(Blood fall)は、広義で赤雪現象である。その存在は、1900年代初頭から知られていたものの、発生メカニズムに関する科学的メスが入ったのは近年のことである(例えば、Mikuchi and Priscu, 2007)。

『血の滝』は、テイラー氷河の末端部のホールにおいて氷床下湖からの流出水が空気に曝された箇所を観察される特異的な現象である。南極には岩盤と氷床との間に氷床下湖の存在が知られている。大陸奥部では大気由来の氷床が地熱等で融解して形成されたポストーク湖は、数十万年から100万年にわたって液体の水が封じ込めら

れているため、特異的な生態系が形成されていると考えられている(Tulaczyk and Hossainzadeh, 2011)。一方、大陸沿岸部のテイラー氷河の氷床下湖の成因はポストーク湖と異なり、海水由来であることが示されている(Hubbard et al., 2004)。この氷床下湖は氷表面から400m深に存在し、光は届かない。湖水は、海水が凍結する際に塩類や有機物等が排出されたブラインであり、海水が濃縮されたものである(Mikucki et al., 2009; 表1)。湖水中の溶存酸素は検出されず、硫酸塩と2価鉄に富んでいる。2価鉄の由来として、氷河流動によって岩盤から削り取られた3価鉄によるものと考えられている。このことは、湖水が2価鉄に富んでいることと矛盾する。また、硫化物は検出されていない。

湖水の硫酸塩、水および鉄の同位体比、細菌数、チミジン取り込み速度およびアデノシン5リン酸ホスホ硫酸(APS)還元酵素遺伝子による微生物群集解析により、図4に示すような微生物生態系が存在することが示唆されている。ブライン中に含まれる硫酸塩の異化的および同化的硫酸還元作用により有機物が分解される。しかし、その産物は硫化物に至らず、硫黄の中間体化合物である。一方、還元された硫黄化合物は、北極海で単離された好冷性の化学独立栄養硫黄酸化細菌 *Thiomicros-*

表1: 血の滝のブライン流出水中の生物地球化学パラメーター (Mikucki et al. (2009) より作成)

温度	-5.2°C
pH	6.2
酸化還元電位	90 mV
溶存酸素	検出されず
溶存無機炭素	55 mM
溶存有機炭素	420 μM
溶存無機窒素	94 μM (100%が ³ NH ₄ ⁺)
全鉄	3.45 mM (97%以上が ² 価鉄)
硫酸塩	50 mM
塩化物	1375 mM
全細胞数	6 × 10 ⁴ ml ⁻¹
チミジン取り込み速度	1.9 × 10 ⁻⁴ nM Tdr day ⁻¹
Δ ¹⁴ C (溶存無機炭素)	-993 ± 1 ‰
δ ³⁴ S (硫酸塩)	21.0 ± 0.4 ‰
Δ ³³ S (硫酸塩)	0.08 ‰
δ ¹⁸ O (硫酸塩)	3.3 ± 0.8 ‰
δ ¹⁸ O (H ₂ O)	-39.5 ± 0.1 ‰
δ ⁵⁶ Fe	-2.60 ± 0.5 ‰

