

土と基礎の生態学

5. 水域における堆積物中の物質循環と底生動物

菊地 永祐 (きくち えいすけ)

東北大学教授 東北アジア研究センター

5.1 はじめに

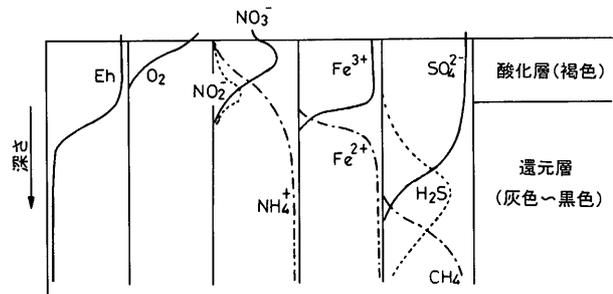
湖沼や河川下流域では、川が運んできた砂や泥が堆積し、砂泥質または泥質の場所がよく発達する。そこには砂泥とともに有機懸濁物も堆積し、堆積物中で分解することになり、堆積物は各種微生物による分解が卓越した場となる。堆積物中で有機物の無機化により蓄積した無機栄養塩は再び上層水中へ帰帰して、水中の一次生産に使われる。砂泥中では、大気や表面水からの酸素は砂泥表層で酸化、消費されてしまい、その下の部位では有機物は微生物の嫌気呼吸や発酵により分解される。また、堆積物の下層に蓄積した還元物質は表層の酸化部位に運ばれると酸化される。そのため、堆積物中では特徴的な物質や微生物活性の垂直分布ができあがる。砂泥中の間隙は非常に小さいため、その中の水の動きは制限されている。そのため堆積物中では溶存物質の移動は極めて遅くなり、基質の移動供給が微生物の活性を決める重要な要因となっている。

堆積物中には、そこが極度に汚染されていない限り、砂泥中に潜って生活するイトミミズやユスリカなどの底生動物（埋性底生動物）が生活しており、これらの底生動物はそれ自身が有機物を消費分解しているばかりでなく、堆積物内に巣穴を掘ったり、堆積物中を移動したり、堆積物を食べ糞として排泄をすることによって堆積物を活発に攪拌混合（バイオターベーション；Bioturbation）し、それによって堆積物内の物質の移動・拡散を促進し、微生物活性を高めることが明らかとなっている。現在まで、バイオターベーションの研究は浅海域や河口域の底生動物を中心になされてきているが¹⁾、ここでは、堆積物中の物質循環とそれに対する底生動物の働きを淡水域での研究を中心に紹介する。

5.2 水域堆積物表層部における有機物分解過程

5.2.1 堆積物環境の垂直的变化

堆積物の有機物分解活性は高く、大量の酸素を消費するが、一般に上層水中の溶存酸素濃度は比較的高く保たれている。しかし、堆積物中では酸素はごく表層部位で消費されてしまい、堆積物の内部は嫌気的な環境となっている。いま堆積物を掘ってその断面を見ると、表層の褐色の層とその下の黒色から灰色をした層が見られる（図—5.1）。褐色の層は酸化層と呼ばれており、その色は酸化鉄の色である。その下の層は還元層と呼ばれてお



図—5.1 堆積物中における Eh（酸化還元電位）と各種化学物質の垂直分布の模式図

ここでは海域・河口域の分布を示してある。淡水域では SO_4^{2-} の濃度は海水域に比べて、極めて低いが、基本的な分布パターンは同様と考えられる。

り、黒色は主に硫化鉄による。堆積物中では、大気や上層水からの酸素の供給が制限されているため、酸素は堆積物表層の酸化層で消費され、その下の還元層では有機物は嫌気性微生物により分解される。すなわち、酸化層では有機物の分解は酸素呼吸によって行われ、その結果酸素が消費される。還元層では硝酸呼吸や発酵、硫酸還元、メタン生成を行う微生物群によって有機物が嫌気的に分解される。また、酸化層では S_2^- などの還元型の硫黄を酸化して増殖する硫黄酸化細菌や NH_4^+ や NO_2^- を酸化して増殖する硝化細菌が還元層から拡散してくる還元型の硫黄や窒素化合物を酸化する。その結果堆積物表層には酸化層、還元層の分化にみられるような、特徴的な化学物質の垂直分布が形成されている（図—5.1）。

5.2.2 有機物分解経路の垂直分布

還元層においては、硝酸呼吸、発酵、硫酸還元、メタン生成を行う微生物群によって有機物は嫌気的に分解される。現在までの多くの研究の結果、これらの反応を行う微生物群の間には一定の関係があることが分かっている²⁾。すなわち、還元層ではまず上層で硝酸呼吸によって有機物が分解され、その過程で酸化型の無機窒素化合物 (NO_3^- , NO_2^-) が消費され、窒素ガス (N_2) となる（この酸化型の窒素化合物を嫌気的に N_2 としてガス化する反応は脱窒反応と呼ばれる）。そして、酸化型の窒素化合物が存在すると硫酸還元やメタン生成が抑制されるのである。

