

硫酸還元菌

はじめに

石本 硫酸還元菌というのはバクテリア(細菌)の一種で、名前の硫酸というのは、もちろん硫酸塩のことです。ですから正確には、硫酸塩還元細菌というべきでしょう。硫酸塩を硫化水素まで還元するという特別な働きをもったバクテリアです。写真(本誌1pに収載)で見られるように、形はちょっとひねた棒状で、こういうバクテリアをピブリオといっております。大きさは、バクテリアとしては普通の大きさで、長さは2ミクロンぐらい、幅が0.7~0.8ミクロンというきわめて小さなものです。鞭毛をもって非常に活発に動きます。

硫酸還元菌は、酸素のあるところでは絶対に生きてゆけません。こういう生物を偏性嫌気性生物といいます。われわれ人間を含め多くの好気性生物は、酸素を呼吸に使って有機物を酸化して生きていますが、硫酸還元菌は、酸素の代わりに硫酸を呼吸に使って有機物を酸化して生きております。そのさいに硫酸を還元して硫化水素にして捨てています。これは、硫酸還元菌の生物としての一番大きな特徴なので、この点をはっきりさせるために、最初に呼吸の機構についてお話しいたします。

発酵

微生物のなかには、酸素の全くないところで、有機物の分解だけでエネルギーをとって生きているものがあります。こうした微生物の生活過程を、われわれは発酵といっております。ただし、酸素がないからといって、酸化還元反応が関与しないわけではありません。

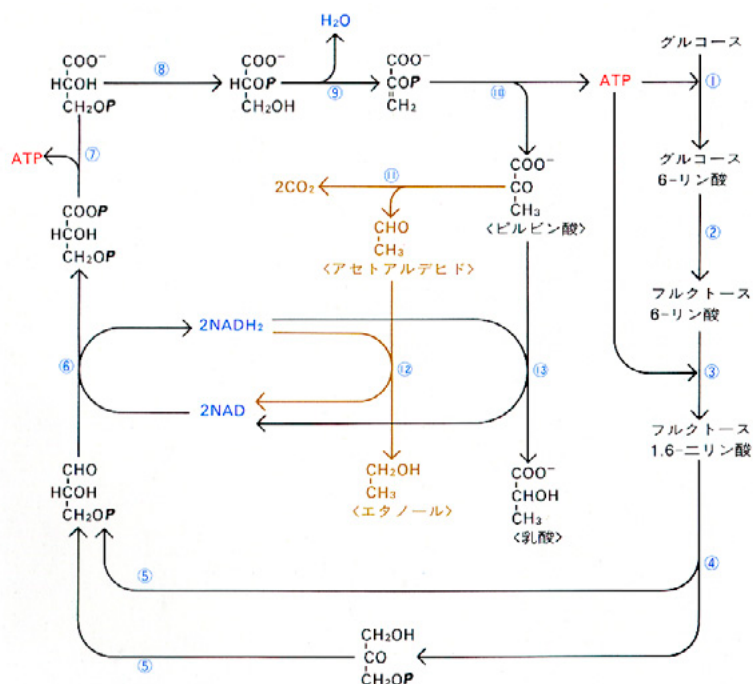
発酵生物が栄養源とするものは、グルコース(ブドウ糖)などの炭水化物(注1)で、その一部を酸化し他を還元することによって、エネルギーを得ています。発酵生物は、体内(細胞)に含まれている多くの酵素(タンパク質)の触媒作用によって次々に化学反応をすすめ、その過程でエネルギーを得るわけで、その化学変化の道筋を描いたのが図4・1です

図中のATPというのは、高い化学エネルギーをもつリン酸化化合物(注2)で、どんな生物でも必ず一度は、エネルギーをこの形に変えて、保存します。そして細胞の成長・運動・物質吸収などエネルギーの必要な反応を行なうときは、ATPを分解し、そのエネルギーを使っているのです。ですからATPは、生物のエネルギーの領域では、人間の貨幣社会の通貨にあたるようなもので、発酵・呼吸・光合成など、生物がエネルギーを得る場合には、必ずATPとして蓄えます。

発酵過程では、図に説明してあるように中間生

産物を脱水素することにより高エネルギーのリン酸エステルをつくり、これからATPを生成します。ですからATPの生成には、有機反応物(基質)だけでよく、酸素も光も必要としません。そして反応のすべてが酵素の働きで行なわれるので、基質準位のリン酸化とよばれます。その代り、栄養物質の分解度は低く、エネルギー生成の効率もよいとはいえません。グルコース1分子から2分子のATPしかつくれません。生命発生の原始時代、地球大気にまだ分子状酸素がなかった時代には、おそらく原始生物は、この方法によってエネルギーを得ていたのだらうと思われます。現在、微生物のなかには、酸素があれば呼吸に使い、酸素がなければ発酵に切りかえるというきわめて要領のよい嫌気性生物があります。大腸菌、酵母など、また動物の筋肉細胞もこの2道をかけています。われわれが激しい運動などをして酸素の補給が追いつかなくなると、筋肉細胞はATPを得るためにグリコゲンを無酸素的に乳酸に分解するのです。この場合は、発酵とはいわずに解糖といっておりますが、仕組みは殆んど同じで、このとき体内には乳酸がたまります。このように発酵は、高等動物にとっても決して無縁ではありません。おそらく地球初期の原始生物は、その後の地球大気の組成の変化につれて、発酵の機構を基礎にして細胞の呼吸器官を進化発達させ、現在の

