
総 説

温泉・熱水・噴気と生命

杉 森 賢 司¹⁾

(平成 22 年 8 月 17 日受付, 平成 22 年 8 月 31 日受理)

Organisms in Hydrothermal Environments

Kenji SUGIMORI¹⁾

Abstract

This review discuss on the organisms living not only in the surface of the earth, but also in deep sea, under the extreme environments. Especially, hot spring environments are useful for organisms to reproduce, because it is like a natural incubator. Tube worm as a symbiosis systems with sulfur oxidizing bacteria have an interesting blood mechanisms for the transportation of hydrogen sulfide. Sulfur oxidizing bacteria living in volcanic lake or sulfur spring water also have interesting characters, and have an important position of sulfur circulating systems of earth. *Cradonia theiophila*, one of lichens living in sulfuric gas environments, has been interested as the fumarolic organisms. *Jungermannia vulcanicola* also prefer to an acidic water environment.

Two different colored were often observed on the bottom of hot spring flow. In the hot spring flow, diatoms and cyanobacteria (blue-green algae), or two species of cyanobacteria are shared of their living spaces, which are distributed for a few degree of centigrade, each other.

All these organisms like cyanobacteria and bacteria have thermophilic and/or acidophilic characters in those extreme environments. *Synechococcus* sp. as one of the cyanobacteria living in hot springs, is famous for marked highest living temperatures as 73°C. So, these characters were imaged as the period on origin of earth for oxygen with photosynthetic systems. Thermophilic bacteria, as Archaea, are interested in the fields of an origin of life and the evolution of eukaryotic cells. And this review also discussed for the organisms living not only on the surface of the earth,, but also in deep sea, under the extreme environments.

The study on thermophilic bacteria may be useful for the elucidation of adaptation mechanism to extreme environments.

Key words : thermophilic microorganisms, acidophilic microorganisms, hydrothermal environments, fumaroles, bacteria, cyanobacteria

¹⁾ 東邦大学医学部生物学研究室 〒143-8540 東京都大田区大森西 5-21-16. ¹⁾ Department of Biology, Toho University Faculty of Medicine, 5-21-16 Omori-nishi, Oota-ku, Tokyo 143-8540, Japan.

要 旨

本総説では現在まで報告されている陸上から深海底に至る温泉・熱水・噴気と関連性がある生命体の中から、興味深く特徴がある生物について取上げ総括した。生命にとって温泉は一年を通し温度変化が少なく、天然の恒温槽となっている。特に、変温動物の生育や生殖には安定した環境が必要とされ、ある種の生物は温泉を生活の中心として暮らしている事が確認されている。また、酸素を必要とする生命体にとっては有毒な硫化水素をエネルギー源として活用することが出来る硫黄細菌を体内に持ち、彼らに宿とエサの硫化水素を与え、硫黄細菌が作った物質をもらい受け生活しているハオリムシという特殊な生物が深海の熱水噴出孔付近に生息する。この共生系をうまく利用しているハオリムシには特殊なヘモグロビンがあり硫化水素の運搬を可能にしている。他の生物が生息する事が出来ない硫気孔付近や強酸性の環境にもユオウゴケやチャツボミゴケ等の生息が確認され、また、火口湖や温泉等の硫黄を利用して生息する硫黄酸化細菌がいる。これらは地球上での硫黄循環の大切な役割を担っている。

温泉水などの熱水の流路を見ると明瞭に色分けされているのが観察される。生態学的に見ると、この色の違いはそこに生息する微生物種の違いであり、ほんの数度の温度の違いが線を引いた様に微生物の棲み分けを示している。

熱水環境や強酸性環境を好んで生息するシアノバクテリア（藍藻）や細菌には非常に興味深い種が存在する。シネココッカスは藻類の中でも最高生育温度（73℃）を示しており、原始地球で酸素が増加した一因となった事にこの微生物が深く関与したであろう事が推測されている。また、アーケアを主とする好熱菌は真核細胞ができる生命進化の初期段階で非常に興味を持たれている原核生物であり、温泉にはこの様な特殊な性状を持っている興味深い微生物が生息している。

キーワード：好熱性微生物、好酸性微生物、熱水環境、噴気、細菌類、シアノバクテリア

1. はじめに

生命体は地球上に存在する多種多様な環境を上手に利用し生息している。特に温度域に関しては四十数度の温泉に浸かっている我々からすると常識を逸脱するような温泉環境においても多くの生命体が環境に適応し生息しているのが確認されている（Table 1）。杉森（1994）は総説『温泉の生物学』において、好熱性や好酸性の藻類や細菌類について詳細に論述している（杉森，1994）が、勿論温泉を中心として生息する生命体はそれ

ばかりではなく、他にも多数存在している。ところで、日本の温泉における温泉生物のはじめの記載は箱根・須沢における *Conferva* (*Sirogenium* sp.) が 59℃の温泉に生息していたという Rein (1881) の紀行文中にある。この様に温泉に生息している生物は奇異な存在であり、早くから目をつけられて観察・研究が行われていたが、現在では好熱菌を中心とした進化学的工業的利用価値の追求以外の興味はなく、あまり注目されていない。

温泉の生物学としては Rein (1881) の記載以来、勝山 (1888) の北海道定山溪温泉に生息する藻類の研究、堀 (1890) の島根県玉造温泉や岐阜県濁河温泉の藍藻類についての報告、三好 (1897) の伊香保温泉に生息する鉄バクテリア、草津温泉の硫黄芝、日光湯元温

Table 1 Upper temperature limit for organisms live in hot springs (revised from Brock, 1978)

生物種	生育可能 最高温度 (°C)
真核生物	
動物：魚類および水性脊椎動物	38
昆虫	45-50
甲殻類	49-50
植物：維管束植物	45
コケ類	50
微生物：原生生物	56
藻類	55-60
真菌類	60-62
原核生物	
シアノバクテリア（藍藻）	70-73
光合成細菌	70-73
従属栄養細菌	>90
独立栄養細菌	>90

泉の硫黄バクテリアの研究報告があるが、温泉に生息する昆虫等を含めた生物の研究報告として伊藤(1944)が記した『温泉生物』をあげる事が出来る。この本では硫酸化細菌から昆虫にいたる温泉生物を紹介し、また、採取に伴う詳細な記録や背景、温泉生物学の歩んできた歴史等に触れ、「温泉は生物にとって桃源郷である」と説き、温泉と生命は切り離す事が出来ないと言っている。その後、江本は『我が国の温泉中に棲息する生物』と題し、1965年から1969年にかけて、日本各地の温泉の泉質、泉温、pH毎にそこに生息する生命体を細菌から脊椎動物に至るまで詳細に分類し報告している(江本, 1964, 1965a, 1965b, 1965c, 1966a, 1966b, 1967a, 1967b, 1968a, 1968b, 1968c, 1969a, 1969b, 1969c, 1969d)。その後、温泉生物学としてではなく、好熱性細菌に関する研究を中心とし、大島(1978)がまとめた『好熱性細菌』の中には従来の研究をふまえ、*Thermus thermophilus* や *Bacillus stearothermophilus* を中心とした耐熱酵素、耐熱機構やバクテリオファージの研究成果について報告している。また、海外においても古くから温泉生物の研究が行われてきてはいるが、それらの中心はやはり藻類や好熱性細菌が中心となっていた。その頃、すでに、Cohn(1862)は「温泉フィールドにおける様々な色彩の違いは単なる興味ではなく生物種の違いを示している」という高温環境における生物の棲み分けをすでに示唆していた。Brock(1978)がアメリカ・イエローストーン国立公園の熱水に生息する好熱性微生物に関する自らの研究を中心にした『*Thermophilic Microorganisms and Life at High Temperatures*』はCohn(1862)の考えを引用しており、また、この書は好熱性微生物研究の出発点とされる聖書であると考えられ、同時に集大成された総説でもあり、好熱性微生物に関する重要な位置を成す研究書である。特に、好熱菌の *Thermus*、好酸好熱性細菌の *Sulfolobus* や *Thermoplasma*、好酸好熱性藻類の *Cyanidium caldarium* や好熱性藻類の *Mastigocladus*, *Chloroflexus* 等を中心とした基礎的研究内容のみならず、熱水の流れの中心と外側では熱水の温度が異なり、フィールドを細かく観察する事が好熱性微生物研究の上で必要不可欠としている点は非常に重要視すべき所である。この様に熱水にはどの様に生命体が適応して生息しているかといった研究成果の一方、さらに「特殊性」といった広い研究分野に注目したKushiner(1978)は低温環境、高温環境、高圧環境、アルカリ・酸性環境、高濃度塩類環境、高濃度重金属環境、高放射能環境等の特殊性と生命体に関する論集を出版している。