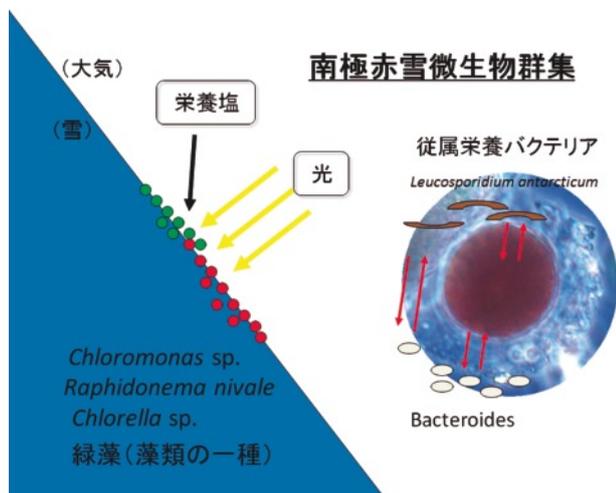


図3: 南極における赤雪微生物生態系の模式図

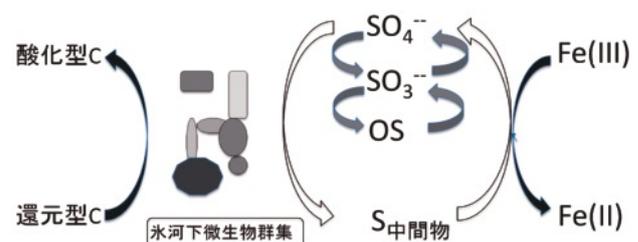


図4: 『血の滝』現象における氷床下湖ブライン中で発達した微生物生態系の硫黄及び鉄サイクルの模式図 (Mikucki et al. (2009) の図を基に作成)

prira arctica (Knittel et al., 2004) に近縁種によって酸化されて、最終的に硫酸塩が生成される。また、3価鉄を電子受容体として用いる嫌氣的耐冷性 *Geopsychrobacter electrodiphilus* (Holms et al., 2004) や酸化鉄を用いて元素状硫黄、亜硫酸、チオ硫酸塩を不均化反応する嫌氣的耐冷性 *Desulfocapsa sulfoexigens* (Finster et al., 1998) の近縁種が見つかった。ここで注目すべきは、ブライン中の微生物群集が一連の反応の過程において、最終電子受容体として3価鉄から2価鉄への還元が硫黄化合物の酸化を伴っており、この硫黄サイクルそのものが電子のシャトルとして機能していることである (Mikucki et al., 2009)。

鉄還元の結果、氷床下湖のブライン中の2価鉄（溶解）が卓越し、氷河の末端部のホールから流出したことにより大気から供給される酸素で自然酸化した結果、『血の滝』現象が生じたと考えられている。しかし、2価鉄から3価鉄の酸化の際、微生物による鉄酸化も考えられ、尾瀬で認められるアカシボ現象 (Kojima et al., 2010) との共通点も存在するであろう。

『血の滝』現象における氷床下湖内で生じる2価鉄が卓越する海水は、新原生代（10億年～5億4200万年前）の地球において、2価鉄に富む海洋と類似しており、その形成メカニズムや全球凍結時代の微生物生態系の理解に繋がると期待される。

4. おわりに

南極の赤雪現象は古くから知られているものの、そのメカニズムや微生物生態系については詳細な解析がなされていない。赤雪現象はアルベドを下げる効果があり、雪氷融解を加速させる。そのため、赤雪現象発生メカニズムを微生物生態系として捉えて解明することは重要である。今後、現場での観測を積み重ねながら、メタゲノム解析、安定同位体を用いたトレーサー解析、また、新規微生物の単離等により、包括的理解が期待される。

