

はじめに

微生物と場の多様性について

土壌は多種多様の微生物の生存を支える

畑に出て一握りの土をすくいあげると、その中には、実に多種類の糸状菌・細菌・放線菌・酵母・ウイルス・藻類が見つかる。量的にみたときの1例をあげれば、糸状菌類は長さにして $180\mu\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$ 、重さにして $0.3\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、細菌類は数にして約1億、重さにして $0.1\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ にも及んでいる。

これらの微生物は、土壌中では決して均一に分布して存在しているわけではない。糸状菌は、土壌孔隙（最少数 μm ）の間をぬって菌糸を伸ばしており、比較的大きな孔隙では胞子を形成していることもある。細菌類は図1にみるように、数ミクロン以上の孔隙内で1種あるいは数種からなる集落を形成して生存している。そして集落と集落との間の距離は、数10～数100ミクロンに及んでいる。1つの集落と隣りの集落とは、同一種類である場合もあれば、相異なる種類の場合もあり、また互いに孔隙で結ばれて相互に影響を及ぼしあっていることもあるが、多くは半ば独立的であると推定されている。植物遺体(作物根遺体)が新たに投与されると、それを取り巻く土壌から微生物が侵入して遺体を分解する。約1カ月くらいの間に植物遺体の構成成分のうち、微生物によって容易に分解される部分(低分子の糖類(単糖,オリゴ糖,脂質,蛋白,核酸等)の大部分が分解され、リグニン、繊維素など難分解性の物質が残留する。微生物は前記化合物を代謝する過程で急激な増殖を示すが、それが消費しつくされると、大部分の微生物は急激に死滅に追いやられる。その後は飢餓状態に追いやられ、増殖過程で蓄積した体内貯蔵物質(グリコーゲン、ポリハイドロキシブチレート等)を消費しつつ、基礎代謝ぎりぎりの線で生存したり、胞子その他の耐久体を形成して休眠状態に入ったりする。繊維素もむき出しの繊維素の状態ではなく、リグニンと結合していたり、腐植でおおわれていたりして微生物の攻略を受けにくい形態に変化している。繊維素分解菌やリグニン分解菌は、このような基質を分解しながら微量の糖(グルコース, セロバイオース等)や代謝産物を場に放出する。それらの物質が土壌中の孔隙水を通して拡散すれば、それに接する微生物はわずか

ながら栄養補給を受けることになり、基礎代謝のエネルギー源を補給され、生存期間が延びることになる。

また、低濃度の栄養源の存在する場においてのみ生育しうる細菌群が存在する。古くはオリゴトローフと呼ばれており、種類も数も少なく、余り注目を浴びなかったが、近年になって新しい種類の細菌が数多く見い出されつつある。しかも、この細菌群の数は、既知の慣用濃度の栄養物を代謝しうる細菌群とほぼ匹敵すること、栄養物濃度が低い場では、後者を陵駕することが知られるに至っている。これらの事から、土壌のみならず自然の場は、一般的に栄養欠乏状態にあり、その場に存在する微生物は飢えてるのが正常の状態であるということが出来る。このように、有機物をエネルギー源、体構成成分源として利用しうる微生物群を、従属栄養微生物と総称している。

植物遺体の初期分解に際して、蛋白、糖蛋白、糖アミノ酸等から放出される NH_3 のすべてが直ちに分解菌によって摂取利用されるわけではない。その一部はアンモニア酸化細菌群によってまず亜硝酸に、次いで亜硝酸は亜硝酸酸化菌群によって硝酸に酸化される。これらの菌群は、酸化によって得られるエネルギーを利用して、土壌空気中の二酸化炭素を固定し、菌体構成を行い増殖する。これらの菌群は、独立栄養細菌群と総称されるものの一部であるが、その他、2価鉄を酸化するもの(鉄細菌)、単体硫黄(S^0)や硫化水素(H_2S)を酸化するもの(硫黄酸化細菌群、すなわち硫黄酸化細菌(*Thiobacillus*), 紅色硫黄細菌(*Beggiatoa*)等)が存在する。

ところで硫化水素は、通常の畑でその臭いを嗅ぐことができないことから、畑土壌では生成されないと考えられがちであるが、植物遺体中には含硫蛋白と含硫アミノ酸が生物の必須物質として、少量ではあるが必ず含有されている。それらが、好気呼吸とそれに続く嫌氣的分解に際して土壌中に放出されると推定することの方が、放出されないと考えるよりはるかに理にかなっている。また、微生物が飢餓状態に追い込まれた場合、硫化水素を発生することはよく知られた事実である。このようにして発生した硫化水素の一部は、金属硫化物として捕捉されたり、酸素による自動酸化を受けて元素硫黄となるであろう。したがって、土壌中に広く硫黄酸化細菌

菌が分布するための基盤は存在するのである。ただ、基質の絶対量は少なく、この種の細菌数も少ないのが通例である。硫黄酸化細菌が働けば必ず硫酸が生成される。また、硫酸は雨水を通して供給されるし、一次鉱物の風化の過程でも生成する。

畑土壌は、一般に好気条件によって支配されているのが通例である。しかし、雨によって土壌孔隙が満たされた場合、有機物質が大量存在すれば、好気性細菌の好気呼吸によって酸素が消費し尽くされ、嫌氣的な場が出現することはGreenwood^{グリーンウッド}(1961年)によって指摘されている。したがって、そのような場では偏性嫌気性菌である硫酸還元菌が増殖しうると推定される。そしてそのことが、硫黄酸化菌と同様に、硫酸還元菌が広く土壌中に分布する理由であると考えられる。その詳細については、後述する水田土壌と海底土の例でふれることにする。

土壌表層は光が当たるので藻類や藍藻類(現在は原核生物として細菌に分類されている)が、光合成を行い独立栄養で増殖しうる。また、嫌気条件下でのみ H_2S を電子供与体として光合成を行う緑色及び紅色硫黄細菌や従属栄養型光合成細菌である紅色非硫黄細菌も存在する。

上記の例に示したように、微生物は、その増殖に必要なエネルギー及び体形成に必要な栄養素の利用の仕方が、高等動物のそれをはるかに超えて、きわめて広汎である(表1参照)。そしてそのことが、環境条件の著しく異なる地球上に、微生物が広く分布存在しうることとつながっている。また土壌中から性質の非常に異なる多種類の微生物が単離し得、また、さまざまな抗生物質を生産する多様な微生物のほとんどが土壌から単離されたことは、それぞれの微生物の生存に必要な、極めて多様な環境条件(単に物理化学的なそれのみでなく、栄養物の種類も含めた)をもった場が、土壌中に混在することを示している。

それらの場の構成単位は数10 μ から数100 μ の微小の場である。最初に述べた一握りの土は、異なる微生物と環境条件をもった極めて多数の微小の場の集合体である。われわれが化学分析や微生物分析を行う際には、このような混合物の分析を行っていることになる。したがって、それに基づいて場の変動法則を樹立しても、それはあくまでも集合体の変動法則であり、場の制御を人為的に行うには、個々の反応の起こっ

ている微小部位の変化の実体と変動法則によって裏打ちされた、更に一段高い変動法則の解明が必要となる。

近年における微量分析手段の発達と電子顕微鏡の発達は、このような微小の場の分析に用いえるか、えないかの境の位置にある。化学分析でいえば、もう一桁ないし二桁の精度が欲しいところである。この面の解析を、困難ながら新たな創意工夫の下に積極的に大幅に改善することが、自然の場の微生物の変動法則を知るためにより有効であろう。またそれは、大いに期待される段階に到達しているといえることができる。さらに、自然の場の微生物を理解する上で、忘れてはならない事柄についてふれることにする。
リウウエンフック Leeuwenhoekが単眼顕微鏡を用いて、一滴の水の中にも多種多様な形態の微生物を見出し、パスツール Pasteurが特定の反応（機能）と微生物種との対応関係を示すことによって、微生物研究の端緒を開いて以来、多くの研究者、なかでもヴィノグラドスキー Vinogradskyとバイヤリンク Beijerinckの天才的な活動によって、多様な代謝様式をもつ数多くの微生物が見出された。また近年の生化学、分子生物学の発

