

第1章 生物と地球の共進化とバイオーム

1.1 生態系と生態学と工学

生態系 (ecosystem) とは、生物群集と非生物的環境の複合体であると定義される。生物群集とは、同じ空間に生息するさまざまな種の生物個体の集合である。非生物的環境とは、生物と関係する物理的環境（温度、湿度、光、圧力、水、地盤など）と化学的環境（元素、化合物など）である。重要な点は、これらの要素の間に相互作用があり、系の状態が動的に変化することである。生物間の相互作用には、繁殖、競争、捕食、共生などがある。また生息域決定、物質供給、搅乱などの環境から生物への作用がある一方で、土壤形成、物質蓄積、気候形成など生物から物理化学的環境への作用もある。生態系は、生物と環境の多様な要素が有機的に結合した非常に複雑なシステム（系）である。

生態学 (ecology) は、文字通り生態系の科学である。中等教育のなかの生態学は生物の单元であり、生物学の一分野でもあることは間違いないが、一学問領域の範疇に納まらず学術的知見・方法と他の領域との関連性に大きな広がりを持っている。環境と生物の相互作用を考えると、自然地理学や地球科学にも生態学的課題が存在する。農林水産業の生産と資源管理には生態学的知見が必須であり、また野生生物の遺伝子資源は工業的にも利用される。人間の住環境に人工的に生態系機能を取り入れたり、防災に役立てたりもする。生態系に芸術的な動機や精神的な充足を求め、また哲学的・宗教的な思索と実践にも人間と生態系を対置させたりする。このように多様な学術的課題に柔軟に対応する必要があり、生態学の学習と研究には決まったセオリーはないとも言える。

本書の読者が専攻する工学は、「ものづくり」の科学である。「もの」は人工物だが、機械や消費財に限らない。「ひと以外の全て」と考えてもよい。例えば交通システムは構造物（道路）と機械（自動車）の他に、統御システム（信号、規則、監視など）があってはじめて機能する。システムづくりは、工学の重要な範疇である。また現代社会の最重要課題のひとつに、持続可能社会への転換がある。肥大した人間活動はもはや持続不可能であり、これを持続可能に転換するためには、抜本的な社会システムの再構築が必要である。そこでは、人間社会への資源供給と環境形成に重要な役割を持つ生態系を、社会システムと統合した設計が必要となろう。工学生が未来の持続可能システムの設計と実現に貢献するため、「もうひとつ」のシステムである生態系について学習し、社会システムとのつながりを理解することは重要である。

1.2 太陽系と地球の形成

生態学の対象は試験管から全球まで、1時間から1億年まで、非常に広い時空間スケールを含む。

はじめにもっとも大きな時空間スケールで、生態系の成り立ちを理解しよう。

地球を含む太陽系は、約46億年前に誕生した。太陽は星間物質の雲のなかに形成した原始星が主系列星に成長したもので、それを取り巻くガス円盤のなかで惑星が形成した。惑星はガス円盤内の物質が重力により凝縮衝突合体した微惑星がさらに成長し、同じ公転軌道上に他に大きな天体がなくなるまで成長したものである。太陽系には存在が確認された惑星が8個あり、地球は太陽から3番目の惑星である。

太陽系を構成する元素は、太陽系形成以前に存在した天体の超新星爆発によって合成されたもので、恒星内部の核融合では合成されない鉄より重い元素を含み、地球もさまざまな元素で構成される。地球を含む太陽に近い4個の惑星（内惑星）は主として岩石で出来ており、氷で出来ている太陽から遠い惑星（外惑星）とは元素組成が異なる。地球の元素質量比は鉄、酸素、ケイ素、マグネシウムの順に多く、4元素で約90%を占める。

地球が微惑星から惑星に成長する過程では、激しい天体の衝突により表面温度が岩石の融点を超えると、地球全体が融解した岩石で覆われるマグマオーシャン（magma ocean）の状態となった。マグマオーシャンが深くなるとそのなかで比重による元素の分級が起こり、マグマオーシャンが地球中心に達すると、鉄などの重金属は中心に集まった。天体の衝突が終息して地球が冷えてくると、中心に重金属で出来た核（core）、外側にケイ酸塩で出来たマントル（mantle）、表面に軽いケイ酸塩の薄い固体層である地殻（crust）という三層構造が完成した。核は内核と外核に分かれ、内核は固体、外核は液体である。ジャイアントインパクト説によると、地球形成の終盤に発生した惑星大の天体の衝突により、地球の衛星である月が形成したと考えられる。この衝突によって、現在の地球の自転が1日に決まり、また月が存在することで地軸が安定したとされる。

外惑星の大気の主成分である軽い水素やヘリウムは、太陽に近く重力が小さい地球の大気にはほとんど含まれない。原始地球の大気は融解した岩石から脱ガスした二酸化炭素と水がほとんどで、他に少量の窒素を含み、酸素はなかった。この組成は、現在の火山ガスと類似である。地球表面の冷却に伴って、大気から凝結した水が地殻に溜まって海が形成された。原始の海水は強酸性であったが、地殻中の陽イオンと反応して中和された。酸性度が低下した海水には大気から二酸化炭素が溶解し、海水中のカルシウムなど陽イオンと結合して炭酸塩鉱物を生成して海底に堆積した。このように海の形成によって大気二酸化炭素が除去され、地球大気は窒素を主成分とするようになった。

1.3 生物と地球環境の共進化

1.3.1 生物の進化

生物と無生物を区別するなら、生物は細胞を基本構造とし、代謝を行い、生殖を行うことである。細胞は膜で外界と区分され、内部には生命活動を担う小器官と遺伝子を持つ。代謝とは、生命活動を行うための化学反応とそれに伴う細胞内外の物質移動である。生殖は、複製による新しい個体の再生産である。生物の原料であるアミノ酸、核酸、糖、脂質などの有機物は、地球環境のなかで無機物か

ら無生物的に合成され得る。しかし有機物と生物の間には大きなギャップがあり、どのようにして自己複製能力を持つ分子が無生物から合成され、生物となったかはわかつていない。

もっとも古い生物の痕跡は、約38億年前の地層で発見された。最初の生物にして全ての生物の祖先は、マグマで熱せられた水が噴出する深海の熱水噴出孔で、热水に含まれる硫黄などを嫌気的に代謝するバクテリア (bacteria) であったと考えられる。現在の热水噴出孔でも、同様のバクテリアが発見されている。この単純な生物種が、長い時間をかけて高等生物を含む膨大な生物種に進化した。遺伝的類似性に基づく最近の系統分類によると、はじめに真正細菌 (バクテリア) から古細菌 (アーキア; archaea) が分化し、次に古細菌から真核生物 (eukaryotes) が分化したと考えられる。これを3ドメイン説という。真核生物のなかでは、単細胞の原生生物から多細胞の動物、植物、菌類へ分化した。

進化 (evolution) とは生物集団の形質の経時的累積的変化で、遺伝子の変異と適応度による選択の結果として表れる。このため、生息環境の変化や異なる環境への拡散は、生物の進化を促進する。地質時代の地球環境は大きく変動し、そのときどきの生物相に影響を与えつつ、生物の進化を促した。

1.3.2 地球環境の進化

大きな環境変化をもたらした固体地球の現象として、約27億年前のプレートテクトニクス (plate tectonics) の開始がある。マントル対流は当初、上部マントルおよび下部マントル内部の小規模対流であったが、このころに上下境界を超える大規模なマントル対流 (スーパープルーム; super plumes) が開始した。図1-1に示すように、マントル対流は地殻を乗せたマントル表層 (プレート; plate) の移動を伴い、これが駆動力となって大陸移動が起きる。上昇するホットスーパープルームが大陸プレートに到達する場所では、地溝を形成して大陸を分裂させる移動が起きる。ホットスーパープルームが海洋プレートに到達する場所では、海嶺を形成して新しい海洋プレートが生産され、海洋を広げる移動が起きる。また海洋プレートが大陸プレートとぶつかる場所では、海洋プレートがマントルのなかに沈み込み、マントル中ではこれを起点として下降するコールドスーパープルームが発生する。大陸プレートは、コールドスーパープルームに引きずられて集合するように移動する。冷たいスーパー

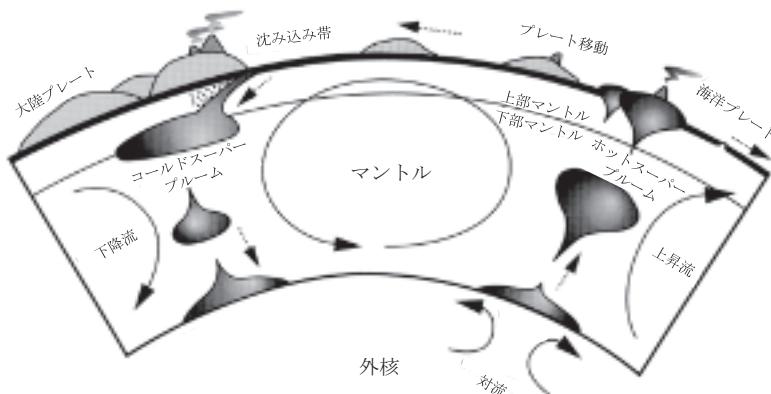


図1-1 プレートテクトニクスのメカニズム¹⁾

プルームがマントル底すなわち外核表面に達すると外核表面に温度差が生じ、外核が組織的な対流をはじめた。金属である外核の対流によって、地球に地磁気が発生するようになった。

1.3.3 共進化

始生代の生物進化で重要な現象は、約35億年前の光合成の開始であり、光を利用する独立栄養生物が出現した。その後27億年前ころから、酸素発生型光合成細菌であるシアノバクテリア(*cyanobacteria*)が爆発的に増殖した。この時代は地磁気の発生開始と一致しており、地磁気によって宇宙線（宇宙から飛来する荷電粒子で生物に有害）が遮断され、太陽光を利用しやすい浅海に生物が進出したと考えられる。また光合成により発生した酸素は海水中の鉄イオンと結合し、酸化鉄堆積物（縞状鉄鉱層）を生成した。約19億年前には海水中の鉄イオンが枯渇して縞状鉄鉱層の生成が終了し、余剰酸素により海水酸素濃度が上昇した。さらに海水の酸素が飽和すると、大気酸素濃度も上昇した。

酸素は生物に有毒であり、原生代以前の生物は酸素耐性を持たなかつたが、海水の酸素濃度上昇により、好気環境に適応する生物進化が促された。酸素呼吸を行う好気性細菌が現れ、また約20億年前には酸素呼吸を行う真核生物が現れた。細胞内共生説によると、真核生物は古細菌に好気性細菌とシアノバクテリアが細胞内共生して進化したもので、好気性細菌はミトコンドリア、シアノバクテリアは葉緑体となった。酸素呼吸によって獲得エネルギーが飛躍的に増加し、真核生物はやがて多細胞生物に、さらに大型の動植物へ進化し、古生代の爆発的生物進化へつながる。