引用文献

- Baik, K., C. Seong, E. Moon, Y.-D. Park, H. Yi and J. Chun (2006) *Hymenobacter rigui* sp. nov., isolated from wetland freshwater. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **56**, 2185–2192.
- Buczolits, S., E. Denner, P. Kaempfer and H.-J. Busse (2006) Proposal of *Hymenobacter norwichensis* sp. nov., classification ‘*Taxeobacter ocellatus*’, ‘*Taxeobacter gelupurpurascens*’ and ‘*Taxeobacter chitinovorans*’ as *Hymenobacter ocellatus* sp. nov., *Hymenobacter gelupurpurascens* sp. nov. and *Hymenobacter chitinovorans* sp. nov., respectively, and emended description of the genus *Hymenobacter* Hirsch et al. 1999. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **56**, 2071–2078.
- Buczolits, S., E. Denner, D. Vybiral, M. Wieser, P. Kaempfer and H.-J. Busse (2002) Classification of three airborne bacteria and proposal of *Hymenobacter aerophilus* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **52**, 445–456.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **45**, 341–351.
- Finster, K., W. Liesack and B. Thamdrup (1998) Elemental sulfur and thiosulfate disproportionation by *Desulfocapsa sulfoexigens* sp. nov., a new anaerobic bacterium isolated from marine surface sediment. *App. Environ. Microbiol.*, **64**, 119–129.
- Fujii, M., Y. Takano, H. Kojima, T. Hoshino, R. Tanaka, and M. Fukui (2010) Microbial community structure, pigment composition, and nitrogen source of red snow in Antarctica. *Microb. Ecol.*, **59**, 466–475.
- Holmes, D., J. Nicoll, D. Bond and D. Lovley (2004) Potential role of a novel psychrotolerant member of the Family *Geobacteraceae*, *Geopsychrobacter electrodiphilus* gen. nov. sp. nov., in electricity production by a marine sediment fuel cell. *App. Environ. Microbiol.*, **70**, 6023–6030.
- Kim, K.-H., W.-T. Im and S.-T. Lee (2008) *Hymenobacter soli* sp. nov. isolated from grass soil. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **58**, 941–945.
- Klassen, J. and J. Foght (2008) Differences in carotenoid composition among *Hymenobacter* and related strains support a tree-like model of carotenoid evolution. *App. Environ. Microbiol.*, **74**, 2016–2022.
- Knittel, K., J. Kuever, A. Meyerdierks, R. Meinke, R. Amann and T. Brinkhoff (2005) *Thiomicrospira arctica* sp. nov. and *Thiomicrospira psychrophila* sp. nov., psychrophilic, obligately chemolithoautotrophic, sulfur-oxidizing bacteria isolated from marine Arctic sediments. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **55**, 781–786.
- Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Syst. App. Microbiol.*, **32**, 429–437.
- Ling, H. (1996) Snow algae of the Windmill Island region, Antarctica. *Hydrobiol.*, **336**, 99–106.
- Mikucki, J. and J. Priscu (2007) Bacterial diversity associated with blood fall, a subglacial outflow from the Taylor Glacier, Antarctica. *App. Environ. Microbiol.*, **73**, 4209–4039.
- Mikucki, J., A. Pearson, D. Johnston, A. Turchyn, J. Farquhar, D. P. Schrag, A. Anbar and J. Priscu and P. Lee (2009) A contemporary microbially maintained subglacial ferrous “ocean”. *Science*, **324**, 397–400.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1135–1140.
- Sigert, M., J. Ellis-Evans, M. Tranter, C. Mayer, J. Petie, A. Salamatin and J. Priscu (2001) Physical, chemical and biological processes in Lake Vostok and other Antarctic subglacial lakes. *Nature*, **416**, 603–609.

- Tulaczyk, S. and S. Hossainzadeh (2011) Antarctica's deep frozen "lakes". *Science*, **331**, 1524-1525.
- Williams, W., H. Gorton and T. Vogelmann (2003) Surface gas exchange processes of snow algae. *Proc. Natl. Acad. of Sci. USA*, **100**, 562-566.
- Zanden, M. and J. Rasmussen (1999) Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and trophic position of aquatic consumers. *Ecol.*, **80**, 1395-1404.
- Zhang, G., F. Niu, H.-J. Busse, X. Ma, W. Liu, M. Dong, H. Feng, L. An and G. Cheng (2008) *Hymenobacter psychrotolerans* sp. nov., isolated from the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **58**, 1215-1220.
- Zhang Q., C. Liu, Y. Tang, G. Zhou, p. Shen, C. Fang and A. Yokota (2007) *Hymenobacter xinjiangensis* sp. nov., a radiation-resistant bacterium isolated from the desert of Xinjiang, China. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **57**, 1752-1756.