展に裏付けられて、現在の莫大な一般微生物学の知見が集積されている。

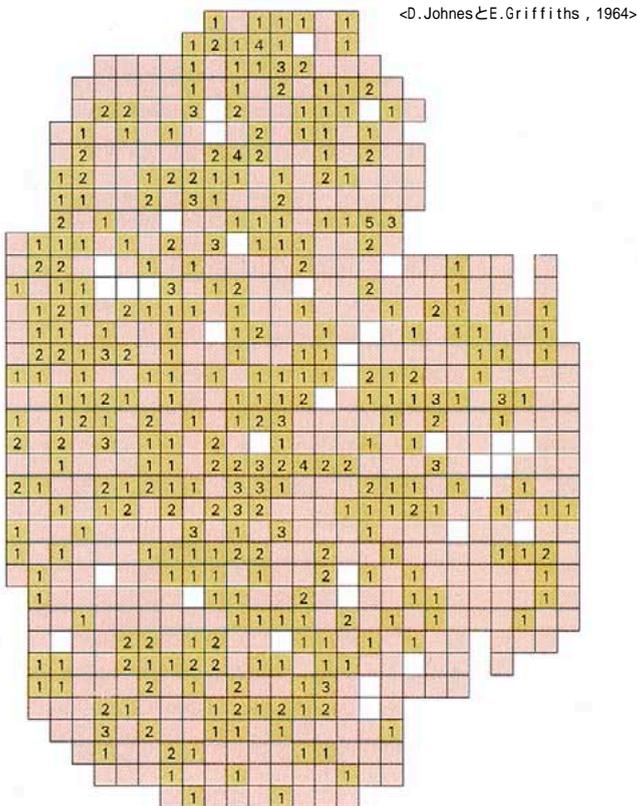
しかしながら、その知見の大部分は単離され、人工培養された微生物についての知見であり、自然の場には、なおわれわれが識別したり、人工培養しえない微生物が数多く存在する。自然の場は、多様な代謝形式をもった多種の微生物が共存する混合培養系であるばかりでなく、生存の場それ自身、構造的にも成分的にも極めて複雑な混合系である。そのために、一般調査の段階を越えて、解析段階にまで切り込んだ研究は比較的少ない。その場合も、多くの側面を捨象せざるをえないのが現状である。これまでの研究成果からみても、自然の微生物を解明するときには、一般微生物学の知見に依きよしながらも、それぞれの場について一つ一つ疑いの目をもって、自然の場と一般微生物学的知見の異同を検証して行くことが必要である。

人間と硫酸還元菌とのかわり合い
 有機物濃度が高い土壌が湛水されると、まず微生物による好氣的代謝が起こり、次いで底土が還元されて嫌氣的酵解に移行する。後者は、通

性嫌氣性細菌群と偏性嫌氣性細菌群が、その主な担い手である。そして、醗酵産物としてアルコール類（エタノール、2, 3ブタンジオール等）と有機酸類（蟻酸、酢酸、プロピオン酸、酪酸等の揮発性脂肪酸とコハク酸、乳酸等の不揮発性脂肪酸）を蓄積する。これらの化合物は、土壌という混合培養系の中にあつて、一部相互に変換されながら多くの場合、酢酸が最も多くなる。

それは、多くの細菌は酢酸を嫌氣的に酸化しえないからである。そこで、最後の掃除屋として働くのがメタン醗酵細菌群と硫酸還元菌群である。前者は、二酸化炭素を電子受容体としてメタンを生成するだけでなく、酢酸を分解してメタンを生成する。硫酸還元菌は、硫酸根を電子受容体として酢酸を二酸化炭素と水に酸化する。好氣的呼吸における酸素の役割と同様、嫌氣条件下において、末端電子受容体として硫酸を用いるので、硫酸呼吸と呼ばれるゆえんである。この段階において、嫌氣的条件下での有機炭素化合物の完全な無機化が行われるわけである。そしてまた、上記の全過程は、有機物を含む土

図1 - 土壌粒団の断面に観測された細菌集落の分布



図中の1マスは70×70μ。数字は1マス中の細菌集落の数
 薄茶色のマスは細菌のいない部分、白いマスは土壌の空隙。

表1 - エネルギー源と栄養要求性に基づく微生物の分類

エネルギー源	炭素源	窒素源	電子供与体*	電子受容体*	微生物の例	
光合成微生物	CO ₂ (独立栄養)	N ₂ 同化可能 化合物N	H ₂ O	好氣性 O ₂	藍藻 緑藻	
			H ₂ S 有機物	嫌氣性 有機酸 有機物	緑色硫黄細菌 紅色硫黄細菌 Chromatium 紅色非硫黄細菌	
化学合成微生物	CO ₂ (独立栄養)	化合物N	NH ₄ ⁺	好氣性 O ₂	硝化細菌 Nitrosomonas	
			NO ₂ ⁻		硝化細菌 Nitrobacter	
			H ₂		水素細菌	
			Fe ²⁺		鉄細菌	
			S, S ₂ O ₃ ²⁻		Thiobacillus thiooxidans	
			S, S ₂ O ₃ ²⁻ H ₂ Sなど		嫌氣性 NO ₃ ⁻	Thiobacillus denitrificans
有機物 (従属栄養)	N ₂ 同化可能 化合物N	N ₂ 同化可能	発酵性基質	好氣性 O ₂	窒素固定菌 Azotobacter 大腸菌、コウジカビなど	
					有機物(糖)	Clostridium pasteurianum
	化合物N	N ₂ 同化可能	有機物 有機酸、H ₂ 発酵性基質	嫌氣性	脱窒菌	
					NO ₃ ⁻	硫酸還元菌
					SO ₄ ²⁻ , SO ₃ ²⁻ S ₂ O ₃ ²⁻ など	
					有機物、NO ₃ ⁻	発酵性細菌

* 光合成生物はエネルギーを光からとり、化学合成生物はそれを物質の酸化反応（電子離脱反応）によりとり出す。すなわち、エネルギーに富む電子（水素）供与体は酸化され、放出された電子は一連の酵素群（中間電子伝達系）によって徐々に伝達され、終局の電子（水素）受容体にわたされ、この受容体は還元される。電子受容体が酸素の場合を好氣性（aerobiosis）、無機物・有機物の場合を嫌氣性（anaerobiosis）と呼んでいる。（柳田 微生物科学 I, 1980）

壤が飽和量の水で湛水された場合、あるいは下水、汚泥、河川や海洋の堆積物等のすべてに共通する一般像である。そして、硫酸根量の極めて少ない淡水湖においては、メタン醗酵が優先し、硫酸根量の多い海底においては硫酸還元が優先する。

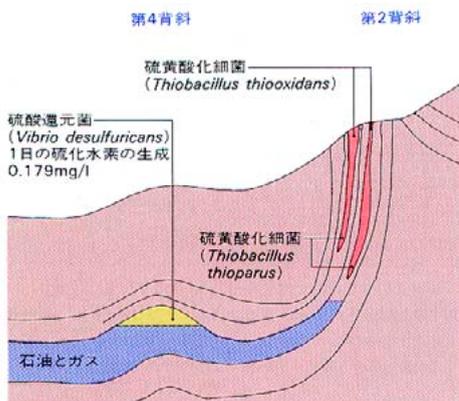
硫酸還元反応（ないしそれを担う硫酸還元菌）は、上記のような特性をもっているので、地球上の色々な場で起こっており、人間の生活と種々の面で深いかかわりをもっている。以下にその主だったものについて、簡単に述べることにする。それぞれの詳細については、多くの総説や専門書が出版されているので、それらを参照されたい。

生活廃水

最も身近な場で起こっているのは、生活廃水からの硫化水素発生である。下水道の整備されていない地方都市では、いまだに下水溝の流れの良くない部分で、硫化水素混じりのドブ臭をいやおうなしに嗅がされる。また、人間の集落の生活廃水（糞尿廃水を含む）の流れ込む沼や淡水湖で、自然増殖あるいは人工養殖していた魚類が、夏場に多数死滅して新聞紙上をにぎわしている。その原因として、生活廃水の流入によってこれら水体中の有機物含量が高まり、水中の溶存酸素が微生物代謝に使われて著しく減少することがあげられている。そのような状態では、必然的に底土は還元状態となり、硫化水素の発生が同時に起こるのが通例である。硫化水素が直接、魚毒として働いているかどうかは、それぞれの場の条件によるであろう。また、硫化水素が蓄積すれば、それを電子供与体として

図2- 二次的イオウ鉱床（シオル・スウ）の形成および崩壊における各種微生物群の役割を示した図

<エス・イクズネツォフ他著 飯塚・都留訳 地球微生物学, 1965>



（酸化して）嫌氣的に光合成を行う有色硫黄細菌類（*Chromatium*や*Thiopedia*等）が増殖して、赤潮の発生にもつながる。

沿岸域における赤潮の発生や養殖魚の死滅も、個々の場合によって、そこに働く主要な微生物種に多少の差異はあっても、基本的な反応は同一である。このような有機物付加に、さらに拍車をかけているのが畜産廃棄物や澱粉工場、製紙工場、魚肉加工工場等の工場廃棄物、あるいは工場排水である。

