地球環境の保全と微生物

山中 健生*

* 東京工業大学生命理工学部

The Conservation of the Global Environment and Microorganisms

Tateo Yamanaka*

* Faculty of Bioscience and Biotechnology,
Tokyo Institute of Technology

The cycles of three elements, nitrogen, sulphur and carbon in the biosphere of the earth have been described with special reference to the bacteria which utilizes the inorganic compounds of the elements.

Ammonia is oxidized to nitrate by a coaction of the ammonia- and nitrite-oxidizing bacteria, the resulting nitrate is changed into nitrogen gas by the denitrifying bacteria. Nitrogen gas is reduced to ammonia by biological and industrial nitrogen fixations. Sulphate is reduced to hydrogen sulphide and this compound is oxidized to elemental sulphur or sulphate by the sulphur-oxidizing bacteria and photosynthetic sulphur-oxidizing bacteria. Finally, carbon dioxide is changed into organic compounds mainly by algae, while the gas is partially reduced to methane by methanogenic bacteria. Methane can be partially trapped by a coaction of the ammonia-oxidizing bacteria and C_1 compound-utilizing bacteria.

Key words: ammonia-oxidizing bacteria, nitrite-oxidizing bacteria, nitrifying bacteria, denitrifying bacteria, biological nitrogen fixation, sulphate-reducing bacteria, sulphur-oxidizing bacteria, photosynthetic sulphur-oxidizing bacteria.

1. はじめに

地球上における窒素、硫黄、炭素などの循環には、微生物が大きくかかわっている。特に、独立栄養細菌、つまり無機物だけで生きてゆける細菌の活動により、上記の元素の循環がうまくいっているといえる^{1),2)}。例えば、窒素の循環は、アンモニアを酸化するアンモニア酸化細菌、亜硝酸を酸化する亜硝酸酸化細菌、硝酸を窒素ガスにする脱窒菌、さらには窒素ガスをアンモニアに還元する窒素固定細菌の関与によりスムーズに進行する。また、硫黄の循環では、硫酸還元菌が硫酸塩を硫化水素に還元し、硫黄酸化細菌が硫化水素を硫酸に酸化したり、緑色硫黄細菌や紅色硫黄緑細菌のような光合成硫黄細菌

が硫化水素を元素硫黄や硫酸に酸化する。さらに、炭素の循環においては、藻類をふくむ緑色植物に負うところがはなはだ大であるが、またメタンを生成するメタン生成細菌も重要な存在である。これらのことを表1にまとめた。

2. 窒素の循環

自然界では、動物の死骸や排出物が腐ったり、植物が枯れて腐ったりすると、アンモニアが生じる。また、窒素肥料として大量の硫酸が田畑にまかれアンモニアを供給する。このようにして自然界に供給されるアンモニアは、一部分植物に吸収されるが残りアンモニア酸化細菌

* 〒227 横浜市緑区長津田町 4259 (4259 Nagatsuta, Yokohama, 227 Japan)

著者紹介:

昭和30年 大阪大学理学部化学生物学コース卒、昭和35年 大阪大学大学院生物化学専攻博士課程修了、理学博士。大阪大学理学部助手、助教授を経て、昭和57年 東京工業大学理学部教授、平成2年6月東京工業大学生命理工学部教授。生化学、微生物生理化学、分子進化学専攻。環境生物地球化学にも興味あり。日本生化学会、日本植物生理学会、日本農芸化学会、生命の起原および進化学会。

表 1 自然界における窒素、硫黄、炭素の循環に関する微生物

循環に関する元素	元素の循環に関与する微生物の例	
	酸化	還元
窒素	硝化細菌 <i>Nitrosomonas europaea</i> <i>Nitrobacter winogradskyi</i>	脱窒菌 <i>Pseudomonas aeruginosa</i> 窒素固定細菌 <i>Rhizobium phaseoli</i>
硫黄	硫黄酸化細菌 <i>Thiobacillus thiooxidans</i> <i>Thiobacillus novellus</i>	硫酸還元菌 <i>Desulfovibrio vulgaris</i>
	硫黄光合成(酸化)細菌 <i>Chromatium vinosum</i> <i>Chlorobium limicola</i>	
炭素	(動物) 従属栄養細菌など	(緑色植物) 藻類 メタン生成細菌 <i>Methanobacterium autotrophicum</i> 独立栄養光合成細菌 独立栄養化学合成細菌

