



統合国際深海掘削計画 (IODP)  
— 2003 年から 10 年の成果 —

# IODP 第 329 次研究航海 : 南太平洋還流域海底下 生命圏調査

稲垣 史生  
諸野 祐樹  
浦本 豪一郎  
鈴木 庸平

IODP 第 329 次研究航海研究者一同

IODP Expedition 329 : Subseafloor Life in  
the South Pacific Gyre

Fumio Inagaki • Yuki Morono • Go-ichiro  
Uramoto • Yohey Suzuki

いながき ふみお : 海洋研究開発機構  
高知コア研究所  
もろの ゆうき : 海洋研究開発機構  
高知コア研究所  
うらもと ごういちろう : 海洋研究開発機構  
高知コア研究所  
すずき ようへい : 東京大学大学院理学系研究科  
地球惑星科学専攻

科学海洋掘削を通じた生命科学研究の進展により、大陸沿岸の海底下に、多様な嫌気性微生物から構成される広大な生命圏の存在が明らかになっている。一方、海水中の光合成基礎生産が極めて低い、外洋還流域における海底下生命圏の実態は不明であった。IODP 第 329 次研究航海では、南太平洋還流域の東-西および北東-南西のトランセクトに沿って 7カ所の掘削を行い、同海域の海底堆積物および上部玄武岩における地球化学・微生物学を中心とした調査を実施した。

## 1. はじめに

2002 年にペルー沖および南太平洋赤道域で行われた ODP Leg 201 を皮切りに、大陸沿岸を中心とする堆積物中の微生物群集に関する研究が行われてきた。分子生物学と同位体地球化学を組み合わせた先端的な研究により、大陸沿岸の海底下生命圏は、主に表層海水における光合成基礎生産に由来する埋没有機物を主要な栄養源（エネルギー呼吸の電子供与体）とする従属栄養型の微生物生態系から構成されていることが明らかになっている (D'Hondt *et al.*, 2004)。一般的に、有機物に富む大陸沿岸の堆積物環境では、好気性または通性嫌気性微生物の活動により、海水から浸透する酸素は数ミリ~数十センチメートルの深度で完全に消費され、深度に応じて硝酸や硫酸、鉄やマンガンなどの遷移金属、有機ハロゲン化合物、二酸化炭素等がエネルギー呼吸の電子受容体として消費される嫌気的な生命圏が広がっている。一方、大陸から離れ、表層海水の有機物基礎生産量が著しく小さい外洋の海底下生命圏の実態は、地球表層の約 10% (海洋地殻の約 50%) を占める広大な環境であるにも関わらず、その多くは未解明のままであった。

IODP 第 329 次研究航海(共同首席研究者: Steven D'Hondt・稲垣史生)は、地球上で最も表層海水の光合成基礎生産量が少なく、表層海水の透明度が最も高く、堆積速度が極めて遅い、南太平洋還流域の海底下生命圏を掘削調査し、地球規模で広がる超低栄養堆積物環境の実態解明を行った

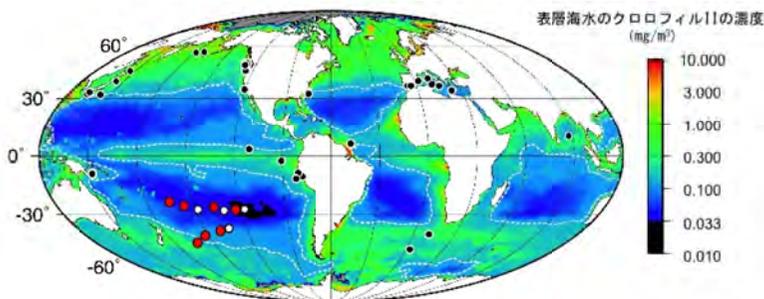
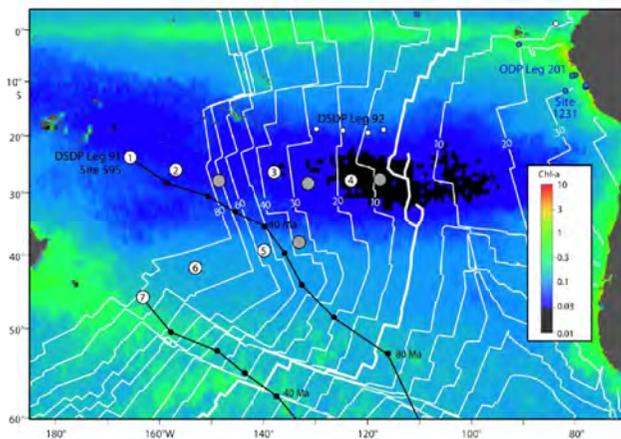


