

論文

琵琶湖北湖堆積物における硫黄酸化細菌と
硫黄化合物濃度の分布三田村 緒佐武¹、内田 伸世²、中島 拓男³、赤塚 徹志²、後藤 直成⁴Distribution in the Amounts of Sulfur-oxidizing Bacteria and
Sulfur Compounds in Sediment of the North Basin in Lake BiwaOsamu MITAMURA¹, Nobuyo UCHIDA², Takuo NAKAJIMA³,
Tetsuji AKATSUKA² and Naoshige GOTO⁴

1. Faculty of Education, Shiga University

2. Graduate School of Environmental Sciences, University of Shiga Prefecture

3. Lake Biwa Environmental Research Institute

4. School of Environmental Sciences, University of Shiga Prefecture

This study was undertaken to clarify two problems regarding the distribution of sulfur-oxidizing bacteria *Thioploca* spp. and the chemical parameters affecting their habitat distribution in the bottom sediment in the north basin of Lake Biwa. In the waters overlying sediments at stations in deeper areas, an appreciable amount of nitrate was observed. The values in the interstitial waters abruptly decreased with depth. The concentrations of acid-volatile sulfides (AVS) increased with depth. The vertical distributions of total sulfur concentration showed similar patterns to those of AVS. *Thioploca* was identified at four stations in deeper areas, but not at three stations in shallower areas. The biomass of *Thioploca* was high in surface layers and abruptly decreased with depth. The present study indicates that numerous environmental parameters are intimately associated with the habitat distribution of *Thioploca* in Lake Biwa. To preserve a healthy and balanced lake environment, much further investigation of *Thioploca* metabolism is required.

Keywords: *Thioploca*, sulfur-oxidizing bacteria, distribution, sediment, Lake Biwa

1. はじめに

硫黄酸化細菌 *Thioploca* は湖沼（小川原湖、エリー湖、ボーデン湖、バイカル湖、オンタリオ湖）や海洋（チリ沖、マクラン沖、オマーン沖、など）でその生息が報告されている（Maier, 1989；西野ら, 2000）。そして、琵琶湖北湖と南湖中央部においても *Thioploca* spp. の生息が確認さ

れた（Nishino et al., 1998；西野ら, 2002）。*Thioploca* は滑走運動を行う糸状体のいくつかのシースを形成する特徴があり、琵琶湖に生息する *Thioploca* は *Thioploca ingrica* に類似する（Kojima et al., 2003）。

Thioploca が溶存酸素の $5 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ 以下と硫化物の $7 \mu\text{mol S L}^{-1}$ 以下で生息し、これより高濃度においては

¹ 滋賀大学教育学部² 滋賀県立大学大学院環境科学研究科³ 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター⁴ 滋賀県立大学環境科学部

硫黄酸化細菌の *Beggiatoa* が優占することから、*Thioploca* が海洋の水環境の変動指標になるとした (Larkin and Strohl, 1983)。琵琶湖湖底においても *Thioploca* の消長から湖底泥の環境変動を解釈することが可能であると考えられる。堆積物中の硫黄循環に関与する微生物の機能は、硫酸還元菌による硫酸イオンからの硫化物への還元作用と、硫黄酸化細菌による硫化物から単体硫黄への酸化とこれに続く単体硫黄の硫酸イオンへの酸化作用である (たとえば、寒川・日色, 1996)。したがって、硫黄酸化細菌である *Thioploca* の生息が観察される琵琶湖湖底では、硫黄循環に影響を及ぼしている可能性がある。

本研究は、琵琶湖北湖湖底堆積物における *Thioploca* 生物量の時空間的分布変動を明らかにするとともに、*Thioploca* 生息・生育に影響を及ぼす湖底直上水および堆積物中の化学的パラメーターの変動との関わりを解析しようと試みた。

2. 方法

2-1 調査地点と試料採取

2004年11月から2005年11月までの1年間、滋賀県立大学実習調査船「はっさか」を用いて、琵琶湖北湖最深部(本研究では水深90mが広がる水域を最深水域とした)定点(T1)において月1回の頻度で、そして2005年8月に最深定点から東岸岸川河口域付近まで直線上に7横断定点(T1~T7)を設け、堆積物と湖底直上水を採取した(図1)。*Thioploca* 生物量と硫黄化合物等の測定のための堆積物は、定点T1からT4は不攪乱採泥器、そして定点T5からT7はKK式採泥器を用いて柱状試料を採取した。試料は堆積物表面から0-2、2-5、5-8、8-11、11-14cmの5層に切断した。また、これらの定点からバンドーン採水器を用いて湖底直上水を採水した。