さらに、ヒトにとっては猛毒な硫化水素、メタン等のガスを生活に利用し、共生系を確立している生命体も海底熱水環境、温泉、噴気地帯等には存在する。

個々の分野での研究は多く見られるものの、温泉・熱水・噴気と関連させ熱水と代表的な生命体をマイクロからマクロまで論じた報告は最近ではなされていない。本報では生命誕生としての熱水の役割と生命体との関連性を示し、かつての地球上において重要な役割を担ったであろう好熱性シアノバクテリア(藍藻)や好熱性細菌を中心に考察し、かつ、熱水生命体が熱水環境を上手に利用して競合せず棲み分けが成されている状態についても生態学的観点からとらえた。さらに海底熱水付近の特殊な生態系として、一般には有毒な硫化水素等を利用した特異な共生系、植物が生育しにくい硫気孔や強酸性水の影響がある付近の生命体、温度が一定に保たれている温泉を恒温槽として生活に利用している生命体等について総括した。

2. 海底熱水と生命の起源

2.1 生命誕生の場としての熱水環境

原始地球における生命誕生を考えた場合、様々な条件や環境が想定されたが、その中でも最も重要視されたのが海底での火山活動にともなう熱水である。そこには熱水噴出孔(チムニー)と呼ばれている「海底の温泉」があり、海底の裂け目や煙突状の噴出孔から地球内部の情報を豊富に含む

熱水が噴出し、周囲はその熱水と深海の冷水との温度差で陽炎状の揺らぎを生じている。それらは噴出している熱水中に溶け込んでいる物質の違いにより、ブラックスモーカー（硫化鉄等を含む黒色の熱水）やホワイトスモーカー（乳白色や無色透明の熱水）とよばれており、多くの物質が溶け込んでいる熱水が急速に冷やされるため、物質が析出し煙突状になるとされている。またその海水には生命の材料が合成された時に必要とされたであろう多種類のミネラルが豊富に溶け込んでいる事もわかっている（浦辺, 1996; 蒲生, 1996）。

深海底において熱水（温泉）が噴出している付近にはエビやカニの大群がひしめき合っているのが観察され、そこでは我々がなかなか目にすることが出来ない珍しい生物種やそれらに関する興味深い生態系を見ることが出来る。この様な場所には多種多様な生物が生命進化と非常に密接な関係を持って生活しており、また、学術上注目を集めている生命体が数多く見られる。この様な生物の生態は、より高度な技術開発によってもたらされた深海調査艇による鮮明な深海底の映像によって知ることが出来る（橋本, 1996; 北村, 2007）。ここでの熱水は300℃以上あるが、その周囲の水温は以外に低く、ほどよい温度とミネラル豊富な熱水のおかげで大量の細菌やプランクトンの発生がみられ、現在ではそれに伴う食物連鎖体系が確立されているということもわかっている（長沼, 1996）。

ところで、この様に特異的な生物群集が生息している海底の熱水環境にはもう一つ重要な役割があった。それは「生命創生」の場であったという事実である。現在からさかのぼること38~40億年前、熱水（温泉）というものが生命にとって非常に重要で、かつ、なくてはならなかった存在であった。かつての原始地球で「生命のかたちづくり」がなされていた頃、火山噴火によるガスの噴出がおこり、大気中には二酸化炭素、窒素、水蒸気や少量の水素、一酸化炭素が存在し、それらが生命の材料となったと考えられている。さらに、海水中や熱水の中に火山性ガスが吹き込まれ、様々な物質がその中へと溶け込んでいった。また、海底の熱水、たび重なる火山噴火、不安定な大気による稲妻、紫外線、隕石の衝突等のエネルギーが物質と物質との相互の化学反応を助長し、生命に必要な物質が合成され、やがてそれらが基になり生命誕生へと導くシナリオの一ページが書き記されたのである。具体的にはその様な環境において化学物質どうしの反応から、生命の基である有機物、高分子化合物ができ、生命のパーツであるRNAやアミノ酸が作られたのである（柳川, 1995, 1996; 酒井, 2000）。この様に熱水（温泉）は生命進化や生命誕生と密接な関係がある事は明白である。

2.2 太陽を必要としない生態システム

ハオリムシ (*Lamelibranchia* sp. 他7属) は土色の細く硬い筒の先から赤いえらを水中に出し生活している生物である。この筒はキチン質とタンパク質からできており、その中に栄養体とよばれる血管系を有する本体を納めているが、この生命体には消化管がない。つまり、口もなければ肛門もないこの生命体がどの様に生活をしているかという、体内に生息している細菌が彼らの生活に必要な物質を作っているのである。すなわち、ハオリムシの赤いえらから水中の硫化水素と酸素を体内に取り込み、彼らが持つ血液中の特殊なヘモグロビンと結合させ体内に生息している硫黄酸化細菌のもとへと運ぶ。すると硫黄細菌は硫化水素ガスの「S（硫黄）」を酸化し化学エネルギーを得て、そのエネルギーを使用して代謝（炭酸同化）を行なっている。つまり光のエネルギーを使わず物質の酸化により得た化学エネルギーを利用する化学合成というシステムを用いて生活している。この様にして作られた有機物は宿主にも渡され、ハオリムシはこれを栄養として生活しているという、いわば共生関係にある奇妙な生命体である。一般に硫化水素はヘモグロビンとの結合が強く、離れにくいので本来の酸素を運べなくなるという理由から呼吸に障害を及ぼすことが知られている。しかし、ハオリムシの持っている特殊なヘモグロビンは酸素と硫化水素の結合部位が異なるこ

とからその働きに支障をきたさずに生活することが出来るのである。現在まで発見されているハオリムシは硫化水素等を含んだ火山性ガスが噴出している海溝や海嶺等の深海の 300 m から 1,000 m 前後、もしくはそれ以上深い場所に生息していることがわかっているが、これは熱水噴出孔ばかりでなく冷水が湧出している場所にも生息しているのが確認されている。1966 年に北大西洋の深海 1,125 m 地点ではじめて発見されてから様々な新種の報告があり、わが国でも南海トラフ御前崎沖や室戸岬沖、沖縄トラフ、相模湾の初島沖等における生息が確認され種の同定が行われている。発見されたハオリムシの中でも桜島の活発な

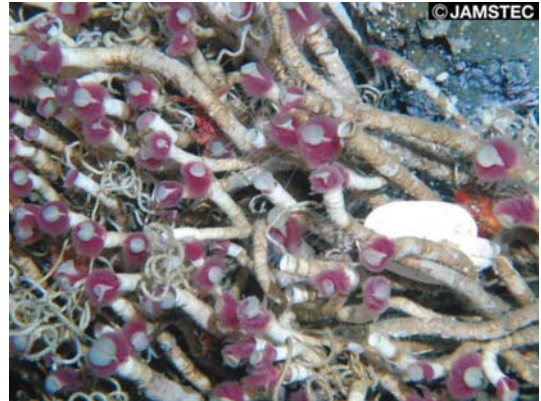


Photo 1 Tube worm (*Lamellibrachia satsuma*)
©JAMSTEC

火山活動が行われ火山性ガスが噴出している鹿児島湾の海底で 1977 年に確認されたのは非常に浅い場所に生息していた珍しい種であった。その後、1993 年に行われた再調査において、海底 82 m より採取した個体を調べたところ、新種であることが判明し、それをサツマハオリムシ (*Lamellibrachia satsuma*) と命名した (Photo 1)。また、他のハオリムシと比較した場合、この種が非常に浅い場所に生息していることから人工飼育が可能で、ハオリムシ研究において大変重要な発見となった (Hashimoto, *et al.*, 1993; 橋本, 1996)。

一方、シロウリガイ (*Calypptogena* sp.) という長径 10 cm にもなる貝もハオリムシと同じような共生系を体内に有している生物であり、ハオリムシと同じような条件が整った環境での生息が確認されている。消化管はなく体はヘモグロビンを持つので赤い。大きく広がったえらに生息 (共生関係にある) している硫黄酸化細菌が行う化学合成により有機物が作られ、それを双方が利用している。また、シンカイヒバリガイ (*Bathymodiolus japonicus*) というシロウリガイに類似した貝がいるが、共生系の化学合成細菌が硫黄酸化細菌ではなくメタン酸化細菌や、もしくは両者を共生させている点で異なっている。これは環境の変化に即座に対応するようなシステムなのであろう (小島, 1996; 橋本, 1996; 北村, 2007)。