面などで硝化細菌（アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌）によりアンモニアが酸化されて硝酸塩になり蓄積しているわけで、これは図 1 に示したとおり窒素の循環からはみ出していることになる。

2.1 アンモニア酸化細菌

アンモニアを亜硝酸に酸化する細菌であり、*Nitrosomonas europaea* が代表的なものである。*N. europaea* においては、アンモニアはヒドロキシルアミンを経て亜硝酸に酸化されることが知られている⁴⁾。

アンモニアの酸化を触媒する *N. europaea* の酵素は、アンモニアモノオキシゲナーゼと呼ばれるが、菌体から抽出するとすぐに失活するので、この酵素の分子的性質等は何もわかっていない⁵⁾。しかし、この酵素の活性がアリルチオ尿素等の銅キレート剤で阻害されることから、この酵素は銅酵素だといわれている⁶⁾。この酵素は、アンモニアに構造が近い、メタン、一酸化炭素、メタノールなどを酸化する⁷⁾。中でもメタンの酸化は注目に価する。というのは、自然界で、このアンモニア酸化細菌の生育するところでメタンが発生しても、メタンはトラップされて空気中へは出ないのである⁸⁾（後述）。

アンモニア酸化細菌でもう一つ述べておかなければならないのは、この細菌がアルキルハロゲン化合物、例えばクロロエタンやトリクロロエタンを分解する^{9),10)}ことである。トリクロロエタンのような有害ハロゲン化合物を自然界へ放棄することはもちろんやめなければならないが、かりにあやまってこのような化合物が漏れても、アンモニア酸化細菌が健全な生育をしておれば、かなりの部分がこの細菌により分解される可能性がある。しかし、アンモニア酸化細菌や亜硝酸酸化細菌の健全な生育を考えるということがあまり注意されていない現状で

図 1 自然界における窒素の循環³⁾

菌により亜硝酸に酸化され、さらに亜硝酸酸化細菌により硝酸に酸化される。生じた硝酸は一部分植物に吸収されるが、残りは脱窒菌により窒素ガスに還元される。さらに、窒素ガスは窒素固定をする細菌によりアンモニアに還元されるほか工業的に硫酸などに变化して植物に供給される(図 1)。ヨーロッパの古い石材建築物では、ところどころに硝酸塩が付着していることがある。壁の表

図 2 *N. europaea* のヒドロキシルアミン酸化還元酵素の構造の模式的表示およびその機能¹³⁾ (分子量は 180,000-210,000 で P-460 は 3 分子存在するかもしれない) $[Fe]$ =ヘム c

図 3 *N. europaea* におけるアンモニアの亜硝酸への酸化系³⁾ (アシルチオ尿素, ニトラピリン, ATC は硝酸化抑制剤として用いられる農薬)

図 4 *N. winogradskyi* における亜硝酸の硝酸への酸化系¹⁸⁾

は、ハロゲン炭化水素が漏れた場合、それをアンモニア酸化細菌により処理してもらおうというわけにもいかないかもしれない。なお、残念ながら、テトラクロロエタンは *N. europaea* によっては分解されない。

さて、*N. europaea* によるヒドロキシルアミンの酸化はかなりその機構がわかってきた。ヒドロキシルアミンは、ヒドロキシルアミン酸化還元酵素により脱水素され [NOH] なる中間体を経て亜硝酸になる。ヒドロキシルアミン酸化還元酵素は、分子量 18-21 万のタンパク質でその中にヘム c 18-21 分子と P-460 とよばれる正体不明のクロモフォアを 1-3 分子もっている^{11), 12)} (図 2)。化学的にも鉄イオンの触媒作用でヒドロキシルアミンから亜硝酸が生じるが、この場合はヒドロキシルアミンは O_2 により酸化される。つまり生じた亜硝酸の中へ導入された 2 番目の酸素原子は O_2 から来る。ところがヒドロキシルアミン酸化還元酵素によりヒドロキシルアミンから亜硝酸が生じるときは 2 番目の酸素は水から来るのである。すなわち、この酵素でヒドロキシルアミンを酸化させる場合に、多量の電子受容体 (例えば酸化型のチトクロム c とかフェリシアン化カリウム ($K_3Fe(CN)_6$) とか) があると、たとえ嫌気的条件下でもヒドロキシルアミン (NH_2OH) が亜硝酸 HNO_2 への変化が起こるのである¹⁴⁾。つまり $NH_2OH \rightarrow HNO_2$ の反応で取り込まれた酸素原子は水の酸素原子ということになる。