図1 IODP第329次研究航海の南太平洋環流域における掘削地点と、大陸沿岸域における従来までの海底下生命圏に関する調査が実施された掘削地点。表層海水の光合成に依存する有機物生産量が低い海域は全海洋の約48%を占めるのに対して、現在の地殻内生命圏に関する知見は極めて限られている。①サイトU1365, ②サイトU1366, ③サイトU1367, ④サイトU1368, ⑤サイトU1369, ⑥サイトU1370, ⑦サイトU1371。



(D'Hondt *et al.*, 2011 ; D'Hondt *et al.*, 2013).

## 2. 堆積物の特徴

IODP 第329次航海で掘削された堆積物は、各サイトの海底表層から基盤岩までの遠洋性堆積物である。基盤岩の年代は、最も新しいサイト U1368 で 13 Ma、最も古いサイト U1365 で 100 Ma である。堆積物の厚さは 16–132 m で、還流域中心部 (サイト U1368) で薄く、西ないし西南西方向に厚くなる (図2)。堆積速度は 0.008–0.178 cm/kyr である (D'Hondt *et al.*, 2009)。

堆積物の主要な岩相はゼオライトと鉄マンガン酸化物を主体とする遠洋性粘土である (図2, 図3A)。ゼオライトと鉄マンガン酸化物の量比により、堆積物の色が茶色から茶褐色に変化する。遠洋性粘土は、南太平洋還流域内で掘削水深の大きいサイト U1365, U1366, U1369, U1370 の主要岩

相である。これらのサイトでは表層堆積物にマンガン団塊が含まれる。サイト U1365 の遠洋性粘土で微生物活動に由来する磁鉄鉱が観察されている (Yamazaki and Shimono, 2013)。また、サイト U1365 と U1366 の下部で、遠洋性粘土にポーセラナイトやチャートを含在する。

石灰質ナノ化石を主体とする石灰質軟泥が、サイト U1367 と U1368 の主要岩相、サイト U1370 の下部を構成する (図2, 図3B)。石灰質軟泥の産出は炭酸塩補償深度 (CCD) との関係から解釈されている (D'Hondt *et al.*, 2011, 2013)。サイト U1368 の表層堆積物は石灰質軟泥で、CCD 以浅に位置することを示している。一方、サイト U1367 では、表層堆積物が遠洋性粘土で、6 mbsf を境として徐々に石灰質軟泥に岩相が変化することから、基盤の形成時は CCD 以浅に位置し、徐々に CCD 以深で堆積したことを示している。サイト