その他、深海の温泉には他とは異なった種の動物が多くコロニーを作り生活しているが、中でも小笠原諸島沖の日光海山に生息するユノハナガニ (*Austinograea yunohana*) や西表島沖の鳩間海丘に生息しているゴエモンコシオリエビ (*Shinkaia crosnieri*) は眼が退化しており、進化学上非常に興味深い生物種である (橋本, 1996; 北村, 2007)。

3. 陸上の温泉に生息する生物

3.1 温泉は天然の恒温槽

体温を一定に保つ仕組がない大部分の動物 (変温動物) や植物において、温泉は四季を通じてほぼ一定条件の「湯」が湧出してくる自然の恵みであり、体の生理活性を安定した状態に保つことが出来る生活環境を提供してくれる非常に重要な場所を意味する。つまり、温泉は生命体にとって大変有用な天然の恒温槽の役割をはたしているのである。

古くから温泉生物として研究されていたのは卵から幼虫期を温泉で過ごすオンセンアブ (*Stratiomyia japonica*) という昆虫であり、1927 年那須温泉群にて採取されたのが最初の記載である (服

部, 1927). これは岡田・河西 (1941) によって新潟県燕温泉での詳細な生態が明らかになったが, 現在, 日本国内の温泉に広範囲で生息しているのが確認されている. 成虫の体長は約 15 mm で温泉以外の様々な場所に生息するが, このメスは春から秋にかけて温泉の湿気のある石の下, 苔の中, イタドリ等の葉の裏面に産卵する. その後, 幼虫期を温泉で過ごし, 蛹になる時に温泉から付近の湿地帯に移動し羽化する. ところで, 温泉に生育する種と淡水産の種の幼虫期を比較すると, 温度が高い (32°C) ところに生育する幼虫は淡水産 (15°C) より成長が非常に早いことがわかった. また, 成虫は冬季に活動せず, 幼虫として温泉中で越冬することが知られており, その生息可能な温度条件も 47~48°C にまで達することもわかっている. ところで, 温泉に生息する動物はその生育環境温度が一定であるという理由から, 一年を通して生殖を行う生物が少なくないが, このオンセンアブにおいては冬季に活動しないといったライフサイクルをとり, 寿命は約 1 年である.

また, 温泉にはオンセンバエ (*Scatella calida*) という温泉特有のハエが生息している. 水際に群れを作り生活するミギワバエ科の一種である. 春から秋にかけて生殖活動を行うが, 温泉特有の種は四季を通して生殖活動を行っている. 成虫は体長が 2~3 mm で黒褐色の体色をし, 温泉の湯溜りの淵, 浴槽から温泉水が流れ落ちるところ, 温泉に生息している藻類の上等に集団を作り黒い塊となって生息しているのが観察される. 日本全国の数多くの温泉にてその生息が確認されているが, わが国におけるオンセンバエの最初の記載は松村 (1915) により北海道の定山溪温泉にて調査されたものである. しかしながら, 近年, オンセンアブとオンセンバエにおいては学名のみで記載で, 和名での表記はなされていない.

3.2 温泉の蘚苔類, 地衣類

温泉植物の代表的なのはチャツボミゴケ (*Jungermannia vulcanicola*, 別名マリゴケ) といわれているツボミゴケ科の植物である (Photo 2). 酸性硫黄泉 (pH 3.0 前後) やその湿地に好んで生息しており, 酸性の温泉水がしぶきとなりかかるような環境が生育には良いとされている. 分布は全国に及ぶが, 鬼首にある地熱発電所の湯溜まり, 滑川温泉郷 (米沢市), 長野県樋沢川水系の高井鉄鉱山跡地等での生息報告がある (落合, 2004). 以前は草津西の河原にも自生しその案内板が設置されていたが, 現在では見られなくなった. しかし, 近隣の中之条町六合 (くに) の穴地獄 (かつて鉄鉱石の露天掘りがされていた窪地) では鮮やかな緑色をした見事なチャツボミゴケの群生が見られる. このチャツボミゴケは水銀やヒ素等を体内に取り込み蓄積する性質があることがわかっている (佐竹, 1986; 野池, 2001).

また, 酸性土壌や硫黄を含んでいるガスに暴露される様な場所には硫気孔荒原植生とよばれる一群の植物群落が形成されている. 温泉や地熱地帯でガスが噴出している場所や酸性の土壌の所に見られる植物の一群を総称してこの様な名前が付けられているが, 他の植物より硫化水素ガスや亜硫酸ガス等の有毒なガスに耐えて生育し, 荒涼な地に独自の生態系を形成しているのが観察される. 硫気孔荒原植生を形成している植物は温泉や地熱地帯が存在する場所の緯度や高度によってその種類が変わってくる. 草津温泉西の河原では, 泉源の周囲には目に見える植物は生えておらず,



Photo 2 *Jungermannia vulcanicola* lives in Ana-jigoku, Gunma Prefecture



Photo 3 *Cladonia vulcani* lives in Hakone-Oowakudani, Kanagawa Prefecture

数メートル離れた場所にササが生えているがそれほど背丈が高いものではない。しかし、源泉から離れるにしたがい徐々にササの背丈は高くなる傾向がみられる。また、草津白根山湯釜周辺にはほとんど植物は生えておらず、バスターミナルから湯釜への登山道にかけてササやスキが生えているがそれほど背丈は高くない。硫気孔荒原植生を構成する一群の植物の中で特記すべき植物はイオウゴケ（日本地衣学会での学名は *Cladonia vulcani* で別に *C. theiophila* という学名もある）であり（Photo 3）、これは硫黄「S」を含む噴気地帯を好んで生息している。一般にはユオウゴケ（硫黄苔）という記載されているが（吉村, 1973）、これは硫黄の語源からして“ユオウ”と

記載されているものである。ユオウゴケは地衣類に属し菌類と藻類が共生関係にある複合体の植物であり、箱根大涌谷においては噴気地帯のガスが影響している神山への登山道付近に自生している。この植物体の表面は吹きつけ塗装をしたような顆粒状で、色は緑色がかった灰白色である。全体的につや消しされた金属を想わせるような状態が観察される。葉体は数ミリメートルで、枝が出ているように子柄は高さ 1~2cm であり分岐も見られる。その先端にある胞子を蓄えている子器の色は紅色で非常に鮮やかであり、「モンローリップ」と称されている。箱根大涌谷をはじめとした硫黄を含んだ火山性ガスが噴出している様な場所によく観察されており、分布は北海道から九州の広い範囲にわたっている（吉村, 1973）。

3.3 温泉を好む小動物

肉眼で観察することができる温泉生物の代表的なものをいくつか紹介したが、ここに記載した動植物以外にも肉眼で観察することが出来る生物が温泉を棲みかとして選択し生息していることが記載されている。その他の主な温泉生物とその生息範囲温度についてみると、江本（1967a）の研究によれば青森県葛温泉、栃木県那須北温泉、新潟県燕温泉、静岡県蓮台寺温泉、湯ヶ野温泉等に生息するヒメモノアラガイ（生育温度：24.5~47℃）、栃木県那須弁天温泉、神奈川県箱根木質温泉、長野県中ノ湯温泉、大分県宝泉寺温泉等に生息するカワニナ（26.4~50.2℃）、青森県恐山温泉、酸ヶ湯温泉、秋田県後生掛温泉、大分県明礬温泉等に生息するユスリカ（22~51℃）、秋田県蟹場温泉、孫六温泉、栃木県那須北温泉、長野県地獄谷温泉に生息するゲンゴロウの一種（25.5~45.5℃）等が記載された。いずれの生物も 50℃ 前後までそれらの生息範囲を拡げていることがわかった。

4. 温泉に生息する特殊な性質を持つ微生物

4.1 温泉に生息する珪藻類、紅藻類

温泉には肉眼で観察することが出来る生命体以外に、顕微鏡でないと観察することが出来ない微生物が数多く生息している。そのほとんどが特殊な性状を持った細菌類やシアノバクテリア（藍藻類）である。実際、自然湧出している温泉をみると、生物は湧出口からその流れに沿って様々な生態系を形成していることがわかる。通常、湧出口での泉温は流れに従い低下し、pH もわずかながら