大気酸素濃度の上昇に伴い、成層圏オゾン(stratospheric ozone)が生成されるようになった。成層圏オゾンは生物に有害な短波長紫外線を吸収するため、地上における有害紫外線が減少したことにより、生物が水中から離れて陸上で生活出来るようになった。化石からは、植物の上陸は約5億万年前、動物の上陸は約4億年前と考えられる。

化石記録から復元した地質時代の生物の種類は、顕生代から現代まで増加傾向にあり、進化は生物の多様化をもたらしている。しかし比較的短期間に多くの生物が姿を消した時代がある。これを大量絶滅(mass extinction)といい、顕生代に5回記録されている。大量絶滅の原因是地球規模の大きな環境変化であるが、その原因は多様であり、不明なものもある。顕生代以前には強い温暖期と寒冷期の変動が繰り返され、約23億年前と約7億年前には全球が雪氷で覆われる極端な氷期（スノーボールアース；snowball earth）が存在し、当時の生物相に大きな影響を与えたと考えられるが、化石資料が少なく詳細はわかっていない。顕生代最大の大量絶滅は、古生代ペルム紀末の2億5000万年前に発生した。当時存在したパンゲア超大陸の下から上昇したスーパー・プルームにより活発な火成活動が続き、同時期に海洋の無酸素化が発生して90%以上の生物種が絶滅した。最後の大量絶滅は、中生代白亜紀末の6500万年前に発生した。原因是巨大隕石の落下が有力な説で、大気中に巻き上げられた塵や煤による数年にわたる日射遮蔽、寒冷化、酸性雨が起き、恐竜類やアンモナイト類が絶滅した。大量絶滅を境として、前後では生物相が大きく変化する。白亜紀末の陸上での食物連鎖頂点種は大型の肉食恐竜であり、哺乳類は小型夜行性動物がほとんどであった。大量絶滅を生き延びた哺乳類は形態的、

表1-1 生物と地球環境の共進化年表

億年前	地球環境		生物
	固体地球、海洋	大気	
46	地球の形成	二酸化炭素大気	
40	海の形成 石灰岩	窒素大気	
38			最初の生物
35			最初の光合成細菌
27	ブルームテクトニクス 地磁気発生 縞状鉄鉱層	酸素濃度上昇開始	シアノバクテリア大繁殖
23	スノーボールアース		大量絶滅？
20		酸素濃度上昇	最初の真核生物
7	スノーボールアース		大量絶滅？
5.5		酸素濃度急上昇	爆発的進化
5		成層圈オゾン濃度上昇	生物上陸
2.5	激しい火成活動 海洋無酸素化		ペルム紀大量絶滅
0.65	巨大隕石落下		白亜紀大量絶滅
0	活発な人間活動		第6の大量絶滅

生態的に急速に多様化し、大型種や頂点種も現れた。

地球環境の変化と生物進化を、表1-1にまとめる。両者は相互に影響を与え合って進行し、現在の地球環境と生物相を形成した。生物だけでなく、地質時代における固体地球や大気の不可逆的変化も一種の「進化」であり、地球環境と生物は共進化を続いていると言える。なお、現代は顕生代第6の大量絶滅と言われている。その原因是、肥大した人間活動である。

1.4 地球の気候とバイオーム

1.4.1 地球の気候

現在の地球の気候を平均すると、年平均気温が約15°C、年降水量が約850mmである。しかし地理的には気候の大きな差異があり、年平均気温は-30~30°C、年降水量は0~20000mm超まで、分布範囲は非常に広い。地理的な気候分布を決定する要因として、緯度、大気と海洋の循環、大陸と大地形などがある。

地表が受ける太陽放射は緯度により異なるため、低緯度は高温、高緯度は低温となる。高緯度の大気は低温で水蒸気量が少ないため、一般に緯度とともに降水量は少なくなるが、大気大循環による気圧帯も降水量分布に影響する。一年を通して常ある風系と気圧帯を、図1-2に示す。主要な風系として、赤道を挟む低緯度の東風（貿易風）と中緯度の西風（偏西風）、高緯度の東風（極偏東風）がある。南北の貿易風が収束する赤道収束帯および偏西風と極偏東風が収束する亜寒帯低圧帯では上

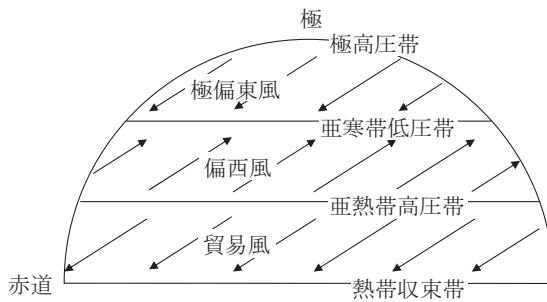


図1-2 地球の常在風系と気圧帯

昇気流が卓越するため雲が出来やすく、降水量が多い。一方、貿易風と偏西風の境界の亜熱帯高圧帯では、風が発散して下降気流が卓越するため雲が出来にくく、降水量は少ない。

大陸と海洋の温度差によって駆動されて季節により風向が変化する風系を、モンスーン（季節風）という。その原理は高温表面上の上昇気流と低温表面上の下降気流からなる循環であり、地盤と海水の比熱の差によって大陸表面は海洋より季節による寒暖差が大きいことによる。ユーラシア大陸の東部はアジアモンスーンの勢力が強く、夏季は海洋から大陸に向かい、冬季は大陸から海洋に向かう風が卓越する。モンスーンの影響下では、雨季と乾季が明瞭となる。大陸にそびえる大山脈は大気大循環にも影響し、山脈の両側では気候が大きく異なる。アジア中央部のヒマラヤ山脈の南側はモンスーンの影響を受けて夏季は湿潤であるが、北側には乾燥した草原と砂漠が広がる。

大気大循環と連動して、太平洋などの大洋を巡る表層海流が常在する。流向は北半球で時計回り、南半球で反時計回りとなる。また大洋の西側では赤道から高緯度に向かう暖流、東側では逆の寒流となる。南北方向の海流は大量の熱を輸送する。このため、大陸の東海岸は温暖に、西海岸は寒冷になりやすい。ただし北大西洋の強い暖流であるメキシコ湾流はヨーロッパ沿岸まで到達するため、ヨーロッパは高緯度のわりに温暖である。

1.4.2 バイオーム

全球スケールの地理的生物相分布を、バイオーム（生物群系；biome）という。表1-2に示すように、バイオームは植生の名称を持ち、優占する植物の生活形（life form）で分類される。生活形とは、植物種の形態により分類した生活様式である。陸域バイオームは、森林、草原、荒原に大別され、森林は木本植物が、草原は草本植物が優占する。荒原は、植物がまばらにしか生息しない。

バイオームの特徴を比較するため、優占植物種の特徴と多様性、群落の高さ、密度、階層構造に着目する。熱帯と亜熱帯の多雨林は常緑広葉樹の高木が優占し、樹高は40～50mに達し、また密度が高い。高木層、亜高木層、低木層の階層構造が発達し、熱帯多雨林では高木層の上にさらに突出した超高木が見られる。高木は板根や気根を持ち、またつる植物や着生植物が特徴的である。樹木層の密度が高く林床まで光が届かないため、草本層は少ない。種の多様性はきわめて高い。乾季がある亜熱帯では、乾季に落葉する雨林樹林が成立する。樹高と密度は多雨林より低く、林床に草本層を持つ。種

表1-2 陸域のバイオーム²⁾

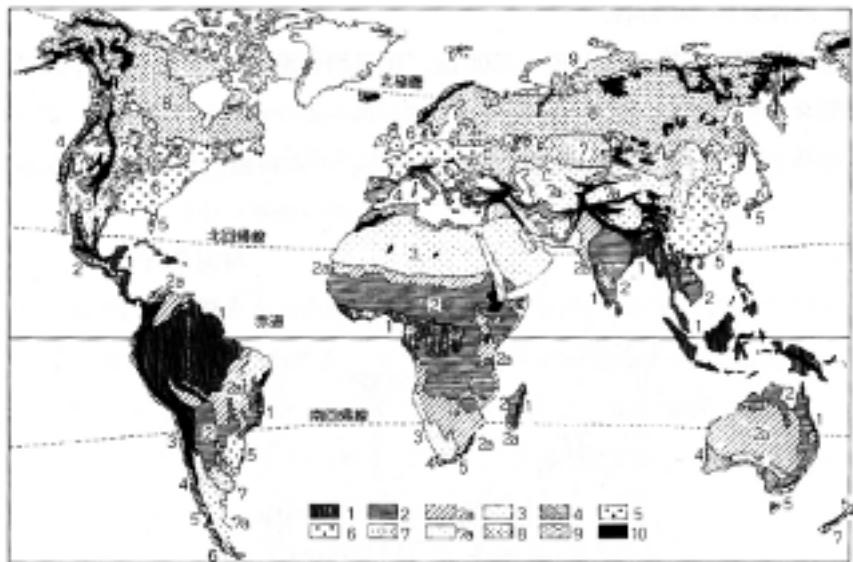
相観	バイオーム	気候	優占種の生活形
森林	熱帯多雨林	多雨の熱帯	常緑広葉高木, 超高木, つる植物, 着生植物
	亜熱帯林	多雨の亜熱帯	常緑広葉高木, つる植物
	雨緑樹林	乾季のある熱帯・亜熱帯	乾季に落葉する広葉高木
	硬葉樹林	乾燥する暖温帯	常緑広葉高木・低木
	照葉樹林	多雨の暖温帯	常緑広葉樹 (照葉樹)
	夏緑樹林	多雨の冷温帯	冬季に落葉する広葉高木
	針葉樹林	亜寒帯	常緑・落葉針葉高木
草原	サバンナ	乾燥する熱帯・亜熱帯	草本とまばらな高木・低木
	ステップ	乾燥する温帯	イネ科草本
荒原	砂漠	乾燥の激しい熱帯～温帯	多肉植物, 低木, 一年生草本
	ツンドラ	寒帯	低木, 亜低木, 地衣類, 蘚苔類

の多様性も低くなる。温帯の森林では、広葉高木が優占するが、比較的高温の暖温帯では常緑樹、低温の冷温帯では落葉樹で構成される。樹高は20～30m、密度は中程度で、高木、低木、草本層の階層構造がある。種の多様性は高い。夏季に乾燥する温帯では、厚い葉を持つ常緑樹が優占する硬葉樹林となる。密度はやや低い。亜寒帯では、常緑または落葉針葉樹の高木が優占する。樹高は20 m以下で、密度は低く、階層は高木層と草本層のみである。種の多様性は低い。

乾燥する熱帯では草本植物とまばらな樹木から成る草原であるサバンナ、乾燥する温帯ではイネ科草本植物から成る草原であるステップが立地する。低温により高木や草本植物が生育しないツンドラでは、地衣類や蘚苔類が優占し、群落高と密度は非常に低い。極度に乾燥する砂漠では、乾燥に強い多肉植物や低木が優占し、密度はきわめて低い。

