

貝池 H₂S 層上端に密集する大型光合成細菌の生態

松 山 通 郎

長崎大学水産学部
〒 852 長崎市文教町 1-14

Ecology of a Large-Celled Phototrophic Bacterium Densely Populating the Upper Boundary of H₂S Water of Lake Kaiike

MICHIRO MATSUYAMA

Faculty of Fisheries, Nagasaki University, Bunkyo-machi 1-14, Nagasaki 852, Japan

Abstract: Two species of bacteria, a *Macromonas*-like bacterium and a large-celled phototrophic one, probably a new species of Chromatiaceae family, are densely populating the upper boundary of H₂S water of Lake Kaiike forming a purplish red colored bacterial plate. The large phototrophic bacterium grows slowly even under an optimal condition; the maximum growth rate is 1.0 · day⁻¹, and its *in situ* growth rate is suggested to be lower than thus estimated due to a limitation by light and H₂S. Comparison of the light-limited growth between the large phototrophic bacterium and *Chromatium buderi* DSM 176 shows that the bacterium could maintain the dense population by keeping its physiological activity to a minimum level.

Key words: a large-celled phototrophic bacterium, low growth rate, dense population, Lake Kaiike.

はじめに

鹿児島県^{こしき}甑島北岸の凹部には縄文海進期に一本の細長い礫州がそれらの沖を横切るように海面下に堆積した。その後の波浪による礫州の陸岸への移動と海退によって礫州上部が海面上に姿をあらわし、凹部が閉塞して3つの湖ができた(荒巻ら, 1976)。そこには礫州内部を通して外海と現在なお活発な水の交換を行い、外海面の潮汐変動に呼応して湖・海水の流出流入があって湖面も変動し、閉塞当時の内湾的性格を保持している湖(なまこ池)と、湖盆の堆積が進み外海から遮断され、ほとんど淡水湖化した湖(^{かきき}鍬崎池)がある。これらの中間に位置する貝池(面積 0.15 km²: 最大深度 11.6 m)には海水が礫州内を^{かきき}通って穏やかに進入し、下部に海水の層を形成する。これらの湖は沿岸

湖の変遷とその内部の生物群集の遷移の動態を研究するうえで格好な場を提供している。貝池に周囲から流入する淡水はその表層部に低塩分水層をつくって海水層を覆い、湖は成層している。湖が成層する要因としては単純にこの2種類の水の湖内への進入のみによらない。湖の周囲が礫州部分を除く大部分山によって囲まれ、湖岸線が屈曲に富み、湖の長軸が礫州とほぼ直交し、風の湖水擾乱作用が海岸に位置するものの抑制されやすいこと、湖盆の堆積がやや進行し礫州内部を^{かきき}通っての海水の進入が適度に抑制されていることなど幾つかの地形学的要因が成層形成に複雑に関与している。また、下層海水の平均滞留時間は100~200日と推定され(松山, 未発表), 進入した海水は比較的速やかに上層に拡散し、湖外へ流出する。

貝池下層水は常に H₂S を含み還元的で、ほとんどの

生物は生息しない。その H_2S 層上端には化学合成細菌・光合成細菌が密集し、いわゆる **Bacterial plate** を形成している。その直上には各種の動物プランクトンが高密度に層状に分布し、それらのいくつかは体内にこれら細菌を一杯に貯えている。とくに、**Bacterial plate** 内とその直下には一般に海岸砂質堆積物間げき水中に生息する原生動物の一種、*Tracheloraphis* sp. が年間を通じて濃密に分布し、その最大出現量は 3×10^4 個体 $\cdot l^{-1}$ で、本種の非汚染水域の浮遊個体群として最高の出現量に達している (Matsuyama, 1982), また、植物プランクトン、とくに珪藻はその種類数、現存量ともに極めて貧弱である (Matsuyama & Shirouzu, 1978)。貝池は特異な生態系を形成している。本報はこの貝池の特徴の生ずる要因を H_2S 層上端に密集する大型の光合成細菌の性質を通して解明しようとするレビューである。

Bacterial plate

筆者は 1975 年から今日まで約 40 回貝池を観測し

た。図 1 はこの間の湖の成層状態がもっとも発達した (上下層間の湖水の密度差が最大となった) 時期と、もっとも弱まった時期の 2 期間中の溶存酸素と H_2S の鉛直分布を示す (松山, 1985a)。湖水中の H_2S 最大量は $2.6 \text{ mg} \sim 27.0 \text{ mg S} \cdot l^{-1}$ と大きく変化した。しかし、この間の成層状態の強弱にかかわらず、 H_2S 層上端は常に深さ 4.5 m から 6.0 m の限られた範囲内を変動するにすぎない (その他の時期の観測に於いても)。この H_2S 層上端は表面照度が 2~3% 台に減衰する深さ、いわゆる植物プランクトンの補償深度に一致し、以下のべる細菌の密集分布によって赤紫色に混濁しているためその上端は容易に確認される (この細菌密集層を以下 **Bacterial plate** と呼ぶ)。肉眼によつて識別される **Bacterial plate** の厚さは 50 cm 以内で、それ以深には光は進入せず、昼間でも事実上暗黒である。この赤紫色の濃さは季節によって多少変動する。たとえ薄くなっても顕微鏡下では他の時期と同様の以下述べる細菌の濃度が観察される。潜水すると **Bacterial plate** は灰色の雲海のようにその深さ全面に漂っているのが観察される (赤色光は表層で大部分吸収されるため)。