残る嫌気的分解反応のうち、発酵によっては、有機物は CO_2 にまで完全には分解されず、発酵産物（一般に

は低分子の有機物や H_2) が生成される。硫酸還元細菌やメタン生成細菌は、一般に糖類のような発酵細菌が良く利用する発酵性基質を利用せず、おもに酢酸や H_2 などの低分子の発酵産物を利用して増殖し、有機物を CO_2 や CH_4 まで完全分解する。したがって、有機物は発酵細菌と硫酸還元細菌または発酵細菌とメタン生成細菌の共同作用によって完全に分解されるのである。発酵細菌は一般に自身の発酵産物が蓄積すると、増殖が阻害されることが多いので、硫酸還元細菌やメタン生成細菌は発酵細菌より発酵産物として栄養物を得ているとともに、発酵産物を処理することで発酵細菌を助けることになる。このような関係は栄養的共生と呼ばれている。

このように堆積物における嫌気的な有機物分解は、発酵細菌と硫酸還元細菌、発酵細菌とメタン生成細菌の連係によって行われるが、硫酸還元細菌とメタン生成細菌の間には、共通の栄養基質をめぐる競争関係があり、硫酸還元細菌のほうが基質に対する親和性が高いため、硫酸還元が終了するまではメタン生成は起こらないことが知られている²⁾。

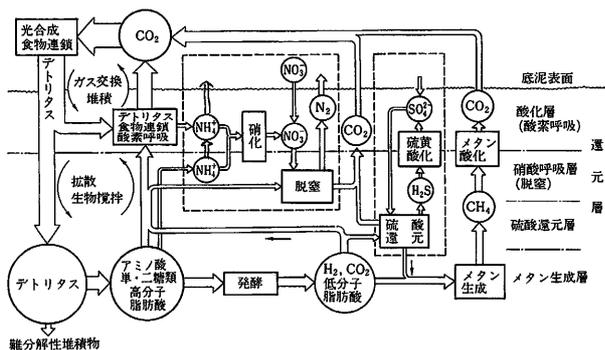
したがって、堆積物中では表層より酸素呼吸、硝酸呼吸(脱窒)、硫酸還元、メタン生成の卓越する層が形成される(図—5.2)。堆積物下層に蓄積した NH_4^+ や CH_4 は表層の酸化層に運ばれて硝化細菌やメタン酸化細菌によって、 NH_4^+ は NO_2^- を経て NO_3^- に酸化され、 CH_4 は CO_2 に酸化される。その結果として図—5.1に見られるような物質の垂直分布ができあがるのである。硝化は好気性菌による好氣的反応であり、一方脱窒反応(硝酸呼吸)は嫌気的の反応で還元層の上部、酸化層直下で起こる。硝化の基質となる NH_4^+ は一般に還元層に蓄積しており、酸素がある酸化層に運ばれ酸化されて NO_2^- 、 NO_3^- となる。そのため酸化層と還元層の界面で硝化と脱窒がカップルして起こることとなる。図—5.2では上層水から NO_3^- が堆積物中へ移動して脱窒される形になっているが、上層水の NO_3^- 濃度が低い場合には、堆積物中で無機化によって蓄積した NH_4^+ は、酸化層で硝化され NO_2^- 、 NO_3^- となって上層水層中に回帰し、堆積物から NO_3^- が上層水に供給されることになる。なお、近年、硝酸呼吸として、 NO_3^- を N_2 へ還元する脱窒反応ではなく、 NO_3^- を NH_4^+ へ還元する反応(DNRA: Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammo-

nia) の寄与が大きい場合があることも報告されている⁴⁾。

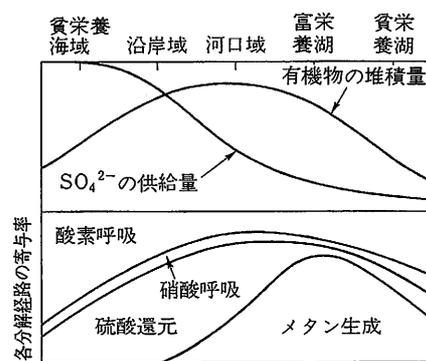
5.3 水域堆積物中における有機物分解経路

それでは堆積物中では以上述べた有機物分解の経路のうち実際にどの経路が重要になるのであろうか。海水域と淡水域での有機物分解の経路は、基本的に同じであるが、海水域と淡水域の化学的環境の違いによって、とくに嫌気的な有機物分解、すなわち硝酸呼吸、硫酸還元、メタン生成のうちどの経路に参与する微生物群が優占的に働くかに大きな差がみられる。 NO_3^- は海水域でも淡水域でも、植物プランクトンによって利用され、一般に低濃度に保たれているので、硝酸呼吸の有機物分解における寄与は少ないと考えられ、その結果 SO_4^{2-} の濃度が有機物の嫌気的分解経路を決める重要な因子となる⁵⁾。海水には高濃度の SO_4^{2-} が溶けているので、海水域ではおもに硫酸還元の経路によって有機物は分解されるが、淡水域では SO_4^{2-} の濃度が低いので、淡水域の嫌気的分解経路はおもに発酵・メタン生成の経路となるのである。

