

講座

土壤中の微生物とその働き (その1)

— 土壤の微生物, 微生物の特徴 —

木村 真人[†]

(Makoto KIMURA)

I. はじめに

図-1は土壤中の細菌数と緯度または高度との関係を示したものであり、ソ連のツンドラ地帯から、タイガ、森林混草地、草原さらには乾燥荒原にわたって、また山の麓から富士山の頂上に近い高度に相当する地点までの土壤1グラム中に生育する細菌数を測定したものである(単位は $\times 10^9/g$ 土壤)。気温、雨量および土壤環境が互いに著しく異なるのでツンドラや山頂近くでは細菌数が著しく少ないものと想像されたにも関わらず、菌数はいずれの土壤も8~40億と多数で、しかも土壤間で大差のない値が観察された。この結果は、沃野と荒野とで人口密度等に差があることから類推されるものとは異なっており、極めて微生物に特徴的な現象というべきものであり、微生物の土壤中での生態を象徴する現象といえる。

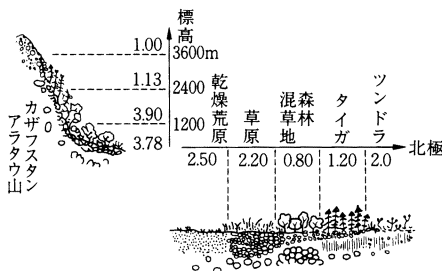


図-1 土壤中の全細菌細胞数と緯度または高度との関係(服部, 1978)(Mishustin (1963)のデータを使用, 単位は $\times 10^9/g$ 土壤)

要約するに、その原因は、

(1) 土壤微生物はその種類ごとに生育形態が極めて多様で、しかも個々の微生物は環境の変化に対し速やかに適応できる能力を有すること(微生物の多様性, 適応性)

(2) 土壤環境は微生物にとって極めて多様な環境であり、しかも個々の環境が安定している(土壤環境の多様性, 安定性)ためである。

本構の(その1)および(その2)にわたり、土壤微生物の種類と生活、また微生物の生育環境としての土壤の性質を概観することにする。

II. 土壤中の生物

1. 種類

土壤中の生物は、細菌、放線菌、糸状菌、藻類、原生動物の5種類に大別される(表-1)。

表-1 土壤微生物の種類

グループ	形態と大きさ	主要な種類
細菌	単細胞(0.5~2.0 $\mu m \times 1.0 \sim 8.0 \mu m$)あるいはこの細胞のゆるい連結状	有機栄養 無機栄養 好気性 嫌気性
放線菌	分枝状の菌糸(直径0.5~2.0 μm)	有機栄養 好気性
糸状菌	分枝状の菌糸(直径3.0~50 μm)	有機栄養 好気性
藻類	単細胞, 細胞の連結状あるいは糸状(直径3.0~50 μm)	無機栄養 好気性
原生動物	多細胞(体長20~200 μm)	有機栄養 好気性

The Microbial World Acting in Soils (1) — Nature and Characteristics of Microorganisms in Soils —

[†]名古屋大学農学部

主 下 土壤微生物, 種類, 原生動物, 栄養要求性, 独立栄養, 従属栄養, 電子供与体, 電子受容体

細菌は動植物の遺体や腐植物質などの有機物の分解を司るとともに、窒素固定や脱窒作用などの農業上重要な作用を営むグループを含む。さらに、細菌は窒素、イオウ、鉄、マンガンなど無機元素の酸化・還元反応に関与し、土壌の物質循環の重要な担い手である。微生物は一般にさまざまな極限環境に生育できるが、とくに細菌はその能力に優れており、あらゆる土壌中で広く活動している。湛水期の水田土壌などの嫌気状態の土壌中では細菌が主な物質循環の担い手である。