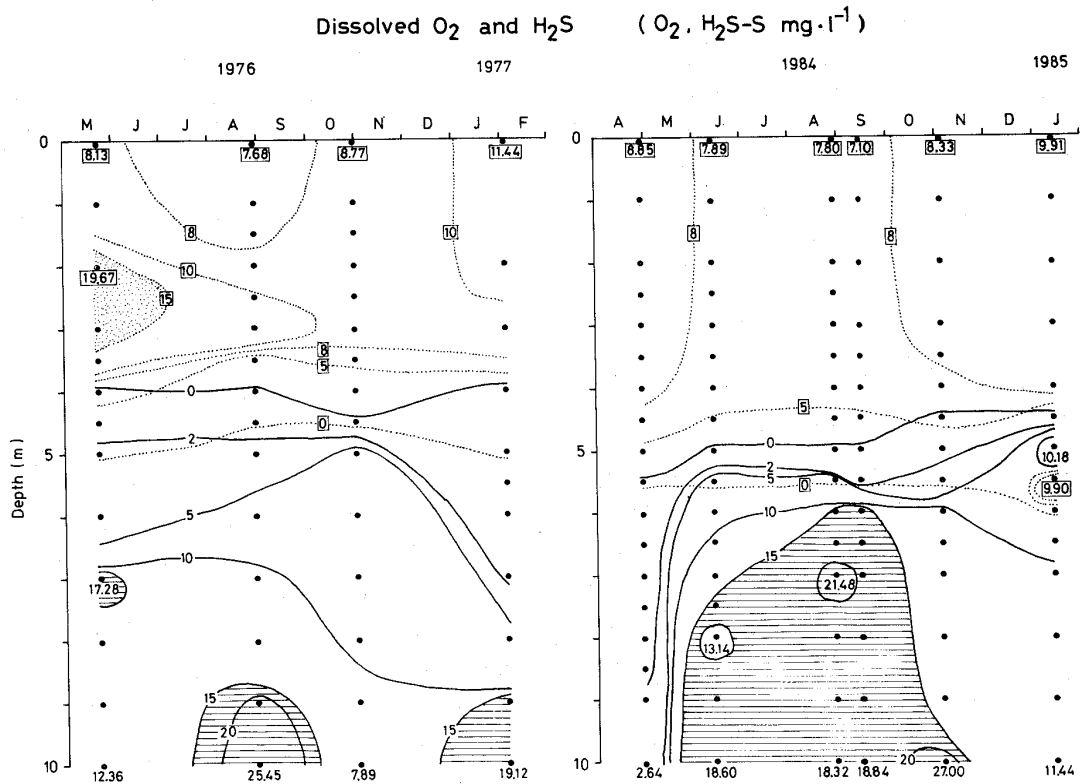


図 1 貝池の 1975 年以後の観測で成層状態がもっとも発達した 1976 年 5 月~1977 年 2 月ともっとも弱まった 1984 年 4 月~1985 年 1 月の 2 期間中の溶存酸素量と H_2S 量の鉛直分布 (松山, 1985a)。方形内の数値は溶存酸素量を示す。1975 年以後の全観測で H_2S 層上端は成層状態と下層の最高 H_2S 量の変動 ($2.6 \sim 35 \text{ mg S} \cdot l^{-1}$) にかかわらず常に深さ 4.5 m から 6.0 m の間にある。

なお、湖の内部波によって Bacterial plate は多少上下する。

Bacterial plate はゆっくりと体を回転させながら前後運動を繰り返す 2 種類の細菌によって常に優占される。その一つはさやえん豆状の形態 (幅約 3 μm; 長さ約 8 μm) をし、大きな真珠のような光沢ある粒を 1~3 個持つ。これは化学合成細菌に分類されている *Macromonas bipunctata* (Bavendamm, 1924; Skuja, 1956) と思われるが、確証はない。(以下この菌を *Macromonas* 類似菌とよぶ。) その最大出現量は 10⁶~10⁷ 細胞・ml⁻¹ である。Bacterial plate 上、およびその下ではほとんど観察されない。*Macromonas* 属の細菌の天然水域での出現の報告は極めて限られている (上記の文献の他に Koppe, 1924; Lackey & Lackey, 1961; Gorlenko & Lokk, 1979)。光沢ある粒は pH 調節機能を持つ CaCO₃ の結晶と考えられているが確証はない (la Rivière & Schmidt, 1981)。本菌をスライドガラス上にのせ、稀酢酸を滴下するとこの粒は急速に消失し、かわって、*Achromatium oxaliferum* で観察されているように数個の硫黄粒子が体内に存在することがわかる (de Boer *et al.*, 1971)。しかし、*Macromonas* 属の細菌はいずれも培養に成功しておらず、その基本的性格自体明らかでない (la Rivière & Schmidt, 1981)。

2 番目の細菌は球~短桿状で多数の硫黄粒子を体内に持つ。その最大出現量は 10⁵~10⁶ 細胞・ml⁻¹ で、これは世界各地の H₂S 層を有する非汚染湖での Chromatiaceae 科の細菌の最大出現量に相当する (Kusnezow, 1959; Takahashi & Ichimura, 1970; Gorlenko & Kusnezow, 1972; Cohen *et al.*, 1977; Gorlenko *et al.*, 1978; Bergstein *et al.*, 1979; Abella *et al.*, 1980; Guerrero *et al.*, 1985)。

本菌は Bacterial plate 上には全く出現しないのは *Macromonas* 類似菌と同様であるが、それ以深では深さとともに現存量は減少するものの最深部まで出現する。とくに、冬期には下層全体に均一に分布する傾向がある。(ここではこの細菌を大型光合成細菌とよぶ。) これらの他に Bchl. e を持つ褐色の Chlorobiaceae 科の細菌 (*Chlorobium phaeobacteroides* ?), 運動性があるガス胞を持つ光合成細菌 (*Lamprocystis roseopersicina* ?), 糸状らん藻, 単細胞緑藻, 珪藻も出現するが、これらの多くは 10⁴ 細胞・ml⁻¹ 以下の出現量である。とくに、表層部では植物プランクトン群集は極めて乏しい。なお、上述のガス胞を持つ細菌は突発

的に Bacterial plate 内に 10⁶ 細胞・ml⁻¹ 台まで出現し、さらに上層にもあらわれ、湖面に長さ数 cm の糸くずのようなスライムを無数形成することがある。それらは湖岸に打ち寄せられて、湖岸の汀線一帯を紫色に染めることがある。これらの細菌、とくに光合成細菌が限られたある深さに集中して分布するのは彼らが基本的に要求する 2 つの環境要因、照度と H₂S が湖の上下両方向からそれぞれ供給されることによると論じられている (例えば、van Gemerden & Beefthink, 1983)。

大型光合成細菌の特徴

1983 年 5 月、研究室に持ち帰った Bacterial plate 試料から寒天希釈培養法によって大型光合成細菌の分離を行った。なお、使用した培地は以下述べる培養実験と同様に Pfennig (1965) による。なお、Bacterial plate 周辺の湖水の塩素量は 18‰ 台で海水に近いので、NaCl と MgSO₄・7H₂O 濃度はそれぞれ 25 g, 3.5 g・l⁻¹ に増加させ、微量金属溶液は Pfennig の SL10 を用いた。培養液は CO₂ ガスを十分に吹き付けた後、pH を 7.7~8.2 に調節した。光源には白熱電球を用い、1000~2000 lux 連続照明した。

寒天希釈培養初期には、単細胞緑藻・糸状らん藻を含めた色々な色調を持つコロニーが多数出現し、大型光合成細菌のコロニーを発見し、取り出すには多大の労力と時間を要する。さらに、本菌の純粋なコロニーを得るには寒天希釈培養の操作を 3 回以上繰り返す必要がある。このようにして得られたコロニーを Pfennig (1965) の液体培地に移し、その後の培養実験に供した。以下の実験ではことわらぬ限り温度は 25°C である。

本菌は光合成細菌として比較的大きい (図 2)。菌は対数増殖期、幅 4~8 μm, 長さ 6~10 μm で、2~3 個連なっていることがあり、体内に多数の硫黄粒子を貯留する。定常期に入ると菌は硫黄粒子を消失し、幅 1~4 μm, 長さ 3~6 μm となる。鞭毛によると思われるゆっくりとした回転によって菌は前後に運動するが、鞭毛は顕微鏡下では確認できない。単一の細胞はやや黄色を呈するが、菌集合体はその菌懸濁液を同様に鮮やかな赤紫色を呈する。菌懸濁液は 380, 590, 830 nm に吸収極大があり、Bchl. a と主なカロチノイドとして Okenone を持っていることが示唆される (Trüper & Pfennig, 1981)。