以上のようにバイオームの立地は気候、特に気温と降水量によって決まる。図1-3に世界の陸域バイオーム分布を、図1-4に年平均気温、年降水量とバイオームの立地を示す。森林のバイオームは、高温多雨の側に立地する。高木が生育出来なくなる限界線を、森林限界 (forest line) という。気温による森林限界 (亜寒帯林とツンドラの境界) は、年平均気温-10～-5 °Cの間である。降水量による森林限界 (森林と草原の境界) は温度帯によって異なり、熱帯では年降水量1500mm程度、亜寒帯では年降水量500mm程度である。これは気温が高いと蒸発量が多いため、高木の生育には低温環境より多くの降水が必要となるためである。高山にも森林限界が存在するが、気温に加えて強風や積雪によって高木の生育が制限される。

海洋にもバイオームがあり、やはり植物の生活形で分類すると、浅海で海藻が優占する藻場、植物プランクトンが優占する外洋、サンゴに共生する藻類が優占するサンゴ礁に分かれる。また温度傾度に沿って熱帯、温帯、寒帯、氷海、陸地からの距離によって潮間帯、沿岸、内湾、大陸棚、外洋、特殊な海域として湧昇海域、深海などに分けることもある。



1:熱帯多雨林, 2:熱帯, 亜熱帯の夏緑樹林, 2a:熱帯, 亜熱帯のサバンナ, 低森林など, 3:熱帯, 亜熱帯の砂漠・半砂漠, 4:冬雨地帯の常緑硬葉樹林, 5:暖温帯照葉樹林, 6:冷温帯の夏緑広葉樹林, 7:温帯草原(ステップ, プレーリー, パンパ), 7a:寒冷な冬を持つ砂漠・半砂漠(チベットを含む), 8:北半球の北方針葉樹林(タイガ), 9:ツンドラ, 10:アルプスなどの高山植生

図1-3 世界の群系²⁾

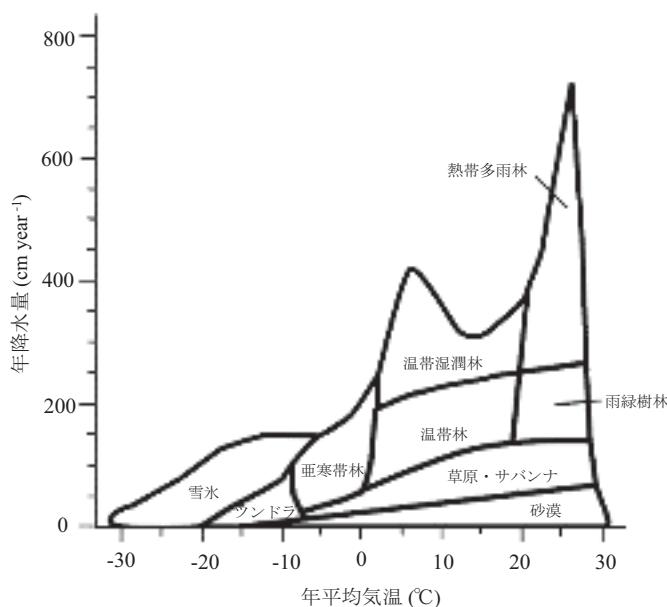


図1-4 気候と陸域バイオームの立地³⁾

引用文献

- 1) Ishida, M., Maruyama, S., Suetsugu, D., Matsuzaka, S. & Eguchi, T. : Earth, Planets and Space. Vol. 51, No5, i – v, 1999.
- 2) 林一六 : 植物地理学, 大明堂, 1990.
- 3) Chapin, F. S., Matson, P. A. & Vitousek, P. M. : Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology, Springer, New York, 2011.

参考文献

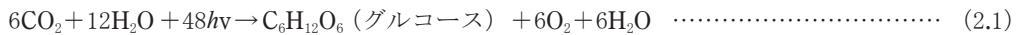
- 1) 丸山茂徳・磯崎行雄 : 生命と地球の歴史, 岩波新書, 1998.
- 2) Walter, H. : Die Vegetation der Erde in öko-phziologischer Betrachtung, Vol.1, Fischer Verlag, 1968.

第2章 生物生産と食物連鎖

2.1 代謝

生物を無生物と区別する条件のひとつである代謝 (metabolism) とは、外界から摂取した化学物質を基質とし、生命維持のために生物が行う一連の化学反応である。代謝は互いに逆反応である同化と異化から成り、同化とは単純な化学物質から生体が利用する複雑な化学物質を合成する過程であり、異化は複雑な化学物質を単純な化学物質に分解することでエネルギーを得る過程である。

光合成（炭酸同化；photosynthesis）は、光エネルギーを利用して無機物（二酸化炭素と水）から有機物（グルコース）を生産する過程である。緑色植物（陸上植物、植物プランクトン、藻類など）が行う植物型光合成の化学反応式を総括すると、次式となる。



$h\nu$ は光子である。生産されたグルコースからは二次代謝によってさまざまな有機物が合成され、細胞、器官の成長と生体活動に使用される。

呼吸（respiration）は光合成によって生産した、あるいは食物として摂取した有機物を分解し、化学エネルギーをアデノシン三リン酸（ATP）に蓄積する過程である。必要に応じて、ATPはアデノシン二リン酸（ADP）に分解され、放出されたエネルギーは、物質合成、能動輸送、運動など、さまざまな生命活動に用いられる。呼吸には好気（酸素）呼吸と嫌気呼吸があり、動物、植物などミトコンドリアを持つ真核生物は好気呼吸、一部の微生物は嫌気呼吸を行う。好気呼吸の化学式は次式で、植物型光合成の逆反応である。



生産される38ATPのうち、グルコースの酸化分解によって生産されるものは4ATPのみである。しかし酸素を最終電子受容体として、この段階で発生した還元力を処理する過程で残りの34ATPが生産されるため、好気呼吸は非常にエネルギー変換効率が高い。一方嫌気呼吸は酸素のかわりにさまざまな物質（硝酸塩、硫酸塩、炭酸塩、鉄など）を最終電子受容体に利用するが、この過程でのATP生産は好気呼吸よりも少なく、嫌気呼吸のエネルギー変換効率は低い。嫌気呼吸による生成物として、硝酸塩呼吸は窒素を、硫酸塩呼吸は硫化水素を、炭酸塩呼吸はメタンを発生し、これらは生態系物質循

環に深くかかわっている。

緑色植物の光合成は細胞内に葉緑体を持つ葉などの器官で行われるが、呼吸は全ての器官で行われる。一個体の植物では、光合成と呼吸の差によって正味の有機物生産量、すなわち成長量が決まる。このため、呼吸を差し引く前の有機物生産を総光合成 (gross photosynthesis)，総光合成から呼吸を差し引いた差を純光合成 (net photosynthesis) と区別する。

2.2 生物生産と回転

物質的に見ると生物の成長とは、生物が必要な物質を環境中から吸収し、生体を構成する物質に変換・蓄積する現象である。このような物質的な生物成長を、生産 (production) という。生態系にはさまざまな種が生息し、成長速度は種や個体によって異なる。個々の種や個体の成長ではなく、ある空間のなかで行われる生産の総計を見ることによって、生態系の物質的な挙動の全体像を把握することができる。ある時点における生態系の生物量を現存量 (biomass) といい、生態系の単位面積当たり生物重量で表す。単位は kg dw m^{-2} などで、dwは生体の体重から水の重量を除いた乾燥重量 (dry weight) である。生産は生態系全体の単位時間あたり現存量増加として表されるため、単位は $\text{kg dw m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ などになる

生態系のなかで、植物は光合成によって最初に有機物を合成して成長することから、植物の生産を一次生産 (primary production) という。呼吸を差し引かない生態系全体の総光合成の合計を総一次生産 (gross primary production ; GPP) といい、呼吸を差し引いた純光合成の合計を純一次生産 (net primary production ; NPP) という。純一次生産は、生態系全体の物質的成長速度の指標である。

バイオームごとの純一次生産と現存量の代表値を、表 2-1 に示す。陸域バイオームの純一次生産の特性は、気候によって決まる。森林の純一次生産は気温が高い熱帯で大きく、温帯、亜寒帯の順に小さくなる。草原は森林より乾燥した場所に成立し、少ない降水量によって成長が制限されるため、純一次生産は同じ温度帯の森林より小さい。寒冷なツンドラの純一次生産は、陸域バイオームのなかでもっとも小さい。海域の生態系では温度よりも栄養塩が植物プランクトン成長の制限因子となり、栄養塩が少ない外洋の純一次生産は非常に小さい。一方、陸域から河川水などで栄養塩が供給される沿岸、特に干潟やサンゴ礁の純一次生産は大きく、熱帯林に匹敵する場所もある。外洋でも地形と海流の影響で深層水が海面まで上昇する湧昇海域では、深層水に含まれる栄養塩の供給によって、純一次生産が高い海域がある。

植物のなかで、樹木の寿命は数十年～数百年と長く、毎年の純一次生産を蓄積して大きく成長する。このためバイオームのなかで、森林の現存量は大きい。草本植物の寿命は 1 年～数年と短いため、現存量の蓄積は森林より小さい。植物プランクトンの寿命はさらに短いため、水域バイオームの現存量は非常に小さい。

生物生産による生態系の物質循環の速さを回転速度 (turnover rate) といい、純一次生産と現存量の比で表す。回転速度の逆数は、回転時間 (turnover time) である。回転時間は植物の寿命と関係が

表2-1 バイオームの純一次生産、現存量、回転速度、回転時間の代表値¹⁾

バイオーム	純一次生産 kgdw m ⁻² year ⁻¹	植物現存量 kgdw m ⁻²	回転速度 year ⁻¹	回転時間 year
陸域				
熱帯多雨林	2.2	45	0.049	20
雨緑樹林	1.6	35	0.046	22
照葉樹林	1.3	35	0.037	27
夏緑樹林	1.2	30	0.04	25
北方針葉樹林	0.8	20	0.04	25
サバンナ	0.9	4	0.23	4.4
ステップ	0.6	1.6	0.38	2.7
ツンドラ	0.14	0.6	0.23	4.3
水域				
湖沼・河川	0.25	0.02	13	0.08
大陸棚	0.36	0.1	36	0.028
外洋	0.125	0.003	42	0.024

あり、長寿命の森林では回転時間が長く（回転速度が遅く）、短寿命の草原では回転時間が短い（回転速度が速い）。厳密には、回転時間は生物個体の寿命（植物の場合は発芽から枯死まで）ではなく、生体に蓄積された物質の寿命である。森林の場合、落葉樹では毎年、常緑樹でも数年で葉が枯れ落ち、また細根も同様の周期で更新する。落葉は部分的枯死であり、また草食動物に食べられることでも、植物に蓄積された物質は減耗する。従って、生体の物質の寿命は生物学的寿命より短く、回転時間は森林で20～30年、草原で数年となる。海域の生態系では、非常に回転時間が短い（回転速度が速い）。