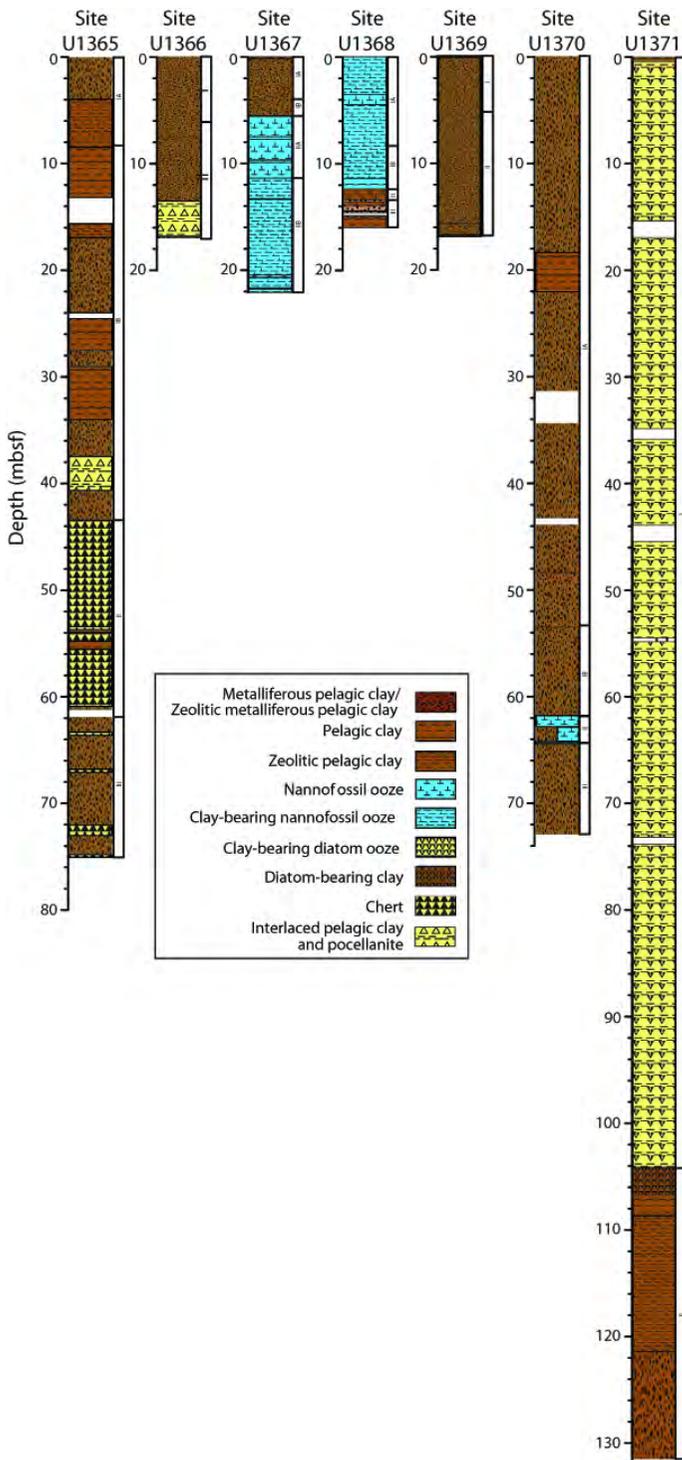


図2 IODP第329次航海の各サイトの柱状図.



図3 代表的な堆積物のコア写真。(A) 遠洋性粘土(サイトU1367B-1H-1A 60/100)。(B) 石灰質軟泥(サイトU1368B-1H-1A 60/100)。(C) 粘土質珪藻軟泥(サイトU1371D-1H-1A 60/100)。

U1370では、62–64 mbsfで石灰質軟泥が認められる。この石灰質軟泥の年代は古第三紀前期で、この時期に CCD が大きくなり、炭酸塩溶解度が減少したものと解釈されている (D'Hondt *et al.*, 2011)。

南太平洋還流域の外側に位置するリファレンスサイトのU1371では、珪藻化石を主体とする粘土質珪藻軟泥が主要岩相となる(図2, 図3C)。ただし、このサイトの最下部の堆積物は南太平洋還流域内と同様のゼオライトと鉄マンガ酸化物に富んだ遠洋性粘土が卓越する。

### 3. 酸素に満ちた外洋の海底下生命圏

南太平洋還流域の海水は、衛星によるクロロフィル光合成色素の分布から、地球上で最も海洋表層の光合成基礎生産が乏しい地域であり、「海の砂漠」と呼ばれている(図1)。実際に、タヒチ沖から還流域中心部を支点としてニュージーランド沖に至る南北のトランセクトに沿って調査を進めていくと、還流域中心部に進むにつれて、表層海水の色彩が濃紺から極めて透明度の高いマリブルーへと変化した。これまでの科学海洋掘削によって調査された大陸沿岸の海底堆積物環境は、