本菌はビタミン B₁₂ を要求すること、形態、大きさ、

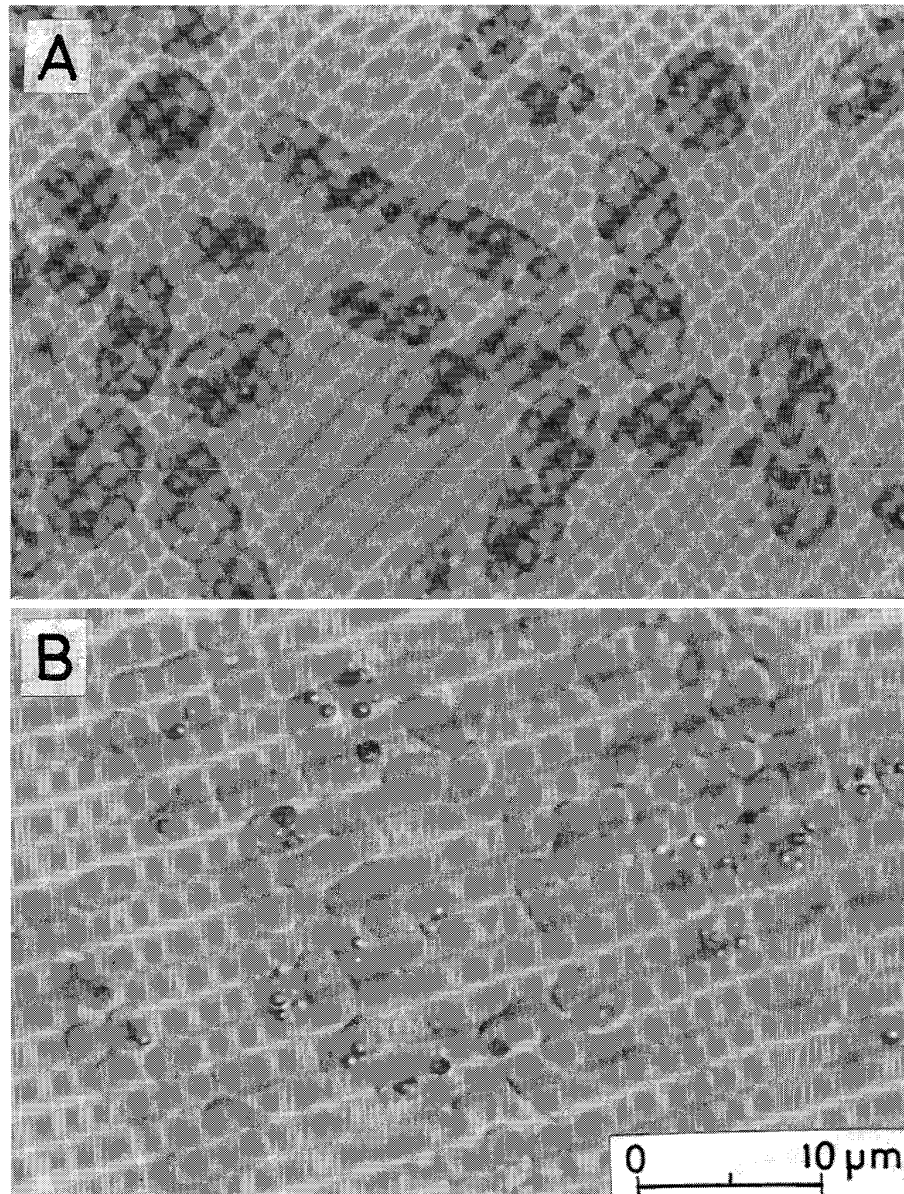


図2 大型光合成細菌の対数増殖期 (A) と定常期 (B) の顕微鏡写真 (Matsuyama, 1987a)。本菌は運動性がある。しかし、鞭毛は光学顕微鏡では確認できない。

多形態性 (球～卵～短桿～紡錘状), 他の光合成細菌がしばしば接種直後アグリゲートをつくるが (H_2S が過剰のためか) これを形成しないこと, NaCl を要求することなどから Trüper & Jannasch (1968) が分離・命名した *Chromatium buderi* によく似ている。しかし, 両者の菌懸濁液の吸収スペクトルには明瞭な差があり, 別種である。本菌はこれまで記載されたいかなる種にも該当せず (Pfennig & Trüper, 1983), Chromatiaceae 科の新種と考えられる (Trüper, 私信)。

図・3 は培養経過時間にともなう大型光合成細菌の

菌数, 硫黄粒子を有する細胞の割合, および培養液中に残存する H_2S 量を示す (硫黄源として $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ を約 $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ 添加) (Matsuyama, 1987a)。接種後, 菌は直ちに分裂成長し, 約 6 日目 H_2S の枯渇にもなると定常期に入る。定常期の菌にあらたに H_2S を添加すると生長は再開し, その最終菌数は添加 H_2S 量に比例する。硫黄粒子を有する細胞の割合は先行する H_2S 濃度の減少と平行して減る。なお, 定常期に入ってもかなりの細胞が硫黄粒子を保持し続ける。また, 遮光下に本菌を放置すると, H_2S が充分存在していても硫黄

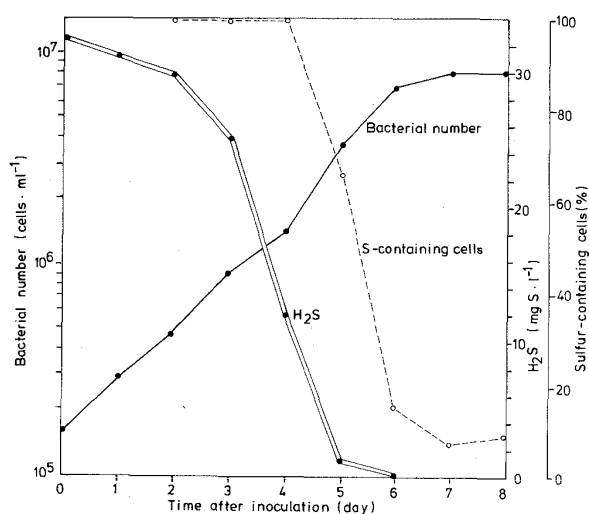


図3 Pfennig (1965) 培地での大型光合成細菌の生長 (Matsuyama, 1987a)。硫黄粒子を有する細胞の割合と H₂S 量の変化も示す。

粒子を有する細胞の割合は時間とともに減る。しかし、奇妙にもこれを大気に曝すと細胞内に硫黄粒子を急速に貯留しはじめる。

大型光合成細菌を色々な温度で培養し (飽和照度 2000 lux で), その対数増殖期の生長速度と温度の関係を示したのが図4である (Matsuyama, 1987a)。なお、参考としてこれまでに貝池 Bacterial plate から分離した数種類の光合成細菌と Goldman と Carpenter (1974) によって報告されている淡水産および海産珪藻のデータもこれに示した。いずれの微生物も 20

~30°C の範囲内で生長速度はほぼ同じ傾き ($Q_{10} \approx 2.0$) を持つ。しかし、大型光合成細菌は珪藻および他の光合成細菌と比較しその生長速度は低く、その最大生長速度は 30~32°C で約 $1.0 \cdot \text{日}^{-1}$ (倍加時間として約 17 時間) にすぎない。

大型光合成細菌は Pfennig (1965) 培地に唯一の N 源として添加する NH₄Cl を欠いた場合でも正常に生長し、窒素固定能を持つ。図5は大型光合成細菌の培養経過ともなる窒素固定量 (積分値) を示す (Matsuyama, 1986)。菌が定常期に入ると窒素固定も停止する (あらたに H₂S を供給すると再び窒素固定を行う)。その窒素固定には光と H₂S を必要とし、光合成によって得られたエネルギーで窒素固定が稼動する。本菌の生長と窒素固定量との間には密接な関係がある。なお、他の光合成細菌の場合と同時に窒素固定に介在する酵素 (系) ニトロゲナーゼは本菌に於いても H⁺ を還元し、H₂ ガスを活発に生産する (Yoch, 1978)。