このことは、筆者ら¹⁴⁾が見いだしたが、後に Andersson

と Hooper¹⁵⁾ により ^{18}O , ^{15}N を使った大がかりな実験で確認された。

N. europaea によるアンモニアの酸化では亜硝酸 ($H^+ + NO_2^-$) が生じるので周囲が酸性になる。自然界では、アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌が共存するが、亜硝酸酸化細菌、中でも *Nitrobacter winogradskyi* は pH に敏感で、pH が 6 より低くなると順調に亜硝酸を酸化できなくなるから注意を要する。土壌の pH が低下すると亜硝酸公害の起こりうることは後述する。

アンモニア酸化細菌によるアンモニアの酸化の際、酸素の供給が十分でないと亜酸化窒素 (N_2O) が生じることが知られている。亜酸化窒素はオゾン層を破壊するので、この気体の発生も歓迎できない。従来は、ヒドロキシルアミンから亜硝酸が生じる中間体 ([NOH]) からこの気体が発生するように考えられていたが、アンモニア酸化細菌に $^{15}NO_2^-$ を与えると $^{15}N_2O$ が生じるという報告があり、一度生じた亜硝酸が還元されて亜酸化窒素が生じるという考えが強くなっている。しかし、アンモニア酸化細菌による亜酸化窒素の生成量は、亜硝酸酸化細菌を共存させてアンモニアの酸化で生じた亜硝酸を除去しても変化しないという報告もあり、アンモニア酸化細菌によるこのガスの生成機構はまだはっきりしない。いずれにしても、アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌による硝化に関しては十分な酸素の供給が必要である。アンモニア酸化細菌の代表格である *Nitrosomonas europaea* におけるアンモニアの亜硝酸への酸化機構は図 3 に示すとおりである。

2.2 亜硝酸酸化細菌

アンモニア酸化細菌がアンモニアを酸化して生じた亜硝酸は、亜硝酸酸化細菌により酸化されて硝酸になる。亜硝酸酸化細菌の代表例は *Nitrobacter winogradskyi* である。この細菌における亜硝酸酸化の機構は大体明らかになった (図 4)。まず、“亜硝酸脱水素酵素”ともいうべき酵素 (=チトクロム a_1c_1)¹⁶⁾ が $\text{HNO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ から水素 (または電子) をうばう。この酵素は、亜硝酸酸化還元酵素と呼ばれるが、1 分子中にヘム a 、ヘム c をそれぞれ 1 分子、 Mo を 2 原子、それに Fe/S クラスター (たぶん Fe_4S_4) を 1 個もっている¹⁷⁾。この酵素は、亜硝酸の存

図 5 種々の除草剤による *N. winogradskyi* の生育の阻害³⁾

図 6 種々の除草剤による *N. europaea* の生育の阻害³⁾

在下にチトクロム c (酸化型) を還元するが、酸化還元電位の関係で、この反応は試験管内では非常にゆっくりとしか進行しない。この反応は Mn^{2+} により大いに促進される。また、この酵素による亜硝酸の酸化は、 $\text{pH } 8$ 付近でスムーズに進行するが、 $\text{pH } 6$ 以下では亜硝酸の酸化が止まるだけでなく、この酵素が硝酸還元酵素に変化する。つまり、同じ酵素が、 $\text{pH } 8$ 付近では亜硝酸を酸化し、 $\text{pH } 6$ 以下では硝酸を還元するのである。従って、この亜硝酸酸化還元酵素をもつ *N. winogradskyi* は、 $\text{pH } 8$ では硝化細菌であるが、 $\text{pH } 6$ 以下では、いわば“脱窒菌”に変身することになる。亜硝酸酸化細菌における亜硝酸酸化機構の分子レベルでの研究でわかったことは、この細菌による亜硝酸の酸化をスムーズに行わせるためには、環境の pH を 8 付近に維持すること、通気をよくすること、そして適量の Mn^{2+} の撒布が必要であるということである。ところが、最近、*N. winogradskyi* を培養するとき Mn^{2+} を培地に加えると、この細菌の硝化作用が阻害されるという報告がなされた¹⁸⁾。

