

## 深見池の酸化還元境界層を中心とした微生物学的マンガン循環

八木明彦<sup>1)</sup>

### Biological manganese cycle in the oxic and anoxic layers of Lake Fukami-ike

Akihiko YAGI<sup>1)</sup>

#### 摘 要

長野県下伊那郡阿南町に位置する深見池の酸化還元境界層におけるマンガンの微生物過程については多くの研究を行ってきた。これまでの文献を基に、成層期における典型的な各態マンガンの鉛直分布、微生物的マンガン酸化による懸濁態マンガン (PMn) 生成、マンガンの微生物作用の共役関係と循環、光合成紅色非硫黄細菌 (*Rhodospseudomonas palustris*) とマンガン循環などの研究成果から深見池の酸化還元境界層を中心とした微生物学的マンガン循環をそれぞれまとめた。更に、微生物学的な作用によるマンガンの溶存化と懸濁化に伴って生じる溶存有機態炭素 (DOC) 消費速度について、光合成紅色非硫黄細菌の DOC 利用を含め、マンガン循環フラックスとの関連を求めた。

八木 (1994) の報告では深水層中の溶存態マンガン (DMn) 現存量は  $4.04 \text{ g m}^{-2}$  で溶存態有機マンガン (DOMn) 現存量は  $1.21 \text{ g m}^{-2}$  および PMn 現存量は  $0.40 \text{ g m}^{-2}$  で滞留時間は 9 日と見積もられ、DMn フラックスは酸化還元境界層では  $43 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、間隙水では  $2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、また、DOMn の間隙水中のフラックスは  $1 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となる。また、酸化還元境界層の Mn 還元菌による DMn フラックスは  $4.2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となり、DMn フラックスの 10% に相当し、Mn 沈降粒子フラックスは  $5.0 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられた (八木, 1994)。

本研究では、Mn 酸化菌による PMn フラックスは  $0.61 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  で、PMn フラックスの 1.4% に相当すること、さらに、DOC 消費の割合は Mn 酸化菌が 3.5% で有ることを見積もり、この結果より、Mn 還元菌で 24%、*Rh. palustris* は 17%、無機化学的酸化 7% を基に、新たに従属栄養細菌 48.5% を算出することが出来た。これらの値から微生物学的マンガン循環を報告する。

キーワード：DOC 消費、光合成紅色非イオウ細菌、マンガン酸化・還元菌、溶存・懸濁態マンガン、溶存有機態マンガン

(2008 年 9 月 7 日受付；2009 年 3 月 18 日受理)

#### 研究の背景

##### 深見池とマンガンサイクル

深見池は山間にある富栄養湖で、風の影響を受けにくく、夏期に安定した水温成層が長期にわたり発達する。植物プランクトンの有機物の生産が活発であるため、成層期間には深水層は還元的になる。その上、湖水中の硫酸イオンの濃度が高いため、硫酸還元により形成される硫化水素が夏期深水層に蓄積し、深水層は著しい還元状態になる。本湖沼の水中の硫酸濃度は  $10\text{-}22 \text{ mgSO}_4^{2-}\text{-S L}^{-1}$  で、夏期深水層中の硫化水素濃度  $12 \text{ mgH}_2\text{S-S L}^{-1}$  に達する (Yagi et. al., 1983)。

これは淡水湖の  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{H}_2\text{S}$  濃度としては非常に高く (上野, 1952; Matsuyama and Saijo, 1971, 1973), Matsuyama (1973) が報告した部分循環湖である水月湖の硫酸イオンの値  $33\text{-}117 \text{ mgSO}_4^{2-}\text{-S L}^{-1}$ 、硫化水素濃度  $10\text{-}100 \text{ mgSO}_4^{2-}\text{-S L}^{-1}$  に準じる。深見池においてはこのような深水層の還元化のため、中層に明瞭な化学躍層が発達し、酸化還元に伴う化学物質の明瞭な変化が期待される。これら化学物質の中で、マンガンは、その存在状態が酸化還元電位のわずかな違いで変化し、陸水学的に興味ある物質である。酸化還元過程におけるマンガンの変化は、微生物反応による変化と平行して、化学反応による変化が進むと考えられる。

<sup>1)</sup> 〒 470-0392 愛知県豊田市八草町八千草 1247 愛知工業大学工学部都市環境学科土木工学専攻 Aichi Institute of Technology, Faculty of Engineering, Department of Urban Civil and Environmental Engineering, 1247 Yachikusa, Yakusa-cho, Toyota, Aichi 470-0392, Japan (E-mail: yagi@aitech.ac.jp)

マンガン酸化還元電位は pH 7 で  $Mn^{4+} / Mn^{2+} + 550mV$  で、+450 mV 程度から  $Mn^{2+}$  を生じる (Delfino, 1968: Stumm and Morgan, 1981)。マンガンの Mn(IV) から Mn(II) への還元は、酸化還元電位が脱窒と硫酸還元の間位置する。この理由から、自然界の生元素の循環と例えば酸素の運搬に寄与する研究の中でマンガンの酸化還元過程の研究は重要である。このため、還元的な湖水中と間隙水中におけるマンガンは酸化還元のサイクルにより、酸化的環境から還元的環境に酸素を運ぶ車輪の役目、manganous wheel (Mayer et al., 1982) と呼ばれている。湖水や海水中の酸化還元境界層付近では、還元層から上方に移送された  $Mn^{2+}$  は、酸化層で酸化されると  $MnO_2$  の懸濁態マンガンとなり、水中の懸濁態マンガン濃度が非常に高いときには、褐色の濁りをもたらす (Yagi and Shimodaira, 1986)。

#### マンガンの微生物学的酸化

Mn 酸化菌は、溶存態マンガンを、不溶性マンガンの形に酸化し、細胞内外に沈着する細菌の総称である (Ghiorse, 1984)。この能力は鉄酸化細菌と同様、あらゆる環境に生息する微生物に広く行き渡っているが、微生物による酸化還元反応が進む場合、エネルギー源と共に水素供与体及び炭素源が必要となる (Tyler and Marshall, 1967)。マンガンは鉄よりも酸化されにくく、まず、鉄が沈積し、この鉄にマンガンが吸着・酸化して互層を形成したマンガン塊を作っている。また、溶存態マンガンの存在する湖底や海底では、*Pseudomonas* 属、*Flavobacterium* 属、*Aeromonas* 属などのマンガン酸化菌によるマンガン塊などの形成が数多く報告されている (たとえば Ehrlich, 1963, 1968, Nelson, 1978 など)。また、固まりで発生するマンガン酸化菌の *Arthrobacter* 属は、溶存酸素が  $1mg L^{-1}$  以下の微好気条件下で存在するという報告もある (Hanert, 1991)。琵琶湖では成層期、深水層で現れる酸化還元境界層において *Metallogenium* sp. の発生によるマンガンの集積が報告されている (Miyajima, 1991)。