大型光合成細菌の生態

図3に示したように大型光合成細菌は好適な環境条件下でも緩慢に生長する。もし、細菌の示す最大生長速度が種間競争を支配する要因であると単純に仮定すると、本菌はこれまでに Bacterial plate から分離した本菌よりも生長速度の高い光合成細菌、あるいは単細胞藻類によって容易に駆逐されてしまうであろう。事実、Pfennig (1965) 寒天培地に Bacterial plate 試料を

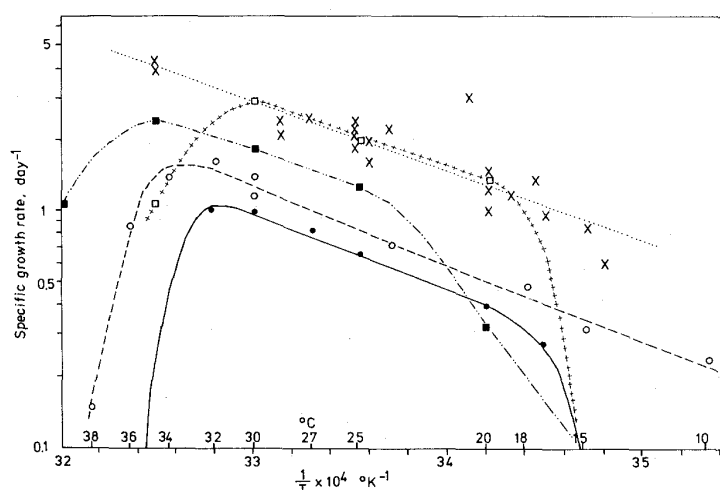


図4 培養温度と貝池 Bacterial plate から分離した光合成細菌の対数増殖期の生長速度 (Matsuyama, 1987a)。大型光合成細菌 (●—●), *Thiocapsa roseopersicina* (○---○), *Chromatium vinosum* (?) (□+ +□), *Thiocystis violacea* (?) (■- - -■), 淡水産・海産珪藻のデータ (×-----×) (Goldman & Carpenter, 1974) も示す。

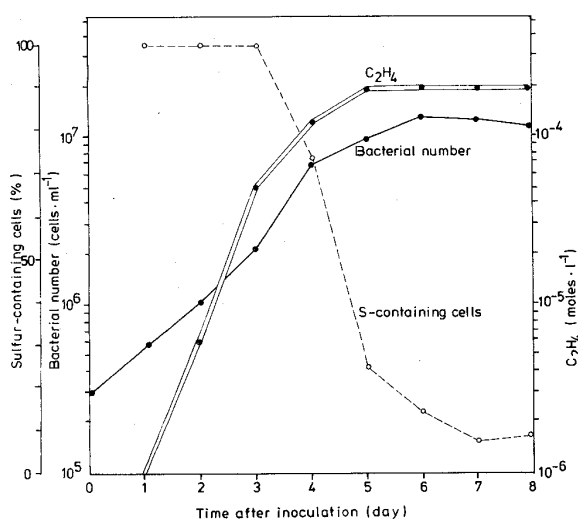


図5 培養経過ともなる大型光合成細菌の窒素固定量の変化(積分値)(Matsuyama, 1986)。窒素固定量は C_2H_2 還元法により求めた。菌数と硫黄粒を有する細胞の割合の変化も示す。

数滴滴下し、高照度下で培養すると、先に述べたように、褐色の *Chlorobium*, *Lamprocystis roseopersicina* とされる細菌、あるいは単細胞緑藻などが繁茂し、本菌の Bacterial plate 中での優勢な個体数に反して培地内に本菌のコロニーを発見するのは困難である。(Macromonas 類似菌の寒天培養は本菌以上に絶望的できえある。) どのような要因が大型光合成細菌の Bacterial plate での濃密個体群の形成に関与しているのであろうか。ここで、大型光合成細菌の生態を2つの環境要因、 H_2S と照度に対して示す本菌の挙動を通して考察する。

[H_2S]

定常期に達した大型光合成細菌懸濁液に色々な濃度の H_2S を添加し(中和した Na_2S 溶液として)、その窒素固定量を調べた(細菌の生長は緩慢であり、添加した H_2S は急速に代謝されるので、菌の生長をこれと密接に関与する窒素固定量で示した)。図6は添加後6時間以内の平均窒素固定速度と H_2S 添加量の関係を示す(Matsuyama, 1986)。 H_2S 添加量約 $20 \text{ mg S} \cdot \text{l}^{-1}$ まで窒素固定速度は直線的に増加し、それ以上でほぼ平衡に達する。 H_2S は光合成細菌にとっても基本的には有毒である(van Gernerden & Jannasch, 1971; van Gernerden & Beefthink 1983)。多くの光合成細菌の場合、 H_2S 量と生長速度の関係は単純な Michaelis-Menten の式はあてはまらず、 K_{max} の近傍に K_i 阻害恒

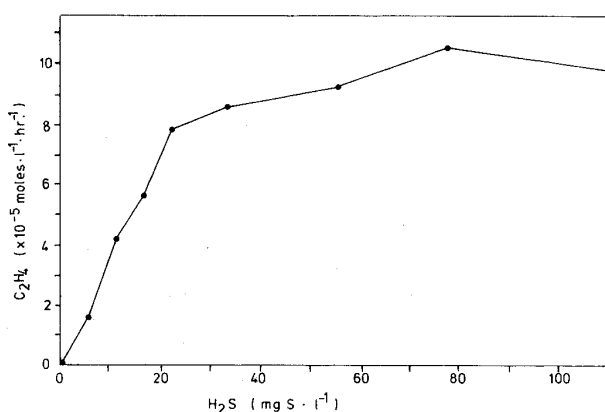


図6 大型光合成細菌の定常期懸濁液(1.5×10^7 細胞 $\cdot \text{ml}^{-1}$) の H_2S 添加量と窒素固定速度の関係(Matsuyama, 1986)。

数が存在する。van Gernerden と Jannasch (1971) によると *Chromatium vinosum* で H_2S の K_i は 0.85 mM にあり、 2.2 mM で生長は停止する。しかし、本菌ではこの図に示した H_2S 濃度範囲内に於いては H_2S は窒素固定能に対して顕著な阻害を示さない。図3に示したように接種直後から本菌は一定の生長速度を維持しながら定常期にはいるのは本菌がかなりの広範囲の H_2S 濃度に対して耐性を有しているためではないだろうか(アグリケートを形成しないことはそのためかもしれない)。

しかし、貝池 Bacterial plate での H_2S 濃度は多くの場合 $2 \text{ mg S} \cdot \text{l}^{-1}$ 以下である。したがって、本菌の Bacterial plate での生長速度は現場の H_2S 量によって大きく抑制されていると考えられる。

冷暗条件下で研究室に持ち帰った Bacterial plate 試料を直ちに多数の大型注射筒に移し、これらに一定量ずつの H_2S を添加しながら 320 lux 12時間明暗周期でインキュベートした。図7は各試料中の大型光合成細菌(および硫黄粒子を有する細胞の割合)と *Macromonas* 類似菌(および光沢粒を有する細胞の割合)の経時変化を示す(Matsuyama, 1988b)。なお、インキュベート終了時に各試料中に残存する H_2S 量も示した。 H_2S を供給しないと大型光合成細菌は初期菌数を維持できない(Bacterial plate 自体 H_2S を若干生産する。とくに、遮光下の大型光合成細菌懸濁液に硫酸還元酵素系をブロックするといわれている Na_2MoO_4 5 mM を添加すると、大型光合成細菌体内からの硫黄粒子の消失が抑制されるとともに H_2S の生産も阻害され、本菌が硫酸還元能を有することが示唆される