放線菌は細菌と糸状菌の中間に位置する生物であり、多様な有機物を栄養にして生育し、これはキチンを分解する微生物を含む。キチン物質は植物病原菌の多くを占める糸状菌の細胞壁構成成分であり、キチン分解放線菌を利用して植物病原性糸状菌のコントロールが図られている。放線菌はまた各種抗生物質を生産する能力を有しており、土壌伝染性病原菌の抑制に役立っていると考えられている。

糸状菌は細菌に比べて一般に耐酸性が強く、酸性土壌での有機物分解において重要な働きを担ってい

る。土壌中におけるリグニンの分解はおもに糸状菌によりなされる。森林表面に厚く堆積した落ち葉の層は糸状菌の活躍する世界である。

土壌藻類の主なものは、緑藻、藍藻、ケイ藻であり、光エネルギーと無機物だけで生育の可能な生物である。また、藍藻は窒素固定能力も有し、水田土壌の肥沃度増進に役立っている。

土壌中の原生動物は、アメーバ、繊毛虫、鞭毛虫などからなり、その多くは動植物遺体や各種微生物を食べて生きている。原生動物の存在により土壌中の物質循環が促進することが知られているが、現在のところ、その土壌中での働きに不明の点が多く、将来さらにその重要性が認識されるであろう。

土壌中には以上の微生物に加え、ミミズやトビ虫などの土壌動物が多数生育している。これらの土壌動物は動植物遺体を咬み砕いて摂食し、その一部を糞として排出する。このようにして粉碎・排出された有機物は、その後各種微生物により速やかに分解される。また、土壌動物の生息・活動は土壌の攪乱、混和を招来し、土性、透水性さらには根域を変

表-2 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	H ₂ O	好気性	O ₂	藍藻 緑藻
		化合体 N	H ₂ S	嫌気性	有機酸	緑色硫黄細菌 紅色硫黄細菌
	有機物 (従属栄養)		H ₂ 有機物		有機物	紅色非硫黄細菌
化学合成微生物	CO ₂ (独立栄養)	化合体 N	NH ₄ ⁺	好気性	O ₂	亜硝酸菌 <i>Nitrosomonas</i>
			NO ₂ ⁻			硝酸菌 <i>Nitrobacter</i>
			H ₂			水素細菌
			Fe ²⁺			鉄細菌
			S, S ₂ O ₃ ²⁻	<i>Thiobacillus thiooxidans</i>		
	S, S ₂ O ₃ ²⁻ , H ₂ S など	嫌気性	NO ₃ ⁻	<i>Thiobacillus denitrificans</i>		
微生物	有機物 (従属栄養)	N ₂ 同化可能	発酵性基質	好気性	O ₂	窒素固定菌 <i>Azotobacter</i>
		化合体 N				大腸菌, コウジカビなど
	N ₂ 同化可能	有機物	嫌気性	有機物(糖)	<i>Clostridium pasteurianum</i>	
	化合体 N				NO ₃ ⁻	脱窒菌
	有機物				SO ₄ ²⁻ , SO ₃ ²⁻ , S ₂ O ₃ ²⁻ など	硫酸還元菌
化合体 N	有機酸, H ₂	発酵性基質	有機物, NO ₃ ⁻	発酵性細菌		

化させる。

以上を要約するに、微生物は各種物質の分解、酸化・還元などの土壌の化学性に、他方ミミズ等の土壌動物は土壌の物理性に主に参与しているといえる。

2. 微生物のエネルギー源、栄養要求性

微生物はまた、生育に必要なエネルギーの種類と栄養要求性に基づいて表-2のように分類される¹⁾。

エネルギー源として光を必要とするものを光合成微生物、無機・有機化合物をエネルギー源とするものを化学合成微生物という。これら微生物のうち炭素源として、CO₂を利用するものを独立栄養微生物、有機物を利用するものを従属栄養微生物という。なお、微生物の生育に必要なエネルギーは、エネルギーに富む電子（水素）供与体の酸化、それに伴って放出された電子による電子（水素）受容体の還元の共役反応から生み出される。電子供与体としては、H₂S、NH₄⁺、H₂などの無機物や各種有機物が、また電子受容体としてはO₂、NO₃⁻、SO₄²⁻や有機酸などが利用される。この電子受容体として酸素を利用する微生物を好気性微生物、酸素以外の無機物・有機物を利用する微生物を嫌気性微生物と称する。先に述べたように、藻類は光合成生物であり、脱窒菌や硫酸還元菌は嫌気性化学合成微生物である。

