

いくつかの湿原及び湖沼における 窒素固定(アセチレン還元)の基礎的特性

森 本 健 一

Considerations on Ecophysiology of Nitrogen Fixation (Acetylene Reduction) by *Sphagna* in Wetlands

Kenichi MORIMOTO

Effects on the acetylene reducing activity between *Sphagna* and ecophysiological conditions such as pressure of C_2H_2 , reaction time, light intensity, and O_2 pressure were measured. They differ from those obtained free-living blue-green algal samples. The diurnal and annual changes of the acetylene reducing activity were obviously observed on the *Sphagna* samples. Besides *Sphagna* in various wetlands, the acetylene reducing activities were perceived in muds or water grasses of the eutrophicated lakes to a slight degree.

1. 緒 言

大気の79%を占めている窒素は、生物とりわけ植物の生長にとって重要な生元素であり、現在に至るまで、燐・カリとともに肥料の三要素として自然界に種々の化合物として供給され、農作物の収量を増大させてきた。しかし、これら施用肥料のうち特に窒素および燐の化合物は生活排水、産業廃水と混在し、結果的に地下水、河川、湖沼、内湾などに集積して、そこに生活する生物群集の種類組成や現存量に影響を与え、“赤潮”や“水の華”を発生させるなど著しい生態系の変化を引き起して来ている。さらに大気中に多量に窒素酸化物と

して散逸し、大気を汚染するとともに、成層圏のオゾンが分解されることによる紫外線量の増加は皮膚ガンを起し易くするなど、生物に大きな影響を与える可能性が指摘されている (Anonym, 1975)。また水界における短期間で多量の栄養塩流入による人為的富栄養化は、単にそこにおける生態系構成生物群集の変化だけにとどまらず、高級魚貝類の減少による漁業や飲料水の質、さらに無光層増大による無酸素層の発達やそれに伴う硫化水素の発生、観光的価値の低下等、人類の社会生活にも多くの影響を与えて来ている (Valentyne, J. R. 1974, Morimoto, 1984)。以上の様に、生元素である窒素の様々な環境下における動態を解明する事は極めて重要といえよう。気体である窒素は生物圏を循環するにはまず化合物として固定されねばならない。Burns, R.C. and Hardy, R.D.F. (1975) によれば、Haber-Bosch 法などによる工業的な窒素固定量は約 40×10^6 トン/年で、一方オゾンの作用など自然現象により、硝酸・亜硝酸・アンモニアなどの形で毎年約 85×10^6 トンが雨水とともに地表に降下している。また窒素固定生物により約 175×10^6 トンが毎年固定されていると推定され、窒素循環における供給源の窒素固定のなかでも、生物窒素固定の果たしている役割は重要である。この生物窒素固定は年間固定量の約46%が豆科植物の共生窒素固定によって供給されている。また海や湖沼など水界生態系では、J. J. Walsh (1985) によれば淡水湿地での固定量が最も多く、水界における固定量の約40%を占め、次いで湖沼・河川が33%両者合計で約73%、約 40×10^6 トン/年に達するとされ、湿原及び湖沼・河川等において生物窒素固定の状況を把握することは、生態学的遷移現象や富栄養化の問題を考慮して行く上でも重要である。しかし、これまで湿原における窒素固定の研究はほとんどなく、その実態については不明な点が多い。丸山ら (1981) は高層湿原・尾瀬ヶ原において様々な試料を用いて窒素固定活性を調べ、特にヤチャナギ (*Myrica Gale var. tomentosa*) とミズゴケ (*Sphagnum*) に高い活性があるとの報告をしている。またMorimotoら (1982) は湿原の主要優占種であるミズゴケの大部分に *Hapalosiphon*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Nodularia* 等ヘテロシストを有

し窒素固定能を持つ藍藻が付着し、 $\sim 10\text{nmoleC}_2\text{H}_4/\text{g生体湿重/hr}$ 程度の活性を測定し報告している。藍藻と他の植物との共生に関する報告は多いが (Fogg ら, 1973; Sprent, 1973; Nutman 1976; Silvester 1976; Stewart ら, 1977; Peters ら, 1983), ミズゴケとの共生に関するものは余り知られていない。更に湖沼の栄養塩レベルの変動により, *Anabaena* などフリーリビングな窒素固定藍藻が, その水域で大量発生することが報告されており (沖野ら, 1985), 窒素固定藍藻についてその挙動を明らかにすることは, 水界生態系の窒素収支を考える上でも重要である。本研究ではこれまで調査したいくつかの湖沼及び湿原における窒素固定の特質について, それらの生理生態学的性質からの実態解明を試みた。

2. 方法

窒素固定活性はアセチレン還元法 (Maruyama ら, 1974) により測定した。試料は通常0.1気圧アセチレン (C_2H_2) を含む空気相下で反応させ, 一定時間後気相を真空採血管に分取し, 生成したエチレン (C_2H_4) をガスクロマトグラフ (嶋津GC-8A) で測定した。生物量はミズゴケなどの植物体および土壌, 底泥などは湿重量を測定し, 湖水試料は反応液量を1ℓ換算して求めた。また植物プランクトン (分離培養又はプランクトンネット (XX13) 試料) はワットマンのGF/C上のセストン量を測定した。また光合成量および呼吸量はマノメータ法で測定した。

3. 結果

3-1 アセチレン還元活性における基礎的性質

3-1-1 アセチレン濃度の影響

アセチレン分圧と窒素固定活性の関係を様々な湿原のミズゴケ (図1) と *Microcystis* に *Anabaena* が約30%混在している諏訪湖の表面水 (図2) を用いて調べた。図3は湿原のミズゴケ試料の結果を示している。尾瀬ヶ原のミズゴケ試料 (A, B) は, とともに高濃度であっても活性阻害はみられず, 約10%で飽和値に達し, それ以上の濃度では一定の値を示した。同様な傾向は戸隠

(a)



(b)



図1 (a) 1979年8月尾瀬ヶ原湿原のミズゴケ (ホソベリミズゴケ)

