

地球化学と微生物学から迫る非生命圏と生命圏の境界

高井 研*

(2010年4月16日受付, 2010年6月15日受理)

Geochemical and microbiological challenge to boundary between abiotic and biotic world

Ken TAKAI*

* Subsurface Geobiology Advanced Research (SUGAR) Project and
Precambrian Ecosystem Laboratory,
Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC),
2-15 Natsushima, Yokosuka 237-0061, Japan

Boundary between abiotic and biotic zones is an important scientific concept to understand limits of life and biosphere in the Earth and in the Universe. It has been addressed by extension of realistic physical and chemical limits of growth and survival in the record holders of microorganisms and theoretical definition of habitability. Energy balance concept for habitability proposed by Hoehler (2007) well documents the energetic condition where life and its function are sustained. Biological energy quantum and maintenance energy, both of which synergetically define infimum of the concept of habitability, have been estimated by the kinetic and the thermodynamic calculations of natural microbial communities and cellular organic components' reproduction, respectively. These challenges will signify the boundary between habitable and uninhabitable environments by certain geochemical indices. Finding a boundary between the habitable and the uninhabitable, or biotic and abiotic zones is quite difficult in any of the accessible environments in the Earth. Future ultra-deep drilling and coring projects down to the Earth crust are excellent opportunities. However, a deep crustal, serpentinization-driven hyperalkaline environment beneath the South Chamorro Seamount in the Mariana Forearc is the best candidate at the present. Exploration of the boundary biosphere would provide great insights into limits of life and biosphere in this planet.

Key words: habitability, boundary biosphere, abiotic zone, growth, maintenance, survival

1. はじめに

「地球化学」特集号「有機物・微生物・生態系の地球化学」へ自身の成果を解説するようにエディターから依頼を受けたとき、1つ書きたいテーマを思い付いた。特集の焦点は「有機物・微生物・生態系の地球化学」であり、それはこの地球における「有機物の存在・多様性・動態の拡がり」と「(微)生物によって

構成される生態系の存在・活動・機能・多様性・動態の拡がり」を結び付けようとする試みであると考えられた。

著者は、どちらかという「有機物」ではなく、「無機物」と「微生物生態系」の関わりを主な研究対象としているが、その研究領域は、本特集の1つの焦点とも言える地球化学と微生物学の広大な境界領域である。そこには、研究分野の境を示す線もなければ、柵や鉄条網もない。ただ、研究者自身の創造力と独創力で切り開いていくべき肥沃な手つかずの荒野が広がっているだけである。それと同じように「有機物世界

* 独立行政法人海洋研究開発機構海洋・極限環境生物圏領域及びプレカンブリアンエコシステムラボ
〒237-0061 横須賀市夏島町2-15

(圏)」と「生命圏」にも境界はあるのだろうか？有機物の定義とは、そもそも「生命活動によってのみ作り出され得る物質」であった。つまり、「地球化学」特集号のテーマに沿った総説の依頼を受けたとき感じたことは、地球における有機物圏と生命圏の関わりや重なりは、「生命活動や生命圏とは何か」という本質的な問いを捉え直すことなしでは語れないのではないかということであった。残念なことに、その本質的な問いについて言及した英文の論文は、近年のアストロバイオロジーの盛り上がりによって多く発表されているにもかかわらず、邦文の論文は極めて少ない。

本特集の執筆者の多くは、従来の研究分野に囚われない新しい世代の研究者であり、境界領域にゴロゴロとところがる新しい研究対象や研究手法の開発・展開といった「今そこにある研究テーマ」に突き進んでいる研究者達であり、これからの新しい研究領域と時代の牽引者となるべき研究者達である。しかし、異なる研究領域の融合がもたらす最も重要なイノベーションは、多くの新しい発見のみならず、従来の枠組みを超えた新しい概念の創造であることは間違いない。そしてそのような新しい概念を創造するためには、過去と現在の到達点を理解する必要がある。そこで本総説では、地球の「生命圏の拡がり」や宇宙における「生命圏」の概念について、地球化学と微生物学の面からみた到達点を整理し、非生命圏と生命圏の境界についての最新像に迫ってみたい。

2. 生命圏の定義

本特集号の読者のほとんどは地球化学研究者であると考えられるので、異なる研究分野交流の大前提として、まず生命に関する言葉の意味を確認しておく必要があるだろう。とはいえ、生物学研究者の多くもすべての言葉の定義を十分に認識した上で使っているわけではないので、いずれにせよ言葉の定義は重要である。まず生命圏からはじめよう。それは英語での biosphere の訳であると考えられる。では biosphere とは何かと言えば、実ははっきりとその使用の定義があるわけではないのである。おそらく感覚的に「生命が生命活動を行う空間」あるいは単純に「生命が生息＝生育する空間」として使われている場合が多い。ちなみに本特集で用いられている生態系は英語で ecosystem であり、多くの場合「複数生命が生命活動を営む系」として受け取られている。「単独の生命だけが生命活動を営む系」は ecosystem とは呼ばないので、

空間の拡がりだけを考えるならば上記の biosphere の方が ecosystem より大きな集合である（地球の自然環境には ecosystem でない biosphere はほとんど無いと考えられるが、例えば大腸菌の同一株の試験管培養は、biosphere だが ecosystem でないと言えるかもしれない）。

しかし、実は生命圏の定義を「生命が生息＝生育する空間」とするとかなり混乱が生じることになる。例えば、本特集号でも紹介されている海底下環境のメタンを例に挙げてみよう。海底下のメタンのかなりの部分が、海底下のメタン菌の活動によって生成されていることは明白である。つまり biosphere で生成された微生物活動によるメタンと言える。そのメタン菌の最高生育温度は122°C (Takai *et al.*, 2008) であるので、122°C を超えるような海底下深部環境では、メタン菌は生育できない。つまり上記のコンセンサスに従えば、122°C を少し超えたような温度域は、biosphere ではないということなる。しかしその温度領域では、メタン菌は生育できず死滅してゆくが、死滅は緩やかであり、その代謝活性は保存され（例えば Kashefi and Lovley, 2003）、その間メタン菌が生成したメタンと化学的性質がほぼ同じメタンが生成されつづけるであろう。そのメタンは、biosphere ではない場所で生成されたにも関わらず、研究者には「微生物活動によるメタン」として認識される。