2.3 除草剤と硝化細菌

すでに述べたように、アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌とを合わせて硝化細菌と呼ぶが、除草剤の撒布が硝化細菌の活動を抑制することはないだろうか。多くの除草剤は多かれ少なかれ硝化細菌の生育を阻害する (図 5, 6) が、その阻害はやがて (1 週間位で) なくなり硝化細菌はまた生育しだす。ところが、パラコートだけは例外で、いつまでも亜硝酸酸化細菌の生育を強く阻害する。しかし、この除草剤は亜硝酸酸化細菌の生育を阻害すると同濃度 ($4 \mu\text{M}$) ではアンモニア酸化細菌の生育をぜんぜん阻害しない¹⁴⁾。

パラコートが除草剤になりうる原理は、それが NAD(P) -還元酵素系で還元されて次に酸素と反応して生物組

図 7 *N. winogradskyi* がパラコートを還元することを示す模式図 ($\Delta\mu_{\text{H}^+}$ は形質膜の両側間の H^+ 濃度差により生じる電気化学ポテンシャル差)

図8 *N. winogradskyi* と *N. europaea* の生育におよぼすパラコートの影響³⁾
(*N. winogradskyi* の生育が進めば亜硝酸が減少し, *N. europaea* の生育が進めば亜硝酸の量が増加する)

図9 *N. winogradskyi* と *N. europaea* の混合培養に対するパラコートの影響³⁾

織にとって毒性の強いスーパーオキシドアニオン (O_2^-) を生ずるということであるから, 同じように $NAD(P)$ 還元酵素をもっている独立栄養化学合成細菌に対してもパラコートが有害に働くわけである (図 7)。むしろ, アンモニア酸化細菌が比較的パラコートに強いことの方が理解に苦しむ点だが, この細菌におけるアンモニア酸化の中間体であるヒドロキシルアミンが O_2^- のスカベンジャーとして働く可能性が高い。

ところで, パラコートのように, アンモニア酸化細菌の生育は阻害しないが亜硝酸酸化細菌の生育を阻害する除草剤は, 亜硝酸公害を引き起こすのではないかと心配される。ところが, アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌

の等量混合培養にパラコートを添加しても, 亜硝酸はぜんぜん蓄積しないのである²⁰⁾ (図 8, 9)。自然界には両細菌がほぼ等量生育しているため, パラコートの撒布により亜硝酸の蓄積は起こらない。われわれは, この自然のすばらしい“力”により助けられているわけである。しかしながら, 非常に高濃度のパラコートはアンモニア酸化細菌の生育までも阻害するため, 亜硝酸は蓄積しないが窒素循環全体を阻害することになるので注意を要する。

2.4 亜硝酸公害

すでに述べたように, 亜硝酸酸化細菌の生育は阻害されるのにアンモニア酸化細菌の生育が阻害されないような環境では, 亜硝酸の蓄積が予想される。しかし, 上述のように, アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌がバランスのとれた生育をしていると, ほとんどの場合, 亜硝酸の蓄積を見ずにすむ。ところが, 世界中でただ一度だけ亜硝酸公害が起こったことがある。1962 年, 高知県南国市周辺で, 数日にしてハウス内の作物が枯れてしまったことがある²¹⁾。この場合, ハウス内にできた水滴中には高濃度の亜硝酸が溶けていた。つまり, ハウス内の空気中には, 二酸化窒素などの有害ガスが充満して, このガスが作物を枯らしたのであった。いろいろ調べた結果, このような事態にいたったのは, 一時に窒素肥料を与えすぎたためだという結論が得られた。例えば, 尿素のような窒素肥料を多量に与えると, *N. europaea* の活発な活動の結果, 多量の亜硝酸が生成する。亜硝酸が生成すると土壌の pH が低下するため, *N. winogradskyi* による亜硝酸の酸化が抑制されるが, さきにも述べたとおり, 硝酸の亜硝酸への還元まで促進される。そして,