左右の小灌木はヤチャナギ (ヤマモモ科)。これらは6月~10月中旬にかけて活発な窒素固定を行なう。

(b) 光学顕微鏡下のミズゴケ

窒素固定活性を有するものには藍藻の存在が観察された。

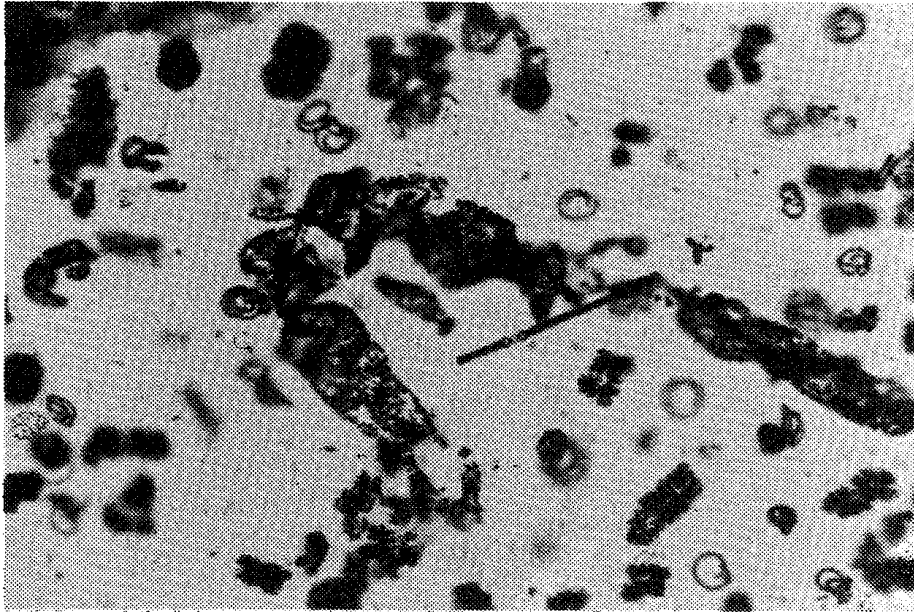


図2 1986年7月22日諏訪湖表面水試料
*microcystis*にヘテロシストを有し窒素固定を行なう
*Anabaena*が30%程度混在している。

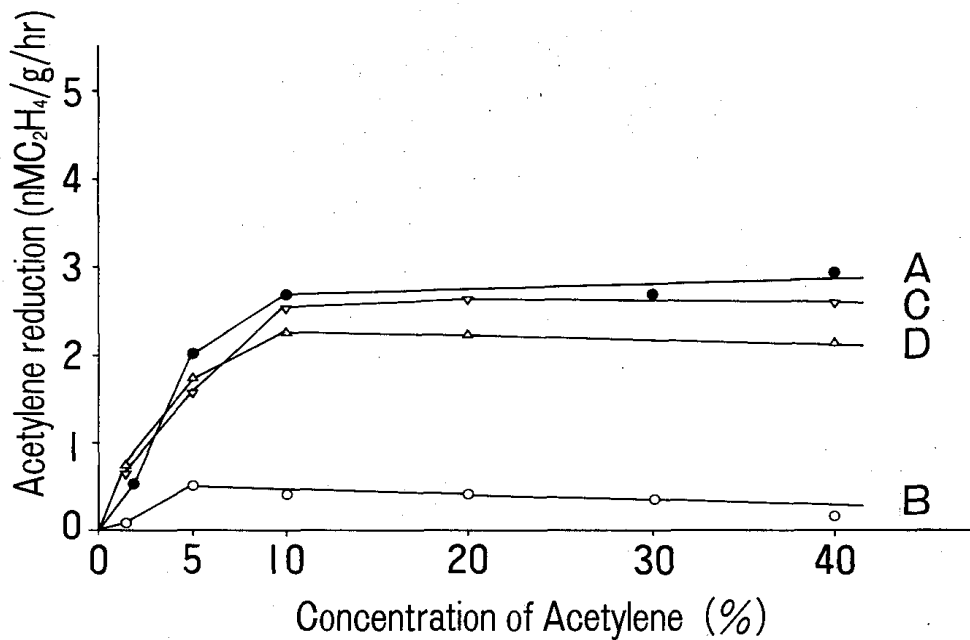


図3 ミズゴケにおけるアセチレン還元活性とアセチレン濃度の影響
 A, B: 尾瀬ヶ原, C: 戸隠高原, D: 志賀高原の試料

高原 (C) 及び志賀高原 (D) の試料でも観察された。一方、ミズゴケから分離し、NフリーのFitzgerald 改変培地で、25°C, 1000lux 下で10日間培養した藍藻 *Nodularia* sp. (図4) は最大値が10%で、それ以上の濃度になると阻害がみられた (図5)。こうした高濃度における活性阻害現象は諏訪湖のフリー