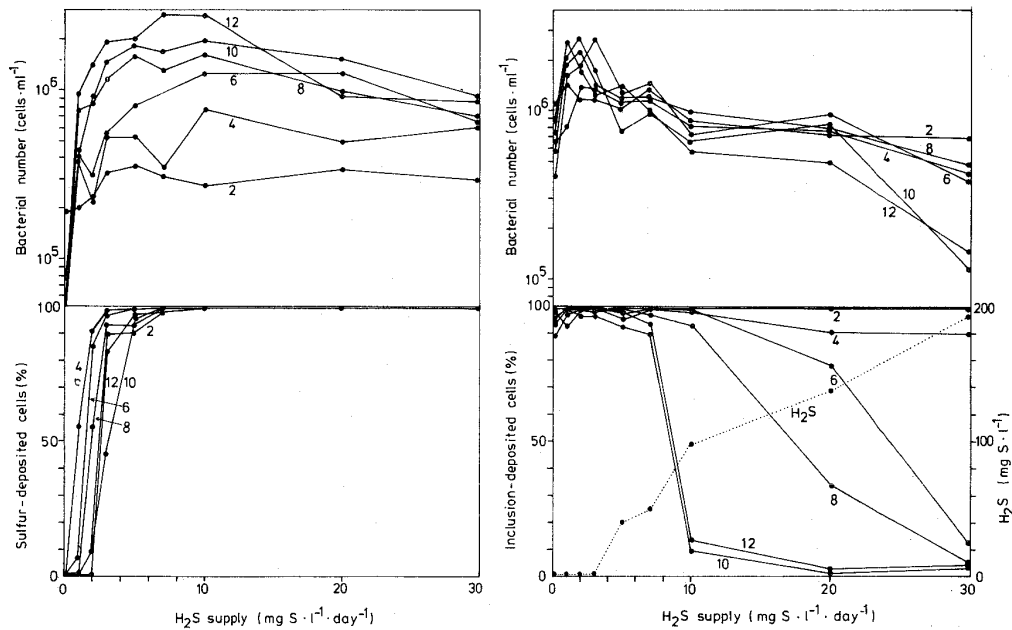


図7 色々な H₂S 量を添加した貝池 Bacterial plate 試料中の大型光合成細菌 (左上) と *Macromonas* 類似菌数 (右上) の変化。硫黄粒子を有する大型光合成細菌細胞 (左下) と光沢粒を有する *Macromonas* 類似菌細胞の割合の変化 (右下) も示す。図中の数値は経過日数を示す。

(Hendley, 1955; Trüper & Schlegel, 1964; Trüper & Pfennig, 1966; van Gemerden, 1968a, b.)).

また、H₂S の添加量 6 mg S · l⁻¹ · 日⁻¹ 以下では若干の菌数の増加は認められるものの、硫黄粒子を有する細胞の割合は 0 から 100% の範囲を大きく変動し、H₂S 添加量がこの範囲内では大型光合成細菌の生長に制限となっている。H₂S 添加量 10 mg S · l⁻¹ · 日⁻¹ で大型光合成細菌の生長は最大 (0.20 · 日⁻¹) である。

一方、*Macromonas* 類似菌ではその最適 H₂S 添加量は 3 mg S · l⁻¹ · 日⁻¹ 以下で、その最大生長速度 (0.14 · 日⁻¹) も大型光合成細菌と比較して低い。それ以上の H₂S 添加量は菌の生長を抑制し、8 mg S · l⁻¹ · 日⁻¹ 以上では体内から光沢粒は消失し、運動性も示さなくなる。*Macromonas* 類似菌では H₂S を必要とするもののその量は環境中で急速に消費され尽くす範囲内であることが必要であると考えられる。Bacterial plate で両種は常に濃密に存在するものの明らかにそれらの最適 H₂S 濃度を異にし、*Macromonas* 類似菌は大型光合成細菌にとって H₂S 濃度が制限になる範囲で生長すると考えられる。なお、環境中に H₂S 量が高濃度に蓄積し光沢粒を消失した *Macromonas* 類似菌を大気に曝すと大型光合成細菌の場合と同様に光沢粒を急速に貯留しはじめ、運動性も回復する (Matsuyama, 1988b)。*Macromonas* 類似菌は H₂S を要求するものの大型光

合成細菌と比較してより酸化還元電位の高い環境にその最適生長の場を見いだしているものと考えられ、本菌の培養条件の設定をその生長速度の緩慢さとともに極めて困難なものにしている。*Macromonas* 類似菌はしばしば Bacterial plate 試料を高照度に曝して、単細胞緑藻が繁茂してくる状況下でもその濃密な個体数を一時的に維持していることがあるが、大型光合成細菌ではこのようなことはない (Matsuyama, 1988b)。

[照度]

大型光合成細菌を 600 lux 以下の色々な照度の 12 時間明暗周期で連続培養を行った (Matsuyama, 1988a)。100 lux 以下で菌のプラスの生長は停止し、遮光下の生長速度は -0.003 · 時間⁻¹ と求められた。遮光下の値は Chromatiaceae 科の細菌としては低い。van Gemerden (1980) は遮光下での生長速度 (彼はこれを maintenance rate constant と呼んでいる) の値から光合成細菌を 2 つのグループにわけた。一つは -0.008 · 時間⁻¹ あるいはそれ以下の値を示すもので、*Chromatium vinosum*, *Thiocapsa roseopersicina* などが含まれる。他方のグループは -0.001 · 時間⁻¹ 近辺の値を持つもので、*Chlorobium phaeobacteroides*, *Chl. phaeovibrioides* などが含まれる。大型光合成細菌は遮光下の生長速度の値から判断すると後者のグループに

近い。なお、天然水域での Chromatiaceae 科の細菌による Bacterial plate は比較的浅く (H_2S 層上端がより上層にある場合に Chromatiaceae 科の細菌はブルームを作りやすく), Chlorobiaceae 科の細菌はその直下にブルームを形成するか、あるいは単独で形成する場合、Chromatiaceae 科の細菌の場合と比較してその位置は深い (Culver & Brunskill, 1969; Gorlenko & Kusnezow, 1972; Caldwell & Tiedje, 1975; Cohen *et al.*, 1977)。例えば、Kinneret 湖 (イスラエル) では *Chlorobium phaeobacteroides* は深さ 18 m 付近に Bacterial plate を形成している (Bergstein *et al.*, 1979)。

Mur と Beijdorff (1978) は湖の富栄養化の過程で一般的に観察される藻類の優占種が緑藻かららん藻に移行する機構を *Scenedesmus protuberans* と *Oscillatoria agardhii* を用いて調べた。彼らは *Scenedesmus* と *Oscillatoria* の遮光下での生長速度がそれぞれ $-0.008 \cdot \text{時間}^{-1}$, $-0.002 \cdot \text{時間}^{-1}$ であり, *Scenedesmus* の高照度下での最大生長速度が *Oscillatoria* のそれを凌駕するものの, 遮光下でのこの生長速度の差が遷移に決定的に重要な役割を果たすとしている。すなわち, 富栄養化が進行すると, 植物プランクトンそのものを含めた懸濁物質の増加によって湖中への光の進入は抑制され, 藻類は昼間でもその大半を限られた照度下, あるいは遮光下で過ごし, 遮光下でのマイナスの生長速度の値の小さいものが競争に打ち勝つとしている。貝池 Bacterial plate でもこのような低照度下での競争が光合成細菌間の優占個体群の決定に重要な役割を果たしている可能性がある。

