

超好熱菌の生育特性

野村 紀通・左子 芳彦*

超好熱古細菌は、遺伝子工学、化学工業、臨床検査、食品分析・加工など多くの分野に応用可能な耐熱酵素の供給源であり、また未知の特異な代謝経路や生命機構を有していると考えられることから、次世代のバイオサイエンス、バイオテクノロジーのフロンティアを切り開く遺伝子資源として強い関心が寄せられている。さらに近年、rRNAの塩基配列¹⁾や、遺伝子重複によって生成したとされるタンパク質（伸長因子 EF-1 α /Tu と EF-2/G²⁾ F₁-ATPase のサブユニット F₁- α と F₁- β ³⁾ および RNA ポリメラーゼのサブユニット β と β' ⁴⁾ のアミノ酸配列に基づく分子進化の解析結果から、系統樹の根の近傍に分歧する系統枝は超好熱菌で占められることが示唆されており、生物の初期進化を考えるうえでも有意な情報を提供する可能性がある。

1980年代前半から、ドイツの Stetter や Zillig のグループを中心としてさまざまなタイプの超好熱古細菌が見いだされたが、それらの大部分は嫌気性菌であり、培養の煩雑さや増殖の遅さ、細胞収量の低さがその後の生化学・分子生物学研究の進展の律速となってきた。最近著者らは、日本各地の海洋熱水環境から採取した熱水や底泥の中から、100°C において好氣的に増殖する新規の超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* を発見し、その分離・培養に成功した。⁵⁾ *A. pernix* は現在のところ唯一の絶対好気性の超好熱古細菌であり、培養が簡便で、しかも細胞収量が高いことから今後、基礎研究・応用研究の両面において汎用性の高いモデル生物となることが期待できる。本稿では、これまでに報告されている超好熱菌のうち代表的な数種について、その生育特性を解説したい。

1. 超好熱菌の特殊な生育環境

超好熱菌の生育環境としてこれまでに報告されているものとしては、海洋域における海嶺系や背弧海盆系にみられる海底熱水噴出口、米国のイエローストーン国立公園の泥火山地帯やアイスランド、日本、イタリアなどの火山活動域の陸上の温泉、あるいは深部地下の油田といった、いずれも地中のマグマによる熱水活動が活発な場所である。

1-1. 海底熱水噴出口 ガラパゴス諸島付近の海嶺軸（水深 2,600 m）、東大平洋海膨（2,500-2,600 m）、Juan de Fuca 海嶺（1,570 m）、Guaymas 海盆（2,000 m）、大西洋

中央海嶺の TAG 地域（3,640 m）などの深海底には熱水活動域があり、熱水噴出口の周辺にはシロウリガイやチューブワームなどの無脊椎動物を含む高密度かつ特異な生物群集を維持する生態系が見いだされている。海洋底の深部地下約 2-3 km まで浸透し地中のマグマによって 350 °C 以上にも熱せられた海水は、溶存していた SO_4^{2-} 、 Mg^{2+} 、 O_2 などが除かれるが、 H_2S 、 CH_4 、 H_2 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 、 SiO_2 を高濃度に溶解した酸性で還元性の強い湧水となって海底に向かって噴出し、さらにその熱水と周囲の海水とが混合することにより種々の物理的変化や化学反応が起こる⁶⁾ (Fig. 1)。その結果、噴出口付近では、温度、pH、酸化還元電位、および溶存塩の濃度や組成といった条件に勾配が生じ、多様な微環境が形成される。この生態系では、光合成による一次生産に依存できないため、熱水から供給される H_2S や CH_4 などの還元物質を酸化しうる超好熱性の化学合成独立栄養細菌が一次生産を担っている。⁷⁾

1-2. 温泉 硫酸塩を多量に含む酸性泉 (pH 1.0-2.5) と、炭酸塩あるいは重炭酸塩に富む中性-弱アルカリ泉 (pH 6.0-8.5) に大別できる。⁸⁾ 一般に酸性泉は、 SO_4^{2-} と Fe^{2+} または Fe^{3+} を多量に含む。強酸性の熱水は火山ガスの SO_2 と H_2O （地下水または火山ガス凝集水）が反応して生成するか ($4\text{SO}_2 + 4\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{S} + 3\text{H}_2\text{SO}_4$)、あるいは地表近くで H_2S の酸化によって生成すると考えられている。一方、中性-弱アルカリ泉は多種類の金属イオンを多量に含む、ケイ酸塩の堆積物があることが多い。