電子供与体や電子受容体としてC、N、S、H、Fe、Oなど各種の元素が利用され、酸化・還元反応に伴ってその形態が変化する（表-2）。微生物はエネルギー源として、また炭素源・窒素源として極めて多種多様な物質を利用していることが理解されるであろう。したがって、土壌中においては物質の形態変化に伴いエネルギーの出入りのあるところ、あまねく微生物が関与しているといっても過言ではないであろう。

3. 生物による化学変化の特徴

先に、微生物は各種物質の分解、酸化・還元などの土壌中における元素の循環に重要な役割を演じていることを指摘した。これを土壌微生物から見ると、それは微生物の生育に必要なエネルギーと細胞構成成分の取込みのための化学反応であり、物質が分解（異化）あるいは合成（同化）される現象と見なすことができる。前者は大きな分子や還元性物質

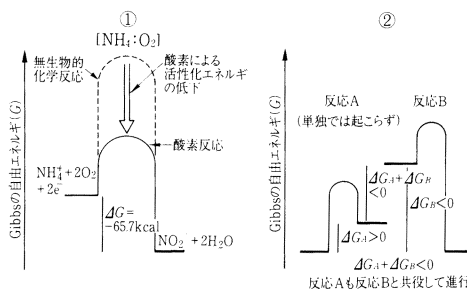


図-2 生物による化学反応の特徴

が順次小さな分子やより酸化的な物質に変化する過程であってエネルギーの放出を、後者は反対に小さな分子や酸化的な物質が順次大きな分子や還元性物質に変化する過程であってエネルギーの吸収を伴う。

以上のことから明らかなように、生物による元素循環（化学変化）は生物の生育と密接に関係しており、非生物学的な化学変化に比較して次のような特徴を有する²⁾。

(a) 生物の生産する酵素により化学反応が進行する。自然界でみられる化学反応は、それが生物による反応であれ、非生物学的な反応であれ、外部からエネルギーを与えない限りは、反応に伴ってエネルギー（熱）を放出する反応のみが起こる。図-2では反応前の物質のエネルギーレベル（NH₄⁺ + 2O₂ + 2e⁻）より反応後の物質のエネルギーレベル（NO₂⁻ + 2H₂O）が下に位置する反応が発熱反応である。これを熱力学的にはギブスの自由エネルギー変化 ΔG が負の反応という。慣例に従って、ギブスの自由エネルギーは図-2中下方ほど大きな値を取るためである。図-2①は、NH₄⁺の酸化に伴ってNO₂⁻が生成する過程で経由する自由エネルギーレベルの変化を模式化したものである。まず、アンモニウムイオンと酸素が結合[NH₄:O₂]し、その後亜硝酸と水へと解離する。そして最終的に、ΔG = -65.7 kcalのエネルギーが放出される。このように、この反応はΔGが負であるが、それにもかかわらず常温では非生物学的には起こらない。この反応過程で経由する[NH₄:O₂]の生成に多量のエネルギーを要し（図-2①では破線の頂上部、このエネルギーを活性化エネルギーという）、外部からエネルギーを加えない限りこのような結合を生成できないためである。しかし、生体内では酵素により容易にこの反応が進行する（図-2①）。