2-2 湖底直上水と堆積物間隙水の化学成分

湖底直上水中の溶存酸素濃度は、ウィンクラー法 (Golterman et al., 1978) で測定した。堆積物間隙水中の硫酸イオンと硝酸イオン濃度を測定するために、堆積物試料を遠心分離してその上澄み液を紙ろ紙 (Toyo No.5C) でろ過し、ろ液を分析まで -20°C で冷凍保存した。湖底直上水と間隙水中の硫酸イオンと硝酸イオン濃度は、イオンクロマトグラフ (DIONEX DX-120) を用いて測定した。

堆積物の粒子径を測定するために、堆積物試料を500 μm メッシュの篩で500 μm 以下に分画された堆積物の粒



図1 琵琶湖北湖における試料採取定点。T1は最深部定点をT1~T7は横断定点を示す。

子径分布をレーザー回折式粒度分布測定装置 (SHIMAZUSALD-2000) を用いて測定した。堆積物試料を 110°C で乾燥させて含水量 (%) を求め、これをさらに 600°C で加熱して強熱減量 (%) を求めた。堆積物中の炭素と窒素はCHNコーダー (YANACO MT-5 Type) を用いて測定した。堆積物中の全硫黄 (TS) は、試料に硝酸マグネシウムを加えて 500°C で12時間加熱後、塩酸を加えて試料中の硫酸イオンを抽出し、西條・三田村 (1995) に従い測定した。酸揮発性硫化物 (AVS) の測定は、土壤養分測定法委員会 (1994) に基づいた。

2-3 *Thioploca* 生物量

堆積物の篩 (250 μm メッシュ) 上の残渣物を採取した。ホルムアルデヒド溶液で固定した残渣物の中から *Thioploca* 糸状体を顕微鏡下で分離・採取した。採取物は超高速ホモジナイザー (ヒスコトロン: 日音医理工器製作所) を用いて *Thioploca* を適度な長さで切断し、位相差顕微鏡下で *Thioploca* 糸状体を Olson (1950) の糸状藻類計数法による Nishino et al. (1998) に従い計数した。なお、*Thioploca ingrica* に類似するとされる琵琶湖に生息する円筒細胞の *Thioploca* (Kojima et al., 2003) の総長から容積換算が可能であるが、本研究では *Thioploca* の生物量を湿泥体積当たりたりの糸状体の長さとして評価した。

3. 結果

3-1 溶存酸素と硝酸イオン濃度

図2に見られるように、琵琶湖北湖定点 T1 の湖底直上水中における溶存酸素濃度は、夏季停滞期末期の2005年1月に $4.6 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ にまで減少し、冬季循環期の2月には溶存酸素飽和値に近い $10.5 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ に回復した。その後、夏季停滞期が進むにしたがい再び減少していった。一方、湖底直上水中の硝酸イオン濃度は、夏季停滞期に増加するが、