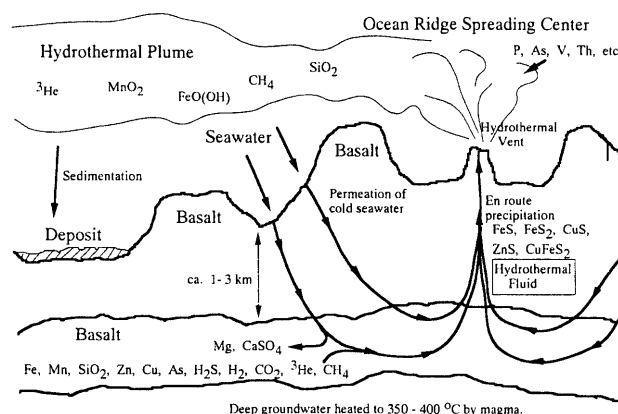


Fig. 1. The major geochemical reactions occurring during the circulation of seawater through the earth's crust at the ocean ridge.

*著者紹介 (代表) 京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻海洋分子微生物学分野 (助教授)

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 TEL. 075-753-6218 FAX. 075-753-6226 E-mail: sako@kais.kyoto-u.ac.jp

この他に、本誌ですでに渡部が指摘したように、深部地下の熱水の貯留層や油田からも超好熱菌が採取、分離されている。⁹⁾

2. 超好熱菌の系統と生育特性

超好熱菌とは、至適増殖温度が 80°C 以上の微生物群と定義されており、これまでに25属54種の超好熱性メタン生成古細菌、硫酸還元性古細菌、硫黄代謝超好熱古細菌と真正細菌の Thermotogales 目、*Aquifex* 属が知られている。¹⁰⁾ 超好熱菌のうち代表的な種の微生物学的性状を Table 1 にまとめた。大部分が嫌気性菌であるが、一般にこれら嫌気性菌は、独立栄養的に増殖するか従属栄養的に増殖するかの違いはあっても、分子状 H₂ を電子供与体とした S 呼吸によりエネルギーを獲得する代謝様式をもつものが多い。古細菌のうちで、*Desulfurococcus* 属、*Pyrodictium* 属、*Pyrococcus* 属、および *Thermococcus* 属のいくつかの種は S⁰ と H₂ の両方、あるいは S⁰ または H₂ のどちらか一方の非存在下でも嫌氣的に増殖しうることから、発酵代謝の経路があることが示唆される。現在のところ、真に発酵能を有することが確認されている種は *Hyperthermus butylicus* で、この古細菌はさまざまなペプチドを基質として 1-ブタノール、プロパノール、酢酸、フェニル酢酸などを生成する。¹¹⁾ *Pyrococcus furiosus* の解糖系 ('pyroglycolysis') においては、酸化還元反応はすべてフェレドキシン関与で行われ、ピリジンヌクレオチドは用いられないという仮説が提案されている。¹²⁾ 好酸性の *Sulfolobus* 属の種は pH 2-3 において良好に増殖するが、独立栄養増殖と従属栄養増殖がともに可能である。*Sulfolobus* 属に近縁の好酸性古細菌 *Acidianus* 属と *Desulfurococcus* 属の種は独立栄養であるが、好気条件では S⁰ を O₂ で酸化することにより (H₂SO₄ 生成)、また嫌気条件では S⁰ を H₂ で還元することにより (H₂S 生成) エネルギーを獲得できる。^{13,14)} *Archaeoglobus* 属は硫酸還元菌である。この種は、SO₄²⁻ のほかに S₂O₃²⁻ や SO₃²⁻ を電子受容体として利用でき、H₂、CO₂、低級アルコール、低級有機酸を電子供与体とする。この菌が他の古細菌と異なっていて興味深いのは、硫酸呼吸以外に少量ではあるが CH₄ を生成することが認められる点である。しかしながら、メタン生成古細菌において特徴的なメタン生合成に関与する補酵素群のうち、メタノプテリンと F₄₂₀ は有しているが、コエンザイム M は検出されていない。¹⁵⁾ メタン生成古細菌は絶対嫌気性の独立栄養で、H₂+CO₂、ギ酸、酢酸、メタノール、メチルアミンなどから CH₄ を生成する。CH₄ 生合成系は、少なくとも 6 種類の特