#### マンガンの微生物学的還元

自然水界においては微生物によるマンガンの還元では、従来は、微生物学的硫酸還元で生じた  $H_2S$  によって、マンガンが還元されるという 2 次的なマンガン還元の考えが一般的であった。有機物により二酸化マンガン ( $MnO_2$ ) の直接的微生物的還元も古くから知られており、海洋や土壌でマンガンの還元が有機物の分解と結びついているとした多くの報告 (加村と吉田, 1971; 吉田と加村, 1972) がある。湖沼の Mn 還元菌の存在を最初に確認したのは、Troshanov (1967, 1968) で、淡水湖と湖底泥において Mn 還元菌 16 種を分離した。その後、マンガンノジュール、湖沼、海洋、土壌などより分離した還元菌 (*Bacillus* 菌、*Coccus* 菌、*Pseudomonas* 菌、*Alteromonas* 菌など) を用い、 $Mn^{2+}$  溶出と各種の炭素源の共

役関係を研究したものがある (Lovley and Phillips, 1988)。

このように、還元的湖水中の微生物による有機物の消費と共役して二酸化マンガンが還元されて、Mn 還元菌が水素供与体として DOC を利用し、 $MnO_2$  を  $Mn^{2+}$  に還元する。よって、湖沼の酸化還元境界層では Mn 還元菌による DOC 消費と PMn 生成の共役関係が存在すると考えられる。

本研究の目的は、深見池の酸化還元境界層でこれまでマンガンの微生物過程について多くの研究を行ってきたが、マンガン酸化・還元菌と DOC の利用についてマンガン循環の定量化はまだ不完全だったので、これを完成することにある。そして、深見池におけるマンガン循環に関わる各過程の相互関係を考察し、主として夏期成層期の酸化還元境界層を中心とするマンガンの動きにかかる微生物過程を論じる。

### 研究方法

深見池は長野県下伊那郡阿南町 (北緯  $35^{\circ} 19'$ 、東経  $137^{\circ} 49'$ ) に位置し、標高 484 m、短径 150 m、長径 300 m、面積 2.2 ha の富栄養湖である。最大深度は 1978 年の観測当初は 8.5 m であったが、2007 年では 7.75 m と深度低下をきたしている。本論文では、これまでに報告された微生物を介したマンガン循環の数値を引用し、更に、マンガン酸化については Yagi et al. (2006) の報告を基に算出し、全体として再計算を行った。そのために、深見池におけるマンガン循環の支配因子に関しては、Wetzel (2001) の記載や著者の博士学位論文 (八木, 1994) および以下の論文を参照してまとめた。

- 1) 深水層からの鉛直渦拡散による溶存態マンガン供給は、Yagi (1996)。
- 2) Mn 還元菌による還元は、Yagi (1993)。
- 3) 光合成紅色非硫黄細菌と DOC 消費は、Yagi et al. (1991)、Yagi (1997)。
- 4) 二価マンガンの酸化によるマンガンの懸濁化は、Yagi and Shimodaira (1986)。
- 5) Mn 酸化菌による酸化は小林 (2000)、Yagi et al. (2006)。
- 6) 懸濁態マンガンと炭素粒子沈降は Yagi et al. (1983)、Yagi (1996)。
- 7) 溶存有機態マンガン (DOMn) は、Yagi (1988, 1990)、Wetzel (2001)。

分析法、定量および結果の詳細についてはこれらの論文を参照されたい。なお、本論文で引用した語句、数値および出典を表 1 にした。また、本論文で始めて記載した方法、結果については本文中に説明した。

### 計算方法

本文中で使用する語句 (省略形) は、溶存態マンガン

深見池の酸化還元境界層を中心とした微生物学的マンガン循環

表 1. 本論文に記載したマンガン, DOC に関連する事項, 数値, 単位及び出典 (本論文において直接は記述が無くても計算過程に重要と思われる値も参考に示してある).

事 項	数値単位	出 典
鉛直渦拡散係数	0.0304 m <sup>2</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
Mn 濃度勾配	1.42 gMnm <sup>-3</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994
DOMn 濃度勾配 (最大)	0.445 gMnm <sup>-3</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994
DMn フラックス	0.043 gMnm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
DOMn フラックス	0.012 gMnm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Yagi, 1993; 八木, 1994
DMn 滞留時間	92 日	八木, 1994; Yagi, 1996
PMn 滞留時間	9 日	八木, 1994; Yagi, 1996
DMn 現存量	4.04 gm <sup>-2</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
DMn 現存量	21 Kg	八木, 1994
DOMn 現存量	1.21 gm <sup>-2</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
PMn 現存量	0.40 gm <sup>-2</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
PMn 現存量	8 Kg	八木, 1994
PMn 蓄積速度	6.4 mgMn · m <sup>-2</sup> · d <sup>-1</sup>	八木, 1994
再溶解生マンガンフラックス	8.1 mgMn · m <sup>-2</sup> · d <sup>-1</sup>	八木, 1994
間隙水 Mn フラックス	0.002 gm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Yagi, 1993; 八木, 1994
間隙水 DOMn フラックス	0.001 gm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Yagi, 1993; 八木, 1994
マンガン沈降粒子 (岩石中) フラックス	0.005 gm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994
深水層中の DOM の DM に占める割合	30 %	Yagi, 1988; 八木, 1994
間隙水中の DOM の DM に占める割合	平均 40 %	Yagi, 1990; 八木, 1994
DOC 減少フラックス	0.32 mmolCm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	八木, 1994; Yagi, 1996
菌無機化 (異化) 効率	36 %	八木, 1994
菌体生育効率	64 %	八木, 1994
Mn 還元菌の DOC 消費割合	24 %	Yagi, 1986; Yagi, 1993; 八木, 1994; Yagi, 1996
<i>Rh. palustris</i> の DOC 消費割合	17 %	Yagi et al., 1991; 八木, 1994; Yagi, 1996
Mn 還元菌の DMn フラックスに占める率	9.8 %	八木, 1994; Yagi, 1996
<i>Rh. palustris</i> の Mn 取り込み量	0.45 mgMnm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	Yagi et al., 1991; 八木, 1994
Mn 酸化菌の DOC 消費割合	3.5 %	本論文
Mn 酸化菌の PMn フラックス	1.9 mgMnm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	本論文
Mn 酸化菌の DMn フラックスに占める割合	1.4 %	本論文

(DMn), 懸濁態マンガン(PMn), 溶存有機態マンガン(DOMn), 岩石中に含まれる酸不溶性マンガン (粒状態マンガン), 堆積した後に還元的環境下で溶出するマンガン (再溶解性マンガン), 溶存態有機炭素 (DOC), 懸濁態有機炭素 (POC) である。