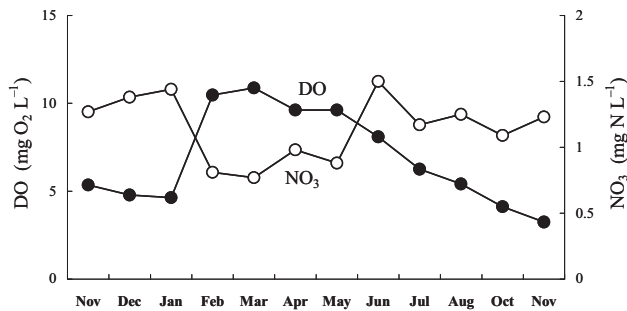


図2 最深部定点 T1 における湖底直上水中の溶存酸素 (DO) および硝酸イオン (NO_3) 濃度の季節変化。

表 1 横断定点 (T1 ~ T7) における湖底直上水中および湖底堆積物中の化学成分の鉛直分布。

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
DO ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$)							
contact water	5.4	6.8	7.6	8.3	7.8	7.7	8.6
Nitrate (mg N L^{-1})							
contact water	1.25	1.12	1.06	1.15	0.96	0.44	0.05
0-2 cm	0.12	1.45	2.82	0.12	0.00	0.00	0.00
2-5 cm	0.00	0.50	0.35	0.10	0.00	0.00	0.00
5-8 cm	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.00
8-11 cm	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
11-14 cm	0.00	0.12	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00
Water content (%)							
0-2 cm	81	86	84	76	66	65	47
2-5 cm	77	78	80	70	62	65	56
5-8 cm	72	75	74	70	57	46	38
8-11 cm	74	73	70	68	57	42	53
11-14 cm	70	74	69	63	54	50	
Ignition loss (%)							
0-2 cm	17	18	17	12	12	10	6.2
2-5 cm	14	14	12	10	10	8.3	6.2
5-8 cm	11	13	12	10	7.9	6.7	6.9
8-11 cm	11	11	13	10	6.8	8.4	6.1
11-14 cm	10	10	10	9.3	6.9	5.9	
Carbon (%)							
0-2 cm	7.1	6.1	5.0	4.1	3.1	2.8	1.6
2-5 cm	5.5	5.3	4.6	3.7	3.0	2.3	1.6
5-8 cm	4.2	3.9	3.4	3.1	2.3	1.5	1.6
8-11 cm	3.7	3.6	3.1	2.9	1.8	1.2	1.5
11-14 cm	3.0	3.1	2.5	2.6	1.2	1.0	
Nitrogen (%)							
0-2 cm	1.02	0.75	0.56	0.48	0.36	0.31	0.15
2-5 cm	0.60	0.59	0.51	0.43	0.34	0.24	0.15
5-8 cm	0.46	0.44	0.40	0.37	0.28	0.16	0.13
8-11 cm	0.42	0.41	0.36	0.34	0.21	0.14	0.14
11-14 cm	0.33	0.35	0.30	0.31	0.17	0.13	

冬季循環期が始まる1月に低濃度表層水との鉛直循環に伴って希釈・減少した。北湖横断定点の湖底直上水中の溶存酸素濃度は、水深が深い定点で低く、比較的水深が浅い定点で高かった (表1)。湖底直上水中の硝酸イオン濃度は、ある程度水深を有する北湖横断定点では高く、湖底直上水が表層水に対応する定点 T7 できわめて低い値であった。堆積物間隙水中の硝酸イオン濃度は深度とともに急激に減少し、5 cm 以深ではほとんど全ての定点で検出されなかった。

3-2 堆積物の性状と硫黄化合物

堆積物柱状試料の目視観察から、定点 T1 から T4 の表層堆積物は茶褐色の酸化層で、それ以深は黒灰色の還元層と考えられた。ある程度的水深を有する定点 (T1 から T6) における表層堆積物 (0-2 cm 層) の粒子径は小さく (中央粒子径: $27 \sim 34 \mu\text{m}$ 、平均粒子径: $24 \sim 30 \mu\text{m}$)、沿岸域定点 T7 の粒子径は大きかった (中央粒子径: $65 \mu\text{m}$ 、平均粒子径: $44 \mu\text{m}$)。これらの粒子径は深度とともに小さくなる傾向が認められた (図3)。粒子径分布から判断すると、定点 T1 から T3 の表層堆積物はシルト粒子と粘土粒子で構成されており、定点 T5 から T7 の堆積物シルトには小砂が混在していた。

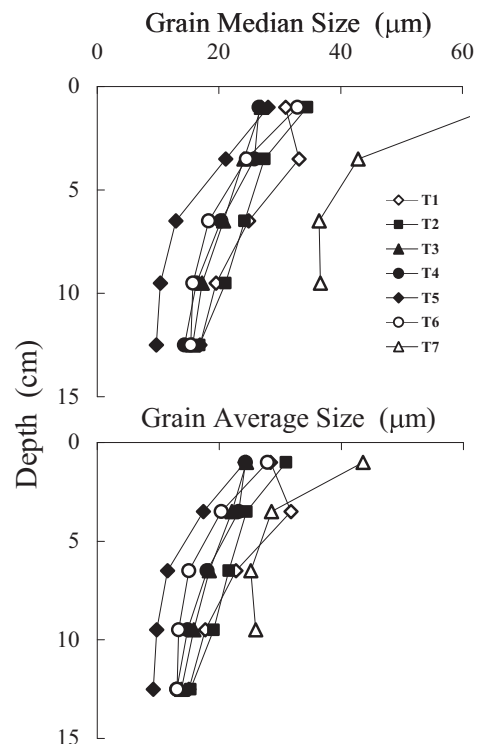


図3 最深部定点 (T1) および横断定点 (T1 ~ T7) における湖底堆積物の中央粒子径 (上図) と平均粒子径 (下図) の鉛直分布。

表層堆積物の含水量は水深が浅くなるとともに低くなる傾向があるが（定点 T1 から T6 の 0-2 cm 層で 65 ~ 86%、定点 T7 は 47%）、これらの値は定点 7 を除き堆積物深度とともに減少した（表 1）。強熱減量、および有機炭素と有機窒素量（正確には炭素量と窒素）は、それぞれ堆積物表層で高く、深度とともに減少した。とくに最深定点 T1 の堆積物の有機物量は表層で高く（0-2 cm 層で有機炭素量が 7.1%、有機窒素量が 1.0%）、深度とともに急激に減少した。