微的な補酵素が関与し、炭酸固定系であるアセチル-CoA 経路と共役する。¹⁶⁾ 真正細菌の *Aquifex* は水素細菌である。超好熱菌のうち代表的な種の 16S rRNA 塩基配列に基づく分子系統樹を Fig. 2 に示した。

3. 絶対好気性の超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* の性状

最後に、著者らが最近見いだした新規古細菌 *Aeropyrum pernix* の性状について紹介したい。鹿児島県トカラ列島小宝島の硫気口 (98-102°C)、長崎県橘湾の浅海底熱水口 (120°C)、および長崎県小浜温泉の陸上泉源 (80-90°C) から採取した熱水や底泥試料の中からスクリーニングを行って分離した。この古細菌は以下のような性状を有していた。

- (a) 運動性を有する不定形球菌で、細胞表層に S-レイヤー様の構造を有する。
- (b) 絶対好気性の従属栄養菌であり、末端酸化酵素としてはシトクロム *a* を利用する。
- (c) 最適増殖温度は 90-95°C (世代時間は約 200 分) であるが、100°C においても増殖が認められる。増殖の最適 pH は 7.0 で、低浸透圧条件下では溶菌する。
- (d) 生育に S⁰ を利用せず、硫化水素を生産しない。
- (e) ゲノム DNA の GC 含量は 67.1 mol% である。ゲノムサイズは約 1.6 Mb である。
- (f) 膜脂質は、C₂₅ イソプレノイド鎖をもつジエーテル脂質 (C₂₅, C₂₅-archaeol) のみで構成され、脂肪酸は検出されない。
- (g) 16S および 23S rRNA の塩基配列に基づく分子系統解析の結果、古細菌ドメインの Crenarchaeota 側の分枝に属し、絶対嫌気性の *Pyrodictium* 属や *Desulfurococcus* 属と比較的近縁の系統であることが示唆される。
- (h) 16S および 23S rRNA 遺伝子にイントロンが介在する。しかも、その介在様式は同種内の株間で多様であり、イントロンの転移標的となりやすいホットスポットがこの遺伝子座に存在することが示唆される。イントロン内部にコードされる耐熱性のホーミングエンドヌクレアーゼ (I-Ape I) の活性も確認される。¹⁷⁾
- (i) 菌体外に超耐熱性のメタロプロテアーゼ (至適活性温度 100-110°C, 120°C での half-life は 2.5 時間) を、¹⁸⁾ 菌体内にセリンプロテアーゼ (至適温度 100°C, 100°C での half-life は 85 分) を¹⁹⁾ 生産することが明らかになっており、産業上有用な菌株であると考えられる。

近年、特定の超好熱古細菌を対象にして、ゲノムプロ

Table 1. Habitats and microbiological characteristics of thermophiles.

