

**A MODEL FOR SYNTROPHIC COOPERATIONS  
IN MICROBIAL MATS ON PRISTINE EARTH:  
STRUCTURE-FUNCTION RELATIONSHIP OF SULFUR-OXIDATION IN SULFUR-TURF  
MICROBIAL MAT VEGETATING IN HOT SPRING EFFLUENTS**

Maki Yonosuke<sup>1)</sup>, Ogawa Kazutoshi<sup>2)</sup>, and Shimizu Akira<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Unit of Environmental Studies, Faculty of Humanities and Social Sciences,  
Iwate University, Ueda 3-18-34, Morioka 020-8550, Japan  
FAX: 019-621-6829; e-mail; maki@iwate-u.ac.jp

<sup>2)</sup> Department of Environmental Sciences, College of Science and Engineering,  
Iwaki Meisei University, Iwaki 970-8551, Japan

<sup>3)</sup> Ecophysiology Research Group on Microbes (NPO), Zushi-okunawashiro-motomachi 31,  
Yamashina, Kyoto 607-8454, Japan

(Received April 15, 2004    Accepted May 24, 2004)

Abstract

During a period of not so far after the origins of life on earth, symbiotic microbial cooperation in some way must have started. Kato and Shimizu proposed a name of “pristine ecosystem” to such the symbiotic cooperation (microbial interaction), because it could be positioned at origins of ecosystem. However, the scene of structure and function of the cooperation has not become evident. Sulfur-turf is filamentous microbial mat growing in hot spring effluents, and the filament of the mat consists of a few sulfur-oxidizing bacteria (large sausage-shaped and small curved), sulfur particles, and cellulose as a matrix substance. Here, we took up sulfur-turf as a model of pristine symbiotic cooperation, and discussed a possibility of the correlation of filament structure, specially emphasized the role of cellulose-core, with three steps of a series of sulfur-oxidizing reaction; hydrogen sulfide to sulfate via elemental sulfur and thiosulfate. Sulfide oxidation probably proceeds at the outside of the filament or of the mat by sausage-shaped bacteria and resulting elemental sulfur. As both of elemental sulfur and cellulose are hydrophobic, sulfur particles may be concentrated around cellulose-core of the filament where microaerophilic conditions are prevailed, and is oxidized to thiosulfate by sausage-shaped bacteria or by curved bacteria. Thiosulfate decreases pH value around the cellulose-core and is oxidized to sulfate. The significance of cellulose as matrix substance in the steps of sulfur-oxidation should be emphasized. Pristine symbiotic cooperation may have started in microbial mats as syntrophic, namely as a style of substrate chain and in a manner of exo-symbiotic relation.

(Key words) pristine ecosystem, symbiotic cooperation, sulfur-turf, cellulose, sulfide oxidation, sulfur oxidation, structure-function relationship, origins of life

## 微生物被膜における原初的な生物共働のモデル 硫黄酸化細菌群集（硫黄芝）におけるフィラメント構造と硫黄酸化反応

牧陽之助<sup>1)</sup>, 小川和鋭<sup>2)</sup>, 清水晃<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup>岩手大学人文社会科学部環境科学課程  
〒020-8550 盛岡市上田 3-18-34,

<sup>2)</sup>いわき明星大学理工学部環境理学科  
〒970-8551 いわき市中央台飯野 5-5-1,

<sup>3)</sup>陸水域微生物研究会  
〒607-8454 京都市山科区厨子奥苗代元町 31, 吉田生物研究所内

### 1. はじめに

生命起源後のまもないころに、単純な代謝機能を持つ微生物の間に何らかの共働的關係が成立したにちがいない。そこに想定される原初的な微生物間の共働（相互作用）は、細胞外共生でかつ栄養共生的な、いわば生態代謝であろう[1]。そのような（微）生物共働を可能にする実体モデルとして微生物被膜を想定できる。この相互作用系は、現在の地球を構成するさまざまなレベルの生態系のもっとも原初的な形態として位置付けられるから、加藤と清水はこれを原始共生系（Pristine Ecosystem）と命名した[2]。しかしその具体的な姿について、明確にイメージできているとは言いがたい。

現地球のさまざまな環境条件下にみられる微生物被膜の比較研究に基づいて、上述のような原初的な生物共働の姿を具体的に把握しようとする場合、極限環境にみられる微生物被膜は、機能が明確でかつ単純な生物相をもつという点で、モデルとして有効である[3]。硫黄芝（sulfur-turf）は、硫化水素を含む高温で中性の温泉流水中に発達する微生物被膜で、構成細菌としてソーセージ型の大型細菌と小型の湾曲細菌が顕微鏡的に区別できる[4]。一方、この被膜は強力な硫黄酸化能を示す。すなわち、温泉水中に含まれる硫化水素を出発

物質として一連の酸化反応を行い、単体硫黄とチオ硫酸を経て、最終的に硫酸を産生する。硫化水素の酸化速度は、 $10\text{mol/m}^2/\text{day}$  に達する[5]。

本稿では、硫黄芝と呼ばれる硫黄酸化能を持つ微生物被膜を材料に、被膜構造と硫黄酸化反応の対応関係を推定し、原初的な生物共働の実体について考察した。その結果、被膜の礎質であるセルロースが、一連の硫黄酸化反応のメカニカルな進行に対して重要な役割を持つことが指摘された。

### 2. 硫黄芝の着生現場

硫黄芝は、硫化水素を含んだ高温でほぼ中性の温泉流水に発達する。Figure 1 は岩手県夏油温泉枯松沢の山腹斜面に発達した硫黄芝 (a) と藍藻 (b, 主として *Mastigocladus laminosus* (*Fischrella*), イデユアイミドリ) による微生物被膜である[6]。白く見えるのが硫黄芝で、硫黄酸化細菌の集合体である。温泉水の湧出地点の直下に硫黄芝が被膜を作り、その下流に藍藻被膜が広がっていた。温泉水中に含まれる硫化水素はまず硫黄芝によって酸化され単体の硫黄粒となって被膜に付着し、肉眼的には白色ないし黄白色に見える。藍藻は細菌に比べて一般的に硫化水素と温度に対して感受性が高く、硫黄芝の下流に被膜を形成する。



Figure 1. Natural vegetation of microbial mats on a side slope of Karematsuzawa mountain stream, Geto Spa, Iwate-Ken, Japan.