同じことは他の多くの生物活動由来の物質や起源にも当てはめることができる。「生命圏 (biosphere) ではない環境で生物起源 (biogenic) な有機物 (organics) が生成される」という記述は矛盾に満ちた科学的説明のように思える。それは、つまり生命圏 = biosphere というコンセンサスが正しくないことに起因している。biosphere = 生命存在圏 = 生物圏であるべきであり、生命圏については新たな定義が必要であろう。この定義については、地球化学的なメタン生成起源の定義の厳密さが参考になる。メタンの起源には非生物起源 (abiogenic) と生物起源 (biogenic) があり、生物起源メタンには有機物分解によるもの (organics-thermogenic) と微生物活動によるもの (microbially produced) があると厳密に分類されている。同じように生命圏 = biosphere とするのではなく、生命圏 = biotic zone や biologically functionable zone とすれば、生命の生育のみによって限定されないその機能の関与する空間や環境を定義することができる。そうすると非生命圏とは abiotic zone や bio-

logically unfunctionable zone と呼ぶことができよう。

3. 生命圏 (biotic zone) の構造

上記の定義に従えば、地球のみならず宇宙を含めた現実世界はすべて、生命圏と非生命圏に二分することができる。しかし生命圏と非生命圏の区分けは、概念上は明確であるが、実際の見極めはかなり難しい。生命圏は「生命活動の機能が関与する空間」であって「生命活動の痕跡や生命起源の物質が存在する空間」ではない。前述の例で言えば、122°C以上の温度領域で起きる有機物分解によるメタン生成は非生命圏での現象である。また、石炭や石油のなかに検出される特定の生物や生命活動のバイオマーカーも、かなりの部分が非生命圏で生成されたものであろう。もちろん非生物起源有機物 (abiogenic organics) という全く生命活動が関与せずに生成された有機物も存在する。このように、生命圏と非生命圏の区分けやその関わりを探る鍵となっているのは有機物であり、また非生命圏においても有機物の起源を考えた場合、非生命活動起源 (abiogenic) と生命活動起源 (biogenic) が存在し得るのである。様々な有機物がいつ、どこで、どのように生成され、移動してきたかを知ることがいかに重要であるか理解できよう。そして「有機物の地球化学」は、それを明らかにするための最も強力な、かつほぼ唯一の手段であることは間違いない。

一方、生命圏の内部構造については、より詳細な分類が必要である。Fig. 1にその概念を示した。生命圏 (biotic zone) のなかには、生命存在領域がより狭い集合として存在し、その外側に生命活動は存在できないがその機能が持続する領域が位置する。既に述べたように、この生命存在領域の現実空間について意味する場合、広く普及している biosphere = 生物圏という言葉が当てはまるだろう。そして、その条件空間を示す場合、habitability = 生命存在条件 (Hoehler, 2007) という概念が提出されているので、habitable zone と言うこともできる。また一方、生命活動自体は存在できないがその機能が持続する領域は生命機能圏 (biofunctionosphere) や uninhabitable but functionable zone と呼ぶことができる。

4. 生命存在領域を探る

地球や宇宙における生命存在領域を探ろうとする研究は、2つの側面から進められてきた。1つは生命活

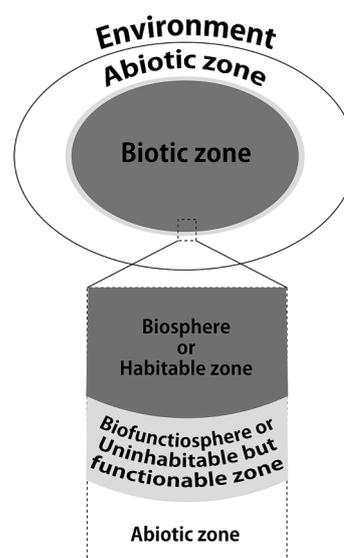


Fig. 1 Conceptual structure of abiotic and biotic zones of space in the Earth and in the Universe. Environmental space is categorized into either abiotic or biotic zone. Biotic zone is composed of two substructures of habitable and uninhabitable-but-functionable zones. Habitable zone of environment is called as 'biosphere' while uninhabitable-but-functionable environment may be described as 'biofunctionosphere'.

動の限界 (limits of life) を見極め、その生物圏の限界 (limits of biosphere) を探ろうとするもの。もう1つは、生命存在条件 (habitability) とは何かを物理・化学的に決定しようとするものである。別の表現をすれば、前者は主に極限環境微生物学的アプローチで、後者は主に生物地球化学及び地球化学的アプローチで生命存在領域を明らかにしようとするものである。本総説ではこの2つのアプローチによって見えてきた最新像を紹介する。

4.1 生命活動・生物圏の限界

現実の生命活動や生物圏の限界を探る試みは、既に生命活動が存在する地球においてのみ可能であり、地球における生命活動や生物圏の限界を探ることに他ならない。生命活動は極めて多くの要因の相互作用によって規定されるものであるが、現実の地球環境ではすでに多くの要因が生命活動を満たす条件下にあり、その要因が無数にあるということはない。実際後述するように、我々が直面する地球環境にはむしろ、非生命圏を探したり、見極めたりする方がはるかに難しい。地球生命の生育・維持に必要な絶対的な条件は、

「利用可能な液体の水の存在と利用可能な最低限のエネルギー」であり、どちらも地球では、基本的には豊富に存在する条件である。それ以外の極めて決定的な条件としては、温度、圧力といった物理的条件や pH、塩濃度といった化学的条件が挙げられる。地球における生命活動の限界を述べる前に、地球には、生命の生育・維持に必要な絶対的な条件を満たしつつもどのような極限的な物理・化学条件環境が存在するか考えてみる。

Fig. 2には、地球においてこれまでに確認された液体の水が利用可能な環境における温度、圧力、pH、塩濃度の条件の限界が示されている (Takai, 2010)。液体状の水が存在する環境の最高温度は407°Cであり、大西洋中央海嶺の深海熱水の温度である。低温側は氷点下では固体の水になってしまうのであまり意味がないが、記録が残っている最低気温を示した。圧力について確認された自然環境の最大限界は、マリアナ海溝チャレンジャー海淵の堆積物環境の110 MPaである (Kato *et al.*, 1997)。ロシアのコラ半島の超深度掘削の到達距離12,261 m はそれより深い所に到達した可能性は無いわけではないが、当時の掘削技術からして鉛直方向に掘削できた可能性は極めて低いので、マリアナ海溝の方が間違いなく最深部に到達しているはずである。ただし、大陸地殻の場合は、水より密度が大きな岩石による圧力が存在するので、静水圧に換算すると110 MPa 以上の高圧力環境に達していた可

能性は否定できない。低圧側は、宇宙と地球の大気圏の境界である成層圏上限の気圧を示す。pH については、アルカリ性側では地表の自然環境において pH 13 近い水環境が存在するはずであるが論文としては確認できないので、マリアナ前弧域南チャモロ海山の蛇紋岩流体の pH 12.5を最高 pH として示した (Salisbury, 2002)。酸性側では、世界各地で pH 0の温泉が知られている (Schleper *et al.*, 1995)。塩濃度では、飽和塩分濃度を越えた塩湖が世界中に存在し、塩をほぼ全く含まない純水環境もありふれて存在する。その他、Fig. 2には示していないが、天然のウラン鉱床での放射線照射量が多い環境や紫外線照射量が多い環境、石油中の組成水のような有機溶媒を含んだ水環境中の疎水性溶媒の影響といった様々な物理・化学条件での極限環境が考えられる。これらの極限環境のどの領域まで生命存在領域は広がっているかについても、Fig. 2に示されている (Takai, 2010)。