図4・1 - 発酵の化学変化の道筋



発酵は、生体の他の化学過程と同じように、酵素によって推進される。約10種類の酵素によって段階的に行われ、その数だけの中間産物を經由して進行する。

反応は左の図に示すとおり、ATPによるリン酸化ではじめられ(1)、その形でグルコースはフルクトース(果糖)に異性化した(2)後、炭素鎖の切断が起こり、2分子のアルデヒド化合物ができる(4)。このアルデヒドが、脱水素反応によって酸化されるとき、リン酸が結合して、エネルギーの高いリン酸エステルとなり(6)、これがATPの生成につながる(7)。アルデヒドがカルボン酸に酸化されるとき、多大のエネルギーが放出されることを利用したものである。

このとき、奪われた水素原子Hを受けとるのは、コエンザイム(補酵素)のNAD(ニコチン酸アミドアデニンヌクレオチド)である。この物質は、ビタミンの一種であるニコチン酸を分

子内に含み、酵素によって還元されて還元型になる。NADの細胞内濃度は低い。生じた還元型NADH2は、発酵の最終段階でアセトアルデヒドのエタノールへの還元に使われ、最初のNADを再生する(12)。このようにNADは、繰り返し使われ、わずかな量でも触媒的に多量の物質の変換にあずかることができる(6と12)。

発酵の過程は、その初期の2段階のリン酸化でATPを消費するが、その後の段階でリン酸はATPの合成に用いられて回収される(10)。結局、全体で、グルコース1分子あたりで、2分子のATPが新しく生成することになる。反応の最後の段階は、二酸化炭素の脱離(11)とアセトアルデヒドの還元(12)である。二酸化炭素の脱離は、ピルビン酸の脱炭酸という形で行われる。乳酸発酵および解糖では、この最後の段階がアルコール発酵と異なり、ピルビン酸から二酸化炭素の脱離が起らずそのまま乳酸に還元される。

注1:炭水化物=ブドウ糖(グルコース)、澱粉、グリコゲンなど、糖類の総称。水素原子と酸素原子の比が2:1で水と同じ比率なのでこの名がついた。相互に結合した炭素原子にHとOとが平等に結合しているのが特徴である。

注2:ATP=アデノシン三リン酸。核酸RNAの成分の一つであるアデニン・リボース結合物(アデノシン)にリン酸が3分子適って結合した物質。高エネルギーリン酸化合物の代表で、1箇のリン酸が外れてアデノシン二リン酸になるとき、多量のエネルギーを放

出するので、種々の化合物のリン酸化や合成反応に用いられる。発酵過程の基質単位リン酸化、呼吸過程の酸化的リン酸化、光合成の中間反応で合成される

呼吸の機構をつくってきたものと思われます。
呼吸の機構

動物が肺から酸素を吸収するのは外呼吸とよばれますが、この酸素は、結局、血液中の赤血球内のヘモグロビンと結合して体内の各組織の細胞まで運ばれ、そこでエネルギーをつくるために使われます。そこで行われる細胞呼吸は、単細胞の微生物でも、高等動物でも基本的に変わりません。

生物が体外から摂取する高分子の有機物(脂肪、糖、アミノ酸)は、各種の加水分解酵素で分解され、細胞内ではさらに簡単な化合物に変化します。たとえば、デンプンはグルコースに分解され、それが解糖経路をへてピルビン酸に変えられます。アミノ酸も同様にしてピルビン酸に変えられます。

呼吸における本質的な反応がここから始まります。第1の反応過程は、ピルビン酸を手がかりにしての脱水素、第2の反応過程は、その水素を利用したATPの生成です。

クエン酸回路-脱水素と脱炭酸

ピルビン酸は、クエン酸回路という循環経路に入ります。ここでは図4・2のように、初期段階でクエン酸がつくられ、それから脱水素反応と脱炭酸とが繰り返し促進されます。

この回路でピルビン酸1分子は、3分子のCO₂に分解され、放出されます。このときCO₂の発

生は、有塩物の脱水素で生じたカルボン酸からカルボキシル基(-COOH)の離れる脱炭酸反応でおこります。

$R \cdot COOH \rightarrow R \cdot H + CO_2$ (Rは種々の原子団)

CO₂の発生は、O₂の酸素原子が炭素原子と結合して起こるのではないのです。

呼吸鎖 - チトクロムの電子(e⁻)運搬
クエン酸回路で脱水素された水素原子は、補酵素のNADなどと結合してNADH₂などの形になります。このNADH₂は、呼吸過程において酸素分子との反応で水が生じて、もとのNADに再生され、繰り返し補酵素として使用されます。NADH₂は直接酸素分子と反応するわけではなく、その水素原子は、水素イオン(H⁺)と電子(e⁻)に分離し、e⁻はチトクロム系に渡されます。チトクロムというのは、赤色をしたヘム鉄を含むタンパク質で、少なくとも4種類あります。e⁻を受けると、チトクロムのヘム鉄のFe³⁺はFe²⁺に還元されますが、これは次のチトクロムにe⁻を渡してFe³⁺に戻ります。こうしてチトクロムのFeは、次々に酸化還元を繰り返し、次々に電子(e⁻)をリレーしていきます。最後のチトクロムは酸化酵素といわれ、e⁻を分子状の酸素(O₂)に渡し、その酸素は水の中にあるH⁺と結合して($\frac{1}{2}O_2 + 2e^- + 2H^+ \rightarrow H_2O$)水をつくります。すなわち
 $NADH_2 + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NAD + H_2O$