- 1) 深水層からの DMn フラックス: 深見池の停滞期 (6 月から 9 月) における拡散係数 0.0304 m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>, マンガン濃度勾配の平均は 1.42 gMn m<sup>-3</sup> m<sup>-1</sup> であるので, マンガンの上方の鉛直フラックスは 0.043 gMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> と計算された (八木, 1994)。
- 2) 再溶解生マンガンフラックス: 4 月から 5 月までの 54 日間における DMn 現存量変化の日数に対する回帰式の傾きより 8.1 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> を算出した。特に, 還元層が急速に発達する 5 月下旬から 6 月下旬にかけては大きく, この場合には, 現存量の日変化の回帰式の傾きから, マンガン溶出フラックスは 93 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> となった (八木, 1994)。
- 3) PMn 生成速度: 酸化還元境界層において 5 月始めから 6 月中旬の日変化の回帰式の傾きから, 4.0 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> を求めた (八木, 1994)。
- 4) 滞留時間: マンガン現存量は成層前期で 3.88 gMn m<sup>-2</sup>, 成層後期で 4.04 gMn m<sup>-2</sup> となるので, 成層期における深水層の DMn の滞留時間は 92 日 ( (3.88+4.04) / 2 ÷ 0.043 =92) となる (八木, 1994)。
- 5) DOC 減少フラックス: 成層期に DOC 極小値を示した深度の上下層について, それぞれ DOC 濃度勾配を算出し, この上下の平均値と拡散係数 (0.0304 m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>) を乗じ, 3.84 mgC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (0.32 mmolC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) を算出 (八木, 1994)。
- 6) Mn 還元菌による DOC 消費割合: 湖水の保温実験で, 深度と日数の異なる 6 試水について, DOC ( μmolC L<sup>-1</sup>) と PMn ( μmolMn L<sup>-1</sup>) の減少比 ΔDOC / ΔPMn は 5.78 ± 0.48 とほぼ一定値が得られたので, マンガン還元菌と DOC 利用のモル比を Mn : DOC = 1:5.78 として, マンガン還元菌による DOC 消費 24% (1/2 × 1/0.36 × 1/5.78 × 100 = 24%) を見積もった (八木, 1994; Yagi, 1996)。
- 7) Mn 還元菌による Mn フラックス: マンガン還元作用による Mn<sup>2+</sup> の生成は 24% を用い, 4.2 × 10<sup>-3</sup> gMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (0.32 × 10<sup>-3</sup> × 54.9 × 0.24) を算出 (Yagi, 1986; 八木, 1994)。
- 8) Mn 酸化菌による DOC 消費割合: Mn マンガン酸化菌の利用による DOC 消費量を小林 (2000) と Yagi et al. (2006) の観測結果を基に計算して以下のように求めた。2000 年 5 月 27 日 ~ 6 月 17 日の成層発達期の PMn と DOC の鉛直分

布の酸化還元境界 (2.75 m, 3.0 m, 3.25 m, 3.5 m, 3.75 m, 4.0 m) の6層における水柱の単位面積当たりの変化量を測定して現場観測結果からモル比  $\Delta \text{DOC} / \Delta \text{PMn}$  を算出する。また, Ehrlich (1968) や竹松 (1998) の報告に基づいて Mn 酸化菌と DOC 消費の化学的等量の計算, また, Yagi et al. (2006) の報告した Mn 酸化菌について, Mn 還元菌と同様に無機化 (異化) 効率と生育効率を文献で推定し, 現場における Mn 酸化菌による DOC 消費割合を算出する。さらに, DMn フラックスに占める PMn フラックスの割合も求める。

- 9) DOMn フラックス: 観測された DOMn の最大勾配値  $0.445 \text{ gMn m}^{-3} \text{ m}^{-1}$  とマンガン濃度勾配値  $1.42 \text{ gMn m}^{-3} \text{ m}^{-1}$  との比較 30% (Yagi, 1988, 1990) を, フラックスの算出は濃度勾配に拡散係数を乗ずるので, DMn フラックス  $43 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  に乗じ,  $12.9 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  を得た (八木, 1994)。
- 10) 湖底間隙水中からの DOMn フラックス: 底泥化からの DMn フラックス  $2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  に, 間隙水中の 0 cm ~ 8 cm の DMn と DOMn の割合は平均 40% (Yagi, 1990) なので, 0.4 を乗じて  $0.8 (= 1) \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  を算出した (八木, 1994; Yagi, 1996)。
- 11) Mn 還元菌フラックスの DMn フラックスにおける割合: DMn フラックス  $4.2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  より, Mn 還元菌フラックスは 10% ( $4.2/43 \times 100$ ) に相当した (八木, 1994)。
- 12) 光合成紅色非硫黄細菌による DOC 消費: 湖水現場の一定期間における菌体増加量と DOC 減少量の観測結果より, 21.1 %, 17.0 %, 25.0 % をそれぞれ求められたが成層期の最も安定した時期の値 17.0 % を DOC 利用として計算した (Yagi et al., 1991; 八木, 1994; Yagi, 1996)。

## 結果と考察

マンガン沈降粒子フラックス, 鉛直渦拡散によるマンガンフラックスおよび底泥溶出マンガンフラックス

マンガン沈降粒子フラックスは成層期に小さく  $5.0 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  で, これは外来性で, 還元的環境でも溶解し難いマンガン粒子 (岩石中に含まれるマンガン) で, 湖底堆積物として堆積する。循環期始めには大きく  $104 \sim 175 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , それ以後の冬季には  $43 \sim 41 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と小さくなる傾向が認められた。このマンガン粒子が湖底に沈積し, 湖水が還元状態になると再び溶出する再溶解性マンガンとなると考えられる。湖底に沈積した, 溶解し易い再溶解性マンガンの溶出フラックスは湖水が還元状態になる 3 月下旬から認められる ( $8.1 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) が, 現存量の日変化の回帰式の傾きから, マンガン溶出フラックスは特に 5 月下旬 ~ 6 月下旬に大きく,  $93 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  に達し, この間に深水層中の DMn の大部分 (約  $4 \text{ g m}^{-2}$ ) が蓄積される (八木, 1994; Yagi, 1996)。酸化還元境界層の PMn 現存量は成層前期で  $300 \text{ mgMn m}^{-2}$  と

なり, 成層後期では  $410 \text{ mgMn m}^{-2}$  を示し, 平均滞留時間は 9 日と見積もられた (八木, 1994; Yagi, 1996)。湖水循環期は  $\text{DMn} < \text{PMn}$  となる。

酸化還元境界層における PMn の蓄積速度は, 5 月初旬から 7 月下旬までの現存量の日変化の回帰式の傾きから  $6.4 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となり, その後はほぼ一定である。沈降粒子のマンガンは, 循環期マンガン沈降粒子フラックスの 0.1 ~ 0.32 % である (八木, 1994; Yagi, 1996)。