生命存在領域としては、微生物の生育限界 (Fig. 2A) と生存限界 (Fig. 2B) の記録を示した。生育限界とはその条件下で細胞集団が増殖 (growth) もしくは維持 (maintenance) できる限界値であり、生存限界とは自然環境で起きうる細胞密度 (例えば $10^8 \sim 10^9$ cells/cm³程度) の集団が、ある程度の時間 (数時間) で完全に死滅しない限界値を示している。現在までに知られる生命の最高生育温度は、前述の *Methanopyrus kandleri* の有する122°Cであり、また

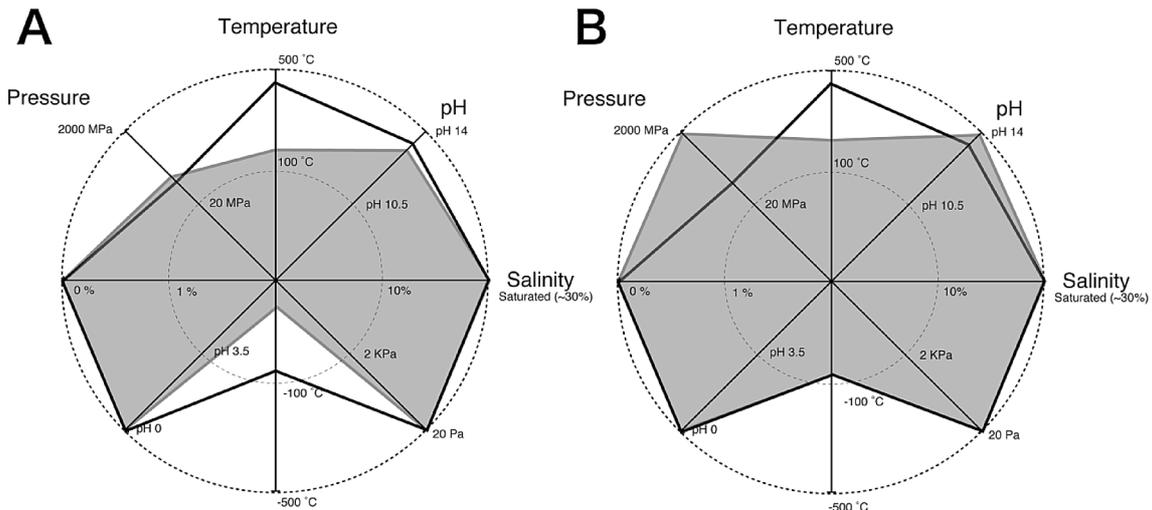


Fig. 2 Diagrams of physical and chemical limits in natural environments of the Earth and for microbial growth (A) and survival (B) modified from Takai (2010). Open black line indicates the limits observed in the natural environments in the Earth. Closed grey line indicates the limits for microbial growth (A) and survival (B).

本菌は130°Cで3時間以上生存する (Takai *et al.*, 2008)。ただし、現場環境の観測では、365°Cの熱水に増殖可能な微生物が検出されているので (Takai *et al.*, 2004a; 2008)、温度については温度・圧力以外の自然環境の条件を再現して評価する必要性が指摘されている (Takai, 2010)。反対に生命の最低生育温度は、実測では *Psychromonas ingrahamii* の-12°C (Breezee *et al.*, 2004)、理論計算では *Shewanella gelidimarina* の-27°C (Bowman, 2002) が知られている。動物では、ヒマラヤ氷河で生きる昆虫が-16°Cでも活動していることが知られている (Kohshima, 1984)。生存限界については、一般に微生物に限らず、細胞は冷凍状態にあると極めて長期間生存する。冷凍状態にある細胞の生存は、構成タンパク質中のアミノ酸のラセミ化 (20種類のアミノ酸のうちアスパラギン酸のラセミ化が最も早く起こるのでアスパラギン酸のラセミ化と言ってよい) と構成 DNA の脱プリン化によってゆっくり低下する (ラセミ化の方が致命的である) が (McKay, 2001)、低温になればなるほどその反応は抑制されるので低温側の生存限界温度は可能な限り低くできる。

生命の最高生育圧力は、マリアナ海溝から分離された MT 41株というバクテリアの有する130 MPaと言う記録がある (Yayanos, 1986)。生命の生存については、バクテリアの生成する胞子について良く研究されており、実測では120°C、1.4 GPaで数分間生存できる例が知られている (Margosch *et al.*, 2006)。この実測値から予想される理論限界生存圧力は120°Cで2 GPaであり、これは150 km以上の深海や50 km以上の地殻でも生存できる値である。また微生物栄養細胞でも、700 MPaでは生存できることが知られている (Klotz *et al.*, 2007)。低圧については、低温と同じように液体の水の利用が生育の律速になり、逆に液体の水が低圧によって蒸気となることによって、いわゆる乾燥状態に近づいていくため生存には有利になる。実際地上から58 km上空の成層圏から生きた微生物が採取されており (Imshenetsky *et al.*, 1976)、生存は当然として、エアロゾル中での生育の可能性も考えられる。

生命の生育 pH 限界については、酸性側では pH 0で生育できるアーキアがいくつか知られている (Schleper *et al.*, 1995; Edwards *et al.*, 2000)。また pH 0近くの条件で生育でき、pH 0で生存可能な真核生物 (紅藻類) も見つかった (Doemel and Borck

1971; Rothschild and Mancinelli, 2001)。アルカリ性側では、南アフリカ金鉱の地下水のコンクリート貯水槽 (pH 10.5) から分離された *Alkaliphilus transvaalensis* が pH 12.4まで生育することができ、これが最高生育 pH 記録である (Takai *et al.*, 2001)。本菌の生存に及ぼす pH の影響は調べられていないが、生育限界を超える pH で生存可能であることは容易に想像でき、かつ本菌は胞子を形成することができる。Firmicutes 綱バクテリアの形成する胞子の対化学因子耐性は、熱や圧力といった対物理因子耐性をはるかに上回ることが知られている。おそらく本菌の胞子の pH 耐性は pH 14であっても数日から数ヶ月は容易に生存できると推測されるので、生存限界 pH を pH 14としている。

