

総 説

温泉に棲息する第三の生物

金子 弘, 古屋禎佑*

北里大学教養部化学研究室, *北里大学衛生学部生物物理学教室

温泉, 塩湖, 極地あるいは深海底といった一般の生物にとって極めて厳しいと思われる様な環境の中にもバクテリアその他の多くの生物の存在が知られている。中でも50~90℃といった高い温度——生物にとって必須の水のある高温環境=温泉と読みかえて——を好んで棲みわけている一連のバクテリアが知られており, それらを好熱菌あるいは好温菌と呼んでいる。

これらの好熱菌は, 一般の生物の生命現象の解明の為の基礎的な研究の上からも, またこれらの菌の耐熱酵素の利用といった例に見られるような実用的な応用研究の側面からも一般の生物にない多くの利点が予想され, 沢山の研究者による強力な研究が集中的に展開されつつある領域の一つである。

この様な好熱菌に関する研究の過程で, どうも普通のバクテリアとは同一レベルで比較できない様な一連の奇妙なバクテリアの存在が見い出されてきた。すなわち, 形態的にはバクテリアそのものであり乍ら, 分子のレベルから見ると到底普通のバクテリア(原核細胞生物)の仲間へは入れられず, さりとて, 酵母, カビ, 植物, 動物などの属する真核細胞生物の仲間とも考えられない様な一連のバクテリアである。

これまで, すべての生物は系統分類学的に, 遺伝子が細胞中に分散して存在する原核細胞生物と, 遺伝子が核構造に集中している真核細胞生物のいずれかに二分されてきたのであるが, これらのいずれにも入れることのできない上記の一連のバクテリアを新たにもう一つの別系統の生物すなわち, 第三の生物“アルケバクテリア(原始細菌)”として別に分類すべきであるという考え方が Woese ら^{1,2)}によって出されたのである (Fig. 1)。

生物分類学上, あるいは生物の系統発生学上, 正に革命的なこの提案に対し, 当初は多くの批判, 反論が出されたのであるが, その後, この考え方を裏付ける数多くのデータが蓄積しつつあり, 徐々にその妥当性が認められつつあるところであるといえよう³⁾。

例えば生物のルーツをたどる上で大きな指標の一つとなっている, 遺伝子の塩基配列を見ると, このグループのバクテリアのそれは, その他のバクテリアの塩基配列とは大きくかけ離れた位置にあり, どちらかという, むしろ, 真核細胞生物の塩基配列に近いことが見い出されている⁴⁾。また, 普通の細菌の細胞壁の構成員であるムラミン酸がアルケバクテリアに属する細菌の細胞壁には見られず, 一般の生物の脂質の主体である, 長鎖脂肪酸あるいは長鎖脂肪酸誘導体からなる脂質を全く含まず, もっぱら極めて特異的なエーテルタイプの脂質から成るといった特徴がそれである^{5,6)}。

尚, Fig. 1に見られる通り, 第三の生物“アルケバクテリア”に属すると考えられているバクテリアには今のところ, 20%以上の濃度の食塩水中に棲息している高度好塩菌, 二酸化炭素と水素気流下でメタンを生成することによって生育増殖しているメタン菌, および高度好酸性好熱菌の三つのグループが知られている。