Genus	Principal habitat	Temperature range (°C)	pH range	Metabolism	Morphology	Mol % G+C	Reference
ARCHAEA							
Crenarchaeota Kingdom							
<i>Aeropyrum</i>	coastal solfataric vent, Japan	70–100 (opt. 90–95)	5.5–9.0 (opt. 7.0)	obligate heterotroph; O ₂ respiration	irregular cocci (0.8–1.0 μm)	67	5, 20
<i>Desulfurococcus</i>	terrestrial solfataric mud hole, Italy & USA	85–90	4.5–7.0	obligate heterotroph; anaerobic S ⁰ respiration; possible fermentation	cocci (0.5–1.0 μm)	50	21
<i>Pyrobolus</i>	black smoker wall at the Mid Atlantic Ridge	90–113 (opt. 106)	4.0–6.5 (opt. 5.5)	obligately chemolithoautotroph; growth with H ₂ by reduction of NO ₃ ⁻ , thiosulfate.	lobed cocci (0.5–1.0 μm)	53	22
<i>Pyrodictum</i>	shallow marine solfataric, Italy & Iceland	82–110 (opt. 105)	4.7–7.0 (opt. 5.5)	obligate H ₂ /S ⁰ autotrophy	disc with fiber networks (0.3–2.5 μm)	62	23, 24
<i>Thermoproteus</i>	Guaymas Basin, 2000 m depth terrestrial solfataric, Italy, USA, & Iceland	80–97 (opt. 88)	2.5–7.5	either H ₂ /S ⁰ autotrophy or fermentation of peptides with S ⁰ reduction to H ₂ S	rods or filaments (0.5 × 1–80 μm)	56	25
<i>Pyrobaculum</i>	boiling marine water hole, Italy/terrestrial solfataric mud hole, Italy & Iceland	74–104 (opt. 100–102)	5.0–9.0	facultative autotroph; H ₂ /S ⁰ autotrophy, NO ₃ ⁻ respiration, or heterotrophy on complex media;	rods with terminal spherical bodies (0.6 × 3–8 μm)	46	26, 27
<i>Sulfolobus</i>	terrestrial hot spring (Yellow Stone Natl. Park, USA)	60–90 (opt. 75)	0.5–6.0 (opt. 3.0)	facultative autotrophs; S ⁰ →SO ₄ ²⁻ , Fe[II]→Fe[III], S ²⁻ →S ⁰ , Fe[III]→Fe[II] under microaerobic conditions	irregular cocci (0.8–2.0 μm)	31–38	28, 29, 30
<i>Acidianus</i>	terrestrial solfataric mud hole, Italy	65–95 (opt. 90)	1.0–5.0 (opt. 2.0)	obligate autotroph, either aerobic (S ⁰ →SO ₄ ²⁻) or anaerobic (S ⁰ →S ²⁻)	irregular cocci (0.5–1.0 μm)	31	31
Euryarchaeota Kingdom							
<i>Methanopyrus</i>	Guaymas Basin 2000 m depth	84–110 (opt. 98)	5.5–7 (opt. 6.5)	obligate autotroph; H ₂ /CO ₂ →CH ₄	rods (0.5 × 2–14 μm)	60	32
<i>Thermococcus</i>	shallow marine hot sediment, Italy & Azores	75–93 (opt. 87)	6.0–8.5 (opt. 7.2)	obligate heterotroph; S ⁰ respiration of complex media	cocci (1 μm)	56	33, 34
<i>Pyrococcus</i>	shallow marine solfataric, Italy/Guaymas Basin, 2003 m depth	70–105 (opt. 100–103)	5.0–9.0 (opt. 7.0–7.5)	obligate heterotroph; S ⁰ respiration; fermentation? (<i>P. furiosus</i>)	cocci (0.5–2.5 μm)	38	35, 36
<i>Archaeoglobus</i>	shallow marine hot sediment, Italy	65–95 (opt. 88)	5.5–7.5 (opt. 6.5)	chemolithoautotrophic on H ₂ , CO ₂ , and S ₂ O ₃ ²⁻ ; chemooroganotrophic on complex media; SO ₄ ²⁻ reduction (S ⁰ not reduced)	irregular cocci (0.4–1 μm)	46	37, 38
<i>Methanococcus</i>	21°N East Pacific Rise, 2600 m depth/Guaymas Basin, 2000 m depth	50–94 (opt. 85)	5.2–7.6 (opt. 6–6.5)	obligate autotroph; H ₂ /CO ₂ →CH ₄	irregular cocci (0.8–2 μm)	31–33	39, 40, 41
<i>Methanothermus</i>	terrestrial solfataric muds, Iceland	55–97 (opt. 80)	5.5–7.5 (opt. 6.5)	obligate autotroph; H ₂ /CO ₂ →CH ₄	rods (0.3 × 1–5 μm)	33	42, 43
BACTERIA							
<i>Thermotoga</i>	hot springs, Italy, Azores, & Africa	55–90 (opt. 70–80)	5.5–9	obligate heterotrophs; fermentation of complex media, reduction of S ⁰ to H ₂ S	rods with sheath-like structure (0.6 × 1.5–11 μm)	46	44
<i>Aquifex</i>	shallow marine hot sediment, Iceland	67–95 (opt. 85)	5.4–7.5 (opt. 6.8)	obligately chemolithoautotroph; H ⁺ , S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻ oxidation with NO ₃ ⁻ , O ₂ (low conc.) as electron acceptors	rods (0.5 × 2–6 μm)	40	45
<i>Thermus</i>	hot springs, Yellow Stone Natl. Park, USA	50–80 (opt. 70–75)	opt. 7.2	obligate heterotrophs; O ₂ respiration	rods (0.5–0.8 × 5–10 μm)	61–71	46
<i>Rhodothermus</i>	submarine hot spring, Iceland/coastal hot spring, Japan	54–83 (opt. 65, <i>R. marinus</i> 80, <i>R. obamensis</i>)	5.5–9.0 (opt. 7.0)	obligate heterotrophs; O ₂ respiration	rods (0.5–1.0 × 2–10 μm)	65–67	47, 48