堆積物に供給される有機物量も分解経路を決める重要な因子である。堆積する有機物が少なければ、そのほとんどが堆積物表面の酸化層で酸素呼吸によって分解されてしまうことになるが、有機物の供給量が多くなると、海水域においても、有機物分解の電子受容体である O_2 (酸素呼吸)、 NO_3^- (硝酸呼吸)、 SO_4^{2-} (硫酸還元) を消費しつくしても、有機物が分解されずに残ることになり、その場合には、メタン生成の経路によって有機物が分解されることになる。つまり電子供与体である有機物と、その分解の最終電子受容体となる O_2 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} などの供給量のバランスで分解経路が決定されるのである(図—5.3)。淡水域では水中の SO_4^{2-} 濃度は小さいので、有機物の供給が多い場合には、一般的には多くはメタン生成の経路により分解されることになるが、 NO_3^- 濃度が高い水域もあり、そこでは硝酸呼吸の寄与も大きくなる。



図—5.2 堆積物中における有機物の分解過程³⁾



図—5.3 堆積物中における有機物分解に参与する微生物群の相対的寄与率とそれに影響を及ぼす要因(概念図)⁵⁾

5.4 底生動物による堆積物環境の改変

5.4.1 底生動物の生物攪拌作用

堆積物中には貧毛類、昆虫類、貝類、甲殻類など様々な種類の底生動物が生息している。底生動物は堆積物中を移動し、巣穴を掘り、また底泥を食べ糞として排泄することによって、堆積物を活発に攪拌混合する。底生動物の生物攪拌（バイオターベーション）は、堆積物の物理的、化学的、微生物学的諸性質に大きな変化を与える。

堆積物攪拌の強さやその影響力は、攪拌を行う底生動物の大きさと活性の他に、摂食様式、固定した巣穴や棲管形成の有無など、底生動物の生活様式と深く関連している。底生動物の内でも、堆積物中に潜って生活する埋性底生動物が一般に最もよく堆積物を攪拌するものと考えられる。埋性底生動物の摂食様式は、堆積物（砂泥）を摂食するもの（堆積物食者 deposit feeder）、水中の懸濁物を濾過して摂食するもの（懸濁物食者 suspension feeder、あるいは濾過食者 filter feeder）、他の生物を捕食するもの（捕食者、carnivore）に大別できる。懸濁物食者は、懸濁物を集めて、糞または偽糞として堆積物表面に堆積する作用は大きい、堆積物の攪拌は巣穴の掘削、移動によって行われる。捕食者もまた活発に堆積物中を移動することによって堆積物を攪拌するが、一般にその密度は小さい。堆積物食者は堆積物そのものを食べるので、最も攪拌力が大きいと考えられる。堆積物食者には大きく分けて、やや深い場所の堆積物を食べて、堆積物表面に糞として堆積するもの（下層堆積物食者 deep-deposit feeder、subsurface-deposit feeder、または泥食者 mud feeder）と表層の堆積物を食べて表面に糞として堆積するもの（表層堆積物食者 surface-deposit feeder）がある。淡水域の堆積物食埋性底生動物としては、イトミミズ類（貧毛類）とユスリカ類（昆虫類）が優占して生息することが多く、イトミミズは下層堆積物食者であり、ユスリカは表層堆積物食者である。

イトミミズは底泥表層部位に生息し、尾部を水中に出してそこから酸素を取り込んで呼吸をしており、堆積物表面から3~6 cmの深さの泥を食べて堆積物表面に糞として排泄する^{6)~8)}。下層堆積物食者の堆積物の攪拌の様子は、砂粒子を染色することで、比較的簡単に調べることができる。下層堆積物食者が生息するラグーンの堆積物の表層部に、色素で染めた砂を薄く混合し、この色素粒子の分布が経時的にどのように変わるかを調べると、最初表層にあった色素粒子は層状のまま下降して深さ3 cmの層に移行し、そこで堆積物食者に摂食され、糞として排泄されて表層に色素粒子の層が再び現れる⁹⁾。このようなサイクルを繰り返し、やがて3 cm以浅の全層にわたって均等に色素が分散していく。このような下層堆積物食者の摂食様式は、コンベヤー・ベルト型（conveyer belt type）と呼ばれ、深部の砂や泥を食べて堆積物表面に糞として排泄するので、堆積物の攪拌力は大きく、特に上下攪拌力が大きい。

イトミミズは泥を食べながら泥中を移動するので、固定した巣穴を作らないが、ユスリカ類など、表層堆積物食者は比較的長い間固定した巣穴（burrow）や棲管（tube）に生息するものも多く、巣穴・棲管の周りには、後述するように、特徴的な構造が発達するため、巣穴・棲管の形成によっても、堆積物の物理的、化学的、生物学的性質は大きな影響を受ける。ここではまず最初に堆積物攪拌による作用について見てみよう。

5.4.2 生物攪拌による堆積物の物理的・化学的变化

下層堆積物食者の堆積物攪拌の結果として、堆積物の粒度組成の垂直分布が変化する。それは、堆積物食者がある決まった粒径の堆積物を選択的に食べることによる。下層堆積物食者はやや深部の砂や泥を食べるが、その際に、礫や大形の植物遺骸などの口器のサイズより大きな粒子が食べ残されて、小さな粒子のみが摂食され、糞として排泄される^{8),10)}。その結果として大型の粒子が食べ残されて、深部に埋め込まれ、細かな粒子が表層に蓄積する。Brinkhurst et al.（プリックフルストラ）（1972）¹¹⁾は湖の底土をイトミミズに餌として食べさせて、イトミミズの糞と底土の有機物含有率を測定し、糞の有機物含有率の方が高くなることを示した。この結果はイトミミズが底土中の有機物含有率の高い部分を選択的に食べるために、堆積物表層に有機物含有率の高い糞の層が形成されることを示している。一般に粒径の小さな粘土粒子は粒径の粗い砂よりも有機物含量が高い。また、多毛類（*Pectinaria koreni*）では、粒径の大きな堆積物粒子を選択的に食べ、そのため糞中の堆積物粒子が周りの堆積物より大きくなる例も知られている¹²⁾。