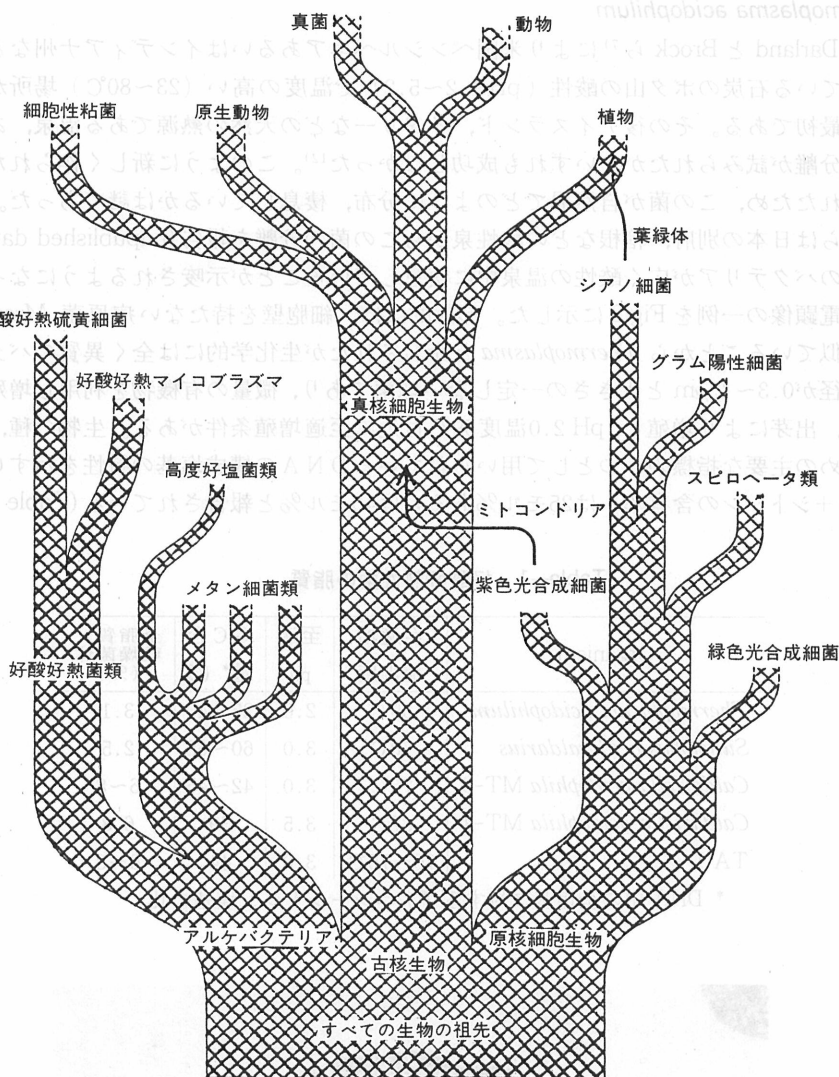


Fig. 1 すべての生物を3つの基本的な系統に分ける系統樹²⁾

ここでは温泉に見られる第三の生物ということで、アルケバクテリアに属する好熱菌に限ると、今のところ *Thermoplasma*⁷⁾ および、*Sulfolobus*⁸⁾ の2属が知られている。ただし、この他、アイスランドの温泉⁹⁾ あるいはイタリアーの海底噴気孔付近¹⁰⁾ から分離された嫌気性好熱菌も恐らくは同じアルケバクテリアに属する新しいもう一つのタイプの好熱菌であろうと推定されている。

以下に第三の生物に属する好熱菌について *Thermoplasma*, *Sulfolobus*, その他の嫌気性好熱菌の順に紹介し、特に伊豆箱根国立公園の硫黄泉からアジア地域では初めて分離された、*Sulfolobus* 属好熱菌 TA-1¹¹⁾ に関する我々の研究の現状を交えつつ、温泉に棲息する第三の生物についての現況を概観することにした。