海底表層に生息する好気性従属栄養微生物の活動により、表層から数ミリメートル~数十センチメートルの範囲で、数時間から数週間間に完全に酸素が消費される環境であった。一方、北太平洋還流域や南太平洋還流域をはじめとする外洋の低栄養環境では、少なくとも20メートル以上の深さにまで高濃度の酸素が存在し、その活性は極めて低いことが明らかとなっている (Roy *et al.*, 2012 ; D'Hondt *et al.*, 2009)。

IODP第329次研究航海では、船上にコア試料が回収された直後、地球化学ラボに整備された冷蔵実験室に運び入れ、溶存酸素測定用センサーを用いて、海底表層から玄武岩までの酸素濃度を測定した。その結果、リファレンスサイトであるU1371をのぞき、南太平洋還流域で掘削された6カ所全てのサイトにおいて、極めて高い濃度の酸素が玄武岩まで到達していることが明らかとなった (D'Hondt *et al.*, 2011 ; D'Hondt *et al.*, 2013) (図4)。本結果は、還流域における堆積物環境のみならず、その下部に広がる上部玄武岩環境においても、海嶺でプレートが形成されてから1億年以上(120 Ma, サイトU1365)もの間、微生物のエネルギー呼吸を支える電子受容体としての酸素が存在していることを示している。

さらに、南太平洋還流域の間隙水の化学組成分析などにより、酸素と同様に、炭酸・硝酸・リン酸が玄武岩まで到達していることが明らかとなった (D'Hondt *et al.*, 2011)。即ち、生命にとっての必須元素 (C・N・O・P) とエネルギー呼吸のための電子受容体は、この海域の海底下生命圏に十分量存在しており、海底下のバイオマスや活性を規定する因子ではないことを示している。他方、有機物や水素などの、エネルギー呼吸のための電子供与体(還元物質)の量が、海底下生命圏を規定する大きな要因であることが明らかとなった。

これらの結果は、地球における海底下生命圏は、大陸沿岸の嫌気的生命圏と、外洋の好気的生命圏の二つに大別され、前者は電子受容体となる酸化物質に乏しく、後者は電子供与体となる還元物質に乏しいという特徴を示している。さらに、

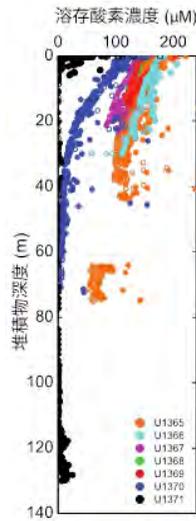
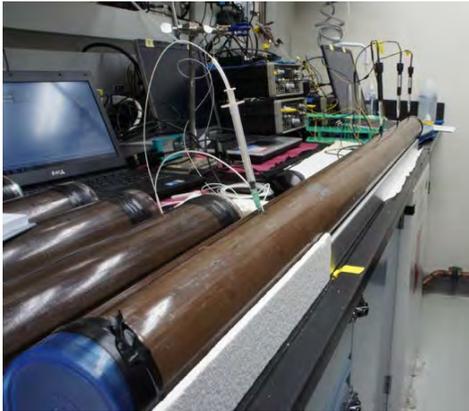


図4 ジョイデスレゾリューション号の船内に整備されたコールドルームにて、エレクトロード・オプトードセンサーを用いて溶存酸素濃度を測定している様子。リファレンスサイトであるU1371を除いて、南太平洋還流域内の全てのサイトにおいて、海底表層から玄武岩境界までの堆積物全体に酸素が存在していることが明らかとなった。

それらの基質の表層海水からの供給量とフラックスが、それぞれの生命圏を規定する大きな海洋学的・地球化学的要因であることを示している。微生物学的・地球化学的データは、地球内部の元素循環を理解する上で極めて重要である。