Abbreviations: opt, optimum.

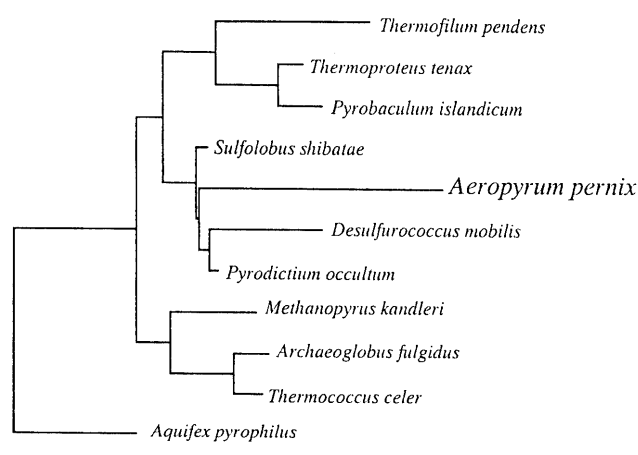


Fig. 2. Phylogenetic relationship of the representative archaea inferred from the 16S rRNA sequences. Scale bar indicates 5 substitutions per hundred nucleotides. The phylogenetic tree was constructed based on the neighbor-joining method.⁵⁾

ジェクトが盛んにおこなわれている。解析されたデータを、潜在する有用遺伝子の探索、あるいは高機能の酵素や生体分子の開発に結びつけてゆこうという試みである。すでに3種の古細菌の全ゲノム塩基配列が明らかにされ、つい最近も日本の「しんかい6500」で採取され、分離された *Pyrococcus horikoshii* の全塩基配列が決定された。研究の焦点は今後、未知遺伝子の機能解析や構造生物学に移ってゆくであろう。しかしながら一方で、いまだ培養できない未知の超好熱菌は数多く天然に存在しているはずであり、新たな分離方法や培養系の確立が望まれる。