最後に塩濃度についての限界では、栄養としての無機・有機物塩を除去しないという前提に立てば、多くの陸水性生物や微生物は塩濃度ほぼ0で生育可能であり、飽和塩濃度 (NaCl で換算して約30% w/v) であっても、多くの高度好塩アーキアといくつかの高度好塩バクテリアは生育可能である。また生命の生存について言えば、高塩分水から生じる塩の結晶 (岩塩) は、自然環境に存在する格好の微生物生存環境である (Vreeland *et al.*, 2000)。生きた微生物として回収された最も古い微生物の報告は、2.5億年前の *Bacillus* 属バクテリア (Vreeland *et al.*, 2000)、古代 DNA としての報告は、4.2億年前の高度好塩アーキアの遺伝子 (Park *et al.*, 2009) があり、いずれも保存性の良い地下岩塩から回収されている。ただし、それらの報告は、歴然たる事実として受け入れられているわけではない。その他の限界条件と記録保持微生物について、あるいは生体構成分子の限界に関する情報は、Takai (2010) や Rothschild and Mancinelli (2001) を参照されたい。

ここまでは、各々の主要な物理・化学条件における生命の生育限界と生存限界を見てきた。これら単独の条件の限界は、微生物学100年以上の歴史の中で徐々に更新されてきたものであり、今後も研究の進展によって拡張されてゆくはずである。これらの限界値は、少なくとも各物理・化学条件が、この範囲内であれば、地球生命が生育あるいは存在し得るという最小の範囲を示すものである。この範囲を地球において確認された極限環境と比較した場合 (Fig. 2)、温度を除くほとんどすべての条件は、すでに生命によって征服されていることがわかるであろう。このことから

も、高温環境を除けば地球において生命が存在できない環境がほとんどないということも理解できよう。ただし、これらの考察はあくまで、単独の条件に限定した場合であり、様々な条件が複合した場合、それぞれの限界値は相乗的に影響を受ける組み合わせもある。実際の複合極限環境条件では、単独の条件よりも限界値がかなり低くなることが知られている (Mesbah and Wiegel, 2009)。

4.2 生命存在条件 (habitability) の概念

上に述べた各物理・化学条件における世界記録保持微生物の限界によって縁取られる地球生命存在条件は、極めて限定された項目条件とはいえ、確かに明確な証拠付きの生命存在条件の一面を表すものである。しかしながら、あくまで「現時点までに知られる地球生命の最も小さく見積もられた生命存在条件の一端」にすぎない。1998年にNASAの仮想的アストロバイオロジー研究所プログラムが発足して以来、アメリカにおけるアストロバイオロジーや地球外惑星探査が盛り上がるにつれ、「地球型生命の存在条件」のみならず、宇宙共通原理としての生命存在条件という概念の重要性が認識されるようになった。過去にはバイキング計画のように、地球外惑星 (例えば火星) においても生命が存在するとすれば、おそらく地球と同じような生命が同じような生命活動を有しているのではないかと、言う楽観的な見方が大勢を占めていた。しかしながら、過去の失敗を糧に、地球外生命の生命活動を見極めるには科学的に検証可能な確固たる拠所となる概念が必要であると考えられるようになった。そのなかで提出された概念が、habitability (生命存在条件) というものであった。

この生命存在条件という概念を初めて公式化したのは Hoehler (2007) である。彼の提案する「エネルギー平衡としての生命存在条件」という概念は、極めて複雑な系としての生命をエネルギーポテンシャル (電圧) とエネルギー量 (電力) の2つの要素だけで切り取って見せた極めて美しい記述である (Fig. 3)。このエネルギー平衡としての生命存在条件は、

- (1) 生命活動の原動力になる「系の複雑さ」を維持する最小のエネルギーポテンシャル (biological energy quantum: BEQ) (これ以下のエネルギーポテンシャルでは生命活動のために利用できないという限界値)、
- (2) 「系の複雑さ」が維持され得る最大のエネルギーポテンシャル (これ以上のエネルギーポテン

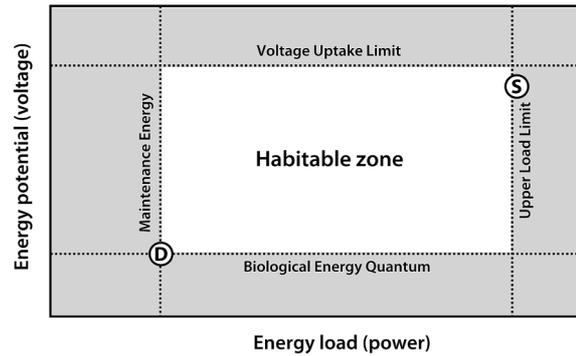


Fig. 3 Schematic illustration of ‘an energy balance concept for habitability’ by Hoehler (2007). Energetic condition of habitable zone is compartmentalized by lower limits of ‘energy potential’ and ‘energy load’ originally mentioned as energy/packet and energy/time by Hoehler (2007), respectively, and upper limits of ‘voltage uptake’ and ‘energy load’. (D) means the biological energy demand synergetically controlled by both biological energy quantum (BEQ) and maintenance energy (ME). (S) is a plausible energetic status of the deep crustal, serpentinization-driven hyper-alkaline fluid environment beneath the South Chamorro Seamount.

シャルでは系が制御不能になる限界値)、

- (3) 「系の複雑さ」を維持する最小の仕事量 (maintenance energy: ME) (生命活動の維持に必要な最小のエネルギー量)、
- (4) 「系の複雑さ」が受け入れることのできる最大のエネルギー量 (生命活動を暴走させない最小のエネルギー量)

で縁取られる条件空間である。この4つの境界線のうち、エネルギーポテンシャルとエネルギー量に関する上方の境界は、地球の生命について言えば、上記の最高生育温度や生存可能な最大放射線量や紫外線量のような「生命活動を支える系」の安定性の限界を意味すると考えられる。宇宙における生命活動にとっては、それらは生命活動の溶媒である水やその他の可能性のある溶媒の存在状態に大きく依存し、また、その生命活動を支える系自体の構成や構造が明確でないとその限界を見極めることができない。そのため現時点では、上方の境界は地球生命の生育限界や生存限界がアナロジーとして考えられる場合が多い。