### 拡散によるマンガンの鉛直フラックス

深水層に集積している DMn が, 密度勾配の大きい水温躍層を移動する主な過程は, 鉛直渦拡散によるものである。拡散によるマンガン鉛直フラックスの算出に必要な拡散係数は, Hutchinson (1957) の熱拡散の式より求め,  $0.0304 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$  が得られた (八木, 1994)。DMn 濃度勾配は  $1.42 \text{ gMn m}^{-3} \text{ m}^{-1}$  (平均) となるので, DMn の上方への鉛直フラックスは  $0.043 \text{ gMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となった (八木, 1994)。この値より, DMn 現存量は成層前期で  $3.88 \text{ gMn m}^{-2}$ , 成層後期で  $4.04 \text{ gMn m}^{-2}$  となるので, 成層期における深水層の DMn の滞留時間は 92 日となる (八木, 1994)。

### 成層期における典型的な各態マンガンの鉛直分布

水温成層期における典型的な水温, 溶存酸素, 硫化水素, クロロフィル *a*, 光合成イオウ細菌, Mn 酸化, 還元菌, 各態マンガン, DOC の鉛直分布を八木 (1994) の報告を改変し図 1 に模式的に示す。

夏期成層期は硫酸還元の前進行により硫化水素が深水層に蓄積し, 溶存酸素と硫化水素が共存する酸化還元境界層 (Yagi and Shimodaira, 1986) が形成 (溶存酸素ゼロとなる層 ± 25 cm を中部, この層より + 25 cm を上部および - 25 cm 層を下部とする) される。この境界層上部では僅かに酸素と光があり, 従属栄養の光合成紅色非イオウ細菌が集積し, 最も下部では僅かな硫化水素と光がある層で, 独立栄養の光合成硫黄細菌の緑色イオウ細菌が集積し有機物生産が進む。他方, 酸化的表水層から沈降してきた PMn, あるいは深水層より上方に拡散してきた  $\text{Mn}^{2+}$  が Mn 酸化菌や化学的酸化により PMn が酸化還元境界層に集積し PMn の高濁度層が発達する (Yagi and Shimodaira, 1986)。この酸化還元境界層ではマンガン還元菌が生息し, 生じている PMn が還元され  $\text{Mn}^{2+}$  となり溶存化し, 一部は溶存有機態マンガン (DOMn) となる (Yagi, 1988, 1990)。

また, 酸化還元境界層では DOC は Mn 還元菌, Mn 酸化菌や他の従属栄養細菌による利用が加わり, 有意な減少を示す (Yagi, 1986)。この分布パターンは上述の場の環境構造の中でおこる連鎖的な代謝反応の結果として作られると考えられる。

図1. 深見池における停滞期の典型的な各成分の鉛直分布(八木, 1994 を改変). 図左:水温(●)・透明度(Tr, ▲)・溶存酸素(O)・硫化水素(Δ); 図中央:黒点部は酸化還元境界層を示し, Chl. a(植物プランクトン, ○)・B-Chl.c(光合成硫黄細菌, ●)を折れ線で, *Rh. palustris*(光合成紅色非イオウ細菌), Mn還元菌(酸化還元境界層上部), Mn酸化菌(酸化還元境界層下部)の細菌は棒グラフで示した. なお, 細菌数などのグラフ上の数値は模式図で傾向を示したにすぎない. 図右:PMn(—○—), DMnを実線, DOMnを斜線, Mn<sup>2+</sup>を実線, DOCを点線およびPOCを実線でそれぞれ示した.

#### 微生物学的マンガン還元による Mn<sup>2+</sup> フラックス

PMn から Mn<sup>2+</sup> 溶出の内, Mn還元菌の還元作用による DMn フラックスは, 酸化還元境界層において DOC の減少が観測され, 全炭酸(T-CO<sub>2</sub>)の増加も対応して見られ, 更に, DOC の減少は微生物活動によるものと実験的にも証明された(Yagi, 1986). そこで DOC 極小値を示した深度の上下層について, それぞれ DOC 濃度勾配を算出し, この上下の平均値と拡散係数(0.0304 m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>)とから計算し, 成層期の平均 DOC フラックスは 3.84 mgC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (0.32 mmolC m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>)の値が得られた(八木, 1994). 一方, 微生物によるマンガン還元反応は, CH<sub>2</sub>O + 2 MnO<sub>2</sub> → 2Mn<sup>2+</sup> + CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> + 2OH<sup>-</sup>として表され, マンガン1モルの還元で0.5モルのDOCが化学量論的に消費される(Yagi, 1986). マンガン還元菌のDOC利用には菌体生産(同化)と無機化(異化)があり, 培養実験により同化効率64%と無機化効率36%をそれぞれ求めた(八木, 1994). さらに, 湖水の保温実験によってMn還元菌によるマンガンとDOC利用の関係から, モル比でMn:DOC=1:5.78を算出し, Mn還元菌によるDOC消費24%が見積もられた(八木, 1994; Yagi, 1996). よって, Mn還元菌のマンガン還元作用によるDMnフラックス(Mn<sup>2+</sup>

の生成)は24%を用いて, 4.2 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>となり, この値は深水層からのDMnフラックス(43 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>)の9.8%に相当することが判明した(Yagi, 1986; 八木, 1994).

#### 微生物学的マンガン酸化による PMn 生成

Mn酸化菌は *Metallogenium sp.* (Miyajima:1992 a, b) および *Planktomyces bekefii* (Morphotype 1) (Yagi et al., 2006) 等が報告されている. 深見池におけるPMnの生成とDOC消費については, ペプトン培地室内実験より0.30~0.70 mgMn L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>(平均0.6 mgMn L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>)と91.7 mgDOC L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, よって, ΔDOC/ΔPMn=700の対応関係が求まっている(Yagi et al., 2006). しかし, この値はペプトン培養の非常に高濃度のDOC存在下での反応で, 八木(1994)も指摘しているように, Mn還元菌とDOC消費(グルコース培養)に関しても, 湖水を直接保温したときと非常に大きな違いが見られ, 人為的な処理をしていない湖水を直接保温して得られるのが最も現場に近い反応と考えられた.

そこで, 本論文では, 新たに, Mn酸化菌の利用によるDOC消費量を小林(2000)とYagi et al. (2006)の現場観測結果を基に以下のように計算した.

2000年5月27日～6月17日の成層発達期のPMnとDOCの鉛直分布の酸化還元境界(2.75m, 3.0m, 3.25m, 3.5m, 3.75m, 4.0m)の6層における水柱の単位面積当たりの変化量を求めた。その結果, PMn:(2.40-0.55)/6 × 1.25=+0.385 gMn m<sup>-2</sup>, DOC:(8.6-10.2)/6 × 1.25=-3.33 gC m<sup>-2</sup>と測定された。PMnで+0.385 gMn m<sup>-2</sup> (+0.00701 molMn m<sup>-2</sup>), DOCは-3.33 gC m<sup>-2</sup> (-0.278 molC m<sup>-2</sup>)となり, この現場観測結果からモル比ΔDOC/ΔPMn=39.7が得られた。