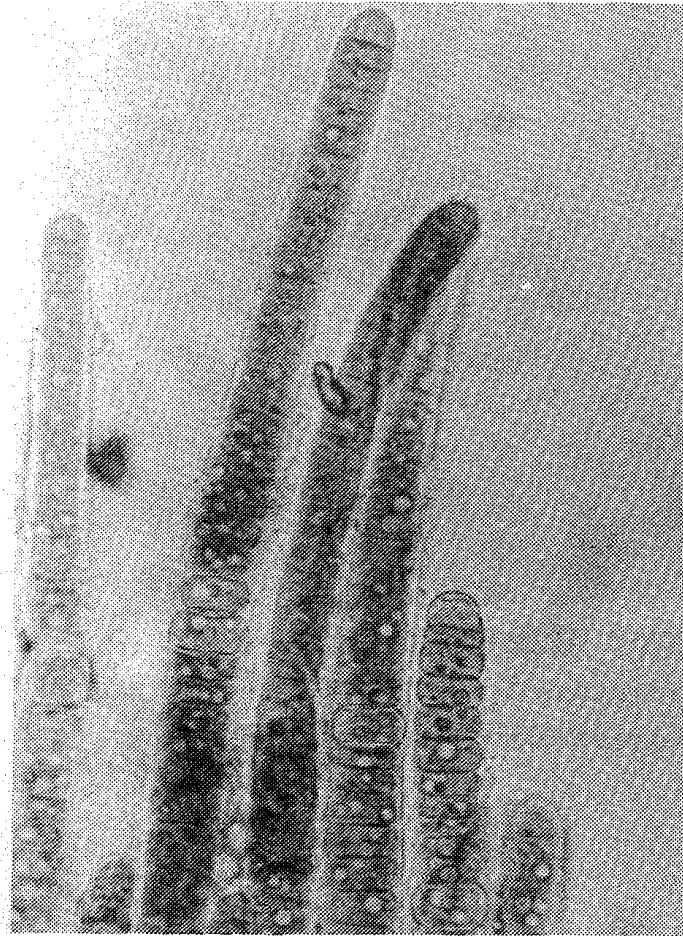


図4 尾瀬ヶ原のスギバミズゴケ (*Sphagnum junghuhnianum*)
より分離された *Nodularia* sp. ヘテロシストが観察される

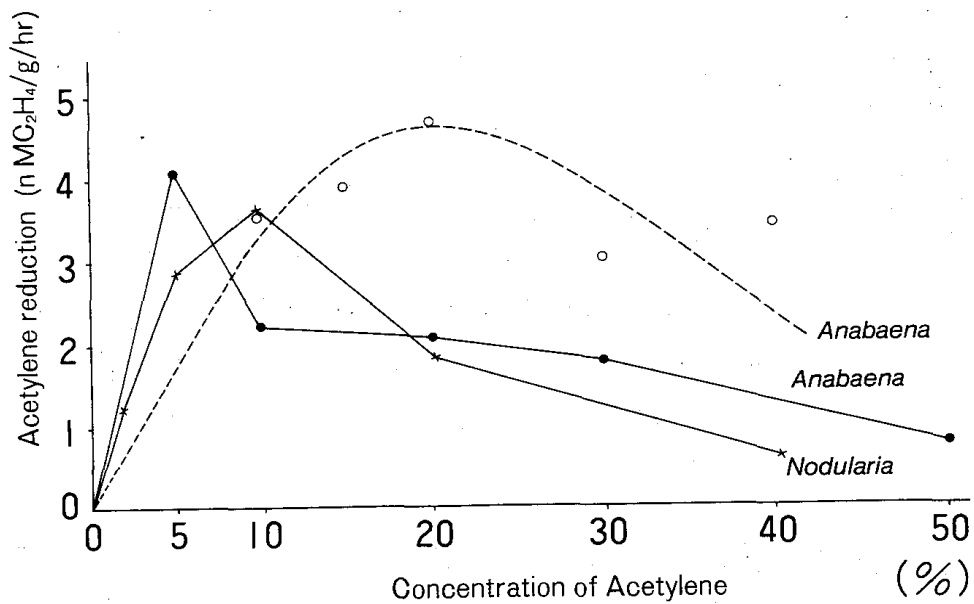


図5 単生藍藻におけるアセチレン還元活性とアセチレン濃度の影響
○: *Anabaena* (Aug. '86; L. Suwa),
●: *Anabaena* (July, '86; L. Suwa)
×: *Nodularia* (July, '79; Ozegahara)

リビングな *Anabaena* においてもみられ、藍藻が単独で存在する場合に比べ、ミズゴケが藍藻の活性に何らかの影響を及ぼしていることを示唆している。

3-1-2 反応時間の影響

ミズゴケ (図6), 諏訪湖の藍藻 (図7) はともに5時間の反応時間までは lag time なしに直線的に反応が進行するのが観察された。長時間にわたる反応は、容器内の酸素分圧を変化させニトロゲナーゼの活性に影響を及ぼすことが予想される。そこで25°C, 3000leux 下でミズゴケ及び諏訪湖藍藻試料の光合成による酸素発生量を調べた所、ミズゴケは平均 $185 \mu\text{IO}_2/\text{g}$ 生体湿重/hr, 諏訪湖の藍藻は $200 \mu\text{IO}_2/\text{g}$ 生体湿重/hrの酸素発生量が見られた (図8)。従って5時間後の酸素分圧は反応容器 (20ml) 内では夫々18.8%, 20%程度増加すると予想され、5時間以上の反応に低目の値を生じさせたのであろう。次にこうした点を明らかにするため酸素分圧と活性の関係について調べた。

3-1-3 酸素濃度の影響

試料を入れた反応容器を脱気した後、アセチレンガスが0.1atm, 酸素が0~0.6atmとなる様加え、残りをアルゴンガスで1 atmとした試料について活性を測定した (図9)。戸隠高原において採取したミズゴケ試料は酸素分圧の上昇

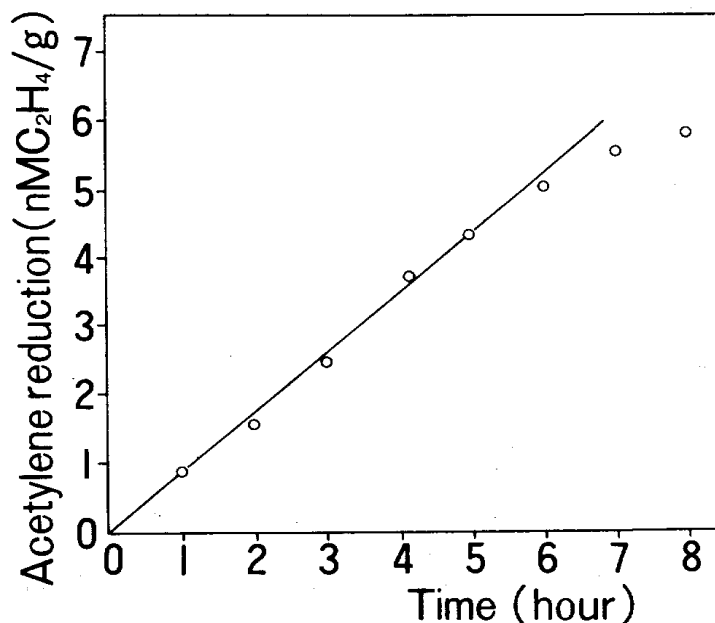


図6 ミズゴケのアセチレン還元活性における反応時間の影響 (25°C, 3000lux)