埋設管

河川や沿岸の汚染を防除するために、近代都市においてはコンクリート製の下水管を網の目のように設置して、その末端に下水処理場を設けている。下水管の大部分は、数10年の使用に耐えているが、時折、侵食された部分が破壊されて問題を起こしている。侵食防止については多くの研究がなされ、侵食の機構についても基本的な一般像が明らかにされている。多量の有機物を含む下水が停滞すれば、前節で述べたと同様、硫化水素の発生が起こる。硫化水素の発生量は、大ざっぱには管内の下水の流速、温度、汚水の有機物含量の函数としてとらえることができる。いずれにしても大量の硫化物が発生し、管内の粘質膜の含酸素層が殆んど消滅すれば、硫化物は管内の気相部に拡散して管壁に到達する。そうした状況下で硫黄酸化細菌がこれらを酸化して硫酸を生じ、硫酸がコンクリートを侵食する、というのが現在提示されている機構である。

他方、都市の地下に張り巡らされたさまざまな管路は、外部からの腐食におかされることがある。低湿地で常に水飽和の状態にある地帯の多くは、昔は芦の生い繁っていた原野であったり、水田であった地帯が多い。このような地帯が都市化の進行に伴い、住宅や工場用地として使用されているが、そこに埋め込まれた管路は硫酸還元菌による被害を受け易い。それは、土壤全体が還元的であり、特に有機物遺体の上では、この菌の活動によって硫化物発生量が特異的に高くなる可能性をもつからである。管の腐食が全面均一に起こるのではなく、局所的に起こることは土壤の不均一性と関係しているのであろう。なお、埋設管の腐食と防食についてはアーバンクボタ23号を参照されたい。

硫黄鉱床

次に、地球規模の問題として、硫黄鉱床の問題にふれることにしよう。その起源に火成起源と

堆積起源とがあり、世界の硫黄鉱床の90%以上が堆積起源とされている。堆積硫黄鉱床の起源については、地質学者の間でもまだ十分明らかにはされていないが、古い水体の硫酸塩、炭酸塩の鹹湖堆積あるいは石油鉱床と密接に関連していることなどが明らかにされている。

前者においては水体沈殿物中に当然含まれる藻類の遺体をエネルギー源として、硫酸還元が起こって硫化水素が地下水を通して湖底の湧水となって供給される経路が考えられている。浅い水体においては、有色硫黄細菌がこれを硫黄まで酸化すると推定している。

他方、後者においては含油層内で硫酸還元が起こり、硫化水素を含む地下水が地層の割れ目を通して上昇し、地表近くで同様の割れ目を通して侵入してきた酸素を含む水と接することによって自動酸化を受けたり、硫黄酸化細菌（*Thiobacillus thiooxidans*や*T. thioparus*）によって微生物的に生成されたりしていると推定されている（図2）。

微生物が同位体化合物を代謝する場合、軽い同位体の方をより多く利用することは、 S^{32} と S^{34} についても C^{12} と C^{13} の場合同様、良く知られた事実である。硫酸還元で微生物が関与すれば、生成された硫化水素の S^{32}/S^{34} 比は硫酸のそれより大きいはずであり、その硫化水素が硫黄酸化細菌により分子状硫黄に酸化された場合、 S^{32}/S^{34} はさらに大きな値となるはずである。この関係を逆に使用して鉱床中の硫黄化合物の S^{32}/S^{34} 比を測定し、硫黄鉱床の形成に微生物が関与したことを証明している。

以上の記述から明らかなように、硫酸還元菌は人間の生活に直接関係しているばかりでなく、現在の化学工業の重要な基礎資材である硫黄の形成に関与してきている。

これまでの記述は、目に見えないために人々の関心をあまりひかなかった微生物が、自然の場で如何に大きな働きをしているかを大づかみに説明してきた。それと同時に、次節で述べる自然の場の硫酸還元菌の生態を理解する上に必要な、自然の場に存在する微生物の一般像の一部を説明してきた。次節ではもう少し立ち入って、自然の場の硫酸還元菌の増殖の仕方や活性の発現を理解する上で重要と考えられる諸条件について記述することにする。

自然の場における硫酸還元菌
水田土壌と海底土

硫酸還元菌の種類

本論に入るに先立って、現在までに単離され、性質の明らかにされている硫酸還元菌の諸特性について述べておくことにする。また、主要な菌株の諸特性の一覧表を示した(表2)。

Desulfovibrio

通常の場合、細胞形態は三日月形に曲がっているが、三日月が2個湾曲面を逆にして縦に結合しているシグモイド状のものが多い。それがさらに縦につながればらせん状になる。種によって大きさ及び形態にはかなり差異がある(アーバン・クボタNo.23, p.1・*Desulfovibrio vulgaris* Hildenbrough 宮崎株の写真参照)。また、培養が古くなったり培養条件が不適当である場合には、変わった形態(多形態)を示す傾向がある。多くの種は、細胞末端に一本のべん毛をもっていて活発に泳ぎ回る。2~3の種はこのべん毛が複数である。

*D. desulfuricans*と*D. vulgaris*は自然界に広く分布しており、また分離され易いが、これまでに水田から分離同定されているのは*D.*

*vulgaris*のみである。両者は非常に似た性質をもっており、前者が硫酸の代わりにcholineを水素受容体として生育できる点で後者と異なっている。また、前者のGC含量は59%であるのに対し、後者は65%である。何れの種も孢子を形成しない。

硫酸還元菌を有名にしたチトクロムC₃(adsp band 552 553)を含有する種が多い。この色素は1954年、石本真教授とPostgate教授により、同時に独自に発見されたもので、それまで偏性嫌気性菌は酸素を末端電子受容体としないのであるからチトクロム系の関与はないはずであり、したがってチトクロムは保有しないと考えられていた。

他のチトクロムも存在し、特に新たに見出された他の属の硫酸還元菌の中には、b及びcタイプのチトクロムを含有するものが多い。

また、この属の特徴的な色素であるデサルフォピリジンを含有するものが多い。

エネルギー源及び炭素源として利用しうるものは非常に限られており、乳酸と焦性ブドウ酸のみである。

Desulfotomaculum

*Desulfovibrio*と同様、古くから知られていた

硫酸還元菌であり、孢子を形成する点で他の属と異なっている。

*Desulfotomaculum nigrificans*は、最初は*Clostridium*と考えられた種(孢子を形成するので、その細胞は紡錘形となり*Clostridium*そっくりである)で高温性である。基質となりうるものは限定されており、*Desulfovibrio*と同様、乳酸と焦性ブドウ酸のみである。ただし、株によっては、ブドウ糖を条件によって利用しうるものがある。

近年(1976年)WiddelとPfennigが、乳酸は利用できないが酢酸を利用しうる*Dm. acetoxidans*(写真1a, b参照)を見出し、嫌気的条件下における有機物酸化の最終段階を担う一員でありうることを明らかにしつつある。また最近、水田土壌からも酢酸と乳酸の何れをも同様に代謝しうる*Dm. acetoxidans*に極めて近い菌株が分離された。

Desulfobacter postgatei

酢酸を主として代謝しうる硫酸還元菌のうち、食塩要求性をもたない*Dm. acetoxidans*を陸型とするならば、それに対応するNaCl要求性をもつ海洋型ともいうべきものが*Desulfobacter postgatei*(写真2a, b参照)である。

表2 - 硫酸還元菌の分類の基になる諸特性一覧表

<Postgate, The sulphate-reducing bacteria 2nd Ed, 1984より部分引用>

菌の学名	細胞形態	鞭毛	運動性	孢子	デサルフォピリジン	%G+C ^{注1}	チトクロム ^{注2}	注1: DNA中のグアニンとシトシン含量(%)
<i>Desulfovibrio desulfuricans vulgaris</i>	孤状	一本, 端に付着	+	-	+	59	C ₃	注2: 主要な成分のみ。 t: 運動性をもたない不規則な数々の細胞の一時的集合体。このものは運動性をもった長楕円形桿菌を放出する。 NR: 記録なし。 V: ある株は+, ある株は-
	孤状	一本, 端に付着	+	-	+	65	C ₃	
<i>Desulfobacter postgatei</i>	長楕円形桿菌	-	-	-	-	46	b, c	
<i>Desulfobulbus propionicus</i>	レモン/玉ネギ形	-	-	-	-	60	b, c	
<i>Desulfococcus multivorans</i>	球形	-	-	-	+	57	b, c	
<i>Desulfonema limicola</i>	長い鎖状	-	滑走	-	+	34-5	b, c	
<i>Desulfosarcina variabilis</i>	数個の細胞が集まっている 集り方不規則	t	t	-	-	NR	NR	
<i>Desulfotomaculum nigrificans acetoxidans</i>	桿状	細胞周辺に分布	ころび回る	+	-	49	b	
	桿状	細胞周辺に分布	ころび回る	+	-	37	b	