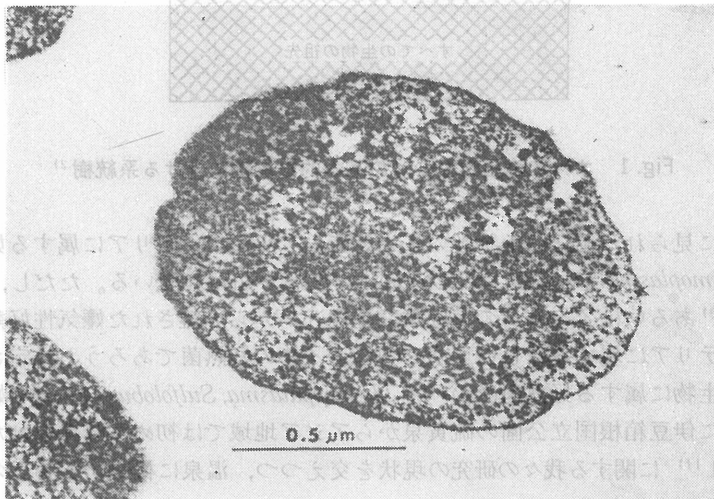
1) *Thermoplasma acidophilum*

1970年 Darland と Brock ら⁷⁾ により米国ペンシルベニアあるいはインディアナ州などにある自然発火している石炭のボタ山の酸性 (pH 1.2~5.2) で温度の高い (23~80°C) 場所から分離されたのが最初である。その後アイスランド、イタリーなどの天然の熱源である温泉, あるいは火山地帯で分離が試みられたが, いずれも成功しなかった¹²⁾。このように新しく作られたボタ山から分離されたため, この菌が自然界でどのように分布, 棲息しているかは謎であった。しかし, 最近大島らは日本の別府, 箱根などの酸性泉からこの菌の分離を報告 (unpublished data) しており¹³⁾, このバクテリアが広く酸性の温泉中に棲息していることが示唆されるようになってきた。この菌の電顕像の一例を Fig.2 に示した。形態的には, 細胞壁を持たない病原菌 *Mycoplasma* に大変よく似ていることから *Thermoplasma* と命名されたが生化学的には全く異質のバクテリアである。直径が0.3~2 μm と大きさの一定しない球菌であり, 微量の有機物を利用し増殖する従属栄養菌で, 出芽により増殖し, pH 2.0温度59°C付近に至適増殖条件がある。生物の種, 属などの分類のための主要な指標の一つとして用いられているDNAの構成塩基の特性を示すG-C含量 (グアニン+シトシンの含有率) は25モル%あるいは46モル%と報告されている (Table 1 参照)。

Table-1 好酸好熱性菌の脂質

Organism	至適増殖温度	至適pH	G C含量* (%)	全脂質/乾燥菌体 (%)
<i>Thermoplasma acidophilum</i>	59°C	2.0	25~40	3.1
<i>Sulfolobus acidocaldarius</i>	70°C	3.0	60~68	2.5
<i>Caldariella acidophila</i> MT-3	75°C	3.0	42~45	6~8
<i>Caldariella acidophila</i> MT-4	87°C	3.5	39	6.8
TA-1	70~75°C	3.0	44	6~8

* DNA 中の全塩基に対するグアニン-シトシン塩基の比

Fig.2 *T. acidophilum* の電顕像¹²⁾

細胞壁が認められない。

上記の様にこの菌は細胞壁を持たず、細胞膜が直接 pH 2, 50~60°C といった厳しい環境の外界と接していることになり、おまけに細胞内の pH は、ほぼ中性であること¹⁵⁾からも、当然膜を構成している主要成分である脂質が大きな役割を演じているものと考えられる。またアルケバクテリアの脂質は、その他の生物の脂質とは全く異なるエーテルタイプの脂質からもっぱら構成されていることもすでに述べたところであるが、その中でも好熱菌の脂質は、その他のアルケバクテリアの脂質ともまた異なった特徴を持つものである。すなわち、グリセリンあるいはポリオールと C₄₀ 長鎖ジオールがエーテル結合で連なった脂質骨格 (Fig. 5) を持つ。ただし、その詳細についてはほとんど *Sulfolobus* のそれと共通するところが多いので次の項にまとめて示した。

2) *Sulfolobus acidocaldarius*

最初 Brock ら⁸⁾により米国 Yellowstone 国立公園の自噴泉から分離された一風変わったバクテリアである。Fig. 3 a, b に類縁のバクテリアである TA-1 菌の電顕像を示した¹¹⁾。この写真に示される様に直径 1 μm 内外の球菌で、*Thermoplasma* とは異なり、アルケバクテリアに特徴的なムラミン酸を含まないタンパク質を主体とする細胞壁を持つ。細胞の一部に湾曲 (lobe) した部分を持ち、硫黄 (Sulfur)、鉄などの無機物を酸化することによりエネルギーを獲得増殖でき (この働きが硫酸性泉の形成にも関与していると考えられている) 強酸性 (acido=acid) の高い温度 (caldarius=hot) の中に棲息することから *Sulfolobus acidocaldarius* と命名された¹²⁾。独立栄養増殖 (Autotrophic growth) と低濃度の有機物 (酵母エキス、ペプトンなど) を利用する従属栄養 (Heterotrophic growth) の両方で増殖できることが知られている。