Hot water containing hydrogen sulfide sprang out at the top of sulfur-turf bacterial mat (white, a) and flew down along the slope. Hydrogen sulfide oxidized to elemental sulfur resulting in white appearance of the mat. Dark green (b) was due to the mat of cyanobacteria (*Mastigocladus laminosus*). Generally, due to the high sensitivities against hydrogen sulfide and temperature, cyanobacterial mats are developed downstream of sulfur-turf.

Fig. 1 は、温泉水の供給が比較的少ない場合の硫黄芝被膜を示しているが、温泉水の供給が豊かな場合には、付着した基質面から流水中に繊維状の房(tuft)を伸ばすようになる。Figure 2 は、秋田県鶴の湯温泉の配湯用の木樋の底面に付着して発達した硫黄芝である。被膜の発達過程は、樋の底部に長さ数ミリメートルの細かな繊維が観察されることに始まり(a)、それが次第に長く房状に発達し(b)、やがて流れに抗し切れなくなって剥離・流失する[6]。また、流速が遅い場合には、硫黄芝は流水表面に細い繊維状の糸を伸ばす。

### 3. 硫黄芝の光学顕微鏡的構造

#### 3-1 硫黄芝の礎質

硫黄芝は硫黄酸化細菌からなる微生物被膜であるが、被膜の礎質はセルロースのみからできていることが明らかになった[7]。すなわち、硫黄芝を構成する細菌はセルロース産生菌と考えられる。

セルロースの産生能は、維管束植物をはじめ植物界・動物界・菌界・プロチスタ界に広く分布しているが、その産生メカニズムの分子生物学的な解析は、必ずしも進んでいない。近年、酢酸菌 (*Acetobacter xylinum*) をモデル

生物として、遺伝子と合成系がようやく明らかになりつつある[8]。それによれば、菌体外に放出されるリボン状のセルロースフィブリルは、細胞膜で合成された後、菌体上に一列に整列したターミナルコンプレックス (TC ; terminal complex)によって細胞外につむぎ出され、さらに結晶化し束ねられて1本のリボン状のマイクロフィブリルになるという[9, 10]。

酢酸菌によって作られるセルロースの特徴は、これがリグニンなどを含まない非常に純粋なセルロース繊維であること、繊維はきわめて細くて繊維間に多数の水素結合が作られること、作られたセルロース膜は網目構造をなして面配向性を持った積層構造を示すこと、などである。このため、出来上がった膜は、保水力が非常に高く、また、さまざまな無機物粒子との結着能が強いとされている[10]。

セルロース分子の基本構造であるグルコースは安定した  $C_4$ (イス型)構造をとり、C-3 位

と C-6 位の OH 基が隣接した分子内 O 原子と、さらに C-2 位の OH 基が隣接した分子間 O 原子と水素結合することができる。このため、セルロース分子はマイクロフィブリルを形成し易く、セルロース繊維となり、希酸やアルカリに不溶性を示す。すなわち、pH の変化に対し安定性を示す [11]。また、セルロース分子は疎水性と親水性の両方の性質を示す高分子であるが、これらの性質をもつ部分は、構造的にはっきり分かれている。すなわち、グルコピラノース環に対して垂直方向の両面は疎水性を示し、水平方向の両側面は水酸基が並んでおり親水性を示す[12]。従って、セルロース繊維は広い疎水性表面をもつことになり、単体硫黄など疎水性物質の結合に適した場を与えるに違いない。

### 3-2 硫黄芝の光学顕微鏡的構造

Figure 3 は流水中に発達した硫黄芝の房を、

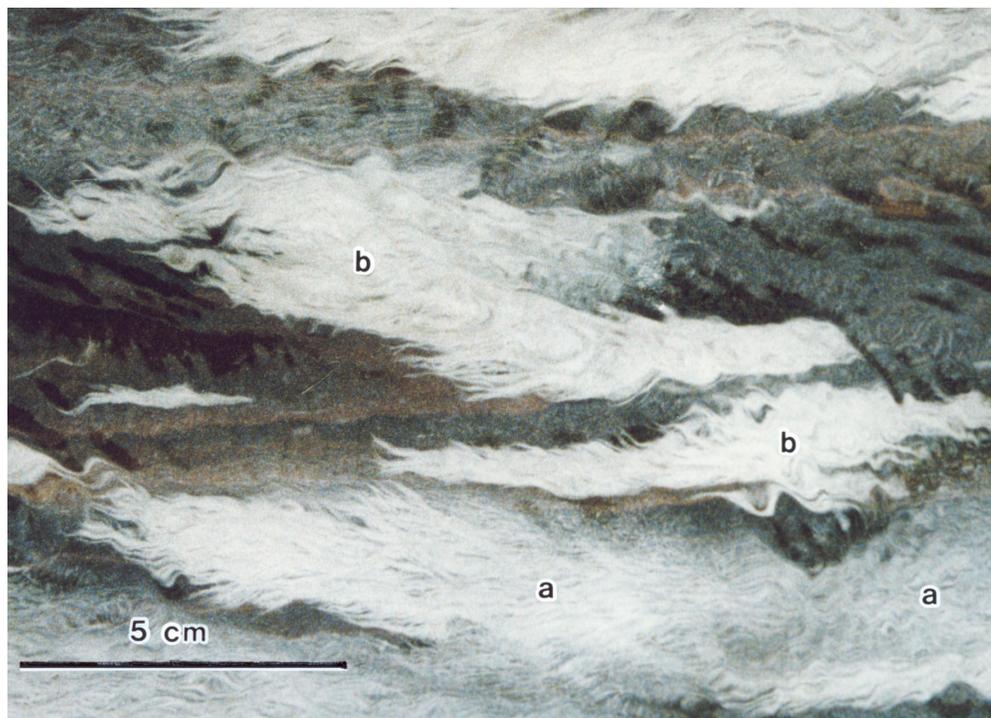


Figure 2. Sulfur-turf flourishing in effluent of hot spring water at Tsuru-no-yu Spa, Akita-Ken, Japan. At the first stage of development, sulfur-turf looks like hair at the wooden bottom (a), and then the hair grow into tufts or bundles of filamentous streamer (b). Finally, the streamers are detached from the bottom and flow away.