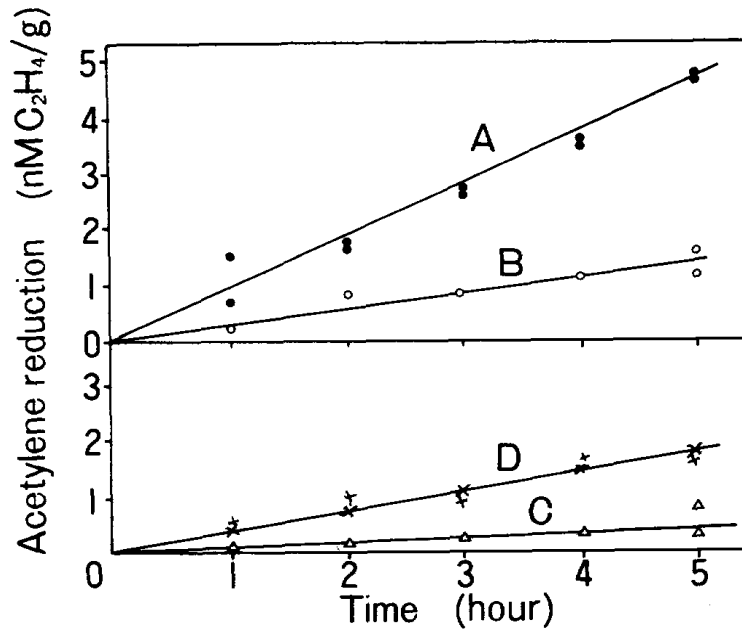


図7 諏訪湖試料 (*Anabaena*30%, *Microcystis*70%)
(25°C, 3000lux)

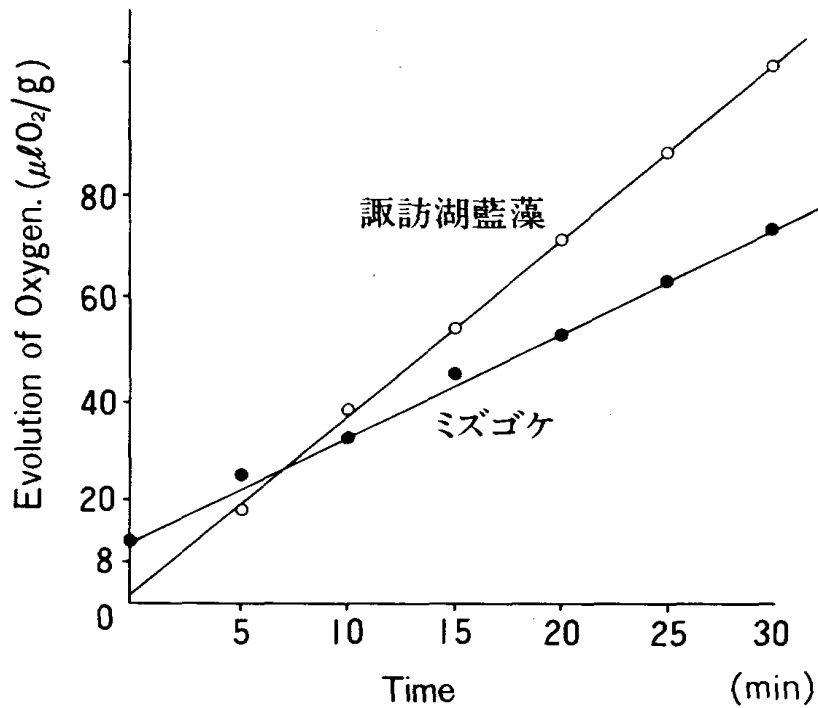


図8 ミズゴケ及び諏訪湖藍藻試水の光合成活性
(25°C, 3000lux)

とともに活性が低下したが、酸素分圧が0.6 atm であっても最高値の55%程度の活性を有していた。一方、諏訪湖の藍藻試料では酸素濃度の増加に伴い、急激な活性の低下がみられ、0.6atm では最高値のほぼ1/4の値となった。これは、夏期の湖水表面にしばしばみられる200%にも及ぶ酸素過飽和状況下で

は活性が相当低下することを示している。

3-1-4 光の影響

いくつかの湿原のミズゴケにおけるアセチレン還元活性(●)及び光合成活性(○)に対する光の影響を調べると、いずれの湿原のミズゴケも同じ様な傾向を示し、8~10Kluxでほぼ飽和値に達するのが観察された。また、暗中でもアセチレン還元活性がある程度維持されていることが観察された(図10)。

3-1-5 日変化

窒素固定活性が光条件と密接に関連していることは、ミズゴケ試料の活性の日変動によっても確かめられた(図11)。活性は日中高く夜間は低い傾向を示し、最大値と最小値の比は約9.5倍に達した。図11には気温の変化も同時に示してあるが、その昼夜の差は5℃程度であり、従ってこうした活性の日変動は光合成によって影響されるものと思われる。

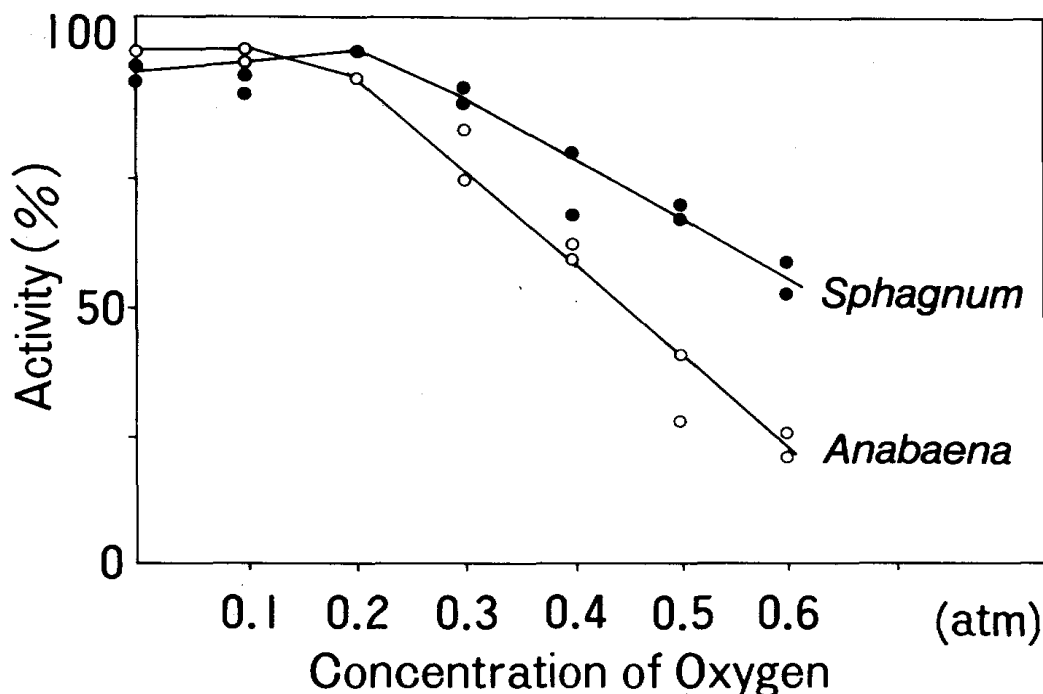


図9 アセチレン還元活性と酸素濃度の影響

●ミズゴケ(戸隠高原)