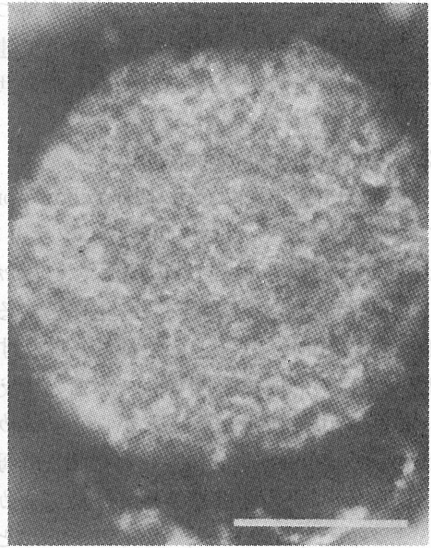
この菌は pH 2~5, 温度 50~90°C といった生命にとり極限とも思われる様な条件下で増殖すること、および奇妙な形態であることなどから、なかなかバクテリアとは認められず、Brock らの最初の論文⁸⁾ が何回も掲載拒否にあったという逸話の残っているバクテリアである¹²⁾。

これに殆んど一致するバクテリアが後に、ニュージーランド (North Island, Waiotapu 温泉)¹⁵⁾、イタリー (MT-株, ナポリ火山帯)^{16, 17)}、日本 (TA-1 菌, 箱根大涌谷)¹¹⁾ などで分離されている。これらを一括して *Sulfolobus* グループとして前項の *Thermoplasma* を含めて、それぞれの菌学的特徴の主なものを Table-1¹⁸⁾ にまとめて示した。Fig. 4 には TA-1 菌が分離された箱根大涌谷の写真を示したが、我国ではその後、別府¹⁹⁾、那須²⁰⁾ などでも分離されており、このような硫黄泉、あるいは酸性泉に世界的に広く分布しているものと考えられる。有機物質が少ない鉱物質の温泉中、あるいは泉源付近の土壤中に棲息し、硫黄、鉄などの鉱物質と特殊な繊毛で結合し、増殖し続けているものと考えられている。

アルケバクテリアに属する生物を作り上げている生体構成物質について、それぞれ広範な研究が進められつつあるが、例えば、核酸、タンパク質、糖質といったものにも勿論、個々の特異性はあるものの、際立って大きな違いは見い出されていない。しかし脂質は正にその例外であることは既に度び度びのべてきた通りであり、それ故に脂質の検索がアルケバクテリアの有力で簡便なマーカーとして使われる由縁でもある。当然この様に特異的な脂質に関する研究はそれぞれ強力に進められつつあり、*Thermoplasma*^{5, 21)}、*Sulfolobus*²¹⁾、MT-株^{22, 23)}、TA-1 菌^{24, 25)} ともほとんど共通する特異的な脂質から構成されていることが判ってきている。

ここでは TA-1 菌の脂質に関する我々の研究結果を中心に高度好酸性好熱菌の脂質に関する研究の現状をきついで以下にまとめた。

TA-1 菌の脂質のほぼ 90% が生体膜などの主成分である複合脂質から成り²⁶⁾、その脂質骨格は Fig. 5 に示したような 2 分子のグリセリンあるいは 1 分子のグリセリン (いずれも *sn*-2, 3-ジアルキルタイプで、一般の生物のグリセロ脂質の *sn*-1, 2-タイプとは逆の立体配置を持つ) と



a b

Fig. 3 TA-1 菌 (Sulfolobus 属) の電顕像¹¹⁾

- a. 超薄切片像, マーカーはいずれも0.5 μ mを示す。
- b. ネガティブ染色像 (細胞表層のサブユニット構造がみられる)



a b

Fig. 4 TA-1 菌採取現場

- a. はげしい噴気活動が続いている大涌谷
- b. 噴気活動にともない液面がはげしく沸騰している池

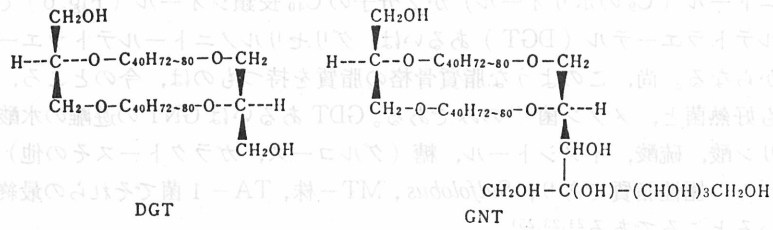


Fig. 5 ジグリセリル・テトラエーテル (DGT) とグリセリル・ノニトール・テトラエーテル (GNT) の化学構造¹²⁾
 グリセリンの立体配置はいずれも *sn*-2,3-ジアルキル型である。