底生動物が存在すると、堆積物表層の水分含有率が增加することが知られている。福原（1987）⁸⁾は、諏訪湖の堆積物を乾燥して底生動物を除き、それを再び湛水してイトミミズ（*Limnodrilus* spp.）とオオユスリカ幼虫（*Chironomus plumosus*）を単独または両者を移植し、これらの底生動物が堆積物表層部の水分含有率を増加させることをみている。そして、その作用は堆積物を摂食攪拌するイトミミズでは極めて大きく、ユスリカは表層数 cmの深さでは含水率を増加させるものの、それより深部ではむしろ含水率を減少させた⁸⁾。このように底生動物の作用はその生活様式に依存し、下層堆積物食者のイトミミズは堆積物の攪拌力が大きく、含水率を増加させる作用も大きいものと考えられる。

堆積物は、上層水から供給される酸素の影響を受けている Eh（酸化還元電位）の高い酸化層と酸素の供給がない Ehの低い還元層に分かれ、Ehは酸化層と還元層の界面付近で急激に低下する（図—5.1）。下層堆積物食者は堆積物を上下に攪拌し、堆積物-上層水間の物質の移動を促進するので、堆積物中の物質や Eh、pHの上下差をより均一化することが考えられる。湖底土のコアに電極を埋め込み、イトミミズの存否による Eh と pH の垂直プロフィールの差を詳細に測定すると、イトミミズは、表層土の Eh、pH を低下させ、下層土のそれを上昇させて、Eh、pH の上下差を縮めることが報告され

ている⁶⁾。一般的には、底生動物は上層水からの酸素の供給を増加させることによって、堆積物の表層部位の Eh を高め、酸化層の厚さを増加させることが知られており、イトミミズにおいても堆積物の表層部位の Eh を高めるとの報告がある⁸⁾。一方、菊地と栗原 (1977)¹⁰⁾ は水田土壌において、イトミミズが存在すると酸化層が破壊されて消失し、Eh が表層まで低下することを報告している。この理由としては、イトミミズのような泥食者は還元層の堆積物を食べて、地表に糞を堆積するために、下層の還元泥が地表面に短時間で運ばれること、また水田還元層では、微生物の代謝活性が高く、還元物質が多量に蓄積しているため、堆積物の酸素消費活性がきわめて高く、排泄させた還元泥がすぐには酸化されないことが考えられる。還元泥を食べている底生動物の糞が還元泥と同じ黒色を呈することは普通によく見られる現象である。このように堆積物の還元力が極めて大きい場合には、生物攪拌により表層に運ばれた堆積物の酸素消費活性が、上層水より運ばれる酸素の量を上回るために、酸化層の厚さが減少することもある。

堆積物表層は Eh が高く、そこでは好氣的反応が起こる。しかし、Jorgensen (ヨーゲンセン) (1977)¹³⁾ は底土の表層の酸化層でも、嫌氣的反応である硫酸還元が活発に進行すること、堆積物の表層には底生動物の糞塊が大量に存在すること、糞塊の内部には硫化鉄が存在することを示し、糞塊の内部にミクロな還元部位が形成されていることを示した。糞塊には、有機物がかなり残存しており、それが堆積物表面に置かれたとしても、酸素は糞塊の表層で消費されてしまい、その内部は還元的な場所として機能する。

5.4.3 堆積物と上層水との物質交換と生物攪拌

堆積物中では、有機物の分解に伴って、還元過程が進行し、酸素や硝酸は消失し、有機酸のような発酵産物や二価鉄、硫化物が蓄積し、また NH_4^+ や PO_4^{3-} などが蓄積する (図—5.1)。そして、その結果蓄積した無機栄養塩類は再び堆積物表面から上層水に放出され、植物プランクトンに利用される。とくに、水深の浅い水田では、生物攪拌によって放出された栄養塩類が、田面水中の植物プランクトンやウキクサなどの植物のバイオマスを増加させることが知られている¹⁴⁾。

底生動物は堆積物表層を攪拌しており、その結果として当然堆積物と上層水との物質交換を促進する。Matisoff & Wang (マチソフとワン) (1998)¹⁵⁾ は放射性の ^{22}Na をトレーサにもちいて、イトミミズ類が溶存物質の上下拡散を促進することを示している。事実、底生動物の堆積物攪拌による上層水-堆積物間の物質の移動の促進について、イトミミズなどの底生動物が堆積物中から上層水中への NH_4^+ や PO_4^{3-} 、 Fe^{2+} 、糖類などの拡散を促進することが知られている^{10),14),16)}。そして浅い湖では底生動物による物質回帰促進の効果は大きく、堆積物からの栄養塩類の回帰が水圏の一次生産を決める重要な因子となっている^{14),17)}。一方、底生動物は上層水より堆積物中への O_2 や NO_3^- などの溶存物質の拡散