一方、生命活動の維持に必要な最小のエネルギーポテンシャルやエネルギー量は、地球における生命存在

領域を考える上でも、当面の地球外生命探査の第一候補である火星、土星の衛星であるタイタン・エンケラドス、木星の衛星であるイオ・エウロパでの生命存在可能性を考える上でも重要である。地球外の惑星や衛星での生命存在可能性は、Hoehler の habitability の概念で言えば、いかに BEQ や ME が確保されているかに依存していると言える。それらの惑星や衛星における全球的なエネルギー供給が、地球とは比べものにならないほど小さく不安定と予想されているからである。そもそも Hoehler の habitability の概念は、地球における地殻内微生物圏の拡がりの発見に大きく触発されたものであると述べている (Hoehler, 2004)。生命活動の維持に必要なエネルギーが欠乏していると考えられてきた大陸地殻の岩石 (Stevens and McKinley, 1995; Pedersen, 1997) や深部海底下堆積物中 (Parkes *et al.*, 1994) に予想外の微生物バイオマスが存在するという発見が、そのような環境においても生命存在条件が満たされている、すなわち BEQ や ME が確保されている、という証拠となるからである。地球の極めて生命が存在し難いと考えられてきた環境において生命存在条件が満たされているならば、地球外惑星や衛星においても生命存在条件は満たされている可能性は極めて大きくなる。それが、地殻内微生物圏やその地球化学的な研究と宇宙生物学が強く結び付く理論的な背景である。

では、地球における生命存在条件、特に BEQ や ME、はどこまで明らかにされたのであろうか？ BEQ、つまり生命活動を維持するのに必要な最小限のエネルギーポテンシャル (ギブス自由エネルギー変化) については、まず生命活動の共通エネルギー貯蔵物質であるアデノシン三リン酸 (ATP) 合成に必要なエネルギーポテンシャルから見積もられた (Schink, 1997)。アデノシン二リン酸 (ADP) から ATP をプロトン勾配駆動 ATP 合成酵素で合成する際、必要な最小限のギブス自由エネルギー変化は約 -60 kJ/mol ATP であり、3つのプロトン (電子) が必要とされるため、1電子あたりのギブス自由エネルギー変化は -20 kJ/mol と予想される。実際の微生物培養実験によって、微生物の増殖を支える最小でのエネルギーポテンシャルを見積もると、確かに -20 kJ/mol 程度であることが明らかになった (Schink, 1997)。この結果はつまり、「 -20 kJ/mol 程度 (電位で言えば -200 mV 程度) 以上のギブス自由エネルギー変化を生み出せないような熱力学的環境条件では

生命が存在できない」ということを意味する。これに対して、共栄養共生という微生物培養実験系での結果から BEQ を見積もった場合、最小値は -5 kJ/mol 程度という結果が報告されている (Jackson and McInerney, 2002)。さらに Hoehler (2004) は、自然環境における微生物群集の活性に基づき、およそ -10 kJ/mol 程度が BEQ となることを指摘している。つまり、微生物実験や自然環境中の微生物群集の活性からは、少なくとも $-5 \sim -10 \text{ kJ/mol}$ 程度のエネルギーポテンシャルが存在すれば生命活動の維持が可能であることが考えられる。

BEQ は、あくまでエネルギーポテンシャルであり、実際の仕事量 (エネルギー量) ではない。生命活動を維持する最小のエネルギー量であると定義される ME (もっとわかりやすく言えば、ある環境に存在するバイオマスがすべて生存した状態で増減することなく維持されるだけのエネルギー量) の方が、現実の環境では支配的かもしれない。この ME については、速度論的 (Price and Sowers, 2004) 及び熱力学的 (McCollom and Amend, 2005) なアプローチにより見積もりが報告されている。Price and Sowers (2004) は、微生物群集の一定バイオマス当たり (gC) の炭素取り込み速度と環境温度の関係から、地球の様々な生命活動の維持が困難と考えられる極限環境における微生物群集の存在状態が、growth (増殖), maintenance (維持), survival (生存) に分けられることを見出した (Hoehler の定義する ME はこの場合 survival 状態に値する)。そして生命活動を維持するための条件は、タンパク質中のアスパラギン酸のラセミ化の反応速度上回る程度の代謝速度が確保される必要があるという見積もりを行った。その結果は、生命活動を維持するための代謝速度は増殖に必要な代謝速度の $10^{-3} \sim 10^{-6}$ 程度にすぎないことを示した。その代謝速度とは、例えば -40°C の氷に閉じ込められた微生物が生存するためには、1億年間で1回程度の倍加時間を確保すれば生存可能となる程度である (Price and Sowers, 2004)。個人的に言うと、この見積もりはあまりに不確定要素の大きな仮定が導入されており、1億年のターンオーバー速度という具体的な数値はあまり信憑性がないと考える。重要なのは、増殖と生存において必要な代謝速度が極めて差が大きいということであり、低温環境であれば生命活動の維持は極めて容易であるということを示した点であろう。

一方 McCollom and Amend (2005) は、細胞を構

成する有機物をすべて合成（複製）するのに必要な最小限のエネルギー量を現在利用可能な有機物合成化学反応の熱力学的データベースと近似計算を用いて見積もった。彼らの計算によると、1gの細胞を完全に複製する代謝に必要なエネルギー量は、好気条件下では18.4 kJ、嫌気条件下では1.4 kJであると見積もられた。この研究の極めて重要な点は、生命活動の維持に必要な最小のエネルギー量の検出に絶対的な限界のある観測・分析・定量に依存するパラメーター（例えば、代謝活性速度や細胞密度や化学物質の濃度）を使わずに、化学反応に固有の熱力学的なパラメーターを使うことによって、初めて定量的なMEの総量を見積もることができた点である。また、よく考えれば当たり前のことであるが、細胞の構成分子の複製（生命活動の維持とほぼ同意）は、酸素のない嫌気条件の方が遥かに少ないエネルギー量で可能なことを明確にした点である。生命活動の維持に必要な最小のエネルギー総量の具体的な値が示されたことによって、生命の最小単位である細胞の量とそのエネルギー量が供給されるべき時間単位が仮定されれば、その環境におけるMEを算出することができるようになった。

ここではその具体的な算出例を示す。それには McCollom and Amend (2005) と Price and Sowers (2004) の見積もりを利用する。例として著者が分離した好熱性メタン菌 *Methanoterris formicicum* (Takai *et al.*, 2004b) を考える。本菌は直径1 μm の球菌で、最適条件では70°Cで30分の倍加時間を有する水素資化メタン菌である。25°Cでは増殖せず、数年であれば試験管内で生存できる微生物である。本菌1細胞あたりの質量は $4.7 \times 10^{-12} \text{g}$ であり、このメタン菌の1細胞が、例えば25°Cで自己維持するために必要なエネルギー量が、McCollom and Amend (2005) の見積もりである1.4 kJ/gcells の値から $0.3 \times 10^{-9} \text{J}$ と算出できる。次にPrice and Sowers (2004) の25°Cにおけるアスパラギン酸のラセミ化速度に匹敵する代謝速度は $3 \times 10^{-6} \text{gC/gC} \cdot \text{h}$ と仮定できる。つまり 3×10^6 時間で $0.3 \times 10^{-9} \text{J}$ のエネルギーを得られれば、このメタン菌は25°Cで生命活動を維持できるということになる。このメタン菌は水素と二酸化炭素からエネルギーを獲得し、例えば標準状態で4 molの水素と1 molの二酸化炭素から得られるエネルギーは $1.3 \times 10^5 \text{J}$ である。よってこのメタン菌1細胞が25°Cで生命を維持するためには、340年間に水素が500 μmol 、二酸化炭素が125 μmol 程度、1 cm^3 の空間(厳密には1