大型光合成細菌とこれに形態のよく似た *Chromatium buderi* DSM 176 を貝池 Bacterial plate の照度環境に近づけた状況下で培養を行い両種の生長を比較した (Matsuyama, 1988a)。なお, *Chr. buderi* は大型光合成細菌とは異なり顕微鏡下でも明瞭に確認される鞭毛を持ち, 激しく動きまわる。また, バッチ培養法で得られる対数増殖期の生長速度は約 200 lux 以上では大型光合成細菌より著しく高い (図 8)。両種を別々に新鮮な Pfennig (1965) 培地に移し, 攪拌後, Roux-型の透明なフラスコ (Corning 製組織培養フラスコ 25100FK) に満たし, 積み重ね, 上方から白熱電球で最上部フラスコ表面で 600 lux になるように 12 時間明暗周期で照射した。なお, 各フラスコを通過する照度は指数関数的に減衰する。図 9 は培養経過ともなる菌数の変化を示す。*Chr. buderi* の生長は上部の 2 つのフラスコ内に限られ, それ以深のフラスコ内で

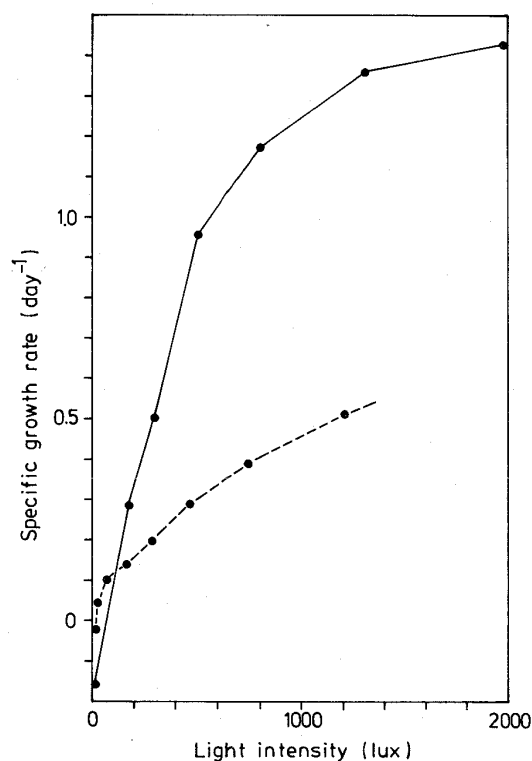


図 8 色々な照度下 (連続照射) でのバッチ培養で求められる大型光合成細菌 (●---●) と *Chromatium buderi* DSM 176 (●—●) の生長速度の比較 (Matsuyama, 1988a)。

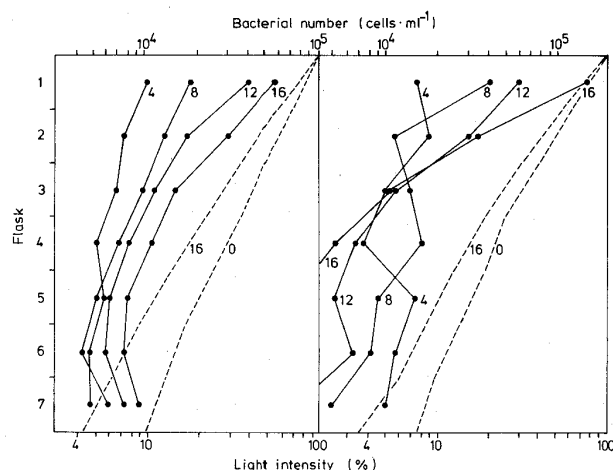


図 9 垂直に積み重ねた透明な Roux 型フラスコ内での大型光合成細菌 (左) と *Chromatium buderi* DSM 176 (右) の生長の比較。照度 (-----) は最上部フラスコ上で 600 lux (ただし 12 時間明暗周期) で, 下方に向かって指数関数的に減衰する (Matsuyama, 1988a)。図中の数値は培養経過日数を示す。

は菌数は時間とともに減る。他方、ほぼ同じ照度分布下にあるにもかかわらず大型光合成細菌の生長は全フラスコ内で認められる(上部フラスコでの大型光合成細菌の生長速度は *Chr. buderi* より低く、しかもそれは深くなるにつれて減少するが)。両菌を同一のフラスコ内で培養し、黒色網で減光した場合でも同様の結果が得られる(松山, 未発表)。貝池 Bacterial plate には入射する照度そのものが限られている。前述したように Bacterial plate は藻類の補償照度下にあり、太陽が子午線上にあっても、その照度は 400~600 lux 以下で、しかも、それは菌の自己遮閉によって、Bacterial plate 内で急速に減衰し(約 20 cm で 1% に減る)、その直下では昼間でも事実上暗黒である。したがって、Bacterial plate 内で光合成を行えるのはその上部に限られ、それ以深では事実上不可能であり、図 10 に示した照度条件よりも貝池 Bacterial plate 内の照度環境はより厳しいものであろう。このような照度条件下では高照度下で求められる生長速度(例えば、図 4)より、弱光下あるいは遮光下のマイナスの生長速度の値がより現実的に重要な種間競争を決定する要因となるであ

う。

以上の議論から、大型光合成細菌はその光要求を可能なレベルまでに低下させることによってその濃密な個体群を維持していると考えられ、Bacterial plate 内では光をめぐる苛烈な種間、あるいは種内間の競争が展開していると推察される。

したがって、貝池 Bacterial plate での大型光合成細菌はその現存量 (Biomass) に比較してその生長速度 (Production) は極めて低いものと想像される。貝池でのこの関係 P/B 比を直接示す材料はない。一般に天然水域での光合成細菌群集の P/B 比は低い。Cloern ら (1983) は Big Soda 湖 (Nevada) で Chromatiaceae 科の細菌 (おもに *Ectothiorhodospira vacuolata*) の現存量が植物プランクトン群集のそれを凌駕するにもかかわらず、その光合成量は植物プランクトンの光合成量を下まわること示している。同様の事実は Chlorobiaceae 科の細菌群集についても報告されている。Parkin と Brock (1981a, b) は Knaack 湖 (Wisconsin) で *Pelodictyon* と *Clathrochloris* の現存量は色素ベースで植物プランクトンの 41~92% に達するにもかかわらず、これら細菌の光合成量は全水中の光合成量の 3~6% にすぎないと報告している。Guerrerro ら (1985) は Ciso 湖 (東北スペイン) での光合成細菌 (おもに *Chromatium* sp.) の Bacterial plate をそれが最大の活性を示す部分 (深さ 1.75 m)、最大現存量の部分 (2.0 m)、それ以深の殆ど活性を示さぬ部分に分け、1.75 m では H₂S が、2.0 m では照度がすでに制限要因となっていることを示した。また、Sorokin (1970) は Belovod 湖 (モスクワ北東 150 km) でおもに *Chromatium* sp. による Bacterial plate (深さ 12 m) での光合成量が同 Bacterial plate 試料を浅い箇所につるした時に示す最大光合成量の 1/25 であることを示している。