文 献

- 1) Woese, C. R. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87**, 4576-4579 (1990).
- 2) Iwabe, N. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**, 9355-9359 (1989).
- 3) Gogarten, J. P. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**, 6661-6665 (1989).
- 4) Puhler, G. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**, 4569-4573 (1989).
- 5) Sako, Y. *et al.*: *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **46**, 1070-1077 (1996).
- 6) Jannasch, H. W. and Taylor, C. D.: *Ann. Rev. Microbiol.*, **38**, 487-514 (1984).
- 7) Felbeck, H. *et al.*: *Nature (London)*, **292**, 291-293 (1981).
- 8) Brock, T. D.: *Thermophiles: General, Molecular and Applied Microbiology* (Brock, T. D.), ch. 1., John Wiley & Sons, New York (1986).
- 9) 渡部良朋: *生物工学*, **75**, 391 (1997).
- 10) Stetter, K. O.: *FEMS Microbiol. Rev.*, **18**, 149-158 (1996).
- 11) Zillig, W. *et al.*: *J. Bacteriol.*, **172**, 3959-3965 (1990).
- 12) Mukund, S. and Adams, M. W. W.: *J. Biol. Chem.*, **266**, 14208-14216 (1991).
- 13) Segerer, A. *et al.*: *Nature (London)*, **313**, 787-789 (1985).
- 14) Zillig, W. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **8**, 197-203 (1986).
- 15) Achenbach-Richter, L. *et al.*: *Nature (London)*, **327**, 348-349 (1987).
- 16) Ferry, J. G.: *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.*, **27**, 473-503 (1992).
- 17) Nomura, N. *et al.*: *J. Bacteriol.*, in press.
- 18) Sako, Y. *et al.*: *FEBS Lett.*, **415**, 329-334 (1997).
- 19) Chavez Croocker, P. *et al.*: *Extremophiles*, in press.
- 20) Sako, Y. and Nomura, N.: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (2nd Ed.), vol. 1., Williams & Wilkins Co., Baltimore, in press.
- 21) Zillig, W. *et al.*: *Zentralbl. Bakteriell. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C*, **3**, 304-317 (1982).
- 22) Blochl, E. *et al.*: *Extremophiles*, **1**, 14-21 (1997).
- 23) Stetter, K. O. *et al.*: *Zentralbl. Bakteriell. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C*, **2**, 166-178 (1981).
- 24) Pley, U. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **14**, 245-253 (1991).
- 25) Zillig, W. *et al.*: *Zentralbl. Bakteriell. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C*, **2**, 205-227 (1981).
- 26) Huber, R. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **149**, 95-101 (1987).
- 27) Volkel, P. *et al.*: *Appl. Environ. Microbiol.*, **59**, 2918-2926 (1993).
- 28) Brock, T. D. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **84**, 54-68 (1972).
- 29) De Rosa, A. *et al.*: *J. Gen. Microbiol.*, **86**, 156-164 (1975).
- 30) Grogan, D. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **154**, 594-599 (1990).
- 31) Segerer, A., *et al.*: *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **36**, 559-564 (1986).
- 32) Kurr, M. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **156**, 239-247 (1991).
- 33) Zillig, W. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **4**, 88-94 (1983).
- 34) Neuner, A. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **153**, 205-207 (1990).
- 35) Fiala, G. and Stetter, K. O.: *Arch. Microbiol.*, **145**, 56-61 (1986).
- 36) Zillig, W. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **9**, 62-70 (1987).
- 37) Stetter, K. O.: *Syst. Appl. Microbiol.*, **10**, 172-173 (1988).
- 38) Burggraf, S. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **13**, 24-28 (1990).
- 39) Jones, W. J. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **136**, 254-261 (1983).
- 40) Huber, H. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **132**, 47-50 (1982).
- 41) Burggraf, S. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **136**, 254-261 (1990).
- 42) Stetter, K. O. *et al.*: *Zentralbl. Bakteriell. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C*, **2**, 166-178 (1981).
- 43) Lauerer, G. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **8**, 100-105 (1986).
- 44) Huber, R. *et al.*: *Arch. Microbiol.*, **144**, 324-333 (1986).

- 45) Huber, R. *et al.*: *Syst. Appl. Microbiol.*, **15**, 340-351 (1992).
- 46) Brock, T. D.: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, vol. 1 (Staley, J. T. *et al.*), p. 333-337, Williams & Wilkins Co., Baltimore (1984).
- 47) Alfredsson, G. A. *et al.*: *J. Gen. Microbiol.*, **134**, 49-68 (1988).
- 48) Sako, Y. *et al.*: *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **46**, 1099-1104 (1996).