図10 ハウス内の作物が亜硝酸公害で被害を被った場合の模式図

亜硝酸が蓄積した土壌の pH が 5.5 くらいまで低下すると亜硝酸が分解して NO が生じ、NO は O_2 と反応してただちに NO_2 になり、これが作物を枯らしたわけである (図 10)。このできごとは消石灰で土壌の pH を上げることにより防止できることがわかり、その後このようにできごととは起こっていないようである。

自然界では、たとえ亜硝酸が蓄積して二酸化窒素が発生しても、作物がこのような被害にあうことはないであろうが、ハウスのような閉鎖系では亜硝酸の蓄積による害が起こりやすいことを上述のできごととは示している。が、なによりも注意すべきは、たとえ自然界であっても、アンモニア酸化細菌と亜硝酸酸化細菌がバランスのとれた生育をしていないと亜硝酸による公害が起こりうるということである。

2.5 脱 窒

硝化細菌の作用でアンモニアが酸化されて生じた硝酸は、植物に吸収されるが、残りは脱窒菌により窒素ガスとなり大気中へ放出される。こうなれば、アンモニア汚染は完全に浄化されたことになるが、植物の利用できる窒素 (固定化窒素) はなくなり、施肥という立場からは窒素肥料の大損失ということになる。従って、脱窒を阻止したいという立場もあるわけだが、脱窒を阻止することは非常に困難である。脱窒による固定化窒素の損失を防ぐには、現在のところ、アンモニア酸化細菌によるアンモニアの酸化を阻止するしか方法がない。すなわち、硝化抑制剤を撒くわけだが、これは窒素循環をいわば根もとで止めてしまうことになるので感心しない。

脱窒菌は有機物を硝酸塩【およびその還元生成物 (亜硝酸, 酸化窒, 亜酸化窒素)】で酸化して生育に必要なエネルギーを得るわけだが、その際硝酸塩は還元されて窒

素ガス (N_2) あるいは亜酸化窒素 (NO_2) になる (図 11)。

脱窒菌は、図 11 に示すように、硝酸塩を数段を経て窒素ガスに還元し、その間に ATP をつくる。硝酸塩で有機物を酸化して ATP を生成するというところに重きをおくときは、この反応は硝酸塩呼吸とよばれる。脱窒という場合は窒素の動きのみに注目しているといえる。脱窒の最後の段階、 $N_2O \rightarrow N_2$ の反応を触媒する亜酸化窒素還元酵素は銅酵素でまた O_2 に対して弱いため、環境に銅が足りないか O_2 が少し存在するかすると、硝酸塩が窒素ガスにまで還元されずに亜酸化窒素が放出されることになる^{22), 23)}。先にも述べたとおり、亜酸化窒素はオゾン層を破壊するので、亜酸化窒素を出さずに脱窒が起こる条件をととのえる必要がある (もっとも、順調に脱窒が起こっているときでも窒素ガスに混ざって少量の亜酸化窒素が出る)。脱窒を阻害するためにはシアン化物などの強烈な毒物を与える必要があるが、 $N_2O \rightarrow N_2$ の過程はアセチレンで強く阻害される²⁴⁾。

2.6 窒素固定

脱窒により硝酸→窒素ガスの反応が起こると、地球の生物圏の固定化窒素が不足する。しかし、自然界には、脱窒により失われた固定化窒素を、また取り戻してくれる細菌がいる。窒素固定をする細菌である²⁵⁾。だからこそ、地球の生物圏における固定化窒素のバランスがとれている。もっとも、これには硫酸製造という人工的窒素固定も一役かっているが。しかし、こういう人工的に固定した窒素化合物を撒布する量が多くなれば、細菌による窒素固定量が減少することになる。硫酸等の窒素肥料を撒布するより、生物による窒素固定で固定化窒素の量を増すほうが自然界を荒さずにすむわけだが、生物による窒素固定のみではまどろっこしく、化学的窒素肥料を与えるほうがはるかに農産物の増収につながるというのが現状であろう。しかし、熱帯地方のように、硫酸を与えてもすぐ硝化、脱窒が起こり窒素肥料が消失する場合は、生物的窒素固定によるか、硝化抑制剤の撒布をするかが必要になろう。硝化抑制剤の撒布はあまりよい方策とはいえない。