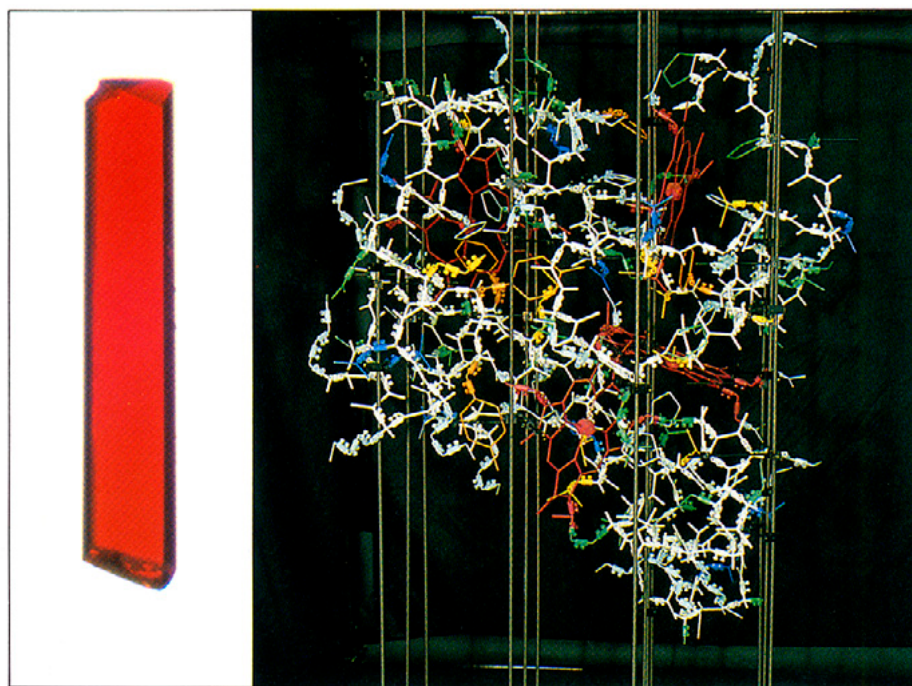
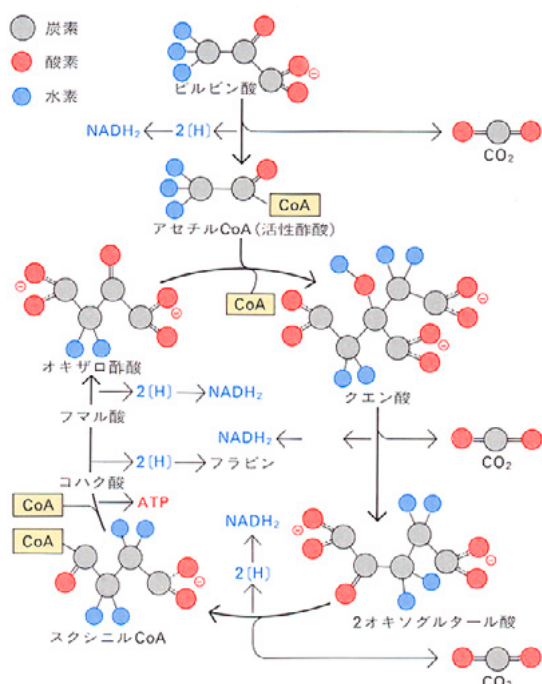
このチトクロム系は、フラビン色素やキノンなども含み、呼吸鎖とも呼ばれます。このように呼吸鎖は、末端の電子受容体として酸素(O₂)を必要とします。

呼吸鎖では、何段階にもわたるe⁻の移動と結びついて多くのATPが生成されます。NADH₂1分子が酸素により酸化されると、3分子のATPが生成することがわかっています。いま、グルコース1分子のO₂による酸化から得られるATPを集計してみますと、じつに38分子にもなります。これは発酵にくらべると約20倍という桁違いのエネルギーです。しかも、これは一時ではなく、何段階にもわたって小刻みに生成されます。このため細胞は、これだけ大量のエネルギーを生成しても何ら熱的変性をうけることなく、エネルギーを利用可能な形で保存できるのでした。

細胞の呼吸器官

ピルビン酸以後の呼吸過程は、ミトコンドリアという細胞内の小器官内ですべて行なわれます。動植物、かび、酵母などの真核細胞は、すべてミトコンドリアをもっていますが、バクテリアにはありません。バクテリアでは、細胞自体の大きさがミトコンドリアと同じくらいで、細胞膜にチトクロムが含まれ、電子伝達にたづなわっています。

図4・2 - クエン酸回路



左=チトクロムcの結晶 右=チトクロムcの分子模型(表紙裏面を参照)

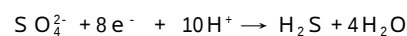
硫酸呼吸

呼吸の機構では、電子を運搬するチトクロムという酵素が非常に特徴的ですが、この仕組みを発見したのはイギリスの生化学者ケーリンで、1925年のことです。彼は、酸素の有無によって可逆的に色の変る色素タンパク質のあることを知り、動物の筋肉から植物の根、腸内寄生虫、酵母、各種のバクテリアなどたくさんの生物の組織を観察してその物質を見出し、チトクロムと命名したのです。ただ、酸素のあるところでは生活できない偏性嫌気性バクテリアには見つかりませんでした。そのためチトクロムは、酸素を使って呼吸する生物だけがもつものと考えられていました。