琵琶湖北湖定点（T1）および横断定点（T1 ~ T7）における湖底直上水と堆積物間隙水中の硫酸イオン濃度の鉛直季節変化を図 4 に示す。湖底直上水中の硫酸イオン濃度は平均 3 mg S L^{-1} であった。間隙水中の濃度は直上水よりわずかに低い程度であったが、2-5 cm 層で急激に減少した。そして、横断定点の湖底直上水および堆積物間隙水中の硫酸イオン濃度の鉛直変化も定点 T1 と類似した傾向が認められるが、深度とともに減少する程度は緩やかであった。

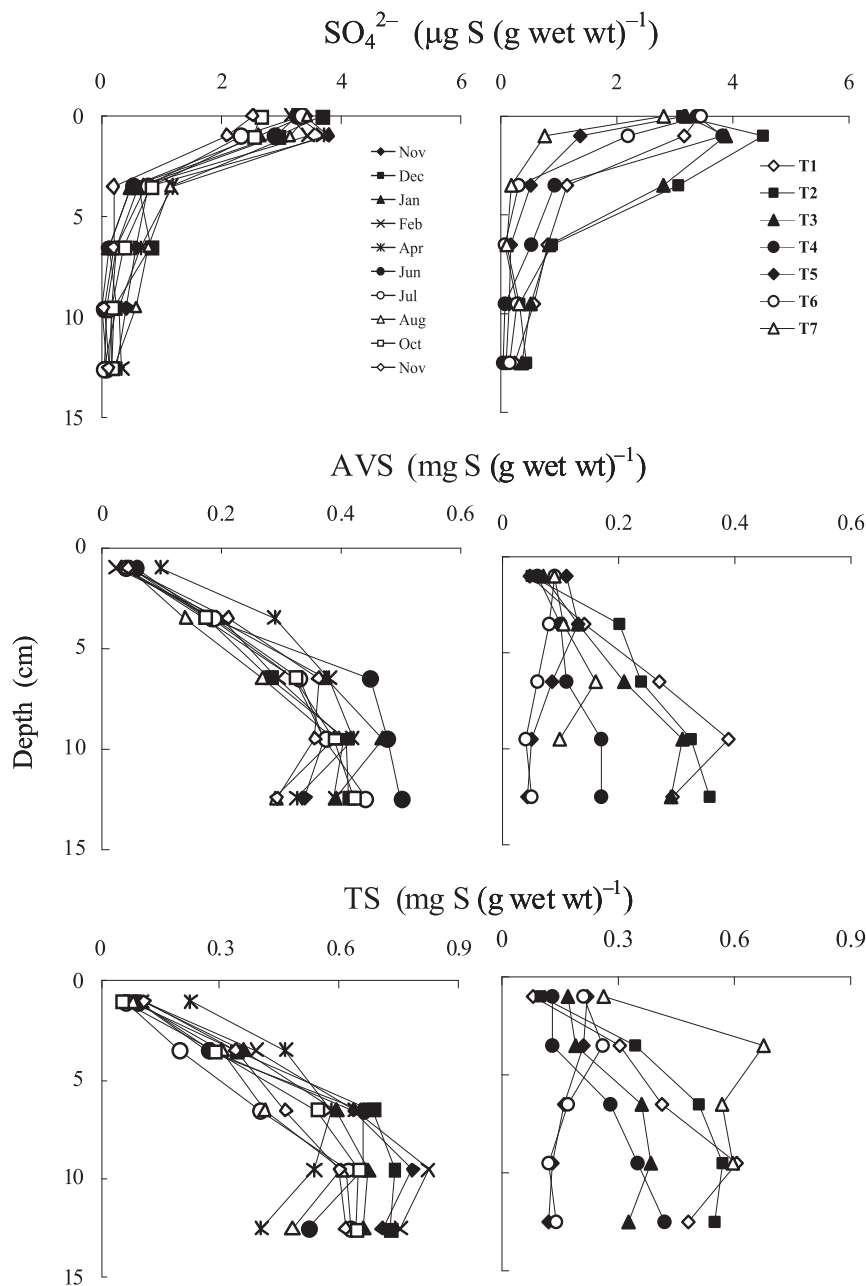


図 4 最深部定点 (T1) および横断定点 (T1 ~ T7) における湖底堆積物中の硫酸イオン (SO_4^{2-}) (上図)、酸揮発性硫化物 (AVS) (中図) および全硫黄量 (TS) (下図) の鉛直分布。定点 T1 は左図に定点 T1 ~ T7 は右図に示した。なお、図の硫酸イオン深度 0 m に示した値は湖底直上水中の値 (mg S L^{-1}) を示す。