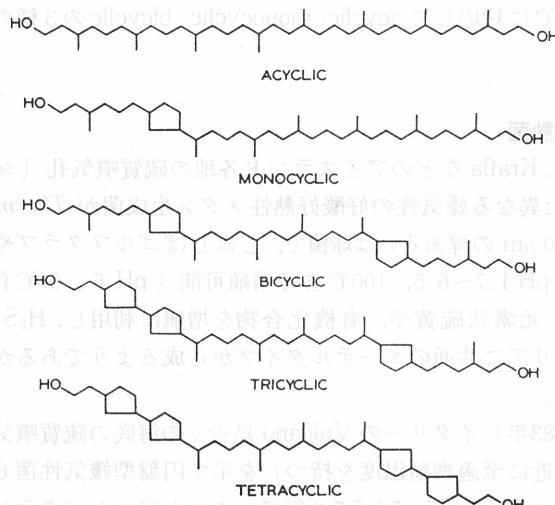


Fig. 6 C₄₀長鎖ジオール類¹⁸⁾

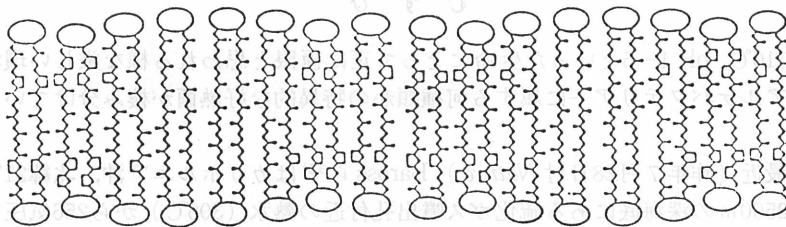


Fig. 7 アルケバクテリアル好酸好熱菌の脂質膜モデル²⁸⁾
 ○は極性ヘッドを示し、リン酸、グリセリン酸、
 イノシトールリン酸、糖、硫酸基などを示す。

1分子のノニール (C_9 のポリオール) が2分子の C_{40} 長鎖ジオール (Fig. 6) で橋かけされた、ジグリセリルテトラエーテル (DGT) あるいは、グリセリルノニールテトラエーテル (GNT) のいずれかからなる。尚、このような脂質骨格の脂質を持つものは、今のところ、アルケバクテリアの中でも好熱菌と、メタン菌²⁷⁾のみである。GDT あるいは GNT の遊離の水酸基の一方あるいは両側にリン酸、硫酸、イノシトール、糖 (グルコース、ガラクトースその他) などが結合したものがこれらの極性脂質であり、*Sulfolobus*, MT-1 株, TA-1 菌でそれらの最終的な構造解析が競われているところである^{21,23,25)}。

普通の生物の膜が脂質2分子膜から成ることは、ほぼ間違いのないところであるが、このグループの生体膜では Fig. 7 にその模式図を示した²⁸⁾ 様な単分子膜から構成されており、厳しい外部環境に対し、それぞれの極性ヘッドの交換、あるいは C_{40} 炭化水素鎖構造の変動 (C_{40} 炭化水素鎖中にあるシクロペンタン環の数を変える) などの機構^{21,29,30)} で対応しているらしいことも判ってきたところである。なお、*Thermoplasma* の複合脂質を構成している C_{40} ジオールとしては、同菌の最高増殖温度 59°C に対応して acyclic, monocyclic, bicyclic の3種のみであると報告されている²¹⁾。

3) その他の好酸性好熱菌

Hengill, Nomaskarth, Krafla などのアイスランド各地の硫質噴気孔 (solfataras) 付近で分離された 1), 2) とはまた異なる嫌気性の好酸好熱性メタン生成菌が *Thermoproteales* である。

直径 $0.4\ \mu\text{m}$ 、長さ $1\sim 80\ \mu\text{m}$ の桿あるいは球菌で、しばしばゴルフクラブや枝分かれのある桿状の形態を示す (Fig. 8)。pH $1.7\sim 6.5$ 、 100°C まで増殖可能 (pH 5、 90°C 付近で至適増殖を示す) で、G-C 含量は 55.5% 、元素状硫黄や、有機化合物を増殖に利用し、 H_2S や CO_2 を生成する。菌体脂質はアルケバクテリアに共通のエーテルタイプから成るようであるが、その詳細については未だ報告されていない。