ところが硫酸還元菌には、このチトクロムがたくさん含まれています。これはチトクロム c_3 とよばれています。30年程前に、私がこれを見つけたのですが、ちょうど同じ年にイギリスでも、ポストゲートという人がこれを見つけ、日本とイギリスでそれぞれ独立に発見されるということになりました。そして硫酸還元菌が、チトクロムを介して分子状水素と硫酸塩との間に電子伝達を行ない、硫酸塩を還元してエネルギーをとっていることがわかったのです。ただその機構はきわめて複雑で不明な点も多く、まだ簡明な形で話してできる段階にはありません。またその少し前に、硝酸塩を還元するバクテリ

アでも、チトクロムが硝酸塩還元過程に含まれ、電子の受け渡しに関与しATPをつくっていることが明らかにされました。

このようにこれらの嫌気性生物では、発酵生物の仕組みとは本質的に異なって、呼吸と類似の仕組みが用いられてエネルギーをつくっているのです。もちろん、これらの嫌気性生物の場合には、末端の電子受容体となる物質や最終産物が、酸素を使う呼吸とは大きく異なります。硫酸還元菌の場合には、 SO_4^{2-} を電子受容体とするので、それが還元されて H_2S がでます。すなわち



これを硫酸呼吸といいます。硝酸還元を用いた呼吸は硝酸呼吸と呼び、硫酸呼吸とあわせて嫌気性呼吸といわれています。

では硫酸還元菌は、硫酸を還元するのに何を還元剤として使っているかといいますと、主に乳酸塩です(図4・3A)。そのほか2~3の有機酸も使いますが、酸化できる有機物は限られています。グルコースなどの炭水化物は余り使えないのです。ですから発酵生物の最終生産物、つまり、その廃物を食物にして生活する。その代りチトクロムをもって硫酸を呼吸に使って乳酸を酸化してエネルギーをとっている。そういう仕組みになっています。

硫酸還元菌は、また水素ガスをよく利用し、エ

ネルギー源として使うことができます(図4・3B)。そのためには、褐色のタンパク質であるヒドロゲナーゼという酵素が必要ですが、硫酸還元菌のヒドロゲナーゼは非常に強い作用をもっており、各種の生物のなかでも一番強力のように見受けられます。エネルギーをとるだけでなく、乳酸など他の養分がなくとも水素ガスだけで十分なようです。

硫酸還元菌が、硫酸を還元する過程は複雑ですが、ここではごく簡単に触れておきます。硫酸というのは、濃硫酸なら別ですが、硫酸イオン(SO_4^{2-})になると非常に安定で、化学的にこれを還元することは容易なことではありません。硫酸還元菌の細胞抽出液に水素ガス中で亜硫酸を加えると、還元が起り水素の吸収がみられますが、硫酸塩のときは、水素の吸収酸化は全く進みませんでした。しかし、一緒にATPを加えると還元が始まり、硫化水素が生成しました。さらに詳しく研究して、その結果わかったのですが、硫酸還元菌は、酵素によって最初にATPと SO_4^{2-} を反応させ、いったん、硫酸とリン酸とがOを共有して結合した非常にエネルギーの高い化合物に変えます。そしてこの化合物を、また別の酵素を使ってリン酸化合物をきり離すとともに、硫酸を亜硫酸に還元しています。ですから、2つの酵素が働いて2段階で硫酸を還元しているのです。

図4・3A - 乳酸による硫酸還元

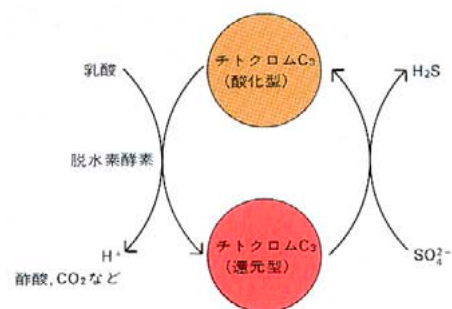


図4・3B - 水素による硫酸還元

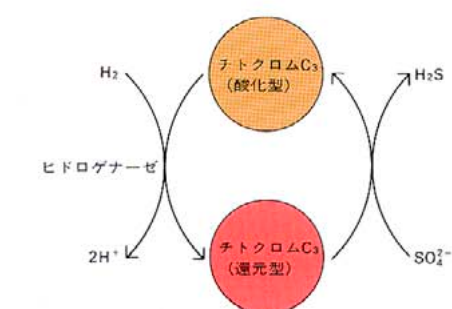
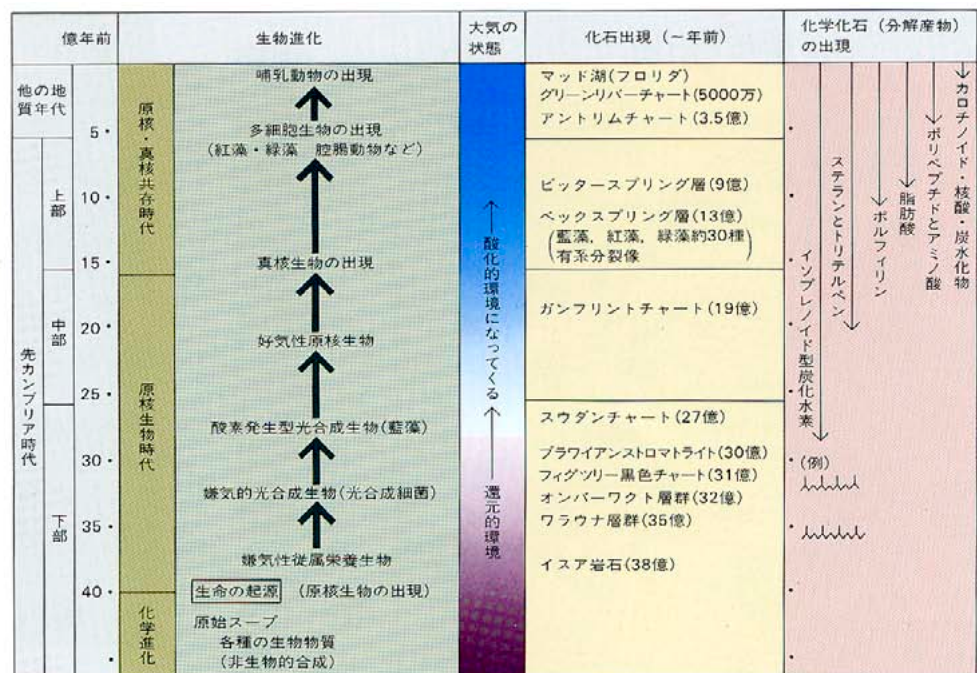