水素供与体と受容体の 組合せでの生育など	乳酸 +	焦性ブドウ酸 +	焦性ブドウ酸 +	硫酸 +	酢酸 +	ブドウ糖 +	リンゴ酸 +	安息香酸 +	その他の 主要な特性	高温での 生育有無	食塩要求性
菌の学名	硫酸塩	硫酸塩	硫酸塩	硫酸塩	硫酸塩	硫酸塩	硫酸塩	硫酸			
<i>Desulfovibrio desulfuricans vulgaris</i>	+	+	+	±	-	V	+	-	コリンがあれば硫酸塩なしで生育	-	-
<i>Desulfobacter postgatei</i>	(±)	-	-	-	+	-	-	-		-	+
<i>Desulfobulbus propionicus</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	ABAとBiotin要求	-	-
<i>Desulfococcus multivorans</i>	+	+	+	+	+	-	-	+		-	-
<i>Desulfonema limicola</i>	+	+	-	+	+	-	-	+		-	+
<i>Desulfosarcina variabilis</i>	+	+	+	+	+	-	-	-		-	+
<i>Desulfotomaculum nigrificans acetoxidans</i>	+	+	+	-	-	V	NR	NR	Biotin要求	+	-
	-	-	-	±	+	-	-	-		-	-

長楕円形の桿菌で中温性の菌である。チトクロムC₃を含有しないがb, cを含有する。デサルフォビリジンは含有しない。生育にp-amino benzoic acidとbiotin^{ビオチン}を要求する。

なお, *Dm. acetoxidans*はbiotinのみを要求する。乳酸を代謝する*Desulfovibrio*及び*Desulfotomaculum*は何れの種も全くビタミンを要求しないのに、酢酸を代謝する種がビタミンを要求すること、また、酢酸を代謝しうることが同時に乳酸も代謝しうる *Desulfococcus multivorans*, *Desulfonema limicola*や*Desulfosarcina variabilis*は全くビタミンを要求しないことは興味深く思えるが、現段階においてはその内容を推察する生化学的解析は全く行われていない。

なおここで特記しておきたいことは、さきにも触れたように、1976年以降Pfennigらによって、酢酸を代謝し得るいくつかの新しい硫酸還元菌が見出されたことである。このことによって、自然界では乳酸を基質として硫酸還元が行われ、生成した酢酸はメタン菌によってCH₄及びCO₂に分解されるとの考えが大幅に書き換えられるに至った。つまり硫酸還元菌は、メタン菌と同様に、有機炭素化合物の無機化の最末端をになう重要な一員であるということである。

水田土壤中の硫酸還元菌の分布様式

春先に水田土壤を掘り起こしてみると、茶褐色の部分と青灰色の部分とがモザイク状に入り混じって存在する(写真3)。これは、鉄が主に3価状態にあるか、還元されて2価の状態にあるかに基づく色である。

微量な白金電極を用いて一断面内の多くの点で酸化還元電位を測定すると、部位により異なり、測定値はプラス数100mVからマイナス数100mVの間の幅広い分布を示す。このことは、水

田土壤は酸化的部位と還元的部位がモザイク状に分布する場であることを示している(図4)。このような土壤を春先、耕起して湛水すると、土壤孔隙に保持されていた酸素は、好気性菌及び通性嫌気性菌の好気呼吸によって消費され、約2週間前後で消費され尽くす。この時期になると酸素の供給は、田面水と大気との界面を通じた拡散によるものと、稲の根系を通しての放散によるものに限られる。

水中における酸素の拡散は、大気中のそれに比べて約1万倍も遅いので、土壤中への拡散による酸素の供給速度と土壤中での微生物の好気呼吸による酸素の消費速度は、土壤表面下数mmの面で平衡に達する。この平衡の起こっている境界面は、それより上の、3価の鉄が大部分の、褐色の土層(いわゆる酸化層)と、それより下の2価鉄が大部分の青灰色の土層(いわゆる還元層)の界面として明瞭に識別することができる。この時期になると、土壤粒子の水による分散が進行して、土壤は泥状を呈し、全体としてゲル状態となる。酸化還元電位は、部位による差異の幅を次第に狭めながら、全体としての平均電位も低下する。

微生物の多くは、好氣的微生物であっても、その増殖に際して、増殖の場の酸化還元電位を低下させる。その内容のすべてを明らかにする目的で、意識的に取り組んだ研究はないが、チトクロム系を通して酸素に向かって流れる電子のすべてが菌体構成に有効に使われず、細胞表面荷電を通じて培地中に放出されたり、硫化物、グルタチオン、助酵素の分泌といったような形で、増殖の場に還元物質を放出することが知られている。

このような層分化が起きた段階では、表層酸化層では主として好氣的代謝が、下層還元層では

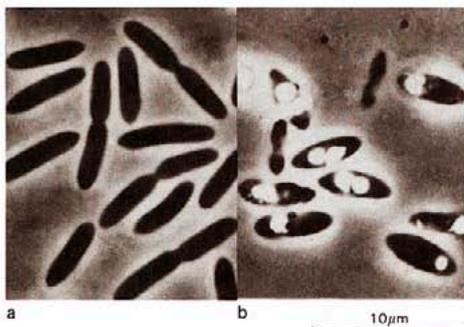
主として嫌氣的代謝が行われる。

嫌氣的代謝が開始されると有機酸が蓄積される。有機酸のうち最も多量に蓄積されるのは酢酸であり、その他蟻酸、プロピオン酸、酪酸、乳酸等が検出されている。アルコール類も生成されるが、消費速度も速いので有機酸のように蓄積しない。検出されているアルコール類としては、エタノール、2,3ブタンジオール等がある。

これらの有機酸類の生成は、通性嫌気性細菌と嫌気性細菌の醗酵によるものである。有機酸類が蓄積されるようになると、有機酸類を代謝して有機物の完全無機化段階を遂行する微生物群が活動を始める。この群の微生物は限られており、メタン醗酵菌群と硫酸還元菌群の一部である。有機酸の代謝で最も末端にあるものは、蟻酸と酢酸であり、蟻酸を炭酸と水素に分解する系は多くの嫌気性並びに通性嫌気性菌が保有している。これに対して、酢酸を炭酸と水に分解する微生物群は上記二群に限られており、その意味で炭素化合物の無機化の末端酸化を行う菌群として重要である。6,7年前までは、硫酸還元菌には酢酸を酸化しうる菌株は存在しないと考えられていたが、前述したようにPfennigとWiddelが酢酸を酸化しうる数種の菌を見出し、硫酸還元菌の自然界における位置付けは大幅に書き換えられるに至っている。

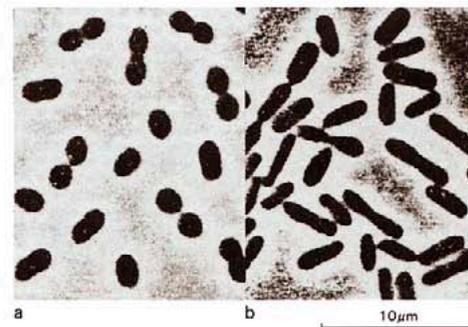
*Desulfotomaculum acetoxidans*に極めて類似した菌は、最近水田土壤からも単離された。この菌は、酢酸と同時に乳酸もほぼ同様に利用しうるので、土壤中ではたして酢酸を代謝しているのか、また*D. vulgaris*との関係はどうなっているのか等の解明が今後に残されている。ところで、場の酸素が消費し尽くされて、酸化還元電位が-100mV以下に低下すると、硫酸還

写真1 - *Desulfotomaculum acetoxidans*



a 生長した細胞 b 細胞中に白く見える球状の物体が孢子
<写真1及び2は、WiddelとPfennig, 1971, 1981による>

写真2 - *Desulfobacter postgatei*



a 汽水底土 b 海底土

写真3 - 春先の湛水前に掘出した水田土壤の作土断面



元菌の増殖の場が確保されたと考えることができる。この場合は、前記した土壌の酸化還元電位の分布に見るように、不均一に分布する微小の場である。土壌全体の平均としてはまだ酸素が残っていても、微小部位に分けて見ると必ず酸素のない酸化還元電位の低い場が存在する。このような場では、嫌気的な醗酵によって有機酸の生成と消費が起こっており、酢酸や乳酸が蓄積する。したがって、このような場では硫酸還元菌の増殖に必要なエネルギー及び炭素源が準備されていると推論することができる。このような場で硫酸還元菌が増殖し始めると、生成する硫化物によって近傍の場が還元され、増殖の場は次第に拡大されると考えることができる。この模様は、³⁵Sで標識した硫酸塩を水田土壌に添加して、一定期間インキュベートし、その後過剰の³⁵S O₄²⁻を除去してラジオオートグラムを撮った像（アーバン・クボタNo.23, p.23）から窺うことができる。写真は示していないが、時間経過を追った結果によると、インキュベーション開始後1週間くらいから、数少ない小斑点が出現し、その後、時間経過に伴い斑点の数が増加すると同時に、斑点の大きさも増大してくることが観測されている。また、この斑点の分布様式を森下の1-Index