を促進する^{18),19)}。

堆積物中から上層水への NH_4^+ や PO_4^{3-} の拡散促進については、攪拌の物理的な作用のほかに、底生動物自身が有機物を無機化し、排泄して、堆積物中での NH_4^+ や PO_4^{3-} の濃度を上げ、その結果としてその上層水への放出の促進に寄与している¹⁶⁾。また、下層堆積物食者による還元層からの上層水中への還元物質の拡散促進は、移動や呼吸のための運動による底質攪拌のほかに、深部の還元泥を糞として堆積物表面に排泄して、還元泥からの還元物質の上層水中への放出を容易にすることも大きく関与していると考えられている^{16),19)}。

5.4.4 堆積物における物質循環と生物攪拌

底生動物が堆積物と上層水との物質交換を促進し、堆積物への O_2 や NO_3^- の供給量を増加させることについては既に述べた。 O_2 と NO_3^- は電子受容体として呼吸に使われるから、堆積物中での有機物分解は、底生動物によって促進されるものと考えられる。

Chatarpaul et al. (チャタルポールら) (1980)¹⁸⁾ はイトミミズを移植した底土とイトミミズのいない底土のそれぞれから、上層水へ放出される CO_2 量を比較した。イトミミズがいると、底土から放出される CO_2 が増加し、また双方の上層水に NO_3^- を添加すると、イトミミズがいない時には CO_2 放出量が増加しないのに対し、イトミミズがいると CO_2 放出量がさらに増加した。この結果は、底生動物自身が堆積物を食べてその中の有機物を消費するばかりでなく、上層水より O_2 や NO_3^- などの電子受容体の底土への供給量を増加させて、酸素呼吸や硝酸呼吸 (脱窒) による有機物の分解を助けることを示唆している。また、イトミミズを加えた底土とイトミミズのいない底土で、底土の硝化活性と脱窒活性を $^{15}\text{NO}_3^-$ をトレーサとして同時に測定すると、イトミミズによって硝化と脱窒が、ともに促進されることが報告されている^{18)~20)}。脱窒は嫌氣的な反応であるが、還元層では NO_3^- はほとんど検出されないため、脱窒反応は NO_3^- の供給がその制限要因となっている。硝化反応も脱窒反応も細菌によって行われる反応であるが、硝化反応は好気性細菌による酸素を必要とする反応であり、好氣的条件でしか進行しない。一方、脱窒反応は嫌氣的条件でのみ進行し、基質として酸化型の無機窒素 (NO_3^- 、 NO_2^-) を必要とする。硝化反応の基質となる NH_4^+ は普通還元層に蓄積しており、それが硝化されるためには好氣的部位にまで運ばれる必要がある。また、脱窒反応には、硝化反応によって酸化部位で生成された NO_3^- が還元部位へ運ばれることが必要である。そのため酸化層と還元層の界面は硝化反応と脱窒反応がともに活発な場となっており、Eh が急激に変化するその界面で、硝化反応と脱窒反応がカップルして行われることが考えられる。イトミミズは堆積物の攪拌により、還元層に蓄積した NH_4^+ を酸化層に運んで硝化を促進し、酸化層で生成した NO_3^- を還元層へ運び、その結果として硝化と脱窒を同時に促進すると考えられる (図—5.4)。イトミミズ (*Tubifex tubifex*) を異なる密度で含む堆積物コアを

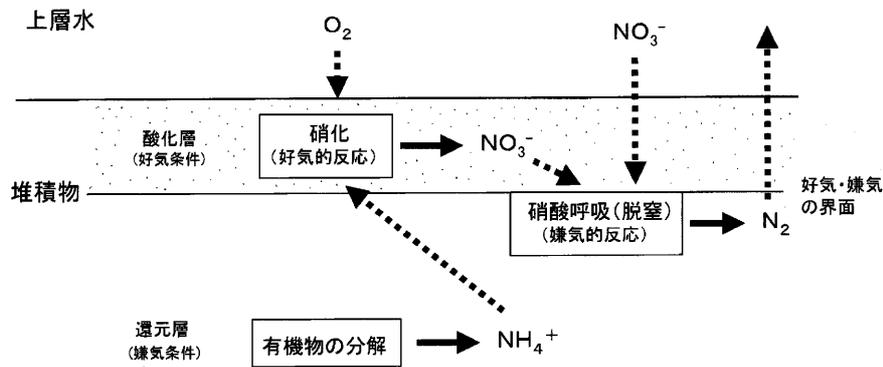


図-5.4 イトミミズの生物攪拌による硝化・脱窒の促進

実線の矢印は微生物反応の促進による物質の生成，波線の矢印は溶存物質の移動・拡散の促進を表す。

作って，脱窒と硝化速度を測定すると，イトミミズの密度が高くなるほど脱窒は促進されたが，硝化に関してはある密度で最大となり，それより高密度になると活性は低下した^{19),20)}。前述のようにイトミミズは表層部の Eh を上昇させる時もあるが，底泥の酸素消費，還元物質の放出を促進することによって低下させる場合もあった。硝化は好氣的反応なので，イトミミズのコンベヤー・ベルト型の摂食による還元泥の表層への供給が大きくなると，その効果により堆積物表層での酸素消費が促進され，表層の Eh が低下し，その結果として硝化は逆に阻害されると考えられる¹⁹⁾。