変化する。流れのある時点での温度（泉温）や pH によりその環境に適した様々な生命体が生息しているのが肉眼で観察され、それが微生物の集団として色であったり、集団の形態であったりして確認されている。

草津温泉の湯畑では湯の花を採取するために何列もの樋が設けられており（Photo 4）、その樋からはみ出た湯が樋の下を流れている。また源泉（50.5℃, pH 2.43）からも直接湯が流出し流れを形成している。温泉水の流れをよく観察すると、その流底が茶色と鮮やかな緑色になっているのがわかる（Photo 5）。さらに流下し湯が滝になって流れ落ちるところの岩肌は一面鮮やかな緑色である。一方、現在は露天風呂が設置されているかつての西の河原においても、流れ出た湯の流底が茶色と緑色になっているのが観察された。この流れの色の違いを温度の違いでみると、ひとつの例では茶色の流れが 37.2℃, 緑色の流れが 41℃であった。また、茶色と緑色が分かれている場所においては 38.5℃と確認された。すなわち、38.5℃を境に温度が高い方が緑色、低い方が茶色である事はそこに生息する微生物集団の違いによる。pH が低い草津温泉ではこの茶色の流れは火山地帯の強酸性温泉からよく検出される珪藻（Photo 6）の一種である *Pinnularia braunii* var. *amphicephara* や *Pinnularia* sp. 等の集団（杉森, 2004）で、鮮やかな緑色は強酸・高温環境に生息する紅藻類のイデユコゴメ (*Cyanidium caldarium*, Photo 7) あるいはガルディエリア (*Galdieria sulphuraria*) である（長島, 1993, 1995, 1997a, 1997b; 杉森, 2004）ことが顕微鏡観察により確認されている。

ほんの数度の違いで線を引いたように全く異なった種の生命体が生息することは非常に興味深い。しかし、言い換えれば生命体同士が競合せずうまく棲み分けがなされているということで、生命の多様性を考えた場合、数度の温度の違いは非常に重要な要因ではないかと考える。



Photo 4 Kusatsu-Yubatake (Source of hot spring water), Gunma Prefecture



Photo 5 Algae lives in the hot spring flow on different water temperature

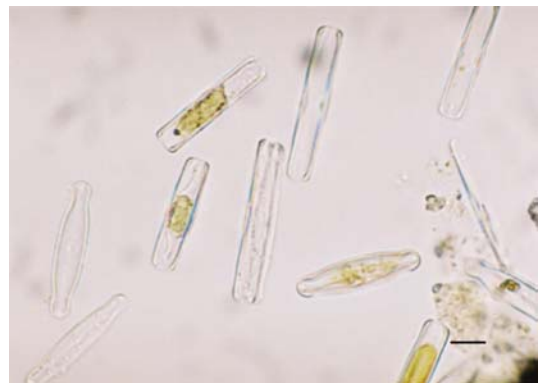


Photo 6 Light micrograph of Diatoms from brown part at Kusatsu-Yubatake (scale : 10 μ m)

4.2 温泉に生息するシアノバクテリア

中性からアルカリ性にかけての温泉にはシネコッカス (*Synechococcus* sp.), イデュアイミドリ (*Mastigocladus laminosus*), フォルミディウム (*Phormidium* sp.), ユレモ (*Oscillatoria* sp.) 等の藻類が生息している (Dor, 1967; Brock, 1978; 佐藤, 1984, Photo 8).

シネコッカスはシアノバクテリアの中でも70°Cを超える高温環境でも生息することが可能で, 群馬県湯ノ小屋温泉や岐阜県新平湯温泉をはじめとし, 北海道・温根湯温泉, 秋田県・湯瀬温泉, 長野県・中房温泉, 地獄谷温泉, 上諏訪温泉, 静岡県・峯温泉, 鳥取県・三朝温泉, 島根県・玉造温泉等の高温泉にてその生息が確認されている。群馬県湯ノ小屋温泉一号源泉 (72.4°C) の熱水がオーバーフローして流出し, パイプを通し流れ落ち, そのパイプを出た湯 (63.0°C) が垂直に流れ落ちるところに緑色を呈し附着している微生物マットが確認された。温泉の流れに沿い52.0°Cで木ノ根沢の川水と混合するまで見事な緑色の微生物マットが形成されていた。その微生物マットを顕微鏡観察すると形態は楕円形または円筒形の細胞からなっているのがわかった (Photo 9)。これがシネコッカスであるが, 原始地球において最初に酸素をもたらしたのはこれに近い種だと考えられている。シネコッカスは種類が多いが, その中でも *Synechococcus lividus* が最も耐熱性が高く, 光合成活性を測定することによりこの種の生育最高温度が73°Cであるということも確かめられている (Meeks *et al.*, 1971)。

イデュアイミドリはシネコッカスに次ぐ好熱性を示し, その生息は群馬県湯ノ小屋温泉一号源泉の熱水が流れ落ちた場所に存在する微生物マットから確認された (長島, 1985)。イデュアイミドリという和名からすると温泉と深いつながりがあることがうかがわれる。この藻類の基本構造はすべて片側に位置する細長い分枝をいくつか伴った1本のフィラメント形態をとることが知られているが, この他に「細胞形態が樽状か球状でそれが連

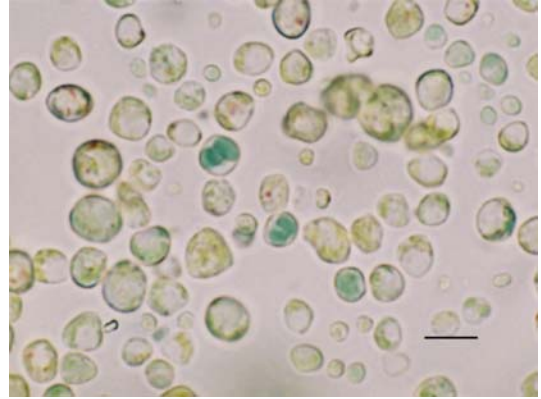


Photo 7 Light micrograph of *Cyanidium caldarium* from green part of mats at Kusatsu-Yubatake (scale : 10 μ m)

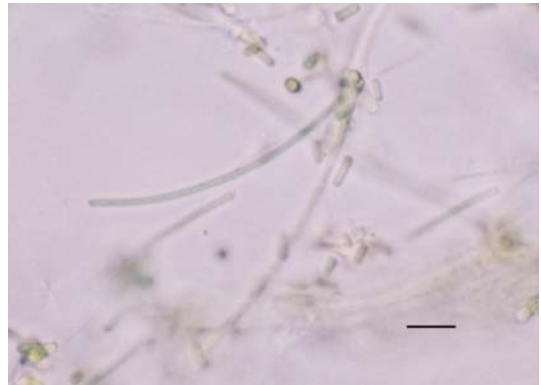


Photo 8 Light micrograph of *Synechococcus* sp. (rod shaped cell) and *Oscillatoria* sp. (filament body) (scale : 10 μ m)

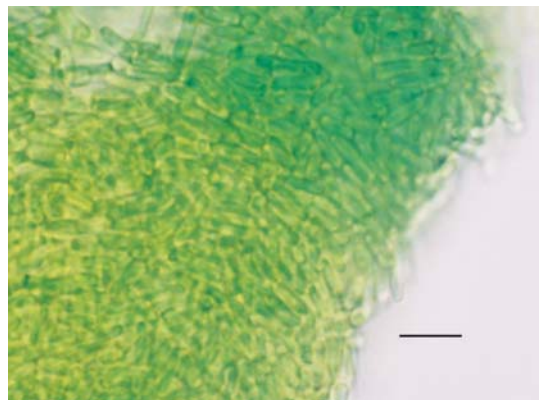


Photo 9 Light micrograph of *Synechococcus* sp. (Yunokoya Hot Spring) (scale : 10 μ m)

なったフィラメント状」や「分枝を伴わないフィラメント状で異型細胞は形成しない」という2種類の形態をとることもわかっている。

フォルミディウムは低温から高温までの様々な環境においてその生息が確認されている。湯河原温泉の永田源泉をみると貯湯槽からしみだした場所に温泉成分が固まった白い沈澱物が観察されるが、湿潤なその白い沈澱物(34℃)の上に緑色の微生物マットが観察された。顕微鏡観察によると、糸状に連なった細胞群の周りには薄い透明の鞘があり、群体を形成していた。また、フォルミディウムは温泉産のものが多く、最高温度が58~60℃での生息が確認されている。