(b) 生物の細胞内では、多数の化学反応が共役し

て進行している。その結果、(a)で述べたように、ギブスの自由エネルギー変化が正で単独では進行しえない反応も、他の反応と共役しその反応によって生成する自由エネルギーの供給を得て進行する場合が数多くみられる。たとえば、図-2②の反応Aは ΔG_A が正で単独では起こらないが、生物は反応Bを働かすことによりエネルギーを獲得 ($\Delta G_B < 0$) し、そのエネルギーを反応Aへと振り向ける。その結果、両反応の共役によりギブスの自由エネルギーの和 ($\Delta G_A + \Delta G_B$) は負となり、生体内では反応Aも進行する。生体内で観察される酵素など複雑な有機物の生成(反応A)にはエネルギーを必要とするが、このエネルギーは脂肪や炭水化物の酸化(燃焼, 反応B)により取出されたものである。

(c) 生物は周囲にある微量の物質を細胞内に濃縮し、化学反応を促進させることができる。

(d) 前述したように、生物は一連の化学反応を営むことによって、成長、増殖する。そこで、1つの物質の変化量 ΔS と、この化学変化に伴う微生物体の増加量 ΔM の間に、

$$\Delta M / \Delta S = Y$$

という関係式が成立する。Yを微生物の増殖効率という。有機化合物の分解の場合、一般にYは0.1~0.4の値をとり、分解した有機物の10~40%に相当する微生物体が、この分解反応に伴って増殖する。これとは対照的に、微生物の増殖を伴わない分解反応が農業の微生物分解などにおいて知られており、これをコマタポリズムという。

(e) 生物による化学反応は、その生物のおかれた環境や細胞内部の生理状態に対応した調和のとれた状態を維持するように絶えず調節されている。したがって、ある1つの反応は通常無限に進行することはなく、他の関連する反応と調和を保って進行する。

4. 微生物の特徴

微生物は高等動植物に比べさまざまな特徴を有しているとともに、他方では生物としての共通性も認められる。以下、微生物の特徴を列挙する³⁾。

(1) 高代謝活性 表-3は、各種生物の呼吸活性および光合成活性を比較したものである。1時間に体重1g当り消費する酸素量はイソギンチャクやカエルでは0.013~0.15 mlと少なく、マウスで2.5

表-3 種々の生物の代謝活性

A. 呼吸活性の比較

生 物	Q _{O2} ($\mu\text{lO}_2/\text{mg}$ 乾燥重量/時間)
イソギンチャク	0.013
チョウ 静止時	0.6
飛翔時	100
カエル	0.15
マウス 静止時	2.5
疾走時	20
哺乳動物 皮膚	0.8
心臓	5
肝臓	12
網膜	31
藍藻	1~10
カビ	10~50
酵母	50~100
<i>Escherichia coli</i>	100~300
<i>Acetobacter</i>	約 1,000
<i>Azotobacter</i>	約 3,000

B. 光合成活性の比較

植 物	mgC/mg 乾燥重量/時間
ソバ	0.001
植物プランクトン	0.04

~20 ml, 哺乳動物では0.8~31 ml, 多量のエネルギーを必要とする飛翔時のチョウでも100 mlであった。他方、微生物では酵母50~100 ml, 細菌では100~300 mlと極めて高い値が得られている。糸状菌で10~50 mlと比較的低い値の得られた原因は細胞質が消失し活性のほとんどない菌糸も測定に供されたためであろう。光合成活性についても、ソバに比べ植物プランクトンで40倍高い活性が観察されている。

一般に、生物の大きさとその生物の代謝活性との間には反比例の関係が見られる (inverse size-metabolic law)。図-3は、各種生物の体重を横軸に、1個体当りの代謝活性を縦軸にプロットしたものである⁴⁾。両軸とも対数目盛りで表示されている。図中、単細胞生物、変温動物、恒温動物のいずれも体重の減少に伴い代謝活性が直線的に減少している。また、単細胞生物、変温動物、恒温動物を示す直線は互いに近接するとともに、その傾きは3者で全く一致している。これは生物間の共通性を示す