○Anabaena(諏訪湖表面水)

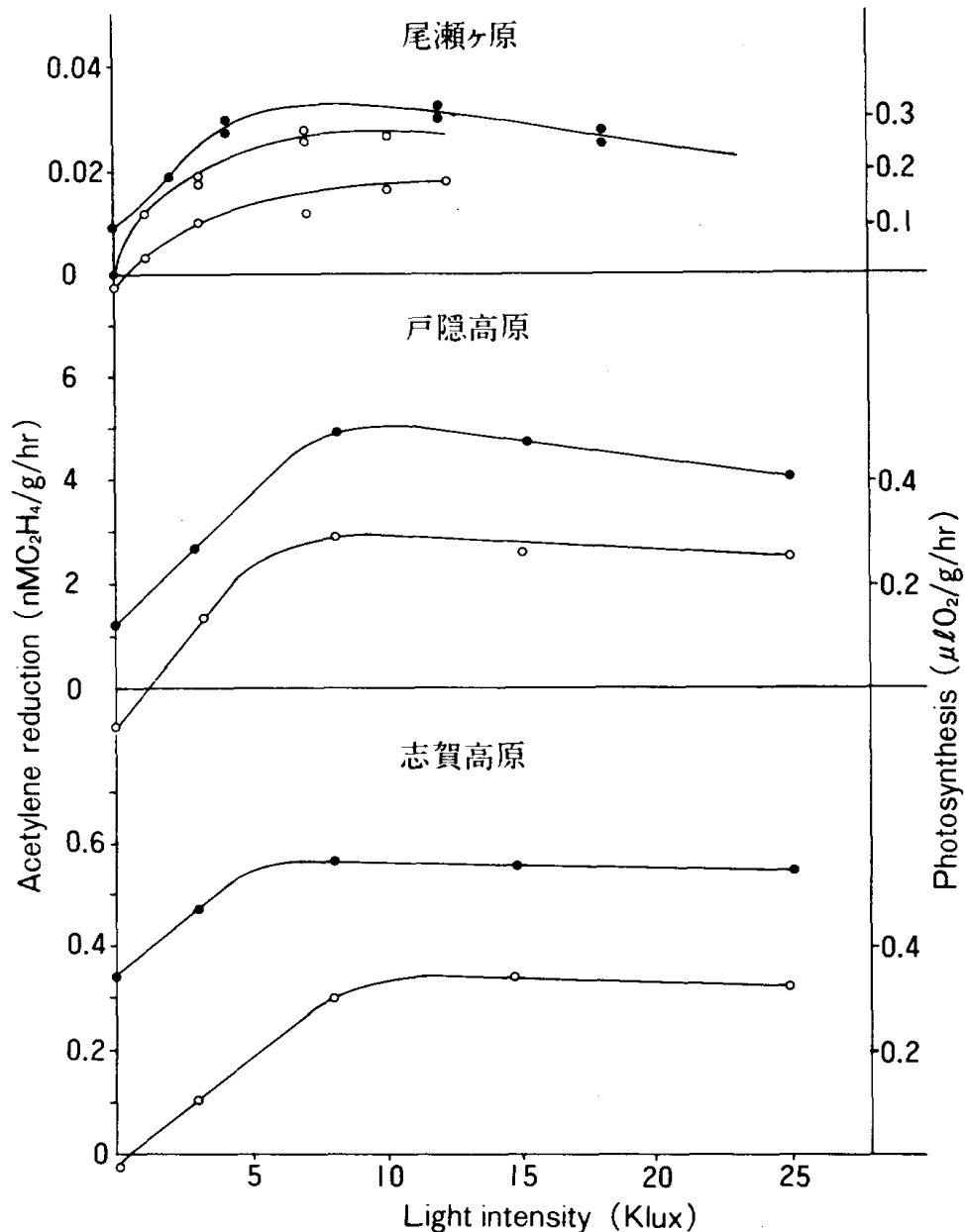


図10 ミズゴケのアセチレン還元活性及び光合成活性における光強度の影響 (28°C)

● : アセチレン還元活性
○ : 光合成活性

3-1-6 季節変化

図12は尾瀬ヶ原における様々なミズゴケのアセチレン還元活性の季節変動を示したものである。大部分のミズゴケは1.0nmole/g生体湿重/hrまでの弱い活性であるが、気温が高く日射の強い夏期に高く、秋には低下する傾向が認められた。10月中旬～5月までは積雪のため測定は行なわなかったが、冬期の厳しい環境下においては窒素固定はほとんど行なわれないと考えられ、6月～10

月の5ヶ月内に窒素固定を行っていることがわかる。

3-2 種々の試料におけるアセチレン還元活性

各地の湿原及び湖沼において、窒素固定活性を調べたところ（表1）、ほとんどのミズゴケに $\text{Tr} \sim 9 \text{ nmole C}_2\text{H}_4/\text{g 生体湿重/hr}$ の活性がみられた。また比較的高い活性は富栄養化の進んだ湖沼の泥土にみられた。