フォルミディウムと同じような細胞体が一列に並んだ形態をとるが、透明な鞘がないものをユレモと称している。群馬県湯ノ小屋温泉一号源泉(72.4℃)の熱水がオーバーフローして流出し流れた湯が木ノ根沢の川水と混合する時点の緑色の微生物マット(52.0℃)においてその生態が顕微鏡観察された。また、長島(2009)により岐阜県新平湯温泉の露天風呂源泉(約65℃)における生息も確認されている。湯ノ小屋温泉や新平湯温泉ではシネココッカスと混合し緑色の微生物マットを形成していた(長島, 2009)。日本各地の温泉等に生息しているユレモにおいては数多くの種類が報告されているが中には好熱性(53~60℃)の種も存在する。

さらに、先に温度の違いが生物種の違いを示していた草津温泉湯畑の温泉水の流れで観察されたのと同様の状態が、ロシア・カムチャツカ半島の火山地帯で観察された。先の例より温度が高い熱水の流れを観察すると、緑色(58℃)の部分はフォルミディウムという藍藻で茶色(60℃)の流れはアナベナ(*Anabaena* sp.)という藍藻で構成されていた。わずか2℃という温度の違いによって、微生物マットを構成している種が全く異なっていた(杉森, 2000, 2004)。

4.3 硫黄酸化細菌~硫黄芝~

硫黄を酸化することによりエネルギーを得て生活している独立栄養細菌には先ハオリムシやシロウリガイの体内に生息し興味深い生態系を形成しているものがあるが、温泉には様々な種の硫黄細菌を始めとした化学合成細菌の生息が知られている。

硫化水素臭がする草津西の河原の源泉群にはいくつかの熱水溜まりが存在する。湧出口からの湯の流れをみると“白色の糸状の集団”が湯の流れにゆらゆらと漂っているのが観察される。特に「鬼の茶釜」の向かいにある湯溜まりの中やそこからの流れをよく観察すると“白色の糸状の集団”を見ることができる(Photo 10)。これがいわゆる「硫黄芝」といわれ、細菌の集合体により構成されている(Photo 11)。構成している細菌の種類により、大鎌型細菌(*Thiovibrio miyoshii*)から構成されているAタイプ、桿菌(*Thiobacillus* sp.)から構成されているBタイプ、糸状細菌(*Thiothrix miyoshi*)から構成されているCタイプの3グループに分類されている。また、硫黄芝は強酸性領域から中性領域にかけての広い範囲(pH 1~7.8)に生育しており、またその生育する環境の温度も30~80.5℃といわれている(牧, 1988)。ところで、岩手県夏油温泉に生息している硫黄芝は牧(1980)によって詳細な研究が行われたが、その結果、夏油温泉・枯松沢に生息する硫黄芝はこのうちのA型に属し、その主要構成細菌である大鎌型細菌は湾曲している小さな細胞体と大きな細胞体の二種類から構成されていた。この時採取された硫黄芝の生育温度範囲は55~69.5℃で生育pHは6.3前後であった。A型硫黄芝の生育条件としては40ppmを超えない量の硫化水素が含まれ、微好気的条件下の浅い流水で(O₂濃度1ppm以下)であることが望ましいとされている。一方、夏油温泉・貞蔵の湯から採取された硫黄芝はC型であることがわかった。

生育条件さえあればこの硫黄芝はどこにでも生育することができ、草津温泉、夏油温泉の他、日光湯元温泉、蟹場温泉、孫六温泉、中の湯温泉、鶴の湯温泉、台温泉等の硫黄を含んだ温泉水が流れを形成している場所にてよく観察され、広く世界中に分布しているものと考えられる。実際にカム

チャツカ半島のムツノフスキー地熱地帯の温泉 (63.9°C, pH 6.61) から採取した試料においてこの A 型硫黄芝の生育が認められた (杉森, 未発表データ)。

4.4 硫黄酸化細菌～火口湖での役割～

草津から志賀を結ぶ道沿いに草津白根山があり、その山頂にはエメラルドブルーの湖水をたたえた火口湖湯釜がある (Photo 12)。火口湖の直径は約 270 m, 水深約 15 m (季節変動をす) であり湖面の面積は 67,000 m² である。湖水は強酸性 (pH 1~1.8) で夏の水温は約 20°C (11 月で約 7~9°C) である (Ohba *et al.*, 1994)。湖底には 116°C の溶融硫黄の溜まりがあり、そこからは常に硫化水素, 二酸化硫黄, 二酸化炭素が湖水に供給されている (Takano *et al.*, 1997)。火口湖周辺は緑が無く草木が一本も生えていない荒涼とした場所であるが、その強酸性の湖水には硫黄を酸化して生息している細菌が生息している。夏に採取した湖水試料中にはなんと 8.4×10^5 個/ml の硫黄酸化細菌が生息していた。この細菌は湖水中に含まれる単体の硫黄やポリチオン酸の「S」を酸化し硫酸にするエネルギーを用い炭酸同化をしている化学合成細菌であり、その諸性状より硫黄細菌の一種である *Acidithiobacillus thiooxidans* (以前は *Thiobacillus thiooxidans* と呼ばれた) と同定された。その形態は極鞭毛を有する桿菌で、ひとつの細胞は約 $0.5 \times 1 \sim 2 \mu\text{m}$ の大きさである (Photo 13)。これは自然界における硫黄循環の酸化系に関与する細菌で、環境中の硫黄化合物の増減にも細菌の活動が密接に関与していることがわかっている。特に強酸性火口湖に生息している *A. thiooxidans* はその湖水中のポリチオン酸量の変化に関与しているという研究報告がある (Takano *et al.*, 1997)。また、この火口湖に流入する小さな流れがいくつかあるが、その流れや周辺の土壌にもこの *A. thiooxidans* が生息している他、鉄を酸化するエネルギーでエネルギーを得ている *Acidithiobacillus ferrooxidans* (以前は *Thiobacillus ferrooxidans* と呼ばれた) も生息している (Takano *et al.* 1997)。また、同様の事がロシア・カムチャツカ半島マリ・セミアチーク火山火口湖の調査においても検証された (Sugimori *et al.*, 1995)。

一般的に、これらの細菌は硫黄鉱山等の強酸性の坑内水や硫黄や鉄を多く含む酸性の土壌や温泉水に生息しており、近年、それらの特性を生かした鉱業の利用 (バクテリアリーチング: 例として、低品位な銅鉱からの銅の回収) や鉱山廃水処理 (例: 岩手県松尾鉱山跡の鉱山排水) も盛んに行われている (伊藤, 1976)。

さらに、草津白根山湯釜においては湖水に溶けているポリチオン酸量の変化と噴火との関連性が



Photo 10 Schwefelrasen(loushiba) in hot spring pool

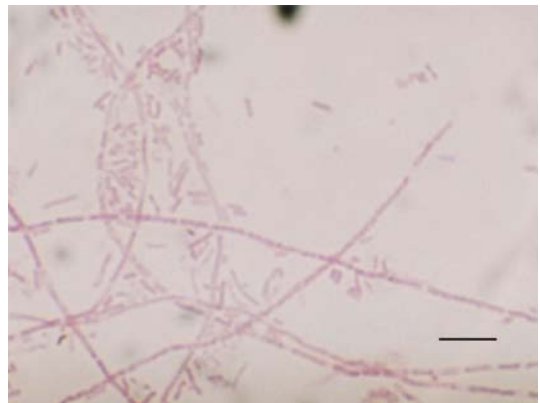


Photo 11 Light micrograph of Schwefelrasen with Gram staining (Short rods and filament shaped bacteria) (scale : 5 μm)

取り上げられている (Takano, 1987). ポリチオン酸の量が激減しゼロに近づくとき噴火の危険性があることがわかっている. この様なことから, 湖水中のポリチオン酸量を測定することが噴火の予知につながるという理由から湖水の定期的な採取が必要であった. 現在では自動モニタリングシステムにはなっているが, かつては雪で道路が閉鎖されている厳冬期にも湖水試料は必要で, スキー場のリフトの終点から腰より多い雪をかき分けながら3~4時間かけて目的地に到達し湖水を採取して実験に供した.