このように下層堆積物食者は攪拌作用により堆積物中の物質の拡散のスピードをあげることにより，細菌への基質の供給速度を速めることによって，各種細菌の活性を増大させ，堆積物表層部での物質循環を促進する。

5.4.5 巣穴の形成による作用

表層堆積物食者の多くは，ある程度固定した U 字形の巣穴や棲管を作る。ユスリカ類は砂や底生藻類，堆積したデトリタスなどの細かな粒子を粘液質の唾液を用いて巣穴壁を固めて作り，巣穴口の周りの細かな堆積物粒子からデトリタスや細菌をはぎ取って食べる²¹⁾。大型のユスリカであるオオユスリカ幼虫 (*C. plumosus*) は堆積物表層部に 20 cm の深さにもなる U 字形の巣穴を作る。堆積物中に巣穴を作る底生動物は，呼吸するために，ぜん動運動によって一方の穴から水を呼びこんで他方の穴より出し，上層水を巣穴の中に循環させて換水を行っている。このようにして巣穴内壁は絶えず上層水からの O_2 の補給があるので酸化状態を維持し，そこに酸化層が形成され^{8),22)}，そして動物の密度が高い場合には堆積物表層部の Eh が全体として上昇することになる^{8),16),23)}。しかし，巣穴の酸化層の外側は還元となっている。そのため巣穴壁面には，堆積物最表層部と同様に，酸化層とその外側に還元層が形成され，各種微生物活性の層構造が巣穴を中心として放射状に形成される (図-5.5)。したがって，巣穴を形成することはそれだけ表層部位を拡大し，上層水と堆積物の界面を深部に広げることになり，しかも底生動物は活発に巣穴を換水するので，上層水-堆積物間の溶存物質の移動を促進するものと考えられる。Matisoff & Wang (1998)¹⁵⁾ は放射

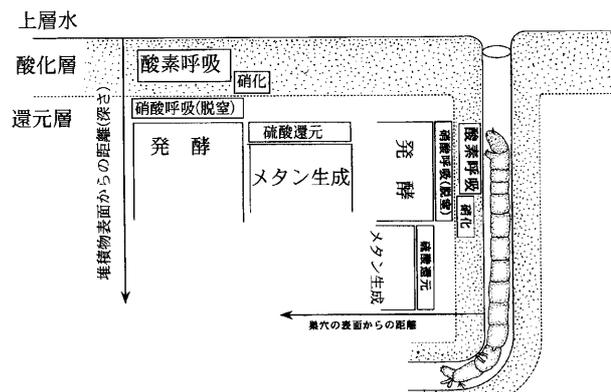


図-5.5 堆積物中の巣穴を中心とした微生物活性の層構造 (模式図)

性の ^{22}Na をトレーサに用いて，巣穴を作るユスリカ幼虫 (*C. plumosus*, *Coelotannypus sp.*) やカゲロウ幼虫 (*Hexagenia limbata*) が溶存物質の堆積物と上層水間の拡散を促進することを示している。事実，巣穴を形成するユスリカなどの底生動物によっても，堆積物と上層水間の NH_4^+ , PO_4^{3-} , O_2 , NO_3^- などの溶存物質の拡散が促進されることが知られている^{16),21),24)}。その結果，堆積物中の NH_4^+ などの溶存物質の濃度が底生動物がいない場合よりも全体としては低下することもある¹⁶⁾。

ユスリカ類による PO_4^{3-} の堆積物と上層水間の移動については，堆積物から上層水への放出を速めるという研究は比較的が多いが，促進しないとする結果や放出量が逆に減少するという結果もある²⁵⁾。還元層での Eh の低下は，鉄と結合した PO_4^{3-} の遊離を促進し，そこでの PO_4^{3-} の濃度を高めることになるが，一方 Eh の高い酸化層では遊離 PO_4^{3-} は鉄と結合して堆積物粒子に取り込まれ，不溶化する。そのため，酸化層は還元層から上層水への PO_4^{3-} の移動を妨げる障壁として働く²²⁾。その結果，底生動物は巣穴壁に酸化層を形成するため，全体的な作用としては堆積物から上層水への PO_4^{3-} の動きを抑制する場合もできるものと考えられている^{16),25)}。そして，堆積物からの PO_4^{3-} の放出については，巣穴の換水による効果よりも底生動物自身の排泄による効果が大きく働くことにもなる^{16),22)}。

巣穴壁は単に堆積物の表層部を拡大したものではない。

たとえば、川に生息するカゲロウ (*Ephron virgo*) の巣穴壁と巣穴から離れた堆積物表層部の O_2 と NO_3^- の濃度分布を微小電極で測定して、巣穴壁と堆積物表層部の間で O_2 と NO_3^- の消費活性を比較したところ、巣穴壁の方が堆積物表面よりも活性が高いことが示されている²⁶⁾。そして、さらに巣穴壁では有機物含有量が多く、有機物分解に関わる細菌の細胞外酵素の活性も高いことが報告されている²⁶⁾。このようにカゲロウは巣穴壁に有機物と、 O_2 と NO_3^- を同時に供給することにより、巣穴壁面での有機物分解活性を高める働きをしている。このような巣穴形成による、堆積物への O_2 や NO_3^- の供給量の増加、その結果として堆積物中での有機物分解の促進については、ユスリカ類についても多くの報告がある^{22),24),25)}。