によって解析すると、ランダムではなく集中分布型を示した。大きな斑点の集中している部位では、しばしば有機物遺体が観察されたこと、及び泥状の水田土壌をよく攪拌して硫酸還元菌の芽胞の分布をランダムにした後に、土壌の中心部に少量の澱粉が繊維素を添加してインキュベートすると、2週間後の硫酸還元菌数の部位による分布は集中分布型となった(図5)。したがって、硫酸還元菌の分布が集中分布型をとるには、有機物遺体が関与していると推定される。この推定は、水田土壌中の有機物遺体の分解を経時的に観察した和田らの結果によっても支持されている。ところで、硫酸還元の結果、生成される第一次化合物は硫化水素であり、硫化水素は水に可溶であるから直ちに土壌水中を拡散し、比較的縁の明確な斑点像を示さないはずである。ところが、前述の写真(アーバン・クボタNo.23, p.23)のように、縁の明確な斑点像が得られていることは、細胞から分泌された硫化水素は、場に溶存している2価鉄と直ちに結合して、硫化鉄として細胞周辺に沈殿させられることを意味する。2価鉄は、土壌が湛水され場が硫酸還元菌の増殖を開始しうる状態になるまでに、場の還元進

行過程の中で大量に、予め生成されることは、高井ら(1961年)の研究で既に明らかにされているところである。水田土壌が老朽化して鉄が欠乏してしまった土壌においては、硫化水素は遊離のまま存在し、稲の根腐れを起こすことは、塩入らが秋落現象として既に古く解明したことである。ラジオオートグラムで観察された白い斑点は、したがって、³⁵S硫化鉄の存在の場、硫酸還元菌が硫酸還元を行い、増殖した場と見なすことができる。硫酸還元菌を含む凝集体さきに述べたように、硫酸還元菌が増殖に際して生成する硫化水素は、直ちに硫化鉄としてその場に沈殿するとすれば、硫酸還元菌の細胞は硫化鉄に取り囲まれた凝集体の中に存在すると推定される。この推定は、次に述べるいくつかの事実によって裏付けられる。(1) 土壌を直接水で分散させて計数した硫酸還元菌数に比べて、土壌の構造体を破壊する処理 超音波処理を行った後に計数値が増大する(表3)。(2) 金属キレート剤 EDTA (Ethylene diamine tetra acetate) を土壌懸濁液に添加して硫化鉄を溶解させると、硫酸還元菌の計数値が高

図4 - 水田土壌中における酸化還元電位の不均一分布と時期的変動 古坂, 1968

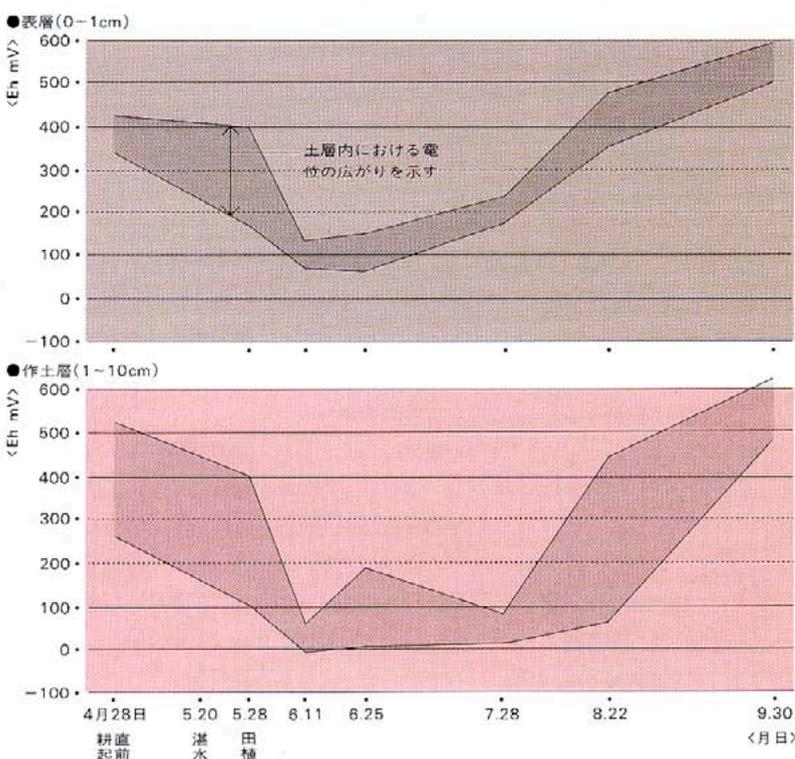


図5 - 有機物を添加した時の硫酸還元菌の分布と1-Indexによる解析

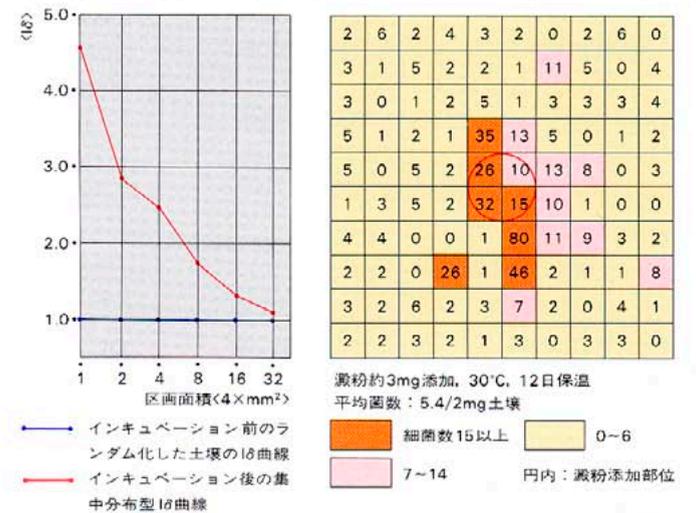


表3 - 土壌を音波およびEDTA処理した場合の硫酸還元菌数の増加

	沈殿部		上澄部	
	I	II	I	II
無処理	30.2	27.0	35.0	44.0
音波処理	49.2	55.6	44.0	61.2
EDTA処理	28.2	30.2	50.6	65.6

I, II: 試料I及びII, 数は嫌気培養によって現われた細胞数

まる(表3)。

(3) (1), (2)何れの操作によっても、硫酸還元菌以外の細菌の計数値は高まらない。したがって、凝集体は硫酸還元菌特有の凝集体であり、畑土壌の団粒に相当する構造体である。

この凝集体は、微量の酸素を含む水で分散させると硫化鉄は直ちに酸化され、可溶化されて、中に閉じ込められていた硫酸還元菌が放出される。

いま、水田土壌全体としてゲル状態中の凝集体について考えてみよう。硫酸還元菌の増殖が進めば進むほど、凝集体相互の結合が行われ、次第に大きくなって行くであろう。そして、微量の酸素がその外側から拡散してきた場合、硫化鉄が直ちに自動酸化し、酸素の内部への浸透を阻止し、内部の硫酸還元菌は、酸素による阻止を受けることなく安全に保たれる。

また、落水後、土壌が乾燥すればゲルが凝集するに伴って、硫化物、硫化還元菌及び土壌粒子を含む凝集体も、凝集により一層密な構造体となるはずである。このような構造体は、より一層酸素の拡散を阻害するであろう。

秋口に、3箇の鉄でおおわれた凝集体(赤褐色をしている)を取り出して、その構造を力学的に破壊して硫酸還元菌数を計測すると、青灰色をして還元状態に保たれていた土壌と、ほぼ同じ菌数が計測される。つまり、凝集体の外側が完全に酸化状態になっても、内部には酸素の侵入が行われなかったことを示すといえよう。

硫酸還元菌は、このような硫化鉄で取り囲まれた城塞都市を造り、その中に生存しているので、田面水中(酸素分圧が日中過飽和になる)でも、酸化層中でも生存することが可能である。

水田土壌中の硫酸還元菌の化学的活性
水田土壌中の硫酸還元活性は、土壌中の硫化物量を化学的に計測し、一定期間内の硫化物の増加量によって推定しているのが通例である。この方法によるときには、一、二週間のインキュベーションの期間が必要であり、その間に硫酸還元菌の増殖や死滅が起こっている可能性があり、また生成された硫化物も、酸素による酸化や、光の当たる場では緑色及び紅色硫黄細菌による酸化を受けるので、厳密に言えば、単位時間内の硫化物量の増大量で、その場の硫酸還元活性を示すことは限定された場合に限られる。水田土壌の物質代謝を微生物との関連のもとに解析した高井らの研究は、注射筒内に水田土壌

を密封し、水田土壌のモデルとして閉鎖系内の反応解析を行っている。この研究によって、土壌中の物質代謝は好氣的呼吸から嫌氣的醗酵へと段階的に進行し、熱力学的にエネルギーレベルの高い段階から、より低い段階へ、つまり酸素呼吸から硝酸呼吸、醗酵、次いで硫酸還元及びメタン醗酵へと段階的に進行するという、段階説が樹立された。土壌を全体として一つのマスと見なす場合の一般像が提示されたのである(図6参照)。