細胞空間)に供給される必要があるということである。もちろんこの場合、流体が動くことによっても、その場での化学反応で生成されてもよい。

以上述べてきたように、habitability (生命存在条件) は、(1)生命システムを構成する機能要素（例えば地球生命であればタンパク質やDNA）の分解を上回る修復・複製速度が維持できる物理・化学条件を満たすこと、そして、(2)エネルギー平衡として、最小限のBEQやMEを生み出せる物理・化学条件を満たすこと、の2点に集約される。そして、(1)については、既に世界記録保持微生物を紹介したように、生命活動の限界値を見極めると同時にその限界メカニズムを明らかにする微生物学的及び分子生理学的なアプローチが必要となる。一方、(2)については、最後に例示したように、微生物学的なアプローチ以上に地球化学的なアプローチが重要となることが理解できよう。

5. 地球における生命圏と非生命圏、生命存在領域と生命非存在領域の境界環境

ここまでは、地球における生命圏や非生命圏、生命存在領域や生命非存在領域の境界条件について、エネルギー論からみた概念を論じてきた。最後の章では、地球におけるその境界についての探索について紹介する。

地球における生命圏や生命存在領域というものを具体的に理解する上で最も効果的な研究戦略は、地球における非生命圏や生命非存在領域を見出し、その境界条件を明らかにすることである。たしかに、我々は400°C近い深海熱水は、生命非存在領域であり、かつ非生命圏であることを理解している。しかしながら一方で、現実の深海熱水が、無視できない生命活動の機能や生命そのものを包有する環境であることも認識している。このように、比較的小規模な環境において、生命非存在領域や非生命圏としての条件が存在することは予想できたとしても、その周辺にある生命存在領域や生命圏との関わりのなかで、その存在を証明することは極めて難しい。つまり我々がアクセスできる地球表層環境は、巨大な生命圏によって縁取られ、ほとんどの空間が生命存在条件下にあるため、その影響を受けない自然環境中の非生命圏や生命非存在領域との境界を明確に認識できない可能性が高い。

しかしながら、統合国際深海掘削計画 (IODP) や国際大陸掘削計画 (ICDP) のように、海底下や地下

を数 km 掘削し、地殻内微生物圏を貫通するような調査においては、その境界条件は安定的かつ比較的緩やかであると予想され、明確に捉えることができるかもしれない。そこには、温度や水分活性、あるいは純粋力学的な生命存在条件の限界が予想される。揺らぎの少ない広い温度領域、極度に生命活動の汚染を受けた表層環境からの循環水だけでなく、マグマや鉱物から圧搾される水の供給、岩圧による生命生息空間の減少 (Rebata-Landa and Santamarina, 2006)、といった条件は、現実の微生物群集のバイオマスや代謝解析による habitability 像を構築し、理論的に導かれる habitability の概念を検証する機会を与えてくれる。おそらく普遍的な海洋地殻環境であれば、地殻内微生物圏の拡がりの限界は予想よりはるかに深い領域に及ぶ可能性があり、いわゆるモホ面までの到達を目指すような掘削計画が必要となるだろう。

そのような大規模な掘削でなくても、地球における生命圏や非生命圏、生命存在領域や生命非存在領域の境界を見極めることができる研究対象として、著者はマリアナ前弧域の南チャモロ海山の海底下に広がる蛇紋岩化流体環境 (Wheat *et al.*, 2010) を考えている。南チャモロ海山は、マリアナ前弧域の地下15~20 km で、沈み込んだ太平洋プレートから絞り出された液体の水が上部マントルのかんらん岩と反応し、生じた蛇紋岩が相対的に小さな密度を有する為に、断層に沿って上昇した際に作られた海山地形である (Fig. 4) (Hulme *et al.*, 2010)。蛇紋岩化反応は、海底下生命

にとっての豊富なエネルギー源である水素、メタン、硫化水素を流体に供給するという habitability を支える極めて重要な地質学的プロセスである一方、低温では流体を極度にアルカリ性化するという負の側面を有している (McCollom and Bach, 2009)。故に、南チャモロ海山の海底下に広がる蛇紋岩化流体環境は、海底下数 m で、微生物の最高生育 pH である pH 12.4 を上回る pH 12.5 を示す。例えば、似たような地質学的プロセスで蛇紋岩化熱水が生成され、海底から噴出するロストシティ熱水活動域では、100°C 近い高温のため、熱水の pH は10~11程度であることが予想され、かつ実際の測定値と一致する (McCollom and Bach, 2009)。しかも南チャモロ海山環境で重要な点は、この pH 12.5 の流体環境が直径20 km、深さ1 km 弱の海山地形全体という大きな空間に広がっていること、そして流体と蛇紋岩自体が地下15 km 以上の深さのほぼ非生命圏に由来する生命活動の汚染を受けていない起源を有することである。この蛇紋岩流体環境に対して、深海掘削計画 (ODP) によって海底下約200 m まで掘削され (ODP Leg#195)、50 m 程度のコアサンプルが回収されている (Salisbury, 2002)。このコアを用いた微生物群集についての解析の結果、2つの異なる解釈が提出された。Takai *et al.* (2005) は、海底下数 m より深い pH 12 を超えるような海底下環境には生きた微生物がほとんど存在せず、無生物に近い環境である可能性を、一方 Mottl *et al.* (2003) は、海底下10 m 近い pH 12.5 の環境においても、か

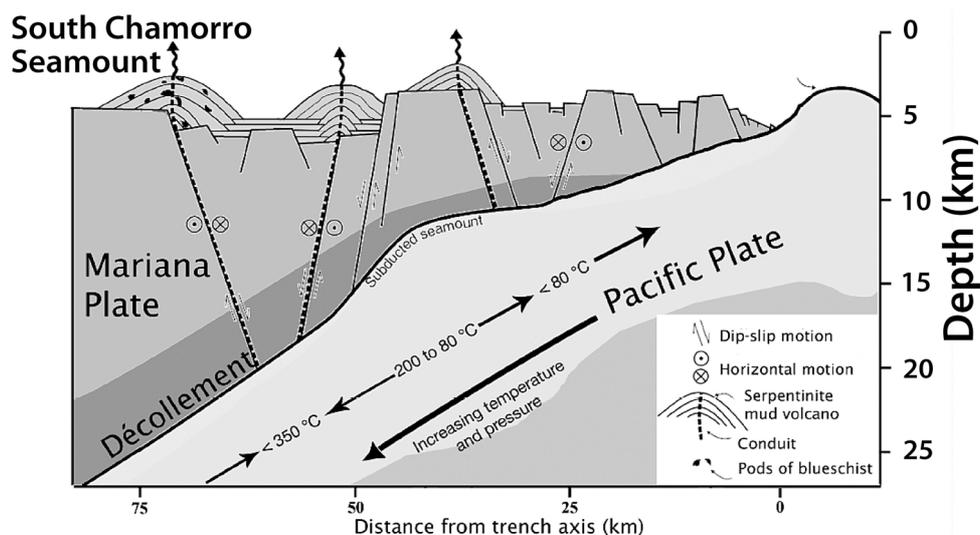


Fig. 4 Subsurface structure and generation mechanism of the South Chamorro Seamount across the Mariana Forearc modified from Hulme *et al.* (2010).