このように NO_3^- の豊富な上層水の巣穴への換水は巣穴壁を通じて還元部位での硝酸呼吸(脱窒)を促進する。また、還元部位に蓄積した NH_4^+ は巣穴壁の酸化層に運ばれ、そこで好気性の硝化細菌により NO_2^- , NO_3^- へ変換される。さらに酸化層での硝化により生成された NO_2^- , NO_3^- が還元層との界面で脱窒され、その結果巣穴壁で硝化と脱窒が同時に促進される^{21),24),27)}。たとえば、オオユスリカ (*C. plumosus*) は上層水からの NO_3^- の脱窒を5倍促進し、巣穴壁で硝化により生成された NO_3^- の脱窒を2.5倍促進することが報告されている²⁸⁾。また、巣穴壁の酸化層は堆積物表面の酸化層より薄いことが報告されており²⁹⁾、これは巣穴壁で細菌の酸素消費活性が高いことを示すとともに、 NO_3^- の還元層への移動が短い距離で行われることにより脱窒が促進されることを示唆している。巣穴壁は、堆積物表面に比べ、各種微生物活性の高いホット・スポットとなっているのである。

5.5 ま と め

堆積物中での有機物分解を考えると有機物の分解活性を決定する要因は有機物の供給量であると考えられる。有機物の供給量が多いほど分解の総量は大きくなると予想される。そして、有機物分解に関与する各種微生物群の活性や寄与率を決める因子として、 O_2 や NO_3^- , SO_4^{2-} のような有機物分解の最終電子受容体の堆積物への供給量が重要であることは前に述べた。堆積物中の有機物濃度が高くなると、電子受容体の供給量が分解活性をきめる大きな要因となってくる。堆積物中での物質の拡散速度は一般に極めて小さい。堆積物中に生息する底生動物は、巣穴を掘りその中に上層水を循環させたり、堆積物を攪拌することによって、上層水と堆積物間隙水との物質拡散の速度を飛躍的に増大させ、そして上層水より O_2 や NO_3^- の拡散を促進することによって、酸素呼吸を促進し、ついで硝酸呼吸を促進する。また、底生動物は酸化層での硝化細菌の活性をも促進し、その結果としても硝酸呼吸を促進する。淡水域では一般に SO_4^{2-} の濃度は低く、残った有機物はメタン生成の経路で分解されることになるので、酸素呼吸や硝酸呼吸による有機

物分解の促進はその結果として、炭酸ガスと比較して温室効果のより大きな原因となるメタンの発生を減少させる効果があると考えられる。また、環境浄化の面から見て、底生動物による脱窒(硝酸呼吸)の促進は重要な作用である。有機物分解の働きは河川の自浄作用の一つとしては重要であるが、分解の結果生成する NH_4^+ や PO_4^{3-} は無機栄養塩として再び植物に利用され有機物となり、最終的には海に運ばれ、海の富栄養化の原因となる。しかし、 NH_4^+ は硝化細菌により NO_2^- , NO_3^- に変換されたあとで、脱窒細菌に使われて窒素ガス (N_2) にまで変換されると、 N_2 は生物的には不活性で植物は利用できないので、窒素が生物環境より除去されたことになる。

このような底生動物の作用は、もちろんその密度に依存する。イトミミズやユスリカなど堆積物食底生動物は堆積物中の有機物を食べており、有機物の多い堆積物に高密度で分布するようになる。しかし、有機物汚染がさらに進みヘドロが堆積するような環境になると、餌の供給の少ない貧栄養の場所と同様、堆積物食底生動物の密度が低下し、その生物攪拌の働きも小さくなると考えられる。赤い色をしたユスリカやイトミミズは、体内に大量のヘモグロビンをもち、貧酸素下でも上層水から酸素を取り込み、保持することができるので、貧酸素に対する耐性が強く、有機物汚染が進んだ場所でも、上層水が無酸素にならない限り生息できる。したがって、底生動物の働きを発揮させるためには、有機物汚染が進んでも、上層水までもが無酸素にならないよう、上層水の酸素濃度を維持する方策を考えることが重要である。上層水の酸素を高濃度に保つことは、有機物の無機化によって生成した NH_4^+ の硝化を助け、結果として脱窒を促進する上でも重要である。

参 考 文 献

- 1) 菊地永祐・向井 宏：生物攪拌—ベントスによる環境改変(総説)，日本ベントス学会誌，Vol. 46, pp. 59~79, 1994.
- 2) 左山幹雄・栗原 康：底泥の微生物の物質代謝，河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー(栗原 康編)，東海大学出版会，pp. 32~42, 1988.
- 3) Fenchel T. M., Jorgensen B. B.: Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria, *Advances in Microbial Ecology*, Vol. 1 (Ed. M. Alexander), pp. 1~58, Plenum Press, New York, 1977.
- 4) Storey R. G., Williams D. D., Fulthorpe R. R.: Nitrogen processing in the hyporheic zone of a pastoral stream, *Biogeochemistry*, Vol. 69, pp. 285~313, 2004.
- 5) Capone D. G., Kiene R. P.: Comparison of microbial dynamics in marine and freshwater sediments: Contrasts in anaerobic carbon catabolism, *Limnology and Oceanography*, Vol. 33, pp. 725~749, 1988.
- 6) Davis R. B.: Tubificids alter profiles of redox potential and pH in profundal lake sediment, *Limnology and Oceanography*, Vol. 19, pp. 342~346, 1974.
- 7) Myers A. C.: Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: II. Biological consequences, *Journal of Marine Research*, Vol. 35, pp. 633~647, 1977.
- 8) Fukuhara H.: The effect of tubificids and chironomids on