#### 4. 全球規模の海底下バイオマス

1990年代以降、主に大陸沿岸の嫌氣的な海底下生命圏から採取されたコア試料に含まれる微生物細胞数を基準として、地球全体の海底下生命圏には  $33.5 \times 10^{29}$  細胞の微生物バイオマスが存在し、それは地球の全生命体炭素の 27–33% を占める 300 ペタグラム炭素以上と試算されてきた (Whitman *et al.*, 1998 ; Parkes *et al.*, 2000 ; Lipp *et al.*, 2008)。しかし、これらの試算は、海底下微生物の一つの細胞に含まれる平均炭素量の換算係数が正確に考慮されておらず、外洋の酸化的海底下生命圏の空間規模や細胞数のデータが欠けていたため、全球規模でのバイオマスを過剰に見誤る可能性があった。

本 IODP 航海のサイトサーベーターとして南太平洋還流域より採取されたピストンコア試料に含まれる微生物細胞計数により、低栄養海域の海底堆積物に生息する微生物のバイオマスは、大陸沿岸の嫌氣的な海底下生命圏に比べて極めて小さいことが

明らかとなった。大陸沿岸の浅部堆積物には、一立方センチメートル当り  $10^6 \sim 10^8$  細胞を超える微生物が生息しているが、南太平洋還流域の堆積物には  $10^4 \sim 10^5$  細胞であり、深度が増すにつれて急激に細胞数が現象する傾向が認められた (Kallmeyer *et al.*, 2012) (図5)。さらに、微生物細胞数と堆積速度および陸からの距離との間に高い相関が認められ、全球規模のバイオマスを試算する上で有効であることが示された。さらに、海底下微生物細胞のサイズを実測により評価し、一細胞あたりの平均堆積を  $0.042 \mu\text{m}^3$ 、平均炭素含有率を 14 フェムトグラム (フェムト:  $10^{-15}$ ) と仮定することで、海底下生命圏のバイオマスは、 $2.9 \times 10^{29}$  細胞 (4.1 ペタグラム炭素) と試算された。これは、地球上の全生命体炭素量の約 0.6% に相当する量である。

#### 5. 玄武岩内の微生物

海嶺軸から海嶺翼に渡り、マグマにより熱せられた海洋地殻は熱水循環により還元物質を運搬する (Herzen & Richard, 2004)。北東太平洋の Juan de Fuca 海嶺翼の 350 万年前に形成した若い玄武岩に設置された Circulation Obviation Retrofit Kit (CORK) を用いて、海底下 300 m の地殻内流体が採取され、65 度の熱水中に多様な代謝様式を持つ

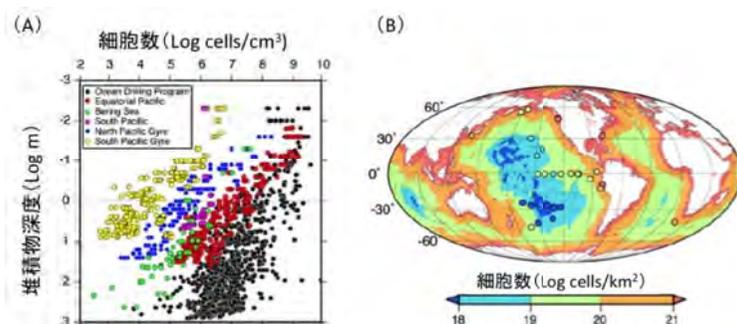


図5 南太平洋還流域を含む世界各地の海底堆積物に含まれる微生物細胞数の鉛直プロファイル (A) と地理的分布 (B) (Kallmeyer *et al.*, 2012 の図を改変).