1986年5月、8月、11月、貝池 Bacterial plate で C₂H₂還元法による窒素固定量の現場測定を行った。しかし、いずれの場合も C₂H₄生成量はガスクロマトグラフによる定量限界以下であった (Matsuyama, 1986, 1987b)。同試料を冷暗条件下で研究室に持ち帰り、直ちに色々な濃度の H₂S を試料に添加し、2000 lux 照度下で窒素固定量 (および H₂ ガス生産量) の測定を行った。図 10 は 11月のデータを示す (他の時期の測定結果も本質的に同じ)。H₂S 無添加の場合、窒素固定量 (と H₂ ガス生産量) は現場測定と同様に微弱であったが、H₂S 添加は両過程の著しい進行をもたら

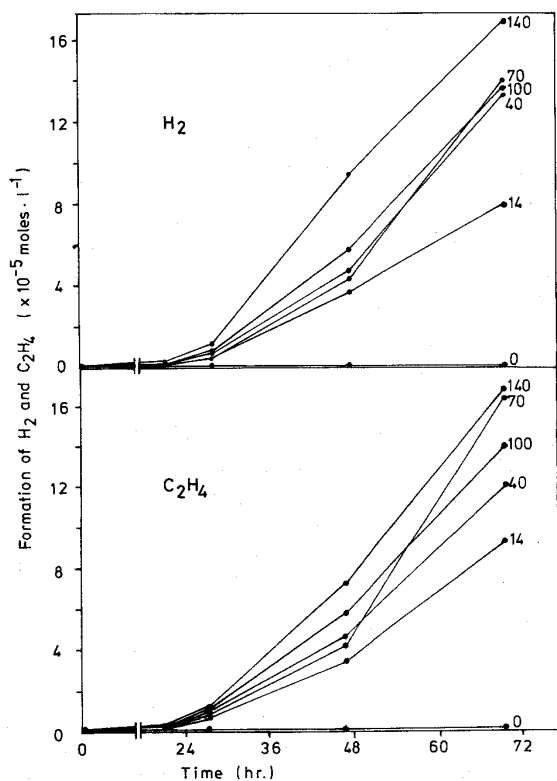


図 10 色々な H₂S 量を添加した貝池 Bacterial plate 試料中の H₂ ガス生産量 (上) と窒素固定量 (下) (Matsuyama, 1987b)。図中の数値は H₂S 添加量 (H₂S-S mg · l⁻¹) を示す。

した。貝池現場で大型光合成細菌はその濃密な個体群に比較し個々の細菌は極めて緩慢な生長を余儀なくされている。

貝池 Bacterial plate 以深には H_2S とともに多量の NH_4^+ , PO_4^{3-} が含まれる。この無機栄養塩類の最大濃度は H_2S と同様に礫州内を通過しての海水の湖内への進入、および進入した海水の停滞の季節的動向によって大きく変動し、それぞれ $5\sim 307 \mu g \text{ atoms} \cdot l^{-1}$, $6\sim 37 \mu g \text{ atoms} \cdot l^{-1}$ 内を変化する (松山, 1985b)。しかし、Bacterial plate 以浅では常にそれらは急速に減少し、 $2 \mu g \text{ atoms} \cdot l^{-1}$ 以下となる。

Bacterial plate でこれら無機栄養塩類は優先的に使われ、それ以浅に於て他の生物が安定して優勢な個体群を維持するのに必要なレベル以下におさえこまれるのではなからうか。Bacterial plate ではその濃密な細菌群集によって照度は急速に減衰する。したがって、高い光要求を有する生物は排除されるであろう。Bacterial plate の照度環境は大型光合成細菌にとっても好適ではないが、 H_2S 層上端を占めることはその H_2S 要求も加わって極めて重要な役割を持つのではないだろうか。すなわち、Bacterial plate を構成する大型光合成細菌はその上下層間の H_2S を含めた無機栄養塩類の交換に対して障壁の役割を持つと判断される。本菌の濃密個体群形成そのものがその生存に重要な役割を持つと判断される。

以上のことから、貝池 Bacterial plate で大型光合成細菌はその本質的に低い生長速度 (=低い環境要求量) をさらに可能な限り低いレベルにまで抑制することによってその濃密な個体群を維持し、多少の環境要因の変動をその濃密個体群内の競争に転嫁させることによって、相対的に環境から独立して安定した系を維持していると考えられる (図 1)。

Bacterial plate で本菌とともに濃密な個体群を維持している *Macromonas* 類似菌は大型光合成細菌よりもさらに緩慢な生長をしていると推察される (図 7)。今後 *Macromonas* 類似菌を培養に持ち込み、本菌の Bacterial plate 内での挙動の解析が可能となれば、大型光合成細菌の生態、および貝池の生態系をより深く理解できるようになるであろう。

以上の議論では Bacterial plate は表面照度が 2~3% 台に減衰する深さに受動的に位置するような記述をしてきた。しかし、水中照度の減衰は Bacterial plate 中心部上 1 m 附近からすでに加速され (動物プランクトンおよび若干の植物プランクトンの遮閉によって), Bacte-

rial plate 内でさらに加速されている (松山, 1985b)。表層部での水中照度の減衰率をそのまま下方に延長すると多くの場合、最深部まで光は十分に到達する。すなわち、水中照度の減衰は Bacterial plate およびその直上で生物相によって大きく加速されている。筆者はこの現象を Bacterial plate の「引き上げ効果」、あるいは「雲海戦術」と呼んでいる。Bacterial plate を形成する微生物群集が限られた光を求めてある高さまでその系を維持しながら積極的に上昇していると考えられないだろうか。そして、それが貝池を基本的に特徴づける低生長の独立栄養原核生物の繁茂と真核光合成生物現存量の乏しきをもたらしているのではないだろうか。

最近、筆者は北部九州のある著しく汚染の進行した湖で運動性のない *Thiocapsa roseopersicina* が表面まで大増殖し、湖面を赤色に染めているのを観察した。多分、本菌はそのエネルギー獲得系を細菌型光合成から他の代謝系に転換させることによって大増殖を可能にしていると考えられる。光合成細菌は天然水域で必ずしもひっそりと生きているのではないと思われる。

文 献

- Abella, C., E. Montesinos and R. Guerrero, 1980. Field studies on the competition between purple and green sulfur bacteria for available light (Lake Siso, Spain). In: Shallow Lakes. Contribution to Their Limnology. (edited by M. Dokulil, H. Metz and D. Jewson) pp. 173-181. Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- 荒巻 孚, 山口雅功, 田中好國, 1976. 鹿児島県, 上甕島における甕四湖の水文地形学的研究. 専修自然科学紀要, 9, 1-80.
- Bavendamm, W., 1924. Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Slawwassers. Gustav Fischer, Jena.
- Bergstein, T., Y. Henis and B.Z. Cavari, 1979. Investigations on the photosynthetic sulfur bacterium *Chlorobium phaeobacteroides* causing seasonal blooms in Lake Kinneret. Can. J. Microbiol., 25, 999-1007.
- Caldwell, D.E. and J.M. Tiedje, 1975. The structure of anaerobic bacterial communities in the hypolimnia of several Michigan lakes. Can. J. Microbiol., 21, 377-385.
- Cloern, J.E., B.E. Cole and R.S. Oremland, 1983. Autotrophic processes in meromictic Big Soda Lake, Nevada. Limnol. Oceanogr., 28, 1049-1061.
- Cohen, Y., W.E. Krumbein and M. Shilo, 1977. Solar Lake (Sinai). 2. Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. Lim-