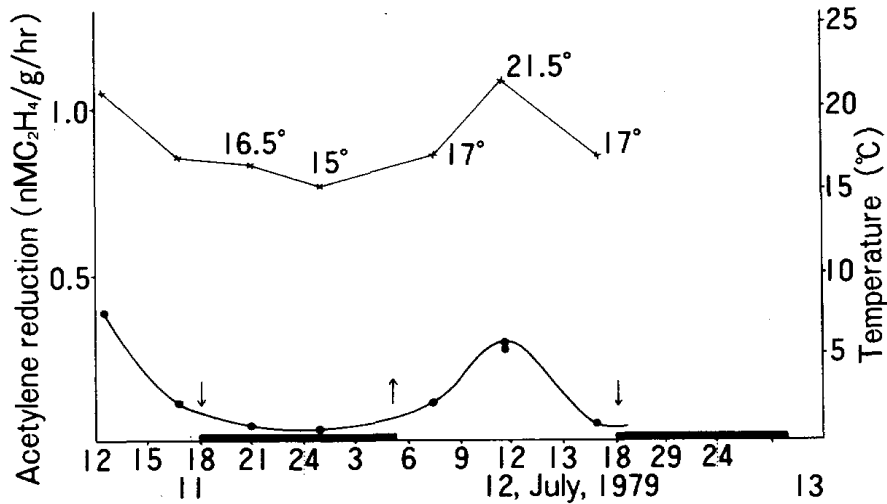


図11 尾瀬ヶ原におけるミズゴケのアセチレン還元活性と温度の日度化
●: アセチレン還元活性 ×: 気温 ↓: 日没 ↑: 日出

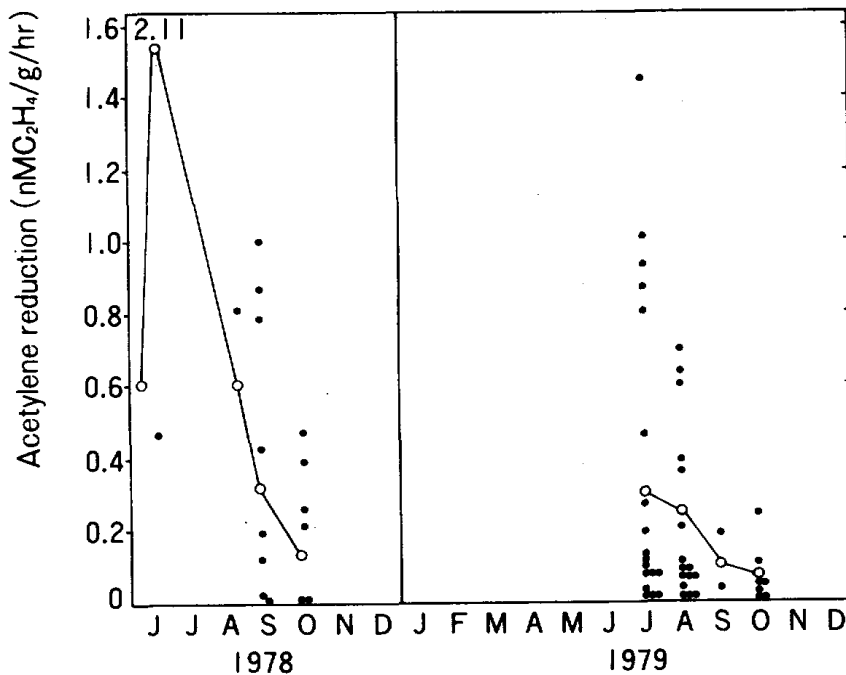


図12 ミズゴケにおけるアセチレン還元活性の季節変化

表1 いくつかの湿原、湖沼の試料における窒素固定活性

原瀬ヶ原は1978, 1979年; 他は1986年の試料のデータである。

単位は* 試水がn moleC₂H₄/l/hr, 他はn moleC₂H₄/g生体湿重/hrである。

Tr; Trace (0.01>)

試 料		活 料
☆飯綱・戸隠高原		
大座法師池	(6月)	0*
表面水	(9月)	1.17*
水草	(9月)	Tr
底泥	(9月)	0.43
飯綱湿原		
土壌	(6月)	Tr
飯綱湖		
表面水	(9月)	0*
湖岸泥	(9月)	0.04
小鳥ヶ池		
表面水	(6月)	0*
	(9月)	0.01*
ミズゴケ	8 試料 (6月)	0.01
	5 試料 (9月)	0.02~9.
1		
古 池		
表面水	(6月)	0*
ミズゴケ	4 試料 (6月)	Tr
土 壌	(6月)	0*
鏡池		
表面水	(6月)	0*
みどりヶ池		
表面水	(6月)	0.04*
森林植物園		
土壌	(6月)	0
霊仙寺湖		
表面水	(9月)	0*
プランクトンネット	(9月)	Tr

試料	活性	試料	活性
☆木崎湖		蓮池 表面水	Tr*
0m	(9月) Tr*	蓮池プランクトンネット	Tr
5m	Tr*	志賀田原湿原ミズゴケ0.25~0.86	
8m	Tr*	志賀長池湿原ミズゴケ	0.93
10m	Tr*	☆梅池ミズゴケ (9月)	Tr
25m	Tr*	☆菅平湿原土壌	0.63
湖岸泥	0.76	" 苔類	0.13
水草(コカナダモ)	Tr	☆精進湖 (10月)	
☆中綱湖		表面水	0*
表面水	Tr*	プランクトンネット	0
☆青木湖		☆本檜湖 (10月)	
表面水	0*	表面水	0*
☆野尻湖		プランクトンネット	0
0m	(9月) 11.5*	☆西湖 (10月)	
5m	2.101*	表面水	0*
10m	Tr*	プランクトンネット	0
プランクトンネット	Tr	☆河口湖 (10月)	
底泥	0.93	表面水	0*
☆蓼科湖		プランクトンネット	0
0m	(8月) Tr*	湖岸泥	Tr
4.2m	Tr*	☆芦ノ湖(湖尻) (10月)	
底泥	Tr	表面水	Tr*
☆北八ヶ岳白駒池		プランクトンネット	0
表面水	(8月) 0*	☆浜名湖 (10月)	
水草	Tr	表面水	0*
☆白樺湖		☆上高地 (9月)	
表面水	(7月) 0*	大正池表面水	0*
	(8月) 0*	2.5m	0*
	(9月) Tr*	ミズゴケ	Tr
☆諏訪湖		田代池表面水	Tr*
表面水	(7月) 3.22*	ミズゴケ	Tr
	(8月) 5.36*	☆乗鞍高原 (9月)	
	(9月) 1.49*	ちどり池表面水	Tr*
☆志賀高原		牛留池 "	Tr*
丸池表面水	(9月) 0*	あざみ池 "	Tr*
丸池プランクトンネット	0		
琵琶池 表面水	Tr*		
琵琶池プランクトンネット	0.59		