Photo 12 Yugama Crater Lake, Gunma Prefecture

4.5 好熱性細菌～アーケア (古細菌) と真正細菌～

硫化水素ガスとの反応で卵の表面が黒色に変化したため卵を販売している神奈川県箱根大涌谷 (Photo 14) では灰色がかかった黒色の泥を含んだ熱水が湧出し, 硫化水素等のガスも噴出している. この熱水は96℃という温度で, pH 1という強酸性であり (Photo 15), 常識では生命体など絶対生息しているはずがない環境である.

この泥を含んだ熱水を採取し, それを低濃度の有機物を加えた培地に加え70℃にて培養を試みたところ, 数日後に試験管内部の液面に膜様の状態が確認された. これをグラム染色し, 光学顕微鏡観察を行ったところほぼ球状ではあるが所々へこんだ様な不定形を呈する細菌が観察された (Photo 16).

また, 走査型電子顕微鏡によりこの細菌を観察したところ, 紙風船を所々つぶした様な形態が観察された (Photo 17). これが *Sulfolobus* sp. という細菌で, アーケア (Archaea: 古細菌) と呼ばれる一群の生命体である. アーケアとはウーズ (Woese and Fox, 1977; Woese, 1981) によって定義された生物群の総称である. 生物群共通の遺伝子 (16S rRNA) 配列を調べた結果, 同じ原核生物 (核膜がないいわゆる細菌全般を指す) であるにもかかわらず, 真正細菌 (アーケアを除く一般細菌) と異なる性状を示す細菌で, 高温環境, 高塩環境等の特殊な環境に生息し, 特徴ある性状を有している生命体である. アーケアの持っている様々な性状は真核生物に近い性状をもつ. すなわち, このアーケアは真核生物, 真正細菌とならぶ“第三の生物群”として定義されている.

Sulfolobus sp. は箱根大涌谷の熱水と同じような条件の熱水が湧出する秋田県藤七温泉, 後生掛温泉, 玉川温泉 (鏡沢, 毒ガス沢, 殺生窪, 東森地区), 栃木県那須湯本温泉, 群馬県草津温泉湯畑, 万座温泉湯畑および空吹 (からぶき), 大分県別府温泉, 塚原温泉, 筋湯温泉, 鹿児島県林田温泉等に生息しているのが確認されている. 興味深いことに, 栃木県日光湯元温泉は硫黄を含んだ熱水 (76℃)

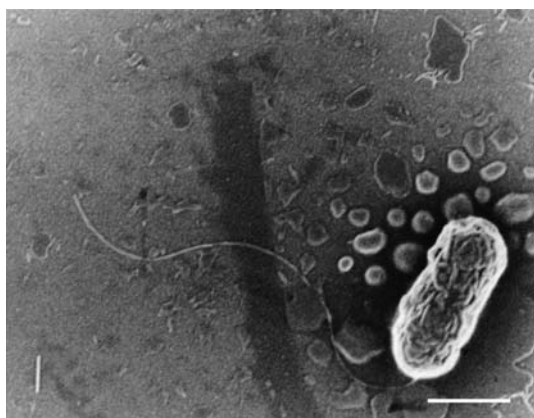


Photo 13 Electron micrograph of sulfur oxidizing bacteria isolated from Yugama Crater Lake (scale : 0.5 μm)



Photo 14 Hakone Oowakudani Geothermal Area, Kanagawa Prefecture



Photo 15 Hot spring pool at Hakone Oowakudani (Temperature of water as 96°C), Kanagawa Prefecture

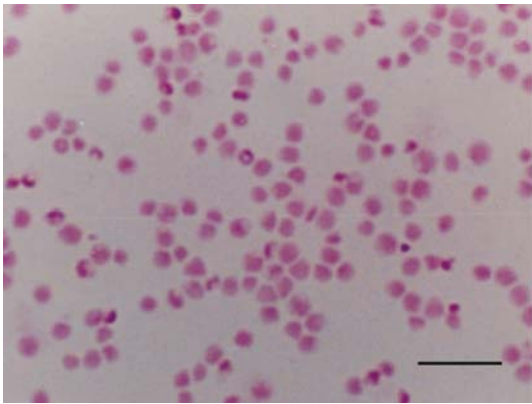


Photo 16 Light micrograph of *Sulfolobus* sp. with Gram staining, isolated from Hakone Oowakudani Hot Spring Pool (scale : 5 μ m)

が湧出しているが pH が 6.0 にもかかわらず *Sulfolobus* sp. の生息が確認されている (Sugimori *et al.*, 1988a ; 杉森ら, 1989).

先にも述べたとおり, 化学進化で出来た生命のパーツが膜で仕切られ原始細胞となり, やがてその細胞は生命の情報を蓄える遺伝子やタンパク質合成等の様々な機能を持ち分裂し増殖することが可能になり, 現在の細胞ができあがったとされているが, その大本となった細胞がこのアーケアに近い細胞であったと考えられている. 基となるアーケアの様な細胞に他の生命体が入り込み, やがて細胞内の膜構造が進化した結果, 我々の体を構成しているような細胞が出来たと考えられている. その理由のひとつは細胞内小器官のミトコンドリア (エネルギー生産の場) には独自の DNA が存在していることである. また, 植物細胞の葉緑体も同じく独自の DNA をもつことから, かつてはシアノバクテリアが細胞内に入り込んだものとされている. 以上の過程は細胞共生説といわれ, マーグリスによって提唱されている生命がたどった最初の進化である (Margulis, 1970).

ところで, 好熱性細菌の耐熱機構に関する研究も盛んに行われており, 独特な脂質を膜に有している事 (金子・古屋, 1983 ; 山岸, 1996), 熱変性をしにくい特殊なタンパク質

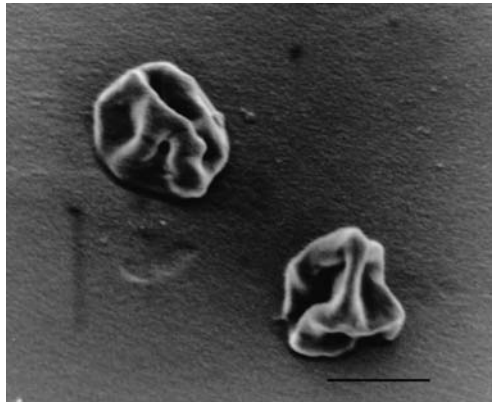


Photo 17 Electron micrograph of *Sulfolobus* sp. isolated from Hakone Oowakudani Hot Spring Pool (scale : 1 μ m)

を有している事(丸山, 2004)等が明らかにされてきている. この様な研究と平行し超好熱性細菌の研究も発展した. 100°Cを越える熱水環境からも多くのアーケアに属す細菌が発見され, その多くは非常に変わった特徴ある形態をしていることがわかった(杉森, 1994). 近年, 海洋研究開発機構の研究チームは海底の深部熱水から採取した試料を培養したところ 400 気圧, 122°Cにて細菌の増殖に成功したことを発表した. この細菌が生息していた場所は水深 2,450 m, 360°C という環境なので, 実際は条件が整えばその様な環境においても生命が生息する可能性も考えられてきている(Takai *et al.*, 2008).

アーケア以外の真正細菌に分類される好熱性細菌をみると, その代表的なのが中性の高温泉に生息する *Thermus sp.* と *Bacillus stearothermophilus*, 酸性の温泉に生息する *Alicyclobacillus acidocaldarius* である.

Thermus sp. は栃木県大丸温泉源泉(泉温 72°C, pH 7.28)に生息しているのが確認された. その増殖可能温度域は 45~85°C(至適温度は 65~75°C), 増殖 pH 域は 4.0~9.5(至適 pH は 8.5)である(杉森・高柳, 1987). 高温の中性泉には広く生息していると考えられ, 実際, 静岡県熱川温泉や峰温泉からの分離報告例がある. 標準株は *T. aquaticus* で, 形態は一般的に長い桿状を呈し孢子は形成しないが, 菌体はしばしばフィラメント状になることもある. 黄色い色素を産生する細菌である(大島, 1978).