なお、自動車の排気ガスや工場の煙突からの排煙中に含まれる窒素酸化物 (窒素固定とはいえないが) も植物の窒素源となることがある。しかし、これらは硝酸などの酸を生ずるため、土壌の中和能力の限界を越えると土壌や湖水を酸性にするので、いだけない。それどころか大公害の原因となる。もし、酸性で働く脱窒菌があれば、窒素酸化物による酸性化の公害は防げるであろう。

3. 硫黄の循環

硫黄の循環に関しても微生物が深くかかわっている。たとえば、水田に肥料として撒布された硫酸のアンモニ

図 11 $NO_3^- \rightarrow N_2$ 型の硝酸塩呼吸の各素反応の関係を示す³⁾

(Pi は無機リン酸, [H] は有機化合物 (無機物の場合もある) から抜き取られた水素 (または電子) が何らかの形で供給されることを示す)

図12 自然界における硫黄の循環³⁾
(H_2S をとり込む植物のなかにはカビや図中に記されなかった細菌などを含むため点線で記してある)

ウミイオンはイネに吸収され、残った硫酸イオンは還元的环境のもとでは硫化水素になりイネの根をおびやかす。硫化水素は空気のあるところへ移動すると硫黄酸化細菌の作用で硫酸になり、例えばコンクリート製の物体や石像を破壊することがある。硫黄化合物の酸化還元に関与する微生物は環境の保全にはあまり関係がなく環境を破壊するだけのようにも思える。しかし、ある場所では硫化水素を酸化して、それによる環境の汚染をくいとめている場合もある。

硫黄の循環においても、硫黄鉱床になったものは一時的に循環からはみ出しているといえる。しかし、それもやがて酸化されて硫酸などになれば循環の中に入ってゆく(図12)。

3.1 硫酸還元菌

嫌気的条件下で、有機物を硫酸塩で酸化して、その際生じるエネルギーを利用して生きている細菌がいる。硫酸還元菌である²⁶⁾。硫酸還元菌の行う、有機物を硫酸塩で酸化するエネルギー獲得方法は、硫酸塩呼吸とよばれる。どぶ川のとおりで硫化水素の臭いがするのは¹¹⁾、川底で硫酸還元菌が活発に活動しているからである。水田でも硫化水素が発生して、開花期のイネが枯れる(秋落)ことがあったが、土用干によりできるだけ水田の土壌に空気を導入することで、これは防げるようになった。硫酸還元菌が絶対嫌性細菌であることがわかったからである。

3.2 硫黄酸化細菌

元素硫黄や硫化水素、さらにはパイライト(FeS_2)のような硫黄化合物を酸化する硫黄酸化細菌がいる。この細菌は、露天掘の炭田に雨水が溜ると盛んに活動して石炭中の元素硫黄層やパイライト層を酸化して硫酸をつくる。この硫酸が河川に流れ込むと酸性公害が生じる。

このような硫酸の生成は炭田に限ったことでなく、硫化鉱床を含む鉱山からの湧水にも硫黄酸化細菌(および鉄酸化細菌)の作用により生成した硫酸が多量に溶けているのが普通である。

硫黄酸化細菌と硫酸還元菌の共同作用でコンクリートなどが破壊されることもある。コンクリート製の下水管では、下水から発生した硫化水素が下水管の天井内部に浸透し、天井の外部から雨水が浸透すると、そこで硫黄酸化細菌の活動が始まり、生じた硫酸が下水管の天井ないしはふたを破壊することがある。また、熱帯地方の湿地帯に建てられた石像が根元から折れることがある。これも硫酸還元菌の活動で地中で発生した硫化水素が上昇して空気と触れるあたりで硫黄酸化細菌により酸化され生じた硫酸により石像が侵食されて折れるのである²⁰⁾。このような現象を見ると、硫黄酸化細菌は環境保全にはあまり役立っていないようである。しかし、硫化水素を酸化する光合成細菌は、次に述べるように環境保全に役立っている。