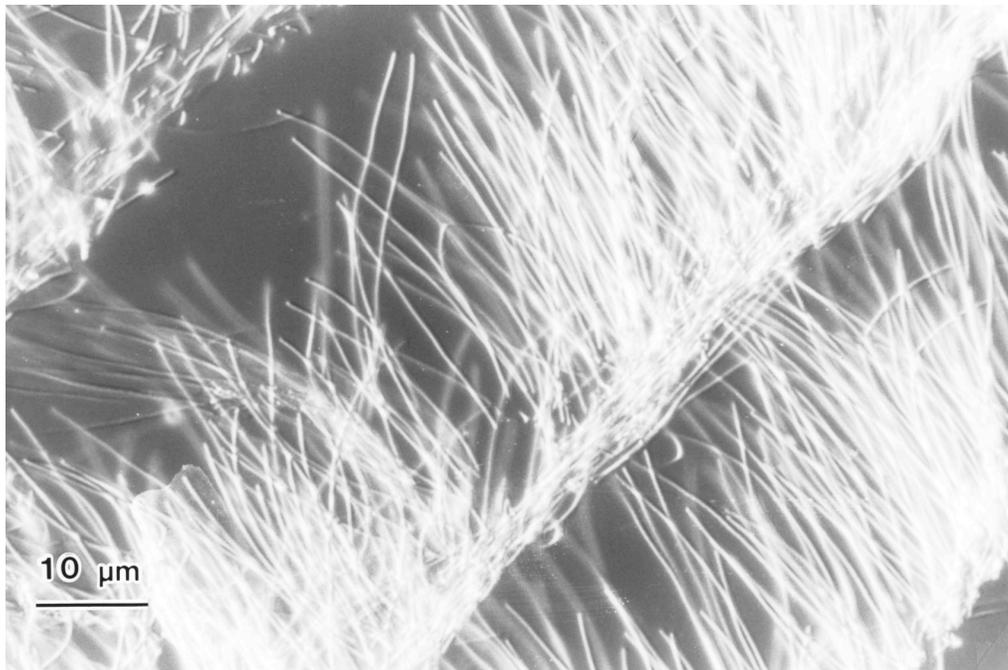


Figure 3. Observation of the filaments of sulfur-turf by differential phase contrast microscopy. The filaments of sulfur-turf look like twigs of fir with long needles. The needles are parallel to the long cells of sausage-shaped bacteria. The sausage-shaped bacteria were gram-negative and had peritricous flagella. Miyoshi described the bacteria in 1897 [12], and Emoto tentatively named the bacteria *Thiovibrio Miyoshii* [13].

微分干渉位相差顕微鏡で観察したものである。たくさんのフィラメントは複雑に絡み合っているが、基本的にはちょうど“松の枝葉”のような構造をもっている。“松の葉”に相当するのはソーセージ型の大型細菌で、長い細胞の一端は“枝 (core)”の部分に接しているが、他方の端は自由である。この細菌の細胞長は平均数  $10 \mu\text{m}$  におよび、細胞体は両端の丸いやや湾曲したソーセージ型で、周性の鞭毛を持つグラム陰性細菌である[13]。この細菌については、1897年に三好学が記載して大鎌型細菌と呼び[14]、1942年には江本義数が *Thiovibrio Miyoshii* と命名した[15]。しかし現在まで培養に成功していない。

硫黄芝にはたくさんの硫黄粒が付着し、その硫黄粒は被膜全体に広がっているように見える。しかしその中のあるものは列をなすように並んでおり (Figure 4)，“枝”の部分に集中的に付着している様子が観察できる。微分

干渉位相差法によってさらに高倍率で観察すると，“枝”の部分には小型の湾曲した細菌が長軸方向に沿うように並び (Figure 5A)、単体の硫黄粒もこの“枝”の部分に顕著に付着していることがわかる (Fig. 5B)。

Figure 6 は、この“枝 (core)”の部分さをさらに高倍率で詳しく観察したもので、長軸方向に繊維状の筋が平行して走っているのが観察できる (矢印)。Fig. 5 でみたように、ソーセージ型細菌は細胞体の一端で“枝”に接している。酢酸菌によるセルロース産生の例では、ターミナルコンプレックスから吐き出されたセルロースの微小繊維 (プロトフィブリル) は、結晶化し束ねられて最終的に1本のリボン状のマイクロフィブリルとなって細胞体から伸びるといふ[9]。したがって、Fig.5 で観察されたような“枝”と、“葉”に相当するソーセージ型細胞との関係は、たくさんのソーセージ型細菌の細胞体から吐き出された複数