図4・4 - 先カンブリア時代における化学進化および生物進化

<中村・石田による>



さらに、亜硫酸から硫化水素への還元過程 ($\text{SO}_3^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$) は、緑色をした亜硫酸還元酵素が働いていますが、他の酵素も必要で、いくつかの中間段階をへて硫化水素になるという複雑な反応です。

生物進化と硫酸還元菌

ここで、生物の進化における硫酸還元菌の位置を考えてみたいと思います。生命の起源以前の地球の初期においては、地球大気には分子状の酸素はまだ存在せず、大気は還元的で、有機物はわりあい安定に保たれ、地球表層に有機物がたくさんたまっていたと思われます。われわれは、それを原始スープと呼んでおります。その状態から高分子を含めて、現在の生物の成分のような複雑な物質がだんだんできてきて、それを基礎として生物が出現したと考えられています。その初めて生まれた生物が生きてゆくには、自分の周りにある有機物を使って、恐らく発酵のような仕組みで有機物を分解するだけでエネルギーをとっていたと思うのです。

その次の段階は、エネルギー水準の低い有機物や二酸化炭素を使い、無機物質や光を利用してエネルギーをつくる必要にせまられたのでしょう。硫酸を呼吸に使うエネルギーをとる硫酸還元菌や、光のエネルギーを使って炭酸同化を行なう原始的な光合成生物が出現します。

その後、光合成生物の発展により酸素ガスの発生が始まり、地球大気の組成が変化し酸素ガスの濃度が増てきます。現在、好気性生物のほとんどは、酸素の毒性を除く酵素をもっております。ですから、おそらく酸素毒性に対する耐性を獲得した生物のなかのものが、すでに出来上がっていた嫌氣的呼吸の機構を、酸素分子を利用するかたちのものに切りかえ、それを少しずつ発達させてきたもののように思われます。硫酸還元菌は、この酸素の毒を防ぐ機構を必ずしももっていない点でも注目されます。この生物は、原始地球の還元大気時代の生物の名残りをもっているかも知れないからです。

原始単細胞時代からの細胞進化を研究している中村運さんは、細胞の進化という面で、生物進化を3段階に大別し、代謝進化の時代 細胞内構造進化の時代 多細胞の形態進化の時代、としています。

の時代は、始原細胞から始まる約20億年間の原核生物（バクテリア）の時代で、この時代にすでに、現存生物のもっている基本的な代謝

（発酵、呼吸、光合成、タンパク質合成）のすべてが備っていることを指摘しています。ただし細胞構造の分化はこの時代には殆んど見られず、真核生物（細菌以外の生物、動植物、藻類、菌類を含む）の時代に入って、核、ミトコンドリア、葉緑体、ゴルジ体などの小器官がにわかに分化したこと、さらにそれに続いて多細胞化が起り、その後に動植物が爆発的に発生しているといっております。図4・4は、先カンブリア時代の微化石などの資料をもとに中村さんなどが描かれた生物進化の図です。約30数億年前に記されている嫌気性従属栄養生物のなかの一つは、硫酸還元菌の原形が想定されています。

硫酸還元菌と硫化鉄

硫酸還元菌を実際に培養するときには、普通の大腸菌などを飼うように栄養スープ（培地）をつくり、その中に菌を植え込みます。そして酸素を除くのですが、さらに、より還元的にして酸化還元電位を下げ、 -100mV 以下にします。pHの範囲は、 $6.6 \sim 8$ ぐらいまでの中性がよく、酸性にすると生えません。このためには、鉄粉あるいは硫酸第一鉄を加えるのです。さきほど、小山先生が鉄粉をほうり込む話をされましたが、私たちも、培養に同じ方法を使っております。