微生物の遺伝子が検出された (Cowen *et al.*, 2003). また近年のコアの調査からも、嫌気的な地殻内流体に依存したメタン酸化や硫酸還元を担う微生物の証拠が、遺伝子解析や同位体地球化学的データから示されている (Lever *et al.*, 2013). 玄武岩質な海洋地殻上部は、高温の溶岩が海底面付近で急冷して生じた亀裂や、水蒸気やガスがトラップされた気泡を伴い、海底下における微生物の棲息場である可能性が指摘される (Fisk *et al.*, 1998). 一方で、玄武岩中の鉄の二価から三価への酸化反応が 1000 万年程度しか継続しないため、海洋地殻の 90% を占める 1000 万年より古い玄武岩には生態系は存在しないと推定もあるが (Bach & Edwards, 2003), その実態は明らかではない。

IODP 第 329 次研究航海では、1300 万年前 (U1368), 3300 万年前 (U1367), 1 億年前 (U1365) の玄武岩を採取し、微生物学的調査を行った (図 6). 上述のように、直上の堆積物中から、酸化剤である酸素や生命必須元素が供給されているため、玄武岩中の鉄や硫黄を含む鉱物の溶解反応が、独立栄養微生物の生命活動を維持するかどうかは、極めて興味深い。世界各地で海底面に露出する玄武岩に含まれるガラスやフラクチャーに、玄武岩でのみ検出される固有な微生物群集の存在が明らかになっているが (Stantelli *et al.*, 2008), 1000 万年より古い海底下深部の玄武岩の先行調査では、掘削泥水からのコンタミネーションなどの問題があり、生態系についての情報が得られていないのが現状である (Stantelli *et al.*, 2010). IODP 第 329 次研究航海では、採取したコアの洗浄

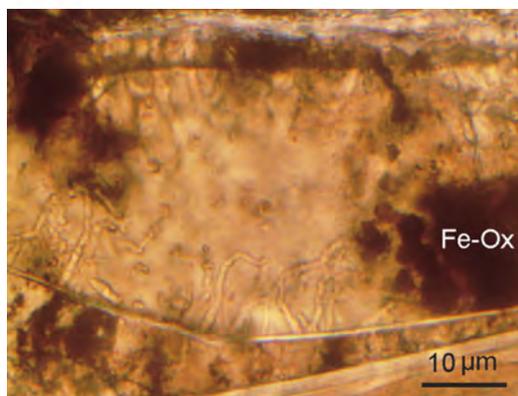


図6 南太平洋還流域のサイトU1365で採取された約1億年前の玄武岩 (U1365 Hole E 8R-4) で観察された鉄酸化物と微生物の活動痕跡と推測される構造。

や蛍光ビーズを用いた汚染評価を船上で行い、汚染源として掘削泥水、表層海水、海底面付近の堆積物、堆積物-基盤岩境界コア試料に関しても、玄武岩コアと同様の遺伝子解析を行った。その結果、コア中の微生物群集は汚染源とは明らかに異なり、海底に噴出した玄武岩に固有な系統の微生物を多く含むことが判明した。現在、その詳細な分子生物学的研究が進んでいるが、1000 万年から 1 億年前に噴出した玄武岩も、海底下の巨大な微生物の棲息場となっていることが明らかになりつつある。

## 6. 今後の研究展開

上記のように、南太平洋還流域をはじめとする外洋の低栄養環境の海底下生命圏は、環境に含まれる低濃度の還元物質 (例えば、水の放射線分解によって生じる微量の水素や有機物残渣など)

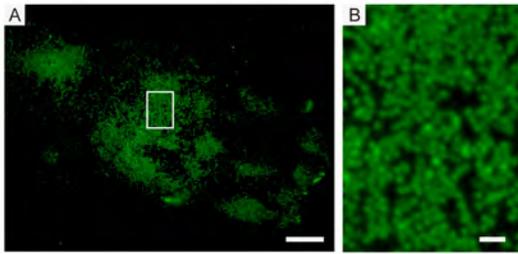


図7 南太平洋還流域から採取されたコア試料 (U1365 IH-1) から微生物細胞を剥離し、セルソーターを用いて濃縮して調整された分析試料を、蛍光色素SYBR Green I で染色した蛍光顕微鏡画像。極めて低濃度のバイオマス地質試料から、単一細胞レベルの高感度・高精度遺伝子・同位体分析が可能になってきた。スケールは (左) 20  $\mu\text{m}$  (右) 2  $\mu\text{m}$ 。 (Morono *et al.*, 2013 の図を改変)。