最深定点 (T1) の湖底堆積物における全硫黄量は、図4に見られるように堆積物表層で少なく ($0\text{-}2\text{ cm}$ 層で平均 $0.1\text{ mg S (g wet wt)}^{-1}$)、深度とともに増加した。酸揮発性硫化物量は、全硫黄量の鉛直分布変化と同様に、堆積物の $0\text{-}2\text{ cm}$ 層で少なく (平均 $0.05\text{ mg S (g wet wt)}^{-1}$)、下層にいくにしたがい増加する傾向が認められた。これらの硫黄量の多少値は、調査月によって変化があったが分布傾向は類似しており、濃度や鉛直分布のパターンからは規則的な季節変化を認めることができなかった。

一方、北湖横断定点調査において、水深が深い定点 (T1 から T4) のこれら全硫黄量および酸揮発性硫化物量の鉛直分布は最深定点で得られた鉛直分布傾向と類似するが、定点によりその変化パターンは異なっていた。しかし、水深が浅い定点 T5 と T6 では、他の定点とは逆に堆積物上層でこれらの濃度が高く下層で低い値を示す鉛直分布であった。なお、定点 T7 は、他の定点と比較して硫黄量が高い異質な分布を示す北湖の沿岸水域であると考えられた。

3-3 *Thioploca* 生物量の分布変動

図5に最深定点 T1 において1年間に得られた *Thioploca* 生物量の鉛直季節変化を示す。*Thioploca* 生物量は、季節によっても異なるが、堆積物上層で高く ($0\text{-}2\text{ cm}$ 層で $0.4\text{ - }37\text{ m cm}^{-3}$)、深度とともに指数関数的に急激に減少した ($11\text{-}14\text{ cm}$ 層で $0.01\text{ - }0.09\text{ m cm}^{-3}$)。 $14\text{-}17\text{ cm}$ 層および $17\text{-}20\text{ cm}$ 層の *Thioploca* 生物量はこれらの深度以浅に比較してきわめて少量であったことから、湖底堆積物単位面積当たりの *Thioploca* 生物量を 14 cm 深度層までの総量から算出した。*Thioploca* 生物量は夏季から冬季が高く春季から夏季が低い傾向の季節変化を示した (図6)。

沖部の横断定点 T1 から T4 の湖底堆積物からは *Thioploca* 生物量が確認されたが、沿岸部の定点 T5 から T7 はその確認ができなかった (図6)。なお、*Thioploca* の存在が確認された各定点におけるその生物量の鉛直変化は、北湖最深定点 T1 の鉛直変化で見られたと同様に、深度とともに急激に減少した (図5)。

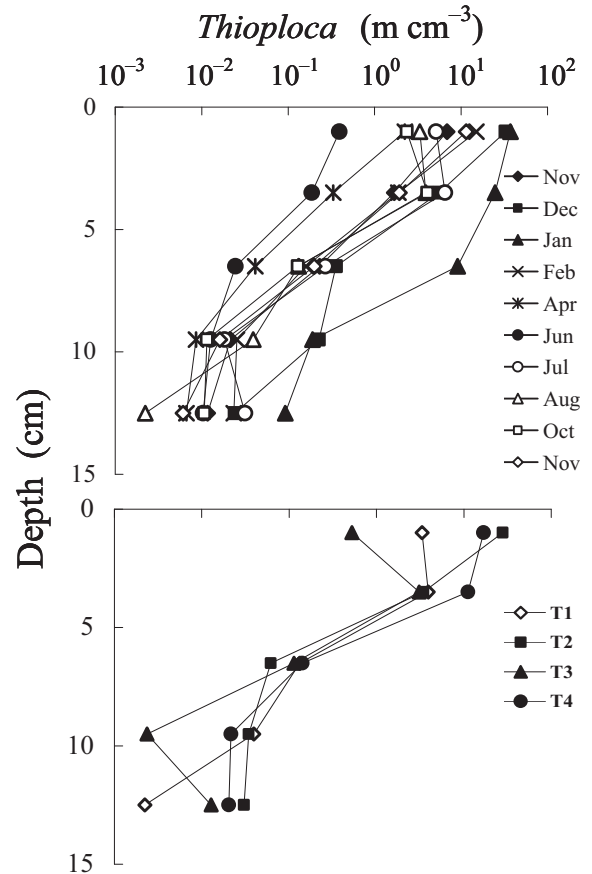


図5 最深部定点 (T1) および横断定点 (T1 ~ T4) における湖底堆積物中の *Thioploca* 生物量の鉛直分布. 定点 T1 は上図に定点 T1 ~ T4 は下図に示した。