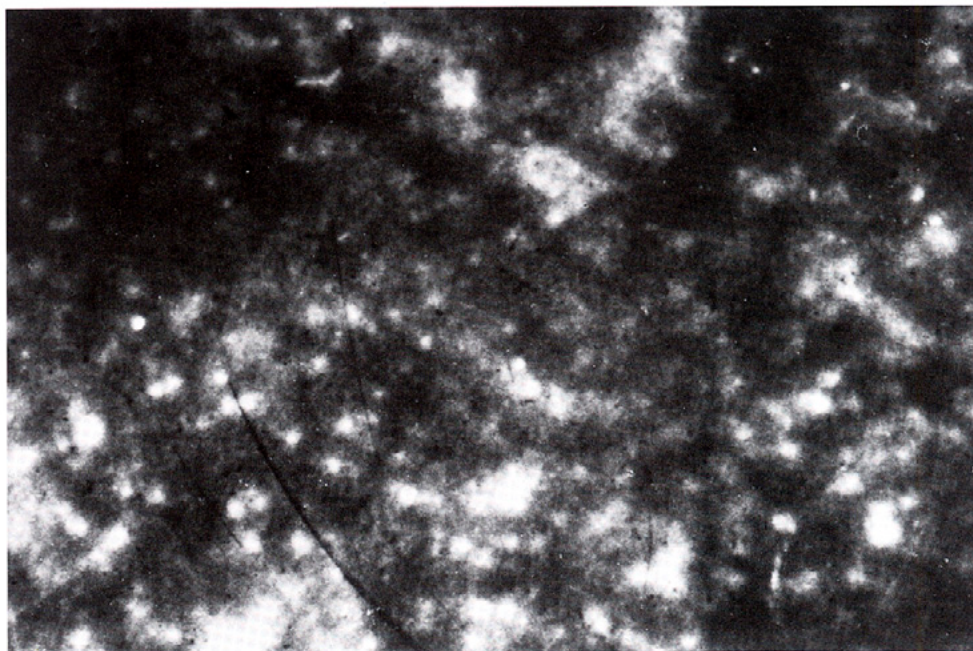
鉄粉を水の中に入れますと、水素がいろいろな

形でできます。硫酸還元菌は、さきほど述べましたように、水素を使う強力な酵素をもっておりますから、すぐに活動を始めて硫化水素をつくります。生じた鉄イオンは硫化水素と結合して硫化鉄をつくり、真っ黒になります。鉄粉が全部硫化鉄になってしまうと、今度は硫化水素がでできます。

バクテリアを単離するときは、普通、栄養分を含んだ寒天の平板の上に菌を塗りつけ、一匹のバクテリアが分裂増殖して生じたコロニー（集落）を分離しますが、硫酸還元菌は酸素が嫌いですから、第一鉄塩と栄養物を入れた寒天を用い、熱して溶けているうちに硫酸還元菌を植え込みます。冷して固まった後、37℃においておくと、硫酸還元菌のコロニーは、硫化水素を生じ、黒い硫化鉄の斑点が寒天ゲルの内部にポツポツとできます。

こうして、一度、硫化鉄なり硫化水素ができると、これらの硫化物は非常によく酸素と反応して周りにある酸素を全部還元して、硫酸還元菌にとって最大の敵である酸素の害を除いてくれます。酸素がちょっと入ってきても硫化鉄が周りにあれば、硫酸還元菌は十分保護されて幾らでも生えます。このように、自分自身で環境を開拓して生きてゆくことができるのです。

では実際に、自然の泥の中では硫酸還元菌はどうやって生きているのか。東北大学の古坂澄石



白く写っている部分が硫酸還元菌のマイクロコロニー。平均の大きさは約260ミクロン。Na₂³⁵SO₄を水田土壌に添加、2週間インキユーベーション後のFe³⁵Sのラジオオートグラム。(古坂)

先生が、水田の泥の中での硫酸還元菌の生き方を調べておられます。土の中の一つの粒子のようなかたちで、硫酸還元菌が何匹か一緒に、周りに硫化鉄の保護の城壁を築いて一つの小さな都市をつくって生活しています。つまりマイクロポリスです。

写真は、古坂先生からお借りしたマイクロポリスの写真です。こういう状態で、硫酸還元菌は長い間耐えるらしいのです。ですから、泥を乾燥しても結構死に絶えないで、1年間ぐらいは平気で生きています。

こうした生き方ができますから、硫酸還元菌は自然の普通の泥であれば、たいいていのところにあります。しかも、いまお話ししたように鉄を使います。そのために、これが鉄の腐食という厄介な問題をおこすのです。有機物の乏しい還元的な泥の中で鉄が腐食して真っ黒になっている場合には、そこに硫酸還元菌が介在していると考えてまず間違いありません。そして一度これがはえてしまうと、鉄はさびてさびて困ることになります。ですから硫酸還元菌は、鉄を扱っている方たちの最高の敵だろうと思います(笑)。

海底での大量発生

硫酸還元菌は水の中にもあります。湖や河川はもちろん、水圧の強いところで生活するタイプもいるようですから、酸素のないところならたいいていのところにいます。しかし、この生物が大量に発生する場所というのは、何といっても沿岸海域、河口、潟などでしょう。こうした場所では、そこに有機物がたまってくれば、硫酸イオンは海水にたくさん含まれていますから、この生物が常に大量発生することになります。以前、田子の浦港で硫化水素が発生するという問題がおきたことがあります。この場合には、廃物として流されてきたパルプかすが港の中にたまってしまったのです。そこでパルプかすを分解する細菌が生えて、発酵を起す。そしてこの発酵によってできた大量の乳酸を利用して硫酸還元菌が大量発生したのです。

当時、私たちは田子の浦まで資料を取りに行き、水やヘドロを分析しました。硫酸還元菌は海水中にはいみせませんでした。ヘドロの中には1グラムあたり1万匹程度検出されました。ヘドロの中は塩素イオンは濃いのですが、硫酸イオンはゼロです。そして海水濃度から考えて、その分だけの硫化物が存在していました。つまり、

海の水があるにもかかわらず、そこに含まれていた硫酸イオンは全部還元されてしまって硫化物になってしまっていたわけです。

このように硫酸還元菌は、硫酸塩があって酸素のない場所では、有機物があれば幾らでもはえてくるのです。泥の性質がどうというよりも、有機物の量によって硫酸還元菌ははえ方が違ってしまいます。