2.3 食物連鎖

全ての生物は、成長と生命維持のためのエネルギーを外部から調達する必要がある。光合成を行う植物は、光エネルギーを吸収して有機物の化学エネルギーに変換・利用する。植物以外の生物は、生態系のなかの他の生物を捕食したり、寄生したり、または死体や排泄物を摂取することでエネルギーを調達するが、もとをたどれば植物が生産した有機物を二次利用していることになる。エネルギーの自立性によって分類すると、自身で必要な栄養を生産する植物は独立栄養（autotrophs）であり、外部から栄養を摂取する植物以外の生物は従属栄養（heterotrophs）である。

食物連鎖（food chain）は、生態系の生物種間の食物依存関係の全体構造である。図2-1に、食物連鎖の例を示す。それぞれの生物種は固有の食物選択をしており、これを食性という。食性を大別すると、植物のみを食物にする植食、動物のみを食物とする肉食、両方を食物とする雑食に分かれる。また種ごとに食物とする種は決まっており、食物の選択範囲が狭いものを専食、広いものを広食という。多くの種は複数の種を食物とする一方で複数の種から捕食されるため、食物依存関係は多対多関係であり、実際の生態系における食物連鎖は網の目のように広がっている。このような複雑な食物連鎖を、食物網（food web）という。

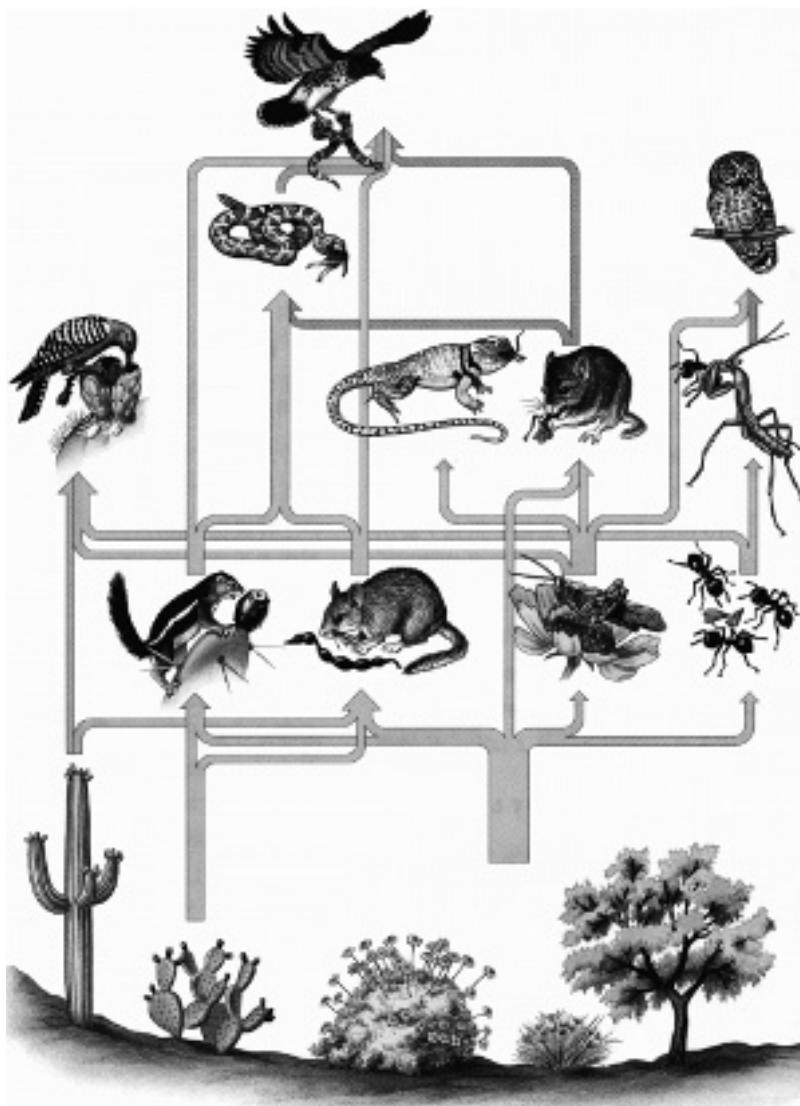


図2-1 アメリカ・ソノラ砂漠における単純化した食物網の例²⁾

食物連鎖を種間関係だけでなく、物質循環過程として見ることができる。これを、図2-2に示す。陸上の緑色植物や植物プランクトンは生態系の物質的資源を生産するので、食物連鎖における地位は生産者 (producers) である。植物を食べる草食哺乳類や動物プランクトンは、生産者の有機物を最初に摂取利用するので、食物連鎖における地位は第一次消費者 (primary consumers) である。肉食哺乳類や肉食魚類は第一次消費者を捕食することで間接的に生産者を摂取利用するので、食物連鎖における地位は第二次消費者 (secondary consumers) である。これらの消費者を捕食するさらに大型の肉食動物は、第三次以上の高次消費者 (higher consumers) である。このような、生きている生物の捕食による食物連鎖を、生食連鎖 (grazing food chain) という。生食連鎖における地位の高さを栄養段階 (trophic level) といい、生産者を最小値とする自然数で表す。すなわち、生産者の栄養段階

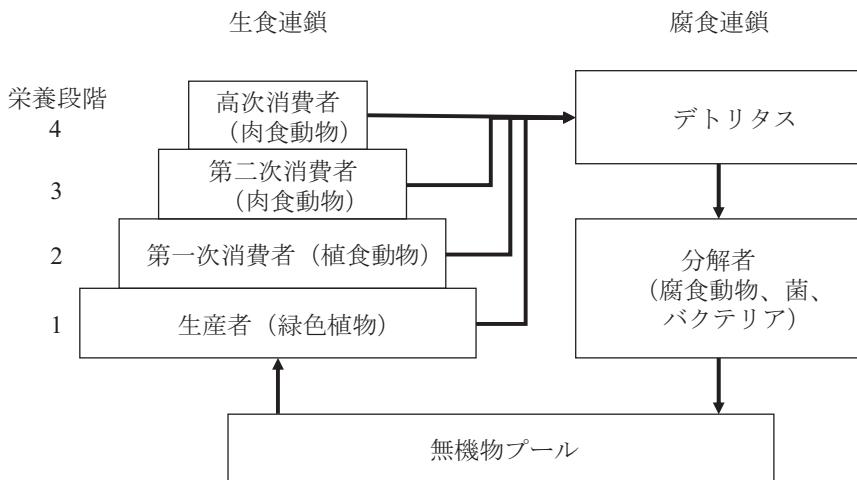


図2-2 食物連鎖の構造

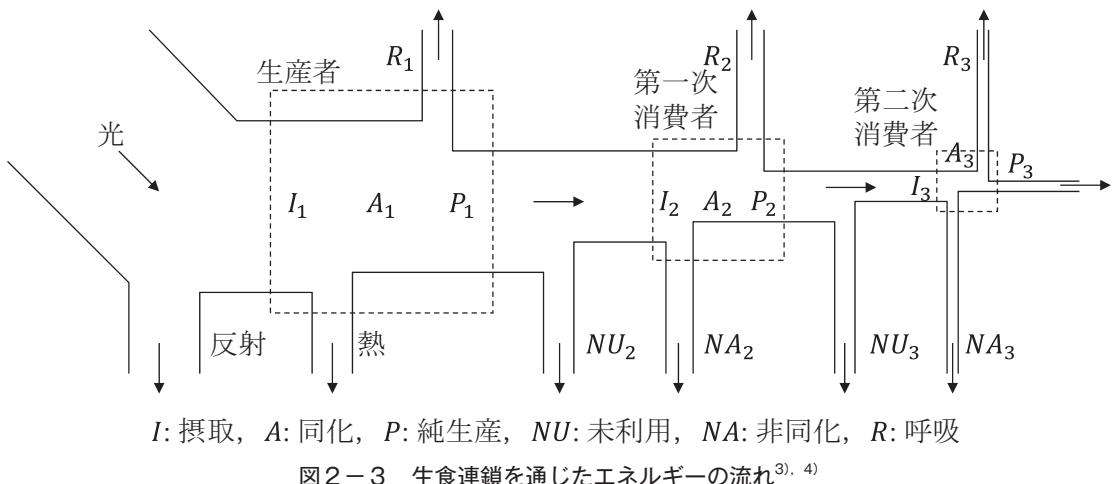
は1, 第一次消費者は2, 第二次消費者は3, …のように表す。栄養段階の意味は、2.5節で考える。

落葉, 動物の死体, 排泄物, 脱落した体毛, 脱皮した外皮など, 生体に属さない生物由来の有機物(死んだ有機物)を, デトリタス (detritus) という。生態系のなかには, 死肉食や排泄物食の動物, 菌類(キノコやカビ), 細菌類など, デトリタスを摂取分解する生物群があり, その食物連鎖における地位は分解者(decomposers)である。このように死んだ有機物の摂取分解も食物連鎖の一部であり, これを腐食連鎖 (detritus food chain) という。生食連鎖内部でも呼吸によって有機物の無機化が行われるが, 生産者が生産した有機物が完全に無機化されるのは腐食連鎖を通してであり, 生食連鎖と腐食連鎖が相補って生態系の物質循環が完結する。

2.4 エネルギー流と生産ピラミッド

食物連鎖を通した物質循環は, エネルギーの循環でもある。生食連鎖におけるエネルギー流を, 図2-3に示す。この図は生態学者ハワード・T・オダム (Howard T. Odum) による生態系を熱力学で理解する先駆的研究で示され, 各栄養段階が吸収・摂取するエネルギー, 生体で利用可能な物質として同化されるエネルギー, 成長により各栄養段階に蓄積される純生産のエネルギーの流れを表している(原図は腐食連鎖を含む)。ここで従属栄養である消費者の成長も, 摂取・同化したエネルギーの変換による現存量増加であり, 生産者の成長と同様に純生産と表現できる。栄養の独立性で区別するなら, 生産者の一次生産に対し, 消費者の成長を二次生産 (secondary production) という。

まず栄養段階1の生産者, すなわち植物に流入するエネルギーは光エネルギーだが, その10~30%は表面で反射し, 残りが吸収される(I_1)。吸収された光エネルギーの大半は熱に変換されて光合成には利用されないため, 入射した光エネルギーの1%程度のみが有機物の化学エネルギーとして同化される(A_1)。同化エネルギーの多くは呼吸によって異化され(R_1), その残りが純生産(純一次生産)として栄養段階の内部に蓄積される(P_1)。