に依存する好気性微生物群集から構成されている。これまでの科学海洋掘削を通じた生命科学研究により、大陸沿岸の海底堆積物に生息する嫌気性微生物群集が、極めて新規で多様な遺伝子系統の微生物から構成され、炭素をはじめとする物質循環に大きな役割を果たしていることが明らかとなっている (e.g., Inagaki *et al.*, 2006)。一方、IODP 第 329 次研究航海は外洋における初めての海底下生命圏掘削調査であり、地球惑星における生命生息可能域の限界や規定要因の解明、酸化的微生物群集の遺伝学的多様性や代謝機能、物質循環における役割など、基礎的で新規な知見が得られることが期待される (Hinrichs & Inagaki, 2012)。

しかしながら、南太平洋還流域における極めて低濃度の微生物群集は、その分析が最も困難な、地球における広大な生命圏の限界域に生息する生命体である。現在、海洋研究開発機構高知コア研究所を中心に、世界各地の研究機関と連携し、コア試料の生物試料分析技術の高感度・高精度化に関する技術開発が進んでいる。最新の堆積物からの細胞剥離・ソーティング法と単一細胞レベルの遺伝子解読技術、超高空間分解能二次イオン質量分析器 (NanoSIMS) 等を用いた基質同化活性測定など (Morono *et al.*, 2011 ; Morono *et al.*, 2013) により、外洋における酸化的な海底下生命圏の新しい側面が発見されることが期待される (図 7)。

本稿を執筆するにあたり、IODP 第 329 次研究航海乗船者一同に深く敬意を表します。

## 参考文献

- [ 1 ] D'Hondt, S., Jørgensen, B. B., Miller, D. J., Batzke, A., Blake, R., Cragg, B. A., Cypionka, H., Dickens, G. R., Ferdelman, T., Hinrichs, K-U., Holm, N. G., Mitterer, R., Spivack, A., Wang, G., Bekins, B., Engelen, B., Ford, K., Gettemy, G., Rutherford, S. D., Sass, H., Skilbeck, C. G., Aiello, I. W., Guerin, G., House, C., Inagaki, F., Meister, P., Naehr, T., Niitsuma, S., Parkes, R. J., Schippers, A., Smith, D. C., Teske, A., Wiegel, J., Padilla, C. N. & Acosta, J. L. S. (2004) : Distributions of metabolic activities in deep seafloor sediments. *Science*, 306, 2216-2200.
- [ 2 ] D'Hondt, S., Inagaki, F., Alvarez Zalikian, C. A. & the Expedition 329 Scientists. (2011) : South Pacific Gyre seafloor life. *Proceedings of the Integrated Ocean Drilling Program. 329, Integrated Ocean Drilling Program Management International, Inc., Tokyo.* doi:10.2204/iodp.proc.329.2011.
- [ 3 ] D'Hondt, S., Inagaki, F., Alvarez Zalikian, C. A. & the Expedition 329 Scientists. (2013) : IODP Expedition 329: Life and habitability beneath the seafloor of the South Pacific Gyre. *Scientific Drilling*, 15, 4-10.
- [ 4 ] D'Hondt, S., Spivack, A. J., Pockalny, R., Ferdelman, T. G., Fisher, J. P., Kallmeyer, J., Abrams, L. J., Smith, D. C., Graham, D., Hasiuk, F., Schrum, H. & Stancin, A. M. (2009) : Subseafloor sedimentary life in the South Pacific Gyre. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 106, 11651-11656.
- [ 5 ] Yamazaki, T. & Shimono, T. (2013) : Abundant bacterial magnetite occurrence in oxic red clay. *Geology*, 41, 1191-1194.
- [ 6 ] Rey, H., Kallmeyer, J., Adhikari, R. R., Pockalny, R., Jørgensen, B. B. & D' Hondt, S. (2012) : Aerobic microbial respiration in 86-million-year-old deep-sea red clay. *Science*, 336, 922-925.
- [ 7 ] Whitman, W. B., Coleman, D. C. & Wiebe, W. J. (1998) : Prokaryotes: the unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 95, 6578-6583.
- [ 8 ] Parkes, R. J., Cragg, B. A. & Wellsbury, P. (2000) : Recent studies on bacterial populations and processes in seafloor sediments : A review. *Hydrogeology Journal*, 8, 11-28.
- [ 9 ] Lipp, J. S., Morono, Y., Inagaki, F. & Hinrichs, K.-U. (2008) : Significant contribution of Archaea to extant biomass in marine subsurface sediments. *Nature*, 454, 991-994.
- [10] Kallmeyer, J., Pockalny, R., Adhikari, R. R., Smith, D. C. & D'Hondt, S. (2012) : Global distribution of microbial abundance and biomass in seafloor sediment. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 109,