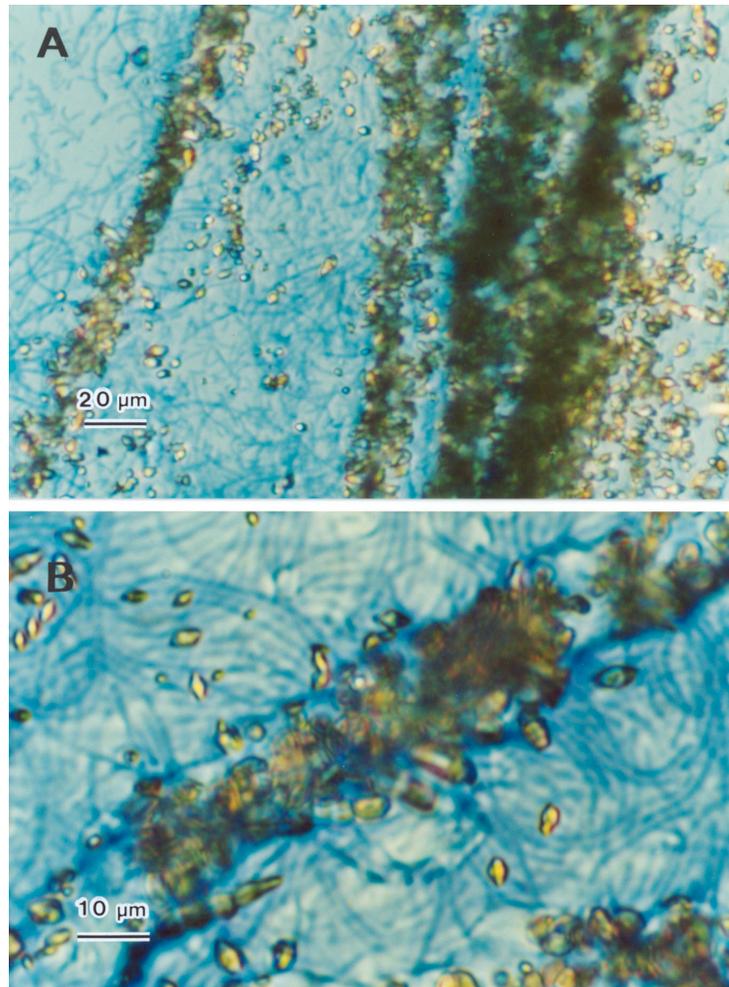


Figure 4. Arrangement of elemental sulfur particles and cellulose-core. Low magnification of sulfur-turf revealed that sulfur particles were clustered in long pole (A). At higher magnification, it is observed that elemental particles were concentrated around the core (B).

のセルロースリボンが，“枝”に接する細胞の一端でさらに寄り合わされ，“枝”の部分をつくりあげているのではないかと想像される。Fig. 6の“枝”に観察できる繊維状の構造はおそらく，セルロースリボンが寄り合わされて太くなったセルロース繊維であろう。

Figure 7は，フィラメントの“枝”の部分を実験的に染色したものである。周囲と一致した焦点が得られないことから(Fig.7 A, B)，この“枝”の部分がかかなりの厚みを持っていることが分かる。さらに，ソーセージ型の細菌と小型の湾曲細菌がアクリジ

ンオレンジで染色されているにもかかわらず，この部分は全く染色されていない(Fig.7 A)。この事実は，“枝”の部分が細胞体でなくセルロース繊維であるとする事と矛盾しない。

#### 4. 硫黄芝の機能：硫黄酸化能

硫黄芝は硫黄酸化細菌群集で，硫黄酸化能を持つ。硫黄酸化反応をFigure 8に示した[1]。中間物質として単体硫黄とチオ硫酸の蓄積が実験的に確認できるので，一連の硫黄酸化反応は，3つのステップからなる連鎖反応として書き表すことができる。

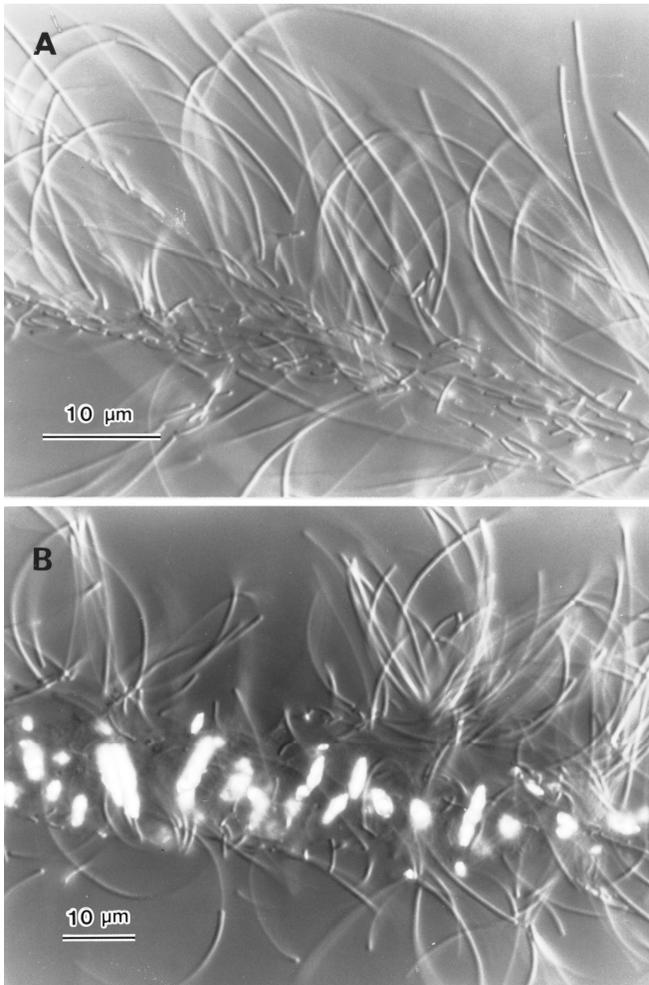


Figure 5. Arrangement of sausage-shaped bacteria, small curved bacteria, and elemental sulfur particles in the filament of sulfur-turf. Small and curved bacteria gathered to form lines (A). Particles of elemental sulfur line up along the core (B). Long needle-like cells of sausage-shaped bacteria attach to core at one end (A, B).