次に栄養段階2の第一次消費者は、生産者を摂取することでエネルギーを得るが、生産者の純生産の全てを摂取することはできず、残りは未利用エネルギーとなる(NU_2)。摂取したエネルギー(I_2)のうち、消化吸収した部分は同化エネルギーとなるが(A_2)、できない部分は排泄されて未同化エネルギーとなる(NA_2)。消費者でも同化エネルギーの多くは呼吸により異化され(R_2)、その残りが純生産(二次生産)として蓄積される(P_2)。これより上位の栄養段階でも、同様に純生産が決定される。また、生食連鎖から腐食連鎖に流れる総エネルギーは、 $\Sigma (NU_i + NA_i) + P_n$ である。ただし、 $i=2 \sim n$ は栄養段階である。

以上のように、生産者が生産した有機物はさまざまな経路で無機化され、次の栄養段階の純生産に使用される比率は大きくない。ある栄養段階の純生産とその前の栄養段階の純生産の比を、変換効率(transfer efficiency)という。変換効率は、バイオーム、生産者の型、消費者の食性などにより変化する。例えば樹木は草食動物に摂取されにくい木質の器官(幹や枝)の比率が高いため、森林の変換効率は草原よりも低い。植物プランクトンは摂取されやすいため、水域の変換効率は陸域より高い。セルロースなど植物性の食物が消化吸収される割合は低いため、植食者である第一次消费者的変換効率は肉食者である高次消費者より低い。高い運動能力を持つ脊椎動物は、無脊椎動物よりも呼吸が多いため変換効率が低く、そのなかでも体温維持にエネルギーを消費する恒温動物は、变温動物よりも変換効率が低くなる。

変換効率は1より小さいため、上位の栄養段階の純生産(エネルギー)は、下位の栄養段階の純生産より必ず小さい。一般に変換効率は10%程度であり、栄養段階が1段階上がるごとに、純生産はおよそ10分の1になる。栄養段階と純生産の関係を図示すると図2-4のようにピラミッド型になり、生産者の純生産がもっとも大きく、消費者の次数が高くなるにつれて純生産は小さくなる。これを、生産ピラミッド(production pyramid)という。また対応して、栄養段階別の現存量も、一般にピラミッド型となる。

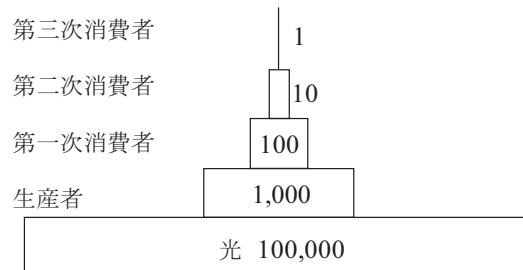


図2-4 純生産の相対値で表した生産ピラミッド

2.5 栄養段階の意味

生態系の栄養段階の数を、食物連鎖の長さという。ほとんどの生態系で、食物連鎖の頂点種は大型の肉食動物であり、高次消費者である。それでは、最高でどれくらいの次数の高次消費者が存在するだろうか。生産ピラミッドの原理により、栄養段階が高くなると面積当たりの利用可能エネルギーが減少する。このため、高次消費者が生存に必要なエネルギーを調達するには、一個体あたり広大な行動圏が必要となる。しかし、食物の探索と摂取にもエネルギーが必要なため、行動圏の大きさには限界がある。また繁殖機会の面からも、大きすぎる行動圏は不利になる。このような理由で、食物連鎖の長さには限界があり、長くとも3～5程度が上限となる。

図2-1に示したように、実際の食物網のなかでは、消費者の栄養段階をひとつに決められない場合が多い。動物も植物も摂取する雑食性の動物は、第一次消費者でもあり、第二次消費者でもある。高次消費者も、さまざまな栄養段階の食物を摂取し、食物の構成は季節や生活史によっても変化する。栄養段階は概念的には自然数であるが、実際の種の栄養段階は、2.5のような正の実数を取り得る。また、さまざまな種の栄養段階から、生物群集の栄養段階の平均値を求めることがある。

ヒトはさまざまな食物を摂取し、また現実としてヒトを捕食する高次消費者がないので、ヒトは食物連鎖の頂点に君臨するという誤解がある。しかし実際にヒトの食物を調べると植物性食品の比率が高く、また水産物を除くと動物性食品の多くは第一次消費者（草食動物）である。平均するとヒトの栄養段階は2～2.4程度で、決して頂点種ではない。一方で、ヒトは自然生態系における環境容量（第4章参照）をこえた現存量（人口）に達しており、生産ピラミッドを歪めている。このような消費者の存在は、不安定である。消費し得る一次生産について自覺的かつ慎重でなければ、ヒト個体群の生存は危うい（第15章参照）。

引用文献

- 1) 黒岩澄雄：物質生産の生態学、東京大学出版、1990.
- 2) Simon, E. J., Reece, J. B., Dickey, J. L. (池内昌彦ら監訳)：エッセンシャルキャンベル生物学、丸善出版、2011.
- 3) Odum, H. T.: Ecological Monographs, Vol.27, 55-112, 1957.
- 4) 鈴木賢英：環境生物学への招待、文化書房博文社、1996.

第3章 生態系物質循環

生態系における物質循環は、多様な生物の代謝によって維持されている。バイオマス生産や自然保護の分野においては、植物や動物など、生物を3分類するドメインのうちの真核生物に属するものが主な対象となるが、生態系の物質循環の分野においては、真正細菌と古細菌に属する生物が果たす役割が大きい。もちろん、真核生物の酵母やカビなどの菌類も重要である。これらは、肉眼では見えない小さな生物であるため、一般的には馴染みが薄いかもしれないが、生態系の物質循環におけるその代謝機能はきわめて多様で偉大である。

生態系の物質循環を担う微生物は、触媒として利用されることも多く、バイオエタノールやバイオプラスチックなどの物質生産や、活性汚泥法や嫌気性消化法などの廃水・廃棄物処理プロセスに応用されている。化学触媒にくらべると、生物触媒は、多くの場合は常温でしか働くかず、反応速度が緩やかであり、毒物によって阻害されやすい。一方、基質特異性や反応特異性が高いため、目的以外の反応や毒性を有する副産物は生じにくく、条件が整えば増殖するため、経済的で環境負荷の少ないプロセス構築につながる利点を有している。

本章では、物質循環の基礎を解説するが、生態学の一分野としてだけではなく、化学工学や土木工学などのさまざまな分野とのつながりを想像しながら学んでほしい。

3.1 生物と元素

生物の細胞の主成分は、水、糖質、タンパク質、脂質、核酸などであり、表3-1に示すようにさまざまな元素で構成されている。糖質と脂質は、主に炭素C、水素H、酸素Oで構成されており、タンパク質と核酸には窒素Nも多く含まれている。タンパク質（アミノ酸）には、さらに硫黄Sが含まれ、核酸にはリンPが含まれている。これらの6元素は、細胞を構成する代表的なものであり、CHONPS（チョンプス）と呼ばれている。例えば、水（H₂O）を除けば、細菌細胞の典型的な組成はC₅H₇O₂Nであり、植物プランクトンはC₁₀₆H₂₆₃O₁₁₀N₁₆Pである。この他にも、生命維持に欠かせないさまざまな必須元素がある。例えばヒトの必須元素は、12種類（H、C、N、O、Na、Mg、P、S、Cl、K、Ca、Fe）の主要元素と15種類の微量元素（B、F、Al、Si、V、Cr、Mn、Co、Ni、Cu、Zn、As、Se、Mo、I、Br）である。また、植物や細菌の必須元素と動物の必須元素は異なる。主要元素は、自然界のどこにでも存在しているが、自己の体に同化させるための必要摂取量も多い。微量元素の多くは、酵素の活性中心などに利用され、ごく微量が必要とされているが、それが欠乏すると、代謝機

表3-1 生物の体を構成する元素とその役割

元素	役割と機能
炭素C	糖類, 脂質, タンパク質など, 細胞中の有機物の主構成成分
水素H	細胞水, 有機物の構成成分
酸素O	細胞水, 有機物の構成成分
窒素N	タンパク質, 核酸, 補酵素の構成成分
リンP	核酸, リン脂質, 補酵素の構成成分
硫黄S	タンパク質の構成成分 (システイン, メチオニン), 補酵素の構成成分
カリウムK	細胞中の主要な陽イオン, 一部の酵素の補酵素
マグネシウムMg	細胞中の主要な陽イオン, クロロフィルの構成成分
鉄Fe	シトクロム, ヘムおよび非ヘムタンパク質の構成成分
マンガンMn	一部の酵素の補酵素
カルシウムCa	細胞中の主要な陽イオン, 骨の主成分
コバルトCo	ビタミンB12およびその補酵素誘導体の構成成分
銅Cu, 亜鉛Zn, モリブデンMo	特殊な酵素の構成成分

能が損なわれてしまう。これらの元素は、生物の多様な代謝によって、エネルギー獲得や細胞維持に利用されており、生態系をダイナミックに循環している。一方、カドミウムなどの重金属の一部は、生物体の構成に不可欠な物質ではなく、低濃度でも強い毒性を示し、一度摂取してしまうと代謝・排出されにくく、生物濃縮を引き起こしてしまうものもある。

3.2 生物の物質代謝

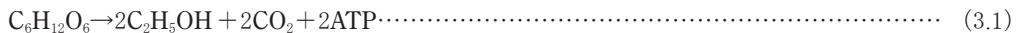
3.2.1 異化と同化

代謝とは、外界から摂取した化学物質を基質とし、生命維持のために生物が行う一連の化学反応であり、何らかの電子供与体の酸化と電子受容体の還元が対となる酸化還元反応である。生物を物質生産や環境浄化に利用する場合、対象となる物質が代謝反応の何に位置づけられるのか、十分に理解しておく必要がある。代謝は、異化と同化の2つに大きく区分される。摂取した化学物質（食物）を単純な化学物質に分解し、エネルギーを獲得する過程が異化である。異化反応の典型的なものは好気呼吸であり、有機物を分解し、そのエネルギーをアデノシン三リン酸（ATP）に蓄積するものである。必要に応じて、ATPはアデノシン二リン酸（ADP）に分解され、放出されたエネルギーは、物質合成、能動輸送、運動など、さまざまな生命活動に用いられる。1 molのATPがADPとリン酸に分解される際には約30kJのエネルギーが放出される。一方、単純な化学物質から複雑な化学物質を合成する過程が同化である。例えば、植物は光合成によって二酸化炭素と水からグルコースを合成し（炭酸同化）、アンモニウム塩や硝酸塩からグルタミンを合成する（窒素同化）。光合成と好気呼吸に関しては、第2章で詳しく解説されており、本章では異化反応の発酵と嫌気呼吸について解説する。

3.2.2 発酵

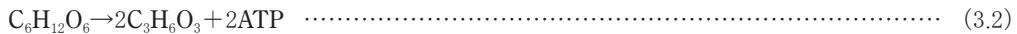
発酵とは、酵母や乳酸菌などの微生物が、嫌気条件下でエネルギーを得るために有機物を酸化し、アルコール、有機酸、二酸化炭素などを生成する過程である。微生物がグルコースを分解すると、ピルビン酸が生成される。ピルビン酸は、発酵型式に特有の反応を受け、ATPが合成される。