一例といえる。

ここで変温動物を示す直線に注目すると、体重1gの生物の代謝活性が1個体当たり約 10^{-3} kcal/時間であるのに対し、体重 10^{-12} gの生物の代謝活性は

1個体当たり 10^{-12} kcal/時間、すなわち体重1g当たり1 kcal/時間と体重1gの生物より1,000倍高い代謝活性が観察されている。体重 10^{-12} gの生物と体重1gの生物間では大きさに約10,000倍の相違があり、ここで得られた結果から、生物の大きさが1/10に減少するに伴い代謝活性が約6倍増加するといえる。

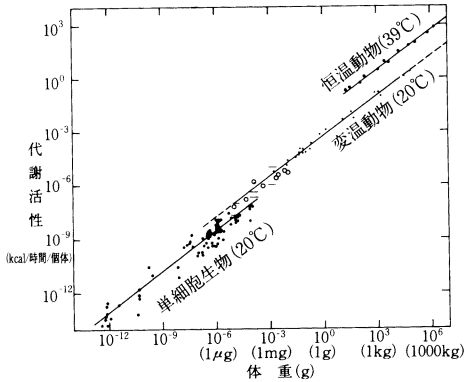


図-3 各種生物の体重(g)と代謝活性(kcal/時間/個体)の関係

表-4 種々の生物の代謝効率

生物	Pfeffer 経済指数	Rubner 指数
ラット	0.058	
<i>Aspergillus oryzae</i>	0.49	0.56
<i>Bacillus anthracis</i>		0.49

(2) 高代謝効率 微生物は高等動物に比べ摂取した養分を効率よく代謝する能力を有している。表-4はラットと糸状菌、細菌間の代謝効率を比較したものである。Pfefferの経済指数とは、摂取により新たに作られた生物体重(乾物重)に対する消費された養分中の炭素重量の割合であり、Rubner指数とは新たに作られた生物体重と消費された養分量とをそれぞれ燃焼熱(cal)で表示したものである。Rubner指数はエネルギー収支を基礎とした比較であり、Pfefferの経済指数より厳密といえる。ラットではPfefferの経済指数が6%以下と低いのに対し、コウジカビ(*Aspergillus oryzae*)では50%近い高効率であり、またコウジカビ、細菌(*Bacillus anthracis*)のRubner指数も50%前後の高い効率であった。

表-5 微生物の生息する極限的環境(手塚, 1976より改変)

素要因	限界値	微生物	生息の場
温度	上限	好熱細菌, 硫黄細菌, 藍藻	温泉, 火山, 産業廃水
		藍藻	堆肥
		<i>Thermoactinomyces</i>	堆肥
		耐熱性真核微生物	
下限	-18°C	低温細菌, 菌類, 藻類, 地衣類	南極塩水池, 北極, 山上氷雪
	0°C	低温細菌, 菌類	海水, 冷凍食品
水圧	上限	高压細菌	深海底
	乾燥	細菌, 放線菌, 菌類, 地衣類	地中
浸透圧	上限	<i>Streptomyces, Arthrobacter, 孢子形成細菌</i>	砂漠など
		緑藻 <i>Dunaliella salina</i> , 好塩細菌	塩水池, 死海, 塩蔵品
pH	上限	耐塩性酵母 <i>Saccharomyces</i>	醤油, 味噌
		酵母, 糸状菌	蜂蜜, シロップ, 乾燥果実
Eh	上限	低栄養細菌, 藻類, 原生動物	河川, 淡水湖
	下限	<i>Bacillus alkaliphilus</i> <i>Plectonema nostocarium</i> (藍藻)	塩基性湖, 産業廃水
pH	上限	<i>Thiobacillus thiooxidans, Cyanidium caldarium</i> (藻類)	鉱山酸性廃水, 酸性泉, 産業廃水
	下限	<i>Thiobacillus thiooxidans</i> , 鉄細菌	鉱山酸性廃水
Eh	上限	偏性嫌気性菌	硫化物含有堆積物, 水浸土壌, 嫌気分解中の有機物
	下限		