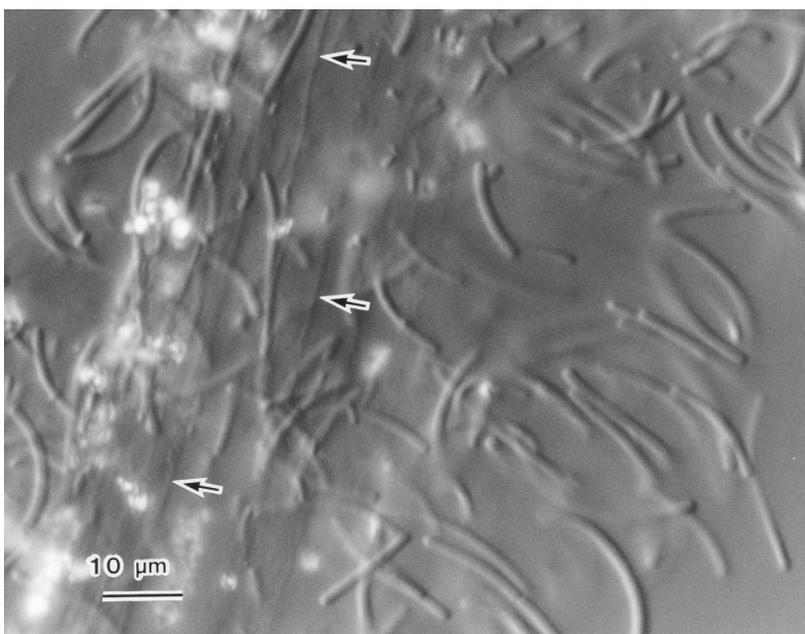


Figure 6. Observation of the filament at high magnification by differential phase contrast microscopy. Straight and parallel lines along long axis of the core were observed (arrows). The lines were probably bundles of ribbon fibrils of cellulose which were spun out by sausage-shaped bacteria.

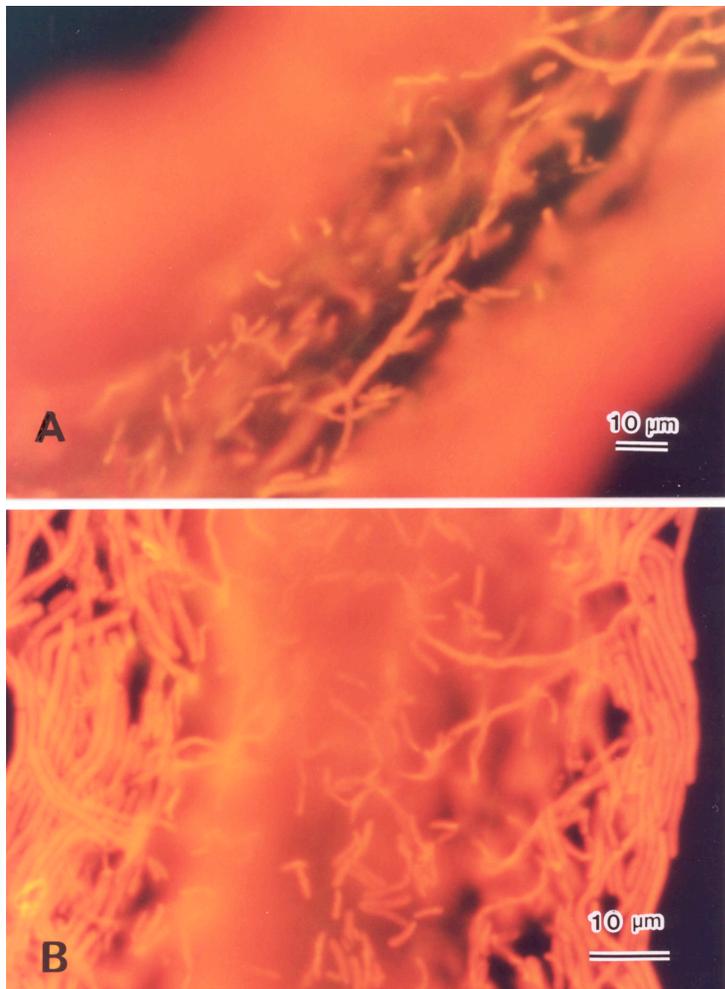


Figure 7. Staining of cellulose-core and curved bacteria by acridine orange. Many small curved bacteria on cellulose core were stained with acridine orange (A, B), the core part, however, was not stained (A).

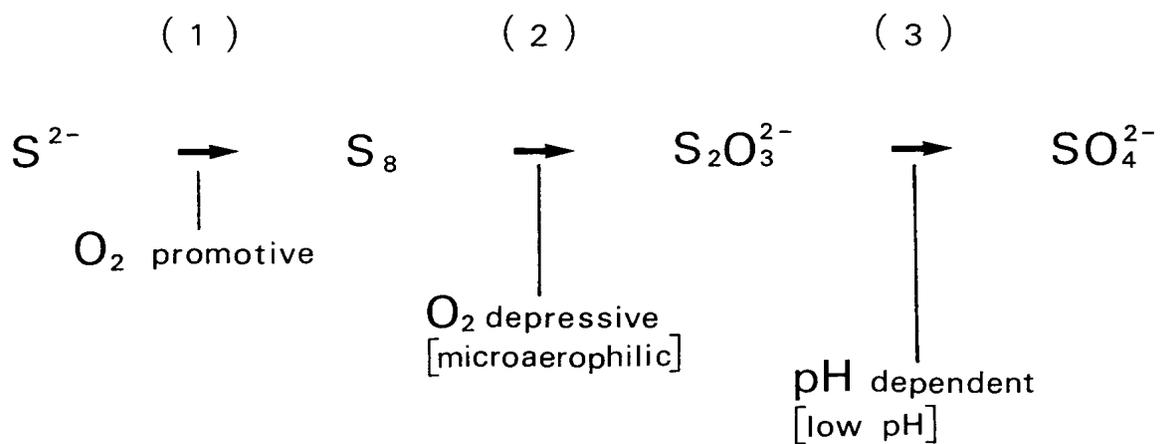


Figure 8. Three steps of sulfide oxidation by sulfur-turf. Sulfur-turf oxidized sulfide to sulfate via elemental sulfur and thiosulfate [1]. As elemental sulfur and thiosulfate were accumulated in culture media, the process could be expressed in one chain reaction consists of three steps. The sulfide oxidation to elemental sulfur is promoted by molecular oxygen, while elemental sulfur is oxidized most rapidly under microaerophilic condition (1.5ppm) [14]. Thiosulfate oxidation starts when the environmental pH condition decreased to below 5 (pH-dependent) [14].