現場の土壌中の物質変化、微生物の変化を明らかにし、その変動を制御しようとする場合には、高井らの研究に見られるような、巨視的立場から土壌全体を一つのマスとして扱う立場からの研究と同時に、場の不均一性を微生物の大きさに対応した微視的立場の問題としてとらえて解明する研究が必要である。

硫酸還元菌の多くは、強力なハイドロゲナーゼ活性をもっており、分子状水素で硫酸を還元することができる。この特性を使って土壌に硫酸塩を添加し、気相を水素で置換して水素吸収速度を計測することによって、土壌のポテンシャルな硫酸還元活性を測定することができる(図7)。ポテンシャルなという意味は、現実に土壌中に起こっている硫酸還元活性ではなく、飽和量の水素と硫酸塩存在下で、土壌中に存在する硫酸還元菌群の示す活性を意味する。

この方法を用いて検討した結果、硫酸還元菌は湛水後約3週間目と、土壌温度の高まる7月末から8月中旬にかけての二つの時期にポテンシャルな活性のピークをもつこと、活性のpH依存性や硫酸根濃度依存性が、純粋培養した菌懸濁液のそれとは異なること等、興味ある現象が見い出された。しかしながら、

反応 $H_2SO_4 + 4H_2 = H_2S + 4H_2O$ の化学量論的性質は、土壌中においても変化しないことも明らかにされた。

これらの現象の内容をさらに細かく検討するためには、硫酸還元菌と土壌を用いることは実験的に困難なので、いくつかの素材と他の微生物を使って検討した。

凝集体

珪酸ゲル粒子と大腸菌の各々の濃度並びに菌密度を変えて混合すると、菌密度に比べて珪酸ゲル粒子濃度が低い場合には、写真4aに示すように菌細胞の外周にわずかの燐酸カルシウムゲル粒子が付着するのみで、大腸菌のコハク酸酸

化という化学的活性にはほとんど影響を及ぼさない。

これに対して、燐酸カルシウムゲル粒子濃度を高めると、写真4bに示すように細胞は多量のゲル粒子によって取り囲まれた状態になる。この状態が形成されるときは、ゲル粒子と細胞の結合が起こるのみでなく、ゲル粒子相互間、ゲル粒子と細胞の結合体相互の結合も同時に起こり、ゲル粒子-細胞複合体が形成される。

このような状態になると、複合体内部への基質及び酸素の拡散が阻害され、大腸菌によるコハク酸酸化の速度の低下が見られるようになる。図8はこの現象を、基質濃度の低い場合に共存するゲル粒子濃度を高くすると基質酸化速度が低下する実験例で示したものである。水田土壌中に存在する硫酸還元菌も、土壌の粘土鉱物や硫化鉄のコロイド粒子に取り囲まれた複合体を形成しており、この例と同様の基質や、酸素及び水素ガスの拡散が著しく阻害される状況の下に存在するのであろう。

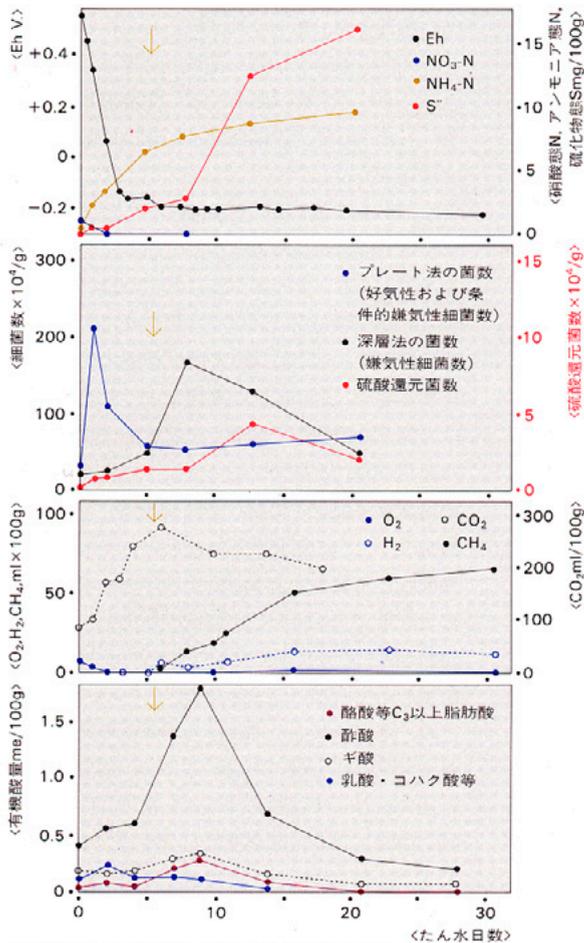
このような凝集体を形成しながら増殖する硫酸還元菌は、予めその場に存在するエネルギー源となる基質を消費し尽くした場合、外部からの拡散による基質の補給はほとんど不可能となる。有機物の微小な粒子と、これを代謝し、乳酸あるいは酢酸を生成しうる他の細菌を、同時に凝集体内にくるみ込んだ場合は、さらに増殖が可能となる。

しかしながら、凝集体を完全分散させて計数した細胞数と、手で分散させて計数した細胞数の比が数倍程度であることから推論すれば、何れにしても一凝集体内の増殖は、極めて制約されたものであろう。したがって、数10倍も菌数が増大するという場合は、一つの部位での増殖だけでなく、増殖を起こす場が増大することを含んでいるのであろう。その詳細は今後に残された問題である。

界面の影響

土壌は、母材である一次鉱物、粘土、有機物遺体(腐植を含む)等の固体成分と、土壌ガス、土壌水及び微生物からなる分散系であると見なすことができる。したがって、相的に見ても、固、液、気の三相からなり、質的にも多様な、そして広大な界面が存在する場であり、微生物はすべてそのような界面に存在しているといえる。界面に存在する微生物の諸特性(溶液中に存在した場合との違い)については、

図6 - 注射筒内たん水土壤中における微生物の動態
愛知県碧南市の水田土壌風乾土：35°C保温 <高井ら, 1955, 1957>



黄色矢印の前：第1段階，黄色矢印の後：第2段階。

図7 - 数種の水素受容体共存下の水田土壌の水素吸収
<古坂, 1968>

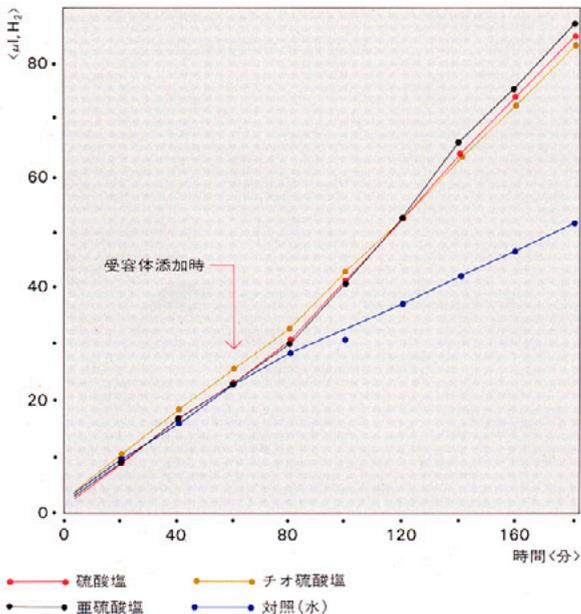


図8 - E.coliのコハク酸酸化活性と燐酸カルシウムゲル量との関係 <山岸・古坂, 1965>

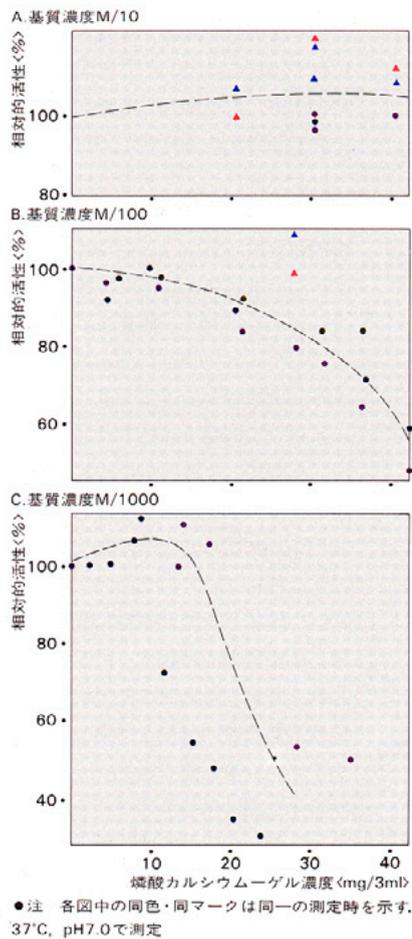


図9・a - ギ酸酸化とpH，基質M/10ギ酸ソーダー (各々の最大活性を100とす) <服部, 1965>

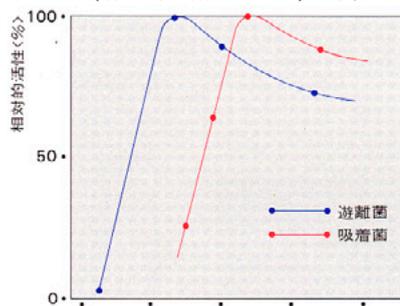


図9・b - グルコース酸化とpH基質M/10グルコース <服部, 1965>

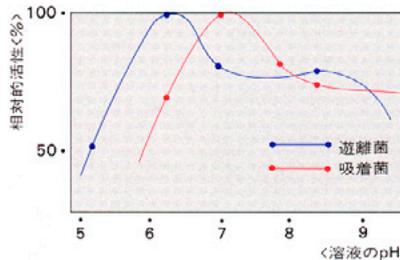


図10・a - ギ酸酸化と基質濃度 <服部, 1965> (pH7.0, 各々の最大活性を100とする)