この点では、この生物は大変に恐ろしいもので、これをどうやって除くかというのは、なかなかむづかしい問題だと思います。下水とかどぶ川などの限られた場所であれば、酸素を十分に与えれば硫酸還元菌は生活できなくなりますから、そうした方法によって実際に問題を解決している例もあります。

硫黄と生物

同化的硫酸還元と含硫有機物の分解

最後に、生物界において硫黄という元素がどう変化し、どのように働いているのか、その辺の問題に少し触れてみます。

だいたい硫黄は、生物に欠かせない元素の一つで、生物の細胞には乾量にして通常1～2%の硫黄分が含まれています。つまり生物は、有機の硫黄化合物を体の中でつくるか、あるいは他の生物がつくった硫黄化合物を使わなければ生きていけない仕組みになっています。

硫酸還元菌は、硫酸を還元して硫化水素にして捨ててしまいますが、植物、酵母、かび、バクテリアなど多くの生物は、硫酸を原料として体の中で有機硫黄化合物を合成しています。この場合、生物は硫酸をとりこんで、直接に含硫有機物に変えているように見えますが、じつはこの過程も、硫酸を亜硫酸に還元し、さらに硫化水素をへて有機の硫黄化合物(含硫アミノ酸など)につくり変えているのです。これは、同化作用による硫酸還元なので、同化的硫酸還元とよばれます(これに対して硫酸還元菌の場合は、異化作用ですから異化的硫酸還元といえます)。こうして生物の体の中でできた有機硫黄化合物は、やがて分解されます。この分解の経路には2つあり、好氣的に分解される場合には、亜硫酸をへて硫酸にもどります。もう一つは、微生物によって嫌氣的に分解される場合で、そのさいは含硫有機物のほとんどが硫化水素の形で放出されます。

このように硫酸は、1つは大部分の生物による同化的硫酸還元の経路を通じて、もう1つは硫

酸還元菌によって硫化水素に变ります。また硫化水素は、自然界では火山活動に由来するものも多く存在します。

硫黄バクテリア

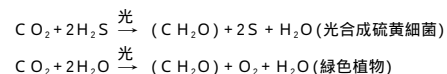
この硫化水素を酸化する生物は、大別して2つに分かれます。1つは硫黄バクテリアです。この生物は、硫化水素、単体硫黄、亜硫酸などを分子状酸素で酸化することによりエネルギーをとり、最終的に硫酸をつくります。いろいろのタイプがありますが、代表的なものはチオバチルスというもので、これは泥や水の中に広く生育しています。硫化水素や硫化物を酸素で酸化して硫酸にし、その反応で得られるエネルギーを使って、二酸化炭素を同化して生活します。泥や水の中は酸素の拡散はわずかで、すぐ下に還元層が続いており、ここに生息している硫酸還元菌は、硫黄バクテリアのつくった硫酸を還元して硫化水素を出します。それをまた硫黄バクテリアが表層で酸化するという関係で、両者が酸化層と還元層にすみ分かれて、硫黄の循環をやっております。

ただこの生物は、何しろ硫酸をつくり酸性にしますから、いろいろと問題を起します。たとえば、硫酸の生成で土壌が酸性化すれば、植物や他の生物に大きな影響が生じます。

しかもこの仲間には、pHが2というひどい強酸性で生きているものもありますから、これは相当の濃度の硫酸をつくるのでしょう。その意味では大変に恐ろしい生物です。昔から硫黄鉱山や火山に近い湖など、硫黄の供給量が多いところではよく問題を起しています。

光合成硫黄バクテリア

硫化水素を酸化するもう一つの生物は、硫化水素を光合成に使う炭酸同化を行ない、硫黄あるいは硫酸を放出するバクテリアで、光合成硫黄バクテリアといっております。光合成色素の違いにより、緑色のものと紅色のもの2種類がありますが、いずれも嫌気性菌です。そしてじつは、この生物の行なっているのが、原始的な光合成なのです。比較すると、



この式でお判りのように、光合成硫黄バクテリアが緑色植物と違うのは、水の代りに硫化水素を使い、酸素を放出する代りに硫黄を放出していることです。CO₂を還元して炭水化物を合成

するのは、どちらも同じです。

もちろん光合成の反応過程は、緑色植物の方がはるかに複雑で発達しています。しかし光合成硫黄バクテリアにおいても、光合成色素を中心にチトクロムの電子運搬によるATP生成（光リン酸化）の機構を原始的な姿でそなえているのです。緑色植物のそれと本質的に異なる点といえば、電子供与体となる物質が H_2S か H_2O かという違いです。光合成硫黄バクテリアの場合は、光のエネルギーを吸収して励起した光合成色素のエネルギーが、 H_2S を分解して S を放出し、水素イオン(H^+)と電子(e^-)を手に入れます。緑色植物の場合には、光のエネルギーを吸収して励起したクロロフィルのエネルギーが H_2O を分解して O_2 を放出し、水素イオン(H^+)と電子(e^-)を手に入れます。

光合成硫黄バクテリアは、酸素のあるところでは生きてゆけない生物です。おそらく H_2S を電子供与体とする光合成機構は、無酸素大気的环境下で生まれたものでしょう。さきの図4・4には、嫌気性従属栄養生物の直上に嫌気的光合成生物と記されていますが、これは光合成硫黄バクテリアの原形です。このように、生物がその最も基本的なものとする代謝の機構——呼吸や光合成の機構をつくりあげてゆく時代には、硫黄という物質が特異な役割を演じていることに気がつくります。

