

## 海底堆積物に住まう硫黄を餌にする微生物

猪原 英之

地球上での物質循環を論ずるうえで、硫黄は重要な元素の一つである。環境中の無機態硫黄は硫化物(-II)から硫酸イオン(VI)までさまざまな酸化形態をとり、一部の微生物は無機態硫黄を異化的に代謝(酸化、還元など)することで生育する。このような微生物は温泉水や水田などさまざまな環境で発見されており、生物地球化学的な硫黄循環に寄与している。

微生物が絡む硫黄循環の一例は、海底堆積物で見られる。海底堆積物は、鉱物などの無機物と生物遺骸などの有機物が海底に降り積もることで形成され、海水中の1000倍近い密度で微生物が生息している。地理的条件などにより、海底堆積物はさまざまな性状を示すが、沿岸域、特に富栄養化した閉鎖系水域では有機物に富んだ堆積物となりうる。海底での有機物分解のおよそ3割は硫酸還元細菌が担うと試算されており<sup>1)</sup>、海水中に豊富に存在する硫酸イオンは硫酸還元細菌によって硫化水素へと還元される。生成した硫化水素の一部は、硫化鉄(FeS)や黄鉄鉱(FeS<sub>2</sub>)に変換され、それらに含まれる硫黄原子は堆積物内に保持される。残りの硫化水素は堆積物表層へと移動する。化学的、生物的反応によって硫化水素は酸化されるが、多量の硫化水素が発生した場合、酸素の枯渇や青潮の原因となり、生態系に悪影響を及ぼす。

一方、硫化水素の生物的酸化は硫酸酸化細菌と呼ばれる微生物が担う。太陽光が届く環境では、光エネルギーを用いる硫酸酸化細菌(緑色硫黄細菌など)が分布し、海洋の大部分を占める暗環境では酸素や硝酸塩を電子受容体として利用する硫酸酸化細菌が分布する。しかし、海底堆積物では酸化的な層と還元的な層が成層するため、電子受容体と電子供与体(硫化水素など)は空間的に隔てられる。この問題を解決するために、硫酸酸化細菌はさまざまな戦略を取っている。たとえば、*Thioploca*属の細菌は、硝酸イオンが存在する地点と硫化水素が存在する地点を往来することができ、体内に蓄えた硝酸イオンを用いて硫酸酸化を行う<sup>2)</sup>。また、センチメートルを超える距離間での電子輸送を可能にすることで、電子受容体と供与体の空間的ギャップを克服するcable bacteriaと呼ばれる細菌の存在も報告されている<sup>3)</sup>。他方で、海底に生息する底生生物の活動などにより、海底堆

積物の成層構造はかく乱を受ける。Iharaらは津波によって陸上に打ち上げられた海底堆積物を調査することで、還元的な堆積物が酸化的環境に暴露された際に、即応して増加する硫酸酸化細菌のグループを見いだしている<sup>4)</sup>。

微生物による異化的な硫黄代謝反応ではさまざまな中間体が生成され、特に単体硫黄は重要な硫黄種として知られている。単体硫黄は、硫酸酸化細菌や硫酸還元細菌に加えて、硫黄不均化細菌にも基質として利用される。硫黄不均化細菌は無機態硫黄(単体硫黄やチオ硫酸)を硫化物と硫酸イオンに不均化することで生育する。つまり、無機態硫黄を電子受容体および電子供与体として利用することができる。硫黄不均化細菌もまた、硫黄循環に重要な役割を果たしていることが推察される。

硫黄を代謝する微生物の一つの重要性は、硫黄循環だけではなく、炭素循環にも関与している点にある。硫酸還元細菌が海底堆積物における主要な有機物分解者であることは上述した通りである。一方で、硫酸酸化細菌や硫黄不均化細菌は独立栄養的に生育でき、暗環境下における炭素固定を担う。たとえば、熱水噴出孔付近の生態系を支える一次生産者として、硫酸酸化細菌が果たす役割は広く知れわたっている。さらに、Miluckaらは、メタン酸化アーキアによる嫌氣的メタン酸化に硫黄不均化反応が関わっていることを報告しており<sup>5)</sup>、硫黄不均化細菌が生態系内で果たす役割は、我々の想像以上に大きいかもしれない。

海底堆積物における微生物硫黄循環について長年研究が続けられているが、その全容の解明には至っていない。それどころか、分子生物学的な手法などの発展によって微生物集団の詳細な機能が明らかになるにつれ、微生物硫黄循環の複雑性が公然のものとなってきている。海底堆積物における物質循環を担うキーパーソンとして、硫黄を餌とする微生物の研究が進展することで、地球上での物質循環に対する我々の理解が進むことが期待される。

- 1) Bowles, M. W. *et al.*: *Science*, **344**, 889 (2014).
- 2) Fossing, H. *et al.*: *Nature*, **374**, 713 (1995).
- 3) Pfeffer, C. *et al.*: *Nature*, **491**, 218 (2012).
- 4) Ihara, H. *et al.*: *Front. Microbiol.*, **8**, 152 (2017).
- 5) Milucka, J. *et al.*: *Nature*, **491**, 541 (2012).