3.3 光合成硫黄細菌

光合成細菌の中には、硫化水素や元素硫黄を酸化するものがある。緑色硫黄細菌や紅色硫黄細菌がそれであり、光合成硫黄(酸化)細菌ともいうべき細菌である。

水深が20m以上あるような深い湖の湖底では、多くの場合、硫酸還元菌が活動しており硫化水素が生成している。しかし、溶存酸素の濃度がほとんど0になる湖面下15mくらいのところに光合成硫黄細菌が生息していて硫化水素を酸化していることが知られている²⁷⁾(図13)。そのおかげで湖面近くの湖水は硫化水素により汚染されることがない。これは、硫化水素を酸化する光合成硫黄(酸化)細菌による環境保全の一例である。

また、アフリカのある湖では湖水が硫酸カルシウムで飽和されており、湖底で硫酸還元菌がこの硫酸塩を還元

図13 湖底から発生する硫化水素とそれを食べる光合成細菌の関係¹⁾

図 16 発酵 (a) とメタン発生 (b) とは ATP のでき方がちがうことを示す³¹⁾
(～リン酸は ATP 合成に必要なだけのエネルギーをもつリン酸結合, “メタン合成酵素” は図 15 に示したように多種類の酵素の集まり)

嫌気的条件下で有機物の分解を促進しており、環境の浄化に役立っているのである。したがって、メタン生成細菌を用いて污水处理ができるわけである。

メタン生成細菌におけるメタン生成の機構は、最近になって、やっと明らかになってきた^{80), 81)}。その機構は図 15 に示すようなものであるが、そこには他の生物には見られない物質がいろいろと関与している。因子 F_{430} (補酵素 F_{430} というほうがよい)、補酵素 M、メタノフラン、メタノプテリンなどがそれである。メタン生成細菌の細胞内の ATP 量は、メタンの生成につれて多くなる。つまり、メタン生成細菌がメタンを生成するのは、この細菌が生きてゆくために必要なエネルギー源である ATP をつくるためである。ところが、メタン生成細菌におけるメタン生成に共役した ATP 生成方法は、すべて呼吸における ATP の生成方法であり、発酵における ATP 生成方法はぜんぜん見あたらないのである (図 16 a, b)。つまり、発酵においては、ATP を生成するのに途中で必ず有機化合物のリン酸化化合物が生成する。ところが、メタン生成菌の ATP 生成においては、有機化合物のリン酸化化合物はぜんぜん生じない。ATP 生成反応の阻害物に対する挙動などから、メタン生成細菌における ATP の生成機構は、呼吸におけるの同じであることがわかった。従って、メタン生成細菌におけるメタンの生成は、メタン発酵ではなく、二酸化炭素呼吸と呼ばれることになった⁸⁰⁾。

先にも述べたように、アンモニア酸化細菌はアンモニアとメタンの構造が似ているため、メタンを酸化することができる⁸²⁾。アンモニア酸化細菌は、メタンをメタノールにまで酸化するが、メタノールをさらに酸化することはできない。けれども、アンモニア酸化細菌と同じ場所に C_1 化合物資化細菌が生息していると、それが生じ

図 17 *N. europaea* と C_1 化合物資化細菌との共同作用でメタンを消費できることを示す模式図

たメタノールを利用してくれる (図 17)。そうならばメタンがバイオマスに吸収されることになり空气中に放出されなくてすむ⁷⁾。従って、アンモニア酸化細菌と C_1 資化細菌と一緒に生息していると、メタンの放出を防いでくれる。しかし、この場合、ある程度のアンモニアがないとメタンの酸化がスムーズに進行しないが、一方アンモニアが多すぎると、アンモニア酸化細菌はアンモニアばかり酸化してメタンを酸化しなくなるので注意を要する。

5. おわりに

地球の表面には、膨大な種類の微生物が生息している環境の保全や汚染に関係しているが、本小文では、特に、窒素、硫黄、炭素の循環に深くかかわりをもつ微生物をとりあげ、それらと地球環境との関係を述べてみた。これらの元素の循環に微生物が密接に関係していることを知っていただき、さらに、これを機会に微生物と地球環境との関係を、一層深く理解していただければ幸である。

(1991 年 8 月 23 日受理)