16213-16216.

- [11] Von Herzen, R. P. (2004) : Geothermal evidence for continuing hydrothermal circulation in older (> 60 Ma) ocean crust. In *Hydrogeology of the Oceanic Lithosphere*, edited by Davis E. E. & Elderfield, H., pp. 414-450, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [12] Cowen, J. P., Giovannoni, S. J., Kenig, F., Johnson, H. P., Butterfield, D., Rappe, M. S., Hutnak, M. & Lam, P. (2003) : Fluids from aging ocean crust that support microbial life. *Science*, 299, 120-123.
- [13] Lever, M. A., Rouxel, O. J., Alt, J., Shimizu, N., Ono, S., Coggon, R. M., Shanks III, W. C., Lapham, L., Elvert, M., Prieto-Mollar, X., Hinrichs, K. -U., Inagaki, F., and Teske, A. (2013) Evidence for microbial carbon and sulfur cycling in deeply buried ridge flank basalt. *Science*, 339, 1305-1308.
- [14] Fisk, M. R., Giovannoni, S. J. & Thorseth, I. H., (1998) : Alteration of oceanic volcanic glass: textural evidence of microbial activity. *Science*, 281, 978-980.
- [15] Bach, W. & Edwards, K. J. (2003) : Iron and sulfide oxidation within the basaltic ocean crust: implications for chemolithoautotrophic microbial biomass production. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 67, 3871-3887.
- [16] Stantelli, C. M., Orcutt, B. N., Banning, E., Bach, W., Moyer, C. L., Sogin, M. L., Staudigel, H. & Edwards, K. J. (2008) : Abundance and diversity of microbial life in ocean crust. *Nature*, 453, 653-656.
- [17] Stantelli, C. M., Banerjee, N., Bach, W. & Edwards, K. J. (2010) : Tapping the subsurface ocean crust biosphere: Low biomass and drilling-related contamination calls for improved quality controls. *Geomicrobiology Journal*, 27, 158-169.
- [18] Inagaki, F., Nunoura, T., Nakagawa, S., Teske, A., Lever, M., Lauer, A., Suzuki, M., Takai, K., Delwiche, M., Colwell, F. S., Nealson, K. H., Horikoshi, K., D'Hondt, S. & Jørgensen, B. B. (2006) Biogeographical distribution and diversity of microbes in methane hydrate-bearing deep marine sediments on the Pacific Ocean Margin. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 103, 2815-2820.
- [19] Hinrichs, K. -U. & Inagaki, F. (2012) : Downsizing the deep biosphere. *Science*, 338, 204-205.
- [20] Morono, Y., Terada, T., Nishizawa, M., Hillion, F., Ito, M., Takahata, N., Sano, Y. & Inagaki, F. (2011) Carbon and nitrogen assimilation of deep seafloor microbial cells. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 108, 18295-18300.
- [21] Morono, Y., Terada, T., Kallmeyer, J. & Inagaki, F. (2013) : An improved cell separation technique for marine subsurface sediments : Applications for high-throughput analysis using flow cytometry and cell sorting. *Environmental Microbiology*, in press. doi:10.1111/1462-2920.12153.