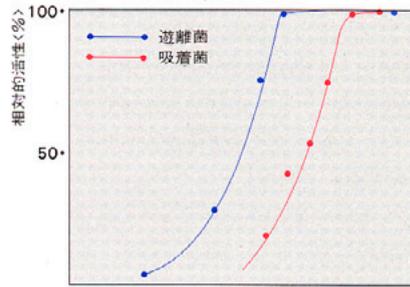


図10・b - ラニン酸化と基質濃度 <服部, 1965>

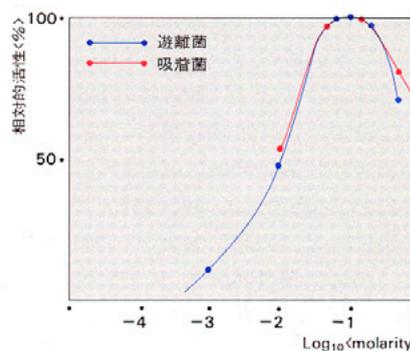


図11 - 水溶液中および土壌における Nitrobacter agilisの硝化とpH <Mac Laren, 1963>

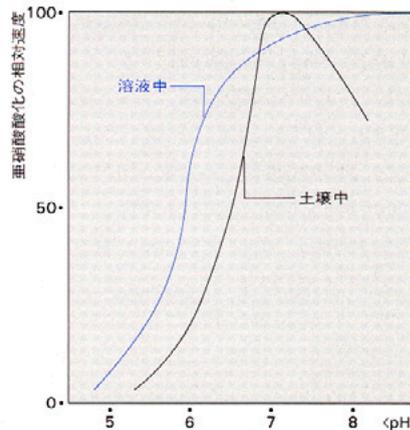
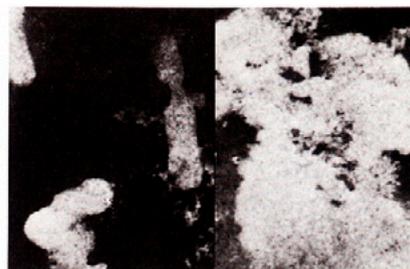


写真4 - 大腸菌とカルシウム燐酸ゲル粒子複合体の電子顕微鏡写真 (9,000倍)



a ゲル粒子濃度の低い場合 b ゲル粒子濃度の高い場合 <山岸ほか, 1968>

近年かなりのモデル的研究の集積が行われている。

界面における電気二重層

陰イオン交換樹脂DowexI塩素型と、大腸菌細胞を混合し、一定時間放置後洗滌することによって、樹脂表面に一層の細胞が凝着した標品（凝着菌）を作ることができる。このような標品を用いて蟻酸とグルコースの酸化速度のpH依存性を調べると、図9 a, bに示したように、水のみ懸濁した大腸菌（遊離菌）のそれとは明瞭なズレが観測される。

また、アラニンおよび蟻酸の酸化速度の基質濃度依存性を調べたところ、分子内中和の起こるアラニンについては、凝着菌と遊離菌の差は認められず、二つの曲線は重なった(図10b)。それに対して、蟻酸の場合は両者の間にズレが認められ、遊離菌の方が低い基質濃度で飽和した(図10a)。このような現象は、界面付近においては静電的二重層が形成され(樹脂の陰イオン層の外側に陽荷電層が形成される)、その中に細菌細胞が浸されると仮定することによって説明される。すなわち、界面近傍においては、陽荷電をもつ水素イオンが溶液中より濃縮され、陰荷電をもつ蟻酸イオンは逆に薄められる。実測できるのは溶液側の濃度であり、界面における実効pHや実効濃度は、それとはズレているはずである。pHのズレについては、Mac Larenによって界面電位との間にpH界面 = pH溶液 + 1/60の関係が求められている。

上記の仮定は、陰イオン交換樹脂を陽イオン交

換樹脂に替えると遷移の向きが逆になること、凝着菌を樹脂から離して遊離菌として用いるとこのようなズレがなくなる事実等によって支持されている。さらに、亜硝酸酸化菌を集積培養した土壌と、単離人工培養した遊離の亜硝酸菌の亜硝酸酸化活性 pH曲線にズレが認められている(図11)。

凝着による他の影響

樹脂凝着菌その他の例で見られた現象であるが、凝着菌の基質酸化活性は遊離菌に比べて低下する。その主原因は、凝着菌の凝着面へは基質が拡散して到着できないためと推定されている。また、遊離窒素固定菌であるアゾバクターをカルシウム磷酸ゲル粒子の共存下で増殖させると、生活環に乱れが生じたり、生理的に変化が生じ、巨大細胞が出現したりすることが認められている。この変化がどのような内容をもつものかは解析されていない。

また、陰イオン交換樹脂に凝着した大腸菌細胞は、細胞表面に存在するある種の核酸を抜き取られ、基質の透過性に変化が生じること、あるいは細胞の表面荷電を樹脂に流すことによって、チトクロム系を通る電子の流れの横モレが起き、呼吸系と醗酵系の両者のバランスが多少くずれること等、複雑かつ興味ある現象が見い出されている。前記の事柄は、土壌のモデル系を用いた解析であり、現実の土壌中で起こる諸現象と安直に結びつけることはつつしむ必要がある。粘土鉱物一つをとってみても、モンモリロナイトのような2:1型鉱物は層間に水を吸収して膨

潤する際、水と同時に水に溶けている基質も取り込むことができる。層間に入った基質は、周囲の基質濃度が低下すれば溶出して来る。

また、粘土鉱物も単離した粘土鉱物自身とは異なり、多くのは腐植によって被覆されている。したがって、表面荷電もむき出しのものとは異なっている。

この例が示すように、土壌粒子それ自身、部位によって性質が異なるばかりでなく、その種類も多様である。したがって、一定の量(例えば1g)の土壌を用いれば平均化された化学的活性が測定されるが、それが時間経過に伴って変化する場合、その変化の要因をえぐり出すことは、非凡な着想か、数多くの解析的、間接的検討を積み重ねる必要がある。

沿岸域海底土中における硫酸還元

海底土中で起こる硫酸還元反応と、水田土壌中のそれとの最も大きな環境条件の違いは、前者は十分量(17mmol・l⁻¹)の硫酸塩をもつにもかかわらず、後者は制限量(<2mmol・l⁻¹)の硫酸塩しかもたないことにある。

また、水田においては秋から春の休耕期に、好氣的代謝が作土層(表面から15cm付近まで)全面にわたって起こるばかりでなく、作付のための耕起により土層の攪乱を受ける。これに対して、海底土の場合は底生動物による攪乱(通常表面から10cm以内)はあるものの、土層全般の攪乱は少ない。さらに、物質の移動は、水田の場合は田面水の地下浸透と拡散の両者によるが、海底土の場合は海水の地下浸透はなく、