文 献

- 1) 山中健生:「無機物だけで生きてゆける細菌」, 共立出版 (1987).
- 2) H. G. Schlegel & B. Bowien (eds.): “Autotrophic Bacteria”, Science Tech Publishers, Madison, Wisconsin (1989).
- 3) 山中健生:「入門生物地球化学」, 学会出版センター (印刷中).
- 4) T. Hofman & H. Lees: *Biochem. J.*, **54**, 579 (1953).
- 5) I. Suzuki, S. C. Kwok, U. Dular & D. C. Tsang: *Can. J. Biochem.*, **59**, 477 (1981).
- 6) A. B. Hooper & K. R. Terry: *J. Bacteriol.*, **115**, 480 (1973).
- 7) I. Suzuki, S. C. Kwok & U. Dular: *FEBS Lett.*, **72**, 117 (1976).
- 8) C. Bédard & R. Knowles: *Microbiol. Rev.*, **53**, 68 (1989).
- 9) M. E. Rasche, R. E. Hicks, M. R. Hyman & D. J. Arp: *J. Bacteriol.*, **172**, 5368 (1990).
- 10) T. Vannelli, M. Logan, D. M. Arciero & A. B. Hooper: *Appl. Environ. Microbiol.*, **56**, 1169

- (1990).
- 11) A. B. Hooper, P. C. Maxwell & K. R. Terry: *Biochemistry* **17**, 2984 (1978).
 - 12) T. Yamanaka, M. Shinra, K. Takahashi & M. Shibasaki: *J. Biochem.* **86**, 1101 (1979).
 - 13) 山中健生: 表面 **27**, 881 (1989).
 - 14) T. Yamanaka & T. Sakano: *Curr. Microbiol.* **4**, 239 (1980).
 - 15) K. K. Andersson & A. B. Hooper: *FEBS Lett.*, **164**, 236 (1983).
 - 16) Y. Tanaka, Y. Fukumori & T. Yamanaka: *Arch. Microbiol.* **135**, 265 (1983).
 - 17) M. Fukuoka, Y. Fukumori & T. Yamanaka: *J. Biochem.* **102**, 525 (1987).
 - 18) T. Yamanaka & Y. Fukumori: "Recent Advances in Microbial Ecology" (T. Hattori, Y. Ishida, Y. Maruyama, R. Y. Morita & A. Uchida, eds.) p. 211, Japan Scientific Societies Press, Tokyo, (1989).
 - 19) 岡 紀邦, 和田秀徳: 日本土壤肥科学雑誌, **62**, 95 (1991).
 - 20) T. Yamanaka: *Plant Cell Physiol.*, **24**, 1349 (1983).
 - 21) 西尾道徳: 「土の微生物」(土壤微生物研究会編), p. 109, 博友社 (1981).
 - 22) H. Iwasaki, T. Saigo & T. Matsubara: *Plant Cell Physiol.* **21**, 1573 (1980).
 - 23) L. I. Hochstein, M. Betlach & G. Kritikos: *Arch. Microbiol.*, **137**, 74 (1984).
 - 24) M. P. Stephan, W. Zimmer & H. Bothe: *Arch. Microbiol.*, **131**, 19 (1984).
 - 25) J. R. Postgate: "Nitrogen Fixation", E. Arnold Ltd., London (1978) [邦訳: 庄野邦彦, 「窒素固定」, 朝倉書店 (1981)].
 - 26) J. R. Postgate: "The Sulphate-Reducing Bacteria", Cambridge University Press, London (1979).
 - 27) 北村 博: 「微生物の生態 (5) 環境汚染をめぐって」(微生物生態研究会編), p. 85, 学会出版センター (1978).
 - 28) T. ゴールド: 「地球深層ガス」(協田宏訳), 日経サイエンス社 (1988).
 - 29) H. ゲスト: 「微生物の世界」(高桑進訳), 培風館 (1991).
 - 30) L. Daniels, R. Sparling & G. D. Sprott: *Biochim. Biophys. Acta* **768**, 113 (1984).
 - 31) M. I. Donnelly & R. S. Wolfe: *J. Biol. Chem.*, **261**, 16653 (1986).
 - 32) M. R. Hyman & P. M. Wood: *Biochem. J.*, **212**, 31 (1983).