なりのアーキアが存在し、メタン生成もしくはメタン酸化を行っている可能性を示した。ただしいずれの結果においても、海底下10 mを超えるような蛇紋岩化流体環境には顕著な生命の存在は認められていない。

これらの結果は、南チャモロ海山の海底下に広がる蛇紋岩化流体環境が、地球表層にある空間としては例外的に、規模の大きい生命活動の兆候が検出できない生命非存在領域を包有している可能性を意味するものと言える。このODPの掘削孔は、海底下200 mまで鋼管で密閉され、海底下150 m付近に蛇紋岩化流体透水管を設置した状態で保存されている。この深部蛇紋岩化流体を採取し、その生命活動の兆候を再解析する研究が現在進行中である。この深部蛇紋岩化流体は、コアサンプルよりも遥かに表層生命活動による汚染が少なく、それが生命非存在領域に由来するかどうか検証する現時点で最高のサンプルである。実際、ほとんど生命そのもの（微生物細胞）が存在せず、その活性も極端に低いという結果が得られているが、超高感度な検出法では、わずかな細胞とわずかな微生物代謝活性が観察される。これは海底下の比較的浅い箇所でも生命活動領域から由来する流体の汚染の可能性が大きいとも考えられる。海底下150 mの掘削孔の中で、特殊な方法により汚染の可能性が最も低い深部蛇紋岩化流体を採取し、その流体環境が生命非存在領域であるか生命存在領域であるかの再検証を行う予定である。

この南チャモロ海山の深部蛇紋岩化流体環境は、生命非存在領域であるだけでなく、生命活動の汚染を全く受けていない非生命圏である可能性もある。すでに述べたように、深部蛇紋岩化流体と蛇紋岩自体は、地下15 km以上の深さの非生命圏に由来する。そのほとんどの空間が生命非存在領域であれば、海山形成以後の生命活動の影響を受ける可能性が低い。そうであるならば、Takano *et al.* (2009) で開発されたようなアミノ酸の立体異性体比指標を用いて、生命活動の影響を検証することができるかもしれない。立体異性体比が非生命作用による生成比 ($D/L=1$) から偏りが少なく、非生命作用による同位体比指標に近似できるかを定量的に評価できれば、生命非存在領域であることを証明できる可能性がある。もちろん、極めて検出感度の高い生物由来のバイオマーカーが検出限界以下であるというアプローチも、生命存在領域からのインプットの影響を見極めるには重要である。いずれにせよ、南チャモロ海山の深部蛇紋岩化流体環境は、地球

において未だ見つかったことのない巨大な非生命圏の最有力候補であることは間違いない。

本総説では、地球や宇宙における「生命圏」、「生命存在条件」といった概念について現状の到達点を紹介してきた。この「生命圏」と「非生命圏」の境界を捉えようとする科学は、現在我々が直面する地球や宇宙環境での「生命とは何か」や「生命活動を支える場とは何か」に対する挑戦である。しかしながら一方で、「生命圏」と「非生命圏」の境界条件を解明することは、過去の地球や宇宙における「化学進化」と「生命の誕生」の境界を明確に定義し、「生命の起源」を明らかにすることにも直結している。最後に、本総説を締めくくる結語として書いておきたいことは一つに尽きる。地球や宇宙における「生命圏」、「生命存在条件」を解き明かすには、地球化学が果たす役割が極めて大きいということである。もちろんそれは、地球化学だけを対象にした地球化学や地球化学者を指す言葉でない。地球化学的な思考・手法・解釈・客観性を武器に、分野の境界など存在しない自然科学の解明すべき大命題として宇宙—地球—生命という繋がりを解き明かそうとする真の地球化学と地球化学者に向けられた期待に他ならない。

謝 辞

「微生物学」を本流とし、自称「地球化学者」でもある著者に本総説を書く機会を与えて頂いた特集号・編集委員の高野淑識博士（海洋研究開発機構）をはじめとする編集委員に深く感謝いたします。また査読者の藪田ひかる博士（大阪大学大学院理学研究科）には、本総説を触媒とした「宇宙生物学」や「生命の起源」に対する情熱溢れる未来への提言や意見を頂きました。そのコメントだけで、本総説を書いた意味があったと思えるほど心を動かされました。また匿名査読者のコメントや意見も非常に有益なものでした。この場を借りて深く感謝いたします。

参考文献

- Bowman, J. P. (2002) Psychrophilic bacteria: isolation and characterization. In: *Encyclopedia of Environmental Microbiology* (ed. G. Bitton), John Wiley & Sons, 2639–2646.
- Breeze, J., Cady, N. and Staley, J. T. (2004) Subfreezing growth of the sea ice bacterium “*Psychromonas ingrahamii*”. *Microbial Ecology*, **47**, 300–304.
- Doemel, W. N. and Brock, T. D. (1971) Physiological ecology of *Cyanidium caldarium*. *Journal of General Microbiol-*