また、極く最近 (1983年) イタリアの Vulcano 島近くの海底の硫質噴気孔付近から、少なくとも 110°C 迄増殖 (105°C 付近に至適増殖温度を持つ) を示す円盤型嫌気性菌 6 株が分離された^{10,31)}。これらは G-C 含量 $62\text{モル}\%$ と $51.5\sim 56.5\text{モル}\%$ で、これもアルケバクテリアに共通のイソプレノイドエーテルタイプの脂質を持つ新しいアルケバクテリアの仲間 (*Pyrodictium* 属と命名) と推定されている。

む す び

以上、 $60\sim 110^{\circ}\text{C}$ 、pH $1\sim 5$ といった生命にとって正に極限と思われる様な厳しい環境の中にも、第三の生物—アルケバクテリア—に属する何種類かの特異的な好熱菌が棲み分けていることが判ってきた。

さらに極く最近 (昨年 7 月 28 日付 *Nature*) Baross ら³²⁾ はカリホルニア沖、北緯 21° の東太平洋海膨の水深 2500m の深海底にある硫化ガス噴出孔付近の熱水 (306°C) から 256 気圧で 250°C 以上に至適増殖温度を持つ嫌気性のメタン生成菌を分離し、それらが恐らくアルケバクテリアに属する新しい好熱菌であろうという報告を出した。この報告は桁外れの高温での生命の存在に対する驚異と、地球以外の天体での生命の存在の可能性への示唆などから大きなセンセーションを起こした。

ただし、今年の 2 月 23 日付の *Nature* には同報告が人工的生成物を微生物と見誤った結果ではないかという否定的報告³³⁾ とそれに対する Baross らの反論³⁴⁾ とが掲載され、未だ真偽の程は定か