さまざまな硫黄の循環

おそらく、生物界における硫黄の物質循環は、還元大気下のはるか昔からすでに発生していた

のでしょう。硫酸から硫化水素、硫化水素から硫酸という食物連鎖の形で、硫酸還元菌と光合成硫黄バクテリアは容易に共存したでしょう、あるいはこの系に発酵生物が加わって、光合成硫黄バクテリアの合成した炭水化物が発酵生物に、発酵生物の排出する乳酸が硫酸還元菌に利用されるケースも想像できます。

また他方では、さきほどのお話しにありましたように硫酸還元菌は、しばしばその活動の結果を硫化鉄として地層中に堆積します。このような硫化物はもちろん、堆積性の硫黄鉱床といわれるものは、その形成時期がどんなに古いものにせよ、おそらくこの生物が介在した結果でしょう。そうした物質が長い地質時代をへて地表にあらわれれば、再び硫黄バクテリアなどによって利用されます。

現在、ある湖沼などでは、これら3つの生物群による硫黄サイクルの存在が明らかにされています。こうした場所では、水深の浅い上部の酸化層に好気的な硫黄バクテリア、還元層でありながら光の届く水深部には光合成硫黄バクテリア、その下位の還元層に硫酸還元菌、これらの3群がそれぞれ水深別に垂直的にすみ分かれ、同一の硫黄を酸化・還元することにより共生していることが知られています。

こうした局地的なサイクルでは、硫黄は殆んど外部にでることがなく一つの生態系を支えますが、多くの場所では、これら生物たちがその環境条件に応じてつくる局所的な連鎖は外部に開放され、地表における硫黄の循環を特徴づけて

います。

大気中の硫黄化合物

編集 現在、大気中の硫黄化合物は酸性雨の原因として大きな問題になっていますが、大気中の硫黄化合物の発生源や量などは、地球化学的にはどのように測定されているのですか。

小山 大気中の塩分量とその変化は、降水中の成分を分析してそれを推定できます。例えばわが国の1946年の雨水の成分では、 Cl^- と SO_4^{2-} の平均値がそれぞれ0.80mg/lと1.34mg/l、それが1959年になると、それぞれ1.1mg/lと4.5mg/lになっています。このようにすでに1959年には SO_4^{2-} が3倍以上に増えています。

だいたい大気中の硫黄化合物の源としては、海塩、燃料、火山ガス、その他と4つに分けられますが、これらはいろいろな人によってその量が推定されています。図4・6は、1959年の日本と同年代の世界の各種硫黄化合物の推定値です。このうち、＜その他＞と記されているものの正体を知るために、硫黄同位体の存在比を調べてみました。そうしますと、硫酸還元菌により海底や海水で生成する H_2S の硫黄同位体の存在比と、わが国の＜その他＞の硫黄同位体の存在比とが非常に近い値を示すのです。つまり、＜その他＞の供給源としては、河口や沿岸海域の硫黄還元が大きな比重を占めているらしいのです。この意味では、大気中の硫黄化合物の増量には、燃料はもちろん、この硫酸還元の問題も見逃すことはできません。

図4・5 - 生物による硫黄の循環

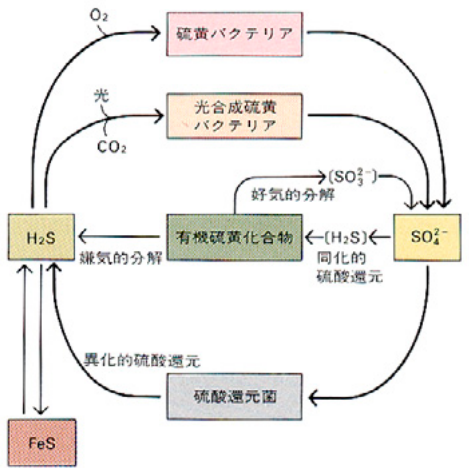
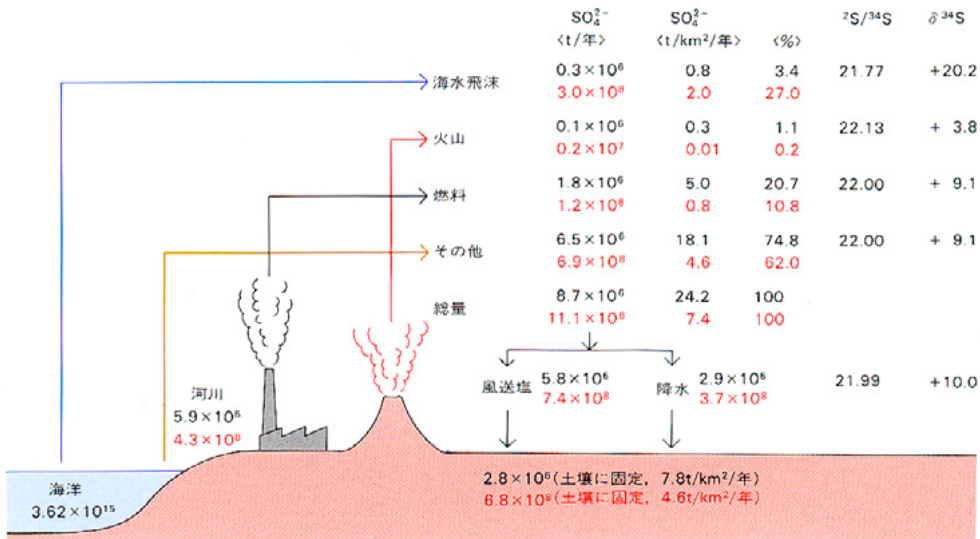


図4・6 - 日本および世界の大気を通して行なわれる硫黄循環



注 赤文字は世界のデータを示す