- ogy, **67**, 17–32.
- Edwards, K. J., Bond, P. L., Gihring, T. M. and Banfield, J. F. (2000) An archaeal iron-oxidizing extreme acidophile important in acid mine drainage. *Science*, **287**, 1796–1799.
- Hoehler, T. M. (2004) Biological energy requirements as quantitative boundary conditions for life in the subsurface. *Geobiology*, **2**, 205–215.
- Hoehler, T. M. (2007) An energy balance concept for habitability. *Astrobiology*, **7**, 824–838.
- Hulme, S. M., Wheat, C. G., Fryer, P., Mottl, M. J. (2010) Pore water chemistry of the Mariana serpentinite mud volcanoes: a window to the seismogenic zone. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, **11**, Q01X09.
- Imshenetsky, A. A., Lysenko, S. V., Kazakov, G. A. and Ramkova, N. V. (1976) On micro-organisms of the stratosphere. *Life Sciences and Space Research*, **14**, 359–362.
- Jackson, B. E. and McInerney, M. J. (2002) Anaerobic microbial metabolism can proceed close to thermodynamic limits. *Nature*, **415**, 454–456.
- Kashefi, K. and Lovley, D. R. (2003) Extending the upper temperature limit for life. *Science*, **301**, 934.
- Kato, C., Li, L. N., Tamaoka, J. and Horikoshi, K. (1997) Molecular analyses of the sediment of the 11,000-m deep Mariana Trench. *Extremophiles*, **1**, 117–123.
- Klotz, B., Pyle, D. L. and Mackey, B. M. (2007) New mathematical modeling approach for predicting microbial inactivation by high hydrostatic pressure. *Applied and Environmental Microbiology*, **73**, 2468–2478.
- Kohshima, S. (1984) A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, **310**, 225–227.
- Margosch, D., Ehrmann, M. A., Buckow, R., Heinz, V., Vogel, R. F. and Gaenzle, M. G. (2006) High-pressure-mediated survival of *Clostridium botulinum* and *Bacillus amyloliquefaciens* endospores at high temperature. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**, 3476–3481.
- McCollom, T. M. and Amend, J. P. (2005) A thermodynamic assessment of energy requirements for biomass synthesis by chemolithoautotrophic micro-organisms in oxic and anoxic environments. *Geobiology*, **3**, 135–144.
- McCollom, T. M. and Bach, W. (2009) Thermodynamic constraints on hydrogen generation during serpentinization of ultramafic rocks. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **73**, 856–875.
- McKay, C. P. (2001) The deep biosphere: lessons for planetary exploration. In: *Subsurface Microbiology and Biogeochemistry* (eds. J. K. Fredrickson, M. Fletcher), Wiley-Liss, 315–327.
- Mesbah, N. M. and Wiegel, J. (2009) *Natronovirga wadinatrunensis* gen. nov., sp. nov. and *Natranaerobius trueperi* sp. nov., two halophilic alkalithermophilic microorganisms from soda lakes of the Wadi An Natrun, Egypt. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **59**, 2042–2048.
- Mottl, M. J., Komor, S. C., Fryer, P. and Moyer, C. L. (2003) Deep-slab fuel extremophilic Archaea on a Mariana fore-arc serpentinite mud volcano: Ocean Drilling Program Leg 195. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, **4**, 9009.
- Park, J. S., Vreeland, R. H., Cho, B. C., Lowenstein, T. K., Timofeeff, M. N. and Rosenzweig, W. D. (2009) Haloarchaeal diversity in 23, 121 and 419 MYA salts. *Geobiology*, **7**, 515–523.
- Parkes, R. J., Cragg, B. A., Bale, S. J., Getliff, J. M., Goodman, K., Rochelle, P. A., Fry, J. C., Weightman, A. J. and Harvey, S. M. (1994) Deep bacterial biosphere in Pacific Ocean sediments. *Nature*, **371**, 410–413.
- Pedersen, K. (1997) Microbial life in deep granitic rock. *FEMS Microbiology Reviews*, **20**, 399–414.
- Price, P. B. and Sowers, T. (2004) Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, maintenance, and survival. *Proceedings of National Academy of Sciences in USA*, **101**, 4631–4636.
- Rebata-Landa, V. and Santamarina, J. C. (2006) Mechanical limits to microbial activity in deep sediments. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, **7**, Q11006.
- Rothschild, L. J. and Mancinelli, R. L. (2001) Life in extreme environments. *Nature*, **409**, 1092–1101.
- Salisbury, M. H. (2002) ODP Leg 195 Shipboard Scientific Party Site 1200. Proceedings of Ocean Drilling Program Initial Reports volume 195 (http://www-odp.tamu.edu/publications/195_IR/195TOC.HTM).
- Schink, B. (1997) Energetics of syntrophic cooperation in methanogenic degradation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **61**, 262–280.
- Schleper, C., Puhler, G., Kuhlmoorgen, B. and Zillig, W. (1995) Life at extremely low pH. *Nature*, **375**, 741–742.
- Stevens, T. O. and McKinley, J. P. (1995) Lithoautotrophic microbial ecosystems in deep basalt aquifers. *Science*, **270**, 450–454.
- Takai, K. (2010) Part 8: Traces of life and biosignatures, Chapter 8.4: Limits of life and biosphere: lesson from detection of microorganisms in deep-sea and deep subsurface in the Earth. In: *Astrobiology* (eds. M. Gargaud, P. Lopez-Garcia, and H. Martin), Cambridge University Press, in press.
- Takai, K., Moser, D. P., Onstott, T. C., Spoelstra, N., Piffner, S. M., Dohnalkova, A. and Fredrickson, J. K. (2001) *Alkaliphilus transvaalensis* gen. nov., sp. nov., an extremely alkaliphilic bacterium isolated from a deep South African gold mine. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **51**, 1245–1256.
- Takai, K., Gamo, T., Tsunogai, U., Nakayama, N., Hirayama, H., Nealson, K. H. and Horikoshi, K. (2004a) 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.
- Takai, K., Nealson, K. H. and Horikoshi, K. (2004b) *Methanotrorris formicicus* sp. nov., a novel extremely thermophilic,

- methane-producing archaeon isolated from a black smoker chimney in the Central Indian Ridge. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **54**, 1095–1100.
- Takai, K., Moyer, C. L., Miyazaki, M., Nogi, Y., Hirayama, H., Nealson, K. H. and Horikoshi, K. (2005) *Marinobacter alkaliphilus* sp. nov., a novel alkaliphilic bacterium isolated from seafloor alkaline serpentine mud from Ocean Drilling Program (ODP) Site 1200 at South Chamorro Seamount, Mariana Forearc. *Extremophiles*, **9**, 17–27.
- Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., Miyazaki, J., Hirayama, H., Nakagawa, S., Nunoura, T. and Horikoshi, K. (2008) Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high pressures cultivation. *Proceedings of National Academy of Sciences in USA*, **105**, 10949–10954.
- Takano, Y., Chikaraishi, Y., Ogawa, N. O., Kitazato, H. and Ohkouchi, N. (2009) Compound-specific nitrogen isotope analysis of D-alanine, L-alanine, and valine: application of diastereomer separation to ¹⁵N and microbial peptidoglycan studies. *Analytical Chemistry*, **81**, 394–399.
- Vreeland, R. H., Rosenzweig, W. D. and Powers, D. W. (2000) Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. *Nature*, **407**, 897–900.
- Wheat, G. C., Fryer, P., Takai, K. and Hulme, S. (2010) South Chamorro Seamount. *Oceanography*, **23**, 174–175.
- Yayanos, A. A. (1986) Evolutional and ecological implications of the properties of deep-sea barophilic bacteria. *Proceedings of National Academy of Sciences in USA*, **83**, 9542–9546.