☆尾瀬ヶ原（丸山，森本，平沢；1981による）

試料活性 (1978)	試料活性 (1979)
土 壤	ヤマドリゼンマイ " , 上 "
ウラジロヨウラク側(上田代6/22) 0	ミズゴケ " , 下 "
ヤチヤナギ " (") 0	" " , 牛首 0.40
上田代(8/29)-2 0	竜宮, 森林 0
" -2 1.6	上田代 0.26
中田代(") 0	水 S No.223, 7/11 0
上田代(9/10) 2.1	S No. 28, 7/11 0
牛首(") 0.23	植物(7/11)
背中アブリ(") 0	ウラジロヨウラク(") 0
池(S No.223), 6/22	ニッコウキスゲ(") 0
水 0	ヒメシャクナゲ(") 0
プランクトン-1, -2 0	ヤマドリゼンマイ(") 0
底泥 0-0.1	ヒオウギアヤメ(") 0
(S No.28) 9/10	ミズギボシ(") 0
水 0	ミツガシワ(") 0
底泥 0	ナガバノモウセンゴケ 0
植物(6月~9月)	ヤナギゴケ 0.06
ヒメシャクナゲ(根) 0	コスギバゴケ-1 0.11
スミレ(根) 0	" -2 0.81
ミツガシワ(") 0	ミズゴケ 7月, 24試料 0.01-1.45
ミズトクサ(") 0	8月, 22 " 0.01-1.02
ヌマガヤ(") 0	9月, 5 " 0.04-0.34
ホロムイスゲ(") 0	10月, 8 " 0-0.25
ウラジロヨウラク(")	ヤチヤナギ(根粒)
上田代(6/22) 1.9	7月~9月, ~100試料 48-890
中田代(") 15	10/21, 上田代 0
上田代(8/29) 0	
中田代(9/10) 0	
上田代(10/22) 0	
ヤチヤナギ(根粒)	
7試料(6月~9月) 30-400	
10/22, 中田代 0	
ミズゴケ { 15試料 0.2-2.1	
{ 5試料 0	
土 壤(7/12)	
ホロムイスゲ群落, 下田代 0	
ヤチヤナギ " , 中 " 0.20	

4. 考察

現在まで知られている空中窒素固定生物の殆んどは、細菌や藍藻などの原核生物であり、その窒素固定酵素系など生化学的機構はほぼ共通であることがわかって来たが、その生態については不明な点が多い。一般に自然界における生物的窒素固定系はその生態的特徴から、単生 (free-living)、共生 (Symbiotic)、協同 (associative) の3つの窒素固定系に大別されており (表2)、特に荳科

表2 生物的窒素固定系の生態的分類とその例 (吉田, 1979)

単生窒素固定系	有機栄養性	好気性 (<i>Azotobacter</i> , <i>Beijerinckia</i>)
		通性嫌気性 (<i>Bacillus</i> , <i>Klebsiella</i>)
		絶対嫌気性 (<i>Clostridium</i>)
	無機栄養性	好気性 (藍藻約40種) 嫌気性 (光合成細菌)
根粒	荳科根粒 (<i>Rhizobium</i>)	
	非荳科根粒 (<i>Frankia</i>)	
共生窒素固定系	菌根 (ミコリザ)	内生菌根
		外生菌根
	葉粒	藍藻と糸状菌 (地衣類)
		藍藻と高等植物 (コケ, シダ, ソテツ類)
協同窒素固定系		細菌相互 (<i>Azotobacter</i> と <i>Pseudomonas</i>)
		葉圏 (植物葉と <i>Beijerinckia</i>)
		根圏 (植物根と <i>Spirillum</i>)
		動物消化器官 (白蟻中と <i>Citrobacter</i>)

植物と根粒菌との共生窒素固定系は古くから研究が行なわれて来ている。また非荳科植物の根粒菌の研究も、省エネルギー作物として、ニトロゲナーゼの遺伝子 (nif) の解明など次第に研究が進んで来ている。丸山ら (1981) は、尾瀬ヶ原湿原において非荳科植物ヤチャナギ (ヤマモモ科) の根粒の活性が平均 $300\text{nmoleNH}_3/\text{g}/\text{hr}$ と荳科根粒に匹敵する程高いものであることを明らかにし、同時に湿原に広く分布するミズゴケにも窒素固定活性を認めた。一方、脱窒活性は $0\sim 60\text{nmoleN}_2/\text{g}/\text{hr}$ 程度であるので、年間ではかなりの窒素の供給量になるであろう。これらのことから貴重な動植物の豊庫である尾瀬ヶ原は、

人為的影響なしでも窒素固定による肥沃化が次第に進行し、景観の生態学的遷移現象による大きな変化が予期される。ヤチヤナギは湿原植物としては尾瀬ヶ原の外、北海道泥炭地など限られた湿原でしかみられず、現在長野県下の様々な湿原においても存在は確認されていない。それに対し、ミズゴケは湿原の代表種であり、表1に示した如く、微弱ではあるがほとんどのものが活性を有していた。これらからはこれまで四種の藍藻が分離されたが、固定量や環境条件の影響などほとんど知られておらず、良く知られている藍藻 *Nostoc*, *Anabaena* と、ゼニゴケ類 (*Anthoceros*, *Blasia*, *Cavicularia*) やアカウキクサ (*Azolla*) あるいはソテツ (*Cycas*) など裸子植物との様な共生関係であるかどうか、あるいは Dart and Day (1975) が多くの熱帯性植物の根圏において高い窒素固定能を報告した様な、非共生的協同窒素固定系であるかを確かめることが重要である。これまでの所、8種のミズゴケと4種の藍藻の関係を調べたが (Mori-motoら, 1982), オオミズゴケ (*Sphagnum cymbifolium*) には全てのものに活性がなかったという点の他には明確な種間関係は不明である。また Fay (1981) はミズゴケから分離した *Nodularia* 以外の3種の藍藻と共に *Anabaenopsis*, *Aulosira*, *Calothrix*, *Cylindrospermum*, *Tolypothrix*, *Gloeotrichia* などが冠水した熱帯土壤にみられることを報告しており、今後の調査において *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Rhodospirillum* ら細菌と共にこれら藍藻の生理的特性についても考慮して行く必要がある。

ミズゴケの藍藻と単生の藍藻とでは、アセチレン及び酸素の濃度に対する反応はかなり差異が認められた (図3, 図5, 図9)。こうした点から見るとミズゴケの存在は藍藻にとって有利な状況を与えているのかも知れない。反応時間の影響 (図6, 図7) は Caponeら (1977) がサンゴ礁の海草で観察したのとほぼ同じ様に5時間位までは直線的に反応が進行したが、その後の低下はおそらく酸素分圧の上昇による阻害によるものと思われる。これは窒素固定活性が光条件と密接に関係しているという点からもいえる。Jones (1977) は亜熱帯地方の草原で晴天時には曇天時の1/10の活性しか示さなかったことを報告