Bacillus stearothermophilus は栃木県那須北温泉源泉(泉温 57.2°C, pH 6.13)に生息しているのが確認されている. その増殖可能温度域は 30~70°C(至適温度は 65°C), 増殖 pH 域は 4.0~9.0(至適 pH は 6.5~8.0)である. その細菌の形態は桿菌で, 楕円形の孢子が菌体の端近くに位置し, 鞭毛を有し運動性がある. この細菌は地球上のあらゆる環境から分離され, 特に温泉環境や泥の中から分離される例も多いが, 面白いことにそれは必ずしも高温環境とは限定されていない(杉森・高柳, 1987). 中性付近に増殖至適 pH を持ち, 孢子を形成する好気性の中等度好熱性細菌はほぼこの *B. stearothermophilus* に属する.

Alicyclobacillus acidocaldarius (以前は *Bacillus acidocaldarius* と呼ばれていた)は秋田県乳頭温泉群黒湯源泉(泉温 66.2°C, pH 3.7)に生息しているのが確認されている. その増殖可能温度域は 35~75°C(至適温度は 55°C), 増殖 pH 域は 2.0~6.0(至適 pH は 3.5)である. その細菌の形態は桿菌で, 楕円形の孢子が菌体の端近くに位置し, 鞭毛を有し運動性がある(杉森ら, 1988b). *A. acidocaldarius* の生息環境をみると栃木県那須湯本温泉行人の湯源泉(泉温 52°C, pH 2.42)をはじめそのほとんどが高温の酸性温泉水から分離されたものであるが, 炭坑のボタ山から分離された報告もある.

5. おわりに

特殊環境に生息する生命体に関する記載について, 近年では好熱性細菌の種および属を中心にそれらの特異な性状や応用面についての報告が大半を占め, 広い範囲で温泉をとらえ, 熱水を中心とした特殊環境に生息する生命体を総括的に論じている報告はない. 特殊環境には勿論興味深い生命体が独自の生態系を構成し生息しているが, それら個々の生命体に関しての研究ばかりではなく熱水や硫気にとさらされている環境を利用して地球上での物質循環の一員を担っているマイクロからマクロにいたる生命体の相互作用および生態学的な性状を知る事は非常に大切だと考える. また, 現在の多種多様な生命体の基となる生命進化の礎を築いた初期の細胞がやはり熱水との関連性があることがわかっており, それを知ると温泉(熱水)を中心とした生態系をさらに深く知る重要性があることわかる. 我々の細胞を構成している生命の材料は熱水中での化学反応を基に『化学進化』が行

われ、また生命体同士の『共生』を基にして現在の真核細胞が出来上がったと考えられているが、温泉・熱水系にはこの様なモデルを連想させる興味深い事象が多々観察できる。

ハオリムシやシロウリガイが持っている共生系は体内に生息している硫黄酸化細菌が作る物質を生活の糧にしている。硫黄酸化細菌も他の生物にとっては有毒な硫化水素をうまく利用し、彼らの生活に必要な『場』と食料の『硫化水素』を宿主より提供されている。ハオリムシやシロウリガイ中のヘモグロビンはヒトのそれと性状が異なり、硫化水素の運搬に都合がよく酸素が結合する個所とは異なっている事がわかっている。消化管が無くシンプルな形をしているこれら生命体は生物進化の賜物かとも考える事が出来る。他の生命体が必要としない物質を使いお互いの利益が生じる様なシステムを有している事も非常に興味深い点である。またひとつの例ではあるが、オンセンバエやオンセンアブにとっては環境温度が変化せずある一定の状態を保っている『温泉』は生活していくために大変有難いことで、この様な多産多子の生物にとっては温泉という自然の産物が生命のゆりかごであるともいわれている。一方、我々ヒトをはじめとした霊長類や鳥類は外部環境の変化に関与することなく一定のリズムで生理活性を維持(恒常性:ホメオスタシス)し、体内で生産するエネルギーの半分以上を体温維持に使用している。すなわち、生活には大量のエネルギー生産活動が必要となる。四季の変動や日周期等により生殖時期や生理活性がコントロールされている生物体を除けば生活の『温度を一定に保つ』という事がいかに大切か理解することができる。それには温泉の持っている特質がこれら生命体にとって非常に有意義な存在になっていると考える。つまり環境温度が変化しない事は大多数の生物にとっては生活するために重要な要因となり、特に生殖や発生、発育に多大な影響を及ぼす生命活動が温度によって左右されなく円滑に行われる事は大変に有難いことである。この様な理由から、温泉と生物は様々な面で切っても切れない関係にある。さらに硫黄が含まれた地形や硫黄がある場所では植物は育ちにくいものの、この硫黄がある環境にのみ生息するユオウゴケ(イオウゴケ)も特異な生態系を持っている地衣類の仲間、他の植物とは棲み分けをしている事がわかっている。さらに、同じ温泉の流れにおいても数度の温度の違いで全く生息している生命体が異なる事等については草津温泉湯畑やロシア・カリムスキー湖脇の熱水の流れで説明した通りである。また、源泉からの熱水の流れによって徐々に温度低下が起こるが、それによる藻類の植生変化に関しても、熱水の生命体はその環境を利用して他の種の生物と競合せず棲み分けが成されている事を示している。

近年、温泉におけるレジオネラ症が取り上げられ、その原因であるレジオネラ属菌と温泉の関係が問題化しているが、この菌は広く土壌中や湿潤な場所に生息しており温泉固有に生息する菌ではない。浴槽にレジオネラ属菌が生息しているのは温泉を管理するための循環濾過装置を人為的に導入した事による弊害である。すなわち、人に対する健康問題をひきおこすのはほんの一握りの微生物であって、本来自然の温泉に生息している生命体においては生命の起源が熱水であったことや一見生命が生息していない様な環境にも様々な微生物がその環境に適応し生息しているといった科学的興味につけるのである。

謝 辞

本総説を書くにあたりまして投稿の機会を与您にいただきました大妻女子大学・井上源喜先生ならびに査読者のご助言に感謝申し上げます。また、チャツボミゴケの現地調査に御同行いただきました東京工業大学・野上健治先生ならびにユオウゴケの生息地に関しての貴重な情報を提供いただいた箱根町教育委員会に感謝申し上げます。写真提供に快く応じていただきました独立行政法人海洋科学研究開発機構に深謝いたします。

引用文献

- Brock, T.D. (1978) : Thermophilic Microorganisms and Life at High Temperature, 465 p., Springer-Verlag, New York.
- Cohn F. (1862) : Ueber die Algen des Karlsbader Sprudels, mit Rücksicht auf die Bildung des Sprudelsinters., Abhandlungen der Schesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Abt. Naturwiss. Med., II. 35-55
- Dor, I. (1967) : Algues des sources thermals de tiberiade. Sea. Fish. Res. Sta. Haifa, Bull., 48, 3-29.
- 江本義数 (1941) : 日本産温泉植物に就いて. 温泉科学, 1, 119-138.
- 江本義数 (1964) : 我が国の温泉中に棲息する生物 (その1). 温泉工学会誌, 2, 148-159.
- 江本義数 (1965a) : 我が国の温泉中に棲息する生物 (その2). 温泉工学会誌, 3, 19-29.
- 江本義数 (1965b) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その3). 温泉工学会誌, 3, 89-101.
- 江本義数 (1965c) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その4). 温泉工学会誌, 3, 173-182.
- 江本義数 (1966a) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その5). 温泉工学会誌, 4, 39-50.
- 江本義数 (1966b) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その6). 温泉工学会誌, 4, 90-104.
- 江本義数 (1967a) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その7). 温泉工学会誌, 4, 151-165.
- 江本義数 (1967b) : わが国の温泉中に棲息する生物 (その8). 温泉工学会誌, 5, 24-31.
- 江本義数 (1968a) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物. 温泉工学会誌, 5, 61-91.
- 江本義数 (1968b) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物 (その2). 温泉工学会誌, 6, 29-53.
- 江本義数 (1968c) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物 (その3). 温泉工学会誌, 6, 85-111.
- 江本義数 (1969a) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物 (その4). 温泉工学会誌, 6, 135-164.
- 江本義数 (1969b) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物 (その5). 温泉工学会誌, 7, 25-52.
- 江本義数 (1969c) : 続・わが国の温泉中に棲息する生物 (その6). 温泉工学会誌, 7, 75-108.
- 江本義数 (1969d) : 日本における温泉生物学の進歩. 温泉科学, 20, 126-134.
- 蒲生俊敬 (1996) : 海底熱水活動による化学元素の循環. 科学, 66, 485-491.
- Hashimoto, J., Miura, T., Fujikura, K. and Ossaka, J. (1993) : Discovery of Vestimentiferan Tube-worms in the Euphotic Zone. Zool. Sci., 10, 1063-1067.
- 橋本 惇 (1996) : 深海底の化学合成生物群集. 科学, 66, 507-514.
- 服部廣太郎 (1927) : 那須温泉に産する水蛇の一種に就いて. 科学知識, 7, 49-51.
- 堀正太郎 (1890) : 温泉中の植物. 植物学雑誌, 4, 19-22.
- 伊藤一郎 (1976) : バクテリアリーチング. 133 p., 講談社, 東京.
- 伊藤祐一 (1944) : 温泉生物, 85 p., 創元社, 東京.
- 金子 弘, 古屋禎佑 (1983) : 超極限環境に生きるバクテリア. 化学と工業, 36, 791-793.
- 勝山忠雄 (1888) : 定山溪温泉紀行. 植物学雑誌, 20, 199-201.
- 北村雄一 (2007) : 深海生物の謎, 206 p., ソフトバンク・クリエイティブ (サイエンス・アイ新書)・東京.
- 小島茂明 (1996) : 日本周辺のシロウリガイ. 科学, 66, 467-469.
- Kushner D.J. (1978) : Microbiological Life in Extreme Environments. 465 p., Academic Press, London.
- 牧陽之助 (1980) : 岩手県夏油温泉における硫黄芝とその構成細菌, 岩手医科大学教養部研究年報, 15, 21-27.
- 牧陽之助 (1988) : 硫黄芝とは何か? 遺伝, 42, 40-43.