それぞれの反応は独自の反応条件を示す。すなわち、硫化水素の酸化反応（反応 1）は、溶存酸素によって大きな影響を受け、溶存酸素濃度の高いほど速く進行する。一方、反応 2 は単体硫黄がチオ硫酸に酸化される反応で、溶存酸素が 1.5ppm 付近でもっとも速く進行する。すなわち微好氣的反応である。また反応 3 はチオ硫酸の硫酸への酸化反応で、環境水の pH が 5 あるいはそれ以下まで下降しないと進行しない、いわば pH 依存の反応である[16]。

以上のように、硫黄芝による硫化水素の酸化経路は、3 つのステップに区別でき、それぞれの反応の最終産物は一時的に蓄積され、次の反応の出発物質として機能している。また、それぞれの反応の進行は、固有の条件によってコントロールされている。

## 5. 硫黄酸化反応における共働

硫化水素の酸化反応に始まる一連の硫黄酸化反応が、先に見た硫黄芝被膜のフィラメントが持つ“松の枝葉”構造とどのような関係にあるのか、また、一端が“枝(core)”に付着している非常に大きなソーセージ型細菌、セルロースからなる“枝”に沿って並んでいる小型の湾曲細菌、また“枝”に付着する単体硫黄粒などは、3 つステップからなる酸化反応とどのような関係にあるのだろうか。

硫黄芝の生育現場では、すでにみたような基本構造を持ったフィラメントの周囲を、大気から分子状酸素の供給を受けた好氣的な温泉水が常に流れている。温泉水の供給が少なく、Fig.1 のようにマット状に広がる場合には、フィラメントの密集する表面ないしフィラメントの間を温泉水が流下することになる。そのため、分子状酸素の条件からすれば、フィラメント表面はより好氣的で、内部ほど微好氣的であろう。

セルロースからなる“枝(core)”は疎水性の

部分を持ち、粒子結着能に富み、単体硫黄粒と小型の湾曲した細菌が付着している。単体硫黄粒は疎水性である。硫化水素の酸化反応（単体硫黄粒生成反応）が酸素促進的であるのに対して、単体硫黄のチオ硫酸への酸化反応は微好氣的である。さらにチオ硫酸の硫酸への反応は pH 依存的である。以上の諸点を考え合わせると、硫黄芝を構成するフィラメントでは、温泉水中に含まれる硫化水素は、それぞれに異なった場で、異なった硫黄酸化細菌による共働作業によって最終的に硫酸にまで酸化されるのではないかと推定できる (Figure 9)。

すなわち、硫化水素の単体硫黄への酸化は、フィラメントの最外部(outside)ないし被膜の表面でソーセージ型細菌によって触媒されて進行し、できた単体硫黄粒のあるものはソーセージ型細菌の周生の鞭毛に絡められ一時的に保持される。被膜全体にひろがるように付着する硫黄粒はこの様な硫黄粒であろう。しかし、そのうちのあるものは硫黄粒の疎水性のために、同様に疎水性の部分を持つセルロース繊維（“枝”）の周囲(inside)に集まるのではなかろうか。セルロース分解酵素の吸着などには、セルロースの疎水部分へのファンデルワールス力による酵素の結合が関与しているという[12]。

一般的に、硫化水素の酸化能を持った硫黄酸化細菌は、硫黄酸化細菌の中でも “gradient - type” とされ、好氣的環境と嫌氣的環境の境界（そこでは硫化水素と分子状酸素の逆向きの勾配ができる）に生育する[18]。これらの細菌群は菌体が非常に大型であることが特徴で、細胞体の一端から分子状酸素を、他端から硫化水素を取り込むことが可能なのではないかと考えられている[19]。これらのことから、硫黄芝のソーセージ型細菌も “gradient - type “の硫黄酸化細菌と考えられる。