図12 - リムフィヨルド沈積物の垂直分布

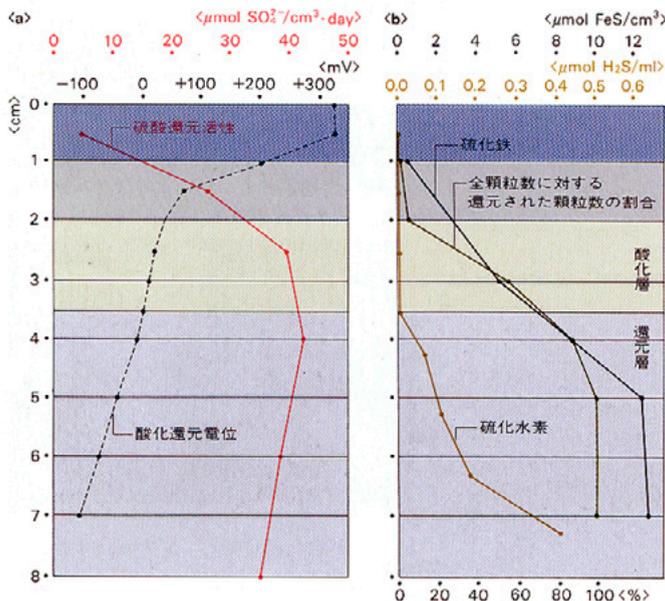


図13 - リムフィヨルド沈積物中の硫酸還元菌数と酸化還元電位の関係

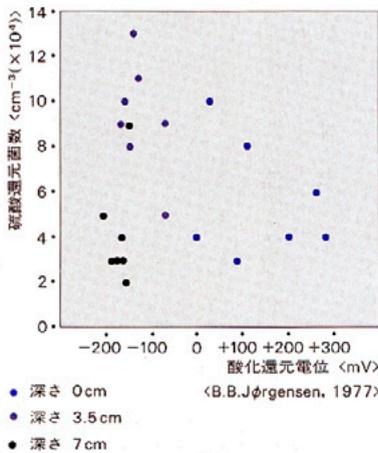
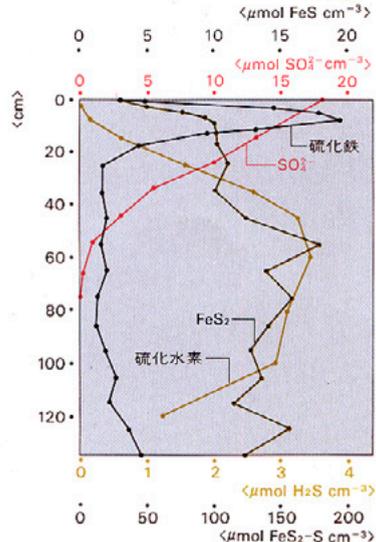


図14 - リムフィヨルド沈積物中の無機硫黄化合物の層位分布



拡散のみによっている。したがって、海底土層は水田土層に比べて、はるかに安定した均一の層であるとみなすことができる。

有機物の無機化に際しても、海底土における好気代謝は表面から数cm、海水中からの酸素拡散速度が海底土中の消費速度とつり合う範囲内（夏季は浅く冬季は深い）のみで起こる。これに対し、水田土壌では湛水中でも稲根からの酸素放出があり、作土層全般で起こっていると考えられる。そして、海底土においては、硫酸還元反応が有機物無機化の末端反応を担う主要なものであり、全体として見ても約50%を担っていると主張されている。(Jørgensen, 1977)

海底土中にもメタン菌は存在するが、硫酸還元菌の方が酢酸や乳酸に対する親和性が高いこと、耐塩性のメタン菌が少ないこと、硫酸塩濃度が高いこと等から、メタン菌による有機物代謝は極めて小部分を占めるにすぎないと考えられている。この点もまた、硫酸塩濃度に支配されながら、硫酸還元反応とメタン醗酵が競合する水田土壌との大きな違いである。

このような海底土と水田土の差異を念頭にとどめながら、もう少し詳細に海底土の硫酸還元反応について、デンマークのリムフィヨルドの海底土に関するB. B. Jørgensen教授の研究を中心に説明することにする。

図12aに見られるように、各期の海底土においては表層1cmまではEh +200から+300mvを保ち、典型的な含酸素層 (oxygenated layer) として存在する。この層以下3.5cmまでは酸

素量は次第に減少し、恐らく3.5cm付近で完全な無酸素状態となるであろう。H₂Sがこの層以下で認められることや、H₂Sを酸化する硫黄酸化細菌の一種*Beggiatoa*属菌が、この層より上に多数存在することから、彼は3.5cmの面を酸化層と還元層の境界と考えている。そして3cm付近までは、大部分の鉄は3価の状態が存在する。

それはそれとして、図に示されるように表面下1~2cmの層以下で硫酸還元が起こり、3.5cm付近で最も活性が高い。それは恐らく、この付近には硫酸還元菌の基質となりうる植物プランクトンの遺体が最も多く集積しているためであろうと考えられる。

この層以上では、遊離のH₂Sが全く検出されないことは、酸素及び*Beggiatoa*の存在によってS⁰(元素状硫黄)及び硫酸に再硫酸化されてしまうためと考えられる。硫化鉄の集積は、1.0cm付近から始まり5cm付近で最大となり、以下の層ではほとんど一定となる。

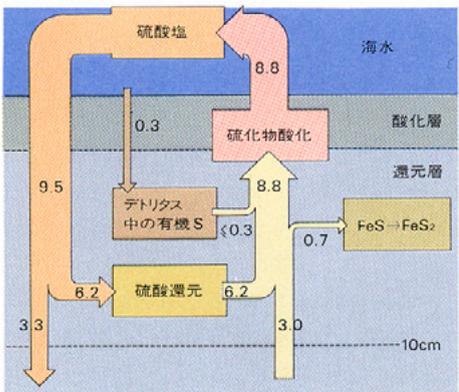
硫酸還元菌の計数値は、各層位に関係なく2~13×10⁴cm⁻³の値を示した(図13)。ここにおいても水田土と同様、酸素の存在する場においても硫酸還元菌は、無酸素の場と同様に存在するという結果が得られている。この存在を支えるものとして、有機物、特に底生動物の糞塊の重要性を指摘している、そして、海藻*eelgrass* (*Zostera marina*)と葦(*Phragmites communis*)の乾燥磨砕物を海底土に加えたモデル系を用いた実験から、100μmくらいの有機物

遺体が、酸素存在下においても、硫酸還元の場合すなわち硫酸還元菌の増殖の場となりうることを示した。現場の海底土においても、デトリタス顆粒が、硫酸還元の間となっている結果が、図12bの還元された顆粒の割合で示されている。

ところで、FeSは安定した化合物でなく、沈積物中でパイライトに変化する。層位による沈積の様相を図14に示した。FeSは分子状酸素あるいは硫黄酸化細菌の働きによって、酸化されてS⁰を生成する。生成したS⁰は残りのFeSと反応して、FeS₂パイライトを形成するであろうことが、Berner (1970年)によって提唱されている。しかしながら、パイライト形成の機構、特に微生物の関与については、今後の研究に待たねばならない。パイライトが形成される層は、無酸素状態と有酸素状態が交互に入れ替わるか、微小な場で一側面が微量の酸素に接し、他の側面は酸素のない環境に接しているような場で起こりうることは、海底土における前記の結果のみならず、水田土壌中の有機物遺体中でのパイライト集積について、和田の研究からも容易に推定されるところである(写真5)。

Jørgensen (1977年)は、リムフィヨルドにおける無機硫黄化合物の収支バランスを図15のようにまとめている。この図によれば、硫酸塩は還元と酸化の循環をくり返し、その間に有機物の無機化を行っていることになる。

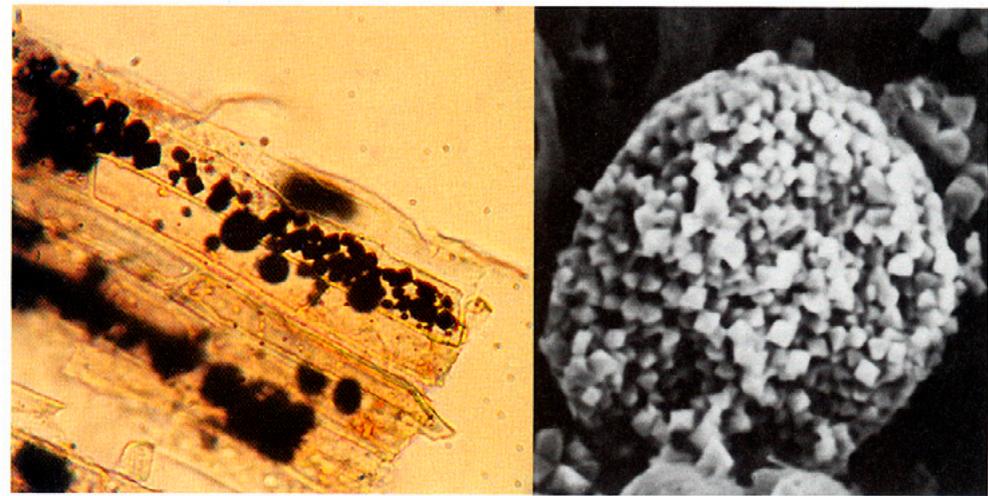
図15 - 海底沈積物の硫黄循環 (Jørgensen, 1977)



図中の数字は各種硫黄化合物の変換速度(m mol S·m⁻²·d⁻¹)すべての調査地点での2年間の計測地の加重平均で示した。

写真5 - 植物遺体中のパイライト顆粒 (タイの水田土壌から採取)

<何・和田, 1985>



a 植物遺体中に黒色をした多数のパイライト顆粒が認められる。光学顕微鏡 (約1,000倍)
b パイライトの球形顆粒の電子顕微鏡写真。球形顆粒中には正立方体のパイライトの結晶が密に詰まっている。