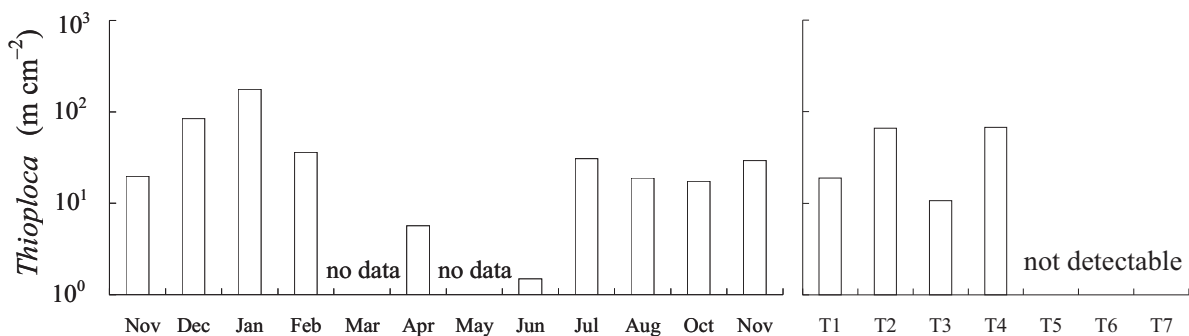


図6 最深部定点 (T1) および横断定点 (T1 ~ T7) における湖底堆積物面積あたりの *Thioploca* 生物量の季節変化. 定点 T1 は左図に定点 T1 ~ T7 は右図に示した。

4. 考察

4-1 *Thioploca* 生物量の分布変動に及ぼす環境因子

Thioploca の高い生物量が測定された湖底堆積物は、酸揮発性硫化物量が低い層であった (図 4, 5)。*Thioploca* による硫黄酸化が、酸揮発性硫化物量の変動と密接に関わっていたと考えられる。このことから酸揮発性硫化物の鉛直分布が、*Thioploca* が確認された定点においては堆積物上層で低く下層で増加する鉛直分布を示したが、確認されなかった定点では逆に堆積物上層で多く下層で減少あるいは鉛直変化が小さく (図 4)、酸揮発性硫化物の減少には *Thioploca* 代謝が反映した分布結果を示していたと推察される。Maeda and Kawai (1988) は、*Thioploca* の生息が観察されていない 1981 年に琵琶湖北湖において堆積物中の硫化物の鉛直分布を測定し、硫化物濃度は堆積物上層で高く下層で減少したと報告した。彼らの報告と本研究結果から、琵琶湖湖底において硫黄代謝機構が近年に変貌したことを示唆している。

琵琶湖における *Thioploca* の硫黄代謝機構を解明するために、北湖定点における酸揮発性硫化物と硫酸イオンが全硫黄に占める割合を計算した。酸揮発性硫化物が全硫黄に占める割合は、北湖沿岸定点 T6 と T7 を除き、高かったが、硫酸イオンが占める割合はかなり低かった (表 2)。*Thioploca* の生息が確認された定点 T1 から T4 における

表 2 横断定点 (T1 ~ T7) における湖底堆積物中の全硫黄 (TS) に占める酸揮発性硫化物 (AVS) と硫酸イオン (SO₄) の割合。

Station		Depth (cm)				
		0-2	2-5	5-8	8-11	11-14
T1	AVS / TS	0.59	0.46	0.65	0.64	0.61
	SO ₄ / TS (×10 ³)	40	3.8	0.4	0.9	0.5
T2	AVS / TS	0.50	0.58	0.47	0.57	0.65
	SO ₄ / TS (×10 ³)	45	8.9	0.5	0.6	0.8
T3	AVS / TS	0.41	0.68	0.58	0.81	0.89
	SO ₄ / TS (×10 ³)	23	15	0.4	1.3	1.1
T4	AVS / TS	0.46	0.77	0.39	0.49	0.40
	SO ₄ / TS (×10 ³)	29	7.2	0.3	0.2	0.1
T5	AVS / TS	0.50	0.62	0.53	0.38	0.36
	SO ₄ / TS (×10 ³)	6	2.5	0.2	1.1	0.8
T6	AVS / TS	0.43	0.31	0.35	0.33	0.36
	SO ₄ / TS (×10 ³)	10	1.2	0.2	2.3	1.1
T7	AVS / TS	0.34	0.16	0.28	0.16	
	SO ₄ / TS (×10 ³)	3	0.3	0.6	0.5	

酸揮発性硫化物と全硫黄は表層で低く深度とともに増加する鉛直分布を示したが、硫酸イオンはそれとは逆の鉛直分布パターンを示した (図 4)。これらの分布変動から、堆積物中の硫黄形態が *Thioploca* をはじめとする微生物代謝により増減したと考えられる。