化学的等量関係については, Ehrlich (1968)はMn酸化菌によるマンガン酸化の化学式を報告しているため, これを変形し, DOC利用は, 2MnMnO<sub>3</sub> + 3H<sub>2</sub>O + 2O<sub>2</sub> + CH<sub>2</sub>O → 2(H<sub>2</sub>MnO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> + CO<sub>2</sub>となることや, 竹松(1998)のMn酸化菌がMn<sup>2+</sup> + 1/2O<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O → MnO<sub>2</sub> + 2H<sup>+</sup>の反応により, 酸性化により停止するという報告を利用し, 2Mn<sup>2+</sup> + 2O<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O + CH<sub>2</sub>O → 2MnO<sub>2</sub> + CO<sub>2</sub> + 4H<sup>+</sup>の式を導き, いずれの式からも化学的等量はMn:C=1:0.5の関係が得られる。

無機化(異化)効率と菌体生育効率については, 水田土壌のバクテリアの70%以上がマンガン還元能を有する(吉田・加村, 1972)こと, また, Mn還元菌とMn酸化菌は懸濁態マンガン表面に存在する(Ehrlich, 1968)ことが報告されている。さらに, Terai(1987)は<sup>14</sup>C標識酢酸塩を用いて, 深見池と木崎湖における酸化還元境界層(それぞれ4-4.5m層, 21-24m層)における菌体生育効率と無機化(異化)効率の割合を求め, それぞれ66%, 34%の値を得ており, Kato and Stable (1984)はConstance湖におけるDO<sup>14</sup>C(植物プランクトンの細胞外排出有機物), グルコースのいずれも無機化(異化)効率48 ± 14%, Kato and Sakamoto (1983)は木崎湖におけるアミノ酸, グルコースの無機化(異化)効率を36%, 32-42%(平均37%)と報告し, 前述のMn還元菌の値と非常に近い。Mn酸化菌と還元菌の両同化効率が同一という保障はないが, 本論文ではこの菌体生産(同化)効率がMn酸化菌の菌体生産効率を示すと見なしてMn還元菌と同様にして無機化(異化)効率36%, 菌体生育(同化)効率64%とした。

よって, Mn酸化菌とDOC消費の化学的等量は, Mn:C=1:0.5の関係と, Mn還元菌と同様にして無機化(異化)効率36%, 菌体生産(同化)効率64%を用いて, Mn酸化菌による現場DOCの消費割合を計算し, 3.5%(1/2 × 1/0.36 × 1/39.7 × 100 = 3.5%)と見積もった。Mn酸化菌によるPMnフラックスは, Mn還元菌と同様にして, 0.61 × 10<sup>3</sup> gMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (0.32 × 10<sup>3</sup> × 54.9 × 0.035)となる。よって, Mn酸化菌のPMnフラックスは深水層からのDMnフラックス43 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>の1.4%(0.61/43 × 100=1.4%)に相当することが判明した。

さらに, Mn酸化菌利用による炭素フラックスはDOC消費フラックス3.84 mgCm<sup>-2</sup>day<sup>-1</sup> (0.32mmolCm<sup>-2</sup>day<sup>-1</sup>)値に利用率3.5%を乗じて0.13 mgCm<sup>-2</sup>day<sup>-1</sup>が求められた。また, Mn

酸化菌のDOC利用率が3.5%となった結果, その他の従属栄養細菌によるDOC利用率は48.5%と見積もられた。

#### 湖底堆積物間隙水中からのDMnフラックス

成層期の湖底堆積物間隙水中には湖底直上のDMn濃度よりはるかに高濃度のDMnが検出されているので(Yagi and Shimodaira, 1986), 堆積物から湖水への移送が有ると判断される。湖底堆積物間隙水からの湖水中へのDMn鉛直フラックスはMasuzawa(1987)の式より, DMnフラックス=2 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>が得られた(八木, 1994; Yagi, 1996)。

#### DOMnフラックス

酸化還元境界層では, マンガン酸化菌が直上の酸化層の酸素を利用して, その下の嫌気層で溶けだしたマンガンを酸化している。湖でのマンガンは, 湖水が鉛直混合する循環期に急速に酸化され堆積することが知られているが, 有機化合物, 特にフミン酸が供給される時, 酸化還元電位の高い表水層でも溶存したままで存在することができる(Schwoerbel, 1978)。Mn還元菌はマンガン還元にあたりDOCを消費し, DOCは電子供与体, PMnは電子受容体としてそれぞれ作用し, マンガンは溶存化する。又, この過程でDOC-Mn錯体が形成され, DOMnとして存在する(Yagi, 1988, 1990)。この様に錯体を形成し溶存しているマンガンの分解には, バクテリアの活動が重要であり(Rheinheimer, 1992), 富栄養湖である深見池には錯体マンガンが豊富であると考えられ, 微生物作用により還元されたMn<sup>2+</sup>の内, 有機物と結合したDOMnが存在する(Yagi: 1988, 1990)。深水層中のDMn現存量は4.04 g m<sup>-2</sup>であり, DOMnの存在量は1.21 g m<sup>-2</sup>となる(DMn中のDOMn存在比30%)。また, DOMnフラックスについては, 12.9 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>となる(八木, 1994)。更に, 湖底間隙水中からのDOMnフラックスは0.8(≒1) mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>を算出した(八木, 1994; Yagi, 1996)。

#### マンガンの微生物作用の共役関係と循環

深見池におけるマンガンの鉛直拡散, フラックス, 湖底堆積物間隙水からの拡散フラックス, 懸濁態マンガンの沈降フラックスの数値をとりまとめ, 深見池内のマンガンの共役関係について, 循環を微生物活動との共役におけるマンガんとDOCとして, 図2にフラックスとして, 八木(1994)を改変して示した。

酸化還元境界層における, DMnとPMnの変動は微生物作用が大きく関与している。この微生物作用には, エネルギー源, 炭素源としてDOCが必要で, マンガンの動きとDOCの動きとの間には, 密接な共役関係が成立する。酸化還元境界層におけるこの共役関係を示すと図2になる(Mn還元菌の利用する10%中で, Mn<sup>2+</sup>が94%, DOMnは6%として示した)。Mn酸化菌による酸化は0.61 mgMn m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>で, これ