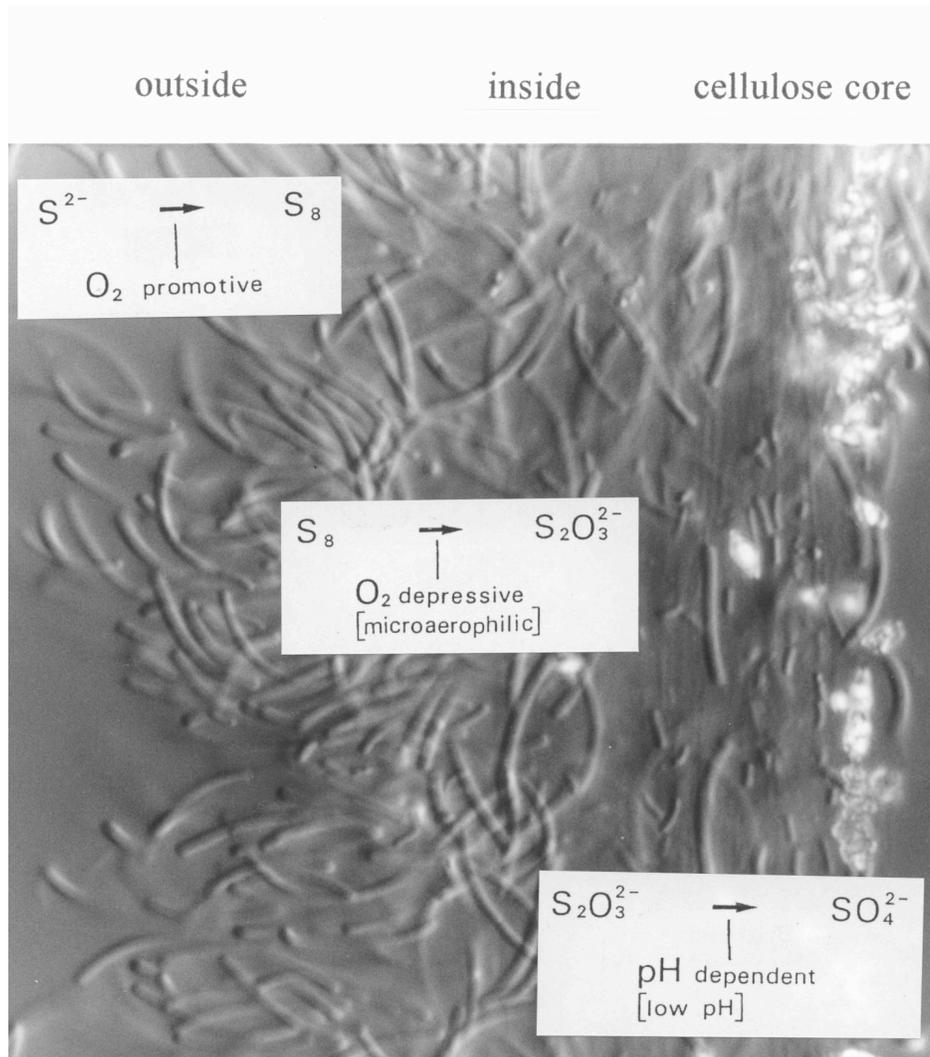


Figure 9. Correlation of sulfide-oxidation steps with the filament structure of sulfur-turf. Under natural condition, hot spring water, containing sulfide and molecular oxygen, flow through among the filament of sulfur-turf. As a result, the outer side of the filament is more aerobic in comparison with inner part of the filament. Sulfide is probably oxidized to elemental sulfur outside the filament by large sausage-shaped bacteria, and resulting elemental sulfur particles may be caught by flagella of large sausage-shaped bacteria. As both of cellulose-core and elemental sulfur have hydrophobic nature, it is reasonable to assume that elemental sulfur particles are concentrated around the cellulose-core. Under microaerophilic condition around cellulose-core of the filament, elemental sulfur may be oxidized to thiosulfate speedily by sausage-shaped bacteria or small curved bacteria. Resulting thiosulfate promotes acidic condition around the core and is oxidized to sulfate. If the first step of sulfide oxidation works as detoxification of sulfide as shown in *Beggiatoa* [17], elemental sulfur oxidation may be energy producing reaction of sausage-shaped bacteria.

次に単体硫黄の酸化である。“枝”の周囲はフィラメントの外部表面に比べてより微好氣的で、単体硫黄の酸化反応には好適な環境であろう。しかし、単体硫黄の酸化がソーセージ型細菌によるものかどうかは不明である。単体硫黄の微好氣的酸化によって生成したチ

オ硫酸は、周囲の pH を下げ、硫酸への酸化反応を促す。この反応は、セルロース繊維の“枝 (core)”の周囲で小型の湾曲細菌によって担われているであろう。セルラーゼがその疎水的性質によってセルロースに吸着し、セルロース分解にあずかるという事例を考え合わせる

と，“枝”に沿って並んでいる小型の湾曲細菌は，セルロース利用細菌かもしれない。

## 6. 礎質としてのセルロースおよび硫黄芝の分子系統

以上に見たように，微生物被膜の礎質としてのセルロースは，一連の硫黄酸化反応をメカニカルに進行させるうえで，きわめて重要な役割を果たしている。その理由は，セルロース特有の化学的性質にある。親水的であると同時に疎水的な性質は，水溶液中での硫化水素の酸化を促進する一方で，中間体としての疎水的な単体硫黄の保持とその酸化に寄与していると考えられる。

さらにセルロースは，礎質として多様な生理的意味を持つ可能性がある。たとえば，セルロースはマイクロフィブリルを形成し易く，希酸やアルカリに不溶性を示す[11]。このような pH の変化に安定な礎質は，生息環境の pH 条件に依存した硫黄芝のタイプ（A 型と C 型，pH6 から 8 のほぼ中性条件：B 型，pH 5 以下の酸性条件）[15, 17]に安定な場を与えると考えられる。また，セルロースのこの安定性は，デンプン分子（(1→4) -  $\alpha$  - D - グルカン）と対照的で，pH の変化ばかりでなく微生物酵素による攻撃に対しても安定と考えられる。しかし，硫黄酸化反応の最終産物が硫酸という強酸であることを考えると，小型の湾曲細菌とソーセージ型細菌との共働でセルロースを貯蔵糖として利用するという可能性も否定できない。以上のような諸点は，微生物被膜での生物共働を考える上できわめて興味深い。

セルロースは，維管束植物の細胞壁成分として地球上でもっとも豊富な天然高分子物質である。しかし，表現型として知られるセルロース産生生物種はそれほど多くない。バクテリアでは，根粒をつくる共生細菌，腸内細菌あるいは活性汚泥構成細菌[8, 20]，シアノバ

クテリアのいくつかの種で報告されている[21]。

一方で，ゲノムデータベースとしてのセルロース合成酵素系の存在は，バクテリアにも数多く知られ，*Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Ralstonia* などで報告がある[8]。これらの中で硫黄芝の分子系統を考える上でとりわけ注目されるのは，超高熱性細菌の *Aquifex aeolicus* VF5 である[8]。*Aquifex*, *Hydrogenobacter* を含む *Aquificaceae* は，呼吸鎖キノン分子種としてメチオナキノンを有し，硫黄芝に最も近い系統的關係にある[22]。さらに 16sRNA による遺伝子の系統的位置関係からすれば，*Aquificaceae* の分枝はもっとも深い位置にある[23]。また，セルロース合成酵素系は，古細菌の *Euryarchaeota* の *Thermoplasma*, *Ferroplasma* にも存在するという[8]。微生物被膜におけるセルロースの礎質としての生理生態学的意味と同時に，セルロースの構造的特徴である  $\beta$ -1,4 グルコシド結合とその合成系の起源は，原始共生系の系統と進化を考えるうえで，大変に興味ある問題といえよう。