- nol. *Oceanogr.*, **22**, 609-620.
- Culver, D.A. and G.J. Brunskill, 1969. Fayetteville Green Lake, New York. V. Studies of primary production and zooplankton in a meromictic marl lake. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 862-873.
- de Boer, W.E., J.W.M. la Rivière and K. Schmidt, 1971. Some properties of *Achromatium oxaliferum*. *Antonie van Leeuwenhoek*, **37**, 553-563.
- Goldman, J.C. and E.J. Carpenter, 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 755-766.
- Gorlenko, W.M. and S.I. Kusnezow, 1972. Über die photosynthesierenden Bakterien des Kononjer-Sees. *Arch. Hydrobiol.*, **70**, 1-13.
- Gorlenko, V.W., M.B. Vainstein and V.I. Kachalkin, 1978. Microbiological characteristics of lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.* **81**, 475-492.
- Gorlenko, V.M. and S.I. Lokk, 1979. Vertical distribution and special composition of microorganisms from some stratified Estonian lakes. *Mikrobiologia*, **48**, 351-359. (In Russian with English summary)
- Guerrero, R., E. Montesinos, C. Pedrós-Aliló, I. Esteve, J. Mas, H. van Gemerden, P.A.G. Hofman and J.F. Bakker, 1985. Photosynthetic sulfur bacteria in two Spanish lakes. Vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 919-931.
- Hendely, D.D., 1955. Endogenous fermentation in Bacteriol., Thiorhodaceae. *J. Bacteriol.*, **70**, 625-634.
- Koppe, F.R., 1924. Die Schlammmflora der ostholsteinischer Seen und des Bodensees. *Arch. Hydrobiol.*, **14**, 619-672.
- Kusnezow, S.I., 1959. Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der See. VEB. Deut. Verlag Wiss., Berlin.
- Lackey, J.B. and E.W. Lackey, 1961. The habitat and description of a new genus of sulphur bacterium. *J. gen. Microbiol.*, **26**, 29-39.
- la Rivière, J.W.M. and K. Schmidt, 1981. Morphologically conspicuous sulfur-oxidizing eubacteria. In: *The Prokaryotes*. vol. I. (edited by M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel) pp. 1037-1048. Springer-Verlag, Berlin.
- Matsuyama, M. and E. Shirouzu, 1978. Importance of photosynthetic sulfur bacteria, *Chromatium* sp. as an organic matter producer in Lake Kaiike. *Jpn. J. Limnol.*, **39**, 103-111.
- Matsuyama, M., 1982. A dense community of ciliates of the Trachelocercidae family around the bacterial plate at the mid-depth of Lake Kaiike. *Jpn. J. Limnol.*, **43**, 280-284.
- 松山通郎, 1985a. 上甕島貝池の成層状態と海水の流出流入. *陸水学雑誌*, **46**, 229-238.
- 松山通郎, 1985b. 鹿児島県上甕島貝池にみられる特異な有機物生産. *生物科学 (岩波)*, **37**, 14-23.
- Matsuyama, M., 1986. N₂ fixation of a large phototrophic bacterium isolated from the bacterial plate of Lake Kaiike with some considerations on its *in situ* growth. *Jpn. J. Limnol.*, **47**, 369-375.
- Matsuyama, M., 1987a. A large phototrophic bacterium densely populating the O₂-H₂S interface of Lake Kaiike on Kamikoshiki Island, Southwest Japan. *Acta Academiae Aboensis*, **47**, 29-43.
- Matsuyama, M., 1987b. H₂ production by a large phototrophic bacterium isolated from the bacterial plate of Lake Kaiike. *Jpn. J. Limnol.*, **48**, 133-136.
- Matsuyama, M., 1988a. Low growth rate of a large-celled phototrophic bacterium as a factor to form the dense population at the dissolved O₂-H₂S interface of Lake Kaiike. *Jpn. J. Limnol.*, **49**, 47-51.
- Matsuyama, M., 1988b. Responses of two bacteria dominating the bacterial plate at the dissolved O₂-H₂S interface of Lake Kaiike to different levels of light and H₂S supply. (to be published in *Jpn. J. Limnol.* **49**)
- Mur, L.R. and R.O. Beijedorff, 1978. A model of the succession from green to blue-green algae based on light limitation. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **20**, 2314-2321.
- Parkin, T.B. and T.D. Brock, 1981a. Photosynthetic bacterial production and carbon mineralization in a meromictic lake. *Arch. Hydrobiol.*, **91**, 366-382.
- Parkin, T.B. and T.D. Brock, 1981b. The role of phototrophic bacteria in the sulfur cycle of a meromictic lake. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 880-890.
- Pfennig, N., 1965. Anreicherungskulturen für rote und grüne Schwefelbakterien. *Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. Suppl.*, **1**, 179-189, 503-505.
- Pfennig, N. and H.G. Trüper, 1983. Taxonomy of phototrophic green and purple bacteria: a review. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, **134**, B. 9-20.
- Skuja, H., 1956. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser. IV.* **16**, 1-404.
- Sorokin, Yu. I., 1970. Interrelations between sulphur and carbon turnover in meromictic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **66**, 391-446.
- Takahashi, M. and S. Ichimura, 1970. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 929-944.
- Trüper, H.G. and H.G. Schlegel, 1964. Sulphur metabolism in Thiorhodaceae. I. Quantitative measurements on growing cells of *Chromatium okenii*. *Antonie van Leeuwenhoek*, **30**, 225-238.

- Trüper, H.G. and N. Pfennig, 1966. Sulphur metabolism in Thiorhodaceae. III. Storage and turnover of thiosulphate sulphur in *Thiocapsa floridana* and *Chromatium* species. *Antonie van Leeuwenhoek*, **32**, 261-276.
- Trüper, H.G. and H.W. Jannasch, 1968. *Chromatium buderi* nov. spec., eine neue Art der „großen“ Thiorhodaceae. *Arch. Mikrobiol.*, **61**, 363-372.
- Trüper, H.G. and N. Pfennig, 1981. Characterization and identification of the anoxygenic phototrophic bacteria. In: *The Prokaryotes. A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria.* (edited by M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows and H.G. Schlegel) pp. 299-312. Springer Verlag, Berlin.
- van Gemerden, H., 1968a. Utilization of reducing power in growing cultures of *Chromatium*. *Arch. Mikrobiol.*, **64**, 111-117.
- van Gemerden, H., 1968b. On the ATP generation by *Chromatium* in darkness. *Arch. Mikrobiol.*, **64**, 118-124.
- van Gemerden, H. and H.W. Jannasch, 1971. Continuous culture of Thiorhodaceae. Sulfide and sulfur limited growth of *Chromatium vinosum*. *Arch. Mikrobiol.*, **79**, 345-353.
- van Gemerden, H., 1980. Survival of *Chromatium vinosum* at low light intensities. *Arch. Mikrobiol.*, **125**, 115-121.
- van Gemerden, H. and H.H. Beftink, 1983. Ecology of phototrophic bacteria. In: *The Phototrophic Bacteria. Anaerobic Life in The Light.* (edited by J.G. Ormerod) pp. 146-185. Blackwell, Oxford.
- Yoch, D.C., 1978. Nitrogen fixation and hydrogen metabolism by photosynthetic bacteria. In: *The Photosynthetic Bacteria.* (edited by R.K. Clayton and W.S. Sistrom) pp. 657-676. Plenum Press, New York.

(Received March 28, 1988 — Accepted April 26, 1988)