超好熱菌の糖代謝，窒素代謝経路の特性

大 島 敏 久

超好熱菌は最適生育温度が 80°C 以上にあり，中には 110°C 付近の高温でも増殖するものが存在する．これらの超好熱菌は高温に適応するための細胞成分や細胞構造を持っており，そのため特異的な代謝系の存在が予想できる．また，超好熱菌は *Thermotoga* や *Aquifex* 属などの真正細菌 (Eubacteria) も存在するが，ほとんどがアーキア (Archaea, 古細菌, 始原菌とも呼ばれる) である.¹⁾ いずれにせよ，現存の生物では，超好熱菌は進化的にもっとも原始的な生物とされている．この点でも，他の生物には見られない特異的な代謝系の存在が予想できる．これまでの研究では，超好熱菌のエネルギー獲得性や栄養要求性の様式は，化学無機栄養 (独立，従属) 型から化学有機栄養 (独立，従属) 型まで多様であるが，光合成能をもつ超好熱光合成菌は，まだ発見されていない.²⁾ また，超好熱菌は嫌氣的に生育するものが多いが，*Sulfolobus* 属，*Pyrobaculum* 属など数種の超好熱菌は好氣的に生育できる．しかし超好熱菌の物質代謝の研究は始まったばかりで，その特徴については断片的にしか明らかにされていないものが多い．ここでは紙幅の関係で，もっとも解明が進んでいる海洋性の嫌気性従属栄養アーキアの *Pyrococcus furiosus* を中心に，特異的な糖代謝 (解糖) と窒素代謝および関連酵素について紹介する．

1. *P. furiosus* の糖代謝

P. furiosus は嫌氣的，従属栄養的に 100°C 付近の温度でもっとも良好に生育する超好熱アーキアで，ペプトンのようなペプチド，デンプン，マルトース，セロビオースのような糖類およびピルビン酸を良好なエネルギー，炭素源として利用し，酢酸，二酸化炭素，アラニン，水素を発酵生産する.³⁾ この超好熱菌の解糖系では，菌体内に取り込まれたマルトースやセロビオースは α および β -グルコシダーゼによってグルコースに分解される．そのグルコースは当初，細胞抽出液中に存在する関連酵素の測定からリン酸化を伴わない Entner-Doudoroff (ED) 経路の変形型 (非リン酸化 ED 型, Fig. 1-A) でピ

ルビン酸へ変換されると予想された.⁴⁾ しかし，1994年 Kengen らは，高濃度の細胞懸濁液を用いて [1-¹³C]-glucose の代謝を NMR で分析したところ，代謝産物として [2-¹³C]-acetate と [3-¹³C]-alanine を検出した．この結果から，ED 経路ではなく Embden-Meyerhof (EM) 経路の変形型によって (Fig. 1-C)，グルコースが代謝されることが明らかにされた.⁵⁾ また，[U-¹⁴C]glucose を用いたパルスラベル実験によって，放射ラベルされたグルコース-6-リン酸とフルクトース-1,6-ビスリン酸が中間体として同定され，この変形 EM 経路が中心的に働いていることが確認された.⁶⁾ この経路の特徴は，従来の EM 経路と基本的に同じであるが，働いている酵素が異なる．まず第一相違点は，hexokinase と phosphofructokinase が ATP 依存性ではなく，ADP 依存性であることである.⁷⁾ この ADP-hexokinase の遺伝子が大腸菌でクローニングされ，決定された酵素の一次構造 (分子量: 51,265, 455 アミノ酸残基) は，他の真正細菌や真核生物由来の ATP-hexokinase とは，ほとんど相同性が認められず，この代謝経路に特異的な新規酵素である.⁸⁾ 次に glyceraldehyde-3-phosphate: ferredoxin oxidoreductase も新規酵素である．この酵素は分子量 63,000 のモノマー酵素で，ブテリンと 6 原子の鉄の他にタングステンを含むめずらしい酵素である.⁹⁾ 通常の EM 経路で働いている NAD(P) 依存性の glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase と phosphoglycerate kinase が *P. furiosus* にも存在しているが，マルトースを炭素源とした場合，両酵素活性は他の酵素活性値よりかなり低いが，ピルビン酸を炭素源とすると劇的に (約 10 倍) 増大するので，両酵素は糖の分解代謝ではなく糖新生に働くと考えられている.¹⁰⁾ さらに，pyruvate kinase による phosphoenolpyruvate から pyruvate への変換反応では，通常 ADP から ATP への変換を伴うが，*P. furiosus* の酵素反応では AMP とリン酸から ATP への変換を伴う点で特異的な酵素である.¹¹⁾ この経路によるグルコースからピルビン酸までの代謝系では，ATP は pyruvate kinase によってグルコース 1