(3) **多種多様性** 表-2 をもう一度ながめてみよう。微生物では、エネルギーと栄養要求性が多様である。これに比べ高等植物では表中の緑藻型の生育を示し、また高等動物と一部寄生性植物では大腸菌、コウジカビ型の生活を示すのみで、その他の生活形態は知られていない。無機物の酸化によるエネルギーの獲得や酸素以外の物質を電子受容体とする生活は微生物だけがなしえる生活である。

微生物の多様性・適応性はエネルギーや栄養要求性に見られるばかりでなく、微生物は一見過酷と思える環境でも生育が可能である。表-5 は微生物の生育可能な極限環境を示したものである⁵⁾。温泉や火山の火口近くのように90℃近い高温環境からマイナス10℃以下の極地や高山の氷雪中にも微生物は生育し、1400 気圧にも達する深海底でも微生物の生育が確認されている。水分に関する極限環境として、砂漠のように水分の極めて乏しい環境と、死海の塩水中や味噌・醤油のように塩類濃度が高く、浸透圧が著しく高い環境（生理的水分ストレスの環境）が自然界には存在する。また pH については、2 以下の強酸性環境から、pH 13 に近い強塩基性環境までの微生物の存在が認められている。いずれの環境も微生物の細胞内環境とは大きく隔たったものであり、これらのストレスに対して何らかの耐性機構、調節機構を獲得した微生物が生育している。

以上から、微生物は高等生物に比べ代謝様式、生育環境ともにはるかに多種・多様であることが理解されるであろう。

(4) **遍在性・適応性** 微生物は多様な代謝様式を具備するとともに、高等生物のとうてい生育できない極限環境にも十分生育可能である。むしろ、そのような環境を好んで生活する微生物が存在する。その結果、微生物は地球上にあまねく分布し、微生物の存在しない環境を見いだすことが困難なほどである。また、微生物は生育環境の変化に対して速やかに適応する能力を有する。微生物の世代時間が他の高等生物に比較して極めて短く、短時間の間に世代

表-6 肝細胞と大腸菌の細胞の大きさ、成分割合の比較

	肝細胞	大腸菌
細胞形態		
大きさ (μm)	25	1×1×2
容積 (μm^3)	8000	1.5
表面積 (μm^2)	3750	8
表面積/容積 (μm^{-1})	0.47	5.3
細胞成分 (%)		
水	85	75
タンパク質	10	17
脂質	2	2
その他有機物	1.5	4
無機物	1.5	2

を重ね、その間突然変異等で新たな環境に自身を適応させているのであろう。

(5) **生物としての共通性** 以上、本節においては高等生物に比較しての微生物の特徴を述べた。しかし、当然ながら微生物も生物界の一員であり、生物としての共通性を高等生物と分かち合っていることは言うまでもない。一例として、表-6 に肝細胞、大腸菌の大きさおよび各細胞の成分の割合を示す。肝細胞は大腸菌に比べ重量で約 5500 倍も大きい、その細胞の成分割合は極めて大腸菌に類似したものである。微生物が高等生物に比べ高活性である一因は、容積当りの表面積が高等生物に比べて著しく大きい、外環境と細胞間の物質の出入りが活発なことに由来するといわれている。

引用文献

- 1) 柳田友道：微生物科学 I，学会出版センター，p. 10 (1980)
- 2) 久馬一剛他著：新土壌学，朝倉書店，p. 55 (1984)
- 3) 柳田友道：微生物科学 I，学会出版センター，pp. 26~29 (1980)
- 4) COX, G.W. & ATKINS, M.D.: Agricultural Ecology, pp. 338~339, W.H. Freeman And Company, San Francisco (1979)
- 5) 柳田友道：微生物科学 II，学会出版センター，pp. 17~25 (1984)

[1990. 12. 12. 受稿]