深見池の酸化還元境界層を中心とした微生物学的マンガン循環

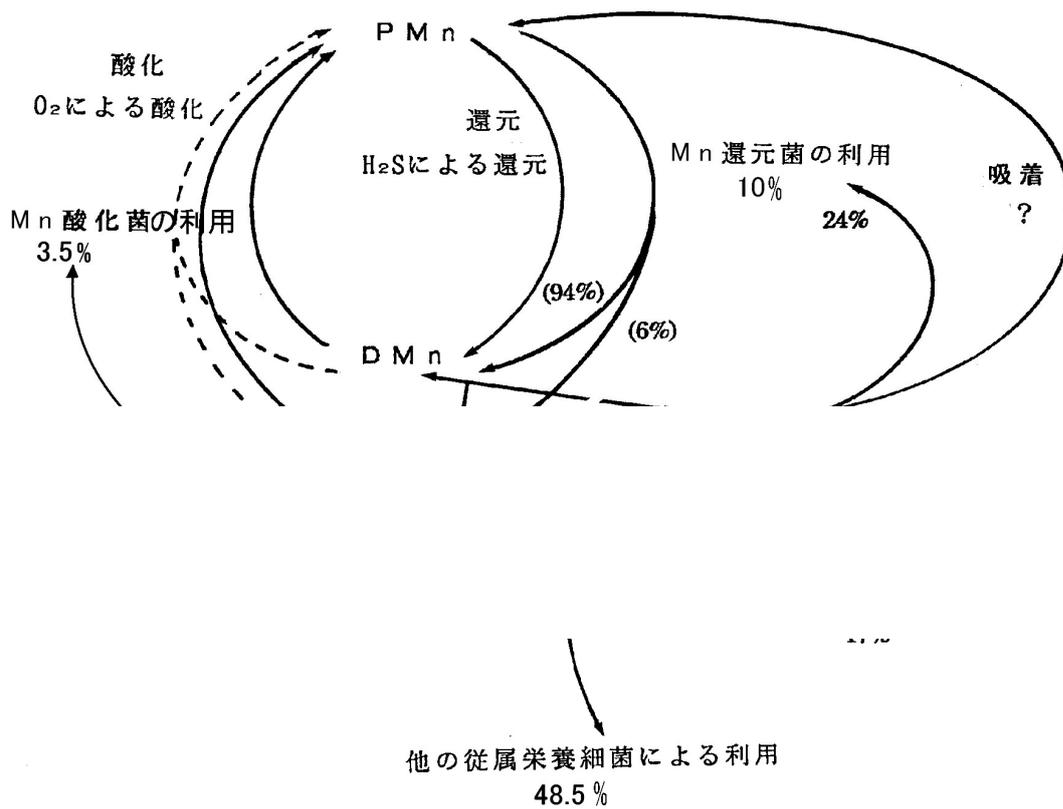


図2. 酸化還元境界層のマンガン循環, DOCと共役する微生物の相互関係(八木, 1994を改変). PMnはMn還元菌によって10%利用され, この中で94%がDMnに, 6%がDOMnとして溶存化する. DOC利用割合は, Mn還元菌24%, Mn酸化菌3.5%, *Rh. palustris* 17%, 無機化学的酸化7%, 他の従属栄養細菌と吸着で48.5%(吸着は「?」とした)として示した. Mn酸化菌の数値には, 小林(2000)とYagi et al. (2006)より再計算し, 八木(1994)を基に改変.

はDOCの酸化消費の3.5%に相当し, Mn還元菌ではDOC消費の24%を占めた. なお, Stumm and Morgan(1981)は有機物の多くは酸化マンガン(MnO<sub>2</sub>)に吸着されると報告しているが, もしこの現象が顕著ならばPMn出現層で懸濁態有機炭素(POC)の増加が認められるはずであるが深見池においてはこのような傾向は見られなかった. しかし, マンガン塊は様々な化学成分を吸着する(竹松, 1998)ことも考えられ, 今後の課題としてDOC消費の割合を「?」として表示した.

以上のように, 循環期に湖底に沈殿堆積した懸濁態マンガンは底泥内で還元過程が進行するにしたがい, 溶存化し, 湖水中に溶出し上方フラックスとして酸化層に到達した後, 化学的過程と微生物過程で酸化されPMnを形成する. なお, Kawashima et al.(1985)は前者で70%, 後者が30%と試算している. 本研究では酸化還元境界層におけるマンガンフラックスの中で微生物的酸化(1.4%)と還元(9.8%)の比較では, 微生物的還元の割合が高い傾向が示された.

光合成紅色非硫黄細菌とマンガン循環

深見池では酸化還元境界層の上部では光合成紅色非イオウ

細菌の *Rhodospseudomonas palustris* (*Rh. palustris*) (Yagi et al., 1991)が, 下部では光合成緑色イオウ細菌 (Yagi et al., 1983)が, それぞれ棲息している(図1を参照). *Rh. palustris*は従属栄養(Pfennig, 1967)で, DOCを炭素源, 水素供与体として利用し, 僅かな光とマンガン(Mn<sup>2+</sup>)を利用して見出した(Yagi, et al., 1991; 八木, 1994). そこで, このDOC利用を湖水現場の一定期間における菌体増加量とDOC減少量の観測結果に基づいて, 成層期の最も安定した時期の値として17%が見積もられた(Yagi et al., 1991; 八木, 1994; Yagi, 1996). また, 培養実験により *Rh. palustris*の生育に伴って5 μgMn・mgC<sup>-1</sup>(菌体炭素あたり)のマンガンが吸収されていることを明らかにした(Yagi et al., 1991). この結果より, 酸化還元境界層では *Rh. palustris*の生育に伴い, マンガンとDOCの動きの間には, 密接な共役関係が成立していることが見出された.

深見池の酸化還元境界層を中心とした微生物学的マンガン循環

酸化還元境界層を中心として, これまで得られたマンガンと微生物が関与する, Mnフラックス・炭素フラックス

を微生物学的マンガン循環として図3に示した。DMnフラックスは酸化還元境界層では  $43 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、間隙水では  $2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、および DOMn の間隙水中でのフラックスは  $1 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となる。酸化還元境界層の Mn 還元菌による DMn フラックスは  $4.2 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となり、DMn フラックスの 10%、一方、Mn 酸化菌による PMn フラックスは  $0.61 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  で、これは PMn フラックスの 1.4% に相当する。*Rh. palustris* の生育にもマンガンが不可欠で、この菌の増殖に伴い DMn が水中から除去され、この速度は  $0.46 \sim 1.12 \mu \text{ gMn L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  で、DMn フラックスとしては  $0.45 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (酸化還元境界層における深度 75 cm 層の範囲) と見積もられる (八木, 1994) が本論文のマンガンフラックスの図3には値が小さいので考慮していない。よって、炭素フラックスとしての DOC 消費フラックス  $3.84 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$  ( $0.32 \text{ mmolCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ ) の値は利用率より、Mn 還元菌 24% ( $0.92 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ )、Mn 酸化菌 3.5% ( $0.13 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ )、紅色非硫黄細菌 17% ( $0.65 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ )、他の従属栄養細菌 48.5% ( $1.86 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ )、無機化学的酸化 7% ( $0.27 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ ) と見積もった。なお、PMn → DMn に至るマンガン還元フラックスは DMn の上方フラックス値と同値とした。また、循環

期には Mn 沈降粒子が  $41 \text{ mgMn m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  あり、再溶解性 Mn として翌年度の DMn の供給源として沈降することが認められた。

まとめ

深見池におけるマンガンの循環をフラックスとして捉えることが出来、微生物過程に伴う影響が大きいことを明らかにした。マンガンの循環には微生物として、Mn 酸化菌、Mn 還元菌、光合成紅色非イオウ細菌が関与することが判り、これら微生物と Mn の溶存化・懸濁化・菌体取り込みについて、それぞれの速度を算出可能にした。