硫化物酸化に対して *Thioploca* が関与するプロセスは、硫化物から単体硫黄、単体硫黄から硫酸態硫黄への酸化代謝経路とされる (Fossing et al., 1995; Otte et al., 1999)。Otte et al. (1999) が *Thioploca* による速やかな硫化物酸化率を報告しているように、*Thioploca* の硫化物酸化によって最終生成した硫酸イオンが堆積物から湖水中へ拡散された動的平衡の結果を観測・測定していたために堆積物上層の全硫黄濃度が低かった可能性がある。このことは本研究結果に見られるように、*Thioploca* の生息・生育が琵琶湖北湖堆積物の硫黄代謝と分布にかなりの影響を与えたと考えられる。

Thioploca の生息は水深 50 m 以深の定点 T1 ~ T4 において確認されたが、水深 30 m 以浅の定点 T5 ~ T7 の堆積物からは確認できなかった (図 1, 6)。*Thioploca* は酸揮発性硫化物濃度が高い泥質の沖部湖底を生育・生息環境としていると考えられる。湖底直上水の硝酸イオン濃度は、琵琶湖北湖の夏季停滞期においては、直上水が深層水下部に相当する定点では高く、変層水あるいは表層水下部に相当する定点では低かった (表 1)。この硝酸イオンの水平分布傾向は、硫黄のそれと類似しており、*Thioploca* の硫黄酸化に硝酸イオンが関与する可能性があることを考えると興味深い。

微好気条件下で *Thioploca* が硫化物酸化に硝酸も利用すると考えられており、硝酸イオンが高濃度で現存するアラビア海海底では *Thioploca* マットが観察される (Schmalijohann et al., 2001)。チリ沖では、夏季に *Thioploca* 生物量が高く冬季あるいはエルニーニョ時に生物量が低くなる (Schulz and Arthur, 2000; Schulz, et al., 2000)。琵琶湖北湖最深水域において、*Thioploca* 生物量にある程度の季節変動が確認されたことから、湖底付近の溶存酸素と硝酸イオン濃度が *Thioploca* の変動に関わっている可能生が考えられる (図 2, 6)。Schulz et al. (1996) は、堆積物上層の *Thioploca* が硝酸イオンを *Thioploca* シース内の滑走運動を通して堆積物下層の *Thioploca* へ供給するため、還元堆積物においても *Thioploca* が存在するとした。本研究においては、*Thioploca* 糸状体シースの鉛直構造を観察していないが、北湖沖部定点の還元堆積物の深層 (11-

14 cm 層) にまで *Thioploca* 生物量が確認されたことから (図 5)、*Thioploca* の硫黄酸化機構に関してシーソの鉛直分布構造とその役割を湖底直上水の溶存酸素濃度あるいは表層酸化堆積物中の硝酸イオンや硫黄化合物濃度との関わりについても検討する必要がある。

4-2 *Thioploca* 生息の湖底環境

琵琶湖北湖沖帯湖底において硫化物酸化を行う *Thioploca* の生息が確認されたことは、湖底は水生生物の生息・生育を阻害する硫化水素発生場であるが、*Thioploca* がこれを緩和させる働きを担っている硫黄循環の動的平衡場とも考えられる。北湖における *Thioploca* 生物量は、堆積物表層で高い鉛直分布を示したが、この生物量の変動は湖底直上水の溶存酸素および硝酸イオン濃度と相関関係が認められた。近年、琵琶湖北湖の深層水において貧酸素化現象が注視されている (Fushimi, 1993; 遠藤ら, 1999; 藤原ら, 2002)。*Thioploca* は微好気環境下で生育するため、今後さらなる湖底直上水中の溶存酸素濃度の低下が生じると生息できなくなる可能性があるが、*Thioploca* の動態とそれが湖環境に及ぼす影響を把握するために、堆積物中の *Thioploca* 生物量と湖底直上水中の溶存酸素濃度の変化を密にモニタリングしなければならない。

本研究結果で示されたように、びわ湖の *Thioploca* はその生息・生育に様々な環境因子が複雑に絡み合っており、琵琶湖北湖の湖底環境を保全する上で *Thioploca* に関する動態研究を詳細に進めていくことがきわめて重要である。琵琶湖に生息する *Thioploca* と類似する *Thioploca ingrica* は、エリー湖 (カナダ、米国) やポーデン湖 (ドイツ、オーストリア、スイス) において湖の水質環境変動と密接に関係した消長が確認されている (Maier and Preissner, 1979)。琵琶湖北湖深層水においても、富栄養化あるいは地球温暖化などの環境問題により、*Thioploca* の生息・生育環境に種々の影響を及ぼし、これが琵琶湖北湖の湖底環境に変容をきたすことが推測される。今後、さらなる *Thioploca* 動態の詳細な解明が重要である。

5. 謝辞

本研究を進めるにあたり、試料の採取と実験室での化学分析の測定等に多大なる協力をいただいた滋賀県立大学環境科学部湖沼環境実験施設の海外文一郎氏、同施設所属の研究生・大学院学生・学部学生の安佛かおり氏、紀平征希