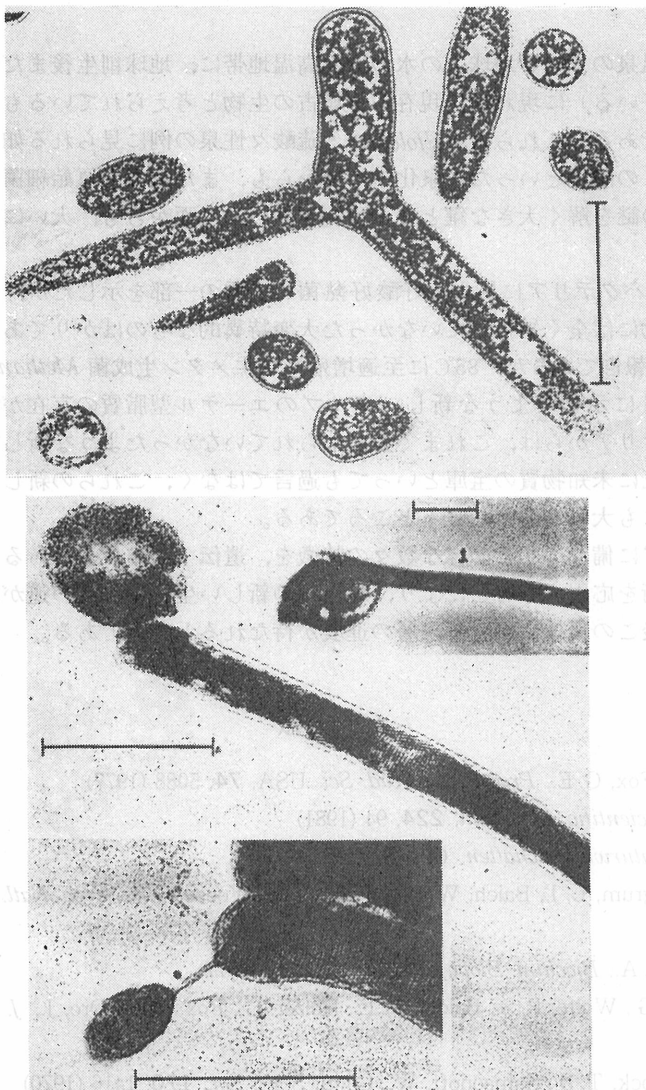


Fig. 8 *Thermoproteus tenax* の電顕像⁹⁾
 マーカーは1.0 μ mを示す。

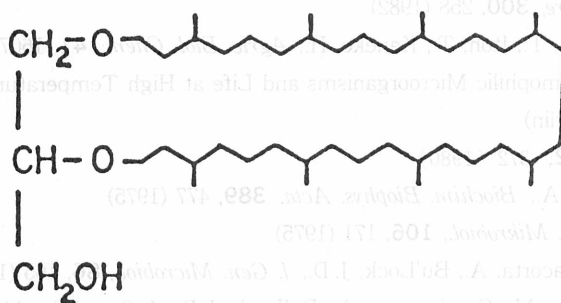


Fig. 9 *M. jannaschii* に見出された新しいタイプのグリセリルエーテル³⁵⁾

になっていない。

いずれにしても温泉のような地球上の水のある高温地帯に、地球創生後まだ間もない頃（約35億年前と推定されている）に現われ、現存する最古の生物と考えられているものがアルケバクテリア（原始細菌）である。これらは *Sulfolobus* と硫酸性泉の例に見られる如く、温泉に生きている細菌と、泉質との関連といった温泉化学の面からも、また最古の原始細菌という観点から生命の起源（誕生）の謎を解く大きな鍵となる可能性といった面からも、大いに期待できるところである。

Fig. 5にはアルケバクテリアに属する好酸好熱菌の脂質の一部を示したが、いずれもアルケバクテリア以外の生物には全く知られていなかった大変特異的なものばかりである。

これも極く最近の報告であるが、85°Cに至適増殖を示すメタン生成菌 *Methanococcus jannaschii* の脂質には、Fig. 8に示したような新しいタイプのエーテル型脂質の存在が報告された³⁵⁾。この様にアルケバクテリアからは、これまで全く知られていなかったような新しい化合物が続々と発見されており、正に未知物質の宝庫といっても過言ではなく、これらの新しい化合物に秘められた特異的な物性にも大いに期待されるところである。

アルケバクテリアに備わったこの様な数々の特徴を、遺伝子組み換え、あるいは細胞融合といった生物工学的技術を応用することにより、21世紀の新しい生物生産への道が開拓されることも充分予想され、今後この領域の研究の一層の進展が待たれるところである。

文 献

- 1) Woese, C. R., Fox, G. E., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74**, 5088 (1977)
- 2) Woese, C. R., *Scientific American*, **224**, 94 (1981)
- 3) Kandler, O., *Naturwissenschaften*, **68**, 183 (1981)
- 4) Fox, G. E., Magrum, L. J., Balch, W. E., Wolfe, R. S., Woese, C. R., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74**, 4537 (1977)
- 5) Langworthy, T. A., *Biochim. Biophys. Acta*, **487**, 37 (1977)
- 6) Tornabene, T. G., Wolfe, R. S., Balch, W. E., Holzer, G., Fox, G. E., Oro, J., *J. Mol. Evol.*, **11**, 259 (1978)
- 7) Darland, G., Brock, T. D., Samsonoff, W., Conti, S. F., *Sci.*, **170**, 1416 (1970)
- 8) Brock, T. D., Brock, K. M., Bally, R. T., Weiss, R. L., *Arch. Mikrobiol.*, **84**, 54 (1972)
- 9) Zillig, W., Stetter, K. O., Schäfer, W., Janekovic, D., Wunderl, S., Holz, I., Palm, P., *Zbl. Bakt. Hyg.*, I. Abt. Orig. C2, 205 (1981)
- 10) Stetter, K. O., *Nature*, **300**, 258 (1982)
- 11) Furuya, T., Nagumo, T., Itoh, T., Kaneko, H., *Agric. Biol. Chem.*, **41**, 1607 (1977)
- 12) Brock, T. D., "Thermophilic Microorganisms and Life at High Temperatures" (1978) Springer-Verlag (New York, Berlin)
- 13) 大島泰郎, *細胞*, **12**, 372 (1980)
- 14) Hsung, J. C., Haug, A., *Biochim. Biophys. Acta*, **389**, 477 (1975)
- 15) Bohlool, B. B., *Arch. Mikrobiol.*, **106**, 171 (1975)
- 16) De Rosa, M., Gambacorta, A., Bu'Lock, J. D., *J. Gen. Microbiol.*, **86**, 165 (1975)
- 17) Millonig, G., De Rosa, M., Gambacorta, A., Bu'Lock, J. D., *J. Gen. Microbiol.*, **86**, 165 (1975)
- 18) 金子 弘, 伊藤俊洋, *油化学*, **31**, 69 (1982)