## 7. 嫌気環境における微生物共働

生命誕生後間もない世界は，生物にとってはほぼ完全な嫌気環境にあったと言ってよい。これに対して，硫黄芝で考察した硫黄酸化に関する被膜構成細菌間の共働は，好気環境のものであった。現在地球上に見られる嫌気性微生物の共生系は代謝産物の連鎖（基質連鎖）であって，きわめて分業化されている[24]。さらに，単機能を担う微生物は集合密接してフロックやマットをつくり，細胞同士が密接しているという[25]。したがって，好氣的酸化反応ではあるけれども，硫黄芝にみられるような「被膜のなかでの基質連鎖による微生物共働」は，原初的な共生系（原始共生系）のモデルとして十分に合理的な根拠を持つと言えよう。

## 8. 引用文献

- [1] 牧陽之助, 硫黄酸化細菌被膜 (硫黄芝) と地球史, 月刊地球 18, 41-45 (1996).
- [2] 加藤憲二, 清水晃, 原始共生系—微生物生態学の新展開, 月刊地球 18, 31-35 (1996).
- [3] 清水晃, 微生物被膜の生態生理学 1 温泉藍藻被の構造, 陸水学報 (Biology of inland waters) 27-34 (1990).
- [4] 牧陽之助, 細胞長分布と生育環境からみた A 型硫黄芝自然個体群における大鎌型細菌の型別について, 温泉科学 45, 268-276 (1995).
- [5] Maki, Y. Rapid biological sulfide oxidation in the effluent of a hot spring, Bull. Jap. Soc. Microbial Ecol. 8, 175-179 (1993).
- [6] 牧陽之助, 温泉産バイオマットの生態学. 森崎久雄, 大島広行, 磯部賢治編集「バイオフィルム」, サイエンスフォーラム (株), 163-173, 1998.
- [7] Ogawa, K. and Maki, Y. Cellulose as extracellular polysaccharide of hot spring sulfur-turf bacterial mat. Biosci. Biotechnol. and Biochem. 67, 2652-2654 (2003).
- [8] Romling, U. Molecular biology of cellulose production in bacteria, Res. Microbiol. 153, 205-212 (2002).
- [9] 吉永文弘, 外内尚人, 渡部乙比古. バクテリアセルロース研究の新展開, 化学と生物 35, 772-779 (1997).
- [10] Iguchi, M., Yamanaka, S. and Budhiono, A. Bacterial cellulose—a masterpiece of nature's arts, J. Material Sc. 35, 261-270 (2000).
- [11] 桜井直樹, 山本良一, 加藤陽治. セルロース, 「植物細胞壁と多糖類」, (株)培風館, 145-154, 1991.
- [12] 磯貝明. セルロースとは, 磯貝明編集「セルロースの科学」, 朝倉書店 (株), 1-11, 2003.
- [13] 牧陽之助, 硫黄芝を構成する大鎌型細菌の形態と生態, 岩手医科大学教養部年報第 16 号, 47-54 (1981).
- [14] Miyoshi, M. Studien uber die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko. Journ. Coll. Sc. Imp Univ. Tokyo. 10, 143-173 (1897).
- [15] 江本義数. 硫黄芝の分布と之を構成する細菌について, 生態学研究第 8, 94-98 (1942).
- [16] Maki, Y. Effect of dissolved oxygen concentration on the biological oxidation of sulfide and elemental sulfur by the A-type sulfur-turf growing in hot spring effluents, J. Gen. Appl. Microbiol. 33, 391-400 (1987).
- [17] Maki, Y., Factors in habitat preference in situ of sulfur-turfs growing in hot spring effluents: dissolved oxygen and current velocities. J. Gen. Appl. Microbiol., 32, 303-313 (1986).
- [18] Jorgensen, B. B. Ecology of the bacteria of the sulphur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 298, 543-561 (1982).
- [19] Schulz, H., and Jorgensen, B. B., Big bacteria, Annu. Microbiol. 55, 105-137 (2001).
- [20] Deinema, M. H. and Zevenhuizen, L. P. T. M., Formation of cellulose fibrils by Gram-negative bacteria and their role in bacterial flocculation. Arch. Mikrobiol. 78, 42-57 (1971).
- [21] Nobles, D. R., Romanovicz, D. K. and Malcom Brown, R., Jr. Cellulose in cyanobacteria. Origin of vascular plant cellulose synthase? Plant Physiology 127, 529-542 (2001).

- [22] Hiraishi, A., Umezawa, T., Yamamoto, H., Kato, K. and Maki, Y. Changes in quinon profiles of hot spring microbial mats with a thermal gradient, *Appl. Environ. Microbiol.* 65, 198-205 (1999).
- [23] Yamamoto, H., Hiraishi, A., Kato, K., Chiura, H., Maki, Y. and Shimizu, A. Phylogenetic evidence for the existence of novel bacteria in hot spring sulfur-turf microbial mats in Japan, *Appl. Environ. Microbiol.* 64, 1680-1687 (1998).
- [24] 鎌形洋一, 中村和憲, 三上栄一, メタン発酵における嫌気性微生物共生系. 清水潮編「微生物の共生系」微生物の生態 21, 83-97, 1995.
- [25] Stams, A. J. M., Grotenhuis, J. T. C. and Zehnder, A. J. B. Structure-function relationship in granular sludge. In; *Recent advances in microbial ecology* (eds. Hattori, T., Ishida, Y., Maruyama, Y., Morita, R. Y. and Uchida, A. *Proceedings of the 5th international symposium on microbial ecology*), pp. 440-445 (1989).