次に、深見池の DOC 鉛直分布において、酸化還元境界層付近 (最も成層期では深度 2.50 ~ 4.25 m 層の溶存酸素ゼロとなる上下約 1 m 層) で極小値を取ることが認められた。この理由を、上記の各微生物が利用することで生じていること、および DOC 減少について各微生物の利用する割合を明らかにすることが出来た。

問題として、このような現場での現象を実験的に再現は出来たが、逆に高濃度の培養実験で得られた値から現場に適

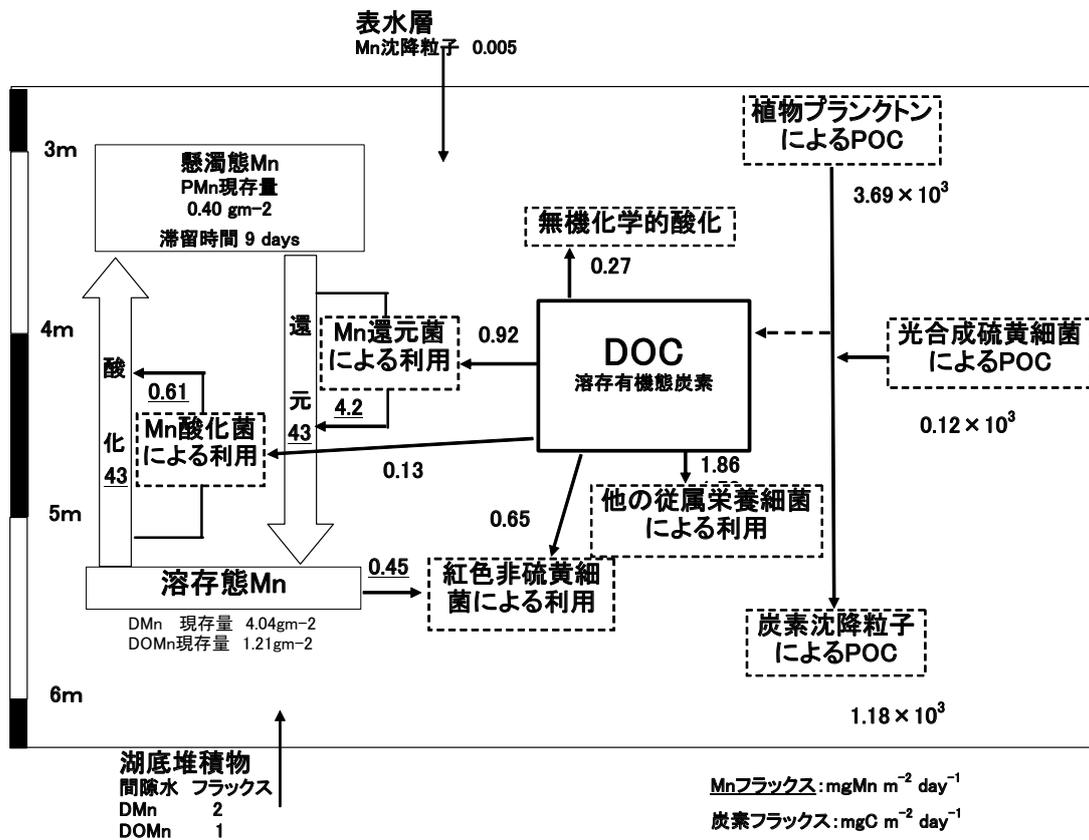


図3. 深見池の酸化還元境界層における微生物学的マンガンの循環 (八木, 1994 を改変). Mn 酸化菌の数は小林 (2000) より再計算し、また、Yagi(1991), Wetzel(2001), :八木 (1994), Yagi(1997), Yagi et.al. (2006) を参考にして図を改変。炭素フラックスは DOC 消費フラックス  $3.84 \text{ mgCm}^{-2}\text{day}^{-1}$  ( $0.32 \text{ mmolCm}^{-2}\text{day}^{-1}$ ) 値と各利用率より見積もった。

用するには非常に危険で、現場実験をもっと数多くこなす必要が有ることを認識した。さらに、まだ解らない DOC を消費する物質（懸濁態マンガンの吸着も含む）・微生物の確認、POC から DOC へのフラックス、成層期に存在する光合成細菌の緑色イオウ細菌の物質循環への役割、及びマンガン酸化・還元菌の同定などを明らかにする必要がある。マンガンとはほぼ同様の動きをする鉄について、存在形態や存在量、微生物過程に伴う Fe フラックスなどを研究する必要がある。

## 謝 辞

本研究は 1978 年より行っている長野県下伊那郡阿南町深見池の観測結果をまとめたもので、この最初の機会を与えて下さった、故西條八東名古屋大学名誉教授、共に最初に深見池で観測し始めた故下平勇教諭、地球化学的考察をするに当たり無機地球化学的立場からご指導をいただいた故増沢敏行名古屋大学教授に感謝申し上げます、ご冥福を祈ります。また、学位論文指導を受けた坂本充名古屋大学名誉教授および、論文の指導、助言をいただいた寺井久慈中部大学教授に深くお礼を申し上げます。大鐘（旧姓小林）由加子さんには快く名古屋女子大学修士論文の測定値を利用して頂いたことをお礼します。また、同卒業生の甲斐（旧姓西尾）尚子さんと愛知工業大学博士課程梅村麻希さんにはデータ集計処理などのお手伝いを頂いた。現地の「深見池を愛する会」の方々には、湖岸水草刈り取りなど環境保全に多大なご助力により、観測に側面から援助をいただいております。最後に、阿南町当局には、観測小屋敷地等の便宜を図って下さり感謝申し上げます。

## 文 献

Delfino, J. J. (1968): Aqueous environmental chemistry of manganese, Ph. D. Thesis, University of Wisconsin, 365 pp.

Ehrlich, H. L. (1963): Bacteriology of manganese nodules, 1. Bacterial action on manganese in nodule enrichments. *Journal of Applied Microbiology*, 11: 15-19.

Ehrlich, H. L. (1968): Bacteriology of manganese nodules, 2. Manganese oxidation by cell-free extract from a manganese nodule bacterium. *Journal of Applied Microbiology*, 16: 199-202.

Ghiorse, W.C. (1984): Biology of Iron -and Manganese- Depositing Bacteria. *Annual Reviews of Microbiology* 3: 515-550.

Hanert, H. H. (1991): The Genus *Siderocapsa* (and Other Iron -or Manganese- Oxidizing Eubacteria). *The Prokaryotes Second Edition IV*, Karl-Heinz Schleifer (ed.): 4103-4113. Springer-Verlag, New York.

Hutchinson, G. E. (1957): *Treatise on Limnology*. 1 and 2.

*Geography, Physics and chemistry*. John. Wiley and Sons, New York. p1015.

Kato, K. and Sakamoto M. (1983): The function of free-living bacteria fraction in organic matter metabolism of a mesotrophic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 97: 289-302.