氏、坂口範子氏、安積寿幸氏、田中恭見氏、吉田晴子氏、松浦嘉樹氏、築島尚克氏、尾崎正樹氏、宮崎はるな氏、黒田智映子氏、中村奈々氏、中井拓氏、中江 禎氏、ならびに名古屋女子大学の石田典子教授には深謝の意を申したい。

6. 引用文献

- 土壤養分測定法委員会 (1994) : 土壤養分分析法, 養賢堂.
 遠藤修一・山下修平・川上委子・奥村康昭 (1999) : びわ湖における近年の水温上昇について. 陸雑, 60 : 223-228.
- Fossing, H., V. A. Gallardo, B. B. Jorgensen, M. Huttel, L. P. Nielsen, H. Schulz, D. E. Canfield, S. Forster, R. N. Glud, J. K. Gundersen, J. Kuver, N. B. Ramsing, A. Teske, B. Thamdrup and O. Ulloa (1995) : Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature*, 374: 713-715.
- 藤原直樹・岡本高弘・井上 健・一瀬 論・内藤幹滋・原良平・加賀爪敏明 (2003) : 琵琶湖深水層における溶存酸素の変動 (2002) : 滋賀衛環七所報, 38 : 89-94.
- Fushimi, H. (1993) : Influence of climatic warming on the amount of snow cover and water quality of Lake Biwa, Japan. *Ann. Glaciol.*, 18: 257-260.
- Golterman, H. L., R. S. Clomo and M. A. M. Ohstad (1978) : Methods for physical and chemical analysis of fresh waters. *International Biological Programme. Handbooks No.8*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kojima, H., A. Teske and M. Fukui (2003) : Morphological and phylogenetic characterizations of freshwater *Thioploca* species from Lake Biwa, Japan and Lake Constance, Germany. *Appl. Environ. Microbiol.*, 69: 390-398.
- Larkin, J. M. and W. R. Strohl (1983) : *Beggiatoa*, *Thiothrix*, and *Thioploca*. *Ann. Rev. Microbiol.*, 37: 341-367.
- Maeda, H. and A. Kawai (1988) : Hydrogen sulfide production in bottom sediments in the northern and southern Lake Biwa. *Nippon Suisan Gakkaisi*, 54: 1623-1633.
- Maier, S. (1989) : Genus III. *Thioploca*. In: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 3: 2101-2106.

- Maier, S. and W. C. Preissner, (1979) : Occurrence of *Thioploca* in Lake Constance and Lower Saxony, Germany. *Microbial Ecol.*, 5: 117-119.
- Nishino, M., M. Fukui and T. Nakajima (1998) : Dense mats of *Thioploca*, gliding filamentous sulfur-oxidizing bacteria in Lake Biwa, central Japan. *Water Res.*, 32: 953-957.
- 西野麻知子・中島拓男・三田村緒佐武 (2000) : 北湖深底部の底酸素化に伴う生態系変化の解明 - 他の湖沼との比較 -. 琵琶湖研究所所報, 18 : 17-27.
- 西野麻知子・中島拓男・辻村茂男・大高明史・杉原夕華 (2002) : 北湖深底部の低酸素化に伴う生態系変化の解明 - チオプロローカと底生動物の変化が訴えるもの -. 琵琶湖研究所所報, 19 : 18-35.
- Olson, F. C. W. (1950) : Quantitative estimates of filamentous algae. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 59: 272-279.
- Otte, S., G. Kuenen, L. P. Nielsen, H. W. Paerl, J. Zopfi, H. N. Schulz, A. Teske, B. Stormann, V. A. Gallardo and B. B. Jorgensen (1999) : Nitrogen, carbon, and sulfur metabolism in natural *Thioploca* samples. *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 3148-3157.
- 西條八東・三田村緒佐武 (1995) : 新編湖沼調査法, 講談社.
- 寒川喜三郎・日色和夫 (1996) : 最新の底質分析と化学動態, 技報堂出版.
- Schmalijohann, R., M. Drews, S. Walter, P. Linke, U. V. Rad and J. F. Imhoff (2001) : Oxygen minimum zone sediments in the northeastern Arabian Sea off Pakistan: a habitat for the bacterium *Thioploca*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 211: 27-42.
- Schulz, H. N., B. Strotmann, V. A. Gallardo and B. B. Jorgensen (2000) : Population study of the filamentous sulfur bacteria *Thioploca* spp. off the bay of concepcion, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 200: 117-126.
- Suits, N. S. and M. A. Arthur (2000) : Bacterial production of anomalously high dissolved sulfate concentrations in Peru slope sediment: steady-state sulfur oxidation, or transient response to end of El Nino? *Deep-Sea Res.*, 47: 1829-1853.