講座

- particle redistribution of lake sediment, *Ecological Research*, Vol. 2, pp. 255~264, 1987.
- 9) Aller R. C., Dodge R. E.: Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica, *Journal of Marine Research*, Vol. 32, pp. 209~232, 1974.
 - 10) Kikuchi E., Kurihara Y.: In vitro studies on the effects of tubificids on the biological, chemical and physical characteristics of submerged ricefield soil and overlying water, *Oikos*, Vol. 29, pp. 348~356, 1977.
 - 11) Brinkhurst R. O., Chua K. E., Kaushik N. K.: Interspecific interactions and selective feeding by tubificid oligochaetes, *Limnology and Oceanography*, Vol. 17, pp. 122~133, 1972.
 - 12) Dobbs F. C., Scholly T. A.: Sediment processing and selective feeding by *Pecteinaria koreni* (Polychaeta: Pectinariidae), *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 29, pp. 165~176, 1986.
 - 13) Jorgensen B. B.: Bacterial sulfate reduction within reduced microniches of oxidized marine sediments, *Marine Biology*, Vol. 41, pp. 7~17, 1977.
 - 14) Kikuchi E., Kurihara Y.: The effects of the oligochaete *Branchiura sowerbyi* Beddard (Tubificidae) on the biological and chemical characteristics of overlying water and soil in a submerged ricefield soil system, *Hydrobiologia*, Vol. 97, pp. 203~208, 1982.
 - 15) Matisoff G., Wang X.: Solute transport in sediments by freshwater infaunal bioirrigators, *Limnology and Oceanography*, Vol. 43, pp. 1487~1499, 1998.
 - 16) Fukuhara H., Sakamoto M.: Enhancement of inorganic nitrogen and phosphate release from lake sediment by tubificid worms and chironomid larvae, *Oikos*, Vol. 48, 1987.
 - 17) Fukuhara H., Sakamoto M.: Ecological significance of bioturbation of zoobenthos community in nitrogen release from bottom sediments in a shallow eutrophic lake, *Archiv fur Hydrobiologie*, Vol. 113, pp. 425~445, 1988.
 - 18) Chatarpaul L., Robinson J. B., Kaushik N. K.: Effects of tubificid worms on denitrification and nitrification in stream sediment, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, Vol. 37, pp. 565~663, 1980.
 - 19) Pelegri S. P., Blackburn T. H.: Effects of *Tubifex tubifex* (Oligochaeta: Tubificidae) on N-mineralization in freshwater sediments, measured with ¹⁵N isotopes, *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 9, pp. 289~294, 1995.
 - 20) Svensson J. M., Enrich-Prast A., Leonardson L.: Nitrification and denitrification in a eutrophic lake sediment bioturbated by oligochaetes, *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 23, pp. 177~186, 2001.
 - 21) Pelegri S. P., Blackburn T. H.: Nitrogen cycling in lake sediments bioturbated by *Chironomus plumosus* larvae, under different degrees of oxygenation, *Hydrobiologia*, Vol. 325, pp. 231~238, 1996.
 - 22) Gallepp G. W.: Chironomid influence on phosphorus release in sediment-water microcosms, *Ecology*, Vol. 60, No. 3, pp. 547~556, 1979.
 - 23) Edwards R. E.: The effect of larvae of *Chironomus riparius* Meigen on the redox potentials of settled activated sludge, *Annals of Applied Biology*, Vol. 46, pp. 457~464, 1958.
 - 24) Svensson J. M.: Influence of *Chironomus plumosus* larvae on ammonium flux and denitrification (measured by the acetylene blockage- and the isotope pairing-technique) in eutrophic lake sediment, *Hydrobiologia*, Vol. 346, pp. 157~168, 1997.
 - 25) Hansen K., Mouridsen S., Kristensen E.: The impact of *Chironomus plumosus* larvae on organic matter decay and nutrient (N, P) exchange in a shallow eutrophic lake sediment following a phytoplankton sedimentation, *Hydrobiologia*, Vol. 364, pp. 65~74, 1998.
 - 26) Stief P., Altmann D., de Beer D., Bieg R., Kureck A.: Microbial activities in the burrow environment of the potamal mayfly *Ephoron virgo*, *Freshwater Biology*, Vol. 49, pp. 1152~1163, 2004.
 - 27) Stief P., de Beer D.: Bioturbation effects of *Chironomus riparius* on the benthic N-cycle as measured using microsensors and microbiological assays, *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 27, pp. 175~185, 2002.
 - 28) Svensson J. M., Leonardson L.: Effects of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments, *Freshwater Biology*, Vol. 35, pp. 289~300, 1996.
 - 29) Jorgensen B. B. & Revsbech N. P.: Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus, *Limnology and Oceanography*, Vol. 30, pp. 111~122, 1985.