- 松村松年 (1915) : 温泉中の蠅に就いて. 学説, **19**, 223-225.
- 丸山 正 (2004) : 高温で生きる微生物. Blue Earth (海洋研究開発機構機関誌), **16** (11/12), 34-35.
- Margulis, L. (1970) : Origin of Eukaryotic Cells. 349 p., Yale University Press, New Heaven.
- Meeks, J.C. and Castenholz, R.W. (1971) : Growth and photosynthesis in an extreme thermophile, *Synechococcus lividus* (Cyanophyta). Arch. Microbiol., **78**, 25-41.
- 三好 学 (1897) : 日本鉱泉の生態学的研究略報, 植物学雑誌, **11**, 285-290.
- 長島秀行, 松本 (井上) 源喜, 綿抜邦彦 (1985) : 湯ノ小屋温泉の藻類, 群馬県温泉協会誌, 昭和 60 年 3 月号, 1-4.
- 長島秀行 (1993) : 藻類の生活史集成 : 第 2 巻褐藻・紅藻類 (堀 輝三編) p 184-189, 内田老鶴圃, 東京.
- 長島秀行 (1995) : 群馬県草津温泉の微細藻類. 温泉科学, **45**, 26-30.
- 長島秀行 (1997a) : 最も原始的な真核藻類イデユコゴメ類. 遺伝, **51**, 41-46.
- 長島秀行 (1997b) : 草津温泉の微生物. 草津温泉, pp. 69-92, 上毛新聞社, 群馬.
- 長島秀行 (2009) : 温泉微生物. pp. 34-37, 温泉図鑑—自然編一, 日本温泉協会, 東京.
- 長沼 毅 (1996) : 海底熱水系の微生物. 科学, **66**, 492-499.
- 野池達也 (2001) : 好酸性コケによる酸性河川水中からの金属除去に関する研究. 河川整備基金助成事業報告 2001.
- 岡田彌一郎, 河西芳一 (1941) : 温泉に棲息するオンセンアブの生態学的研究 (I). 温泉科学, **1**, 2-7.
- 岡田彌一郎, 河西芳一 (1941) : 温泉に棲息するオンセンアブの生態学的研究 (II). 温泉科学, **1**, 45-52.
- Ohba, T., Hirabayashi, J. and Nogami, K. (1994) : Water, heat and chloride budgets of the crater lake, Yugama at Kusatsu-Shirane volcano, Japan. Geochem. J., **28**, 217-231.
- 大島泰郎 (1978) : 好熱性細菌, 170 p., 東京大学出版, 東京.
- 落合照雄 (2004) : 第一節・河川の水質, 赤い酸川と清流—陸水. 信州高山村誌・自然編, 2004 年 3 月号, p 259-280.
- Rein, J.J. (1981) : Japan nach Risen und Studium im Auftrage der Königlich. Preussischen Regierung Dargestellt. Band I, Nature und Volkkunde des Mikadoreiches, 630 p., Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- 酒井 均 (1996) : 海底熱水系の研究—地球から火星まで. 科学, **66**, 457.
- 酒井 均 (2000) : 地球と生命の起源. 306 p., 講談社, 東京.
- 佐竹研一 (1986) : 水銀を食べるコケを発見, 科学朝日 (1986.12 月号), 87-92.
- 佐藤和彦 (1984) : 好熱性ラン藻, 遺伝, **38**, 22-25.
- 杉森賢司, 高柳進之輔 (1987) : 那須温泉郷に生息する特殊細菌の性状と分布. 東邦大学教養紀要, **19**, 53-65.
- Sugimori, K., Takayanagi, S., Aikawa, K. and Shiroya, T. (1988a) : Bacteria living in extreme environments (hot springs) in Japan. Proceedings of Kagoshima International Conference on Volcanoes 1988, pp. 890-893, Kagoshima Prefectural Government・Kagoshima.
- 杉森賢司, 高柳進之輔, 代谷次夫 (1988b) : 特殊環境に生息する微生物 (I) 秋田・黒湯温泉に生息する好酸好熱性菌について. 東邦医学会誌, **34**, 508-515.
- 杉森賢司, 高柳進之輔, 代谷次夫, 梅津芳生 (1989) : 八幡平周辺の温泉に生息する好酸好熱性細菌.

- 温泉科学, **39**, 140-149.
- 杉森賢司 (1994) : 温泉の生物学—特殊環境に生息する藻類と細菌類—. 温泉科学, **44**, 159-182.
- Sugimori, K., Takano, B., Matsuo, M., Suzuki, K. and Fazlullin, S.M. (1995) : Activity of sulfur-oxidizing bacteria in the acidic crater lake. pp. 327-329, Water-Rock Interaction 8, Balkema, A.A. (Kharaka, Y.K. and Chudaev, O. eds.), Rotterdam.
- 杉森賢司, 五十嵐広明, 渡辺恵子 (2000) : カムチャツカ・カリムスキー火山噴火に伴う熱水の微生物学的研究. 温泉科学, **50**, 21-33.
- 杉森賢司 (2004) : 温泉に棲む生物. 温泉科学の最前線 (西村 進編), pp. 141-166, ナカニシヤ出版, 京都.
- 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-pressure cultivation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., **105**, 10949-10954.
- Takano, B. (1987) : Correlation of volcanic activity with sulfur oxyanion speciation in a crater lake. Science, **235**, 1633-1635.
- Takano, B., Koshida, M., Fujiwara, Y., Sugimori, K. and Takayanagi, S. (1997) : Influence of sulfur-oxidizing bacteria on the budget of sulfate in Yugama crater lake, Kusatsu-Shirane volcano, Japan. Biogeochemistry, **38**, 227-253.
- 浦辺徹郎 (1996) : 東太平洋海膨の巨大熱水プルーム群, 科学, **66** : 470-477.
- Woese, C.R. and Fox, G.E. (1977) : Phylogenetic structure of the prokaryotic domain ; the primary kingdom., Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **74**, 5088-5090.
- Woese, C.R. (1981) : Archaeobacteria. Sci. Amer., **244**, 98-122.
- 山岸明彦 (1996) : 裸の古細菌サーモプラズマ, 科学, **66**, 464-466.
- 柳川弘志 (1995) : 熱水環境と生命の起源, 温泉科学, **45**, 168-172.
- 柳川弘志 (1996) : 生命は熱水系で始まったのか? 科学, **66**, 461-463.
- 吉村 庸 (1973) : 原色日本地衣類図鑑, p 156-157 (349 pp), 保育社, 大阪.

参 照

- <http://www.ecosystem.ori.u-tokyo.ac.jp/benthos/kojima19.htm> (ハオリムシの項で参照)
- <http://www.godac.jamstec.go.jp/dsidb/j/index.html> (深海の生物の項で参照)
- <http://home.hiroshima-u.ac.jp/lichen/trend/yuougoke.htm> (ユオウゴケの項で参照)