していることから、図9の2.5Kluxまでみられた活性も真夏炎天下の10Kluxではおそらく低下するであろう。従って、本研究で用いた20ml程度の反応容器の場合、現場条件の様な照度変化が激しい場所で反応を測定する場合は、1～2時間の反応時間が安全である。いくつかの富栄養化においても、窒素固定活性が光条件及びそれに伴う酸素濃度に影響を受けていることが報告されている(Ganf, G. G. and A. J. Horne, 1975; Vanderhoffら, 1975; Brownlee, B.G. and T.P. Murphy, 1983; Pienkosら, 1983)。図9及び図10において暗中(夜間)でも窒素固定活性がみられたことは、光条件の前歴即ち光合成で産生されたATPの蓄積によるものと考えられ、図10の日変化の約9.5倍の比は、Morimotoら(1982)が調べた温度特性の15°Cと25°Cにおける2～2.5倍の活性比よりはるかに大きい。

湿原や湖沼など環境要因が複雑に交錯した環境下において、一日あたり更に年間あたりの窒素固定量を正確に測定する為には、こうした諸要因との因果関係を更に明確にして行くことが必要である。

付記

本研究は文部省『環境科学』特別研究「生元素循環の相互作用と環境変動」(R16-2, 課題番号61030020)から研究費用の援助を受けて行なわれたものである。

文献

- Anonym (1975) Nitrogen fertilizers May Endanger Ozone. Chem. Eng. News, 6 (Nov. 24, 1975)
- Brownlee, B. G. and T. P. Murphy (1983) Nitrogen fixation and phosphorus turnover in a hypertrophic prairie lake., Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40:1853-1860
- Burns, R. C. and R. W. F. Hardy (1975) Nitrogen fixation in bacteria and higher plants. Springer-Verlag.

- Capone, D. G., D. L. Taylor, and B. F. Taylor (1977) Nitrogen Fixation (Acetylene Reduction) Associated with Macroalgae in a Coral-Reef Community in the Bahamas. *Marine Biology* 55:29–32
- Dart and Day (1975) Non-symbiotic nitrogen fixation in soil *ed.* by Walker, N.: Soil microbiology. 225–252, Butterworths
- Fay, P. (1981) Photosynthetic-microorganisms *ed.* by Broughton, W. J.: Nitrogen Fixation. Vol.1:Ecology.1–29, Oxford
- Fogg, G. E., W. D. P. Stewart, P. Fay, and A. E. Walsby (1973) The blue-green algae, 323–357, Academic Press, London
- Ganf, G. G. and A. J. Horne (1975) Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogen-fixation in a shallow, equatorial Lake (Lake George, Uganda). *Freshwat. Biol.* 5:13–39
- Jones, K. (1977) Acetylene Reduction by Blue-Green Algae in Sub-tropical Grassland. *New Phytol.* 78 : 421–426
- Maruyama, Y., T. Suzuki, and K. Otobe (1974) The Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities. *ed.* by Colwell, R. R. and R. Y. Morita, 341–353, University Park Press, Baltimore
- 丸山芳治, 森本健一, 平沢教次 (1981) 尾瀬ヶ原における窒素固定 *生物学*, 33:189–192
- Maruyama, Y., K. Morimoto, and K. Hirasawa (1982) Nitrogen Fixation in the Ozegahara Moor and Nitrogen Fixation by *Myrica gale* var. *tomentosa* Root Nodules. *in* Ozegahara:Scientific Researches of

the Highmoor in Central Japan,225-230

Morimoto, K. and Y. Maruyama (1982) Nitrogen Fixation by *Sphagnum* and Blue-Green Algae System in the Ozegahara Moor. *in Ozegahara:Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan*,231-241

Morimoto, K. (1984) Some properties of phytoplankton dynamics in a shallow hypereutrophic lake, Lake Teganuma, in central Japan. *Bulletin of Shinsyu Honan Women's Junior College*,2:49-74

Nutman, P. S. (1976) *Symbiotic nitrogen fixation in plants*. Cambridge University Press, Cambridge

冲野外輝夫, 林秀剛, 船越真樹, 山本雅道, 山本鎔子 (1985) らん藻アナベナによる“水の華”の消長と藻食性アメーバ, 文部省『環境科学』特別研究報告集

Peters, G. A. and H. E. Calvert (1983) The *Azolla-Anabaena azollae* symbiosis *ed.* by Goff, L. J.: *Algal symbiosis*, 109-146, Cambridge

Pienkos, P. T., S. Bodmer, and F. R. Tabita (1983) Oxygen Inactivation and Recovery of Nitrogenase Activity in Cyanobacteria. *Jour. Bacteriol.*, 153:182-190

Silvester, W. B. (1976) Endophyte adaptation in *Gunnera-Nostoc* symbiosis. *ed.* by Nutman, P. S.: *Symbiotic nitrogen fixation in plants*. 521-538, Cambridge University Press, Cambridge

Sprent, J. I. (1973) *The biology of nitrogen fixing organisms*, McGRAW-HILL, London

Stewart, W. D. P. and G. A. Rodgers (1977) *The Cyanophyte-Hepatic*

symbiosis. II Nitrogen Fixation and the Interchange of Nitrogen and Carbon. *New Phytologist*, 78:459-471

Vallentyne, J. R. (1974) *The Algal Bowl-Lakes and Man* Miscellaneous Special Publication 22, Canada Department of Fisheries and the Environment, Ottawa

Vanderhoff, L. N., P. J. Leibson, R. J. Musil, C. Huang, R. E. Fiehweg, J. W. Williams, D. L. Wackwitz and K. T. Mason (1975) Diurnal Variation in Algal Acetylene Reduction (Nitrogen Fixation) *in situ*. *Plant. Physiol.* 55:273-276

Walsh, J. J. (1985) *The Role of Ocean Biota in Accelerated Ecological Cycles: A Temporal View.* ed. by Southwick, C. H.: Global Ecology, Sinauer, Massachusetts

吉田 富男 (1979) 非荳科植物による共生的空中窒素固定, *生物科学*, 31:1-8