エタノール発酵では、ピルビン酸から1分子の二酸化炭素が除去され、中間生成物のアセトアルデヒドが生じる。アセトアルデヒドは電子受容体となり、エタノールが生成される。反応を総括すると、電子供与体であるグルコース1molから、2molのエタノールと2molのATPが獲得できる。



好気呼吸にくらべると、発酵で獲得できるエネルギーは少ないが、その分、生成物にはエネルギーが残っており、人間はそれを有価物として利用している。例えば、酵母によるエタノール発酵は、ワインや日本酒づくりに伝統的に利用されている。エタノール発酵を行う典型的な微生物は、六单糖(グルコース)しか基質にできないが、遺伝子操作によってキシロースなどの五单糖を基質にしてエタノールを生産できる酵母や大腸菌も育種されている。この遺伝子操作微生物を利用し、多量の五炭糖を含む稻わらやバガスなどのリグノセルロース系バイオマスから、カーボンニュートラルな燃料利用を目的としたバイオエタノール生産も行われている。

乳酸発酵では、ピルビン酸自身が電子受容体となり、1molのグルコースから2molの乳酸とやはり2molのATPが獲得できる。



乳酸菌は、ヨーグルトやキムチなどのさまざまな発酵食品の製造に伝統的に利用されている。さらに乳酸を高分子化したポリ乳酸は、生分解性プラスチックに加工でき、農業用マルチシートやハウス用フィルム、自動車の内装プラスチックなどに利用されている。

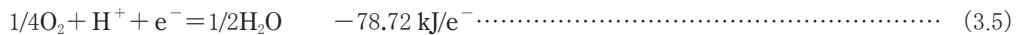
3.2.3 呼吸

好気呼吸では、糖はピルビン酸に分解され、さらにピルビン酸はクエン酸回路、電子伝達系によって酸化分解され、最終電子受容体として酸素が用いられる。反応を総括すると1molのグルコースから38molものATPが獲得できる。

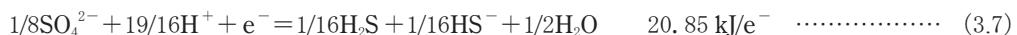
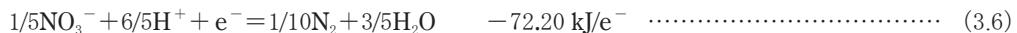


なお、この反応は、電子供与体であるグルコースの酸化と、電子受容体である酸素の還元の半反応

式に分けて考えることができる。



一方、微生物のなかには、最終電子受容体として酸素を用いない嫌気呼吸を行うものがいる。嫌気呼吸には、硝酸塩呼吸、硫酸塩呼吸、炭酸塩呼吸、鉄呼吸などがあり、さまざまな元素の循環と関連している。硝酸塩呼吸とは、硝酸塩 (NO_3^-) を最終電子受容体として用い、最終的に窒素ガス (N_2) を放出するものであり、脱窒反応ともよばれ、多くの細菌が硝酸塩呼吸をすることができる。硫酸塩呼吸は、硫酸塩 (SO_4^{2-}) を還元し、硫化水素 (H_2S) を放出する反応である。硫酸塩呼吸を行う生物は、硫酸還元細菌および硫酸還元古細菌に限られている。炭酸塩呼吸は、水素や酢酸などを電子供与体として、最終的に二酸化炭素をメタンに還元する反応であり、古細菌であるメタン菌がこの反応系を有している。これらの嫌気呼吸における最終電子受容体の半反応式の例は、下記のとおりである。



半反応式の標準自由エネルギーの変化から、酸素を電子受容体とする好気呼吸式 (3.5) とくらべると、嫌気呼吸で獲得できるエネルギーが少ないことがわかる。ただし、土壤や海洋底泥などの酸素が届かない環境では、図 3-1 に示すように、これらの嫌気呼吸をする微生物が、電子供与体である有機物を競合し、棲み分けをしながら、生態系の物質循環を担っている。なお、微生物の増殖に関するエネルギー収支は、電子供与体の反応式、電子受容体の反応式に加え、細胞増殖のための反応式を組み合わせることで表現することができる¹⁾。

3.3 炭素、窒素、リン、硫黄の循環

3.3.1 炭素の循環

(1) 炭素循環の基礎プロセス

炭素の循環における大きなプロセスは、第2章で述べられたように植物による光合成（一次同化）式 (3.10)、消費者による二次同化、生産者・消費者・分解者による呼吸式 (3.3) である。これに加えて、炭酸カルシウムの形成式 (3.11) によって、炭素は無機物として固定化（石灰化）される。この炭素循環の基本プロセスが濃縮された場所のひとつがサンゴ礁である。造礁サンゴは、サンゴ虫という動物と褐虫藻という植物の共生体であり、褐虫藻が光合成を行い、生産した有機物の一部をサ

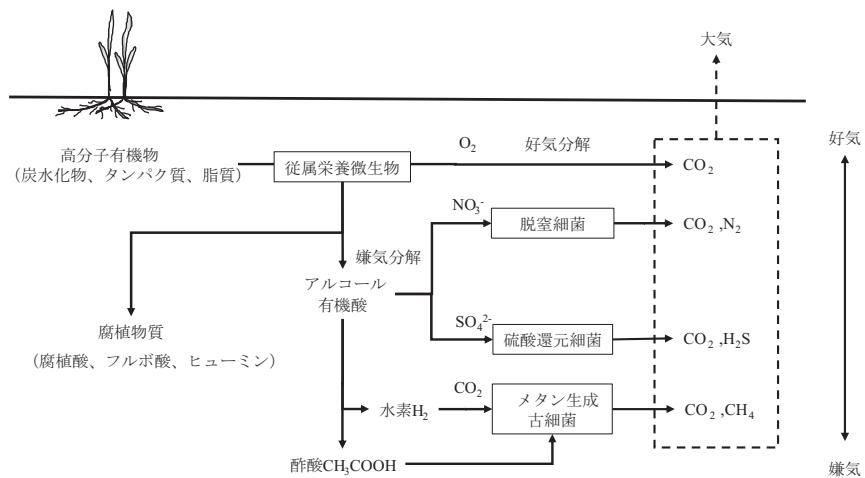
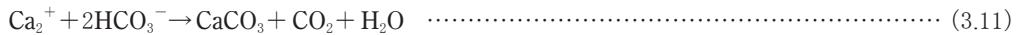
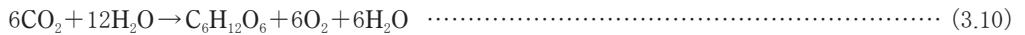


図3-1 微生物による有機物の分解プロセス

サンゴ虫に提供し、サンゴ虫は炭酸カルシウムを形成することで褐虫藻に棲み処を与えていた。



もちろん、褐虫藻もサンゴ虫も呼吸をしており、海水中の無機炭素は、分子状の炭酸 (H₂CO₃)、重炭酸塩 (HCO₃⁻)、炭酸塩 (CO₃²⁻) として存在し、大気とガス交換されている。また、サンゴ礁は、その複雑な地形によって、多くの海洋生物の棲み処にもなっており、生物多様性のホットスポットでもあるため、生態学を学ぶ上で重要な場所である。

(2) 炭素固定

炭素固定には、光エネルギーを利用する光合成（第2章参照）と、無機化合物の酸化エネルギーを利用する化学合成がある。

光合成独立栄養生物には、身近な高等植物のほか、シアノバクテリアや光合成細菌が含まれる。植物と藻類は、炭素固定回路（カルビン回路）で二酸化炭素を固定しており、ルビスコという酵素がその触媒反応を担っている。植物型光合成は、水 (H₂O) から酸素を発生させて、そこで得た還元力をを利用してATPを合成している。一方、光合成細菌は、硫黄の循環と関連が深いものが多く、硫化水素 (H₂S) から単体硫黄を発生させ、そこで得た還元力をを利用してATPを生成し、二酸化炭素からグルコースを合成する。



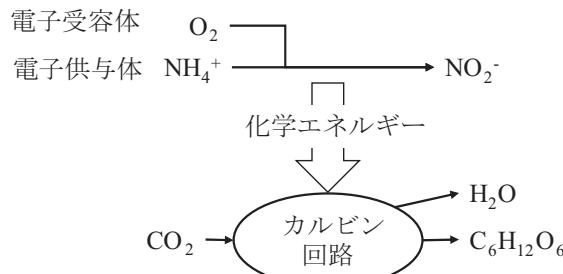


図3-2 化学合成独立栄養細菌による炭素同化の例（アンモニア酸化細菌）

表3-2 化学栄養独立栄養細菌の例

細菌	エネルギー獲得反応
アンモニア酸化細菌	$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 545 \sim 662 \text{ kJ}$
亜硝酸酸化細菌	$2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3 + 151 \sim 180 \text{ kJ}$
硫黄細菌	$2H_2S + O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S + 277 \sim 406 \text{ kJ}$
鉄細菌	$4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O \rightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 + 339 \text{ kJ}$
水素細菌	$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O + 473 \text{ kJ}$

そのため、細菌の行う光合成では酸素は発生しない。光合成細菌には、紅色硫黄細菌や緑色硫黄細菌などがあり、紅色硫黄細菌はルビスコを利用して炭素固定を行っている。

また、図3-2と表3-2に示すように、化学合成独立栄養細菌は、無機化合物の酸化エネルギーによってカルビン回路を動かし、炭素固定を行っている。アンモニア酸化細菌、亜硝酸酸化細菌、硫黄酸化細菌、鉄酸化細菌などは、好気性のグラム陰性細菌である。また、アナモックス (anaerobic ammonium oxidation) 細菌や緑色硫黄細菌は嫌気環境において炭素固定をする。アンモニア酸化細菌、亜硝酸酸化細菌、アナモックス細菌は、窒素の循環を担う生物でもあり、下廃水からの窒素除去プロセスにおいて利用されている。

(3) 有機物の好気分解・嫌気分解

土壤や湖沼における有機物の分解過程は図3-1に示したとおりである。易分解性有機物は、畑や河川などの好気的な環境では、微生物によって二酸化炭素と水に分解される。有機物の好気分解は比較的速やかに生じ、特定の中間代謝物が蓄積することは、あまりない。

一方、水田や湖沼底泥などの嫌気的な環境で分解されると、有機物中の炭素物は最終的にメタンと二酸化炭素になる。炭水化物、タンパク質、脂肪などの高分子化合物は加水分解によって単糖類、アミノ酸、脂質などに低分子化され、嫌気性微生物によって、さらに酪酸、プロピオン酸、酢酸などの有機酸に分解される。その後、メタン生成古細菌の作用で酢酸塩や二酸化炭素と水素からメタンが生成される。ただし、加水分解や酸生成を担う真正細菌とメタン生成を担う古細菌の連携が重要であり、メタン生成菌は環境条件の変化などに影響を受けやすいため、時としてプロピオン酸や酢酸が蓄積し、メタン生成が停滞することもある。