Kato, K. and Stabel H. H. (1984): Studies on the carbon flux from phyto-to bacterioplankton communities in Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie*, 102: 177-192.

加村崇雄・吉田光二 (1971) : マンガン還元過程における微生物の役割—水田土壌のマンガン還元機構 (第 1 報) . *日本土壤肥料学会誌*, 42: 338-344.

Kawashima, M., T. Hori, M. Koyama and T. Takamatsu (1985): Redox cycle of manganese and iron and the circulation of phosphorus in a dredged area of the Southern Lake Biwa. *Research Report of National Institute of Environmental Studies*, 75: 47-62.

小林由加子 (2000) : 深見池における鉄・マンガン酸化菌の周年変化, 名古屋女子大学大学院修士論文, 66 pp.

Lovley, D. R. and E. J. P. Phillips (1988): Novel mode of microbial energy metabolism: organic carbon oxidation couple to dissimilatory reduction of iron or manganese. *Applied and Environmental Microbiology*, 54: 1472-1480.

Masuzawa, T. (1987): Early diagenesis in deep-sea sediments of the Japan Sea: Type, controlling factor and diffusive flux. *Journal of Earth Sciences, Nagoya University*, 35: 249-267.

Matsuyama, M. (1973): Organic substances in sediment and settling matter during spring in a meromictic Lake Suigetsu. *Journal of Oceanographic Society, Japan*, 29: 53-60.

Matsuyama, M. and Y. Saijo (1971): Studies on biological metabolism in meromictic Lake Suigetsu. *Journal of Oceanographic Society, Japan*, 27: 197-206.

Matsuyama, M. and Y. Saijo (1973): Limnological studies of the Mikata Lake group. *Japanese Journal of Limnology*, 34: 165-182.

Mayer, L., P. F. Liotta and S. A. Norton (1982): Hypolimnetic redox and phosphorus cycling in hypereutrophic Lake Sebasticook, Maine. *Water Research*, 16: 1189-1196.

Miyajima, T. (1991): Production of *Metallogenium*-like Particles by Heterotrophic Manganese-oxidizing Bacteria Collected from a Lake. *Archiv für Microbiologie* 158: 100-106.

Miyajima, T. (1992a): Biological Manganese Oxidation in a Lake I : Occurrence and Distribution of *Metallogenium* sp. and Its Kinetic Properties. *Archiv für Hydrobiologie*, 124:3 17-335.

Miyajima, T. (1992b): Biological Manganese Oxidation in a Lake II : A Thermodynamic Consideration of The Habitat Utilization *Metallogenium* sp. *Archiv für Hydrobiologie*, 124: 411-426.

Nealson, K. H. (1978): The isolation and characterization of

- marine bacteria which catalyze manganese oxidation, p. 847-858.  
In: Environmental Biogeochemistry and Geomicrobiology. Vol.3, ed. By W. E. Krumbein, Ann Arbor Science, Ann Arbor, Mich.
- Pfennig, N. (1967): Photosynthetic bacteria. Annual Reviews of Microbiology, 21: 285-324.
- Rheinheimer, G. (1992): Aquatic Microbiology. John Wiley and Sons, New York, 363 pp.
- Schwoerbel, J., (1978) : Materials budget of natural waters, I, Handbook of Limnology, 7, p. 67-94, John Wiley & Sons.
- Stumm, W. and J. J. Morgan (1981): Aquatic Chemistry. 2nd ed., Wiley-Interscience, New York, 780 pp.
- 竹松伸 (1998): マンガン団塊—その生成機構と役割—, 恒星社厚生閣, 188 pp.
- Terai, H. (1987): Studies on denitrification in the water column of Lake Kizaki and Lake Fukami-ike. Japanese Journal of Limnology, 48: 257-264.
- Troshanov, E. P. (1967): Iron and manganese reducing microorganisms in ore-containing lakes of the Karelian Isthmus. Mikrobiology, 37: 934-940.
- Troshanov, E. P. (1968): Conditions affecting the reduction of iron and manganese by bacteria in the ore-bearing lakes of the Karelian Isthmus. Mikrobiology, 38: 634-643.
- Tyler, P. A. and K. C. Marshall (1967): Microbial oxidation of manganese in hydro-electric pipelines. Antonie van Leeuwenhoek, 33: 171-183.
- 上野益三 (1952): 長野県下伊那郡深見池。下伊那教育会, 飯田, 120 pp.
- Wetzel, R. G. (2001): Limnology, Third Edition, Lake and River Ecology, p. 298-301, Academic Press, Tokyo.
- Yagi, A., I. Shimodaira, H. Terai and Y. Saijo (1983): Seasonal Change of Chlorophyll-*a* and Bacteriochlorophyll in Lake Fukami-ike. Japanese Journal of Limnology, 44: 283-292.
- Yagi, A. and I. Shimodaira (1986): Seasonal Change of Iron and Manganese in Lake Fukami-ike, Occurrence of Turbid Manganese Layer. Japanese Journal of Limnology, 47: 279-289.
- Yagi, A (1986): Dissolved Organic Carbon and Manganese in the Boundary of the Oxic and Anoxic Layers in Lake Fukami-ike and Suigetsu-ko, Japanese Journal of Limnology, 47: 291-298.
- Yagi, A. (1988): Dissolved Organic Manganese in the Anoxic Hypolimnion of Lake Fukami-ike. Japanese Journal of Limnology, 49: 149-156
- Yagi, A. (1990): Dissolved organic manganese in the interstitial water of Lake Fukami-ike, Japanese Journal of Limnology, 51: 269-279.
- Yagi, A., S. Miyachi and H. Terai (1991): Vertical distribution of purple nonsulphur bacteria and their utilization of dissolved organic carbon in Lake Fukami-ike. Archiv für Hydrobiologie, 121: 307-317.
- Yagi, A. (1993): Manganese Cycle in Lake Fukami-ike. Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 25: 193-199.
- 八木明彦 (1994) : 湖沼の酸化還元境界層におけるマンガンの動態—微生物過程とその生物地球化学的意義—, 名古屋大学博士 (理学) 学位論文, 121 pp.
- Yagi, A. (1996): Manganese Flux Associated with Dissolved and Suspended Manganese Forms in Lake Fukami-ike. Water Research, 30: 1823-1832.
- Yagi, A. (1997): Dissolved Organic Carbon Consumption Associated with Microbial Manganese Reduction and the Purple Non-Sulphur Bacteria *Rhodospseudomonas palustris* in Lake Fukami-ike. Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 26: 645-657.
- Yagi, A., J. Funahashi, Y. Kobayashi, and M. Umemura (2006): Manganese-oxidizing bacteria and particle manganese in Lake Fukami-ike. Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 29: 1253-1259.
- 吉田光二・加村崇雄 (1972) : マンガン還元過程における微生物の役割 (その2) —水田土壌中のマンガン還元機構 (第2報) , 日本土壌肥科学会誌, 43: 447-450.  
(担当編集委員: 寺井久慈 中部大学応用生物学部)