植物や動物遺体中の有機物は土壤中で好気・嫌気分解を受けるが、分解されずに残った有機物がさらなる化学的な作用を受けて、重合・縮合・再分解し、暗褐色の腐植物質が蓄積される。腐植物質は化学構造が特定されない難分解性の高分子有機物であり、アルカリおよび酸に対する溶解性に基づき、フミン酸（アルカリ可溶、酸不溶成分）、フルボ酸（アルカリ可溶、酸可溶成分）、ヒューミン（アルカリ不溶、酸不溶成分）に分類される。腐植物質が多い土壤は、保水性と排水性があり通気性もよく、保肥力も持つ多様な機能を持つ土壤となる。

（4）有機物分解の廃水・廃棄物プロセスへの応用

有機物の好気分解では、微生物は酸素を消費するので、生分解性有機物の総括指標として、BOD（生物化学的酸素要求量）が排水基準や環境基準に用いられている。下水処理場では、易分解性有機物であるBODの除去のために自然界の自浄作用（炭素の循環）を応用している。多くの国の下水処理場で普及している活性汚泥法は、下水のなかに酸素を吹き込み、微生物によるBODの除去を促進するものである。有機物は微生物に分解されることで二酸化炭素と汚泥（微生物細胞）に変換される。一方、高濃度の有機性廃水・廃棄物の処理に用いられている嫌気性消化法は、有機物からメタンを発生させ、燃焼することで熱や電気エネルギーを回収することができ、ガスエンジンや燃料電池などの工学分野とも関連が深い。

また、日本では、生ごみなどの有機性廃棄物を焼却処分してから埋め立てることが大半であるが、欧米や東南アジアなどの多く国々では、直接埋立することが主流である。途上国の廃棄物処分場では、その管理が必ずしも十分ではなく、地表面から温室効果が高いメタンが放出され、雨期には腐植物質を含む暗褐色の浸出水が大量発生し、周辺地域に環境汚染を引き起こすこともある。近年では、廃棄物処分場をバイオリアクター（landfill bioreactor）と見なし、浸出水を処分場に循環させ、内部に自然通気する仕組みをつくるなどして、水分や酸素濃度を制御し、廃棄物の微生物分解を促進する試みがされている。

3.3.2 窒素の循環

（1）窒素固定

図3-3に生態系における窒素の生物地化学循環の概要を示す。窒素は-3から+5までの酸化数をとることができ、多様な化合物として存在している。大気成分の78%は窒素ガスであるが、三重結合で結ばれた窒素から硝酸塩などを生成することは、ほとんどの生物にとって不可能である。一次生産者である植物ですら、窒素ガスを直接利用する能力は持っていない。窒素固定細菌は、窒素ガスをアンモニウム塩に還元する酵素ニトロゲナーゼを有し、さまざまな窒素化合物を合成できる特別な生物である。マメ科植物と共生する根粒細菌が有名であり、大豆が畑の牛肉と呼ばれるようにタンパク質が豊富な理由のひとつとなっている。また、田植えの前の水田にレンゲが植えられることもあるが、共生している根粒細菌が窒素固定することによって水田の緑肥となるためである。また、シロアリも

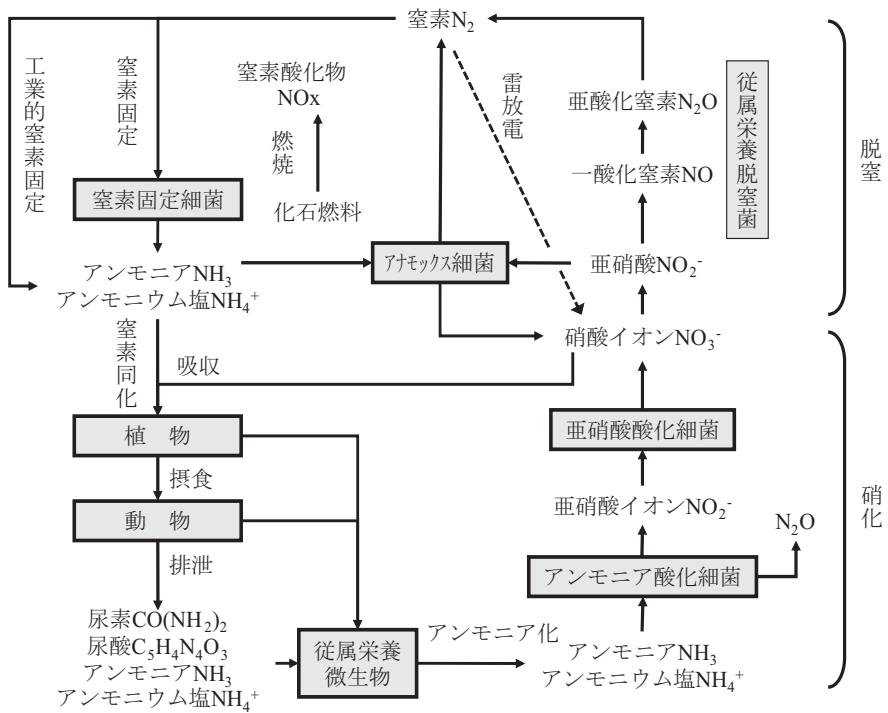


図3-3 生態系における窒素の生物地化学的循環²⁾

腸内に窒素固定細菌を共生させており、窒素含量の少ない木材を食糧とし、タンパク質を体内で合成して生きることができる。また、他の生物と共生せず、自由生活型の窒素固定細菌も存在する。ハーバーポッシュ法による化学工業的な窒素固定が1900年代初頭からはじまるまでは、生態系において生物が利用できる窒素量は非常に限られていたのである。

(2) 窒素同化

植物は、共生細菌が固定した窒素や、物質循環のなかで產生されたアンモニウム塩や硝酸塩を吸収して代謝し、アミノ酸やタンパク質、核酸などの窒素化合物を合成する。これを窒素同化という。動物も、植物や他の動物を捕食することで、そのタンパク質を窒素源として利用する。

動物の体内でタンパク質・アミノ酸が分解されると、アンモニアが生成される。アンモニアは毒性があるため、哺乳類や両生類は無毒な尿素 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ に変換して尿として排出する。鳥類や爬虫類は、非水溶性の尿酸 $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$ として体外に窒素を排出する。尿酸は尿素にくらべて濃縮が可能であり、水分をあまり必要としないため、体重増加を避け、乾燥に適応するためだと考えられている。

(3) 硝化と脱窒

植物・動物の死骸は、細菌によって分解され、アンモニウム塩に変えられる。さらにアンモニウム塩は、独立栄養細菌であるアンモニア酸化細菌やアンモニア酸化古細菌によって亜硝酸塩に、さらに亜硝酸酸化細菌によって硝酸塩に硝化される。このアンモニウム塩や亜硝酸塩、硝酸塩は、再び植物

に栄養素として利用される。また、アンモニウム塩の一部は、アンモニアガスとして大気中に揮散される。一方、嫌気的な環境下で亜硝酸塩、硝酸塩を呼吸の最終電子受容体として利用する脱窒細菌が、水や土壤から窒素を大気に戻している。1990年代には、アンモニウム塩（電子供与体）を亜硝酸塩（電子受容体）で嫌気酸化するアナモックス反応が発見された。従来の脱窒反応は有機物を電子供与体とする従属栄養型であり、アナモックス反応は独立栄養型の脱窒反応といえる。当初は、きわめて特殊な反応と見なされていたが、アナモックス細菌は増殖速度がきわめて遅いものの、地球規模で広く分布しており、海洋中のかなりの量の窒素がアナモックス反応によって脱窒されていることが示唆されている。

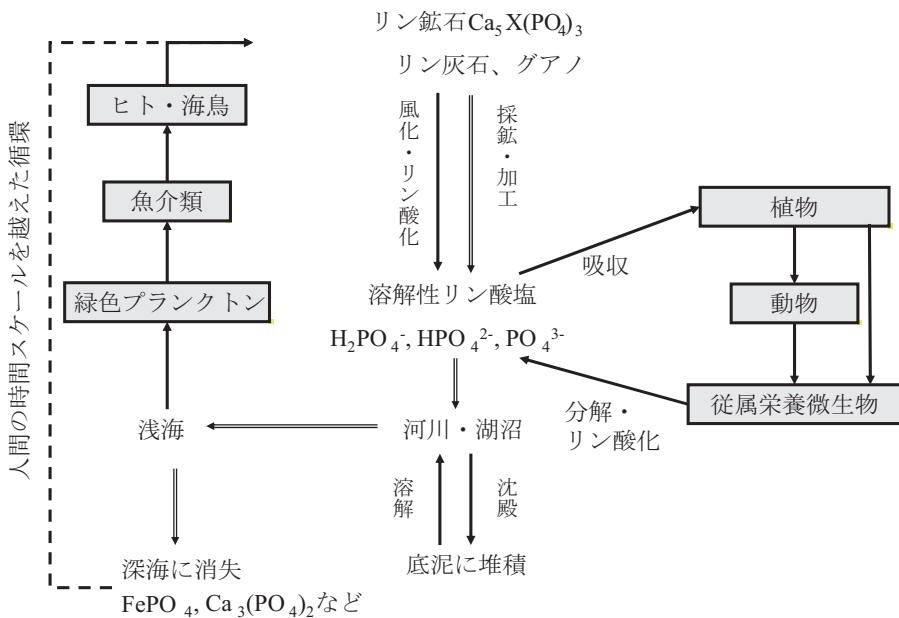
（4）窒素循環に関する環境問題

窒素はさまざまな生物が役割分担をして、生態系を循環させている元素である。しかし、自然の窒素フローに加え、人為的な窒素フローの増加によって、多くの環境問題が発生している。例えば、化学肥料を農地で使いすぎると、硝酸や亜硝酸による地下水汚染が生じる。閉鎖性水域に窒素が大量に流入すると富栄養化が進行し、アオコや赤潮が発生してしまう。下廃水から窒素を除去する方法としては、硝化と脱窒を組み合わせた生物学的処理方法が主流となっている。ただし、硝化過程におけるアンモニア酸化の副産物として、また脱窒過程の亜硝酸還元の中間代謝物として発生する一酸化二窒素は、強力な温室効果ガスであり、オゾン層を破壊することも知られている。また、自動車の排ガスなどには窒素酸化物が含まれ、大気汚染を引き起こしている。窒素酸化物は、排ガスや森林由来の炭化水素と反応し、光化学オキシダント（オゾン、硝酸過酸化アセチル）を発生させ、さらに酸性雨の原因にもなっている。

3.3.3 リンの循環

図3-4に生態系におけるリンの生物地化学循環の概要を示す。リンの濃度は陸水や海水では本来は低く、水界での植物プランクトンの増殖は強く制限されている。陸域土壤中のリンの濃度は比較的高いが、生物に利用できる化学形態のものは、やはり限られている。土壤中に存在するリンの一部は農作物に吸収されるが、大部分は難溶性塩として土壤に固定されているため、農地では化学肥料が投入されている。

リン資源として重要な鉱床には、化石質鉱床、火成鉱床、グアノなどがある。リン鉱石の主成分は、 $\text{Ca}_5\text{X}(\text{PO}_4)_3$ として表され、Xはフッ素Fや塩素Clである。これを硫酸で処理すると、石膏とリン酸二水素カルシウムが得られ、肥料のほかに、家庭用洗剤、金属洗剤、加工食品、飲料、飼料などの添加材として利用されている。グアノは、海鳥の死骸や糞、骨や貝殻が長期間堆積して化石化したものであり、太平洋南西部に浮かぶ珊瑚礁のナウル島は、海鳥の糞などに由来するグアノをリン資源として20世紀初頭から輸出して栄えたが、20世紀末にリン鉱石が枯渇し、経済が崩壊してしまっている。また、グアノの採掘によって、ペンギンなどの繁殖地の環境が悪化した事例もある。

図3-4 生態系におけるリンの生物地化学的循環²⁾

家庭や工場から排出されリンの大部分は、下水処理場でわずかに除去されるものの、大半が溶解性のリン酸塩として河川や海洋に流出し、閉鎖性水域の富栄養化問題を起こしている。最終的には、鉄やカルシウムと難溶性塩を形成し、深海に消失していく。人間のスケール感では、リンは循環しているというよりも、一方的に流れしていくものである。

下廃水中からリンを除去する方法として、PAO (phosphorus-accumulating organisms ; ポリリン酸蓄積細菌) を利用した嫌気好気活性汚泥法やA₂O (anaerobic-anoxic-oxic) 法などの生物学的脱リンプロセスが利用されている。PAOは生物学的脱リンプロセス中で優占種となるが、純粋分離することが困難であるため、そのリン除去メカニズムの詳細は、まだ明らかにはなっていないが、ポリリン酸は高エネルギー蓄積物質であり、ATPの代替物質としても機能する。図3-5に示すように、活性汚泥微生物を嫌気条件と好気条件に繰り返し曝すと、PAOは嫌気条件下では細胞内に蓄積していたポリリン酸を分解することでエネルギーを生成し、それに伴って細胞からリン酸が水中に放出される。PAOは、そのエネルギーを用いて細胞内に有機酸を摂取し、PHA (polyhydroxylalkanoates ; ポリヒドロキシアルカン酸) を炭素源・エネルギー源として細胞内に蓄積する。好気条件になると、PAOは呼吸によってエネルギーを獲得し、そのエネルギーを用いて、リン酸を摂取してポリリン酸として蓄積しつつ、PHAを使って細胞合成が行われる。有機酸の摂取とPHAの合成に必要なエネルギーよりも、PHAの酸化によって得られるエネルギーのほうが大きい。さらに細胞増殖した分だけ、嫌気条件下放出した量以上のリン酸がPAOによって摂取されるため、PAOが優占化した余剰汚泥を引き抜くことで、下廃水からリンが除去できることになる。リン鉱石の輸入単価は、近年急激に高騰しているため、下水や汚泥からリンを資源として回収する試みもされている。

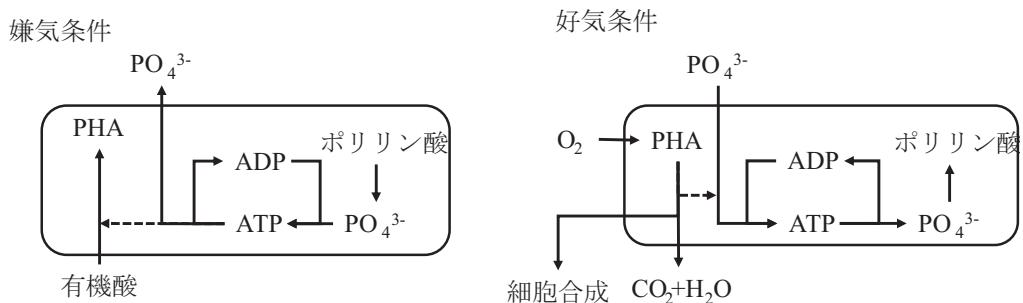


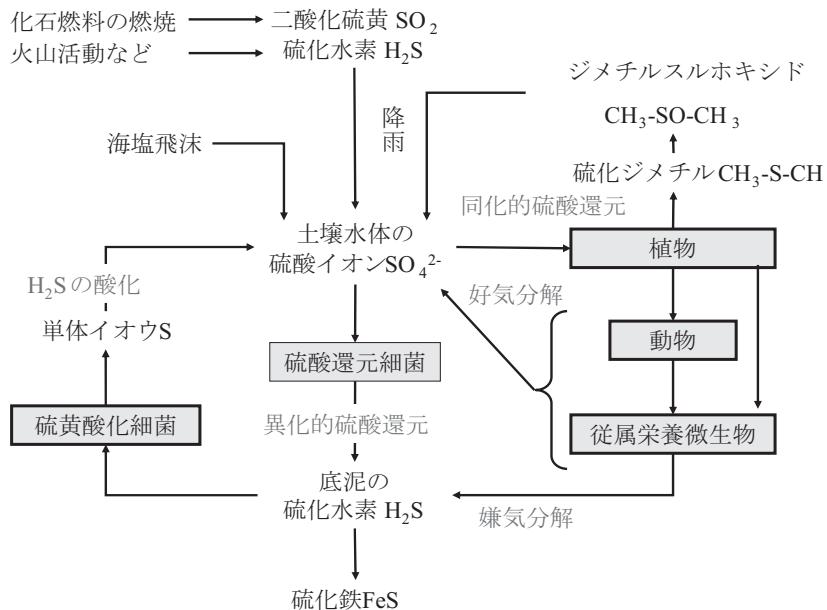
図3-5 ポリリン酸蓄積細菌の代謝メカニズムのモデル

3.3.4 硫黄の循環

図3-6に生態系における硫黄の生物地化学循環の概要を示す。硫黄元素は-2から+6までの酸化数をとることができ、金属原子などと安定な化合物を形成することができる。植物は硫酸塩を根から吸収し、硫黄はシステインやその他の有機化合物として取り込まれる。動植物の排泄物や死骸中の硫黄化合物は、細菌によって好気分解されると硫酸塩に酸化される。嫌気分解されると、悪臭防止法で指定されている硫化水素、メチルメルカプタン (CH_3SH)、硫化メチル (CH_3SCH_3)、二硫化メチル ($\text{CH}_3\text{S}_2\text{CH}_3$) などが生成される。硫酸塩を呼吸の電子受容体として有機物を酸化し、硫化水素を発生させる硫酸還元細菌もいる。硫化水素は、栄養的に多様な硫黄酸化細菌によって硫酸塩に酸化される。また、海洋の植物プランクトンのなかには、硫化メチルを生産するものが存在し、硫化メチルはエアロゾルとなって雲の核となる。酸化物のジメチルスルホサイド (CH_3SOCH_3) は、硫酸塩となって海に戻る。

また、硫黄の循環に関連する微生物は、太陽光が届かず、海底から熱水が噴出する深海において、独自の生態系を構築することが知られるようになった。深海に住むチューブワームやシロウリガイは、体内に硫黄酸化細菌を共生させており、海底から噴出する硫化物を酸化させて炭酸同化をさせ、それに由来する有機物を養分として生活している。これらの生物は太陽光の恩恵を受けておらず、地表面に生息する光合成生態系に対して、化学合成生態系と呼ばれている。化学合成生態系の存在は、近くにマグマがあったり、地下に活断層が隠れている可能性を示している。これらの生物の分布を調べることで、海底の地殻変動を推測することもできる。

また、コンクリート製の下水管が硫黄の循環に関与する微生物によって腐食してしまうこともある。下水のなかには、硫酸塩や有機物が含まれており、硫酸還元細菌の作用によって硫化水素が発生する。硫化水素は、下水管の上部空間において硫黄酸化細菌によって硫酸に酸化され、コンクリートが腐食されてしまうのである。硫黄酸化細菌は、鉄酸化細菌と並んで、低品位鉱石から銅を回収するバイオリーチングに古くから用いられてきた。鉱石中の硫黄を酸化することでエネルギーを獲得する独立栄養の硫黄細菌を利用し、硫黄と結合している銅 (CuS) を直接溶出させ、生成された硫酸が間接的に銅を溶出させるのである。最近では、都市廃棄物の焼却灰に含まれるさまざまな金属を溶出回収するためバイオリーチングを利用する研究も行われている。

図3-6 生態系における硫黄の生物地化学的循環²⁾

参考文献

- 1) 北尾高嶺：生物学的排水処理工学，コロナ社，2003.
- 2) 濱戸昌之：環境微生物学入門，朝倉書店，2006.
- 3) 惣田訓・池道彦：下水処理システムのビジョン変換，池道彦・原圭史郎編著，想創技術社会，大阪大学出版会，pp.97-114，2016.

コラム 下水処理と温室効果ガス

下水処理の目的が、BOD除去から栄養塩類除去に拡大するに従い、新設される下水処理プロセスは高度なものになってきた。処理水質の向上は、電力や化学薬品の消費量の増加を伴うものの、水質の向上で得られる地域の水環境保全の効用が大きかったため、従来は問題にされていなかった。

しかし、エネルギー消費量の増加に対する水質向上の効用は少しずつ小さくなり、さらに地球温暖化対策に迫られるにつれ、その関係の見直しが必要となっている³⁾。曝気槽から発生する二酸化炭素は、大半がタンパク質や炭水化物、脂質などの生物由来のものなので、カーボンニュートラルと見なすことができる。しかし、曝気をするために送風機を動かすための電力などは、化石燃料の燃焼に由来するものであり、そこで発生する二酸化炭素は、温室効果ガス排出量として計上される。また、下水中の有機物の一部は、下水管のなかで嫌気分解されており、メタンが発生している。窒素を除去するため、下水処理場で硝化と脱窒を行うと亜酸化窒素が発生する。二酸化炭素を1とすると、地球温暖化係数は、メタンが25、亜酸化窒素は298である。BOD除去を主目的とする従来型の活性汚泥法にくらべ、窒素・リンなどの栄養塩類を除去できる活性汚泥変法は、下水の有する富栄養化ポテンシャルを1／6程度に削減できるが、それに伴って地球温暖化ポテンシャルが3倍になってしまう試算もある³⁾。下水の処理水質の向上によって、水環境は保全できても、地球温暖化は加速化してしまうかもしれない。物質循環にかかわる生物反応を適切に利用・制御することで、地域環境と地球環境の保全の両立はできないだろうか？